

Université de Montréal

Analyse quantitative et qualitative des grands systèmes
de classification des plantes à fleurs

par

Alain Cuerrier

Département de sciences biologiques
Faculté des arts et des sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de
Philosophiae Doctor (Ph.D.)
en sciences biologiques

Mai 1997

© Alain Cuerrier, 1997



PK
3
U54
1998
V.001

Université de Montréal

Analyses quantitatives et qualitatives des grands systèmes
de classification des plantes à fleurs

par

Alain Charbon

Département de sciences biologiques
École des arts et des sciences

Thèse présentée en vue de l'obtention du grade de
Maîtrise en biologie
Thèse présentée à l'Université de Montréal
en sciences biologiques



1998

1998

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

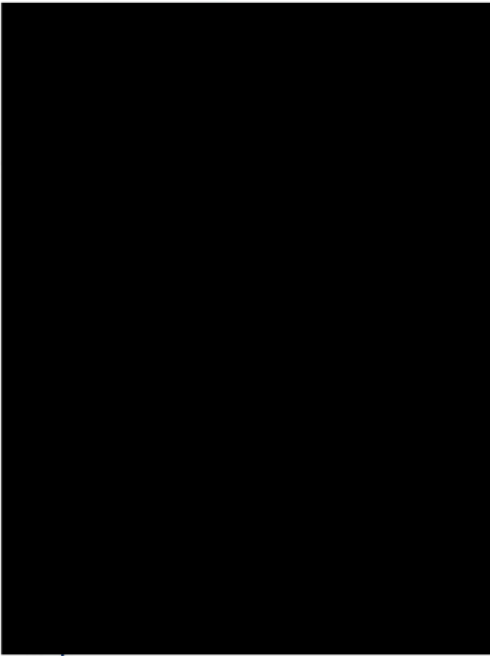
Cette thèse intitulée:

Analyse quantitative et qualitative des grands systèmes
de classification des plantes à fleurs

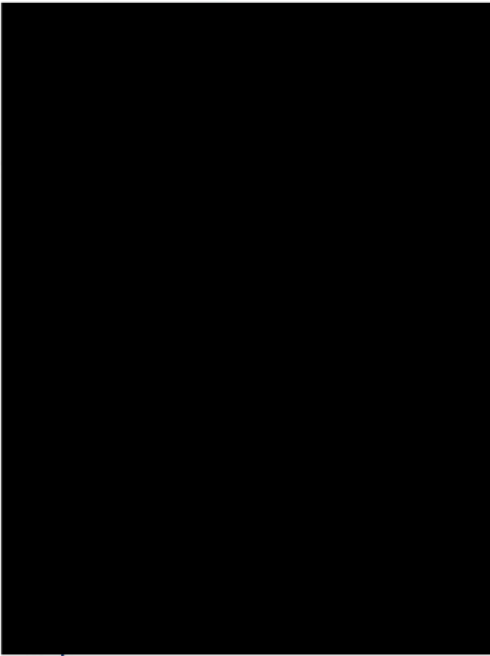
présentée par:

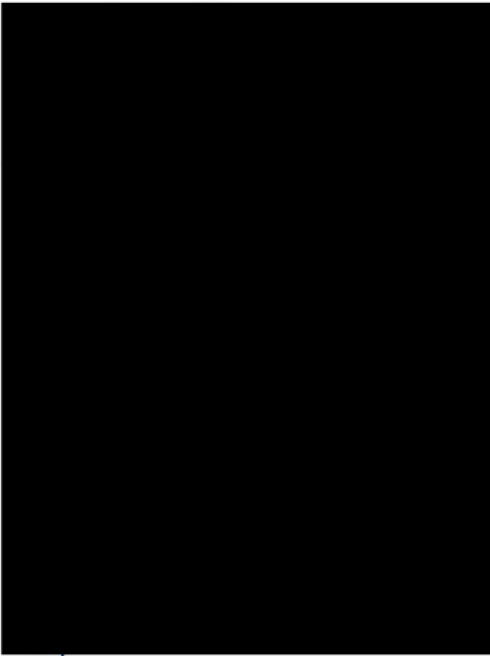
Alain Cuerrier

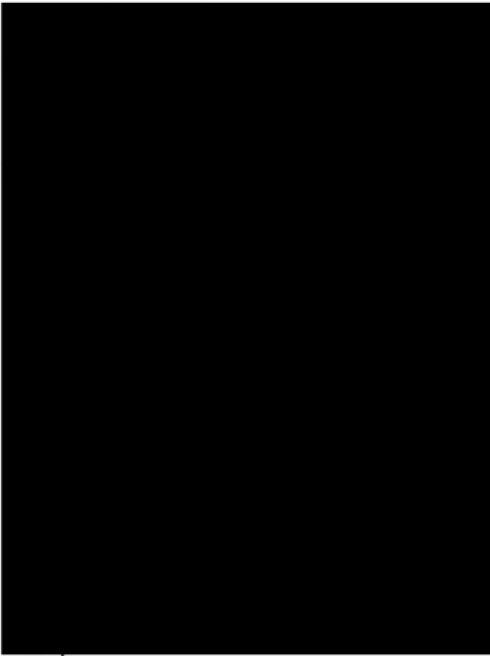
a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes:

 _ Anne Bruneau, présidente du jury

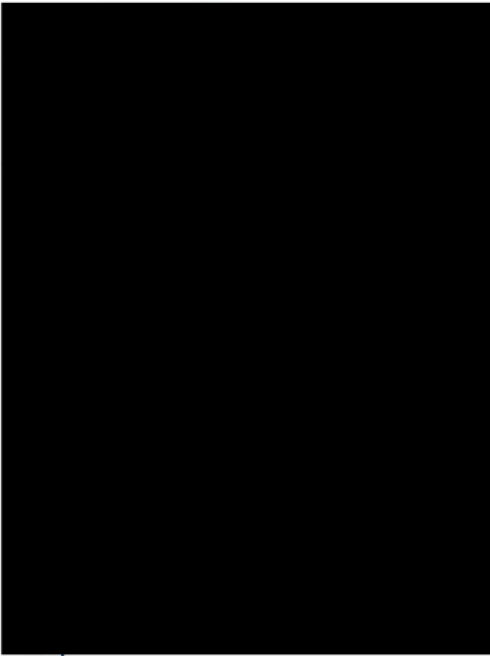
 _ Luc Brouillet, directeur de recherche

 _ Denis Barabé, codirecteur de recherche

 _ Réjane Bernier, codirectrice de recherche

 _ Joachim Vieth, membre du jury

 _ Rolf Sattler, examinateur externe

 _ Gilles Beaudet, représentant du doyen

Thèse acceptée le: 1 décembre 1997

Sommaire

Les systèmes modernes de classification des Angiospermes servent de base non seulement aux herbiers, aux flores et à l'enseignement de la botanique, mais également aux études phylogénétiques, que celles-ci soient basées sur l'emploi de données moléculaires ou morphologiques. Les classifications modernes orientent notamment le choix des taxons à partir desquels les analyses cladistiques sont produites. Malgré l'importance des systèmes modernes de classification des plantes à fleurs pour la botanique et la systématique, en particulier, ils n'ont pas fait l'objet d'études comparatives ou qualitatives exhaustives ni d'études quantitatives.

Notre thèse porte sur une partie essentielle de la systématique végétale, les systèmes modernes de classification des Angiospermes. Parce qu'ils sont à la base des études phylogénétiques, nous examinerons non seulement la part phylogénétique des systèmes mais également la structure classificatoire qui la représente. Nous comparerons la phylogénie et la classification. Ce but de notre étude soulève plusieurs hypothèses de travail, dont certaines relèvent des systèmes que nous avons choisi d'analyser. Il s'agit des quatre principaux systèmes modernes de classification des Angiospermes: ceux de Cronquist, Dahlgren, Takhtajan et Thorne. Pour comprendre ces systèmes, un recours aux anciens systèmes est nécessaire puisque ceux-ci sont cités comme principale source des systèmes modernes et ceci, par les auteurs modernes eux-mêmes. Aussi, nous étudierons les systèmes de Bessey, d'Engler et de Hallier (et Gobi, en ce qui concerne le système de Takhtajan).

Les hypothèses que nous avons examinées dans ce travail sont les suivantes: Est-ce que les classifications modernes se ressemblent? Sont-elles semblables aux classifications anciennes? Trouve-t-on une relation entre les résultats obtenus et les idées phylogénétiques tenues par les auteurs? (en d'autres mots, est-ce que les différences phylogénétiques créent des différences classificatoires?) Est-ce qu'il existe une coupure épistémologique entre modernes et anciens? Est-ce que les classifications modernes sont besseyennes (comme on le prétend) ou sont-elles englériennes? Est-il vrai que le système de Hallier est le pendant allemand de celui de Bessey?

C'est à l'aide d'outils statistiques (tests de Mantel et de consensus) que nous avons pu examiner ces hypothèses. Ces tests font appel aux permutations pour produire une distribution normale de référence. Le test de Mantel permet de comparer le contenu des ordres alors que le test de consensus tient compte du contenu des ordres, du rang taxonomique et de la topologie des classifications. Les résultats de ces tests ont servi à produire des matrices d'entrée à partir desquelles des analyses de groupement hiérarchique (dendrogramme) et non hiérarchique (ordination) ont été effectuées. Ces analyses nous ont permis d'analyser davantage les liens que les sept classifications entretiennent entre elles.

Les résultats de ces tests montrent, de façon générale, que les classifications modernes et anciennes se ressemblent. Il n'y a pas de coupure épistémologique entre modernes et anciens même si la plupart des analyses de groupement en font deux groupes séparés. Les idées phylogénétiques des auteurs diffèrent toutefois; ce que les classifications ne reflètent pas. Plusieurs raisons expliquent le schisme classification/phylogénie. D'une part, le schéma linnéen, toujours employé en taxonomie, ne permet pas d'exprimer adéquatement l'évolution du vivant. D'autre part, la taille des taxons ainsi que le nombre de catégories sont contraints, du moins en partie, par l'appareil cognitif de l'homme. De plus, les classifications modernes tirent leur origine des anciennes classifications, de sorte qu'il y a une inertie historique en jeu qui tend à favoriser le *statu quo* plutôt que le changement. Il faut également souligner la grande parenté des principes qu'ont utilisés les anciens et qu'utilisent toujours les modernes. La pratique taxonomique, à la base des grands systèmes de classification des plantes à fleurs, a peu changé depuis plus de 100 ans. Par exemple, on essaie de spécifier les ancêtres et de produire des séquences d'ancêtre-descendant. Cette pratique a des relents de *scala naturae* et s'inscrit dans le courant continuiste de la taxonomie, telle que pratiquée par Antoine-Laurent de Jussieu au XVIII^e siècle.

Cette étude a permis de cibler les problèmes auxquels font face les taxonomistes d'aujourd'hui. Pour que le cladisme et la systématique moléculaire puissent s'exprimer pleinement, il faut ouvrir la classification et permettre aux changements qu'ils apporteront de modifier jusqu'à ses fondements le schéma linnéen sinon c'est reconnaître l'impossibilité d'utiliser un langage phylogénétique à travers une classification biologique.

TABLE DES MATIÈRES

	page
Sommaire.....	iii
Table des matières.....	v
Liste des tableaux.....	x
Liste des figures.....	xiv
Liste des annexes.....	xx
Avant-propos.....	xxii
Introduction générale.....	1
Problématique générale.....	1
Systèmes de classification.....	2
Outils d'analyse.....	4
Classification et phylogénie.....	7
Hypothèses.....	8
Bibliographie.....	11
<i>Bessey and Engler: a numerical analysis of their classification of the flowering plants (article 1)</i>	
Summary.....	23
Introduction.....	24
Materials and methods.....	25
Results and discussion.....	27
Consensus tests.....	27
Mantel Tests.....	28
Bessey's system.....	28
Engler's system.....	30
Comparative analysis.....	34

Conclusions.....	35
Acknowledgements.....	37
Literature cited.....	37

*Charles Bessey, evolution, classification, and the
New Botany (article 2)*

Abstract.....	52
Introduction.....	54
Evolution and Classification Above the Species Level.....	57
Bessey's Dicta.....	57
Evolution, Relationships, and Trends.....	58
Development, Paleobotany, and the Origin of Flowering Plants.....	62
On Induction Versus Deduction.....	65
System and Classification.....	66
Tensions and Contradictions.....	67
The Nature of Bessey's Taxa.....	76
Bentham and Hooker versus Sachs and Engler: Complementary or Conflicting Influences?.....	80
Bessey, the New Botany, and Systematics.....	84
Conclusion.....	86
Acknowledgements.....	91
References.....	92

*Hallier's system of plant classification: a numerical
and historical analysis (article 3)*

Summary.....	120
Zusammenfassung.....	121
Introduction.....	122
Materials and Methods.....	124
Lapointe-Legendre consensus test.....	125
Mantel test.....	125

Test limitations.....	126
Results and discussion.....	126
Comparisons between Hallier's four classifications.....	126
Consensus tests.....	126
Mantel tests.....	127
The Hallierian system.....	128
Primitive taxa and ancestors.....	128
Characters.....	130
Principles.....	133
Intermediates.....	134
Monophyly and polyphyly.....	135
Place of origin.....	136
Typology.....	137
Influences.....	138
Trees and diagrams.....	139
Comparisons between the classifications of Bessey, Engler and Hallier.....	141
Consensus tests.....	141
Mantel tests.....	141
Comparative analysis.....	142
Principles.....	142
Primary characters.....	143
<i>Scala naturae</i> and intermediates.....	144
Haeckel.....	144
Parallelism.....	145
Reduction.....	146
Synthesis and analysis.....	146
Trees and diagrams.....	147
Conclusions.....	149
Classifications.....	149
Hallier versus Engler and Bessey.....	150
Classification and phylogeny.....	151
Acknowledgements.....	153
Literature cited.....	153

*Analyse numérique et comparative des systèmes
modernes de classification des Angiospermes (article 4)*

Résumé.....	189
Introduction.....	190
Matériel et méthodes.....	192
Test de consensus.....	194
Test de Mantel.....	194
Analyse de groupement hiérarchique.....	195
Analyse de groupement non hiérarchique.....	196
Résultats.....	196
Comparaisons des classifications modernes.....	196
Comparaisons des classifications modernes et anciennes.....	196
Méta-analyses.....	198
Monocotylédones.....	198
Dicotylédones.....	199
Angiospermes.....	200
Discussion.....	200
Dans quelle mesure les classifications actuelles se ressemblent-elles statistiquement?.....	200
Les classifications modernes diffèrent-elles significativement des classifications publiées à la fin du XIXe et au début du XXe siècle?.....	204
Comme le supposent Core (1955), Benson (1957), Stace (1989) et Woodland (1991), observe-t-on une similarité plus grande entre les classifications modernes et celle de Bessey plutôt qu'avec celles des autres auteurs anciens?.....	206
Quelles sont les liens de similarité qui unissent l'ensemble des classifications étudiées dans cet article? Ces liens sont-ils les mêmes que ceux proposés par Benson, Lu et Woodland (Figure 1)?.....	208
1. Typologie et limite conceptuelle.....	210
2. Parallélisme et convergence.....	211

3. Limite cognitive et inertie	
historique.....	212
Classification et systématique moléculaire.....	213
Conclusion.....	214
Remerciements.....	216
Bibliographie.....	217
<i>L'analyse et la synthèse en systématique végétale (article 5)</i>	
Introduction.....	251
Sens et emplois du terme synthèse.....	254
Classifier: grouper ou diviser les taxons?.....	255
Synthèse et ressemblances.....	259
Caractère et caractères.....	260
Synthèse: similarité et phylogénie.....	262
Synthèse comme terme de la dialectique.....	263
La synthèse comme induction.....	266
Conclusion.....	268
Remerciements.....	270
Bibliographie.....	270
Discussion et conclusion générales.....	280
Systèmes modernes: ressemblance ou divergence?...	280
Principes et pratique taxonomiques.....	281
Classification et phylogénie.....	281
Systèmes anciens.....	282
Rapports de similarité entre les sept systèmes.....	283
Coupure épistémologique entre anciens	
et modernes?.....	285
Bibliographie additionnelle.....	292
Remerciements.....	xxiii

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	page
Article 1	
1. Lapointe & Legendre (1990) tests of the consensus between the classifications of Bessey (1915) and Engler (1909) using the cophenetic matrices of the dendrograms reconstructed manually. NISI = Normalized Intermediate Similarity Index. P(NISI) = Probability associated with the NISI, if $p \leq 0.05$ then the null hypothesis is rejected.....	49
2. Mantel tests between matrices generated from the classifications of Bessey and Engler at the corresponding level. P(r) = probability associated with the standardized Mantel statistic r. Level = Level of significance corrected by the Bonferroni method (level ÷ nb of pair-wise comparisons).....	49
3. Comparison of Bessey's and Engler's systems of classification.....	50
Article 3	
1. Lapointe & Legendre (1990) tests of the consensus between the classifications of Hallier using the cophenetic matrix of dendrograms reconstructed manually. NISI = Normalized Intermediate Similarity Index. P(NISI) = Probability associated with the NISI, if $p \leq 0.00833$ then the null hypothesis is rejected.....	181
2. Mantel tests between matrices generated from the classifications of Hallier at the ordinal level. P(r) = probability associated with the standardized Mantel statistic r. Level of significance corrected by the Bonferroni method (level ÷ nb of pairwise comparisons) equals 0.00833. All tests were performed using 4000 permutations.....	182

3. List of major changes in Hallier's ideas about phylogenetic relationships.....	183
4. Lapointe & Legendre (1990) tests of the consensus between the classifications of Bessey (1915), Engler (1909) and Hallier (1912a) using the cophenetic matrix of dendrograms reconstructed manually. NISI = Normalized Intermediate Similarity Index. P(NISI) = Probability associated with the NISI, if $p \leq 0.00833$ then the null hypothesis is rejected.....	184
5. Mantel tests between matrices generated from the classifications of Bessey, Engler and Hallier at the ordinal and sub-class levels. P(r) = probability associated with the standardized Mantel statistic r. Level of significance corrected by the Bonferroni method (level ÷ nb of pairwise comparisons) equals 0.00833. All tests were performed at 4000 permutations, except for the comparison between Bessey and Engler for the Monocotyledons (2000 permutations).....	185
6. A list of characters Hallier considered primitive and their agreement with those of Engler (progressions) and Bessey (dicta).....	186
7. Comparison of Bessey's, Engler's and Hallier's systems of classification.....	187
Article 4	
1. Résultats des tests de consensus (INSI) et de Mantel (r) entre les classifications modernes. Les tests de Mantel ont été effectués au rang de l'ordre et seulement sur les Monocotylédones à cause des limites imposées par l'algorithme. Pour $\alpha = 0.01$, la probabilité associée à l'Indice Normalisé de Similarité Intermédiaire, P(INSI), et à la statistique normalisée de Mantel, P(r), est $p \leq 0.00167$, après la correction de Bonferroni (seuil/nombre de comparaisons). Le nombre de permutations a été fixé à 4000 pour les Monocotylédones et à 10000 pour les Dicotylédones.....	241

2. Résultats des tests de consensus (INSI) et de Mantel (r) entre les classifications modernes et anciennes. Les tests de Mantel ont été effectués au rang de l'ordre. Pour $\alpha = 0.01$, la probabilité associée à l'Indice Normalisé de Similarité Intermédiaire, $P(\text{INSI})$, et à la statistique normalisée de Mantel, $P(r)$, est $p \leq 0.00417$, après la correction de Bonferroni (seuil/nombre de comparaisons). Le chiffre entre parenthèses est le nombre d'UTOs. M = Monocotylédones et D = Dicotylédones. Toutes les comparaisons ont été effectuées à 2000 permutations pour les Monocotylédones et à 10000 pour les Dicotylédones. †L'hypothèse nulle est acceptée ($p > 0.00417$), c.-à-d. que les classifications ne sont pas plus similaires que des classifications générées au hasard..... 242
3. Résultats des tests de Mantel (r) au rang de l'ordre et de consensus (INSI) entre la classification de Takhtajan et celles de Bessey, Engler, Gobi et Hallier. Voir le tableau 2 pour le nombre de permutations. †L'hypothèse nulle est acceptée ($p > 0.0025$)..... 243
4. Résultats des tests de Mantel entre les matrices produites à partir des différentes classifications au rang de super-ordre. $P(r)$ = probabilité associée à la statistique normalisée de Mantel (r). Le seuil de signification a été corrigé par la méthode de Bonferroni (0.01/nombre de comparaisons), et équivaut à 0.00333 (Monocot) et 0.00167 (Dicot). Les comparaisons ont été effectuées à 10000 permutations pour les Dicotylédones et 4000 pour les Monocotylédones. Les résultats en italique se situe à la limite de l'algorithme et doivent être interprétés avec prudence..... 244
5. Résultats des tests de Mantel entre les matrices produites à partir des différentes classifications au rang de sous-classe. $P(r)$ = probabilité associée à la statistique normalisée de Mantel (r). Le seuil de signification a été corrigé par la méthode de Bonferroni (0.01/nombre de comparaisons), et équivaut à 0.00333 (Monocot) et 0.00010 (Dicot). Les comparaisons ont été effectuées à 10000

permutations pour les Dicotylédones et 4000 pour les Monocotylédones. Le résultat en italique se situe à la limite de l'algorithme et doit être interprété avec prudence.....	245
6. Ancêtres et taxons jugés primitifs parmi les Dicotylédones et Monocotylédones.....	246
7. Rangs taxonomiques utilisés par les auteurs dans leur classification des Monocotylédones (M) et des Dicotylédones (D).....	247
8. Comparaison de certaines notions ou composantes tirées des quatre systèmes modernes de classification des Angiospermes.....	248
Article 5	
1. Résumé des différentes acceptions et associations que l'on trouve dans le domaine de la philosophie et, surtout, de la biologie. 1) En biologie, mais non en logique, l'induction est parfois (voire même souvent) associée à la synthèse (Bromhead, 1836; Cain, 1959a; Mayr, 1982). En logique, toutefois, l'induction a été rapportée à l'analyse, sans que les philosophes ne s'entendent sur la justesse d'un tel rapprochement. 2) Relatif à la tradition linnéenne dont les espèces sont grandes. Il est difficile de faire appel au terme "splitter" sans qu'il n'y ait d'abord de comparaison entre deux ou plusieurs études taxonomiques d'un même taxon, parmi lesquelles il existe des différences importantes dans le nombre de taxons qui résultent de chaque étude. Ainsi, un taxonomiste peut monter une classification ("upward classification") et délimiter un nombre plus grand de taxons à un rang donné qu'un autre taxonomiste qui la descend ("downward classification"). De plus, certains taxons se prêtent plus facilement à des découpages que d'autres (par exemple, les familles par enchaînement).....	277
2. Importance du rang taxonomique dans la distinction entre caractères analytiques et synthétiques (d'après Sivarajan, 1991; tableau 7.2).....	278

LISTE DES FIGURES

Figure	page
Article 1	
1. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Bessey's monocotyledonous families (<i>Alternifoliae</i>).....	45
2. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Engler's monocotyledonous families (<i>Monocotyledoneae</i>).....	46
3. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Bessey's dicotyledonous orders (<i>Oppositifoliae</i>). Families are not shown due to lack of space.....	47
4. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Engler's dicotyledonous orders. Sub-orders and families are not shown due to lack of space.....	48
Article 2.	
1. Bessey and his intellectual ancestors and descendants.....	110
2. An early diagram of relationships. (From Bessey 1880, p. 568.).....	111
3. A genealogy of desmids, showing trends (largely increasing complexification) by illustrating the organisms involved. (From Bessey 1901, pl. 19.).....	112
4. Different genealogies for the same organisms. (A, from Bessey 1889, p. 99; B, from Bessey 1896, p. 119.).....	113
5. Different representations of the same fossil record. (A, from Bessey 1889, p. 103; B, from Bessey 1896, p. 123.).....	114

6. Relationships and the fossil record of flowering plants intergrated. (From Bessey 1897a, p. 154.).....	115
7. A stalk diagram of angiosperm relationships — orders and sub-orders. (From Bessey 1897a, p. 177.).....	116
8. Bessey's "cactus" diagram of angiosperm relationships. (From Bessey 1915, fig. 1.).....	117
9. Relationships in the <i>Ericaceae</i> . (From Bessey 1880, p. 508.).....	118
Article 3.	
1. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Hallier's (1903b) dicotyledonous orders and sub-orders.....	167
2. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Hallier's (1905d) dicotyledonous orders and sub-orders.....	168
3. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Hallier's (1908b) dicotyledonous orders and sub-orders. Families are not shown due to lack of space.....	169
4. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Hallier's (1912a) dicotyledonous orders and sub-orders. Families are not shown due to lack of space.....	170
5. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Hallier's (1912a) monocotyledon families.....	171
6. Diagram representing a genealogical tree of the plant kingdom (Hallier, 1902a: 106-107). This tree clearly indicates the <i>Bennettitaceae</i> as the angiosperm ancestor. From the <i>Magnoliaceae</i> , a radiating series of families originated.....	172

7. Diagram showing the affinity among four genera of *Convolvulaceae* (redrawn from Hallier, 1893: 533). a 1= Large flowers in a dichasium, rich in secretory cells, with a glandular filament ("*drüsenzellige*"), a 2 = Small flowers condensed in a spike, without secretory cells, with a naked filament, b 1 = stigma capitate, b 2 = stigma discoid or flat, c 1 = four-seeded capsule, c 2 = one-seeded capsule..... 173
8. Hallier's representation of the affinities among the genera of *Convolvulaceae* (Hallier, 1893b: 586). Underlined taxa with Roman numeral are tribes identified along the branches. The *Erycibeeae* was viewed as the ancestors from which, directly or indirectly, all the other tribes originated, *Humbertia* being the lowest genus of the *Convolvulaceae*..... 174
9. Hallier's genealogical tree of the *Myrtiflorae* and *Centrospermae* (redrawn from Hallier, 1903a: 96). In 1903, the *Magnoliaceae* represented the most primitive dicotyledon family..... 175
10. Genealogical tree of plant evolution (Hallier, 1914b). The *Protistae* combine animal and plant characters. From this basal taxon, plants and animals have evolved..... 176
11. Hallier's (1912a) genealogical tree of the Monocotyledons. It indicates the *Liliaceae* as ancestor to all the Monocotyledons, including the *Helobiae*..... 177
12. Diagram showing the affinity of the sub-families within the *Araceae* (redrawn from Engler, 1884: 331). The diagram also shows their relative age, but extant genera of the *Philodendroideae*, *Aroideae* and *Pistioideae* could be older than extant genera of the *Pothoideae* since genera of these three sub-families show multiple phylogenetic relationships..... 178

13. Diagram indicating affinities in the monocotyledon orders (redrawn from Engler, 1897a: 373). Note Engler's uncertain understanding of the relationships among orders.....179

14. Relationships among the series of flowering plants showed in diagrammatic representation (Bessey, 1894a: 251)..... 180

Article 4

1. Filiation de quelques systèmes de classification des Angiospermes (modifié de Benson [1957], Lu [1981] et Woodland [1991]). Les dates font office de dates de référence et ne renvoient pas à la bibliographie. On trouvera par ailleurs les références dans l'article de Cuerrier *et al.* (1996)..... 228

2. Schéma illustrant les différentes étapes méthodologiques menant aux analyses statistiques. Les classifications sont d'abord transposées sous forme matricielle pour effectuer les tests de Mantel. Les matrices comparées contiennent l'information suivante: 1 si les familles appartiennent au même taxon (l'ordre), 0 si non. L'analogie entre une classification et un dendrogramme permet de créer une matrice ultramétrique (les éléments de la matrice correspondent aux distances ultramétriques). Ces matrices sont alors comparées à l'aide du test de consensus. Les résultats servent ensuite à créer différentes matrices d'entrée qui seront utilisées pour produire des ordinations et des dendrogrammes des classifications étudiées (soit une méta-analyse des classifications).....229

3. Dendrogramme (liens simples) des classifications de Monocotylédones, basé sur une matrice des résultats des tests de consensus transformés en distances ($INDI = 1-INSI$)..... 230

4. Ordination par analyse en coordonnées principales (PRINCOOR) des classifications de Monocotylédones, basée sur une matrice des résultats des tests de consensus transformés en distances ($INDI = 1-INSI$)..... 231

5. Dendrogramme (liens complets) des classifications de Monocotylédones, basé sur une matrice des résultats des tests de Mantel transformés en distances (1-r).....	232
6. Dendrogramme (liens simples) des classifications de Monocotylédones, basé sur une matrice des résultats des tests de Mantel transformés en distances (1-r).....	233
7. Ordination par analyse en composantes principales (PRINCOMP) des classifications de Monocotylédones, basée sur une matrice des résultats des tests de Mantel transformés en distances (1-r).....	234
8. Dendrogramme (liens simples) des classifications de Dicotylédones, basé sur une matrice des résultats des tests de consensus transformés en distances (INDI = 1-INSI).....	235
9. Ordination par analyse en coordonnées principales (PRINCOOR) des classifications de Dicotylédones, basée sur une matrice des résultats des tests de consensus transformés en distances (INDI = 1-INSI).....	236
10. Dendrogramme (liens simples) des classifications des Angiospermes, basé sur une matrice des résultats combinés (Dicotylédones + Monocotylédones/2) des tests de consensus transformés en distances (INDI = 1-INSI).....	237
11. Dendrogramme (liens complets) des classifications des Angiospermes, basé sur une matrice des résultats combinés (Dicotylédones + Monocotylédones/2) des tests de consensus transformés en distances (INDI = 1-INSI).....	238

12. Ordination par analyse en coordonnées principales (PRINCOOR) des classifications des Angiospermes, basée sur une matrice des résultats combinés (Monocotylédones + Dicotylédones/2) des tests de consensus transformés en distances (INDI = 1-INSI)..... 239

13. Filiation des sept systèmes de classification des Angiospermes étudiés dans cet article. Les multiples influences forment un réseau. L'épaisseur du trait indique le degré de similarité. Un trait fin indique que 2 des 4 tests effectués (2 tests de Mantel et 2 de consensus) sont significatifs (les classifications sont similaires), un trait moyen, 3 tests significatifs et un trait épais, 4 tests significatifs..... 240

Article 5.

1. Schéma explicatif des deux types de synthèse, en apparence opposée, dans la démarche classificatoire: la synthèse des organismes (ou taxons) et la synthèse des caractères. La première démarche procède du bas vers le haut (c.-à-d. des espèces E1, E2..., aux genres G1 et G2, aux familles F1..., etc.). Il y a alors amplification de l'extension des taxons. La seconde démarche va du haut vers le bas (de F1... à G1 et G2, à E1, E2...) et il y a amplification de la compréhension des caractères. De sorte que le mouvement qui va du bas vers le haut est une synthèse des taxons mais une analyse des caractères..... 279

LISTE DES ANNEXES

Annexe	page
Article 4	
1. Matrice d'entrée des indices normalisés de distance intermédiaire (INDI) servant aux analyses de groupement des classifications de Monocotylédones (Figures 2 et 3). Les INSI ont été transformés en INDI (1-INSI) pour répondre aux spécifications des algorithmes utilisés.....	249
2. Matrice d'entrée des corrélations (r) de Mantel servant aux analyses de groupement des classifications de Monocotylédones (Figures 4, 5 et 6). Les corrélations ont été transformés en distance (1-r) pour répondre aux spécifications des algorithmes utilisés.....	249
3. Matrice d'entrée des INDI servant aux analyses de groupement des classifications de Dicotylédones (Figures 7 et 8). Voir annexe 1 pour la transformation des INSI en INDI.....	249
4. Matrice d'entrée des INDI combinés servant aux analyses de groupement des classifications des Angiospermes (Figures 9, 10 et 11). Voir annexe 1 pour la transformation des INSI en INDI.....	249

Il nous est possible de nier une existence en termes de classification en même temps que de nous trouver contraints de la reconnaître par le témoignage des sens.

.....
Il ne suffit pas même d'avoir vu pour nommer. Il faut prouver, communiquer une connaissance. Et l'on est désarmé dès lors que les caractères de l'existence ne sont pas donnés dans la nature par une étiquette mais livrés à un prodigieux hasard.

André Dhôtel (1974)

Avant-propos

Cette thèse est constituée de cinq articles dont les deux premiers ont été publiés dans les revues, avec comité de lecture, *Taxon* et *Huntia*, respectivement. L'article sur la synthèse et l'analyse (cinquième) a été accepté à l'*Année Biologique*. Les deux autres seront soumis à des revues appropriées, avec comité de lecture. Ainsi, l'article sur Hallier (troisième) sera soumis au *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* et l'article traitant des systèmes modernes (quatrième) sera d'abord traduit en anglais puis soumis à la revue *Botanical Review*.

Les deux premiers articles sont tels qu'ils ont été publiés en revue si ce n'est pour les corrections apportées au cours de la mise en page, lorsque coquilles et erreurs ont été constatées.

Quant au deuxième article écrit conjointement avec les Professeurs R. W. Kiger (Université Carnegie Mellon) et P. F. Stevens (Université Harvard), il me faut — selon les règlements de la Faculté des études supérieures — signaler la contribution de chacun des auteurs. J'ai écrit un premier manuscrit que le Prof. Stevens a amélioré, surtout en ce qui concerne la langue. Il a en outre amplifié la section traitant de la nature des espèces chez Bessey, et c'est lui qui a intégré tous les commentaires que le Prof. Kiger et moi-même faisons. La contribution tardive du Prof. Kiger est surtout tangible dans la section "*System and Classification*", laquelle est en partie tirée de son mémoire écrit en 1971. L'idée et la structure de départ de l'article ont été écrites par moi, puis discutées et rediscutées de nombreuses fois par le Prof. Stevens et moi. Ma contribution à cet article est donc réelle et importante, tout comme l'ont été celle du Prof. Kiger et surtout celle du Prof. Stevens.

Il me faut mentionner que le cinquième article a fait l'objet de plusieurs versions, parfois longuement discutées avec le Prof. R. Bernier, même si son nom n'apparaît pas sur l'article.

Introduction générale

Les idées présentées ci-dessous sont reprises et discutées en fin de thèse dans la section Discussion et conclusion générales, ainsi que le spécifie l'article 1.5 du Guide de présentation de la F.E.S.

Problématique générale. — Pour qui s'intéresse à la classification des plantes à fleurs, il existe plusieurs systèmes qui proposent chacun leur schéma classificatoire, leurs idées phylogénétiques et leur arbre ou diagramme généalogique des plantes. Non seulement ces classifications sont importantes et servent de base aux flores, aux herbiers et à l'enseignement de la botanique, mais elles sont aussi à la base des nouveaux schémas classificatoires. Elles servent, entre autres, à orienter le choix des taxons qui entreront dans les analyses de reconstruction phylogénétique, que celles-ci soient basées sur l'emploi de données moléculaires, morphologiques ou autres. En définitive, toute étude taxonomique se rabat sur les classifications existantes afin de débiter et de clore ses analyses. C'est donc dire que les classifications actuelles ont une influence indéniable sur le déroulement des études taxonomiques et systématiques. Pourtant, hormis quelques études *qualitatives* des systèmes de classification (Bather, 1927; Turrill, 1942; Foucault, 1966; Stafleu, 1969; Bernier, 1975, 1984; Barabé & Brouillet, 1982; Stevens, 1984, 1986, 1990, 1994, 1997; Barabé, 1984, 1993; Le Guyader, 1988; Barabé & Vieth, 1990; Cuerrier *et al.*, 1992, 1996), il n'existe pas d'études *quantitatives* et *statistiques*, ni d'études *qualitatives* exhaustives qui rendraient compte des systèmes modernes (c.-à-d. actuels, récents) de classification et en proposeraient un modèle d'intelligibilité. À l'aube des changements que la systématique moléculaire et, de façon générale, toutes les analyses cladistiques ne manqueront pas d'apporter, une étude des systèmes modernes de classification — sur lesquels, rappelons-le, la systématique s'appuie — est nécessaire. Cette nécessité est également instruite par deux autres faits qui s'ouvrent toutefois sur un même débat, celui de la justesse ou de la légitimité des classifications fondées sur le schéma linnéen à représenter l'évolution des taxons. Premièrement, plusieurs études (Griffiths, 1974a, 1974b, 1976; de Queiroz, 1988, 1992, 1994; Minelli, 1991; Rieppel, 1991; de Queiroz & Gauthier, 1990, 1992) ont montré que le schéma linnéen toujours utilisé ne permet pas de représenter

l'évolution des taxons ou leur phylogénie; elles tentent tant bien que mal d'introduire un schéma théorique plus adéquat que celui de Linné. Deuxièmement, depuis plus de cinquante ans, les travaux de Turrill (1942), Woodger (1952) et Stevens (1984, 1994) ont remis en question la validité, dans le domaine qui nous concerne, de la coupure épistémologique attribuée au darwinisme (pour une vue générale contre l'idée même de "révolution" darwinienne, v. Bowler, 1988). Pour Stevens (1994), la pratique taxonomique remonte aux XVIII^e et XIX^e siècles et la révolution darwinienne (que plusieurs ont accepté; v. Ruse, 1979; Cohen, 1985; Mayr, 1990) est plus apparente que réelle. Selon Stevens, entre autres, la pratique taxonomique n'a pas changé, seul son discours a changé, adaptant aux classifications prédarwiniennes une terminologie tirée du darwinisme et de la théorie de l'évolution. Que les classifications naturelles soient appelées phylogénétiques depuis la fin du XIX^e siècle n'est pas un gage de changements et d'évolution en taxonomie. Sans retourner à la classification d'A.-L. de Jussieu — qui, selon Stevens, sert de point d'ancrage à la pratique taxonomique moderne — notre étude se veut une analyse de la structure classificatoire par rapport à la phylogénie chez les quatre grands classificateurs modernes de plantes à fleurs (Cronquist, Dahlgren, Takhtajan, Thorne). C'est là notre but principal. En plus, nous étendrons le débat ouvert par Turrill et Stevens, et nous poserons le problème de la légitimité du *modernisme* des classifications modernes et de leurs fondements. Mais avant de vérifier cette légitimité, il faut d'abord comprendre les classifications elles-mêmes en les comparant et en examinant le contexte phylogénétique dans lequel elles sont produites. Nous verrons que cet objectif soulève plusieurs questions ou hypothèses qu'il nous faudra poser et auxquelles il faudra répondre. Mais avant d'aborder la problématique de façon plus précise, il est opportun de distinguer les éléments en jeu.

Systèmes de classification. — D'une part, quels sont les systèmes modernes qu'il nous faut étudier? Les systèmes de Cronquist (1968, 1981, 1988), de Dahlgren (1975, 1980; v. également Dahlgren & Clifford, 1982; Dahlgren *et al.* 1985; G. Dahlgren, 1989a, b) de Takhtajan (1966, 1980, 1987) et de Thorne (1968, 1976, 1992) constituent notre choix. Nous les avons choisis parce qu'ils figurent parmi les plus importants (c.-à-d. les plus discutés et les plus cités). Ce sont également les systèmes auxquels les taxonomistes se réfèrent pour baser leurs analyses, notamment celles des systématiciens moléculaires

(Chase *et al.*, 1993; Qiu *et al.*, 1993). Notons que les systèmes de Cronquist et de Takhtajan sont les plus utilisés par les auteurs de livres traitant de systématique des plantes à fleurs. Les autres systèmes récents sont peu cités (v. Meeuse, 1970; Soó, 1975; Goldberg, 1986, 1989) ou relèvent de celui de Cronquist (par exemple, Stebbins, 1974). Par systèmes modernes, nous entendons les systèmes les plus actuels.

Pour comprendre ces systèmes et la pratique qui les fonde, une compréhension des systèmes anciens est primordiale (Stevens, 1984, 1986, 1994). Par systèmes anciens, nous entendons les systèmes publiés surtout aux XIX^e et au début du XX^e siècles. Nous pouvons avancer que les systèmes modernes ont été influencés par ceux des anciens. Certains auteurs de systèmes de classification de la fin du XIX^e et du début du XX^e siècles sont souvent cités comme principale source des idées directrices sous-tendant les systèmes modernes. Nous avons donc choisi d'analyser ces systèmes anciens. Ils consistent en ceux de Bessey (1897, 1907, 1914, 1915), d'Engler (1892, 1897, 1909, 1926) et de Hallier (1903, 1905, 1908, 1912). Le système du taxonomiste russe Gobi (1916) a été analysé parce qu'il est, selon Takhtajan, important pour son propre système. De plus, les systèmes de Bessey et d'Engler auraient donné naissance à deux catégories de systèmes, les systèmes de type besseyen et ceux de type englérien, d'où leur grande importance. Quant au système de Hallier, Takhtajan en fait une telle apologie qu'il se devait d'être analysé. À cette même époque, d'autres systèmes avaient été publiés, dont les plus connus sont sans doute ceux de Warming (1895), de Wettstein (1911) et de Rendle (1904-1925). Mais il existait également des systèmes moins connus (et peu cités par les modernes) qui différaient par les idées émises ou la délimitation des groupes basée sur l'emploi de caractères particuliers (v., entre autres, Baillon, 1866-1895; Van Tieghem, 1897, 1901, 1918; Caruel, 1889; Lotsy, 1911; Hayata, 1921). Entre ces systèmes et ceux des modernes, une multitude de systèmes ou de schémas classificatoires ont été publiés dont il ne sera pas question ici. Tous ces systèmes se rattachent à ceux de Bessey ou d'Engler, quoique certains soient basés sur des principes différents (Hutchinson, 1959; Lam, 1948, 1950). De ces systèmes, certains ne semblent pas avoir eu d'influence sur le développement ultérieur de la taxonomie (Lam, 1948, 1950). Peut-être s'agit-il ici d'un exemple de travaux qui n'étaient pas, comme Canguilhem (1988) le dit si bien, "dans le vrai". Il y aurait une étude d'épistémologie à faire sur

cette curieuse période de la taxonomie. Mais elle n'est pas de notre ressort parce que nous voulons nous attarder sur l'aspect taxonomique actuel, c'est-à-dire, sur la construction d'un schéma classificatoire et sur la relation entre celui-ci et la phylogénie et les idées évolutives des auteurs modernes.

Outils d'analyse. — Une fois le choix des systèmes de classification modernes et anciens établi, il nous fallait des outils d'analyse. Et c'est grâce aux récents développements d'outils statistiques permettant la comparaison d'arbres (Shao & Sokal, 1986; Nemeč & Brinkhurst, 1988; Lapointe & Legendre, 1990) que nous sommes en mesure de poser et de vérifier les hypothèses générales suivantes: est-ce que les classifications modernes se ressemblent statistiquement et dans quelle mesure ressemblent-elles aux anciennes? L'utilisation des tests de Mantel (Mantel, 1967) et de consensus (Lapointe & Legendre, 1990) permet de comparer l'ensemble des sept classifications qui constituent notre matériel d'étude et de vérifier diverses hypothèses. En somme, ces deux tests nous renseignent sur la ressemblance entre les sept classifications étudiées.

Il existe un autre type d'analyses quantitatives des classifications biologiques, sans que celles-ci ne fassent appel toutefois à des tests statistiques. D'une part, Willis & Yule (1922), Mandelbrot (1956), Walters (1961, 1986), Holman (1985, 1992), Dial & Marzluff (1989) et Cronk (1989, 1990) ont utilisé la distribution de la taille des taxons pour comprendre les processus évolutifs ou cognitifs derrière les classifications. D'autre part, Burlando (1990), Green (1991) et Minelli *et al.* (1991) ont misé sur la dimension fractale. Cette dimension est cependant basée sur la taille des taxons, à l'exception de Green (1991) qui a choisi la dimension fractale pour décrire la structure hiérarchique des arbres. Ces courbes — et les constantes que l'on en tire, que celles-ci soient fractales ou non — sont basées sur des fréquences (par exemple, le nombre d'espèces dans les genres) sans que la délimitation des genres ne soit considérée. De plus, l'interprétation de la distribution de la taille des taxons diffère et ne fait pas l'unanimité parmi les chercheurs; d'un côté, on estime qu'il s'agit d'un artefact taxonomique (Walters, 1986; Stevens, 1994), de l'autre, un processus biologique tel que la spéciation serait la cause des courbes hyperboliques obtenues nonobstant les taxons étudiés (Williams, 1964; Berlin, 1992; Cronk, 1989; Minelli *et al.*, 1991); il est à noter que l'on obtient le même type de courbes à partir de classifications d'objets non biologiques (Zipf, 1965; Holman, 1985, 1992;

Konopa & Martindale, 1995). Holman (1992) a montré que le nombre moyen de taxons à l'intérieur de la catégorie immédiatement supérieure oscille toujours entre 4 et 6 pour les rangs intermédiaires; cet auteur associe cette mesure à un aspect de la psychologie cognitive de l'homme. Mentionnons que les classifications que nous avons étudiées suivent cette moyenne quant au nombre de familles par ordre (entre 5 et 6 pour Bessey, Engler, Hallier, Thorne). Cette constante semble correspondre à la limite de gestion possible de l'information par l'homme (ses limites cognitives) (Miller, 1956; Stevens, 1997). Ces analyses, basées sur la distribution de la taille des taxons, nous informent uniquement sur le nombre de genres monotypiques et polytypiques, et ce, peu importe si le contenu des genres diffère.

Stevens (1994, 1997) a questionné la rigueur de ce type de tests. Selon cet auteur, les genres ou taxons d'un même rang ne sont pas comparables. En effet, ce ne sont pas des entités toujours équivalentes parce que le taxonomiste n'utilise pas de critère explicite pour établir le rang taxonomique. Stevens (1997) souligne toutefois que, sans une étude du contexte dans lequel les classifications sont produites, l'interprétation évolutive des courbes basées sur la fréquence de la taille des taxons demeure trop hâtive et risquée. Il est, par exemple, inutile d'interpréter la classification de Bentham et Hooker en des termes évolutifs lorsque l'on sait, en lisant les travaux de Bentham, que ces auteurs ont imposé une limite quant au nombre de familles reconnues (la limite étant de 200 familles) dans leur *Genera plantarum* (Stevens, 1997).

Étant donné que l'interprétation des courbes hyperboliques demeure ambiguë (artefact ou processus biologique?) et parce que l'utilisation de ces analyses a été remise en question (les taxons d'un même rang ne sont pas nécessairement comparables), nous avons opté pour les tests de Mantel et de consensus afin de mieux comprendre les systèmes de classification. Ils permettent de comparer *statistiquement* les classifications et non de vérifier seulement si elles suivent une courbe hyperbolique ou une constante sans que ne soient impliqués la topologie des classifications (ce que compare le test de consensus) ou le contenu des ordres (ce que compare le test de Mantel). À la différence des analyses tenant compte des fréquences, le test de consensus compare l'ensemble de la classification et non les rangs taxonomiques pris séparément. Le test de Mantel considère le contenu des taxons (l'affinité des taxons) et non seulement le nombre de taxons dans une classe. La délimitation des taxons importe quant au test de Mantel (par exemple, que les *Begoniaceae* et les *Cucurbitaceae* fassent partie du même

ordre; la fréquence de la taille des taxons calcule le nombre [2 familles pour cet ordre], sans que l'identité des taxons n'intervienne). Autrement dit, le calcul des fréquences et de la dimension fractale pourrait être similaire pour des classifications très différentes quant à l'affinité des taxons entre eux. Ce qui n'est pas le cas pour le test de Mantel.

Les deux tests procèdent par permutation et évaluent sous forme matricielle, dans le cas du test de Mantel, la similarité *locale* du contenu des ordres ou tout autre rang taxonomique et, dans le cas du test de consensus, la similarité *globale* (c.-à-d. tenant compte des trois propriétés formelles, les rangs, la topologie et la position des taxons) des classifications comparées. Le test de consensus emploie la même information que le test de Mantel traite; ces tests ne sont donc pas indépendants. Le test de consensus ne nous dit pas en quoi les classifications se ressemblent; l'utilisation du test de Mantel permet de nuancer le résultat du test de consensus, car il compare seulement l'une des trois propriétés formelles des classifications linnéennes (position des taxons). Les tests de Mantel et de consensus, toutefois, ne permettent pas de comparer les idées phylogénétiques ou les principes sur lesquels les systèmes de classification se fondent. Seule la classification des auteurs peut être comparée statistiquement par les deux tests utilisés; le schéma linnéen rencontre les trois propriétés essentielles des dendrogrammes (niveau de fusion, topologie et position des taxons) que le test de consensus cherche à comparer, cependant il ne remplit pas les propriétés d'un arbre additif (tel un cladogramme). Pour la raison que nous venons d'énoncer, nous ne pouvons pas appliquer les méthodes de consensus développées récemment (Lapointe & Legendre, 1992). Les méthodes de consensus, dont on tire des arbres de consensus, peuvent être utilisées sur des dendrogrammes (v. Smith & Phipps, 1984). Ces méthodes font ressortir les partitions communes aux dendrogrammes mais elles ne nous renseignent pas sur l'importance des similarités, puisqu'aucune statistique n'est calculée. Également, la plupart de ces méthodes sont moins globales que le test de consensus utilisé dans cette thèse. Malgré l'importance des tests adoptés dans la comparaison des classifications botaniques, une étude qualitative des systèmes demeure importante, car elle permet de relier les résultats des analyses statistiques au domaine biologique. La mise en parallèle des aspects quantitatif et qualitatif contribue à formuler de nouvelles hypothèses et à dévoiler quelques-uns des problèmes qui font que la taxonomie porte à controverse (Hull, 1986).

Classification et phylogénie. — Ainsi, nous avons noté ci-dessus que la classification linnéenne, selon certains auteurs, représente difficilement l'évolution des taxons. Aussi peut-on se demander si des différences sur le plan phylogénétique se répercutent sur le plan classificatoire entre les auteurs étudiés. Y a-t-il adéquation entre la phylogénie et la classification? Cette question est d'autant plus importante qu'elle est au coeur des problèmes et des débats qui entourent la classification. D'une part, certains auteurs (Mayr & Ashlock, 1991) préfèrent garder le *statu quo*; d'autre part, certains tenants du cladisme cherchent à renouveler entièrement le schéma classificatoire (Nelson, 1974; Wiley, 1979). Estabrook (1986) et Haszprunar (1986) adoptent une position intermédiaire, croyant pouvoir ajuster le schéma linnéen au cladisme. Il semble que les tenants des écoles de pensées en taxonomie privilégient une information au détriment des autres. Mais il faudrait savoir si *telle* information peut être illustrée par *telle* classification. Par exemple, est-ce que la classification linnéenne permet l'expression de l'origine des taxons, de la séquence d'ancêtres-descendants? Il était donc opportun de vérifier les classifications modernes quant aux idées évolutives avancées par les auteurs, et d'obtenir ainsi des résultats concrets sur la capacité du schéma linnéen à illustrer l'histoire évolutive des taxons.

Depuis que la biologie moléculaire risque de tout changer dans notre conception du vivant — dans son ontogénie comme dans sa phylogénie —, il devient urgent de se demander si cette discipline changera également notre aperçu classificatoire du vivant. Mais déjà, il importe de connaître au préalable ce qui risque tant de changer, si l'on veut que les changements soient efficaces. Par l'étude des classifications modernes, la question précédente pourra être précisée. Si Stevens et quelques chercheurs avant lui ont raison de questionner l'importance des changements que le darwinisme aurait opéré dans le domaine de la taxonomie, on peut également questionner, ainsi que l'a fait Constance (1964), la valeur et l'importance des données nouvelles quant aux bouleversements possibles des classifications existantes. Rappelons qu'au XIX^e siècle, les tenants de la méthode anatomique (Radlkofer, Hallier, van Tieghem, Vesque, etc.) croyaient changer le visage des classifications végétales. Rappelons encore qu'au XX^e

siècle, les tenants de la sérologie (la "*Königsberger Schule*" et leur organe de propagande, le "*Botanisches Archiv*"; Mez, 1922; Ankermann, 1927) et ceux de l'électrophorèse (isoenzymes) croyaient également que leurs données changeraient complètement les classifications basées sur le morphologique, et pourtant celles-ci ont peu changé. Il y a sans doute plusieurs raisons à cela, mais nous sommes tentés de répondre dans l'immédiat par le fait que la systématique ne repose pas uniquement sur un jeu de données mais qu'elle est avant tout constituée de principes et de concepts: elle est une théorie. Aussi, la systématique moléculaire peut-elle prétendre changer les classifications modernes? La réponse à cette question ne peut être encore clairement dictée par les faits. Il nous semble néanmoins qu'un travail comme le nôtre, qui interroge la structure des classifications des systèmes modernes ainsi que leur cheminement depuis la fin du XIX^e siècle, permet de faire un pas vers la connaissance de la pratique taxonomique et d'en faire ressortir, s'il y a lieu, les problèmes et les difficultés. En cela, nous suivons l'une des idées chères à Bachelard (1972) qui soulignait qu'une discipline ne peut changer si les chercheurs omettent de revoir les concepts qui la fondent.

Hypothèses. — Nous avons décrit de façon générale la problématique de ce travail; il nous reste à en définir plus précisément les questions ou hypothèses qui nous guideront vers la compréhension des systèmes modernes. Outre la question de l'influence des systèmes anciens sur les modernes et celle de l'adéquation entre phylogénie et classification — questions que nous avons soulevées ci-dessus — il nous est permis de formuler les questions suivantes:

D'abord, il existe quatre systèmes modernes, chacun affirmant être différent des autres. Certains auteurs ajoutent toutefois que leurs classifications convergent. Les tests utilisés permettent de comparer les classifications modernes et de vérifier si oui ou non elles se ressemblent. Nous nous demanderons également si ces systèmes se ressemblent quant aux principes utilisés. Ces systèmes sont-ils fondés sur des pratiques semblables? De plus, est-ce que les auteurs partagent les mêmes idées phylogénétiques?

Ensuite, pour les trois systèmes anciens (Bessey, Engler, Hallier), les mêmes questions peuvent se poser: Les classifications anciennes sont-elles semblables (même si les idées phylogénétiques divergent)? Sont-elles basées sur une pratique commune aux trois taxonomistes? Les principes utilisés sont-ils les mêmes? Il existe des hypothèses à vérifier relatives à certaines classifications en particulier. Ainsi, la classification halliérienne est-elle le pendant allemand de celle de Bessey, comme le soutiennent plusieurs auteurs (Core, 1955; Benson, 1957; Stace, 1989; Woodland, 1991)? Ou bien ressemble-t-elle davantage à celle d'Engler, malgré ce qu'en dit Hallier?

Puis, quels sont les rapports de similarité entre les sept classifications? Assistons-nous, depuis la fin du XIX^e siècle, à une multiplication de systèmes tous statistiquement différents ou de systèmes différents en apparence seulement? D'après le schéma de Benson (1957: fig. XVI-6; voir également Barabé & Vieth, 1990: fig. 1) et ceux de Lu (1981) et de Woodland (1991), tous les systèmes modernes sont besseyens. Selon ces auteurs, le système d'Engler n'aurait joué qu'une part négligeable chez les modernes. Nos analyses statistiques permettent de vérifier ces schémas construits de façon qualitative et portant surtout sur les idées émises quant à l'origine des Angiospermes. Par exemple, il sera possible de connaître si le système d'Engler a oui ou non influencé ceux des modernes.

Les résultats des tests de consensus et de Mantel peuvent être utilisés pour former des matrices d'entrée dont le contenu répond aux exigences de certaines analyses de groupement. Ces analyses nous ont permis d'obtenir des dendrogrammes et des ordinations des sept classifications. Ces analyses descriptives nous renseignent sur la coupure historique (temporelle) possible entre les classifications anciennes, d'une part, et celles des modernes, d'autre part. La question peut être posée de la façon suivante: Y a-t-il une coupure épistémologique entre anciens et modernes?

Nous placerons autant que possible les résultats des tests statistiques en regard des concepts et principes discutés par les anciens et les modernes. Par exemple, peut-on interpréter les résultats des tests statistiques par la démarche taxonomique suivie par les sept auteurs, avec ce que cela comprend de principes, de concepts, d'idées et d'opinions développés au cours des publications? C'est à ce titre que nous analyserons les diagrammes

phylogénétiques que tous les auteurs modernes et anciens ont publiés en accompagnement de leurs classifications. Car ces diagrammes indiquent souvent la pensée phylogénétique des auteurs; ils permettent de calibrer autant leur classification que leurs écrits concernant l'évolution des plantes à fleurs.

Aussi, l'étude numérique des classifications couplée à celles des concepts, principes, et diagrammes phylogénétiques permet d'évaluer le lien classification-phylogénie et d'interpréter les résultats statistiques d'après des critères biologiques ou, le cas échéant, d'après des processus cognitifs humains.

Bibliographie

- Ankermann, F. 1927. Die Phylogenie der Monokotyledonen. *Bot. Archiv* 19: 51-60.
- Bachelard, G. 1972. *L'engagement rationaliste*. PUF, Paris.
- Baillon, H. 1866-1895. *Histoire des Plantes*, 13 vol. Hachette, Paris.
- Barabé, D. 1984. Les principes directeurs des systèmes modernes de classification des Angiospermes. *Naturaliste Can.* 111: 21-30.
- Barabé, D. 1993. Les systèmes modernes de classification des angiospermes. Pp. 135-159. In: Poncy, O. (ed.), *Systematique botanique: Problèmes actuels*. Biosystema 10. Paris.
- Barabé, D. & L. Brouillet. 1982. Commentaires sur le système de classification des Angiospermes de Takhtajan. *Acta Biotheoretica* 31: 127-141.
- Barabé, D. and J. Vieth. 1990. Les principes de systématique chez Engler. *Taxon* 39: 394-408.
- Bather, F. A. 1927. Biological classification: Past and future. *Quart. J. Geol. Soc. London* 83: lxii-civ.
- Benson, L. 1957. *Plant Classification*. Heath, Lexington.
- Berlin, 1992. *Ethnobiological Classification. Principles of categorization of plants and animals in traditional societies*. Princeton University Press, Princeton.
- Bernier, R. 1975. *Aux sources de la biologie. I. Les vingt premiers siècles, la classification*. Les Presses de l'Université du Québec & Masson, Montréal & Paris.

- Bernier, R. 1984. Système et méthode en taxonomie: Adanson, A.-L. de Jussieu et A.-P. de Candolle. *Naturaliste Can.* 111: 3-12.
- Bessey, C. E. 1897. Phylogeny and taxonomy of the angiosperms. *Bot. Gaz.* 24: 145-178. [Presidential Address, Botanical Society of America.]
- Bessey, C. E. 1907b. Synopsis of plant phyla. *Univ. Nebraska Stud.* 7: 275-373.
- Bessey, C. E. 1914. Revisions of some plant phyla. *Univ. Nebraska Stud.* 14: 37-109.
- Bessey, C. E. 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2: 109-164.
- Bowler, P. J. 1988. *The Non-Darwinian Revolution: Reinterpreting a historical myth.* The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Burlando, B. 1990. The fractal dimension of taxonomic systems. *J. Theor. Biol.* 146: 99-114.
- Canguilhem, G. 1988. *Idéologie et rationalité dans l'histoire des sciences de la vie.* Vrin, Paris.
- Caruel, T. 1889. Conspectus familiarum phanerogamarum. *Nuovo Giorn. Bot. It.* 21: 132-137.
- 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., Hedrén, 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, G. H., Jr., Graham, S. W., Barrett, S. C. H., 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.

- Cohen, I. B. 1985. *Revolution in Science*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Constance, L. 1964. Systematic botany - an unending synthesis. *Taxon* 13: 257-273.
- Core, E. E. 1955. *Plant Taxonomy*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.
- Cronk, Q. C. B. 1989. Measurement of biological and historical influences on plant classification. *Taxon* 3: 357-370.
- Cronk, Q. C. B. 1990. The name of the pea: a quantitative history of legume classification. *New Phytol.* 116: 163-175.
- Cronquist, A. 1968. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. Houghton Mifflin, Boston.
- 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*. New York Botanical Garden, New York.
- Cuerrier, A., Barabé, D. & L. Brouillet. 1992. Bessey and Engler: a numerical analysis of their classification of the flowering plants. *Taxon* 41: 667-684.
- Cuerrier, A., Kiger, R. W. & P. F. Stevens. 1996. Charles Bessey, evolution, classification, and the New Botany. *Huntia* 9: 179-213.
- Dahlgren, G. 1989a. The last dahlgrenogram. System of classification of the dicotyledons. Pp. 249-260 In: Tan, K. (ed.), *Plant Taxonomy, Phytogeography and Related Subjects*. Edinburgh University Press, Edinburgh.

- Dahlgren, G. 1989b. An updated angiosperm classification. *Bot. J. Linn. Soc.* 100: 197-203.
- Dahlgren R. M. T. 1975. A system of classification of the Angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. *Bot. Not.* 128: 119-147.
- Dahlgren R. M. T. 1980. A revised system of classification of the Angiosperms. *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 91-124.
- Dahlgren R. M. T. & H. T. Clifford. 1982. *The Monocotyledons: a Comparative study*. Academic Press, London.
- Dahlgren, R., Clifford, H. T. & P. F. Yeo. 1985. *The Families of the Monocotyledons: Structure, Evolution, and Taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin.
- de Queiroz, K. 1988. Systematics and the darwinian revolution. *Philos. Sci.* 55: 238-259.
- de Queiroz, K. 1992. Phylogenetic definitions and taxonomic philosophy. *Biol. Phil.* 7: 295-313.
- de Queiroz, K. 1994. Replacement of an essentialistic perspective on taxonomic definitions as exemplified by the definition of "Mammalia". *Syst. Biol.* 43: 497-510.
- de Queiroz, K. & J. Gauthier. 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: phylogenetic definitions of taxon names. *Syst. Zool.* 39: 307-322.
- de Queiroz, K. & J. Gauthier. 1992. Phylogenetic taxonomy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 449-480.
- Dhôtel, A. 1974. *Le vrai mystère des champignons*. Payot, Lausanne.

- Dial, K. P. & J. M. Marzluff. 1989. Nonrandom diversification within taxonomic assemblages. *Syst. Zool.* 38: 26-37.
- Engler, A. 1892. Die systematische Anordnung der monokotyledoneen Angiospermen. *Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin* 1892: 1-55.
- Engler, A. 1897. Principien der systematischen Anordnung, insbesondere der Angiospermen: Nachträge zu Teil II-IV. Pp. 5-14. In: Engler, A. & K. Prantl (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien. Angiospermae*. W. Engelmann, Leipzig.
- Engler, A. 1909. *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Ed. 6. Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Engler, A. 1926. *Die natürlichen Pflanzenfamilien. Angiospermae*. Band 14a. W. Engelmann, Leipzig.
- Estabrook, G. F. 1986. Evolutionary classification using convex phenetics. *Syst. Zool.* 35: 560-570.
- Foucault, M. 1966. *Les mots et les choses, une archéologie des sciences humaines*. Gallimard, Paris.
- Gobi, C. 1916. *A Review of the System of Plants*. Petrograd.
- Goldberg, A. 1986. Classification, evolution, and phylogeny of the families of Dicotyledons. *Smithsonian Contr. Bot.* 58: 1-314.
- Goldberg, A. 1989. Classification, evolution, and phylogeny of the families of Monocotyledons. *Smithsonian Contr. Bot.* 71: 1-74.
- Green, D. M. 1991. Chaos, fractals and nonlinear dynamics in evolution and phylogeny. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 333-337.

- Griffiths, G. C. D. 1974a. On the foundations of biological systematics. *Acta Biotheoretica* 23: 85-131.
- Griffiths, G. C. D. 1974b. Some fundamental problems in biological classification. *Syst. Zool.* 22: 338-343.
- Griffiths, G. C. D. 1976. The future of Linnaean nomenclature. *Syst. Zool.* 25: 168-173.
- Hallier, H. 1903. Vorläufiger Entwurf des natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen. *Bull. Herb. Boissier II* 3: 306-317.
- Hallier, H. 1905. Provisional scheme of the natural (phylogenetic) system of flowering plants. *New Phytol.* 4: 151-162.
- Hallier, H. 1908. Über *Juliania*, eine Terebinthaceen-Gattung mit *Cupula*, und die wahren Stammeltern der Kätzchenblüthler. *Neue Beiträge zur Stammesgeschichte nebst einer Übersicht über das natürliche System der Dicotyledonen*. C. Heinrich, Dresden.
- Hallier, H. 1912. L'origine et le système phylétique des angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. *Arch. Néerl. Sci. Exact. Nat., ser. 3B*, 1: 146-234.
- Haszprunar, G. 1986. Die klado-evolutionäre Klassifikation — Versuch einer Synthese. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 24: 89-109.
- Hayata, B. 1921. The natural classification of plants according to the dynamic system. *Icon. Pl. Formosan.* 10: 97-234.
- Holman, E. W. 1985. Evolutionary and psychological effects in pre-evolutionary classifications. *J. Classific.* 2: 29-39.
- Holman, E. W. 1992. Statistical properties of large published classifications. *J. Classific.* 9: 187-210.

- Hull, D. L. 1986. Les fondements épistémologiques de la classification biologique. Pp. 161-203. In: Tassy, P. (coord.), *L'ordre et la diversité du vivant: Quel statut scientifique pour les classifications biologiques*. Fondation Diderot & Fayard, Paris.
- Hutchinson, J. 1959. *The Families of Flowering Plants*, ed. 2. Clarendon Press, Oxford.
- Konopa, A. K. & C. Martindale. 1995. Non-coding DNA, Zipf's law, and language. *Science* 268:789.
- Lam, H. J. 1948. A new system of the *Cormophyta*. *Blumea* 6: 282-289.
- Lam, H. J. 1950. Stachyspory and phyllospory as factors in the natural system of the *Cormophyta*. *Svensk Bot. Tidskr.* 44: 517-534.
- Lapointe, F.-J. & P. Legendre. 1990. A statistical framework to test the consensus of two nested classifications. *Syst. Zool.* 39: 1-13.
- Lapointe, F.-J. & P. Legendre. 1992. Statistical significance of the matrix correlation coefficient for comparing independent phylogenetic trees. *Syst. Biol.* 41: 378-384.
- Le Guyader, H. 1988. *Théories et Histoire en Biologie*. Institut Interdisciplinaire d'Études Épistémologiques et Vrin, Lyon et Paris.
- Lotsy, J. P. 1911. *Vorträge über botanische Stammesgeschichte*. Gustav Fischer, Jena.
- Lu, A.-M. 1981. A preliminary review of the modern classification systems of the flowering plants. *Acta Phytotax.* 8: 279-290.
- Mandelbrot, B. 1956. La distribution de Willis-Yule, relative au nombre d'espèces dans les genres biologiques. *CRAS (Paris)* 242: 2223-2226.

- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* 27: 209-220.
- Mayr, E. 1990. The myth of the non-darwinian revolution. *Biol. Philos.* 5: 85-92.
- Mayr, E. & P. Ashlock. 1991. *Principles of Systematic Zoology*. 2nd ed. McGraw Hill, New York.
- Meeuse, A. D. J. 1970. The descent of the flowering plants in the light of new evidence from phytochemistry and from other sources. *Acta Bot. Neerl.* 19: 61-72, 133-140.
- Mez, C. 1922. Anleitung zu sero-diagnostischen Untersuchungen für Botaniker. *Bot. Archiv* 1: 177-200.
- Miller, G. A. 1956. The magical number seven, plus or minus two: some limits on our capacity for processing information. *Psychol. Rev.* 63: 81-97.
- Minelli, A. 1991. Names for the system and names for the classification. Pp. 183-189 In: Hawksworth, D. L. (ed.), *Improving the Stability of Names: Needs and Options*. Koeltz Scientific Books (Regnum Vegetabile no. 123), Königstein.
- Minelli, A., Fusco, G. & S. Sartori. 1991. Self-similarity in biological classifications. *BioSystems* 26: 89-97.
- Nelson, G. J. 1974. Classification as an expression of phylogenetic relationships. *Syst. Zool.* 22: 344-359.
- Nemec, A. F. L. & R. O. Brinkhurst. 1988. The Fowlkes-Mallows statistic and the comparison of two independently determined dendrograms. *Canad. J. Aquatic Sci.* 45: 971-975.

- 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.
- Rendle, A. B. 1904-1925. *The Classification of Flowering Plants*. 2 vols. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rieppel, O. 1991. Things, taxa and relationships. *Cladistics* 7: 93-100.
- Ruse, M. 1979. *The Darwinian Revolution. Science Red in Tooth and Claw*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Smith, P. G. & J. B. Phipps. 1984. Consensus trees in phenetic analyses. *Taxon* 33: 586-594.
- Soó, C. R. de. 1975. A review of the new classification systems of flowering plants. (*Angiospermatophyta, Magnoliophytina*). *Taxon* 24: 585-592.
- Stace, C. A. 1989. *Plant Taxonomy and Biosystematics*. Edward Arnold, London.
- Stafleu, F. A. 1969. A historical review of systematic biology. [In: *Systematic Biology*, Proceedings of an international conference] *Nat. Acad. of Sci.*, Publ. 1692: 16-44.
- Stebbins, G. L. 1974. *Flowering Plants: Evolution Above the Species Level*. Harvard University Press, Cambridge.
- Stevens, P. F. 1984. Metaphors and typology in the development of botanical systematics 1690-1960, or the art of putting new wine in old bottles. *Taxon* 33: 169-211.
- Stevens, P. F. 1986. Evolutionary classification in botany, 1960-1985. *J. Arnold Arbor.* 67: 313-339.

- Stevens, P. F. 1990. Nomenclatural stability, taxonomic instinct, and flora writing — A recipe for disaster. Pp. 387-410. In: Baas, P., Kalkman, K. and R. Geesink, (eds.), *The Plant Diversity of Malesia*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Stevens, P. F. 1994. *The Development of Biological Systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System*. Columbia University Press, New York.
- Stevens, P. F. 1997. How to interpret botanical classifications — suggestions from history. *BioScience* 47: 243-250.
- Takhtajan, A. 1966. *Sistema i Filogenija Cvetkovyck Rastenij (Systema et Phylogenia Magnoliophytorum)*. Nauka, Moska-Leningrad.
- Takhtajan, A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46: 225-359.
- Takhtajan, A. 1987. *Systema Magnoliophytorum*. Nauka, Leninopoli.
- Thorne, R. F. 1968. Synopsis of a putatively phylogenetic classification of the flowering plants. *Aliso* 6: 57-66.
- Thorne, R. F. 1976. A phylogenetic classification of the Angiospermae. *Evol. Biol.* 9: 35-106.
- Thorne, R. F. 1992. Classification and geography of the flowering plants. *Bot. Rev.* 58: 225-348.
- Turrill, W. B. 1942. Taxonomy and phylogeny (I-III). *Bot. Rev.* 8: 247-270, 473-532, 655-707.
- Van Tieghem, P. 1897. Classification nouvelle des Phanérogames, fondée sur l'ovule et la graine. *CRAS* 124: 919-926.

- Van Tieghem, P. 1901. L'oeuf des plantes considéré comme base de leur classification. *Ann. Sc. Nat.*, 8e série (Bot.) 13: 213-390.
- Van Tieghem, P. 1918. *Éléments de botanique*. 5e éd., rev. et cor. par J. Costantin. 2 tomes. Masson, Paris.
- Walters, S. M. 1961. The shaping of angiosperm taxonomy. *New Phytol.* 60: 74-84.
- Walters, S. M. 1986. The name of the rose : a review of ideas on the european bias in angiosperm classification. *New Phytol.* 104: 527-546.
- Warming, E. 1895. *A Handbook of Systematic Botany*, transl. M. C. Potter. George Allen & Unwin, London.
- Wettstein, R. 1911. *Handbuch der systematischen Botanik*. Gebrüder Bornträger, Berlin.
- Wiley, E. O. 1979. An annotated linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. *Syst. Zool.* 28: 308-337.
- Williams, C. B. 1964. *Patterns in the Balance of Nature*. Academic Press, London.
- Willis, J. C. & G. U. Yule. 1922. Some statistics of evolution and geographical distribution in plants and animals, and their significance. *Nature* 109: 177-179.
- Woodger, J. H. 1952. *Biology and Language: An Introduction to the Methodology of the Biological Sciences Including Medicine*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Woodland, D. W. 1991. *Contemporary Plant Systematics*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N.J.
- Zipf, G. K. 1965. *The Psycho-biology of Language: An Introduction to Dynamic Philology*. The M.I.T. Press, Cambridge.

**BESSEY AND ENGLER: A NUMERICAL ANALYSIS OF THEIR
CLASSIFICATION OF THE FLOWERING PLANTS¹**

Alain Cuerrier, Denis Barabé & Luc Brouillet²

¹This paper is an extended version of a talk given by the senior author at the Annual Meeting of the Classification Society of North America in June 1991.

²Institut de recherche en biologie végétale, Université de Montréal et Jardin botanique de la Ville de Montréal, 4101 est, rue Sherbrooke, Montréal (Québec) Canada H1X 2B2

Summary

The classifications of Bessey and Engler were compared using the Mantel and Lapointe-Legendre consensus tests. Even if real differences were noted in some of the *dicta* or principles underlying their systems, content of groups at the ordinal level was not statistically different. The main difference lies more in the hierarchical, topological structure of their classifications. Bessey's classification is less polytomous in the higher categories than Engler's. We hypothesize that Bessey was more concerned with the higher level, using a divisive approach to construct his classification, and Engler with the lower level, using an agglomerative or mixed approach. Our results show that Bessey's classification does not fully represent "an expression of a theory of evolution". Engler and Bessey appear to have used sequences of taxa to reflect their morphological progressions. The results of the numerical and historical analyses were in agreement. The former helped to refine the results of the latter.

Il faut commencer une étude par quelques propositions évidentes qui fixent les idées. Cela fait, en général, un travail ennuyeux; mais nous avons une grande chance: c'est que les évidences, dont il s'agit ici, ont été négligées.

Jean Paulhan (1948)

Introduction

Aside from Cronk (1989, 1990), who analysed plant classifications using the frequency distribution of taxon size, authors have studied the history of classifications mainly by means of qualitative analyses (Bather, 1927; Turrill, 1942; Stafleu, 1969; Suppe, 1974; Dean, 1979; Lu, 1981; Barabé & Brouillet, 1982; Barabé, 1984; Bernier, 1984; Stevens, 1984a, b, 1986; Joly, 1986; Le Guyader, 1988; Barabé & Vieth, 1990).

Beginning with the development of cophenetic correlations (Sokal & Rohlf, 1962), methods for comparison of dendrograms have recently been the object of strong interest (Phipps, 1971; Williams & Clifford, 1971; Adams, 1972; Farris, 1973; Rohlf, 1974, 1982; Dobson, 1975; Hubert & Baker, 1977; Robinson & Foulds, 1981; Podani & Dickinson, 1984; Smith & Phipps, 1984; Penny & Hendy, 1985; Constantinescu & Sankoff, 1986). Although such approaches appear to allow the quantitative analysis of plant classifications, only lately have they incorporated statistical tests (Shao & Sokal, 1986; Nemeč & Brinkhurst, 1988; Lapointe & Legendre, 1990).

Two systems of plant classification published at the beginning of the twentieth century were to have a major influence on subsequent developments in the field. These are the systems of the American Bessey (1845-1915) (Pool, 1915) and of the German Engler (1844-1930) (Stafleu, 1981), viewed as two opposing schools of thought in plant taxonomy (Lawrence, 1951; Core, 1955; Benson, 1957; Barabé, 1984; Barabé & Vieth, 1990). Even though Bessey was influenced by De Candolle and by Bentham and Hooker, and Engler by Endlicher and by Eichler, their systems nevertheless represent the starting point for most of the later plant classifications (e.g., Benson,

1957: Fig. XVI-6; Barabé & Vieth, 1990: Fig. 1), whence the two separate lineages of classification systems qualified as Besseyan or Englerian. Recently, Barabé & Vieth (1990) studied Engler's principles in more detail and found his system to be more phylogenetic than was generally thought. (Hereafter, the term "phylogenetic" will be used in the sense of a system or classification that attempts to represent a genealogy; this meaning should not be confused with the cladistic definition of phylogenetic.) Thus, Engler's (1897, 1909, 1926) system needs to be evaluated and compared with the rival system laid out by Bessey (1893a, b, 1896, 1897, 1907, 1909, 1914, 1915).

In this paper, we apply the Lapointe-Legendre consensus test (Lapointe & Legendre, 1990) and the Mantel test (Mantel, 1967) to a comparison of the classifications of Bessey and Engler. To our knowledge, no one has tried to compare the hierarchical structure of past classifications constructed without the use of phenetic or cladistic methods. Classifications can be transformed into trees, and these into ultrametric matrices that can be evaluated statistically. The pertinence of such tests in assessing historical classifications will be discussed. In the light of these tests, differences and similarities between the classifications of Bessey and Engler will be discussed qualitatively. It will be seen that in comparing systems with both statistical and qualitative tools, the intelligibility of past classifications and the nature of their structure and complexity can be more readily understood.

Materials and Methods

Bessey (1915) and Engler (1909) provided the basic data from which trees representing their classificatory structure were derived. Dendrograms were constructed manually: families represent the OTUs (terminal edges or "leaves"), and fusions, the upper taxa. Levels of fusion correspond to taxonomic ranks (3 and 4 ranks for Monocotyledons and Dicotyledons, respectively, for both authors). Fig. 1-4 present the resulting dendrograms. The trees for Monocotyledons are shown fully (Fig. 1, 2), while those for Dicotyledons are restricted to the order level due to the great number of families involved (Fig. 3, 4). Taxonomic ranks were not weighted, even though ranks do not always correspond between the two systems. Analyses were run independently for Monocotyledons and Dicotyledons since

delimitation of the two groups is similar for both authors. Furthermore, treating Dicotyledons and Monocotyledons in a single analysis would increase similarity due to the impact of similar partitions in both systems at the highest level (Lapointe & Legendre, 1990).

The numerical methods used for matrix comparisons require that matrix dimensions be identical. Thus, the number of families should be the same in both matrices compared. This is not the case here since some families are recognized by one author, but not by the other. The *Alangiaceae* and *Octoknemataceae* of Engler are not treated by Bessey, while the latter's *Cornaceae* are split by the former. Engler's *Compositae* are divided by Bessey into 14 families. Finally, Bessey subdivides Engler's *Nymphaeaceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae* and *Saxifragaceae*. The splintered families were removed to conform to the analytical constraint stated above, even though they constitute minor differences in classification. Since our analyses were restricted to the family level and above, taxa treated by one author at a lower rank could be dropped without affecting family affinities and the general structure of the classifications.

The Lapointe-Legendre consensus test takes into account not only topology (sequence of bifurcations) and position of OTUs on the terminal edges, but also fusion levels (branch lengths). Dendrograms are thus compared in their three formal properties (Lapointe & Legendre, 1990: Fig. 1 expresses differences among four dendrograms for these three aspects). The null hypothesis tested is that the two dendrograms compared are no more similar than dendrograms randomly generated. A double permutation procedure that generates random dendrograms from ultrametric matrices is used to evaluate the hypothesis. The first permutation is done on the topology and fusion levels, the second one on the position of OTUs. The consensus index used by Lapointe & Legendre (1990) in comparing dendrograms is derived from a normalized form of the intermediate consensus index of Faith & Belbin (1986). The matrices used come from the transformation of the dendrograms into their corresponding ultrametric matrices.

Consensus tests give a global estimate of similarity between the classifications compared. It cannot provide the specific details by which they

differ; the Mantel test is able to evaluate the content of groups at any one level. After comparison of the dendrograms by the Lapointe-Legendre test, a series of Mantel tests were performed at the various fusion levels that were comparable in the two systems. They verify the correlation between matrices constructed as follows: a pair of families was rated 1 whenever both occurred in the same order and 0 if not. At higher levels, families were also used as OTUs. More detailed descriptions of the Mantel test are found in Mantel (1967), Douglas & Endler (1982) and Cuerrier *et al.* (1990). The null hypothesis for Mantel tests is lack of correlation between the Bessey and Engler matrices being compared.

Results and discussion

Tables 1 and 2 summarize the results obtained with the Lapointe-Legendre and Mantel tests, respectively. Since comparisons of the Monocotyledons and Dicotyledons gave similar results, the word dendrogram will be used in the discussion without specifying the group involved.

Consensus tests. — The consensus tests lead to the acceptance of the null hypotheses (Table 1; $p \geq 1$), and thus the dendrograms of Bessey and Engler are considered different. These differences are expected since, at the upper fusion levels, Bessey's dendrograms (Fig. 1, 3) are less polytomous than Engler's (Fig. 2, 4). Because of this, we decided to remove some information in both dendrograms of the Dicotyledons for subsequent analyses. The test was not performed on the dendrograms of the Monocotyledons because the removal of information transformed the consensus test into a Mantel test. The consensus test was repeated without the ranks that did not strictly correspond in both classifications: Bessey's super-order missing in Engler's classification, and Engler's sub-order in Bessey's classification. The null hypothesis was accepted again and, therefore, the dendrograms of Dicotyledons of the two authors still show differences, even though removal of information reduced the dissimilarity between the dendrograms compared (Table 1). This indicates that the differences between the two classifications do not result from the ranks that are unique to each author. The Lapointe-Legendre test, however, cannot distinguish the effects of

topology from those stemming from group membership, and therefore, does not allow one to clearly identify the nature of the differences. Thus, the interpretation of these results must remain tentative until the influence of the topology has been removed. The Mantel test can be viewed as a comparison of dendrograms devoid of topologies (e.g., star trees in graph theory terminology). Thus, to determine whether the differences observed result from distinct topologies (including fusion levels) or from the content of the groups, Mantel tests were performed.

Mantel tests. — To a large extent, Bessey and Engler agreed on the grouping of plant families at the ordinal level (Table 2, $p \leq 0.0167$). The table also shows that the classifications of Bessey and Engler are dissimilar in group membership of families at all the taxonomic ranks above order (Table 2, $p \geq 0.0167$). These differences reflect the distinct branching patterns of the two dendrograms. Thus, consensus and Mantel tests both indicate that differences in topology largely explain dissimilarities between the classifications. The size and content of the groups are directly related to the number of groups recognized by an author at any hierarchical level, and thus, to the taxonomic philosophy of the author. As stated above, the differences are particularly manifest at the higher levels of the classifications.

Bessey's system. — Stemming from the statistical analyses and the representation of the classification of Bessey offered by the reconstructed dendrograms, we hypothesize that he developed his superior categories with a dichotomic and divisive approach (Fig. 1, 3).

His use of a few characters to separate his lineages and to produce the series appears to result in polyphyletic taxa (Moss, 1915; D. R. Walters & Keil, 1988). In a manner similar to earlier taxonomists, Bessey attempts to find a predetermined set of universal criteria for classification. For instance, according to Moss (1915), the separation of *Amarylidaceae* from *Liliaceae* reflects the artificialness of Bessey's main divisions based solely on the ovary position in this example. Also, starting from *Ranales*, three parallel series are derived, each of which has flowers ranging from apocarpous to syncarpous. In addition these series summarize trends in ovary position,

flower symmetry, and reduction of floral parts (Bessey, 1915; Rodriguez, 1950; Benson, 1957). Stevens (1984b), examining Bessey's phylogenetic "cactus", also noticed the existence of series. Within both Monocotyledons and Dicotyledons, Lam (1936) viewed these series as homologous variations, implying a relationship to the homologous series of Vavilov (e.g., 1936).

Bessey stressed the importance of constructing a phylogenetic classification. In his 1909 paper, he wrote that "it needs no argument to sustain the thesis that a natural classification must be an expression of a theory of evolution" (p. 92). Bessey was confronted, however, to the conflict between a classification that would reflect phylogeny, and one that would be pragmatic and heuristic, as Darwin had been earlier (Beatty, 1982). Furthermore, to Bessey (1908), species are merely mental concepts: they have no existence in nature, since the latter produces individuals; and thus he does not believe in the reality of higher categories. Therefore, he recognized that the structure of classifications *per se* is irrelevant, but that the relationships between organisms expressed by classifications are real, resulting from the process of evolution. Indeed, explanations and concepts used by him were phylogenetic, while his classification was partly artificial. Recognizing this paradox, Stevens (1984b: 183) wrote that "ideas about evolution affected only the way in which classifications were explained, rather than the way in which they were constructed". This ambiguity of Bessey's system may reflect the aim for stability that was one of the most important purposes of classifications at the end of the 19th century (Stevens, 1984b). Bessey was striving for a classification that would reach an equilibrium between the heuristic, mnemonic, retrieval and pedagogical purposes, and the phylogenetic one (Bessey, 1908, 1909). For Bessey, groups should neither be too large, nor too complex for the human mind to handle (Bessey, 1908). We can detect this approach in the division by Bessey of Engler's *Compositae* into 14 families (Bessey, 1914, 1915). Several of Engler's genera (e.g., *Malus* and related genera, *Prunus*, *Mimosa* and related genera, *Hydrangea*, and *Ribes*) were elevated to family rank. But unlike in Engler, the ranks sub-order or sub-family were not used, orders were less numerous (8 in Monocotyledons and 24 in Dicotyledons, as compared to 11 and 38 in Engler), and taxa were less often monotypic (1 order in Bessey's

Dicotyledons and 15 in Engler's), simplifying his classification. Indeed, the dendrograms constructed from it (Fig. 1, 3) are clearer, giving the reader an apparently easier apprehension of angiosperm relationships.

In striving to achieve a classification (Fig. 1, 3) that would be both heuristic and phylogenetic, Bessey did not reproduce the relationships expressed in his phylogenetic "cactus" at least once, in the case of the orders constituting his *Alternifoliae-Strobiloideae*. It appears as if, in constructing his classification, he used trends in a few key characters to determine overall similarity between taxa and define his groups (a divisive approach), and common descent to ascertain phylogenetic relationships in his "cactus", even though this is not specified in Bessey (1915). Thus, it is unclear whether the system of Bessey should be considered artificial, even though he claimed that it is phylogenetic. To construct their classifications, many taxonomists appear to use overall similarity in the same manner as pre-Darwinian taxonomists did, but with the belief that it is phylogenetic in content (Cain & Harrison, 1958). This difficulty in representing phylogenies through a classification is underlined by Rieppel (1991: 97) who states that "inclusive relations of groups within groups only partially and indirectly reveal genealogical history, which is why ancestry is underdetermined by observation of similarity".

Which parts of Bessey's system, then, come from the nominalist, and which from the evolutionist? For practical reasons, Bessey appears to impose a hierarchy on his series, which represents evolutionary trends. Also, he may have believed that sequences of taxa should be viewed as a continuum, and that the limits between groups do not necessarily imply gaps (Stevens, pers. comm.). Thus, it may be difficult to understand how Bessey envisioned creating phylogenies if he did not believe in the reality of groups (Bernier, pers. comm.).

Engler's system. — Examination of the dendrograms (Fig. 2, 4) reveals that in Engler's classification lower categories are more numerous than higher ones, which leads us to believe that he attached more importance than Bessey to the definition of groups at that level and to their relationships. Thus, it may be hypothesized that Engler either used an agglomerative method to construct his classification at both the lower and higher levels, or

a mixed model in which to define the higher categories a divisive method was also used.

In his first principle, Engler (1909) states that the purpose of a scientific classification is to arrange in a hierarchy the different plant forms by using their natural relationships. In their study of Engler's principles, Barabé & Vieth (1990) showed that this principle is essentially phylogenetic. The question, however, is whether or not Engler followed his own first principle in establishing his classification.

In fact, Engler may have been more concerned about morphological gradation or progression ("*morphologische Stufenfolge*") than with phylogeny reconstruction *per se*. Therefore, he primarily used taxa as examples of his morphological progressions. He doubts that the construction of a classification system based solely on genetic development (phylogeny) was possible (Barabé & Vieth, 1990).

Intermediate forms were crucial in the organization of Engler's system because they provide the links between taxa (Stevens, 1984b; Barabé & Vieth, 1990). Where intermediate forms were missing, polyphyletic taxa resulted and series could not be linked together, preventing Engler from recognizing the monophyly of Angiosperms. Indeed, Engler (1897: 350) wrote that "it is absolutely certain that parallel development has very often taken place, and the view that in the development of the siphonogams from the asiphonogams a great number of parallel series came into existence from the beginning seems tenable". Some series were used repeatedly in establishing sequences of taxa. These sequences represented lineages in which the characters studied were understood to have parallel origins (convergence or parallelism) (Engler, 1897, 1909; Barabé & Vieth, 1990).

Although his classification is hierarchical, relationships between orders are poorly organized hierarchically, except for the dichotomy between his major dicotyledonous taxa, which reflects his belief in a pleiophyletic origin of Angiosperms. As mentioned earlier, to Engler, a classification directly reflects phylogeny; in this, he may have been influenced by Haeckel, who derived plant phylogeny from classification (Barabé, 1986). Also as Haeckel, he was influenced by the idea of *scala naturae*. In 1897, Engler mainly discussed series as linear sequences, according to morphological

progressions; this is most obvious at the ordinal level. Because of his concern for progression, he adopted a linear arrangement of his orders: morphological progressions constrained his classification. In the introduction to the supplement of *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, Engler (1897: 338) clearly states that "The sequence of series and families is treated with special reference to the progressive steps which are manifested in floral structure, fruit and seed development, and differentiation of tissue". Adjusting the sequences of taxa to already resolved character progressions seems to be the rule in the construction of his classification. As his predecessor Eichler (Stafleu, 1965), Engler ordered the taxa in his classification to illustrate morphological progression.

On what criteria did Engler define his higher taxa and determine the relative position of taxa in his classification? As pointed out by Stafleu (1965), Eichler conceived his *Choripetalae* as a tendency rather than a taxon. In several respects, Engler was influenced by Eichler and may have applied a similar concept to many of his taxa. For instance, Engler (1897: 348) did not regard the *Sympetalae* (*Metachlamydeae*) as a continuation of the *Archichlamydeae*: "the subclass *Sympetalae* may be looked upon as a stage for morphologically further advanced series". He thus refers to *Sympetalae* as a step in a morphological progression, relying upon general tendencies. He also wrote (Engler, 1897: 349) that "The *Contortae* are by no means to be distinguished from the next comprehensive series, *Tubiflorae*. It is simply a question of differing tendencies of development". This problem was again dealt with by Wernham (1911, 1912) who stated that the *Sympetalae* necessarily descended from polypetalous Dicotyledons. He disentangled Engler's *Sympetalae* into 7 distinct lines, each descending from a group of *Archichlamydeae*. Therefore, Wernham was viewing Engler's *Sympetalae* as polyphyletic, whereas Engler only used this group as a step within his morphological series.

The use of tendencies also led Engler to recognize two parallel, primitive series in his system, one by reduction and the other by complexity. Thus, Engler never rejected the ranalean flower as primitive; rather, he considered the amentiferous condition as more ancient, although somewhat derived by reduction from a proto-angiospermous ancestor. He thought that spiral and cyclical arrangements of flower elements might both be very old,

and that both could be the basis of evolutionary progressions. He believed that achlamydeous, anemophilous flowers could not have originated from entomophilous, chlamydeous flower (Engler, 1909: principle 23; Meeuse, 1972a). Even when he started thinking that the amentiferous condition was derived rather than primitive (Engler, 1926), he refrained from changing his classification (Cronquist, 1988; Barabé & Vieth, 1990); although hermaphroditic flowers might precede unisexual ones in evolution, amentiferous families were old families arising from a hermaphroditic, polycarpellate, and polyandrous proto-angiospermous ancestor. In Meeuse's (1975: 158) view, "even the priority of place assigned to a taxon in a 'system' of classification does not unequivocally imply that the author who proposed that 'system' was convinced of the phylogenetic primarity [sic] of the living, amentiferous (monochlamydeous) forms. The Englerian system is a case in point". Much of the confusion about Engler's viewpoint on angiosperm ancestry appears to come from both his followers and his critics. They may have misinterpreted Engler's concept of the primitive flower, and the way he saw its relation to angiosperm ancestry and classification. These questions have yet to be addressed.

The important role played by his morphological progressions in building series is shown in the sequential arrangement of the genera of *Anacardiaceae*. To show the relationship between them, Engler in 1881 drew a diagram of a tree seen from above (see Lam, 1936). The branches linking the taxa creep across concentric circles meant to represent morphological progression of floral characters. For Lam (1936: 159) "it must be stated that this representative is the precursor of what afterwards has been named 'homologous series' by Vavilov and 'homologous variations' by Diels (1932)". Without asserting that Engler's series are the precursor of Vavilov's (1936) homologous series, their importance in the system of Engler must be recognized. Turrill (1942: 268) noted that Engler's "groups are built up in a step-like manner to form, as far as possible, a generally progressional morphological series". Barabé & Vieth (1990) mention that Engler seems to transpose his morphological series into a phylogenetic scheme. Thus, Engler first established his morphological progressions, in which relationships were believed to be of continuous nature, then his classification, and therefrom his phylogenetic scheme.

Comparative analysis. — Table 3 summarizes the salient features of the classification systems of Bessey and Engler. Some of them are discussed further in the following analysis.

Engler's system has been criticized and rejected by modern authors on the grounds of the pleiophyletic origin of Angiosperms and the primitiveness of the amentiferous condition. On the contrary, Bessey's system has been accepted because it defended angiosperm monophyletism and a polypetalous, strobiloid ancestor, even though Bessey's arguments in favor of these hypotheses were scanty (Cronquist, 1988). Barabé & Vieth (1990) insist that Engler's system is phylogenetic (see also Stuessy, 1990). Cronquist (1988: 162) believes that "the replacement of Englerian concepts by Besseyan ones was not such a change as it might seem". Meeuse (1972a, b, 1975), Thomas (1957), Krassilov (1977), M. Walters (1988), and Sattler (1991) criticize the idea that angiosperm origin can be determined using a specific flower concept. The choice of a particular ancestor or of specific ancestral characteristics does not in itself determine whether or not a system is phylogenetic; it may affect, however, polarity of evolutionary series. Thus, Engler's system cannot be rejected as non-phylogenetic on such grounds; it can only be discarded as incorrect only insofar as one assumes angiosperm monophyly to be true. For instance, Krassilov (1991) was still maintaining his model of angiosperm polyphyly, a viewpoint strongly criticized (Donoghue & Doyle, 1991).

Engler's practice was as rooted in the scientific discourse of the time as was Bessey's. Each had a different perspective on angiosperm origin, which affected their assessment of character polarity. Both used paleobotanical, morphological and, to some extent, ontogenetic data. Engler believed in Haeckel's recapitulation theory. His use of anatomy and his belief in the relation of ontogeny with phylogeny, as expressed in his second principle (Engler, 1909: vii "... ontogeny of an organism repeats phylogeny of the tribe, tree, or phylum to which it belongs, beginning with the inferior stages and passing through geological time, that is ontogeny of an organism corresponds to its phylogeny" [translated]; see Barabé & Vieth, 1990), could be put in parallel with Haeckel's principle of congruence between anatomy, ontogeny, and paleontology (Barabé, 1986, 1990). Apparently, Bessey was less

inclined to use anatomy or the recapitulation theory, even though he believed in the latter (Bessey, 1897). Ontogenetic (embryological) data led Bessey (1897) to assert that Monocotyledons are structurally more primitive than Dicotyledons, both originating from a common *Bennettitales*-like ancestor. In 1915, however, he considered that Monocotyledons are more derived (Table 3). In his figure 2 (Bessey, 1897), he showed the relationship among the angiospermous orders with Schimper's (1869-1874) paleobotanical data superimposed. Thus, he appears to have used these data in the manner explained by Thomas (1957) and Meeuse (1973), who insisted that deductions from primitive characters were preconceived; taxonomists were seeking for the fossils that would prove their foregone conclusions. Bessey seems to be no exception. In addition, the search for primitive characters was conducted only using the Angiosperms instead of a more inclusive group of plants (Meyen, 1987). Both Bessey and Engler built their classifications with a morphological vertical axis instead of a temporal one.

The branching patterns expressed by the dendrograms (Fig. 1-4) show the main differences between the classifications of Bessey and Engler. The results of the consensus and Mantel tests reveal this point. Bessey's and Engler's explanations of the origin of Angiosperms (monophyly and pleiophyly, respectively) represent one of their major differences. In contrast, the content of their groups is very similar at the ordinal level, as shown by numerical analyses. Although Bessey (1896, 1897) rejected the Engler & Prantl system, he nevertheless conceded that he was "more and more impressed" with this system, believing that it "would give renewed life and vigor to systematic botany, and doubtless will be the mean by which many a student will be led to the study of the more difficult families" (Bessey in Rodgers, 1944: 171).

Conclusions

Although consensus tests are useful tools, they must be used with caution. Historical classifications are riddled with multifurcations, which make them less suitable for analysis than binary trees. Therefore, other tests should be done in parallel with consensus tests to constrain the interpretation of their results. By using Mantel tests at different levels of fusion (i.e. taxonomic

ranks), results from the consensus tests can be qualified, and both resemblances and differences can be related to components of the classifications compared. In turn, Mantel tests cannot evaluate the structure of hierarchies, but only particular levels of the hierarchy one at a time.

In doing numerical analysis of historical classifications, careful attention must be paid to the meaning of terms like order, sub-order, etc., as used by the different authors from which reconstructed dendrograms are derived. Although Engler and Bessey used different ranks, the same rank had the same meaning for both. Clearly, this does not preclude the authors from having different views about relationships within one particular rank.

In studying the history of classification, in which the origin of Angiosperms repeatedly played an important role, one should be aware of the morphological concept of the primitive flower (or archetype) used by the different authors. Indeed, the whole systems of classification of Bessey and Engler first rely on the hypothesized ancestor(s) of Angiosperms. It is not unlikely that a shift in meaning has occurred from the typological concept (type) to the phylogenetic one (ancestor). For instance, to construct morphological series, Bessey transformed the classical, typological, Goethe-Candolle concept of a flower into an ancestor from which primitive states are inferred. Thus, a typological concept underlaid these systems.

Authors have rightly opposed the Besseyan and the Englerian schools of plant taxonomy, but they have done so on insufficient grounds. Bessey and Engler do represent two schools of thought mostly because they put emphasis on different aspects of a classification, and not only because they had different ideas about angiosperm origin. Bessey emphasized higher levels, and Engler lower ones. They did so because they worked with different perspectives in mind, and because they appear to have used two contrasting approaches (Engler from lower to higher levels in a somewhat agglomerative or, more likely, mixed approach; Bessey from the higher to the lower ones in a divisive approach). Thus, Engler's classification is less divided at the upper levels and is quite multifurcated at the ordinal level (Fig. 2, 4), while that of Bessey is more divided at higher levels (Fig. 1, 3). In short, their classifications were the reflection of their taxonomic practice. Notwithstanding, they were using the same discourse embedded in the 19th

and 20th century in which we can detect the aim for a phylogenetic classification and the residual effects of the *scala naturae*. The latter can be seen in the series or sequences of taxa they both produced.

Acknowledgments

We wish to thank Dr. Réjane Bernier, Dr. Arthur Cronquist, Dr. Rolf Sattler and Dr. Peter Stevens for discussing many points from an earlier version of the manuscript. Mr. François-Joseph Lapointe and Dr. Pierre Legendre kindly permitted the use of their algorithm. This work was supported by a scholarship from the FCAR (to A.C.), and grants from CRSNG (to D.B. & L.B.) and CRSH (to D.B.).

Literature cited

- Adams, E. N. 1972. Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees. *Syst. Zool.* 21: 390-397.
- Barabé, D. 1984. Les principes directeurs des systèmes modernes de classification des Angiospermes. *Naturaliste Canad.* 111: 21-30.
- Barabé, D. 1986. Haeckel et la systématique végétale. *Taxon* 35: 519-525.
- Barabé, D. 1990. La loi biogénétique en morphologie végétale. *Année Biol.* 29: 89-132.
- Barabé, D. & L. Brouillet. 1982. Commentaires sur le système de classification des Angiospermes de Takhtajan. *Acta Biotheor.* 31: 127-141.
- Barabé, D. & J. Vieth. 1990. Les principes de systématique chez Engler. *Taxon* 39: 394-408.
- Bather, F. A. 1927. Biological classification: past and future. *Quart. J. Geol. Soc. London* 83: lxii-civ.

- Beatty, J. 1982. What's in a word? Coming to terms in the Darwinian revolution. *J. Hist. Biol.* 15: 215-239.
- Benson, L. 1957. *Plant classification*. Heath, Lexington.
- Bernier, R. 1984. Système et méthode en taxonomie: Adanson, A.-L. de Jussieu et A.-P. de Candolle. *Naturaliste Canad.* 111: 3-12.
- Bessey, C. E. 1893a. Evolution and classification. *Bot. Gaz.* 18: 329-333.
- Bessey, C. E. 1893b. Evolution and classification. *Proc. Amer. Acad. Arts Sci.* 42: 237-251.
- Bessey, C. E. 1896. The point of divergence of monocotyledons and dicotyledons. *Bot. Gaz.* 22: 229-232.
- Bessey, C. E. 1897. Phylogeny and taxonomy of the Angiosperms. *Bot. Gaz.* 24: 145-178.
- Bessey, C. E. 1907. A synopsis of plant phyla. *Univ. Stud. (Nebraska)* 7: 275-373.
- Bessey, C. E. 1908. The taxonomic aspect of the species question. *Amer. Nat.* 42: 218-224.
- Bessey, C. E. 1909. The phyletic idea in taxonomy. *Science* 29: 91-100.
- Bessey, C. E. 1914. Revisions of some plant phyla. *Univ. Stud. (Nebraska)* 14: 37-109.
- Bessey, C. E. 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2: 109-124.
- Cain, A. J. & G. A. Harrison. 1958. An analysis of the taxonomist's judgment of affinity. *Proc. Zool. Soc. London* 131: 85-98.

- Constantinescu, M. & D. Sankoff. 1986. Tree enumeration modulo a consensus. *J. Classific.* 3: 349-356.
- Core, E. E. 1955. *Plant Taxonomy*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- Cronk, Q. C. B. 1989. Measurement of biological and historical influences on plant classification. *Taxon* 38: 357-370.
- Cronk, Q. C. B. 1990. The name of the pea: a quantitative history of legume classification. *New Phytol.* 116: 163-175.
- Cronquist, A. 1988. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. Ed. 2. New York Botanical Garden, New York.
- Cuerrier, A., Brouillet, L. & D. Barabé. 1990. Numerical taxonomic study of the *Begoniaceae* using the Mantel test on leaf microcharacters. *Taxon* 39: 549-560.
- Dean, J. 1979. Controversy over classification: a case study from the history of botany. Pp. 211-230. In: Barnes, B. & S. Shapin, (eds.), *Natural Order. Historical Studies of Scientific Culture*. Sage, Beverly Hills & London.
- Diels, L. 1932. Die Gliederung der Anonaceen und ihre Phylogenie. *Sitzungsber. Preuss. Akad. Wiss., Phys.-Math. Kl.* 9: 77-85.
- Dobson, A. J. 1975. Comparing the shapes of trees. *Lectures Notes Math.* 452: 95-100.
- Donoghue, M. J. & J. A. Doyle. 1991. Angiosperm monophyly. *TREE* 6: 407.
- Douglas, M. E. & J. A. Endler. 1982. Quantitative matrix comparisons in ecological and evolutionary investigations. *J. Theor. Biol.* 99: 777-795.
- Engler, A. 1897. The groups of Angiosperms. *Bot. Gaz.* 25: 338-352.

- Engler, A. 1909. *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Ed. 6. Borntraeger, Berlin.
- Engler, A. 1926. *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Ed. 2, 14a. Engelmann, Berlin.
- Faith, D. P. & L. Belbin. 1986. Comparison of classifications using measures intermediate between metric dissimilarity and consensus similarity. *J. Classific.* 3: 257-280.
- Farris, J. S. 1973. On comparing the shapes of taxonomic trees. *Syst. Zool.* 22: 50-54.
- Hubert, L. J. & F. B. Baker. 1977. The comparison and fitting of given classification schemes. *J. Math. Psychol.* 16: 233-253.
- Joly, P. 1986. Les classifications botaniques. Pp. 51-67. In: Tassy, P. (ed.), *L'ordre et la diversité du vivant*. Fayard & Fondation Diderot, Paris.
- Krassilov, V. A. 1977. The origin of Angiosperms. *Bot. Rev.* 43: 143-176.
- Krassilov, V. A. 1991. The origin of Angiosperms: new and old problems. *TREE* 6: 215-220.
- Lam, H. J. 1936. Phylogenetic symbols, past and present. *Acta Biotheor.* 2: 153-194.
- Lapointe, F.-J. & P. Legendre. 1990. A statistical framework to test the consensus of two nested classifications. *Syst. Zool.* 39: 1-13.
- Lawrence, G. H. 1951. *Taxonomy of Vascular Plants*. MacMillan, New York.
- Le Guyader, H. 1988. *Théories et histoire en biologie*. Institut Interdisciplinaire d'Études Épistémologiques & Vrin, Lyon & Paris.

- Lu, A.-M. 1981. A preliminary review of the modern classification systems of the flowering plants. *Acta Phytotax.* 8: 279-290.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* 27: 209-220.
- Meeuse, A. D. J. 1972a. Angiosperm phylogeny, floral morphology and pollination ecology. *Acta Biotheor.* 21: 145-166.
- Meeuse, A. D. J. 1972b. Sixty-five years of theories of the multiaxial flower. *Acta Biotheor.* 21: 167-202.
- Meeuse, A. D. J. 1973. Some fundamental principles in interpretative floral morphology. *Vistas Pl. Sci.* 1.
- Meeuse, A. D. J. 1975. Floral evolution in the *Hamamelididae*. I. General assessment of the probable phylogeny and taxonomic position of the group. *Acta Bot. Neerl.* 24: 155-164.
- Meyen, S. V. 1987. *Fundamentals of Palaeobotany*. Chapman & Hall, London.
- Moss, C. E. 1915. Some recent taxonomic works (reviews). *New Phytol.* 14: 228-232.
- Nemec, A. F. L. & R. O. Brinkhurst. 1988. The Fowlkes-Mallows statistic and the comparison of two independently determined dendrograms. *Canad. J. Aquatic Sci.* 45: 971-975.
- Paulhan, J. 1948. F.F. ou le critique. Pp. 9-49. In: Fénéon, F., *Oeuvres*. Gallimard, Paris.
- Penny, D. & M. D. Hendy. 1985. The use of tree comparison metrics. *Syst. Zool.* 34: 75-82.

- Phipps, J. B. 1971. Dendrogram topology. *Syst. Zool.* 20: 306-308.
- Podani, J. & T. A. Dickinson. 1984. Comparison of dendrograms: a multivariate approach. *Canad. J. Bot.* 62: 2765-2778.
- Pool, R. J. 1915. A brief sketch of the life and work of Charles Edwin Bessey. *Amer. J. Bot.* 2: 505-518.
- Rieppel, O. 1991. Things, taxa and relationships. *Cladistics* 7: 93-100.
- Robinson, D. F. & L. R. Foulds. 1981. Comparison of phylogenetic trees. *Math. Biosci.* 53: 131-147.
- Rodgers, A. D. 1944. *John Merle Coulter. Missionary in Science.* Princeton University Press, Princeton.
- Rodriguez C., R. L. 1950. A graphic representation of Bessey's taxonomic system. *Madroño* 10: 214-218.
- Rohlf, F. J. 1974. Methods of comparing classifications. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 5: 101-113.
- Rohlf, F. J. 1982. Consensus indices for comparing classification. *Math. Biosci.* 59: 131-144.
- Sattler, R. 1991. Plant morphology as applied to systematics. Pp. 433-437. In: Woodland, D. W., *Contemporary Plant Systematics.* Prentice-Hall, Englewood Cliffs.
- Schimper, W. P. 1869-1874. *Traité de paléontologie végétale*, 3 vol. Baillière, Paris.
- Shao, K.-T. & R. R. Sokal. 1986. Significance tests of consensus indices. *Syst. Zool.* 35: 582-590.

- Smith, P. G. & J. B. Phipps. 1984. Consensus trees in phenetic analyses. *Taxon* 33: 586-594.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1962. The comparison of dendrograms by objective methods. *Taxon* 11: 33-40.
- Stafleu, F. A. 1965. Eichler's Blüthendiagramme. *Taxon* 14: 199-200.
- Stafleu, F. A. 1969. A historical review of systematic biology. [In: Systematic Biology. Proceedings of an international conference.] *Nat. Acad. Sci., Publ.* 1692: 16-44.
- Stafleu, F. A. 1981. Engler und seine Zeit. *Bot. Jahrb. Syst.* 102: 21-38.
- Stevens, P. F. 1984a. Haüy & A.-P. de Candolle: crystallography, botanical systematics, and comparative morphology, 1780-1840. *J. Hist. Biol.* 17: 49-82.
- Stevens, P. F. 1984b. Metaphors and typology in the development of botanical systematics 1690-1960, or the art of putting new wine in old bottles. *Taxon* 33: 169-211.
- Stevens, P. F. 1986. Evolutionary classification in botany, 1960-1985. *J. Arnold Arbor.* 67: 313-339.
- Stuessy, T. F. 1990. *Plant Taxonomy: The Systematic Evaluation of Comparative Data*. Columbia University Press, New York.
- Suppe, F. 1974. Some philosophical problems in biological speciation and taxonomy. Pp. 191-243. In: Wojciechowski, J. A. (ed.), *Conceptual Basis of the Classification of Knowledge*. Saur, New York.
- Thomas, H. 1957. Plant morphology and the evolution of the flowering plants. *Proc. Linn. Soc. London* 168: 125-133.

- Turrill, W. B. 1942. Taxonomy and phylogeny. *Bot. Rev.* 8: 247-270, 473-532, 655-707.
- Vavilov, N. I. 1936. The law of homologous series in the inheritance of variability. [In: Chester, K. S. (transl.), Selected Writings of N. I. Vavilov. The Origin, Variation, Immunity and Breeding of Cultivated Plants.] *Chron. Bot.* 13: 55-94.
- Walters, D. R. & D. J. Keil. 1988. *Vascular Plant Taxonomy*. Kendall/Hunt, Dubuque, IA.
- Walters, M. 1988. The purposes of systematic botany. *Symb. Bot. Upsal.* 28: 13-21.
- Wernham, H. F. 1911. Floral evolution: with particular reference to the sympetalous dicotyledons. I-V. *New Phytol.* 10: 73-83, 109-120, 145-159, 217-226, 293-305.
- Wernham, H. F. 1912. Floral evolution: with particular reference to the sympetalous dicotyledons. VI-IX. *New Phytol.* 11: 145-166, 217-235, 290-305, 373-397.
- Williams, W. T. & H. T. Clifford. 1971. On the comparison of two classifications of the same set of elements. *Taxon* 20: 519-522.

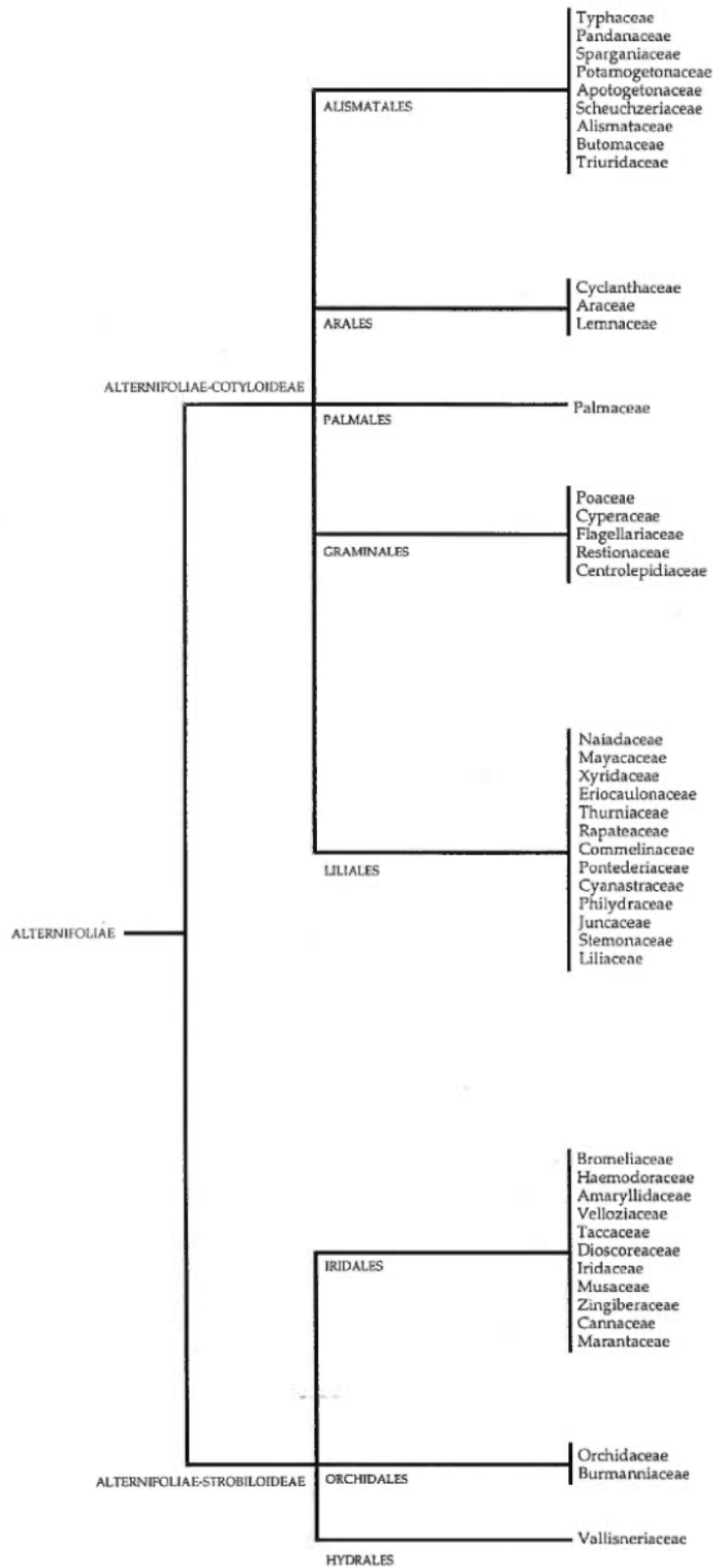


Figure 1. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Bessey's (1915) monocotyledonous families (*Alternifoliae*).

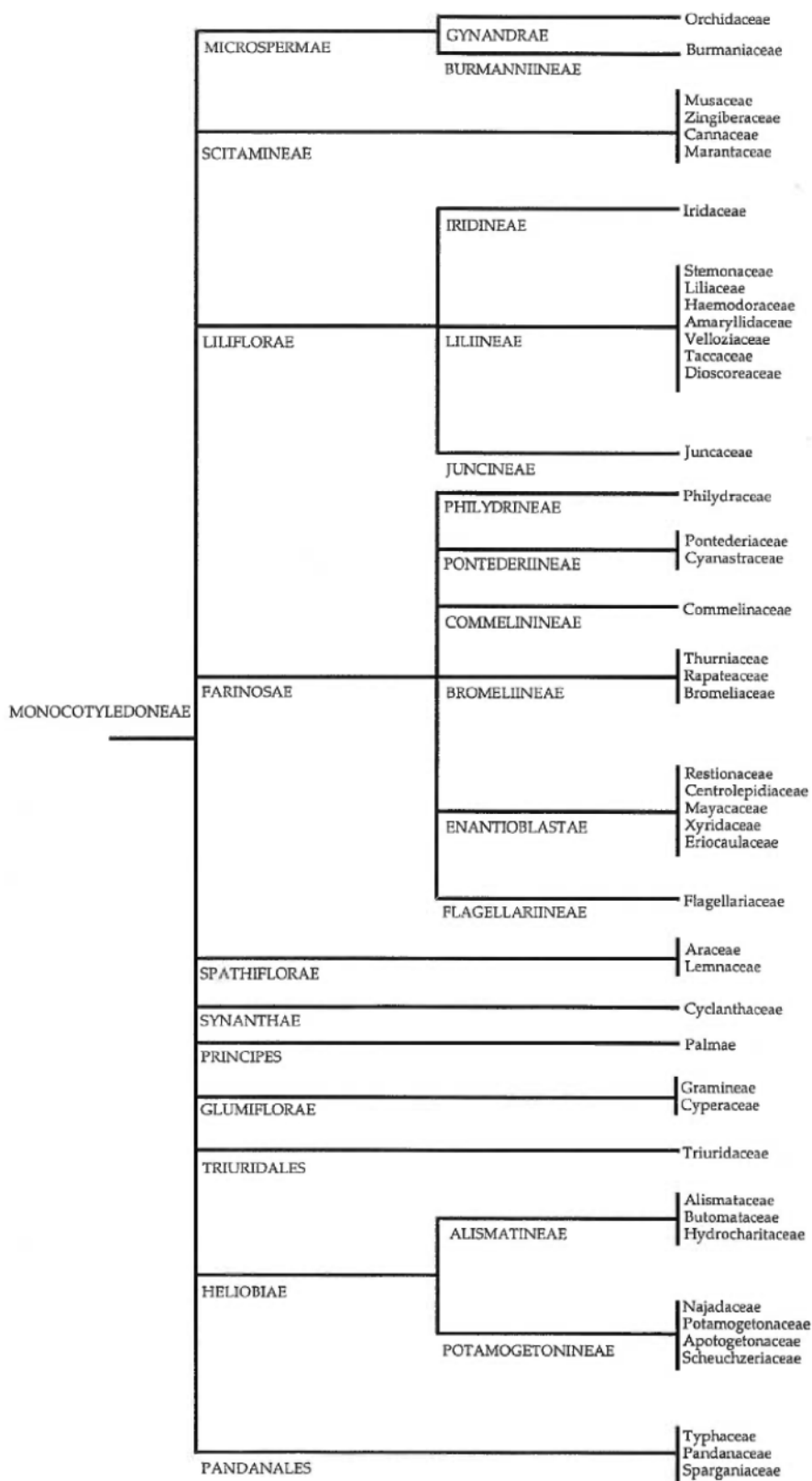


Figure 2. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Engler's (1909) monocotyledonous families (*Monocotyledoneae*).

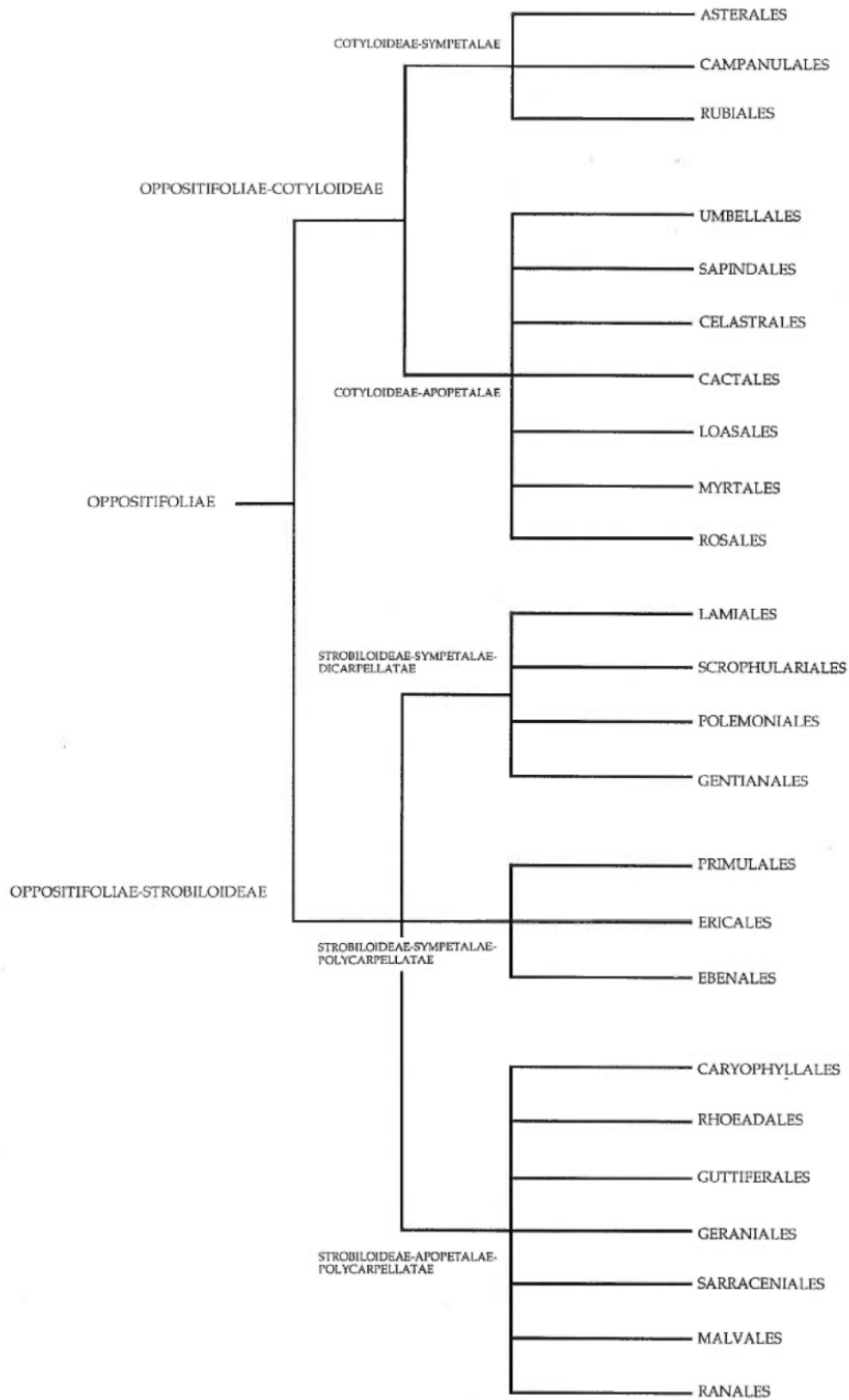


Figure 3. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Bessey's (1915) dicotyledonous orders (*Oppositifoliae*). Families are not shown due to lack of space.

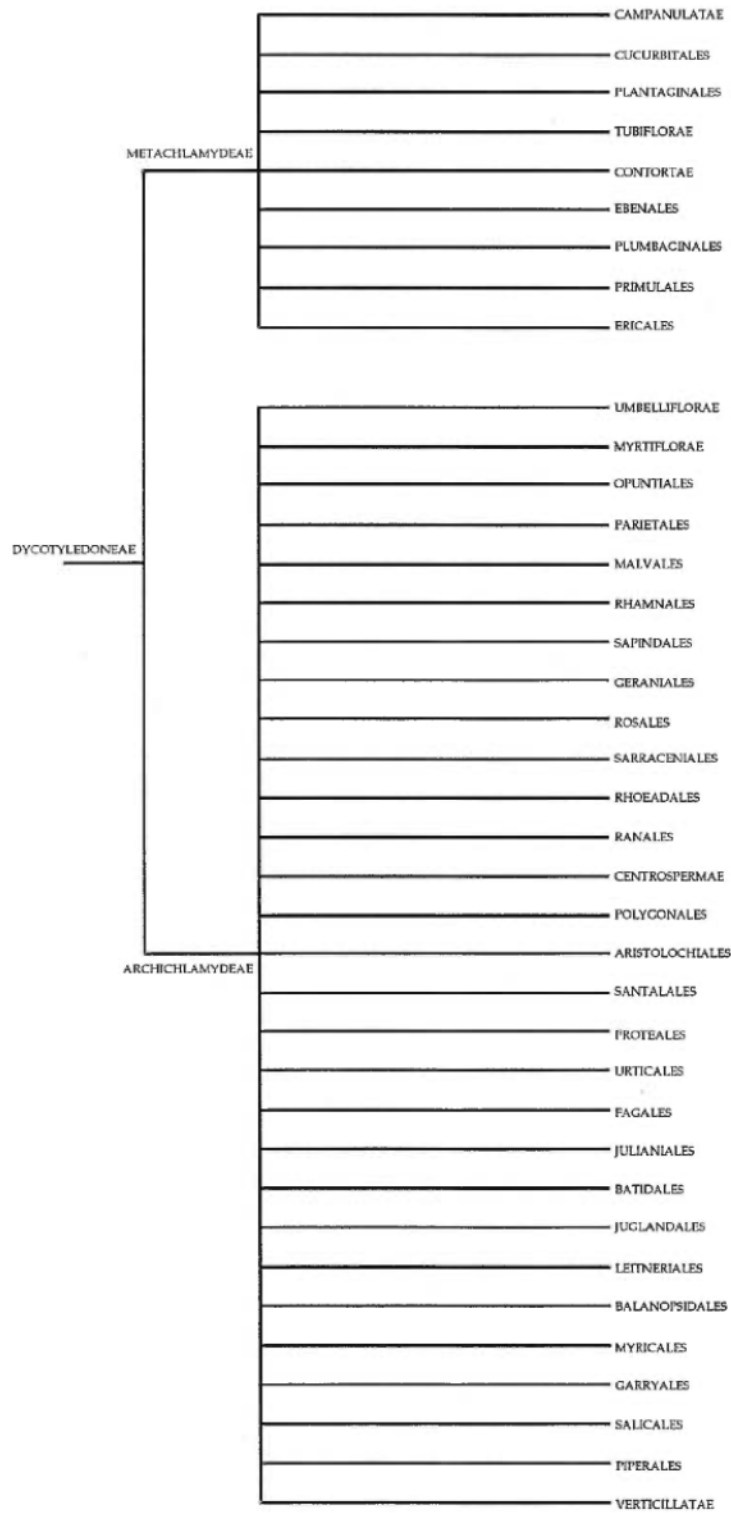


Figure 4. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Engler's (1909) dicotyledonous orders. Sub-orders and families are not shown due to lack of space.

TABLE 1. Lapointe & Legendre (1990) tests of the consensus between the classifications of Bessey (1915) and Engler (1909) using the cophenetic matrices of the dendrograms reconstructed manually. NISI = Normalized Intermediate Similarity Index. P(NISI) = Probability associated with the NISI, if $p \leq 0.05$ then the null hypothesis is rejected.

Dendrograms	NISI	P(NISI)	Number of permutations
<i>With all levels considered</i>			
Monocotyledons (45 OTU)	0.61696	1.0000	4000
Dicotyledons (234 OTU)	0.32924	1.0000	4000
<i>With corresponding levels only</i>			
Dicotyledons (234 OTU)	0.66097	0.19181	4000

TABLE 2. Mantel tests between matrices generated from the classifications of Bessey and Engler at the corresponding level. P(r) = probability associated with the standardized Mantel statistic r . LEVEL = level of significance corrected by the Bonferroni method (level \div nb of pair-wise comparisons).

Matrices	r	P(r)/LEVEL	Number of permutations
Monocotyledons (order; 45 OTUs)	0.39753	0.00050/0.0167	2000
Dicotyledons (order; 234 OTUs)	0.58058	0.00049/0.0167	4000
Dicotyledons (sub-class; 234 OTUs)	-0.02089	0.15321 /0.0167	4000

TABLE 3. Comparison of Bessey's and Engler's systems of classification.

	BESSEY	ENGLER
Approach to classification	divisive, from higher to lower levels	agglomerative or mixed model, from lower to higher levels
Higher categories (levels of dendrogram)	more dichotomous	polytomous
Lower categories (levels of dendrogram)	less diversified	more diversified
Utilization of sub-order and sub-family ranks	no	yes
Utilization of super-order	yes	no
Content of groupings at the ordinal rank	similar to Engler	similar to Bessey
Content of groupings above or below the ordinal rank	differs from Engler but	differs from Bessey
Total number of angiospermous orders	32	49
Type of primitive flower	Ranalean	Amentiferous and Ranalean
Ancestor (Proto-Angiosperms)	Cycadean strobiliferous of the Bennettitineae type	Gymnospermous type
Origin of Angiosperms	monophyletic	pleiophyletic
Origin of Monocotyledons	from a primitive, Ranalean Dicotyledon	from Pandanales-like ancestor, more ancient than Dicotyledons
Primary character used	ovary position (hypo-, epigyny)	perianth (a-, chori-, sympetal)
Residual effects of the Scala naturae	important	important
Development of parallel series	3 parallel series in his cactus	many are to be found in his morphological progressions
Classificatory purposes	heuristic and phylogenetic	phylogenetic
Influence of Ernst Haeckel	?	yes
Main taxonomic influence	Bentham & Hooker	Eichler

**CHARLES BESSEY, EVOLUTION, CLASSIFICATION,
AND THE NEW BOTANY**

Alain Cuerrier¹, Robert W. Kiger² and Peter F. Stevens³

¹Institut de recherche en biologie végétale, Université de Montréal et Jardin botanique de Montréal, 4101 est, rue Sherbrooke, Montréal (Québec) Canada H1X 2B2

²Hunt Institute, Carnegie Mellon University, Pittsburgh, PA 15213

³Harvard University Herbaria, 22 Divinity Avenue, Cambridge, MA 02138

Abstract

We analyze the interrelationships between Bessey's ideas of evolution and classification. Bessey encapsulated his ideas about plant evolution above the species level in his 28 dicta for phylogenetic classification, which posit 22 general evolutionary trends. He thought that evolution is largely progressive, but with local regressions, and he used several terms in an ambiguous fashion to express these and related ideas. He arranged extant higher-level groups in series along trends, connecting the groups directly to each other. Apart from suggesting these trends, and making general admonitions to examine many characters and to compare the lower members of groups, Bessey offered few indications as to how to recognize relationships; indeed, several of the trends appear to have been conclusions derived from his examination of presumed evolutionary sequences, rather than having been bases for their construction. In theory, ontogeny was a powerful indicator of phylogeny, but for Bessey it was of little actual use, especially within flowering plants; paleontology, too, he could correlate only weakly with phylogeny. Ultimately, the trends that he had inferred allowed Bessey to defend himself against charges that his phylogenetic work was deductive, not inductive. Bessey early insisted that classification should be based directly on phylogeny, although his actual classifications do not always reflect the phyletic series that he diagrammed.

There are tensions and contradictions in Bessey's work: 1) He encouraged the use of many characters, but usually based trends on single characters; 2) similarity and genealogy were in Bessey's theory not equivalent, but in his practice the former determined the latter; 3) classifications in his theory were to reflect genealogy, but in his practice general utility was equally important; 4) Bessey's early trees are mostly minimum Steiner trees, allowing the possibility of extinct ancestors, but his later trees are minimum spanning trees, with extant taxa directly connected; and 5) although Bessey's classifications have been regarded as simple hierarchies, they are in part sequences. He is often called a nominalist, which echoes his avowed philosophy, but his higher taxa were conceived as subdivisions of a genetic line, his species descendants from an ancestral

stock; thus his taxa cannot be entirely arbitrary as to their limits.

Systematists whose works influenced Bessey include Adrien de Jussieu (who, like Bessey, thought that the parts of the flowers of *Ranunculaceae* had many foliar features), Bentham, J. D. Hooker, Strasburger, and Engler. Although Bessey supported the New Botany, he did not dismiss taxonomy, as did some of his contemporaries. Bessey's work is distinctive: He emphasized evolutionary trends, proposed a monophyletic origin of the Angiosperms, de-emphasized parallelisms (probably connected), and linked classification explicitly with evolution. Nevertheless, he detected relationships in a way very similar to that used by botanists in the early nineteenth century, despite his protestations to the contrary.

Introduction

“[W]e shall attempt also to raise the standard of work in this country to that of countries in which botany has reached its highest development” (Farlow, 1887, p. 305).

Charles Edwin Bessey (1845-1915) is well known to botanists who are interested in the general classification of Angiosperms. Here we outline his ideas about evolution, phylogeny and classification, relating these to each other and to his other activities, especially his teaching and his efforts to promote the New Botany in North America. Indeed, as his contemporaries recognized (e.g., Pool, 1915), his position in North American botanical community was secured largely by his efforts to change the orientation of the whole discipline of botany, through both his own teaching and the textbooks he wrote (see Overfield, 1993 for a detailed study). However, because of the paucity of sources, understanding Bessey's ideas is not simple. As we note below, Bessey was a popular speaker, and a notable amount of his thinking on phylogeny is found in what are really published addresses (Theodore Barkley, in litt.). But these and other sources are silent on what seem to us signs of important changes in his thought, such as the change in the way he drew evolutionary diagrams. There is no evidence as to what caused the change — indeed, we cannot even be sure that there was a conscious change on Bessey's part, but change there was.

When Bessey adapted parts of Julius von Sachs' *Lehrbuch der Botanik* (1874) in his own *Botany for high schools and colleges* (1880; see also Farlow, 1913) he had, as Asa Gray (1880, p. 337) noted, introduced “what the Germans call ‘Scientific Botany,’ — largely ... vegetable anatomy and development, and with particular attention to the lower Cryptogams” to American students. Coulter (1880), lauding the book for similar reasons, described it as dealing with physiology. Bessey's *Botany* has been called “the single most important book published in American botany” (Tobey, 1981, p. 39; see also Rodgers, 1944, p. 51). His attention to cryptogams (a term he did not like [Bessey, 1880]) was in line with his emphasis on the “New Botany” or “Scientific Botany” (e.g., Bessey, 1899, 1901, 1902b, 1903a, 1903b, 1905b, 1907a, 1910a, 1914a, 1914c). Here in North America, Bessey and some others

followed the lead of German botany, where microscopes were in general use and the study of lower plants was given priority over that of higher plants; major changes in the classification of lower plants resulted (Fink, 1916; Coulter, 1927; Ainsworth, 1976; Morton, 1981; Farley, 1982). Moreover, Bessey's interest in agriculture and horticulture also led him to study fungi and other agents that cause plant diseases (Overfield, 1993), so he developed first-hand knowledge of many of these organisms. He allowed that one of the few novelties in his *Botany* was the arrangement of groups of the lower plants (Bessey, 1880, p. v; see also Coulter, 1880). And, as he observed with satisfaction soon afterwards, "There is growing up now in this country a school of botanical teachers and writers whose numbers regard all vegetation as legitimate objects of study, and who do not confine their instruction to preparation for the analysis and classification of flowering plants" (Bessey, 1885, p. 35).

Bessey's reputation did not depend on original observations of plant form, development, or anatomy, and his phylogenetic studies were in some ways a minor element of his work (Mertins & Isely, 1981). Nevertheless, his ideas on phylogeny permeate his extensive studies of plant classification; they are evident *en petit* in his first textbook (Bessey, 1880), and were developed in a series of papers from 1893 onwards (e.g., Bessey, 1893a, 1894a, 1913). Several of these papers were originally delivered as formal addresses to societies, or as special lectures, and were published in journals of the first rank, and so the impact of his phylogenetic work was considerable. Indeed, botanists working on major systems of flowering plants in the twentieth century (e.g., Benson, 1957, fig. XVI-6; Lu, 1981, fig. 1; Woodland, 1991, figs. 11.23; Barabé, 1993 — see Figure 1) have been much influenced by Bessey, especially his ideas on trends, if not details of his phylogenies (Kiger, 1971, p. 26). The recent systems by Cronquist, Dahlgren, Takhtajan and Thorne all derive in part from his work, and a distinctly Besseyan school of plant systematists had developed earlier in the century (Lawrence, 1951; Core, 1955; Barabé & Vieth, 1990; Overfield, 1993). As Sivarajan (1992, p. 81) noted, "[t]he so-called Besseyan dicta have influenced the evolutionary thoughts of Angiosperm taxonomists of this century to a very great extent". Bessey's paper "Phylogeny and taxonomy of the angiosperms", given by him as retiring president of the Botanical Society of America and published in 1897

in the *Botanical Gazette*, has been described as marking “a maturing of American taxonomy” (Heiser, 1969, p. 110). Yet despite Bessey's importance for twentieth-century botanical systematics, we know little about how he constructed his phylogenies (but see Kiger, 1971; Cuerrier *et al.*, 1992; Overfield, 1993).

Here we examine the theory underlying Bessey's phylogenetic ideas, and relate this to his practice insofar as that is possible. To provide some context, we frequently mention the work of Bessey's close colleague John Merle Coulter (1851-1928), who espoused similar goals for botany and was another very influential figure in the North American botanical scene (Rodgers, 1944). Unfortunately, Bessey's work cannot be compared in detail with that of other botanists simply because there are no relevant studies — a sad gap in our knowledge. We focus largely on Bessey's printed works — one medium through which his ideas can be interpreted — although we have drawn sparingly on letters and other unpublished material at the Gray Herbarium (GH) and Farlow Herbarium (FH) of Harvard University.

Phylogeny was indeed central to Bessey's work. In his view, evolution was the proper basis for a natural classification: “Phylogeny has so far entered into taxonomy, that it has given new meaning to the work of the systematic botanist, and it is bringing into this department of the science something of the philosophical aspect which was nearly wanting heretofore” (Bessey, 1913, pp. 6-7), and, as he had earlier observed, “All botanical knowledge finally culminates in some kind of classification” (Bessey, 1893a, p. 329). Nevertheless, we find that when he explicated his system Bessey used a general style of exposition little different from that of many earlier taxonomists (Stevens, 1994), and his choice of a Bennettitalean ancestor for Angiosperms did not distinguish him sharply from his contemporaries. He faced the same problems as his fellow botanists, and he often used a similar (and, we suggest, a dated and inappropriate) approach to resolve them.

Evolution and Classification Above the Species Level

“Here we have a principle of classification worthy of modern science, but a practice which abandons or ignores it” (Bessey, 1894e, p. 242).

Bessey's Dicta

Bessey produced his now-famous dicta towards the end of his career. Twenty-eight in number, they are applicable largely to evolution in flowering plants and were listed in their final form in his last paper in 1915. Shorter versions of these dicta had been produced earlier (Bessey, 1907b, pp. 275-276; 1909b, p. 94; Bessey & Bessey, 1914, p. 160), and for the most part they represent long-held ideas. In his earlier papers, he discussed evolution within groups (e.g., Bessey, 1903a), or listed character changes within groups, whether of flowering plants or fungi (Bessey, 1894d; 1897a, p. 169; 1903b, pp. 53-54). Such discussion, and the character changes he mentioned, later became codified in his dicta. Thus in 1897 he noted that in primitive flowers fusion (symphysis) of carpels was followed by reduction in their number (aphanisis); this was converted into two dicta almost 20 years later — apocarpny preceded syncarpy, and many carpels preceded few carpels (Bessey, 1897a, p. 169; cf. 1915, p. 114, dicta 20, 21).

Bessey's first seven dicta, more general than the others, are as follows:

1. Evolution is not always upward, but often involves deviation and degeneration.
2. In general, homogeneous structures (with many and similar parts) are lower, and heterogeneous structures (with fewer and dissimilar parts) are higher.
3. Evolution does not necessarily involve all organs of the plant equally in any particular period, and one organ may be advancing while another is retrograding.
4. Upward development is sometimes through an increase in complexity, and sometimes by a simplification of an organ or set of organs.
5. Evolution has generally been consistent, and when a particular progression or retrogression has set in, it is persisted in to the end of the phylum.
6. In any phylum, the holophytic (chlorophyll-green) plants precede the

colorless (hysterophytic) plants, and the latter are derived from the former.

7. Plant relationships are *up and down* the genetic lines, and these must constitute the framework of phylogenetic taxonomy (Bessey, 1915, pp. 112-113, emphasis his).

Thus, evolution does not always lead to advancement (dictum 1, see also 3); it is generally from homogeneous to heterogeneous (2), but “upward development” occurs in various ways; it is at least locally consistent, that is, proceeds in the same direction (5); and plant relationships are the framework of phylogenetic taxonomy (7). If evolution is locally consistent, then its progress can be followed by examining trends in individual characters whose general nature is from simple and many to complex and few (see also Kiger, 1971, pp. 99-102). These trends serve as markers of phylogeny, and Bessey's classifications are clearly related to them (see also below). Dicta 6 and 8-28 list the particular trends, which are what we would call polarized morphoclines (see Stevens, 1980 for a review). Numbers 8-14 are “dicta having special reference to the general structure of flowering plants”, mainly separating Monocotyledons from Dicotyledons, while numbers 15-28 are “dicta having reference to flowers of flowering plants” (see Kiger, 1971, pp. 104-109 for discussion).

Evolution, Relationships, and Trends

Bessey believed strongly in the theory of evolution (Overfield, 1993), although he allowed that there was debate as to its actual mechanism (Bessey, 1913). Even in his earliest textbook he emphasized its importance, providing a diagram to show “in a general way the writer's present notion of the affinities (i.e., the genetic relations) of the seven great divisions of plants, so far as they can be shown on a plane surface” (Bessey, 1880, pp. 567-568 — see Figure 2; see also Coulter, 1888, p. 324), as well as other diagrams showing affinities within smaller groups. In the phylogenetic diagrams Bessey drew after 1893, taxa were shown as having been derived one from another in complex, branching series that displayed overall morphological progression. Indeed, despite the apparent disclaimer in the first of his dicta, he saw evolution as being generally progressive, and ideas of highness,

lowness and progress permeated his thought (Bessey, 1880, 1882a, 1893a, 1894a, 1894e, 1897a, 1909b, 1915). In his diagrams (see Figures 2-8), the most advanced taxa are at the top.

The phylogenetic trees he drew, and the Besseyan method in general, were based largely on evolutionary trends; to be wholly phyletic, relationships had to conform with all his dicta (Bessey, 1909b). Individual phyla represented the expression of a new idea, tendency, or character (Bessey, 1909b, p. 95, but see below). Comments like "Hence we begin with these simpler forms and pass by degrees to the higher" (Bessey, 1894c, p. 99), "from one end of the series to the other there is a close continuity" (Bessey, 1903a, p. 11), and "from the lowest there is a continuous series to each ultimate form" (Bessey, 1903a, p. 12) are common. In a manuscript he wrote: "Taking a longer look backward it may be seen that in the *Anthophyta* we have the culmination of the evolutionary tendencies manifested in the main line of plant progress over which we have travelled: — from *Myxophyceae* to *Protophyceae*, thence to the lower *Bryophyta*, and from these to the Old-fashioned Ferns (*Pteridophyta*) and from these again to the seed Ferns and Flowering Plant Ancestors (in *Cycadophyta*), from which the step is relatively short to the Flowering Plants" (Bessey, n.d. 2, p. 3).

According to Bessey (1894a, 1896c, 1915), evolution often proceeded by complexification, moving from the simple to the complex. However, only two of his trends involved increasing numbers of similar parts, and his ideas of increasing complexity involved rather the fusion of parts, the development of zygomorphy, and similar phenomena. In general, he thought that complexification was a law that was so well known as to need no further demonstration (Bessey, 1894a). Increasing complexity made the framework of his trees, and represented general evolutionary progress.

Evolution could also proceed outwards (= divergence) or downwards (= degradation: Bessey, 1903a). Many of Bessey's trends involved reduction, and these are mentioned in four of the general dicta; as well, 10 of the 22 specific dicta posit trends of simplification broadly defined. Such trends were particularly important in the lower-level structure of the system, with sequences of taxa there often based on incremental simplification. In his 1893 address to the American Association for the Advancement of Science, he discussed simplifications in detail (Bessey, 1894a, pp. 239-240),

distinguishing between the idea of overall evolutionary advance, which might still involve degeneration of some organs, and structural degradation of the whole organism, which led to retrograde evolution. Degeneration might be associated with a dependent habit, e.g., parasitism, or it might not. Thus parasitism was a derived habit, and a sequence from lower to higher taxa in ascomycetes was based on its increasing adoption (Bessey, 1894d). (A second trend was involved here: from filaments to isolated cells.) But degeneration, degradation, catagenesis (Bessey, 1894a, p. 239), simplification or reduction (they are connected concepts) pervaded all the phyla. Thus the flower of the willow was "simple by a degeneration from a higher type" (Bessey, 1893a, p. 330), and "the many carpels of most *Thalamiflorae* and *Heteromerae* are gradually reduced to the two carpels of the *Bicarpellatae*" (Bessey, 1896b, p. 225).

The pairs of terms "primitive/advanced", "lower/higher", "simple/complex" recur throughout Bessey's work. However, primitiveness, lowness, and simplicity were not identical concepts, even though Bessey tended to use them interchangeably. Moreover, they could refer either to the relative status of a taxon in its local sequence or to the absolute status of the same taxon in the general system (Kiger, 1971, pp. 40-49).

How was one to distinguish between primitive and derived simplicity? Bessey suggested that the two states could be separated only in the context of a phylogeny: "But there is a great difference between these simplified structures which have been derived from more complex structures, and those which are primitively simple. The former are near the end of a lengthened genetic line, the latter are nearer its beginning" (Bessey, 1896c, p. 230). In attempting to find the genetic line and the primitive type, one is ultimately led back to Bessey's strobiloid-flowered primitive angiosperm established "on theoretical grounds" sometime around 1880 (see below); the directionality of his trends depended on the nature of this ancestor.

Whatever the direction of a trend, its existence was demonstrated by connecting low-grade and high-grade groups with intermediate taxa (e.g., Bessey, 1907b, 1915). Thus the *Heteromerae* made a transition between the *Thalamiflorae* and the *Bicarpellatae*, and the *Celastrales* were transitional between the *Rosales* and *Sapindales* (Bessey, 1915). Lower groups linked to

higher ones by these intermediates traced the genetic lines that Bessey tried to discover and that he thought a classification should reflect. "Easy passage", "gradual evolution", "continuous series", and "gradual merg[ing]" were the result of the evolutionary process as he saw it (e.g., Bessey, 1884b; 1903a, pp. 11-12; 1907b, p. 276), and this model of slow and measured evolutionary change enabled him to arrange taxa in series following trends in characters. However, in doing this he looked at relatively few characters (see below), and so equated the levels of advancement of groups with those of individual structures found in them. Trends, genetic lines, progression, and time became conflated; ideas of direction and overall progress pervade Bessey's evolutionary discussions, his assertions about the possibility of retrograde trends notwithstanding. Trends and taxonomic series suggest evolution, and he thought that both Antoine-Laurent de Jussieu and Augustin-Pyramus de Candolle should have realized this (Bessey, 1894a, p. 246).

Bessey offered few bases other than trends for recognizing relationships. As had been obligatory for over a hundred years (Stevens, 1994), he emphasized that many characters should be used in constructing a classification (e.g., Bessey, 1880, p. 202; 1909b). He thought that homology was important, since "the different development of homologous parts is our index of relationship": "When differences in homologous parts are regarded as but the expression of variation from a common form, they become indices of relationship, and when these indices, obtained from all the tissues, members, and organs of a group of plants, are judiciously considered, they mark out lines of descent with great distinctness" (Bessey, 1897a, p. 146).

The "common form" was the initial state in a character progression, and groups that showed identical progressions in several characters must indicate the main lines of descent. There were homologies both between adjacent members of sequences and with at least some members of different sequences (Kiger, 1971, p. 52). Thus Bessey noted that relationship, i.e., the point of divergence, was most easily established between the lower members of allied, but divergent groups, because there the primitive type, the common form, was most evident (Bessey, 1896c; on homology, Bessey, 1884d, 1894d). Homologies had to be known in order to ascertain sequences,

and these sequences enabled one to find out if particular simple structures were simple or simplified, thus clarifying homologies, especially those near the points of divergence of major sequences (Kiger, 1971, pp. 60-61).

Development, Paleobotany, and the Origin of Flowering Plants

What kinds of characters did Bessey use to establish his trends? He initially had high hopes for the use of embryology in systematics:

“The importance of the study of the individual development of plants can hardly be overestimated. What Embryology has done for zoological, it doubtless can do for botanical classification....

There is another reason for studying closely the life-history of the individual, which is that it throws some light on the difficult questions relating to the ancestry of plants. The life-history of the individual appears to bear much resemblance to the life-history of the species; and while no doubt it would be unsafe in any particular case to assume that the specific development had followed lines parallel to those of the individual, yet the latter may always serve to point out the probable course of the former” (Bessey, 1880, pp. 204-205).

Here Bessey seems to have believed in a version of recapitulation theory (see also Bessey, 1897a). Haeckel certainly influenced Bessey, although the extent and details are not clear. Bessey (1909a) later wrote to Haeckel: “I wish to say that it was through reading your works many years ago that the idea of phyletic relationship first became evident to me”. Haeckel himself remarked:

“The ontogeny or individual developmental history of every organism (embryology and metamorphology) produces a simple, unbranched or ladder-like chain of forms, and likewise that part of phylogeny, which contains the paleontological evolutionary history of the direct ancestors of each individual organism. On the other hand, the whole phylogeny, which we encounter in the natural system of each organic trunk or phylum, and which repeats the paleontological evolution of all ramifications of this trunk, forms a branched or tree-like evolutionary series, a genuine evolutionary tree” (Haeckel, 1879, p. 280, emphasis in original).

By 1880, developmental studies were throwing much light on the relationships of lower-plant groups. Within the flowering plants, they were of less obvious help (but cf. Coulter, 1885). Although embryological data led Bessey to think that the Monocotyledons might be structurally more

primitive than the Dicotyledons, he could not say which was derived from the other. Perhaps the Dicotyledons were derived from the Monocotyledons (again, cf. Coulter, 1885), the compact mass of cells of the dicotyledonous octant stage representing a higher level of development than the row of cells produced after the third or fourth division of a monocotyledonous embryo (Bessey, 1897a, p. 157; see also Strasburger, 1874). It is not coincidental that ideas of highness and lowness here are similar to ideas about trends in algal development (Bessey, 1901, 1902b — see Figure 3); general increases in complexity are involved. Bessey also noted that young stems of Monocotyledons and Dicotyledons are more similar than are old stems, and this accorded with developmental theory. However, the extensive mention of development in his 1897 paper illustrated only the general relationship between ontogeny and phylogeny. Indeed, phylogenetically meaningful developmental evidence might not always be forthcoming; e.g., he noted that all Dicotyledons were at about the same vegetational level, and that minor, late-arising modifications might at best “serve as indices of specific and sometimes generic relationship” (Bessey, 1897a, p. 167). Thus, it is hardly surprising that he rarely invoked developmental evidence to establish or confirm the directions of evolutionary trends, a significant exception being the observation that apocarpy precedes syncarpy in the ontogenies of a number of groups (Bessey, 1896b).

Bessey continued to assert his belief in recapitulation, but embryology provided little information on groupings or their ordering within flowering plants. In general, his interest in a Haeckelian type of recapitulatory development would simply reinforce his ideas of trends, his belief in ancestor-descendant relationships among extant groups, and his concepts of highness and lowness. Bessey did remain quite interested in developmental theory, though, and later commented approvingly on the idea of homeosis (Bessey, 1910b).

The situation was rather different when it came to paleontology. Bessey was well acquainted with the literature, names like Lesquereux, Schimper and de Saporta being very familiar to him, and he tried to incorporate paleobotanical data in his phylogenetic substrate. In his *Botany* he placed a summary of the paleontological record opposite his tree showing the affinities of the main plant groups, although in fact the record did not support the tree if the tree was supposed to reflect historical events (Bessey, 1880, pp. 568-569; cf. Ward, 1878b). He made the two agree only by inferring

the ages of origin of major groups, whereupon the time a group first appeared in the fossil record became congruent with its position on the tree (cf. Bessey, 1893b, 1896a — cf. Figures 4 and 5)! In 1897, he directly superimposed Schimper's (1869-1874) data on the ages of groups over his tree of the Dicotyledons — a tree of serially arranged groups (Bessey, 1897a — see Figure 6) — and the result could be interpreted to provide moderate support for that tree as a phylogeny, with groups that appear first in the fossil record tending to be basal in the tree and to have more numerous extant representatives. Indeed, when both embryological and paleontological data failed to provide evidence on the relative ages of groups, the sizes of groups were used as indices of their relative ages (Bessey, 1909b, p. 95); thus, in later papers (Bessey, 1914b, 1915) the Dicotyledons preceded the Monocotyledons, since the former are more numerous (cf. Coulter, 1885).

Bessey initially believed that the ancestor of his *Phanerogamia* (which included *Cycas*) was a fern-like plant (Bessey, 1880, 1884a). However, developments in paleobotany led him to refine his ideas: “With the publication of Wieland's epoch-making book [1906] on American cycads attention has been centered upon the primitive cycads as the group of gymnosperms from which the angiosperms must have sprung” (Bessey, 1909b, p. 98). Papers by Arber and Parkin (1907, 1908) also were influential, and he accepted their theory on the “Bennettitean” nature of the angiosperm ancestor, a notion perfectly congruent with his own ideas of the primitive angiosperm. As he observed, “the reproductive strobilus of angiosperms consists of a stem upon which are developed spore-bearing and sterile leaves” (Bessey, 1897a, p. 239); this he considered to be a proven and widely accepted fact (Kiger, 1971, p. 65).

It is important to note that these paleobotanical findings did not establish or alter Bessey's idea of the primitive angiosperm, but simply confirmed it (Cuerrier *et al.*, 1992): “As a consequence, they [Arber and Parkin] arrive at the conclusion that primitive angiosperms were necessarily polypetalous, hypogynous and apocarpous, precisely the conclusion reached by me on theoretical grounds more than fifteen years ago [presumably Bessey, 1880], and since then persistently held in the face of the increasing popularity of Engler's system” (Bessey, 1909b, p. 99).

The 15 principles he mentioned in that same paper (forerunners of the 28 he listed in 1915) were not discussed further, and neither development nor fossils are central to the rest of his argument. From a hypothetical

primitive strobiloid flower (polypetalous, hypogynous, apocarpous), he could derive the flowers of extant plants, but *that* idea was not new with him at the time — he already had it in 1880. So where did it come from? We return to this question below.

In summary, ontogeny (embryology) and paleontology were largely peripheral in Bessey's work. Yet ontogeny in particular was potentially an important tool for him, and even more so for progressive botanists like Coulter (1889), who noted that minute characters were likely to be unaffected by external conditions and were of little vital importance to the plant — therefore they would be stable (cf. also Darwin, 1859, pp. 439-440). However, the data Bessey used to construct his numerous classifications and diagrams, and on which he based his trends, largely came from external form and gross anatomy.

On Induction Versus Deduction

At the end of his life, Bessey defended his work against charges that it was based on deduction, “or as it is commonly called, speculation” (Bessey, 1915, p. 109). Confronting this potentially damning allegation, he noted that direct observation and experimentation, although usually desirable, were obviously inapplicable for an enterprise such as his. And then he quoted extensively from *The principles of science* by the philosopher William Stanley Jevons (Bessey, 1915, pp. 110-111; Jevons, 1874). Induction, according to Jevons, consisted of forming hypotheses of probable laws in operation — based ultimately on such facts as were known — and then evaluating combinations of phenomena to see if they followed from the laws supposed (note that this is akin to what we would now call deduction). Bessey indicated that the law in question was evolution, and although he did not explicitly address the issue of how one might go about evaluating combinations of phenomena, clearly he believed that the continuous trends of characters on which he based his trees were evidence that his method was properly inductive. Immediately after the quotation from Jevons, Bessey enumerated his dicta, most of which deal with trends, and then briefly summarized his classification. In this summary, trends again rule, and words implying gradual and continuous change are prominent, being even more effective because of his use of the present tense: “The oligostemonous

Celastrales continue the main phyletic line while reducing numbers of stamens, carpels and seeds, and a gradual deepening of the cup, to the side line of the *Sapindales*, and the mostly dicarpellate *Umbellales*" (Bessey, 1915, p. 117). As noted above, the lack of fossils was no impediment, as the trends in extant Angiosperms allowed groups to be placed in linear sequences and so demonstrate the laws of evolution in operation.

System and Classification

The relationships suggested in the final phylogeny of flowering plants that Bessey proposed are rather similar to those evident in the first outline he made (Bessey, 1915, fig. 1; cf. 1894a, p. 251 — see Figure 8). The Angiosperms were divided into the Monocotyledons (*Alternifoliae*) and Dicotyledons (*Oppositifoliae*), and the latter into what can be called the Rosalean and Ranalean lineages. Bessey was initially uncertain of the relationships between the basal members of these three groups, but he finally decided that the Monocotyledons and the Rosalean lineage came from primitive members of the Ranalean group. The *Disciflorae*, in particular the *Celastrales* and *Sapindales*, were the only taxa that he shifted substantially within this basically tripartite arrangement. Initially they were the link group between the *Thalamiflorae* (*Ranales* in the strict sense, plus associated groups) and the sympetalous members of the Ranalean lineage (Bessey, 1894a). Then he moved them to a position between the Ranalean and Rosalean lineages, although clearly he was not happy with this (Bessey, 1894c, p. 99). Finally, he positioned them at an intermediate stage in the Rosalean lineage (Bessey, 1897a, p. 177 — see Figure 7).

A persistent theme in Bessey's work is the need for a direct relationship between evolution and classification. That he regarded the two as intimately related is clear from his seventh dictum (Bessey, 1915), quoted above. Thirty-five years earlier, he had suggested that classifications should show "real relationship, not similarity alone", grouping those plants "in which similarity of form indicates similarity of origin" (Bessey, 1880, p. 203). He argued against current classifications like those by Asa Gray that did not follow evolution (Bessey, 1894a), and he criticized Fernald for stating what natural relationships were but failing to base his classification on them (Bessey, 1895b; cf. Fernald, 1892), which Bessey did not consider to be good

scientific practice. If a classification was to be called natural, it had to be “an expression of a theory of evolution” (Bessey, 1909b, p. 92); that is, as he had noted earlier, it “will conform strictly to the lines of evolution, it will in fact be a clear exposition of the steps of its progress” (Bessey, 1894a, p. 240; 1897a, pp. 171-172).

Consistent with this position, Bessey noted that “it is sound scientific practise to change our classification when we change our theory of evolution” (Bessey, 1909b, pp. 93-94) — so when ideas of a group's evolution change, then its classification should also change. Examples of this are easy to find in Bessey's work. He thought that the ovuliferous scale of the pine cone represented a chalazal extension of the ovule, so there was a strict homology between the microsporangial and megasporangial cones. Hence he arranged the *Pinaceae* with the *Abietineae* at their summit (Bessey, 1902a; later his ideas changed, see Bessey, 1907b). Similarly, he agreed with his son, Ernst A. Bessey, that higher fungi were derived from lichenized fungi, and he began to rearrange his system of fungi accordingly (Bessey, 1914b).

Bessey took some time to settle on the levels and names for the ranks of the hierarchy that he wanted to recognize. Bentham and Hooker had used “cohort” to refer to an informal group between the order and family, and Bessey initially kept this rank (Bessey, 1893a, 1894a, 1894c). The series, another of their ranks, he dropped. Bessey (1895c) then replaced cohorts with suborders, but later (Bessey, 1907b) called them orders and changed his former orders to subclasses.

He also had definite ideas for the nature of the names to be used in evolutionary classifications; they should reflect the characters that distinguished the groups (Bessey, 1880, p. 204). Names like *Alternifoliae*, *Oppositifoliae* and *Disciflorae* all reflect what Bessey thought were evolutionarily important features of these groups. Obversely, one of his reasons for disliking the name cryptogam was that the sexual process was no more hidden there than in other plants.

Tensions and Contradictions

There are a number of apparent tensions and contradictions in Bessey's work: Numbers 1-4 below were inherent in his approach, while number 5 comes in part from the fact that we interpret classifications in a different way than he did.

1. Use of many characters *versus* use of few characters.

Quite reasonably, Bessey (1896b) deemed characters (for example, ovary position) that did not vary within families to be important. The questions are, how were such characters ranked, and how were they used in individual cases, especially where relationships were equivocal? However, as in most cases when taxonomists work on higher-level classifications (Stevens, 1986, 1994), it is difficult to know exactly how or why particular relationships were suggested.

Bessey advocated the use of many characters, although we have seen that neither developmental nor paleontological data proved very helpful to him, at least within flowering plants. It is possible that initially he perceived general relationships based on overall similarities (see Ward, 1878b), although it is difficult to discern overall similarity effectively when there are large numbers of independently varying characters (Stevens, 1990). However, his estimations of relationships within series of Angiosperms seem to have been based on only a few characters (e.g., Bessey, 1896a, pp. 320-321). A notable example is his separation of the *Liliaceae* and *Amaryllidaceae* — the former hypogynous, the latter epigynous, and the two otherwise very similar, and even intergrading — in different orders of the Monocotyledons based on a perceived trend in ovary position (Moss, 1915). (Note that the use of few characters in circumscribing groups often yields polyphyletic taxa [Walters and Keil, 1988; Cuerrier *et al.*, 1992].) A remark by Coulter seems to confirm Bessey's *modus operandi*: “We were sure [in the 1890s] just how one plant group descended from another. That is always easy when facts are few; but now that the facts are numerous, no one is able to construct a satisfactory phylogeny” (Coulter, 1909a, p. 104).

Bessey's dicta in their final form of 1915 do not resolve such problems. Indeed, dictum 5, in which Bessey emphasized that plant relationships are up and down genetic lines, echoes the discussion in *Essentials of college botany* on the origination of a new character or tendency: “Stated philosophically we may say that a phylum originates with the incoming of a new idea. Stated structurally, it has its beginning with the development of a dominant morphological peculiarity. Stated taxonomically, its initial point is indicated by the appearance of a new character [“tendency”].... [W]hen a still newer idea comes in and attains dominance, a still newer phylum has

its beginning" (Bessey & Bessey, 1914, p. 161; see also Bessey, 1909b, p. 94). Phyla were based on single characters. The trends that Bessey emphasized so strongly were logical consequences of adopting a strobiloid theory of the ancestral angiosperm flower, with fusion (symphysis) and reduction (aphanisis) being the principal sorts of modification (Bessey, 1897a, pp. 168-169). In general, he attempted to link groups in gradual series, using either single characters and/or overall similarity to decide that they were related. Yet his dicta (Bessey, 1915) are concerned less with determining the genetic relationships in which he was so interested and which his trees supposedly represented than with determining the levels of "advancement" of the groups in those trees (Kiger, 1971, p. 104). Thus dicta 22 and 23 (presence of endosperm is primitive and lower, its absence derived and higher; seeds with small embryo and much endosperm are more primitive than those with large embryos and little or no endosperm) probably proceeded from trends evident in the trees that Bessey drew based on other trends, and dicta 8, 11-14, and 26 were probably derived in a similar *a posteriori* fashion. On the other hand, he actually used dicta 18 (zygomorphy is derived relative to actinomorphy) and 19 (epigyny is derived relative to hypogyny) in constructing his system. Bessey did not distinguish between these two sorts of relationship between his dicta and his system, nor did he distinguish between trends that show a continuous distribution on his tree — that is, they reflect the main lines of his genealogy — and those that are disjunct overall, even if locally continuous — that is, they occur in parallel in different groups (Kiger, 1971, pp. 109-110). The relationships among dicta, construction of the phylogeny, and explanation of the patterns evident in the phylogeny are thus complex and at times circular, and the dicta certainly are not all simply the *a priori* principles he used to construct his system.

In his system of the flowering plants, Bessey employed characters in a strongly hierarchical fashion. The most important characters form a graded series: anatomy/leaf arrangement > carpel fusion > ovary position > petal fusion > floral symmetry. Insofar as he could, he ordered this sequence such that groups did not show the advanced condition of any lower-ranking characters without also showing the advanced features of the more highly ranked ones. There were some inevitable exceptions, the highly

zygomorphic but polypetalous and hypogynous *Violaceae* being perhaps the most notable.

But the relationship between characters and trends was at times unclear. Bessey admitted that ultimately it was "the trained eye of the experienced man" that "may detect the direction of evolutionary progress, as well as the origin and extent of the resulting phyla" (Bessey, 1909b, p. 95). "It is, of course, here as elsewhere, a matter of individual judgment as to the value to be assigned to any structure in determining the place which a particular plant must occupy in a system, and it is doubly difficult when we are dealing with such minute and simple structures as the protophytes" (Bessey, 1897b, p. 63). It seems that sometimes Bessey's trends ultimately represented undocumented assertions about which he thought there could be no disagreement (Bessey, 1896b). Other botanists might propose, but the evolutionary taxonomist disposed.

2. Genealogy *versus* similarity.

Bessey was certain that "Every classification should show real relationship, not similarity alone", but he also noted that "similarity of form indicates similarity of origin" (Bessey, 1880, p. 203). The latter, he thought, could be inferred from the former. He later became less equivocal, noting that the evolutionary relationship between groups involves much more than "mere structural similarity" (Bessey, 1882b); more specifically, "a natural classification is not merely an orderly arrangement of similar organisms. It is an expression of genetic relationship. The present similarity of two organisms is not enough to determine their relationship, or place in a system. Common origin must be inferred in order that relationship shall be assumed" (Bessey, 1894a, p. 239).

Bessey then proceeded to discuss reduction trends in detail and perhaps intended to convey that common origin could be inferred by assigning organisms their proper position in a selected trend. However, he did not say explicitly that this was the correct way to proceed. Elsewhere he advocated comparing the primitive members of groups to establish relationships, but that raises the question of how particular members of a group are known to be primitive. Indeed, there are different ways in which trends are established, and a single trend is susceptible to a variety of evolutionary interpretations (Stevens, 1980), and Bessey himself had found that how they applied in any one case was problematic.

3. Classifications: Conflict between genealogy, similarity and utility.

Closely linked with the preceding is Bessey's ambivalence about the purpose of classification. Although he often emphasized that genetic lineages and phylogenetic taxonomy should be connected, he also often qualified his position. Thus he noted: "That some account must be taken of genetic relationship in any system of classification needs no argument in these days, but this must not be to the exclusion of structure, and evident structural affinities, lest the prime object of all classification be defeated" (Bessey, 1882a, p. 46). And what was this "prime object of all classification"? The answer was clear: "Taxonomy is a means, not an end: it does not exist for the taxonomists alone, but for the whole body of botanists" (Bessey, 1908a, p. 223). A classification had many purposes. It was meant to represent phylogeny, to improve teaching, and to help in organizing collections of plants (Bessey, 1894a, pp. 241-242; 1896a, p. iii; 1908a; 1910a), so there was a far wider audience for classifications than just taxonomists. When he raised the desmids and diatoms to the rank of family he observed approvingly that "the added clearness and ease of comprehension of these groups of plants have proved valid reasons for these innovations" (Bessey, 1907b, p. 277), and he justified his earliest changes from Sachs' system on similar grounds (Bessey, 1880, p. v). For Bessey, the object of classification oscillated between reflecting genealogy and reflecting some aspect of gross appearance. The latter yielded groups that were easy to comprehend, and it paralleled Bessey's continued use of groups such as cryptogams, *Apetalae*, and *Choripetalae* — none of which he believed actually existed — for convenience.

4. Trees: Minimum spanning *versus* minimal Steiner.

Bessey probably produced as many diagrams of relationship as, if not more than, any of his contemporaries. However, his are of two very different kinds, one allowing the possibility of relationship by way of extinct ancestors (today we would call these minimal Steiner trees) and the other not (minimum spanning trees). Most of the phylogenetic diagrams in his *Botany* are of the former kind, the last one in the book being a particularly good example (Bessey, 1880 — Figure 2). These diagrams allowed general progress to be shown; thus the *Protophyta* were the lowest plants, the *Gamopetalae* the highest, and groups were implicitly connected by extinct

ancestors. Two years later, Bessey showed the characters that ranked progressions directly on similar diagrams (Bessey, 1882a, pp. 44-45); the diagrams (with characters) were modifications of those in works he was reviewing (Gobi, 1881, pp. 514-516; de Bary, 1881, pp. 15-16). Trees in the first five editions of Bessey's *Essentials of botany* were also of this kind (e.g. Bessey, 1893b, p. 99, identical to edition 4, 1889 — Figure 4).

However, most of Bessey's diagrams produced from 1893 onwards are very different, in that extant taxa are directly connected serially. They range from bare sketches (see Figures 4B, 7), to complex renderings with the abundance of groups and their geological history and relationships all integrated (see Figure 6), to his famous cactus-like diagram (see Figure 8) and a similar one for all plants (Bessey & Bessey, 1914, chart on p. [378]) that looks very much like a leafy stem (the lower plants) terminated by the flower-like *Anthophyta*, in which the Monocotyledons and the *Axiflorae* of the Dicotyledons surround the ovary-like *Calyciflorae* of the Dicotyledons like a calyx! In some of his phylogenetic diagrams of algae the organisms themselves are illustrated (Bessey, 1899, pl. 5 [taken from an original 2 x 1 m in size, and looking rather cluttered in its reduced form]; 1901, pl. 19 — see Figure 3).

Bessey did not comment on the differences between the two kinds of trees he drew. At this stage of our knowledge, we can observe only that Bessey changed the kind of trees that he drew about 1893, but we know of no obvious reason for the switch. The diagram he drew in 1894 to represent relationships in flowering plants (Bessey, 1894a, p. 251) has many elements of a spanning tree. (Interestingly, in a paper delivered at the same meeting of the American Association for the Advancement of Science in 1893 at which Bessey's paper was delivered, Henry Fairfield Osborn [1894, p. 188] had drawn a Steiner tree to represent relationships within Mammalia.) In the fifth edition of the *Essentials of botany*, published in 1893, there are minimal Steiner trees, but by the sixth edition (1896a) he had changed to minimum spanning trees (see Figure 4). At the latter time, Bessey also changed his diagrams of the first appearance of the major plant groups in the fossil record to make them reflect the supposed times of origin of these groups (see Figure 5, cf. A and B). In the 1896 diagram the geological periods

are depicted proportional to their durations; not only did the scanty fossil record of putatively ancient groups like the *Bryophyta* become glaringly evident in these changed diagrams, but the new rendering suggested one group giving rise directly to another, as did his redrawn tree (see Figure 4B).

Thus, minimum spanning trees allowed Bessey to visualize character progressions in the context of extant groups, to place taxa in order of their relative degrees of advancement and relative times of origin, and, later, to indicate their sizes. Characters and taxa were connected directly, extant taxa were linked directly to each other, and evolution and “advancement” were presented vividly to the reader; extant taxa represented all the main stages in the evolution of Angiosperms in particular and of plants in general. No gaps were evident, and there was no need to have recourse to hypothetical ancestors. Of course, in most of his diagrams actual time was not indicated, but the relative time of origin of each group could be, if the existence of a time scale along the vertical axis were assumed. Remember that Bessey did not clearly separate ideas of advancement, progress, complexity, and relative age. He allowed that secondary simplicity was a result of evolution, but he never integrated it clearly into his tree diagrams; however, it could be represented easily by downwardly directed branches (as with the *Graminales*, *Palmales*, *Arales*, and *Sarraceniales* in Bessey, 1913 — see Figure 8. Note that relative ages across all groups could not be indicated in such diagrams, but only relative ages for members within each individual trunk-branch-twig sequence. The comparison of evolution with a tree remained of fundamental heuristic importance for Bessey:

“The result of the successive development of phyla is quite like that in a tree where newer branches spring from older ones by the formation of buds, from which branches develop in succession. And as there are branches of all grades, from the primitive diverging growths which eventually divide the tree profoundly into great segments, through the smaller and smaller branches to the very recent slender twigs ... so it is with the development of successive phyla one from another, the result being a complex tree-like aggregation with older phyla below and younger and smaller phyla above” (Bessey, 1909b, p. 95).

In the early 1890s other American botanists were producing evolutionary trees that were conceptually similar to those that Bessey had started drawing, i.e., minimum spanning trees (e.g., Ward, 1878a; Campbell, 1891; MacMillan, 1892; Underwood, 1893, 1894, but cf. p. 355). Indeed, even in

his 1880 textbook, there is a diagram showing serial relationships within the *Ericaceae* (see Figure 9).⁴ Steiner trees are more the exception than the rule in evolutionary diagrams produced during the whole period 1859-1915, although Coulter (1909a, p. 104) observed that “[n]o one imagines now that any living group has descended from any other living group”, a position that he had been close to adopting ten years before (Coulter, 1898, p. 378). Mottier (1893, p. 192) drew a Steiner tree, but this was a reproduction of one drawn by Engler (1892a), who habitually drew such trees, as did several other botanists, especially those of German extraction (Stevens, 1994). Minimum spanning trees are direct descendants of early nineteenth-century representations of nature that depict a more or less modified Great Chain of Being, and result from using intermediate extant taxa to establish relationships (Stevens, 1994). They depict continuity in the here and now; that they can depict phylogeny is a doubtful proposition.

5. Classification and evolution, hierarchies versus sequences.

There are two sets of problems with Besseyan classifications: (i) Bessey did not always link classification and evolution as closely as he said should be done; and (ii) classifications on the printed page are almost necessarily linear, but the pattern of evolution is dendritic. Bessey's classifications stood in very particular relationship to his diagrams, relationships he never clearly explained.

i) Bessey's classifications and trees were sometimes incommensurate. He never recognized Bentham's *Apetalae* and *Polypetalae* in his trees (Eichler's *Apetalae*, *Gamopetalae* and *Choripetalae* are evident in his first evolutionary diagram — Bessey, 1880, p. 568 — see Figure 2), but still included them, albeit only for convenience, in the serial list of taxa in his first major evolutionary classification (Bessey, 1894a, pp. 248-251). These groups did not disappear entirely until two years later in the sixth edition of

⁴Recent work supports Bessey's general ideas of evolution within the family. The *Ericaceae*, if recognized in the strict sense, are now considered to be paraphyletic (Anderberg, 1993; Judd & Kron, 1993), other families having their ancestry within them. Bessey wrote: “The *Ericineae* are doubtless to be regarded as the central or main group, from which the others have diverged. In the diagram the distinguishing characters which are given for the *Ericineae* may be regarded as typical for the order, and under each of the other sub-orders are given the exceptional characters, or more properly, the modifications of the original ordinal characters” (Bessey, 1880, p. 509).

his *Essentials of botany* (Bessey, 1896a). From considerably later, we find a similar lack of agreement between his classification and his phylogeny of the phycomycete fungi (Bessey, 1903b, cf. pp. 27-28 and pl. 2). However, in general Bessey's classifications present taxa arranged serially according to their relative lowness and highness in his phylogenetic diagrams. Thus he noted that among the Monocotyledons, "rushes, aroids, palms, sedges and grasses are successively greater reductions and simplifications of the lily type" (Bessey, 1894a, p. 240), and he followed that general order in the classification at the end of the paper, although the positions of the rushes and aroids were inverted.

ii) Bessey realized that the pattern of evolution is not simply linear; rather, it is "a complex tree-like aggregation with older phyla below and younger and smaller phyla above" (Bessey, 1909b, p. 95). Classifications, however, are basically linear. In Bessey's classifications there are numerous series of taxa arranged in a progressive fashion relative to each other: "[i]f we represent the phylogenesis of plants by lines, we are compelled to arrange these lines so they show repeated series of divergences" (Bessey, 1896c, p. 230). So how then could classifications represent evolution? There is perhaps no inherent problem; we think of the hierarchy of a formal classification as being equivalent to a tree (Stevens, 1986; Hill & Camus, 1986; Cuerrier *et al.*, 1992). For instance, an order with six families can be represented as a polytomy at the end of the branch that represents the order. However, when Bessey drew a number of lines radiating from a lower form in his tree, these lines might not be placed in separate higher groups in his classification; thus, his classifications and trees were not interconvertible. A taxon in one of his classificatory sequences may be a further extension of an established line of advancement from the taxon before, or else the beginning of a new line. Also, if evolutionarily important new characters originated within a single lineage, he would subdivide that line taxonomically. Genealogies cannot be obtained easily from Bessey's classifications, as his own student Roscoe Pound noted (Hill, 1989, p. 232). A good example is the "genetic lines" of the angiosperm orders as Bessey depicted them in 1915 (fig. 1 — see Figure 8), which are not in agreement with those represented in his accompanying classification if the latter is interpreted as a hierarchy of groupings. However,

by Bessey's own criteria the classification does reflect the important elements of the relationships depicted by the tree. Only the *Hydrales* (*Vallisneriaceae*) are obviously misplaced, their classificatory position implying that they evolved from the *Iridales*, not the *Liliales*, while the *Ericales* are slightly out of sequence. Similarly, his discussion of the phylogeny of the *Ascomyceteae* (Bessey, 1894d) is at odds with the hierarchy of the classification he gave, but not with the serial relationships it represents (see also his treatment of the diatom group the *Centricae-Coscinodisceae* — Bessey, 1899, p. 84, cf. pl. 5).

The Nature of Bessey's Taxa

Bessey did not discuss the ontological status of the higher taxa that appeared in his phylogenetic diagrams. For him, were they objectively real, and/or were they discrete? We introduce this complex topic by discussing whether or not his higher taxa were discrete, deferring the question of their objective reality until we come to consider his ideas about species as well. First of all, though, we note that whether or not Bessey considered his taxa to be real or discrete, this evidently did not affect the reality (for him) of his phylogeny, and it was phylogeny rather than taxa in which he was really interested.

The series of families in Bessey's branching diagrams are "genetic lines", hence necessarily continuous; all important evolutionary steps are visible in these extant taxa. Also necessarily, families and other groupings have boundaries, which perforce divide the continuum that those genetic lines represent (cf. R. Bernier in Cuerrier *et al.*, 1992, p. 676). Of course, Bessey's trends could as well traverse discrete groups arranged serially, if the evolutionary steps were discrete, as they could traverse groups that merged insensibly, if the steps represented many small but cumulative changes. But on this Bessey was not clear. His comments that classification should follow the latest evolutionary theory (e.g., Bessey, 1909b) are not inconsistent with either position. His insistence that evolution is a gradual process perhaps conflicts with his emphasis that the origin of a group was marked by the appearance of a new "idea" (Bessey, 1909b, p. 94) that came to dominate that group. If the "idea", a new character, arose without intermediates, then the group as a whole would be distinguishable from the group from which it

arose both from and by its origin. There seem to be elements of both the gradualist and the punctuationalist positions in Bessey's writings!

There is a further factor that complicates our understanding of how Bessey viewed his higher taxa. This stems from the tendency of humans to make groups that are of a scope (size, complexity) convenient for their cognitive faculties to handle (see Stevens, 1994 for a summary). Bessey (1908a) cautioned that species should not be too large or their descriptions too complex for the human mind to handle, and perhaps he applied the same idea at higher taxonomic levels (Cuerrier *et al.*, 1992). He raised the 14 traditional subfamilies of the *Compositae* each to family rank (Bessey, 1914b, 1915); clearly, no student could hope to remember the variation in a group as large as the undivided *Compositae*, with its 14,324 species. (He did not, however, divide the *Orchidaceae*, which he thought had only 7,521 species.) Note that such division of taxa has no effect on the representation of nature in the classification if that nature is continuous — there are simply more artificial discontinuities. If, however, nature is discontinuous, the consequences are less straightforward. If splitting taxa leads to groups whose boundaries do not coincide with the natural discontinuities, it causes problems, but if the divisions reflect actual gaps in nature, there are no effects — unless taxonomic ranks are interpreted as having some absolute significance.

Turning now to the rank of species, a discussion, "Aspects of the species problem", organized by the Botanical Society of America at Chicago on New Year's Day, 1908, is the best source for Bessey's ideas. It is clear that Bessey unabashedly promoted stasis, convention, and consensus in classification at this rank. Of course, the context — the turn of the century, when Asa Gray's long hegemony in North American botany had broken down, and botanists all over the country felt themselves competent and free to describe species, sometimes based on very limited studies (Dupree, 1959; Stevens, 1992) — needs to be borne in mind. Bessey took the "establishment" position, and argued against species-mongering. He was by no means alone in maintaining this seemingly reactionary and elitist, but, in another interpretation, simply utilitarian stance. Farlow thought that descriptive work should be done only by a few experts who had the extensive experience needed (Farlow, 1887), and Bessey, too, thought that some kind of taxonomic

censorship was needed to restrict species-making. He was worried by the numerous new species being described in genera like *Crataegus* (Charles Sprague Sargent was one of the main offenders), species not like those of Gray, Torrey, Bentham, Candolle (*sic*) or Linnaeus (Bessey, 1902c, p. 795; 1908b, p. 433). Censorship could be fairly subtle, such as simply insisting that specimens be cited (Bessey, 1884c). Publication of new species might be restricted to selected journals, or diagnoses of new species be restricted to Latin, initially ostensibly to improve the standard of descriptions (Robinson, 1901; C. E. Bessey to B. L. Robinson, 13 November 1901, Gray Herbarium), but latterly to deter non-professional botanists (Bessey, 1908a). Bessey strongly supported maintaining the species limits of the past masters of the discipline, extolling the “old measure of species, for the good reason that it is still well fitted to our mental needs and mental capacity” (Bessey, 1908a, p. 220, 1902c, 1908b; C. E. Bessey to W. G. Farlow, 23 July 1908, Farlow Herbarium); “[e]xperience must tell us what limitations of species are most convenient” (Bessey, 1908a, p. 224). (It should be noted that Bessey was not a nomenclatural conservative [e.g., Bessey, 1895a; Overfield, 1993]; his nomenclatural radicalism was consistent with his general goal of establishing American independence in botany.)

But what was the nature of the species he was defending? He expressed very decided views about this in his Chicago paper. Listing 12 “dicta or aphorisms” to govern species-making, he suggested that species should include many individuals, they should be clearly delimited, and they should not be based on complex descriptions — in short, that their scope should be convenient (Bessey, 1908a, pp. 223-224; C. E. Bessey to W. G. Farlow, 23 July 1908, Farlow Herbarium). He did not mention genealogy or evolution in this context, and he rejected unequivocally the objective reality of species: “Nature produces individuals, nothing more... So species have no actual existence in nature. They are mental concepts, and nothing more. They are conceived in order to save ourselves the labor of thinking in terms of individuals, and they must be so framed that they do save us labor” (Bessey, 1908a, p. 218).

Such an unqualified statement suggests that Bessey was a nominalist (see also Tobey, 1981; Mayr, 1982; Berlin, 1992). He certainly did not believe that the *rank* of species is real. He noted elsewhere that there was no sharp

distinction between the phenomenon of (intraspecific) crossing and that of (interspecific) hybridization: "If varieties differ from species only in degree [of morphology], then crossing of varieties differs from hybridization of species also only in degree" (Bessey, 1891, p. 466; also 1895a, p. 668). However, although Bessey seems to have thought that this showed that there was no real rank of species, it shows only that entities that taxonomists have placed in different ranks, those of species and varieties, cannot in fact be so separated. But to understand more about Bessey's ideas as to what species represented, we have to distinguish between the taxonomic and evolutionary contexts in which he discussed species. A distinction that is now often made, but that Bessey himself did not make, between the reality of species (or any other level of the hierarchy) as individual groups and their reality as a natural rank or class, may also help clarify his thoughts.

In his comments about species as taxonomic entities, Bessey was consistent. At the Chicago meeting, he observed that "We have had botanical congresses which formulated laws in regard to the *naming* of species, but as to the *making* of species each botanist is allowed to follow his own notions without any guide whatever, and what is worse still without any restrictions" (Bessey, 1908a, p. 221, emphasis in original). His "dicta or aphorisms" for the making of species give no indication whether he was thinking about objectively real groups; rather, they aim to establish conventions that will govern the description of species. Species were simply convenient aggregations of individuals that abridged the labor of discussing nature. Indeed, it would be easy for somebody like Bessey who believed strongly in evolution and its results — some sort of historical continuum of form and no natural rank of species — to downplay, or simply overlook, the possibility that, in any one slice of time, there could be gaps between groups of organisms that could be called species. Of course, such groups, although not members of an ontologically real class of species, might be considered discrete by a taxonomist simply because they could be morphologically distinguished. However, when Bessey came to thinking about evolution, his species had to correspond with groupings in nature that had a particular origin in time, that is, they had to consist of individuals descended from some common ancestral stock. Certainly he later suggested that systematists should be more interested in the origin of species than in their detection,

which implies strongly that species have boundaries in time (origin) and are “out there” to be discovered (detected) (Bessey, 1913, p. 4). At the same time, he gave the impression that the masters' broadly delimited species would be suitable subjects for such a study, and his defense of such conservatively circumscribed species suggests that they would be more or less discrete entities, as opposed to the species mongers' narrowly circumscribed ones, which are difficult to distinguish. If species have an origin and can be detected, they must exist outside of the mind. However, in direct conflict with this is his insistence that species are “mental concepts” only (see above), since this would mean that his species could have any boundary whatsoever (see Stevens, 1992, 1994, for summaries of the problem).

In the end, Bessey's view of the relationship between his classification and the structure of nature itself remains uncertain. The problem of understanding how he formed groups (perhaps he used many characters) and perceived trends (perhaps he focused on single characters), coupled with the conflicting exigencies of classification, make his rationale for circumscribing higher-level taxa unclear. If the primary purpose of such taxa was to reflect the main lines of evolution, and if the trends *and* the taxa they spanned were continuous, the limits of higher taxa would be necessarily arbitrary, and Bessey then would be a limital nominalist (terms of Stevens, 1994, p. 176) — the continuum is real, in nature, subdivisions of it are arbitrary. At the species level, Bessey's nominalism was tempered by his desire to be able to talk about the origins of species, and his position there was akin to hierarchical nominalism (Darwin's position) — groups are more or less discrete, their rank immaterial. The discreteness or distinctness of the group serves as a preliminary signal that a lineage has been recognized, and so allows the taxonomist to think of the group as being real.

Bentham and Hooker versus Sachs and Engler: Complementary or Conflicting Influences?

“I may assume that it is very well known to nearly all of us that the prevailing arrangement of the Dicotyledons does not represent the later views of any of the systematists. Bentham and Hooker distinctly state at the beginning of their treatment of the *Apetalae* [*sic*: *Monochlamydeae*, Bentham & Hooker, 1862-1883, vol. 2, p. iii] that the group is one neither natural nor well limited, and suggest in

connection with many of the families their relationship to many *Polypetalae*. While their arrangement follows the Candollean sequence, their explanatory notes show that the authors recognized the fact that plants gathered in the group *Apetalae* are reduced forms of *Polypetalae* and *Gamopetalae*...

The fact is, that the systematic disposition of the higher plants is at present a makeshift, maintained by conservatism and a reverence for the time-honored work of the fathers. It is unscientific to let our practice drag behind the present state of our knowledge: it is far more so for us to cling to the opinions of our fathers through mere reverence, long after we know them to be untenable" (Bessey, 1894a, pp. 242, 243).

These quotations from Bessey's address to the newly formed Botany Section of the American Association for the Advancement of Science admirably capture his mood as he tried to reform botanical classification. He had early acknowledged Sachs' influence on his classification of the major phyla: "The arrangement ... which will be followed in this book, is essentially that of Sachs, with some modifications..." (Bessey, 1880, p. 205). He again mentioned the fourth edition of Sachs' *Lehrbuch* when he adopted the division of the phanerogams into *Gymnospermae* and *Angiospermae*, the latter being in turn divided into Monocotyledones and Dicotyledones (Bessey, 1880, p. 390). This is a particularly noteworthy decision, because in Augustin-Pyramus de Candolle's *Théorie élémentaire* (3rd edition, 1844), Bentham and Hooker's *Genera plantarum* (1862-1883) and Gray's textbook (6th edition, 1877) the Gymnosperms were included within the Angiosperms.

But within the *Angiospermae*, Bessey shifted from Sachs' scheme to a combination of those by Bentham and Hooker (initially the Bentham and Hooker sequence was outlined by Hooker in Mrs. Hooker's translation of Le Maout and Decaisne [1873]) and by Engler — although with important changes in both cases. Thus Bessey only grudgingly recognized the "Sachsian" series *Apetalae-Gamopetalae-Choripetalae* in 1880. It was "an arrangement which does violence to nature, separating widely many orders which are evidently closely related to one another" (Bessey, 1880, p. 476). Indeed, although the sequence of groups in the Bentham and Hooker system was different, their equivalent of the Sachsian *Apetalae* fared no better.

Bessey's use of a modified Bentham and Hooker sequence is noteworthy, since their classification is rightly regarded as non-evolutionary. Furthermore, they tried to keep the number of families to 200, and taxa in general very small; their classification cannot be interpreted in

any simple hierarchical terms (Stevens, in prep.). Details of their classificatory goals probably were unknown to Bessey, but he would have been aware that Bentham (1857) *had* admitted the influence of convenience — nomenclatural stasis that preserved names currently in use could outweigh nomenclatural change needed on scientific grounds. As is evident from the quotation above, Bessey realized that Bentham and Hooker were inclined to suggest relationships that were not reflected in their classification — to him, an unscientific practice — and he did not recognize groups like their *Apetalae* (Bessey, 1894b). He also had dropped the distinction between *Polypetalae* and *Gamopetalae* by 1897 (see also Coulter, 1885). But a great virtue of Bentham and Hooker's system in Bessey's eyes must have been that it started with apocarpous and polypetalous groups in the Dicotyledons, and he thought that these groups are indeed primitive. In many German systems from that time, the *Amentiferae* are the first Angiosperms in the sequence, and both Asa Gray (e.g., 1878) and Coulter (1904a) thought that these groups are primitive. Although families may change position in Bessey's numerous representations of plant phylogeny, the overall order remains similar (Bessey, 1894a, 1897a, 1907b, 1915), with apocarpous and polypetalous groups always basal.

However, Bessey also remarked that the best system, in which the real affinities were most adequately expressed, was to be found on the continent of Europe (Bessey, 1880, 1893a), but to whose system was he referring? Part of the answer can be found in the address mentioned above: "Here and there a voice is raised against the continuance of this archaic system, and now and then one breaks his allegiance to Bentham and Hooker and becomes a disciple of Eichler..." (Bessey, 1894a, p. 241). Eichler's system (1875-1878) was the basis for that by Engler and Prantl, with which Bessey became "more and more impressed", holding that it "would give renewed life and vigor to systematic botany, and doubtless will be the means by which many a student will be led to the study of the more difficult families" (letter to Coulter quoted in Rodgers, 1944, p. 171; see also Cuerrier *et al.*, 1992 — Bessey also compared his work with that of Goebel [e.g., 1882]; see Overfield, 1993, p. 192). But of course Bessey *had* abandoned Engler and Prantl's highest-level groups, preferring Bentham and Hooker's intermediate-level groups. Simplicity to complexity might be an overall trend in flowering plants, but the present simplicity of the flowers of Engler and Prantl's *Amentiferae* is derived from antecedent complexity. However, Bessey tended towards

recognizing the families of Engler and Prantl's system (Engler & Prantl, 1887-1915; e.g., Bessey, 1907b); by 1915, he recognized 300 families of flowering plants, half again as many as in Bentham and Hooker's system. Moreover, Bessey seems never to have allowed that the Angiosperms are polyphyletic, although he once thought that this was a possibility (Bessey, 1889, p. 99 — see Figure 4A; Coulter, 1904a and Coulter & Chamberlain, 1903 opted for polyphyly; Engler [1897] had also toyed with the idea). What is perhaps the main conceptual difference between Engler's work and Bessey's can be seen by comparing the trees they produced. Those by Engler are almost without exception Steiner trees, although it should be noted that they usually depict relationships just within families, while Bessey's later ones are minimum spanning trees and usually depict relationships between families or groups of families (see Figure 8). Nevertheless, like Bessey, Engler could not ground evolution on the paleobotanical record, and so depended on structural progressions for determining the outline of evolution: "Since the paleobotanical facts are not sufficient in the distant past, and they might also never be sufficient, to group on that basis the angiospermous families in the sequence of their evolution, it then leaves us only with progression as the most important foundation for determining their sequence in the system, which is the expression of the differences of the morphological and anatomical structures" (Engler, 1892a, p. 1). This could have been written by Bessey. For him, though, progressions were effectively evolution in *progress* — thus the extant groups in his trees are connected directly — while for Engler they were the net *result* of evolution — the actual course of evolution was less clearly known, and so the extant terminal groups in his trees are connected indirectly by lines representing an inferred fossil record, or perhaps archetypes that stood for ancestors.

Bessey (1896c) thought that neither Engler and Prantl nor Bentham and Hooker had established a logical link between the Dicotyledons and Monocotyledons, and it was clear to him that the two groups have their closest similarity in the buttercups and water plantains, the features they share being therefore primitive in each line. But did this idea that the basal Angiosperms have polycarpic flowers with numerous stamens have any particular forerunners? Bessey's strobilar theory of the ancestral angiosperm flower certainly preceded writings by Arber and Parkin (e.g., 1907) that advanced similar ideas. Bessey seems to have derived his idea of the

primitive angiosperm flower in part from the phyllome model developed by Goethe and Augustin-Pyramus de Candolle: "Since the flower is a shoot in which the phyllomes are modified for reproductive purposes, that flower in which the phyllomes are least modified must be regarded as primitive" (Bessey, 1893a, p. 331). However, Candolle (1813) had suggested that the *Ranunculaceae*, with their numerous, clearly visible parts and mostly with radially symmetrical flowers, are a perfect group. But Bessey (1909b, p. 98) also knew about J. H. Wilson's translation of Adrien de Jussieu's textbook on botany (A. H. L. de Jussieu, 1849), and Jussieu had thought that the flowers of *Ranunculaceae* do not represent a perfect state because their parts are often arranged in spirals, and thus are analogous to the leaf-like parts (bracts) of an inflorescence. He believed that an organ's position, even more than its structure or function, was the most stable element of plant construction, and so most likely to show signs of the basic condition. Moreover, some *Ranunculaceae* have carpels that form a spike, again betraying their foliar nature. (Jussieu [1849, pp. 542-543] had also noted that the foliar nature of flower parts in *Helleborus* had helped Goethe to develop his ideas of metamorphosis, but Bessey himself was not interested in Goethean ideas *per se* [Tobey, 1981, pp. 43-45]). To Bessey, floral architecture that resembles the structure of an inflorescence, as in the *Ranunculaceae*, represented the lowest degree of organization, while a whole inflorescence that mimics a single flower, as in the *Compositae*, represented the highest, and therefore his sequence ended with the *Compositae* (e.g., Bessey, 1915). Hence Bessey's quarrel with Candolle's (1813) sequence of families, which, although it began with the *Ranunculaceae*, did so for the wrong reasons — according to Bessey, they are not a perfect group, as Candolle had thought, but a primitive one (it may be relevant that they had been studied in detail by Antoine-Laurent de Jussieu in 1773, and Candolle preferred to start his sequence with a well-known group).

Bessey, the New Botany, and Systematics

Bessey's teaching ability was almost legendary (Overfield, 1993 provides a good treatment of Bessey's teaching). Throughout his career, he worked both to establish a rejuvenated botany as a respectable academic discipline and to improve the botany curriculum in colleges. In 1884 he gave an indication of

what botany faced in contemporary academic circles: “Unfortunately, in many schools and colleges, the spirit of conservatism has preserved to us this old type of the science, and there are not a few even among college bred men who still regard botany as a pleasant pastime consisting mainly of flower hunting, a fit thing for sentimental girls and effeminate young men, but unworthy the time and attention of strong minds” (Bessey, 1884b, col. 1).

As part of his endeavor, Bessey worked to shift American botanists' attention to new ideas initiated in European laboratories (Bessey, 1905a, 1913). Even by 1871, he had added laboratory work to his undergraduate botany course in Ames (Overfield, 1993). The publication of Bessey's (1880) *Botany for high schools and colleges* “transplanted cryptogamic botany and physiological anatomy from Europe into American colleges” (Ewan, 1969, p. 46), and was centrally important in reinvigorating American botany. A comparison of Bessey's textbook with those by Asa Gray — competitors of his — is instructive. In the last edition of the old-style *Introduction to structural and systematic botany*, Asa Gray (1877) discussed seed plants, and flowering plants at that, almost to the exclusion of all else. He devoted 223 pages to the major groups of flowering plants, yet a mere 12 pages suffice for his treatment of all groups from ferns to fungi. In Bessey's *Botany*, the figures were 150 and 210 pages respectively. In its next version, Gray's textbook was to have split into four volumes, one on organography (Gray, 1878), another on physiological botany (Goodale, 1885), and two more never produced: one by Farlow, covering ferns to fungi, and another by Gray himself, an outline of the natural orders of seed plants. Meanwhile, Bessey soon came to dominate the market for undergraduate-level, single-volume botanical texts was dominated by Bessey (see also Bessey, 1884a, 1892; Bessey & Bessey, 1914; Bessey *et al.*, 1903; Overfield, 1993).

As a result of the efforts by Bessey and others, more experimental ecological and physiological botany began to replace the old discipline called taxonomy, which was sometimes viewed as being “unscientific” (e.g., Barnes, 1899; Lloyd & Bigelow, 1907; Fink, 1916; Hitchcock, 1916; Dupree, 1959; Stevens, 1994). Bessey thought that *all* fields of botany were important, as all provided knowledge about plants. In particular, he welcomed physiology — a relative newcomer on the scene — as a scientific addition to systematics, even though he suggested that the experiments it entailed were

often futile and led students and teachers to amusing but unproductive researches (Bessey, 1913). Bessey himself did not view taxonomy as unscientific; he condemned such statements, allowing that if field botany “no longer claims the larger part of the student's attention, it is still an essential part of the training of every botanist” (Bessey, 1913, p. 4). Yet he thought that some of the energy the field botanist devoted to splitting species could be usefully diverted to studying more ecological problems, notwithstanding his apparent initial skepticism about the value of ecology (Tobey, 1976, p. 36); in his view, systematic botany should be concerned with the origin of species rather than with their distinction (Bessey, 1908a, 1913).

But despite Bessey's own relatively tolerant beliefs, subdisciplinary tensions increased. As he himself observed, field botany fell out of favor. A “mere laboratory man” could not carry out his laboratory work while on vacation, unless it was to examine algae near the lake shore, and he certainly did not go tramping through the wilderness with a vasculum slung over his shoulder (Bessey, 1911, p. 635). And when the pendulum swung again, partly through the work of a younger colleague at Nebraska, F. E. Clements, the botanist now took psychrometer, anemometer and balance, not plant press and vasculum, into the field (Bessey, 1913, p. 10). It was a more analytical and experimental taxonomy that was in favor, one that turned more to ecology and relied on experimental stations set up in different habitats. At a time when botany commanded little space in the educational agenda and had to defend its place in face of the fast growing medical and zoological programs, it is understandable that botanists focussed on that part of their discipline that would promote an image of scientific competence and advance. For many of Bessey's colleagues, systematics was not one of those parts.

Conclusion

No one can doubt Bessey's influence on modern plant classifications. This is not to say that his system really was more “phylogenetic” than those of his contemporaries. As he himself recognized (Bessey, 1897a), his system was something of a hybrid, based on several precursors and then further modified, retaining much of the theory (largely hidden) and practice of its

parents. Indeed, although Bessey tried to represent phylogeny, the genealogy of plants, in his systems, his discourse was mostly an extension of that from the eighteenth and early nineteenth centuries. It is permeated with ideas such as progression, intermediate taxa, and highness and lowness, all common then (Stevens, 1994). Although Bessey rarely mentioned parallel series, so commonly discussed in the middle of the nineteenth century, this may have been because he thought that Angiosperms had a single origin; ideas of parallelism are more evident in the works of Ward (1878a, 1878b) and Coulter (1899; cf. Bower, 1898), both of whom suggested that Monocotyledons and Dicotyledons had separate origins. Engler's principles (Engler, 1897; Barabé & Vieth, 1990; Cuerrier *et al.*, 1992) are not so very different from Bessey's, and problems caused by the distinction between primitive and secondary simplicity that taxed Bessey had been long discussed (e.g., Hooker, 1856; Engler, 1892b).

Insofar as Bessey's approach to phylogeny was distinctive, it was in his great emphasis on trends. It is hardly surprising that he considered man was the highpoint of evolutionary progress: "We have here a forcible illustration of the dependence of higher living things upon the lower. At one end of the scale of life we find the simple Archaean Water Slimes, the first of all living things upon the earth: at the other end of the scale, separated by a stretch of time inconceivably long, is man, man of the nineteenth century, the smelter of ores, the user of tools, the driver of machines" (Bessey, n.d. 1, pp. 4-5). Bessey's numerous phylogenetic diagrams show morphological progressions that he equated with temporal progressions. His trends involved mostly characters of external form and gross anatomy; like others of his generation, he was sympathetic to development, but did not go so far as Coulter, who observed that "comparative ontogeny led to the development of evolutionary sequences" (Coulter, 1916, also 1885, 1904; Ganong, 1901, pp. 426-427). We suggested above that Bessey's ideas on development may be connected with those of Ernst Haeckel, but similar ideas are evident elsewhere, as in Schimper [1869, vol. 1, pp. 75-76], to mention another author with whom Bessey was familiar.

Yet although ontogeny *per se* may have failed to reveal phyletic lines within flowering plants, Bessey's trends fulfilled the same function that a

rigidly applied law of recapitulation would have, and with an interesting difference from those of some contemporaries. Engler's trends generally cut across the main groupings of his angiosperm classification (see also Wernham, 1911), and Coulter's trends, too, were mainly trends in characters, not taxa (Coulter, 1909b). Bessey equated trends in characters with trends in taxa, providing a notable precedent and impetus for the use of trends by later evolutionary systematists such as Cronquist, Hallier, Hutchinson, and Takhtajan. Indeed, it is fair to say that his writings (less his diagrams) are a primary source of much of the evolutionary theorizing by systematists later in the twentieth century (Kiger, 1971, pp. 22-26). The general emphasis on progress and progressions in Bessey's work is not surprising, being still common in the latter part of the nineteenth century (Stevens, 1994). However, Bessey promulgated such ideas particularly forcefully, and this may perhaps be linked to his Progressive political ideas (on which see Overfield, 1993, chap. 7). Cittadino (1993) makes an analogous argument about Bessey's younger contemporary Henry Cowles, and similar ideas were widespread among American biologists then (Mitman, 1992, pp. 11-12). Bessey's interest in teaching is also relevant in this context, since trends and progress would provide an ideal "glue" to link successive lectures in courses on evolution and classification.

Yet Bessey's emphasis on trends, and on directly linking extant groups, was conceptually little different from systematic practice of the early nineteenth century. Ironically, Bessey explicitly repudiated the "map" theory, in which reticulating relationships were depicted on a plane surface (Bessey, 1909b, p. 93). He also rejected the "scala" or linear theory, emphasizing that it was incorrect to make systems as Bentham and Hooker had done by "linking family to family in a long undulating chain, by concatenation" (Bessey, 1894a, p. 248). But just as earlier naturalists' disavowal of the *scala naturae* did not mean that they stopped believing in continuity (Stevens, 1994), so Bessey's rejection of the map or unbranched chain was not accompanied by any corresponding change in how relationships were detected. For Antoine-Laurent de Jussieu, a staunch believer in continuity, discovering intermediates and so forming series was the cornerstone of his natural method; he even looked at the major characters in his "system" in a hierarchical fashion, as Bessey also was

inclined to do (but note that Jussieu allowed that his system was artificial, at least in part). The main difference between his work and Bessey's is in how they interpreted their arrangements of plants. Rodrigues C. (1950) was quite right to cut down Bessey's diagrammatic cactus and convert it into an archipelago; Bessey might not have liked the result, but it was a better way of depicting the relationships Bessey had found. As a self-professed iconoclast "tearing down the work of years", Bessey was unaware of the extent to which his own system "rest[ed] upon hypothetical grounds" (Bessey, 1894a, p. 238; also 1893a, p. 332). His establishment of relationships directly between extant taxa was exactly what Antoine Laurent de Jussieu and his successors had done, although few of them would have depicted those relationships in the form of a tree. Moreover, despite Bessey's interest in paleontology and development, much of the evidence that he used to detect relationships in flowering plants was similar to what Jussieu and those others had used.

Although Bessey's phylogenetic work was conceptually similar to that of his contemporaries and predecessors, it showed a certain clarity of thought that helped to set it apart. Thus we have emphasized his firm linkage of evolution with classification, a linkage not then (or even now) universally allowed, still less practiced (Roscoe Pound was an early convert to the idea — see Hill, 1989, p. 203). Bessey's tabulations of the changing percentages of plant groups in the fossil record at different geological epochs was a statistical approach very unusual for its time (Bessey, 1897a; Tobey, 1981, pp. 55-57). He noted the distrust that many botanists had for theory and generalization, and quoted a "well known professor of philosophy" approvingly: "while botany has had many eminent men, it has been singularly unproductive in giving the world any conspicuous general principles" (Bessey, 1910b, p. 31). The establishment of general principles was precisely Bessey's goal.

By the end of the nineteenth century, American botany was almost fully integrated into the developing global scientific community. This was thanks in substantial part to Asa Gray's efforts (Dupree, 1959), while leaders in the next generation of American botanists, including Bessey, Farlow, and Coulter, brought German scientific botany, "wissenschaftliche Botanik", to America. The rise of the New Botany in the United States changed the content of textbooks and courses, and the interests of many botanists. Botany

incorporated histological and experimental approaches and became more physiological and ecological (e.g., Coulter, 1904b), but for Bessey, at least, taxonomy retained a central position. Nevertheless, his proselytism for the New Botany led to a reduction in the emphasis on taxonomy in both curriculum and research, a tendency already evident to Coulter in 1887 (Coulter, 1887). Classificatory work involving system-making and monographs was being displaced not only in the United States but also in Europe and England, and the making of phylogenies and systems became generally a less popular enterprise (Coulter, 1909a). Colonial interests demanded more practical floristic work in which new species were described and lists of plants were drawn up, a trend already evident by the middle of the nineteenth century, but especially so from the 1930s onwards (Frodin, 1984). Indeed, Bessey's work may have helped to promote this trend; as he noted, local floras had become desiderata because the New Botany did not prepare students for the business of identification using the technical keys available (Bessey, 1908c). Universities, on the other hand, began to demand what eventually came to be called "the New Systematics" (Huxley, 1940; see also Mayr *et al.*, 1953), in which the focus was on evolutionary studies, but at the species level and below. Meanwhile, histology, physiology, genetics, and ecology steadily gained importance as systematics lost emphasis.

Bessey thought that he had largely succeeded in reorienting higher-level angiosperm systematics. He quoted Asa Gray at length as having expressed opinions that were also his own (Bessey, 1896d), and the new general system of flowering plants seemed almost fixed in its outline: "In fact when we agree to the hypothesis that polypetalous, hypogynous, apocarpous flowers are primitive the great outlines of the phylum (or phyla) are quite obvious, and the only questionable points are with reference to the place and sequence of intermediate orders"; there was "no room for radical differences of opinion, and in fact little room for any but the most minor differences in regard to the proper sequence of the monocotyledonous families", while for the Dicotyledons, "[t]he great outlines — the boundaries of the phyla — are drawn, but the particular manner in which many of the interior families are related to each other has not yet been made out" (Bessey, 1909b, p. 100).

But Bessey's system was not completely victorious, even in the United States (see Coulter & Chamberlain, 1903; Ganong, 1912, 1917; Hitchcock, 1925). Still less did it travel across the Atlantic, where the systems of Bentham and Hooker and of Engler and Prantl and their derivatives continued to flourish. Indeed, Bessey accomplished less than he had hoped in strengthening the conceptual roots of system-making, which was little more "philosophical" when he died in 1915 than when he had started 35 years earlier. He was unable to clarify the relationship between morphology and genealogy, or to reconcile the different ways in which systems were used. Although a self-confessed iconoclast when it came to major systems, he was conservative about species limits. But we should not expect him to have solved or reconciled all these problems when we consider him in the context of his own time. Today we still grapple with the same predicaments, in part because when system-making became more popular again in the 1950s and 1960s, the new systems produced then were much influenced by Bessey's ideas and practice, even if Bessey's practice was little different than Jussieu's in 1789. Phylogeny was by and large a new gloss on a long-standing practice that, it can be argued, did not support such interpretation.

Acknowledgments

We are very grateful to the audience at a symposium on Charles E. Bessey held at the meeting of the American Institute of Biological Sciences in Ames, Iowa, for their helpful comments; to Margaret Bolick, for her invitation to give that paper; to Bernadette Callery, formerly research librarian at the New York Botanical Garden, for information on some of Bessey's publications; to Denis Barabé for reading a draft of the manuscript; and to Theodore Barkley for his critical comments. The Library of the Gray Herbarium kindly gave permission for the reproduction of Figures 2-9. A. C. was supported by a scholarship from Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche (FCAR).

References

- Adanson, M. 1763-1764. *Familles des plantes*. 2 vols. Vincent, Paris.
- Ainsworth, G. C. 1976. *Introduction to the History of Mycology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Anderberg, A. 1993. Cladistic interrelationships and major clades of the *Ericales*. *Pl. Syst. Evol.* 184: 207-231.
- Arber, E. A. N. and J. Parkin. 1907. On the origin of Angiosperms. *J. Linn. Soc., Bot.* 38: 29-80.
- Arber, E. A. N. and J. Parkin. 1908. Studies on the evolution of the Angiosperms. The relationship of the Angiosperms to the *Gnetales*. *Ann. Bot. (Oxford)* 22: 489-515.
- Baillon, H. E. 1866-1895. *Histoire des plantes*. 13 vol. Hachette, Paris.
- Barabé, D. 1993. Les systèmes modernes de classification des angiospermes. Pp. 135-159. In: Poncy, O., (ed.), *Systématique botanique: Problèmes actuels*. Biosystema 10. Paris.
- Barabé, D. and J. Vieth. 1990. Les principes de systématique chez Engler. *Taxon* 39: 394-408.
- Barnes, C. R. 1894. The progress and problems of plant physiology. *Science*, n.s. 10: 316-331.
- Benson, L. 1957. *Plant Classification*. Heath, Lexington.
- Bentham, G. 1857. Memorandum on the principles of generic nomenclature in botany as referred to in the preceeding paper. *J. Proc. Linn. Soc., Bot.* 2: 30-33.

- Bentham, G. and J. D. Hooker. 1862-1883. *Genera plantarum*. 3 vols. Pamplin, Black (for vol. 1); L. Reeve & Williams & Norgate, London.
- Berlin, B. 1992. *Ethnobiological Classification: Principles of Categorization of Plants and Animals in Traditional Societies*. Princeton University Press, Princeton.
- Bessey, C. E. n.d. 1. The evolution of the plant kingdom. In: *Charles Edwin Bessey papers, 1865-1915* [microform]. Microfilmed by the University of Nebraska Archives under the supervision of Joseph G. Svoboda, editor-archivist and sponsored by the National Historical Publications and Records Commission.
- Bessey, C. E. n.d. 2. The latest phylogeny of plants. In: *Charles Edwin Bessey papers, 1865-1915* [microform]. Microfilmed by the University of Nebraska Archives under the supervision of Joseph G. Svoboda, editor-archivist and sponsored by the National Historical Publications and Records Commission.
- Bessey, C. E. 1880. *Botany for High Schools and Colleges*. Henry Holt, New York.
- Bessey, C. E. 1882a. The systematic arrangement of the Thallophytes. *Amer. Naturalist* 16: 43-46.
- Bessey, C. E. 1882b. Modern botany and Mr. Darwin. *Amer. Naturalist* 16: 507-508.
- Bessey, C. E. 1884a. *The Essentials of Botany*. Henry Holt, New York.
- Bessey, C. E. 1884b. Science and practice. *Rep. (Annual), Nebraska State Board Agric.* 1884: 92-97.
- Bessey, C. E. 1884c. A suggestion in regard to the publication of new species. *Amer. Naturalist* 18: 71-72.

- Bessey, C. E. 1884d. Adventitious inflorescence of *Cuscuta glomerata*. *Amer. Naturalist* 18: 1146-1147.
- Bessey, C. E. 1885. Injurious fungi in their relation to the diseases of plants. *Proc. Amer. Pomol. Soc.* 1885: 35.
- Bessey, C. E. 1889. *The Essentials of Botany*, ed. 4. Henry Holt, New York.
- Bessey, C. E. 1891. The hybridization of plants. *Gard. & Forest* 4: 466-467.
- Bessey, C. E. 1892. *Elementary Botanical Exercises for Public Schools and Private Study*. J. H. Miller, Lincoln (Nebraska).
- Bessey, C. E. 1893a. Evolution and classification. *Bot. Gaz.* 18: 329-333. [Vice-Presidential Address, Section G, A.A.A.S.]
- Bessey, C. E. 1893b. *The Essentials of Botany*, ed. 5. Henry Holt, New York.
- Bessey, C. E. 1894a. Evolution and classification. *Proc. Amer. Assoc. Advancem. Sci.* 42: 237-251. [Vice-Presidential Address, Section G, A.A.A.S.].
- Bessey, C. E. 1894b. A synopsis of the larger groups of the vegetable kingdom. *Amer. Naturalist* 28: 63-65.
- Bessey, C. E. 1894c. A third report upon the native trees and shrubs of Nebraska. *Contr. Bot. Dept. Nebraska Univ.*, n.s. 8: 98-129.
- Bessey, C. E. 1894d. The homologies of the *Uredineae* (the rusts). *Amer. Naturalist* 28: 989-996.
- Bessey, C. E. 1894e. Further studies on the relationship and arrangement of the families of flowering plants. *Bot. Gaz.* 19: 372-373.

- Bessey, C. E. 1895a. A protest against the Rochester rules. *Amer. Naturalist* 29: 666-668.
- Bessey, C. E. 1895b. Two plant catalogues. *Amer. Naturalist* 29: 1073-1074. [Unsigned.]
- Bessey, C. E. 1895c. Vegetable kingdom. Pp. 453-464 (vol. 8). In: Adams, C. K., (ed.), 1893-1897. *Johnson's Universal Cyclopedia*, new ed. 8 vols. D. Appleton, New York.
- Bessey, C. E. 1896a. *The Essentials of Botany*, ed. 6. Henry Holt, New York.
- Bessey, C. E. 1896b. The significance of the compound ovary. *Bot. Gaz.* 22: 224-225.
- Bessey, C. E. 1896c. The point of divergence of Monocotyledons and Dicotyledons. *Bot. Gaz.* 22: 229-232.
- Bessey, C. E. 1896d. A new manual of systematic botany. *Amer. Naturalist* 30: 826-829.
- Bessey, C. E. 1897a. Phylogeny and taxonomy of the angiosperms. *Bot. Gaz.* 24: 145-178. [Presidential Address, Botanical Society of America.]
- Bessey, C. E. 1897b. The systematic arrangement of the *Protophyta*. *Amer. Naturalist* 31: 63-65.
- Bessey, C. E. 1899. The modern conception of the structure and classification of Diatoms, with a revision of the tribes and a rearrangement of the North American genera. *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 21: 61-85. Pl. 5.
- Bessey, C. E. 1901. The modern conception of the structure and classification of desmids, with a revision of the tribes, and a rearrangement of the North American genera. *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 22: 89-97. Pl. 19.

- Bessey, C. E. 1902a. The morphology of the pine cone. *Bot. Gaz.* 33: 157-159.
- Bessey, C. E. 1902b. The structure and classification of the *Conjugatae*, with a revision of the families and a rearrangement of the North American genera. *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 23: 145-150.
- Bessey, C. E. 1902c. Botanical notes. *Science*, n.s. 15: 793-795.
- Bessey, C. E. 1903a. Evolution in microscopic plants. *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 24: 5-12. [Presidential Address, American Microscopical Society.]
- Bessey, C. E. 1903b. The structure and classification of the *Phycomycetes*, with a revision of the families and a rearrangement of the North American genera. *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 24: 27-54. Pl. 2.
- Bessey, C. E. 1905a. How much plant pathology ought a teacher of botany to know? *Pl. World* 8: 189-197.
- Bessey, C. E. 1905b. The structure and classification of the lower green algae. *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 26: 121-136. Pl. 12.
- Bessey, C. E. 1907a. The structure and classification of the *Siphonales* with a rearrangement of the principal North American species. *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 27: 47-62. Pl. 3.
- Bessey, C. E. 1907b. Synopsis of plant phyla. *Univ. Nebraska Stud.* 7: 275-373.
- Bessey, C. E. 1908a. The taxonomic aspect of the species question. *Amer. Naturalist* 42: 218-224.
- Bessey, C. E. 1908b. Botanical notes. *Science*, n.s. 27: 431-434.
- Bessey, C. E. 1908c. Botanical notes. *Science*, n.s. 28: 231-215.

- Bessey, C. E. 1909a. Letter to E. Haeckel. In: *Charles Edwin Bessey papers, 1865-1915* [microform]. Microfilmed by the University of Nebraska Archives under the supervision of Joseph G. Svoboda, editor-archivist and sponsored by the National Historical Publications and Records Commission.
- Bessey, C. E. 1909b. The phyletic idea in taxonomy. *Science*, n.s. 29: 91-100. [Vice-Presidential address, Section G, Botany, A. A. A. S.]
- Bessey, C. E. 1910a. The phyla, classes, and orders of plants. *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 29: 85-96.
- Bessey, C. E. 1910b. Botanical notes. *Science*, n.s. 31: 908-909.
- Bessey, C. E. 1911. On the preparation of botanical teachers. *Science*, n.s. 33: 633-649.
- Bessey, C. E. 1913. Some of the next steps in botanical science. *Science*, n.s. 37: 1-13. [Presidential Address, A. A. A. S.]
- Bessey, C. E. 1914a. The classification of *Protophyta*, including a revision of the families, and a rearrangement of the North American genera. *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 33: 89-104.
- Bessey, C. E. 1914b. Revisions of some plant phyla. *Univ. Nebraska Stud.* 14: 37-109.
- Bessey, C. E. 1914c. Synopsis of the conjugate Algae — *Zygomycetae*. *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 33: 11-49.
- Bessey, C. E. 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2: 109-164. [Paper delivered at the 25th Anniversary celebrations, Missouri Botanical Garden.]

- Bessey, C. E. and E. A. Bessey. 1914. *Essentials of College Botany*. Henry Holt, New York.
- Bessey, C. E., Bruner, L. and G. D. Swezey. 1903. *New Elementary Agriculture*. University Publishing Co., Lincoln (Nebraska).
- Bower, F. O. 1898. The British Association. Bristol Meeting. Section K (Botany). Opening address. *Nature* 59: 66-69, 88-91, 112-114.
- Campbell, D. H. 1891. On the relationships of the *Archegoniata*. *Bot. Gaz.* 16: 322-333.
- Candolle, A.-P. de. 1813. *Théorie élémentaire de la botanique*. Déterville, Paris.
- Candolle, A.-P. de. 1844. *Théorie élémentaire de la botanique*, ed. 3. Roret, Paris.
- Candolle, A.-P. de and A.-L.-P. de Candolle, (eds.) 1824-1873. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. 17 vols. Treuttel & Wurtz, Paris.
- Cittadino, E. 1993. A "marvelous cosmopolitan preserve": The dunes, Chicago, and the dynamic ecology of Henry Cowles. *Perspect. Sci.* 1: 520-559.
- Core, E. E. 1955. *Plant Taxonomy*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.
- Coulter, J. M. 1880. Review of C. E. Bessey, 1880, Botany for high schools and colleges. *Bot. Gaz.* 5: 96-98.
- Coulter, J. M. 1885. On the appearance of the relation between the ovary and the perianth in the development of Dicotyledons. *Bot. Gaz.* 10: 360-363.
- Coulter, J. M. 1887. Editorial. *Bot. Gaz.* 12: 140-141.

- Coulter, J. M. 1888. Evolution in the plant kingdom. *Amer. Naturalist* 22: 322-355.
- Coulter, J. M. 1889. Editorial. *Bot. Gaz.* 14: 47.
- Coulter, J. M. 1898. The origin of gymnosperms and the seed habit. *Science*, n.s. 8: 377-385.
- Coulter, J. M. 1899. The origin of the leafy sporophyte. *Bot. Gaz.* 28: 46-59.
- Coulter, J. M. 1904a. The phylogeny of Angiosperms. Pp. 190-194 (vol. 10). In: University of Chicago, 1903-1904, *The Decennial Publications*. First series. 10 vols. University of Chicago, Chicago.
- Coulter, J. M. 1904b. Development of morphological conceptions. *Science*, n.s. 20: 617-624.
- Coulter, J. M. 1909a. Recent progress in botany. *Proc. Indiana Acad. Sci.* 1909: 101-105.
- Coulter, J. M. 1909b. Evolutionary tendencies among gymnosperms. *Bot. Gaz.* 48: 81-97.
- Coulter, J. M. 1916. A century of botany in Indiana. *Proc. Indiana Acad. Sci.* 26: 236-260.
- Coulter, J. M. 1927. Development of botany in the United States. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 66: 309-318.
- Coulter, J. M. and C. J. Chamberlain. 1903. *Morphology of the Spermatophytes: 2. Morphology of Angiosperms*. D. Appleton, New York.
- Cronquist, A. 1968. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. Houghton Mifflin, Boston.

- Cronquist, A. 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- Cronquist, A. 1983. Some realignments in the Dicotyledons. *Nordic J. Bot.* 3: 75-83.
- Cuerrier, A., D. Barabé, and L. Brouillet. 1992. Bessey and Engler: A numerical analysis of their classification of the flowering plants. *Taxon* 41: 667-684.
- Dahlgren, R. 1975. A system of classification of the Angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. *Bot. Not.* 128: 119-147.
- Dahlgren, R. 1980. A revised system of classification of the Angiosperms. *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 91-124.
- Dahlgren, R. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nordic J. Bot.* 3: 119-149.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or The Preservation of the Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.
- de Bary, A. 1881. Zur Systematik der Thallophyten. *Bot. Zeit.* (Berlin) 39: 1-17, 33-36.
- Dupree, H. 1959. *Asa Gray 1810-1888*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Eichler, A. W. 1875-1878. *Blüthendiagramme construirt und erläutert*. 2 vols. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Emberger, L. 1960. *Traité de botanique systematique: 2. Les végétaux vasculaires*. Masson, Paris.

- Endlicher, S. L. 1836-1850. *Genera plantarum*. F. Beck, Vienna.
- Engler, A. 1892a. Die systematische Anordnung der monokotyledoneen Angiospermen. *Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin* 1892: 1-55.
- Engler, A. 1892b. *Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Engler, A. 1897. Prinzipien der systematischen Anordnung, insbesondere der Angiospermen. Pp. 5-14 (Nachträge zum Teil II-IV). In: Engler, A. and K. Prantl, (eds.), 1887-1915, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Engler, A. and K. Prantl, (eds.) 1887-1915. *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Ewan, J. 1969. Early history. Pp. 26-48. In: Ewan, J., (ed.), *A Short History of Botany in the United States*. Hafner Publ. Co., New York.
- Farley, J. 1982. *Gametes and Spores*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Farlow, W. G. 1887. The task of American botanists. *Popular Sci. Monthly* 31: 305-314.
- Farlow, W. G. 1913. The change from the Old to the New Botany in the United States. *Science*, n.s. 37: 79-86.
- Fernald, M. L. 1892. *The Portland Catalogue of Maine Plants*, ed. 2. Portland Society of Natural History, Portland, ME.
- Fink, B. 1916. Twenty-five years of advance in botany. *Proc. Ohio Acad. Sci.* 6: 309-325.

- Frodin, D. G. 1984. *Guide to Standard Floras of the World*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ganong, W. F. 1901. The cardinal principles of morphology. *Bot. Gaz.* 31: 426-434.
- Ganong, W. F. 1912. *The Teaching Botanist*. Macmillan & Co., New York.
- Ganong, W. F. 1917. *A Text Book of Botany for Colleges*. Macmillan & Co., New York.
- Gobi, C. 1881. Grundzüge einer systematischen Eintheilung der Gloeophyten (Thallophyten Endl.). *Bot. Zeit.* (Berlin) 32: 489-501, 505-518.
- Gobi, C. 1916. *A Review of the System of Plants*. [In Russian.] St. Petersburg.
- Goebel, K. 1882. *Grundzüge der Systematik und speciellen Pflanzenmorphologie*. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Goodale, G. L. 1885. *Physiological Botany*. American Book Co., New York and Chicago.
- Gray, A. 1877. *Introduction to Structural and Systematic Botany, and Vegetable Physiology, Being a Fifth and Revised Edition of the Botanical Text-Book*. Ivison, Blakeman & Taylor, New York and Chicago.
- Gray, A. 1878. *Structural Botany, or Organography on the Basis of Morphology*. American Book Co., New York and Chicago.
- Gray, A. 1880. Review of C. E. Bessey, 1880, Botany for high schools and colleges. *Amer. J. Sci. Arts*, ser. 3, 20: 337.
- Haeckel, E. 1879. *Natürliche Schöpfungsgeschichte*, ed. 7.G. Reimer, Berlin.

- Hallier, H. 1912. L'origine et le système phylétique des angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. *Arch. Néerl. Sci. Exact. Nat.*, ser. 3B, 1: 146-234.
- Heiser, C. B., Jr. 1969. Taxonomy. Pp. 110-114. In: Ewan, J., (ed.), *A Short History of Botany in the United States*. Hafner Publ. Co., New York.
- Hill, C. R. and J. M. Camus. 1986. Evolutionary cladistics of Marrattialean ferns. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, (Bot.) 14: 219-300.
- Hill, M. R. 1989. *Roscoe Pound and American Sociology*. Ph.D. thesis. University of Lincoln, Nebraska.
- Hitchcock, A. S. 1916. The scope and relations of taxonomic botany. *Science*, n.s. 43: 331-342.
- Hitchcock, A. S. 1925. *Methods of Descriptive Systematic Botany*. John Wiley & Sons, New York.
- Hooker, J. D. 1856. On the structure and affinities of the *Balanophoreae*. *Trans. Linn. Soc. London* 22: 1-68, pl. 1-16.
- Hutchinson, J. 1959. *The Families of Flowering Plants*, ed. 2. Clarendon Press, Oxford.
- Huxley, J. 1940. *The New Systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- Jevons, W. S. 1874. *The Principles of Science: A Treatise on Logic and Scientific Method*. Macmillan, New York.
- Judd, W. S. and K. A. Kron. 1993. Circumscription of *Ericaceae* (*Ericales*) as determined by preliminary cladistic analyses based on morphological, anatomical, and embryological features. *Brittonia* 45: 99-114.

- Jussieu, A. H. L. de. 1849. *The Elements of Botany*, transl. J. H. Wilson. J. Van Voorst, London.
- Jussieu, A.-L. de. 1777. Examen de la famille des renoncules. *Mém. Math. Phys. Acad. Roy. Sci. Divers Sçavans* 1773: 214-240.
- Jussieu, A.-L. de. 1789. *Genera plantarum*. Hérissant et Barrois, Paris.
- Kiger, R. W. 1971. *Context and Bases of the Besseyan Dicta*. M. A. thesis. University of Maryland, College Park.
- Lam, H. J. 1948. A new system of the *Cormophyta*. *Blumea* 6: 282-289.
- Lam, H. J. 1950. Stachyspory and phyllospory as factors in the natural system of the *Cormophyta*. *Svensk Bot. Tidskr.* 44: 517-534.
- Lawrence, G. H. 1951. *Taxonomy of Vascular Plants*. Macmillan, New York.
- Le Maout, E. and J. Decaisne. 1873. *A General System of Botany, Descriptive and Analytical*, transl. Mrs. Hooker (orders arranged by J. D. Hooker). Longmans, Green & Co., London.
- Linnaeus, C. 1753. *Species plantarum*. 2 vols. Salvius, Stockholm.
- Lloyd, F. E. and M. A. Bigelow. 1907. *The Teaching of Biology in the Secondary School*. Longmans, Green & Co., New York.
- Lu A.-M. 1981. A preliminary review of the modern classification systems of the flowering plants. *Acta Phytotax.* 8: 279-290.
- MacMillan, C. 1892. Suggestions on the classification of the *Metaphyta*. *Bot. Gaz.* 17: 108-113.
- Mayr, E. 1982. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution and Inheritance*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.

- Mayr, E., E. L. Linsley and R. L. Usinger. 1953. *Methods and Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, New York.
- Meeuse, A. D. J. 1970. The descent of the flowering plants in the light of new evidence from phytochemistry and from other sources. *Acta Bot. Neerl.* 19: 61-72, 133-140.
- Melchior, H., ed. 1964. *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*, ed. 12. Vol. 2. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Mertins, C. T. and D. Isely. 1981. Charles E. Bessey: Botanist, educator, and protagonist. *Iowa State J. Res.* 56: 131-148.
- Mez, C. 1926. Die Bedeutung der Serodiagnostik für die stammesgeschichtliche Forschung. *Bot. Arch.* 16: 1-23.
- Mez, C. 1936. Morphologie und Serodiagnostik. *Bot. Arch.* 38: 86-104.
- Mitman, G. 1992. *The State of Nature: Ecology, Community, and American Social Thought, 1900-1950*. University of Chicago Press, Chicago.
- Morton, A. G. 1981. *Outlines of Botanical History*. Academic Press, London.
- Moss, C. E. 1915. Some recent taxonomic works. *New Phytol.* 14: 228-232. [C.E.M.]
- Mottier, D. M. 1893. Classification of Monocotyledons. *Bot. Gaz.* 18: 191-192.
- Osborn, H. F. 1894. On the rise of the Mammalia in North America. *Proc. Amer. Assoc. Advancem. Sci.* 42: 188-227.
- Overfield, R. A. 1993. *Science with Practice: Charles E. Bessey and the Maturing of American Botany*. Iowa State University Press, Ames, IA.

- Payer, J.-B. 1860-1872. *Leçons sur les familles naturelles des plantes*, ouvrage continué par Henri Baillon. Masson, Paris.
- Pool, R. J. 1915. A brief sketch of the life and work of Charles Edwin Bessey. *Amer. J. Bot.* 2: 505-518.
- Pulle, A. A. 1950. *Compendium van de Terminologie, Nomenclatuur en Systematiek der Zaadplanten*, ed. 2. Oosthoek, Utrecht.
- Ray, J. 1686-1704. *Historia plantarum*. 3 vols. Smith & Walford, London.
- Rendle, A. B. 1904-1925. *The Classification of Flowering Plants*. 2 vols. Cambridge University Press, Cambridge.
- Robinson, B. L. 1901. Problems and possibilities of systematic botany. *Science*, n.s. 14: 1-15.
- Rodgers, A. D. 1944. *John Merle Coulter: Missionary in Science*. Princeton University Press, Princeton.
- Rodrigues C., R. L. 1950. A graphic representation of Bessey's taxonomic system. *Madroño* 10: 214-218.
- Sachs, J. von. 1874. *Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft*, ed. 4. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Schimper, W. P. 1869-1874. *Traité de paléontologie végétale*. 3 vols. Baillière, Paris.
- Sivarajan, V. V. 1992. *Introduction to the Principles of Plant Taxonomy*, ed. 2. Robson, N. K. B. (ed.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Skottsberg, C. 1940. Survey of the plant system. In: Skottsberg, C., (ed.) 1932-1940. *Växternas liv*. 5 vols. Stockholm. Vol. 5.

- Soó, C. R. de. 1975. A review of the new classification systems of flowering plants. (*Angiospermatophyta, Magnoliophytina*). *Taxon* 24: 585-592.
- Stebbins, G. L. 1974. *Flowering Plants: Evolution Above the Species Level*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Stevens, P. F. 1980. Evolutionary polarity of character states. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 333-358.
- Stevens, P. F. 1986. Evolutionary classification in botany, 1960-1985. *J. Arnold Arbor.* 67: 313-339.
- Stevens, P. F. 1990. Nomenclatural stability, taxonomic instinct, and flora writing — A recipe for disaster. Pp. 387-410. In: Baas, P., Kalkman, K. and R. Geesink, (eds.), *The Plant Diversity of Malesia*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Stevens, P. F. 1992. Species: historical perspectives. Pp. 302-311. In: Keller, E. F. and E. A. Lloyd, (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Stevens, P. F. 1994. *The Development of Biological Systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System*. Columbia University Press, New York.
- Strasburger, E. A. 1874. *Ueber die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen*. Mauke, Jena.
- Takhtajan, A. 1966. *A System and Phylogeny of the Flowering Plants*. [In Russian.] Nauka, Moscow and St. Petersburg.
- Takhtajan, A. 1980. Outline of the classification of the flowering plants (*Magnoliophyta*). *Bot. Rev.* 46: 225-359.

- Theophrastus. 1644. *De historia plantarum libri decem.... Accesserunt Iulii Caesaris Scaligeri, in eosdem libros animadversiones: et Roberti Constantini annotationes.* H. Laurentium, Amsterdam.
- Thorne, R. F. 1968. Synopsis of a putative phylogenetic classification of the flowering plants. *Aliso* 6: 57-66.
- Thorne, R. F. 1976. A phylogenetic classification of the *Angiospermae*. *Evol. Biol.* 9: 35-106.
- Thorne, R. F. 1983. Proposed new realignments in the Angiosperms. *Nordic J. Bot.* 3: 85-117.
- Thorne, R. F. 1992. An updated classification of the flowering plants. *Aliso* 13: 365-389.
- Tobey, R. C. 1981. *Saving the Prairies.* University of California Press, Berkeley.
- Tournefort, J. P. de. 1700. *Instutiones rei herbariae.* 3 vols. Imprimerie Royale, Paris.
- Underwood, L. M. 1893. *Our Native Ferns and their Allies*, ed. 4. Henry Holt, New York.
- Underwood, L. M. 1894. The evolution of the *Hepaticae*. *Bot. Gaz.* 19: 347-361.
- Walters, D. R. and D. J. Keil. 1988. *Vascular Plant Taxonomy*, ed. 3. Kendall/Hunt, Dubuque, IA.
- Ward, L. F. 1878a. On the genealogy of plants. *Amer. Naturalist* 12: 359-378.
- Ward, L. F. 1878b. On the natural succession of Dicotyledons. *Amer. Naturalist* 12: 724-734.

- Warming, E. 1895. *A Handbook of Systematic Botany*, transl. M. C. Potter. George Allen & Unwin, London.
- Wernham, H. F. 1911. Floral evolution, with particular reference to the sympetalous Dicotyledons. I-V. *New Phytol.* 10: 73-83, 109-120, 145-159, 217-226, 293-305.
- Wettstein, R. von. 1935. *Handbuch der systematischen Botanik*, ed. 4. 2 vols. F. Deuticke, Leipzig and Vienna.
- Wieland, G. R. 1906. *American Fossil Cycads*. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Woodland, D. W. 1991. *Contemporary Plant Systematics*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.

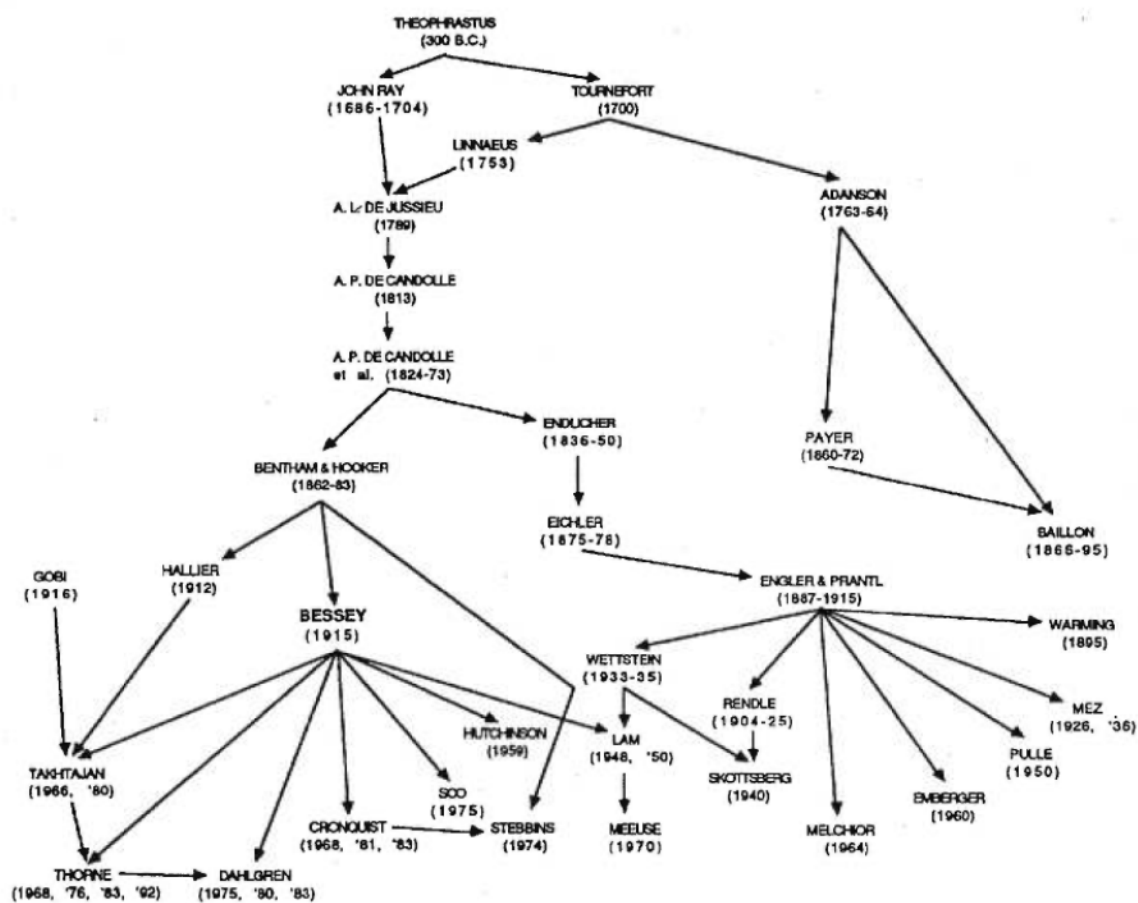


Figure 1. Bessey and his intellectual ancestors and descendants.

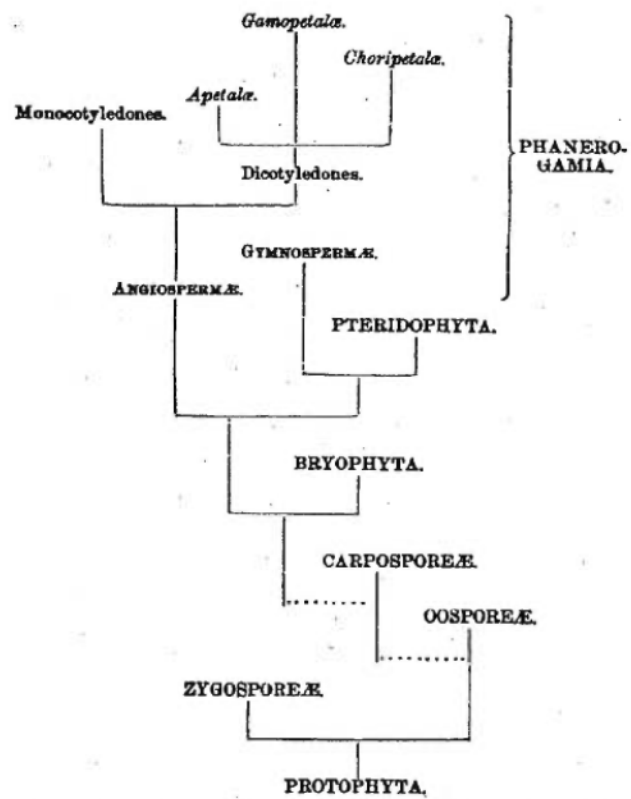


Figure 2. An early diagram of relationships. (From Bessey 1880, p. 568.)

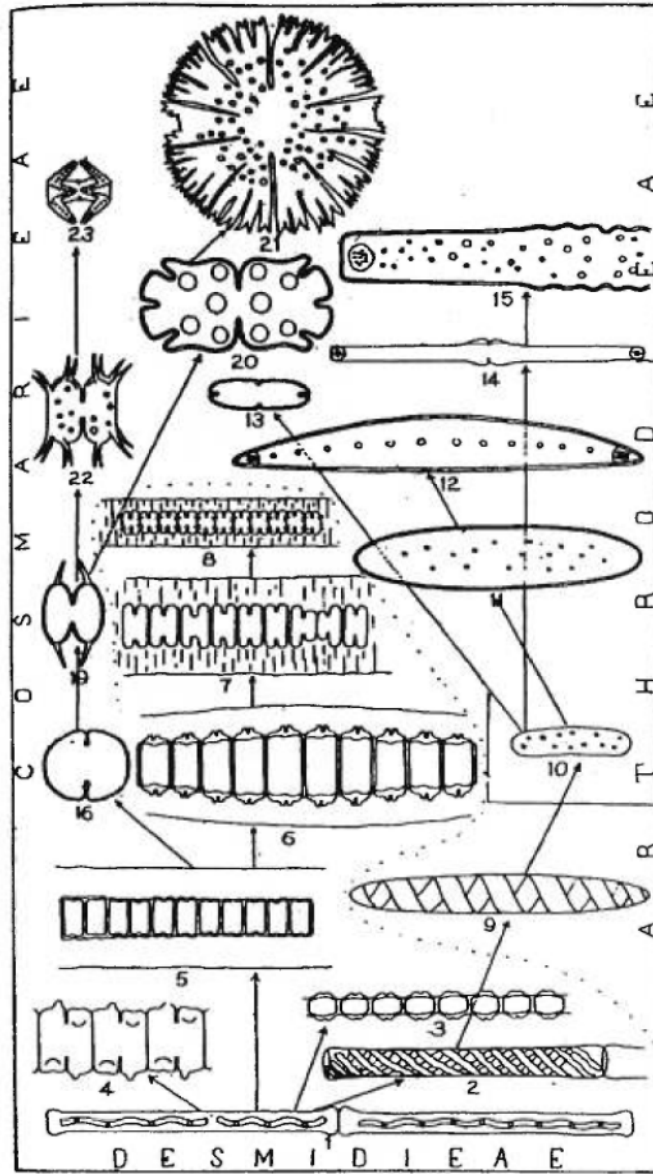


Figure 3. A genealogy of desmids, showing trends (largely increasing complexification) by illustrating the organisms involved. (From Bessey 1901, pl. 19.)

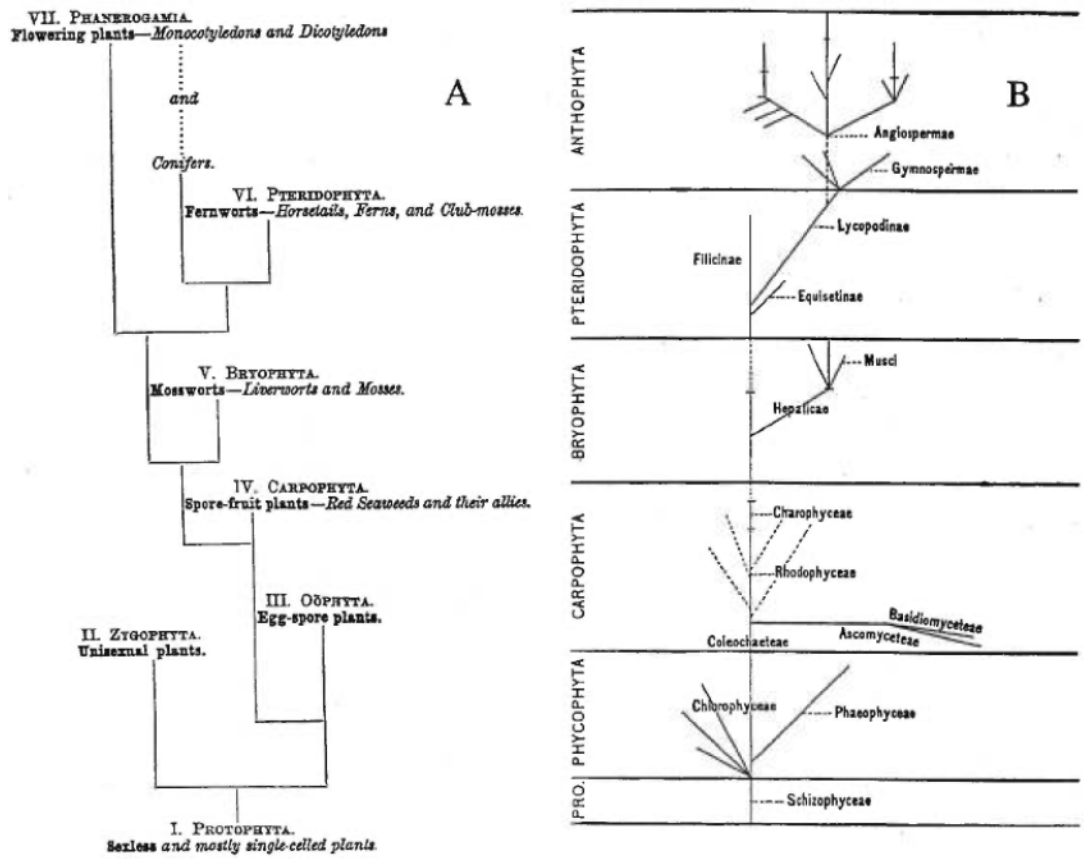


Figure 4. Different genealogies for the same organisms. (A, from Bessey 1889, p. 99; B, from Bessey 1896, p. 119.)

	Primary or Palaeozoic.	Secondary.	Tertiary.	Recent.
Protophyta.				
Zygothya.				
Oophyta.				
Carpophyta.				
Bryophyta.				
Pteridophyta.				
Phanerogamia.	(Gymnosperms. Monocotyledons. Dicotyledons.			

A

ARCHAEOAN	PRIMARY	SECONDARY TERTIARY	
		Carboniferous	Recent
	Devonian		
	Carboniferous		
	Permian		
	Triassic		
	Jurassic		
	Cretaceous		
	Recent		

PROTOPHYTA
 PHYCOPHYTA
 CARPOPHYTA
 B.R.Y. P.H.Y.T.A.
 PTERIDOPHYTA
 ANTHOPHYTA
 Gymnosperms
 Monocotyledons
 Dicotyledons

B

Figure 5. Different representations of the same fossil record. (A, from Bessey 1889, p. 103; B, from Bessey 1896, p. 123.)

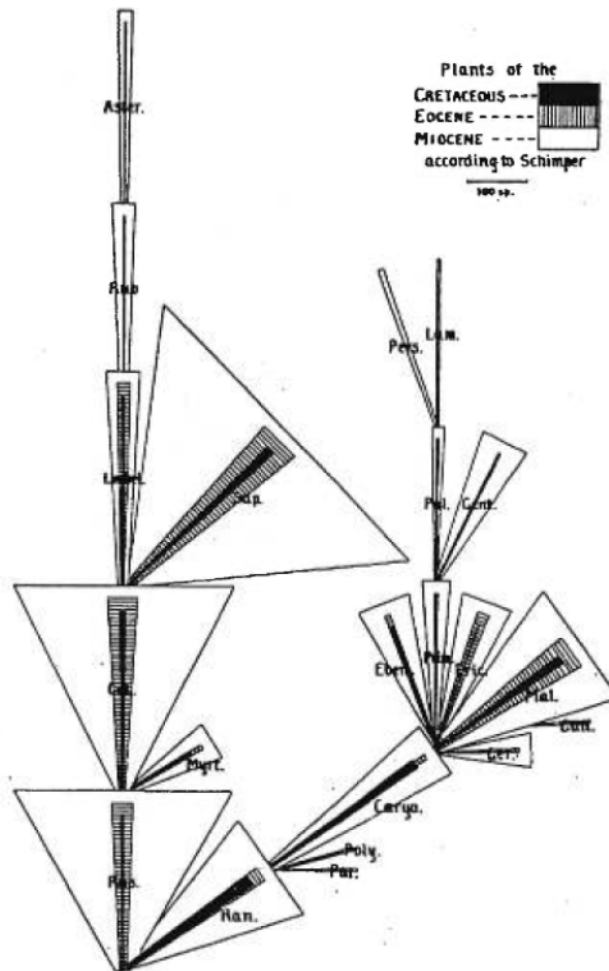


Figure 6. Relationships and the fossil record of flowering plants integrated. (From Bessey 1897a, p. 154.)

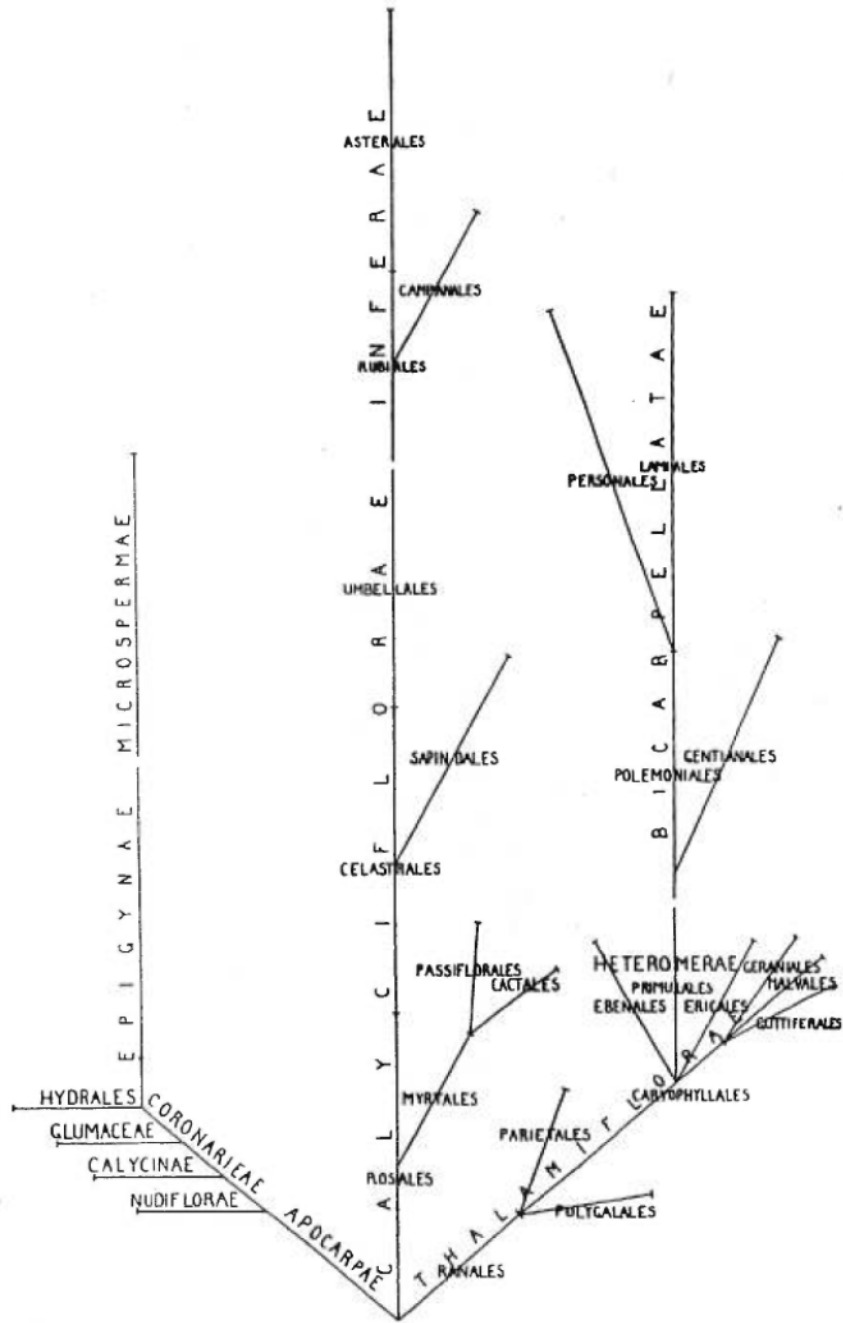


Figure 7. A stalk diagram of angiosperm relationships—orders and sub-orders. (From Bessey 1897a, p. 177.)

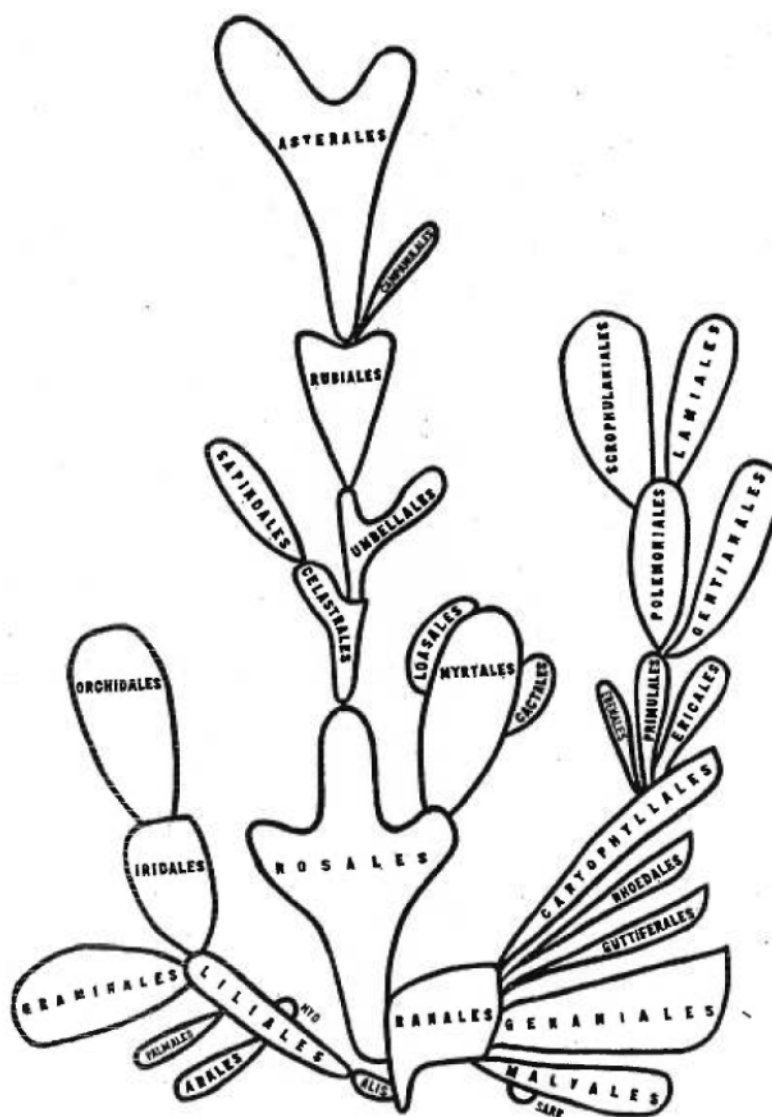


Figure 8. Bessey's "cactus" diagram of angiosperm relationships. (From Bessey 1915, fig. 1.)

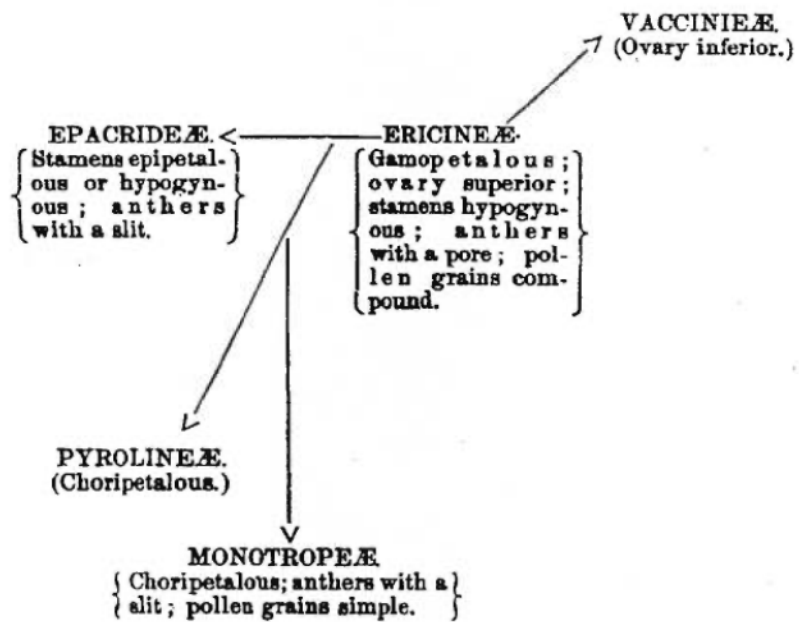


Figure 9. Relationships in the Ericaceae. (From Bessey 1880, p. 508.)

**HALLIER'S SYSTEM OF PLANT CLASSIFICATION:
A NUMERICAL AND HISTORICAL ANALYSIS**

Alain Cuerrier¹

¹Institut de recherche en biologie végétale, 4101, rue Sherbrooke est, Montréal (Québec),
Canada H1X 2B2

Summary

Using numerical analyses (consensus and Mantel tests), Hallier's classifications are first compared to one another. Throughout Hallier's systems, content of orders have remained statistically similar whereas the classificatory structure gains in complexity over the years, resulting in statistical differences between his first published classifications and his last one. In practice, Hallier was more interested in finding the genealogy of plants than in constructing a classification that included natural groups. He believed taxonomists should take pride in using numerous characters on which they would produce their classifications; and he himself used characters from diverse disciplines (morphology, anatomy, whether vegetative or reproductive, phytochemistry, phytogeography). He emphasized the use of anatomy, phytochemistry and evidence from geology when exploring the hypothesis that there were once landbridges that linked America and Australasia.

Using the same statistical tools, Hallier's classification is also compared to those of Bessey and Engler. The structure of his classification is more similar to Engler's than to Bessey's, while relationships among families are not statistically different between these authors. The influence of Haeckel upon Hallier's systems can be traced back to his endeavour to construct a system that represented a genealogical tree. Like Bessey and Engler, Hallier based his system on principles not entirely devoid of morpho-typological thinking. He used teratological data to support the primitiveness of the strobiloid-type of flower. His principles seem to be primarily a subjective set of arguments against the Englerian concept of the primitiveness of the amentiferous condition. Although some principles differ, most are similar to the principles of Engler. Unlike Engler but like Bessey, Hallier always believed in the monophyly of Angiosperms.

Zusammenfassung

Halliers Klassifikationen werden zunächst durch numerische Analysen (Konsens- und Mantel-Tests) miteinander verglichen. Der Gehalt der Ordnungen in Halliers Systemen ist statistisch ähnlich geblieben, während die Struktur der Klassifikationen über die Jahre komplexer geworden ist. Hierdurch ergeben sich statistische Unterschiede zwischen den ersten und den letzten Publikationen. Anschließend wird Halliers Verfahren diskutiert. Hallier wollte vor allem eine Genealogie der Pflanzen aufstellen und weniger eine Klassifikation konstruieren, die natürliche Gruppen miteinbeziehen würde. Er war der Meinung, Systematiker sollten bestrebt sein, in ihren Klassifikationen viele Merkmale zu berücksichtigen. Er selber benutzte Merkmale aus den unterschiedlichsten Fachbereichen: Morphologie, vegetative sowie reproduktive Anatomie, Phytochemie, Phytogeographie. So bevorzugte er zum Beispiel die Verwendung anatomischer, phytochemischer und geologischer Indizien, als er die Hypothese einer ehemaligen Landbrücke zwischen Amerika und Australasien untersuchte.

Mit den gleichen statistischen Verfahren werden Halliers Klassifikationen schließlich mit denen Besseys und Englers verglichen. Die Struktur seiner Klassifizierung ähnelt mehr der von Engler als der von Bessey, während die Beziehungen zwischen den Familien sich bei diesen Autoren statistisch nicht unterscheiden. Mit seinem Bestreben, ein System in Form eines Stammbaumes zu konstruieren, hat Haeckel Einfluß auf Hallier ausgeübt. Wie bei Bessey und Engler basiert das System Halliers auf Prinzipien, die nicht ganz frei sind von morfo-typologischem Denken. Er benutzte teratologische Daten, um die Primitivität der strobiloiden Blumen zu rechtfertigen. Auch scheinen seine Prinzipien in erster Linie eine subjektive Serie von Argumenten gegen Englers Konzept der Primitivität der amentiferen Form zu sein. Obwohl einige Prinzipien differieren, sind die meisten denen Englers ähnlich. Wie Bessey, aber im Gegensatz zu Engler, hat Hallier immer die Monophylie der Angiospermen vertreten.

Introduction

Son of the well-known botanist Ernst Hallier, grand-nephew of M. J. Schleiden and a student of Ernst Haeckel, Hans (Johann Gottfried) Hallier (1868-1932) is mostly known for his system of classification of the flowering plants. In a series of papers, Hallier (1901b, 1902a, 1903a, 1903b, 1905a, 1905d, 1908b, 1912a) produced a phylogenetic system of flowering plants that can be compared with others proposed at approximately the same time (e.g., Bessey, 1915; Engler, 1897, 1909, 1926). Only in 1912 did Hallier (1912a) publish a full treatment of the Angiosperms. Although historically important, Hallier's systems and classifications are now scarcely known. Many textbooks such as that of Stuessy (1990) do not mention them. Other authors mention them briefly in making a parallel between Hallier's systems and the one produced by Bessey (Wettstein, 1935; Core, 1955; Benson, 1957; Porter, 1967; Barkley, 1974; Stace, 1989; Woodland, 1991).

The works of Hallier also include nomenclatural (Hallier, 1900, 1905c) and many floristic studies (Hallier, 1894, 1896d, 1898-1901, 1901a, 1913a, 1914a, 1915, 1916). Although these appear to be mostly derived from herbarium studies, Hallier (1895, 1896c) emphasized the importance of his Indonesian and tropical expeditions for his systems of classification (see also Massart, 1895). Hallier was undoubtedly a versatile taxonomist, using different types of characters in studying plant relationships. He was also known for his studies on the *Convolvulaceae*, which were the focus of his dissertation (Hallier, 1893a, 1893b, 1894, 1897-99, 1899, 1901a). Other taxa were also treated at some length (Hallier, 1900, 1901b, 1903a, 1908b, 1921a, 1922).

For Lawrence (1951: 36), Hallier's system had taken "greater cognizance of the then current researches in paleobotany, anatomy, serology, and ontogeny than had Bessey and was more of a synthesis of recent (and frequently untested) findings than other contemporary classifications." It should also be stressed that Hallier rejected Engler's concept of the primitive flower (but see below; Cuerrier *et al.*, 1992); Hallier, like Bessey, thought that the strobiloid type of flower was primitive (Lawrence, 1951). Furthermore, according to Lawrence (1951), Hallier's systems differ from those of Engler and Bentham and Hooker in the alignment of genera and families. Hallier

influenced many later taxonomists, including Takhtajan. The latter acknowledged the influence of "Hallier's attempts to create a synthetic evolutionary classification of flowering plants based on Darwinian philosophy" (Takhtajan, 1980: 235), concluding that "The Hallier system, which has been better known in Europe than in the New World, was more synthetic and displayed much deeper insight into morphological evolution and phylogeny of the flowering plants than any other contemporary classification, including [the] Bessey system" (*ibid.*; see also Takhtajan, 1991; Barabé & Brouillet, 1982).

Other than the recent but short reviews of Hallier's system of Lawrence (1951), Grossheim (1966) and Leroy (1993), we have to return to commentaries of Senn (1904), Höck (1905) and Wangerin (1909) on the principles and characters of Hallier to gain some knowledge of his work. These discussions, however, do not include the later works of Hallier, and furthermore, in 1923, Hallier stated that he had been mis-quoted ("*unrichtige Zitate*") by Wangerin. As for Höck (1905), he simply summarised Hallier's main findings without adding much about his practice and without analysing it. Therefore, we are left with Senn's (1904) more general study of Hallier's earlier system (e.g., Hallier, 1901b).

Thus, although Hallier had some influence upon the making of the modern systems (at least Takhtajan's) and although he "really did try to place the system of flowering plants upon a new foundation" (Buxbaum, 1951: 2), his system is poorly understood and neglected, and comparisons with contemporary systems are wanting. The goal of this paper is to analyse the different classifications of Hallier to gain some understanding of these little known systems. I then compare his last comprehensive classification with those of his contemporary system-makers to see how they differ and to measure the importance and originality of Hallier's classification in this context. I focus mainly on the works of Hallier dealing with angiosperm phylogeny and classification. First, using consensus and Mantel tests, Hallier's four classifications of Dicotyledons are compared. Are these four classifications statistically different or similar? Are there any major qualitative changes from 1903 to 1912? In answering this last question, Hallier's concepts, principles, and ideas on classification are examined. What understanding of phylogeny did Hallier have? For instance, I pay particular

attention to his taxonomic practice and to his numerous genealogical diagrams. Secondly, using the same statistical tools, Hallier's (1912a) classification are compared to those of Bessey (1915) and Engler (1909). Is Hallier's classification similar to that of Bessey, as is often stated (Core, 1955; Benson, 1957; Porter, 1967; Barkley, 1974; Stace, 1989; Woodland, 1991), or is it closer to Engler's? Can the statistical differences and similarities among the classifications of these three authors be explained by comparing their evolutionary principles and taxonomic practices? Genealogical diagrams are also discussed since they often convey information on how taxonomists viewed nature and, in particular, the plant kingdom.

Materials and Methods

The classifications of Hallier, Bessey and Engler were redrawn as dendrograms. These representations are useful in discussing the results of the statistical tests, and also in giving an overview of the classifications. Bessey's and Engler's dendrograms can be viewed in Cuerrier *et al.* (1992); thus, only Hallier's dendrograms are given here. Bessey's dendrograms were derived from his last published classification in 1915, Engler's from his 1909 *Syllabus*, and Hallier's from his 1903b, 1905d, 1908b, and 1912a papers. Dicotyledon dendrograms are shown at the ordinal and sub-ordinal levels, because of lack of space (Figs. 1, 2, 3 and 4). The monocotyledon dendrogram, taken from Hallier's (1912a) only treatment of this group, has families as the Operational Taxonomic Units (OTUs; i.e., terminal taxa), with each level of fusion corresponding to higher ranks (Fig. 5). In 1905, Hallier (1905a) published a revised classification of the first seven orders of Dicotyledons that differs from the other classification that appeared in the same year (Hallier, 1905d). Since the former classification was incomplete, it was excluded from the analyses and is not reproduced here.

The two tests used are the Lapointe-Legendre consensus (Lapointe & Legendre, 1990) and the Mantel tests (Mantel, 1967). Whenever simultaneous, multiple tests of significance such as these are employed, *p*-values (or levels of significance) should be adjusted (Wright, 1992). I have used the Bonferroni procedure which lowers the level of significance by

dividing the level used ($\alpha = 0.05$) by the number of tests performed (see each table). This procedure creates an upper bound which limits the family-wise (“experimentwise”) error rate.

Lapointe-Legendre consensus test. — This test takes advantage of the three formal properties of dendrograms (topology, position of OTUs and fusion levels) in evaluating the dendrograms. The comparison follows a double permutation procedure that generates random dendrograms (Lapointe & Legendre, 1990; Cuerrier *et al.*, 1992). The consensus index used by the Lapointe-Legendre test is derived from a normalised form of the intermediate consensus index of Faith & Belbin (1986). The null hypothesis tested is that the two dendrograms compared are no more similar than randomly generated dendrograms. The input data were the ultrametric matrices derived from the dendrograms.

Mantel test. — This permutation test was first described by Mantel (1967). Further information concerning the Mantel test can be found in Cuerrier *et al.* (1990, 1992). It statistically compares matrices. Here, this test is used to evaluate the similarity of group content between the classifications. Thus, by assessing family affinities, it provides information on the constancy of groups that authors have recognised. I have performed this test on the ordinal ranks of Hallier's successive classifications, and on those of Hallier, Bessey and Engler. I also performed the test at the sub-class level, again using families as OTUs. Details of the comparisons between the classifications of Bessey and Engler are described in Cuerrier *et al.* (1992). Some of these earlier Mantel tests gave erroneous statistics (but fortunately without affecting the overall results), due to the failure of the previous algorithm to analyse matrices of more than 180 OTUs. I have since used MATTEST (Podani, 1994, SYN-TAX 5.0) in all Mantel comparisons, reanalysing the one involving the Bessey and Engler dicotyledon classifications comparison. For the matrices, if two families were in the same group, they were assigned a 1, if not a 0 was recorded. The null hypothesis for the Mantel test is lack of correlation between the matrices (content of groups) being compared.

Test limitations. — Both tests require that the matrices compared be of identical dimensions. Therefore, a few families had to be removed from the analyses since Bessey, Engler and Hallier recognised different numbers of families; the number of families also differs in the different systems that Hallier proposed. Removals were done on those families encountered in only one of the two classifications compared. The matrices of Bessey's and Engler's classifications were given in Cuerrier *et al.* (1992). Sometimes a family of one author is considered to be of a lower rank (sub-family, tribe, etc.) by another. These families were left out of the Bessey-Engler analyses (see Cuerrier *et al.*, 1992), but they are taken into consideration in the other analyses. As stated above, this was done to meet the algorithm requirement, i.e., matrices of identical dimensions.

Another limitation stems from both the inability of a Linnaean classification to convey information about ancestor-descendant sequences and from the consensus test itself which cannot analyse such information. Furthermore, this information cannot always be ascertained from the text, or from the diagram that may accompany the classification. Although classification structure or topology is compared, it does not give information about direct ancestry (see Rieppel, 1991; Cuerrier *et al.*, 1992).

Results and discussion

Tables 1 and 2 give the results of the consensus and Mantel tests between Hallier's numerous phylogenetic classification of the Dicotyledons, while tables 4 and 5 show the results among the classifications (Monocotyledons and Dicotyledons) of Hallier, Bessey and Engler.

Comparisons between Hallier's four classifications

Consensus tests. — By using the Bonferroni correction of the level of significance, the null hypothesis is accepted in all but one case: the four classifications of Hallier are all dissimilar, except two (1903b, 1905d) for which the null hypothesis is rejected (Table 1, $p \leq 0.00833$). However, for two comparisons (1903b/1908b and 1908b/1912a), the acceptance of the null hypothesis is due to the use of the Bonferroni correction. Furthermore, the

comparison 1905d/1908b is on the edge of significance at the 0.05 level (Table 2, $p \geq 0.05197$). Therefore, we can state that, although Hallier's classifications are distinct, the dissimilarity is in most cases slight. The main difference among all classifications is in their topologies (see results of the Mantel tests below).

The differences between classifications can be explained by the increased complexity of Hallier's classifications over the years (Figs. 1-4). Hallier added two higher-level categories in 1908b (Fig. 3), and two more in 1912a (Fig. 4), without justifying the differences. He similarly multiplied the number of orders: there were 15 orders in 1903b, 18 in 1905d, 27 in 1908b and 29 in 1912a. However, the numbers of families and sub-orders did not change, fluctuating around a central value. This increased complexity is shown by the statistics (NISI) of the consensus tests. For example, if we take the comparisons which involve the 1903b matrix, we can see that this classification, which is statistically similar to the 1905d one, is clearly different from the 1912a one. The comparison between 1903b and 1908b is intermediate. This agrees with Becker (1974), who noted that the 1905d and 1912a systems are quite different. The linear arrangement of orders in the 1903b and 1905d classifications is incongruent with the content of the four higher-level categories that Hallier (1912a) finally recognised.

Mantel tests. — The results of the comparisons between Hallier's classifications indicate that their content of order (or family relationships) does not change statistically (Table 2, $p \leq 0.00833$). Thus, the null hypothesis is always rejected. These results contradict the assertion made by Becker (1974) that Hallier's different attempts (1905d and 1912a) at a phylogenetic classification were dissimilar (but see above). It is also important to notice that the comparisons involving the 1912a with the 1903b or 1905d resulted in the lowest correlation ($r = 0.56323$ and $r = 0.56164$, respectively). Again, the correlation decreases when the number of years between the systems compared increases. Indeed, the comparison between 1903b and 1905d gives a high correlation ($r = 0.93118$), 1903b and 1908b a lower correlation ($r = 0.60576$), and the lowest one ($r = 0.56323$) is found when the 1903b matrix is compared to the 1912a. This general trend is in agreement with results from

the consensus tests. Thus, as Hallier refined his classifications over the years, the content of orders changes reflecting changes seen in the structure or topology of the classification. However, because the consensus test also uses the content of orders in evaluating the two classifications, the two tests are not independent. Furthermore, some large orders (i.e., *Rosales*) were only comprehensively worked out by Hallier through his many publications; possibly increasing the dissimilarity at the ordinal level among the systems.

Hallier (1905a: 85) wrote that he was “in a position to give here a new general survey of the first seven orders of Dicotyledons, which probably will not undergo any considerable change in the future”, but his classification did change. The comparisons between his classifications show clearly that these changes were not always quantitatively significant; nevertheless they were probably thought to be qualitatively important to Hallier.

The Hallierian system

Primitive taxa and ancestors — Although the content of orders remained similar throughout his classifications, Hallier changed his view of what was primitive among the Dicotyledons and Monocotyledons (Table 3). In 1903 and 1905, Hallier indicated that the *Nymphaeaceae* were the most probable ancestor of the Monocotyledons, but he later identified the *Berberidaceae* as the most probable ancestors (Hallier, 1908b). A few years before, Hallier (1901b, 1902a) viewed a *Limnocharis*-type of plant as being the most primitive monocotyledon, but in 1908, the most primitive monocotyledon family was considered the *Liliaceae*, with the *Helobiae* being a derived offshoot (Hallier, 1908b; Table 3). Initially, Hallier considered the *Magnoliaceae* to be the most primitive dicotyledon family, but in 1912, he thought that the *Berberidaceae* should occupy this position (Hallier, 1912a; Table 3). The ancestor of the *Berberidaceae* (*Lardizabalaceae*) was a *Bennettiales*-like plant. Thus, in terms of identifying ancestral groups, Hallier's system differs substantially from the Besseyan system.

From 1901 onwards, Hallier (1901b, 1903b, 1905c, d, 1907, 1908a, b, 1912a; Table 3) believed that the *Cycadaceae/Bennettitaceae* were the ancestors from which the Angiosperms originated. In 1902a, he suggested that the Angiosperms originated from the *Bennettitaceae* who themselves

originated from the *Cycadaceae*, etc. (Fig. 6); the *Marattiaceae* formed the ancestor of all the *Strobiliferae* (seed plants, lycopods, horsetails). Indeed, he specified that the Conifers were too reduced within the Gymnosperms to be the angiosperm ancestor, but that “the Angiosperms, in any case, are best derived in the proximity of the older, but already strongly reduced genus *Cycas*, having up to 8 ovules in each carpel” (Hallier, 1901b: 86).

Another important shift in his systems occurred with the *Gnetaceae* (Table 3). Until 1912, at least, the position of that family remained unsettled. Hallier initially thought that the *Gnetaceae* were Dicotyledons (see also Lignier and Tison, 1912: 172; Lam, 1948). Because of similarity in floral morphology and vegetative anatomy, Hallier (1905b, d) was convinced of the relationship between the *Gnetaceae s. str.* and certain *Loranthaceae* and *Myzodendrum*. *Gnetum* had vessels with simple perforations, very similar to those of the *Loranthaceae* and *Santalaceae*, so it could not be placed among the lowest Dicotyledons (Hallier, 1905b). He rejected Wettstein's (1903) criticism on his reinterpretation of the hypothesis forwarded by Lotsy on the nature of the nucellus of *Gnetum*, which Hallier (1902a, 1905d) considered to represent a placenta supporting five ovules (the integument was considered an ovary). Wettstein (1903: 313) wrote that “Such an extensive reinterpretation of many examined relationships is only possible on the basis of fundamental studies and on a detailed comparison of the relationships among undoubtedly related forms”. Hallier's view was uncommon in the early twentieth century, but had earlier received extensive ground from Agardh (1858), Hooker (1863), Strasburger (1872), and even from Senn (1904), Lignier and Tison (1912), and Porsch (1914). However, from 1908 onwards Hallier placed the *Gnetaceae* in the Gymnosperms (a copy of Hallier [1908b] shows his handwritten annotations, placing the *Gnetaceae* back into the Angiosperms [k-QK495 J86 H3, Biosciences Library, University of California, Berkeley]).

For Wettstein, the *Gnetaceae* could never be part of the Angiosperms, because he thought they gave rise to them. However, since Hallier strongly believed that the *Bennettitales* were the probable ancestors of the Angiosperms, he could relate the *Gnetaceae* to subgroups of the latter. This example demonstrates how the strength of the author's belief in the role

assigned to a taxon can exert an important constraint for the future manipulation of that taxon.

Characters. — Along with changes of the “primitive” taxa, Hallier constantly rearranged small portions of his system, changing it as the result of ongoing research in developing disciplines such as anatomy, morphology (especially inflorescence architecture), phytochemistry (e.g., myrosin distribution), etc. Hallier (1905b; 1913b, 1918b) noted that his research on plant affinities was based on as many characters as possible, and establishing a chain of intermediates (see below) as complete as possible. For Hallier, resemblance should be based on similarity in anatomy and micromorphology, not gross similarity (but see Wettstein, 1901; Gilg, 1905). The result was that “... we have learned to consider plants from a number of diverse angles” (Hallier, 1893b: 453). This is most visible in his thorough study on *Convolvulaceae*, summarised in his *Bausteine zu einer Monographie der Convolvulaceen* (Hallier, 1897-99). There we find drawings of glandular hairs, crystals, secretory cells and stomata. Slightly later, once again, he was emphasizing the use of many characters, he observed that for the reconstruction of the tree of descent, “systematic botany should be founded on a much broader and more universal base than at present” (Hallier, 1905d: 152). He then listed comparative anatomy, ontogeny and embryology; phytochemistry, physiology and ecology; structure of pollen and seed coat; relation to climate, seasons and to the surrounding world; plant geography; palaeo-phytology, etc. (see also Senn, 1904). No character could be considered alone. Even with phytochemical characters, their importance and constancy had to be examined in the context of relationships suggested by other characters (Hallier, 1913b). The “natural affinity” between groups was in direct proportion with the number of characters in common (Hallier, 1913b). Also, by using numerous characters, systematists could differentiate homologies from mere analogies and parallelisms — the vices of artificial systems (Hallier, 1913b). Hallier showed how characters demonstrated relationships in a diagram of 4 genera of the *Convolvulaceae* (Fig. 7). The four genera have different combinations of characters, thus *Seddera* shares character a2 with *Cressa*, but b2 with *Stylisma*. Hallier (1893b: 533) wrote: “the affinity of the four genera can be easily represented in the form of an equilateral

triangle, in which *Bonamia* represents the core and the other three genera illustrate the corners like it has been done in the enclosed figure". Each side of the triangle separated the two conditions (states) of one character. Each of the four genera has something in common with each of the three others, *Bonamia* thus having the characters a1, b1, c1 while *Stylisma*, a1, b2, c2.

Disciplines like ontogeny, organ evolution (morphogeny), teratology (metamorphology), paleobotany, phytogeography and ecology were all considered "extremely fecund for systematics" (Hallier, 1913b: 970). But plant ontogeny, plant ecology and paleobotany are little discussed in his numerous papers. Hallier's and Wangerin's polemic (see below) also revolved around the usefulness of comparative anatomy; Hallier being a proponent of the method and a disciple of Solereder and Radlkofer, whereas Wangerin remained unconvinced of its utility (Senn, 1904, also emphasized the use of anatomical characters by Hallier).

Although, it is difficult to measure the exact importance of phytochemical data in Hallier's systems, they are mentioned many times in his papers. According to van Steenis (1979), Greshoff appears to have convinced Hallier of the importance of phytochemistry in establishing plant relationships (see also Rosenthaler, 1907). Thus, Hallier discussed the possibility of some relationship between *Leguminosae* and *Capparidaceae* in part because of their common possession of myrosin and rutin, and he separated the *Staphyleaceae* from the *Sapindaceae* because of the absence of saponin and prussic (cyanhydric) acid in *Staphylea pinnata* and their presence in the *Sapindaceae* (Hallier, 1912a). Indeed, when available, relationships suggested by chemistry seem to have overwhelmed those suggested by other types of character. In 1913, Hallier presented a talk at the 11. Kongreß für internationale Pharmazie in The Hague where he emphasized the importance of phytochemistry in revealing the relationships among plants (see also Diels, 1932). For example, his four dicotyledon lineages were characterised by different linkages of the cyanhydric acid. An aceton linkage in the first lineage, the *Proterogenae*, while the second lineage, the *Anonophylae*, was almost without exception characterised by free cyanhydric acid. In the *Rhodophylae*, a benzaldehyde linkage was found, and both types of linkage were equally important in the fourth lineage, the *Ochnigenae* (Hallier, 1913b). Interestingly, in his 1912

system that comprised the same four dicotyledon divisions, Hallier hardly discussed these characters, although they were already available (Treub, 1905, 1907; Greshoff, 1909). In 1912, his four divisions seem to be founded more on morphological data than on phytochemistry (though the distribution of berberin, rutin and myrosin were mentioned). For instance, leaf arrangement, flower symmetry, fruit and embryo characters were listed as important data in delimiting the *Rhodophylae*. In 1913, talking to pharmacists, Hallier naturally emphasized what would interest them, even though, phytochemical data seem at most to have added support for his groupings, rather than being used in their initial circumscription.

Lotsy (*in* Bancroft, 1914) rightly remarked that Hallier's system could not be criticised for being too rigid. Indeed, the everchanging aspect of Hallier's classifications, but also the use of many different types of characters, led to criticisms of his work (Gilg, 1905; Wangerin, 1909); the latter supposedly being responsible for the former. Critics pointed to the lack of stability in Hallier's classification; this important aspect of classifications overshadowed how they were produced. Change was thought to be the only constant element in Hallier's classification; indeed, Wangerin (1909) mentioned that there were four or five not just one system. For Wangerin (1909), Hallier's practice also was subject to criticism, because characters were not used in any consistent way. Wangerin (1909) thought that Hallier used characters only when they added evidence for groupings. For example, the presence of aucubin in *Garrya* gave support for its inclusion in the *Cornaceae*, although, in the latter, only *Aucuba* was known to have it (see Stevens, 1984, for another example). Wangerin also discussed the use of analogy instead of homology by Hallier. Wangerin could not see any evidence of homology between the inflorescence of *Grubbia* (glomerate) and *Curtisia* (paniculate), or between them and that of the *Garrya* inflorescence (catkin-like), all three genera being considered by Hallier as closely related within the *Cornaceae*. Therefore, Wangerin saw Hallier's practice as non-rigorous and unscientific because to be scientific implied consistency in the choice of characters and their constancy in group delimitation. In contrast, Höck (1902) stated that it was scientific, a term he associated with the making of a system involving genealogical trees. Hallier

shared Höck's concept, a phylogenetically oriented definition instead of Wangerin's more traditional and classificatory oriented one of scientific endeavours. If many of Wangerin's criticisms are justifiable (rarely did Hallier give any reasons for his choice of characters; see Senn [1904]), many were also unwarranted because Hallier considered taxa to be part of sequences (or filiation), whereas Wangerin thought in terms of group membership. Hallier (1918b) rightly complained that Wangerin did not understand the basis of his phylogenetic system. By using the word "value" ("Wertigkeit") in discussing characters, Wangerin's practice remained in the "still rigid point of view of pre-Darwinian classification" (Hallier, 1918b: 91). For Hallier (1913b, 1918b), characters were not separable into systematic and useful, or biological (adaptive) and useless, as Wangerin (1909) sometimes seemed to imply (see Stevens, 1984, for a general discussion on character weighting). But Wangerin's view was very common at that time and Darwin (1859; see also Stevens, 1980) also separated characters into adaptive (useless) and essential (useful).

Hallier thought that all types of character could be used in systematics as long as they could be inherited, although how he distinguished heritable characters from those that were not remains elusive. Although he mentioned examples of convergences caused by plants growing in similar habitats, Hallier (1905b) did not provide direct evidence of convergence. Convergence rested on theoretical presumptions rather than on ecological and phylogenetic studies.

Principles. — Along with the use of different types of character, Hallier (1902a; Table 6) also discussed a set of principles or tendencies (and made more readable and succinct by Senn, 1904). In 1912, Hallier expanded and further discussed these principles. They stem from Hallier's idea that the *Polycarpicae* were the most primitive group of flowering plants and served as a set of arguments against the primitiveness of *Casuarina* and the *Amentaceae*. For example, Hallier (1912a) insisted that primitive Angiosperms were pachycaulus, having simple, entire, glabrous, coriaceous and persistent leaves; all considered contrary to the *Amentaceae*. As such, these principles were useful in determining the level of evolution of taxa (i.e., character polarity).

Intermediates. — The genealogical or vertical aspect of Hallier's works can be seen in the numerous genealogical trees or diagrams that he published. I will return to these diagrams below, but it may be noted here that they illustrate Hallier's constant search for intermediates or transition forms between groups and their ancestors. In 1918, Hallier (1918b: 27-28) discussed the importance of "intermediate members between plant groups for which a reciprocal affinity has not until now been recognised". Such transition forms ("Übergangsformen") were placed in one or another groups by taxonomists. Uncertain taxa (*taxa insertae sedis*), for Hallier (1902c, 1904, 1911, 1918a, b, c), sometimes represented potential intermediates leading to new but previously covert and neglected affinities. The *Julianeae* and *Juglandaeae* of the *Terebinthaceae* exemplified intermediates that helped Hallier (1908b, 1912a, 1918b) in establishing a link with the *Amentaceae*. Again, genera of the *Clethraceae*, *Actinidia* and *Saurauja*, served to link the *Bicornes* to the *Tiliaceae*.

As part of a genealogy, series or lines of descent were what mattered to Hallier (see also Stevens, 1986). The use of intermediates led to a process called chaining, and the whole practice was viewed by Hallier (1908b) as synthetic. Looking at Hallier's (1905d) second attempt at a phylogenetic system, we find that all orders represent a few linear sequences stemming from the *Polycarpicae*, either directly (*Anonaceae* or *Magnoliaceae*) or indirectly (Monocotyledons through the *Nymphaeaceae*). Karsten (1918) also observed that, for Hallier, the *Polycarpicae* played a central role in the subsequent evolution of the Angiosperms, the two main sequences leading to reduced flowers (i.e., the capitulum and the catkin). As early as 1896, he ordered in a chain of affinity ("Verwandtschaftskette") a series of families in which he placed the *Amentaceae*, *Casuarineae*, *Coniferae*, *Gnetaceae* because they "are already highly reduced and are derived from the *Polycarpicae*, apparently by many continuous chains of affinity forming a gradual regression [...], but nevertheless they agree in different aspects strikingly with the *Lycopodiaceae* and *Equisetaceae*" (Hallier, 1896a: 330).

Wangerin (1909) criticised this aspect of Hallier's work (his criticism could equally apply to Engler or Bessey, since they, too, produced sequences of taxa in which intermediate forms were important). By using intermediate forms to connect groups, the limits of groups became unclear. This practice often led to large, heterogeneous taxa (for example, see Hallier's [1912a]

Terebinthaceae). For Wangerin (1909), taxon homogeneity was the key concept whereas, for Hallier, it was taxon genealogy. Hallier (1912a) thought that the natural systems of the nineteenth century were only natural in their group delimitation, not in their group filiation, emphasizing his interest in taxon sequences and genealogical trees (see also Wangerin, 1909). It also pinpoints not only the disinterest in group delimitation that Hallier showed, but also the absence of any rationale in his work for drawing the boundaries of groups. He was thus less concerned with the clear circumscription of groups than with their phylogeny; and characters were often used to link, not to circumscribe. Hallier (1902c) argued that clear and distinct taxa did not in general exist in nature; they are a figment of our imagination, a construction to supplement the weakness of the human memory. This is probably why Hallier handled characters inconsistently, creating conflicting results between group delimitations and phylogeny.

Monophyly and polyphyly. — Throughout Hallier's successive amendments to his systems, one part remained stable: the Angiosperms stayed monophyletic (Hallier, 1901b, 1902a, 1903b, 1905a, 1907, 1908a, b, 1912a, 1921b). Note that Hallier used monophyly in the Haeckelian sense, defining it as a set of organisms sharing a common origin. Monophyly was contrasted with polyphyly (a set of organisms of different origins). In 1896, Hallier (1896a) appears to derive all Angiosperms from the *Polycarpicae*, and later he clearly believed that all Monocotyledons had a common origin, as was clear from 1901 onwards (Hallier, 1901b). In his first system, Hallier (1903: 307) wrote "We can already affirm with some conviction that the polycarpic *Helobiae* are the order of this class [Monocotyledons] which originate directly from the most ancestral of the polycarpic Dicotyledons. The great majority of what is left of orders and families has evolved from the *Liliaceae*, but partially by reduction in flower and fruit, or partially by other modifications (epigynous insertion of perigon and stamens, etc.)". Fritsch (1905: 39; see also Stevens, 1986, Appendix 2) embraced the pleiophyletic origin of Angiosperms, and so criticised Hallier for whom "all Angiosperms derive monophyletically from a primitive Ranalean-like type". Wangerin, like Fritsch, also espoused Engler's pleiophyletic view of their origin and criticised Hallier (but see Schellenberg, 1928). Hallier thought that although the Monocotyledons descended from the *Polycarpicae*, both were very old,

originating at the time when “the firm continents barely began to form in the primitive sea” (Hallier, 1901b: 98). In 1902, Hallier (1902a) nuanced his idea, acknowledging that land plants prior to the Angiosperms already needed a firm continent on which to live and grow.

Hutchinson (1934) dismissed what he claimed to be Hallier's (and Lotsy's) idea of a biphyletic origin of the Monocotyledons. But there is no indication in Hallier's papers of such biphyletic origins. In 1908, he briefly indicated that the Monocotyledons originated from the Dicotyledons having a “*ranalen- und piperinen-artigen Formen*” (Hallier, 1908b: 198), but never implied a double origin, and later (Hallier, 1912a) rejected *Piperales* as a possible link to the *Spadiciflorae* (Lotsy's [1911: 863] diagram did invoke though the idea of a double origin of Monocotyledons). For Lawrence (1951), Hallier was not as confident as Bessey in the monophyletic origin of the Angiosperms, but this contention may come from Hutchinson's incorrect statement about Hallier.

Hallier (1901b) also emphasized the polyphyletic origin of both *Apetalae* and *Sympetalae*, a view acknowledged by Wettstein (1935). Wernham (1912) disentangled — at least to his satisfaction — the latter group some ten years later. It must be emphasized that many earlier taxonomists did not believe in an apetalous group (Brongniart, 1850; Baillon, 1875). Brongniart saw the *Apetalae* as being imperfect members of the *Dialypetalae*: “There will come a time when every botanist will recognise the necessity of this fusion [of the two groups]” (Brongniart, 1850: 7).

Place of origin. — Not only did Hallier believe that the Angiosperms were monophyletic, he also thought that their “cradle” was the tropical regions, somewhere in the Australasia. His idea on the place of origin and subsequent evolution of the plant kingdom was based on his idea of the evolution of the earth. Hallier (1897: 249) recognised that “If our recent ideas on the evolution of the earth are correct, then we have to search for the most ancient forms of the actual plant and animal kingdoms in the tropical regions...” This statement parallels another of Hallier's principles: families with abundant aquatic taxa were judged primitive. Senn (1904) held this principle to be correct, even though he questioned its basis (i.e., use of

continent formation). For Hallier, vegetation of the temperate zone was a pale descendant of a once flourishing tropical vegetation that covered the entire world. Coupled with this idea was his belief in landbridges (Hallier, 1912b, c). For him, Indonesia, Australia and Polynesia were once connected, and a wide landbridge connected Australasia, Polynesia and America (Hallier, 1912b, c). Landbridges were far from being accepted, at that time. For Hallier, the connection of Australasia to America was supported by numerous anthropological, ethnological and linguistic facts, and he discussed this evidence in detail (Hallier, 1912b). Thus, he felt that the idea of a landbridge between America and Australasia, and hence the tropical origin of the Angiosperms, was well supported.

Typology. — Typological thinking is evident in the way that Hallier recognised ancestors and in his principles (Stevens, 1984). Hallier was influenced by Potonié (1902; see for example Hallier, 1902a, 1903b), and, for Lam (1948), Hallier used Potonié's pericaulome theory rather blindly. For example, Hallier (1903b) stated that the strobili of the *Lycopodiales*, *Equisetales* and *Gymnospermae* could be considered to be a flower, and his discussion of angiosperm evolution took this into account. But Hallier (1902a, 1902b) also agreed with the "*Foliolartheorie*" of Celakovsky (1878) and discussed the evolution of carpels and stamens from pinnae and that of the entire perianth from stamens. Later, while discussing Senn's analysis of his own system, Hallier (1912a) claimed that only Nägeli's concept of the angiospermous flower was exact, therefore, sepals and petals of Angiosperms represented different organs, sepals deriving from bracts ("*gaine foliaire*") and petals from the limb of a leaf (in the context of the Angiosperms, petals were derived from stamens).

Despite Hallier's interest in these theories, they do seem to have had an impact on his system. The determination of ancestors seems to rest on Hallier's preconceived ideas, even though he rejected the notion of "*Urtype*" on which all pre-Darwinian systems of classification were based (Hallier, 1902c), a notion that relied on imagination. Notwithstanding, he stipulated that an extinct (or unknown) primitive form ("*Urform*") gave origin to all the tribes or genera of *Rosaceae* (Hallier, 1902c). This

"Urform", seen in his diagram (see Hallier, 1902c: 19), occupied the center from which irradiate all the other taxa. It thus comes close to representing the same concept as the pre-Darwinian "Urtype"; it is central to, and an abstract form of the other taxa. Similarly, Hallier (1912a) derived his four Dicotyledon divisions and the Monocotyledons directly from his hypothetical *Proberberidaceae*, and linked the latter to the *Bennettiteae*. For Hallier, ancestors were rarely extant taxa, although he seldom said so (Hallier [1896a, 1901b] are two places where he is clear). For instance, the *Convolvulaceae* and *Malvaceae* were best viewed as stemming from a common ancestor than one stemming from the other.

Influences. — I already mentioned the influence Greshoff had on Hallier while discussing the use of phytochemical characters in his systems. Radlkofer and Solereder — whom he met at their Botanical Laboratory in München — were also influential. In 1893, Hallier (1893b) acknowledged what Radlkofer (1883) described as "*die anatomische Methode*" as an important approach in taxonomy: "One of the most important advances in this direction is that in the discovery of natural affinities we limit ourselves no longer to the gross, external and readily recognisable organization of the plant structures, but also examine the fine anatomical structure itself, a method first introduced by Radlkofer, one which has demonstrated its absolute necessity and which is gaining increasing acceptance day by day" (Hallier, 1893b: 453). He frequently relied on Solereder's considerable contribution to plant anatomy, and after 1899, he often mentioned the *Systematische Anatomie der Dicotyledonen* (Solereder, 1908). For Hallier (1896b: 380), the resemblance of plants based on "close affinity" (anatomy or micromorphology) resulted from a scientific study ("*wissenschaftliche Untersuchung*"), in contrast to resemblance due to purely external forms.

These different types of character were to play a role in establishing phylogenies, not just classifications. Hallier's phyletic ideas came from Haeckel. While lecturing at the University of Jena (around 1890), Haeckel had introduced the works of Darwin to Hallier (see Hallier, 1902a, 1905d; Lam, 1948). Hallier referred to "*die Lamarck-Darwin'sche Entwicklungslehre*", thus emphasizing Lamarck's transformism, an evolutionary theory closer to Haeckel's own conception, indeed, evolution

was mostly perceived in a non-Darwinian way at the end of the nineteenth and beginning of the twentieth centuries (Bowler, 1975, 1988, 1989). This led Hallier to construct a system of classification in which the residual imprint of continuity, progress and of *scala naturae* are evident (see Stevens, 1994). Both concepts were integral to his search for the genealogical tree of plants. Hallier (1913b: 969) emphasized that: "The goal of systematics is to produce a genealogical tree that is as natural as possible". He was thus a true student of Haeckel: "*der Stammbaum*" was of primary concern.

Hallier (1913b), following Rosenthaler (1907), suggested that phytochemistry must develop into a theoretical science, an essentially Haeckelian idea. Theoretical science, according to Hallier (but already raised by Rosenthaler), tries to elucidate the ontogenetic and phylogenetic evolution of organic substances, and to understand their natural affinities and their genealogies. The ladder, Hallier (1913b: 976) added, of the different degrees of advancement of every plant substance must also be the expression of the natural affinities of the organisms that contained them, the plants themselves. This "theoretical science" espoused Haeckel's program, for which ontogeny, phylogeny and genealogy were key concepts (Gould, 1977; Nyhart, 1994). For Haeckel, phylogeny caused ontogeny; and thus both concepts remained inseparable in his program (Hallier [1902a] stated that gradual evolution was best recoverable from ontogeny and intermediate forms). Genealogy was the ultimate achievement of Haeckel's program, with ontogeny and phylogeny working towards its full expression. And although Haeckel advocated physical and chemical processes causing phylogeny, he never paid much attention to how these mechanical causes worked, and his program stayed theoretical.

Trees and diagrams. — The genealogical trees that Hallier drew are perhaps also influenced by Haeckel. They convey information that a simple classificatory scheme cannot. This explains why results of the statistical tests performed on Hallier's classifications show some similarity whereas Hallier's phylogenetic ideas behind classifications diverge. Depicting ancestors and degree of advancement were both important in these trees, but detecting ancestors was a particularly hazardous undertaking: "the genealogical tree of extant flowering plants seems to me far more

comparable to the ramification system of a cushion plant or a moss which dies underneath as it grows than to a thin poplar growing in height" (Hallier, 1901b: 17; see also Hallier, 1896a: 330; Schellenberg, 1928). Yet, the need to pinpoint ancestors and to illustrate taxon sequences create a tension in Hallier's diagrams. This tension may explain diagrams showing hybrid information (both extant and extinct ancestors). Figures 6, 8 and 9 are examples of trees which are minimum spanning (showing ancestry) and Steiner trees (no ancestors, terminal taxa only). The diagram showing relationships among genera of the *Convolvulaceae* indicates an unknown and almost central ancestor (placed in the *Erycibeae*) from which all genera were derived; tribes and even genera along the branches might themselves also be ancestral (Hallier, 1893b; Fig. 8). Figure 9, taken from Hallier (1903a), is almost a Steiner tree, except that *Magnoliaceae* (within the context of the *Myrtiflorae*) represent the most primitive dicotyledon family, and ancestor of the *Centrospermae* and *Myrtiflorae*; within the latter, the *Lythraceae s. str.* and the *Punicaceae* are also ancestral taxa. Note that here the length of branches depicts advancement. *Magnoliaceae* (stemming from the *Bennettitaceae*) are basal on figure 6 (Hallier, 1902a); from this family, all orders are derived. Figure 10 also displays a minimum spanning tree indicating a series of ancestors from the mineral "kingdom" up to the Dicotyledons (Hallier, 1914b; see also Engler [1926: 134] for abridged illustrations of Hallier's trees). In this tree, as in the 1912 system, a group of primitive *Berberideae* gave birth to all the Angiosperms. In his last published system, Hallier (1912a) produced a genealogical tree that incorporates components of a classification and information about ancestors. This tree, more than any other produced by Hallier, resembles a classification scheme, as is evident in the part of the tree shown here that deals with the Monocotyledons (Fig. 11). However, *Liliaceae* are shown as the ancestral and most primitive family among the Monocotyledons (this tree is Hallier's first attempt at a monocotyledon phylogeny). Hallier drew several other similar trees (Hallier, 1901b: 100, 1902c: 19, 1912a, 1914b).

Comparisons between the classifications of Bessey, Engler and Hallier

Consensus tests. — Results of the consensus tests between Bessey, Engler and Hallier show that their classifications differ, except in the case of the comparison involving the monocotyledon classifications of Hallier and Engler (Table 4). Therefore, the null hypothesis is accepted, indicating that the classifications of Bessey, Engler and Hallier are no more similar than classifications generated by chance. Cuerrier *et al.* (1992) explained the statistical difference between Bessey's and Engler's classifications as relating to the structure of the higher levels, Bessey's classification being more dichotomous than Engler's. The use of sub-orders by Engler also produced some, but less important, discrepancies between the lower part of his classification and that of Bessey. We can similarly explain the differences between Hallier's and Bessey's classifications. Indeed, Hallier's monocotyledon classification, beginning at the rank of order, is polytomous whereas that of Bessey starts with a dichotomous division at the rank of subclass. The dicotyledon classification of Hallier shows four higher groups instead of two in the classification of Bessey; another difference stems from Hallier's insertion of a sub-ordinal rank.

Engler's classification more closely resembles that of Hallier than does Bessey's, at least for the Monocotyledons (Table 4, $p \leq 0.00833$). Both classifications start with polytomous divisions. However, Engler used sub-orders, while Hallier does not (Fig. 5). As the consensus test reveals, this difference was not sufficient to overbalance the effect of resemblances in the content of orders and in the polytomous divisions. Although sub-orders were used by both Engler and Hallier in their dicotyledon classification, Hallier used them much less (4 sub-orders, compared to 64 in Engler). Hallier also recognised four major taxa, unlike Engler who divided the Dicotyledons into only two major groups. Both for the Monocotyledons and the Dicotyledons, the classification of Bessey is less similar to those of the German taxonomists than they are to one another (Table 4).

Mantel tests. — For all the comparisons made at the ordinal level, the null hypothesis is rejected (Table 5, $p \leq 0.00833$). The content of orders is thus statistically very similar between Bessey, Engler and Hallier. Although

Hallier stressed differences in the position of many families compared to the Englerian system (Hallier, 1905a, 1908b, 1912a), his changes do not create a statistical difference between their content of orders. Hallier overestimated the changes he did and the overall dissimilarity between his classification and Engler's.

At the sub-class level, contrary to the ordinal one, comparisons between Bessey and Engler or between Engler and Hallier show dissimilarity. The familial content of sub-class is even significantly different between Engler and Hallier. This result gives credit to the assertion that Hallier's system differs from Engler's. Between Bessey and Hallier, similarity at the ordinal level is maintained at the sub-class level (Table 5). So, the differences between Bessey's two and Hallier's four sub-classes are not statistically significant. Results of the Mantel tests indicate that the three classifications compared are more different at higher levels; but differences must first be attributed to their topology (classificatory structure), as revealed by the consensus tests.

Comparative analysis. — In table 6, Hallier's principles, obtained from his 1912 system, are listed and compared with Engler's progressions and Bessey's dicta. Table 7 summarises features of the classification systems of Bessey, Engler and Hallier (for Bessey and Engler, see Cuerrier *et al.*, 1992, Table 3; for Hallier, see above).

Principles. — There are few differences in the principles used by the three authors. Differences between Hallier's principles and Bessey's dicta are probably due to Hallier's idea of a proberberidaceous origin of both Monocotyledons (near the *Lardizabaleae*) and Dicotyledons (near the *Podophylleae* and *Lardizabaleae*); and Bessey's idea of a Magnoliaceous-Anonaceous-Ranunculaceous origin of the Angiosperms. Engler's progressions are very similar to those of Hallier and Bessey (Cuerrier *et al.*, 1992). This similarity is mostly due to common conceptual thinking, but it is also due to Engler's idea of a pleiophyletic origin of the Angiosperms. Engler's progressions are not constrained by angiosperm monophyly; thus, different character states can be primitive in different and independent

lineages, so leading to inversely parallel progressions. For example, both seedling dicotyledony and seedling monocotyledony are primitive characters, and both spiral and cyclical arrangements of flower parts could be very old and the starting points of evolutionary progressions (Senn, 1904; Schellenberg, 1928; see Cuerrier *et al.*, 1992).

Hallier, like Engler (1909; principle 14), believed in the importance of phytogeographical studies for group relationships; in Bessey's dicta, no mention was made of plant geography. However, whether Hallier relied on phytogeography and landbridges in shaping his view on the origin of the Angiosperms remains to be answered.

In 1902, Hallier used teratological data in the context of Celaskovsky's concept of metamorphosis to suggest that the *Magnoliaceae* were the most primitive taxon among the Angiosperms and that the *Cycadaceae* were their probable ancestors (Hallier, 1902a). It is hardly surprising that the *Cycadaceae* were chosen as ancestors: they also served to confirm the primitiveness of angiospermous characters. Senn (1904), without noticing the circularity, correctly underlined the use of the cycads in the Hallierian system. Similarly, Meeuse (1973: 11) observed that "Deductions based on the presence of such supposedly primitive conditions in certain plant forms are of course as many forgone conclusions." On the following page, he added: "Such rules culminated in the recognition of whole sets of principles or dicta relating to primitive conditions by Bessey, Hallier, Hutchinson and others" (Meeuse, 1973: 12). For Meeuse (1972a, 1972b, 1973) Hallier's system and other phylogenetic ones are essentially based on typological arguments surrounding the primitiveness of angiosperm flower, a typology that dates back to Goethe and A.-P. de Candolle. It remains difficult to understand how Hallier established his character trends (principles; for Bessey, see Cuerrier *et al.*, 1996).

Primary characters. — Different primary characters were used in the three systems. Bessey emphasized ovary position, Engler, the nature of perianth parts, and Hallier, phytochemistry. In contrast with the opinions of Bessey and Engler, Hallier (1901b, 1912a) regarded both ovary position and also apetalý and sympetalý as of low value. Since these characters were mostly employed at higher ranks, they affect only the sub-classes.

Scala naturae and intermediates. — Resemblances can be seen not only in how Hallier, Bessey and Engler used principles and characters, but also between other features of their systems. For instance, in each system persisting effects of the *scala naturae* are evident in the sequences of taxa. Hallier (1897: 251) believed that “just as we can follow in the animal kingdom a process of uninterrupted perfection and differentiation from prehistoric, giant and formless mammals [sic!] whose skeletons have proportionally few articulations, to the slender skeletons, rich in articulations, of our small rodents, finally reaching the ultimate point, the marvellously complex human skull; similarly, in the plant kingdom, it can also be observed an uninterrupted evolutionary series from coriaceous, undivided, lanceolate leaves of the *Anonaceae*, *Myristiceae*, *Sapotaceae*, etc. to the membraneous, finely divided leaves of many *Leguminosae*, *Ranunculaceae*, *Cruciferae* and others, or to start from formless and heavy fruits of *Anona*, *Derris* and *Cynometra* spp., of *Aurantiaceae* and many *Bombaceae*, to the delicate capsules of our *Antirrhinum* and many *Papaveraceae* and *Campanulaceae*...”. Chains of forms, perfection, progress are some of the underlying concepts in Hallier's system that recall continuity and the *scala naturae*. Senn's (1904) final and “positive” statement about Hallier's system emphasized the determinate, uniform evolution of the Angiosperms and the chaining of the latter to the Pteridophytes and Gymnosperms evident in this system. Taxon sequences are an important aspect of phylogenetic and taxonomic studies in the nineteenth century, and the use of intermediate taxa in the making of such sequences comes from early nineteenth century understandings of nature being a continuum (Copeland, 1940; Turrill, 1942; Meeuse, 1973; Stevens, 1980, 1994; Cuerrier *et al.*, 1996). Hardly surprisingly, Turrill (1942: 489-490) noted that the principles of Bessey, Engler and Hallier “have been compiled with no more than shallow consideration of the truth of many of the statements which are made and without stating the evidence, or without stating it in such a way that it can be checked and re-evaluated”.

Haeckel. — Hallier, Bessey and Engler were all somewhat influenced by Haeckel (Barabé & Vieth, 1990; Cuerrier *et al.*, 1992, 1996). For example, they believed in Haeckel's biogenetic law, although its use remained problematic.

Both Bessey and Hallier acknowledged the importance of the phyletic ideas developed by Haeckel in his numerous writings. Drawings of genealogical trees by Hallier were perhaps influenced by those of Haeckel, as may also be the case for the minimum spanning trees of Bessey; Haeckel (1868) himself drew such trees to represent animal and plant genealogies.

Parallelism. — Parallel series are evident in the phylogenies of all three authors. For example, taxon sequences in different parts of Bessey's (1915) cactus show similar evolutionary sequences in characters. Such parallel sequences occur, not necessarily because Bessey looked for them (Cuerrier *et al.*, 1996), but simply because there were few characters. Bessey (1896: 230) observed: "we are compelled to arrange these lines [of plant phylogenesis] so that they show repeated series of divergencies". Engler rejected the monophyletic principle for his system of flowering plants, because he could not find any intermediate forms to link all lineages (Cuerrier *et al.*, 1992). Senn (1904) long ago mentioned that poor fossil records and mosaic evolution of the flower prevented Engler from suggesting a monophyletic origin of the Angiosperms. In a pleiophyletic view of the Angiosperms, parallelism would be rampant, as Engler's system shows. With Bessey's monophyletic view, parallelism is limited by the angiosperm common ancestry. For Hallier (1901b), parallelism was due to the operation of common evolutionary tendencies, a process he named "*Bildungstrieb*". The latter was a popular concept in Germany in the heyday of the "*Naturphilosophie*" movement (Montgomery, 1988; Lenoir, 1989; Richards, 1992). For Wettstein (1901; see also Montgomery, 1988) at least, Darwin's theory revived some "*Naturphilosophie*" thoughts in comparative morphology, and he then discussed the works of Celakovsky. Thus, the concept of "*Bildungstrieb*" persisted through Celakovsky's "*Foliolartheorie*", but also in Haeckel's biogenetic law, and then influenced Hallier. Parallel forms were produced from latent structures already evident in the ancestral taxon ("*Stammvater*"), and from development as constrained so as to favour the formation of similar organs and structures in different lineages. This teleological explanation of parallel forms was acknowledged as such by Hallier (1901b; see also Senn, 1904). Thus,

parallelism can be linked to polyphyly though in a loose sense, and the concept can refer to characters as well as taxa, both being related of course.

Reduction. — Evolution by reduction or regression was recognised by Bessey and Engler (Cuerrier *et al.*, 1996) and many other botanists of the nineteenth century, and was linked with that of degeneration, especially by botanists of French extraction (Stevens, 1994). For Hallier (1903b, 1905a, d, 1908b, 1912a), reduction was pervasive. It occurred principally in the flower, where the trend was from a complex magnoliaceous-type of flower to a flower with fewer parts (Hallier, 1903b), and in plant architecture, where the trend was from trees to aquatic plants (Hallier, 1905a).

Synthesis and analysis. — Both Engler and Hallier used an agglomerative (synthetic or upward classification) approach, and this might have favoured their use of sub-family and sub-order. On the other hand, Bessey, whose approach was more divisive (analytic or downward classification), used super-orders. (In fact, Bessey used Engler's familial treatment and, with the changes of the ordinal content, added more higher categories). Pool (1929), one of Bessey's students, criticised Engler for his unnecessary multiplication of sub-orders, which produced monotypic families; Bessey recognised 1 monotypic family in the Dicotyledons whereas Engler recognised 15 (Cuerrier *et al.*, 1992). Here, Pool probably meant that sub-orders were unneeded since orders were sufficiently small. One might expect an agglomerative method to yield more lower categories and a divisive one to add more higher categories, simply because with such methods one starts respectively at the bottom and the top of the classification.

For Hallier (1908b: 175), Engler's system was "purely analytical". Although, in the nineteenth and twentieth centuries, the use of terms like 'analysis' and 'synthesis' in a taxonomical context is confusing (Stevens, 1994), Hallier (1908b) clearly emphasized that he thought that the Englerian system was produced through dissection ("*Zergliederung*") and disjunction ("*Trennung*"); 'synthesis' was equivalent to 'composition' ("*Zusammensetzung*"). The synthetic approach, for Hallier, was a search for the genealogical tree (natural system) and the connecting threads of blood relationships ("*berührten Fäden des verwandtschaftlichen*

Zusammenhanges”). “Natural”, “synthetic” and “genealogical” were three related terms in Hallier’s works (see Hallier, 1903a). For Hallier, in particular, but also for taxonomists, in general, synthesis led to larger taxa. For example, Hallier (1912a) grouped Engler’s *Julianiales*, *Leitnerales* and *Juglandales*, plus the *Anacardiaceae*, *Sabiaceae* and *Burseraceae*, in his *Terebinthaceae*. He did so because he felt they were connected, and his notion of synthesis urged him to join them in one large group. Closely related to synthesis was Hallier’s understanding of nature being a continuum; boundaries between groups were, at best, fuzzy (Hallier, 1903a). Thus, well-defined groups, like those of Linnaeus, Treub, van Tieghem, were artificial (Hallier, 1902a, 1903a, 1913).

Trees and diagrams. — Diagrams or genealogical trees often illustrate the author’s opinion of relationships among taxa. Bessey and Hallier produced many such diagrams; while Engler used them only occasionally. Except for the diagram of the sub-families of *Araceae* (Engler, 1884; Fig. 12), which is a minimum spanning tree indicating groups linked directly to each other, Engler usually drew Steiner trees which are diagrams with terminal taxa only (Figs. 13). They also represent Engler’s pleiophyletic view of the Angiosperms (Barabé, 1993). There is no time scale in any of Engler’s diagrams. For example, in Engler (1874, Taf. II; 1881, Taf. IV), the length of branches indicates the degree of advancement of genera (see also Lam, 1936; Stevens, 1994). The diagram of the sub-families of *Araceae* (Fig. 12), as well as other diagrams were based upon morphological progressions (Cuerrier *et al.*, 1992). This is in agreement with Engler’s emphasis on “*morphologische Stufenfolge*”, and his use of taxa as examples of these (Cuerrier *et al.*, 1992). In general, the question of ancestry is left open, although relationships in *Ochnaceae* are depicted as a tree with a single trunk, admittedly not linked to other groups (Engler, 1874). Also, for Hallier (1908b), Engler’s system showed only a cross-section (or transversal view) of the genealogical tree, not the tree itself viewed from the side (longitudinally).

From 1880 to 1893, Bessey (1880, 1889) drew Steiner trees, but, for no apparent reasons, he began to draw minimum spanning trees (e.g., Bessey, 1894a, b, 1915; see Cuerrier *et al.*, 1996). Groups originating from other

extant groups are shown on figure 14. On this figure, the taxon *Heteromerae* is the intermediate that links the *Bicarpellatae* to the *Thalamiflorae*. Most of Bessey's diagrams show progress (lowness and highness), and the switch from Steiner trees to minimum spanning trees by Bessey can be tentatively explained by the ease with which the latter show taxon sequences and character progressions between groups of plants (Cuerrier *et al.*, 1996). Ancestors, an important piece of phyletic information for Bessey, could also be shown on such diagrams.

Hallier drew many different diagrams (Figs. 6-11). His last system published in 1912 incorporates a diagram which is nearly a nested classification itself (Fig. 11). Thus, like Engler (Barabé and Vieth, 1990; Cuerrier *et al.*, 1992) and Haeckel (Barabé, 1986), Hallier produced here a genealogical diagram seemingly based on his classification. Few taxon sequences are shown, but here and there ancestral groups are evident. Some of Hallier's diagrams (Fig. 10) resemble those of Bessey in using ancestors and intermediate taxa, others (Figs. 8 and 9) resemble those of Engler in being largely Steiner trees. Indeed, most of Hallier's trees have some spanning components (Figs. 8 and 11). Hallier's diagrams, like those of Bessey, show the Angiosperms as being monophyletic.

All genealogical trees produced by Bessey, Engler and Hallier share an important resemblance: they are primarily representations of the morphological advancements of plants, and as such they never show an absolute time scale, which is one aspect of evolution. Scales of advancement and those of absolute time can hardly be used together in one diagram, simply because degree of advancement is not always correlated with time.

The relationship between the genealogy of plants and nested classifications was often misunderstood. Many taxonomists tried to produce a classification that, they thought, was a close approximation to plant evolution. By trying to be at the same time a taxonomist producing a classification, and a phylogeneticist producing a genealogy of plants, Bessey and Hallier introduced many conflicts into their systems. Indeed, Bessey and Hallier's genealogical trees are not always entirely reproducible from their classifications (for Bessey, see Cuerrier *et al.*, 1992, 1996). Also, it is not clear, just by reading Engler's classification, that his view on angiosperm

evolution is pleiophyletic, an information impossible to extract if one is not aware of the diagrams or ideas written in Engler's texts. Indeed, Engler's monocotyledon classification, as well as his dicotyledon one, appears unrelated to his genealogical trees. It is hardly surprising then that the statistical tests between Engler's and Hallier's monocotyledon classifications showed similarity.

Conclusion

Classifications. — Although Hallier brought over the years important qualitative changes to his classifications, results of the numerical analyses showed some similarity, at least when orders were compared. The content of orders among Hallier's four classifications remained statistically similar, which is an indication that Hallier reworked his first published classification again and again. However, global comparisons of his classifications using a consensus test render a different picture since his four classifications all differ except for the first two. Thus, changes are more important at the topological level than at the ordinal level. So, did Hallier produce one or many classifications? There are three different ones according to the consensus test, but only one according to the Mantel test. The increase in complexity from 1903/1905 to 1908 and to 1912 explains the consensus results. There is a separation, that the statistical results help to identify, among Hallier's classifications, 1903/1905 (with simple classification schemes) and 1908/1912 (with more complex classification schemes in which he added a rank). In parallel to this increasing complexity, a shift occurred in Hallier's ideas on primitive taxa among the Angiosperms, emphasizing in his 1908 system a *Lardizabaleae* origin for the Monocotyledons, instead of the usual *Nymphaeaceae* one, and in 1912, a *Proberberideae* origin of the Dicotyledons. Notwithstanding these changes, Hallier built his classifications on the foundation of the previous ones; they were one developing classification, frustrating as this might have been for Wangerin (1909), who was bewildered by so many changes.

Hallier versus Engler and Bessey. — The originality of the Hallierian systems can be more fully addressed while compared with the contemporary systems, especially those of Engler and Bessey, both of whom dominated the botanical scene at the end of the nineteenth and beginning of the twentieth centuries. Again, the two statistical tests (Mantel and consensus) echoed two different, but complementary, results.

The comparisons of the content of orders show that Bessey, Engler and Hallier shared similar orders. Hallier would have been puzzled to know that his orders were not statistically different from those of Engler. Hallier (1908b) criticised the "*Berliner Schule*": Berlin was the "*dunkles Kapitel*" of taxonomy. Hallier's (1923: 1) cynicism not only embraced Engler but also "his spiritual children and grand-children, above all Gilg, Mez, Wangerin...". Hallier's strong personality and pugnacity distanced him from the Englerian school of thought, and he espoused a line of thought original (but mainly in a few, but important, concepts) within the German Empire. Copeland (1940) also noted that Hallier's system was a reaction against the established system of Engler. Yet Hallier's cynicism might have lured him away from the fact that his content of orders and principles were not so different from the "*Berliner Schule*". It is worth noting that all three major classifications, which influenced the modern classifications (Cronquist, Dahlgren, Takhtajan and Thorne), had similar orders. All plant taxonomists profess to present an original system, and yet they all share similarity at the ordinal level and, as we will see, in their practice and principles used. The explanation for this similarity is historical; system-makers are reshuffling families among more or less accepted orders. Orders of the past have been maintained and no system-maker starts his classification from scratch. Baehni (1947) was right in suggesting that these authors simply rearranged taxa that were comparable in content. This type of historical inertia might be more pervasive than generally thought; it emphasized Stevens' (1994) statement that systematics of higher categories changed little in the 150 years after A.-L. de Jussieu's *Genera plantarum*. Taxonomical practice at the end of the nineteenth and beginning of the twentieth centuries had indeed little more to offer than that of a century before (see also Cuerrier *et al.*, 1996).

Contrary to the results of the Mantel test, those of the consensus test indicate dissimilarity between the three classifications compared. The uniqueness of the Hallierian classification stems from his structure or topology. This is expressed in the rank he added to his dicotyledon classification in 1908 and developed further in 1912. The absence of this rank in his monocotyledon classification resulted in similarity between his and Engler's monocotyledon classification. This result seems to contradict the differences seen in their phylogenetic opinions concerning the monocotyledon evolution. One should be aware though that the statistical tests used in this study do not permit the comparison of phylogenetic ideas; they compare classifications, and moreover the latter are Linnean in structure, which, if not incompatible with evolution, can hardly convey information about ancestry and phylogeny.

Classification and phylogeny. — Ancestry was a key concept for those who were seeking phyletic sequences and plant genealogy *sensu* Haeckel. The major differences in the arrangement of Hallier's and Engler's systems are in the acceptance of monophyly versus pleiophyly of Angiosperms and in the identity of the angiosperm ancestor (Schellenberg, 1928; Cuerrier *et al.*, 1992). Hardly surprisingly, taxonomists later described Hallier's system as being the opposite of Engler's, while Hallier's and Bessey's systems were seen as being very similar. Yet both statements are partly wrong. Contrary to Bessey, Hallier (1908b, 1912a) believed that the *Liliaceae* were the most primitive group in the Monocotyledons and that the *Berberidaceae* the most primitive of the Angiosperms. However, in his earlier papers, Hallier (1903b, 1905d) agreed with Bessey on the primitiveness of the *Helobiae* (*Alismatales*), and authors, who implied that the systems of the two men were similar, probably relied solely upon relationships discussed in the 1905 paper written in English.

Besides these phylogenetic divergences, Bessey, Engler and Hallier had similar taxonomic practice. All three taxonomists used lowness and highness to reconstruct their genealogy of plants. Taxa were thus arranged on their relative degree of advancement, yet there were only a few morphological progressions that underpinned these taxon sequences. Using these progressions repeatedly created parallel series and revealed the orthogenetic viewpoint these authors all shared, a viewpoint influenced by the notion of the *scala naturae*. Intermediates were needed for chaining

taxa. For Hallier, as well as for Bessey and Engler, intermediates or transitional forms were crucial to their practice. Also, a comparison of their principles, *dicta* or morphological progressions shows immense similarity.

Hallier's contribution to plant taxonomy is twofold. He held a *Proberberidaceae* origin of the Angiosperms and considered the *Liliaceae* as the most primitive monocotyledon family. Even for today, this is original, and maybe modern system-makers should pay more attention to his system and to systems less well-known than the Englerian and the Besseyan. But Hallier's constant emphasis upon genealogy was probably what mattered most for him. This is how he understood phylogeny. Here, as elsewhere, Haeckel's influence was prominent. For Hallier, "genealogical", "phylogenetic" and "natural" were three synonyms, and Hallier's genealogical diagrams were really meant to be trees resuming plant evolution, with taxa placed at their level of morphological advancement. His classification also was meant to be phylogenetic. In 1912, although Hallier's diagrams followed his classification, one could argue that neither his classification nor his genealogical diagrams were phylogenetic in content. Nonetheless Hallier underlined that "The goal of systematic ontology must be the reconstruction of these natural genealogical trees [of the animal and plant kingdoms]" (Hallier, 1902c: 10; see also Hallier, 1908b). This, argued Hallier, was the system of the future. How closely he approached this goal can be estimated by comparing his system to where system-making stands today. Like Hallier's systems, modern systems seem to be ever changing, and the relationships proposed often lack much morphological evidence, at least, much morphology that is easy to teach. But Hallier (1902c) acknowledged that, for teaching purpose, genealogical trees had to be cut down "methodically" in a linear arrangement; no specific method was mentioned. Unlike in Hallier's time, we now have data and analytical tools specifically developed to detect genealogy, and there is a developing consensus over some of the details and of the broader aspects of relationships. The challenge, perhaps paradoxically, is to find morphological characters to facilitate teaching genealogies. But as in Hallier's time, no consensus has developed yet over how genealogies should be cut down into classification schemes. At best, Hallier's systems showed two, mostly incommensurable, aspects, the classificatory and the phylogenetic. Not only was this common in his time, but even today system-makers use these two aspects in their systems.

Acknowledgements

I wish to thank Ms. Angela Steinmetz, Éliane Räkel, Hildegund Janzing and Dr. Joachim Vieth for their help with German translations, and J. St. John Winter for her revision of the English. Cees Lut, librarian at the Rijksherbarium Te Leiden, and Santiago Madriñán kindly sent photocopies of many Hallier and other publications. Dr. Theodore M. Barkley for discussing this project and also for sending Hallier's poems and reprints is warmly thanked. Dr. Peter F. Stevens has made useful comments on several versions of the manuscript. Drs. Denis Barabé and Luc Brouillet commented on the final version. Dr. Janos Podani kindly sent me his MATTEST algorithm (Mantel test) allowing me to complete all the needed comparisons for this paper. Special thanks to Dr. Joachim Vieth to whom this paper is dedicated. He encouraged me to continue my study of the German language. The residual faulty interpretations that one can find are regrettably mine. The Québec Government, through an FCAR grant, and Université de Montréal gave me financial support, and made this publication possible.

Literature cited

- Agardh, J. G. 1858. *Theoria systematis plantarum*. C. W. K. Gleerup, Lundae.
- Baillon, H. 1875. Recherches organogéniques sur les Amentacées. *Assoc. franç. Avanc. Sci.* (Session de Nantes): 756-771.
- Baehni, C. 1947. Naissance et développement de la systématique moderne. De Linné aux temps actuels. *Gesnerus* 3/4: 127-145.
- Bancroft, N. 1914. A review of literature concerning the evolution of monocotyledons. *New Phytol.* 13: 285-308.
- Barabé, D. 1986. Haeckel et la systématique végétale. *Taxon* 35: 519-525.

- Barabé, D. 1993. Les systèmes modernes de classification des angiospermes. Pp. 135-159. In: Poncy, O., (ed.), *Systematique botanique: Problèmes actuels*. Biosystema 10. Paris.
- Barabé, D. & L. Brouillet. 1982. Commentaires sur le système de classification des Angiospermes de Takhtajan. *Acta Biotheoretica* 31: 127-141.
- Barabé, D. & J. Vieth. 1990. Les principes de systématique chez Engler. *Taxon* 39: 394-408.
- Barkley, T. M. 1974. History of taxonomy. Pp. 13-34. In: Radford, A. E., Dickison, W. C., Massey, J. R. & C. R. Bell (eds.). *Vascular Plant Systematics*. Harper & Row, New York.
- Becker, K. M. 1974. Systems of classification. Pp. 583-644. In: Radford, A. E., Dickison, W. C., Massey, J. R. & C. R. Bell (eds.). *Vascular Plant Systematics*. Harper & Row, New York.
- Benson, L. 1957. *Plant Classification*. D. C. Heath, Lexington.
- Bessey, C. E. 1880. *Botany for High Schools and Colleges*. Henry Holt, New York.
- Bessey, C. E. 1889. *The Essentials of Botany*. Ed. 4. Henry Holt, New York.
- Bessey, C. E. 1894a. A synopsis of the larger groups of the vegetable kingdom. *Amer. Nat.* 28: 63-65.
- Bessey, C. E. 1894b. A third report upon the native trees and shrubs of Nebraska. *Contr. Bot. Dept. Univ. Nebraska n.s.*, 8: 98-129.
- Bessey, C. E. 1896. The point of divergence of monocotyledons and dicotyledons. *Bot. Gaz.* 22: 229-232.

- Bessey, C. E. 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 2: 109-164.
- Bowler, P. J. 1975. The changing meaning of "evolution". *J. Hist. Ideas* 36: 95-114.
- Bowler, P. J. 1988. *The Non-Darwinian Revolution: Reinterpreting a historical myth*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Bowler, P. J. 1989. Development and adaptation: evolutionary concepts in British Morphology, 1870-1914. *BJHS* 22: 283-297.
- Brongniart, A. 1850. *Énumération des Genres de Plantes Cultivés au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, Suivant l'Ordre Établi dans l'École de Botanique en 1843*. 2^e édition. J.-B. Baillière, Paris.
- Buxbaum, F. 1951. *Grundlagen und Methoden einer Erneuerung der Systematik der höheren Pflanzen*. Springer-Verlag, Wien.
- Celakovsky, L. 1878. Teratologische Beiträge zur morphologischen Deutung des Staubgefäßes. *Jahrb. wissensch. Bot.* 11: 124-174.
- Copeland, H. F. 1940. The phylogeny of the Angiosperms. *Madroño* 5: 209-218.
- Core, E. E. 1955. *Plant Taxonomy*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- Cuerrier, A., Brouillet, L. & D. Barabé. 1990. Numerical taxonomic study of the *Begoniaceae* using the Mantel test on leaf microcharacters. *Taxon* 39: 549-560.
- Cuerrier, A., Barabé, D. & L. Brouillet. 1992. Bessey and Engler: A numerical analysis of their classification of the flowering plants. *Taxon* 41: 667-684.

- Cuerrier, A., Kiger, R. W. & P. F. Stevens. 1996. Charles Bessey, evolution, classification and the New Botany. *Huntia* 9: 179-213.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.
- Diels, L. 1932. Die Methoden der Phytographie und der Systematik der Pflanzen. Pp. 67-190. *In*: Abderhalden, E. (ed.). *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*. Urban & Schwarzenberg, Berlin.
- Engler, A. 1874. Ueber die Begrenzung und systematische Stellung der natürlichen Familie der *Ochnaceae*. *Nova Acta Ksl. Leop.-Carol. Dtsch. Akad. Naturforscher* 37: 1-28.
- Engler, A. 1881. Über die morphologischen Verhältnisse und die geographische Verbreitung der Gattung *Rhus*, wie der mit ihr verwandten, lebenden und ausgestorbenen *Anacardiaceae*. *Bot. Jahrb.* 1: 365-426.
- Engler, A. 1884. Beiträge zur Kenntnis der *Araceae* V. *Bot. Jahrb.* 5: 144-188, 302-331.
- Engler, A. 1897. Principien der systematischen Anordnung, insbesondere der Angiospermen: Nachträge zu Teil II-IV. Pp. 5-14. *In*: Engler, A. & K. Prantl (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien. Angiospermae*. W. Engelmann, Leipzig.
- Engler, A. 1909. *Syllabus der Pflanzenfamilien*. 6. Aufl. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Engler, A. 1926. *Die natürlichen Pflanzenfamilien. Angiospermae*. Band 14a. W. Engelmann, Leipzig.

- Faith, D. P. & L. Belbin. 1986. Comparison of classifications using measures intermediate between metric dissimilarity and consensus similarity. *J. Classific.* 3: 257-280.
- Fritsch, K. 1905. Die Stellung der Monokotylen im Pflanzensystem. *Bot. Jahrb.* 34 (Beiblatt 79): 22-40.
- Gilg, E. 1905. Über den behaupteten Parallelismus der Silenaceen (Caryophyllaceen) und der Gentianaceen, und über neuere Systembildungen. *Bot. Jahrb.* (Beiblatt 81) 36: 77-90.
- Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Greshoff, M. 1909. Phytochemical investigations at Kew. *Bull. Misc. Inf. (Kew)* 10: 397-418.
- Grossheim, A. A. 1966. *Review of the Latest Systems of Flowering Plants*. Tbilisi Botanical Institute, Tbilisi.
- Haeckel, E. 1868. *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. Georg Reimer, Berlin.
- Hallier, H. 1893a. *Beiträge zur Anatomie der Convolvulaceen*. Dissertation, philosophischen Facultät der Universität Jena. W. Engelmann, Leipzig.
- Hallier, H. 1893b. Versuch einer natürlichen Gliederung der Convolvulaceen auf morphologischer und anatomischer Grundlage. *Bot. Jahrb.* 16: 453-591.
- Hallier, H. 1894. *Convolvulaceae africanae* I. *Bot. Jahrb.* 18: 81-160.
- Hallier, H. 1895. Rapport over de Botanische Tochten in Borneo's Westafdeeling, Gerurende de Borneo-expeditie 1893-1894. *Natuurk. Tijdschrift Ned.-Indië* 54: 406-449.

- Hallier, H. 1896a. Betrachtungen über die Verwandtschaftsbeziehungen der Ampelideen und anderer Pflanzenfamilien. *Natuurk. Tijdschrift Ned.-Indië* 56: 300-331.
- Hallier, H. 1896b. Das Bismarckveilchen, *Boea Commersoni* R. Br. (*Gesneraceae*). *Gartenflora* 45: 379-381.
- Hallier, H. 1896c. Die botanische Erforschung Mittelborneos. *Naturwiss. Wochenschrift* XI: 75-81, 85-93, 95-101, 109-114.
- Hallier, H. 1896d. Neue und bemerkenswerte Pflanzen aus dem malaiisch-papuanischen Inselmeer. I. *Ann. Jard. Bot. (Buitenzorg)* 13: 276-327.
- Hallier, H. 1897-99. Bausteine zu einer Monographie der Convolvulaceen. *Bull. Herb. Boissier* 5, 6, 7: 366-387, 736-754, 804-820, 996-1013, 1021-1052; 714-724; 408-418.
- Hallier, H. 1897. Die indonesischen Clematideen des Herbariums zu Buitenzorg. *Ann. Jard. Bot. (Buitenzorg)* 14: 248-254.
- Hallier, H. 1898-1901. Neue und bemerkenswerte Pflanzen aus dem malaiisch-papuanischen Inselmeer. II., III., IV. *Bull. Herb. Boissier* 6, 7: 213-220, 283-288, 348-360, 604-622; 667-676.
- Hallier, H. 1899. Zur Convolvulaceenflora Amerika's. *Jahrb. Hamburg. wissensch. Anst.* 26 (Beih. 3): 19-56.
- Hallier, H. 1900. Über Kautschuklianen und andere Apocyneen, nebst Bemerkungen über *Hevea* und einem Versuch zur Lösung der Nomenklaturfrage. *Jahrb. Hamburg. wissensch. Anst.* 27 (Beih. 3): 17-216.
- Hallier, H. 1901a. *Convolvulaceae africanae* II. *Bot. Jahrb.* 28: 28-54.

- Hallier, H. 1901b. Über die Verwandtschaftsverhältnisse der Tubifloren und Ebenalen, den polyphyletischen Ursprung der Sympetalen und Apetalen und die Anordnung der Angiospermen überhaupt. Vorstudien zum Entwurf eines Stammbaums der Blütenpflanzen. *Abh. Naturwiss. Vereins Hamburg* 16: 1-112.
- Hallier, H. 1902a. Beiträge zur Morphogenie der Sporophylle und der Trophophylle in Beziehung zur Phylogenie der Kormophyten. *Jahrb. Hamburg. wissenschaft. Anst.* 19: 1-110.
- Hallier, H. 1902b. Ueber die Morphogenie, Phylogenie und den Generationswechsel der Achsenpflanzen. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 20: 476-478.
- Hallier, H. 1902c. Über eine Zwischenform zwischen Apfel und Pflaume. *Verh. Naturwiss. Vereins (Hamburg)* 10: 8-19.
- Hallier, H. 1903a. Über die Verwandtschaftshältnisse bei Engler's Rosalen, Parietalen, Myrtifloren und in anderen Ordnungen der Dikotylen. L. Friederichsen & Co., Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins, Hamburg.
- Hallier, H. 1903b. Vorläufiger Entwurf des natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen. *Bull. Herb. Boissier II* 3: 306-317.
- Hallier, H. 1904. Über die Gattung *Daphniphyllum*, ein Übergangsglied von den Magnoliaceen und Hamamelidaceen zu den Kätzchenblüthlern. *Bot. Mag.* 18 (207): 55-69.
- Hallier, H. 1905a. Ein zweiter Entwurf des natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 23: 85-91.
- Hallier, H. 1905b. *Neue Schlaglichter auf das natürliche System der Dikotyledonen.* Gera-Untermhaus, Koehler.

- Hallier, H. 1905c. Neue Vorschläge zur botanischen Nomenklatur. *Jahrb. Hamburg. wissenschaft. Anst.* 22: 33-46.
- Hallier, H. 1905d. Provisional scheme of the natural (phylogenetic) system of flowering plants. *New Phytol.* 4: 151-162.
- Hallier, H. 1907. Zur Frage nach dem Ursprung der Angiospermen. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 25: 496-497.
- Hallier, H. 1908a. On the origin of angiosperms. *Bot. Gaz.* 45: 196-198.
- Hallier, H. 1908b. *Über Juliania, eine Terebinthaceen-Gattung mit Cupula, und die wahren Stammeltern der Kätzchenblüthler. Neue Beiträge zur Stammesgeschichte nebst einer Übersicht über das natürliche System der Dicotyledonen.* C. Heinrich, Dresden.
- Hallier, H. 1911. Über Phanerogamen von unsicherer oder unrichtiger Stellung. *Mededeel. Rijks Herb. (Leiden)* 1: 1-41.
- Hallier, H. 1912a. L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. *Arch. Néerl. Sci. Exact Nat., Sér. 3,* 1: 146-234.
- Hallier, H. 1912b. Über frühere Landbrücken, Pflanzen- und Völkerwanderungen zwischen Australasien und Amerika. *Mededeel. Rijks Herb. (Leiden)* 13: 1-32.
- Hallier, H. 1913a. *Amaryllidaceae. Nova Guinea* 5: 899-900.
- Hallier, H. 1913b. *Über die Anwendung der vergleichenden Phytochemie in der systematischen Botanik.* Pp. 969-978. In: 11^e Congrès international de Pharmacie. T. II. La Haye-Schéveningue, 17-21 sept. 1913.
- Hallier, H. 1914a. *Liliaceae. Nova Guinea* 6: 989-1003.

- Hallier, H. 1914b. Der Stammbaum des Pflanzenreiches. Figs. VIII-XIII. In: Reinhardt, L. (ed.), *Vom Nebelfleck zum Menschen*. 2. Aufl., Bd. 2 u. 3. Ernst Reinhardt, München.
- Hallier, H. 1915. Neue und bemerkenswerthe Pflanzen aus der malaiisch-papuanischen Inselwelt. *Mededeel. Rijks Herb.* (Leiden) 26: 1-8.
- Hallier, H. 1916. Beiträge zur Flora von Borneo. *Beih. Bot. Centralbl.* 34: 19-34.
- Hallier, H. 1918a. Über Aublet's Gattungen unsicherer oder unbekannter Stellung und über pflanzen-geschichtliche Beziehungen zwischen Amerika und Afrika. *Mededeel. Rijks Herb.* (Leiden) 35: 1-33.
- Hallier, H. 1918b. Über Gaertner'sche Gattungen und Arten unsicherer Stellung, einige Rubiaceen, Sapotaceen, Cornaceen, und über versunkene Querverbindungen der Tropenländer. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* 15: 27-122.
- Hallier, H. 1921a. Beiträge zur Kenntnis der *Linaceae* (DC. 1819) Dumort. *Beih. Bot. Centralbl.* 39: 1-198.
- Hallier, H. 1921b. Zur morphologischen Deutung der Diskusgebilde in der Dikotylenblüthe. *Mededeel. Rijks Herb.* (Leiden) 41: 1-14.
- Hallier, H. 1922. Beiträge zur Kenntnis der Thymelaeaceen und ihrer natürlichen Umgrenzung. *Mededeel. Rijks Herb.* (Leiden) 44: 1-31.
- Hallier, H. 1923. Über die Lennoen, eine zu Linné's *Bicornes* verirrte Sippe der Borriginaceen. *Beih. Bot. Centralbl.* 40: 1-19.
- Höck, F. 1902. Die Einteilung der Zweikeimblättrler. *Natur und Schule* 1: 135-140.

- Höck, F. 1905. Halliers neue Untersuchungen zum "Stammbaum der Pflanzen." *Natur und Schule* 4: 229-231.
- Hooker, J. D. 1863. On *Welwitschia*, a new genus of *Gnetaceae*. *Trans. Linn. Soc. London* 24: 251-348.
- Hutchinson, J. 1934. *The Families of Flowering Plants*. II. *Monocotyledons*. MacMillan, London.
- Karsten, G. 1918. Zur Phylogenie der Angiospermen. *Zeitschr. Bot.* 10: 369-388.
- Lam, H. J. 1936. Phylogenetic symbols, past and present. *Acta Biotheoretica* 2: 153-194.
- Lam, H. J. 1948. A new system of the *Cormophyta*. *Blumea* 6: 282-289.
- Lapointe, F.-J. & P. Legendre. 1990. A statistical framework to test the consensus of two nested classifications. *Syst. Zool.* 39: 1-13.
- Lawrence, G. H. 1951. *Taxonomy of Vascular Plants*. MacMillan Co., New York.
- Lenoir, T. 1989. *The Strategy of Life: Teleology and Mechanics in Nineteenth-Century Biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Leroy, J.-F. 1993. *Origine et évolution des Plantes à fleurs: les Nymphéas et le génie de la nature*. Masson, Paris.
- Lignier, O. & A. Tison. 1912. Les Gnétales, leurs fleurs et leur position systématique. *Ann. Sci. Nat.*, 9e série, 16: 170-183.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* 27: 209-220.

- Massart, J. 1895. Un botaniste en Malaisie. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 34: 151-343.
- Meeuse, A. D. J. 1972a. Angiosperm phylogeny, floral morphology and pollination ecology. *Acta Biotheoretica* 21: 145-166.
- Meeuse, A. D. J. 1972b. Sixty-five years of theories of the multiaxial flower. *Acta Biotheoretica* 21: 167-202.
- Meeuse, A. D. J. 1973. *Some Fundamental Principles in Interpretative Floral Morphology*. Intern. Bio-Science Publ., Vistas in Plant Sciences vol. 1, Hissar.
- Montgomery, W. M. 1988. Germany. Pp. 81-116. In: Glick, T. F. (ed.), *The Comparative Reception of Darwinism*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Nyhart, L. K. 1995. *Biology Takes Form: Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Podani, J. 1994. *SYN-TAX V: Computer Programs for Data Analysis in Ecology and Systematics on IBM-PC and Macintosh Computers*. Budapest.
- Pool, R. J. 1929. *Flowers and Flowering Plants: An Introduction to the Nature and Work of Flowers and the Classification of Flowering Plants*. McGraw-Hill, New York.
- Porsch, O. 1914. Die Abstammung der Monokotylen und die Blütennektarien. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 31: 580-590.
- Porter, C. L. 1967. *Taxonomy of Flowering Plants*. Ed. 2. W.H. Freeman and Co., San Francisco.

- Potonié, H. 1902. Ein Blick in die Geschichte der botanischen Morphologie (mit besonderer Rücksicht auf die Pericaulom-Theorie). *Naturwiss. Wochenschrift* 18: 3-8, 13-15, 25-28.
- Radlkofer, L. 1883. *Ueber die Methoden in der botanischen Systematik, insbesondere die anatomische Methode*. Königl. Bayerische Akademie, München.
- Richards, R. J. 1992. *The Meaning of Evolution: The Morphological Construction and Ideological Reconstruction of Darwin's Theory*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Rieppel, O. 1991. Things, taxa and relationships. *Cladistics* 7: 93-100.
- Rosenthaler, L. 1907. Über die Beziehungen zwischen Pflanzenchemie und Systematik. *Beih. Bot. Centralbl.* 21: 304-310.
- Schellenberg, G. 1928. Beiträge zu einem phylogenetischen System der Blütenpflanzen. *Beibl. Vierteljahrschr. Naturforsch. Ges. (Zürich)* 73: 358-381.
- Senn, G. 1904 Die Grundlagen des Hallierschen Angiospermensystems. *Beih. Bot. Centralbl.* 17: 129-155.
- Solereeder, H. 1899. *Systematische Anatomie der Dicotyledonen*. Ferdinand Enke, Stuttgart.
- Stace, C. A. 1989. *Plant Taxonomy and Biosystematics*. Edward Arnold, London.
- Stevens, P. F. 1980. Evolutionary polarity of character states. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 333-358.

- Stevens, P. F. 1984. Metaphors and typology in the development of botanical systematics 1690-1960, or the art of putting new wine in old bottles. *Taxon* 33: 169-211.
- Stevens, P. F. 1986. Evolutionary classification in botany, 1960-1985. *J. Arnold Arbor.* 67: 313-339.
- Stevens, P. F. 1994. *The Development of Biological Systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System.* Columbia University Press, New York.
- Strasburger, E. 1872. *Die Coniferen und die Gnetaceen. Eine morphologische Studie.* Herm. Dabis, Jena.
- Stuessy, T. F. 1990. *Plant Taxonomy.* Columbia University Press, New York.
- Takhtajan, A. L. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46: 225-359.
- Takhtajan, A. L. 1991. *Evolutionary Trends in Flowering Plants.* Columbia University Press, New York.
- Treub, M. 1905. Nouvelles recherches sur le rôle de l'acide cyanhydrique dans les plantes vertes. *Ann. Jard. Bot. (Buitenzorg)*, 2e série, 4: 86-147.
- Treub, M. 1907. Notice sur l'effet protecteur assigné à l'acide cyanhydrique des plantes. *Ann. Jard. Bot. (Buitenzorg)*, 2e série, 6: 107-114.
- Turrill, W. B. 1942. Taxonomy and phylogeny (I-III). *Bot. Rev.* 8: 247-270, 473-532, 655-707.
- van Steenis, C. G. G. J. 1979. The Rijksherbarium and its contribution to the knowledge of the tropical asiatic flora. *Blumea* 25: 57-77.

- Wangerin, W. 1909. Die Wertigkeit der Merkmale im Hallierschen System. *Bot. Jahrb.* 43: 120-141.
- Wernham, H. F. 1912. Floral evolution: with particular reference to the sympetalous dicotyledons. VI-IX. *New Phytol.* 11: 145-166, 217-235, 290-305, 373-397.
- Wettstein, R. von. 1901. Die Entwicklung der Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik der Phanerogamen in Oesterreich von 1850 bis 1900. Pp. 197-218. In: K.K. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien (ed.), *Botanik und Zoologie in Österreich in den Jahren 1850 bis 1900*. Alfred Hölder, Wien.
- Wettstein, R. von. 1903. Besprechung der Hallier'schen Arbeit, Beiträge zur Morphogenie der Sporophylle und des Trophophylls in Beziehung zur Phylogenie der Kormophyten. *Bot. Zeit.* 61: 311-314.
- Wettstein, R. von. 1935. *Handbuch der systematischen Botanik*. 4. Aufl. Franz Deuticke, Leipzig.
- Woodland, D. W. 1991. *Contemporary Plant Systematics*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- Wright, S. P. 1992. Adjusted P-values for simultaneous inference. *Biometrics* 48: 1005-1013.

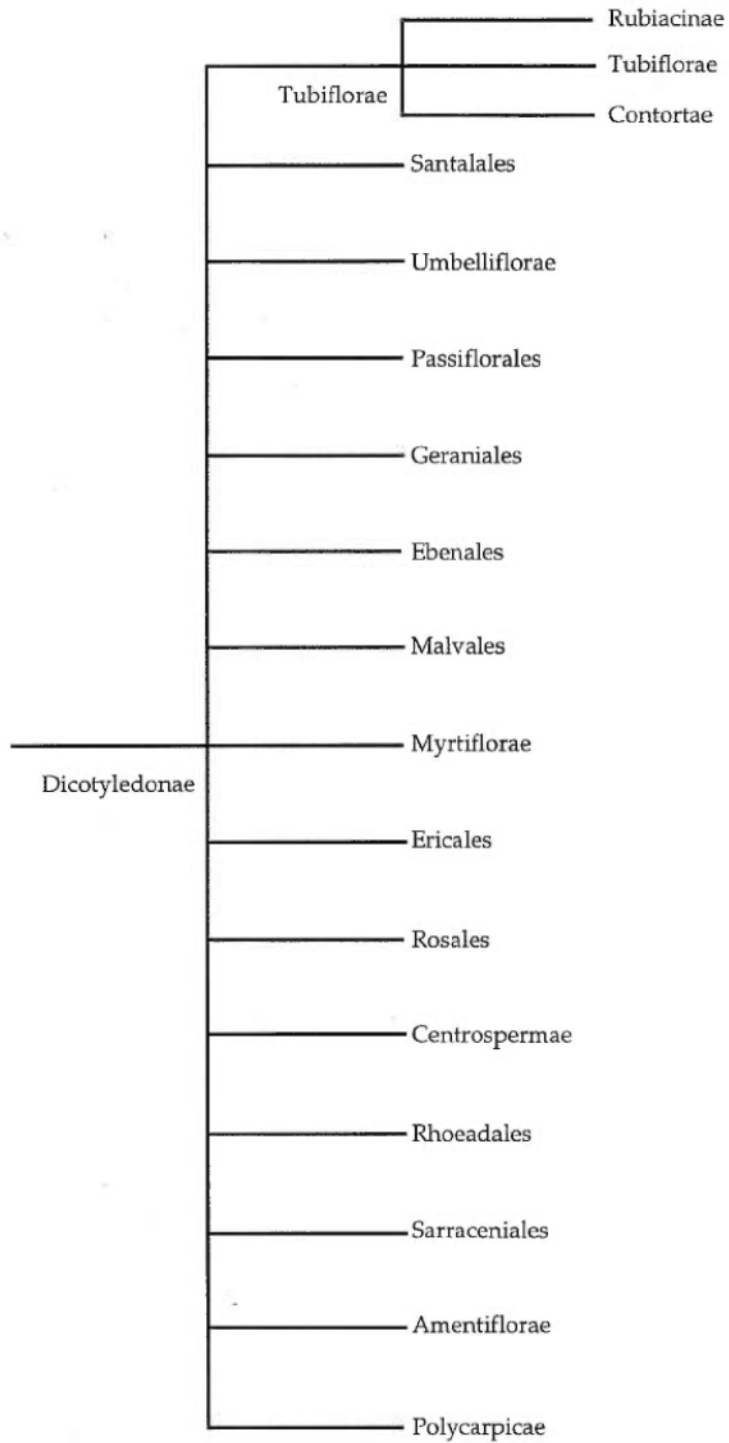


FIGURE 1. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Hallier's (1903b) dicotyledonous orders and sub-orders.

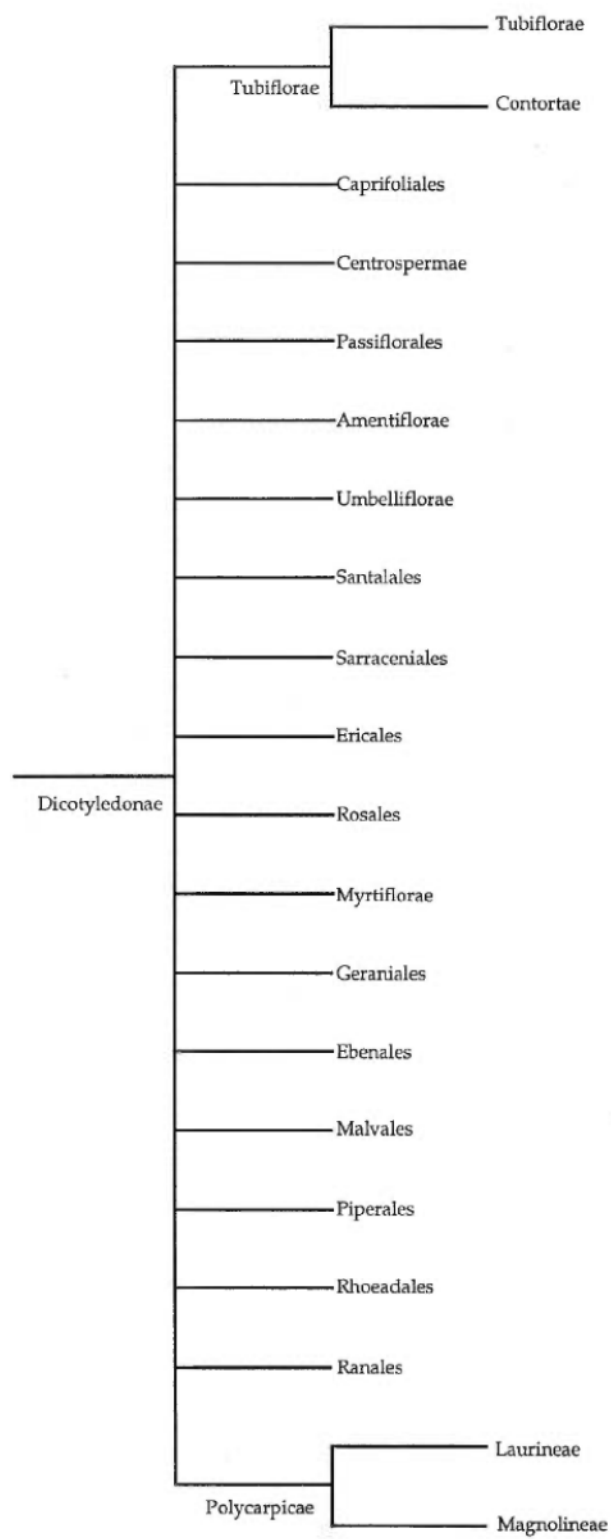


FIGURE 2. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Hallier's (1905d) dicotyledonous orders and sub-orders.

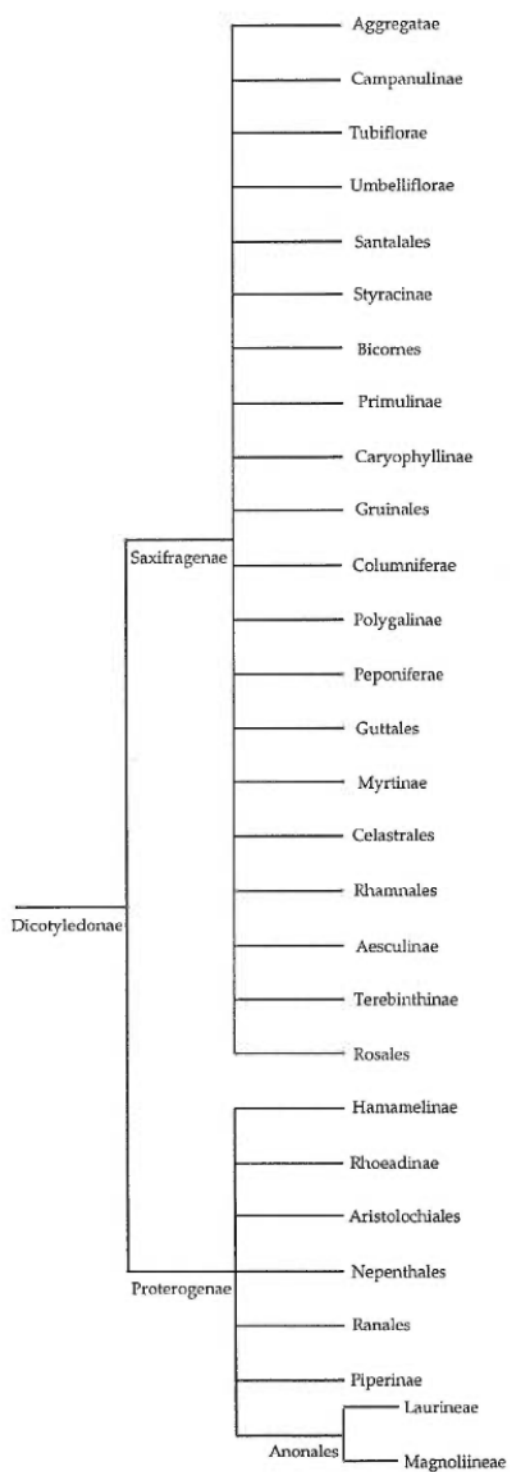


FIGURE 3. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Hallier's (1908b) dicotyledonous orders and sub-orders. Families are not shown due to lack of space.

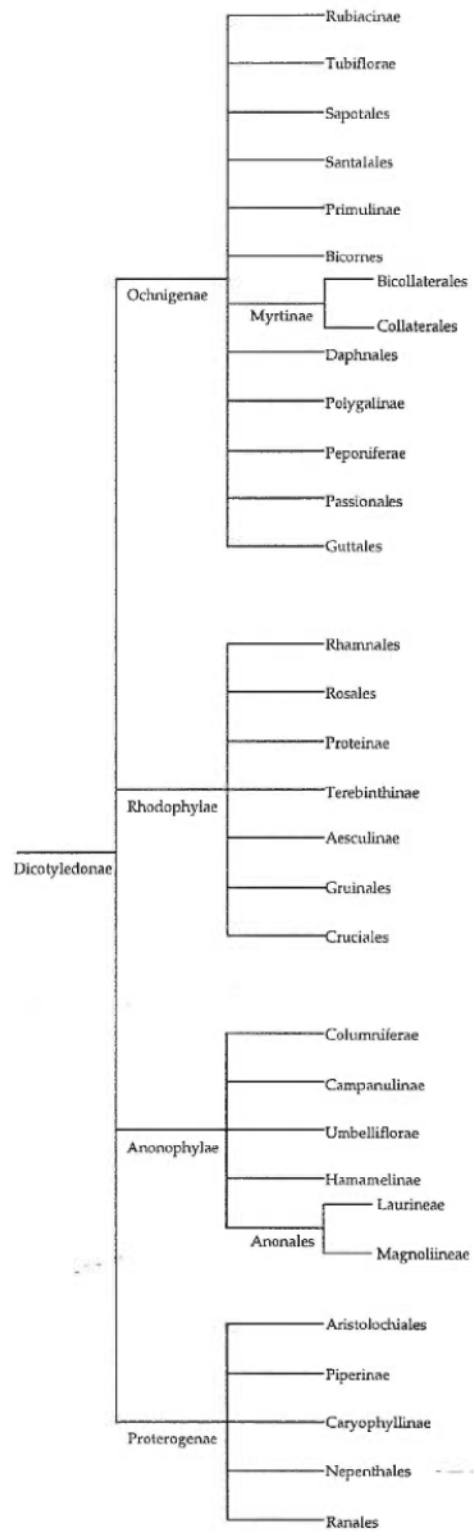


FIGURE 4. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Hallier's (1912a) dicotyledonous orders and sub-orders. Families are not shown due to lack of space.

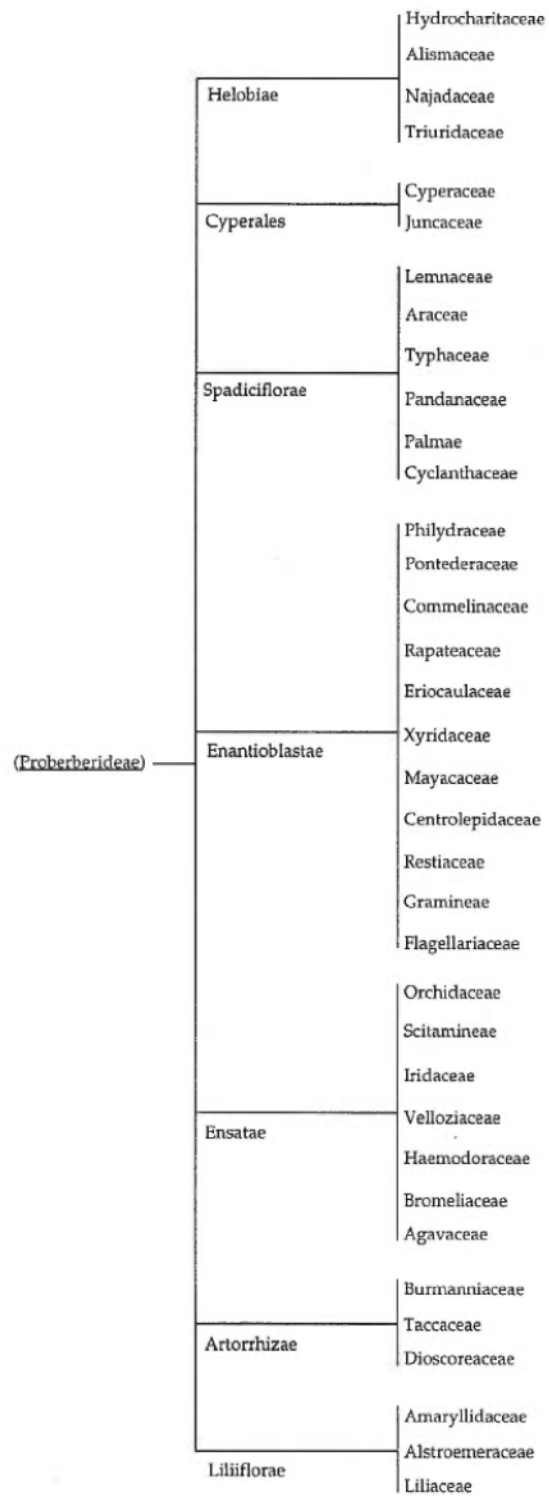


FIGURE 5. Manually reconstructed dendrogram of the classification structure of Hallier's (1912a) monocotyledon families.

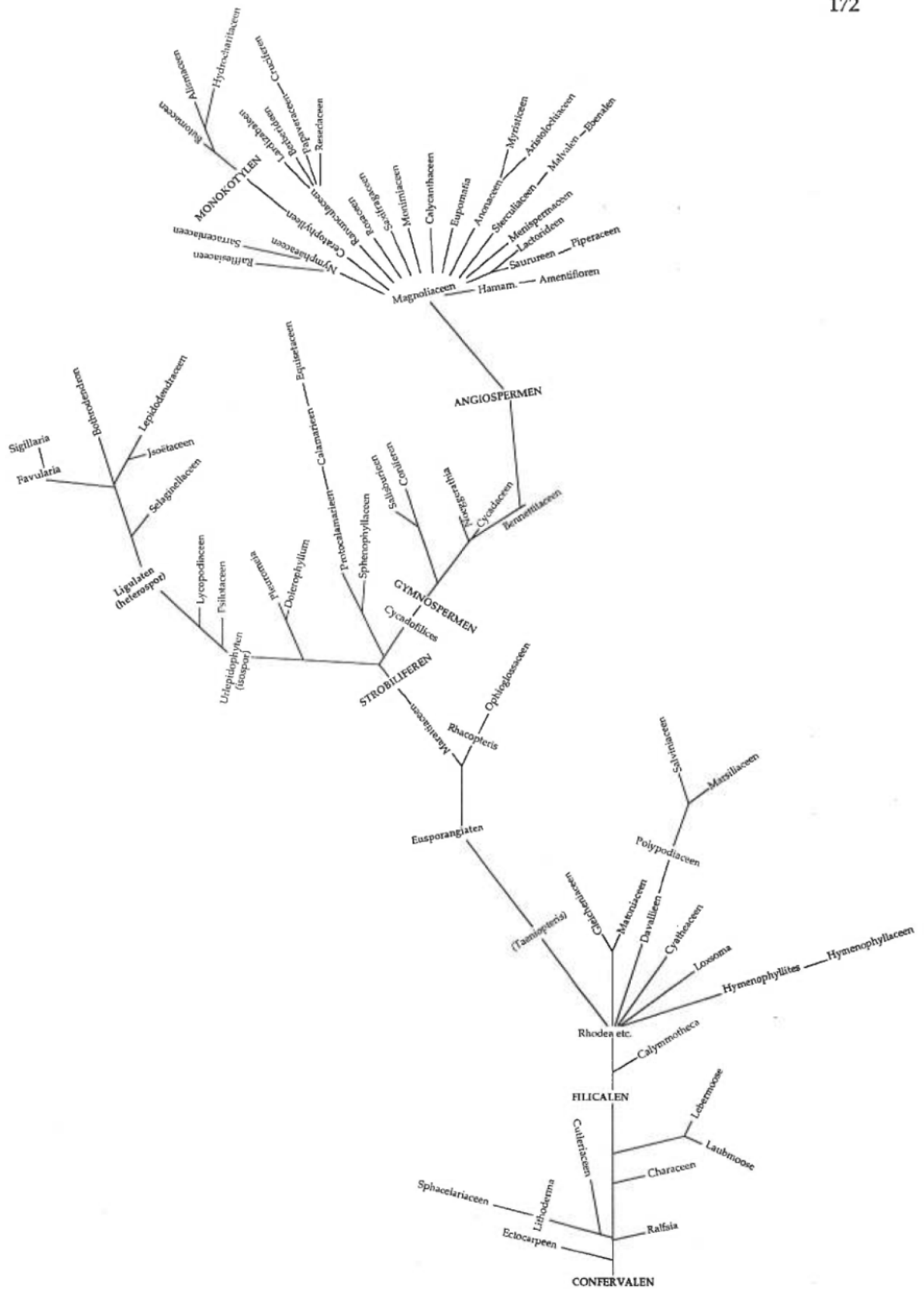


FIGURE 6. Diagram representing a genealogical tree of the plant kingdom (Hallier, 1902a: 106-107). This tree clearly indicates the *Bennettitaceae* as the angiosperm ancestor. From the *Magnoliaceae*, a radiating series of families originated.

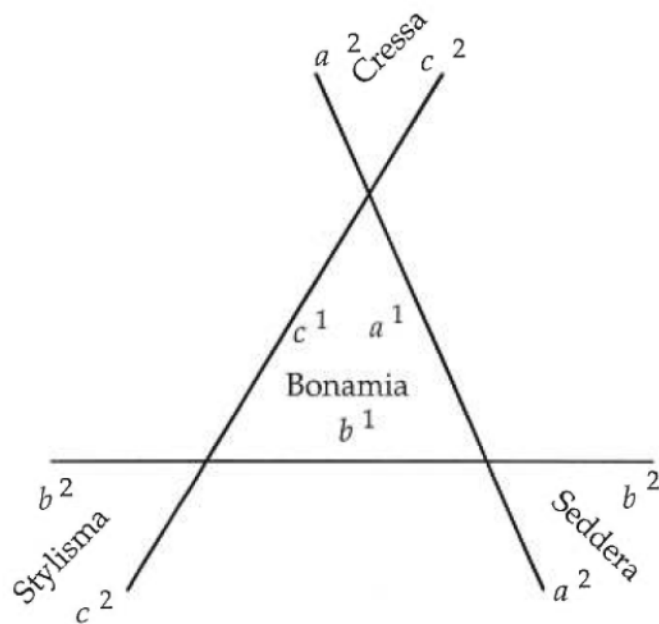


FIGURE 7. Diagram showing the affinity among four genera of *Convolvulaceae* (redrawn from Hallier, 1893: 533). a_1 = Large flowers in a dichasium, rich in secretory cells, with a glandular filament ("drüsenzellige"), a_2 = Small flowers condensed in a spike, without secretory cells, with a naked filament, b_1 = stigma capitate, b_2 = stigma discoid or flat, c_1 = four-seeded capsule, c_2 = one-seeded capsule.

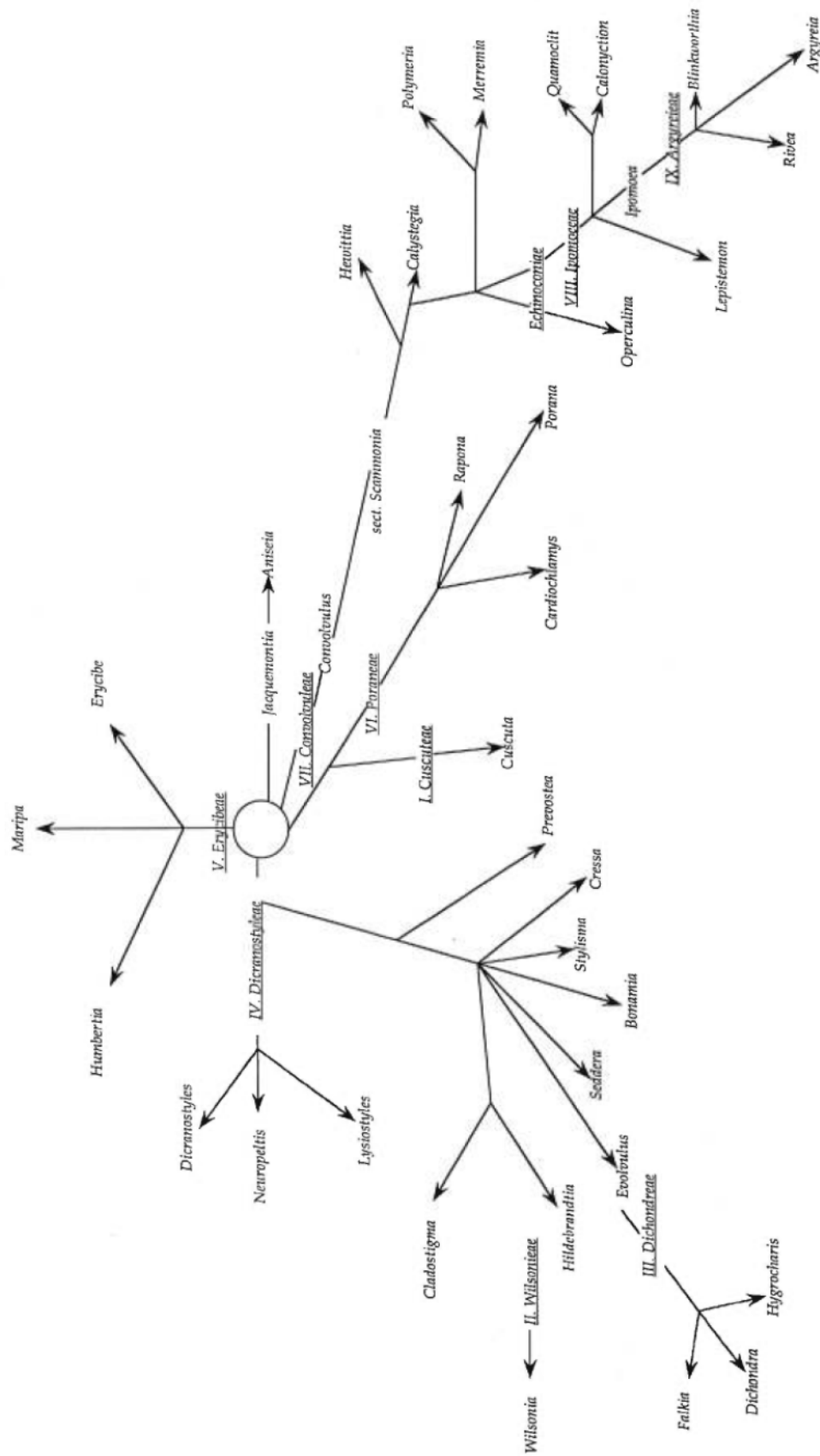


FIGURE 8. Hallier's representation of the affinities among the genera of *Convolvulaceae* (Hallier, 1893b: 586). Underlined taxa with Roman numeral are tribes identified along the branches. The *Erycibae* was viewed as the ancestors from which, directly or indirectly, all the other tribes originated, *Humbertia* being the lowest genus of the *Convolvulaceae*.

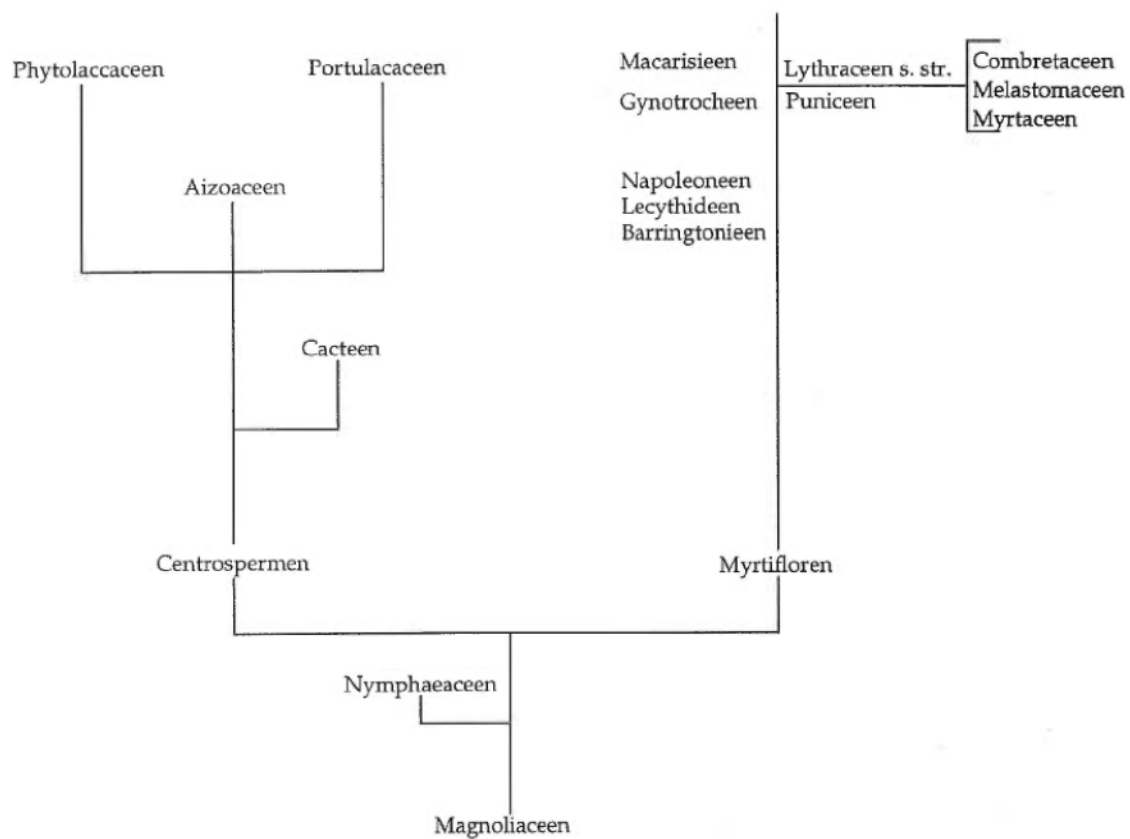


FIGURE 9. Hallier's genealogical tree of the *Myrtiflorae* and *Centrospermae* (redrawn from Hallier, 1903a: 96). In 1903, the *Magnoliaceae* represented the most primitive dicotyledon family.

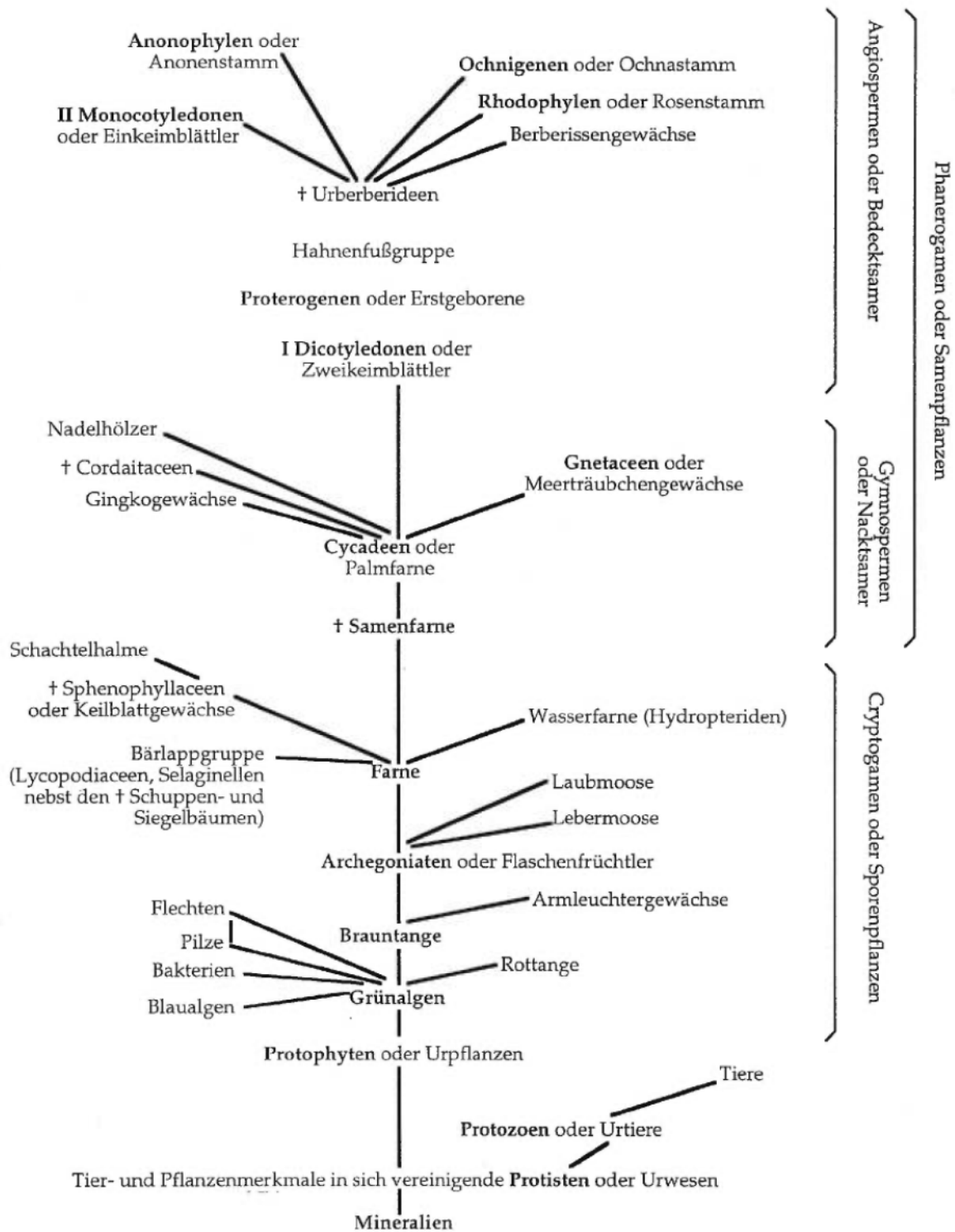


FIGURE 10. Genealogical tree of plant evolution (Hallier, 1914b). The *Protistae* combine animal and plant characters. From this basal taxon, plants and animals have evolved.

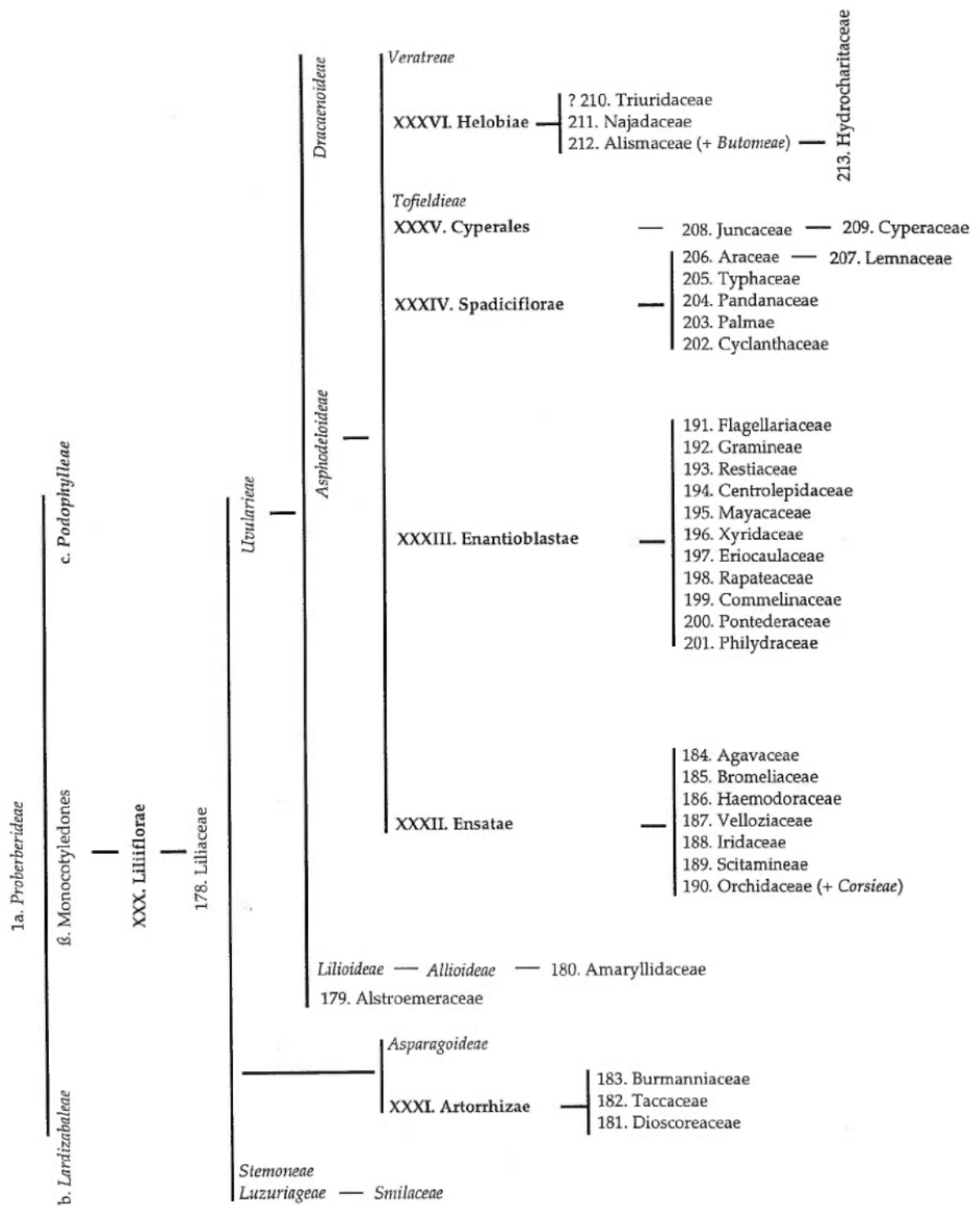


FIGURE 11. Hallier's (1912a) genealogical tree of the Monocotyledons. It indicates the *Liliaceae* as the most primitive member of the Monocotyledons and ancestor of the *Helobiae*, for instance.

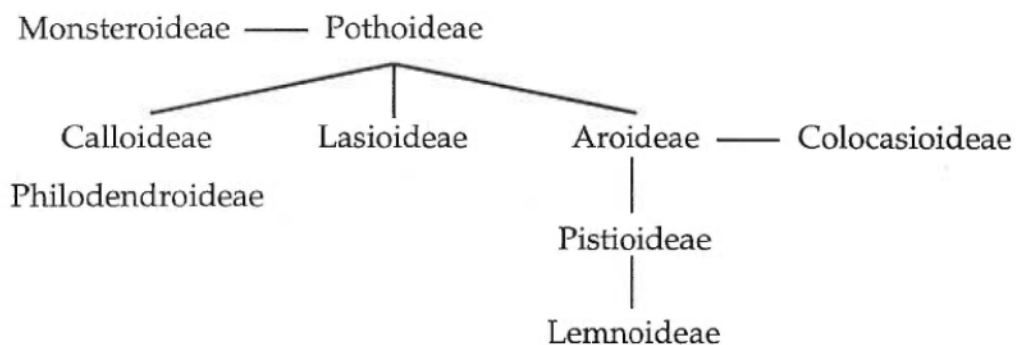


FIGURE 12. Diagram showing the affinity of the sub-families within the *Araceae* (redrawn from Engler, 1884: 331). The diagram also shows their relative age, but extant genera of the *Philodendroideae*, *Aroideae* and *Pistioideae* could be older than extant genera of the *Pothoideae* since genera of these three sub-families show multiple phylogenetic relationships.

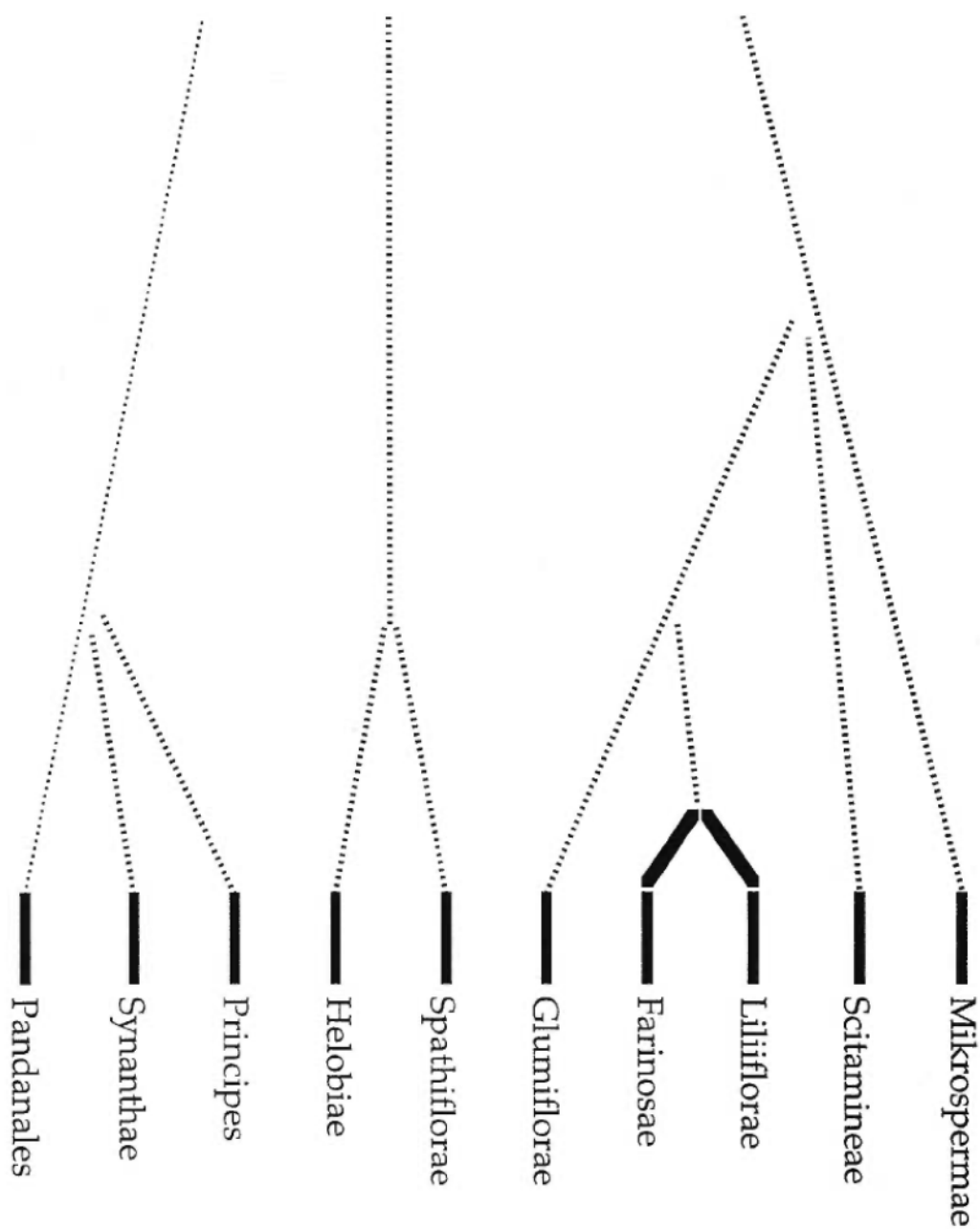


FIGURE 13. Diagram indicating affinities in the monocotyledon orders (redrawn from Engler, 1897a: 373). Note Engler's uncertain understanding of the relationships among orders.

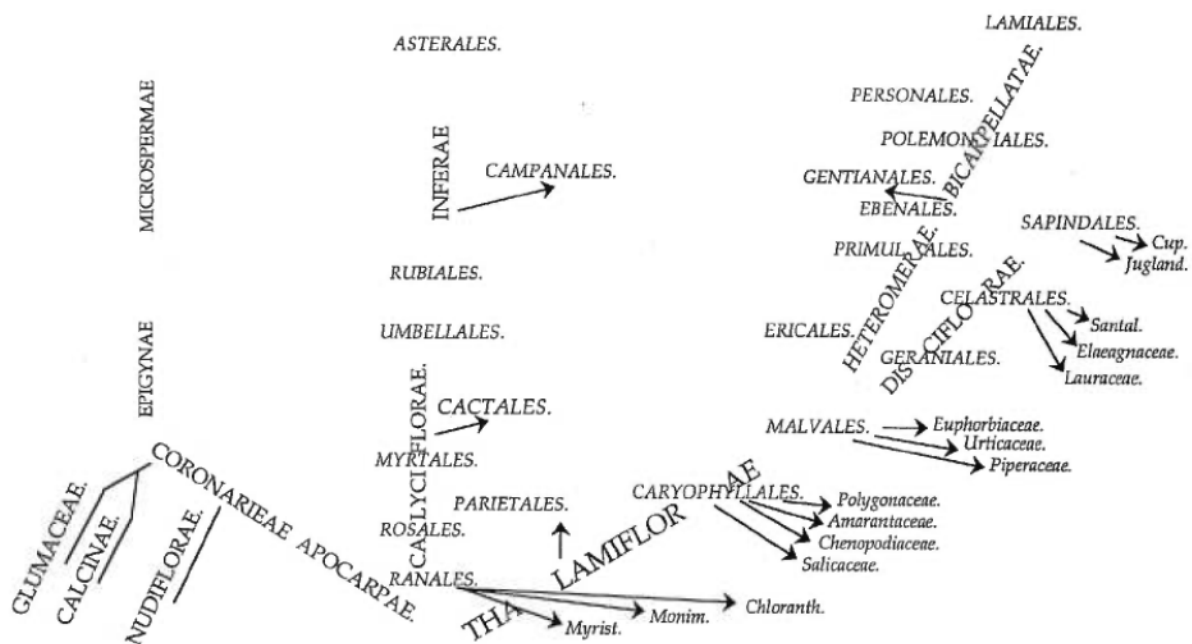


FIGURE 14. Relationships among the series of flowering plants showed in diagrammatic representation (Bessey, 1894a: 251).

TABLE 1. Lapointe & Legendre (1990) tests of the consensus between the different classifications of Hallier using the cophenetic matrix of dendrograms reconstructed manually. NISI = Normalized Intermediate Similarity Index. P(NISI) = Probability associated with the NISI, if $p \leq 0.00833$ then the null hypothesis is rejected.

DENDROGRAMS	NISI	P(NISI)	NUMBER OF PERMUTATIONS
<u>Hallier 1903b/1905d</u>			
Dicotyledons (185 OTUs)	0.97335	0.00100	1000
<u>Hallier 1903b/1908b</u>			
Dicotyledons (188 OTUs)	0.81050	0.02599	2000
<u>Hallier 1903b/1912a</u>			
Dicotyledons (189 OTUs)	0.49202	0.09790	1000
<u>Hallier 1905d/1908b</u>			
Dicotyledons (191 OTUs)	0.82253	0.05197	2000
<u>Hallier 1905d/1912a</u>			
Dicotyledons (190 OTUs)	0.50040	0.09391	1000
<u>Hallier 1908b/1912a</u>			
Dicotyledons (188 OTUs)	0.69069	0.03796	1000

TABLE 2. Mantel tests between matrices generated from the different classifications of Hallier at the ordinal level. $P(r)$ = probability associated with the standardized Mantel statistic r . Level of significance corrected by the Bonferroni method (level \div nb of pairwise comparisons) equals 0.00833. All tests were performed using 4000 permutations.

MATRICES	r	$P(r)$
<u>Hallier 1903b/1905d</u>		
Dicotyledons (185 OTUs)	0.93118	0.00049
<u>Hallier 1903b/1908b</u>		
Dicotyledons (188 OTUs)	0.60576	0.00049
<u>Hallier 1903b/1912a</u>		
Dicotyledons (189 OTUs)	0.56323	0.00049
<u>Hallier 1905d/1908b</u>		
Dicotyledons (191 OTUs)	0.63562	0.00049
<u>Hallier 1905d/1912a</u>		
Dicotyledons (190 OTUs)	0.56164	0.00049
<u>Hallier 1908b/1912a</u>		
Dicotyledons (188 OTUs)	0.72879	0.00049

TABLE 3. List of major changes in Hallier's ideas about phylogenetic relationships.

Angiosperm ancestors	Most primitive dicotyledon family	Monocotyledon ancestors	Most primitive monocotyledon families	Position of the Gnetales	Hallier's classifications
Cycadaceae	Magnoliaceae (Drimytomagnolieae)	Polycarpicae (near Nymphaeaceae, Ceratophyllaceae, Ranunculaceae)	Butomaceae/ Alismaceae	<i>in</i> Santalales	Hallier (1903b)
Bennettitaceae (or near them from Cycadaceae)	Magnoliaceae (Drimytomagnolieae)	Nymphaeaceae (extinct members)	Butomaceae/ Alismaceae	<i>in</i> Santalales	Hallier (1905d)
Bennettiteae (<i>in</i> Cycadaceae)	Magnoliaceae (Drimytomagnolieae)	Berberidaceae (Lardizabaleae- and Berberidopsis-types)	Liliaceae (of Philesia-type)	<i>in</i> Gymnospermae	Hallier (1908b)
Bennettiteae (<i>in</i> Cycadaceae)	Berberidaceae (from Proberberideae)	Berberidaceae (near Lardizabaleae)	Liliaceae (of Philesia-type)	<i>in</i> Gymnospermae	Hallier (1912a)

TABLE 4. Lapointe & Legendre (1990) tests of the consensus between the classifications of Bessey (1915), Engler (1909) and Hallier (1912a) using the cophenetic matrix of dendrograms reconstructed manually. NISI = Normalized Intermediate Similarity Index. P(NISI) = Probability associated with the NISI, if $p \leq 0.00833$ then the null hypothesis is rejected.

DENDROGRAMS	NISI	P(NISI)	NUMBER OF PERMUTATIONS
<u>Bessey/Engler</u>			
Monocotyledons (45 OTUs)	0.61696	1.0000	4000
Dicotyledons (234 OTUs)	0.32924	1.0000	4000
<u>Bessey/Hallier</u>			
Monocotyledons (47 OTUs)	0.80450	0.41329	2000
Dicotyledons (256 OTUs)	0.34652	0.23876	1000
<u>Engler/Hallier</u>			
Monocotyledons (47 OTUs)	0.96169	0.00050	2000
Dicotyledons (240 OTUs)	0.50841	0.70030	1000

TABLE 5. Mantel tests between matrices generated from the classifications of Bessey, Engler and Hallier at the ordinal and sub-class levels. $P(r)$ = probability associated with the standardized Mantel statistic r . Level of significance corrected by the Bonferroni method ($\text{level} \div \text{nb of pairwise comparisons}$) equals 0.00833. All tests were performed at 4000 permutations, except for the comparison between Bessey and Engler for the Monocotyledons (2000 permutations).

MATRICES	r	$P(r)$
<i>At the ordinal level</i>		
<u>Bessey/Engler</u>		
Monocotyledons (45 OTUs)	0.39753	0.00050
Dicotyledons (234 OTUs)	0.58058	0.00049
<u>Bessey/Hallier</u>		
Monocotyledons (38 OTUs)	0.43959	0.00049
Dicotyledons (256 OTUs)	0.27258	0.00049
<u>Engler/Hallier</u>		
Monocotyledons (38 OTUs)	0.47383	0.00049
Dicotyledons (240 OTUs)	0.30101	0.00049
<i>At the sub-class level</i>		
<u>Bessey/Engler</u>		
Dicotyledons (234 OTUs)	-0.02089	0.15321
<u>Bessey/Hallier</u>		
Dicotyledons (256 OTUs)	0.02534	0.00009
<u>Engler/Hallier</u>		
Dicotyledons (240 OTUs)	-0.04124	0.00019

TABLE 6. A list of characters Hallier considered primitive and their agreement with those of Engler (progressions) and Bessey (dicta).

Hallier (1912a)	Engler (1909)	Bessey (1915)
Pachycauly	yes	yes
Pinnate, simple, persistent leaves	yes	yes
Astipulate	?	?
Spiral vernation	yes	no
Buds with no protective scales	?	?
Large, solitary, terminal flowers	no	yes
Bisexual flowers	yes	yes
Floral parts indefinite (numerous)	yes	yes
Ovules numerous	yes	yes
Floral parts free	yes	yes
Central floral axis long	shorter but convex	yes
Ovary superior	yes	yes
Floral parts spirally arranged	yes	yes
Calyx and corolla undifferentiated	yes	yes
Perianth not clearly differentiated from upper bracts	yes	?
Perianth parts lingulate, thick, large, fleshy with imbricated aestivation	?	?
Stamen ribbon-like, longer than the anthers	?	?
Anthers extrorse	?	?
Anther thecae transversally loculicidal	no	?
Pollen in tetrads, monoporate	no	no
Stigma sessile, lingulate, along the carpel ventral suture	?	?
Ovule crassincellate and bitegmic	no/yes	?
Fruit mainly large follicles, ventral or ventral and dorsal dehiscence	?	?
Seed large, dark, shiny, smooth and hard with a large hilum	?	?
Seed dispersal simple	?	?
Embryo small with copious endosperm	yes	yes
Seedling dicotyledonous	yes/no	yes
Perisperm present	yes	?
Homoxylous wood	?	yes?
Vessels dispersed with scalariform punctuations	no?	?
Absence of glandular hairs	?	?
Stomata anomocytic	yes	?
Medullary rays large	?	?
Entomophily	no	yes
Flower actinomorphic	yes	yes
Woody stem	yes?	no

TABLE 7. Comparison of Bessey's, Engler's and Hallier's systems of classification.

	BESSEY	ENGLER	HALLIER
Approach to classification	divisive, from higher to lower levels	agglomerative or mixed model, from lower to higher levels	agglomerative or mixed model from lower to higher levels
Higher categories (levels of dendrogram)	more dichotomous	polytomous	polytomous
Lower categories (levels of dendrogram)	less diversified	more diversified	more diversified
Utilization of sub-order and sub-family ranks	no	yes	yes
Utilization of super-order	yes	no	no
Content of groupings at the ordinal rank	similar to Engler and Hallier	similar to Bessey and Hallier	similar to Bessey and Engler
Content of groupings at the sub-class rank	differs from Engler but similar to Hallier	differs from Bessey and significantly from Hallier	similar to Bessey but differs significantly from Engler
Total number of angiospermous orders	32	49	36
Type of primitive flower	Ranalean	Amentiferous and Ranalean	Berberidaceous (<i>Polycarpicae</i>)
Ancestor	Cycadean strobiliferous of the <i>Bennettitineae</i> type	Gymnospermous type	<i>Proberberideae</i> (Cycadean of the <i>Bennettitaceae</i> -type)
Origin of Angiosperms	monophyletic	pleiophyletic	monophyletic
Origin of Monocotyledons	from a primitive, Ranalean Dicotyledon	from <i>Pandanales</i> -like ancestor, more ancient than Dicotyledons	from <i>Philesia</i> -like ancestor, which resembles to a <i>Berberis</i>
Primary character used	ovary position (hypo-, epigyny)	perianth (a-, chori-, sympetal)	oil cells (and phytochemistry ?)
Residual effects of the <i>Scala naturae</i>	important	important	important
Development of parallel series	3 main parallel series	numerous	numerous
Classificatory purposes	heuristic and phylogenetic	phylogenetic	phylogenetic
Influence of Ernst Haeckel	yes	yes	yes
Main taxonomic influence	Bentham & Hooker, Ad. de Jussieu, Engler	Eichler	Radlkofer, Solereder

**ANALYSE NUMÉRIQUE ET COMPARATIVE DES SYSTÈMES
MODERNES DE CLASSIFICATION DES ANGIOSPERMES**

Alain Cuerrier, Luc Brouillet et Denis Barabé¹

¹Institut de recherche en biologie végétale, Université de Montréal et Jardin botanique de la Ville de Montréal, 4101 est, rue Sherbrooke, Montréal (Québec) Canada H1X 2B2
Adresse électronique: cuerriea@ere.umontreal.ca

Résumé

Les classifications modernes de Cronquist, Dahlgren, Takhtajan et Thorne sont comparées entre elles et avec les principales classifications du début du XXe siècle, celles de Bessey, Engler, Gobi et Hallier. Les tests de Mantel et de consensus ont été utilisés pour permettre la comparaison des différentes matrices tirées des classifications mentionnées ci-dessus. Les résultats des comparaisons montrent que les quatre classifications modernes ne diffèrent pas statistiquement entre elles. La délimitation des ordres n'a pas changé de façon significative depuis au moins un siècle: les ordres des modernes sont semblables à ceux des anciens. Toutefois, la topologie des classifications de Cronquist et de Takhtajan s'éloigne de celle de Bessey. La classification des Dicotylédones d'Engler diffère de celles des modernes. Parmi les classifications anciennes, celle de Hallier ressemble le plus aux classifications modernes. La grande ressemblance des modernes entre eux et avec les anciens s'explique par la similarité dans les principes et l'approche taxonomique utilisés. Deux autres facteurs expliquent cette similarité: la limite cognitive et l'inertie historique. D'une part, la structure linnéenne qui fonde les classifications botaniques actuelles, impose aux classifications une rigidité qui permet difficilement la représentation de l'évolution des taxons. D'autre part, non seulement les auteurs modernes se sont-ils mutuellement influencés (surtout Cronquist/Takhtajan, Dahlgren/Thorne), mais ils ont été influencés par les anciens. Les classifications modernes sont en fait un remaniement des anciennes. De plus, l'influence d'Engler est forte, surtout au niveau de la délimitation des ordres.

Les prochaines classifications des plantes à fleurs devront — pour que les changements se fassent sans contrainte — éviter l'influence implicite des systèmes modernes en tant que système-étalon, miser, entre autres, sur les données moléculaires pour redéfinir les concepts taxonomiques fondés sur la morphologie traditionnelle, et lever la prudence qui fait que l'on conçoit la classification comme une convention utile pour laquelle l'un des critères de base est la stabilité des taxons reconnus historiquement.

Introduction

Often we are given no idea what evidence is used in erecting the classification.

M. T. Ghiselin (1984)

Le taxonomiste des plantes à fleurs peut se référer à quatre principaux systèmes modernes de classification. Ce sont ceux de Cronquist (1988), Dahlgren *et al.* (1985; voir également G. Dahlgren [1989a, b]), Takhtajan (1987) et Thorne (1992b). Ces systèmes sont d'autant plus importants qu'ils servent de base aux travaux de phylogénie tant morphologiques que moléculaires. Par exemple, Chase *et al.* (1993) mentionnaient que leur analyse reposait sur les travaux de Cronquist (1981) et de Dahlgren *et al.* (1985). Par ailleurs, dans l'analyse de leurs résultats, ils comparent intuitivement le cladogramme obtenu à partir des données du *rbcL* aux classifications construites par Cronquist, Dahlgren, Takhtajan et Thorne. Alors que le nombre de travaux de systématique moléculaire augmente et puisqu'ils utilisent les classifications évolutives, il devient important de comprendre la structure de ces différentes classifications et d'en dégager les principes et les concepts sous-jacents. À plus forte raison lorsqu'il y a comparaison entre les résultats des études et les classifications existantes. Pourtant, les classifications modernes demeurent peu étudiées et l'on ne sait pas à quel point elles diffèrent. Une connaissance plus poussée des classifications actuelles importe lorsqu'il s'agit non seulement de s'en servir comme base pour les travaux taxonomiques mais aussi de les comparer aux résultats des études moléculaires, car il est difficile de comparer ce qui est connu à ce qui l'est peu.

À part quelques travaux ayant utilisé la distribution des fréquences de la taille des taxons (Holman, 1985, 1992; Cronk, 1989, 1990), les études historiques des classifications sont demeurées qualitatives (Lu, 1981; Barabé et Brouillet, 1982; Barabé, 1984, 1993; Stevens, 1984b, 1986, 1994). Sivarajan (1991) soulignait qu'une connaissance historique des systèmes de classification peut seule fournir à celui qui pratique la taxonomie une compréhension adéquate des systèmes actuels. Selon Stevens (1994: 269),

“systematics can free itself of its undue reverence for tradition if systematists come to understand more about the development of that tradition in its historical context”.

Malgré tout, l'histoire de la systématique végétale demeure fragmentaire. Mis à part les travaux portant sur Linné ou Adanson, peu d'études sont consacrées à d'autres taxonomistes des plantes (Turrill, 1963; Kiger, 1971; Barabé et Brouillet, 1982; Mabberley, 1985; Williams, 1988; Barabé et Vieth, 1990; Stevens et Cullen, 1990; Endress, 1993; Stevens, 1984a, b, 1991, 1994; Cain, 1994; Cuerrier *et al.*, 1996) et parmi celles-ci, peu insistent sur la taxonomie contemporaine.

Benson (1957), Lu (1981) et Woodland (1991) ont représenté graphiquement une généalogie théorique des systèmes de classification. La figure 1 montre que, selon eux, tous les systèmes modernes tireraient leur origine du système de Bessey (ou d'un système de type besseyen); il faudrait cependant reconnaître que le système de Hallier n'est pas le pendant allemand du système de Bessey, contrairement à ce qu'ont avancé Core (1955), Benson (1957), Stace (1989) et Woodland (1991). Cronquist (1965: 285) écrivait: “Nearly all modern systems of angiosperms fall into the de Candolle — Bentham and Hooker — Bessey tradition...”. Cuerrier *et al.* (1992) ont montré cependant que si la classification d'Engler diffère de celle de Bessey quant à sa topologie, elle n'en diffère pas statistiquement quant au contenu des ordres (c.-à-d. affinité des familles entre elles).

Aussi, nous nous proposons, dans un premier temps, de comparer les classifications de Cronquist (1988), Dahlgren *et al.* (1985), G. Dahlgren (1989a) Takhtajan (1987) et Thorne (1992b) à l'aide d'outils statistiques. Une étude comparative des principes servant de base à ces systèmes appuiera les comparaisons numériques. Stevens (1986, 1994) mentionnait que les classifications actuelles tirent leurs origines des anciennes. C'est pourquoi, dans un deuxième temps, nous comparons les classifications actuelles à celles plus anciennes publiées au début du siècle par Bessey (1915), Engler (1909) et Hallier (1912). Nous avons également comparé la classification de Gobi (1916) à celle de Takhtajan (1987) puisque ce dernier indiquait avoir été influencé par le premier. Ce travail a pour but de répondre aux questions suivantes:

— Dans quelle mesure les classifications modernes se ressemblent-elles statistiquement?

— Diffèrent-elles significativement des classifications publiées à la fin du XIX^e et au début du XX^e siècle?

— Comme le supposent les auteurs ci-dessus, observe-t-on une similarité plus grande entre les classifications modernes et celle de Bessey plutôt qu'avec celles des autres auteurs anciens?

— Quels liens de similarité unissent l'ensemble des classifications étudiées dans cet article? Ces liens sont-ils les mêmes que ceux proposés par Benson, Lu et Woodland (Figure 1)?

La réponse à ces questions permettra de vérifier la thèse soutenue, entre autres, par Stevens (1994), selon laquelle les classifications actuelles auraient peu changé depuis deux siècles. Ce manque de changements est-il visible seulement dans la topologie des classifications ou est-il également présent dans l'approche classificatoire et dans les principes utilisés?

Matériel et méthodes

Pour les analyses numériques, nous avons utilisé les classifications les plus récentes que les auteurs modernes aient publiées: Cronquist (1988), Dahlgren *et al.* (1985) pour les Monocotylédones et G. Dahlgren (1989a) pour les Dicotylédones, Takhtajan (1987) et Thorne (1992b). Quant aux classifications du début du XX^e siècle, ce sont celles de Bessey (1915), Engler (1909), Gobi (1916) et Hallier (1912). Les analyses ont été faites indépendamment sur les Monocotylédones et les Dicotylédones, car la délimitation de ces deux groupes est identique chez les auteurs étudiés; ceci évite que la similarité entre les classifications ne soit inutilement augmentée et faussée par ces partitions identiques au rang le plus élevé (Lapointe et Legendre, 1990). De plus, la plupart des classifications des Monocotylédones ont été formées indépendamment de celles des Dicotylédones.

Les classifications ont fait l'objet de deux types d'analyse statistique: le test de Mantel et le test de consensus. Le premier est un test local tandis que le second est un test global. Le test de Mantel ne compare que la position des

feuilles (c.-à-d. sommets externes ou taxons terminaux) alors que le test de consensus tient également compte des rangs taxonomiques et de la topologie (structure classificatoire); ainsi, les trois propriétés formelles des dendrogrammes sont analysées (Lapointe et Legendre, 1990). Il faut souligner que ces trois propriétés ne tiennent pas compte d'une autre composante des classifications: la séquence linéaire des taxons (d'ancêtre à descendant). Cette information est plus ou moins bien indiquée (et plus ou moins certaine) dans les classifications. Ainsi, pour Thorne, chaque taxon est analogue à une échelle au bas de laquelle se trouvent les groupes primitifs et au-dessus, les groupes dérivés. Il est impossible de traiter statistiquement cette information parce qu'elle n'est pas toujours disponible et parce que la classification linnéenne l'exprime difficilement (Cuerrier *et al.*, 1992, 1996; Rieppel, 1991). Et même si les auteurs dressent des séquences ancêtres-descendants, ils reconnaissent que les taxons ne sont jamais les ancêtres directs mais uniquement la forme la plus proche de ceux-ci.

Dans les deux types de test, la dimension des matrices doit être identique entre les objets comparés. Cette limite nous oblige à effectuer les tests en tenant compte uniquement des familles que les auteurs reconnaissent réciproquement dans leurs classifications (Cuerrier *et al.*, 1992), même si les familles de l'un se retrouvent au rang de sous-famille chez l'autre, un cas fréquent. Dans ce dernier cas, nous avons ignoré l'information. Cette limite est un moindre mal puisqu'il s'agit moins de différences que de similarités à des rangs différents; or la similarité entre les classifications est déjà forte (Tableau 1). Entre les classifications anciennes et modernes, il existe un écart important dans le nombre de familles, les modernes en ayant un nombre plus grand. Pour les comparaisons entre ces deux groupes de classifications, nous avons tenu compte des sous-familles de certains auteurs (surtout les anciens), quand elles étaient reconnues au rang de famille par les autres auteurs (surtout les modernes).

Lorsque des tests statistiques simultanés sont effectués, la valeur de p (ou seuil de signification) devrait être réajustée (Wright, 1992). Aussi, nous avons utilisé la correction de Bonferroni qui divise le seuil de signification par le nombre de tests effectués. Cette correction augmente la rigueur des tests en limitant la probabilité d'une erreur de type I (rejet erroné de l'hypothèse nulle).

La figure 2 schématise la création des matrices utilisées dans les deux tests et explicite les étapes aboutissant aux méta-analyses (analyses de groupement des classifications, c.-à-d. classification des classifications).

Test de consensus. — Fondé sur le calcul d'un indice de consensus, ce test permet de mesurer la similarité entre deux classifications en tenant compte des rangs taxonomiques utilisés, de la position des familles et de la topologie. Nous avons utilisé l'algorithme proposé par Lapointe et Legendre (1990). Cet algorithme procède par double permutation des matrices ultramétriques formées à partir des classifications mentionnées ci-dessus. Cuerrier *et al.* (1992) ont fait appel à cet algorithme pour comparer les classifications de Bessey et d'Engler. L'hypothèse nulle est que les classifications comparées ne sont pas plus similaires entre elles qu'elles ne le sont à une classification générée au hasard. Si l'hypothèse nulle est rejetée, les classifications sont considérées comme statistiquement semblables. Les indices de consensus obtenus (indice normalisé de similarité intermédiaire ou INSI) peuvent par la suite servir à former une matrice d'entrée pour les analyses de groupement décrites ci-dessous. Contrairement aux corrélations obtenues (r) par les tests de Mantel, l'INSI n'est pas sensible au nombre d'objets ou dimension matricielle (F.-J. Lapointe, comm. pers.).

Test de Mantel. — Ce test par permutation, conçu par Mantel (1967), permet de comparer statistiquement deux matrices de dimensions identiques. Le test produit des corrélations. Le test est aussi décrit de façon plus détaillée quant à l'application que l'on en fait ici dans Cuerrier *et al.* (1990, 1992). L'hypothèse nulle peut se formuler ainsi: la matrice A n'est pas plus semblable statistiquement à la matrice B qu'à une matrice générée aléatoirement. L'hypothèse nulle est acceptée si le contenu des taxons comparés diffère statistiquement entre les classifications. Le rejet de l'hypothèse nulle indique que les contenus ne diffèrent pas statistiquement, c'est-à-dire, qu'ils sont semblables.

Les corrélations obtenues par le test de Mantel ont servi à produire des matrices d'entrée pouvant être utilisées dans les analyses de groupement des classifications. Ces corrélations sont toutefois sensibles à la dimension des matrices (nombre d'objets impliqués dans le test de Mantel, c.-à-d. nombre

d'unités taxonomiques opérationnelles [UTOs]). Podani (comm. pers.) mentionne qu'il faut interpréter les groupements obtenus avec prudence (voir plus bas). Le test de Mantel n'a pas été utilisé pour comparer les classifications des Dicotylédones des auteurs modernes parce que le nombre de familles dépassait la limite des algorithmes utilisés. Nous avons toutefois retenu les résultats des analyses au rang de la sous-classe et du super-ordre, car ils étaient tous significatifs. Ceci nous laisse croire que les résultats peuvent être correctement interprétés.

Analyse de groupement hiérarchique. — Les résultats des tests de Mantel et de consensus peuvent servir à générer des classifications, sous forme de dendrogrammes et d'ordinations, des classifications comparées. Il s'agit en quelque sorte d'analyses métataxonomiques ou de méta-analyses, dans lesquelles les UTOs sont les classifications elles-mêmes. Nous avons utilisé les groupements par agglomération hiérarchique à liens simples et à liens complets. Lorsque les dendrogrammes obtenus par les deux types d'analyse concordent, seul celui produit par l'analyse à liens simples est reproduit. Les liens simples associent les objets et les groupes entre eux en contractant l'espace de référence. Ceci peut parfois produire un enchaînement de groupements qui ne contiennent qu'un objet (Sneath et Sokal, 1973; Abbott *et al.*, 1985). La dilatation de l'espace des liens complets augmente la distance entre les groupements et crée en général un nombre moindre de groupements. Les liens complets peuvent ainsi réduire la similarité entre objets ou entre groupes et favoriser des groupements artificiels (Abbott *et al.*, 1985). Nous avons utilisé le programme NCLAS du logiciel SYN-TAX IV (Podani, 1990). Ce logiciel a été utilisé pour toutes les analyses de groupement. Une fois les dendrogrammes des classifications des Monocotylédones et des Dicotylédones obtenus séparément, nous avons combiné les résultats (c.-à-d. INSI des Monocotylédones + INSI des Dicotylédones/2) et nous avons répété les analyses à partir de la matrice comprenant les résultats de l'ensemble des classifications étudiées. Cette procédure est justifiée puisqu'il s'agit d'un indice normalisé.

Analyse de groupement non hiérarchique. — À partir des résultats (INSI) des tests de consensus, nous avons effectué des analyses en coordonnées principales (PRINCOOR). Étant donné que les résultats des tests de Mantel sont des corrélations et non des indices de similarité, ils ont servi à des analyses en composantes principales (PRINCOMP, option "PCA using correlation"). À l'instar des analyses de groupement hiérarchique, les résultats des tests de consensus sur la classification des Monocotylédones et celle des Dicotylédones ont été combinés pour produire une ordination des classifications globales des auteurs étudiés.

Résultats

Comparaisons des classifications modernes. — Les résultats des différents tests de consensus et de Mantel effectués entre les classifications actuelles des Monocotylédones et des Dicotylédones sont donnés au tableau 1.

Les résultats des deux types de tests concordent et l'hypothèse nulle est rejetée dans les deux cas. Les classifications de Cronquist, Dahlgren *et al.*, Takhtajan et Thorne sont statistiquement similaires pour ce qui concerne les Monocotylédones, et ce, autant dans leur structure générale que dans le contenu des ordres. Il n'y a pas de désaccords majeurs entre ces auteurs pour ce qui a trait à la classification des familles des Monocotylédones et des Dicotylédones (tests de consensus seulement). S'il y en avait, néanmoins, ceux-ci ne seraient pas visibles dans la structure des classifications et ne pourraient être révélés par les tests utilisés.

Comparaisons des classifications modernes et anciennes. — Le tableau 2 indique les résultats des tests de consensus et de Mantel entre les classifications actuelles et passées. De façon générale, la structure classificatoire ne diffère pas significativement d'un auteur à l'autre. L'hypothèse nulle est toutefois acceptée pour certaines comparaisons: entre les classifications de Cronquist et de Bessey (Dicotylédones), entre celles de Dahlgren et d'Engler (Dicotylédones), et entre celles de Takhtajan et de Bessey (Monocotylédones). Ces paires de classifications sont différentes de façon significative. Quoique l'hypothèse nulle soit également acceptée pour la comparaison des classifications entre Cronquist et Bessey ou Engler

(Monocotylédones et Dicotylédones, respectivement), entre Takhtajan et Bessey ou Engler (Dicotylédones seulement), et entre Thorne et Engler (Dicotylédones seulement), les probabilités obtenues sont toutefois proches du seuil de signification, car sans la correction de Bonferroni, les résultats obtenus souligneraient la similarité des classifications étudiées. Cette correction est une mesure de sécurité qui permet une plus grande rigueur quand un test est répété. Les classifications des Dicotylédones et des Monocotylédones produites par Hallier sont toutes similaires aux classifications modernes. La classification des Monocotylédones d'Engler est également semblable à celles des modernes. Les différences entre modernes et anciens sont observées dans les comparaisons impliquant les classifications de Bessey (Monocotylédones et Dicotylédones) ou d'Engler (Dicotylédones).

La comparaison entre les auteurs modernes et les trois principaux auteurs du début du XX^e siècle, ne révèle pas de différence statistiquement significative dans le contenu des ordres (Tableau 2). Il semble que la délimitation des ordres n'ait pas changé de façon significative au cours du siècle.

Aux trois auteurs "classiques" du passé, nous avons ajouté Gobi (1916) pour compléter les comparaisons impliquant la classification de Takhtajan (Tableau 3). En effet, celui-ci reconnaît que son système est inspiré de ceux de Gobi et de Hallier. Les tests de consensus montrent que la classification de Takhtajan se rapproche davantage de celle de Gobi pour les Monocotylédones ($r = 0.67003$) et de celle de Hallier pour les Dicotylédones ($r = 0.66705$). En tenant compte des tests de Mantel, la classification de Takhtajan ressemble plus à celle de Gobi, mais elle n'en est pas moins semblable statistiquement à celles de Hallier et d'Engler (Monocotylédones). En fait, les différences entre les résultats sont faibles, surtout pour les tests de Mantel. Toutefois, la classification des Dicotylédones d'Engler diffère significativement de celle de Takhtajan ($p > 0.0025$). Il faut surtout souligner que la classification de Bessey diffère de celle de Takhtajan (test de consensus; Tableau 3). Les résultats des tests de Mantel entre Bessey et Takhtajan sont d'ailleurs les plus faibles (Tableau 3).

Les tableaux 4 et 5 fournissent les résultats des tests de Mantel aux rangs de super-ordre et de sous-classe. De cette façon, on peut vérifier si le contenu familial de ces rangs taxonomiques est similaire chez les auteurs qui les utilisent. Nous avons inscrit les résultats des comparaisons entre les classifications des Dicotylédones des auteurs modernes malgré l'incertitude entourant ces résultats, incertitude causée par le nombre limite d'objets que les algorithmes peuvent traiter. Le contenu des super-ordres, chez les taxonomistes qui les utilisent, est statistiquement semblable (Tableau 4).

Au rang de la sous-classe, on trouve une différence entre les classifications de Bessey et de Takhtajan. Contrairement à cette différence et celle de leur topologie (test de consensus; Tableau 3), le contenu des ordres est semblable chez ces auteurs (test de Mantel; Tableau 3). L'asymétrie observée au rang de la sous-classe (*Liliidae* de Takhtajan c. *Alternifoliae-Cotyloideae* de Bessey) s'estompe donc au rang de l'ordre. Le contenu des sous-classes diffère également entre Engler et Bessey ou Hallier. La différence est à ce point grande entre ces auteurs que la corrélation est négative (Tableau 5). Les autres comparaisons du contenu des sous-classes indiquées au tableau 5 ne montrent pas de différence significative; le contenu est donc semblable statistiquement.

Méta-analyses. — Les résultats des tests statistiques nous ont permis de former des matrices d'entrée puis d'effectuer une classification des classifications comparées. Les annexes 1 à 4 contiennent les matrices d'entrée utilisées lors de ces méta-analyses.

Monocotylédones. — Les groupements obtenus à partir des résultats des tests de consensus sur les classifications des Monocotylédones ont donné un dendrogramme et une ordination (Figures 3 et 4) qui montrent les mêmes relations entre les sept classifications. Le dendrogramme de la figure 3 fait ressortir deux grands groupes: les classifications des anciens (Bessey, Engler et Hallier) et celles des modernes (Cronquist, Dahlgren, Thorne et Takhtajan). Le rapprochement des classifications d'Engler et Hallier par rapport à celle de Bessey est exprimé sur les dendrogrammes obtenus. Les deux premiers axes de l'ordination présentent une structure similaire à celle de l'analyse de groupement hiérarchique. On retrouve la séparation des modernes et des anciens (axe 1) et les groupements Engler-Hallier et

Dahlgren-Thorne alors que Bessey et Takhtajan sont isolés (axe 2). Les classifications de Dahlgren et de Thorne forment une division que l'on retrouve sur tous les dendrogrammes, et elles ne sont jamais éloignées sur les ordinations.

Les résultats des tests de Mantel sur les classifications des Monocotylédones produisent des dendrogrammes différents selon la méthode employée (Figures 5 et 6). Les liens complets maximisent le groupement des classifications de Bessey et de Hallier et diminuent la similarité entre les classifications de Takhtajan et des autres modernes (Figure 5). On obtient néanmoins de ces dendrogrammes le même groupement comprenant les classifications d'Engler, Cronquist, Dahlgren, et Thorne. Les groupements en classifications modernes et anciennes ne sont pas présents; les liens simples autant que les liens complets groupent ensemble les classifications d'Engler et de Cronquist à cause de leur forte corrélation ($r = 0.61962$). Ce groupement se joint ensuite à celui formée par Dahlgren et Thorne. Alors que les liens complets (Figure 5) joignent ensemble les classifications de Bessey et de Hallier pour les rattacher au noyau formé par Cronquist, Engler, Dahlgren et Thorne, les liens simples (Figure 6) ajoutent successivement à ce même noyau les classifications de Takhtajan, de Hallier et finalement de Bessey.

Sur l'ordination obtenue à partir d'une analyse en composantes principales (Figure 7), les classifications d'Engler, Cronquist, Thorne et Dahlgren forment un groupe tandis que les classifications de Bessey, Hallier et surtout Takhtajan sont isolées, comme dans les analyses de groupement hiérarchique. Peu importe les axes utilisés, Engler et Cronquist ainsi que Thorne et Dahlgren se regroupent toujours alors que Bessey, Hallier et Takhtajan changent légèrement de position, imitant les résultats des analyses de groupement hiérarchique.

Dicotylédones. — Le dendrogramme des liens simples (Figure 8) montre les liens de similarité entre les classifications des Dicotylédones découlant des tests de consensus. Dahlgren et Thorne forment de nouveau un groupe auquel se rattache celui de Cronquist et Takhtajan. Les classifications modernes sont donc groupées ensemble comme sur les figures 3 et 4 produites à partir des classifications des Monocotylédones. Hallier, Engler et Bessey s'y attachent ensuite successivement. Les mêmes

groupements se dégagent de l'ordination (Figure 9): les modernes forment un groupe à part, tandis que Hallier s'en rapproche en premier, suivi d'Engler puis Bessey.

Angiospermes. — Les résultats des tests de consensus sur les Monocotylédones et Dicotylédones peuvent être combinés pour effectuer des analyses de groupement hiérarchique et d'ordination. Le dendrogramme des liens simples (Figure 10) présente une topologie différente de celle du dendrogramme par liens complets (Figure 11). Ces dendrogrammes montrent toutefois une similarité dans le groupement des classifications modernes. Dans les analyses des Monocotylédones et des Dicotylédones, ce groupement ressortait également (Figures 3 et 8). Sur la figure 11, les liens complets ont groupé les trois classifications anciennes comme sur la figure 3. Quant au dendrogramme par liens simples, la classification de Bessey se trouve isolée alors que celles de Hallier et Engler forment un groupe qui se rattache au noyau des classifications modernes (Figure 10). L'ordination effectuée à partir du même jeu de données sépare les modernes des anciens (Figure 12). Bessey se trouve encore une fois isolé, alors que Hallier et Engler, Thorne et Dahlgren forment deux groupes. Le groupe Cronquist et Takhtajan, visible sur les dendrogrammes des figures 10 et 11, ressort lorsque l'on examine les axes 1 et 3 (non dessinés) obtenus par la même analyse qui a produit la figure 12.

Discussion

En nous servant des résultats des tests de consensus, de Mantel et des méta-analyses, nous pouvons tenter de répondre aux quatre questions posées dans l'introduction.

Dans quelle mesure les classifications actuelles se ressemblent-elles statistiquement? — La structure classificatoire et le contenu des ordres (et des super-ordres ou sous-classes) ne diffèrent pas statistiquement entre les classifications modernes. Les classifications de Cronquist, Dahlgren, Takhtajan et Thorne présentent entre elles moins de différences que de similarités. En effet, les figures 3 et 4, portant sur les classifications des

Monocotylédones, la figure 8, portant sur les classifications des Dicotylédones, et surtout les figures 10, 11 et 12, portant sur les classifications des Angiospermes montrent que les quatre classifications modernes se regroupent ensemble sur la base des similarités obtenues par les deux types de tests utilisés.

Cette similarité des classifications entre elles contredit pourtant les auteurs mêmes des systèmes. Ainsi, Takhtajan (1964: 160; 1980) écrivait: "In the systems of classification of the higher plants proposed during the last decades there reign extraordinary differences of opinion on the content and size of the higher taxa". Cronquist (1976: 2) lui faisait écho: "The difficulties, and the great differences of opinion, come instead in how to organize the families of monocots and dicots into orders and superorders or subclasses". Thorne (1977) soulignait également la différence énorme entre son système et ceux des autres modernes. Ces opinions ne peuvent pas être entièrement acceptées. Cronquist (1969b, 1974) a toutefois remarqué que son système était semblable à celui de Takhtajan. Depuis 1957, ces deux auteurs se consultaient régulièrement quant aux changements qu'ils apportaient à leurs classifications (Cronquist, 1969b, 1974). Lorsqu'un auteur propose un système, il insiste sur les différences et sur l'originalité de son système, alors que le même auteur néglige les différences et accentue les ressemblances lorsqu'il veut montrer que tous les systèmes convergent avec l'avancement des connaissances en systématique (Stevens, comm. pers.). Plusieurs auteurs ont également noté que les classifications modernes se ressemblaient (entre autres, Stevens, 1986). Mais en quoi ces similarités reflètent-elles une approche taxonomique commune? Les tableaux 6 à 8 nous permettent d'examiner plus à fond ces résultats, et d'apporter une réponse à cette question.

D'une part, on remarque chez les quatre systèmes une même limite conceptuelle fondamentale: l'origine unique des Angiospermes et de la plupart des taxons (Tableau 8). Cette limite n'est pas acceptée d'emblée par tous les botanistes (Meeuse, 1987, 1992; Krassilov, 1991; Hughes, 1994). D'autre part, tous s'entendent à voir une famille des *Magnolianaes* comme étant la plus primitive des Angiospermes et les *Nymphaeales* comme ancêtre probable des Monocotylédones. Ces similitudes disparaissent toutefois dans le choix de l'ancêtre possible des Angiospermes et de la

famille la plus primitive des Monocotylédones (Tableau 6). Ainsi pour Thorne (1992a) et Dahlgren *et al.* (1985), les *Melanthiaceae* et les *Trichopodaceae* sont, respectivement, les familles primitives des Monocotylédones, tandis que Cronquist (1988) et Takhtajan (1987) conservent, de façon plus traditionnelle, les *Butomaceae*. Il y a donc à la fois des différences et des ressemblances entre les quatre auteurs modernes quant aux ancêtres et aux taxons primitifs (Tableau 6). Les figures 8, 10, 11 et 12 appuient la dichotomie Dahlgren+Thorne c. Cronquist+Takhtajan. Malgré celle-ci, les quatre classifications sont proches les unes des autres. Ainsi peut-on être en désaccord quant à l'origine d'un taxon et produire des classifications qui concordent. Chez les auteurs anciens, Hallier et Engler ont tous les deux construit des classifications semblables pour les Monocotylédones (Figures 3 et 4) tout en choisissant des origines différentes (Engler voyait dans les *Pandanales*, entre autres, un ordre primitif et Hallier exprimait l'idée que les *Liliaceae* constituaient la famille la plus primitive des Monocotylédones, dérivant de *Pro-Berberideae* semblables aux *Lardizabaleae*). Il faut rappeler que les tests de consensus ne permettent pas de comparer les séquences de taxons primitifs (ancêtres) et dérivés (descendants). Cette information ne constitue pas l'une des propriétés formelles des dendrogrammes; elle est d'ailleurs difficilement représentable dans un schéma classificatoire linnéen. On ne peut donc interpréter en des termes évolutifs la classification de ces auteurs sans avoir recours soit aux textes, soit aux diagrammes qui en explicitent la phylogénie. Par exemple, on ne peut tirer de la classification de Takhtajan (1987) les diagrammes phylogénétiques qu'il en donne. À moins d'adopter une convention qui n'est pas inhérente au schéma linnéen, l'information phylogénique n'est pas contenue dans ces classifications. Autrement dit, les classifications modernes sont insuffisantes pour rendre la phylogénie des Angiospermes. C'est en partie pourquoi les classifications modernes se ressemblent malgré des vues divergentes sur la phylogénie des plantes à fleurs.

Les résultats des analyses statistiques trahiraient une démarche taxonomique commune aux quatre auteurs. Le tableau 8 montre la concordance conceptuelle des systèmes. Tous adhèrent au concept classique de fleur primitive à partir duquel ils ont élaboré les tendances évolutives.

Les auteurs utilisent les mêmes tendances (Tableau 8), celles de Bessey (*dicta*) notamment. Cronquist (1957, 1983) reconnaît d'ailleurs la paternité des principes et tendances évolutives publiés par Bessey (1915) et consolidés par Thorne (1958, 1963). Certaines des grandes tendances ne sont pas acceptées par Dahlgren *et al.* (1985); elles ne sont pas nombreuses toutefois. Barabé (1984, 1993, voir son Tableau 2) a fait ressortir le peu de changements dans les tendances utilisées par Bessey, Engler, Hutchinson et Takhtajan.

On perçoit également une certaine communauté d'esprit dans la détermination des rangs (Tableau 8). Les auteurs font intervenir l'expérience du taxonomiste, le besoin de clarté (valeur didactique) et la taille des discontinuités. Pour eux, les rangs sont d'ordre pratique, même lorsqu'ils prétendent utiliser la taille des discontinuités. La détermination des rangs est donc basée sur des critères conflictuels: d'une part un besoin d'établir des conventions, d'autre part de représenter la phylogénie. Stevens (1996) a montré qu'un tel problème se posait également chez Bentham et Hooker. Mais par quel principe les auteurs établissent-ils la taille des discontinuités? Ils ne l'explicitent pas..

La subjectivité liée à la détermination des rangs taxonomiques a produit des classifications qui diffèrent dans le nombre de rangs utilisés (Tableau 7). Une même communauté d'esprit n'est donc pas un gage de résultats identiques, et ici, plus que partout ailleurs, la coloration personnelle des quatre auteurs modernes ressort. Cronquist (1988) et Dahlgren *et al.* (1985; G. Dahlgren, 1989a) utilisent deux rangs supérieurs à celui de famille, mais l'un d'eux diffère sans pour autant affecter la similarité globale des deux classifications. Thorne (1992b) et Takhtajan (1987) recourent à trois et quatre rangs respectivement. Ces différences pèsent moins, cependant, que la délimitation des taxons eux-mêmes, puisque les tests de consensus ont montré la similarité globale des quatre classifications. Nous verrons plus loin que le changement de rang d'un taxon dont la composition demeure identique est en fait d'importance mineure.

Il faut enfin noter que leur démarche taxonomique implique l'emploi de taxons intermédiaires pour établir la parenté de certains taxons. De plus, la valeur des caractères est jugée en fonction de leurs propres classifications. Ces éléments de similitudes, ainsi que ceux que nous venons de discuter plus haut, expliquent, en partie du moins, la similarité des classifications modernes (Figures 10 à 12).

Ces auteurs divergent toutefois quant aux caractères utilisés; c'est le cas de Dahlgren, en particulier, pour les caractères phytochimiques et embryologiques. Dans le tableau 8, les autres éléments en apparence divergents ne le sont pas vraiment. Par exemple, le concept d'hétérochronie, surtout utilisé par Takhtajan (1943, 1954, 1972, 1976, 1983), joue davantage au niveau de l'explication qu'à celui de la détermination des groupes.

La similarité des classifications modernes est non seulement imputable à des principes communs et à une influence réciproque, mais aussi et surtout à l'utilisation des classifications anciennes comme point de départ des leurs. C'est ici que les tests effectués entre les modernes et les anciens nous sont utiles.

Les classifications modernes diffèrent-elles significativement des classifications publiées à la fin du XIXe et au début du XXe siècle? — Les classifications modernes offrent une grande similarité avec la plupart des classifications anciennes auxquelles nous les avons comparées (Tableau 2). Il faut noter toutefois qu'il existait à la fin du XIXe et au début du XXe siècles des classifications (par exemple, van Tieghem [1918] et Caruel [1889]; résultats statistiques préliminaires non publiés) qui différaient de celles que nous avons choisi de comparer (Bessey, Engler, Hallier). Ces classifications semblent n'avoir eu qu'une influence mineure, voire nulle, sur les classifications modernes. Peu citées aujourd'hui, ces oeuvres taxonomiques n'ont jamais, en leur temps, gagné la faveur des botanistes comme ce fut le cas pour Bessey, Hallier et surtout Engler. C'est une étude socio-historique qu'il faudrait pour comprendre en quoi certaines classifications sont venues à régner sur le plan international et d'autres non.

Il faut remarquer que d'après l'ensemble des comparaisons effectuées il ressort que les différences entre les classifications sont plus fortes chez les Dicotylédones que chez les Monocotylédones. Les classifications se ressemblent donc davantage lorsque nous les examinons à travers les Monocotylédones. Il est difficile de savoir pourquoi il en est ainsi. Pour ce qui est des classifications anciennes, la réponse est simple, puisque tous les auteurs étudiés diminuent d'un rang la complexité de leurs classifications des Monocotylédones et diminuent par le fait même les possibilités de produire des classifications pouvant porter dans leurs structures des

différences. Ce fait explique également la plus grande ressemblance des classifications des Monocotylédones entre modernes et anciens; il ne peut expliquer cependant les comparaisons entre modernes, puisque ceux-ci considèrent un nombre équivalent de rangs taxonomiques chez les deux taxons (Dicotylédones et Monocotylédones). Les Monocotylédones possèdent également un nombre de familles beaucoup plus petit que les Dicotylédones, permettant peut-être aux taxonomistes de les traiter sans que n'interviennent trop les difficultés associées au nombre trop important d'affinités à penser. En somme, il serait plus facile d'établir la phylogénie et la classification des Monocotylédones que celles des Dicotylédones, de sorte que des faits de hasard et d'oubli, dus aux limites cognitives de l'homme, ne viendraient pas gêner la détermination des affinités, du moins pas autant que chez les Dicotylédones. On ne peut manquer d'observer que les travaux détaillés de Dahlgren sur les Monocotylédones ont influencé Thorne et probablement Takhtajan.

Quoique le nombre de taxons inclus diffère dans les différentes catégories utilisées par les anciens (Bessey, Engler, Hallier) et les modernes (Cronquist, Dahlgren, Takhtajan, Thorne), la similarité globale entre les classifications n'est pas significativement affectée. Les résultats des tests de Mantel montrent que les taxons ont des délimitations semblables. Le tableau 7 rend clairement compte de l'augmentation du nombre de familles chez les modernes par rapport aux anciens. Ce changement est mineur puisque parmi les familles nouvellement reconnues par les modernes, la plupart se retrouvent à un rang inférieur chez les anciens. Au cours des XIX^e et XX^e siècles, plusieurs taxons ont changé de rang (surtout de sous-famille ou genre à famille) sans que leur délimitation n'en souffre (Watson, 1964; voir également Stevens, 1986, 1994; Thorne, 1992b: 244; Cuerrier *et al.*, 1996). Watson (1964: 280) soulignait que "Too many botanists seem to accept traditional systems uncritically and, unwittingly, to base their conclusions on nineteenth-century taxonomic philosophy". L'explication que nous propose Watson est plausible, comme le montre la similarité des classifications entre elles (Tableau 2).

Cronquist (1979) signalait la correspondance entre le concept pré-darwinien de classification naturelle et celui de classification évolutive. Pour cet auteur, une approche évolutive de la classification est compatible avec celle qui prévalait avant Darwin. Cette compatibilité nous semble liée au concept de classification lui-même qui permet difficilement l'importation des données phylogénétiques. Le tableau 8 fait ressortir chez les auteurs modernes le but pratique et pédagogique des classifications. Cette limite diminue l'impact de la théorie darwinienne sur la structure des classifications. Cette limite était présente chez Bessey, Engler et Baillon (Cuerrier *et al.*, 1996); elle a déjà été discutée par Stevens (1984b). La classification est partagée entre deux soucis. D'une part, la stabilité qui a servi, entre autres, d'argument chez les modernes pour valoriser leurs classifications (Barabé et Brouillet, 1982), et d'autre part, aider la mémoire, c'est-à-dire alléger celle-ci et permettre à l'homme de mieux manipuler l'information contenue dans une classification.

Malgré la grande similarité entre les classifications modernes et anciennes, certaines analyses de groupement ont fait ressortir qu'une coupure temporelle existe entre ces deux groupes de classifications (Figures 3, 4, 11 et 12). Cette coupure pourrait être la conséquence de l'influence réciproque des modernes entre eux et des développements récents en divers domaines de la botanique, qui ont augmenté le nombre de caractères disponibles. Par ailleurs, l'analyse de groupement, qui fait intervenir les résultats de différents tests de Mantel sur les classifications des Monocotylédones, montre que Engler partage une plus grande affinité avec les modernes qu'avec les anciens (Figures 5 à 7). Ce résultat nous permet de répondre à la troisième question.

Comme le supposent Core (1955), Benson (1957), Stace (1989) et Woodland (1991), observe-t-on une similarité plus grande entre les classifications modernes et celle de Bessey plutôt qu'avec celles des autres auteurs anciens?

— La plupart des taxonomistes attribuaient à Bessey (1915) une influence prépondérante sur les systèmes modernes (Figure 1). Nos analyses montrent que leurs classifications sont au contraire plus éloignées de celle de Bessey que de celles d'Engler ou de Hallier, et ce, tant dans la structure que dans le contenu des ordres. Ce qu'il faut noter, c'est la différence entre les

classifications de Cronquist et de Bessey, alors que le premier n'hésite pas à reconnaître sa dette envers le second: "We are all — or nearly all — Besseyans" (Cronquist, 1988: 162). Il reconnaît toutefois que plusieurs "[l]arge blocks, and groups of blocks, of the Engler system remain in all present systems, merely rearranged with respect to each other" (Cronquist, 1988: 162). Il ressort d'ailleurs que Cronquist disait vrai: les ordres délimités par Engler, malgré les supposées absurdités de son système tant décriées par Thorne (1973), ressemblent davantage à ceux des auteurs modernes que ne le font les ordres de Bessey et de Hallier (Tableau 2; Figures 5 à 7). Les analyses métataxonomiques montrent que la classification de Bessey est isolée et que parfois elle se rattache aux autres classifications anciennes, mais jamais directement aux modernes (Figures 3 à 12). Il nous semble que l'isolement de Bessey par rapport aux modernes, notamment, puisse s'expliquer par l'approche analytique ou dichotomique basée sur un petit nombre de caractères utilisée par lui. Cuerrier *et al.* (1992) soulignaient cette divergence d'approche entre Bessey et Engler, qui résulte chez le premier en un petit nombre de taxons au niveau des rangs supérieurs. Le tableau 7 montre que Bessey utilise 2 taxons au rang de sous-classe, alors que Cronquist en utilise 5 ou 6. Au rang de super-ordre, le nombre de taxons est de 5 chez Bessey alors qu'il est de 19, 25 et 39 chez Thorne, Dahlgren et Takhtajan, respectivement. Les grandes divisions chez Bessey ne diffèrent pas statistiquement, toutefois, de celles des modernes (Tableaux 4 et 5).

Selon Takhtajan (1980: 235), son système dériverait de ceux de Hallier et de Gobi. Cependant, les classifications des Monocotylédones de Takhtajan et de Hallier sont moins proches l'une de l'autre que celle de Hallier ne l'est des autres modernes (Tableau 3). La différence dans le nombre de rangs entre Takhtajan (4 rangs) et Hallier (1) contribue à amoindrir la similarité entre leurs classifications des Monocotylédones. De plus, Hallier (1912) commence sa classification des Monocotylédones par les *Liliaceae*, qu'il fait descendre d'une plante semblable aux *Berberis*, alors que Takhtajan (1987) suit Bessey en commençant la sienne par les *Butomaceae*, lesquels dériveraient des *Nymphaeales*.

Nos tests ont également montré que les classifications de Takhtajan et de Bessey diffèrent au niveau de la sous-classe. Cette différence est vraisemblablement créée par l'asymétrie causée par la sous-classe des

Liliidae chez Takhtajan, car celle-ci contient la majorité des familles alors que les trois autres s'en partagent un petit nombre. La classification de Bessey est plus symétrique (Cuerrier *et al.*, 1992). Soulignons aussi qu'il existe quatre sous-classes chez Takhtajan, alors que Bessey n'en avait utilisé que deux (Tableau 7). Ces résultats attestent encore une fois que la classification de Bessey n'est pas proche des modernes, et de Takhtajan en l'occurrence.

Quelles sont les liens de similarité qui unissent l'ensemble des classifications étudiées dans cet article? Ces liens sont-ils les mêmes que ceux proposés par Benson, Lu et Woodland (Figure 1)? — La généalogie des systèmes présentée à la figure 1 n'est pas corroborée par nos analyses métataxonomiques. Dans le cas des systèmes modernes, elle reflète moins la classification des auteurs telle quelle que leur opinion portant sur les groupes jugés primitifs. En fait, Engler semble avoir influencé davantage les classifications actuelles que Bessey (Figures 5 à 7). Quant aux groupes jugés primitifs chez les Monocotylédones, les idées de Dahlgren et de Thorne renvoient à celles de Hallier, et non à celles de Bessey ou Engler (Tableau 6). Les classifications de Dahlgren et de Thorne ont une plus grande similarité tant sur le plan topologique que dans le contenu des catégories supérieures (Figures 3 à 12). D'ailleurs, Thorne indiquait l'influence sur sa propre classification des travaux que Dahlgren avait effectués sur les *Myrtales*, quoique des différences d'opinion soient indiquées tout au long de l'article (Dahlgren et Thorne, 1984). Thorne et Dahlgren ont eu recours aux dahlgrenogrammes pour représenter l'affinité des taxons entre eux, alors que Cronquist et Takhtajan ont utilisé les arbres minimums (minimum spanning trees), lesquels permettent d'afficher les relations directes ancêtre-descendant (Tableau 8). Donc une vue à vol d'oiseau (ou une coupe transversale) pour les premiers et une vue de profil (ou une coupe longitudinale) pour les seconds. La différence est faible si l'on considère que les "bulles" se rattachent les unes aux autres. Il est toutefois plus juste de considérer les dahlgrenogrammes comme une vue à vol d'oiseau d'arbres de Steiner (sans relations directes ancêtre-descendant).

Chez Takhtajan, les arbres publiés en 1966, 1980 et 1987, par exemple, resteront des copies plus ou moins divergentes d'un premier arbre généalogique publié en 1942 (Fig. 2, p. 104).

Certains de nos résultats (Figures 8 à 11) ont groupé les classifications des Dicotylédones et de l'ensemble des Angiospermes de Cronquist et de Takhtajan. Ce rapprochement reflète probablement l'influence du russe sur l'américain: Cronquist (1969a) n'adoptait-il pas les sous-classes des *Magnoliatae* de Takhtajan? De plus, Cronquist connaissait le russe et s'inspirait de l'oeuvre de plusieurs botanistes russes.

On ne peut parler d'une véritable généalogie hiérarchique des systèmes de classification des Angiospermes: l'influence des différents auteurs entre eux forme un réseau (Figure 13). D'une part, les analyses ont montré que tous les systèmes modernes sont semblables, mais aussi à celui de Bessey et surtout à ceux d'Engler, Gobi et Hallier. D'autre part, ce réseau d'influences réciproques découle d'une approche taxonomique semblable d'un auteur à l'autre; le tableau 8 montre qu'il existe peu de divergence entre les notions ou composantes comparées entre les quatre systèmes modernes. Les principes qui gouvernent les systèmes modernes sont ceux de Bessey. Par ailleurs, ceux-ci diffèrent peu des principes de Hallier (1912) et d'Engler (1909). L'influence d'Engler se situe dans la délimitation des ordres (Tableau 2). Cette influence est difficile à vérifier précisément puisque Bessey et Hallier ont créé des ordres similaires à ceux d'Engler (Cuerrier *et al.*, 1992). Il est raisonnable de penser que l'importance du *Pflanzenfamilien* parmi les flores et les herbiers n'est pas étrangère à l'influence plus grande de la classification d'Engler chez les modernes. Il en découle une plus grande familiarité avec le système du berlinois. Que ce soient le type d'arbre dessiné, la détermination des rangs, la valeur accordée aux caractères ou les caractères utilisés, le but d'une classification, l'utilisation des taxons intermédiaires, la limite du monophylétisme des Angiospermes (sauf Engler), ainsi que le langage logique employé, un rapport de similitude des anciens aux modernes s'impose. Stevens (1986) a également souligné l'origine de quelques principes de la systématique évolutive à partir de ceux des classifications pré-darwiniennes.

Nous venons de dire que les principes des modernes sont ceux de Bessey. Mais alors sur quelles évidences les modernes s'appuient-ils pour accepter les principes mis de l'avant par Bessey, lorsque l'on sait que celui-ci avait d'abord érigé sa classification et ensuite proposé ses *dicta* (Cuerrier *et al.*, 1996)? Et sur quels critères se base-t-on pour les utiliser à tous les niveaux de la hiérarchie linnéenne? Car ces principes sont d'ordre général et la spécificité des parentés à l'intérieur des grands taxons demande qu'ils soient utilisés prudemment. Leroy (1993) mentionne aussi que Takhtajan utilisait des jugements trop généraux lorsque celui-ci établissait la parenté de certains ordres ou familles.

On peut résumer l'approche classificatoire des quatre systématiseurs modernes en citant Cronquist (1988: 2): "... we try to group together the things that are most alike in all respects, and to separate them progressively from things they are progressively less like". Chez Buffon (1749), Fries (*in* Lindley, 1826) et De Candolle (1859), du XVIII^e siècle au XX^e, le souci des taxonomistes a été le même: grouper ce qui est semblable et séparer ce qui ne l'est pas. Stevens (1986: 325) n'a pas tort d'écrire que la "correspondence between evolutionary and pre-darwinian systematic practice is extensive". Les difficultés rencontrées par Bessey au début du XX^e siècle pour reconnaître les homologues et établir la parenté des taxons se rencontrent encore de nos jours (Stevens, 1994; Cuerrier *et al.*, 1996).

Les classifications ont peu changé au cours des derniers siècles. Pourtant, de nouvelles données ont vu le jour. C'est que les systèmes actuels sont encore fondés sur la morphologie florale, en tant que systèmes influencés par les anciens. Mais plusieurs autres explications complémentaires permettent de comprendre la ressemblance des modernes aux anciens. Nous en discutons trois qui nous paraissent importantes.

1. Typologie et limite conceptuelle. — Les quatre systématiseurs modernes se réclament explicitement ou implicitement du concept classique de la plante et surtout de la fleur. Les données sont donc chaque fois soumises aux limites d'une théorie qui n'a pas changé depuis Goethe et A.-P. De Candolle. Malgré les travaux de Lam, Melville, Meeuse et Croizat, la théorie classique est acceptée d'emblée. Pourtant, les idées émises sur le strobile, les fleurs et

les inflorescences en général, sur la distinction carpelle/ovaire et sur la définition des structures morphologiques par Croizat (1964), ainsi que les avertissements répétés de Meeuse (1987, 1992) quant aux notions de monophylétisme et de fleur, ou encore la notion dynamique et continuiste de la plante (Sattler, 1991, 1992), par exemple, sont importants en ceci qu'ils nous obligent à ne pas considérer les bases des systèmes de classifications et de la morphologie comme immuables. Ces travaux, comme le remarque Leroy (1993), sont générateurs d'idées et de réflexion fécondes. Tout au moins, ces études nous obligent à reconnaître la part de limite souvent cachée qui nous vient des postulats admis tacitement à la base des systèmes de classification. Meeuse (1987: 43) écrivait que "The published systems of classification of the Flowering Plants purported to be phylogenetic by their originators are purely typological, even if only for the reason that they are exclusively based on certain features of recent plant which were moulded into a preconceived pattern of concepts and interpretations". Et, de fait, les taxonomistes des systèmes actuels s'entendent à retracer l'origine des Angiospermes à partir d'une comparaison des plantes actuelles (voir, par exemple, Cronquist, 1969c; Takhtajan, 1958, 1980, 1991). Le résultat est une classification horizontale plutôt que verticale, laquelle intégrerait les données paléobotaniques et le temps. Si, comme l'entendent les systématiciens actuels, l'évolution est surtout un processus vertical, une méthodologie menant à une classification horizontale est impropre à représenter la phylogénie. Dans l'état actuel, les classifications linnéennes sont dans l'incapacité de soutenir la verticalité. Elles transmettent plutôt mal que bien l'affinité des groupes et surtout leur origine.

2. Parallélisme et convergence. — L'impact des données nouvelles est souvent minimisé par l'utilisation des concepts de parallélisme et de convergence. Ceux-ci sont fréquemment utilisés pour dévaluer l'importance d'un caractère, sans qu'une analyse phylogénétique n'intervienne cependant. Ces concepts sont donc utilisés de façon superficielle. Comment peut-on discuter de convergence sans une étude d'organogénie et d'écologie placée dans un cadre phylogénétique? Ainsi, par exemple, Cronquist (1980) et Thorne (1981) rejettent les groupements effectués par Dahlgren à partir des données chimiques. Selon ces auteurs, les iridoïdes auraient évolué à

maintes reprises au cours de l'histoire des Angiospermes, ce qui suppose la présence de parallélisme au niveau des iridoïdes. Seulement, cette supposition n'est pas basée sur une analyse. Dahlgren (1983) réduit l'importance que Thorne attachait au développement centrifuge des étamines de certaines *Caryophyllales* parce qu'il s'agit, selon lui, d'un cas de convergence. Cette affirmation de la part de Dahlgren — même si elle peut sembler justifiée a priori — ne repose pas toutefois sur une analyse. Pour les cas supposés de convergence, Thorne (1958) détermine la valeur des caractères en se basant sur son expérience personnelle. À moins que cette expérience repose sur une analyse des caractères, le jugement émis par le taxonomiste tient plus d'un acte d'autorité que d'une recherche véritable des affinités entre taxons.

3. Limite cognitive et inertie historique. — Les systématiciens utilisent parfois leurs propres classifications pour juger la valeur d'un nouveau caractère. Il semble que pour Cronquist (1980: 4) "our general scheme is now good enough to warrant the greatest of caution in accepting radical changes". Cette raison suffit à Cronquist et Takhtajan (1980) pour négliger les données qui ne concordent pas avec leurs classifications. Cette démarche imprime aux classifications un statisme certain. Les résultats de nos tests indiquent que les classifications changent peu au cours du temps; ils soulignent donc le statisme des classifications que celui-ci soit lié ou non à cette démarche. Stevens (1984b, 1986) relevait que les taxonomistes examinent moins la structure taxonomique suggérée par leurs données qu'ils ne cherchent à confirmer celle déjà existante. Les groupes formés depuis plus de deux cents ans traînent en eux une inertie historique étroitement couplée au concept de stabilité. L'utilité des classifications, et la pression pour qu'elles le demeurent, limite l'impact des changements taxonomiques impliqués par l'apport de nouvelles données. Après plusieurs siècles d'utilisation, le nom des taxons est empreint d'un poids historique qui rend tout changement difficile (Stevens, 1986, 1994). Cette inertie face aux changements expliquerait la similarité des classifications anciennes et actuelles. Selon Stevens (1986: 329), "taxa initially recognized seem immune from criticism and provide a pattern to which other taxa must conform". L'utilisation quasi mondiale de la classification englérienne aurait peut-être joué de façon inconsciente sur la délimitation actuelle des taxons.

Classification et systématique moléculaire. — À cause des limites discutées ci-dessus, il n'est pas suffisant pour la taxonomie de tabler sur le seul emploi de données nouvelles, comme on le fait en systématique moléculaire et morphologique, si l'on veut créer l'ouverture nécessaire au renouvellement des classifications. Il faut revoir ce que l'on entend par classification, et éviter de juger la valeur des données en se servant des classifications existantes comme étalon. Le choix des taxons faisant partie d'une analyse cladiste ne devrait pas être fait en ne tenant compte que d'une ou quelques classifications. Ainsi, par exemple, les analyses de Chase *et al.* (1993) et Qiu *et al.* (1993) reposent, dans leur choix des taxons, sur Cronquist (1981) et Dahlgren *et al.* (1985) pour les Dicotylédones et Monocotylédones respectivement. Pour Donoghue et Sanderson (1992: 359), "it is also ironic that even those who are most wary of morphological data nevertheless lean on it heavily in designing their own research, namely in choosing which groups to work on, which subgroups to sample, and so on". L'emploi des classifications traditionnelles dans les analyses cladistiques reste une forme de limite, basée sur la définition des taxons et sur un schème d'homologie peu explicité (voir aussi Meeuse, 1982). Parce que les quatre classifications modernes sont très semblables dans leur structure et dans le contenu de leurs taxons, ainsi que dans leurs fondements et leurs démarches, il serait profitable de tenir compte des opinions et des hypothèses phylogénétiques émises par les auteurs non orthodoxes (Hughes, Krassilov, Lam, Meeuse, Croizat). La systématique moléculaire permet d'obtenir des données nouvelles; cette addition est positive en autant que l'on s'ouvre également aux autres types de données, que celles-ci soient morphologiques, sérologiques, phytogéographiques, etc. Donoghue et Sanderson (1992; 342) ont justement écrit: "Our argument is not against the use of molecular data; rather, it is against ignoring relevant morphological evidence".

En fait, l'importance des études moléculaires par rapport aux études morphologiques se situe sur le plan des idées reçues ou préconçues que Meeuse (1987) a si souvent attaquées. Pour lui, la phylogénie des Angiospermes est fondée "on the repetition of ingrained tenets or the use of the phrase: *established ideas*" Meeuse (1987: x). La phylogénie moléculaire a la chance d'être dégagée des idées a priori rattachées aux structures morphologiques. Elle peut servir à évaluer l'évolution des structures morphologiques (voir Soltis et Soltis, 1995).

Déjà les travaux moléculaires ont montré que la série de cladogrammes obtenus à partir des séquences de *rbcL* non seulement ressemblait, en général, à la classification de Thorne (1992b) et de Dahlgren *et al.* (1985), mais surtout que la classification de Cronquist (1988) s'en éloignait. Il faut souligner toutefois que les travaux de Thorne (1992a, b) s'appuient sur les développements de la systématique moléculaire, ce qui pourrait expliquer en partie le rapprochement de sa classification au travail de Chase *et al.* (1993). Il semble, par ailleurs, que le peu de concordance entre le cladogramme moléculaire et la classification de Cronquist soit en partie causée par la simplicité et la clarté qui semble se dégager de sa classification. C'est bien parce que la classification de Cronquist répond à un besoin de convention (didactique) et parce qu'elle est un outil logique qu'elle diffère d'un cladogramme dont les conventions sont différentes. Il s'agit donc de deux objets différents. Par exemple, les *Ranunculales* et *Magnoliales* de Qiu *et al.* (1993) ne sont pas conceptuellement celles des classificateurs modernes. Une comparaison quantitative entre les classifications modernes et une classification tirée du cladogramme de Chase *et al.* (1993) aiderait à établir si les ressemblances discutées ci-dessus sont statistiquement significatives et s'il est vrai que la classification de Thorne se rapproche du cladogramme (et que celle de Cronquist s'en éloigne).

Conclusions

Les résultats des tests statistiques utilisés dans cette étude viennent appuyer l'opinion selon laquelle les classifications modernes ne diffèrent pas significativement de celles publiées vers la fin du XIX^e et le début du XX^e siècles. Non seulement les classifications actuelles se ressemblent, en dépit de ce qu'en disent les auteurs eux-mêmes, mais le contenu de leurs ordres est resté globalement celui des anciens taxonomistes (Bessey, Engler, Gobi, Hallier). Les systèmes sont besseyens dans leur adoption d'un ancêtre des Angiospermes proche des *Bennettittales* et non parce que les classifications modernes ont repris sa structure classificatoire et la délimitation de ses taxons. La filiation des systèmes qu'ont proposée Lu (1981) et Woodland (1991) n'a apparemment qu'une valeur limitée. Il s'agit d'un point de vue complémentaire au nôtre, qui tend à voir l'affinité des classifications sous la

forme d'un réseau (Figure 13). Il y a complémentarité au sens où notre réseau est basé sur des comparaisons de la structure classificatoire et du contenu des ordres alors que la filiation de Lu et Woodland repose surtout sur les idées des auteurs concernant l'origine des Angiospermes.

On constate une inertie à la fois historique (classification morphologique) et idiosyncrasique parmi les auteurs modernes de systèmes de classification. C'est-à-dire que les taxonomistes actuels sont partis de classifications pré-existantes en y apportant des changements au fur et à mesure des travaux publiés par les morphologistes, anatomistes, ontogénistes, phytochimistes, etc. Parfois, leurs propres classifications servent de point de comparaison pour établir la valeur des "nouveaux" caractères. En ce sens, il n'est pas surprenant que les résultats des analyses statistiques ne montrent pas de différences importantes entre les différentes classifications comparées puisqu'il y a circularité. Il est donc difficile de départager ce qui crée le "stable" dans la stabilité des classifications: ou bien les taxons établis un siècle auparavant sont encore acceptés de façon générale parce qu'ils ont été bien délimités, ou bien ils sont acceptés parce que l'appareil conceptuel est resté le même. Mais qu'il s'agisse de l'une ou l'autre des explications ou bien des deux à la fois, toutes deux impliquent que les classifications anciennes ont eu une influence indéniable sur celles d'aujourd'hui.

L'utilisation des taxons intermédiaires et des tendances évolutives ainsi que l'importance de construire des séquences de taxons rappellent chez les modernes la démarche suivie par les taxonomistes depuis plus d'un siècle. L'idée même de tendance est en soi téléologique (Bernier, 1984), et renvoie aux idées telles que progression et progrès, orthogénèse, force créatrice (ou "*Bildungstrieb*"). Ces notions, pour la plupart, ont plus d'un siècle d'existence. On décèle également chez les taxonomistes actuels des relents de la *scala naturae*. Ainsi trouve-t-on les notions de progrès et de perfection chez Cronquist (1969a), Takhtajan (1958, 1959, 1973) et Thorne (1992a, b). Ces auteurs utilisent également la métaphore de l'échelle évolutive lorsqu'ils discutent de phylogénie. En somme, le langage taxonomique a peu changé depuis le XIX^e siècle (Stevens, 1994).

Le travail amorcé par les molécularistes n'est pas négligeable; il n'en demeure pas moins qu'un système de classification, c'est plus que des données, c'est aussi une théorie, des principes, des méthodes. Le travail de révision des classifications modernes, que l'on est en droit d'attendre des travaux moléculaires (comme pour tout travail de taxonomie), doit courir le risque de questionner le fondement actuel des classifications. Aussi, les études moléculaires doivent éviter les limites imposées par les systèmes actuels. Le point de vue utilisé demeure celui de la taxonomie traditionnelle ou classique, de Goethe, A.-L. de Jussieu et A.-P. De Candolle jusqu'à Cronquist, Dahlgren, Takhtajan et Thorne. Si l'on reprend certaines idées bachelardiennes (Bachelard, 1972), nous pouvons dire qu'en taxonomie la prudence est devenue un obstacle épistémologique. Avec les données moléculaires, nous avons une grande chance, car elles sont indépendantes des idées que l'histoire a déposé sous la forme des termes utilisés en morphologie (ce qu'est une fleur, ce qui est primitif, etc.). Les résultats des analyses moléculaires peuvent ainsi servir à réinterpréter l'évolution des caractères morphologiques et à orienter de fécondes études d'organogénie. Repenser les classifications végétales depuis leurs fondements permettra de lever l'obstacle épistémologique posé par l'histoire depuis plus de cent ans.

Remerciements

Monsieur S. Madriñán et le Dr. P. F. Stevens (Université Harvard) ont eu l'amabilité de fournir plusieurs photocopies d'articles introuvables à Montréal. Ce dernier a également commenté une version antérieure de ce texte. Monsieur V. Perreault du Service de Prêt entre Bibliothèque (Université de Montréal), par d'incessantes recherches, a déniché plusieurs documents obscurs. Pour d'amicales discussions sur la comparaison d'arbres, F.-J. Lapointe est remercié. Enfin, le Dr. J. Podani (Université L. Eötvös [Budapest]) a bien voulu me faire parvenir les programmes MATTEST et MTCOM de son logiciel SYN-TAX V; sans son aide, les résultats obtenus ne seraient pas aussi complets. Les membres du laboratoire d'écologie de l'IRBV ainsi que Madame H. Véronneau sont remerciés pour m'avoir permis d'utiliser leurs ordinateurs. Nos remerciements vont également au Dr. J. Brisson pour avoir développé l'application permettant

de convertir les matrices sous les différentes formes demandées par les analyses. Ce travail a été réalisé grâce à une bourse FCAR (A.C.) et une subvention d'équipe FCAR (L.B. et D.B.).

Bibliographie

- Abbott, L. A., Bisby, F. A. & D. J. Rogers 1985. *Taxonomic Analysis in Biology*. Columbia Univ. Press, New York.
- Bachelard, G. 1972. *L'engagement rationaliste*. PUF, Paris.
- Barabé, D. 1984. Les principes directeurs des systèmes modernes de classification des Angiospermes. *Naturaliste Can.* 111: 21-30.
- Barabé, D. 1993. Les systèmes modernes de classification des angiospermes. Pp. 135-159. In: Poncy, O., (ed.), *Systematique botanique: Problèmes actuels*. Biosystema 10. Paris.
- Barabé, D. & L. Brouillet. 1982. Commentaires sur le système de classification des Angiospermes de Takhtajan. *Acta Biotheoretica* 3: 127-141.
- Barabé, D. & J. Vieth. 1990. Les principes de systématique chez Engler. *Taxon* 39: 394-408.
- Benson, L. 1957. *Plant Classification*. D. C. Heath, Boston.
- Bernier, R. 1984. The species as an individual: facing essentialism. *Syst. Zool.* 33: 460-469.
- Bessey, C. E. 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2: 109-164.
- Buffon, G. L. L., Comte de. 1749. *Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roy*. Discours premier. Vol. 1. Imprimerie Royale, Paris.

- Cain, A. J. 1994. Rank and sequence in Caspar Bauhin's Pinax. *Bot. J. Linn. Soc.* 114: 311-356.
- Caruel, T. 1889. Conspectus familiarum phanerogamarum. *Nuovo Giorn. Bot. It.* 21: 132-137.
- 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., Hedrén, 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, G. H., Jr., Graham, S. W., Barrett, S. C. H., 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.
- Core, E. E. 1955. *Plant Taxonomy*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.
- Croizat, L. 1964. Thoughts on high systematics, phylogeny and floral mophogeny, with a note on the origin of the *Angiospermae*. *Candollea* 19: 17-96.
- Cronk, Q. C. B. 1989. Measurement of biological and historical influences on plant classification. *Taxon* 3: 357-370.
- Cronk, Q. C. B. 1990. The name of the pea: a quantitative history of legume classification. *New Phytol.* 116: 163-175.
- Cronquist, A. 1957. Outline of a new system of families and orders of dicotyledons. *Bull. Jard. bot. Etat (Bruxelle)* 27: 13-40.

- Cronquist, A. 1965. The status of the general system of classification of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 52: 281-303.
- Cronquist, A. 1969a. Broad features of the system of Angiosperms. *Taxon* 18: 188-193.
- Cronquist, A. 1969b. The general system of classification of flowering plants. *Ward's Bull.* 8: 1-2, 6-7.
- Cronquist, A. 1969c. On the relationship between taxonomy and evolution. *Taxon* 18: 177-187.
- Cronquist, A. 1974. Current opinion on the evolutionary history and classification of flowering plants. Pp. 128-129. In: Anonymous, *Memoria del II Congreso Venezolano de Botanica*. Merida.
- Cronquist, A. 1976. The taxonomic significance of the structure of plant proteins: A classical taxonomist's view. *Brittonia* 28: 1-27.
- Cronquist, A. 1979. Taxonomy. *J. Coll. Sci. Teaching* 9: 76-79.
- Cronquist, A. 1980. Chemistry in plant taxonomy: an assessment of where we stand. Pp. 1-27. In: Bisby, F. A., J. G. Vaughan & C. A. Wright (eds.). *Chemosystematics: Principles and Practice*. Academic Press, London.
- Cronquist, A. 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- Cronquist, A. 1983. Some realignments in the Dicotyledons. *Nordic J. Bot.* 3: 75-83.
- Cronquist, A. 1987. A botanical critique of cladism. *Bot. Rev.* 53: 1-52.
- Cronquist, A. 1988. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. New York Botanical Garden, New York.

- Cuerrier, A., Brouillet, L. & D. Barabé. 1990. Numerical taxonomic study of the *Begoniaceae* using the Mantel test on leaf microcharacters. *Taxon* 39: 549-560.
- Cuerrier, A., Barabé, D. & L. Brouillet. 1992. Bessey and Engler: a numerical analysis of their classification of the flowering plants. *Taxon* 41: 667-684.
- Cuerrier, A., Kiger, R. W. & P. F. Stevens. 1996. Charles Bessey, evolution, classification and the New Botany. *Huntia* 9:179-213.
- Dahlgren, G. 1989a. The last dahlgrenogram. System of classification of the dicotyledons. Pp. 249-260 In: Tan, K. (ed.), *Plant Taxonomy, Phytogeography and Related Subjects*. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- Dahlgren, G. 1989b. An updated angiosperm classification. *Bot. J. Linn. Soc.* 100: 197-203.
- Dahlgren, R. 1980. A revised system of classification of the Angiosperms. *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 91-124.
- Dahlgren, R. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nord. J. Bot.* 3: 119-149.
- Dahlgren, R., Clifford, H. T. & P. F. Yeo. 1985. *The Families of the Monocotyledons: Structure, Evolution, and Taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin.
- Dahlgren, R. & R. F. Thorne. 1984. The order *Myrtales*: circumscription, variation, and relationships. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 633-699.
- De Candolle, A. 1859. Mémoire sur la famille des Bégoniacées. *Ann. Sci. Nat.*, série 4, 11: 93-149.

- Donoghue, M. J. & M. J. Sanderson. 1992. The suitability of molecular and morphological evidence in reconstructing plant phylogeny. Pp.340-368. In: Soltis, P. S., Soltis, D. & J. J. Doyle (eds.), *Molecular Systematics of Plants*. Chapman and Hill, New York.
- Endress, P. K. 1993. Federico Delpino and early views on angiosperm origin and macroevolution. *Dissertationes Botanicae* 196: 77-83.
- Engler, A. 1897. Principien der systematischen Anordnung, insbesondere der Angiospermen: Nachträge zu Teil II-IV. Pp. 5-14. In: Engler, A. & K. Prantl (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien. Angiospermae*. W. Engelmann, Leipzig.
- Engler, A. 1909. *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Ed. 6. Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Engler, A. 1926. *Die natürlichen Pflanzenfamilien. Angiospermae*. Band 14a. W. Engelmann, Leipzig.
- Ghiselin, M. T. 1984. Narrow approaches to phylogeny: a review of nine books of cladism. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 1: 209-222.
- Gobi, C. 1916. *A Review of the System of Plants*. Petrograd.
- Hallier, H. 1912. L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. *Arch. Néerl. Sci. Exact Nat.* Sér. 3, 1: 146-234.
- Holman, E. W. 1985. Evolutionary and psychological effects in pre-evolutionary classifications. *J. Classific.* 2: 29-39.
- Holman, E. W. 1992. Statistical properties of large published classifications. *J. Classific.* 9: 187-210.

- Hughes, N. F. 1994. *The Enigma of Angiosperm Origins*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kiger, R. W. 1971. *Context and Bases of the Besseyan Dicta*. M.A. Thesis, Graduate School of the University of Maryland, College Park.
- Krassilov, V. A. 1991. The origin of Angiosperms: new and old problems. *TREE* 6: 215-220
- Lapointe, F.-J. & P. Legendre. 1990. A statistical framework to test the consensus of two nested classifications. *Syst. Zool.* 39: 1-13.
- Leroy, J.-F. 1993. *Origine et évolution des Plantes à fleurs: les Nymphéas et le génie de la nature*. Masson, Paris.
- Lindley, J. 1826. Some account of the spherical and numerical system of nature of M. Elias Fries. *Philos. Mag. Journ.* 68: 81-91.
- Lu, A.-M. 1981. A preliminary review of the modern classification systems of the flowering plants. *Acta Phytotax.* 8: 279-290.
- Mabberley, D. J. 1985. *Jupiter botanicus: Robert Brown of the British Museum*. Cramer, Braunschweig.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* 27: 209-220.
- Meeuse, A. D. J. 1982. Cladistics, wood anatomy and angiosperm phylogeny — a challenge. *Acta Bot. Neerl.* 31: 345-354.
- Meeuse, A. D. J. 1987. *All about Angiosperms*. Eburon, Delft.
- Meeuse, A. D. J. 1992. *Angiosperm Evolution: No Abominable Mystery*. Eburon, Delft.

- Podani, J. 1990. *SYN-TAX IV: Computer Programs for Data Analysis in Ecology and Systematics on IBM-PC and Macintosh Computers*. ICEMST, Trieste.
- 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.
- Rieppel, O. 1991. Things, taxa and relationships. *Cladistics* 7: 93-100.
- Sattler, R. 1991. Plant morphology as applied to systematics. Pp. 433-437. In: Woodland, D.W., *Contemporary Plant Systematics*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Sattler, R. 1992. Process morphology: structural dynamics in development and evolution. *Can. J. Bot.* 70: 708-714.
- Sivarajan, V. V. 1991. *Introduction to the Principles of Plant Taxonomy*. 2nd edition, Robson, N. K. B. (ed.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Sneath, P. H. A. & R. R. Sokal. 1973. *Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification*. W. H. Freeman & Co., San Francisco.
- Soltis, P. S. & D. E. Soltis. 1995. Plant molecular systematics: inferences of phylogeny and evolutionary processes. *Evol. Biol.* 28: 139-194.
- Stace, C. A. 1989. *Plant Taxonomy and Biosystematics*. Edward Arnold, London.

- Stevens, P. F. 1984a. Haüy and A.-P. Candolle: crystallography, botanical systematics, and comparative morphology, 1780-1840. *J. Hist. Biol.* 17: 49-82.
- Stevens, P. F. 1984b. Metaphors and typology in the development of botanical systematics 1690-1960, or the art of putting new wine in old bottles. *Taxon* 33: 169-211.
- Stevens, P. F. 1986. Evolutionary classification in botany, 1960-1985. *J. Arnold Arbor.* 67: 313-339.
- Stevens, P. F. 1991. George Bentham and the Kew rule. Pp. 157-168. In: Hawksworth, D.L. (ed.), *Improving the Stability of Names: Needs and Options*. Koeltz Scientific Books (Regnum Vegetabile no. 123), Königstein.
- Stevens, P. F. 1994. *The Development of Biological Systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System*. Columbia University Press, New York.
- Stevens, P. F. 1997. How to interpret botanical classifications — suggestions from history. *BioScience* 47: 243-250.
- Stevens, P. F. & S. P. Cullen. 1990. Linnaeus, the cortex-medulla theory, and the key to his understanding of plant form and natural relationships. *J. Arnold Arbor.* 71: 179-220.
- Takhtajan, A. 1942. The structural types of gynoecium and the placentation. *Bull. Armenian Branch Acad. Sci. USSR* 3-4 (17-18): 91-112.
- Takhtajan, A. 1943. Correlations of ontogenesis and phylogenesis in higher plants. *Trans. Erevan State Univ.* 22: 71-176.
- Takhtajan, A. 1954. Quelques problèmes de la morphologie évolutive des Angiospermes. *Essais Bot.* 2: 779-793.

- Takhtajan, A. 1958. *Origin of Angiospermous Plants*. (Transl. by O. H. Gankin and edited by G.L. Stebbins) Amer. Inst. Biol. Sci., Washington.
- Takhtajan, A. 1959. *Essays on the Evolutionary Morphology of Plants*. Transl. by Gankin, O. H. and Ed. by Stebbins, G.L. Amer. Inst. Biol. Sci., Washington.
- Takhtajan, A. 1964. The taxa of the higher plants above the rank of order. *Taxon* 13: 160-164.
- Takhtajan, A. 1966. *Sistema i Filogenija Cvetkovyck Rastenij (Systema et Phylogenia Magnoliophytorum)*. Nauka, Moska-Leningrad.
- Takhtajan, A. 1972. Patterns of ontogenetic alternations in the evolution of higher plants. *Phytomorphology* 22: 164-171.
- Takhtajan, A. 1973. *Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen*. Gustav Fischer, Jena.
- Takhtajan, A. 1976. Neoteny and the origin of flowering plants. Pp. 207-219. In: C. B. Beck (ed.). *Origin and Early Evolution of Angiosperms*. Columbia University Press, New York.
- Takhtajan, A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). *Bot. Rev.* 46: 225-359.
- Takhtajan, A. 1983. Macroevolutionary processes in the history of plant world. *Bot. Zhurn.* 68: 1593-1603.
- Takhtajan, A. 1987. *Systema Magnoliophytorum*. Nauka, Leninopoli.
- Takhtajan, A. 1991. *Evolutionary Trends in Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.

- Thorne, R. F. 1958. Some guiding principles of angiosperm phylogeny. *Brittonia* 10: 72-77.
- Thorne, R. F. 1963. Some problems and guiding principles of angiosperm phylogeny. *Amer. Naturalist* 97: 287-305.
- Thorne, R. F. 1968. Synopsis of a putatively phylogenetic classification of the flowering plants. *Aliso* 6: 57-66.
- Thorne, R. F. 1973. Inclusion of the *Apiaceae* (*Umbelliferae*) in the *Araliaceae*. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 32: 161-165.
- Thorne, R. F. 1976. A phylogenetic classification of the *Angiospermae*. *Evol. Biol.* 9: 35-106.
- Thorne, R. F. 1977. Some realignments in the *Angiospermae*. *Pl. Syst. Evol., Suppl.* 1: 299-319.
- Thorne, R. F. 1981. Phytochemistry and angiosperm phylogeny: a summary statement. Pp. 233-295. In: Young, D. A. & D. S. Seigler (eds.), *Phytochemistry and Angiosperm Phylogeny*. Praeger, New York.
- Thorne, R. F. 1992a. An updated phylogenetic classification of the flowering plants. *Aliso* 13: 365-389.
- Thorne, R. F. 1992b. Classification and geography of the flowering plants. *Bot. Rev.* 58: 225-350.
- Turrill, W. B. 1963. *Joseph Dalton Hooker: Botanist, Explorer and Administrator*. Thomas Nelson and Sons, London.
- Van Tieghem, P. 1918. *Éléments de botanique*. 5e éd., rev. et cor. par J. Costantin. 2 tomes. Masson, Paris.

- Watson, L. 1964. The taxonomic significance of certain anatomical observations on *Ericaceae*. *New Phytol.* 63: 274-280.
- Williams, R. L. 1988. Gerard and Jaume: two neglected figures in the history of Jussiaean classification. *Taxon* 37: 2-34, 233-271.
- Woodland, D. W. 1991. *Contemporary Plant Systematics*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N.J.
- Wright, S.P. 1992. Adjusted P-values for simultaneous inference. *Biometrics* 48: 1005-1013.

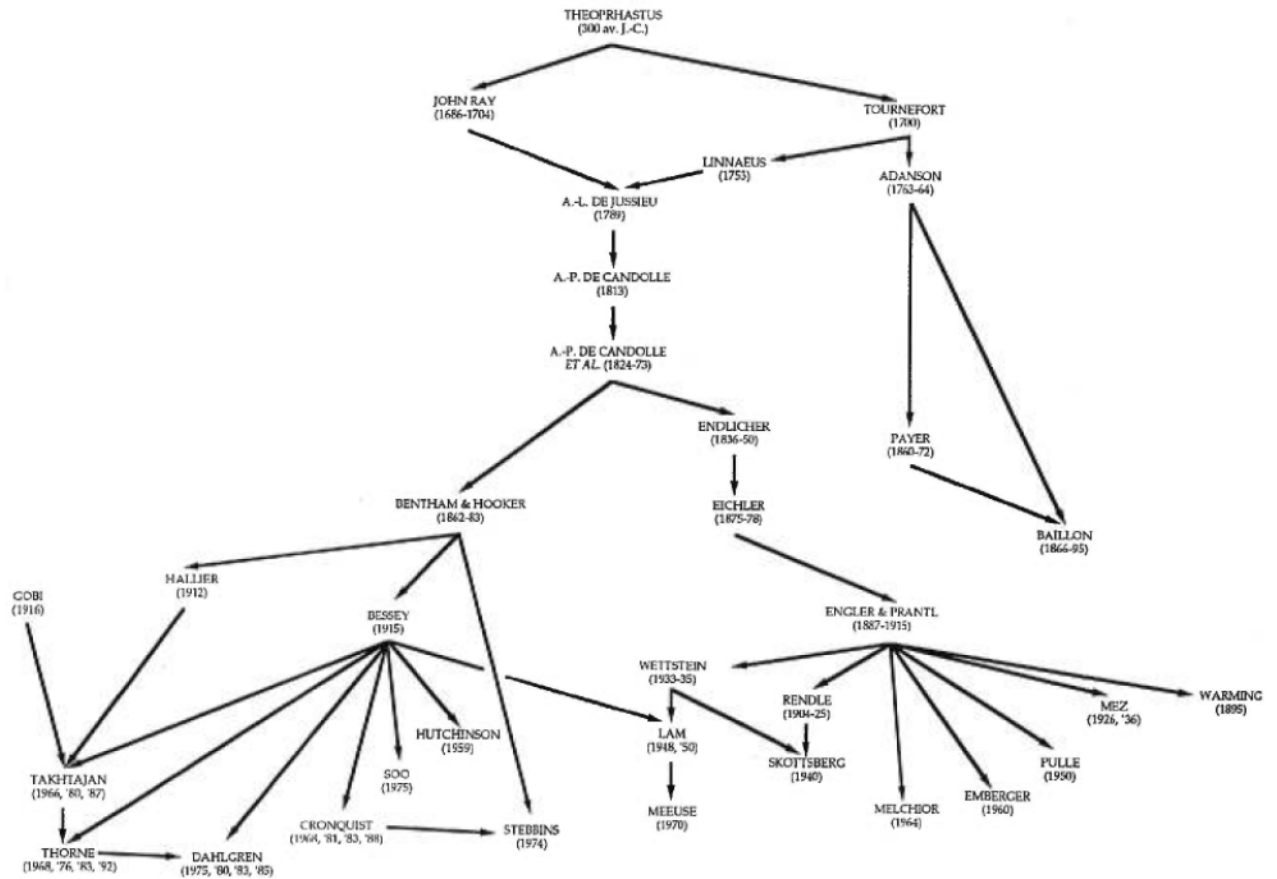


FIGURE 1. Filiation de quelques systèmes de classification des Angiospermes (modifié de Benson [1957], Lu [1981] et Woodland [1991]). Les dates font office de dates de référence et ne renvoient pas à la bibliographie. On trouvera par ailleurs les références dans l'article de Cuerrier *et al.* (1996).

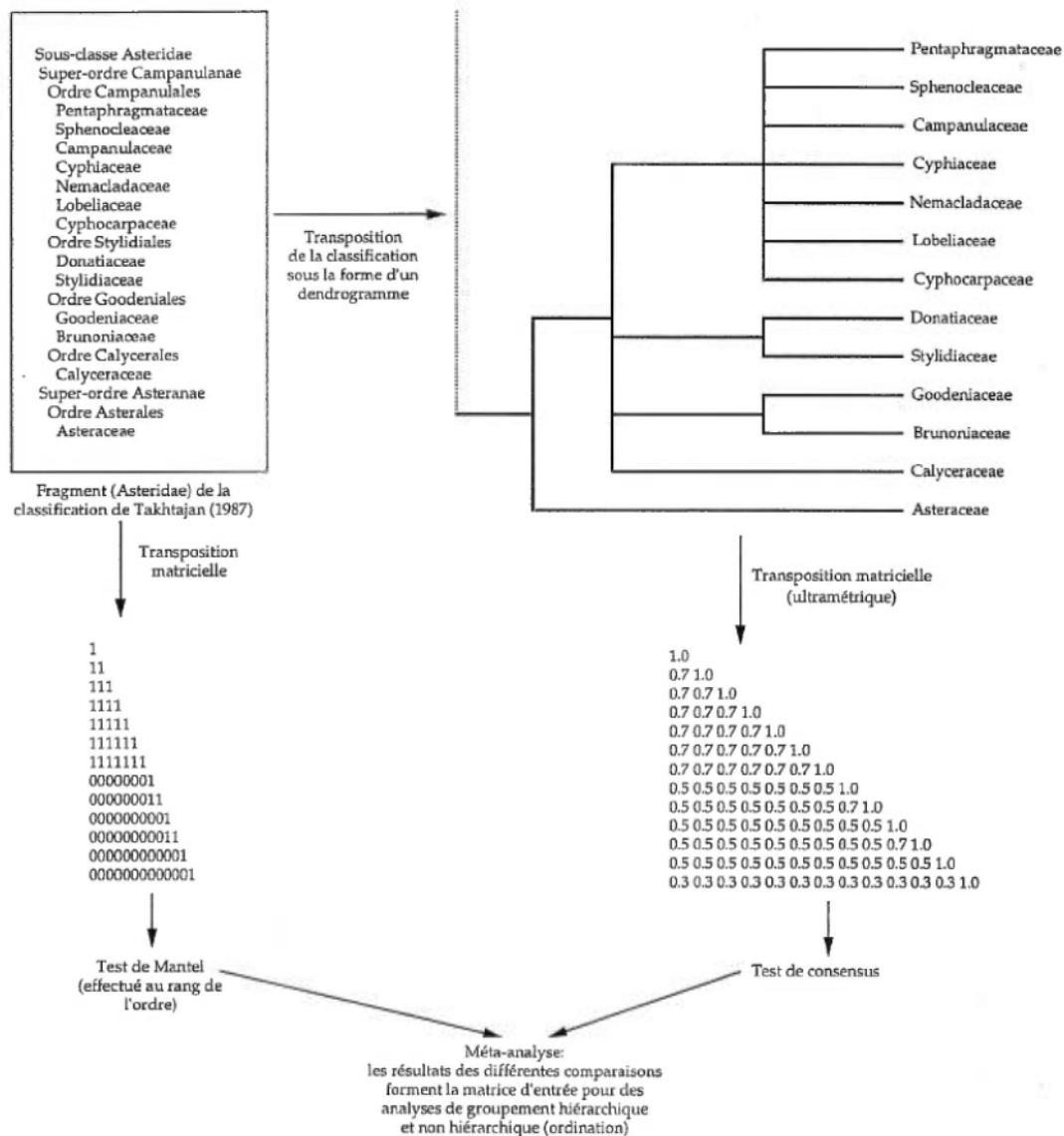


FIGURE 2. Schéma illustrant les différentes étapes méthodologiques menant aux analyses statistiques. Les classifications sont d'abord transposées sous forme matricielle pour effectuer les tests de Mantel. Les matrices comparées contiennent l'information suivante: 1 si les familles appartiennent au même taxon (l'ordre), 0 si non. L'analogie entre une classification et un dendrogramme permet de créer une matrice ultramétrique (les éléments de la matrice correspondent aux distances ultramétriques). Ces matrices sont alors comparées à l'aide du test de consensus. Les résultats servent ensuite à créer différentes matrices d'entrée qui seront utilisées pour produire des ordinations et des dendrogrammes des classifications étudiées (soit une méta-analyse des classifications).

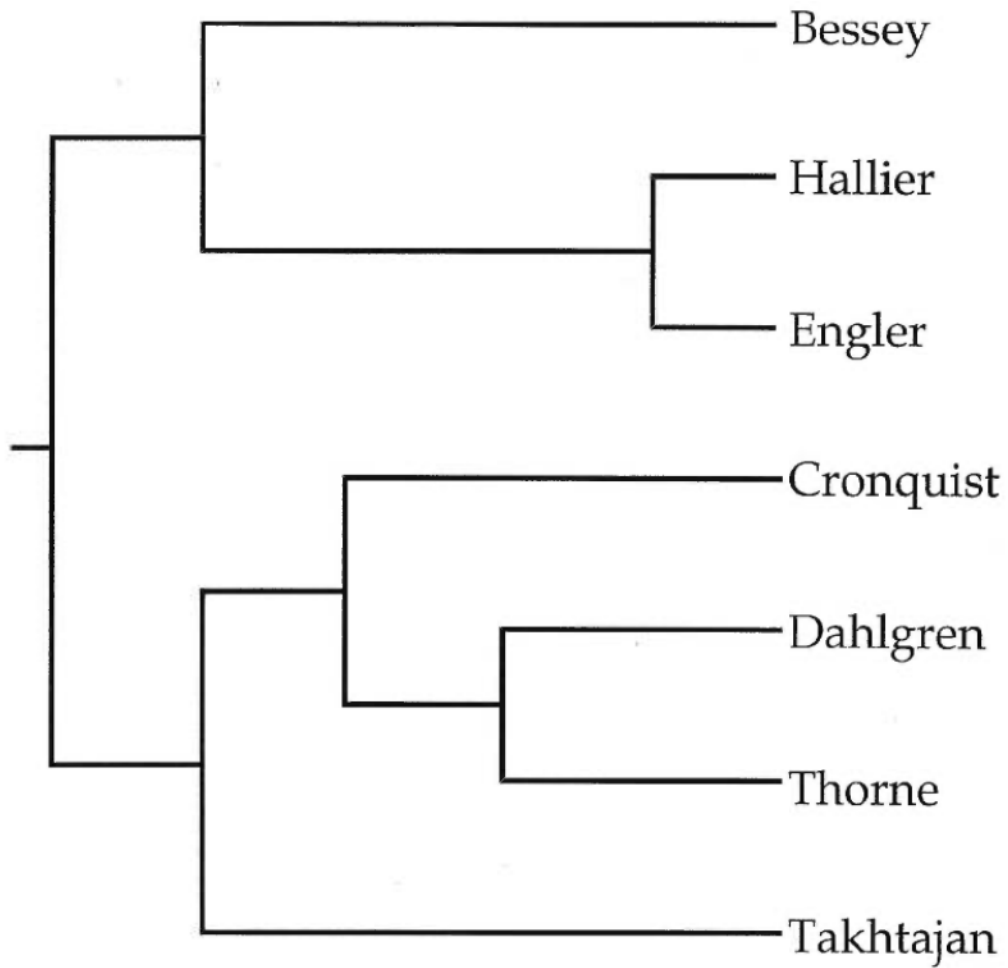


FIGURE 3. Dendrogramme (liens simples) des classifications de Monocotylédones, basé sur une matrice des résultats des tests de consensus transformés en distances ($INDI = 1 - INSI$).

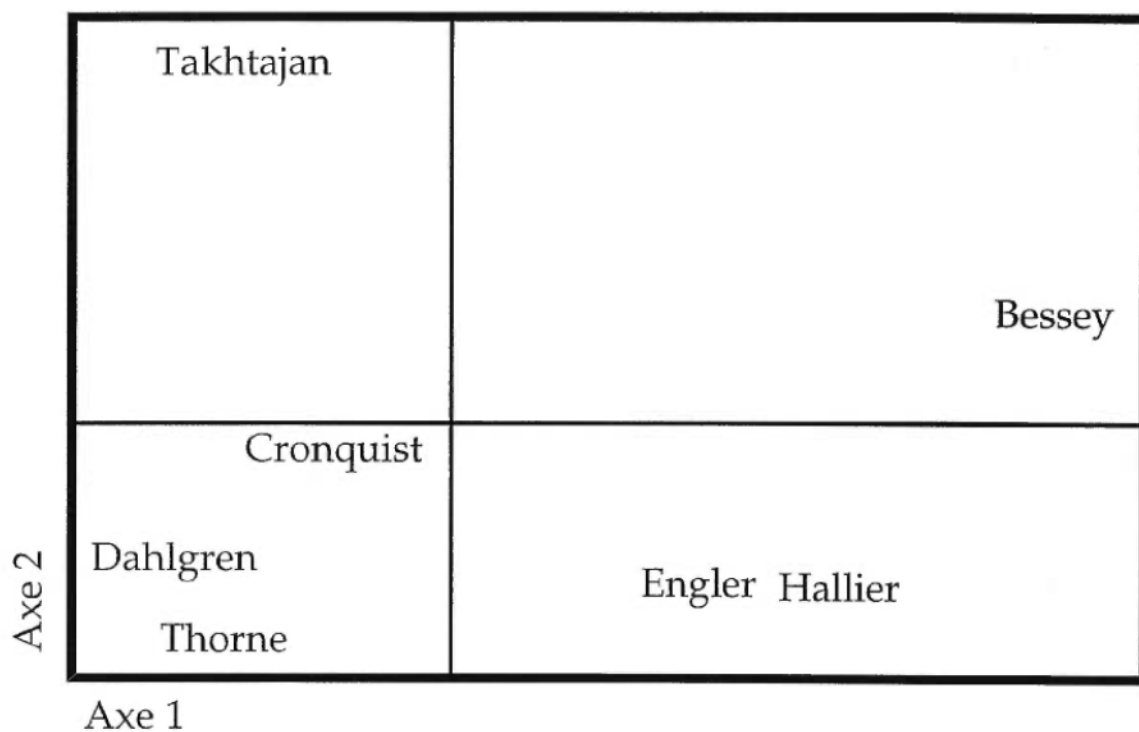


FIGURE 4. Ordination par analyse en coordonnées principales (PRINCOOR) des classifications de Monocotylédones, basée sur une matrice des résultats des tests de consensus transformés en distances (INDI = 1-INSI).

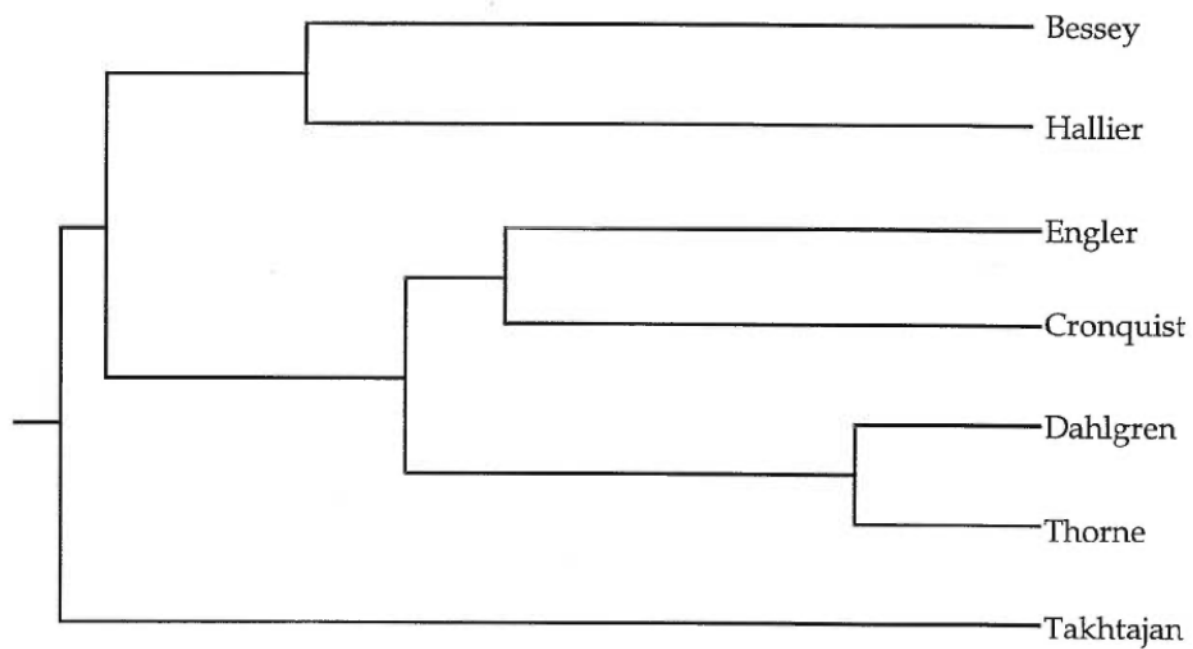


FIGURE 5. Dendrogramme (liens complets) des classifications de Monocotylédones, basé sur une matrice des résultats des tests de Mantel transformés en distances $(1-r)$.

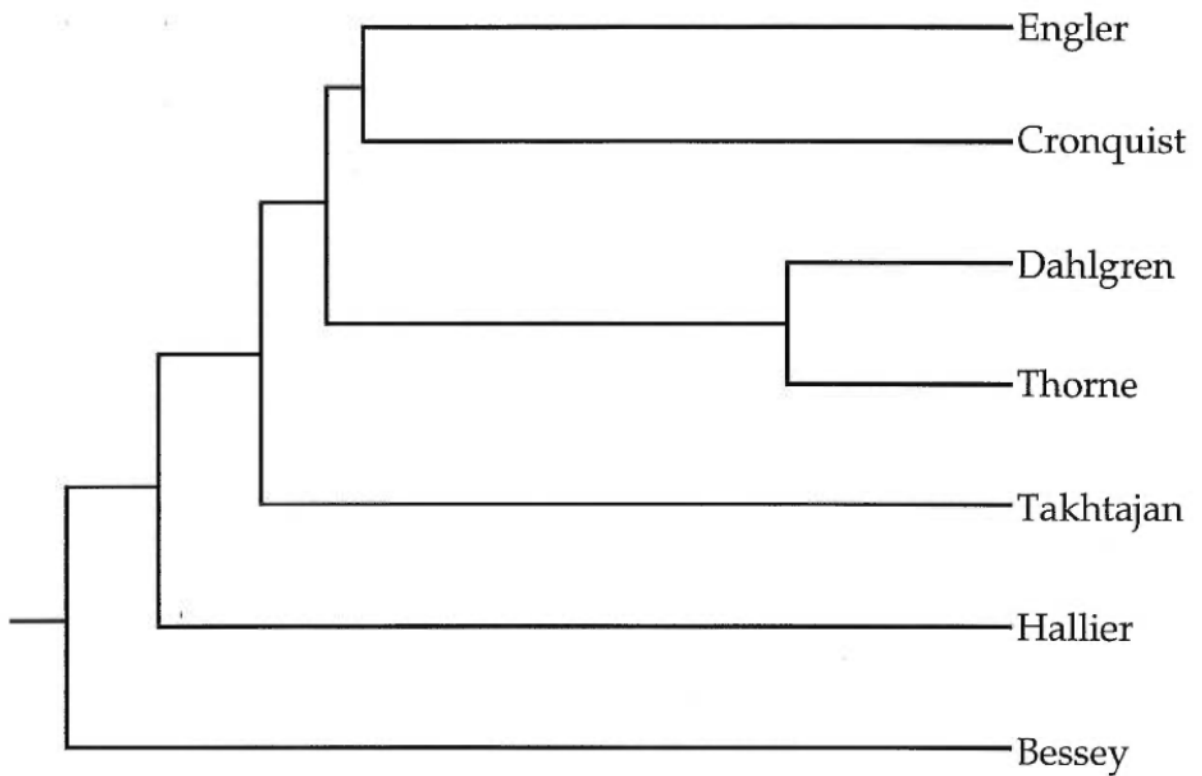


FIGURE 6. Dendrogramme (liens simples) des classifications de Monocotylédones, basé sur une matrice des résultats des tests de Mantel transformés en distances $(1-r)$.

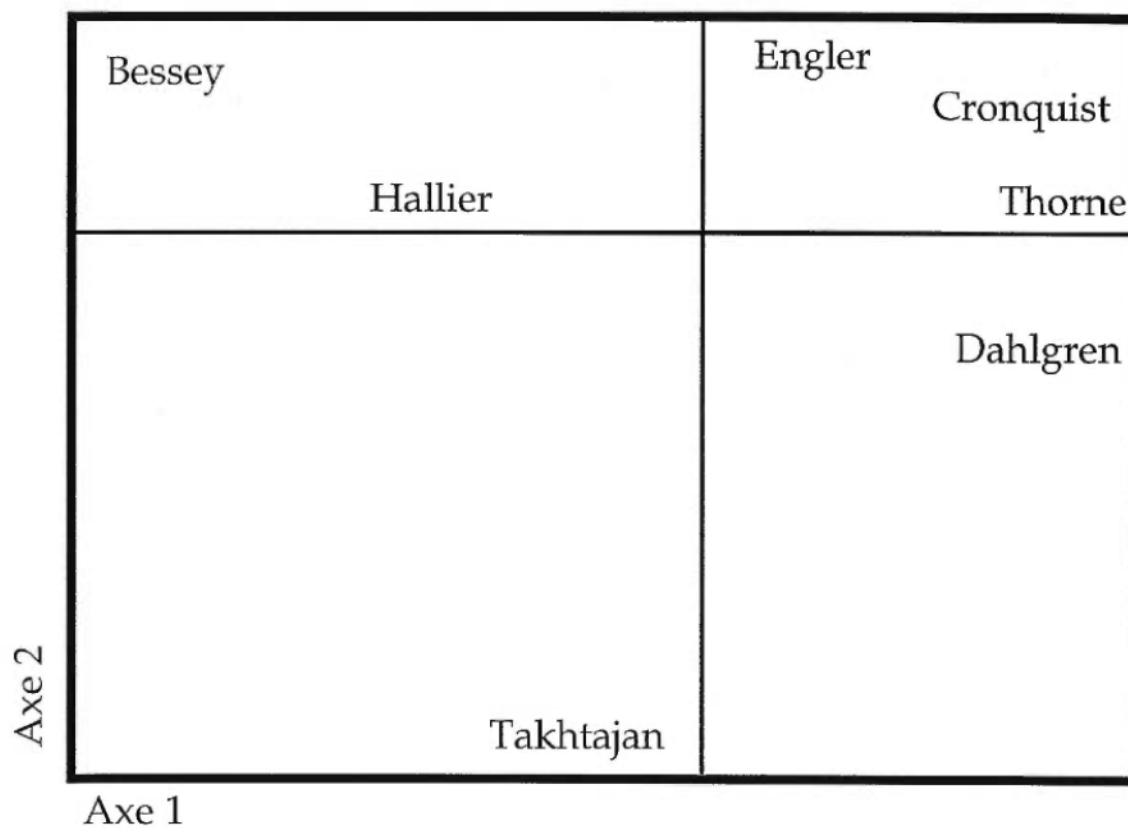


FIGURE 7. Ordination par analyse en composantes principales (PRINCOMP) des classifications de Monocotylédones, basée sur une matrice des résultats des tests de Mantel transformés en distances $(1-r)$.

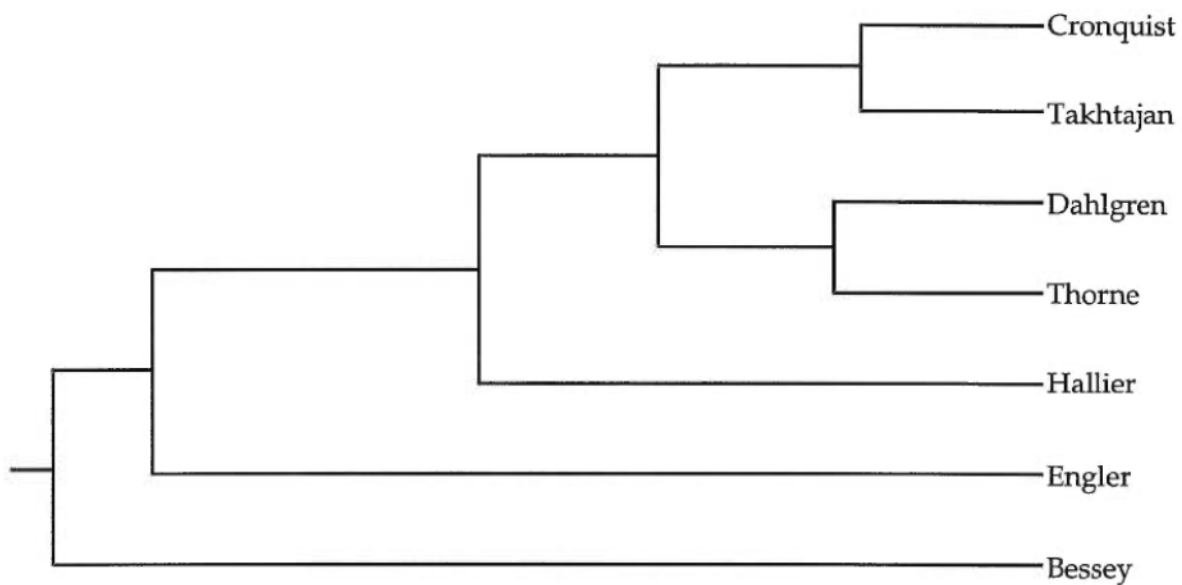


FIGURE 8. Dendrogramme (liens simples) des classifications de Dicotylédones, basé sur une matrice des résultats des tests de consensus transformés en distances (INDI = 1-INSI).

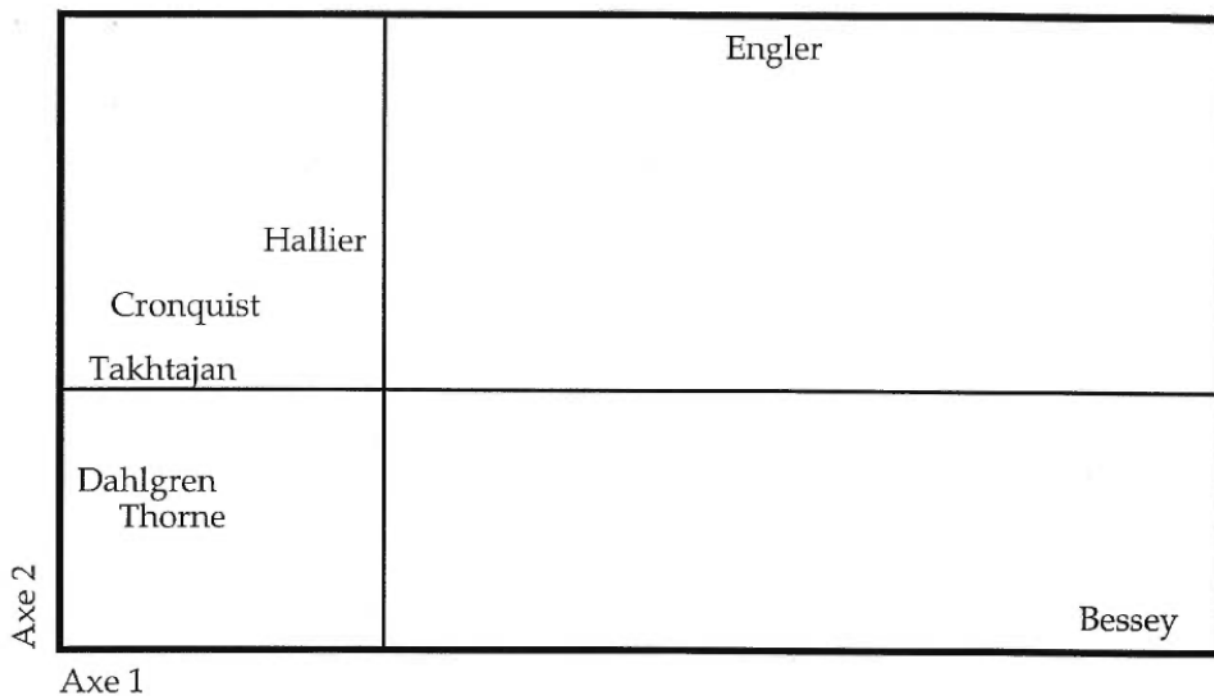


FIGURE 9. Ordination par analyse en coordonnées principales (PRINCOOR) des classifications de Dicotylédones, basée sur une matrice des résultats des tests de consensus transformés en distances ($INDI = 1 - INSI$).

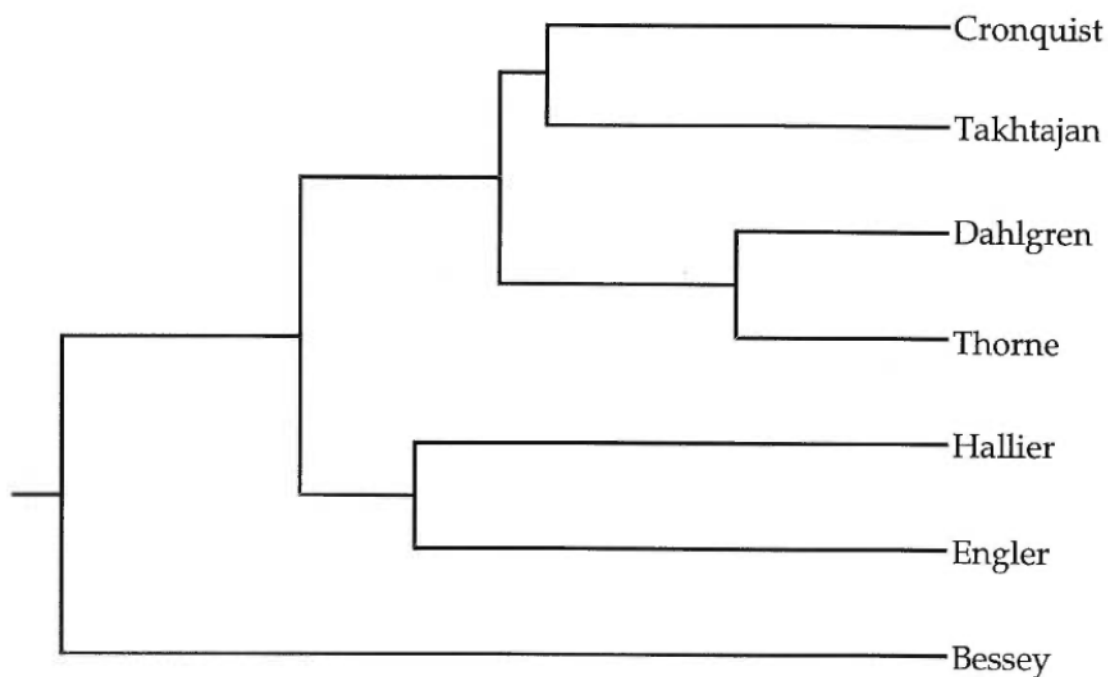


FIGURE 10. Dendrogramme (liens simples) des classifications des Angiospermes, basé sur une matrice des résultats combinés (Dicotylédones + Monocotylédones/2) des tests de consensus transformés en distances ($INDI = 1 - INSI$).

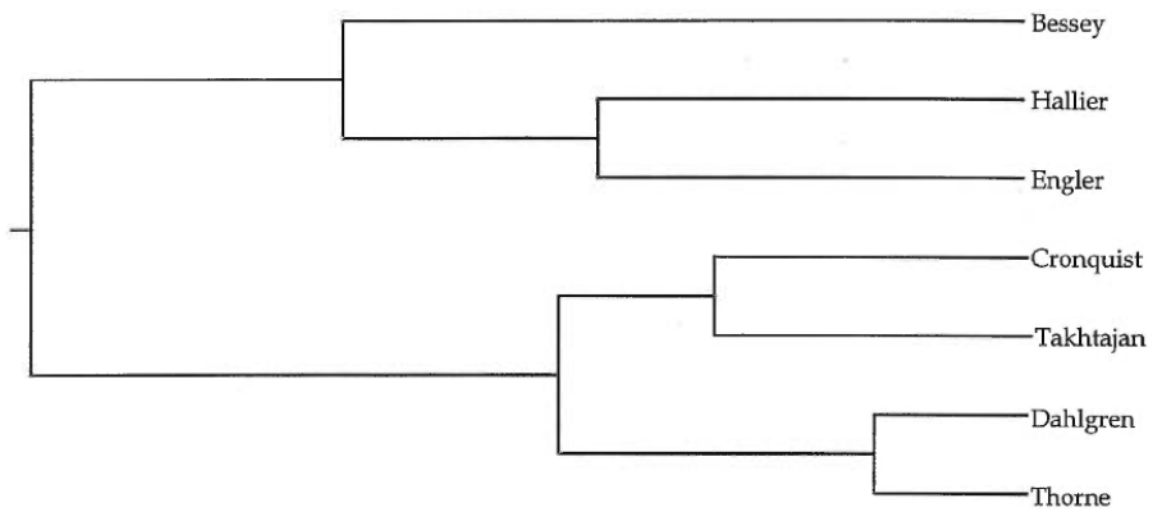


FIGURE 11. Dendrogramme (liens complets) des classifications des Angiospermes, basé sur une matrice des résultats combinés (Dicotylédones + Monocotylédones/2) des tests de consensus transformés en distances (INDI = 1-INSI).

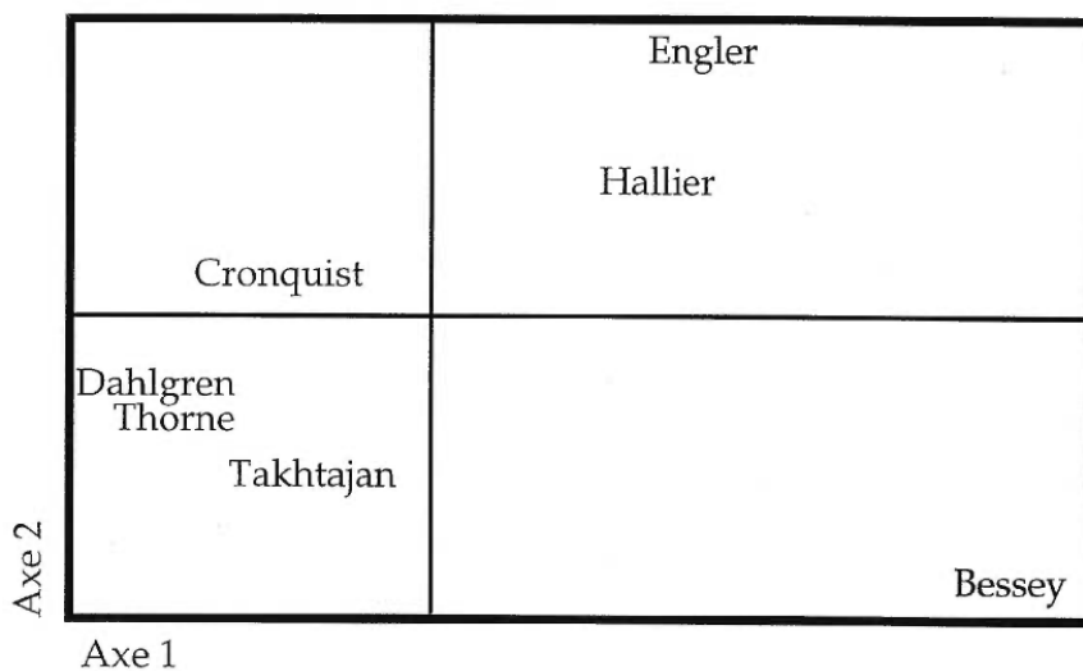


FIGURE 12. Ordination par analyse en coordonnées principales (PRINCOOR) des classifications des Angiospermes, basée sur une matrice des résultats combinés (Monocotylédones + Dicotylédones/2) des tests de consensus transformés en distances (INDI = 1-INSI).

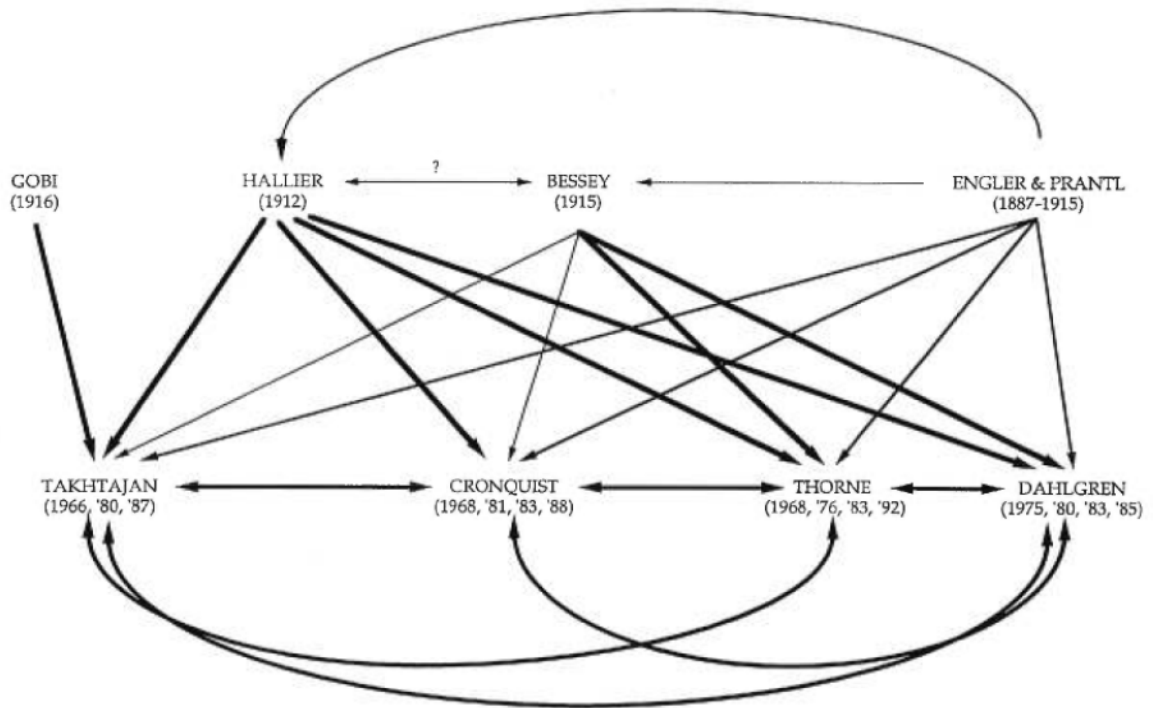


FIGURE 13. Filiation des sept systèmes de classification des Angiospermes étudiés dans cet article. Les multiples influences forment un réseau. L'épaisseur du trait indique le degré de similarité. Un trait fin indique que 2 des 4 tests effectués (2 tests de Mantel et 2 de consensus) sont significatifs (les classifications sont similaires), un trait moyen, 3 tests significatifs et un trait épais, 4 tests significatifs.

TABLEAU 1. Résultats des tests de consensus (INSI) et de Mantel (r) entre les classifications modernes. Les tests de Mantel ont été effectués au rang de l'ordre et seulement sur les Monocotylédones à cause des limites imposées par l'algorithme. Pour $\alpha = 0.01$, la probabilité associée à l'Indice Normalisé de Similarité Intermédiaire, P(INSI), et à la statistique normalisée de Mantel, P(r), est $p \leq 0.00167$, après la correction de Bonferroni (seuil/nombre de comparaisons). Le nombre de permutations a été fixé à 4000 pour les Monocotylédones et à 10000 pour les Dicotylédones.

CLASSIFICATIONS	INSI	P(INSI)	r	P(r)
<u>Cronquist/Dahlgren</u>				
Monocotylédones (106 UTOs)	0.85021	0.00025	0.59443	0.00049
Dicotylédones (306 UTOs)	0.74547	0.00009	—	—
<u>Cronquist/Takhtajan</u>				
Monocotylédones (107 UTOs)	0.73486	0.00025	0.36922	0.00049
Dicotylédones (313 UTOs)	0.88514	0.00009	—	—
<u>Cronquist/Thorne</u>				
Monocotylédones (91 UTOs)	0.78652	0.00025	0.57833	0.00049
Dicotylédones (290 UTOs)	0.74141	0.00009	—	—
<u>Dahlgren/Takhtajan</u>				
Monocotylédones (111 UTOs)	0.80338	0.00025	0.55035	0.00049
Dicotylédones (361 UTOs)	0.78661	0.00009	—	—
<u>Dahlgren/Thorne</u>				
Monocotylédones (103 UTOs)	0.91234	0.00025	0.89108	0.00049
Dicotylédones (318 UTOs)	0.87091	0.00009	—	—
<u>Takhtajan/Thorne</u>				
Monocotylédones (103 UTOs)	0.64725	0.00025	0.26337	0.00049
Dicotylédones (331 UTOs)	0.75969	0.00009	—	—

TABLEAU 2. Résultats des tests de consensus (INSI) et de Mantel (r) entre les classifications modernes et anciennes. Les tests de Mantel ont été effectués au rang de l'ordre. Pour $\alpha = 0.01$, la probabilité associée à l'Indice Normalisé de Similarité Intermédiaire, $P(\text{INSI})$, et à la statistique normalisée de Mantel, $P(r)$, est $p \leq 0.00417$, après la correction de Bonferroni (seuil/nombre de comparaisons). Le chiffre entre parenthèses est le nombre d'UTOs. M = Monocotylédones et D = Dicotylédones. Toutes les comparaisons ont été effectuées à 2000 permutations pour les Monocotylédones et à 10000 pour les Dicotylédones. †L'hypothèse nulle est acceptée ($p > 0.00417$), c.-à-d. que les classifications ne sont pas plus similaires que des classifications générées au hasard.

		Cronquist	Dahlgren	Takhtajan	Thorne
<u>CONSENSUS</u>					
Bessey	M	0.50682/0.01399 [†] (51)	0.41821/0.00050 (54)	0.44780/0.11694 [†] (53)	0.39166/0.00200 (52)
	D	0.40530/0.09129 [†] (233)	0.33605/0.00009 (234)	0.41735/0.01260 [†] (231)	0.35209/0.00009 (222)
Engler	M	0.77230/0.00050 (63)	0.71524/0.00050 (92)	0.59179/0.00050 (89)	0.72209/0.00050 (79)
	D	0.58711/0.03710 [†] (229)	0.39083/0.20838 [†] (229)	0.54761/0.01510 [†] (230)	0.39246/0.03550 [†] (220)
Hallier	M	0.68096/0.00050 (58)	0.75149/0.00050 (64)	0.57105/0.00050 (69)	0.65470/0.00050 (64)
	D	0.66678/0.00009 (175)	0.61175/0.00009 (174)	0.66705/0.00009 (175)	0.62561/0.00009 (170)
<u>MANTEL</u>					
Bessey	M	0.35345/0.00099 (51)	0.28637/0.00099 (54)	0.26495/0.00099 (53)	0.29400/0.00099 (52)
	D	0.34320/0.00009 (233)	0.26939/0.00009 (234)	0.29155/0.00009 (231)	0.33310/0.00049 (222)
Engler	M	0.61962/0.00099 (63)	0.54454/0.00049 (92)	0.35566/0.00099 (89)	0.53000/0.00099 (79)
	D	0.44822/0.00009 (229)	0.35113/0.00009 (229)	0.35873/0.00009 (230)	0.33247/0.00049 (220)
Hallier	M	0.32755/0.00099 (58)	0.49127/0.00099 (64)	0.33950/0.00099 (69)	0.44196/0.00099 (64)
	D	0.40254/0.00009 (175)	0.40323/0.00009 (174)	0.40560/0.00009 (175)	0.41657/0.00049 (170)

TABLEAU 3. Résultats des tests de Mantel (r) au rang de l'ordre et de consensus (INSI) entre la classification de Takhtajan et celles de Bessey, Engler, Gobi et Hallier. Voir le tableau 2 pour le nombre de permutations. †L'hypothèse nulle est acceptée ($p > 0.0025$).

	Takhtajan			
	<u>MANTEL</u>		<u>CONSENSUS</u>	
	Monocot.	Dicot.	Monocot.	Dicot.
Bessey	0.26495/0.00099	0.29155/0.00049	0.44780/0.11694 [†]	0.41735/0.01260 [†]
Engler	0.35566/0.00049	0.35873/0.00049	0.59179/0.00025	0.54761/0.01510 [†]
Gobi	0.35787/0.00049	0.41214/0.00049	0.67003/0.00025	0.56483/0.00550
Hallier	0.33950/0.00099	0.40560/0.00049	0.57105/0.00050	0.66705/0.00009

TABLEAU 4. Résultats des tests de Mantel entre les matrices produites à partir des différentes classifications au rang de super-ordre. $P(r)$ = probabilité associée à la statistique normalisée de Mantel (r). Le seuil de signification a été corrigé par la méthode de Bonferroni (0.01/nombre de comparaisons), et équivaut à 0.00333 (Monocot) et 0.00167 (Dicot). Les comparaisons ont été effectuées à 10000 permutations pour les Dicotylédones et 4000 pour les Monocotylédones. Les résultats en italique se situe à la limite de l'algorithme et doivent être interprétés avec prudence.

MATRICES	r	$P(r)$
<u>Bessey/Dahlgren</u>		
Dicotylédones (234 UTOs)	0.15225	0.00009
<u>Bessey/Takhtajan</u>		
Dicotylédones (231 UTOs)	0.15872	0.00009
<u>Bessey/Thorne</u>		
Dicotylédones (222 UTOs)	0.16315	0.00009
<u>Dahlgren/Takhtajan</u>		
Monocotylédones (111 UTOs)	0.89550	0.00049
<i>Dicotylédones (361 UTOs)</i>	<i>0.04308</i>	<i>0.00009</i>
<u>Dahlgren/Thorne</u>		
Monocotylédones (103 UTOs)	0.86566	0.00049
<i>Dicotylédones (318 UTOs)</i>	<i>0.03460</i>	<i>0.00009</i>
<u>Takhtajan/Thorne</u>		
Monocotylédones (103 UTOs)	0.79567	0.00049
<i>Dicotylédones (331 UTOs)</i>	<i>0.03596</i>	<i>0.00009</i>

TABEAU 5. Résultats des tests de Mantel entre les matrices produites à partir des différentes classifications au rang de sous-classe. $P(\mathbf{r})$ = probabilité associée à la statistique normalisée de Mantel (\mathbf{r}). Le seuil de signification a été corrigé par la méthode de Bonferroni (0.01/nombre de comparaisons), et équivaut à 0.00333 (Monocot) et 0.00010 (Dicot). Les comparaisons ont été effectuées à 10000 permutations pour les Dicotylédones et 4000 pour les Monocotylédones. Le résultat en italique se situe à la limite de l'algorithme et doit être interprété avec prudence.

MATRICES	\mathbf{r}	$P(\mathbf{r})$
<u>Bessey/Cronquist</u>		
Monocotylédones (51 UTOs)	0.24186	0.00049
Dicotylédones (233 UTOs)	0.10838	0.00009
<u>Bessey/Engler</u>		
Dicotylédones (234 UTOs)	-0.02089	0.15321
<u>Bessey/Hallier</u>		
Dicotylédones (256 UTOs)	0.02534	0.00009
<u>Bessey/Takhtajan</u>		
Monocotylédones (53 UTOs)	-0.05682	0.09323
Dicotylédones (231 UTOs)	0.14034	0.00009
<u>Cronquist/Engler</u>		
Dicotylédones (229 UTOs)	0.23302	0.00009
<u>Cronquist/Hallier</u>		
Dicotylédones (175 UTOs)	0.17941	0.00009
<u>Cronquist/Takhtajan</u>		
Monocotylédones (107 UTOs)	0.52233	0.00049
<i>Dicotylédones (313 UTOs)</i>	<i>0.12216</i>	<i>0.00009</i>
<u>Engler/Hallier</u>		
Dicotylédones (240 UTOs)	-0.04124	0.00019
<u>Engler/Takhtajan</u>		
Dicotylédones (230 UTOs)	0.16894	0.00009
<u>Hallier/Takhtajan</u>		
Dicotylédones (175 UTOs)	0.20300	0.00009

TABLEAU 6. Ancêtres et taxons jugés primitifs parmi les Dicotylédones et Monocotylédones.

Ancêtre des Angiospermes	Famille(s) débutant les Dicotylédones	Ancêtre des Monocotylédones	Famille(s) débutant les Monocotylédones	Auteurs
Bennettiales	Magnoliaceae	Ranales	Alismataceae (Ranunculaceae)	Bessey (1915)
Gymnospermae (Coniferae, Protangiospermae)	Casuarinaceae Piperales, etc.	Gymnospermae (Protangiospermae)	Pandanales Helobiae Glumiflorae	Engler (1897, 1909, 1926)
Bennettiales (Proberberideae)	Berberidaceae	Berberis (sim. à <i>Philesia</i>)	Liliaceae	Hallier (1912)
Coniferae	Magnoliaceae	Magnoliales	Juncaginaceae	Gobi (1916)
Cycadicae (Caytoniales)	Winteraceae	Nymphaeales	Butomaceae	Cronquist (1988)
Gymnospermae s.l.	Annonaceae	Magnoliiflorae- Nymphaeiflorae	Dioscoreales Trichopodaceae	Dahlgren (1980) Dahlgren <i>et al.</i> (1985) G. Dahlgren (1989a)
Bennettiales	Degeneriaceae	Nymphaeales	Butomaceae (Cabombaceae)	Takhtajan (1987)
Protoangiospermae	Winteraceae	Nymphaeales	Butomaceae	Thorne (1968)
Protoangiospermae (Pteridospermae)	Winteraceae	Nymphaeales	Liliaceae (Melanthiaceae)	Thorne (1976, 1992a, b)

TABLEAU 7. Rangs taxonomiques utilisés par les auteurs dans leur classification des Monocotylédones (M) et Dicotylédones (D).

	Bessey		Cronquist		Dahlgren		Engler		Hallier		Takhtajan		Thorne	
	M	D	M	D	M	D	M	D	M	D	M	D	M	D
Sous-classe	2	2	5	6	—	—	—	2	—	4 [†]	4	8	—	—
Super-ordre	—	5	—	—	10	25	—	—	—	—	16	37	9	19
Ordre	8	24	19	64	24	87	11	39	7	29	38	128	19	52
Sous-ordre	—	—	—	—	—	—	13	64	—	4	5	20	18	53
Nb de familles	45	255	66	322	102	373	45	238	36	177	104	429	86	351

[†]Quant à ces quatre grandes divisions, Hallier ne précise pas s'il s'agit de sous-classe ou de super-ordre (i.e., le rang demeure indéterminé).

TABLEAU 8. Comparaison de certaines notions ou composantes tirées des quatre systèmes modernes de classification des Angiospermes.

	Cronquist	Dahlgren	Takhtajan	Thorne
Éléments comparés				
Arbres et diagrammes	Arbre minimum	Dahlgrenogramme et Steiner (cladogramme)	Arbre minimum et une généalogie "géochronologique"	Dahlgrenogramme
Détermination des rangs	Par jugement personnel et considération morphologique. Les rangs ont un caractère d'utilité	Par le nombre et la valeur des différences et par l'importance des discontinuités. Et considérations pratiques (nombre de taxons)	Par expérience et par besoin didactique. Les ordres, familles, genres et espèces représentent différents stades de l'évolution adaptative.	Par la grandeur des discontinuités et par l'expérience du taxonomiste. Et par l'équivalence entre les taxons, elle-même basée sur les discontinuités.
Caractères primaires	Surtout morphologie	Phytochimie, embryologie, parasitisme et morphologie	Surtout morphologie	Morphologie, anatomie du bois, phytogéographie et parasitisme
Valeur des caractères	Par corrélation et constance des caractères	Critère d'homogénéité, corrélation et constance des caractères	Par l'expérience du taxonomiste et par corrélation	Par corrélation et l'expérience du taxonomiste
But d'une classification	Pédagogique (clarté et simplicité) et naturelle (prédire). Représenter la totalité des ressemblances et des différences. Soulager la mémoire.	Heuristique (prédire), pédagogique et phylogénique	Phylogénique (cladogénèse et anagénèse), synthèse de toutes les sources possibles de données	Phylogénique mais aussi pédagogique. Une classification est utile. Basée sur les ressemblances, moins sur les différences.
Taxon intermédiaire	Utile	Utile	Utile	Utile, longues chaînes de taxons
Parallélisme	Important	Peu important (ne peut définir un taxon)	Peu important?	Peu important?
Monophylétisme	relâché, proche d'une origine pléiophylétique de tous les taxons.	relâché, incertitude quant aux Monocotylédones (possibilité entre mono-, bi- ou pléiophylétisme?)	relâché, stricte adhérence à une origine unique de tous les taxons	relâché, origine unique pour la plupart des taxons
Groupe paraphylétique	Accepté	Accepté	Accepté	Accepté
Tendances évolutives	Celles de Bessey et de Thorne sont acceptées. Elles permettent l'établissement de séquences.	Parfois utile pour la polarité des caractères. Les tendances sont acceptées sauf quelques importantes exceptions.	Emprunte aux travaux de Bessey, Hallier, Hutchinson, Sprague et Zimmermann plus de 60 tendances servant à établir la phylogénie des Angiospermes.	Érige 16 principes dont plusieurs tendances évolutives empruntées à maints auteurs. Servent à établir la polarité des caractères.
Hétérochronie	Origine des Angiospermes?	Importance négligeable?	Très important. Explique l'origine de la plupart des taxons	L'un des 16 principes à la base de son système, mais peu ou pas utilisé

ANNEXE 1. Matrice d'entrée des indices normalisés de distance intermédiaire (INDI) servant aux analyses de groupement des classifications de Monocotylédones (Figures 2 et 3). Les INSI ont été transformés en INDI (1-INSI) pour répondre aux spécifications des algorithmes utilisés.

	Bessey	Cronquist	Dahlgren	Engler	Hallier	Takhtajan	Thorne
Bessey	0						
Cronquist	0.49318	0					
Dahlgren	0.58179	0.14979	0				
Engler	0.19996	0.2277	0.28476	0			
Hallier	0.19562	0.31904	0.24851	0.03831	0		
Takhtajan	0.5522	0.26514	0.19662	0.40821	0.42895	0	
Thorne	0.60834	0.21348	0.08766	0.27791	0.3453	0.35275	0

ANNEXE 2. Matrice d'entrée des corrélations (r) de Mantel servant aux analyses de groupement des classifications de Monocotylédones (Figures 4, 5 et 6). Les corrélations ont été transformés en distance (1-r) pour répondre aux spécifications des algorithmes utilisés.

	Bessey	Cronquist	Dahlgren	Engler	Hallier	Takhtajan	Thorne
Bessey	0						
Cronquist	0.64655	0					
Dahlgren	0.71363	0.40557	0				
Engler	0.60247	0.38038	0.45546	0			
Hallier	0.56041	0.67245	0.50873	0.52617	0		
Takhtajan	0.73505	0.63078	0.44965	0.64434	0.6605	0	
Thorne	0.706	0.42167	0.10892	0.47	0.55804	0.73663	0

ANNEXE 3. Matrice d'entrée des INDI servant aux analyses de groupement des classifications de Dicotylédones (Figures 7 et 8). Voir annexe 1 pour la transformation des INSI en INDI.

	Bessey	Cronquist	Dahlgren	Engler	Hallier	Takhtajan	Thorne
Bessey	0						
Cronquist	0.5947	0					
Dahlgren	0.66395	0.25453	0				
Engler	0.67076	0.41289	0.60917	0			
Hallier	0.65348	0.33322	0.38825	0.49159	0		
Takhtajan	0.58265	0.11486	0.21339	0.45239	0.33295	0	
Thorne	0.64791	0.25859	0.12909	0.60754	0.37439	0.24031	0

ANNEXE 4. Matrice d'entrée des INDI combinés servant aux analyses de groupement des classifications des Angiospermes (Figures 9, 10 et 11). Voir annexe 1 pour la transformation des INSI en INDI.

	Bessey	Cronquist	Dahlgren	Engler	Hallier	Takhtajan	Thorne
Bessey	0						
Cronquist	0.54394	0					
Dahlgren	0.62287	0.20216	0				
Engler	0.43536	0.320295	0.446965	0			
Hallier	0.42455	0.32613	0.31838	0.26495	0		
Takhtajan	0.567425	0.19	0.205005	0.4303	0.38095	0	
Thorne	0.628125	0.236035	0.108375	0.442725	0.359845	0.29653	0

L'ANALYSE ET LA SYNTHÈSE EN SYSTÉMATIQUE VÉGÉTALE

Alain Cuerrier¹

¹Institut de recherche en biologie végétale, 4101 est, rue Sherbrooke, Montréal (Québec)
Canada H1X 2B2

Introduction

Les classifications modernes de plantes à fleurs sont souvent dites “synthétiques” (Morton, 1981). La plupart des taxonomistes eux-mêmes qualifient leur système de synthèse (Dahlgren et Rasmussen, 1983; Takhtajan, 1973, 1980; Thorne, 1963, 1977). L'usage est fréquent et semble aller de soi. Aussi, le sens attribué à “synthèse” n'est pas ou peu explicité parmi ces auteurs. Pourtant, le sens de ce terme n'est pas univoque. Ainsi, par exemple, les auteurs des systèmes de classification botanique utilisent le terme “synthèse” sous différents sens. Cette ambiguïté relative à l'emploi de ce terme remonte au XIXe siècle². Les changements de sens opérés sous ce mot ont provoqué non seulement des débats futiles mais encore ont conduit à des compréhensions fautives de la démarche qu'a suivi ou doit suivre le taxonomiste. Par ailleurs, dans son livre, Mayr (1982) a réintroduit en taxonomie une certaine ambiguïté dans l'utilisation du concept de classification par composition. Chez cet auteur, la synthèse semble recevoir implicitement une acception erronée, celle de l'induction. Il est faux de vouloir jumeler synthèse et induction (v. ci-dessous). En systématique, “the real issue is in devising methods, principles and concepts fit to serve as constructive tools of synthesis and analysis” (Croizat, 1964: 22). La synthèse et l'analyse seraient donc des opérations d'importance en systématique. Crowson (1970: 47) précisait que “the most persistent conflict of opinion concerning the genus and higher categories is whether they are in essence synthetic or analytic constructs”. Il s'agit donc de concepts importants qui n'ont pas fait l'objet d'une étude quelque peu exhaustive.

Mis à part Crowson (1970) et Stevens (1994), aucun auteur à notre connaissance ne s'est penché sur ces concepts. Et pourtant, comme nous l'avons souligné, nous lisons fréquemment qu'une classification est synthétique. De quelle acception s'agit-il? Est-ce que cette acception est fondée? C'est-à-dire, peut-on véritablement parler de synthèse en taxonomie

²Taton (1988) a montré que la rencontre — sous le sceau de l'opposition — de l'analytique et du synthétique nous vient de la Grèce antique. Il a indiqué le jeu idéologique des notions d'analyse et de synthèse en mathématique. Paulhan (1902) a dédié de nombreuses pages à ces deux notions, tant sur le plan strictement philosophique que scientifique.

et, par suite, de classification synthétique? Faut-il voir dans la synthèse l'opposé de l'analyse? Et l'analyse et la synthèse sont-elles rattachées aux méthodes de déduction et d'induction? C'est à ces questions que notre étude s'attarde.

Ces questions méritent que l'on s'y arrête non seulement parce que le problème n'a pas été suffisamment cerné mais également parce que la classification importe en science (Goblot, 1922) et davantage en biologie où l'on cherche, entre autres, à classer les êtres vivants. De plus, dans un temps où les classifications sont vouées au changement grâce à l'accumulation de nouveaux caractères, en particulier moléculaires, et aux réflexions théoriques amorcées, entre autres, par De Queiroz (1994), la place historique (et demeurée actuelle) des classifications dites "synthétiques" dans ces débats est primordiale. Hull (1986: 163) écrivait que "c'est bien parce qu'elle est fondamentale pour la science que la classification ne cesse de prêter à controverse".

Premièrement, pour répondre aux questions que nous nous sommes posées ci-dessus, nous mentionnerons et discuterons des différentes acceptions que l'on trouve dans les textes des quatre principaux et plus récents auteurs de classifications des plantes à fleurs (Cronquist, Dahlgren, Takhtajan et Thorne). Deuxièmement, nous établirons les liens historiques et idéologiques³ qui ont mené aux ambiguïtés entourant les termes de synthèse et d'analyse, ainsi que ceux d'induction et de déduction. Nous verrons, entre autres, que l'importance de la synthèse n'est pas sans lien avec l'idée d'une classification naturelle, idée émise par Adanson et développée par A.-L. de Jussieu (Cournot, 1973; Stevens, 1994).

Mais auparavant, il importe de donner une définition de synthèse à laquelle je reviendrai tout au long de l'article. La synthèse est l'opération qui va des éléments à l'ensemble; l'analyse, de l'ensemble aux éléments (sens C, *in* Lalande, 1993). Quant à l'expression, "méthode synthétique", il faut surtout entendre la méthode dialectique de Hegel (ou d'Hamelin; v. Lalande, 1993). La méthode synthétique consiste donc à "construire la

³J'utilise "idéologie" au sens d'une "pensée théorique qui croit se développer abstraitement sur ses propres données, mais qui est en réalité l'expression de faits sociaux, particulièrement de faits économiques, dont celui qui la construit n'a pas conscience, ou du moins dont il ne se rend pas compte qu'ils déterminent sa pensée" (sens D *in* Lalande, 1993: 459).

représentation par un progrès de thèses, antithèses et synthèses” (Lalande, 1993: 1094-1095). Cette méthode a été utilisée en taxonomie — de façon curieuse, il est vrai — par Reichenbach (1837). Nous y reviendrons car elle a été réactualisée, notamment par Crowson (1970) et Cronquist (1977). Puisque les méthodes d'induction et de déduction ont été associées aux termes synthèse et analyse, il convient de les définir également. L'induction est la méthode qui consiste à observer (ou établir) tel phénomène et, après plusieurs observations répétées, d'en tirer une ou plusieurs propositions générales, c.-à-d. l'induction va du particulier au général. C'est en ce sens que Sachs (1892: 122) peut observer qu'en taxonomie végétale “on vit s'agrandir les groupes végétaux; on acquit une véritable méthode d'induction, arrivant à des conclusions générales au moyen d'observations qui portaient sur des détails”. D'un autre côté, c'est à partir de propositions induites (ou lois) qu'il peut y avoir déduction. Il s'agit alors de tirer un raisonnement déductif de lois constituant des prémisses universelles (Bernier, 1983). Il n'y a pas forcément opposition entre induction et déduction, mais si parfois, dans les sciences de la vie, on trouve une continuité logique entre induction et déduction, il arrive souvent que les termes soient mis en opposition. En systématique, ainsi que nous le verrons, la déduction est utilisée comme forme opposée à l'induction et reçoit un sens assez large référant à une méthode de division apriorique (v. Cain, 1959). De nos jours, la déduction est peu utilisée en systématique, et ce, pour deux raisons, l'une, péjorative, est historique et a voulu que le système artificiel de Linné soit dit déductif, l'autre, logique (v. ci-dessus), questionne sa validité dans un domaine où les lois font défaut. Soulignons que Vavilov (1936) a toutefois utilisé la déduction en basant ses prédictions sur une prémisse qui reposait, il est vrai, sur l'acceptation plutôt théorique qu'empirique que l'évolution est graduelle et que la nature doit alors montrer toute une suite de variations morphologiques homologues. Néanmoins, les prédictions de Vavilov ont permis la découverte de nouvelles espèces de graminées et cet auteur a fait de ses séries homologues une loi, peu utilisée en dehors de l'auteur lui-même (v. cependant Meyen, 1973, 1987). Si l'on accepte que l'induction en taxonomie mène non pas à des lois mais à des généralisations dont le caractère est hypothétique, alors la

déduction peut être utilisée. Le caractère hypothétique est illustré par l'exemple qui suit. Le taxonomiste observe sur plusieurs espèces de la famille des *Begoniaceae* que l'ovaire est chaque fois en position infère. Il formule une généralisation induite qui servira de prémisse pour de futures déductions: les espèces de la famille des *Begoniaceae* ont un ovaire infère. Et puisque l'espèce *Hillebrandia sandwicensis* appartient à la famille des *Begoniaceae*, elle a un ovaire infère. Seulement, cette espèce a un ovaire semi-infère. La déduction est fautive car la généralisation n'est vraie que dans un certain nombre de cas, elle est hypothétique, en ce sens que l'on peut parfois lui découvrir des exceptions. Ce caractère hypothétique est causé par le fait qu'un critère d'appartenance (en général, un caractère morphologique) à un groupe n'est pratiquement jamais constant et unique à celui-ci, soit parce que les taxons du groupe ne possèdent pas tous le critère, soit parce que des taxons extérieurs au groupe le possèdent. C'est en quoi le groupe est défini de façon polythétique.

À partir de ces définitions, nous pouvons vérifier si le domaine de la taxonomie se prête à ces opérations et ces méthodes. Le tableau 1 résume succinctement les différents sens et emplois associés aux termes analyse et synthèse. On y trouve le rapprochement entre induction/analyse et déduction/synthèse que certains philosophes et taxonomistes ont opéré. Mais voyons plus concrètement comment ses sens et emplois ont vu le jour en taxonomie, et en quoi ils sont ou non justifiés.

Sens et emplois du terme synthèse

Nous avons écrit que les taxonomistes utilisaient le terme synthèse pour désigner leur classification. On trouve chez les quatre principaux auteurs de classification de plantes à fleurs plusieurs sens au mot "synthèse". Thorne (1958) l'associe à l'idée de rassembler ou grouper ainsi qu'à celle d'utiliser plusieurs caractères ou types de caractère. Takhtajan (1980) lui prête également ce dernier sens mais voit dans la classification synthétique une classification phylogénétique (c.-à-d. fondée sur des rapports d'affinité). Cet auteur a parfois jonglé avec la dialectique (inspirée de Engels) sans pour autant l'utiliser de façon précise (v., par exemple, Takhtajan [1954, 1959]). Cronquist (1977) a également utilisé le terme "synthèse" comme dernier

terme de sa dialectique des caractères. Pour Dahlgren & Rasmussen (1983) et Dahlgren *et al.* (1985), une classification synthétique est une classification éclectique (de la doctrine philosophique, l'éclectisme); elle résulte de critères de similarité et de phylogénie. Il ressort de ces différents sens et emplois que le terme "synthèse" fait intervenir l'idée générale de composition (v. Tableau 1). Mais est-ce suffisant pour que le terme soit d'emblée justifié dans un contexte, non pas philosophique, mais taxonomique? Déjà, nous pouvons souligner l'équivocité d'un terme qui a reçu plusieurs sens.

Classifier: grouper ou diviser les taxons? — Peut-on voir dans le processus classificatoire une synthèse? D'abord, quel est ce processus classificatoire? Pour Cronquist (1988: 3), les "species are grouped into progressively higher taxa". Il semble donc que Cronquist y voit une approche qui va du bas vers le haut ("upward" ou des rangs inférieurs aux rangs supérieurs). Thorne (1958: 76) mentionne à la fin de ses principes, sur lesquels il cherche à fonder sa classification, qu'un "truly phylogenetic system for the Angiospermae must be based ultimately on the synthetic approach". Chez Thorne, l'approche synthétique prend deux sens, dont l'un n'est pas sans rappeler celui de Cronquist sans que l'idée de hiérarchie ne soit nécessairement impliquée cependant.

Malgré l'approche qui va du bas vers le haut mentionnée par Cronquist, les auteurs ne s'accordent pas toujours sur la façon de classifier. On observe deux processus: grouper et diviser. De plus, on peut grouper les taxons pour en faire un groupe plus grand ou les grouper pour en faire un groupe plus "haut" (et, en général, plus grand), c.-à-d. où intervient un rang taxonomique supérieur. Aussi, il ne faut pas voir dans l'idée de composition (et de synthèse) un processus forcément hiérarchique. C'est bien parce que nous traitons de classification que l'idée de grouper se couple à celle d'ériger une classification du bas vers le haut en montant les échelons de la hiérarchie linnéenne. Il n'est pas clair, du moins chez Thorne, que la synthèse mène à une hiérarchie. Il ne suffit pas de synthétiser les taxons pour obtenir une hiérarchie linnéenne; encore faut-il reconnaître des critères d'arrêt stoppant la synthèse (délimitation des groupes) et suivre d'autres critères menant à la détermination des rangs taxonomiques. Par ailleurs, nous verrons plus bas que l'idée de synthèse en taxonomie ne

couvre pas l'ensemble des opérations par lesquelles on arrive à une classification. Nous trouvons ici cependant un double emploi de la synthèse, une double composition: délimiter les groupes et les hiérarchiser du bas vers le haut.

Mais d'où vient que le processus classificatoire qui va du bas vers le haut ait été qualifié de synthèse? Il y a derrière cet emploi du terme "synthèse", le rejet historique du terme "analyse". Par exemple, pour Sprague (1925: 9) — reprenant l'idée de Britton (1908) — "the evolution of a natural classification has proceeded pari passu with the gradual replacement of analytical methods by synthetic ones". L'analyse doit donc être remplacée par la synthèse; travail entrepris initialement à la fin du XVIIIe siècle et qui demeure incomplet. Il nous faut donc comprendre ce que les taxonomistes ont vu dans l'analyse pour situer l'emploi de la synthèse. Historiquement, la division semble avoir précédé le groupement. Linné, dans son système sexuel des plantes, utilisait la division qui menait aux genres et espèces en partant de taxons plus inclusifs définis sur la base d'un critère morphologique (celui-ci tiré des étamines). C'est-à-dire qu'il divise les groupes de plantes jusqu'à un critère d'arrêt (ici, l'unité reconnue comme étant la plus petite). Le mouvement se fait des catégories supérieures aux catégories inférieures, du haut vers le bas. Cain (1958, 1959, 1962) écrivait avec raison que la classification de Linné est le résultat d'une méthode de division. Mais est-elle le résultat d'une analyse comme Cain le prétend? Dans le sens où nous prenons "analyse" — de l'ensemble aux éléments — la classification de Linné peut être dite analytique. Toutefois, de la même façon que la synthèse n'est pas "hiérarchisante", l'analyse n'aboutit pas obligatoirement à une hiérarchie de groupes. Ce type de classification a été qualifié d'artificiel et traité de système parce qu'il divisait sur la base d'un critère unique des taxons qui se ressemblaient. Le système artificiel de Linné a été rejeté par les Français; un tel système ne pouvait prétendre indiquer les liens naturels. Et puisque le système de Linné créait des groupes artificiels par l'emploi d'une méthode de division, c'est-à-dire par l'emploi d'une méthode analytique, il n'en fallait pas plus pour que la méthode naturelle — en opposition avec ce système — ne soit qualifiée de synthétique en opposition avec le système analytique (v. Stevens, 1984a: vers 1820, analyse

était utilisée pour les classifications artificielles et synthèse, pour les classifications naturelles). C'est pourquoi les Français ont utilisé méthode au lieu de système pour indiquer la voie qui mène à leur classification "naturelle". Cournot (1973: 288) écrivait en 1872 que "la classification artificielle doit être appelée une *méthode* et que la classification naturelle est un *système*: les botanistes de l'école française du XVIIIe siècle, les Jussieu et leurs disciples ont pourtant employé ces dénominations en sens inverse, malgré l'étymologie; ils ont qualifié de système la classification de Linné qu'ils rejetaient comme artificielle, et ils ont donné à leur propre classification le nom de méthode naturelle. Cela tient à la philosophie de leur temps, toujours occupée de vanter la langue, la méthode, l'analyse, et de déprimer la synthèse ou le système". Cette méthode naturelle différait du système artificiel de Linné sur plusieurs points: grouper et non diviser, classer du bas vers le haut et non du haut vers le bas, utiliser plusieurs caractères et non un seul. Cette méthode, associée au nom de A.-L. de Jussieu, était fondée sur l'importance du concept de continuité; tous les groupes se devaient d'être reliés et la méthode menait à un arrangement sérié et non un arrangement dichotomique comme c'était le cas dans le système linnéen. Buffon (1749) exprimait déjà l'idée de monter des espèces aux genres, puis aux classes. On sait avec quel dédain il tenait le travail du Suédois.

Mais à travers ce système de valeurs (le naturel vaut plus que l'artificiel, la synthèse, mieux que l'analyse), une idée importante prévalait et venait appuyer la synthèse: le concept de continuité de la nature. Stevens (1994) a montré l'importance du concept (ou principe) de continuité en systématique. A.-L. de Jussieu autant que Lamarck, Baillon et d'autres croyaient à ce principe. Stevens (1994: 57) souligne que "Jussieu insisted that nature formed a continuum, and that the natural order was to be built up using species and then genera as the building blocks; organisms linking 'groups' were an integral part of this synthetic procedure". L'approche taxonomique de Baillon couple synthèse et continuité. L'ajout de taxons les uns à la suite des autres sous forme de séries est une forme de synthèse par laquelle le taxonomiste cherche à placer dans un ordre continu les affinités végétales (Stevens, 1994). À cette époque, le système linnéen, malgré une certaine résistance, se transformera en clé dichotomique (ou analytique)

développée par Lamarck, et réservée à l'identification des organismes. La clé analytique ne sert plus à *classifier* mais à *identifier*. Lamarck (1783a: 142) donnait au terme analyse une définition tirée du domaine de l'identification: l'analyse est le "nom que nous avons donné en botanique à la méthode de dissection, au moyen de laquelle on descend de l'ensemble de toutes les plantes connues, à chacune d'elles en particulier; n'ayant partout à choisir qu'entre deux caractères qui s'excluent réciproquement". Lamarck (1783b) concédait que l'étude des rapports naturels des plantes caractérise le vrai botaniste. C'était là assurément la seule approche qui pouvait arriver à la méthode naturelle, si celle-ci existait (Lamarck, 1783c). Mais la méthode naturelle n'aboutissait pas à une classification chez Lamarck mais à une série. Lamarck (1809) distinguait donc entre classification et distribution (qui sont des produits de l'art) d'une part et série (qui représente les rapports naturels des plantes entre elles) d'autre part.

Mais la synthèse qui va du bas vers le haut et l'analyse qui va du haut vers le bas cachent l'un des aspects concomittants de la classification. Aussi cette analyse, qui va du haut vers le bas de la classification, est une analyse des objets à classifier; et dans un même mouvement, elle est synthèse, cette fois-ci, des caractères (v. Fig. 1). D'où l'importance de spécifier s'il s'agit dans l'expression "classification analytique", d'une analyse des taxons ou des caractères, car l'un et l'autre ont des mouvements inverses. Aussi, nonobstant la méthode employée, une classification est une analyse et une synthèse. Soit, comme nous venons de le voir, une analyse des taxons et une synthèse des caractères lorsque le mouvement va du haut vers le bas, ou une synthèse des taxons et une analyse des caractères lorsque le mouvement va du bas vers le haut. Par exemple, les *Begoniaceae* portent des feuilles asymétriques, des ovaires infères, etc. Dans un même mouvement du haut vers le bas, les *Begoniaceae* se divisent en trois genres et de nombreuses sections (soit une analyse des taxons) lesquelles, telles les sections africaines regroupant des espèces ayant des poils lépido-étoilés, ont des caractères additionnels les définissant (soit une synthèse des caractères). Au contraire, dans le mouvement inverse du bas vers le haut, les taxons ont moins de caractères en commun (les poils lépido-étoilés ne définissent pas les *Begoniaceae*; analyse des caractères) alors que les taxons gagnent en

extension (les *Begoniaceae* regroupent toutes les sections, les trois genres; synthèse des taxons). Également, si l'on se situe au niveau de la même famille de plantes, les *Begoniaceae*, on peut dire que les caractères qui les définissent sont synthétiques mais que les mêmes caractères au niveau supérieur, les *Begoniineae* sensu Thorne (1992), sont analytiques (v. Tableau 2). Crowson (1970) signalait que les approches analytique et synthétique ne sont pas forcément exclusives l'une par rapport à l'autre. Chaque groupe d'organismes peut être vu de façon synthétique et analytique, selon que l'on se situe en *bas* ou en *haut* du groupe dans la hiérarchie classificatoire (v. Tableau 2). Retenons pour l'instant qu'une classification peut être analytique et synthétique pour différentes raisons, et vérifions ce qui est synthétique au niveau des caractères, surtout quand ceux-ci sont utilisés en tant que ressemblances.

Synthèse et ressemblances. — Un autre sens apparaît lorsque les taxonomistes utilisent "synthétique" pour une classification qui est basée davantage sur les ressemblances que sur les différences. Ce sens est explicite chez Thorne (1976). La synthèse est donc une démarche taxonomique qui vise à départager les différences des ressemblances et à miser sur ces dernières. Soulignons, en passant, que cette division des caractères en deux groupes est une analyse. Thorne (1976) mentionnait que la recherche des caractères distinctifs peut accroître le nombre de taxons (v. aussi Barabé, 1984). Ce sens se retrouve chez des philosophes (Rabier, 1917; Goblot, 1922) et chez d'autres botanistes (Crépin, 1888; Belli, 1901; Faegri, 1937).

La démarcation entre "différences" et "ressemblances" n'est pas facile, et le statut du caractère est en rapport direct avec le rang taxonomique discuté. Le tableau 7.2 de Sivarajan (1991) souligne cette idée (v. Tableau 2). De plus, à chaque étape de la démarche classificatoire, les caractères sont utilisés pour rassembler et pour diviser. Car comment peut-on reconnaître les taxons sans caractères distinctifs? Ultimement, les caractères qui servent à rassembler délimitent un groupe et servent à exclure les taxons des autres groupes. Dès qu'un rang taxonomique accueille plusieurs groupes, il y a division, au sens où les groupes sont jugés distincts et *différents*. En fait, on ne peut pas différencier entre la synthèse comme processus de groupement et la synthèse fondée sur l'emploi des ressemblances. Le premier est le

résultat du second. Les caractères analytiques sont en fait ceux que l'on nomme diagnostiques ou caractères d'identification. Ils servent surtout à distinguer les taxons, et c'est en quoi ils sont utiles comme caractères dans les clés d'identification. Les caractères synthétiques permettent de positionner les membres d'un groupe dans un groupe plus grand et souvent de rang supérieur. Just (1946) appliquait les termes analytique et synthétique pour l'identification (caractère diagnostique ayant une distribution limitée) et pour la classification *per se* (caractère constant ayant une vaste distribution). Sivarajan (1991) soulignait toutefois que les caractères analytiques d'un groupe peuvent être synthétiques pour un autre groupe. Il serait faux de vouloir comparer le point de vue de Just à celui de Sivarajan. Chez ce dernier auteur, la discussion des caractères se fait dans le contexte de la classification sans faire appel à l'identification comme Just le fait. D'autre part, on ne peut mettre en opposition caractère "d'identification" (analytique) et caractère "de classification" (synthétique), puisqu'il s'agit de deux approches non semblables. Le choix des caractères ne repose pas sur les mêmes critères. Il y a certes un critère de rassemblement et de division (et peut-être y a-t-il en ce sens synthèse et analyse), mais il y a aussi des critères d'identification qui tiennent de la didactique (observation rapide des caractères, par exemple), et que l'on ne retrouve pas forcément dans les classifications.

Les caractères ont également fait l'objet d'un autre emploi menant à une classification dite synthétique. Alors qu'il s'agissait ici de ressemblances (d'une qualité), dans la prochaine section, il sera plutôt question de nombre (d'une quantité).

Caractère et caractères. — Une classification analytique (et tenue pour être artificielle) a été entendue comme basée sur un seul caractère; est synthétique (ou naturelle) une classification reposant sur un ensemble de caractères. Thorne (1976, troisième principe) et Takhtajan (1973, 1980) insistent sur cette idée de synthèse par l'emploi du plus grand nombre possible de données dans l'élaboration d'une classification. Depuis Adanson et A.-L. de Jussieu, les taxonomistes ont souvent mentionné l'importance d'utiliser de nombreux caractères. Au début du XXe siècle, des botanistes tels que Bessey, Engler et Hallier ne font pas exception. En quoi l'utilisation d'un

grand nombre de données peut-elle être une synthèse?

En fait, nous serions incapable de trouver dans cette idée de synthèse celle de composition, des éléments à l'ensemble tel que nous avons défini synthèse. Ce n'est pas le nombre de caractères utilisés qui détermine si synthèse il y a mais la façon dont ils sont employés. C'est tout juste si l'on peut dire qu'il y a analogie: rassemblement des caractères. Mais alors — si cette analogie était légitime, et nous nous y sommes opposés — quand serions-nous justifiés d'utiliser synthèse: après 2 caractères, 10, 20, 100 ou plus? Plus les caractères sont nombreux, plus robustes sont les taxons. Toutefois, le nombre de caractères dépend des taxons étudiés. On peut prévoir que pour certains taxons quelques caractères suffiront alors que pour d'autres un plus grand nombre est requis. Le nombre de caractères est donc une donnée relative. Il y a le nombre de caractères mais il y a aussi leur qualité (valeur) et leur diversité qui entrent en ligne de compte. Ce principe du plus grand nombre de caractères est cité par la plupart des taxonomistes sans que l'on semble par ailleurs s'en préoccuper. Son importance repose sans doute sur la relation avec le terme "naturel", comme nous l'avons précisée en début de section. Les termes "artificiel" et "naturel" reposent toutefois sur une différence de degré; l'un et l'autre formant les extrêmes d'un même continuum.

Nous devons retourner au débat entre les linnéens et l'école de Jussieu et adansonienne pour comprendre que la classification de Linné, rejetée comme analytique, a favorisé l'emploi du terme synthétique pour toute classification qui s'en éloignait. L'analytique tenait non seulement dans le processus classificatoire utilisé par Linné mais, par contamination du terme analytique, dans tous ses aspects. Autrement dit, puisque le processus classificatoire de Linné était analytique, du coup, toute sa classification relevait de l'analyse. Ce n'est pas parce qu'un aspect de la classification est considéré comme analytique que les autres aspects le sont forcément. Les taxonomistes ont fait glisser l'analyse d'un aspect à l'analyse de l'ensemble des aspects classificatoires sans s'apercevoir de leur méprise. C'est en ce sens que l'emploi du terme analytique a conduit à une idéologie en classification. Idéologie puisque l'emploi des termes analyse et synthèse repose sur un fait historique investi d'une lecture erronée de la classification de Linné. C'est la

méthode de division employée par Linné qui fait que sa classification peut être dite analytique (v. section Classifier: grouper ou diviser les taxons) et non l'emploi d'un seul type de caractères. Tout comme l'emploi d'un seul caractère mène parfois à un groupe naturel, de même l'emploi de plusieurs caractères peut mener à un groupe artificiel selon que la pratique est, dans les deux cas, inadéquate.

Si cette méprise continue, c'est également parce que la classification dite synthétique est vue comme un résumé des caractères souvent tirés des diverses disciplines de la botanique. Pour certains taxonomistes, la classification serait centrale à la biologie et chacune des disciplines verserait son contenu dans une classification dont le pouvoir de synthèse irait en s'agrandissant. Ce point de vue renvoie au sens général ou courant donné par Lalande (1993). Pourtant, une classification ne représente pas un résumé mais l'histoire évolutive d'un groupe (au sens où on la dit phylogénétique). Cet emploi du terme synthèse comme résumé a été souvent utilisé (Plée, 1844; Nicotra, 1903; Beauverie, 1932; Constance, 1964; Wagner, 1969; Merxmüller, 1972; McNeil, 1979). Il existe également un autre type de synthèse comme résumé, qu'il nous faut maintenant examiner.

Synthèse: similarité et phylogénie. — Nous venons d'écrire que la synthèse en taxonomie pouvait être liée aux caractères ou encore aux disciplines dont elle cherchait à résumer l'information. Ce sens n'a pas échappé aux représentants de l'école évolutive pour qui une classification synthétique est une classification qui tient compte à la fois de la phylogénie (au sens de la cladogénèse) et des similarités entre taxons (souvent au sens de distance phénétique). Parfois, cette "synthèse" comprend également l'anagénèse (ou distance patristique). Dahlgren & Rasmussen (1983) et Dahlgren *et al.* (1985) ont clairement donné à synthétique cet emploi. On trouve cet emploi dans les travaux de plusieurs taxonomistes (Gisin, 1964; Mayr, 1981; Haszprunar, 1986). Même si certains taxonomistes s'accordent pour qu'une classification soit la rencontre des données cladogénétique, anagénétique et phénétique, cette synthèse ne reçoit pas l'acceptation que nous lui donnons. Il y a certes plusieurs éléments mis ensemble mais on y chercherait en vain une composition, car le schéma classificatoire actuel est dans l'impossibilité de représenter l'ensemble de ces éléments. De plus, ce n'est pas une

composition mais une juxtaposition des éléments à laquelle une éventuelle classification donnerait lieu si celle-ci était possible et si les taxonomistes se mettaient d'accord sur le litige entourant le pourquoi et le comment d'une classification. Les classifications botaniques actuelles renferment surtout une information de type phénétique; et ce n'est pas l'ajout d'un arbre phylogénétique qui contribue à la rendre synthétique puisque cet ajout constitue une juxtaposition. Par ailleurs — et c'est le point le plus important —, il me paraît douteux de composer un ensemble à partir d'éléments qui non seulement diffèrent mais qui constituent également des points de vue souvent irréductibles les uns par rapport aux autres. Il revient sans doute à Stuessy (1987, 1990) de chercher à concilier ces différents points de vue en formant une matrice d'entrée qui résume l'information tirée de la cladogenèse, la phénétique et l'anagenèse. Une telle classification fondée sur plusieurs types d'information risque fort d'être ambiguë, car, répétons-le, peut-on additionner des données hétérogènes, surtout en tirant de celles-ci une valeur moyenne? Dahlgren & Rasmussen (1983) et Dahlgren *et al.* (1985) utilisent en synonymie classification éclectique. Ce dernier terme est plus juste pour qualifier ce type de classification quoiqu'il ne soit pas exempt d'ambiguïté. Le manque de consensus et de critères valables pour assurer la légitimité de ces classifications font de celles-ci des classifications syncrétiques. Avant d'entamer la discussion sur la synthèse comme induction, il nous reste à vérifier l'utilisation du terme synthèse en taxonomie mais non pas en tant qu'il qualifie un type de classification mais bien une marche de la pensée connue comme mouvement dialectique.

Synthèse comme terme de la dialectique. — L'un des deux seuls mouvements possibles de dialectique serait celui qui, à partir de deux taxons (la thèse et l'antithèse) de même rang taxonomique, aboutit au taxon de rang supérieur (la synthèse) les unissant. Il s'agit alors d'une analogie superficielle puisqu'il n'y a pas d'opposition réelle entre les deux groupes. Par exemple, les invertébrés et les vertébrés ne forment pas une opposition que les termes thèse et antithèse nous le laisserait sous-entendre. Cette dialectique des taxons renvoie à celle des caractères car ce que l'on a parfois cherché à opposer c'est, derrière les taxons eux-mêmes, le caractère qui les

distingue. C'est-à-dire que l'opposition entre les invertébrés et les vertébrés relève finalement du fait de posséder ou non des vertèbres; l'analogie joue alors sur les *noms* et non sur les *taxons*. Aussi, l'autre mouvement possible de dialectique va dans le même sens que celui des taxons (il monte la hiérarchie classificatoire) et joue au niveau des caractères. Deux caractères (la thèse et l'antithèse) définissant deux taxons sont groupés (ou le plus souvent deviennent inopérants) dans un taxon de rang supérieur, celui-ci étant alors défini par un troisième caractère (la synthèse). Ces deux mouvements constituent un même mouvement mais chacun est discuté soit au niveau de l'extension (taxons), soit de la compréhension (caractères). Par exemple, à partir de la figure 1, les taxons E1 et E2 — avec leurs caractères — forment la thèse et l'antithèse que le taxonomiste réunit en un taxon G1 (la synthèse ayant ses propres caractères). L'utilisation de la dialectique dans cette perspective n'a plus cours en taxonomie mais elle a eu chez Reichenbach (1837) une application curieuse autant que diversifiée puisqu'il la fait jouer de façon historique et de la façon que nous avons décrite ci-dessus.

En effet, la dialectique, dans l'oeuvre taxonomique de Reichenbach, intervient premièrement de façon historique: la "*Nordische Botanik*", dont le principal représentant était Linné, formait la thèse (classification artificielle, mise en place des premiers stades vitaux avec la germination et le bourgeonnement), "*la botanique françoise*" de A.-L. de Jussieu correspondait à l'antithèse (classification naturelle, stade végétatif avec la formation des feuilles et des tiges) et la synthèse prenait la forme de la "*Deutsche Botanik*" avec Goethe, Nees von Esenbeck et Oken (métamorphose, ordres objectifs dans la nature pris en considération, stade de floraison et de fructification de la science). La métamorphose de Goethe, elle-même, était suivie par trois moments se prêtant à la dialectique. Reichenbach (1837) a également utilisé la dialectique entre trois taxons: le règne végétal (thèse), le règne animal (antithèse) et les humains (synthèse). Cette dernière dialectique est suivie par un type de mouvement dialectique tel que mentionné en début de section.

Les tenants des classifications actuelles, Takhtajan et Cronquist, ont utilisé la dialectique pour respectivement situer l'entomophilie dans le contexte évolutif des Angiospermes et discuter des données phytochimiques

en rapport avec celles de la morphologie. Pour Takhtajan (1954: 791), le "retour à l'entomophilie est une des expressions de la dialectique du développement historique de la fleur" (v. également Takhtajan, 1959 où celui-ci cite plusieurs fois Engels et la dialectique matérialiste [*contra* le formalisme capitaliste]). Mais il s'agit ici d'une utilisation du terme synthèse et de la dialectique dans un cadre qui n'est pas taxonomique. Quant à Cronquist (1977), les caractères morphologiques et chimiques formaient la thèse et l'antithèse respectivement; une synthèse générale devait en découler. Le mouvement dialectique proposé par Cronquist n'est pas différent de l'emploi du terme synthèse au sens de classification synthétique reposant sur un ensemble de caractères et non un seul (v. ci-dessus). On ne voit pas ce qu'il y a de contradictoire entre le chimique et le morphologique pour que Cronquist les voie en tant que thèse et antithèse. Il est vrai que certains taxons définis par les caractères phytochimiques ne corroborent pas ceux basés sur la morphologie. Toutefois, les différences ne sont pas aussi vives que l'emploi de la dialectique voudrait l'indiquer. Aussi, nous pensons que l'utilisation de la dialectique dans le sens de Cronquist est inutile, voire inexacte. Seules quelques parties du travail de Reichenbach (1837) pourraient prétendre, en taxonomie, à un emploi légitime de la dialectique hégélienne. Cependant il force tellement sa classification à suivre les mouvements de la dialectique qu'elle doit être reléguée comme simple curiosité taxonomique. De plus, dans le cas d'une classification qui n'est pas dichotomique — et ce sont la plupart des classifications biologiques —, les trois phases de la dialectique sont insuffisantes pour mettre en mouvement les multiples taxons d'un même rang taxonomique.

Crowson (1970) a également fait appel à la dialectique hégélienne. Pour lui, la classification représentait la synthèse, alors que similarités et différences formaient les deux antithèses. Cette dialectique tient lieu ici d'analogie: elle ne fait que souligner qu'une classification est un résumé de données illustrant à la fois ressemblances et différences. Comme terme de la dialectique, cette synthèse ne diffère pas ou peu de celle que certains taxonomistes ont utilisé (Sivarajan, 1991; v. section ci-dessus sur la synthèse comme résumé). Même si l'analogie utilisée par Crowson est séduisante, elle n'éclaire pas le processus classificatoire.

Si une classification ne peut être dite synthétique au sens où la synthèse est un terme de la dialectique, peut-elle l'être au sens où certains taxonomistes voient entre synthèse et induction une analogie? Mais en quoi y a-t-il analogie et est-elle légitime?

La synthèse comme induction. — Est-ce que le rapprochement, soutenu par certains botanistes (Bromhead, 1836; Cain, 1959a, 1962), entre synthèse et induction nous permet de mieux comprendre la construction des classifications et leur valeur synthétique, que la dialectique et les autres sens accordés à la synthèse? Déjà, en logique, la synthèse est surtout associée à la déduction (v. Rabier, 1917; Tableau 1). De plus, l'idée de synthèse telle que nous l'avons présentée (opération qui va des éléments à l'ensemble) ne s'accorde ni avec déduction ni à plus forte raison avec induction. Pourtant, pour Cain (1959a, 1962), déduction et analyse ont un sens semblable, de sorte que synthèse et induction sont synonymes. L'utilisation de la synthèse en tant qu'induction ne se rencontre pas chez les quatre auteurs de classifications botaniques actuelles (Cronquist, Dahlgren, Takhtajan, Thorne). Takhtajan (1969: 41) soulignait toutefois que les "Inductive methods do not enable us to rise above the level of classification of directly ascertainable information, but the deductive method permits us to put forward hypotheses to explain the connections between phenomena that are open to direct observation". L'esprit dans lequel Takhtajan (1969, 1991) veut positionner son travail est poppérien, soit la méthode hypothético-déductive. Mais comment peut-il formuler des hypothèses si un travail d'induction n'a pas été fait auparavant.

Dans son livre, Mayr (1982) soutenait qu'il existe deux types de classification: de division et de composition. Cet auteur voyait dans la classification de Linné une méthode de division (et déductive) qui va du haut vers le bas et dans les classifications ultérieures — et dans celle d'Adanson en particulier — une méthode de composition qui va du bas vers le haut. Mayr semble donc rapprocher implicitement les classifications de composition (c.-à-d. de synthèse) à l'idée d'induction. Mayr (1982) n'est pas explicite toutefois et le flottement qui règne dans son texte demande une rectification. Déjà en 1836, Bromhead (1836: 250) soutenait que "The true

natural scheme remains to be collected by induction, from a comparison of the arrangement of species in genera, genera in families, and families in groups, alliances, and races". L'induction allant du particulier au général se refléterait donc dans la démarche taxonomique qui va des espèces aux catégories supérieures. Il s'agit toutefois d'une erreur basée sur une analogie non justifiée entre analyse/déduction et synthèse/induction. L'approche synthétique de la classification est tout autre que la méthode d'induction, car la première joue sur le plan de la hiérarchie (selon Bromhead et la plupart des botanistes) et la dernière sur l'universalité (ou constance) des caractères qui serviront à former des groupes. Une classification peut donc avoir un aspect à la fois synthétique (dans le sens taxonomique) et inductif (dans le sens logique) sans qu'il y ait de contradiction. Seulement, il s'agit de deux aspects différents et non d'un seul et même aspect dont la synthèse et l'induction seraient synonymes comme dans l'erreur mentionnée ci-dessus.

L'induction a été perçue par Strickland (1841), Sachs (1892), Borgmeier (1957), Warburton (1967) et Pratt (1972, 1974) selon la définition que nous avons adoptée ci-dessus (v. introduction). À l'instar de ces auteurs, et de Pratt en particulier, les classifications biologiques ont une part importante d'induction. Elle joue sur le plan de la formation des taxons. Par exemple, on répète l'observation sur un grand nombre de taxons d'un caractère ou d'une suite de caractères à peu près constants. On obtient un ou des taxons dont l'universalité varie en fonction des caractères observés (et des taxons étudiés). Ces taxons peuvent alors servir de point de départ pour la formulation d'hypothèses sur leur évolution et leur phylogénie, menant ainsi à l'utilisation de la méthode déductive. C'est en quoi nous pouvons dire que les classifications peuvent être inductives et deductives. Que l'induction soit une condition *sine qua non* de la scientificité des classifications biologiques (Pratt, 1972; v. Kitts, 1977) ou que ce soit la déduction (Løvtrup, 1973), nous apparaît donc secondaire. Avant d'être scientifiques et d'obéir à des critères de scientificité posés par des philosophes à la mode, des systèmes de valeur ou l'autorité d'un nom (Linné, Darwin ou Popper), les classifications biologiques doivent d'abord répondre aux critères ou principes taxonomiques établis par les taxonomistes. Il faut reconnaître toutefois que les critères et les principes taxonomiques sont souvent fondés intuitivement et, à l'insu de la plupart

des taxonomistes, par induction. Par exemple, lorsqu'un taxonomiste cherche à délimiter un taxon, il cherche à établir la généralité d'un ou des caractère(s) ou à s'assurer que l'ensemble des organismes dérivent d'un même ancêtre. En dehors de l'induction, il faut également souligner que certains principes utilisés en taxonomie renvoient à la méthode historique ou, plus exactement, reconstructive. On peut définir cette méthode en tant qu'opération qui remonte d'indices actuels connus à des faits qui leur sont antérieurs. Ce sont les principes qui reposent sur la paléontologie et sur l'évolution.

Conclusion

Nous avons vu que les analogies entre le terme synthèse et certaines approches classificatoires ne sont pas légitimes sans toutefois être totalement fausses. Sans vouloir définir ce qu'est une classification, nous pouvons dire qu'elle n'est pas seulement une synthèse mais également une analyse. De plus, la classification procède de l'induction. Elle peut donner lieu à la déduction mais elle n'est pas, directement du moins, fondée sur celle-ci.

L'idée de qualifier de synthétiques les classifications biologiques nous vient du XIX^e siècle; elle sert de justification au courant taxonomique français contre la dominance linnéenne des XVIII^e et XIX^e siècles. Le débat qui s'est instauré entre linnéens et de jussiéens (incluant les adansonien) a éclipsé un fait important: les classifications synthétiques sont également analytiques. Une synthèse des taxons appellent une analyse des caractères, et vice versa. Stevens (1994:61) voyait juste lorsqu'il écrivait que l'opposition "between synthesis and analysis as it was developed by Jussieu and his followers springs more from the immediate circumstances surrounding the development of the natural method, that is, the conflict with Linnaeus". On voit que l'opposition entre analyse et synthèse — opposition formulée par plusieurs logiciens — a été reprise en systématique pour réduire l'importance de l'analyse et hausser celle de la synthèse. Ce fait historique est devenu une vérité. On a poursuivi l'histoire en ne gardant que la synthèse sans reconnaître ce qu'elle a d'incomplet, car une classification (que l'on s'attarde à définir des groupes ou à les hiérarchiser) engage toujours un double processus analytique et synthétique qui refuse l'opposition. Les

caractères définissant les groupes sont ainsi utilisés dans un double travail de rassemblement (synthèse) et de division (analyse). Cournot (1975) prétendait que la synthèse (système réel) n'était pas supérieure à l'analyse (système artificiel). Le rapprochement de membres ou d'éléments artificiels conduit autant à un artifice. La synthèse n'est pas une méthode infaillible, surtout si les groupes de départ sont mal constitués.

Dès lors, s'il n'est pas légitime de qualifier les classifications de synthétique, cela ne veut pas dire que l'emploi de la synthèse soit dépourvue d'importance. Au contraire, la synthèse et l'analyse interviennent dans la classification, et l'utilisation plus explicite de ces méthodes rendraient les classifications plus claires, pour le moins dans ce qu'elles représentent, surtout dans la démarche qui les sous-tendent. D'abord, l'analyse — définie comme l'opération allant de l'ensemble aux éléments — importe quant aux caractères que l'on doit utiliser pour classer le vivant. Déjà, parler de caractères, c'est procéder à une analyse des organismes dont les caractères sont des parties d'un tout. L'analyse des caractères ne se fait pas sans que l'on observe des critères d'utilisation. Stevens (1991), par exemple, a montré que certains caractères qualitatifs cachaient une composante quantitative. Tant pour classer les taxons que pour reconstruire leurs phylogénies, cette opération est primordiale. Ensuite, la synthèse — définie comme l'opération allant des éléments à l'ensemble — permet, entre autres, de composer des taxons et d'ériger une classification en partant des catégories inférieures aux supérieures. Ici, on peut également choisir l'analyse tout en érigeant une classification à partir des catégories supérieures aux inférieures. Le choix de l'une ou l'autre opération dépend de ce que l'on entend par classification; les cladistes opteront pour l'analyse, les tenants de l'école évolutive, pour la synthèse comme principale opération. La première divise et crée des classifications dichotomiques, la seconde groupe et crée des classifications polytomiques. Mais — puisque les deux opérations existent — il est préférable d'utiliser les deux opérations dans un mode complémentaire où l'on monte et descend le schéma classificatoire.

Remerciements

Pour la révision critique du texte, je tiens à remercier le Dr. P. F. Stevens et le Dr. Réjane Bernier ainsi que Denis Barabé. Mes remerciements vont également au Dr. J. Vieth pour l'aide apportée à la traduction de textes de langue allemande. Ce travail a été rendu possible grâce à une bourse CRSNG (Denis Barabé) et une subvention d'équipe FCAR (Denis Barabé).

Bibliographie

- Barabé, D. 1984. Les principes directeurs des systèmes modernes de classification des Angiospermes. *Naturaliste Can.* 111: 21-30.
- Beauverie, J. 1932. *La systématique des formes: les grandes étapes du progrès de la classification naturelle, ses tendances actuelles.* Cerf, Paris.
- Belli, S. 1901. *Observation critique sur la réalité des espèces en nature au point de vue de la systématique des végétaux.* Charles Clausen, Turin.
- Bernier, R. 1983. L'explication des processus physiologiques. *Rev. Quest. Scient.* 154: 217-233, 303-324.
- Borgmeier, T. 1957. Basic questions of systematics. *Syst. Zool.* 6: 53-69.
- Britton, N. L. 1908. The taxonomic aspect of the species question. *Amer. Nat.* 42: 225-242.
- Bromhead, E. F. 1836. Remarks on the arrangement of the natural botanical families. *Edinb. New Philos. Journ.* 20: 245-254.
- Buffon, G. L. L., Comte de. 1749. *Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roy.* Discours premier. Vol. 1. Imprimerie Royale, Paris.

- Cain, A. J. 1958. Logic and memory in Linnaeus's system of taxonomy. *Proc. Linn Soc. Lond.* 169: 144-163.
- Cain, A. J. 1959. Deductive and inductive methods in post-Linnean taxonomy. *Proc. Linn. Soc. Lond.* 170: 185-217.
- Cain, A. J. 1962. The evolution of taxonomic principles. Pp. 1-13. In: Ainsworth, G. C. & P. H. A. Sneath (eds), *Microbial Classification*. 12th symposium of the Society for General Microbiology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Constance, L. 1964. Systematic botany - an unending synthesis. *Taxon* 13: 257-273.
- Cournot, A. A. 1973 (1872). *Considérations sur la marche des idées et des événements dans les temps modernes*. Vrin, Paris.
- Cournot, A. A. 1975 (1851). *Essai sur les fondements de nos connaissances et sur les caractères de la critique philosophique*. Vrin, Paris.
- Crépin, F. 1888. Sur le polymorphisme attribué à certains groupes génériques. *Bull. Soc. roy. Bot. Belgique* 27: 37-46.
- Croizat, L. 1964. Thoughts on high systematics, phylogeny and floral mophogeny, with a note on the origin of the Angiospermae. *Candollea* 19: 17-96.
- Cronquist, A. 1977. On the taxonomic significance of secondary metabolites in Angiosperms. Pp. 179-189. In: Kubitzki, K. (ed.). *Flowering Plants: Evolution and Classification of Higher Categories*. Springer-Verlag, Berlin.
- Cronquist, A. 1988. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. New York Botanical Garden, New York.

- Crowson, R. A. 1970. *Classification and Biology*. Aldine, Chicago.
- Dahlgren, R., Clifford, H. T. & P. F. Yeo. 1985. *The families of the Monocotyledons: Structure, Evolution, and Taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin.
- Dahlgren R. & F. N. Rasmussen. 1983. Monocotyledon evolution: characters and phylogenetic estimation. *Evol. Biol.* 16: 255-395.
- De Queiroz, K. 1994. Replacement of an essentialistic perspective on taxonomic definitions as exemplified by the definition of "Mammalia". *Syst. Biol.* 43: 497-510.
- Faegri, K. 1937. Some fundamental problems of taxonomy and phylogenetics. *Bot. Rev.* 3: 400-423.
- Gisin, H. 1964. Synthetische Theorie der Systematik. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 2: 1-17.
- Goblot, E. 1922. *Traité de logique*. Armand Colin, Paris.
- Haszprunar, G. 1986. Die klado-evolutionäre Klassifikation — Versuch einer Synthese. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 24: 89-109.
- Hull, D. L. 1986. Les fondements épistémologiques de la classification biologique. Pp. 163-203. In: Tassy, P. (coord.), *L'ordre et la diversité du vivant: quel statut scientifique pour les classifications biologiques*. Fayard & Fondation Diderot, Paris.
- Just, T. 1946. The relative value of taxonomic characters. *Amer. Midl. Nat.* 36: 291-297.
- Kitts, D. B. 1977. Karl Popper, verifiability, and systematic zoology. *Syst. Zool.* 26: 185-194.

- Lalande, A. 1993. *Vocabulaire technique et critique de la philosophie*. 3e éd. 2 tomes. PUF, Paris.
- Lamarck, J. B. de 1783a. Analyse. Pp. 142-143. In: Lamarck, J. B. de & J. L. M. Poiret (eds.) *Encyclopédie méthodique. Botanique*. Tome 1. Panckoucke, Paris.
- Lamarck, J. B. de 1783b. Botanique. Pp. 439-449. In: Lamarck, J. B. de & J. L. M. Poiret (eds.) *Encyclopédie méthodique. Botanique*. Tome I. Panckoucke, Paris.
- Lamarck, J. B. de 1783c. Caractère. Pp. 612-615. In: Lamarck, J. B. de & J. L. M. Poiret (eds.) *Encyclopédie méthodique. Botanique*. Tome I. Panckoucke, Paris.
- Lamarck, J. B. de, 1809. *Philosophie zoologique*. Dentu, Paris.
- Løvtrup, S. 1973. Classification, convention and logic. *Zool. Scripta* 2: 49-61.
- Mayr, E. 1981. Biological classification: Toward a synthesis of opposing methodologies. *Science* 214: 510-214.
- Mayr, E. 1982. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. The Belknap Press, Cambridge.
- McNeil, J. 1979. Structural value: a concept used in the construction of taxonomic classification. *Taxon* 28: 481-504.
- Merxmüller, H. 1972. Systematic botany — an unachieved synthesis. *Biol. J. Linn. Soc.* 4: 311-321.
- Meyen, S. V. 1973. Plant morphology in its nomothetical aspects. *Bot. Rev.* 39: 205-260.

- Meyen, S. V. 1987. *Fundamentals of Palaeobotany*. Chapman & Hall, London.
- Morton, A. G. 1981. *Outlines of Botanical History*. Academic Press, London.
- Nicotra, L. 1903. Le grandi fasi del pensiero nella botanica. *Boll. Soc. bot. it.* 1903: 179-189.
- Paulhan, F. 1902. *Analystes et esprits synthétistes*. Félix Alcan, Paris.
- Plée, F. 1844. *Types de chaque famille et des principaux genres des plantes croissant spontanément en France: exposition détaillée et complète de leurs caractères et de l'embryologie*. L'Auteur, Paris.
- Pratt, V. 1972. Biological classification. *BJPS* 23: 305-327.
- Pratt, V. 1974. Numerical taxonomy: on the incoherence of its rationale. *J. Theor. Biol.* 48: 497-499.
- Rabier, E. 1917. *Leçons de philosophie. II. Logique*. 7^e édition. Hachette, Paris.
- Reichenbach, L. 1837. *Handbuch des natürlichen Pflanzensystems nach allen seinen Classen, Ordnungen and Familien nebst naturgemässer Gruppierung der Gattungen, oder Stamm und Verzweigung des Gewächsreiches*. Arnold, Dresden und Leipzig.
- Sachs, J. von. 1892. *L'histoire de la botanique du XVII^e siècle à 1860*. Reinwald, Paris.
- Sivarajan, V. V. 1991. *Introduction to the Principles of Plant Taxonomy*. Ed. 2, Robson, N. K. B. (ed.). Cambridge University Press, Cambridge.

- Sprague, T. A. 1925. The classification of Dicotyledons. I. General principles, II. Evolutionary progressions. *Journ. Bot.* 63: 9-13, 105-113.
- Stevens, P. F. 1991. Character states, morphological variation, and phylogenetic analysis: a review. *Syst. Bot.* 16: 553-583.
- Stevens, P. F. 1994. *The Development of Biological Systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System*. Columbia University Press, New York.
- Strickland, H. E. 1841. On the true method of discovering the natural system in zoology and botany. *Ann. & Mag. Nat. Hist.* 6: 184-194.
- Stuessy, T. F. 1987. Explicit approaches for evolutionary classification. *Syst. Bot.* 12: 251-262.
- Stuessy, T. F. 1990. *Plant Taxonomy: the Systematic Evaluation of Comparative Data*. Columbia University Press, New York.
- Takhtajan, A. 1954. Quelques problèmes de la morphologie évolutive des Angiospermes. *Essais de Bot.* 2: 763-793.
- Takhtajan, A. 1959. *Essays on the Evolutionary Morphology of Plants*. Transl. by Gankin, O. H. and Ed. by Stebbins, G.L. Amer. Inst. Biol. Sci., Washington.
- Takhtajan, A. 1969. *Flowering Plants: Origin and Dispersal*. (Transl. by C. Jeffrey) Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Takhtajan, A. 1973. The chemical approach to plant classification with special reference to the higher taxa of Magnoliophyta. Pp. 17-28 In: Bendz, G. & J. Santesson (eds.), *Chemistry in Botanical Classification*. Lindigö, Södergarn.

- Takhtajan, A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46: 225-359.
- Takhtajan, A. 1991. *Evolutionary Trends in Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- Taton, R. 1988. Quelques emplois successifs des termes analyse et analytique en mathématiques (XVII^e-XX^e siècles). Pp. 195-205. *In*: Louis, P. & J. Roger (eds.), *Transfert de vocabulaire dans les sciences*. CNRS, Paris.
- Thorne, R. F. 1963. Some problems and guiding principles of angiosperm phylogeny. *Amer. Nat.* 97: 287-305.
- Thorne, R. F. 1976. A phylogenetic classification of the Angiospermae. *Evol. Biol.* 9: 35-106.
- Thorne, R. F. 1977. Some realignments in the Angiospermae. *Pl. Syst. Evol., Suppl.* 1: 299-319.
- Thorne, R. F. 1992. Classification and geography of the flowering plants. *Bot. Rev.* 58: 225-348.
- Vavilov, N. I. 1936. The law of homologous series in the inheritance of variability. [*In*: Chester, K. S. (transl.), *Selected Writings of N. I. Vavilov. The Origin, Variation, Immunity and Breeding of Cultivated Plants.*] *Chron. Bot.* 13: 55-94.
- Wagner, W. H., Jr. 1969. The construction of a classification. Pp. 67-90. *In*: Sibley, C. G. (ed.), *Systematic Biology*. National Academy of Science, Washington, D.C.
- Warburton, F. E. 1967. The purposes of classifications. *Syst. Zool.* 16: 241-245.

TABLEAU 1. Résumé des différentes acceptions et associations que l'on trouve dans le domaine de la philosophie et, surtout, de la biologie. 1) En biologie, mais non en logique, l'induction est parfois (voire même souvent) associée à la synthèse (Bromhead, 1836; Cain, 1959a; Mayr, 1982). En logique, toutefois, l'induction a été rapportée à l'analyse, sans que les philosophes ne s'entendent sur la justesse d'un tel rapprochement. 2) Relatif à la tradition linnéenne dont les espèces sont grandes. Il est difficile de faire appel au terme "splitter" sans qu'il n'y ait d'abord de comparaison entre deux ou plusieurs études taxonomiques d'un même taxon, parmi lesquelles il existe des différences importantes dans le nombre de taxons qui résultent de chaque étude. Ainsi, un taxonomiste peut monter une classification ("upward classification") et délimiter un nombre plus grand de taxons à un rang donné qu'un autre taxonomiste qui la descend ("downward classification"). De plus, certains taxons se prêtent plus facilement à des découpages que d'autres (par exemple, les familles par enchaînement).

ANALYSE	SYNTHÈSE
Décomposition	Composition
Disjonction	Conjonction
Division	Agglomération
Induction ¹	Déduction
Diversité (variété)	Unité
Discontinuité	Continuité
Peu de caractères utilisés	Beaucoup de caractères utilisés
Emphase sur les différences	Emphase sur les ressemblances
Résulte en de nombreux taxons ²	Résulte en peu de taxons
Espèce jordanienne ²	Espèce linnéenne
Système (artificiel)	Méthode (naturel)
Classification de haut en bas ("Downward classification")	Classification de bas en haut ("Upward classification")
Clé d'identification et diagnose	Rapports (affinités)
Arrangement dichotomique ("Taxic approach")	Arrangement sérié ("Transformational approach")
"Pattern" (statisme; être)	Processus (dynamisme; devenir)
Partie (détail, dissection)	Tout (plante entière)

TABLEAU 2. Importance du rang taxonomique dans la distinction entre caractères analytiques et synthétiques (d'après Sivarajan, 1991; tableau 7.2).

Caractère	analytique	synthétique
Carpelles fermés	Spermatophytes	Angiospermes
Nervation parallèle	Angiospermes	Monocotylédones
Latex	Asteraceae	Asclepiadaceae
Capitule	Rubiaceae	Asteraceae
Légume (gousse)	Polypetalae	Fabaceae

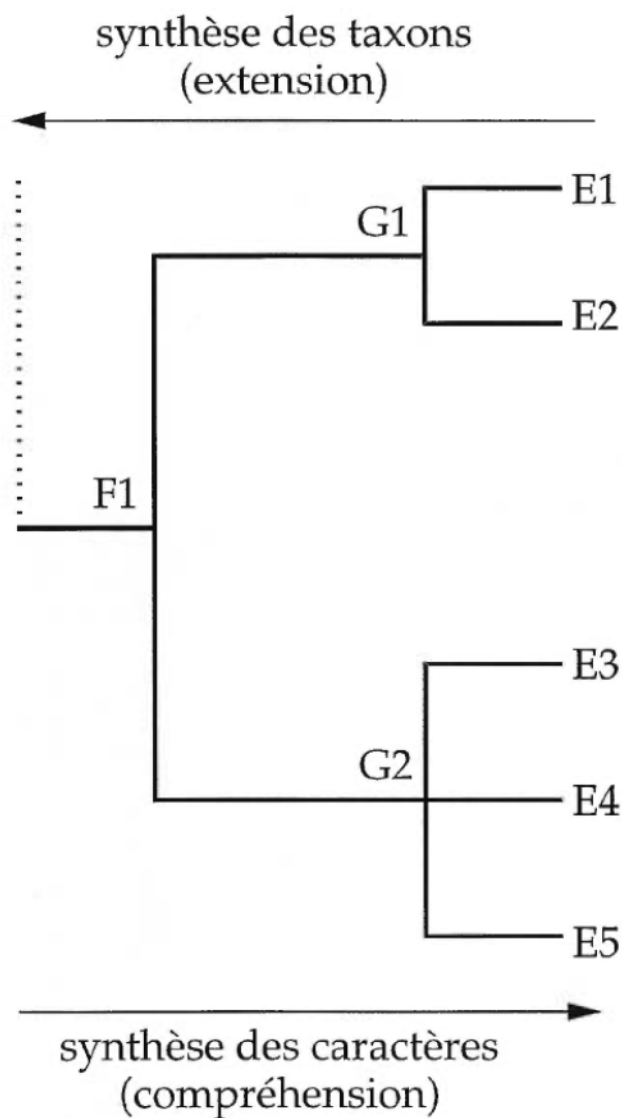


FIGURE 1. Schéma explicatif des deux types de synthèse, en apparence opposée, dans la démarche classificatoire: la synthèse des organismes (ou taxons) et la synthèse des caractères. La première démarche procède du bas vers le haut (c.-à-d. des espèces E1, E2..., aux genres G1 et G2, aux familles F1..., etc.). Il y a alors amplification de l'extension des taxons. La seconde démarche va du haut vers le bas (de F1... à G1 et G2, à E1, E2...) et il y a amplification de la compréhension des caractères. De sorte que le mouvement qui va du bas vers le haut est une synthèse des taxons mais une analyse des caractères.

Discussion et conclusion générales

L'utilisation des tests de Mantel et de consensus pour comparer les classifications botaniques nous a permis de répondre aux questions et hypothèses de travail que nous avons formulées au début de cette thèse. Par ailleurs, ces réponses ont fait surgir un problème majeur, celui de la classification comme représentation de l'histoire évolutive des taxons. Ce problème a plusieurs causes. Nous les discuterons au fur et à mesure que les réponses aux questions posées dans l'introduction générale les mettront à jour.

Systemes modernes: ressemblance ou divergence? — La réponse est double, selon que l'on se place sur le plan classificatoire ou sur le plan phylogénétique. Les tests statistiques effectués entre les quatre classifications ont montré que celles-ci sont semblables non seulement au niveau du contenu des ordres (test de Mantel) mais également dans leur structure (test de consensus). Donc, sur le plan classificatoire, la réponse est claire: les classifications modernes se ressemblent de façon significative en dépit de ce qu'en disent les auteurs eux-mêmes (Cronquist, 1976; Takhtajan, 1964, 1980; Thorne, 1977). Sur le plan phylogénétique, toutefois, les systèmes divergent surtout lorsqu'il s'agit des idées concernant l'origine des Angiospermes et, parmi ceux-ci, des Monocotylédones. Ainsi, Takhtajan propose les *Bennettiales*, Thorne envisage les *Pteridospermae*, Dahlgren, incertain, embrasse l'ensemble des *Gymnospermae* s. l. et Cronquist tend vers les *Caytoniales*. Alors que pour Cronquist et Takhtajan, les *Butomaceae* constituent la famille la plus primitive des Monocotylédones, pour Dahlgren et Thorne (dans leur dernier système), ce rôle est tenu par une plante de type liliacée (*Trichopodaceae* et *Melanthiaceae*, respectivement). Pourquoi des classifications semblables malgré des idées phylogénétiques divergentes? Cette question renvoie aux autres questions que nous avons soulevées dans l'introduction générale, à savoir si les principes et la pratique taxonomiques diffèrent d'un auteur à l'autre. Nous verrons qu'il existe aussi d'autres éléments de réponse.

Principes et pratique taxonomiques. — Les principes ou grandes tendances évolutives utilisés par les quatre auteurs de systèmes modernes sont similaires. Cronquist acceptait d'emblée ceux publiés par Thorne, qui les empruntait lui-même à Bessey (*dicta*). Les grandes tendances de Takhtajan ne diffèrent pas, dans l'ensemble, de celles des autres taxonomistes. Dahlgren est plus prudent et ne considère pas d'emblée pour certains caractères qu'un état soit dérivé. Là où les auteurs divergent, c'est dans le poids accordé aux différents types de caractère et non dans la façon de les utiliser. Quant aux grands principes directeurs des classifications (Tableau 8; article 4; v. également Stevens, 1986), la parenté est grande. C'est donc dire que la démarche taxonomique est similaire: mêmes tendances évolutives, utilisation des taxons intermédiaires et de notions telles que le progrès et la perfection. Ajoutons également l'utilisation de la métaphore d'échelle évolutive menant à des séquences de taxons et rappelant l'idée d'une *scala naturae*. En fait, autant par les grandes tendances évolutives que par les principes et les diverses notions que nous venons d'énumérer, la démarche des modernes est restée celle d'il y a 100 ans. Nos analyses statistiques viennent appuyer cette similitude puisque les classifications modernes ressemblent aux anciennes, quoiqu'il y ait des différences marquées et significatives entre la classification de Bessey et celles de Takhtajan et de Cronquist. La ressemblance des quatre classifications est donc le fait d'une influence historique commune. Il faut également ajouter que les auteurs se consultaient entre eux (Cronquist, 1969, 1974; Dahlgren & Thorne, 1984). Une influence triple expliquerait la ressemblance des classifications modernes: influence due à une même démarche taxonomique, influence réciproque et influence historique visible à la fois dans le contenu des ordres, dans la structure des classifications et dans la démarche taxonomique — on ne construit pas de nouvelles classifications mais on modifie plutôt les anciennes.

Classification et phylogénie. — À part ces trois influences, deux limites ont également favorisé la ressemblance des classifications modernes. D'une part, le schéma linnéen adopté par les modernes ne permet pas de rendre compte complètement et fidèlement de l'évolution des taxons. Ce schéma prédarwinien n'a pas changé malgré qu'on le désigne de phylogénétique.

D'autre part, la stabilité d'une classification a souvent été recherchée (et tenue pour un aspect important) car elle assure aux utilisateurs un langage et des outils de communication connus, pratiques et faciles d'usage. Sans vouloir réouvrir la controverse autour de l'importance de cet aspect en taxonomie, il faut bien admettre qu'une classification est une convention (McNeil, 1979). Ces deux aspects jouent comme limites lorsqu'un taxonomiste veut exprimer ses opinions quant à l'évolution des Angiospermes. Aussi, deux systèmes peuvent diverger sur le plan phylogénétique (c.-à-d. opinion évolutive sans analyses cladistiques) et se ressembler cependant sur le plan classificatoire. Cela se traduit dans notre étude par des idées phylogénétiques parfois divergentes mais des classifications semblables statistiquement. Il semble par ailleurs que les quelques différences statistiques obtenues soient reliées non pas aux opinions phylogénétiques mais à la différence dans le nombre de rangs employés et dans la position des taxons, c'est-à-dire, dans le contenu des catégories supérieures.

Systemes anciens. — Dans l'introduction, nous avons écrit que les questions portant sur les systèmes modernes se rapportaient également aux systèmes anciens. Non seulement est-il légitime de poser ces questions (soit la ressemblance des classifications, celle des principes et celle de la pratique taxonomique), mais il l'est aussi d'y apporter les mêmes réponses. Par exemple, le contenu des ordres est semblable entre les classifications que l'on compare Bessey à Engler ou Hallier, ou Engler à Hallier. La structure des classifications diffère toutefois entre les trois auteurs, à l'exception de la structure des classifications des Monocotylédones d'Engler et de Hallier. Ces analyses — en accord avec certains éléments de la phylogénie des Angiospermes — contredisent l'assertion voulant que le système de Hallier soit le pendant allemand de celui de Bessey. En fait, si le contenu des ordres de la classification de Hallier ressemble à celui de Bessey, il n'en ressemble pas moins à celui d'Engler. De plus, les trois systèmes ne se distinguent pas, de façon générale, par leurs principes ou grandes tendances évolutives. La pratique taxonomique des auteurs anciens est également fondée sur l'utilisation des taxons intermédiaires et l'importance de constituer des

séquences de taxons. À la manière de Haeckel (Barabé, 1986), les trois auteurs semblent établir d'abord leur classification et, ensuite, leur phylogénie. Par exemple, les *dicta* sur lesquels la classification de Bessey semble avoir été basée n'ont été publiés qu'après les premières classifications de l'auteur (Cuerrier *et al.*, 1996). D'autre part, plusieurs diagrammes chez Hallier, dont ceux publiés dans son système de 1912, font intervenir des éléments tirés de sa classification, tels que les rangs taxonomiques. Également, que ce soient les diagrammes de Bessey, de Hallier ou d'Engler, une échelle de temps absolu est une donnée manquante, et pourtant l'évolution est un concept temporel. Ces diagrammes phylogénétiques sont principalement utilisés pour représenter le degré d'avancement morphologique des plantes. L'un des problèmes majeurs de ces systèmes est rattaché à la contradiction entre classification et phylogénie, une contradiction qui n'a pas été résolue par les modernes (v. ci-dessus). Comment représenter par une hiérarchie inclusive (c.-à-d. par emboîtement ou "nested classification") l'évolution des plantes que les taxonomistes voient comme un vecteur ou une séquence d'ancêtres-descendants? C'est bien en quoi les phylogénies et les classifications actuelles sont inconvertisibles.

Rapports de similarité entre les sept systèmes. — Les liens de similarité qu'entretiennent les sept systèmes de classification de plantes à fleurs sont multiples: même contenu des ordres (selon les résultats des tests de Mantel), structure classificatoire statistiquement semblable chez plusieurs classifications, fondements et pratique taxonomiques restés identiques, diagrammes phylogénétiques servant à illustrer l'origine des taxons (séquences d'ancêtres-descendants, elles-mêmes basées sur quelques grandes tendances ou progressions morphologiques) et utilisation de notions telles que le progrès et la perfection, ainsi que l'emploi de la métaphore d'échelle évolutive rappelant l'idée d'une *scala naturae*. Aussi, le discours n'a pas changé depuis plus de 100 ans, de sorte que nous assistons à la multiplication d'un même système et surtout d'une même classification, contrairement à ce que Mayr (1982: 244) a avancé: "the work of Thorne, Carlquist, Cronquist, Stebbins, and Takhtajan have led to a complete reclassification of the angiosperms". Néanmoins, il faut concéder que les modernes ont apporté des changements; ceux-ci n'ont pas toutefois changé l'ensemble des classifications botaniques.

Pour ces raisons mais aussi parce que les taxonomistes utilisent parfois leur classification comme étalon pour juger la valeur de nouveaux caractères et parce que les groupes sont investis d'une inertie historique (sorte d'habitude mentale qui "fait" voir les *Dilleniidae* pour des *Dilleniidae*, par exemple), les classifications botaniques sont demeurées stables pour plus de 100 ans, voire 200 ans (Stevens, 1994).

Les comparaisons statistiques des classifications ne confirment pas la filiation des systèmes publiée par Benson (1957), Lu (1981) et Woodland (1991). Leurs schémas semblent se fonder sur les idées que les auteurs des systèmes véhiculent et non sur les classifications qui en sont, en quelque sorte, les produits. Les systèmes modernes sont besseyens non pas parce que leurs classifications ressemblent à celle de Bessey mais bien parce qu'ils partagent avec le botaniste américain l'opinion que les Angiospermes dérivent d'un ancêtre unique, proche parent des *Bennettitales*. Nous avons vu plus haut que cette affirmation elle-même n'est pas tout à fait fondée puisqu'il existe un flottement chez les quatre auteurs modernes étudiés quant à l'ancêtre des plantes à fleurs. Les dendrogrammes et les ordinations obtenus à partir des résultats des tests statistiques montrent au contraire que la classification de Bessey ressemble moins aux modernes que celles de Hallier et d'Engler (ou de Gobi dans le cas de Takhtajan). L'influence d'Engler et de Hallier ne peut être écartée. Donc, les systèmes modernes sont à la fois besseyens, englériens et halliériens. C'est-à-dire, des systèmes qui tirent leur origine des systèmes mis en place à la fin du XIX^e et au début du XX^e siècles, sans que l'on puisse toujours discerner parmi tous les systèmes de cette période — et ils sont nombreux — lequel ou lesquels a ou ont eu une plus grande part d'influence. Stevens (1994) a démontré que la démarche taxonomique développée par A.-L. de Jussieu tient lieu de fondement de la systématique moderne. Les systèmes anciens étudiés ici constituent des points de relais entre la pratique de de Jussieu et les modernes. Bessey, Engler et Hallier constituent trois systèmes indispensables pour la compréhension des systèmes modernes, car ce sont eux qui ont effectué historiquement le passage entre les classifications "naturelle" et "phylogénétique".

Nous venons d'écrire que les systèmes modernes étaient à la fois besseyens, englériens et halliériens. Il faut ajouter qu'ils ont tous été

influencés par les travaux de Haeckel, surtout lorsqu'il s'agit de phylogénie. Leur définition de phylogénie vient de Haeckel et non de celle plus actuelle du cladisme. Pour nos sept auteurs, phylogénie veut dire arbre généalogique; Darwin aussi soulignait l'importance de l'arbre généalogique que la classification devait dévoiler. Les diagrammes phylogénétiques, et mieux encore le discours tenu par les modernes et les anciens, expriment l'idée de descendance (ou de généalogie). La recherche d'ancêtres devient alors primordiale. C'est peut-être cette recherche qui a conduit Bessey à abandonner les diagrammes phylogénétiques sous forme d'arbre de Steiner (où les noeuds internes sont des unités hypothétiques et où tous les taxons se retrouvent à l'extrémité de l'arbre) pour des arbres minimums (où les taxons sont répartis sur l'arbre dans sa totalité). Même si les dahlgrenogrammes publiés par Dahlgren et par Thorne se rapprochent des arbres de Steiner, le discours employé par Thorne pour en discuter est celui des arbres minimums. Ainsi, Thorne utilise la métaphore de l'échelle. Aussi, tous cherchent, consciemment ou non, à former ou "découvrir" des séquences ancêtres-descendants. Cette pratique remonte à l'idée d'une échelle de la nature que Haeckel a popularisée et dont se servent encore les modernes. Cette idée est associée à celle de perfection et de progrès. Gould (1989, chapitre 1) a montré, avec l'humour qui lui est propre, l'importance souvent inconsciente de l'idée de progrès en évolution et de l'influence de la première dans la représentation graphique de la seconde. Il semble que les diagrammes publiés par les auteurs ne fassent pas exception.

Coupure épistémologique entre anciens et modernes? — Malgré la grande ressemblance des modernes aux anciens, l'application d'outils descriptifs tels que les analyses de groupement hiérarchique et non hiérarchique montrent que les classifications modernes se ressemblent davantage qu'elles ne ressemblent aux anciennes. Il existe donc une discontinuité temporelle entre modernes et anciens mais elle n'est pas statistiquement significative. Il est vrai que la démarche des modernes est similaire, mais il est tout aussi vrai de dire qu'elle est similaire à celle des anciens. Il faut noter également que tous acceptent d'emblée les idées émises par Goethe et A.-P. de Candolle sur la fleur et ses métamorphoses, ainsi que sur la plante en général, sans

toutefois reconnaître la limite que constitue cette théorie en botanique et en taxonomie plus particulièrement (Sattler, 1991). Aussi, la discontinuité historique ou temporelle entre modernes et anciens n'est pas une coupure épistémologique puisque la problématique posée par les modernes et le discours utilisé pour y répondre ne diffèrent pas de ceux des anciens.

Aussi, le passage entre les classifications dite "naturelle" et "phylogénétique" — passage auquel nous nous sommes référés plus haut — n'a pas eu lieu; le passage est demeuré au niveau de la terminologie utilisée sans affecter la pratique. C'est un passage du *même* au *même*, qui n'implique pas de changement important. Quelques chercheurs tentent de revoir les fondements des classifications biologiques afin que celles-ci puissent mieux représenter les données de l'évolution (de Queiroz, 1992, 1994). Cependant, il n'y a pas de consensus parmi les taxonomistes sur la façon de construire une classification, et les tenants des diverses écoles de pensée en taxonomie se retranchent derrière leurs idées respectives.

Mais avant de construire une classification, il faut savoir ce que l'on entend par classification. Car, pour les logiciens, il s'agit d'un outil de travail et de communication. Il semblerait que le vivant se prête mal aux conventions établies par l'appareil cognitif de l'homme et que l'on doive sans doute abandonner le schéma linnéen si l'on cherche, à tout prix, à utiliser une classification comme résumé des idées phylogénétiques. Cet abandon constitue l'un des problèmes auquel la systématique doit faire face. En changeant de schéma ne risque-t-on pas de changer une convention pour une autre? Mais en gardant le *statu quo*, est-il justifié de qualifier les classifications de "phylogénétiques" quand celles-ci incorporent difficilement la phylogénie? Peu importe qu'il faille changer ou non le schéma classificatoire utilisé, il faut reconnaître que les classifications modernes se ressemblent et ne se distinguent pas statistiquement des classifications anciennes. La rigidité du schéma linnéen n'est pas étrangère à cette ressemblance et à l'inertie dans laquelle sont tenues les classifications botaniques depuis un siècle et plus (Stevens, 1994). Au moment même où la biologie moléculaire se développe et renouvelle les données de la taxonomie, il ne faut pas négliger de repenser les fondements classificatoires si l'on veut que ceux-ci fassent jouer pleinement l'information contenue dans les caractères moléculaires.

C'est peut-être parce que les classifications modernes expriment difficilement l'affinité des plantes entre elles et leur évolution que les auteurs les ont accompagnées de diagrammes phylogénétiques ou d'arbres généalogiques. Même ces diagrammes conduisent à des ambiguïtés et les auteurs ne sont pas explicites quant à la signification des arêtes (ou traits) qui relient les taxons ou des noeuds et des taxons. Nous avons montré par ailleurs que les diagrammes sont également sous l'influence d'idées et de notions faisant intervenir le progrès, la perfection, la hiérarchie, et que le temps est une donnée souvent manquante. Il faut aussi que les auteurs sachent départager entre les arbres qui représentent l'évolution des caractères et ceux qui représentent l'évolution des organismes. Déjà, Coulter (1909; v. Cuerrier *et al.*, 1996) signalait la difficulté de construire des phylogénies à partir de nombreux faits et caractères, mais qu'il est toujours facile de le faire à partir de quelques caractères. L'utilisation de quelques grandes tendances évolutives permet de construire des arbres. Mais que représentent-ils? On peut douter qu'ils représentent l'évolution des taxons. Le travail de Lam (1936) constitue un premier pas dans la compréhension des arbres et diagrammes phylogénétiques. Une étude plus contemporaine des différents types d'arbre — qui en expliquerait l'information exprimée par la topologie, la capacité de prédiction, son rôle sémantique, voire sémiologique — est nécessaire pour mieux comprendre les enjeux actuels, car les taxonomistes, non satisfaits des schémas classificatoires, misent de plus en plus sur les cladogrammes et autres arbres plus complexes pour illustrer la phylogénie des taxons qu'ils ont étudiés (v. Tassy, 1991, pour une petite histoire des arbres phylogénétiques et, surtout, pour une apologie du cladogramme; v. Colless, 1986, pour une étude de la "capacité à informer" des arbres phylogénétiques).

Par nos analyses, nous avons pu établir que les systèmes modernes font appel à plusieurs champs discursifs: celui de la taxonomie dans lequel jouent les notions (déjà énumérées) de tendances évolutives, de taxons intermédiaires, d'ancêtres, de séquences et de valeur accordée aux caractères, celui de la psychologie cognitive qui nous permet de comprendre certaines limites imposées, entre autres, à la taille des taxons, celui de la philosophie d'où viennent les notions de progrès, de perfection, d'échelle évolutive (ou

scala naturae), de synthèse et jusqu'aux notions de critères de scientificité. Nos analyses ont également montré que les classifications actuelles sont le reflet des classifications anciennes; elles ne sont pas des objets *sui generis*. C'est dire que les problèmes, auxquels les taxonomistes de la fin du XIX^e et du début du XX^e siècles ont eu à faire face, sont demeurés actuels et persistent. Les analyses statistiques ont été fécondes car elles ont clairement fait ressortir l'inadéquation des phylogénies (ou arbres généalogiques) aux classifications. En effet, nos analyses ont souligné cette inadéquation non seulement chez les modernes mais également chez les anciens. En somme, notre étude a permis de dévoiler que les classifications modernes sont demeurées au carrefour des grandes tendances qui les immobilisent car celles-ci sont conflictuelles. Entre le stable et l'instable, entre la similarité d'origine et la similarité phénétique, entre quelques grandes tendances évolutives et beaucoup de caractères, le classificateur doit choisir et, surtout, faire en sorte que sa classification soit la conséquence de ses choix. Nous pensons que notre travail donne à réfléchir sur le devenir des classifications botaniques, et par extension, des classifications biologiques. De plus, les statistiques, telles que les comparaisons d'arbre et/ou de matrices utilisées dans le cadre de notre étude, peuvent jouer un rôle important dans l'étude des approches cladistes de la systématique. Depuis les années soixante-dix, plusieurs articles développant des outils de comparaison d'arbre ont été publiés (par exemple, Heard, 1992; Lapointe & Legendre, 1992; Steel & Penny, 1993). Outre l'algorithme utilisé dans notre étude (Lapointe & Legendre, 1990), Lapointe & Legendre (1992) ont proposé une méthode de comparaison dont les objets sont un cladogramme et un dendrogramme. Quoique pour ce type de comparaisons il y ait une perte d'information (le cladogramme est réduit à son ultramétrie), il n'en demeure pas moins que de telles analyses nous permettent mathématiquement de faire le pont entre ces deux types d'arbres (additifs et non additifs). Une comparaison des classifications modernes aux cladogrammes publiés par Chase *et al.* (1993) et Qiu *et al.* (1993), entre autres, pourrait donc être effectuée. Il y a cependant un bémol à ce type de comparaisons: est-il légitime de comparer une classification à un cladogramme? Ces objets sont-ils comparables? Malgré tout, la comparaison d'arbres doit devenir une routine, car elle permet de quantifier les différences et les ressemblances des arbres entre eux (soit la comparaisons de

cladogrammes, ou de dendrogrammes, ou, si possible, d'un cladogramme à un dendrogramme). Ces analyses permettent de vérifier si des arbres basés sur des données différentes diffèrent et si des arbres issus d'algorithmes différents diffèrent également. Il serait intéressant de comparer les quelques classifications tirées d'analyses cladistiques, ainsi que les cladogrammes eux-mêmes, aux classifications modernes (et, voire même, anciennes). Ce type d'analyses peut indiquer les limites du schéma linnéen, si les classifications se ressemblent alors que les cladogrammes diffèrent des classifications modernes (et anciennes). Comme on peut le voir, la méthodologie utilisée dans notre étude n'est pas sans avoir de réelles retombées pour la systématique plus actuelle. Aussi, avec le nombre croissant d'arbres publiés dans la littérature, ce type d'analyses est appelé à servir le systématicien curieux des différences ou ressemblances entre ses propres résultats et ceux des autres chercheurs. Car une fois les analyses cladistiques terminées, il faut ensuite s'interroger sur les résultats obtenus, c.-à-d. mener une méta-analyse. Que peuvent alors la systématique moléculaire et les pratiques taxonomiques actuelles pour redorer le blason des classifications?

La systématique moléculaire ne peut pas prétendre changer les classifications si elle ne se dégage pas de l'inertie historique que le *nom* des taxons impose à la délimitation de ces mêmes taxons à l'intérieur des classifications. L'intérêt des données moléculaires est multiple. Il s'agit, entre autres, de données relativement nouvelles pouvant évaluer l'évolution de caractères morphologiques. Elles ne sont pas aux prises avec les idées reçues comme le sont les données morphologiques. Les données moléculaires permettent surtout de produire des arbres indépendants de ceux basés sur le morphologique, le chimique, etc. Par la suite, ces arbres peuvent être comparés et mener à une validation des différents scénarios obtenus. Notons en passant que de Candolle (1813) mentionnait une idée comparable: si deux classifications basées l'une sur des données florales, l'autre sur des données végétatives, sont congruentes alors les groupes obtenus sont naturels. L'importance des données moléculaires demeure avant tout préclassificatoire, jouant lors de l'analyse phylogénétique. Les analyses cladistiques sont ici promesse de changements puisqu'elles misent sur des aspects différents de ceux utilisés par les modernes. Par exemple, ces derniers sont surtout intéressés par l'origine des taxons, la recherche des

ancêtres; les cladistes — en ne misant que sur les caractères dérivés — cherchent à établir des groupes frères sans prêter une attention particulière à la notion d'ancêtres. D'ailleurs, les diagrammes phylogénétiques issus des systèmes modernes et ceux issus des analyses cladistiques illustrent bien cette différence. D'un côté, on privilégie les arbres minimums (qui utilisent les taxons vivants ou "réels" comme ancêtres), de l'autre, les arbres de Steiner (qui ne représentent pas les ancêtres à partir de taxons vivants ou "réels" mais permettent l'expression des groupes frères). Toutefois, ce n'est pas à la systématique moléculaire de changer de schéma classificatoire mais à la taxonomie. Pour que les changements opèrent, il faut créer l'ouverture nécessaire, et accepter de bousculer les classifications. Nos analyses montrent qu'il y a une inertie historique mais aussi des limites tant cognitives que structurales, liées au schéma linnéen. Si l'objectif des classifications biologiques est de présenter la phylogénie, le schéma linnéen est à revoir, et les travaux de de Queiroz (1988, 1992, 1994) présentent un intérêt certain. Si l'on cherche un compromis entre classification strictement phylogénétique et phénétique, la proposition d'Estabrook (1986) d'utiliser la convexité doit retenir l'attention. Aussi, il nous semble que les problèmes soulevés par notre étude ne peuvent être solutionnés par la systématique moléculaire. Non plus sont-ils résolubles par les analyses cladistiques, car ce qui est en jeu avec les classifications, c'est la transposition des arbres (cladogrammes ou autres) sous forme de schéma classificatoire. Certes, les données moléculaires sont importantes, tout comme les analyses cladistiques, mais elles n'interviennent pas directement dans l'ébauche des classifications; ce sont des aspects en amont de la pratique classificatoire *stricto sensu*. Là où l'utilisation du cladisme risque de tout changer, c'est dans l'éclatement des rangs traditionnels en de nombreux rangs, si le taxonomiste utilise la méthode du "phyletic sequencing" (Nelson, 1974; Colless, 1977).

Il existe donc plusieurs problèmes auxquels doivent faire face les taxonomistes qui cherchent à produire des classifications des plantes à fleurs. Outre les problèmes discutés ci-dessus (inertie historique, idées préconçues quant aux caractères morphologiques, limites cognitives, utilisation douteuse des grandes tendances évolutives à des niveaux hiérarchiques inférieurs), mentionnons la pratique peu explicite des auteurs modernes,

surtout lorsqu'il s'agit d'établir le rang taxonomique des taxons, l'absence de jeux comparables et complets de données et l'absence d'un consensus parmi les taxonomistes sur les procédures à suivre quant à la création d'un schéma classificatoire. Les taxonomistes devront cesser de dépendre uniquement du cartel Cronquist-Takhtajan-Thorne, duquel ils tirent les taxons qui entrent dans leurs analyses, et s'ouvrir davantage aux classifications qui présentent des affinités différentes entre taxons.

Mais le problème majeur, selon nous, — et que les taxonomistes doivent résoudre en premier lieu — est celui-ci que nous exprimons ci-après: La classification doit-elle demeurer un outil logique — et alors le taxonomiste ne peut pas ne pas reconnaître ce que la classification comporte de convention et, par le fait même, de limite à la représentation de la phylogénie — ou doit-elle s'ouvrir au discours de l'évolution (et de la phylogénie)? Ces deux aspects constituent les deux pièces de la mâchoire de l'étau dans lequel se situe la pratique taxonomique: d'un côté, le stable, des noms qui changent peu au service de la communauté scientifique et sociale, de l'autre, le mouvant, des organismes en pleine évolution qui défient les catégories et dont on cherche à reconstruire la généalogie et à expliquer l'histoire évolutive. Ce dualisme, une fois admis, les auteurs des systèmes futurs pourront opter pour la voie qui correspond aux objectifs qu'ils se seront fixés sans que ne les en empêchent des obstacles épistémologiques inscrits implicitement dans leur pratique.

Bibliographie additionnelle

Barabé, D. 1986. Haeckel et la systématique végétale. *Taxon* 35: 519-525.

Benson, L. 1957. *Plant Classification*. Heath, Lexington.

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., Hedrén, 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, G. H., Jr., Graham, S. W., Barrett, S. C. H., 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.

Colless, D. H. 1977. A cornucopia of categories. *Syst. Zool.* 26: 349-352.

Colless, D. H. 1986. Classification et information. Pp. 121-142. In: Tassy, P. (coord.), *L'ordre et la diversité du vivant: Quel statut scientifique pour les classifications biologiques*. Fondation Diderot & Fayard, Paris.

Coulter, J. M. 1909. Recent progress in botany. *Proc. Indiana Acad. Sci.* 1909: 101-105.

Cronquist, A. 1969. The general system of classification of flowering plants. *Ward's Bull.* 8: 1-2, 6-7.

Cronquist, A. 1974. Current opinion on the evolutionary history and classification of flowering plants. Pp. 128-129. In: Anonymous, *Memoria del II Congreso Venezolano de Botanica*. Merida.

- Cronquist, A. 1976. The taxonomic significance of the structure of plant proteins: A classical taxonomist's view. *Brittonia* 28: 1-27.
- Cuerrier, A., Kiger, R. W. & P. F. Stevens. 1996. Charles Bessey, evolution, classification, and the New Botany. *Huntia* 9: 179-213.
- Dahlgren, R. & R. F. Thorne. 1984. The order *Myrtales*: circumscription, variation, and relationships. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 633-699.
- de Candolle, A-P. 1813. *Théorie élémentaire de la botanique*. Déterville, Paris.
- de Queiroz, K. 1988. Systematics and the darwinian revolution. *Philos. Sci.* 55: 238-259.
- de Queiroz, K. 1992. Phylogenetic definitions and taxonomic philosophy. *Biol. Phil.* 7: 295-313.
- de Queiroz, K. 1994. Replacement of an essentialistic perspective on taxonomic definitions as exemplified by the definition of "Mammalia". *Syst. Biol.* 43: 497-510.
- Estabrook, G. F. 1986. Evolutionary classification using convex phenetics. *Syst. Zool.* 35: 560-570.
- Gould, S. J. 1989. *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. Norton, New York.
- Heard, S. B. 1992. Patterns in tree balance among cladistic, phenetic, and randomly generated phylogenetic trees. *Evolution* 46: 1818-1826.
- Lam, H. J. 1936. Phylogenetic symbols, past and present. *Acta Biotheor.* 2: 153-194.

- Lapointe, F.-J. & P. Legendre. 1990. A statistical framework to test the consensus of two nested classifications. *Syst. Zool.* 39: 1-13.
- Lapointe, F.-J. & P. Legendre. 1992. A statistical framework to test the consensus among additive trees (cladograms). *Syst. Biol.* 41: 158-171.
- Lu, A.-M. 1981. A preliminary review of the modern classification systems of the flowering plants. *Acta Phytotax.* 8: 279-290.
- Mayr, E. 1982. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. The Belknap Press, Cambridge.
- McNeil, J. 1979. Structural value: a concept used in the construction of taxonomic classification. *Taxon* 28: 481-504.
- Nelson, G. J. 1974. Classification as an expression of phylogenetic relationships. *Syst. Zool.* 22: 344-359.
- 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.
- Sattler, R. 1991. Plant morphology as applied to systematics. Pp. 433-437. In: Woodland, D. W., *Contemporary Plant Systematics*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Steel, M. A. & D. Penny. 1993. Distributions of tree comparison metrics — some new results. *Syst. Biol.* 42: 126-141.
- Stevens, P. F. 1986. Evolutionary classification in botany, 1960-1985. *J. Arnold Arbor.* 67: 313-339.

- Stevens, P. F. 1994. *The Development of Biological Systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System*. Columbia University Press, New York.
- Takhtajan, A. 1964. The taxa of the higher plants above the rank of order. *Taxon* 13: 160-164.
- Takhtajan, A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46: 225-359.
- Tassy, P. 1991. *L'arbre à remonter le temps: Les rencontres de la systématique et de l'évolution*. Christian Bourgeois, Paris.
- Thorne, R. F. 1977. Some realignments in the *Angiospermae*. *Pl. Syst. Evol. Suppl.* 1: 299-319.
- Woodland, D. W. 1991. *Contemporary Plant Systematics*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N.J.

Remerciements

Outre les remerciements spécifiques aux cinq articles, je désire profiter de cette thèse pour exprimer ma reconnaissance à mes trois directeurs de recherche, M. Denis Barabé, Prof. Luc Brouillet et Prof. Réjane Bernier. Tout au long de ce doctorat, j'ai bénéficié de leurs conseils. Le Prof. Luc Brouillet et, surtout, M. Denis Barabé m'ont octroyé des bourses de recherche sans lesquelles ce travail n'aurait pu se faire. Au même titre, je tiens à remercier le FCAR pour les bourses de doctorat et de perfectionnement que j'ai reçues et qui m'ont permises de poursuivre mes études à Montréal et à Cambridge (Université Harvard). Grâce aux bourses de l'Institut de recherche en biologie végétale, j'ai pu présenter mes travaux à divers congrès. Mes remerciements vont également à la FICSUM pour la bourse "*Fonds de dépannage*" ainsi qu'au Département de sciences biologiques pour une bourse d'appoint.

Je tiens également à souligner l'aide immense du Prof. Peter F. Stevens lors de mon passage à l'Université Harvard. Je le remercie chaleureusement pour tous les échanges que nous avons eus (discussions, lettres, courriers électroniques), le partage d'idées, l'envoi de photocopies d'article, ses commentaires sur mes articles, etc. Son amitié m'est encore très vivante ainsi que celle de sa femme, Toby et de leur fils, Harry. Pour leur accueil et leur amitié, merci à tous ceux que j'ai cotoyés là-bas, et je pense notamment à Santiago, Stuart, Alison, Chris, Emily, Mike, Bernice, Carroll, Tony, Ben, le personnel de la bibliothèque (Judy, Jean, Kim, Ela, Karen), à mes amis français, Jean-François, Sophie, Aullène, Julien.

À tous ceux enfin qui m'ont aidé et accompagné à Montréal: M. Joachim Vieth, François-Joseph Lapointe, Martin Jean (pour ses ressources inépuisables...), Denis Lauzer (pour ce "peu"... qui grandit), Hélène Véronneau, Jacques Brisson, Sylvie Deblois (pour la grande matrice originelle...), Charles Bertrand, Louise Lebrun, Nicole Taillefer, Trefflé Courchesnes (pour les bégonias, les violettes africaines et le *Streptocarpus*...), Daniel Matton (pour son ironie...).

À Janika, Antonin et Marianne, pour leurs sourires et leur pleurs. Pour leurs rires plus patients que des flammes. À Jeannette St-John Winter et Eva Lemaire. À Rolf, pour la connaissance et l'inconnaissable. À mon père. À ma mère maintenant sur un chemin de lumière.

À tous ceux que l'oubli et l'étourderie effacent de nos mémoires.