

## Systematique moléculaire comparée en France et au Brésil du genre *Passiflora* L. (Passifloraceae)

Tatiana T. Souza-Chies<sup>1,2</sup>  
Roxana Yockteng<sup>3</sup>  
Sophie Nadot<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Departamento de botânica,  
Instituto de biociências,  
Universidade federal do Rio Grande do Sul,  
Porto Alegre RS,  
91501-970, Brésil

<sup>2</sup> Departamento de genética,  
Instituto de biociências,  
Universidade federal do Rio Grande do Sul,  
Porto Alegre RS,  
91501-970, Brésil  
<tatiana.chies@ufrgs.br>

<sup>3</sup> Laboratoire d'écologie, systématique et  
évolution,  
Université Paris-Sud XI,  
Bâtiment 360,  
91405 Orsay cedex,  
France  
<roxana.yockteng@ese.u-psud.fr>  
<sophie.nadot@ese.u-psud.fr>

### Résumé

Plusieurs espèces du genre *Passiflora* L. sont cultivées pour la production des fruits nommés communément fruits de la passion. La plus importante est *P. edulis* Sims., dont le jus est consommé. Par la combinaison de données moléculaires obtenues par deux équipes de recherche, l'une française et l'autre brésilienne, le travail présenté ici vise à apporter une contribution à l'étude de la systématique du genre *Passiflora* au travers de l'établissement des relations de parenté entre espèces au sein de ce genre. Les séquences de deux régions nucléaires et deux régions chloroplastiques ont été obtenues pour un échantillon de trente espèces du genre *Passiflora*. Avec trois sous-genres représentés sur les quatre sous-genres reconnus actuellement, cet échantillonnage représente une partie de la diversité infragénérique des passiflores. Les données ont été utilisées pour reconstruire une phylogénie du genre en incluant les séquences du genre *Adenia* sp. Forsk (groupe extérieur) afin d'enraciner les arbres. Les résultats obtenus sont comparés avec les classifications fondées sur la morphologie et discutés en fonction de la taille de l'échantillonnage.

**Mots clés :** Productions végétales ; Ressources naturelles et environnement ; Méthodes et outils.

### Abstract

**Molecular systematics of *Passiflora* L. (Passifloraceae) based on the comparison of data obtained in France and in Brazil.**

Several species of the genus *Passiflora* are cultivated for the production of their fruits called passion fruits. *Passiflora edulis* is the most widely cultivated species and produces the maracuja, used worldwide in fruit juices. By combining data obtained by two research groups in France and in Brazil, the present study aims at clarifying the systematics of the genus *Passiflora* and establishing the phylogenetic relationships among species. We obtained DNA sequences from two nuclear regions and two chloroplast regions for a sampling of thirty species belonging to the genus *Passiflora*. This sampling represents three of the four subgenera recognized at present in the genus. We used the data to reconstruct a molecular phylogeny of the genus, including data from the genus *Adenia* sp. Forsk. (used as outgroup to root the trees). The results obtained were compared with the classifications based on morphology and discussed taking into account the relatively limited number of species represented in this phylogenetic analysis.

**Key words:** Vegetal productions; Natural resources and environment; Tools and methods.

Les caractères moléculaires sont maintenant utilisés en routine pour aborder l'étude de la systématique et de l'histoire évolutive des taxons végétaux, par le biais des phylogénies, c'est-à-dire des relations de parenté des taxons [1].

Parmi les trois génomes présents chez les plantes (nucléaire, mitochondrial et chloroplastique), celui du chloroplaste est le plus largement utilisé pour l'établissement des relations de parenté entre les taxons [2]. Ce génome présente en effet

Tirés à part : T.T. Souza-Chies

l'avantage de posséder des gènes dont la séquence est relativement conservée à l'échelle des angiospermes [3], ce qui permet de comparer des familles botaniques éloignées, ainsi que des régions non codantes plus variables (car moins soumises aux pressions de sélection que les régions codantes) ; cela les rend intéressantes pour la comparaison de taxons relativement apparentés [4].

La région du génome nucléaire la plus couramment utilisée en taxonomie végétale est la région incluant les gènes codant pour les ARN ribosomiques 18S, 5,8S et 26S et les espaceurs (ITS) de ces gènes [5]. Depuis quelques années cependant, des études systématiques sont menées sur la base de gènes nucléaires codant pour des enzymes [6]. Par rapport aux gènes chloroplastiques, les gènes nucléaires ont l'avantage d'avoir un taux d'évolution généralement plus élevé au niveau des introns et des exons, et sont appréciés pour l'étude de niveaux taxonomiques tels que la famille ou le genre. Le choix des gènes nucléaires est délicat en raison de la présence fréquente de pseudogènes et de familles multigéniques dans le génome. Les cibles choisies sont généralement des gènes simple-copie [6]. La tendance actuelle est à la combinaison de caractères moléculaires provenant des génomes nucléaires et chloroplastiques [7]. Il est en effet de plus en plus évident que la résolution des phylogénies est fortement dépendante de la quantité et de la diversité des caractères mis en jeu.

Le genre *Passiflora* L. appartient à la famille tropicale des Passifloraceae. Il comporte 520 espèces [8] distribuées majoritairement en Amérique tropicale et dont la plupart sont des lianes. Une des plus importantes classifications infragénériques de *Passiflora* a été proposée par Killip en 1938 [9] et comprenait 22 sous-genres, différenciés sur la base de divers caractères morphologiques concernant principalement la fleur. Cette classification a été relativement peu modifiée [10] jusqu'à la proposition récente de MacDougal et Feuillet [8] de ne plus reconnaître que quatre sous-genres. Les récents résultats, publiés en parallèle par deux équipes au Brésil et en France sur la base de données moléculaires, vont dans le sens d'une simplification de la classification infragénérique du genre *Passiflora*, puisqu'ils font apparaître une subdivision du genre en un nombre limité de grands groupes [11-13].

Les deux phylogénies publiées présentent cependant quelques points conflictuels, tels que la monophylie du genre *Passiflora* (le genre apparaît monophylétique dans l'une des phylogénies mais non dans l'autre) et la position du sous-genre *Astrophea* par rapport aux autres sous-genres, qui varie entre les deux phylogénies. Il apparaissait alors intéressant de combiner les jeux de données des deux équipes pour tenter d'améliorer la résolution des arbres phylogénétiques et obtenir ainsi une image aussi précise que possible de la structuration à l'intérieur du genre *Passiflora*. En outre, les données ayant été obtenues sur des individus différents au sein d'une même espèce, la réunion des données fournissait une occasion d'aborder la diversité intraspécifique des passiflores, dont certaines espèces, telle *Passiflora foetida* L., sont extrêmement polymorphes [14]. L'enjeu de ce travail est d'autant plus important que ce genre comprend de nombreuses espèces d'intérêt économique. La plus connue est l'espèce *Passiflora edulis* Sims. (maracujá), dont le jus est consommé dans le monde entier. Parmi les espèces cultivées plus localement pour leur fruit, on peut citer *Passiflora tripartita* var. *mollissima* (Kunth), Holm-Niel. et Jørg. (curuba ou tacso), ou encore *P. ligularis* Juss. (grenadille douce ou grenadille de montagne). L'espèce *Passiflora incarnata* L. (maypop) est exploitée en industrie pharmaceutique pour ses propriétés sédatives [15]. De nombreuses espèces sont exploitées en horticulture pour leur intérêt ornemental, mais les horticulteurs rencontrent des problèmes dans l'identification des espèces et/ou variétés de *Passiflora* ; une classification correcte de ce groupe est donc primordiale.

L'objectif du travail présenté ici était d'analyser le niveau d'information apporté par différents marqueurs moléculaires (chloroplastiques et nucléaires) et de comparer le niveau d'information apporté par ces marqueurs, utilisés séparément ou combinés, en prenant comme modèle d'étude le genre *Passiflora*. Cette étude représente en outre un pas supplémentaire vers l'élucidation de l'histoire évolutive des passiflores.

## Matériel et méthode

### Matériel

Notre étude porte sur un échantillon de 30 espèces appartenant au genre *Passi-*

*flora* et représentant 10 des 22 sous-genres reconnus dans la classification de Killip [9] et 3 des 4 sous-genres reconnus dans la révision récente de MacDougal et Feuillet [11]. Le *tableau 1* propose une confrontation des deux systèmes de classification et indique la position systématique des espèces étudiées. Deux représentants du genre *Adenia* (Passifloraceae) ont été ajoutés à l'échantillon afin de servir de groupe externe pour l'enracinement des arbres phylogénétiques.

Pour chacune des espèces, les séquences publiées de quatre régions génomiques ont été réunies. Il s'agit de deux régions chloroplastiques (*matK* et *trnL-F*) et de deux régions nucléaires (ncpGS et les régions ITS du rDNA). Les séquences *matK* et ncpGS de l'espèce *Adenia gum-mifera* et les séquences *trnL-F* et ITS de l'espèce *A. keramantbus* ont été ajoutées afin de servir de référence externe pour l'enracinement des arbres phylogénétiques. Dans la suite, le terme « groupe externe » fera référence à l'une ou l'autre des deux espèces du genre *Adenia*.

### Méthode

Les séquences de chacune des quatre régions ont été alignées pour les 30 espèces et le groupe externe à l'aide du logiciel Clustal X [16]. Les arbres phylogénétiques ont été reconstruits avec trois méthodes : deux méthodes probabilistes, la méthode bayésienne (logiciel MrBayes [17]) et la méthode du maximum de vraisemblance, ainsi que la méthode du maximum de parcimonie (logiciel PAUP 4.0 [18]). Le logiciel ModelTest [19] a été utilisé pour le choix du modèle d'évolution le plus approprié pour chaque région d'ADN étudié. Les matrices de caractères ont été traitées séparément ou de façon combinée pour la reconstruction phylogénétique, les « indels » (événements d'insertion ou délétion) étant traités comme données manquantes. La robustesse statistique des arbres a été évaluée en réalisant le test de *bootstrap* avec 1 000 répétitions [20]. La congruence entre les topologies a été évaluée à l'aide du test de Templeton [21] développé par Farris [22].

## Résultats et discussion

Le *tableau 2* présente le nombre de caractères obtenus par alignement de

**Tableau 1. Classifications du genre *Passiflora* proposées par MacDougal et Feuillet [8] et par Killip [9]. Les espèces utilisées dans cette étude sont indiquées dans la dernière colonne.**

Table 1. Classifications of the genus *Passiflora* established by MacDougal and Feuillet [8] and by Killip [9]. The species included in this study are listed on the right.

Classification de MacDougal et Feuillet (2004)		Classification de Killip (1938)		Espèces étudiées
Sous-genre	Supersection	Sous-genre	Section	
Astropheae (DC.) Masters	Astropheae	Astropheae (DC.) Masters	Eustropheae	<i>P. macrophylla</i> Spruce ex Mast.
	Capreolata		Dolichostemma	<i>P. citrifolia</i> (Juss.) Mast.
Pseudoastropheae	Leptopoda		Leptopoda	
	Pseudoastropheae		Pseudoastropheae	
	Pseudoastropheae		Cirrhipes	
	Botryastropheae		Botryastropheae	
Deidamioides (Harms)		Deidamioides (Harms) Killip		
Killip				
Decaloba (DC.) Roth.	Deidamioides			
	Polyanthea	Polyanthea (DC.) Killip	Mayapathanthus	
	Tetrasylis			
	Mayapathanthus			
	Typhostemmatoides			
	Pterosperma			
	Hahniopathanthus			
	Disemma			
	Multiflora			
	Auriculata			
Cieca				
Bryonioides				
Decaloba				
Passiflora	Decaloba			
	Xerogona			
	Decaloba			
	Passiflora			
	Passiflora			
	Stipulata			
	Laurifolia			
	Coccinea			
	Distephana			
	Tacsonia			
Passiflora	Decaloba			
	Xerogona			
	Decaloba			
	Passiflora			
	Passiflora			
	Stipulata			
	Laurifolia			
	Coccinea			
	Distephana			
	Tacsonia			
Passiflora	Decaloba			
	Xerogona			
	Decaloba			
	Passiflora			
	Passiflora			
	Stipulata			
	Laurifolia			
	Coccinea			
	Distephana			
	Tacsonia			

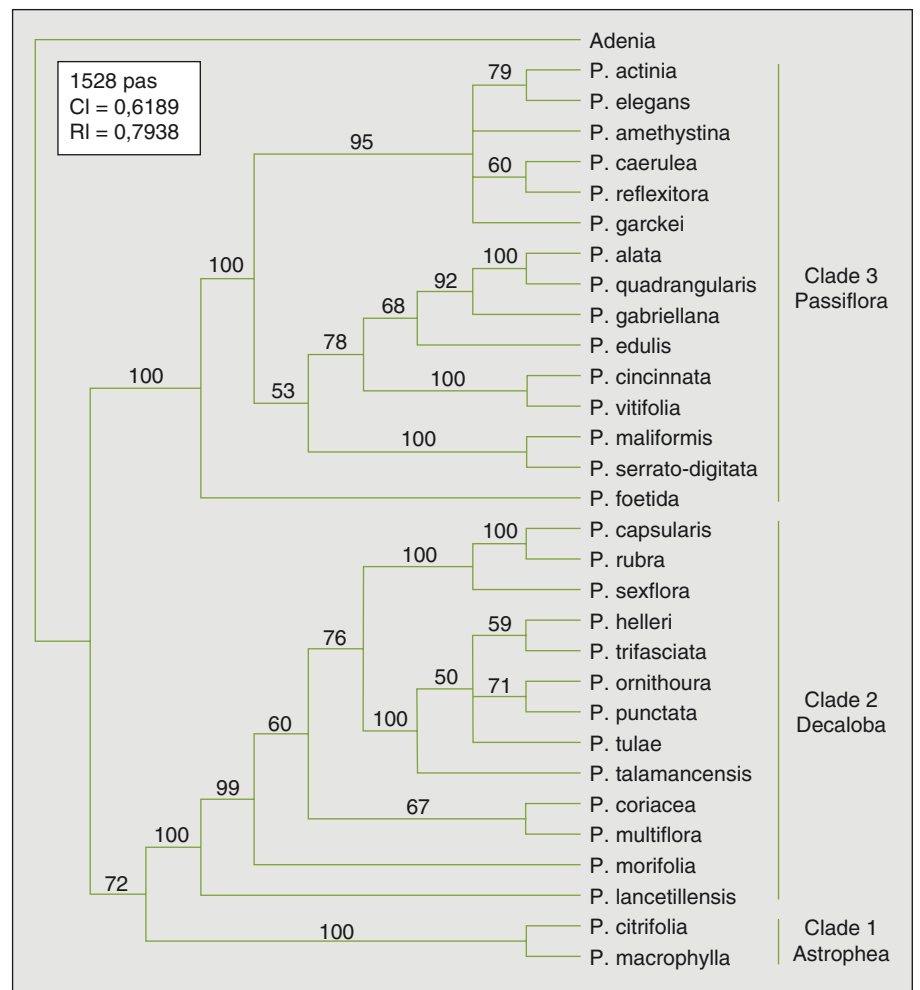
chacune des régions choisies, ainsi que des données sur les fréquences relatives de chacun des nucléotides. Alors que les différentes régions séquencées étaient chacune de taille limitée, la réunion des données permet d'atteindre un total de 2 385 nucléotides pour l'alignement, avec un pourcentage en bases G + C d'environ 40 %.

## Analyse des régions nucléaires

L'analyse par parcimonie de l'alignement des séquences des régions nucléaires ncpGS et ITS a permis d'obtenir respectivement 4 560 et 305 000 arbres également parcimonieux. Pour les deux régions, le test de *bootstrap* indique un bon support statistique pour les nœuds externes. Les nœuds les plus internes sont affectés de valeurs de *bootstrap* peu élevées, indiquant une faible robustesse ou fiabilité. L'arbre consensus fondé sur la région ncpGS présente une meilleure résolution que celui obtenu avec les données ITS. La *figure 1* présente l'arbre consensus des 15 arbres les plus parcimonieux obtenus après une recherche heuristique effectuée sur l'ensemble des deux régions nucléaires. Cet arbre est mieux résolu que les arbres obtenus avec les données traitées séparément et la plupart des nœuds sont assez bien soutenus. Toutes les espèces du genre *Passiflora* représentées dans l'arbre partagent un même ancêtre commun. Le genre apparaît donc monophylétique et présente une structuration en trois grands groupes monophylétiques (ou clades), appelés clades 1, 2 et 3 dans la *figure 1*. Chacun de ces clades est très fortement soutenu par le test de *bootstrap*. Le clade 1 regroupe les deux espèces du sous-genre *Astrophea* (la classification utilisée ici est celle de MacDougal et Feuillet [11]), le clade 2 (directement apparenté au clade 1) regroupe les espèces du sous-genre *Decaloba* et le clade 3 regroupe les espèces du sous-genre *Passiflora*. Les résultats obtenus avec les méthodes probabilistes (maximum de vraisemblance et méthode bayésienne) sont très similaires et ne sont pas présentés ici pour cette raison.

## Analyse des régions chloroplastiques

La recherche heuristique appliquée aux alignements des régions chloroplastiques



**Figure 1.** Phylogénie du genre *Passiflora* reposant sur des données nucléaires. L'arbre présenté est le consensus des 15 arbres les plus parcimonieux. Les valeurs de *bootstrap* sont indiquées sur les nœuds.

**Figure 1.** Nuclear DNA phylogeny of the genus *Passiflora*. The tree presented here is the strict consensus of the 15 most parsimonious trees. The values indicated on the branches represent *bootstrap* frequencies (BF).

*trnL-F* et *matK* a produit dans chacun des cas plus de 300 000 arbres également parcimonieux, ce qui traduit un faible niveau d'information phylogénétique contenue dans chacune des deux régions. Les deux régions chloroplastiques sont en effet nettement plus conservées que les deux régions nucléaires (*tableau 2*). Cela se traduit par des arbres consensus présentant de nombreuses polytomies (nœuds non résolus). Si la résolution n'est guère améliorée en combinant les deux jeux de données (*figure 2*), on voit cependant se dégager une structuration générale des 30 espèces de passiflores en trois clades bien soutenus, comme c'est le cas dans la *figure 1* avec les données nucléaires.

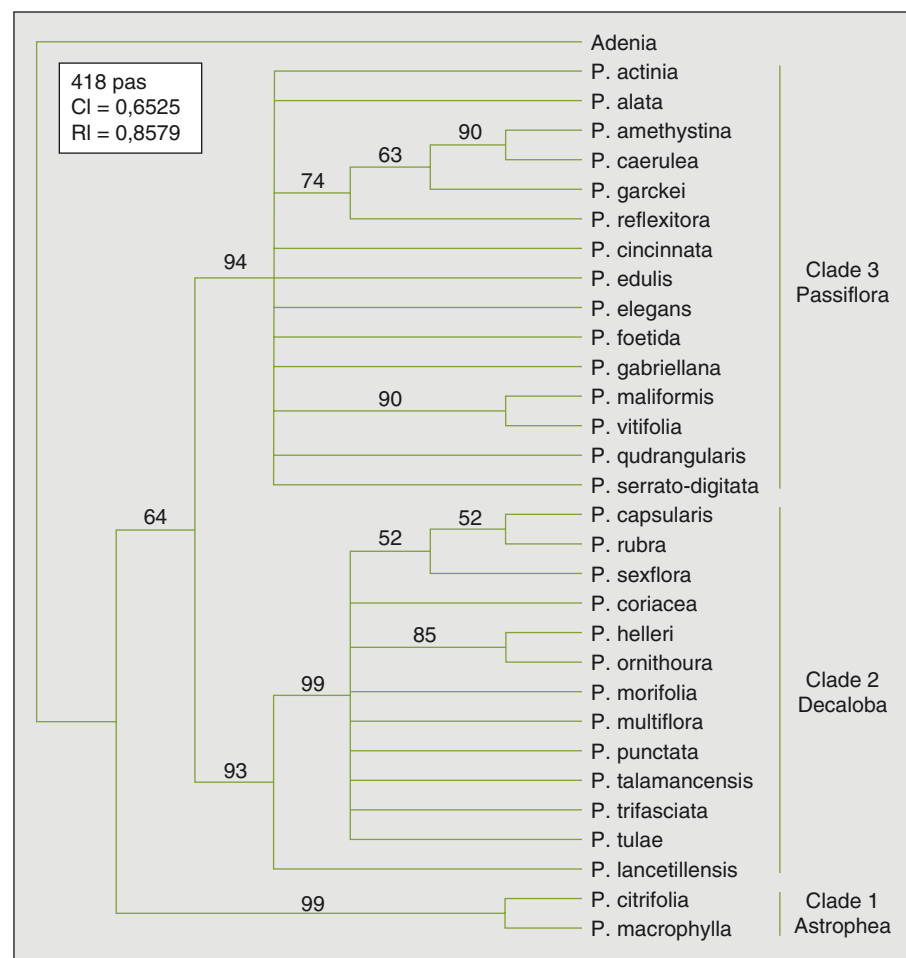
## Analyse combinée des régions nucléaires et chloroplastiques

Six arbres également parcimonieux ont été obtenus lors de la recherche heuristique à partir de l'ensemble des données. Le consensus de ces arbres (*figure 3*) présente une topologie bien résolue puisqu'il y a peu de polytomies, et la plupart des nœuds sont affectés de valeurs de *bootstrap* élevées, traduisant ainsi une certaine robustesse de cet arbre. De même que dans les analyses précédentes, on retrouve une distribution des 30 espèces en trois clades robustes. Le clade 1 regroupe les deux espèces appar-

**Tableau 2. Données sur les alignements des régions cibles choisies pour l'étude. Les modèles d'évolution et le paramètre  $\alpha$  calculés pour chaque région avec Modeltest sont indiqués.**

Table 2. Details about the alignments used in this study. The evolution models as well as the gamma-shape parameter ( $\alpha$ ) calculated with Modeltest for each region analyzed are indicated.

	Nb total de caractères	Nb de sites informatifs	% en bases GC	Modèle d'évolution	Paramètre alpha
<i>Régions chloroplastiques</i>					
<i>trnL-F</i>	416	45	40,1 %	HKY + G	$\alpha = 0,4459$
<i>matK</i>	678	69	30,2 %	TVM + G	$\alpha = 0,5267$
<i>Régions nucléaires</i>					
ITS	586	262	57,9 %	GTR + I + G	$\alpha = 2,1035$
nucpGS	705	166	42,2 %	TrN + G	$\alpha = 1,1799$
Total	2 385	542	42,5 %		



**Figure 2.** Phylogénie du genre *Passiflora* reposant sur des données chloroplastiques. L'arbre présenté est le consensus des 47 400 arbres les plus parcimonieux. Les valeurs de *bootstrap* sont indiquées sur les noeuds.

**Figure 2.** Plastid DNA phylogeny of the genus *Passiflora*. The tree presented here is the strict consensus of the 47 400 most parsimonious trees. The values indicated on the branches represent *bootstrap* frequencies (BF).

tenant au sous-genre *Astrophea* reconnu dans la classification de MacDougal et Feuillet [8] ainsi que dans celle de Killip [9]. Le clade 2 regroupe toutes les espèces appartenant au sous-genre *Decaloba* défini par MacDougal et Feuillet. Nos résultats indiquent que l'espèce *Passiflora lancetillensis*, décrite initialement comme appartenant au sous-genre *Deidamioides sensu* Killip [23], est apparentée au sous-genre *Decaloba*, rejoignant ainsi la proposition de MacDougal et Hansen [24] de placer *P. lancetillensis* au sein du sous-genre *Decaloba* dans une nouvelle section (*Pterosperma*). Le clade 3 regroupe toutes les espèces du sous-genre *Passiflora sensu* Feuillet et MacDougal, avec l'espèce *Passiflora foetida* en position basale par rapport au reste des espèces. Ce résultat indique une divergence précoce de l'espèce *Passiflora foetida* au sein du clade 3, qui se traduit vraisemblablement par une divergence morphologique. Cela expliquerait pourquoi cette espèce était placée dans un sous-genre différent (le sous-genre *Dysosmia*) par Killip [9]. La même remarque peut d'ailleurs s'appliquer à *Passiflora lancetillensis*, dont le classement dans le sous-genre *Deidamioides* [23] s'expliquerait par sa divergence précoce au sein de *Decaloba*. En résumé, trois des quatre sous-genres reconnus dans la classification morphologique la plus récente apparaissent monophylétiques, c'est-à-dire qu'ils constituent des groupes naturels. Les nombres chromosomiques de base [25], reportés sur la *figure 3*, soutiennent les trois principaux clades : le clade 1 (sous-genre *Astrophea*) regroupe des espèces caractérisées par un nombre de base de  $x = 12$ , le clade 3 (sous-genre *Passiflora*) est caractérisé par un nombre chromosomique de base de  $x = 9$ , et le clade 2 (sous-genre *Decaloba*) regroupe des espèces présentant majoritairement un nombre de base de  $x = 6$ . En ce qui concerne les niveaux inférieurs de la classification (sections et séries), le petit nombre de représentants de chaque section dans notre échantillonnage ne permet pas d'aller très loin dans la comparaison entre la phylogénie moléculaire et les classifications morphologiques. Dix des 17 supersections proposées par MacDougal et Feuillet [8] sont représentées dans l'échantillon, dont cinq par plus de deux espèces : *Astrophea* (sous-genre *Astrophea*), *Decaloba* (sous-genre *Decaloba*), *Stipulata*, *Passiflora* et *Laurifolia* (sous-genre *Passiflora*). Les neuf représentants de la supersection *Decaloba* forment un

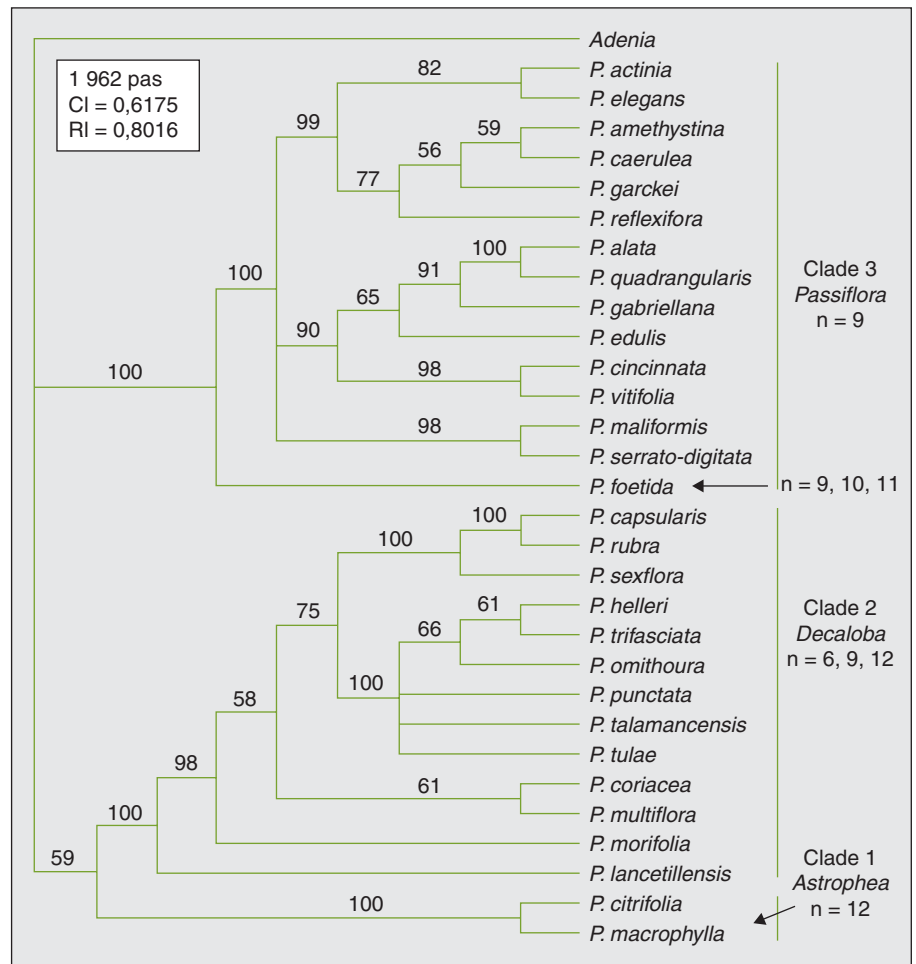
groupe monophylétique. Nos résultats appuient la proposition de MacDougal et Feuillet de regrouper le sous-genre *Xerogona* de Killip, représenté ici par *P. capsularis* et *P. rubra*, avec le sous-genre *Decaloba*. À l'intérieur du sous-genre *Passiflora* (clade 3 de la figure 3), les représentants de la supersection *Stipulata* forment un clade à l'exception de *P. foetida* qui se trouve placée à la base du sous-genre dans notre arbre. Ce résultat rejoint la classification de Killip, dans laquelle cette espèce est placée dans un sous-genre particulier, *Dysosmia*. La supersection *Laurifolia* (représentée ici par cinq espèces) apparaît paraphylétique dans notre arbre puisqu'elle inclut les deux représentants (*P. edulis* et *P. cincinnata*) de la supersection *Passiflora*. L'utilisation de caractères ancestraux pour regrouper des espèces aboutit généralement à la constitution de groupes paraphylétiques [26], qui rassemblent une partie seulement des descendants d'un même ancêtre commun. L'existence de conflits entre les classifications des passiflores proposées sur la base des caractères morphologiques et la phylogénie moléculaire proposée ici, provient vraisemblablement du fait que les groupes infragénériques définis dans les classifications morphologiques reposent indifféremment sur le partage de caractères ancestraux ou bien dérivés. Or, dans une classification fondée sur des groupes naturels (groupes incluant tous les descendants d'un même ancêtre commun), les groupes paraphylétiques ne sont pas reconnus. L'approche phylogénétique, qui permet d'identifier plus clairement les groupes naturels au sein d'un taxon, est un moyen d'obtenir des classifications qui reflètent au mieux l'histoire évolutive des espèces.

### Intérêt de la combinaison des données

Une phylogénie établie à partir d'une région du génome reflète avant tout l'histoire évolutive de cette région. C'est seulement sous certaines conditions que cette phylogénie reflétera l'histoire évolutive des organismes [27, 28]. La comparaison de phylogénies établies à partir de séquences provenant du génome nucléaire (dont l'hérédité est biparentale) ou des génomes d'organelles (dont l'hérédité est généralement uniparentale, avec un certain nombre d'exceptions, dont un cas répertorié pour le genre *Passiflora* [29]) peut cependant s'avérer porteuse d'informations. En effet, lorsque

l'on s'intéresse à un groupe d'organismes étroitement apparentés (comme c'est le cas *a priori* pour les espèces du genre *Passiflora*), l'observation de conflits entre les phylogénies nucléaires et chloroplastiques ou mitochondriales peut révéler l'existence d'événements d'hybridation ou d'introgression au cours de l'histoire évolutive des taxons [30]. Par ailleurs, il est rare que la quantité d'informations apportée par une région du génome soit suffisante pour obtenir une phylogénie résolue d'un groupe taxonomique donné [31] d'où l'importance de comparer et/ou d'ajouter les informations apportées par différents marqueurs moléculaires, voire morphologiques [32]. Les résultats que nous avons obtenus pour le genre *Passiflora* montrent l'importance de ce

type d'approche pour la reconstruction phylogénétique. La combinaison des données nucléaires et chloroplastiques (et donc l'augmentation du nombre de caractères mis en jeu), si elle n'aboutit pas à un arbre consensus notablement différent de l'arbre « nucléaire », a permis une diminution du nombre d'arbres également parcimonieux issus de la recherche heuristique (6 arbres avec toutes les données combinées, contre 15 arbres avec les données nucléaires et 47 400 avec les données chloroplastiques). Les régions chloroplastiques *trnL-F* et *matK*, très utilisées pour l'établissement de phylogénies au niveau de la famille et du genre [33], se sont avérées particulièrement peu informatives chez les passiflores par rapport aux données nucléaires. En revanche,



**Figure 3.** Phylogénie du genre *Passiflora* reposant sur les données combinées. L'arbre présenté est le consensus des six arbres les plus parcimonieux. Les sous-genres reconnus dans la classification de MacDougal et Feuillet [8] sont indiquées sur la droite, de même que les nombres chromosomiques haploïdes rencontrés dans chacun des sous-genres. Les valeurs de *bootstrap* sont indiquées sur les noeuds.

**Figure 3.** Total evidence phylogeny of the genus *Passiflora*. Strict consensus of the six most parsimonious trees. The subgenera according to MacDougal and Feuillet [8] are indicated on the right, as well as the haploid chromosome numbers found in the different subgenera. The values indicated on the branches represent *bootstrap* frequencies (BF).

elles ont permis de révéler l'existence d'un conflit en ce qui concerne la position du clade 1, qui regroupe les espèces représentant le sous-genre *Astrophea*. Ce clade apparaît apparenté au clade 2 (sous-genre *Decaloba*) avec les données nucléaires, alors qu'il est en position basale de l'arbre obtenu avec les données chloroplastiques. Dans le cas présent, il est possible que ce conflit soit causé en grande partie par un échantillonnage insuffisant en termes de nombre d'espèces, en particulier pour le sous-genre *Astrophea*. Il est en effet inexistant entre les phylogénies du genre *Passiflora* établies sur la base des séquences ncpGS [13] et *matK* [12] lorsqu'un nombre beaucoup plus important d'espèces est inclus. Dans ces phylogénies, le sous-genre *Astrophea* apparaît en position basale. Pour résoudre ce problème, il faut envisager d'augmenter l'échantillonnage en termes de nombre d'espèces mais également en termes de nombre de caractères étudiés.

## Conclusion

Cette étude présente un exemple de l'utilité de combiner des jeux de séquences pour explorer l'histoire évolutive des organismes, en utilisant comme modèle le genre *Passiflora*. Les résultats obtenus indiquent que les chances d'avoir des résultats plus riches et informatifs augmentent grâce à la collaboration entre différentes équipes de recherche. Nous souhaitons donc poursuivre dans ce sens, et mettre à profit les compétences de nos deux équipes pour aller plus avant dans la connaissance de l'histoire évolutive des passiflores. ■

## Références

- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF, Donoghue MJ. *Plant Systematics: a phylogenetic approach*. Sunderland (Massachusetts, États-Unis) : Sinauer Associates, 2002 ; 576 p.
- Graham SW, Olmstead RG. Utility of 17 chloroplast genes for inferring the phylogeny of the basal angiosperms. *Am J Bot* 2000 ; 87 : 1712-30.
- Clegg MT, Gaut Jr. BS, Learn GH, Morton BR. Rates and patterns of chloroplast DNA evolution. *Proc Nat Acad Sci USA* 1994 ; 1991 : 6795-801.
- Gielly L, Taberlet P. The use of chloroplast DNA to resolve plant phylogenies : noncoding versus *rbcl* sequences. *Mol Bio Evol* 1994 ; 11 : 769-77.
- Baldwin BG, Sanderson MJ, Porter JM, Wojciechowski MF, Campbell CS, Donoghue MJ. The ITS region of nuclear ribosomal DNA : a valuable source of evidence on angiosperm phylogeny. *Ann Missouri Botanical Garden* 1995 ; 82 : 247-77.
- Sang T. Utility of low-copy nuclear gene sequences in plant phylogenetics. *Crit Rev Biochem Mol Biol* 2002 ; 37 : 121-47.
- Cronn RC, Small RL, Haselkorn T, Wendel JF. Rapid diversification of the cotton genus (*Gossypium* : Malvaceae) revealed by analysis of sixteen nuclear and chloroplast genes. *Am J Bot* 2002 ; 89 : 707-25.
- MacDougal J, Feuillet C. Systematics. In : Ulmer T, MacDougal J, Ulmer B, eds. *Passiflora : Passionflowers of the world*. Portland (Oregon, États-Unis) : Timber Press, 2004 : 27-31.
- Killip EW. *The American species of Passifloraceae*. Chicago (Michigan, États-Unis) : Field Museum of Natural History, 1938 ; 2 vol., 613 p.
- Escobar LK. A new subgenus and five new species in *Passiflora* (Passifloraceae) from South America. *Ann Missouri Botanical Garden* 1989 ; 76 : 877-85.
- Muschner VC, Lorenz AP, Cervi AC, et al. A first molecular phylogenetic analysis of *Passiflora* (Passifloraceae). *Am J Bot* 2003 ; 90 : 1229-38.
- Yockteng R. *Phylogénies : outils pour l'étude de l'histoire évolutive des organismes. L'exemple des pensées (genre Viola L.) et des passiflores (genre Passiflora L.)*. Orsay (France) : Université Paris-Sud XI, 2003 ; 141 p.
- Yockteng R, Nadot S. Phylogenetic relationships among *Passiflora* species based on the glutamine synthetase nuclear gene expressed in chloroplast (ncpGS). *Mol Phylogen Evol* 2004 ; 31 : 379-96.
- Vanderplanck J. *Passion flowers*. Cambridge (États-Unis) : MIT Press, 2000 ; 224 p.
- Dhawan K, Hawan S, Sharma A. *Passiflora* : a review update. *J Ethnopharmacol* 2004 ; 94 : 1-23.
- Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, Jeanmougin F, Higgins DG. The Clustal X windows interface : flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Res* 1997 ; 25 : 4876-82.
- Huelsenbeck JP, Ronquist F. MrBayes : bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinform Appl Notes* 2001 ; 17 : 754-5.
- Swofford DL. *PAUP\* : Phylogenetic analysis using parsimony (\* and other methods). Version 4.0b10*. Sunderland (Massachusetts, États-Unis) : Sinauer Associates, 2002.
- Posada D, Crandall KA. Modeltest : testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 1998 ; 14 : 817-8.
- Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies : an approach using the bootstrap. *Evolution* 1985 ; 39 : 783-91.
- Templeton AR. Phylogenetic inference from restriction endonuclease cleavage site maps with particular reference to the evolution of humans and the apes. *Evolution* 1983 ; 24 : 218-27.
- Farris JS, Källersjö M, Kluge AG, Bult C. Testing significance of congruence. *Cladistics* 1994 ; 10 : 315-9.
- Davidse G, Sousa MS, Chater AO. *Alismataceae a Cyperaceae. Flora Mesoamericana volume 6*. México : Instituto de Biología, 1994 ; 543 p.
- MacDougal JM, Hansen AK. A new section of *Passiflora*, subgenus *Decaloba* (Passifloraceae), from Central America, with two new species. *Novon* 2003 ; 13 : 459-66.
- DeMelo NF, Cervi AC, Guerra M. Karyology and cytotaxonomy of the genus *Passiflora*. *Plant Syst Evol* 2001 ; 226 : 69-84.
- Page RDM, Holmes EC. *Molecular evolution*. Oxford (Royaume-Uni) : Blackwell Science, 1998 ; 346 p.
- Doyle JJ. Gene trees and species trees : molecular systematics as one character taxonomy. *Syst Bot* 1992 ; 17 : 144-63.
- Ferguson CJ, Jansen RK. A chloroplast DNA phylogeny of eastern *Phlox* (Polemoniaceae) : Implications of congruence and incongruence with the ITS phylogeny. *Am J Bot* 2002 ; 89 : 1324-35.
- Courriveau JL, Coleman W. Rapid screening method to detect potential biparental inheritance of plastid DNA and results for over 200 angiosperms species. *Am J Bot* 1988 ; 75 : 1443-58.
- Chat J, Jauregui B, Petit RJ, Nadot S. Reticulate evolution in kiwifruit (*Actinidia*, Actinidiaceae) identified by comparing their maternal and paternal phylogenies. *Am J Bot* 2004 ; 91 : 736-47.
- Qiu YL, Palmer JD. Phylogeny of early land plants : insights from genes and genomes. *Trends Plant Sci* 1999 ; 4 : 26-30.
- Hugues CE, Bailey CD, Harris SA. Divergent and reticulate species relationships in *Leucaena* (Fabaceae) inferred from multiple data sources : insights into polyploid origins and nrDNA polymorphism. *Am J Bot* 2002 ; 89 : 1057-73.
- Reeves G, Chase MW, Goldblatt P, et al. Molecular systematics of Iridaceae : evidence from four plastid DNA regions. *Am J Bot* 2001 ; 88 : 2074-87.