

Introduction

Les Herbiers représentent à la fois des collections patrimoniales à conserver, mais aussi un matériel essentiel pour la recherche sur la biodiversité et l'environnement (Funk 2018 ; Lang *et al.* 2019). Aujourd'hui, l'utilisation scientifique des spécimens d'herbiers dépasse largement la taxonomie végétale pour enrichir l'écologie, la chimie environnementale et l'étude des changements globaux (Meineke *et al.* 2018a, b). Sans viser l'exhaustivité, nous illustrerons ici les principaux champs de valorisation scientifique de ces collections, en s'appuyant sur les travaux de différentes équipes de recherche.

Au-delà des travaux de systématique, Lavoie (2013) recense 382 études publiées de 1966 à 2012 portant sur la biogéographie et les sciences de l'environnement. Cette

valorisation alternative des herbiers par la recherche produisait environ cinq articles par an jusqu'en 1990, pour dépasser 50 articles par an de 2010 et 2012 (Lavoie 2013) et se stabiliser à plusieurs centaines par an de 2013 à 2016 (Carine *et al.* 2018). Cette production peut être classée en une dizaine de thèmes écologiques et environnementaux (Tableau 1 ; Lavoie 2013), auxquels s'ajoutent des valorisations par les sciences humaines (*e.g.* art, histoire des sciences ; Carine *et al.* 2018). D'importants biais liés à la concentration géographique des consultations des collections peuvent être observés : les vingt herbiers les plus consultés pour des études environnementales sont nord-américains ou anglais, et plus de la moitié ciblent des milieux d'étude en Europe ou en Amérique du Nord (Lavoie 2013).

Tableau 1 - Utilisation des herbiers dans les sciences de l'environnement (issu de Lavoie 2013)

Thème	Nombre d'articles	Nombre médian de spécimens
Invasions	98	277
Biogéographie	71	3335
Biais associés aux herbiers	67	4316
Pollution	65	50
Espèces menacées	58	351
Phénologie	21	1256
Relevés floristiques	20	2000
Maladie des plantes	18	391
Priorités de conservation	14	2858
Changement climatique	11	1075

I. Systématique végétale

Une des responsabilités scientifiques majeures des collections d'herbier réside dans la conservation et la mise à disposition des spécimens types, échantillons de références servant de témoins morphologiques pour l'existence des espèces et taxons inférieurs. Ces spécimens types sont généralement les plus consultés dans les collections. Ainsi, leur

repérage et leur numérisation sont appréciés par les chercheurs en systématique afin de faciliter les révisions taxonomiques, *e.g.* modifications nomenclaturales, mise en synonymie, description de nouveaux taxons (Figure 1 ; Hardion *et al.* 2012 ; Vissers *et al.* 2017).



Figure 1 : Spécimens types utilisés dans la révision taxonomique d'*Arundo plinii* (Hardion *et al.* 2012). a, *A. plinii* Turra (Lectotype, MARS) ; b, *A. micrantha* Lam. (Holotype, P-LAM) ; c, *A. collina* Ten. (Lectotype, MARS) ; d, *A. mauritanica* Desf. (Holotype, P) ; e, *A. mediterranea* Danin (Syntype, MARS) ; f, *A. donaciformis* (Loisel.) Hardion *et al.* (Isotype, MARS). (Photographies Laurent Hardion).

À une échelle plus large, les spécimens d'herbiers, typifiés ou non, peuvent enrichir les échantillonnages d'études en systématique végétale portant sur des marqueurs morphologiques, anatomiques ou moléculaires. À titre d'exemple, la révision des taxons infraspécifiques d'*Arundo formosana* Hack. par des marqueurs morphométriques et phylogénétiques a été permise sans mission de terrain par le prêt d'une centaine d'échantillons d'herbier par l'Herbier de l'Institut de recherche en foresterie de Taiwan (TAIF), ainsi que par l'autorisation d'en extraire de l'ADN (Hardion *et al.* 2017). En effet, la plupart des caractères morphologiques restent observables sur les spécimens, notamment

ceux exigeant une coupe anatomique ou portant sur les caractères épidermiques (Figure 2), bien que ces observations puissent être partiellement destructrices (*e.g.* réhydratation de pétales pour le genre *Dianthus*). Dans ce cas, il conviendrait de laisser une trace de ces observations sur le spécimen afin d'y éviter la répétition de ces observations dommageables. Ces collections deviennent même le seul matériel d'étude disponible pour les plantes disparues, ou localisées dans des zones géographiques difficilement accessibles, notamment pour des raisons géopolitiques (*e.g.* Afghanistan, Pakistan ; Hardion *et al.* 2014).

II. Phylogénie moléculaire

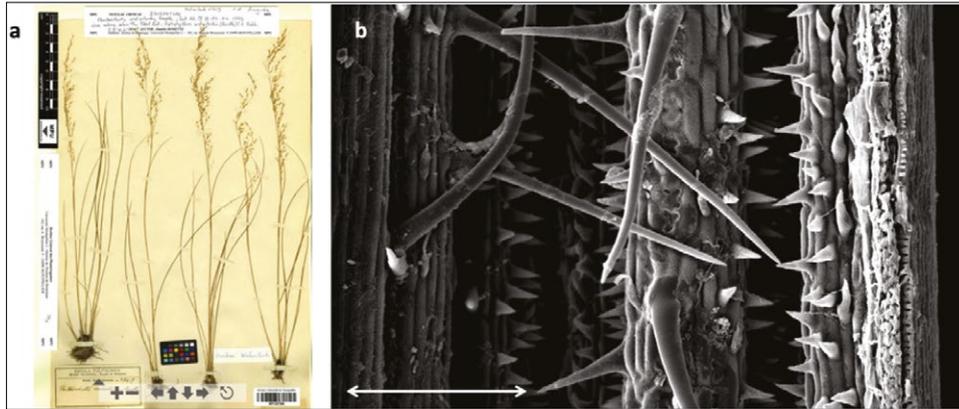


Figure 2 : (a) Isosytype de *Piptophyllum welwitschii* (Rendle) C.E.Hubb. (Poaceae), spécimen MPU027359 ; (b) caractères épidermiques (poils, aiguillons, stomates, cellules siliceuses et subéreuses) observés sur ce spécimen récolté en 1857.

Depuis plus de 20 ans, les spécimens d'herbier sont largement utilisés dans les analyses phylogénétiques, principalement à travers le séquençage de portions d'ADN de quelques centaines de paires de bases localisées essentiellement dans le génome chloroplastique (e.g. *rbcl*, *matK*) ou dans les régions de l'ADN ribosomal (e.g. espaceurs ITS). Néanmoins, les méthodes classiques d'amplification par PCR et séquençage Sanger limitaient l'étude de spécimens âgés de plusieurs dizaines d'années à cause de la dégradation de l'ADN. Cette dégradation dépend néanmoins de l'identité du taxon, ainsi que la qualité du séchage et des conditions de conservation de l'échantillon. Depuis une décennie, l'accès aux nouvelles méthodes de séquençage a permis un progrès considérable dans le séquençage des échantillons anciens, permettant la reconstruction de génomes chloroplastiques entiers d'échantillons récoltés au XIX^e siècle (Bieker & Martin 2018). À titre d'exemple, Zedane *et al.* (2016) ont réussi à séquencer le génome chloroplastique d'un spécimen d'*Hesperelaea palmeri* (Oleaceae) récolté en 1875, et Bakker *et al.* (2016) d'un spécimen d'*Aethionema membranaceum* (Brassicaceae) récolté en 1869. Ces progrès permettent l'étude d'espèces supposées disparues, comme dans le cas de *Leptagrostis schimperiana* (Poaceae), espèce récoltée seulement deux fois en 1852 et 1853 par G.W. Schimper au Nord de l'Ethiopie, et non revue depuis, pour laquelle Hardion *et al.* (Figure 3) ont réussi à séquencer le génome chloroplastique du spécimen holotype récolté en 1853 (STR).

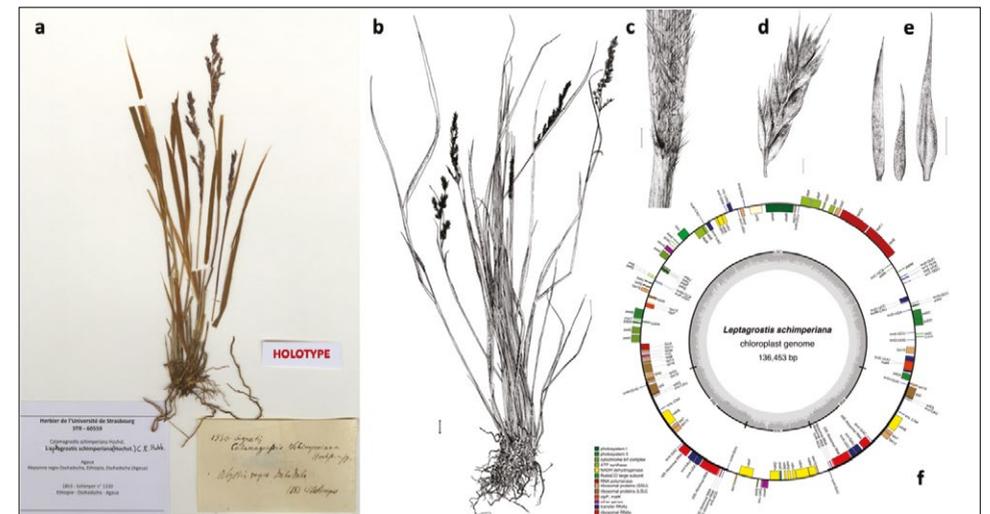


Figure 3 : (a) Holotype de *Leptagrostis schimperiana* (Hochst.) C.E.Hubb. (STR), (b) dessins de l'individu, (c) de détails de la feuille, (d) d'un groupement d'épillets, (e) des glumes inégales et de la lemme dépassant les glumes, et (f) génome chloroplastique séquencé à partir d'un fragment de l'échantillon (Dessins : F. Tournay).

III. Biogéographie

À l'heure du big data, les collections d'herbier constituent encore aujourd'hui les bases de données de distribution d'espèces les plus fiables et complètes. Leur informatisation rend accessible les données de localisation d'espèces à des dates et lieux précis, tandis que leur numérisation (images consultables sur internet) et leur consultation permettent d'étudier le spécimen et de vérifier son identité taxonomique. Ces bases sont de plus en plus interoperables avec d'autres bases régionales et nationales, leur conférant un rôle non-négligeable dans l'inventaire du patrimoine naturel, auprès des acteurs de la conservation du patrimoine naturel vivant. Ces données de distribution d'espèces sont aussi valorisées par des travaux de recherche, notamment pour des comparaisons diachroniques (passé vs. actuel) de cortèges floristiques (Robles *et al.*, 2023) ou des modélisations bioclimatiques de la distribution des espèces (Hardion *et al.* 2014).

IV. Conservation de la biodiversité

Comme citées précédemment, les données de distribution issues des herbiers peuvent orienter des stratégies de conservation. Rivers *et al.* (2011) illustrent cela en utilisant 11461 spécimens pour déterminer le statut de menace de 661 espèces endémiques en suivant les critères IUCN, avec des taux d'erreur très bas. Si la conservation de la biodiversité et celle des collections d'herbier ne répondent pas du tout aux mêmes objectifs, elles peuvent parfois se rencontrer lorsqu'il s'agit de spécimens porteurs de semences encore viables. En effet, dans de bonnes conditions de conservation, les graines présentes sur les échantillons d'herbiers peuvent conserver leur viabilité et permettre de produire de nouveaux individus vivants, matériel de choix pour de

nombreuses études moléculaires difficilement à réaliser sur échantillons secs (analyses des composés organiques volatiles émis par les fleurs par exemple ; figure 4). Cette viabilité particulièrement longue pour certaines familles peut permettre la restauration de populations d'espèces précédemment considérées comme éteintes pour un territoire donné. Ainsi, Godefroid *et al.* (2011) sont parvenus à faire germer des graines de trois spécimens vieux de 101, 125 et 144 ans de *Bupleurum tenuissimum* (Apiaceae), espèce considérée éteinte en Belgique. Ces résultats exceptionnels sont néanmoins assez rares, et dépendants de la famille botanique et de la longévité des graines considérées.

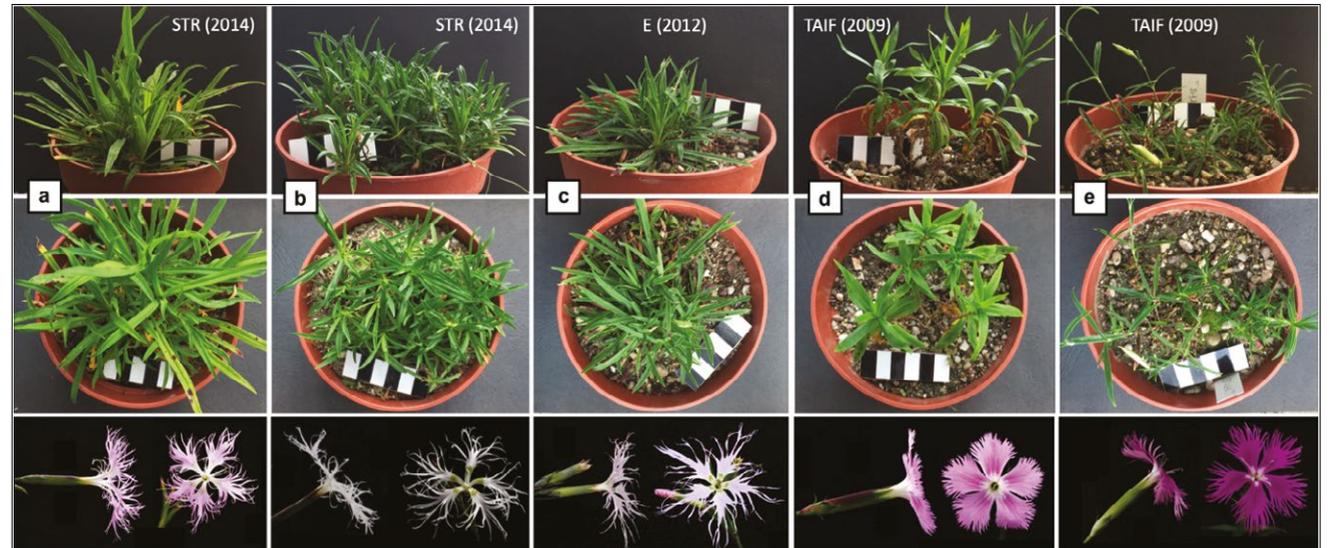


Figure 4 : Individus de *Dianthus superbus sensu lato* (Hardion *et al.* 2020) issus de graines de différents spécimens d'Herbiers de l'Université de Strasbourg (STR), du Royal Botanic Garden of Edimburg (E) et de l'Institut de recherche en foresterie de Taiwan (TAIF), cultivés en 2015, ayant permis l'analyse des composés organiques volatiles émis par les fleurs en plus des analyses morphométriques et phylogénétiques sur échantillons secs.

V. Biologie des invasions

La diversité géographique des récoltes conservées dans les herbiers permet souvent la réalisation d'un échantillonnage global, utile notamment dans l'étude des invasions biologiques. En effet, l'étude d'une espèce invasive nécessite souvent la prise en compte d'individus échantillonnés dans l'aire géographique d'origine de l'espèce. Ainsi, en considérant 127 spécimens de grands

herbiers européens, Hardion et *al.* (2014) ont pu désigner l'origine biogéographique du clone invasif d'*Arundo donax* au Moyen Orient (Figure 5). Ce résultat a pu être soutenu par l'étude morphologique et phylogénétique de ces spécimens. La présence de graines sur certains échantillons a aussi confirmé la fertilité de l'espèce dans son aire d'origine en Asie.

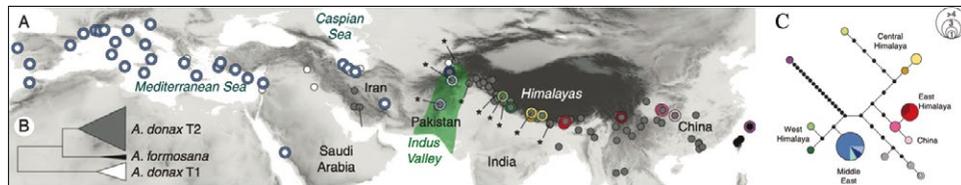


Figure 5 : (A) Distribution des morphotypes (B) et des haplotypes (C) d'*Arundo donax*, dont le clone invasif en régions subtropicales (haplotype bleu) est originaire du Moyen-Orient, où l'espèce est fertile (*) et génétiquement variable, sur la base de l'étude de 127 spécimens (Herbiers B, BM, E, G, K, MARS, P, W).

Mais les études les plus florissantes sur les spécimens d'espèces invasives concernent les reconstructions spatio-temporelles d'invasions biologiques : en accumulant un grand nombre de spécimens datés et localisés, les chercheurs peuvent suivre dans le temps l'introduction puis la dispersion d'une invasive. Le cas de *Phragmites australis* subsp. *australis* en Amérique du Nord souligne l'intérêt matériel des herbiers : l'invasion de cette sous-espèce n'a été repérée que tardivement par les Nord-Américains, qui ne l'ont distinguée de la sous-espèce native *Phragmites australis* subsp. *americanus* qu'à partir des années 2000 (Figure 6). Ainsi, la ré-identification des spécimens d'herbier de *Phragmites australis* récoltés précédemment a pu permettre de suivre a posteriori cette invasion biologique (Saltonstall 2002 ; Lelong et *al.* 2007). Cet exemple souligne l'intérêt de la mise à jour taxonomique des bases

de données issues des herbiers grâce à la conservation du matériel végétal. Néanmoins, de telles études diachroniques sont fortement biaisées par les quantités de récoltes très variables selon les années. Ces variations peuvent néanmoins être intégrées aux analyses statistiques pour limiter ces biais (e.g. Delisle et *al.* 2003).



Figure 6 : Dispersion de *Phragmites australis* subsp. *australis* aux USA, invasive récemment distinguée de la subsp. *americanus* (native nord-américaine), se basant sur la ré-identification des échantillons d'herbiers sur un siècle (Saltonstall 2002).

VI. Réchauffement climatique

En plus de la date et du lieu, le spécimen d'herbier présente le stade phénologique (floraison, fructification) durant lequel l'échantillon a été récolté. La phénologie des plantes étant sous l'influence du climat, l'avancement des dates de floraison observé sur une collection de spécimens récoltés à différentes dates en un même lieu peut témoigner d'une augmentation de la température (Lavoie & Lachance 2006).

VII. Pollutions atmosphériques

Par leur capacité de bioaccumulation (absorption et concentration) d'éléments chimiques, ou simplement par le dépôt de substances sur leurs parties aériennes, les spécimens peuvent rendre compte de la teneur de certains polluants dans l'environnement à l'époque à laquelle ils ont été récoltés. Ainsi, Rodríguez Martín *et al.* (2015) ont montré des

augmentations supérieures à un facteur 10 pour les teneurs atmosphériques en nickel, chrome et cadmium entre 1941 et 2012 à Valencia (Espagne), et une diminution du plomb grâce aux essences dites 'sans plomb' (Figure 7).

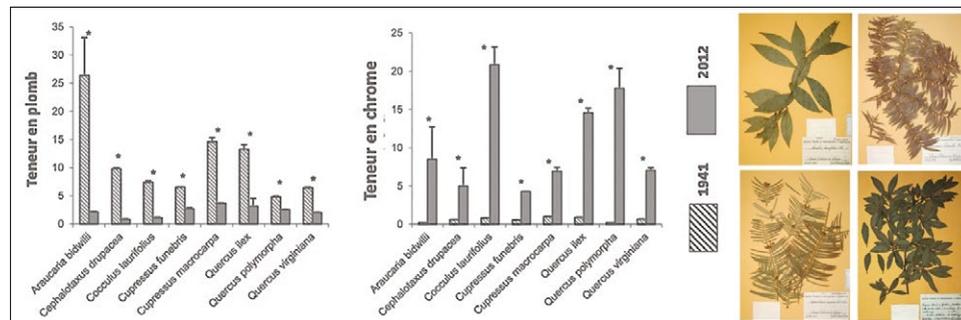


Figure 7 : Teneurs diachroniques en plomb (Pb) et en chrome (Cr) d'arbres cultivés dans le Jardin Botanique de Valencia (Espagne), mesurées sur des échantillons d'herbiers anciens (1941, barres hachurées) et récents (2012, barres grises), démontrant l'augmentation en 50 ans de la pollution atmosphérique urbaine en chrome, et la diminution en plomb (issu de Rodríguez Martín *et al.* 2015).

VIII. Maladies des plantes

Les collections d'herbier sont aussi utilisées comme le carnet de santé des espèces végétales. En plus des traces de ravageurs, les spécimens sont parfois porteurs de maladies fongiques, bactériennes ou virales, visibles ou non (e.g. intégration du génome viral dans le génome de la plante). Ainsi, les reconstructions diachroniques de la propagation d'une maladie sont rendues possibles à partir d'une large collection de spécimens (Antonovics *et al.* 2003). Avec les nouvelles méthodes moléculaires, il est maintenant possible de séquencer les génomes anciens de ces virus et microorganismes à partir des spécimens d'herbier pour comprendre les mécanismes évolutifs à l'échelle des gènes des agents pathogènes (e.g. Martin *et al.* 2013).

Conclusion

Ces exemples d'utilisation des herbiers dans les travaux de systématique, d'écologie et d'autres sciences de l'environnement illustrent l'intérêt et la valeur inestimable de ces collections botaniques accumulées au cours du temps. Leur consultation croissante légitime pleinement les efforts amorcés pour leur informatisation et leur numérisation. Cette consultation « à distance » ne remplacera néanmoins jamais la visite et l'étude de spécimens des collections d'herbier. En cela, les interactions entre les équipes en charge des herbiers et les chercheurs en sciences de l'environnement peuvent encore se renforcer et se diversifier, en sensibilisant chacun aux enjeux de la conservation d'une part, et à la diversité des valorisations par la recherche d'autre part.

Antonovics J., Hood M. E., Thrall P. H., Abrams J. Y., & Duthie G. M.

- 2003. Herbarium studies on the distribution of anther-smut fungus (*Microbotryum violaceum*) and *Silene* species (Caryophyllaceae) in the eastern United States. *American Journal of Botany* 90 : 1522-1531.

Bakker F. T., Lei D., Yu J., Mohammadin S., Wei Z., van de Kerke S., ... & Holmer R.

- 2016. Herbarium genomics: plastome sequence assembly from a range of herbarium specimens using an Iterative Organelle Genome Assembly pipeline. *Biological Journal of the Linnean Society* 117 : 33-43.

Bieker V. C., & Martin M. D.

- 2018. Implications and future prospects for evolutionary analyses of DNA in historical herbarium collections. *Botany Letters* 165 : 409-418.

Carine M. A., Cesar E. A., Ellis L., Hunn J., Paul A. M., Prakash R., ... & Yesilyurt J. C.

- 2018. Examining the spectra of herbarium uses and users. *Botany Letters* 165 : 328-336.

Delisle F., Lavoie C., Jean M., & Lachance D.

- 2003. Reconstructing the spread of invasive plants: taking into account biases associated with herbarium specimens. *Journal of Biogeography* 30 : 1033-1042.

Funk V. A.

- 2018. Collections-based science in the 21st century. *Journal of systematics and evolution* 56 : 175-193.

Godefroid S., Van de Vyver A., Stoffelen P., Robbrecht E., & Vanderborght T.

- 2011. Testing the viability of seeds from old herbarium specimens for conservation purposes. *Taxon* 60 : 565-569.

Hardion L., Perrier A., Martinez-Martin M., Navrot N., Gaquerel E., Tournay F., Nguéfac J., Combroux I.

- 2020. Integrative revision of *Dianthus superbus* subspecies reveals different degrees of differentiation, from plasticity to species distinction. *Systematics & Biodiversity* 18(3) : 255-258.

Hardion L., Verlaque R., Baume A., Juin M., & Vila B.

- 2012. Revised systematics of Mediterranean *Arundo* (Poaceae) based on AFLP fingerprints and morphology. *Taxon* 61 : 1217-1226.

Hardion L., Verlaque R., Saltonstall K., Leriche A., & Vila B.

- 2014. Origin of the invasive *Arundo donax* (Poaceae): a trans-Asian expedition in herbaria. *Annals of botany* 11 : 455-462.

Hardion L., Verlaque R., Vorontsova M. S., Combroux I., Chen C. W., Takamizo T., & Vila B.

- 2017. Does infraspecific taxonomy match species evolutionary history? A phylogeographic study of *Arundo formosana* (Poaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 183 : 236-249.

Lang P. L., Willems F. M., Scheepens J. F., Burbano H. A., & Bossdorf O.

- 2019. Using herbaria to study global environmental change. *New Phytologist* 221 : 110-122.

Lavoie C.

- 2013. Biological collections in an ever changing world: Herbaria as tools for biogeographical and environmental studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15 : 68-76.

Lavoie C., & Lachance D.

- 2006. A new herbarium-based method for reconstructing the phenology of plant species across large areas. *American Journal of Botany* 93 : 512-516.

Lelong B., Lavoie C., Jodoin Y., & Belzile F.

- 2007. Expansion pathways of the exotic common reed (*Phragmites australis*): a historical and genetic analysis. *Diversity and Distributions* 13 : 430-437.

Martin D. M., Cappellini E., Samaniego J., Zepeda M. L., Campos P. L., Seguin-Orlando A., ... & Gilbert M. T. P.

- 2013. Reconstructing genome evolution in historic samples of the Irish potato famine pathogen. *Nature Communications* 4 : 2172.

Meineke E. K., Davies T. J., Daru B. H., & Davis C. C.

- 2018a. Biological collections for understanding biodiversity in the Anthropocene. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 374.

Meineke E. K., Davis C. C., & Davies T. J.

- 2018b. The unrealized potential of herbaria for global change biology. *Ecological Monographs* 88 : 505-525.

Rivers M. C., Taylor L., Brummitt N. A., Meagher T. R., Roberts D. L., & Lughadha E. N.

- 2011. How many herbarium specimens are needed to detect threatened species? *Biological Conservation* 144 : 2541-2547.

Robles C., Marco A., Berthou X. C. et Vila B.

- 2023. Documenter et analyser les changements écologiques, paysagers et socio-urbanistiques d'un site urbain marseillais à partir des herbiers. *Les imprromptus* 7.

Rodríguez Martín J. A., De Arana C., Ramos-Miras J. J., Gil, C., & Boluda R.

- 2015. Impact of 70 years urban growth associated with heavy metal pollution. *Environmental pollution* 196 : 156-163.

Saltonstall K.

- 2002. Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99 : 2445-2449.

Vissers J., Van den Bosch F., Bogaerts A., Cocquyt C., Degreef J., Diagre D., ... & Fabri R.

- 2017. Scientific user requirements for a herbarium data portal. *PhytoKeys* 37.

Zedane L., Hong-Wa C., Murienne J., Jeziorski C., Baldwin B. G., & Besnard G.

- 2016. Museomics illuminate the history of an extinct, paleoendemic plant lineage (*Hesperelaea*, Oleaceae) known from an 1875 collection from Guadalupe Island, Mexico. *Biological Journal of the Linnean Society* 117 : 44-57.