

Zeitschrift:	Boissiera : mémoires de botanique systématique
Herausgeber:	Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève
Band:	19 (1971)
Artikel:	Recherches chimiotaxonomiques sur les plantes vasculaires XXIII : distribution et signification taxonomiques des flavonoïdes chez les Ptéridophytes
Autor:	Voirin, Bernard / Lebreton, Philippe
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-895474

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 10.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Recherches chimiotaxonomiques sur les plantes vasculaires XXIII¹. Distribution et signification taxonomiques des flavonoïdes chez les Ptéridophytes

BERNARD VOIRIN et PHILIPPE LEBRETON

Contrairement aux Spermatophytes où la morphologie florale fournit des critères taxonomiques fondamentaux, nombreux et variés, le systématicien ne dispose, chez les Ptéridophytes, que d'un nombre restreint de données morphologiques dont la hiérarchisation lui apparaît, en outre, très difficile à établir. En effet, à côté d'unités taxonomiques de premier ordre sur la délimitation desquelles les ptéridologues se montrent généralement d'accord, Psilotinées, Lycopodiinées, Equisétinées et Filicinées, il en existe d'autres, de second ordre, comme les Polypodiacées, pour lesquelles les définitions apparaissent très variées selon les auteurs. Aussi, l'apport de documents nouveaux nettement définis, relatifs au chimisme des Cryptogames vasculaires — et tout particulièrement, en ce qui nous concerne, l'étude de la nature et de la répartition des flavonoïdes — ne peut-il que contribuer à une meilleure compréhension de la systématique et de la phylogénie de ces végétaux.

Par ailleurs, étant donné que les Cryptogames vasculaires constituent un groupe relique hétérogène, renfermant de plus les espèces vasculaires les plus primitives, il est intéressant d'examiner si les critères d'évolution biochimique jusqu'alors définis à partir de l'étude des Dicotylédones sont ou ne sont pas transposables au cas des Ptéridophytes.

Les définitions polyphénoliques — leucoanthocyanes, flavonols, flavones et biflavones — des divers taxons supérieurs des Ptéridophytes se trouvent rapportées dans le tableau 1, résumant les analyses de 175 espèces de Cryptogames dont plus d'un tiers sont européennes (VOIRIN 1970).

De cette répartition des flavonoïdes, il ressort que la "systématique flavonique" est en bon accord général avec la subdivision classique des Ptéridophytes en quatre classes: les Psilotinées et Lycopodiinées se caractérisent par l'absence de leucoanthocyanes et de flavonols et par la présence de flavones et de biflavones; elles s'opposent ainsi nettement aux Equisétinées et Filicinées où les premiers composés se trouvent largement représentés tandis que les seconds font défaut entièrement (biflavones) ou presque (flavones).

¹ Précédente publication: M. JAY, PH. LEBRETON & R. LETOUBLON. Apports récents de la biochimie à la résolution de quelques problèmes systématiques posés par les Légumineuses. *Boissiera* 19: 219-257. 1971.

	<i>Leucoanthocyanes</i>	<i>Flavonols</i>	<i>Biflavones</i>	<i>Flavones</i>
<i>Psilotinées</i> (2)	0	0	50 Am+Hin	0
<i>Lycopodiinées</i> (24)			100 Am+Sot	0
<i>Sélaginellales</i> (16) ..	0	0		
<i>Lycopodiales</i> (6)	0	0	0	100 Ap+Lut V ₁
<i>Isoétales</i> (2)	0	0	0	100 Ap+Lut V ₂
<i>Equisétinées</i> (7)	43	100 J ₁	0	14
<i>Filicinées</i>				
<i>Eusporangiées</i> (7) . . .	14	100	0	0
<i>Leptosporangiées</i> (135)	86	82	0	3

Tableau 1. — Distribution des flavonoïdes chez les Ptéridophytes.
 Dans chaque colonne, les chiffres expriment le pourcentage avec lequel chaque composé a été rencontré à l'intérieur de chaque unité systématique. Le nombre d'espèces analysées pour chaque taxon est indiqué entre parenthèses.

Si l'absence simultanée de leucoanthocyanes et de flavonols incite à rapprocher les Psilotinées et les Lycopodiinées, la répartition des flavones et des biflavones permet, par contre, de définir les quatre ordres constitutifs de ces deux classes.

Seuls les représentants des Psilotales et des Sélaginellales synthétisent des biflavones; toutefois ces deux ordres se distinguent par la nature respective des biflavones rencontrées: en effet, outre l'amentoflavone commune aux deux taxons, chacun d'eux possède au moins une flavone supplémentaire et particulière dont la nature exacte reste d'ailleurs à préciser (hinokiflavone et sotetsuflavone respectivement pour les Psilotales et les Sélaginellales?).

De même, si Lycopodiales et Isoétales se définissent par des flavones identiques, apigénine et lutéoline, chaque ordre se caractérise par l'existence d'un composé flavonique singulier.

La proposition classique de répartir les Lycopodiinées en trois ordres trouve donc un fondement biochimique: chacun d'eux s'individualise en effet par la présence ou l'absence de composés particuliers. Notons toutefois que cette répartition apparaît indépendante des caractères de l'appareil reproducteur (iso- ou hétérosporie) et des particularités morphologiques (présence ou absence ligule).

Homogènes sur les plans morphologique et caryologique, les Equisétinées présentent des définitions polyphénoliques variées; toutefois, un composé flavonique de structure encore non entièrement élucidée — mais non rencontré ailleurs — semble caractériser le genre *Equisetum*.

Des trois tendances qui s'affrontent au sujet de la subdivision des Filicinées, soit en Eusporangiées et Leptosporangiées comme le propose EMBERGER (1960); en trois ordres indépendants, Ophioglossales, Marattiales et Filicales ainsi que le suggère COPELAND (1947); en six sous-classes selon la classification de PICHI-SERMOLLI (1958), nous sommes enclin à soutenir la première car les Filicinées Eusporangiées paraissent pratiquement dépourvues de toute leucoanthocyane, et ce, à l'inverse des fougères Leptosporangiées. Ce trait biochimique, s'ajoutant aux nombreuses particularités concernant notamment le type d'organisation du sporange défini par EMBERGER (1960), milite en faveur de la systématique proposée par cet auteur.

A l'intérieur des Leptosporangiées, le groupe des fougères polypodioïdes, Polypodiacées s.l., mérite une attention particulière, car la systématique de cet ensemble varie sensiblement selon les auteurs: CHRISTENSEN (1938) range toutes ces fougères dans une seule famille, les Polypodiacées, alors que d'autres subdivisent cet ensemble en plusieurs familles. Ainsi la classification de HOLTTUM (1947) en comporte cinq, dont la principale est constituée par les Dennstaedtiacées, celles de COPELAND (1947) et d'EMBERGER (1960) en comprennent respectivement huit et dix; PICHI-SERMOLLI (1958), quant à lui, en propose un nombre plus élevé encore.

L'immense famille des Polypodiacées de CHRISTENSEN, ou celle assez proche des Dennstaedtiacées de HOLTTUM, nous apparaissent comme des unités artificielles: à titre d'exemple, les genres *Asplenium* et *Blechnum* révèlent des stocks biochimiques si différents qu'il semble peu concevable de les regrouper dans une même famille. D'une façon générale, la distribution des composés polyphénoliques rencontrée chez les Polypodiacées s.l. nous conduit à envisager une classification proche de celle d'EMBERGER.

Nous avons discuté par ailleurs (VOIRIN 1970), à la lumière de nos documents biochimiques, de la systématique de cet immense groupe; nous nous limiterons ici à une étude plus détaillée de l'ensemble des fougères asplénioïdes, dryoptéridoïdes et woodsioides, constitué en majorité d'espèces européennes. Le tableau 2 rappelle les principales classifications proposées pour ces fougères; nous présenterons notre discussion en adoptant la nomenclature de CHRISTENSEN (1938).

Sous-famille des Asplenioideae

Cette sous-famille, telle que CHRISTENSEN (1938) et REIMERS (1954) la définissent, correspond aux fougères asplénioïdes de BOWER (1923-1928); elle réunit deux tribus, *Asplenieae* et *Athyrieae*, dont les espèces présentent:

- des sores superficiels, oblongs ou linéaires, plus ou moins obliques par rapport à la nervure médiane, protégés par une indusie simple ou double;
- des sporanges petits, à pédicelle unicellulaire.

COPELAND (1947) EMBERGER (1960)	HOLTTUM (1947)	CHRISTENSEN (1938)	sore	indusie	x	% espèces à LD	teneur LD en %	foïdes part.
<i>Aspidiacees</i>		<i>Polypodiacées</i>						
	<i>Thelypteridacées</i>	<i>Dryopteridoïdées</i>						
		<i>Thelypteridées</i>	arrondi	(réniforme)	27 à 35	100	40	—
	<i>Dennstaedtiacées</i>							
		<i>Dryoptéridées</i>	arrondi	réniforme	41	50	16	—
		<i>Woodsioidées</i>	arrondi	circulaire	41	100	25	—
		<i>Asplénioïdées</i>	oblong	allongée	40	25	25	flavones
		<i>Athyrioidées</i>	linéaire					
<i>Aspleniacees</i>	<i>Asplenioïdées</i>	<i>Asplénées</i>	oblong	allongée	36	70	40	ocres

Tableau 2. — Données morphologiques, caryologiques (nombre chromosomique de base x) et chimiques (leucodelphinidine = LD; flavonoïdes = foïdes) comparées aux principaux essais de classification des fougères asplénioïdées, dryopteridoïdées et woodsioidées.

HOLTTUM (1947) récuse l'affinité des genres *Athyrium* et *Asplenium*: la similitude des sores relève, selon lui, d'un phénomène de convergence, car il existe, par ailleurs, de remarquables variations morphologiques et anatomiques séparant ces deux genres. HOLTTUM souligne, en effet, que la nature des écailles du rhizome, la disposition et la forme des pennes et des folioles diffèrent d'un genre à l'autre. En outre, s'il note, dans les parties supérieures du rachis des deux genres, l'existence d'un cordon vasculaire unique, il observe que ce cordon, sous forme d'un U chez les *Athyrium*, présente une structure à quatre pôles chez les *Asplenium*. Enfin, HOLTTUM remarque, dans le genre *Athyrium*, la présence d'une vascularisation supplémentaire du réceptacle sporangifère. Aussi, pour concrétiser nettement ces différences, HOLTTUM élève-t-il chacune des tribus précédentes au rang d'une sous-famille, *Asplenioideae* et *Athyrioideae*.

COPELAND (1947) et EMBERGER (1960) estiment, quant à eux, que les particularités des Asplénées sont suffisantes pour élever cette tribu au rang de famille autonome. PICHI-SERMOLLI (1958) considère les deux taxons comme deux familles indépendantes.

Comme la différence observée entre les nombres chromosomiques de base chez les *Asplenium* ($x = 36$) et les *Athyrium* ($x = 40$) (MANTON 1958) semble confirmer le point de vue de la majorité des ptéridologues, favorables à l'autonomie de ces deux taxons, la comparaison des stocks biochimiques de ces deux groupes apparaît tout particulièrement intéressante.

Si, au niveau des leucoanthocyanes, la distribution de la leucocyanidine n'apporte aucun élément de discussion, par contre, la présence de leucodelphinidine, dans un grand nombre d'espèces (13 sur 18) et en teneur relativement abondante (40% en moyenne) chez les *Asplenieae*, contraste vivement avec celle, beaucoup plus restreinte (3 sur 12) et réduite en pourcentage (25%), observée chez les *Athyrieae*. Quant aux flavonoïdes, représentés lorsqu'ils existent par des composés méthylés ou par des flavones, ils apparaissent, au contraire, abondants et originaux (flavonols "ocres") chez les *Asplenieae*.

Notre étude appuie donc fortement les conclusions des auteurs favorables à l'autonomie de ces deux taxons.

Sous-famille des Dryopteridoideae

Les *Dryopteridoideae* rassemblent des espèces à sores superficiels dorsaux ou quelquefois terminaux sur les nervures, arrondis le plus souvent, dont l'indusie, basale à l'origine, se fixe rapidement au centre sur un réceptacle surélevé. Les sporanges possèdent un pédicelle constitué de trois rangées cellulaires, mûrissent sans ordre et émettent des spores à symétrie bilatérale.

Cette sous-famille est subdivisée en deux tribus, *Dryopterideae* et *Thelypterideae*, par CHRISTENSEN (1938).

- Le genre *Dryopteris*, dont les espèces présentent des feuilles lancéolées bipinnatifides, des sores développés et protégés par une indusie réniforme, constitue le type des *Dryopteridoideae*. Le genre *Polystichum*, très proche morphologiquement du précédent, s'en distingue par des indusies peltées orbiculaires.
- Les espèces du genre *Thelypteris* ont des sores le plus souvent petits, arrondis, à indusie réniforme (ou sans indusie); *Thelypteris* est le genre de la seconde tribu: les *Thelypteridoideae*, et diffère du genre *Dryopteris* par la forme et la nervation des frondes, comme par la structure vasculaire.

Pour des raisons identiques à celles précédemment avancées concernant les genres *Athyrium* et *Asplenium*, c'est-à-dire la similitude de formes relevant d'un phénomène de convergence, HOLTTUM (1947) ne reconnaît pas la systématique exposée ci-dessus: selon lui, *Dryopteris* est le genre de la sous-famille des *Dryopteridoideae*, tandis que les *Thelypteridoideae* sont élevées au rang de famille (*Thelypteridaceae*).

D'un point de vue chimique, la distribution qualitative et quantitative de la leucodelphinidine permet également une séparation des *Thelypteridoideae* et *Dryopteridoideae*: cette molécule très largement représentée et abondante dans les espèces de la première tribu l'est beaucoup moins, et peut même disparaître totalement, chez les représentants de la seconde tribu.

Les nombres chromosomiques des *Dryopteridoideae* sont très proches (*Dryopteris abbreviata* et *D. dilatata* $2n = 82$; *Polystichum lonchitis* $2n = 82$, LÖVE & LÖVE 1961) et différent de ceux des *Thelypteridoideae* (*Thelypteris palustris* $2n = 70$, MANTON 1958; *T. limbosperma* $2n = 68$, LÖVE & LÖVE (1961), pour lesquels x varie de 27 à 35 (MEHRA 1958).

Les résultats chimiques comme les données caryologiques semblent donc confirmer le point de vue de HOLTTUM.

Sous-famille des Woodsioideae

Cette sous-famille (s. str.) compte un seul genre: *Woodsia*. Il présente un rhizome dressé, des feuilles relativement simples à nervation ouverte. La maturation basipète des sores, leur forme arrondie, l'existence d'une indusie circulaire apparaissent comme les caractères génériques les plus importants.

Déjà, du seul point de vue morphologique, cette position isolée du genre *Woodsia* semble peu justifiée puisque CHRISTENSEN (1938) lui-même indique que les *Woodsia* peuvent être rattachés aux *Dryopterideae*. HOLTTUM (1947) d'ailleurs, dans sa classification, considère les *Woodsia* comme des *Dryopteridoideae*.

Le contenu polyphénolique du *Woodsia alpina* se révèle très proche de celui des espèces de *Cystopteris* et du *Dryopteris carthusiana*. La grande similitude des diagnoses chimiques de ces espèces, jointe à l'identité du nombre chromosomique de base des genres *Woodsia* et *Dryopteris* ($x = 41$), s'oppose à leur répartition dans des sous-familles différentes comme CHRISTENSEN (1938) et REIMERS (1954) le proposent.

D'un point de vue systématique "statique", les résultats biochimiques et caryologiques laissent donc entrevoir une répartition des fougères asplénioïdes et dryoptéridoïdes en trois ensembles (familles ?):

- les fougères asplénioïdes répondent à la définition de la famille des *Aspleniaceae* de COPELAND (1947) et d'EMBERGER (1960); elles se caractérisent par leur richesse en leucodelphinidine et en flavonols "ocres" et présentent un nombre chromosomique de base invariable ($x = 36$);
- les fougères thélyptéridoïdes, se distinguent des précédentes par l'absence de dérivés flavoniques originaux (flavonols "ocres") et par la variabilité de leurs nombres chromosomiques; elles correspondent à la définition de la famille des *Thelypteridaceae* de HOLTTUM (1947);
- le troisième ensemble, les fougères aspidioïdes, s'oppose aux deux précédents par un nombre chromosomique de base plus élevé et constant, par une très nette diminution de la teneur relative en leucodelphinidine et par l'apparition de flavonols méthylés et de flavones.

Au niveau des Dicotylédones, la confrontation des données chimiques avec les caractéristiques morphologiques et anatomiques a rapidement conduit à l'idée qu'il était possible d'attribuer une valeur d'indicateurs phylogéniques aux composés polyphénoliques et plus précisément de considérer comme caractères évolués l'absence de leucoanthocyane et la présence de flavones. Cependant remarquons que même dans ce cas, BATE-SMITH & LERNER (1954) signalent que l'habitus est lui-même déterminant puisque 15 % des espèces sont leucoanthocyanes-positives chez les "*Herbaceae*" alors que 65 % le sont chez les "*Lignosae*"; le caractère de la lignosité étant d'ailleurs lui-même en corrélation (discutée quant au sens) avec le degré d'évolution.

Or chez les Ptéridophytes, nous constatons une répartition flavonique tranchée entre

	Leucoanthocyanes +	Flavones +
Psilotinées + Lycopodiinées	0 %	96 %
Equisétinées + Filicinées	80 %	3 %

Est-ce dire que le second ensemble serait plus primitif que le premier ? Cela paraît peu vraisemblable. Comment expliquer alors une telle distribution ? Tentons d'apporter quelques éléments de réponse.

Si l'*habitus*, comme nous venons de le voir, constitue un élément déterminant en ce qui concerne la teneur leucoanthocyanique, son rôle, dans le cas présent, paraît néanmoins difficile à définir.

Bien qu'appartenant à des phylums primitifs, on peut dire que le psilote et les lycopodes n'en sont justement plus que les derniers représentants, et peuvent donc être considérés, à ce titre, comme évolués. Par contre, les Filicinées offrent une image plus étendue de l'arbre phylétique, et, bien qu'apparues plus tardivement, ont conservé nombre de leurs types primitifs, c'est-à-dire leucoanthocyanes-positives notamment. On peut même dire que leur évolution n'est pas terminée ou, plus exactement, qu'elle s'est arrêtée précocement (flavones négatives). Ceci veut dire qu'on ne peut utiliser un critère validé à l'intérieur d'un groupe relativement restreint et complet (Dicotylédones) pour tester des ensembles reliques, en réalité très éloignés les uns des autres (plus de distance sans doute séparent sélaginelles et Filicinées Leptosporangiées que Dicotylédones et Gymnospermes).

Enfin, on peut se poser une question relative à la signification même des leucoanthocyanes : en effet, si à l'intérieur d'un groupe évolué (Dicotylédones) la disparition des leucoanthocyanes correspond à une évolution certaine, leur apparition chez les Ptéridophytes pourrait être également considérée comme un signe d'évolution. En d'autres termes, a-t-on le droit d'extrapoler vers les origines (fig. 1, courbe 1) le sens évolutif actuellement reconnu aux leucoanthocyanes dans des groupes avancés ? Ce sens ne serait-il pas inversé au niveau de groupes plus primitifs (fig. 1, courbe 2) ?

Conclusions

La distribution qualitative et quantitative des flavonoïdes (leucoanthocyanes, flavonols, flavones et biflavones) chez les 175 espèces de Ptéridophytes étudiées (dont 69 européennes) peut se résumer comme suit :

- les Psilotinées et Lycopodiinées se caractérisent par l'absence de leucoanthocyanes et de flavonols ; la répartition des flavones et biflavones individualise les 4 ordres constitutifs de ces deux classes ;
- les Equisétinées se rapprochent des Filicinées, au sein desquelles Eusporangiées et Leptosporangiées se différencient par la distribution des leucoanthocyanes ;
- au sein des Polypodiacées (s.l.), la présence ou l'absence de leucodelphinidine et de flavonols particuliers permet d'envisager notamment une nouvelle définition des Aspidiacées.

D'un point de vue phylogénique, la question est posée de savoir si les critères d'évolution biochimique jusqu'alors définis à partir de l'étude des Dicotylédones, sont transposables au cas des Cryptogames vasculaires.

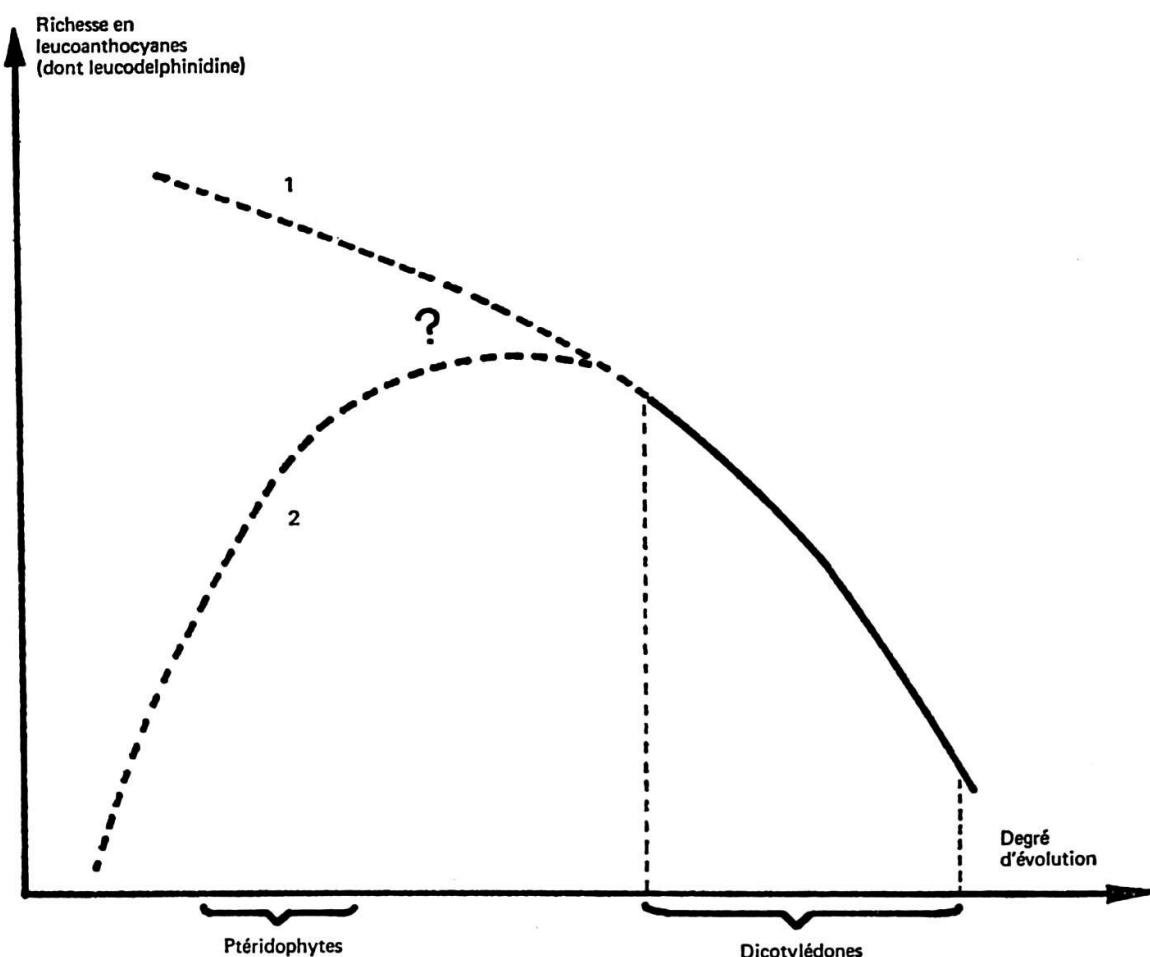


Fig. 1. — Interprétations possibles du sens évolutif de la richesse en leucoanthocyanes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BATE-SMITH, E. C. & N. H. LERNER (1954) Leucoanthocyanins. II. Systematic distribution of leucoanthocyanins in leaves. *Biochem. J.* 58: 126-132.
- BOWER, F. O. (1923-1928) *The ferns (Filicales) treated comparatively with a view to their natural classification.* 3 vol. University Press, Cambridge.
- CHRISTENSEN, C. (1938) Filicinae. In F. VERDOORN, *Manual of pteridology:* 522-550. Nijhoff, The Hague.
- COPELAND, E. B. (1947) *Genera filicum, the genera of ferns.* Ronald Press Company, New York.
- EMBERGER, L. (1960) in M. CHADEFAUD & L. EMBERGER, *Traité de botanique systématique,* vol. 2/1. Masson, Paris.

- HOLTTUM, R. E. (1947) A revised classification of leptosporangiate ferns. *J. Linn. Soc., Bot.* 53: 123-158.
- LÖVE, A. & D. LÖVE (1961) Some chromosome numbers of Icelandic ferns and fern allies. *Amer. Fern. J.* 51: 127-128.
- MANTON, I. (1950) *Problems of cytology and evolution in the Pteridophytes*. University Press, Cambridge.
- (1958) Chromosomes and fern phylogeny with special reference to Pteridaceae. *J. Linn. Soc., Bot.* 56: 73-92.
- MEHRA, P. N. (1958) Taxonomy of Pteridophytes. *Mem. Indian Bot. Soc.* 1: 30-36.
- PICHI-SERMOLLI, R. (1958) The higher taxa of Pteridophyta and their classification. *Uppsala Univ. Årsskr.* 1958/6: 70-90.
- REIMERS, H. (1954) Pteridophyta in H. MELCHIOR & E. WERDERMANN, *Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*, ed. 12, 1: 269-311. Borntraeger, Berlin.
- VOIRIN, B. (1970) *Recherches chimiques, taxinomiques et physiologiques sur les flavonoïdes des Ptéridophytes*. Thèse, Lyon.

DISCUSSION

Suite à une question de FAVARGER, VOIRIN confirme qu'on constate une différence très nette entre les Fougères eusporangiées et les leptosporangiées, au niveau des leucoanthocyanes: ces substances ont complètement disparu chez les *Ophioglossum* et *Botrychium*, tandis que de nombreuses Filicinées leptosporangiées les conservent. En ce qui concerne ce caractère, les *Ophioglossales* seraient donc plus évoluées que les Fougères leptosporangiées.

PICHI souligne l'importance du rapprochement fait entre les *Psilotum* et les Lycopodiacées. Récemment, on a voulu affirmer l'appartenance des *Psilotum* aux Fougères, ce qui est clairement contredit par les résultats ici présentés. Il serait souhaitable que, malgré la grande difficulté qu'on a à se procurer du matériel, le genre *Stromatopteris* puisse être étudié: il s'agirait en effet, affirme-t-on, d'un groupe intermédiaire entre les Fougères et les *Psilotum*. Les résultats présentés, en ce qui concerne les *Aspidiales*, corroborent en plusieurs points la classification proposée par PICHI. L'examen des Lomariopsidacées serait intéressant dans ce contexte.

