Vers une classification de la flore vasculaire fondée sur la phylogénie moléculaire

Fabienne VAN ROSSUM

Jardin botanique national de Belgique, Département Spermatophytes-Ptéridophytes, Domein van Bouchout, B-1860 Meise [fabienne.vanrossum@br.fgov.be]

Abstract. – Towards a classification of the vascular flora based on molecular phylogeny. Study of plant DNA using new molecular techniques, in addition to advances in mathematics and computer software, allows highly efficient data analyses and a new perspective on taxonomy and phylogeny. The evolution of plants has been reconstructed based mainly on chloroplastic DNA and genes encoding ribosomial RNA. These phylogenetic hypotheses allow us to revise the classification and delimitation of the orders and families of plants. This paper compares these new insights with the classification system of the vascular plants in the "*Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché du Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines"*. The modifications and practical implications for identifying plants are discussed.

Samenvatting – Naar een classificatie van de vaatplanten gebaseerd op de moleculaire fylogenie. Moleculaire technieken die sommige genen vergelijkend onderzoeken, en wiskundige en computertoepassingen die zeer efficiënte gegevensanalysen mogelijk maken, hebben nieuwe perspectieven geopend voor de taxonomie en fylogenie. Genen van vooral chloroplasten en ribosomen hebben toegelaten de evolutie van de planten te reconstrueren. Deze fylogenetische hypothesen lieten toe nieuwe classificaties en afbakeningen van orden en families te formuleren. Dit artikel vergelijkt de nieuwe inzichten met het classificatiesysteem van de vaatplanten gebruikt in de *Flora van België, Luxemburg, Noord-Frankrijk en de aangrenzende gebieden*. De veranderingen en praktische gevolgen voor het determineren worden besproken.

Introduction

Pour préserver la biodiversité, il faut d'abord pouvoir l'inventorier. Identifier, nommer et classer les organismes est donc essentiel. De nombreux critères, morphologiques, anatomiques ou encore phytochimiques, permettent de différencier et de réaliser une classification des taxons en fonction des caractères qu'ils ont en commun. Depuis le *Species plantarum* de Carl von Linné (publié en 1753), la classification des plantes s'est modifiée au cours du temps: d'une part grâce à l'apparition de nouvelles disciplines scientifiques (cytologie, histologie…) et de nouvelles techniques (comme la microscopie électronique) permettant d'étendre les caractères pris en compte; d'autre part grâce à l'émergence de nouvelles théories, en particulier celle de l'évolution (Darwin 1859). La classification a alors été construite selon des hypothèses phylogénétiques, c'est-à-dire qu'elle tente de reconstituer la séquence évolutive depuis des groupes de taxons dont l'apparition est considérée comme plus ancienne vers des groupes plus récents, en tenant compte de l'apparentement entre ces groupes, sur base de leur ressemblance, à condition que l'on retrouve des caractéristiques semblables chez un ancêtre commun. En effet, toute ressemblance n'est pas une preuve de parenté: il peut arriver qu'il y ait convergence évolutive des caractères, c'est-à-dire que l'on trouve une similitude entre taxons sans qu'ils aient un ancêtre commun. Ce peut être le cas quand l'adaptation à des conditions environnementales particulières conduit à des formes morphologiques semblables chez des taxons non apparentés (par exemple des feuilles charnues en milieu chaud et sec ou une tolérance au sel en milieu côtier).

En utilisant les similitudes qui indiquent un lien de parenté, l'évolution peut être retracée sous forme d'un arbre phylogénétique (Figure 1), dont les extrémités sont occupées par les taxons actuels et les branches représentent les lignées ancestrales. Ce genre d'arbre généalogique permet de déduire une classification hiérarchique des taxons (Degreef *et al.* 2002, Degreef *et al.* 2003, Spichiger *et al.* 2004, Soltis *et al.* 2005). Ainsi, la délimitation des ordres et des familles pour les Angiospermes dans la « Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché du Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines » (Lambinon *et al.* 2004) est basée sur les classifications de Cronquist (1968, 1981) et Takhtajan (1969, 1997), qui intègrent ce genre d'approche phylogénétique, et ce, dès sa première édition il y a 25 ans (De Langhe *et al.* 1973).

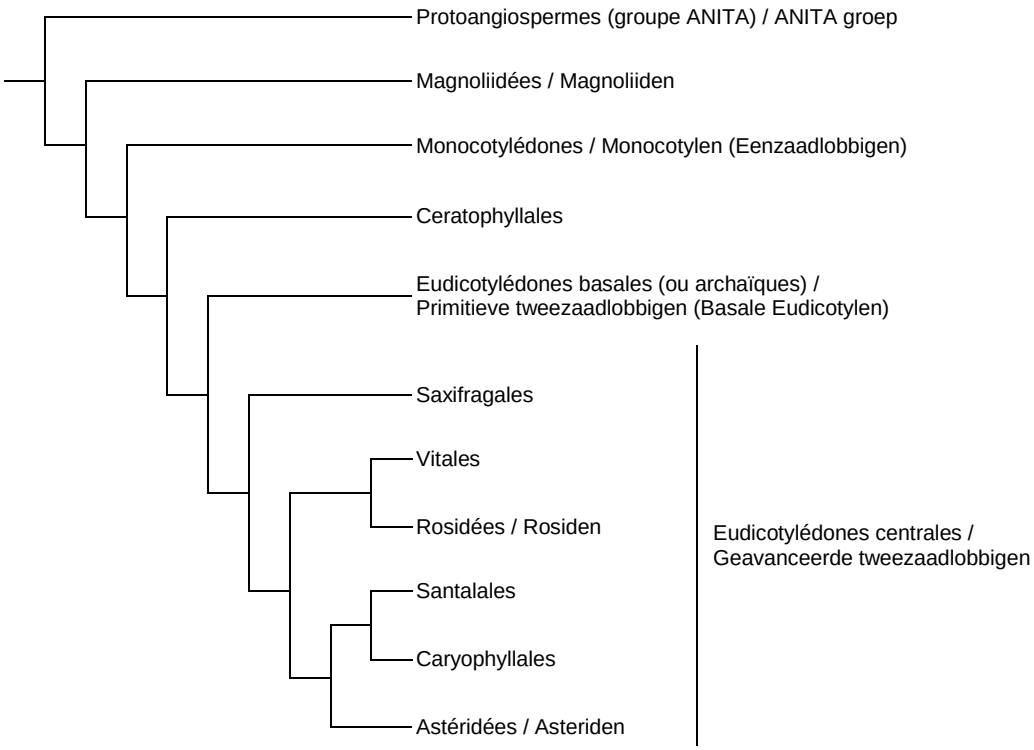


Figure 1. Arbre phylogénétique des groupes définis pour les Angiospermes par la classification phylogénétique moléculaire, basé sur plusieurs gènes (ADN) (d'après Haston et al. *2007 et Stevens 2001 et après). Rem. : ANITA = Amborellaceae, Nymphaeales, Illiciaceae, Trimeniaceae, Austrobaileyaceae.*

Figuur 1. Stamboom van de groepen bepaald voor de Bedektzadigen door de moleculaire fylogenische classificatie, gebaseerd op verschillende genen (DNA) (volgens Haston et al. *2007 en Stevens 2001 en later). Opm.: ANITA = Amborellaceae, Nymphaeales, Illiciaceae, Trimeniaceae, Austrobaileyaceae.*

Pour les Ptéridophytes, la classification s'est d'abord inspirée de Pichi-Sermolli (1958) qui prenait déjà des aspects évolutifs en compte, pour à partir de la quatrième édition (Lambinon *et al.* 1992) suivre les travaux de Derrick *et al.* (1987), qui comprennent une classification mise à jour en fonction des études taxonomiques publiées entre-temps.

Classification phylogénétique moléculaire

Depuis quelques décennies à peine, la mise au point de techniques moléculaires qui étudient les gènes (ADN) des plantes à l'aide de marqueurs moléculaires et le développement d'outils mathématiques et informatiques permettant une analyse rapide et approfondie d'un grand nombre de données – moléculaires, morphologiques ou autres – ont ouvert de nouvelles perspectives pour la taxonomie et la phylogénie. Le séquençage comparatif de gènes particuliers, surtout des chloroplastes et des ribosomes (parfois des mitochondries) – ces organelles localisées dans le cytoplasme de la cellule et qui sont généralement transmises par la voie maternelle – s'est avéré être un moyen puissant pour reconstruire la phylogénie. La classification et la délimitation des ordres et familles ont dès lors été révisées de façon à ce qu'elles reflètent cette « phylogénie moléculaire », voire qu'elles correspondent à des groupes « monophylétiques » (c'est-à-dire qui comprennent tous les descendants d'un ancêtre particulier).

Pour l'ensemble des Angiospermes, les contributions réalisées par l'*Angiosperm Phylogeny Group* (APG), une collaboration internationale regroupant un grand nombre de

botanistes, sont les mieux connues et les plus répandues. Ces travaux, qui se basent principalement sur des marqueurs moléculaires mais pas seulement – d'autres caractères, morphologiques ou phytochimiques, sont pris en compte –, ont fait l'objet d'une publication en 1998 (APG 1998) puis d'une révision (APGII) en 2003 (APG 2003). Les modifications proposées reposent sur un large consensus; dans certains cas une option alternative existe, en attendant des données supplémentaires qui permettent d'affiner les analyses. Une version très régulièrement actualisée de cette classification est disponible sur le site internet « *Angiosperm Phylogeny Website* » (Stevens 2001 et après) pour les Angiospermes, mais aussi à présent pour les Gymnospermes et les Ptéridophytes, qui ont également fait l'objet d'une révision de la classification sur base de marqueurs moléculaires (Mill 2003, Smith *et al.* 2006). Pour les Angiospermes, les changements récents par rapport à APGII restent toutefois mineurs et ne contredisent pas la structure principale des ordres et les grandes divisions de l'arbre. Il s'agit principalement du (re)positionnement de familles (ou de genres) dont la position était encore inconnue ou incertaine par manque de données, tenant compte des nouveaux travaux publiés (Stevens 2001 et après, Haston *et al.* 2007).

Par rapport aux classifications précédentes, les grands embranchements subsistent avec la classification phylogénique moléculaire, mais il y a tout de même un certain nombre de remaniements (Figure 1 ; Tableau 1, en annexe). Le changement le plus significatif est que la division des Angiospermes en Monocotylédones et Dicotylédones fait place à plusieurs groupes, de part l'éclatement des Dicotylédones. Certains de ces groupes sont considérés comme primitifs parce qu'ayant plus de caractères en commun avec les taxons ancestraux (divisions plus proches de la base dans l'arbre), tels que les Magnoliidées ou les Protoangiospermes (ou groupe ANITA, acronyme pour Amborellaceae, Nymphaeales, Illiciaceae, Trimeniaceae, Austrobaileyaceae), et se distinguent d'un groupe de Dicotylédones plus avancées (les Eudicotylédones ou Dicotylédones vraies). Cette classification comporte aussi certaines simplifications qui apportent une plus grande cohérence dans les groupes: ainsi, toutes les familles à corolle soudée se retrouvent à présent dans la branche des Astéridées. Si les Dicotylédones se sont avérées être un groupe artificiel, le groupe des Monocotylédones est confirmé: elles forment toujours un groupe monophylétique, mais étant donné leur positionnement dans l'arbre, s'avèrent plus anciennes que ce qui était supposé dans les classifications précédentes. Il est à noter que ces résultats basés sur des marqueurs moléculaires concordent avec un certain nombre de caractères morphologiques, tels que le nombre d'apertures sur les grains de pollen (Spichiger *et al.* 2004, Soltis *et al.* 2005), et confirment un certain nombre de concepts ou d'hypothèses, notamment à propos du statut archaïque de certains états de caractères (par exemple, quand les carpelles sont libres ou pour les Eudicotylédones quand les étamines sont nombreuses et les pétales libres).

Même si les grands groupes apparaissent stables à mesure que de nouvelles analyses sont réalisées avec de nouvelles données (Stevens 2001 et après, Haston *et al.* 2007), il reste encore un certain nombre de points à éclaircir: ainsi, la position de certaines familles dans la classification (par ex. les Boraginaceae) reste quelque peu incertaine. Pour d'autres groupes il peut y avoir des résultats divergents suivant les marqueurs génétiques utilisés; l'apport de nouvelles données (marqueurs mais aussi taxons supplémentaires) s'avère indispensable pour clarifier la situation, également pour éliminer les cas où des patrons génétiques identiques pourraient être issus d'étapes évolutives différentes, entre autres du fait de mutations parallèles ou convergentes menant au même résultat.

Implications pour la classification de la flore vasculaire de nos régions

Que l'on se rassure, la plupart des changements occasionnés par la nouvelle classification ne va pas affecter grandement le travail quotidien des floristes. Le Tableau 1 illustre le réarrangement des ordres et des familles de la flore vasculaire de nos régions selon les grands groupes définis dans la classification

phylogénétique moléculaire (toutefois, pour plus de facilité, les ordres au sein des groupes et les familles au sein des ordres sont listés par ordre alphabétique plutôt que par lien de parenté). La correspondance pour les ordres et les familles entre le système de classification des Ptéridophytes et Spermatophytes dans la cinquième édition de la Nouvelle Flore (Lambinon *et al.* 2004) et cette nouvelle classification phylogénétique moléculaire est reprise au Tableau 2 (en annexe). Cet arrangement représente l'état actuel des connaissances, au moment de la rédaction de cet article (selon Stevens 2001 et après, Mill 2003, Smith *et al.* 2006, Haston *et al.* 2007, Mabberley 2008), mais l'on peut s'attendre dans un futur proche à des affinements de la classification (notamment concernant la position des Ceratophyllales, des Caryophyllales, des Santalales et des Boraginaceae), grâce à l'apport de nombreuses études génétiques en cours qui permettront une meilleure compréhension des relations entre les différents groupes. Des alternatives sont d'ailleurs encore proposées pour un certain nombre de familles, qui peuvent être soit considérées au sens strict (séparément), soit regroupées au sein d'une seule famille (*sensu lato*). C'est le cas par exemple des Alliaceae *sensu lato* qui comprennent les Agapanthaceae, les Alliaceae (*sensu stricto*) et les Amaryllidaceae, et des Primulaceae *sensu lato*, éclatées en Myrsinaceae, Primulaceae (*sensu stricto*) et Theophrastaceae (Tableau 1).

Parmi les grands changements, sans grande conséquence pour la détermination sur le terrain, citons le nombre d'ordres qui est réduit par le regroupement d'un certain nombre de ceux-ci: de 79 ordres et 182 familles dans la Nouvelle Flore, on passe à 55 ordres et 168 familles (174 si l'on considère les familles selon l'alternative *sensu stricto*). Ainsi, chez les Ptéridophytes, les Marsileales sont englobées dans les Salviniales et chez les Gymnospermes, les Taxales dans les Pinales (Tableau 2). Chez les Dicotylédones, de nombreux ordres disparaissent, avec entre autres, les familles des Urticales qui sont reprises dans les Rosales, tandis que les Caryophyllales comprennent les Polygonales, les Plumbaginales ou encore les Sarraceniales; les Campanulales deviennent des Asterales. A noter aussi le transfert d'un certain nombre de familles à fleurs dialypétales dans les Astéridées (fleurs sympétales); c'est le cas des Apiaceae et des Araliaceae (Apiales). Chez les Monocotylédones, citons les Cyperales, les Typhales et les Juncales qui deviennent des Poales et les Alismatales qui comprennent à présent les familles des Arales, des Hydrocharitales, et des Najadales. Les Orchidales sont reprises dans les Asparagales. Certains ordres éclatent, les familles se répartissant dans plusieurs ordres: c'est le cas entre autres des Filicales (en Polypodiales et Hymenophyllales), des Theales (en Ericales et Malpighiales), des Violales dont les familles se répartissent dans les Caryophyllales, les Cornales, les Cucurbitales, les Malpighiales et les Malvales, des Polemoniales (en Asterales, Ericales et Solanales), des Geraniales, etc. (Tableau 2). Ces familles sont replacées dans des ordres parfois éloignés les uns des autres (et donc peu apparentés) dans la classification phylogénétique moléculaire (Tableau 1) par rapport à la classification basée sur des caractères morphologiques uniquement. Quelques nouveaux ordres sont créés (Acorales, Laurales, Oxalidales, Vitales, Zygophyllales, Malpighiales…).

La délimitation des familles change heureusement peu, beaucoup de familles restent intactes (Tableau 2). Toutefois, le reprofilage de certaines familles va avoir quelques conséquences pratiques pour le botaniste de terrain, parfois heureuses, parfois moins faciles à appréhender au niveau morphologique. Certaines familles sont incluses dans d'autres familles ou fusionnées (par exemple, les Tiliaceae dans les Malvaceae, les Lemnaceae dans les Araceae, les Fumariaceae dans les Papaveraceae, les Chenopodiaceae dans les Amaranthaceae). D'autres, qui d'ailleurs parfois manquaient de cohérence, sont maintenant éclatées, les genres se répartissant dans plusieurs familles. Parmi les plus notables, citons l'éclatement des Liliaceae en sept familles (réparties dans trois ordres différents), seuls les genres *Erythronium*, *Fritillaria*, *Gagea*, *Lilium* et *Tulipa* restant des Liliaceae (Tableaux 1 et 2). Tout aussi spectaculaire est la réduction de la grande famille des Scrophulariaceae à cinq genres (dont *Verbascum* et

Scrophularia) ; de nombreux genres sont à présent classés dans la famille des Plantaginaceae (par ex. *Digitalis*, *Linaria*, *Misopates*, *Veronica*), les genres hémiparasites (*Melampyrum*, *Pedicularis*, *Rhinanthus*…) se retrouvant quant à eux avec les taxons parasites des Orobanchaceae. Quelques genres sont replacés dans des familles existantes (*Hydrocotyle* dans Araliaceae au lieu des Apiaceae et *Viscum* dans les Santalaceae au lieu des Loranthaceae) ou dans de nouvelles familles (*Parnassia* dans les Parnassiaceae, *Claytonia* et *Montia* dans les Montiaceae), et ce parfois de façon surprenante (*Sambucus* et *Viburnum* dans les Adoxaceae qui ne comprenaient jadis que le genre *Adoxa*).

En pratique

En basant la classification de la flore vasculaire sur une approche phylogénétique moléculaire, plus « naturelle » puisqu'elle utilise des marqueurs qui ont un lien direct avec les gènes, on peut s'attendre à ce qu'elle reflète l'évolution du vivant de façon plus fidèle que les caractères morphologiques seuls. Si elle a permis de formuler de nouvelles hypothèses quant aux ancêtres potentiels des plantes vasculaires, nombre d'hypothèses précédemment formulées sur base de caractères morphologiques, anatomiques ou phytochimiques ont pu être confirmées. On retrouve aussi des regroupements logiques du point de vue évolutif ou faciles à appréhender du point de vue morphologique. Ainsi, les taxons hémiparasites des genres *Euphrasia*, *Melampyrum*, *Odontites*, *Parentucellia*, *Pedicularis* et *Rhinanthus* sont regroupés avec les taxons morphologiquement proches mais holoparasites des genres *Orobanche* et *Lathraea* au sein d'une seule et même famille, les Orobanchaceae. De même, les taxons volubiles des Cuscutaceae et des Convolvulaceae ne forment plus qu'une seule famille. Les Amygdalaceae, les Malaceae et les Rosaceae ne constituent plus qu'une seule famille: les Rosaceae. De même pour les Fabaceae et les Caesalpiniaceae à fleurs papilionacées. *Hippuris* et *Callitriche*, genres qui ont beaucoup « voyagé » sans doute à cause de leur réduction morphologique extrême (qui résulte dans la quasi-absence de critères morphologiques) s'avère appartenir aux Plantaginaceae dans leur nouvelle délimitation. Retrouver des espèces entomophiles (pollen dispersé par les insectes) et anémophiles (pollen dispersé par le vent) dans un même groupe ou même au sein d'une même famille, comme c'est le cas chez les Plantaginaceae, suggère une séquence évolutive vers une réduction des pièces florales suite à l'adaptation à la dispersion du pollen par le vent (Culley *et al*. 2002, Soltis *et al.* 2005).

L'objectif est dans un futur proche, d'adapter la classification des ordres et des familles de la Nouvelle Flore, comme c'est déjà le cas pour la dernière édition de la flore « Heukels » des Pays-Bas (van der Meijden 2005) et pour le guide de la Flore du Benelux (Blamey *et al.* 2009). Dans cette démarche, il est prévu de trouver un consensus sur la mise à jour de la classification basée sur l'approche phylogénique moléculaire avec les futures éditions des flores des pays voisins, de façon à éviter des incohérences, mais aussi de garder un ouvrage de référence qui reste basé sur des clés d'identification des taxons à l'aide de caractères morphologiques visibles. Pas d'inquiétude à avoir : si du fait du réarrangement des ordres et des familles, il va y avoir un remaniement de la structure de l'ouvrage – par exemple les monocotylédones se retrouveront plutôt vers le début du livre que vers la fin – et d'un certain nombre de clés générales, concrètement pour l'identification sur le terrain, cela ne changera pas grand chose.

Remerciements. – L'auteur remercie Leni Duistermaat pour sa discussion constructive à propos des tableaux et Elmar Robbrecht, Ivan Hoste et Pierre Meerts pour leurs judicieux commentaires sur le manuscrit.

Littérature

Angiosperm Phylogeny Group [APG] (1998) – An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **85**: 531-553.

Angiosperm Phylogeny Group [APG] (2003) – An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* **141**: 399-436.

Blamey M., van der Meijden R. & Van Rossum F. (2009) – Plantes sauvages de Belgique, des Pays-Bas et du Luxembourg. Une flore de poche du Benelux / Wilde

Planten van Nederland, België en Luxemburg. Een pocketflora van de Benelux. Domino Books, in press.

Cronquist A. (1968) – The Evolution and Classification of Flowering Plants. Boston, Houghton Mifflin.

Cronquist A. (1981) – An integrated system of classification of flowering plants. New York, Columbia University Press.

Culley T.M., Weller S.G. & Sakai A.K. (2002) – The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 363-369.

Darwin C. (1859) – The Origin of Species. London, John Murray.

Degreef J., Robbrecht E. & Smets E. (2002) – De la classification linnéenne à la classificaiton moléculaire. *Hommes & Plantes* **43**: 22-31.

Degreef J., Robbrecht E. & Smets E. (2003) – La reconstruction phylogénétique. *Hommes & Plantes* **44**: 48.

De Langhe J.E., Delvosalle L., Duvigneaud J., Lambinon J. & Vanden Berghen C. (1973) – Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché du Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines. Première édition. Meise, Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique.

Derrick L.N., Jermy A.C. & Paul A.M. (1987) – Checklist of European Pteridophytes. *Sommerfeltia* **6**: 1-94.

Haston E., Richardson J.E., Stevens P.F., Chase M.W. & Harris D.J. (2007) – A linear sequence of Angiosperm Phylogeny Group II families. *Taxon* **56**: 7-12, E1-E6.

Lambinon J., De Langhe J.E., Delvosalle L. & Duvigneaud J. (1992) – Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché du Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines. 4e édition. Meise, Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique.

Lambinon J., Delvosalle L. & Duvigneaud J. (2004) – Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché du Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines. 5e édition. Meise, Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique.

Mabberley D.J. (2008) – Mabberley's Plant-book: a portable dictionary of plants, their classification and uses. 3d edition. Cambridge, Cambridge University Press.

Mill R.R. (2003) – Proceedings of the IV International Conifer Conference, *Acta Horticulturae* 615. [http://www.actahort.org/books/615].

Pichi-Sermolli R.E.G. (1958) – The higher taxa of Pteridophyta and their classification. *In* Hedberg O. (ed.), Systematics of today. *Uppsala Universitets Årsskrift* **6**: 70-90.

Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H. & Wolf P.G. (2006) – A classification of extant ferns. *Taxon* **55**: 705-732.

Soltis D.E., Soltis P.S., Endress P.K. & Chase M.W. (2005) – Phylogeny and Evolution of Angiosperms. Sunderland, Sinauer Ass.

Spichiger R.-E., Savolainen V.V., Figeat M. & Jeanmonod D. (2004) – Botanique systématique des plantes à fleurs. Une approche phylogénétique nouvelle des Angiospermes des régions tempérées et tropicales. 3e édition. Lausanne, Presses polytechniques et universitaires romandes.

Stevens P.F. (2001 et après) – Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008 [and more or less continuously updated since]. [http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/].

Takhtajan A. (1969) – Flowering Plants: Origin and Dispersal. Washington, Smithsonian Institution Press.

Takhtajan A. (1997) – Diversity and classification of flowering plants. New York, Columbia University Press.

van der Meijden R. (2005) – Heukels' Flora van Nederland. 23ste druk. Groningen/Houten, Wolters-Noordhoff.

Tableau 1. Classification phylogénétique moléculaire pour les ordres et les familles (Ptéridophytes et Spermatophytes) repris dans la 5e édition de la « Nouvelle Flore » (Lambinon *et al.* 2004). Les ordres au sein des groupes et les familles au sein des ordres sont listés par ordre alphabétique. Légende : s. l. = *sensu lato* (si entre parenthèses, c'est qu'il y a un consensus pour regrouper les familles plutôt que de les garder séparées) ; incl. = est/sont inclu(s) : … ; excl. = est/sont exclu(s) : … ; pro parte = pour partie.

Tabel 1. Moleculaire fylogenetische classificatie van de orden en families (Pteridofyten en Spermatofyten) in de 5de editie van de "Flora" (Lambinon *et al.* 2004). De orden binnen de groepen en de families binnen de orden zijn alfabetisch gerangschikt. Legende: s. l. = *sensu lato* (indien tussen haakjes: er is een consensus om de families samen te voegen eerder dan ze apart te houden); incl. = wordt/worden ingesloten: ...; excl. = wordt/worden uitgesloten: ...; pro parte = gedeeltelijk.

■ Ptéridophytes / Pteridofyten

♦ **Lycopsida**

1 Isoetales
- Isoetaceae

2 Lycopodiales
- Lycopodiaceae

3 Selaginellales
- Selaginellaceae

♦ **Psilotopsida**

1 Ophioglossales
- Ophioglossaceae

♦ **Equisetopsida (Sphenopsida)**

1 Equisetales
- Equisetaceae

♦ **Polypodiopsida (Filicopsida)**

1 Hymenophyllales
- Hymenophyllaceae

2 Osmundales
- Osmundaceae

3 Polypodiales
- Aspleniaceae
- Blechnaceae
- Dennstaedtiaceae
- Dryopteridaceae
- Onocleaceae
- Polypodiaceae
- Pteridaceae
- Thelypteridaceae
- Woodsiaceae

4 Salviniales
- Marsileaceae
- Salviniaceae (incl. Azollaceae)

■ Spermatophytes / Spermatofyten

[Gymnospermes / Gymnospermae (Naaktzadigen)]

♦ **Ginkgoopsida**

1 Ginkgoales
- Ginkgoaceae

♦ **Pinopsida**

2 Pinales
- Araucariaceae
- Cupressaceae (incl. Taxodiaceae)
- Pinaceae
- Taxaceae

[Angiospermes / Angiospermae (Bedektzadigen)]

♦ **Angiospermes (Magnoliopsida) / Angiospermae (Magnoliopsida) [incl. Liliopsida]**

● Protoangiospermes (groupe ANITA) / ANITA groep

1 Nymphaeales
- Nymphaeaceae s.l. [1]
  - Cabombaceae
  - Nymphaeaceae

● Magnoliidées / Magnoliiden

1 Laurales
- Calycanthaceae
- Lauraceae

2 Magnoliales
- Magnoliaceae

3 Piperales
- Aristolochiaceae
- Saururaceae

● Monocotylédones / Monocotylen (Eenzaadlobbigen)

1 Acorales
- Acoraceae

2 Alismatales
- Alismataceae
- Aponogetonaceae
- Araceae (incl. Lemnaceae)
- Butomaceae
- Hydrocharitaceae (incl. Najadaceae)
- Juncaginaceae
- Potamogetonaceae (incl. Zannichelliaceae)
- Ruppiaceae
- Scheuchzeriaceae
- Zosteraceae

3 Asparagales
- Alliaceae s.l. [1]
  - Agapanthaceae
  - Alliaceae
  - Amaryllidaceae
- Asparagaceae (s.l.) (incl. Agavaceae, Hyacinthaceae, Ruscaceae)
- Iridaceae
- Orchidaceae
- Xanthorrhoeaceae s.l. [1]
  - Asphodelaceae
  - Hemerocallidaceae

4 Dioscoreales

- Dioscoreaceae
- Nartheciaceae

5 Liliales
- Colchicaceae
- Liliaceae
- Melanthiaceae
- Smilacaceae

□ Commelinidées / Commeliniden

6 Commelinales
- Commelinaceae
- Pontederiaceae

7 Poales
- Cyperaceae
- Juncaceae
- Poaceae
- Sparganiaceae
- Typhaceae

8 Zingiberales
- Cannaceae

● Ceratophyllales

1 Ceratophyllales
- Ceratophyllaceae

● Eudicotylédones (ou dicotylédones vraies) / Eudicotylen

□ Eudicotylédones basales (ou archaïques) / Primitieve tweezaad-lobbigen (Basale Eudicotylen)

1 Buxales
- Buxaceae

2 Proteales
- Platanaceae

3 Ranunculales
- Berberidaceae
- Papaveraceae (incl. Fumariaceae)
- Ranunculaceae

□ Eudicotylédones centrales / Geavanceerde tweezaadlobbigen

4 Saxifragales
- Altingiaceae
- Crassulaceae
- Grossulariaceae
- Haloragaceae
- Hamamelidaceae
- Paeoniaceae
- Saxifragaceae

5 Vitales
- Vitaceae

 Rosidées / Rosiden

6 Crossosomatales
- Staphyleaceae

7 Geraniales
- Geraniaceae

8 Myrtales
- Lythraceae (incl. Trapaceae)
- Onagraceae

◊ Eurosidées I (ou Fabidées) / Eurosiden I (Fabiden)

9 Celastrales
- Celastraceae
- Parnassiaceae

10 Cucurbitales
- Begoniaceae
- Cucurbitaceae

11 Fabales
- Fabaceae (incl. Caesalpiniaceae)
- Polygalaceae

12 Fagales
- Betulaceae
- Fagaceae
- Juglandaceae
- Myricaceae
- Nothofagaceae

13 Malpighiales
- Elatinaceae
- Euphorbiaceae
- Hypericaceae
- Linaceae
- Passifloraceae
- Salicaceae
- Violaceae

14 Oxalidales
- Oxalidaceae

15 Rosales
- Cannabaceae
- Elaeagnaceae
- Moraceae
- Rhamnaceae
- Rosaceae (incl. Amygdalaceae, Malaceae)
- Ulmaceae
- Urticaceae

16 Zygophyllales
- Zygophyllaceae

◊ Eurosidées II (ou Malvidées) / Eurosiden II (Malviden)

17 Brassicales
- Brassicaceae
- Cleomaceae
- Limnanthaceae
- Resedaceae
- Tropaeolaceae

18 Malvales
- Cistaceae
- Malvaceae (incl. Tiliaceae)
- Thymelaeaceae

19 Sapindales
- Anacardiaceae
- Rutaceae
- Sapindaceae (incl. Aceraceae, Hippocastanaceae)
- Simaroubaceae

 Santalales

20 Santalales

- Santalaceae

□ Caryophyllales

21 Caryophyllales
- Aizoaceae
- Amaranthaceae (incl. Chenopodiaceae)
- Caryophyllaceae
- Droseraceae
- Frankeniaceae
- Molluginaceae
- Montiaceae
- Nyctaginaceae
- Phytolaccaceae
- Plumbaginaceae
- Polygonaceae
- Portulacaceae
- Tamaricaceae

□ Astéridées / Asteriden

22 Cornales
- Cornaceae
- Hydrangeaceae
- Loasaceae

23 Ericales
- Actinidiaceae
- Balsaminaceae
- Clethraceae
- Ericaceae (incl. Empetraceae, Monotropaceae, Pyrolaceae)
- Polemoniaceae
- Primulaceae s.l. [1]
  - Myrsinaceae
  - Primulaceae
  - Theophrastaceae

◊ Euastéridées I (ou Lamiidées) / Euasteriden I (Lamiiden)
- Boraginaceae * (incl. Hydrophyllaceae)

24 Garryales
- Garryaceae

25 Gentianales
- Apocynaceae (incl. Asclepiadaceae)
- Gentianaceae
- Rubiaceae

26 Lamiales
- Acanthaceae
- Bignoniaceae
- Calceolariaceae
- Lamiaceae
- Lentibulariaceae
- Linderniaceae
- Martyniaceae
- Oleaceae
- Orobanchaceae (incl. Scrophulariaceae *pro parte)*
- Paulowniaceae
- Phrymaceae
- Plantaginaceae (incl. Callitrichaceae, Globulariaceae, Hippuridaceae, Scrophulariaceae *pro parte*)
- Scrophulariaceae (incl. Buddlejaceae)
- Verbenaceae

27 Solanales
- Convolvulaceae (incl. Cuscutaceae)
- Solanaceae

◊ Euastéridées II (ou Campanulidées) / Euasteriden II (Campanuliden)

28 Apiales
- Apiaceae
- Araliaceae

29 Aquifoliales
- Aquifoliaceae

30 Asterales
- Asteraceae
- Campanulaceae (incl. Lobeliaceae)
- Menyanthaceae

31 Dipsacales
- Adoxaceae
- Caprifoliaceae (s.l.) (incl. Diervillaceae, Dipsacaceae, Linnaeaceae, Valerianaceae)

---

[1] Deux options sont possibles: les familles peuvent être considérées séparément (*sensu stricto*) ou regroupées en une seule famille (*sensu lato*).
* En Euastéridées I (position incertaine).

[1] Er zijn twee mogelijke opties: de families kunnen apart (*sensu stricto*) beschouwd worden of in één familie (*sensu lato*) samengevoegd worden.
* In Euasteriden I (positie onzeker).

■ niveau 1 : Embranchement / Afdeling
[…] niveau 2 : Sous-embranchement de la classification précédente / Voormalige onderafdeling
♦ niveau 3 : Classe / Klasse
● niveau 4
□ niveau 5
□ niveau 6
◊ niveau 7

Niveaux hiérarchiques (branches) de l'arbre phylogénétique basé sur la classification plylogénétique moléculaire (figure 1) / Hiërarchische niveaus (takken) van de stamboom, gebaseerd op de moleculaire fylogenetische classificatie (figuur 1)

1 niveau 8 : Ordre / Orde
- niveau 9 : Famille / Familie
  - niveau 10 : Famille *sensu stricto* / Familie *sensu stricto*

Tableau 2. Correspondance pour les ordres et les familles (Ptéridophytes et Spermatophytes) entre le système de classification de la 5e édition de la « Nouvelle Flore » (Lambinon *et al.* 2004) et celui basé sur une approche phylogénétique moléculaire. Pour ce dernier, seuls les changements sont mentionnés. Légende : s. l. = *sensu lato*; incl. = est/sont inclus : … ; excl. = est/sont exclu(s) : …

Tabel 2. Overeenstemming voor de orden en families (Pteridofyten en Spermatofyten) tussen het classificatiesysteem van de 5de editie van de "Flora" (Lambinon *et al.* 2004) en het systeem gebaseerd op een moleculaire fylogenetische benadering. Voor dit laatste worden alleen de veranderingen gegeven. Legende: s. l. = *sensu lato*; incl. = wordt/worden ingesloten: ...; excl. = wordt/worden uitgesloten: ...

	Ordre (Nouv. Flore)	Phylogénie mol. (changement)		Famille (Nouv. Flore)	Phylogénie moléculaire (changement)
	Orde (Flora v. België)	**Molec. fylogenie (wijzigingen)**		**Familie (Flora van België)**	**Moleculaire fylogenie (wijzigingen)**
1	Lycopodiales		1	Lycopodiaceae	
2	Selaginellales		2	Selaginellaceae	
3	Isoetales		3	Isoetaceae	
4	Equisetales		4	Equisetaceae	
5	Ophioglossales		5	Ophioglossaceae	
6	Osmundales		6	Osmundaceae	
7	Filicales	Polypodiales	7	Adiantaceae	Pteridaceae
		Polypodiales	8	Dennstaedtiaceae	
		Hymenophyllales	9	Hymenophyllaceae	
		Polypodiales	10	Thelypteridaceae	
		Polypodiales	11	Aspleniaceae	
		Polypodiales	12	Woodsiaceae	excl. *Matteucia*, *Onoclea* (Onocleaceae)
		Polypodiales	13	Dryopteridaceae	
		Polypodiales	14	Blechnaceae	
		Polypodiales	15	Polypodiaceae	
8	Marsileales	Salviniales	16	Marsileaceae	
9	Salviniales		17	Salviniaceae	incl. Azollaceae
			18	Azollaceae	Salviniaceae
10	Ginkgoales		19	Ginkgoaceae	
11	Pinales		20	Pinaceae	
			21	Taxodiaceae	Cupressaceae
			22	Cupressaceae	incl. Taxodiaceae
			23	Araucariaceae	
12	Taxales	Pinales	24	Taxaceae	
13	Magnoliales		25	Magnoliaceae	
		Laurales	26	Calycanthaceae	
		Laurales	27	Lauraceae	
14	Piperales		28	Saururaceae	
15	Aristolochiales	Piperales	29	Aristolochiaceae	
16	Nymphaeales		30	Nymphaeaceae	[incl. Cabombaceae] = Nymphaeaceae s.l. [1]
			31	Cabombaceae	dans les Nymphaeaceae s.l. [1]
		Ceratophyllales	32	Ceratophyllaceae	
17	Ranunculales		33	Ranunculaceae	
			34	Berberidaceae	
18	Papaverales	Ranunculales	35	Papaveraceae	incl. Fumariaceae
		Ranunculales	36	Fumariaceae	Papaveraceae
19	Hamamelidales	Saxifragales	37	Hamamelidaceae	excl. *Liquidambar* (Altingiaceae)
		Proteales	38	Platanaceae	
20	Urticales	Rosales	39	Ulmaceae	excl. *Celtis* (Cannabaceae)
		Rosales	40	Moraceae	
		Rosales	41	Cannabaceae	incl. *Celtis*
		Rosales	42	Urticaceae	
21	Juglandales	Fagales	43	Juglandaceae	
22	Myricales	Fagales	44	Myricaceae	

23	Fagales		45	Fagaceae	excl. *Nothofagus* (Nothofagaceae)
			46	Betulaceae	
24	Caryophyllales		47	Phytolaccaceae	
			48	Nyctaginaceae	
			49	Aizoaceae	
			50	Molluginaceae	
			51	Caryophyllaceae	
			52	Portulacaceae	excl. *Claytonia*, *Montia* (Montiaceae)
			53	Chenopodiaceae	Amaranthaceae
			54	Amaranthaceae	incl. Chenopodiaceae
25	Polygonales	Caryophyllales	55	Polygonaceae	
26	Plumbaginales	Caryophyllales	56	Plumbaginaceae	
27	Paeoniales	Saxifragales	57	Paeoniaceae	
28	Theales	Ericales	58	Actinidiaceae	
		Malpighiales	59	Hypericaceae	
		Malpighiales	60	Elatinaceae	
29	Malvales		61	Tiliaceae	Malvaceae
			62	Malvaceae	incl. Tiliaceae
30	Sarraceniales	Caryophyllales	63	Droseraceae	
31	Violales	Malpighiales	64	Violaceae	
		Malvales	65	Cistaceae	
		Caryophyllales	66	Tamaricaceae	
		Caryophyllales	67	Frankeniaceae	
		Cornales	68	Loasaceae	
		Cucurbitales	69	Begoniaceae	
		Malpighiales	70	Passifloraceae	
32	Cucurbitales		71	Cucurbitaceae	
33	Salicales	Malpighiales	72	Salicaceae	
34	Capparales	Brassicales	73	Capparaceae	excl. *Cleome* (Cleomaceae)
		Brassicales	74	Brassicaceae	
		Brassicales	75	Resedaceae	
35	Ericales		76	Ericaceae	incl. Empetraceae, Monotropaceae, Pyrolaceae
			77	Clethraceae	
			78	Empetraceae	Ericaceae
			79	Pyrolaceae	Ericaceae
			80	Monotropaceae	Ericaceae
36	Primulales	Ericales	81	Primulaceae	[*Androsace*, *Hottonia*, *Primula* (Primulaceae); *Anagallis*, *Asterolinon*, *Centunculus*, *Cyclamen*, *Glaux*, *Lysimachia*, *Trientalis* (Myrsinaceae); *Samolus* (Theophrastaceae)] = Primulaceae s.l. [1]
37	Saxifragales		82	Grossulariaceae	
		Cornales	83	Hydrangeaceae	
			84	Crassulaceae	
			85	Saxifragaceae	excl. *Parnassia* (Parnassiaceae, Celastrales)
38	Rosales		86	Rosaceae	incl. Amygdalaceae, Malaceae
			87	Amygdalaceae	Rosaceae
			88	Malaceae	Rosaceae
39	Fabales		89	Caesalpiniaceae	Fabaceae
			90	Fabaceae	incl. Caesalpiniaceae
40	Haloragales	Saxifragales	91	Haloragaceae	
		Lamiales	92	Hippuridaceae	Plantaginaceae
41	Myrtales		93	Lythraceae	incl. Trapaceae
			94	Trapaceae	Lythraceae
			95	Onagraceae	
42	Thymelaeales	Malvales	96	Thymelaeaceae	
43	Elaeagnales	Rosales	97	Elaeagnaceae	
44	Cornales		98	Cornaceae	excl. *Aucuba* (Garryaceae, Garryales)

45	Santalales		99	Santalaceae	incl. *Viscum*
			100	Loranthaceae	excl. *Viscum* (Santalaceae)
46	Celastrales		101	Celastraceae	
		Aquifoliales	102	Aquifoliaceae	
47	Euphorbiales	Buxales	103	Buxaceae	
		Malpighiales	104	Euphorbiaceae	
48	Rhamnales	Rosales	105	Rhamnaceae	
		Vitales	106	Vitaceae	
49	Sapindales	Crossosomatales	107	Staphyleaceae	
			108	Aceraceae	Sapindaceae
			109	Sapindaceae	incl. Aceraceae, Hippocastanaceae
			110	Hippocastanaceae	Sapindaceae
50	Rutales	Sapindales	111	Anacardiaceae	
		Sapindales	112	Simaroubaceae	
		Sapindales	113	Rutaceae	
		Zygophyllales	114	Zygophyllaceae	
51	Geraniales	Oxalidales	115	Oxalidaceae	
			116	Geraniaceae	
		Brassicales	117	Limnanthaceae	
		Brassicales	118	Tropaeolaceae	
		Ericales	119	Balsaminaceae	
52	Linales	Malpighiales	120	Linaceae	
53	Polygalales	Fabales	121	Polygalaceae	
54	Apiales		122	Araliaceae	incl. *Hydrocotyle*
			123	Apiaceae	excl. *Hydrocotyle*
55	Gentianales		124	Gentianaceae	
			125	Apocynaceae	incl. Asclepiadaceae
			126	Asclepiadaceae	Apocynaceae
56	Loganiales	Lamiales	127	Buddlejaceae	Scrophulariaceae
57	Oleales	Lamiales	128	Oleaceae	
58	Polemoniales	Solanales	129	Solanaceae	
		Solanales	130	Convolvulaceae	incl. Cuscutaceae
		Solanales	131	Cuscutaceae	Convolvulaceae
		Asterales	132	Menyanthaceae	
		Ericales	133	Polemoniaceae	
		(*)	134	Hydrophyllaceae	Boraginaceae
59	Lamiales	(*)	135	Boraginaceae	incl. Hydrophyllaceae
			136	Verbenaceae	excl. *Caryopteris*, *Clerondendrum* (Lamiaceae)
			137	Lamiaceae	incl. *Caryopteris*, *Clerondendrum*
60	Callitrichales	Lamiales	138	Callitrichaceae	Plantaginaceae
61	Plantaginales	Lamiales	139	Plantaginaceae	incl. Callitrichaceae, Globulariaceae, Hippuridaceae, Scrophulariaceae (*Antirrhinum*, *Chaenorrhinum*, *Collinsia*, *Cymbalaria*, *Digitalis*, *Gratiola*, *Hebe*, *Kickxia*, *Limosella*, *Linaria*, *Misopates*, *Penstemon*, *Veronica*)
62	Scrophulariales	Lamiales	140	Scrophulariaceae	incl. Buddlejaceae; tous excl. sauf *Nemesia*, *Scrophularia*, *Sutera*, *Verbascum* [*Mimulus* (Phrymaceae), *Paulownia* (Paulowniaceae), *Calceolaria* (Calceolariaceae), *Lindernia* (Linderniaceae); voir aussi Orobanchaceae, Plantaginaceae]
		Lamiales	141	Globulariaceae	Plantaginaceae
		Lamiales	142	Orobanchaceae	incl. *Euphrasia*, *Melampyrum*, *Odontites*, *Parentucellia*, *Pedicularis*, *Rhinanthus*
		Lamiales	143	Acanthaceae	
		Lamiales	144	Bignoniaceae	
		Lamiales	145	Martyniaceae	
		Lamiales	146	Lentibulariaceae	

63	Campanulales	Asterales	147	Campanulaceae	incl. Lobeliaceae
		Asterales	148	Lobeliaceae	Campanulaceae
64	Rubiales	Gentianales	149	Rubiaceae	
65	Dipsacales		150	Caprifoliaceae	excl. *Sambucus*, *Viburnum* (Adoxaceae), *Kolkwitzia* (Linnaeaceae), *Diervilla* (Diervillaceae); Caprifoliaceae s.l.: incl. Diervillaceae, Dipsacaceae, Linnaeaceae, Valerianaceae
			151	Adoxaceae	incl. *Sambucus*, *Viburnum*
			152	Valerianaceae	dans les Caprifoliaceae s.l.
			153	Dipsacaceae	dans les Caprifoliaceae s.l.
66	Asterales		154	Asteraceae	
67	Alismatales		155	Butomaceae	
			156	Alismataceae	
68	Hydrocharitales	Alismatales	157	Hydrocharitaceae	incl. Najadaceae
69	Najadales	Alismatales	158	Scheuchzeriaceae	
		Alismatales	159	Juncaginaceae	
		Alismatales	160	Najadaceae	Hydrocharitaceae
		Alismatales	161	Aponogetonaceae	
		Alismatales	162	Potamogetonaceae	incl. Zannichelliaceae
		Alismatales	163	Ruppiaceae	
		Alismatales	164	Zannichelliaceae	Potamogetonaceae
		Alismatales	165	Zosteraceae	
70	Commelinales		166	Commelinaceae	
71	Juncales	Poales	167	Juncaceae	
72	Cyperales	Poales	168	Cyperaceae	
73	Poales		169	Poaceae	
74	Typhales	Poales	170	Sparganiaceae	
		Poales	171	Typhaceae	
75	Zingiberales		172	Cannaceae	
76	Arales	Alismatales	173	Araceae	excl. *Acorus* (Acoraceae, Acorales); incl. Lemnaceae
		Alismatales	174	Lemnaceae	Araceae
77	Pontederiales	Commelinales	175	Pontederiaceae	
78	Liliales		176	Liliaceae	*Erythronium*, *Fritillaria*, *Gagea*, *Lilium*, *Tulipa*; excl. *Paris*, *Trillium* (Melanthiaceae); *Smilax* (Smilacaceae); *Colchicum* (Colchicaceae)
		Dioscoreales			excl. *Narthecium* (Nartheciaceae)
		Asparagales			excl. [*Hemerocallis* (Hemerocallidaceae); *Asphodelus*, *Eremurus*, *Kniphofia* (Asphodelaceae)] = Xanthorrhoeaceae s.l. [1]; [*Convallaria*, *Maianthemum*, *Polygonatum*, *Ruscus* (Ruscaceae); *Anthericum*, *Hosta* (Agavaceae); *Chiodonoxa*, *Galtonia*, *Hyacinthoides*, *Hyacinthus*, *Muscari*, *Ornithogalum*, *Scilla* (Hyacinthaceae); *Asparagus* (Asparagaceae)] = Asparagaceae s.l.
		Asparagales	177	Alliaceae	[excl. *Agapanthus* (Agapanthaceae); incl. Amaryllidaceae] = Alliaceae s.l. [1]
		Asparagales	178	Amaryllidaceae	in Alliaceae s.l. [1]
		Asparagales	179	Iridaceae	
		Asparagales	180	Agavaceae	incl. *Anthericum*, *Hosta*; in Asparagaceae s.l.
		Dioscoreales	181	Dioscoreaceae	
79	Orchidales	Asparagales	182	Orchidaceae	

[1] Deux options sont possibles: les familles peuvent être considérées séparément (*sensu stricto*) ou regroupées en une seule famille (*sensu lato*).
(*) En Euastéridées I (position incertaine).

[1] Er zijn twee mogelijke opties: de families kunnen apart (*sensu stricto*) beschouwd worden of in één familie (*sensu lato*) samengevoegd worden.
(*) In Euasteriden I (positie onzeker).