

Pourquoi les fleurs d'orchidées sont-elles si diverses ?

Mariana MONDRAGÓN-PALOMINO & Günter THEIBEN

Département de Génétique, Université Friedrich-Schiller, D-07743 Jena, Allemagne
m.mondragonpalomino@googlemail.com

Ce texte est essentiellement une traduction incomplète de l'article des mêmes auteurs *Why are orchid flowers so diverse? Reduction of evolutionary constraints by paralogues of class B floral homeotic genes*, publié en 2009 dans *Annals of Botany*, 104: 583-594.

Abstract – Why are orchid flowers so diverse? The nearly 30 000 species of orchids produce flowers of unprecedented diversity. However, whether specific genetic mechanisms contributed to this diversity is a neglected topic and remains speculative. We recently published a theory, the 'orchid code', maintaining that the identity of the different perianth organs is specified by the combinatorial interaction of four DEF-like MADS-box genes with other floral homeotic genes.

Here the developmental and evolutionary implications of our theory are explored. Specifically, it is shown that all frequent floral terata, including all peloric types, can be explained by monogenic gain- or loss-of-function mutants, changing either expression of a DEF-like or CYC-like gene. Supposed dominance or recessiveness of mutant alleles is correlated with the frequency of terata in both cultivation and nature. Our findings suggest that changes in DEF- and CYC-like genes not only underlie terata but also the natural diversity of orchid species. We argue, however, that true changes in organ identity are rare events in the evolution of orchid flowers, even though we review some likely cases.

The four DEF paralogues shaped floral diversity in orchids in a dramatic way by modularizing the floral perianth based on a complex series of sub- and neo-functionalization events. These genes may have eliminated constraints, so that different kinds of perianth organs could then evolve individually and thus often in dramatically different ways in response to selection by pollinators or by genetic drift. We therefore argue that floral diversity in orchids may be the result of an unprecedented developmental genetic predisposition that originated early in orchid evolution.

Résumé – Les orchidées, avec leurs 30 000 espèces environ, produisent des fleurs d'une diversité sans précédent. Cependant, les mécanismes génétiques à l'origine de cette diversité sont restés spéculatifs, faute d'étude. Nous avons récemment établi une théorie : celle du « code de l'orchidée », expliquant que l'identité des différentes pièces du périanthe est déterminée par les interactions entre quatre gènes à boîte MADS de type *DEF* et d'autres gènes homéotiques du développement floral.

Les conséquences de notre théorie sur le développement et l'évolution des orchidées sont exposées ici. Toutes les monstruosité florales habituelles, y compris les diverses pélories, peuvent être expliquées par des mutations affectant l'expression d'un gène soit de type *DEF* soit de type *CYC*. La dominance ou la récessivité des allèles mutés est reliée avec la fréquence des monstruosité, que ce soit en culture ou dans la nature. Nos résultats suggèrent que les changements dans les gènes de type *DEF* ou *CYC* sont non seulement à l'origine des monstruosité florales mais aussi de la variabilité sans fin des espèces d'orchidées. Nous considérons, cependant, que les véritables changements d'identité des pièces florales sont des événements rares dans l'évolution des orchidées, nous traiterons toutefois de quelques cas probables.

Les quatre paralogues *DEF* ont modelé la diversité florale des orchidées par une série complexe d'évènements de sous-fonctionalisation et de néofonctionalisation. Ces duplications ont pu éliminer des contraintes, de telle sorte que les différentes pièces du périanthe ont pu évoluer indépendamment et dans des directions différentes sous l'effet de la pression de sélection des pollinisateurs ou de la dérive génétique. Nous considérons ainsi que la diversité florale des orchidées peut être le résultat d'une prédisposition génétique unique qui est apparue très tôt dans l'évolution de la famille. **Mots clés** : évolution des orchidées, périanthe, gènes de classe B, duplication de gène, pélorie.

FLEURS D'ORCHIDÉES : les plus belles formes à variation illimitée sur un thème

La fleur typique d'une monocotylédone à périanthe pétaloïde comporte cinq cycles constitués de trois pièces, ou dérive de ce schéma. Cependant, contrairement à d'autres monocotylédones comme les lis ou les tulipes, les orchidées ont des fleurs d'une diversité morphologique stupéfiante (Figure 1A). Cette diversité repose sur des variations d'un schéma relativement simple (Figures 1B-D). Comme les fleurs des lis et des tulipes, celles des orchidées comportent deux cycles de pièces pétaloïdes dénommées tépales qui entourent les éléments reproducteurs. Chez les orchidées, les éléments reproducteurs sont particuliers du fait qu'ils forment un gynostème ou colonne, structure composite résultant de l'accolement des éléments mâles et femelles (Dressler, 1993 ; Rudall et Bateman, 2002). Les variations de la taille et de la forme, la présence de pièces annexes, la conformation, la position et le nombre d'anthères, les caractéristiques des pollinies et des autres structures, font de cette colonne un organe remarquablement complexe. La présente étude est focalisée sur le développement et l'évolution des pièces du périanthe.

Le périanthe de la plupart des familles de Monocotylédones à périanthe pétaloïde comporte des pièces (presque) identiques. Chez les orchidées, trois types de pièces sont reconnus pour le périanthe : trois tépales externes (T1-T3 ; souvent dénommés sépales) dans le premier verticille floral, puis deux tépales internes latéraux (t1 et t2 ; dénommés pétales) et un tépale interne médian (t3) dénommé labelle pour le deuxième verticille (Rudall et Bateman, 2002 ; Mondragon-Palomino et Theißen, 2008 ; Figures 1B-D). La plupart des descriptions du périanthe des orchidées considèrent les tépales externes (T1-T3) comme des pièces sans divisions ni ornements ; ils peuvent ressembler aux tépales internes latéraux (Figure 1A) ou former des éperons nectarifères (par exemple : *Plectophora*, Oncidiinae). Le labelle se distingue généralement des autres pièces du périanthe par son ornementation élaborée avec des callosités, des éperons, des glandes et une répartition originale des couleurs (Figure 1A). Bien que le labelle soit probablement l'homologue du tépale adaxial des autres monocotylédones et que par conséquent il devrait être en position supérieure, il est souvent en position inférieure en raison de la résupination (rotation de 180° de la fleur au cours de son développement ; Arditti, 2002). L'orientation abaxiale du labelle résupiné et sa position opposée à l'anthère fertile suggèrent que son fort degré de complexité morphologique est le résultat d'adaptations à des pollinisateurs spécifiques.

Quelles sont les forces responsables de la diversité florale des orchidées ?

Les questions sur les causes de l'évolution sont généralement difficiles puisqu'elles peuvent concerner des aspects fondamentalement différents. On peut distinguer les « causes fondamentales » comme la sélection ou la dérive génétique et les « causes immédiates » comme les mécanismes du développement facilitant ou limitant les changements évolutifs. Depuis Darwin, la biologie des orchidées s'est focalisée sur les causes fondamentales de la diversité morphologique et de la richesse en espèces (Darwin, 1862 ; Cozzolino et Widmer,

2005 ; Schlüter et Schiestl, 2008). La diversité florale impressionnante des orchidées a été attribuée à l'adaptation aux pollinisateurs spécifiques (Johnson *et al.*, 1998). Bien que chez les orchidées, il y ait un large éventail de spécificité dans les interactions plante-pollinisateur, environ 60% des espèces d'orchidées n'ont qu'une seule espèce de pollinisateur (Tremblay, 1992). Cette spécificité a été considérée comme un mécanisme éthologique prézygotique important de l'isolement reproducteur (revu par Cozzolino et Widmer, 2005). Les phénomènes tels que l'attraction des pollinisateurs en imitant la nourriture ou des partenaires sexuels sans fournir de récompense (tromperie alimentaire ou sexuelle) ont fasciné beaucoup de chercheurs et ont suscité de nombreuses études (Jersakova *et al.*, 2006).

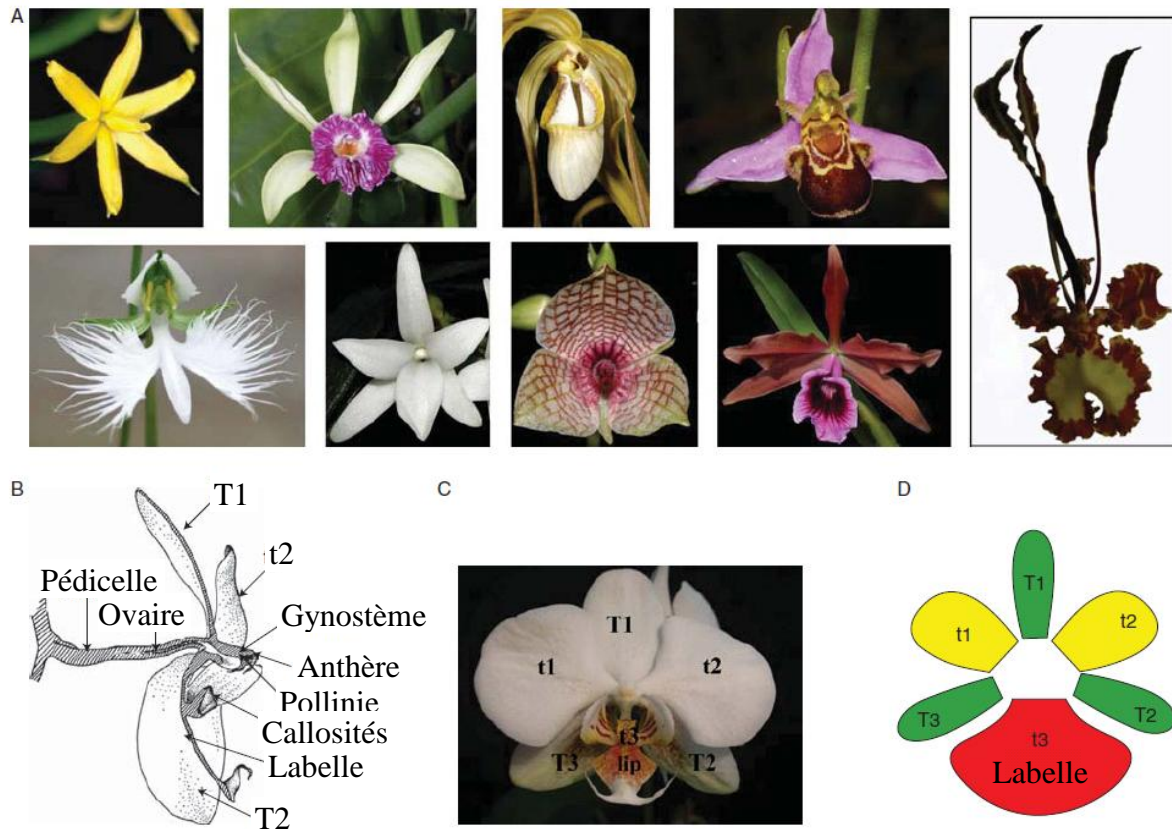


Figure 1. Structure et diversité des fleurs d'orchidées.

A : Diversité du périanthe des orchidées, du haut à gauche au bas à droite : *Apostasia wallichii* (sous-famille Apostasioideae) ; *Vanilla imperialis* (sous-famille Vanilloideae) ; *Phragmipedium caudatum* (sous-famille Cypripedioideae) ; *Ophrys apifera* , *Habenaria radiata* (sous-famille Orchidoideae) ; *Aerangis fastuosa*, *Telipogon intis*, *Cattleya tenebrosa*, *Psychopsis papilio* (sous-famille Epidendroideae). **B** : Schéma d'une coupe longitudinale d'une fleur d'orchidée (hybride de *Phalaenopsis*) décrivant l'organisation générale du périanthe du gynostème et de l'ovaire. **C** : Vue d'une fleur d'un hybride de *Phalaenopsis*, le périanthe est composé de six pièces distribuées sur deux cycles et représentant 3 catégories de pièces (T1-T3 : tépales externes, t1 et t2 : tépales internes latéraux, t3 : labelle). **D** : Représentation schématique de l'identité des pièces du périanthe, chaque couleur symbolise une identité de pièces du périanthe (tépales externes, tépales internes latéraux, labelle), ces identités sont probablement déterminées par la combinaison des produits d'expression de gènes à boîte MADS de quatre clades du type *DEF* et *MIKC*.

Cependant, la compréhension des « causes fondamentales » de l'évolution des orchidées ne nous explique pas pourquoi les Orchidacées, et pas les Liliacées ni les Hypoxidacées, montrent une diversification florale si importante. On peut supposer, par exemple, que les

caractéristiques génétiques et développementales des orchidées ont pu contribuer à leur grande diversité. En opposition au grand intérêt porté aux « causes fondamentales » de la diversité florale des orchidées, les « causes immédiates » sont restées peu étudiées et spéculatives. Bateman et Rudall (Bateman, 1985 ; Rudall et Bateman, 2002, 2003 ; Bateman et Rudall, 2006) figurent parmi les rares chercheurs à intégrer les connaissances actuelles sur la génétique du développement floral obtenues avec les espèces modèles comme *Arabidopsis thaliana* pour prévoir la base génétique de l'organogénèse dans les fleurs de type sauvage et pélorique. Ces contributions et l'exploitation des données récentes sur les gènes du développement floral chez les orchidées, apportent un meilleur éclairage sur l'évolution des orchidées.

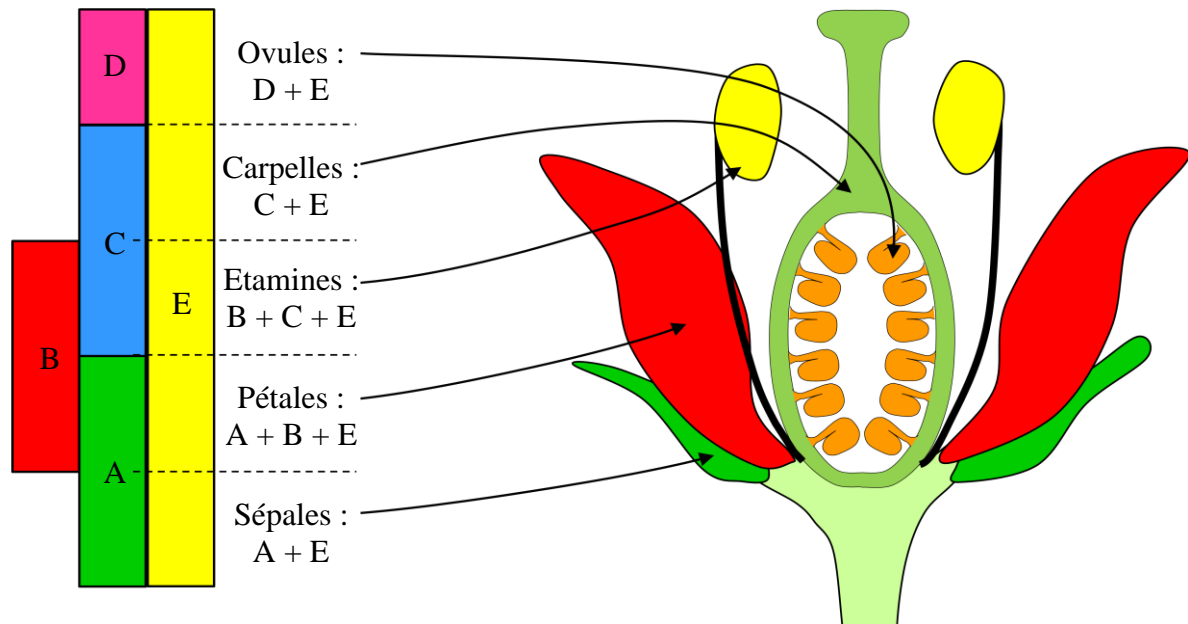


Figure 2. Déterminisme de l'identité des différentes pièces florales.

Les gènes homéotiques de cinq classes (A, B, C, D et E) agissent en combinaison pour spécifier les territoires de la fleur et leur donner leur identité : les sépales, les pétales, les étamines, les carpelles et les ovules se différencient sous l'influence précoce de ces gènes homéotiques ; les sépales résultent de l'expression dans le même territoire des gènes homéotiques du développement floral des classes A et E, les pétales de l'expression des gènes des classes A, B et E, les étamines de l'expression des gènes des classes B, C et E, les carpelles de l'expression des gènes des classes C et E, les ovules de l'expression des gènes des classes D et E.

Un code à combinaison pour l'identité des pièces du périante des orchidées

Nous avons proposé récemment une théorie sur le contrôle du développement et l'évolution des pièces du périante des orchidées (Mondragon-Palomino et Theißen, 2008). Le code génétique fondamental de l'identité des pièces du périante chez les orchidées (dénommé ici le « code des orchidées ») suppose que l'identité des différentes pièces de la fleur est déterminée par l'expression combinée des orthologues des gènes d'identité de pièces florales connus chez les plantes modèles dicotylédones comme *Arabidopsis thaliana* et *Antirrhinum majus*. Ceux-ci incluent des gènes homologues de *DEF* (ou *AP3*) et *GLO* (ou *PI*) spécifiant l'identité des étamines et des pétales, dénommés gènes homéotiques floraux de classe B. Chaque élément de la fleur (sépale, pétale, étamine, carpelle, ovule) est spécifié par une combinaison bien particulière de ces gènes homéotiques (du développement floral), qui codent des facteurs de transcription. Cinq types de fonctions différentes, dénommées A, B, C, D et E ont été mis en évidence chez ces plantes modèles (Theißen et Saedler, 2001 ; Wellmer *et al.*, 2006). Les fonctions E et A sont exprimées dans le sépale, et les fonctions A, B et E

dans le pétale. Les fonctions B, C et E sont exprimées dans les étamines, C et E dans les carpelles, et D et E dans les ovules (Figure 2). Lors des divisions des cellules du méristème qui conduisent à la mise en place des pièces florales, la régulation de ces facteurs de transcription se traduit par l'induction spécifique dans des territoires différents, la mise en place des pièces florales, grâce à l'activation ou l'inhibition de gènes cibles spécifiques.

Chez les plantes modèles Dicotylédones, l'identité des pétales résulte de l'interaction et de la fonction d'un gène de type *DEF* et d'un gène de type *GLO*. Notre théorie suppose que l'identité des tépales des orchidées est spécifiée par l'interaction de quatre gènes paralogues de type *DEF* avec un gène de type *GLO*. En effet, les reconstructions phylogénétiques ont montré que ces gènes de type *DEF* se distribuent dans quatre clades distincts, dénommés *PeMADS2* (clade 1), *OMADS3* (clade 2), *PeMADS3* (clade 3) et *PeMADS4* (clade 4) (Mondragon-Palomino et Theißen, 2008). Ces gènes présentent des expressions très conservées et caractéristiques de chaque clade. Basée sur ces résultats, notre théorie considère que l'expression combinée des gènes des clades 1 et 2 détermine la formation des tépales externes (T1-T3) au niveau du primordium du premier cycle de pièces florales. Dans le second cycle, l'identité des tépales latéraux (t1 et t2) résulte de l'action combinée des gènes des clades 1, 2 et 3. L'identité du labelle (t3) est déterminée par l'expression spécifique d'un gène du clade 4 et de tous les autres gènes de type *DEF* (Figure 3). Notre théorie implique que l'expression différentielle des gènes du clade 3 différencie les tépales internes et externes, tandis que l'expression différentielle des gènes du clade 4 différencie les tépales internes latéraux du labelle (Figure 3).

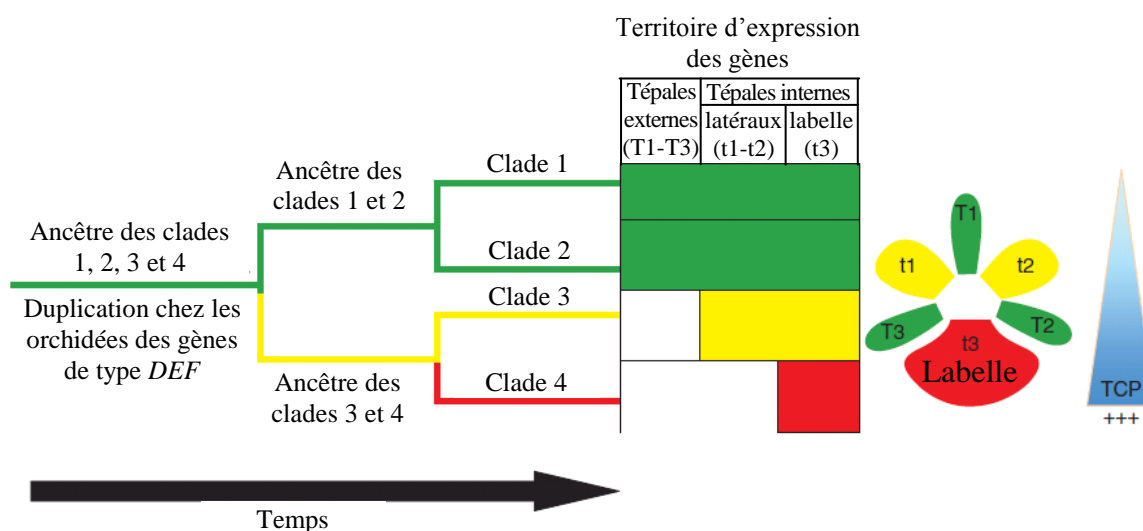


Figure 3. Duplication et divergence des gènes de type DEF et origine du code des orchidées.

Les duplications des gènes de type *DEF* conduisent à 4 clades (schématisés à gauche) ; les différents territoires d'expression de ces gènes et leurs impacts sur l'identité des pièces du périgone (code des orchidées) sont représentés au centre ; le périgone résupiné des orchidées avec le labelle positionné en bas est représenté à droite avec un gradient adaxial-abaxial pouvant correspondre au contenu en protéines TCP. Les couleurs soulignent la correspondance entre l'identité de la pièce du périgone et l'expression des gènes responsables de cette identité pour les trois catégories de pièces (tépalas externes, tépalas internes latéraux et labelle).

Les clades 1 et 2 de gènes de type *DEF* représentent des clades frères caractéristiques des orchidées, il en est de même pour les gènes des clades 3 et 4 ; ces résultats et d'autres concernant la phylogénie des gènes *DEF* des orchidées montrent qu'il est possible d'établir une relation entre l'évolution de ces gènes et la différenciation morphologique du périgone

(Mondragon-Palomino et Theißen, 2008). Nous faisons l'hypothèse que les duplications de gènes chez l'ancêtre de toutes les orchidées ont joué un rôle fondamental dans la diversification du périanthe. L'ancêtre commun le plus récent des orchidées et des autres Asparagales avait probablement un périanthe actinomorphe constitué de six tépales identiques spécifiés par un gène *DEF* ancestral, exprimé de façon uniforme. Selon notre théorie, la première duplication des gènes de type *DEF* a conduit à la forme ancestrale des gènes des clades 1 et 2 et à la forme ancestrale des gènes des clades 3 et 4. L'évolution de l'expression différentielle de la forme ancestrale des gènes des clades 3 et 4 a pu conduire à la mise en place d'identités différentes des tépales externes (extinction des gènes) et internes (activation des gènes). De même, l'expression des gènes du clade 4 résultant d'une seconde duplication a mené à la distinction entre les tépales internes latéraux (extinction des gènes) et le labelle (activation des gènes, Figure 3).

Comme indiqué précédemment, le phénomène de la résupination change l'orientation de beaucoup de fleurs d'orchidées pendant l'anthèse de telle sorte que le tépale interne médian, ou labelle, bien qu'en position initiale adaxiale/dorsale, se trouve finalement dans la position la plus basale du périanthe. Ce processus a lieu également chez d'autres espèces à fleurs zygomorphes comme *Lobelia* (Campanulaceae) et *Orchidantha* (Labiaceae), mais il est clairement plus général chez les Orchidaceae. Considérant que ce caractère facilite la pollinisation en faisant du labelle une plateforme d'atterrissage et un guide vers le nectar, il est raisonnable de supposer qu'il a évolué après que la fleur est devenue zygomorphe. Ceci est bien montré chez les Apostasioideae, groupe frère des quatre autres sous-familles d'orchidées, pour lesquels la résupination se produit dans le genre *Neuwiedia* à fleurs zygomorphes mais pas dans le genre *Apostasia* à fleurs actinomorphes (Kocyan et Endress, 2001). Ce scénario pose la question des mécanismes moléculaires qui ont associé la zygomorphie à la torsion ultérieure de l'ovaire pédicellé. Les expériences de suppression de la colonne et des pollinies indiquent que la résupination se produit comme une réponse de la fleur à la gravité (Nyman *et al.*, 1985), ce qui est contrôlé par l'auxine et d'autres hormones produites par les pollinies des orchidées, et lié aux mécanismes de perception de la gravité par les plantes (Nyman *et al.*, 1985 ; Nair et Arditti, 1991). Le lien entre pollinies et résupination est aussi révélé par des observations sur quelques espèces de *Catasetum*, chez lesquelles les fleurs femelles ne sont pas résupinées alors que les fleurs mâles le sont, même lorsqu'elles sont sur la même inflorescence (Dressler, 1993). Ceci suggère que les pollinies sont liées d'une façon ou d'une autre au processus de la résupination.

Bien que l'orientation du labelle, qui d'une certaine manière, est adaptée au comportement du pollinisateur, apporte une explication convaincante de l'évolution de la résupination, nous nous demandons pourquoi un tel changement morphologique n'est pas apparu grâce à un mécanisme beaucoup plus simple, tel que l'évolution du tépale externe médian en un labelle (plutôt que du tépale interne médian) puisque cette pièce aurait déjà été en position et orientation correctes. Notre théorie sur l'évolution de l'identité des pièces florales des orchidées propose une explication : la distinction entre le labelle et les autres tépales dépend uniquement de l'expression des gènes *DEF* du clade 4, qui ont pu avoir évolué sous le contrôle d'une information positionnelle adaxiale/dorsale. Peu après la duplication qui a produit les gènes du clade 3 et ceux du clade 4, tous les tépales internes devaient avoir la même structure, mais rapidement le labelle a pu devenir différent des deux autres tépales internes pour assurer des fonctions particulières. Une nouvelle fonction importante était l'attraction des pollinisateurs, expliquant que la résupination soit intervenue comme mécanisme secondaire pour attribuer le rôle de plateforme d'atterrissage au labelle. Cette hypothèse est évidemment très spéculative. C'est cependant à notre connaissance, la première qui donne une explication génétique développementale et évolutive de la résupination, et qui pourrait être testée expérimentalement dès que les éléments de régulation *cis* et *trans* 4 des

gènes de type *DEF* du clade 4 seront mieux connus. Une logique semblable pourrait être appliquée pour étudier l'évolution et le développement du périanthe des fleurs d'*Orchidantha* (Lowiaceae), qui possèdent également des fleurs résupinées, et un tépale intérieur médian transformé en labelle (Kirchoff et Kunze, 1995).

Variants homéotiques en culture et dans la nature

Bateman et Rudall ont classé les monstruosité florales naturelles des Orchidaceae en six classes de pélories et de pseudopélories (Bateman, 1985 ; Rudall et Bateman, 2002, 2003 ; Bateman et Rudall, 2006). À l'exception des pseudopélories de type A (supposée dues à une hétérochronie), les autres monstruosité impliquent une transformation homéotique d'un ou plusieurs tépales. Dans les fleurs péloriques, le type sauvage zygomorphe est complètement perdu en raison du développement d'un périanthe actinomorphe, alors que dans les fleurs pseudopéloriques, la zygomorphie est seulement moins marquée. Ces auteurs ont distingué trois catégories d'orchidées péloriques et trois pseudopéloriques en invoquant des substitutions homéotiques dans le deuxième cycle de pièces florales ou entre le premier et le deuxième (Bateman, 1985 ; Rudall et Bateman, 2002, 2003 ; Bateman et Rudall, 2006).

Pour faire des hypothèses sur l'origine génétique et développementale des fleurs tératologiques des orchidées, nous avons considéré quelques règles simples et plausibles de l'expression des gènes de type *DEF*. On suppose que dans tout organe, la fonction du gène du clade 3 a besoin de l'expression des gènes des clades 1 et 2, et que la fonction du gène du clade 4 nécessite l'expression des gènes des clades 1, 2 et 3. Une autre règle est que la perte de fonction d'un gène de type *DEF* est récessive, alors que l'expression ectopique des gènes des clades 3 ou 4 dans le périanthe conduit à un gain de fonction. Il est montré ici qu'avec ces hypothèses, toutes les catégories de fleurs tératologiques considérées par Rudall et Bateman (Rudall et Bateman, 2002 ; Bateman et Rudall, 2006) et même un autre type non analysé par ces auteurs peuvent être expliqués par des mutations des gènes de type *DEF* des clades 3 ou 4 conduisant à un gain ou une perte de fonction. La dominance ou la récessivité des allèles mutés est corrélée de façon intrigante avec la fréquence de la monstruosité en culture et dans la nature.

Pélorie de type A

Dans les pélories de type A, les tépales internes latéraux (t1 et t2) sont transformés en labelle (t3 ; Figure 1B). C'est un type de pélorie fréquemment observé en culture qui peut résulter de variation somaclonale après culture de tissu *in vitro*. À côté de ces modifications complètes, il existe des variants semi-péloriques dans lesquels les tépales internes latéraux sont partiellement transformés en labelle et qui sont également fréquents et commercialisés (Wallbrunn, 1987 ; Chen et Chen, 2007). Les pélories de type A correspondent probablement à la catégorie la plus commune de monstruosité naturelle affectant le périanthe des orchidées ; par exemple, elles ont été rapportées pour environ 25% des espèces indigènes britanniques d'orchidées, et en particulier dans plusieurs espèces de *Dactylorhiza* et *Ophrys* (Bateman et Rudall, 2006).

Selon notre théorie sur les spécifications d'identité des pièces florales des orchidées, les pélories de type A résultent de l'expression ectopique des gènes du clade 4 dans les tépales internes latéraux (Figure 4A). Notre hypothèse est basée sur le travail de Tsai *et al.* (2004) sur *Phalaenopsis equestris*, dans lequel un variant pélorique de type A montre ce type d'expression génique ectopique. Mais une mutation dans la région promotrice putative du gène de clade 2 a été montrée chez cette orchidées, ce qui a pu entraîner la perte de fonction de ce gène (Tsai *et al.*, 2004). Ceci peut indiquer que les gènes *DEF* du clade 2 régulent ceux du clade 4, en empêchant leur expression ectopique dans les tépales internes latéraux, mais cette hypothèse demande à être confirmée.

Pélorie de type B

D'après les règles du code des orchidées, les pélories de type B peuvent provenir de la perte de fonction de gènes du clade 4, laissant seulement l'expression des gènes des clades 1, 2 et 3 dans le tépale interne médian qui prend donc la même identité que les tépales internes latéraux (Figure 4B). Le phénotype des pélories de type B est illustré ici par *Phragmipedium lindenii*, une forme tératologique probable de *Phragmipedium caudatum* (Figures 4B et 1A, respectivement) (Hurst, 1925 ; Bateman et Rudall, 2006 ; Mondragon-Palomino et Theißen, 2008). Un autre exemple bien connu est celui de *Calochilus imberbis*, qui a été considéré comme un « monstre plein d'espoir » (Burns-Balogh et Bernhardt, 1986), qui comme *C. robertsonii* peut se multiplier par autofécondation (Tonelli, 1999) (Figure 5). Les pélories de type B sont relativement fréquentes, mais moins que celles de type A (Bateman et Rudall, 2006).

Pélorie de type C

Les pélories de type C, d'après le code des orchidées, peuvent provenir d'une perte de fonction des gènes *DEF* du clade 3 (Figure 4C). Puisque la fonction des gènes du clade 4 est supposée dépendre des gènes du clade 3, seule l'activité des gènes des clades 1 et 2 est conservée dans tous les tépales, qui adoptent donc l'identité des tépales externes (Figure 4C). La perte de fonction des gènes du clade 3, conduisant aux pélories de type C, peut expliquer l'apparition indépendante des genres à fleur actinomorphe au sein de groupes à fleur zygomorphe de la sous-famille des Orchidoideae. Un exemple en est donné par le genre australien *Thelymitra* (tribu *Diurideae* ; Figure 4C) ou les genres monospécifiques de la tribu *Neottieae* : *Diplandorchis*, *Tangtsinia*, *Sinorchis* et *Holopogon* (Komarov, 1935 ; Chen, 1965, 1978, 1979). Plus précisément, Dressler (1993) puis Rudall et Bateman (2002) ont proposé que *Diplandorchis* et *Holopogon* soient des formes péloriques de *Neottia*, alors que *Tangtsinia* et *Sinorchis* pourraient être des variants actinomorphes de *Cephalanthera*. L'autogamie et même la cléistogamie ont probablement aidé ces monstruosité potentiellement pleines d'avenir à former des populations stables (Chen, 1965, 1979). *Thelymitra* s'est diversifié de façon remarquable pour former un nouveau genre qui a évolué avec des systèmes plus complexes de pollinisation comprenant l'imitation florale (Burns-Balogh et Bernhardt, 1986 ; Tonelli, 1999). Une hypothèse alternative moins parcimonieuse pour expliquer ce phénotype serait de considérer que toutes les pièces du périanthe ont l'identité des tépales internes latéraux (jaune). Cette forme pélorique non classée exigerait l'expression ectopique des gènes *DEF* du clade 3 dans toutes les pièces du périanthe en même temps qu'une inactivation complète du gène *DEF* du clade 4 (non illustré).

Pseudopélorie de type B

Les variants pseudopéloriques d'orchidées peuvent également être expliqués par des gains ou pertes de fonction des gènes du clade 3 (Figures 4D-F). Dans les pseudopélories de type B, le labelle prend l'identité d'un tépale externe par perte de fonction des gènes du clade 3 seulement dans le labelle, mais pas dans les tépales internes latéraux, probablement par limitation du territoire d'expression aux tépales internes latéraux (Figure 4D). Même si les gènes *DEF* du clade 4 peuvent être exprimés dans le tépale interne médian, l'identité du labelle ne se manifeste pas parce qu'elle nécessite l'expression combinée de tous les gènes *DEF* (Figure 4D).

A. Pélorie de type A

Tépales externes (T1-T3)	Tépales internes	
	latéraux (t1-t2)	labelle (t3)



D. Pseudopélorie de type B

Tépales externes (T1-T3)	Tépales internes	
	latéraux (t1-t2)	labelle (t3)



B. Pélorie de type B

Tépales externes (T1-T3)	Tépales internes



E. Pseudopélorie de type C

Tépales externes (T1-T3)	Tépales internes	
	latéraux (t1-t2)	labelle (t3)



C. Pélorie de type C

Tépales externes (T1-T3)	Tépales internes



F. Pseudopélorie de type D

Tépales externes (T1-T3)	Tépales internes	
	latéraux (t1-t2)	labelle (t3)



Figure 4. Monstruosités florales des orchidées expliquées par des changements dans l'expression des gènes de type DEF.

Pour chaque exemple, les territoires d'expression sont schématisés à gauche, l'identité des pièces selon les couleurs de la figure 2 au centre avec une illustration à droite (voir la fleur normale en Figure 2). **A** : Pélorie de type A (tépales internes latéraux transformés en labelle, expression ectopique du gène de clade 4 dans les tépales internes, exemple : *Phalaenopsis equestris*). **B** : Pélorie de type B (labelle transformé en tépale interne latéral, perte de fonction du gène de clade 4, exemple : *Phragmipedium lindenii*). **C** : Pélorie de type C (tépales internes transformés en tépales externes, perte de fonction du gène de clade 3 dans les tépales internes, exemple : *Thelymitra formosa*). **D** : Pseudopélorie de type B (labelle transformé en tépale externe, perte d'activité du gène de clade 3 seulement dans le labelle, variant de *Platanthera chlorantha*). **E** : Pseudopélorie de type C (tépales internes latéraux transformés en tépales externes, perte d'activité du gène de clade 3 seulement dans les tépales internes latéraux, exemple : *Epidendrum pseudoepidendrum*). **F** : Pseudopélorie de type D (tépales externes transformés en tépales internes latéraux, activité ectopique du gène de clade 3 dans les tépales externes, exemple non confirmé : *Cattleya alvaroana*).



Figure 5. Type sauvage et fleurs péloriques observées dans la nature chez *Calochilus robertsonii*. A : fleur normale ; B : fleur pélorique de type A (tépalés internes latéraux transformés en labelles) ; C : fleur pélorique de type B (labelle transformé en tépale interne latéral) ; ces différentes formes sont trouvées dans la même aire de répartition en Australasie.

Pseudopélorie de type C

Dans les pseudopélories de type C, les tépalés internes latéraux adoptent l'identité des tépalés externes par perte de fonction des gènes du clade 3 seulement dans les tépalés internes latéraux et pas dans le labelle, très probablement par limitation de leur territoire d'expression au seul labelle (Figure 4E).

Pseudopélorie de type D

Bien qu'il ne soit pas clair si les pseudopélories de type C *sensu* Bateman et Rudall (2006) sont le résultat de la conversion homéotique des tépalés internes latéraux en tépalés externes ou *vice versa*, notre théorie sur les spécifications d'identité des pièces florales d'orchidées permet de distinguer ces deux possibilités. Cette distinction est une première étape pour tester ces possibilités en comparant les profils d'expression des gènes de type *DEF*. Ainsi, en plus des pseudopélories de type C décrites ci-dessus nous proposons un type D de pseudopélories dans lequel tous les tépalés externes sont transformés en pièces ayant pris l'identité des tépalés internes latéraux, probablement par expression ectopique des gènes du clade 3 dans les tépalés externes (Figure 4F).

Nous considérons que les pseudopélories de type C et de type D, dans lesquelles tous les tépalés internes et externes, sauf le labelle, sont très semblables entre eux (Figures 4E, F), sont peut-être plus communes que précédemment reconnu chez les Orchidaceae. Par exemple, dans le groupe d'espèces brésiliennes de *Cattleya* (autrefois *Laelia*), les fleurs de la section Parviflorae ont un périanthe dans lequel tous les tépalés excepté le labelle ont une forme, une taille et une couleur semblable (Figure 4F), donnant au périanthe un léger degré d'actinomorphie. Cette morphologie est en opposition avec celle des sections voisines *Hadrolaelia* et *Cattleyodes* (par exemple *Cattleya tenebrosa*, Figure 1A) dans lesquels toutes les espèces (Van der Berg *et al.*, 2000) ont des tépalés internes et externes latéraux distincts. La phylogénie moléculaire des groupes impliqués et les profils d'expression des gènes de type *DEF* aideraient à clarifier si les différences morphologiques apparentes entre ces groupes proviennent de transitions homéotiques (Figures 4E, F) ou de changements dans les gènes cibles en aval, comme discuté précédemment (Mondragon-Palomino et Theißen, 2008).

Malgré la puissance explicative du code des orchidées, quelques orchidées ont des variations florales qui ne rentrent pas facilement dans le schéma général sur l'identité des

pièces du périanthe discuté ci-dessus (Bateman et Rudall, 2006). Les tépales externes latéraux (T2 et T3) sont parfois plus semblables au labelle (t3) qu'au tépale externe médian (T1) ; de même, le tépale externe médian (T1) peut ressembler fortement aux tépales internes latéraux (t1 et t2). Des fleurs de ce type existent au niveau des espèces (par exemple *Psychopsis papilio* ; Figure 1A) et au niveau de mutants, comme *Habenaria radiata* 'Hishou', une variante horticole de *H. radiata* 'Ginga' (Figure 1A). Selon notre code des orchidées, dans le cas de *H. radiata* 'Hishou', les deux tépales externes latéraux et le labelle devraient exprimer des gènes *DEF* de chacun des quatre clades, alors que les autres tépales devraient exprimer seulement les gènes des clades 1, 2 et 3. Ceci nécessite à la fois l'expression ectopique d'un gène de clade 3 dans les tépales externes et celle d'un gène du clade 4 dans les tépales externes latéraux.

Dans toute cette discussion, nous avons traité des bases génétiques des transitions homéotiques affectant les pièces du périanthe. Cependant les gènes de type *DEF*, avec ceux de type *GLO*, contribuent également à l'identité des étamines chez les Angiospermes. Ainsi, on pourrait s'attendre à ce que des changements d'expression des gènes de type *DEF* impliqués dans le développement des fleurs péloriques affectent également les structures reproductrices mâles. En fait, au contraire, dans les exemples discutés ci-dessus concernant des transformations homéotiques confirmées ou probables (Figure 4), les structures reproductrices mâles ne semblent pas être affectées. Aux stades précoces du développement des pélories de type A chez *Phalaenopsis equestris* l'analyse en microscopie à balayage de Tsai *et al.* (2004) a révélé l'absence de développement d'étamines et staminodes, et la fusion des carpelles adaxiaux. La dissection des fleurs adultes d'autres hybrides de *Phalaenopsis* a conduit à leur classement en péloriques ou pseudopéloriques, en fonction du degré d'identité entre les tépales internes latéraux et le labelle modifiés. Cette analyse a montré que les fleurs pseudopéloriques ont des stigmates normaux et des anthères, alors que les fleurs complètement péloriques n'ont pas de stigmates ni de tissus des anthères et sont ainsi stériles (Wallbrunn, 1987), suggérant que les facteurs génétiques sous-jacents peuvent avoir différents degrés de pénétrance phénotypique. Bien qu'il soit clair que dans toutes les orchidées péloriques ou pseudopéloriques, la structure de la colonne demeure zygomorphe, il y a dans chaque type de monstruosité quelques exemples instructifs qui suggèrent une association entre les changements développementaux du périanthe et des étamines. Dans le cas de *Phragmipedium lindenii* (Figure 4B), chez lequel le labelle est remplacée par un tépale interne latéral (pélorie de type B), il y a une troisième anthère fertile, au contraire de tous les autres membres de Cyripedioideae qui en ont seulement deux (Hurst, 1925). La pélorie supposée de type C de *Diplandorchis sinica* montre deux étamines médianes fertiles issues des premier et deuxième verticilles de pièces florales se formant à l'extrémité du stigmate, directement opposées au tépale dorsal et au labelle (Chen, 1979). En revanche, *Tangtsinia nanchuanica*, une autre espèce actinomorphe discutée ci-dessus, a cinq emplacements de staminodes sur la colonne, qui peuvent correspondre à trois étamines du cycle intérieur et deux du cycle externe (Chen, 1965). Comme l'indique le nom *Prosthechea cochleata* var. *triandra*, probablement une pseudopélorie de type C, cette forme a trois anthères au lieu d'une trouvée habituellement dans cette espèce (Sauleda *et al.*, 1985). Néanmoins, ces relations générales entre les pélories du périanthe et les changements dans la structure des étamines ne tient pas systématiquement pour *Thelymitra*, le genre le plus riche en espèces candidates pour les pélories de type C. Il n'est pas encore bien établi si la structure en capuchon formée par la loge postérieure de l'anthère (le mitra) au bout de la colonne, représente des anthères modifiées ou des staminodes. A côté de cela, les pièces reproductrices de *Thelymitra* ne présentent aucune modification apparente en nombre ou en organisation (Tonelli, 1999).

De nouvelles descriptions systématiques des différents degrés de modification du périanthe et des variations associées des structures reproductrices sont nécessaires pour un

nombre plus élevé de pélories et de pseudopélories des orchidées. Les cas précédemment discutés (Figure 4) incluent des situations d'autogamie, de cléistogamie, de pollinisation par des animaux, ce qui suggère que les changements péloriques des organes reproducteurs ne conduisent pas systématiquement à la stérilité.

Vu la très grande diversité des fleurs d'orchidée, il est clair que la nature nous offre une grande gamme de matériel pour tester la théorie du code des orchidées en déterminant pour les différentes pièces florales, la spécificité de l'expression de différents gènes de type *DEF* et *CYC* par hybridation d'ARN, hybridation *in situ* ou RT-PCR quantitative.

La fleur des orchidées : une structure reproductrice dé-contrainte

Comme souligné ci-dessus, les mutations homéotiques ont probablement contribué à la diversification des fleurs des orchidées au cours de leur l'évolution. Il est supposé que des changements morphologiques reposent sur des changements d'expression de gènes de type *DEF* ou de gènes commandant leur expression. Les accroissements ou réductions des territoires ou des intensités d'expression des gènes de développement ont conduit à des changements d'identité des pièces florales, telle que la transformation des tépales internes latéraux en labelle ou *vice versa*. Malgré une apparition sporadique de mutants homéotiques dans beaucoup de populations d'orchidées (sinon toutes), ils tendent à être éphémères, vraisemblablement parce qu'ils ne sont pas souvent pollinisés (Bateman et Rudall, 2006). Par exemple, même les pélories de type A, les plus fréquentes, ne mènent pas à de nouvelles espèces. Même la célèbre *Cattleya intermedia* var. *aquinii* d'origine naturelle est considéré seulement comme une variété. Les pélories de type B sont également fréquentes, mais elles aussi conduisent rarement à une spéciation, avec une exception remarquable, celle de *Phragmipedium lindenii* (Hurst, 1925 ; Bateman et Rudall, 2006 ; Mondragon-Palomino et Theißen, 2008). Ainsi, l'obtention de variants homéotiques n'est pas le mécanisme le plus efficace de diversification des fleurs d'orchidées : les changements d'identité de pièce florale sont probablement des événements rares dans l'évolution des orchidées. Ceci ne signifie cependant pas qu'ils n'ont joué aucun rôle majeur sur l'origine d'autres groupes de plantes (Ronse de Craene, 2003 ; Theißen, 2006).

Vu la diversité florale des orchidées (partiellement illustrée par la Figure 1), il est probable que l'élaboration différentielle des pièces spécifiques du périanthe, sans changement d'identité des pièces, ait été un mécanisme beaucoup plus important de diversification florale. Par exemple, bien qu'il soit encore reconnaissable comme un labelle, le tépale interne médian se peut se développer de diverses façons. À maturité, il peut ressembler aux tépales internes latéraux ou aux tépales externes, mais il peut également en être nettement différent (Figure 1A). Le labelle peut être beaucoup plus grand ou beaucoup plus petit que les autres tépales, avoir ou non une couleur différente, les mêmes motifs de coloration, les mêmes ornements, porter ou non un éperon nectarifère. Il peut se développer en une pièce pratiquement plate comme les autres tépales, mais il peut également former des structures complexes telles qu'un tube ou un sabot. En fait, c'est évidemment la possibilité de variation qu'ont les pétales et particulièrement le labelle, qui se développe indépendamment des autres, qui constitue la principale source de diversification évolutive des fleurs d'orchidées. En considérant que notre théorie sur l'identité des pièces du périanthe des orchidées (le code des orchidées) est correcte, il semble, sans être trop spéculatif, que les quatre classes de gènes paralogues *DEF* permettant l'« adressage » séparé des divers types de tépales leur ont permis d'évoluer indépendamment. Les tépales des fleurs comme celles des lis et des tulipes (comme les pétales des eudicotylédones) sont probablement sous le contrôle du même ensemble de gènes homéotiques floraux, incluant les gènes *DEF* et *GLO* (Kanno *et al.*, 2003) ; les tépales externes, les tépales internes latéraux et le labelle des orchidées sont contrôlés par différents jeux de gènes avec des territoires d'expression emboîtés (Figure 3). Des modifications du

périanthe des orchidées, dus à des mutations peuvent facilement concerner seulement les tépales intérieurs dans le cas de mutation de gènes du clade 3 ou de leurs cibles, ou le labelle dans le cas de mutation de gènes du clade 4 ou de leurs cibles. Ceci peut expliquer pourquoi le labelle est la pièce la plus diversifiée. Un scénario semblable est peu probable chez les Monocotylédones qui possèdent des tépales tous identiques, tels que les lis et d'autres espèces similaires. Une modification par mutation d'un tépale serait certainement accompagnée des mêmes changements de tous les autres tépales en raison d'un contrôle génétique commun du développement (pléiotropie). Ainsi, l'évolution des quatre classes de gènes paralogues de type *DEF* ont « modularisé » le périanthe des orchidées de telle manière que les tépales internes ont pu évoluer de façon semi-indépendante des tépales externes, et de même pour le labelle avec les tépales internes latéraux. De cette façon, l'évolution des gènes paralogues de type *DEF* a pu libérer le potentiel évolutif du périanthe, en rompant les contraintes liées à l'interdépendance pléiotropique des tépales. A partir du moment où ces contraintes ont été relâchées par la modularisation, les différentes classes de tépales produites pouvaient évoluer de façon semi-indépendante et une diversification morphologique presque explosive a eu lieu, conduite en grande partie par l'adaptation des fleurs d'orchidées aux différentes catégories de pollinisateurs. L'indépendance de l'évolution est probablement restée toute relative car, en fait, quelques gènes du contrôle développemental (tels que les gènes de type *DEF* des clades 1 et 2, et les gènes de type *GLO*) sont nécessaires au développement de tous les pétales.

Par exemple, imaginez une orchidée avec des tépales blancs (comme certains *Phalaenopsis*) ou verdâtres (comme *Vanilla imperialis*, Figure 1A) pour laquelle seul le labelle est coloré en pourpre par des anthocyanines. Des travaux sur des plantes modèles comme *Antirrhinum majus* et *Zea mays* (Grotewold, 2006), et aussi sur des orchidées (Chiou et Yeh, 2008), ont montré que la production d'anthocyanine dépend de l'expression d'enzymes clés, telles que la chalcone synthase, la chalcone isomérase (*CHI*), la flavanone 3-hydroxylase, la dihydroflavonol 4-réductase (*DFR*) et d'autres. L'expression des gènes correspondants est sous le contrôle de facteurs de transcription des familles *bHLH* et *MYB* ; parmi ces derniers le gène *OgMYB1* de l'hybride *Oncidium* Gower Ramsey active *CHI* et *DFR* (Chiou et Yeh, 2008). Les anthocyanines peuvent être produites dans différentes pièces florales et d'autres parties de la plante en fonction de l'expression des enzymes concernés. Ainsi, quand seulement le labelle produit des anthocyanines, les gènes *DEF* du clade 4 sont probablement nécessaires et suffisants pour activer la voie de biosynthèse complète, peut-être en induisant les gènes régulateurs *bHLH* et *MYB* comme cela a été montré pour d'autres gènes spécifiques de pétales chez *Antirrhinum majus* (Perez-Rodriguez *et al.*, 2005). Dans le cas où tous les tépales internes, ou même tous les tépales, produisent des anthocyanines (situation fréquente chez les orchidées), les gènes du clade 3 ou même les gènes des clades 1 ou 2 pourraient être suffisants pour activer la voie de biosynthèse des anthocyanines. Cet exemple simple tente d'expliquer comment des changements évolutifs dans les relations entre gène paralogues de spécification des pièces du périanthe de type *DEF* et leurs cibles peuvent avoir contribué à la diversification des fleurs des orchidées.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Nous avons analysé l'hypothèse de la modularisation du périanthe des fleurs d'orchidées par quatre gènes paralogues d'identité des pièces florales de classe B de type *DEF* suite à une série complexe d'événements de sous-fonctionnalisation et de néo-fonctionnalisation. Ces gènes ont pu conduire à un relâchement des contraintes, de telle sorte que les différentes catégories de tépales ont pu évoluer individuellement et souvent de manière nettement différente. Nous soutenons ainsi qu'une prédisposition génétique du développement, unique aux orchidées a pu jouer un rôle important dans la diversification florale de cette famille.

C'est une avancée importante de la biologie évolutive du développement (évo-dévo) que l'organisation interne des organismes, en particulier le contrôle génétique de leur développement, peut influencer le rythme et l'orientation des changements évolutifs (voir Brakefield, 2003). De façon générale, les duplications de gènes augmentent la tolérance aux mutations des organismes et favorisent de ce fait les innovations évolutives (Wagner, 2008). En supposant que notre hypothèse sur le code des orchidées est correcte, nous ne voyons pas beaucoup d'autres systèmes qui montrent une relation si forte entre les duplications de gènes et l'apparition de nouveautés évolutives impliquées directement dans la spéciation. Nous sommes convaincus que la fleur des orchidées constitue un excellent modèle pour les prochaines études d'évo-dévo destinées à une meilleure compréhension des relations entre l'évolution des gènes du développement et les modifications morphologiques conduisant à une spéciation. Ceci ne pourra être réalisé qu'une fois que les méthodes de validation des fonctions des gènes, comme la transformation génétique et le « silencing » des gènes par des constructions virales, seront optimisées chez les orchidées (Lu *et al.*, 2007). A ce titre, le développement d'une orchidée modèle diploïde avec un cycle de vie rapide et une petite taille de génome apparaît nécessaire pour les recherches futures, et ceci est déjà en cours (Mark Chase, Royal Botanical Gardens, Kew, et Barbara Gravendeel, National Herbarium, Leiden, communications personnelles, novembre 2007). Le grand nombre d'orchidées à fleurs péloriques ou pseudopéloriques peut déjà être utilisé pour tester les hypothèses du code des orchidées et ses conséquences sur leur évolution florale.

Remerciements

Nous remercions Mark Chase, Paula Rudall, Richard Bateman et Rainer Melzer pour leurs commentaires utiles sur le manuscrit, Pia Nutt pour les schémas et Thomas Wolf pour son aide aux photographies. Nous remercions les collègues suivants qui nous ont autorisé à utiliser leur photographies : A. Kocyan (*Apostasia wallichii*), A. Kanno et S. Y. Kim (*Habenaria radiata*), T. Kusibab (*Phragmipedium caudatum* et *P. lindenii*), H. Schildauer et W. Schraut (*Vanilla imperialis*, *Ophrys apifera*, *Aerangis fastuosa*, *Telipogon intis*, *Cattleya alvaorana*, *C. tenebrosa*, *Epidendrum pseudoepidendrum*), Hans Wapstra pour l'image de la pélorie de type B de *Calochilus robertsonii*, James wood (type sauvage et pélorique de type A de *Calochilus robertsonii*), Michael Pratt (*Thelymitra formosa*) et Richard Bateman et Robin Bush (pélorie de *Platanthera chlorantha*). Ce travail a été soutenu par la fondation Volkswagen (I/81 901 à M.M.P. et G.T.).

Bibliographie

- Arditti J. 2002. Resupination. In: Arditti J, Nair H, eds. Proceedings of the 17th World Orchid Conference, Shah Alam, Malaysia, published in 2005. Borneo: Natural History Publications, 111–121.
- Bateman R.M. 1985. Peloria and pseudopeloria in British orchids. *Watsonia*. 15: 357–359.
- Bateman R.M. & Rudall P.J. 2006. The good, the bad and the ugly: using naturally occurring terata to distinguish the possible from the impossible in orchid floral evolution. *Aliso* 22: 481–496.
- Brakefield P.M. 2003. The power of evo-devo to explore evolutionary constraints: experiments with butterfly eyespots. *Zoology* 106: 283–290.
- Burns-Balogh P. & Bernhardt P. 1986. Floral evolution and phylogeny in the tribe Thelymitreae. *Plant Systematics and Evolution* 159: 19–47.
- Chen F.C. & Chen W.H. 2007. Somaclonal variation in orchids. In: Chen WH, Chen HH, eds. *Orchid biotechnology*. Singapore: World Scientific Publishing Co, 65–76.
- Chen S.C. 1965. A primitive new orchid genus *Tangtsinia* and its meaning in phylogeny. *Acta Phytotaxonomica Sinica* 10: 193–207.
- Chen S.C. 1978. *Sinorchis*, a primitive new genus of Orchidaceae from China. *Acta Phytotaxonomica Sinica* 16: 82–85.
- Chen S.C. 1979. On *Diplandorchis*, a very primitive and phylogenetically significant new genus of Orchidaceae. *Acta Phytotaxonomica Sinica* 17: 1–6.

- Chiou C.Y. & Yeh K.W. 2008. Differential expression of MYB gene (OgMYB1) determines color patterning in floral tissue of *Oncidium Gower Ramsey*. *Plant Molecular Biology* 66: 379–388.
- Cozzolino S. & Widmer A. 2005. Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? *Trends in Ecology and Evolution* 20: 487–492.
- Darwin C.R. 1862. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing. London: John Murray.
- Dressler R.L. 1993. Phylogeny and classification of the orchid family. Portland, OR: Discorides Press.
- Grotewold E. 2006. The genetics and biochemistry of floral pigments. *Annual Review of Plant Biology* 57: 761–780.
- Hurst C.C. 1925. Experiments in genetics. Cambridge: Cambridge University Press.
- Jersakova J., Johnson S.D. & Kindlmann P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81: 219–235.
- Johnson S.D., Linder H.P., Steiner K.E. 1998. Phylogeny and radiation of pollination systems in *Disa* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 85: 402–411.
- Kanno A., Saeki H., Kameya T., Saedler H. & Theissen G. 2003. Heterotopic expression of class B floral homeotic gene supports a modified ABC model for tulip (*Tulipa gesneriana*). *Plant Molecular Biology* 52: 831–841.
- Kirchoff B.K. & Kunze H. 1995. Inflorescence and floral development in *Orchidantha maxillarioides* (Labiataceae). *International Journal of Plant Sciences* 156: 159–171.
- Kocyan A. & Endress P.K. 2001. Floral structure and development of *Apostasia* and *Neuwiedia* (Apostasioideae) and their relationships to other orchids. *International Journal of Plant Science* 162: 847–867.
- Komarov V.L. 1935. Liliiflorae and Microspermae. In: Komarov VL, ed. *Flora of the USSR*. Koenigstein: Bishen Singh Mahendra Pal Singh and Koeltz Scientific Books, 571–572.
- Lu H.C., Chen H.H. & Yeh H.H. 2007. Application of virus-induced gene silencing technology in gene functional validation of orchids. In: Chen WH, Chen HH, eds. *Orchid biotechnology*. Singapore: World Scientific Publishing, 211–223.
- Mondragón-Palomino M. & Theissen G. 2008. MADS about the evolution of orchid flowers. *Trends in Plant Science* 13: 51–59.
- Nair H. & Arditti J. 1991. Resupination in orchids. III. Effects of indoleacetic, naphthaleneacetic and gibberellic acids and benzyladenine on buds and flowers of *Aranda Kooi Choo*. *Lindleyana* 6: 154–161.
- Nyman L.P., Soediono N. & Arditti J. 1985. Resupination in flowers of two *Dendrobium* (Orchidaceae) hybrids: effects of nodal position and removal of floral segments. *Botanical Gazette* 146: 181–187.
- Perez-Rodriguez M., Jaffe F.W., Butelli E., Glover B.J. & Martin C. 2005. Development of three different cell types is associated with the activity of a specific MYB transcription factor in the ventral petal of *Antirrhinum majus* flowers. *Development* 132: 359–370.
- Ronse De Craene L.P. 2003. The evolutionary significance of homeosis in flowers: a morphological perspective. *International Journal Plant Science* 164 (Suppl. 5): 225–230.
- Rudall P.J. & Bateman R.M. 2002. Roles of synorganisation, zygomorphy and heterotopy in floral evolution: the gynostemium and labellum of orchids and other lilioid monocots. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 77: 403–441.
- Rudall P.J. & Bateman R.M. 2003. Evolutionary change in flowers and inflorescences: evidence from naturally occurring terata. *Trends in Plant Science* 8: 76–82.
- Saulea R.P., Wunderlin R.P. & Hansen B.F. 1985. Transfers in Florida orchids. *Phytologia* 56: 308.
- Schlüter P.M. & Schiestl F.P. 2008. Molecular mechanisms of floral mimicry in orchids. *Trends in Plant Science* 13: 228–235.
- Theissen G. 2006. The proper place of hopeful monsters in evolutionary biology. *Theory in Biosciences* 124: 349–369.
- Theissen G. & Saedler H. 2001. Floral quartets. *Nature*, 409: 469–471
- Tonelli P. 1999. In: Jones DL, Wapstra H, Tonelli P, Harris S, eds. *The orchids of Tasmania*. Carlton South, VIC: Melbourne University Press.

- Tremblay R. 1992. Trends in pollination biology of the Orchidaceae: evolution and systematics. *Canadian Journal of Botany* 70: 642–650.
- Tsai W.C., Kuoh C.S., Chuang M.H., Chen W.H. & Chen H.H. 2004. Four DEF-like MADS box genes displayed distinct floral morphogenetic roles in *Phalaenopsis* orchid. *Plant Cell Physiology* 46: 831–844.
- Van der Berg C., Higgins W.E., Dressler R.L., *et al.* 2000. A phylogenetic analysis of Laeliinae (Orchidaceae) based on sequence data from internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. *Lindleyana* 15: 96–114.
- Wagner A. 2008. Gene duplications, robustness and evolutionary innovations. *BioEssays* 30: 367–373.
- Wallbrunn H. 1987. Peloria in orchids. *Orchid Reviews* 95: 360–367. Xu Y, Teo LL, Zhou J, Kumar PP, Yu H. 2006. Floral organ identity genes in the orchid *Dendrobium crumenatum*. *The Plant Journal* 46: 54–68.
- Wellmer F., Alves-Ferreira M., Dubois A., Riechmann J.L. & Meyerowitz E.M. 2006. Genome-wide analysis of gene expression during early *Arabidopsis* flower development. *PLoS Genet.*, 2: 1012-1024.

CAHIERS
DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ORCHIDOPHILIE

N°7 - 2010



Actes du

15^e colloque sur les Orchidées

Corum de Montpellier
30, 31 mai & 1 juin 2009





**Actes du
15^e colloque
sur les Orchidées
de la
Société Française d'Orchidophilie**

**du 30 mai au 1^{er} juin 2009
Montpellier, Le Corum**



Comité d'organisation :

**Daniel Prat, Francis Dabonneville, Philippe Feldmann, Michel Nicole,
Aline Raynal-Roques, Marc-Andre Seloisse, Bertrand Schatz**

Coordinateurs des Actes

Daniel Prat & Bertrand Schatz

**Affiche du Colloque : Conception : Francis Dabonneville
Photographies de Francis Dabonneville & Bertrand Schatz**

Cahiers de la Société Française d'Orchidophilie, N° 7, Actes du 15^e Colloque sur les orchidées de la Société Française d'Orchidophilie.

ISSN 0750-0386

© SFO, Paris, 2010

Certificat d'inscription à la commission paritaire N° 55828

ISBN 978-2-905734-17-4

Actes du 15^e colloque sur les Orchidées de la Société Française d'Orchidophilie, D. Prat et B. Schatz, Coordinateurs, SFO, Paris, 2010, 236 p.

**Société Française d'Orchidophilie
17 Quai de la Seine, 75019 Paris**