

## Evolution et classification des *Orchidaceae*

**Daniel PRAT**

SFO, Commission scientifique

UMR 5023, Département de Biologie, Université Lyon 1, 6 rue Raphaël Dubois,

69622 Villeurbanne Cedex

prat@biomserv.univ-lyon1.fr

**Abstract – Evolution and systematics of *Orchidaceae*.** The orchid family is one of the richest plant one by the number of described species. Moreover, this family characterized by an original floral morphology has fascinated many taxonomists who have succeeded in the difficult task of classification. The *Orchidaceae* were not immune to investigations by phylogeneticists who brought new visions of the classification. Some clusters recognized since a long time have been maintained, sometimes with a different rank of the one they had before. These new classifications, in principle, more objective because not influenced by selection pressures are now the basis for thinking about the evolution of morphological characters of orchids and for learning how apparently similar changes may have occurred repeatedly. Classifications established on morphological characters alone then lead to groups without any evolutionary meaning. In orchids, floral morphology is one of the major criteria of classifications while this morphology is exposed to selection pressures exerted by pollinators. Therefore, the floral morphology can not be considered neutral and reflecting the evolution of plants. Phylogenetic reconstructions provide new perspectives for understanding the evolution of these groups of plants.

**Résumé –** Les orchidées constituent une des familles de plantes les plus riches par le nombre d'espèces décrites. De plus, cette famille caractérisée par une morphologie florale originale a fasciné de nombreux systématiciens qui se sont succédés dans la tâche difficile de sa classification. Les *Orchidaceae* n'ont pas échappé aux investigations des phylogénéticiens qui ont apporté de nouvelles visions sur la classification. Certains groupes reconnus depuis longtemps sont maintenus, parfois à des rangs différents de celui qu'ils occupaient auparavant. Ces nouvelles classifications, en principe plus objectives car non influencées par les pressions de sélection servent maintenant de base pour réfléchir à l'évolution des caractères morphologiques des orchidées et découvrir comment des modifications apparemment similaires ont pu survenir à plusieurs reprises. Les classifications établies sur des caractères morphologiques conduisent alors à des rapprochements qui sont dépourvus de sens évolutif. Chez les orchidées, la morphologie florale constitue l'un des critères majeurs des classifications alors que cette morphologie est exposée à des pressions de sélection importantes exercées par les pollinisateurs. Par conséquent, la morphologie florale ne peut pas être considérée comme neutre et refléter l'évolution des plantes. Les reconstructions phylogénétiques apportent de nouvelles perspectives pour comprendre l'évolution de ce groupe de plantes.

### INTRODUCTION

Les orchidées sont des plantes caractérisées par leur structure florale originale et qui occupent la plupart des milieux terrestres, du niveau de la mer à la limite de la végétation en altitude, l'équateur aux régions boréales. Ces plantes constituent une famille unique, celle des *Orchidaceae*. Elles sont vivaces, épiphytes ou terrestres, possèdent des tiges transformées en organes de réserve (rhizome, tubercule), des feuilles simples, alternes, plus ou moins

charnues, engainantes, des fleurs trimères (une caractéristique des Monocotylédones auxquelles elles appartiennent), épigynes, zygomorphes, avec un grand pétale, une, deux voire trois étamines fertiles et des staminodes, le filet des étamines est soudé au style et au stigmate en formant le gynostème, les graines sont minuscules constituées d'un nombre réduit de cellules et dépourvues de réserves. Même les espèces les moins caractéristiques comme celles du genre *Apostasia*, se reconnaissent dans la nature comme des orchidées, tant cette famille présente des traits spécifiques.

Avec environ 25 000 espèces (Cribb & Govaerts, 2005), les *Orchidaceae* sont l'une des familles les plus riches par le nombre d'espèces parmi les plantes à fleurs, qui en totalisent plus de 250 000, réparties en approximativement 450 familles (APGII, 2003). La position des *Orchidaceae* au sein des Asparagales est confirmée par APG III (2009). Près d'une espèce de plantes à fleurs sur 10 est une orchidée, mais beaucoup moins d'une plante sur 10 rencontrée dans la nature en est une. Beaucoup d'espèces sont représentées par des nombres d'individus réduits ce qui les expose à de forts risques de disparition (ce qui justifie les mesures de protection dont beaucoup d'orchidées font l'objet à travers le monde).

La systématique d'une famille comportant autant d'espèces et pour laquelle sont régulièrement décrites quelques centaines d'espèces par an (Cribb & Govaerts, 2005) change régulièrement. Ainsi Swartz en 1800 reconnaissait les espèces diandres d'un côté et les monandres d'un autre, ces dernières étant classées selon la position des anthères. Lindley (1830-1840) reconnaissait 7 tribus d'orchidées (*Cypripedioideae*, *Ophreae*, *Neottioideae*, *Arethuseae*, *Malaxeeae*, *Epidendroideae* et *Vandeeae*), toutes caractérisées par les masses polliniques, les caudicules, la glande stigmatique, et la position des anthères. Les structures mâles de la fleur sont ici à la base de la systématique. Pfitzer (1887) et ensuite Schlechter (1926) ont intégré des caractères végétatifs (architecture sympodiale ou monopodiale, nombre d'entrenoeuds des pseudobulbes). Certains groupes sont reconnus comme importants par plusieurs auteurs (Dressler & Dodson, 1960 ; Garay, 1960 ; Vermeulen, 1966), ce sont les *Cypripedioideae* (considérées comme sous-famille, voire même famille à part), les *Orchidoideae* (considérées au rang de sous-famille ou de tribu), les *Neottioideae* (considérées au rang de sous-famille ou de tribu), et les *Epidendroideae* (considérées au rang de sous-famille ou de tribu). Les genres *Apostasia* et *Neuwiedia* ont été longtemps ignorés ou classés dans une famille à part. La systématique des orchidées a particulièrement progressé grâce à R.L. Dressler qui en a publié plusieurs versions, (1960 associé à Dodson, 1981 et 1993). Il a défendu l'intégrité de la famille constituée de plusieurs sous-familles, chacune caractérisée par les structures mâles, au contraire de Szlachetko (1995) qui isolait les *Apostasiaceae* et *Cypripediaceae* dans des familles distinctes (Rasmussen, 1999). Ces changements dans la systématique des orchidées traduisent des perceptions et des points de vue différents sur l'appréhension de la diversité des espèces et leur évolution. Les caractères fondamentaux servant à délimiter les sous-familles, tribus, sous-tribus changent également. Les caractères des organes reproducteurs (surtout les éléments mâles) sont essentiels et parfois associés à des caractères de l'appareil végétatif (Tableau 1).

Chez les orchidées, les pressions de sélection exercées par les pollinisateurs peuvent conduire à une organisation de l'appareil reproducteur dont les variations reflètent alors mal les relations de parenté en raison des phénomènes de convergence, des vitesses d'évolution variables selon les groupes. Ceci amène les botanistes à intégrer d'autres caractères moins exposés à des effets de sélection. La limitation du nombre de caractères morphologiques constitue un frein à leur utilisation. Toutefois, Freudenstein & Rasmussen (1999) ont étudié plus de 100 caractères morpho-anatomiques différents. Le développement des outils de biologie moléculaire au cours des 20 dernières années a ouvert la voie à d'autres approches : la reconstruction phylogénétique à partir de séquences d'ADN (Nei & Kumar, 2000). A notre époque, ces méthodes de reconstruction phylogénétique deviennent indispensables pour

déterminer les relations évolutives des taxons. Le nombre de caractères disponibles et indépendants devient très élevé. Mais l'utilisation des caractères morpho-anatomiques reste nécessaire pour comprendre les différentes étapes évolutives. La connaissance des relations évolutives entre taxons permet de les regrouper en clades monophéliques, constitués de toutes les formes descendantes d'un même ancêtre.

### **Reconstruction phylogénétique**

Dans les études phylogénétiques, un seul individu est généralement utilisé pour représenter l'espèce, considérant que les différences entre espèces sont largement supérieures à la diversité observée à l'intérieur de l'espèce. Chez les orchidées, la notion d'espèce est appliquée de façon variable selon les taxons et les auteurs (voir la communication de Bateman *et al.*, dans ces actes). De plus les nombreux hybrides interspécifiques modifient la structure génétique des populations. Il est alors préférable de représenter les taxons par un échantillonnage plus large.

Les caractères utilisés pour reconstruire des phylogénies sont observés chez les différents taxons pour en déterminer l'état. Ces caractères doivent être parfaitement équivalents, c'est à dire homologues, pour réaliser des comparaisons valables. Ces caractères ne doivent pas être soumis aux effets de la sélection pour refléter les relations entre espèces. Peu de caractères possédant ces propriétés sont observables sur l'appareil reproducteur et sur l'appareil végétatif des plantes. Les phylogénies obtenues peuvent être fortement biaisées si ces conditions ne sont pas satisfaites. Les séquences d'ADN des individus procurent de très nombreux caractères : chaque base (il y en a des millions) peut constituer un caractère dès qu'elle est variable. Les mutations produisent de nombreux sites polymorphes. Peu de mutations procurent un avantage sélectif évident, elles peuvent donc pour la plupart être considérées comme évolutivement neutres. En raison de la dégénérescence du code génétique (la troisième base du codon déterminant l'acide aminé inséré dans une protéine peut changer sans modification de l'acide aminé spécifié), les éventuelles incidences de la sélection sont considérablement réduites en n'exploitant que la troisième base des codons des gènes codant une protéine.

Les prélèvements d'ADN ont lieu sur les différentes espèces constituant le groupe taxonomique étudié. Tous les organes possèdent de l'ADN, il est toutefois préférable d'utiliser des portions saines de la plante pour éviter d'éventuelles contaminations par d'autres organismes (lorsque des séquences spécifiquement végétales sont étudiées, ces contaminations n'affectent pas les résultats). L'ADN est ensuite extrait et analysé. Des régions cibles des génomes végétaux sont spécifiquement séquencées. Chez les plantes, trois génomes ayant des propriétés différentes (Tableau 2) peuvent fournir des séquences d'ADN. Techniquement, le génome mitochondrial est le plus difficile à analyser, il est très peu pris en compte de ce fait. Le génome chloroplastique présente un mode d'évolution par accumulation de mutations, sans recombinaison, correspondant parfaitement aux conditions types pour la reconstruction phylogénétique. De plus il est facile à analyser chez de nombreuses espèces en raison de la grande stabilité de son organisation. La plupart des phylogénies moléculaires sont reconstruites à partir de ce génome.

**Tableau 1.** Principales caractéristiques des sous-familles (critères des clés d'identification en italique).

Sous-famille	Caractères majeurs (Dressler, 1993)	Sous-famille	Caractères majeurs (Pridgeon et al, 2003)
<i>Apostasioideae</i>	<i>Anthères latérales fertiles, filets partiellement associés au gynostème, labelle semblable aux pétales, étamine médiane fertile ou absente.</i>	<i>Apostasioideae</i>	<i>Pollen pulvérulent ou pâteux, 2 ou 3 anthères fertiles, feuille engainante à la base, labelle semblable aux pétales ;</i> Herbacées terrestres, phyllotaxie spiralée inflorescence terminale, fleur faiblement zygomorphe, non résupinée, placentation axile.
<i>Cypripedioideae</i>	<i>Anthères latérales fertiles, filets partiellement associés au gynostème, labelle en sabot, staminode médian souvent en écusson.</i>	<i>Cypripedioideae</i>	<i>Pollen pulvérulent ou pâteux, 2 ou 3 étamines, feuille engainante à la base, labelle en sabot ;</i> Inflorescence terminale, zygomorphie très marquée, sépales latéraux fusionnés.
<i>Spiranθοideae</i>	<i>Étamines latérales stériles, anthère érigée ; viscidium apical.</i>	<i>Vanilloideae</i>	<i>Pollen pulvérulent ou pâteux, 1 anthère fertile incombante, feuille non engainante ;</i> Lianes ou herbacées terrestres, feuille alterne ou verticillées, fleur résupinée, périanthe caduc, labelle libre tubulaire, anthère mobile, ovaire uniloculaire ou triloculaire.
<i>Orchidoideae</i>	<i>Étamines latérales stériles, anthère érigée, feuille herbacée, pollinie sécable ou pulvérulente, viscidium généralement basal ou médian, tubercule ou racine tubérisée.</i>	<i>Orchidoideae</i>	<i>Pollen adhérent en pollinie, anthère dressée ou courbée en arrière, feuille convolutive pas fortement plissée ;</i> Plantes généralement terrestres, sympodiale tubercule ou racine tubérisée fréquents, phyllotaxie spiralée, fleurs souvent résupinées, anthère biloculaire, généralement 2 staminodes.
<i>Epidendroideae</i>	<i>Étamines latérales stériles, anthère généralement incombante et pollinies fermes, ou anthère dressée, pseudobulbes ; feuilles distiques, caduques, conduplicuées, succulentes, inflorescences latérales, anthères caduques.</i>	<i>Epidendroideae</i>	<i>Pollen adhérent en pollinie, anthère dressée ou courbée en arrière, ou nettement incombante ;</i> Plante terrestre, lithophyte ou épiphyte, feuille généralement distiques et caduque, anthère incombante, inflorescence souvent latérale.

**Tableau 2.** Caractéristiques des génomes végétaux.

Propriétés	Génome nucléaire	Génome chloroplastique	Génome mitochondrial
Structure	Linéaire (chromosomes)	Circulaire	Circulaire
Taille (paires de bases par copie)	80 Mpb – 120.10 <sup>3</sup> Mpb <sup>a</sup>	120 – 220 kpb	180 – 2400 kpb
Taux (par an) de mutation ponctuelle	Faible (10 <sup>-8</sup> - 10 <sup>-9</sup> ) (séquence codante)	Très faible	Extrêmement faible
Nombre de gènes (de protéines)	20 - 40 000	50 - 100	20 – 60
Séquences utilisées en phylogénie	séquences ribosomiques (18S, ITS : espaceur interne transcrit)	<i>matK</i> , <i>psaB</i> , <i>rbcL</i> , <i>ycf6</i>	<i>coxI</i> , <i>nad</i>

a : 600 Mpb – 40.10<sup>3</sup> Mpb chez les orchidées (Mpb : 10<sup>6</sup> paires de bases d'ADN)

Chez les orchidées, en raison des hybridations interspécifiques fréquentes, les séquences uniques du génome nucléaire présentent un grand intérêt afin de retracer l'évolution par les voies mâle et femelle et pas seulement femelle (Sang, 2002). Les séquences habituellement analysées du génome nucléaire sont les séquences ribosomiques qui sont très largement dupliquées et présentent une évolution particulière, dite concertée, conduisant à leur homogénéisation rapide, même après hybridation interspécifique (Volkov *et al.*, 1999 ; Franzke & Mummenhoff, 1999). Les séquences d'ADN des taxons actuels sont utilisées pour établir leurs proximités génétiques et les reconstructions phylogénétiques retraçant leur histoire évolutive.

Beaucoup d'espèces végétales résultent d'hybridations interspécifiques, évènement pouvant être unique et conduisant instantanément à un nouveau taxon, potentiellement isolé des taxons parentaux. Les hybrides viables sont très souvent des polyploïdes, associant les génomes diploïdes de chacun des parents. Il s'agit d'une évolution qualifiée de polyploïde. Une autre modalité, rarement mise en évidence est l'évolution homoploïde, dans laquelle l'hybride comporte un génome haploïde de chacun des parents. Son niveau de ploïdie est ainsi le même que celui des parents. Le génome de ces espèces évolue progressivement pour se différencier (Rieseberg, 1997 ; Otto & Whitton, 2000). L'évolution réticulée observée dans de nombreux groupes de plantes implique des méthodologies adaptées encore peu utilisées (Hegarty & Hiscock, 2005 ; McBreen & Lockhart, 2006).

### Evolution des taxons

Une tendance récente a été de retracer l'évolution des taxons en analysant seulement les arbres phylogénétiques établis à partir de séquences d'ADN. Cette approche restrictive a divisé et opposé les communautés de botanistes. Les caractères morpho-anatomiques, que nous pouvons percevoir, sont effectivement importants à considérer pour connaître le sens de l'évolution et comprendre quelles innovations ont été fondamentales dans l'expansion d'un groupe végétal. La neutralité des caractères utilisés (l'état du caractère n'influence pas le succès reproducteur des individus ni la survie et la fertilité de leur descendance) pour la reconstruction phylogénétique est nécessaire et milite fortement en faveur des séquences

d'ADN. Il est plus difficile de supposer une parfaite neutralité des caractères morpho-anatomiques. Les données de séquences peuvent être associées aux données morphologiques pour établir les arbres de l'évolution des espèces. Une autre méthode est, lorsque les arbres phylogénétiques sont fiables et admis, de positionner les différents états de caractères sur ces arbres afin de savoir s'ils supportent l'arbre établi et surtout de déterminer les successions des changements de caractères.

## RESULTATS

### Classification des *Orchidaceae*

La classification des *Orchidaceae* a considérablement changé au cours de l'évolution de nos connaissances. Ne sont comparées ici que deux classifications : l'une des dernières grandes classifications établies sur des observations morphologiques, celle de Dressler (1993) présentant quelques changements par rapport à celle du même auteur publiée en 1981 et celle proposée par Cameron (2004) établie strictement à partir de données de séquences, complétant des résultats antérieurs repris par Pridgeon *et al.* (1999, 2001, 2005) dans *Genera Orchidacearum*. Chacun de ces auteurs propose 5 sous-familles, mais pas exactement les mêmes. Deux sous-familles sont reconnues avec le même contour par les auteurs : les *Apostasioideae* et les *Cypripedioideae* alors que les *Orchidoideae* et *Epidendroideae* figurant dans les deux classifications ne comportent pas les mêmes taxons (Tableau 3). Les *Epipendroideae* et *Vandaeae* précédemment décrits par Dressler (1981) étaient réunis dans une même sous-famille, les *Epidendroideae* dans la révision de la systématique du même auteur (Dressler, 1993). Cette sous-famille comporte l'essentiel des espèces des *Orchidaceae*. Les *Spiranθοideae* décrits par Dressler (1993) et *Vanilloideae* présentés par Cameron (2004) sont très différentes. Les *Spiranθοideae* comportent des tribus réparties dans les *Orchidoideae* et les *Epidendroideae sensu* Cameron. Les *Vanilleae* et *Pogonieae* sont intégrés par Dressler (1993) avec d'autres taxons dans les *Epidendroideae* primitifs sans former un groupe.

Les *Spiranθοideae* étaient caractérisés par des caractères partagés avec les *Orchidoideae* et *Epidendroideae* (incluant les *Vanilloideae*) : étamines latérales stériles et étamine fertile érigée. Leur caractère majeur portait sur la position apicale du viscidium qui n'est pas non plus un caractère propre à cette sous-famille. Les clés d'identification des sous-familles comportaient plusieurs chemins pour atteindre les *Spiranθοideae*, *Orchidoideae* et *Epidendroideae*, montrant ainsi que leurs traits distinctifs n'étaient pas si évidents (Tableau 1). L'essentiel des critères d'identification des sous-familles portaient sur l'organisation de la partie mâle de la fleur. Les sous-familles individualisées sur l'arbre phylogénétique publié par Cameron (2004, Figure 1) sont aussi discernables par des caractères morpho-anatomiques concernant la partie mâle de la fleur combinés à des caractéristiques foliaires (Tableau 1).

La définition des tribus et sous-tribus présente également des différences dans les espèces qui les composent. Les remaniements systématiques se poursuivent au grès des nouvelles données obtenues afin de constituer des taxons qui soient monophylétiques, dans la mesure où les hybridations intergénériques le permettent.

**Tableau 3.** Classification comparée de Dressler (1993) et Cameron (2004).

Dressler (1993)			Cameron (2004)		
Sous-famille	Tribu	Sous-tribu	Sous-famille	Tribu	Sous-tribu
Apostasioideae			Apostasioideae		
Cypripedioideae			Cypripedioideae		
Epidendroideae	Vanilleae	Pogoniinae Vanillinae Galeolinae	Vanilloideae	Pogonieae Vanilleae	
Orchidoideae	Diurideae Diseae	Chloraeinae Coryciinae Satyriinae Disinae Coryciinae Habenariinae Orchidinae	Orchidoideae	Codonorchideae Orchideae	Brownleeniinae Disinae
	Orchideae	Prasophyllinae Acianthinae Caladeniinae Diuridinae Cryptostylidinae Caladeniinae Thelymitrinae Chloraeinae Drakaeinae Pterostylidinae Chloraeinae		Diurideae	Prasophyllinae Acianthinae Caladeniinae Diuridinae Cryptostylidinae Thelymitrinae
	Diurideae	Chloraeinae Drakaeinae Pterostylidinae Chloraeinae		Cranichideae	Pterostylidinae Chloraeinae Goodyerinae
Spiranthoideae	Cranichideae	Pachyplectoninae Goodyerinae Cranichidinae Prescottinae Spiranthinae			Cranichidinae Prescottinae Spiranthinae
Epidendroideae	Nervilieae Triphoreae Epidendreae I Palmorchideae Neottieae	Sobraliinae  Listerinae Limodorinae	Epidendroideae	Nervilieae Triphoreae Sobralieae Neottieae	
Spiranthoideae	Tropidieae			Tropidieae	
Epidendroideae	Arethuseae	Chysiinae Blettiinae		Arethuseae	Blettiinae Arethusinae Coelogyneae
	Coelogyneae Epidendreae II Arethuseae Incertae Coelogyneae Malaxideae Dendrobieae	Arethusinae Thuniinae Glomerinae Blettiinae Arundinae Coelogyneae Dendrobiinae Bulbophyllinae		Malaxideae Dendrobieae	
	Arethuseae Epidendreae I	Blettiinae Coeliinae Pleurothallidinae Laeliinae Arpophyllinae Laeliinae Meiracylliinae		Epidendreae	Collabinae Coeliinae Pleurothallidinae  Laeliinae

**Tableau 3 (suite).** Classification comparée de Dressler (1993) et Cameron (2004).

Dressler (1993)			Cameron (2004)				
Sous-famille	Tribu	Sous-tribu	Sous-famille	Tribu	Sous-tribu		
<b>Epidendroideae</b>	<b>Epidendreae II</b>	Glomerinae	<b>Epidendroideae</b>	<b>Agrostophyllinae</b>			
		Goveniinae			<b>Calypsoeae</b>		
	<b>Cymbidieae</b>			<b>Vandaeae</b>		Polystachyinae	
		<b>Calypsoeae</b>				Aeridinae	
	<b>Epidendreae II</b>	Polystachyinae			Angraecinae		
		Aeridinae			Aerangidinae		
	<b>Vandaeae</b>	Angraecinae			Podochilinae		
		Aerangidinae			Eriinae		
	<b>Podochileae</b>	Thelasiinae			<b>Podochileae</b>	Podochilinae	
		Podochilinae				Eriinae	
<b>Cymbidieae</b>	Eriinae		<b>Cymbidieae</b>	Cymbidiinae			
	Cyrtopodiinae			Cyrtopodiinae			
		Catasetinae		Catasetinae			
		Eulophiinae		Eulophiinae			
		Cyrtopodiinae					
	<b>Maxillarieae</b>	Telipogoninae			Oncidiinae		
		Oncidiinae					
		Cryptarrheninae			Zygopetalinae		
		Zygopetalinae					
		Stanhopeinae			Eriopsidinae		
		Lycastinae			Coeliopsidinae		
		Maxillariinae		Maxillariinae			
		Stanhopeinae		Stanhopeinae			

### Evolution des *Orchidaceae*

Les *Orchidaceae* sont apparues il y a environ 110 millions d'années, soit au Crétacé. Les restes les plus anciens identifiés sont des pollinies datées du Miocène. Ces plantes maintenant classées au sein des Asparagales constituent le groupe frère de toutes les autres familles de cet ordre. Les plantes qui leur ont donné naissance étaient vraisemblablement terrestres, à croissance sympodiale, avec un rhizome et une courte tige dressée, portant des fleurs à l'aisselle des feuilles, fleurs caractérisées par un ovaire infère et six étamines extrorses produisant un pollen pulvérulent (Pridgeon *et al.*, 2003). La structure florale a rapidement évolué par transformation des étamines, ne maintenant qu'une seule étamine fertile dans les sous-familles les plus évoluées (Figure 2). La zygomorphie et la différenciation du labelle se sont également affirmés après l'individualisation des *Apostasiodeae*, constituées de seulement deux genres. Un nombre réduit de gènes du développement floral (duplication d'un gène spécifiant le labelle, autre gène contrôlant la symétrie florale) suffisent à déterminer l'essentiel de la structure florale typique des *Orchidaceae* (Mondragon-Palomino & Thießen, 2009).

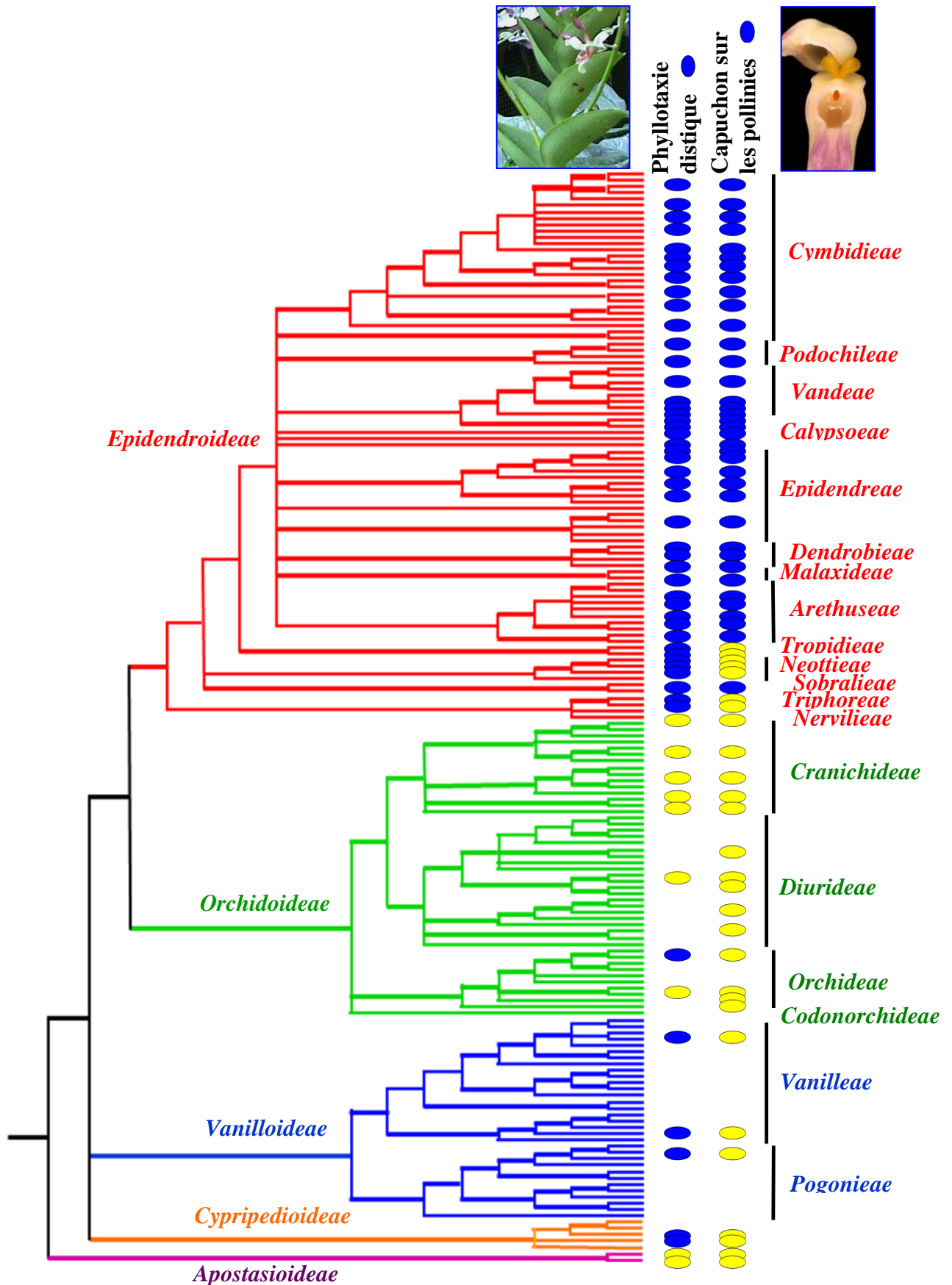
Les sous-familles semblent avoir divergé à la fin du Crétacé (65 millions d'années). Le groupe le plus ancestral est celui des *Apostasiodeae* qui présente les caractères les moins typiques des orchidées (zygomorphie peu marquée, plusieurs étamines fertiles). Les sous-familles des *Cypripedioideae* et *Vanilloideae* ont divergé à peu près en même temps entre elles et de la lignée conduisant aux *Orchidoideae* et *Epidendroideae* (Figure 1). Les *Vanilloideae* comportent deux ensembles nettement séparés, les *Vanilleae* et les *Pogonieae*. Dressler (1993) avait bien perçu leur caractère ancestral par rapport aux *Epidendroideae* mais ne les avait pas individualisés. Les *Orchidoideae* constituent un groupe clairement défini, constitué de quatre ensembles dont celui des *Cranichideae* qui inclue une partie des



*Spiranθοideae*. Les *Epidendroideae*, groupe le plus récent, montrent une différenciation continue de tribus et sous-tribus.

Les *Cypripedioideae* sont représentés par cinq genres distribués en Asie du sud-est, en Amérique du sud et dans les zones tempérées de l'hémisphère nord. Leur large répartition fragmentée a favorisé la différenciation des différents genres tout en conservant des caractéristiques communes (feuilles engainantes allongées, inflorescence à une ou quelques fleurs zygomorphes et résupinées, avec un sépale dorsal et deux sépales latéraux généralement fusionnés, un labelle en forme de sabot, deux anthères fertiles ovales à oblongues produisant un pollen plus ou moins pulvérulent, un staminode en forme de bouclier, un gynostème court). Les *Vanilloideae* ont une répartition restreinte aux régions tropicales. Des caractères différents ont été acquis par ces plantes : ce sont des lianes ou des herbacées terrestres, avec une croissance monopodiale ou sympodiale, elles sont pérennes. Les feuilles sont alternes ou verticillées, et non engainantes ; les fleurs sont zygomorphes généralement résupinées, elles présentent une zone d'abscission entre le périanthe et l'ovaire, les sépales et pétales sont libres ; l'anthère est mobile et produit un pollen généralement assez pulvérulent. Sauf pour Szlachetko (1995), les *Vanilloideae* n'avaient guère été considérées comme une division majeure depuis Lindley qui en avait fait une famille indépendante. Les *Orchidoideae*, tout comme les *Epidendroideae* ont une vaste aire de répartition sur les différents continents. Leur structure florale est très semblable avec une seule étamine fertile en position médiane. Les pollinies sont plus compactes et plus fermes chez les *Epidendroideae*. Leur cohabitation dans de nombreuses régions du monde n'a pas empêché des différences dans l'appareil végétatif : les *Orchidoideae*, comptant environ 200 genres, sont constituées de plantes essentiellement terrestres possédant des racines tubéreuses, des tubercules ou des rhizomes, leurs feuilles sont insérées le long de la tige selon une phyllotaxie généralement spiralee ou groupées à la base de la tige ; alors que les *Epidendroideae* riches d'environ 550 genres, sont en grande majorité des épiphytes, leurs feuilles sont disposées selon une phyllotaxie généralement distique et portées par une tige assez robuste, renflée à sa base en pseudobulbe.

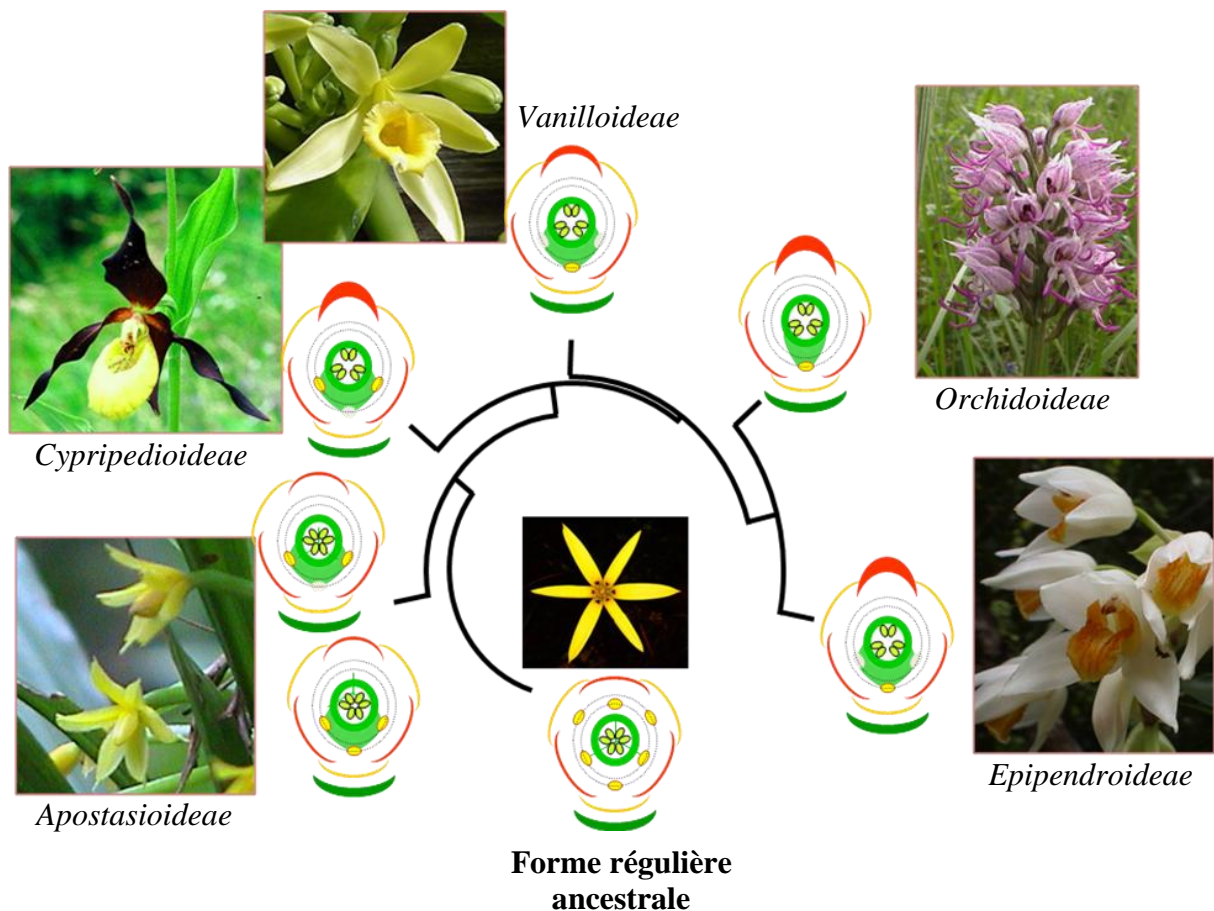
L'analyse de données morpho-anatomiques menée par Freudenstein & Rasmussen (1999), l'une des plus conséquentes chez les orchidées car portant sur plus de 100 caractères décrivant les orchidées (tige, feuille, fleur, pollen, graine), ne fait pas apparaître les mêmes divisions majeures et ne conduit donc pas au même schéma évolutif des *Orchidaceae*. Certains états de caractère pas forcément équivalents, les effets de sélection et d'autres facteurs peuvent expliquer ces différences. C'est pourquoi, l'arbre phylogénétique, assez bien supporté au moins dans ses grandes lignes par les données morphologiques, est utilisé pour y porter les états de caractères morphologiques afin de positionner leurs changements d'états. La figure 1 illustre cette possibilité pour deux caractères : la phyllotaxie (distique ou non) et l'existence d'un capuchon recouvrant et protégeant les pollinies (absence ou présence).



**Figure 1.** Arbre phylogénétique des *Orchidaceae* (séquences des génomes nucléaire et chloroplastique, Cameron, 2004) complété par les états de caractères morphologiques (protection des pollinies et phyllotaxie, d'après Freudenstein & Rasmussen, 1999).

Les données sont tirées de l'étude de Freudenstein & Rasmussen (1999). Il apparaît que le caractère « phyllotaxie distique » (code de couleur appliqué sur le schéma) est homogène pour l'ensemble des *Epidendroideae*, *Vanilloideae* et *Cypripedioideae*. Les *Orchidoideae* ne présentent pas, sauf de rares exceptions, une phyllotaxie distique, pas plus que les *Apostasioideae*. Cette disposition des feuilles n'est pas très répandue chez les Monocotylédones. Ce caractère aurait été acquis et fixé aussitôt la différenciation des *Apostasioideae* et perdu pour la plupart des *Orchidoideae*. Ce caractère pris seul ne permet pas d'identifier une sous-famille. L'autre caractère illustré ici, la présence d'un capuchon sur les pollinies est un caractère apparu au cours de l'évolution des *Epidendroideae* mais qui n'est pas rencontré chez tous les taxons de ce groupe. Quelques taxons de cette sous-famille ont pu retourner à l'état ancestral sans ce capuchon. Ces deux exemples présentent une faible variation à l'intérieur des sous-familles ; ce n'est pas le cas de la plupart des caractères qu'ont étudiés Freudenstein & Rasmussen (1999). Peu de caractères sont fixés dans une sous-famille dans un état différent d'une autre, ce qui témoigne des difficultés à déterminer les sous-familles à l'aide de tels caractères.

Une autre particularité des *Orchidaceae* est leur très grande diversité de la quantité d'ADN de leur génome. Ce caractère montre une forte différenciation des sous-familles : les *Cypripedioideae* et *Vanilloideae* (*Pogonieae*) présentent des génomes de très grande taille (> 20 pg ADN / noyau haploïde) atteignant 55 pg pour des *Pogonieae* et une moyenne de 25,8 chez les *Cypripedioideae* (Leitch *et al.*, 2009). Les *Epidendroideae* et *Orchidoideae* ont des valeurs moyennes de 3,6 et 8,4 pg avec des valeurs extrêmes de 0,3 à 19,8 pg. L'origine et la signification de ces variations restent inconnues.



**Figure 2.** Structure florale et relations évolutives entre les cinq sous-familles des *Orchidaceae*.

## CONCLUSION

L'aire occupée par les *Apostasiodeae* qui sont plus primitives, pourrait correspondre à la zone d'origine de la famille, mais cette région d'Asie du sud-est n'existait pas au moment supposé de leur origine. La question du site d'origine des orchidées ne peut pas être tranchée. Les sous-familles sont présentes sur la plupart des continents ce qui confirme une différenciation ancienne, avant la séparation des continents au Crétacé. Certains genres ont une large répartition sur plusieurs continents (*Cypripedium*, *Goodyera*..) qui témoigne de leur origine ancienne. D'autres, au contraire, d'origine plus récente, ont une aire de répartition plus limitée (*Phragmipedium* en Amérique, *Ophrys* dans le pourtour méditerranéen). La topologie de l'arbre phylogénétique montre que la monandrie n'a été acquise qu'une seule fois dans la famille. Les caractéristiques des sous-familles montrent que le sens de l'évolution observée chez les orchidées est en faveur d'une association très étroite entre étamines et style qui forment le gynostème dans les groupes plus évolués. La phylotaxie reste spiralée, de type primitif, et n'évolue vers une phylotaxie distique que chez les *Epidendroideae*. Les pollinies typiques ne sont observées qu'au sein des deux sous-familles les plus évoluées. La zygomorphie de la fleur est acquise dès les *Cypripedioideae* et *Vanilloideae*. D'autres caractères comme le métabolisme CAM (Crassulacean Acid Metabolism) semble avoir été acquis à diverses reprises chez les orchidées. De nombreux changements ont eu lieu au cours de leur évolution.

Les orchidées sont originales par les fortes interactions qu'elles développent avec les insectes ou autres animaux pollinisateurs et aussi avec les champignons symbiotiques pour leur germination. Sans avoir d'évidences d'une coévolution stricte entre les orchidées et leurs partenaires il est certain que leur coadaptation résulte d'une évolution non indépendante qui a certainement fortement influencé les caractères morpho-anatomiques.

Notre connaissance croissante sur l'évolution des *Orchidaceae* s'est traduite par des changements nomenclaturaux dus au fait que les systématiciens tendent à ne considérer que des taxons monophylétiques. Diverses systématiques se sont succédées et se succéderont encore. Les modifications futures porteront davantage sur les tribus, sous-tribus et surtout les délimitations des genres plutôt que des sous-familles. Une classification reflète les connaissances d'un moment et n'est pas définitive. Notre vision de l'évolution des *Orchidaceae* est encore incomplète et de nouvelles études, tant sur la phylogénie que sur les gènes de développement floral ou que sur leur coévolution avec les insectes et champignons viendront la compléter dans le futur.

## Bibliographie

- APGII 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot J Linn Soc* 141: 399-436.
- APGIII 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot J Linn Soc* 161: 105-121.
- Cameron K.M. 2004. Utility of plastid *psaB* gene sequences for investigating intrafamilial relationships within *Orchidaceae*. *Mol Phyl Evol* 31: 1157-1180.
- Cribb P. & Govaerts R. 2005. Just How Many Orchids Are There? In: A Raynal-Roque, A Roguenant & D Prat (eds). *Actes 18<sup>e</sup> Congrès mondial d'orchidées*. pp. 161-172. Naturalia, Turriers.
- Dressler R.L. & Dodson C.H. 1960. Classification and phylogeny in the *Orchidaceae*. *Ann MO Bot Gar* 47: 25-67.
- Dressler R.L. 1981. *The orchids: natural history and classification*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 279 p.
- Dressler R.L. 1993. *Phylogeny and classification of the Orchid family*. Dioscorides Press, Portland, Oregon. 330 p.

- Franzke A. & Mummenhoff K. 1999. Recent hybrid speciation in *Cardamine* (*Brassicaceae*). Conversion of nuclear ribosomal ITS sequences in statu nascendi. *Theor Appl Genet* 98: 831-834.
- Freudenstein J.V. & Rasmussen F.N. 1999. What does morphology tell us about orchid relationships? A cladistic analysis. *Amer J Bot* 86: 225-248.
- Garay L.A. 1960. On the origin of the *Orchidaceae*. *Bot Mus Leaflets Harvard Univ* 19: 57-96.
- Hegarty M.J. & Hiscock S.J. 2005. Hybrid speciation in plants: new insights from molecular studies. *New Phytol* 165: 411-423.
- Leitch I.J., Kahandawala I., Suda J., Hanson L., Ingrouille M.J., Chase M.W. & Fay F.L. 2009. Genome size diversity in orchids: consequences and evolution. *Ann Bot* 104: 469-481.
- Lindley J. 1830-1840. *The genera and species of orchidaceous plants*. Ridgways, London. 553 p.
- McBreen K. & Lockhart P.J. 2006. Reconstructing the evolutionary history of species radiations. *Trends Plant Sci* 11: 398-404.
- Mondragon-Palomino M. & Thießen G. 2009. Why are orchid flowers so diverse? Reduction of evolutionary constraints by paralogues of class B floral homeotic genes. *Ann Bot* 104: 583-594.
- Nei M. & Kumar S. 2000. *Molecular evolution and phylogenetics*. Oxford University Press, New York. 333 p.
- Otto S.P. & Whitton J. 2000. Polyploid incidence and evolution. *Annu Rev Genet* 34: 401-437.
- Pfitzer E.H.H. 1887. *Entwurf einer natürlichen Anordnung der Orchideen*. Carl Winter, Heidelberg. 108 p.
- Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W. & Rasmussen F.N. 1999. *Genera Orchidacearum. Vol. 1. General introduction, Apostasioideae, Cypripedioideae*. Oxford University Press, Oxford. 197 p.
- Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W. & Rasmussen F.N. 2001. *Genera Orchidacearum. Vol. 2. Orchidoideae (Part one)*. Oxford University Press, Oxford. 416 p.
- Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W. & Rasmussen F.N. 2003. *Genera Orchidacearum. Vol. 3. Orchidoideae (Part two), Vanilloideae*. Oxford University Press, Oxford. 358p.
- Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W. & Rasmussen F.N. 2005. *Genera Orchidacearum. Vol. 4. Epidendroideae (Part one)*. Oxford University Press, Oxford. 672 p.
- Rasmussen F.N. 1999. The development of orchid classification. In: AM Pridgeon, PJ Cribb, MW Chase & FN Rasmussen (eds). *Genera Orchidacearum. Vol. 1. General introduction, Apostasioideae, Cypripedioideae*. pp. 3-12. Oxford University Press, Oxford.
- Rieseberg L.H. 1997. Hybrid origins of plant species. *Annu Rev Ecol Syst* 28: 359-389.
- Sang T. 2002. Utility of low-copy nuclear gene sequences in plant phylogenetics. *Crit Rev Biochem Mol Biol* 37: 121-147.
- Schlechter R. 1926. Das System der Orchidaceen. *Notizblatt Bot Gart Mus Berlin-Dahlem* 9: 563-591.
- Swartz O. 1800. Orchidernes slaegter och arter up stadle. *Kongl Vetenskaps Acad Nya Handlingar* 21: 115-139.
- Szlachetko D.L. 1995. Systema Orchidialium. *Fragm. Flor. Geobot., Suppl.* 3: 1-152.
- Vermeulen P. 1966. The system of the Orchidales. *Acta Bot Neerl* 15 :224-253.
- Volkov R.A., Borisjuk N.V., Panchuk I.I., Schweitzer D. & Hemleben V. 1999. Elimination and rearrangement of parental rDNA in the allotetraploid *Nicotiana tabacum*. *Mol Biol Evol* 16: 311-320.

CAHIERS  
DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ORCHIDOPHILIE

N°7 - 2010



Actes du

# 15<sup>e</sup> colloque sur les Orchidées

Corum de Montpellier  
30, 31 mai & 1 juin 2009





**Actes du  
15<sup>e</sup> colloque  
sur les Orchidées  
de la  
Société Française d'Orchidophilie**

**du 30 mai au 1<sup>er</sup> 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<sup>e</sup> 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<sup>e</sup> 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**