

## Vos lusus, un bilan et quelques explications

Dans la nature, c'est-à-dire sur le terrain, les très nombreux amateurs orchidophiles observent avec beaucoup d'attention et soigneusement, depuis des années, les différentes orchidées sauvages. Ils ont donc mis en évidence des différences, des anomalies, au sein des populations de chaque espèce. Certains observateurs qui en notent l'emplacement, retrouvent la même anomalie, sur le même individu, d'années en années, comme par exemple des plantes possédant des fleurs à 3 pétales et 3 sépales. C'est le signe qu'il s'agit très probablement d'une mutation. Comme le dit avec justesse pmb : « *On suit un *Ophrys provincialis* de même type depuis 8 ans au Bois du Rouquan. Il revient d'année en année (enfin, les bonnes années à *Ophrys* !)* ». De plus, lorsque la même anomalie est rencontrée chez plusieurs « espèces » distantes, voire chez plusieurs genres éloignés, cela rend très vraisemblable la possibilité qu'il s'agisse de la mutation d'un même gène (exemples des fleurs à deux labelles ou à trois labelles, des fleurs à 3 sépales -3 pétales ou à 6 tépales, etc....).

Nous nommerons lusus toute anomalie morphologique pouvant affecter le développement, la coloration, etc...., mais le plus souvent susceptible de modifier la fleur dans toutes ses composantes. Ces malformations parfois spectaculaires ont généralement une origine génétique (mutation, altération du niveau d'expression des gènes). Elles se retrouveront donc quasi identiques sur toutes les fleurs d'un individu, et resteront inchangées d'une année sur l'autre pour un individu donné. Nous ne nous intéresseront ici qu'à ce seul type de cause. Bien évidemment, divers phénomènes peuvent également entraîner des anomalies, notamment les traumatismes tels que le piétinement ou la consommation (insectes, escargots, limaces, petits mammifères, etc....), les maladies (parasites, virus, bactéries), les accidents (traitements chimiques des parcelles voisines, excès d'engrais, l'environnement (gel, ....). En tout état de cause, il faut éviter de parler de monstruosité, d'aberration, il ne s'agit en fait, dans le pire des cas qu'un dysfonctionnement génétique, comme par exemple l'expression d'un gène à un endroit inhabituel, et au mieux qu'une petite différence allélique (du style yeux bleus, calvitie, canitie précoce, lobe de l'oreille soudé). Vous verrez que certains lusus sont plus beaux que les pieds normaux (cf un double labelle chez *Ophrys araneola*, ou un triple labelle de *Serapias lingua*).

L'analyse des lusus (Gaffiot, 1934) permet de formuler des hypothèses explicatives, d'autant plus vraisemblables que nous connaissons mieux un certain nombre des mécanismes qui concourent au développement, et notamment à la mise en place de la fleur. Les lusus que les participants de ce forum ont la gentillesse de nous présenter sont très intéressants à plus d'un titre. Ils constituent un formidable outil pour tenter de mieux comprendre le développement. Cependant, pour ne rien vous cacher, pour certains lusus l'explication est assez complexe (euphémisme pour dire qu'on ne comprend rien ou très mal).

Les plus de 900 photos (907) collectées, qui proviennent pour une très large majorité du site <http://ophrys.bbactif.com/>, concernent 21 genres et 119 « espèces ». Si la majorité des

anomalies affectent les caractéristiques florales, il a été possible, assez facilement, d'effectuer des regroupements en plusieurs ensembles cohérents. Quelques remarques générales :

- Sur les photos de lusus montrant une inflorescence de plusieurs fleurs, nous n'avons le plus souvent pas pris en compte celles dont une seule fleur est anormale, mais nous avons conservé les cas dans lesquels l'anomalie montre plusieurs niveaux d'atteinte.

- J'ai été particulièrement surpris par la relative rareté des lusus affectant les Pseudophrys, seulement 9 % des photos d'*Ophrys*, mais il s'agit en fait probablement du pourcentage d'espèces de Pseudophrys présentes en France. Ce qui est également significatif est la très grande abondance (35% soit un peu plus d'1/3) des lusus affectant la couleur (nommés ici par pure commodité **hypochromes**). Probablement est-ce lié à leur plus grande facilité de détection, et surtout au grand nombre de mutations susceptibles d'affecter ce trait. Après les hypochromes, ce sont les pétales plus ou moins transformés en labelles (9,5 %) et la présence de deux labelles (8 %), qui constituent les classes les plus nombreuses.

- Le genre *Ophrys* (54 « espèces » dont 12 Pseudophrys) est de très loin le plus présent pour ses lusus, il représente pratiquement 2/3 des photos de lusus. Les « espèces » les plus souvent représentées sont les *Ophrys scolopax* (55 fois), *fuciflora* (48 fois), *drumana* (43 fois) et *araneola* (43 fois). En fait bon nombre d'*Ophrys* spectaculaires, donc plus souvent observés, comme *aveyronensis*, *drumana*, *fuciflora*, *passionis*, *splendida*, *scolopax*, voire *lutea* et *araneola*, permettent la détection de lusus plus nombreux. Chacune des 9 macroespèces d'*Ophrys* selon Devey *et al.* (2008) présentes en France, est représentée dans notre échantillon presque aléatoire, avec un très fort excès d'observations pour le large complexe *sphogodes* (plus de 50 % des photos d'*Ophrys*).

- La plus grande rareté des hybrides explique le petit nombre (huit) des observations de lusus chez les hybrides interspécifiques, dont 6 dans le genre *Ophrys*, mais une seule dans les genres *Orchis* et *Gymnadenia*. Par ailleurs notons les observations de lusus chez des hybrides intergénériques, une de *Serapicampsis* et 4 observations de l'hybride intergénérique *Pseudorhiza bruniana* (*Dactylorhiza maculata* × *Pseudorchis albida*), la plupart concernant l'absence d'une coloration normale.

## Quelques groupes intéressants

### **Hypochromes / hyperchromes**

C'est de loin la catégorie la plus nombreuse (**Figures 1 et 2**), et pour ceux qui s'interrogent sur l'absence d'une partie ou de toute la coloration (hypochrome, chlorantha, flava, albiflora, alba, albinos, blanche, ...), rappelons ce que me disait un professeur de génétique :

1) la mutation albinos est la plus fréquente chez les Angiospermes,

et 2) les plantes possèdent plusieurs voies de biosynthèse pour leurs différents types de pigments. Les mutations des gènes codant pour les différentes enzymes de ces voies de

biosynthèse, expliquent en grande partie les pertes de colorations. Parmi les différents pigments : anthocyanes (couleurs rouge, rose, bleu, pourpre), caroténoïdes (jaune, orange, rouge), chlorophylles (vert), flavonoïdes (jaune ou crème) et mélanine (jaune à brun noir), la plupart peuvent amener différentes couleurs en fonction de la quantité présente (en général dans les vacuoles, mais pour les chlorophylles dans les chloroplastes). Sans compter quinone, betacyanine, betaxanthine, indigoïde,..... Des hypochromes (alba, albiflora, albinos, blanc, chlorantha, clair, dorés, flava, flavescens, flavicans, jaunatres, jaunes, ochranta, roses pâles, etc...ont été décelés chez 17 genres, deux hybrides intergénériques (*Orchis x spurium* et *Gymnadenia rhellicani x Gymnadenia conopsea*), et un hybride intergénérique (x *Pseudorhiza*), soit 83 espèces, mais seuls quelques exemples sont montrés sur la **Figure 1**. De plus, l'hypochromie de la seule fleur est illustrée sur la **Figure 2**.

Il faut noter que si les observateurs ont mis en évidence des pertes de coloration au niveau de l'inflorescence, ils ont en outre détecté des pertes de coloration plus localisées (sépalés, pétales, labelles, hampe florale) dont quelques unes sont indiquées sur la **Figure 3**. Ceci suggère que l'expression « organe spécifique » de certains gènes de coloration serait supprimée par exemple seulement dans toute la fleur (*Ophrys speculum*), dans les sépalés (*Ophrys lutea*), dans le labelle (*Anacamptis morio*), dans la hampe florale (*Ophrys fuciflora*) ou entraînerait l'absence de poils (ou « trichomes ») sur le labelle d'*Orchis militaris*.

Pour ce qui est des plus rares hyperchromes, qui présentent soit des colorations plus intenses, soit une localisation de la coloration plus étendue, ils nécessitent une accumulation de pigment plus élevée que la normale, donc probablement une expression plus forte de certains gènes ou un stockage plus massif. Bien qu'ils soient plus difficilement détectables, nous avons quelques exemples nets sur la **Figure 4**, notamment chez *Anacamptis morio*, *Neotinea ustulata*, *Orchis militaris* et *Orchis purpurea*.

Dans la mesure où l'hypochromie et l'hyperchromie participent à la variabilité génétique des différentes espèces, il est tout à fait logique de les considérer comme des *lusus sensu stricto*. Cela signifie qu'il ne faut pas abandonner leur notation.

### **Résupination**

Si vous observez des inflorescences de *Dendrobium*, en regardant la position des éperons de jeunes fleurs et de fleurs ouvertes, vous comprendrez facilement ce qu'est la résupination. Les fleurs des Orchidaceae sont fréquemment "résupinées", c'est à dire que le pédicelle se tord d'environ 180°, le labelle passant en position abaxiale (concrètement, du côté de la bractée, c'est-à-dire positionné en bas). Dans la sous-famille des Apostasioideae, les plus « primitives » des Orchidaceae, les fleurs des *Apostasia* ne sont pas résupinées, mais celles des *Neuwiedia* le sont. Chez certaines orchidées comme *Calopogon* (Arethuseae) ou *Nigritella* (Orchidinae), les fleurs ne sont pas résupinées, et sur l'inflorescence, toutes les fleurs présentent l'orientation "normale" des monocotylédones, à savoir un labelle en position

adaxiale (*i.e.* orienté vers le haut). Durant l'évolution, la transition fleur non résupinée / résupinée est survenue plusieurs fois dans la famille des Orchidaceae, la première fois au sein même des Apostasioideae. La transition non résupiné / résupiné a nécessité une seule étape dans la tribu des Cranichidieae, entre les sous-tribus des Goodyerinae (résupinées) et des Cranichidinae (non résupinées) (Salazar *et al.*, 2009). De même, dans le genre *Gymnadenia*, une partie des espèces de la section *Gymnadenia* : *Gymnadenia conopsea*, *odoratissima*, *pyrenaica* possèdent des fleurs résupinées, alors que les espèces de la section *Nigritella* : *Gymnadenia corneliana*, *austriaca*, *rhellicani*, *cenisia* ont leurs fleurs non résupinées.

Il faut garder présent à l'esprit le fait que chez des espèces dont les fleurs sont habituellement résupinées, les observateurs notent, mais très rarement, des inflorescences entièrement non résupinées (**Figure 5 a, b, c**), particulièrement spectaculaires (*Listera ovata*, *Ophrys virescens*, *Orchis purpurea*) suggérant que les mécanismes mis en œuvre pour la résupination ne sont pas actifs. On sait, chez les végétaux que des torsions interviennent (racines, pédoncules, tiges) grâce à des mécanismes mettant en œuvre une croissance différentielle, sous le contrôle de l'auxine (une phytohormone).

### **Ramification**

Les photographes nous ont déniché des raretés, les deux hampes florales soudées de *Gymnadenia rhellicani* et *Anacamptis pyramidalis* (**Figure 5 d, e**), et la hampe florale ramifiée chez *Listera ovata* (**Figure 5 f**). D'autres très rares exemples sont *Cephalanthera longifolia*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Gymnadenia rhellicani*, *Ophrys araneola*, *Ophrys passionis* et *Spiranthes spiralis*. L'origine de ce dédoublement de la hampe florale se situe dans le méristème inflorescentiel, mais l'incertitude demeure quant à une origine génétique. Je me souviens d'un professeur de botanique d'Orsay qui recherchait les palmiers dattiers à deux têtes dans les palmeraies de Tunisie....

L'origine d'un nouveau méristème est sous le contrôle de l'accumulation d'une phytohormone, l'auxine, en un point. Cette accumulation entraîne une augmentation des divisions cellulaires dans cette zone, puis une certaine organisation, probablement sous le contrôle du gène *LEAFY*, permet la formation d'un nouveau méristème.

Un exemple rarissime de ramification, plus curieux encore, a été noté chez *Epipactis distans* et *Serapias lingua* (cf **Figure 16 a**). Il s'agit de l'observation de plantes possédant deux fleurs à l'aisselle de chaque bractée, là où habituellement il n'en existe qu'une.

### **Taille des plantes**

Doit-on qualifier de *lusus* l'observation de plantes géantes ou celle de plantes naines ? La réponse est que ces différences de taille font simplement partie de la variabilité génétique des taxons, puisque comme dans tout le règne vivant existent au sein des espèces des individus

nains (les pygmées pour l'espèce humaine) et des géants (pensez aux joueurs de basket), et puisque la taille dépend à 80% de l'hérédité. Comme je l'explique à mes deux filles, votre « gène de nanisme » breton ne vous a pas permis de dépasser 1m61.....

Il est donc possible d'observer chez nos orchidées sauvages des individus d'une part remarquablement grands, par exemple plus de 50 cm chez *Ophrys insectifera* et *Ophrys arachnitiformis* ou 1 m 07 chez l'Orchis bouc, et d'autre part une minuscule *Neotinea maculata* (**Figure 6 a**) ou des plantes mesurant à peine trente millimètres chez *Chamorchis alpina*. On reste cependant loin au-dessus de la minuscule *Stelis pygmaea*, haute de 15-16 mm et dont la fleur mesure 2 mm (Feldmann, 2011).

Nous considérerons également ici que la relative rareté des pétales et des sépales de plus ou moins grandes tailles (**Figure 6 b**), constituent des lusus rares, bien qu'il procèdent de la variabilité naturelle des taxons, comme il est possible de l'observer pour les pétales dans les différents *Ophrys apifera* (friburgensis).

### **Anomalies des pétales et sépales**

Parmi les lusus observés nous avons retenu quelques cas rares, notamment l'absence de pétales sur des fleurs normales par ailleurs (i.e. avec 3 sépales, un labelle et un gynostème), chez les *Ophrys splendida* (**Figure 6 c**) et *arachnitiformis* (**Figure 6 d**), ou encore la présence de taches de couleur sur les sépales chez *Ophrys fuciflora* subsp. *montiliensis* (**Figure 6 e**) et *Ophrys scolopax* (**Figure 6 f**).

### **Anomalies du labelle**

Il est possible de noter quelques variations des caractéristiques du labelle, en termes de présence ou non d'une macule chez l'*Ophrys* du tricastin (**Figure 7 f**), de coloration du labelle chez *Ophrys aveyronensis* (**Figure 7 e**), de macule chez *Ophrys splendida* (**Figure 7 a**), de taille de l'éperon chez *Orchis provincialis* long (**Figure 7 II**) en comparaison avec un exemplaire « normal » (**Figure 7 12**), de forme du labelle entier ici chez *Gymandenia conopsea* (**Figure 7 b**) au lieu d'être trilobé (voir également *Ophrys apifera trollii* **Figure 7 g**), de forme plus ou moins découpée chez *Ophrys insectifera* et *splendida*, *Orchis purpurea* (**Figure 7 c, d, k**), très rond chez l'*Ophrys* du tricastin (**Figure 7 f**), sans trichomes chez *Neotinea ustulata* et *Orchis militaris* (voir **Figure 1 i** et **Figure 3 g**), le présence d'une large tache blanche a été notée chez pas mal d'*Ophrys* (*arachnitiformis*, *araneola*, *aranifera*, *drumana*, *du tricastin*, *exaltata marzuola=occidentalis*, *provincialis*, *scolopax*), enfin la présence de plusieurs appendices est claire chez *Ophrys apifera* (**Figure 7 h**), de même que celle d'un appendice dentelé chez *Ophrys scolopax* (**Figure 7 i**). Les variations de coloration sont fréquentes, à l'exemple du labelle bicolore d'*Ophrys apifera* bicolor.

Il est difficile, en l'absence de données génétiques (croisements, descendances) d'être certain de l'héritabilité de certains lusus affectant le labelle. De plus nous n'avons pas ici analysé en

détail les macules de nos *Ophrys*, mais sur ce point, les travaux de J-P Ring (2002, 2007) constituent la « référence ».

## **Lusus affectant l'organisation florale**

Pour que l'analyse des lusus affectant la fleur soit bien comprise, nous détaillerons dans un premier temps le fonctionnement disons normal de certains gènes bien particuliers.

### **Gènes d'identité des organes floraux**

Grâce à des mutants d'une Brassicaceae (ex Crucifères), l'Arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*), Coen et Meyerowitz ont construit en 1991 un modèle ABC, montrant l'action combinée de gènes d'identité florale dans la construction de la fleur. Nous sommes désormais sur un modèle ABCDE d'expression de ces gènes dans les tissus à l'origine de certains organes de la fleur (**Figure 8**). Il s'agit de gènes homéotiques, c'est-à-dire de gènes codant chez les végétaux pour des protéines à MADS-box (domaine capable de se lier à l'ADN et permettant la dimérisation). Ce type de gène est impliqué dans la transition végétatif/reproducteur, le développement des racines, l'identité des organes floraux : sépales, pétales, étamines, carpelles, ovules et chez nos Orchidées le gynostème (Theißen *et al.*, 2000). Les gènes homéotiques participent à la mise en place de régions diverses, comme par exemple les segments des insectes, leurs antennes, leurs pattes, les membres des mammifères. Le groupe de recherche de Theißen, qui s'intéresse à la fleur des Orchidaceae, a pu montrer une évolution du modèle ABCDE dans les différents clades Angiospermes (Nymphaeales, Liliales, etc...) permettant d'expliquer la présence de tépales chez les Liliaceae (cf **Figure 8**) (Theißen *et al.*, 2007) et d'un labelle chez les Orchidaceae.

*Arabidopsis thaliana* possède 4 verticilles d'organes, faisant intervenir différents gènes d'identité florale :

- L'identité « sépale » résulte de l'action combinée de gènes de classe A (*Apetala 1* et 2) et de classe E (*Sepallata*). Imaginons cette action combinée comme des protéines qui s'associent pour assurer une fonction. Les mutants des gènes de classe A entraînent la transformation homéotique des sépales en carpelles et des pétales en étamines.
- L'identité « pétale » met en œuvre l'action commune de gènes de classe B (*Apetala 3* et *Pistillata*) et de classe E. Les mutants des gènes de classe B entraînent la transformation homéotique des pétales en sépales et des étamines en carpelles.
- L'identité « étamine » provient de l'action conjuguée de gènes de classe B, de classe C (*Agamous*) et de classe E. Les mutants des gènes de classe C entraînent la transformation homéotique des étamines en pétales et des carpelles en sépales.
- L'identité « carpelle » est le fruit de l'action conjointe de gènes de classe C et de classe E.
- L'identité « ovule » est conférée par l'action réunie de gènes de classe D (*Seedstick* et *Shaterproof*), et de gènes de classe E.

La spécification des quatre types d'organes (sépales, pétales, étamines et carpelles) requiert l'activité des gènes de classe E (*Sepallata*). D'une façon générale, il apparaît que certains allèles mutants (allèle dits faibles) conduisent à des transformations homéotiques incomplètes, entraînant des phénotypes moins marqués.

### **Particularités de ces gènes homéotiques chez les Orchidaceae : le « Code Orchidée »**

Les nombreux événements de polyploïdisation qui ont permis l'évolution des Angiospermes (Abrouk *et al.*, 2010 ; Charon *et al.*, 2012 ; Henry, 2014), ont entraîné la présence de plusieurs copies de nombreux gènes. Une polyploïdisation a été détectée près de l'origine des Monocotylédones (Abrouk *et al.*, 2010). Chez les Orchidaceae deux autres polyploïdisations au moins se sont produites durant leur histoire évolutive, mais plusieurs autres polyploïdisations additionnelles sont intervenues chez certaines tribus, certains genres ou certaines espèces, pour permettre des *Orchis* à  $2n=80$  chromosomes, des *Ophrys* et des *Serapias* à  $2n=72$ , et jusqu'à  $2n=168$  dans la sous-tribu des Oncidinae (Felix et Guerra, 2000).

Un des éléments les plus originaux et variables de la fleur des Orchidées de nos régions est le labelle, un membre différencié du verticille des tépales internes (pétales). Il présente une très grande diversité en termes de forme, de taille, de couleur et de macule. Mondragón-Palomino et Theißen (2008) ont montré que la mise en place de ce pétale particulier, résultait de la présence, chez les Epidendroideae, de 4 exemplaires d'un gène de classe B d'identité florale. Ces quatre copies résultent de deux duplications (polyploïdisations), puisqu'ils ne sont présents qu'en un seul exemplaire chez les Monocotylédones ancestrales. Une première polyploïdisation, antérieure à l'origine des Angiospermes, a dupliqué les gènes codant pour des MADS-box de classe B en gène de type *DEF*- (pour *deficiens*) et de type *GLO*- (pour *globosa*). Ce sont les gènes homéotiques de classe B de type *DEF* qui déterminent l'identité des organes de la fleur. Mondragón-Palomino et Theißen (2008 et 2011) ainsi que Mondragón-Palomino *et al.* (2009), ont montré que les Orchidaceae en possèdent généralement 4 copies (**Figure 9**). En fait 3 ont été identifiées chez *Vanilla planifolia* (Vanilloideae), mais 4 chez *Phragmipedium longifolium* (Cypripedioideae), *Spiranthes odorata* (Orchidoideae), *Gongora galeata* (Epidendroideae) et *Phalaenopsis equestris* (Epidendroideae). Par contre, *Hypoxis villosa* (famille des Hypoxidaceae, proche des Orchidaceae), dispose seulement de deux copies des gènes de classe B, et *Asparagus officinalis* (Asparagaceae, Asparagales) d'une seule. Ceci montre que la plus ancienne des deux polyploïdisations conduisant aux deux premières copies des gènes de classe B de type *DEF* est antérieure à la séparation des Hypoxidaceae et des Orchidaceae, alors que la seconde polyploïdisation, propre aux seules Orchidaceae, pourrait être postérieure à la séparation des Apostasioideae d'avec les quatre autres sous-familles. C'est le maintien de plusieurs copies (quatre) d'un gène homéotique (*DEF*), et l'acquisition de nouvelles fonctionnalités pour certaines de ces copies, qui ont permis le développement du périanthe tel que nous le connaissons actuellement chez les Vanilloideae / Cypripedioideae / Orchidoideae / Epidendroideae avec ses 3 sépales – ie tépales externes -, 2 pétales latéraux – ie tépales latéraux internes -, et un tépale interne (= pétale) particulier, le labelle (Mondragón-Palomino

et Theißen, 2008 et 2011 ; Mondragón-Palomino *et al.*, 2009). Nous savons que dans la fleur normale :

- la spécification du labelle dépend de l'expression forte des gènes *PMADS3* et *PMADS4* et de l'expression faible des gènes *PMADS1* et *PMADS2*, dans le territoire du méristème floral où ce pétale particulier va se former (Mondragon-Palomino, 2013).
- la spécification des deux pétales latéraux dépend de l'expression forte des gènes *PMADS1* et *PMADS2* et de l'expression faible des gènes *PMADS3* et *PMADS4* (Mondragon-Palomino, 2013).
- la spécification des trois sépales dépend de la seule expression forte des gènes *PMADS1* et *PMADS2* (Mondragon-Palomino, 2013).

Ainsi, c'est une combinaison de l'expression différentielle de ces gènes codant pour des MADS-box qui détermine l'identité des sépales, des pétales et du labelle, c'est-à-dire du « *code orchidée* » tel que défini par Mondragón-Palomino et Theißen (2008, 2011) et Tsai *et al.* (2008).

De plus, les Epidendroideae ont maintenu deux copies des gènes de classe C qui participent à la mise en place du gynostème (Wang *et al.*, 2011). De fait, Chen *et al.* (2012) ont pu montrer qu'un gène de classe C et un gène de classe D coopèrent pour assurer le développement du gynostème et des ovules. D'une part, les mutants *multitepal* n'expriment plus le gène de classe C, et ne possèdent plus de gynostème qui est remplacé par un périnthe (sépales et pétales). On observe donc de l'extérieur vers l'intérieur de la fleur : sépales, pétales, sépales, pétales, sépales, etc... de la même manière que cela avait été décrit chez le mutant *agamous* d'*Arabidopsis thaliana*. D'autre part, dans le mutant *gyp* (pour gynostemium-like petals), le gène de classe C est exprimé en position anormale, dans les pétales, qui sont alors en partie transformés en structures de type gynostème.

### **Interprétations des anomalies florales de nos Orchidaceae européennes**

Lorsque l'on s'intéresse aux profils d'expression des quatre copies des gènes *DEF*, dans la fleur normale, on note que :

- la spécification de l'identité « tépales externes » (sépales) résulte de la forte expression des seuls gènes *PMADS1* et *PMADS2*.
- la spécification de l'identité « tépales latéraux internes » (pétales) associe la forte expression des gènes *PMADS1* et *PMADS2* et l'expression faible des gènes *PMADS3* et *PMADS4*.
- Enfin, la spécification de l'identité « labelle » dépend de l'expression forte des gènes *PMADS3* et *PMADS4*, avec celle faible des gènes *PMADS1* et *PMADS2*.

Ainsi, ces quatre copies de gènes associées au modèle ABCDE des Orchidaceae (**Figure 9**), permettent de proposer une explication pour certains *lusus* régulièrement observés chez nos Orchidées européennes (**Figure 10**). Sur cette base, les *lusus* s'expliqueraient par des modifications dans l'expression des quatre gènes de type DEF, parfois associées au fait que ces gènes ne s'expriment pas dans leurs territoires habituels au sein du méristème floral.

## Pélorie

Très généralement les fleurs des Orchidaceae (*Apostasia* exclue) présentent une symétrie bilatérale (on parle de fleur zygomorphe). Cependant certaines fleurs (**Figures 10 et 11**) montrent une symétrie radiale (fleur actinomorphe), avec soit 3 pétales (P) / 3 sépales (S) ou 6 tépales (T), donc sans labelle différencié, ou encore possédant 3 sépales et 3 labelles (les deux pétales latéraux étant transformés en labelles). Le passage de la symétrie bilatérale à la symétrie radiale (fleurs à 6T ou fleurs à 3S et 3P, voire certaines des fleurs à 3S et 3 labelles) donne ce que l'on nomme une **fleur pélorique**, mot qui qualifie une fleur se présentant avec une symétrie non conforme à la symétrie habituelle de l'espèce.

- fleurs à 6T, sans labelle

Dans ce lusus finalement assez rare (**Figure 11 a, b, c**), les fleurs possèdent six tépales identiques de type pétaloïdes (3 internes et 3 externes). Il est également possible d'observer des fleurs à six tépales identiques, mais de type sépaloïdes (verts). Si l'on compare à une fleur "normale", ce lusus chez *Platanthera bifolia*, il ne s'agit pas seulement d'un labelle pétaloïde. En fait toutes les pièces du périanthe semblent modifiées, et on observe 6 tépales et non plus 3 sépales et 3 pétales. Il n'existe plus de labelle, donc plus d'éperon. Ceci reflète le fait que ce sont les gènes d'identité florale exprimés dans le labelle (donc à un emplacement bien précis) qui sont responsables de l'identité « labelle avec éperon ». Cet exemple illustre au mieux cette spécificité d'expression. Chez ces lusus, les gènes *PMADS1* et *PMADS2* sont fortement exprimés et les gènes *PMADS3* et *PMADS4* faiblement exprimés, dans tous les territoires qui donneront les pièces florales du périanthe (calice et corolle). Il n'y a donc pas, dans ce cas, de spécification sépale, ni de spécification labelle.

Cet type de lusus possède des fleurs identiques à celles de certaines Orchidaceae, notamment le genre *Apostasia* de la tribu des Apostasioideae, mais également de quelques autres genres. En effet, il me semble (euphémisme pour dire que j'en suis certain) que des Orchidées de la sous-famille des Orchidoideae, tribu des Diurideae, sous-tribu des Thelymitrinae, appartenant aux genres *Thelymitra* et *Epiblema*, possèdent naturellement 6 tépales, comme certains lusus que nous venons de citer. Ce seraient donc des plantes dans lesquelles les gènes homéotiques qui spécifient le labelle et qui spécifient les sépales ne s'exprimeraient plus, permettant donc de retrouver les caractéristiques florales ancestrales (*Apostasia*, Liliales).

- fleurs à 3 P 3S, donc sans labelle

Les deux *Ophrys* : de mars avec son labelle à peine esquissé et *arachnitiformis* avec une pièce florale à demi labelle et à demi pétale (**Figure 11 d, e**), constituent des intermédiaires entre les fleurs normales à 3 sépales, 2 pétales et 1 labelle et les fleurs péloriques à 3 sépales et 3 pétales. De même la **Figure 11 f** présente un autre type d'intermédiaire mais à 2 pétales et 4 sépales.

Les **Figures 11 g, h, i, j** montrent des fleurs à trois sépales et à trois pétales, dans lesquelles le labelle ne se différencie plus des deux tépales latéraux. Lorsqu'il existe 3 pétales

identiques, il ne s'agit pas d'un labelle transformé en pétale, mais au contraire le labelle ne s'est pas différencié des autres pétales. En fait ce pétale particulier qu'est le labelle n'exprime plus (ou de façon insuffisante) certains gènes homéotiques lesquels spécifient l'identité labelle. Des intermédiaires existent avec un labelle partiellement différencié (*Ophrys arachnitiformis*, *scolopax*, *marzuola*). Cette perturbation dans l'expression de certains gènes homéotiques permet en quelque sorte un "retour en arrière" vers des fleurs de type *Apostasia*, voire Liliales. Dans ce type de lusus, la spécification de l'identité sépales résulte de la forte expression des gènes *PMADS1* et *PMADS2* dans tous les territoires qui donneront les sépales, comme pour la fleur normale. Tous les pétales (labelle inclus) présentent la même spécification de l'identité pétale, associant la forte expression des gènes *PMADS1* et *PMADS2* et l'expression faible des gènes *PMADS3* et *PMADS4*, dans tous les territoires qui donneront les sépales (labelle inclus). Il n'existe plus de territoire d'expression spécifique du labelle. Il est intéressant de noter qu'au moins un genre de la sous-tribu de Orchidinae (incluant *Anacamptis*, *Serapias*, *Ophrys*, etc....), le genre *Benthamia*, possède des espèces (*chlorantha*, *nigrescens*) dont les fleurs sont extrêmement proches des trois sépales et trois pétales, suggérant que les gènes qui permettent la différenciation du labelle soit sont mutés, soit s'expriment faiblement.

Les modifications des territoires d'expression (on parle d'expression cadastrale) observées dans ces lusus peuvent avoir différentes causes : des mutations dans les gènes *PMADS* (ou dans leur promoteur) modifiant soit leur niveau expression, soit l'endroit où ces gènes sont exprimés (territoire d'expression), ou des mutations dans les gènes qui déterminent les frontières entre les différents territoires d'expression, entraînant ainsi des déplacements de frontière, suppressions de frontière ou créant de nouvelles frontières.

### le type multitepal

Les travaux de Wang *et al.* (2011) montrent que les Epidendroideae possèdent deux copies des gènes homéotiques de classe C, dont les profils d'expression sont différents, mais suggèrent un rôle dans le développement du gynostème. En effet, les mutants *multitepal* de *Cymbidium ensifolium* n'expriment plus l'un de ces deux gènes, et n'ont plus de gynostème qui est remplacé par un périanthe (sépales / pétales), qui produit en continu sépales et pétales. On observe donc de l'extérieur vers l'intérieur de la fleur : sépales, pétales, sépales, pétales, sépales, etc....de la même manière que cela avait été décrit pour le mutant *agamous* d'*Arabidopsis thaliana*. Il semble exister deux types de mutants *multitepal* chez *Cymbidium*, l'un produisant des pièces florales essentiellement chlorophylliennes difficiles à caractériser, et l'autre des pièces florales sépaloïdes et pétaloïdes. Les **Figure 12 a, d** pour les pièces florales chlorophylliennes et les **Figure 12 b, c, e, f** pour les pièces florales sépaloïdes et pétaloïdes, confirment la réalité de ces deux catégories. Ces deux types de mutants montrent que, contrairement au méristème floral qui possède habituellement une croissance déterminée,

chez ces mutants le méristème floral continue plus longtemps de maintenir la mise en place de pièces florales.

Un *Ophrys* (non identifiable) photographié par pmb (la **Figure 12 a**) montre une plante exhibant une profusion de pièces florales plutôt sépaloides chlorophylliennes, qui paraît bien ressembler au mutant *multitepal* de Wang *et al.* (2011). De même plusieurs observations d'*Ophrys scolopax* (**Figure 12 b, c, e, f**), une de *tenthredinifera*, et une d'*Orchis anthropophora* (**Figure 12 d**) montrent également des individus possédant un grand nombre de tépales (10/11) plutôt pétaloïdes, dont un parfois légèrement « labellisé », avec un nombre variable de gynostèmes. Il est probable que ces lusos résultent du dysfonctionnement de gènes d'identité florale, probablement les gènes de classe C de type *Agamous* comme cela avait été observé par Wang *et al.* (2011) chez *Cymbidium*. De plus la présence de plusieurs gynostèmes suggère que ces mutants *multitepal* conduisent à une transformation homéotique incomplète.

### le lien pétale – gynostème (Figure 13)

Plusieurs *Ophrys* présentent des phénotypes s'écartant peu de la normale, et finalement plutôt beaux : un pétale et deux gynostèmes le second du côté où le pétale est absent (**Figure 13 a, b**), trois gynostèmes mais sans pétale (**Figure 13 e, f**) et des formes plus ou moins intermédiaires (**Figure 13 c, d**). Pour les fleurs à deux gynostèmes avec un pétale manquant, on se retrouve dans la situation du mutant *gylp* (gynostemium like petals) de *Phalaenopsis*, pour lequel un gène (MADS box de classe C) est exprimé en position anormale, dans les pétales, qui sont alors en partie transformés en structures de type gynostème (Chen *et al.*, 2012). Il semble bien que les lusos observés confirment la réalité d'une relation pétale / gynostème, relation encore soulignée par la **Figure 13 g** montrant des gynostèmes en partie transformés en labelles, soulignant ainsi le lien entre pétale (labelle ici) et gynostème.

Nous retrouvons toutes les situations, avec l'absence des pétales et 3 gynostèmes chez *Ophrys passionis*, *araneola*, *apifera* et *drumana*, un seul pétale et deux gynostèmes (un situé du côté du pétale absent) chez *Ophrys passionis*, *bertolonii* et *fuciflora*. Ces lusos d'*Ophrys* manifestement pourraient exprimer un gène de classe C en position anormale (dans ce qui aurait dû donner des pétales latéraux) ce qui a pour effet d'ajouter deux gynostèmes, chacun remplaçant un pétale latéral.

### **Les frontières (entre organe, entre territoires d'expression)**

*Soudures (ou absence de séparation), frontières*

Parmi les lusos observés, un petit nombre montrent des soudures (à moins qu'il ne s'agisse parfois d'absences de séparation) entre divers organes : par exemple (**Figure 14 a, b**) chez

*Ophrys bombyliflora* entre sépale latéral, sépale dorsal et un pétale latéral formant ainsi une pièce florale imposante, chez *Ophrys provincialis* entre sépale latéral et sépale dorsal. Un *Ophrys scolopax* (Figure 14 c) montre une soudure pétale latéral, sépale latéral et une partie du sépale dorsal, formant deux très imposants pétalo-sépales. Un *Ophrys arachnitiformis* (Figure 14 d) possède un double sépale latéral. Les *Ophrys aranifera*, *insectifera*, *aurelia*, *bombyliflora*, *arachnitiformis*, *fusca*, *drumana*, *fuciflora* (Figure 14 e, f, g, h, i, j, k, l), ainsi que *Epipactis helleborine*, *Ophrys exaltata marzuola*, *aveyronensis*, *riojana*, *scolopax* montrent outre l'absence de labelle, la présence d'un sépale dorsal et de deux pétales, la même soudure (ou l'absence de séparation) des deux sépales latéraux. Dans cet ensemble, seul *Ophrys arachnitiformis* (Figure 14 i) présente une très mince esquisse de labelle. On notera chez un *Ophrys drumana* (Figure 14 m) une ébauche de séparation entre les sépales latéraux. Enfin, un *Ophrys* non déterminé (Figure 14 n) possède un labelle positionné dans le large sépale basal (le photographe le notait « comme dans son berceau »)

Il faut noter pour ce type de soudure (2S 2P pas de labelle) qu'il ne s'agit probablement pas d'un *lusus* héréditaire, en effet, plusieurs photos montrent des fleurs normales sur les inflorescences possédant une fleur à 2 sépales et 2 pétales.

Signalons enfin l'exceptionnelle observation d'une fleur d'*Ophrys araneola* gamosépale, c'est-à-dire dont les sépales sont soudés à la base.

Les fleurs des Orchidaceae permettent d'observer diverses soudures (ou non séparation) entre organes de la fleur, contribuant ainsi à la très grande diversité florale des Orchidaceae :

- la plus connue est la soudure complexe (fusion) style – stigmate – étamine(s) formant le gynostème, sauf chez les Apostasioideae où il se limite à une soudure à la base.

- soudure (ou non séparation) des sépales latéraux (synsépalie) par leur marges voisines chez les Cypripedioideae et dans le genre *Serapias*, comme nous venons de le noter pour plusieurs *Ophrys*. Et de la même manière, soudure des deux tépales latéraux externes (sépales) chez quelques Pleurothallidinae (*Restrepia* et genres voisins comme *Barbosella*, *Dresslerella*, *Brachionidium*, *Restrepopsis*), soudure des 3 tépales externes chez d'autres Pleurothallidinae comme *Masdevallia* et quelques genres apparentés : *Dracula*, *Porroglossum*, *Trisetella*.

Les *lusus* correspondant à des soudures (ou non séparation) indiquent que le type de mutation observée chez ces *lusus* est la réminiscence de mutations conservées dans certains genres d'Orchidaceae.

### *Pièces en surnombre*

A l'inverse des fusions, nous avons pu noter un tout petit nombre d'exemples de pièces florales additionnelles correspondant pour une part à des séparations additionnelles résultant probablement de créations de nouvelles frontières entre organes ou de l'absence de soudure : absence de soudure des sépales latéraux chez *Cypripedium calceolus* (Figure 15 a), sépales et pétales additionnels chez un *Ophrys* non déterminé (Figure 15 b), un sépale additionnel et un labelle additionnel chez *Ophrys splendida* (Figure 15 c), pièces du périanthe additionnelles et gynostèmes additionnels chez *Ophrys aranifera* (Figure 15 d), deux sépales, un pétale, un

gynostème et un labelle additionnels chez *Ophrys scolopax* (Figure 15 e), deux gynostèmes additionnels plus ou moins labellisés chez *Ophrys drumana* (Figure 15 f), un sépale et un pétale surnuméraires chez *Ophrys drumana* (Figure 15 h), un sépale additionnel chez *Ophrys x chiesesica* (*saratoi* x *pseudoscolopax*), *Ophrys fuciflora* et *splendida* (Figure 15 g, i, j), un gynostème additionnel chez *Ophrys philippi* (Figure 15 k). Enfin, une structure complexe, qui pourrait être la fusion de deux fleurs a été notée chez *Ophrys aranifera* (Figure 15 l), la vraisemblance d'une telle fusion est confortée par l'observation exceptionnelle chez *Epipactis phyllanthes* d'un double ovaire avec un doublement du nombre des pièces florales.

Deux observations rarissimes de double pièce florale ont été effectuées, l'une chez *Epipactis helleborine* et l'autre chez *Ophrys scolopax*. Il s'agit dans le cas d'*Epipactis helleborine* de deux gynostèmes superposés et pour *Ophrys scolopax* de la présence de deux labelles superposés.

Un type d'organe additionnel fréquent (8 genres, 33 espèces) est la présence de deux labelles (Fig 16), parfois accompagnée de plusieurs gynostèmes. Entre les deux labelles complets avec deux gynostèmes des *Anacamptis morio*, *Cephalanthera damasonium*, *Platanthera bifolia*, *Serapias neglecta*, *Ophrys fuciflora* et *speculum* (Figure 16 b, c, d, e, h, i) et les deux demi-labelles d'*Ophrys araneola* et *fuciflora* (Figure 16 m, n) on observe des bilabelles avec une seule cavité stigmatique d'*Ophrys bombyliflora* (Figure 16 k).

Les « double labelle » possèdent probablement une origine relativement simple. Il peut s'agir de la mise en place d'une frontière additionnelle, au milieu de la zone du méristème floral qui doit donner le labelle, du coup cette zone en donne deux. Vous noterez que dans les doubles labelles existe toute une gamme allant de deux labelles avec leurs macules, à deux-demi labelles possédant des demi-macules. Il est également possible d'imaginer que certains des bilabelles résultent d'une division du méristème floral en deux parties ou presque, avec des espèces présentant également sépales, pétales et gynostèmes en surnombre. Quelques cas dans lesquels existe un large surnombre de plusieurs pièces florales (périanthe et gynostème) chez les *Ophrys aranifera*, *aurelia*, *drumana*, *fuciflora*, *scolopax* et *splendida*, peuvent être compris comme étant deux fleurs soudées ou regroupées par contraction, sur la base des doubles fleurs d'*Epipactis distans* et de *Serapias lingua* (Figure 16 a) situées à l'aisselle d'une bractée.

La présence de trois labelles pourrait être considérée comme faisant partie de l'ensemble « pièces florales additionnelles ». Cela n'est pas toujours vrai. En effet, l'observation des espèces présentant 3 labelles montre en réalité deux phénomènes différents selon que les 3 labelles sont disposés en Y (Figure 17 a, b, c, d, e, f) ou selon que ces trois labelles sont positionnés côte à côte (Figure 17 h, i, j). Manifestement cela reflète deux types de phénomènes, avec lorsque les labelles sont côte à côte un positionnement du type de celui des bilabelles, donc appartenant bien à la catégorie des pièces florales additionnelles, c'est le type le plus rare (21 photos) (*Ophrys aveyronensis*, *drumana*, *exaltata marzuola*, *ficalhoana*,

*fuciflora*, *funerea*, *lutea*, *magniflora*, *occidentalis*, *splendida*). Dans ce cas, il est possible et même probable que l'on soit dans le cas de figure du double labelle, notamment lorsqu'il n'existe qu'un seul gynostème, avec la mise en place de frontières nouvelles dans la zone où s'expriment les gènes propres au labelle. Dans ces trilabelles côte à côte, on notera la présence régulière de 2 pétales et 3 sépales, aussi, lorsque l'on considère l'exemple d'*Ophrys exaltata marzuola* (Figure 17 g), avec peut être des gynostèmes potentiels en partie labellisés, il est possible d'imaginer que cela peut expliquer une des origines des triples labelles, ceux de type côte à côte. Ce type de labelle se poursuit avec des fleurs qui peuvent exhiber 4 ou 5 labelles (Figure 17 k).

Chez plusieurs *Ophrys* (*passionis*, *drumana*, *bertolonii*, *insectifera*, *magniflora*), notamment ceux des Figures 13 g, 15 f et 17 g, en avant (plus central) du verticille de pétales, il est parfois possible d'observer de part et d'autre du gynostème habituel, des structures plus ou moins de type labelle. S'agit-il de gynostèmes additionnels labellisés ? ou bien ces structures correspondent-elles au développement des 2 staminodes vestigiales du verticille interne des étamines (a1 et a2) ? (rappelons ici que le gynostème résulte de la fusion du filet de l'étamine et du style, et que les Orchideae peuvent posséder des vestiges de ces deux staminodes du verticille interne des étamines, habituellement incorporés au gynostème), ou encore s'agit-il d'auricules (au plan ontogénie ce sont des pièces florales dérivées de l'anthere fertile) qui se développent en formant des pseudo-labelles ?

Par contre pour la disposition en Y ce sont les pétales latéraux qui sont transformés en labelles (*Anacamptis pyramidalis*, *Neotinea ustulata*, *Himantoglossum robertianum*, *Dactylorhiza majalis*, *Serapias lingua*, *Ophrys arachnitiformis*, *aranifera*, *aymoninii*, *drumana*, *fuciflora*, *marzuola*, *passionis*, *pseudoscolopax*, *scolopax*, *purpurea*) et c'est le cas le plus fréquent (22 photos) car il est abondé par les exemples de sépales plus ou moins transformés en labelles (87 photos). Notons que les deux types de trilabelle existent chez *Ophrys drumana* et *fuciflora*. Chez ce type de lusos, nous observons des fleurs péloriques à trois labelles et trois sépales, dans lesquelles les deux pétales latéraux sont transformés en labelles. Dans ce lusos, la spécification de l'identité sépales résulte de la forte expression des gènes *PMADS1* et *PMADS2* dans tous les territoires qui donneront les sépales. Par contre, et contrairement aux plantes normales, dans ce lusos, tous les pétales (labelle inclus), présentent la spécification de l'identité « labelle » c'est-à-dire une expression forte des gènes *PMADS3* et *PMADS4*, et faible des gènes *PMADS1* et *PMADS2*, et ce dans tous les territoires qui donneront les pétales (labelle inclus). Il n'existe plus de territoire dans lequel les gènes *PMADS3* et *PMADS4* s'expriment faiblement et les gènes *PMADS1* et *PMADS2* fortement, pour spécifier les pétales latéraux. Les intermédiaires (baptisés ici « pétales labellisés ») entre 3 sépales, 2 pétales 1 labelle, et 3 sépales 3 labelles, vont d'une expression extrêmement limitée de gènes du labelle dans les pétales latéraux (*Ophrys aranifera* Figure 18 a) à presque trois labelles en termes de forme et de coloration (*Ophrys aranifera* Figure 18 m). Ces intermédiaires pourraient avoir plusieurs origines : forte expression des gènes spécifiques du labelle qui s'étend au-delà aux autres pétales, frontière mal définie. Profitons de ces magnifiques fleurs à pétales plus ou moins transformés en labelles pour montrer chez *Ophrys passionis* que les fleurs de cette inflorescence sont toutes de même type (Figure 18 o) indiquant ainsi un lusos probablement d'origine génétique.

Chez un *Ophrys passionis* nous avons noté un cas dans lequel toutes les pièces du périanthe sont plus ou moins transformées en labelles. On peut penser, que tout le méristème floral exprime fortement les gènes *PMADS3* et *PMADS4* et faiblement les gènes *PMADS1* et *PMADS2*, c'est-à-dire spécifie partout dans le périanthe l'identité labelle.

### Frontière en position anormale (Figure 19)

Pour faciliter les explications, démarrons avec un exemple assez simple, un *Ophrys aveyronensis* possédant 2 sépales, un labelle et 2 gynostèmes (Figure 19 a). Dans la mesure où les sépales présentent deux nervures centrales parallèles, il est quasi certain qu'il s'agit de pièces soudées (ou non séparées), la présence de 2 (peut être trois) gynostèmes suggère que les pétales sont transformés en gynostèmes (mutation *gylp* vu précédemment), ce qui montrerait que chacune des deux importantes pièces florales serait un double sépale. On peut alors penser à une anomalie dans la frontière séparant les sépales, entraînant la création de seulement deux zones de sépales. Un second exemple, plus subtil, chez *Ophrys apifera* (Figure 19 b), montre un lusus avec 2 gynostèmes, 3 sépales, 1 pétale bien individualisé et une pièce mixte pétale/sépale (la partie pétale reconnaissable à la couleur). Une frontière nouvelle a permis aux gènes homéotiques de spécifier un quatrième sépale, mais l'absence de frontière sépale pétale de ce côté a permis la création d'une pièce mixte. Un troisième exemple, encore chez *Ophrys aveyronensis* (Figure 19 c), montre une fleur possédant un gigantesque disons sépale, un labelle montrant une macule incomplète, une cavité stigmatique incomplète, et une partie du labelle qui pourrait être disons un morceau de pétale. Dans ce cas, plusieurs anomalies : réduction de la frontière du territoire d'expression des gènes homéotiques spécifiant le labelle, absence de frontières pour les gènes homéotiques spécifiant sépales et pétales.

Dans les quatre exemples qui suivent, nous observerons quelques jolis lusus chez *Ophrys forestieri*, *riojana* et *bertolonii*, ainsi que chez *O. fuciflora* mais de façon unilatérale (Figure 19 d, e, f, g) chez lesquels les sépales latéraux sont pour une grande part de type labelle et pour une petite part de type pétale latéral, en sorte que les sépales latéraux sont agrandis. Labelle, pétales latéraux et sépales sont habituellement mis en place sur les territoires définis par les gènes homéotiques. Cependant, dans ces lusus, ces territoires ne coïncident plus que partiellement avec les territoires d'expression des gènes homéotiques et des gènes spécifiquement exprimés dans le labelle et dans les pétales latéraux, mais présentent une expression étendue aux sépales latéraux (cf figure 20). Ceci pourrait traduire une anomalie de position de la frontière entre territoires d'expression des gènes homéotiques destinés à spécifier le labelle, et des gènes destinés à s'exprimer d'une part dans le labelle (macule, coloration) et d'autre part dans les pétales latéraux (coloration). Un autre lusus chez *Ophrys drumana* (Figure 19 h), mais également détecté chez *O. araneola* et *O. exaltata marzuola*) ressemble très fortement aux quatre précédents, à ceci près que les territoires d'expression des

gènes homéotiques spécifiant labelle additionnel et pétale ne sont pas séparés, d'où l'absence de pétales.

Le somptueux lusus d'*Ophrys aurelia* (Figure 19 i) apparaît dans la continuité des précédents. Tout y est cependant assez complexe. Trois sépales existent, mais les deux latéraux expriment des gènes de coloration rappelant d'une part le labelle et d'autre part dans la partie supérieure les pétales. Deux pétales sont présents ainsi qu'un gynostème, mais dans cet exemplaire une sorte de labelle est divisé en deux pièces florales disons partiellement labellisée (sans macule). Donc, des gènes du labelle sont exprimés dans les sépales (frontière floue), et ces sépales ont une petite partie commune pétaloïde (la frontière entre gènes homéotiques spécifiant les pétales n'est pas la même que la frontière qui délimite l'expression des gènes permettant la coloration des pétales). Enfin, une frontière additionnelle existe qui sépare le labelle en deux.

*Ophrys aveyronensis* et *O. magniflora* (respectivement Figure 19 j, k) illustrent un type de lusus que nous avons déjà observé (paragraphe soudure) avec deux sépales (dont un largebasal) et deux pétales, mais sans labelle, alors que ces deux exemples possèdent des pièces florales mixtes pétale/demi-labelle. Comme dans le lusus d'*Ophrys aurelia* précédent, il ne s'agit pas réellement d'un labelle, mais de pièces florales exprimant une partie des gènes spécifiques du labelle. Néanmoins, là aussi existe une frontière additionnelle qui sépare le labelle en deux, mais il n'existe pas de frontière séparant pétale et demi-labelle.

Enfin, j'ai un faible pour cet adorable petit lusus chez un *Ophrys* indéterminé (Figure 19 l). Il n'est pas si éloigné que cela des lusus à fleur pélorique déjà présentés avec 3 sépales et 3 pétales. Cependant il possède des pièces florales mixtes inhabituelles : un sépale latéral dont une partie est pétaloïde et qui est sur un verticille plus central que la dernière pièce florale 50% pétale 50% sépale positionnée comme un labelle. La frontière pétale/sépale est dans les deux cas marquée par une bande de coloration foncée.

## Conclusions

Comme toutes les Angiospermes, les Orchidaceae sont d'origine polyploïde. Des duplications génomiques ont permis aux Vanilloideae, Cypridioideae, Orchidoideae et Epidendroideae, de conserver 4 (rarement 3) copies des gènes homéotiques d'identité florale de type *DEF* (classe B) permettant de produire ce pétale particulier qu'est le labelle, et 2 copies de gènes homéotiques de classe C permettant le développement d'un gynostème complexe (Mondragón-Palomino *et al.*, 2009 ; Mondragón-Palomino, 2013 ; Wang *et al.*, 2011 ; Chen *et al.*, 2012). Ces deux aspects particuliers majeurs de la fleur de la plupart des Orchidées (labelle, gynostème) sont donc uniquement liés au fait qu'elles disposent de plusieurs copies

de certains gènes, alors que lorsqu'il n'y en a qu'un seul comme chez les *Apostasia*, il n'y a pas de labelle, ni de gynostème complexe, mais tout au plus une petite soudure basale de parties d'organes. Ainsi, dans cette famille des Orchidaceae, le modèle ABCDE permet d'une part de définir les tépales externes (sépalés), les tépales internes (pétales), le labelle, le gynostème, et d'autre part d'expliquer bon nombre des nombreuses anomalies (lusus) observées dans la nature.

Les remarquables observations des nombreux participants au forum « ophrys.bbactif.com » ont identifié un grand nombre de lusus, leurs photos confirment souvent la présence de la même anomalie sur les fleurs d'une hampe florale et dans les meilleurs des cas sur la même plante retrouvée d'années en années. C'est l'indice (quasi) certain d'une modification génétique. L'échantillon de lusus relevés est de taille satisfaisante (907 photos). Il a donc permis de déceler des raretés (inflorescences ramifiées, fleurs non résupinées, tailles extrêmes) voire même des situations exceptionnelles comme ces fleurs soudées de *Serapias*. De plus, la plupart des lusus observés se retrouvent identiques chez des genres différents ou des « espèces » différentes, soulignant ainsi un probable support génétique à ces anomalies. Ces lusus sont également spectaculaires (hypochromes, inflorescences non résupinés, soudure ou absence de séparation de pièces florales, bi- et même tri- labelles, fleurs péloriques, frontières et territoires d'expression déplacés).

Nous sommes néanmoins en manque d'explications solides pour les hyperchromes, pour l'origine des inflorescences ramifiées, et pour les limites entre territoires d'expression. Cela laisse pas mal d'espace pour ceux qui travaillent en amont de nos préoccupations, à la recherche des mécanismes détaillés. Néanmoins, il ne faut faire aucun complexe, l'accumulation des données a permis quelques petites avancées notamment en ce qui concerne le lien entre gynostème et pétale, élargi ici, ou encore la relation gynostème-labelle, ou la mise en évidence de deux catégories de fleurs à trois labelles. De plus, nous aurons à élargir la liste des lusus qui correspondent à des formes « normales » chez d'autres espèces ou tribus d'Orchidées sauvages, comme nous avons pu le faire avec les fleurs à 6 tépales chez *Thelymitra* ou *Apostasia*, les fleurs à 3 sépalés et 3 pétales chez des espèces du genre *Benthamia*, ou avec certaines soudures entre sépalés. Ces observations rendent très vraisemblable le fait que l'apparition de nouvelles formes de fleurs puisse résulter du mpaintien de mutations de ces gènes homéotiques.

Comme l'expliquent Duttke *et al.* (2012), plusieurs pays d'Asie se sont intéressés à la culture des Orchidées depuis très longtemps, par exemple dès 1600 au Japon, ce qui a eu notamment comme conséquence de permettre l'observation de nombreux mutants. Duttke *et al.* (2012) décrivent ainsi des « mutants » chez une Aeridinae, *Neofinetia falcata* (anciennement *Nipponorchis*), dont plusieurs correspondent parfaitement à 6 des lusus que nous avons décrits :

- variations homéotiques des pièces florales : fleurs péloriques avec les 3 sépalés/3 pétales et 3 sépalés/3 labelles.
- variations du nombre de pièces florales : 3 sépalés 1 labelle (perte des 2 pétales), 3 sépalés 2 pétales 2 labelles.

- maintien de l'activité méristématique du méristème floral qui continue de mettre en place des sépales et des pétales : deux types de mutants *multitepal* mettant en place soit de nombreuses pièces florales chlorophylliennes, soit de nombreux sépales et pétales (avec ou sans labelles),
- notons également que *Neofinetia falcata* possède un labelle avec éperon, présentant plusieurs tailles comme noté ici chez *Orchis provincialis*.

Les données de Duttke *et al.* (2012) confortent l'importante question de la « stabilité » d'une partie des lusus que nous avons présentés. Les données très anciennes de Reychler (1928), auteur cité par Rudall et Bateman (2003), indiquaient que les fleurs de certains mutants changeaient parfois morphologiquement dans les floraisons successives. Nous savons désormais que des épimutants du type de celui observé chez des Linaires pour le gène *LCYC* (pour **L**inaria **C**ycloidea) entraînent la transition fleur à symétrie bilatérale / fleur à symétrie radiale. Cet épimutant *Lcyc* correspond à un gène dont la séquence nucléotidique demeure inchangée, mais dont certaines cytosines sont méthylées, ce qui éteint l'expression du gène. Plus la séquence est méthylée, plus le phénotype est fort. Cubas *et al.* (1999) montrent que cette épimutation est assez stable, mais réverte occasionnellement, permettant le retour à un phénotype sauvage. Il est possible de penser que cette réversion puisse être liée à une variation de l'environnement. Il est possible que certains des lusus observés résultent de tels mécanismes, par exemple lorsque nous observons une hampe florale montrant des fleurs à 2 sépales et 2 pétales avec également une fleur « normale », chez *Ophrys scolopax* et *Ophrys riojana*, une hampe florale chez *Ophrys insectifera* montrant une fleur à sépales labellisés et une fleur à 3 sépales, 2 pétales et 2 pièces florales ressemblant à des pétales en partie labellisés.

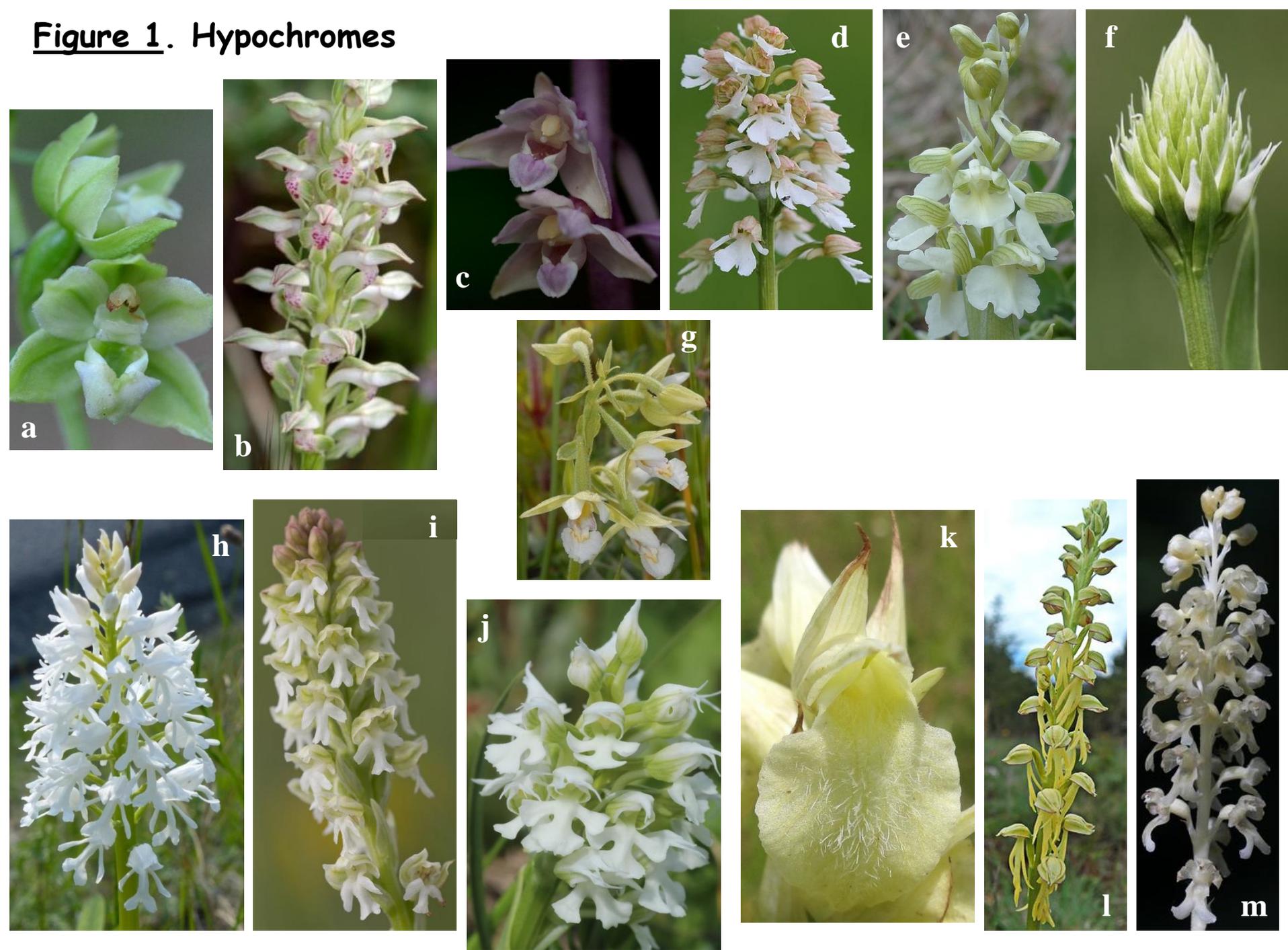
Les lusus ont ceci d'intéressant qu'ils montrent des situations singulières, permettant souvent d'interpréter les mécanismes sous-jacents en s'aidant des travaux réalisés chez des espèces modèles (mutant *agamous* d'*Arabidopsis*, mutants *gyp* et *multitepal* de *Phalaenopsis*, « mutants » de *Neofinetia falcata*). Bien des avancées ont été obtenues depuis la publication d'Emberger (1951) sur l'origine de la fleur. Aucun doute n'est permis, les 20 prochaines années devraient nous permettre de disposer de très abondantes données relatives à l'organisation des génomes des Orchidées, leur contenu en gènes, leur état de méthylation, ce qui nous aidera à comprendre les mécanismes qui sont à la base de la construction de la fleur, permettant ainsi d'expliquer ses anomalies.

## Bibliographie

- Abrouk M, Murat F, Pont C, Messing J, Jackson S, Faraut T, Tannier E, Plomion C, Cooke R, Feuillet C, Salse J, 2010 Palaeogenomics of plants: synteny based modelling of extinct ancestors. *Trends in Plant Science* 15: 479–487
- Charon C, Bruggeman Q, Thareau V, Henry Y, 2012 Gene duplication within the Green Lineage: the case of *TEL* genes. *Journal of Experimental Botany* 63(14): 5061–5077
- Chen Y-Y, Lee P-F, Hsiao Y.-Y., Wu W-L, Pan Z-J, Lee Y-I, Liu K-W, Chen L-J, Liu Z-J, Tsai W-C, 2012 C- and D-Class MADS-Box Genes from *Phalaenopsis equestris* display functions in Gynostemium and ovule Development. *Plant Cell Physiol.* 5(6): 1053–1067
- Coen ES, Meyerowitz EM, 1991 The war of the whorls : genetic interactions controlling flower development. *Nature* 353: 31-37
- Cubas P, Vincent C, Coen E, 1999 An epigenetic mutation responsible for natural variation in floral symmetry. *Nature* 401, 157–161
- Devey DS, Bateman RM, Fay MF, Hawkins JA, 2008 Friends or Relatives? Phylogenetics and Species Delimitation in the Controversial European Orchid Genus *Ophrys*. *Annals of Botany* 101: 385–402
- Duttke S., Zoulias N, Kim M, 2012 Mutant flower morphologies in the Wind Orchid, a novel Orchid model species. *Plant Physiol.* 158: 1542-1547
- Emberger L, 1951 L'origine de la fleur. *Experientia* 7 (5): 161-200
- Feldmann P, 2011 Orchidées sauvages des Antilles. Editions PLB, pp. 129
- Felix LP, Guerra M, 2000 Cytogenetics and cytotaxonomy of some Brazilian species of Cymbidioid orchids. *Genetics and Molecular Biology* 23(4) : 957-978
- Gaffiot F 1934 Dictionnaire latin-français : Le grand Gaffiot. Hachette.
- Henry Y, 2014 Radiation évolutive chez les Angiospermes (avec une attention toute particulière pour les Orchidaceae). *Journal Europaischer Orchideen* (in press).
- Mondragon-Palomino M, 2013 Perspectives on MADS-box expression during orchid flower evolution and development. *Frontiers in Plant Science* 4: 1-9
- Mondragón-Palomino M, Theißen G, 2008 MADS about the evolution of orchid flowers. *Trends in Plant Science* 13(2): 51-59
- Mondragón-Palomino M, Hiese L, Härter A, Koch MA, Theißen G, 2009 Positive selection and ancient duplications in the evolution of class B floral homeotic genes of orchids and grasses. *BMC Evolutionary Biology* 9: 81
- Mondragon-Palomino M, Theißen G, 2011 Conserved differential expression of paralogous DEFICIENS- and GLOBOSA-like MADS-box genes in the flowers of Orchidaceae: refining the 'orchid code'. *Plant Journal* 66: 1008–1019
- Reychler L, 1928 Mutations with orchids. Goemaere, Bruxelles. Cité par Rudall et Bateman (2003)
- Ring J-P, 2002 Et si *Ophrys* rimait avec homeosis. Bulletin annuel de la SFO de Poitou-Charentes et Vendée, p. 45 – 69
- Ring J-P, 2007 Le Spectre maculaire, une autre approche de la taxonomie et de la phylogénèse des *Ophrys*. Bulletin annuel de la SFO de Poitou-Charentes et Vendée, p. 25 – 58

- Rudall PJ, Bateman RM, 2002 Roles of synorganisation, zygomorphy and heterotopy in floral evolution: the gynostemium and labellum of orchids and other lilioid monocots. *Biol. Rev.* **77**: 403-441
- Rudall PJ, Bateman RM, 2003 Evolutionary changes in flowers and inflorescences: evidence from naturally occurring terata. *Trends in Plant Science* 8(2): 76- 82
- Salazar GA, Cabrera LI, Madrinan S, Chase MW, 2009 Phylogenetic relationships of Cranichidinae and Prescotttiinae (Orchidaceae, Cranichideae) inferred from plastid and nuclear DNA sequences. *Annals of Botany* 104: 403–416
- Theissen G, Becker A, Di Rosa A, Kanno A, Kim JT, Münster T, Winter K-U, Saedler H, 2000 A short history of MADS-box genes in plants. *Plant Molecular Biology* 42: 115–149
- Theissen G, Melzer R, 2007 Molecular Mechanisms Underlying Origin and Diversification of the Angiosperm Flower. *Annals of Botany* 100: 603–619
- Tsai WC, Pan ZJ, Hsiao YY, Jeng MF, Wu TF, Chen WH, Chen HH, 2008 Interactions of B-class complex proteins involved in tepal development in *Phalaenopsis* orchid. *Plant Cell Physiol.* 49: 814–824
- Wang S-Y, Lee P-F, Lee Y-I, Hsiao Y-Y, Chen Y-Y, Pan Z-J, Liu Z-J, Tsai W-C, 2011 Duplicated C-Class MADS-Box Genes Reveal Distinct Roles in Gynostemium Development in *Cymbidium ensifolium* (Orchidaceae). *Plant Cell Physiology* 52(3): 563–577

**Figure 1. Hypochromes**



**Figure 2. Fleurs hypochromes**



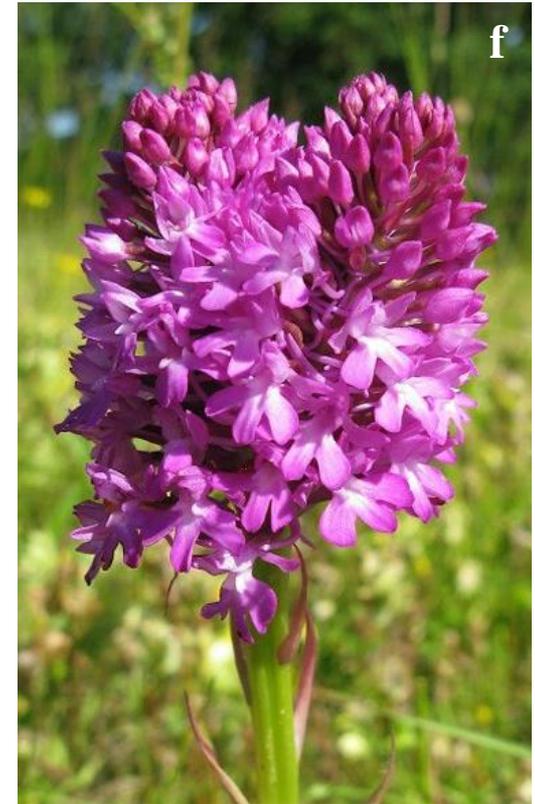
**Figure 3.** *Hypochromes partiels*



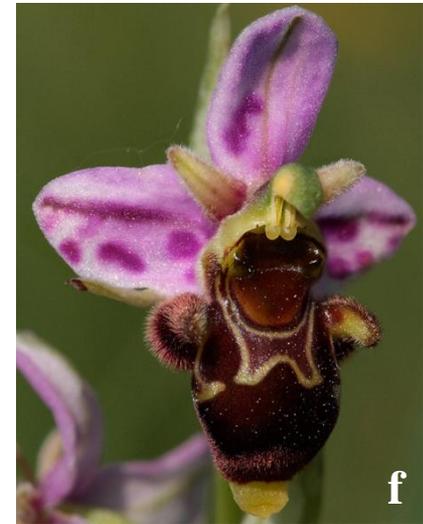
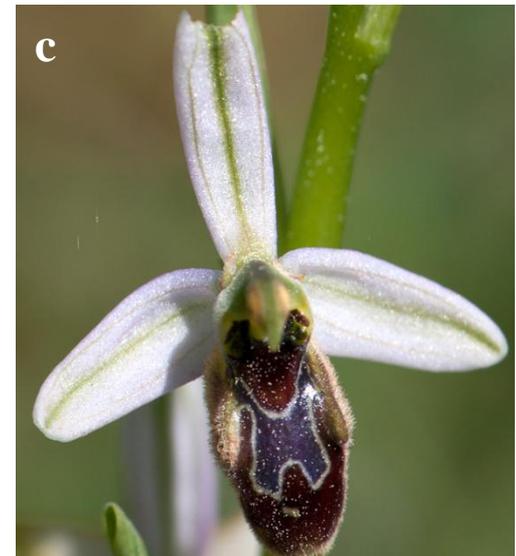
Figure 4. Hyperchromes



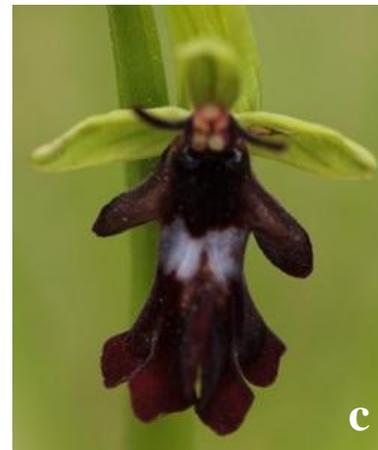
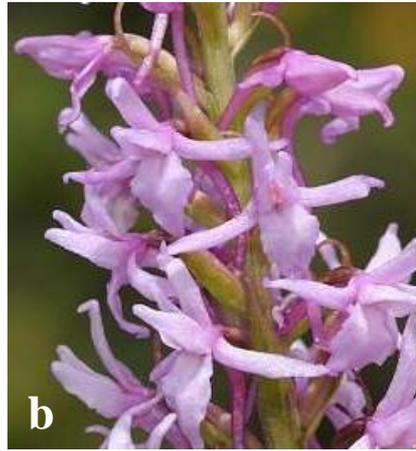
**Figure 5. Fleurs non résupinées et inflorescences ramifiées**



**Figure 6. Anomalies diverses**

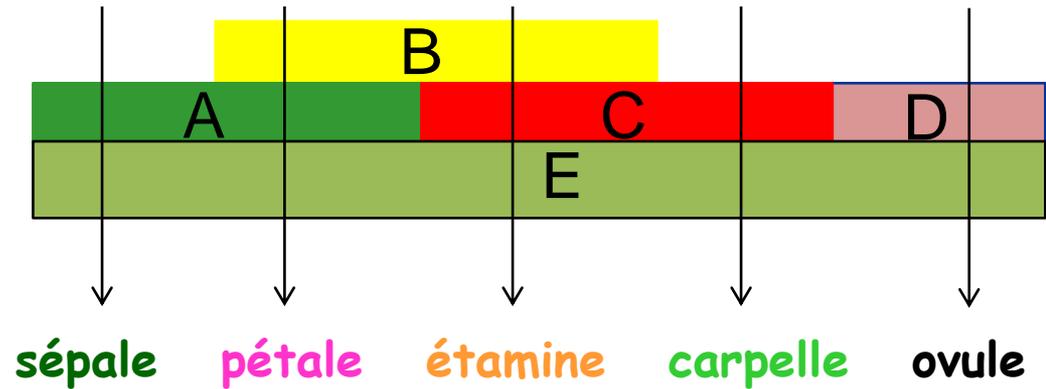


**Figure 7. Anomalies du labelle**

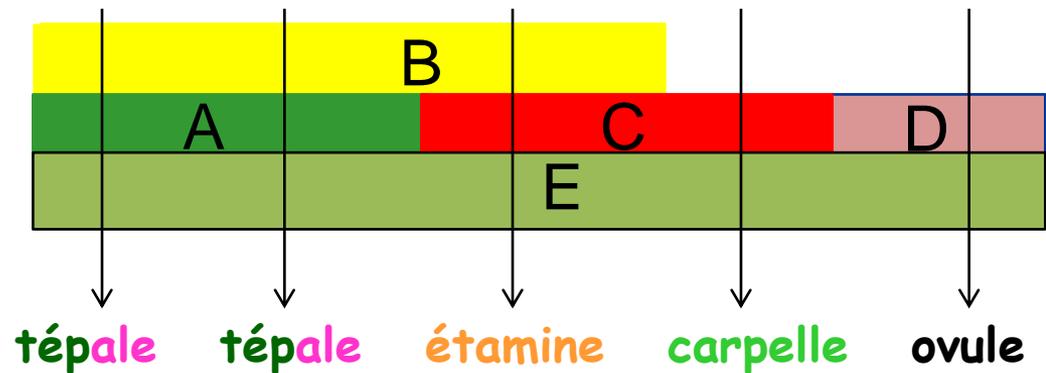


# Figure 8. Le modèle ABCDE de la construction florale.

Eudicotylédones

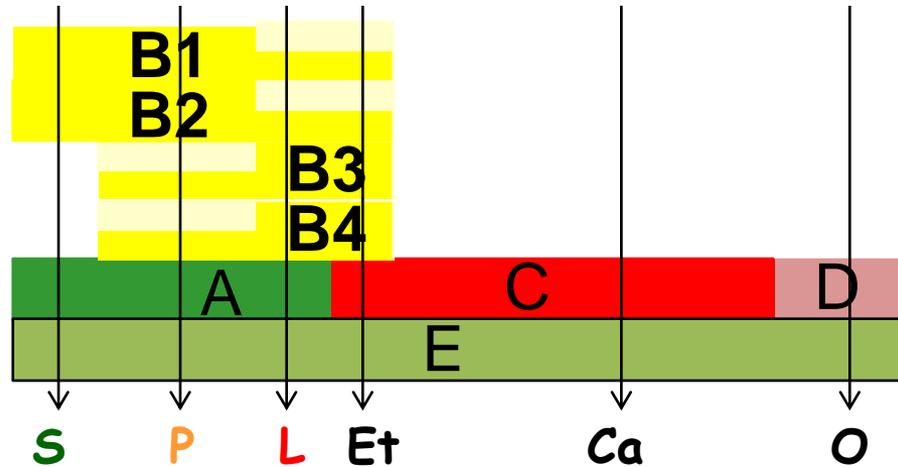


Liliaceae et  
Apostasioideae



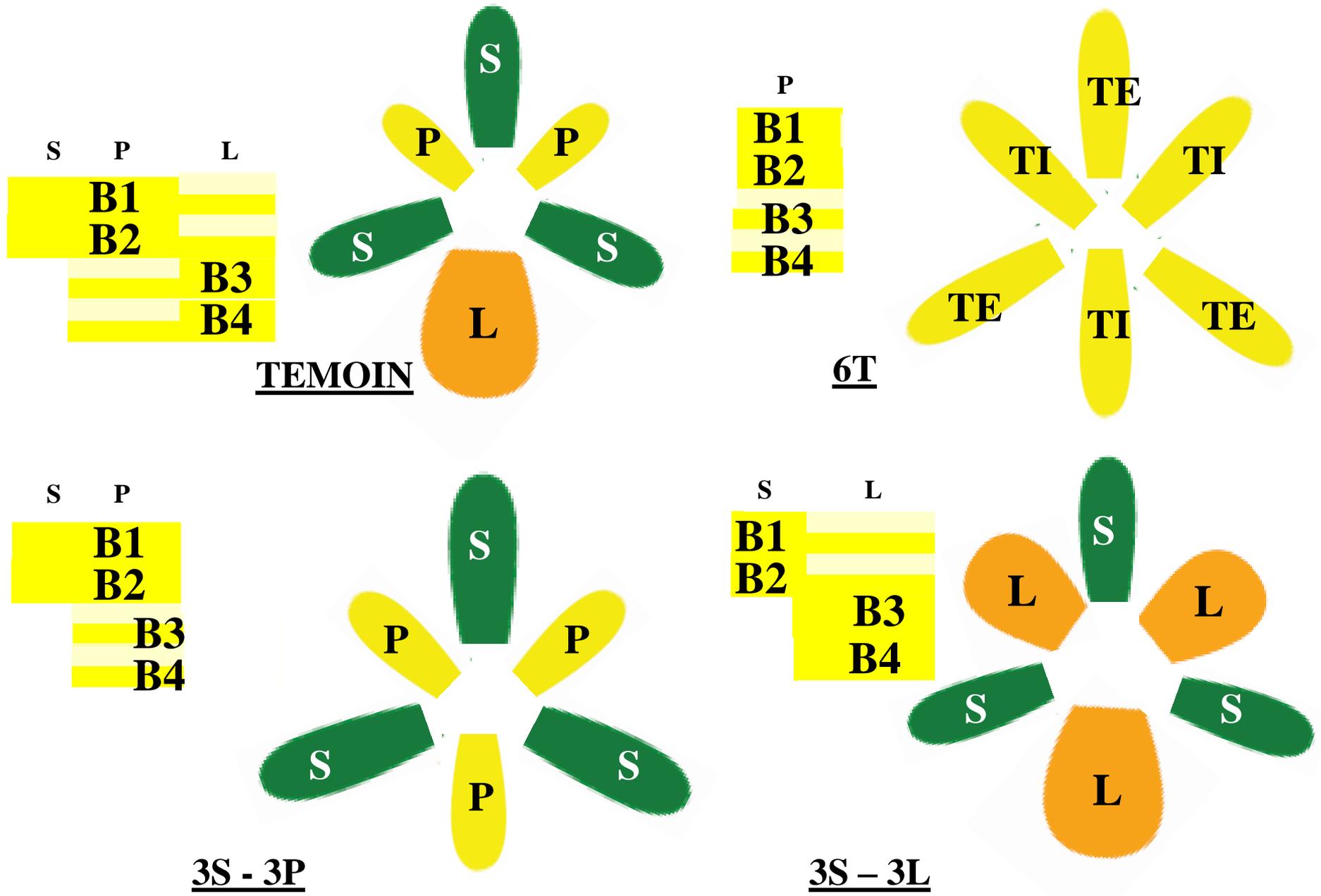
# Figure 9. Gènes d'identité florale.

Les Orchidées possèdent 4 copies des gènes de classe B, ce qui leur permet de spécifier labelle, sépales et pétales



- S** = tépale externe (sépale)
- P** = tépale latéral interne (pétale)
- L** = labelle (tépale interne)
- Et** = étamine
- Ca** = carpelle
- O** = ovule

# Figure 10. Gènes d'identité florale chez quelques lusus



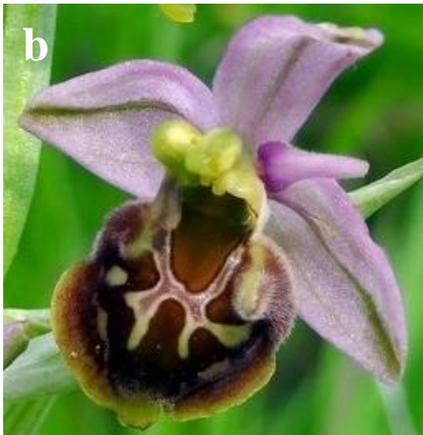
**Figure 11.** Fleurs péloriques



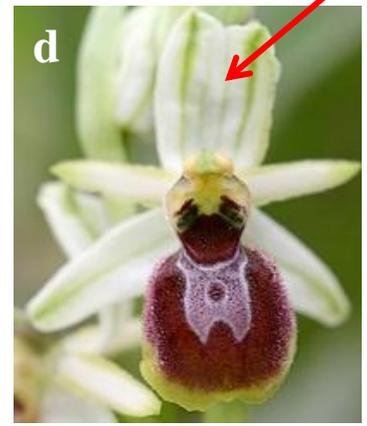
**Figure 12.** Fleurs de type multitépales



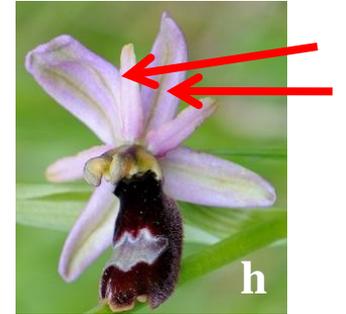
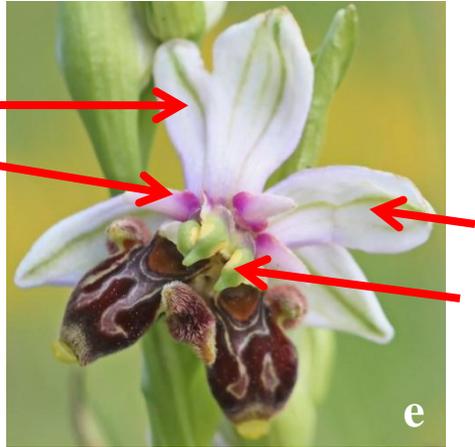
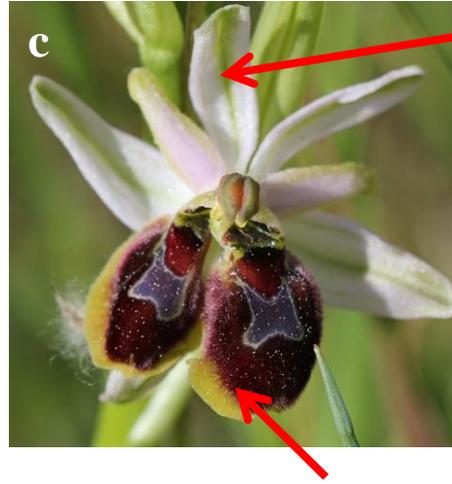
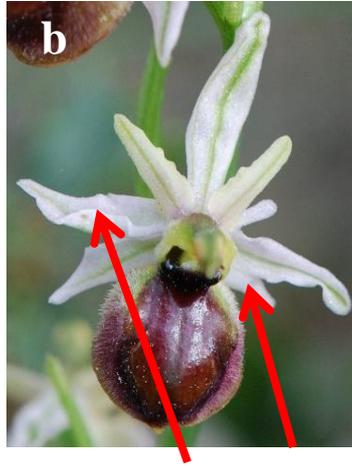
**Figure 13. Pétales / gynostèmes**



**Figure 14.** Les « soudures »



**Figure 15.** Présence de pièces florales surnuméraires



**Figure 16. Deux labelles**



**Figure 17. Trois labelles**



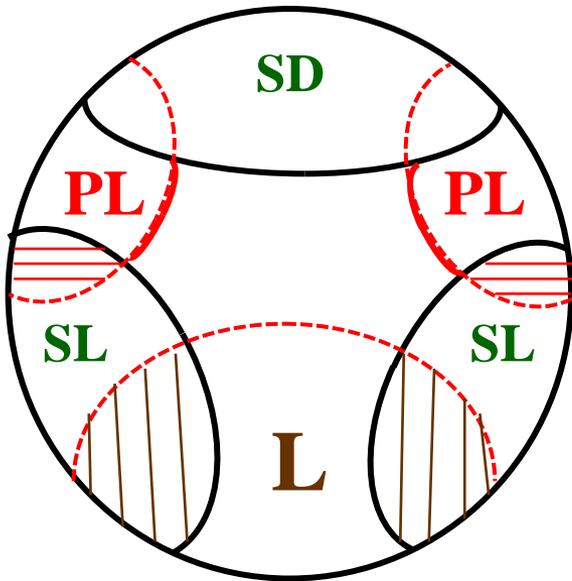
**Figure 18.** Pétales « labellisés »



**Figure 19. Les frontières**



## Figure 20. Schématisation d'un méristème floral présentant une anomalie dans les frontières entre territoires



Labelle (**L**), pétales latéraux (**PL**), sépales latéraux et dorsal (**SL**, **SD**) sont mis en place sur les territoires définis par les gènes homéotiques.

Par contre, dans un type de *lusus* présent chez différents *Ophrys*, les gènes spécifiquement exprimés dans le labelle et les pétales latéraux, ont une expression étendue aux sépales latéraux. La position des frontières entre territoires destinés à devenir labelle et sépale latéral ou encore pétale latéral et sépale latéral, est modifiée.



### Figure 1 : « Hypochromes »

a) *Epipactis helleborine* hypochrome (photo malawi38), b) *Anacamptis fragrans* hypochrome (photo Berni.Scarosi), c) *Epipactis purpurata* hypochrome rosea (photo Hervé88), d) *Orchis purpurea* hypochrome (photo Philippe), e) *Anacamptis morio* hypochrome (photo gilles), f) *Traunsteinera globosa* blanc (photo damien\_312), g) *Epipactis palustris* hypochrome (photo Jean Pierre Pepin), h) *Orchis militaris* albiflora (photo Pascale73), i) *Neotinea ustulata* hypochrome (photo Hervé88), j) *Neotinea conica* blanche (photo François), k) *Serapias cordigera* albinos (photo aline), l) *Orchis antropophora* hypochrome (photo ClaudeVincent), m) *Neottia nidus-avis* hypochrome (photo gybsy).

### Figure 2 : Hypochromie de la fleur

a) *Ophrys aurelia* hypochrome (photo jean), b) *Ophrys insectifera* hypochrome (photo fred), c) *Ophrys lutea* labelle entièrement jaune (photo Eric VK), d) *Ophrys drumana* hypochrome (photo bentiquouille), e) *Ophrys exaltata marzuola chlorantha* (photo Hervé88), f) *Ophrys apifera* var. *chlorantha* (photo Oliv), g) *Ophrys bombyliflora* hypochrome (photo GL), h) *Ophrys occidentalis* *chlorantha* (photo GL).

### Figure 3 : « Hypochromes partiels »

a) *Anacamptis morio* à labelle blanc (photo Pascale73), b) *Cypripedium calceolus* à sépale non coloré 2012 (photo ISA91), c) *Ophrys fuciflora* à hampe *chlorantha* (photo jft2607), d) *Orchis purpurea* à labelle blanc (Photo erebus), e) *Himantoglossum robertianum* (barlia) hypochrome (photo Phil), f) *Serapias neglecta* à labelle hypochrome 2012 (photo ISA91), g) *Orchis militaris* hypochrome et sans poils sur le labelle (photo Fred29), h) *Ophrys lutea* verdatre (photo Eric VK), i) *Anacamptis papilionacea* à labelle hypochrome (photo GL).

### Figure 4 : Hyperchromes

a) *Neotinea ustulata* (Photos quenting), b) *Orchis militaris* (photo Jean-Pierre Imhof), c) *Gymnadenia rhellicani* (photo GL), d) *Orchis purpurea* (photo pmb), e) *Anacamptis morio* hyperchrome (photo Pascale73), f) *Orchis simia* (photo JP Imhof).

### Figure 5 : Fleurs non résupinées et Inflorescences ramifiées

a) *Listera ovata* non résupinée (photo Pascale73), b) *Ophrys virescens* non résupinée (photo masterpeaz), c) *Orchis purpurea* mal résupiné (photo Pascale73), d) *Gymnadenia rhellicani* à deux hampes florales soudées (photo Hervé88), e) *Listera ovata* inflorescence bifide (photo pmb), e) *Anacamptis pyramidalis* hampe dédoublée (photo Stephanie).

Figure 6 : Taille des plantes et anomalie des pétales

a) *Neotinea maculata* minuscule (photo alain51), b) *Ophrys fuciflora* à sépales immenses (photo ISA91), c) *Ophrys splendida* sans pétales (photo pmb), d) *Ophrys arachnitiformis* sans pétales (photo Bernard Ginesy), e) *Ophrys fuciflora* subsp *montiliensis* tache sur les sépales (photo pmb), f) *Ophrys scolopax* taches sur les sépales (photo kasala).

Figure 7 : Exemples de labelles anormaux

a) *Ophrys splendida* macule blanche (photo pmb), b) *Gymnadenia conopsea* labelle entier i.e. non divisé en trois lobes (photo jp95), c) *Ophrys insectifera* labelle découpé (photo Thierry), d) *Ophrys splendida* labelle inhabituel (photo pmb), e) *Ophrys aveyronensis* labelle anormal (photo ISA91), f) *Ophrys* du tricastin labelle anormal (photo jft2607), g) *Ophrys apifera trollii* (photo Denis CB), h) *Ophrys apifera* avec plusieurs appendices (Olivier Gerbaud), i) *Ophrys corbariensis* appendice dentelé (photo pmb), j) *Ophrys pseudoscolopax* (*fucipax*) pétales un peu labellisés et labelle original (photo Denis CB), k) *Orchis purpurea* labelle dentelé (photo ecolojon), 11) *Orchis provincialis* éperon grand en bas (photo Pascale73) en comparaison avec un éperon normal (12) en haut (photo rémi) l'échelle est quasiment identique.

Figure 11 : Fleurs péloriques à 6 tépales et à 3sépales 3 pétales, sans labelle

a) *Platanthera bifolia* à 6 tépales sans labelle ni éperon (photo Thierry), b) *Ophrys scolopax* avec 6 pièces pétaloïdes (photo catalonensis), c) *Ophrys lutea* à 6 tépales (photo rémi). Les deux *Ophrys* suivants sont d) *Ophrys* de mars (*exaltata marzuola*) et son labelle à peine esquissé (photo Stéphanie) et e) *Ophrys arachnitiformis* (?) avec un demi labelle demi pétale (photo François), f) *Ophrys drumana* avec 2 pétales et 4 sépales (un dorsal additionnel) mais sans labelle (photo jft2607). g) *Ophrys aveyronensis* 3S et 3P (photo Invité du 11 juillet 2007), h) *Epipactis helleborine* 3 sépales et 3 pétales (photo Nico55), i) *Ophrys araneola* à 3 sépales et 3 pétales (photo Morgan C.), j) *Ophrys provincialis* à 3 sépales et 3 pétales (photo pmb).

Figure 12 : Fleurs de type multitépales

a) *Ophrys* non déterminé de type multitépales (photo pmb), b) *Ophrys scolopax* de type multitépales avec plusieurs gynostèmes (photos ISA91), c) *Ophrys scolopax* de type multitépales (photo FG), d) *Orchis anthropophora* de type multitépales (photo Olivier Tourillon), e) *Ophrys scolopax* de type multitépales (photo Oliv), f) *Ophrys scolopax* de type multitépales (photo François).

Figure 13 : Mise en évidence d'une corrélation entre pétale et gynostème

a) *Ophrys araneola* 1 pétale et 2 gynostèmes (photo Philippe), b) *Ophrys fuciflora* 1 pétale et 2 gynostèmes (photo Annie), c) *Ophrys araneola* à triple gynostème et un pétale manquant (photo Oliv), d) *Ophrys apifera* avec 2 gynostèmes mais sans pétales (photo Vincent), e) *Ophrys drumana* sans pétale mais à 3 gynostèmes (photo CUOQ), f) *Ophrys passionis* à 3 gynostèmes mais sans pétale (photo Eric VK). La dernière photo (g) montre deux fleurs d' *Ophrys passionis* possédant des gynostèmes (?) partiellement labellisés (photo ISA91).

Figure 14 : Soudures (ou absence de séparation) entre pièces florales

a) *Ophrys bombyliflora* énorme sépale provenant de la réunion d'un sépale dorsal d'un sépale latéral et peut-être d'un pétale (photo pmb), b) *Ophrys provincialis* ou possible hybride avec *Ophrys incubacea* Sépale latéral et dorsal réunis (photo Olivier Tourillon), c) *Ophrys scolopax* 2 sépales issus de l'union entre sépales latéraux et dorsal et probablement des pétales (photo L Pessoto), d) *Ophrys arachnitiformis* double sépale dorsal (photo Olivier Tourillon), e) *Ophrys aranifera* 2 sépales 2 pétales 1 gynostème noter le pétale gauche très large probablement issu de la réunion d'un pétale avec un sépale latéral (photo Oliv), f) *Ophrys insectifera* 2 sépales dont celui du bas large par réunion des sépales latéraux 2 pétales (photo Stephanie), g) *Ophrys aurelia* idem (photo rémi), h) *Ophrys bombyliflora* idem avec les sépales latéraux légèrement labellisés (photo rémi), i) *Ophrys arachnitiformis* idem avec un vague labelle (photo Gaël), j) *Ophrys fusca* idem (photo Bernard Ginesy), k) *Ophrys drumana* idem(photo Robert le diable), l) *Ophrys fuciflora* subsp *souchei* idem (photo pmb), m) *Ophrys drumana* presque 3 sépales l'union entre les sépales latéraux étant partielle photo Nico55), n) *Ophrys* indéterminé même cas de figure que les 8 précédents, avec le labelle positionné dans le large sépale basal (photo Bernard Ginesy).

Figure 15 : Pièces florales en surnombre

a) *Cypripedium calceolus* fleur du bas à sépales latéraux non soudés (photo Pascale73), b) *Ophrys* indéterminé 1 sépale et 2 pétales surnuméraires (photo Patrick Merienne), c) *Ophrys splendida* 4 sépales 2 pétales 2 labelles (photo Philippe), d) *Ophrys aranifera* 4 gynostèmes n pièces du périanthe dont 2 probables pétales latéraux (photos Oliv), e) *Ophrys scolopax* double labelle 5 sépales 3 pétales et 2 gynostèmes (photo François), f) *O. drumana* 3 gynostèmes dont 2 plus ou moins soudés à des fragments de labelle (photo CP26), g) *Ophrys* x *chiesesica* (*saratoi* x *pseudoscolopax*) 1 sépale surnuméraire (photo pmb), h) *Ophrys drumana* 4 sépales 3 pétales (photo rémi), i) *Ophrys fuciflora* 1 sépale surnuméraire (photo ttdu67), j) *Ophrys splendida* 1 sépale additionnel (photo Olivier Tourillon), k) *Ophrys philippi* 2 gynostèmes (photo pmb), l) *Ophrys aranifera* structure complexe (photo ISA91).

Figure 16 : Fleurs à 2 labelles

a) *Serapias lingua* fleur double (photo Thierry), b) *Anacamptis morio picta* (photo pmb), c) *Cephalanthera damasonium* (photo ttdu67), d) *Platanthera bifolia* (photo jp imhof), e) *Serapias neglecta* (photo Pierre63), f) *Cypripedium calceolus* (photo GL), g) *Ophrys sulcata* (photo Eric VK), h) *Ophrys fuciflora* 4 sépales (photo Hervé88), i) *Ophrys speculum* Rioja (photos Oliv), j) *Ophrys insectifera* 3 gynostèmes 5 sépales et 4 pétales (photo jft2607), k) *Ophrys bombyliflora* une seule cavité stigmatique (photo aline), l) *Ophrys apifera* (photo Alain51), m) *Ophrys araneola* presque deux demi-labelle (photo CP26), n) *Ophrys fuciflora* quasiment deux demi-labelles (photo Hervé88).

Figure 17 : Fleurs à 3 labelles (disposés en Y ou côte à côte)

a) *Ophrys aranifera* pétales labellisés expliquant l'origine des fleurs à 3 labelles disposés en Y (photos Oliv), b) *Serapias lingua* en Y (photo erebus), c) *Dactylorhiza majalis* en Y (photo fred29), d) *Ophrys aymoninii* en Y (photo lisa), e) *Ophrys arachnitiformis* en Y (photo rémi), f) *Ophrys scolopax* en Y mais un labelle incomplet (photo Stephanie).

g) *Ophrys exaltata marzuola* sur les bords de la cavité stigmatique en avant des pétales des gynostèmes (?) sont en partie labellisés (photo OlivierGallien), h) *Ophrys drumana* ? 3 labelles côte à côte (photo Nico55), i) *Ophrys lutea* 3 labelles côte à côte (photo ISA91), j) *Ophrys aveyronensis* 3 labelles côte à côte (photo ISA91), k) *Ophrys fuciflora* trop de labelles (photo jp95).

Figure 18 : Fleurs à pétales plus ou moins transformés en labelles

a) *Ophrys aranifera* pétale à peine labellisé (photo GL), b) *Neotinea ustulata* pétales labellisés (photo Nico55), c) *Anacamptis papilionacea* 1 fragment de labelle unis à un pétale (photo Gaël), d) *Ophrys fucipax* pétales un peu labellisés (photo rémi), e) *Ophrys aveyronensis* 1 seul pétale est presque entièrement labellisé (photo michcool2), f) *Ophrys splendida* pétales en partie labellisés (photo ISA91), g) *Ophrys exaltata marzuola* pétales en partie labellisés (photo catalonensis), h) *Ophrys aymoninii* pétales labellisés (photo lisa), i) *Ophrys aranifera* pétales labellisés (photo Oliv), j) *Ophrys forestieri* pétales labellisés (photo GL), k) *Ophrys passionis* pétales labellisés (photo geo\_lh), l) *Ophrys exaltata marzuola* pétales bien labellisés (photo Xio), m) *Ophrys aranifera* pétales labellisés (photos Oliv), n) *Ophrys insectifera* pétales labellisés (photo Nico55), o) *Ophrys passionis* à pétales labellisés sur toutes les fleurs de l'inflorescence (photo geo\_lh).

Figure 19 : Anomalies des frontières entre territoires

a) *Ophrys aveyronensis* 2 gynostèmes, pas de pétales seulement 2 énormes sépales (photo ISA91), b) *Ophrys apifera* 2 gynostèmes avec 1 pétale latéral sépaloïde fusionné à un sépale

(photo ISA91), c) *Ophrys aveyronensis* « soudures » (photo ISA91), d) *Ophrys forestieri* sépales plus ou moins labellisés (photo Antoni), e) *Ophrys riojana* sépales labellisés (photo Oliv), f) *Ophrys bertolonii drumana* sépales labellisés 2012 (photo Vincent), g) *Ophrys fuciflora* un sépale en partie labellisé 2012 (photo Fred), h) *Ophrys drumana* sépales en partie labellisés avec soudure sépale latéraux/pétales latéraux (photo CP26), i) *Ophrys aurelia* 3 sépales 2 pétales et labelle en deux parties soudées chacune à un sépale latéral (photo rémi), j) *Ophrys aveyronensis* 2 sépales latéraux soudés et 2 pétales soudés à des fragments de labelles (photo ClaudeVincent), k) *Ophrys magniflora* pas de labelle 2 sépales latéraux soudés et 2 pétales soudés à des fragments de labelles (photo bentiouille), l) *Ophrys* indéterminé sans labelle avec 4 sépales dont 2 avec labellisation partielle 2 pétales et 2 gynostèmes (photo Marine).