

Aracées de Guyane française

Biologie et systématique

Denis Barabé
Marc Gibernau

ARACÉES

de Guyane française

Biologie et systématique

Barabé D. & Gibernau M. 2015. – *Aracées de Guyane française. Biologie et systématique*. Publications scientifiques du Muséum, Paris ; IRD, Marseille, 349 p. (collection Faune et Flore tropicales ; 46).

Service des Publications scientifiques
du Muséum
Case postale 41 - MNHN • 57 rue Cuvier
F-75231 Paris cedex 05
sciencepress.mnhn.fr

IRD Éditions
Institut de recherche pour le développement
Le Sextant • 44 bd de Dunkerque
13572 Marseille cedex 02
www.ird.fr

ISSN : 1286-4994
ISBN MNHN : 978-2-85653-779-4
ISBN IRD : 978-2-7099-2183-1

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; IRD, Marseille, 2015

1^{re} de couverture :

Philodendron melinonii à la station de Petit-Saut Hydreco. Photo D. Barabé.
Caladium bicolor, extrait d'une illustration de W. Fitch (1861), *Curtis's Botanical Magazine* v.87 [ser.3:v.17].

4^e de couverture :

Cyclocephala rustica sur les étamines de *Dieffenbachia seguine* attendant la nuit (et l'émission du pollen) pour s'envoler.
Photo M. Gibernau

Photocopies :

Les Publications Scientifiques du Muséum et l'IRD adhèrent au Centre Français d'Exploitation du Droit de Copie (CFC), 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris. Le CFC est membre de l'International Federation of Reproduction Rights Organisation (IFFRO). Aux États-Unis d'Amérique, contacter le Copyright Clearance Center, 27, Congress Street, Salem, Massachusetts 01970.

Photocopies:

The Publications Scientifiques du Muséum and IRD adhere to the Centre Français d'Exploitation du Droit de Copie (CFC), 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris. The CFC is a member of the International Federation of Reproduction Rights Organisation (IFFRO). In USA, contact the Copyright Clearance Center, 27, Congress Street, Salem, Massachusetts 01970.

FAUNE ET FLORE TROPICALES

ARACÉES
de Guyane française
Biologie et systématique

Denis Barabé & Marc Gibernau

Publications scientifiques du Muséum
IRD Éditions
2015

Collection « **Faune et flore tropicales** »

La collection « Faune et flore tropicales » comprend plus d'une quarantaine d'ouvrages parus. Initialement éditée par l'IRD seul, elle est depuis 2002 coéditée avec le Muséum national d'histoire naturelle. Elle accueille des ouvrages consacrés aux vertébrés, aux invertébrés et aux espèces végétales des régions intertropicales. Elle a pour objectif de diffuser les connaissances les plus récentes sur la systématique et la répartition des différents groupes, avec des contenus allant de la mise au point taxinomique jusqu'à des faunes et flores complètes illustrées. Les volumes comportent de nombreuses figures au trait mais pour certains groupes, la collection peut prendre la forme d'albums grand format, illustrés en couleur.

Le présent ouvrage consacré aux Aracées de Guyane française constitue le fascicule n° 46 de la collection « Faune et flore tropicales ».

Directeurs de la publication : **Bruno David, président, MNHN**

Jean-Paul Moatti, président-directeur général, IRD

Suivi éditorial et mise en page : **Gwénaëlle Chavassieu & Marie Berjon, secrétaires d'édition, MNHN**

Rédactrice en chef pour les Flores : **Odile Poncy, MNHN**

Conception graphique : **www.zipshebam.com**

Cet ouvrage a bénéficié d'une aide à la publication du LabEx BCDiv
(Diversités biologiques et culturelles : origines, évolution, interactions, devenir).



Il a aussi reçu un soutien financier du LabEx ceba
(Centre d'étude de la biodiversité amazonienne).



Table des matières

Remerciements	9
Introduction	13
1. Phylogénie et systématique	19
2. Dynamique de la croissance et organisation de la tige	25
Généralités	26
Architecture	35
L'art de la multiplication végétative : le Moucou Moucou (<i>Montrichardia</i>)	61
Convergence et phylogénie des types biologiques	63
Conclusion	67
3. Morphologie et biologie florales	69
Les différents types de fleurs	71
Corrélation des caractères floraux	74
Germination du pollen et fenêtre de pollinisation	83
Cristaux extracellulaires d'oxalate de calcium	87
Canaux résinifères des <i>Philodendron</i>	90
Développement floral et phylogénie	93
Conclusion	99
4. Les modes de pollinisation	101
Étude de la pollinisation	103
Les pollinisateurs des Aracées guyanaises	106
La pollinisation des Aracées de Guyane	112
Les odeurs florales	118
Les modes de pollinisation et leur évolution	122
Conclusion	128
5. La thermogenèse florale	131
Historique	132
La respiration mitochondriale alternative	133
Les Aracées thermogéniques de Guyane	135
La thermorégulation	144
Rôles écologiques de la thermogenèse	147
Conclusion	150
6. Interactions avec les animaux non pollinisateurs	153
Ces guêpes qui grandissent et « pondent » aux dépens des graines du <i>Philodendron solimoense</i>	153
Les Aracées et les fourmis	156
<i>Philodendron insigne</i> et fourmis : un mariage réussi	159
Les gaines foliaires de <i>Philodendron solimoense</i> : une habitation pour les fourmis	161

Des jardins entretenus par les fourmis	162
Interactions Aracées-vertébrés	168
Conclusion	176
7. Ethnobotanique	179
Source de nourriture	179
Plantes médicinales et magiques	183
Plantes ornementales	188
Source de matériaux	189
Plantes symboliques	194
8. Systématique des Aracées de Guyane	197
<i>Adelonema picturata</i> (Linden & André) S.Y. Wong & Croat	201
<i>Anaphyllopsis americana</i> (Engler) A. Hay	203
<i>Anthurium bonplandii</i> G.S. Bunting	206
<i>Anthurium clavigerum</i> Poeppig	206
<i>Anthurium cremersii</i> G.S. Bunting ex Croat	208
<i>Anthurium eminens</i> Schott	208
<i>Anthurium gracile</i> (Rudge) Lindley	208
<i>Anthurium hookeri</i> Kunth	210
<i>Anthurium jenmanii</i> Engler	210
<i>Anthurium lanjouwii</i> A.M.E. Jonker & Jonker	210
<i>Anthurium moonenii</i> Croat & E.G. Gonçalves	212
<i>Anthurium obtusum</i> (Engler) Grayum ssp. <i>obtusum</i>	212
<i>Anthurium pentaphyllum</i> (Aublet) G. Don var. <i>pentaphyllum</i> G. Don	212
<i>Anthurium sagittatum</i> (Sims) G. Don	214
<i>Anthurium scandens</i> (Aublet) Engler	214
<i>Anthurium sinuatum</i> Bentham ex Schott	214
<i>Anthurium thrinax</i> Madison	215
<i>Caladium bicolor</i> (Aiton) Ventenat	217
<i>Caladium picturatum</i> K. Koch & C.D. Bouché	217
<i>Caladium schomburgkii</i> Schott	218
<i>Dieffenbachia elegans</i> A.M.E. Jonker & Jonker	221
<i>Dieffenbachia humilis</i> Poeppig	222
<i>Dieffenbachia paludicola</i> N.E. Brown ex Gleason	222
<i>Dieffenbachia parvifolia</i> Engler	224
<i>Dieffenbachia seguine</i> (Jacquin) Schott	224
<i>Dracontium guianense</i> G. Zhu & Croat	227
<i>Dracontium nivosum</i> (Lem) G. Zhu	228
<i>Dracontium polyphyllum</i> Linnaeus	228
<i>Heteropsis flexuosa</i> (Kunth) G.S. Bunting	231
<i>Heteropsis melinonii</i> (Engler) A.M.E. Jonker & Jonker	232
<i>Heteropsis spruceana</i> Schott	232
<i>Heteropsis steyermarkii</i> G.S. Bunting	232
<i>Heteropsis tenuispadix</i> G.S. Bunting	233
<i>Lemna aequinoctialis</i> Welwitsch	235

<i>Lorenzia umbrosa</i> E.G. Gonçalves	237
<i>Monstera adansonii</i> Schott subsp. <i>blanchettii</i> (Schott) Mayo & I.M. Andrade	240
<i>Monstera adansonii</i> Schott subsp. <i>klotzschiana</i> (Schott) Mayo & I.M. Andrade	240
<i>Monstera adansonii</i> Schott subsp. <i>laniata</i> (Schott) Mayo & I.M. Andrade	240
<i>Monstera barrieri</i> Croat, Moonen & Poncy	242
<i>Monstera dubia</i> (Kunth) Engler & K. Krause	242
<i>Monstera lechleriana</i> Schott	243
<i>Monstera obliqua</i> Miquel	244
<i>Monstera spruceana</i> (Schott) Engler	244
<i>Monstera</i> sp.	244
<i>Montrichardia arborescens</i> (Linnaeus) Schott	247
<i>Montrichardia linifera</i> (Arruda) Schott	247
<i>Philodendron acutatum</i> Schott	255
<i>Philodendron asplundii</i> Croat & M.L. Soares	256
<i>Philodendron barrosoanum</i> G.S. Bunting	256
<i>Philodendron billietiae</i> Croat	256
<i>Philodendron bipennifolium</i> Schott	258
<i>Philodendron brevispathum</i> Schott	258
<i>Philodendron callosum</i> K. Krause	258
<i>Philodendron carinatum</i> E.G. Gonçalves	259
<i>Philodendron cremersii</i> Croat & Grayum	260
<i>Philodendron duckei</i> Croat & Grayum	260
<i>Philodendron ecordatum</i> Schott	260
<i>Philodendron fragrantissimum</i> (Hooker) G. Don	262
<i>Philodendron goeldii</i> G.M. Barroso	262
<i>Philodendron grandifolium</i> (Jacquin) Schott	262
<i>Philodendron grandipes</i> K. Krause	264
<i>Philodendron grenandii</i> Croat	264
<i>Philodendron guianense</i> Croat & Grayum	264
<i>Philodendron hederaceum</i> (Jacquin) Schott	266
<i>Philodendron hylaeae</i> G.S. Bunting	266
<i>Philodendron insigne</i> Schott	266
<i>Philodendron linnaei</i> Kunth	268
<i>Philodendron macropodium</i> K. Krause	268
<i>Philodendron megalophyllum</i> Schott	268
<i>Philodendron</i> aff. <i>megalophyllum</i> (spathe blanche)	270
<i>Philodendron melinonii</i> Brongniart ex Regel	270
<i>Philodendron moonenii</i> Croat	270
<i>Philodendron ornatum</i> Schott	272
<i>Philodendron pedatum</i> (Hooker) Kunth	272
<i>Philodendron placidum</i> Schott	272
<i>Philodendron platypodium</i> Gleason	274
<i>Philodendron polypodioides</i> A.M.E. Jonker & Jonker	274
<i>Philodendron rudgeanum</i> Schott	274
<i>Philodendron scottmorianum</i> Croat & Moonen	275

<i>Philodendron solimoesense</i> A.C. Smith	276
<i>Philodendron sphaferum</i> Schott	276
<i>Philodendron squamiferum</i> Poeppig	278
<i>Philodendron surinamense</i> (Miquel) Engler	278
<i>Philodendron ushanum</i> Croat & Moonen	278
<i>Philodendron werkhoveniae</i> Croat	280
<i>Philodendron wittianum</i> Engler	280
<i>Philonotium americanum</i> (A.M.E. Jonker & Jonker) S.Y. Wong & P.C. Boyce	283
<i>Pistia stratiotes</i> Linnaeus	285
<i>Rhodospatha brachypoda</i> G.S. Bunting	287
<i>Rhodospatha latifolia</i> Poeppig	288
<i>Rhodospatha oblongata</i> Poeppig	288
<i>Rhodospatha venosa</i> Gleason	288
<i>Spathiphyllum cuspidatum</i> Schott	291
<i>Spathiphyllum humboldtii</i> Schott	291
<i>Stenospermation multiovulatum</i> (Engler) N.E. Brown	293
<i>Stenospermation spruceanum</i> Schott	293
<i>Syngonium angustatum</i> Schott	295
<i>Syngonium auritum</i> (Linnaeus) Schott	296
<i>Syngonium podophyllum</i> Schott	296
<i>Syngonium yurimaguense</i> Engler	296
<i>Urospatha sagittifolia</i> (Rudge) Schott	299
<i>Wolffiella lingulata</i> (Hegelmaier) Hegelmaier	301
<i>Wolffiella welwitschii</i> (Hegelmaier) Monod	301
<i>Xanthosoma acutum</i> E.G. Gonçalves	303
<i>Xanthosoma belophyllum</i> (Willdenow) Kunth	304
<i>Xanthosoma conspurcatum</i> Schott	304
<i>Xanthosoma granvillei</i> Croat & Thompson	304
<i>Xanthosoma nodosum</i> Croat & V. Pelletier	306
<i>Xanthosoma sagittifolium</i> (Linnaeus) Schott	306
<i>Xanthosoma striolatum</i> Martius ex Schott	306
Les Aracées, un modèle pour la biologie comparée	309
Références	321
Glossaire	340
Index des noms latins	344

Remerciements

À la mémoire de Marie-Françoise Prévost (1941-2013),
botaniste à l'Herbier de Guyane (IRD)

Nous remercions nos collègues et amis qui ont bien voulu relire certains chapitres et nous faire part de leurs commentaires : Alain Cuerrier (Jardin botanique de Montréal – IRBV, Montréal, Canada ; chapitre 7), Damien Davy (CNRS – USR Guyane, Cayenne, France ; chapitre 7), Michel Faucheux (Faculté des Sciences et des Techniques – Laboratoire d'endocrinologie des insectes sociaux, Nantes, France ; chapitres 4 et 5), Bernard Jeune (Université Pierre et Marie Curie, Paris, France ; chapitres 1 à 7), Céline Leroy (IRD – UMR AMAP, Montpellier, France ; chapitre 2), Artur Maia (Universidade Federal de Pernambuco – Departamento de Química Fundamental, Recife, Brésil ; chapitre 5), Simon Mayo (Royal Botanical Gardens Herbarium, Kew, UK ; chapitre 2), Guillaume Odonne (CNRS – USR Guyane, Cayenne, France ; chapitre 7), Jérôme Orivel (CNRS – UMR Ecofog, Kourou, France ; chapitre 6). Nous tenons aussi à remercier les deux rapporteurs anonymes qui ont corrigé notre manuscrit et qui, par leurs commentaires, ont grandement amélioré la qualité de l'ouvrage.

Nous avons profité de l'expertise taxonomique de Thomas Croat (Missouri Botanical Garden, Saint-Louis, États-Unis), David Scherberich (Jardin botanique de Lyon, Lyon, France) et Simon Mayo pour le chapitre sur la systématique (chapitre 8). Nous remercions aussi Joël Jérémie (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France) pour les données qu'il nous a fournies à propos des Lemnoidées. Nous voudrions souligner l'aide notable que Thomas Croat, spécialiste des Aracées, nous a apportée dans la préparation de cet ouvrage, en nous permettant de consulter son manuscrit de *Flora of the Guianas* et en résolvant pour nous certains problèmes taxonomiques. Nous demeurons cependant entièrement responsables du traitement taxonomique adopté dans ce livre.

La majorité des photos et illustrations sont des auteurs et nous remercions les collègues qui nous ont fourni des photos indispensables à l'illustration de ce livre : Isabelle Barriault, Catherine Boudreault, Peter Boyce, Marion Chartier, Pierre Charles-Dominique, Mathieu Chouteau, Thomas Croat, Alain Cuerrier, Damien Davy, Jean-Jacques de Granville, Alain Dejean, Mathieu Duvignau, Geneviève Ferry, Marie Fleury, Sophie Gonzalez, Vincent Guerrère, Eric Hansen, Heiko Hentrich, Sergio Janzen Gonzalez, Christian Lacroix, Aurélie Leguet, Céline Leroy, Artur Maia, Guillaume Odonne, Jérôme Orivel, Vincent Pelletier, Cécile Richard-Hansen, Ludovic Salomon, Roger Seymour, David Scherberich et Pascal Studer. David Scherberich a généreusement mis à notre disposition les photos de son site *Web Aroids pictures* (<http://www.aroidpictures.fr/pictures.html>). Enfin, David Goulet a travaillé à la mise en forme graphique de la très grande majorité des dessins du livre.

L'Herbier de Guyane (IRD) s'est avéré une ressource scientifique indispensable pour la réalisation de cet ouvrage. Nous remercions le personnel de l'Herbier, en particulier Jean-Jacques de Granville, de même que Sophie Gonzalez, Marie-Françoise Prévost, Piero Delprete et Véronique Guérin pour l'aide apportée à différentes étapes de la préparation de ce livre.

Denis Barabé a bénéficié d'un statut de chercheur invité au CNRS (Centre national de la recherche scientifique (2010-2011) au laboratoire Ecofog. Nous remercions aussi nos collègues d'Ecofog pour leur aide journalière et en particulier Éric Marcon (directeur d'unité) et Carole Legrand (documentaliste) pour avoir facilité notre travail.

Le CNRS Guyane a aussi contribué à la réalisation de nos travaux et nous remercions Alain Pavé et Anne Corval (directeurs CNRS-Guyane) ainsi que les membres de la station de recherche des Nouragues du camp Inselberg (Philippe Gaucher, Patrick Châtelet et Wemo).

La grande majorité de nos recherches sur les Aracées ont été réalisées à Petit-Saut. Nous remercions en particulier Philippe Cerdan qui, depuis de nombreuses années, nous a toujours chaleureusement accueillis et encouragés à poursuivre nos travaux scientifiques en Guyane. Plusieurs anciens membres (Véronique Hérault, Sandrine Richard) ou membres actuels (Régis Vigouroux, Cécile Rénouard, Laurent Guillement, Manu Vigier, Roland Aboïkoni) du laboratoire Hydreco nous ont assistés lors de nos différents séjours à Petit-Saut.

Plusieurs missions dans les montagnes de Kaw nous ont amenés à demeurer au camp Patawa. Nous remercions Odette et Jean Morvan pour leur accueil chaleureux, mais aussi pour nous avoir indiqué où trouver certains spécimens d'Aracées.

Nos travaux sur les Aracées ont bénéficié de subventions provenant de différentes sources : Jardin botanique de Montréal, Institut de recherche en biologie végétale, Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada, CNRS, programmes Amazonie et Nouragues du CNRS, ministère chargé de l'Environnement, ministère chargé de l'Enseignement supérieur et de la Recherche, Fonds européens (Feder), et le Laboratoire d'Excellence CEBA (ANR-10-LABX-25-01) qui bénéficie d'une aide de l'État gérée par l'Agence nationale de la recherche au titre du programme Investissements d'avenir.

Cet ouvrage est le résultat d'une longue et fructueuse collaboration entre un laboratoire de l'Université de Toulouse (laboratoire d'Écologie terrestre devenu laboratoire Évolution et Diversité biologique) puis Ecofog (Kourou), et l'Institut de recherche en biologie végétale de l'Université de Montréal. Cette collaboration universitaire internationale nous a permis de (co-)encadrer des étudiants (canadiens et français) et d'intégrer nos recherches dans un cadre de formation.

Remerciements personnels de Denis Barabé

Une grande partie de ce livre a été rédigée en 2010-2011 lorsque j'étais chercheur invité au CNRS-Guyane, dans le laboratoire Ecofog (Écologie des forêts de Guyane), à Kourou.

J'aimerais remercier tous les membres du laboratoire pour leur accueil chaleureux, de même que mon collègue et ami de longue date Alain Dejean pour son appui scientifique et administratif. Enfin, je m'en voudrais d'oublier l'Institut de recherche en biologie végétale, le Jardin botanique de Montréal et l'Université de Montréal qui, depuis de nombreuses années, soutiennent mes travaux en biologie végétale.

Remerciements personnels de Marc Gibernau

Une recherche se fait rarement seul et les stagiaires y jouent une part importante. Quatre d'entre eux ont grandement influencé mes travaux de recherche : Jérôme Albre, Mathieu Chouteau, Marion Chartier et Artur Maia. Je tiens enfin à remercier Angélique Quilichini sans qui rien de cela n'aurait été possible durant toutes ces années, et qui a su assumer notre famille et tout le reste pendant que je courais derrière « mes » Aracées et leurs pollinisateurs.



Cascades de Fourgassié. Photo M. Gibernau

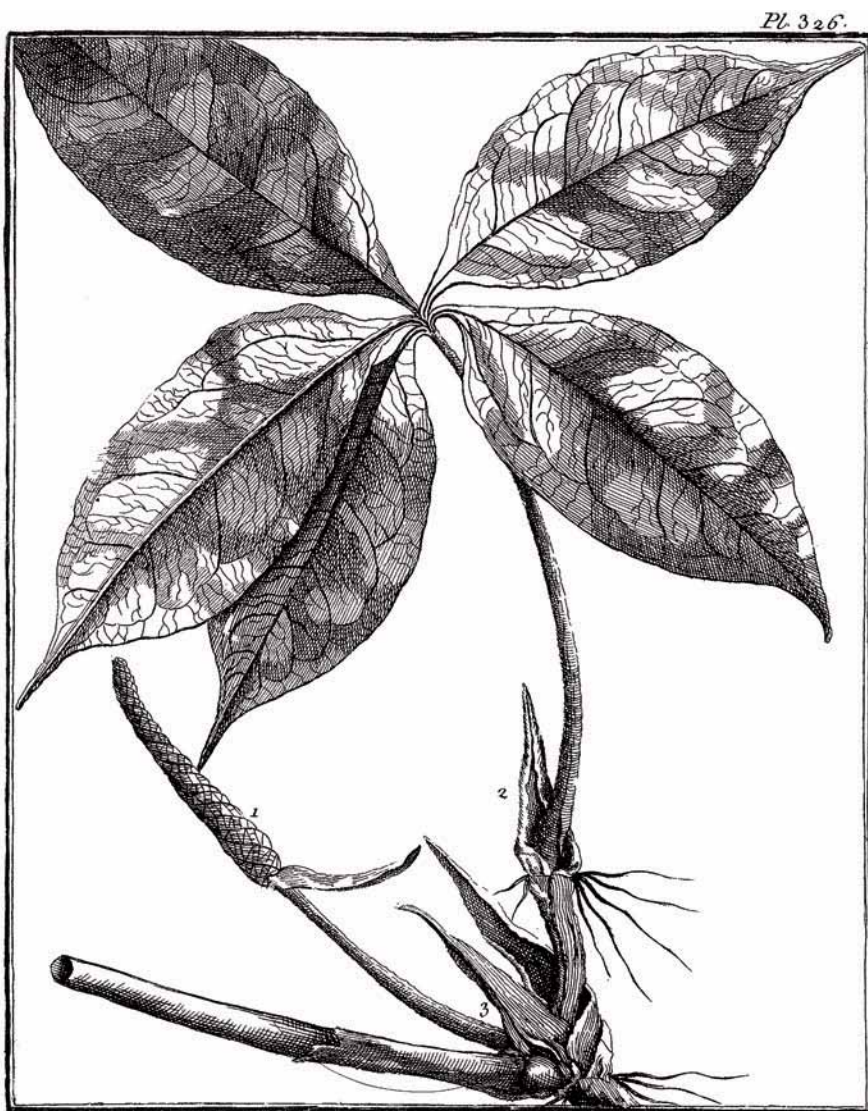
Introduction

Les Aracées constituent une famille de plantes à fleurs de 118 genres et au moins 3 500 espèces (Boyce & Croat 2014), ce qui en terme de diversité en fait la 13^e famille de plantes à fleurs la plus riche au monde et la 3^e famille de Monocotylédones après les Orchidacées et les Poacées. C'est une famille de plantes particulièrement diversifiées ; par exemple on y trouve à la fois la plus petite plante à fleurs au monde (les Lentilles d'eau, Lemnoidées) et la plus grande inflorescence en forme d'épis (*Amorphophallus titanum*). Les Aracées sont principalement présentes dans la zone intertropicale mais beaucoup d'espèces se rencontrent en milieu tempéré, voire froid, comme au Canada (jusqu'à 51° de latitude Nord), en Europe (jusqu'à 57° de latitude Nord) ou dans l'Himalaya (jusqu'à 4 000 m d'altitude).

Les Aracées ne sont pas seulement intéressantes pour leur biodiversité mais aussi pour l'Homme. Nombre d'espèces sont utilisées à des fins nutritives, médicinales ou horticoles. Le Taro ou Dachine (*Colocasia esculenta*), par exemple, sert de nourriture à des centaines de milliers de personnes principalement en Asie, mais aussi en Amérique du Sud. D'autres sont également utilisées comme ingrédients dans des remèdes de médecine traditionnelle et renferment des molécules aux activités biologiques potentiellement intéressantes (antifongiques, antibactériennes). Enfin, elles sont aussi des plantes ornementales couramment vendues dans les jardinerie et chez les fleuristes du monde.

Dans ce livre, nous voulons réunir dans un même document des informations sur la biologie, l'écologie et la systématique de cette famille de plantes fascinantes, en nous concentrant sur les espèces de Guyane française. En Guyane, les Aracées sont représentées par 21 genres et 122 espèces. Elles constituent la 4^e famille de plantes monocotylédones la plus riche après les Orchidacées (318 espèces), les Poacées (227 espèces) et les Cypéracées (156 espèces). Cela se traduit aussi par un grand nombre d'échantillons récoltés et disponibles à l'Herbier de Guyane à Cayenne.

Il existe peu de travaux sur les Aracées de Guyane française. Dans sa flore, Aublet (1775) décrit 25 Aracées appartenant à 5 genres : *Pistia* (*stratiotes*), *Lemna* (*minor*, *gibba*), *Arum* (9 espèces), *Dracuntium* (5 espèces) et *Pothos* (8 espèces). Ces genres sont classés en fonction de leurs caractères floraux et ne sont pas regroupés dans la même section de la flore. La « famille » des Aroides a été créée par Jussieu (1789) lors de sa classification des plantes. Elle représente le 1^{er} Ordre de la Classe II des Monocotylédones. Chez les Aracées, la délimitation des genres a beaucoup changé depuis 1775. Le genre « *Arum* » décrit par Aublet comprenait des espèces des genres actuels *Philodendron*, *Montrichardia*, *Dieffenbachia*, *Xanthosoma*, *Alocasia* ou *Colocasia*. Le genre « *Dracuntium* » contenait des espèces des genres modernes *Dracontium*, *Anthurium* (Fig. 1) ou *Monstera*. Enfin le genre « *Pothos* » incluait des espèces des genres actuels *Anthurium*, *Rhaphidophora* ou *Monstera*. Il y a peu d'information sur les Aracées dans la flore d'Aublet en dehors de leurs descriptions en latin et en français. Il mentionne pourtant que le nom vernaculaire dans les



Dracuntium Hexandra

Figure 1. Planche 326 représentant *Anthurium pentaphyllum* (nommée *Dracuntium hexandra*) tirée du Tome quatrième de *l'Histoire des plantes de la Guiane Française* (Aublet 1775).

Caribes de *Montrichardia arborescens* est Moucou Moucou. Par ailleurs en 1775, le Taro (*Arum esculentum* = *Colocasia esculenta*) et le Taro géant (*Arum peregrinum* = *Alocasia macrorrhizos*) sont déjà présents, et probablement cultivés, en « Guiane Française ».

Dans la flore de Lemée (1955), 16 genres et 59 espèces d'Aracées plus 2 genres et 4 espèces de Lemnacées sont décrits en français. Près de quarante ans plus tard, une liste des plantes de Guyane a été produite d'abord par l'Herbier de Guyane (Hoff *et al.* 1989), puis ensuite dans la « checklist » des trois Guyanes (Boggan *et al.* 1992). Peu après, un inventaire des Aracées de Guyane avec les cartes de distribution des spécimens d'herbier est publié (Cremers & Hoff 1994). Mais il faut attendre la flore de Saül pour avoir un traitement partiel des Aracées avec une clé des genres et la description des espèces du centre de la Guyane par Thomas Croat du Jardin botanique du Missouri (Croat 1997). En ce qui concerne la biologie, Patrick Blanc a utilisé plusieurs spécimens de Guyane dans son analyse de l'organisation de la tige des Aracées (1978). Après trois longues missions de terrain pour la préparation du volume des Aracées pour la flore des Guyanes, Thomas Croat note qu'il y a dans les trois Guyanes (Guyana, Surinam et Guyane française) 163 espèces d'Aracées qui sont distribuées inégalement (Croat *et al.* 2012). Le Guyana compte 78 espèces pour une superficie de 214 970 km². Le Surinam est riche de 101 espèces pour 163 270 km². La Guyane française avec 83 846 km² compterait 132 espèces dont 10 ne sont pas encore décrites. La plus grande diversité en Aracées de la Guyane française, malgré sa relative petite superficie, s'expliquerait par la faible proportion de savanes (pauvres en Aracées) et un fort recouvrement du territoire par des forêts primaires (Croat *et al.* 2012).

Cet ouvrage se base en grande partie sur les travaux que nous avons réalisés en Guyane. Bien que la majorité des résultats présentés ait déjà été publiée sous forme d'articles scientifiques en anglais, nous avons inclus, dans certains chapitres, de nouvelles données originales qui viennent compléter les travaux antérieurs. Nos études ont porté principalement sur la pollinisation, la thermogenèse, l'architecture et le développement floral des Aracées. Notre collaboration avec des spécialistes de l'écologie des fourmis nous a amenés à participer à des études touchant la coadaptation Aracées-fourmis et à inclure un chapitre sur les coadaptations entre les Aracées et les insectes qui ne sont pas des pollinisateurs.

Nos recherches ont été réalisées aussi bien dans des populations naturelles d'Aracées de Guyane que dans certains jardins botaniques, en particulier les jardins botaniques de Montréal (Canada), de Nancy (France) (Fig. 2) et du Missouri (États-Unis). Les collections de ces jardins contiennent de nombreux spécimens provenant de Guyane ce qui nous a permis de compléter nos travaux de terrain par des observations *ex situ*, surtout lorsque les spécimens étaient en fleurs. Les collections des jardins botaniques offrent la possibilité de comparer des espèces provenant de milieux différents et d'étudier certains phénomènes plus facilement qu'en milieu naturel. Pour nos recherches, nous avons toujours utilisé ces deux approches, dont la complémentarité s'est avérée fructueuse. L'identification précise des espèces étudiées a été réalisée en se basant sur la collection de référence de l'Herbier de Guyane (CAY).

Dans la mesure du possible, nous avons essayé d'éviter d'utiliser une terminologie trop technique, afin de rendre les sujets traités dans ce livre accessibles à une large gamme de lecteurs. Mais compte tenu de l'orientation scientifique du livre cela n'a pas toujours été possible. Certains chapitres, en particulier celui sur l'architecture, s'appuient sur une

terminologie détaillée qui peut paraître à certains égards hermétique. Précisons qu'il est très difficile de rendre compte de l'organisation de la tige des Aracées sans utiliser un formalisme rigoureux. Nous avons donc préféré garder une terminologie un peu lourde plutôt que de perdre en précision. Étant donné que l'organisation de la tige demeure un sujet peu connu, nous avons aussi inclus des observations originales sur les plantes de Guyane venant compléter les études antérieures sur ce sujet, en particulier celles des botanistes P. Blanc et T.S. Ray. Soulignons que pour la première fois, le formalisme développé par T.S. Ray (1988) est présenté en français. Ce livre constitue donc un document de référence sur l'architecture des Aracées.

Il permettra aussi à tous ceux qui s'intéressent, pour une raison ou une autre, aux Aracées de Guyane, d'identifier la plupart des espèces. La partie systématique repose en grande partie sur des notes prises depuis près de 20 ans sur les spécimens de l'Herbier de Guyane, dont la qualité en fait un instrument scientifique indispensable. À ceci, s'ajoutent des récoltes que nous avons réalisées et des observations faites sur des spécimens poussant dans leur milieu naturel.

Les données sur les Aracées présentées dans ces chapitres sont intégrées dans un cadre explicatif général élargi à l'ensemble des plantes à fleurs. Ce qui en fait aussi un ouvrage utile pour comprendre certains phénomènes de la biologie des plantes à fleurs tropicales. En associant étroitement, dans un même volume, biologie, écologie et systématique, nous espérons que ce livre sera consulté à tous les niveaux d'enseignement pour acquérir des connaissances théoriques et planifier des travaux pratiques susceptibles d'intéresser les étudiants à la biologie. Les premiers chapitres exposent des principes biologiques qu'il est possible d'observer directement dans la nature et, dans certains cas, en laboratoire. Le dernier chapitre sur la systématique permet d'identifier rapidement sur le terrain des espèces qui pourraient servir de matériel vivant ou fixé pour des observations en laboratoire. La Guyane est un vaste laboratoire où la forêt est facile d'accès. Les Aracées se rencontrent souvent le long des chemins forestiers ou des routes. Il est donc possible d'aller observer sur place la plupart des phénomènes décrits dans ce livre et de récolter du matériel pour des études ultérieures dans le respect de la législation française. De façon générale, les populations d'Aracées grimpantes les plus répandues sont assez grandes pour qu'une récolte d'échantillons faite avec parcimonie ne nuise pas à leur expansion. Par contre, dans le cas des plantes géophytes comme les *Dracontium* et les *Anaphyllopsis*, il faut éviter de récolter les feuilles ou les tubercules car cela contribue directement à la disparition des populations. Mais, nous décrivons de nombreux phénomènes dans ce livre qui peuvent être observés de manière non destructive *in vivo*, comme la pollinisation, la thermogenèse ou les relations avec les fourmis. Enfin, nous espérons aussi que ce livre, basé en grande partie sur des recherches originales, stimulera la réalisation de nouveaux travaux scientifiques sur la biologie, l'écologie et la systématique de cette famille diversifiée que sont les Aracées.

Ce livre sur la biologie et la systématique des Aracées de Guyane française se divise en huit chapitres. Nous commençons par présenter la famille des Aracées (chapitre 1). Puis nous développons l'écologie, les modes de croissance et l'organisation de la tige (chapitre 2).



Figure 2. Serre technique tropicale contenant une partie de la collection des Aracées au Jardin botanique de Nancy. Photo M. Gibernau.

Le 3^e chapitre traite de la morphologie et de la biologie de la fleur, où nous insistons sur l'interaction entre certains caractères morphologiques et les mécanismes de pollinisation. Dans le chapitre sur les modes de pollinisation (chapitre 4), nous montrons comment les insectes pollinisateurs et les odeurs varient en fonction de différents types de fleurs. Le chapitre sur la thermogenèse (chapitre 5) analyse les différents profils thermogéniques étudiés sur les Aracées de Guyane et décrit les mécanismes physiologiques impliqués dans la production de chaleur. Les interactions entre les Aracées et les insectes ne se limitent pas aux agents pollinisateurs. Ainsi, dans le chapitre 6, nous détaillons les interactions des Aracées avec les animaux (insectes, vertébrés) qui les utilisent comme source de nourriture ou d'abris. La partie biologie se termine sur les différentes utilisations ethnobotaniques des Aracées de Guyane (chapitre 7). Le dernier chapitre porte exclusivement sur la systématique et comprend des clés de détermination des différents genres et espèces de Guyane française, une description sommaire et une illustration de la plupart des espèces (chapitre 8). La conclusion de l'ouvrage montre l'importance de la famille des Aracées comme modèle pour l'étude de la biologie et l'écologie des plantes à fleurs. Pour terminer le tout, nous donnons, en fin d'ouvrage, un glossaire définissant certains termes scientifiques et les sources bibliographiques.

Nous souhaitons que ce livre serve autant au botaniste amateur désireux d'en savoir plus sur les Aracées guyanaises qu'au chercheur ou enseignant voulant connaître les principaux travaux scientifiques réalisés sur cette famille. Mais avant tout, nous espérons que cet ouvrage permette une meilleure connaissance des Aracées guyanaises et de la biologie des Aracées en général. Bonne lecture.



Pistia stratiotes. Photo M. Gibernau

1. Phylogénie et systématique

La dernière classification phylogénétique des Angiospermes indique que la famille des Aracées fait partie de l'ordre des Alismatales au sein des Monocotylédones (Fig. 3, APG 2009). Le groupe le plus basal (qui s'est différencié le plus tôt) des Monocotylédones est celui des Acorales, ordre mono-familial (Acoracées) et mono-générique (*Acorus*) qui, auparavant, était inclus parmi les Aracées (Grayum 1987). L'ordre des Alismatales apparaît comme étant le groupe frère de toutes les autres Monocotylédones et les Aracées sont la famille la plus basale au sein de cet ordre (Fig. 3). Cette classification a été confirmée par plusieurs études de phylogénie moléculaire (Hilu *et al.* 2003, Tamura *et al.* 2004, Azuma & Tobe 2011, Soltis *et al.* 2011). Un des résultats majeurs de ces récents travaux de taxinomie moléculaire est l'inclusion des lentilles d'eau, ancienne famille des Lemnacées, dans la famille des Aracées où elles constituent la sous-famille des Lemnoïdées (Tam *et al.* 2004, Cabrera *et al.* 2008).

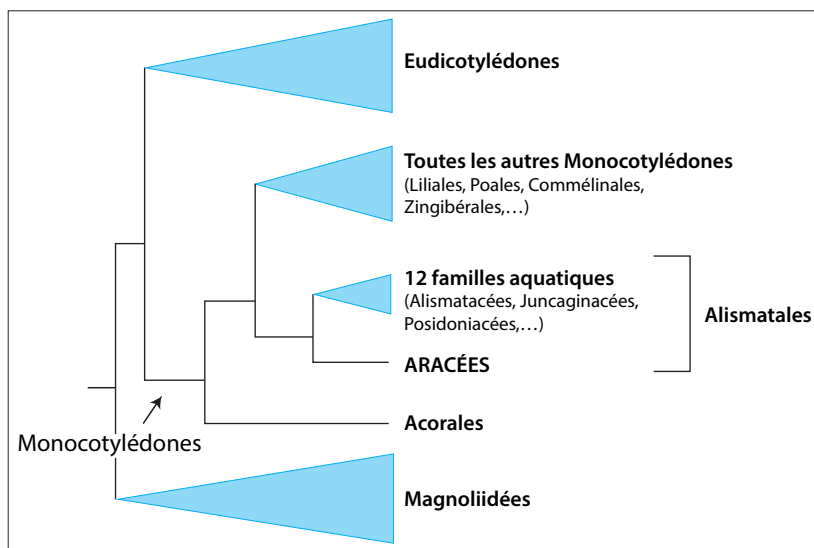


Figure 3. Phylogénie simplifiée des Monocotylédones. Redessinée d'après Soltis *et al.* 2011. *American Journal of Botany*, vol. 98(4), p. 710, fig. 2.

La dernière révision taxinomique de l'ensemble de la famille des Aracées (Mayo *et al.* 1997), basée sur des caractères morphologiques, indiquait que la famille était constituée de 105 genres et 3 300 espèces. Actuellement, 18 ans après, les Aracées renferment 118 genres et 3 800 espèces (Henriquez *et al.* 2014) ; la diversité de la famille est cependant estimée à 132 genres et près de 6 000 espèces (Boyce & Croat 2014). Les phylogénies moléculaires des Aracées (Tam *et al.* 2004, Cabrera *et al.* 2008, Cusimano *et al.* 2011, Nauheimer *et al.* 2012, Chartier *et al.* 2014, Henriquez *et al.* 2014) donnent une image assez claire des différents groupes et de leurs interrelations au sein de la famille.

La famille des Aracées comprend 9 sous-familles et 36 tribus (Cusimano *et al.* 2011). Dans la figure 4, nous donnons une présentation simplifiée des grands groupes taxinomiques d'Aracées en portant une attention particulière aux groupes présents en Guyane française. Les différents genres et espèces de Guyane sont décrits dans la partie systématique du présent ouvrage (chapitre 8 - Systématique des Aracées de Guyane, p. 197).

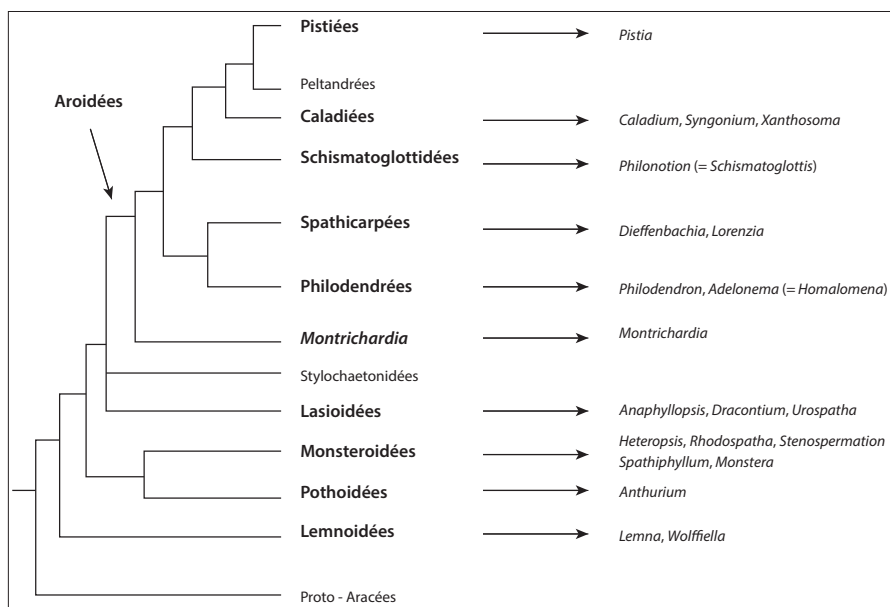


Figure 4. Phylogénie simplifiée des Aracées. À gauche : Phylogénie simplifiée des Aracées (en gras : les groupes taxinomiques, sous-familles, tribus ou genres, représentés en Guyane). À droite : la liste des genres de ces différents groupes taxinomiques présents en Guyane. La phylogénie se « lit » de bas en haut et les traits à gauche représentent les liens phylogénétiques entre les groupes taxinomiques. Plus un trait est long, plus le groupe est ancien. Redessinée d'après Cusimano *et al.* 2011. *American Journal of Botany*, vol. 98(4), p. 8, fig. 1.

Les Aracées représentent la deuxième famille la plus basale des Monocotylédones, ce qui les place parmi les plus anciens groupes de plantes à fleurs existants. Cette famille a divergé du reste des Alismatales il y a environ 138 (\pm 8) millions d'années (Ma). Les datations données ci-après suivent les estimations obtenues à partir de l'horloge moléculaire appliquée sur un arbre phylogénétique des Aracées calibré à l'aide de fossiles (Nauheimer *et al.* 2012).

Le groupe basal de la famille, apparu il y a 122 (\pm 10) Ma, est constitué des Proto-Aracées (*sensu* Mayo *et al.* 1997) qui renferment 4 genres non tropicaux, répartis dans deux sous-familles, les Gymnostachydoïdées (*Gymnostachys*) et les Orontioïdées (*Lysichiton*, *Orontium* et *Symplocarpus*). Le 2^e groupe à s'être différencié, daté de 104 (\pm 9) Ma, est constitué des lentilles d'eau (Lemnoidées). En Guyane, cette sous-famille comprenant 6 genres n'est représentée que par 2 genres : *Lemna* et *Wolffella* (Fig. 4).

Le groupe suivant, vieux de $97 (\pm 10)$ Ma, comprend deux sous-familles, les Pothoidées et les Monstéroïdées (Fig. 4). Les Pothoidées comprennent 4 genres dont 3 sont asiatiques et un originaire d'Amérique tropicale, le genre *Anthurium*, qui existe depuis au moins 56 Ma (datation fossile fixée). Ce genre, présent en Guyane, est le genre le plus diversifié de la famille avec plus de 900 espèces (Haigh *et al.* 2011). Il représente à lui seul près d'un tiers des espèces d'Aracées. Les Monstéroïdées renferment 12 genres répartis sous tous les tropiques, mais seuls 5 genres sont présents en Amérique tropicale et en Guyane. Il s'agit de la deuxième sous-famille la plus diversifiée en Guyane en nombre de genres : *Heteropsis*, *Monstera*, *Rhodospatha*, *Spathiphyllum* et *Stenospermation*. Le genre le plus ancien, *Stenospermation*, serait apparu il y a $32 (\pm 15)$ Ma, alors que *Monstera* dernier à s'être différencié, daterait de $18 (\pm 10)$ Ma. L'embranchement suivant comprend, entre autres, les Lasioidées et les Aroidées. La sous-famille des Lasioidées (Fig. 4), datée à $90 (\pm 10)$ Ma, est constituée de 10 genres présents sous tous les tropiques. Seulement 4 genres sont présents en Amérique tropicale dont 3 en Guyane : *Anaphyllopsis*, *Dracontium* et *Urospatha*. Ces genres se sont différenciés relativement récemment par rapport à l'âge de la famille puisque *Urospatha* daterait de $27 (\pm 12)$ Ma, *Dracontium* de $16 (\pm 10)$ Ma et *Anaphyllopsis* de $14 (\pm 9)$ Ma (Nauheimer *et al.* 2012).

L'ensemble des sous-familles décrites ci-dessus, c'est-à-dire les Pothoidées, les Monstéroïdées, les Lasioidées plus les Proto-Aracées (Mayo *et al.* 1997, Cusimano *et al.* 2011), est caractérisé par des inflorescences à fleurs bisexuées munies, sauf chez la plupart des Monstéroïdées, d'un périgone (présence de tépales). Ces sous-familles, qui constituent le grand groupe des Aracées basales, sont les premières à s'être différenciées au cours de l'évolution. Chez les lentilles d'eau (Lemnoïdées), les plantes adultes peuvent mesurer quelques millimètres de diamètre. Cette réduction de leur taille est liée à l'adaptation à la vie aquatique et à leur port flottant ; l'inflorescence est aussi réduite avec 1 ou 2 fleurs, si minuscules, qu'il est difficile à l'heure actuelle de dire si ces fleurs sont bisexuées ou non (Bogner 2010).

Vient ensuite dans la phylogénie moléculaire (Cusimano *et al.* 2011, Chartier *et al.* 2014) un groupe original, les Stylochaetonidées (Fig. 4), composé de 3 genres d'Afrique du sud et de l'est (*Stylochaeton*, *Zamioculcas* et *Gonatopus*) qui sont caractérisés par des inflorescences à fleurs unisexuées avec un périgone et que Bogner et Hesse (2005) placent dans une sous-famille à part, les Zamioculcadoidées. L'apparition de ce groupe marqua une étape importante, il y a $87 (\pm 10)$ Ma, dans l'évolution de la fleur et des inflorescences chez les Aracées (Mayo *et al.* 1997, Nauheimer *et al.* 2012). Ainsi, au cours de l'évolution, le spadice qui était homogène, constitué de fleurs bisexuées avec un périgone, devient hétérogène portant des fleurs toujours avec périgone, mais unisexuées, mâles (étamines) dans la partie supérieure et femelles (gynécées) dans la partie inférieure (chapitre 3 - Morphologie et biologie florales, p. 69). D'un point de vue uniquement structural, les fleurs des Zamioculcadoidées constituent un stade intermédiaire entre la fleur bisexuée avec périgone des Aracées basales et la fleur unisexuée, nue, des Aroidées.

Tous les autres genres d'Aracées appartiennent à la sous-famille des Aroidées (Fig. 4) soit plus de 70 genres (près de 2/3) et environ la moitié des espèces. Les plantes de cette

sous-famille ont toutes des inflorescences à fleurs unisexuées, à l'exception du genre *Calla*, et sans périgone. Au cours de l'évolution, voilà environ $82 (\pm 9)$ Ma, il y a donc eu perte du périgone par rapport aux autres sous-familles (Cusimano *et al.* 2011, Nauheimer *et al.* 2012). Chez les Aroidées, les inflorescences possèdent, dans la très grande majorité des genres, des fleurs femelles (gynécées) à la base et des fleurs mâles (étamines) dans la partie supérieure. L'innovation florale dans cette sous-famille est la présence de fleurs stériles souvent disposées entre les fleurs mâles et femelles ou au-dessus des fleurs mâles. Les fonctions de ces fleurs stériles sont variées : stockage de réserves lipidiques ou amidonnées, source des odeurs florales ou centre de la production de chaleur, encore appelée thermogenèse (chapitre 5 - La thermogenèse florale, p. 131).

La sous-famille des Aroidées, à laquelle appartient le genre *Montrichardia*, est composée de plusieurs tribus (Fig. 4). Le genre *Montrichardia*, bien connu en Guyane sous le nom de Moucou Moucou, se place en position basale isolée, par rapport aux autres genres de cette sous-famille. Soulignons que la position systématique de ce genre, apparu il y a $78 (\pm 9)$ Ma, demeure toujours problématique (Nauheimer *et al.* 2012, Chartier *et al.* 2014).

Le premier groupe des Aroidées vieux de $68 (\pm 14)$ Ma est constitué de 2 tribus : les Philodendrées et les Spathicarpées (Fig. 4). La tribu des Philodendrées comprend 3 genres dont deux, *Philodendron* et *Adelonema* (= *Homalomena*), existant depuis $20 (\pm 11)$ Ma, sont présents en Guyane. Le genre *Philodendron* est le deuxième genre le plus riche d'Aracées, après les *Anthurium*, avec près de 550 espèces (Haigh *et al.* 2011). Les espèces du genre *Homalomena* ont une distribution disjointe puisqu'elles se rencontrent en Asie tropicale du Sud-Est (plus de 100 espèces) et en Amérique tropicale avec une dizaine d'espèces de la section *Curmeria* (Mayo *et al.* 1997). Des travaux récents montrent que les *Homalomena* du Nouveau Monde sont assez différents des asiatiques pour représenter un nouveau genre qui se nomme *Adelonema* (Gauthier *et al.* 2008, Wong *et al.* 2013). La deuxième tribu, les Spathicarpées, apparue il y a $62 (\pm 15)$ Ma, est un groupe de 13 genres exclusivement d'Amérique tropicale, principalement du Brésil (Nauheimer *et al.* 2012). Deux genres de Spathicarpées sont présents en Guyane, *Dieffenbachia* et *Lorenzia*. Le genre *Dieffenbachia* se serait différencié des autres Spathicarpées il y a $25 (\pm 10)$ Ma. Aucune information n'est disponible sur le genre *Lorenzia* qui n'a pas encore été inclus dans les études phylogénétiques.

Le groupe suivant, au sein des Aroidées, est la tribu des Schismatoglottidées (Fig. 4), vieille de $76 (\pm 8)$ Ma et qui compte 11 genres dont un seul est présent en Amérique tropicale, le genre *Philonotia* (= *Schismatoglottis*), les autres étant originaires d'Asie tropicale (Nauheimer *et al.* 2012). Tout comme pour le genre *Homalomena*, l'aire de distribution des *Schismatoglottis* est disjointe avec des espèces en Asie tropicale du Sud-Est (100 espèces) et les 3 espèces de la section *Philonotia* en Amérique tropicale (Mayo *et al.* 1997). Des travaux récents (Wong *et al.* 2010, Nauheimer *et al.* 2012) indiquent que les *Schismatoglottis* du Nouveau Monde se sont différenciés des asiatiques il y a $45 (\pm 16)$ Ma et constituent un nouveau genre qui a pris le nom de leur section soit *Philonotia*.

Il y a 42 (\pm 12) Ma, est apparue une tribu strictement originaire d'Amérique tropicale, les Caladiées (Fig. 4). Elle est constituée de 7 genres dont 3 sont présents en Guyane, *Caladium*, *Syngonium* et *Xanthosoma*. Ces genres se sont différenciés au sein de cette tribu entre 20 et 17 (\pm 10) Ma (Nauheimer *et al.* 2012).

Les 2 groupes terminaux (apparus le plus récemment), les Peltandrées et les Pistiées (Fig. 4), sont principalement constitués d'espèces tempérées (comme les *Arum*) ou tropicales asiatiques ; ils ne sont représentés en Guyane que par l'espèce aquatique cosmopolite la « Laitue d'eau » (*Pistia stratiotes*) et quelques espèces introduites comme le Taro (*Colocasia*).

Depuis quelques années la systématique des Aracées a connu un développement considérable aboutissant à l'obtention d'un arbre phylogénétique de mieux en mieux résolu. Or, bien connaître la phylogénie s'avère essentiel pour comprendre l'évolution des espèces mais aussi de leurs interactions, par exemple avec les pollinisateurs, ainsi que nous le verrons dans les chapitres qui suivent. En effet, la connaissance de la phylogénie permet d'interpréter les données morphologiques, physiologiques et écologiques dans un cadre évolutif qui ouvre de nouvelles perspectives dans la compréhension du vivant et de son histoire.



Monstera obliqua. Photo M. Gibernau

2. Dynamique de la croissance et organisation de la tige

La diversité morphologique des Aracées se reflète, entre autres, dans l'organisation des racines, de l'axe feuillé, de la forme de la feuille ou de la structure de la fleur. Mais cette variabilité des organes souterrains et aériens n'est pas distribuée au hasard ; elle s'organise selon des plans structuraux communs (bauplan) autour desquels se répartissent les différents phénotypes.

À peu près tous les grands types de feuilles, de simple à composé, se rencontrent chez les Aracées. De plus, on peut observer la même série de formes foliaires se répétant dans différents genres, souvent éloignés phylogénétiquement. Autre point intéressant, la même forme foliaire ne s'explique pas nécessairement par les mêmes processus morphogénétiques. Par exemple, la feuille pinnatifide de certains *Monstera* correspond à un mode de développement différent de celui mis en place dans d'autres genres.

La grande diversité morphologique dans l'organisation de la tige se limite à quelques modèles typologiques. En effet, la modularité des végétaux permet, en changeant le nombre et l'emplacement des axes, de réduire cette diversité, d'un point de vue morphologique, à un nombre limité de types d'organisation qui varient d'un genre à l'autre. Comme nous le verrons, ces types d'organisation se répartissent en catégories morphologiques qui ne correspondent pas nécessairement aux différents types biologiques. Cependant, comme l'organisation de la tige demeure constante à l'intérieur d'un même genre, ceci permet de formuler des hypothèses sur l'évolution des modes de croissance, ainsi que le montreront les descriptions de cas particuliers.

La croissance modulaire des plantes leur permet de s'adapter à un environnement qui peut varier selon l'âge de l'individu ou son stade de développement. Ainsi, chez la plante en croissance, de la germination jusqu'au stade adulte, l'organisation typologique des axes feuillés demeure stable, mais le nombre et la nature des appendices axillaires, de même que la vigueur des articles, peuvent varier en fonction du temps et du milieu. Pour illustrer ce phénomène, nous décrivons quelques exemples de plantes hémiepiphytes et aquatiques.

La taille des graines varie entre les genres et souvent entre les espèces d'un même genre. Ce caractère est-il lié à d'autres caractères comme le mode de croissance ou l'habitat ? Comment cet élément fonctionnel s'intègre-t-il dans l'adaptation des différents types biologiques à leur environnement ? Quelle est la signification écologique de la taille des graines chez les Aracées ? Dans les lignes qui suivent nous apporterons quelques éléments de réponse à ces questions qui demeurent encore ouvertes.

Comparativement à la feuille, la tige et surtout la fleur, les travaux sur la structure racinaire des Aracées sont rares (Keating 2002). Pourtant, il ne serait pas surprenant d'y trouver une

variabilité comparable à celle des autres organes. D'autant plus qu'aujourd'hui, il est difficile d'analyser la structure de la racine sans tenir compte de la présence de mycorhizes qui viennent augmenter le potentiel assimilateur de cet organe.

Dans ce chapitre, nous présentons d'abord quelques généralités concernant les types biologiques, la variabilité de la feuille, la taille des graines et les mycorhizes racinaires avant d'aborder les modes d'organisation de la tige en fonction d'un formalisme précis. Ce formalisme, quelquefois ardu, permet de constituer un cadre de référence précis pour décrire rigoureusement les différents modes d'organisation de la tige allant des plantes épiphytes aux plantes aquatiques. Il offre la possibilité d'analyser l'organisation de la tige dans une perspective purement morphologique, bien sûr, mais aussi évolutive.

Généralités

Types biologiques

Les forêts tropicales humides abritent l'un des milieux naturels où la flore et la faune sont les plus diversifiées de la planète. Il n'est donc pas surprenant d'y trouver un grand nombre de formes morphologiques et de modes de croissance différents. La famille des Aracées, majoritairement tropicale, se caractérise par des types biologiques variés comprenant de petites plantes aquatiques, ne mesurant pas plus de quelques millimètres, et de grandes plantes épiphytes dont les feuilles peuvent atteindre plus d'un mètre de long, en passant par tous les intermédiaires. Les Aracées de Guyane française sont principalement représentées par des plantes hémiepiphytes et épiphytes, mais aussi des plantes terrestres (mésophytes et géophytes), semi-aquatiques et aquatiques.

La forêt tropicale humide est l'habitat caractéristique des plantes hémiepiphytes. En Guyane, les espèces hémiepiphytes des genres *Monstera* et *Philodendron* sont les plus répandues. Elles sont fréquentes le long des routes ou des pistes forestières. Les espèces de ces deux genres ont une taille et un port variables, allant de plantes grimpantes comme *Philodendron guianense*, dont les feuilles dépassent rarement 30 cm de long, jusqu'à l'immense *Philodendron goeldii* qui pousse dans la canopée et dont les feuilles peuvent atteindre plus de 1,5 m de long. Sous les tropiques, certaines espèces hémiepiphytes (*P. melinonii*, *P. ornatum*) et épiphytes (*Anthurium jenmanii*) poussent souvent sur les rochers qui constituent un habitat comparable à celui du tronc des arbres.

Les plantes hémiepiphytes se divisent en hémiepiphytes primaires et hémiepiphytes secondaires selon leur mode de croissance (Mayo *et al.* 1997). Les hémiepiphytes primaires commencent leur croissance sur le tronc des arbres, souvent dans la canopée, et produisent des racines adventives qui descendent jusqu'au sol où elles s'enracinent, assurant ainsi un approvisionnement en eau jusqu'à la plante-mère (Hugget & Tomlinson 2010). Dans le cas de certains *Philodendron*, par exemple *P. solimoense*, les immenses racines permettent à la plante de puiser l'eau et les éléments nutritifs du sol, bien sûr, mais aussi d'accrocher à l'arbre support la tige alourdie par le poids des feuilles (Fig. 5). Bien qu'il s'agisse typiquement d'une



Figure 5. *Philodendron solimoense*. Les racines adventives s'enroulent autour de l'arbre permettant ainsi à la plante de s'accrocher solidement à son hôte. Échelle 10 cm. Photo D. Barabé.

plante hémipiphyte, *P. solimoense* est capable de croître au niveau du sol comme une plante terrestre. Chez les *P. solimoense* qui poussent en plein sol, particulièrement après un déboisement intense, le port grimpant, volubile, est caractérisé par une grosse tige dressée à l'allure plus ou moins arborescente. Les hémipiphytes secondaires germent au sol et produisent une tige juvénile qui grimpe sur une plante hôte, mais qui, éventuellement, perdra son contact avec le sol. Ce contact sera ultérieurement rétabli par la production de racines

adventives qui descendront jusqu'au niveau du sol, comme on peut l'observer dans le genre *Monstera*. Il est possible que certaines hémiepiphytes développent des racines adventives qui les lient au sol avant que la tige ait perdu contact avec le sol. Ceci pourrait être le cas chez certains *Heteropsis* (Soares *et al.* 2013).

D'un point de vue évolutif, les Aracées hémiepiphytes sont répandues dans les sous-familles basales comme les Pothoïdées et les Monstéroïdées (chapitre 1 - Phylogénie et systématique, p. 20 Fig. 4). Chez les Aroidées (sous-famille dérivée), ce type biologique n'apparaît que dans la tribu des Culcasiées et les genres *Philodendron* et *Syngonium* (Mayo *et al.* 1997).

Les plantes hémiepiphytes ont développé, au cours de l'évolution, différentes stratégies pour coloniser de manière efficace leur milieu, comme la formation de flagelles, le développement foliaire hétérophylle (différentes formes de feuilles sur un même individu) et la disposition imbriquée des feuilles (Mayo *et al.* 1997). Pourtant, l'une des adaptations les plus remarquables est certainement le skototropisme observé chez certains *Monstera*. Strong et Ray (1975) ont décrit la croissance de plantules de *Monstera gigantea* (*M. tenuis* ou *M. dubia* selon Madison (1977a)) dans leur milieu naturel. Ils ont découvert que les plantules de cette espèce poussaient en s'orientant vers l'obscurité, phénomène qu'ils ont appelé skototropisme. Étant donné que les arbres forment de l'ombre sur une certaine partie du sol cela permet aux plantules de *Monstera* de trouver un hôte sur lequel grimper de façon à poursuivre leur cycle de croissance après la germination.

Les plantes épiphytes, pour leur part, passent leur cycle de vie complet sur la plante hôte; elles ne viennent jamais en contact avec le sol. Chez les Aracées, les plantes épiphytes se rencontrent dans 6 genres (Mayo *et al.* 1997), *Anthurium*, *Arophyton*, *Philodendron*, *Remusatia*, *Scindapsus* et *Stenospermation*, dont 3 se trouvent en Guyane : *Anthurium*, *Philodendron* et *Stenospermation*. Selon Blanc (1978), les épiphytes ont évolué parallèlement vers l'épiphytisme dans différents genres, à partir d'espèces non épiphytes.

Presque tous les *Anthurium* de Guyane sont des plantes épiphytes ; parmi les plus typiques d'entre eux citons *A. jenmanii*, avec ses grandes feuilles en rosettes, qui pousse aussi bien dans la canopée que sur les rochers et *A. gracile* que l'on trouve fréquemment dans les jardins de fourmis (chapitre 6 - Interactions avec les animaux non pollinisateurs, p. 153). Chez les *Philodendron*, par contre, les espèces épiphytes sont beaucoup plus rares. En Guyane, seules les espèces *P. linnaei* et *P. insigne* sont connues pour avoir un mode de croissance épiphyte.

Parmi les adaptations au mode de vie épiphyte, les *Anthurium* produisent des racines adventives à géotropisme négatif formant un genre de réservoir où s'accumulent des débris organiques qui se dégraderont progressivement (Fig. 6). Ceci leur permet d'acquérir les éléments nutritifs nécessaires à leur croissance hors sol. En plus de cette caractéristique, les racines des *Anthurium* épiphytes sont munies d'un velum comme on en trouve chez les Orchidées, une structure qui permet d'emmagasiner l'eau. Ceci explique en partie pourquoi les *Anthuriums* épiphytes peuvent supporter d'assez longues périodes de



Figure 6. *Anthurium jenmanii*. Racines munies d'un velum avec un géotropisme négatif. Échelle 3 cm. Photo D. Barabé.

sécheresse. Chez *Philodendron insigne* les feuilles disposées en rosette forment un creuset où l'humus s'accumule.

Les plantes mésophytes (adaptées à un climat modérément humide) se rencontrent chez plusieurs plantes terrestres de sous-bois qui possèdent soit un rhizome soit un tubercule. Ce type de plante, considéré comme ancestral par certains auteurs (Grayum 1990), se retrouve pourtant dans des genres dérivés (plus récents) comme les *Adelonema*, *Dieffenbachia* et *Philonotium* de la sous-famille des Aroïdées (Mayo *et al.* 1997). En Guyane, seuls le genre *Spathiphyllum* et l'espèce terrestre *Anthurium sagittatum* sont des mésophytes appartenant à des sous-familles basales. Dans ce groupe, on pourrait aussi classer les plantes tuberculeuses et rhizomateuses des genres *Colocasia* (Dachine, Taro) et *Xanthosoma* (Tanier) parmi lesquels on trouve des espèces cultivées en Guyane.

Les géophytes comprennent des plantes à tubercules souterrains et se définissent par une période de dormance plus ou moins longue. En Guyane, elles se rencontrent uniquement dans la sous-famille des Lasioidées. Durant leur période de dormance, les Aracées géophytes ne sont normalement pas visibles puisqu'elles n'ont ni feuille, ni inflorescence, comme chez *Dracontium polyphyllum*.

Les plantes héliophytes (semi-aquatiques) comme les *Montrichardia* poussent dans les endroits marécageux ou sur le bord des cours d'eau. Rappelons que certaines plantes géophytes comme les *Anaphyllopsis* et *Urospatha* sont aussi des plantes héliophytes poussant dans les bas-fonds inondés des sous-bois. Enfin on trouve aussi en Guyane des Aracées aquatiques, flottantes, comme les genres *Pistia*, *Lemna* et *Wolffiella*.

Polymorphisme foliaire et perforations : le cas des *Monstera*

Contrairement à la fleur dont la morphologie est identique chez toutes les espèces d'un même genre, la feuille des Aracées présente une grande variabilité morphologique à l'intérieur d'un genre. Ce qui n'est pas le cas de la fleur dont la morphologie est identique chez toutes les espèces d'un même genre. Tous les types de feuilles coexistent chez les Aracées, allant de la forme simple (entière ou lobée) à palmatifide, pédatiséquée ou palmatiséquée, sans oublier les feuilles irrégulièrement découpées (imparipennées) de certaines Lasioïdées (*Anaphyllopsis*, *Dracontium*).

Les séries de formes foliaires observées au niveau de la famille se répètent aussi dans plusieurs grands genres. La série foliaire {entière – lobée – palmatifide – palmatiséquée}, par exemple, se trouve dans des genres aussi éloignés dans l'arbre phylogénique des Aracées que les *Philodendron* et les *Anthurium* (chapitre 1 - Phylogénie et systématique, p. 20 Fig. 4 ; Cusimano *et al.* 2011). Comment expliquer que la même série foliaire soit apparue dans différents genres au cours de l'évolution de la famille ? Malheureusement cette question n'a pas encore été analysée rigoureusement dans un contexte phylogénique chez les Aracées. Cependant, tout porte à croire que, dans cette famille, les feuilles entières, sagittées ou trilobées constituent les formes ancestrales à partir desquelles ont évolué les autres types de feuille. Le passage de la forme entière ou sagittée à fortement découpée se manifeste aussi lors de l'ontogenèse des individus appartenant à des espèces caractérisées par des feuilles lobées, palmatifides ou palmatiséquées au stade adulte. Les premières feuilles à se développer, après la germination, sont généralement entières ou sagittées, rappelant ainsi le stade ancestral de ce type de feuille chez les Aracées, alors que les feuilles typiques, caractéristiques de l'espèce, ne se développent qu'au stade adulte.

Si la morphologie et l'évolution des différents types de feuilles d'Aracées n'ont pas suscité énormément d'intérêt chez les morphologistes, le mode de formation des lobes et la nature des perforations du limbe qui caractérisent les espèces de certains genres, en particulier *Monstera*, ont attiré l'attention des botanistes depuis fort longtemps. Au XIX^e siècle, De Candolle (1827) et Saint-Hilaire (1840) ont émis des hypothèses sur la nature et la signification des perforations des feuilles de *Monstera*. Mais c'est Trécul (1854) qui, le premier, grâce à une étude ontogénique, a donné une explication assez juste de l'origine des perforations chez les Aracées. Il a observé que, durant les jeunes stades de développement, la nécrose de certaines cellules était liée à la présence de perforations. Cent ans plus tard (Melville & Wrigley 1969, Kaplan 1984), il a clairement été montré que les perforations résultaient de la mort de cellules dans certaines zones du limbe lorsque les feuilles sont encore à un jeune stade de développement.

Mais il fallut pourtant attendre les travaux de A. Gunawardena et de ses collaborateurs (2005) avant d'obtenir une explication complète de la formation des perforations au niveau cellulaire. Ces auteurs ont analysé en détail le développement de la feuille de *Monstera obliqua* en utilisant des techniques de microscopie électronique et de biologie moléculaire. La feuille asymétrique de *M. obliqua* possède généralement 3 à 4 grandes perforations de chaque côté de la nervure principale et un nombre variable de moyennes et petites perforations.

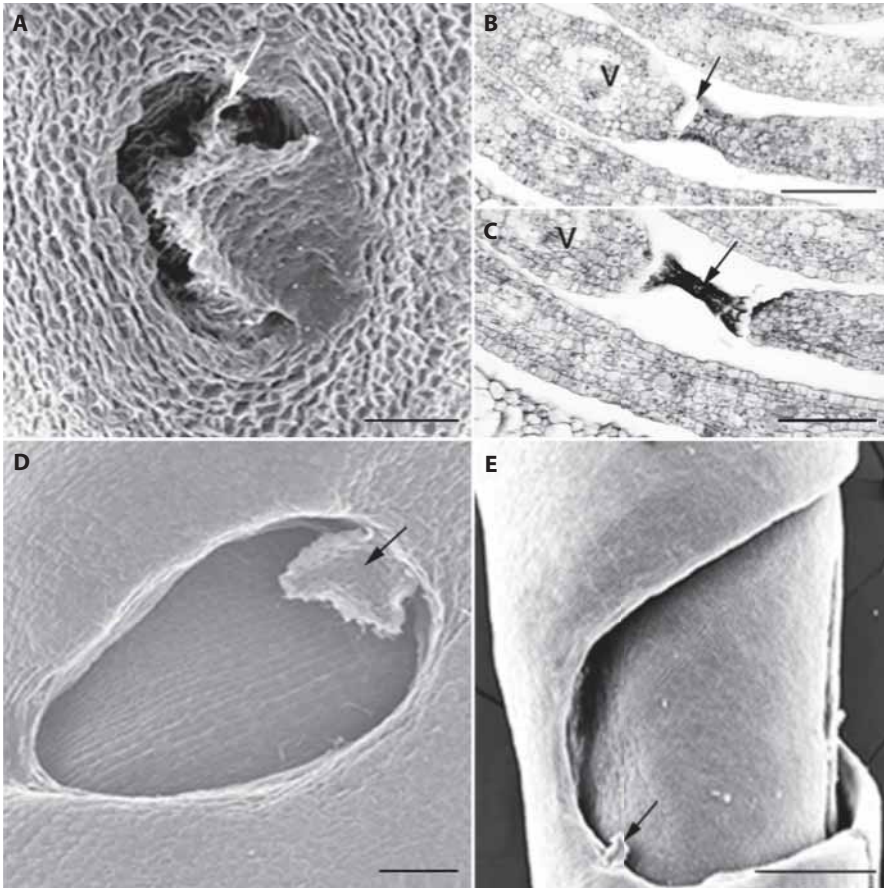


Figure 7. Développement de la feuille de *Monstera obliqua*. A. Photo au microscope électronique à balayage montrant le disque de tissu nécrosé (flèche) qui se détache du contour de la perforation. B. Coupe transversale d'une section de feuille au niveau de la perforation. Début de nécrose des tissus (flèche). C. Coupe transversale d'une section de feuille au niveau de la perforation. Tissu nécrosé qui se détache (flèche). D. Photo au microscope électronique à balayage montrant le disque de tissu nécrosé (flèche) accroché à la paroi de la perforation. E. Photo au microscope électronique à balayage d'une feuille à un stade de développement avancé montrant l'agrandissement de la perforation. Un reste de tissu nécrosé est encore attaché à la paroi (flèche). V : faisceau vasculaire. Échelles - A-D : 50 μ m. E : 0,5 mm. Reproduite d'après Gunawardena *et al.* 2005. *Planta*, vol. 221, p. 611, fig. 3.

La formation des perforations résulte d'un processus morphogénétique appelé apoptose ou mort cellulaire programmée. Dans ce processus, des cellules saines déclenchent leur autodestruction suite à la réception d'un signal chimique. Dans la feuille de *Monstera*, cela se traduit par l'apparition de régions nécrosées sur le limbe, à l'emplacement des futures perforations (Fig. 7). L'initiation des perforations se produit très tôt, dès les premiers stades de développement de la feuille, et n'est observable qu'au microscope.

Sur les photos prises au microscope, les cellules en train de se nécroser apparaissent rétrécies et sombres par rapport à leurs voisines saines (Fig. 7A-C). Avec la croissance du limbe, la zone discoïde de cellules nécrosées se contracte et se détache des cellules avoisinantes. L'expansion continue du limbe s'accompagne d'une augmentation de la taille des perforations. On peut même voir le disque de tissu mort accroché à la marge de la perforation en expansion (Fig. 7D). Au début de la mise en place du processus de nécrose cellulaire, le tissu foliaire localisé autour de la zone de nécrose est dans un stade actif de division et d'expansion cellulaire. Ce tissu va se différencier et permettre l'agrandissement continu de la perforation. Lors de la croissance du limbe, cette perforation s'agrandit de telle sorte qu'elle peut atteindre une surface 10 000 fois plus grande que celle qu'elle avait lors de l'initiation de la perforation par nécrose cellulaire (Fig. 7E).

Chez les espèces du genre *Monstera*, dont les feuilles sont clairement lobées, les perforations s'étendent jusqu'à la marge du limbe donnant ainsi des feuilles pinnatifides. La forme et la grandeur des perforations s'expliquent par une durée, une intensité et une localisation différentes dans la dégénérescence des cellules d'une partie du limbe. Ce mode de formation des feuilles pinnatifides est différent de ce que l'on rencontre dans les autres genres d'Aracées où ce type de feuille résulte de l'individualisation précoce et séquentielle des lobes par fractionnement du limbe (Gunawardena & Dengler 2006).

Si l'ontogenèse des perforations est maintenant connue, leur rôle demeure encore inexplicé. L'hypothèse la plus répandue serait que les perforations créent une circulation d'air autour des feuilles qui diminue l'augmentation de leur température lorsqu'elles sont exposées au soleil. Une autre hypothèse a aussi été avancée : les trous, en brisant l'uniformité du limbe, assurent une sorte de camouflage de la feuille contre les herbivores. Mais, dans les deux cas il s'agit d'interprétations hautement spéculatives.

L'étude de l'origine des perforations chez *Monstera* montre que les espèces de ce genre constituent un système biologique fort intéressant pour étudier la mort cellulaire programmée d'un point de vue morphogénétique. Si la morphologie florale ou le mode de croissance ont fait l'objet d'analyses dans un cadre phylogénique, l'évolution de la forme et du développement de la feuille n'a pas encore été analysée au sein de la famille des Aracées. Dans ce contexte, on peut se demander comment est apparu le phénomène de formation de perforations par mort cellulaire programmée au cours de l'évolution. L'explication de la formation et de l'évolution des lobes et des perforations chez les Aracées permettra certainement de comprendre les différents processus morphogénétiques à la base de la diversité foliaire des Monocotylédones.

Taille des graines et modes de croissance

Une des caractéristiques générales des plantes épiphytes est la petite taille de leurs graines. Dans l'ensemble des Angiospermes, la majorité des espèces épiphytes a des graines plus petites que 1 mm de long et presque toutes sont plus petites que 2 mm (Madison 1977b ; il inclut aussi les plantes hémiepiphytes). Madison a comparé la taille des graines chez des *Anthurium* épiphytes et terrestres : les espèces épiphytes ont des

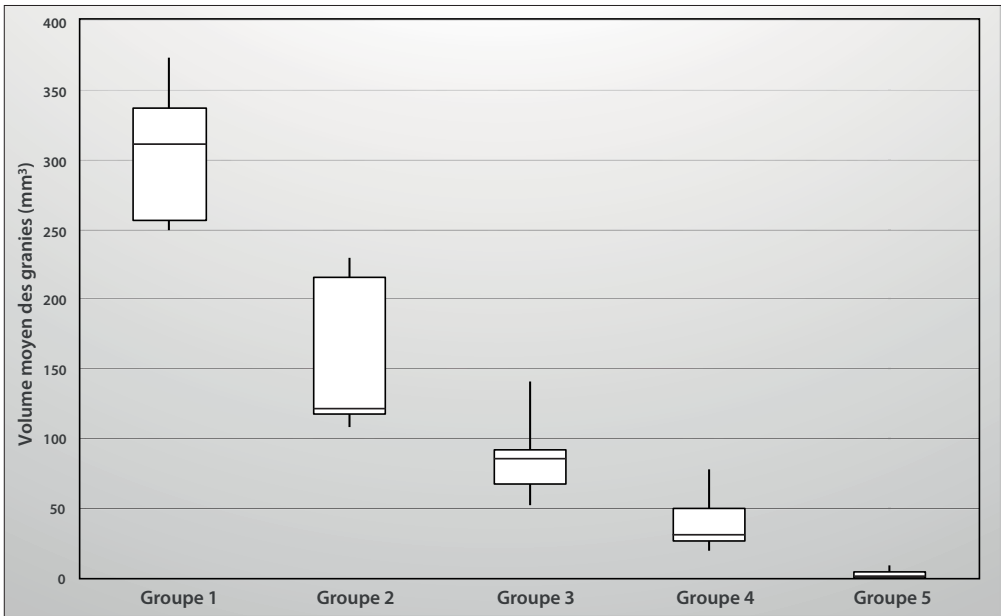


Figure 8. Volume des graines de différentes espèces d'Aracées guyanaises. Groupe 1 : *Anaphyllopsis americana*, *Heteropsis flexuosa*. Groupe 2 : *Dieffenbachia humilis*. Groupe 3 : *Dracontium polyphyllum*, *Dieffenbachia seguine*, *Urospatha sagittifolia*, *Syngonium podophyllum*. Groupe 4 : *Anthurium jenmanii*, *A. pentaphyllum*, *A. sagittatum*, *Dieffenbachia paludicola*, *Monstera obliqua*. Groupe 5 : *Anthurium gracile*, *A. lanjouwii*, *A. scandens*, *A. obtusum*, *Philodendron ecordatum*, *P. linnæi*, *P. fragrantissimum*, *P. melinonii*, *P. solimoesense*, *Rhodospatha venosa*. Figure D. Barabé & M. Gibernau.

graines d'environ 2 mm de long alors que chez les espèces terrestres elles varient entre 4 et 8 mm de long. Cela signifie que les graines des espèces terrestres sont près de 8 à 64 fois plus volumineuses que celles des espèces épiphytes (Madison 1977b).

Nous avons calculé le volume des graines de différentes espèces d'Aracées de Guyane dont le matériel était disponible à l'Herbier de Guyane. Cinq groupes d'espèces sont statistiquement différents les uns des autres (Fig. 8). Les groupes 1 à 3, avec les grosses et très grosses graines, sont des espèces terrestres à deux exceptions près : *Heteropsis flexuosa* (groupe 1) et *Syngonium podophyllum* (groupe 3). Les groupes 4 et 5 à petites et très petites graines sont des plantes épiphytes ou hémiepiphytes à l'exception d'*Anthurium sagittatum* et de *Dieffenbachia paludicola* qui sont des espèces terrestres. Ceci corrobore l'hypothèse de Madison selon laquelle les plantes épiphytes et hémiepiphytes possèdent de petites graines. D'un autre côté, la réciproque n'est pas toujours vraie : les espèces épiphytes ou hémiepiphytes n'ont pas toutes de petites graines, comme le montre la présence de graines volumineuses chez *Heteropsis flexuosa* (groupe 1), une plante hémiepiphyte.

Les plus petites graines se trouvent dans le genre *Philodendron* dont les fleurs possèdent un grand nombre d'ovules. De façon générale, plus la quantité d'ovules par fleur est grande plus les graines sont petites. Chez les espèces avec un petit nombre d'ovules, les graines ont tendance à être plus volumineuses, comme chez *Anaphyllopsis* et *Heteropsis* (groupe 1), où les fruits renferment respectivement une et 1 à 4 graines, alors qu'à l'opposé, dans les genres *Philodendron* et *Rhodospatha* (groupe 5), dont les fleurs contiennent des dizaines d'ovules, les graines sont les plus petites. Cependant cette relation n'est pas valable pour l'ensemble des genres puisque chez *Anthurium*, où les fruits possèdent de 2 à 4 graines selon l'espèce, on trouve des espèces appartenant au groupe 5, correspondant aux graines les moins volumineuses. Enfin, il n'est pas possible avec ces données de relier directement le mode de croissance et le volume des graines puisque les plantes terrestres et hémiepiphytes possèdent des graines allant de volumineuses (*Anaphyllopsis*, *Heteropsis*) à plus ou moins petites (*Anthurium sagittatum*, *Monstera obliqua*).

Les petites graines offrent des avantages pour la dispersion et la germination. Les plantes qui produisent de petites graines peuvent en produire un grand nombre pour la même dépense d'énergie par rapport aux plantes qui produisent seulement quelques graines volumineuses. Les plantes épiphytes ont besoin d'un milieu spécifique pour le développement des plantules ; le succès reproductif est alors assuré en saturant l'habitat avec une grande quantité de petites graines dont quelques-unes trouveront un milieu approprié pour leur croissance (Madison 1977b). Comme le souligne Madison (1977b), une autre caractéristique de la graine est son adaptation au relief de l'écorce des arbres. L'écorce des arbres est parsemée de petites fissures dans lesquelles l'accumulation d'humus offre un milieu de germination adéquat pour les petites graines. Ainsi, la probabilité de trouver un site de germination approprié sur un arbre est plus grande pour les petites graines que les grosses graines. Les petites graines ont aussi un rapport surface/volume plus grand que les grosses graines. Dès lors avec un taux de perméabilité égal, elles s'imbiberont plus rapidement que les graines volumineuses. Ceci peut s'avérer critique pour la survie dans les milieux où la disponibilité en eau est souvent intermittente et brève. Chez les espèces épiphytes qui ont des graines plus larges, celles-ci sont contenues dans du mucilage, ce qui pourrait servir à augmenter le taux d'imbibition (Madison 1977b) ou permettre la germination dans le fruit, phénomène qui est commun chez les Aracées. Enfin, les graines de plantes épiphytes ne rentrent pas en dormance ; si elles tombent dans un milieu favorable elles germeront immédiatement. La plupart des épiphytes vivent dans des milieux où il y a suffisamment d'humidité pour germer à n'importe quelle période dans l'année, ainsi n'est-il pas nécessaire d'avoir de période de dormance pour supporter une saison sèche (Madison 1977b).

Mycorhizes

Étant donné l'importance des mycorhizes dans les habitats où les substances nutritives sont limitées, il est probable que de nombreuses plantes épiphytes soient mycorhizées. Les Aracées présentent des niveaux variables de mycotrophie. Une étude réalisée au nord-est du Brésil a montré que *Philodendron ornatum*, *P. undulatum* et *Pistia stratiotes* ne sont pas mycorhizés alors qu'*Anthurium affine*, *A. pentaphyllum*, *Caladium bicolor* et

Dieffenbachia amoena le sont à divers degrés (Santos *et al.* 2000). Rains *et al.* (2003) ont examiné des racines d'Aracées épiphytes récoltées dans la canopée d'une forêt humide du Costa Rica. Ils ont observé la présence de mycorhizes arbusculaires dans des espèces des genres *Anthurium* et *Stenospermation* et de mycorhizes éricoides dans le genre *Stenospermation*. Il semble que le fort taux d'humidité du milieu favorise la présence d'une communauté de mycorhizes arbusculaires. Soulignons que le rôle des mycorhizes dans la germination et la croissance des Aracées épiphytes de même que dans l'écophysiologie de l'appareil racinaire demeure peu étudié.

Ces domaines de recherche offrent certainement des perspectives originales, particulièrement dans un cadre phylogénétique. La relation entre le volume des graines, le mode de croissance et la morphologie des fleurs demeure donc indéterminée. Compte tenu de la variabilité des Aracées cette question doit être étendue à l'ensemble de la famille pour comprendre la biologie florale en relation avec le mode de croissance.

Architecture

Typologie, tige et articles

Organisation de la tige

Les Aracées comprennent des espèces à croissance monopodiale et à croissance sympodiale, selon le mode de réitération de la tige principale après la floraison (Fig. 9).

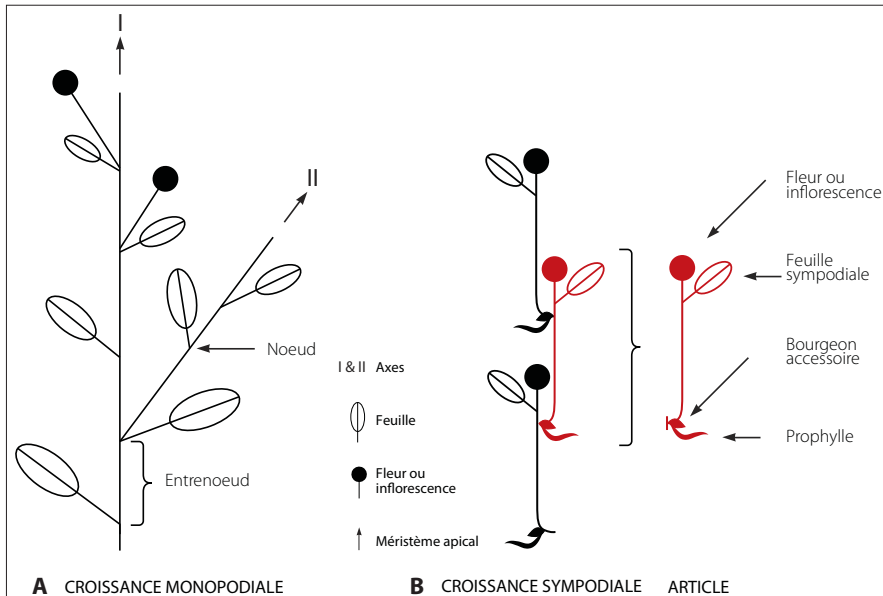


Figure 9. A. Croissance monopodiale. B. Croissance sympodiale (seule la dernière feuille de l'article - feuille sympodiale - est représentée). Figure D. Barabé.

Quatre-vingt quinze pour cent des Aracées auraient une croissance sympodiale (Blanc 1978). Les tiges monopodiales sont normalement produites par l'activité continue d'un méristème unique. Chez les Aracées sympodiales, lors de la floraison, l'axe principal produit une inflorescence terminale alors qu'un bourgeon latéral, situé sur l'axe, prendra le relais, assurant ainsi la poursuite de la croissance. Comme Engler (1877) l'avait observé, le nouvel article apparaît à l'aisselle de l'avant-dernière feuille (feuille précédent la feuille sympodiale), sauf chez quelques genres. Ce mode de croissance donnera un système complexe formé de différentes unités sympodiales, additives, appelées articles (Blanc 1978, Hallé *et al.* 1978) ou modules (Hallé *et al.* 1978, Andrade & Mayo 1998, Bell 2008). Chaque article constitue une unité de croissance qui dérive de l'activité d'un méristème unique et qui se terminera par la production d'une inflorescence. Le mot module est la traduction anglaise du terme article qui fut utilisé pour la première fois dans un contexte architectural par Prévost (1967). La phase sympodiale est précédée d'une phase juvénile, sans floraison visible, de durée variable selon les espèces. Il va de soi que cette croissance modulaire, ajoutée à une morphologie variable des articles, selon l'âge de la plante, permet une énorme plasticité phénotypique. Les Aracées de Guyane analysées jusqu'à maintenant sont toutes caractérisées par une croissance sympodiale, incluant les *Philodendron* du sous-genre *Pteromischum*.

Le botaniste allemand A. Engler a publié voilà déjà plus d'un siècle une étude remarquable dans laquelle il présente un système formel pour décrire l'organisation de la tige des différents genres d'Aracées (Engler 1877). Malheureusement ce travail, publié en allemand, ne semble pas avoir trouvé d'écho chez les botanistes modernes avant les années 1970. Les travaux de Blanc (1978, 1980) et Ray (1987a,b, 1988) ont permis de mieux connaître l'architecture, l'organisation de la tige et les modes de croissance de plusieurs Aracées tropicales. Plus récemment les travaux de Andrade et Mayo (1998, 2000) ont apporté de nouvelles données sur la dynamique de la croissance des Aracées tout au long de leur cycle de vie en milieu naturel.

Blanc (1978) et Ray (1987b) ont décrit différents types d'articles présents chez les Aracées en se basant sur le nombre, la position et la morphologie des appendices foliacés. La terminologie de Ray (1987b) est postérieure à celle de Blanc (1978) ; il a raffiné la méthode d'Engler (1877) en décrivant un plus grand nombre de variables qui portent sur la nature, le nombre et la position des appendices axillaires constituant l'article. Dans le présent ouvrage nous utiliserons cette terminologie qui permet une représentation formelle et complète des types d'organisation de la tige (Tableaux 1 et 2). Bien que la terminologie de Ray (1987b) soit très détaillée et un peu lourde, nous l'avons préférée à celle d'autres auteurs car elle permet de mieux représenter toute la variabilité structurale des Aracées.

Types d'articles

Un article comprend un nombre variable de pièces selon le genre ou l'espèce, par exemple une cataphylle et une feuille assimilatrice chez *Philodendron*, deux cataphylles et une feuille assimilatrice chez *Anthurium*, plusieurs cataphylles et généralement une feuille assimilatrice chez *Anaphyllopsis*. Ainsi, le mode de croissance sympodiale peut être

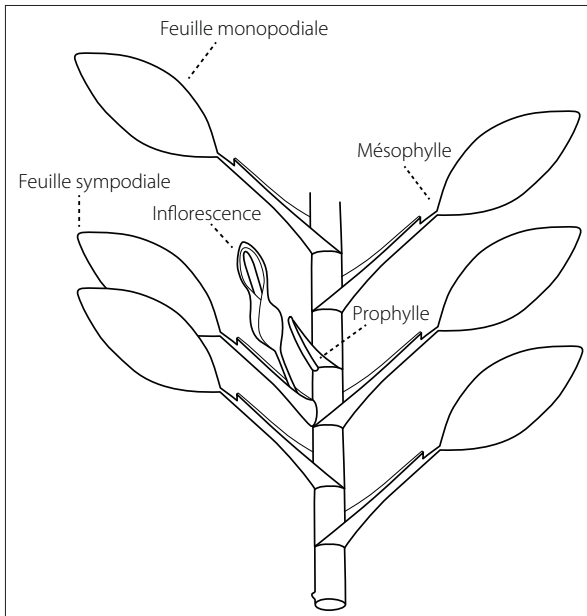


Figure 10. Croissance sympodiale anisophylle sylleptique dans le genre *Dieffenbachia*. Au même moment où l'inflorescence terminale se développe, ou peut être même avant, le bourgeon localisé dans l'axe de l'avant-dernière feuille se développe sans présenter de temps d'arrêt pour donner un nouvel article. Redessinée d'après Ray 1987b. *American Journal of Botany*, vol. 74, p. 1378, fig. 3.

à son tour divisé en différents groupes selon le type d'organes foliacés formant les articles (Ray 1987b). Dans le cadre du présent travail, nous nous limiterons à décrire les différents types d'articles présents chez des Aracées de Guyane. Malheureusement le vocabulaire utilisé pour définir les différents types d'articles chez les Aracées est très technique et peut même quelquefois paraître hermétique. D'un autre côté, il est précis et cohérent chez un même auteur. Aussi, bien que cela soit quelquefois ardu, il est préférable de l'utiliser dans son intégrité pour conserver sa valeur scientifique et didactique.

Selon le nombre de feuilles assimilatrices compris dans l'article, Blanc (1978) parle d'article monophylle, diphyllé, triphyllé, tétraphylle ou pléiophylle. Cette définition ne tient pas compte de l'ensemble des appendices foliaires, ni de leur nature. Ray (1987b), de son côté, reconnaît trois grands types d'organisation sympodiale de la tige chez les Aracées : anisophylle (pléiophylle au sens de Blanc 1978), homéophylle (monophylle, diphyllé, triphyllé ou tétraphylle) et homéophylle intermittente, selon le nombre total d'appendices foliacés formant l'article, peu importe leur nature.

Dans l'organisation anisophylle, la plante est construite entièrement d'articles comprenant un nombre variable de feuilles assimilatrices (Fig. 10). L'organisation anisophylle peut être proleptique ou sylleptique.

Selon Ray (1987b), les articles anisophylles proleptiques, peu répandus, se développent à partir de bourgeons qui ont été en dormance durant un certain temps. Dans le développement proleptique, les premiers segments de l'article ont des entrenœuds très

courts (de 1 à 3 mm de long), des cataphylles (limbe moins de 10% de la longueur normale) ou des feuilles réduites (limbe entre 10 et 70% de la longueur normale) ; ils n'ont pas de bourgeons axillaires. Sur ces rameaux, il y a une transition graduelle entre la cataphylle et la feuille normale. Le nombre de feuilles impliquées dans la transition dépend de l'espèce. Ceci est le cas de plusieurs espèces géophytes, dont *Anaphyllopsis americana* et *Dracontium polyphyllum* qui sont possiblement des espèces proleptiques, bien qu'elles aient souvent un bourgeon à l'aisselle des premières cataphylles, et de certaines espèces de *Philodendron* du sous-genre *Pteromischum* (Ray 1987b : fig. 2) dont *P. rudgeanum* (Tableau 2).

Les articles anisophylles sylleptiques, beaucoup plus communs chez les Aracées, se développent à partir d'un bourgeon qui n'a pas de période d'arrêt de croissance (Fig. 10). La première feuille est une prophylle sylleptique. Contrairement à la prophylle proleptique, la prophylle sylleptique est souvent assez grande. Elle est suivie d'une mésophylle (cataphylle ou limbe complet) et de feuilles monopodiales en nombre variable (de 0 à plus de 5), avant la feuille sympodiale (feuille qui encercle l'inflorescence), généralement avec un limbe développé, mais qui peut aussi être une cataphylle selon le genre. La feuille qui encercle l'inflorescence est appelée feuille sympodiale, parce qu'elle est associée à une croissance sympodiale de la tige (Ray 1987b). D'après Ray (1987b), ce type d'organisation, se rencontre, entre autres, chez *Adelonema picturata*, *Caladium bicolor*, *Dieffenbachia seguine*, *Syngonium podophyllum* et *S. angustatum*. Ray (1987b) note que les espèces proleptiques ont généralement plusieurs cataphylles au début de chaque article (la prophylle et quelques mésophylles), alors que les espèces sylleptiques en ont seulement une seule (la prophylle).

Rappelons, afin d'éviter toute ambiguïté, que le terme prophylle fait référence à la position, puisqu'il désigne la première feuille produite sur l'article, alors que le terme cataphylle désigne une feuille rudimentaire. Ainsi la prophylle peut correspondre à une cataphylle, une feuille réduite ou une feuille complète.

L'organisation sympodiale, homéophylle, où l'on trouve un nombre fixe d'appendices foliaires dans l'article, comprend quatre types, selon le nombre de feuilles qui peuvent être réduites ou non (Ray 1987b) : sympodial monophylle, sympodial diphyllé, sympodial triphylle et sympodial tétraphylle.

Le type sympodial monophylle (Fig. 11) se rencontre uniquement au niveau des sympodes portant les inflorescences. Il décrit un groupe d'inflorescences qui se développent successivement sur un sympode commun dans l'axe d'une feuille sympodiale à l'extrémité de l'article, par exemple chez *Dieffenbachia seguine*, *Philodendron melinonii* et *Syngonium angustatum*. Le nombre d'inflorescences dépend du nombre et du type de bourgeon à la base de l'inflorescence terminale. Si aucun bourgeon n'est présent ou si le bourgeon présent ne se développe pas la plante ne produira qu'une inflorescence terminale par article. Si un bourgeon à la base de l'inflorescence se développe en inflorescence, la plante produira alors deux inflorescences par article (ex. *Montrichardia*)

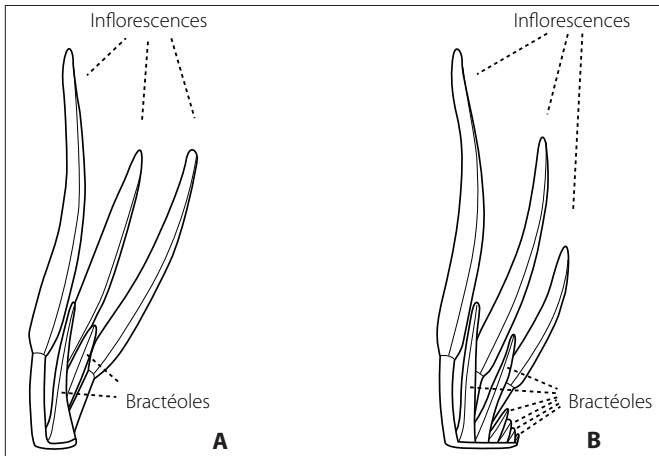


Figure 11. **A. Croissance sympodiale homéophylle monophyllie axillaire.** Un bourgeon à la base du pédoncule de l'inflorescence (gauche) terminant un axe végétatif se développe en tige portant une unique feuille (bractéole) et une inflorescence (droite). Une autre tige comprenant une bractéole et une inflorescence (centre) se développe à partir d'un bourgeon à la base du pédoncule de la deuxième inflorescence, en position axillaire à la bractéole. Ce mode de branchement peut continuer un grand nombre de fois, étant donné que chaque nouvelle inflorescence a un bourgeon se développant sur son pédoncule en position axillaire à la bractéole axillante (d'après Ray 1987b). L'itération de ce processus donne un sympode où les inflorescences sont plus ou moins disposées sur une spirale. Redessiné avec la permission de *American Journal of Botany*, vol. 74, p. 1378, fig. 4. **B. Croissance sympodiale homéophylle monophyllie gorgonoïde.** Comme dans la figure A, un bourgeon à la base de l'inflorescence (gauche) terminant un axe végétatif, se développe en tige portant une bractéole et une inflorescence (centre). Ici, cependant, la tige suivante (droite) ne se développe pas à partir d'un bourgeon, localisé à la base du pédoncule et axillaire à la bractéole, mais localisé sur l'entrenœud réduit sous (sous-tendant) la bractéole. Les tiges successives se développent dans des positions similaires, produisant ainsi une série de tiges de plus en plus jeunes disposées sur une rangée. Redessinée d'après Ray 1987b. *American Journal of Botany*, vol. 74, p. 1379, fig. 5.

ou un sympode inflorescentiel (groupe d'inflorescences) axillaire (Fig. 11A), gorgonoïde (Fig. 11B) ou mixte, au sens de Ray (1987b), ou en spirale (axillaire) ou linéaire (gorgonoïde) au sens de Blanc (1978). La première des inflorescences à se développer est terminale ; les autres constitueront un enchaînement d'articles réduits à une bractée (une prophylle) et une inflorescence. Ainsi chez *Philodendron fragrantissimum* et *P. melinonii*, l'organisation de la tige est sympodiale diphyllie alors que le sympode inflorescentiel est monophyllie. Le nombre d'inflorescences produit par article est lié à la phénologie et au cycle de vie de la plante.

Le type sympodial diphyllie comprend deux formes de base (Fig. 12). La première, lorsque le nouvel axe se développe à partir de la dernière feuille de chaque article, se rencontre uniquement dans le genre *Symplocarpus*, présent dans les régions tempérées. La seconde, lorsque le nouvel axe se développe à partir de la première feuille de

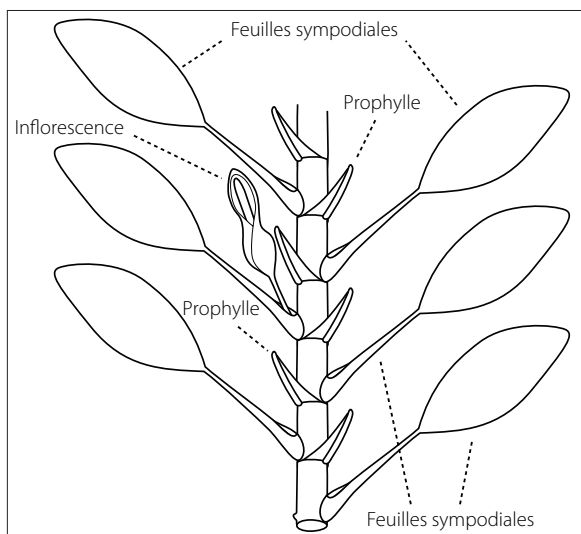


Figure 12. Croissance sympodiale homéophylle diphylle dans le genre *Philodendron*. Chaque article comprend une prophyllie (cataphylle) et une feuille sympodiale, suivie d'une inflorescence terminale. Dans plusieurs cas l'inflorescence terminale avorte et n'est pas visible. Redessinée d'après Ray 1987b. *American Journal of Botany*, vol. 74, p. 1380, fig. 7.

chaque article, a été observée (Fig. 12) chez les espèces de *Philodendron* des sous-genres *Meconostigma* et *Philodendron*. Les articles ont deux types de feuilles, la prophyllie réduite à une cataphylle et la feuille sympodiale, assimilatrice. Dans ces sous-genres, le limbe de la feuille sympodiale est complètement développé et un bourgeon se trouve à l'aisselle de la prophyllie. Dans le sous-genre *Pteromischum* tous les articles ont un nombre variable de feuilles et une inflorescence terminale (Andrade & Mayo 2000).

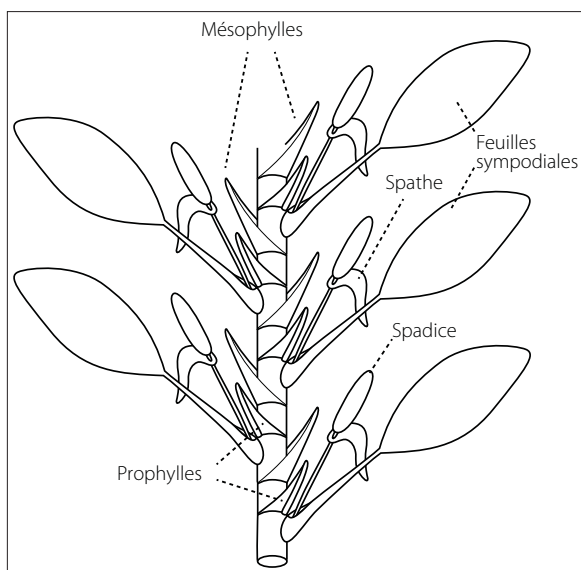


Figure 13. Croissance sympodiale homéophylle triphyllie dans le genre *Anthurium*. Chaque article comprend une prophyllie (cataphylle), une mésophyllie, une feuille sympodiale et une inflorescence terminale. Dans le genre *Anthurium* toutes les inflorescences atteignent généralement leur maturité. Redessinée d'après Ray 1987b. *American Journal of Botany*, vol. 74, p. 1380, fig. 8.

Dans le type sympodial triphyllé (Fig. 13), chaque article comprend une prophyllé, une mésophyllé réduite à une cataphyllé, une feuille sympodiale et une inflorescence terminale. Ray note qu'il y a beaucoup de variations entre les genres concernant la position de la feuille qui développe un limbe réduit. Ce type a été observé, si l'on tient compte uniquement des espèces guyanaises, chez *Anthurium clavigerum* et *A. pentaphyllum* (Ray 1987b). Mais il est probablement présent dans la majorité des espèces du genre.

Le type sympodial tétraphyllé (Ray 1987b), où chaque article comprend une prophyllé (qui est une feuille complète), une mésophyllé, une feuille monopodiale, une feuille sympodiale et une inflorescence terminale, a été observé uniquement chez *Orontium aquaticum* qui est une espèce d'Amérique du Nord.

Dans le type homéophyllé intermittent, des articles anisophyllés et homéophyllés se développent en alternance. Après la production d'un ou deux articles initiaux anisophyllés, la tige peut produire une série d'articles homéophyllés (1 à 10). Après le dernier article d'une série, la plante reproduira de nouveau des articles anisophyllés. Ray distingue trois types de croissance sympodiale intermittente. La croissance sympodiale diphyllé intermittente se rencontre, entre autres, chez *Monstera* (Fig. 14). Dans ce genre, il n'y a pas de bourgeon axillaire et le limbe de la feuille sympodiale est réduit de sorte que l'article ne comprend que deux cataphyllés durant la phase homéophyllé (Tableau 2). La croissance sympodiale triphyllé intermittente a été observée, entre autres, dans le genre *Rhodospatha*, mais chez une espèce qu'on ne trouve pas en Guyane (*R. wendlandii*). Enfin, *Caladium bicolor* aurait une croissance sympodiale tétraphyllé intermittente (Ray 1987b), cependant cela reste à confirmer.

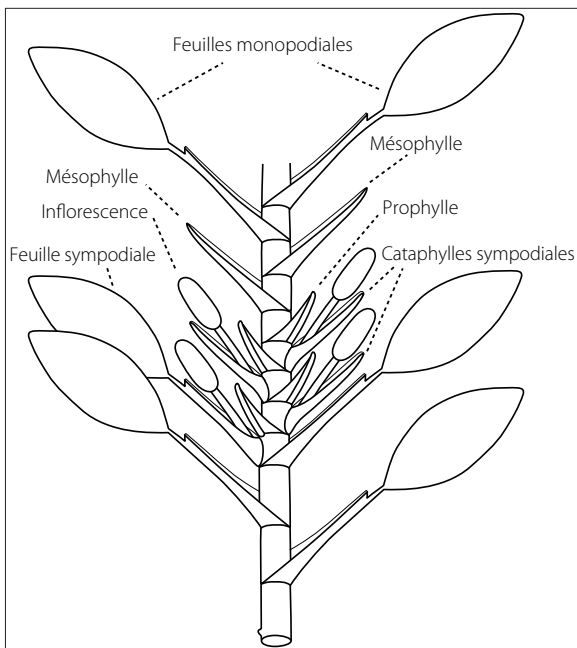


Figure 14. Croissance sympodiale homéophyllé diphyllé intermittente dans le genre *Monstera*. Après la floraison d'un article anisophyllé, une série d'articles diphyllés est produite, chacun formé d'une prophyllé (cataphyllé), d'une cataphyllé sympodiale et d'une inflorescence terminale. Après la production du dernier article diphyllé, le nouvel article anisophyllé qui continue la croissance de la tige produira au début une prophyllé (cataphyllé) et deux mésophyllés. Les inflorescences sont dessinées sans leur spathe. Redessinée d'après Ray 1987b. *American Journal of Botany*, vol. 74, p. 1381, fig. 10.

Tableau 1. Symboles utilisés dans les diagrammes de Ray (1988) et appliqués aux espèces de Guyane. Par exemple, la formule $\{bPc-Sc-u\}$ signifie que chaque article est formé d'une prophyllé (P), ayant la forme d'une cataphylle (c), avec un bourgeon axillaire (b), suivie d'une feuille sympodiale (S) bien développée (e) et d'un sympode (u) inflorescentiel où se trouve la première inflorescence terminale (l).

Symboles principaux	
B = bractéole	{ } = délimitation d'un article
E = mésophylle (feuille suivant la prophyllé)	: = itération d'un nouvel article
l = inflorescence (spathe et spadice)	... = un axe dont la nature n'est pas décrite
M = feuille monopodiale	() = nombre variable
P = prophyllé	
S = feuille sympodiale	
Indices de gauche	Indices de droite
a = sympode inflorescentiel axillaire	c = cataphylle (< 10 % de la taille normale)
b = bourgeon végétatif	e = feuille normale (avec limbe développé)
ba = bourgeons surnuméraires	o = avorté
g = sympode inflorescentiel gorgonoïde	p = proleptique
i = inflorescence unique, pas de bourgeon à la base du pédoncule	r = feuille réduite (10-70 % de la taille normale)
t = deux inflorescences, le bourgeon à la base de l'inflorescence se développe en deuxième inflorescence	s = sylleptique
u = non déterminé, sympode gorgonoïde ou axillaire	w = cataphylle au repos

Tableau 2. Organisation de la tige de différents genres d'Aracées présents en Guyane. Dans ses travaux, Ray (1988) a fait une distinction entre sympode axillaire ou gorgonoïde et sympode gorgonoïde et axillaire. Nous n'avons pas retenu cette distinction dans les espèces que nous avons analysées.

(* Observations des auteurs sur des individus provenant de Guyane)

GENRE-ESPÈCES	DESCRIPTION	FORMULE
<i>Adelonema (Homalomena) picturata</i>	Sympodiale anisophylle. Les mésophylles et les feuilles monopodiales ont des limbes foliaires alors que les prophyllés et les feuilles sympodiales sont des cataphylles (Ray 1988).	$\{ \overset{\cdot}{P}cs-(bEe)-(bMe)-\underset{\cdot}{S}c-l \}$

GENRE-ESPÈCES	DESCRIPTION	FORMULE
<i>Anaphyllopsis americana</i> *	La feuille et l'inflorescence de l'année appartiennent au même article. Sur certains échantillons, il arrive que les deux cataphylles avant l'inflorescence soient dans le même sens. Ceci indique un arrêt de croissance et un article plus ou moins proleptique. L'article comprend une prophyllé (une cataphylle; rarement une feuille normale), une mésophylle (une cataphylle) et une série de feuilles monopodiales (la première étant une feuille normale, les deux autres étant des cataphylles), suivies d'une feuille sympodiale (cataphylle; rarement une feuille réduite) et de l'inflorescence solitaire (Fig. 15A).	$\{b\overset{\cdot}{P}c-bEc-bMe_{(1-2)}-Mc_{(1-2)}-\underset{\cdot}{S}c-l\}$
<i>Anthurium</i>	La croissance est sympodiale anisophylle dans la section <i>Polyphyllum</i> , qui n'est pas représentée en Guyane, et sympodiale triphylle dans les autres sections (Blanc 1978, Ray 1988).	
<i>A. clavigerum</i> , <i>A. pentaphyllum</i> , <i>A. trinerve</i>	Sympodiale triphylle. Chaque article inclut une prophyllé et une mésophylle qui sont des cataphylles, une feuille sympodiale bien développée et une inflorescence terminale solitaire (Ray 1988).	$\{b\overset{\cdot}{P}c-Ec-\underset{\cdot}{S}e-bl\}$
<i>A. pentaphyllum</i> *	Sympodiale triphylle.	$\{b\overset{\cdot}{P}c-Ec-\underset{\cdot}{S}e-l\}$
<i>Caladium bicolor</i>	Sympodiale anisophylle. Les mésophylles, les feuilles sympodiales et les feuilles monopodiales ont des limbes bien développés, et les autres appendices sont des cataphylles. Le bourgeon à la base du pédoncule se développe en inflorescence de sorte que chaque article se termine par deux inflorescences (Ray 1988). Ray (1988) se demande si <i>C. bicolor</i> ne pourrait pas aussi avoir un mode de croissance tétraphylle intermittent.	$\{b\overset{\cdot}{P}cs-(bEe)-(bMew)-\underset{\cdot}{S}e-tl\}$
<i>Dieffenbachia</i>	Sympodiale anisophylle. Dans toutes les espèces, la prophyllé est une cataphylle, la feuille sympodiale est une cataphylle, ou une feuille réduite, et la mésophylle a une forme normale. Le bourgeon à la base du pédoncule se développe en sympodium inflorescentiel axillaire. Le nombre de feuilles par article varie d'une espèce à l'autre (Ray 1988).	
<i>D. cf. sequine</i>	(Ray 1988)	$\{\overset{\cdot}{P}c-Ee-(bMe)-\underset{\cdot}{S}c-al\}$

GENRE-ESPÈCES	DESCRIPTION	FORMULE
<i>D. seguine</i> *	Correspond au diagramme de Ray (1988), sauf que la feuille sympodiale est bien développée sur les spécimens observés en Guyane (Fig. 15B).	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{ \dot{P}_{C-Ee-(bMe)-S_e-a} \} \\ \cdot \end{array}$
<i>Dracontium polyphyllum</i> *	Sympodiale anisophylle (Engler 1877, Poisson & Barabé 1998). La feuille présente en même temps que l'inflorescence ou l'infutescence appartient à l'article qui produira l'inflorescence de l'année suivante. L'article comprend généralement une cataphylle, une mésophylle réduite, une (quelquefois deux) feuille monopodiale normale, suivie de 2 à 4 cataphylles monopodiales, de la feuille sympodiale (cataphylle) et de l'inflorescence (Fig. 15C).	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{ b \dot{P}_{C-bEc-b-Me(1-2)-bMc(1-4)-S_c-l} \} \\ \cdot \end{array}$
<i>Heteropsis</i>	Ray (1988) a observé des spécimens d'herbier. Certaines espèces ont une croissance monopodiale alors que d'autres seraient sympodiales anisophylles proleptiques. Chez les espèces sympodiales, l'article comprend une inflorescence terminale et approximativement 8 feuilles. Les premières écailles sont très rapprochées, ce qui indique un développement proleptique. Les 3-4 dernières feuilles ont des limbes bien développés. Les premières feuilles sont probablement des cataphylles (Ray 1988). Chez les espèces monopodiales, la floraison se produit sur de courtes tiges portant plusieurs bractées. Ces tiges n'ont pas plus d'un cm de diamètre. Il n'y a pas de bourgeons sur ces tiges, ce qui rend la production d'un nouvel article impossible (Ray 1988).	
<i>H. melinonii</i>	Sympodiale anisophylle, proleptique (Ray 1988).	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{ \dot{P}_{CP-(EcP)2-(bMe)3-6-S_e-l} \} \\ \cdot \end{array}$
<i>H. oblongifolia</i> et <i>H. salicifolia</i>	Monopodiale (Ray, 1988). Ces espèces ne sont pas en Guyane.	$\begin{array}{c} \dots bMe-bMe-bMe\dots \\ \\ B_{CP-(C_p)} \sim 5-l \end{array}$
<i>Monstera</i>	Sur 5 espèces examinées par Ray (1988), 3 montrent une croissance sympodiale diphyllle intermittente, une autre pourrait correspondre à ce type et la cinquième montre une croissance anisophylle proleptique.	

GENRE-ESPÈCES	DESCRIPTION	FORMULE
<i>M. adansonii</i> , <i>M. spruceana</i>	Sympodiale diphyllé, intermittente. Les articles anisophylles peuvent porter un nombre élevé de feuilles (plus de 10) (Ray 1988). Les articles diphyllés comprennent une prophyllé et une feuille sympodiale qui sont des cataphylles, suivie d'une inflorescence solitaire.	$\begin{array}{c} \cdot \\ [\dot{P}_{CS}-(bEc)_{1-2}-(bMe)-Se-I] \\ \\ \{P_{CS}-Sc-I\}_{0-9} \\ \cdot \end{array}$
<i>Montrichardia arborescens</i> *	Sympodiale anisophyllé. Après la production d'une prophyllé, d'une mésophyllé et d'un nombre variable de feuilles monopodiales, il y a production d'une feuille sympodiale normale, suivie de deux inflorescences (Fig. 15D).	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{\dot{P}_{C-bEe}-(bMe)-Se-t\} \\ \cdot \end{array}$
<i>Philodendron</i>	Trois groupes sont reconnus par Ray (1988). Toutes les espèces qui ne sont pas dans la section <i>Pteromischum</i> sont sympodiales diphyllés. Les espèces de <i>Pteromischum</i> sont sympodiales anisophylles, mais certaines sont proleptiques, alors que d'autres sont sylleptiques.	
<i>Philodendron</i> sous-genre <i>Meconostigma</i>		
<i>P. solimoense</i> *	Sympodiale diphyllé. Il y a des périodes intermittentes durant lesquelles des inflorescences se développent à l'aisselle des feuilles sans atteindre leur maturité; elles avortent.	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{b\dot{P}_{C}-Se-I\} \\ \cdot \end{array}$
<i>Philodendron</i> sous-genre <i>Philodendron</i>	Sympodiale diphyllé. La prophyllé est une cataphyllé, la feuille sympodiale a un limbe développé.	
<i>P. acutatum</i> *	Sympodiale diphyllé. Inflorescence solitaire.	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{\dot{P}_{C}-Se-I\} \\ \cdot \end{array}$
<i>P. billietiae</i> *	Sympodiale diphyllé. Sympode inflorescentiel.	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{b\dot{P}_{C}-Se-ul\} \\ \cdot \end{array}$
<i>P. callosum</i> *	Sympodiale diphyllé. Inflorescence solitaire.	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{b\dot{P}_{C}-Se-I\} \\ \cdot \end{array}$
<i>P. fragrantissimum</i> *	Sympodiale diphyllé. Il peut y avoir une inflorescence ou deux par feuille. Il y a des cas où l'inflorescence solitaire n'est pas toujours entourée d'une cataphyllé (bractéole); ce qui indiquerait que l'inflorescence qui suit la feuille sympodiale n'avorte pas toujours, contrairement à ce qu'a observé Ray (1988) chez cette espèce.	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{b\dot{P}_{C}-Se-ul\} \\ \cdot \end{array}$

GENRE-ESPÈCES	DESCRIPTION	FORMULE
<i>P. insigne</i> *	Sympodiale diphyllé. Inflorescence solitaire.	$\begin{matrix} \cdot \\ \{b\dot{P}_c-S_e-l\} \\ \cdot \end{matrix}$
<i>P. megalophyllum</i> *	Sympodiale diphyllé. Sympode inflorescentiel.	$\begin{matrix} \cdot \\ \{\dot{P}_c-S_e-ul\} \\ \cdot \end{matrix}$
<i>P. melinonii</i> *	Même chose que précédemment. Sur certains spécimens le sympode inflorescentiel suivant la feuille sympodiale est complètement entouré d'une bractée ; ce qui indiquerait que la première inflorescence suivant la feuille sympodiale avorte. Elle peut aussi ne pas avorter.	$\begin{matrix} \cdot \\ \{b\dot{P}_c-S_e-ul\} \\ \cdot \end{matrix}$
<i>P. ornatum</i> *	Sympodiale diphyllé. Inflorescence solitaire ou en sympode.	$\begin{matrix} \cdot \\ \{b\dot{P}_c-S_e-lul\} \\ \cdot \end{matrix}$
<i>P. pedatum</i> *	Sympodiale diphyllé. Sympode inflorescentiel dont plusieurs inflorescences peuvent avorter.	$\begin{matrix} \cdot \\ \{b\dot{P}_c-S_e-ul\} \\ \cdot \end{matrix}$
<i>P. squamiferum</i> *	Sympodiale diphyllé. Sympode inflorescentiel.	$\begin{matrix} \cdot \\ \{b\dot{P}_c-S_e-ul\} \\ \cdot \end{matrix}$
Philodendron sous-genre Pteromischum	Aucune espèce du sous-genre <i>Pteromischum</i> étudiée par Ray (1988) n'est présente en Guyane. Dans ce sous-genre, Ray (1988) distingue les espèces proleptiques et les espèces sylleptiques.	
Espèces proleptiques	Sympodiale anisophylle, proleptique. Les espèces avec une tige proleptique n'ont pas été observées en fleur. Ray (1988) se base sur l'examen des écailles de la tige (la présence d'entrenœuds courts au début de chaque article). Nous n'avons pas observé d'espèce proleptique en Guyane.	$\begin{matrix} \cdot \\ \{\dot{P}_{cp}-(Ec)_{1-3}-(bEr)_{1-2}-(bMe)-S_e-bl\} \\ \cdot \end{matrix}$
Espèces sylleptiques	Sympodiale sylleptique, anisophylle. La prophyllé et la mésophylle sont des feuilles réduites. Le bourgeon à l'aisselle du pédoncule se développe en sympode inflorescentiel sur toutes les espèces observées (Ray 1988). Nos observations sur des espèces guyanaises en fleurs indiquent que la prophyllé et la mésophylle sont des feuilles plus petites de même que la feuille sympodiale. Cependant on ne peut parler de feuilles réduites. Il y a une deuxième inflorescence qui peut avorter.	$\begin{matrix} \cdot \\ \{\dot{P}_{cs}-bEr-(bMe)-S_r-al\} \\ \cdot \end{matrix}$
<i>P. cremersii</i> *	Sympodiale sylleptique, anisophylle. Les deux inflorescences se développent.	$\begin{matrix} \cdot \\ \{\dot{P}_c-bEe-(bMe)-S_e-tl\} \\ \cdot \end{matrix}$
<i>P. guianense</i> *	Sympodiale sylleptique, anisophylle. L'axe comprend une prophyllé (cataphylle), une mésophylle bien développée, un nombre variable de feuilles monopodiales, une feuille sympodiale suivie de deux inflorescences. Seule la plus vieille des inflorescences atteint la maturité sur les échantillons observés (Fig. 15E).	$\begin{matrix} \cdot \\ \{\dot{P}_c-bEe-(bMe)-S_e-tl\} \\ \cdot \end{matrix}$

GENRE-ESPÈCES	DESCRIPTION	FORMULE
<i>P. rudgeanum</i> *	Après avoir produit un nombre variable de feuilles assimilatrices avec un bourgeon axillaire, le développement de l'article s'arrête avec la production d'une inflorescence terminale. Il n'y a pas de sympode inflorescentiel. L'axe qui prend le relais peut se développer à l'aisselle de différentes feuilles monopodiales. Ce type de croissance serait intermédiaire entre la croissance sympodiale et la croissance monopodiale (Fig. 15F).	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{ \dot{P}_C - E_C - (bMe) - I \} \\ \cdot \end{array}$
<i>Philonotia (Schismatoglottis) americanum</i> *	Sympodiale anisophylle. Après la production d'une prophyll (cataphylle), d'une mésophylle bien développé et d'un nombre variable de feuilles normale monopodiales, il y a production d'une feuille sympodiale réduite, suivie de l'inflorescence (Fig. 15G).	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{ \dot{P}_C - bE_e - (bMe) - Sr - I \} \\ \cdot \end{array}$
<i>Pistia stratiotes</i>	Selon Ray (1988), l'article aurait une croissance sympodiale triphylle. Il comprendrait une prophyll (cataphylle), une mésophylle (feuille complète), une feuille sympodiale (cataphylle) et une inflorescence solitaire.	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{ b\dot{P}_{cs} - E_e - S_c - I \} \\ \cdot \end{array}$
	Selon Lemon et Posluszny (2000a) l'article est diphyll ; il comprend une prophyll et une feuille sympodiale bien développée.	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{ ba\dot{P}_C - S_e - I \} \\ \cdot \end{array}$
<i>Rhodospatha</i>	Ray (1988) a observé une espèce sympodiale anisophylle et une autre sympodiale, triphylle, intermittente. Aucune de ces espèces n'est présente en Guyane.	
<i>R. sp.</i> *	Il s'agit probablement de <i>R. oblongata</i> . Sympodiale anisophylle.	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{ b\dot{P}_C - bE_e - (bMe) - S_c - I \} \\ \cdot \end{array}$
<i>Stenospermation</i>	Sympodiale anisophylle, avec la plupart des articles pentamères (Ray 1988). Ceci indique un système pouvant être sympodial pentaphylle. Ray (1988) ne mentionne pas d'espèces guyanaises.	
<i>S. angustifolium</i>	La prophyll est une cataphylle, la mésophylle est une cataphylle ou une feuille réduite selon l'espèce et la feuille sympodiale une feuille complète (Ray 1988).	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{ \dot{P}_C - E_C - (bMe)_{2-4} - S_e - I \} \\ \cdot \end{array}$
<i>Spathiphyllum</i>	Sympodiale anisophylle. La prophyll et la mésophylle sont des cataphylles (Ray 1988).	
<i>S. friedrichsthalii</i>	Cette espèce qui ne se trouve pas en Guyane comprend 5 à 10 feuilles monopodiales (Ray 1988).	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{ \dot{P}_{cs} - E - (bMe) - S_e - I - I \} \\ \cdot \end{array}$

GENRE-ESPÈCES	DESCRIPTION	FORMULE
<i>Syngonium</i>	Les espèces examinées par Ray (1988) sont sympodiales anisophylles. Dans tous les cas, les prophylls et les bractéoles sont des cataphylles et les autres feuilles sont complètement développées. Le bourgeon à la base du pédoncule se développe en sympode inflorescentiel gorgonoïde (Ray 1988).	
<i>S. angustatum</i> *	Suit le modèle de Ray (1988). Le sympode contient 6-8 inflorescences.	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{ \dot{P}c-Ee-(bMe)-Se-gl \} \\ \cdot \end{array}$
<i>Urospatha</i>	Bien que <i>U. friedrichsthalii</i> ait une croissance sympodiale triphyllle (Ray 1988), l'ensemble du genre est probablement caractérisé par une croissance sympodiale anisophylle comme les autres Lasioideae de Guyane.	
<i>U. friedrichsthalii</i>	Cette espèce n'existe pas en Guyane. Croissance sympodiale triphyllle. La prophyllle est une cataphylle, la mésophylle et la feuille sympodiale sont des feuilles normales. L'inflorescence est solitaire (Ray 1988).	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{ b\dot{P}cs-Ee-Se-bl \} \\ \cdot \end{array}$
<i>Xanthosoma</i>	Croissance sympodiale anisophylle	
<i>X. violaceum</i>	Sympodiale anisophylle. Toutes les feuilles ont un limbe à l'exception des prophylls et des bractéoles. Sur la plupart des segments il y a un bourgeon végétatif surnuméraire, sous le point de jonction du côté de la gaine. Chaque article comprend plusieurs feuilles monopodiales (Ray 1988).	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{ ba\dot{P}cs-aEe-(baMe)-Se-gl \} \\ \cdot \end{array}$
<i>X. sp.</i> *	Un spécimen observé. Une prophyllle, une mésophylle, suivie d'une feuille sympodiale et d'un sympode. (Espèce récoltée aux chutes de Fourgassié; Barabé 399).	$\begin{array}{c} \cdot \\ \{ \dot{P}c-bEe-Se-ul \} \\ \cdot \end{array}$

Modèles architecturaux

L'étude de l'architecture des plantes a connu un développement important suite à l'analyse de la structure des plantes ligneuses, particulièrement des arbres tropicaux (Hallé & Oldeman 1970, Hallé *et al.* 1978). Peu après, les chercheurs ont tenté d'appliquer les modèles architecturaux observés chez les plantes ligneuses à différents groupes de plantes herbacées (Jeannoda-Robinson 1977). Dans cette optique, Blanc (1978) a classé les différents types de formes biologiques des Aracées dans les modèles architecturaux définis par Hallé et Oldeman (1970). Selon lui, trois types de modèles se trouvent chez les Aracées. Dans cette famille, le modèle architectural de base est le modèle de Chamberlain, étant donné que l'édification de la tige se fait par un enchaînement linéaire d'articles ne

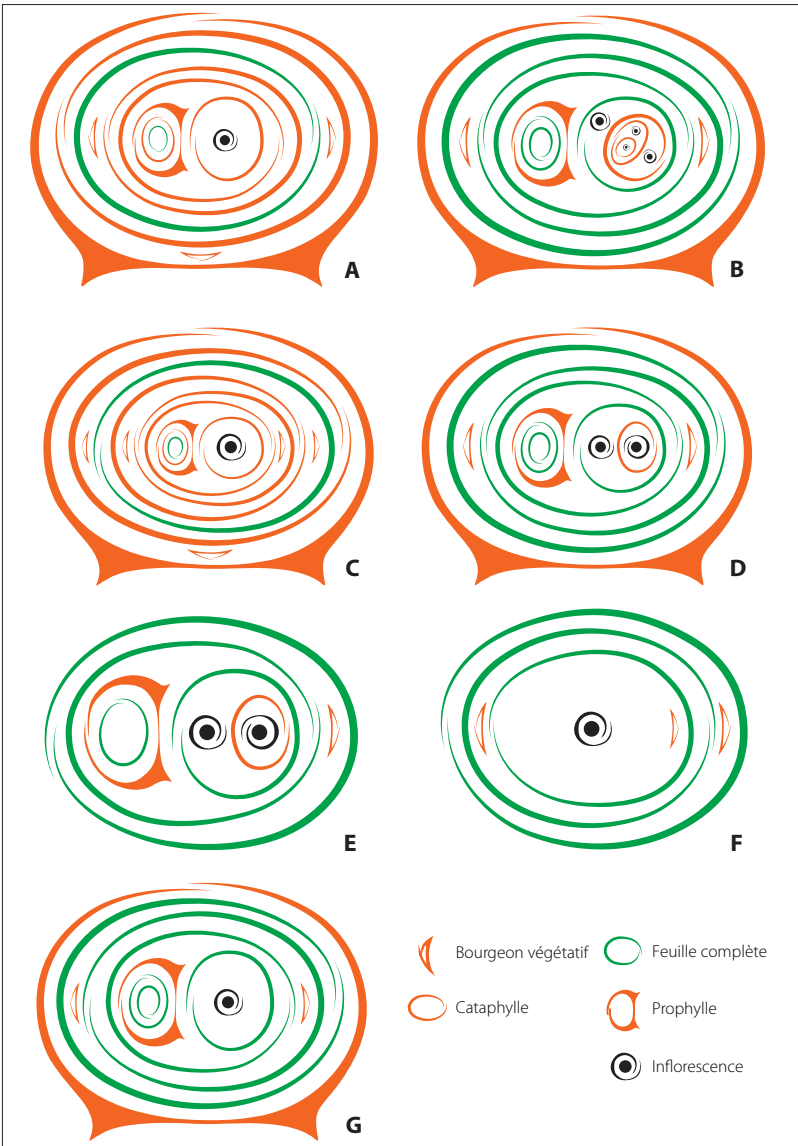


Figure 15. Organisation de la tige. Dans les figures A à G, les cataphylles (prophyllé, mésophylle ou bractéole) sont orange et les feuilles complètes vertes; l'inflorescence (spadice et spathe) est noire. **A.** *Anaphyllopsis americana*. **B.** *Dieffenbachia seguine*. 4 feuilles complètes (mésophylle, feuilles monopodiales et feuille sympodiale) sont représentées. **C.** *Dracontium polyphyllum*. 1 feuille est précédée de la prophyllé et d'1 cataphylle et est suivie d'un nombre variable de cataphylles. **D.** *Montrichardia arborescens*. 4 feuilles complètes (mésophylle, feuilles monopodiales, feuille sympodiale) sont représentées. **E.** *Philodendron guianense*. Les 3 dernières feuilles complètes (feuilles monopodiales et feuille sympodiale) d'un axe qui en comprend plus de 10 sont représentées. **F.** *Philodendron rudgeanum*. Les 3 dernières feuilles (feuilles monopodiales) d'un axe qui en comprend plus de 10 sont représentées. **G.** *Philonotium americanum*. 4 feuilles sont représentées. Figure D. Barabé.

produisant qu'une seule inflorescence. On le trouve dans tous les types biologiques des Aracées : lianes, épiphytes, géophytes, microphanérophytes et chaméphytes. C'est ce modèle que l'on observe, entre autres, chez les *Philodendron* (sauf dans la section *Pteromischum*) et les *Anthurium*. Ce modèle présente cependant des variations au cours de la phase juvénile, dans le nombre et la morphologie des appendices ainsi que le mode de croissance (continu ou rythmique), décrites par Blanc (1978).

Dans le modèle mixte de Chamberlain et Tomlinson, les plantes présentent une structure articulée, comme dans le modèle de Chamberlain, mais se ramifient à la base de la tige principale par la production de stolons, ce qui est un caractère du modèle de Tomlinson. Le modèle mixte se rencontre, entre autres, chez les *Spathiphyllum*, *Adelonema* (= *Homalomena*), *Philonotium* (= *Schismatoglottis*) et *Caladium* (Blanc 1978).

Dans le modèle de Stone, la tige principale et les branches sont orthotropes. La croissance est continue et la ramification diffuse ou continue. La floraison terminale apparaît sur les branches latérales et éventuellement sur la tige principale. Des relais de croissance se développent sous l'inflorescence. Le modèle de Stone caractérise les *Philodendron* de la section *Pteromischum* (Blanc 1978).

Selon Andrade et Mayo (1998), la morphologie de *Monstera adansonii* var. *klotzschiana* est proche du modèle architectural de Chamberlain (Blanc 1978, Hallé et al. 1978). *Monstera* en diffère cependant par la présence de différents types d'articles et le degré de complexité de son mode de branchement (bifurcation) qui s'adapte aux contraintes de l'environnement. Ainsi, bien que les modèles architecturaux permettent de décrire une partie de la variabilité observée dans l'organisation du port des Aracées, ils sont peu informatifs en ce qui concerne l'organisation fine de la tige. Pour décrire précisément et comprendre la structure détaillée des ramifications de l'appareil végétatif il faut utiliser la morphologie des unités de croissance réitérées au cours du développement, de la graine à la floraison.

Croissance et cycles de vie : quelques cas particuliers

L'analyse de Ray (1987b) demeure typologique et n'intègre pas la morphologie et la croissance des articles dans une perspective dynamique, associée à l'habitat dans lequel les plantes se développent. Bien entendu de telles études nécessitent des observations sur le terrain qui tiennent compte du cycle complet de la plante, comme le montrent les études de Blanc (1980) et Andrade et Mayo (1998, 2000). Ce genre d'étude permet d'intégrer à la fois la typologie générale et la structure des ramifications spontanées de façon à donner une image globale de la croissance de la plante durant un cycle de vie complet. Dans cette optique nous présenterons l'organisation de la tige en fonction du cycle de vie chez trois espèces que l'on trouve en Guyane, analysées en détail par Andrade et Mayo (1998, 2000) sur des spécimens du Brésil.

Pour assurer la multiplication végétative dans leur milieu naturel plusieurs genres d'Aracées utilisent deux organes spécialisés, le flagelle et le stolon, pour produire une nouvelle tige feuillée, reliée à la plante-mère. Il s'agit de deux modes de multiplication végétative différents. Les flagelles apparaissent à l'extrémité d'un axe, ils sont terminaux ou,

exceptionnellement, sub-terminaux. Dans le cas extrême, le flagelle sera l'axe épicotylé issu de la germination d'une graine (Blanc 1978). Les stolons, quant à eux, se développent à la base d'une tige, au niveau des parties âgées plus ou moins en contact avec le sol. Les stolons sont toujours axillaires et leur croissance est définie. Selon Blanc (1980 : p. 326) : « Le flagelle est issu de la transformation de l'extrémité apicale d'une tige en croissance ; le flagelle a alors pour effet de déplacer rapidement dans l'espace le méristème apical de cette tige ; ... ; le flagelle représente alors une stratégie d'exploration de l'espace qui correspond à un moyen de défense de la plante dans des conditions écologiques limitantes ; il correspond à un mode de multiplication végétative occasionnel », alors que : « Le stolon est issu du développement d'un méristème axillaire ; sa réversion vers le stade à feuilles assimilatrices peut, éventuellement, dépendre de facteurs écologiques ; mais c'est un mode de multiplication végétative qui correspond à une occupation de l'espace par la plante dans des conditions écologiques favorables ». Bien entendu les espèces d'Aracées lianescentes se fragmentent facilement et chaque fragment est susceptible de donner un nouvel individu. En horticulture d'ailleurs le bouturage est la principale voie de multiplication végétative des Aracées. Chez les *Philodendron* on trouve des flagelles pendants apparaissant à l'extrémité d'une tige latérale comme chez *P. rudgeanum* et des flagelles ascendants, comme pour l'épiphyte *P. linnæi*, qui permettent la formation successive de rosettes (Blanc 1980). Les flagelles se rencontrent chez les plantes grimpantes ayant une croissance anisophylle ou homéophylle intermittente, et non chez les espèces strictement homéophylles.

Un *Philodendron* épiphyte : *Philodendron linnæi*

Chez l'épiphyte *P. linnæi*, des graines peuvent germer directement sur le tronc à 1 ou 2 m du sol (Fig. 16). Après une phase monopodiale comprenant 4 à 6 feuilles assimilatrices, la croissance devient sympodiale par succession d'articles formés, comme c'est la règle chez les

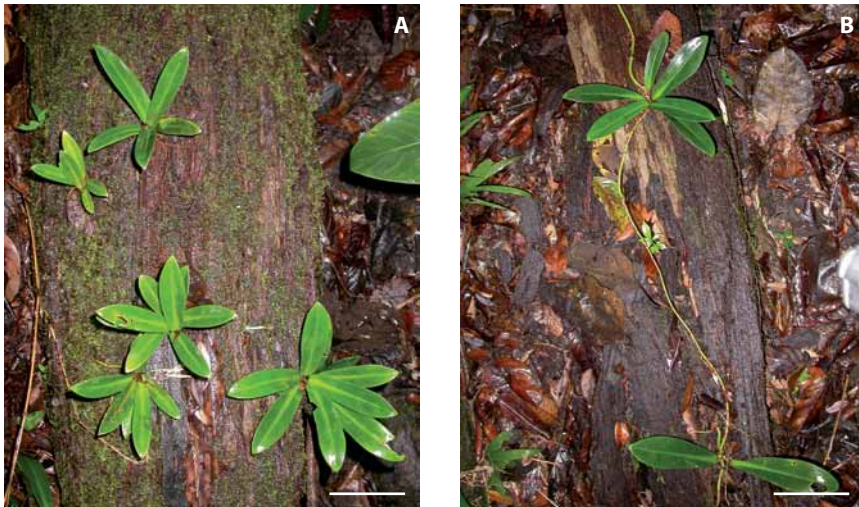


Figure 16. *Philodendron linnæi*. A. Jeunes plantules qui ont germé directement sur le tronc. B. Deux rosettes réunies par un flagelle (photo prise sur un arbre tombé). Échelle 10 cm. Photos D. Barabé.

Philodendron, d'une cataphylle (prophyll) et d'une feuille assimilatrice (feuille sympodiale). Chez *P. linnaei* le flagelle a pour origine le bourgeon axillaire de la cataphylle du dernier article diphyllé (au sens de Ray) d'une rosette. Ce mode de croissance confère à la plante une forme en rosette. À partir de cette rosette se développera un flagelle ascendant qui donnera, un peu plus haut, naissance à une nouvelle rosette. La répétition de ce phénomène produira le long d'un tronc d'arbre une succession de rosettes sympodiales. Blanc (1980) note que les rosettes situées sous la rosette terminale n'ont pas d'inflorescences développées et fonctionnelles bien que chaque article diphyllé puisse potentiellement fleurir. La floraison n'intervient que sur la dernière rosette lorsque la plante a atteint la couronne de l'arbre sur lequel elle croît. À ce niveau, les conditions d'éclairement sont optimales pour permettre la floraison.

Des hémipiphytes (Aracées lianescentes)

Dans la croissance des Aracées lianescentes, Andrade et Mayo (1998) distinguent les articles (modules) primaires et les articles secondaires. Les articles primaires correspondent à des

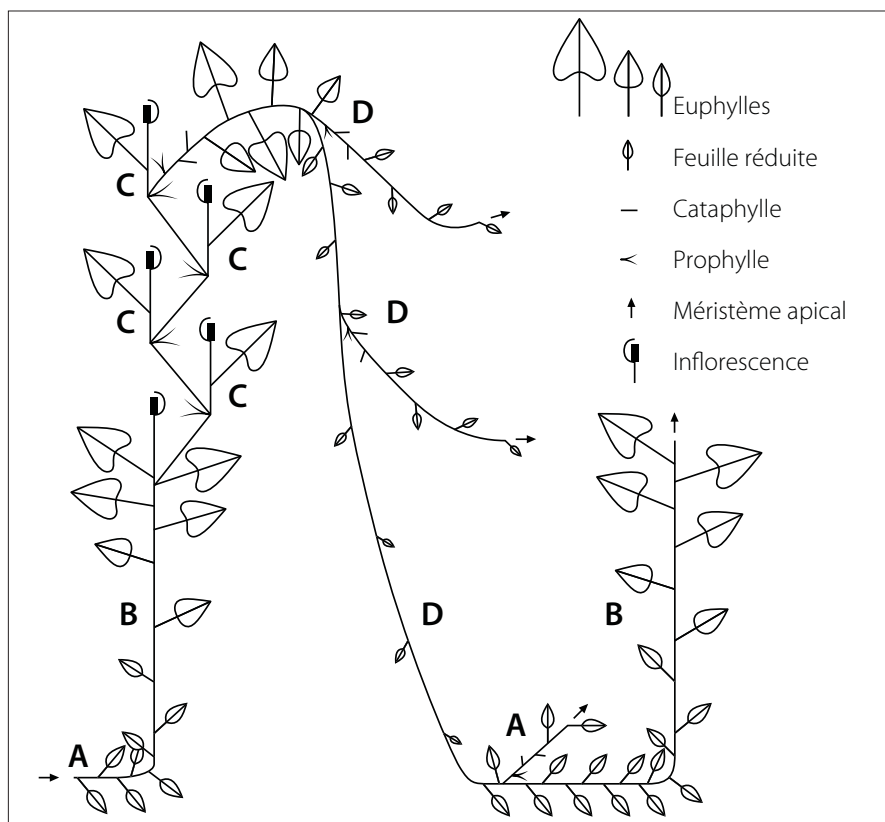


Figure 17. *Philodendron fragrantissimum*. Diagramme du cycle de croissance. A. Stolon. B. Module primaire à tige grimpante (*root-climber*). C. Module floral secondaire (aussi grimpant). D. Tige flagelliforme. Redessinée d'après Andrade & Mayo 2000. *Feddes Repertorium*, vol. 111, p. 307, fig. 7.

axes provenant du développement de la graine ou d'un flagelle (*flagelliform shoot*). Ils ont une croissance monopodiale durant une période de développement plus ou moins longue qui, éventuellement, se termine par la production d'une inflorescence (Fig. 17A-B, 19.1B-D, 19.4A-C). Cette croissance monopodiale représente le stade juvénile de l'individu. Après la production de la première inflorescence, une succession d'articles secondaires se développe (Fig. 17C, 19.2-3) à partir d'un module primaire et a un rôle dans la colonisation de l'habitat fourni par l'hôte. Ils assurent la croissance (photosynthèse) et la reproduction (floraison et fructification). Dans les lignes qui suivent nous décrivons trois exemples de croissance lianescente modulaire.

Philodendron fragrantissimum (sous-genre *Philodendron*). Cette espèce est une plante grimpante qui passe d'un arbre à l'autre à l'aide de tiges flagelliformes et de stolons, ainsi que l'ont montré Andrade et Mayo (2000). Elle est souvent présente dans les formations secondaires le long des sentiers forestiers. L'article primaire a une croissance monopodiale durant la phase grimpante et présente une forte hétérophyllie. Lors de la floraison, une suite d'articles floraux se développe et donne la morphologie en rosette de la plante.

Le stolon, qui peut se développer à partir d'une graine ou d'un flagelle, représente le premier stade de développement d'un nouvel individu (Fig. 17A). Lorsque le stolon atteint un arbre, la tige devient grimpante grâce à la production de racines qui l'accrochent à son support (Fig. 17B). Durant cette phase à croissance monopodiale la plante produit de longs entrenœuds et un nombre indéterminé de feuilles, de taille et de forme variables. Au moment de la floraison, la plante adopte un mode de croissance sympodial avec la production d'une série de modules secondaires, aux entrenœuds courts, formés chacun d'une prophyllie, d'une feuille normale (euphyllie) et d'une inflorescence terminale souvent avortée (Fig. 17C). C'est durant cette phase que les grandes feuilles ovales-triangulaires atteignent leur taille maximale.

À un moment donné, après le développement d'un certain nombre d'articles secondaires, la plante produit un flagelle (Fig. 17D). Les raisons de ce changement demeurent encore inconnues (Andrade & Mayo 2000). Ce flagelle descend vers le sol et initie un stolon qui, à son tour, donne une nouvelle plantule (Fig. 17B). Le flagelle dont la croissance s'effectue en direction du sol présente un changement graduel de la taille des feuilles qui va de la feuille normale à la feuille réduite, parallèlement à un allongement progressif des entrenœuds. Rendu au niveau du sol, le flagelle se transforme en stolon plagiotrope (Fig. 17D) portant de petites feuilles (Fig. 17A).

Philodendron rudgianum (sous-genre *Pteromisium*). Le cycle de croissance de *P. rudgianum*, étudié par Andrade et Mayo (2000), comprend différentes phases morphologiques, liées au micro-habitat : une phase terrestre, une phase grimpante fixée et une phase aérienne libre (Fig. 18). Durant la phase grimpante, deux types de racines sont produits, celles qui accrochent la plante à l'arbre support, et d'autres qui descendent jusqu'au sol pour y puiser des éléments nutritifs. Cette phase a toujours été vue comme la forme typique de la plante. Pourtant, ainsi que l'on montré Andrade et Mayo (2000), *P. rudgianum* a développé d'autres morphologies qui lui permettent d'occuper efficacement son habitat. L'axe principal (Fig. 18B) représente la phase finale d'un module primaire,

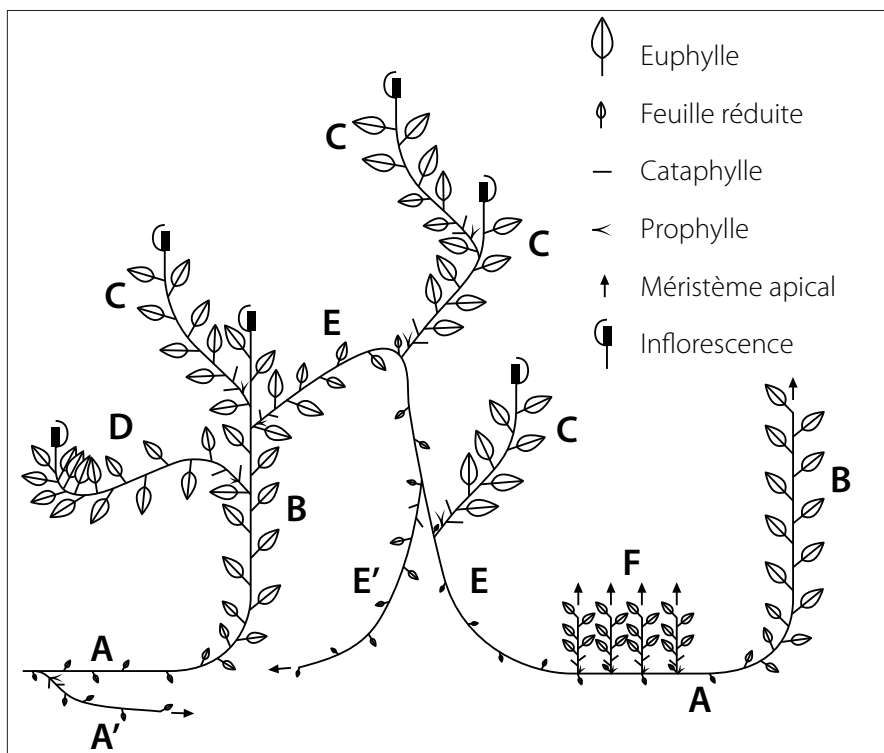


Figure 18. *Philodendron rugedianum*. Diagramme du cycle de croissance. A. Stolon. A'. Ramification du stolon. B. Tige grimpante (*root climber*). C. Module orthotropique. D. Module sigmoïde. E. Tige flagelliforme. E'. Ramification d'une tige flagelliforme. F. Rameaux orthotropes. Redessinée d'après Andrade & Mayo 2000. *Feddes Repertorium*, vol. 111, p. 299, fig. 1.

généralement à croissance monopodiale (quelquefois on observe une inflorescence terminale), qui s'est développée à partir d'un stolon (Fig. 18A-B).

La partie basale de la tige qui relie la portion grimpante au stolon d'origine (Fig. 18A) disparaît souvent durant le développement. Deux types d'articles secondaires, sigmoïdes (Fig. 18D) et orthotropes (Fig. 18C), se développent en position axillaire à partir du module primaire. Ces articles ont une floraison terminale et possèdent un nombre variable de feuilles normales. La tige grimpante produit aussi des tiges flagelliformes axillaires qui constituent de nouveaux articles primaires (Fig. 18E-A-B). Les trois types de branches secondaires (articles et tiges flagelliformes) sont proleptiques, axillaires et commencent par une prophylle, deux cataphylles et souvent une feuille réduite avant de former des euphyllés et de se différencier.

Les tiges flagelliformes ont une double fonction. D'un côté, elles assurent la multiplication et la dispersion des méristèmes végétatifs par la répétition d'éléments similaires et la formation de stolons ; de l'autre, elles produisent des modules orthotropes qui produiront des inflorescences si les conditions le permettent (Fig. 18C). Un flagelle qui touche le sol se transformera en stolon qui produira des rameaux orthotropes axillaires (rejets) susceptibles de se développer en nouvelles tiges grimpantes (Fig. 18F).

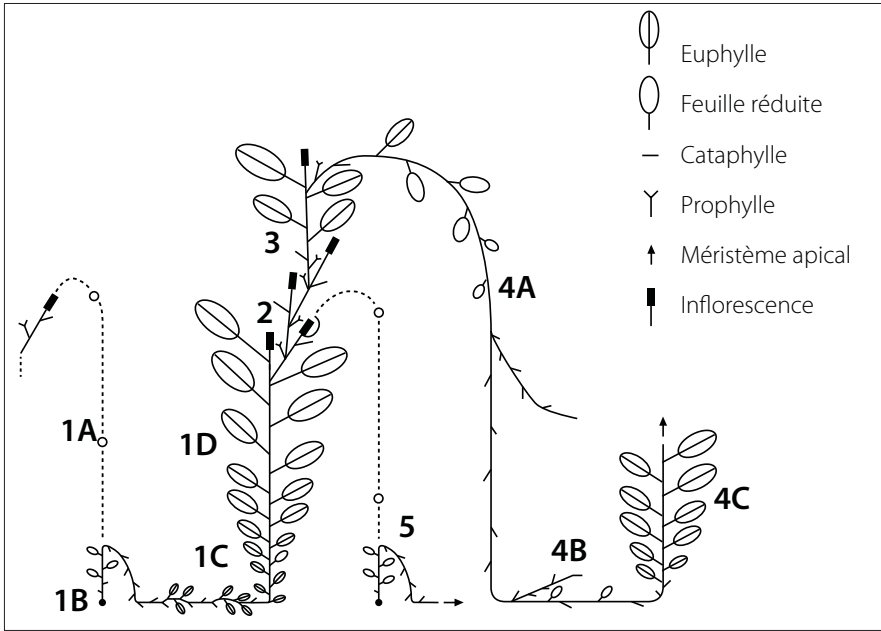


Figure 19. Cycle de vie de *Monstera adansonii* var. *klotzschiana*. 1A. Graine. 1B - 1D. Article primaire venant de la germination : 1B. Plantule et partie proximale de la plante juvénile. 1C. Stolon terrestre alternant avec des pseudo-rosettes. 1D. Phase grimpante. 2. Article secondaire floral. 3. Article secondaire végétatif. 4A - 4C. Article primaire qui donnera un flagelle : 4A. Tige flagelliforme. 4B. Stolon terrestre. 4C. Phase grimpante. 5. Graine qui produira un nouveau module primaire. Redessinée d'après Andrade & Mayo 1998. *Kew Bulletin*, vol. 53(2), p. 402, fig. 2.

Chez *Philodendron rudgianum*, la forme et la dimension des feuilles est relativement uniforme, à l'exception des stolons et des tiges flagelliformes qui ont des entrenœuds allongés et des feuilles réduites.

La floraison est terminale et se produit principalement dans les articles orthotropes et sigmoïdes. La poursuite de la croissance après la floraison est sympodiale et proleptique. Ceci est inhabituel chez les Aracées (Andrade & Mayo 2000). Le nouveau module se développe à partir du bourgeon axillaire de la deuxième feuille sous la spathe. Ces nouveaux modules orthotropes possèdent un nombre indéterminé d'entrenœuds.

Monstera adansonii. Le cycle de vie de *M. adansonii* var. *klotzschiana*, décrit et analysé par Andrade et Mayo (1998) comprend différentes phases caractérisées par des changements de formes foliaires et de morphologie des articles.

Le cycle commence avec le développement d'un article primaire issu de la germination (Fig. 19.1B-D), qui se développe jusqu'à la première floraison. La croissance de l'article primaire, qui comprend un nombre indéterminé d'entrenœuds, se divise en trois phases principales selon Andrade et Mayo (1998) : la germination (Fig. 19.1B), la phase juvénile (Fig. 19.1C) et la phase grimpante (Fig. 19.1D). La phase grimpante de l'article primaire se termine par une inflorescence.

Après la formation de la première inflorescence, la croissance passe de monopodiale à sympodiale : les modules successifs se développent à partir d'un méristème placé dans l'axe de la deuxième feuille (feuille normale ou cataphylle) sous la spathe. Les articles secondaires qu'ils soient végétatifs (Fig. 19.3) ou floraux (Fig. 19.2) se terminent par une inflorescence. Ces articles secondaires constituent les phases végétatives et reproductrices matures de la plante durant lesquelles les feuilles atteignent leur taille maximale. La tige flagelliforme, aérienne, libre, émise par certaines plantes (Fig. 19.4A-C), correspond à un nouvel article primaire qui marquera le commencement d'un nouveau cycle de vie. La phase grimpante est caractérisée par un nombre indéterminé de segments (feuilles + entrenœuds) et par un changement progressif de la taille et de la forme des feuilles qui passent de petites feuilles ovales, non perforées, à grandes feuilles elliptiques et perforées (Andrade & Mayo 1998).

Les articles secondaires végétatifs se développent à partir de la ramification d'un module primaire, d'un article secondaire floral ou d'un autre article secondaire végétatif. Les articles primaires de *M. adansonii* var. *klotzschiana* ont un nombre indéterminé d'entrenœuds alors que les modules secondaires en ont de 3 à 27 (Andrade & Mayo 1998).

Les articles secondaires floraux ont une structure fixe et des entrenœuds très courts, contrairement aux modules secondaires végétatifs. Chez *M. adansonii* var. *klotzschiana*, l'article floral est composé de deux cataphylles et d'une inflorescence terminale, la première cataphylle correspondant à une prophyllie. Le nombre de modules floraux successifs dans le genre *Monstera* varie de 1 (*M. lechleriana*) jusqu'à 6 à 8 (*M. obliqua*) selon Madison (1977a). Chez *M. adansonii* var. *klotzschiana*, Andrade et Mayo (1998) observent que ce nombre peut varier de 1 à 4 selon la vigueur de la plante.

Bien entendu cette croissance modulaire avec différents types d'articles offre une grande flexibilité phénotypique qui permet de répondre aux différentes contraintes environnementales que subit la plante durant sa croissance. Par exemple, si l'apex de la plante est détruit, un bourgeon latéral pourra prendre le relais et initier la formation d'une nouvelle pousse fertile.

Chez *M. adansonii* var. *klotzschiana*, il y a aussi un changement de forme foliaire (hétérophyllie) entre la phase terrestre et la phase grimpante dans les modules primaires. Des changements hétérophyllies s'observent aussi lors du développement des flagelles à partir de modules primaires.

Andrade et Mayo (1998, 2000) écrivent que *M. adansonii* var. *klotzschiana*, *P. rudgeanum* et *P. fragrantissimum* ne peuvent pas être considérés comme des hémiepiphytes, étant donné qu'elles demeurent toujours en contact avec le sol, même quand le contact originel a disparu.

Même si le terme hémiepiphyte est couramment utilisé pour décrire les Aracées grimpantes, ces espèces représenteraient des lianes herbacées et non de vraies plantes hémiepiphytes. Nous croyons que ce caractère peut varier à l'intérieur d'une même espèce. Par exemple, *M. adansonii* var. *klotzschiana* peut germer directement sur les branches de l'arbre hôte ainsi que nous avons pu l'observer en Guyane. Peu après, des racines adventives descendent jusqu'au sol. Dans ce cas-là, il s'agit bien d'une plante hémiepiphyte. Quoiqu'il en soit, Andrade et Mayo (1998) soulèvent une question fort intéressante qui s'applique à toutes les plantes

qualifiées trop rapidement d'hémiépiphytes. En effet, particulièrement dans les flores, les auteurs ont l'habitude de qualifier les Aracées grimpantes, de lianescentes, d'hémiépiphytes sans savoir si elles sont vraiment épiphytes lors de la germination. La description, étant réalisée à partir de spécimens d'herbiers, ne rend pas compte de la dynamique de croissance de la plante. D'un autre côté, pourrait-il en être vraiment autrement compte tenu du temps nécessaire pour observer le cycle complet de plusieurs individus avant de décrire une espèce ?

Des Aracées aquatiques

Pistia stratiotes. Bien que l'apparence générale de l'espèce flottante *P. stratiotes* ne ressemble pas a priori aux autres Aracées, cette espèce possède tout de même un mode de croissance qui correspond à l'organisation générale des plantes de cette famille. Les *Pistia* produisent une rosette de feuilles. Ils se propagent rapidement grâce à la production régulière de stolons qui donneront de nouvelles plantules. Sur les plantes matures, la petite inflorescence se développera sur un court pédoncule, inséré entre les feuilles. Les tiges adultes de *Pistia* se développent selon un mode sympodial (Lemon & Posluszny 2000a) comme la grande

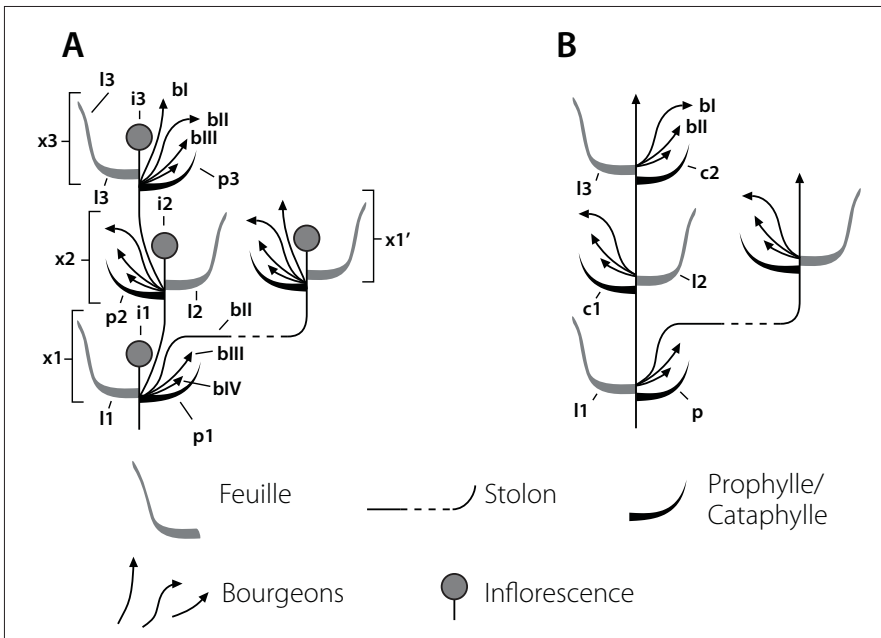


Figure 20. Représentation schématique de l'organisation d'une tige florifère (A) et d'une tige végétative (B) de *Pistia stratiotes*. Les tiges sont dessinées à partir de leur niveau d'insertion, commençant avec la première prophyll. Tous les bourgeons ne sont pas représentés. Les racines ne sont pas indiquées. **x**. Article. **x1'**: Deuxième bourgeon d'un article. **p**. Prophyll. **c**. Cataphylle. **i**. Inflorescence. **l**. Feuille développée. **b**. Bourgeon. Les chiffres romains sur les bourgeons correspondent respectivement au premier, second, troisième et quatrième bourgeon surnuméraire. Les nombres sur la tige florifère (A) indiquent les structures sur le premier, le second et le troisième article, alors que les nombres sur la tige végétative (B) correspondent à l'ordre d'initiation des structures successives. Redessinée d'après Lemon & Posluszny 2000a. *International Journal of Plant Science*, vol. 161(5), p. 723, fig. 2.

majorité des Aracées. Cependant l'organisation précise de la tige est difficile à interpréter étant donné qu'elle est extrêmement condensée et que les feuilles sont insérées directement sur la tige sans qu'il y ait de pétiole, ni de gaine foliaire. Suite à une étude détaillée de l'anatomie et de l'organogenèse de la tige, Lemon et Posluszny (2000a) sont parvenus à décrire précisément le développement des *Pistia*.

La tige adulte des *Pistia* est formée d'une succession d'articles diphyllés, comprenant chacun une prophyllé (cataphylle), une feuille sympodiale assimilatrice et une inflorescence terminale, comme chez les *Philodendron*. Quatre bourgeons sont généralement produits dans l'axe de la prophyllé (Lemon & Posluszny 2000a). Le premier bourgeon (le plus haut) donne le nouvel article qui assure la croissance de la tige. Le second bourgeon se développe en stolon, et les deux derniers bourgeons demeurent dormants (Fig. 20A).

Les études, concernant le développement de *Pistia*, indiquent la présence d'un ou deux appendices écailleux (ou squamules) qui se développent à la base de l'inflorescence après que celle-ci eut initié sa différenciation en spathe et spadice. Lorsqu'il y a deux squamules, il y en a toujours une plus grande que l'autre. Dans d'autres cas, il n'y a qu'une squamule ceinturant complètement l'inflorescence (Lemon & Posluszny 2000a). Encore actuellement, la nature des squamules insérées sous l'inflorescence demeure énigmatique.

L'organisation des tiges végétatives est similaire à celle des tiges florifères, sauf qu'il n'y a pas d'inflorescence terminale (Fig. 20B). Les feuilles rudimentaires (cataphylles) sur les tiges ont une forme et une structure similaire aux prophyllés des tiges florifères. Un axe monopodial produit une série de cataphylles suivie d'une feuille normale. Le premier bourgeon se développe en stolon, alors que le deuxième et le troisième bourgeon restent dormants. Lemon et Posluszny (2000a) interprètent la tige végétative comme un système sympodial linéaire sans fleur terminale.

La production de bourgeons surnuméraires n'est pas commune chez les Aracées ; ce phénomène existe, par exemple, dans le genre *Xanthosoma* qui comprend des plantes terrestres. Dans le cas de *Pistia*, la présence de bourgeons surnuméraires serait liée à son port flottant. Même si ces bourgeons, sauf un, restent dormants, cela lui donnerait le potentiel évolutif de produire végétativement plusieurs plantes à partir d'un même individu. Au cours de l'évolution, l'habitat aquatique aurait créé une pression de sélection favorisant la reproduction végétative au détriment de la reproduction sexuée. Ainsi ces plantes aquatiques garderaient la même organisation de la tige sans pour autant produire d'inflorescence (Lemon & Posluszny 2000a).

Lemnoidées et néoténie. La sous-famille des Lemnoidées, dont deux genres ont été rapportés pour la Guyane, *Lemna* et *Wolffiella*, sont de petites plantes flottantes, encore appelées lentilles d'eau, qui se propagent principalement par multiplication végétative. Elles seraient les plus petites plantes à fleurs au monde. Auparavant, les Lemnoidées constituaient une famille à part, les Lemnacées. Cependant des études de phylogénie moléculaire récentes ont montré que les Lemnoidées se plaçaient parmi les Aracées basales, juste après les Proto-Aracées, la première lignée d'Aracées à s'être différenciée (chapitre 1 - Phylogénie et systématique, p. 20 Fig. 4 ; Cusimano *et al.* 2011).

Les espèces de Lemnoidées étudiées par Lemon et Posluszny (2000b) ne se trouvent pas en Guyane. Cependant, leur étude apporte de nouvelles données et hypothèses sur

l'organisation de la tige et l'évolution de certains genres présents en Guyane. Chez les Lemnoïdées, le système de tiges est séparé en articles individuels, constituant chacun une plante. Pour comprendre l'organisation de la tige de *Lemna* il faut la comparer avec celle des *Spirodela* et *Wolffia*, genres non présents en Guyane. Le genre *Spirodela* représente la condition ancestrale chez les Lemnoïdées (Lemon & Posluszny 2000b, Cusimano *et al.* 2011). Dans ce genre, chaque article est formé d'une fronde (feuille) et d'une prophyllle. Deux séries de bourgeons surnuméraires se trouvent à l'aisselle de la prophyllle. Chez *Lemna* (*L. minor*), chaque article est formé d'une fronde avec deux séries de bourgeons surnuméraires ; dans les tiges végétatives, il n'y a pas de prophyllle comme chez *Spirodela*. Chez les tiges florifères de *Lemna*, l'article serait formé d'une prophyllle et de l'inflorescence (Lemon & Posluszny 2000b). Dans les trois genres, des bourgeons surnuméraires se développent en nouveaux articles qui éventuellement se sépareront du plant-mère.

Les Lemnoïdées possèdent une organisation de la tige commune qui montre une réduction en allant du genre le plus basal (*Spirodela*) au genre le plus dérivé (*Wolffia*) (Les *et al.* 2002). La perte de la prophyllle dans les genres *Lemna* et *Wolffia* et l'absence d'une des séries linéaires de bourgeons surnuméraires chez *Wolffia* résulte d'une réduction, à partir du plan d'organisation de base, au cours de l'évolution (Lemon & Posluszny 2000b).

Lemon et Posluszny (2000b) notent que l'organisation de la tige des Lemnoïdées présente une forte similarité avec celle des *Pistia*. Selon eux, l'organisation de la tige des Lemnoïdées dériverait d'un système sympodial présent chez un ancêtre commun aux *Pistia* et aux Lemnoïdées. Cette interprétation se fonde sur l'idée aujourd'hui abandonnée que les Lemnoïdées sont phylogénétiquement proches des *Pistia*. En effet, comme nous l'avons mentionné, les données récentes de la systématique moléculaire placent les Lemnoïdées parmi les Aracées basales (chapitre 1 - Phylogénie et systématique, p. 20 Fig. 4), alors que *Pistia* appartient à la sous-famille la plus dérivée, les Aroidées. D'un autre côté, uniquement d'un point de vue typologique, l'interprétation morphologique de l'article unique des Lemnoïdées concorde avec l'organisation de la tige des *Pistia*. Ce qui illustre un phénomène de convergence évolutive où la conquête du milieu aquatique lors de deux événements indépendants a conduit à la même organisation morphologique.

Bien que la fleur des Lemnoïdées possède un organe assimilable à une spathe, leur port extrêmement réduit présente peu de ressemblance avec les plantes adultes du groupe des Proto-Aracées, si ce n'est l'habitat subaquatique où vivent souvent ces dernières. La morphologie différente, a priori inusitée des Lemnoïdées, pourrait s'expliquer par un phénomène de néoténie, accompagnée d'une réduction de taille. La néoténie est la capacité pour un individu de se reproduire à un stade juvénile. Chez les animaux, l'exemple le plus connu est l'axolotl qui a la capacité d'atteindre la maturité sexuelle tout en conservant ses caractères juvéniles (Gould 1977). Chez les plantes par contre, le phénomène est beaucoup plus difficile à observer et à caractériser. Dans le cas des Lemnoïdées, on peut émettre l'hypothèse que les plantes de cette sous-famille ont acquis, au cours de l'évolution, la capacité de se reproduire à un stade juvénile par rapport à leur ancêtre (Bogner 2009, 2010 ; Wang *et al.* 2014). Ce changement aurait été accompagné d'une réduction de la taille de l'article, de la feuille et des fleurs, et de l'acquisition d'un port complètement flottant. Ainsi faudrait-il rechercher les caractères communs entre les Lemnoïdées et les Proto-Aracées, non pas uniquement dans les stades adultes mais aussi dans les

stades juvéniles des Proto-Aracées. Rappelons, cependant, qu'en botanique, le phénomène de néoténie fut surtout analysé d'après la morphologie ou l'anatomie comparée. Or seule une étude de la morphologie et du cycle de développement, en fonction d'une échelle temporelle précise, permettra de déterminer si les Lemnoidées représentent réellement un cas de néoténie ou simplement un phénomène de réduction.



Figure 21. *Dracontium polyphyllum*. Base de feuille (gauche) et infrutescence (droite) appartenant à deux articles différents. La feuille appartient à l'article qui donnera l'inflorescence à venir. Échelle 3 cm. Photo D. Barabé.

inflorescence et d'une feuille appartenant à un même article soit (ou non) séparée dans le temps n'est pas directement lié avec la morphologie. Il s'agit d'un phénomène physiologique. La structure particulière du rhizome des *Dracontium* et d'autres géophytes (Blanc 1978) montre bien que l'organisation morphologique de la tige et la physiologie de la feuillaison et de la floraison peuvent être temporellement dissociées dans le cycle de vie d'une même plante.

Chez *Anaphyllopsis*, une plante rhizomateuse appartenant à la sous-famille des Lasioïdées, comme les *Dracontium*, on n'observe pas cette dissociation structurelle ; feuille et inflorescence, visibles à la même période de l'année, appartiennent au même article. Cependant le mode d'organisation des cataphylles indique qu'il peut se produire des temps d'arrêt dans le développement de l'article. Ainsi, selon les conditions du milieu, il est possible que l'article anisophylle d'*Anaphyllopsis* adopte un mode de développement plus ou moins proleptique. Ceci est lié à la croissance rythmique, ajustée aux cycles saisonniers ou aux conditions environnementales.

Une géophyte particulière : *Dracontium polyphyllum*

Chez *Dracontium polyphyllum* on observe 2 à 4 cataphylles (prophyllé et mésophylle), et une (rarement deux) feuille assimilatrice, monopodiales, suivies de 2 à 4 cataphylles (la dernière étant la feuille sympodiale) et d'une inflorescence. L'inflorescence apparaît après la feuille du même article, généralement vers la fin de la saison des pluies, juste après s'épanouissent les cataphylles et la feuille assimilatrice du nouvel article. Après que le fruit se soit formé, ce qui peut prendre plusieurs semaines, les cataphylles et la feuille assimilatrice se dessèchent. Lorsqu'une feuille et une inflorescence sont visibles au même moment celles-ci appartiennent à deux articles différents, la feuille appartenant à l'article qui donnera la nouvelle inflorescence (Fig. 15C, 21). Bien que la feuille et l'inflorescence qui sont visibles en même temps n'appartiennent pas au même article, chaque article ne comprend qu'une feuille assimilatrice (quelquefois deux) et une inflorescence. Que l'expansion d'une

L'art de la multiplication végétative : le Moucou Moucou (*Montrichardia*)

Chez *Montrichardia*, les stolons contribuent de façon majeure à la propagation clonale des plantes qui vivent dans les savanes côtières inondées et le long des rivières où elles forment des peuplements souvent denses (Fig. 22A). La tige de *M. arborescens*, défeuillée sur presque toute sa longueur, porte quelques feuilles assimilatrices à son sommet. Elle peut atteindre 2 à 3 m en milieu découvert et jusqu'à 5 à 6 m en zone ombragée ou boisée (Blanc 1978). Les plants de *Montrichardia* sont reliés entre eux par des stolons souterrains de 1 à 2 m, ayant un diamètre de 3 à 4 cm (Blanc 1978). *Montrichardia* forme d'abord des tiges plagiotropes et souterraines (stolons) qui deviendront orthotropes et aériennes. Lorsque la tige se redresse, un stolon de relais se développe au niveau du coude. Après la floraison, les tiges aériennes émettent un relais de croissance situé, comme chez les autres Aracées, au niveau de l'avant-dernière feuille assimilatrice et généralement un deuxième relais, sous l'avant-dernière feuille assimilatrice qui se nécrose (Blanc 1978). *M. linifera*, aurait sensiblement le même mode de croissance que *M. arborescens* (Gourmel 2008).

Soulignons que l'expansion des populations de *Montrichardia* dans les savanes inondables de Kaw est une préoccupation majeure pour les habitants de cette région (Gourmel 2008). Même si les deux espèces coexistent dans les marais de Kaw, *Montrichardia linifera* serait beaucoup plus envahissant que *M. arborescens* (Gourmel 2008) comme c'est le cas au Brésil (Gonçalves-Macedo *et al.* 2005). L'envahissement d'une partie des savanes pose des problèmes écologiques et nuit à la pêche et à l'élevage (Gourmel 2008). La forte densité des massifs de *Montrichardia* et leur rapidité à coloniser les zones ouvertes inondables amènent la diminution des zones de savanes flottantes, nécessaires à la reproduction de nombreuses espèces animales. Comme le note Gourmel (2008), en 1951, moins de 5% de la superficie des savanes était occupée par les *Montrichardia* alors que plus de 30% l'était en 2008.

Chez les *Montrichardia*, le principal mécanisme de dissémination est l'hydrochorie. Les fruits peuvent parcourir librement plusieurs centaines de mètres sur l'eau. Les graines flottantes (Fig. 22B) s'arrêtent lorsqu'elles rencontrent un obstacle ; elles peuvent germer sur le sol ou sur le support fourni par les végétaux flottants. Les poissons joueraient aussi un rôle actif dans la dissémination de graines (Andel 2000, V. Guerrère comm. pers.). Des graines de *Montrichardia* ont été trouvées dans l'estomac de l'Anvou, *Parauchenipterus galeatus* (Siluriforme), un poisson omnivore consommant parfois des fruits (Le Bail *et al.* 2000). D'autres poissons consommeraient aussi des fruits de Moucou Moucou (Coulan [*Hoplerythrinus unitaeniatus*], Patagaye [*Hoplias malabaricus*]) et rejetteraient les graines (Gourmel 2008).

Une fois germés, les *Montrichardia* s'étalent de façon radiaire : les rhizomes partent du centre initial d'implantation pour croître vers la périphérie. Ainsi on peut penser que la dispersion des graines donnera de nouvelles plantules à partir desquelles se formera un nouveau massif d'individus issus de stolons. Soulignons que les *Montrichardia* de Kaw sont très résistants aux conditions environnementales. Les rhizomes des *Montrichardia* peuvent produire de nouveaux rejets rapidement après une coupe ou un brûlis (Gonçalves-Macedo *et al.* 2005).

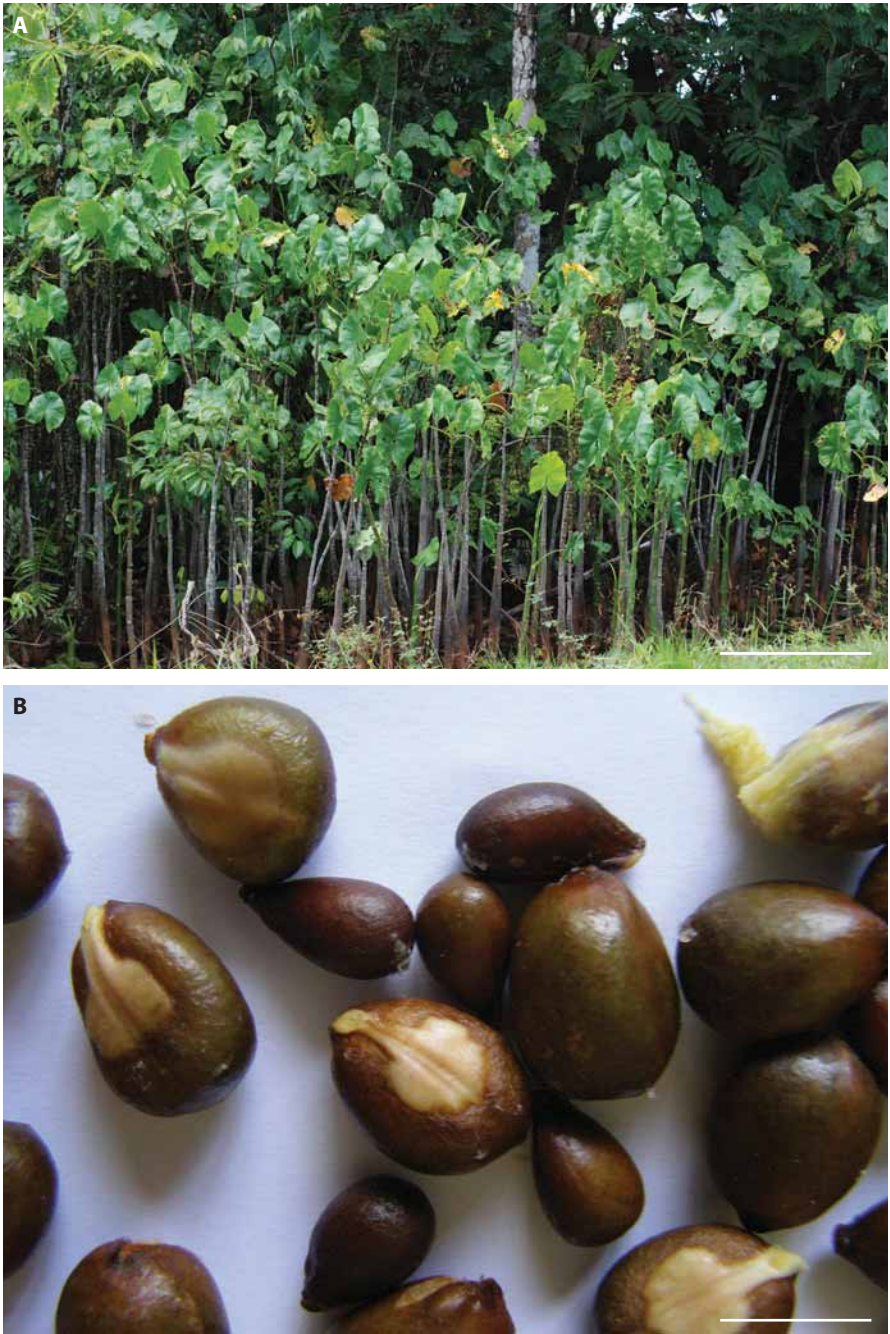


Figure 22. A. Massif de *Montrichardia arborescens* poussant dans une zone marécageuse à Saint-Georges de l'Oyapock. Échelle 1 m. Photo M. Gibernau. B. Graines de *Montrichardia linifera*. Échelle 1 cm. Photo V. Guèrre.

L'expansion des *Montrichardia* est un phénomène complexe lié à une combinaison de facteurs biologiques et anthropiques. Cette évolution paysagère a probablement commencé au milieu du XIX^e siècle suite à l'abolition de l'esclavage et la fin des exploitations agricoles dans les marais, et semble s'être accélérée à partir des années 1960 en lien avec un nouveau changement des pratiques agricoles dans les marais (introduction du bétail, diminution des brûlis, Gourmel 2008). Il n'en demeure pas moins que le mode de propagation par stolons, associé à une dispersion des graines par les animaux, facilite certainement l'expansion de ces plantes.

Convergence et phylogénie des types biologiques

Convergence et épiphytisme chez les *Anthurium* et les *Philodendron*

Les *Stenospermation* ont des articles anisophylles alors que les *Anthurium* et les *Philodendron* possèdent des articles homéophylles. Dans le genre *Stenospermation*, les adaptations à l'épiphytisme sont réduites ainsi que le souligne Blanc (1978) : les plantes ont généralement un aspect comparable aux plantes lianescentes à germination terrestre. Certaines espèces possèdent cependant des entrenœuds courts caractéristiques de nombreuses épiphytes. Chez les *Anthurium* et les *Philodendron* épiphytes, par contre, on observe des caractères morphologiques similaires qui indiquent une adaptation parallèle à l'épiphytisme au cours de l'évolution. Les articles avec une seule feuille assimilatrice représentent une réduction de la phase végétative au profit de la phase reproductrice (Blanc 1978). Il s'agit probablement d'une acquisition récente par rapport à l'anisophyllie ; elle aurait permis l'important succès évolutif des épiphytes dans les genres *Anthurium* et *Philodendron*.

La présence d'une seule feuille assimilatrice est apparue parallèlement et avec des modalités différentes dans plusieurs taxons. Si les articles avec une seule feuille assimilatrice sont toujours comparables chez les espèces d'un même genre, ils présentent souvent des différences morphologiques et physiologiques entre les genres. Par exemple la localisation et la longueur des entrenœuds, le nombre de cataphylles et la localisation et le fonctionnement du bourgeon axillaire susceptible de donner une tige latérale varient entre taxons (Blanc 1978).

Les phénomènes de convergence sont fréquents dans l'organisation de la tige des Aracées. Les *Anthurium* et les *Philodendron* (sauf le sous-genre *Pteromischum*) possèdent les caractères communs suivant (Blanc 1978) : articles avec une seule feuille assimilatrice, grande efficacité de la reproduction sexuée, grand nombre d'espèces et présence d'épiphytes. La formation de tiges courtes constituées par une succession d'articles avec une seule feuille assimilatrice représente la dynamique de croissance la plus favorable à l'épiphytisme (Blanc 1978). Ainsi les espèces à articles diphyllés ou triphyllés (avec une seule feuille assimilatrice) ont l'avantage de pouvoir former des inflorescences fonctionnelles à un rythme régulier et fréquent par comparaison aux espèces anisophylles. Pourtant la présence d'une seule feuille assimilatrice existe aussi chez d'autres genres non épiphytes, en particulier des hydrophytes comme *Pistia* et des géophytes comme *Anaphyllopsis* et

Dracontium de la sous-famille des Lasioïdées. Un point commun entre hydrophytes et épiphytes serait l'habitat lumineux/enseulé (Blanc 1978). Mais, ce qui distingue réellement les *Anthurium* et les *Philodendron* épiphytes des géophytes et des hydrophytes, c'est le nombre fixe d'appendices par article, caractère qu'on ne retrouve pas chez les plantes avec des articles anisophylles.

La production d'articles, où une inflorescence est produite après l'unique feuille assimilatrice de chaque article, expliquerait le grand nombre d'espèces présent chez les *Anthurium* et les *Philodendron* (Blanc 1978). Dans ces genres, les parties jeunes de la tige sont protégées par la cataphylle de l'article suivant. Ceci diminuerait les pertes d'eau, de même que le pétiole court et cylindrique de certaines espèces (Blanc 1978).

Les *Anthurium* de la section *Dactylophyllum* possèdent des articles anisophylles (Ray 1988). Chez les *Anthurium*, les espèces à articles triphylles (au sens de Ray) auraient évolué à partir d'espèces anisophylles grâce à plusieurs phénomènes de contraction (Blanc 1978) : réduction du nombre de folioles, diminution de la longueur des entrenœuds et réduction du nombre de feuilles assimilatrices. L'homéophyllie aurait été la structure originelle permettant l'épiphytisme, suivie d'adaptations secondaires : diminution de la taille de la graine, racines chlorophylliennes à géotropisme positif (Blanc 1978). Bien que fort probable cette hypothèse reste pourtant à confirmer en se basant sur une phylogénie résolue des *Anthurium*.

Chez les *Philodendron*, Blanc (1978) considère les espèces du sous-genre *Pteromischum* comme intermédiaires entre monopodiales et sympodiales. Cette interprétation est valable pour *P. rudgeanum*, mais ne peut être étendue à toutes les espèces du sous-genre. En effet, chez *P. rudgeanum* la floraison est terminale, sauf qu'il n'y a pas de feuille sympodiale. La réitération d'un nouvel axe (article) se fait à l'aisselle d'une feuille monopodiale le long de l'article. Chez *P. guianense* et *P. cremersii* (aussi sous-genre *Pteromischum*), par contre, le mode de ramification est similaire à ce que l'on observe dans le sous-genre *Philodendron*, bien qu'il s'agisse d'espèces sympodiales anisophylles. La réitération d'un nouvel article se fait au niveau de l'avant-dernière feuille.

Dans le genre *Philodendron*, il est possible de tracer un lien évolutif entre les espèces actuelles à articles anisophylles (toutes de la section *Pteromischum*) et celles à articles homéophylles. Les phylogénies moléculaires concernant le genre *Philodendron* (Gauthier *et al.* 2008, Wong *et al.* 2013) placent le sous-genre *Pteromischum* (et les *Homalomena* du Nouveau Monde renommés *Adelonema*) comme groupe frère du clade comprenant les sous-genres *Philodendron* et *Meconostigma*, avec comme hors-groupe commun les *Homalomena* d'Asie (Fig. 23). Étant donné que les *Homalomena* (Ray, 1988) et les espèces du sous-genre *Pteromischum* possèdent des articles anisophylles, tout porte à croire que ce caractère est ancestral dans le genre *Philodendron*. Chez les *Philodendron*, comme chez les *Anthurium*, les articles avec une seule feuille assimilatrice dériveraient donc d'articles avec plusieurs feuilles assimilatrices.

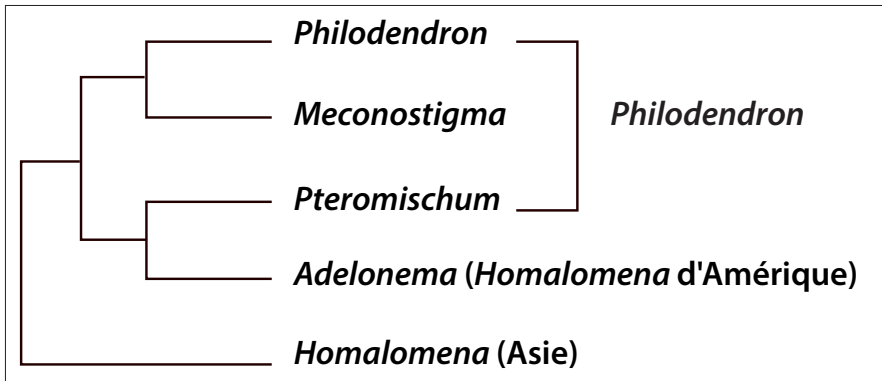


Figure 23. Hypothèse évolutive, basée sur l'analyse bayésienne des données moléculaires, concernant la phylogénie du genre *Homalomena* et des sous-genres de *Philodendron*. Redessinée d'après Gauthier et al. 2008. *Botanical Journal of the Linnean Society*, vol. 156, p. 25, fig. 5.

Étant donné que les *Philodendron* épiphytes appartiennent au sous-genre *Philodendron* ceci indique qu'ils dérivent probablement d'espèces hémiepiphytes (Gauthier et al. 2008 : fig. 2), puisque le groupe frère (le sous-genre *Meconostigma*) comprend des plantes hémiepiphytes grimpantes (Mayo 1991). Soulignons que *P. linnaei* et *P. insigne* ne produisent qu'une inflorescence par article comme la majorité des espèces des sous-genres *Pteromischum* et *Meconostigma*. Si on se base sur la phylogénie des *Philodendron*, la production de plusieurs inflorescences par article est un caractère dérivé et adapté au mode lianescent des espèces du sous-genre *Philodendron*. À l'intérieur du sous-genre *Philodendron*, (Gauthier et al. 2008 : fig. 2), il semble que les espèces grimpantes se soient différenciées parallèlement aux espèces épiphytes. Cependant rien ne permet de confirmer ou d'infirmer l'hypothèse de Blanc (1978) selon laquelle il y aurait eu une évolution cyclique dans le sens lianes → épiphytes → lianes.

Phylogénie et organisation de la tige

Chez les Aracées à croissance sympodiale, le bourgeon qui assure le développement ultérieur de la tige est toujours situé à l'aisselle de l'avant-dernière feuille précédant l'inflorescence F(n-1), sauf chez les genres essentiellement tempérés des Proto-Aracées (*Gymnostachys*, *Orontium*, *Lysichitum*, *Symplocarpus*) où c'est le bourgeon axillaire de la dernière feuille F(n) qui prend le relais. Ce caractère découvert par Engler (1877) a une grande valeur systématique puisqu'il vient d'être corrélé aux données moléculaires (Cusimano et al. 2011). Blanc (1978) a observé qu'un second bourgeon axillaire existe à l'aisselle de la feuille axillant le relais de croissance. Ce bourgeon en phase de repos peut éventuellement se développer lors d'une destruction de l'extrémité de la tige.

À l'intérieur d'une espèce, l'organisation de la tige demeure constante (Ray 1988), seule peut varier, chez les espèces anisophylles, le nombre de pièces composant un article. Le schéma général d'organisation de la tige et du sympode inflorescentiel est constant dans

la plupart des genres, mais varie dans quelques genres, particulièrement ceux avec un grand nombre d'espèces comme les *Philodendron*. Engler (1877) estime que le mode de croissance est trop variable, parfois même entre genres proches, pour pouvoir constituer un caractère systématique. Au niveau de la sous-famille, par contre, l'organisation est très variable et difficilement associable à la phylogénie des genres. Cependant, il n'existe pas encore d'analyse phylogénétique globale montrant s'il existe réellement un lien ou non entre l'organisation de la tige et la phylogénie à l'intérieur d'une sous-famille.

L'évolution des plans d'organisation de la tige dans la famille serait due à deux pressions de sélection interactives (Ray 1988). La première concerne la capacité à ajuster l'effort reproductif à l'état général de croissance d'un individu à un moment donné. L'autre pression est d'être en mesure d'assurer l'activité reproductrice pendant la meilleure période de l'année pour la reproduction.

La condition ancestrale est un article avec une inflorescence possédant ou non un bourgeon à la base du pédoncule. La sélection aurait favorisé ainsi la production d'inflorescences homéophylles de façon à obtenir des inflorescences aussi souvent que possible, par exemple comme chez les *Anthurium* (Ray 1988). Ici le mode d'organisation avec une seule feuille assimilatrice permet une floraison durant toute l'année, à chaque fois qu'une feuille assimilatrice est produite. Le stade suivant a été la production d'une seconde inflorescence à partir du deuxième bourgeon. Le stade le plus avancé correspond au développement d'un sympode inflorescentiel. Cela permet la production de plusieurs inflorescences avec chaque article végétatif. Cette organisation assure une floraison abondante pendant une période particulière de l'année, comme cela se rencontre dans les genres *Dieffenbachia* et *Philodendron* qui sont particulièrement saisonniers (Ray 1988). Par exemple, *Philodendron billietiae*, fleurit en février-mars, alors que le *P. solimoense* fleurit principalement en juillet et en octobre-novembre.

La croissance sympodiale intermittente semble être un moyen peu efficace pour atteindre une flexibilité reproductive. Par exemple, chez *Monstera* et *Rhodospatha* la tige cesse temporairement la production de feuilles, de sorte que chaque article produit alors une seule inflorescence et deux ou trois cataphylles. Ceci permet la production rapide et ponctuelle d'une série d'inflorescences. Ray (1988) suggère que les espèces sympodiales, homéophylles, intermittentes montrent un degré de saisonnalité intermédiaire entre les inflorescences avec des sympodes inflorescentiels et les espèces sans sympode inflorescentiel.

Bien entendu cette interprétation de l'évolution du nombre d'inflorescences entourées par la feuille sympodiale demeure encore très hypothétique. Seule une analyse de l'évolution de ce caractère par rapport à une phylogénie résolue, particulièrement dans le genre *Philodendron*, permettrait de vérifier cette hypothèse.

Conclusion

À une époque où la biologie moléculaire est devenue un paradigme explicatif dans tous les domaines de la biologie, les travaux sur l'organisation de la tige des Aracées, amorcés au XIX^e siècle par A. Engler, et développés par quelques botanistes contemporains sont-ils appelés à se poursuivre ? D'aucuns diront que sans l'apport de la biologie moléculaire ce genre de recherche est voué à disparaître. Alors que pour d'autres la régularité observée dans l'organisation de la tige des genres d'Aracées pose des problèmes intéressants en morphologie théorique (Mavrodiev 2009). Bien sûr, l'idéal serait de déterminer les gènes associés aux différents types d'article et de voir comment ils ont évolué en fonction de la phylogénie. Malheureusement on est encore loin de ces résultats. Pour le moment, seules les caractéristiques morphologiques peuvent être intégrées dans un cadre phylogénique.

Les données exposées dans ce chapitre montrent que les Aracées constituent un groupe taxinomique prometteur pour étudier toutes les questions relatives aux niveaux hiérarchiques dans l'architecture des plantes (Barthélémy & Caraglio 2007), de même que les phénomènes de périodicité et de rythmicité dans la croissance végétale (Barlow 1994). En fait les Aracées peuvent servir d'objet d'étude dans trois domaines de recherche concernant l'organisation de la tige : morphologique, écologique et phylogénique. Uniquement sur le plan morphologique, la structure de la tige offre à la fois une stabilité (à l'intérieur des genres) et une variabilité (entre les genres) qui permet d'analyser cette large gamme de structures dans un cadre formel rigoureux. Soulignons que les études sur l'architecture et l'organisation de la tige des Aracées demeurent encore fragmentaires si l'on considère le nombre de genres et d'espèces que compte cette famille.

Pour avoir une bonne idée de la dynamique de croissance il faut analyser l'architecture des plantes en fonction de leur type biologique et de leur écologie. Dans cette optique, se pose la question de savoir dans quelle mesure le nombre et la structure des appendices de l'article peuvent être liés au type biologique, soit terrestre, épiphyte, hémiepiphyte ou aquatique. Enfin, seule une analyse rigoureuse de la répartition des différents types d'articles en fonction de la phylogénie permettra de comprendre l'évolution de l'organisation de la tige dans cette famille.



Caladium bicolor en phase de libération du pollen . Photo D. Barabé

3. Morphologie et biologie florales

Chez les Aracées, l'organe reproducteur est en réalité une inflorescence constituée de nombreuses fleurs comme dans le capitule des Composées. Les fleurs, au lieu d'être portées par un axe aplati, sont distribuées le long d'un cylindre, axillé par une bractée souvent colorée, la spathe. Fleurs et cylindre forment le spadice : une structure complexe où les caractères morphologiques et biologiques sont intégrés dans une unité fonctionnelle unique (Fig. 24).

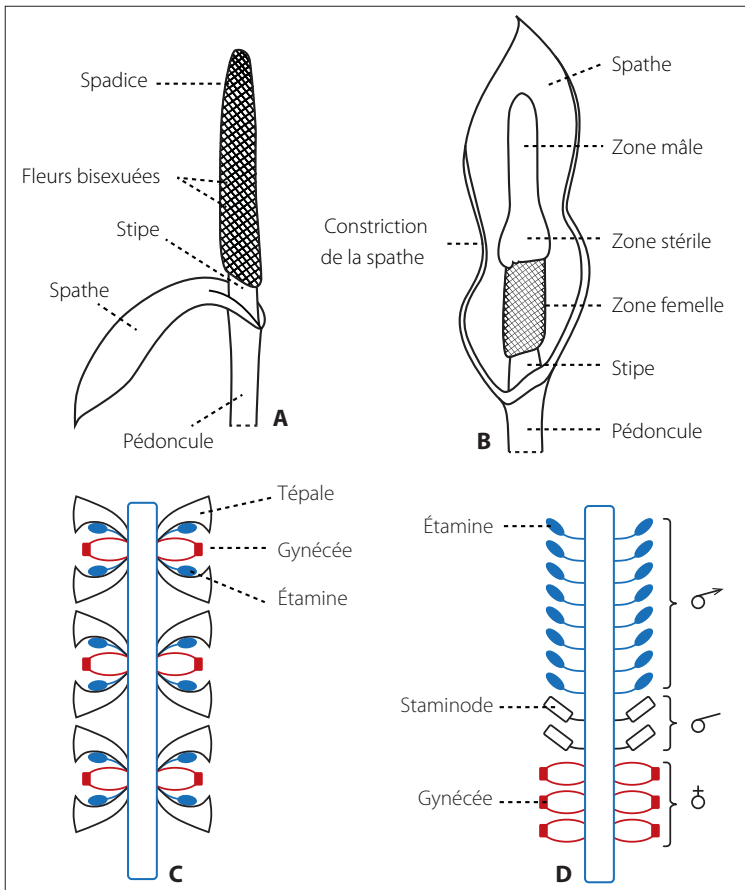


Figure 24. A. Inflorescence avec des fleurs bisexuées (*Anthurium*). B. Inflorescence avec des fleurs unisexuées (*Philodendron*). C. Représentation schématique d'une section longitudinale d'une inflorescence à fleurs bisexuées. D. Représentation schématique d'une section longitudinale d'une inflorescence à fleurs unisexuées, sans périanthe. A-B : redessinées d'après Mayo *et al.* 1997. The Trustees, Royal Botanical Gardens, *The genera of Araceae*, p. 25, fig. 7. C-D : figures D. Barabé.

Selon le genre, le spadice peut contenir d'une à deux fleurs jusqu'à quelques milliers. Par exemple, chez la lentille d'eau du genre *Lemna*, l'inflorescence, mesure moins de 1 mm et est réduite à une seule fleur alors que la grande inflorescence d'*Anthurium jenmanii* contient plus de 3 000 fleurs.

La diversité florale des Aracées soulève des questions anatomiques et morphologiques qui suscitent depuis longtemps l'intérêt des botanistes. Mais la fleur des Aracées pose aussi des questions d'ordre systématique, physiologique, écologique et évolutif, dont les solutions apportent une meilleure connaissance de cette famille fascinante et améliorent notre compréhension de la fleur chez les Angiospermes.

Chez les Aracées, la variabilité de l'appareil reproducteur est comparable à celle de l'appareil végétatif. Cependant cette variabilité florale tourne autour d'une structure de base unique : le spadice, qui confère une régularité morphologique à l'appareil reproducteur, régularité qu'on ne retrouve pas dans l'appareil végétatif. Par contre, si la structure morphologique de l'inflorescence demeure constante, son anatomie et son organisation, en matière de types de fleurs et de caractères peu visibles à l'œil nu, comme le nombre de grains de pollen et d'ovules, varient considérablement à l'intérieur de la famille.

La relation entre le nombre de grains de pollen et le nombre d'ovules est une donnée quantitative qui reflète le lien étroit entre tous les caractères floraux qui ont évolué de façon à augmenter l'efficacité de la pollinisation et de la fécondation. Ce rapport est un indicateur du mode de reproduction des plantes et, chez les Aracées, sa valeur pourrait être liée au type de fleur, au mode de croissance ou à l'habitat.

Les particularités anatomiques et physiologiques du pollen sont, elles aussi, efficacement associées aux mécanismes de pollinisation. Comme nous le verrons, le temps de germination présente une corrélation avec ce qui est convenu d'appeler la « fenêtre de pollinisation », c'est-à-dire la durée de l'anthèse, période durant laquelle les fleurs sont fonctionnelles.

La fleur des Aracées représente aussi un modèle biologique fort intéressant pour analyser des phénomènes morphogénétiques en jeu dans l'évolution de la fleur, par exemple le remplacement d'un type d'organe par un autre, phénomène appelé homéose, l'augmentation du nombre de pièces florales ou la différenciation des fleurs unisexuées. L'homéose a été très bien étudiée sur les espèces modèles telles que la mouche drosophile ou la plante *Arabidopsis*. L'inflorescence des Aracées permet d'analyser quantitativement ce phénomène au niveau morphologique dans le cadre conceptuel du gradient morphogénétique.

Les caractères morphologiques, anatomiques et physiologiques jouent souvent un rôle écologique lié à la biologie florale. Parmi les caractères anatomiques directement impliqués dans les mécanismes de pollinisation, mentionnons la présence de résine sur le spadice ou la spathe, produite par des canaux résinifères. La structure des canaux résinifères chez les Aracées, fut très bien étudiée par le botaniste anglais S. Mayo qui a montré toute la variabilité pouvant exister dans le genre *Philodendron*. Nous reprenons ici ses

observations que nous interpréterons dans un cadre phylogénétique, en tenant compte principalement des espèces de Guyane.

Dans ce chapitre nous nous attarderons plus particulièrement : à la description des grands types de fleur présents chez les Aracées, bisexuées et unisexuées ; aux relations du rapport pollen/ovule avec la morphologie florale et les mécanismes de pollinisation ; au temps de germination du pollen en rapport avec la durée de l'anthèse et, enfin, à l'analyse comparative de certains caractères anatomiques, comme l'appareil résinifère et la présence de cristaux d'oxalate de calcium. Nous terminerons le chapitre par la description du développement de la fleur dans une perspective évolutive.

Les différents types de fleurs

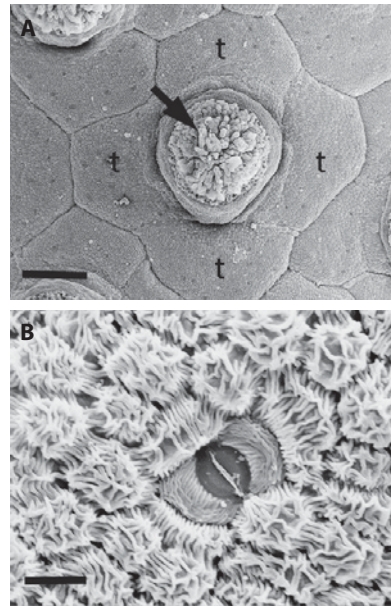
Deux principaux types d'inflorescences caractérisent les Aracées : les inflorescences à fleurs bisexuées (ex. *Anthurium*) et les inflorescences à fleurs unisexuées (ex. *Philodendron*) (Fig. 24, 25). Ces deux catégories reflètent très bien la phylogénie des Aracées. Les fleurs bisexuées caractérisent, entre autres, les sous-familles des Pothoidées (ex. *Anthurium*), des Monstéroïdées (ex. *Monstera*, *Rhodospatha*) et des Lasioïdées (ex. *Dracontium*, *Anaphyllopsis*) alors que les fleurs unisexuées sont présentes presque uniquement dans la sous-famille des Aroidées (ex. *Caladium*, *Philodendron*, *Syngonium*, *Xanthosoma*). Les fleurs bisexuées peuvent posséder (*Anthurium*) ou non (*Monstera*) un périanthe, c'est-à-dire des tépales. Regardons de plus près l'inflorescence des *Anthurium* ; celle-ci a grossièrement l'apparence d'un cylindre couvert de losanges (Fig. 25A). Chaque losange représente une fleur constituée de 4 tépales qui forment le contour du losange, de 4 étamines cachées sous les tépales, et d'un gynécée (pistil) placé au centre de la fleur. Les étamines ne sont visibles qu'à l'anthèse ; les sacs polliniques forment alors de petites masses jaunes ou blanches qui contrastent avec la couleur verte ou rouge vin des tépales (Fig. 25A). Sur certaines espèces d'*Anthurium*, on peut aussi observer une gouttelette de liquide plus ou moins collante à la surface du stigmate au moment où le gynécée est dans sa phase réceptive. Cette sécrétion du gynécée est probablement un moyen d'attirer les insectes pollinisateurs. Une fois les ovules fécondés, le gynécée se transformera en un fruit rouge ou blanc qui est une baie. L'ensemble des baies forment une infrutescence.

Les fleurs bisexuées, dont le nombre d'étamines et de tépales varie d'un genre à l'autre, caractérisent plusieurs genres de Guyane : *Anaphyllopsis*, *Anthurium* (Fig. 24A, 25A), *Dracontium*, *Heteropsis*, *Monstera*, *Rhodospatha*, *Spathiphyllum*, *Stenospermation* et *Urospatha* (Fig. 26A). Cependant, chez *Monstera* (Fig. 25B), *Heteropsis* et *Stenospermation*, les fleurs bisexuées n'ont pas de périanthe de sorte que l'on peut voir facilement les étamines s'allonger entre les gynécées lors de l'anthèse (Fig. 25B). Les autres genres comprennent des inflorescences avec des fleurs unisexuées, sans périanthe, comme dans les genres *Caladium*, *Philodendron* (Fig. 24B) et *Syngonium*. Seules les espèces de la sous-famille des Zamioculcadoidées, qui ne se trouve qu'en Afrique et à Madagascar, possèdent des fleurs unisexuées avec périanthe.



Figure 25. Détails d'inflorescences de différents genres. **A.** *Anthurium pentaphyllum*. Le losange délimite une fleur composée de 4 tépales, de 4 étamines (dont une à l'anthèse) ceinturant un stigmate central. La flèche indique une étamine à l'anthèse. Échelle 1 mm. Photo M. Gibernau. **B.** *Monstera lechleriana*. Vue générale montrant les fleurs bisexuées sans périanthe à l'anthèse; les stigmates sont orange. Échelle 1 cm. Photo D. Scherberich. **C.** *Xanthosoma conspurcatum*. Vue générale montrant les trois zones : à la base les fleurs femelles (orange), dans la partie médiane les fleurs stériles (flèche) et dans la partie supérieur les fleurs mâles blanches. Échelle 1 cm. Photo A. Cuerrier. **D.** *Dieffenbachia seguine*. Zone femelle montrant les ovaires (orange) entourés des staminodes blancs (étamines stériles). Échelle 1 cm. Photo A. Cuerrier.

Figure 26. *Urospatha sagittifolia*. A. Photo de la face supérieure d'une fleur, prise au microscope électronique à balayage, montrant le stigmate (flèche) et 4 tépales (t). Échelle 300 µm. B. Photo prise au microscope électronique montrant les cellules striées de l'épiderme d'un tépale entourant un stomate. Échelle 15 µm. A-B : reproduites d'après Barabé *et al.* 2011. *Plant Systematics & Evolution*, vol. 296, p. 44, fig. 1.



Dans les inflorescences à fleurs unisexuées, les fleurs mâles occupent la partie supérieure de l'inflorescence, alors que les fleurs femelles sont dans la portion inférieure. Les fleurs femelles, qui contiennent les ovules, ont généralement une forme globuleuse (Fig. 25C, 25D, 27A, 27B) et portent un stigmate aplati, alors que les fleurs mâles, qui produisent le pollen, forment des figures géométriques irrégulières sur la surface du spadice (Fig. 27C, 27D). Entre les deux on trouve souvent une zone de fleurs mâles stériles, formées de staminodes, qui sont des étamines stériles (Fig. 28A). Dans certains genres, comme *Dieffenbachia*, les staminodes sont disposés autour des ovaires (Fig. 25D). Chez d'autres genres, tels que *Caladium*, *Syngonium* et *Xanthosoma*, les staminodes d'une même fleur sont fusionnés et forment un synandrodé (Fig. 28B). Ils servent généralement de nourriture aux coléoptères (chapitre 4 - Les modes de pollinisation, p. 101)

Selon Grayum (1990), l'absence de staminodes serait un caractère primitif. L'apparition, au cours de l'évolution, de zones avec des staminodes constitue une spécialisation de la zone fertile mâle. Chez les *Philodendron*, les staminodes ont des caractères qui les distinguent des étamines (Mayo 1986) : collenchyme apical moins fréquent, concentration de druses plus faible au niveau de l'apex, cellules tannifères plus fréquentes dans la portion basale, et présence plus fréquente d'un épiderme papillé sur les zones latérales. La plus faible concentration en cristaux d'oxalate de calcium serait peut être liée au fait que les staminodes servent de nourriture aux coléoptères (Coté & Gibernau 2012, Maldonado *et al.* 2015). Les staminodes jouent aussi un rôle important dans la production d'odeur et de chaleur, puisque l'activité thermogénique maximale a lieu dans cette zone (Seymour *et al.* 1983 ; chapitre 5 - La thermogénèse florale, p. 131).

Dans les genres *Caladium*, *Philodendron* et *Syngonium*, entre autres, les staminodes, comme les étamines, ont un épiderme papillé (Fig. 29A). La surface rugueuse qui résulte de la présence de papilles encouragerait les pollinisateurs à pénétrer et à sortir de l'inflorescence en utilisant le spadice plutôt que la surface lisse de la spathe (Fig. 29B) ; ce qui permettrait une meilleure collecte du pollen et un dépôt plus efficace sur les stigmates (Mayo 1986 : p. 305). Cette hypothèse concorde très bien avec les travaux récents de Bröderbauer *et al.* (2012) qui ont montré que, dans les inflorescences d'Aracées qui ne

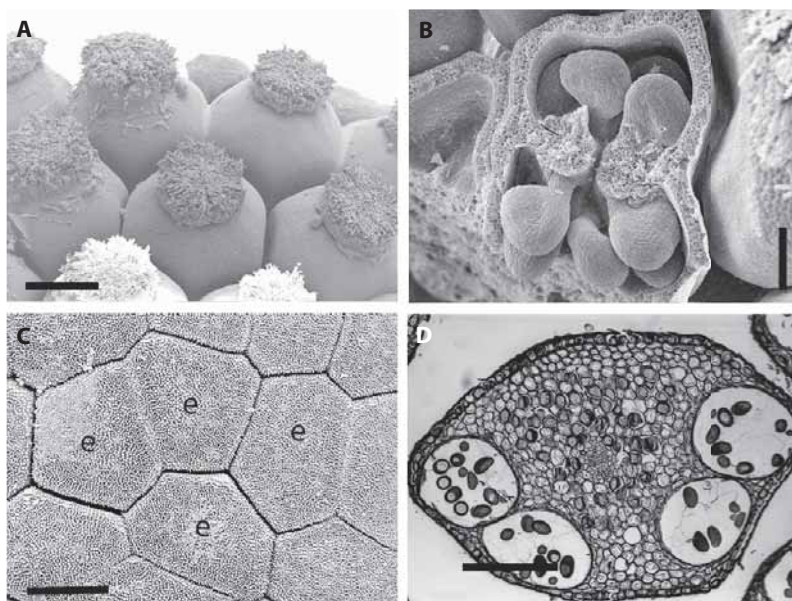


Figure 27. Fleurs fertiles. A. *Philodendron billietiae*. Photo d'un groupe de fleurs femelles prise au microscope électronique à balayage. Échelle 300 μ m. Reproduite d'après Barabé *et al.* 2008a. *Annals of Botany*, vol. 101, p. 1029, fig. 1E. B. *Caladium bicolor*. Photo au microscope électronique à balayage montrant l'intérieur de l'ovaire avec les ovules. Échelle 150 μ m. Reproduite d'après Barabé & Lacroix 2002. *Canadian Journal of Botany*, vol. 80, p. 901, fig. 1F. C. *Philodendron squamiferum*. Photo au microscope électronique à balayage de la partie supérieure d'un groupe d'étamines (e). Échelle 300 μ m. Reproduite d'après Barabé *et al.* 2002a. *Annals of Botany*, vol. 90, p. 582, fig. 1A. D. *Philodendron solimoense*. Coupe anatomique transversale d'une étamine montrant les quatre sacs polliniques. Échelle 110 μ m. Reproduite d'après Barabé & Lacroix 1999. *Plant Systematics & Evolution*, vol. 156, p. 246, fig. 3.

possèdent pas de pièges pour retenir les insectes, comme les *Philodendron*, la surface interne de la spathe est lisse alors qu'elle est papillée ou couverte de plaquettes dans les genres où les inflorescences forment des pièges à insectes tels que *Arum*, qu'on ne trouve pas en Guyane, et possiblement chez *Dracontium* et *Urospatha*.

Corrélation des caractères floraux

La fleur des Angiospermes en général, et celle des Aracées en particulier, est un système complexe et intégré d'organes de différentes natures, où les caractères morphologiques, anatomiques et physiologiques sont organisés de façon à maximiser la reproduction sexuée. Les insectes visitent les fleurs pour obtenir des produits alimentaires (sécrétions stigmatiques, pollen, parties florales) ou se reproduire (lieu de rencontre ou de ponte). En retour, les fleurs ont développé des adaptations leur permettant d'utiliser les pollinisateurs afin d'assurer leur reproduction (Gibernau *et al.* 2010b). Chez les Aracées, comme chez toutes les

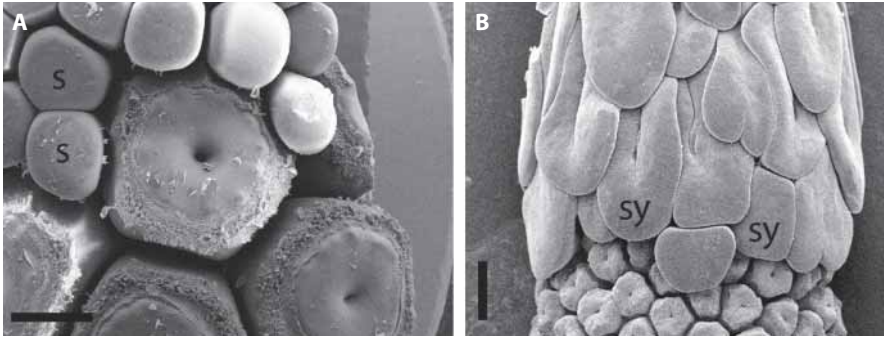


Figure 28. Fleurs stériles. A. *Philodendron solimoense*. Photo prise au microscope électronique à balayage montrant les staminodes (s) au-dessus de la zone de fleurs femelles. Échelle 2 mm. B. *Caladium bicolor*. Photo prise au microscope à balayage montrant les synandroides (sy) au-dessus de la zone de fleurs femelles. Échelle 750 μ m. Photos C. Lacroix.

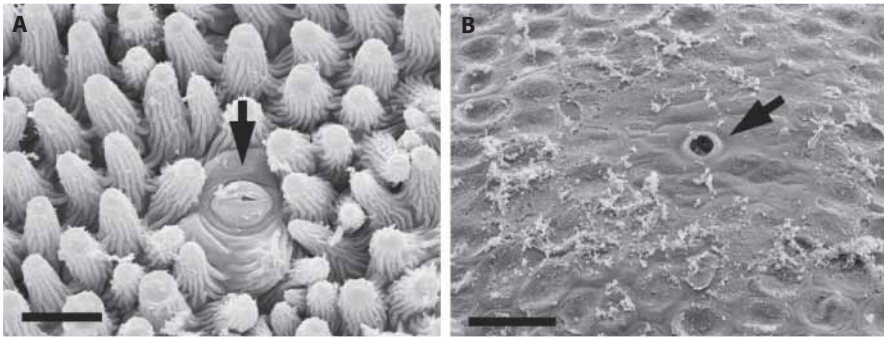


Figure 29. Différents épidermes. A. *Philodendron squamiferum*. Photo prise au microscope électronique à balayage montrant les cellules allongées et striées de l'épiderme autour d'un stomate (flèche). Échelle 150 μ m. Reproduite d'après Barabé *et al.* 2002b. *Annals of Botany*, vol. 90, p. 582, fig. 1B. B. *Philodendron melinonii*. Photo prise au microscope électronique à balayage montrant l'épiderme lisse sur la surface interne de la spathe, de même qu'un stomate (flèche). Échelle 50 μ m. Photo C. Lacroix.

Angiospermes, les caractères floraux ont évolué de manière à rendre de plus en plus efficace l'interaction avec les pollinisateurs, et donc d'augmenter le succès reproducteur (Cruden 2000, Fenster *et al.* 2004). Différentes relations entre les caractères floraux – microscopiques ou macroscopiques – jouent un rôle précis dans les mécanismes de reproduction. Elles sont étroitement liées au mode de reproduction (autogamie vs allogamie) et au milieu dans lequel pousse la plante (Ramirez & Seres 1994, Cruden 1977, Chouteau *et al.* 2006a,b, 2008).

Cruden (2000) a proposé d'analyser quantitativement ces corrélations, par exemple entre la profondeur du stigmate, la longueur du style, la taille des grains de pollen, leur nombre, la surface du stigmate et le rapport pollen/ovule (Fig. 30, 32). Dans cette optique, il est possible de comparer deux genres d'Aracées dont la morphologie florale et l'anthèse sont fort différentes, tant au niveau de la fleur que de l'inflorescence, comme *Anthurium* et

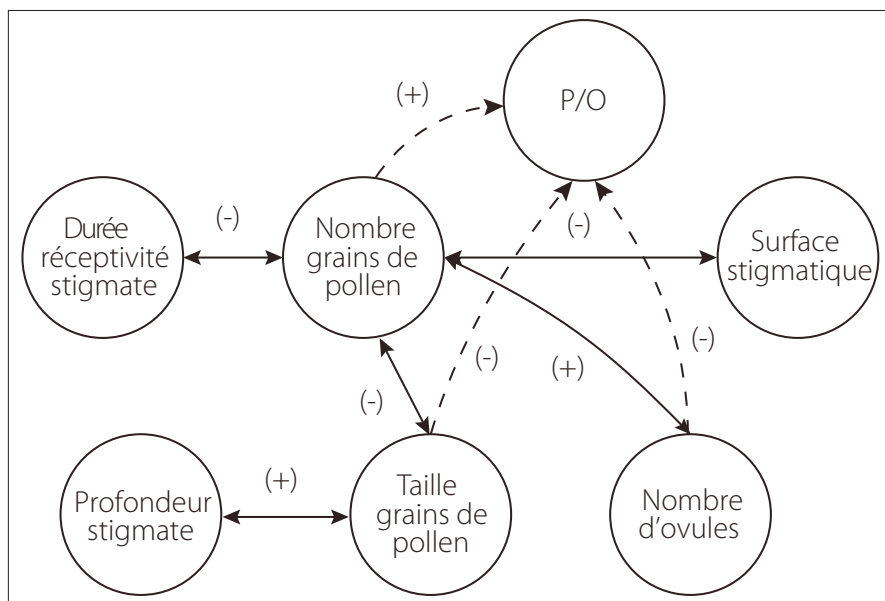


Figure 30. Corrélations positives (+) et négatives (-) entre des caractères floraux de plantes pollinisées par les animaux. Les lignes pleines indiquent des relations qui ont été montrées empiriquement. Les traits pointillés indiquent que le rapport pollen/ovule (P/O) pourrait être influencé par le caractère considéré. Redessinée d'après Cruden 2000. *Plant Systematics & Evolution*, vol. 222, p. 144, fig. 1.

Philodendron (Fig. 24), afin de faire ressortir des relations propres à chaque mode de pollinisation. Pour réaliser cette étude comparative Chouteau *et al.* (2006b) ont utilisé plusieurs espèces de Guyane en plus d'espèces cultivées au Jardin botanique de Montréal.

Les inflorescences d'*Anthurium* ne portent que des fleurs bisexuées, sans zones distinctes sur l'inflorescence. Les fleurs sont formées de 4 tépales et de 4 étamines entourant le gynécée. Dans le genre *Anthurium*, l'anthèse peut durer jusqu'à 5 semaines (Croat 1980, Hentrich *et al.* 2010). Durant la première période de l'anthèse, les fleurs sont toutes dans la phase femelle et les stigmates sont réceptifs. Durant la seconde période, le pollen est émis progressivement depuis la base jusqu'au sommet de l'inflorescence. Chez les *Anthurium*, la spathe est habituellement déployée et ne joue pas de rôle précis lors de la pollinisation comme chez les *Philodendron*. Les mécanismes de pollinisation des *Anthurium* sont peu connus. Cependant quelques espèces seraient pollinisées par des abeilles euglossines, des coléoptères curculionides, et enfin une espèce par des oiseaux-mouches (chapitre 4 - Les modes de pollinisation, p. 101 ; Gibernau 2011). Chez *Anthurium*, il n'y a pas de chambre florale, et les pollinisateurs peuvent aller et venir plusieurs fois sur la même inflorescence. L'efficacité de la pollinisation est limitée par le fait qu'au moins deux visites sont nécessaires ; la première pour apporter le pollen sur un stigmate réceptif et la deuxième pour prendre du pollen sur cette même inflorescence, durant la phase mâle, et l'apporter sur une autre inflorescence réceptive.

Les inflorescences de *Philodendron* ont une anthèse étalée sur 2 jours (Gibernau *et al.* 1999, 2000), commençant par la réceptivité des fleurs femelles la première nuit et se terminant par la libération du pollen la seconde nuit. Le spadice est enfermé dans la spathe durant presque tout son développement, sauf durant l'anthèse. Les *Philodendron* sont pollinisés par des coléoptères principalement du genre *Cyclocephala* qui sont attirés dans l'inflorescence durant la période où elle produit de la chaleur et des odeurs (chapitre 4 - Les modes de pollinisation, p. 101). La morphologie complexe des inflorescences de *Philodendron* permet de prévenir l'autopollinisation (les phases sexuelles sont séparées dans le temps : dichogamie) et la pollinisation s'effectue lors d'une seule visite par les insectes. En effet, les pollinisateurs ne visitent qu'une seule fois l'inflorescence durant la phase femelle pour assurer la pollinisation et repartir le lendemain avec du pollen (Gibernau 2003).

L'étude de Chouteau *et al.* (2006b) montre que, chez *Philodendron*, un nombre maximal de grains de pollen est produit par inflorescence, peu importe le nombre d'ovules. Ceci indique que l'inflorescence de *Philodendron* est bien intégrée comme unité fonctionnelle. Par contre, dans le genre *Anthurium*, il y a une corrélation positive linéaire entre la quantité de grains de pollen et le nombre d'ovules, due à l'effet additif du nombre de fleurs bisexuées. Autrement dit, le nombre de grains de pollen augmente linéairement par rapport au nombre d'ovules au fur et à mesure que de nouvelles fleurs se développent sur l'inflorescence.

Longueur du style et taille du pollen

Chez *Anthurium* et *Philodendron*, il n'y a pas de corrélation entre taille du pollen et longueur du style ou profondeur du stigmate (Fig. 31). Ceci ne concorde pas avec la corrélation positive entre la taille du pollen et la longueur du style observée dans d'autres familles que ce soit au niveau inter- ou intra-spécifique (Chouteau *et al.* 2006b). Cette absence de corrélation indique que l'évolution d'un rapport optimal taille du pollen/longueur du style n'est pas le seul mécanisme impliqué dans les changements de ces caractères. Le pollen aurait la taille prérequis permettant au tube pollinique d'atteindre les ovules. Le volume supplémentaire (qui n'est pas nécessaire pour la croissance du tube pollinique) peut être lié à des facteurs exogènes ou endogènes (Chouteau *et al.* 2006b). Les facteurs exogènes comprennent, entre autres, le type (Taylor & Levin 1975) ou la taille (Lee 1978, Muller 1979) des pollinisateurs et le mode de dépôt du pollen sur les pollinisateurs (Harder 1998). Les facteurs endogènes incluent notamment la résistance aux conditions d'humidité de la forêt tropicale, qui limiterait la survie des grains de pollen (Cruden 2000), ou le type de réserve des grains de pollen (López *et al.* 2005). Les grains de pollen volumineux pourraient être associés à une croissance plus rapide du tube pollinique (Ottaviano *et al.* 1983, Lord & Eckard 1984) ou encore à des tubes polliniques plus larges et plus résistants (Plitmann & Levin 1983).

Taille du pollen et nombre de grains de pollen

Des études réalisées au niveau interspécifique ont montré une corrélation négative entre la taille du pollen et le nombre de grains de pollen. Notre étude (Chouteau *et al.* 2006b) confirme cette corrélation négative dans le genre *Philodendron*, à la fois à l'échelle de la fleur et à celle de l'inflorescence (Fig. 31). Cependant, dans le genre *Anthurium*, nous avons trouvé une corrélation positive entre la taille et le nombre des grains de pollen au niveau de la fleur, et aucune relation

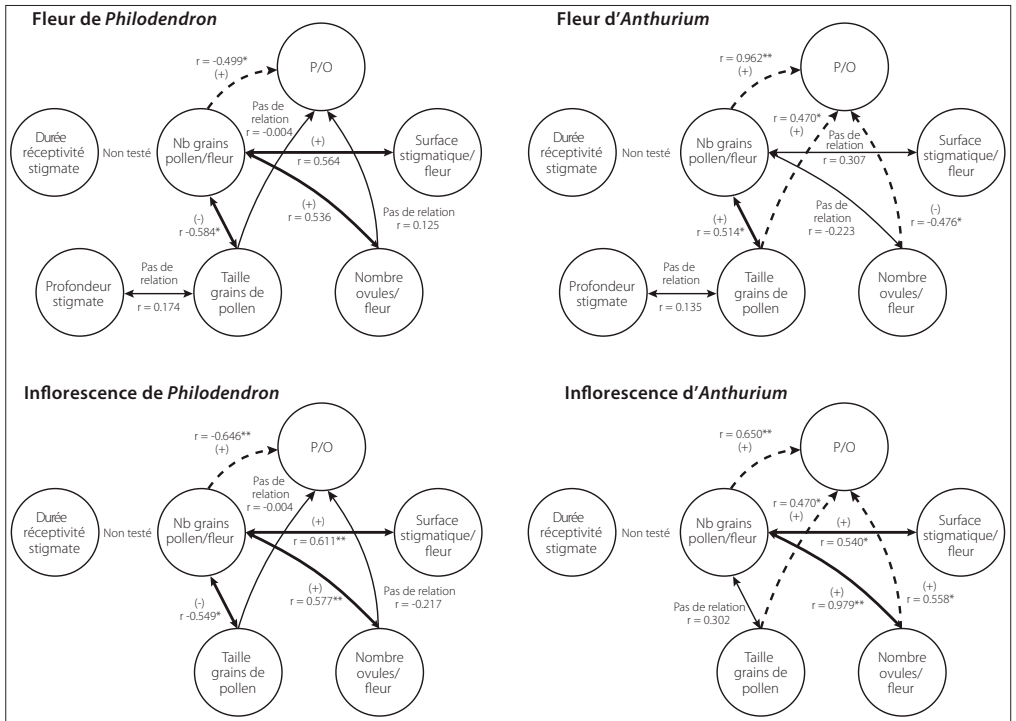


Figure 31. Relations entre les caractères floraux utilisés par Cruden (Fig. 30) dans les genres *Philodendron* et *Anthurium* au niveau de la fleur et de l'inflorescence. La valeur des corrélations (r) est indiquée pour chaque relation avec son niveau de signification statistique: $*$ = $P \leq 0,05$; $**$ = $P \leq 0,01$. Les lignes pleines épaisses indiquent une corrélation positive ou négative et les lignes pleines minces, l'absence de corrélation. Les traits pointillés indiquent que le rapport pollen/ovule (P/O) pourrait être influencé par le caractère considéré. Redessinée d'après Chouteau et al. 2006b. *International Journal of Plant Sciences*, vol. 167, p. 826, fig. 7.

à l'échelle de l'inflorescence (Fig. 31). Cette différence de relation pourrait s'expliquer par le fait que les espèces d'*Anthurium* ont une taille et un rythme de croissance fort variables, entraînant ainsi des modalités différentes de répartition des ressources (Chouteau et al. 2008). La quantité d'énergie disponible pour le développement des structures reproductrices peut influencer les caractères floraux, comme le nombre de grains de pollen, masquant ainsi la corrélation négative entre la taille des grains de pollen et leur nombre. Chez *Philodendron*, la corrélation négative entre la taille du pollen et le nombre de grains de pollen peut s'expliquer par la similarité du mode de croissance et de la taille des inflorescences (estimée par le diamètre du pédoncule) (Chouteau et al. 2006b). Une telle différence peut aussi s'expliquer par une disparité de pollinisateurs et de modes de pollinisation (chapitre 4 - Les modes de pollinisation, p. 101).

Nombre de grains de pollen et surface stigmatique

Une plante qui produit un petit nombre de grains de pollen aura un plus grand stigmate afin d'augmenter la probabilité de recevoir du pollen des pollinisateurs. À l'opposé, les plantes produisant un grand nombre de grains de pollen auront un plus petit stigmate étant

donné la plus grande probabilité de récolter du pollen (Cruden 1977). Chez les espèces de *Philodendron*, il y a une corrélation positive entre le nombre de grains de pollen et la surface stigmatique à l'échelle de la fleur et à celle de l'inflorescence (Fig. 31 ; Chouteau *et al.* 2006b). Cette relation s'explique par la durée de l'anthèse et la morphologie de l'inflorescence. Les *Philodendron* ont une anthèse s'étalant sur 2 jours. Les fleurs mâles et femelles remplissent leur rôle biologique successivement en l'espace de deux nuits consécutives. Ainsi l'inflorescence des *Philodendron*, du fait de la synchronie des fleurs lors des deux phases sexuelles consécutives, fonctionne comme s'il s'agissait sexuellement d'une « seule » fleur hermaphrodite, d'abord femelle puis mâle. Les fortes relations quantitatives à l'échelle de l'inflorescence entre l'investissement dans la production de pollen et la surface du stigmate concordent avec l'idée que l'inflorescence est l'unité reproductrice de base.

Chez *Anthurium*, il n'y a pas de corrélation entre le nombre de grains de pollen et la surface stigmatique au niveau de la fleur, alors qu'il y en a une positive à l'échelle de l'inflorescence (Fig. 31). Par contre, il y a une corrélation positive entre la surface stigmatique de l'inflorescence totale et le nombre de grains de pollen par fleur (Chouteau *et al.* 2006b). Ceci reflète bien l'anthèse des inflorescences d'*Anthurium* qui dure entre 2 et 5 semaines selon l'espèce. Elle commence avec la réceptivité quasi-simultanée de tous les stigmates des fleurs bisexuées le long de l'inflorescence. La réceptivité des stigmates dure environ la moitié de l'anthèse. Les fleurs d'*Anthurium* sont en général dichogames (phases sexuelles séparées dans le temps). Il se passe une journée complète (24h) où aucune fonction sexuelle n'est active entre la fin de réceptivité des stigmates et le début de la déhiscence du pollen (Chouteau *et al.* 2006b). Après cette « interphase », les étamines commencent à libérer le pollen. Chez plusieurs espèces, il n'y a pas « d'interphase », la phase femelle et la phase mâle se recouvrent légèrement permettant ainsi l'autopollinisation (Croat 1980). Contrairement aux *Philodendron*, où la déhiscence de toutes les fleurs mâles se fait simultanément le long de l'inflorescence, dans l'anthèse des *Anthurium*, quelques rangées de fleurs occupant une petite zone de l'inflorescence libèrent leur pollen chaque matin. Chez les *Anthurium* les étamines s'ouvrent de façon séquentielle, en allant du bas vers le haut de l'inflorescence.

La corrélation entre le nombre de grains de pollen d'une fleur et la surface stigmatique de l'inflorescence peut être interprétée comme une façon d'augmenter l'efficacité de la pollinisation parce que la petite proportion de fleurs de l'inflorescence libérant du pollen chaque jour doit avoir le potentiel de polliniser un grand nombre de fleurs d'une inflorescence réceptive. Ainsi, plus grande est la surface stigmatique de l'inflorescence plus grand sera le nombre de grains de pollen par fleur. Ceci montre bien que les inflorescences de *Philodendron* et *Anthurium* sont des structures intégrées dans lesquelles la plupart des caractères floraux sont liés de façon à optimiser l'efficacité de l'ensemble de l'inflorescence lors de la pollinisation. Mais parmi ces caractères, le rapport nombre de grains de pollen/nombre d'ovules demeure certainement l'un des plus intéressants d'un point de vue évolutif et écologique.

Rapport pollen/ovule (P/O)

Voilà plus de 35 ans, suite à l'étude de 80 espèces appartenant à différentes familles de plantes à fleurs, Cruden (1977) est arrivé à la conclusion que le rapport pollen/ovule (P/O)

était lié au mode de reproduction (Fig. 30, 31). En se basant sur des données empiriques, il a formulé la règle suivante : plus élevé est le degré d'autogamie, plus faible sera le ratio P/O. Cette relation inversement proportionnelle se base sur l'idée que le ratio P/O reflète l'efficacité de la pollinisation, c'est-à-dire l'efficacité du transfert des grains de pollen sur les stigmates. Le ratio P/O moyen décroît en allant des espèces allogames à autogames. Plus le transfert du pollen (la pollinisation) est efficace, en termes d'ovules fécondés par rapport au nombre de grains de pollen produits, plus faible devrait être alors le rapport P/O (Cruden 1977, 2000). Un certain nombre d'études ont confirmé la validité du ratio P/O comme indicateur du système de reproduction (Lopez *et al.* 1999, Wyatt *et al.* 2000, Jürgens *et al.* 2002). Cependant, Ramirez et Seres (1994), dans leur étude de 29 espèces de Monocotylédones tropicales, n'ont trouvé aucune corrélation.

La règle générale formulée par Cruden, à l'échelle de l'ensemble des familles de plantes à fleurs, demeure-t-elle valable quand on compare les genres d'une même famille (Jürgens *et al.* 2002, Wang *et al.* 2004) ? Pour répondre à cette question, nous avons réalisé une étude portant sur les Aracées, dont un grand nombre d'espèces guyanaises (Chouteau *et al.* 2006a,b). Les Aracées de Guyane se prêtent bien à ce genre d'étude puisqu'elles comprennent des types de fleurs et des modes de croissance variés : plantes épiphytes, hémiepiphytes, géophytes et aquatiques, de même que des espèces pollinisées par des abeilles, des mouches ou des coléoptères (Gibernau 2003, 2011). Cette grande diversité tant sur le plan floral que végétatif a permis de comparer le ratio P/O entre des genres caractérisés par des morphologies et des cycles floraux différents.

Étant donné que les inflorescences avec des fleurs bisexuées et unisexuées ne correspondent pas aux mêmes mécanismes de pollinisation, on doit s'attendre à trouver un rapport P/O différent dans les deux types d'inflorescences. Dans le cas des Aracées à fleurs bisexuées, le rapport P/O est le même au niveau de la fleur et à l'échelle de l'inflorescence puisque cette dernière correspond à une somme de fleurs bisexuées. Chez les Aracées avec des fleurs unisexuées (ex. *Montrichardia*, *Philodendron*) il faut aussi tenir compte du rapport P/O au niveau de l'inflorescence entière puisqu'il s'agit de l'unité reproductive fonctionnelle lors de la pollinisation (Gibernau *et al.* 1999, 2003). Dans les espèces à fleurs unisexuées, la différence de valeur entre la fleur et l'inflorescence s'explique par le rapport entre le nombre total de fleurs mâles et femelles dans l'inflorescence.

Le rapport P/O est significativement différent entre certains genres tant au niveau de la fleur que de l'inflorescence (Tableau 3). Chez les fleurs bisexuées (et à l'échelle de l'inflorescence entière), ce rapport varie approximativement de 14 000 à 106 000, alors que pour les inflorescences à fleurs unisexuées il varie de 485 à 119 000 (Tableau 3). Les valeurs du rapport P/O les plus élevées ont été trouvées chez *Montrichardia* (fleurs unisexuées) et *Anaphyllopsis* (fleurs bisexuées) qui a pourtant la plus petite inflorescence des espèces étudiées (taille moyenne de 3,57 cm de long). Dans le cas de *Montrichardia*, la grande différence entre les échelles florale et inflorescentielle résulte de la présence d'un seul ovule par ovaire, caractère que ce genre partage avec *Anaphyllopsis* dont les fleurs sont bisexuées.

Tableau 3. Caractéristiques florales de quelques espèces d'Aracées guyanaises.
Rapport Pollen/Ovule pour la fleur et l'inflorescence,
type sexuel des fleurs et du pollinisateur (Chouteau et al. 2006a,b).

Espèce	P/O fleur	P/O inflorescence	Type de fleur	Pollinisateur
<i>Anaphyllopsis americana</i>	106 324 ± 34 725	106 324 ± 34 725	bisexuée	inconnu
<i>Anthurium jenmanii</i>	28 723 ± 2 238	28 723 ± 2 238	bisexuée	inconnu
<i>Monstera adansonii</i>	14 301 ± 2 072	14 301 ± 2 072	bisexuée	abeilles ¹
<i>Montrichardia arborescens</i>	19 446 ± 5 316	119 020 ± 42 929	unisexuée	coléoptères ²
<i>Montrichardia linifera</i>	17 251 ± 8 292	92 356 ± 45 682	unisexuée	coléoptères ³
<i>Dieffenbachia seguine</i>	4 574 ± 780	33 277 ± 6 454	unisexuée	coléoptères ⁴
<i>Philodendron solimoense</i>	180 ± 55	2 065 ± 989	unisexuée	coléoptères ⁵
<i>Philodendron pedatum</i>	524 ± 211	485 ± 298	unisexuée	coléoptères ⁶
<i>Philodendron melinonii</i>	542 ± 155	1 487 ± 529	unisexuée	coléoptères ⁶
<i>Philodendron acutatum</i>	258 ± 121	588 ± 284	unisexuée	coléoptères ⁶

¹Ramirez & Gomez 1978, ²Gibernau et al. 2003, ³Mayo et al. 1997, ⁴Young 1986, ⁵Gibernau et al. 1999, ⁶Gibernau et al. 2000

Rapport P/O et mode de pollinisation

Quelle que soit l'unité fonctionnelle considérée (fleur ou inflorescence), le rapport P/O de toutes les espèces de *Philodendron* est plus bas que celui des autres genres. À l'intérieur du genre *Philodendron*, bien qu'il y ait une différence entre les espèces, l'ordre de grandeur demeure le même. Les *Philodendron* sont des plantes xénogames obligatoires. Selon la classification de Cruden (1977, 2000), elles devraient appartenir au groupe des plantes allogames facultatives, à l'exception de *P. solimoense* dont le rapport P/O élevé le place parmi les allogames. D'autres genres analysés (*Anaphyllopsis*, *Dieffenbachia*, *Monstera* et *Montrichardia*) ont un ratio P/O plus élevé et doivent être théoriquement placés parmi les plantes allogames. Or *Montrichardia* (Gibernau et al. 2003) et *Dieffenbachia* (Young 1986, Gibernau 2015a,b) sont des plantes allogames facultatives, ce qui n'est pas en accord avec les tendances générales observées par Cruden (1977, 2000).

Près de la moitié des espèces d'*Anthurium* étudiées par Chouteau et al. (2006b) peut s'auto-polliniser, alors que les espèces de *Philodendron* sont incapables de le faire. Chez *Anthurium*, il n'y a pas de différences significatives des valeurs du rapport P/O entre les espèces autogames et les espèces allogames, et de manière générale, les espèces d'*Anthurium* ont un rapport P/O plus grand que les *Philodendron* (Chouteau et al. 2006b). Chez *Anthurium* et *Philodendron*, la relation entre le rapport P/O et le mode de reproduction ne correspond donc pas à celle observée dans d'autres groupes de plantes. Dans ces genres, le rapport P/O n'est donc pas un indicateur du mode de reproduction (*breeding system*) selon la classification de Cruden.

Un rapport P/O élevé a été observé chez *Anaphyllopsis americana*, espèce avec une longue anthèse et dont l'inflorescence est peu visitée par les insectes (Gibernau et al. 2010b).

Dans ce cas-là, le rapport P/O élevé pourrait refléter un manque d'efficacité des mécanismes de pollinisation.

La faible valeur du rapport P/O dans le genre *Philodendron* peut être attribuable à la spécialisation et l'efficacité du mécanisme de pollinisation. Chez les *Philodendron*, le mécanisme de pollinisation représente une interaction complexe combinant l'action mécanique de la spathe autour du spadice, durant une courte anthèse (étalée sur deux jours), avec une récompense offerte au pollinisateur (fleurs stériles nutritives), la sécrétion de résine pour coller le pollen sur le pollinisateur, et la production d'odeur et de chaleur (Gibernau *et al.* 1999, Seymour *et al.* 2003a, Seymour & Gibernau 2008). Il s'agit d'un système où les coléoptères assurent une pollinisation efficace lorsqu'ils parviennent à l'inflorescence. Une fois attirés, ces derniers demeurent dans la chambre florale de l'inflorescence jusqu'à l'émission du pollen. Aussi le facteur limitant demeure-t-il l'attraction des pollinisateurs dans les inflorescences. Au contraire, chez les *Anthurium*, l'anthèse est plus longue (jusqu'à 5 semaines), la spathe est généralement ouverte et pendante (pas de fonction complexe lors de la pollinisation), il n'y a pas de chambre florale, et les pollinisateurs viennent et repartent plusieurs fois durant la période de pollinisation. Les principales récompenses pour les pollinisateurs sont les sécrétions stigmatiques, le pollen ou des huiles odorantes (Croat 1980, Schwerdtfeger *et al.* 2002, Chouteau *et al.* 2006b, Hentrich *et al.* 2010).

Montrichardia a développé des mécanismes de pollinisation similaires à ceux de *Philodendron*, mais moins spécialisés puisqu'il n'y a pas de résine ni de fleurs stériles, organes de récompense pour les insectes visiteurs. En contrepartie *M. arborescens* a la capacité de produire des graines par autopolinisation ou apomixie (Gibernau *et al.* 2003). *Dieffenbachia* a un rapport P/O intermédiaire entre celui de *Philodendron* et *Montrichardia*. Le mécanisme de pollinisation de *Dieffenbachia* est moins compliqué que celui de *P. solimoesense* puisqu'il n'y a pas de sécrétion de résine, mais plus complexe que *Montrichardia* à cause de la présence de staminodes (Fig. 25D). *Dieffenbachia* est aussi autocompatible (Gibernau 2015a,b). Dès lors, l'importance du succès de l'attraction des coléoptères est inégale dans ces trois genres (*Philodendron solimoesense*, *Dieffenbachia seguine* et *Montrichardia arborescens*) et apparaît liée au rapport P/O.

Chez *Anthurium* et *Philodendron*, le ratio P/O est positivement corrélé avec le diamètre du pédoncule, un bon indicateur de la capacité d'acquisition des ressources, qui est étroitement lié à la production de pollen. Ceci montre que dans ces deux genres une quantité maximale de ressources est investie dans le nombre de grains de pollen indépendamment du système de reproduction (*breeding system*). Les espèces guyanaises montrent une relation entre le mode de reproduction et le rapport P/O contraire à celle trouvée par Cruden (1977) pour l'ensemble des Angiospermes. Le rapport P/O augmente en allant des modes de reproduction allogames vers les modes allogames facultatifs. Chez les Aracées, le rapport P/O est davantage lié à la spécialisation de l'inflorescence et à l'efficacité de la pollinisation, en termes de nombre de visites des pollinisateurs, de production de résine et/ou de récompenses offertes aux pollinisateurs, qu'au mode

de reproduction (Chouteau *et al.* 2006b). L'observation des spécimens de l'Herbier de Guyane montre que très peu d'Aracées ont été récoltées en fruit au cours des quarante dernières années. Ceci suggérerait que le taux de fructification des Aracées est probablement très faible et l'allogamie peu efficace dans cette famille.

D'un autre côté, la variation du ratio P/O semblerait liée au mode de croissance de la plante (Chouteau *et al.* 2006b). Le rapport P/O le moins élevé a été observé chez les *Philodendron* qui sont hémiepiphytes. Les rapports P/O les plus élevés ont été trouvés dans les genres non hémiepiphytes *Anthurium*, *Dieffenbachia*, *Montrichardia*, et *Anaphyllopsis*. *Dieffenbachia seguine* est une espèce rhizomateuse croissant dans le sous-bois. *Montrichardia* est un genre rhizomateux poussant abondamment dans les endroits marécageux et le long des berges des rivières. *Anaphyllopsis* est une géophyte vivant dans les sous-bois marécageux. *Monstera adansonii* est une hémiepiphyte avec des fleurs bisexuées. Son rapport P/O est intermédiaire entre celui des *Philodendron* (hémiepiphyte avec des fleurs unisexuées) et *Anaphyllopsis* (terrestre avec des fleurs bisexuées). La valeur intermédiaire du ratio P/O dans le genre *Monstera* peut être liée au port hémiepiphyte et non à la présence de fleurs bisexuées puisque *Anaphyllopsis*, qui est une géophyte, a un plus haut rapport P/O que *Monstera*. L'espèce épiphyte *Anthurium jenmanii* a, comme les plantes terrestres ou semi-aquatiques, un rapport P/O élevé (Tableau 3). Il est probable que le rapport P/O soit plus bas chez les plantes hémiepiphytes étant donné leur mode de pollinisation spécialisé, caractérisé par une anthèse courte.

Germination du pollen et fenêtre de pollinisation

Parmi les caractères liés à l'efficacité de la reproduction, la longévité du pollen demeure un facteur peu connu en général et dans la famille des Aracées en particulier (Dafni & Firmage 2000). Par longévité nous entendons la période de temps durant laquelle le pollen est en mesure de produire un tube pollinique dans des conditions artificielles, ce qui correspond à la viabilité au sens de Barabé *et al.* (2008b). Hesse (2006 : p. 148) a formulé l'hypothèse suivante : les spathes non persistantes et l'absence de sporopollénine dans le pollen sont la conséquence d'une adaptation liée à une courte fenêtre (période) de pollinisation « *pollination time window* », avec une courte longévité et une germination rapide du pollen, ainsi qu'une brève réceptivité du stigmate. Nous avons voulu vérifier cette hypothèse, d'une relation positive entre longévité du pollen et durée de l'anthèse, en utilisant des Aracées guyanaises dont la germination du pollen n'est pas connue.

Chez les Aracées guyanaises, certaines espèces avec des fleurs bisexuées, par exemple *Anaphyllopsis* et *Anthurium*, sont associées à une longue anthèse (14 à 40 jours), ou pour employer la terminologie de Hesse, à une longue fenêtre de pollinisation (Fig. 32). D'un autre côté, les inflorescences avec des fleurs unisexuées comme celles des *Philodendron* et *Montrichardia* sont associées à une anthèse courte (2 jours), donc une courte fenêtre de pollinisation. On trouve aussi des inflorescences avec une anthèse de durée intermédiaire entre ces deux types, comme chez *Monstera* (4 à 6 jours).

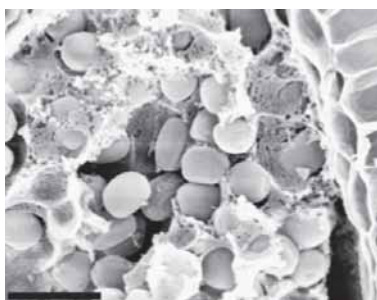


Figure 32. Photos au microscope électronique à balayage de grains de pollen lisse d'*Anaphyllopsis americana* dans une étamine. Échelle 30 μm . Photo C. Lacroix.

Chez toutes les espèces de Guyane étudiées (Barabé *et al.* 2008b), excepté *Anaphyllopsis americana*, les grains pollen germent une heure ou moins après avoir été déposés sur le milieu de culture, quel que soit leur volume (Tableau 4).

Le pourcentage de germination, et donc la longévité du grain de pollen, décroît moins vite chez les espèces ayant une longue anthèse et de petits grains de pollen (*Anaphyllopsis americana*, Fig. 32) que chez les espèces ayant une courte anthèse et des grains de pollen volumineux (*Montrichardia arborescens*, Fig. 34A). Cette tendance, représentée de la manière suivante : *Anaphyllopsis americana* \rightarrow (*Monstera adansonii* – *Philodendron pedatum*) \rightarrow (*P. melinonii* – *P. solimoense*) \rightarrow *Montrichardia arborescens*, indique que les caractères reproductifs comme la germination du pollen et la durée de l'anthèse sont fonctionnellement intégrés de manière à assurer l'efficacité des mécanismes de pollinisation (Fig. 33).

Le contenu en eau du pollen influence sa longévité. Un grain de pollen hydraté (> 30% d'eau) ne possède pas de mécanismes physiologiques assurant une longue longévité contrairement aux grains de pollen partiellement déshydraté (< 30% d'eau) ; mais il germe plus rapidement sur le stigmate (Pacini *et al.* 2006). Par rapport à l'analyse de Pacini *et al.* (2006), on peut formuler l'hypothèse que le pollen des espèces avec une courte période de pollinisation, comme les *Philodendron* et les *Montrichardia*, ont un contenu en eau plus grand (type hydraté) que celui d'*Anaphyllopsis* et *Monstera* (type partiellement

Tableau 4. Caractéristiques des grains de pollen de quelques espèces d'Aracées guyanaises. Longueur, largeur, volume et temps de germination immédiatement après la déhiscence (Barabé *et al.* 2008b).

Espèces	Grain de pollen			Temps de germination (heures)
	Longueur (μm)	Largeur (μm)	Volume (μm^3) ¹	
<i>Anaphyllopsis americana</i>	30,4 \pm 1,7	30,4 \pm 1,7	14,8 \pm 2,4	2 \pm 0
<i>Monstera adansonii</i>	55,8 \pm 1,9	47,6 \pm 0,6	66,1 \pm 9,6	1,1 \pm 0,6
<i>Montrichardia arborescens</i>	122,6 \pm 8,6	90,8 \pm 5,4	532,7 \pm 92,3	0,6 \pm 0,2
<i>Philodendron melinonii</i>	59,4 \pm 3,4	42,5 \pm 1,3	56,4 \pm 6,4	0,4 \pm 0,1
<i>Philodendron pedatum</i>	60,1 \pm 2,5	40,9 \pm 1,6	52,8 \pm 6,3	0,5 \pm 0
<i>Philodendron solimoense</i>	64,3 \pm 1,2	42,6 \pm 1,2	61,1 \pm 4,6	0,5 \pm 0,3

¹ les valeurs de volumes sont à multiplier par 1 000

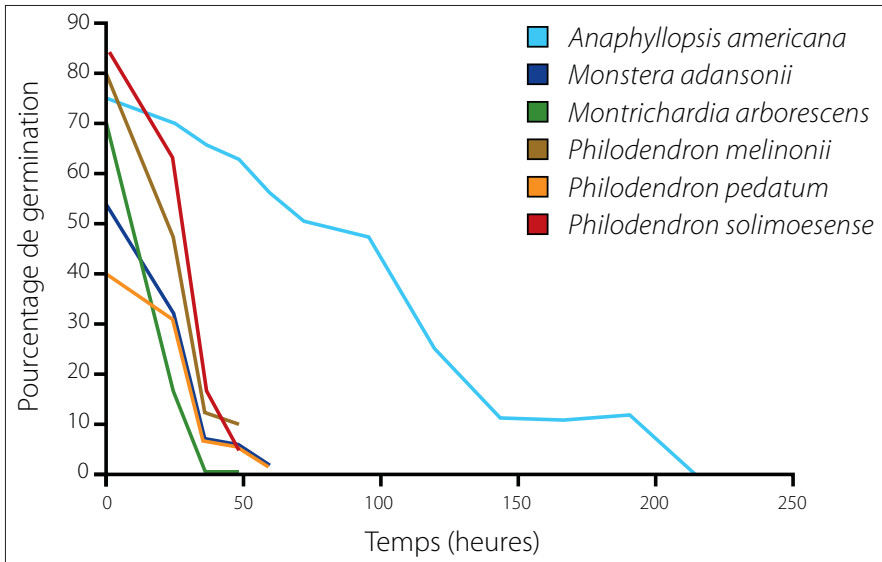


Figure 33. Pourcentage de germination (développement d'un tube pollinique) en fonction de l'âge (mesurée en heures) des grains de pollen depuis la déhiscence chez quelques espèces de Guyane. Redessinée d'après Barabé et al. 2008b. *Botany*, vol. 86, p. 100, fig. 1.

déshydraté). Dès lors, chez *Philodendron* et *Montrichardia*, le transfert rapide des grains de pollen de l'étamine jusqu'à un stigmate réceptif permet d'éviter leur dessiccation.

Montrichardia arborescens possède le pollen le plus volumineux et la longévité la plus courte. Cette espèce, qui produit des fleurs unisexuées, est aussi une plante xénotaxique facultative (Gibernau et al. 2003, Chouteau et al. 2006a). Un pollen volumineux et une faible longévité sont probablement associés à une courte anthèse (2 jours) et à l'allogamie facultative observée. D'un autre côté, ces caractères peuvent être aussi liés à la morphologie fonctionnelle unique du pollen de *Montrichardia* (Weber & Halbritter 2007) : les grains de pollen de *M. arborescens* sont inaperturés et lisses. Leur paroi est formée d'une ectexine mince et d'une intine extrêmement épaisse (Fig. 34). Le contact avec l'eau, autant chez les grains de pollen morts que vivants, amène un gonflement rapide de l'intine suivi par une rupture de l'exine. En l'espace de quelques secondes, un tube aux parois épaisses se forme ; mais ce tube n'est pas le tube pollinique. Le protoplaste du pollen est localisé à l'extrémité de ce tube. Weber et Halbritter (2007) interprète ce tube formé de l'intine comme un moyen de rassembler les grains de pollen de façon à ce qu'ils adhèrent bien aux poils des pollinisateurs. Ceci pourrait expliquer pourquoi le pollen de *Montrichardia arborescens* n'a pas une longévité aussi longue que d'autres espèces.

Monstera adansonii est caractérisé par la présence de fleurs bisexuées et d'une phase florale intermédiaire de 4 jours (Chouteau et al. 2009). Le pollen est libéré le dernier jour de l'anthèse simultanément le long de l'inflorescence comme chez les *Philodendron*. Ce mode

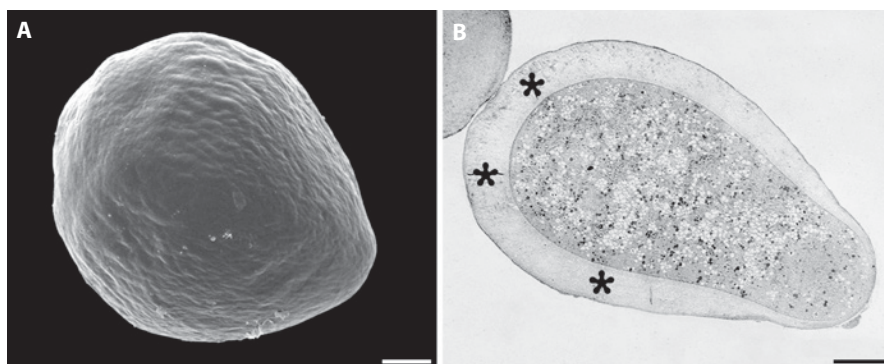


Figure 34. *Montrichardia arborescens*. A. Grain de pollen (inaperturé, lisse) hydraté vu au microscope électronique à balayage. Échelle 10 μ m. B. Coupe longitudinale d'un grain de pollen à l'intérieur du sac pollinique. La paroi pollinique a une intine épaisse (*). Échelle 10 μ m. Reproduite d'après Weber & Halbritter 2007. *Plant Systematics & Evolution*, vol. 263, p. 52, fig. 1.A, 1.B.

de déhiscence et le volume du pollen peuvent expliquer le degré de longévité des grains de pollen de *Monstera* qui est intermédiaire entre celui observé chez *Philodendron* et *Anaphyllopsis* (Barabé *et al.* 2008b).

Dans les conditions naturelles, le pollen à faible longévité doit être déposé rapidement sur les stigmates réceptifs pour assurer une pollinisation efficace. Dans le cas de *Philodendron*, par exemple, la pollinisation doit s'effectuer durant la soirée même où les pollinisateurs quittent une inflorescence en phase mâle, pour en trouver une autre en phase femelle (Gibernau *et al.* 1999). Si les pollinisateurs trouvent une inflorescence en phase femelle uniquement le lendemain, ils transportent encore du pollen plus ou moins apte à germer (Fig. 33), mais à partir du troisième jour, ils déposeront sur les stigmates réceptifs des grains de pollen dont la viabilité est probablement terminée, n'assurant donc pas la pollinisation des fleurs femelles de l'inflorescence visitée.

La plus grande longévité et le plus petit volume du grain de pollen ont été observés chez *Anaphyllopsis americana* (Fig. 32, 33, Tableau 4). C'est aussi la seule espèce étudiée où le pollen est émis progressivement le long de l'inflorescence sur une période de 2 à 3 semaines (Gibernau *et al.* 2010b). Cette espèce géophyte, avec des fleurs bisexuées, est aussi caractérisée par le plus haut rapport P/O et une très longue anthèse (Chouteau *et al.* 2006a). La grande longévité du pollen compense un système de pollinisation peu efficace en augmentant la période durant laquelle le pollen peut germer sur un stigmate réceptif (Gibernau *et al.* 2010b). Ainsi, même si le pollinisateur ne trouve pas d'inflorescence réceptive durant plusieurs jours, il peut quand même transporter du pollen encore apte à germer (Fig. 33). Soulignons que les pollinisateurs d'*Anaphyllopsis americana* sont inconnus. Bien que plusieurs recherches aient été effectuées sur la pollinisation de cette Aracée en Guyane, ses mécanismes de pollinisation demeurent encore une énigme (chapitre 4 - Les modes de pollinisation, p. 101).

Cristaux extracellulaires d'oxalate de calcium

La présence de cristaux d'oxalate de calcium sous forme de raphides, de styloïdes ou de druses dans les cellules d'Aracées est une caractéristique bien connue (Keating 2002). Récemment, Coté et Gibernau (2012) ont analysé le rôle des cristaux d'oxalate de calcium présents dans les tissus de différents organes floraux en relation avec les mécanismes de pollinisation. Les raphides, ces longues aiguilles d'oxalate de calcium contenues dans certaines cellules, sont très irritantes lorsqu'elles entrent en contact avec la peau. Il suffit de toucher une tige coupée de *Dieffenbachia* pour s'en convaincre. Cependant l'existence de cristaux extracellulaires d'oxalate de calcium (CEOC) sur la surface des organes floraux ou mélangés au pollen (Fig. 35) demeure beaucoup moins connue. Pourtant ce phénomène avait déjà été rapporté par C.F.P Martius (1831) au XIX^e siècle.

Cette présence de CEOC est un phénomène assez répandu chez les plantes. La déposition de cristaux extracellulaire à la surface de l'épiderme est une caractéristique de plusieurs lichens (Garty *et al.* 2002) et Gymnospermes (Pennisi *et al.* 2001). Chez les plantes à fleurs, ce phénomène a aussi été observé dans plusieurs familles (D'Arcy *et al.* 1996, Barabé *et al.* 2004b). Des raphides présents dans le tapetum des étamines ont aussi été observés chez les Commélinacées (Hardy & Stevenson 2000), les Hémodoracées, les Philydracées et les Pontédériacées (Prychid & Rudall 1999, Prychid *et al.* 2003). Bien que ces raphides soient mélangés avec les grains de pollen en développement ou présents dans les sacs polliniques, on ne sait pas s'ils se retrouvent mélangés au pollen lors de la déhiscence comme c'est le cas chez les Aracées (Fig. 36).

Les CEOC sont visibles sur la surface apicale des étamines et des staminodes presque matures de plusieurs espèces de *Philodendron* (Barabé *et al.* 2004b), où ils forment des masses plus ou moins globuleuses sous forme d'agrégats ou de grains de sable cristallin tels que définis par Franceschi et Horner (1980 : fig. 12). Les CEOC mélangés au pollen, lors de la déhiscence, correspondent généralement à des raphides ou des styloïdes (cristaux prismatiques) (Fig. 36).



Chez *Philodendron*, l'accumulation de CEOC à la surface des étamines se produit avant le développement complet des stigmates et la libération du pollen (Fig. 36A, 36B). La présence de CEOC n'a pas été observée sur la surface des

Figure 35. *Xanthosoma sagittifolium*. Des cristaux prismatiques (c) et un groupe de raphides (r) mélangés au pollen (p). Échelle 50 µm. Photo I. Barriault.

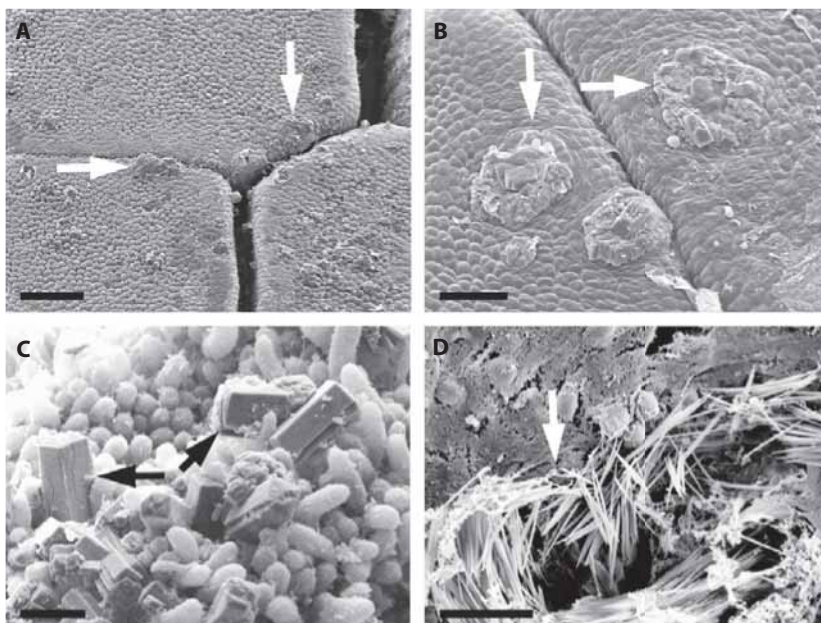


Figure 36. Cristaux d'oxalate de calcium extracellulaires chez différentes espèces d'Aracées. A-B. *Philodendron pedatum*. A. Vue générale de la surface d'étamines presque matures libérant des cristaux d'oxalate de calcium (flèches). Échelle 75 μm . B. Grossissement d'un amas de cristaux d'oxalate de calcium (flèches). Échelle 300 μm . C. *Philodendron ornatum*. Cristaux (flèches) entre les papilles sur la surface stigmatique. Échelle 300 μm . D. *Anthurium jenmanii*. Intérieur d'un sac pollinique montrant les amas de raphides à proximité des grains de pollen. Échelle 30 μm . Photos au microscope électronique à balayage, A-C : reproduites d'après Barabé et al. 2004a. *Botanical Journal of the Linnean Society*, vol. 146, p. 186, fig. 1, 2, 5. D : photo C. Lacroix.

étamines matures lorsque la spathe se déploie. Cependant des raphides et des cristaux prismatiques mélangés au pollen ont été observés chez *P. megalophyllum* et *P. melinonii*. La production de CEOC chez *Philodendron* est morphologiquement indépendante de la déhiscence de l'anthere. Il n'est pas possible de déterminer avec certitude si les styloïdes mélangés au pollen à l'anthere correspondent aux CEOC observés sur les étamines dans les jeunes stades de développement. Des CEOC libres ont aussi été observés sur la surface stigmatique de *P. insigne*, *P. melinonii*, *P. ornatum* (Fig. 36C) et de *Syngonium angustatum*.

Le type de cristaux d'oxalate de calcium mélangé au pollen varie aussi entre les genres d'Aracées. Chez *Anaphyllopsis* et *Anthurium* (Fig. 36D), seuls des raphides sont mélangés au pollen, alors que chez *Philodendron* (ex. *P. megalophyllum*) et *Xanthosoma* (Fig. 35) le pollen est associé à des raphides et d'autres types de cristaux, notamment des cristaux prismatiques. Soulignons que, chez d'autres espèces (ex. *P. solimoense* et *P. grandifolium*), aucun cristal mélangé au pollen n'a été observé. Comment expliquer que certaines espèces de *Philodendron* produisent des CEOC (*P. insigne*, *P. megalophyllum* et *P. pedatum*) alors que d'autres ne le font pas (*P. acutatum*, *P. fragrantissimum*, *P. melinonii* et *P. solimoense*), dans un genre où la biologie florale semble si homogène (anthèse sur 2 jours, profil

thermogénique diphasique, pollinisation par des coléoptères). Cette physio-anatomie variable indiquerait que les espèces sont soumises à des pressions sélectives différentes.

Les CEOC présents sur les anthères en développement se trouvent aussi bien chez des espèces produisant de la résine sur le spadice (*P. pedatum*) que sur la spathe (*P. megalophyllum*, *P. aff. megalophyllum*). Bien que de la résine soit aussi produite par la spathe de *P. solimoense* (sous-genre *Meconostigma*), aucun cristal (raphide ou styloïde) n'a été observé durant le développement des anthères ou mélangé au pollen chez cette espèce. La production de cristaux extracellulaires ne serait donc pas liée obligatoirement à la sécrétion de résine.

La situation est différente chez *Anthurium*. Dans ce genre, les raphides des anthères sont disposés par paquets autour des grains de pollen avant qu'ait lieu la déhiscence. Ici, les raphides, qui sont mélangés au pollen lors de la déhiscence, font partie intégrante du contenu du sac pollinique (Fig. 36D). C'est aussi le cas chez *Anaphyllopsis*, où l'on observe des paquets de raphides mélangés au pollen à l'intérieur de la paroi des anthères (Barabé & Lacroix 2008b). Jusqu'à aujourd'hui nous n'avons pas observé de cristaux prismatiques mélangés au pollen d'*Anaphyllopsis* ou d'*Anthurium*. Dans ces genres, la présence de raphides mélangés au pollen est la conséquence d'une spécialisation anatomique des étamines. Chez *Philodendron*, par contre, la présence de raphides mélangés au pollen est un phénomène qui résulte probablement de la libération aléatoire de raphides contenus dans certaines cellules de la paroi du sac pollinique lors de la déhiscence.

La fonction des CEOC mélangés aux grains de pollen demeure encore inconnue chez les Angiospermes. Chez les Aracées, les CEOC se rencontrent chez des plantes vivant dans des habitats différents : épiphytes (*Anthurium*), hémiepiphytes (*Philodendron*) ou terrestres (*Xanthosoma*) (Barabé *et al.* 2004b). Ces cristaux sont présents chez les taxons pollinisés par les coléoptères, les abeilles ou les mouches. La présence de cristaux mélangés au pollen pourrait jouer un rôle dans la libération du pollen ou un rôle de défense contre la consommation du pollen par les pollinisateurs. Il est possible que chez les Aracées, comme chez d'autres familles, les cristaux d'oxalate jouent aussi un rôle physiologique en déplaçant à l'extérieur des cellules l'oxalate qui peut s'accumuler en quantité toxique (Franceschi & Horner 1980).

Des cristaux libres ont aussi été observés sur la surface stigmatique de *P. melinonii* et de *P. ornatum* (Fig. 36C). Il est possible que la présence de cristaux d'oxalate de calcium augmente le taux de succès de la germination du pollen et, ultimement, l'efficacité de la fécondation (Stephenson *et al.* 1992, Iwano *et al.* 2004). En effet, le calcium se trouve fréquemment sur la surface des grains de pollen et il est souvent nécessaire à la germination et la croissance du tube pollinique (Richards 1986).

Les CEOC peuvent servir aussi de mécanisme de protection contre les animaux brouteurs (Franceschi & Horner 1980). D'un autre côté, nous savons que les tissus des Aracées contiennent de grandes quantités de druses et de raphides. Coté et Gibernau (2012) ont montré que la présence intracellulaire de cristaux d'oxalate de calcium dans les différents organes floraux

jouait un rôle contre la prédation par les insectes. Dans ce contexte, l'avantage de produire des CEOC n'est pas évident. Quel serait l'avantage sélectif à produire des CEOC en plus des cristaux intracellulaires ? Les cristaux d'oxalate pourraient aussi faciliter la pollinisation en offrant un signal visuel ou une odeur attractive pour les insectes (Chase & Peacor 1987, D'arcy *et al.* 1996). Cependant, le lien entre la présence des CEOC et les mécanismes de pollinisation chez les Aracées est difficile à établir pour le moment. Bien que plusieurs hypothèses aient été formulées, le rôle exact des CEOC mélangés aux grains de pollen chez les Aracées demeure encore inconnu. Le fait que chez *Anthurium jenmanii* l'épiderme de certains échantillons soit couvert de CEOC prismatiques et d'autres non (Barabé & Lacroix 2008a), laisse penser que l'état physiologique de la plante et indirectement les conditions environnementales (ex. ensoleillement, température, humidité, nature du sol) peuvent jouer un rôle dans la formation des cristaux. Finalement, nous ne pouvons pas exclure la possibilité que la présence de CEOC soit un caractère non adaptatif chez les Aracées, ne jouant aucun rôle sélectif.

Canaux résinifères des *Philodendron*

Selon Mayo (1986), il existe deux grands types d'inflorescence chez les *Philodendron*, selon que les canaux résinifères fonctionnels sont dans le spadice, entre les étamines (Fig. 37A), ou la spathe (Fig. 37B). Dans le sous-genre *Philodendron*, les inflorescences possèdent la particularité de sécréter de la résine lors de la déhiscence du pollen, grâce à la présence de canaux résinifères dans le spadice ou la spathe. Dans tous les cas, les canaux résinifères sont orientés longitudinalement par rapport au spadice et la spathe.

Les inflorescences de *Philodendron* des sous-genres *Meconostigma* et *Pteromischem* sécrètent de la résine uniquement sur la face adaxiale de la spathe bien que des canaux sécréteurs non fonctionnels soient aussi présents dans le spadice (ex. *P. solimoesense* ; Fig. 38). Chez les *Pteromischem*, il y a cependant des espèces dont les inflorescences ne sécrètent pas de résine du tout (ex. *P. sonderianum* qu'on ne trouve pas en Guyane). Soulignons que chez *P. goeldii* (*Meconostigma*) de la résine peut être sécrétée par le connectif de l'étamine (Mayo 1986). La sécrétion de la résine sur la face adaxiale de la spathe peut être en relation avec la façon dont le pollen est libéré. Chez les espèces où la résine est sécrétée par la spathe, le pollen se présente comme des filaments (*brittle filaments*), alors que chez les espèces où la résine est sécrétée dans la zone staminale du spadice le pollen se mélange à la résine.

Les canaux résinifères du spadice sont la source de la résine trouvée sur l'inflorescence ; ils doivent être assez larges et fonctionnels pour donner la quantité de résine nécessaire durant l'anthèse (Fig. 37A, 40C). Les canaux résinifères ont un grand diamètre (jusqu'à 200 μm), et les cellules épithéliales sont munies ou non de grosses papilles (Fig. 39, 40).

Parmi les espèces qui sécrètent de la résine seulement sur le spadice, Mayo (1986) reconnaît deux catégories. D'un côté *P. insigne* et *P. longilaminatum* (non présent en Guyane) qui se distinguent des autres espèces par les caractères suivants (Fig. 39B, 39D) :

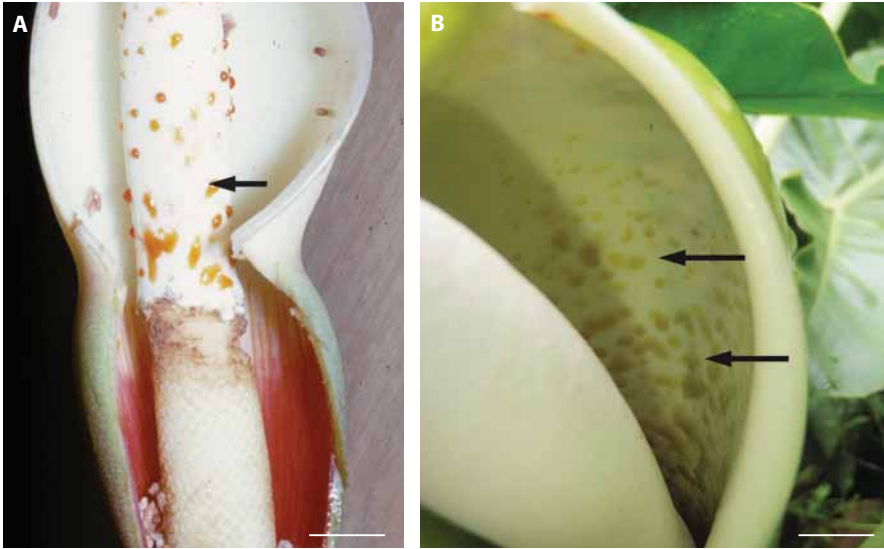
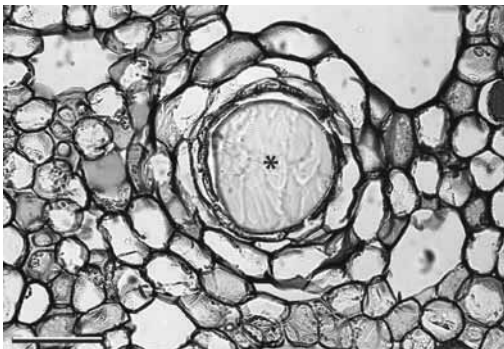


Figure 37. Sécrétion de résine par le spadice ou la spathe. A. *Philodendron squamiferum*. Sécrétion de résine (flèche) par le spadice ; les staminodes ont été mangés par les pollinisateurs coléoptères. B. *Philodendron solimoense*. Sécrétion de résine (flèches) sur la surface interne de la spathe. Échelle 1 cm. Photos M. Gibernau.

- la présence de petits canaux résinifères superficiels devenant plus gros quand on s'enfonce dans le spadice ;
- des canaux résinifères avec un épithélium sécréteur formé de plusieurs couches de grandes cellules sans papilles, plus volumineuses que les cellules parenchymateuses.

Ces deux espèces sont les seules à posséder en même temps des canaux résinifères placés profondément et d'autres superficiellement. De l'autre côté, les autres espèces du sous-genre *Philodendron* possèdent de gros canaux résinifères uniquement superficiels avec un épithélium où la couche interne de cellules est fortement papillée et la couche externe est formée de cellules plus petites que les cellules parenchymateuses (ex. *P. pedatum*, *P. squamiferum*, Fig. 39A, 39C, 40).



Dans la seconde catégorie, qui a été beaucoup moins étudiée, on trouve de plus petits canaux résinifères

Figure 38. *Philodendron solimoense*. Coupe transversale dans le spadice montrant un canal résinifère non fonctionnel (*), c'est-à-dire qui ne sécrète pas de résine à l'extérieur du spadice. Échelle 30 μ m. Reproduite d'après Barabé & Lacroix 1999. *Plant Systematics & Evolution*, vol. 219, p. 246, fig. 7.

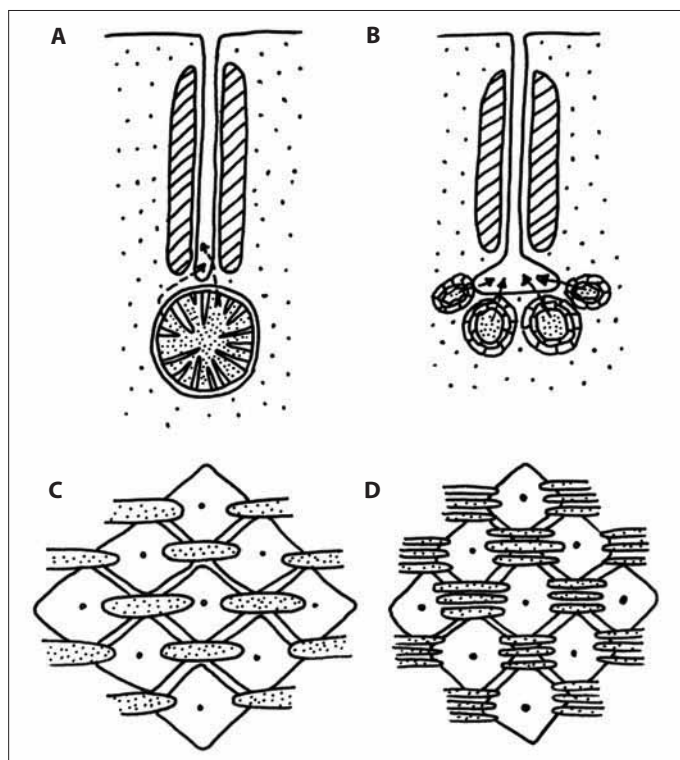


Figure 39. Types de canaux résinifères dans le spadice des espèces du sous-genre *Philodendron*. A-B. Sections longitudinales schématisques des étamines dans l'espace inter-floral; les zones hachurées représentent les microsporangies; les flèches le mouvement hypothétique de la résine. A. Type *P. smithii*. Canal résinifère avec une couche épithéliale papillée. B. Type *P. insigne*. Canal résinifère avec des couches épithéliales aux parois épaisses et non papillées. C-D. Vues schématisques tangentielles de l'inflorescence (de face) montrant les réceptacles floraux (chacun avec un complexe vasculaire central représenté par un point) et la position relative des canaux résinifères (en pointillés). C. Type *P. smithii*. Canaux résinifères uniques sous chaque espace inter-floral (ex. *P. melinonii*). D. Type *P. insigne*. Canaux résinifères multiples sous chaque espace interfloral. Redessinée d'après Mayo 1986. *Sytematics of Philodendron Schott (Araceae) with special reference to inflorescence characters*, p. 285, fig. 7.3.3.

(moins de 120 µm de diamètre) non fonctionnels, plus faiblement papillés et d'abondants canaux résinifères superficiels fonctionnels dans la spathe (ex. *P. tripartitum*, Fig. 411) qui sont alors la principale source de résine.

La signification évolutive, systématique et fonctionnelle des canaux résinifère est un sujet de recherche fascinant qui demeure encore inexploité, même 30 ans après les travaux pionniers de Mayo (1986). Mayo (1986) a émis une hypothèse originale (Fig. 41) concernant l'évolution de la distribution des canaux résinifères chez les *Philodendron* à partir des espèces qu'il a observées. Son interprétation demeure toujours plausible au regard de la classification moléculaire récente des *Philodendron* (Gauthier *et al.* 2008).

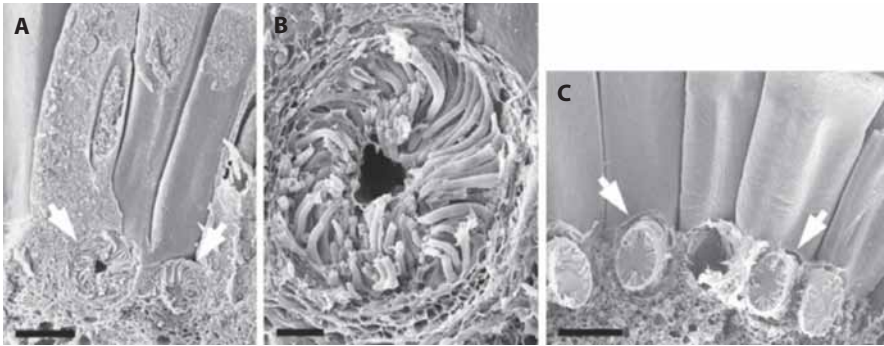


Figure 40. A-B. *Philodendron pedatum*. Coupe transversale du spadice. A. Photo au microscope électronique à balayage montrant les canaux résinifères (flèches) dans l'espace interfloral avant la sécrétion de résine. Échelle 300 μ m. B. Grossissement d'un canal résinifère montrant les cellules épithéliales papillées avant la sécrétion de résine. Échelle 75 μ m. C. *Philodendron squamiferum*. Photo au microscope électronique à balayage montrant les canaux résinifères remplis de résine (flèches). Échelle 300 μ m. Modifiées d'après Barabé *et al.* 2002a. *Annals of Botany*, vol. 90, p. 582, fig. 1.D, 1.E & 1.C.

La possession de canaux résinifères dans la spathe et le spadice serait un caractère primitif dans le sous-genre *Philodendron* alors que la présence de canaux résinifères superficiels uniquement dans le spadice serait un caractère évolué. Chez *P. insigne* on trouve des canaux vestigiaux dans la spathe. Ainsi, pour Mayo (1986) cela indique que l'apparition de la sécrétion de résine par le spadice s'est accompagnée d'une perte progressive de la fonction sécrétrice des canaux de la spathe. On n'a pas observé d'espèce qui sécrète à la fois de la résine sur le spadice et la spathe.

Dans l'interprétation de Mayo (1986), les canaux résinifères du sous-genre *Philodendron* ont une origine indépendante de ceux des sous-genres *Meconostigma* et *Pteromischum*. Or, si on se base sur la phylogénie moléculaire de Gauthier *et al.* (2008), les canaux résinifères du sous-genre *Philodendron* ont une origine commune avec ceux présents dans le sous-genre *Meconostigma*. Cette interprétation, basée sur la phylogénie, semble justifiée puisque dans le sous-genre *Meconostigma* au moins une espèce possède des canaux résinifères fonctionnels dans le spadice (*P. goeldii*).

Développement floral et phylogénie

En plus de soulever des questions originales concernant la biologie florale et l'évolution des mécanismes de pollinisation, la fleur des Aracées représente aussi un modèle adéquat pour aborder les problèmes de développement dans une perspective théorique et phylogénétique (Poli *et al.* 2015). Nous avons utilisé les Aracées de Guyane pour étudier des problèmes liés aux gradients morphogénétiques, à l'évolution des organes floraux et à la relation entre les contraintes phylogénétiques et morphogénétiques.

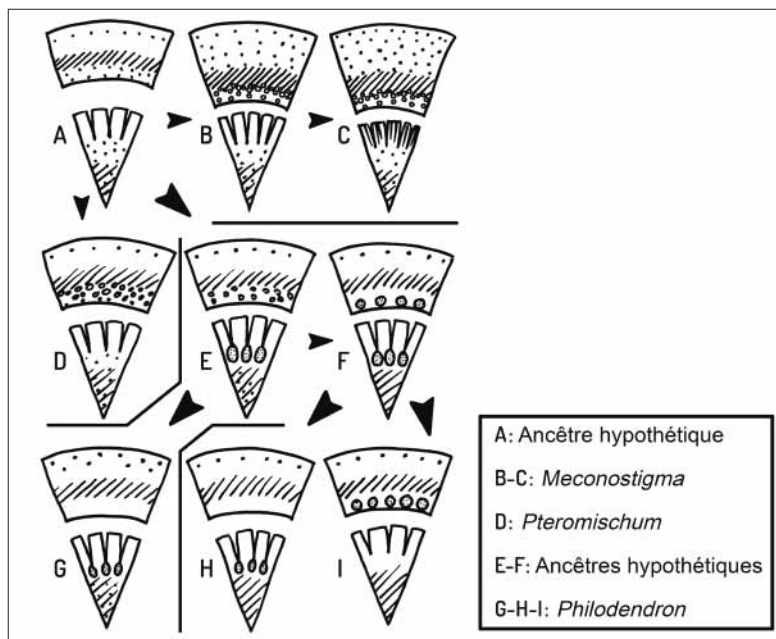


Figure 41. Transformation hypothétique des séries de canaux résinifères de la spathe et du spadice chez les *Philodendron*. Les figures représentent des coupes schématiques transversales de la spathe et du spadice; hachures diagonales = aérénchyme; cercle avec pointillé = canaux résinifères volumineux; cercle vide et point = canaux résinifères plus petits. A. Ancêtre hypothétique du genre *Philodendron*; de petits canaux sécréteurs non associés à la surface épidermique se trouvent dans les zones adaxiales et abaxiales de la spathe et à l'intérieur du spadice; une rangée de petits canaux se trouvent sur la face abaxiale. B. *P.* sous-genre *Meconostigma*; petits canaux sécréteurs se trouvant partout dans la zone abaxiale de la spathe et dans l'axe du spadice; des canaux sécréteurs de forme "J" se trouvent dans la zone adaxiale. C. *P. goeldii* (sous-genre *Meconostigma*); canaux résinifères aussi dans les étamines. D. *P.* sous-genre *Pteromischum*; gros canaux résinifères abondant sur la face adaxiale de la spathe. E-F. Ancêtres hypothétiques de *P.* sous-genre *Philodendron*. E. Grandes canaux résinifères superficiels dans le spadice, *P. insigne* approche cette condition. F. Grandes canaux résinifères superficiels du spadice, perte des petits canaux sécréteurs axiaux. G. *P. insigne*, *P. longilaminatum* (section *Bursia*); perte des canaux résinifères de la face adaxiale de la spathe. H. Groupe de *P. pedatum*-*melinonii*-*fendleri-smithii*; perte des canaux résinifères de la zone adaxiale de la spathe et des petits canaux résinifères de l'axe du spadice. I. Groupe de *P. tripartitum* - *P. frits-wentii* - *P. burlemaxii*; perte progressive des canaux résinifères superficiels, et apparition de grandes canaux résinifères superficiels sur la face adaxiale de la spathe. Redessinée d'après Mayo 1986. *Systematics of Philodendron Schott (Araceae) with special reference to inflorescence characters*, p. 288, fig. 7.3.3.

Mérosité et Lasioidées

La sous-famille des Lasioidées, qui comprend trois représentants en Guyane (*Anaphyllopsis*, *Dracontium* et *Urospatha*), offre un cadre phylogénétique précis pour étudier les changements du nombre d'organes floraux qui se produisent au cours de l'évolution de groupes apparentés (Barabé & Lacroix 2008b, Poisson & Barabé 2011) (Fig. 42). *Anaphyllopsis* et *Urospatha* possèdent des fleurs bisexuées, tétramères, comprenant normalement 4 tépales et 4 étamines entourant un gynécée uniloculaire (ou biloculaire). Cependant, dans ces deux genres on trouve aussi des fleurs pentamères avec, en plus, des fleurs

hexamères chez *Urospatha*. Dans le genre *Dracontium*, par contre, les fleurs peuvent avoir de 5 à 9 tépales et de 6 à 12 étamines entourant un gynécée comprenant 1 à 6 carpelles.

Chez *Anaphyllopsis* et *Urospatha*, l'étude du développement floral montre que les fleurs pentamères résultent de l'addition d'un secteur complet comprenant un tépale opposé à une étamine (Fig. 42A, 42B, 42C). Dans le cas des fleurs hexamères, deux secteurs, chacun représentant un complexe étamine-tépale, sont ajoutés. Ce mode de développement des fleurs multimères est différent de celui de *Dracontium* où le premier verticille d'étamines est initié en position alterne par rapport au verticille de tépales. Le deuxième verticille d'étamines se développe en position alterne par rapport au premier verticille (Fig. 42D). Dans le genre *Dracontium*, contrairement à *Anaphyllopsis* et *Urospatha*, on observe une dissociation structurale entre la position des étamines et celles des tépales. Il n'y a pas d'addition sectorielle d'un complexe étamine-pétale.

Le type basal de fleur chez les Lasioïdées est tétramère avec une potentialité pour la pentamérie et l'hexamérie sur la même inflorescence (Fig. 42). Dans la phylogénie des Lasioïdées (Cusimano *et al.* 2011), il s'est produit un changement à partir d'un développement sectoriel régulier, caractérisé par un nombre stable d'étamines (4 à 6), vers un développement variable, lié à un plus grand nombre de parties florales insérées en position alterne. Le mode de développement des fleurs multimères chez *Dracontium* (Fig. 42) représente un caractère dérivé par rapport au type tétramère présent chez *Anaphyllopsis* et *Urospatha* (Barabé *et al.* 2011), qui ne serait apparu qu'une seule fois au cours de l'évolution des Lasioïdées.

Étant donné que chez les Aracées basales (ex. *Anthurium*) la présence de verticilles dimères est fréquente, on peut émettre l'hypothèse que les verticilles tétramères présents chez les Lasioïdées sont homologues à deux verticilles dimères. Dès lors, les fleurs pentamères et hexamères présentes chez *Anaphyllopsis* et *Urospatha* représentent des modifications de la fleur dimère typique des Aracées basales par l'addition d'un ou deux secteurs tépale-étamine (Barabé 2013).

Fleurs bisexuées atypiques

La sous-famille des Aroidées, à l'exception du genre *Calla*, est caractérisée par la présence de fleurs unisexuées. Les fleurs femelles sont localisées à la base de l'inflorescence et les fleurs mâles dans la partie supérieure. Cependant des fleurs anormales (appelées *monströse Blüten* par Engler et Krause 1912 : p. 16) avec des caractéristiques mâles et femelles se trouvent souvent dans la zone intermédiaire de l'inflorescence, entre les zones mâle et femelle. Ce phénomène a été bien analysé dans le genre africain *Cercestis* et le genre américain *Philodendron* (Barabé & Bertrand 1996, Barabé *et al.* 2004a). Deux principaux types de développement des fleurs bisexuées anormales ont été reconnus : le type *Cercestis* et le type *Philodendron* (Fig. 43). Dans le type *Cercestis*, les fleurs bisexuées sont caractérisées par la présence d'un gynécée fonctionnel ou non, entouré par 1 à 5 étamines vestigiales. Dans le type *Philodendron*, les fleurs bisexuées sont formées de carpelles fonctionnels et de staminodes insérés sur le même verticille. D'autres types de fleurs bisexuées ont aussi été

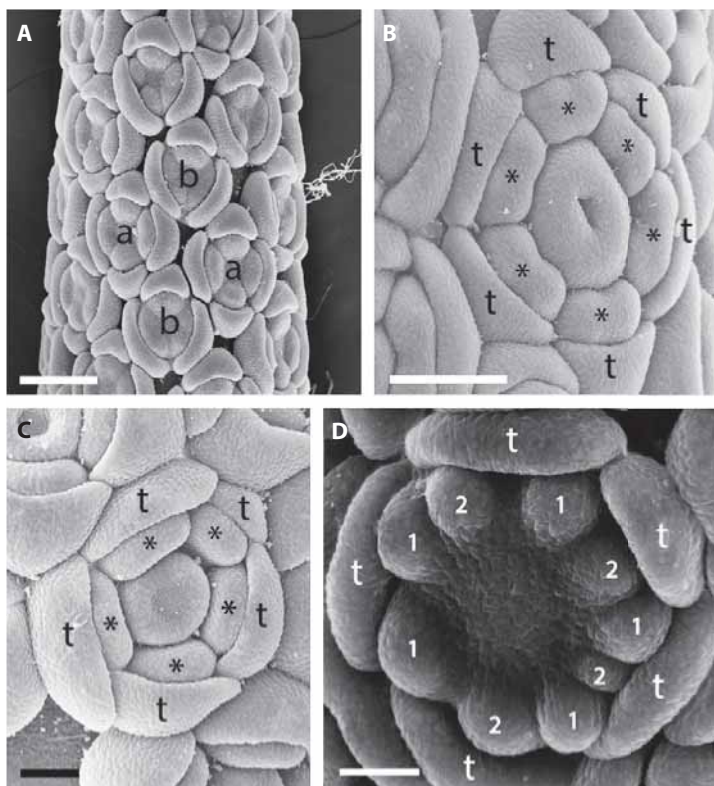


Figure 42. A. *Urospatha sagittifolia*. Variation dans le nombre d'organes floraux: fleurs avec 4 (a) et 3 (b) tépales. Échelle 150 µm. Photo C. Lacroix. B. *Urospatha sagittifolia*. Initiation du gynécée au centre de 6 étamines (*) et 6 tépales (t). Échelle 75 µm. Photo C. Lacroix. C. *Anaphyllopsis americana*. Fleurs pentamères comprenant 5 étamines (*) et 5 tépales (t). Échelle 75 µm. Reproduite d'après Barabé & Lacroix 2008b. *Botany*, vol. 86, p. 1470, fig. 9. D. *Dracontium polyphyllum*. Premiers stades de développement d'étamines (1-2). Au centre de la fleur se trouve l'emplacement du futur gynécée. Échelle 50 µm. Reproduite d'après Poisson & Barabé 2011. *Kew Bulletin*, vol. 66, p. 540, fig. 2.E.

observés, entre autres, chez *Schismatoglottis* et *Syngonium*. Dans ces genres, la zone intermédiaire localisée entre les fleurs femelles et les fleurs mâles comprend des fleurs atypiques montrant une grande diversité de formes allant de fleurs femelles à fleurs mâles typiques en passant par tous les intermédiaires. Souvent les fleurs bisexuées atypiques ne sont plus reconnaissables à l'état mature. C'est l'étude du développement qui permet de révéler leur double nature. Jusqu'à maintenant le type *Philodendron* a été observé dans les genres *Caladium*, *Philodendron* et *Montrichardia*. Le type *Cercestis* se rencontre, entre autres, dans les genres *Cercestis*, *Culcasia*, *Dieffenbachia* et *Spathicarpa* (Barabé et al. 2002b).

Cependant, il n'y a pas de corrélation entre la phylogénie et la présence de fleurs bisexuées atypiques (Barabé 2013). Étant donnée la grande diversité de fleurs bisexuées atypiques

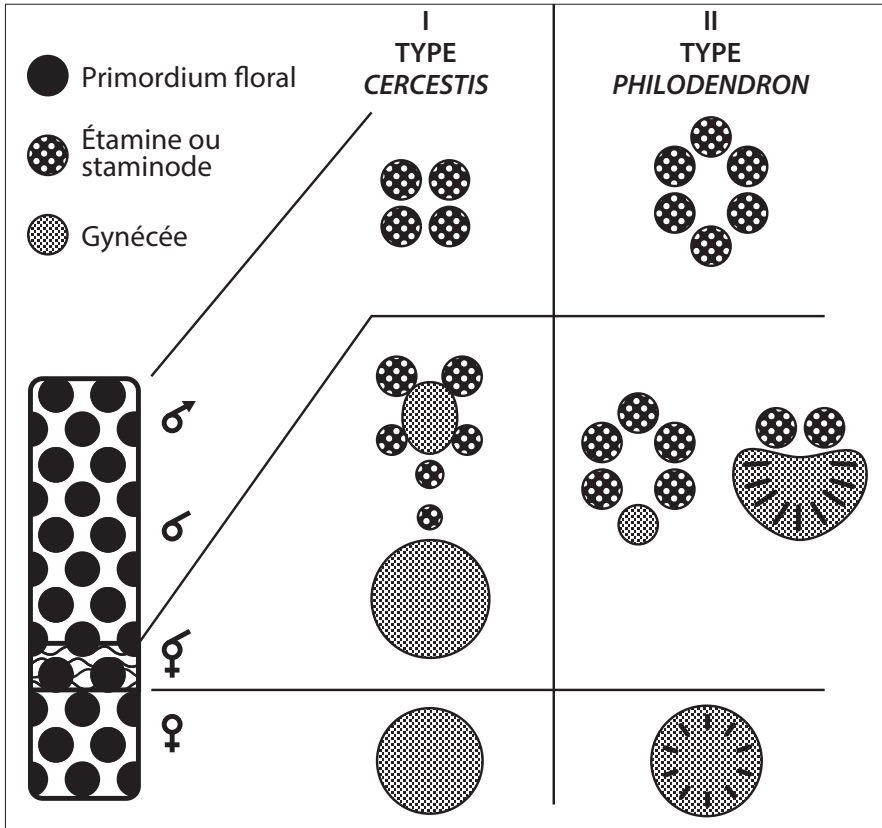


Figure 43. Représentation schématique de fleurs mâles, stériles, bisexuées atypiques et femelles dans le type *Cercestis* (I) et le type *Philodendron* (II). Redessinée d'après Barabé & Lacroix 1999. *Plant Systematics & Evolution*, vol. 219, p. 259, fig. 45.

présentes chez les Aroidées, il est difficile de prédire le type de fleurs atypiques qui existe dans les genres où le mode de développement n'a pas été étudié.

Homéose et contraintes phylogénétiques dans le genre *Philodendron*

La diversité morphologique du spadice des Aracées en fait un modèle approprié pour étudier la transition entre différents types floraux sur une même inflorescence. La fleur des *Philodendron* de Guyane a servi de modèle à de nombreuses études portant sur l'analyse morphologique du phénomène d'homéose, c'est-à-dire le remplacement d'un organe par un autre de nature différente, en particulier le remplacement d'une étamine par un carpelle. Pour étudier ce phénomène il faut observer des inflorescences durant les premières phases de leur développement (Barabé & Lacroix 2000).

Chez les *Philodendron*, les fleurs bisexuées atypiques représentent une combinaison de carpelles et d'étamines insérés sur un même verticille (Fig. 44). Cette morphologie résulte de

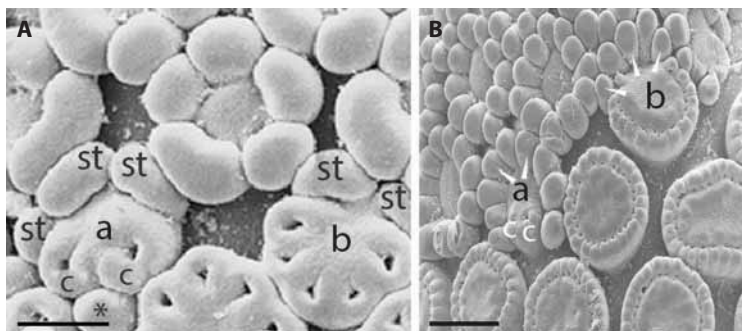


Figure 44. **A.** *Philodendron fragrantissimum*. Jeunes stades de développement de fleurs bisexuées atypiques (a & b) montrant les carpelles (c) et les staminodes (st) insérés sur un même verticille. Quelques fleurs bisexuées atypiques ont des staminodes (*) du côté de la zone femelle. Échelle 150 µm. Reproduite d'après Barabé *et al.* 2000. *Canadian Journal of Botany*, vol. 78, p. 570, fig. 55. **B.** *Philodendron solimoense*. Un gradient est visible dans la grosseur des fleurs mâles stériles. Le nombre de staminodes varie entre les différentes fleurs bisexuées atypiques : la fleur (a) possède 2 carpelles (c) et 9 staminodes (têtes de flèche), alors que la fleur (b) possède 14 carpelles et 5 staminodes (têtes de flèche). Échelle 300 µm. Modifiée d'après Barabé & Lacroix 1999. *Plant Systematics & Evolution*, vol. 219, p. 254, fig. 33.

la transformation de carpelles en staminodes. La nature bisexuée de ces fleurs anormales s'explique par le fait qu'elles subissent l'influence physiologique des fleurs femelles d'un côté et des fleurs mâles stériles de l'autre. L'hypothèse d'un gradient hormonal a été formulée pour expliquer la présence de fleurs bisexuées dans l'inflorescence des *Philodendron* (Barabé *et al.* 2000).

Le nombre de carpelles impliqués dans une transformation homéotique varie entre les espèces. Bien qu'on ne puisse pas prédire le nombre exact de transformations homéotiques susceptibles de se produire dans une fleur bisexuée atypique, il a été montré qu'il existe une régularité dans les transformations homéotiques observées chez certaines espèces de *Philodendron* : *P. melinonii*, *P. pedatum*, *P. solimoense*, *P. insigne* et *P. squamiferum* (Barabé *et al.* 2004a, 2008a). Ainsi, en moyenne, chez *P. squamiferum* un staminode remplacera un carpelle, alors que chez *P. solimoense* un staminode remplacera en moyenne 2,56 carpelles. Le nombre de carpelles présents dans les fleurs femelles agit comme une contrainte numérique sur le nombre total d'appendices pouvant se développer dans les fleurs bisexuées atypiques. Ainsi, par exemple, chez *P. squamiferum*, comme le gynécée est formé de 8 carpelles, les fleurs bisexuées atypiques auront donc un nombre maximal de 8 staminodes. Par contre, chez *P. solimoense*, où le gynécée comprend jusqu'à 30 carpelles, le nombre maximal de staminodes sera de 12, puisque chez cette espèce, le rapport staminodes/carpelles n'est pas égal à un. Cela montre bien que les fleurs bisexuées atypiques sont des fleurs femelles modifiées, où certains carpelles sont transformés en étamines stériles.

Ce gradient morphogénétique existe-t-il aussi aux niveaux physiologique et moléculaire ? Une étude génétique du développement serait certainement en mesure d'apporter un nouvel éclairage sur la nature des organes floraux dans un contexte phylogénétique.

Conclusion

La fleur, organe dont les formes, les couleurs et les odeurs s'unissent pour assurer la pollinisation, offre d'immenses possibilités pour étudier les relations entre les caractères morphologiques et les mécanismes de pollinisation dans une perspective évolutive. Dans ce contexte, la fleur des Aracées constitue certainement un modèle intéressant puisqu'elle présente une grande variabilité générique répartie autour d'une structure centrale : le spadice. Dès le XIX^e siècle, A. Engler avait déjà vu l'importance de la fleur des Aracées pour comprendre l'évolution de la famille, qu'il a analysée en utilisant le concept de progressions évolutives où l'on va des structures les plus simples aux plus complexes. Mais aujourd'hui, suite aux analyses moléculaires, nous possédons un arbre phylogénétique suffisamment résolu pour intégrer le développement floral, la corrélation des caractères reproducteurs et la longévité du pollen dans un cadre phylogénique rigoureux. C'est dans cette optique que la fleur des Aracées peut être utilisée comme modèle en biologie comparée pour comprendre certains processus évolutifs. Dans les pages précédentes nous avons donné certains exemples de questions morphologiques et évolutives liées à la fleur des Aracées. Or, plusieurs questions restent ouvertes. Quelle est la relation quantitative entre les caractères floraux chez les Lasioidées et les Monstéroïdées ? Comment intégrer le développement de la fleur des Lemnoidées dans le cadre morphologique et phylogénique des Aracées ? Le temps de germination du pollen est-il lié à la structure de la fleur, au mode de pollinisation, au mode de croissance et/ou à l'habitat ? Ce sont là autant de questions dont les réponses apporteront une meilleure compréhension de l'évolution de la fleur des Aracées.



Eulaema bombiformis sur un spadice de *Spathiphyllum humboldtii*. Photo H. Hentrich

4. Les modes de pollinisation

Dans le chapitre consacré à la biologie florale nous avons vu que, chez les Aracées, les fleurs sont distribuées le long du spadice qui est, selon l'espèce, plus ou moins entouré d'une bractée souvent colorée, appelée spathe (Fig. 45). Selon le genre considéré, l'inflorescence peut contenir d'une dizaine à quelques milliers de petites fleurs (< 5 mm). Par contre, l'inflorescence peut être de taille très variable : environ 5 mm chez les lentilles d'eau à près de 3 m de haut chez *Amorphophallus titanum*, une Aracée asiatique non présente en Guyane. Cette différence de taille de même que la morphologie de l'inflorescence et de la fleur ont une incidence sur les mécanismes de pollinisation comme nous le verrons plus loin.

La famille des Aracées comprend des genres à fleurs bisexuées (ex. *Anthurium*, *Monstera*) et unisexuées (ex. *Philodendron*, *Montrichardia*). Dans les genres à fleurs bisexuées (Fig. 46A), le spadice de l'inflorescence est homogène, portant le même type de fleurs de la base à l'apex (sauf quelques fleurs stériles à la base du spadice chez certaines espèces de *Monstera*). Chaque fleur bisexuée est une fleur hermaphrodite. Elle est constituée d'un périanthe formé de 4 à 6 tépales et de deux rangées d'étamines entourant un pistil central. Dans les genres qui possèdent des fleurs unisexuées, l'inflorescence est spatialement structurée, le spadice étant subdivisé en différentes zones. Les fleurs mâles (étamines) occupent généralement la moitié



Figure 45. Disposition de l'inflorescence d'une Aracée. Le spadice, organe fertile portant de petites de fleurs, est plus ou moins entouré d'une bractée modifiée, la spathe. Celle-ci peut être en forme d'étendard, en forme de coque de bateau ou complètement refermée à la base formant ainsi une chambre florale comme chez *Montrichardia arborescens*. Échelle 1 cm. Photo M. Gibernau.



Figure 46. Organisation du spadice des Aracées. A. *Spathiphyllum humboldtii*. Chez les espèces à fleurs bisexuées, le spadice est homogène, le même type de fleur hermaphrodite se trouve de la base au sommet. Photo M. Duvignau. B. *Xanthosoma* sp. Chez les espèces à fleurs unisexuées, il y a une zonation morphologique de l'inflorescence, les fleurs femelles sont situées à la base et les fleurs mâles dans la partie supérieure. La présence de fleurs stériles dans la zone intermédiaire est facultative et dépend du genre (la spathe a été découpée afin de montrer les fleurs). Photos M. Chartier. Échelle 1 cm.

supérieure de l'inflorescence et les fleurs femelles (pistils) la moitié inférieure (Fig. 46B). Entre la zone mâle et la zone femelle, on observe souvent des fleurs mâles stériles, des staminodes aux formes variées, entre autres chez *Philodendron*, *Xanthosoma* et *Caladium* (chapitre 3 - Morphologie et biologie florales, p. 71).

Les inflorescences des Aracées sont généralement protogynes, c'est-à-dire qu'elles passent d'abord par une phase femelle, durant laquelle les stigmates sont réceptifs au pollen, suivie d'une phase mâle au cours de laquelle le pollen est libéré. Une telle séparation des phases sexuées limite l'autofécondation et implique une fécondation croisée entre des inflorescences d'individus différents. La pollinisation croisée est réalisée chez les Aracées par une grande variété de pollinisateurs, principalement des insectes (abeilles, coléoptères ou mouches) mais aussi par des oiseaux-mouches. De plus, les Aracées tropicales produisent de la chaleur lors de la floraison, souvent au lever ou à la tombée du jour. Cette production de chaleur joue un rôle important dans l'attraction des insectes pollinisateurs en facilitant la volatilisation des odeurs florales (chapitre 5 - La thermogenèse florale, p. 131). Toutes les Aracées possèdent la même structure reproductrice caractéristique : une inflorescence constituée d'une spathe et d'un spadice. Or, malgré une organisation inflorescentielle commune, les Aracées ont développé des modes de pollinisation très variés (divers pollinisateurs, types d'anthèse ou modes d'interactions). Dans ce chapitre,

nous nous attarderons à décrire et à expliquer les différents mécanismes de pollinisation, en relation avec la morphologie et la physiologie de l'inflorescence et de la fleur.

Étude de la pollinisation

Un peu d'histoire

Si les « *Arum* » sont connus depuis l'antiquité (Théophraste, Pline et Dioscoride) pour leurs propriétés médicinales (Boyce 1993), la découverte de la pollinisation des Aracées par les insectes est relativement récente (xix^e siècle) et fortement liée aux observations méthodiques sur les insectes visiteurs des fleurs (Proctor *et al.* 1996). Si dès 1724, P. Miller observe le transport de la *Farina Fecundens* (c'est-à-dire le pollen) par les abeilles de fleurs en fleurs, le rôle des insectes dans la pollinisation ne sera établi qu'une cinquantaine d'années plus tard. En effet, Dobbs (1750), Kölreuter (1761) et enfin Sprengel (1793) montrent que les insectes et en particulier les abeilles, sont les pollinisateurs de nombreuses espèces de plantes à fleurs. Ces travaux décrivent le nectar, à partir duquel les abeilles fabriquent le miel, et qui rend les fleurs attractives pour les insectes, de même que d'autres caractères floraux (protandrie, protogynie, guides visuels...) et différents modes de transfert du pollen (autogamie, cléistogamie, allogamie ou entomogamie). Sprengel (1793) fait la première étude systématique de la pollinisation entomophile pour environ 500 espèces de plantes. Il décrira aussi des mécanismes de pollinisation originaux qui impliquent un emprisonnement temporaire (*Aristolochia*) ou quelquefois mortel (*Asclepias*) d'insectes dans des fleurs. Quatre-vingts ans plus tard, Darwin (1876, 1877) étudie la variabilité des plantes et de la pollinisation par les insectes (en particulier l'évitement de l'autopollinisation) dans le cadre de la sélection naturelle. À la même époque, Delpino (1868) fait, en deux tomes, une classification élaborée des fleurs selon différents types floraux en liaison avec la pollinisation. Il décrit différents mécanismes de pollinisation et pour la première fois celui d'une Aracée (*Arum italicum*). Plusieurs travaux sur les « *Arum* » européens (*Arum*, *Dracunculus*, *Helicodiceros*) suivront : Delpino (1874, 1890), Müller (1883), Schnetzler (1879) et Arcangeli (1883, 1886, 1890). Au début du xx^e siècle, Knuth (1906-1909) synthétise en 3 volumes près de 3 900 travaux sur la pollinisation de fleurs des régions tempérées (Eurasie et régions arctiques) mais aussi d'espèces tropicales (Afrique, Asie) en culture en Europe. Sur les 3 112 espèces présentées, il y a 23 Aracées (10 d'Europe-Moyen Orient, 11 d'Asie et 2 d'Afrique) et 5 « Lemnacées ». Par la suite, et jusque dans les années 1980, les études porteront principalement sur les genres eurasiatiques de la tribu des Arées (*Arum*, *Sauromatum*, *Helicodiceros*, *Dracunculus*) ; à noter tout de même quelques travaux sur des Aracées d'Asie tropicale (Cleghorn 1913, van der Pijl 1933, 1953, McCann 1943) résumés dans deux articles de synthèse (Gibernau *et al.* 2004, Gibernau 2011).

L'étude de la pollinisation des Aracées tropicales des Amériques demeure tardive malgré la description, au début du xx^e siècle, de coléoptères dans des inflorescences de *Philodendron* et de *Caladium* (Schrottky 1910). Les premiers travaux sur la pollinisation des Aracées néotropicales, qui datent de la fin des années 1970, ont décrit comme pollinisateurs des abeilles chez *Spathiphyllum* (William & Dressler 1976) et des coléoptères chez *Philodendron* (Amaral & Gottsberger 1977). Les nombreuses études qui ont été publiées sur divers genres depuis

cette époque ont fait l'objet d'une synthèse dans deux revues de la littérature (Gibernau 2003, 2011). À ces travaux s'ajoutent les études récentes de deux genres au Brésil : *Gearum* (Gonçalves & Maia 2006) et *Taccarum* (Maia *et al.* 2013a,b). Actuellement, à l'échelle de la famille, la pollinisation d'environ 58 genres et 165 espèces est connue ou partiellement documentée (Gibernau 2011, 2015b) ; mais celle de plusieurs genres demeure encore totalement inconnue, par exemple *Philonotion*, *Stenospermation* ou *Urospatha*.

Quelques précisions

Avant de décrire les modes de pollinisation des Aracées guyanaises par des insectes, précisons d'abord quelques notions importantes pour comprendre la suite du chapitre.

La pollinisation, d'un point de vue botanique, est le transfert du pollen, au sein d'une fleur ou entre fleurs, des étamines (organes mâles) aux stigmates (organes femelles). Si ce transfert a lieu au sein d'une même fleur ou entre fleurs d'un même individu on parle alors d'autopollinisation, et de pollinisation croisée entre fleurs d'individus différents. Toutes les stratégies de pollinisation consistent donc, d'une part, à inciter les pollinisateurs à visiter (successivement) plusieurs fleurs/inflorescences, pour qu'ils prélèvent le pollen des étamines lors de la déhiscence et, d'autre part, à déposer ensuite (le plus rapidement possible) le pollen sur les stigmates compatibles lorsqu'ils sont réceptifs, c'est-à-dire aptes à être pollinisés.

Il importe de bien distinguer les pollinisateurs des visiteurs. En effet, bien que de nombreux insectes soient visibles sur les inflorescences, ils ne sont pas tous des pollinisateurs. Certains insectes sont connus pour se reposer, prendre un bain de soleil, s'abriter, voire s'embusquer dans les inflorescences sans participer à la pollinisation. Pour être considéré comme un pollinisateur, un insecte doit, de par son comportement, prélever du pollen et le déposer sur un stigmate compatible. Imaginons une abeille qui prélève du pollen et ne visite que des fleurs en phase mâle sans jamais visiter de fleurs en phase femelle (stigmates réceptifs) ; elle ne serait pas considérée comme une pollinisatrice mais bien comme une visiteuse. Les inflorescences d'Aracées sont connues pour être visitées par divers types d'insectes, mais en général très peu, voire un seul, sont des pollinisateurs efficaces. Par exemple, les inflorescences de *Philodendron solimoesense* ou de *Spathiphyllum humboldtii* sont visitées en Guyane par une dizaine d'insectes différents (Tableau 5). Certains ont été observés en grand nombre dans les inflorescences de *Philodendron solimoesense* comme les abeilles mélipones, qui viennent parfois par dizaines récolter du pollen, ou des petits coléoptères staphylinidés qui sont présents dans la chambre florale parfois jusqu'à plus de 100. Mais nos travaux ont montré que parmi toute cette petite communauté d'insectes seuls les coléoptères du genre *Cyclocephala* (Scarabées, Dynastidés) sont des pollinisateurs efficaces de *Philodendron solimoesense*. De même, seules les abeilles euglossines (Apinés) pollinisent les inflorescences de *Spathiphyllum humboldtii*.

Mais connaître les pollinisateurs n'est pas toujours suffisant. Lorsque plusieurs espèces d'insectes pollinisent les fleurs d'une même inflorescence, leur efficacité en tant que pollinisateur peut varier. Certaines espèces transportant de petites quantités de grains de pollen peuvent alors être considérées comme des pollinisateurs occasionnels par

Tableau 5. Abondance des différents insectes visitant les inflorescences de deux Aracées guyanaises, *Philodendron solimoesense* (Gibernau et al. 1999) et *Spathiphyllum humboldtii* (Hentrich et al. 2010).

<i>Philodendron solimoesense</i> (n = 40 inflorescences)		<i>Spathiphyllum humboldtii</i> (visites/jour sur une inflorescence)	
Identifications	Nb. d'insectes	Identifications	Nb. d'insectes
Hyménoptères		Hyménoptères	
Apidés		Apidés	
Méliponini		Euglossini	
<i>Trigona</i> /mélipones	4-40/inflo.	<i>Euglossa</i>	
Formicidae		<i>E. chalybeata</i>	18
Fourmis	0-30/inflo.	<i>E. decorata</i>	9
		<i>E. retroviridis</i>	12
		<i>E. stilbonota</i>	137
		<i>E. townsendi</i>	4
		<i>Eulaema</i>	
		<i>E. bombiformis</i>	43
		<i>Exaerete</i>	
		<i>E. smaragdina</i>	1
		<i>Meliponini</i>	
		<i>Trigona</i>	< 7
		<i>Tetragona</i>	< 7
		<i>Plebeia</i>	< 7
Coléoptères		Coléoptères	
Curculionidés		Curculionidés	< 7
Cryptorhynchinés			
<i>Tyloderma</i> sp.	12		
Scarabaeidés			
Dynastinés			
<i>Cyclocephala</i>			
<i>C. colasi</i>	899		
<i>C. emarginata</i>	6		
<i>C. sexpunctata</i>	4		
Staphylinidés	795		
Hémiptères		Diptères	
Reduidés	2	Syrphidés	
Miridés	0-50/inflo.	<i>Lepidomyia</i> sp.	< 7
		<i>Salpingogaster</i> sp.	< 7

comparaison aux espèces plus efficaces (Young 1988). Mais ce propos est à nuancer en fonction du contexte local. En effet, dans une population de plantes où coexistent deux pollinisateurs, l'effet sur la pollinisation du pollinisateur peu efficace est marginal voire nul car il est masqué par l'action du pollinisateur très efficace. Par contre, dans une population de plantes où seul le pollinisateur peu efficace est présent, son rôle, même faible, est alors primordial pour la reproduction de la plante (Young 1988).

La consommation et le transport de grains de pollen par les insectes datent d'environ 250 millions d'années chez les Gymnospermes et existent depuis près de 125 millions d'années chez les Angiospermes (Labandeira 2013). Par conséquent, la pollinisation entomophile est une interaction plante/insecte ancienne qui a conduit à l'apparition de formes florales diversifiées ainsi qu'aux coadaptations végétales et animales actuelles grâce à des processus de coévolution entre les plantes à fleurs et les insectes. En effet, l'étude des mécanismes de pollinisation zoophile cherche à comprendre le fonctionnement d'une interaction entre un animal, en l'occurrence un insecte, et une plante. D'un côté, en attirant les insectes pollinisateurs, la plante assure sa reproduction et sa descendance, via la production de graines. De l'autre, l'insecte visite une fleur ou une inflorescence à la recherche d'une ressource particulière. Selon leur nature, on peut classer les ressources en deux groupes : soit alimentaires (nectar, pollen, tissus végétaux), soit reproductives (odeur phéromonale, partenaire sexuel, site d'oviposition). Il est important de noter que l'on ne connaît pas d'Aracée produisant du nectar floral (Schwerdtfeger *et al.* 2002), ce qui pourrait expliquer l'absence des papillons et la rareté des vertébrés (oiseaux, mammifères) et des hyménoptères (abeilles et bourdons) parmi les pollinisateurs connus (Kraemer & Schmitt 1999, Gibernau 2011).

Dans la suite de ce chapitre, nous décrivons les modes de pollinisation des Aracées selon : le type de pollinisateur (abeille, mouche, coléoptère), la nature de l'interaction (mutualisme, antagonisme...), ainsi que l'histoire et l'évolution des interactions Aracées/pollinisateurs.

Les pollinisateurs des Aracées guyanaises

Nous connaissons actuellement les pollinisateurs ou les visiteurs des inflorescences d'Aracées pour 58 genres et environ 165 espèces (Gibernau 2003, 2011, 2015b). Ces nombres sont relativement faibles par rapport à la diversité de la famille (118 genres et environ 3500 espèces) ; ils représentent seulement 49% des genres et 4,7% des espèces ! En conséquence, les pollinisateurs de groupes entiers d'Aracées ne sont pas connus. Avant de décrire les pollinisateurs des Aracées guyanaises, gardons à l'esprit que, dans la plupart des genres, nous connaissons seulement les pollinisateurs d'une espèce ou de quelques espèces ; il est alors hasardeux de généraliser à l'ensemble du genre le(s) pollinisateur(s) connu(s) pour quelques espèces. Dans une telle généralisation, nous présentons une vision simplifiée et incomplète des types possibles de pollinisateurs ; des études futures montreront certainement une plus grande diversité de pollinisateurs chez les Aracées. En Guyane, les Aracées sont représentées par 21 genres et 122 espèces, et nous connaissons les pollinisateurs pour 9 genres (43%) et 21 espèces (17%). Voyons maintenant la diversité des pollinisateurs des Aracées guyanaises (Gibernau 2003, 2011, 2015a).

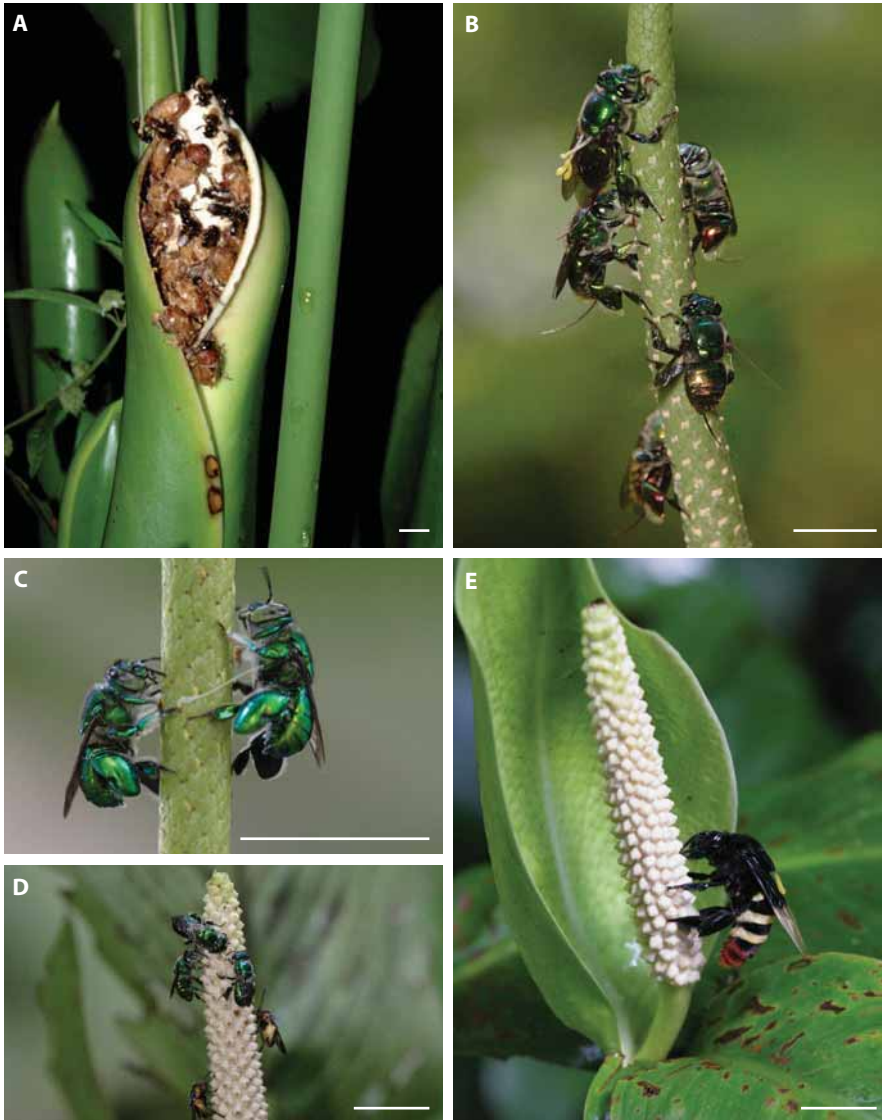


Figure 47. Visite et pollinisation d'Aracées guyanaises par les coléoptères et les abeilles mâles. A. Inflorescence de *Philodendron solimoesense*. Les coléoptères marron (*Cyclocephala colasi*) sont les pollinisateurs alors que les abeilles noires (trigones) ne sont que des visiteurs récoltant du pollen sans polliniser. Photo M. Gibernau. B. *Euglossa piliventris*. L'abeille en haut avec des pollinies d'orchidée collées sur son thorax arpente le spadice d'*Anthurium sagittatum* (= *rubrinervium*). Reproduite d'après Hentrich et al. 2010. *Plant Biology*, vol. 12, p. 590, fig. 1. C. *Euglossa prasina* / *E. mourei* sur le spadice d'*Anthurium thrinax*. Reproduite d'après Hentrich et al. 2010. *Plant Biology*, vol. 12, p. 590, fig. 1. A. D. *Euglossa stilbonota* (endémique de Guyane française) et une mouche *Lepidomyia* sp. (visiteur occasionnel) sur un spadice de *Spathiphyllum humboldtii*. Reproduite d'après Hentrich et al. 2010. *Plant Biology*, vol. 12, p. 590, fig. 1. B. E. *Eulaema bombiformis* collectant du parfum floral sur un spadice de *Spathiphyllum humboldtii*. Photo H. Hentrich. Échelle 1 cm.

La pollinisation par les abeilles

La pollinisation par les abeilles est peu commune chez les Aracées de Guyane. Il existe deux types de pollinisation impliquant les abeilles : soit des abeilles sans dard (tribu des *Meliponini*) qui visitent les inflorescences d'Aracées pour récolter des grains de pollen, soit de grosses abeilles de couleur métallisée (tribu des *Euglossini*) qui visitent les inflorescences d'Aracées pour récolter des cires et/ou des huiles odorantes (Roubik & Hanson 2004). Ces interactions sont des mutualismes, bénéfiques pour chacun des partenaires, la plante assurant sa reproduction et l'insecte récoltant une ressource végétale. Les abeilles mélipones récoltent le pollen pour fabriquer le miel qui leur sert de nourriture. Les mélipones ont été observées sur les inflorescences de différentes espèces d'Aracées mais sont généralement plus des visiteuses que des pollinisatrices (Fig. 47). Par exemple, les inflorescences des *Monstera* sont visitées par des abeilles mélipones dont le rôle en tant qu'agent pollinisateur reste encore à prouver, d'autant plus que la seule étude disponible a montré que *Monstera obliqua* était pollinisé en Guyane par de petits coléoptères Nitidulidés (Chouteau *et al.* 2007b). Les abeilles euglossines sont connues pour polliniser deux espèces d'*Anthurium* (*A. sagittatum* (= *rubrinervium*) et *A. thrinax*) et un *Spathiphyllum* (*S. humboldtii*) (Hentrich *et al.* 2007, 2010). Il est à noter que ce mode de pollinisation est très similaire à la pollinisation d'Orchidées sud-américaines (*Catasetum*, *Cynoches*, *Gongora*, *Mormodes*, *Notylia*, *Stanhopea*...). Même si les fleurs d'Orchidées et les inflorescences d'Aracées sont très différentes, elles ont développé des caractères floraux similaires, particulièrement dans la nature des odeurs florales ou la production de cires et/ou huiles odorantes (Gerlach & Schill 1991, Hentrich *et al.* 2010). Il s'agit ici d'une convergence du mode de pollinisation chez différentes familles de plantes associées à un même type de pollinisateur, les abeilles euglossines (Gerlach & Schill 1991, Roubik & Hanson 2004).

La pollinisation par les coléoptères

La pollinisation par les coléoptères est fréquente chez les Aracées de Guyane. De nombreux genres sont pollinisés via ce mode de reproduction, par exemple *Philodendron*, *Dieffenbachia*, *Caladium* et *Montrichardia* (Gibernau *et al.* 1999, 2000, 2003, Gibernau & Barabé 2002, Maia & Schlindwein 2006, Chartier *et al.* 2009, Gibernau & Chartier 2010, Maia *et al.* 2010, Dötterl *et al.* 2012, Gottsberger *et al.* 2013, Pereira *et al.* 2014, Gibernau 2015a). Les pollinisateurs des *Adelonema* (*Homalomena*), *Syngonium* et *Xanthosoma* ne sont pas connus en Guyane, mais ces genres sont aussi pollinisés par des coléoptères ailleurs en Amérique du Sud (Croat 1981, Garcia-Robledo *et al.* 2004, M. Grayum obs. pers.). Notons que les inflorescences des sept genres précédemment cités sont toutes visitées par des scarabées Dynastinés de la tribu des *Cyclocephalini*.

Mais d'autres coléoptères sont aussi connus pour polliniser les Aracées. En Guyane, *Monstera obliqua* est pollinisé par de petits coléoptères Nitidulidés de 4 à 5 mm de long, *Colopterus amputatus* (Chouteau *et al.* 2007b). Au Costa Rica, 9 espèces d'*Anthurium* sont pollinisées par de petits coléoptères Curculionidés floricoles de moins de 4 mm de long du genre *Cyclanthura* (Franz 2007). Les Curculionidés de la tribu des *Derelomini* sont des pollinisateurs de palmiers et de Cyclanthacées, mais seul le genre *Cyclanthura* pollinise des Aracées (et quelques Cyclanthacées, Franz 2003). Ce genre n'est pas présent en Guyane (Franz 2003), sa distribution étant restreinte à l'Amérique centrale et au nord de l'Amérique du Sud (Costa Rica, Panama, Équateur, Colombie, Venezuela). Mais il serait intéressant de regarder de près,

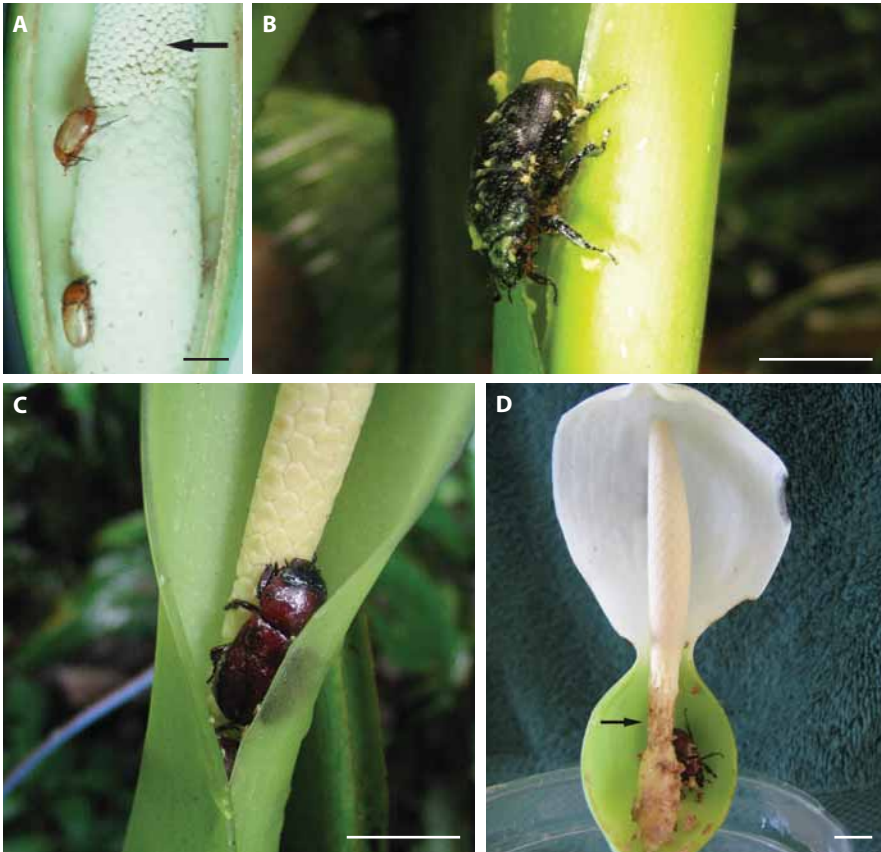


Figure 48. Pollinisation d'Aracées guyanaises par des scarabées (Dynastini, Cyclocephalini). A. Un couple de coléoptères *Cyclocephala colasi* dans la chambre florale de *Philodendron solimoense* au niveau des fleurs femelles réceptives, quelques fleurs stériles sont visibles au dessus de la zone femelle (flèche). Photo M. Gibernau. B. *Erioscelis proba* couvert de résine et de pollen quittant l'inflorescence en phase mâle de *Dieffenbachia paludicola*. Photo M. Gibernau. C. *Cyclocephala rustica* sur les étamines de *Dieffenbachia seguine* attendant la nuit (et l'émission du pollen) pour s'envoler. Photo M. Gibernau. D. *Cyclocephala colasi* dans la chambre de *Caladium bicolor*, le coléoptère a mangé les fleurs stériles (flèche). Photo M. Chartier. Échelle 1 cm.

comme pour les Nitidulidés trouvés dans les inflorescences de *Monstera obliqua*, la présence éventuelle de petits Curculionidés floricoles dans les inflorescences d'Aracées guyanaises.

L'interaction Aracées/coléoptères pollinisateurs est un mutualisme. Les insectes chargés de pollen arrivent dans la chambre florale d'une inflorescence réceptive, attirés par les odeurs, et pollinisent les stigmates (Fig. 48A). Ils resteront dans la chambre florale jusqu'au lendemain lors de la libération du pollen. Ainsi la chambre florale constitue pour ces insectes photophobes un abri durant la journée (Fig. 48C), de même qu'un lieu où ils peuvent se nourrir de fleurs stériles (Fig. 48D) et rencontrer des partenaires sexuels (copulation). Par la suite, les femelles fécondées iront pondre dans le sol ou dans du bois en décomposition. Les larves sont

saprophages et doivent compléter un long cycle de développement dans le sol. Une étude du développement de 3 espèces brésiliennes de *Cyclocephala* a montré qu'il faut compter entre 140 et 170 jours pour passer de l'œuf à l'adulte (Maia 2011). La pollinisation par des coléoptères floricoles particulièrement vorace amène une transformation morphologique supplémentaire dans l'inflorescence. Afin de protéger les fleurs fertiles contenant les ovules ou le pollen et d'assurer la reproduction, l'inflorescence détourne l'appétit des coléoptères vers les fleurs stériles (Fig. 48D). Des travaux récents ont montré que les coléoptères préfèrent manger les fleurs stériles qui sont nutritivement équivalentes mais surtout beaucoup moins bien défendues chimiquement (2 à 3 fois moins de cristaux d'oxalate de calcium) que les fleurs fertiles (Coté & Gibernau 2012, Maldonado *et al.* 2015). Une telle stratégie se retrouve dans de nombreux genres d'Aracées qui présentent une zone entière de fleurs stériles (*Adelonema*, *Caladium*, *Philodendron*, *Syngonium*, *Xanthosoma*) ou des verticilles de fleurs stériles autour de chaque gynécée (*Dieffenbachia*). À noter que de telles fleurs stériles n'existent pas chez *Montrichardia*, un genre plus ancien (Gibernau *et al.* 2003) dont les fleurs fertiles sont protégées contre les insectes par de grandes quantités de cristaux (Coté & Gibernau 2012, p. 114).

La pollinisation par les mouches

Chez les Aracées, il existe deux types de pollinisation par les mouches. Le premier est une interaction mutualiste. Dans ce cas, les mouches femelles pondent leurs œufs à la surface du spadice et les larves font leur cycle biologique en se nourrissant des fleurs mâles en décomposition après la pollinisation. Le développement des larves de ces insectes pollinisateurs ne se fait donc pas aux dépens des graines qui assurent la reproduction de la plante-hôte. On ne connaît pas d'exemple de ce type de pollinisation en Guyane ou en Amérique du Sud. Il existe cependant en Asie tropicale où les mouches du genre *Colocasiomyia* (Drosophilidés) sont associées avec différents genres d'Aracées (Sultana *et al.* 2006, Toda & Lakim 2011, Fartyal *et al.* 2013, Li *et al.* 2014) ; et en Amérique du Nord où une espèce du genre *Elachiptera* (Chloropidés) pollinise *Peltandra virginica* (Patt *et al.* 1995).



Figure 49. *Dracontium polyphyllum* aux Nouragues. A. Inflorescence dans une pelouse (flèche), le creux formé par la spathe est très sombre. B. Détail de l'inflorescence montrant le spadice en phase mâle au creux de la spathe mauve-bordeaux. Échelle 2 cm. Photos M. Gibernau.

Le second type est une interaction antagoniste ; c'est la pollinisation par duperie comme on la connaît chez les espèces d'*Arum* en Europe (Gibernau *et al.* 2004, Chartier *et al.* 2013). L'inflorescence imite visuellement et olfactivement le site d'oviposition des mouches femelles (excréments, matières végétales en décomposition, cadavres). Les femelles dupées sont attirées par l'inflorescence réceptive, capturées dans la chambre florale puis relâchées lors de l'émission du pollen (Gibernau *et al.* 2004, Quilichini & Gibernau 2013). On ne connaît pas en Guyane, ni en Amérique du Sud d'ailleurs, des Aracées avec un tel système de piégeage de pollinisateurs. Cependant nos observations *in situ* suggèrent que *Dracontium polyphyllum* pourrait être pollinisé par duperie, sans système de piégeage. En effet, l'inflorescence de couleur sombre est située au niveau du sol (Fig. 49A) et dégage une odeur nauséabonde. Des mouches Sarcophagidés ont été observées dans les inflorescences de cette espèce (M. Gibernau obs. pers.). La spathe ne forme pas de chambre florale à la base mais plutôt un tube sombre où les mouches entrent pour chercher la source de l'odeur (Fig. 49B). Elles peuvent s'envoler facilement et ne sont pas piégées mais l'odeur est tellement attractive, qu'elles vont et viennent « persuadées » que le site d'oviposition se trouve « là, quelque part » (M. Gibernau obs. pers.). Il est fort probable que les mouches effectuent la pollinisation lors de ces allers venues. Plus d'études sont assurément nécessaires pour bien comprendre la pollinisation de *Dracontium polyphyllum*. Cependant, si nos observations étaient confirmées alors il s'agirait là du premier cas de pollinisation d'Aracée par duperie en Amérique du Sud.

Pollinisateurs non connus

Comme nous l'avons mentionné en début de chapitre, nous ne connaissons pas les pollinisateurs pour de nombreux genres d'Aracées de Guyane : *Anaphyllopsis*, *Dracontium*, *Heteropsis*, *Lemna*, *Lorenzia*, *Philonotion*, *Pistia*, *Rhodospatha*, *Urospatha* et *Wolfiella*. Des études précises sont requises afin de déterminer avec exactitude leur mode de pollinisation, car les observations que nous possédons actuellement ne sont pas suffisantes.

Malgré ce qui a été dit ci-dessus, nous avons inclus *Dracontium* dans cette liste car nos observations ne nous permettent pas de savoir si les mouches Sarcophagidés observées sont de simples visiteurs ou des pollinisateurs. Quelques auteurs mentionnent que les inflorescences des genres *Dracontium* (Amérique centrale et méridionale) et *Dracontioides* (est du Brésil) sont visitées par des mouches (Boos 1997, Zhu & Croat 2004, Gonçalves 2005). Des coléoptères Nitidulidés ont été observés dans les spathes d'*Urospatha* (J. Boos obs. pers.). On ne connaît pas le pollinisateur de *Rhodospatha* même si des coléoptères ont été observés sur les inflorescences (G. Schatz & M. Grayum obs. pers.). De même, il n'y a pas d'étude sur la pollinisation ou la morphologie florale des *Philonotion* dont le genre frère asiatique *Schismatoglottis* est pollinisé par des mouches Drosophilidés (*Colocasiomyia*) qui n'existent pas en Amérique du Sud (Sultana *et al.* 2006). Pour finir, une étude récente étendue sur plusieurs saisons n'a pas permis d'identifier le(s) pollinisateur(s) d'*Anaphyllopsis americana*, suggérant que, chez cette espèce, la pollinisation est un événement très rare et/ou nocturne (Gibernau *et al.* 2010b). Voilà autant d'hypothèses sur la pollinisation de ces Aracées qui restent encore à être confirmées par des études sur le terrain.

La pollinisation des Aracées de Guyane

Nous venons de voir qu'il existait chez les Aracées de Guyane une grande diversité de types de pollinisateurs. Nous allons maintenant détailler quelques exemples de pollinisation. Ils montrent qu'en plus de la grande spécialisation morphologique et physiologique des inflorescences d'Aracées, il existe aussi une forte synchronisation de la période de floraison de la plante et du cycle biologique des insectes qui sont étroitement liés. Il faut voir là le résultat d'une longue coévolution entre les deux protagonistes.

Philodendron solimoense

Philodendron solimoense est une espèce hémiepiphyte d'Amérique du Sud fréquente en Guyane. L'inflorescence est constituée d'un spadice blanc entouré d'une spathe verte à l'extérieur et blanche à l'intérieur (Fig. 48A). Comme chez les autres Aracées, l'inflorescence est protogyne. Les phases femelles et mâles durent chacune quelques heures et sont séparées par un jour d'intervalle. La pollinisation est assurée par le coléoptère *Cyclocephala colasi* (Scarabaeidés, Dynastinés) (Fig. 48A).

L'anthèse de l'inflorescence de *Philodendron solimoense* dure 24 h à cheval sur 2 jours (Gibernau *et al.* 1999). Le premier jour, en fin de matinée ou début d'après-midi, la partie supérieure de la spathe commence à s'ouvrir pour être largement ouverte en début de soirée. C'est juste après la tombée du jour que la pollinisation proprement dite commence. Vers 18h30 la température de l'inflorescence commence à augmenter pour atteindre son maximum vers 20h00 (Seymour *et al.* 2009). La température de l'inflorescence peut dépasser de plus de 15 degrés celle de l'air ambiant (chapitre 5 - La thermogenèse florale, Fig. 62B p. 138). L'inflorescence alors en phase femelle dégage une odeur caractéristique de senteur florale citronnée avec une note épicée (Tableau 8) attirant les *Cyclocephala* chargés de pollen qui commencent à arriver vers 19h00. Dès leur arrivée, ils descendent au fond de la spathe dans la zone des fleurs femelles (Fig. 48A). Nous avons trouvé jusqu'à 55 coléoptères dans une seule inflorescence. Mâles et femelles sont présents dans la chambre florale où ils copulent et se nourrissent de fleurs stériles (Fig. 48A). Là, ils assurent la pollinisation en consommant les sécrétions stigmatiques et en y déposant du pollen. Le spadice continue de chauffer et maintient une température élevée dans la chambre florale, ce qui permet aux coléoptères endothermes de demeurer actifs durant la nuit sans avoir à dépenser trop d'énergie et d'assurer ainsi une bonne pollinisation (chapitre 5 - La thermogenèse florale, Fig. 70 p. 148). Les coléoptères photophobes restent dans la chambre florale durant la journée suivante à l'abri de la lumière. En fin d'après-midi, la spathe sécrète une résine sur sa face intérieure (Fig. 37B p. 91), et vers 19h00 se resserre progressivement du bas vers le haut autour du spadice, forçant l'expulsion des coléoptères. En remontant vers la sortie, les insectes se couvrent de résine. Les étamines libèrent le pollen qui vient se coller sur la résine dont est recouvert le corps des coléoptères (Fig. 48B). Puis les insectes s'envolent dans la nuit à la recherche de l'odeur dégagée par une autre inflorescence en phase femelle, assurant ainsi la pollinisation croisée.

Caladium bicolor

Caladium bicolor est une géophyte très répandue d'Amérique tropicale que l'on trouve fréquemment en Guyane dans les zones habitées. La plupart des plants ont des feuilles

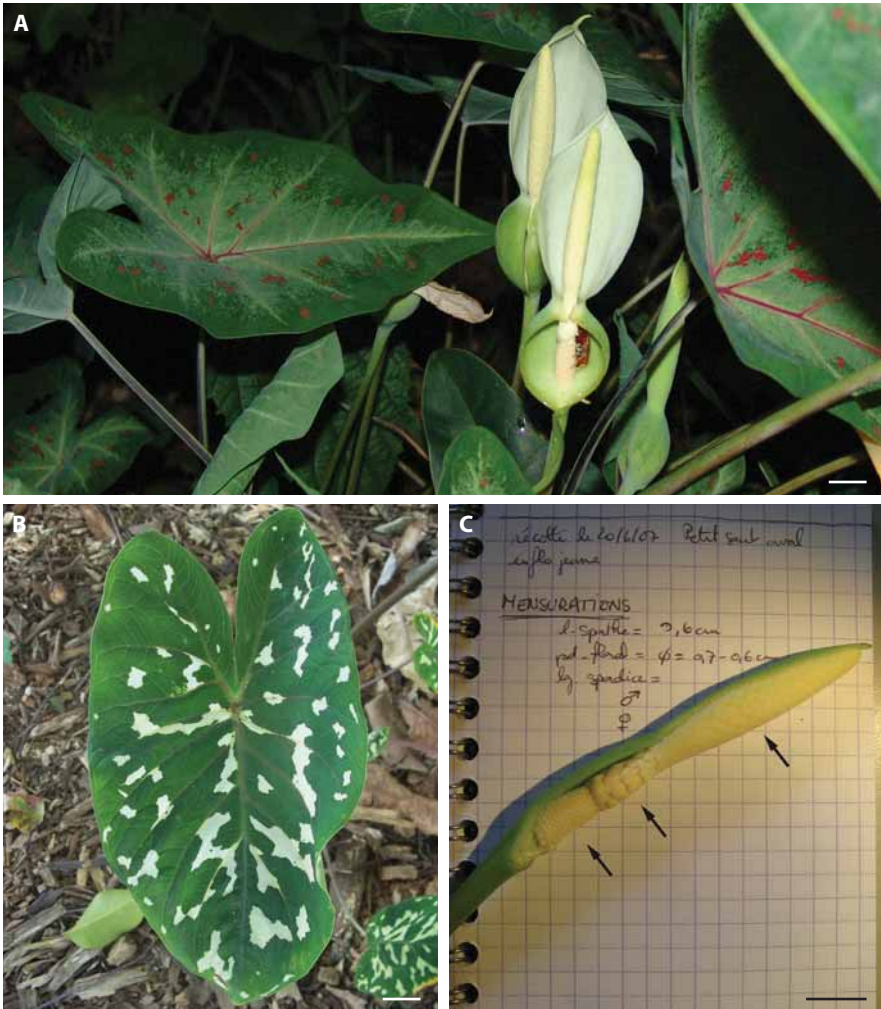


Figure 50. *Caladium bicolor*. A. Individu en fleur ; la feuille est verte tachetée de rouge et l'inflorescence est bicolore. Le haut de la spathe (l'étendard) est blanc alors que le bas de la spathe (le tube) formant la chambre florale est vert (la spathe a été coupée au niveau de la chambre florale qui renferme un coléoptère marron). Photo A. Maia. B. Feuille tachetée de blanc. Photo M. Gibernau. C. Inflorescence en cours d'étude, la spathe a été ôtée, les différentes zones du spadice sont indiquées par des flèches (respectivement de gauche à droite : femelle, stérile, mâle). Photo M. Chartier. Échelle 1 cm.

vertes mais certains possèdent de magnifiques feuilles tachées de rouge et/ou de blanc (Fig. 50B), ce qui leur a valu d'être sélectionnés comme plantes ornementales (Fig. 50A). Les inflorescences sont bicolores ; la spathe est blanche dans sa moitié supérieure et verte dans sa moitié inférieure (Fig. 50A). Le spadice est organisé en trois zones florales du bas vers le haut : femelle, stérile et mâle (Fig. 50C). L'anthèse du *Caladium* est semblable à celle de *Philodendron solimoense* décrit ci-dessus. Il s'agit aussi d'une espèce cantharophile,

pollinisée par des coléoptères du genre *Cyclocephala* à la tombée de la nuit. L'anthèse dure deux jours et le spadice produit de la chaleur (Maia & Schindwein 2006).

Lorsque l'inflorescence est mature, la spathe s'ouvre sur sa moitié supérieure exposant les étamines qui dégagent une odeur fruitée entêtante en début de soirée (Tableau 8). L'entrée de la chambre florale est restreinte par une constriction qui correspond à la zone de changement de couleur de la spathe (Fig. 50A). Les coléoptères attirés olfactivement entrent dans la chambre florale et pollinisent les fleurs femelles alors réceptives, s'ils portent du pollen. Les insectes restent jusqu'au lendemain soir, à l'abri dans la chambre florale, où ils copulent et se nourrissent de fleurs stériles (Fig. 48D). L'inflorescence de *Caladium* ne produit pas de résine comme les *Philodendron* lors de l'émission du pollen. En fait, le pollen est émis par les étamines sous forme de filaments collants comme des colliers de perles enrobés de colle. Le moment où les insectes s'envolent d'une inflorescence qui libère le pollen coïncide avec la réceptivité de nouvelles inflorescences qui signalent par leurs odeurs qu'elles sont prêtes à les accueillir. Trois espèces de *Cyclocephala* (Scarabées, Dynastidés) sont connues pour visiter les inflorescences de *C. bicolor* en Guyane : *C. colasi* dans la région d'Iracoubo ; *C. rufovaria* et *C. rustica* dans la région de Petit-Saut (M. Gibernau obs. pers.).

Le Moucou Moucou

Le Moucou Moucou (*Montrichardia arborescens*) est très fréquent en Guyane sur le bord des rivières et dans les marais (Pripris) où il peut former d'immenses populations, comme c'est le cas dans les marais de Kaw ou le long du fleuve Sinnamary par exemple.

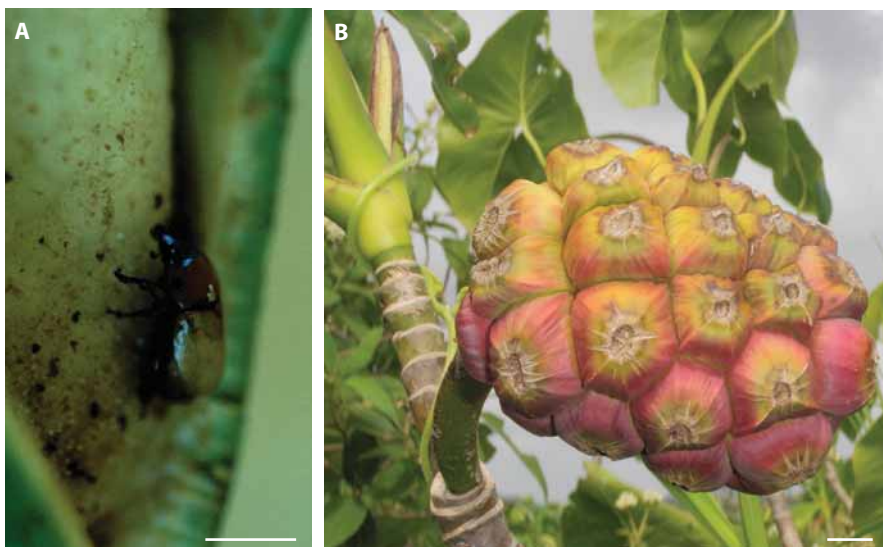


Figure 51. A. Un *Cyclocephala colasi* marchant sur les stigmates à la base du spadice de Moucou Moucou. B. Infrutescence de Moucou Moucou presque à maturité. Échelle 1 cm. Photos M. Gibernau.

La pollinisation cantharophile et crépusculaire de cette espèce est fort semblable à celle des *Philodendron* et de *Caladium* mais avec quelques différences (Gibernau *et al.* 2003). Contrairement aux *Philodendron* et *Caladium*, la spathe du Moucou Moucou ne se referme pas à la fin de l'anthèse, ce qui donne l'impression que l'anthèse dure plus de 2 jours. La partie supérieure de la spathe est déhiscente et finit par tomber le 3^e ou 4^e jour ; la partie basale de la spathe persistente protège les ovaires en maturation. Une autre différence importante est l'absence de fleur stérile dans l'inflorescence du Moucou Moucou. En Guyane, dans la région de Kourou, les pollinisateurs sont des coléoptères Dynastidés tels que *Cyclocephala colasi*, *C. vestita*, *C. varians*, *Erioscelis proba* et *Aspidolea quadrata* (Gibernau *et al.* 2003). Les Coléoptères Dynastidés sont des insectes voraces, ils ne mangent pas que du pollen, mais aussi des pièces florales telles les pétales chez les Annonacées ou Magnoliacées ou les fleurs stériles chez les Aracées (Bernhardt 2000, Coté & Gibernau 2012, Maldonado *et al.* 2015). Les pollinisateurs du Moucou Moucou ne pouvant pas manger de fleurs stériles semblent plutôt « brouter » les stigmates sans endommager les ovaires, ce qui permet le développement des fruits (Fig. 51A).

De plus, chez le Moucou Moucou, la protogynie est partielle, les phases femelle et mâle se chevauchent, et l'inflorescence est autocompatible. En effet si on ensache une inflorescence durant toute l'anthèse elle va donner des graines dans les 2/3 des cas (Gibernau *et al.* 2003). L'insecte pollinisateur n'est donc pas indispensable pour assurer la pollinisation de cette espèce, contrairement aux *Philodendron* ou *Caladium* chez qui la protogynie est complète. Même si l'inflorescence n'attire pas de coléoptères, elle pourra produire des graines par autopolinisation. La vigueur de ces graines n'est cependant pas connue. L'attraction des pollinisateurs du Moucou Moucou est olfactive (Tableau 8) et s'accompagne de production de chaleur. Lorsque le fruit est mature (Fig. 51B), les baies charnues sont consommées directement sur la plante par des oiseaux ou bien elles tombent à l'eau et sont ingérées par des poissons.

Anthurium et Spathiphyllum

La pollinisation de quelques espèces d'*Anthurium* et de *Spathiphyllum* a été récemment étudiée en Guyane à la station de recherches CNRS des Nouragues : *Anthurium sagittatum* (= *rubrinervium*), *A. thrinax* et *Spathiphyllum humboldtii* (Hentrich *et al.* 2007, 2010). Ces 3 espèces terrestres de sous-bois poussent dans des habitats humides près des cours d'eau voire sur de gros rochers.

Une grande diversité d'insectes visite les inflorescences de ces 3 espèces mais seuls quelques-uns sont des pollinisateurs efficaces (Tableau 5). Parmi les 15 espèces d'abeilles euglossines recensées, 3 espèces pollinisent les inflorescences d'*Anthurium sagittatum*, 5 celles d'*A. thrinax* et 7 celles de *Spathiphyllum humboldtii* (Hentrich *et al.* 2010). Mais pour chacune de ces espèces végétales, 2 espèces d'euglossine seulement assurent plus de 80 % des visites. Chez *Anthurium sagittatum*, il s'agit d'*Euglossa piliventris* (67 % des visites) et *E. viridis* (33 %) ; *Euglossa prasina* (87 %) et *E. piliventris* (7%) chez *A. thrinax* ; *Euglossa stilbonota* (61 %) et *Eulaema bombiformis* (19 %) chez *Spathiphyllum humboldtii* (Fig. 47B, C, D).

Les abeilles euglossines ont, au contact des inflorescences, un comportement typique de récolte de sécrétions (cires ou huiles) odorantes (Tableau 6, Hentrich *et al.* 2010). Elles brossent la surface des fleurs du spadice avec leurs pattes antérieures puis volent sur place pour transférer les fragrances dans les poches de leurs tibias postérieurs enflés (Hentrich *et al.* 2010). En général les abeilles commencent à collecter les sécrétions odorantes sur les fleurs de la base du spadice et progressent vers le haut. Lorsqu'elles arrivent en haut, elles volent jusqu'à la base du spadice et recommencent. Ce faisant elles déposent ou récoltent du pollen selon le stade sexuel de l'inflorescence.

La pollinisation de ces 3 espèces d'Aracées est très spécifique. Parmi les 6 espèces majoritaires de pollinisateurs seulement 2 visitent les inflorescences de 2 espèces d'Aracées mais de façon très inégale. *Euglossa piliventris* est le pollinisateur majoritaire (67%) d'*Anthurium sagittatum* et seulement 3% de ces abeilles vont visiter les inflorescences d'*A. thrinax*, ce qui ne représente que 7% des visites chez cette dernière espèce. De même, *Eulaema bombiformis* est un pollinisateur majeur (19%) de *Spathiphyllum humboldtii*, et une seule abeille de cette espèce a été observée visitant une inflorescence d'*Anthurium thrinax* (Hentrich *et al.* 2010).

Cette pollinisation spécifique assure l'isolement reproducteur entre ces 3 espèces d'Aracées avec une faible probabilité d'hybridation. Cette spécificité est expliquée d'une part par des phénologies décalées et, d'autre part, par des bouquets floraux différents (Tableau 6). Les abeilles euglossines visitent et pollinisent les inflorescences de ces Aracées surtout en matinée. La première espèce à être réceptive est *Spathiphyllum humboldtii* entre 7h00 et 12h00 avec un maximum de visites entre 8h30 à 10h00 (1 visite/min). Les 2 espèces d'*Anthurium* ont une phénologie florale un peu plus tardive avec sensiblement les mêmes plages horaires: *Anthurium thrinax* entre 9h00 et 14h00, avec un maximum de visites entre 10h30 et 11h30 (1,5 visites/min), et *Anthurium sagittatum* entre 9h30 et 15h00 avec un maximum de visites entre 10h45 et 11h45 (1,2 visites/min) (Hentrich *et al.* 2010).

D'autre part, les bouquets floraux ont des compositions différentes (Tableau 6), ce qui peut renforcer les mécanismes de spécificité. Pour chacune des 3 espèces, 4 molécules seulement représentent entre 78 et 92% du bouquet floral. Les 2 espèces d'*Anthurium* ont 2 molécules en commun mais pas dans les mêmes proportions (Tableau 6). Ce résultat pourrait expliquer le faible taux « d'erreur » observé chez *Euglossa piliventris*. L'odeur florale de *Spathiphyllum humboldtii* apparaît très différente puisque seul le cinéole (composé minoritaire à 2%) se retrouve dans les senteurs florales des deux *Anthurium* (Tableau 6).

Monstera obliqua

Monstera obliqua est une espèce hémipiphyte grimpante de sous-bois (Fig. 52). Le spadice de petite taille (moins de 5 cm de long), entouré d'une spathe verte (Fig. 52A), devient jaunâtre à maturité (Fig. 52B). L'anthèse commence très tôt le matin aux environs de 6h00. Le spadice est faiblement thermogénique (0,6°C au-dessus de l'air ambiant) et odorant. La spathe gonfle créant ainsi une chambre florale fermée autour du spadice qui

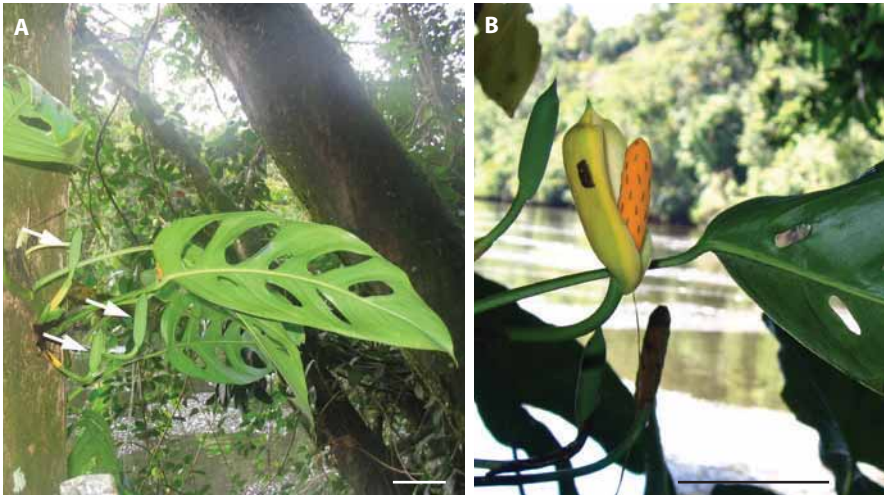


Figure 52. *Monstera obliqua* sur le bord du fleuve Sinnamary. A. Individu avec de jeunes inflorescences fermées (flèches). Photo M. Gibernau. B. Détail d'une inflorescence, le spadice est orange, la spathe est vert-jaunâtre à l'extérieur et blanche à l'intérieur. Échelle 5 cm. Photo M. Chartier.

n'est pas visible (Chouteau *et al.* 2007b). Les stigmates humides et turgescents, recouverts de sécrétions stigmatiques, sont alors réceptifs. Le lendemain matin (10h00-11h00), les stigmates sont secs et ne semblent plus être réceptifs. La spathe s'ouvre alors, exposant le spadice qui dégage encore son bouquet floral durant toute la journée (Fig. 52B). Durant la nuit, l'inflorescence entre en phase mâle et l'activité thermogénique devient plus forte à partir de 21h30 (2°C au-dessus de l'air ambiant). Aux environs de 3h00 du matin, le pollen est émis de manière synchrone par toutes les étamines et reste collé aux sacs polliniques. L'inflorescence n'émet plus d'odeur. Des expériences d'ensachage ont montré que *M. obliqua* est incapable de s'autopolliniser et nécessite donc l'action d'agents externes pour assurer sa reproduction (Chouteau *et al.* 2007b).

Les pollinisateurs sont de petits coléoptères Nitidulidés de 4 à 5 mm de long, *Colopterus amputatus* (Chouteau *et al.* 2007b). Ils arrivent dans les inflorescences à divers moments de la journée et avant l'aube. Lorsqu'ils visitent une inflorescence en phase femelle, la spathe est encore fermée. Ces petits coléoptères ont le corps aplati, ce qui leur permet de se glisser entre les bords imbriqués de la spathe et d'accéder ainsi à la chambre florale. La plupart d'entre eux (83 %) transportent de petits amas de pollen sur leur face ventrale qui entreront en contact avec les stigmates lorsqu'ils marcheront sur le spadice. La chambre florale renferme entre 3 et 25 coléoptères qui copulent et se nourrissent probablement des sécrétions stigmatiques. Lorsque la spathe s'ouvre, les coléoptères restent cachés durant la journée dans le creux de la spathe ou derrière le spadice. Au moment de l'émission du pollen (3h00 du matin), les coléoptères s'activent au contact du spadice chaud et se nourrissent de pollen s'enduisant ainsi le corps de petits amas collants de grains de pollen. Après 6h00 du matin, il n'y a plus de coléoptères ni de pollen dans les inflorescences, les

insectes chargés de pollen se sont envolés à la recherche d'une inflorescence réceptive et odorante (Chouteau *et al.* 2007b).

Les odeurs florales

Les Aracées sont entomophiles et pollinisées par divers types d'insectes qui utilisent les signaux provenant des fleurs pour récupérer les ressources qu'elles produisent. Parmi les signaux floraux, les odeurs jouent un rôle majeur dans l'attraction des pollinisateurs. Ces insectes ayant des sensibilités olfactives très différentes, les odeurs florales qui les attirent sont aussi contrastées. Si les pollinisateurs d'Aracées sont globalement peu connus, les informations sur les odeurs florales sont encore plus rares. Actuellement, elles ne sont connues que dans 14 genres, soit environ 70 espèces, ce qui est faible en comparaison avec la diversité de la famille. Beaucoup d'informations concernent les Aracées des régions tempérées et particulièrement celles qui ont une mauvaise odeur pour l'Homme (Urru *et al.* 2011, Chartier *et al.* 2013). Peu d'études portent sur les odeurs florales des Aracées néotropicales et la plupart d'entre elles concernent les parfums d'*Anthurium* et de *Spathiphyllum* (Gerlach & Schill 1991, Schwerdtfeger *et al.* 2002, Hentrich *et al.* 2007, 2010) et quelques espèces pollinisées par des coléoptères (Gibernau *et al.* 2003, Maia *et al.* 2010, 2012, Dötterl *et al.* 2012, Gottsberger *et al.* 2013, Pereira *et al.* 2014). Des techniques de coloration *in situ* permettent de localiser dans les tissus floraux les vésicules renfermant les huiles odorantes avant leur libération dans l'air (Fig. 53, Leguet *et al.* 2014).

Revenons aux parfums. Certaines abeilles euglossines mâles pollinisent des Aracées en récoltant une huile ou une cire parfumée. Les odeurs qu'elles cherchent à collecter sont particulières car elles ont une fonction précise dans leur parade nuptiale (phéromone et/ou parfum de nid). Par exemple *Spathiphyllum wallisii*, en culture au Jardin botanique

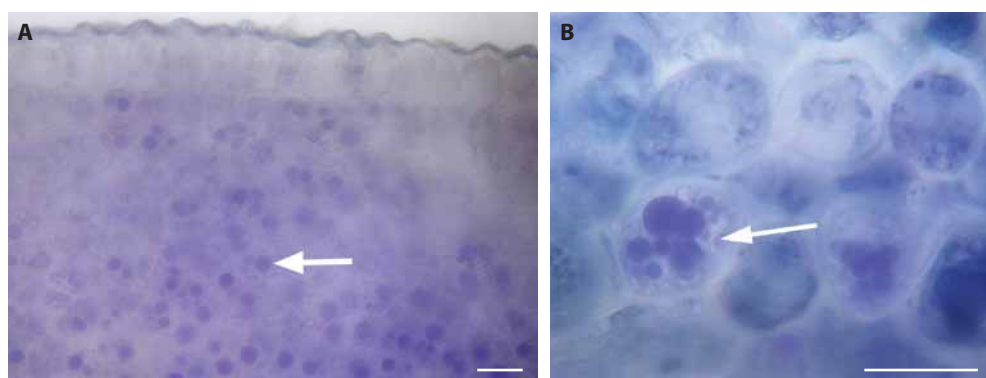


Figure 53. Coloration *in situ* des vésicules contenant les odeurs. A. Coupe d'une étamine de *Dieffenbachia seguine* montrant que les odeurs florales sont stockées dans des vésicules (cercles violets). B. Détail d'étamine de *Caladium bicolor* montrant une cellule remplie de plusieurs vésicules (violette) qui renferment les odeurs florales sous forme d'huile. Échelle 30 µm. Photos A. Leguet.

Tableau 6. Composition des odeurs florales de deux espèces d'*Anthurium* et d'un *Spathiphyllum* de Guyane française. Noms et pourcentages moyens des principales substances dans la composition de l'odeur florale (Hentrich *et al.* 2010).

<i>Anthurium sagittatum</i>		<i>Anthurium thrinax</i>		<i>Spathiphyllum humboldtii</i>	
Méthyle salicylate	26%	Triméthyle pentadécane	50%	Ipsdiénol	60%
Heptadécène	25%	Cinéole	18%	Myrcène	23%
Cinéole	18%	Heptadécène	8%	Epoxy-myrcène	7%
Benzoate de benzyle	9%	Limonène	4%	Cinéole	2%
Total	78%	Total	80%	Total	92%

d'Heidelberg (Allemagne), exhale une forte odeur épicée composée de α -farnésène (56%) et d'esters benzyliques (22%) (Gerlach & Schill 1991). En Guyane, les senteurs florales de deux espèces d'*Anthurium* et d'une espèce de *Spathiphyllum*, pollinisées par des abeilles euglossines, ont été analysées (Tableau 6, Hentrich *et al.* 2010). Les fleurs émettent une forte odeur, plaisante et peu complexe, constituée d'une douzaine de composés dont 4 majoritaires constituent de 78 à 92% des émissions totales. L'odeur florale d'*Anthurium sagittatum* est constituée de méthyle salicylate, d'heptadécène, de cinéole et de benzoate de benzyle (Tableau 6). Quant à *Anthurium thrinax*, son odeur est dominée par du triméthyle pentadécane, mais on trouve aussi le cinéole et l'heptadécène comme substances majoritaires (Tableau 6). Enfin, l'odeur florale de *Spathiphyllum humboldtii*, dominée par l'ipsdiénol, apparaît très différente puisque seul le cinéole (substance minoritaire à 2%) se retrouve dans les senteurs florales des deux *Anthurium* (Tableau 6).

Le genre *Anthurium* compte quelque 1 000 espèces en Amérique du Sud et montre une grande diversité d'odeurs florales (Schwerdtfeger *et al.* 2002). Les odeurs agréables au nez humain proviennent principalement de composés issus de la famille chimique des terpènes, comme le linalol et le cinéole. D'autres composés de la même famille donnent à certains *Anthurium* une odeur de menthe (sabinène, menthol, carvone) ou de pin (α et β pinènes, myrcène). La pollinisation de ces espèces n'a pas encore été étudiée. Par ailleurs une espèce du Guatemala, *A. salvadorensis*, possède une odeur florale plutôt rance de fruits mûrs qui renferme des esters d'acides gras caractéristiques de ce type d'odeur (éthyle-2-méthyle butyrate, acétate d'hexyle, méthyle-5-heptényle acétate, éthyle valérate) ; dès lors, la présence d'une pollinisation par des drosophiles et autres mouches des fruits est très probable (Schwerdtfeger *et al.* 2002).

Les inflorescences des Aracées pollinisées par des coléoptères Scarabéidés émettent de fortes odeurs perceptibles à plusieurs mètres, et de composition en général assez simple (rarement plus de 12 composés). Les émissions volatiles sont dans tous les cas dominées par 1 à 4 composés. Par exemple, les odeurs florales de *Philodendron solimoense* ou de *P. melinonii* ne renferment que 1 composé majoritaire mais qui n'est pas le même, il s'agit respectivement de la jasmone et du triméthoxy benzène (Tableau 7). Les odeurs de *P. acutatum* et de *P. billietiae* sont dominées par la même molécule majoritaire, le p-vinyle anisole mais en mélange avec d'autres substances (Tableau 7).

Tableau 7. Composition des odeurs florales de quatre espèces de *Philodendron* de Guyane française. Noms et pourcentages moyens des principales substances dans la composition de l'odeur florale.

	<i>P. acutatum</i>	<i>P. billietiae</i>	<i>P. melinonii</i>	<i>P. solimoense</i>
p-vinyle anisole	57%	89%	-	-
Diméthoxy styrène	25%	-	-	-
Triméthoxy benzène	13%	-	94%	-
Jasmone	-	-	-	95%
Sesquiterpène inconnu	-	9%	-	-
Total	95%	98%	94%	95%

Données : M. Gibernau, M. Chartier, M. Duvignau, A. Leguet, A. Maia

Nous connaissons les odeurs florales de 4 autres espèces d'Aracées guyanaises aussi pollinisées par des coléoptères du genre *Cyclocephala* (Tableau 8). Chez ces espèces le bouquet est aussi composé de peu de substances où seulement 2 ou 3 composés sont majoritaires. Par exemple, les 2 espèces de Moucou Moucou (*Montrichardia arborescens* et *M. linifera*) ont des odeurs assez semblables dominées par la jasmone et le triméthoxy benzène, molécules majoritaires de l'odeur de *Philodendron solimoense* et de *P. melinonii*, mais avec des proportions différentes (Tableau 8). Les odeurs de *Dieffenbachia seguine* et de *Caladium bicolor* renferment 3 molécules majoritaires : on retrouve la jasmone ou le triméthoxy benzène mais en association avec d'autres composés (Tableau 8). Chez *D. seguine*, la jasmone est associée avec 2 molécules non encore identifiées qui sont probablement des dérivés de la jasmone. Chez *C. bicolor*, le triméthoxy benzène est mélangé avec du vératrole et du thiazole.

Il est intéressant de noter que les Scarabéidés en général et les *Cyclocephala* en particulier pollinisent des espèces d'autres familles d'Angiospermes telles que les Arécacées, les Cyclanthacées, les Nymphéacées, les Magnoliacées ou encore les Annonacées. Une étude comparative de différentes odeurs impliquées dans l'attraction des coléoptères pollinisateurs représente une piste de recherche en écologie chimique très intéressante.

La pollinisation par des mouches qui pondent sur l'inflorescence n'est pas connue en Amérique du Sud. Chez l'espèce asiatique *Alocasia odora*, l'odeur florale est composée de 3 molécules communément trouvées dans les senteurs florales (diméthyle nonatriène, méthyle benzoate et méthyle salicylate). L'originalité du message olfactif réside dans leur association en un bouquet, combinaison, unique qui assure la reconnaissance et la spécificité de l'interaction avec les pollinisateurs (Miyake & Yafuso 2003). Par ailleurs, le Peltandre de Virginie (*Peltandra virginica*), une Aracées indigène de l'est de l'Amérique du Nord, est pollinisée spécifiquement par une mouche Chloropidé (*Elachiptera formosa*). Cette plante émet une odeur de moisi et de résine due à un composé aliphatique original et unique au monde : le triméthyle-2,5-dioxabicyclo [3,2,1] nonane (Patt *et al.* 1992). La spécificité de la reconnaissance de la plante hôte par la mouche Chloropidé est donc sans aucun doute basée sur cette molécule complexe et unique (Patt *et al.* 1995).

Tableau 8. Composition des odeurs florales de quatre espèces d'Aracées de Guyane française. Noms et pourcentages moyens des principales molécules dans la composition de l'odeur florale.

	<i>Dieffenbachia seguine</i>	<i>Caladium bicolor</i>	<i>Montrichardia arborescens</i>	<i>Montrichardia linifera</i>
Triméthoxy benzène	-	62 %	78 %	68 %
Jasmone	66 %	-	19 %	29 %
Vératrole	-	22 %	-	-
Thiazole	-	15 %	-	-
Inconnue 1	10 %	-	-	-
Inconnue 2	22 %	-	-	-
Total	98 %	99 %	97 %	97 %

Données : M. Gibernau, M. Chartier, M. Duvignau, A. Leguet, A. Maia

De même, la pollinisation par duperie n'est pas connue en Amérique du Sud. Les odeurs florales sont diverses : elles imitent de la matière végétale en décomposition, une bouse, un fruit pourri, un champignon ou un cadavre de vertébré. Certaines espèces du genre *Arum* d'Europe de l'Ouest émettent une odeur putride de matière organique en décomposition, d'excréments ou d'urine à base de cétones (heptanone), d'indole (un composé azoté), de quelques terpènes (citronellène, germacrène, p-crésol) et de sesquiterpènes (caryophyllène) (Gibernau *et al.* 2004, Chartier *et al.* 2013). Une espèce du Moyen-Orient, *Arum palaestinum*, pollinisée par les mouches des fruits (Drosophilidés), émet une odeur de fruit fermenté, à base de composés dérivés des acides gras (acétate d'éthyle, éthanol, acide acétique) (Stökl *et al.* 2010, Urru *et al.* 2011). D'autres exemples de pollinisation par duperie bien connus concernent des espèces asiatiques des genres *Amorphophallus* et *Sauromatum*, ou encore l'*Arum* mange-mouches de Corse (*Helicodiceros muscivorus* ; Seymour *et al.* 2003b). Les inflorescences de ces Aracées produisent des odeurs nauséabondes de viande ou de poisson avariés grâce à des composés soufrés, les sulfides (diméthyle di- ou tri-sulfides), ou des amines (triméthyle amine) et des dérivés d'acide gras (Hadacek & Weber 2002, Sternsmyr *et al.* 2002).

En conclusion, les Aracées, de par leurs mécanismes de pollinisation variés, non seulement en termes d'agents pollinisateurs (abeilles, mouches, coléoptères) mais aussi en termes de type d'interactions pollinisateurs/inflorescences (récompenses nutritives ou reproductrices, duperie) ont développé une grande diversité d'odeurs florales. Ces odeurs constituent le médiateur chimique dans l'attraction des insectes pollinisateurs qui reconnaissent ainsi les inflorescences d'Aracées (identification olfactive). Dans les interactions mutualistes, ce message volatil est « honnête » dans le sens qu'il annonce une ressource que l'insecte obtiendra en échange de son comportement de pollinisateurs. En revanche, le message est « malhonnête » dans les cas d'interactions antagonistes car, ici, seule la plante obtiendra un bénéfice de cette interaction.

Les modes de pollinisation et leur évolution

Les morphologies florales

Les caractères floraux, tels que la couleur, la taille, la forme ou la senteur sont en général liés aux types de pollinisateurs. On peut, dans de nombreux cas, prévoir le type de pollinisateur en observant une fleur. Ces adaptations impliquent que des fleurs appartenant à différents genres ou familles et pollinisées par un même pollinisateur ont développé un certain nombre de caractères communs de manière indépendante, on parle alors de convergence évolutive. Les différents types de morphologie florale adaptés à une catégorie de pollinisateurs ont été appelés syndromes de pollinisation (Faegri & van der Pijl 1979, Fenster *et al.* 2004). Ainsi, il serait possible de discriminer les espèces pollinisées par des insectes appartenant à des ordres différents sur la base unique des caractères floraux. Nous avons étudié cette question en mesurant une quinzaine de caractères floraux quantitatifs chez 68 espèces d'Aracées appartenant à 41 genres (Chouteau *et al.* 2008, Gibernau *et al.* 2010a). Les caractères mesurés comprenaient par exemple le nombre de fleurs mâles et femelles, le nombre d'ovules et de grains de pollen produits par fleurs, la surface stigmatique ou le ratio pollen/ovule. Pour chaque espèce étudiée, le type de pollinisateur (hyménoptère, coléoptère ou diptère) a été noté lorsqu'il était connu.

L'analyse multivariée des caractères floraux des différentes espèces d'Aracées étudiées permet de distinguer trois types de pollinisateurs (hyménoptères, coléoptères et diptères), même si deux types se mélangent partiellement et si quelques espèces ne sont pas classées dans les bons groupes selon l'analyse (Fig. 54).

Des analyses de variance (Gibernau *et al.* 2010a) ont permis de mettre en évidence les caractères floraux quantitatifs discriminant statistiquement au moins un type de pollinisateurs. Le volume du grain de pollen varie en fonction du type de pollinisateur, il est statistiquement plus gros chez les espèces pollinisées par des coléoptères (moyenne : $419828 \mu\text{m}^3$) que chez les espèces pollinisées par des diptères (moyenne : $28903 \mu\text{m}^3$) ou des hyménoptères (moyenne : $15145 \mu\text{m}^3$). De même, la surface du stigmate est plus grande chez les espèces pollinisées par des coléoptères (moyenne : $3,85 \text{ mm}^2$) que chez les espèces pollinisées par des diptères (moyenne : $0,90 \text{ mm}^2$) ou des hyménoptères (moyenne : $0,64 \text{ mm}^2$). Le nombre d'ovules par fleur est significativement plus faible chez les espèces pollinisées par des hyménoptères (moyenne : 4,9) que chez les espèces pollinisées par des coléoptères (moyenne : 21,9) ou des diptères (moyenne : 22,3). Le nombre de fleurs fertiles varie aussi entre les espèces pollinisées par des types différents de pollinisateurs. Chez les espèces à fleurs bisexuées pollinisées par des hyménoptères, le nombre de fleurs est élevé (moyenne : 800). Chez les espèces à fleurs unisexuées pollinisées par les coléoptères, le nombre total de fleurs fertiles est inférieur (moyenne : 650), mais il y a, en moyenne, deux fois plus de fleurs mâles que femelles (moyennes de 500 et 250 respectivement). On trouve le même rapport de 2 fleurs mâles pour 1 fleur femelle (moyennes de 210 et 120 respectivement) chez les espèces visitées par des diptères bien qu'elles possèdent un plus petit nombre total de fleurs (moyenne : 350).

Dans l'analyse multivariée, les espèces d'Aracées dont le ou les pollinisateurs sont inconnus (cercles sur la Fig. 54) se placent au sein d'un des trois types de pollinisateurs en fonction de leurs caractères floraux. Par exemple, les espèces d'*Adelonema* (*Homalomena*) sont placées dans le groupe des espèces pollinisées par des coléoptères, ce qui tendrait à confirmer les observations anecdotiques faites en Amérique du Sud. Il faut considérer que ces regroupements restent une hypothèse de travail qu'il est nécessaire de valider par des observations et des études sur le terrain. Si nous considérons les espèces dont la position paraît surprenante (« mal classées ») dans l'analyse, il y en a 12 sur les 51 espèces dont le pollinisateur est connu (Fig. 54). Il s'agit d'espèces dont les caractères floraux les rapprochent théoriquement d'un type de pollinisateur connu alors que les observations indiquent clairement qu'elles sont pollinisées par un autre type d'insecte. Par exemple, *Caladium bicolor* (Cb) et *Xanthosoma conspurcatum* (Xc) sont connus pour être pollinisés par des coléoptères (Garcia-Robledo *et al.* 2004, Maia & Schlindwein 2006, Chartier *et al.* 2009), alors que dans l'analyse ils sont

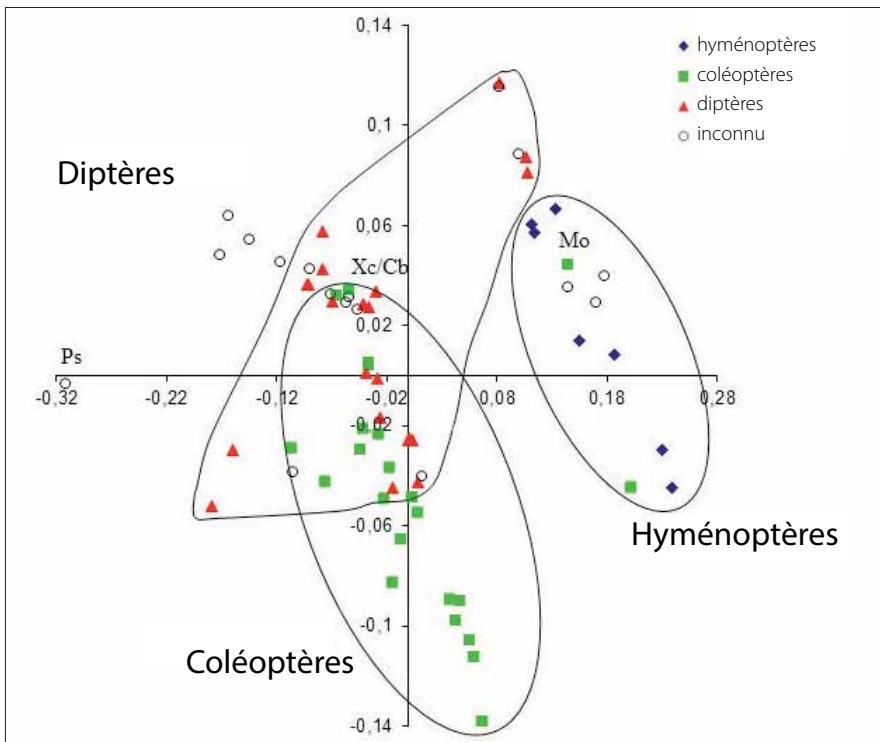


Figure 54. Analyse multivariée des caractères floraux d'espèces d'Aracées dont les pollinisateurs sont connus (symboles colorés) ou pas (cercles). Les trois groupes (ellipsoïdes) représentés par les caractères de couleur correspondent aux trois grands types de pollinisateurs. Les lettres correspondent aux Aracées guyanaises qui ne devraient pas, selon leurs caractères floraux, être placées dans les groupes où ils sont (voir explications dans le texte) : Xc : *Xanthosoma conspurcatum*, Cb : *Caladium bicolor* et Mo : *Monstera obliqua*. À noter une espèce à part près de l'axe, complètement à gauche, Ps : *Pistia stratiotes*. Redessinée d'après Gibernau *et al.* 2010a. Aarhus University Press, vol. *Monocots*, p. 110, fig. 1.

classés parmi les espèces pollinisées par des diptères (Fig. 54). Au contraire, *Monstera obliqua* (Mo), connu pour être pollinisé par de petits coléoptères Nitidulidés (Chouteau et al. 2007b) se place parmi les espèces pollinisées par des hyménoptères (Fig. 54).

Comment peut-on expliquer que des espèces soient « mal classées », c'est-à-dire ne correspondent pas au groupe prévu par l'analyse ? Il existe plusieurs possibilités. D'abord il pourrait s'agir d'erreurs méthodologiques soit dans l'identification du « vrai » pollinisateur soit dans les mesures des caractères floraux considérés. Autre hypothèse : un changement récent (à l'échelle évolutive) du type de pollinisateur d'une espèce a pu se produire sans qu'il soit possible de le détecter par la méthode d'analyse utilisée. Ou bien encore, les deux types d'insectes (l'observé et le théorique) pourraient exercer sur les fleurs des pressions de sélection similaires (au moins partiellement) ; ce qui conduit à une convergence des caractères floraux et donc à une discrimination (basée sur les caractères floraux) incomplète entre les fleurs associées à ces deux types de pollinisateurs. Enfin, dernière explication, l'espèce d'Aracée pourrait tout simplement être pollinisée par les deux types de pollinisateurs à la fois.

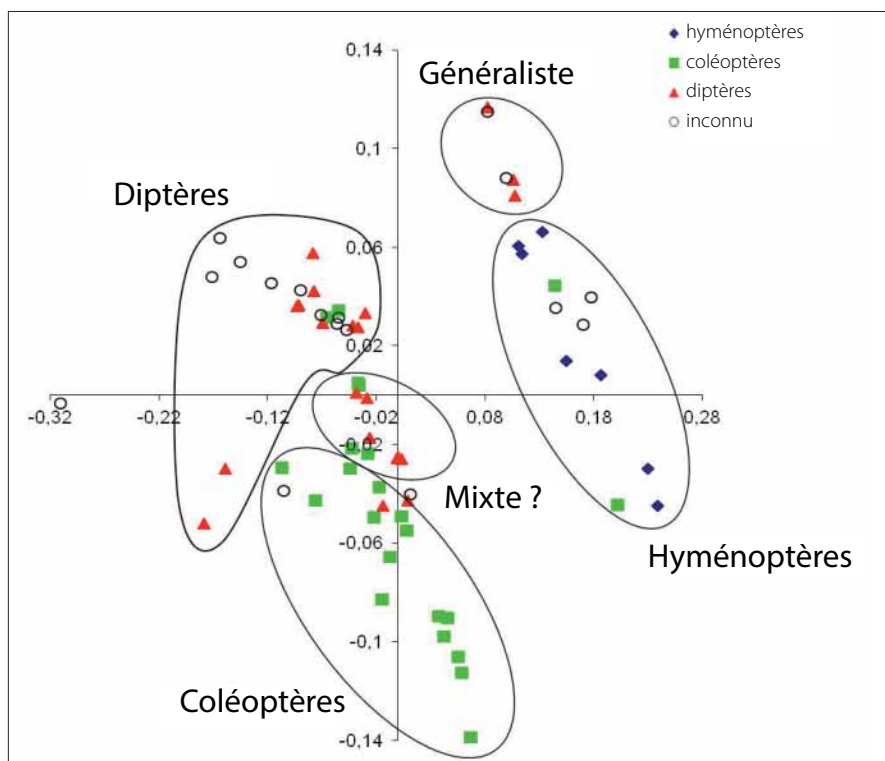


Figure 55. Interprétation de l'analyse multivariée des caractères floraux d'espèces d'Aracées. Les groupes représentés par des cercles et ellipses sont les groupes morpho-fonctionnels issus de notre interprétation de l'analyse multivariée (voir explications dans le texte). Redessinée d'après Gibernau et al. 2010a. Aarhus University Press, vol. *Monocots*, p. 111, fig. 2.

Le groupe d'espèces, se situant en haut à droite de l'analyse multivariée (Fig. 55), comprend des espèces appartenant aux sous-familles des Lasioïdées (*Dracontium polyphyllum*, *Anaphyllopsis americana* et *Dracontioides descicens*) et des Orontioïdées (*Lysichiton camtschatcense*, *Symplocarpus renifolius* et *S. foetidus*), sans relation avec les groupes pollinisés par les hyménoptères, les coléoptères, ou les diptères. Or 4 de ces espèces (*A. americana*, *L. camtschatcense*, *S. renifolius* et *S. foetidus*) sont effectivement pollinisées de manière non spécifique par divers types d'insectes (Uemera *et al.* 1993, Tanaka 2004, Gibernau *et al.* 2010b, Gibernau 2011). Ce groupe représente un type d'assemblage floral différent des autres et correspond à un système de pollinisation généraliste (Chartier *et al.* 2014). Ainsi, il y aurait quatre types d'assemblages floraux différents selon le type de pollinisation des Aracées : généraliste, par les hyménoptères, par les diptères ou par les coléoptères. Entre ces deux derniers groupes, il pourrait exister un type d'assemblage intermédiaire (groupe Mixte) qui correspondrait aux espèces pollinisées par des coléoptères et des diptères, ce qui expliquerait le chevauchement des espèces pollinisées par ces deux types de pollinisateurs et le nombre d'espèces « mal classées » présents dans cette zone du graphique (Fig. 55). Pour avoir le fin mot de l'histoire, il faut étudier en détail les mécanismes de pollinisation de chacune des espèces « mal classées ».

Évolution des pollinisateurs, des modes de pollinisation et des caractères floraux

Nous venons de voir qu'il existait 4 types d'assemblages de caractères floraux bien différenciés correspondant aux espèces d'Aracées pollinisées par les hyménoptères, les diptères, les coléoptères ou de manière généraliste. Cela représente une vision statique où des ensembles de caractères floraux ont été corrélés à des types de pollinisateurs. Une telle approche est intéressante car elle permet d'avoir une interprétation fonctionnelle et de comprendre pourquoi la morphologie inflorescentielle est intimement liée à tel ou tel pollinisateur. De plus, cela permet, dans une certaine mesure, de prédire le type de pollinisateur potentiel en connaissant les caractères floraux ou vice-versa. Mais qu'en est-il de la mise en place et de l'évolution de ces interactions entre caractères floraux et pollinisateurs ? Quel est le système de pollinisation ancestral chez les Aracées ? Est-ce qu'un même système de pollinisation n'est apparu qu'une seule fois chez les Aracées ? La réponse à ces questions s'appuie sur la connaissance, pour le plus grand nombre possible de genres, de 4 types d'information : les caractères floraux, le(s) pollinisateur(s), le système de pollinisation et la position phylogénétique au sein de la famille. Les trois premiers types d'information ont déjà été présentés dans le paragraphe précédent. La quatrième information est obtenue à partir d'un arbre phylogénétique basé sur l'analyse de séquences d'ADN. Dans notre cas, nous avons analysé des séquences correspondant à quatre gènes chloroplastiques et un gène nucléaire (Chartier *et al.* 2014) pour obtenir un arbre consensus par maximum de vraisemblance et inférence Bayésienne (Fig. 56). Une fois l'arbre obtenu, on associe à chaque genre actuel de l'arbre phylogénétique les caractères floraux, les pollinisateurs et les modes de pollinisation correspondant. Ensuite, des méthodes de cartographie stochastique bayésiennes et des tests de corrélations d'associations de caractères adaptés aux arbres phylogénétiques, permettent de déterminer les états ancestraux les plus probables et donc l'histoire évolutive (Chartier *et al.* 2014).

L'ancêtre des Aracées était probablement pollinisé de manière généraliste en attirant des insectes de différents ordres (Fig. 56A) suivant un mutualisme par récompense (Fig. 56B).

Ce mode de pollinisation s'observe actuellement chez les Proto-Aracées comme le genre *Symplocarpus*. Ce mutualisme par récompense s'est spécialisé une première fois en passant d'un mode de pollinisation généraliste à une pollinisation par des hyménoptères chez les Monstéroïdées et Pothoïdées (nœud 1 de la Fig. 56A). Un deuxième changement du mode de pollinisation est apparu dans le clade suivant, les Lasioidées (nœud 2 de la Fig. 56), avec une pollinisation par des diptères associée à la duperie ou un mutualisme par récompense (Chartier *et al.* 2014). Un troisième changement important du mode de pollinisation a eu lieu chez l'ancêtre des Aracées à fleurs unisexuées (nœud 3 de la Fig. 56) avec l'apparition d'une pollinisation par des coléoptères associée à un mutualisme avec imbrication des cycles de reproduction. Ce mode de pollinisation se retrouve chez *Montrichardia*, le clade des *Philodendron* (nœud 4 de la Fig. 56) et des *Caladium* (nœud 6 de la Fig. 56). La pollinisation par des coléoptères a évolué deux fois de manière indépendante vers la pollinisation par des diptères associée à un mutualisme avec imbrication des cycles de reproduction de la plante (hôte) et de son pollinisateur dans les clades des *Schismatoglottis* (nœud 5 de la Fig. 56) et des *Alocasia* (nœud 7 de la Fig. 56). Ce mutualisme a connu une dernière évolution vers une pollinisation par duperie des diptères dans le clade des *Arum* (nœud 8 de la Fig. 56, Chartier *et al.* 2014).

Quant aux caractères floraux, ils ont évolué de manière synchrone avec des changements de pollinisateurs et/ou de modes de pollinisation. On ne peut pas à proprement parler de coévolution car nous n'avons pas démontré que ces changements de pollinisateurs ont modifié les traits floraux qui à leur tour ont augmenté l'efficacité des nouveaux pollinisateurs (Chartier *et al.* 2014). Par ailleurs, il est difficile à cette échelle de savoir qui des caractères floraux ou des pollinisateurs ont d'abord changé dans les différentes étapes évolutives. Cependant la non indépendance des caractères floraux et des modes de pollinisation suggère l'existence de phénomènes de coévolution entre les caractères floraux et les pollinisateurs chez les Aracées. Ainsi les complexes de caractères floraux adaptés à un type de pollinisateur sont issus d'une dynamique d'interactions, voire de coévolution, entre les Aracées et leurs pollinisateurs depuis plus de 100 millions d'années (Chartier *et al.* 2014).

Autres tendances évolutives des inflorescences des Aracées

Au cours de l'histoire évolutive des Aracées, ce ne sont pas seulement les types de pollinisateurs qui ont changé (Fig. 56, Chartier *et al.* 2014), les types de fleurs, la forme de la spathe et la durée de l'anthèse ont aussi évolué (Cusimano *et al.* 2011, Nauheimer *et al.* 2012), en lien avec le mode de pollinisation (Gibernau 2003, Chartier *et al.* 2014). On peut ainsi dégager deux grandes tendances évolutives de la morphologie de l'inflorescence en relation avec les mécanismes de pollinisation.

- L'évolution des inflorescences à fleurs unisexuées, il y a environ 87 Ma, a amené d'une part l'apparition des fleurs stériles et la spécialisation fonctionnelle des fleurs (barrière, émission d'odeur, thermogenèse, récompense alimentaire...). À l'opposé, chez les genres à fleurs bisexuées, situés à la base de la famille, toutes les fleurs ont les mêmes fonctions et participent à toutes les étapes de la pollinisation, depuis l'attraction des pollinisateurs jusqu'à la dispersion du pollen. D'autre part, les espèces à fleurs unisexuées ont aussi développé une

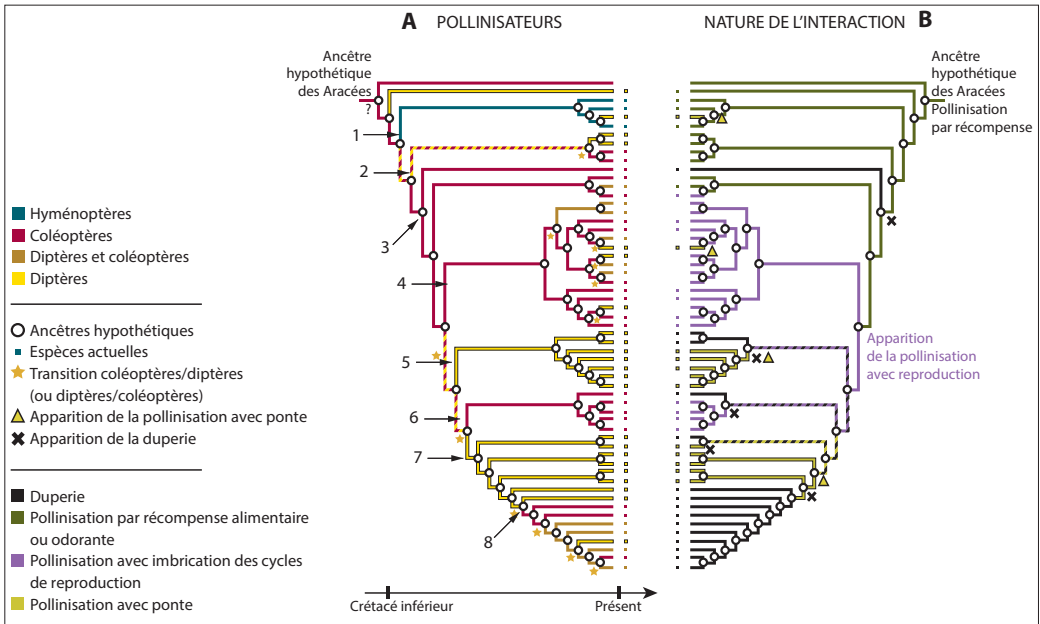


Figure 56. Arbres phylogénétiques des genres d'Aracées présentant en vis-à-vis : A. L'évolution du type de pollinisateur et B. L'évolution des modes de pollinisation. Les chiffres indiquent les nœuds de l'arbre phylogénétique où il y a eut un changement de pollinisateur (voir texte). Figure A. Rafaelian. Reproduite d'après Gibernau *et al.* 2014. *Espèces*, vol. 11, figure p. 28.

anthèse courte, en général de 2 à 4 jours ; il s'agit d'une spécialisation de la durée de floraison. Le développement des fleurs est alors synchrone pour une fonction reproductrice donnée. Lors de la phase femelle tous les stigmates sont réceptifs en même temps, puis, lors de la phase mâle toutes les étamines libèrent simultanément leur pollen. Au contraire, les espèces à fleurs bisexuées ont des anthèses qui durent plusieurs jours, voire jusqu'à 2 mois. En Guyane, l'anthèse d'*Anaphyllopsis americana* dure environ 40 jours (Gibernau *et al.* 2010b). Les phases femelle et mâle durent chacune environ 3 semaines sans se chevaucher. Il n'y a donc généralement pas d'autofécondation possible. Durant la phase femelle, les fleurs deviennent réceptives séquentiellement, par rangée, en allant du haut vers le bas du spadice. La réceptivité de chaque rangée ne dure que quelques jours (Gibernau *et al.* 2010b). Il en est de même pour la phase mâle et la libération du pollen. L'étalement temporel de la maturation des fleurs entraîne l'existence d'une longue anthèse.

- Au cours de l'évolution, la spathe va enfermer de plus en plus le spadice avec l'apparition secondaire d'une zone de constriction permettant la capture des insectes dans une chambre florale. Le développement d'une chambre florale augmente la probabilité que les insectes entrent en contact avec les fleurs. Chez les espèces sans chambre florale, les pollinisateurs ne peuvent pas demeurer captifs au voisinage des fleurs, ils doivent aller et venir de manière répétée durant la floraison. Les inflorescences étant protogynes,

une première phase d'attraction doit avoir lieu lors de la phase femelle pour attirer les vecteurs de pollen et assurer la fécondation des ovules. Plus tard, une seconde phase d'attraction sera nécessaire, lors de la phase mâle, afin d'assurer la dispersion du pollen.

Chez les Aracées à inflorescences exposées et ayant une longue anthèse, l'attraction des pollinisateurs, avec productions d'odeur et chaleur, a lieu tous les jours de la floraison. Chez les espèces possédant une chambre florale, une seule phase d'attraction est nécessaire. Les pollinisateurs attirés lors de la phase femelle, restent ou sont capturés dans la chambre florale – au contact des fleurs – jusqu'à la libération du pollen et leur départ de l'inflorescence qui a lieu, selon l'espèce, quelques heures ou quelques jours après l'ouverture de la spathe.

Conclusion

Nous avons vu que les Aracées dépendaient des insectes pour se reproduire. À cette fin, elles ont développé une remarquable diversité de relations plantes-pollinisateurs. Tout d'abord cela se traduit par une variété de types de pollinisateurs : des abeilles, des mouches, des coléoptères ou, plus rarement, divers arthropodes comme c'est probablement le cas chez *Anaphyllopsis*. Il existe aussi chez les Aracées des modes de pollinisation mixte où plusieurs types d'insectes pollinisent la même inflorescence, mais, jusqu'à preuve du contraire, ce phénomène n'a pas été observé chez les Aracées guyanaises. Pour finir, il existe un cas de pollinisation par différentes espèces d'oiseaux-mouches (*Urochroa bougueri*, *Aglaiocercus kingii*, *Boissonneaua flavescens*...) chez *Anthurium sanguineum*, espèce à spathe rouge vif, en Colombie (Kraemer & Schmitt 1999). Il n'est pas exclu que la pollinisation ornithophile existe aussi chez d'autres espèces à inflorescence vivement colorée qui ne sont pas présentes en Guyane. Il ne serait pas surprenant que de futures études mettent en évidence de nouveaux types de pollinisation chez les Aracées.

Cette diversité des modes de pollinisation se traduit par des adaptations florales morphologiques (chambre florale, fleurs stériles) et physiologiques (thermogenèse, odeurs florales) surprenantes, probablement en partie issues de processus coévolutifs. Nous ne parlerons pas, ici, de la thermogenèse si ce n'est juste pour dire que cette production de chaleur est un processus physiologique floral, complètement intégré à l'anthèse, qui participe comme les autres caractères floraux (couleur, odeur) à l'attraction des pollinisateurs et à la reproduction de la plante (chapitre 5 - La thermogenèse florale, p. 131).

L'analyse quantitative multivariée (Chouteau *et al.* 2008, Gibernau *et al.* 2010b) a mis en évidence l'existence d'ensembles de caractères floraux associés à un type de pollinisateur donné (généraliste, hyménoptères, diptères, coléoptères). Les analyses de l'évolution des caractères floraux dans le contexte phylogénétique des Aracées appuient ces hypothèses (Chartier *et al.* 2014). Elles ont montré, d'une part, qu'au cours de l'évolution des Aracées, il y a eu plusieurs changements de types de pollinisateurs et que ces changements étaient associés à des changements de caractères floraux. Des changements indépendants pour

un même type de pollinisateur dans des groupes distants d'Aracées ont conduit à l'évolution des mêmes caractères floraux ; cette convergence résulte probablement d'une coévolution entre les Aracées et leurs pollinisateurs. D'autre part, ces analyses ont montré que les caractères floraux constituant les ensembles de caractères associés à un type particulier de pollinisateur ont évolué de manière synchrone au cours de l'évolution des Aracées.

Les études sur les odeurs florales des inflorescences d'Aracées étant encore peu nombreuses et la majorité des composés chimiques jouant un rôle dans l'attraction des pollinisateurs n'étant pas encore identifiée, ce domaine de recherche semble prometteur pour une meilleure compréhension de l'évolution de la diversité des odeurs florales en relation avec la diversité des agents pollinisateurs.

Il existe aussi une association forte entre le type de pollinisateur et les modes de pollinisation. La pollinisation par les hyménoptères est un mutualisme par récompense alimentaire (pollen) et reproductive (huiles ou cires odorantes pour les parades nuptiales). La pollinisation par les coléoptères est un mutualisme avec imbrication des cycles de reproduction (accouplements dans les chambres florales et présence de nourriture). La pollinisation par les diptères est soit un mutualisme avec oviposition soit un antagonisme par duperie. Dans les cas où les cycles biologiques des deux partenaires sont imbriqués et interdépendants comme les mutualismes avec imbrications de cycles de reproduction ou avec oviposition, la coévolution entre Aracées et pollinisateurs est plus étroite afin que les deux cycles biologiques soient synchronisés. Au contraire, dans les interactions antagonistes, où l'inflorescence dupe les pollinisateurs, des phénomènes coévolutifs, rappelant une course à l'armement, sont mis en place. En effet, d'un côté l'inflorescence cherche à attirer les pollinisateurs en imitant toujours plus finement les signaux provenant de leurs sites d'oviposition. De l'autre, les pollinisateurs doivent améliorer leur capacité à reconnaître efficacement les signaux indiquant leurs vrais sites d'oviposition afin d'éviter de visiter les inflorescences trompeuses qui utilisent en partie les mêmes signaux pour les attirer.

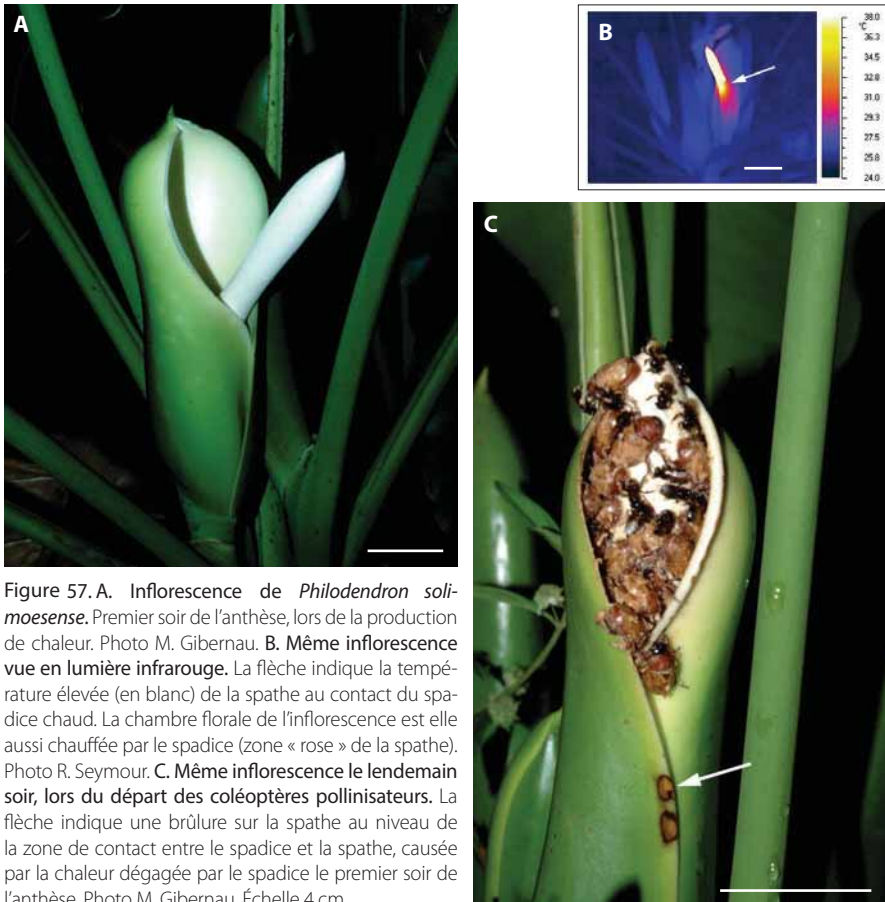
Pour conclure, comme nous l'avons vu en début de chapitre, nos connaissances sur la pollinisation des Aracées en général et en Guyane sont fragmentaires. Elles concernent à peu près la moitié des genres mais seulement 4,7 % des espèces mondiales et 17 % des espèces guyanaises (Gibernau 2003, 2011, 2015a). En conséquence, les pollinisateurs de groupes entiers d'Aracées ne sont pas connus. De plus, dans la plupart des genres, nous connaissons les mécanismes de pollinisation de seulement quelques espèces. En généralisant ces données à l'ensemble du genre nous présentons une vision simplificatrice et incomplète. Mais cela permet malgré tout d'étudier et de réfléchir sur l'évolution des interactions qu'il y a eu entre les Aracées et leurs insectes pollinisateurs. Des études futures montreront sans aucun doute une plus grande diversité de pollinisateurs chez les Aracées et permettront de mieux comprendre cette remarquable coévolution.



Inflorescence de *Philodendron solimoense* en début d'anthèse lors de l'ouverture de la spathe. Photo M. Gibernau

5. La thermogenèse florale

Nous avons vu dans le chapitre précédent que les Aracées sont pollinisées par divers types d'insectes et qu'elles ont, à cet égard, développé des adaptations morphologiques et physiologiques (chambre florale, fleurs stériles, odeurs florales) particulières sur le plan floral. Parmi ces adaptations physiologiques, il en est une surprenante : la thermogenèse. Prenons l'exemple de *Philodendron solimoense*, sa pollinisation par des coléoptères a lieu à la nuit tombée (chapitre 4 - Les modes de pollinisation, p. 112). Ils sont attirés par la forte odeur de l'inflorescence réceptive (Fig. 57A). Mais le spadice n'émet pas que des fragrances, il dégage aussi une intense chaleur. La température du spadice est au moins de 38 °C alors que l'air ambiant est à environ 26,5 °C, soit une différence de température de plus de 12 °C (Fig. 57B)... assez de chaleur pour laisser des traces de brûlure sur la spathe (Fig. 57C).



De façon générale, la thermogenèse englobe les mécanismes qui permettent à un organisme de générer et d'accumuler de l'énergie thermique, donc d'augmenter sa température. Bien que cela puisse surprendre, de nombreuses espèces de plantes appartenant à au moins 14 familles produisent de la chaleur. Ce phénomène se produit toujours dans les organes reproducteurs : des cônes comme chez les Cycadacées et les Zamiacées, des vraies fleurs comme chez les Annonacées, les Aristolochiacées, les Hydnoracées, les Illiciacées, les Magnoliacées, les Nélumbonacées, les Nymphéacées, les Rafflésiacées et les Schisandracées, ou bien encore des inflorescences comme chez les Arécacées, les Cyclanthacées et bien sûr les Aracées (Seymour 2010, Gibernau & Barabé 2012). C'est d'ailleurs chez les Aracées que la thermogenèse des plantes a été le mieux étudiée.

Historique

Il n'est pas étonnant que la thermogenèse des Aracées soit autant étudiée puisque ce phénomène fut découvert en 1777 par Lamarck, en France, sur le Gouet d'Italie (*Arum italicum*). Laissons le chevalier de Lamarck parler lui-même de ses observations et réflexions telles qu'écrites dans sa *Flore française*.

« Lorsque les chatons fleuris de cette plante ont acquis un certain état de développement ou de perfection, époque où peut être s'opère la fécondation des fleurs dont ils sont garnis, ces chatons deviennent alors chauds, au point de paraître presque brûlants, et ne sont point du tout à la température des autres corps qui ont la même exposition à l'air. C'est un phénomène que nous avons découvert il y a plus de dix ans (1777), et que nous avons bien vérifié depuis par des observations faites avec soin. Ce qui prouve que la chaleur remarquable que nous avons trouvée à ces chatons dans l'état particulier cité leur était propre et s'était produite dans leur substance, c'est que, de plusieurs chatons dont la touffe que nous examinions était composée, il ne s'en trouvait qu'un ou deux à la fois qui étaient chauds, comme nous venons de le dire ; tandis que les autres chatons étaient à la température des corps exposés à l'air : mais ces autres chatons devenaient chauds chacun à leur tour, lorsqu'ils avaient acquis l'état capable de développer en eux la chaleur remarquable que nous leur avons observée. Cet état de chaleur sensible ne dure que quelques heures.

Nous avons renouvelé cette observation plusieurs années de suite, et le phénomène intéressant qu'elle nous fait connaître, s'est toujours rencontré le même. Nous nous proposons de mesurer avec des thermomètres, le degré de chaleur qui se produit dans cette partie d'un végétal vivant. Nous en concluons que les végétaux ne sont pas véritablement privés durant leur vie de chaleur propre ; mais que cette chaleur, qui dépend sans doute de leur action vitale, et qui prend apparemment divers degrés d'intensité, soit dans certaines de leurs parties, soit dans certaines époques de développement, est vraisemblablement si faible dans la plupart des ces êtres, qu'elle échappe à nos facultés et à nos moyens de la percevoir. » (Lamarck 1784)

Suite à la découverte de Lamarck, plusieurs auteurs vont faire des mesures de thermogenèse chez les plantes (palmiers, cycas, lotus...) et particulièrement chez les Aracées. En 140 ans, pas moins de 77 expériences de mesures de température furent publiées dont 47

portent sur les gouets (*Arum*), un genre qui ne se trouve qu'en Europe et au Moyen-Orient (Leick 1915). Une partie de ces travaux montrent que certaines Aracées ne produisent pas de chaleur (*Anthurium*, *Pothos*...). En 1915, E. Leick fait une synthèse de toutes ces données et propose une classification des profils thermogéniques en 4 types : *Monstera*, *Philodendron*, *Colocasia* et *Arum*. Si J. Senebier (1800) conclut à un phénomène de combustion, combinant l'oxygène de l'air et la matière carbonneuse de la plante, M. Garreau (1851) montre que l'oxygène est nécessaire à la thermogenèse et qu'il s'agit d'un phénomène respiratoire. En 1937, A. Van Herk démontre que la thermogenèse est déclenchée par une molécule alors inconnue produite par les étamines qu'il nomme calorigène et qui ne sera isolée qu'en 1975 par J. Chen et B. Meeuse. Mais il faudra attendre 1987 pour que la molécule soit enfin identifiée par I. Raskin et ses collaborateurs comme étant l'acide salicylique, une hormone végétale bien connue qui est impliquée dans la régulation et le déclenchement de nombreux processus végétaux, dont la thermogenèse (Gibernau & Barabé 2012).

Entre 1950 et 1980, de nombreux auteurs ont travaillé à élucider les mécanismes physiologiques et métaboliques de la thermogenèse au niveau du métabolisme mitochondrial (Jarmuszkiwicz *et al.* 2001, Juszczuk et Rychter 2003, Ito & Seymour 2005, Vercesi *et al.* 2006, Onda *et al.* 2008, Wagner *et al.* 2008). Si la respiration mitochondriale alternative est complètement expliquée, la régulation de son activité par contre reste encore mal connue. Afin de comprendre les mécanismes assurant la régulation interne de la thermogenèse, différents modèles théoriques de métabolisme cellulaire ont été développés durant la dernière décennie. Parallèlement, au milieu des années 1980, R. Seymour et ses collaborateurs (1984) reprennent les travaux sur la physiologie de la thermogenèse (relation entre respiration et élévation de température) et étudient plus particulièrement le processus de thermorégulation dont nous reparlerons plus loin dans ce chapitre. Le phénomène de thermorégulation au sens strict n'a été trouvé que chez 4 espèces végétales : *Symplocarpus foetidus* et *Philodendron selloum* (deux Aracées), *Nelumbo nucifera* (le Lotus sacré, Nélumbonacée) et *Rhizanthus lowii* (Rafflésiacée).

Nous allons nous attacher dans ce chapitre à décrire, comprendre et expliquer la thermogenèse dans les inflorescences d'Aracées. De manière plus précise, voici les questions qui guideront notre propos :

- D'où provient cette chaleur végétale ?
- Y a-t-il de nombreuses espèces d'Aracées guyanaises produisant de la chaleur ?
- Existe-t-il plusieurs types de profils thermogéniques ?
- Quels sont les rôles écologiques et biologiques de la thermogenèse ?

La respiration mitochondriale alternative

D'un point de vue métabolique, la chaleur est générée dans les cellules, à l'intérieur des parois des mitochondries, les organelles responsables de la respiration cellulaire. Plusieurs travaux ont montré que les organes thermogéniques avaient des cellules très riches en mitochondries (Vercesi *et al.* 2006). La respiration cellulaire normale consiste en

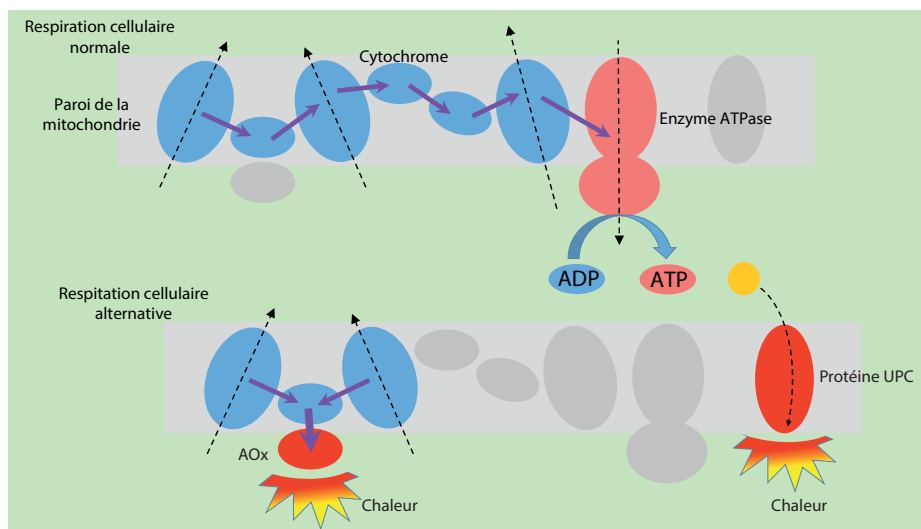


Figure 58. La respiration cellulaire a lieu au niveau de la paroi des mitochondries (gris). En haut. Voie de respiration normale qui consiste en un flux d'électrons (flèches violettes) entre des protéines, les cytochromes (en bleu) jusqu'à une enzyme l'ATPase (en rouge) qui transfère l'énergie électronique dans une molécule, l'ATP véritable pile énergétique de toutes les cellules. En bas. Les deux voies de la respiration alternative dites thermogéniques sont soit un flux d'électron dévié vers un cytochrome alternatif AOX (à gauche) soit un flux ionique activant la protéine UPC (à droite). Ces deux molécules (AOx et UPC) au final dégagent de la chaleur. Figure M. Gibernau.

un flux d'électrons entre plusieurs molécules de la paroi mitochondriale, les cytochromes, qui aboutit à la production d'ATP, la molécule énergétique qui sert de combustible à tout être vivant (Fig. 58 en haut à droite). Lors du processus de thermogénèse une respiration mitochondriale alternative se met en place (Jarmuszkiewicz *et al.* 2001). Le flux d'électrons est alors dévié vers un cytochrome alternatif (AOx) qui va dégager de la chaleur au fur et à mesure qu'il reçoit des électrons (Fig. 58 en bas au milieu, Juszczuk & Rychter 2003). Une deuxième voie moléculaire a été récemment découverte en 1995 par Vercesi et ses collaborateurs impliquant une autre molécule, une protéine non couplante (UPC) qui, excitée, finit par dégager de la chaleur (Fig. 58 en bas à droite, Vercesi *et al.* 2006). En fait, toutes les plantes thermogéniques peuvent exprimer les gènes qui codent pour ces deux protéines (AOx et UPC) ; mais leur expression, c'est-à-dire leur niveau d'activité, dépend de la source d'énergie utilisée pour produire de la chaleur (Ito & Seymour 2005, Onda *et al.* 2008). Ainsi lorsque la chaleur résulte du métabolisme de glucides issus de l'amidon comme chez les *Arum*, ce sont surtout les gènes associés à l'AOx qui sont exprimés (Wagner *et al.* 2008). Au contraire, lorsque les lipides sont la principale source d'énergie comme chez les *Philodendron* alors ce sont majoritairement les gènes associés à l'UPC qui sont exprimés (Ito & Seymour 2005). En général, la production de chaleur par une plante est issue d'une seule de ces deux voies métaboliques. Lorsque les deux voies moléculaires sont présentes, elles ne peuvent pas produire de la chaleur en même temps, elles sont alors activées séquentiellement.

Les Aracées thermogéniques de Guyane

Il existe en Guyane française 21 genres d'Aracées. Les travaux sur la thermogénèse des Aracées de Guyane ont permis de déterminer le profil thermogénique de différentes espèces appartenant à 7 genres : *Anaphyllopsis*, *Caladium*, *Dieffenbachia*, *Monstera*, *Montrichardia*, *Philodendron* et *Rhodospatha*. En dehors d'*Anaphyllopsis*, peu thermogénique, les autres genres étudiés présentent une thermogénèse notable, se traduisant par des différences de température maximales entre l'inflorescence et l'air ambiant allant de 5 °C à près de 20 °C.

Quant aux autres genres d'Aracées de Guyane (*Adelonema* (= *Homalomena*), *Dracontium*, *Heteropsis*, *Lemna*, *Lorenzia*, *Philonotium* (= *Schismatoglottis*), *Pistia*, *Spathiphyllum*, *Stenospermatum*, *Syngonium*, *Urospatha*, *Xanthosoma*, *Wolffiella*), quelques informations fragmentaires sont disponibles. Au Jardin botanique de Montréal, nous avons aussi mesuré la température sur des espèces non guyanaises de *Syngonium* et d'*Adelonema* qui sont fortement thermogéniques (Barabé & Gibernau 2000, Chouteau *et al.* 2007a). Les inflorescences de *Xanthosoma* produisent aussi de la chaleur (Garcia-Robledo *et al.* 2004). Nous n'avons pas étudié le genre *Anthurium*, cependant, d'après R. Seymour (obs. pers.), les espèces de ce genre, bien que produisant souvent des inflorescences volumineuses, ne seraient pas thermogéniques. Étant donné leur taille fort réduite, les inflorescences des Aracées aquatiques (*Pistia*, *Lemna*, *Wolffiella*) ne sont certainement pas thermogéniques. Pour finir, il reste les genres *Dracontium*, *Heteropsis*, *Lorenzia*, *Philonotium* (= *Schismatoglottis*), *Spathiphyllum*, *Stenospermatum* et *Urospatha* pour lesquels l'activité thermogénique n'a jamais été étudiée.

Soulignons que les jardins botaniques sont des institutions idéales pour étudier la thermogénèse et suivre facilement la floraison des plantes (Fig. 59). Tout d'abord, la thermogénèse étant un phénomène intrinsèque à la plante, déclenché par la photopériode, le profil



Figure 59. Serre d'exposition des Aracées au Jardin botanique de Montréal. Photo D. Barabé.



Figure 60. Mesures de thermogénèse. A. Thermomètre digital (fixé au pétiole) enregistrant deux températures via deux sondes, une pour l'air (flèche du haut), l'autre pour le spadice (flèche du bas). B. Une sonde légèrement insérée dans le spadice (en général dans la zone mâle), de *Dieffenbachia seguine*, permet de mesurer sa température. Échelle 1 cm. Photos M. Gibernau.

thermogénique s'exprime de la même façon en culture que dans la nature, seule son intensité pourrait être modifiée si la température ambiante de la serre ou du jardin était drastiquement différente de celle de l'habitat naturel (Gibernau *et al.* 2000, Gibernau & Barabé 2002, Chouteau *et al.* 2007a,b). Ensuite, le fait de travailler dans des collections permet un accès facile à des plantes appartenant à différents groupes taxonomiques provenant de milieux variés (épiphytes, marécages...) et de régions géographiques éloignées (Himalaya, Amérique tropicale...). Ces dernières années de nombreux travaux portant sur la thermogénèse ont été réalisés dans les collections d'Aracées de jardins botaniques, notamment à Montréal (Québec, Canada), Nancy (France), Berlin (Allemagne) et Adélaïde (Australie).

Chez les nombreuses Aracées thermogéniques de Guyane, l'intensité d'élévation de la température et sa variation temporelle déterminent des types de profil thermogénique dont la comparaison nous renseigne sur l'évolution de ce phénomène. Est-ce que la thermogénèse est constante ? Varie-t-elle au cours du temps sous forme de pics d'élévation de température ? Combien y a-t-il de pics dans un profil thermogénique donné ? Les variations de température des inflorescences sont mesurées et enregistrées au moyen de thermomètres digitaux qui peuvent enregistrer *in situ* des températures durant plusieurs jours (Fig. 60).

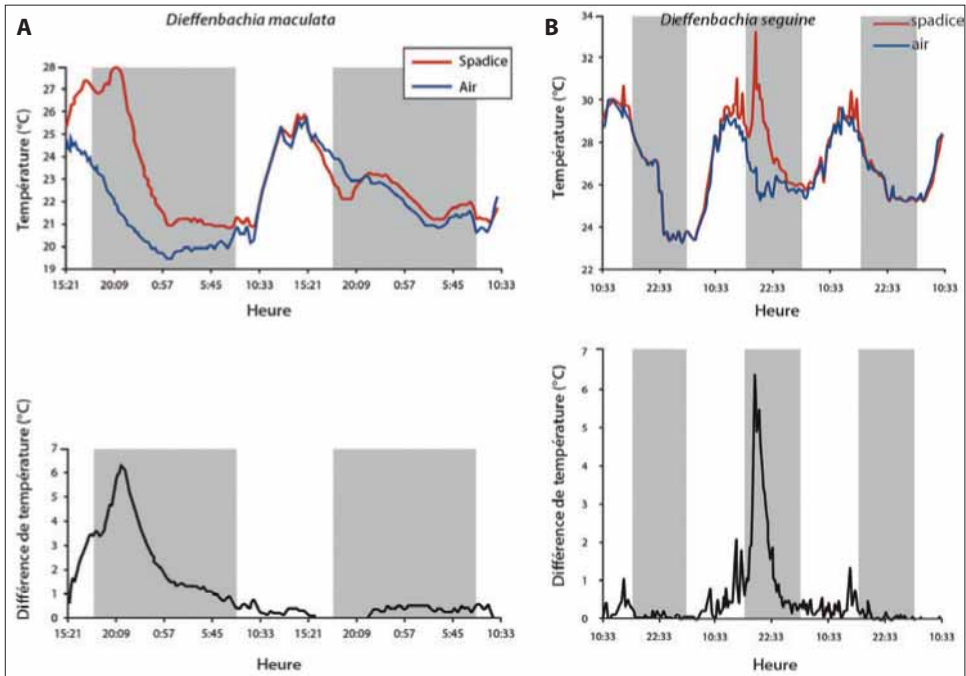


Figure 61. Profils thermogénétiques chez deux espèces de *Dieffenbachia*. **A.** *D. maculata* au Jardin botanique de Montréal. Redessinée d'après Barabé & Gibernau 2000. *Adansonia*, vol. 22(2), p. 261, fig. 6. **B.** *D. seguine* en milieu naturel en Guyane française. Les deux graphes du haut représentent la température du spadice (en rouge) et de l'air ambiant (en bleu) au cours des heures; ceux du bas, la différence de température entre le spadice et l'air ambiant au cours des heures. Les zones grisées symbolisent les périodes de nuit. Les axes verticaux n'ont pas la même échelle. Figure M. Gibernau.

Diversité des profils thermogénétiques de quelques Aracées guyanaises

Le cas le plus simple de thermogénèse est le profil « monophasique » qui présente un seul pic d'élévation de température (Barabé & Gibernau 2000). Ce profil thermogénétique existe, par exemple, chez les espèces de *Dieffenbachia* que ce soit en collection ou en milieu naturel (Barabé & Gibernau 2000). La température du spadice de *Dieffenbachia* s'élève jusqu'à 28-33°C lors du premier soir de l'anthèse, c'est-à-dire lors de l'émission des odeurs florales qui vont attirer les coléoptères pollinisateurs (chapitre 4 - Les modes de pollinisation, p. 108). Durant cette phase thermogénétique, la température de l'inflorescence est 6,5°C plus chaude que celle de l'air ambiant (Fig. 61). Une fois le pic atteint, la température de l'inflorescence diminue au cours des 3 à 4 h suivantes pour tendre, durant la nuit, vers la température de l'air ambiant (différence de températures nulle). Le lendemain soir, lors de l'émission du pollen par les étamines et de l'envol des coléoptères chargés de pollen, aucune élévation importante n'est enregistrée (Fig. 61). Un tel profil thermogénétique n'est connu en Guyane que chez des espèces de *Dieffenbachia* et probablement *Rhodospatha*. Chez *Rhodospatha oblongata*, un pic d'élévation de température du spadice, 8°C plus chaud que l'air ambiant, a lieu à 1h40 du matin, mais cela reste à confirmer car nous n'avons effectué qu'un seul enregistrement sur cette espèce.

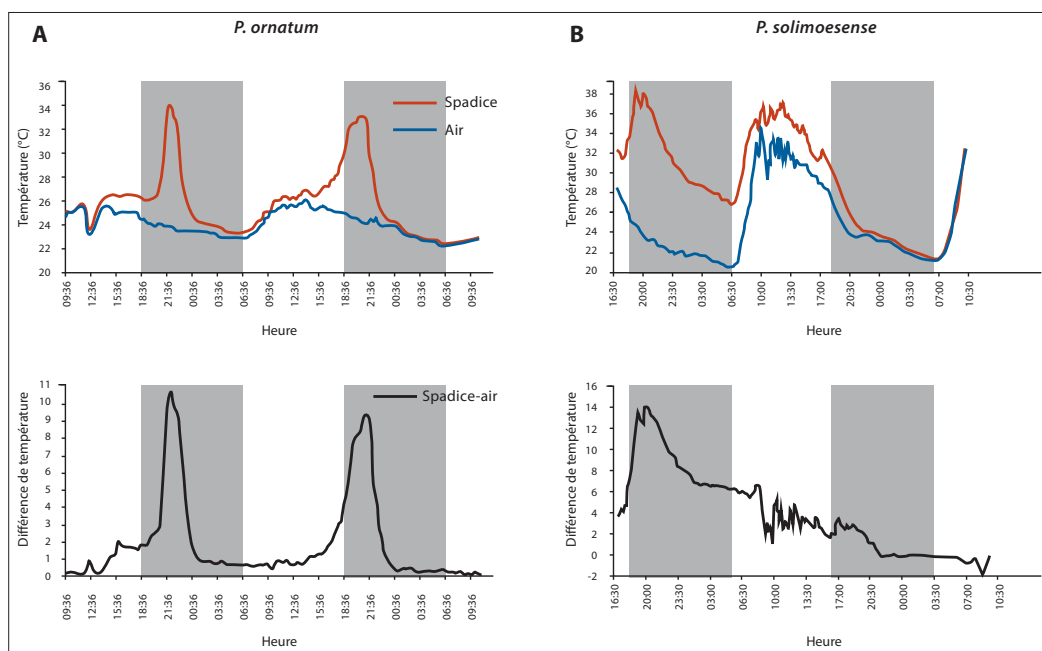


Figure 62. Profils thermogéniques de deux espèces de *Philodendron* mesurés en Guyane française, dans leur milieu naturel. A. Profil « diphasique » de *P. ornatum*. Redessinée d'après Barabé & Gibernau 2010. *Aroideana*, vol. 33, p. 197, fig. 2.A & 2.B. B. Profil « monophasique soutenu » de *P. solimoense*. Redessinée d'après Gibernau & Barabé 2000. *Canadian Journal of Botany*, vol. 78, p. 687, fig. 2.C et p. 688, fig. 3.C. Les deux graphes du haut représentent la température du spadice (en rouge) et de l'air ambiant (en bleu) au cours des heures ; ceux du bas, la différence de température entre le spadice et l'air ambiant au cours des heures. Les fluctuations de températures enregistrées entre 9h00 et 17h00 chez *P. solimoense* sont des artefacts dus à des variations d'ensoleillement (nuages) et des pluies. Les zones grisées symbolisent les périodes de nuit. Les axes verticaux n'ont pas la même échelle.

Dans le genre *Philodendron* il existe deux autres types de profils thermogéniques (Barabé *et al.* 2002) : un profil « diphasique » caractérisé par deux pics d'élévation de température et un profil « monophasique soutenu » où un seul pic d'élévation de température est observé, suivi d'un « plateau » (Fig. 62).

Dans le profil « diphasique », le spadice chauffe deux fois au cours des deux soirées consécutives de l'anthèse sans élévation notable de température entre ces deux phases (Fig. 62A). En Guyane, le profil thermogénique « diphasique » a été mesuré sur plusieurs espèces de *Philodendron* du sous-genre *Philodendron* telles que *P. squamiferum*, *P. acutatum*, *P. pedatum*, *P. ornatum*, *P. grandifolium* et *P. megalophyllum* ; mais aussi sur des espèces d'autres genres d'Aracées comme *Caladium bicolor*, *Montrichardia arborescens* et *Monstera obliqua* (Gibernau & Barabé 2000, Gibernau & Barabé 2002, Gibernau *et al.* 2003, Chouteau *et al.* 2007b, Barabé & Gibernau 2010). Ainsi, par exemple, le premier soir de l'anthèse, lors de l'émission des odeurs florales et de l'attraction des coléoptères pollinisateurs (chapitre 4 - Les modes de pollinisation, p. 108), l'inflorescence de *Philodendron*

ornatum produit un pic de chaleur qui atteint son maximum autour de 22h00 à 34 °C, soit près de 11 °C au-dessus de la température ambiante, puis la température tombe rapidement durant les 3 h suivantes et reste proche de celle de l'air ambiant jusqu'au soir suivant (Fig. 62A). Dans l'après-midi du deuxième jour, l'activité thermogénique reprend progressivement (vers 15h30) pour atteindre un deuxième pic de chaleur (Barabé & Gibernau 2010). L'élévation de température est maximale autour de 20h30, à 33 °C, soit près de 9 °C au-dessus de la température ambiante, puis la température tombe rapidement durant les 3 h suivantes (Fig. 62A). Ce deuxième pic de chaleur correspond au moment où le pollen est libéré par les étamines et où les coléoptères chargés de pollen s'envolent de l'inflorescence. Il est à noter qu'il a lieu 1h30 avant celui de la veille (premier soir).

Dans le profil « monophasique soutenu », il y a un seul pic d'élévation de température le premier soir suivi d'un « plateau » (Fig. 62B). Chez *Philodendron solimoense* (Gibernau & Barabé 2000), le premier soir de l'anthèse, lors de l'émission des odeurs florales et de l'attraction des coléoptères pollinisateurs (chapitre 4 - Les modes de pollinisation, p. 112), l'inflorescence produit un pic de chaleur qui atteint son maximum autour de 20h30 à 38,2 °C, soit près de 14 °C au-dessus de la température ambiante, puis sa température tombe rapidement durant les 3 h suivantes avant de se stabiliser plusieurs degrés au-dessus de la température de l'air ambiant. Par conséquent, durant la nuit, la différence de température est maintenue autour de 6 à 7 °C au-dessus de la température ambiante. Durant la journée suivante, la température du spadice continue de baisser lentement et subit des fluctuations liées à des variations d'ensoleillement (nuages) et de pluviométrie. En fin d'après-midi du deuxième jour (17h00), l'activité thermogénique reprend légèrement pour « maintenir » la température du spadice à 33 °C jusqu'à 20h00, soit près de 3,5 °C au-dessus de la température ambiante, puis l'activité thermogénique cesse. Cette fin d'activité thermogénique correspond au moment où le pollen est libéré par les étamines et où les coléoptères chargés de pollen s'envolent de l'inflorescence.

Le profil thermogénique « monophasique soutenu » n'a été mesuré en Guyane que chez 2 espèces, *Philodendron melinonii* du sous-genre *Philodendron* et *P. solimoense*, du sous-genre *Meconostigma* (Barabé *et al.* 2002, Seymour *et al.* 2003a, Seymour & Gibernau 2008). Soulignons que des travaux sur une espèce brésilienne du sous-genre *Meconostigma*, *Philodendron selloum* ont montré que cette espèce était capable de réguler sa température tel un animal homéotherme, comme les vertébrés (Seymour 1999, paragraphe « La thermorégulation » p. 144). Le profil « monophasique soutenu » de *Philodendron selloum*, ressemble fort à celui de *P. solimoense* avec une élévation de température le premier soir, suivi d'un « plateau » jusqu'au lendemain soir où la température du spadice est de 8 °C au-dessus de l'air ambiant.

Il existe un dernier type de profil thermogénique, appelé profil « multiphasique », qui a été observé chez *Monstera adansonii* et *Anaphyllopsis americana* (Chouteau *et al.* 2009, Gibernau *et al.* 2010b). Ces deux espèces ont des anthèses plus longues (5 à 40 jours) que toutes les espèces précédemment citées. En effet, toutes les espèces pour lesquelles nous avons mesuré un profil « monophasique », « diphasique » ou « monophasique soutenu » ont une anthèse courte, d'environ 24 h, étalée sur deux jours consécutifs (allant de l'après-midi du premier jour de l'anthèse jusqu'au soir suivant).

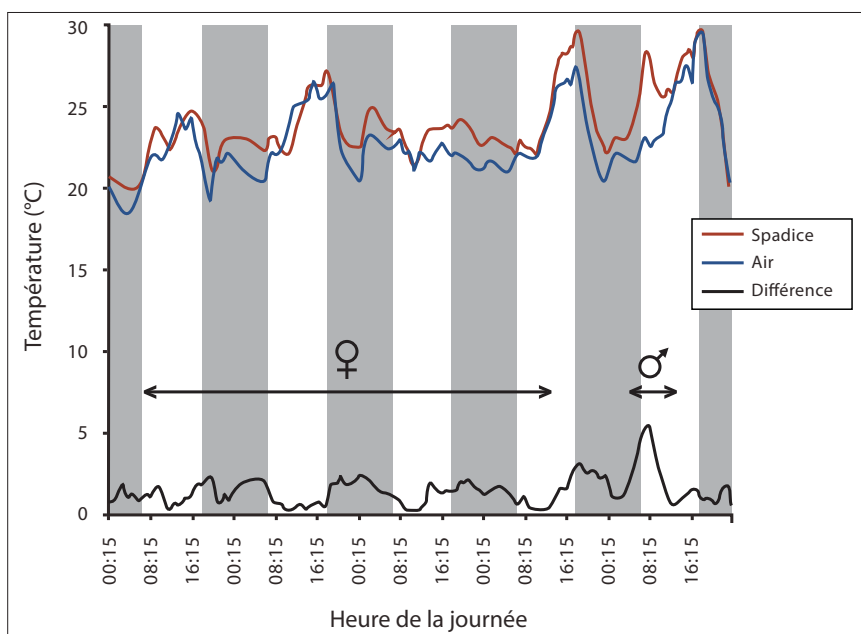


Figure 63. Profil thermogénique de *Monstera adansonii* mesuré en serre au Jardin botanique de Montréal. Les trois premiers jours de l'anthèse (thermogenèse modérée) correspondent à la phase femelle (réceptivité des stigmates), la dernière demi-journée correspond à la phase mâle avec libération du pollen par les étamines et une élévation de température plus marquée. La courbe noire indique la différence de température entre le spadice (en rouge) et l'air ambiant (en bleu) au cours des heures. Les zones grisées symbolisent les périodes de nuit. Redessinée d'après Chouteau *et al.* 2009. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, vol. 145, p. 9, fig. 3.A.

Chez *Monstera adansonii* (Chouteau *et al.* 2009), l'anthèse dure 96 h et s'étale sur 5 jours (Fig. 63). Durant les trois premiers jours qui correspondent à la réceptivité des stigmates, la température du spadice augmente très peu et de manière cyclique. Elle demeure proche de celle de l'air ambiant du matin jusqu'au milieu de l'après-midi. Dans l'après-midi, la température du spadice s'élève à environ 1,5 à 3°C au-dessus de l'air ambiant jusqu'à l'aube malgré la baisse de température de l'air durant la nuit (Fig. 63). Ce schéma se répète durant trois jours consécutifs. Au matin du cinquième jour, lorsque le pollen est émis, la température du spadice augmente de manière significative, atteignant 28°C, soit 5 à 6°C au-dessus de l'air ambiant. Aux environs de midi, la spathe se referme, l'anthèse se termine et aucune activité thermogénique n'est mesurée.

Chez *Anaphyllopsis americana*, l'anthèse est encore plus longue, elle dure environ 40 jours avec une phase femelle de près de 3 semaines et une phase mâle d'environ 4 semaines (Gibernau *et al.* 2010b). Le long profil thermogénique est calqué sur la durée de l'anthèse avec une augmentation journalière, entre 10h et 15h, de faible intensité de la température du spadice (Fig. 64). La température du spadice est en général de 2 à 3°C au-dessus de celle de l'air ambiant, mais ponctuellement cette différence peut s'élever jusqu'à 6°C

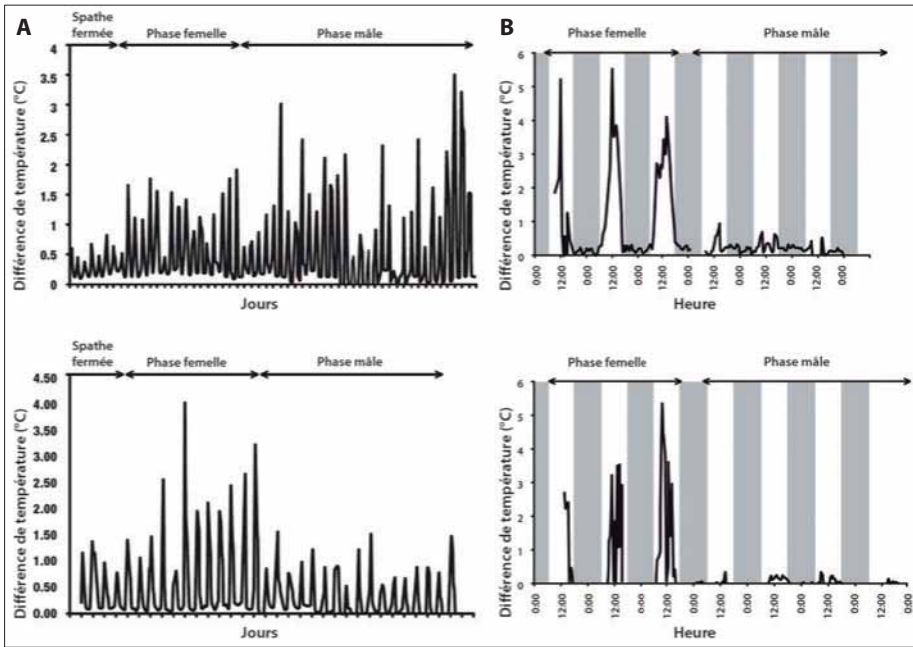


Figure 64. Profil thermogénétique d'*Anaphyllopsis americana*. A. Différence de température mesurée durant 60 jours (graphe du haut) ou 30 jours (graphe du bas) d'anthèse montrant une élévation journalière de la température du spadice par rapport à l'air. B. Partie du profil thermogénétique (sur 6 jours) lors de la transition phase femelle/phase mâle montrant la différence de température de l'inflorescence par rapport au pétiole, partie végétale non thermogénique mais soumise au rayonnement solaire. Les zones grisées symbolisent les périodes de nuit. Les axes verticaux n'ont pas la même échelle. Redessinée d'après Gibernau *et al.* 2010b. *Aroideana*, vol. 33, p. 186, fig. 1 et p. 187, fig. 2.

(Fig. 64A). Contrairement à toutes les espèces étudiées, excepté *Monstera adansonii*, la thermogénèse chez *A. americana* a lieu durant la journée aux heures les plus chaudes. Ainsi l'élévation de température du spadice pourrait être due au rayonnement solaire et à l'accumulation de chaleur. Par conséquent, nous avons comparé la température de l'inflorescence à celle du pétiole d'une feuille de la même plante. Le pétiole est un organe non thermogénique, soumis aussi au rayonnement solaire et susceptible d'accumuler de la chaleur. La température du spadice était de 3 à 5°C plus élevée que celle du pétiole durant la journée, indiquant qu'il y avait bien une activité thermogénique dans le spadice partiellement indépendante du rayonnement solaire (Fig. 64B). Par ailleurs, étant donné la petite taille du spadice (environ 3 à 6 cm de long et 0,6 cm de diamètre), l'activité thermogénique est très irrégulière pour un individu donné et très variable entre les individus, la différence maximale de température allant de 1 à 6,5°C. De plus, il semblerait que l'activité thermogénique la plus importante se produise durant la phase femelle, alors qu'elle est faible, voire inexistante durant la phase mâle (Fig. 64B).

En résumé, nous pouvons classer les profils thermogéniques des Aracées de Guyane française en 4 types : monophasique, diphasique, monophasique soutenu et multiphasique (Fig. 65).

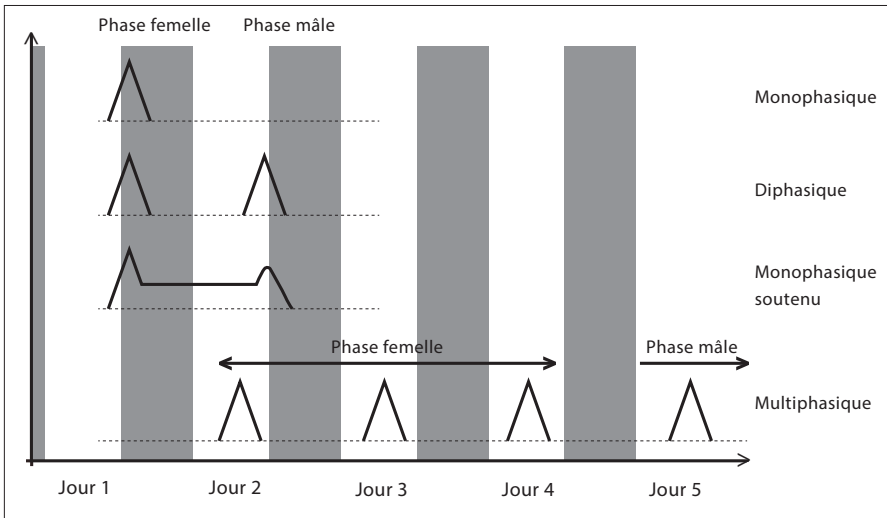


Figure 65. Schéma des différents profils de thermogénèse mesurés sur des Aracées de Guyane française. Les zones grisées symbolisent les périodes de nuit. Figure M. Gibernau.

La diversité de profils thermogéniques observés chez les Aracées de Guyane (Fig. 65) s'accompagne aussi d'une variation importante de l'amplitude des pics de température. Considérons deux exemples contrastés parmi les inflorescences à fleurs unisexuées. L'inflorescence de *Philodendron solimoense* peut augmenter de température jusqu'à 45°C alors que la température ambiante est de 20°C, soit une différence de température de 25°C. D'un autre côté, l'inflorescence de *Philodendron squamiferum* pourra produire une différence de température maximale de 4°C avec l'air. L'écart évident d'amplitude entre les inflorescences de ces deux espèces peut s'expliquer par leur différence de volume ! Chez *P. squamiferum*, le spadice mesure de 5 à 6 cm de long pour un diamètre d'environ 1 cm, alors que chez *P. solimoense*, le spadice mesure de 20 à 30 cm de long pour un diamètre d'environ 2 cm. L'inflorescence de *P. solimoense* est donc de 10 à 25 fois plus volumineuse que celle de *P. squamiferum*. Ainsi, chez les inflorescences à fleurs unisexuées, plus le spadice est volumineux, plus l'augmentation de température serait élevée. Afin de tester cette hypothèse, nous avons mesuré la différence maximale de température entre le spadice et l'air sur un grand nombre d'espèces d'Aracées ayant des tailles de spadice variables. Cette étude a été réalisée sur 18 espèces tropicales appartenant à 8 genres, provenant de spécimens poussant en Guyane ou cultivés au Jardin botanique de Montréal (Gibernau *et al.* 2005). Il existe une relation logarithmique entre le volume de la zone thermogénique du spadice et la différence de température maximale entre le spadice et l'air ambiant (Fig. 66). Ainsi la différence maximale de température qui augmente proportionnellement au volume de la zone thermogénique, croît de manière négligeable, au-delà d'un certain volume.

Il faut comprendre qu'en mesurant la température du spadice nous mesurons le résultat du processus de la thermogénèse et non pas le processus physiologique lui-même. La

température du spadice est le résultat combiné de la production de chaleur à l'intérieur du spadice qui entraîne une élévation de température et la capacité du spadice à stocker cette chaleur. Dès lors, l'augmentation de la différence maximale de température en fonction du volume de la zone thermogénique (Fig. 66 la moitié gauche de la courbe) pourrait correspondre à deux phénomènes : soit une augmentation de la capacité à produire de la chaleur en fonction de la taille du spadice, soit une augmentation de la capacité à stocker une plus grande quantité de chaleur. Le fait que la différence maximale de température augmente de manière négligeable au-delà d'un certain volume indique que l'augmentation de volume ne permet pas d'accumuler proportionnellement plus de chaleur et que les pertes de chaleur annulent en grande partie l'augmentation supplémentaire de chaleur produite. Aussi peut-on considérer le spadice des Aracées comme l'équivalent biologique d'un cylindre plein chauffant et soumis aux lois de la thermodynamique pour la perte de chaleur (Gibernau *et al.* 2005). Nous avons testé cette hypothèse en appliquant à notre jeu de données différents modèles thermodynamiques de transfert de chaleur afin de savoir si le spadice thermogénique des Aracées obéit aux lois de la physique (contraintes géométriques et thermiques). Un paramètre important des modèles est la capacité calorifique ; nous avons choisi de lui donner une valeur fixe, estimée d'après les données de la littérature, pour les différentes espèces. Le modèle physique de transfert de chaleur par conduction, qui a une forme logarithmique, s'ajuste le mieux aux données. Le ratio surface/volume du spadice semble être l'élément clé, la surface représentant les pertes de chaleur et le volume la production de chaleur. En effet, pour des petits volumes, la valeur du volume est relativement moins importante que la surface (pertes de chaleur) alors que pour les grands volumes, la surface devient proportionnellement moins importante. En conclusion, l'augmentation de la différence maximale de température entre le spadice et l'air en fonction du volume de la zone thermogénique obéit aux lois de la thermodynamique et plus particulièrement au modèle thermique par conduction d'un cylindre isolé avec une source de chaleur interne (Gibernau *et al.* 2005).

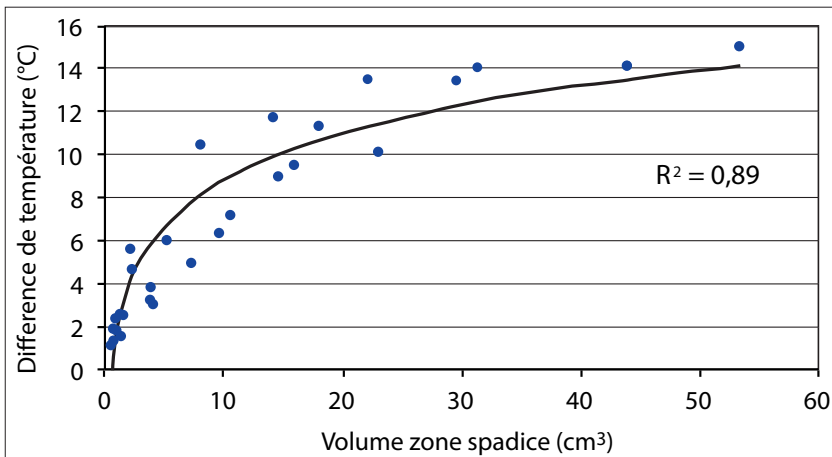


Figure 66. Courbe des différences maximales de température entre les spadices d'Aracées de 18 espèces à fleurs unisexuées et l'air ambiant en fonction du volume de la zone du spadice qui produit de la chaleur. Redessinée d'après Gibernau *et al.* 2005. *Annals of Botany*, vol. 96, p. 120, fig. 2.

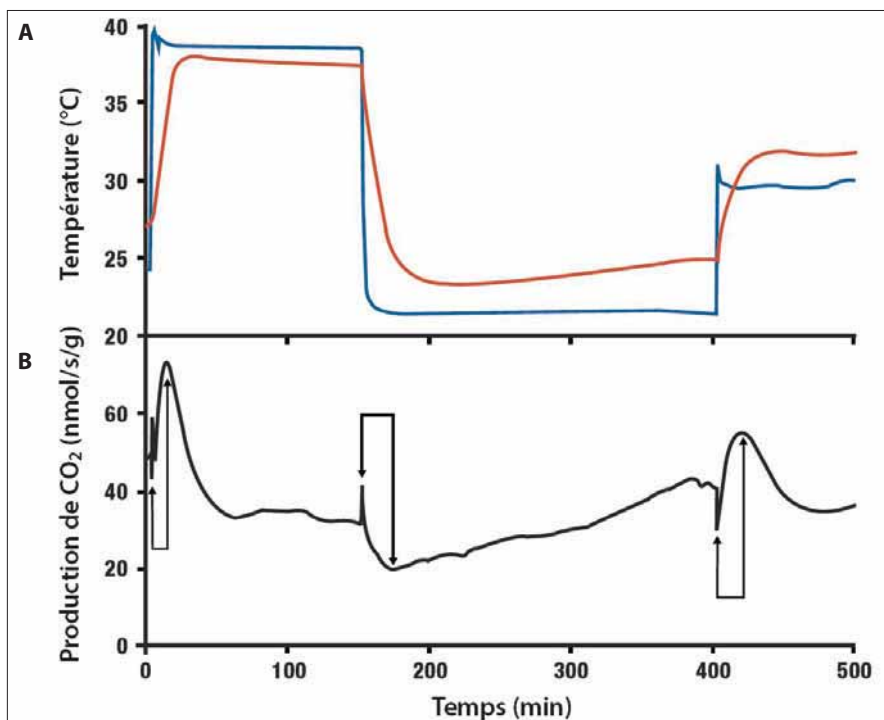


Figure 67. Effet des changements de température ambiante (ligne bleue) A. Sur la température du spadice de *Philodendron melinonii* (ligne rouge). B. Sur l'activité respiratoire en fonction des changements de température ambiante. Sur le graphique A, il existe un décalage entre le changement de température ambiante et l'ajustement rétroactif de la température du spadice. Sur le graphique B, après un temps de réponse (flèches), l'intensité de la respiration cellulaire est inversée (par inhibition ou activation), par rapport au changement expérimental de la température ambiante. Redessinée d'après Seymour & Gibernau 2008. *Journal of Experimental Botany*, vol. 59, p. 1358, fig. 4.

La thermorégulation

Le processus métabolique

Chez les Aracées, la thermorégulation est la capacité pour un spadice d'ajuster sa température en fonction des changements de la température ambiante. Elle se fait par de petits changements de température dans les fleurs. L'augmentation de température extérieure réduit le taux de perte de chaleur et provoque une augmentation de la température du spadice qui cesse alors de produire de la chaleur (Fig. 67). Cela est dû à une relation inverse entre la respiration et la température des fleurs qui aboutit à une diminution de la respiration et donc de la production de chaleur par les fleurs et au final à une petite baisse de la température du spadice. Inversement, quand la température ambiante diminue, la température du spadice diminue légèrement et la production de chaleur augmente. Le taux de consommation d'oxygène (ou à l'inverse de production de CO₂) augmente donc significativement lorsque la température de l'air baisse, et diminue lorsque cette dernière

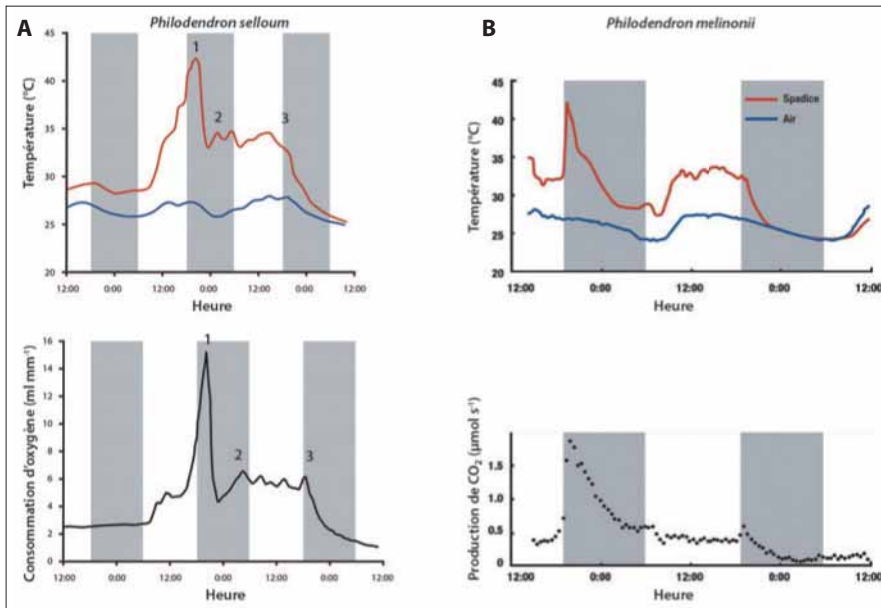


Figure 68. Mesures sur des inflorescences de *Philodendron*. A. *P. selloum* au Brésil. Redessinée d'après Seymour 1999. *Journal of Experimental Botany*, vol. 50, p. 847, fig. 1 et p. 848, fig. 2. B. *P. melinonii* en Guyane. Redessinée d'après Seymour & Gibernau 2008. *Journal of Experimental Botany*, vol. 59, p. 1357, fig. 2. Les graphes du haut représentent les courbes de températures de l'inflorescence (en rouge) et de l'air ambiant (en bleu) au cours des heures ; ceux du bas la consommation d'oxygène (à gauche) ou production de CO₂ (à droite) au même moment par le spadice. Les zones grisées symbolisent les périodes de nuit. Les axes verticaux n'ont pas la même échelle.

augmente montrant bien un ajustement dynamique de la respiration au niveau du spadice en fonction des conditions du milieu. La thermorégulation est démontrée en soumettant le spadice à des changements brusques et contrôlés de température et en observant les changements de température et de respiration du spadice (Fig. 67) : augmentation (Fig. 67, à 10 min. et à 400 min.) ou diminution (Fig. 67, à 180 min.) de la température ambiante. Au vu de la figure 67, il est évident que les processus d'inhibition ou d'activation de la respiration sont réversibles, puisque un même échantillon peut répondre jusqu'à 6 changements successifs de température (Seymour & Gibernau 2008).

L'exemple de deux *Philodendron*

Il s'agit de deux espèces (*P. selloum* et *P. melinonii*) dont le profil thermogénétique est de type « monophasique soutenu » (Fig. 68A). En résumé, il y a un seul pic d'élévation de température le premier soir, lors de la phase femelle, suivi d'un « plateau » où la température est maintenue plusieurs degrés Celsius au-dessus de celle de l'air jusqu'au deuxième soir, moment de la libération du pollen et du départ des insectes pollinisateurs. Les travaux de physiologie ont montré que les inflorescences de ces deux espèces de *Philodendron* sont capables d'ajuster leur température en fonction des changements de la température

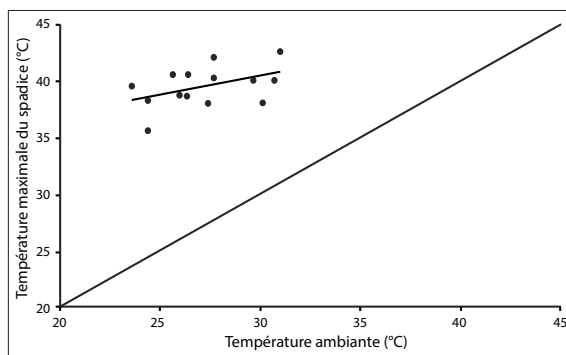


Figure 69. Relation entre la température maximale du spadice de *Philodendron melinonii* et la température de l'air. Chaque point représente la mesure d'une inflorescence de *P. melinonii*. S'il n'y avait pas de régulation de température chez *P. melinonii*, le segment de droite passant au milieu des points (pente = 0,33) serait parallèle à la diagonale (pente = 1). Redessinée d'après Seymour & Gibernau 2008. *Journal of Experimental Botany*, vol. 59, p. 1357, fig. 3.

ambiante en modifiant leur consommation d'oxygène et leur production de CO₂ (Fig. 68B). Ainsi le taux d'oxygène consommé ou la quantité de CO₂ émis est directement lié à la production de chaleur et à l'élévation de température (Fig. 68).

Chez *Philodendron selloum*, il existe deux phases de thermorégulation. Tout d'abord, lors du pic de chaleur correspondant à l'émission de l'odeur et l'attraction des pollinisateurs, la température de l'inflorescence est régulée assez précisément à environ 40°C (entre 38-42°C) pendant 2 à 3 h (« 1 » sur Fig. 68A). Ensuite, durant la nuit, la température est régulée moins précisément autour d'une température moyenne variant entre 25 et 36°C selon la taille de l'inflorescence, mais pendant près de 12 h (entre « 2 » et « 3 » sur Fig. 68A). Lors du premier pic de chaleur, le pic de consommation d'oxygène est approximativement 11 fois supérieur à la respiration normale chez les plantes et de 4,7 fois lors de la deuxième phase de thermorégulation.

Le spadice de *Philodendron melinonii* est aussi capable de thermoréguler sa température (Fig. 67, 68B), il s'agit de la cinquième espèce de plante connue pour avoir cette capacité (Seymour & Gibernau 2008). Lorsque nous comparons la température maximale du spadice en fonction de la température ambiante, il apparaît qu'elle est en partie régulée, mais seulement au-dessus de 20°C (Fig. 69). La précision de la régulation thermique peut être estimée par la valeur de la pente entre la température maximale du spadice et celle de l'air. Une régulation parfaite se traduit par une pente nulle, c'est-à-dire une même température quelle que soit la température ambiante. Au contraire, une absence de régulation se traduit par une droite de pente 1 puisque, à chaque élévation de température de l'air ambiant, le spadice augmente d'autant de degrés Celsius. La pente pour les spadices de *Philodendron melinonii* est de 0,33 (Fig. 69, Seymour & Gibernau 2008). Il s'agit là d'une valeur intermédiaire lorsque l'on considère l'ensemble de toutes les espèces qui thermorégulent (pentes variant de 0,09 à 0,59). Ceci indique que *P. melinonii* a une capacité de thermorégulation deux fois plus faible que *P. selloum* dont la pente est de 0,15 (Seymour 2010).

Qu'en est-il maintenant du temps de réponse de ces changements physiologiques ? La rapidité de la réponse physiologique dépend surtout de la rapidité avec laquelle l'activité

des enzymes peut changer. Nous avons vu précédemment qu'au niveau biophysique des électrons circulaient entre des protéines de la membrane mitochondriale. Changer l'activité thermogénique consiste donc à réguler via des enzymes, soit l'activité du cytochrome alternatif (AOx) ou de la protéine non couplante (UPC), soit la quantité de « carburant » (les ions H⁺) via la dégradation de l'amidon ou des lipides (Fig. 58). Chez *P. selloum*, l'effet de changement de la température n'est pas immédiat, la réponse a lieu au bout de 30 à 40 min. et il faut attendre entre 1h30 et 2 h pour que la température des fleurs se stabilise à la température régulée (Seymour 1999). Chez *P. melinonii*, il faut de 2 à 4 h pour que le spadice atteigne sa température d'équilibre après un changement des conditions environnementales pour des températures au-dessus 20 °C (Fig. 67). Pour des températures inférieures à 20 °C, l'équilibre est atteint après 7 h. Les expériences ont montré que si les spadices de *Philodendron selloum* et *P. melinonii* sont capables d'exprimer des mécanismes de thermorégulation, seul *P. selloum* est capable de répondre efficacement aux variations de températures environnementales, le temps de réponse chez *P. melinonii* étant trop long pour que la thermorégulation soit efficace au cours d'une anthèse d'environ 24 h (Seymour & Gibernau 2008).

Rôles écologiques de la thermogenèse

Quels sont les rôles de la thermogenèse ? Pourquoi ce phénomène est-il présent chez plusieurs espèces ? Différentes raisons ont été avancées. La thermogenèse pourrait protéger les fleurs durant les périodes de froid. Cependant ce n'est certainement pas la principale fonction puisque la majorité des Aracées vivent sous les tropiques et n'ont donc pas à se protéger du froid. Mais ce processus thermique a certainement permis aux Aracées de fleurir en zone tempérée où les saisons sont plus froides (fonte des neiges en Amérique du Nord, printemps dans l'Himalaya, automne/hiver en Méditerranée).

À plusieurs reprises nous avons mentionné, dans ce chapitre, le fait que le profil thermogénique soit concomitant avec l'anthèse. Ainsi les différentes phases de la thermogenèse sont synchronisées avec les différentes étapes de la pollinisation, en particulier chez les Aracées pollinisées par des coléoptères (Fig. 70). La thermogenèse commence plusieurs heures avant que la spathe soit ouverte et que tout insecte puisse polliniser l'inflorescence. Il a été suggéré que cette augmentation de température de l'inflorescence pouvait participer à l'ouverture de la spathe (« désenroulement ») et/ou à la maturation des fleurs, mais cela reste encore à montrer. La première élévation de température correspond à l'émission des odeurs florales et l'arrivée des pollinisateurs lors du premier soir de l'anthèse (Fig. 70, à 19:00). Ainsi le gradient de température créé entre l'intérieur du spadice et l'air ambiant favorise d'abord la diffusion des composés volatils à travers les tissus végétaux, ensuite dans l'air grâce aux mouvements de convection de l'air autour du spadice (mouvements tourbillonnants ascendants). Ces odeurs florales sont connues pour être la cause principale de l'attraction des pollinisateurs d'Aracées, en particulier pour les insectes nocturnes (Maia *et al.* 2012, Dötterl *et al.* 2012, Gottsberger *et al.* 2013, Pereira *et al.* 2014). Selon les espèces d'Aracées, le premier pic d'élévation de température peut être suivi d'une phase de régulation de la température (« plateau »). Quoi qu'il en soit, tant que la température du spadice

ou de la chambre florale est élevée, les coléoptères restent actifs dans la chambre florale (accouplement, alimentation...). Cette phase de pollinisation est plus ou moins longue selon les espèces : elle peut durer quelques heures, durant la phase de diminution du premier pic de température, ou toute la nuit durant la phase « plateau » du profil thermogénique (Fig. 70, entre 21:00 et 6:00). Chez les inflorescences à fleurs unisexuées, il existe très souvent un deuxième pic de température qui correspond à la libération du pollen par les étamines et au départ des insectes (Fig. 70, à 18:00). Cette dernière activité thermogénique pourrait aider au séchage (déshydratation) des étamines qui libèrent alors leur pollen, mais elle pourrait aussi contribuer à activer (réchauffer) les pollinisateurs avant leur envol (Seymour 1999, Barabé *et al.* 2002a, Seymour *et al.* 2003a, 2009a, Gibernau & Barabé 2012). Cette hypothèse de ressource thermique a été testée chez *Philodendron solimoense* et son pollinisateur *Cyclocephala colasi* (Seymour *et al.* 2003a).

Ressource thermique

Pour les insectes pollinisateurs endothermes, par exemple les scarabées, la chaleur produite par l'inflorescence représente une ressource thermique qui leur permet d'économiser de l'énergie tout en restant actifs dans la chambre florale. De façon générale, les

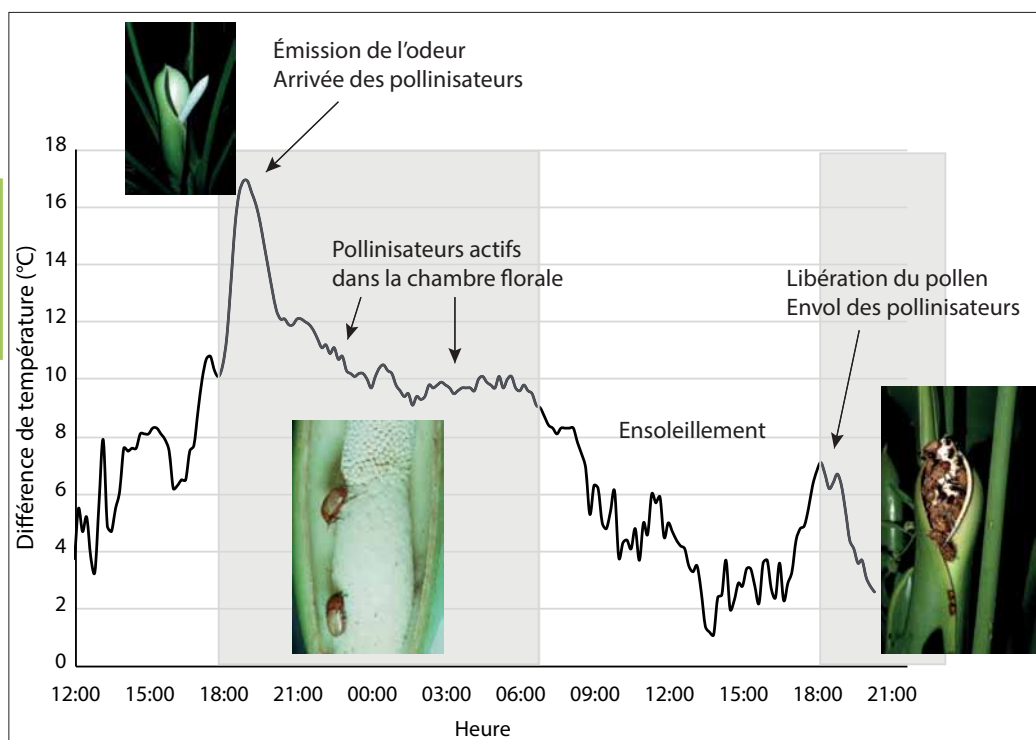


Figure 70. Profil thermogénique (différences de température entre le spadice et l'air ambiant au cours des heures) de *Philodendron solimoense* en Guyane française en fonction de la floraison et de l'activité des coléoptères pollinisateurs. Les zones grisées symbolisent les périodes de nuit. Figure M. Gibernau.

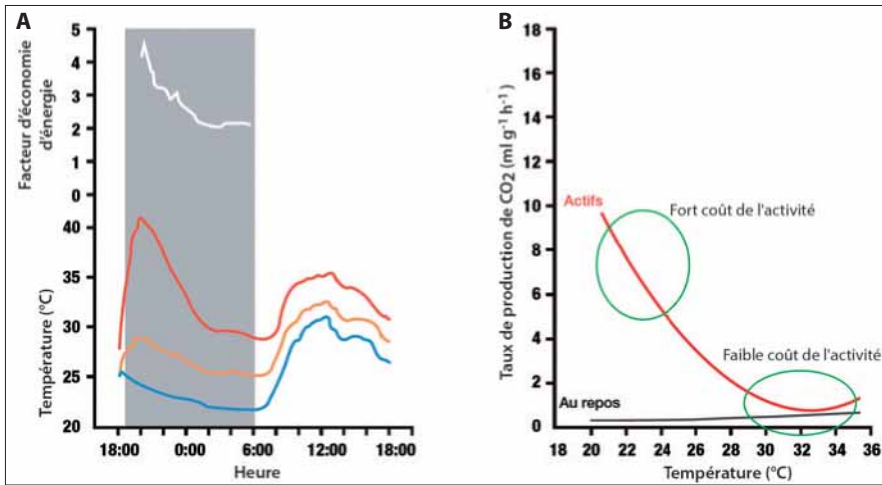


Figure 71. A. Courbes de températures de l'air ambiant (bleue), de la chambre florale (orange) et du spadice de *Philodendron solimoesense* (rouge). La courbe blanche représente le facteur d'économie d'énergie potentiellement « économisée » = l'énergie consommée par un coléoptère actif à la température de l'air ambiant / l'énergie consommée par le même coléoptère actif à la température de la chambre florale. La zone grisée symbolise la période de nuit. B. Émission de CO₂ (indicatrice de la quantité d'énergie métabolique produite) par des coléoptères (*Cyclocephala colasi*) actifs (en rouge) ou au repos (en noir) à différentes températures (20-35°C). Redessinée d'après Seymour *et al.* 2003a. *Nature*, vol. 426(20 Nov.), p. 243, fig. 2.

coléoptères évitent d'avoir une température au-dessus de 42 °C ; cependant une température entre 30 et 40 °C est souvent requise pour que l'insecte demeure actif. Les coléoptères peuvent augmenter leur température par la production endogène de chaleur grâce à la contraction des muscles thoraciques, ce qui est cependant très coûteux d'un point de vue énergétique. D'un autre côté, la production de chaleur par l'inflorescence ne coûte rien à l'insecte en terme énergétique et représente une ressource thermique directe.

Une petite augmentation de la température dans l'environnement des coléoptères actifs leur permet d'économiser une grande quantité d'énergie. Ainsi la température de 28 °C de la chambre florale de *Philodendron solimoesense* qui est « seulement » 3,4 à 5 °C au-dessus de l'air ambiant (Fig. 71A, courbe orange), permet de réduire, durant la nuit, les besoins énergétiques des coléoptères *Cyclocephala colasi* qui y séjournent d'un facteur 2 à 5 (Fig. 71, courbe blanche) par rapport aux coléoptères actifs qui sont à l'extérieur (Fig. 71B). Cette espèce de coléoptère pollinise aussi *P. melinonii*. Chez cette dernière espèce, la température de la chambre florale est en moyenne de 25,8 °C alors que celle de l'air ambiant est de 23,1 °C durant la première nuit. Dans ce cas, l'énergie nécessaire aux coléoptères pour être actifs dans la chambre florale de cette espèce de *Philodendron* est réduite de 50 % par rapport à celle dont ils ont besoin à l'extérieur durant la même période.

Si la chaleur produite par l'inflorescence représente une ressource thermique pour certains insectes comme les coléoptères, elle ne l'est pas pour d'autres comme les mouches

(Seymour *et al.* 2003b). L'explication est liée à la physiologie de ces insectes. Pour voler ou bouger, les coléoptères ont besoin d'avoir une température corporelle élevée (30 à 40°C), alors que les mouches en activité ont des températures corporelles plus basses et ne thermorégulent pas en vol (ectothermes). Les coléoptères font donc une économie d'énergie en s'abritant dans un endroit chauffé comme l'inflorescence d'Aracée tout en demeurant actifs (Fig. 71B). Ceci peut être vu comme une récompense que la plante donne à l'insecte (Seymour *et al.* 2003a).

Si on comprend aisément l'avantage de la thermogenèse pour les Aracées lors de la phase d'attraction des insectes pollinisateurs dans la nuit via la volatilisation des odeurs, il est plus difficile de comprendre l'avantage adaptatif de maintenir la température de la chambre florale durant plusieurs heures une fois les pollinisateurs attirés. En effet, dans la chambre florale, les coléoptères vont d'une part s'accoupler et d'autre part se nourrir de tissus floraux (principalement des fleurs stériles). Alors pourquoi la plante dépenserait-elle son énergie pour des activités des insectes qui ne lui sont pas « utiles » ? L'avantage pour l'Aracée de maintenir les insectes actifs durant la nuit est qu'ils se déplacent sur les stigmates réceptifs et qu'ils assurent une meilleure répartition de leur charge pollinique et donc une meilleure pollinisation. Cela a été vérifié en mesurant le nombre de fleurs pollinisées à différentes températures. La proportion de fleurs pollinisées (environ 50%) dans une chambre florale chauffée à 28°C est bien supérieure au taux observé (environ 18%) dans une chambre florale de 4°C plus froide (données M. Gibernau). En conclusion, en produisant de la chaleur durant la nuit, les Aracées permettent aux insectes pollinisateurs de rester actifs dans la chambre florale et de polliniser un plus grand nombre de fleurs. Assurer une meilleure reproduction constitue donc un avantage indéniable pour les plantes maintenant leur activité thermogénique après l'arrivée des pollinisateurs.

De même, le deuxième pic de température produit par certaines Aracées lors du second soir de l'anthèse durant la phase mâle est aussi doublement avantageux. D'une part, les insectes, à cause de la température ambiante « chaude », seront plus actifs et devraient donc « collecter » plus de pollen ; d'autre part, puisqu'ils économisent leur énergie jusqu'à leur envol, ils seront à même de faire parcourir aux grains de pollen qu'ils transportent une plus grande distance lors de la pollinisation croisée entre plantes.

Conclusion

Nous avons vu que la thermogenèse est intimement liée à la pollinisation à travers des rôles potentiels multiples : ouverture de la spathe, volatilisation des odeurs florales, déhiscence du pollen. Par l'émission de parfums, elle contribue à l'attraction des insectes pollinisateurs (mouches, coléoptères ou abeilles). Il n'est pas exclu que la thermogenèse joue aussi un rôle d'attraction « infra-visuelle » direct (émission d'infrarouges) pour certains pollinisateurs. Cela serait possible si les pollinisateurs avaient des récepteurs à infrarouges, comme certains coléoptères qui pondent dans le bois des arbres brûlés en repérant les sites favorables grâce aux émissions infrarouges produites lors des feux de

forêts (Klocke *et al.* 2011). Des photos de coléoptères *Cyclocephala* en microscopie électronique à balayage n'ont pas permis de distinguer un quelconque récepteur infrarouge sur le corps de l'insecte (données D. Barabé & C. Lacroix), mais la question reste ouverte.

La thermogenèse est un caractère floral important chez de nombreuses Aracées guyanaises. Tout comme l'odeur ou la couleur, la thermogenèse des Aracées fait partie des caractères floraux associés à la pollinisation par les insectes. Que dire des Aracées non thermogéniques ? Chez la grande majorité des fleurs, la thermogenèse n'est pas indispensable pour assurer leur pollinisation. Dans ces cas-là, la pollinisation est généralement diurne et tous les aspects thermodynamiques discutés dans ce chapitre sont alors liés uniquement au rayonnement solaire. Les rayons du soleil chauffent les fleurs qui émettent alors leurs parfums, pendant que les insectes demeurent actifs grâce à la chaleur du soleil. Ainsi, la thermogenèse chez les Aracées guyanaises est intimement liée à la pollinisation nocturne : les inflorescences ont dû compenser l'absence de soleil et de sa chaleur bienfaitrice par une production de chaleur végétale interne. La thermogenèse est un caractère floral remarquable qui a permis à certaines espèces de fleurir à des heures particulières, durant lesquelles il y a peu de fleurs en compétition et d'occuper une nouvelle niche écologique. Nous avons vu qu'il existe plusieurs types de profils thermogéniques en fonction de la durée de l'anthèse. Chez les espèces à anthèse longue, il n'y a pas de thermogenèse ou alors il y a de nombreux pics d'élévation de température (1/jour) de faible amplitude. Chez les espèces à anthèse courte, la thermogenèse est particulièrement intense avec la production d'un ou deux pics d'élévation de température. L'évolution florale chez les Aracées s'est traduite par une modification sensible de la morphologie de l'inflorescence et une réduction de la durée de l'anthèse en lien avec une spécialisation de la pollinisation. La thermogenèse, caractère floral intimement lié à la pollinisation, a ainsi « suivi » cette même tendance. Bien que l'on connaisse une partie des mécanismes biochimiques et physiologiques responsables de la thermogenèse, le comment et le pourquoi de son apparition au cours de l'évolution des plantes demeurent encore une énigme. Voilà des questions qui font de la thermogenèse une problématique toujours originale en biologie végétale.



Infrutescence de *Philodendron solimoense*, à maturité la spathe se rompt par la base et finit par tomber exposant les baies. Photo M. Gibernau

6. Interactions avec les animaux non pollinisateurs

Les Aracées interagissent avec plusieurs groupes d'insectes. Nous avons vu précédemment que les Aracées de Guyane étaient principalement pollinisées par des coléoptères et des abeilles. Ces interactions mutualistes permettent aux deux partenaires d'assurer leur reproduction. La plante assure ainsi sa production de graines et les insectes pollinisateurs profitent de l'abri fourni par les inflorescences pour s'accoupler (coléoptères scarabéidés), ou récupèrent des huiles odorantes servant à la fabrication de phéromones essentielles à leur cycle de vie (abeilles euglossines).

L'interaction entre insectes et Aracées n'est pas toujours profitable aux deux parties. La plupart des espèces de plantes tropicales sont attaquées par divers types d'insectes consommant les feuilles, les tiges, les ovules ou les graines. En effet, les tissus végétaux représentent une ressource pour de nombreux insectes non seulement pour la nourriture mais aussi comme site d'oviposition, en particulier les ovules et les graines riches en ressources énergétiques. Certains insectes parasitent les graines et nuisent à la reproduction de la plante, comme le font les guêpes qui se développent dans les fruits de *Philodendron solimoesense* (Chodat & Visher 1920, Gibernau *et al.* 2002).

Il existe aussi des associations mutualistes entre les Aracées et des insectes qui ne participent pas à la pollinisation. Les fourmis, qui représentent une composante majeure de la biomasse tropicale, habitent dans les micro-habitats formés par le système racinaire ou les cavités pétiolaires des Aracées qu'elles protègent contre les prédateurs. Ainsi que nous le verrons un peu plus loin, certaines espèces de fourmis sélectionnent même des espèces particulières qu'elles cultivent dans ce qu'il est convenu d'appeler un « jardin de fourmis ». Pour finir, les Aracées interagissent avec un grand nombre de vertébrés (oiseaux, mammifères, poissons) principalement via leurs infrutescences qui constituent une part non négligeable du régime alimentaire de certains d'entre eux.

Ces guêpes qui grandissent et « pondent » aux dépens des graines du *Philodendron solimoesense*

Dans certaines populations guyanaises de *Philodendron solimoesense*, près de 90 % des infrutescences sont parasitées par des larves de deux espèces de guêpes Chalcidés : *Exurus* sp. (Chalcidoidés, Eulophidés, Tétrastichinés) et *Sycophila* sp. (Chalcidoidés, Eurytomidés, Eurytominés). Les fruits parasités contiennent en moyenne 11 individus Eulophidés et un Eurytomidé. Les larves d'*Exurus* se développent aux dépens des graines qui se transforment alors en galles et deviennent environ 17 fois plus grosses qu'une graine normale (Fig. 72). Ceci entraîne donc une compétition pour l'espace entre les galles et les graines non parasitées car

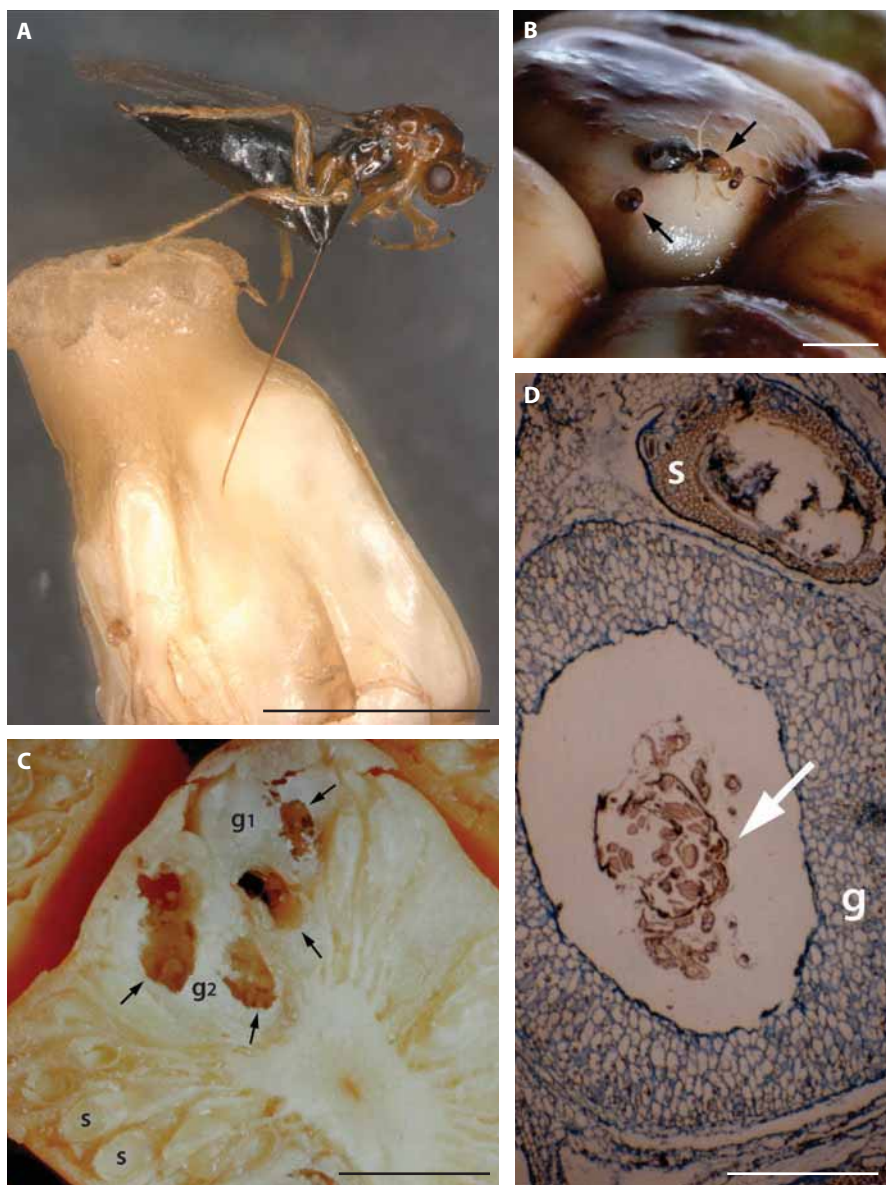


Figure 72. Parasite des graines de *Philodendron*. A. *P. selloum*. Guêpe insérant son ovipositeur dans une loge de l'ovaire. Photo S. Janzen Gonzalez. Échelle 1 mm. B. *P. solimoense*. Détail d'un fruit mature (une baie) montrant l'émergence de deux guêpes Eulophidés (flèche). Échelle 1 mm. C. Coupe transversale d'un fruit montrant des graines (s) et des galls (g) contenues dans différentes loges ; notons la présence de deux galls adjacentes contenant chacune deux cavités (flèches). Échelle 1 mm. D. *P. solimoense*. Coupe transversale d'une loge contenant une galle (g) et une graine (s) ; une section d'une larve d'Eulophidés est visible dans la cavité de la galle (flèche). Échelle 0,5 mm. B-D : modifiées d'après Gibernau *et al.* 2002. *International Journal of Plant Sciences*, vol. 163, p. 1018, fig. 1.

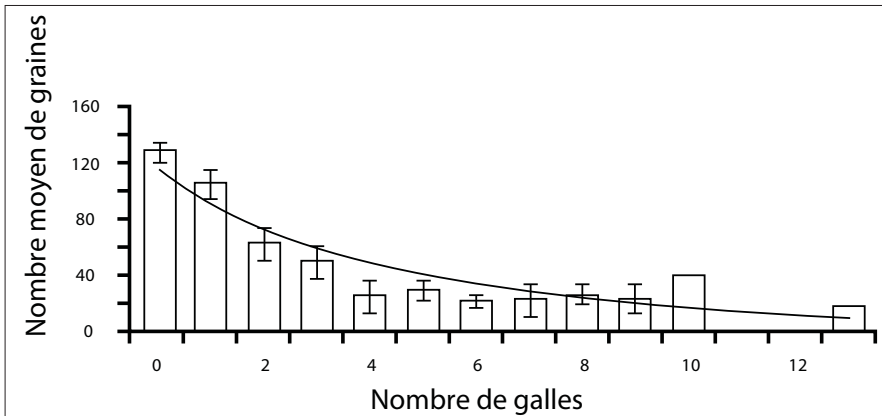


Figure 73. Relation entre le nombre moyen de graines (\pm écart-type) et le nombre de galles par fruit. $n = 205$ fruits provenant de 9 infrutescences. Redessinée d'après Gibernau *et al.* 2002. *International Journal of Plant Sciences*, vol. 163, p. 1020, fig. 2.

l'espace normalement occupé par deux graines s'avère nécessaire pour le développement d'un individu d'*Exurus* sp. L'impact sur le succès reproductif de la plante est donc important puisque les fruits parasités produisent 60% moins de graines que les fruits non parasités (Fig. 73). Les larves de *Sycophila* sp., (Eurytomidés) qui sont aussi présentes dans les fruits de *P. solimoense* parasités par *Exurus* (Eulophidés), se développent aux dépens de ces dernières (rapport 1/1), et provoquent la mort de près de 40% des *Exurus* par prédation directe ou indirecte (consommation des tissus de la galle formée par les *Exurus*) (Gibernau *et al.* 2002).

Dans les fruits de *P. solimoense* il existe donc un double parasitisme comprenant trois éléments : les Eulophidés se développent au détriment des graines alors que le développement des Eurytomidés se fait aux dépens des Eulophidés. Au cours de l'évolution, les espèces de *Philodendron* du sous-genre *Meconostigma* auraient développé des fleurs femelles avec un grand nombre de loges par ovaire de manière à contrecarrer, ou du moins à limiter, l'effet négatif de la présence de guêpes à l'état larvaire dans les graines (Mayo 1991).

Les guêpes femelles pondent dans les ovaires lorsque la spathe est ouverte et le spadice en phase femelle, au cours de l'après-midi, avant l'arrivée des coléoptères pollinisateurs (Fig. 74). Les larves enfermées dans les galles se développent au même rythme que les graines pour éclore à la maturité de l'infrutescence. La base de la spathe se détache progressivement autour des baies mûres, avant de tomber et d'exposer les fruits orange aux animaux frugivores. Les guêpes émergent juste avant que la spathe ne se détache de l'infrutescence, demeurant ainsi temporairement contenues dans un espace fermé. Les guêpes femelles et mâles captives peuvent alors s'accoupler, mais le nombre de partenaires est limité et l'accouplement entre frères et sœurs est très probable. Une conséquence d'un tel mode de reproduction est l'apparition d'une descendance avec un sex-ratio biaisé en faveur des femelles, car les mâles peuvent féconder plusieurs femelles.

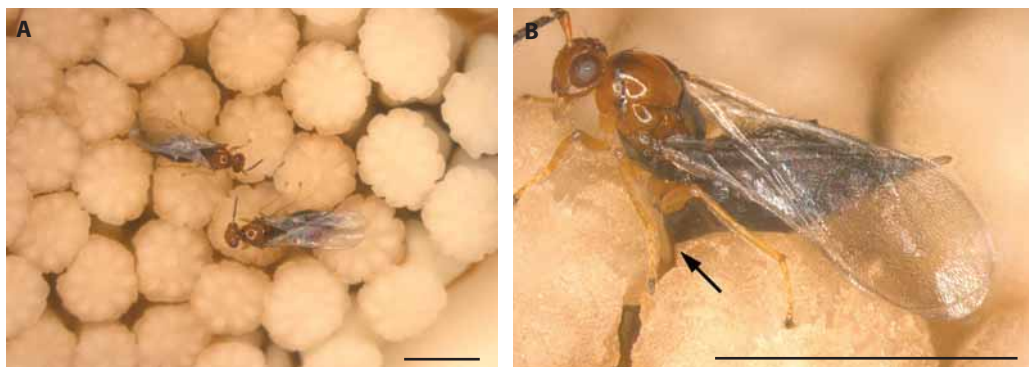


Figure 74. Guêpes parasites de graines. A. Deux femelles Eulophidés marchant sur les stigmates réceptifs de *Philodendron selloum* (Brésil), choisissant les fleurs à parasiter. B. Femelle Eulophidé insérant son ovipositeur sur le côté du stigmate (flèche) pour pondre dans les loges de l'ovaire. Échelle 5 mm. Photos S. Jansen Gonzalez.

Le phénomène de parasitisme observé chez les *Philodendron* présente des analogies avec ce qui se passe chez des figuiers tropicaux. D'une part, les deux familles de guêpes (Eulophidés et Eurytomidés) présentes chez *Philodendron solimoense* font partie de la communauté des insectes non pollinisateurs associés aux figes. D'autre part le cycle biologique des insectes parasitant *P. solimoense* est similaire à celui des guêpes associées aux figes.

Les Aracées et les fourmis

Dans la forêt tropicale humide, les insectes sociaux, dont font partie les fourmis, certaines guêpes et les termites, représentent une proportion très importante de la biomasse animale. La biomasse de ces insectes, mesurée en de poids sec est tout simplement colossale. Par exemple, dans une forêt de l'Amazonie brésilienne, près de Manaus, les fourmis et les termites forment plus du quart de la biomasse animale totale, incluant tous les organismes jusqu'aux plus gros vertébrés. La seule biomasse des fourmis est quatre fois plus grande que celle des amphibiens, des oiseaux et des mammifères confondus. Le célèbre entomologiste Wilson (1996 : p. 48) écrit que les fourmis sont les organismes dominants de la planète avec une taille intermédiaire entre celle de la bactérie et celle de l'éléphant. Grossièrement il estime qu'il y a environ un million de milliards (10^{15}) de fourmis dans le monde. Il n'est donc pas surprenant que l'association plante-fourmi soit une composante majeure des communautés tropicales.

Les relations coévolutives entre les plantes et les fourmis se traduisent par la présence de caractères anatomiques ou morphologiques particuliers sur les plantes ou leurs graines et des comportements de dispersion ou de protection de la part des fourmis. L'association plante-fourmi montre un continuum qui va d'interactions diffuses (facultatifs et opportunistes) jusqu'à des associations spécifiques et obligatoires. Dans les interactions de dispersion, les fourmis sont attirées par les graines et les dispersent en les ramenant

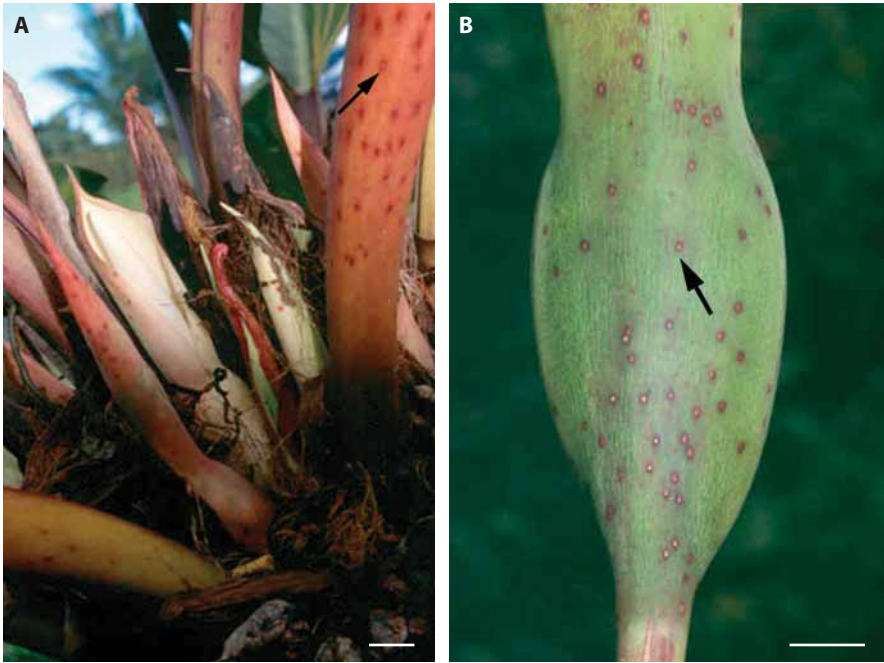


Figure 75. Nectaires extra-floraux (flèches). A. Sur le pétiole de *Philodendron melinonii*. B. Sur la spathe de *P. acutatum*. Échelle 1 cm. Photos D. Barabé.

dans leur nid, qui constitue un milieu favorable à leur protection contre les prédateurs et à leur germination. De telles graines sont attractives, dans la majorité des cas, grâce à la présence de corps nourriciers (élaïosomes) que les fourmis consomment sans endommager la graine elle-même. Par leur comportement prédateur, les fourmis assurent aussi une protection efficace du feuillage des plantes. De nombreuses plantes ont ainsi développé des interactions avec les fourmis basées sur une protection contre les organismes phytophages en échange d'une récompense alimentaire, souvent sous forme de nectar extra-floral, et/ou de sites de nidification. À l'autre bout du continuum, les plantes myrmécophytes ont développé des structures morphologiques spécialisées (domaties) à l'intérieur desquelles vont nidifier quelques espèces de fourmis.

En Guyane, les Aracées sont surtout associées aux fourmis arboricoles. Elles se rencontrent fréquemment sur les Aracées épiphytes et hémiepiphytes qui offrent un site de nidification et une ressource en sucres, particulièrement chez les *Philodendron* qui possèdent des nectaires extra-floraux sur la face dorsale de la spathe, les bractées entourant le bourgeon apical et/ou le pétiole des feuilles (Fig. 75). Ces nectaires produisent des substances sucrées qui constituent une part de l'alimentation des fourmis (Corbara *et al.* 1999). Les *Anthurium* abritent des nids de fourmis, comme par exemple chez *Anthurium jenmanii* et *A. bonplandii*. Pourtant ils n'ont pas de nectaires extra-floraux. Ce sont probablement les sécrétions stigmatiques sucrées qui attirent les fourmis, mais cela reste à démontrer.

Dans l'association *Philodendron*-fourmis, les fourmis patrouillent les plantes qu'elles protègent d'ailleurs agressivement. Il suffit de toucher la feuille ou l'inflorescence d'un *Philodendron* pour provoquer une sortie massive de fourmis. Mais chose surprenante : lors de la floraison, elles patrouillent agressivement l'extérieur de la spathe couverte de nectaires sans pour autant aller sur le spadice, évitant ainsi d'éloigner les pollinisateurs éventuels. Chez les *Philodendron* qui forment des rosettes, par exemple *P. melinonii* ou *P. fragrantissimum*, les fourmis font souvent leur nid à la base de la plante, entre les pétioles et les bractées membraneuses. Comme les *Philodendron* sont visités principalement par les fourmis arboricoles, le nid n'est pas nécessairement construit sur la plante. Dans de nombreux cas, les fourmis visitent simplement l'Aracée pour venir chercher le nectar sans vraiment y habiter.

Les Aracées n'ont pas de vraies domaties. Cependant, elles possèdent des structures non spécialisées comme le réseau de racines entremêlées de *P. insigne* ou les gaines foliaires ouvertes de *P. solimoense* qui peuvent accueillir les nids de fourmis. Aussi, dans cette famille, trouve-t-on des cas intermédiaires entre une association diffuse et une association spécifique, dus à la préférence des fourmis pour une espèce précise d'Aracées (ex. *P. insigne*), ou à la présence de structures morphologiques favorisant la construction de nids (ex. *P. solimoense*). Les Aracées sont aussi associées aux fourmis dans des structures plus complexes appelées « jardins de fourmis » qui peuvent être succinctement définies comme des groupements de plantes épiphytes assemblés par les fourmis (Orivel & Leroy 2011).



Figure 76. Plant de *Philodendron insigne* avec une inflorescence. La matière organique s'accumule à la base des feuilles, disposées en rosette, et entre les racines entremêlées. Échelle 2 cm. Photo M. Gibernau.

Philodendron insigne et fourmis : un mariage réussi

Philodendron insigne est une plante épiphyte « en panier » dont les grandes feuilles forment une rosette à l'intérieur de laquelle s'accumulent des débris organiques (Fig. 76). Le système racinaire se compose de nombreuses racines entrelacées qui permettent de retenir l'humus. Les jeunes feuilles possèdent des nectaires extra-floraux sur la face dorsale du limbe, le long de la nervure primaire.

Quarante-quatre espèces de fourmis associées au *Philodendron insigne* ont été identifiées, parmi lesquelles les espèces arboricoles *Odontomachus hastatus* (36,8%) et *O. mayi* (10,8%) sont les plus fréquentes. Presque tous les *P. insigne* matures rencontrés dans la région de Petit-Saut (zone d'étude) sont associés avec plusieurs espèces de fourmis. Cette relation est cependant asymétrique puisque 94,4% des colonies d'*O. hastatus* nidifient sur les plants de *P. insigne*, alors que seulement 36,8% des plants de *P. insigne* sont occupés par des *O. hastatus* (Gibernau *et al.* 2007). De plus, uniquement 3% des jeunes plants de *P. insigne* abritent des fourmis contre 90% des plantes adultes. Ces derniers, à cause d'une plus grande quantité d'humus retenue par les racines, constituent certainement un site de nidification plus favorable pour les fourmis. Les individus de *P. insigne* qui n'abritent pas de nids de fourmis sont beaucoup plus attaqués par les insectes défoliateurs que ceux associés aux fourmis. De surcroît *O. hastatus* s'avère être plus efficace que les autres espèces pour défendre la plante hôte (Fig. 77).

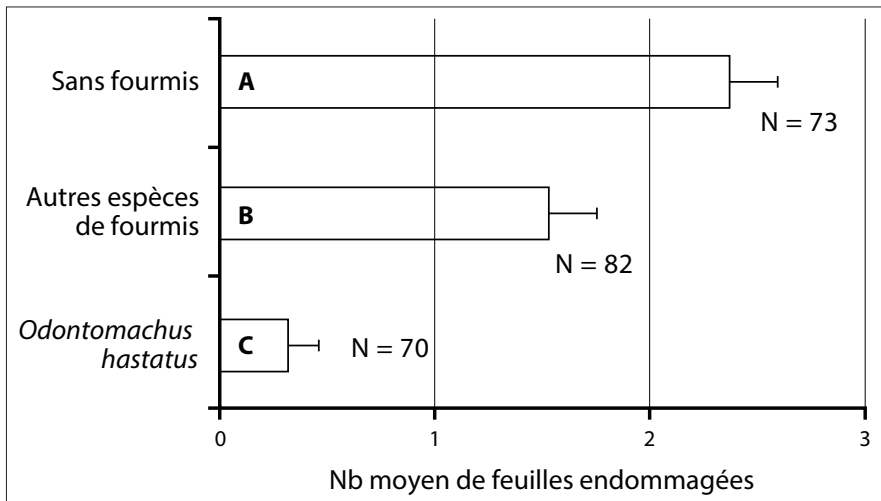


Figure 77. Comparaison des dommages causés aux feuilles de *Philodendron insigne* par les insectes herbivores selon les espèces de fourmis qui lui sont associées. L'étude porte sur les 6 plus jeunes feuilles. A. Plantes n'abritant pas de fourmis. B. Plantes abritant des espèces de fourmis autres que *Odontomachus hastatus*. C. Plantes abritant *O. hastatus*. Redessinée d'après Gibernau *et al.* 2007. *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 91, p. 345, fig. 1.



Figure 78. Ouvrière d'*Odontomachus hastatus* plaçant un cocon dans un tube formé par une section de feuille de *Philodendron insigne* lors d'un test de choix. Échelle 1 cm. Photo A. Dejean.

Philodendron linnaei pousse dans le même milieu que *P. insigne* avec une morphologie globale très semblable. Cette espèce possède aussi des feuilles spatulées souvent disposées en rosettes plus ou moins compactes. Cependant *P. linnaei* n'accumule pas beaucoup de litière contrairement à *P. insigne*. Or, on ne trouve presque jamais de nids d'*Odontomachus* sur les *P. linnaei*. Alors pourquoi *O. hastatus* est-il si souvent associé au *P. insigne* ? S'agit-il d'une simple question de hasard ou cela reflète-t-il une réelle attraction de la fourmi pour la plante ?

Pour répondre à cette question des tests de choix expérimentaux impliquant *P. linnaei* et *P. insigne* ont été réalisés (Gibernau *et al.* 2007). Pour chaque test de préférence, 4 ouvrières d'*O. hastatus* ont été placées au centre d'une boîte avec 6 cocons (Fig. 78). Chaque boîte contenait 2 abris tubulaires formés à partir de feuilles de *P. insigne* et 2 autres formés à partir de feuilles de *P. linnaei* disposés dans les coins opposés. Le but était de voir si les ouvrières choisissaient plus fréquemment l'une des deux espèces pour cacher les cocons. Dans la grande majorité des cas, les ouvrières plaçaient les cocons dans les tubes formés d'une feuille de *P. insigne*.

Ces tests montrent que les ouvrières d'*O. hastatus* préfèrent s'associer avec *P. insigne* plutôt qu'avec une autre espèce de *Philodendron* dont la morphologie est pourtant semblable. Ceci suggère qu'*O. hastatus* a une attraction prédéterminée génétiquement pour *P. insigne*. Cependant on ne connaît pas le type d'attraction (chimique, physique) dont il s'agit. De façon générale, l'occupation permanente d'une plante par une espèce donnée de fourmi est déterminée par le choix initial des reines fondatrices. Peut être s'agit-il aussi d'une répulsion exercée par *P. linnaei* sur les fourmis *Odontomachus* ? La question reste ouverte (Gibernau *et al.* 2007).

Le type d'association entre les fourmis et *P. insigne* est intermédiaire entre une interaction facultative et une interaction spécifique, obligatoire, comme on en rencontre chez les plantes myrmécophytes. Bien que *P. insigne* ne possède pas de domaties comme celles des

myrmécophytes typiques, les nombreuses racines entrelacées fournissent un habitat pour les fourmis arboricoles *O. hastatus* qui choisissent délibérément d'y construire leur nid.

Les gaines foliaires de *Philodendron solimoense* : une habitation pour les fourmis

Comme les autres espèces du genre *Philodendron*, *P. solimoense* possède des glandes extra-florales sur les bractées protégeant le bourgeon apical, la base du limbe et la face extérieure de l'inflorescence de la spathe qui, bien entendu, attirent les fourmis. Les inflorescences solitaires sont insérées dans la gaine foliaire à la base du pétiole. Après la fructification, et la dispersion des fruits, la spathe se détache puis le pédoncule se brise à la base de l'infrutescence. Le pédoncule creux demeure cependant inséré dans la gaine foliaire qui sert d'abri durable pour les colonies de fourmis, faisant de *P. solimoense* une plante myrmécophyte facultative (Fig. 79).

Durant la croissance de *P. solimoense* on distingue deux stades de développement en fonction de la production d'inflorescences :

- les individus immatures n'ont pas encore fleuri et ne possèdent donc pas de cavité à la base de la feuille puisque la gaine foliaire est fermée ;
- les individus matures portent plusieurs cavités laissées par les floraisons antérieures.

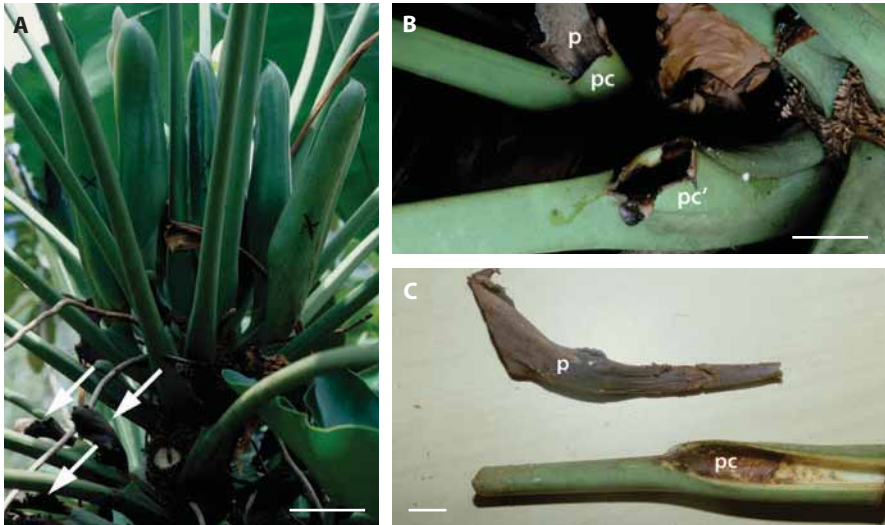


Figure 79. Floraison et fructification de *Philodendron solimoense*. A. À l'extrémité de la tige les inflorescences se développent successivement. Chaque inflorescence est insérée dans la gaine pétiolaire, à la base d'une feuille. À la base des plus vieilles feuilles on voit les pédoncules séchés des infrutescences tombées (flèches). Échelle 5 cm. B. Détail d'un pédoncule séché (p) inséré dans la gaine pétiolaire qui forme une cavité (pc) après que l'infrutescence soit tombée. À côté, l'entrée de la cavité pétiolaire est visible (pc'), le pédoncule floral ayant été ôté. Échelle 2 cm. C. Pédoncule séché (p), détaché de la gaine pétiolaire (pc). Échelle 2 cm. Modifiée d'après Gibernau *et al.* 2008. *Journal of Tropical Ecology*, vol. 24, p. 690, fig. 1.

Près de 50 espèces de fourmis visitent les individus de *P. solimoense* en Guyane (Gibernau *et al.* 2008). Parmi celles-ci, une trentaine d'espèces construisent des nids sur les plantes. Chez les individus immatures, qui sont en moyenne quatre fois moins habités que les individus matures, les fourmis construisent des nids entre les cataphylles de la portion apicale de la tige ou sous les feuilles mortes puisque les cavités normalement formées par les gaines ouvertes ne sont pas encore disponibles. Par contre, chez les individus matures, les fourmis initient des nids dans les cavités des pédoncules et des gaines pétiolaires. Ces colonies peuvent demeurer sur une plante durant plusieurs années puisque de nouvelles cavités deviennent disponibles à chaque floraison.

Les cavités du pédoncule séché et de la gaine pétiolaire constituent des sites de nidification durables pour les fourmis. On peut donc parler d'association stable entre *P. solimoense* et de nombreuses espèces de fourmis. Cependant ces cavités ne constituent pas de vrais domaties, c'est-à-dire des structures qui se développent spécifiquement pour accueillir les fourmis. On pourrait parler ici de pseudodomaties qui, de manière circonstancielle, jouent le rôle d'habitation dans une association non spécifique et diffuse. D'un point de vue évolutif, *P. solimoense* occupe une position intermédiaire entre les plantes qui attirent les fourmis de manière opportuniste en leur fournissant des substances nutritives et les vraies plantes myrmécophytes (Gibernau *et al.* 2008).

Des jardins entretenus par les fourmis

Les « jardins de fourmis » sont, sans contredit, l'une des relations mutualistes les plus remarquables et complexes entre fourmis, plantes et micro-organismes (Fig. 80). Ils sont communs dans les endroits assez ensoleillés, comme le bord des chemins forestiers et des ruisseaux, les plantations ainsi que la canopée des forêts (Orivel & Leroy 2011).

L'association entre les fourmis et les plantes épiphytes dans les jardins de fourmis représente une interaction mutualiste dont les deux intervenants tirent avantage. Les jardins constituent un substrat fertile pour la germination des graines d'épiphytes. Les fourmis alimentent d'ailleurs en permanence le jardin en éléments minéraux et organiques (terre, morceaux de bois en décomposition, excréments d'oiseaux et proies) tout en assurant la protection des épiphytes, particulièrement contre les phytophages (Corbara *et al.* 1999). Les fourmis peuvent aussi assurer la dispersion des graines d'épiphytes, soit directement en les récoltant sur la plante, soit indirectement lorsqu'elles récoltent des graines ayant déjà transité par le tractus digestif des vertébrés (Corbara *et al.* 1999). La dispersion des graines par les fourmis est souvent liée à la présence d'élaïosomes qui sont mangés par les fourmis, alors que les graines sont rejetées ou gardées à l'intérieur du nid. Ainsi, les graines peuvent être dispersées assez loin de la plante mère dans des micro-habitats favorables à leur germination.

En contrepartie, le jardin permet aux fourmis de vivre dans un site de nidification relativement stable et robuste. Le complexe racinaire des plantes épiphytes qui se développe, solidifie considérablement le nid. Les feuilles des épiphytes peuvent aussi jouer un rôle de parapluie,

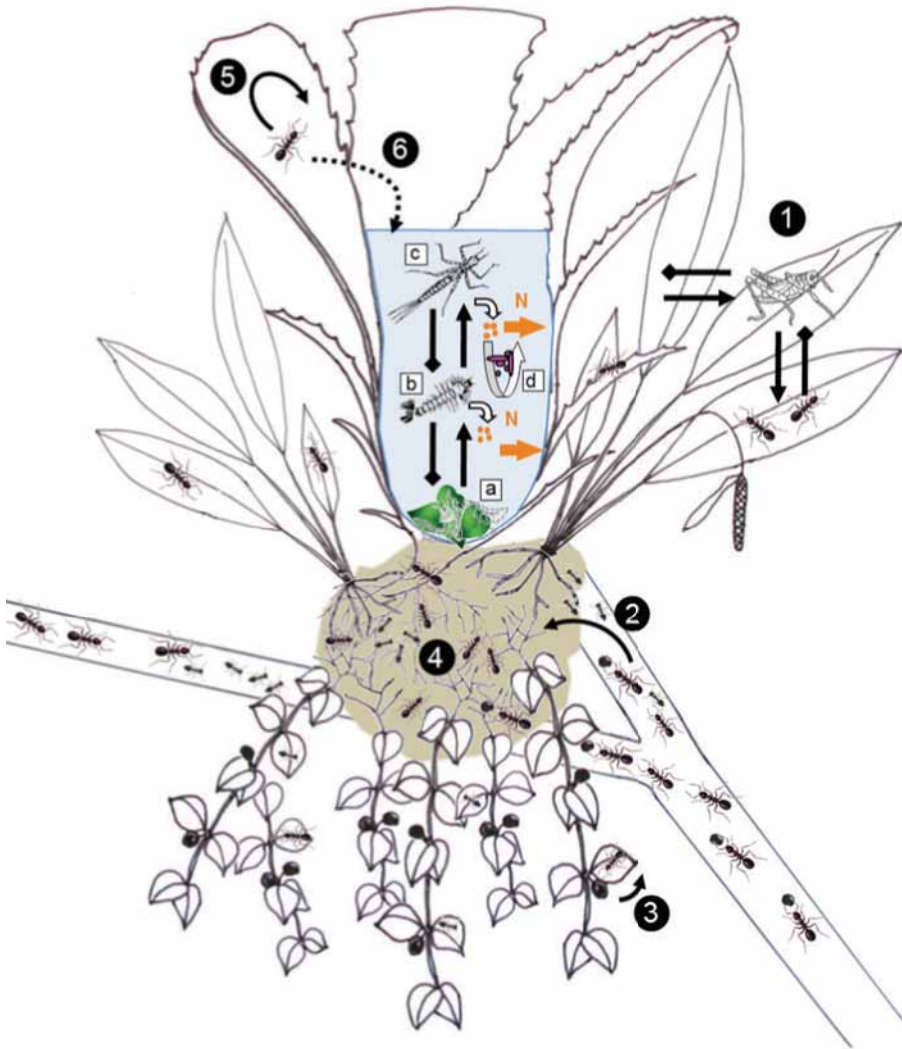


Figure 80. Représentation schématique du jardin de fourmis néotropical montrant les interactions entre les fourmis, les plantes et les organismes aquatiques vivant dans le réservoir de la Broméliacée *Aechmea mertensii*. Les espèces de plantes *Anthurium gracile* (avec une inflorescence) et *Codonanthe calcarata* (tiges pendantes avec fruits) sont aussi représentées. Les flèches indiquent des interactions positives directes et les lignes pointillées des effets indirects. Les plantes bénéficient d'une protection contre les insectes phytophages (1). Les fourmis assurent la dispersion des graines et leur incorporation dans le nid de carton (2). Les plantes fournissent de la nourriture aux fourmis comme la pulpe des fruits (3) ou les élaïosomes des graines, et augmentent la stabilité du nid grâce à leurs racines (4). Les fourmis ont un effet direct sur le phénotype de la plante (5) et un effet indirect sur la structure du réservoir d'*Aechmea* (6). **a.** Matière organique animale et végétale. **b.** Détritivores (destructeurs ou collecteurs). **c.** Prédateurs. **d.** Micro-organismes. L'azote (N) est rendu disponible pour la plante hôte *Aechmea* grâce à la décomposition bactériologique des excréments et de la matière organique. Reproduite d'après Orivel & Leroy 2011. *Myrmecological News*, vol. 14, p. 81, fig. 2.

accentué par les feuilles mortes qui s'accumulent souvent à la base des plantes. Les épiphytes réguleraient aussi le taux d'humidité du nid via leur transpiration (Orivel & Leroy 2011).

Formation du jardin de fourmis

L'association intime entre la fourmi et la plante, où chacune en tire un bénéfice, n'est pas une condition suffisante pour définir un jardin de fourmis. Il faut en plus mettre l'accent sur le rôle actif des fourmis dans l'initiation de la structure et l'incorporation de graines dans leurs nids. Comme l'écrivent Corbara *et al.* (1999 : p. 84) :

« Si de nombreuses espèces de fourmis peuvent nidifier de façon opportuniste dans les racines d'épiphytes tropicaux, il s'agit dans le cas des jardins de fourmis d'une association autrement plus complexe. Les fourmis sont activement responsables de l'association et pour cela elles doivent être capables de bâtir un nid arboricole avec des matériaux permettant la croissance d'épiphytes dont les graines, attractives pour les fourmis, seront récoltées et semées par ces dernières dans les parois du nid. Le nombre d'espèces de fourmis qui présentent conjointement ces caractéristiques comportementales est assez limité ainsi que le nombre d'épiphytes impliquées. »

Pour les Aracées, cette définition permet de faire une distinction entre :

- des associations plus ou moins opportunistes où la fourmi occupe une structure végétale déjà en place comme la rosette de *Philodendron insigne* et *P. melinonii* ou les pseudodomaties de *P. solimoense* ;
- et un vrai jardin de fourmis, *sensu stricto*, où la colonie de fourmis construit des structures constituées de carton en y incorporant, entre autres, des graines d'*Anthurium gracile* et de *P. megalophyllum*.

De nombreuses espèces d'épiphytes pourraient théoriquement croître dans les jardins de fourmis. Pourtant, parmi les 15 000 espèces de plantes épiphytes néotropicales, très peu d'entre elles sont réellement associées aux jardins de fourmis. Orivel et Leroy (2011) mentionnent à l'échelle mondiale, environ 50 espèces, réparties dans 14 familles de plantes à fleur, dont les graines sont incorporées dans le nid par les fourmis ou qui ne se trouvent que dans les jardins de fourmis. Dans les Néotropiques, la composition des jardins de fourmis varie peu, puisque les espèces de plantes épiphytes les plus fréquentes appartiennent à 4 familles et 6 genres (Broméliacées : *Aechmea*, *Streptocalyx* ; Aracées : *Anthurium*, *Philodendron* ; Gesnériacées : *Codonanthe* ; Pipéracées : *Peperomia*) (Orivel & Leroy 2011).

En Guyane, lors d'un recensement de 314 jardins de fourmis localisés dans des formations végétales pionnières, Dejean *et al.* (2000) ont compté un total de 10 espèces d'épiphytes appartenant à 8 familles de plantes à fleurs ; mais 5 d'entre elles (*Aechmea mertensii*, *Codonanthe calcarata*, *Peperomia macrostachya*, *Anthurium gracile* et *Philodendron myrmecophyllum* (= *P. megalophyllum*)) totalisaient 94,7% de toutes les épiphytes recensées. En Guyane, on rencontre fréquemment l'association *Aechmea mertensii*-*Anthurium gracile*, mais plusieurs jardins contiennent aussi *Philodendron megalophyllum* (Fig. 81)

Les plantes qui poussent dans les jardins de fourmis sont généralement autogames et n'ont pas de domaties ; elles produisent de petites graines (moins de 5 mm) souvent



Figure 81. Jardin de fourmis (flèche) dans lequel pousse, entre autres, *Aechmea mertensii* (A) et *Philodendron megalophyllum* (en pleine floraison). Échelle 1 cm. Photo C. Leroy.

munies d'élaïosomes (corps nutritifs présents sur les graines) et des fruits charnus dont la pulpe peut être consommée par les fourmis, comme c'est le cas pour *Anthurium gracile* (Belin-Depoux 1991). D'autres plantes possèdent des nectaires extrafloraux qui constituent une ressource sucrée ; chez *P. megalophyllum* des nectaires extrafloraux sont présents dans la partie supérieure du pétiole et la face dorsale de la spathe.

Les espèces de fourmis connues pour initier des jardins de fourmis sont relativement rares. Les plus répandues sont *Camponotus femoratus*, *Crematogaster levior*, deux fourmis qui vivent souvent en parabiose, *Cr. longispina*, *Azteca traili*, *Neoponera* (= *Pachycondyla*) *goeldii* et *Odontomachus mayi* (Corbara & Dejean 1996, Orivel *et al.* 1998). En Guyane, *Camponotus femoratus* et *Neoponera goeldii* (Fig. 82) sont deux espèces de fourmis sympatriques fréquentes dans les jardins de fourmis. Ces espèces ont la capacité de construire des nids de carton arboricoles riches en humus et de rapporter des graines qu'elles incorporent au nid. Elles ont cependant un comportement différent lors de la collecte des graines d'épiphytes. *C. femoratus* récolte les graines directement sur le fruit alors que *N. goeldii* les ramasse plutôt dans les excréments de vertébrés (Orivel & Leroy 2011).

Le mode de construction des jardins de fourmis dans les Néotropiques demeure encore peu connu. L'initiation et la composition des jardins de fourmis ont été étudiées en détail



Figure 82. La fourmi *Neoponera* (= *Pachycondyla*) *goeldii* transportant une graine d'*Anthurium gracile*. Échelle 0,5 cm. Photo J. Orivel, publiée dans Corbara et al. 2012. *Courrier de la Nature*, vol. 269, p. 25.

par A. Dejean et ses collaborateurs qui s'intéressent depuis de nombreuses années à l'écologie de ces micro-écosystèmes en Guyane. Des études réalisées en nature (Corbara & Dejean 1996) et en laboratoire (Orivel et al. 1997) sur la fourmi *Neoponera goeldii* (Fig. 82) ont permis de comprendre comment étaient initiés les jardins de fourmis. La description de Corbara et al. (1999 : p. 81) rend bien compte de cette dynamique :

« ...*N. goeldii* est une espèce nocturne et prédatrice dont les ouvrières mesurent entre 8 et 10 mm. Juste après l'essaimage et leur fécondation, les jeunes femelles désaillées se regroupent (de deux à huit individus) pour fonder une société et bâtissent un nid arboricole. Les fondatrices s'installent de préférence sur un arbuste en zone secondarisée (chablis naturels ou lisière de bord de piste) qui n'est pas situé sur le territoire d'une fourmi dominante. La construction du nid requiert le transport de matériaux divers d'origine végétale (pulpe de bois) et minérale (terre, eau). Le nid, de structure grossière, est un simple volume creux de quelques cm³, ajusté sous une feuille ou à la fourche de deux petites branches. Les parois internes du nid sont bien lisses et les parois externes plus grossières. La construction d'un tel nid ne nécessite qu'une seule nuit de travail à quelques individus. Le développement de la société commence à l'intérieur du nid, par la ponte des premiers œufs qui éclosent et donnent les premières larves. Nous ignorons si à ce stade précoce la société est fonctionnellement monogyne (une seule reine reproductrice) ou réellement polygyne. Avant même la production par la société de jeunes ouvrières, les reines se chargent de récolter et de transporter des graines qu'elles incorporent à la paroi du nid. Pour ce qui concerne les épiphytes, sur 99 jardins de fourmis occupés par *N. goeldii*, *Aechmea mertensis* est présente dans 85 % des cas, *Anthurium gracile* dans 57 % des cas, et *Codonanthe calcarata* dans 36 % des cas. »

Ce nid de carton d'abord initié par les reines est ensuite agrandi par les ouvrières au fur et à mesure que la colonie s'accroît. Le système racinaire qui se développe par la suite renforce la structure du nid qui augmente de taille grâce au matériel extérieur rapporté par les fourmis (fibres de plantes, carcasses de proies).

Associations entre espèces

Dans un même jardin on peut trouver différentes espèces de fourmis, phénomène appelé parabiose. Il s'agit d'une colonie mixte où les deux espèces occupent et protègent le même nid, ont des relations mutualistes, mais gardent leurs couvées séparées. Dans la parabiose *Camponotus femoratus* et *Crematogaster levior*, par exemple, les deux espèces partagent l'ensemble du nid où elles circulent librement et exploitent les mêmes sources de nourriture ; cependant elles conservent et soignent leur couvain respectif dans des loges distinctes (Corbara *et al.* 1999). Étant donné que ces espèces dominantes forment des sociétés à plusieurs reines, composées d'unités spatialement disjointes, elles peuvent se répartir sur plusieurs jardins disposés sur des arbres voisins. Parmi les parabioses fréquentes d'Amérique du Sud et de Guyane, mentionnons le couple *Odontomachus mayi* et *Crematogaster limata parabiatica* (Orivel *et al.* 1997).

Plusieurs espèces de fourmis peuvent cependant vivre dans le même jardin sans qu'il s'agisse pour autant de parabiose. En effet, même si on trouve une grande diversité d'espèces de fourmis dans les jardins, toutes ne sont pas capables de les initier. Beaucoup d'espèces recensées dans les jardins de fourmis sont des opportunistes qui se sont installées dans un jardin déjà constitué en excluant totalement ou partiellement l'espèce qui a construit le jardin. Ceci est le cas, par exemple, de la fourmi invasive *Wasmannia auropunctata* qui ne fabrique pas de nid de carton, mais qui peut envahir des jardins aux dépens de *Neoponera goeldii* (Dejean *et al.* 1997). D'ailleurs, cette fourmi envahit souvent les *Philodendron melinonii* plantés autour des habitations. Soulignons que d'autres insectes peuvent aussi cohabiter avec les fourmis grâce à des adaptations spéciales (ex. mélipones, blattes, chenilles) (Corbara *et al.* 1999).

Bien qu'il n'existe pas de relation spécifique obligatoire entre les épiphytes et les fourmis des jardins, la fourmi *N. goeldii* est généralement associée aux épiphytes *Aechmea mertensii* et *Anthurium gracile*, alors que la parabiose *Camponotus femoratus*/*Crematogaster levior* est plutôt associée à *Codonanthe calcarata*, *Peperomia macrostachya* et *Philodendron* sp. (probablement *P. megalophyllum*) (Corbara *et al.* 1999).

N'importe quelle espèce d'épiphyte peut théoriquement pousser dans un jardin de fourmis. Pourtant les fourmis ne sélectionnent que quelques espèces. La préférence des fourmis pour les graines de certaines espèces détermine la composition des jardins. Des tests réalisés en laboratoire ont montré que *N. goeldii* est attirée principalement par les graines d'*Aechmea mertensii* et d'*Anthurium gracile* alors que *Camponotus femoratus* est attirée par les graines de *Codonanthe calcarata* et de *Peperomia macrostachya* (Fig. 83) (Orivel & Dejean 1999). Cependant, même si les ouvrières de *N. goeldii* sélectionnent les graines d'*Anthurium gracile* et d'*Aechmea mertensii*, elles ramènent quand même des graines d'autres espèces dans le nid.

Les *Odontomachus mayi* qui vivent en parabiose avec *Crematogaster limata parabiatica* sont aussi capables de récolter des graines d'*Aechmea mertensii* et d'*Anthurium gracile* et de les incorporer dans les parois de leurs nids où elles germeront pour donner des plantules (Orivel *et al.* 1998).

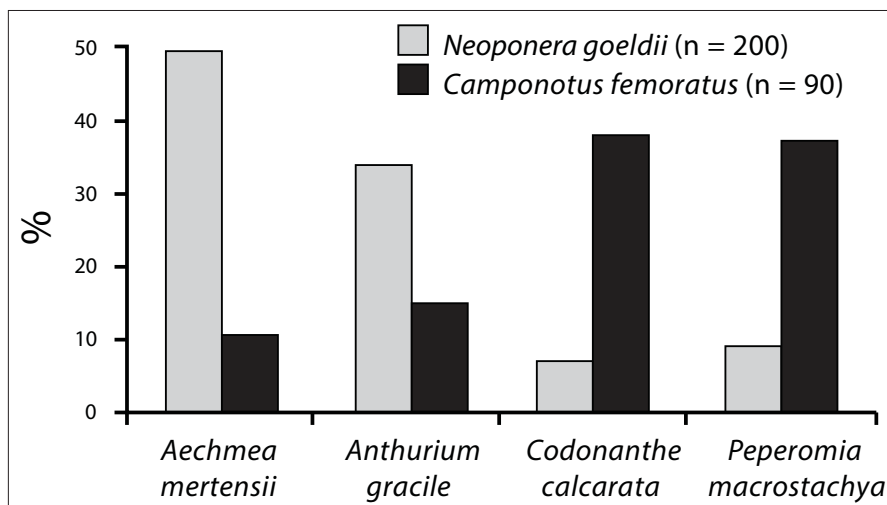


Figure 83. Graphique montrant les proportions de la première graine choisie par des ouvrières *Neoponera goeldii* et *Camponotus femoratus* dans un test de choix comprenant les 4 principales espèces d'épiphytes vivant dans les jardins de fourmis. Ces tests montrent que les ouvrières de *N. goeldii* choisissent significativement plus les graines d'*A. mertensii* et d'*A. gracile*, alors que les ouvrières de *C. femoratus* préfèrent les graines de *C. calcarata* et de *P. macrostachya*. Redessinée d'après Orivel & Dejean 1999. *Écosciences*, vol. 6, p. 54, fig. 2.

Contrairement à ce que l'on pourrait penser a priori, cette préférence n'est pas liée directement à la valeur nutritive des graines, mais à la nature des composés chimiques présents sur la surface tégumentaire (Orivel & Leroy 2011). En effet, l'attractivité des graines persiste même en l'absence d'élaïosome qui est toujours mangé avant l'incorporation des graines dans le nid.

Fait intéressant, la composition floristique des jardins de fourmis peut varier en fonction du type d'habitat. En effet, les jardins présents dans de « jeunes » formations pionnières de lisière (4 ans) montrent une association exclusivement entre *Neoponera goeldii* et *Aechmea mertensii*. Alors que dans les plus vieux jardins, trouvés dans des formations végétales plus anciennes (7 ans et 10 ans), il y a, d'une part, une association préférentielle entre *Neoponera goeldii* et *Aechmea mertensii* et, d'autre part, entre la parabiose *Camponotus femoratus*/*Crematogaster levior* et *Codonanthe calcarata* (Dejean et al. 2000). *Philodendron megalophyllum* est associé de façon préférentielle avec *Camponotus femoratus* seule ou en parabiose avec *Crematogaster levior* plutôt qu'avec *Neoponera goeldii*. *Anthurium gracile*, par contre, se trouve aussi bien dans les jardins des deux types d'habitat (Fig. 84).

Interactions Aracées-vertébrés

Les Aracées ne sont pas uniquement consommées par les insectes phytophages, de nombreux animaux incluent ces plantes dans leur régime alimentaire. Ils consomment des feuilles, des tiges mais principalement les infrutescences dont la pulpe des baies est riche en nutriments.

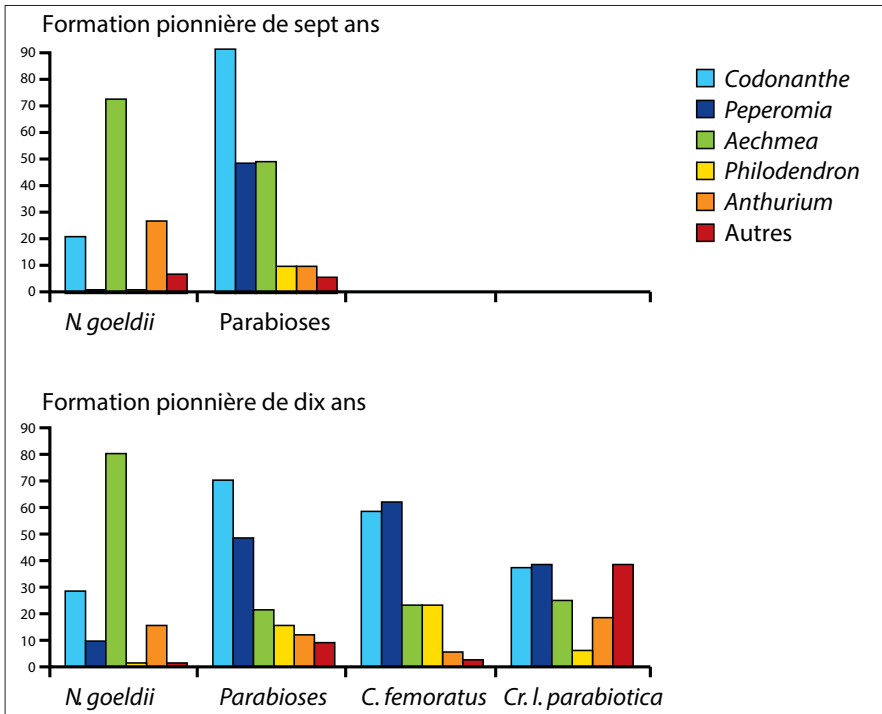


Figure 84. Relations entre les espèces de fourmis et les espèces d'épiphytes au sein des jardins de fourmis de Guyane française situés dans des formations végétales secondaires de 7 et 10 ans. Le total des fréquences des espèces d'épiphytes associées à une espèce de fourmi peut être supérieur à 100% étant donné la possibilité d'avoir plus d'une espèce d'épiphyte par jardin. Redessinée d'après Dejean *et al.* 2000. *Sociobiology*, vol. 35, p. 434, fig. 3.

Il s'agit alors de l'interaction « fruits-frugivores », l'autre grande interaction mutualiste, avec la pollinisation, que les Angiospermes ont développée avec les animaux. La relation de frugivorie est un mutualisme, car elle assure aux Aracées la dispersion (souvent à longue distance) de leurs graines vers des sites de germination favorables, surtout pour les espèces non terrestres, et les animaux se nourrissent en retour. Par exemple, dans le genre *Philodendron* les baies vivement colorées (rouges ou orange) sont dispersées par des animaux probablement diurnes alors que les baies blanches le seraient par des animaux nocturnes (Grayum 1996).

Les chauves-souris

La plupart des espèces grimpantes poussant à la base des arbres sont dispersées par des chauves-souris (ex. *Philodendron*, *Rhodospatha*, *Monstera*, Cyclanthacées, diverses lianes...) alors que les espèces terrestres, saxicoles ou de la canopée (ex. *Dieffenbachia*, *Xanthosoma* et *Anthurium*) sont dispersées par les oiseaux (Cockle 2001, Blanc 2002). En Guyane, 40% des chauves-souris sont frugivores et dispersent les graines contenues dans les fruits qu'elles consomment (Charles-Dominique & Cockle 2001). En général, les chauves-souris frugivores consomment les fruits en vol, sauf les infrutescences d'Aracées et de

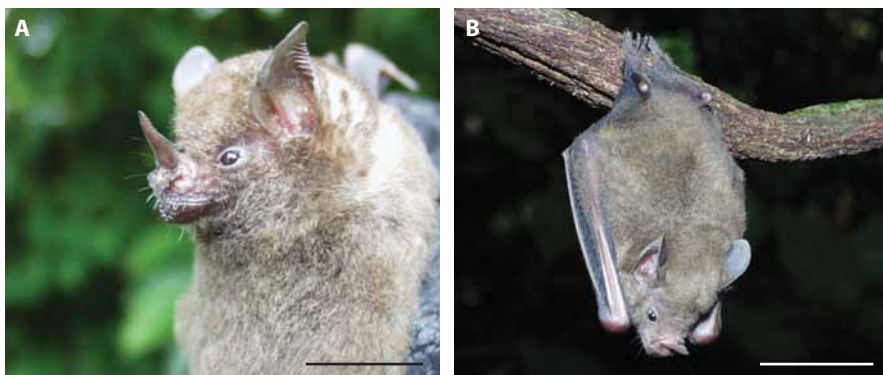


Figure 85. Chauves-souris frugivores de Guyane. A. *Carollia perspicillata*. B. *Rhinophylla pumilio*. Échelle 1 cm. Photos P. Charles-Dominique.

Cyclanthacées. Dans ces cas, les chauves-souris s'accrochent à l'infrutescence et consomment des baies sur place, ou prélèvent en vol des baies mais les mangent une fois posées ailleurs (Charles-Dominique & Cockle 2001, Blanc 2002). Cinq espèces de chauves-souris de sous-bois (*Carollia brevicauda*, *C. perspicillata* Fig. 85A, *Rhinophylla pumilio* Fig. 85B, *Sturnira tildae* et *S. lillium*) jouent un rôle majeur dans la dispersion et la régénération des Aracées grimpantes des genres *Philodendron* et *Rhodospatha* alors que les espèces de chauves-souris de canopée ne consomment pas de baies d'Aracées (Charles-Dominique & Cockle 2001). Les résultats présentés ci-dessous pour la Station de recherche CNRS des Nouragues (Guyane française) semblent être assez généraux car des régimes alimentaires similaires ont été observés pour les mêmes espèces de chauves-souris à la piste de Saint-Élie (Sinnamary, Guyane française) et en Guadeloupe sur *Sturnira thomasi* (Cockle 2001).

Les chauves-souris frugivores consomment, entre autres, les baies de 19 espèces de *Philodendron*, 5 espèces du sous-genre *Pteromisichum* (petites graines allongées), 14 espèces du sous-genre *Philodendron* (petites graines ovoïdes), et de 2 espèces de *Rhodospatha* (Cockle 2001). Sur une période de 2 ans, les graines d'Aracées représentent 68% des graines présentes dans les fèces de *Rhinophylla pumilio*, 4% chez *Carollia brevicauda* (68% Cyclanthacées), 25% chez *C. perspicillata* (59% Pipéracées), 64% chez *Sturnira tildae* et 100% chez *S. lillium* (mais il n'y a qu'un échantillon). Ainsi *Rhinophylla pumilio* et les 2 espèces de *Sturnira* consomment préférentiellement les baies d'Aracées alors que les 2 espèces de *Carollia* ne sont probablement que des consommateurs opportunistes (Cockle 2001). Les zones de sous-bois prospectées sont importantes puisqu'en une nuit les distances de vol peuvent atteindre 5 km et les surfaces explorées sont comprises entre 6 et 13 ha. La défécation a lieu durant le vol et les petites graines de *Philodendron* sont dispersées dans le sous-bois le plus souvent à la base des arbres ou sur les troncs, endroits où les plantules trouveront de bonnes conditions pour pousser (Charles-Dominique & Cockle 2001). La pluie de graines qui en résulte peut être importante ; on estime celle-ci à près de 400 graines/m²/année, toutes espèces de *Philodendron* confondues (Cockle 2001). Aux Nouragues, les Aracées représentent 22% de la pluie totale de graines (39% de Cyclanthacées).

Il existe une forte distribution verticale des plantules (Cockle 2001) puisqu'elles sont présentes à 97 % entre 0 et 3 m, principalement sur les contreforts d'arbres morts (42%), dans la litière (18%) ou sur des débris de bois (15%). La survie des plantules est plus élevée pour celles poussant entre 0 et 50 cm sur des surfaces dures quasi verticales tels des troncs de petit diamètre ou des contreforts d'arbres morts, mais aussi sur de grands débris de bois (Cockle 2001). Tout comme pour les graines, la survie des plantules varie entre les habitats mais aussi entre les deux sous-genres de *Philodendron*. Pour les *Philodendron* du sous-genre *Pteromischum* la survie des plantules est plus élevée (60%) en fond de vallées que sur les crêtes (21 %) ; alors que les plantules des espèces du sous-genre *Philodendron* survivent globalement moins bien, au mieux 31 %, dans les vallées (Cockle 2001). Il est intéressant de noter que dans les forêts secondaires, la diète des chauves-souris frugivores contient moins d'Aracées et de Cyclanthacées et plus de *Solanum*, *Piper* et *Vismia*, ce qui correspond au changement floristique dans ce type de forêt (Charles-Dominique & Cockle 2001).

Les oiseaux

L'Hoazin huppé (*Opisthocomus hoazin*) est un oiseau emblématique du bassin amazonien, intégralement protégé en Guyane. Il vit dans les parties touffues de la végétation buissonnante ripicole, associée en arrière-plan à de la mangrove ou de la forêt marécageuse. La végétation buissonnante touffue se compose très souvent de Moucou Moucou (*Montrichardia arborescens*) et d'arbustes comme les Griffes de jaguar (*Machaerium lunatum*) ou les Pruniers zicaques (*Chrysobalanus icaco*), qui offrent à l'hoazin un support et une bonne protection pour les nids (Puthon 2001). Cet oiseau a la particularité unique d'être herbivore avec une digestion de type ruminant, à la manière du rumen des bovins. La mastication (réduction en morceaux) et la fermentation bactérienne (digestion de la cellulose) de la matière végétale sont assurées au sein du jabot et de la partie antérieure de l'œsophage. Cette fermentation produit une odeur qui lui vaut le nom de « Faisan

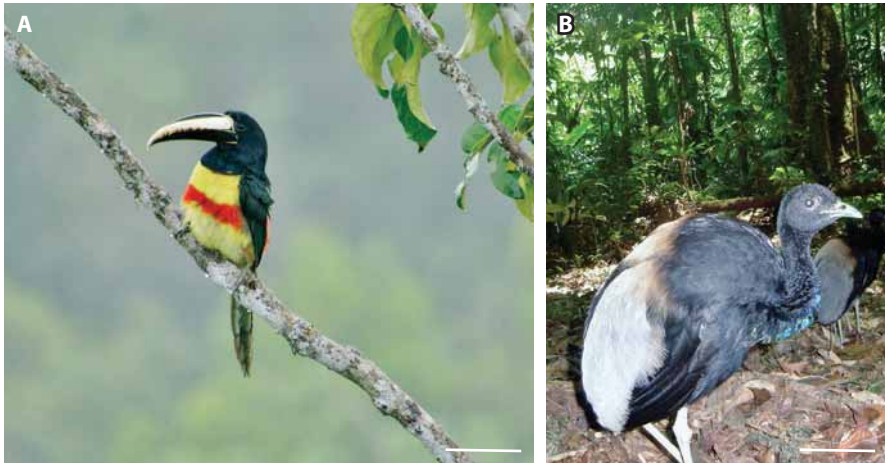


Figure 86. Deux oiseaux frugivores de Guyane. A. Un Araçari (*Pteroglossus aracari*). Photo P. Studer. B. L'Agami trompette (*Psophia crepitans*). Photo C. Richard-Hansen. Échelle 10 cm.

puant » (*stinking pheasant*) au Guyana et de « Dinde pestilentielle » (*pava hedionda*) en Équateur (Puthon 2001). Son régime alimentaire se compose d'une vingtaine d'espèces généralement toxiques et les feuilles de Moucou Moucou représentent une part importante. Très sélectif, il ne prélève que les parties des plantes les plus faciles à digérer, les plus nutritives et qui contiennent le plus d'eau, tels les bourgeons, les jeunes feuilles ou tiges, les fleurs et les fruits.

Au Brésil, une étude du régime alimentaire de 4 espèces de toucans frugivores non présents sur le plateau des Guyanes, a montré que 2 d'entre eux, le Toucanet à bec tacheté (*Selenidera maculirostris*) et le Toucan de Baillon (*Bailonius bailloni*) consomment occasionnellement des fruits d'Aracées (Galetti *et al.* 2000). Pour le Toucan de Baillon, les Aracées constituent 1 prise alimentaire sur 4 avec les Césalpiniacées, les Cécropiacées et les Éléocarpaceés, en particulier les baies d'*Heteropsis oblongifolia*. L'analyse de la pulpe des baies d'*H. oblongifolia* montre qu'elle renferme 83% d'eau et que le poids sec est surtout représenté par les carbohydrates (76%) et les protéines (15,5%), les lipides (2%) étant minoritaires. Sur les 26 fruits analysés, les baies d'*H. oblongifolia* apparaissent comme le deuxième fruit le plus riche en protéines après les baies noires de *Guapira opposita* (19% protéines), mais sont particulièrement pauvres en lipides (Galetti *et al.* 2000). Les toucans, Aras et autres oiseaux frugivores de Guyane doivent aussi, au moins en partie, se nourrir de baies d'Aracées, mais peu de données quantitatives sont disponibles à ce sujet (Fig. 86). Le Manakin auréole (*Pipra aureola*), petit passerin dont le mâle est superbement coloré, se nourrit d'insectes, d'araignées et de petits fruits, en particulier ceux des Aracées. Chez le Coq de roche (*Rupicola rupicola*, Fig. 87A) autre oiseau emblématique de Guyane, l'alimentation est composée d'une grande diversité de fruits appartenant à 65 espèces, mais une seule Aracée, *Heteropsis jenmanii*, est consommée (Erard *et al.* 1989). Ses baies jaunes moyennement riches en pulpe (58%) ne représentent que 0,6% des prises alimentaires, les Coqs de roche consommant préférentiellement les fruits noirs ou rouges des grands arbres (Erard *et al.* 1989). De même, les 3 oiseaux frugivores terrestres, que sont l'Hocco alector (*Crax alector*, Fig. 87B), l'Agami trompette (*Psophia crepitans*, Fig. 86B) et le Grand



Figure 87. Deux autres oiseaux frugivores de Guyane. A. Coq de roche (*Rupicola rupicola*). B. Hocco alector (*Crax alector*). Échelle 10 cm. Photos C. Richard-Hansen.

Timanou (*Tinamus major*), consomment entre 33 et 45 espèces de fruits sur le site de Pararé (Arataye), mais les espèces d'Aracées représentent chacune moins de 1% des fruits consommés (Erard & Sabatier 1986). Les baies rouges de l'inflorescence d'*Anthurium gracile* (épiphyte) sont essentiellement exploitées par des oiseaux de petite taille (Charles-Dominique 2003). En dehors de quelques cas anecdotiques, il semblerait que les oiseaux soient très opportunistes avec les fruits d'Aracées. Ainsi, parmi les 193 espèces d'oiseaux néotropicaux frugivores recensées, seulement 10 sont connues pour manger des fruits d'Aracées (Vieira & Izar 1999).

Les ongulés

Le Tapir de Guyane (*Tapirus terrestris*, Fig. 88A) a un régime très diversifié puisqu'il broute les feuilles et les tiges d'environ 85 espèces et mange les fruits de 70 autres (Henry *et al.* 2000, Hibert *et al.* 2011). Les Aracées ne représentent qu'une infime part de cette diversité, puisqu'aucun fruit d'Aracées n'est consommé et seulement 4 espèces sont broutées (*Anthurium sagittatum* (= *rubrinervium*), *Philodendron grandifolium*, *Rhodospatha oblongata*, *Spathiphyllum humboldtii*). Par contre, en terme quantitatif, les Aracées sont primordiales puisqu'elles représentent non seulement la famille la plus fréquemment trouvée dans les fèces analysés (100% des cas), mais aussi la plus abondante avec 32% des séquences génétiques identifiées dans ces matières fécales ; viennent ensuite les Moracées (93% des fèces et 21% des séquences génétiques) et les Mélastomatacées (98% et 13% respectivement) (Hibert *et al.* 2013). Il est intéressant de noter qu'en dehors d'*Anthurium sagittatum* et de *Spathiphyllum humboldtii* aucune autre Aracée terrestre commune (ex. *Dieffenbachia* fortement toxique) n'est consommée. Les Aracées grimpantes ou épiphytes (*Philodendron* et *Rhodospatha*) sont généralement broutées dans les chablis sur le tronc d'arbres tombés. Si on compile le régime alimentaire du tapir à l'échelle de son aire de distribution en Amérique du Sud, pas moins de 1 750 taxons sont mangés dont 16 Aracées appartenant aux genres *Anthurium*, *Heteropsis*, *Philodendron*, *Rhodospatha* et *Spathiphyllum* (Hibert *et al.* 2011). De même, le Tapir de Baird (*Tapirus bairdii*) au

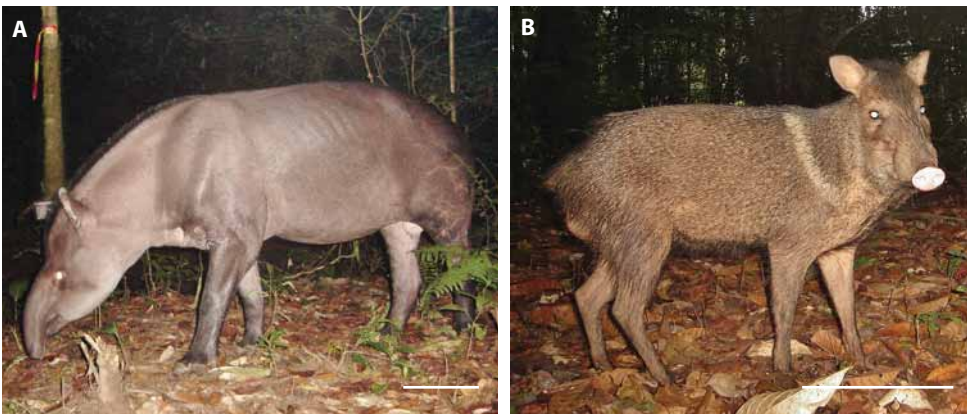


Figure 88. Deux mammifères communs des sous-bois des forêts guyanaises A. Tapir (*Tapirus terrestris*). B. Pecari à collier (*Pecari tajacu*). Échelle 25 cm. Photos C. Richard-Hansen.

Costa Rica consomme 27 espèces de plantes et les parties tendres des *Anthurium* terrestres sont souvent broutées parmi d'autres plantes de sous-bois (Tobler 2002).

Une étude sur le pécarari (*Tayassu pecari*) au Costa Rica a montré l'importance des Aracées dans son alimentation (Altricher *et al.* 2000). Elle est constituée surtout de fruits d'arbres (61%), principalement des Moracées. Les parties végétatives ne sont pourtant pas négligeables (38%), et il s'agit essentiellement des jeunes feuilles et pousses d'Aracées (Altricher *et al.* 2000). Parmi les 57 espèces végétales consommées par les pécaris, 23 le sont pour leurs parties végétatives; parmi ces espèces on trouve 14 espèces d'Aracées. Il est étonnant que des espèces toxiques comme les *Dieffenbachia* ou *Philodendron* soient autant consommées, mais leur digestion est rendue possible grâce à une fermentation bactérienne qui constitue une adaptation du Pécarari à exploiter des plantes toxiques (Altricher *et al.* 2000). Un travail similaire en Guyane sur les régimes alimentaires du Cochon bois (*Tayassu pecari*) et du Pakira (*Pecari tajacu*, Fig. 88B) serait fort informatif pour voir dans quelle mesure leur régime alimentaire peut changer en fonction des espèces végétales présentes.

Les primates

Normalement les Aracées ne constituent pas la principale source de nourriture des Singes hurleurs roux de Guyane (*Alouatta seniculus*, Fig. 89A). Aux Nouragues, seules 4 Aracées sont consommées par ce singe omnivore dont le régime alimentaire compte 195 espèces (Julliot & Sabatier 1993). *Philodendron linnaei* qui est l'espèce d'Aracée la plus consommée ne représente que 3,1 % de son régime alimentaire. Par contre, dans des sites dégradés, les Singes hurleurs roux consomment régulièrement des Aracées hémipiphytes qui peuvent alors représenter 28% de leur régime alimentaire (Thoisy & Richard-Hansen 1997). Ils mangent surtout le cœur de la tige (« central shoot ») des *Philodendron*, mais leur diète inclut aussi la nervure médiane (*P. insigne*) ou le pétiole (*P. melinonii*) (Thoisy & Richard-Hansen 1997). L'Atèle noir ou Kwata, *Ateles paniscus* (Fig. 89B), singe principalement frugivore, peut anecdotiquement manger des racines aériennes d'Aracées (Simmen *et al.* 2001). Ainsi pour les espèces du genre *Ateles*, les fruits d'Aracées n'apparaissent pas parmi les 5 principales familles de plantes qu'elles consomment. Cependant, chez *A. paniscus*, les Aracées constituent la deuxième source de feuilles mangées (Vieira & Izar 1999).

L'étude la mieux documentée sur les interactions Aracées-mammifères arboricoles n'a pas été faite en Guyane mais dans la forêt tropicale Atlantique au sud du Brésil. Dix-sept espèces d'Aracées épiphytes s'y développent dont 8 présentaient de fortes densités allant de 129 et 740 individus/ha (Vieira & Izar 1999). Dans la même forêt vivent 2 espèces de singes, l'Apelle ou Sapajou (*Cebus apella*) et le Singe-araignée laineux (*Brachyteles arachnoides*), et 6 espèces d'opposums dont 3 (*Micoureus demerarae*, *Didelphis aurita* et *Gracilinanus microtarsus*) consomment des fruits d'Aracées. Les graines de 8 espèces (4 *Philodendron*, *Anthurium harrisii*, *Monstera adansonii*, *Heteropsis oblongifolia*) se retrouvent dans les fèces des mammifères arboricoles : le Sapajou consomme les 8 espèces d'Aracées, le Singe-araignée 6, *Micoureus* 5, *Didelphis* 4 et *Gracilinanus* une seule (Vieira & Izar 1999). La viabilité des graines dans les fèces est élevée puisque plus de 70% de ces graines



Figure 89. Deux grands singes de Guyane. A. Le Singe hurleur roux (*Alouatta seniculus*). Photo P. Studer. B. L'Atèle noir ou kwata (*Ateles paniscus*). Photo E. Hansen. Échelle 10 cm.

germent, sauf pour *Monstera adansonii* (18%) et *Heteropsis oblongifolia* (44%), mangées par le Sapajou. Les espèces d'Aracées consommées fructifient entre 1 et 4 mois consécutifs (moyenne de 2 mois), mais le pic de fructification a lieu de novembre à mai, et correspond au pic de consommation par les singes (novembre à avril) et par les marsupiaux (janvier à mai) avec des proportions de 60 à 100% de graines d'Aracées dans leurs fèces (Vieira & Izar 1999). La densité de la famille des Aracées est 10 fois supérieure à celle de la famille d'arbres la plus abondante (Myrtacées) avec 309 individus/ha dans la forêt Atlantique du sud du Brésil. Du fait de leur forte densité, les Aracées sont faciles à trouver par les animaux et représentent une ressource abondante et récurrente. L'importance des Aracées comme alimentation pour les primates et les marsupiaux apparaît plus importante dans la forêt Atlantique que dans les autres types de forêts tropicales ; il pourrait donc s'agir d'un comportement opportuniste dépendant des conditions locales (Vieira & Izar 1999). En effet, le Sapajou dans la Réserve naturelle des Nouragues, consomme les fruits d'une cinquantaine d'espèces, principalement des arbres, et d'une seule Aracée, *Philodendron insigne*. Des observations ponctuelles ont montré qu'*Alouatta palliata* se nourrit de feuilles, pétioles et racines d'Aracées au Panama et que *Brachyteles arachnoides* peut manger occasionnellement des *Philodendron* au Brésil (Vieira & Izar 1999).

Au Brésil, l'opossum omnivore, *Philander frenatus* (= *frenata*), consomme régulièrement des baies d'*Anthurium harrisii* (Santori *et al.* 1997). Dans le régime alimentaire omnivore du marsupial *Didelphis aurita*, le complément végétal majoritaire parmi les 7 espèces identifiées est des baies d'*Anthurium harrisii* qui sont retrouvées dans 23% de leurs fèces (Santori *et al.* 1995).

Batraciens et poissons

Au Brésil, la seule grenouille partiellement frugivore connue (*Xenohyla* (= *Hyla*) *truncata*) consomme les baies d'*Anthurium harrisii* (Silva *et al.* 1989). Cette espèce d'Aracée est la principale source de fruit d'août à décembre. Ensuite, de janvier à avril, c'est *Erythroxylum ovalifolium* (Erythroxylacée) et enfin, *Maytenus obtusifolia* (Célastracées) de février à juillet. Cette séquence alimentaire suit la période de floraison des trois plantes consommées (Silva & Britto-Pereira 2006). La consommation de fruits est un important complément aux insectes probablement collectés dans les réservoirs de Broméliacées. Une hypothèse avancée pour expliquer le choix alimentaire restreint des grenouilles *Xenohyla* est que ces fruits seraient une source de toxines que les grenouilles utiliseraient pour se défendre, comme c'est le cas pour la consommation d'insectes toxiques par les grenouilles Dendrobatidées. Les fruits d'*Erythroxylum* sont riches en alcaloïdes et tripterpènes, ceux de *Maytenus* en tripterpènes et ceux d'*Anthurium* en saponines et cristaux d'oxalate de calcium (Silva & Britto-Pereira 2006).

Rappelons pour finir que les fruits du Moucou Moucou (*Montrichardia arborescens*) sont principalement disséminés par hydrochorie ; cependant les poissons joueraient aussi un rôle actif dans la dissémination de graines (Van Andel 2000, V. Guerrère comm. pers.). Des graines de *Montrichardia* ont été trouvées dans l'estomac de l'Anvou, *Parauchenipterus galeatus* (Siluriforme), un poisson omnivore ; mais d'autres poissons consommeraient les fruits et rejetteraient la graine comme le Coulan (*Hoplerythrinus unitaeniatus*) ou les Patagayes (*Hoplias malabaricus*) (Gourmel 2008). En Amazonie brésilienne, deux espèces frugivores de Pacu d'intérêt économique, *Colossoma macropomum* et *Piaractus brachypomus*, consomment des fruits d'une trentaine d'espèces de plantes à fleurs dont ceux du Moucou Moucou qui représentent 5 à 8 % de leur régime alimentaire (Lucas 2008). Ces poissons sont des disperseurs potentiels des graines de Moucou Moucou puisque 90 à 100 % des graines restent intactes après être passées dans leur système digestif. Par ailleurs, les populations de Moucou Moucou sont des habitats importants surtout pour *P. brachypomus* en période d'inondation du bassin amazonien. Les pêcheurs exploitent cette préférence puisqu'ils installent leurs filets au milieu des Moucou Moucou inondés, capturant ainsi près de 20 % de leur prise (Lucas 2008).

Conclusion

L'interrelation plantes-insectes est un phénomène qui, au cours de l'évolution, a amené chez les animaux l'apparition de nouveaux types de comportement et, chez les plantes, de nouveaux caractères morphologiques et anatomiques. Dans ce chapitre, nous avons insisté sur quelques exemples d'associations bénéfiques ou dommageables qui ne représentent qu'une infime partie de l'ensemble des interactions plantes-animaux. Si nous pensons au nombre d'espèces animales et végétales dans la nature, le nombre d'interactions potentielles devient immense. Le biologiste qui pénètre dans la forêt tropicale se voit placé devant une multitude de réseaux d'interactions dynamiques qui changent, bien entendu, au cours du temps. C'est le propre de la biologie et de toutes les

sciences historiques. Rien n'est fixe ; il faut reconstruire le passé à partir du présent. Pour analyser ces interactions, soit en laboratoire, soit dans leur milieu naturel, il faut découper le paysage biologique en petits morceaux. Le biologiste se doit, dans un premier temps, d'être réductionniste s'il veut mettre en lumière certaines interactions stables. C'est pourquoi les études en laboratoire permettent souvent de comprendre et de découvrir certaines relations causales entre différents organismes. Ceci est particulièrement important dans le cas des associations diffuses où il est difficile de déterminer la part d'opportunisme par rapport aux relations prédéterminées génétiquement. On peut se demander si la découverte de nouvelles relations limitées à quelques organismes amène une compréhension et une explication de l'ensemble du réseau. Cette question suscite toujours des débats en biologie. Cependant, si on considère que la biologie est en grande partie une science inductive dont les généralisations se basent sur l'accumulation et la comparaison de phénomènes, il y aura toujours de la place pour l'étude des interactions locales.

Nous avons décrit des exemples d'interactions analysés en fonction d'une approche morphologique, écologique ou expérimentale. Or, il existe aussi une approche phylogénétique pour l'étude des interactions plantes-insectes. Une telle approche permet bien sûr d'étudier les changements d'un caractère donné au cours de l'évolution, mais elle permet aussi d'analyser l'évolution des interactions entre organismes. Par exemple chez les Aracées, ce type d'analyse a été appliqué aux relations aracées-insectes pollinisateurs. Il a été ainsi possible d'étudier les changements de types de pollinisateurs (abeilles, coléoptères, diptères) au cours de l'évolution des Aracées mais aussi les caractères floraux qui ont évolué en réponse à tel ou tel pollinisateur (chapitre 4 - Les modes de pollinisation Fig. 56 p. 127). Ainsi l'accumulation d'un nombre suffisant de données phylogénétiques portant sur les interactions avec les Aracées permettrait de comprendre la coévolution Aracées-insectes sociaux.

Les infrutescences d'Aracées porteuses de baies pulpeuses montrent une grande diversité de couleurs, souvent vives, mais aussi de types de disperseurs comme nous l'avons indiqué dans ce chapitre. Même si les Aracées font partie des 12 familles les plus importantes dans plusieurs forêts tropicales d'Amérique du Sud, avec plus de la moitié des espèces épiphytes, il y a moins d'informations disponibles sur la consommation des baies (fruits) et la dispersion des graines d'Aracées que sur la pollinisation. En général, les Aracées ne sont pas considérées comme importantes dans le régime alimentaire des mammifères ; pourtant des études ponctuelles, comme nous en avons présentées dans ce chapitre, indiquent le contraire. À notre avis, l'attraction des frugivores et la dispersion des graines d'Aracées par les animaux offrent de fascinantes et originales perspectives de recherche. Soulignons que pour la pollinisation autant que pour la frugivorie, les interactions sont basées sur une attirance alimentaire d'une partie de la plante (fleur ou fruit) vis-à-vis de groupes/guildes d'animaux différents. Ces interactions à grande échelle entre les Angiospermes et les animaux ont été à l'origine de leur importante diversité dans les différents écosystèmes.



Dachine poussant près des habitations à Cayenne. Photo M. Gibernau

7. Ethnobotanique

Plusieurs espèces d'Aracées sont utilisées à travers le monde comme plantes comestibles, médicinales, ornementales ou comme source de matériaux. Les Aracées font donc partie des produits forestiers non ligneux exploités dans différents pays. Elles sont aussi une source d'inspiration pour certains artistes, comme en témoigne la série de peintures (*Jack-in-the-Pulpit*) de Georgia O'Keeffe, datant de 1930, ayant pour thème *Arisaema triphyllum*. Elles apparaissent sur des pièces de monnaie (50 cents en Afrique du Sud) ou des timbres d'au moins quarante pays. Enfin, elles font aussi partie, dans certaines régions du monde, du folklore (conte indien) et de rituels magiques (*Caladium* en Amérique tropicale).

Parmi les Aracées qui occupent une place importante dans le domaine agricole, mentionnons le Taro (*Colocasia esculenta*), 14^e légume de base (5^e espèce à tubercule) le plus consommé au monde avec 12 millions de tonnes produites en 2010 sur environ 2 millions d'hectares (Rao 2010, FAO 2012). Avec le Tanier (*Xanthosoma* sp.), le Taro représente environ 3,5% de la production mondiale des cultures localisées surtout en Afrique (75 %) et en Asie (21 %) (FAO 2012). En Amérique du Sud, plusieurs espèces d'Aracées sont utilisées traditionnellement en pharmacopée ou en fabrication artisanale (Acebey *et al.* 2010). Parmi celles exploitées comme source de matériaux, les lianes franches (*Heteropsis*) sont largement utilisées en Amérique tropicale pour les fibres obtenues à partir des racines aériennes. Du côté ornemental, les différentes variétés d'*Anthurium*, de *Spathiphyllum*, de *Philodendron* et de *Dieffenbachia* sont très répandues comme plantes d'appartement et de bureau. Rappelons cependant que l'abondance de cristaux d'oxalate de calcium, principalement sous forme de raphides, dans les tissus des Aracées, les rend souvent très irritantes et toxiques à des degrés variables. Des enfants se retrouvent parfois fortement incommodés pour avoir mangé des bouts de feuilles de *Dieffenbachia*.

Source de nourriture

En Guyane, la Dachine est un légume répandu que l'on trouve sur les différents marchés locaux (Fig. 90), cultivé en particulier par les Hmongs et par les Créoles. Ce nom regroupe différentes variétés de Taros, *Colocasia esculenta*, une plante originaire d'Asie, cultivée depuis plus de 2 000 ans et comptant près de 1 000 variétés (Mayo *et al.* 1997, Hoff & Cremers 2005). Les tubercules allongés (Fig. 90) sont riches en amidon (25 %), potassium et magnésium.

Souvent on nomme aussi à tort « Taro » différentes espèces de *Xanthosoma*, qui en réalité se nomment Tanier, Tayove ou Tajove (*Taioba* en amérindien), ou encore Macabo en Afrique. Les *Xanthosoma* sont originaires d'Amérique du Sud. Il est assez facile de distinguer ces deux genres de plantes. *Colocasia* possède des feuilles sagittées et peltées (Fig. 91A) alors que le *Xanthosoma* a des feuilles simplement sagittées (Fig. 91B).



Figure 90. A. Tubercules allongés de Dachine sur le marché de Kourou. Échelle 3 cm. B. Population de Dachine dans un fossé, le long d'une route à Cayenne. Échelle 10 cm. Photos M. Gibernau.

La Dachine représente la 5^e production agricole de Guyane (Fig. 92) avec 4 000 tonnes en 2010, valeur faible comparée aux principales productions que sont le riz et le manioc. La production de tubercules de Dachine en Guyane était plus importante avant 1995 avec une production annuelle de 10 000 tonnes par an (Fig. 93). En 1995, la production a fortement chuté et est restée stable autour de 4 000 tonnes par an (Fig. 93). Suite à une enquête auprès des Hmongs, cette chute brutale en 1995 semble être un artefact. En revanche, la production a bien baissé au cours des années 1990 car l'offre était plus élevée que la demande locale. Dans la région, en dehors de la Guyane française, la production de Taro n'est officiellement connue qu'au Guyana. En 2010, le Guyana a produit 1 800 tonnes mais cette culture est en constante diminution depuis 2000, année durant

laquelle 7 700 tonnes avaient été produites (FAO 2012). Il n'y a pas de données disponibles pour le Surinam et le Brésil, mais il serait intéressant de connaître la distribution régionale de cette culture ainsi que la variation temporelle de la production.

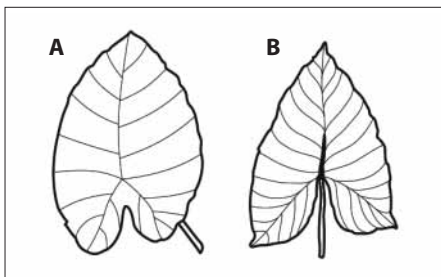


Figure 91. A. Schéma de feuille de Dachine (*Colocasia esculenta*). B. Schéma de feuille de Tanier (*Xanthosoma sagittifolium*). Dessins D. Goulet.

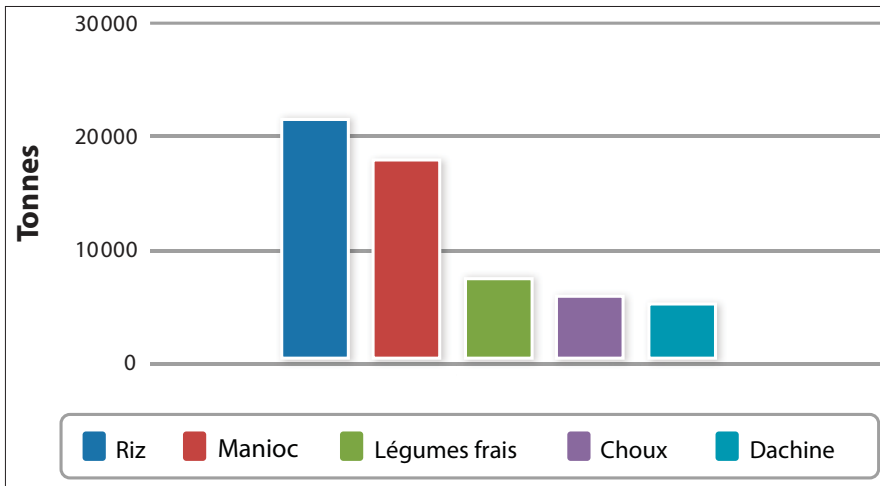


Figure 92. Principales productions agricoles de Guyane française déclarées en 2010 à la FAO. D'après les données FAO 2012. Figure M. Gibernau.

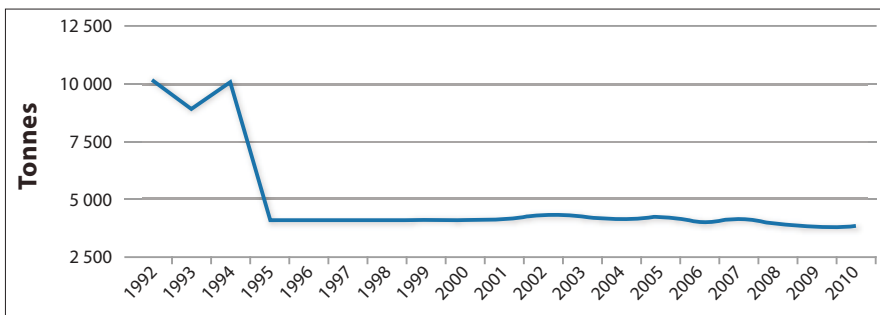


Figure 93. Production déclarée de la Dachine en Guyane française entre 1992 et 2010. D'après les données FAO 2012. Figure M. Gibernau.

Bien qu'ils ne soient pas autant vendus que la Dachine, les *Xanthosoma* sont aussi consommés en Guyane, en particulier le Chou caraïbe ou Tayove (*X. sagittifolium*, Fig. 94) ou encore l'Herbage ou Herbe à calalou (*X. brasiliense*), dont le rhizome (tubercule) et les feuilles sont consommés (Longuefosse 2006). Le Tayove est cultivé notamment à l'île du Salut (Hoff & Cremers 2005). Trois autres espèces de *Xanthosoma* sont cultivées à Trois-Sauts : *X. belophyllum*, *X. conspurcatum* et *X. atrovirens* var. *appendiculatum* (Hoff & Cremers 2005). Cette dernière espèce, originaire du Venezuela et présente dans le nord du Brésil, n'apparaît pas dans la liste de l'Herbier de Guyane. Il s'agit probablement d'une espèce introduite, non répertoriée, et cultivée localement. En effet, les Aracées alimentaires, du fait de leur grande taille, sont rarement récoltées pour être mises en hercier ; les informations manquent donc sur leur réelle répartition en Guyane (Hoff & Cremers 2005). De plus, dans les zones marécageuses, le spadice de *X. striatipes* peut être consommé cuit, ainsi que le rhizome bouilli ou cuit sous la cendre (Fouqué 1973-1974). Dans un



Figure 94. Chou Caraïbe (*X. sagittifolium*) cuisiné. A. Poulet-Chou Caraïbe, une recette aluku (à Loka, haut Maroni). B. Indien wayana découpant le limbe du Chou Caraïbe. Publiée dans Katz *et al.* 2012. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, vol. 81, p. 286, fig. 1. C. Chou Caraïbe découpé avant d'être cuisiné. Photos M. Fleury.

article récent, Katz et ses collaborateurs (2012) montrent que la consommation de feuilles est minoritaire dans le régime des Amérindiens mais pas inexistante. Parmi la trentaine d'espèces régulièrement consommées comme verdure en cuisine amérindienne figurent 5 Aracées (*Xanthosoma sagittifolium*, *Xanthosoma* sp., *Caladium bicolor*, *Philodendron* sp. et *Anthurium* sp.). Les feuilles de toutes ces espèces sont consommées cuites par les Amérindiens Wayana (Fig. 94B), ou les Noirs Marrons Aluku de Guyane (Fig. 94A, C) et les Amérindiens du Pérou (Awajún ou Wampis). Les feuilles d'*Anthurium sagittatum* (= *rubrinervium*) sont consommées par les Amérindiens Shuar d'Équateur ainsi que les rhizomes et le cœur de la tige du Tanier (Bennett *et al.* 2002).

Autre Aracée des zones humides, le Moucou Moucou (*Montrichardia arborescens*) dont les graines peuvent se consommer cuites ou grillées ; leur saveur rappellerait celle des graines de l'arbre à pain (Fouqué 1973-1974). Au Paraguay, les rhizomes de Moucou Moucou sont aussi consommés. *Monstera deliciosa* ou Cérimon, improprement nommé Philodendron, est très souvent cultivé comme plante ornementale dans les jardins, et produit des fruits (baies ou cérimans) comestibles seulement à maturité complète. En effet, si la pulpe n'est pas complètement mûre, de couleur crème, elle est très irritante pour la gorge à cause des cristaux d'oxalate de calcium qu'elle contient. À maturité, les « écailles » (partie supérieure des fruits) jaunissent et se détachent, exposant la pulpe qui peut être consommée crue ou sous forme de confiture. Sa saveur évoque un mélange de banane et d'ananas (Fouqué 1973-1974, Le Bellec & Renard 1997). La liane *Syngonium podophyllum*, parfois plantée comme plante ornementale dans les jardins, produit des baies dont la pulpe à maturité peut être aussi consommée crue (Fouqué 1973-1974).

Plantes médicinales et magiques

L'utilisation des Aracées comme plantes médicinales en Guyane a été décrite dans le livre de P. Grenand et de ses collaborateurs (2004) : *Pharmacopées traditionnelles en Guyane*. Nous ne jugeons pas nécessaire de répéter ici tout ce qui a été compilé dans cet ouvrage tant d'un point de vue ethnobotanique qu'anthropologique. Il est tout de même opportun de souligner que la plupart des ethnies amérindiennes d'Amérique tropicale attribuent des caractères magiques aux Aracées : « *celles-ci nous font entrer dans l'univers mystique qui préside chez les Amérindiens à l'apparition du mal* » (Grenand *et al.* 2004). Sur les 118 familles d'Angiospermes recensées, les Aracées représentent la 6^e famille en termes de nombre d'espèces utilisées à des fins médicinales par les Créoles, Wayâpi et Palikur en Guyane, soit 20 espèces, ou 24 si l'on considère les « confusions » d'espèces (Grenand *et al.* 2004, Fig. 95).

En regardant la liste des espèces d'Aracées médicinales utilisées en Guyane (Tableau 9), il est intéressant de constater que pas moins de 11 genres sur les 18 genres terrestres présents en Guyane servent dans la pharmacopée traditionnelle. Les groupements de certaines espèces ou de genres d'Aracées (Tableau 9) sous le même nom ne semblent pas découler d'une incapacité des populations locales à les distinguer mais plutôt d'une classification des groupes fonctionnels basée sur leurs usages similaires. Par exemple, *Caladium bicolor* et *C. schomburgkii* ou *Montrichardia arborescens* et *M. linifera* sont distingués et nommés différemment. Dans les groupes fonctionnels, il s'agit soit d'espèces proches (2 *Dieffenbachia* ou 2 *Philodendron*), soit de membres d'une même sous-famille comme les Lasioidées (*Anaphyllopis*, *Dracontium* et *Urospatha*), soulignant peut être la nature phylogénétique, c'est-à-dire

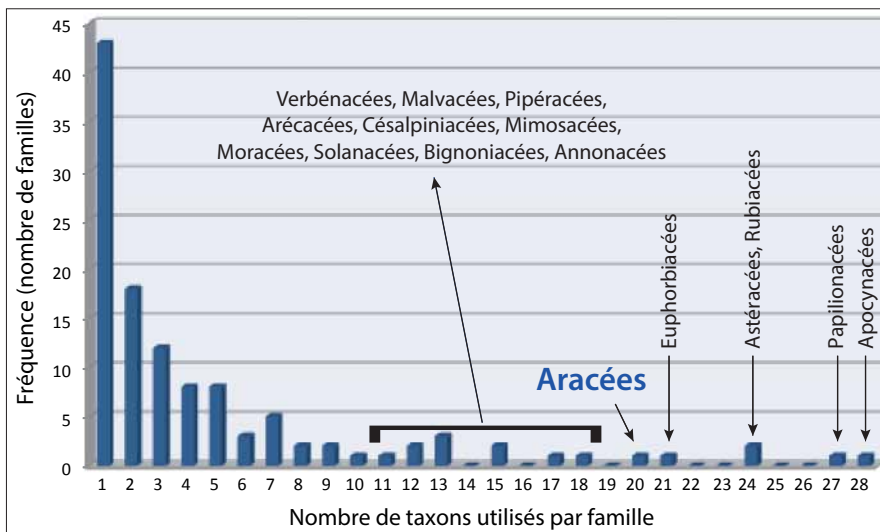


Figure 95. Histogramme représentant la fréquence d'espèces (taxons) utilisées par famille dans les pharmacopées traditionnelles en Guyane (Grenand *et al.* 2004). Les familles ayant un plus grand nombre d'espèces (ou taxons) à usage médical sont situées à droite du graphique. Figure M. Gibernau.

Tableau 9. Liste des Aracées recensées dans *Pharmacopées traditionnelles en Guyane* (Grenand et al. 2004).

* Indique qu'il existe plusieurs noms vernaculaires pour une langue donnée mais un seul est mentionné ici. Les zones grises indiquent des noms et usages similaires de différentes plantes. Pour l'étymologie de ces noms nous vous invitons à retourner à la source (Grenand *et al.* 2004).

Nom scientifique	Nom créole	Nom wayāpi	Nom palikur
<i>Anaphyllopsis americana</i>	-	moy kala	-
<i>Dracontium guianense</i>	serpentère*	moy kala	uukβey*
<i>Dracontium polyphyllum</i>	serpentère*	moy kala	uukβey*
<i>Urospatha sagittifolia</i>	serpentère*	moy kala	uukβey*
<i>Caladium bicolor</i> ¹	chou cravoie*	taya	masas
<i>Caladium schomburgkii</i>	-	moy kiya	-
<i>Dieffenbachia elegans</i>	-	pulupululi sili*	wakaakig kamwi
<i>Spathiphyllum humboldtii</i>	-	pulupululi sili	wakaakig kamwi
<i>Dieffenbachia paludicola</i>	-	pakalawali	-
<i>Dieffenbachia seguine</i>	canne-cochon*	pulupululi	irup
<i>Dieffenbachia</i> sp.	-	pulupululi sili*	-
<i>Montrichardia arborescens</i>	moucou moucou	mukumuku	ten tinivui
<i>Montrichardia linifera</i>	-	-	ten tinivui nopsisa
<i>Monstera adansonii</i>	séguine*	ka'a pupu*	-
<i>Rhodospata latifolia</i>	-	ka'a pupu* ²	-
<i>Philodendron billietiae</i>	-	-	weg (aβan) ³
<i>Philodendron guianense</i>	séguine*	-	yatuwe βey
<i>Philodendron linnaei</i>	-	tapi'i kū	duudumna
<i>Philodendron rudgeanum</i>	-	ka'apalala*	-
<i>Philodendron surinamense</i>	-	ka'apalala*	-

1. Pour certaines pratiques, utilisation aussi de *Xanthosoma conspiratum*.

2. Espèce confondue avec *R. brachypoda* et *R. venosa*.

3. Noms qui s'appliquent aussi à *P. ornatum*.

la conservation dans la descendance évolutive, des principes actifs ou des modes de croissance similaires. Seuls *Dieffenbachia elegans* et *Spathiphyllum humboldtii*, deux espèces confondues, sont éloignées phylogénétiquement; mais, dans ce cas, peut être que leur habitat semblable (terrestre de sous-bois humide) leur confère des principes actifs similaires.

L'utilisation des Aracées dans la pharmacopée traditionnelle par plusieurs populations d'Amérindiens est ancienne et laisse penser que plusieurs espèces pourraient avoir des propriétés médicinales certaines. Au XVI^e siècle, le chroniqueur aztèque F. Hernandez mentionne dans son *Histoire naturelle de la Nouvelle Espagne* l'offrande par les Aztèques de bouquets floraux

de *Huacalxochitl* (probablement un *Philodendron*) aux héros et autres personnalités (Plowman 1969). Les « fruits » d'une deuxième espèce de *Huacalxochitl* étaient placés sous les « chapeaux » des chasseurs ou marchands aztèques comme charme de chance pour la chasse ou les affaires (Plowman 1969). En Guyane, l'utilisation des Aracées dans la pharmacopée traditionnelle repose sur un savoir traditionnel qui n'a pas été confirmé par des tests d'activité biologique contrairement à d'autres familles (Grenand *et al.* 2004) et offre ainsi d'intéressantes perspectives de recherche en ethnopharmacologie. De manière générale, l'effet thérapeutique de très peu d'Aracées a été prouvé de façon clinique (Croat 1994). Dans d'autres pays d'Amérique du Sud, une activité pharmacologique de certains extraits d'Aracées a été démontrée, comme l'activité antibactérienne (*Pseudomonas*, Staphylocoque, Entérocoque) de *Syngonium podophyllum* (Camporese *et al.* 2003), l'activité insecticide et fongicide de *Philodendron guttiferum* (El-Seedi *et al.* 2001), l'activité antiprotozoaire partielle (30-50 %) de *Philodendron bipinnatifidum* contre le trypanosome de la maladie de Chagas (*Trypanosoma cruzi*) et le protozoaire *Trichomonas vaginalis* qui cause des infections urogénitales (Muelas-Serrano *et al.* 2000). Pour finir, la neutralisation de l'effet hémorragique du venin du Fer de lance commun (*Bothrops atrox*, Vipéridés), un des serpents les plus dangereux d'Amérique du Sud, par *Philodendron tripartitum*, alors que la neutralisation est partielle (15 %) par *Dracontium croatii* et nulle par *Dieffenbachia longispatha* (Otero *et al.* 2000). Au Pérou, des extraits de *Philodendron solimoesense*, *P. surinamense* ou *Dracontium cf. spruceanum* n'ont montré aucune activité contre le parasite de la leishmaniose (Estevez *et al.* 2007). Notons cependant que les feuilles sénescentes de *Montrichardia linifera*, utilisées en infusion (thé) en médecine traditionnelle comme antidiurétique, dans le bassin Amazonien, sont considérées comme toxiques étant donné leur haute teneur en manganèse, particulièrement pour les personnes buvant plus d'un litre de thé par jour (Amarante *et al.* 2011).

Une soixantaine d'espèces d'Aracées sont utilisées en Amérique du Sud comme remèdes en usages principalement externes, sous forme d'extractions ou de décoctions employées dans des cataplasmes appliqués directement sur les zones affectées, pour cautériser, désinfecter ou soigner une grande variété de plaies et maladies : mycoses, éruptions cutanées, brûlures, abcès, eczéma, ulcères, œdèmes, rhumatismes et hémorroïdes (Plowman 1969, Croat 1994, Grenand *et al.* 2004). Bien que plusieurs Aracées soient caustiques, certaines espèces ont été utilisées en usage interne (parties de plantes ou jus) comme expectorant, diurétique, vermifuge, sédatif, contraceptif, hallucinogène et anticancéreux (Croat 1994). Ainsi, en usage interne, les Aracées sont utilisées pour une vaste étendue de problèmes médicaux : morsures de serpents, maux de tête, asthme, bronchites, arthrite, rhumatismes, diarrhées, gonorrhée... Quelques Aracées ont aussi été utilisées pour la production de poison (Croat 1994).

Voyons maintenant en détail quelques usages traditionnels par les différentes populations de Guyane française ainsi que les usages d'espèces présentes en Guyane mais étudiées dans un pays limitrophe.

Usages « dermatologiques »

Dieffenbachia seguine, qui possède des propriétés irritantes et inflammatoires, est utilisé en usage externe par les Créoles contre les ulcères de leishmaniose (Grenand *et al.* 2004).

Philodendron guianense est un remède palikur de la leishmaniose. On applique un emplâtre dont l'action est cicatrisante sur la plaie (Grenand *et al.* 2004). Le jus extrait du spadice écrasé d'*Anthurium eminens* est appliqué sur les plaies provoquées par la leishmaniose particulièrement dans les narines et autres infections de la peau (Croat 1994, Bennett *et al.* 2002). Nombre de ces remèdes, comme nous l'avons cité plus haut, n'ont pas d'activité *in vitro* sur le parasite de la leishmaniose (Estevez *et al.* 2007).

Le jus extrait des feuilles de Moucou Moucou est utilisé contre les cors et les verrues ; mélangé à de la farine de manioc, il est appliqué sur les furoncles (Fouqué 1982). Les feuilles pilées du Chou caraïbe (*Xanthosoma sagittifolium*) s'appliquent en cataplasme contre les furoncles (Fouqué 1982). Les Amérindiens wayanas utilisent fréquemment (35 % des habitants d'Antecume-Pata) divers *Xanthosoma* qu'ils cultivent près de leurs habitations pour soigner les furoncles, en appliquant directement une feuille chauffée ou une feuille enroulée renfermant le tubercule gratté (Fleury 2007).

En Guyane, le suc âcre extrait des tubercules râpés ou des feuilles écrasées de *Xanthosoma striatipes* est utilisé, mélangé avec de l'eau, en gargarismes dans le traitement des angines (Fouqué 1982). Par ailleurs, le suc âcre extrait des tubercules frais de *Caladium bicolor* sert comme émétique et drastique, en particulier par instillation contre les larves sous-cutanées de la mouche *Trypoderma* (Fouqué 1982). En Équateur, les larves sous-cutanées sont traitées par application de fruits écrasés d'*Anthurium eminens* ou d'*A. gracile* ou de feuilles écrasées d'espèces de *Philodendron* du sous-genre *Pteromischum* (Bennett *et al.* 2002).

La sève âcre et caustique – contenant des alcaloïdes de la famille de laconiine (cigüe) – de différents *Monstera* et *Philodendron* est utilisée à travers l'Amérique du Sud, en usage externe, par différentes communautés amérindiennes contre l'eczéma et les abcès (Plowman 1969, Croat 1994).

Usages contre des traumatismes et blessures

Presque tous les noms vernaculaires (créole, wayäpi, palikur) du *Dracontium polyphyllum* (ex. serpentère, radié-serpent) réfèrent à la ressemblance des pétioles marbrés avec la robe des serpents Crotalidés (Tableau 9). Il s'agit d'un exemple de la théorie (ou doctrine) des « signatures » (Denizot 2007). Le tubercule est utilisé par les Créoles contre les piqûres de raie alors que les Palikurs l'emploient contre les morsures de *Bothrops* (Grenand *et al.* 2004). Les Amérindiens wayanas utilisent fréquemment (30 % à Antécume-Pata) le Moucou Moucou (*Montrichardia arborescens*) en appliquant directement une feuille, de l'écorce ou de la cendre de feuilles mortes sur les piqûres (Fleury 2007). *Monstera adansonii* est utilisé, entre autres, en compresse contre les morsures de serpent ou pour cautériser les coupures (Croat 1994).

L'utilisation de *Caladium bicolor* comme plante médicinale est répandue parmi les populations amérindiennes, sur toute son aire de répartition, qui couvre une grande partie de l'Amérique du Sud (Grenand *et al.* 2004). Nommé Madère bâtard en Guyane, ses feuilles séchées et pulvérisées sont employées pour soigner les blessures infectées (Fouqué 1982).

Les *Dieffenbachia* sont aussi très utilisés dans la pharmacopée amérindienne d'Amérique du Sud, par exemple comme cataplasme contre les piqûres de fourmis (Fouqué 1982).

Usages « gastro-entérologiques »

La racine de Moucou Moucou (*Montrichardia arborescens*) est un purgatif drastique (Fouqué 1982). Les Amérindiens shuars d'Équateur utilisent les feuilles chauffées de *Monstera spruceana* en application pour soulager les maux d'estomac (Bennett *et al.* 2002).

Usages « cardiovasculaires »

Les Créoles préparent un breuvage contre le diabète à partir de morceaux de tiges de Moucou Moucou (Grenand *et al.* 2004). De même, les feuilles du Philodendron écailleux ou Guiambé (*P. squamiferum*) écrasées servent de cataplasme contre l'œdème et l'hydropisie (Plowman 1969, Fouqué 1982); d'autres *Philodendron* utilisés dans différentes médecines amérindiennes soignent ulcères, hémorroïdes, œdèmes ou goutte (Croat 1994). La macération alcoolique extraite du rhizome de *Dieffenbachia* diluée dans l'eau est utilisée contre le prurit, alors que la décoction des feuilles s'utilise en bain dans les cas d'enflures œdémateuses (Fouqué 1982).

Usages « myalgiques »

Plusieurs espèces de *Philodendron* sont utilisées à travers l'Amérique du Sud pour soulager les douleurs rhumatismales; en particulier par des applications de feuilles de *Philodendron pedatum* fraîchement écrasées et mélangées à de l'huile (Fouqué 1982, Croat 1994). Les *Dieffenbachia* sont aussi très utilisés par les Amérindiens, entre autres, comme cataplasme contre le rhumatisme (Fouqué 1982).

Usages « gynécologiques »

Les jeunes pousses rouges de *Philodendron rudgianum* sont écrasées et servent à préparer une macération bue par les jeunes femmes wayanas comme agent de fertilité (Grenand *et al.* 2004).

Usages magiques et poisons

Caladium bicolor représente le principal élément parmi les plantes magiques amérindiennes (Grenand *et al.* 2004). En Guyane comme en Équateur, le jus du tubercule est appliqué sur le front, les paupières et/ou les fusils pour s'assurer une bonne chasse (Bennett *et al.* 2002, Grenand *et al.* 2004). Les chiens doivent humer la feuille afin d'améliorer leur capacité de pistage (Bennett *et al.* 2002). Il est aussi utilisé comme remède contre les esprits ou comme plante propitiatoire. Le tubercule mélangé avec de la peinture faciale sert également à préparer un philtre d'amour chez les Wayâpis. En revanche, chez les Palikurs, le tubercule râpé, mélangé à de la bière de manioc, peut être utilisé comme poison. Cette plante est aussi utilisée comme poison de chasse par plusieurs groupes amérindiens (Grenand *et al.* 2004).

Comme le note Croat (1994), il est surprenant de constater qu'il y a autant d'Aracées utilisées en usage interne étant donné que leurs extraits peuvent être caustiques ou même des poisons. En effet, de nombreuses Aracées contiennent dans leurs cellules

des cristaux d'oxalate de calcium sous forme de raphides qui peuvent être très dommageables lorsqu'ils sont avalés (chapitre 3 - Morphologie et biologie florales, p. 87). Les raphides sont particulièrement abondants dans le genre *Dieffenbachia* et la sous-famille des Monstéroïdées. *Dieffenbachia seguine* est appelé communément en Guyane Canne à gratter, Canne brûlante, Canne-feu ou Siguine brûlante en raison du grand pouvoir irritant de son suc caustique et des cristaux (Fouqué 1982). La mastication d'un fragment provoque immédiatement une glossite aigüe accompagnée de sensations de brûlure voire d'étouffement; la perte de l'usage de la parole pendant plusieurs jours a aussi été rapportée (Fouqué 1982).

Plantes ornementales

Les Aracées sont appréciées comme plantes ornementales. En Guyane, on voit fréquemment dans les jardins des plants de *Monstera deliciosa* et de *Syngonium angustatum*, deux espèces introduites et cultivées pour leur valeur ornementale. Il faut aussi noter que les baies de ces deux espèces sont comestibles à maturité.

Lors de leur inventaire de la flore des jardins guyanais, Hoff et Cremers (2005) ont recensé près de 500 espèces végétales appartenant à 109 familles. Les auteurs mentionnent une dizaine d'Aracées: 4 espèces ornementales et 5 espèces alimentaires. Parmi les espèces ornementales, 3 sont indigènes de Guyane (*Monstera adansonii*, *Philodendron goeldii* et *Caladium bicolor*) et 1 est introduite (*Syngonium angustatum*).

En Colombie, la récolte d'Anthuriums en forêt pour approvisionner le marché des plantes ornementales est une activité qui se développe depuis 1995; cependant, il n'y a pas d'information pour les autres pays du bouclier guyanais (Van Andel *et al.* 2003). En Guyane, il existe une soixantaine d'exploitations agricoles qui produisent des fleurs et des plants comme activité d'appoint (Jougllet 2004). Parmi les 11 principales espèces de fleurs coupées vendues, les Anthuriums arrivent en 6^e position, avec une surface d'exploitation dix fois plus faible que la

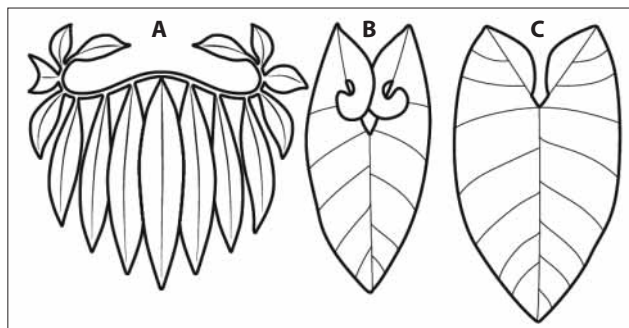


Figure 96. Hybride horticole (B) entre *Philodendron goeldii* (A) et *P. solimoense* (C). Redessinée d'après Hallé 1999. Le Seuil, *Éloge de la plante*, p. 223, fig. 65 D, E & F.

Rose de Porcelaine ou les Héliconias (Jouglet 2004). D'autres Aracées guyanaises présentent un potentiel pour l'horticulture ornementale, particulièrement les *Philodendron* hémiepiphytes du sous-genre *Philodendron* comme *P. ornatum*, *P. pedatum*, *P. acutatum* et *P. billietiae*, qui se propagent très bien par bouturage. Deux autres espèces, *P. solimoesense* et *P. goeldii*, sont aussi des plantes spectaculaires en culture. Le naturaliste J. Moonen a d'ailleurs réussi à produire un hybride entre ces 2 espèces (Fig. 96). Cependant, ces espèces ne se propagent pas par bouturage et le pourcentage de germination des graines est très faible. Enfin, soulignons que *P. melinonii* est de plus en plus planté autour des habitations. Cette espèce que l'on trouve souvent sur les rochers en forêt semble bien supporter les sols pauvres et les milieux ouverts. Mais l'attrait ornemental des Aracées ne doit pas nous faire oublier que la récolte de plantes dans leur milieu naturel nécessite généralement un permis et qu'il n'est pas possible de proposer dans le commerce des plantes récoltées directement dans la nature. De plus, la récolte de ces plantes doit vraiment se faire avec parcimonie afin de préserver les populations naturelles et dans le respect de la législation française en particulier pour les espèces et les espaces naturels protégés.

Source de matériaux

Les Aracées étant une famille de plantes Monocotylédones, elles ne produisent pas de bois dur. Les espèces grimpantes sont surtout exploitées comme source de fibres pour faire des cordages ou de la vannerie (Van Andel *et al.* 2003).

Les tiges solides et flexibles d'*Anthurium scandens* servent en Amérique centrale en construction pour assurer les attaches à la place des clous et cordes mais aussi en vannerie (Plowman 1969). Au Surinam, les pétioles de *Philodendron grandifolium*, appelé *Taratete*, sont utilisés occasionnellement comme attaches en vannerie quand un meilleur matériau n'est pas disponible (Plowman 1969).

Les tiges de Moucou Moucou sont utilisées par les différentes communautés des fleuves pour faire des radeaux de transports temporaires. Une telle technique est aussi enseignée dans les manuels et formations de survie afin de construire un radeau de fortune. En Colombie, le Moucou Moucou, encore appelé *Aninga* ou *Arracacho*, a fait l'objet d'expérimentations sur son potentiel à produire de la pulpe pour la fabrication de pâte à papier. Toute la partie aérienne peut être utilisée. Le processus nécessite une extraction caustique à chaud puis plusieurs cuissons acides, aussi à chaud (120 °C), suivies de rinçages. Les rendements semblent intéressants à partir de 100 kg de plantes: on peut obtenir 6,3 kg de matière sèche et 3,4 kg de pâte à papier. La composition (34 % de cellulose, 25 % d'hémicellulose, 17 % de lignine) du Moucou Moucou et les dimensions de ses fibres (1,7 à 1,9 mm de longueur; 29 à 33 µm de diamètre) en font une source non ligneuse de qualité. Le produit final permet la production de papier ou de tout autre produit fibreux (dérivé de la cellulose) avec de bonnes qualités de résistance. Ces résultats ont donné lieu à un brevet déposé en 2010 aux États-Unis (Mauborgne *et al.* 2010).

Mais le genre le plus exploité dans tout le bassin amazonien et sur le plateau des Guyanes pour ces fibres est *Heteropsis*, appelé *Nibi* au Guyana, *Kamina* au Surinam, *Mamure* au Venezuela et (*Cipó*-)*Titica* au Brésil. En général, différentes espèces sont récoltées mais le plus souvent il s'agit de l'espèce *H. flexuosa*, sauf en Colombie (*H. jenmanii*) et au Venezuela (*H. spruceana*) (Van Andel *et al.* 2003). Les *Heteropsis* sont des plantes grimpantes dont la base de la tige finit par mourir (plante secondairement épiphyte) et qui produit des racines le long du tronc à partir de la tige ou pendantes depuis une branche latérale.

En général ce sont les racines matures qui sont exploitées plutôt que les tiges collées sur le tronc. Elles sont « pelées » de leur écorce et derme, et les fibres sont séparées en « ficelles ». En fonction de la hauteur de l'arbre support, les racines peuvent mesurer plusieurs mètres de long. Au Guyana, la longueur moyenne des racines récoltées est de 10 m (Hoffman 1997) alors qu'au Brésil, dans l'État du Pará, elle est de 5 m (Plowden *et al.* 2003). Dans les habitations de l'État d'Acre au Brésil, les fibres sont utilisées pour sécuriser la charpente et comme substitut aux clous (Wallace & Ferreira 1998). Sur les marchés du bassin amazonien, les fibres servent à fabriquer des paniers, corbeilles et autres objets de stockage comme des malles à vêtements ou des objets décoratifs. De petites corbeilles à pain en forme de cœur sont souvent offertes en cadeau de naissance. Presque tous les produits sont vernis pour protéger les fibres ; certains artisans colorent quelques fibres pour incorporer un motif coloré à leur tissage (Wallace & Ferreira 1998, Van Andel *et al.* 2003).

Pour une personne, la récolte en forêt est de 10 à 12 kg/heure puis il faut compter 1 heure pour écorcer et « sortir » les fibres de 4 à 5 kg de racines brutes. Ce processus entraîne une perte de 60 % de la masse racinaire récoltée et permet de produire de 1,6 à 2,2 kg de fibres (Wallace & Ferreira 1998). Les prix des vanneries sont déterminés en fonction du temps nécessaire à leur confection à partir des fibres qui coûtaient en 2002 autour de 2 \$/kg. Par exemple, une corbeille-cœur était confectionnée en 30 mn et se vendait 4 \$ au début des années 2000, alors qu'une malle à vêtements nécessitait 7 h de travail et coûtait entre 38 et 48 \$ (Wallace & Ferreira 1998). Une chaise était fabriquée à partir de 5 à 8 kg de fibres en 2 jours de travail et se vendait entre 200 et 400 \$ (Plowden *et al.* 2003). Au Guyana, les *Heteropsis* sont exploités comme fourniture industrielle par une société d'exportation vers les marchés touristiques des Caraïbes et surtout de la Barbade ; il s'agit de la deuxième production nationale de produits forestiers non ligneux après les cœurs de palmiers. L'exploitation reste à plus petite échelle au Venezuela et dans les États brésiliens du Pará et de l'Amapá (Van Andel *et al.* 2003).

Le nombre de tiges d'*Heteropsis* à l'hectare est très variable, allant de quelques centaines à presque 2000. Seulement 15 à 30 % ont des racines d'une qualité commerciale, c'est-à-dire avec un diamètre de plus de 5 mm. Une exploitation passée importante aura pour effet de diminuer par trois la quantité de racines (Plowden *et al.* 2003). Il faut compter entre 6 et 9 mois pour qu'une racine coupée repousse complètement, mais seulement 60 % des nouvelles racines auront une qualité commerciale. Plus l'exploitation est intensive, plus la plante sera stressée, augmentant ainsi le taux de mortalité racinaire et diminuant leur croissance. Par exemple, si 30 % des racines sont coupées, la mortalité des racines

restantes est de 20 % ; en revanche elle monte à 63 % si plus de 50 % des racines sont prélevées (Wallace & Ferreira 1998, Plowden *et al.* 2003). La saison de prélèvement conditionne aussi la régénération : des prélèvements en milieu de saison des pluies semblent moins affecter les plantes qu'en saison sèche ou en début de saison des pluies. Ainsi, comme toute ressource biologique, l'exploitation des racines d'*Heteropsis* nécessite une gestion raisonnée du stock afin d'éviter une chute des populations et une disparition de la ressource. Par exemple, au Venezuela, la surexploitation a entraîné dans les années 1990 un déclin des populations d'*Heteropsis* le long du fleuve Orénoque (Van Andel *et al.* 2003).

En Guyane, l'exploitation des lianes franches (*Heteropsis flexuosa*, Aracée, et *Thoracocarpus bissectus*, Cyclanthacée) semble destinée à un usage privé sans marché commercial à proprement parler, en dehors de certains échanges entre villages ou communautés (Van Andel *et al.* 2003, Davy 2007). Bien que depuis quelques années une vannerie commerciale destinée aux touristes soit apparue, celle-ci comprend surtout des objets faits en Arouman (*Ischnosiphon* spp., Marantacées) et divers palmiers plutôt qu'en liane franche (Davy 2007). J.-J. de Granville a noté sur un spécimen d'*Heteropsis flexuosa*, de l'Herbier de Guyane, récolté en 1975 au pied des monts Galbao près de Saül, que « les longues tiges ligneuses, souples et résistantes, sont utilisées localement et recherchées pour la confection de balais, vanneries, etc. ». Les balais sont l'un des objets proposés à la vente sur les stands Bushinenge le long de la route nationale vers Saint-Laurent-du-Maroni. Davy (2007), dans son remarquable travail de thèse sur la vannerie en Guyane française, détaille les différents types de productions de vannerie dans les communautés ethniques de Guyane. Il apparaît que les lianes franches sont surtout utilisées pour renforcer des ouvrages ou fabriquer des objets résistants, destinés à durer. La liane franche sert par exemple à consolider le bord des éventails à feu fabriqués en fibres de palmiers, ou les bords du fond et de la bouche de paniers ajourés (Davy 2007). Dans certains cas, les paniers seront tressés complètement en liane franche (Fig. 97) : certains paniers ajourés chez les Créoles du village de Kaw, les

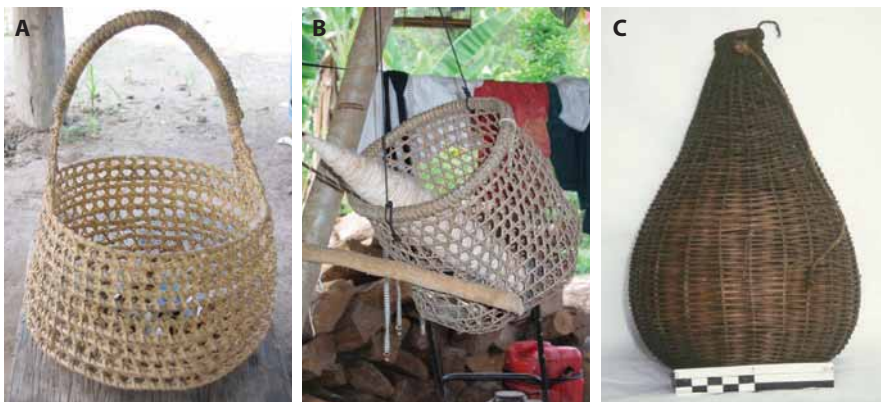


Figure 97. A et B. Deux modèles de paniers ajourés wayanas fabriqués en liane franche (*Heteropsis flexuosa*). A. *Pilasi walamiwet*. B. *Pilasi pija ewu*. C. *Asi eni* wayana, fabriqué en liane franche (25 cm de haut), panier collecté en 1951 par E. Aubert de la Rue, musée du Quai Branly, Paris. Photos D. Davy.

plus grands modèles chez les Kali'nas, et deux modèles parmi les 8 types produits par les Wayanas. Il s'agit du *pilasi walamiwet* (panier ajouré, « fiente de pigeon », toujours tressé en liane (Fig. 97A), et du *pilasi pija ewu*, « œil d'aigle harpie » (Fig. 97B), tressé soit en liane soit en arouman. Les quelques paniers wayanas à mailles serrées wayanas comme l'*humuli* ou *asi eni*, « réceptacle à piment », avec une forme originale ressemblant à une bouteille avec un goulot étroit, sont en liane franche (Fig. 97C).

Mais la liane franche sert principalement dans la confection de *katouri dos* (hotte de portage). Le *katouri dos* est un des objets clefs des cultures amérindiennes de l'intérieur, puisque c'est grâce à lui que les tubercules de manioc ou le bois de chauffe sont transportés de l'abattis à la case. Si aujourd'hui la brouette tend à le supplanter, il reste tout de même un objet usuel, produit en grande quantité, et qui fait l'objet d'un commerce interne dans les villages de l'intérieur (Davy 2007). Il existe deux types de hottes : celles en fibres de palmiers Comou (*Oenocarpus bacaba*), destinées à durer, à usage principalement féminin et liées à l'activité agricole dans les abattis ; et les hottes temporaires, tressées en Wassay (palmier *Euterpe oleracea*), destinées aux hommes pour les activités de cueillette et de chasse en forêt. Les hottes traditionnelles en fibres de palmiers Comou sont de plus en plus remplacées par des hottes en liane franche ou de Cyclanthacées (appelées *tzimbowaita* en teko, de *tzimbo*, « liane », et *wayta*, « hotte ») plus résistantes et durables, un emprunt aux Créoles et Noirs Marrons qui ont importé cette technique d'Afrique (Davy 2007). Les hottes créoles (*katouri do*) et *alukus* (*motete*) sont identiques, ouvertes, tressées en liane franche, et consolidées par une armature en bois. Ce style de hotte a été adopté par toutes les populations guyanaises qui ont chacune un nom pour le nommer (Tableau 10). Chez les Wayanas, Palikurs, Tekos ou Wayâpis, les hottes en lianes sont utilisées par les femmes pour transporter les produits

Tableau 10. Noms des lianes utilisées pour la vannerie par les différentes communautés guyanaises (Davy 2007).

Nom latin	Famille	Nom créole	Nom aluku	Nom arawak-lokono	Nom palikur	Nom kali'na	Nom wayana	Nom teko	Nom wayâpi
<i>Heteropsis flexuosa</i>	Aracée	yann franche	uman kamina	mibi	tiravui	simiosisi	mami leimë	tsimbo	simoï
<i>Monstera spruceana</i>	Aracée	yann ashita	-	-	-	-	-	-	-
<i>Philodendron cremersii</i>	Aracée	-	-	-	-	-	alawata watkë	-	-
<i>Philodendron rudgeanum</i>	Aracée	-	-	sarebanaro	tiravui seine	-	-	-	-
<i>Evodianthus funifer</i>	Cyclanthacée	-	man kamina	mamuri	-	-	-	-	-
<i>Thoracocarpus bissectus</i>	Cyclanthacée	yann sipo	man kamina	mamuri	akuiwa duwë akuiwa seine	akawali	mami lehle	tsimbo tsuksuk	simoëë

de l'abattis (Davy 2007). Contrairement aux autres langues (Tableau 10), chez les Kali'nas et les Arawaks, il n'y a pas de mot pour « hotte en liane », où on associe les deux mots correspondants. Les hommes kali'nas tressent parfois la hotte fermée appelée *kurukuru* en liane franche plutôt qu'en Arouman; les femmes qui l'utilisent la trouvent plus résistante (Davy 2007). Ils nomment *simiosisi* la liane d'*Heteropsis flexuosa*. De même, les Arawaks utilisent le terme *wayari* pour désigner une hotte fermée, mais ce terme peut également être utilisé pour nommer une hotte temporaire en feuilles de palmier. Ils utilisent les lianes qu'ils nomment *mibi* (*Heteropsis flexuosa*) ou *sarebanaro* (*Heteropsis jenmanii* ou bien *H. flexuosa*) (Tableau 10).

Ce style de hotte en liane franche, caractéristique de Guyane française et du Surinam, est sûrement dû à la présence de grandes populations de Créoles et Noirs Marrons. L'emprunt de cette technique par les Amérindiens est récent et daterait des années 1950-1970 selon le groupe considéré. Lors de diverses expéditions (délimitation des frontières, prospections minières ou botaniques), de nombreux porteurs amérindiens, noirs marrons et créoles, étaient embauchés. Les Amérindiens ont alors copié ce modèle de hotte apporté par les Saramakas et les Créoles (Davy 2007).

Les lianes les plus utilisées en Guyane appartiennent à trois espèces : *Heteropsis flexuosa* (Aracée ; Fig. 98) et deux Cyclanthacées (*Thoracocarpus bissectus* et *Evodianthus funifer*). Les deux espèces de Cyclanthacées sont utilisées indifféremment comme au Guyana



Figure 98. Tressage d'*Heteropsis flexuosa* afin de confectionner une hotte wayari par un homme arawak-lokono. Photo D. Davy.

(Van Andel 2000). Outre leurs différences botaniques, les artisans distinguent ces lianes suivant des critères techniques simples : *Heteropsis flexuosa* a une racine fine, un écorçage facile et une solidité moindre par rapport aux lianes de Cyclanthacées dont la racine a un plus gros diamètre et un écorçage difficile (Davy 2007).

Toutes les communautés de Guyane connaissent bien ces deux types de liane et savent les distinguer (Tableau 10). Pour les Wayâpis et les Wayanas, *Thoracocarpus bissectus* est la « vraie liane à lien » (*simo éé* et *mami lehle*) alors que *Heteropsis flexuosa* est nommé « petite liane à lien », *simo'i* en wayâpi, et « fausse liane à lien », *mami leimë* en wayana. Les Alukus distinguent également ces deux lianes selon la grosseur de leur racine puisque la plus fine est nommée *uman kamina*, « liane femelle », et la plus épaisse, *man kamina*, « liane mâle ». Les Tekos nomment *T. bissectus*, *tsimbo tsuksuk*, « liane à genoux », en référence aux nœuds de sa racine aérienne. Il est intéressant de noter qu'au Guyana les noms en Créole anglais donnés à ces deux types de lianes font référence à leur écorçage. En effet, *H. flexuosa* est nommé *peeling nibi*, « liane qui se pèle », et *T. bissectus*, *scraping nibi*, « liane qui se gratte » avec un couteau (Van Andel 2000).

D'autres Aracées lianescentes peuvent être utilisées pour confectionner ces mêmes objets (Tableau 10). Les Créoles de Saül utilisent occasionnellement *Monstera spruceana*, nommée *yann ashita*, pour remplacer *H. flexuosa* ou *T. bissectus*. Les Wayanas utilisent parfois *Philodendron cremersii* pour tresser les hottes. Les Palikurs et les Arawaks-Lokonos se servent alternativement d'un autre philodendron, *Philodendron rudgeanum*. Ce dernier est également utilisé comme liane à lien de qualité inférieure au Guyana (Van Andel 2000). Les racines aériennes de 2 espèces de *Philodendron*, *P. grandifolium* et *P. acutatum* (*talaku'ayi*), sont utilisées par les Wayâpis comme bretelles pour les *katouris* de chasse en feuilles de palmier quand les écorces adéquates font défaut (Davy 2007).

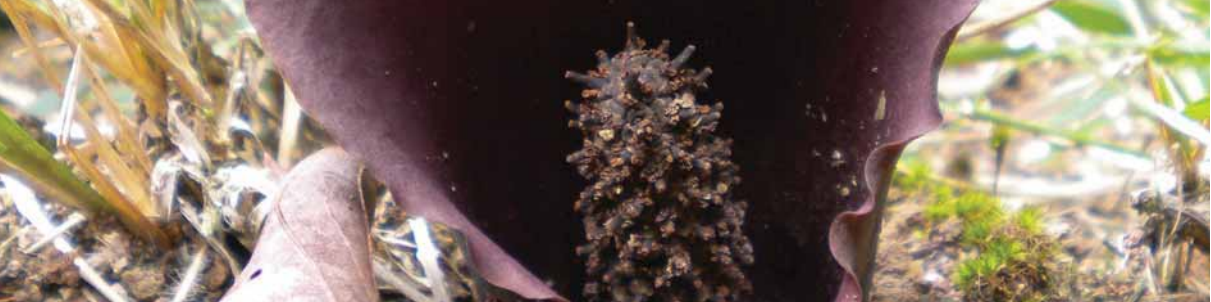
Plantes symboliques

Les Aracées sont aussi utilisées comme icônes, soulignant la nature emblématique de certaines espèces patrimoniales. Ainsi *Anaphyllopsis americana* est la plante emblème de la réserve naturelle régionale Trésor de Guyane et tient lieu de logo pour cette réserve. À noter que, sur le logo, la feuille dessinée ne correspond pas à celle d'*Anaphyllopsis* (voir une photo de la feuille sur la p. 203).

La ville de Sinnamary a mis en valeur la place des Aracées dans l'imaginaire des Guyanais. En effet, sur un des murs ceinturant l'hôtel de ville se trouve un bas-relief de Guy Benth, artiste symboliste, représentant une Aracée dont le tubercule renferme un bébé attaché à la plante par un cordon ombilical. Quelle est la signification de cette œuvre ? Lors d'un entretien, l'artiste nous a expliqué qu'elle représente notre origine liée à la terre. Terre en tant que Mère-Nature nourricière mais aussi en tant que lieu de nos traditions et de nos origines. La plante représentée est une Dachine, chère à la tradition créole, qui joue un rôle nourricier mais qui est aussi liée à la terre de par son tubercule souterrain. Ainsi cette

œuvre est un appel à rester proches de la terre pour ne pas perdre nos racines culturelles. L'artiste a choisi cette espèce en particulier non seulement pour sa valeur culturelle et symbolique, dans la tradition créole, mais aussi pour l'esthétisme des feuilles imposantes qui remplissent l'espace de l'œuvre.

En conclusion, étant donné leur grande diversité et leur importance écologique, les Aracées, comme d'autres familles de plantes, sont fréquemment utilisées par différents peuples indigènes d'Amérique du Sud. Nous avons vu dans ce chapitre que les usages varient de l'alimentation à leur rôle dans des rites magiques. Mais comme beaucoup de savoirs traditionnels, ils sont en train de disparaître à cause des transformations sociales et économiques des sociétés amérindiennes, créoles et noirs marrons. Il nous semble important d'assurer la persistance et la transmission de ces connaissances. À ce titre, nous saluons tous nos collègues des sciences humaines dont les travaux témoignent de ces traditions et usages. Enfin, les quelques exemples présentés dans ce chapitre montrent que les Aracées offrent aussi d'intéressantes perspectives de recherches en ethnologie et ethnopharmacologie.



8. Systématique des Aracées de Guyane

Clé des genres d'Aracées

1. Plante aquatique, flottante
 2. Feuilles > 5 cm en rosette (aspect salade) ***Pistia stratiotes***
 2. Feuilles < 1 cm
 3. Racines présentes ***Lemna aequinoctialis***
 3. Racines absentes ***Wolffiella***
1. Plante terrestre, subaquatique, grimpante ou rampante
 4. Plante de milieux marécageux ou très humides, enracinée dans l'eau
 5. Grande tige avec les feuilles insérées au sommet, spathe blanche ***Montrichardia***
 5. Feuille(s) insérée(s) au niveau du sol, spathe blanc verdâtre ou verte
 6. Feuille tripartite, lobes très découpés, spathe spiralée ***Anaphyllopsis***
 6. Feuille entière, spathe régulière
 7. Limbe à base atténuée, plus de 5 fois plus long que large .. ***Dieffenbachia paludicola***
 7. Limbe à base cordée ou sagittée, moins de 3 fois plus long que large
 8. Limbe sagitté, auricules aiguës ; pétiole vert ; spathe verte, 5 fois plus longue que le spadice ***Urospatha***
 8. Limbe cordé, auricules rondes ; pétiole vert-rouge ; spathe verte aussi longue que le spadice ***Anthurium sagittatum***
 4. Plante de milieux terrestres, grimpante ou épiphyte
 9. Grande feuille unique par plante, limbe très inégalement divisé ***Dracontium***
 9. Généralement plus d'une feuille par plante ; limbe entier, ou perforé ou divisé également
 10. Feuille avec une nervure marginale collective
 11. Pétiole géniculé ; fleurs bisexuées
 12. La plupart des feuilles des individus adultes plus ou moins perforées ou divisées ***Monstera***
 12. Feuilles non perforées, entières
 13. Pétiole généralement < 1 cm (sauf *H. steyermarkii* 3-7 cm), diamètre inférieur à 5 mm ***Heteropsis***
 13. Pétiole > 1 cm, diamètre supérieur à 5 mm
 14. Nervures latérales parallèles ; gaine montant au-dessus du tiers de la longueur du pétiole ; fleurs avec 6 tépales ***Spathiphyllum***
 14. Nervures latérales réticulées ; gaine ne montant pas au-dessus du tiers de la longueur du pétiole ; fleurs avec 4 tépales ***Anthurium***
 11. Pétiole non géniculé ; fleurs unisexuées
 15. Plante grimpante ; limbe pinnatifide ou pinnatiséqué ***Syngonium***
 15. Plante dressée ; limbe entier

- 16. Limbe pelté
 - 17. Inflorescence avec un appendice stérile au-dessus de la zone mâle ***Colocasia esculenta* (Espèce introduite cultivée)**
 - 17. Inflorescence sans appendice stérile ***Caladium***
- 16. Limbe non pelté
 - 18. Limbe elliptique, à base obtuse
..... ***Philonotium (Schismatoglottis) americanum***
 - 18. Limbe ovale, ovale-elliptique ou triangulaire, à base sagittée ou cordée
 - 19. Limbe ovale, auricules peu développées ***Caladium schomburgkii***
 - 19. Limbe ovale-elliptique ou triangulaire, clairement sagitté
 - 20. Spadice et spathe soudés sur près de 2/3 de la zone femelle ; fleurs mâles stériles absentes ; spadice $\leq 2,5$ cm ; ovaire comprenant un seul ovule ***Lorenzia***
 - 20. Spadice et spathe libres ; fleurs mâles stériles présentes ; spadice $\geq 2,5$; ovaire comprenant plusieurs ovules ***Xanthosoma***
- 10. Feuille sans nervure marginale collective
 - 21. Pétiole géniculé ; fleurs bisexuées
 - 22. Nervures latérales primaires très marquées ; fleurs avec tépales ***Rhodospatha***
 - 22. Nervures latérales primaires peu ou pas visibles, fleurs sans tépales
..... ***Stenospermation***
 - 21. Pétiole non géniculé ; fleurs unisexuées
 - 23. Plante grimpante (épiphyte ou hémiepiphyte) ***Philodendron***
 - 23. Plante dressée
 - 24. Limbe trilobé ***Philodendron werkhoveniae***
 - 24. Limbe entier
 - 25. Limbe à base cordée ***Adelonema (Homalomena) picturata***
 - 25. Limbe à base non cordée
 - 26. Plante formant des rosettes (tiges courtes) individualisées ***Philodendron wittianum***
 - 26. Plante formant des tiges feuillées de taille variable ***Dieffenbachia***

Données

Les données de la partie systématique utilisées pour la description succincte des espèces sont issues en très grande partie des spécimens de l'Herbier de Guyane (IRD) récoltés avant 2012. Lorsqu'il n'y avait pas assez de spécimens, particulièrement pour les espèces peu récoltées ou décrites récemment, nous avons pris les informations dans les flores et les articles scientifiques correspondants.

Pour l'ensemble de la partie systématique nous avons utilisé principalement les Monographies de Engler (1911, 1912, 1915, 1920), Krause (1913) et Engler & Krause (1908, 1920) publiées dans le *Das Pflanzenreich*, la *World Checklist and Bibliography of Araceae*

(Govaerts & Frodin 2002), les traitements des Aracées dans le *Guide to the Vascular Plants of Central French Guiana* (Croat 1997) et la *Flora of the Venezuelan Guyana* (Bunting 1995). La description des genres est basée en grande partie sur *Genera of Araceae* (Mayo *et al.* 1997). Pour déterminer le nombre d'espèces dans chaque genre à l'échelle mondiale nous avons utilisé CATE Araceae [<http://araceae.e-monocot.org>] (Haigh *et al.* 2011). À ceci s'ajoutent des monographies portant sur un genre particulier ou des articles décrivant de nouvelles espèces. Nous avons eu la possibilité de consulter une version préliminaire du traitement taxinomique des Araceae par T. Croat pour *The Flora of the Guianas*. Cela nous a permis d'intégrer des données taxinomiques récentes concernant les Aracées de Guyane française.

Un certain nombre d'illustrations sont des photographies d'Aracées guyanaises cultivées en jardins botaniques ; JBM : Jardin botanique de Montréal ; JBL : Jardin botanique de Lyon ; JBN : Jardin botanique de Nancy.

Distribution

La distribution des plantes se base sur les spécimens de l'Herbier de Guyane. Nous avons utilisé la liste des grandes unités géographiques de Guyane (Fig. 99) retenue par Hoff et Cremers (1996). Il s'agit essentiellement des bassins des principaux fleuves et rivières et de quelques grandes régions bien individualisées à cheval entre plusieurs bassins. Cette liste facilite aussi le rassemblement des localités qui leur sont associées.

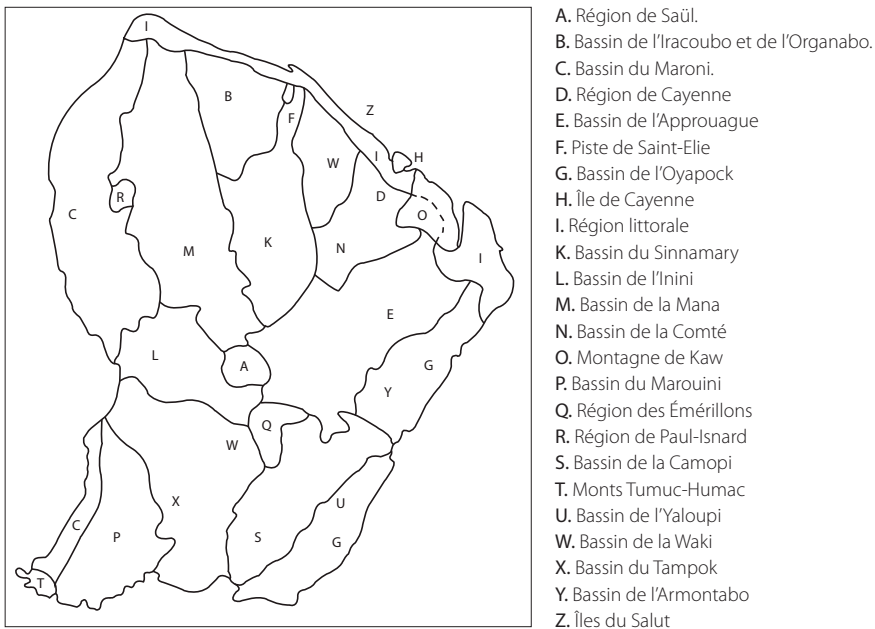


Figure 99. Liste et carte des grandes unités géographiques de Guyane. Redessinée d'après Hoff & Cremers 1996. Sylvolab-Guyane, vol. 35, p. 434, fig. 3.



Figure 100. *Adelonema picturata*. Échelle 5 cm. Photo D. Scherberich.

Plante terrestre à tige dressée, sentant l'anis. Pétiole non géciculé. Limbe lancéolé, elliptique ou oblong, atténué, cordé ou sagitté à la base. 1-6 inflorescences par sympode. Pédoncule plus court que le pétiole. Spathe généralement verte, rarement blanche ou jaune-vert, généralement sans constriction se refermant après l'anthèse. Spadice pédonculé ou sessile. Fleurs unisexuées sans périgone : mâles, stériles mâles et femelles. Fleurs mâles dans la partie supérieure, comprenant 2-4 étamines (rarement 5-6) libres. Fleurs stériles mâles se trouvant quelquefois à la base de la zone femelle, comprenant 2-4 staminodes. Fleurs femelles formées d'un gynécée 2-5 loculaires, associé à une staminode unique. Le fruit est une baie contenant de nombreuses graines.

Distribution. Amérique tropicale. Le genre comprend 16 espèces dont 1 espèce en Guyane.

Référence. WONG *et al.* 2013.

Adelonema Schott

Syn. : *Homalomena*

Adelonema picturata (Linden & André) S.Y. Wong & Croat

Syn. : *Homalomena picturata* (Linden & André) Regel

Plante terrestre à tige courte.

Pétiole à base violacée légèrement ou fortement pubescent, 25-42 cm de long.

Limbe ovale, à base cordée, vert foncé luisant sur la face supérieure, vert pâle mat sur la face inférieure, avec 18-19 paires de nervures latérales primaires très apparentes, 26-33 cm de long, 14-22 cm de large.

Pédoncule vert clair, rougeâtre au sommet, 9-10 cm de long.

Spathe rouge violacé dans la partie inférieure, verte à l'apex, 7,5-11,5 cm de long.

Spadice blanc, soudé à la spathe d'un côté, 8-10 cm de long.

Forêts primaires. Général, mais peu récolté dans le sud et l'ouest de la Guyane.



Figure 101. A. *Adelonema picturata*. Specimen d'herbier à Cayenne (Cremers 13602) Échelle 3 cm. Photo D. Barabé. B. *Adelonema picturata*. Inflorescence. Échelle 1 cm. JBL : 03/509. Photo D. Scherberich.



Figure 102. *Anaphyllopsis americana*. Feuille. Échelle 10 cm. Photo M. Gibernau.

Plante à rhizome dressé, souterrain. Feuille solitaire, rarement deux. Pétiole lisse, géciculé à l'apex. Limbe pinnatifide et perforé ou pinnatiséqué. Feuille juvénile entière. Pédoncule long, forme et texture similaires à celles du pétiole. Spathe membraneuse, spiralée. Spadice pédonculé à floraison basipète, portant des fleurs bisexuées. Fleur comprenant 4 tépales, 4 étamines libres et 1 gynécée uniloculaire, avec 1 ou 2 ovules. Le fruit est une baie avec une seule graine.

Distribution. Amérique du Sud tropicale. Le genre comprend 3 espèces dont 1 en Guyane.

Références. HAY 1988, CROAT 1997.

Anaphyllopsis A. Hay

Anaphyllopsis americana (Engler) A. Hay

Plante terrestre avec une grande feuille solitaire, longuement pétiolée, et une inflorescence longuement pédonculée.

Rhizome dressé avec racines contractiles.

Pétiole vert, marbré de violet, 47-120 cm de long.

Limbe trilobé avec des lobes profondément découpés, 13-60 cm de long, 19-60 cm de large.

Pédoncule brun, marbré de blanc crème, 61-130 cm de long.

Spathe spiralée, blanche à vert pâle, avec des marges rouge violacé, 8-31 cm de long.

Spadice beige à brunâtre, 3-6 cm de long.

Forêts primaires. Bas-fonds inondables, sous-bois marécageux, bords de ruisseau. Général, mais peu récolté dans l'ouest et le sud de la Guyane.



Figure 103. *Anaphyllopsis americana*. Inflorescence. Échelle 3 cm. Photo M. Chouteau.



Figure 104. *Anthurium sagittatum*. Inflorescence. Échelle 10 cm. Photo M. Gibernau.

Plante à tige dressée, rampante ou grimpante, rarement rhizomateuse. Pétiole géciculé dans la partie apicale. Limbe petit à très grand (> 2 m), avec une forme très variable allant de linéaire, entière, à palmatiséquée. Une inflorescence par sympode. Pédoncule généralement long. Spathe généralement persistante, n'entourant pas le spadice au moment de l'anthèse. Spadice sessile à longuement pédonculé (stipité), portant des fleurs bisexuées. Fleur comprenant 4 tépales libres, disposés sur 2 verticilles, 4 étamines libres, et 1 gynécée biloculaire avec 1-2 ovules par loge. Le fruit est une baie comprenant 2-4 graines (plus dans la section *Tetraspermium*).

Distribution. Amérique tropicale et Antilles. Le genre comprend 900 espèces dont 15 en Guyane.

Références. MADISON 1978, CROAT 1991, CROAT & GONÇALVES 2005, CROAT *et al.* 2010.

Anthurium Schott

Clé de détermination des *Anthurium* de Guyane française

1. Feuille simple
2. Base du limbe cordée à cordée-sagittée; plante terrestre ***A. sagittatum***
2. Base du limbe atténuée, obtuse ou tronquée; épiphytes (secondairement terrestres)
3. Plante souvent ≥ 1 m; feuilles disposées en rosette; limbe foliaire oblancéolé à obovale (plante terrestre ou épiphyte)
4. Limbe avec des nervures secondaires disposées en échelle, peu saillantes; feuilles séchées vert foncé, brunes ou vert noirâtre ***A. hookeri***
4. Limbe avec des nervures secondaires réticulées (quelquefois avec une nervure en zigzag à mi-chemin entre deux nervures primaires); feuilles séchées vert jaunâtre
5. Présence de structures glandulaires, rondes sur la face inférieure du limbe ***A. bonplandii***
5. Absence de structures glandulaires ***A. jenmanii***
3. Plante normalement ≤ 50 cm; feuilles disposées en alternance le long de la tige; limbe foliaire lancéolé à elliptique
6. Pédoncule ≥ 13 cm
7. Limbe linéaire à linéaire-oblancéolé, 3,5 fois plus long que large ***A. gracile***
7. Limbe elliptique, au moins 2,5 fois plus long que large
8. Nervure collective du limbe prenant naissance à partir de l'une des nervures latérales basales; limbe avec 8-12 nervures latérales primaires par côté; spadice vert ou jaune vert; 2-3 fleurs par spirale ***A. cremersii***
8. Nervure collective commençant dans la partie médiane du limbe; limbe avec 6-9 nervures latérales primaires par côté; spadice pourpre ou teinté de pourpre, 5-7 fleurs par spirale ***A. lanjouwii***
6. Pédoncule < 13 cm (section *Tetraspermium*)
9. Spathe dressée, plus ou moins en direction du spadice; pistil dépassant les tépales à l'anthèse; spadice généralement pourpre à l'anthèse ***A. obtusum ssp. obtusum***
9. Spathe recourbée; pistil ne dépassant pas les tépales à l'anthèse; spadice vert à l'anthèse ***A. scandens***
1. Feuille composée (palmatiséquée ou pédatiséquée)
10. Feuille avec 1-3 folioles
11. Folioles asymétriques, 10-23 cm de long ***A. pentaphyllum var. pentaphyllum***
11. Folioles symétriques, 18-50 cm de long
12. Folioles avec nervation marquée, gaufrées; 20-25 paires de nervures latérales primaires ***A. moonenii***
12. Folioles avec nervation peu marquée, non gaufrées; moins de 15 paires de nervures latérales primaires ***A. thrinax***

10. Feuille avec plus de 3 folioles (rarement 3)
13. Folioles largement lobées **A. clavigerum**
13. Folioles à marge entière
14. Feuille avec 8-15 folioles ; pétioles de 3-10 cm de long **A. eminens**
14. Feuille avec 3-7 folioles ; pétioles < 3 cm de long
15. Marge des folioles sinueuse ; (4) 5-7 folioles **A. sinuatum**
15. Marge des folioles uniforme ; 3-5 folioles **A. pentaphyllum var. pentaphyllum**

***Anthurium bonplandii* G.S. Bunting**

L'espèce comprend 3 sous-espèces (Croat 1991) qui se trouveraient en Guyane. À l'Herbier de Guyane des spécimens ont été identifiés à *A. bonplandii* G.S. Bunting ssp. *bonplandii* (Distribution : mont Inéri (bassin de l'Approuague)) et *Anthurium bonplandii* ssp. *cuatrecasii* Croat (distribution : savane Roche de Virginie (bassin de l'Approuague) et massif du Mitakara (monts Tumuc-Humac)). Au Jardin botanique de Nancy se trouve un spécimen vivant d'*A. bonplandii* ssp. *guayanum* (G.S. Bunting) Croat, récolté en Guyane (JBN : 94.3.212) .

Plante terrestre ou épiphyte.

Pétiole 4-29 cm de long.

Limbe simple, elliptique à obovale, avec une base ronde, tronquée ou atténuée, vert foncé sur la face supérieure et plus ou moins mat sur la face inférieure, 16-40 cm de long, 6-12 cm de large.

Pédoncule vert, 26-32 cm de long.

Spathe lancéolée, vert pâle, souvent lignée de violet, ≈ 5 cm.

Spadice pourpre foncé à l'anthèse, ≈ 8 cm.

Forêts primaires. Peu récolté. Bassin de l'Approuague et monts Tumuc-Humac.

Note. Si l'on considère l'ensemble de sa répartition en Amérique du Sud, le limbe peut atteindre 100 cm de long et 40 cm de large, le pédoncule 90-100 cm de long, la spathe 20 cm de long et le spadice 25 cm de long (Croat 1991). Cette espèce est probablement plus répandue en Guyane que ne le laisse croire le nombre de spécimens récoltés.

***Anthurium clavigerum* Poeppig**

Plante épiphyte grimpante robuste.

Rhizome 2-4 cm de diamètre.

Pétiole 43-91 cm de long.

Limbe palmatiséqué, avec 5-10 folioles, largement lobées, mesurant 22-47 (100) cm de long, 5,5-16 cm de large.



Figure 105. A. *Anthurium clavigerum*. Inflorescence. Échelle 5 cm. JBM: 2150-1952. Photo A. Cuerrier. B. *Anthurium clavigerum*. Échelle 5 cm. JBM: 2150-1952. Photo A. Cuerrier. C. *Anthurium bonplandii* ssp. *guyanum*. Échelle 5 cm. JBN: 94.3.212. Photo G. Ferry.

Inflorescence recourbée.

Pédoncule vert violacé, 10-40 (90) cm de long.

Spathe persistante, pendante, lancéolée, violette, 12-26 (60) cm de long.

Spadice brun violacé, 13-50 (75) cm de long.

Forêts primaires. Principalement récolté dans le centre de la Guyane : bassin de l'Approuague, bassin de la Mana, bassin de la Waki, région de Saül.

***Anthurium cremersii* G.S. Bunting ex Croat**

Plante épiphyte 30-40 cm de haut.

Pétiole plus ou moins circulaire en coupe transversale, 10,4-16,3 cm de long.

Limbe simple, plus ou moins elliptique, acuminé, brun noir sur le matériel séché, 8,7-13,4 cm de long, 5,9-9,2 cm de large.

Inflorescence dressée.

Pédoncule 21,5-34,8 cm de long.

Spathe oblongue-lancéolée, verte, 2,8-3,4 cm de long.

Spadice jaune-vert, 2-3 fleurs par spirale, 4,6-12,8 cm de long.

Fruit orange à rouge-orange.

Forêts primaires, régions montagneuses. Endémique de la Guyane. Rarement récolté. Bassin de l'Inini, bassin de la Mana.

Note. Cette espèce a été nommée en l'honneur de Georges Cremers, botaniste français qui a travaillé durant de nombreuses années (1976-1998) à l'Herbier de Guyane et qui a largement contribué à la connaissance de la flore guyanaise par ses récoltes et ses publications (Croat *et al.* 2010).

***Anthurium eminens* Schott**

Plante épiphyte grimpante, robuste.

Rhizome 1,5-4 cm de diamètre.

Pétiole canaliculé, 42-58 (75) cm de long.

Limbe palmatiséqué avec (8) 10-15 folioles à marge entière, longuement pétiolulées (3-10 cm de long), mesurant 21-29 (40) cm de long, 3-5 (10) cm de large.

Pédoncule pourpre, 12-25 cm de long.

Spathe verte, lignée de pourpre, souvent décidue, 20-50 cm de long.

Spadice pourpre, brun ou crème.

Fruit pourpre.

Forêts primaires. Peu fréquent. Bassin de l'Approuague, bassin de la Camopi, bassin de l'Oyapock, bassin du Maroni, montagne de Kaw.

***Anthurium gracile* (Rudge) Lindley**

Plante épiphyte poussant généralement dans les jardins de fourmis.

Racines blanc grisâtre.

Pétiole plus ou moins rond, faiblement canaliculé, 7-20 cm de long.

Limbe simple, oblancéolé à lancéolé, vert, 12-30 cm de long, 2-6 cm de large.

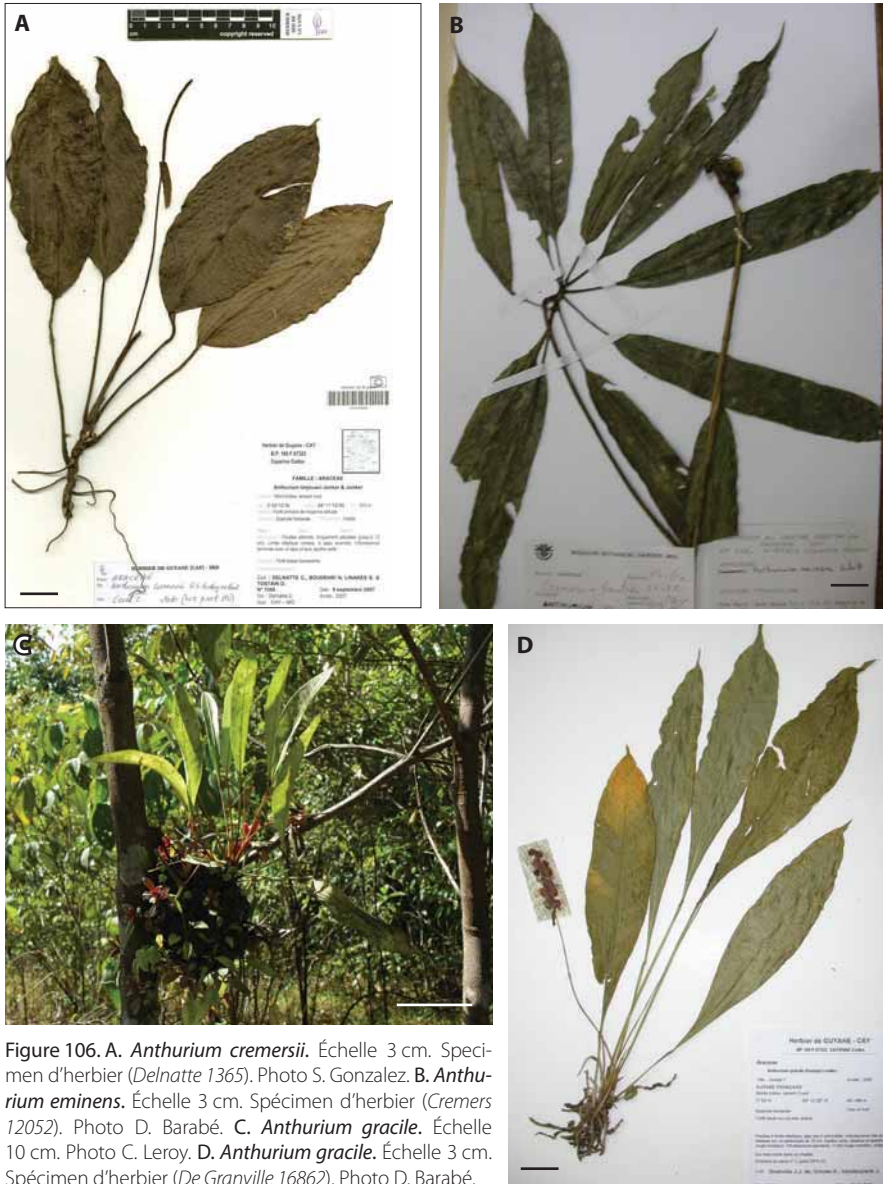


Figure 106. A. *Anthurium cremersii*. Échelle 3 cm. Specimen d'herbier (Delnatte 1365). Photo S. Gonzalez. B. *Anthurium eminens*. Échelle 3 cm. Spécimen d'herbier (Cremers 12052). Photo D. Barabé. C. *Anthurium gracile*. Échelle 10 cm. Photo C. Leroy. D. *Anthurium gracile*. Échelle 3 cm. Spécimen d'herbier (De Granville 16862). Photo D. Barabé.

Pédoncule quelquefois pendante, 13-40 cm de long.
 Spathe violet rougeâtre, 2-5 cm de long.
 Spadice pourpre foncé, dressé, vert, 4-6 cm de long.
 Fruit rouge.

Forêts primaires et secondaires. Général.

Anthurium hookeri Kunth

Plante épiphyte ou terrestre acaule, feuilles dressées, coriaces, en rosette.

Pétiole triangulaire ou en forme de D, vu en coupe transversale, 1-6 cm de long.

Limbe simple, coriace, oblancéolé ou spatulé, parsemé de structures glandulaires noires sur les deux faces, 44-88 cm de long, 12-26 cm de large.

Pédoncule dressé, vert, 25-63 cm de long.

Spathe retombante, verte, extérieurement veinée de pourpre, 6-11 cm de long.

Spadice brun rouge à violet, 7-16 cm de long.

Forêts primaires, milieux ouverts. Récolté uniquement dans le centre de la Guyane : bassin de l'Inini, région de Saül, région des Émérillons.

Anthurium jenmanii Engler

Plante épiphyte ou terrestre feuilles dressées, coriaces, en rosette.

Pétiole en forme de C ou de D, vu en coupe transversale, 8-60 cm de long.

Limbe elliptique ou oblancéolé, acuminé, à marge ondulée, longuement atténué à la base, 30-100 cm de long, 12-27 cm de large.

Pédoncule dressé, vert, 31-67 cm de long.

Spathe pendante, linéaire, vert pâle, tacheté de pourpre, 5-25 (50) cm de long.

Spadice violet, 7-32 (45) cm de long.

Fruit pourpre.

Forêts primaires, sous la canopée, sur rochers ou arbres tombés. Général.

Anthurium lanjouwii A.M.E. Jonker & Jonker

Plante épiphyte grimpante.

Pétiole 11-18 cm de long.

Limbe simple, elliptique, coriace, acuminé, vert foncé dessus, vert clair dessous, 11-22 (36) cm de long, 5-8 (19) cm de large.

Pédoncule dressé, 25-30 cm de long.

Spathe lancéolée, retombante, verte, 2-4 cm de long.

Spadice dressé, pourpre ou teinté de pourpre, 5-7 fleurs par spirales, 4-15 cm de long.

Fruit rouge.

Forêts primaires, submontagnardes. Peu récolté. Bassin de l'Inini, région des Émérillons.



Figure 107. A. *Anthurium hookeri*. Échelle 5 cm. JBN : 70.3.149. Photo G. Ferry. B. *Anthurium hookeri*. Échelle 3 cm. Spécimen d'herbier (*De Granville 3607*). Photo D. Barabé. C. *Anthurium jenmanii*. Échelle 10 cm. JBM : 1685-1995. Photo C. Boudreault. D. *Anthurium lanjouwii*. Échelle 3 cm. Spécimen d'herbier (*De Granville 16861*). Photo D. Barabé.

***Anthurium moonenii* Croat & E.G. Gonçalves**

Plante épiphyte grimpante.

Pétiole canaliculé, 13-57 cm de long.

Limbe avec 1-3 folioles gaufrées, vert brillant, mesurant 21-50 cm de long, 8-16 cm de large.

Inflorescence pendante.

Pédoncule 36-56 cm de long.

Spathe filiforme, verte, avec marges blanches, 13-22 cm de long.

Spadice vert jaunâtre, 23-35 cm de long.

Forêts primaires, humides. Récolté principalement dans le bassin de l'Approuague, le bassin de la Camopi, la région de Cayenne et les montagnes de Kaw.

Note. Cette espèce a été nommée en l'honneur du naturaliste Joep Moonen à qui l'on doit la découverte de plusieurs nouvelles espèces d'Aracées guyanaises (Croat & Gonçalves 2005).

Anthurium obtusum* (Engler) Grayum ssp. *obtusum

Syn. : *Anthurium trinerve* Miquel

Plante épiphyte grimpante.

Pétiole en forme de C, vu en coupe transversale, 4-12 cm de long.

Limbe elliptique à lancéolé, à trois nervures marquées dessus, 11-17 cm de long, 2-6 cm de large.

Pédoncule vert, 4-13 cm de long.

Spathe vert pâle, dressée, 2-3 cm de long.

Spadice vert pâle ou blanc crème, 3-5 cm de long.

Fruit blanc, blanc violacé ou bleu violacé.

Forêts primaires, chablis, arbres tombés. Général.

***Anthurium pentaphyllum* (Aublet) G. Don var. *pentaphyllum* G. Don**

Plante épiphyte, grimpante.

Pétiole arrondi, géniculé, canaliculé, 8-52 cm de long.

Limbe palmatiséqué, vert luisant sur les deux faces, avec 3-5 folioles à marge entière unifornne, mesurant 10-23 cm de long et 3-9 cm de large. Nervure submarginale très marquée.

Pédoncule dressé, 2-48 cm de longueur.

Spathe retombante, verte, 4-9 cm de long, 1-2 cm de large.

Spadice gris-vert ou violacé, 3-14 cm de long. Fruit violet.

Forêts primaires, végétations secondaires. Général.



Figure 108. A. *Anthurium moonenii*. Échelle 4 cm. JBN: 98.3.290. Photo G. Ferry. B. *Anthurium obtusum* ssp. *obtusum*. Échelle 2 cm. JBN: 94.3.210. Photo G. Ferry. C. *Anthurium pentaphyllum*. Cinq folioles. Échelle 2 cm. Photo D. Barabé. D. *Anthurium pentaphyllum*. Trois folioles. Échelle 2 cm. Photo D. Barabé.

***Anthurium sagittatum* (Sims) G. Don**

Syn. : *Anthurium rubrinervium* (Link) G. Don

Plante terrestre rhizomateuse, tige dressée.
Pétiole rond, vert ou rouge violacé, 19-52 cm de long.
Limbe simple, cordé, à nervures très apparentes, 26-44 cm de long, 19-30 cm de large.
Pédoncule vert violacé, 17-39 cm de long.
Spathe verte, retombante, 6-15 cm de long.
Spadice vert pâle à jaune vert, 7-19 cm de long.

Forêts primaires, endroits marécageux ou humides. Général.

***Anthurium scandens* (Aublet) Engler**

Plante épiphyte grimpante, tige généralement < 1 m.
Pétiole clairement canaliculé, 2-6 cm de long.
Limbe simple, ovale-elliptique à lancéolé-elliptique, vert, 9-13 cm de long, 3-4 cm de large.
Inflorescence dressée.
Pédoncule 1,5-3 (6) cm de long.
Spathe verte, recourbée à l'anthèse, 1-2 cm de long.
Spadice jaune vert ou blanc, 1-3 cm de long.
Fruit violet pâle à blanc.

Forêts primaires. Peu récolté. Bassin de la Mana, bassin du Maroni, région de Saül.

***Anthurium sinuatum* Bentham ex Schott**

Plante épiphyte, grimpante.
Pétiole 23-53 cm de long.
Limbe palmatiséqué, avec 5-7 folioles à marge entière sinueuse, mesurant 14-34 cm de long, 4-8 cm de large.
Pédoncule violacé, 15-35 cm de long.
Spathe verte à l'extérieur, violette à l'intérieur, 5-18 cm de long.
Spadice violet, 6-14 cm de long.

Forêts primaires, milieux ouverts. Récolté dans plusieurs régions : bassin de l'Approuague, bassin de l'Armontabo, bassin de l'Yaloupi, monts Tumuc-Humac.

Anthurium thrinax Madison

Plante épiphyte tige plus ou moins dressée.

Pétiole renflé à la base, 20-70 cm de long.

Limbe palmatiséqué, trifolié, folioles mesurant 18-40 cm de long, 3-11 cm de large.

Inflorescences dressées ou pendantes.

Pédoncule 22-45 cm de long.

Spathe vert foncé, recourbée vers le bas, 5-20 cm de long.

Spadice vert pâle, 4-8 cm de long.

Forêts primaires. Récolté surtout dans l'est et le centre de la Guyane : bassin de l'Approuague, bassin de la Camopi, bassin de la Comté, bassin de l'Inini, bassin de l'Oyapock, montagne de Kaw, région de Saül.

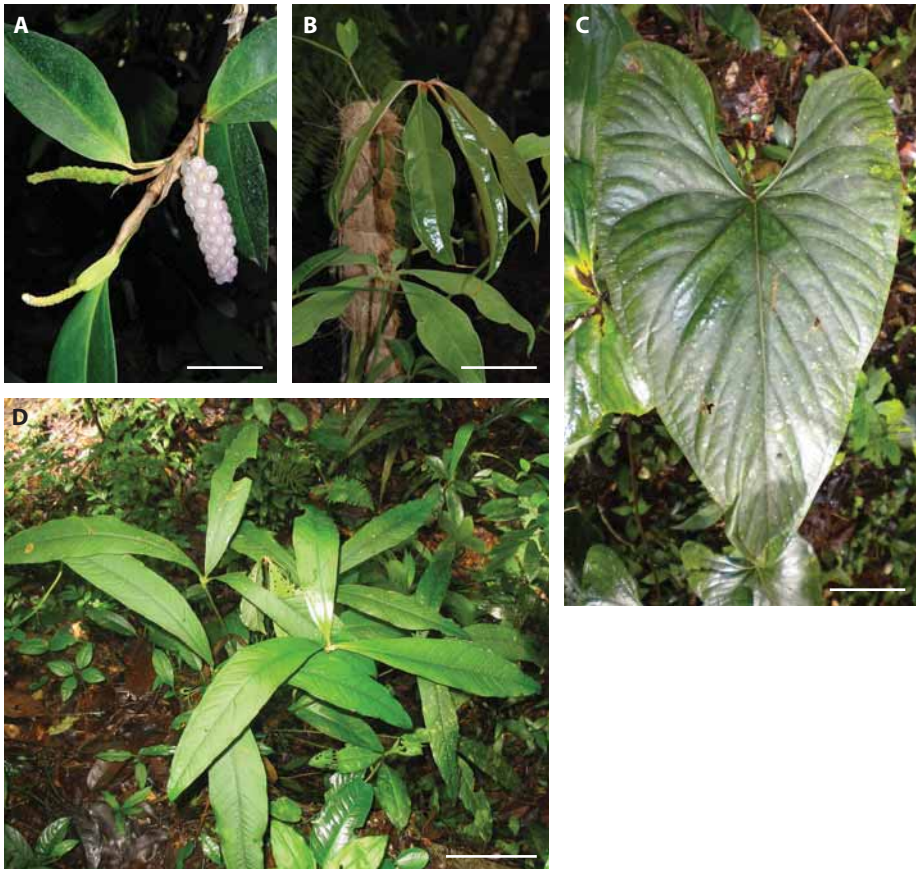


Figure 109. A. *Anthurium scandens*. Échelle 3 cm. JBL : 020512. Photo D. Scherberich. B. *Anthurium sinuatum*. Échelle 10 cm. JBL : 060281. Photo D. Scherberich. C. *Anthurium sagittatum*. Échelle 5 cm. Photo D. Barabé. D. *Anthurium thrinax*. Échelle 10 cm. Photo M. Gibernau.



Figure 110. *Caladium bicolor*. Échelle 10 cm. Photo M. Gibernau.

Plante à tige tubéreuse. Feuille généralement peltée. Une à deux inflorescences par sympode floral apparaissant avant ou avec les feuilles. Pédoncule généralement aussi long que le pétiole. Spathe avec une constriction dans la partie médiane, partie supérieure décidue. Spadice avec fleurs unisexuées, sans périanthe, comprenant une zone femelle dans la partie inférieure, une zone stérile dans la partie médiane et une zone mâle dans la partie supérieure. Les fleurs stériles sont fusionnées en groupes formant des synandrodes. Les fruits sont des baies comprenant une à plusieurs graines.

Distribution. Amérique tropicale et Antilles. Le genre compte 12 espèces dont 3 en Guyane.

Référence. MADISON 1981.

Caladium Ventenat

Clé de détermination des *Caladium* de Guyane française

- 1. Feuille peltée
 - 2. Limbe obovale-linéaire, au moins 3 fois plus long que large ; auricules subtriangulaires oblongues-lancéolées ou ovales-lancéolées ***C. picturatum***
 - 2. Limbe ovale-triangulaire, moins de 3 fois plus long que large ; auricules ovales ou ovales-oblongues ***C. bicolor***
- 1. Feuille non peltée ***C. schomburgkii***

Caladium bicolor (Aiton) Ventenat

Plante terrestre tige tubéreuse souterraine. Présence de latex blanc ou translucide.

Pétiole vert pâle, ligné de violet, charnu, base ailée, 15-55 cm de long.

Limbe pelté (pelté ou non sur le même pied), sagitté, vert foncé, souvent avec des zones rouges ou tacheté de blanc, face inférieure bleuâtre, 10-40 cm de long, 5-23 cm de large.

Pédoncule vert ou rougeâtre, 19-55 cm de long.

Spathe acuminée, verte dans la partie inférieure et blanche dans la partie supérieure, 6-16 cm de long.

Spadice blanc verdâtre, styles et stigmates noirâtres, 4-9 cm de long.

Forêts primaires et secondaires, milieux ouverts, milieux anthropisés. Général.

Caladium picturatum K. Koch & C.D. Bouché

Tubercule sphérique.

Pétiole vert avec la partie inférieure marbrée.

Limbe lancéolé à base sagittée et apex acuminé, avec 4-7 paires de nervures latérales primaires, trait rouge sur la nervure principale, ≈ 23 cm de long, 7 cm de large ; auricules triangulaires, oblongues à ovales-lancéolées.

Pédoncule marbré.

Spathe verte à l'extérieur et pourpre à jaune-vert à l'intérieur, dans la partie inférieure ; blanche à l'extérieur et à l'intérieur dans la partie supérieure.

Spadice courtement pédicellé, blanc.

Rare.

Note. Semblable à *C. bicolor*, mais avec des feuilles sagittées, lancéolées. Un spécimen identifié par Croat (*Berton109*).



Figure 111. *Caladium picturatum* . Échelle 5 cm. JBN : 08.03.153. Photo D. Scherberich.

Caladium schomburgkii Schott

Plante terrestre tige tubéreuse souterraine.

Pétiole vert noirâtre ou pourpre, 16-23 (42) cm de long.

Limbe ovale à largement lancéolé, non pelté, souvent tacheté de rose ou de blanc, avec 3-4 paires de nervures latérales primaires partant de la base et 1-2 paires additionnelles partant de la partie médiane et des marges souvent ondulées, ≈ 30 cm de long, ≈ 16 cm de large.

Inflorescence généralement solitaire.

Pédoncule dressé, (5) 18-26 cm de long.

Spathe verte ou rougeâtre dans la partie inférieure, blanche ou tachée dans la partie supérieure, ≈ 7 cm de long.

Spadice, ≈ 5 cm de long, 5-6 mm de diamètre.

Forêts primaires. Très rare. Bassin de la Mana.

Note. Cette espèce est facilement identifiable par ses feuilles ovales, non peltées, avec une marge souvent ondulée et la majeure partie des nervures latérales primaires partant de la base du limbe (Madison 1981). La présence de cette espèce en Guyane se base sur un spécimen récolté en 1856 (Sagot 612, U).

Espèce rare ou menacée citée dans l'Arrêté du J.O. du 24 février 1985, relatif à la liste des espèces végétales sauvages pouvant faire l'objet d'une réglementation préfectorale dans les départements d'outre-mer. Espèce protégée.



Figure 112. *Caladium bicolor*. Échelle 3 cm. Photo M. Gibernau.



Figure 113. *Dieffenbachia paludicola*. Échelle 20 cm. Photo M. Gibernau.

Plante terrestre, quelquefois rhizomateuse avec tige dressée ou retombante, contenant du latex souvent laiteux avec des cristaux d'oxalate de calcium. Pétiole ailé sur plus de la moitié de la longueur. Feuille oblongue-ovale, elliptique ou oblancéolée, vert foncé à vert pâle, quelquefois tachetée de différentes couleurs. Une à quatre inflorescences par sympode. Pédoncule plus court que le pétiole. Spathe verte persistante, avec une constriction dans la partie médiane, fusionnée avec le spadice dans la partie basale. Spadice avec fleurs unisexuées comprenant une zone femelle, une zone stérile et une zone mâle. Les fleurs femelles sont formées d'un ovaire entouré de 4-5 staminodes. La zone stérile, réduite à quelques rangs, est formée de fleurs comprenant 3-6 staminodes. Les fleurs mâles comprennent 4-5 étamines fusionnées. Les fruits sont des baies renfermant 1-3 graines.

Distribution. Amérique tropicale et subtropicale, Antilles. Le genre comprend 57 espèces dont 5 se trouvent en Guyane.

Références. GOVAERTS & FRODIN 2002, CROAT 2004, CROAT 2011a, b.

Dieffenbachia Schott

Clé de détermination des *Dieffenbachia* de Guyane française

1. Limbe foliaire étroitement oblancéolé, normalement > 60 cm de long; pédoncule floral 35-50 cm de long ; présent dans les endroits marécageux et sur le bord des cours d'eau ***D. paludicola***
1. Limbe foliaire elliptique, < 60 cm de long ; pédoncule floral < 30 cm de long ; habitats variés
 2. Pétiole fortement canaliculé ; plante généralement > 1 m ***D. seguine***
 2. Pétiole presque circulaire en coupe transversale (forme en D) ; plante généralement < 1 m de haut.
 3. Pétiole densément ou modérément tacheté, > 35 cm de long ***D. humilis***
 3. Pétiole de couleur uniforme, vert pâle à pourpre, non tacheté, < 20 cm de long
 4. Limbe marbré de vert clair le long de la nervure médiane ***D. elegans***
 4. Limbe de couleur uniforme ***D. parvifolia***

Note. Croat (2011b) mentionne qu'il a découvert une nouvelle espèce de *Dieffenbachia*, non encore décrite à la Montagne des Singes.

Dieffenbachia elegans A.M.E. Jonker & Jonker

Plante terrestre dressée, de 30-60 cm de haut.

Pétiole à gaine longue et étroite (5-9 cm), montant plus haut que la moitié du pétiole, presque rond dans la portion libre, vert pâle, 5-18 cm de long.

Limbe oblong-elliptique à oblong-obovale ou oblancéolé, vert foncé, marbré de vert clair le long de la nervure médiane, 13-30 cm de long, 3,6-9 cm de large ; 10-14 paires de nervures latérales primaires.

Inflorescence solitaire.

Pédoncule 3-8 cm de long.

Spathe vert jaunâtre, 8-11 cm de long.

Spadice sessile, verdâtre ou jaune crème, 7-9 cm de long.

Forêts primaires, sous-bois, bords de crique, bas-fonds marécageux. Général.

***Dieffenbachia humilis* Poeppig**

Plante terrestre dressée, 50-100 cm de haut, entrenœuds courts, feuilles plus ou moins en rosette.

Pétiole avec gaine atteignant les 4/10 de sa longueur, presque rond dans la portion libre, brun violacé, tacheté de blanc, 38-48 cm de long.

Limbe lancéolé à oblong-elliptique, vert foncé, marbré de vert clair, 25-40 cm de long, 7-15 cm de large ; 14-17 paires de nervures latérales primaires.

Inflorescences 2 par sympode.

Pédoncule vert clair, 16-25 cm de long.

Spathe vert clair, 9-12 cm de long.

Spadice 8-11 cm de long.

Forêts primaires. Général.

Note. Croat (2011a) écrit qu'il a récolté un *D. spruceana* (Croat 102756) en mars 2011. Or, ce nom est considéré comme synonyme de *D. humilis* dans Govaerts & Frodin (2002).

***Dieffenbachia paludicola* N.E. Brown ex Gleason**

Plante terrestre souvent subaquatique, avec les feuilles en rosette.

Pétiole vert, aplati ou presque rond dans la portion supérieure, 12-35 cm.

Limbe étroitement oblancéolé, base très décurrente, vert foncé, 50-100 cm de long, 9-20 cm de large ; 9-12 paires de nervures latérales primaires.

Pédoncule vert jaunâtre, 35-50 cm de long.

Spathe vert pâle dans la partie inférieure, blanchâtre dans la partie supérieure, 20-28 cm de long.

Spadice 15-25 cm de long.

Fruit orange.

Forêts primaires, endroits marécageux. Général, mais peu récolté dans le sud de la Guyane.

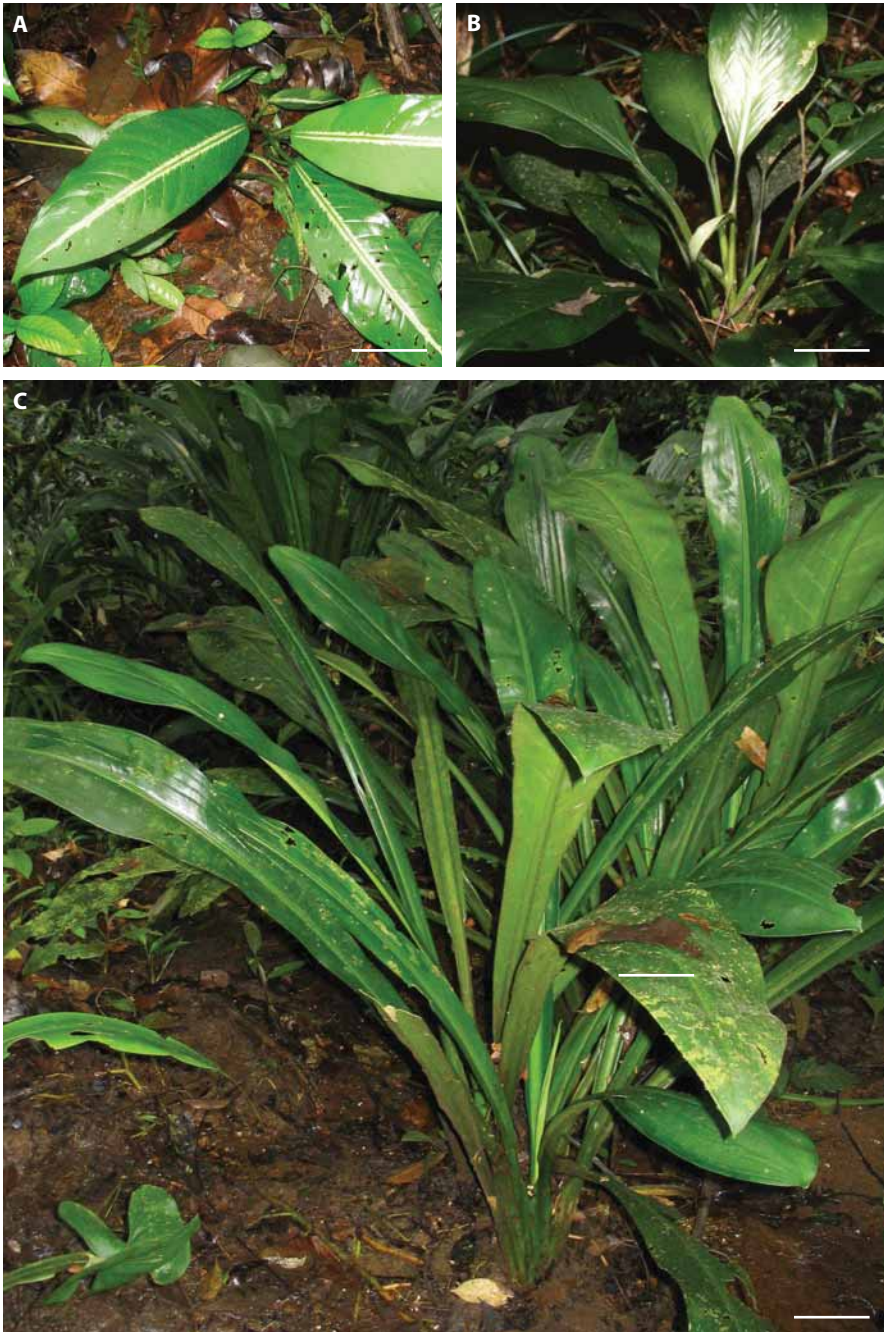


Figure 114. A. *Dieffenbachia elegans*. Échelle 10 cm. Photo M. Gibernau. B. *Dieffenbachia humilis*. Échelle 10 cm. Croat 85772. Photo T. Croat. C. *Dieffenbachia paludicola*. Échelle 15 cm. Photo M. Gibernau.

***Dieffenbachia parvifolia* Engler**

Plante terrestre à tige dressée, ≈ 30 cm de haut.

Pétiole de couleur uniforme, ≈ 5 cm de long, avec gaine sur 3 cm.

Limbe lancéolé, ≈ 20 cm de long, 3-3,5 cm de large.

Inflorescences plusieurs par sympode.

Pédoncule 5-6 cm de long.

Spathe orange pâle, 8-9 cm de long.

Spadice ≈ 7,5 cm de long.

Ovaire bi-loculaire.

Fruit orange foncé.

Forêts primaires. Peu fréquent. Récolté dans le bassin de l'Oyapock, le bassin de l'Approuague et le bassin de la Comté.

Note. Il y a 2 spécimens déterminés par Croat dans *Tropicos* (Billiet 4471 ; Howard & Irwin 48173).

***Dieffenbachia seguine* (Jacquin) Schott**

Plante terrestre dressée, contenant du latex caustique.

Pétiole fortement canaliculé et ailé sur la moitié inférieure, vert, 17-41 cm de long ; gaine recourbée vers l'intérieur.

Limbe ovale-elliptique à ovale, vert, 26-53 cm de long, 11-22 cm de large ; 10-14 paires de nervures latérales primaires. Feuilles juvéniles panachées de blanc le long de la nervure principale.

Inflorescences jusqu'à 4 par sympode.

Pédoncule 9 -23 cm de long.

Spathe verte 13-22 cm de long.

Spadice 10-20 cm de long.

Fruits rouge orangé.

Forêts primaires et secondaires, sous-bois. Général, peu récolté dans l'ouest de la Guyane.



Figure 115. A. *Dieffenbachia parvifolia*. Échelle 3 cm. Spécimen d'herbier (Prévost 3353). Photo D. Barabé. B. *Dieffenbachia seguine*. Échelle 10 cm. Photo D. Barabé. C. *Dieffenbachia seguine*. Infrutescence. Échelle 1 cm. Photo D. Barabé.



Figure 116. *Dracontium polyphyllum*. Échelle 10 cm. Photo M. Gibernau.

Plante terrestre à tubercule, avec une grande feuille unique, entrant généralement en dormance durant l'année. Pétiolle long, souvent verruqueux, et diversement tacheté, faisant un angle de 90° avec le limbe foliaire. Limbe irrégulièrement découpé. Inflorescence (1-2) apparaissant avant, avec ou après la feuille. Pédoncule très court. Spathe oblongue, dressée, généralement plus ou moins en forme de bateau. Spadice sessile ou pédonculé, cylindrique or ellipsoïde. Fleurs bisexuées formées de 4-9 tépales, 4-10 étamines et d'un gynécée 1-6 loculaires. Le fruit est une baie.

Distribution. Amérique tropicale et Antilles. Le genre compte 24 espèces dont 3 en Guyane.

Référence. ZHU & CROAT 2004.

Dracontium Linnaeus

Clé de détermination des *Dracontium* de Guyane française

1. Pédoncule complètement souterrain ou ne dépassant pas plus de 10 cm le niveau du sol ; bractée inflorescentielle la plus longue atteignant au moins la base de la spathe
 2. Bords de la spathe libres ; spathe < 15 cm ***D. polyphyllum***
 2. Bords de la spathe se chevauchant dans la moitié inférieure ; spathe > 20 cm de long ***D. nivosum***
1. Pédoncule s'élevant à 30-40 cm au-dessus du niveau du sol ; bractée inflorescentielle la plus longue n'atteignant jamais le niveau de la spathe ***D. guianense***

Dracontium guianense G. Zhu & Croat

Plante terrestre avec une grande feuille unique, longuement pétiolée, et une inflorescence située au-dessus du niveau du sol.

Tubercule hémisphérique.

Pétiole vert foncé, tacheté de vert pâle, 2,5 m de long, 1,2 cm de large à la mi-hauteur.

Limbe étalé, perpendiculairement au pétiole, irrégulièrement découpé (imparipenné), vert foncé luisant sur la face supérieure et semi-luisant sur la face inférieure, 80-100 cm de large.

Inflorescence solitaire apparaissant après la feuille.

Pédoncule vert brunâtre, 30-40 cm de long, 0,5 cm de diamètre.

Spathe en forme de bateau, marron, 9-10 cm de long, 4-5 cm de large.

Spadice sessile, brun ou brun-pourpre à l'anthèse, 2,8 cm de long, 0,6 cm de large.

Fruit avec 2 graines.

Rare. Cette espèce n'est connue que de la localité type qui se trouve dans le bassin de l'Oyapock.

Dracontium nivosum (Lem) G. Zhu

Plante terrestre avec une grande feuille unique, longuement pétiolée, et une inflorescence située au-dessus du niveau du sol.

Tubercule hémisphérique de 6-12 cm de diamètre, 4-8 cm de haut.

Pétiole vert foncé, tacheté de blanc ou de vert pâle, 1-2 m de long, 2-3 cm de diamètre à la mi-hauteur.

Limbe étalé, perpendiculairement au pétiole, irrégulièrement découpé (imparipenné).

Inflorescence solitaire apparaissant avant la feuille.

Pédoncule 0-2 cm de long au-dessus du sol, 1-1,5 cm de diamètre.

Spathe en forme de bateau, arquée à 45°, marron, 28-35 cm de long, 6-10 cm de large.

Spadice stipité, brun ou brun-pourpre à l'anthèse, 5-6,5 cm de long, 1,2-1,5 cm de large.

Fruit avec (2), 3 ou 4 graines.

Note. Selon D. Scherberich (comm. pers.) on trouverait aussi *D. nivosum* (Lem.) G. Zhu aux Nouragues (spécimens cultivés aux jardins botaniques de Nancy et de Lyon). Cependant, à notre connaissance, il n'existe pas de spécimens d'herbier. *D. nivosum* se distingue de *D. polyphyllum* par le chevauchement des bords de la spathe sur la moitié inférieure.

Dracontium polyphyllum Linnaeus

Plante terrestre avec une grande feuille unique, longuement pétiolée, et une inflorescence au niveau du sol.

Tubercule hémisphérique portant quelquefois des bulbilles.

Pétiole vert ou brun violacé, tigré, rugueux, spongieux, 60-200 cm de long.

Limbe étalé, perpendiculairement au pétiole, irrégulièrement découpé jusqu'aux nervures principales, avec le rachis ailé, 0,8-1 m de large.

Pédoncule partant du tubercule, brun violacé, 8-15 cm de long, mais sortant rarement au-dessus du niveau du sol.

Spathe en forme de bateau, violette, 7-12 cm de long.

Spadice cylindrique, pédonculé, pourpre, 4-6 cm de long.

Fruit verruqueux, verdâtre à gris violacé.

Graines orange, baignant dans le mucilage.

Forêts claires ou secondaires, bords de pistes forestières, milieux ouverts. Général, mais peu récolté dans le sud.



Figure 117. A. *Dracontium guianense*. Échelle 3 cm. Spécimen d'herbier (De Granville 1129). Photo S. Gonzalez. B. *Dracontium nivosum*. Échelle 5 cm. JBN : 81.3.575. Photo D. Scherberich. C. *Dracontium polyphyllum*. Inflorescence. Échelle 2 cm. Photo M. Gibernau. D. *Dracontium polyphyllum*. Détail du limbe découpé jusqu'aux nervures. Échelle 3 cm. Photo M. Gibernau.



Figure 118. *Heteropsis flexuosa*. Échelle 6 cm. Photo M. Gibernau.

Plante grimpante avec des racines fibreuses et ligneuses. Pétiole généralement très court, complètement géciculé. Limbe oblong, elliptique ou lancéolé, nervure primaire formant une nervure collective submarginale distincte. Inflorescence solitaire entourée par plusieurs petites cataphylles. Pédoncule dressé, court. Spathe ovale-elliptique ou ovale-oblongue, caduque, s'ouvrant à l'anthèse. Spadice cylindrique ou ellipsoïde, pédicellé. Fleurs bisexuées, sans périgone, formées d'un gynécée biloculaire entouré de 4 étamines. Le fruit est une baie comprenant 1-4 graines.

Distribution. Amérique tropicale. Le genre comprend 17 espèces dont 5 en Guyane.

Référence. SOARES *et al.* 2013.

Heteropsis Kunth

Clé de détermination des *Heteropsis* de Guyane française

1. Gaine pétiolaire allant jusqu'à la base ou le milieu du geniculum ; ailes de la gaine bien développées, enroulées ; sur les feuilles fraîches, limbe blanc ou grisâtre sur la face inférieure ; pétiole > 3 cm
 2. Spathe sèche ≈ 12 cm de long ; spadice 5,5-6,7 cm de long ; limbe foliaire des tiges florifères ≈ 2-3 fois plus long que large ; apex du limbe obtus à tronqué et courtement acuminé ***H. melinonii***
 2. Spathe sèche jusqu'à 4,5 cm de long (à 7 cm sur du matériel vivant) ; spadice 2,2-6 cm de long ; limbe foliaire des tiges florifères 3,5-5 fois plus long que large ; apex du limbe aigu-acuminé ***H. steyermarkii***
1. Pétiole sans gaine, pas d'ailes, canaliculé sur la face adaxiale avec des marges angulaires se touchant quelquefois, donnant une apparence cylindrique au pétiole ; limbe des feuilles fraîches vert ou jaunâtre sur la face inférieure ; pétiole < 3 cm
 3. Plante robuste, tige vigoureuse (jusqu'à 1 cm de diamètre) ; limbe coriace, 11-26 cm de long, 3-10 cm de large ; spadice jusqu'à 6 cm de long à l'anthèse ; infrutescence 12-15 cm de long ***H. flexuosa***
 3. Plante plus mince et plus petite ; limbe foliaire ayant la texture du papier à semi-coriace ; spadice 1,6-2,5 cm de long à l'anthèse ; infrutescence 2,5-4 cm de long
 4. Limbe, sur matériel frais, semi-coriace, obovale ; fusiforme, mince à l'anthèse .. ***H. tenuispadix***
 4. Limbe, sur matériel frais, avec une structure de papier ; normalement elliptique ; spadice largement elliptique à l'anthèse ***H. spruceana***

Heteropsis flexuosa (Kunth) G.S. Bunting

Plante hémiepiphyte grimpante, avec un éperon épineux au-dessus de chaque pétiole.

Pétiole canaliculé, 1-5 mm de long.

Limbe oblong à oblancéolé, cuspidé, caoutchouteux, vert foncé dessus, vert olive dessous, avec une nervure médiane saillante sur la face inférieure et dépressive sur la face supérieure, nervures latérales peu visibles, 11-26 cm de long, 3-10 cm de large.

Pédoncule vert brunâtre, 1-4 cm de long.

Spathe vert blanchâtre sur la face abaxiale, blanche sur la face adaxiale, 5-7 cm de long.

Spadice blanc, stipité, jaune vert, 2-6 cm de long.

Fruits orange.

Forêts primaires et aménagées, abattis. Général.

Heteropsis melinonii (Engler) A.M.E. Jonker & Jonker

Plante hémipiphyte grimpante.

Pétiole canaliculé, 4,5-7 (10) cm de long.

Limbe oblancéolé à oblong-elliptique, coriace, rond et mucroné à l'apex, aigu, obtus ou rond à la base, glauque sur la face inférieure, 24-32 cm de long, 9-10 cm de large.

Pédoncule 1,5-2,3 cm de long.

Spathe rouge-jaune, ≈ 12 cm.

Spadice stipité, 5,5-6,5 cm de long, 0,5-1 cm de diamètre, rougeâtre.

Rare. Localisé sur le littoral et dans le nord-ouest de la Guyane.

Heteropsis spruceana Schott

Plante hémipiphyte grimpante.

Pétiole vert, canaliculé, 1-3 mm de long.

Limbe oblong-elliptique, souple, vert foncé et semi-brillant sur la face supérieure, vert pâle sur la face inférieure, 10-13 cm de long, 3-5 cm de large.

Pédoncule vert brunâtre, plus ou moins dressé, ≈ 4 cm de long.

Spathe jaune vert, ≈ 2 cm de long.

Spadice vert pâle, 1,2-1,8 cm de long.

Fruits orange.

Forêts primaires. Peu fréquent. Récolté dans le bassin de l'Approuague, dans le bassin de la Mana et la région de Saül.

Note. En Guyane on trouverait aussi *Heteropsis spruceana* Schott var. *robusta* Bunting (Oldeman B-2217).

Heteropsis steyermarkii G.S. Bunting

Plante hémipiphyte grimpante.

Pétiole légèrement ailé, 3-7 cm de long.

Limbe oblong-lancéolé, vert foncé dessus, vert glauque dessous, 12-36 cm long, 4-12 cm large.

Pédoncule dressé, 1-2 cm de long.

Spathe brun rosé ou verdâtre à l'extérieur, rose à crème à l'intérieur, 3-8 cm de long.

Spadice vert pâle à rose, (1,5) 4-6 cm de long, 0,4-1 cm de large, avec un pédoncule de 1-1,4 cm de long.

Forêts primaires et secondaires. Fréquent dans le nord de la Guyane et autour de Saül.



Figure 119. A. *Heteropsis flexuosa*. Échelle 5 cm. Photo M. Gibernau. B. *Heteropsis flexuosa*. Échelle 0,5 cm. Spécimen d'herbier (De Granville 16237). Photo D. Barabé. C. *Heteropsis melinonii*. Base du pétiole et gaine. Échelle 0,5 cm. Spécimen d'herbier (Cremers 11216). Photo D. Barabé. D. *Heteropsis steyermarkii*. Échelle 3 cm. Spécimen d'herbier (Cremers 14560). Photo S. Gonzalez. E. *Heteropsis spruceana*. Échelle 5 cm. Spécimen d'herbier (Croat 74219). Photo D. Barabé.

Heteropsis tenuispadix G.S. Bunting

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole 0,5-0,8 cm de long.

Limbe elliptique à elliptique-ovale, vert, 12-18 cm de long, 4-7 cm de large.

Pédoncule dressé, ≈ 0,3 cm de long.

Spathe recourbée, blanche, ≈ 2,5 cm de long.

Spadice ≈ 2,3 cm de long, ≈ 0,5 cm de diamètre, avec un stipe de ≈ 0,5 cm de long.

Forêts primaires. Rare. Récolté uniquement à la piste Saint-Élie.

Note. Espèce rare ou menacée citée dans l'Arrêté du J.O. du 24 février 1985, relatif à la liste des espèces végétales sauvages pouvant faire l'objet d'une réglementation préfectorale dans les départements d'outre-mer.



Figure 120. *Lemna aequinoctialis*. Échelle 0,5 cm. Photo P. C. Boyce

Plante aquatique, flottante sur la surface de l'eau. Frondes avec 1-5 nervures et une à plusieurs couches d'espaces aërifères et raphides. Pas de pigments cellulaires. Absence de prophyllé. Une racine par fronde. Pistil avec un ovule amphitrope ou atrope, ou 2-7 ovules anatropes. Graines 0,4-0,9 mm.

Distribution. Le genre comprend 70 espèces dont 1 en Guyane.

Références. LANDOLT 1986, LANDOLT 1998.

Lemna Linnaeus

Lemna aequinoctialis Welwitsch

Frondes 1-6,5 mm de long, 0,8-4,5 mm de large, 1-3 fois aussi longues que larges ; normalement avec une papule, située sur la surface supérieure au-dessus du nœud et plus petite que celle située près de l'apex ; aile de la gaine racinaire 1-2,5 fois aussi longue que large. Style 0,05-0,2 mm de long.

Fruit non ailé, 0,5 mm de long, 0,4 mm de large.

Graine brunâtre avec 8-26 côtes longitudinales et 30-80 côtes latérales, 0,45-0,8 mm de long, 0,3-0,7 mm de large.

Peu récolté. Bassin de l'Oyapock, bassin du Marouini, îles du Salut, région littorale.



Figure 121. *Lemna aequinoctialis*. Spécimen d'herbier (Cremers 8587). Échelle 0,5 cm. Photo M. Gibernau.



Figure 122. *Lorenzia umbrosa*. Échelle 3 cm. Photo G. Odonne.

Plante à tige rhizomateuse. Feuilles sagittées, disposées en alternance le long du rhizome, nervation réticulée. Une à deux inflorescences dressées par sympode floral. Pédoncule plus court que le pétiole. Spathe sans constriction dans la partie médiane. Spadice avec fleurs unisexuées, sans périanthe, soudé à la spathe dans la partie inférieure, comprenant une zone femelle à la base et une zone mâle au-dessus ; il n'y a pas de zone stérile. Les fleurs femelles sont formées d'un ovaire uniloculaire comprenant un ovule. Les fleurs mâles comprennent 3-5 étamines fusionnées en synandrium.

Distribution. Amérique tropicale. Le genre comprend 1 espèce.

Références. CROAT 2011b, GONÇALVES 2012.

Lorenzia E.G. Gonçalves

Lorenzia umbrosa E.G. Gonçalves

Plante terrestre tige rhizomateuse souterraine.

Pétiole vert, pubescent 5-26 cm de long.

Limbe sagitté, vert, semi-luisant sur la face supérieure, plus pâle sur la face inférieure ; lobe antérieur avec 5-7 nervures primaires par côté, 3-22 cm de long, 2-7 cm de large ; lobes postérieurs, 1,5-4 cm de long, 1,2-1,3 cm de large.

Inflorescences 1-2.

Pédoncule 4-9 cm de long.

Spathe elliptique, acuminée à l'apex, brun-pourpre, 3-5,5 cm de long, 1-2 cm de large.

Spadice jusqu'à 2 cm de long, soudé à la spathe sur les 2/3 de la portion femelle.

Forêts primaires. Bassin de l'Oyapock.

Note. Cette espèce connue du nord du Brésil (État de l'Amapá) a été récoltée récemment par Croat (2011b) au saut Maripa.

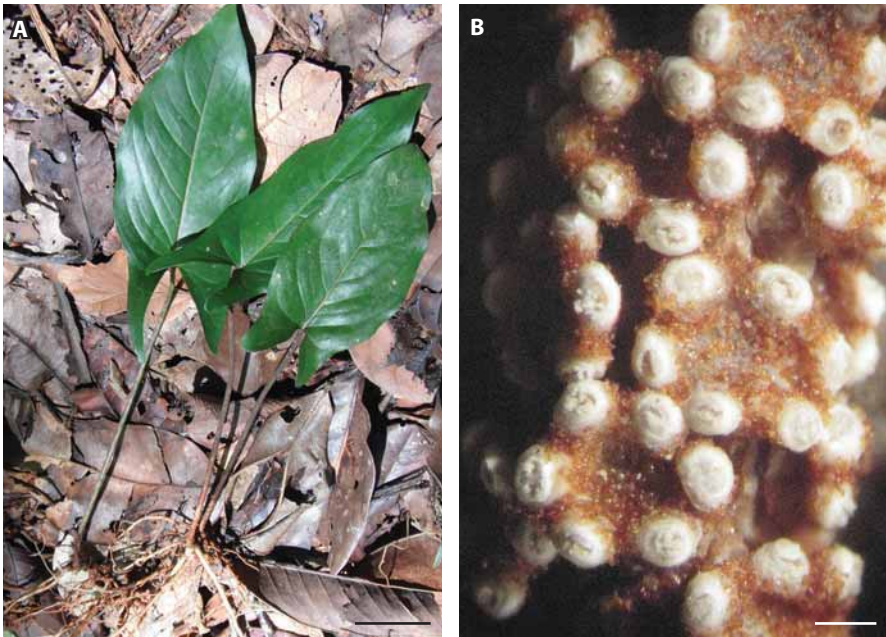


Figure 123. A. *Lorenzia umbrosa*. Échelle 3 cm. Photo G. Odonne. B. *Lorenzia umbrosa*, détail des synandriums (étamines fusionnées) à la déhiscence. Échelle 0,5 cm. Photo M. Gibernau.



Figure 124. *Monstera adansonii*. subsp. *klotzschiana*. Échelle 10 cm. Photo M. Gibernau.

Plante hémipiphyte grimpante. Pétiole géciculé dans la partie supérieure, gaine du pétiole persistante ou devenant fibreuse ou membraneuse. Limbe entier, avec des fenêtrés ou non, ou pinnatifide, ovale à elliptique. Une à plusieurs inflorescences par sympode. Pédoncule plus court que le pétiole. Spathe blanche à rose, demeurant ouverte après l'anthèse, caduque. Spadice sessile. Fleurs bisexuées sans périgone, comprenant 4 étamines et un gynécée biloculaire, avec 2 ovules par loge. À la base du spadice on trouve des fleurs stériles (1 pistillode et 4 staminodes) sans ovules qui produisent quelquefois de la résine. Le fruit est une baie contenant 1-3 graines.

Distribution. Amérique tropicale. Le genre comprend 38 espèces dont 7 en Guyane.

Références. MADISON 1977, CROAT *et al.* 2005, MAYO S.J. & ANDRADE I.M. 2013.

Monstera Adanson

Clé d'identification des *Monstera* de Guyane française

1. Limbe adulte régulièrement lobé (pinnatifide), au moins d'un côté de la nervure principale, jamais entier (sauf sur les feuilles juvéniles)
 2. Lobes 2-4 fois plus longs que larges, se terminant par un côté plat
 3. Limbe avec 4-10 lobes de chaque côté; pétiole avec une gaine devenant rapidement fibreuse et éventuellement décidue ***M. spruceana***
 3. Limbe avec 3 lobes et moins de chaque côté; pétiole avec une gaine persistante ***M. sp.***
 2. Lobes au moins 5 fois plus longs que larges, se terminant en pointe ***M. barrieri***
1. Limbe adulte non régulièrement lobé, entier ou muni de plusieurs perforations ovales (quelques fois ces perforations vont jusqu'à la marge donnant l'impression que la feuille est lobée, dans ce cas les lobes n'ont pas une largeur régulière)
 4. Tige adulte < 0,8 cm de diamètre; limbe foliaire adulte généralement < 16 cm de large; pétiole généralement < 15 cm de long; pédoncule au moins deux fois aussi long que le spadice; spadice jaune vert, devenant orangé à maturité ***M. obliqua***
 4. Tige adulte > 0,8 cm de diamètre; limbe foliaire adulte généralement > 16 cm de large; pétiole généralement > 20 cm de long; pédoncule moins de deux fois plus long que le spadice; spadice blanc crème ou jaunâtre ne devenant pas orangé à maturité
 5. Nervures latérales secondaires réticulées; spathe rose saumon à l'extérieur ***M. dubia***
 5. Nervures latérales secondaires parallèles (rarement réticulées près de la marge); spathe crème ou jaunâtre à l'extérieur
 6. Feuille < 70 cm; perforations situées à différents endroits sur le limbe, atteignant quelquefois la marge du limbe; 8-20 nervures latérales primaires; spadice ≤ 16 cm de long; infrutescence < 17 cm de long ***M. adansonii***
 7. (7-) 17-40 (-60) perforations par feuille atteignant souvent la marge du limbe ***M. adansonii* subsp. *blanchettii***
 7. 0-9 (14) perforations par feuille atteignant rarement la marge du limbe
 8. Gaine pétiolaire avec des ailes décidues; base du limbe inégale, un côté tronqué à subcordé et l'autre côté cunéiforme à aigu, limbe deux fois moins long que large; nervures latérales primaires se joignant à la nervure médiane avec un angle généralement > 60° au moins sur un côté du limbe ***M. adansonii* subsp. *laniata***
 8. Gaine pétiolaire avec des ailes persistantes; base du limbe subégale, cunéiforme à aigu, limbe deux fois plus long que large; nervures latérales primaires du limbe se joignant à la nervure médiane avec un angle généralement < 60° sur les deux côtés du limbe ***M. adansonii* subsp. *klotzschiana***
 6. Feuille > 70 cm; perforations situées en rangées de chaque côté de la nervure principale et n'atteignant jamais la marge du limbe; 20-40 nervures latérales primaires; spadice > 15 cm de long; infrutescence > 17 cm de long ***M. lechleriana***

***Monstera adansonii* Schott subsp. *blanchettii* (Schott) Mayo & I.M. Andrade**

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole ailé sur presque toute la longueur, vert, 30-60 cm de long ; ailes persistantes.

Limbe perforé [(7-) 17-40 (-60) perforations situées partout sur le limbe et atteignant quelquefois la marge du limbe], ovale ou oblongue-ovale, vert foncé, avec une base asymétrique (un côté tronqué à subcordé et l'autre côté cunéiforme à aigu), 1,2-2,3 fois plus long que large, 28-71 cm de long, 18-31,5 cm de large ; nervures latérales primaires se joignant à la nervure médiane avec un angle généralement $< 60^\circ$ sur les deux côtés du limbe.

Pédoncule vert, (10) 12,7-23,4 cm de long.

Spathe blanc crème, 13-17 cm de long, presque aussi longue que large.

Spadice blanc crème, 7,4-16,3 cm de long.

Forêts primaires et secondaires.

Note. Cette sous-espèce décrite récemment par Mayo et Andrade (2013), à partir de matériel provenant du Brésil, semble n'avoir été récoltée qu'une seule fois en Guyane [Petit-Saut (*Barabé 388*, MT)].

***Monstera adansonii* Schott subsp. *klotzschiana* (Schott) Mayo & I.M. Andrade**

Plante hémiepiphyte robuste, grimpante.

Pétiole ailé sur presque toute la longueur, vert, 8-55 cm de long ; ailes persistantes.

Limbe coriace, perforé ou non [0-14 perforations situées partout sur le limbe et atteignant quelquefois la marge du limbe], ovale à elliptique, vert foncé, avec une base plus ou moins égale, cunéiforme à aiguë, 2,0-2,8 fois plus long que large, 20-51 cm de long, 7-26 cm de large ; nervures latérales primaires se joignant à la nervure médiane avec un angle généralement $< 60^\circ$ sur les deux côtés du limbe.

Pédoncule vert, 10-17 cm de long.

Spathe crème, 10-20 cm de long.

Spadice blanc jaunâtre, 6-15 cm de long.

Fruit blanc ou jaune-orange.

Forêts primaires et secondaires, milieux ouverts, dégradés, bords de pistes. Général.

***Monstera adansonii* Schott subsp. *laniata* (Schott) Mayo & I.M. Andrade**

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole ailé sur presque toute la longueur, vert, 12-40 cm de long ; ailes décidues.

Limbe perforé ou non (0-14 perforations situées partout sur le limbe et atteignant quel-



Figure 125. A. *Monstera adansonii*. subsp. *klotzschiana*. Feuille. Échelle 4 cm. Photo M. Gibernau. B. *Monstera adansonii*. subsp. *klotzschiana*. Inflorescences. Échelle 10 cm. Photo M. Gibernau. C. *Monstera adansonii*. subsp. *blanchettii*. Échelle 20 cm. Spécimen d'herbier (Barabé 388, MT). Photo D. Barabé.

quefois la marge du limbe), ovale, vert foncé, avec une base asymétrique (un côté tronqué à subcordé et l'autre côté cunéiforme à aigu), 1,4-1,7 fois plus long que large, 20-50 cm de long, 12-35 cm de large ; nervures latérales primaires se joignant à la nervure médiane avec un angle généralement $> 60^\circ$ sur au moins un côté du limbe.

Pédoncule vert, 10-18 cm de long.

Spathe blanc crème, 12-28 cm de long, 1,5-2 fois plus longue que le spadice.

Spadice crème à orange, 7-9 cm de long.

Forêts primaires. Rare. Localisé sur l'île de Cayenne.

Monstera barrieri Croat, Moonen & Poncy

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole ailé jusqu'à 8 cm sous la base du limbe, (13) 18-41 cm de long.

Limbe pinnatifide, 36-58 cm de long, 31-37 cm de large, avec 7-9 paires de lobes mesurant 17-26 cm de long, 0,6-1,8 cm de large ; 2-4 nervures latérales primaires par lobe, partant de la nervure médiane à un angle de 15-20°.

Pédoncule vert foncé, (12) 16,5-19 cm de long.

Spathe blanc crème, 15-23 cm de long.

Spadice cylindroïde, avec les deux extrémités faiblement rétrécies, jaune crème, mais rouge foncé ou rouge-orange en coupe transversale, 9-12 cm de long.

Infrutescence vert pâle.

Forêts primaires. Rare. Récolté uniquement à la localité type dans le bassin de l'Approuague.

Note. L'espèce a été nommée en l'honneur de Serge Barrier qui a récolté cette plante pour la première fois, avec Christian Feuillet, 23 ans avant qu'elle ne soit décrite officiellement (Croat *et al.* 2004).

Cette espèce devrait être sur la liste des espèces rares de Guyane, car le spécimen type (*Barrier et Feuillet 2719*) était identifié comme *Monstera dilacerata* (K. Koch ex. H. Sello) K. Koch, plante qui est considérée comme espèce rare ou menacée dans l'Arrêté du J.O. du 24 février 1985, relatif à la liste des espèces végétales sauvages pouvant faire l'objet d'une réglementation préfectorale dans les départements d'outre-mer.

Monstera dubia (Kunth) Engler & K. Krause

Plante hémiepiphyte grimpante, tige de 1-2 cm de diamètre.

Pétiole vert canaliculé, 14-50 cm de long. Limbe oblong-ovale, vert foncé dessus, vert pâle en dessous, avec une base ronde à plus ou moins cordée 20-100 cm de long, 13-50 cm de large, 1,5-2 fois plus long que large ; 9-18 nervures latérales primaires ; nervures latérales secondaires réticulées.

Pédoncule 5-9 cm de long.

Spathe rose ou saumon à l'extérieur et blanche à l'intérieur, courtement mucronée à l'apex, 6-12 cm de long, 4-6 cm de large.

Spadice blanc, 5-10 cm de long.

Infrutescence jaune pâle.

Forêts primaires. Peu fréquent. Récolté dans le bassin de la Mana, le bassin de l'Yaloupi et la région de Saül.



Figure 126. A. *Monstera barrieri*. Échelle 3 cm. Spécimen d'herbier (Poncy 1700). Photo D. Barabé. B. *Monstera dubia*. Échelle 10 cm. Jardin Botánico Del Quindío. Photo D. Scherberich.

Monstera lechleriana Schott

Plante hémiepiphyte grimpante, tige de 4,5-6 cm de diamètre.

Pétiole canaliculé jusqu'à la base du limbe ou 15 cm sous la base du limbe, 55-120 cm de long ; ailes persistantes.

Limbe perforé ou non [0-14 perforations situées sur deux rangées de chaque côté de la nervure principale et n'atteignant jamais la marge du limbe], ovale, luisant sur la face supérieure, 75-120 cm de long, 35-70 cm de large, 2 fois plus long que large ; 10-20 paires de nervures latérales primaires.

Pédoncule 20-40 cm de long.

Spathe blanche ou jaune pâle, 18-44 cm de long.

Spadice cylindrique, crème à jaune pâle, 15-20 cm de long, 2,5-4,5 cm de large.

Forêts primaires. Rare. Récolté dans le bassin de l'Inini et le bassin de l'Yaloupi.

Note. Se trouve probablement aussi sur la montagne de Kaw.

Monstera obliqua Miquel

Plante hémiepiphyte grimpante ou terrestre. Tige mince, 2-7 mm de diamètre.
Pétiole canaliculé sur presque toute la longueur, vert, 10-27 cm de long.
Limbe elliptique, asymétrique, perforé ou non, vert foncé, 14-30 cm de long, 3-18 cm de large.
Pédoncule 7-15 cm de long.
Spathe verte à jaune orangée, 4-8 cm de long.
Spadice jaune-vert devenant orangé, 3-5 cm de long.
Fruits orange vif.

Forêts primaires, chablis, milieux ouverts. Général.

Monstera spruceana (Schott) Engler

Plante hémiepiphyte grimpante, tige verte, rougeâtre à la coupe.
Pétiole canaliculé, dont les ailes deviennent fibreuses, 16-44 cm de long.
Limbe oblong-ovale, pinnatifide, quelquefois d'un seul côté, avec 4-10 lobes de chaque côté de la nervure principale, vert, 34-46 cm de long, 14-34 cm de large.
Pédoncule 9-13 cm de long.
Spathe blanche, 10-17 cm de long.
Spadice blanc crème, 9-16 cm de long.

Forêts primaires. Fréquent dans le bassin de l'Inini et la région de Saül ; occasionnellement récolté ailleurs : bassin du Maroni, bassin de l'Yaloupi, île de Cayenne et région de Paul-Isnard.

Note. Les stades juvéniles de *M. spruceana* peuvent ressembler à *Philodendron ecordatum*.

Monstera sp.

Plante hémiepiphyte grimpante, tige verte.
Pétiole canaliculé, avec des ailes dressées persistantes, 17-29 cm de long.
Limbe ovale, pinnatifide, rond à la base, avec 3 lobes et moins de chaque côté de la nervure principale, 17-30 cm de long, 12-18 cm de large.

Rare. Région de Saül.

Note. Bien que cette espèce soit clairement distincte des autres espèces de *Monstera*, T. Croat (comm. pers.) considère qu'elle ne peut pas être décrite sans avoir obtenu du matériel fertile. Cette espèce est intégrée dans les Aracées de la flore de Saül (*Guide of the Vascular Plants of Central French Guiana*) et sera nommément décrite par T. Croat dans the *Flora of the Guianas*.



Figure 127. A. *Monstera lechleriana*. Feuille. Échelle 20 cm. JBN: 77.3.628. Photo D. Scherberich. B. *Monstera lechleriana*. Inflorescence. Échelle 4 cm. JBN: 77.3.628. Photo D. Scherberich. C. *Monstera obliqua*. Échelle 10 cm. Photo M. Gibernau. D. *Monstera spruceana*. Échelle 7 cm. Croat 104164. Photo D. Scherberich. E. *Monstera* sp. Échelle 3 cm. Photo M. Gibernau.



Figure 128. *Montrichardia arborescens*. Échelle 5 cm. Photo M. Gibernau.

Plante herbacée arborescente, rhizomateuse, à grande tige dressée, portant des feuilles dans la partie apicale et poussant dans les marais. Pétiole avec gaine allant au moins jusqu'à la base du limbe. Limbe cordé à sagitté, hasté à trilobé. 1-2 inflorescences par sympode. Spathe, avec une faible constriction, décidue après l'anthèse. Spadice sessile. Fleurs unisexuées sans périgone. Les fleurs mâles, localisées dans la partie supérieure, possèdent 3-6 étamines libres. Les fleurs femelles, dans la partie inférieure, sont formées d'un gynécée uniloculaire, avec 1-2 ovules. Les fruits sont des baies avec une seule graine.

Distribution. Amérique tropicale, Antilles. Le genre comprend 2 espèces qui se trouvent toutes les deux en Guyane.

Référence. CROAT *et al.* 2005.

Montrichardia H. Crüger

Clé de détermination des *Montrichardia* de Guyane française

- 1. Feuille sagittée ou hastée, tige avec épines, limbe avec 6-8 paires de nervures latérales primaires ***M. arborescens***
- 1. Feuille cordée, tige lisse, limbe avec 9-11 paires de nervures latérales primaires ***M. linifera***

Montrichardia arborescens (Linnaeus) Schott

Plante herbacée arborescente rhizomateuse à grandes tiges spongieuses épineuses, 1-3 m de haut.

Pétiole vert en forme de D vu en coupe transversale, 14-32 cm de long.

Limbe sagitté, hasté jusqu'à trilobé, vert brillant plus foncé dessus, (5) 6-8 paires de nervures latérales primaires, 14-32 cm de long, 8-22 cm de large.

Inflorescence(s) 1 (2) à l'aisselle des feuilles.

Pédoncule vert, rond, 2-9 cm de long.

Spathe verte dans la partie inférieure et jaune verdâtre dans la partie supérieure, parfois teintée de rose violacé à l'extérieur ; à l'intérieur, rouge dans la partie inférieure et blanc jaunâtre dans la partie supérieure ; 10-13 cm de long.

Spadice blanc à jaune blanchâtre, 9-12 cm de long.

Fruit renfermant 1 graine, vert noir à maturité.

Marais, savanes marécageuses ou inondées, berges, canaux, digues. Général sur le littoral, peu récolté ailleurs.

Montrichardia linifera (Arruda) Schott

Plante herbacée arborescente rhizomateuse à grandes tiges spongieuses lisses, dressées jusqu'à 5 m de haut.

Pétiole vert en forme de D vu en coupe transversale, de 24-31 cm de long.

Limbe cordé vert foncé brillant dessus, plus clair et mat dessous, 9-11 paires de nervures latérales primaires, 24-35 cm de long, 15-28 cm de large.

Inflorescence 1 à l'aisselle des feuilles.

Pédoncule rond, vert, 7-12 cm de long.

Spathe verte dans la partie inférieure et jaune verdâtre dans la partie supérieure à l'extérieur ; à l'intérieur, rougeâtre dans la partie inférieure et blanc ou blanchâtre dans la partie supérieure ; 17-20 cm de long.

Spadice blanc jaune blanchâtre, 15-18 cm de long.

Fruit renfermant 1 graine, vert noir à maturité.

Marais, savanes marécageuses ou inondées, berges, canaux, digues. Peu fréquent. Bassin du Maroni, bassin de l'Oyapock, bassin de l'Yaloupi, montagne de Kaw, région littorale.



Figure 129. *Montrichardia linifera*. Feuille. Échelle 3 cm. Photo M. Gibernau.

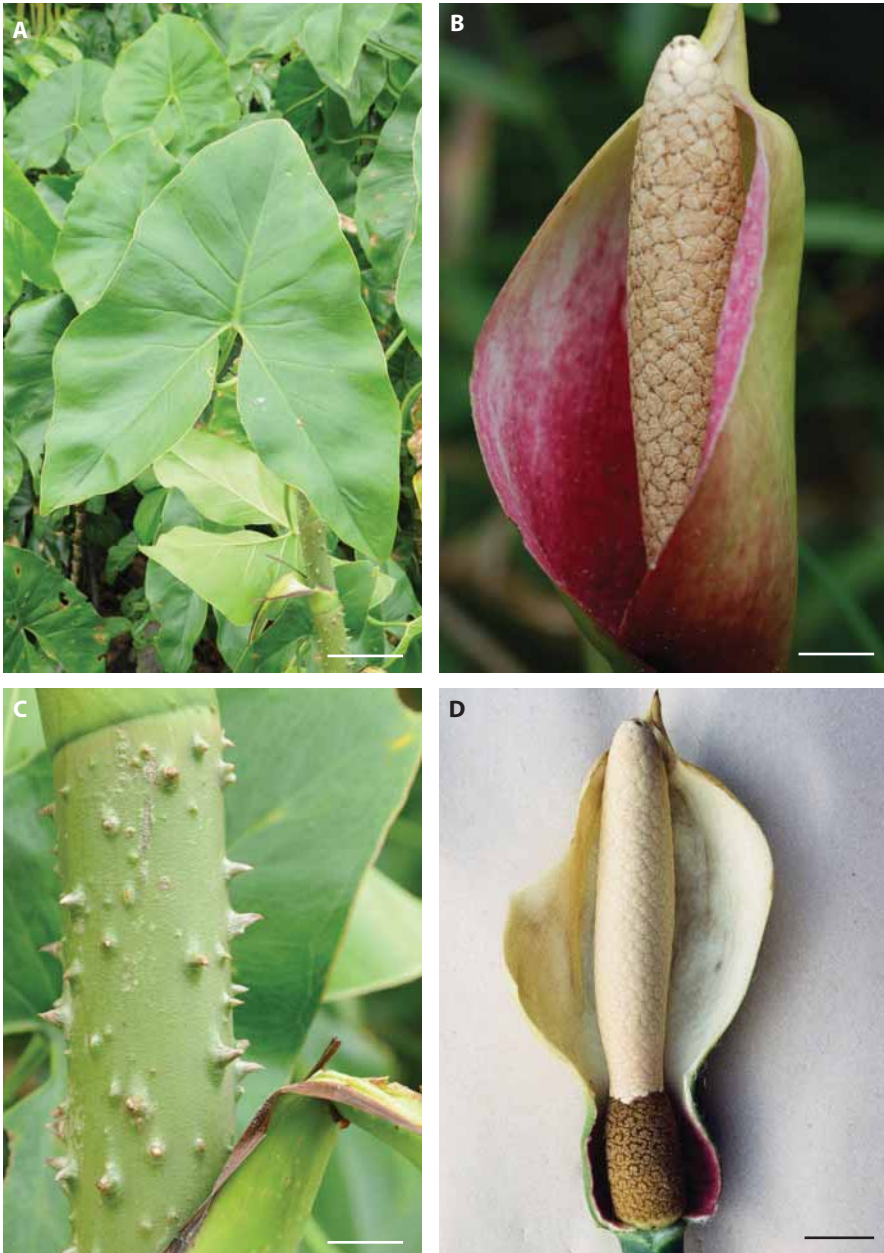


Figure 130. A. *Montrichardia arborescens*. Feuille. Échelle 5 cm. Photo A. Cuerrier. B. *Montrichardia arborescens*. Partie mâle de l'inflorescence. Échelle 1 cm. Photo M. Gibernau. C. *Montrichardia arborescens*. Épines sur la tige. Échelle 1 cm. Photo A. Cuerrier. D. *Montrichardia arborescens*. Inflorescence. La spathe a été coupée pour montrer les fleurs femelles à la base et les fleurs mâles sur les 3/4 du spadice. Échelle 1,5 cm. Photo D. Barabé.



Figure 131. *Philodendron fragrantissimum*. Échelle 10 cm. Photo D. Barabé.

Plante rhizomateuse, grimpante ou épiphyte. Pétiole rarement géniculé. Limbe entier ou découpé, de forme très variable : linéaire, cordiforme, sagitté ou hasté, trifide, pinnatifide, bipinnatifide, rarement pédatiséqué. Une à onze inflorescences par sympode. Lors de l'anthèse, il y a sécrétion de résine par le spadice ou la spathe, selon l'espèce. Spathe dressée persistante ou décidue. Spadice sessile ou pédonculé formé de fleurs unisexuées, sans périanthe, femelles, mâles stériles et mâles fertiles. Les fleurs femelles sont localisées dans la partie inférieure, les fleurs mâles stériles dans la partie médiane et les fleurs mâles dans la partie supérieure. Les fleurs femelles sont formées d'un ovaire comprenant 4-50 loges et 1-50 ovules par loge. Les fleurs mâles stériles comprennent 2-6 staminodes. Les fleurs mâles fertiles comprennent 2-6 étamines libres. Le fruit est une baie comprenant 1-50 graines.

Distribution. Amérique tropicale et subtropicale et Antilles. Le genre comprend 483 espèces dont 42 en Guyane.

Références. CROAT 1995, CROAT & SHAH 2001, CROAT & YU 2006, CROAT & MOONEN 2007, CROAT *et al.* 2010, CROAT 2011a, b.

Philodendron Schott

Clé de détermination des *Philodendron* de Guyane française

1. Feuille pédatiséquée (deux rangées de folioles disposées en spirales) ***P. goeldii***
1. Feuille non pédatiséquée
2. Pétioles des feuilles adultes avec une gaine très courte, restreinte à la base du pétiole (à l'exception de *P. insigne* dont la gaine n'est pas clairement reconnaissable) ; gaine n'encerclant pas la tige au niveau de l'attachement du pétiole ; limbe de forme variable
3. Feuille diversement découpée
4. Feuille penta-lobée ***P. bipennifolium***
4. Feuille tri-lobée
5. Lobes entiers
6. Limbe fortement pinnatifide ou pinatiséqué (séparation des lobes allant jusqu'à la nervure médiane)
7. Plante grimpante, lobe médian 13-45 cm de long ***P. hylaeae***
7. Plante terrestre, lobe médian 19-23 cm de long ***P. werkhovniae***
6. Limbe avec lobe médian peu isolé des deux autres lobes (séparation des lobes n'allant pas jusqu'à la nervure médiane) ***P. barrooanum***
5. Lobes diversement découpés
8. Pétiole avec de longs poils écailleux rouges, lobes peu découpés ***P. squamiferum***
8. Pétiole sans longs poils écailleux, lobes très découpés
9. Lobe médian découpé en bandes 3-4 fois plus longues que larges ***P. pedatum***
9. Lobe médian découpé en bandes 5-10 fois plus longues que larges ***P. polypodioides***
3. Feuille entière
10. Sommet du pétiole fortement ondulé, pétiole plus ou moins triangulaire, vu en coupe transversale ***P. carinatum***
10. Plante ne possédant pas ces caractères
11. Limbe à base cordée, hastée ou sagittée
12. Limbe plus ou moins rond, cordiforme, à base clairement cordée ou plus ou moins cordée (presque tronquée)
13. Tige mince, ≤ 5 mm de diamètre, brune, rugueuse, auricules peu développées ..
..... ***P. eordatum***
13. Tige épaisse, ≥ 5 mm de diamètre, verte, lisse, auricules bien développées
14. 8-9 paires de nervures latérales primaires, sinus aux côtés plus ou moins parallèles (typique de la feuille cordée) ***P. hederaceum***
14. 17-20 paires de nervures latérales primaires, sinus aux côtés allant en s'éloignant ***P. grandipes***

12. Limbe ovale, ovale-triangulaire ou triangulaire, base hastée, sagittée, distinctement cordée ou faiblement cordée

15. Limbe ovale, base légèrement cordée (auricules peu développées), apex brusquement acuminé

16. 4-5 paires de nervures latérales primaires, limbe 1,6-1,8 fois plus long que large, pédoncule 2,5-2,8 cm de long ***P. moonenii***

16. 8-20 paires de nervures latérales primaires, limbe 1,2-3,9 fois plus long que large, pédoncule 8-15,5 cm de long ***P. asplundii***

15. Limbe ovale-triangulaire, base clairement hastée, cordée (auricules bien développées) ou sagittée, acuminé normalement

17. Base du limbe hastée, tige rugueuse, \approx 5 mm de diamètre ***P. brevispathum***

17. Base du limbe cordée ou sagittée, tige non rugueuse (sauf *P. solimoense*), > 5 mm de diamètre

18. Feuilles rassemblées en rosettes, entre nœuds non visibles, pétiole > 2 cm de diamètre

19. Pétiole en D (coupe transversale), orange ou jaune (quelquefois vert foncé) ***P. melinonii***

19. Pétiole en C (coupe transversale), vert ***P. fragrantissimum***

18. Feuilles disposées le long d'une tige volubile, entre nœuds visibles, pétiole presque rond à la base, de diamètre < 2 cm

20. Limbe ovale-elliptique, à base légèrement cordée ou tronquée, limbe des feuilles matures < 30 cm de long et < 10 cm de large

21. Limbe avec un rétrécissement en son milieu, elliptique-lancéolé ***P. sphalerum***

21. Limbe sans rétrécissement en son milieu, ovale à ovale-elliptique

22. Limbe vert grisâtre à gris noir ou presque noir une fois séché ; tige avec un épiderme creusé de sillons apparents ***P. ushanum***

22. Limbe gris verdâtre pâle à brun jaunâtre au séchage ; tige avec un épiderme plus ou moins lisse muni de légers sillons ***P. grenandii***

20. Limbe de forme triangulaire, sagitté ou cordé, généralement (dans les stades matures) plus de 30 cm de long et 10 cm de large

23. Pétiole verruqueux et généralement rougeâtre dans la partie supérieure ***P. ornatum***

23. Pétiole lisse et sans taches rougeâtres dans la partie supérieure

24. Pétiole jaune-vert, jaune ou orange, limbe > 2,5 fois plus long que large ***P. billietiae***

24. Pétiole vert, limbe < 2 fois plus long que large (sauf quelques spécimens de *P. megalophyllum*)

25. Présence de glandes nectarifères (2-6) à la jonction pétiole-limbe, diamètre du spadice < 1 cm

26. Spathe mauve à l'extérieur et rouge vin à l'intérieur ; pétiole vert-mauve ***P. megalophyllum***

26. Spathe blanc verdâtre à l'extérieur et l'intérieur ; pétiole vert pâle ***P. aff. megalophyllum***

25. Absence de glandes nectarifères à la jonction pétiole-limbe
27. Cicatrices foliaires marquées, entourées de protubérances pointues ; spathe entièrement verte sur toute la longueur, très coriace ; zone de fleurs mâles stériles > 2 cm de long ***P. solimoense***
27. Cicatrices foliaires peu marquées, absence de protubérances pointues ; spathe blanche ou verte bordée de violet sur la face extérieure, souple ; zone de fleurs mâles stériles < 2 cm de long
28. Spathe blanche à l'extérieur et à l'intérieur, limbe avec auricules arrondies ***P. grandifolium***
28. Spathe verte, bordée de violet à l'extérieur ; à l'intérieur, rouge vin dans la partie inférieure et blanc crème au sommet ; limbe avec auricules aiguës
29. Tige avec un diamètre de 2,5-4 cm ; partie apicale des tiges florifères avec des entrenœuds plus longs que larges ; pétiole mince, circulaire ; limbe étroitement ovale avec une marge jaune-blanc contrastée, rarement plus long que 63 cm ; 5-6 paires de nervures latérales primaires ; 1-2 inflorescences par sympode ***P. acutatum***
29. Tige avec un diamètre de 4-7,2 cm ; partie apicale des tiges florifères avec des entrenœuds plus larges que longs ; pétiole épais, ovale ; limbe ovale-elliptique, avec une marge vert blanchâtre peu contrastée, généralement plus long que 60 cm ; normalement 9 paires de nervures latérales primaires ; généralement jusqu'à 5 inflorescences par sympode (quelquefois une inflorescence) ***P. scottmorianum***
11. Limbe à base décurrente, obtuse, tronquée ou asymétrique.
30. Limbe elliptique-linéaire, charnu, coriace, texture de cuir ***P. callosum***
30. Limbe ovale-linéaire, oblancéolé ou spatulé, texture normale
31. Limbe ovale-linéaire, plus large dans la moitié inférieure que dans la moitié supérieure (souvent en forme de poire sur du matériel séché) ; plante hémiepiphyte grimpante, ne formant pas de rosettes ***P. sphalerum***
31. Limbe oblancéolé ou spatulé, plus large dans la moitié supérieure ; plante poussant sur les arbres ou au niveau du sol, formant des rosettes
32. Limbe avec des nervures latérales primaires proéminentes ; plante formant des rosettes individualisées
33. Plante terrestre ou poussant sur les rochers, près des cours d'eau. Pétiole plus ou moins canaliculé (aplati sur la face supérieure) ; pédoncule 5-18 cm de long ***P. wittianum***
33. Plante épiphyte poussant sur les arbres et au niveau du sol ; pétiole largement canaliculé sur la face supérieure ; pédoncule 23-43 cm de long ***P. insigne***
32. Limbe sans nervures latérales primaires, proéminentes ; plantes formant souvent une série de rosettes, réunies par des flagelles ***P. linnaei***
2. Pétiole avec une gaine couvrant presque toute sa longueur ; gaine encerclant la tige au niveau du point d'attachement du pétiole ; limbe simple, non découpé

- 34.** Limbe sans nervures latérales primaires proéminentes ; spathe fanant immédiatement après l'anthèse ***P. surinamense***
- 34.** Limbe avec des nervures latérales proéminentes au moins dans la partie basale ; spathe persistant après l'anthèse (au moins jusqu'à la maturité des fruits)
- 35.** Limbe sur les plantes matures normalement > 30 cm long et > 13 cm de large ; plus de 18 paires de nervures latérales primaires ; spathe 14-17 cm de long ***P. cremersi***
- 35.** Limbe sur les plantes matures < 24 cm de long et normalement < 12 cm de large ; moins de 18 paires de nervures primaires latérales ; spathe 6-14 cm de long
- 36.** Gaine pétiolaire se terminant sous la base du limbe
- 37.** Limbe oblong-elliptique, 2,5-7 cm de large, 2,5 fois plus long que large, base limbe aiguë ***P. guianense***
- 37.** Limbe presque elliptique, 10-12 cm de large, 1,5-2 fois plus long que large ; feuille séchée gris brun sur la face supérieure et brun rougeâtre sur la face inférieure, base du limbe largement ronde ***P. macropodium***
- 36.** Gaine pétiolaire se terminant à la base du limbe
- 38.** Tige écailleuse ou légèrement pubescente ; pétiole faiblement ailé, ailes dressées, 3-4 mm de larges quand elles sont aplaties ; limbe vert noir et plus ou moins duveteux au dessus ; trois fois plus long que large ***P. duckei***
- 38.** Tige lisse ou très légèrement pubescente (visible seulement à fort grossissement) ; pétiole clairement ailé, ailes aplaties, 9-15 mm de large ; limbe vert moyen et luisant à semi-luisant au dessus ; moins de trois fois plus long que large
- 39.** Limbe clairement inégal, rond à la base ***P. platypodium***
- 39.** Limbe plus ou moins inégal à base aiguë ou tronquée
- 40.** Plante poussant presque toujours en spirale sur les arbres, produisant généralement 2-3 spirales avant de produire un axe secondaire et de fleurir ; limbe semi-luisant sur la face inférieure ; base du limbe rond chez les jeunes feuilles. Spadice mince (≈6 mm de diamètre) ***P. placidum***
- 40.** Plante poussant habituellement en ligne droite sur les troncs avant de produire un axe secondaire et de fleurir ; limbe mat sur la face inférieure ; base du limbe atténuée chez les jeunes feuilles. Spadice large (≈ 1 cm) ***P. rudgeanum***

Note. Lors de missions récentes en Guyane, T. Croat a récolté de nouvelles espèces de *Philodendron* non encore rapportées pour la Guyane ou encore inconnues pour la science (Croat 2011a, 2011b). T. Croat (comm. pers.) prépare actuellement la description de deux nouvelles espèces, qui seront incluses dans son traitement des Aracées pour *Flora of the Guianas*.

La présence de *Philodendron exile* Bunting en Guyane doit être confirmée. Il n'existe qu'une seule récolte de cette espèce en Guyane (*Cremers 15137*), au mont Chauve (bassin de l'Approuague).

Les spécimens de *Philodendron guttiferum* Kunth à l'Herbier de Guyane correspondent probablement à des *P. rudgeanum* ou des *P. placidum*.

Philodendron acutatum Schott

Plante hémiepiphyte grimpante avec des racines adventives rouges.

Pétiole aplati sur la face supérieure, vert jaunâtre, 13-50 cm de long.

Limbe triangulaire, sagitté à la base, vert, avec des nervures jaune verdâtre, 16-56 cm de long, 13-28 cm de large.

Pédoncule 10-16 cm de long.

Spathe verte, bordée de violet à l'extérieur ; à l'intérieur, rouge vin dans la partie inférieure et blanc crème au sommet ; 11-18 cm de long.

Spadice crème, ≈ 18 cm de long.

Forêts ripicoles, bords de mer, milieux anthropisés. Récolté surtout le long de la côte, mais se trouve aussi dans le centre et l'ouest de la Guyane : bassin de l'Approuague, bassin de l'Oyapock, bassin des Émérillons, bassin du Marouini, piste de Saint-Élie, région de Cayenne.



Figure 132. *Philodendron acutatum*. Échelle 10 cm. Photo M. Chartier.

Philodendron asplundii Croat & M.L. Soares

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole circulaire ou légèrement aplati sur la face supérieure, 17-60 (100) cm de long.

Limbe lancéolé (dans les jeunes stades) à étroitement ovale-triangulaire ou largement ovale, plus ou moins cordé ou tronqué à la base, acuminé à l'apex, vert noirâtre sur la face supérieure et légèrement plus pâle sur la face inférieure, 17-49 (68) cm de long, 7,6-36 cm de large, 1,2-3,9 fois plus long que large ; 8-20 paires de nervures latérales primaires faiblement enfoncées dans le limbe.

Inflorescences jusqu'à 8 par sympode.

Pédoncule vert, taché de rouge, (3) 8-15,5 cm de long.

Spathe verte avec des taches blanches à l'extérieur, blanchâtre, vert pâle à rouge pâle à l'intérieur, 8-14,5 (17) cm de long.

Spadice blanc verdâtre à jaune vert, 7,5-13 cm de long.

Fruit jaunâtre à orangé ou blanc verdâtre.

Forêts primaires sèches de basses montagnes. Rare.

Note. Cette espèce, assez répandue en Amérique du Sud (Croat & Shah 2001), n'a été récoltée qu'une seule fois en Guyane, dans le bassin de l'Oyapock.

Philodendron barrooanum G.S. Bunting

Plante hémiepiphyte grimpante.

Tige verte, lisse, 3-4 cm de diamètre.

Pétiole cylindrique en coupe transversale, 50-80 cm de long.

Limbe trilobé, hasté, ≈ 50 cm de long, ≈ 44 cm de large.

Inflorescences 2-3 par sympode.

Pédoncule 7-10 cm de long.

Spathe pourpre à l'extérieur et rose à l'intérieur, 15-18 cm de long.

Spadice courtement pédonculé, 12-13 cm de long.

Forêts hautes de terre ferme. Rare. Une seule récolte dans le bassin de l'Oyapock.

Philodendron billietiae Croat

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole aplati sur la face supérieure, brun orangé, orange ou jaune, 14-56 cm de long.

Limbe lancéolé-triangulaire, sagitté, vert foncé ou vert jaunâtre, 35-75 cm de long, 7-30 cm de large.

Pédoncule vert à brun orange, 9-18 cm de long.

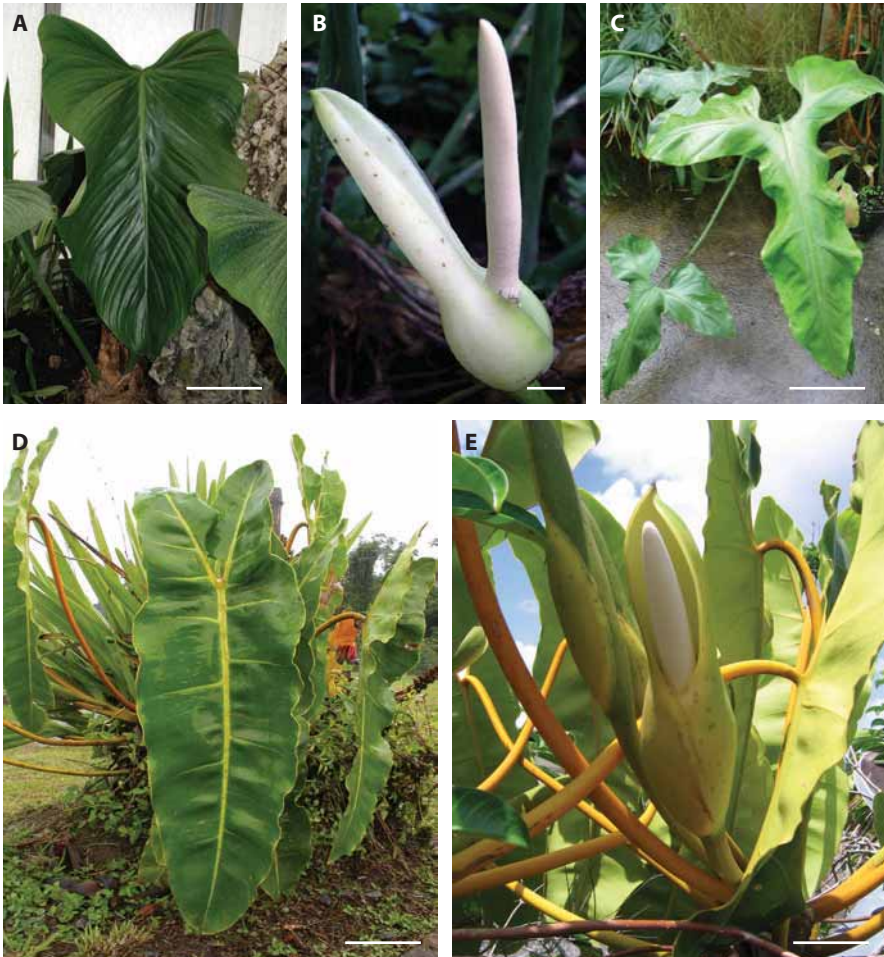


Figure 133. A. *Philodendron asplundii*. Feuille. JBL : 011460. Échelle 10 cm. Photo D. Scherberich. B. *Philodendron asplundii*. Inflorescence. JBL : 011460. Échelle 1 cm. Photo D. Scherberich. C. *Philodendron barrosoanum*. Échelle 10 cm. Photo D. Scherberich. D. *Philodendron billietiae*. Feuille. Échelle 10 cm. Photo D. Barabé. E. *Philodendron billietiae*. Inflorescence. Échelle 5 cm. Photo M. Chartier.

Spathe jaune verdâtre à l'extérieur, rouge vin à l'intérieur, 14-17 cm de long.
Spadice 16-18 cm de long.

Forêts primaires et secondaires, chablis, milieux ouverts. Assez fréquent sur le littoral, dans le centre et l'est de la Guyane : bassin de la Comté, bassin de l'Approuague, bassin de l'Oyapock, bassin du Sinnamary, montagne de Kaw, région de Saül.

Note. Cette espèce a été nommée en l'honneur de Frieda Billiet, botaniste belge, qui a récolté de nombreuses Aracées en Guyane (Croat 1995).

Philodendron bipennifolium Schott

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole 29-57 (75) cm de long.

Limbe sagitté, globalement trilobé, 30-53 cm de long, 24-35 cm de large ; lobe médian presque deux fois plus long que large, avec deux petits lobes à la base.

Pédoncule 8-10 cm de long.

Spathe verte, 13-22 cm de long.

Spadice 11-20 cm de long.

Forêts primaires, sous-bois éclairé. Peu récolté. Nord-est et ouest de la Guyane : bassin de l'Approuague, bassin du Maroni, bassin du Marouini, région de Cayenne.

Philodendron brevispathum Schott

Plante hémiepiphyte souvent rampante au niveau du sol.

Tige brune, rugueuse, 5 mm de diamètre.

Pétiole 18-22 cm de long.

Limbe triangulaire à long acumen, clairement hasté, vert, quelquefois avec petites taches grises, 21-23 cm de long, 14-15 cm de large.

Pédoncule 2-4 cm de long.

Spathe jaunâtre, (2) 7-11 cm de long.

Spadice jaunâtre, ≈ 5 cm de long.

Forêts primaires, bords de criques. Rare. Bassin du Sinnamary.

Philodendron callosum K. Krause

Plante hémiepiphyte souvent sur arbres tombés.

Pétiole en forme de C, en coupe transversale, vert violacé, 15-35 cm de long.

Limbe oblong-elliptique, coriace, vert foncé dessus, clair dessous, à nervation finement imprimée dessous, texture de cuir, 24-58 cm de long, 4-12 cm de large.

Pédoncule vert pâle, 4-10 cm de long.

Spathe renflée et rouge dans la moitié inférieure, blanche dans la partie supérieure, à l'extérieur ; violet foncé à l'intérieur ; 9-17 cm de long.

Spadice blanc, 9-11 cm de long.

Forêts primaires. Général.

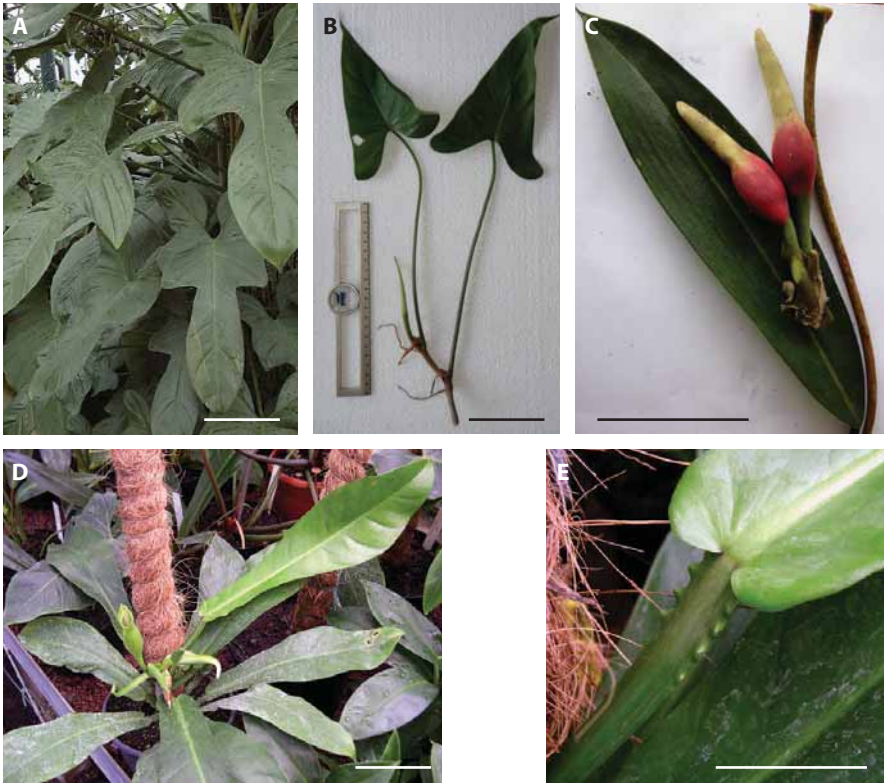


Figure 134. A. *Philodendron bipennifolium*. JBL : 012095. Échelle 10 cm. Photo D. Scherberich. B. *Philodendron brevispathum*. Échelle 10 cm. Photo D. Barabé. C. *Philodendron callosum*. Échelle 10 cm. Photo D. Barabé. D. *Philodendron carinatum*. JBL : 031504. Échelle 10 cm. Photo D. Scherberich. E. *Philodendron carinatum*. Pétiole. JBL : 031504. Échelle 10 cm. Photo D. Scherberich.

Philodendron carinatum E.G. Gonçalves

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole subtriangulaire, très ondulé dans la partie supérieure, vert avec un anneau de rouge dans la partie supérieure, 7-9 cm de long.

Limbe obovale, 26-32 cm de long, 9-13 cm de large.

Inflorescences 2-3 par sympode.

Pédoncule 5-7 cm de long.

Spathe verte à l'extérieur, blanc verdâtre à l'intérieur, 8-10 cm de long.

Spadice 7-9 cm de long.

Forêts primaires. Peu fréquent, récolté uniquement dans le bassin de l'Approuague.

Philodendron cremersii Croat & Grayum

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole vert, ailé jusqu'à 1,2-1,7 cm sous la base du limbe, 8-26 cm de long.

Limbe plus ou moins elliptique, vert sombre, mat, sur la face supérieure, légèrement plus pâle sur la face inférieure, 3 fois plus long que large, 20-40 (50) cm de long, 9-20 cm de large ; approximativement 20 paires de nervures latérales primaires.

Pédoncule jusqu'à 3 cm de long.

Spathe verdâtre dans la partie basale, blanc crème dans la partie supérieure, 10-17 cm de long.

Spadice 10-16 cm de long.

Bords de pistes forestières. Endémique de Guyane française. Fréquent dans le nord-est de la Guyane et peu récolté ailleurs : bassin de l'Approuague, bassin de la Comté, Montagne de Kaw, piste de Saint-Élie, région de Paul-Isnard, région de Saül.

Philodendron duckei Croat & Grayum

Plante hémiepiphyte ou terrestre rampante.

Pétiole ailé sur toute sa longueur, 3,0-5,5 (8) cm de long.

Limbe oblong-elliptique, mince, vert mat au-dessus et plus ou moins duveteux en dessous, 11-17 (21) cm de long, 3-6 cm de large.

Pédoncule 1-2 cm de long.

Spathe 6-8 cm de long.

Spadice 5-8 cm de long.

Forêts primaires. Fréquent dans le nord-est de la Guyane et peu récolté ailleurs : bassin de l'Approuague, bassin du Marouini, île de Cayenne, montagne de Kaw, région de Paul-Isnard, région de Saül.

Philodendron ecordatum Schott

Plante hémiepiphyte grimpante, appliquée sur le tronc des arbres.

Tige filiforme rugueuse.

Pétiole long, vert, non ailé, canaliculé, 5-17 cm de long.

Limbe cordé, plus ou moins rond, brillant dessus, vert clair dessous, 4-12 cm de long, 6-12 cm de large, avec apex longuement acuminé ; nervures latérales nombreuses et parallèles.

Pédoncule 2-3 cm de long.

Spathe blanche au sommet et verte à la base, 6-8 cm de long.

Spadice 5-7 cm de long.

Fruit rouge-orange.

Forêts primaires. Fréquent dans le nord de la Guyane.

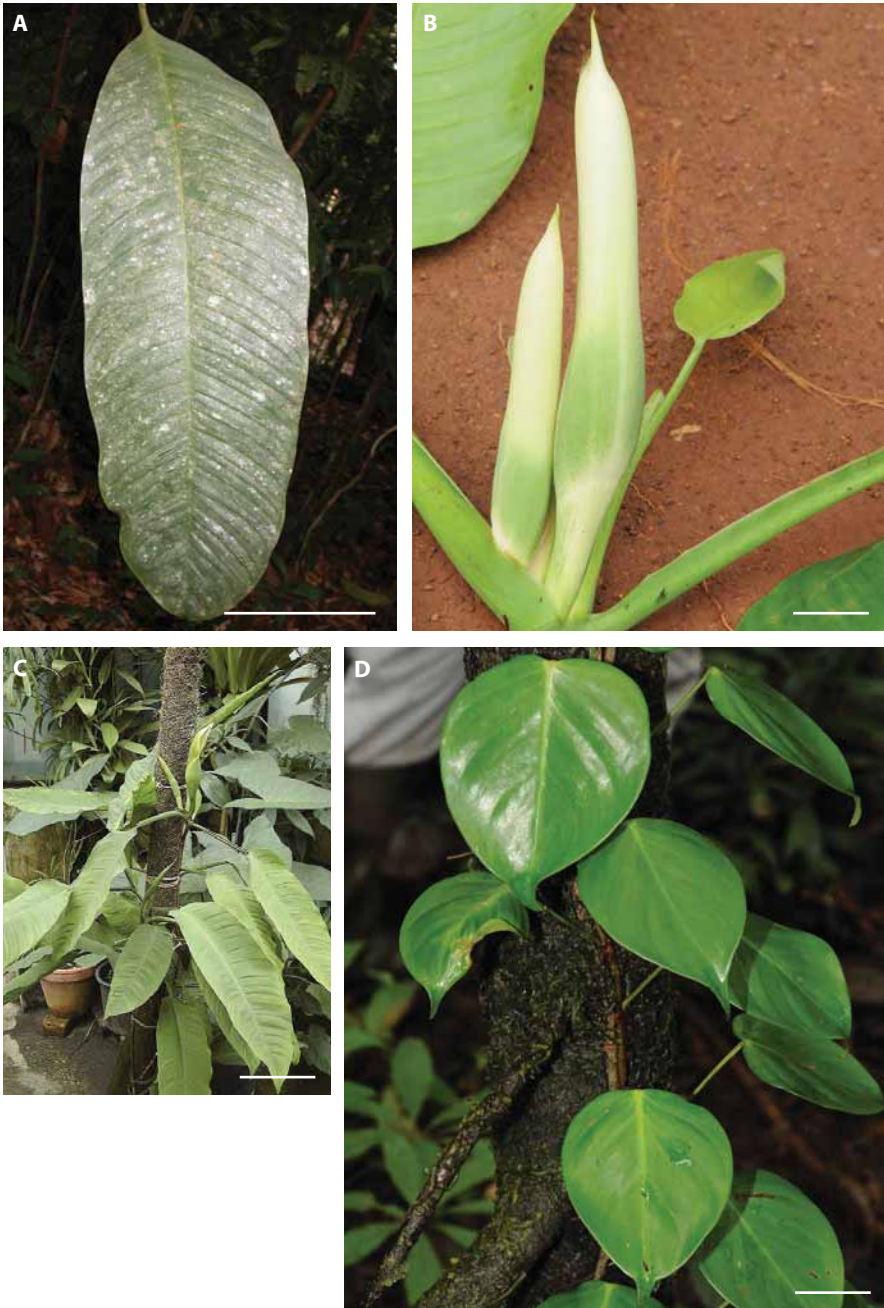


Figure 135. A. *Philodendron cremersii*. Feuille. Échelle 10 cm. Photo D. Barabé. B. *Philodendron cremersii*. Inflorescence. Échelle 2 cm. Photo A. Cuerrier. C. *Philodendron duckei*. JBN. Échelle 10 cm. Photo D. Scherberich. D. *Philodendron ecordatum*. Échelle 2 cm. Photo A. Cuerrier.

Philodendron fragrantissimum (Hooker) G. Don

Plante hémiepiphyte robuste, grimpante, formant des rosettes à maturité.

Pétiole vert, charnu, concave au-dessus, convexe en dessous, canaliculé en forme de gouttière, 30-70 cm de long.

Limbe ovale-triangulaire, rond à cordé à la base, vert, 22-60 cm de long, 10-40 cm de large.

Pédoncule rose, 5-8 cm de long.

Spathe rouge violacé à la base, crème ou blanc rosâtre dans la partie apicale, à l'extérieur et à l'intérieur, 10-13 cm de long.

Fruit rouge vif.

Forêts primaires et secondaires. Fréquent, sauf dans l'ouest et le sud de la Guyane.

Philodendron goeldii G.M. Barroso

Plante hémiepiphyte à grandes feuilles composées ; cicatrices foliaires blanches en écusson ; racine descendant jusqu'au sol et exsudant à la coupe une sève orange, gluante à odeur de confiture d'orange.

Pétiole vert, sans geniculum, 50-103 cm de long.

Limbe pédatiséqué, formé d'une foliole terminale et de deux rachis latéraux spiralés, portant chacun 8-10 folioles, 22-44 cm de long, 6-9 cm de large.

Pédoncule 3-6 cm de long.

Spathe verte, coriace, 11-24 (30) cm de long.

Spadice 11-20 cm de long.

Forêts primaires, sous la couronne des grands arbres ; chablis, sur arbres tombés. Peu fréquent, récolté dans le centre et le nord-est de la Guyane : bassin de l'Approuague, bassin de la Comté, bassin de l'Oyapock, montagne de Kaw, région de Saül.

Philodendron grandifolium (Jacquin) Schott

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole vert, marbré de vert foncé, spongieux, légèrement aplati près de la zone apicale, 40-75 cm de long.

Limbe ovale à ovale-triangulaire, rond à cordé à la base, 4-6 nervures latérales primaires par côté, vert foncé, 40-55 cm de long, 25-46 cm de large.

Pédoncule 3-4 cm de long.

Spathe verte à blanc crème, 11-16 cm de long.

Spadice blanc crème, 12-14 cm de long.

Forêts primaires. Général.

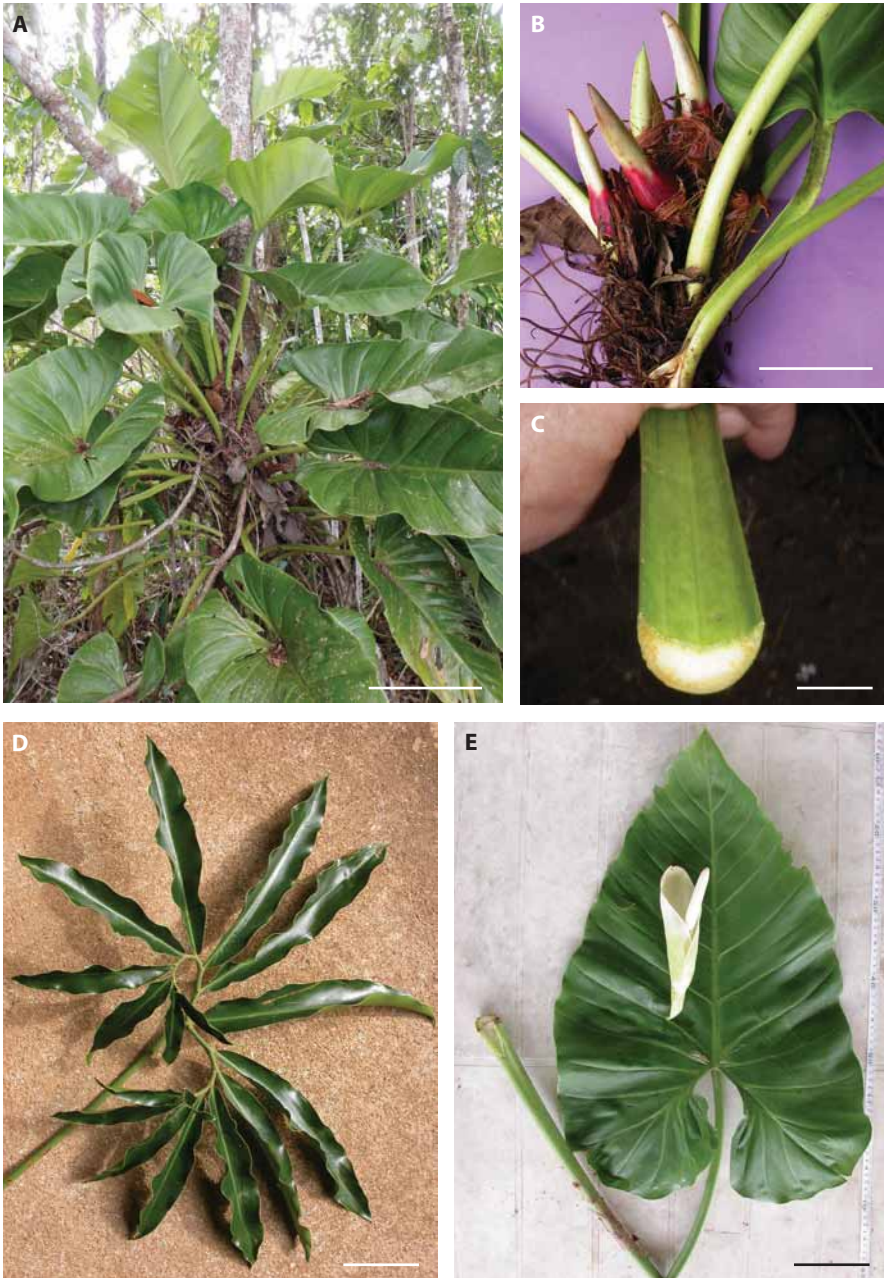


Figure 136. A. *Philodendron fragrantissimum*. Échelle 40 cm. Photo D. Barabé. B. *Philodendron fragrantissimum*. Inflorescence. Échelle 10 cm. Photo D. Barabé. C. *Philodendron fragrantissimum*. Forme du pétiole en coupe. Échelle 2 cm. Photo D. Barabé. D. *Philodendron goeldii*. Échelle 10 cm. Photo D. Barabé. E. *Philodendron grandifolium*. Échelle 10 cm. Photo D. Barabé.

Philodendron grandipes K. Krause

Plante hémipiphyte grimpante.

Pétiole 25,5-73 cm de long, en forme de D.

Limbe largement ovale-cordé, à base cordée, surface supérieure vert foncé, surface inférieure plus pâle, 20-50 cm de long, 15,5-36 cm de large ; 10-15 paires de nervures latérales primaires.

Inflorescences 2-4 par sympode.

Pédoncule 2,5-14 cm de long.

Spathe marron à pourpre dans la partie inférieure, rouge rosé, verte ou blanche dans la partie supérieure, 6,6-11,8 cm de long.

Spadice sessile ou courtement pédonculé, 6,6-11,8 cm de long.

Fruit blanc crème.

Rare. Une seule récolte dans le bassin de l'Armontabo.

Note. Espèce rare ou menacée citée dans l'Arrêté du J.O. du 24 février 1985, relatif à la liste des espèces végétales sauvages pouvant faire l'objet d'une réglementation préfectorale dans les départements d'outre-mer.

Philodendron grenandii Croat

Plante hémipiphyte grimpante.

Pétiole canaliculé, 12,3-20,5 cm de long.

Limbe 1,4 fois plus long que le pétiole, étroitement ovale à ovale-elliptique, rond à faiblement cordé à la base, vert foncé et mat sur la face supérieure et vert pâle sur la face inférieure, 2,9 fois plus long que large, 19,6-27,3 cm de long, 5,3-9,9 cm de large.

Spathe rouge dans la partie inférieure et blanche dans la partie supérieure, 6,5-10,7 cm de long.

Spadice blanc, ≈ 8 cm de long.

Forêts primaires (Croat *et al.* 2010). Plante endémique de Guyane française. Rare. Deux récoltes dans l'est de la Guyane : bassin de l'Oyapock et bassin de l'Yaloupi.

Note. Cette espèce a été nommée en l'honneur de Pierre Grenand, botaniste de l'IRD. Dans le cadre de ses recherches sur l'anthropologie, l'ethnobotanique et la pharmacologie guyanaises, il a récolté des plantes sur tout le territoire de la Guyane française (Croat *et al.* 2010).

Philodendron guianense Croat & Grayum

Plante hémipiphyte grimpante ; nombreuses racines adventives au niveau des nœuds.

Tige filiforme noir verdâtre.



Figure 137. A. *Philodendron grandipes*. Feuille. Échelle 10 cm. Photo D. Scherberich. B. *Philodendron grandipes*. Inflorescence. Échelle 2 cm. Photo D. Scherberich. C. *Philodendron grenandii*. Specimen d'herbier (Sastre 4445). Échelle 3 cm. Photo T. Croat. D. *Philodendron guianense*. Échelle 5 cm. Photo D. Barabé.

Pétiole vert, ailé jusqu'au 2/3 de sa longueur ou jusqu'à 1 cm sous le limbe, 4-10 cm de long. Limbe oblong-elliptique, vert, 9-15 (21) cm de long, 2,5-7 cm de large.

Pédoncule 1,5-2,5 cm de long.

Spathe verte à jaunâtre sur la face externe, blanche sur la face interne, 5-8 cm de long.

Spadice 5-7 cm de long.

Forêts primaires. Fréquent dans le centre et le nord de la Guyane : bassin de l'Approuague, bassin de l'Oyapock, bassin de la Mana, montagne de Kaw, région de Cayenne, région de Saül.

Philodendron hederaceum (Jacquin) Schott

Plante hémiepiphyte enracinée au support par des racines au niveau des nœuds, entre-nœuds de 15 cm.

Pétiole vert, 6-14 cm de long.

Limbe plus ou moins rond, à base cordée, acuminé, auricules bien développées, vert jaunâtre, 10-25 cm de long, 8-18 cm de large.

Pédoncule 10-12 cm de long.

Spathe brun-jaune clair, mat, à l'extérieur, brun brillant à l'intérieur, 15-18 cm de long.

Spadice 13-15 cm de long.

Forêts primaires, végétations secondaires, milieux ouverts. Général.

Note. À l'Herbier de Guyane il existe une variété et une sous-espèce : *P. hederaceum* (N. J. Jacquin) Schott var. *hederaceum*, et *P. hederaceum* (N.J. Jacquin) Schott spp. *prieurianum* (Schott) Bunting qui n'a été récolté qu'une seule fois dans le bassin du Marouini. Presque tous les spécimens ne sont identifiés qu'à l'espèce.

Philodendron hylaeae G.S. Bunting

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole vert, charnu, légèrement tacheté de violet, 16-68 cm de long.

Limbe trilobé, pinnatifide ou pinnatiséqué, vert foncé, lobe médian acuminé, 13-45 cm de long, 3-20 cm de large.

Pédoncule 7-11 cm de long.

Spathe verte à vert jaunâtre au sommet, 11-16 cm de long.

Spadice blanchâtre, 9-14 cm de long.

Forêts primaires. Centre et est de la Guyane : bassin de l'Approuague, bassin de l'Oyapock, bassin du Sinnamary, montagne de Kaw, piste de Saint-Élie, région des Émérillons.

Philodendron insigne Schott

Plante hémiepiphyte avec feuilles disposées en rosettes, souvent présente au niveau du sol. Pétiole vert, épais, charnu, 1-10 cm de long.

Limbe oblancéolé à spathulé, vert luisant sur la face supérieure, coriace au niveau de la nervure médiane, certaines nervures latérales primaires proéminentes, 30-100 cm de long, 8-24 cm de large.

Pédoncule vert rosâtre, pourpre ou violacé, 4-45 cm de long.

Spathe blanche, verdâtre ou rosée à l'extérieur, rouge ou violacé à l'intérieur, 9-17 cm de long.



Spadice blanchâtre, 8-15 cm de long.

Forêts primaires, le long des pistes forestières et des cours d'eau. Fréquent dans le centre et le nord de la Guyane.

Philodendron linnaei Kunth

Plante hémipiphyte grimpante.

Pétiole vert, épais, charnu, 2-10 cm de long.

Limbe obovale à elliptique, légèrement acuminé au sommet, atténué ou légèrement auriculé à la base, vert, avec des nervures latérales primaires de taille uniforme, 39-83 cm de long, 5-14 cm de large.

Pédoncule vert pâle, 11-25 cm de long.

Spathe rouge violacé dans la moitié inférieure et crème dans la moitié supérieure à l'extérieur ; à l'intérieur, rouge violacé dans la partie inférieure et blanche dans la partie supérieure, 12-17 cm de long.

Spadice 9-13 cm de long.

Fruits rouges.

Forêts primaires, chablis. Fréquent dans toute la Guyane, sauf dans l'ouest de la Guyane.

Philodendron macropodum K. Krause

Plante hémipiphyte grimpante.

Pétiole 2-5 cm de long ; gaine n'atteignant pas le limbe.

Limbe ovale-elliptique, base obtuse, apex acuminé, 16-20 cm de long, 10-12 cm de large.

Pédoncule ≈ 2, 5 cm de long.

Spathe blanche, ≈ 10 cm de long.

Peu récolté : bassin de l'Approuague, piste de Saint-Élie, région de Cayenne, région des Émérillons.

Note. Espèce rare en Guyane, localisée dans des habitats ou des sites menacés.

Philodendron megalophyllum Schott

Plante hémipiphyte souvent associée avec des jardins de fourmis.

Feuilles en rosettes.

Pétiole vert foncé, plus ou moins cylindrique dans la majeure partie de sa longueur, charnu, légèrement marbré de violet, 26-75 cm de long.

Limbe triangulaire, sagitté à cordé, vert clair dessous et vert sombre dessus, 39-70 cm de long, 17-34 cm de large.

Pédoncule vert foncé, 11-30 cm de long.

Inflorescences 3-4 par sympode.

Spathe pourpre ou violette dans la partie inférieure, crème dans la partie supérieure, à l'extérieur ; rouge violacé à l'intérieur, 13-16 cm de long.

Spadice 12-16 cm de long.

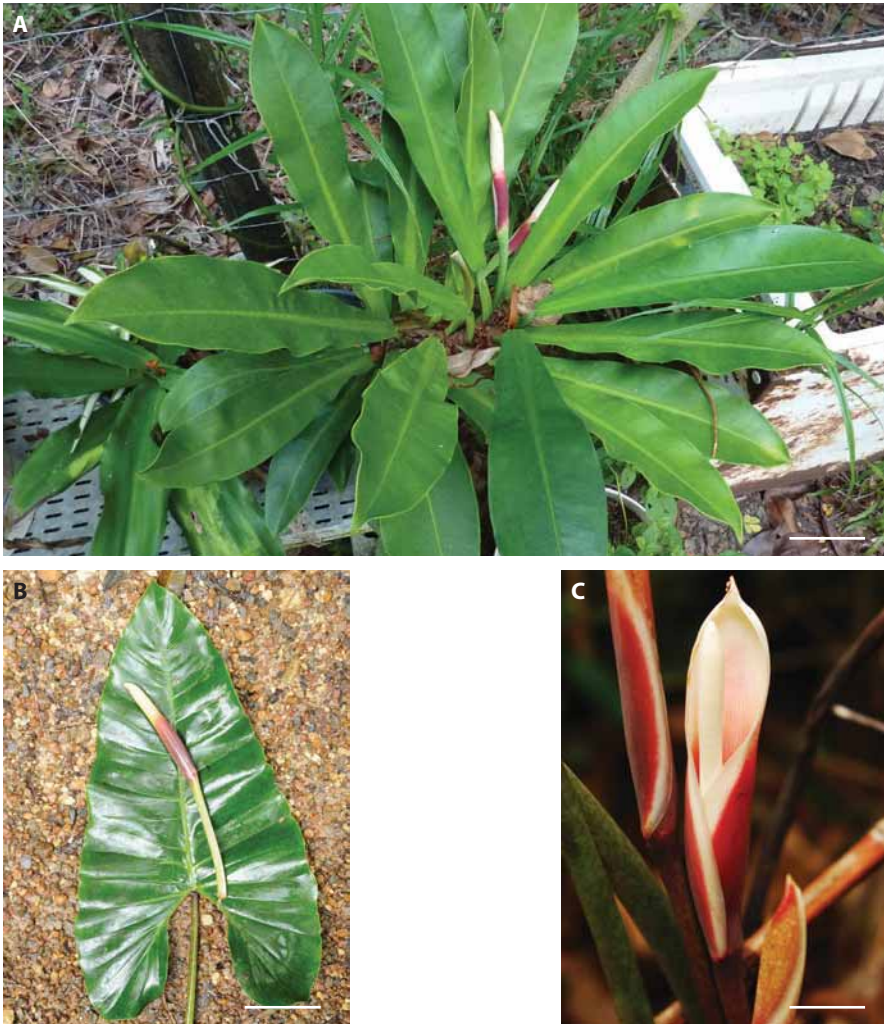


Figure 139. A. *Philodendron linnæi*. Échelle 10 cm. Photo C. Leroy. B. *Philodendron megalophyllum*. Feuille et inflorescence. Échelle 10 cm. Photo A. Cuerrier. C. *Philodendron megalophyllum*. Inflorescence. Échelle 3 cm. Photo M. Chartier.

Forêts primaires et secondaires, bords de pistes. Général, mais surtout récolté dans la partie nord de la Guyane.

Note. Il existe actuellement des ambiguïtés taxinomiques entre *P. megalophyllum* Schott et *P. deflexum* Poeppig ex Schott. Pour le moment nous préférons conserver le nom *P. megalophyllum*, puisqu'aucune analyse taxinomique n'a encore été publiée sur cette question.

Philodendron aff. *megalophyllum* (spathe blanche)

Plante hémiepiphyte souvent associée avec des jardins de fourmis. Feuilles en rosettes. Pétiole vert pâle plus ou moins cylindrique dans la majeure partie de sa longueur, charnu, légèrement marbré de violet, 30-70 cm de long.

Limbe triangulaire, sagitté à cordé, vert clair, 35-70 cm de long, 15-35 cm de large.

Inflorescences 3-4 par sympode.

Pédoncule vert pâle, 12-25 cm de long.

Spathe blanc verdâtre à l'extérieur et l'intérieur, 12-15 cm de long.

Spadice 11-13 cm de long.

Forêts primaires et secondaires, bords de pistes. Bassin du Sinnamary.

Note. En attendant une révision de ce complexe d'espèces nous préférons séparer ce taxon de l'espèce précédente.

Philodendron melinonii Brongniart ex Regel

Plante hémiepiphyte.

Feuilles en rosette, nombreuses bractées fibreuses à la base des feuilles.

Pétiole orange, jaune ou rarement vert, charnu, hémicylindrique (forme de D en coupe transversale) avec 2 ailes sur la partie supérieure, 34-54 cm de long, 2-4 cm de diamètre.

Limbe triangulaire, sagitté, vert à nervation jaunâtre, 32-63 cm de long, 20-50 cm de large.

Inflorescences plus ou moins cachées par les bractées.

Pédoncule rosâtre, 4-7 cm de long.

Spathe rose à violette dans la partie inférieure, jaune verdâtre dans la partie supérieure à l'extérieur, blanche à l'intérieur, 11-17 cm de long.

Spadice blanchâtre, 11-14 cm de long.

Forêts primaires et secondaires, souvent sur arbres tombés ou rochers. Général, mais récolté surtout dans le centre et le nord de la Guyane.

Philodendron moonenii Croat

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole vert noir, 16,5-25 cm de long.

Limbe ovale à étroitement ovale, vert foncé et semi-luisant sur la face supérieure, plus pâle et semi-luisant sur la face inférieure, brusquement acuminé à l'apex, à base légèrement cordée, 20-29,5 cm de long, 13-17,5 cm de large, (1,3) 1,6-1,8 fois plus long que large ; 4-6 paires de nervures latérales primaires.

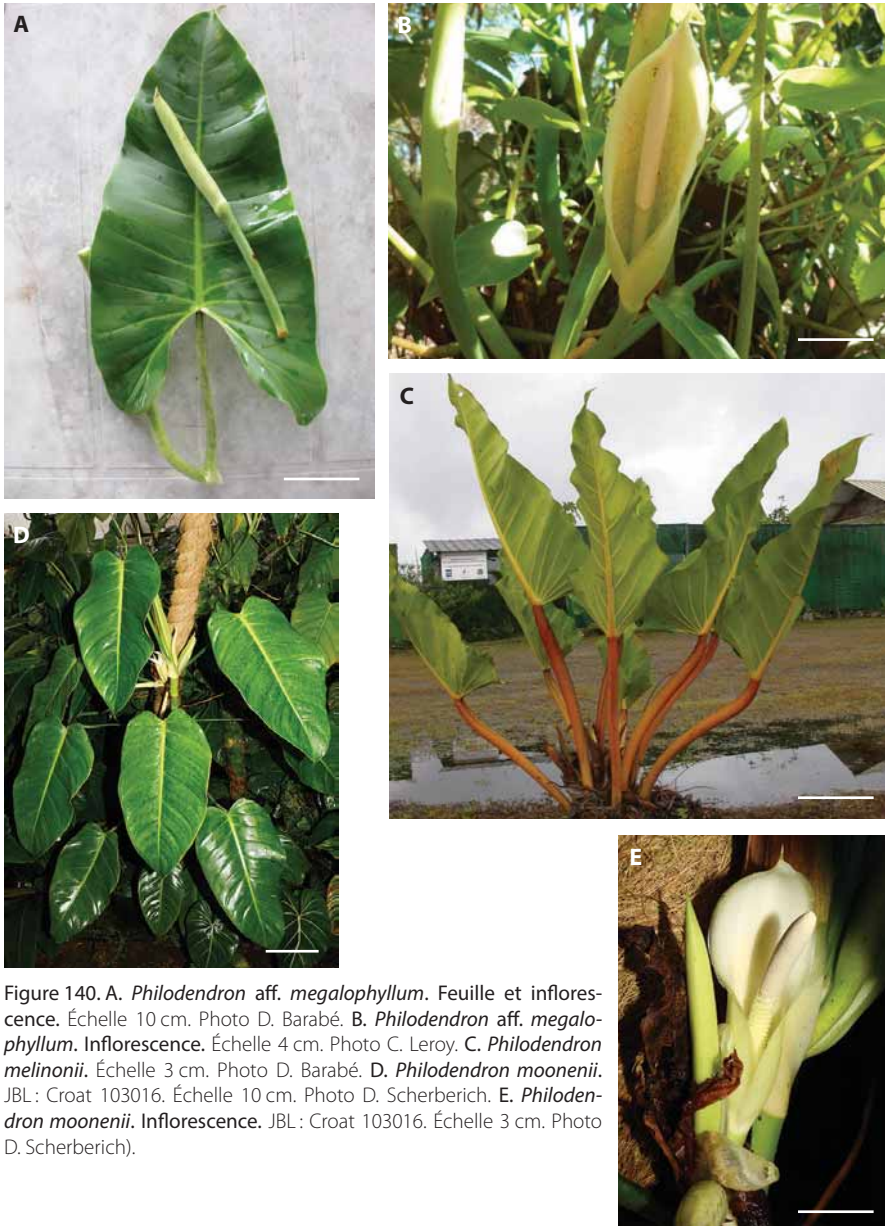


Figure 140. A. *Philodendron* aff. *megalophyllum*. Feuille et inflorescence. Échelle 10 cm. Photo D. Barabé. B. *Philodendron* aff. *megalophyllum*. Inflorescence. Échelle 4 cm. Photo C. Leroy. C. *Philodendron melinonii*. Échelle 3 cm. Photo D. Barabé. D. *Philodendron moonenii*. JBL : Croat 103016. Échelle 10 cm. Photo D. Scherberich. E. *Philodendron moonenii*. Inflorescence. JBL : Croat 103016. Échelle 3 cm. Photo D. Scherberich).

Inflorescences 3 par sympode.

Pédoncule devenant brun rougeâtre en séchant, 2,5-5 cm de long.

Spathe 5,7-7 cm de long.

Forêts primaires. Endémique de la Guyane. Rare. Bassin de l'Oyapock.

Philodendron ornatum Schott

Plante hémipiphyte grimpante, avec bractées fibreuses, brunes, épaisses au niveau de la partie apicale.

Pétiole sub-cylindrique verruqueux, rugueux, vert ou rose violacé, rouge au sommet, 19-80 cm de long.

Limbe largement ovale-triangulaire, à base cordée (jeunes feuilles) ou sagittée, vert foncé sur la face supérieure, vert blanc brillant sur la face inférieure, 21-65 cm long, 13-46 cm de large.

Pédoncule vert, 8-12 cm de long.

Spathe jaune à jaune-vert à l'extérieur, rose foncé à l'intérieur, 14-19 cm de long.

Spadice 12-17 cm de long.

Forêts primaires et secondaires, chablis, rochers. Général, mais peu récolté dans l'ouest de la Guyane.

Philodendron pedatum (Hooker) Kunth

Plante hémipiphyte grimpante.

Pétiole cylindrique, vert, strié longitudinalement, orné de rangées de lenticelles brun rouge, 14-66 cm de long.

Limbe avec trois lobes principaux, irrégulièrement découpés, vert clair sur la face supérieure, vert pâle et nervure brun orange sur la face inférieure, 20-60 cm long, 12-56 cm de large.

Pédoncule vert à brun-orange, 4-21 cm de long.

Spathe violacée à la base, verte au sommet, à l'extérieur ; à l'intérieur, rouge mauve à la base, blanche à l'extrémité, mais avec une marge rouge violacé, 10-20 cm de long.

Forêts primaires, végétations secondaires. Général.

Note. Il existe des hybrides naturels entre *P. pedatum* et *P. megalophyllum* (T. Croat comm. pers.).

Philodendron placidum Schott

Plante hémipiphyte grimpante, s'enroulant en spirale autour du support.

Pétiole vert, ailé sur toute sa longueur, 4-12 cm de long.

Limbe oblong-elliptique, rarement elliptique, avec un acumen pointu, à base plus ou moins ronde, vert luisant sur les deux faces, 9-24 cm de long, 3-9 cm de large.

Pédoncule 1-4 cm de long.

Spathe vert jaunâtre, 7,5-11 cm de long.

Spadice 9-11 cm de long.

Forêts primaires ou inondées. Général, mais peu récolté dans l'ouest de la Guyane.



Figure 141. A. *Philodendron ornatum*. Échelle 10 cm. Photo D. Barabé. B. *Philodendron pedatum*. Échelle 10 cm. Photo D. Barabé. C. *Philodendron placidum*. Échelle 10 cm. Photo M. Gibernau.

Philodendron platypodum Gleason

Plante hémiepiphyte avec entrenœuds 2-3 cm de long.

Pétiole vert, ailé sur toute sa longueur, 8-11 cm de long.

Limbe elliptique, clairement inégal, rond à la base, 17-23 cm de long, 9-12 cm de large ; 6-9 paires de nervures latérales primaires proéminentes, saillantes sur la face abaxiale, insérées avec un angle de 70° par rapport à la nervure médiane.

Pédoncule 2,5-3 cm de long.

Spathe verte à l'intérieur et à l'extérieur, 11-12 cm de long.

Spadice 13-14 cm de long.

Peu fréquent : bassin de l'Inini, bassin de l'Oyapock, piste de Saint-Élie et région de Cayenne.

Philodendron polypodioides A.M.E. Jonker & Jonker

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole vert, parsemé de lisières de lenticelles, pouvant atteindre 80 cm de long.

Limbe triangulaire, trilobé, chaque lobe découpé en fines lanières de 1-3 cm de large, ≈ 30 (40) cm de long, ≈ 30 (50) cm de large.

Pédoncule 16-20 cm de long.

Spathe verte à l'extérieur, 14-18 cm de long.

Spadice sessile, ≈ 12 cm de long.

Forêts primaires. Restreint au sud de la Guyane : bassin de la Camopi, bassin de l'Oyapock, bassin du Marouini.

Philodendron rudgeanum Schott

Plante hémiepiphyte grimpante, formant de longues tiges droites.

Pétiole vert, ailé sur toute sa longueur, 3-12 cm de long.

Limbe étroitement elliptique à oblong-elliptique, un peu plus large dans la partie médiane ou au-dessus de la partie médiane, à base plus ou moins aiguë, vert luisant sur la face supérieure et vert mat sur la face inférieure, 13-23 cm de long, 6-11 cm de large.

Pédoncule 1-2 cm de long.

Spathe vert pâle, 9-14 cm de long.

Spadice 8-12 cm de long.

Forêts primaires et secondaires inondées. Général.

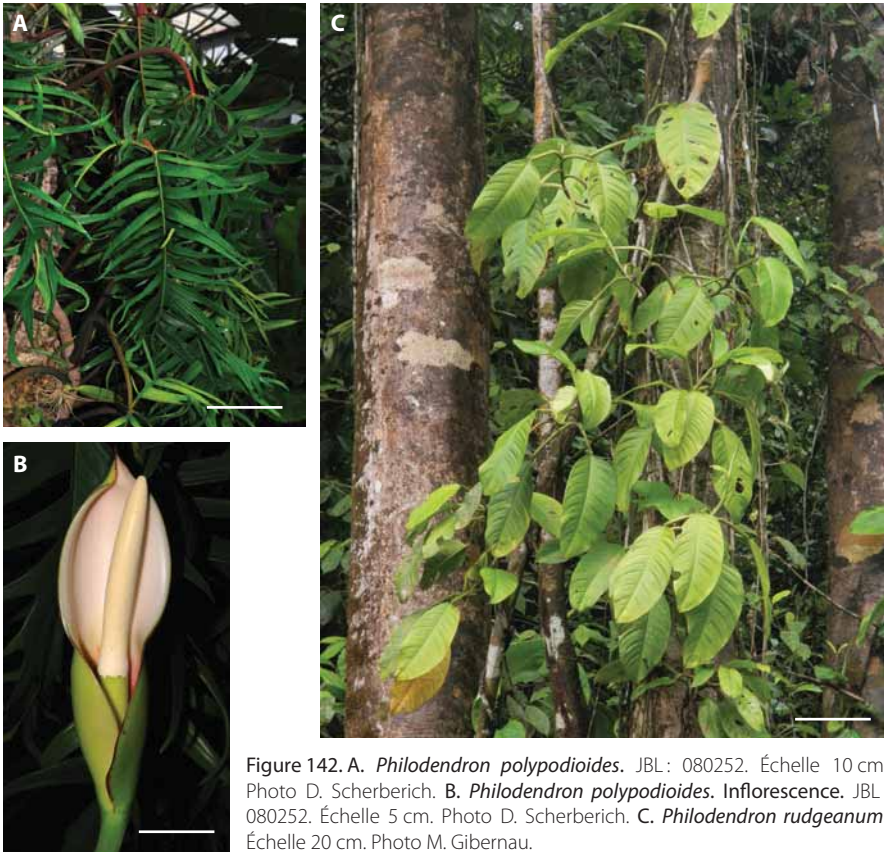


Figure 142. A. *Philodendron polypodioides*. JBL : 080252. Échelle 10 cm. Photo D. Scherberich. B. *Philodendron polypodioides*. Inflorescence. JBL : 080252. Échelle 5 cm. Photo D. Scherberich. C. *Philodendron rudgianum*. Échelle 20 cm. Photo M. Gibernau.

Philodendron scottmorianum Croat & Moonen

Plante hémiepiphyte grimpante.

Rhizome 4-8 cm de diamètre, vert pâle.

Pétiole héli-cylindrique, aplati sur la face supérieure, dans la portion supérieure, vert foncé à vert jaunâtre, (38) 80-100 cm de long.

Limbe étroitement ovale, légèrement sinueux, sagitté à la base, vert foncé luisant sur la face supérieure, vert pâle semi-luisant sur la face inférieure, vert avec nervures jaune verdâtre, 50-90 cm de long, 28-58 cm de large.

Inflorescences (1) 3-5 par sympode.

Pédoncule vert olive, strié de rouge, 12-16 cm de long.

Spathe verte finement striée de rouge à l'extérieur, rouge foncé à l'intérieur, 22-26 cm de long.

Spadice 20-22 cm de long.

Forêts secondaires ou terrains agricoles. Restreint à la région de Cayenne.

Note. Cette espèce a été nommée en l'honneur de Scott Mori, conservateur au New York Botanical Garden (Croat & Moonen 2007). Ce botaniste américain a apporté une contribution importante à la connaissance de la flore de Guyane française, notamment en dirigeant la publication du *Guide to the Vascular Plants of Central French Guiana* (Mori et al. 1997, 2002).

Philodendron solimoense A.C. Smith

Plante hémiepiphyte se trouvant souvent au niveau du sol ; nombreuses racines adventives ; rhizome érigé ou prostré très robuste, souvent de 10 cm de diamètre ; cicatrices foliaires rapprochées, en écusson, entourées de protubérances pointues.

Pétiole vert, aplati sur la face supérieure, en forme de D, en coupe transversale, (20) 83-100 cm de long.

Limbe triangulaire, sagitté, 58-80 cm long, 20-56 cm large.

Inflorescence axillaire, solitaire.

Pédoncule vert, 11-15 cm de long.

Spathe coriace, vert brillant, 23-30 cm de long.

Spadice blanc crème, 22-30 cm de long.

Infrutescence orange, entourée de la spathe membraneuse, brune.

Forêts primaires, bords de route. Fréquent dans le centre et le nord de la Guyane.

Philodendron sphalerum Schott

Plante hémiepiphyte quelquefois terrestre, tige charnue violacée.

Pétiole charnu, canaliculé, en forme de C, en coupe transversale, 8-29 cm de long.

Limbe elliptique-lancéolé à étroitement ovale, atténué, tronqué ou cordé à la base, avec rétrécissement en son milieu et un acumen déjeté, vert brillant sur les deux faces, 14-25 cm de long, 5-12 cm de large.

Inflorescences 1-6 par sympode.

Pédoncule 5-8 cm de long.

Spathe verdâtre à la base, crème au sommet, à l'extérieur ; blanchâtre à l'intérieur, 7-10 cm de long.

Spadice courtement pédonculé, 4-9 cm de long.

Forêts primaires, chablis. Général, mais peu récolté dans le sud de la Guyane.



Figure 143. A. *Philodendron solimoense*. Feuille. Échelle 10 cm. Photo M. Gibernau. B. *Philodendron solimoense*. Inflorescence. Échelle 5 cm. Photo M. Gibernau. C. *Philodendron scottmorianum*. Échelle 20 cm. Photo M. Gibernau. D. *Philodendron sphalerum*. Inflorescence. Échelle 2 cm. Photo D. Scherberich. E. *Philodendron sphalerum*. Feuille. Échelle 20 cm. Photo D. Scherberich.

***Philodendron squamiferum* Poeppig**

Plante hémiepiphyte grimpante, quelque-fois sur affleurements rocheux.

Pétiole rougeâtre, hérissé de nombreux poils écailleux, rouges, 9-43 cm de long.

Limbe formé de trois lobes principaux (les deux lobes latéraux sont auriculés), vert, nervation brun rouge sur la face inférieure, 16-55 cm de long, 9-46 cm de large.

Pédoncule violet, avec la même pubescence que les pétioles, 4-15 cm de long.

Spathe rouge foncé dans la partie basale, rose verdâtre dans la partie apicale, 7-13 cm de long.

Forêts primaires et secondaires, chablis. Général, sauf dans le sud de la Guyane, où il n'a pas été récolté.

***Philodendron surinamense* (Miquel) Engler**

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole avec une gaine peu ailée sur toute la longueur, repliée vers l'intérieur, 3-12 cm de long.

Limbe oblong-elliptique, avec une base aiguë à ronde, vert brillant sur les deux faces, un peu plus clair dessous, apex acuminé, nervures latérales primaires absentes, 14-35 cm de long, 4-11 cm de large.

Pédoncule 2-5 cm de long.

Spathe verte à la base, blanche à l'extrémité, 7-14 cm de long.

Spadice vert-orange, 9-10 cm de long.

Forêts primaires. Fréquent dans la partie est de la Guyane.

***Philodendron ushanum* Croat & Moonen**

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole plus ou moins circulaire, en coupe transversale, 17-19 cm de long.

Limbe pendant, étroitement ovale, 2,6 fois plus long que large, longuement acuminé à l'apex, brun noir sur le matériel séché, 24-27 cm de long, 9-10 cm de large.

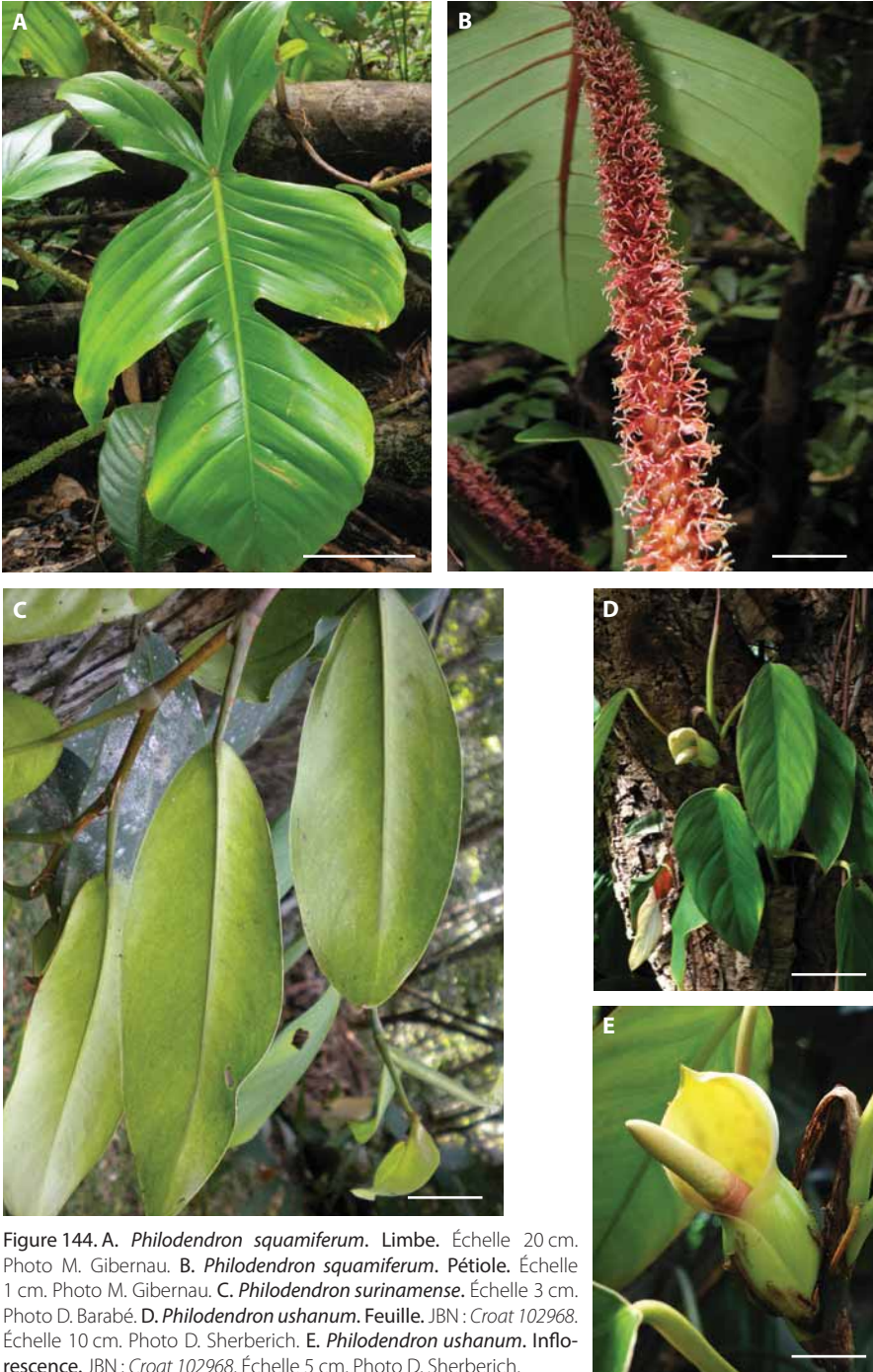
Inflorescence 1 par sympode.

Pédoncule 1,5-2 cm de long.

Spathe verdâtre à blanc verdâtre, 8-10,5 cm de long.

Spadice 7-9 cm de long.

Endémique de Guyane française (Croat *et al.* 2010). Rare. Bassin de l'Approuague.



Philodendron werkhoveniae Croat

Plante terrestre à rhizome rampant et feuilles dressées.

Pétiole presque cylindrique, vert, rose à la base, 35-50 cm de long.

Limbe trilobé, pinnatifide ou presque pinnatiséqué, nervures très imprimées sur la face supérieure et très saillantes sur la face inférieure ; lobes entiers, 19-25 cm de long, 6-10 cm de large.

Inflorescence solitaire insérée au niveau du sol.

Pédoncule 11-13 cm de long.

Spathe verte à jaunâtre à l'extérieur, vert pâle à l'intérieur, 6-8 cm de long.

Spadice crème, pédonculé, ≈ 6 cm de long.

Forêts primaires, bord de crique. L'un des rares *Philodendron* terrestres. Rare. En Guyane, récolté uniquement dans le bassin de l'Yaloupi.

Philodendron wittianum Engler

Plante terrestre d'un mètre de haut, poussant aussi sur les rochers. Présence de flagelles sur les vieux plants.

Pétiole légèrement spongieux, largement canaliculé, 6-28 cm de long.

Limbe oblancéolé à étroitement obovale, avec une base ronde à aigüe, vert, 24-58 cm de long, 7-18 cm de large.

Pédoncule 5-18 cm de long.

Spathe verte, 9-14 cm de long.

Spadice 10-12 cm de long.

Fruit orange à rouge-orange.

Peu fréquent. Récolté uniquement dans les régions de Saül et de Régina.



Figure 145. A. *Philodendron werkhoveniae*. Feuille. De Granville 15519. Échelle 10 cm. Photo J.-J. de granville. B. *Philodendron werkhoveniae*. Inflorescence. De Granville 15519. Échelle 10 cm. Photo J.-J. de granville. C. *Philodendron wittianum*. Feuille. JBN : 793908. Échelle 10 cm. Photo D. Scherberich. D. *Philodendron wittianum*. Inflorescence. JBN : 793908. Échelle 5 cm. Photo D. Scherberich.



Figure 146. *Philonotium americanum*. Feuille. Échelle 1 cm. Photo M. Gibernau.

Plante rhizomateuse, avec une petite partie dressée. Pétiole avec une gaine couvrant la moitié de sa longueur. Limbe allant de longuement elliptique à obovale, selon l'espèce, avec une base cordée-sagittée ou aiguë ou obtuse. Une à trois inflorescences par sympode. Le pédoncule est plus court que le pétiole. Spathe en forme de bateau, caduque à l'anthèse, généralement blanche ou crème, quelquefois vert jaunâtre, rarement rose. Spadice ne dépassant pas la spathe, portant des fleurs unisexuées sans périanthe. Les fleurs mâles sont dans la partie supérieure et les fleurs femelles dans la partie inférieure. Des fleurs stériles mâles peuvent être présentes dans la partie médiane ou complètement à l'extrémité du spadice. L'ovaire uni-loculaire contient un à plusieurs ovules. Le fruit est une baie.

Distribution. Le genre comprend 3 espèces dont 1 en Guyane.

Référence. WONG *et al.* 2010.

Philonotion Schott

Syn. : *Schismatoglottis*

Philonotion americanum (A.M.E. Jonker & Jonker) S.Y. Wong & P.C. Boyce

Syn. : *Schismatoglottis americana* A.M.E. Jonker & Jonker

Plante terrestre avec feuilles en rosette, racines adventives apparentes.

Pétiole charnu, base engainante, rouge violacé, 15-25 cm de long.

Limbe obovale, vert foncé et mat sur la face supérieure, vert pâle et marqué de petites taches satinées entre les nervures sur la face inférieure ; 20-30 cm de long.

Pédoncule dressé, rosé ou rougeâtre, ≈ 10 cm de long.

Spathe rougeâtre à la base, blanc crème au sommet, ≈ 8 cm de long.

Spadice ne dépassant pas la spathe, blanc, ≈ 8 cm de long.

Forêts primaires, en sous-bois, près des berges de ruisseaux, bords de criques. Fréquent sur le littoral, sauf dans l'ouest de la Guyane.



Figure 147. *Philonotion americanum*. A. Feuille. Échelle 10 cm. Photo D. Barabé. B. Inflorescence. Échelle 5 cm. Photo M. Gibernau.



Figure 148. *Pistia stratiotes*. Échelle 3 cm. Photo M. Gibernau.

Petite plante flottante, avec des racines pendantes et des feuilles pubescentes en rosette. Pétiole très court. Limbe quelque peu spongieux, obovale à oblong, rond à l'apex. Petite inflorescence solitaire. Pédoncule très court, pubescent. Spathe pubescente à l'extérieur, glabre à l'intérieur, avec une constriction dans la partie médiane et une partie apicale acuminée. Spadice en partie soudé à la spathe, portant des fleurs unisexuées sans périanthe. Les 2-8 fleurs mâles sont disposées sur une seule rangée dans la partie supérieure du spadice ; elles sont groupées en synandrium de 2 étamines. L'unique fleur femelle, localisée à la base du spadice, est formée d'un gynécée uniloculaire comprenant de 4-20 ovules. Le fruit est une baie contenant de nombreuses graines.

Distribution. Le genre ne contient qu'une seule espèce pantropicale.

Références. JONKER-VERHOEF & JONKER 1953, JONKER-VERHOEF & JONKER 1968.

Pistia Linnaeus

Pistia stratiotes Linnaeus

Racines atteignant 50 cm de long.

Feuilles sessiles, obovales, spongieuses, pubescentes, vert pâle à vert grisâtre, 2-15 cm de long, 1-5 cm de large.

Spathe blanche à vert pâle, pubescente à l'extérieur, glabre à l'intérieur, ≈ 1 cm de long.

Spadice soudé à la spathe, mais plus court que la spathe, ≈ 5 mm de long.

Graines cylindriques, brun pâle.

En Guyane, a été récoltée dans la région littorale.

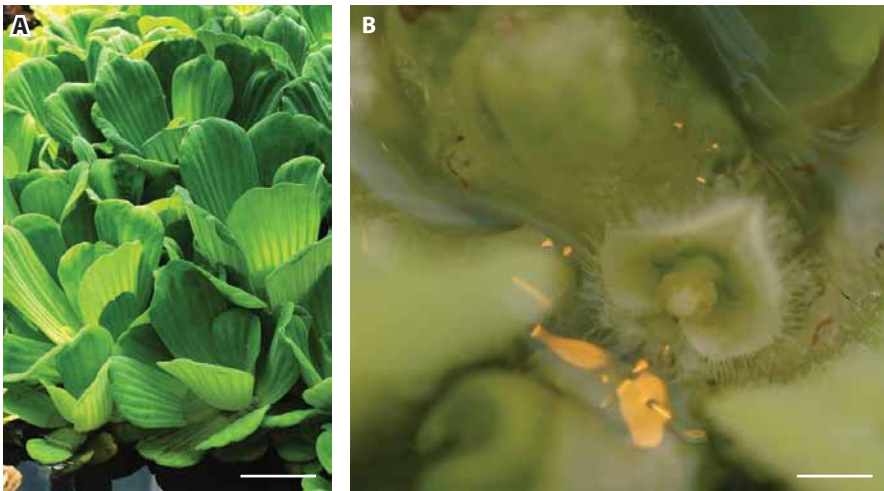


Figure 149. A. *Pistia stratiotes*. Vue générale. JBL : 778021. Échelle 5 cm. Photo D. Scherberich. B. *Pistia stratiotes*. Vue de l'inflorescence (flèche) à la base des feuilles. JBN. Échelle 0,5 cm. Photo M. Gibernau.



Figure 150. *Rhodospatha oblongata*. Échelle 10 cm. Photo D. Barabé.

Plante grimpante, produisant des flagelles. Feuilles disposées en position distique. Pétiole avec une longue gaine, géniculé dans la partie apicale. Limbe entier oblong-elliptique. Inflorescence généralement solitaire. Spathe largement ovale ou oblongue-ovale, allant de blanche à pourpre. Spadice sessile à pédicellé, cylindrique à conique, avec des fleurs basales quelquefois stériles ou femelles. Fleurs bisexuées, sans périgone, comprenant quatre étamines libres et un ovaire biloculaire. Les loges contiennent un grand nombre d'ovules, sauf *R. venosa*. Le fruit est une baie cylindrique-prismatique.

Distribution. Amérique tropicale. Le genre comprend 29 espèces dont 4 en Guyane.

Références. JONKER-VERHOEF & JONKER 1953, JONKER-VERHOEF & JONKER 1968, CROAT 1997.

Rhodospatha Poeppig

Clé de détermination des *Rhodospatha* de Guyane française

1. Limbe ovale à ovale-elliptique ou elliptique, généralement moins de trois fois plus long que large
 2. Limbe avec moins de 14 nervures latérales primaires par côté; pétiole 10-20 cm de long. ***R. venosa***
 2. Limbe avec plus de 15 nervures latérales primaires par côté; pétiole 23-50 cm de long. ***R. latifolia***
1. Limbe oblong-elliptique à étroitement elliptique ou obovale-elliptique, généralement plus de trois fois plus long que large
 3. Spadice rosâtre à rouge violet à l'anthèse; limbe devenant brun au séchage; plante produisant des flagelles; gaine du pétiole décidue ***R. oblongata***
 3. Spadice blanc jaunâtre à l'anthèse, devenant bleu vert; limbe devenant vert jaunâtre au séchage; plante ne produisant pas de flagelles; gaine du pétiole persistante ***R. brachypoda***

Rhodospatha brachypoda G.S. Bunting

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole ailé jusqu'au geniculum (5-6 cm sous le limbe), 30-47 cm de long.

Limbe elliptique à obovale-elliptique, devenant jaune verdâtre en séchant, 31-61 cm de long, 9-26 cm de large.

Pédoncule dressé, 19-31 cm de long.

Spathe verdâtre ou blanc crème sur la face externe, blanche sur la face interne, 12,5-18 cm de long.

Spadice pédonculé, (2-4 mm), blanc jaunâtre, devenant vert bleuâtre, 9,5-18 cm de long.

Forêts primaires. Rare. Récolté à Saül et dans le bassin de l'Approuague.

Note. Espèce rare ou menacée citée dans l'Arrêté du J.O. du 24 février 1985, relatif à la liste des espèces végétales sauvages pouvant faire l'objet d'une réglementation préfectorale dans les départements d'outre-mer.

Figure 151. *Rhodospatha brachypoda*. JBL: 060276. Échelle 5 cm. Photo D. Scherberich.



***Rhodspatha latifolia* Poeppig**

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole ailé jusqu'à 4 cm sous le limbe, 23-50 cm de long.

Limbe elliptique, à base ronde ou plus ou moins tronquée, 30-45 cm de long, 15-25 cm de large ; 15-26 paires de nervures latérales primaires.

Pédoncule dressé, 15-20 cm de long.

Spathe charnue, rose pâle, 15-17,5 cm de long, 6-7 cm de large.

Spadice plus ou moins conique, pédonculé (0,4-0,5 cm), 10-18 cm de long.

Forêts primaires. Général.

***Rhodspatha oblongata* Poeppig**

Plante hémiepiphyte grimpante ou rampante. Présence de flagelles donnant de nouveaux individus à partir du plant mère.

Pétiole dont la gaine va jusqu'aux 2/3 de sa longueur ou à la base du limbe, 11-50 cm de long.

Limbe lancéolé à oblong-elliptique, devenant brun en séchant, 12-55 cm de long, 3-19 cm de large ; 14-30 paires de nervures latérales primaires.

Pédoncule vert, dressé, 29-47 cm de long.

Spathe caduque, blanche à crème, 18-26 cm de long.

Spadice pédonculé (0,5-2, 8 cm), rose devenant violet à l'anthèse, 13-18 cm de long.

Forêts inondables ou marécageuses. Fréquent dans les régions suivantes : bassin de l'Approuague, bassin du Sinnamary, montagne de Kaw, région de Cayenne et région de Saül.

***Rhodspatha venosa* Gleason**

Plante hémiepiphyte grimpante, atteignant souvent la canopée.

Pétiole avec gaine remontant sur toute sa longueur, jusqu'à 1 cm sous la base du limbe, 9-20 cm de long.

Limbe ovale à ovale-elliptique, rond à faiblement cordé à la base, 23-35 cm de long, 11-24 cm de large ; 11-14 paires de nervures latérales primaires.

Pédoncule 4-14 cm de long.

Spathe caduque, verte ou crème sur la face extérieure, blanche sur la face intérieure, 6-9 cm de long.

Spadice pédonculé (0,3-0,7 cm), crème devenant brun violacé après l'anthèse, 4-12 cm de long.

Fruit rouge.

Forêts primaires. Général.



Figure 152. A. *Rhodospatha latifolia*. Échelle 10 cm. Photo M. Gibernau. B. *Rhodospatha venosa*. Spécimen d'herbier (Croat 74160). Échelle 5 cm. Photo S. Gonzalez. C. *Rhodospatha oblongata*. Feuille. Échelle 5 cm. Photo D. Barabé. D. *Rhodospatha oblongata*. Inflorescence. Échelle 5 cm. Photo D. Barabé.



Figure 153. *Spathiphyllum humboldtii*. Échelle 3 cm. Photo M. Gibernau.

Plante généralement terrestre avec une tige dressée ou rampante. Plusieurs feuilles souvent en rosette. Pétiole géniculé dans la partie apicale, avec une longue gaine. Limbe oblong à elliptique ou longuement elliptique. Inflorescence solitaire. Pédoncule presque égal ou plus long que le pétiole. Spathe persistante, avec une nervure médiane bien visible, blanche, rarement verte, devenant verte au moment de la fructification. Spadice généralement pédonculé, cylindrique, plus court que la spathe. Fleurs bisexuées, avec 4-6 tépales libres, 4-6 étamines libres et un gynécée généralement triloculaire, rarement biloculaire ou tétraloculaire. 2-8 ovules par loge. Le fruit est une baie verdâtre contenant 1-8 graines.

Distribution. Amérique tropicale, Antilles, archipel de Malaisie et Mélanésie. Le genre comprend 49 espèces dont probablement 2 en Guyane.

Référence. BUNTING 1960.

Spathiphyllum Schott

Clé des espèces de *Spathiphyllum* de Guyane française

- 1. Pistil dépassant à peine le périlanthe, apex du style plus ou moins tronqué ***S. cuspidatum***
- 1. Pistil 1,5-2 fois plus long que le périlanthe ; style allongé ***S. humboldtii***

Spathiphyllum cuspidatum Schott

Plante terrestre dressée.

Pétiole avec gaine, ne montant pas plus que les 2/3 de sa longueur, et geniculum (de 1, 2-2 cm de long), 25-45 (66) cm de long.

Limbe lancéolé à oblong-elliptique, avec une base aiguë, 28-38 (51) cm de long, 5-13 cm de large ; 9 paires de nervures latérales, formant un angle de 35-45° avec la nervure primaire.

Pédoncule 35-70 (100) cm de long.

Spathe lancéolée à elliptique, vert clair, recourbée, 10-26 cm de long, 3-6 cm de large.

Spadice blanc ou blanc crème, pédonculé (1,0-2,5 cm), 4-13 cm de long. Pistil blanc, obovoïde, tronqué à l'apex.

Note. Selon T. Croat (comm. pers.), compte tenu de sa distribution, cette espèce est probablement présente en Guyane. Cependant nous n'avons pas trouvé de spécimen d'herbier de cette espèce récolté en Guyane.

Spathiphyllum humboldtii Schott

Plante terrestre avec feuilles dressées en rosette.

Pétiole avec gaine ne montant pas plus que la 1/2 de sa longueur, plus long que le limbe, vert, avec un geniculum rose orangé (de 2 cm de long), 24-77 cm de long.

Limbe elliptique à oblong, acuminé, atténué à la base, vert foncé, brillant sur la face supérieure, vert clair, mat, sur la face inférieure, 16-45 cm long, 4-14 cm large ; plus de 12 paires de nervures latérales, formant un angle de 45°-60° avec la nervure primaire.

Pédoncule dressé, plus long que les feuilles, 32-100 cm de long.

Spathe verte, étalée, ovoïde à lancéolée, 6-17 cm de long.

Spadice pédonculé (2,5 cm), cylindrique, vert à blanc crème, 4-9 cm de long. Pistil allongé avec un style dépassant le périlanthe.

Forêts primaires, sous-bois marécageux. Général.



Figure 154. *Stenospermation multiovulatum*. Échelle 5 cm. Photo D. Scherberich.

Plante épiphyte, hémiepiphyte ou terrestre. Pétiole géciculé avec une longue gaine. Limbe lancéolé ou oblong-elliptique. Inflorescence solitaire, souvent tombante. Pédoncule relativement long. Spathe caduque, blanche. Spadice cylindrique généralement pédonculé. Fleurs bisexuées, sans périgone, comprenant 4 étamines libres et un gynécée généralement biloculaire (rarement uniloculaire) avec 4 à plusieurs ovules par loge. Le fruit est une baie comprenant de 3 à plusieurs graines.

Distribution. Amérique tropicale. Le genre comprend 50 espèces dont 2 en Guyane.

Référence. JONKER-VERHOEF & JONKER 1953, JONKER-VERHOEF & JONKER 1968.

Stenospermation Schott

Clé de détermination des espèces de *Stenospermation* de Guyane française

1. Limbe oblong ou allongé-oblong, 30-45 cm de long ; ailes de la gaine dressées jusqu'à la base du limbe ; pédoncule 30-55 cm de long ***S. multiovulatum***
1. Limbe lancéolé ou oblong-lancéolé jusqu'à 30 cm de long ; ailes de la gaine dressées jusqu'au géniculum ; pédoncule ≈ 30 cm de long ***S. spruceanum***

Stenospermation multiovulatum (Engler) N.E. Brown

Plante épiphyte grimpante, formant des rosettes avec des entrenœuds très courts.
Pétiole largement ailé, jusque dans la partie supérieure, 9-30 cm de long.
Limbe elliptique à oblancéolé, brillant, un peu caoutchouteux, avec nervure médiane très épaisse sur la face inférieure, vert, 28-45 cm de long, 6-9 cm de large.
Inflorescence solitaire.
Pédoncule dressé, 30-55 cm de long.
Spathe caduque, blanc verdâtre, 9-12 cm de long.
Spadice cylindrique, retombant sur le pédoncule, blanchâtre, 7-12 cm de long, 0,6-1,6 cm de large.

Forêts primaires. Fréquent dans le centre et le centre-ouest de la Guyane : bassin de l'Approuague, bassin de l'Inini, bassin de la Camopi, bassin de la Mana, bassin du Maroni, région de Saül et région des Émérillons.

Stenospermation spruceanum Schott

Plante avec une tige arrondie robuste atteignant 1 m de long.
Pétiole ailé jusqu'au niveau du géniculum (0,5-1 cm de long), 20-25 cm de long.
Limbe coriace, oblong-elliptique à oblong-lancéolé, 22-26 cm de long, 5-7 cm de large.
Pédoncule, ≈ 20 cm de long.
Spathe caduque, ovale-oblongue, acuminée, blanc verdâtre, 8-11 cm de long.
Spadice pédonculé (≈ 5 mm) orangé, ≈ 4 cm de long, 7,5 mm de large.

Note. Selon T. Croat (comm. pers.) cette espèce se trouve probablement en Guyane. Il existe un spécimen à l'Herbier de Cayenne (*De Granville 3570*) d'abord identifié comme *S. spruceanum* (det. Mayo 1981) puis re-identifié *S. zeacarpium* (det. Gómez 1982). Il nous semble que la première identification soit la plus probable au vu des caractéristiques du spécimen.



Figure 155. *Syngonium podophyllum*. Échelle 1 cm. Photo A. Cuerrier.

Plante grimpante ou légèrement rampante. Pétiole avec une longue gaine. Limbe trifide à trisséqué, pédatifide à pédatiséqué, rarement pinnatifide ; feuille juvénile hastée ou cordée-sagittée ; lobes avec une veine collective submarginale. 1-8 inflorescences par sympode. Pédocule dressé à l'anthèse, retombant à la fructification. Spathe avec une forte constriction dans la partie médiane, entre le tube (partie basale) et le limbe (partie supérieure) ; limbe se décomposant après l'anthèse, tube persistant lors de la fructification. Spadice sessile, plus court que la spathe, portant des fleurs unisexuées, sans périanthe. Fleurs mâles (dans la partie supérieure), comprenant 3-4 étamines, fusionnées en synandrium. Fleurs mâles stériles dans la zone médiane. Fleurs femelles (dans la portion inférieure) comprenant un gynécée (1-) 2 (3) loculaire, avec 1 (-2) ovule par loge. Le fruit est une baie.

Distribution. Amérique tropicale et Antilles. Le genre comprend 35 espèces dont 4 en Guyane.

Référence. CROAT 1981.

Syngonium Schott

Clé de détermination des *Syngonium* de Guyane française

- 1.** Partie inférieure de la spathe (tube) cylindrique, souvent plus longue que 6 cm ; partie supérieure de la spathe (limbe) généralement aussi longue que la partie mâle du spadice ; infrutescence allongée, plus ou moins cylindrique ; Antilles (introduite en Guyane) ***S. auritum***
- 1.** Partie inférieure de la spathe généralement ellipsoïde ou ovoïde, rarement plus long que 6 cm ; partie supérieure de la spathe légèrement plus longue que la partie mâle du spadice ; infrutescence plus ou moins ellipsoïde ; Amérique centrale, Amérique du Sud, Trinidad
- 2.** Limbe adulte tri-foliolé ou tri-lobé, apparaissant quelquefois 5-partites à cause des grosses auricules sur les segments (folioles ou lobes) latéraux
- 3.** Lobe médian du limbe avec les nervures latérales primaires partant de la nervure médiane avec un angle de près de 90° (rarement moins que 65°) ; 11-14 paires de nervures latérales primaires ; auricules peu développées ***S. yurimaguen***
- 3.** Lobe médian du limbe avec les nervures latérales primaires partant de la nervure médiane généralement avec un angle plus petit que 60° ; 5-9 paires de nervures latérales primaires ; auricules bien développées ***S. podophyllum***
- 2.** Limbe adulte 5-11 pédatiséqué ou profondément pédatifide (introduite en Guyane) ***S. angustatum***

Syngonium angustatum Schott

Plante hémiepiphyte grimpante, contenant un latex abondant blanc.

Pétiole avec une gaine allant jusqu'à la 1/2 ou les 4/5 de sa longueur, 15-40 cm de long.

Limbe pédatiséqué, vert noirâtre sur la face supérieure, quelquefois vert grisâtre dans la partie centrale ; comprend 3-11 folioles ; les deux folioles basales sont auriculées ; foliole médiane elliptique à oblancéolée, 11-31 cm de long, 4-10 cm de large.

Inflorescences jusqu'à 7 par sympode.

Pédoncule glauque, dressé pendant l'anthèse et par la suite, 5-10 cm de long.

Spathe verte dans la partie inférieure et crème dans la partie supérieure, 6-14 cm de long.

Spadice verdâtre, 4-9 cm de long.

Fruit rouge vif.

Note. Espèce introduite en Guyane. Échappée de culture, elle se rencontre autour des habitations, principalement dans la région de Cayenne.

Syngonium auritum (Linnaeus) Schott

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole avec une gaine allant généralement jusqu'aux 4/5 de sa longueur, 15-48 cm de long.

Limbe tri- ou rarement penta-pédatiséqué ; lobe médian largement elliptique, 10-30 cm de long, 6-20 cm de large ; lobes latéraux fortement auriculés, 4-10 cm de large, \approx 4 cm de large.

Inflorescences 3 par sympode.

Spathe vert noirâtre à l'extérieur et marbrée de bronze à l'intérieur dans la partie inférieure ; dans la partie supérieure, vert crème sur les deux faces ; 16-27 cm de long.

Spadice jaune-vert, 8-16 cm de long.

Infrutescence pendante.

Note. La présence de cette espèce en Guyane se base sur un spécimen recensé dans *Tropicos* récolté sur le layon Limonade à Saül (*Mori & Gracie 18287, 1986, NY*). Il s'agit d'une espèce introduite.

Syngonium podophyllum Schott

Plante hémiepiphyte grimpante, contenant un latex abondant blanc.

Pétiole même longueur ou jusqu'à deux fois plus long que le limbe, avec une gaine allant jusqu'au 2/3 ou 4/5 de sa longueur, 15-60 cm de long.

Limbe hasté chez les feuilles juvéniles, tri-pinnatiséqué chez les feuilles adultes, avec deux folioles latérales fortement auriculées ; foliole médiane avec 5-9 paires de nervure latérales primaires ; une partie des nervures latérales primaires partant de la nervure principale avec un angle plus petit que 60° ; foliole médiane mesurant 11-30 cm de long et 4-14 cm de large.

Inflorescences 4-11 par sympode.

Pédoncule plus long que la spathe, 6-7 cm de long.

Spathe verte dans la moitié inférieure et blanche dans la moitié supérieure, devenant orange lors de la maturation des fruits, 9-12 cm de long.

Spadice vert crème, 5-11 cm de long.

Infrutescence pendante. Fruit rouge, rouge-orange ou jaune.

Forêts primaires. Général.

Note. Selon T. Croat (comm. pers.) on trouverait deux variétés en Guyane : *S. podophyllum* Schott var. *podophyllum* et var. *vellozianum* (Schott) Croat.

Syngonium yurimaguense Engler

Plante hémiepiphyte grimpante.

Pétiole avec une gaine allant jusqu'aux 2/3, jusqu'à 3 fois plus long que le limbe, 24-36 cm de long.

Limbe avec 3 folioles libres ; foliole médiane ovale-elliptique à oblongue-elliptique, avec 11-14 paires de nervure latérales primaires ; une partie des nervures latérales primaires



Figure 156. A. *Syngonium angustatum*. Échelle 20 cm. Photo D. Barabé. B. *Syngonium podophyllum*. Échelle 20 cm. Photo D. Barabé. C. *Syngonium auritum*. JBL : 01385. Échelle 5 cm. Photo D. Scherberich. D. *Syngonium yurimaguense*. Échelle 5 cm. Photo M. Gibernau.

partant de la nervure médiane avec un angle de 90° ; 11-23 cm de long, 4,5-9 cm de large ;
Inflorescences 1 à 2 par sympodes.

Pédoncule \approx 6,5 cm de long.

Spathe verte à la base et blanche dans la partie supérieure, 9-10 cm de long.

Spadice \approx 7 cm de long.

Fruit jaune crème.

Rare. Récolté dans le bassin du Sinnamary.

Note. Une seule récolte de cette espèce en Guyane (Haigh 28, 2004, MO, recensée dans *Tropicos*, identifiée par T. Croat), au barrage de Petit-Saut, dans le bassin du Sinnamary.



Figure 157. *Urospatha sagittifolia*. Feuille. Échelle 10 cm. Photo D. Barabé.

Plante terrestre avec rhizome souterrain, horizontal ou vertical. Feuilles basales plus ou moins dressées. Pétiole long, spongieux, gaine courte à longue. Limbe profondément sagitté ou hasté. Inflorescence solitaire, rarement deux par sym-pode. Pédoncule aussi long ou plus long que le pétiole. Spathe dressée, persis-tante, longuement acuminée. Spadice courtement pédonculé ou sessile, plus ou moins cylindrique. Fleurs bisexuées comprenant 4-6 tépales, 4-6 étamines libres et un gynécée uni- à bi-loculaire, avec (1-) 2-4 ovules ou plus par loge. Le fruit est une baie comprenant 1-8 graines.

Distribution. Amérique tropicale. Le genre comprend 12 espèces dont 1 en Guyane.

Références. BUNTING 1989, HAY 1992.

Urospatha Schott

Urospatha sagittifolia (Rudge) Schott

Plante terrestre avec feuilles en rosette, dont les plus jeunes peuvent être immergées. Pétiole spongieux, vert, marbré de vert foncé et de violet, 65-130 (200 cm) de long. Limbe hasté, vert foncé, 26-45 cm de long, 10-22 cm de large. Pédoncule vert, marbré comme le pétiole, 77-130 (180) cm de long. Spathe longuement acuminée, verte à l'extérieur, blanche à l'intérieur, 25-45 cm de long. Spadice courtement pédonculé, blanc verdâtre 4-8 cm de long.

Forêts marécageuses ou inondables dans les flots ou bords de criques. Peu récolté : bassin de la Comté, bassin de la Mana, bassin de l'Approuague, bassin de l'Oyapock, bassin du Maroni et montagne de Kaw.



Figure 158. A. *Urospatha sagittifolia*. Inflorescence. Échelle 1 cm. B. *Urospatha sagittifolia*. Feuille. Échelle 10 cm. Photos D. Barabé.

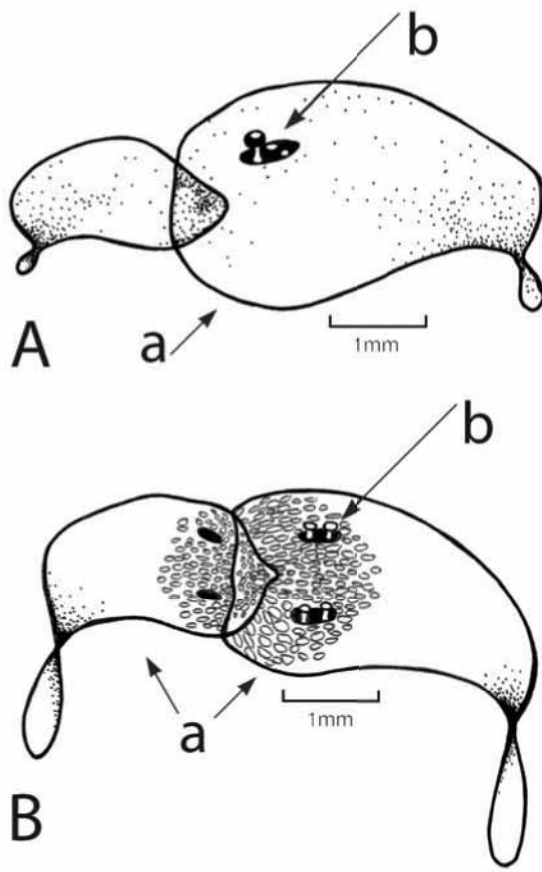


Figure 159. Face supérieure de deux frondes. A. *Wolffella lingulata*. B. *Wolffella welwitschii*. a : fronde. b : cavité florale. Redessinée d'après Pott & Cervi (1999). *Revista Brasileira de Botanica*, Vol. 22, p. 165, fig. 27 & 31.

Plante aquatique à frondes submergées. Frondes minces, orbiculaires, oblongues à linéaires ou en forme de faucille. Frondes avec une couche d'espaces aëriifère. Fleurs prenant naissance dans une cavité localisée sur le côté de la ligne médiane de la surface supérieure de la fronde. Pistil avec un ovule anatrope.

Distribution. Amérique du Nord, Amérique centrale, Amérique du Sud et Afrique. Le genre comprend 10 espèces dont 2 en Guyane.

Références. LANDOLT 1986, LANDOLT 1998, POTT & CERVI 1999.

Wolffiella Hegelmaier

Clé de détermination des espèces de *Wolffiella* de Guyane

1. Rangée de cellules les plus longues situées latéralement sur la paroi inférieure ou à la limite de la paroi de la poche ; une fleur sur la partie supérieure de la fronde ***W. lingulata***
1. Rangée de cellules les plus longues située dans le milieu de la paroi inférieure de la poche ; deux fleurs sur la partie supérieure de la fronde ***W. welwitschii***

Wolffiella lingulata (Hegelmaier) Hegelmaier

Frondes en groupe de 2-4, en forme de langue ou ovale, avec la partie basale près de la surface de l'eau et la partie apicale pliée vers le bas, ronde à l'apex, quelquefois plus mince à l'apex qu'à la base, 3-9 mm de long, 0,8-5 mm de large, 1,5-4 fois plus long que large, sans dents, avec 0-10 stomates (spécialement le long des marges latérales de la base) ; espaces aérifères distincts ; la section contenant les espaces aérifères rarement plus longue que large ; angle de la poche 70-120° ; point d'attachement de la fronde-fille non visible après la séparation. Frondes florifères plus étroites que les frondes végétatives.

Fleur 1 par fronde.

Graines 0,41-0,44 mm de long et 0,29 mm d'épaisseur.

Rare. Région littorale.

Note. *W. lingulata* se trouve en Guyane si on se réfère aux spécimens (Raynal-Roques & Jérémie 21265) conservés au Muséum de Paris (P) et à Zurich (Z).

Wolffiella welwitschii (Hegelmaier) Monod

Frondes en groupe de 2-3, en forme de langue, avec la partie basale près de l'eau et la partie apicale pliée vers le bas, rondes dans la partie apicale, aussi larges à la base qu'à l'apex, 3-7 mm de long, 2,5-5 mm de large, 1,25-2 fois aussi long que large, sans dents, avec 0-12 stomates (spécialement le long des marges latérales de la base) ; espaces aérifères distincts ; la section contenant les espaces aérifères pas plus longue que large ; angle de la poche, 100-120° ; point d'attachement de la fronde-fille non visible après la séparation. Frondes florifères similaires aux frondes végétatives.

Fleurs 2 par fronde.

Graine 0,45 mm de long et 0,3 mm d'épaisseur.

Rare. Région littorale.



Figure 160. *Xanthosoma nodosum*. Feuille. Échelle 10 cm. Photo L. Salomon.

Plante allant de petite à très grande taille, quelquefois arborescente, avec un tubercule ou un rhizome dressé, produisant un latex. Plusieurs feuilles en rosettes. Pétiole généralement avec une longue gaine. Limbe sagitté ou hasté. Une à plusieurs inflorescences par sympode. Pédoncule généralement court. Spathe avec une forte constriction, la partie basale (tube) persistante lors de la fructification, la partie apicale (limbe) décidue. Spadice portant des fleurs unisexuées sans périanthe : des fleurs mâles dans la partie supérieure, des fleurs mâles stériles dans la partie médiane et des fleurs femelles dans la partie basale. La fleur mâle comprend 4-6 étamines formant un synandre. La fleur mâle stérile comprend un nombre variable de staminodes formant un synandrodé. La fleur femelle comprend un gynécée 2-4 loculaire (rarement uni-loculaire) avec de nombreux ovules par loge. Le fruit est une baie comprenant de nombreuses graines.

Distribution. Amérique du Sud et Antilles. Le genre comprend 76 espèces dont 7 en Guyane.

Références. JONKER-VERHOEF & JONKER 1953, JONKER-VERHOEF & JONKER 1968, CROAT 1995, CROAT 2011a, CROAT *et al.* 2014.

Xanthosoma Schott

Clé de détermination des *Xanthosoma* de Guyane française

1. Rhizome dressé, hors sol ; plante de grande taille présentant souvent un port arborescent.
 2. Tiges couvertes de propagules ***X. nodosum***
 2. Absence de propagules sur la tige.
 3. Spathe mauve à l'intérieur ; zone femelle du spadice orange ***X. granvillei***
 3. Spathe verdâtre à l'intérieur ; zone femelle du spadice vert blanchâtre (plante cultivée)
..... ***X. sagittifolium***
1. Rhizome court, souterrain, ou tubercule ; plante de petite taille ne présentant pas de port arborescent.
 4. Limbe ovale ; lobes plus ou moins arrondis ; pétiole généralement < 30 cm de long
..... ***X. striolatum***
 4. Limbe triangulaire ; lobes aigus ; pétiole généralement > 30 cm de long.
 5. Limbe triangulaire, hasté, avec des taches blanches sur les deux côtés ; côtes du sinus dénudées à la base.
 6. Pédoncule vert, teinté de rouge ; lobes postérieurs parallèles ***X. acutum***
 6. Pédoncule rose ; lobes postérieurs orientés vers l'extérieur ***X. conspurcatum***
 5. Limbe arrondi, légèrement hasté ; côtes du sinus presque pas dénudées ***X. belophyllum***

Xanthosoma acutum E.G. Gonçalves

Plante terrestre tubéreuse.

Feuilles 2-4 par plant.

Pétiole (12) 36-40 (88) cm de long.

Limbe hasté-sagitté vert, tacheté de blanc, légèrement violacé dessous, acuminé, 19-28 cm de long, 13-22 cm de large ; 2-3 paires de nervures latérales primaires, insérées à 45-55° sur la nervure médiane.

Inflorescences 1-2 par sympode.

Pédoncule vert, teinté de rouge, 13-25 cm de long.

Spathe verte à l'extérieur, blanche à l'intérieur, 9-13 cm de long.

Spadice sessile, 7-13 cm de long.

Forêts primaires. Peu fréquent. Récolté uniquement dans l'est de la Guyane : bassin de l'Oyapock, île de Cayenne, montagne de Kaw et région de Cayenne.

Xanthosoma belophyllum (Willdenow) Kunth

Plante terrestre à rhizome souterrain.

Pétiole 50-70 cm de long.

Limbe cordé-hasté, avec des auricules aiguës, légèrement tacheté de blanc, 45-60 cm de long, 30-45 cm de large ; nervure collective à 0,2-0,3 cm de la marge.

Pédoncule 15 cm de long.

Spathe vert blanchâtre à la base et jaune pâle dans la partie supérieure, 20 cm de long.

Spadice pédonculé (\approx 2 cm), 13 cm de long.

Peu fréquent. Récolté dans l'est de la Guyane : bassin de l'Oyapock, bassin de l'Yaloupi, montagne de Kaw, région de Cayenne et bassin de la Mana.

Note. Jonker et Jonker (1968) écrivent, dans la *Flore du Surinam*, qu'il s'agit d'une plante cultivée dont l'origine est inconnue. Cela est certainement aussi le cas pour la Guyane.

Xanthosoma conspurcatum Schott

Plante terrestre tubéreuse.

Pétiole ailé sur 8-10 cm, 27-75 cm de long, rose.

Limbe oblong, sagitté ou hasté, vert, tacheté de blanc, légèrement violacé sur la face inférieure, 20-50 cm de long, 9-36 cm de large.

Pédoncule rose, 9-39 cm de long.

Spathe verte à la base, blanche lavée de rose au-dessus de la constriction, 6-13 cm de long.

Spadice courtement pédonculé, 6-12 cm de long.

Forêts primaires. Général.

Xanthosoma granvillei Croat & Thompson

Plante terrestre rhizomateuse, dressée, avec feuilles en rosette.

Pétiole circulaire sur presque toute sa longueur, charnu, violacé à la base, 20-88 cm de long.

Limbe ovale-hasté ou ovale-cordé, vert foncé dessus, vert clair dessous, 6-9 paires de nervures latérales primaires, 24-54 cm de long, 8-48 cm de large.

Inflorescences 3-6 par sympode (quelquefois solitaire).

Pédoncule dressé, verdâtre, 7-30 cm de long.

Spathe avec la partie basale brun violacé et la partie distale, étalée, blanc jaunâtre, à l'extérieur ; à l'intérieur, partie basale violet foncé et partie distale blanchâtre, 12-20 cm de long.

Spadice plusieurs centimètres plus court que la spathe avec partie basale orange à jaune orange, jusqu'à 18 cm de long.

Fruit orange.



Figure 161. A. *Xanthosoma acutum*. Spécimen d'herbier (Cremers 13887). Échelle 10 cm. Photo D. Barabé. B. *Xanthosoma conspurcatum*. Feuille. Échelle 10 cm. Photo M. Gibernau. C. *Xanthosoma conspurcatum*. Inflorescence. Échelle 2 cm. Photo M. Gibernau. D. *Xanthosoma granvillei*. Inflorescence (une partie de la spathe a été enlevée). Échelle 2 cm. Photo M. Chartier. E. *Xanthosoma granvillei*. Feuille. Échelle 5 cm. Photo M. Chartier.

Forêts primaires et secondaires. Général, sauf dans le sud de la Guyane.

Note. Cette espèce est dédiée à Jean-Jacques de Granville, botaniste français, spécialiste des palmiers, qui a travaillé de nombreuses années à l'Herbier de Guyane (Croat 1995). Les milliers de récoltes qu'il a faites sur tout le territoire guyanais et sa grande connaissance de la flore tropicale ont contribué de façon remarquable au développement de l'Herbier de Guyane.

Xanthosoma nodosum Croat & V. Pelletier

Plante terrestre rhizomateuse, dressée. Tige couverte de nombreuses rangées de propagules brun clair.

Pétiole aplati à la base et circulaire dans la partie médiane, charnu, vert, 62-95 cm de long.

Limbe ovale-sagitté, vert foncé dessus, vert pâle dessous, 5-7 paires de nervures latérales primaires, 37,5-50 cm de long, 22,5-34,5 cm de large.

Inflorescences 2-3 par sympode.

Pédoncule dressé, verdâtre, 14-15 cm de long.

Spathe avec la partie basale vert foncé et la partie distale, étalée, verte, à l'extérieur ; à l'intérieur, partie basale et partie distale blanc verdâtre ; 15,5 cm de long.

Spadice dressé avec partie basale vert jaunâtre, 13,5 cm de long.

Fruit verdâtre.

Terrains marécageux et le long des cours d'eau. Rare. Ouest de la Guyane (Yaou, près de Maripasoula).

Note. Cette espèce pourrait aussi se trouver dans le centre de la Guyane, près de la rivière Lézard, mais cela reste à confirmer (Croat *et al.* 2014).

Xanthosoma sagittifolium (Linnaeus) Schott

Plante terrestre avec un gros rhizome dressé.

Pétiole charnu, vert ou mauve, jusqu'à 100 cm de long.

Limbe ovale-sagitté, 40-60 cm de long, 30-40 cm de large ; nervure collective peu éloignée de la marge ; sinus peu ou pas dénudé.

Pédoncule 18-20 cm de long.

Spathe verte dans la partie inférieure et vert blanchâtre dans la partie supérieure, 20-22 cm de long, 11-13 cm.

Spadice vert blanchâtre, 11-13 cm de long.

Plante cultivée ou échappée de culture en Guyane.

Note. Le tubercule de *X. sagittifolium* et ses nombreuses variétés, connues, entre autres, sous les noms de Cocoyam et Tanier, est consommé dans toutes les régions tropicales du monde à cause de son contenu riche en amidon et en protéines. Dans cette espèce on inclut aussi les taxons cultivés suivants : *X. blandum* Schott, *X. undipes* (K. Koch & C.D. Bouché) K. Koch et *X. violaceum* Schott (feuilles mauves).

Xanthosoma striolatum Martius ex Schott

Plante terrestre avec rhizome tubéreux.



Figure 162. A. *Xanthosoma nodosum*. Inflorescence. Échelle 3 cm. Photo V. Pelletier. B. *Xanthosoma* cf. *nodosum*. Nodules sur la tige. Échelle 1 cm. Photo V. Pelletier. C. *Xanthosoma sagittifolium*. JBM. Échelle 20 cm. Photo D. Barabé. D. *Xanthosoma striolatum*. (Feuillet 653). Échelle 5 cm. Photo D. Barabé.

Pétiole vert, teinté de rose, 25-30 cm de long.

Limbe ovale avec base hastée ou sagittée, vert, 15-25 cm de long, 10-20 cm de large ; auricules triangulaires, oblongues-ovales.

Inflorescences 3-4 par sympode.

Pédoncule 15-20 cm de long.

Spathe verte dans la partie inférieure et blanche dans la partie supérieure, 8-9 cm de long.

Spadice 4-7 cm de long.

Forêts primaires. Général, sauf dans le sud de la Guyane.



Forêt guyanaise. Photo M. Gibernau

Les Aracées, un modèle pour la biologie comparée

Depuis quelques années le nombre de travaux scientifiques concernant les Aracées a considérablement augmenté (Fig. 163), qu'il s'agisse de publications en systématique, écologie, physiologie, morphologie, ethnobotanique ou pharmacologie. Entre 1980 et 2000, le nombre annuel de publications sur cette famille a oscillé entre 35 et 60 (Fig. 163). Ce nombre a fortement augmenté entre 2000 et 2004 passant de 62 à 155 publications annuelles. Depuis 2004, le nombre de publications varie entre 135 et 185 (Fig. 163). Ce changement de dynamique scientifique résulte, d'une part, de l'accroissement de la communauté scientifique travaillant sur les Aracées non seulement en Europe mais aussi en Amérique du Sud et en Asie Sud-Est et, d'autre part, de l'intérêt scientifique croissant pour cette famille, tant en recherche fondamentale qu'appliquée, au vu de l'originalité des questions qu'elle soulève.

Ces travaux, qui touchent différents domaines de la biologie végétale, ont généralement un point en commun : l'inflorescence des Aracées. La présence du spadice, bien sûr, confère à cette famille un caractère uniforme, stable, sur lequel vient se greffer une variabilité florale qui se prête bien à des études comparatives. La structure particulière du spadice et son mode de fonctionnement original suscitent de plus en plus l'intérêt des chercheurs qui l'utilisent pour résoudre des problèmes d'ordre évolutif. On trouve aussi une grande variabilité au niveau de l'appareil végétatif, puisqu'il existe chez les Aracées différents types biologiques et modes d'organisation de la tige. Cependant, l'appareil végétatif n'a pas suscité ces dernières années autant d'intérêt que la structure et la physiologie florales.

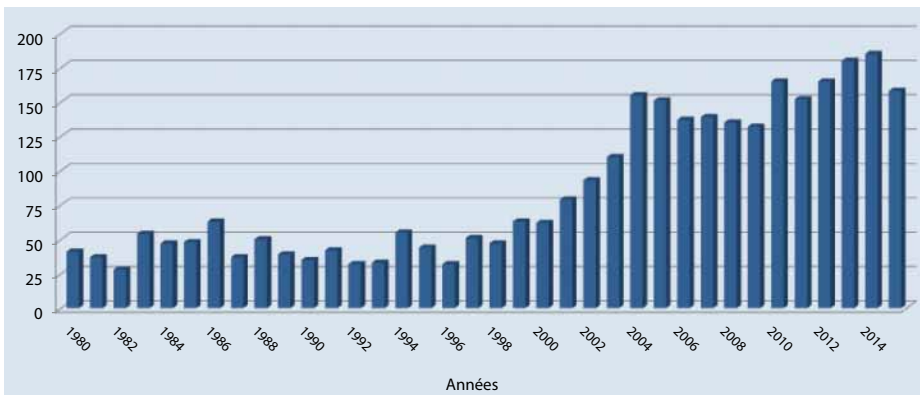


Figure 163. Histogramme représentant le nombre de publications traitant des Aracées chaque année depuis 1980 selon le moteur de recherche scientifique Scopus, consulté en décembre 2015. Figure M. Gibernau.

La diversité des Aracées, tant au niveau végétatif que floral, en fait un modèle facilement utilisable pour des études de biologie comparée. La biologie comparée est essentielle pour la compréhension de nombreuses facettes du vivant, particulièrement lorsqu'il s'agit d'interpréter les données dans une perspective évolutive, puisque l'une des caractéristiques fondamentale de l'objet biologique est sa composante historique. En biologie moléculaire, nous connaissons bien les organismes modèles *Drosophila*, chez les animaux, et *Arabidopsis* chez les plantes. Mais comment une famille peut-elle servir de modèle ? Pour constituer un modèle, une famille doit se prêter à des hypothèses évolutives qu'il est possible de vérifier rigoureusement en comparant les genres et ce, à différents niveaux hiérarchiques : moléculaire, anatomique, morphologique et écologique. Or, parler d'évolution, c'est aussi faire référence à la phylogénie des organismes. Chez les Aracées, des percées significatives ont été accomplies durant les dernières années, grâce à la systématique moléculaire, de sorte que nous possédons maintenant une phylogénie complète et assez bien résolue de la famille (chapitre 1 - Phylogénie et systématique, p. 20). Bien que les phylogénies récentes des Aracées concordent en grande partie, il reste quand même quelques genres dont la position n'est pas complètement résolue. Bien sûr, il y a toujours la position énigmatique du genre *Calla* qui se retrouve dans la sous-famille des Aroidées, malgré ses fleurs bisexuées (Ulrich *et al.* 2013). Mais *Calla* n'est pas le seul genre dont la position phylogénétique demeure problématique. Par exemple, dans la phylogénie récente des Aracées, réalisée par Chartier *et al.* (2014), *Calla* forme un groupe à part avec le genre africain *Anubias* et le genre américain *Montrichardia* dont la position phylogénétique change selon les gènes utilisés. Malgré tout, à cause de la fiabilité des phylogénies moléculaires, particulièrement au niveau des sous-familles, et de la concordance avec les données morphologiques, la phylogénie des Aracées présente une stabilité qui en fait un cadre de référence solide.

Dans certains cas, il est possible de faire une comparaison morpho-fonctionnelle en dehors d'un cadre phylogénique. Par exemple, dans l'étude du rapport pollen/ovule et de la longévité du pollen, nous avons comparé des morphologies florales complètement différentes afin de faire ressortir des caractéristiques propres à chaque type de fleurs : unisexuées et bisexuées (chapitre 3 - Morphologie et biologie florales, p. 69). Récemment, la taille relative des fleurs d'*Anthurium* par rapport à la largeur du spadice s'est révélée être un caractère quantitatif permettant de discriminer certaines espèces ou populations dans des groupes morphologiquement très variables (Pontes *et al.* 2014). Autre exemple, chez les *Philodendron* du sous-genre *Meconostigma*, la colonisation des habitats forestiers, à partir des espèces vivant dans les savanes, s'est accompagnée d'une transformation morphologique du gynécée de façon à maximiser les probabilités de pollinisation dans ce nouveau milieu (Calazans *et al.* 2014). Cependant, ces comparaisons gagneraient à être réalisées à l'intérieur d'une même sous-famille ou d'un genre et ce, bien entendu, dans un cadre phylogénique. Étant donné que la structure florale est uniforme dans un genre donné, il est possible de comprendre comment des corrélations entre des microcaractères floraux peuvent changer au cours de l'évolution des espèces en relation avec les mécanismes de pollinisation et même avec certains caractères végétatifs. Par exemple comment la corrélation des caractères floraux chez *Anthurium* et *Philodendron* varie-t-elle en fonction du mode de croissance et de la phylogénie des espèces ?

L'étude de l'architecture et des modes de croissance des Aracées, amorcée par A. Engler voilà plus d'un siècle, a connu, dans les années 1970, un développement significatif grâce aux travaux de P. Blanc et T. Ray. Pourtant, par la suite, l'analyse de la croissance des Aracées a suscité peu d'intérêt de la part des chercheurs bien que ce sujet posât plusieurs problèmes typologiques et évolutifs importants. Peut-être s'agissait-il d'un sujet qui n'était plus à la mode ? Ou bien encore les questions soulevées s'avéraient peu captivantes par rapport à l'écologie de la pollinisation ou les interactions plante/insecte par exemple. Nous avons vu que, chez les Aracées de Guyane, le mode de croissance était lié à la phylogénie. Il serait intéressant de continuer ces études en les étendant à d'autres genres et espèces afin d'intégrer l'approche typologique dans une perspective évolutive. Le genre *Heteropsis* constituerait certainement un bon modèle car l'organisation complexe de sa tige n'a pas encore vraiment été expliquée.

Les plantes épiphytes dérivent-elles des plantes grimpantes ou terrestres ? Ou est-ce l'inverse ? Le phénomène de l'épiphytisme, qui se rencontre dans plusieurs familles de plantes à fleurs, peut être analysé à deux niveaux différents chez les Aracées : celui du genre et celui de la famille, à condition, bien entendu, d'avoir en main des phylogénies complètes. Nous avons abordé cette question chez *Philodendron* (chapitre 2 - Dynamique de la croissance et organisation de la tige, p. 63), cependant la phylogénie du genre est encore trop fragmentaire pour apporter une réponse convaincante. Seule une analyse basée sur un plus grand nombre d'espèces permettra d'appréhender toutes les facettes de ce problème. Bien que l'organisation de la tige des *Anthurium* soit stable d'une espèce à l'autre, divers types biologiques sont présents dans ce genre : terrestre, grimpant et épiphyte. Dès lors, une analyse fine des types biologiques et de l'organisation de la tige des *Anthurium* en fonction de la phylogénie nous renseignerait certainement sur l'évolution de l'épiphytisme dans ce genre.



Forêt primaire vue depuis l'inselberg des Nouragues. Photo M. Gibernau.

Même si la description typologique de l'organisation de la tige des Aracées a permis de montrer des régularités structurales à l'intérieur d'un même genre, la dynamique de croissance de la plante dans son environnement demeure encore peu connue. Les travaux de S. Mayo et de ses collaborateurs (chapitre 2 - Dynamique de la croissance et organisation de la tige, p. 52) ont permis de jeter les bases d'une approche temporelle de l'organisation de la tige qui tient compte des contraintes de l'environnement et des modes d'occupation de l'espace dans lequel pousse la plante. Cette approche, appliquée aux plantes hémiepiphytes, permet de décrire de manière exhaustive le cycle de développement individuel de la germination à la floraison. Elle pourrait certainement s'avérer utile dans l'explication de la dynamique de croissance des plantes épiphytes par rapport aux plantes terrestres et grimpantes.

L'étude de la relation entre la taille de la graine, le mode de croissance et le type biologique pourrait apporter de nouveaux éléments concernant la biologie des Aracées. Dans le chapitre 2, nous avons esquissé cet aspect en comparant quelques espèces de Guyane. Pourtant d'autres questions se posent. Par exemple, dans les genres *Anthurium* et *Philodendron*, existe-t-il des variations de volume significatives entre les graines des espèces terrestres, hémiepiphytes et épiphytes ? Comment la taille de la graine est-elle liée à l'écologie de l'espèce et à sa phylogénie ? Afin d'avoir une bonne idée du rôle de la graine dans l'écologie des Aracées, tant au niveau des genres que des espèces, cette étude devrait porter sur l'ensemble de la famille.

L'anatomie, le fonctionnement et l'évolution des canaux résinifères demeurent toujours des problèmes fort importants dans la biologie des Aracées puisque ces caractères sont liés aux mécanismes de pollinisation. Depuis les travaux pionniers de S. Mayo, rien n'a été accompli dans cette direction. Dans un premier temps, une étude typologique comparative serait très utile, ne serait-ce que pour connaître l'étendue de la diversité anatomique et fonctionnelle de ce caractère chez les *Philodendron*. Jusqu'à aujourd'hui, seule une vingtaine d'espèces ont été étudiées en détail. Or ce genre en contient plus de 482. Il ne serait pas surprenant d'y trouver une plus grande diversité que celle observée jusqu'à maintenant. Dans un deuxième temps, une analyse des types de canaux résinifères en fonction de la phylogénie et des modes de croissance viendrait adéquatement compléter le diagramme de Mayo (chapitre 3 - Morphologie et biologie florales, Fig. 41 p. 94).

Nous avons vu que l'analyse du rapport P/O chez les Aracées ne concordait pas avec la règle générale de R. Cruden concernant l'ensemble des plantes à fleurs (chapitre 3 - Morphologie et biologie florales, p. 81). Un tel résultat n'est pas surprenant en biologie, discipline qui se fonde sur des lois inductives plutôt que déductives. L'observation d'un phénomène se répétant d'un taxon à l'autre amène les biologistes à généraliser la répétition à l'ensemble de la classe de taxons. Il s'agit d'un procédé inductif. Par exemple, chez les *Philodendron* nous déduisons que les 482 espèces du genre ont des graines peu volumineuses parce que nous avons observé ce phénomène sur une dizaine d'espèces. D'un point de vue formel, cette généralisation n'est certainement pas justifiée, parce qu'il n'y a pas de preuve inductive proprement dite. Rien ne dit que les observations réalisées sur quelques espèces peuvent être étendues à tout un genre. Par contre, d'un point de vue

pragmatique, cette généralisation permet de formuler des hypothèses vérifiables dans des groupes restreints et bien délimités. Revenons à la règle de R. Cruden. Bien que cette règle s'applique encore de façon générale, de plus en plus de contre-exemples sont recensés dans la littérature. Une reformulation de cette règle tenant compte d'autres variables et paramètres est donc à envisager. Une analyse exhaustive d'une famille au niveau de chaque genre, dans un contexte phylogénique, écologique et morphologique apporterait des données sur lesquelles pourrait certainement s'appuyer l'énonciation d'une nouvelle règle. Dans cette optique, les analyses déjà réalisées sur *Anthurium* et *Philodendron* gagneraient à être étendues aux genres asiatiques et africains.

Certains caractères floraux ou extra-floraux qui jouent certainement un rôle lors de la pollinisation ou dans les associations facultatives Aracées-insectes demeurent encore trop peu connus. Voilà un sujet de recherche prometteur pour ceux qui veulent étudier la relation entre la morpho-anatomie des Aracées et le comportement des insectes qui leur sont associés, que ce soit à titre de pollinisateurs ou de visiteurs opportunistes. Quels sont le rôle et la structure exacte de ce que nous appelons communément des nectaires extrafloraux, organes présents à l'extérieur de la spathe et sur le pétiole de la feuille de certaines espèces ? De quelle façon sont-ils utilisés par les fourmis qui vivent en association avec les Aracées ?

Les fleurs des Aracées n'ont pas de nectaires proprement dits. Cependant, les sécrétions stigmatiques de certains genres, comme les *Anthurium*, peuvent être consommées par les pollinisateurs. Soulignons que Daumann (1930) a montré que les tépales de certaines



Chutes Voltaire. Photo M. Gibernau.

espèces d'*Anthurium* produisaient des sécrétions qu'il qualifie de nectarifères. Nous avons aussi observé sur les tépales d'*Anthurium pentaphyllum* (chapitre 3 - Morphologie et biologie florales, Fig. 25A p. 72) des gouttelettes qui ressemblent à des sécrétions nectarifères. Toutefois, sans une analyse détaillée de la concentration des sucres, il n'est pas possible de dire s'il s'agit réellement de nectar ou non. En plus de doser la quantité de sucres contenus dans ce liquide, il serait important d'étudier l'anatomie des zones sécrétrices des tépales et de la comparer avec celle des glandes nectarifères extra-florales observées chez d'autres Aracées. La nature des sécrétions stigmatiques et tépalaires, de même que la production extra-cellulaire de cristaux d'oxalate de calcium représentent des sujets de recherche susceptibles de nous aider à mieux comprendre la morpho-écologie des plantes.

La fleur des Aracées constitue aussi un modèle morphologique approprié pour analyser les transformations d'un type d'organe en un autre à l'intérieur d'une même fleur. Le spadice des Aracées représente un système unique pour étudier la transition entre différents types floraux sur une même inflorescence. Étant donné que toutes les fleurs, peu importe leur sexe, sont insérées de façon continue sur une même surface cela facilite l'analyse et l'interprétation des changements homéotiques. L'analyse du développement de la fleur et de l'inflorescence des Aracées, soulève la question de savoir si le gradient morphogénétique observé dans les genres avec des fleurs unisexuées existe aussi au niveau physiologique ou moléculaire ? Une étude de l'expression des gènes le long de l'inflorescence permettrait certainement de découvrir la nature génétique des différents types de fleur chez les Aracées. Soulignons que les processus morphogénétiques ne sont pas nécessairement les mêmes dans des genres voisins. Dès lors, comme la phylogénie de plusieurs tribus d'Aracées est connue, il serait intéressant d'analyser les changements homéotiques chez des taxons étroitement apparentés (chapitre 3 - Morphologie et biologie florales, p. 97). De façon générale, le développement floral aide à comprendre la nature de structures qui ne sont pas facilement reconnaissables sur les inflorescences matures. Cependant, jusqu'à maintenant, l'étude du développement n'a pas été très utile pour déterminer les relations phylogéniques. C'est plutôt l'inverse. Et cela n'est pas surprenant. Au cours de l'évolution, ce sont les structures matures, fonctionnelles, qui sont soumises à la sélection naturelle. Le type de morphogénèse est donc une conséquence de la nature des structures matures qui ont été sélectionnées durant l'évolution. Ceci expliquerait pourquoi nous avons besoin d'une phylogénie bien résolue pour comprendre la morphogénèse dans une perspective évolutive.

Nous avons vu dans le chapitre 4 que les pollinisateurs ne sont pas connus pour plusieurs genres d'Aracées guyanaises. Mener des études sur l'écologie de la pollinisation permettrait certes de mieux connaître la diversité biologique guyanaise mais surtout d'avoir une compréhension plus globale des relations développées entre cette famille de plante et les insectes pollinisateurs. Un groupe qui nous semble particulièrement intéressant est celui des Lasioidées guyanaises (*Anaphyllopsis*, *Dracontium*, *Urospatha*). Nous avons essayé de déterminer leurs pollinisateurs durant plusieurs missions sans résultats vraiment probants. Pourtant, cette absence de résultats clairs confirme l'originalité de leur mode de pollinisation. Dans ce groupe, *Dracontium polyphyllum* pourrait représenter le premier exemple de pollinisation d'une Aracée par duperie en Amérique du Sud (chapitre 4 - Les modes de pollinisation,

p. 110). Un autre groupe dont la pollinisation est encore inconnue est la sous-famille des Lentilles d'eau, les Lemnoidées, qui n'a été incluse que tout récemment, soit en 2010, dans la famille des Aracées (« officiellement » la sous-famille des Lemnoidées n'a pas encore de description botanique valide). La conquête du milieu aquatique s'est accompagnée chez ces plantes d'une réduction extrême de leur taille... et conséquemment des dimensions de l'inflorescence (moins de 5 mm, chapitre 2 - Dynamique de la croissance et organisation de la tige, p. 58). À tel point qu'il y a actuellement un débat parmi les spécialistes pour savoir si l'inflorescence réduite des Lemnoidées correspond à une seule fleur bisexuée ou à deux fleurs bisexuées ayant chacune gardé une fonction sexuelle différente (Bogner 2010). Quoi qu'il en soit, les défis techniques, pour qui veut comprendre la pollinisation ou décrire le développement, sont de « taille » face à la petitesse des inflorescences de cette sous-famille. Les Lentilles d'eau ont-elles conservé une pollinisation entomophile ou ont-elles évolué vers une pollinisation hydrophile ? Voilà un sujet de recherche fort original. Pour finir, sur les questions de pollinisation, il serait instructif d'utiliser des méthodes de biogéographie comparée pour étudier la pollinisation de plantes qui appartenaient jusqu'à tout récemment au même genre ; mentionnons, d'une part, *Schismatoglottis* (Asie) et *Philonotium* (Amérique du Sud) et, d'autre part, *Homalomena* (Asie) et *Adelonema* (Amérique du Sud). Est-ce que deux espèces phylogénétiquement et morphologiquement proches et évoluant dans des environnements différents (conditions météorologiques, entomofaunes) ont gardé le même mode de pollinisation ?

La thermogenèse est un processus physiologique de l'inflorescence, lié à la pollinisation. Nous avons déjà discuté de la possibilité que la thermogenèse, par son rayonnement infrarouge, puisse jouer un rôle d'attraction « infra-visuelle » direct des pollinisateurs (chapitre 5 -



Coléoptères *Cyclocephala* collectant le pollen de *Philodendron acutatum* (Brésil). Photo A. Maia.

La thermogenèse florale, p. 147). Une étude de physiologie animale sur l'existence de récepteurs aux ondes infrarouges ou le mode de perception des infrarouges par les coléoptères pollinisateurs serait très originale. Un projet plus difficile consisterait à étudier le rôle de la thermogenèse dans la dispersion des odeurs florales. Il nous semble logique qu'une augmentation de température entraîne une plus grande volatilisation et dispersion des odeurs. C'est d'ailleurs une des techniques utilisées dans les maisons pour diffuser des huiles essentielles ou des répulsifs, sauf que la chaleur provient d'une source électrique. Mais connaître la relation qu'il y a entre la température de la source de chaleur et la diffusion d'un bouquet d'odeur en milieu naturel est plus difficile. Il s'agit là d'un ambitieux projet de thermodynamique. Pour compliquer encore un peu les choses, rappelons que la thermogenèse peut jouer plusieurs rôles au sein de l'inflorescence (chapitre 5 - La thermogenèse florale, p. 147) et donc être soumises à des contraintes autres que celles liées à la dispersion des odeurs. Citons un travail fort intéressant sur le chou puant asiatique (*Symplocarpus renifolius*), une espèce tempérée dont la température du spadice durant la phase de réceptivité des stigmates atteint les 23 °C ($\pm 0,6$), alors que l'air ambiant est à 11 °C, et qui correspond au taux maximum de germination et de croissance de son pollen (Seymour *et al.* 2009). Qu'en est-il des espèces tropicales ? De nombreuses espèces d'Aracées fleurissent la nuit, alors que la température ambiante, de 23-24 °C en début de soirée, peut descendre à 19°C au petit matin (chapitre 5 - La thermogenèse florale, p. 137). L'optimum de germination du pollen est connu pour 22 espèces de plantes à fleurs cultivées par l'homme et varie entre 7 et 40 °C. La seule espèce tropicale citée est le Chérimolier (*Annona cherimola*) dont la température optimale de germination du pollen est 25 °C (Seymour *et al.* 2009). Contrairement aux espèces tempérées, peut être, après tout, que les espèces tropicales n'ont pas de contraintes thermiques fortes pour la germination du pollen et que ce facteur influence peu l'efficacité de la pollinisation. Mais encore faudrait-il avoir des données précises pour en discuter...

M. Gibernau a été contacté à plusieurs reprises par des compagnies fournisseur d'énergie au sujet de l'utilisation possible de plantes thermogéniques comme source de chaleur d'appoint « bio ». Il serait original de chauffer une chambre à l'aide de quelques Aracées en fleurs. En prenant soin évidemment de sélectionner les espèces dont l'odeur est agréable. Malheureusement tout cela est encore illusoire, non pas qu'il soit théoriquement impossible de chauffer une pièce avec des plantes, mais bien parce qu'il n'existe pas de système végétal modulable à la demande. De plus, ce « chauffage bio » ne serait opérationnel que lors de la floraison (une nuit par inflorescence), alors qu'il est impossible de synchroniser artificiellement un ensemble de floraisons provenant d'individus différents. Par contre, il pourrait s'avérer intéressant d'un point de vue biotechnologique de maîtriser les processus cellulaires. Après quelques décennies d'études physiologiques, les futurs développements de cette thématique de recherche résident probablement dans la découverte des molécules actives et des gènes impliqués dans la régulation de la thermogenèse en utilisant des approches de métabolomique (Ito *et al.* 2013) et de génomique.

L'un des développements récents les plus importants dans notre compréhension de la pollinisation est venu de la chimie ou plutôt de l'écologie chimique. Il est, depuis quelques

années, facile de prélever les odeurs *in situ* sans devoir couper ou apporter au laboratoire la fleur à étudier. Cela a permis d'étudier les fleurs dans leur environnement naturel mais aussi de faire des prélèvements sur une même fleur à différents moments de la journée ou de l'anthèse. Nous connaissons les molécules composant les odeurs florales de certaines espèces que nous pouvons comparer de manière quantitative (chapitre 4 - Les modes de pollinisation, p. 118). Bien que de plus en plus de travaux portent sur les odeurs florales des Aracées, le corpus de données demeure encore fragmentaire. Malgré tout, deux thèmes de recherche semblent prometteurs. Connaître la composition de l'odeur florale c'est bien, mais savoir quelle(s) molécule(s) dans cette odeur est (sont) responsable(s) de l'attraction des pollinisateurs, c'est encore mieux. De telles données nous permettraient d'en savoir beaucoup sur les mécanismes par lesquels les insectes différencient olfactivement deux espèces-hôtes. Par exemple, quel est le nombre de molécules différentes nécessaire pour qu'un insecte puisse distinguer deux odeurs ? Et à terme, ces données nous permettraient de comprendre comment a évolué la spécificité dans les interactions Aracées - pollinisateurs. Les travaux récents tendent à montrer que, chez les Aracées pollinisées par des *Cyclocephala*, les deux molécules majoritaires de l'odeur florale suffisent à attirer les pollinisateurs (Dötterl *et al.* 2012, Maia *et al.* 2013, Pereira *et al.* 2014). Est-ce que ce résultat est généralisable aux autres espèces pollinisées par des coléoptères ? Qu'en est-il des autres types de pollinisateurs ? Nous n'en savons rien pour le moment. Par exemple, les abeilles euglossines, qui pollinisent les *Anthurium* et les *Spathiphyllum*, prélèvent sur les spadices une huile odorante. La composition de l'odeur florale est-elle la même que celle de l'huile ? Si la réponse est négative, alors comment l'abeille reconnaît-elle



Forêt inondée. Photo M. Gibernau.

l'huile qui a une odeur différente ? Une réponse positive, par contre, signifierait que l'odeur florale des *Anthurium* et des *Spathiphyllum* serait diffusée sous forme d'une huile et non d'un parfum volatil, cas qui serait unique pour l'instant chez les Aracées.

Les Aracées n'interagissent pas seulement avec leurs pollinisateurs mais aussi avec d'autres animaux comme les guêpes parasites des graines ou les frugivores qui consomment les « fruits » (chapitre 6 - Interactions avec les animaux non pollinisateurs, p. 153, p. 168). Les petites guêpes dont nous avons étudié en partie l'écologie sont connues depuis le début du ^{xx}e siècle (Chodat & Visher 1920), mais il s'avère que ni leur taxinomie, ni leur cycle biologique ne sont encore connus. Récemment, ce sujet a été traité dans une thèse défendue au Brésil (Université de Sao Paulo), mais les travaux sur ce sujet restent pourtant rares (Jansen-González 2013). Pour ce qui est de la dispersion des « fruits » d'Aracées par les animaux frugivores, les chauves-souris ont été assez bien étudiées, mais les poissons beaucoup moins. Très peu d'information est disponible concernant la consommation des baies d'Aracées par les mammifères terrestres ou les oiseaux. Par exemple, comment sont dispersées les graines des Aracées terrestres de sous-bois comme les *Caladium* ou les *Dieffenbachia* ? Et quel est le rôle de ces consommateurs de fruits dans la régénération et l'établissement des populations d'Aracées ?

Les Aracées en plus d'être consommées par les animaux sont aussi très utilisées par l'Homme. Sur le plan alimentaire, les Aracées ont connu comme toutes les espèces domestiquées une amélioration génétique via la sélection de variétés de plus en plus performantes d'un point de vue agronomique. On estime à près de 2000 ans l'œuvre d'amélioration agronomique des Taros cultivés (Rao 2010). Certaines variétés intéressantes sont même multipliées *in vitro*. Mais les Aracées sont aussi utilisées comme médicaments naturels (chapitre 7 - Ethnobotanique, p. 183) et pourraient faire l'objet de recherches concernant la présence de molécules thérapeutiquement actives. Un certain nombre de grands laboratoires, surtout pharmaceutiques, font depuis plusieurs années des criblages (*screenings*) de nombreuses plantes, ce qui demande d'importants moyens techniques et financiers. Des approches bio-inspirées ou s'appuyant sur des savoir-faire ethnopharmacologiques permettent a priori d'augmenter les chances de trouver une molécule active. Dans ce cas, on parle souvent de biopiratage car l'industriel acquiert une molécule potentiellement rentable alors que celui qui détenait le savoir traditionnel ne reçoit rien en contrepartie. Il ne faut pas voir là un Eldorado facile, car la probabilité qu'une molécule active soit médicalement vraiment efficace (en terme de dosage et de toxicité) est faible (1/10 000 molécules). En général, il faut aussi compter entre 10 et 15 ans de développement et un coût moyen de 800 millions d'euros pour mettre au point un médicament. Mais cela ne représente certainement pas une raison pour piller les ressources naturelles, ni spolier les savoirs traditionnels. Depuis quelques années, les nations essaient de mettre au point un protocole, qui soulève bien des débats, au sujet des formes de compensation accordées pour l'exploitation de la biodiversité afin de réglementer ce nouveau marché. La France, à l'instar de quelques États membres de l'UE, a décidé de réguler l'accès à ses ressources génétiques et aux connaissances traditionnelles associées. Le projet de loi relatif à la biodiversité pose les bases d'un dispositif national : l'Accès et le Partage des Avantages (APA). Le projet de texte est en cours d'adoption par l'Assemblée nationale. Ce sujet fort épineux dépasse cependant le cadre de ce livre.

Nous croyons que développer et améliorer la multiplication *in vitro* des plantes ornementales serait une façon efficace de produire des plants de qualité et de faire baisser les prix tout en réduisant sensiblement les prélèvements dans les populations naturelles. De telles pratiques ont été développées au Sarawak (Malaisie) avec l'aide du gouvernement pour les Aracées et les Orchidées, deux familles de plantes très prisées sur les marchés horticoles et par les collectionneurs. Nous avons vu qu'en Amazonie, *Heteropsis*, recherché pour ses racines, est certainement le genre d'Aracées le plus exploité (chapitre 7 - Ethnobotanique, p. 189). À tel point que dans certaines régions, les populations naturelles sont en régression. Connaissant la biologie, le cycle de vie (10-20 ans) et le cycle de croissance des racines (6-9 mois), il n'est pas inconcevable d'arriver à développer un mode d'exploitation optimisé comme nous le faisons déjà pour des essences forestières avec des cycles biologiques beaucoup plus longs. De plus, on pourrait mettre au point différents modes de propagation artificielle permettant de rétablir ou d'augmenter les populations d'*Heteropsis*. On peut se poser la question des risques encourus à augmenter la productivité d'un tel système agroforestiers afin de répondre aux besoins des marchés occidentaux plutôt que locaux. Mais, d'un autre côté, l'exploitation de cette espèce existe déjà depuis des années, et parfois de manière intensive. Ne serait-il pas plus approprié d'en rationaliser la récolte par l'application d'un protocole permettant une exploitation, même à plus grande échelle ? Il y a là un débat de société auquel la réponse est loin d'être simple.

Nous avons indiqué au début du chapitre 8 qu'une révision taxinomique des espèces des trois Guyane était en cours de rédaction par T. Croat. Cette étude fera le point sur



Lianes. Photo M. Gibernau.

la taxinomie et la nomenclature des Aracées de Guyane. En Amérique du Sud, plusieurs chercheurs travaillent sur différents aspects de la biologie et de la systématique des Aracées. Soulignons particulièrement les nombreux travaux qui sont actuellement réalisés au Brésil, en Colombie et au Mexique en systématique, anatomie, biogéographie et écologie de la pollinisation. Compte tenu des institutions scientifiques en place et de l'accessibilité au matériel frais, la Guyane offre certainement des avantages tangibles pour les chercheurs intéressés par les Aracées.

Ce livre consacré aux Aracées de Guyane française montre que cette famille de plantes à fleurs ne manque pas d'intérêt tant sur le plan scientifique, éducatif qu'économique. D'un point de vue scientifique, les Aracées, dont la phylogénie est résolue grâce aux développements récents de la systématique, offre un cadre phylogénique précis pour analyser différents phénomènes dans une perspective évolutive : la dynamique des modes de croissance, l'écologie de la graine, la variation des profils thermogéniques, les mécanismes de pollinisations, la diversité des odeurs, le cycle de vie des insectes parasites et la coadaptation plante/fourmi. Étant un groupe de plantes souvent spectaculaires et faciles à reconnaître sur le terrain, les Aracées attirent, bien sûr, l'attention des naturalistes, mais aussi celle du promeneur du dimanche. Dans cette optique, les Aracées constituent une source de matériel fort intéressante pour l'enseignement de la botanique ou la vulgarisation de certains principes de biologie végétale. Enfin, si les Aracées sont connues comme plantes ornementales et maraîchères, leurs utilisations actuelles et potentielles en médecine traditionnelle et dans la vannerie les rendent fort attrayantes à des fins commerciales.

Ceci nous amène au mot de la fin... Les Aracées : un objet biologique original pour le scientifique, un livre ouvert sur la nature pour l'enseignant, une ressource économique pour le producteur et une source d'inspiration pour l'artiste.



Infrutescence d'*Anthurium sagittatum*. Photo M. Gibernau.

Références

- Acebey A., Krömer T., Maass B.L. & Kessler M. 2010. - Ecoregional distribution of potentially useful species of Araceae and Bromeliaceae as non-timber forest products in Bolivia. *Biodiversity and Conservation* 19 : 2553-2564.
- Altricher M., Saenz J., Carrillo E. & Fuller T.K. 2000. - Dieta estacional del Tayassu pecari (Artiodactyla: Tayassuidae) en el parque nacional Corcovado, Costa Rica. *Revista de biología tropical* 48 : 689-702.
- Amaral Jr A. & Gottsberger G. 1977. - Co-adaptações entre *Philodendron* (Araceae) e seus besouros polinizadores. XXVIII. *Congresso Nacional de Botânica, Belo Horizonte*, Resumos (Sessão Técnica II) : 13.
- Amarante C.B., da Silva J.C.F., Müller R.C.S. & Müller A.H. 2011. Avaliação da composição mineral do chá da folha senescente de *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott (Araceae) por espectrometria de absorção atômica cim chama (FAAS). *Química Nova* 34(3) : 419-423.
- Andel van T. 2000. - Non-timber forest products of the North-West district of Guyana. Part II. A field guide. National Herbarium Nederland. Universiteit Utrecht. *Tropenbos-Guyana Series* 8 : 160-161.
- Andel van T., MacKinven A. & Bánki O. 2003. - *Commercial non-timber forest products of the Guiana shield*. Netherlands committee of the World Conservation Union (IUCN) – Guiana Shield Initiative (GSI), Amsterdam, 192 p.
- Andrade I.M. & Mayo S.J. 1998. - Dynamic shoot morphology in *Monstera adansonii* Schott var. *klotzschiana* (Schott) Madison (Araceae). *Kew Bulletin* 53 : 399-417.
- Andrade I.M. & Mayo S.J. 2000. - Dynamic shoot morphology in root-climbing Araceae: *Philodendron rudgeanum* Schott and *Ph. fragrantissimum* (Hook.) G. Don. *Feddes Repertorium* 111 : 295-314.
- APG (Angiosperm Phylogeny Group) 2009. - An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161 : 105-121.
- Arcangeli G. 1883. - Sull'impollinazione in alcune Araceae. *Nuovo Giornale di Botanica Italiana* 15 : 72-97.
- Arcangeli G. 1886. - Osservazioni sull'impollinazione in alcune Araceae. *Ricerche e Lavori nell'Instituto Botanico della Reala Universita di Pisa* : 29-53.
- Arcangeli G. 1890. - Altre osservazioni sul *Draunculus vulgaris* (L.) Schott, e sul suo processo d'impollinazione. *Malpighia* 4 : 254-261.
- Aublet F. 1775. - *Histoire des plantes de la Guiane Française, rangées suivant la méthode sexuelle, avec plusieurs mémoires sur différents objets intéressans, relatifs à la culture et au commerce de la Guiane Française, et une notice des plantes de l'Ifle-de-France*. 4 Tomes réédition J. Cramer 1977 Vaduz (Liechtenstein).
- Azuma H. & Tobe H. 2011. - Molecular phylogenetic analyses of Tofieldiaceae (Alismatales): family circumscription and intergeneric relationships. *Journal of Plant Research* 124 : 349-357.
- Barabé D. 2013. - Aroid floral morphogenesis in relation to phylogeny, in Wilkins P. & Mayo S. (eds), *Early events in Monocot Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge : 279-297.
- Barabé D. & Bertrand C. 1996. - Organogénie florale des genres *Culcasia* et *Cercestis* (Araceae). *Canadian Journal of Botany* 74 : 898-908.

- Barabé D. & Gibernau M. 2000. - Étude comparative de la production de chaleur chez quelques Araceae. *Adansonia* 22 : 253-263.
- Barabé D. & Gibernau M. 2010. - Thermogenic patterns in *Philodendron ornatum* and *P. grandifolium*: a comparative analysis. *Aroideana - International Aroid Society* 33 : 192-200.
- Barabé D. & Lacroix C. 1999. - Homeosis, morphogenetic gradient and the determination of floral identity in the inflorescences of *Philodendron solimoesense* (Araceae). *Plant Systematics and Evolution* 219 : 243-261.
- Barabé D. & Lacroix C. 2000. - Homeosis in the flower of the Araceae: the case of *Philodendron melinonii* (Araceae). *Annals of Botany* 86 : 479-491.
- Barabé D. & Lacroix C. 2002. - Aspects of floral development in *Caladium bicolor* (Araceae). *Canadian Journal of Botany* 80 : 899-905.
- Barabé D. & Lacroix C. 2008a. - Developmental morphology of the flower of *Anthurium jenmani*: a new element in our understanding of basal Araceae. *Botany* 86 : 45-52.
- Barabé D. & Lacroix C. 2008b. - Developmental morphology of the flower of *Anaphyllopsis americana* and its relevance to our understanding of basal Araceae. *Botany* 86 : 1467-1473.
- Barabé D., Lacroix C. & Jeune B. 2000. - Development of the inflorescence and flower of *Philodendron fragrantissimum* (Araceae): a qualitative and a quantitative study. *Canadian Journal of Botany* 78 : 557-576.
- Barabé D., Gibernau M. & Forest F. 2002a. - Zonal thermogenetic dynamics of two *Philodendron* species from two different subgenera (Araceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 139: 79-86.
- Barabé D., Lacroix C. & Jeune B. 2002b. - Study of homeosis in the flower of *Philodendron* (Araceae): a qualitative and quantitative approach. *Annals of Botany* 90 : 579-592.
- Barabé D., Bruneau A., Forest F. & Lacroix C. 2002c. - The correlation between development of atypical bisexual flowers and phylogeny in the Aroideae (Araceae). *Plant Systematics and Evolution* 232 : 1-19.
- Barabé D., Lacroix C. & Jeune B. 2004a. - The game of numbers in homeotic flowers of *Philodendron* (Araceae). *Canadian Journal of Botany* 82 : 1459-1467.
- Barabé D., Lacroix C., Chouteau M. & Gibernau M. 2004b. - On the presence of extracellular calcium oxalate crystals on the inflorescence of Araceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 146 : 181-190.
- Barabé D., Lacroix C. & Jeune B. 2008a. - Quantitative developmental analysis of homeotic changes in the inflorescence of *Philodendron* (Araceae). *Annals of Botany* 101 : 1027-1034.
- Barabé D., Lavallée K. & Gibernau M. 2008b. - Pollen viability and germination in some neotropical aroids. *Botany* 86 : 98-102.
- Barabé D., Lacroix C. & Gibernau M. 2011. - Floral development of *Urospatha*: merosity and phylogeny in the Lasioideae (Araceae). *Plant Systematics and Evolution* 296 : 41-50.
- Barlow P. 1994. - Rhythm, periodicity and polarity as bases for morphogenesis in plants. *Biological Reviews* 69 : 475-525.
- Barthélémy D. & Caraglio Y. 2007. - Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99 : 375-407.
- Bastien D. & Belin-Depoux M. 1998. - L'association-fourmis – aleurodes en Guyane française, in Bournoville R. (ed.), *Interactions insectes-plantes*. INRA-Versailles, Lusignan : 41-45.

- Battie A.J. & Hugues L. 2002. - Ant-plant interactions, in Herrera C. & Pellmyr O. (eds), *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell, Oxford : 211-235.
- Belin-Depoux M. 1991. - Écologie et évolution des Jardins de fourmis en Guyane française. *Revue d'Ecologie (Terre & Vie)* 46 : 1-38.
- Belin-Depoux M. 1993. - Importance des nectaires extra-floraux dans les interactions plantes-fourmis. *Acta Botanica Gallica* 140 : 183-205.
- Bell A.D. 2008. - *Plant form. An illustrated guide to flowering plant morphology*. Timber Press, Portland, 432 p.
- Bennett B.C., Baker B.A. & Andrade P.G. 2002. - Ethnobotany of the Shuar of Eastern Ecuador, in Peters C.M. (ed.), *Advance in Economic Botany*. Vol. 14. New York Botanical Garden Press, 299 p.
- Bernhardt P. 2000. - Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms. *Plant Systematics and Evolution* 222 : 293-320.
- Blanc P. 1978. - *Aspects de la ramification chez des Aracées tropicales*. Thèse, Université Paris VI, France, 83 p.
- Blanc P. 1980. - Observations sur les flagelles des Aracées. *Adansonia sér.* 2, 20 : 325-338.
- Blanc P. 2002. - Être plante à l'ombre des forêts tropicales. Nathan, Paris, 432 p.
- Boggan J., Funk V., Kelloff C., Hoff M., Cremers G. & Feuillet C. 1992 (1^{ère} édition) et 1997 (2^e édition). - Checklist of the plants of the Guianas (Guyana, Surinam, French Guiana). *Smithsonian's Biological Diversity of the Guianas Program publication series* n°30, 238 p.
- Bogner J. 2009. - The free-floating aroids (Araceae) – living and fossil. *Zitteliana* A48/49 : 113-128.
- Bogner J. 2010. - Are the flowers of the duckweeds (Araceae-Lemnoideae) bisexual or unisexual? *Aroideana* 33 : 178-182.
- Bogner J. & Hesse M. 2005. - Zamoiucadoideae, a new subfamily of Araceae. *Aroideana* 28 : 3-20.
- Boos J.O. 1997. - Observations on New World Araceae - Lasieae. *Aroideana* 20 : 13-26.
- Boyce P.C. 1993. - *The genus Arum*. The Royal Botanic Gardens, Kew, London, 197 p.
- Boyce P.C. & Croat T.B. 2014. - *The Überlist of Araceae, Totals for Published and Estimated Number of Species in Aroid Genera*.
<http://www.aroid.org/genera/140601uberlist.pdf>
- Braza F., Alvarez F. & Ascarte T. 1983. - Feeding habits of the red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the llanos of Venezuela. *Mammalia* 47 : 205-214.
- Bröderbauer D., Diaz A. & Weber A. 2012. - Reconstructing the origin and elaboration of insect-trapping inflorescences in the Araceae. *American Journal of Botany* 99 : 1666-1679.
- Buchner R. & Halbritter H. 2000. - *Anthurium gracile*, in Buchner R. & Weber M. (eds), *PalDat - a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval*.
<http://www.paldat.org/index.php?module=search&nav=sd&ID=100513&system=1&permalink=114137>. [consulté le 24 janvier 2013]
- Bunting G.S. 1995. - Araceae, in Berry P.E., Holst B.K. & Yatskievych K. (eds), *Flora of the Venezuelan Guyana*. Vol. 2. *Pteridophytes, Spermatophytes. Acanthaceae-Araceae*. Missouri Botanical Garden, Timber Press : 600-679.
- Cabrera L.I., Salazar G.A., Chase M.W., Mayo S.J., Bogner J. & Dávila P. 2008. - Phylogenetic relationships of aroids and duckweeds (Araceae) inferred

- from coding and noncoding plastid DNA. *American Journal of Botany* 95(9) : 1153-1165.
- Calazans L.S.B., Sakuragi C.M. & Mayo S.J. 2014. - From open areas to forests? The evolutionary history of *Philodendron* subgenus *Meconostigma* (Araceae) using morphological data. *Flora* 209(2) : 117-121.
- Camporese A., Balick MJ., Arvigo R., Esposito RG., Morsellino N., De Simone F. & Tubaro A. 2003. - Screening of anti-bacterial activity of medicinal plants from Belize (Central America). *Journal of Ethnopharmacology* 87 : 103-107.
- Charles-Dominique P. 2003. - Le rôle de la faune sur la régénération forestière naturelle. Numéro spécial : Connaissance et gestion de la forêt guyanaise. *Revue Forestière française* : 195-205.
- Charles-Dominique P. & Cockle A. 2001. - Frugivory and seed dispersal by bats, in Bongers F., Charles-Dominique P., Forget P.-M. & Théry M., *Nouragues* (eds) - *Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest*. Kluwer Academic Publishers, Pays-Bas : 207-215.
- Chartier M. 2011. - *Évolution des interactions plantes-pollinisateurs chez les Aracées : contraintes phylogénétiques et écologiques*. Thèse de Doctorat de l'Université Paul Sabatier, Toulouse, France, 190 p.
- Chartier M., Maia A.C.D. & Gibernau M. 2009. - La pollinisation des Aracées. *Insectes* 154(3) : 5-7.
- Chartier M., Pélozuelo L., Buatois B., Bessière J.-M. & Gibernau M. 2013. - Geographic variations of odour and pollinators, and test for local adaptation by reciprocal transplant of two European *Arum* species (Araceae). *Functional Ecology* 27(6) : 1367-1381.
- Chartier M., Gibernau M. & Renner S.S. 2014. - The evolution of pollinator/plant interaction types in the Araceae. *Evolution* 68 : 1533-1543.
- Chase M.W. & Peacor D.R. 1987. - Crystals of calcium oxalate hydrate on the perianth of *Stelis* SW. *Lindleyana* 2 : 91-94.
- Chen J. & Meeuse B.J.D. 1975. - Purification and partial characterization of two biologically active compounds from the inflorescence of *Saurumatum guttatum* Schott (Araceae). *Plant and Cell Physiology* 16 : 1-11.
- Chodat R. & Visher W. 1920. - Aroidées (vol. X). in Chodat R. (ed.), *La végétation du Paraguay*. Imprimerie Jent, Genève, fascicule 3 : 339-379.
- Chouteau M., Barabé D. & Gibernau M. 2006a. - Floral biology and pollen-ovule ratios in some Neotropical Araceae, and their putative significance. *Plant Systematics and Evolution* 257 : 147-157.
- Chouteau M., Barabé D. & Gibernau M. 2006b. - A comparative study of inflorescence characters and P/O ratios among the genera *Philodendron* and *Anthurium* (Araceae). *International Journal of Plant Sciences* 167 : 817-829.
- Chouteau M., Barabé D. & Gibernau M. 2007a. - Thermogenesis in *Syngonium* (Araceae). *Canadian Journal of Botany* 85 : 184-190.
- Chouteau M., McClure M. & Gibernau M. 2007b. - Pollination ecology of *Monstera obliqua* (Araceae) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 23 : 607-610.
- Chouteau M., Gibernau M. & Barabé D. 2008. - Relationships between floral characters, pollination mechanisms, life forms, and habitats in Araceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 156 : 29-42.
- Chouteau M., Barabé D. & Gibernau M. 2009. - Flowering and thermogenic cycles in two species of *Monstera* (Araceae). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse* 145 : 5-10.
- Cleghorn M.L. 1913. - Notes on the pollination of *Colocasia antiquorum*. *Journal and Proceedings of the Asiatic Society of Bengal* 9 : 313-315.

- Cockle A. 2001. - The dispersal and recruitment of Cyclanthaceae and *Philodendron* (Araceae) understory root-climbing vines, in Bongers F., Charles-Dominique P., Forget P.-M. & Théry M. (eds), *Nouragues - Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest*. Kluwer Academic Publishers, Pays-Bas : 251-263.
- Corbara B. & Dejean A. 1996. - Arboreal nest building and ant-garden initiation by a ponerine ant. *Naturwissenschaften* 83 : 227-230.
- Corbara B., Dejean A. & Orivel J. 1999. - Les «jardins de fourmis» une association originale. *L'Année Biologique, Paris* 38 : 73-89.
- Corbara B., Céréghino R., Dejean A., Lehours A.-C., Leroy C., Pélozuelo L., & Carrias J.F. 2012. - Des plantes tropicales qui forment des mares : les broméliacées-citerne. Quand les fourmis s'en mêlent. *Courrier Nature* 269 : 23-32.
- Coté G. & Gibernau M. 2012. - Distribution of calcium oxalate crystals in floral organs of Araceae in relation to pollination strategy. *American Journal of Botany* 99 : 1231-1242.
- Cremers G. & Hoff M. 1994. - *Inventaire taxonomique des plantes de la Guyane française. IV Les Monocotylédones (Orchidacées, Cyperacées et Poacées exclues)*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 251 p. (Collection Patrimoines Naturels ; 7).
- Croat T.B. 1980. - Flowering behaviour of the Neotropical genus *Anthurium* (Araceae). *American Journal of Botany* 67 : 888-904.
- Croat T.B. 1981. - A revision of *Syngonium* (Araceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68 : 565-651. Voir aussi la page internet : www.aroid.org/genera/syngonium/index.htm.
- Croat T.B. 1994. - The use of New World Araceae as drug plants. *The Journal of Japanese Botany* 69 : 185-203.
- Croat T.B. 1997. - Araceae. Dans: *Guide of the Vascular Plants of Central French Guiana. Part. 1. Pteridophytes, Gymnosperms, and Monocotyledons*. Édité par Mori S., Cremers G., Gracie C., de Granville J.-J., Hoff M. et Mitchell J.D. Memoirs of The New York Botanical Garden, Vol. 76. Part 1 : 167-190.
- Croat T.B., Grib J.J. & Kostelac C.V. 2012. - New species of *Philodendron* (Araceae) in the Guianas. *Aroideana - International Aroid Society* 35 : 65-71.
- Cruden R.W. 1977. - Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- Cruden R.W. 2000. - Pollen grains: whyso many? *Plant Systematics and Evolution* 222 : 143-165.
- Cusimano N., Bogner J., Mayo S.J., Boyce P.C., Wong S.Y., Hesse M., Hettterscheid W.L. A., Keating R.C. & French J.C. 2011. - Relationships within the Araceae: comparison of morphological patterns with molecular phylogenies. *American Journal of Botany* 98 : 654-668.
- Dafni A. & Firmage D. 2000. - Pollen viability and longevity: practical, ecological and evolutionary implications. *Plant Systematics and Evolution* 222 : 113-132.
- D'Arcy W.G., Keating R.C. & Buchmann S.L. 1996. - The calcium oxalate package or so-called resorption tissue in some angiosperms anthers, in d'Arcy W.G. & Keating R.C., *The anther. Form, function and phylogeny*. Cambridge University Press, Cambridge : 159-190.
- Darwin C.R. 1876. - *The Effects of Cross and Self-fertilization in the Vegetable Kingdom*. Murray J. ed., London, 354 p.
- Darwin C.R. 1877. - *The different forms of flowers on plants of the same species*. Murray J. ed., London, 352 p.

- Davidson D.W. 1988. - Ecological studies of neotropical ant gardens. *Ecology* 69 : 1138-1152.
- Davy D. 2007. - *Vannerie et vanniers – Approche ethnologique d'une activité artisanale en Guyane française*. Thèse de doctorat, Université d'Orléans, France, 526 p.
- De Candolle A.P. 1827. - *Organographie végétale, ou description raisonnée des organes des plantes*. Deterville, Paris, 558 p.
- Dejean A., Corbara B., Snelling R.R. & Belin-Depoux M. 1997. - Les jardins de fourmis de Guyane française. Relations entre arbres support, épiphytes et fourmis. *Acta Botanica Gallica* 144 : 333-345.
- Dejean A., Corbara B., Orivel J., Snelling R.R., Delabie J.H.C. & Belin-Depoux M. 2000. - The importance of ant gardens in the pioneer vegetal formations of French Guiana (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 35 : 425-439
- Dejean A., Corbara B., Orivel J. & Leponce M. 2007. - Rainforest canopy ants: the implications of territoriality and predatory behavior. *Functional Ecosystems and Communities* 1 : 105-120.
- Delpino F. 1868. - Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali* XI : 265-352.
- Delpino F. 1874. - Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia nel regno vegetale - sezione terza. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali* XVII : 266-407.
- Delpino F. 1890. - Ancora sulla impollinazione del draconcolo. *Malphigia* IV : 134-135.
- Denizot M. 2007. - *La théorie de la signature des plantes et ses implications*. Académie des sciences et lettres de Montpellier. Conférence. n°3952, Bulletin 37 : 205-216.
- Dobbs A. 1750 (1949). - Arthur Dobbs (1750) and the Discovery of the Pollination of Flowers by Insects. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 76(3) : 217-219.
- Dötterl S., David A., Boland W., Silberbauer-Gottsberger I. & Gottsberger G. - 2012. Evidence for behavioural attractiveness of methoxylated aromatics in a dynastid scarab beetle-pollinated Araceae. *Journal of Chemical Ecology* 38(12) : 1539-1543.
- El-Seedi H.R., Bohlin L., Ghia F. & Torszell K.B.G. 2001. - Ecologically active 2-octanoylcyclohexane-1,3-dione from *Philodendron guttiferum*. *Journal of Chemical Ecology* 27 : 517-521.
- Engler A. 1877. - Vergleichende Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse der Araceae. II. Theil. Ueber Blattstellung und Sprossverhältnisse der Araceae. *Nova Acta Academiae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum* 39 : 159-233. [traduit en 1990. - Comparative studies on the morphology of the Araceae. Part II. On leaf placement and shoot organization of Araceae. Translated and annotated by Ray T.S. et Renner S.S. *Englera* 12 : 1-140.]
- Engler A. 1911. - *Araceae-Lasioideae*. Das Pflanzenreich, IV.23c, Heft 58. Leipzig Verlag von Wilhelm Engelmann, 130 p.
- Engler A. 1912. - *Araceae-Philodendroideae-Philodendreae. Allgemeiner Teil, Homalomeninae und Schismatoglottidinae*. Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus, IV. 23Da. Heft 55. Leipzig Verlag von Wilhelm Engelmann, 134 p.
- Engler A. 1915. - *Araceae-Philodendroideae-Anubiadeae, Aglaonemateae, Dieffenbachieae, Zantedeschieae, Typhonodorea, Peltandreae*. Das Pflanzenreich, IV.23Dc, Heft 64. Leipzig Verlag von Wilhelm Engelmann, 78 p.
- Engler A. 1920. - *Araceae-Aroideae und Araceae-Pistioideae*. Das Pflanzenreich, IV.23f, Heft 73. Leipzig Verlag von Wilhelm Engelmann, 274 p.

- Engler A. & Krause K. 1908. - *Additamentum ad Araceas-Pothoideas; Araceae-Monsteroideae; Araceae-Calloideae*. Das Pflanzenreich, IV.23b, Heft 21, 37. Leipzig Verlag von Wilhelm Engelmann, 160 p.
- Engler A. & Krause K. 1920. - *Additamentum ad Araceas-Philodendroideas ; Araceae-Colocasioideae*. Das Pflanzenreich, IV.23e, Heft 71. Leipzig Verlag von Wilhelm Engelmann, 139 p.
- Erard C. & Sabatier D. 1986. - *Rôle des oiseaux frugivores terrestres dans la dynamique forestière en Guyane française*. Congrès Ornithologique d'Ottawa, juin 1986, Canada, 17 p.
- Erard C., Théry M. & Sabatier D. 1989. - Régime alimentaire de *Rupicola rupicola* (Cotingidae) en Guyane française – Relations avec la frugivorie et la zoochorie. *Revue d'Ecologie (Terre & Vie)* 44 : 47-74.
- Estevez Y., Castillo D., Tangoa Pisango M., Arevalo J., Rojas R., Alban J., Deharo E., Bourdy G. & Sauvain M. 2007. - Evaluation of the leishmanicidal activity of plants used by Peruvian Chayahuita ethnic group. *Journal of Ethnopharmacology* 114 : 254-259.
- FAO 2012. - <http://faostat3.fao.org/home/index.html#VISUALIZE>. consulté en mars 2013.
- Fægri K. & van der Pijl L. 1979. - *The principles of pollination ecology*. 3^e ed. Oxford, New York. Pergamon Press, 244 p.
- Fartyal R.S., Gao J-J., Toda M.J., Hu Y-G., Takano K.T., Suwito A., Katoh T., Takigahira T. & Yin J-T. 2013. - *Colocasiomyia* (Diptera: Drosophilidae) revised phylogenetically, with a new species group having peculiar lifecycles on monsteroïd (Araceae) host plants. *Systematic Entomology* 38 : 763-782.
- Fenster C.B., Armbruster W.S., Wilson P., Dudash M.R. & Thomson J.D. 2004. - Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35 : 375-403.
- Fleury M. 2007. - *Remèdes wayana*. GADEPAM-CRDP, 111 p.
- Fouqué A. 1973/74. - Espèces fruitières d'Amérique tropicale. Famille des Aracées. *Fruits* numéros 28 et 29.
- Fouqué A. 1982. - Les plantes médicinales présente en forêt guyanaise. Famille des Aracées. *Fruits* 37(2) : 113-119.
- Franceschi V.R. & Horner H.T. 1980. - Calcium oxalate crystals in plants. *Botanical Review* 46 : 361-427.
- Franz N.M. 2003. - Systematics of *Cyclanthura* gen. n., a new genus of Derelomini (Coleoptera: Curculionidae). *Insect Systematics and Evolution* 34 : 153-198.
- Franz N.M. 2007. - Pollination of *Anthurium* (Araceae) by derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae). *International Journal of Tropical Biology* 55 : 269-277.
- Galetti M., Laps R. & Pizo M.A. 2000. - Frugivory by Toucans (Ramphastidae) at two altitudes in the Atlantic forest of Brazil. *Biotropica* 32 : 842-850.
- García-Robledo C., Kattan G., Murcia C. & Quintero-Marin P. 2004. - Beetle pollination and fruit predation of *Xanthosoma daguense* (Araceae) in an Andean cloud forest in Colombia. *Journal of Tropical Ecology* 20 : 459-469.
- Garreau M. 1851. - Mémoire sur les relations qui existent entre l'oxygène consommé par le spadice de l'*Arum italicum*, en état de paroxysme, et la chaleur qui se produit. *Annales des Sciences naturelles, Botanique* 3e série, 16 : 250-256.
- Garty J., Kunin P., Delarea J. & Weiner S. 2002. - Calcium oxalate and sulphate-containing structures on the thallial surface of the lichen *Ramalina lacera*: response to polluted air and simulated acid rain. *Plant, Cell and Environment* 25 : 1591-1604.

- Gaulin S.J.C., Knight D.H. & Gaulin C.K. 1980. - Local variance in *Alouatta* group size and food availability on Barro Colorado Island. *Biotropica* 12 : 137-143.
- Gauthier M-PL., Barabé D. & Bruneau A. 2008. - Molecular phylogeny of the genus *Philodendron* (Araceae): delimitation and infrageneric classification. *Botanical Journal of the Linnean Society* 156 : 13-27.
- Gerlach G. & Schill R. 1991. - Composition of orchid scents attracting euglossine bees. *Botanica Acta* 104 : 379-391.
- Gibernau M. 2003. - Pollinators and visitors of Aroid inflorescences. *Aroideana - International Aroid Society* 26 : 66-83.
- Gibernau M. 2011. - Pollinators and visitors of aroid inflorescences: an addendum. *Aroideana - International Aroid Society* 34 : 70-83.
- Gibernau M. 2015a. - Pollination ecology of two *Dieffenbachia* in French Guiana. *Aroideana - International Aroid Society* 38(EN2) : 38-66.
- Gibernau M. 2015b. - Floral Biology, Pollination Ecology & Genetics of *Dieffenbachia* (Araceae) – a review. *Aroideana - International Aroid Society* 38 : 19-28.
- Gibernau M. & Barabé D. 2000. - Thermogenesis in three *Philodendron* species (Araceae) of French Guiana. *Canadian Journal of Botany* 78 : 685-689.
- Gibernau M. & Barabé D. 2002. - Pollination ecology of *Philodendron squamiferum* (Araceae). *Canadian Journal of Botany* 80 : 316-320.
- Gibernau M. & Barabé D. 2012. - Des fleurs à « sang chaud ». *Pour la Science* Dossier N°77(Octobre-Décembre) : 74-80.
- Gibernau M. & Chartier M. 2010. - Les Aracées : une diversité d'arômes ou les différentes stratégies de la séduction. *Les Courriers de la Nature* 260 : 26-32.
- Gibernau M., Barabé D., Cerdan P. & Dejean A. 1999. - Beetle pollination of *Philodendron solimoesense* (Araceae) in French Guiana. *International Journal of Plant Sciences* 160 : 1135-1143.
- Gibernau M., Barabé D. & Labat D. 2000. - Flowering and pollination of *Philodendron melinonii* (Araceae) in French Guiana. *Plant Biology* 2(3) : 331-334.
- Gibernau M., Albre J., Dejean A. & Barabé D. 2002. - Seed predation in *Philodendron solimoesense* (Araceae) by chalcid wasps (Hymenoptera). *International Journal of Plant Sciences* 163 : 1017-1023.
- Gibernau M., Barabé D., Labat D., Cerdan P. & Dejean A. 2003. - Reproductive biology of *Montrichardia arborescens* (Araceae) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 19 : 103-107.
- Gibernau M., Macquart D. & Przetak G. 2004. - Pollination in the genus *Arum* – a review. *Aroideana - International Aroid Society* 27 : 148-166.
- Gibernau M., Barabé D., Moisson M. & Trombe A. 2005. - Physical constraints on temperature difference in some thermogenic aroid inflorescences. *Annals of Botany* 96 : 117-125.
- Gibernau M., Orivel J., Delabie J.H.C., Barabé D. & Dejean A. 2007. - An asymmetrical relationship between an arboreal ponerine ant and a trash-basket epiphyte (Araceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 91 : 341-346.
- Gibernau M., Orivel J., Dejean A., Delabie J. & Barabé D. 2008. - Flowering as a key factor in ant-*Philodendron* interactions. *Journal of Tropical Ecology* 24 : 689-692.
- Gibernau M., Chartier M. & Barabé D. 2010a. - Recent advances towards an evolutionary comprehension of Araceae pollination, in Seberg O., Petersen G., Barford A.S. & Davis J. (eds), *Diversity, Phylogeny, and Evolution in the Monocotyledons. Proceedings of the Fourth International Conference*

- on the *Comparative Biology of the Monocotyledons*. University Press, Copenhagen : 101-114.
- Gibernau M., Chouteau M., Lavallée K. & Barabé D. 2010b. - Notes on the Phenology, Morphometry and Floral Biology of *Anaphyllopsis americana* (Araceae). *Aroideana - International Aroid Society* 33 : 183-191.
- Gibernau M., Chartier M. & Quilichini A. 2014. - Évolution des systèmes de pollinisation chez les Aracées. *Espèces* 11 : 20-29.
- Gonçalves E.G. 2005. - A revision of the genus *Dracontioides* Engl. (Araceae), including a new species from Bahia, Brazil. *Aroideana - International Aroid Society* 28 : 21-31.
- Gonçalves E.G. & Maia A.C.D. 2006. - New evidence of pollination in *Gearum brasiliense* (Araceae - Spathicarpeae). *Aroideana - International Aroid Society* 29 : 148-151.
- Gonçalves-Macedo E., Gomes Dos Santos Filho B., Vilhena Potiguara R.C. (de) & Barbosa Dos Santos D.S. 2005. - Anatomia e Arquitetura Foliar de *Montrichardia linifera* (Arruda) Shott (Araceae), Espécie de Várzea Amazônica. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi série Ciências Naturais* 1 : 19-43.
- Gottsberger G., Silberbauer-Gottsberger I. & Dötterl S. 2013. - Pollination and floral scent differentiation in species of the *Philodendron bipinnatifidum* complex (Araceae). *Plant Systematics and Evolution* 299 : 793-809.
- Gould S.J. 1977. - *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Harvard, 501 p.
- Gourmel C. 2008. - Étude de l'expansion des populations de moucou-moucou (*Montrichardia* spp. Araceae) dans les savannes inondables de Kaw (Guyane française). Rapport Master 2 Professionnel Ecologie & Gestion de la Biodiversité, Université Paul Sabatier, Toulouse, France, 63 p.
- Govaerts R. & Frodin D.C. 2002. - *World checklist and bibliography of Araceae*. Royal Botanic Gardens, Kew, 560 p.
- Grayum M.H. 1987. - A summary of evidence and arguments supporting the removal of *Acorus* from the Araceae. *Taxon* 36(4) : 723-729.
- Grayum M.H. 1990. - Evolution and phylogeny of the Araceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77 : 628-697.
- Grayum M.H. 1996. - Revision of *Philodendron* subgenus *Pteromischum* (Araceae) for Pacific and Caribbean tropical America. *Systematic Botany Monographs* 47 : 1-233.
- Grenand P., Moretti C., Jacquemin H. & Prévost M-F. 2004. - *Pharmacopées traditionnelles en Guyane*. IRD Édition, Paris, 816 p.
- Gunawardena A.L.A.N. & Dengler N. 2006. - Alternative modes of leaf dissection in monocotyledons. *Botanical Journal of the Linnean Society* 150 : 25-44.
- Gunawardena A.L.A.N., Sault K., Donnelly P. & Greenwood J.S. 2005. - Programmed cell death and leaf morphogenesis in *Monstera obliqua* (Araceae). *Planta* 221 : 607-618.
- Hadacek F. & Weber M. 2002. - Club-shaped organs as additional osmophores within the *Sauromatum* inflorescence: odour analysis, ultrastructural changes and pollination aspects. *Plant Biology* 4 : 367-383.
- Haigh A., Clark B., Reynolds L., Mayo S.J., Croat T.B., Lay L., Boyce P.C., Mora M., Bogner J., Sellaro M., Wong S.Y., Kostelac C., Grayum M.H., Keating R.C., Ruckert G., Naylor M.F. & Hay A. 2011. - *CATE Araceae*, CATE Araceae Team. <http://araceae-monocot.org> (consulté en Janvier 2015).
- Hallé F. 1999. - *Éloge de la plante, Pour une nouvelle biologie*. Le Seuil, Paris, 320 p.

- Hallé F. & Oldeman R.A.A. 1970. - *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson, Paris, 178 p.
- Hallé F., Oldeman R.A.A. & Tomlinson P.B. 1978. - *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag, Berlin, 441 p.
- Hardy C.R. & Stevenson D.W. 2000. - Development of the gametophytes, flower, and floral vasculature in *Cochlostema odoratissimum* (Commelinaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 134 : 131-157.
- Harder L.D. 1998. - Pollen-size comparisons among animal-pollinated angiosperms with different pollination characteristics. *Biological Journal of the Linnean Society* 64 : 513-525.
- Henriquez C.L., Arias T., Pires J.C., Croat T.B. & Schaal B.A. 2014. - Phylogenomics of the plant family Araceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 75(6) : 91-102.
- Henry O., Feer F. & Sabatier D. 2000. - Diet of the Lowland Tapir (*Tapirus terrestris* L.) in French Guiana. *Biotropica* 32 : 364-368.
- Hentrich H., Kaiser R. & Gottsberger G. 2007. - Floral scent collection at the perfume flowers of *Anthurium rubrinervium* (Araceae) by the kleptoparasitic orchid bee *Aglae caerulea* (Euglossini). *Ecotropica* 13 : 149-155
- Hentrich H., Kaiser R. & Gottsberger G. 2010. - Floral biology and reproductive isolation by floral scent in three sympatric aroid species in French Guiana. *Plant Biology* 12(4) : 587-596.
- Herk van A.W.H. 1937. - Die chemischen Vorgänge in Sauromatum-Kolben. *Recueil des travaux botaniques Néerlandais* 34 : 69-156.
- Hesse M. 2006. - Reasons and consequences of the lack of a sporopollenin extensin in Aroideae (Araceae). *Flora* 201 : 421-428.
- Hibert F., Sabatier D., Andrivot J., Scotti-Saintagne C., Gonzalez S., Prévost M-F., Grenand P., Chave J., Caron H. & Richard-Hansen C. 2011. - Botany, genetics and ethnobotany: a crossed investigation on the elusive tapir's diet in French Guiana. *PLoS One* 6(10) : e25850.
- Hibert F., Taberlet P., Chave J., Scotti-Saintagne C., Sabatier D. & Richard-Hansen C. 2013. - Unveiling the Diet of Elusive Rainforest Herbivores in Next Generation Sequencing Era? The Tapir as a Case Study. *PLoS One* 8(4) : e60799.
- Hilu K.W., Borsch T., Müller K., Soltis D.E., Soltis P.S., Savolainen V., Chase M.W., Powell M.P., Alice L.A., Evans R., Sauquet H., Neinhuis C., Slotta T.A., Rohwer J.G., Campbell C.S. & Chatrou L.W. 2003. - Angiosperm phylogeny based on matK sequence information. *American Journal of Botany* 90 : 1758-1776.
- Hoff M. & Cremers G. 1996. - *Index des noms de lieux des récoltes botaniques en Guyane française*. Sylvolab-Guyane, Kourou, 161p. (Studies on the Flora of the Guianas ; n° 77).
- Hoff M. & Cremers G. 2005. - Le jardin Guyanais – inventaire des plantes cultivées et des adventices des jardins de Guyane française. *Journal Botanique Société botanique de France* 29 : 3-40.
- Hoff M., Cremers G., Feuillet C. & de Granville J.-J. 1989. - La banque de données « Aublet » de l'herbier du centre ORSTOM de Cayenne (CAY). *Bulletin du Jardin botanique National de Belgique* 59 : 171-178.
- Hoffman B. 1997. - *The biology and use of Nibbi Heteropsis flexuosa (Araceae): the source of an aerial root fiber product in Guyana*. M.Sc. thesis, Florida International University, Miami, Florida, USA, 146 p.
- Hugget B. & Tomlinson P.B. 2010. - Aspects of vessel dimensions in the aerial roots of epiphytic Araceae. *International Journal of Plant Sciences* 171 : 362-369.

- Ito K. & Seymour R.S. 2005. - Expression of uncoupling protein and alternative oxidase depends on lipid or carbohydrate substrates in thermogenic plants. *Biology Letters* 1 : 427-430.
- Ito K., Takahashi H., Umekawa Y., Imamura T., Kawasaki S., Ogata T., Kakizaki Y. & Seymour R.S. 2013. - Metabolite profiling reveals tissue- and temperature-specific metabolomic responses in thermoregulatory male florets of *Dracunculus vulgaris* (Araceae). *Metabolomics* 9 : 919-930.
- Iwano M., Entani T., Shiba H., Takayama S. & Isogai A. 2004. - Calcium crystals in the anther of *Petunia*: the existence and biological significance in the pollination process. *Plant Cell Physiology* 45 : 40-47.
- Janzen-González S. 2013. - *Estratégias de uso de sementes como recurso alimentar em Chalcidoidea (Hymenoptera)*. Thèse de la Faculté de Philosophie, Sciences et Lettres de Ribeirão Preto de l'Université de São Paulo, Brésil, 79 p.
- Jarmuszkiwicz W., Sluse-Goffart C.M., Vercesi A.E. & Sluse F.E. 2001. - Alternative oxidase and uncoupling protein: thermogenesis versus cell energy balance. *Bioscience Reports* 21 : 213-222.
- Jeannoda-Robinson V. 1977. - *Contribution à l'étude de l'architecture des herbes*. Thèse. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France, 76 p.
- Jouglet D. 2004. - L'horticulture guyanaise fleurit les intérieurs. *Antiane* 59 : 4-5.
- Julliot C. & Sabatier D. 1993. - Diet of the Red Howler Monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology* 14(4) : 527-549.
- Jürgens A., Witt T. & Gottsberger G. 2002. - Pollen grain numbers, ovule numbers and pollen-ovule ratios in Caryophylloideae: correlation with breeding system, pollination, life form, style numbers, and sexual system. *Sexual Plant Reproduction* 14 : 279-289.
- Jussieu A.L. de. 1789. - *Genera plantarum*. Herissant et Barrois T., Paris, 498 p.
- Juszczuk I.M. & Rychter A.M. 2003. - Alternative oxidase in higher plants. *Acta Biochimica Polonica* 50 : 1257-1271.
- Kaplan D.R. 1984. - Alternative modes of organogenesis in higher plants, in White R.A. & Dickinson W.C., *Contemporary problems in plant anatomy*. Academic Press, New York : 261-300.
- Katz E., López C.L., Fleury M., Miller R.P., Payé V., Dias T., Silva F., Oliveira Z. & Moreira E. 2012. - No greens in the forest? Note on the limited consumption of greens in the Amazon. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 81(4) : 283-293.
- Keating R.C. 2002. - *Anatomy of the monocotyledons IX. Acoraceae and Araceae*. Oxford Univ. Press, New York, 340 p.
- Klocke D., Schmitz A., Soltner H., Bousack H. & Schmitz H. 2011. - Infrared receptors in pyrophilous ("fire loving") insects as model for new un-cooled infrared sensors. *Beilstein Journal of Nanotechnology* 2 : 186-197.
- Knuth P. 1906-09. - *Handbook of flower pollination*. 3 Volumes. Oxford, Clarendon Press : 488-501.
- Kölreuter J.G. 1761. - *Vorläufige Nachricht von einigen, das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen* - Leipzig : in der Gleditschischen Handlung, 156 p.
- Kraemer M. & Schmitt U. 1999. - Possible pollination by hummingbirds in *Anthurium sanguineum* Engl. (Araceae). *Plant Systematics and Evolution* 217 : 333-335.

- Krause K. 1913. - *Araceae-Philodendroideae-Philodendreae ; Philodendrinae*. Das Pflanzenreich, IV.23Db, Heft 60. Leipzig Verlag von Wilhelm Engelmann, 143 p.
- Labandeira C.C. 2013. - A paleobiologic perspective on plant-insect interactions. *Current Opinion in Plant Biology* 16 : 414-421.
- Lamarck J.-B. Chevalier de. 1784. - *Encyclopédie méthodique – Botanique*. Tome troisième. Pancoucke, Paris, 759 p.
- Le Bail P.-Y., Keith P. & Planquette P. 2000. - *Atlas des poissons d'eau douce de Guyane*. Tome 2. Fascicule II *Sillunifformes*. M.N.H.N/S.P.N., Paris 286 p. (Collection Patrimoine naturels ; 43(II)).
- Le Bellec F. & Renard V. 1997. - *Le grand livre des fruits tropicaux*. Orphie, Saint Denis, 189 p.
- Lee S. 1978. - A factor analysis of the functional significance of angiosperm pollen. *Systematic Botany* 3 : 1-19.
- Leguet A., Gibernau M., Shintu L., Caldarelli S., Moja S., Baudino S. & Caissard J.-C. 2014. - Evidence for early intracellular accumulation of volatile compounds during spadix development in *Arum italicum* L. and preliminary data on some tropical Aroids. *Naturwissenschaften* 101(8) : 623-635.
- Leick E. 1915. - Die erwärmungstypen der Araceen und ihre blütenbiologische deutung. *Berichte Deustchen Botanischen Gesellschaft* 33 : 350-351.
- Lemée A. 1955. - *Flore de la Guyane française. Tome I – Ptéridophytes à Droséracées*. Lechevalier P. éditeur, Paris : 237-267.
- Lemon G.D. & Posluszny U. 2000a. - Shoot development and evolution in *Pistia stratiotes* (Araceae). *International Journal of Plant Sciences* 161 : 721-732.
- Lemon G.D. & Posluszny U. 2000b. - Comparative shoot development and evolution in the Lemnaceae. *International Journal of Plant Sciences* 161 : 733-748.
- Les D.H., Crawford D.J., Landolt E., Gabel J.D. & Kimball R.T. 2002. - Phylogeny and Systematics of Lemnaceae, the Duckweed family. *Systematic Botany* 27(2) : 221-240.
- Li N.-N., Toda M.J., Fu Z., Chen J.-M., Li S.-H. & Gao J.-J. 2014. - Taxonomy of the *Colocasiomyia gigantea* group (Diptera, Drosophilidae), with descriptions of four new species from Yunnan, China. *ZooKeys* 406 : 41-64.
- Lloyd D.G. & Wells M.S. 1992. - Reproductive biology of a primitive angiosperm, *Pseudowintera colorata* (Winteraceae), and the evolution of pollination systems in the Anthophyta. *Plant Systematics and Evolution* 181 : 77-95.
- Longuefosse J.-L. 2006. - *Le Guide de phytothérapie Créole*. Editions Orphie, Saint-Denis, 371 p.
- López H.A., Anton A.M., & Galetto L. 2005. - Pollen-pistil size correlation and pollen-size-number trade-off in species of Argentinian Nyctaginaceae with different pollen reserves. *Plant Systematics and Evolution* 256 : 69-73.
- Lopez J., Rodriguez-Riano T., Ortega-Olivencia A., Devesa J.A. & Ruiz T. 1999. - Pollination mechanisms and pollen-ovule ratios in some Genisteae (Fabaceae) from Southwestern Europe. *Plant Systematics and Evolution* 216 : 23-47.
- Lord E.M. & Eckard K.J. 1984. - Incompatibility between the dimorphic flowers of *Collomia grandiflora*, a cleistogamous species. *Science* 223 : 695-696.
- Lucas C.M. 2008. Within Flood Season Variation in Fruit Consumption and Seed Dispersal by Two Characin Fishes of the Amazon. *Biotropica* 40 : 581-589.

- Madison M.T. 1977a. - A revision of *Monstera* (Araceae). *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University* 2017 : 1-101.
- Madison M. 1977b. - Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2 : 1-13.
- Madison M. 1979. - Additional observations on antgardens in Amazonas. *Selbyana* 5 : 107-115.
- Madonado M., Sakuragui C.M., Trigo J.R. & Rodrigues D. 2015. - The selective florivory of *Erioscelis emarginata* matches its role as a pollinator of *Philodendron*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 156 : 290-300.
- Maia A.C.D. 2011. - *Olfactory attraction in Cyclocephalini-Aroid (Scarabaeidae, Dynastinae, Araceae) pollination systems and captivity rearing of Cyclocephala Beetles*. Thèse, co-tutelle : Université de Paraíba (Brésil) - Université Paul Sabatier, Toulouse (France), 96 p.
- Maia A.C.D. & Schlindwein C. 2006. - *Caladium bicolor* (Araceae) and *Cyclocephala celata* (Coleoptera, Dynastinae): a well-established pollination system in the northern Atlantic rainforest of Pernambuco, Brazil. *Plant Biology* 8 : 529-534.
- Maia A.C.D., Schlindwein C., Navarro D.M.A.F. & Gibernau M. 2010. - Pollination of *Philodendron acutatum* (Araceae) in the Atlantic Forest of north-eastern Brazil: a single scarab beetle species guarantees high fruit set. *International Journal of Plant Sciences* 171 : 740-748.
- Maia A.C.D., Dötterl S., Kaiser R., Silberbauer-Gottsberger I., Teichert H., Gibernau M., do Amaral Ferraz Navarro D.M., Schlindwein C. & Gottsberger G. 2012. - The key role of 4-methyl-5-vinylthiazole in the attraction of scarab beetle pollinators: a unique olfactory floral signal shared by Annonaceae and Araceae. *Journal of Chemical Ecology* 38 : 1072-1080.
- Maia A.C.D., Gibernau M., Carvalho A.T., Gonçalves E.G. & Schlindwein C. 2013. - The cowl does not make the monk: scarab beetle pollination of the Neotropical aroid *Taccarum ulei* (Araceae, Spathocarpeae). *Biological Journal of the Linnean Society* 108 : 22-34.
- Maia A.C.D., Gibernau M., Dötterl S., Navarro D.M.A.F., Seifert K., Müller T. & Schlindwein C. 2013. - The floral scent of *Taccarum ulei* (Araceae): attraction of scarab beetle pollinators to an unusual aliphatic acyloin. *Phytochemistry* 93 : 71-78.
- Maloof J.E. & Inouye D.W. 2000. - Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* 81 : 2651-2661.
- Martius C.F.P. 1831. - Ueber die Art der Befruchtung bei einigen Aroideen und über die charakteristik mehrerer Gattungen dieser Familie. *Flora* 14 : 449-460.
- Mauborgne J.P.P., Rossano Imbimbo A., Finbarr O'Donova J. & Torres J. 2010. - Pulp Production. *Brevet N° US2010/0186912 A1*. Jul. 29, 2010.
- Mavrodiev E. 2009. - Classical morphology of plants as an elementary instance of classical invariant theory. *PLoS One* 4(9) : e6969.
- Mayo S.J. 1986. - *Systematics of Philodendron Schott (Araceae) with special reference to inflorescence characters*. Ph.D. Thesis, University of Reading, UK, 972 p.
- Mayo S.J. 1991. - A revision of *Philodendron* subgenus *Meconostigma* (Araceae). *Kew Bulletin* 46 : 601-681.
- Mayo S.J., Bogner J. & Boyce P.C. 1997. - *The genera of Araceae*. The Trustees, Royal Botanical Gardens, Kew, 370 p.
- McCann C. 1943. - 'Light-windows' in certain flowers. *Journal of Bombay Natural History Society* 44 : 182-185.

- Melville R. & Wrigley F.A. 1969. - Fenestration in the leaves of *Monstera* and its bearing on the morphogenesis and colour pattern of leaves. *Botanical Journal of the Linnean Society* 62 : 1-16.
- Miller P. 1724. - *The Gardeners and florists dictionary; a Complete system of horticulture* (deux volumes). Rivington C., Londres. 220 p.
- Miyake T. & Yafuso M. 2003. - Floral scents affect reproductive success in fly-pollinated *Alocasia odora* (Araceae). *American Journal of Botany* 90 : 370-376.
- Muelas-Serrano S., Nogal J.J., Martínez-Díaz R.A., Escario J.A., Martínez-Fernández A.R. & Gómez-Barrio A. 2000. - In vitro screening of American plant extracts on *Trypanosoma cruzi* and *Trichomonas vaginalis*. *Journal of Ethnopharmacology* 71 : 101-107.
- Müller H. 1883. - *The Fertilisation of Flowers*. (traduit par D'Arcy Wentworth Thompson). Macmillan, London, 669 p.
- Muller J. 1979. - Form and function in angiosperm pollen. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66 : 593-632.
- Nauheimer L., Metzler D. & Renner S.S. 2012. - Global history of the ancient monocot family Araceae inferred with models accounting for past continental positions and previous ranges based on fossils. *New Phytologist* 195 : 938-950.
- Onda Y., Kato Y., Abe Y., Ito T., Morohashi M., Ito K., Ichikawa M., Matsukawa K., Kakizaki Y., Koiwa H. & Ito K. 2008. - Functional coexpression of the mitochondrial alternative oxidase and uncoupling protein underlies thermoregulation in the thermogenic florets of skunk cabbage. *Plant Physiology* 146 : 636-645.
- Orivel J. & Dejean A. 1999. - Selection of epiphyte seeds by ant-gardens ants. *Ecoscience* 6 : 51-55.
- Orivel J. & Leroy C. 2011. - The diversity and ecology of ant gardens (Hymenoptera: Formicidae; Spermatophyta: Angiospermae). *Myrmecological News* 14 : 73-85.
- Orivel J., Errard C. & Dejean A. 1997. - Ant gardens: interspecific recognition in parabiotic species. *Beh. Ecol. Sociobiology* 40 : 87-93.
- Orivel J., Dejean A. & Errard C. 1998. - Active role of two ponerine ants in the elaboration of ants gardens. *Biotropica* 30 : 487-491.
- Otero R., Núñez V., Barona J., Fonengra R., Jiménez S.L., Osorio R.G., Saldarriaga M. & Díaz A. 2000. - Snakebites and ethnobotany in the northwest region of Colombia. Part III: Neutralization of the haemorrhagic effect of *Bothrops atrox* venom. *J. Ethnopharmacol.* 73 : 233-241.
- Ottaviano E., Sari-Gorla M. & Arenari I. 1983. - Male gametophyte competitive ability in maize selection and implications with regard to the breeding system, in Mulcahy D.L. & Ottaviano E. (eds), *Pollen: biology and implication for plant breeding*. Elsevier, Amsterdam : 367-374.
- Pacini E., Guarnieri M. & Nepi M. 2006. - Pollen carbohydrates and water content during development, presentation, and dispersal: a short review. *Protoplasma* 228 : 73-77.
- Patt J.M., Hartmann T.G., Creekmore R.W., Elliott J.J., Schal C., Lech J. & Rosen R.T. 1992. - The floral odour of *Peltandra virginica* contains novel trimethyl-2,5-dioxabicyclo[3.2.1]nonanes. *Phytochemistry* 31 : 487-491.
- Patt J.M., French J.C., Schal C., Lech J. & Hartman T.G. 1995. - The pollination biology of Tuckahoe, *Peltandra virginica* (Araceae). *American Journal of Botany* 82 : 1230-1240.
- Pennisi S.V., McConnell D.B., Gower L.B., Kane M.E. & Lucansky T. 2001. - Periplasmic cuticular calcium

- oxalate crystal deposition in *Dracaena sanderiana*. *New Phytologist* 149 : 209-218.
- Pereira J., Schlindwein C., Antonini Y., Maia A.C.D., Dötterl S., Martins C., Navarro D.M.A.F. & Oliveira R. 2014. - *Philodendron adamantinum* (Araceae) lures its single cyclocephaline scarab pollinator with specific dominant floral scent volatiles. *Biological Journal of the Linnean Society* 111(3) : 679-691.
- Pijl van der L. 1933. - Welriekende vliegenbloemen bij *Alocasia pubera*. *De Tropische Natuur* 22 : 210-214.
- Pijl van der L. 1953. - On the flower biology of some plants from Java. *Annales Bogorienses* 1 : 77-99.
- Plitmann U. & Levin D.A. 1983. - Pollen-pistil relationships in the Polemoniaceae. *Evolution* 37 : 957-967.
- Plowden C., Uhl C. & de Assis Oliveira F. 2003. - The ecology and harvest potential of titica vine roots (*Heteropsis flexuosa*: Araceae) in the eastern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 182 : 59-73.
- Plowman T. 1969. - Folk uses of New World aroids. *Economic Botany* 23 : 97-122.
- Poisson G. & Barabé D. 1998. - Architecture de l'appareil végétatif et organisation florale du *Dracontium polyphyllum* L. (Araceae). *Adansonia* 20 : 1-16.
- Poisson G. & Barabé D. 2011. - Developmental morphology of the flower of *Dracontium polyphyllum* in the context of the phylogeny of the Araceae. *Kew Bulletin* 66 : 537-543.
- Poli L.P., Temponi L.G. & Coan A.I. 2014. - Gynoecial ontogeny of *Anthurium*: contributions for floral developmental studies in Araceae (Alismatales). *Botany* 93 : 47-56.
- Pontes T.A., Van den Berg C., Andrade I.M. & Mayo S.J. 2014. - Measuring relative flower size in *Anthurium* (Araceae) as a continuous quantitative character. *Phytotaxa* 178(3) : 171-180.
- Prévost M.-F. 1967. - Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. *Colloque sur la physiologie de l'arbre. Mémoires de la Société botanique de France*, Paris : 23-36.
- Proctor M., Yeo P. & Lack A. 1996. - *The natural history of pollination*. Harper Collins Publishers, London, 479 p.
- Prychid C.J. & Rudall P.J. 1999. - Calcium oxalate crystals in monocotyledons: a review of their structure and systematic. *Annals of Botany* 84 : 725-739.
- Prychid C.J., Furness C.A. & Rudall P.J. 2003. - Systematic significance of cell inclusions in Haemodoraceae and allied families: silica bodies and tapetal raphides. *Annals of Botany* 92 : 571-580.
- Puthon A. 2001. - *L'hoazin huppé : données bibliographiques, distribution et statut en Guyane*. Rapport final Programmes « Espèces protégées » Direction régionale de l'Environnement de Guyane – KWATA, 29 p.
- Quilichini A. & Gibernau M. 2013. - Leurre et charleur : la pollinisation par duperie chez les Aracées. *Stantari* 31 : 34-43.
- Rains K.C., Nadkarni N.M. & Bledsoe C.S. 2003. - Epiphytic and terrestrial mycorrhizas in a lower montane Costa Rican cloud forest. *Mycorrhiza* 13 : 257-264.
- Ramirez W.B. & Gomez L.P.D. 1978. - Production of nectar and gums by flowers of *Monstera deliciosa* (Araceae) and of some species of *Clusia* (Guttiferae) collected by New World Trigona bees. *Brevesia* 14-15 : 407-412.

- Ramirez N. & Seres A. 1994. - Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. *Plant Systematics and Evolution* 190 : 129-142.
- Rao V.R. 2010. - Taro genetic diversity and its use intaro improvement, in Matthews P.J., Eyzaguirre P.B. & Hunter D. (eds), *The global diversity of taro: ethnobotany and conservation*. Biodiversity International, Rome : 121-136.
- Raskin I., Ehmann A., Melander W.R. & Meeuse B.J.D. 1987. - Salicylic acid: a natural inducer of heat production in *Arum* lilies. *Science* 237(25 September) : 1601-1602.
- Ray T.S. 1987a. - Leaf types in the Araceae. *American Journal of Botany* 74 : 1359-1372.
- Ray T.S. 1987b. - Diversity of shoot organization in the Araceae. *American Journal of Botany* 74 : 1373-1387.
- Ray T. S. 1988. - Survey of shoot organization in the Araceae. *American Journal of Botany* 75 : 56-84.
- Richards A.J. 1986. - *Plant breeding systems*. George Allen & Unwin, London, 544 p.
- Roubik D.W. & Hanson P.E. 2004. - *Orchid bees of tropical America: biology and field guide*. INBio Press, Heredia, Costa Rica, 370 p.
- Santori R.T., Astúa de Moraes D. & Cerqueira R. 1995. - Diet composition of *Metachirus nudicaudatus* and *Didelphis aurita* (Marsupialia, Didelphidae) in Southeastern Brazil. *Mammalia* 59 : 511-516.
- Santori R.T., Astúa de Moraes D., Grelle C.E.V. & Cerqueira R. 1997. - Natural diet at a restinga forest and laboratory food preferences of the opossum *Philander frenata* in Brazil. *Studies of Neotropical Fauna and Environment* 32 : 12-16.
- Santos B.A., Silva G.A., Maia L.C. & Alves M.V. 2000. - Mycorrhizae in Monocotyledoneae of north-east Brazil: subclasses Alismatidae, Arecidae and Zingiberidae. *Mycorrhiza* 10 : 151-153.
- Schnetzler B. 1879. - Quelques observations sur le rôle des insectes pendant la floraison d'*Arum crinitum*, Ait. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, série III Sciences de la Vie* 89 : 508-510.
- Schrottky C. 1910. - Die Befruchtung von *Philodendron* und *Caladium* durch einen Käfer (*Erioscelis emarginata* Mann.). *Zeitschrift für Wissenschaftliche Insektenbiologie* 6 : 67-68.
- Schwerdtfeger M., Gerlach G. & Kaiser R. 2002. - Anthecology in the neotropical genus *Anthurium* (Araceae): a preliminary report. *Selbyana* 23 : 258-267.
- Senebier J. 1800. - *Physiologie végétale*. J.J. Paschoud Libraire, Genève : 305-316.
- Seymour R.S. 1999. - Pattern of respiration by intact inflorescences of the thermogenic arum lily *Philodendron selloum*. *Journal of Experimental Botany* 50 : 845-852.
- Seymour R.S. 2010. - Scaling heat production by thermogenic flowers : limits to floral size and maximum rate of respiration. *Plant Cell Environ.* 33 : 1474-1485.
- Seymour R.S. & Gibernau M. 2008. - Respiration of thermogenic inflorescences of *Philodendron melinonii*: natural pattern and responses to experimental temperatures. *Journal of Experimental Botany* 59 : 1353-1362.
- Seymour R.S., Bartholomew G.A. & Barnhart M.C. 1983. - Respiration and heat production by the inflorescence of *Philodendron selloum* Koch. *Planta* 157 : 336-343.
- Seymour R.S., Barnhart M.C. & Bartholomew G.A. 1984. - Respiratory gas exchange during thermogenesis in *Philodendron selloum* Koch. *Planta* 161 : 229-232.

- Seymour R.S., White C.R. & Gibernau M. 2003a. - Heat reward for insect pollinators. *Nature* 426(20 Nov.) : 243-244.
- Seymour R.S., Gibernau M. & Ito K. 2003b. - Thermogenesis and respiration of inflorescences of the dead horse lily *Heliconia muscivora*, a pseudo-thermoregulatory aroid associated with fly pollination. *Functional Ecology* 17(6) : 886-894.
- Seymour R.S., White C.R. & Gibernau M. 2009a. - Endothermy of dynastine scarab beetles (*Cyclocephala colasi*) associated with pollination biology of a thermogenic arum lily (*Philodendron solimoesense*). *Journal of Experimental Biology* 212 : 2960-2968.
- Seymour R.S., Ito Y., Onda Y. & Ito K. 2009b. - Effect of floral thermogenesis on pollen function in Asian skunk cabbage *Symplocarpus renifolius*. *Biology Letters* 5 : 568-570.
- Silva da H.R. & Britto-Pereira M.C. 2006. - How much fruit do fruit-eating frogs eat? An investigation on the diet of *Xenohyla truncata* (Lissamphibia: Anura: Hylidae). *Journal of Zoology* 270 : 692-698.
- Silva da H.R., Britto-Pereira M.C. & Caramaschi U. 1989. - Frugivory and seed dispersal by *Hyla truncata*, a Neotropical treefrog. *Copeia* 3 : 781-783.
- Simmen B., Julliot C., Bayart F. & Pagès-Feuillade E. 2001. - Diet and population densities of the primate community in relation to fruit supplies, in Bongers F., Charles-Dominique P., Forget P.-M. & Théry M., *Nouragues - Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest*. Kluwer Academic Publishers, Pays-Bas : 89-101.
- Soares M.L., Mayo S.J. & Gribel R. 2013. - A preliminary taxonomic revision of *Heteropsis* (Araceae). *Systematic Botany* 38(4) : 925-974.
- Soltis D.E., Smith S.A., Cellinese N., Wurdack J.K., C. Tank D.C., Brockington S.F., Refulio-Rodriguez N.F., Walker J.B., Moore M.J., Carlswald B.S., Bell C.D., Latvis M., Crawley S., Black C., Diouf D., Xi Z., Rushworth C.A., Gitzendanner M.A., Sytsma K.J., Qiu Y.-L., Hilu K.W., Davis C.C., Sanderson M.J., Beaman R.S., Olmstead R.G., Judd W.S., Donoghue M.J. & Soltis P.S. 2011. - Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa. *American Journal of Botany* 98 : 704-730.
- Sprenkel C.K. 1793. - *Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*. Vieweg F., Berlin, 472 p.
- Stensmyr M.C., Urru I., Collu I., Celander M., Hansson B.S. & Angioy A.-M. 2002. - Rotting smell of dead-horse arum florets. *Nature* 420(12 December) : 625-626.
- St-Hilaire A. 1840. - *Leçons de botanique comprenant principalement la morphologie végétale*. Loss P.J., Paris, 930 p.
- Stephenson A.G., Lau T., Queseda T. & Winsor J.A. 1992. - Factors that affect pollen performance, in Wyatt R. (ed), *Ecology and evolution of plant reproduction*. Chapman & Hall, London : 119-136.
- Stöckl J., Strutz A., Dafni A., Svatos A., Doubsky J., Knaden M., Sachse S., Hansson B.S. & Stensmyr M.C. 2010. - A deceptive pollination system targeting drosophilids through olfactory mimicry of yeast. *Current Biology* 20 : 1-7.
- Strong D.L. & Ray T.S. 1975. - Host Tree Location Behavior of a Tropical Vine (*Monstera gigantea*) by Skototropism. *Science* 190 : 804-806.
- Sultana F., Hu Y.-G., Toda M.J., Takenaka K. & Yafuso M. 2006. - Phylogeny and classification of *Colocasiomyia* (Diptera, Drosophilidae), and its evolution of pollination mutualism with aroid plants. *Systematic Entomology* 31 : 684-702.
- Tam S.-M., Boyce P.C., Upson T.M., Barabé D., Bruneau A., Forest F. & Parker J.S. 2004. - Intergeneric and

- intrafamilial phylogeny of subfamily Monsteroideae (Araceae) revealed by chloroplast trnL-F sequences. *American Journal of Botany* 91 : 490-498.
- Tamura M.N., Yamashita J., Fuse S. & Haraguchi M. 2004. - Molecular phylogeny of monocotyledons inferred from combined analysis of plastid *matK* and *rbcL* gene sequences. *Journal of Plant Research* 117 : 109-120.
- Tanaka H. 2004. - Reproductive biology of *Lysichiton camtschatcense* (Araceae) in Japan. *Aroideana - International Aroid Society* 27 : 167-171.
- Taylor T.N. & Levin D.A. 1975. - Pollen morphology of Polemoniaceae in relation to systematic and pollination systems: scanning electron microscopy. *Grana* 15 : 91-112.
- Thoisy de B. & Richard-Hansen C. 1997. - Diet and social behaviour changes in a red howler monkey (*Alouatta seniculus*) troop in a highly degraded rain forest. *Folia Primatologica* 68 : 357-361.
- Tobler M.W. 2002. Habitat use and diet of Baird's tapirs (*Tapirus bairdii*) in a montane cloud forest of the cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Biotropica* 34 : 468-474.
- Toda M.J. & Lakim M.B. 2011. - Genus *Colocasio-myia* (Drosophilidae: Diptera) in Sabah, Bornean Malaysia: High species diversity and use of host aroid inflorescences. *Entomological Science* 14 : 262-270.
- Trécul A. 1854. - Notes sur la formation des perforations que présentent les feuilles de quelques Aroïdées. *Annales de Sciences Naturelles, série Botanique* 1 : 37-40.
- Uemera S., Ohkawara K., Kudo G., Wada N. & Higashi S. 1993. - Heat-production and cross-pollination of the Asian skunk cabbage *Symplocarpus renifolius* (Araceae). *American Journal of Botany* 80 : 635-640.
- Ulrich S., Hesse M., Bröderbauer D., Bogner J., Weber M. & Halbritter H. 2013. - *Calla palustris* (Araceae): New palynological insights with special regard to its controversial systematic position and to closely related genera. *Taxon* 62(4) : 701-712.
- Urru I., Stensmyr M.C. & Hansson B.S. 2011. - Pollination by brood-site deception. *Phytochemistry* 72 : 1655-1666.
- Vantaux A., Dejean A., Dor A. & Orivel J. 2007. - Parasitism versus mutualism in the ant-garden parabiosis between *Camponotus femoratus* and *Crematogaster levior*. *Insectes Sociaux* 54 : 95-99.
- Vercesi A.E., Borecky J., de Godoy Maia I., Arruda P., Cuccovia I.M. & Chaimovich H. 2006. - Plant Uncoupling Mitochondrial Proteins. *Annual Review of Plant Biology* 57 : 383-404.
- Vieira E.M. & Izar P. 1999. - Interactions between aroids and arboreal mammals in the Brazilian Atlantic rainforest. *Plant Ecology* 145 : 75-82.
- Wagner A.M., Krab K., Wagner M.J. & Moore A.L. 2008. - Regulation of thermogenesis in flowering Araceae: the role of the alternative oxidase. *BBA-Bioenergetics* 1777 : 993-1000.
- Wallace R. & Ferreira E. 1998. - Extractive Exploitation of cipó titica (*Heteroopsis flexuosa* (H.B.K.) Bunt., Araceae) in Acre: Management and Market Potential. <http://www.nybg.org/bsci/acre/www1/cipo.html> consulté en mars 2013.
- Wang W., Haberer G., Gundlach H., Gläßer C., Nussbaumer T., Luo M.C., Lomsadze A., Borodovsky M., Kerstetter R.A., Shanklin J., Byrant D.W., Mockler T.C., Appentoth K.J., Grimwood J., Jenkins J., Chow J., Choi C., Adam C., Cao X-H., Fuchs J., Schubert I., Rokhsar D., Schmutz J., Michael T.P., Mayer K.F.X. & Messing J. 2014. - The *Spirodela polyrrhiza* genome reveals insights into its neot-

- enus reduction fast growth and aquatic life style. *Nature Communication*. DOI: 10.1038/ncomms 4311.
- Wang Y-Q., Zhang D-X. & Chen Z-Y. 2004. - Pollen histochemistry and pollen: ovules ratios in Zingiberaceae. *Annals of Botany* 94 : 583-591.
- Weber M. & Halbritter H. 2007. - Exploding pollen in *Montrichardia arborescens* (Araceae). *Plant Systematics and Evolution* 263 : 51-57.
- Williams N.H. & Dressler R.L. 1976. - Euglossine pollination of *Spathiphyllum* (Araceae). *Selbyana* 1 : 349-356.
- Wilson E.O. 1996. - *In search of nature*. Island Press/Shearwater Books, Washington, 214 p.
- Wong S.Y., Boyce P.C., bin Othman A.S. & Pin L.C. 2010. - Molecular phylogeny of tribe Schismatoglottideae (Araceae) based on two plastid markers and recognition of a new tribe, Philonotieae, from the neotropics. *Taxon* 59(1) : 117-124.
- Wong S.Y., Jean T.P., Kiaw N.K., Othman A.S., Boon L.H., Ahmad F.B. & Boyce P.C. 2013. - Phylogeny of Asian *Homalomena* (Araceae) based on the ITS region combined with morphological and chemical data. *Systematic Botany* 38 : 589-599.
- Wyatt R., Broyles S.B. & Lipow S.R. 2000. - Pollen-ovule ratios in milkweeds (Asclepiadaceae): an exception that probes the rule. *Systematic Botany* 25 : 171-180.
- Young H.J. 1986. - Beetle pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *American Journal of Botany* 73 : 931-944.
- Young H.J. 1988. - Differential importance of beetles species pollinating *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *Ecology* 69 : 832-844.

Glossaire

A

Acuminé : limbe dont l'extrémité est en forme de pointe allongée et très aiguë.

Allogamie : fécondation d'une fleur par le pollen d'une autre fleur portée par le même individu ou par un autre. Si les fleurs sont portées par des individus différents, on parle aussi d'allogamie stricte (ou xénogamie). Si les deux fleurs sont portées par le même individu, il s'agit alors de geitonogamie.

Anisophylle : selon la terminologie de Ray (1987b), désigne un article comprenant un nombre variable d'appendices foliacés (feuilles et cataphylles).

Anthère : partie terminale de l'étamine, formé des sacs polliniques, qui produit et renferme le pollen.

Anthèse : période durant laquelle une fleur est complètement ouverte et fonctionnelle.

Apoptose : processus physiologique par lequel des cellules déclenchent leur autodestruction en réponse à un signal.

Article : axe dont le méristème édificateur parcourt la totalité de la séquence de différenciation depuis son origine jusqu'à la sexualité.

Atténué : base du limbe descendant légèrement de chaque côté du pétiole.

Autogamie : fécondation d'une fleur par son propre pollen.

B

Baie : fruit charnu, indéhiscents et sans noyau.

Bourgeon : organe formé d'un axe très court correspondant à une future tige ou rameau.

C

Cantharophile : se dit d'une espèce pollinisée par des coléoptères.

Chaméphyte : plante basse dont les bourgeons se situent près du sol, pas plus de 100 cm dans les régions chaudes et 20 cm dans les régions froides.

Canaliculé : creusé d'un petit canal.

Cataphylle : feuille réduite.

Charnu : organe formé de tissus mous et gorgés de liquide.

Cléistogame : mode de pollinisation autogame de fleurs qui restent closes.

Connectif : partie de l'étamine, en continuité avec le filet, qui unit les deux lobes des anthères.

Contractile : se dit de racines qui permettent au rhizome de s'enfoncer dans le sol en se contractant.

Cordé : limbe qui a la forme d'un cœur.

D

Détritivore : animal se nourrissant de détritiques d'origine organique.

Domatie : structure végétale (souvent à la base des feuilles) spécialement adaptée pour servir de site de nidification à certaines espèces de fourmis et autres arthropodes.

Druse : agrégation de cristaux d'oxalate de calciums en forme d'oursin.

E

Ectexine : partie externe de l'exine qui en comprend deux : ectexine à l'extérieur et endexine à l'intérieur.

Élaïosome : excroissance charnue, attachée aux graines de certaines espèces de plantes.

Elliptique : limbe élargi dans sa partie centrale et dont les deux extrémités sont plus ou moins rétrécies par rapport à la partie centrale.

Entomogamie : pollinisation par l'intermédiaire des insectes.

Entrenœud : section de la tige située entre les nœuds.

Épicotyle : zone située au-dessus de l'insertion des cotylédons.

Épiphyte : plante qui utilise une autre plante comme support sans toutefois la parasiter.

Étamine : organe mâle de la fleur qui produit le pollen.

Euphyllle : feuille typique.

Exine : couche externe de la paroi pollinique, constituée de deux parties : ectexine (à l'extérieur) et endexine (à l'intérieur).

F

Foliole : chacune des sous-unités indépendantes d'une feuille composée. On peut distinguer les folioles des feuilles par l'absence de bourgeon axillaire à leur base.

Frugivore : animal se nourrissant principalement ou exclusivement de fruits.

G

Gaine : partie plus ou moins dilatée du pétiole entourant la tige.

Gaufré : imprimé de motifs en relief.

Geitonogamie : pollinisation croisée entre deux fleurs différentes d'un même individu.

Géniculé : pétiole articulé de manière à former un angle.

Géniculum : point d'articulation des pétioles géniculés.

Géophyte : plante vivace se multipliant végétativement grâce à des bourgeons situés sous le niveau du sol et qui peut subir une période de dormance durant la saison sèche.

Gorgonoïde : selon la terminologie de Ray (1987b), désigne des articles monophylles (bractéole et inflorescences) disposés sur une rangée.

Guides visuels : marques colorées visibles ou pas (ultraviolettes) qui guident les insectes vers l'intérieur de la fleur et/ou vers les nectaires.

Gynécée : ensemble des organes femelles de la fleur. Peut comprendre un ou plusieurs pistils.

H

Hasté : limbe dont la base est munie de deux lobes étalés horizontalement.

Hémiépiphyte : plante qui passe une partie de sa vie sans contact avec le sol et une autre enracinée au sol.

Homéophylle : selon la terminologie de Ray (1987b), désigne un article comprenant un nombre fixe d'appendices foliacés (feuilles et cataphylles).

Homéose : substitution de position entre deux organes de nature différente (par exemple une étamine à la place d'un carpelle).

Hydrochorie : mode de dispersion des graines ou des fruits grâce à l'eau.

I

Infrutescence : ensemble des fruits issus d'une même inflorescence.

Intine : couche interne de la paroi pollinique.

J

Jardin de fourmis : ensemble de plantes épiphytes, cultivées et protégées par les fourmis.

L

Lancéolé : limbe très allongé, rétréci aux deux extrémités et plus large dans la partie médiane.

Loge : cavité qui contient les ovules dans l'ovaire, les graines dans le fruit ou les grains de pollen dans l'anthère.

M

Méristème : tissu biologique constitué de cellules indifférenciées (ou peu différenciées) formant une zone de croissance où ont lieu les divisions cellulaires. C'est à partir du tissu méristématique que se développe le bourgeon. Le méristème peut être apical (extrémité de la tige) ou axillaire (à l'aisselle d'une feuille).

Mésophyte : plante croissant sur un substrat moyennement humide.

Microphanérophyte : grande plante ayant entre 2 m et 10 m de hauteur.

Module : voir Article.

Monogyne : présence d'une seule reine fondatrice dans les colonies d'insectes sociaux.

Monophylle : selon la terminologie de Ray (1987), désigne un article ne comprenant qu'un seul appendice foliaire. Selon la terminologie de Blanc (1978), désigne un article ne comprenant qu'une feuille assimilatrice.

Monopodial : croissance de la tige principale produite par l'activité continue d'un méristème unique jusqu'à la floraison.

Mutualisme : interaction intime entre deux organismes qui en tirent un avantage réciproque.

Mycorhize : résultat d'une association symbiotique entre un champignon du sol et les racines d'une plante.

Mycotrophie : relation symbiotique entre un champignon et une plante vivante.

Myrmécophyte : plante ayant des structures anatomiques spécialisées pour abriter les fourmis.

N

Nectaire : petite glande qui sécrète un liquide sucré dont se nourrissent certains animaux.

Nervures : tissus conducteurs des feuilles ; elles forment des lignes saillantes sur les feuilles.

Nœud : point d'attache des feuilles sur la tige.

O

Obovale : limbe de forme ovale mais élargi dans la partie apicale.

Oblancéolé : limbe très allongé, rétréci dans la partie inférieure et plus large dans la partie supérieure.

Oblong : limbe aux bords parallèles, bien plus long que large et arrondi aux deux bouts.

Ondulée : marge du limbe avec des sinuosités arrondies.

Ovale : limbe ayant la forme d'un œuf ; partie inférieure plus large que la partie supérieure.

Ovule : organe contenu dans l'ovaire, et renfermant l'oosphère, qui se développera en graine après la fécondation par le gamète mâle.

P

Palmetiséqué : limbe palmé, découpé en segments presque complètement distincts.

Palmé : limbe dont les nervures rayonnent à partir de l'extrémité du pétiole et qui sont disposées en forme de main.

Parabiose : utilisation du même nid par des colonies d'espèces différentes d'insectes sociaux qui gardent pourtant leurs couvées séparées.

Parasitisme : relation entre deux organismes dont l'une vit aux dépens de l'autre, appelé hôte, en lui portant préjudice mais sans le tuer.

Pédatiséqué : limbe ayant des divisions palmées et dont les lobes latéraux sont aussi divisés, de sorte que les lobes sont insérés sur un arc de cercle.

Pédoncule : axe cylindrique portant les fleurs ou les inflorescences.

Peltée : feuille dont le pétiole est fixé plus ou moins au centre ou dans la partie basale de la face inférieure du limbe en un point d'où partent des nervures rayonnantes.

Pétiole : partie rétrécie de la feuille unissant le limbe à la tige.

Phytophage : animal se nourrissant de matières végétales.

Pleiophylle : selon la terminologie de Blanc (1978), désigne un article comprenant un nombre variable de feuilles assimilatrices.

Pinnatifide : (Syn. : pennatifide). Feuille dont le limbe penné est découpé en segments séparés par des sinus pouvant atteindre la moitié de chaque côté du limbe.

Pinnatiséquée : (Syn. : pennatiséqué). Feuille dont le limbe penné est découpé en segments séparés par des sinus qui atteignent presque la nervure médiane.

Pistil : structure femelle de la fleur formée d'un ovaire, d'un style et d'un stigmate.

Pollen (grain de) : structure microscopique haploïde formée d'une cellule végétative et d'une cellule reproductrice. « Poussière » fécondante de la fleur, produite par les étamines.

Polycalique : désigne les colonies de fourmis qui se répartissent en plusieurs fourmilières « sœurs ».

Proleptique : développement discontinu d'un bourgeon latéral avec une période de repos (latence).

Prophyllé : première feuille d'un axe monopodial ou d'un article.

Protandrie ou Protérandrie : lorsque l'individu, l'inflorescence ou la fleur passe par deux phases sexuelles successives, mâle puis femelle.

Protogynie ou Protérogynie : lorsque l'individu, l'inflorescence ou la fleur passe par deux phases sexuelles successives, femelle puis mâle.

R

Rhizome : tige gonflée, souterraine ou non, de plantes herbacées vivaces émettant chaque année des racines et des tiges aériennes. On utilise aussi ce terme pour certaines aracées épiphytes ou grimpantes, particulièrement les *Anthurium*.

Ronde : base du limbe de forme concave prononcée.

S

Sagittée : base du limbe en forme de fer de flèche; lobes formant un angle aigu.

Sinus : échancrure séparant 2 lobes (foliaires).

Skototropisme : croissance horizontale de la tige d'une plante vers des objets verticaux générateurs d'ombre.

Spadice : inflorescence formée d'un épi et d'un axe charnu, généralement entourée d'une spathe.

Spathe : grande bractée foliacée entourant partiellement ou totalement l'inflorescence.

Spatulé : limbe en forme de spatule, élargi au sommet, rétréci et atténué vers la base.

Stigmate : partie apicale du style adaptée à la réception des grains de pollen sur sa surface.

Stipe : chez les Aracées, désigne la structure cylindrique allongée (pédoncule) sur laquelle est quelquefois inséré le spadice de certaines espèces.

Stipité : muni d'un stipe.

Sylleptique : développement continu d'un bourgeon latéral à partir du méristème terminal, sans période de repos (latence).

Sympodial : croissance de la tige principale assurée par une succession d'articles. Lors de la floraison, l'axe principal (méristème apical) produit une inflorescence terminale et un bourgeon latéral, situé sur l'axe assure la poursuite de la croissance.

T

Tapetum : Couche de cellules nutritives localisée dans la partie interne de l'anthere, là où se trouvent les grains de pollen.

Tépale : désigne les sépales et les tépales lorsqu'ils sont identiques.

Tronquée : base du limbe brusquement coupée de façon rectiligne.

Tubercule : partie renflée d'un rhizome ou d'une racine riche en substances de réserve.

V

Velum : zone de tissus mort entourant la racine et contribuant à l'absorption de l'eau.

X

Xénogamie : fécondation d'une fleur par du pollen provenant d'une autre fleur, elle-même située sur un autre individu.

Xénogame facultative : se dit d'une plante qui est à la fois xénogame et autogame.

Index des noms latins

A

Acorus 19
Adelonema 22, 29, 50, 64, 108, 110, 123, 135, 201, 315
Adelonema picturata 38, 42, 198, 200, 201
Aechmea 163, 164
Aechmea mertensii 163, 164, 165, 167, 168
Aglaiocercus kingii 128
Alocasia 13, 126
Alocasia macrorrhizos 14
Alocasia odora 120
Alouatta palliata 175
Alouatta seniculus 174, 175
Amorphophallus titanum 13, 101
Anaphyllopsis 16, 21, 29, 30, 34, 60, 63, 71, 80, 81, 83, 84, 86, 88, 89, 94, 95, 111, 128, 135, 194, 197, 203, 314
Anaphyllopsis americana 33, 38, 43, 49, 81, 84, 86, 96, 111, 125, 127, 139, 140, 141, 184, 194, 202, 203, 322
Annona cherimola 316
Anthurium 13, 21, 22, 28, 30, 32, 34, 35, 36, 40, 43, 50, 63, 64, 66, 69, 71, 75, 76, 77, 78, 79, 81, 82, 83, 88, 89, 95, 101, 108, 115, 116, 118, 119, 133, 135, 157, 164, 169, 173, 174, 176, 179, 182, 188, 197, 205, 310, 311, 312, 313, 314, 317, 318, 343
Anthurium bonplandii 157, 205, 206, 207
Anthurium clavigerum 41, 43, 206, 207
Anthurium cremersii 205, 208, 209
Anthurium eminens 186, 206, 208, 209
Anthurium gracile 28, 33, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 173, 186, 205, 208, 209, 323
Anthurium harrisii 174, 175, 176
Anthurium hookeri 205, 210, 211
Anthurium jenmanii 26, 28, 29, 33, 70, 81, 83, 88, 90, 157, 205, 210, 211, 322
Anthurium lanjouwii 33, 205, 210, 211
Anthurium moonenii 205, 212, 213
Anthurium obtusum 33, 205, 212, 213
Anthurium pentaphyllum 14, 33, 34, 41, 43, 72, 205, 206, 212, 213, 314

Anthurium rubrinervium. **Voir** *Anthurium sagittatum*
Anthurium sagittatum 29, 33, 34, 107, 108, 115, 116, 119, 173, 182, 197, 204, 205, 214, 215, 320
Anthurium salvadorensis 119
Anthurium sanguineum 128
Anthurium scandens 33, 189, 205, 214, 215
Anthurium sinuatum 206, 214
Anthurium thrinax 107, 108, 115, 116, 119, 205, 215
Arabidopsis 70, 310
Arisaema triphyllum 179
Arum 13, 23, 74, 103, 111, 121, 126, 133, 134, 323, 324
Arum esculentum 14
Arum italicum 103, 132
Arum palaestinum 121
Arum peregrinum 14
Aspidolea quadrata 115
Ateles paniscus 174, 175
Azteca trailii 165

B

Bailonius bailloni 172
Boissonneaua flavescens 128
Bothrops 186
Bothrops atrox 185
Brachyteles arachnoides 174, 175

C

Caladium 23, 50, 71, 73, 96, 102, 103, 108, 110, 113, 114, 115, 126, 135, 179, 198, 217, 318
Caladium bicolor 34, 38, 41, 43, 68, 74, 75, 109, 112, 113, 114, 118, 120, 121, 123, 138, 182, 183, 186, 187, 188, 216, 217, 218, 219
Caladium picturatum 217, 218
Caladium schomburgkii 183, 184, 198, 218
Calla 22, 95, 310
Camponotus femoratus 165, 167, 168
Carollia 170
Carollia brevicauda 170
Carollia perspicillata 170
Cebus apella 174

Chrysobalanus icaco 171
Codonanthe 164
Codonanthe calcarata 163, 164, 166, 167, 168
Colocasia 13, 23, 29, 133, 179
Colocasia esculenta 13, 14, 179, 180, 198
Colocasiomyia 110, 111
Colopterus amputatus 108, 117
Colossoma macropomum 176
Crax alector 172
Crematogaster levior 165, 167, 168
Crematogaster limata parabiatica 167
Crematogaster longispina 165
Cyclanthura 108
Cyclocephala 77, 104, 105, 110, 112, 114, 115, 120, 151, 315, 317
Cyclocephala colasi 107, 109, 112, 114, 115, 148, 149
Cyclocephala rufovaria 114
Cyclocephala rustica 109, 114
Cyclocephala varians 115
Cyclocephala vestita 115
Cyclocephalini 108, 109

D

Dactylophyllum 64
Didelphis 174
Didelphis aurita 174, 175
Dieffenbachia 13, 22, 29, 37, 43, 66, 73, 81, 82, 83, 87, 96, 108, 110, 135, 137, 169, 173, 174, 179, 183, 187, 188, 198, 221, 318
Dieffenbachia elegans 184, 221, 223
Dieffenbachia humilis 33, 221, 222, 223
Dieffenbachia longispatha 185
Dieffenbachia maculata 137
Dieffenbachia paludicola 33, 109, 184, 197, 220, 221, 222, 223
Dieffenbachia parvifolia 221, 224, 225
Dieffenbachia seguine 33, 38, 44, 49, 72, 81, 82, 83, 109, 118, 120, 121, 136, 137, 184, 185, 188, 221, 224, 225
Dracontioides 111
Dracontioides descicens 125
Dracontium 13, 16, 21, 30, 60, 64, 71, 74, 94, 95, 111, 135, 183, 197, 227, 314
Dracontium cf. *spruceanum* 185

Dracontium guianense 184, 227, 229
Dracontium nivosum 227, 228, 229
Dracontium polyphyllum 29, 33, 38, 44, 49, 60, 96, 110, 111, 125, 184, 186, 226, 227, 228, 229, 314
Dracunculus 103
Drosophila 310

E

Elachiptera 110
Elachiptera formosa 120
Erioscelis proba 109, 115
Erythroxyllum ovalifolium 176
Euglossa 105
Euglossa piliventris 107, 115, 116
Euglossa stilbonota 105, 107, 115
Euglossa viridis 115
Euglossini 105, 108
Eulaema 105
Eulaema bombiformis 100, 105, 107, 115, 116
Euterpe oleracea 192
Evodianthus funifer 192, 193
Exurus 153, 155

G

Gearum 104
Gonatopus 21
Gracilinanus 174
Gracilinanus microtarsus 174
Guapira opposita 172
Gymnostachys 20, 65

H

Helicodíceros 103
Helicodíceros muscivorus 121
Heteropsis 21, 28, 34, 44, 71, 111, 135, 173, 179, 190, 191, 197, 231, 311, 319
Heteropsis flexuosa 33, 190, 191, 192, 193, 194, 230, 231, 233
Heteropsis jenmanii 172, 190, 193
Heteropsis melinonii 44, 231, 232, 233
Heteropsis oblongifolia 44, 172, 174, 175
Heteropsis spruceana 190, 231, 232, 233
Heteropsis steyermarkii 197, 231, 232, 233
Heteropsis tenuispadix 231, 233

Homalomena 22, 42, 50, 64, 65, 108, 123, 135, 198, 201, 315. **Voir aussi** *Adelonema*
Hoplerythrinus unitaeniatus 61, 176
Hoplias malabaricus 61, 176

I

Ischnosiphon 191

L

Lemna 13, 20, 29, 58, 59, 70, 111, 135, 235
Lemna aequinoctialis 197, 234, 235
Lorenzia 22, 111, 135, 198, 237
Lorenzia umbrosa 236, 237
Lysichiton 20
Lysichiton camtschatcense 125

M

Machaerium lunatum 171
Maytenus 176
Maytenus obtusifolia 176
Meconostigma 40, 45, 64, 65, 89, 90, 93, 94, 139, 155, 310
Meliponini 105, 108
Micoureus 174
Micoureus demerarae 174
Monstera 13, 21, 25, 26, 28, 30, 31, 32, 34, 41, 44, 50, 56, 66, 71, 81, 83, 84, 86, 101, 108, 133, 135, 169, 186, 197, 239, 240, 244
Monstera adansonii 45, 50, 55, 56, 81, 83, 84, 85, 139, 140, 141, 174, 175, 184, 186, 188, 238, 239, 240, 241
Monstera barrieri 239, 242, 243
Monstera deliciosa 182, 188
Monstera dubia 28, 239, 242, 243
Monstera lechleriana 56, 72, 239, 243, 245
Monstera obliqua 24, 30, 31, 33, 34, 56, 108, 109, 116, 117, 123, 124, 138, 239, 244, 245
Monstera spruceana 45, 187, 192, 194, 239, 244, 245
Montrichardia 13, 22, 29, 38, 61, 63, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 96, 101, 108, 110, 126, 135, 176, 197, 247, 310
Montrichardia arborescens 14, 45, 49, 61, 62, 81, 82, 84, 85, 86, 101, 114, 120, 121, 138, 171, 176, 182, 183, 184, 186, 187, 246, 247, 249
Montrichardia linifera 61, 62, 81, 120, 121, 183, 184, 185, 247, 248

N

Nelumbo nucifera 133
Neoponera goeldii 165, 166, 167, 168

O

Odontomachus hastatus 159, 160, 161
Odontomachus mayi 159, 165, 167
Oenocarpus bacaba 192
Opisthocomus hoazin 171
Orontium 20, 65

P

Parauchenipterus galeatus 61, 176
Pecari tajacu 173, 174
Peltandra virginica 110, 120
Peperomia 164
Peperomia macrostachya 164, 167, 168
Philander frenatus 175
Philodendron 13, 22, 26, 28, 30, 34, 36, 38, 40, 45, 46, 50, 51, 52, 53, 55, 58, 63, 64, 65, 66, 69, 70, 71, 73, 74, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 101, 102, 103, 107, 108, 110, 113, 114, 115, 120, 126, 133, 134, 135, 138, 139, 142, 145, 148, 149, 154, 155, 156, 157, 158, 160, 161, 164, 165, 169, 170, 171, 173, 174, 175, 179, 182, 183, 186, 187, 189, 194, 198, 251, 280, 310, 311, 312, 313
Philodendron acutatum 45, 81, 88, 119, 120, 138, 157, 189, 194, 253, 255, 315
Philodendron asplundii 252, 256, 257
Philodendron barrosoanum 251, 256
Philodendron billietiae 45, 66, 74, 119, 120, 184, 189, 252, 256, 257
Philodendron bipennifolium 251, 258, 259
Philodendron bipinnatifidum 185
Philodendron brevispathum 252, 258, 259
Philodendron callosum 45, 253, 258, 259
Philodendron carinatum 251, 259
Philodendron cremersii 46, 64, 192, 194, 260, 261
Philodendron duckei 254, 260, 261
Philodendron ecordatum 33, 244, 251, 260, 261
Philodendron fragrantissimum 33, 39, 45, 52, 53, 56, 88, 98, 250, 252, 262, 263
Philodendron goeldii 26, 90, 93, 94, 188, 189, 251, 262, 263

- Philodendron grandifolium* 88, 138, 173, 189, 194, 253, 262, 263, 322
- Philodendron grandipes* 251, 264, 265
- Philodendron grenandii* 252, 264, 265
- Philodendron guianense* 26, 46, 64, 184, 186, 254, 264, 265
- Philodendron guttiferum* 185, 254
- Philodendron hederaceum* 251, 266, 267
- Philodendron hylaeae* 251, 266
- Philodendron insigne* 28, 29, 46, 65, 88, 90, 92, 93, 94, 98, 158, 159, 160, 164, 174, 175, 251, 253, 266, 267
- Philodendron linnaei* 28, 33, 51, 52, 65, 160, 174, 184, 253, 268, 269
- Philodendron macropodium* 254, 268
- Philodendron megalophyllum* 46, 88, 89, 138, 164, 165, 167, 168, 252, 268, 269, 272
- Philodendron* aff. *megalophyllum* 89, 252, 270, 271
- Philodendron melinonii* 26, 33, 38, 39, 46, 75, 81, 84, 88, 89, 92, 94, 98, 119, 120, 139, 144, 145, 146, 147, 149, 157, 158, 164, 167, 174, 189, 252, 270, 271
- Philodendron moonenii* 252, 270, 271
- Philodendron myrmecophyllum* 164. **Voir** *Philodendron megalophyllum*
- Philodendron ornatum* 26, 34, 46, 88, 89, 138, 184, 189, 252, 272, 273
- Philodendron pedatum* 46, 81, 84, 88, 89, 91, 93, 94, 98, 138, 187, 189, 251, 272, 273
- Philodendron placidum* 254, 272, 273
- Philodendron platypodium* 254, 274
- Philodendron polypodioides* 251, 274, 275
- Philodendron rudgeanum* 38, 47, 51, 53, 54, 55, 56, 64, 184, 187, 192, 194, 254, 274, 275
- Philodendron scottmorianum* 253, 275, 277
- Philodendron selloum* 133, 139, 145, 146, 147, 154, 156
- Philodendron solimoesense* 26, 27, 33, 45, 66, 74, 75, 81, 82, 84, 88, 89, 90, 91, 98, 104, 105, 107, 109, 112, 113, 119, 120, 130, 131, 138, 139, 142, 148, 149, 152, 153, 154, 155, 156, 158, 161, 162, 164, 185, 188, 189, 252, 253, 276, 277
- Philodendron sphaalerum* 252, 253, 276, 277
- Philodendron squamiferum* 46, 74, 75, 91, 93, 98, 138, 142, 187, 251, 278, 279
- Philodendron surinamense* 184, 185, 254, 278, 279
- Philodendron tripartitum* 92, 94, 185
- Philodendron ushanum* 252, 278, 279
- Philodendron werkhoveniae* 198, 251, 280, 281
- Philodendron wittianum* 198, 253, 280, 281
- Philonotus* 22, 29, 50, 104, 111, 135, 283, 315
- Philonotus americanum* 47, 49, 198, 282, 283
- Piaractus brachypomus* 176
- Piper* 171
- Pipra aureola* 172
- Pistia* 29, 57, 58, 59, 63, 111, 135, 285
- Pistia stratiotes* 18, 23, 34, 47, 57, 123, 197, 284, 285
- Pothos* 13, 133
- Pseudomonas* 185
- Psophia crepitans* 171, 172
- Pteroglossus aracari* 171
- Pteromischum* 36, 38, 40, 45, 46, 50, 53, 63, 64, 65, 90, 93, 94, 170, 171, 186

R

- Rhinophylla pumilio* 170
- Rhizanthus lowii* 133
- Rhodospatha* 21, 34, 41, 47, 66, 71, 111, 135, 137, 169, 170, 173, 198, 287
- Rhodospatha brachypoda* 184, 287
- Rhodospatha latifolia* 184, 287, 288, 289
- Rhodospatha oblongata* 47, 137, 173, 286, 287, 288, 289
- Rhodospatha venosa* 33, 184, 286, 287, 288, 289
- Rupicola rupicola* 172

S

- Sauromatum* 103, 121
- Schismatoglottis* 22, 50, 96, 111, 126, 135, 283, 315.
- Voir aussi** *Philonotus*
- Selenidera maculirostris* 172
- Solanum* 171
- Spathiphyllum* 21, 29, 50, 71, 103, 115, 118, 119, 135, 173, 179, 197, 291, 317, 318
- Spathiphyllum cuspidatum* 291
- Spathiphyllum humboldtii* 100, 102, 104, 105, 107, 108, 115, 116, 119, 173, 184, 290, 291
- Spathiphyllum wallisii* 118
- Stenospermation* 21, 28, 35, 47, 63, 71, 104, 135, 198, 293

Stenospermation multiovulatum 292, 293
Stenospermation spruceanum 293
Streptocalyx 164
Sturnira 170
Sturnira lillium 170
Sturnira thomasi 170
Sturnira tildae 170
Stylochaeton 21
Sycophila 153, 155
Symplocarpus 20, 39, 65, 125, 126, 133, 316
Symplocarpus foetidus 125, 133
Symplocarpus renifolius 125, 316
Syngonium 23, 28, 48, 71, 73, 96, 108, 110, 135, 197, 295
Syngonium angustatum 38, 48, 88, 188, 295, 297
Syngonium auritum 295, 296, 297
Syngonium podophyllum 33, 38, 182, 185, 294, 295, 296, 297
Syngonium yurimaguense 296, 297

T

Taccarum 104
Tapirus bairdii 173
Tapirus terrestris 173
Tayassu pecari 174
Thoracocarpus bissectus 191, 192, 193, 194
Tinamus major 173
Trichomonas vaginalis 185
Trypanosoma cruzi 185
Trypoderma 186

U

Urochroa bougueri 128
Urospatha 21, 29, 48, 71, 74, 94, 95, 104, 111, 135, 183, 197, 299, 314
Urospatha sagittifolia 33, 73, 96, 184, 298, 299

V

Vismia 171

W

Wasmannia auropunctata 167
Wolffiella 20, 58, 135, 197, 301
Wolffiella lingulata 301
Wolffiella welwitschii 300, 301

X

Xanthosoma 13, 23, 29, 48, 58, 71, 73, 88, 89, 102, 108, 110, 135, 169, 179, 181, 186, 198, 303
Xanthosoma acutum 303, 305
Xanthosoma atrovirens 181
Xanthosoma belophyllum 181, 303, 304
Xanthosoma brasiliense 181
Xanthosoma conspurcatum 72, 123, 181, 184, 303, 304, 305
Xanthosoma granvillei 303, 304, 305
Xanthosoma nodosum 302, 303, 306, 307
Xanthosoma sagittifolium 87, 181, 182, 186, 303, 306, 307
Xanthosoma striatipes 181, 186
Xanthosoma striolatum 303, 306, 307
Xenohyla 176
Xenohyla truncata 176

Z

Zamioculcas 21

Auteurs

Denis Barabé

Institut de recherche en biologie végétale
4101 Sherbrooke Est
Montréal, H1X 2B2
Canada
denis.barabe@umontreal.ca

Marc Gibernau

SPE - UMR CNRS 6134
Université de Corse - Vignola
20000 Ajaccio
France
http://www.researchgate.net/profile/Marc_Gibernau/gibernau@univ-corse.fr

Date de distribution décembre 2015

Distribué le 31 décembre 2015

Achevé d'imprimer en décembre 2015 par Bialec 54000 Nancy, France

Dépôt légal décembre 2015

N° d'impression 87159



La famille des Aracées comprend 118 genres et 3 800 espèces de plantes tropicales. Elle représente la 13^e famille la plus riche au monde et la 3^e parmi les Monocotylédones après les Orchidacées et les Poacées. Le présent ouvrage est consacré aux Aracées de Guyane française, où la famille est largement représentée avec 21 genres et 122 espèces, dont un grand nombre d'échantillons sont déposés à l'Herbier de Guyane. L'originalité des Aracées réside dans leur morphologie florale variée (fleurs fertiles bi- ou unisexuées, fleurs stériles), leur mode de croissance (plantes aquatiques, géophytes, grimpantes et épiphytes), leur mode de pollinisation et leur physiologie inhabituelle. En effet, la température de l'inflorescence est susceptible

d'augmenter fortement lors de la pollinisation, créant ainsi des conditions favorables pour les activités des coléoptères nocturnes pollinisateurs.

Plusieurs chapitres portent sur la biologie et l'écologie des Aracées : les modes de croissance, la morphologie florale, la thermogenèse, la pollinisation et les relations avec les animaux non pollinisateurs. Les usages ethnobotaniques sont décrits dans un chapitre distinct. La dernière partie consacrée à la systématique donne des clés d'identification pour les genres et les espèces de Guyane ainsi qu'une courte description de chaque espèce.

L'ouvrage s'adresse aussi bien aux chercheurs qu'aux enseignants et aux étudiants, ainsi qu'aux amateurs désireux d'en apprendre davantage sur cette famille de plantes à la fois spectaculaire et originale.

Denis Barabé est chercheur émérite à l'Institut de recherche en biologie végétale (Jardin botanique de Montréal, Université de Montréal) et professeur associé à l'University of Prince Edward Island (Canada). Ses travaux portent sur la morphologie, le développement et la systématique des Aracées qu'il a eu l'occasion d'étudier sur le terrain au cours de ses nombreuses missions en Guyane française.

Marc Gibernau est chercheur au Centre national de la recherche scientifique, unité de recherche « Sciences pour l'environnement » (SPE, UMR CNRS 6134). Ses recherches menées lors de son affectation à l'unité de recherche « Écologie des forêts de Guyane » (CNRS, IRD, AgroParisTech, Inra, Université Antilles-Guyane) portent sur la diversité et l'évolution des modes de pollinisation des Aracées de Guyane française.



MUSÉUM
NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
PUBLICATIONS
SCIENTIFIQUES

IRD
Éditions



ISSN 1286-4994
ISBN 978-2-85653-779-4
Prix public TTC 40 €

