Étude comparative de la production de chaleur chez quelques Araceae

Denis BARABÉ & Marc GIBERNAU

Institut de Recherche en Biologie Végétale, Université de Montréal, Jardin Botanique de Montréal, 4101 rue Sherbrooke Est, Montréal (Québec), Canada H1X 2B2. Denis.Barabe@umontreal.ca

RÉSUMÉ

MOTS CLÉS Araceae, thermogenèse, fleur, chaleur, température, inflorescence. Comparaison du cycle thermogénétique des inflorescences dans les genres *Anubias, Cercestis, Dieffenbachia, Homalomena* et *Philodendron.* Les genres *Philodendron, Anubias* et *Homalomena* ont un cycle thermogénétique caractérisé par la présence de deux pics de chaleur sans différence de température entre les deux événements. Dans les genres *Dieffenbachia* et *Cercestis* le cycle thermogénétique est caractérisé par la présence d'un seul pic de chaleur qui apparaît le premier jour du cycle floral. Les différences entre les deux types de cycles thermogénétiques sont liées aux mécanismes de pollinisation.

ABSTRACT

Comparative study of heat production in some Araceae.

KEY WORDS Araceae, thermogenesis, flower, heat, temperature, inflorescence. The thermogenetic cycle of the inflorescences is compared in the genera *Anubias, Cercestis, Dieffenbachia, Homalomena* and *Philodendron.* The genera *Philodendron, Anubias* and *Homalomena* have a thermogenetic cycle characterized by the production of two peaks of heat. In *Dieffenbachia* and *Cercestis* the cycle is characterized by the presence of a single peak appearing during the first day of the floral cycle. Differences between these two thermogenetic patterns are linked with pollination mecanisms.

INTRODUCTION

La production de chaleur ou thermogenèse par les organes reproducteurs est un phénomène fort répandu chez les Araceae (MOODIE 1976 ; MEEUSE & RASKIN 1988 ; GOTTSBERGER 1990 ; GOTTSBERGER & SILBERBAUER-GOTTSBERGER 1991 ; GIBERNAU et al. 1999), une famille qui comprend environ 110 genres et 3300 espèces (MAYO et al. 1997). Ce phénomène se rencontre aussi chez les Annonaceae, Cycadaceae, Cyclanthaceae, Magnoliaceae, Nymphaeaceae, Palmae et Zamiaceae (PRANCE & ARIAS 1975; TANG 1987; GOTTSBERGER 1990; AZUMA et al. 1999; DIERINGER et al. 1999). Cette production de chaleur est associée à la pollinisation : arrivée des pollinisateurs (coléoptères ou diptères) et émission d'odeurs (MOODIE 1976; MEEUSE & RASKIN 1988; GOTTSBERGER 1990; GOTTSBERGER & SILBERBAUER-GOTTSBERGER 1991; GIBERNAU et al. 1999).

L'appareil reproducteur des Araceae est composé d'un axe, le spadice, sur lequel sont insérées les fleurs. Le spadice est entouré d'un organe foliacé, la spathe. Dans la sous-famille des Aroideae, au sens de MAYO et al. (1997), la chaleur est produite par les fleurs mâles fertiles et/ou stériles (MEEUSE 1975, 1978; SKUBATZ et al. 1990, 1991; BERMADINGER-STABENTHEINER & STABENTHEINER, 1995; SEYMOUR 1999). Dans certain cas, la température du spadice peut augmenter jusqu'à 35-45° C durant la première nuit du cycle de floraison. Cette augmentation de température est due à un métabolisme mitochondrial particulier, la respiration alternative (« cyanide-insensitive respiration », NAGY et al. 1972; WALKER et al. 1983; ELTHON et al. 1989; SKUBATZ et al. 1990). Les fleurs des Araceae sont intéressantes non seulement parce qu'elles peuvent produire de la chaleur, mais aussi parce que certaines peuvent ajuster leur température en faisant varier le taux de production de chaleur inversement à la température ambiante (KNUTSON 1974; SEYMOUR et al. 1983; SEYMOUR & SCHULTZE-MOTEL 1998; SEYMOUR 1999).

Bien qu'il y ait plusieurs observations sur la production de chaleur par des inflorescences d'Araceae, les données quantitatives sur la variation de température durant tout le cycle floral demeurent fragmentaires. Une première synthèse sur la thermogenèse florale chez les Araceae a montré que le cycle thermogénétique et l'amplitude des pics de chaleur varie entre différents genres (LEICK 1915). Plus récemment, il a été montré que le cycle thermogénétique peut aussi être différent entre les espèces d'un même genre (GIBERNAU & BARABÉ 2000 ; GIBERNAU et al. 2000 ; MAYO 1991 ; SEYMOUR 1999). Dans le genre *Philodendron*, par exemple, il existe une différence dans l'amplitude et l'étalement des pics entre les espèces du sous-genre *Philodendron* et les espèces du sous-genre *Meconostigma* analysées jusqu'à présent (GIBERNAU & BARABÉ 2000). Cependant, les données demeurent encore trop fragmentaires pour dire, à l'heure actuelle, si cette différence est d'une part due à la taille, la morphologie et la physiologie de l'inflorescence et d'autre part associée à la phylogénie. Pour ce faire, il s'avère nécessaire d'acquérir de nouvelles données quantitatives sur le cycle thermogénétique d'autres espèces de *Philodendron* et de genres voisins. C'est dans cette optique que s'inscrit le présent travail.

L'inflorescence des *Philodendron* est caractérisée par la présence de fleurs femelles dans la portion basale, de fleur mâles stériles dans la portion médiane et de fleurs mâles dans la portion supérieure. Contrairement aux *Arum*, *Sauromatum* et *Colocasia*, par exemple, il n'y a pas d'appendice, constitué de fleurs mâles stériles, producteur de chaleur chez les *Philodendron*. Il nous est donc apparu intéressant de comparer la thermogenèse d'espèces de *Philodendron* qui n'avait pas encore été étudiées avec celle d'espèces de genres avec des fleurs unisexuées et sans appendice, comme *Anubias* et *Cercestis*.

Dans le présent article, nous comparons le cycle thermogénétique des genres Anubias, Cercestis, Dieffenbachia et Homalomena avec celui des Philodendron. Soulignons qu'à part les Philodendron, il n'existe, à notre connaissance, aucune étude de la thermogenèse de ces genres. Cette étude permettra aussi de faire un rapprochement entre la morphologie de l'inflorescence et le type de cycle thermogénétique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les spécimens analysés dans cette étude proviennent des collections du Jardin botanique de Montréal. Les mesures ont été prises entre le 9 août 1999 et le 15 septembre 1999 sur les espèces suivantes (le numéro entre parenthèses correspond au numéro d'enregistrement au JBM) : *Philodendron squamiferum* Poeppig (2201-86), *Philodendron pterotum* C. Koch (1840-55),

Espèces	1 ^{er} jour	2 ^e jour
Philodendron squamiferum	17 h 05 - 23 h 35 (3,9°)	14 h 35 - 19 h 05 (1,8°)
Philodendron pterotum	18 h 45 - 23 h 45 (4.3°)	19 h 05 - 23 h 00 (8.8°)
Anubias barteri	06 h 40 - 10 h 40 (1.4°)	06 h 40 - 09 h 00 (1.1°)
Anubias afzellii	05 h 05 - 11 h 25 (5.6°)	05 h 35 - 10 h 35 (1.7°)
Cercestis stigmaticus	08 h 35 - 14 h 25 (1.9°)	13 h 00 - 21 h 35 (- 1.4°)
Dieffenbachia maculata	19 h 00 - 23 h 00 (4.9°)	16 h 00 - 20 h 40 (- 2.2°)
Dieffenbachia maculata	17 h 27 - 00 h 30 (6.3°)	16 h 45 - 20 h 10 (- 1.6°)
Homalomena rubescens	08 h 55 - 13 h 15 (10,5°)	08 h 30 - 09 h 40 (1,4°)

TABLEAU 1. — Durée des pics de chaleur pour les différentes espèces. Entre parenthèses, différence maximale de température entre le spadice et l'air ambiant.

Homalomena rubescens (Roxb.) Kunth (1721-55), Dieffenbachia maculata (Lodd.) G. Don. (809-40), Cercestis stigmaticus N.E. Brown (4088-84), Anubias barteri Schott (3548-85), Anubias afzellii Schott (77-51). Spécimens témoins déposés à MT : P. squamiferum, Barabé & Lavoie 136; P. pterotum, Barabé & Lavoie 141; H. rubescens, Barabé & Lavoie 135; D. maculata, Barabé & Lavoie 134; C. stigmaticus, Barabé & Lavoie 139; A. barteri, Barabé & Lavoie 138; A. afzellii, Barabé & Lavoie 140.

Une mesure par espèce à été prise, sauf pour *Dieffenbachia maculata* où la température a été mesurée sur deux inflorescences. Étant donné que, chez les Araceae, la modulation qualitative du rythme thermogénétique est constante entre des individus d'une même espèce, à des moments et des lieux différents (GIBERNAU et al. 2000), une mesure nous semble suffisante pour la comparaison qualitative des cycles de production de chaleur. Les températures du spadice et de l'air ambiant ont été mesurées toute les 10 minutes durant le cycle floral à l'aide d'un thermomètre digital thermocouple Digi-Sense® DualLogR®. Le thermomètre était inséré dans le spadice au niveau médian de la zone mâle.

RÉSULTATS (Tableau 1)

Philodendron

Philodendron squamiferum, produit un premier pic de chaleur vers 21h00 et un second vers 19h00 (Fig. 1). L'amplitude de l'écart entre la température du spadice et celle de l'air ambiant est beaucoup plus grande le premier jour. Chez *P. pterotum,* on note aussi la présence de deux pics qui atteignent leur maximum vers 21h00 (Fig. 2). La température anormalement élevée de l'air ambiant le premier jour explique la présence d'un écart de température plus faible lors du premier pic que le second.

Anubias

Les deux espèces d'*Anubias* étudiées présentent aussi un cycle thermogénique bi-phasique, correspondant à deux pics de production de chaleur, séparés par une période de 24 h sans chaleur notable. L'écart entre la température du spadice et celle de l'air ambiant est plus grand le premier jour (Figs. 3, 4). Chez *Anubias afzellii*, cet écart est presque le double (Fig. 4B). Soulignons que chez les deux espèces les pics de chaleur apparaissent entre 7h00 et 8h00, soit au début de la journée.

Cercestis

Cercestis stigmaticus présente un pic de chaleur qui atteint son maximum vers 13h00 le premier jour (Fig. 5). Cependant, le deuxième jour la température de l'inflorescence descend sous celle de l'air ambiant de sorte que l'on observe un écart négatif entre les deux. Il s'agit probablement, ici, d'un artefact occasionné par les conditions de l'environnement. Nous reviendrons sur ce point lors de la discussion.

Dieffenbachia

Chez *Dieffenbachia maculata* on observe le même phénomène que chez *Cercestis* : un écart



Fig. 1. – *Philodendron squamiferum* : Cycle thermogénétique. Variation de la température de l'inflorescence en fonction de l'heure. **A**, température de l'inflorescence et de l'air ambiant ; **B**, différence de température entre le spadice et l'air ambiant.

positif le premier jour et un écart négatif le second (Fig. 6). En effet, le deuxième jour la température du spadice est inférieure à celle de l'air ambiant. Soulignons que le pic de chaleur et la baisse de température sont respectivement à leur maximum et leur minimum entre 17h30 et 21h00. Ces observations ont été réalisées sur deux inflorescences à des dates différentes.

Homalomena

Dans le cas d'*Homalomena*, on note aussi la présence de deux pics. Le premier pic de chaleur atteint son maximum vers 11h00. Le second pic qui apparaît le second jour, sensiblement au même moment, a cependant une amplitude beaucoup plus faible. Lors du deuxième pic, l'écart entre la température de l'inflorescence et celle de l'air ambiant n'est que de 1,4° alors qu'il est de 10,5° lors du premier pic. — Fig. 7.

DISCUSSION

Philodendron squamiferum présente un cycle thermogénique bi-phasique, caractéristique des espèces du sous-genre Philodendron qui ont été étudiées jusqu'à maintenant (GIBERNAU & BARABÉ 2000) en milieu naturel. Il est intéressant de constater que des spécimens de *P. squamiferum* cultivés en serre depuis de nombreuses années présentent le même cycle bi-phasique que des spécimens poussant dans leur milieu naturel



Fig. 2. – *Philodendron pterotum*: Cycle thermogénétique. Variation de la température de l'inflorescence en fonction de l'heure. A, température de l'inflorescence et de l'air ambiant; B, différence de température entre le spadice et l'air ambiant.

(GIBERNAU & BARABÉ, résultats non publiés). Un tel phénomène a aussi été observé chez *P. melinonii* Brongniart (GIBERNAU et al. 2000). Le cycle thermogénique du spadice obéit donc à un rythme endogène typique du taxon, même s'il peut y avoir des variations quantitatives due aux conditions du milieu.

Chez *P. squamiferum* et *P. pterotum*, nous observons la présence de deux pics de chaleur sans différence de température entre les deux événements. Dans le genre *Philodendron*, le premier pic de chaleur apparaît vers la tombée de la nuit et est associée à l'émission de substances volatiles qui attirent les pollinisateurs, des coléoptères (GIBERNAU et al. 1999 ; GIBERNAU et al. 2000). Ce type de cycle, qui a aussi été observé chez *Philodendron acutatum* Schott, *P. pedatum* (Hooker) Kunth et *P. melinonii* (GIBERNAU & BARABÉ 2000 ; GIBERNAU et al. 2000) suggère que ces espèces sont incapables d'avoir une température au-dessus de l'air ambiant durant une longue période, contrairement à *Philodendron solimoesense* A.C. Smith ou *P. selloum* C. Koch, par exemple, où la température du spadice reste, durant tout le cycle, au-dessus de celle de l'air ambiant (SEYMOUR 1999 ; GIBERNAU & BARABÉ 2000). Cette différence pourrait être liée à la taille de l'inflorescence. On peut supposer que les grandes inflorescences, comme celles de *P. solimoesense*, *P. bipinnatifidum* Schott ex



Fig. 3. – *Anubias barteri*: Cycle thermogénétique. Variation de la température de l'inflorescence en fonction de l'heure. A, température de l'inflorescence et de l'air ambiant ; B, différence de température entre le spadice et l'air ambiant.

Endlicher ou *P. selloum* (20-30 cm de long) dissipent moins vite la chaleur que les petites inflorescences comme celles de *P. squamiferum* ou *P. acutatum* (12-19 cm de long). Mais il n'est pas exclu que différents processus métaboliques existent entre ces deux groupes de *Philodendron*.

Le premier jour, *Cercestis stigmaticus* présente un pic de chaleur entre 8h35 et 14h25, soit plutôt vers le début de la journée si on le compare avec les *Philodendron* où les pics apparaissent en fin de journée. Il en va de même pour les *Anubias* où les premiers pics se situent 8h35 et 14h25. Ces différences entre *Cercestis* et *Anubias* d'une part et *Philodendron* d'autre part, sont certainement liées aux types d'agents pollinisateurs qui sont plutôt actifs le jour. Des *Afropeplus simplicidens* ont été observés par KNECHT (1983, p. 120) dans les inflorescences de *Cercestis afzellii*. BEATH (1993) mentionne que les inflorescences de *Cercestis stigmaticus* sont visitées, le premier jour, par de petits nitidulidae (*Brachypeplus* sp.) et des mouches à fruit (*Drosophila* sp.). Les coléoptères passent la nuit à l'intérieur de la spathe qui n'est pas complètement refermée et repartent le lendemain.

Les informations sur l'écologie de la pollinisation du genre Anubias sont très fragmentaires. KNECHT (1983) a noté que des Myodermum alutaceum (Scarabaeidae) et des Afropeplus simplicidens visitaient les inflorescences d'Anubias gigantea, sans pour autant décrire le mécanisme exact de pollinisation. Il est plausible de croire que les mécanismes de pollinisation des Anubias sont semblables à ceux des Cercestis, étant donné



Fig. 4. – Anubias afzellii : Cycle thermogénétique. Variation de la température de l'inflorescence en fonction de l'heure. A, température de l'inflorescence et de l'air ambiant ; B, différence de température entre le spadice et l'air ambiant.

que le premier pic de chaleur apparaît sensiblement au même moment de la journée et que la structure morphologique de l'inflorescence est semblable.

Dans le cas des *Philodendron*, les deux périodes de chaleur représentent une adaptation florale à la pollinisation par des coléoptères (*Cyclocephala*) actifs à la tombée de la nuit ou durant la nuit (GOTTSBERGER 1990). L'augmentation de température lors du premier jour correspond à l'arrivée des pollinisateurs. À ce moment là, l'inflorescence est odorante et les stigmates sont réceptifs. L'augmentation de température lors du deuxième jour stimulent les coléoptères qui, pourtant, ne quittent pas l'inflorescence avant que la spathe se referme et que le pollen soit émis (GOTTSBERGER & SILBERBAUER-GOTTSBERGER 1991 ; GIBERNAU et al. 1999). La morphologie des inflorescences d'*Anubias* est semblable à celle des *Philodendron*, sauf qu'il n'y a pas de zone intermédiaire formée de fleurs mâles stériles. Pourtant, le peu de données existantes sur les mécanismes de pollinisation dans le genre, nous empêche de dire si le deuxième pic joue un rôle vis-à-vis des pollinisateurs.

Chez Dieffenbachia longispatha Engler & Krause, les agents pollinisateurs sont des Cyclocephala comme chez les Philodendron



Fig. 5. – **Cercestis stigmaticus** : Cycle thermogénétique. Variation de la température de l'inflorescence en fonction de l'heure. **A**, température de l'inflorescence et de l'air ambiant ; **B**, différence de température entre le spadice et l'air ambiant.

(YOUNG 1986 ; BEATH 1993 ; GRAYUM 1996). Il n'est donc pas surprenant d'observer que le premier pic de chaleur apparaît approximativement au même moment dans ces deux genres, soit au début de la soirée. Pour le moment, en l'absence d'autres mesures, particulièrement en milieu naturel, nous préférons attribuer la valeur négative du deuxième pic, observé chez le *Cercestis* et les *Dieffenbachia* à un artefact dû aux conditions de culture au moment où les mesures ont été prises. Ceci est d'autant plus probable que les précédents travaux sur *Dieffenbacchia* n'indiquent la production que d'un seul pic de chaleur durant le premier soir (YOUNG 1986 ; BEATH, comm. pers.). MAYO et al. (1997) mentionnent que les coléoptères Scarabaeidae et les mouches Drosophilidae peuvent polliniser les *Homalomena*. Des études récentes ont montré que des Scarabaeidae et des Chrysomelidae agissent comme pollinisateurs de *Homalomena propinqua* Schott durant la journée (MOMOSE et al. 1998). Ceci concorde donc avec le cycle thermogénétique observé sur des spécimens cultivés en serre.

Les cycles thermogéniques varient d'une espèce à l'autre et ont évolué différemment entre les taxons. Chez *Arum maculatum*, par exemple, la chaleur est produite par deux zones distinctes, les fleurs mâles et l'appendice, mais à des moments différents. Ainsi l'inflorescence de l'*Arum*



Fig. 6. – **Dieffenbachia maculata**: Cycle thermogénétique. Variation de la température de l'inflorescence en fonction de l'heure. **A**, température de l'inflorescence et de l'air ambiant; **B**, différence de température entre le spadice et l'air ambiant.

demeure chaude durant l'ensemble du cycle floral (BERMADINGER-STABENTHEINER & STABENTHEIMER 1995). Ce type de cycle thermogénique serait plus évolué, étant donné qu'il résulte de la spécialisation et de la complémentarité de deux parties différentes du spadice. Bien que le type de cycle thermogénique soit lié à la pollinisation, le rôle exact de la thermogenèse n'est pas connu dans tous les cas. Des études ultérieures sont nécessaires pour déterminer si les différents types de cycles reflètent des processus physiologiques et s'ils peuvent être liés à la phylogénie. Par exemple, y a-t-il une relation entre la phylogénie des genres d'Aroideae, sensu MAYO et al. (1997) et les types de cycle thermogénique ? Nous constatons que les espèces des genres *Philodendron, Homalomena* et *Anubias* analysés précédemment sont caractérisées par la présence de deux pics de chaleur. Or ces genres sont très proches d'un point de vue phylogénique (FRENCH et al. 1995 ; MAYO et al. 1997). Dès lors, le cycle bi-phasique des espèces du sousgenre *Philodendron* et du genre *Anubias* représentent-ils un caractère dérivé ou primitif dans la sous-famille des *Aroideae* ? Les genres ne produisant qu'un seul pic de chaleur (e.g. *Dieffenbachia, Cercestis*) le premier jour forment-ils un groupe monophylétique ? Pour répondre à ces questions il s'avère nécessaire de faire une analyse comparative de la morphologie et de la physiologie du spadice en relation avec la phylogénie.



Fig. 7. – *Homalomena rubescens* : Cycle thermogénétique. Variation de la température de l'inflorescence en fonction de l'heure. A, température de l'inflorescence et de l'air ambiant ; B, différence de température entre le spadice et l'air ambiant.

Remerciements

Cette recherche a été réalisée en partie grâce à des fonds du CRSNG (Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada) et du Fonds pour la formation de chercheurs et l'aide à la recherche (Québec) accordés à D.B.

RÉFÉRENCES

- AZUMA H., THIEN L.B. & KAWANO S. 1999. Floral scents, leaf volatiles and thermogenic flowers in Magnoliaceae. *Plant Species Biol.* 14: 121-127.
- BEATH D. 1993. *Biology of forest Araceae in Ghana.* PhD Thesis, University of Aberdeen, Aberdeen.

- BERMADINGER, STABENTHEINER E. & STABENTHEIMER A. 1995. — Dynamics of thermogenesis and structure of epidermal tissues in inflorescences of *Arum maculatum*. New Phytol. 131 : 41-50.
- DIERINGER G., CABRERA L., LARA M., LOYA L. & REYES-CASTILLO P. 1999. — Beetle pollination and floral thermogenicity in *Magnolia tamaulipana* (Magnoliaceae). *Int. J. Plant Sci.* 160 : 64-71.
- ELTHON T.E., NICKELS R.L. & MCINTOSH L. 1989. — Mitochondrial events during development of thermogenesis in *Sauromatum guttatum* (Schott). *Planta* 180 : 82-89.
- FRENCH J.C., CHUNG M. & HUR Y. 1995. Chloroplast DNA phylogeny of the Ariflorae : 255-275, in RUDALL P.J., CRIBB P.J., CUTLER D.F. & HUMPHRIES C.J., Monocotyledons : systematics and evolution. Royal Botanic Garden, Kew.

- GIBERNAU M. & BARABÉ D. 2000. Thermogenesis in three *Philodendron* species (Araceae) of French Guiana. *Can. J. Bot.* 78 : 685-689.
- GIBERNAU M., BARABÉ D., CERDAN P. & DEJEAN A. 1999. — Beetle pollination of *Philodendron solimoesense* (Araceae) in French Guiana. *Int. J. Plant Sci.* 160:1135-1143.
- GIBERNAU M., BARABÉ D. & LABAT D. 2000. Flowering and pollination of *Philodendron melinonii* (Araceae) in French Guiana. *Plant Biol.* 2:331-334.
- GOTTSBERGER G. 1990. Flowers and beetles in the South American Tropics. *Bot. Acta* 103 : 360-365.
- GOTTSBERGER G. & ŜILBERBAUER-GOTSBERGER I. 1991. — Olfactory and visual attraction of *Erioscelis emarginata* (Cyclocephalini, Dynastinae) to the inflorescences of *Philodendron selloum* (Araceae). *Biotropica* 23 : 23-28.
- GRAYUM M.H. 1996. Revision of *Philodendron* subgenus *Pteromischum* (Araceae) for Pacific and Caribbean tropical America. *Syst. Bot. Monogr.* 47 : 1-233.
- KNECHT M. 1983. Aracées de la Côte d'Ivoire. Phanerogamarum Monographiae, Tome XVII. J. Cramer, Vaduz.
- KNUTSON R.M. 1974. Heat production and temperature regulation in eastern skunk cabbage. *Science* 186 : 746-747.
- LEICK E. 1916. Die Erwärmunngstypen der Araceen und ihre blütenbiologische Deutung. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 33 : 518-536.
- MAYO S.J. 1991. A revision of *Philodendron* subgenus *Meconostigma* (Araceae). *Kew Bull.* 46 : 601-681.
- MAYO S.J., BOGNER J. & BOYCE P.C. 1997. *The genera of Araceae*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- MEEUSE B.J.D. 1975. Thermogenic respiration in Aroids. Ann. Rev. Plant. Physiol. 26 : 117-126.
- MEEUSE B.J.D. 1978. The physiology of some sapromyophilous flowers : 97-104, in RICHARDS A.J., *The pollination of flowers by insects*. The Linnean Society of London, Academic Press, London.
- MEEUSE, B.J.D. & RASKIN I. 1988. Sexual reproduction in the arum lily family, with emphasis on thermogenicity. *Sex Plant Reprod.* 1 : 3-15.

- MOMOSE K., YUMOTO T., NAGAMITSU T., KATO M., NAGAMASU H., SAKAI S. & HARRISON R.D. 1998. — Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. *Amer. J. Bot.* 85 : 1477-1501.
- MOODIE G.E.E. 1976. Heat production and pollination in Araceae. *Can. J. Bot.* 54 : 545-546.
- NAGY K.A., ODELL D.K. & SEYMOUR R.S. 1972. Temperature regulation by the inflorescence of *Philodendron. Science* 178 : 1195-1197.
- PRANCE G.T. & ARIAS J.R. 1975. A study of the floral biology of *Victoria amazonica* (Poepp.) Sowerby (Nymphaeaceae). *Acta Amazonica* 5 : 109-139.
- SEYMOUR R.S. 1999. Pattern of respiration by intact inflorescence of the thermogenic arum lily *Philodendron selloum. J. Exp. Bot.* 50: 845-852.
- SEYMOUR R.S., BARTOLOMEW G.A. & BARNHAT M.C. 1983. — Respiration and heat production by the inflorescence of *Philodendron selloum* Koch. *Planta* 157: 336-343.
- SEYMOUR R.S. & SCHULTZE-MOTEL P. 1998. Physiological temperature regulation by flowers of the sacred lotus. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 353 : 935-943.
- SKUBATZ H., NELSON T.A., DONG A.M., MEEUSE B.J.D. & BENDICH A.J. 1990. — Infrared thermography of *Arum* lily inflorescences. *Planta* 182 : 432-436.
- SKUBATZ H., NELSON T.A., MEEUSE B.J.D. & BENDICH A.J. 1991. — Heat production in the voodoo lily (*Sauromatum guttatum*) as monitored by infrared thermography. *Plant Physiol.* 95 : 1084-1088.
- TANG W. 1987. Heat production in cycad cones. *Bot. Gaz.* 148 : 165-174.
- WALKER D.B., GYSI J., STENBERG L. & DENIRO M.J. 1983. — Direct respiration of lipids during heat production in the inflorescence of *Philodendron* selloum. Science 220 : 419-421.
- YOUNG H.J. 1986. Beetle pollination of Dieffenbachia longispatha (Araceae). Amer. J. Bot. 73:931-944.

Manuscrit reçu le 30 mars 2000 ; version révisée acceptée le 17 octobre 2000.