



Photo Marc Gibernau

## Les aracées

# Une diversité d'arômes ou les différentes stratégies de la séduction

Marc  
GIBERNAU\*  
et Marion  
CHARTIER\*

*« On n'attrape pas les mouches avec du vinaigre », les plantes l'ont bien compris. Pour attirer les insectes pollinisateurs, elles produisent une vaste gamme de substances odorantes allant de parfums sucrés à des odeurs de viande avariée !*

Qu'elles soient grandes ou petites, flamboyantes ou ternes, les fleurs ont comme fonction première d'assurer la reproduction sexuée des plantes grâce à la production de graines *via* la pollinisation. Certaines fleurs comptent sur le vent pour assurer leur pollinisation (on parle alors d'anémophilie) ; d'autres sur les insectes (entomophilie). Dans le premier cas, les plantes n'ont aucun moyen d'agir sur le mode de transport du pollen : elles sont complètement dépendantes des conditions environnementales. En revanche,

les plantes entomophiles disposent de plusieurs stimuli – principalement les couleurs et les odeurs – pour attirer les insectes (cf. encadré p. 27). Les odeurs (florales) n'étaient pas à l'origine destinées à attirer les insectes pollinisateurs, mais avaient chez les premiers angiospermes – telles les pinales – une fonction de défense chimique (cf. encadré p. 28).

Contrairement à ce que l'on pourrait croire, les odeurs florales ne sont pas toutes agréables. Si l'œillet, le muguet ou la rose dégagent des substances aromatiques, il en va autrement

\*UMR/CNRS  
Ecofog (8172)  
Marc.Gibernau@  
ecofog.gf

*L'arum mange-mouches (Helicodiceros muscivorus) attirant dans sa chambre florale, obscure et puant le cadavre, les mouches des cadavres.*

des plantes comme l'arum mange-mouches, les rafflesias ou le chou puant dont les fleurs produisent des odeurs nauséabondes. Même parmi les splendides orchidées, on trouve des fleurs dont le « parfum » est loin d'être agréable comme chez *Bulbophyllum robustum*. Le type de substances odorantes produites par les fleurs est étroitement lié au type d'insecte pollinisateur qu'elles tentent d'attirer.

### Les aracées

Les aracées forment une famille de plantes dont on connaît actuellement quelque 122 genres et 3 300 espèces réparties sur toute la surface du globe, principalement dans les zones intertropicales. Au-delà d'une immense diversité de formes, de modes de vies et d'habitats, les aracées ont en commun – à quelques exceptions près – d'être entomophiles. Pour attirer et retenir les insectes qui les pollinisent, elles ont développé des inflorescences très particulières (cf. encadré p. 29). De plus, les aracées représentent de bons modèles pour étudier l'attraction olfactive des pollinisateurs, car certaines espèces sont pollinisées par des mouches, d'autres par des abeilles, et d'autres encore par des coléoptères. Ces insectes ayant des sensibilités olfactives très différentes, les odeurs florales qui les attirent sont aussi très contrastées.

### La pollinisation par les abeilles : une récompense

Dans les forêts d'Amérique tropicale, il existe un mode unique de pollinisation chez les aracées : celle par les abeilles. Selon le type d'abeilles, la récompense donnée en échange du service de pollinisation est différente. Il s'agira de pollen ou alors d'une huile, ou encore d'une cire parfumée.

Certaines inflorescences du genre *Spathiphyllum* comme *S. friedrichsthali* sont pollinisées par des abeilles sans aiguillon, des mélipones du genre *Trigona*. Les spathiphyllums sont aussi des plantes d'appartement : leur axe florifère ou *spadice* est simple et constitué de fleurs bisexuées et d'une bractée modifiée (la spathe) dressée comme un étendard (cf. encadré p. 29). La floraison dure entre dix jours et un mois, les fleurs devenant matures progressivement le long de l'axe. Pendant la

### Odeurs simples et odeurs complexes

Les senteurs florales sont un mélange de molécules odorantes volatiles plus ou moins complexes. Les odeurs « simples » (*Acacallis*, orchidacées) comportent une dizaine de composés, avec souvent deux ou trois molécules dominantes, alors que les odeurs « complexes » (*Ophrys*, orchidacées) peuvent être des mélanges d'une centaine de composés ! Ceux-ci appartiennent à quatre classes « chimiques » : les dérivés d'acides gras, les composés aromatiques, les terpènes et les composés azotés. Ces différentes classes impliquent des voies de biosynthèse distinctes.

période de floraison, les fleurs émettent une forte odeur sucrée tôt le matin qui attire les trigones. Les trigones se posent sur les inflorescences et récoltent du pollen, émis en abondance, qu'ils transportent d'une inflorescence à l'autre, assurant la pollinisation. En fin de matinée, il n'y a presque plus de pollen.

D'autres espèces de *spathiphyllum* (*S. wallisii*) exhalent plutôt une forte odeur épicée et sont pollinisées par les mâles d'abeilles euglossines. Ces fleurs émettent des composés irrésistibles pour ces abeilles nécessaires à leur propre reproduction : 1,8-cinéole, méthyl-eugénol,  $\alpha$ -farnésène et des esters benzyliques. Il en est de même pour de nombreux anthuriums. Par exemple, *Anthurium rubrinervium*, espèce

Photo Marc Gibernau



Les mots écrits en vert dans le texte renvoient au lexique page 65.

**Inflorescence de *Spathiphyllum* sp. La spathe dressée, comme un étendard vert, contraste avec l'axe florifère blanc, le spadice d'où sont émises les odeurs qui vont attirer les abeilles pollinisatrices.**

## Les parfums sont apparus avant les fleurs

Il existe deux groupes majeurs de plantes : les plantes possédant des organes reproducteurs souvent en forme de cônes, et chez lesquels les futures graines ne sont pas protégées, anciennement appelées gymnospermes, comme les piniales (avec les conifères), les cycadales ou les gnétales, et les plantes possédant des organes reproducteurs enveloppant la future graine, les plantes à fleurs, ou angiospermes.

Les piniales sont apparues bien avant les plantes à fleurs, et produisaient déjà des parfums pour attirer leurs pollinisateurs. A cette époque, toutes les lignées majeures d'insectes pollinisateurs (à l'exception des papillons) existaient déjà, comme en font foi des fossiles d'insectes âgés de 250 à 240 millions d'années. Les fougères à graines ou les bennetiales (cycadophytes) étaient donc déjà sûrement pollinisées par des insectes. En fait, une hypothèse très probable est qu'à l'origine les parfums étaient des « armes » chimiques produites entre autres par les organes reproducteurs des plantes pour se défendre contre les insectes herbivores en les repoussant ou en les empoisonnant. Au cours de l'évolution, en même temps que les insectes devenaient des agents pollinisateurs des fleurs, les senteurs florales se sont transformées en signaux attractifs pour ces nouveaux vecteurs. Si de nouvelles molécules sont apparues, la majorité des senteurs florales actuelles restent constituées de molécules qui, à l'origine, servaient de défense chimique.

De nombreuses piniales actuelles émettent des parfums variés à partir de leurs organes reproducteurs (cônes...) pour attirer leurs insectes pollinisateurs. C'est aussi le cas de nombreuses cycadées (odeur de fruit avarié) et des gnétales (*Gnetum*, *Ephedra*) qui émettent une agréable odeur fruitée. Par ailleurs, chez les conifères (pins, sapins et autres résineux), l'odeur résineuse que nous connaissons bien a toujours un rôle de protection contre les prédateurs des graines nues situées dans les cônes. Chez ces espèces, la pollinisation se fait par le vent.

guyanaise, est pollinisé par des abeilles solitaires mâles du groupe des euglossines (*Euglossa piliventris* et *E. viridis*). Ses inflorescences sont de même type que celles des *Spathiphyllum* (cf. encadré p. 29). Elles émettent une forte odeur, plaisante et assez complexe, constituée de 34 composés dont six majeurs (qui représentent de 75 à 90 % des émissions totales) : (Z)-8-heptadécène, méthyl salicylate, 1,8-cinéole, benzoate de benzyle, (E)-ocimène et linalol. L'axe florifère est recouvert d'une cire odorante précieuse pour les mâles. Attirés par l'odeur,

Photo Heiko Hentrich



Abeilles euglossines (*Euglossa piliventris*) arpentant une inflorescence d'*Anthurium rubrinervium*.

ceux-ci se posent sur les inflorescences qu'ils parcourent de bas en haut pendant de longues périodes, jusqu'à une heure. Tels des parfumeurs pratiquant la technique de l'enfleurage, ils sécrètent un liquide gras produit par leur glande labiale qu'ils mélangent à la cire à l'aide d'une brosse située sur les tarses antérieurs. Ils transfèrent ensuite cette pâte dans un réservoir situé sur les tibias postérieurs et reprennent leur collecte. On pense que ce mélange leur sert de « parfum » pour attirer les femelles lors de la danse nuptiale et/ou à repousser les mâles rivaux. C'est en arpentant les inflorescences que les insectes, en frottant leur abdomen contre les parties mâles et femelles des fleurs, assurent ainsi la pollinisation. Ces mêmes composés volatils se retrouvent dans les odeurs de fleurs d'orchidées pollinisées aussi par des mâles d'abeilles euglossines. Il s'agit là d'un phénomène de convergence des odeurs florales dans deux familles de plantes qui sont pourtant éloignées d'un point de vue phylogénétique, c'est-à-dire de leur filiation.

Le genre *Anthurium* compte quelques 1 000 espèces et montre une grande diversité d'odeurs florales : certaines très agréables (fleuries), d'autres carrément fétides ! Les odeurs agréables proviennent principalement des composés de la famille chimique des terpènes, comme le linalol et le 1,8-cinéole. D'autres composés de la même famille donnent à certains *Anthurium* une odeur de menthe (sabinène, menthol, carvone) ou de pin ( $\alpha$  et  $\beta$  pinènes, myrcène). La pollinisation de ces espèces n'a pas encore été documentée ! Par ailleurs, une espèce, *A. salvadorensis*, possède une odeur plutôt rance de fruits mûrs, qui renferme des esters d'acides gras caractéristiques de ce type d'odeur (éthyl-2-méthyl butyrate, 2-hexyl acétate, 6-méthyl-



5-heptèn-2-yl acétate, éthyl valérate), et une pollinisation par des drosophiles et autres mouches des fruits n'est pas exclue.

### La pollinisation par les coléoptères – des rencontres

De nombreuses aracées tropicales sont pollinisées par des coléoptères appartenant principalement aux scarabéidés et aux nitidulidés. Ces insectes, attirés par les odeurs florales, visitent les inflorescences d'aracées non pas seulement pour trouver une ressource alimentaire (tissus végétaux riches, pollen) et un abri, mais aussi des partenaires sexuels. Ainsi, les inflorescences deviennent des zones d'accouplements et font partie du cycle biologique des coléoptères.

On observe un tel mode de pollinisation chez les philodendrons pollinisés par des coléoptères nocturnes du genre *Cyclocephala* (scarabéidés). La floraison dure en tout seulement deux jours. Durant le premier jour, la spathe s'ouvre, découvrant des fleurs mâles situées à l'apex du spadice. A la base, elle forme une chambre florale autour des fleurs femelles (cf. encadré ci-dessous). À la tombée de la nuit, les fleurs mâles chauffent et émettent une odeur fruitée entêtante pendant environ une heure, avec parfois des traces de solvant ou de moisissures selon les espèces. Cette odeur attire les coléoptères, qui entrent alors dans la chambre florale dans laquelle ils vont copuler et se nourrir des parties stériles situées entre les fleurs. S'ils portent du pollen, ils assurent ainsi la pollinisation des fleurs femelles alors réceptives. Les insectes, photophobes, restent dans l'inflorescence jusqu'au soir du lendemain, où se produit l'émission du pollen. Les coléoptères quittent l'inflorescence, emportant avec eux du pollen, au moment



Photo Marc Gibernau

où les nouvelles inflorescences réceptives de premier jour sont prêtes à les accueillir. Les aracées pollinisées de cette manière 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 deux à quatre composés. Par exemple, l'odeur de *Philodendron acutatum* ne renferme que deux composés : un terpène irrégulier (dihydro- $\beta$ -ionone) et un dérivé d'acide gras (2-hydroxy-5-méthyl-3-hexanone). Pour *Montrichardia linifera*, une autre aracée pollinisée par des *Cyclocephala*, l'odeur est dominée par un dérivé

Coléoptères  
*Cyclocephala*  
sur une  
inflorescence  
de  
Philodendron  
solimoesense.

#### Les inflorescences d'aracées

Les aracées ne produisent pas de fleurs simples, mais des inflorescences, structures composées de fleurs collées les unes contre les autres.

Les inflorescences de type *Anthurium* sont constituées d'une spathe (bractée modifiée) dressée en étendard, et d'un spadice (axe florifère) composé de fleurs bisexuées toutes identiques (constituées d'un ovaire et d'étamines).

Chez les inflorescences de type *Philodendron*, la spathe n'est pas dressée, mais entoure l'axe florifère, le spadice. Elle forme souvent à sa base un espace fermé, nommé chambre florale, sa partie supérieure gardant la fonction d'étendard. Les fleurs sont différenciées, les fleurs femelles (contenant les ovaires) sont situées à la base de l'axe et sont surmontées par des fleurs mâles (étamines). On peut également trouver des fleurs stériles soit entre les fleurs femelles et mâles soit au-dessus des fleurs mâles. Ces fleurs stériles assurent différentes fonctions telles que tissu nourricier pour les pollinisateurs. Parfois, l'inflorescence est surmontée d'un organe responsable du stockage et de l'émission des composés volatils : l'appendice (chez le genre *Arum* par exemple).

Inflorescence d'une espèce d'*Homalomena* asiatique, genre proche des *Philodendron* américains, pollinisée par des scarabées mais qui attire aussi des mouches drosophiles et des coléoptères chrysomélidés.



de cyclopentenone (le jasmone) et par quelques dérivés aromatiques (1,3,5 triméthoxy benzène, méthyl benzoate et méthyl salicylate). Pour finir, *Homalomena propinqua* est une aracée du sud-est asiatique pollinisée par un scarabée local. Son odeur florale est dominée par cinq composés issus de trois voies de biosynthèse différentes (2-butanol, 1,2-diméthoxy-benzène, alpha-pinène, acide 2,4-décadiénoïque méthylester, 2-méthyl-3-butène-2-ol).

Il est intéressant de noter que les scarabéidés en général et les *Cyclocephala* en particulier pollinisent d'autres familles d'angiospermes telles que certains palmiers, les cyclanthacées, les nénuphars, les magnoliacées ou encore les annonacées. Les odeurs florales dans ces différentes familles sont très différentes les unes des autres, mais sont constituées d'un nombre de composés volatils relativement faible (en général moins de 20) et le bouquet floral n'est dominé que par quelques molécules. Une étude comparative de ces différentes odeurs impliquées dans l'attraction des coléoptères pollinisateurs est une piste de recherche intéressante.

## La pollinisation par les mouches : un site d'oviposition

Un système de pollinisation moins commun existe chez des aracées d'Asie tropicale et chez une aracée d'Amérique du Nord. Il s'agit de pollinisation par des mouches qui pondent sur l'inflorescence. Par exemple, les *Alocasia*

émettent une odeur agréable qui attire des mouches du genre *Colocasiomyia* (drosophilidés). Chaque espèce est pollinisée par une espèce différente de mouche : la relation est donc très spécifique. Le cycle floral est court et dure de deux à cinq jours. Les mouches sont attirées par l'odeur spécifique émise lors du début du cycle floral. Elles restent au contact de l'inflorescence et pondent sur le spadice. Puis, lors de la libération du pollen, elles en consomment une partie et s'envolent chargées de pollen à la recherche d'une nouvelle inflorescence où pondre d'autres œufs. Les larves mangent les parties végétales en décomposition avant de finir leur cycle de développement dans le sol.

Chez *Alocasia odora*, l'odeur florale est composée de trois molécules communément trouvées dans les senteurs florales (diméthyl 1,3,7 nonatriène, méthyl benzoate, méthyl salicylate). Mais 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.

Ainsi, le peltandre de Virginie (*Peltandra virginica*), une espèce indigène de l'est de l'Amérique du Nord, est pollinisée spécifiquement par une mouche chloropidés (*Elachiptera formosa*). Cette espèce émet une odeur de moisi et de résine due à un composé aliphatique original et unique au monde : le 1,3,6 triméthyl-2,5-dioxabicyclo [3,2,1] nonane accompagnée de quatre isomères. La spécificité de la reconnaissance de la plante hôte par la mouche chloropide est donc sans aucun doute

Photo Marc Gibernau



*Caladium bicolor* est une espèce pollinisée par des coléoptères scarabées (*Cyclocephala* sp.) sur le même modèle que les *Philodendron*, l'inflorescence représentant le lieu de rencontres des coléoptères qui effectuent alors la pollinisation croisée.





Photo : Marc Gibernau

*Mouches drosophilidés sur une inflorescence d'Alocasia robusta qui représente leur site d'oviposition.*

basée sur cette molécule complexe et unique dont la fonction s'apparente plus à la **phéromone** sexuelle qu'à un parfum floral.

### La pollinisation par duperie (mouches ou coléoptères) : un piège

Certaines espèces d'aracées ont évolué vers un mode de pollinisation nettement moins favorable aux insectes. Il s'agit alors pour la plante d'attirer les insectes en les dupant, puis de les piéger. L'inflorescence est constituée d'une spathe cirée pour être glissante et formant à sa base une chambre florale renfermant les ovaires et les étamines dont l'ouverture est obstruée par une couronne de poils. A l'extérieur de la chambre florale, l'axe florifère se termine par une partie stérile exposée à l'air libre, l'appendice. Le piège est en place.

Le premier soir de floraison, à la tombée du jour, l'appendice chauffé et émet une odeur désagréable qui, selon les espèces d'aracées, sent la bouse, l'urine, la matière végétale en décomposition, le fruit pourri ou le cadavre. Cette odeur attire les diptères et les coléoptères en recherche d'un lieu de ponte correspondant à l'odeur. Ils se posent sur la spathe et glissent à l'intérieur de la chambre florale. Les poils et les parois glissantes empêchent les insectes de sortir de la chambre. Pas de récompense pour ces pollinisateurs dupés ! S'ils portent du pollen, ils polliniseront les fleurs femelles en voletant à la recherche de la sortie. Ce n'est que le lendemain, en début d'après-midi, que les fleurs mâles libèrent du pollen en grande quantité et saupoudrent ainsi les insectes captifs. Les poils sèchent alors, permettant aux insectes piégés

de grimper le long de l'axe florifère et de sortir enfin du piège. Ils sont alors prêts à féconder une autre inflorescence, s'ils se font à nouveau avoir...

Ce système de pollinisation antagoniste nécessite la capture d'un même insecte à deux reprises et son maintien en captivité pour qu'il puisse repartir avec le précieux pollen : la chambre florale de ces aracées possède donc une paroi poreuse qui lui permet de rester aérée et de garder un taux d'humidité adéquat à la survie de ces petits insectes !

Les inflorescences de nombreux *Arum* (un genre réparti dans le pourtour méditerranéen et en Europe de l'Ouest) émettent une odeur putride ou d'urine à base de cétones (2-heptanone), d'indole (un composé azoté), de quelques terpènes (citronellène, germacrène, *p*-crésol) et ses quiterpènes (caryophyllène). Cette odeur attire selon les espèces des mouches psychodidés (diptères, nématocères) mais aussi des moustiques (chironomidés), des mouches (sciaridés ou sphaeroceridés) et des coléoptères (staphylinidés) qui pondent dans les excréments ou dans la matière organique en décomposition. C'est le cas par exemple d'*Arum italicum* (le gouet d'Italie), *A. maculatum*, *A. nigrum*, *A. dioscoridis* et *A. pictum*. Une espèce du Moyen-Orient, *Arum palaestinum*, émet une odeur de fruit fermenté à base de composés dérivés des acides gras (acétate d'éthyle, éthanol, acide acétique) et est pollinisée par les mouches des fruits (*Drosophila sp.*) qui sont à la recherche d'un fruit pourri pour y pondre leurs œufs.

D'autres exemples de pollinisation par duperie bien connus concernent des espèces des genres *Amorphophallus* et *Sauromatum*, ou

encore l'arum mange-mouches (*Helicodicerus muscivorus*). Ces aracées sont pollinisées par des insectes nécrophages (mouches et coléoptères) qui pondent leurs œufs dans les cadavres de mammifères. Les inflorescences de ces aracées produisent des odeurs nauséabondes de viande ou de poisson avariés grâce à des composés soufrés, les sulfides (diméthyl di- ou tri-sulfides), ou des amines (triméthyl amine) et des dérivés d'acide gras (acide iso-caproïque, iso-amyle d'acétate, éthyl d'acétate).

## Conclusions

Les aracées, de par leurs interactions de pollinisation variées, non seulement en termes d'agents pollinisateurs (abeilles, mouches, coléoptères), mais aussi en termes de nature de l'interaction (récompenses nutritives

Photo Marion Chartier



Le gouet tacheté (*Arum maculatum*) ayant piégé dans sa chambre florale, sous la couronne de fleurs stériles modifiées en « poils », un grand nombre de moucherons.

ou reproductrices, duperie) ont développé une grande diversité d'odeurs florales. Ces odeurs constituent le médiateur chimique dans l'attraction des insectes pollinisateurs. Elles permettent la reconnaissance par les pollinisateurs des aracées (identification olfactive) et donc leur reproduction sexuée. Ainsi, ce message volatil est « honnête » dans les cas d'interactions mutualistes, puisqu'il annonce une ressource que l'insecte obtiendra en échange de son comportement de pollinisateur. En revanche, ce message est « malhonnête » dans les cas d'interactions antagonistes, où seule la plante obtient un bénéfice de cette interaction.

La diversité des odeurs florales d'aracées ne s'exprime pas seulement en termes de types d'odeurs (fruitée, sucrée, aigre, pourrie...), mais aussi dans la nature du bouquet odorant. Nous avons vu qu'il existe chez les aracées deux « stratégies » pour obtenir une odeur florale originale : soit c'est la combinaison de quelques molécules assez communes (trois à cinq) qui est unique, soit l'odeur florale est due à une unique molécule que l'on ne retrouve chez aucune autre fleur. L'originalité chimique est alors totale.

Les études sur les odeurs florales des inflorescences d'aracées sont encore peu nombreuses. Actuellement, elles ne sont connues que dans 11 genres soit environ 60 espèces, ce qui est faible en comparaison avec la diversité de la famille des aracées (122 genres et 3 300 espèces). De plus, la majorité des composés chimiques jouant un rôle dans l'attraction des pollinisateurs ne sont pas encore identifiés. Étant donnée la variété de types de pollinisation rencontrée chez les aracées, 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.

M. G. et M. C.

### Pour en savoir plus :

Chartier M., Maia A. and Gibernau M. 2009. La pollinisation des aracées. *Insectes*, 154 (3): 5-7.

Debroise, A. 2001. Le parfum pour signature. *Science & Vie*, vol. 13 (Hors Série), p. 72-73.

Gibernau M. and Barabé D. 2007. Des fleurs à « sang chaud ». *Pour la Science*, N°359, Septembre, p. 50-56.

[www.aroidpictures.fr](http://www.aroidpictures.fr) : magnifiques photos d'aracées de David Scherberich.