

Des fleurs à « sang chaud »

Comme les animaux, certaines plantes produisent de la chaleur.

Leur température s'élève jusqu'à parfois 40 °C au-dessus de celle de l'air ambiant.

Cette thermogenèse joue surtout un rôle dans les différentes étapes de la pollinisation.

Marc Gibernau • Denis Barabé

C'est la fin de l'hiver au Canada. Un promeneur flâne dans les bois enneigés près de Montréal. Au détour d'un sentier, il découvre une parcelle où la neige a fondu, remplacée par des plantes, des choux puants (voir la figure 1), dont la partie reproductrice, déjà parvenue

à maturité, forme une masse rouge-violet. Le nom de ces plantes est explicite quant à l'odeur particulière qu'elles dégagent. Au même moment, en Guyane, à des milliers de kilomètres plus au Sud, un explorateur observe, intrigué, les organes reproducteurs d'une espèce de philodendron dont une partie semble brûlée (voir la figure 2). Qu'ont en commun ces deux apprentis naturalistes ? Ils sont témoins d'une caractéristique de deux plantes de la famille des Aracées qui croissent pourtant dans des habitats radicalement différents : la thermogenèse, c'est-à-dire la production de chaleur.

Le monde des plantes offre parfois des ressemblances étonnantes avec le règne animal. La plus connue est sans conteste le phénomène des plantes carnivores, même si l'analogie est plutôt grossière et relève plus de l'imagination que des processus biologiques réels. Or s'il y a une manifestation où la ressemblance entre animaux et plantes est étonnante, c'est bien la thermogenèse.

La thermogenèse regroupe les mécanismes grâce auxquels un organisme accumule de l'énergie thermique, ce qui élève sa température. À l'inverse, la thermolyse correspond aux pertes de chaleur. L'ajustement de ces deux phénomènes aux conditions du milieu résulte d'une thermorégulation, telle qu'il en existe chez les animaux à sang chaud (oiseaux et mammifères) dont la température corporelle est constante. De même, de nombreuses espèces de plantes produisent de la chaleur et certaines, telles *Philodendron selloum* et le chou puant (*Symplocarpus foetidus*), conservent une température constante durant plusieurs heures, voire plusieurs jours, malgré les températures changeantes du milieu : ces plantes sont dotées d'un système

1. Les plantes qui produisent de la chaleur existent sur tous les continents : par exemple, au Canada, l'inflorescence d'un chou puant (*Symplocarpus foetidus*) a fait place nette au milieu de la neige.



de thermorégulation. La température de *P. solimoense* peut atteindre 45 °C alors que la température ambiante n'est que de 20 °C. Mieux encore, le physiologiste Roger Seymour, de l'Université d'Adélaïde, en Australie, a montré que l'inflorescence du chou puant maintient sa température entre 21,3 et 25,9 °C même quand la température ambiante ne dépasse pas -15 °C, soit un écart de près de 40 °C.

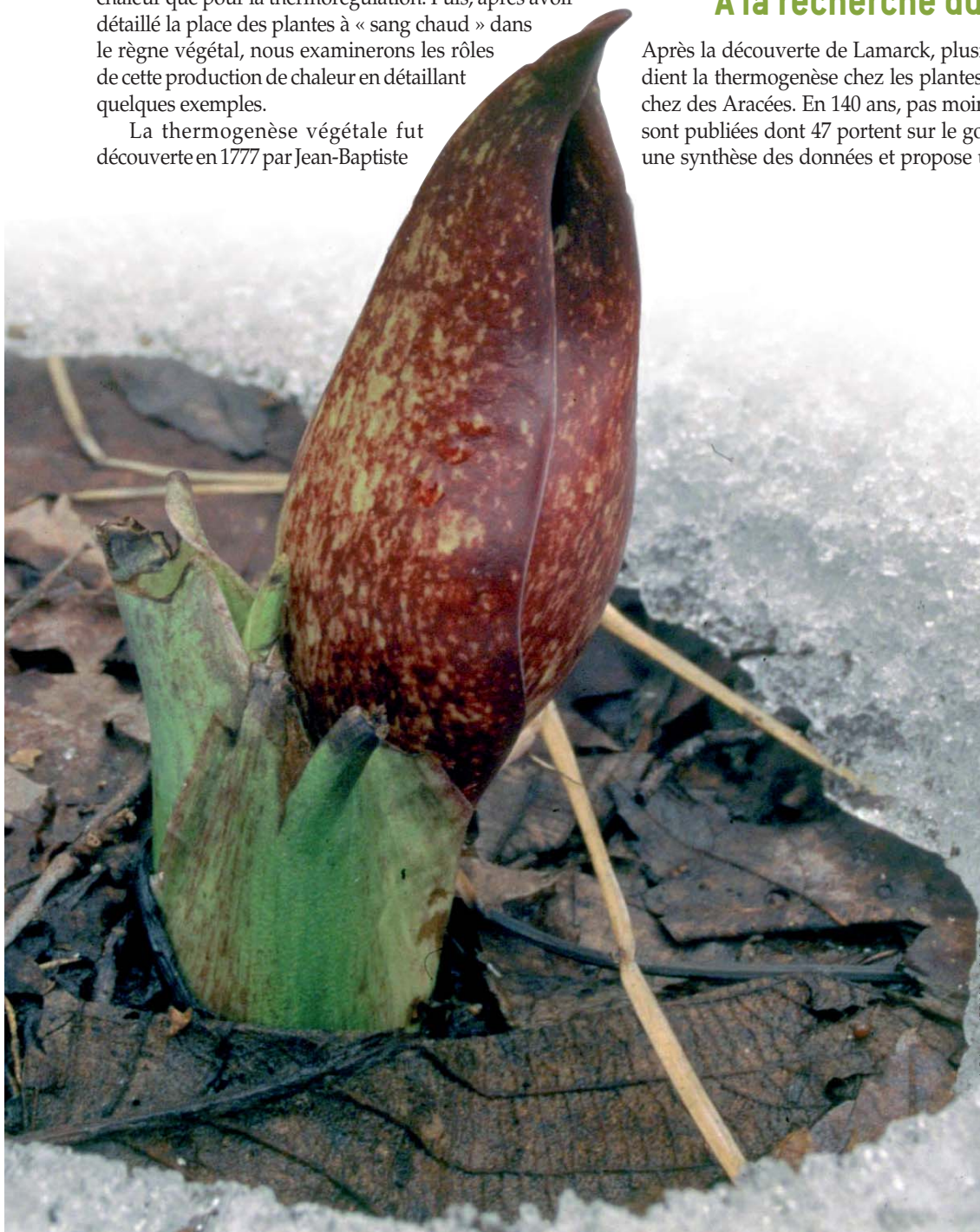
Nous décrirons les différentes étapes qui ont mené de la première observation du phénomène à la description des mécanismes mis en jeu, aussi bien pour la production de chaleur que pour la thermorégulation. Puis, après avoir détaillé la place des plantes à « sang chaud » dans le règne végétal, nous examinerons les rôles de cette production de chaleur en détaillant quelques exemples.

La thermogenèse végétale fut découverte en 1777 par Jean-Baptiste

Lamarck (1744-1829) qui en parle notamment dans sa *Flore Française* et dans *l'Histoire naturelle des végétaux classés par familles*, où il écrit à propos du gouet d'Italie (*Arum italicum*) : « 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. »

À la recherche du calorigène

Après la découverte de Lamarck, plusieurs botanistes étudient la thermogenèse chez les plantes et particulièrement chez des Aracées. En 140 ans, pas moins de 77 expériences sont publiées dont 47 portent sur le gouet. Erich Leick fait une synthèse des données et propose une classification en



J. Brisson - IRBV, Montréal, Canada



Marc Gibernau - CNRS Toulouse, France

2. L'inflorescence de *Philodendron solimoesense*, une plante qui croît en Guyane française, émettant tant de chaleur que l'on distingue des traces de brûlures (flèches blanches).

quatre types des cycles thermogéniques fondée sur leur durée, le nombre de pics de chaleur et leur intensité: *Monstera*, *Philodendron*, *Colocasia* et *Arum*. En 1815, Jean Senebier avait conclu à un phénomène de combustion. Cependant, 36 ans plus tard, L. Garreau montre que si l'oxygène est bien nécessaire à la thermogénèse, il n'y a pas destruction de matière: c'est donc un phénomène respiratoire.

En 1937, Adriaan Van Herk montre que des inflorescences coupées peu de temps avant la phase de thermogénèse libèrent normalement de la chaleur. Toutes les ressources nécessaires à la thermogénèse sont présentes dans l'inflorescence. De plus, il démontre que la thermogénèse est déclenchée par une molécule fabriquée par les étamines, qui migre dans l'appendice 22 heures

avant la production de chaleur. Il nomme cette molécule inconnue le calorigène.

Depuis les années 1950, les mécanismes physiologiques et métaboliques de la thermogénèse sont progressivement élucidés. Elle est déclenchée par la photopériode, c'est-à-dire l'alternance du jour et de la nuit. Les ébauches (des primordiums) des fleurs mâles sont stimulées et produisent une hormone végétale; ce calorigène déclenche des réactions thermogéniques dans les tissus spécialisés, riches en mitochondries et en réserves énergétiques (amidon ou lipides).

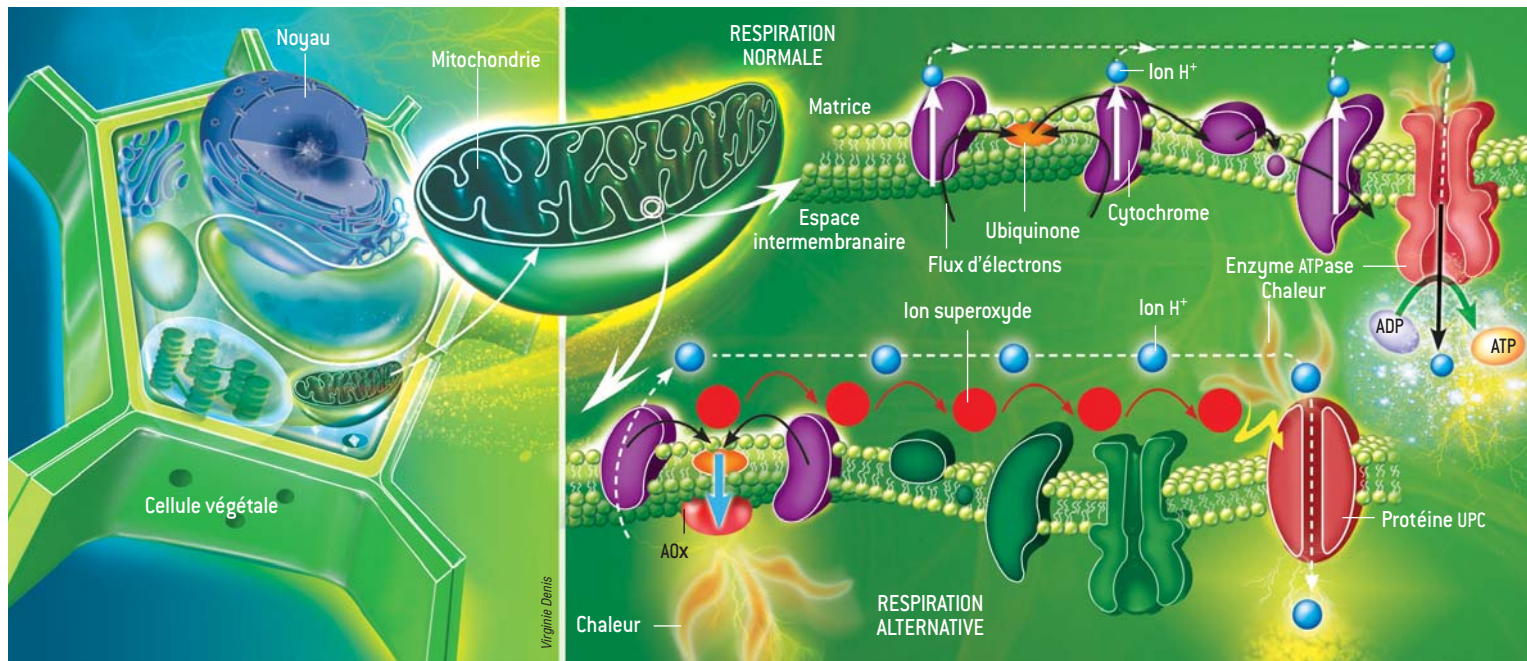
Dans les années 1970 et 1980, plusieurs physiologistes ont mesuré et quantifié les aspects énergétiques de cette thermogénèse (volume d'oxygène consommé, quantité d'énergie produite...). Ces études ont révélé que les plantes, et en particulier les Aracées, dégagent des quantités d'énergie non négligeables, le record étant détenu par le gouet tacheté (*Arum maculatum*) qui libère plus d'énergie qu'un oiseau-mouche en vol!

En 1975, les biologistes James Chen et Bastiaan Meeuse isolent le calorigène à partir d'extraits d'étamines et déclenchent la production de chaleur par des tissus thermogéniques en leur injectant l'extrait. Ce n'est qu'en 1987 que le calorigène est identifié par Ilya Raskin, de l'Université de Rutgers: il s'agit de l'acide salicylique (dont est dérivée l'aspirine). Cette hormone végétale participe au contrôle et au déclenchement de nombreux processus végétaux, par exemple la défense contre des micro-organismes.

La respiration alternative

Où est produite la chaleur? Dans les cellules des tissus calorigènes, à l'intérieur des parois des mitochondries, le site de la respiration cellulaire (voir la figure 3). Cette dernière consiste en un flux d'électrons entre plusieurs molécules, des cytochromes, de la paroi mitochondriale: sous l'effet de ce flux, de l'ATP est produite par l'enzyme ATPase. L'ATP est le combustible de tout être vivant. Lors de la thermogénèse, une respiration mitochondriale dite alternative se met en place: le flux d'électrons est dévié vers un cytochrome alternatif (l'oxydase alternative, notée AOX) qui dégage de la chaleur à mesure qu'il accumule les électrons. En d'autres termes, l'énergie que ces électrons véhiculent n'est pas emmagasinée sous forme d'ATP, mais libérée sous forme de chaleur.

Une autre protéine, nommée UPC, participe également à la thermogénèse. Il s'agit d'une protéine découplante qui empêche la dernière étape de la respiration mitochondriale normale: le couplage d'un transfert d'électrons à la formation d'ATP. L'intensité de la chaleur produite résulte de l'activité de ces deux protéines mitochondriales (AOX et UPC) activées par l'acide salicylique. Toutes les Aracées thermogéniques fabriquent ces deux protéines, mais dans des proportions qui dépendent de la source d'énergie utilisée pour produire de la chaleur. En effet, lorsque la chaleur est issue du métabolisme de glucides, comme chez les arums, ce sont surtout les gènes AOX qui s'expriment. À l'inverse, quand les lipides sont la principale source d'énergie, par exemple chez les philodendrons, alors ce sont majoritairement les gènes UPC qui s'expriment.



3. La respiration mitochondriale alternative est la chaudière des plantes thermogéniques. Elle consiste en une dérivation de la respiration mitochondriale normale (à droite, en haut). Cette dernière est constituée d'un ensemble de protéines, principalement des cytochromes (en violet) et l'ubiquinone (en orange), qui relaient un flux d'électrons (flèches noires) jusqu'à une enzyme, l'ATPase (en rouge), où l'énergie électronique est emmagasinée dans l'ATP. Ce phénomène s'accompagne d'un transfert (flèches blanches) d'ions H^+ (en

bleu). Lors de la thermogénèse (à droite, en bas), deux cas sont possibles. Dans le premier, le flux d'électrons est dévié (flèche bleue) vers l'oxydase alternative (un cytochrome alternatif noté AOx). Dans le second cas, lorsque la voie respiratoire normale est très sollicitée, l'oxygène dissous dans la cellule récupère un électron et forme un ion superoxyde qui, après quelques étapes, active (flèche jaune) la protéine UPC. Cette dernière, ainsi que l'oxydase alternative, convertissent l'énergie électronique en chaleur.

En fait, toutes les plantes supérieures produisent de la chaleur par la respiration mitochondriale alternative, mais les quantités sont très faibles et se dissipent vite: il n'y a pas d'accumulation de chaleur et donc pas d'élévation de la température. Ainsi, la respiration alternative a été observée chez les fougères, les mousses, les algues, les champignons et même certains protozoaires et bactéries. Toutefois, c'est seulement chez les plantes thermogéniques que se manifeste de façon spectaculaire l'augmentation de température et ce, grâce à une forte production de chaleur pendant une courte période.

La thermogénèse au niveau des organes reproducteurs, telles les fleurs, n'est connue que chez quelques familles de plantes, par exemple les Zamiacées, les Arécacées (palmiers), les Nymphaacées, les Magnoliacées, les Rafflésiacées... Au cours de l'évolution, la thermogénèse est apparue dans différentes familles de plantes à fleurs phylogénétiquement éloignées, mais toutes pollinisées par des coléoptères et relativement anciennes (comme les Zamiacées). Toutefois, le phénomène de thermorégulation au sens strict n'a été mis en évidence que chez quatre espèces végétales: deux Aracées (*Symplocarpus foetidus* et *Philodendron selloum*), le Lotus sacré (*Nelumbo nucifera*) et une Rafflésiacée (*Rhizanthus lowii*).

Bien qu'il y ait des similarités entre les animaux homéothermes et les fleurs thermorégulatrices, les mécanismes de thermorégulation sont différents. Chez les oiseaux et les mammifères, la régulation de la température corporelle se fait par un mécanisme neurologique complexe auquel participent plusieurs types de thermorécepteurs, un ther-

mostat central niché dans l'hypothalamus et des neurones qui contrôlent les organes de production de chaleur (les muscles et le tissu adipeux brun) et de perte de chaleur (le système circulatoire, la peau, les poils, les plumes).

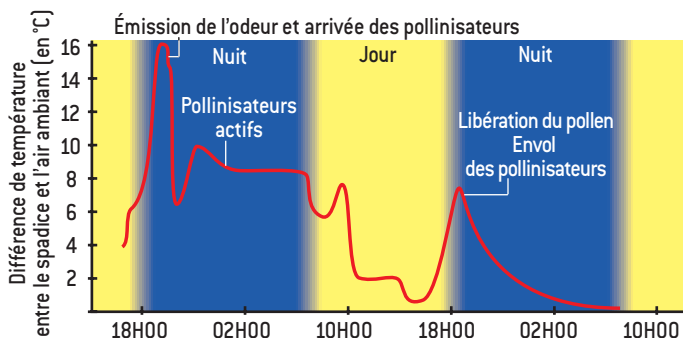
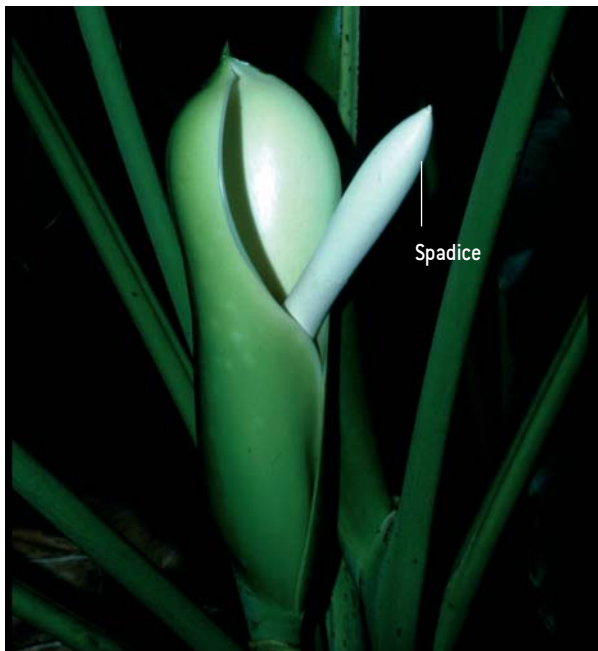
La thermorégulation

En revanche, chez les fleurs thermogéniques, la thermorégulation résulte seulement des variations de production de chaleur. On ignore si les fleurs contrôlent les pertes de chaleur, mais on a montré que, chez le chou puant, la perception de la température externe a lieu au niveau de chaque cellule de l'inflorescence. De plus, les quantités de sucres (la source d'énergie) dans la sève qui irrigue l'inflorescence ne varient pas en fonction de la température externe, montrant que la thermorégulation ne mobilise pas de ressources dans les autres parties de la plante. La régulation a lieu au niveau des tissus de l'inflorescence, sans doute par un changement d'activité enzymatique.

La thermorégulation se traduit par de petits changements de température dans les fleurs. L'augmentation de température extérieure réduit les pertes de chaleur et entraîne une augmentation de la température de l'inflorescence. En conséquence, la production de chaleur diminue rapidement. À l'inverse, quand la température ambiante diminue, la température de l'inflorescence diminue légèrement et la production de chaleur augmente. La respiration a été mesurée soit par la consommation en oxygène, soit par la production de dioxyde de carbone par l'inflorescence. Ces deux paramètres augmentent notablement



4. L'appendice du gouet d'Italie est un organe stérile, situé à l'extrémité de l'inflorescence, qui émet de la chaleur et une odeur caractéristique.



5. Le cycle thermogénique de *Philodendron solimoesense* (en haut), une Aracée de Guyane française, révèle les pics de chaleur qui correspondent à l'arrivée et au départ des coléoptères pollinisateurs. Cette chaleur est émise par l'inflorescence nommée spathe.

lorsque la température de l'air décroît, et diminuent lorsque cette dernière augmente, révélant un ajustement dynamique de l'inflorescence aux conditions du milieu. Les variations de la consommation d'oxygène sont synchronisées avec celles de la production de chaleur. Cependant, l'effet d'un changement de température n'est pas immédiat : un délai de 30 à 40 minutes est nécessaire et il faut attendre jusqu'à deux heures pour que la température des fleurs se stabilise.

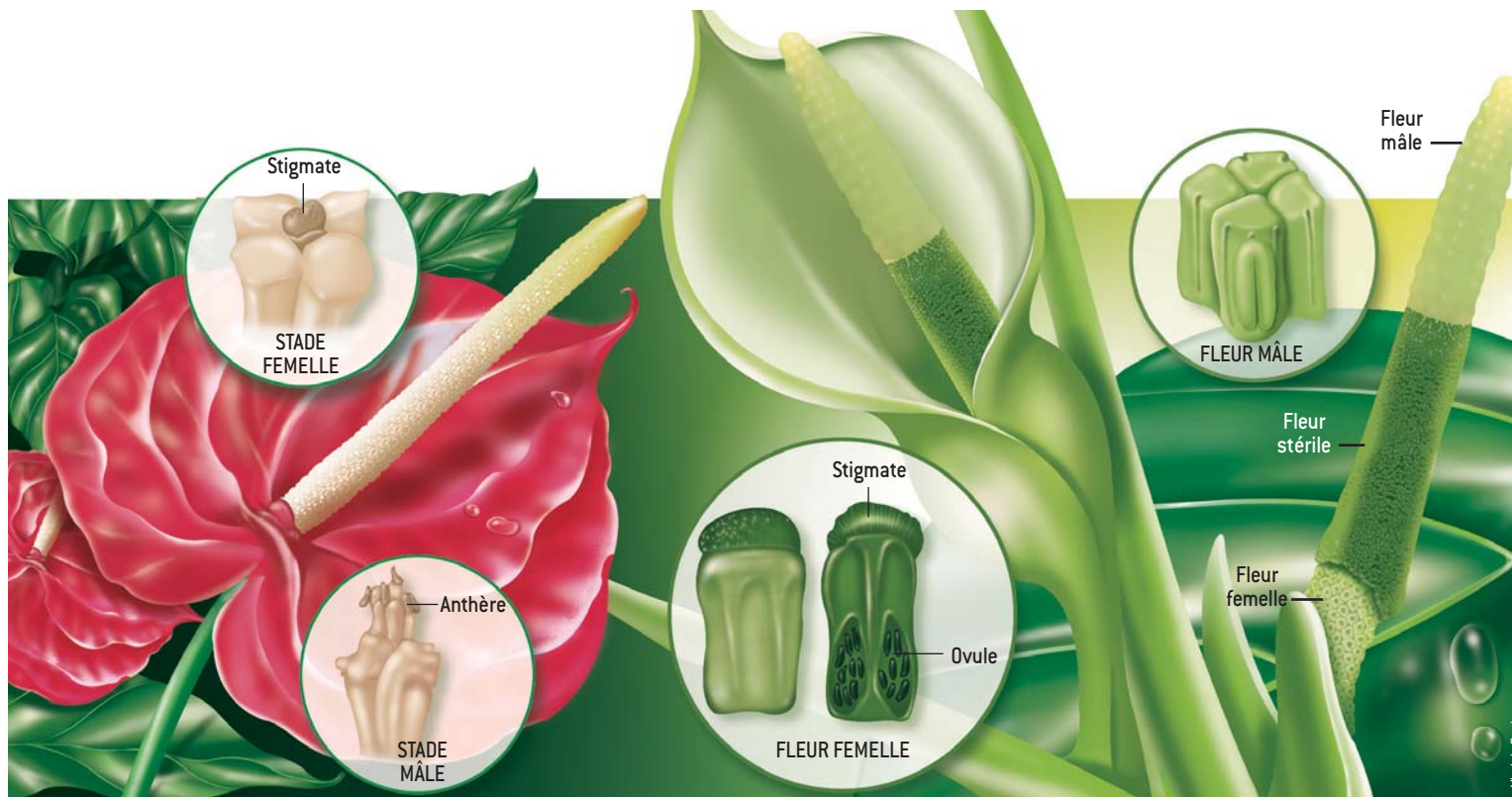
Parmi les plantes thermogéniques, le chou puant est celle dont la thermorégulation est la plus précise, car un changement de 10 °C de la température ambiante n'entraîne qu'une variation de 0,9 °C dans la température de l'inflorescence. Cette plante fleurit au début du printemps, souvent sous la neige, lorsque la température est parfois encore près du point de congélation. L'inflorescence se développe sous la neige et produit assez de chaleur pour la faire fondre. Voyons maintenant à quoi sert la thermogénèse.

Une famille au sang chaud

La famille des Aracées réunit 110 genres et plus de 3000 espèces. La plupart sont tropicales, mais on en trouve aussi dans les régions tempérées, notamment le genre *Arum* en Europe et en Asie, ainsi que plus de 100 espèces d'*Arisaema* en Asie et trois en Amérique du Nord. Chez les Aracées, on distingue deux grands types d'inflorescences, c'est-à-dire l'ensemble des fleurs groupées sur une même structure (voir la figure 6) : celles avec des fleurs bisexuées et celles avec des fleurs unisexuées. Dans ce dernier cas, les fleurs femelles sont à la base de l'inflorescence et les fleurs mâles dans la partie supérieure. Dans certains groupes dont les arums, la portion supérieure de l'inflorescence est modifiée en un organe stérile allongé, l'appendice, qui agit comme principale source de chaleur.

Plusieurs rôles ont été proposés pour la thermogénèse. Ainsi, ce phénomène protégerait les fleurs durant les périodes de froid. Si ce n'est probablement pas la principale fonction puisque la majorité des Aracées vivent sous les tropiques, ce processus thermique a peut-être permis aux Aracées de conquérir les zones tempérées où certaines saisons sont plus froides. D'autres ont postulé que la thermogénèse et la thermorégulation contribueraient au maintien d'une température optimale nécessaire au développement de l'inflorescence ou à la formation du pollen. Cette production de chaleur pourrait aussi jouer un rôle dans l'ouverture de la spathe (l'enveloppe qui entoure l'inflorescence) et, plus généralement, à la déhiscence, c'est-à-dire l'ouverture spontanée d'organes, nécessaire par exemple à la libération du pollen : dans les deux cas, la chaleur favoriserait l'assèchement des tissus, leur rétrécissement conduisant à l'ouverture.

La chaleur contribuerait également à la volatilisation de substances odorantes qui attirent les insectes pollinisateurs, tels les mouches, les coléoptères ou les abeilles. De fait, la période de thermogénèse correspond souvent au moment où la fleur sent le plus. Toutefois, une grande majorité de fleurs parfois très odorantes (roses, lavandes...) ne produisent pas de chaleur. Les molécules qui constituent le parfum des plantes thermogéniques seraient alors des composés peu volatils, et l'élévation de température



6. Les différents types d'inflorescences d'Aracées. Celle d'*anthurium* (à gauche) est couverte de fleurs bisexuées, c'est-à-dire qu'elles passent d'un stade femelle (le stigmate reçoit le pollen) à un stade mâle

(les anthères libèrent le pollen). En revanche, les fleurs de *philodendron* sont unisexuées (à droite) : des fleurs femelles sont à la base de l'inflorescence, séparées des fleurs mâles, en haut, par des fleurs stériles.

des organes reproducteurs faciliterait leur volatilisation. De plus, la plupart des plantes thermogéniques, et notamment les Aracées, fleurissent à des moments où l'ensoleillement et la température ambiante sont peu propices à la volatilisation des composés : au crépuscule, pendant la nuit, au lever du jour, au début du printemps, voire en hiver. Ainsi la production de chaleur favoriserait la dispersion des odeurs florales.

Deux cas de pollinisation explicitent un autre rôle de la chaleur – le seul qui ait été démontré – chez les plantes thermogéniques : un exemple des tropiques, *Philodendron solimoesense* de Guyane française, pollinisé par des coléoptères, et un exemple des régions tempérées, l'arum mange-mouches de Corse et Sardaigne (*Helicodiceros muscivorus*) qui est, lui, pollinisé par des mouches.

Chauffage central inclus

Pour les insectes pollinisateurs endothermes (à « sang chaud »), tels les scarabées (des coléoptères), 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. En effet, ces insectes doivent maintenir la température de leur corps à un certain niveau pour demeurer actifs. En 2003, nous avons montré qu'un coléoptère actif dans la chambre florale d'un *philodendron* dépense entre deux et cinq fois moins d'énergie qu'un coléoptère actif à l'extérieur, à température ambiante. Les coléoptères sont actifs quand leur température corporelle est comprise entre 30 et 40 °C. Pour ce faire, ils exploitent la production endogène de chaleur grâce à la contraction des muscles thoraciques, mais ce chauffage est très coûteux en énergie. Or la production de chaleur par une inflorescence ne coûte rien à l'insecte ; c'est,

des travaux l'ont mis en évidence, une ressource énergétique directe qui réduit les besoins en nourriture des coléoptères à seulement 2,5 pour cent de ceux nécessaires à l'extérieur pour maintenir leur température corporelle. Cet apport serait une sorte de récompense que donne la plante à l'insecte. Pourquoi ? Parce que l'insecte transporte le pollen d'une plante à l'autre et, plus il est actif dans la chambre florale, mieux il assure la pollinisation croisée. Le cycle thermogénique du *philodendron* est adapté à la floraison et aux pollinisateurs.

En 1999, R. Seymour a mis en évidence deux phases de thermorégulation chez un *philodendron*. 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 maintenue précisément entre 38 et 42 °C pendant deux à trois heures. Ensuite, durant la nuit, la température est contrôlée moins précisément autour d'une température moyenne variant entre 25 et 36 °C selon la taille de l'inflorescence, mais pendant près de 12 heures : c'est le moment où le coléoptère loge dans la chambre florale (voir la figure 5).

Si la chaleur produite par une inflorescence représente une ressource énergétique pour certains insectes comme les coléoptères, ce n'est pas le cas pour d'autres, telles les mouches. L'explication est liée à la physiologie de ces insectes. Pour être actifs, les coléoptères ont besoin d'une température corporelle élevée, mais la thermorégulation limite cette température à 42 °C, alors que les mouches en activité ont des températures corporelles inférieures, non thermorégulées.

Anna-Maria Angioy et ses collègues de l'Université de Cagliari, en Sardaigne, ont étudié le rôle de la chaleur dans l'attraction des insectes pollinisateurs chez l'arum mange-mouches, une plante que l'on trouve en Corse, en Sardaigne et aux Baléares. Son nom provient du fait que, dans certaines



7. Cycle de pollinisation chez l'arum mange-mouches. L'inflorescence, d'abord fermée et discrète (a) devient visible quand elle s'ouvre (b) : les fleurs fertiles se trouvent à la base du spadice, au fond de la spathe coudée, la partie émergente, l'appendice, étant stérile. Au premier jour de floraison, la spathe s'ouvre largement, tandis que l'appendice produit de la chaleur et émet une odeur nauséabonde de cadavre qui attire de nombreuses mouches nécrophages (c). À ce moment, les

stigmates des fleurs femelles sont réceptifs (d, en bas) et humides, alors que les étamines violacées ne sont pas encore matures (d, en haut). Le lendemain, les stigmates ne sont plus réceptifs au moment où les étamines libèrent le pollen qui tombe dans la chambre florale (e). Les mouches quittent alors l'inflorescence chargées de pollen et assurent la pollinisation croisée quand elles visitent d'autres fleurs (f). Enfin, les ovaires pollinisés se développent en fruits (g).

inflorescences pollinisées, on peut trouver quantité de mouches mortes (*musci vorus* signifie « mangeur de mouches »). De telles observations ont fait dire à des botanistes du XIX^e siècle que cette Aracée était une plante carnivore, ce qui n'est pas le cas (les insectes meurent probablement par asphyxie). L'inflorescence de l'arum mange-mouches produit une odeur de cadavre en décomposition qui attire les insectes pollinisateurs, ici des mouches nécrophages (voir la figure 7). La ressemblance entre l'odeur dégagée par l'inflorescence et celle d'un organisme en putréfaction est telle que les mouches ne peuvent les distinguer : la pollinisation de l'arum mange-mouches est fondée sur une tromperie.

chaleur complète donc les odeurs dans le mimétisme d'un cadavre par la fleur. En outre, cette ressemblance s'accompagne d'une similitude physiologique : l'ouverture de la chambre florale, sombre et malodorante, ainsi que la couleur rouge foncé renforcent le leurre.

C'est l'été au Canada, et le chou puant est en fruit : le curieux devra attendre l'hiver prochain pour observer la thermogenèse. En revanche, en Guyane, il sera plus chanceux, car sous les tropiques, les Aracées fleurissent à longueur d'année. Pourquoi des plantes vivant dans des milieux aussi différents partagent-elles cette même caractéristique ? Bien que l'on connaisse une partie des mécanismes biochimiques et le physiologiques de la thermogenèse, le comment et le pourquoi de son apparition au cours de l'évolution des plantes demeurent une énigme.

L'attrape-mouches

Les insectes pollinisateurs visitent les inflorescences en pensant y trouver un site de ponte favorable, mais se retrouvent piégés dans la chambre florale, le temps de polliniser les fleurs femelles et d'être recouverts de pollen avant leur envol. La chaleur modifie le comportement des pollinisateurs et favorise l'attraction des mouches dans la chambre florale. En effet, la production de chaleur, entre 13 et 20 °C au-dessus de la température ambiante, est comparable à celle d'un cadavre de mouette ou de goéland en décomposition. Ainsi, chez l'arum mange-mouches, la chaleur dégagée par l'inflorescence permet d'attirer deux fois plus de mouches que pour une inflorescence odorante ne produisant pas de chaleur. La

Marc GIBERNAU travaille au Laboratoire CNRS Évolution et diversité biologique, à l'Université Paul Sabatier, à Toulouse. Denis BARABÉ travaille à l'Institut de recherche en biologie végétale au Jardin botanique de Montréal et à l'Université de Montréal, au Canada.

R. SEYMOUR et al., *The role of thermogenesis in the pollination biology of the amazon waterlily Victoria amazonica*, in *Annals of Botany*, vol. 98, pp. 1129-1135, 2006.

R. SEYMOUR et al., *Thermogenesis and respiration of inflorescences of the dead horse arum Heliconia muscivora, a pseudo-thermogenatory aroid associated with fly pollination*, in *Functional ecology*, vol. 17, pp. 886-894, 2003.