

L'importance de la caryologie dans l'étude de la phylogénie et de l'évolution des espèces végétales à Madagascar

par P. BOITEAU

INTRODUCTION

Les progrès réalisés au cours de ces dernières années, grâce à d'innombrables chercheurs, dans le domaine de la génétique, nous ont familiarisé avec les particules héréditaires, ou chromosomes, contenues dans les noyaux cellulaires au moment de la naissance des cellules nouvelles. Mais si l'étude du nombre et de la forme de ces particules a déjà reçu de nombreuses applications en génétique pure, l'étude de la phylogénie et de l'évolution même des espèces n'a été réalisée jusqu'ici que dans un petit nombre de genres [1, 2, 3]. Ceci est dû sans doute aux difficultés que présente cette recherche chez les genres où les chromosomes sont de faible taille ou en grand nombre. C'est afin d'éviter cet écueil que nous avons choisi le genre *Aloe* qui présente, en outre, de nombreuses espèces et variétés malgaches.

Les chromosomes des Aloes de Madagascar

Nous venons de faire allusion au grand nombre des espèces et variétés d'Aloes malgaches. Nous ne nous étendrons pas sur la description de ces types et renverrons simplement aux études qu'en a déjà faites notre éminent collègue H. Perrier de la Bathie [4, 5].

Si l'on tient compte des espèces du genre très voisin *Lomatophyllum*, on s'aperçoit que toutes les régions de l'île comprennent quelques-unes de ces plantes, mais alors que le sud-ouest et les plateaux du centre sont très riches, l'est ne comporte que 2 espèces.

Dès 1926, Graiser [6] a signalé les nombres chromosomiques $n=7$ et $n=14$ chez les Aloes.

Toutes les espèces et variétés que nous avons étudiées à Madagascar ont pour nombre chromosomique $n=7$. Parmi ces 7 chromosomes, 3 sont particulièrement grands et de forme si typique qu'on peut les identifier chez toutes les espèces. Nous les avons appelés A, B et C.

Le chromosome D est de taille variable et de formes assez diverses suivant les espèces considérées.

Enfin les 3 petits chromosomes E, F, et G sont beaucoup moins typiques. Nous avons examiné les chromosomes tant au moment de la réduction dans les cellules mères des grains de pollen (métaphase hétérotypique) que pendant les karyokinèses somatiques dans les méristèmes des jeunes racines.

Dans le premier cas nous avons employé la méthode au carmin acétique de Belling [7]. Les chromosomes sont épais montrant nettement leur structure spiralée, mais leur forme est moins bien individualisée que chez les chromosomes somatiques. La formation des chiasma tels que les a décrits DARLINGTON est facile à observer chez les chromosomes E, F et G.

Les méristèmes ont été fixés, par le Duboscq Brasil [8] inclus à la paraffine après imprégnation par la ligroïne et l'essence de cèdre. Les coupes ont été faites à 20 μ d'épaisseur ce qui est très suffisant en raison des dimensions cellulaires. La coloration a été effectuée par la méthode à l'hématoxyline de Heidenhain modifiée par Regaud [9]. Les chromosomes sont très allongés et les homologues des diverses espèces sont facilement reconnaissables.

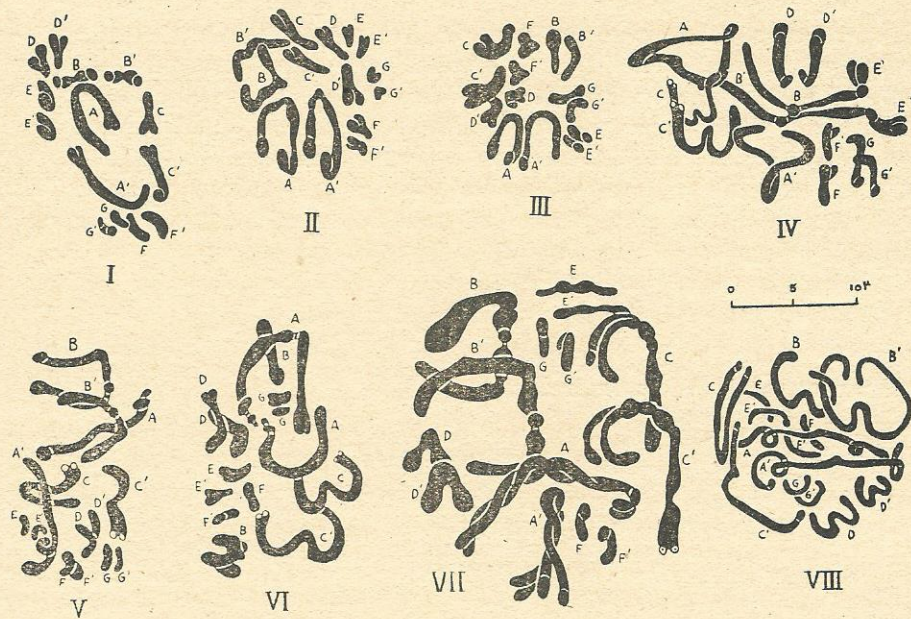


Fig. 1 — Chromosomes des Aloes de Madagascar. — Métaphase de la mitose dans les cellules du méristème de la racine (hématoxyline ferrugine). I : *Aloe acutissima* — II : *A. vahombe* — III : *A. isaloensis* — IV : *A. deltoideodonta* var. *intermedia* — V : *A. madecassa* — VI : *A. deltoideodonta* var. *typica* — VII : *A. capitata* var. *quartzicola* — VIII : *Lomatophyllum occidentale*.

De toutes nos observations il résulte que la conformation des chromosomes permet de classer les espèces en trois groupes :

- 1°— Des espèces à petits chromosomes de forme relativement simple.
- 2°— des espèces à chromosomes très grands de forme particulièrement compliquée.
- 3°— de nombreuses espèces intermédiaires.

Dans l'ensemble du genre, la taille des chromosomes n'a pas de rapport avec celle des plantes qui les portent, le petit *Aloe deltoideodonta*, par exemple, qui ne comporte qu'une rosette de feuilles, a des chromosomes plus grands que l'*A. vahombe*, géant du genre à Madagascar.

Par contre, si nous ne considérons plus le genre mais un phylum déterminé, nous nous apercevons que les dimensions de la plante et l'apparition du port caulescent sont liés aux dimensions et à la complexité des chromosomes — comme cela a été observé pour d'autres genres.

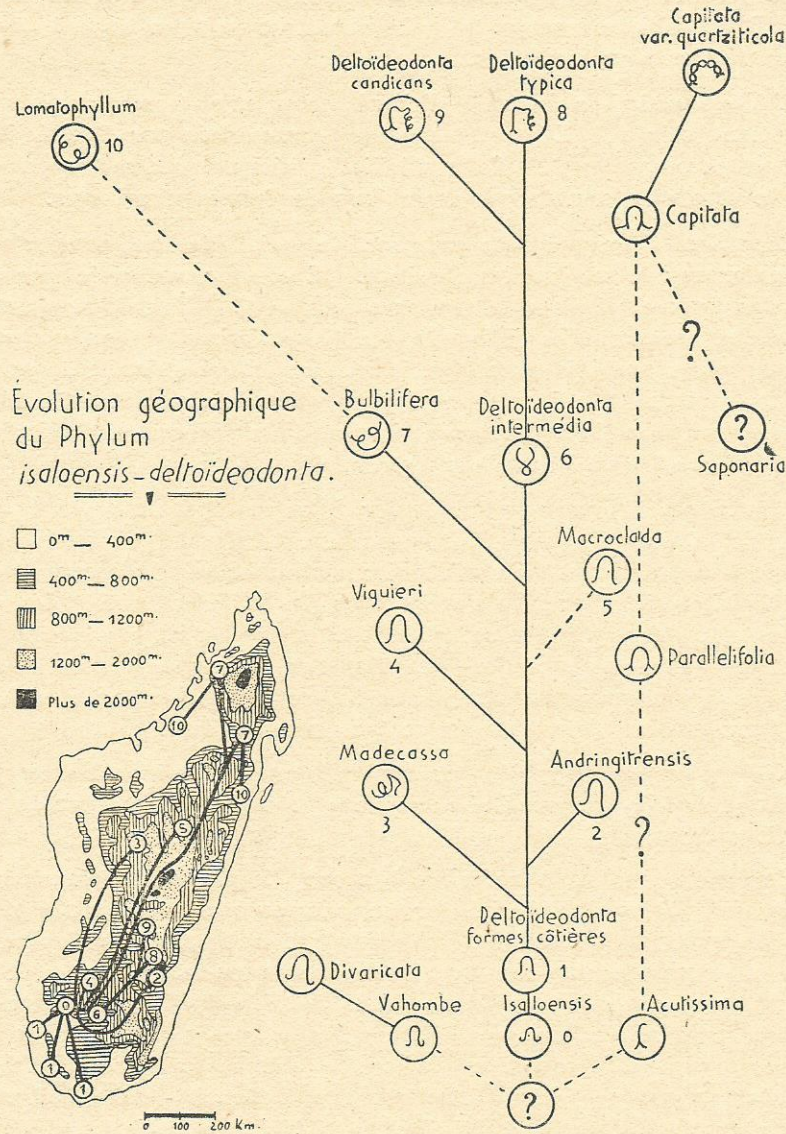


Fig. 2 — Phylogénie des Aloïnées malgaches

Phylogénie des Aloïnées malgaches en rapport avec la forme de leurs chromosomes

Trois espèces malgaches présentent des chromosomes particulièrement petits et simples ce sont : *A. isaloensis*, *A. vahombe*, *A. acutissima*. Nous pensons

que ces trois espèces représentent par excellence les endémiques antiques d'Engler pour le genre considéré et peuvent être placées à la base de trois phylum distincts.

Le premier phylum *Vahombe-divaricata* est caractérisé par ses chromosomes A. B. C. relativement petits. Le chromosome A en anse à deux constriction latérales bien marquées.

L'*Aloe acutissima* m'avait d'abord paru une forme ancestrale restée génétiquement stérile. Elle est très bien caractérisée par l'extrémité dédoublée de son chromosome A. Cette stérilité génétique parassait appuyée, par le fait que la plante ne semble pas avoir émis de formes vicariantes.

Cependant il existe toute une section qui, elle, ne comporte que des formes modernes : la section des *Capitata*. Elle est caractérisée par le dédoublement des deux extrémités de son chromosome A. Évidemment cette section est morphologiquement très différente de l'*A. acutissima*. D'autre part, malgré toutes les espèces que j'ai examinées, je n'en ai trouvé qu'une : *A. parallelifolia* dont le chromosome A présente une forme intermédiaire entre les formes du chromosome correspondant d'*A. acutissima* et de la section des *Capitata*, à chromosome faiblement divisé aux deux extrémités.

D'autre part la curieuse particularité qu'ont les *A. capitata* d'épanouir les fleurs du sommet de leur inflorescence avant celle de la base, présente aussi des transitions génétiques. En effet, si chez les formes du centre (Ibity, Vavavato) la division réductionnelle s'opère dans les cellules mères des grains de pollen dans les fleurs du sommet d'abord, il existe des races où cette réduction est simultanée pour toute l'inflorescence et d'autres, provenant de l'Ouest, chez lesquelles la réduction commence par la base comme chez tous les Aloes bien que les fleurs s'épanouissent au sommet en premier lieu.

Néanmoins ces transitions nous paraissent encore insuffisantes pour l'établissement d'un phylum *acutissima-capitata* et nous le considérons seulement à titre d'hypothèse.

Le troisième phylum enfin, de beaucoup le plus important, a pour base l'*A. isalaensis*. Il est caractérisé par un chromosome A en anse sans constriction marquée mais dont les branches ont une tendance à l'enroulement d'autant plus grande que les formes sont plus perfectionnées. Il a donné naissance aux innombrables formes d'*A. deltoideodonta* parmi lesquelles les formes côtières du sud-ouest ont des petits chromosomes et sont sûrement archaïques alors que les formes du centre ont de grands chromosomes très compliqués et sont modernes. De cet axe *Isalaensis - deltoideodonta* ont dû dériver de nombreuses espèces telles que *A. Andringitrensis*, *A. Madecassa*, *A. Viguieri*, *A. bulbilifera*. Le genre *Lomatophyllum* lui-même qui, du point de vue karyologique, ne diffère pas plus des Aloes typiques que la section des *Capitata*, par exemple, semble bien pouvoir être rattaché à cet axe, probablement par l'intermédiaire de l'*A. bulbilifera*.

L'évolution des Aloes malgaches, son processus probable, ses rapports avec l'altitude de l'habitat.

L'évolution des Aloes malgaches semble assez conforme aux principes de l'orthogénèse. Des formes ancestrales grêles ont donné naissance à des espèces plus robustes à feuilles de plus en plus larges passant peu à peu d'un port acaule à un port caulescent.

En ce qui concerne la morphologie florale, il semble bien aussi que les formes *Gasteria* à périanthe plus ou moins arqué et renflé aient donné peu à peu naissance aux formes *Eualoe* au périanthe droit et cylindrique.

La morphologie des chromosomes évolue, comme nous l'avons indiqué, des petites formes simples, vers de grandes formes compliquées, contournées et bifurquées. Cette évolution de la morphologie chromosomique s'expliquerait assez bien par un accroissement du volume des molécules constituant les gènes et un accroissement parallèle du nombre des gènes eux-mêmes. Dans les cas de bifurcation des extrémités des chromosomes il est probable que ce phénomène est dû au manque d'adhérence des molécules contiguës résultant d'une redistribution des valences.

L'évolution des Aloes procède de deux phénomènes parallèles mais d'importance très inégale :

- 1°— l'hybridation interspécifique
- 2°— la mutation factorielle.

L'hybridation est facile chez les Aloes et sur nos rocailles il se constitue tant volontairement, qu'involontairement, de nombreux hybrides interspécifiques. Mais, dans la nature, ce phénomène est très rare en raison :

- 1°— de l'éloignement souvent énorme de l'habitat des diverses espèces,
- 2°— de la différence des périodes de floraison.

A de rares exceptions près, les populations d'Aloes que nous avons eu l'occasion d'observer frappent surtout par leur cohérence, leur homogénéité d'aspect qu'on ne rencontre à ce point que chez des homozygotes. Cette opinion concorde parfaitement avec celle que nous a exprimée M. Perrier de la Bâthie, qui a eu l'occasion de parcourir de nombreux habitats où ces plantes abondent.

La mutation factorielle semble, au contraire, avoir occupé une place beaucoup plus grande. Certaines espèces sont en voie actuelle de fractionnement comme l'a très bien noté M. Perrier de la Bâthie [10, 11]. Ces espèces sont surtout localisées sur les sommets du centre c'est-à-dire là où précisément les conditions nécessaires aux mutations sont le mieux réalisées : intensité remarquable des rayons ultra-violets et cosmiques. Nous avons vu en effet en ce qui concerne *A. deltoideodonta* que ses formes vicariantes des régions côtières 0-100m sont caractérisées par de petits chromosomes et par conséquent archaïques; elles entrent donc dans les endémiques antiques et sont de véritables reliques isolées depuis longtemps; au contraire, les formes altitudinales 800-1200m sont à grands chromosomes compliqués, ce sont des endémiques modernes d'apparition récente. L'étude caryologique de ces petites espèces permet donc

la distinction des vieilles formes en voie d'extinction des formes récentes ou en voie actuelle de fractionnement.

D'une façon générale, les espèces archaïques d'Aloes habitent les régions basses du sud-ouest, alors que les espèces modernes habitent les hauts sommets du centre. Seuls les représentants du genre *Lematophyllum*, cependant modernes, sont restés confinés sur la côte en raison de leurs exigences ombrophiles, mais ces espèces bien que modernes ne se fractionnent pas.

Le centre d'origine des Aloes malgaches semble être le sud-ouest, habitat actuel des espèces archaïques, ou peut-être même l'ancienne connexion africano-malgache où ont pu vivre les espèces primordiales.

Le centre de diversité est par contre situé sur les hauts-plateaux.

Ce déplacement des zones basses, vers des zones plus élevées semble bien être le résultat du rôle particulièrement important que les mutations factorielles ont joué dans l'évolution des Aloes malgaches.

La stérilité génétique

Après un grand nombre de remaniements qui provoquent des mutations successives, la grosse molécule de nucléo-protéine qui constitue un gène doit tendre vers un état d'équilibre d'où elle ne pourrait sortir que sous l'influence d'un stimulus trop violent pour être compatible avec les conditions du milieu où vit la plante. C'est là un cas limite qui ne s'observe que chez des genres très archaïques et pour un petit nombre d'espèces isolées en voie de disparition. J'appellerai ce phénomène la *stérilité génétique intrinsèque*.

Mais de nombreuses espèces qui n'ont pas encore atteint cet état extrême d'équilibre se trouvent placées dans des conditions d'habitat défavorables à la mutation et peuvent rester ainsi génétiquement stériles. C'est la *stérilité génétique par carence des radiations nécessaires*.

La première forme de stérilité est relativement rare alors que la seconde est fréquente dans les zones littérales. Ceci se remarque très bien pour les grands genres en voie de fractionnement si l'on met en parallèle le nombre des espèces et la surface de répartition dans les zones de haute et de basse altitude.

Pour les Aloinées par exemple, les régions situées au-dessus de 800 m, qui couvrent à peu près 170.000 Km², comptent 22 espèces, soit une ère moyenne de

$$170.000 : 22 = 7.700 \text{ km}^2 \text{ environ}$$

Les régions basses qui couvrent environ 420.000 Km² ne comptent que 12 espèces soit une ère moyenne de

$$420.000 : 12 = 35.000 \text{ km}^2$$

En ce qui concerne les Aloinées, les espèces se sont donc fractionnées 5 fois moins vite dans les zones situées au-dessous de 800 m que dans celles situées au-dessus.

LES ALOËS

PLANCHE I

Divisions de maturation dans les cellules-mères des grains de pollen
des Aloès. (Coloration au carmin acétique de Belling.)

1. Division hétérotypique : prophase
- 2, 3, 4. id. id. : métaphase
- 5, 6. id. id. : anaphase
7. Les deux noyaux-fils à l'interphase
- 8, 9, 10. Seconde division homéotypique : métaphase
11. id. id. id. : anaphase
12. Les 4 noyaux-fils de la tétrade.



DIVISION CELLULAIRE DANS L'ALOËS

Prenons maintenant un exemple dans un genre essentiellement ombrophile : le genre *Impatiens* [12]. On rencontre 40 espèces dans les forêts basses de l'est et du Sambirano, soit une ère moyenne de :

$$200.000 : 40 = 5.000 \text{ Km}^2.$$

On en trouve 17 dans la forêt altitudinaire du seul massif du Tsaratanana, soit une ère moyenne de :

$$15.000 : 17 = 1000 \text{ Km}^2 \text{ environ.}$$

Pour le genre *Impatiens* dont les exigences sont radicalement opposées à celles du genre *Aloe* en général, les espèces se sont fragmentées également 5 fois plus vite sur les sommets que dans la forêt littorale.

La phytosociologie et l'étude de l'évolution

La stérilité génétique par carence des radiations entraîne, comme nous venons de le voir, une richesse en espèces beaucoup moins grande dans les zones moins favorables à l'apparition des mutations. Il existe donc des formations que l'on peut qualifier le *dynamiques* où le nombre des espèces sera grand par rapport à celui des genres et d'autres formations *statiques* où les genres seront nombreux, mais chacun d'eux pauvre en espèces.

Le rapport du nombre des espèces au nombre des genres dans une formation donnée représente donc bien le dynamisme de cette formation. Nous appellerons ce rapport *indice de dynamisme de la formation*.

$$\Delta = \frac{\text{E nombre des espèces}}{\text{G nombre des genres}}$$

Nous pensons que s'il est possible de relever la valeur de l'indice Δ dans un grand nombre de formations primaires à des altitudes variées et de mesurer corrélativement la valeur des principaux facteurs climatologiques, y compris les radiations lumineuses et cosmiques, dans ces mêmes formations, un grand pas sera fait dans la connaissance des facteurs qui conditionnent l'évolution des espèces et de leur importance relative.

BIBLIOGRAPHIE

- 1.— VAVILOF — Recherches de l'Institut de Botanique Appliquée de Russie.
- 2.— — Sur les ancêtres sauvages des arbres fruitiers du Turkestan et le problème de l'origine des arbres fruitiers, 1930.
- 3.— BABCOCK et CAMERON — Chromosomes and phylogeny in *Crepis* — in *Univ. of California Public. in Agric. Sc.*, Vol. 6, n° 11, 1934.
- 4.— H. PERRIER DE LA BATHIE = *Les Lomatophyllum et les Aloes de Madagascar*. in *Mém. Soc. Lin. Normandie, nouv. sér. Sect. Botanique*, Vol. 1, Fasc. 1^{er}, 1926.

- 5.— Nouvelles observations sur les Aloes de Madagascar, in *Bul. Ac. Malgache* *Nouv. sér. T. X, 1927 p. 19.*
- 6.— voir A. MEUNISSIER, Cours de génétique professé à l'École Nat. d'Horticulture de Versailles, 1935-36. Texte ronéotypé, p. 62.
- 7.— BELLING— Microscopical methods used in examining chromosomes in. Iron — acetocarmine, in *Amer. Nat., t. LVII, p. 92, 1923.*
- 8.— BRASIL, *Arch. de Zool. experiment [4] IV, 1905, p. 74.*
- 9.— LANGERON, Précis de microscopie, p. 480, 1934.
- 10.— H. PERRIER DE LA BATHIE — Biogéographie des Plantes de Madagascar, 1936.
- 11.— — — Les *Bulbophyllum* de Madagascar in *Notul. Syst., Tome VI, Fasc. 2, 1937.*
- 12.— — — *Balsaminaceae* in Catalogue des Plantes de Madagascar publié par l'Académie malgache, 1934.

