

Y. RUMPLER ET R. ALBIGNAC

ÉVOLUTION CHROMOSOMIQUE
DES
LÉMURIENS MALGACHES

*

20 MAI 1970

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° 14035 ex 1

ÉVOLUTION CHROMOSOMIQUE DES LÉMURIENS MALGACHES

par

Y. RUMPLER et R. ALBIGNAC

Les Lemuroidea sont des Lémuriens uniquement localisés à Madagascar et aux Comores. Du fait, de l'isolement précoce de l'île et de leur bonne adaptation locale, ils n'ont pas été supplantés par les Singes mais y ont proliféré et donné un très grand nombre d'espèces. L'étude cytogénétique d'un certain nombre d'entre eux entreprise depuis 1961 avait permis à Chu et Bender (1962) d'émettre l'hypothèse selon laquelle les formules chromosomiques de tous les Lémuriens dérivent d'une même formule primitive. Cette évolution se serait faite selon un mode robertsonien, c'est-à-dire que 2 chromosomes acrocentriques s'accolent pour former un chromosome médiocentrique ou submédian. Depuis, d'autres auteurs (1, 2, 3, 6, 9, 10, 11) ont poursuivi l'étude cytogénétique des Lémuriens et mis en évidence de nouveaux faits favorables à cette théorie. Dans cette note nous allons d'une part, rapporter les principaux arguments favorables à l'existence d'une évolution chromosomique robertsonienne, d'autre part, discuter de la relation entre la spéciation et l'évolution chromosomique des Lémuriens.

A) Dans le tableau n° 1 et la figure 1, nous avons résumé les caryotypes des différentes espèces de Lemur et Hapalemur. Leur étude permet de tirer deux grands arguments en faveur de la théorie du Chu et Bender.

- 1) Dans les genres Lemur et Hapalemur, le nombre fondamental de toutes les espèces est égal à 64 sauf de celles qui ont un chromosome X médiocentrique (*L. catta*, *L. variegatus*, *L. fulvus collaris* à barbe blanche). Le nombre fondamental est égal au nombre de chromosomes acrocentriques plus les bras et les jambes des chromosomes médians ou submédians. Si nous ne tenons pas compte des trois espèces à chromosome X médiocentrique, nous constatons que l'on peut passer du caryotype d'une espèce à celui d'une autre par une série de fusions centriques. A chaque

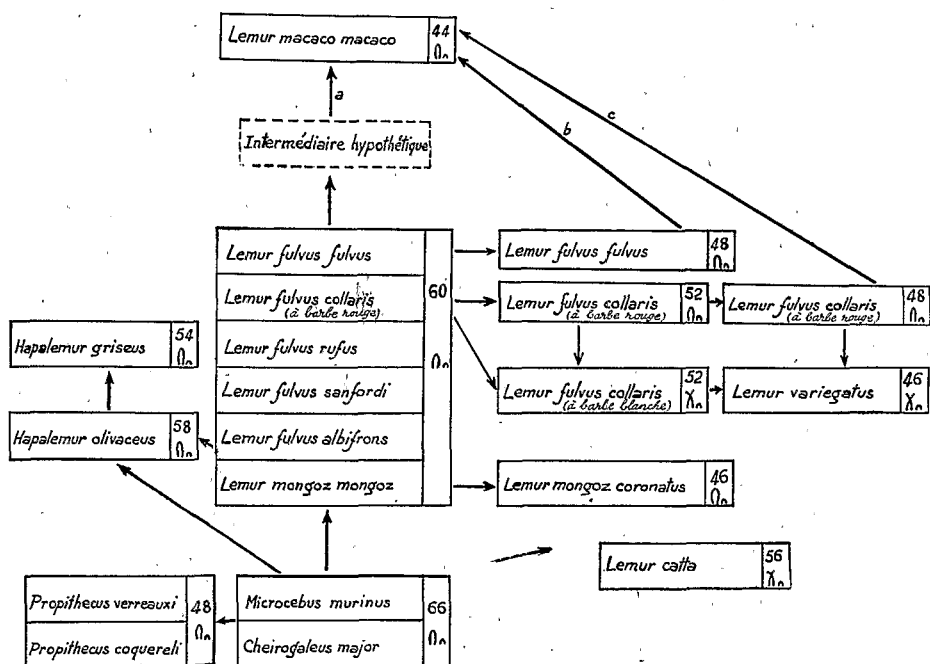


FIGURE 1

Schéma représentant les étapes les plus probables par lesquelles les différents caryotypes dériveraient les uns des autres. A côté du nom du genre et de l'espèce, nous avons indiqué le nombre chromosomique et schématisé les gonosomes. Dans la plupart des espèces, le chromosome X est un grand acrocentrique, dans quelques-unes, il est cependant représenté par un chromosome médiocentrique (d'après Chu et. Bender modifié).

fusion centrique, le nombre total des chromosomes est réduit de deux : 4 chromosomes acrocentriques disparaissent et sont remplacés par 2 chromosomes médiocentriques mais le nombre fondamental reste constant. L'évolution chromosomique des autosomes de tous les Lémuriens de ces deux genres semble s'être faite sur ce mode robertsonien, y compris des 3 espèces à chromosome X médiocentrique. Pour ces 3 espèces, il est probable que les chromosomes X médiocentriques ne sont pas le résultat d'une fusion centrique mais d'une inversion péricentrique. (la longueur du chromosome X médiocentrique est sensiblement la même que celle du chromosome X acrocentrique des autres espèces).

- 2) Il existe des hybrides issus de Lémuriens ayant des caryotypes très différents (L. m. macaco × L. f. fulvus — fig. 3 — ou L. f. collaris a × L. f. collaris b — fig. 2). Chez les Mammifères, on ne

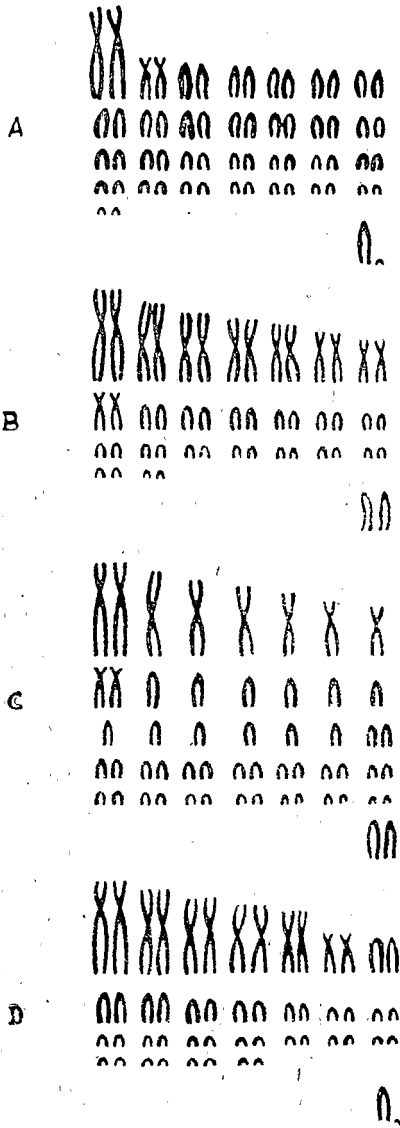


FIGURE 2

Représentation schématique des caryotypes des 3 variétés de *Lemur fulvus collaris*. A : $2N = 60$, B : $2N = 48$, D : $2N = 52$. En C le caryotype d'un *L.f. collaris* provenant du croisement A \times B.

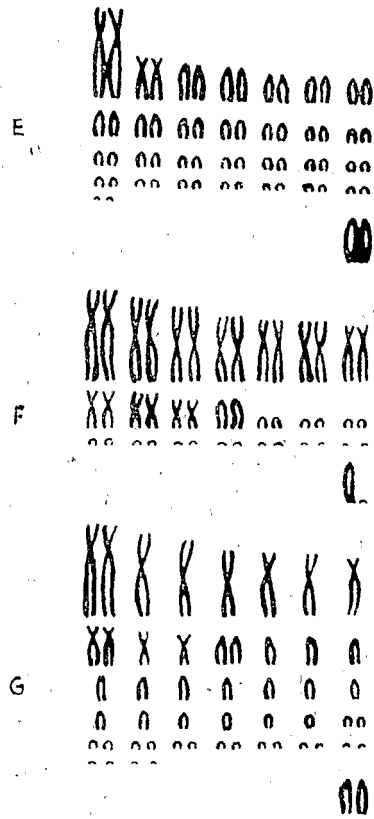


FIGURE 3

Représentation schématique des caryotypes de *L.f. rufus* (E), *L.m. macaco* (F) et de l'hybride *L.f. rufus* \times *L.m. macaco* (G). A 8 chromosomes médians et submédians du *L.m. macaco* correspondent 16 chromosomes acrocentriques du *L.f. rufus*.

TABLEAU No. 1

ESPECE	SEXE		CHROMOSOMES						REFERENCES
	mâle	female	2N	M	S	A	X	Y	
<i>L.m.macaco</i>	1	1	44	12	8	22	A	A	Chu et Bender 1961
<i>L.m.macaco</i>	3	3	44	12	8	22	A	A	Egozcue 1967
<i>L.m.macaco</i>	2	2	44	12	8	22	A	A	Rumpler et Albignac 1969
<i>L.f.fulvus</i>	1	1	48	10	6	30	A	A	Chu et Swomley 1961
<i>L.f.fulvus</i>	2	1	58	—	4	52	A	A	Egozcue 1967
<i>L.f.fulvus</i>	4	3	60	—	4	54	A	A	Rumpler et Albignac 1969
<i>L.f.rufus</i>	2	4	60	—	4	54	A	A	Rumpler et Albignac 1969
<i>L.f.albifrons</i>	1	2	60	—	4	54	A	A	Rumpler et Albignac 1969
<i>L.f.sanfordi</i>	1	1	60	—	4	54	A	A	Rumpler et Albignac 1969
<i>L.f.collaris</i> (barbe blanche),	1	—	52	8	4	38	M	A	Chu et Swomley 1961
<i>L.f.collaris</i> a (barbe rouge).	2	—	60	—	4	54	A	A	Rumpler et Albignac 1969
<i>L.f.collaris</i> b (barbe rouge).	—	2	48	8	8	30	A	—	Rumpler et Albignac 1969
<i>L.f.collaris</i> c (barbe rouge).	1	1	52	6	6	38	A	A	Rumpler et Albignac 1969
<i>L.f.collaris</i> a × <i>L.f.collaris</i> b	—	1	54	4	6	42	A	—	Rumpler et Albignac 1969
<i>L.m.macaco</i> × <i>L.f.rufus</i>	—	1	52	7	5	38	A	—	Rumpler et Albignac 1969
<i>L.m.macaco</i> × <i>L.f.albifrons</i>	1	—	52	7	5	38	A	A	Rumpler et Albignac 1969
<i>L.m.macaco</i> × <i>L.f.collaris</i> b.	—	1	46	10	8	26	A	—	Rumpler et Albignac 1969
<i>L.f.fulvus</i> × <i>L.f.albifrons</i>	—	1	58	—	4	52	A	—	Egozcue 1967
<i>L.f.fulvus</i> × <i>L.f.albifrons</i> (1)	1	—	60	—	4	54	A	A	Rumpler et Albignac 1969
<i>L.f.fulvus</i> × <i>L.f.rufus</i> (2).....	—	1	60	—	4	54	A	—	Rumpler et Albignac 1969
Hybride F2 : (1) × (2).....	—	1	60	—	4	54	A	—	Rumpler et Albignac 1969
<i>Lemur variegatus</i>	1	—	46	14	4	26	M	A	Chu et Swomley 1961
<i>Hapalemur griseus griseus</i> .	1	1	54	4	6	42	A	A	Chu et Swomley 1961
<i>Hapalemur griseus olivaceus</i>	—	1	58	2	4	52	—	—	Chu et Swomley 1961
<i>Propithecus verreauxi</i>	1	—	48	—	—	—	A	A	Chu et Swomley 1962
<i>Propithecus coquereli</i>	1	2	48	—	—	—	A	A	Chu et Swomley 1962
<i>Microcebus murinus</i>	—	1	66	—	—	64	A	A	Chu et Swomley 1962
<i>Cheirogaleus major</i>	—	1	66	—	—	64	A	A	Chu et Swomley 1962
<i>Lemur catta</i>	2	—	56	6	4	44	A	A	Chu et Swomley 1961
<i>Lemur catta</i>	11	13	56	2	6	46	M	A	Rumpler 1969

Tableau résumant les caryotypes de quelques Lémuriens :

2 N : nombre diploïde de l'espèce — M : chromosome médiocentrique
S : chromosome submédian — A : chromosome acrocentrique

connaissait jusqu'ici, à quelques exceptions près (7) que des hybrides entre des espèces ayant des caryotypes ne différant que pour 1 ou 2 paires de chromosomes. Ce phénomène est également un argument en faveur de la théorie de Chu et Bender. En effet, dans le caryotype de ces hybrides, on trouve chaque fois qu'à un nombre donné de chromosomes médians ou submédians non appariés, correspond un nombre double de chromosomes acrocentriques (Fig. 2; Fig. 3). Au cours de la fusion centrique de deux chromosomes acrocentriques, le génome n'est pas modifié car les régions du centromère sont avant tout formées d'hétérochromatine. De telles translocations réciproques de 2 chromosomes

acrocentriques ont également été observées chez des rongeurs par Matthey ou même dans l'espèce humaine (mais à l'état hétérozygote dans ce dernier cas) sans que le phénotype correspondant soit modifié.

Si l'on ne tient pas compte des gonosomes, nous voyons donc que l'évolution chromosomique dans ces 2 genres de Lémuriens semble s'être faite par une série de fusion centrique.

B) Le deuxième fait intéressant est la nature de la relation entre la spéciation et l'évolution chromosomique chez ces Lémuriens. Selon Matthey, l'évolution chromosomique serait un phénomène purement cytologique dicté par des facteurs internes de mécanique cellulaire. Les autres caractères morphologiques ou physiologiques de l'animal seraient au contraire développés en fonction de la pression de sélection exercée par des facteurs externes. Dans certains cas (7) l'évolution chromosomique peut aboutir à la formation de caryotypes si différents qu'ils ne permettent plus d'hybridation et elle est alors un facteur de la spéciation. Il semble cependant que si un nouveau caryotype apparaît dans une population et se maintient c'est qu'il apporte un avantage à l'animal. Son maintien et son extension obéissent alors aux mêmes pressions de sélection que les autres caractères morphologiques. En nous reportant au tableau n° 1, nous pouvons distinguer 3 éventualités :

- l'existence de caryotypes différents dans des espèces différentes
- » de caryotypes différents dans une même espèce
- » de caryotypes très semblables dans des espèces différentes.

- 1) Dans le cas des caryotypes différents dans des espèces différentes, nous passons d'un caryotype à un autre en même temps que nous changeons d'espèce. Dans ce cas, l'évolution chromosomique et la spéciation se produisent parallèlement. Nous avons schématisé cette évolution chromosomique dans la fig. 1, en faisant dériver les caryotypes l'un de l'autre dans un sens vertical. Nous passons en même temps, dans ce sens vertical d'un genre ou d'une espèce à une autre. *Microcebus murinus* ($2N = 66$), *L. fulvus* ($2N = 60$), *L. macaco* ($2N = 44$). Des embranchements obliques permettent de passer du *L. fulvus* ($2N = 60$) au *L. variegatus* ($2N = 48$) et au *L. catta* ($2N = 56$), deux espèces à chromosomes **X** médiocentriques qui se trouvent en bout de chaîne.
- 2) Dans la deuxième éventualité, l'évolution chromosomique se fait dans la même espèce et on trouve un polymorphisme chromosomique intraspécifique : voir le cas du *L.f. collaris* et du *L.f. fulvus* (10). Dans le cas particulier du *L.f. collaris* (Fig. 2), nous trouvons 3 formules différentes: $2N = 60$, $2N = 52$, $2N = 48$. (Les *L. fulvus collaris* à $2N = 60$ sont des animaux ressemblant beaucoup aux *L.f. rufus* et une certaine réserve est provisoirement de rigueur quant à leur détermination définitive). Ces différents types sont aptes à

s'hybrider entre eux : le croisement d'un mâle à $2N = 60$ avec une femelle à $2N = 48$ donne un hybride à $2N = 54$ dans le caryotype duquel on trouve 6 chromosomes médians ou sub-médians auxquels correspondent 12 chromosomes acrocentriques (les commentaires que nous avons faits à propos des hybrides interspécifiques sont valables pour ces hybrides intraspécifiques, la théorie de Chu et Bender s'appliquant cette fois à l'intérieur d'une même espèce). Dans ces cas, nous passons d'un caryotype à un autre sans changer d'espèce. Nous avons schématisé cette évolution dans la fig. 1 en faisant dériver ces caryotypes les uns des autres dans un sens horizontal. Nous avons également représenté dans un sens horizontal l'évolution chromosomique du *L. mongoz mongoz* ($2N = 60$) et *L. mongoz coronatus* ($2N = 44$). Dans ce sens horizontal, l'évolution chromosomique se produit aussi parallèlement à la spéciation mais plus rapidement que dans la 1ère éventualité. En effet, nous trouvons des différences chromosomiques aussi importantes entre deux sous-espèces ou deux variétés qu'entre deux espèces.

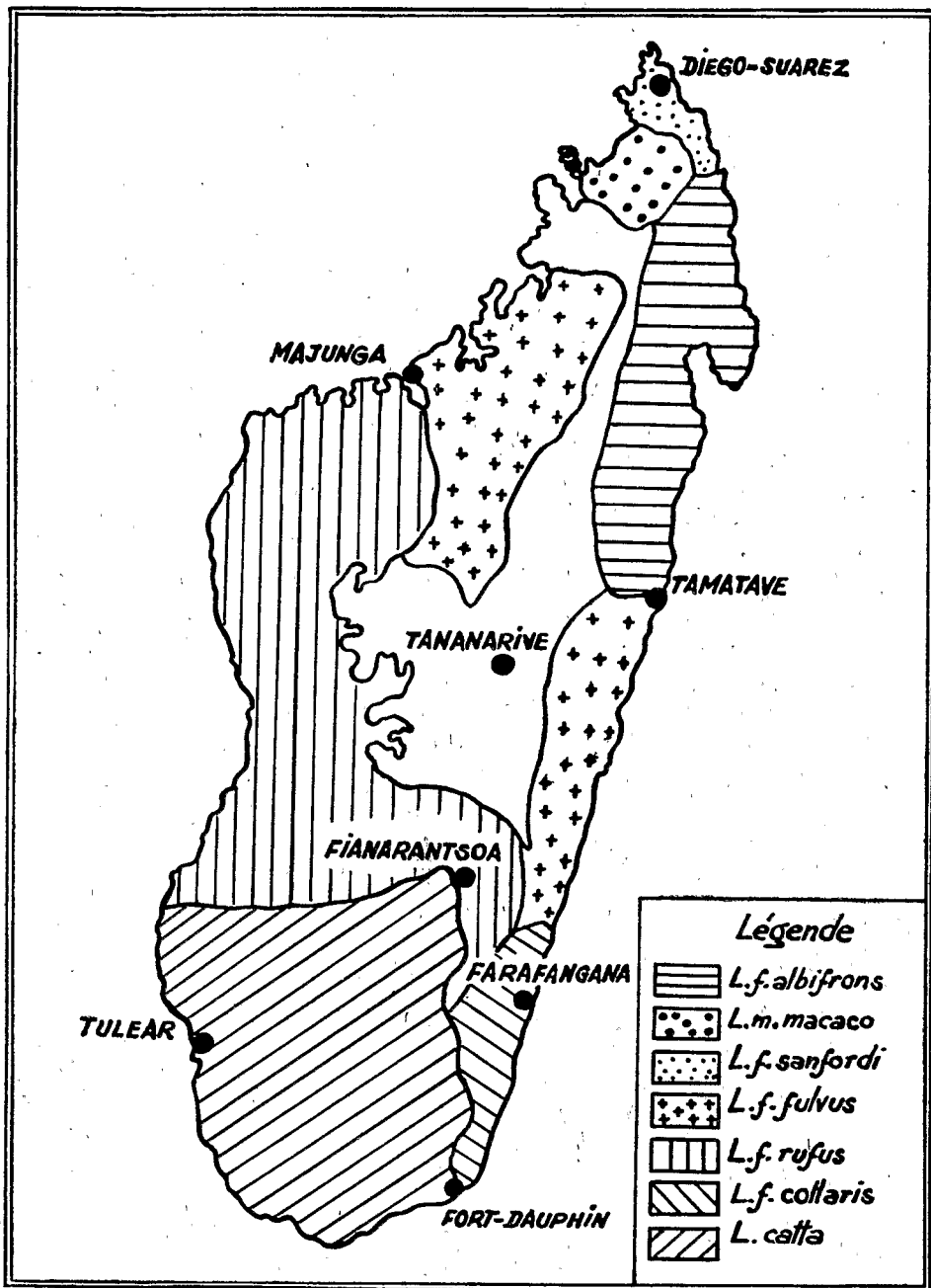
3) Dans le cas où des espèces aussi différentes que *L. mongoz mongoz* et *L. fulvus fulvus* ont des caryotypes apparemment identiques ($2N = 60$ — le caryotype a le même aspect que celui représenté à la fig. 2 A ou fig. 3 E), on peut avancer plusieurs hypothèses :

a) l'évolution chromosomique et la spéciation sont deux phénomènes qui ont évolué indépendamment.

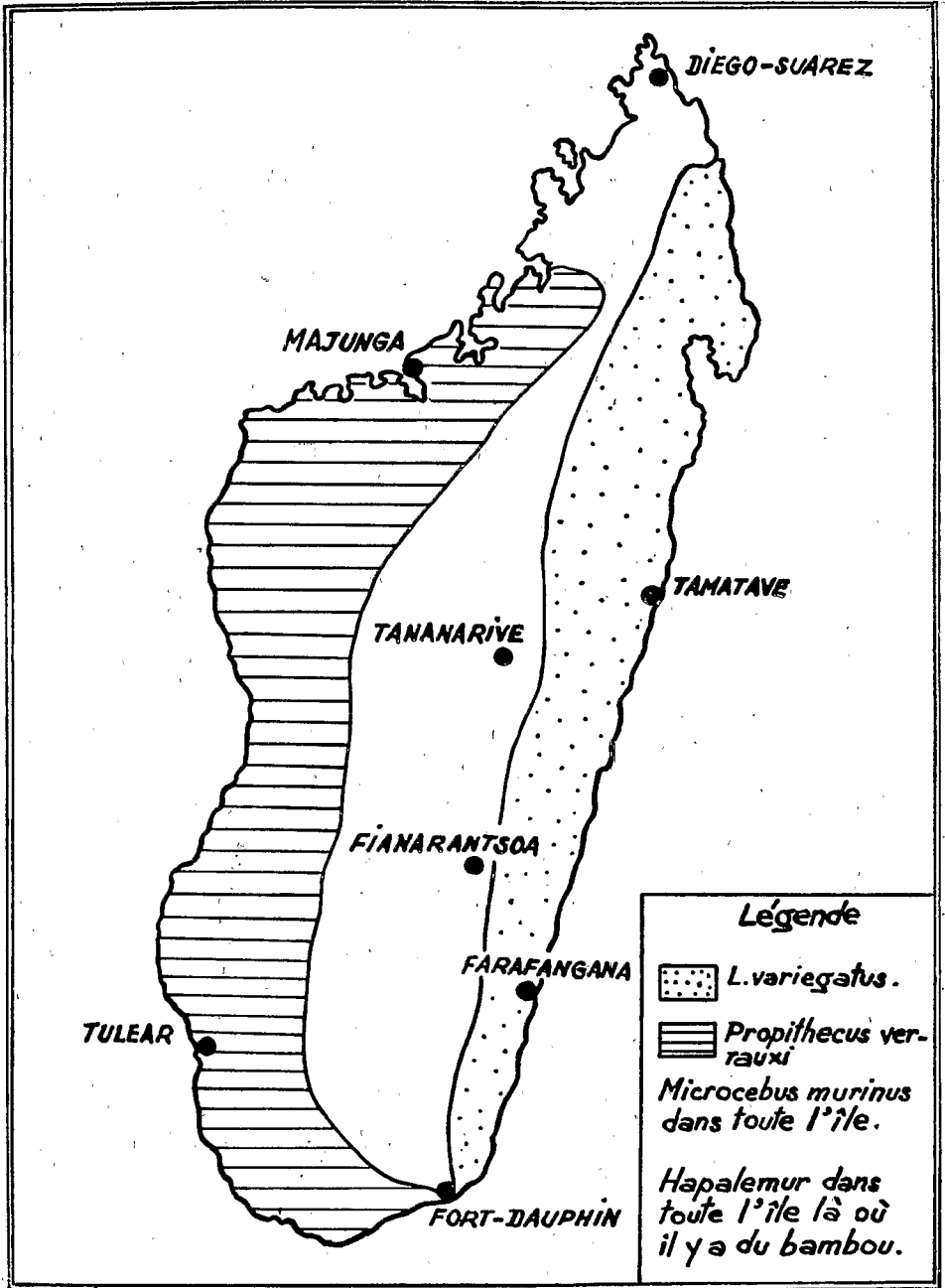
b) l'évolution chromosomique se produit parallèlement à la spéciation mais la vitesse d'évolution du caryotype est moindre que celle des autres caractères.

Nous avons donc représenté une évolution chromosomique interspécifique dans le sens vertical et intraspécifique dans le sens horizontal. Cette représentation appelle cependant quelques remarques supplémentaires. En effet, à l'heure actuelle, la taxonomie des Lémuriens n'est pas encore claire et l'on trouve des différences considérables selon les auteurs suivant qu'ils adoptent des caractères morphologiques ou des caractères écologiques et écotypiques. En particulier, J.J. Petter range *L. macaco* et *L. fulvus* dans une même espèce et sort *L. variegatus* du genre *Lemur* pour le ranger dans un genre à part : *Varecia* (l'hybridation aisée du *L. macaco* avec les *L. fulvus* est un argument en faveur de la théorie de J.J. Petter). Dans ce travail nous avons conservé la classification classique en attendant qu'une nouvelle soit proposée, qui s'appuie sur l'ensemble des critères actuellement connus (morphologie, écologie, cytogénétique, biochimie, etc...).

La grande imprécision de la taxonomie actuelle, l'existence de variabilité chromosomique intraspécifique, l'hybridation aisée entre des espèces à caryotypes très différents suggère que les Lémuriens sont à l'heure actuelle encore engagés dans une phase de spéciation.



Cartes représentant schématiquement les aires où sont localisés les différents Lémuriens mentionnés sur la figure n° 1.



CONCLUSION

L'évolution chromosomique des genres Lemur et Hapalemur semble s'être faite par une série de fusions centriques. Cette évolution s'est faite d'une espèce à une autre mais également dans la même espèce. A l'appui de cette théorie, nous trouvons la constance du nombre fondamental et l'existence d'hybrides entre des espèces à caryotypes très différents. Ces faits suggèrent également que les Lémuriens actuels sont encore engagés dans une phase de spéciation.

- Nous remercions le Dr Buettner-Janusch pour la discussion qu'il a eue avec nous sur cet article lors de son passage à Tananarive.
- Nous remercions également le Service des Eaux et Forêts de Madagascar en la personne de M. G. Ramanantsoavina, dont le concours nous a été très utile.

Laboratoire Histologie-Embryologie Cytogénétique
Ecole Nationale de Médecine
B.P. 375 — TANANARIVE

Laboratoire Zoologie
O.R.S.T.O.M.
B.P. 364 — TANANARIVE

BIBLIOGRAPHIE

- (1) — BUETTNER-JANUSCH (J.). — 1963. *An introduction to Primates*. In : *Evolutionary and Genetic Biology of Primates*. Academic-Press — New York.
- (2) — BUETTNER-JANUSCH (J.), SWOMLEY (B.A.) et CHU (E.H.Y.). — 1966. *Cah. ORSTOM*, série Biol. n° 2, 3.
- (3) — BUETTNER-JANUSCH (J.). — 1966. *Origins of Man*, Wiley. New York, London.
- (4) — CHU (E.H.Y.) and BENDER (M.A.). — 1961. *Science* 133, 1925.
- (5) — CHU (E.H.Y.) and SWOMLEY (B.A.). — 1961. *Science* 133, 1399.
- (6) — EGOZCUE (J.). — 1967. *Am. J. Phys. Anthropol.* 26 n° 3, 341.
- (7) — MATTHEY (R.). — 1964. *Experientia* 20, 637.
- (8) — PETTER (J.J.). — 1962. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*.
- (9) — RUMPLER (Y.) et ALBIGNAC (R.). — 1969. *C.R. Soc. Biol.*, 163 No 5
- (10) — RUMPLER (Y.) et ALBIGNAC (R.). — 1969. *C.R. Soc. Biol.*, 163 Nos 8-9
- (11) — RUMPLER (Y.) et ALBIGNAC (R.). — 1969. *Congrès de l'Association française pour l'avancement des Sciences*. Besançon — 3 au 8 Avril 1969 — sous-presse.

12-13

1970

[RUMPLER (Y.)] ALBIGNAC (R.)
Evolution chromosomique des
Lémuriens malgaches.

**ANNALES DE
L'UNIVERSITÉ
DE
MADAGASCAR**



AZAY ADALA NO TOA AN' DRAINY
INSENSE QUI NE FAIT PAS MIEUX QUE SON PERE

MÉDECINE ET BIOLOGIE

14035