

Une nouvelle espèce d'*Echinodorus* (Alismataceae) de Guadeloupe (Petites Antilles). Observations palynologiques, cytogénétiques et chimiques

Joël JÉRÉMIE

Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.
jeremie@mnhn.fr

Danielle LOBREAU-CALLEN

CNRS, FR3, Institut d'Ecologie,
Laboratoire de Paléobotanique et de Paléoécologie,
Université P. et M. Curie (Paris VI),
12 rue Cuvier, 75005 Paris, France.
dcalen@snv.jussieu.fr

Henri COUDERC

Laboratoire de Biologie végétale, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.
couderc@mnhn.fr

Akino JOSSANG

Laboratoire de Chimie des Substances Naturelles,
ESA 8041-CNRS, IFR 63, Muséum national d'Histoire naturelle,
63 rue Buffon, 75005 Paris, France.
jossang@mnhn.fr

RÉSUMÉ

Une nouvelle espèce d'*Echinodorus* subg. *Helianthum*, *E. zombiensis* Jérémie, représentée par une population découverte dans un lac situé au S de Basse-Terre (Guadeloupe, Petites Antilles), est décrite et illustrée. Proche de *E. tenellus* (Martius) Buchenau [= *E. bolivianus* (Rusby) Holm-Nielsen, *syn. nov.*], elle s'en distingue par divers caractères macro-morphologiques, anatomiques, palynologiques, cytogénétiques et chimiques. Certains de ces caractères permettent de supposer que, dans ce taxon, des phénomènes de spéciation sont probablement en cours et que sa différenciation n'est pas encore complètement achevée. Le genre *Echinodorus* n'était jusqu'à maintenant connu aux Petites Antilles que par une seule espèce, *E. berteroi* (Sprengel) Fassett, appartenant au subg. *Echinodorus*.

MOTS CLÉS

Echinodorus,
Alismataceae,
spéciation,
Basse-Terre,
Guadeloupe,
Petites Antilles.

ABSTRACT

A new species of Echinodorus (Alismataceae) from Guadeloupe (Lesser Antilles). Palynological, cytological and chemical observations.

A new species of *Echinodorus* subg. *Helianthum*, *E. zombiensis* Jérémie, represented by a population discovered in a lake located in the southern part of Basse-Terre (Guadeloupe, Lesser Antilles), is described and illustrated. Close to *E. tenellus* (Martius) Buchenau [= *E. bolivianus* (Rusby) Holm-Nielsen, *syn. nov.*], the new species is distinguished by macro-morphological, anatomical, palynological, cytogenetical and chemical characters of which suggest that speciation is probably still in progress and that differentiation is not yet complete. The genus *Echinodorus* was previously known in the Lesser Antilles only by a single species, *E. berteroi* (Sprengel) Fassett, belonging to the subg. *Echinodorus*.

KEY WORDS

Echinodorus,
Alismataceae,
speciation,
Basse-Terre,
Guadeloupe,
Lesser Antilles.

INTRODUCTION

Le genre *Echinodorus* Rich. ex Engelm. renferme environ 26 espèces (HAYNES & HOLM-NIELSEN 1994) aquatiques et marécageuses réparties sur le continent américain, des U.S.A. jusqu'à l'Argentine. Il n'était connu aux Petites Antilles que par une seule espèce, *E. berteroi* (Sprengel) Fassett, dont des populations existent dans des marécages dulçaquicoles à Antigua, Guadeloupe (Grande-Terre), Marie-Galante, Martinique et Barbados et appartient au sous-genre *Echinodorus* caractérisé par des fleurs renfermant un grand nombre de carpelles (plus de 20) et des anthères versatiles.

En août 1992, l'un de nous (J.J.) a observé et récolté, en Guadeloupe au S de Basse-Terre, dans l'Étang Zombi, des individus complètement immergés, stériles, formant une importante population, qui ont été rapportés avec doute au genre *Echinodorus*. En février 1994, quelques individus en boutons ont été repérés et récoltés. Cette localité a ensuite été prospectée régulièrement depuis cette date et des récoltes ont pu être effectuées ; les individus récoltés étaient généralement stériles et seul un petit nombre de spécimens en fleurs ou en fruits ont été observés entre 1994 et 2001. Quelques individus ont été mis en culture dans les serres du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris où ils ont fleuri, et en aquarium d'eau douce. L'ensemble du matériel récolté a permis de confirmer qu'il s'agissait bien d'une espèce d'*Echinodorus* appartenant au sous-

genre *Helianthum* (Engelm.) Fassett, caractérisé par des fleurs renfermant un nombre de carpelles inférieur à 20 et des anthères basifixes. Ce sous-genre comprend un petit nombre d'espèces (7 selon RATAJ 1975) de petite taille avec des feuilles submergées et émergées (excepté *E. nymphaeifolius* (Griseb.) Buch. dont les individus dépassent 50 cm de hauteur, possèdent des feuilles submergées ou flottantes, le limbe des feuilles flottantes étant ové et cordé à la base).

L'Étang Zombi est un lac de fissure de dôme péleén, long d'env. 300 m, large de 70 à 110 m, dont la surface est estimée à 1,7 ha. Il est alimenté par la Ravine Tonnelle qui, durant la saison des pluies y crée un courant assez fort, de sorte que l'eau du lac est sans cesse renouvelée. Une végétation aquatique ne s'observe que dans une couronne externe large de 5-8 m, entourée de très nombreux *Symphonia globulifera* L. f. (Clusiaceae).

L'étude du matériel récolté de cette population d'*Echinodorus* de l'Étang Zombi a montré des affinités morphologiques avec deux autres espèces des Grandes Antilles et d'Amérique continentale [*E. tenellus* (Martius) Buchenau et *E. bolivianus* (Rusby) Holm-Nielsen] mais aussi des différences suffisantes pour considérer qu'il s'agit d'une nouvelle espèce que nous décrivons ici.

Echinodorus zombiensis Jérémie, sp. nov.

Planta perennis, aquatica, stolonifera. Lamina submersa linearia-lanceolata, 10-35 cm longa et 0,5-1,5 cm

lata ; petiolus usque 25 cm longus. Lamina emersa elliptica lanceolata, 2-8 cm longa et 0,5-2 cm lata ; petiolus usque 22 cm longus. Scapi erecti usque 40 cm longi, 1-2 verticillis. Pedicelli 2-4,5 cm longi. Flores 1,3-1,8 cm in diam. ; (8-)9 stamina, 1,8-2,3 mm longa ; 14-18 carpella, flava ; achenia 1,5-2 mm longa, 8-costata. Echinodoro tenello (Martius) Buchenau *affinis*, sed longioribus submersis foliis (10-35 cm vs. 4-7 cm), longioribus inflorescentiis (15-40 cm vs. 5-15 cm), atque alteris polliniciis, cytogeneticis, chemicisque characteribus differt.

TYPUS. — *Jérémie* 1989 (récolté par C. TALLON), Guadeloupe, Basse-Terre, NE Trois-Rivières, Étang Zombi, env. 420 m, 15 juin 1994, fr. (holo-, P).

Herbe aquatique rhizomateuse, stolonifère, glabre, atteignant 40 cm de hauteur. Feuilles submergées ou émergées, engainantes à la base, à une seule nervure principale, à marques pellucides à peine visibles ; feuilles submergées linéaires-lancéolées, longues de 10-35 cm, larges de 0,5-1,5 cm, apex aigu, base atténuée, pétiole nettement distinct (jusqu'à 25 cm de longueur) parfois indistinct lorsque le limbe est longuement atténué ; feuilles émergées elliptiques-lancéolées, à limbe long de 2-8 cm, larges de 0,5-2 cm, apex aigu, base atténuée en pétiole long de 3-22 cm. Inflorescences érigées et émergées, en racèmes de 2(-3) verticilles, rarement umbelliformes à verticille unique, pouvant atteindre 40 cm de longueur, 5-15 fleurs par verticille ; pédoncule atteignant 30 cm de long ; bractées florales deltoïdes, longues de 5-7 mm, larges de 2-3 mm à la base, aiguës à l'extrémité. Pédicelles de 2-4,5 cm de long et 0,2-0,3 mm de diamètre. Fleurs de 13-18 mm de diamètre à l'anthèse ; sépales 3, verts, cochléariformes, persistants, longs et larges de 3-4 mm ; pétales 3, blanc nacré, fins, ténus, un peu révolutes, échancrés, sub-arrondis ± cochléariformes, 5-12 mm de long, 4-11 mm de large, à onglet d'environ 1 mm de long, décidus ; étamines (8-)9, filets longs de 1-1,5 mm, anthères jaunes, basifixes, longues de 0,7-0,8 mm et larges d'env. 0,5 mm ; carpelles 14-18, jaunes, hauts de 1-1,5 mm, larges de 0,4-0,8 mm. Fruits : akènes longs de 1,5-2 mm, ± aplatis, munis d'un bec d'environ 0,3 mm, présentant le plus souvent 8 côtes (3 de chaque côté, une ventrale et une dorsale). — Figs. 1, 2.

PARATYPES. — GUADELOUPE, Basse-Terre, NE Trois-Rivières, Étang Zombi, env. 420 m : *Fournet & Jérémie* 5991, 11 avr. 1997, stérile (GUAD) ; *Jérémie* 1969, 25 août 1992, stérile (GUAD, MO, P) ; *Jérémie* 1971, 4 jan. 1993, stérile (GUAD, MO, P) ; *Jérémie* 1986 (récolté par C. TALLON), 14 jan. 1994, stérile (P) ; *Jérémie* 1987 (récolté par C. TALLON), 16 mars 1994, fl. (P) ; *Jérémie* 1988 (récolté par C. TALLON), 6 mai 1994, fr. (P) ; *Jérémie* 2041, cultivé en serre, 23 mars 1995, fl. (MO, P) ; *Jérémie* 2062, 13 avr. 1997, stérile (P) ; *Jérémie* 2063, 15 avr. 1998, fl. (MO, P) ; *Jérémie* 2101, cultivé en aquarium, 7 juin 2001, stérile (GUAD, MO, P) ; *Jérémie & Marot* 2105, 10 juil. 2001, bt. fl. (MO, P).

Echinodorus zombiensis est localisé dans plusieurs secteurs en bordure du lac, jusqu'à 80 cm de profondeur. Par son mode de reproduction végétative, il forme des populations de plus en plus denses dont les individus sont associés à quelques espèces de Cyperaceae de grande taille (*Eleocharis interstincta* (Vahl) Roem. & Schult., *Rhynchospora holoschoenoides* (L.C. Richard) Herter, *Scleria* sp., *Cladium jamaicense* Crantz) et *Utricularia gibba* L. qui flotte à la surface. L'eau du lac est très peu minéralisée (conductivité comprise entre 30 et 70 µS/cm). L'Étang Zombi est situé au cœur de la forêt dense, sur les flancs du massif de la Soufrière, en limite du Parc National de Guadeloupe. Contrairement à d'autres lacs localisés à proximité (Grand Étang, Étang As de Pique, Étang Madère, Étang Roche), il n'est à ce jour pas facilement accessible (absence de pistes) et de ce fait n'a pas été l'objet de prospections intensives, ce qui explique que cette nouvelle espèce n'ait pas été observée auparavant.

Echinodorus zombiensis est affiné de *E. tenellus* dont il diffère en particulier par ses feuilles submergées plus longues (10-35 cm vs. 4-7 cm), des inflorescences plus longues (15-40 cm vs. 5-15 cm) et divers autres caractères palynologiques, cytogénétiques et chimiques qui ont été mis en évidence à la suite d'études comparatives réalisées pour ces deux espèces et dont il est fait état ci-dessous.

D'autre part, des individus appartenant à ces deux espèces, cultivés dans le même aquarium depuis six ans, montrent de très nettes différences de morphologie foliaire. *Echinodorus zombiensis* développe des feuilles rubanées et linéaires très

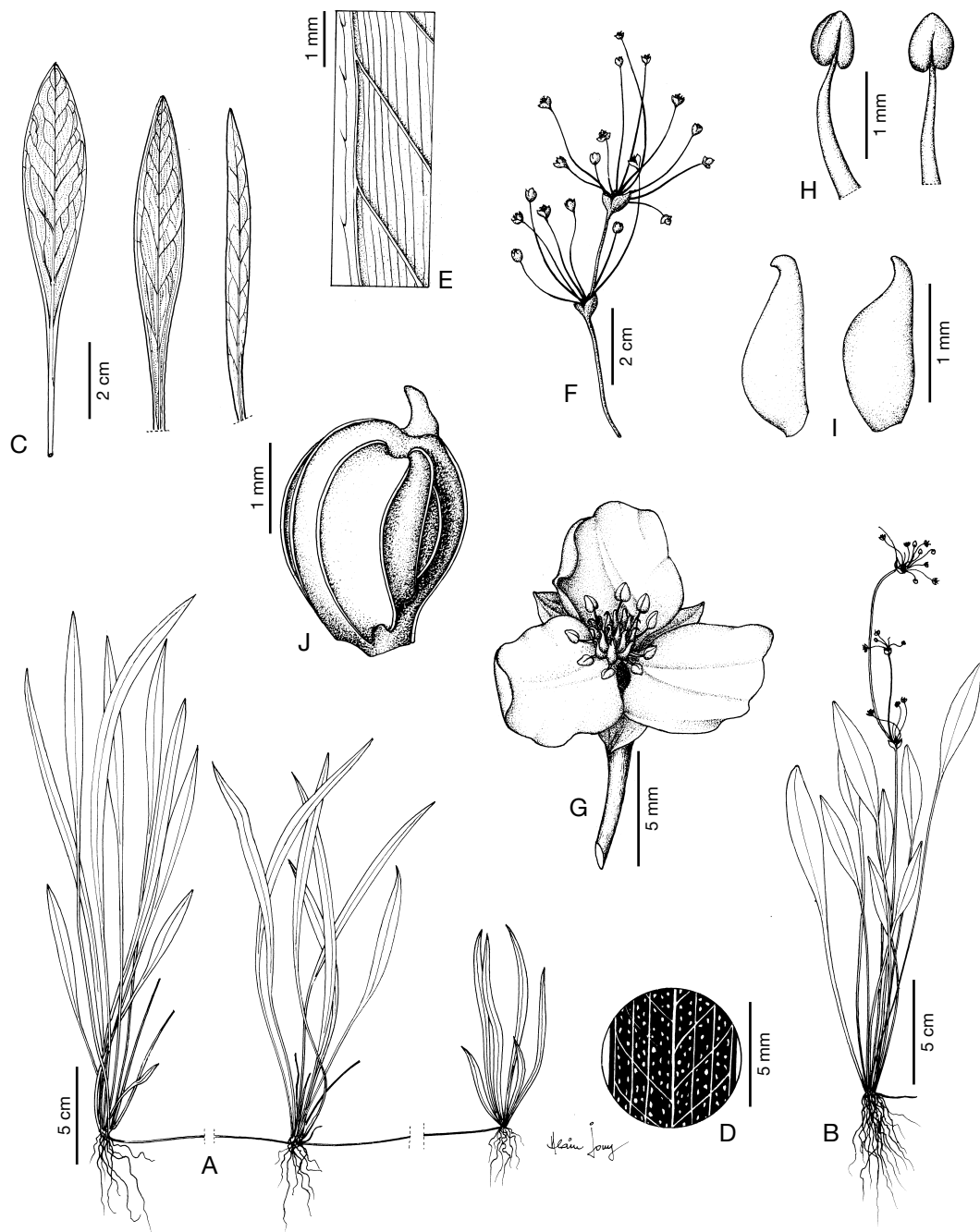


Fig. 1. — *Echinodorus zombiensis* Jérémie : A, individus submergés stériles ; B, individu florifère ; C, trois types de feuilles, émergées (à gauche), submergée à droite ; D, grossissement d'une feuille submergée montrant la nervation et les marques pellucides ; E, détail de la marge d'une feuille d'un individu cultivé en aquarium ; F, inflorescence ; G, fleur ; H, étamines ; I, carpelles ; J, fruit. (A, Jérémie 1971 ; B, F-I, Jérémie 2041 ; C, Jérémie 1987 ; E, Jérémie 2101 ; J, Jérémie 1989).



Fig. 2. — *Echinodorus zombiensis* Jérémie : **A**, récolte de spécimens submergés en bordure du lac ; **B**, individus submergés stériles ; **C**, **D**, inflorescences et fleurs, individus ayant fleuri dans les serres du Muséum à Paris ; **E**, individus émergés stériles.

longues (jusqu'à 80 cm), de 5-7 mm de large, flottant à la surface de l'eau et présentant de très petites dents marginales (Fig. 1E), tandis que les feuilles de *E. tenellus* sont lancéolées, ne dépassent pas 20 cm de long, sont plus larges (8-12 mm) et ne présentent pas de dents marginales. Ces caractères sont spécifiques aux conditions de culture et n'ont pas été observés sur les individus examinés en milieu naturel et sur les spécimens d'herbier consultés.

Le matériel végétal utilisé pour les études palynologiques, cytogénétiques et chimiques est, selon les méthodes employées, soit des spécimens conservés dans les Herbiers de Kew (K), Munich (M), New York (NY), Paris (P) et Zurich (Z), soit du matériel vivant. Ce dernier a deux origines : des individus récoltés dans l'Étang Zombi, raménés et conservés vivants dans l'eau (serres du Muséum National d'Histoire Naturelle et aquarium personnel) ; des individus provenant du commerce, vendus comme plantes d'aquarium et rattachés sans ambiguïté à *Echinodorus tenellus*.

ÉTUDE PALYNOLOGIQUE

Dans le genre *Echinodorus*, divers auteurs, parmi lesquels ERDTMAN (1952), HEUSSER (1971), ARGUE (1974, 1976), PUNT & REUMER (1981), CACCAVARI DE FILICE (1983) et CHANDA et al. (1988), ont décrit un pollen simple, homogène, sphérique ou polyédrique et péripore, comme c'est le cas dans la plupart des Alismataceae (MULLER 1970 ; ZAVADA 1983). Observé au microscope électronique à balayage (MeB), le pollen est tecté et microéchinulé ou microgranuleux (ARGUE 1976 ; EL GHAZALY & ROWLEY 1999). Au microscope électronique à transmission (MeT), le tectum échinulé est microperforé, l'infratectum est formé de fines columelles cylindriques bien espacées (ARGUE 1976), la nexine est mince, perforée, lamellaire à la base et constituée d'une seule couche (ARGUE 1976 ; ZAVADA 1983) correspondant à une différenciation de l'endexine au cours du développement du pollen comme c'est le cas dans de nombreuses Monocotylédones (EL GHAZALY & ROWLEY 1999).

Le pollen d'*Echinodorus tenellus* et d'*E. zombiensis* a été acétolysé et étudié au microscope photonique (Mph) et au MeB ; pour le MeB, il a été métallisé à l'or-palladium. Le matériel utilisé pour cette étude est :

— Pour *E. tenellus* : Gardner 2740, Brésil (P) ; Pedersen 3080, Argentine (P) ; Krapovickas et al. 17081, Argentine (P) ;

— Pour *E. zombiensis* : Jérémie 2041, Guadeloupe (floraison en serre) (P) ; Jérémie 2063, Guadeloupe (P).

Les mesures et les comptages du nombre d'ouvertures portent sur 20 grains pris au hasard ; les pourcentages ont été établis sur un total de 500 grains.

Pour *E. zombiensis*, le pollen a aussi été observé, non traité, au Mph. Le test d'Alexander a été réalisé pour le pollen des deux espèces.

Echinodorus tenellus (Fig. 3A-E)

En Mph le pollen est homogène, sphérique et mesure 24-26(-35) µm de diamètre ; il est péripore, le nombre d'ouvertures étant de 12-16(-26).

En MeB, l'exine est microéchinulée ; sur le tectum les épines sont très courtes et élargies à la base. Le tectum est irrégulier en profondeur et les régions amincies donnent l'image d'un « réseau » en profondeur en L.O. analyse (PUNT & REUMER 1981). L'infratectum est formé de columelles régulières, fines, cylindriques ou obconiques (Fig. 3E). La nexine est scabre et microperforée. La membrane aperturale est formée de gemmules ou verrues microéchinulées (Fig. 3C) formant des îlots ectexiniques (moins de 18). En profondeur, les ouvertures sont mal délimitées (Fig. 3D) et la nexine irrégulière semble continue ; il n'y a donc pas de véritable endoaperture.

Le pollen des trois échantillons étudiés est comparable à celui déjà décrit par ARGUE (1976) et HESSE (1980).

Echinodorus zombiensis (Fig. 3F-O)

Au Mph et au MeB le pollen apparaît particulièrement diversifié avec 17,2 % de grains simples,

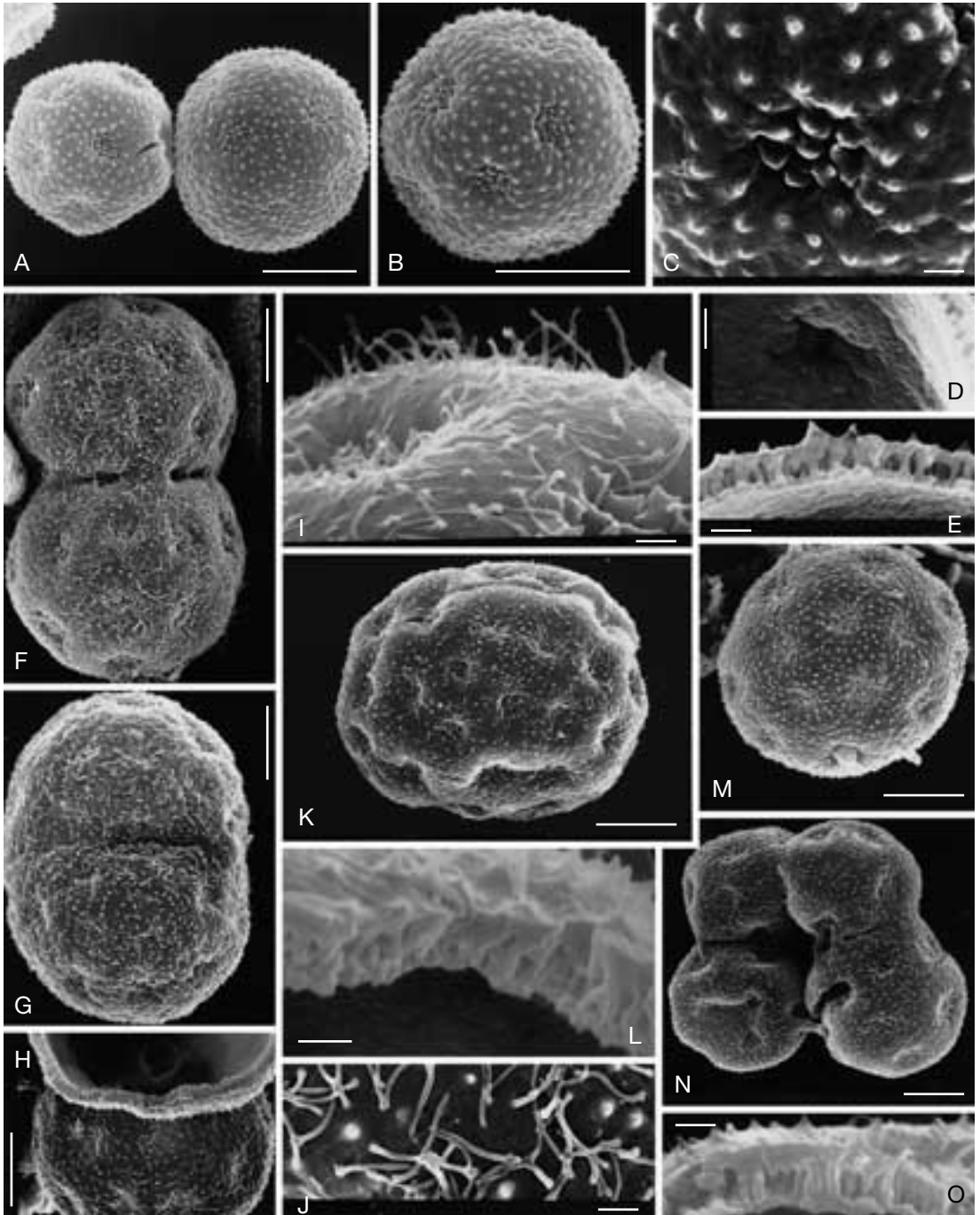


Fig. 3. — Pollen d'*Echinodorus*. A-E : *E. tenellus* : A, variabilité dimensionnelle du pollen ; B, un grain périporé ; C, ectoaperture, membrane aperturale échinulée ; D, endoaperture ; E, infratectum columellaire. (A, Gardner 2730, P ; B-E, Pedersen 3080, P). F-O : *E. zombiensis* : F, G, dyades ; H, pôle proximal : perforation dans l'exine permettant la fusion des cytoplasmes de deux monades ; I, J, exine de dyades couverte de longs bâtonnets ; K, gros pollen simple correspondant à un dysfonctionnement de la division cellulaire ; L, infratectum granulo-columellaire ; M, grain simple fertile ; N, grains restés groupés en tétrade plane ; O, infratectum columellaire d'un grain fertile. (F-O, Jérémie 2041, P). Échelles : C-E, I, J, L, O = 1 µm ; A, B, F-H, K, M, N = 10 µm.

82% de dyades de forme variable et 0,8% de tétrades.

Les grains simples sont sphériques (7,2% du total des grains comptés) ou ellipsoïdaux (10%). Le diamètre ou la dimension la plus grande varie de 30 à 48 µm et corrélativement le nombre d'ouvertures de 21 à 36 (Fig. 3K,M). Le contour des ouvertures est généralement circulaire mais, dans les grains les plus gros, il peut être elliptique, triangulaire ou sub-carré.

Les grains composés : parmi les dyades, dans 37,2% du total des grains comptés, les monades sont subsphériques et soudées par des ponts tectaux (Fig. 3F) ou par les couches continues de l'exine (Fig. 3G) ; les ouvertures sont face à face. Les dyades sont formées de monades subsphéroïdales identiques dans 40,8% des cas et de dimensions très différentes dans 4% des pollens. Les soudures entre les monades sont de type « cross wall cohesion », incomplètes ou réduites à quelques traces dans les dyades ellipsoïdales de sorte que les cytoplasmes sont plus ou moins fusionnés (Fig. 3H). Les dimensions des monades sont variables. Lorsque le contour de la dyade est elliptique, ses dimensions sont identiques à celles des gros grains ellipsoïdaux ou sphériques et le nombre de pores est généralement de 34 à 36. Dans 0,8% des cas le pollen est en tétrade plane (Fig. 3N), très irrégulière, avec ou sans cloison totale ou partielle.

Au MeB, l'exine apparaît microéchinulée et de deux types : dans les grains simples sphériques et petits, et dans certaines dyades les épines sont coniques et forment un bulbe tectal à la base (Fig. 3O). Dans les plus gros grains simples (qu'ils soient sphériques ou ellipsoïdaux), dans un grand nombre de dyades et dans toutes les tétrades, le tectum, d'épaisseur irrégulière, est recouvert de longs bâtonnets (Fig. 3I). Dans quelques dyades et grains simples, microépines et bâtonnets coexistent (Fig. 3J). Lorsque le tectum est microéchinulé, il est relativement épais et irrégulier en profondeur ; l'infratectum est formé de columelles irrégulières cylindriques ± parallèles entre elles (Fig. 3O) parfois mal individualisées. Lorsque le tectum est recouvert de bâtonnets, il est épais et l'infratectum est constitué de courts et fins éléments très irréguliers, obliques ou droits, souvent ramifiés à leur base ou sur toute leur lon-

gueur (Fig. 3L). La nexine est mince et apparaît discontinue et très régulière surtout lorsque le tectum est couvert de bâtonnets.

L'hétérogénéité du pollen de *Echinodorus zombiensis* est particulière pour le genre et même pour la famille des Alismataceae. La grande diversité des grains simples ou composés de même que l'existence de grains composés dépourvus de cloison commune ou avec une cloison très incomplète sont l'indice d'un dysfonctionnement de la division cellulaire ou de la cellule lors de la formation des microspores. Les bâtonnets portés par le tectum à la place des microépines ont été interprétés dans divers travaux ontogéniques comme des structures reliant le pollen au tapis ou aux orbicules (EL GHAZALY & JENSEN 1986 ; ROWLEY & DUNBAR 1990 ; ROWLEY & ROWLEY 1996) ; il s'agit de pré-épines résultant de l'arrêt du développement de l'exine au cours des premiers stades de formation de la microspore (KRONESTEDT-ROBARDS & ROWLEY 1989 ; ROWLEY et al. 1997 ; EL GHAZALY & ROWLEY 1999 ; EL GHAZALY et al. 2000).

Le contenu cellulaire occupe tout le grain dans 22% du pollen dont 13% de grains simples et 9% de dyades ; dans 88% du pollen, dont 37% de grains simples et 41% de dyades, l'intine est très épaisse et une partie ou la totalité du cytoplasme est concentrée, indiquant ainsi que le pollen a avorté.

Dans la localité où *Echinodorus zombiensis* a été trouvé, seuls un petit nombre d'individus en fleurs ou en fruits ont été observés, et seulement un maximum de 22% du pollen a la capacité d'assurer une fécondation (test d'Alexander et comptage des pollens morphologiquement bien constitués). Parmi tous les types polliniques connus dans le genre, le pollen de *E. zombiensis* est le seul à présenter un aussi fort taux d'infertilité et un type exinique qui demeure morphologiquement juvénile.

ÉTUDE CYTOGÉNÉTIQUE

Les comptages chromosomiques réalisés pour des espèces du genre *Echinodorus* sont peu nombreux. Pour *E. cordifolius*, HEISER & WHITAKER

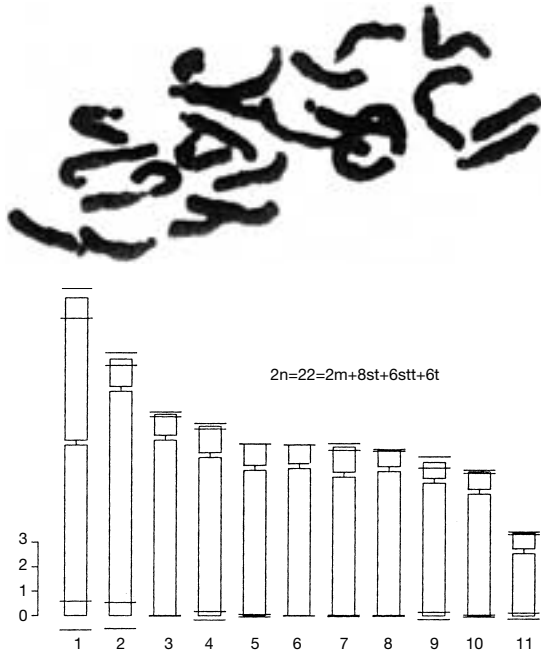


Fig. 4. — *Echinodoros tenellus* ($2n=22$) : plaque métaphasique et idiogramme (échelle en μm et intervalles de confiance calculés pour $t_{0,05}$).

(1948) et BALDWIN & SPEESE (1955) ont rapporté un nombre de base $x=11$; DE GRAAF (1980, 1981a,b), après comptage sur différentes espèces, confirme le nombre chromosomique de base $x=11$ et met en évidence l'existence d'individus triploïdes en plus des individus diploïdes.

Les observations ont été réalisées sur des écrasements (« squashes ») de méristèmes racinaires de *Echinodoros tenellus* et *E. zombiensis*, fixés à l'alcool acétique (3:1) après prétraitement à la colchicine 0,05% puis coloration au Feulguen. L'étude a porté sur plusieurs métaphases ; les analyses chromosomiques ont été effectuées au moyen de deux logiciels spécifiques (CARYOLAB et CHROMATCH) développés par H. & P. COUDERC. Ces programmes automatisent l'identification et l'appariement des chromosomes, le calcul des paramètres morphométriques et de la formule chromosomique avec le tracé des idiogrammes correspondants. Les résultats obtenus sont les suivants :

— *Echinodoros tenellus*, non encore étudié sur le plan Caryologique, est une espèce diploïde dans

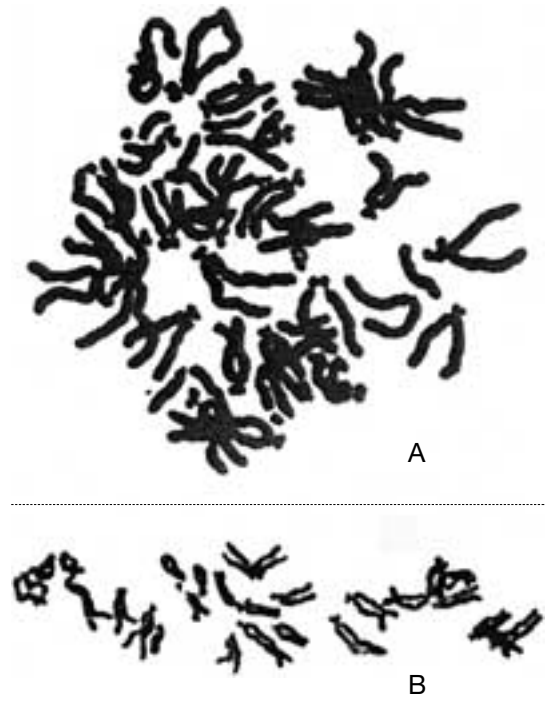


Fig. 5. — *Echinodoros zombiensis* : A, plaque métaphasique ($2n=36$) ; B, plaque métaphasique et idiogramme ($2n=26$). Échelle en μm et intervalles de confiance calculés pour $t_{0,05}$.

laquelle $2n=2x=22$. Le caryotype est très hétérogène : une grande paire de chromosomes métacentriques, 4 paires de subtélocentriques, 3 paires intermédiaires entre subtélocentriques-télocentriques, 3 paires télocentriques (Fig. 4).

— *Echinodoros zombiensis* présente un caryotype plus complexe. Le nombre chromosomique varie selon les méristèmes racinaires étudiés mais aussi au sein d'un même méristème de $2n=24$

(nombre majoritairement recensé) à $2n=36$ (Fig. 5A). Bien que cette variation rende plus difficile l'établissement d'idiogrammes caractéristiques, plusieurs ont cependant pu être réalisés à partir de plaques métaphasiques rigoureusement sélectionnées (Fig. 5B) et, comme pour *E. tenellus*, on observe un caryotype hétérogène : opposition d'une paire (parfois deux) de grands chromosomes symétriques à de petites paires asymétriques. Selon les plaques observées, il existe une discontinuité de taille plus ou moins nettement marquée entre les différentes paires de chromosomes.

Ce type de variation chromosomique intra-individuelle observée dans *E. zombiensis* est un phénomène souvent méconnu, désigné par le terme d'aneusomie (DUNCAN 1945), mais qui semble relativement fréquent chez les végétaux et a d'ailleurs été mis en évidence dans plusieurs genres dont les individus se multiplient surtout par voie végétative ; c'est par exemple le cas dans certaines espèces d'*Ornithogalum* (Liliaceae), *O. divergens* Boreau en particulier qui se reproduit surtout par formation de bulbilles, et pour lequel la variabilité chromosomique intra-individuelle atteint une amplitude exceptionnelle, de $2n=11$ à $2n=108$ (COUDERC et al. 1985, 1991) ou de *Lemna*, Lemnaceae (URBANSKA 1980). Chez de telles « plantes mosaïques » la multiplication végétative accroît dans la descendance le nombre de génotypes différents initiés à partir de territoires cellulaires ayant des nombres chromosomiques distincts. Cette instabilité, qui existe également au niveau inter-individuel, semble notamment liée aux phénomènes d'aneuploïdie ; la reproduction sexuée est ainsi limitée par les anomalies des formules chromosomiques, ce qui peut entraîner une stérilité importante. *Echinodorus zombiensis* répond à ces caractéristiques : variations chromosomiques inter et intra-individuelles ; importante multiplication végétative.

ÉTUDE CHIMIQUE

Certains aspects de la composition chimique de *Echinodorus zombiensis* et de *E. tenellus* ont été étudiés et comparés. Les plantes fraîches entières

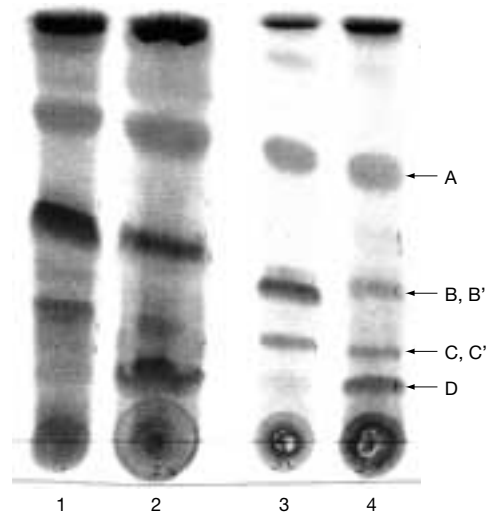


Fig. 6. — Chromatogramme des extraits d'*Echinodorus tenellus* (1 et 3) et d'*E. zombiensis* (2 et 4).

ont été broyées ; le broyat a ensuite été soumis à l'extraction par du dichlorométhane puis du méthanol ; les extraits ont enfin été chromatographiés ensemble sur couche mince de silice, en éluant avec un mélange de solvants (dichlorométhane : méthanol = 95:5).

Le chromatogramme (Fig. 6) des extraits de *E. zombiensis* présente 4 taches principales, A, B, C et D. Dans les extraits de *E. tenellus*, on retrouve la tache A identique à celle de *E. zombiensis*, les taches B' et C' différentes des taches B et C de *E. zombiensis*, et la tache D seulement à l'état de traces. Les produits correspondants à ces quatre taches ont été isolés à partir d'un extrait d'échantillon sec (350 g) de *E. zombiensis*. L'analyse de leur structure par spectrométrie de masse et résonance magnétique nucléaire (RMN) a donné les résultats suivants :

- A est le β -sitostérol, $C_{29}H_{50}O$, M 414,69 (0,11 % de la plante sèche) ;
- B est un acide gras polyinsaturé ;
- C est l'acide *cis-p*-hydroxycinnamique, $C_9H_8O_3$, M 164,16 (0,01% de la plante sèche) ;
- D est le β -D-glucoside de β -sitostérol, $C_{35}H_{60}O_6$, M 576,25 (0,11% de la plante sèche), Fig. 7.

Ces composés sont des marqueurs chimiques très largement distribués dans le règne végétal.

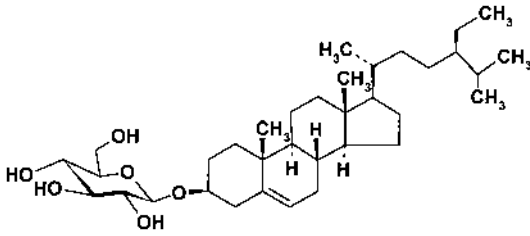


Fig. 7. — Formule chimique du β -D-glucoside de β -sitostérol.

En ce qui concerne les constituants chimiques, des différences notables ont donc été mises en évidence entre les deux espèces, en particulier la présence ou l'absence du β -D-glucoside de β -sitostérol que les représentants d'*Echinodorus zombiensis* sont capables de biosynthétiser, ce qui ne semble pas être le cas pour *E. tenellus*.

CONCLUSION

Les résultats obtenus à la suite des études palynologiques, cytogénétiques et chimiques effectuées pour *Echinodorus tenellus* et *E. zombiensis* apportent des éléments complémentaires aux observations macro-morphologiques ayant conduit à la description de la nouvelle espèce. Sur le plan palynologique, le genre *Echinodorus* est caractérisé par un pollen homogène et *E. zombiensis* est la seule espèce dont le pollen est hétérogène, demeure morphologiquement juvénile et présente un taux important d'infertilité. Sur le plan cytogénétique, *E. zombiensis* se distingue nettement de *E. tenellus* en particulier par son nombre chromosomique majoritaire $2n=24$ (variant jusqu'à $2n=36$), différent du nombre chromosomique diploïde $2n=2x=22$ caractérisant le genre et retrouvé chez *E. tenellus*. En ce qui concerne la composition chimique des feuilles, *E. zombiensis* se distingue de *E. tenellus* par l'aptitude à biosynthétiser le glucoside de β -sitostérol.

Echinodorus zombiensis et *E. tenellus* possèdent tous deux des caryotypes dont les caractéristiques morphométriques (disparité des tailles et des types chromosomiques, dominance des chromosomes asymétriques subtélocentriques et télocentriques), témoignent d'une histoire évolutive complexe. L'hétérogénéité de la garniture chro-

mosomique (1 à 2 grandes paires métacentriques s'opposant à l'ensemble des autres paires, petites et asymétriques) jointe à l'instabilité du nombre chromosomique, est caractéristique d'un génotype hétérotypique soumis à de forts phénomènes de spéciation. L'importante variabilité chromosomique découverte chez *E. zombiensis* est parfaitement cohérente avec l'hétérogénéité et la faible viabilité polliniques observées chez cette espèce. Les dissemblances caryologiques des deux taxons permettent d'affirmer qu'il s'agit de deux génotypes bien distincts.

Alors que la plupart des espèces d'*Echinodorus* produisent un abondant pollen microéchinulé comme dans de nombreuses plantes anémophiles, *E. zombiensis* présente un pollen à exine juvénile qui rappelle celui des fleurs cléistogames (LOBREAU-CALLEN & SUAREZ-CERVERA 1988) où, par contre, le nombre de grains est faible (ANDERSON 1980). Par ailleurs, chez les espèces aquatiques, la production de fleurs peut être réduite (RICHARDS 1986), comme c'est ici le cas, dans la nature, pour *E. zombiensis*. Cette faible floraison et la stérilité mâle partielle observée dans cette espèce sont compensées par une multiplication végétative très active qui aboutit à une occupation de plus en plus importante du pourtour de l'étang.

Dans le cadre de cette étude, nous avons pu observer plusieurs spécimens rattachés à *Echinodorus tenellus* et *E. bolivianus* présents dans les herbiers indiqués précédemment, y compris les types de ces espèces et de celles qui ont été mises dans leur synonymie par HAYNES & HOLM-NIELSEN (1994) et il ne nous semble pas opportun de séparer ces deux taxons. Nous proposons donc la synonymie suivante :

Echinodorus tenellus (Mart.) Buchenau

Alisma tenella Mart., in Roem. & Schult., Syst. Veg. 7 : 1600 (1830). — Type : *Martius s.n.*, Brésil, Buritihaes, Contendas (lecto-, M!, désigné par RATAJ 1975).

Alisma bolivianum Rusby, Mem. New York Bot. Gard. 7 : 208 (1927). — *Echinodorus bolivianus* (Rusby) Holm-Niels., Brittonia 31 : 276 (1979). — Type : *White 1540*, Bolivie, Reyes (lecto-, NY!, désigné par HAYNES & HOLM-NIELSEN 1994 ; isolecto-, GH, K, NY, US) ; *syn. nov.*

Remerciements

Certaines observations exposées dans ce travail ont été effectuées, en 1998, par D. GUIBET au cours de son stage pour le DEA de Systématique animale et végétale du Muséum National d'Histoire Naturelle. Nous sommes reconnaissants à R.R. HAYNES, A. RAYNAL-ROQUES et J.R. ROWLEY pour leurs précieux conseils ; à C. TALLON, J.-M. THIBAUD, J. GENEVIÈVE, J.-M. CÉSARUS et Ph. & V. MAROT qui ont accompagné J.J. sur le terrain ; à J. FLORENCE et P.P. LOWRY pour la relecture du manuscrit, leurs utiles commentaires et la traduction de la diagnose en latin ; à F. TRONCHET pour les observations effectuées sur du matériel vivant de *E. tenellus* ; à M. FIRNAN pour son assistance. Les techniques de palynologie ont été assurées par N. d'AMICO. Les observations en MeB ont été réalisées au Service de microscopie électronique de la FR 2062 CNRS à l'Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), avec l'aide de M. GRASSET. Cette étude a pu être réalisée grâce aux missions de terrain financées par le Muséum National d'Histoire Naturelle et le Parc National de la Guadeloupe.

RÉFÉRENCES

- ANDERSON W.R. 1980. — Cryptic self-fertilization in the Malpighiaceae. *Science* 207 : 892-893.
- ARGUE C.L. 1974. — Pollen studies in the Alismataceae. *Bot. Gaz.* 135 : 338-344.
- ARGUE C.L. 1976. — Pollen studies in the Alismataceae, with special reference to taxonomy. *Pollen et Spores* 18 : 161-201.
- BALDWIN J.T. & SPEESE B. 1955. — Chromosomes of taxa of the Alismataceae in the range of the Gray's manual. *Amer. J. Bot.* 42 : 406-411.
- CACCAVARI DE FILICE M.A. 1983. — Polen de Alismataceae y Butomaceae de la Flora Bonaerense. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 22 : 237-253.
- CHANDA S., NILSSON S. & BLACKMORE S. 1988. — Phylogenetic trends in the Alismatales with reference to pollen grains. *Grana* 27 : 257-272.
- COUDERC H., GORENFLOT R., MORET J. & SIAMI A. 1985. — Caractéristiques et conséquences de la variation chromosomique chez l'*Ornithogalum divergens* Boreau. *Bull. Soc. Bot. France* 132 : 103-171.
- DUNCAN R.E. 1945. — Production of a variable aneuploid numbers of chromosomes within a root of *Paphiopedilum wardia*. *Amer. J. Bot.* 32 : 506-509.
- EL GHAZALY G. & JENSEN W. 1986. — Studies of the development of wheat (*Triticum aestivum*) pollen : III. Formation of microchannels in the exine. *Pollen et Spores* : 27 : 5-14.
- EL GHAZALY G. & ROWLEY J.R. 1999. — Microspore and tapetal development in *Echinodorus cordifolius* (Alismataceae). *Nord. Journ. Bot.* 19 : 101-120.
- EL GHAZALY G., MOATE R., HUYSMANS S., SKVARLA J. & ROWLEY J. 2000. — Selected stages in pollen wall development in *Echinodorus*, *Magnolia*, *Betula*, *Rondeletia*, *Borago*, and *Matricaria* : 17-29, in HARLEY M.M., MORTON C.M. & BLACKMORE S. (eds.), *Pollen and Spores : morphology and biology*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- ERDTMAN G. 1952. — *Pollen morphology and plant taxonomy*. Almquist & Wiksell, Stockholm.
- GRAAF A. de 1980. — Anzahl der Chromosomen in *Echinodorus*. *Aqua Planta* 5 : 8-9.
- GRAAF A. de 1981a. — Anzahl der Chromosomen in *Echinodorus* 2. *Aqua Planta* 6 : 74.
- GRAAF A. de 1981b. — Anzahl der Chromosomen in *Echinodorus* 3. *Aqua Planta* 6 : 107.
- HAYNES R.R. & HOLM-NIELSEN L.B. 1994. — The Alismataceae. *Flora Neotropica*, monograph 64. The New York Botanical Garden, New York.
- HEISER C.B. & WHITAKER T.W. 1948. — Chromosome number, polyploidy and growth habit in California weeds. *Amer. J. Bot.* 35 : 179-186.
- HESSE M. 1980. — Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollenkitt und Exine bei nahe verwandten entomophilen und anemophilen Angiospermensippen der Alismataceae, Liliaceae, Juncaceae, Cyperaceae, Poaceae und Araceae. *Pl. Syst. Evol.* 134 : 229-267.
- HEÜSSER C.J. 1971. — *Pollen and spores of Chile*. University of Arizona Press, Tucson.
- KRONESTEDT-ROBARDS E.C. & ROWLEY J.R. 1989. — Pollen grains development and tapetal changes in *Strelitzia reginae* (Strelitziaceae). *Amer. J. Bot.* 76 : 856-870.
- LOBREAU-CALLEN D. & SUAREZ-CERVERA M. 1988. — Ultrastructure du pollen des deux types floraux de *Gaudichaudia cyanchooides* HBK (Malpighiaceae). Étude comparative et commentaire. *Inst. Fr. Pondichéry, trav. sec. sci. tech.* 25 : 359-372.
- PUNT W. & REUMER J.W. 1981. — Alismataceae. The North-west European Pollen Flora, 22. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 33 : 27-44.
- RICHARDS A.J. 1986. — *Plant Breeding Systems*. George Allen & Unwin, London.
- RATAJ K. 1975. — *Revizion [sic] of the Genus Echinodorus Rich.* Academia makladatelski Ceskoslovenska akademie ved, Praha.
- ROWLEY J.R., SKVARLA J.J. & CHISSOE W.F. 1997. — Exine, unciforme zone and intine structure in *Ravelana* and *Phenakospermum* and early wall development in *Strelitzia* and *Phenakospermum* (Strelitziaceae) based on aborted microspores. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 98 : 293-301.
- ROWLEY J.R. & DUNBAR A. 1990. — Outward extension of spinules in exine of *Centrolepis aristata* (Centrolepidaceae). *Bot. Acta* 103 : 355-359.

ROWLEY J.R. & ROWLEY J.S. 1996. — Pollen wall structure in *Angiozanthos viridis* (Haemodoraceae). *Acta Soc. Bot. Pol.* 65 : 83-90.

URBANSKA K. 1980. — *Cytological variation within the family of Lemnaceae*. Veröffentlichungen des geo-

botanischen institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Zürich.

ZAVADA M. 1983. — Comparative morphology of monocot pollen and evolutionary trends of apertures and wall structures. *Bot. Rev.* 49 : 331-379.

*Manuscrit reçu le 21 janvier 2001 ;
version révisée acceptée le 25 juin 2001.*