

Degrés et niveaux de la variation du nombre chromosomique chez "Phragmites australis" (Cav.) Trin. ex Steud. = Degrees and levels of variation in chromosome number in "Phragmites australis" (Cav.) Trin ex Steud.

Autor(en): **Gorenflot, Robert**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübél, in Zürich**

Band (Jahr): **87 (1986)**

PDF erstellt am: **13.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-308769>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

**Degrés et niveaux de la variation du nombre chromosomique
chez *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.**

Degrees and levels of variation in chromosome number in
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.

par

Robert GORENFLOT

1. INTRODUCTION

C'est en 1918 que Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud. (= P. communis Trin.) a fait l'objet, pour la première fois, de comptages chromosomiques. C'est ainsi que TISCHLER (1918) signale, en Allemagne, $2n=36$. Puis les niveaux $2n=48$ et 96 sont reconnus par AVDULOV (1928) en U.R.S.S. Par la suite, des nombres intermédiaires sont découverts successivement par TARNAVSCHI (1948) pour $2n=84$ et BJÖRK (1963) pour $2n=72$. Enfin, $2n \approx 132$ est déterminé sur un matériel japonais (GORENFLOT, inédit).

A côté de cette série euploïde $2n=36, 48, 72, 84, 96$ et 132 ($2n=60, 108$ et 120 n'ont jamais été rencontrés jusqu'à présent), les valeurs suivantes s'inscrivent dans une série aneuploïde centrée en majorité autour de $2n=48$ ont été mises en évidence: $2n=42$ en Allemagne (TISCHLER 1929); $2n=44, 46$ et 49 en France (GORENFLOT et al. 1972); $2n=50$ en Suède (BJÖRK 1963); $2n=51$ et 52 en Roumanie (GORENFLOT et al. 1972); $2n=54$ au Portugal (FERNANDES et QUEIROS 1969); $2n=56$ au Maroc (GORENFLOT et LAVABRE, inédit).

2. DEGRES DE LA VARIATION DU NOMBRE CHROMOSOMIQUE

2.1. DIVERSITE DES VALEURS DE $2n$

2.1.1. Série euploïde

Pour cette série, comme pour la série aneuploïde, les nombres rapportés ici ne concernent pas les mosaïques chromosomiques. Dans le cas de celles-ci, voir le paragraphe 3.

$2n=36$: Allemagne (TISCHLER 1918), Espagne (LÖVE et KJELLQUIST 1973; GORENFLOT et al. 1974); France (GORENFLOT et al. 1972; LABADIE 1974); Inde (RAMANATHAN 1950); Pologne (TISCHLER 1942); Thaïlande (LARSEN 1963).

$2n=48$: Afghanistan (GORENFLOT et LALANDE, inédit), Algérie (GORENFLOT et al. 1974, 1984); Allemagne (TISCHLER 1934, ROHWEDER 1937); Amérique du Nord (LÖVE 1954); Argentine (SAURA 1948), Autriche (PAZOURKOVA 1973); Belgique (GORENFLOT, inédit); Bulgarie (PAZOURKOVA 1973); Canada (LÖVE et LÖVE 1981, GERVAIS 1981); Côte d'Ivoire (GORENFLOT, inédit); Danemark (HAGERUP 1941); Espagne (GORENFLOT et al. 1974, 1984); France (GORENFLOT et al. 1974, 1984, LENOIR et al. 1975); Grande-Bretagne (HUNTER 1934); Grèce (GORENFLOT et al. 1974, 1984); Hollande (VAN DER TOORN 1971, LENOIR et al. 1975); Inde (GORENFLOT, inédit); Irak (BJÖRK 1967); Iran (GORENFLOT et al. 1976, GORENFLOT et SANEI-CHARIAT PANAH 1979); Irlande (CURRAN 1969); Japon (TATEOKA 1956); Madagascar (GORENFLOT, inédit); Ma-

roc (GORENFLOT et al. 1984, GORENFLOT et LAVABRE, inédit); Norvège (GORENFLOT, inédit); Pologne (SKALINSKA et al. 1968); Portugal (FERNANDES et QUEIROS 1969); Roumanie (RAICU et al. 1972, GORENFLOT et al. 1972, 1974 et inédit, LENOIR et al. 1975); Suède (BJÖRK 1963, 1966, 1967, GORENFLOT, inédit); Suisse (GORENFLOT et al. 1972 et inédit); Syrie (GORENFLOT et al. 1984); Tchécoslovaquie (PAZOURKOVA 1973, VACHOVA 1976); Thaïlande (LARSEN 1963); Tunisie (GORENFLOT et al. 1984); U.R.S.S. (AVDULOV 1928, 1931, SOKOLOVSKAYA et PROBATOVA 1976); Yougoslavie (GORENFLOT et al. 1974, 1984).

2n=72: Afghanistan (GORENFLOT et LALANDE, inédit); Costa Rica (POHL et DAVIDSE 1971); Espagne (GORENFLOT et al. 1984); France (GORENFLOT et al. 1974); Iran (GORENFLOT et SANEI-CHARIAT PANAHI 1979); Maroc (GORENFLOT et al. 1984); Suède (BJÖRK 1963, 1966, 1967); Yougoslavie (GORENFLOT et al. 1984).

2n=84: Roumanie (TARNAVSCHI 1948).

2n=96: Afghanistan (GORENFLOT et LALANDE, inédit); Afrique du Sud (GORDON-GRAY et WARD 1971); Algérie (REESE 1957, GORENFLOT et al. 1974, 1984); Australie (LENOIR et al. 1975); Chine (GORENFLOT, inédit); Espagne (GORENFLOT et al. 1974, 1984, LENOIR et al. 1975); France (GORENFLOT et al. 1972, 1974, 1984, LENOIR et al. 1975); Grèce (GORENFLOT et al. 1974, 1984); Iran (GORENFLOT 1975, GORENFLOT et al. 1976, GORENFLOT et SANEI-CHARIAT PANAHI 1979); Maroc (GORENFLOT et al. 1984, GORENFLOT et LAVABRE, inédit); Roumanie (RAICU et al. 1972, GORENFLOT et al. 1972, 1974, STOIAN et al. 1974, LENOIR et al. 1975); Tunisie (GORENFLOT et al. 1984); U.R.S.S. (GORENFLOT et al. 1974); Yougoslavie (GORENFLOT et al. 1974, 1984).

2n=ca 132: Japon (GORENFLOT, inédit).

2.1.2. Série aneuploïde

2n=42: Allemagne (TISCHLER 1929).

2n=44: France (GORENFLOT et al. 1972).

2n=46: France (GORENFLOT et al. 1972, 1974); Roumanie (GORENFLOT et al. 1974).

2n=50: Finlande (LENOIR et al. 1975); France (GORENFLOT et al. 1972, 1974, LENOIR et al. 1975); Grèce (GORENFLOT, inédit); Portugal (FERNANDES et QUEIROS 1969); Roumanie (GORENFLOT et al. 1972, 1974); Suède

(BJÖRK 1963); Tchécoslovaquie (PAZOURKOVA 1973).

2n=52: Grèce (GORENFLOT, inédit); Maroc (GORENFLOT et LAVABRE, inédit); Suisse (GORENFLOT et al. 1972).

2n=54: Portugal (FERNANDES et QUEIROS 1969).

2n=56: Maroc (GORENFLOT et LAVABRE, inédit).

2.2. IMPORTANCE RELATIVE DES DIFFERENTS DEGRES DE PLOÏDIE

Il résulte de l'ensemble des résultats apportés jusqu'à présent par divers auteurs que, d'une manière générale, au sein de la série euploïde les nombres $2n=48$ et $2n=96$ sont très répandus et particulièrement le premier, alors que $2n=72$ et plus encore $2n=36$ le sont beaucoup moins. Quant à $2n=84$ et $2n=132$, ces valeurs sont exceptionnelles.

La série aneuploïde, au contraire, est beaucoup moins représentée. Par exemple, pour ne considérer que nos résultats (en effet, les auteurs ne signalant pas toujours le nombre de roselières prospectées, tous les résultats rapportés par la littérature ne peuvent être pris en compte dans la comparaison), sur près de 500 stations, la série euploïde est représentée par 95.8% de ces stations et la série aneuploïde par 4.1% seulement. A l'intérieur des 95.8% la distribution se fait ainsi: 55.2% ($2n=48$), 37.3% ($2n=96$), 2.6% ($2n=72$), 0.4% ($2n=36$) et 0.2% pour $2n=132$, ce qui confirme la primauté des degrés $2n=48$ et $2n=96$.

2.3. REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES DEGRES DE PLOÏDIE

Les résultats globaux sont déjà instructifs, mais il est nécessaire de considérer la répartition géographique des différents degrés de ploïdie de cette espèce cosmopolite, en se basant sur des pays ou régions du globe dans lesquels le nombre de phragmitaies considérées est suffisant pour autoriser des comparaisons valables. Il est évident, en effet, que si ce nombre est trop faible, on ne peut rien tirer de tels résultats quant à la distribution respective des divers degrés de ploïdie.

Le tableau 1 relatif à 432 stations réparties dans six pays montre que d'Ouest en Est la proportion relative des roselières à $2n=48$ et $2n=96$ s'inverse, par exemple de la France à la région ouest-asiatique. C'est ainsi qu'en Iran $2n=96$ devient très nettement majoritaire, alors qu'en France le nombre $2n=48$ est de beaucoup le plus répandu. En Afghanistan (région centre-asiatique), les peuplements de Roseau à $2n=96$ sont encore les plus nombreux, bien que ceux à $2n=48$ soient assez bien représentés. En France, le Roseau à $2n=96$ est typique de l'Agropyretum mediterraneum, association des dunes embryonnaires du littoral méditerranéen. Une distribution comparable a été retrouvée sur le pourtour de la Méditerranée (Côtes dalmate, grecque et algérienne) et jusque sur les bords de la Mer Noire, ainsi que dans les dunes fossiles du Delta du Danube. Dans tous les cas, la plante est alors représentée par des échantillons de petite taille (60 à 70 cm) et fleurissant peu. Mais, en Roumanie, des formes à $2n=96$ colonisent aussi différents points d'eau douce (lacs de l'intérieur du pays, îles flottantes du Delta du Danube); on est alors en présence d'individus géants (5 mètres et plus pour le var. gigantissima Antipa) (GORENFLOT 1976).

En Iran, ainsi qu'en Afghanistan, où $2n=96$ est nettement prépondérant, le Roseau colonise des stations beaucoup plus variées: lacs et marais, berges de rivières, ruisseaux et canaux d'irrigation, fossés le long des

Tab. 1. Distribution des degrés de ploïdie dans 432 stations.
Pour chaque valeur de $2n$, il est indiqué le nombre de stations et, entre parenthèses, le pourcentage de ces stations dans chacun des sept pays.

Table 1. Distribution of degrees of ploidy within 432 sites.
The number of sites is given for each value of $2n$; in brackets the percentage of these sites in each of the seven countries.

	$2n=36$	$2n=48$	$2n=72$	$2n=96$	Nombre total de stations
France	2 (1.2)	144 (86.2)	1 (0.6)	20 (12)	167
Yougoslavie		18 (81.8)	1 (4.5)	3 (13.6)	22
Grèce		11 (78.6)	0	3 (21.4)	14
Roumanie		21 (58.3)	0	15 (41.6)	36
Iran		3 (6.3)	2 (4.3)	41 (89.1)	46
Afghanistan		31 (36.5)	4 (4.7)	50 (58.8)	85
Maroc		13 (21)	4 (6.5)	45 (72.5)	62
					432

routes et des pistes, cultures variées, dunes maritimes, dépressions steppiques, etc. Si certaines sont constamment en eau, d'autres restent sèches durant plusieurs mois. Il en est de très riches en sulfate ou chlorure de sodium. Quelques-unes atteignent l'altitude de 3200 m.

Quant au Maroc, si P. australis se rencontre dans tous les étages bioclimatiques, il est plus répandu pour $2n=96$ que pour $2n=48$. C'est ainsi que dans l'étage saharien on ne rencontre que des individus à $2n=96$. Si, au sud d'un parallèle passant par Casablanca, le Roseau est uniquement à $2n=96$, au Nord les deux principaux degrés de ploïdie sont représentés, ainsi que $2n=72$.

3. NIVEAUX DE LA VARIATION DU NOMBRE CHROMOSOMIQUE

Chaque étude systématique au niveau spécifique doit considérer tous les niveaux de la variation quelle qu'en soit la nature (GORENFLOT 1985):

- celui de l'aire de l'espèce: entre différentes populations représentées au sein de cette aire;
- celui de la population: variabilité interindividuelle;
- celui de l'individu: variabilité intra-individuelle:
 - + entre les différents organes, dans le temps et dans l'espace,
 - + entre les tissus constitutifs de chaque type d'organes;
 - + entre les cellules d'un méristème primaire ou d'un même tissu sporogène.

Avec le P. australis de telles études sont rendues très difficiles du fait que la reproduction sexuée de cette espèce s'accompagne d'une intense multiplication végétative par rhizomes ou stolons. En effet, une roselière occupant une station déterminée peut être composée:

- d'un seul individu, combinaison génétique distincte, se présentant sous forme d'un clone,
- ou de plusieurs individus, donc d'une population de clones.

Or, l'intense ramification des rhizomes et la destruction au cours du temps de leurs parties les plus anciennes font qu'il est impossible malheureusement de savoir avec certitude si une roselière est uni- ou mul-

ticlonale. D'autre part, il arrive qu'à la belle saison le Roseau ne fleurisse pas, ou qu'il ne produise pas de caryopses. L'individu étant par définition un organisme issu de la reproduction sexuée, le problème de la nature uni- ou multiclonaire de la roselière reste posé.

Il résulte de ces difficultés que si, dans le cas présent, toute variation du nombre chromosomique détectée dans une roselière ne peut être rapportée avec certitude au niveau interindividuel, il arrive que l'on puisse, en revanche, mettre en évidence une variation intra-individuelle certaine. Par exemple, quant **sur un même fragment de rhizome** (donc sur un seul individu) plusieurs racines font l'objet de comptages chromosomiques, trois cas peuvent se rencontrer:

- toutes les cellules en mitose de toutes les racines donnent la même valeur de $2n$;
- d'une racine à l'autre le nombre chromosomique est différent, mais constant pour chacune d'elles. L'individu représenté par le fragment de rhizome est alors constitué d'une mosaïque chromosomique;
- dans certaines racines, ou dans toutes, les cellules méristématiques révèlent des valeurs différentes de $2n$. On est alors ramené au cas précédent.

A côté de mélanges typiques de cellules à 48 et 96, ou 72 et ca 144 chromosomes en rapport avec des endomitoses, des mosaïques existant autour de $2n=48$ attestent d'une instabilité chromosomique de l'espèce:

- mélanges de cellules de la série euploïde: 36 et 48; 48 et 72;
- mélanges de cellules de la série aneuploïde: 46 et 52; 50, 51 et 52;
- mélanges mixtes: 46 et 48; 48 et 52; 48, 49 et 50.

Tous ces nombres, sauf 49 et 51, peuvent caractériser également des clones différents.

Aux degrés élevés, il est plus difficile de préciser l'ampleur des mosaïques, étant donné le grand nombre de chromosomes à déterminer et leur petite taille. Pourtant, malgré que des erreurs soient inévitables à propos de certaines plaques métaphasiques, le fait de déterminer des nombres aussi différents que ca 73, 76, 84, 89, par exemple, montre bien que des mosaïques chromosomiques existent encore dans des valeurs élevées de $2n$.

4. CONCLUSIONS

4.1. AGE ET EVOLUTION DU COMPLEXE POLYPLOÏDE

La plupart des auteurs (AVDULOV 1931, DARLINGTON et WYLIE 1955, TARNAV-SCHI 1948, BJÖRK 1967, GORENFLOT 1976) considèrent que la série euploïde s'établit à partir de la triploïdie ($3x=36$) et se poursuit avec $4x=48$, $6x=72$, $7x=84$, $8x=96$, $11x=132$, le degré diploïde $2x=24$ ayant disparu. En effet, la forme diploïde signalée par PAZOURKOVA (1973), cet auteur ayant déterminé ce nombre sur des plantes cultivées sur sable et solution nutritive à partir d'un clone originaire de Camargue, serait plutôt un polyhaploïde qu'une forme originelle (GORENFLOT 1976).

L'absence de formes diploïdes, le grand nombre de clones octoploïdes et leur large distribution, l'état très poussé de la diploïdisation, tant des tétraploïdes (LENOIR et al. 1975) que des octoploïdes (STOIAN et al. 1974), militent en faveur d'un état de maturité avancée du complexe polyploïde.

Le cas d'une espèce comme le P. australis montre bien un des pièges que les espèces cosmopolites constituant un complexe polyploïde peuvent poser. En effet, si nous considérons les nombreuses stations françaises (167), iraniennes (46) et afghanes (85), que nous avons prospectées avec nos collègues, il est évident que l'on ne parvient pas exactement aux mêmes conclusions quant à l'état du complexe, selon que l'on considère la France d'une part, les régions ouest et centre-asiatiques d'autre part. Si, dans les deux cas, la diploïdie n'existe plus, en France le Roseau, avec sa tétraploïdie dominante, se montre nettement moins avancé dans son évolution chromosomique qu'en Iran et en Afghanistan où prédominent les octoploïdes. Rappelons que c'est aussi dans les régions ouest- et centre-asiatiques que les formes octoploïdes constituent des roselières dont les conditions stationnelles sont plus variées que celles des roselières européennes abritant des formes tétraploïdes. L'état de maturité avancée envisagé plus haut pour l'ensemble du complexe doit donc être modulé d'une région floristique à l'autre.

4.2. IMPORTANCE DES MOSAÏQUES CHROMOSOMIQUES

S'il est évident que le nombre chromosomique d'une espèce ne peut être considéré comme constant que si sa détermination repose sur des comptages effectués à partir de plusieurs populations, de plusieurs individus par population et de plusieurs méristèmes racinaires ou tissus sporogènes par individu, a fortiori la mise en évidence de mosaïques et l'appréciation de l'amplitude de variation du nombre chromosomique supposent des dénombrements encore plus nombreux. Nous sommes intimement persuadé que si les travaux de caryosystématique reposaient toujours sur un grand nombre de comptages, la notion de mosaïque chromosomique serait, chez les végétaux, plus générale qu'elle ne l'est pour le moment, même en ne considérant que les chromosomes A.

Le cas du Roseau s'ajoute à d'autres exemples de plantes-mosaïques rencontrés chez de grandes familles de Monocotylédones pour lesquelles la multiplication végétative est intense. On peut citer les Aracées (CHUM 1985), les Graminées (GILDENHUYS et BRIX 1958, WATANABE 1962), les Liliacées (COUDERC et al. 1984, 1985, MORET 1985), les Lemnacées (URBANSKA 1975, 1980), etc... Les Dicotylédones montrent également des exemples d'autant plus intéressants que les mosaïques somatiques peuvent être accompagnées de mosaïques des tissus sporogènes et sans que la multiplication végétative n'intervienne (GORENFLOT 1985).

Sur un plan général, les mosaïques chromosomiques sont doublement importantes.

Une plante-mosaïque ne correspond pas à un génotype unique, mais à une population de génotypes, chacune de ses cellules pouvant en posséder un différent de celui ou de ceux de ses voisines. Une telle plante a donc la même valeur qu'une population d'individus à nombre chromosomique constant, mais différent d'un individu à l'autre, aux sens que l'on donne habituellement à ces deux termes, et toute cellule d'une mosaïque est analogue à l'un de ces individus (GORENFLOT 1968). Dans ce cas, un clone dérivé d'une plante-mosaïque est constitué de plantes différentes, chacune étant représentée par une mosaïque originale, car si la multiplication végétative entretient les mosaïques, elle les diversifie également. Comment s'étonner alors de la variation morphologique progressive signalée dans certains cultivars si la multiplication végétative est pratiquée à partir de plantes mosaïques.

D'autre part, la reproduction sexuée ne régularisant pas toujours le nombre chromosomique, et la plante n'étant pas forcément stérile pour autant, celle-ci dissémine des grains de pollen fonctionnels dont le nombre chromosomique n'est pas le nombre haploïde normal de l'espèce (GORENFLOT et MARCOTTE 1970, COUDERC et al. 1984, 1985). Il en résulte que la reproduction sexuée, à son tour, diversifierait encore les caryotypes. On peut alors se demander avec MOOKERJEA (1955) dans quelle mesure certaines variations pourraient se stabiliser chez des taxons apparentés.

Au total, l'existence de mosaïques chromosomiques met en valeur un rôle original indirect de la multiplication végétative qui s'ajoute aux mécanismes de la microévolution reposant directement sur la reproduction sexuée.

RESUME

Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud. constitue un vaste complexe polyploïde représenté par une riche série euploïde (de $3x=36$ à $11x=ca$ 132) dans laquelle les tétraploïdes et les octoploïdes sont les mieux représentés. Une série aneuploïde centrée autour de $4x=48$ s'y ajoute. Cette espèce comporte en outre des mosaïques chromosomiques somatiques. Dans son ensemble, ce complexe polyploïde est parvenu à un état de maturité avancé mais, suivant les régions floristiques du globe, son évolution n'a pas atteint le même degré. Dans les régions où l'octoploïdie est devenue nettement majoritaire (régions ouest- et centra-asiatiques), les stations de Roseau sont écologiquement les plus diversifiées.

SUMMARY

Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud. constitutes a large polyploid complex represented by a rich euploid series (from $2n=3x=36$ to $2n=11x=$ about 132) in which tetraploids and octoploids are most prevalent. In addition, this complex includes an aneuploid series centered around $2n=4x=48$.

This species also comprises somatic chromosomal mosaics.

The polyploid complex has reached, on the whole, an advanced stage of maturity, but its degree of evolution varies with each floristic region of the world. In regions where octoploidy has become prevalent (western and central Asia), sites of P. australis are the most diversified ecologically.

REFERENCES

- AVDULOV N.P., 1928: Systematic karyology of the family Graminae. (En russe). Proc.All.Russ.Bot.Cong. 1, 65-67.
- AVDULOV N.P., 1931: Karyosystematische Untersuchungen der Familie der Gramineen. Bull.Appl.Bot.Genet.and Plant Breed., Leningrad, suppl. 43, 428 p.
- BJÖRK S., 1963: Kromosomgeografi och kromosomekologi beträffande Phragmites communis. Nagra resultat av regional-limnologiska undersökningar. Skr.Söd.Sver.Fiskeriför. 1-11.
- BJÖRK S., 1966: Report on ecological investigations of Phragmites communis within the region around the lower parts of the Euphrates and Tigris. Survey based on material collected during the period December 1965 to May 1966. Institute of Limnology, Lund. (Polycopie).
- BJÖRK S., 1967: Ecologic investitaions of Phragmites communis. Studies in theoretic and applied limnology. Fol.Limnol.Scandinavica 14, 3-248.
- CHUM S., 1985: La variation intra-individuelle du nombre chromosomique dans la famille des Aracées. Bull.Soc.bot.Fr. 132, Actual.bot. 2, 73-79.
- COUDERC H., GORENFLOT R., MORET J. et SIAMI A., 1984: Variarion chromosomique et biosystématique chez plusieurs espèces d'Ornithogalum L. Webbia 38, 671-679.
- COUDERC H., GORENFLOT R., MORET J. et SIAMI A., 1985: Caractéristiques et conséquences de la variation chromosomique chez l'Ornithogalum divergens Boreau. Bull.Soc.bot.Fr. 132, Actual.bot 2, 63-71.
- CURRAN P.L., 1969: Fertility of Phragmites communis Trin. Irish Naturalist's J. 16(8), 242.
- DARLINGTON C.D. et WYLIE A.P., 1955: Chromosome atlas of flowering plants. Georges Allen and Unwin, London. 519 p.
- FERNANDES A. et QUEIROS M., 1969: Contribution à la connaissance cytotaxonomique des Spermaphyta du Portugal. I. Gramineae. Bol.Soc. Broter. 43, sér. 2, 3-140.
- GERVAIS C., 1981: Liste annotée de nombres chromosomiques de la flore vasculaire du Nord-Est de l'Amérique. Naturaliste Canad. 106, 451-461.
- GILDENHUYS P. and BRIX K., 1958: Cytological abnormalities in Pennisetum. Heredity 12, 441-452.
- GORDON-GRAY K.D. et WARD C.J., 1971: A contribution to the knowledge of Phragmites (Gramineae) in South Africa, with particular reference to Natal populations. J.S.Afr.Bot. 37(1), 1-30.
- GORENFLOT R., 1968: Chromosomes surnuméraires et mosaïques chromosomiques chez Plantago coronopus L. C.R.Soc.Biol. 162(1), 17-21.
- GORENFLOT R., 1975: Introduction à une étude cytotaxonomique et cytogénétique de la flore de l'Iran. First seminar on problems of the national vegetation of Iran, Téhéran 1975, Environmental Studies (Université de Téhéran). Scientific Report Series on the Environment 4, 241-243.
- GORENFLOT R., 1976: Le complexe polyploïde du Phragmites australis (Cav.) Trin ex Steud. (= P. communis Trin). Bull.Soc.bot.Fr. 123, 261-271.
- GORENFLOT R., 1985: Niveaux et diversité des variations intra-individuelles. Bull.Soc.bot.Fr. 132, Actual.bot. 2, 7-17.
- GORENFLOT R. et MARCOTTE J.-L., 1970: Polyplôidisation naturelle dans le

- complexe du *Plantago maritima* L. s.l. C.R.Acad.Sc.Paris **270**, 1911-1914.
- GORENFLOT R., RAICU P., CARTIER D., CIOBANU I., STOIAN V. et STAICU S., 1972: Le complexe polyploïde du *Phragmites communis* Trin. C.R.Acad.Sc.Paris **274**, 1501-1504.
- GORENFLOT R., CARTIER D. et LENOIR A., 1974: La polyploïdie du *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. dans le bassin méditerranéen. Colloque international du C.N.R.S., La flore du Bassin méditerranéen: essai de systématique synthétique. **235**, 165-173.
- GORENFLOT R., SANEI-CHARIAT PANAH M., SAIDABADI H., LENOIR A. et CARTIER D., 1976: Introduction à une étude cytotaxonomique et cytogénétique de la flore de l'Iran. Acta Ecol.Iranica **1**, 19-31.
- GORENFLOT R. et SANEI-CHARIAT PANAH M., 1979: Le complexe polyploïde du *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud (= *P. communis* Trin.) en Iran. Rev.Cytol.Biol.végét.-Bot. **2**, 67-81.
- GORENFLOT R., HUBAC J.-M. et JAY M., 1984: Le complexe polyploïde de *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. dans la région méditerranéenne. Webbia **38**, 715-721.
- HAGERUP O., 1941: Nordiske kromosom-Tal. I. Bot.Tidskr. **45(4)**, 385-403.
- HUNTER A.W.S., 1934: A karyosystematic investigation in the Gramineae. Canad.J.Res. **11(4)**, 213-241.
- LABADIE J., 1974: Contribution à l'étude caryosystématique des espèces halophiles du littoral languedocien (plus précisément espèces appartenant à la classe des Salicornietea). Thèse de 3e Cycle, Université du Languedoc. 222 p.
- LARSEN K., 1963: Studies in the flora of Thailand. XIV. Cytological studies in vascular plants of Thailand. Dansk.Bot.Arkiv. **20(3)**, 211-275.
- LENOIR A., STOIAN V., CARTIER D., GORENFLOT R. et RAICU P., 1975: Polyploïdie et méiose pollinique du *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud. C.R.Acad.Sc.Paris **280**, 621-624.
- LÖVE A., 1954: Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa. Vegetatio **5-6**, 212-224.
- LÖVE A. et KJELLQUIST E., 1973: Cytotaxonomy of Spanish plants. II. Monocotyledons. Lagasalia **3(2)**, 147-182.
- LÖVE A. et LÖVE D., 1981: In chromosome number reports. Taxon **30**, 509-511.
- MOOKERJEA J., 1955: Cytology of different species in aroids with a view to trace the basic of their evolution. Caryologia **7**, 221-291.
- MORET J., 1985: La variation de populations méditerranéennes d'*Ornithogales*. Conséquences au niveau de la systématique et de l'évolution du genre. Thèse de Doctorat en Sciences, Université Paris-Sud. 269 pp.
- PAZOURKOVA Z., 1973: Caryology of some forms of *Phragmites communis* Trin. Ecosystem study on wetland biome in Czechoslovakia. Czechols. IBP/PT-PP, Trebon, Rep. **3**, 59-62.
- POHL R.W. et DAVIDSE G., 1971: Chromosome numbers of Costa Rica grasses. Brittonia **23**, 293-324.
- RAICU P., STAICU V., STOIAN V. et ROMAN T., 1972: The *Phragmites australis* Trin. chromosome complement in the Danube delta. Hidrobiologia **39**, 83-89.
- RAMANATHAN K., 1950: Addendum to list of chromosome numbers in economic plants. Curr.Sci.India **19(5)**, 155.
- REESE G., 1957: Ueber die Polyploidiespektren in den nordsaharischen Wüstenpflanzen. Flora **144**, 598-634.
- ROHWEDER H., 1937: Versuch zur Erfassung der mengenmässigen Bedeckung des Dars und Zingst mit polyploiden Pflanzen. Ein Beitrag zur Bedeutung der Polyploidie bei der Eroberung neuer Lebensräume. Planta **27(4)**, 501-549.

- SAURA F., 1948: Cariologia de Gramineas en Argentina. Rev.Fac.Agron.Vet. **12(1)**, 51-67.
- SKALINSKA M., POGAN E. et JANKUN A., 1968: Further studies in chromosome numbers of some Polish Angiosperms, VII. Acta Biol.Cracov.,Ser.Bot. **11**, 199-224.
- SOKOLOVSKAYA A.P. et PROBATOVA N.S., 1976: Chromosome numbers of grasses of Sakhalen and Kurile islands. Bot.Zurn.SSSR **61(3)**, 384-393.
- STOIAN V., LENOIR A., RAICU P. et GORENFLOT R., 1974: La méiose et la taille pollinique d'individus octoploïdes du *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud. C.R.Acad.Sc.Paris **278**, 457-459.
- TARNAVSCHI I.T., 1948: Die Chromosomenzahlen der Anthophyten. Flora von Rumänien mit einem Ausblick auf das Polyploidie-Problem. Bul.Grad. Bot.Mus.Bot.Univ.Cluj **28**, suppl. 1, 130 p.
- TATEOKA T., 1956: Karyotaxonomy in Poaceae. IV. Chromosomes and systematic relationships of several species. Bot.Mag.Tokyo **69**, 112-117.
- TISCHLER G., 1918: Untersuchungen über den Riesenwuchs von *Phragmites communis* var. *Pseudodonax*. Ber.Deutsch.Bot.Ges. **36**, 549-558.
- TISCHLER G., 1929: Revisionen früherer Chromosomenzählungen und anschließende Untersuchungen. Planta **8**, 685-697.
- TISCHLER G., 1934: Die Bedeutungen der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins, mit Ausblicken auf andere Florengebiete. Bot.Jahrb. **67**, 1-36.
- TISCHLER G., 1942: Polyploidie und Artbildung. Naturwiss. **30(48/49)**, 713-718.
- VAN DER TOORN J., 1971: Investigations on the ecological differentiation of *Phragmites communis* in the Netherlands. Hydrobiologia **12**, 97-106.
- URBANSKA K., 1975: Cytological variation within *Lemna* L. Aq.Bot. **1**, 377-394.
- URBANSKA K., 1980: Cytological variation within the family of Lemnaceae. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich **70**, 30-101.
- VACHOVA M., 1976: In: Index of chromosome numbers of Slovakian flora. Part 5. Acta F.R.N.Univ.Comen.-Botanica **25**, 1-18.
- WATANABE Y., 1962: Chromosome-mosaics observed in a variety of wheat, "Shirahada". Jpn.J.Genet. **37**, 194-206.

Adresse de l'auteur: Professeur Robert Gorenflot
Laboratoire de Systématique et d'Ecologie végétales
associé au C.N.R.S.
Université Paris-Sud
F-91405 Orsay Cedex
France