Webbia 38: 715-721. 1984

Le complexe polyploïde du «Phragmites australis» (Cav.) Trin. ex Steud. dans la région méditerranéenne

R. GORENFLOT *, J.-M. HUBAC * M. JAY **
avec la collaboration technique de J. LIEBERT * et M.R. VIRICEL **

* Laboratoire de Taxonomie végétale expérimentale et numérique,
associé au C.N.R.S., Bât. 362,
Université Paris-Sud, 91405 Orsay-Cedex, France
** Département de Biologie végétale, Service de Phytochimie
Université Claude Bernard Lyon I, 43 Bd du 11 Novembre 1918,
69622 Villeurbanne-Cedex, France

4th OPTIMA Meeting
Palermo, 6-14 June 1983

Il complesso poliploide di «Phragmites australis» (Cav.) Trin. ex Steudel nella regione mediterranea. — Nella regione mediterranea il complesso poliploide di *Phragmites australis* è rappresentato da una serie euploide ($4x$ = 48; $6x$ = 72; $8x$ = 96) e da una serie aneuploide centrata intorno a $4x$. Su 163 popolazioni studiate (Africa del Nord, Spagna, Francia, Jugoslavia, Grecia, Siria), 83 sono a $4x$, 7 a $6x$, 63 a $8x$, 9 aneuploidi ($2n$ = 46, 50, 51, 52, 54, 56), una mixoploide. In Francia, gli ottoploidi sono rappresentati soltanto nel litorale del Mediterraneo.

Il polimorfismo di questa specie non è legato alla diversità del suo numero cromosomico, ma ad una straordinaria facoltà di adattamento, oltre che ad una forte eterozigosi che viene messa in evidenza da un elevato polimorfismo elettroforetico (proteine fogliari totali) e da una grande variazione nell'espressione del metabolismo flavonico. Siano tetra-, esa-, od ottoploidi, i cloni più primitivi possiedono 4 flavonoli e, per i C-glicosil-flavoni, i cloni nordafricani mostrano tutti un derivato dell'apigenina. A questo riguardo, nella regione mediterranea la grande maggioranza dei cloni sono primitivi, mentre nelle regioni asiatiche occidentali e centrali, dove l'ottoploidia sovrasta nettamente la tetraploidia, i cloni sono più evoluti, intervenendo il passaggio da $4x$ a $8x$ indipendentemente dall'evoluzione del metabolismo flavonico.

Key words: cytotaxonomy, Mediterranean, *Phragmites*, polyploidy.

Le *Phragmites australis*, espèce cosmopolite bien répandue dans la région méditerranéenne, constitue un riche complexe polyploïde comprenant une série euploïde ($3x$ = 36; $4x$ = 48; $6x$ = 72; $7x$ = 84 et $8x$ = 96) dans laquelle tétraploïdes et octoploïdes sont les mieux représentés, tandis que les diploïdes sont inconnus (GORENFLOT, 1976). En outre, ce complexe s'enrichit d'une série aneuploïde centrée autour de $4x$ et constituée d'hypotétraploïdes ($2n$ = 42, 44, 46) et d'hypertétraploïdes ($2n$ = 49, 50, 51, 52 et 54). Cette espèce se rencontre dans les conditions stationnelles les plus diverses: eux douces ou saumâtres certes, mais aussi stations semi-arides ou arides, avec ou sans NaCl, Na_2SO_4 ou $CaSO_4$, $2H_2O$.

TABLEAU 1 - Répartition de la polyploïdie dans 163 clones méditerranéens.

	4X	6X	8X	ANEU-	MIXOPLOIDES
FRANCE	39	1	12	5	1
MAROC	13	4	44	2	
TUNISIE	4		1		
ALGERIE			1		
GRECE	11		3	2	
ESPAGNE	3	1	1		
YOUGOSLAVIE	12	1	1		
SYRIE	1				

Dans la région méditerranéenne 163 clones on été étudiés du point de vue caryologique. Si les résultats obtenus (tableau 1) montrent bien encore la prépondérance des tétra- et des octoploïdes, ils appellent quelques remarques:

— Dans les dunes embryonnaires littorales de l'*Agropyretum mediterraneum*, le Roseau est toujours octoploïde et de petite taille, alors que dans l'*Agropyretum boreo-atlanticum* de la Baltique, de la Mer du Nord et de l'Atlantique, il n'est que tétraploïde. De même, les côtes sableuses du littoral roumain de la Mer Noire et les dunes fossiles du delta du Danube comportent également de petits octoploïdes.

— Les clones à $6x = 72$ sont extrêmement rares dans le monde. Jusqu'en 1976, on ne connaissait que deux stations d'hexaploïdes, l'une en Suède (BJÖRK, 1963 et 1967), l'autre au Costa-Rica (POHL et DAVIDSE, 1971). Depuis, nous avons eu la chance d'en rencontrer 13 nouvelles, dont 7 dans la région méditerranéenne, les autres en Iran et en Afghanistan (GORENFLOT et SANEI-CHARIAT PANAHI, 1979). En fait, quand on tente de suivre ces clones d'une année sur l'autre dans une station déterminée, on constate qu'ils sont souvent éphémères.

— Il est impossible de mettre en relation directe le degré de ploïdie avec les manifestations des différents caractères morphologiques. Par exemple, le nanisme comme le gigantisme, sont observables pour un même degré de ploïdie, le grand polymorphisme du Roseau étant d'abord en rapport avec ses possibilités poussées d'*accommodation* comme le démontrent les transplantations expérimentales (GORENFLOT et SANEI-CHARIAT PANAHI, 1979).

— Si au Maroc, le *P. australis* se rencontre dans tous le étages bioclimatiques, les octoploïdes sont plus répandus que les tétraploïdes, ces derniers étant exclus de l'étage saharien.

Il résulte de ce qui précède que, s'il est très difficile de faire des hypothèses valables sur le degré de ploïdie d'un clone d'après les caractères morphologi-

TABLEAU 2 - Profil flavonique de 41 clones méditerranéens classés par «nuages» et sous-groupes selon l'axe 1 de l'analyse des correspondances (Origine des clones: F, France; M, Maroc; T, Tunisie; E, Algérie; G, Grèce; Y, Yougoslavie; S, Syrie).

2N=	CLONE	FLAVONOIDES										
		F1	F2	F3	F4	A6	G7	L8	G9	A10		
48	C7F	0.	0.	0.	0.	2.	1.	3.	3.	0.		
48	61F	0.	0.	0.	0.	1.	2.	3.	3.	0.		
48	C3G	0.	0.	0.	1.	1.	2.	3.	2.	0.		NUAGE A
50/52	C5G	0.	0.	0.	1.	1.	2.	3.	3.	0.		
48	C2S	0.	0.	0.	1.	1.	2.	3.	2.	0.		
50	85F	2.	1.	2.	2.	2.	3.	4.	4.	0.		
48	65F	2.	1.	2.	2.	2.	2.	4.	4.	0.		
48	66F	3.	1.	2.	2.	3.	3.	4.	4.	0.		
48	63F	2.	1.	1.	2.	2.	1.	3.	3.	0.		
96	86F	2.	1.	2.	2.	2.	2.	3.	3.	0.		
48	64F	2.	1.	2.	2.	2.	1.	3.	4.	0.		
48	60F	2.	1.	1.	1.	1.	1.	3.	3.	0.		
48	59F	2.	1.	2.	2.	1.	1.	4.	4.	0.		
48	58F	2.	1.	3.	2.	3.	1.	3.	3.	0.		
96	C4G	2.	2.	2.	2.	2.	2.	3.	3.	0.		
48	50Y	2.	1.	2.	2.	1.	1.	3.	3.	0.		NUAGE B
48	80F	3.	2.	3.	2.	1.	3.	4.	4.	0.		
48	62F	2.	2.	1.	2.	1.	1.	3.	3.	0.		
96	83F	3.	3.	3.	3.	2.	2.	4.	4.	0.		
48	57F	3.	2.	3.	3.	2.	1.	4.	4.	0.		
48	17G	3.	3.	3.	3.	1.	3.	4.	4.	0.		
48	18G	3.	3.	3.	3.	1.	3.	4.	4.	0.		
48	51Y	3.	3.	3.	3.	2.	1.	4.	4.	0.		
48	69F	3.	2.	3.	3.	1.	3.	3.	3.	0.		
96	14F	3.	3.	3.	3.	2.	2.	3.	3.	0.		
72	B7M	1.	1.	1.	2.	2.	2.	4.	4.	1.		
48	B8M	1.	1.	1.	2.	2.	2.	4.	4.	1.		
96	13M	2.	1.	2.	2.	1.	3.	4.	4.	1.		
96	B9M	2.	2.	2.	2.	1.	3.	4.	4.	1.	SOUS-GROUPE C1	
96	48E	3.	2.	3.	2.	2.	2.	4.	4.	1.		
48	C1T	2.	2.	2.	2.	1.	2.	3.	3.	1.		
96	15F	3.	3.	3.	3.	1.	2.	4.	4.	1.		
48	24M	3.	2.	3.	2.	1.	2.	3.	3.	1.		NUAGE C
96	B4M	2.	1.	1.	2.	1.	3.	4.	4.	2.		
96	B5M	2.	1.	2.	2.	1.	3.	4.	4.	2.		
96	B6M	2.	2.	2.	2.	1.	2.	4.	4.	2.		
96	84F	3.	2.	2.	2.	1.	2.	4.	4.	2.	SOUS-GROUPE C2	
96	B3M	2.	2.	2.	2.	1.	2.	3.	3.	2.		
48	79F	2.	2.	2.	2.	1.	1.	3.	3.	2.		
96	82F	3.	2.	2.	2.	1.	2.	3.	3.	2.		
96	23M	3.	2.	3.	2.	1.	2.	3.	3.	2.		
		FLAVONOLS								DERIVE DE L'APIGENINE		

ques des échantillons qui le constituent, il est tout aussi délicat de décrire des taxons infraspécifiques du Roseau, chacun pouvant d'ailleurs cacher des niveaux de ploïdie différents. Et que dire de l'éclatement du *P. australis* en plusieurs espèces ? BOISSIER (1884) avait une saine vision des choses lorsqu'il écrivait: «Toutes les espèces européennes de *Phragmites* proposées ne paraissent pas différer suffisamment du *Phragmites communis*» (= *P. australis*). Cette position mérite d'être étendue à toute l'aire de l'espèçe et aux taxons infraspécifiques.

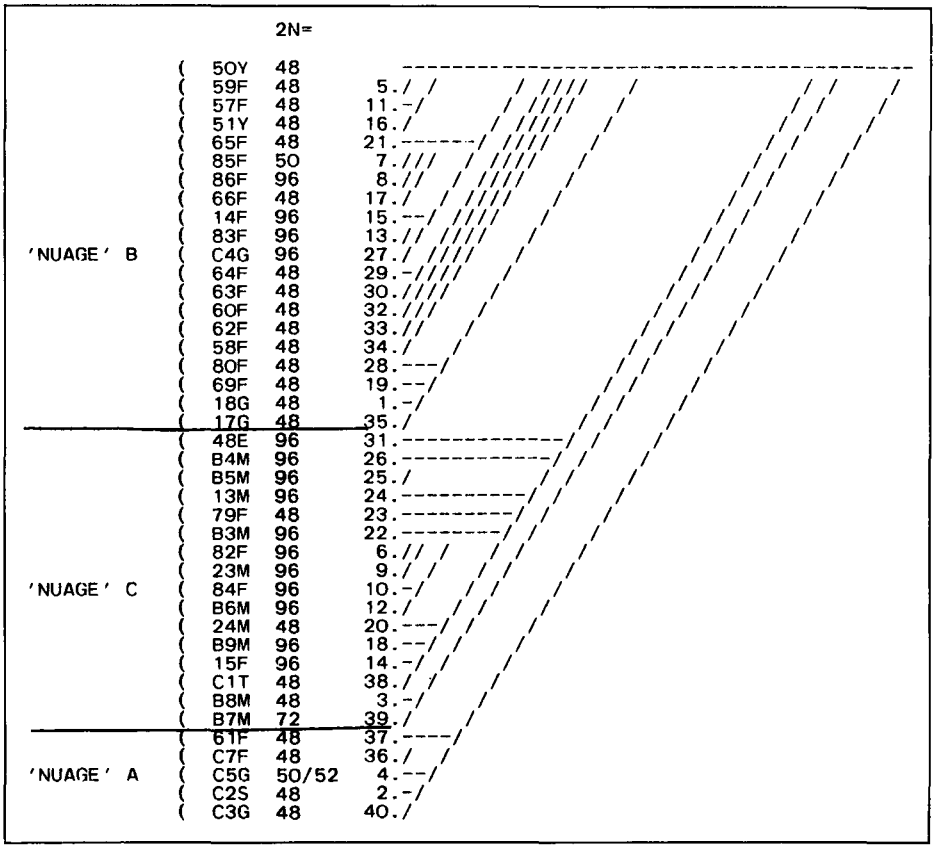


Fig. 1 - Analyse hiérarchique. Les groupes A, B, C, de cette analyse sont identifiés par les mêmes lettres dans les «nuages» de l'analyse des correspondances (fig. 2).

Le polymorphisme du Roseau est également lié à son *hétérozygotie* comme le montre la diversité de son métabolisme flavonique. Parmi les 163 clones étudiés sur le plan chromosomique, 41 ont fait l'objet d'une recherche de leurs flavonoïdes. Sur les 16 entités moléculaires du profil polyphénolique global du Roseau (JAY et VIRICEL, 1980), 9 principales ont été prises en compte (Tableau 2). Ce sont des flavonols: O-glucosyl-3 quercétine (F_1); O-glucosyl-3 isorhamnétine (F_2); O-rhamnoglucosyl-3 quercétine (F_3); O-rhamnoglucosyl-3 isorhamnétine (F_4); et des C-glucosyl flavones: swertisine (A_6); diméthyl-3',7 isoorientine (G_7); isoorientine (L_8); swertiajaponine (G_9); un dérivé de l'apigénine (A_{10}).

Une analyse hiérarchique (fig. 1) et une analyse des correspondances (fig. 2) mettent en évidence trois groupes ou nuages:

1) le groupe A constitué essentiellement de clones tétraploïdes dépourvus au moins de trois flavonols, donc relativement évolués.

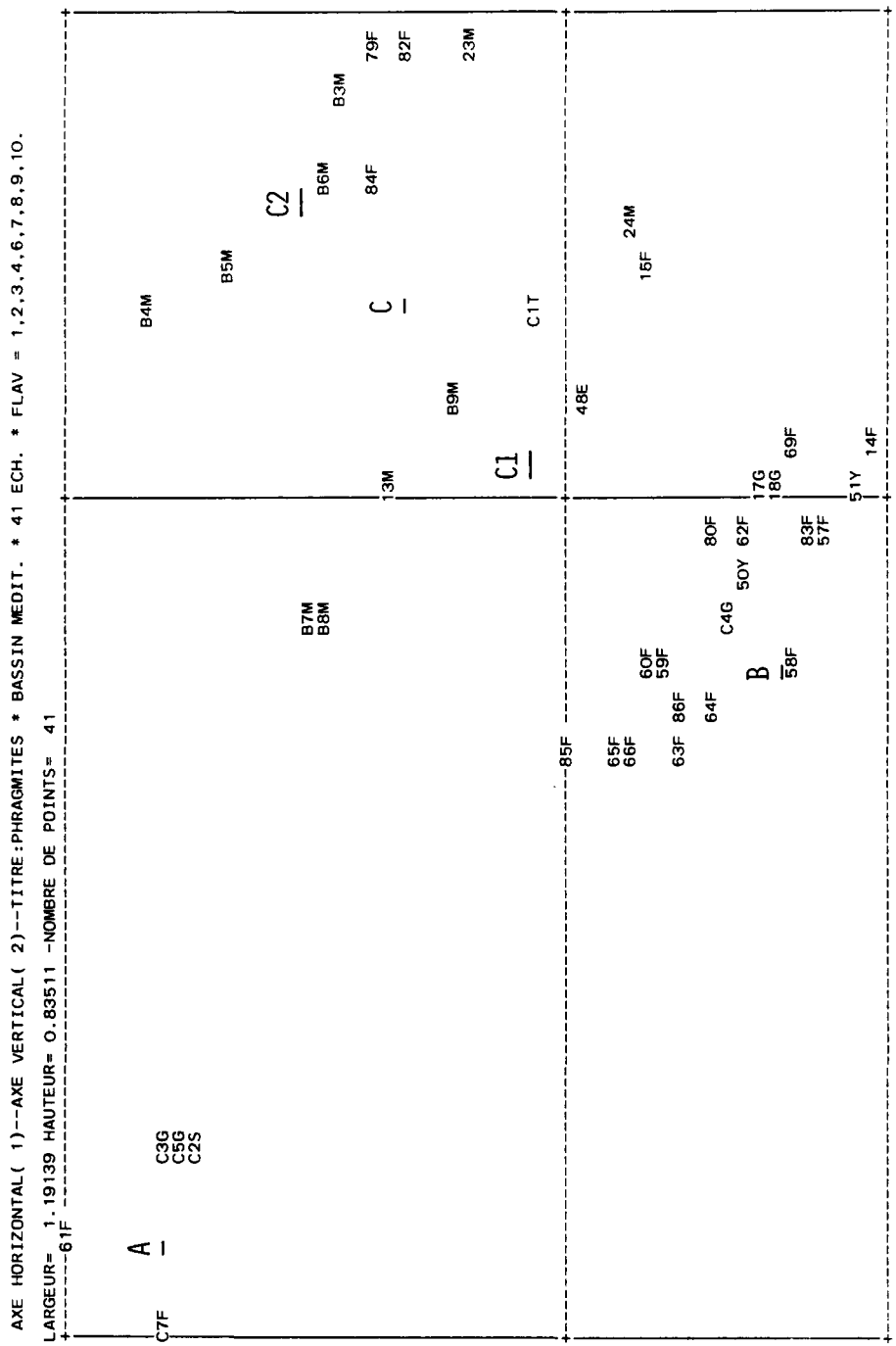


Fig. 2 - Analyse des correspondances (explications dans le texte).

2) le groupe B comprenant en grande majorité des clones tétraploïdes ayant conservé les quatre molécules de flavonols, donc primitifs par rapport aux précédents.

3) le groupe C, où prédominent les clones octoploïdes, s'isole par la présence du composé A_{10} et comprend, en particulier, tous les clones d'Afrique du Nord. Les sous-groupes C_1 et C_2 ne se distinguent que par des différences quantitatives, en particulier du dérivé de l'apigénine.

De A à C, la proportion des clones octoploïdes croît régulièrement, tandis que, de C_1 à C_2 celle des clones liés au sel (ou au gypse) augmente trés sensiblement.

La diversité du profil polyphénolique mise en évidence sur ces clones et retrouvée sous forme plus accentuée encore en Iran et en Afghanistan (GORENFLOT, HUBAC, JAY et LALANDE, 1983), comme celle des protéines foliaires solubles (BAHRMAN et GORENFLOT, 1983), justifie l'hypothèse avancée par GUSTAFSSON et SIMAK (1963): «il y a tout lieu de croire que le Roseau est une espèce hautement hétérozygote».

D'une manière générale, le complexe du *P. australis* a atteint un état de maturité avancée (absence de diploïdes, abondance d'octoploïdes, diploïdisation terminée en rapport avec une organisation structurale du caryotype et non pas d'origine génique, comme l'ont montré STOIAN, LENOIR, RAICU et GORENFLOT (1974) pour les octoploïdes, LENOIR, STOIAN, CARTIER, GORENFLOT et RAICU (1975) pour les tétraploïdes). La comparaison des résultats apportés sur le double plan du nombre chromosomique et de la composition en flavonoïdes, permet de préciser, en outre, que le passage de la tétraploïdie à l'octoploïdie s'est faite indépendamment de l'évolution flavonique. En effet, l'analyse flavonique présentée a montré l'existence de clones tétraploïdes dépourvus des molécules de flavonols (groupe A), mais également celle de clones octoploïdes pour qui l'évolution flavonique n'a pas encore débuté (groupe C).

Il est nécessaire de moduler ces conclusions suivant les différentes régions floristiques auxquelles appartient le Roseau. Sur le plan biochimique (flavonoïdes et protéines foliaires), les clones méditerranéens sont moins diversifiés que ceux d'Iran et d'Afghanistan. Par ailleurs, l'octoploïdie augmente régulièrement d'Ouest en Est pour être justement préprondérante dans ces deux pays. On est alors conduit à penser que les régions ouest et centre-asiatiques seraient des foyers dans lesquels la différenciation du *P. australis* est beaucoup plus avancée que dans la région méditerranéenne.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAHRMAN N. et GORENFLOT R., 1983. — *Apport des protéines foliaires solubles dans l'interprétation du complexe polyploïde du Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.* Rev. gén. Bot. (sous presse).

BJÖRK S., 1963. — *Kromosomgeografi och kromosomekologi beträffande Phragmites communis.* Några resultat

av regionallimnologiska undersökningar. «Södra Sveriges Fiskeriforenning 1961-1962», 1-11.
BJÖRK S., 1967. — *Ecologic investigations of Phragmites communis. Studies in theoretic and applied limnology.* Fol Limnol. Scandinavica. *14*: 3-248.
BOISSIER E., 1884. — *Flora orientalis. 5*: 564.
GORENFLOT R., 1976. — *Le complexe polyploïde du Phragmites australis.* Bull. Soc. bot. Fr. *123*: 261-271.
GORENFLOT R. et SANEI-CHARIAT PANAHI M., 1979. — *Le complexe polyploïde du Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud. en Iran.* Rev. Cytol. Biol. végét. ---Bot. *179*: 67-81.
GORENFLOT R., HUBAC J.-M., JAY M. et LALANDE P., 1983. — *Geographic distribution, polyploïdy and pattern of flavonoids in Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.* Proceedings of a NATO Advanced Study Institute (Bad Windsheim, 4-16 July 1982). Ser. G. (Ecological Sciences), n. *1*: 474-478.
GUSTAFSSON A. et SIMAK M., 1963. — *X-ray photography and seed sterility in Phragmites communis Trin.* Hereditas. *49*: 442-450.
JAY M. et VIRICEL M.R., 1980. — *Les flavonoïdes du Roseau (Phragmites australis, Graminées): essai de définition du profil polyphénolique de l'espèce.* Phytochem. *19*: 2627-2628.
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.
POHL R.W. et DAVIDSE G., 1971. — *Chromosome numbers of Costa Rican grasses.* Brittonia. *23*: 293-324.
STOIAN V., LENOIR A., RAICU P. et GORENFLOT R., 1974. — *La méiose et la taille polliniques d'individus octoploïdes du Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.* C.R. Acad. Sc. Paris. *278*: 457-459.

Résumé

La distribution de la polyploïdie dans 163 clones du *Phragmites australis* de la région méditerranéenne, comme celle des flavonoïdes dans 41 d'entre eux, montrent que le polymorphisme de cette espèce est plus en rapport avec sa grande faculté d'accommodation et sa forte hétérozygotie, qu'avec ses différents niveaux de ploïdie. Si, d'une manière générale, le complexe du *P.a.* atteint un état de maturité avancée, la différenciation de cette espèce est moins variée dans la région méditerranéenne que dans les régions ouest- et centre-asiatiques.