

Sonja Šiljak-Yakovlev

## La dysploïdie et l'évolution du caryotype

### Résumé

Šiljak-Yakovlev, S.: La dysploïdie et l'évolution du caryotype. – *Bocconea* 5: 211-220. 1996. – ISSN 1120-4060.

Des exemples de dysploïdie dans les genres *Reichardia* et *Hypochoeris* (*Asteraceae*, tribu des *Cichorieae*) sont présentés. Dans *Reichardia* la dysploïdie, tenant compte de la présence et de la distribution des bandes d'hétérochromatine, est descendante (contrairement à ce que l'on avait supposé). Le genre *Hypochoeris*, qui habite deux aires disjointes et très éloignées, ne montre de dysploïdie que dans la région méditerranéenne ( $x = 3, 4$  et  $5$ ), alors qu'en Amérique du Sud un seul nombre de base ( $x = 4$ ) a été trouvé jusqu'à présent. Les techniques modernes d'analyse du caryotype permettent de déterminer, avec une certitude relativement grande, le sens d'un processus de dysploïdie, dû à l'action simultanée de plusieurs mécanismes cytogénétiques.

### Introduction

La dysploïdie représente un changement du nombre chromosomique de base. Ce changement peut se produire soit dans le sens d'une augmentation (dysploïdie ascendante), soit d'une diminution du nombre de base (dysploïdie descendante). Chez les plantes, ce dernier cas semble être le plus fréquent.

La dysploïdie résulte de l'action simultanée ou successive de plusieurs mécanismes cytogénétiques (fusion et fission robertsonienne, translocation intra- et inter-chromosomique, délétion ...). Grâce aux techniques modernes qui rendent l'analyse du caryotype de plus en plus précise, il est actuellement possible de déterminer avec certitude le sens de la dysploïdie. Ainsi, le cas de la dysploïdie, comme celui de la polyploïdie, peut être pris en compte dans la classification des taxons endémiques (Favarger & Šiljak-Yakovlev 1987).

Un modèle d'évolution du caryotype basé sur la réduction du nombre de base et sur la distribution de l'hétérochromatine, au sein de la tribu des *Cichorieae*, s'est révélé très cohérent à la suite de nos études sur les genres *Crepis*, *Reichardia* et *Hypochoeris*. Deux cas de dysploïdie descendante observés notamment dans les genres *Hypochoeris* et *Reichardia* seront présentés dans ce travail.

Jusqu'à présent, dans la littérature, on distinguait deux types de dysploïdie: interspécifique (Cauwet-Marc 1979; Reynaud 1980) et intraspécifique (Favarger & Küpfer 1970; Contandriopoulos 1976, 1978; Cauwet-Marc 1979; Reynaud 1980). Sans vouloir contester le bien-fondé de ces deux types de dysploïdie, dans la partie discussion de ce travail nous discuterons la notion de la dysploïdie intraspécifique qui, à notre avis, a besoin d'être mieux précisée.

### Matériel et méthodes

A partir des semences récoltées dans la nature ou envoyées par des jardins botaniques, les populations expérimentales ont été cultivées dans le Jardin expérimental de l'Université Paris-Sud (Orsay). La provenance du matériel étudié est indiquée dans le Tableau 1 pour le genre *Reichardia*, dans le Tableau 2 pour le genre *Hypochoeris*. Les spécimens-témoins des dénombrements chromosomiques sont conservés au Laboratoire d'évolution et systématique végétales de l'Université Paris-Sud.

L'étude classique du caryotype a été effectuée au moyen de la coloration de Feulgen et de la technique des écrasements (Östergren & Heneen 1962). La technique de la coloration différentielle au Giemsa (C-banding) est celle de Marks (1975). Les détails de ces techniques sont décrits dans nos travaux antérieurs (Šiljak-Yakovlev 1981, 1986; Mugnier & Šiljak-Yakovlev 1987; Barghi & al. 1989).

Tableau 1. Nombres chromosomiques et origine du matériel des 5 espèces étudiées du genre *Reichardia*.

espèce	2n	origine du matériel
<i>R. macrophylla</i>	18	Lastva (200 m) et Konjic (300 m), Herzégovine
<i>R. glauca</i>	18	Erevan, Arménie
<i>R. tingitana</i>	16	Jardin botanique Poerto de la Cruz, Espagne
<i>R. gaditana</i>	16	Jardin botanique de Queiros, Portugal
<i>R. picroides</i>	14	Cavtat, près de Dubrovnik, Dalmatie

Tableau 2. Nombres chromosomiques et origine du matériel des 6 espèces étudiées du genre *Hypochoeris*.

espèce	2n	origine du matériel
<i>H. maculata</i>	10	Mt Crepoljsko (1400 m) et Mt Trebevic (1500 m), Bosnie
<i>H. glabra</i>	10	Ile d'Oléron, Vieille Perrotine, France
<i>H. radicata</i>	8	Les Ulis, France
<i>H. cretensis</i>	6	Mt Portella Mandarini (1450 m), Sicile
<i>H. laevigata</i>	12	Mt Quacella (1850 m), Sicile
<i>H. robertia</i>	8	Mt Etna (1900 m), Sicile

La construction des caryogrammes et des idiogrammes a été réalisée suivant la méthode de Levan & al. (1964) et de Šiljak-Yakovlev & Yakovlev (1981). L'asymétrie du caryotype liée à la morphologie des chromosomes est évaluée par l'indice d'asymétrie IAs % selon la formule d'Arano & Saito (1980):  $IAs \% = 100 \cdot (\text{somme des longueurs des bras longs}) : (\text{somme des longueurs totales})$ . L'asymétrie liée à la taille des chromosomes (R) est évaluée par le rapport entre la plus grande et la plus petite des paires chromosomiques.

## Résultats

### Genre *Reichardia*

De répartition méditerranéenne, le genre *Reichardia* compte un nombre limité d'espèces (8 ou 9 selon les auteurs) et présente trois nombres de base différents ( $x=7$ , 8 et 9). La tendance évolutive signalée dans la tribu des *Cichorieae* par Stebbins & al. (1953) consiste en une réduction du nombre de base accompagnée d'une diminution progressive de la taille des chromosomes. Il était donc intéressant d'étudier le cas des espèces du genre *Reichardia*.

Les deux espèces à  $x=9$  sont des reliques tertiaires avec des aires de répartition géographique restreintes à la Méditerranée orientale (Anatolie, Arménie, Géorgie, nord-est de l'Iran, Syrie et Liban septentrional) pour *Reichardia glauca* V. A. Matthews, et aux complexes dolomitiques des Dinarides centrales et sud-orientales pour *R. macrophylla* Vis. & Pančić. Ce dernier habitat a souvent servi comme foyer de refuge pendant les glaciations quaternaires (Ritter-Studnička 1957, 1967).

Les deux espèces étudiées à  $x=8$  sont: *Reichardia gaditana* (Willk.) Cout., endémique ibérique et nord-marocaine, et *R. tingitana* (L.) Roth dont l'aire de répartition (la plus vaste du genre), correspondant aux limites de l'ancienne Méditerranée, s'étend de l'Inde à l'est aux îles Canaries à l'ouest. Parmi les quatre autres espèces à  $x=8$  non étudiées par manque de matériel, l'une, *R. intermedia* (Sch. Bip.) Cout., est de répartition circumméditerranéenne, les trois autres sont des endémiques des îles Canaries: *R. famarae* Bramwell & Kunkel, *R. crystallina* (Sch. Bip.) Bramwell et *R. ligulata* (Vent.) G. Kunkel & Sunding.

*Reichardia picroides* (L.) Roth, de répartition circumméditerranéenne, avec un nombre de base réduit à  $x=7$ , forme la fin de la série dysploïde descendante du genre *Reichardia*.

L'étude de la distribution des bandes d'hétérochromatine a permis de mieux caractériser le caryotype de chaque espèce. Les deux espèces les plus anciennes (*Reichardia glauca* et *R. macrophylla*,  $x=9$ ) et l'espèce la plus jeune (*R. picroides*,  $x=7$ ) présentent une quantité peu importante d'hétérochromatine. Cependant la distribution des bandes C est bien différente d'une espèce à l'autre (Fig. 1). Chez le *R. glauca* l'hétérochromatine est présente uniquement au niveau de la constriction secondaire de la paire 1 et dans les satellites des paires 3 et 6. Dans le caryotype de *R. macrophylla*, sept sur neuf paires chromosomiques possèdent de l'hétérochromatine sous forme de bandes télomériques (paires 3 et 9), intercalaires (paires 1, 6 et 7) ou centromériques (paires 1, 3, 5, et 9). Les

satellites de la septième paire sont aussi de nature hétérochromatique. Chez le *R. picroides*, seule l'hétérochromatine centromérique (présente dans tous les chromosomes) et satellifère (paire 4) est observée.

Les deux espèces à  $x = 8$  (*Reichardia tingitana* et *R. gaditana*) présentent une quantité importante d'hétérochromatine (Fig. 1). Ainsi, *R. tingitana*, outre les bandes centromériques de chaque chromosome, montre aussi des blocs importants d'hétérochromatine

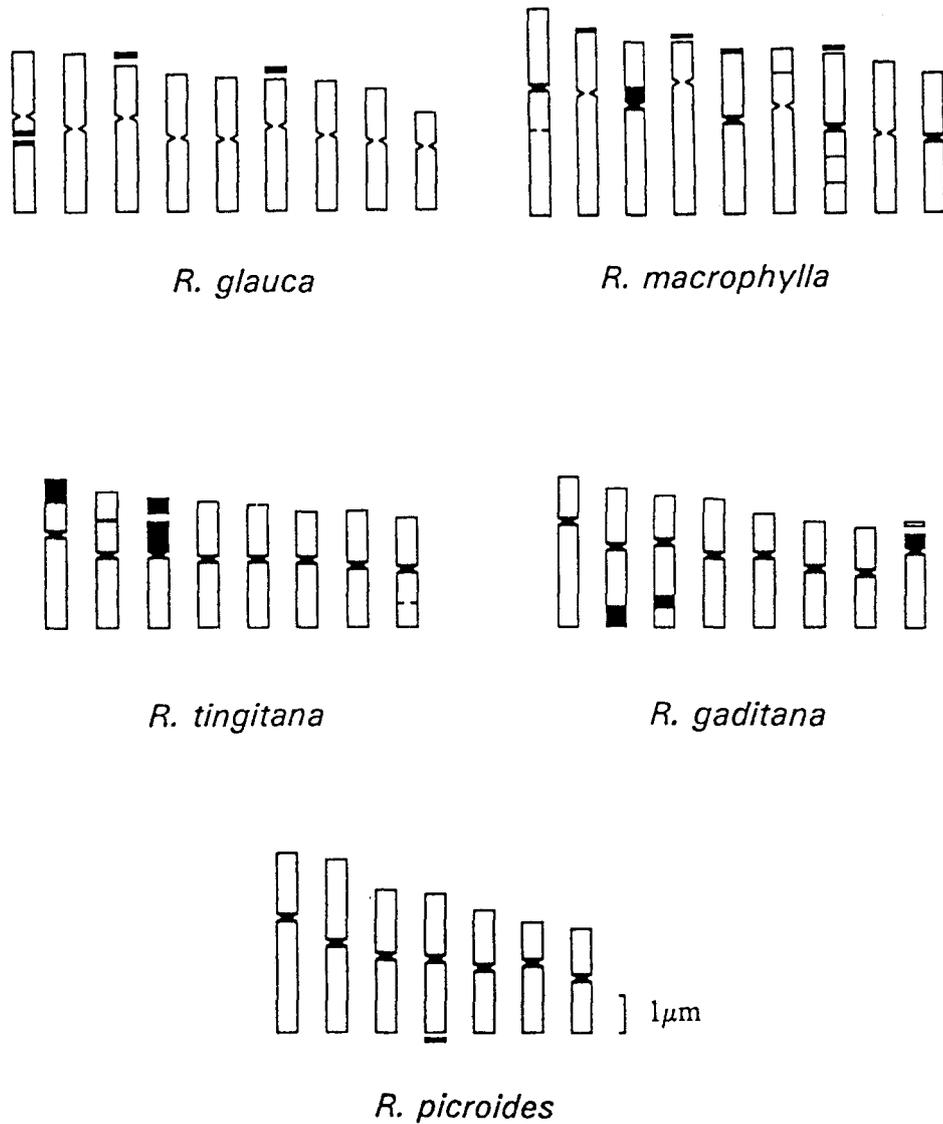


Fig. 1. C-bande idiogrammes chez les cinq espèces étudiées du genre *Reichardia*.

dans la première (position terminale) et la troisième paire (tout le bras court avec la constriction secondaire). On observe aussi des bandes intercalaires (paires 2 et 8). *R. gaditana* possède également de l'hétérochromatine centromérique (dans tous les chromosomes), télomérique en bloc (paires 2 et 8) et intercalaire (paire 3).

Les cinq idiogrammes présentés ici sont des instantanés pris pendant l'évolution du caryotype, avec une augmentation progressive de la charge en hétérochromatine chez *Reichardia macrophylla*, *R. gaditana* et *R. tingitana*, réduite brusquement par délétion-fusion chez *R. picroides*.

On aboutit ainsi à un schéma évolutif complexe. Il est très probable que la perte d'hétérochromatine soit directement liée aux remaniements des chromosomes au cours de la réduction du nombre de base, ce qui a pu conduire à la genèse de l'espèce *Reichardia picroides*, à partir de *R. tingitana* par exemple.

Tableau 3. Données caryotypiques relatives aux 5 espèces du genre *Reichardia*: nombres de base ( $x$ ), nombre de paires métacentriques ( $m$ ), submétacentriques ( $sm$ ), subtélocentriques ( $st$ ), longueur totale de la garniture chromosomique ( $\Sigma$ ), indice d'asymétrie (IAs = rapport bras longs : longueurs totales), rapport de taille entre la plus longue et la plus courte paire ( $R$ ). – CS = constriction secondaire; sat = paire satellitaire; \* = paire intermédiaire entre les types métacentrique et submétacentrique.

espèce	$x$	paires $m$	paires $sm$	paires $st$	$\Sigma$ ( $\mu\text{m}$ )	IAs (%)	$R$
<i>R. glauca</i>	9	6 (1 CS)	3 (2 sat)	0	67.92 $\pm$ 0.35	59.77 $\pm$ 0.55	1.68 $\pm$ 0.04
<i>R. macrophylla</i>	9	4 (1 sat)	4	1 (1 sat)	83.32 $\pm$ 0.55	62.12 $\pm$ 0.50	1.49 $\pm$ 0.06
<i>R. tingitana</i>	8	7 (1 CS, 1 sat)	1	0	55.32 $\pm$ 0.40	56.76 $\pm$ 0.60	1.37 $\pm$ 0.05
<i>R. gaditana</i>	8	4	3	1 (1 sat)	51.54 $\pm$ 0.35	62.90 $\pm$ 0.35	1.52 $\pm$ 0.04
<i>R. picroides</i>	7	5 (1 sat)	2 (1*)	0	51.70 $\pm$ 0.30	56.00 $\pm$ 0.55	1.83 $\pm$ 0.04

La dysploïdie dans le genre *Reichardia* s'accompagne d'une diminution de la taille des chromosomes, et par conséquent de la longueur totale de la garniture chromosomique qui donne une première estimation de la taille du génome (Tableau 3). Le nombre des constriction secondaires, abritant le plus souvent des organisateurs nucléolaires, diminue également. Pour mieux caractériser l'asymétrie des caryotypes concernant la forme et la taille des chromosomes, l'indice d'asymétrie (IAs) et le rapport ( $R$ ) entre la plus grande et la plus petite des paires chromosomiques ont été déterminés. Bien que l'indice d'asymétrie chez *R. picroides* soit bas (56 %), le deuxième paramètre indiquant la symétrie du caryotype ( $R$ ) est le plus élevé (1.83) de toutes les espèces. Il s'agit là d'une "symétrie secondaire" due aux remaniements chromosomiques (phénomène robertsonien, translocations, délétions) ayant conduit de  $x = 8$  à  $x = 7$ .

Chez le *Reichardia tingitana* un autre cas d'asymétrie secondaire a été observé, aussi bien pour l'indice d'asymétrie (56.8 %) que pour le rapport de taille (1.37). Cela indique probablement la restructuration chromosomique (délétions-fusions) conduisant de  $x = 9$  à  $x = 8$ . Le caryotype du *R. tingitana* n'est qu'apparemment primitif.

Les deux espèces anciennes à  $x = 9$  ont des caryotypes relativement primitifs, dont seraient dérivés tous les autres. Elles auraient donc fonctionné comme des patroendémiques par rapport aux espèces à  $x = 8$  et  $x = 7$ .

Tableau 4. Données caryotypiques relatives aux 6 espèces du genre *Hypochoeris*: nombre de base ( $x$ ), nombre somatique ( $2n$ ), longueur totale de la garniture chromosomique ( $\Sigma$ ), indice d'asymétrie (IAs = rapport bras longs : longueur totale), rapport de taille entre la plus longue et la plus courte paire (R), nombre de constrictions secondaires par set haploïde (CS).

espèce	$x$	$2n$	$\Sigma$ ( $\mu\text{m}$ )	IAs (%)	R	CS
<i>H. maculata</i>	5	10	55.76 $\pm$ 0.50	70.00 $\pm$ 0.61	1.4 $\pm$ 0.03	2 sat
<i>H. glabra</i>	5	10	47.22 $\pm$ 0.51	61.70 $\pm$ 0.59	1.3 $\pm$ 0.08	1 sat
<i>H. radicata</i>	4	8	31.52 $\pm$ 0.42	61.70 $\pm$ 0.57	1.4 $\pm$ 0.06	1 sat
<i>H. cretensis</i>	3	6	25.00 $\pm$ 0.36	56.01 $\pm$ 0.55	1.8 $\pm$ 0.05	1 sat
<i>H. laevigata</i>	3	12	24.66 $\pm$ 0.46	63.60 $\pm$ 0.63	1.7 $\pm$ 0.03	2 sat
<i>H. robertia</i>	4	8	16.44 $\pm$ 0.49	71.90 $\pm$ 0.70	4.5 $\pm$ 0.11	3 sat

### Genre *Hypochoeris*

Le genre *Hypochoeris* englobe une cinquantaine d'espèces qui se trouvent dans deux grandes aires très éloignées l'une de l'autre: la région méditerranéenne et l'Amérique du Sud. L'origine géographique primaire du genre ainsi que la nature des espèces ancestrales sont encore discutées. Les espèces d'origine européenne possèdent des nombres chromosomiques de base variés ( $x = 3, 4, 5$ ) et des caryotypes assez symétriques. Par contre, les espèces sud-américaines étudiées jusqu'ici montrent toujours le même nombre chromosomique de base ( $x = 4$ ), qui serait probablement le nombre de base de l'espèce fondatrice du groupe, et un caryotype asymétrique de type bimodal. Stebbins & al. (1953), et Stebbins (1971) suggèrent  $x = 5$  comme nombre de base primaire du genre *Hypochoeris*, tout en notant déjà la remarquable uniformité et la haute spécialisation caryotypique des espèces d'Amérique du Sud. Les mécanismes évolutifs, déduits de l'observation des caryotypes, sont donc très différents dans les deux centres de répartition.

L'hétérochromatine étant absente chez les espèces étudiées, on ne dispose donc pas de marqueurs tels que les bandes-C, et il est encore plus indispensable de faire appel aux autres paramètres indiquant l'évolution possible du caryotype.

Contrairement ce que l'on observe chez les espèces d'Amérique du Sud (Cerbah 1992, Šiljak-Yakovlev & al. 1994), dans la région méditerranéenne on constate plutôt une diminution de l'asymétrie du caryotype (Tableau 4; Fig. 2). Celle-ci est due à l'ensemble des mécanismes cytogénétiques conduisant à une dysploïdie descendante par l'intermédiaire de remaniements chromosomiques, le plus souvent par fusions robertsoniennes. Chez l'*Hypochoeris cretensis* (L.) Bory & Chaub. (Fig. 2), par exemple, la plus grande paire chromosomique résulte probablement d'une fusion centrique de deux petites paires, ce qui expliquerait la réduction du nombre de base de  $x = 4$  à  $x = 3$ . Dans ce cas, la symétrie caryotypique concernant la morphologie des chromosomes (IAs = 56 %) serait secondaire, tous les chromosomes étant de type métacentrique. Par contre,

la valeur indiquant l'asymétrie liée à la taille des chromosomes est bien plus importante ( $R = 1.8$ ).

Les deux espèces à  $x = 5$  (*Hypochoeris maculata* L. et *H. glabra* L.) ont évolué indépendamment. Malgré un nombre de base ancestral, l'*H. glabra* est une des espèces très

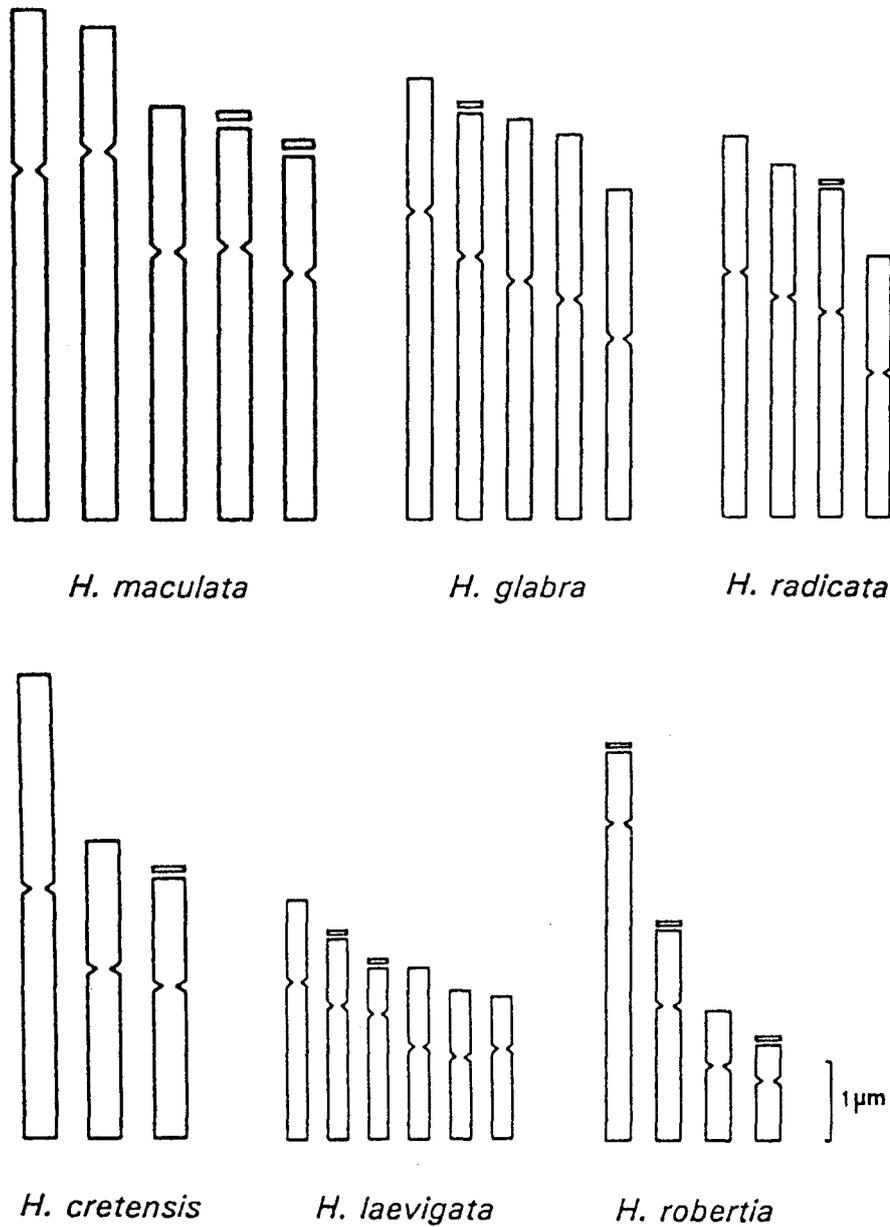


Fig. 2. Caryotypes des espèces étudiées du genre *Hypochoeris*.

évoluées du genre (c'est une annuelle présentant des akènes dimorphes). Les changements caryotypiques se sont produits sans la modification du nombre de base, mais toujours dans le sens d'une diminution de la taille des chromosomes (longueur totale de la garniture) et de l'indice d'asymétrie. Chez les *H. maculata* et *H. glabra* ces valeurs sont de 55.8  $\mu\text{m}$  et de 47.2  $\mu\text{m}$  ou 70 % et 61.7 % respectivement (Tableau 4).

La réduction de la longueur totale de la garniture chromosomique, ou de la taille du génome, se poursuit chez les *Hypochoeris radicata* L. ( $x = 4$ ; 31.52  $\mu\text{m}$ ), *H. cretensis* ( $x = 3$ ; 25  $\mu\text{m}$ ), *H. laevigata* (L.) Ces. & al. ( $x = 3$ ; 24.66  $\mu\text{m}$ ; espèce tetraploïde) et *H. robertia* Fiori ( $x = 4$ ; 16.44  $\mu\text{m}$ ). Cette dernière espèce se rapproche des espèces sud-américaines par son caryotype bimodal (Fig. 2) et très asymétrique (IAs = 71.9 %, R = 4.5). Cependant, certains caractères, comme le nombre élevé des chromosomes nucléolaires satellifères (trois sur quatre paires chromosomiques), lui réservent une place à part dans le genre *Hypochoeris* et rendent difficile son inclusion dans la série dysploïde des espèces européennes (Šiljak-Yakovlev & al. 1994).

### Discussion

Les deux exemples présentés illustrent bien une dysploïdie interspécifique; les échantillons des populations étudiées n'ont en effet montré de variabilité du nombre chromosomique au sein d'une même espèce. Cette stabilité au niveau spécifique indique l'ancienneté du phénomène de dysploïdie. Contandriopoulos (1976) utilise le terme de "dysploïdie stabilisée" chez *Campanula* sect. *Medium* subsect. *Triloculares*.

La dysploïdie intraspécifique présente, à notre avis, une étape transitoire vers un changement définitif du nombre chromosomique de base. Les populations dans lesquelles un tel changement s'est produit et se fixe représentent, bien probablement, les ancêtres directs de futures espèces dysploïdes.

Un nombre chromosomique variable au sein d'une même population peut être considéré à la fois comme un phénomène d'aneuploïdie et de dysploïdie. Il est d'ailleurs difficile de tracer la limite entre ces deux phénomènes, surtout quand il s'agit de taxons polyploïdes. Contandriopoulos (1978) signale  $2n = 30, 32$  et  $34$  pour le *Sideritis libanotica* Labill. et remarque que la dysploïdie semble encore "anarchique" et "n'a pas abouti à former des populations à caryotypes stables ayant leur propre répartition géographique et présentant une différenciation morphologique particulière". Dans un tel cas, il semblerait plus judicieux de parler d'aneuploïdie (hypo- pour  $2n = 30$  et hyperaneuploïdie pour  $2n = 34$ ). L'aneuploïdie peut présenter le début du mécanisme conduisant à la dysploïdie, à condition que les individus porteurs du nombre aneuploïde arrivent à se multiplier puis s'imposent dans la population. Il est vraisemblable que le processus de dysploïdie ait lieu le plus souvent au niveau diploïde; par la suite, les taxons dysploïdes peuvent subir une polyploïdisation.

En ce qui concerne la classification des taxons endémiques dysploïdes, Favarger & Šiljak-Yakovlev (1986) soulignent: "Lorsque le sens dans lequel la dysploïdie s'est passée peut être déterminé avec une forte probabilité de vraisemblance, il n'y aurait aucune difficulté à classer les endémiques dysploïdes soit parmi les patroendémiques, soit parmi les apoenémiques, plus rarement parmi les schizoendémiques". Ainsi, dans le genre

*Reichardia*, le *R. gaditana* ( $2n = 16$ ), endémique ibérique, peut être considéré comme apoendémique par rapport au *R. macrophylla* ( $2n = 18$ ), et comme schizoendémique par rapport aux trois endémiques des îles Canaries (*R. famarae*, *R. crystallina* et *R. ligulata*), à  $2n = 16$ .

Dans les deux cas de dysploïdie descendante présentés ci-dessus, on observe une réduction de la longueur totale de la garniture chromosomique (taille du génome), une baisse de l'asymétrie du caryotype et une diminution du nombre des constriction secondaires (porteuses ou non d'organiseurs nucléolaires), sites les plus exposés aux restructurations chromosomiques.

En conclusion, il apparaît indispensable d'utiliser des techniques modernes d'analyse du caryotype pour déterminer le sens de la dysploïdie avec certitude et fonder, sur des bases relativement solides, les hypothèses concernant la phylogénie de complexes d'espèces.

### Références bibliographiques

- Arano, H. & Saito, H. 1980: Cytological studies in family *Umbelliferae* 5. Karyotypes of seven species in subtribe *Seselinae*. – *Kromosomo*, ser. 2, **17**: 471-480.
- Barghi, N., Mugnier, C. & Šiljak-Yakovlev, S. 1989: Karyological studies in some *Hypochoeris* species from Sicily. – *Pl. Syst. Evol.* **168**: 49-57.
- Cauwet-Marc, A.-M. 1979: Contribution de la caryologie à la connaissance de la systématique et de la phylogénie du genre *Bupleurum* L. – *Candollea* **34**: 49-86.
- Cerbah, M. 1992: Quantité d'ADN et composition en bases AT et GC chez quelques espèces sud-américaines d'*Hypochoeris*. – (Rapport de D.E.A., Université Paris-Sud), Orsay.
- Contandriopoulos, J. 1976: Contribution à l'étude cytotaxinomique des campanulacées du Proche-Orient, IV. – *Bull. Soc. Bot. France* **123**: 33-46.
- 1978: Contribution à l'étude cytotaxinomique des *Sideritis* section *Empedoclea* (*Labiatae*). – *Pl. Syst. Evol.* **129**: 277-289.
- Favarger, C. & Küpfer, P. 1970: Dysploïdie et chromosomes surnuméraires dans l'espèce collective *Carduus defloratus* L. agg. – *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **80**: 269-288.
- & Šiljak-Yakovlev, S. 1987: A propos de la classification des taxons endémiques basée sur la cytotaxonomie et la cytogénétique. – Pp. 287-303 in: Anonyme (ed.), Colloque international de botanique pyrénéenne, La Cabanasse (Pyrénées-Orientales), 3-5 juillet 1986. Recueil des travaux. – Toulouse.
- Levan, A., Fredga, K. & Sandberg, A. A. 1964: Nomenclature for centromeric position of chromosomes. – *Hereditas* **52**: 201-220.
- Marks, G. E. 1975: The giemsa staining centromeres of *Nigella damascena*. – *J. Cell Sci.* **18**: 19-25.
- Mugnier, C. & Šiljak-Yakovlev, S. 1987: Karyological study in some Yugoslavian populations of *Hypochoeris*. – *Caryologia* **40**: 319-325.
- Östergren, G. & Heneen, K. W. 1962: A squash technique for chromosome morphological studies. – *Hereditas* **48**: 332-341.
- Reynaud, Cl. 1980: Contribution à l'étude cytotaxinomique du genre *Hypericum* L. en Grèce. – *Bull. Soc. Bot. France, Lettres Bot.* **127**: 345-353.
- Ritter-Studnička, H. 1957: Flora i vegetacija na dolomitima Bosne i Hercegovine. – *God. Biol. Inst. u Sarajevu* **10**: 129-161.

- 1967: Reliktgesellschaften auf Dolomitböden in Bosnia und der Hercegovina. – *Vegetatio* **15**: 190-212.
- Šiljak-Yakovlev, S. 1981: Analyse comparative des caryotypes de deux espèces du genre *Reichardia* Roth. (*R. macrophylla* Vis. & Pančić et *R. picroides* (L.) Roth.) et leur relation taxonomique. – *Caryologia* **34**: 267-274.
- 1986: Etude cytogénétique et palynologique de *Compositae* endémiques ou reliques de la flore yougoslave. – (Thèse de doctorat d'Etat, Université Paris-Sud), Orsay.
- & Yakovlev, Y. 1981: First data on the karyotype of an Adriatic endemic species *Centaurea ragusina* L. using C-banding and computer program. – *Kromosomo*, ser. 2, **23**: 661-667.
- , Bartoli, G., Roitman, G., Barghi, N. & Mugnier, C. 1994: Etude caryologique de trois espèces d'*Hypochoeris* originaires d'Argentine: *H. chillensis* (H. B. K.) Hieron., *H. microcephala* (Sch. Bip.) Cabr. var. *albiflora* (O. K.) Cabr. et *H. megapotamica* Cabr. – *Canad. J. Bot.* **72**: 1496-1502.
- Stebbins, G. 1971: Chromosomal evolution in higher plants. – London.
- , Jenkins, J. A. & Walters, M. S. 1953: Chromosomes and phylogeny in the *Compositae*, tribe *Cichorieae*. – *Univ. Calif. Publ. Bot.* **26**: 401-430.

Adresse de l'auteur:

Sonja Šiljak-Yakovlev, Laboratoire d'évolution et systématique végétales, URA  
1492 CNRS, Bâtiment 362, Université Paris-Sud, F-91405 Orsay Cedex, France.