

<b>Zeitschrift:</b>	Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
<b>Herausgeber:</b>	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
<b>Band:</b>	37 (1982)
<b>Heft:</b>	2
<b>Artikel:</b>	Interprétation des populations de <i>Typha</i> par l'analyse numérique des données morphologiques et par l'étude des formes isofonctionnelles de diverses enzymes
<b>Autor:</b>	Esnault, Marie-Andrée / Larher, François
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-880047">https://doi.org/10.5169/seals-880047</a>

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 11.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Interprétation des populations de *Typha* par l'analyse numérique des données morphologiques et par l'étude des formes isofonctionnelles de diverses enzymes

MARIE-ANDRÉE ESNAULT  
&  
FRANÇOIS LARHER

## RÉSUMÉ

ESNAULT, M.-A. & F. LARHER (1982). Interprétation des populations de *Typha* par l'analyse numérique des données morphologiques et par l'étude des formes isofonctionnelles de diverses enzymes. *Candollea* 37: 633-647. En français, résumé anglais.

*Typha latifolia* L. et *Typha angustifolia* L. constituent des populations hétérogènes dont l'amplitude de la variabilité morphologique est mise en évidence par l'analyse multidimensionnelle des données. La recherche des formes isofonctionnelles de plusieurs systèmes enzymatiques aide à mieux cerner cette variabilité. L'intérêt des estérasées pour l'analyse des groupements mixtes est démontré. Si la glutamate déshydrogénase présente un spectre d'isoformes peu varié, l'alcool déshydrogénase permet de préciser la position taxonomique des formes intermédiaires.

## ABSTRACT

ESNAULT, M.-A. & F. LARHER (1982). Interpretation of *Typha* populations by means of numerical analysis of morphological data and through investigation of iso-functional enzymatic forms. *Candollea* 37: 633-647. In French, English abstract.

Amplitude of morphological variability in heterogenous populations of *Typha latifolia* L. and *Typha angustifolia* L. is shown by means of multi-dimensional data analysis. Inspection of iso-functional forms of various enzymatic systems is useful to apprehend that variability. Usefulness of esterases as a tool to elucidate mixt groups is demonstrated. Contrary to glutamate dehydrogenase showing few isoforms, alcool dehydrogenase allows to specify the taxonomic situation of intermediate forms.

## Introduction

Les espèces du genre *Typha* participent fréquemment aux éco-systèmes humides côtiers et continentaux sous divers bioclimats.

Les deux espèces, *Typha angustifolia* L. et *Typha latifolia* L. s'y rencontrent souvent en mélange. La compréhension des populations hétérogènes qu'elles constituent pose fréquemment des problèmes d'interprétation sur les plans taxonomique et génétique (HOTCHKISS & DOZIER, 1949; FASSET & CALHOUN, 1952; SMITH, 1957; McNAUGHTON, 1966). LEE & FAIRBROTHERS (1969, 1973) démontrent l'existence de phénomènes d'hybridation au sein de ces populations au moyen d'analyses sérologiques et enzymatiques.

KRATTINGER (1979) confirme la possibilité de croisements entre les espèces. LEE (1975) apporte des arguments en faveur de l'existence du processus d'introgression.

Beaucoup de ces travaux mettent l'accent sur l'intérêt des caractères biochimiques en tant que critères susceptibles de traduire le plus fidèlement possible les rapports entre les individus au sein de ces populations.

Sur le plan taxonomique, les données de morphologie fondamentale ont été établies par KRONFELD (1889), GEZE (1912), CRESPO & PEREZ-MOREAU (1967), HOTCHKISS & DOZIER (1949), BELAV-KAJA & LEONOVA (1971) et DIHORU (1972).

Notre but est de rechercher les bases d'une interprétation des populations de *Typha* à partir de l'analyse multidimensionnelle des données morphologiques et de l'étude des formes isofonctionnelles de protéines enzymatiques par électrophorèse en gel d'acrylamide.

## Analyse des données morphologiques

### *Matériel et méthodes*

*Origine des populations.* — Les recherches sur les populations de *Typha* entreprises au laboratoire portent sur le Massif Armorique.<sup>1</sup> Dans ce travail trois populations ont été retenues.

<sup>1</sup>Les résultats que nous exposons sur le plan morphologique constituent une partie des travaux sur les peuplements de *Typha* réalisés en collaboration avec nos collègues: M. C. Le Cohu et J. Levasseur, maîtres-assistants à l'Université de Rennes. Nous remercions G. Roux, maître-assistant à Orsay pour ses conseils et A. Huon, professeur à l'Université de Rennes qui a assuré la direction de ces travaux.

- Dans la commune de Saint-Jacques-de-la-Lande, près de Rennes (Ille-et-Vilaine), une population est anciennement établie sur les bordures d'un étang au lieu dit "Bretonnière". Le substratum est constitué d'alluvions modernes recouvrant du limon déposé à l'oligocène et au miocène. La population de *Typha* est dense et mixte, constituée par *T. latifolia* et *T. angustifolia*.
- Sur le campus universitaire de Rennes-Beaulieu (Ille-et-Vilaine) une population mixte récemment établie dans une mare artificielle a été échantillonnée.
- Dans le bassin calcaire du Quiou (Côte-du-Nord), *T. latifolia* se développe en petits peuplements monospécifiques.

*Prélèvements.* — La propagation des rhizomes de *Typha* est maintenant connue de manière assez précise (FIALA, 1971, 1978). Comme il n'est pas possible de prélever tous les rhizomes et les hampes florales qu'ils portent, notre échantillonnage a été effectué par des prélèvements systématiques d'émergences, à partir d'un quadrillage dont la maille est en moyenne de 2 m de côté.

*Choix des caractères morphologiques et traitements des données.* — Dans la première monographie importante sur le genre *Typha*, KRONFELD (1889) dégage un certain nombre de caractères spécifiques pour les deux espèces étudiées: largeur de la feuille, hauteurs des hampes florales, distance entre l'épi mâle et l'épi femelle, longueur et diamètre des épis, existence ou non de grains de pollen en tétrades, longueur des fleurs fertiles femelles et des graines, présence de fleurs stériles en forme de massue désignées sous le nom de pistillodium ou, par d'autres auteurs sous celui de carpodium.

A tous ces caractères abondamment repris dans les diagnoses ultérieures ont été ajoutés par divers auteurs, la couleur de l'extrémité des poils des fleurs femelles, la présence d'un mucron sur le carpodium, la longueur du gynophore, du style, du stigmate...

Tous ces caractères décrits dans les diagnoses n'ont pu être utilisés dans nos analyses morphologiques. Un relevé en juin ne permet aucune mesure sur l'épi femelle qui n'arrive à maturité qu'à l'été. Nous avons donc retenu le mois d'août ou celui de septembre pour effectuer nos récoltes. Cette période présente l'avantage d'être l'époque de maturité des graines qui nous ont servi à obtenir les germinations et effectuer les analyses électrophorétiques. Cependant, cette récolte tardive n'a permis aucune observation sur le pollen. Douze caractères morphologiques ont finalement été retenus pour la suite du travail (tabl. 1), des analyses préliminaires ayant montré l'importance de ces caractères.

<i>Désignation du caractère</i>	<i>Description</i>
A	Mesure de la hauteur de la hampe florale, de la base de l'émergence au sommet de l'épi femelle
B	Mesure de la longueur de l'épi femelle
C	Mesure du diamètre de l'épi femelle en son milieu
D	Mesure de la largeur du limbe de la troisième feuille à 10 cm de la gaine
E	Mesure de l'épaisseur de la troisième feuille au même niveau que précédemment
F	Nombre de cloisons internes de la troisième feuille au même niveau que précédemment
G	Nombre de fleurs fertiles sur 50 fleurs prélevées au hasard au milieu de l'épi femelle
H	Mesure de la longueur de l'ovaire et du style; moyenne sur 30 fruits fertiles.
I	Mesure de la distance séparant la base de l'épi femelle et la gaine de la première feuille
J	Mesure du diamètre de la tige à 20 cm au-dessous de l'épi femelle
K	Nombre de mucrons sur 30 carpoides prélevées au hasard au milieu de l'épi femelle
L	Couleur de l'extrémité des poils des fleurs femelles

Tableau 1. – Liste des caractères retenus pour l'étude morphologique des populations de *Typha*.

Les données ont été traitées par l'analyse factorielle des correspondances (ESCOFFIER-CORDIER, 1965; BENZÉCRI & al., 1973, 1980) et par la classification ascendante hiérarchique. Pour ces analyses, les valeurs numériques prises par les caractères sont réparties en classes d'effectifs égaux. Pour une précision suffisante et significative, quatre classes ont été retenues (tabl. 2). Dans le cas de caractères qualitatifs, le nombre de classes varie en fonction du nombre des possibilités d'expression du caractère.

A1	$\leq$	184	<	A2	$\leq$	200	<	A3	$\leq$	217	<	A4
B1	$\leq$	175	<	B2	$\leq$	190	<	B3	$\leq$	210	<	B4
C1	$\leq$	150	<	C2	$\leq$	160	<	C3	$\leq$	170	<	C4
D1	$\leq$	57	<	D2	$\leq$	63	<	D3	$\leq$	70	<	D4
E1	$\leq$	14	<	E2	$\leq$	17	<	E3	$\leq$	19	<	E4
F1	$\leq$	9	<	F2	$\leq$	10	<	F3	$\leq$	11	<	F4
G1	$\leq$	6	<	G2	$\leq$	12	<	G3	$\leq$	24	<	G4
H1	$\leq$	260	<	H2	$\leq$	286	<	H3	$\leq$	320	<	H4
I1	$\leq$	250	<	I2	$\leq$	320	<	I3	$\leq$	380	<	I4
J1	$\leq$	33	<	J2	$\leq$	37	<	J3	$\leq$	42	<	J4
K1	$\leq$	14	<	K2	$\leq$	19	<	K3	$\leq$	24	<	K4
L1	=	B		L2	=	b						
		(blanc)				(brun)						

Tableau 2. – Répartition des caractères en classes d'effectifs égaux pour l'analyse de *Typha* de l'étang de Bretonnière en 1977 (les limites des classes sont exprimées en mm).

## Résultats

a) *Analyse d'une population.* – Une étude complète de la structure d'une population de *Typha* a été réalisée en bordure de l'étang de Bretonnière. Les relations morphologiques entre les émergences prélevées selon notre plan d'échantillonnage ont été recherchées grâce à une analyse numérique.

– Etude effectuée en 1977.

L'ensemble des données concernant les caractéristiques morphologiques des émergences a été traité par l'analyse factorielle des correspondances et la classification ascendante hiérarchique. Les résultats obtenus par la classification ascendante hiérarchique (fig. 1B) ont été reportés sur le plan défini par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances (fig. 1A). Deux groupes sont ainsi mis en évidence par la classification ascendante hiérarchique. Sur le plan de l'analyse factorielle, l'un de ces deux groupes est localisé dans la partie positive de l'axe 1, le second étant réparti le long de l'axe 2 dans la partie négative de l'axe 1.

Les échantillons localisés dans la partie positive de l'axe 1 sont caractérisés par une petite taille (A1), un épi femelle court (B1) et à fort diamètre (C4), des feuilles larges (D4), un grand nombre de fleurs fertiles (G4) et de carpoides (K4), à style et ovaire longs (H4) et à poils blancs (L1). Ces variables très discriminantes sur le plan taxonomique se rapportent au *T. latifolia*.

Dans le second groupe d'émergences étalées le long de l'axe 2, nous pouvons distinguer deux pôles:

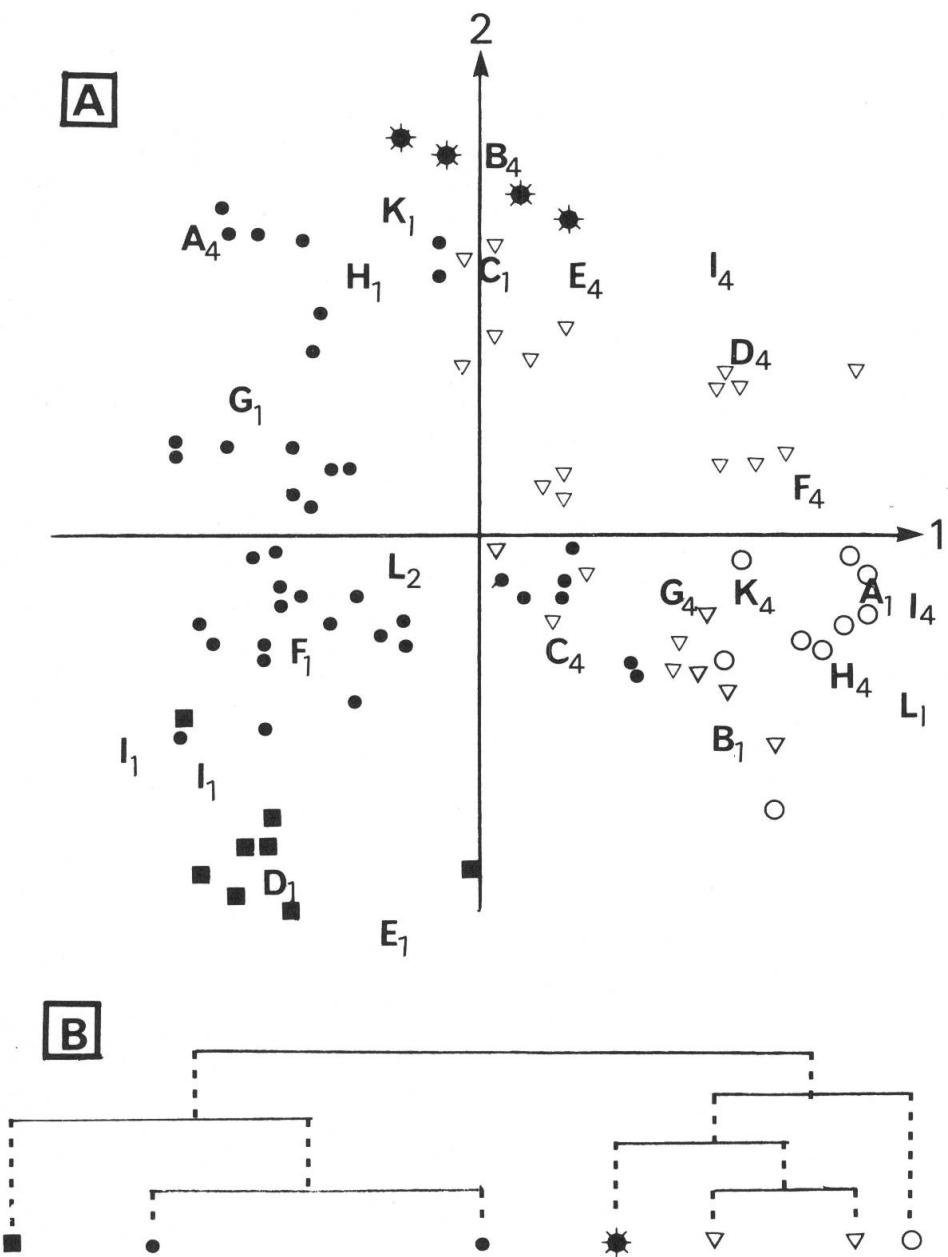


Fig. 1. – Répartition des groupes d'émergence établis par la classification ascendante hiérarchique sur le plan défini par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances. Position des classes extrêmes des caractères, valeurs les plus fortes et les plus faibles sur le même système d'axe.

A, plan défini par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle. B, classification ascendante hiérarchique.

- l'un dans la partie positive de cet axe est défini par une grande taille (A4), un épi femelle long (B4) et étroit (C1), un petit nombre de fleurs fertiles (G1) et de carpoides (K1), à style et ovaire courts (H1). D'après les diagnoses, ces caractéristiques s'appliquent au *T. angustifolia*;
- le second dans la partie positive de cet axe est défini par des feuilles étroites (D1) et peu épaisses (E1), une tige de faible diamètre (J1) et une courte distance entre l'épi femelle et la première feuille (I1). Ce second pôle caractérisé par des poils bruns (L2) de même que *T. angustifolia* apparaît correspondre à une amplitude phénotypique de celui-ci. Si l'on prend en considération la zonation des échantillons en bordure de l'étang, on se rend compte que ce pôle d'émergences provient des biotopes présentant la plus grande profondeur d'eau.

Nous devons encore noter la présence d'un certain nombre d'invidus de morphologie intermédiaire entre *T. angustifolia* et *T. latifolia* localisés dans la partie positive de l'axe 1 et de l'axe 2.

- Etude effectuée en 1978.

La même population de l'étang de Bretonnière a été échantillonnée en 1978. Les résultats des mesures morphologiques ont été introduits, après codage, en variables supplémentaires dans l'analyse portant sur les mesures de 1977 (fig. 2). De cette manière, les individus prélevés en 1978 viennent se superposer à l'analyse précédente.

Nous voyons ainsi que les émergences de 1978 se répartissent parmi les échantillons de 1977 de type intermédiaire entre le pôle *T. angustifolia* et le pôle *T. latifolia*. Quelques individus sont localisés dans la zone d'amplitude phénotypique de *T. angustifolia*.

Nous notons ainsi une homogénéisation de la population pour l'année 1978 avec, notamment, la disparition du pôle *angustifolia* et de tous les types morphologiques liés à une amplitude phénotypique de cette espèce.

*Comparaison morphologique entre différentes populations et discussion.* — Les phénomènes observés sur l'étang de Bretonnière au cours des deux années consécutives pouvaient être, à priori, considérés comme des cas locaux. Il était donc nécessaire, pour les vérifier d'étudier d'autres populations. Aussi, avons-nous traité conjointement la population de Bretonnière récoltée en 1978, celle de Rennes-Beaulieu ainsi que celle du Quiou.

De même que dans les analyses précédentes, les émergences de type *latifolia* sont localisées dans la partie positive de l'axe 1, sur le plan défini par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances (fig. 3). Les émergences affines au *T. angustifolia* sont réparties du côté

négatif de cet axe. Entre ces deux tendances un certain nombre d'individus de morphologie intermédiaire se répartissent de part et d'autre de l'axe 2. Il faut noter, par ailleurs que, les échantillons de *T. angustifolia* ne présentant pas l'amplitude phénotypique observée à Bretonnière en 1977, la position des individus intermédiaires est modifiée sur le graphe.

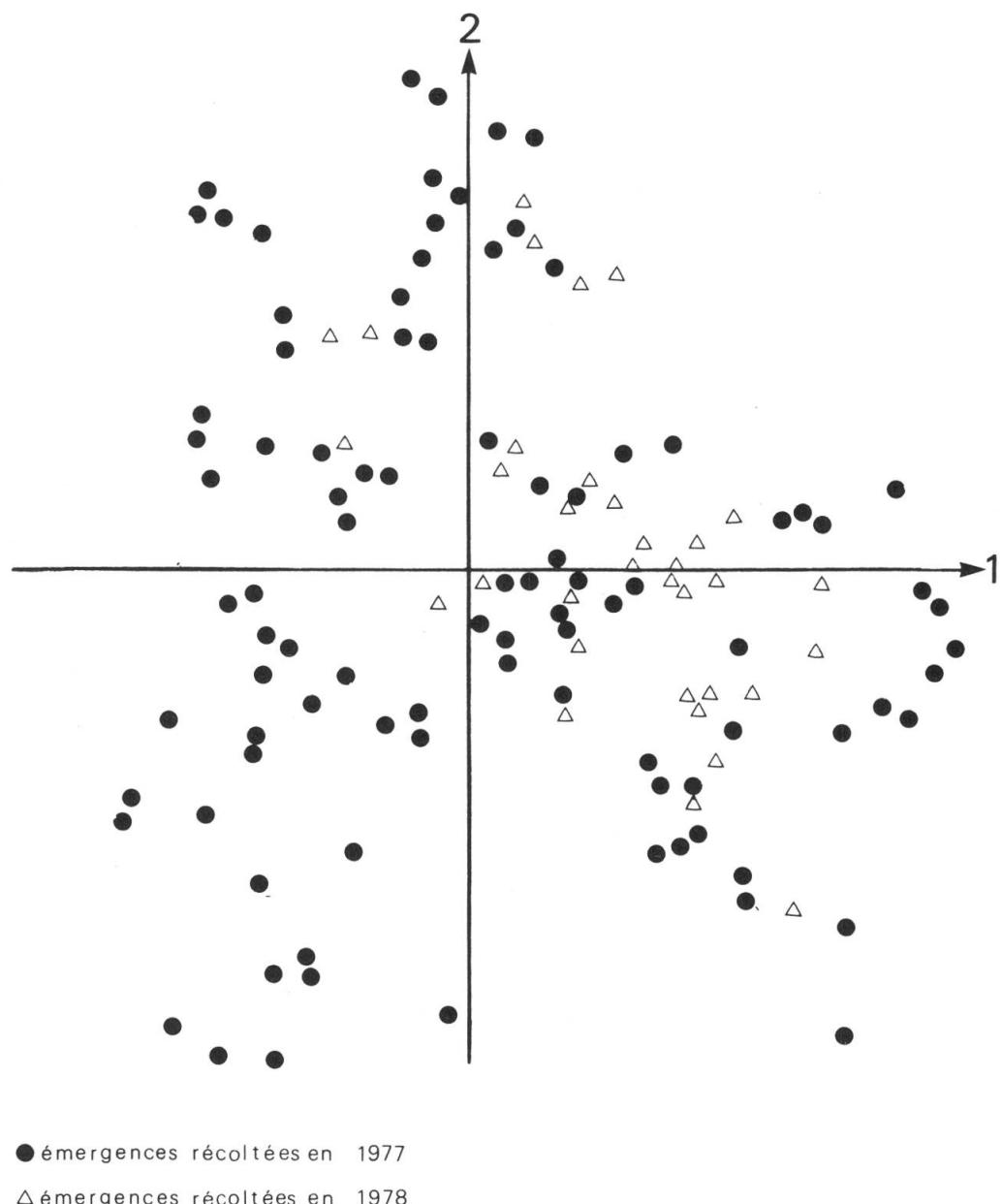


Fig. 2. – Analyse factorielle des correspondances de la population de *Typha* de l'étang de Bretonnière, en 1977, et en 1978. Projection sur les axes 1 et 2.

C'est la population de Bretonnière qui possède la majorité des types intermédiaires, ce qui confirme les résultats précédents. Dans cette population, seuls quelques individus sont assez proches du type *angustifolia*. La population de Beaulieu est plus hétérogène. Elle présente, en effet, des émergences de type *latifolia*, d'autres voisines du type *angustifolia*

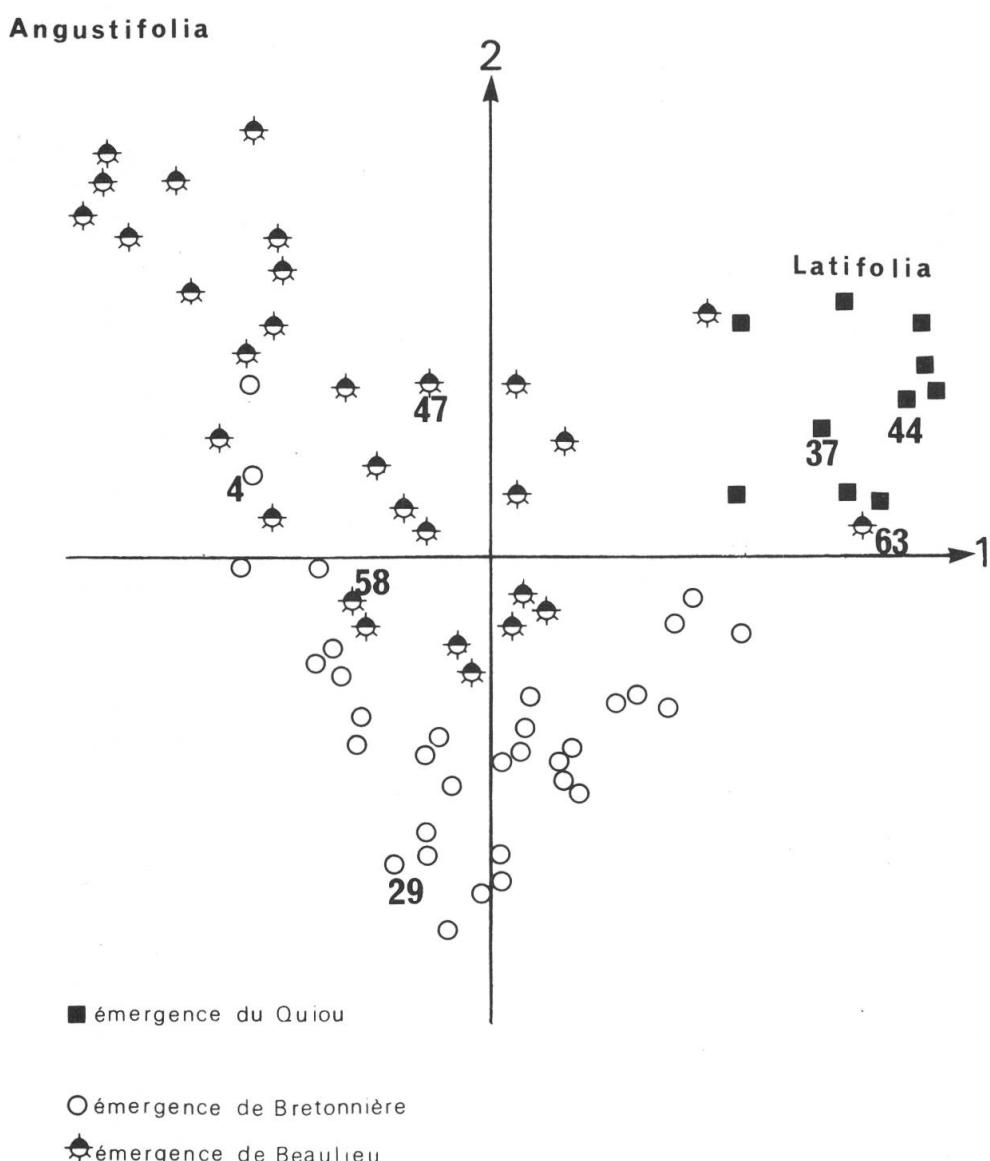


Fig. 3. – Analyse factorielle des correspondances des populations de *Typha* de Bretonnière de 1977, de Beaulieu et du Quiou. Projection sur les axes 1 et 2. Les échantillons utilisés pour l'étude électrophorétique sont indiqués par un numéro.

et un ensemble assez important d'échantillons intermédiaires. Les émergences du Quiou sont toutes de type *latifolia*.

Nous retrouvons donc sur ces trois populations les phénomènes déjà observés sur l'étang de Bretonnière seul.

La structure clonale des *Typha* et leur développement végétatif très important posent quelques difficultés pour toute opération visant à caractériser morphologiquement un peuplement mixte. Cependant, le prélèvement d'un maximum de hampes florales ou émergences selon un quadrillage très strict permet d'établir sa structure taxonomique.

Les études morphologiques réalisées permettent de mettre en évidence les grandes lignes de différenciation morphologique au sein de populations mixtes de *Typha*: des émergences de *T. latifolia* à morphologie nettement différenciée et bien caractérisée quelle que soit leur origine géographique, des émergences de types *T. angustifolia* présentent une très grande amplitude phénotypique et des émergences de morphologie intermédiaire entre ces deux types en importance plus ou moins grande suivant la population. Ces individus de morphologie intermédiaire pourraient résulter d'un processus d'hybridation entre les deux types extrêmes *T. angustifolia* et *T. latifolia*. KRATTINGER & al. (1979) en Suisse et LEE & FAIRBROTHERS (1973) aux Etats-Unis ont apporté des arguments en faveur de la possibilité d'une hybridation. Par ailleurs, dans le cas de *T. angustifolia*, les échantillons récoltés quoique parfois très proches du type taxonomique en diffèrent sensiblement. Ceci est à rapprocher des observations de LEE (1975) sur l'existence probable d'un phénomène d'introgression dans les populations mixtes de *Typha*.

### **Etude des formes isofonctionnelles de diverses enzymes<sup>1</sup>**

#### *Matériel et méthodes*

Nous avons retenu, pour l'étude électrophorétique, certains exemplaires choisis sur le plan de l'analyse factorielle des correspondances (fig. 3):

- les émergences 44 et 47 du Quiou et la 63 de Beaulieu, caractéristiques du type *latifolia*;
- les émergences 29 de Bretonnière et 58 de Beaulieu, de morphologie intermédiaire;
- les émergences 47 de Beaulieu et 4 de Bretonnière, proches du type *angustifolia*.

---

<sup>1</sup>Nous remercions Mademoiselle M. Goas, Professeur à l'Université de Rennes qui nous a ouvert son laboratoire et facilité le déroulement de ce travail.

Les germinations sont obtenues à partir de graines triées par agitation mécanique dans de l'eau distillée. Seules les graines qui se détachent de l'enveloppe du fruit et sédimentent sont retenues. L'une de leurs extrémités est enlevée sous la loupe binoculaire. Dans ces conditions, il est possible, en accord avec les observations de SIFTON (1959), d'obtenir un pourcentage de germination suffisant pour la préparation d'extraits enzymatiques utilisables. Les graines sont mises à germer en boîte de Pétri contenant un film de coton hydrophile recouvert de papier Joseph. Ce support poreux est imbibé d'une quantité d'eau bidistillée suffisante pour immerger les graines. En effet, la germination ne peut être obtenue qu'en anaérobie (SIFTON, 1959). Les graines sont ensuite maintenues, pendant 4 jours à 28°C dans une étuve éclairée.

Les germinations sont broyées au broyeur à billes, dans l'azote liquide, en présence de polyclar AT, polyvinyl pyrrolidone insoluble. Le broyat est réchauffé jusqu'à 4°C et remis en suspension dans un volume connu de tampon Tris (Tris hydroxy amino-méthane) HCL 0.12 M, de pH 8.6. L'extrait obtenu est filtré et conservé dans de la glace pilée.

Les protéines enzymatiques sont séparées par électrophorèse en gel de polyacrylamide à l'aide du dispositif ISCO. Les supports sont constitués d'un gel de séparation (1 ml) et d'un gel de concentration (0,2 ml). Ils sont préparés de la façon suivante.

#### *Gel de séparation*

- Solution A: 30.8 g de cyanogum (mélange d'acrylamide et de bisacrylamide conditionné par les établissements Apelab) dissous dans 100 ml d'eau bidistillée.
- Solution B: 1.6 g de diméthylamino-propionitrile dissous dans 100 ml de solution tamponnée Tris-glycine 25 mM de pH 8.5.
- Solution C: ferricyanure de potassium 0,03% dans l'eau bidistillée.
- Solution D: persulfate d'ammonium à 0,48% dans l'eau bidistillée.

Les solutions sont mélangées extemporanément à volume égal. Le mélange est dégazé sous vide puis déposé dans les tubes à électrophorèse bouchés à leur partie inférieure avec du parafilm. Le gel est recouvert de 100 µl d'eau puis abandonné à la lumière pendant une heure afin d'assurer sa polymérisation.

#### *Gel de concentration*

- Solution E: 7.475 g de Tris sont dissous dans 60 ml d'HCL N additionnés de 0.75 ml de N,N' tétraméthyl éthylène diamine. La solution ainsi obtenue est ensuite ajustée à 125 ml avec de l'eau bidistillée.
- Solution F: 10 g d'acrylamide et 2 g de bisacrylamide sont dissous dans 125 ml d'eau distillée.

- Solution G: 2 mg de riboflavine sont dissous dans 50 ml d'eau distillée à l'abri de la lumière.
- Solution H: 20 g de saccharose sont dissous extemporanément dans 50 ml d'eau distillée.

Les solutions sont mélangées extemporanément dans les proportions suivantes: sol. E - 1V, sol. F - 2V, sol. G - 1V, sol. H - 4V. Elles sont ensuite préparées et déposées dans les tubes dans les mêmes conditions que pour le gel de séparation après élimination de l'eau recouvrant celui-ci.

Les électrophorèses sont effectuées dans un tampon Tris-glycine 25 mM de pH 8.5, en salle réfrigérée, sous une intensité de 3 mA par gel, à une température de 4°C pendant une durée de 35 minutes pour les estérases et de 70 minutes pour la glutamate déshydrogénase (GDH) et l'alcool déshydrogénase (ADH). Les extraits enzymatiques sont enrichis en saccharose (concentration finale 0.5 M) juste avant dépôt sur le gel. Les volumes déposés à la surface du gel sont de 150 µl à 200 µl pour la GDH, 75 et 50 µl pour l'ADH et 50 µl pour les estérases.

Après électrophorèse, les formes isofonctionnelles de chaque système enzymatique sont révélées au moyen d'une technique spécifique selon la méthode décrite par LEE & FAIRBROTHERS (1973):

- Pour l'ADH et la GDH, le réactif suivant est préparé extemporanément: 6 ml de NAD (nicotinamide adenine dinucléotide oxydé); 0.25 mg de PMS (phenazine methosulfate) et 1.5 mg de NBT (nitro-blue tetrazolium) sont dissous dans 5 ml de tampon Tris-HCL 0.12 M de pH 8.6. Puis, 2.5 ml de ce réactif sont mélangés à 2.5 ml du substrat en solution qui est composé de glutamate de potassium 0.24 M dans le tampon Tris-HCL pour la GDH et d'alcool éthylique 0.9 M pour l'ADH.
- Pour les estérases, une solution de naphtyl-acétate (1.5 mg) et de sel GBC (o-amino azotoluène diazonium salt) (3 mg) est préparée extemporanément dans 5 ml de tampon phosphate 0.1 M de pH 7.5.

Pour l'exploitation et l'interprétation des résultats, les gels sont dessinés et orientés, puis étudiés par enregistrement densitométrique à l'aide du "gel Scanner" ISCO à 546 nm.

### Résultats

La "caractérisation protéique" des *Typha* a déjà été abordée par LEE (1975), par LEE & FAIRBROTHERS (1969, 1973) et par KRATTINGER & al. (1979) par des méthodes immunologiques et électrophorétiques. Dans notre étude, seules certaines protéines enzymatiques ont été recherchées sur des échantillons bien caractérisés à partir des analyses morphologiques précédentes. Pour cela, nous avons retenu de présenter les spectres d'isoformes de trois protéines enzymatiques: glutmate déshy-

drogénase à NAD (L-glutamate NAD oxydo-réductase désaminante; EC n° 1.4.1.2.), alcool déshydrogénase (alcool NAD oxydoréductase; EC n° 1.1.1.1.) et estérases (EC n° 3.1...) au moyen de l'électrophorèse en gel d'acrylamide (fig. 4).

Les électrophorèses de la GDH ont révélé la présence d'une seule isoforme, de distance de migration identique pour tous les individus. Les échantillons analysés apparaissent donc semblables pour cette enzyme.

L'ADH des germinations de *Typha* est caractérisée par la présence de trois isoformes pour les échantillons 44, 37 et 63. Ces trois individus défini par une morphologie de type *latifolia* dans l'analyse factorielle des correspondances (fig. 3) sont homogènes pour l'ADH. Les autres exemplaires étudiés, de morphologie intermédiaire entre les deux espèces ou de type *angustifolia* présentent tous le même spectre d'isoformes: une seule forme isofonctionnelle proche de l'anode.

Les spectres d'isoformes des estérases permettent de distinguer trois types électrophorétiques. Les individus de type *latifolia* possèdent tous un spectre à cinq isoformes, deux à l'anode, deux à la cathode et une bande intermédiaire assez diffuse. Les deux isoformes à la cathode sont

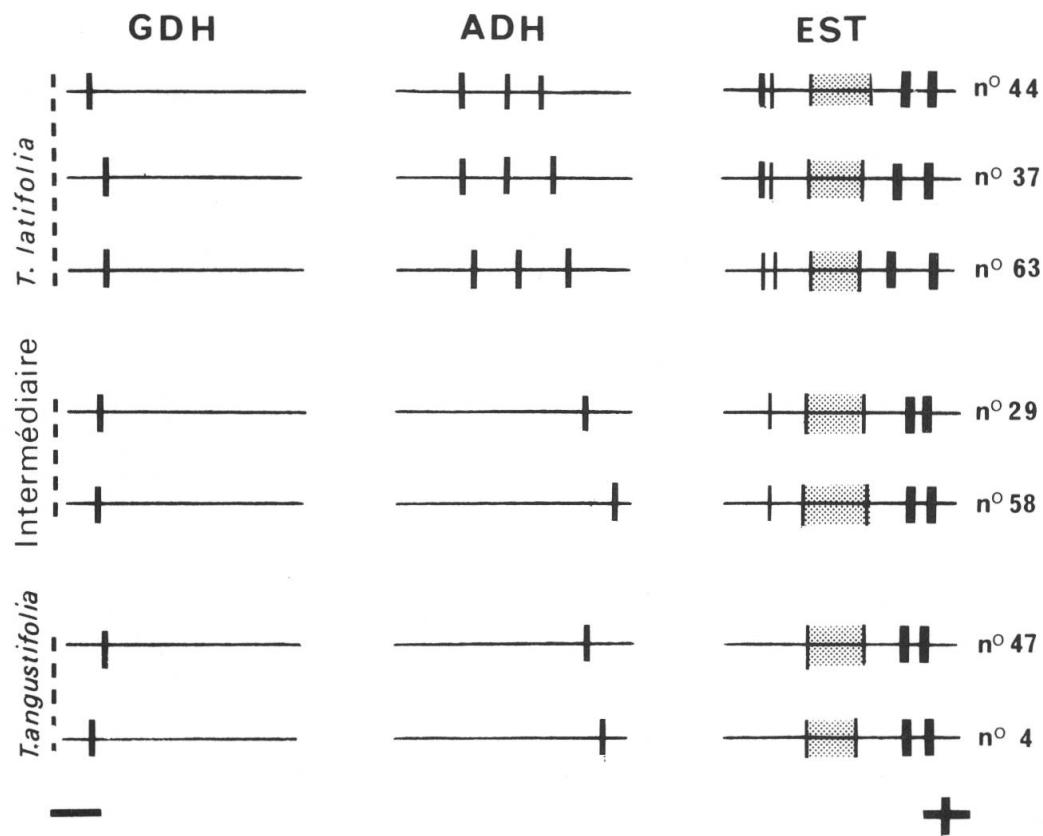


Fig. 4. – Spectres d'isoformes de la glutamate déshydrogénase (GDH), de l'alcool déshydrogénase (ADH), des estérases (EST) de quelques échantillons de *Typha* déjà caractérisés par leur morphologie (fig. 3).

absentes pour les émergences de type *angustifolia*. Quant aux échantillons 29 et 58 de morphologie voisine à la fois de *T. latifolia* et de *T. angustifolia*, ils sont caractérisés par un spectre intermédiaire entre ceux des deux types morphologiques: une seule isoforme est présente à la cathode.

L'étude électrophorétique des formes isofonctionnelles d'un nombre limité d'enzymes extraites de jeunes germinations de *Typha* confirme les conclusions de l'étude morphologique: une espèce *T. latifolia* de morphologie nettement différenciée possède un spectre constant et spécifique pour l'ADH d'une part et les estérases d'autre part; une seconde espèce *T. angustifolia* aux caractéristiques morphologiques moins précises se distingue bien de l'espèce précédente par ses spectres d'isoformes. Entre ces deux types, des échantillons de morphologie intermédiaires sont proches de *T. angustifolia* pour l'ADH mais intermédiaires entre les deux espèces pour les estérases. Ces échantillons résultent donc probablement du croisement de *T. latifolia* et de *T. angustifolia* déjà évoqué par certains auteurs (LEE & FAIRBROTHERS, 1969, 1973; LEE, 1975; KRATTINGER, 1979).

### Conclusion

La structure morphologique et taxonomique des populations du genre *Typha* est souvent confuse et permet rarement d'approfondir l'impact des facteurs écologiques sur les peuplements côtiers et de bordure d'étang qu'elles constituent.

Notre étude a montré qu'en prenant en considération un nombre important de traits morphologiques choisis à un stade phénologique précis, il est possible, en faisant appel aux méthodes d'analyses numériques de préciser un schéma vérifié par ailleurs sur d'autres populations (DJEBROUNI, 1981). Nous avons ainsi pu noter la présence de *T. latifolia* morphologiquement bien circonscrit et de *T. angustifolia* qui présente une plus grande amplitude phénotypique. Parmi ces deux espèces, souvent en peuplements mixtes, de nombreux individus de morphologie intermédiaire seraient des hybrides.

Les études électrophorétiques menées sur des individus de morphologie bien définie dans les analyses numériques montrent que l'ADH permet de distinguer nettement le groupe *latifolia* des autres échantillons. Les spectres d'isoformes de estérases se révèlent riches en renseignement pour l'interprétation des structures au niveau d'une population. Ils différencient nettement *T. latifolia* et *T. angustifolia* et confirment la position intermédiaire de certains échantillons qui sont vraisemblablement des hybrides de ces deux espèces.

Etudes morphologiques menées par les analyses numériques et études électrophorétiques effectuées parallèlement fournissent ici un puissant moyen d'investigation pour l'analyse de la structure des peuplements génétiquement complexes et soumis à des facteurs écologiques divers.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BELAVSKAJA, A. & T. G. LEONOV (1971). Contribution to the biology of *Typha angustifolia* L. *Hidrobiologia* 12: 267-271.
- BENZECRI, F. & J. P. BENZECRI (1980). *Pratique de l'analyse des données. I. Analyse des correspondances. Exposé élémentaire*. Dunod, Paris, 424 pp.
- BENZECRI, J.-P. & al. (1973). *L'analyse des données. I. La taxinomie*. Dunod, Paris, 615 pp.
- CRESPO, S. & R. L. PEREZ-MOREAU (1967). Revisión del género *Thypa* en Argentina. *Darwiniana* 14: 413-429.
- DIHORU, G. H. (1972). Notes on the taxonomy of *Typha* species in Romania. *Rev. Roum. Biol.* 17: 79-86.
- DJEBROUNI, M. (1981). *Contribution à l'étude des écosystèmes des zones submergées. Structure et productivité des populations de *Typha* sous climat atlantique et méditerranéen*. Thèse, Alger, 198 pp.
- ESCOFFIER-CORDIER, B. (1965). *L'analyse factorielle des correspondances*. Thèse, Rennes, 66 pp.
- FASSET, N. C. & B. CALHOUM (1952). Introgression between *Typha latifolia* and *Typha angustifolia*. *Evolution* 6: 367-372.
- FIALA, K. (1971). Seasonal changes in the growth of clones of *Typha latifolia* in natural conditions. *Folia Geobot. Phytotax.* 6: 255-270.
- (1978). Underground organs of *Typha angustifolia* and *Typha latifolia*, their growth, propagation and production. *Prirodoved. Prace Ust. Ceskol. Akad. Ved. Brne* 12: 3-43.
- GEZE, J. B. (1912). *Etudes botaniques et agronomiques sur les *Typha* et quelques autres plantes palustres*. Thèse, Paris.
- HOTCHKISS, N. & H. L. DOZIER (1949). Taxonomy and distribution of North American cattails. *Amer. Midl. Nat.* 41: 237-254.
- KRATTINGER, K. (1975). Genetic mobility in *Typha*. *Aqua. Bot.* 1: 57-70.
- (1979). Analysis of pollen proteins of *Typha* species in relation to identification of hybrids. *Biochem. Systemat. Ecol.* 7: 125-128.
- KRONFELD, M. (1889). Monographie der Gattung *Typha* Tourn. (Typhinae Agdh., Typhaceae Schur. Engl.). *Verh. K. K. Zool. Bot. Gesellschaft Wrin.* 39: 89-102.
- LEE, D. W. (1975). Population variation and introgression in North American *Typha*. *Taxon* 24: 633-641.
- & D. E. FAIRBROTHERS (1969). A serological and disc electrophoretic study of North American *Typha*. *Brittonia* 21: 227-243.
- & D. E. FAIRBROTHERS (1973). Enzyme differences between adjacent hybrid and parent populations of *Typha*. *Bull. Torrey Bot. Club* 100: 3-11.
- SIFTON, H. B. (1959). The germination of light sensitive seeds of *Typha latifolia* L. *Canad. J. Bot.* 37: 719-739.
- SMITH, S. G. (1967). Experimental and natural hybrids in North American *Typha* (Typhaceae). *Amer. Midl. Nat.* 78: 257-287.

Adresses des auteurs: M.-A. E.: Institut de biologie, U.S.T.H.B., B.P. 9, Dar-el-Beida Alger, Algérie.

F. L.: Laboratoire de biologie végétale, Faculté des sciences, B.P. 239, F-54 506 Vandœuvre-les-Nancy Cedex, France.

