

Différenciation morphologique des populations naturelles d'une sous-espèce de tilapia *Sarotherodon melanotheron melanotheron* Rüppell, 1852 (Teleostei ; Cichlidae) de Côte d'Ivoire

Béatrice ADEPO-GOURÈNE^{1*} & Germain GOURÈNE².

¹Laboratoire de Biologie et de Physiologie Animale, UFR-SN, Université d'Abobo-Adjamé,

²Laboratoire d'Environnement et de Biologie Aquatique, Université d'Abobo-Adjamé, UFR-SGE,

*Auteur pour les correspondances (E-mail bgourene@yahoo.fr)

Réçu le 01-08-2007, accepté le 15-01-2008.

Résumé

L'étude comparative de la variabilité morphologique de quatre populations naturelles de *Sarotherodon melanotheron melanotheron* révèle l'existence de différenciations significatives et importantes entre ces dernières. 16 des 24 caractères analysés sont discriminants et permettent, par leur combinaison, de caractériser les différentes populations étudiées. Si la morphologie des poissons est partiellement due à l'environnement, les divergences observées entre ces populations génétiquement différenciées suggèrent que les systèmes génétiques impliqués dans ces phénotypes sont sous sélection dans les environnements concernés. De sorte que, les changements morphologiques adaptatifs relevés semblent traduire le déroulement de phénomènes évolutifs au sein des populations de *S. m. melanotheron*.

Mots clés : Morphométrie, adaptation, Cichlidae, Lagune, Lac, Afrique de l'Ouest.

Abstract

*Morphological Differentiation of some natural populations of a tilapia sub-species *Sarotherodon melanotheron melanotheron* Rüppell, 1852 (Teleostei ; Cichlidae) of CÔTE D'IVOIRE*

*The comparative survey of morphometric variability of four natural populations of *Sarotherodon melanotheron melanotheron* reveals meaningful and important differentiations between them. 16 of the 24 characters analyzed are discriminative and permit by their combination to characterize the different populations studied. If fish morphology is partially due to environment, the divergences observed between these genetically differentiated populations suggest that the genetic systems that involve these phenotypes are under selection in the concerned environments. So adaptive morphological changes observed in these populations reveal probably the progress of evolutionary phenomena within the of *S. m. melanotheron*.*

Key words: Biometry, adaptation, Cichlidae, lagoon, Lake, West Africa.

1. Introduction

Sarotherodon melanotheron Rüppell, 1852, est un poisson endémique de l'Afrique de l'Ouest. Il est particulièrement adapté aux estuaires et eaux saumâtres et se distribue le long de la côte ouest africaine, depuis le Sénégal jusqu'au Congo. C'est un taxon d'un grand intérêt économique de part sa forte contribution aux captures des pêcheries. En Côte d'Ivoire, par exemple dans le lac d'Ayamé, Gourène *et al.*, 1999 et Vanga *et al.*, 2002 estiment cette part à plus de 50 % de la production commerciale. L'espèce est eurytherme (17 à plus de 32° C) et euryhaline [90 g.l⁻¹ dans l'estuaire de la Casamance (Albaret, 1987) ; plus de 130 g.l⁻¹ dans l'estuaire du Saloum (Panfili *et al.*, 2005)]. Elle présente également une forte tolérance aux faibles taux d'oxygène dissous (Philippart & Ruwet, 1982) et à la turbidité (Mélard, 1999). C'est un poisson omnivore (Fagade, 1971) dont les ressources alimentaires varient selon l'environnement (Koné & Teugels, 1999). *S. melanotheron* est un incubateur buccal biparental qui se reproduit tout au long de l'année (Legendre & Ecoutin, 1989). Les femelles parvenues à maturité sexuelle effectuent des cycles de reproduction successifs à intervalle de quelques semaines (Legendre & Trébaol, 1991).

Trewavas (1983) a subdivisé *S. melanotheron* en cinq sous-espèces, parmi lesquelles *S. m. melanotheron*, objet du présent travail, dont l'aire de répartition s'étend de la Côte d'Ivoire au Cameroun. En Côte d'Ivoire, ce poisson se rencontre dans les estuaires et eaux saumâtres, depuis le fleuve Cavally (à l'Ouest) à la lagune Aby (à l'Est) mais aussi en amont du lac de barrage du fleuve Bia (Gourène *et al.*, 1999). Les études morphologiques menées à ce jour sur *S. melanotheron*, ont porté sur la phylogénie des sous-espèces (Trewavas, 1983 ; Adepo-Gourène *et al.*, 1998 ; Falk *et al.*, 2000). Les données concernant la variabilité morphologique au sein de ces sous-espèces, et particulièrement de *S. m. melanotheron*, sont à notre connaissance, inexistantes. Cependant, à l'instar des autres cichlidés, la fluctuation des divers facteurs environnementaux conduit *S. melanotheron* à des adaptations physiologiques ou morphologiques. Ainsi, certains traits de vie

tels que la taille de première maturité sexuelle, la fécondité et le poids des ovocytes sont-ils sujets à modification en fonction de l'organisation spatiale du milieu (Legendre & Ecoutin, 1989). Le présent travail a pour objectif d'étudier de la variabilité morphologique des populations de *S. m. melanotheron*, du système lagunaire ivoirien (lagunes Grand Lahou, Ebrié et Aby) et du bassin de la Bia pour déterminer les processus évolutifs en cours au sein de cette sous-espèce.

2. Matériel et méthodes

L'échantillonnage a porté sur 111 spécimens de *Sarotherodon m. melanotheron* provenant des pêches commerciales et capturés à l'aide de filets maillants dormants ou de sennes tournantes. Les poissons ont été collectés à Grand Lahou (lagune de Grand Lahou), Layo (Lagune Ebrié), Adiaké (Lagune Aby) ainsi qu'à Ayamé dans le lac de barrage édifié sur le fleuve Bia (Figure 1).

Pour chaque spécimen, 17 mensurations ont été relevées (Figure 2). Sept caractères méristiques ont, également, été étudiés. Ce sont : le nombre de rayons mous dorsaux (RMD) ; le nombre de rayons épineux dorsaux (RDD) ; le nombre de rayons mous anaux (RMA) ; le nombre de rayons épineux anaux (RDA) ; le nombre d'écaillies sur la ligne latérale supérieure (ELLS) et inférieure (ELLI) ainsi que le nombre de branchiospines sur la partie inférieure du premier arc branchial (Bsp).

La matrice des données a été au préalable, soumise à une analyse en composantes principales (ACP) pour différencier les groupes taxinomiques et identifier les variables qui contribuent le plus à leur séparation. Ces variables, intégrées dans un second temps à des analyses discriminantes, permettent de ressortir les plus efficaces, d'illustrer les différences et ressemblances entre les taxons observés et d'optimiser les variabilités existantes entre eux. Par ailleurs, une analyse caractère par caractère, une ANOVA et une analyse de classification hiérarchique (ACH) ont été réalisées sur les données morphométriques. Tous ces traitements ont été effectués à l'aide du programme STATISTICA (StatSoft, version 7.1)

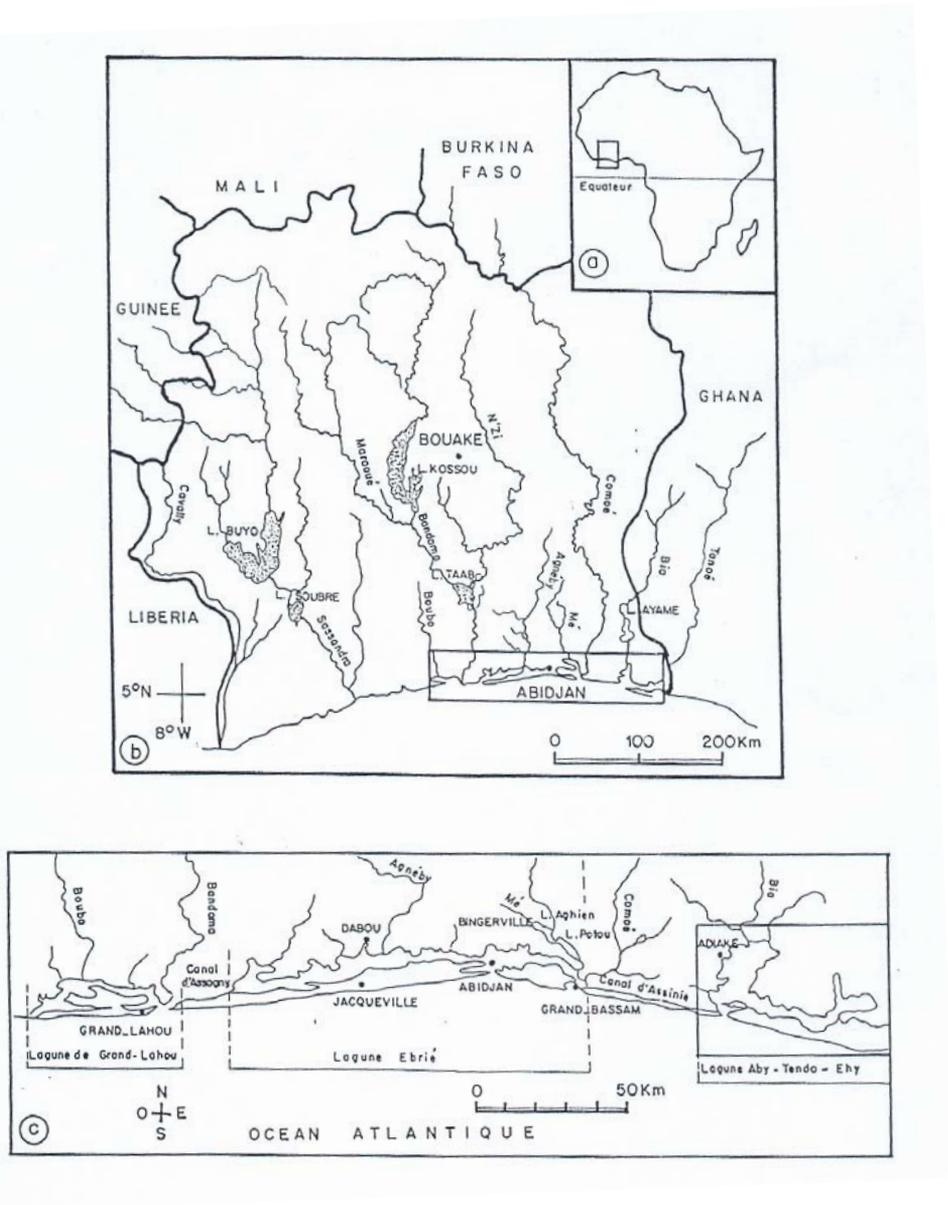


Figure 1 : Situation géographique des sites de collecte des différents échantillons de *Sarotherodon melanotheron melanotheron* analysés.

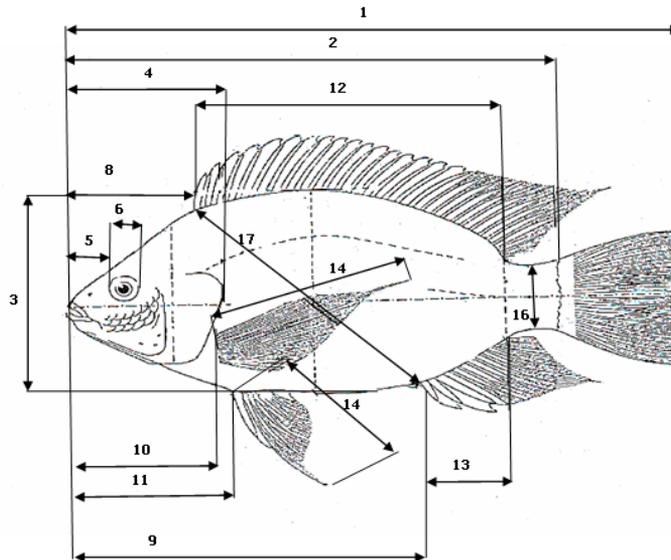


Figure 2 : Mensurations effectuées sur les spécimens (les numéros d'ordre sur la figure représentent les caractères métriques étudiés) : 1 longueur totale (LT), 2 longueur standard (LS), 3 hauteur du corps (HC) (%LS), 4 longueur de la tête (LTe) (%LS), 5 longueur du museau (LM) (%LT_e), 6 diamètre de l'œil (DO) (%LT_e), 7 largeur interorbitaire (LIO) (%LT_e), 8 longueur prédorsale (LPrD) (%LS), 9 longueur préanale (LPrA) (%LS), 10 longueur prépectorale (LPrP) (%LS), 11 longueur prépelvienne (LPrPe) (%LS), 12 longueur de base de la nageoire dorsale (LD) (%LS), 13 longueur de base de la nageoire anale (LA) (%LS), 14 longueur de la nageoire pectorale (LNP) (%LS), 15 longueur de la nageoire pelvienne (LNPe) (%LS), 16 hauteur du pédoncule caudal (HPC) (%LS), 17 longueur dorso-anale (LDA) (%LS).

3. Résultats

Le nuage de points, relatif à l'ensemble des variables morphométriques (Figure 3) permet de distinguer quatre groupes d'individus représentés par les polygones I, II, III et IV. Ces ensembles déterminent quatre unités taxinomiques dont trois sont nettement différenciées (I, II, et III). Le quatrième polygone renferme des spécimens qui se répartissent sur presque tout l'ensemble du repère. Le plan considéré est structuré autour des seuls axes 1 et 2 qui cumulent 58,07% de la variabilité observée (Tableau 1). Par ailleurs, les quatre nuages de points obtenus correspondent respectivement aux échantillons de Grand Lahou, Aby, Ebrié et Ayamé. De la figure 4, relative à la corrélation des variables utilisées avec les axes considérés et des paramètres morphologiques, on note 11 caractères discriminants. Il s'agit, sur le premier axe factoriel, de la largeur prédorsale, de la longueur préanale, la longueur prépectorale, la longueur prépelvienne, de la longueur de base de la nageoire dorsale, de la longueur de base de la nageoire anale, de la hauteur du pédoncule caudal et de la distance dorso-anale. Les

caractères discriminants sur le deuxième axe sont : la longueur de la tête, la longueur du museau et la largeur inter orbitaire.

De l'étude, caractère par caractère, des 23 descripteurs considérés, 13 se sont avérés susceptibles de contribuer à la discrimination des différentes populations. Il s'agit de la longueur préanale, la longueur dorsale - anale, la longueur prépectorale, la hauteur du pédoncule caudal, la longueur de base de la nageoire dorsale, la longueur prépelvienne, la longueur de la tête, la longueur prédorsale, la longueur de base de la nageoire anale, la largeur interorbitaire, la longueur du museau, la longueur de la nageoire pelvienne et le diamètre de l'œil. De ces caractères, les dix premiers cités isolent chacun nettement les trois lagunes Grand-Lahou, Ebrié et Aby les unes des autres (exemple Figure 5). Le nuage de point relatif aux spécimens du lac d'Ayamé couvre en partie ces trois premiers polygones. Par ailleurs, la longueur du museau, la longueur de la nageoire pelvienne et le diamètre de l'œil isolent les spécimens de la lagune Grand-Lahou de ceux des autres bassins.

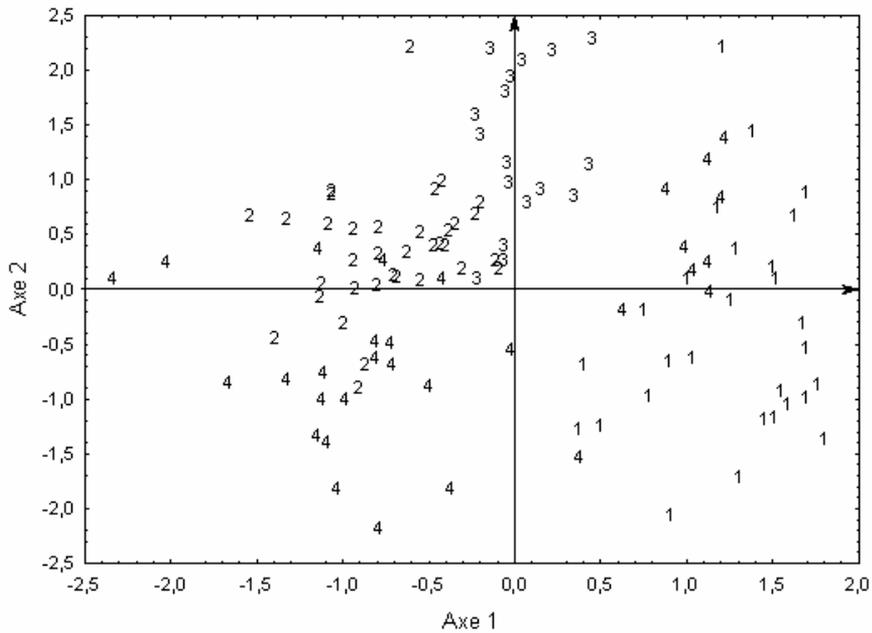


Figure 3 : Analyse en composantes principales des variables méristiques et métriques montrant la répartition des différents échantillons de *Sarotherodon melanotheron*. Lagune de Grand Lahou (I), Lagune Ebré (II), Lagune Aby (III), Lac d'Ayamé (IV)

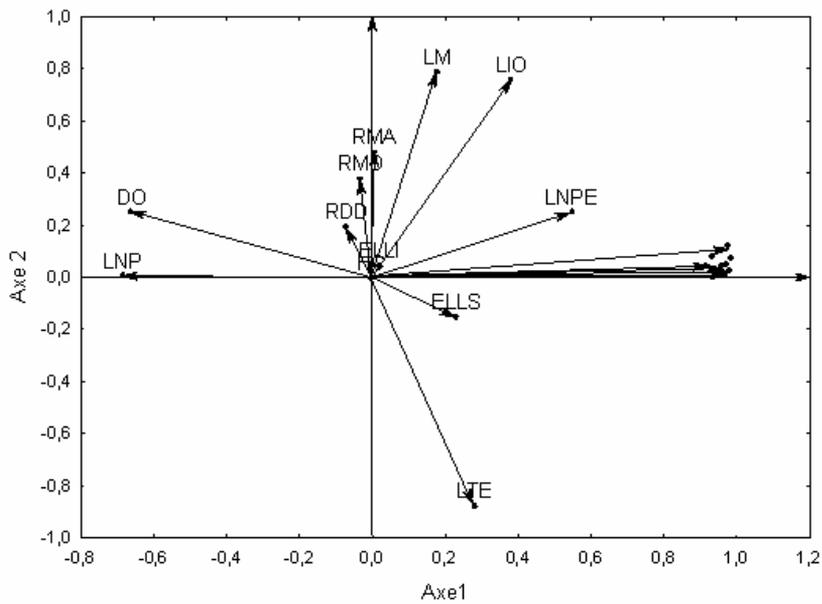
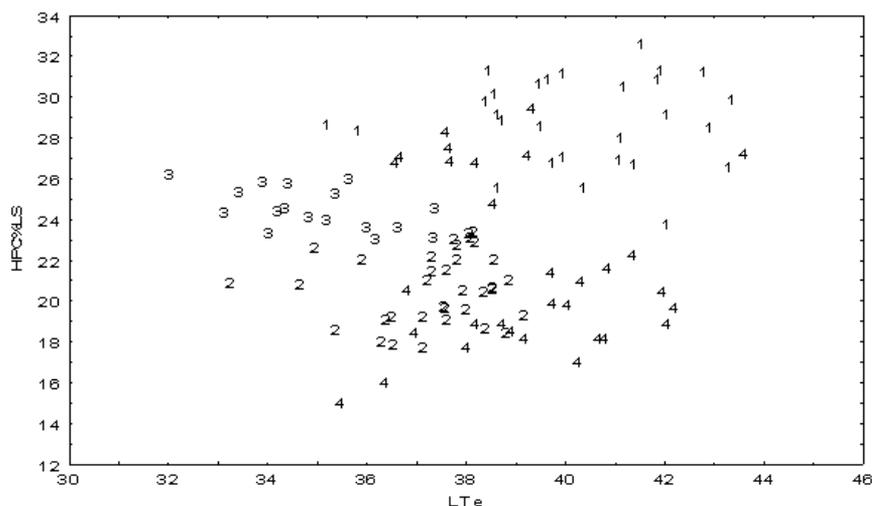


Figure 4 : Analyse en composantes principales des variables métriques et méristiques.

Tableau 1 : Contribution des axes factoriels de l'analyse en composantes principales dans la discrimination des souches.

	Valeurs propres	% Total de variances	Cumul de valeurs propres	% cumulé de variances
1	9,021	45,107	9,021	45,107
2	2,593	12,96	11,614	58,072
3	1,582	7,912	13,197	65,985
4	1,274	6,373	14,471	72,358
5	1,150	5,751	15,622	78,110

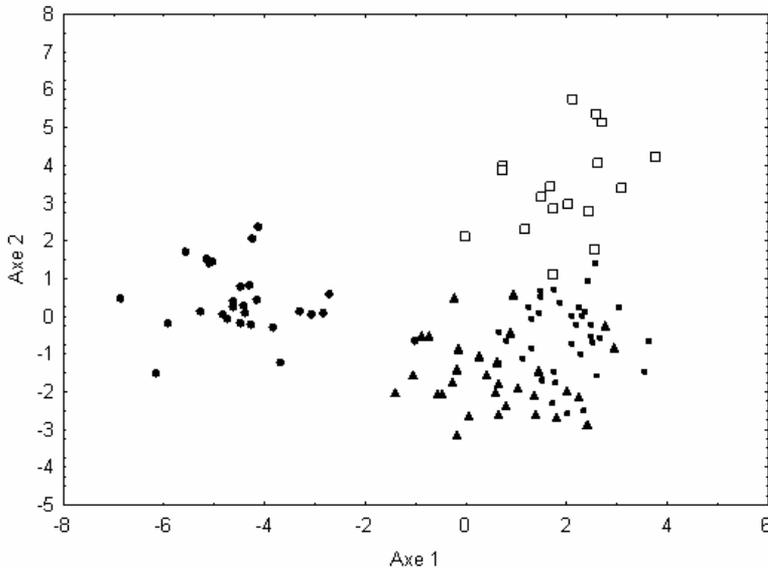
**Figure 5** : Variation de la HPC %LS en fonction de la LTe %LS dans les différentes populations de *Sarotherodon melanotheron*. Lagune de Grand-Lahou (1), Lagune Ebrié (2), Lagune Aby (3), Lac d'Ayamé (4)

L'analyse discriminante fournit une matrice (Tableau 2) qui confirme 94.59% des classifications issues de l'ACP. Cependant, elle propose un reclassement de certains spécimens des différents échantillons analysés. En outre, elle révèle que 9 des 20 caractères utilisés pour cette analyse (Tableau 3) permettent une ségrégation des populations. Ce sont la longueur prépectorale, la hauteur du pédoncule caudal, le nombre de rayons mous, la longueur répelvienne, la largeur prédorsale, la hauteur du corps, la longueur de la tête, le diamètre de l'œil, et la longueur de la nageoire pectorale. Parmi ces 9 descripteurs, seuls les 4 derniers ($p < 0.000$) semblent très fortement contribuer à la discrimination des taxons étudiés. Ainsi, la hauteur du corps et le diamètre de l'œil isolent respectivement les populations des lagunes Aby et Ebrié. La longueur de la tête et la longueur de

la nageoire pectorale ségrègent, quant à elles, la population de la lagune de Grand-Lahou de celles des deux autres lagunes. Par ailleurs, la longueur de la nageoire pelvienne est le seul caractère qui sépare nettement l'échantillon du lac d'Ayamé de celui de la lagune de Grand-Lahou. La figure 6, réalisée à partir des variables discriminantes, présente elle aussi quatre groupes taxinomiques dont la structuration est presque identique à celle donnée par l'ACP. Les nuages de points représentant les populations de Grand-Lahou et d'Aby se distinguent nettement l'un de l'autre. La limite inférieure du nuage de la lagune Aby s'imbrique très légèrement avec le nuage de points de la lagune Ebrié. Le polygone de la lagune Ebrié est presque totalement recouvert par celui de Ayamé. Ce dernier s'imbrique légèrement avec le nuage de Grand-Lahou.

Tableau 2 : Matrice de classification des spécimens de *Sarotherodon m.melanotheron* dans les souches

	% Correct	Gd Lahou P = 0.252	Ebrié P = 0.315	Aby P = 0.153	Bia P = 0.279
G_1:1	96,43	27	0	0	1
G_2:2	97,14	0	34	0	1
G_3:3	94,12	0	1	16	0
G_4:4	90,32	0	3	0	28
Total	94,59	27	38	16	30

**Figure 6 :** Analyse discriminante des populations de *Sarotherodon melanotheron*

● Grand-Lahou, ■ Lagune Ebrié, □ Lagune Aby, ▲ Lac d'Ayamé

Tableau 3 : Synthèse de l'Analyse Discriminante présentant les variables pour lesquelles la probabilité ($P < 0.05$)

Variables	HC	LTe	DO	LNP	LPrD	LPrP	LPrPe	HPC	RMA
Probabilité	0,000	0,000	0,000	0,000	0,010	0,044	0,012	0,032	0,016

Globalement, les caractères méristiques analysés ne se sont pas révélés discriminants. Seul le nombre de branchiospines sur la partie inférieure du premier arc branchial (14-19) présente un mode de 16 dans la lagune Ebrié contre 17 dans les autres bassins (Figure 7).

L'analyse des 24 variables métriques et méristiques par l'ANOVA a permis d'évaluer les différences observées entre les populations considérées. Les différences sont statistiquement significatives pour 16 des 24

variables analysées. Les caractères tels que LPrPe, LDA, LA, LD, LPrA, HPC, LNP, LPrP, LPrD, contribuent à séparer très significativement ($p < 0,000$) la population de Grand-Lahou des trois autres. Par ailleurs, à ces variables s'ajoutent d'autres, dont la contribution toute aussi significative participe à la ségrégation de la population de Grand-Lahou de celle de la lagune Ebrié ou de la lagune Aby. Il s'agit, pour la lagune Ebrié, de ELLS, LTe, et DO ; pour la lagune Aby, de LIO, HC, LM, RMA. Quant aux caractères LPrPe, LDA, LA et LTe, ils discriminent la population de

la lagune Ebrié de celle de la lagune Aby ou du lac d'Ayamé. D'autres variables contribuent également mais de façon spécifique à séparer la souche de la lagune Ebrié de celles des deux bassins. Ce sont LD, LPrA, HPC, DO, LIO et HC pour la ségrégation d'avec la population de la lagune Aby et LM/RMA pour ce qui concerne la souche du lac d'Ayamé.

Une analyse de classification hiérarchique des échantillons (Figure 8) sépare la population de Grand Lahou des autres. Quant aux spécimens provenant de la lagune Ebrié, ils sont plus proches de ceux du lac d'Ayamé que de ceux de la lagune Aby. Par ailleurs, la répartition observée est semblable à celle obtenue par l'analyse discriminante.

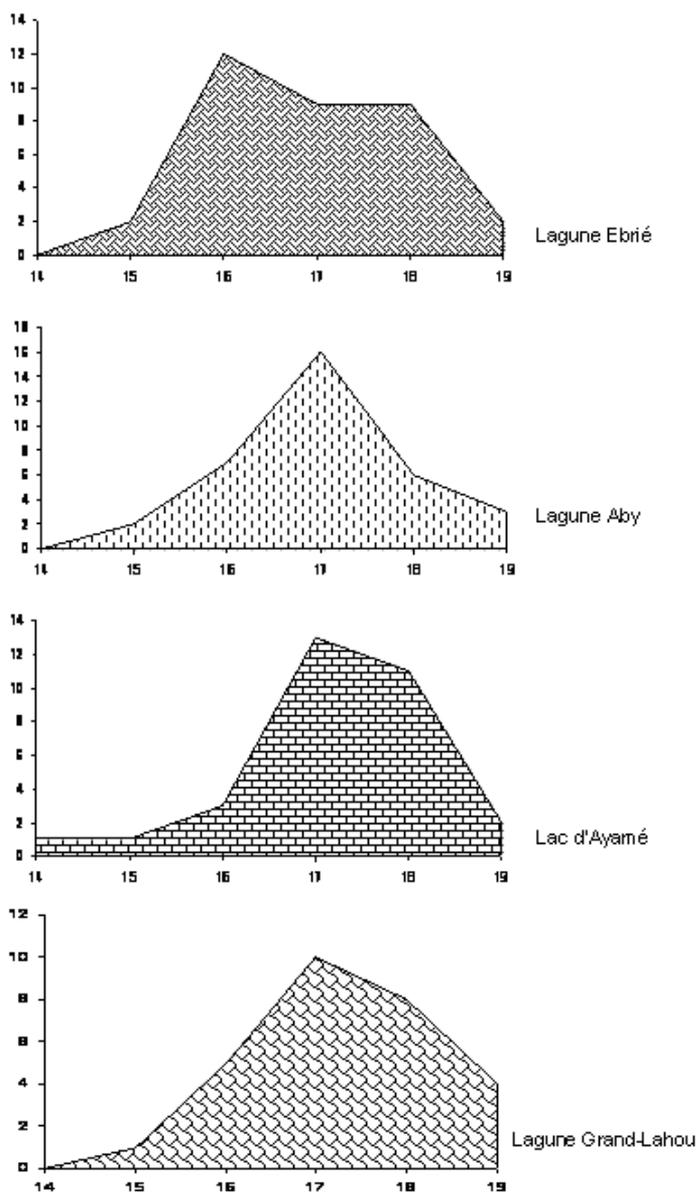


Figure 7 : Nombre de branchiostomes sur le premier arc branchial dans les différents échantillons de *Sarotherodon melanotheron melanotheron*

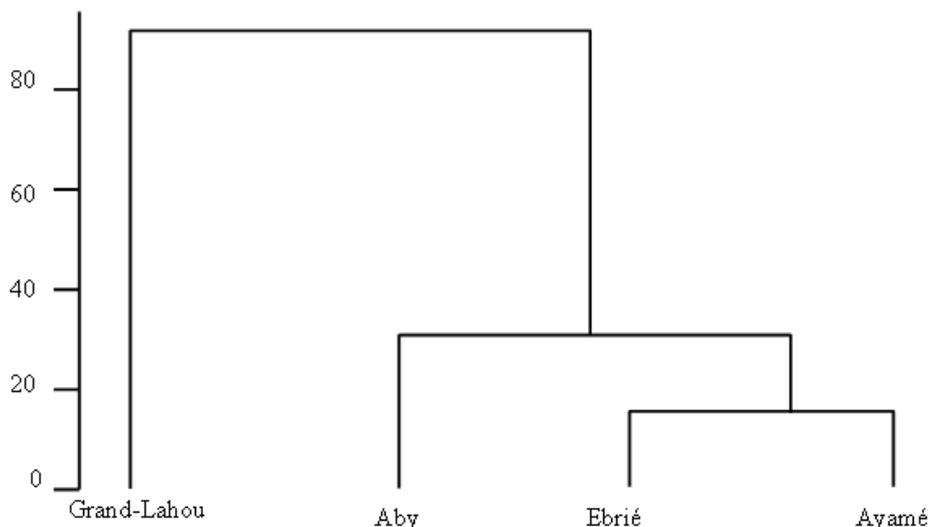


Figure 8 : Arbre montrant les proximités morphologiques entre les populations de *Sarotherodon melanotheron melanotheron*.

4. Discussion

Les populations de *Sarotherodon melanotheron* sont réparties en cinq sous-espèces morphologiques (Trewavas, 1983 ; Teugels et Thys van den Audernaerde, 2003), dont *S. m. melanotheron*, objet de la présente étude. L'appartenance des populations étudiées à cette sous-espèce est confirmée par plusieurs études morphologiques et/ou génétiques antérieures (e.g. Pouyaud et Agnèse, 1995 ; Adepo-Gourène *et al.*, 1998 ; Falk *et al.*, 2000).

Selon Trewavas (1983), chez *S. m. melanotheron*, le nombre de rayons à la nageoire dorsale varie de 25 à 29 avec une étendue de 10-12 pour les rayons mous et de 15-17 pour les rayons épineux. Nos travaux, avec une borne inférieure de 24 et une limite supérieure de 28, corroborent bien les données de l'auteur. En ce qui concerne les rayons épineux, un léger écart est observé entre les valeurs de la littérature (15-17) et celles obtenues (14-16 avec un mode de 15) au cours de ce travail (*cf.* 15 *versus* 14 relativement à la borne inférieure). Pour le nombre d'écaillés en ligne latérale, un léger écart est également observé par rapport aux limites de variations relevées dans la littérature : 27-30 avec un mode de 28-29. Les bornes inférieure et supérieure notées au cours de ce travail sont de 26-29 avec

un mode de 28 pour la ligne latérale supérieure et de 25-28 avec un mode de 27 pour le nombre d'écaillés de la ligne latérale inférieure. Quant aux données relatives au nombre de rayons mous anaux (8-10), de rayons épineux anaux (3) et de branchiospines sur la partie inférieure du premier arc branchial (14-19), elles sont conformes à ceux de Trewavas (1983) et de Teugels & Thys van den Audernaerde (2003).

Au total, outre la confirmation de l'appartenance de nos échantillons à la sous-espèce *S. melanotheron melanotheron* établie par les travaux antérieurs (*cf. supra*), les limites de variation des différents descripteurs méristiques analysés au cours de cette étude, cadrent assez bien avec celles des éléments essentiels de la diagnose faite par Trewavas (1983) et Teugels & Thys van den Audernaerde (2003). Les légers écarts observés au niveau de certains descripteurs sont attribués à la variabilité intrapopulationnelle.

Par ailleurs, treize des 24 descripteurs morphométriques analysés permettent de discriminer les populations du bassin de la Bia et des lagunes Grand-Lahou, Ebrié, et Aby. De ces treize caractères discriminants, dix séparent individuellement les trois populations de lagunes les unes des autres. Ce sont la longueur

préanale, la longueur dorsale - anale, la longueur prépectorale, la hauteur du pédoncule caudal, la longueur de base de la nageoire dorsale, la longueur prépelvienne, la longueur de la tête, la longueur prédorsale, la longueur de base de la nageoire anale et la largeur interorbitaire. Les six autres variables contribuent également mais de façon spécifique à séparer les populations. Ainsi la longueur de la nageoire pelvienne, la longueur de la nageoire pectorale, le diamètre de l'œil contribuent-ils avec les descripteurs précédents à séparer les spécimens de Grand-Lahou de ceux de la lagune Ebrié. Le nombre de rayons mous anaux, quant à lui, isole les individus de la lagune Aby de ceux de la lagune Grand-Lahou. Au total, neuf caractères (LPrPe, LDA, LA, LD, LPrA, HPC, LNP, LPrP, LPrD) discriminent l'échantillon de Grand-Lahou de celui d'Ayamé. Ce dernier se sépare de ceux de la lagune Ebrié (la longueur prépelvienne, la longueur de base de la nageoire anale, la longueur de la tête, la longueur dorso-anale, la longueur du museau et le nombre de rayons mous anaux) et de la lagune Aby (la longueur prépelvienne et la hauteur du corps) respectivement par quatre et deux caractères. Par ailleurs, les spécimens provenant du lac d'Ayamé semblent constituer deux sous-groupes, dont l'un se comporterait comme la population de la lagune de Grand-Lahou et l'autre comme celle de la lagune Ebrié. Ces deux groupes seraient essentiellement discriminés par les longueurs prépelvienne, préanale et prépectorale ; la longueur de la nageoire dorsale ; la longueur dorsale-anale ainsi que la hauteur du pédoncule caudal. Pour chacun de ces paramètres, environ le tiers des spécimens de ce lac présente des valeurs métriques élevées, similaires à celles observées pour l'échantillon de la lagune de Grand-Lahou ; alors que les autres spécimens de ce lac sont caractérisés par des intervalles de variations semblables à ceux observés dans la population de la lagune Ebrié.

L'existence d'une différenciation morphologique entre les populations de *S. m. melanotheron* étudiées est clairement mise en évidence particulièrement par les résultats de l'analyse discriminante et ceux de la classification hiérarchique des échantillons. Cette divergence est perceptible au niveau de la plupart des caractères métriques analysés surtout la longueur de la tête. Ce descripteur a déjà été cité

par Gourène & Teugels (1993) parmi les caractères les plus discriminants des souches d'un autre tilapia, *Oreochromis niloticus*. Par ailleurs, plusieurs études montrent que les traits morphologiques peuvent refléter certaines caractéristiques écologiques ou comportementales des poissons (Campbell, 1981 ; Huber *et al.*, 1997 ; Hjelm *et al.*, 2000). Ainsi, le diamètre de l'œil serait l'un des caractères les plus discriminants, naturellement soumis à la sélection et par conséquent héritable au sein de groupes d'espèces (Huber *et al.* 1997 ; Schliwen *et al.*, 2001). Ce descripteur pourrait, par conséquence, être considéré comme un trait écologique clé, lié à l'habitat des poissons. Une telle spécialisation est d'ailleurs observée généralement chez les cichlidés planctonivores de zones profondes, dont les individus adultes, de petite taille, se spécialiseraient dans l'exploitation des ressources de profondeur, avec prédominance de petites particules de nourriture, plus efficacement que ceux de plus grande taille. Ces derniers, pourraient en revanche mieux exploiter les ressources côtières, constituées de grands macro invertébrés benthiques et de nourriture allochtone telle que les insectes qui tombent des arbres environnants, comme c'est le cas pour plusieurs autres poissons (Hjelm *et al.*, 2000).

Selon Barlow, 1961 et Dyne *et al.* (1999), la variation de certains des descripteurs métriques (hauteur du corps, hauteur du pédoncule caudal, longueur du museau, longueur de la nageoire pectorale) et méristiques serait phénotypique car liée à l'environnement. Cependant, la différenciation morphologique relevée au cours de cette étude est associée à une différenciation génétique. En effet, l'analyse de dix locus microsatellites des échantillons, faisant l'objet du présent travail (données non publiées), a mis en évidence l'existence de forts déficits en hétérozygotes multilocus très significatifs dans tous les échantillons. Les populations sont donc génétiquement très différenciées. Ainsi, bien que le phénotype des poissons soit partiellement due à l'environnement, les divergences observées entre ces populations génétiquement différenciées suggèrent que les systèmes génétiques impliqués dans la mise en place des caractères morphologiques sont sous sélection en vue d'une meilleure adaptation aux environnements concernés. Les changements

morphologiques adaptatifs révélés au sein de ces populations pourraient donc traduire les phénomènes évolutifs en cours chez de *S. m. melanotheron*.

Selon Pouyaud *et al.* (1999), les déficits en hétérozygotes chez *S. melanotheron* sont dus à la pratique d'accouplements consanguins. La reproduction par petits groupes d'apparentés et les soins parentaux fournissent une base puissante pour la sédentarisation et la spéciation sympatrique ou micro allopatrique [e. g. Mayr (1963), Ribbink (1991), Schliewen *et al.* (1994)]. Selon Sato et Gashagaza (1997), dans tous les lacs, une spécialisation supplémentaire se produit pour les habitats. En effet, les faunes peuvent y être divisées en plusieurs fratries écologiques en fonction des préférences pour l'habitat (Moran *et al.*, 1994). L'adaptation des groupes d'individus apparentés à différents environnements conduit à une divergence morphologique (Schluter, 2000). Ce changement morphologique induit par l'environnement dans le phénotype rehaussera la probabilité de survie et de reproduction dans des environnements changeants ou nouveaux (Bouton *et al.*, 2002). Plusieurs auteurs (Wimberger, 1991 ; Losos *et al.*, 2000) ont montré que les divergences morphologiques contribuent à la spéciation. C'est d'ailleurs le cas pour la spéciation explosive subie par les cichlidés incubateurs buccaux dans les grands lacs d'Afrique de l'Est et dans les lacs de cratère du Cameroun (Fryer & Iles, 1972 ; Ribbink, 1988 ; Meyer *et al.* 1990 ; Danley & Kocher, 2001). Ces cichlidés ont divergé tôt dans leur radiation en des formes benthiques et pélagiques ou en clades habitant pour certains les rochers et pour d'autres le sable (Seehausen *et al.*, 1998 ; Nagl *et al.* 2000 ; Schliewen *et al.*, 1994). Une telle radiation a été observée chez un grand nombre d'autres groupes de poissons lacustres (Schluter & McPhail, 1993 ; Schluter, 1998). Ainsi comme le relèvent Danley & Kocher (2001), un clivage écologique précoce semble être commun aux radiations de poissons. Par ailleurs, ce phénomène s'observe également chez de nombreuses espèces animales. En effet, des modèles semblables de diversification ont pu être observés dans des systèmes terrestres de radiation très rapide : cas de la spéciation allopatrique des lézards du genre *Anolis* (Losos *et al.*, 1998) et des pinsons de Darwin (Stern & Grant, 1996). Au cours de la divergence

écologique, la sélection favorisera les systèmes génétiques qui préservent la plasticité phénotypique lorsque le nouvel environnement est suffisamment fluctuant (Slatkin & Lande, 1976). Ces systèmes génétiques préadapteront ainsi les populations aux possibles changements soudains et permanents de l'environnement. Ils préserveront aussi la possibilité de futures réponses évolutives (Schlichting & Pigliucci, 1998). Les approches théoriques montrent qu'une divergence écologique similaire est possible en sympatrie si, par exemple, une source de nourriture inexploitée est disponible dans l'habitat (Dieckmann & Doebeli, 1999).

5. Conclusion,

le présent travail révèle l'existence de divergences morphologiques très importantes et significatives entre les taxons étudiés. La variation de certains caractères morphométriques est phénotypique cependant, les divergences morphologiques observées sont soutenues par des différenciations génétiques. De sorte que les changements morphologiques adaptatifs observés pourraient impliquer des phénomènes évolutifs au sein des populations de *S. m. melanotheron*. La variation de certains des caractères les plus discriminants chez les populations étudiées est conditionnée par l'environnement cependant, la description des différentes unités taxinomiques observées peut être aisément envisagée dans le cadre d'une approche globale reposant sur la combinaison des autres descripteurs discriminants révélés par cette étude.

Nos données, en mettant en évidence les divergences morphologiques existant entre les souches de *S. m. melanotheron*, ouvrent de nouvelles voies de recherche sur les phénomènes évolutifs probables qui ont cours au sein de cette sous-espèce, voire de l'espèce *S. melanotheron*. Des études complémentaires concernant l'environnement écologique des souches, l'éthologie alimentaire et le comportement reproducteur permettraient une meilleure connaissance de ces populations mais aussi une meilleure appréciation des phénomènes évolutifs auxquels elles sont soumises.

Références citées

- Adepo-Gourène B., Pouyaud L., Teugels G.G., Hansens M.M. & Agnèse, J.-F., 1998. Morphological and genetic differentiation of West African populations of *Sarotherodon melanotheron* Rüppell, 1852 (Teleostei, Cichlidae). In: Agnèse, J.-F. Ed., *Genetics and Aquaculture in Africa*. 1-4 April 1998 ORSTOM "Colloques et Séminaires", Paris, pp. 189–198.
- Albaret J.J., 1987. Les peuplements de poissons de la Casamance (Sénégal) en période de sécheresse. *Rev. Hydrobiol. Trop.* **20**: 291-310.
- Barlow G.W., 1961. Causes and significance of morphological variation in fishes. *Systematic Zoology* **10**, 105-117.
- Bouton N., Witte F. & Van Alphen J. J. M., 2002. Experimental evidence for adaptive phenotypic plasticity in a rock-dwelling cichlid fish from Lake Victoria. *Biol. J. Linn. Soc.* **77**: 185–192.
- Campbell K.L.I., 1981. Fishes of the Genus *Sarotherodon* (Pisces, Cichlidae) of springs along the N. Ewaso Ngiro, Kenya. *J. East. Afr. Nat. Hist. Soc. & Nat. Mus.* **173**: 1-12.
- Danley P.D. & Kocher T. D., 2001. Speciation in rapidly diverging systems: lessons from Lake Malawi. *Mol. Ecol.* **10**: 1075–1086.
- Dieckmann U. & Doebeli M., 1999. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature* **400**: 354–357.
- Dyne J., Magnan P, Bernatchez L., & Rodriguez M.A., 1999. Genetique and morphological variation between two forms of lacustrine brook charr. *J. Fish Biol.* **54**, 955-972.
- Fagade S.O., 1971. The food and feeding habits of *Tilapia* species in the Lagos lagoon. *J. Fish Biol.* **3**: 151-156.
- Falk T.M., Teugels G.G., Abban E.K., Villwock W. & Renwranz L., 2000. Morphometric and allozyme variation in the black-chinned tilapia *Sarotherodon melanotheron* (Perciformes, Cichlidae), with a revision of the subspecies complex. *J. Nat. Hist.* **34**: 1849– 1863.
- Fryer G. & Iles T.D., 1972. *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa*. Oliver & Boyd (Eds.), London, 641 pp.
- Gourène G. & Teugels G.G., 1993. Différenciation morphologique de souches des tilapias *Oreochromis niloticus* et *O. aureus* (Teleostei ; Cichlidae) utilisées en pisciculture. *Cybium* **17** (4): 343-355.
- Gourène G., Teugels G.G., Huguény B. & Thys van den Audenaerde D.F.E., 1999. Evolution de la biodiversité ichthyologique d'un bassin ouest africain après la construction d'un barrage. *Cybium* **23**: 147-160.
- Hjelm J., Persson L. & Christensen B., 2000. Growth, morphological variation and ontogenetic niche shifts in perch (*Perca fluviatilis*) in relation to resource availability. *Oecologia* **122**: 190–199.
- Huber R., van Staden M., Kaufman L.S. & Liem K.F., 1997. Microhabitat use, trophic patterns, and the evolution of brain structure in african cichlids. *Br. Behav. Evol.* **50**: 167–182.
- Koné T. & Teugels G.G., 1999. Données sur la reproduction d'un tilapia estuarien (*Sarotherodon melanotheron*) isolé dans un lac de barrage ouest africain. *Aquat. Living Resour.* **12** : 289-293.
- Krause J., Loader S.P., McDermott J. and Ruxton G.D., 1998. Refuge use by fish as a function of body length related metabolic expenditure and predation risks. *Proc. R. Soc. London, Ser. B.* **265**, 2373–2379.
- Legendre M. & Ecoutin J.M., 1989. Suitability of brackish water tilapia species from the Ivory Coast for lagoon aquaculture. I - Reproduction. *Aquat. Living Resour.* **2**: 71-79.
- Legendre M. & Trébaol L., 1991. Efficacité de l'incubation buccale et fréquence de ponte de *Sarotherodon melanotheron* en milieu d'élevage (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). In *Proceeding of the 3rd International Symposium on Tilapia in aquaculture*. 11-16 Nov. 1991, ICLARM/CRO, Abidjan, Côte d'Ivoire.
- Losos J.B., Creer D.A., Glossip D., Goellner R., Hampton A., Roberts G., Haskell N., Taylor P. & Ettling J., 2000. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in the hindlimb of the lizard *Anolis sagrei*. *Evolution* **54**: 301–305.
- Mayr E., 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Harvard.
- Melard C., 1999. Bases biologiques de l'aquaculture. Notes de cours, Université de Liège, Belgique, 238 pages.
- Meyer A., Kocher T.D., Basabiwaki P. & Wilson A.C., 1990. Monophyletic origin of Lake Victoria

- cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. *Nature* **347**: 550-553.
- Moran P., Kornfield I. & Reinthal P., 1994. Molecular systematics and radiation of the haplochromine cichlids (Teleostei: Perciformes) of Lake Malawi. *Copeia* 274-88.
- Nagl S., Tichy H., WE M., Takezaki N., Takahata N. & Klien J., 2000. The origin and age of haplochromine fishes in Lake Victoria, East Africa. *Proc. R. Soc. London, Ser. B* **267**: 1049-1061.
- Panfili J., Durand J.D., Diop K., Gourène B. & Simier M., 2005. Fluctuating asymmetry in fish otoliths and heterozygosity in stressful estuarine environments (West Africa) *Marine and Freshwater Research* **56**: 505-516.
- Philippart J. & Ruwet J.C., 1982. Ecology and distribution of Tilapias. In: Pullin R.S.V., Lowe-McConnell R.H. Eds., *The biology and culture of Tilapias*. ICLARM Conf. Proc. Manilla, Philippines, pp. 16-60.
- Pouyaud L. & Agnès J.-F., 1995 a. Phylogenetic relationships between 21 species of three tilapiine genera *Tilapia*, *Sarotherodon*, and *Oreochromis* using allozyme data. *J. Fish Biol.* **47**: 26-38.
- Pouyaud L., Desmarais E., Chenuil A., Agnès J.-F., et Bonhomme F., 1999. Kin cohesiveness and possible inbreeding in the mouthbrooding tilapia *Sarotherodon melanotheron* (Pisces Cichlidae). *Mol. Ecol.* **8**: 803-812
- Ribbink A.J., 1988. Evolution and speciation of African cichlids. In Lévêque C, Bruton MN, Ssentongo GW Eds., *Biology and Ecology of African Freshwater Fishes*. ORSTOM, Paris, **216**: 35-51.
- Ribbink A.J., 1991. Distribution and ecology of the cichlids of the African Great Lakes. In: Keenleyside MHA Ed., *Cichlid Fishes, Behaviour, Ecology and Evolution*. Chapman & Hall, London, pp. 36-59.
- Sato T. & Gashagaza M.M., 1997. Shellbrooding cichlid fishes of Lake Tanganyika: their habits and mating systems. In: H. Kawanabe, M. Hori, M. Nagoshi Eds., *Fish Communities in Lake Tanganyika*, Sakyo-ku, Japan: Kyoto Univ. Press, pp. 221-40.
- Seehausen O., Lippitsch E., Bouton N. & Zwennes H., 1998. Mbipi, the rockdwelling cichlids of Lake Victoria: description of three new genera and fifteen new species (Teleostei). *Ichthyol. Explor.Freshw.* **9**:129-228.
- Schliwen U.K., Tautz D. & Pääbo S., 1994. Sympatric speciation suggested by monophyly of crater lake cichlids. *Nature* **368**: 629-632.
- Schilewen U., Rassmann K., Markmann M., Markert J., Kocher T. & Tautz D., 2001. Genetic and ecological divergence of a monophyletic cichlid species pair under fully sympatric conditions in Lake Ejagham, Cameroon. *Mol. Ecol.* **10**: 1471-1488.
- Schlichting C.D. & Pigliucci M., 1998. *Phenotypic evolution. A reaction norm perspective*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Schluter D., 1998. Ecological causes of speciation. In Howard D. and Berlocher S. Eds. *Endless Forms: Species and Speciation*, Oxford University Press, pp. 114-129.
- Schluter D., 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, 288p.
- Schluter D. & McPhail J.D., 1993. Character displacement and replicate adaptive radiation. *Trends in Ecol.& Evol.* **8** (6): 197-200.
- Slatkin M. & Lande R., 1976. Niche width in a fluctuating environment-density independent model. *Americ. Nat.* **110**: 31-55.
- Stern D.L. & Grant P.R., 1996. A phylogenetic reanalysis of allozyme variation among populations of Galapagos finches. *Zool. J. Linn. Soc.*, **118**: 119-134.
- Teugels G. G. & Thys van den Audenaerde D. F. E., 2003. Cichlidae. In Lévêque, D. Paugy et G.G. Teugels Eds., *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest. Tome II.C.*, ORSTOM (Paris)/MRAC (Tervuren) : 714-779.
- Trewavas, E., 1983. *Tilapiine fishes of the genera Sarotherodon, Oreochromis, and Danakilia*. British Museum (Natural History) London, 583p.
- Vanga A.F., Gourène G. & Ouattara M., 2002. Impact de la pêche sur la disposition en poisson dans les régions des lacs d'Ayamé et de Buyo (Côte d'Ivoire). *Arch. Scient. CRO*. Abidjan, **XXII** (2) 1-12.
- Wimberger P.H., 1991. Plasticity of jaw and skull morphology in the Neotropical cichlids *Geophagus brasiliensis* and *G. steindachneri*. *Evolution* **45**: 1545-1563.