

**Premières données
sur les relations génétiques entre
onze espèces ouest-africaines de Mormyridae
(Teleostei, Osteichthyes)**

Jean-François AGNÈSE (1, 2) et Rémy BIGORNE (3)

RÉSUMÉ

Une étude du polymorphisme des protéines enzymatiques a été entreprise sur vingt-deux échantillons représentant onze espèces appartenant à cinq genres de Mormyridae. Seize locus ont pu être étudiés. Les espèces étudiées des genres Petrocephalus et Marcusenius sont génétiquement bien individualisées à l'inverse des espèces étudiées des genres Mormyrops, Hippopotamyrus et Pollimyrus qui apparaissent très proches. L'existence de trois espèces récemment décrites de Petrocephalus est confirmée, et la position particulière de la population du Niger de P. bovei est mise en évidence. Les résultats présentés ici sont une première approche des relations génétiques au sein de cette famille. Ils montrent que l'étude du polymorphisme des protéines enzymatiques devrait permettre de clarifier l'histoire évolutive, la biogéographie et la systématique de ce groupe de Poissons.

MOTS CLÉS : Mormyridae — Phylogénie — Afrique de l'Ouest — Polymorphisme enzymatique — Systématique.

ABSTRACT

FIRST DATA ON GENETIC RELATIONSHIPS BETWEEN ELEVEN SPECIES OF WEST AFRICAN MORMYRIDAE
(TELEOSTEI, OSTEICHTHYES)

Enzyme variability at 16 presumptive loci was studied by standard starch gel electrophoresis in 22 samples of eleven species belonging to five genera of the Mormyridae family. Species of Petrocephalus and Marcusenius are genetically well individualized while those of genera Mormyrops, Hippopotamyrus and Pollimyrus are closely related. The results presented here are a first approach of the genetic relationships within the family. They show that enzymatic studies might allow to clarify evolutionary history and systematic relationships within the Mormyridae family.

KEY WORDS : Mormyridae — Phylogeny — West Africa — Enzymatic polymorphism — Systematics.

(1) Laboratoire de génétique, Institut des sciences de l'évolution, USTL, 34095 Montpellier-II.

(2) Laboratoire de génétique, Centre de recherches océanologiques, BP V18 Abidjan, Côte-d'Ivoire.

(3) Orstom, BP 1984 Conakry, Guinée.

INTRODUCTION

Depuis la révision générique des Mormyridae sur des bases ostéologiques par TAVERNE (1971 a, 1971 b, 1972), des mises au point taxinomiques concernant la plupart des genres rencontrés en Afrique de l'Ouest ont été publiées récemment (JÉGU et LÉVÈQUE, 1984; LÉVÈQUE et BIGORNE, 1985 a, 1985 b; BIGORNE, 1987, 1989). Malgré cela, la systématique des Mormyridae, et en particulier celle du genre *Petrocephalus* (MARCUSEN, 1854), pose encore de nombreux problèmes dans l'ensemble de son aire de répartition. Les études morphométriques ne permettant pas de répondre à la totalité des questions soulevées, nous avons ici entrepris l'analyse du polymorphisme enzymatique car elle a souvent été employée avec succès pour résoudre des problèmes de systématique chez les poissons (GOODFELLOW *et al.*, 1984; MCANDREW et MAJUMDAR, 1984; STEIN *et al.*, 1985; ABBAN et SKIBINSKI, 1988). Le but du présent travail est d'évaluer les possibilités de cette technique sur les poissons de la famille des Mormyridae en comparant vingt-deux échantillons (onze espèces) appartenant à cinq des onze genres présents en Afrique de l'Ouest.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les localités de collecte et la taille des échantillons analysés sont présentées dans la figure 1 et le tableau I. Les déterminations des spécimens ont été faites d'après les clés de DAGET (1954), JÉGU et LÉVÈQUE (1984), LÉVÈQUE et BIGORNE (1985 a), BIGORNE (1987) et BIGORNE et PAUGY (1991) en suivant la nomenclature fournie par GOSSE (1984). Les douze espèces étudiées sont : *Petrocephalus bovei* (Valenciennes, 1846), *P. pellegrini* Poll, 1941, *P. simus* (*sensu* Daget, 1954), *P. soudanensis* Bigorne et Paugy, 1991, *P. pallidomaculatus* Bigorne et Paugy, 1991, *P. levequei* Bigorne et Paugy, 1991, *Pollimyrus petricolus* (DAGET, 1954), *Mormyrops caballus* Pellegrin, 1927, *Hippopotamyrus paugyi* Lévêque et Bigorne, 1988, *Marcusenius senegalensis* (STEINDACHNER, 1870), *M. mento* (BOULENGER, 1890) *M. thomasi* (BOULENGER, 1916).

Les spécimens analysés ont été déposés au (tabl. I), à l'exception de *P. soudanensis* et *P. pallidomaculatus* dont de nombreux exemplaires de même origine y figurent déjà en collection.

Des prélèvements de muscles squelettiques (0,5 cm³) ont été effectués sur les spécimens immédiatement après leur capture et conservés dans l'azote liquide puis à une température de - 80 °C

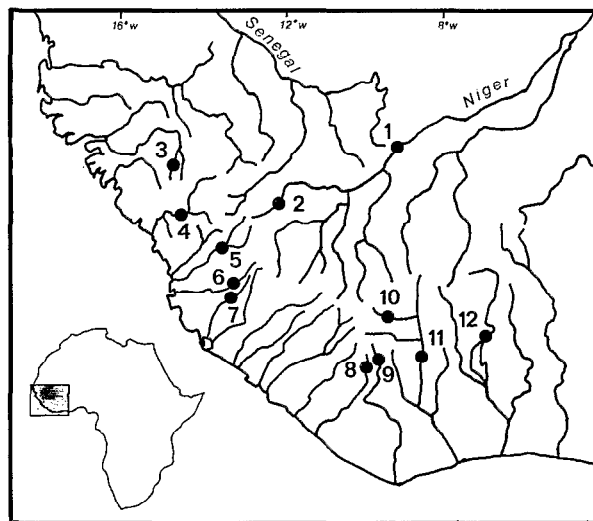


FIG. 1. — Localité de récoltes des échantillons. Cf. tabl. I pour l'identification des populations.
Sampling stations. Refer to tabl. I for populations identification.

(- 30 °C pour les spécimens de *Petrocephalus soudanensis* et *P. pallidomaculatus*) au laboratoire jusqu'à leur analyse quelques mois plus tard. Les homogénats et leur analyse par électrophorèse sur gel d'amidon ont été réalisés suivant les protocoles de PASTEUR *et al.* (1987). Les locus ont été numérotés en commençant par la partie cathodique du gel et les allèles ont été désignés en fonction de leur mobilité relative par rapport au plus commun noté « 100 ». Les allèles migrant vers la cathode sont précédés du signe « - ».

Cinq systèmes de tampon ont été utilisés pour révéler 11 des systèmes enzymatiques les plus étudiés chez les poissons :

- PC 6,3 pour AAT-1 (Enzyme Commission n° 1.6.1.1), GLO (E. C. 4.4.1.5), PGDH (E. C. 1.1.1.8).
- TM 6,9 pour MDH-1 et MDH-2 (E. C. 1.1.1.37), PGM (E. C. 2.7.5.1), PRÔT-2 et PRÔT-3 (protéines générales).
- TC 6,7 pour LDH-1 et LDH-2 (E. C. 1.1.1.27), G6PDH (E. C. 1.1.1.41).
- POULIK pour GPI-1 et GPI-2 (E. C. 5.3.1.9).
- TC 8,0 pour ME (E. C. 1.1.1.40), AK (E. C. 2.7.4.3), CK (E. C. 2.7.3.2).

cette analyse de deux manières : par transformation des fréquences alléliques d'une part en distances génétiques et d'autre part en états de caractères. Ces deux procédures ont été utilisées afin de comparer si les résultats obtenus dépendaient du type d'analyse utilisée. Pour le traitement par distances génétiques, l'indice de distance de NEI (1972) a été utilisé afin de

TABLEAU I

Origine des échantillons, station, abréviations (Ab.), taille de l'échantillon (N.) et numéro d'enregistrement (Nu.) au Muséum national d'histoire naturelle de Paris

Origin, station, abbreviations (Ab.), sample size (N.) and register number (Nu.) at the Muséum national d'histoire naturelle de Paris

Echantillon	Origine Bassin	Rivière	Pays	Station	Ab.	N.	Nu.
Petrocephalus bovei	Sassandra	Férédougouba	Côte-d'Ivoire	10	PBf	6	MNHN 1989-1868
	Sassandra	Sassandra	Côte-d'Ivoire	11	PBs	6	-- -- -1867
	Bandama	Bandama	Côte-d'Ivoire	12	PBb	5	-- -- -1871
	Niger	Tinkisso	Guinée	2	PBn	3	-- -- -1858
	(*) Little Scarcies	Kaba	Sierra Leone	5	PBk	1	-- -- -1855
	(*) Pampana	Pampana	Sierra Leone	7	PBk	3	-- -- -1851
P. pellegrini	Rokel	Séli	Sierra Leone	6	PBr	3	-- -- -1854
	Nipoué	Nipoué	Côte d'Ivoire	8	PFn	5	-- -- -1869
	Cavally	Cavally	Côte d'Ivoire	9	PFc	5	-- -- -1870
P. soudanensis	Niger	Niger	Mali	1	PS	3	
P. pallidomaculatus	Niger	Niger	Mali	1	PP	4	
P. levequei	Konkouré	Konkouré	Guinée	4	PLk	4	-- -- -1857
	Little Scarcies	Kaba	Sierra Leone	5	PLL	3	-- -- -1856
	Pampana	Pampana	Sierra Leone	7	PLp	6	-- -- -1852
	Rokel	Séli	Sierra Leone	6	PLr	3	-- -- -1853
Pollimyrus petricolus	Niger	Tinkisso	Guinée	2	POL	1	-- -- -1862
Mormyrops caballus	(#) Konkouré	Konkouré	Guinée	4	MPS	1	-- -- -1864
	(#) Pampana	Pampana	Sierra Leone	7	MPS	1	-- -- -1863
Hippopotamyrus paugyi	Little Scarcies	Kaba	Sierra Leone	5	HP	1	-- -- -1866
Marcusenius senegalensis	Corubal	Koundiouol	Guinée	3	MS	5	-- -- -1865
M. mento	Pampana	Pampana	Sierra Leone	7	MM	2	-- -- -1860
M. thomasi	Pampana	Pampana	Sierra Leone	7	MT	1	-- -- -1859

(*) et (#) individus possédant des génotypes semblables et regroupés au sein du même échantillon respectivement PBk et MPS
(* and (#) specimens having same genotypes and merged into the same sample, respectively PBk and MPS)

construire une matrice de distances génétiques entre les échantillons à partir de leurs fréquences alléliques. Cette matrice a été ensuite traitée par le programme Fitch (Package Phylip de J. Felsenstein) utilisant l'algorithme de FITCH et MARGOLIASH (1967) pour construire le réseau rendant compte de la matrice de distances. Ce programme autorise des taux d'évolution différents dans les lignées (absence d'une horloge moléculaire). Pour le traitement par états de caractères, la matrice de fréquences alléliques précédente est transformée en une matrice de présence-absence d'allèles : quand un allèle est présent au moins une fois dans un échantillon, il est représenté par un «1», lorsqu'il est absent, il est représenté par un «0»; les données manquantes sont codées «?». Cette nouvelle matrice a été traitée par le programme Mix (Package Phylip) qui utilise l'algorithme de parcimonie de Wagner (ECK et DAYHOFF, 1966; KLUGE et FARRIS, 1969). Cet algorithme donne le réseau phylogénétique le plus court rendant compte de la matrice de départ.

Les deux programmes utilisés Fitch et Mix étant sensibles à l'ordre des populations dans les matrices

de données, nous avons à chaque fois effectué plusieurs traitements afin de vérifier la stabilité des réseaux obtenus.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les deux spécimens de *Mormyrops caballus* Pellegrin, 1907 étudiés provenant de deux bassins différents ont les mêmes génotypes à tous les locus observés. Les spécimens de *Petrocephalus bovei* de la Kaba et du Pampana ont également les mêmes génotypes. Ces individus ont donc été regroupés pour l'analyse des résultats, en deux échantillons MPS d'une part et PBk d'autre part.

Parmi les seize locus étudiés (tabl. II), un seul s'est révélé monomorphe (MDH-1) dans l'ensemble des dix-huit échantillons. Deux locus possèdent un polymorphisme important : PGM et GPI-1 avec, respectivement, six et sept allèles. Il existe une activité enzymatique amino-aspartate transférase dans la partie anodique des gels pour laquelle nous n'avons pu donner une interprétation génétique et dont nous

TABLEAU II
Fréquences alléliques observées dans les différents échantillons de Mormyridae étudiés
Observed allelic frequencies in the different samples of Mormyridae studied

Locus	Allèles	Echantillons (*)																			
		PBf	PBs	PBb	PBn	PBk	PBr	PLl	PLp	PLr	PLk	PPn	PPc	PP	PS	POL	MPS	HP	MS	MM	MT
MDH-1	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
MDH-2	70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.75	-	-	-	-	-	-	-	-
PGM	70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.25	.10	.17	-	-	-	-	-	-	-	-
	80	-	.08	-	1	-	-	1	1	1	.75	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	90	.42	.67	.90	-	1	.33	-	-	-	-	.90	.83	-	-	-	-	-	-	-	-
	100	.08	.17	.10	-	-	.67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.29	1	1
	110	.50	.08	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.71	-	-
	120	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-
CK	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
	90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-
	110	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1
AK	80	-	-	-	-	-	-	.17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	90	-	-	-	-	-	.33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	100	1	1	1	-	1	.67	.83	1	1	1	1	1	.83	-	1	1	1	1	1	1
	110	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	.17	1	-	-	-	-	-	-
PROT-2	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-	-	-	1	1	1	1
	150	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-
PROT-3	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-	-	-	1	1	1	1
	105	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-
G6PDH	80	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
	90	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-
	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1

(*) Cf. tabl. I pour la taille des échantillons et les abréviations

(*) Cf. tabl. I for samples size and abbreviations

n'avons pas tenu compte. Lors de la coloration des protéines générales présentes dans le muscle, trois protéines majoritaires sont visibles dans la partie anodique du gel, la première (PROT-1) est en fait le locus CK (nous avons observé le même niveau de

migration et les mêmes génotypes aux locus PROT-1 et CK pour chaque individu analysé).

Les fréquences alléliques observées sont reportées dans le tableau II. Lorsque la taille de l'échantillon était supérieure ou égale à 5, et que, à un locus

TABLEAU II

suite
continued

Locus	Allèles	Echantillons																				
		PBf	PBs	PBb	PBn	PBk	PBr	PLL	PLp	PLr	PLk	PPn	PPc	PP	PS	POL	MPS	HP	MS	MM	MT	
GPI-1	70	.10	.08	.10	-	-	-	-	-	-	.12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	80	-	.42	.80	-	-	.17	.34	-	.66	.88	-	-	.25	-	1	1	1	-	-	-	
	90	.90	.42	-	-	-	-	.33	-	.17	-	.50	.80	.25	-	1	-	-	-	-	-	-
	100	-	.08	.10	-	1	.83	.33	1	.17	-	-	-	.38	-	-	-	-	-	-	-	-
	110	-	-	-	.50	-	-	-	-	-	-	.50	.20	.12	1	-	-	-	-	1	-	-
	120	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
	130	-	-	-	.50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GPI-2	80	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.75	-	-	-	-	-	-	-	
	90	-	-	-	-	-	.67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	100	.92	.92	.70	1	1	.33	.67	1	1	.13	1	.75	.25	1	-	.25	-	-	-	1	
	110	.08	.08	.30	-	-	-	.33	-	-	.87	-	.25	-	-	1	.75	1	1	1	-	
ME	90	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	.50	-	-	1	-	1	1	1	1	1	
	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.50	1	1	-	-	-	-	-	-	-	
	110	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	
GLO	90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	
	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-	1	1	1	1	
AAT-1	-90	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	-100	1	1	1	-	1	.67	1	1	1	1	1	1	-	-	-	-	1	1	-	-	
	-110	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	1	
	-115	-	-	-	-	-	.33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
LDH-1	80	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1	1	
	120	1	1	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	
LDH-2	80	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1	1	
	85	.08	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	100	.92	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	
	abs	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	
PGDH	90	-	.25	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	-	-	-	
	95	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	
	100	.80	.75	-	1	-	-	1	1	1	1	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-	
	110	.20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

donné, plusieurs allèles ont été mis en évidence, nous avons vérifié que les fréquences observées des génotypes n'étaient pas significativement différentes des fréquences attendues sous les conditions d'équilibre de Hardy-Weinberg.

L'analyse de nos résultats par la méthode des distances génétiques et celle des caractères alléliques donnent des résultats comparables.

Le réseau de la figure 2, construit à partir de la matrice de distances génétiques (tabl. III), est parmi

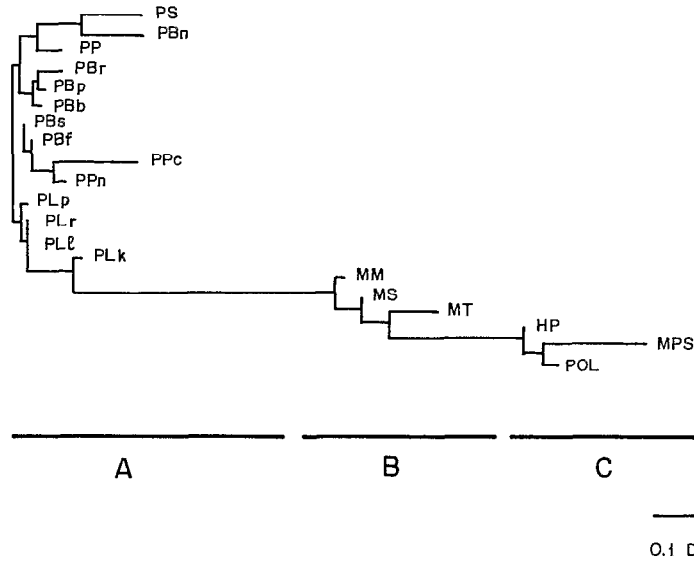


FIG. 2. — Dendrogramme obtenu avec le programme Fitch (package Phylip) à partir de la matrice de distances de NEI (1972), montrant les relations génétiques entre les 20 échantillons (cf. tabl. I pour les tailles d'échantillons et les abréviations).
 Dendrogram obtained with Fitch program (Phylip package) from the distances matrix, showing the genetic relationships between the twenty samples (cf. tabl. I for samples size and abbreviations).

TABLEAU III
 Distances génétiques de NEI (1972) entre les échantillons
 Nei's (1972) genetic distances between samples

Echantillons *	PBf	PBs	PBb	PBn	PBk	PBr	PLl	PLp	PLr	PLk	PPn	PPc	PP	PS	POL	MPS	HP	MM	MT
PBs	0.02																		
PBb	0.13	0.05																	
PBn	0.34	0.32	0.45																
PBk	0.14	0.08	0.05	0.45															
PBr	0.19	0.13	0.09	0.45	0.07														
PLl	0.08	0.06	0.15	0.25	0.17	0.19													
PLp	0.11	0.07	0.15	0.30	0.09	0.18	0.06												
PLr	0.08	0.05	0.14	0.25	0.17	0.20	0.01	0.06											
PLk	0.22	0.17	0.22	0.44	0.34	0.32	0.11	0.22	0.13										
PPn	0.10	0.09	0.19	0.40	0.19	0.28	0.16	0.14	0.16	0.30									
PPc	0.06	0.05	0.11	0.21	0.12	0.21	0.11	0.17	0.11	0.12	0.12								
PP	0.06	0.05	0.11	0.21	0.12	0.21	0.11	0.17	0.11	0.12	0.12	0.12							
PS	0.06	0.05	0.11	0.21	0.12	0.21	0.11	0.17	0.11	0.12	0.12	0.12	0.12						
POL	1.29	1.41	1.48	1.99	1.60	1.65	1.40	1.64	1.53	1.08	1.18	1.07	1.38	1.87					
MPS	1.58	1.46	1.56	1.93	1.94	2.03	1.44	1.61	1.37	1.20	1.29	1.41	1.73	2.32	0.23				
HP	1.60	1.39	1.11	2.06	1.38	1.35	1.47	1.70	1.45	0.98	1.36	1.32	1.38	1.87	0.06	0.21			
MM	0.93	0.91	0.98	1.14	0.98	0.96	1.02	1.01	0.96	0.92	0.80	0.83	0.88	0.95	0.40	0.65	0.47	0.28	
MT	0.93	0.91	0.98	1.14	0.98	0.96	1.02	1.01	0.96	0.92	0.80	0.83	0.88	0.95	0.40	0.65	0.47	0.28	
MS	0.84	0.77	0.63	1.35	0.81	0.78	0.84	0.99	0.84	0.55	0.79	0.75	0.88	1.17	0.39	0.57	0.27	0.09	0.33

(*) Cf. tabl. I pour la taille des échantillons et les abréviations
 (*) Cf. tabl. I for samples size and abbreviations

tous ceux obtenus grâce au programme Fitch, celui pour lequel la somme des carrés des écarts (entre les distances sur le réseau et les distances de la matrice) est la plus faible (11,32), c'est-à-dire celui montrant la meilleure adéquation avec la matrice de distances.

La figure 3 montre l'un des réseaux de Wagner, parmi les plus parcimonieux, obtenu grâce au traitement de la matrice présence/absence d'allèles par le programme Mix.

Les deux analyses individualisent trois groupes :

- groupe A, les espèces du genre *Petrocephalus* ;
- groupe B, les espèces du genre *Marcusenius* ;
- groupe C, les espèces des genres *Pollimyrus*, *Hippopotamyrus* et *Mormyrops*.

Dans chaque cas, le groupe B occupe une place intermédiaire entre A et C. Cette structure n'est pas affectée par l'organisation des échantillons dans la matrice. En revanche, les relations entre les échantillons du groupe A y sont sensibles bien que quatre agglomérations restent invariantes : (1) tous les échantillons de l'espèce *P. bovei*, à l'exception de celui du Niger que l'on retrouve toujours associé avec *P. simus* (2), (3) les deux échantillons de *P. pellegrini* qui restent toujours ensemble, ainsi que les trois échantillons de l'espèce *P. levequei* (4).

Nous avons pu reconnaître respectivement dans les groupes A et B les espèces des genres *Petrocephalus* et *Marcusenius*. Les espèces étudiées des trois autres genres (*Mormyrops*, *Hippopotamyrus* et *Pollimyrus*) composant le groupe C semblent moins différenciées génétiquement. En effet, la distance génétique maximale intra-groupe est $d=0,23$ entre *Mormyrops caballus* d'une part, et *Hippopotamyrus paugyi* ou *Pollimyrus petricolus* d'autre part, alors que la distance maximale à l'intérieur du groupe A entre *Petrocephalus bovei* du Niger et *Petrocephalus pellegrini* du Cavally est de 0,70.

Au sein du genre *Petrocephalus* (groupe A), les exemplaires de *P. bovei* du Niger en Guinée sont nettement différenciés des autres échantillons de la même espèce (Côte-d'Ivoire et Sierra Leone). La distance génétique moyenne entre *P. bovei* du Niger et les autres *P. bovei* est de 0,42 alors qu'elle est de 0,21 entre ces derniers et le reste des *Petrocephalus*. Elle n'est plus que de 0,09 entre les cinq populations de *P. bovei* de Côte-d'Ivoire et de Sierra Leone. Bien qu'il n'existe pas de relation directe entre quantité de divergence génétique et statut taxinomique, la forte différenciation des *P. bovei* du Niger suggère que le sous-genre *P. bovei* recouvre effectivement deux taxons dont il reste à préciser la position systématique.

Dans le Niger, nous obtenons confirmation du statut spécifique de *P. pallidomaculatus*. La faible différence de livrée existant entre *P. pallidomaculatus* et *P. bovei* du Niger, sans autre différence morpho-

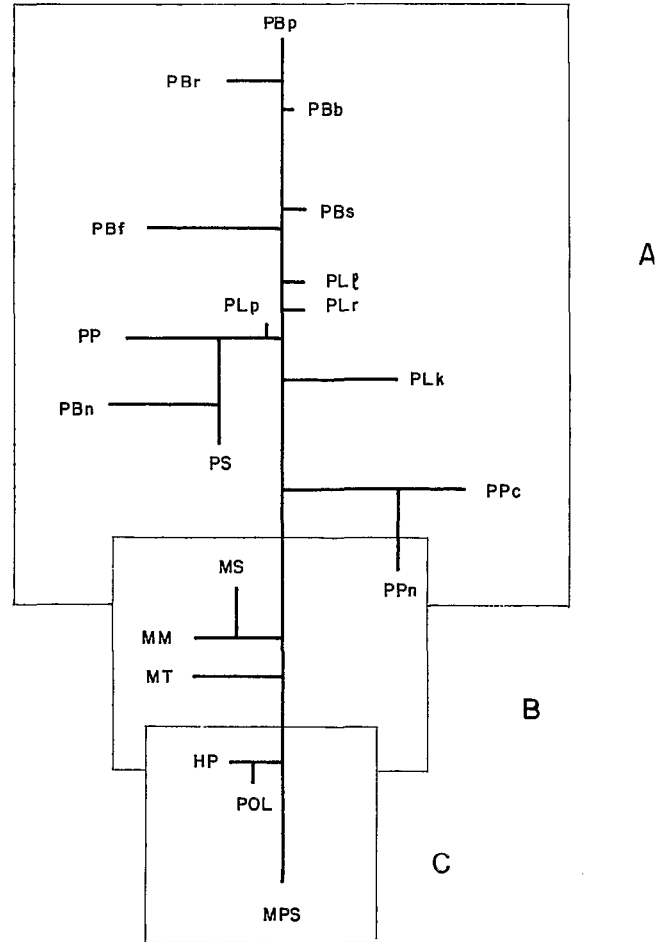


FIG. 3. — Réseau phylogénétique le plus parcimonieux obtenu avec le programme Mix (package Phylip) à partir de la matrice de présence/absence d'allèles (cf. tabl. I pour les tailles d'échantillons et les abréviations).

Most parsimonious phylogenetic network obtained with Mix program (Phylip package) from the presence/absence matrix (cf. tabl. I for samples size and abbreviations).

métrique apparente ne permettait pas à elle seule de prouver l'existence de deux taxons différents. Les spécimens de *P. bovei* du Niger sont homozygotes pour l'allèle 80 au locus LDH-1, pour l'allèle 100 au locus LDH-2 et pour l'allèle 110 au locus AK, alors que ceux de *P. pallidomaculatus* sont homozygotes respectivement pour les allèles 120, abs et 100. Ces deux échantillons sympatriques peuvent donc être considérés comme isolés génétiquement.

Les deux échantillons de *P. pellegrini* du Cavally et du Nipoué bien que toujours regroupés dans les analyses montrent une assez forte différenciation

intraspécifique ($D = 0,22$, 13 % de locus diagnostiques). Cette divergence peut en partie être expliquée par une diversité allélique (nombre d'allèles observés/nombre de locus étudiés) plus élevée dans l'échantillon du Cavally (21/16) que dans celui du Nipoué (18/16). Pour comprendre les implications biogéographiques de cette différenciation, il serait nécessaire de pouvoir étudier des populations plus occidentales de cette espèce.

Les résultats les plus remarquables de notre étude sont :

— la caractérisation génétique des deux genres *Petrocephalus* et *Marcusenius*;

— la proximité génétique des espèces étudiées des genres *Mormyrops* et *Pollimyrus*. Les espèces composant ces trois genres sont morphologiquement bien différenciées. L'absence de relation entre la quantité de divergence génétique et morphologique pourrait être due à des réorganisations génétiques mineures mais entraînant des modifications morphologiques notables durant les phénomènes de spéciation. De tels résultats ont été observés chez les pupfishes (HUMPHRIES, 1984) et les cichlidae (SAGE *et al.*, 1984);

— un début de clarification d'une situation taxinomique confuse à l'intérieur du genre *Petrocephalus* et la confirmation de l'existence de trois taxons distincts dans le Niger.

Dans cette étude, certains échantillons sont de très petite taille (DOI = 1,25 mm, 2,5 mm, 5 mm) que l'emploi de petites échantillons dans les compar-

aisons interspécifiques n'entraînait habituellement qu'une légère surestimation des différenciations. Les présents résultats devront être confirmés par d'autres études portant sur un plus grand nombre de spécimens et également sur un plus grand nombre d'espèces. Une analyse génétique plus complète de la famille des Mormyridae grâce à l'étude du polymorphisme des protéines enzymatiques permettait de mettre en évidence les relations phylogénétiques encore obscures entre les genres, les espèces et les populations. Ces phylogénies pourraient être utilisées pour préciser la systématique du groupe et pour élucider les modalités de la colonisation des bassins africains par ces espèces. À l'aide des techniques utilisées dans ce travail, de telles phylogénies ont déjà été obtenues chez des Bagridae (Poissons, Siluriformes) d'Afrique de l'Ouest (AGNÈSE, 1989). Elles ont conforté l'existence de deux sous-genres de *Chrysiichthys*, et permis de reconstituer le déroulement de la colonisation des bassins d'Afrique de l'Ouest par les populations de *Chrysiichthys maurus*.

REMERCIEMENTS

Le présent travail a été effectué dans le cadre du programme Pedalo (Poissons d'eau douce d'Afrique de l'Ouest) financé par l'Orstom et le Piren. La plupart des échantillonnages ont été réalisés au cours de missions de prospections financées par l'OMS dans le cadre du Programme de lutte contre l'onchocercose.

Manuscrit accepté par le Comité de rédaction le 19 juillet 1992

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABBAN (E. K.) and SKIBINSKI (D. O. F.), 1988. — Protein variation in *Schilbe mystus* (L.) and *Eutropius niloticus* (Ruppel) (Pisces Siluriformes) in the Volta Basin of Ghana, West Africa. *Aquaculture and Fisheries Management*, 19 : 25-37.
- AGNÈSE (J.-F.), 1989. — *Différenciation génétique de plusieurs espèces de Siluriformes ouest-africains ayant un intérêt pour l'aquaculture*. Thèse de l'université de Montpellier, France, 194 p.
- BIGORNE (R.), 1987. — Le genre *Mormyrops* (Pisces, Mormyridae) en Afrique de l'Ouest. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 (2) : 145-164.
- BIGORNE (R.), 1989. — Les genres *Brienomyrus* et *Isichthys* (Pisces, Mormyridae) en Afrique de l'Ouest. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 (4) : 317-338.
- BIGORNE (R.) et PAUGY (D.), 1991. — Note sur la systématique des *Petrocephalus* (Teleostei = Mormyridae) d'Afrique de l'Ouest. *Ichthyological Exploration of freshwaters*. Vol. (2), n° 1 : 1-30.
- DAGET (J.), 1954. — *Les poissons du Niger supérieur*. Mémoires de l'Institut français d'Afrique noire, 65, 210 p., 61 fig., 13 pl.
- ECK (R. V.) et DAYHOFF (M. O.), 1966. — *Atlas of protein sequence and structure*. National Biomedical Research Foundation, Silver Spring, Maryland.

- FITCH (W. M.) et MARGOLIASH (E.), 1967. — Construction of phylogenetic trees. *Science*, 155 : 279-284.
- GOODFELLOW (W. L.), HOCUTT (C. H.), MORGAN (R. P.) et STAUFFER (J. R.), 1984. — Biochemical assessment of the taxonomic status of *Rhinichthys bowersi* (Pisces : Cyprinidae). *Copeia* (3) : 652-659.
- GORMAN (G. C.) et RENZY (J.), 1979. — Genetic distance and heterozygosity estimates in electrophoretic studies : effects of sample size. *Copeia* (2) : 242-249.
- GOSSE (J.-P.), 1984. — Mormyridae : 63-122. In CLOFFA : *Check-List of the Freshwater Fishes of Africa*. Daget (J.), Gosse (J.-P.), Van Den Audenaerde (T.) (Éd.), Mراع-Orstom. Vol. II, 520 p.
- HUMPHRIES (J. M.), 1984. — Genetics of speciation in pupfishes from laguna chichancanab, Mexico : 129-139. In : *Evolution of Fish species flocks*. ED. A. E. Échelle, I. Kornfield. University of Maine at Orono Press, Orono, Maine.
- JÉGU (M.) et LÉVÈQUE (C.), 1984. — Le genre *Marcusenius* en Afrique de l'Ouest. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (4) : 335-358.
- KLUGE (A. G.) et FARRIS (J. S.), 1969. — Quantitative phyletics and the evolution of Anurans. *Systematic Zoology* 18 : 201-205.
- LÉVÈQUE (C.) et BIGORNE (R.), 1985 a. — Le genre *Hippopotamyus* (Pisces, Mormyridae) en Afrique de l'Ouest, avec la description d'*Hippopotamyus paugyi* n. sp. *Cybiu*, 9 (2) : 175-192.
- LÉVÈQUE (C.) et BIGORNE (R.), 1985 b. — Répartition et variabilité des caractères méristiques et métriques des espèces du genre *Mormyrus* (Pisces, Mormyridae) en Afrique de l'Ouest. *Cybiu*, 9 (4) : 325-340.
- MCANDREW (B. J.) et MAJUMDAR (K. C.), 1984. — Evolutionary relationships within three Tilapiine genera (Pisces : Cichlidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 80 : 421-435.
- NEI (M.), 1972. — Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106 : 283-292.
- PASTEUR (N.), PASTEUR (G.), BONHOMME (F.), CATALAN (J.) ET BRITTON-DAVIDIAN (J.), 1987. — *Manuel de génétique par électrophorèse des protéines*. Collection Technique et Documentation, Lavoisier, Paris, 217 p.
- SAGE (R. D.), LOISELLE (P. V.), BASSASIBWAKI (P.) et WILSON (A. C.), 1984. — Molecular versus morphological change among Cichlid fishes of lake Victoria : 185-197. In : *Evolution of Fish species flocks*. Éd. A. E. Echelle, I. Kornfield. University of Maine at Orono Press, Orono, Maine.
- STEIN (D. W.), ROGERS (J. S.) et CASHNER (R. C.), 1985. — Biochemical systematics of the *Notropis roseipinnis* complex (Cyprinidae : subgenus *Lythrurus*). *Copeia* (1) : 154-163.
- TAVERNE (L.), 1971 a. — Note sur la systématique des Poissons Mormyriiformes. Le problème des genres *Gnathonemus* Gill, *Marcusenius* Gill, *Hippopotamyus* Pappenheim, *Cyphomyrus* Myers et les nouveaux genres *Pollimyrus* et *Brienomyrus*. *Revue de Zoologie et de Botanique Africaine*, LXXXIV, 1-2 : 99-110.
- TAVERNE (L.), 1971 b. — Ostéologie des genres *Marcusenius* Gill, *Hippopotamyus* Pappenheim, *Cyphomyrus* Myers, *Pollimyrus* Taverner et *Brienomyrus* Taverner (Pisces, Mormyriiformes). *Annales du Musée royal de l'Afrique centrale*, série in-8°, *Sciences Zoologiques*, n° 118, 114 p., 80 figures, 3 planches.
- TAVERNE (L.), 1972. — Ostéologie des genres *Mormyrus* Linné, *Mormyrops* Müller, *Hyperopiscus* Gill, *Myomyrus* Boulenger, *Stomatorhinus* Boulenger, et *Gymnarchus* Cuvier. Considérations générales sur la systématique des Poissons de l'ordre des Mormyriiformes. *Annales du Musée royal de l'Afrique centrale*, série in-8°, *Sciences Zoologiques*, n° 200, 194 p.