

# Divergences morphologiques allopatriques et sympatriques de *Tilapia kottae* (Perciformes, Cichlidae) endémique des lacs Barombi Kotto et Mboandong et affinités avec des Tilapias de la Ligne Volcanique du Cameroun

par

Arnold Roger BITJANYOM\* (1), André GILLES\* (2), Antoine PARISELLE (3),  
Jos SNOEKS (4) & Charles Félix BILONG BILONG (1)

**RÉSUMÉ.** - Cette étude porte sur la variabilité morphologique de *Tilapia kottae* Lönnberg, 1904, un Cichlidae endémique de deux lacs de cratères (Barombi Kotto et Mboandong) situés sur la ligne volcanique du Cameroun ainsi que sur les affinités morphologiques de *T. kottae* avec d'autres espèces de *Tilapia* de la région. L'Analyse en Composantes Principales (effectuée sur des caractères morphométriques et méristiques classiques) montre l'existence, dans chaque lac, de deux phénotypes de *T. kottae*. Cette différenciation morphologique concerne le diamètre de l'œil, la longueur de la base des nageoires dorsale et anale, ainsi que la hauteur du corps. De plus, les populations des deux lacs divergent significativement, d'une part, par la longueur pré-dorsale et la longueur de la tête et, d'autre part, par le nombre de branchiospines et de rangées de dents maxillaires internes. C'est avec les Tilapias échantillonnés dans les lacs Ejagham et Bermin que les individus de *T. kottae* prélevés à Barombi Kotto et Mboandong présentent le plus d'affinités morphologiques comme l'a démontré la Classification hiérarchique des groupes. Cela est conforme avec des résultats moléculaires connus dans la littérature pour les Cichlidae du genre *Tilapia* de cette région. Nos résultats mettent en évidence le rôle de l'isolement géographique résultant de la fragmentation des habitats sur la variabilité morphologique de cette espèce.

**ABSTRACT.** - Allopatric and sympatric morphological divergence within *Tilapia kottae* (Perciformes, Cichlidae), endemic to the lakes Barombi Kotto and Mboandong, and affinities with Tilapias of the Cameroon Volcanic Line.

This study deals with the morphological variability within *Tilapia kottae* Lönnberg, 1904, a cichlid endemic of two crater lakes (Barombi Kotto and Mboandong) located in the Cameroonian volcanic highlands as well as the morphological affinities of *T. kottae* with others species of the genus *Tilapia* from the surrounding region. The Principal Component Analysis (on the morphometric and meristics characters) showed the existence of two phenotypes of *T. kottae* within each lake. Morphological differences concern eye diameter, length of the dorsal and anal fin base and body depth. Moreover, the populations of both lakes differ significantly in the predorsal and head lengths, and the numbers of gill rakers and of inner teeth rows on the jaws. A Cluster Analysis showed that the specimens of *T. kottae* shared morphological affinities mostly with the other species of *Tilapia* from Lakes Ejagham and Bermin, which correspond to the molecular results from the literature for the *Tilapia* spp. of this region. Moreover, these results illustrate the effect of the geographical isolation resulting from the fragmentation of habitats on the morphological variability of this species.

Key words. - Cichlidae - *Tilapia kottae* - Cameroon - Morphological divergence - Endemism - Crater lakes - Affinities.

De récents travaux basés essentiellement sur des analyses de données moléculaires ont démontré l'origine monophylétique des "species flocks" de Cichlidae observés dans certains lacs de cratères camerounais (Schliewen *et al.*, 1994, Schliewen et Klee, 2004). Cependant les données morphologiques complémentaires permettant d'expliquer la mise en place de ces communautés restent insuffisantes. La région de Kotto constitue une por-

tion du graben de Kumba entourée de trois horsts : le Mt Cameroun au sud-ouest, le Mt Rumpi à l'ouest et le Mt Manengoumba au nord (Fig. 1). Une éruption effusive relayée par un épisode d'éruptions volcaniques explosives (datant du pléistocène : 0.6-0.05 Ma) ont généré quatre maars sur ce graben. Deux d'entre eux, les lacs Barombi Kotto et Mboandong (Fig. 1), se trouvent dans la région de Kotto (Tamen *et al.*, 2007).

(1) Département de biologie et physiologie animales, Université de Yaoundé I, BP 812 Yaoundé, Cameroun. [bilong\_bilong@yahoo.com]

(2) Équipe évolution génome environnement, UMR 6116 IMEP, Université de Provence Aix-Marseille I, 13331 Marseille, France.

(3) Institut des sciences de l'évolution, UMR 5554, Université Montpellier 2, CC063, 34095 Montpellier CEDEX 05, France.  
[antoine.pariselle@ird.fr]

(4) Department of Zoology, Ichthyology, Royal Museum for Central Africa, Leuvensesteenweg 13, B-3080 Tervuren et Laboratorium of Animal diversity and systematics, Katholieke Universiteit Leuven, Charles Deberiotstraat 32, Leuven, Belgium.  
[jsnoeks@africamuseum.be]

\* Corresponding authors [bitja.nyom\_arnold@ymail.com] [andre.gilles@univ-provence.fr]

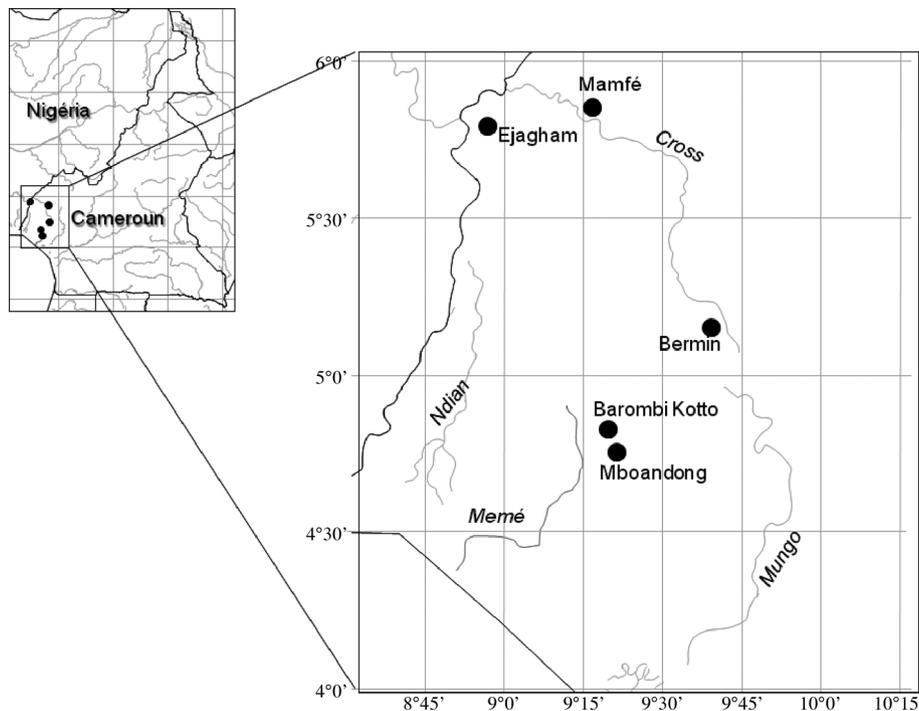


Figure 1. - Carte hydrographique du Sud-ouest du Cameroun indiquant les positions géographiques des milieux échantillonnés. [Hydrographic map of the Southwest of Cameroon indicating the localities sampled.]

Le lac Barombi Kotto ou Barombi-ba-Kotto ( $4^{\circ}28'8,9''N$  ;  $9^{\circ}15'49,72''E$ , 100 m d'altitude) a une forme semi-circulaire, un diamètre de 1400 m, pour une surface de 226 ha et une profondeur moyenne de 6,2 m (Tamen *et al.*, 2007). Les ruisseaux, Tung Nsuia et Tung Nsuria, coulent de la forêt vers le lac Barombi Kotto du côté sud (Corbet *et al.*, 1973). L'exutoire de ce plan d'eau forme du côté nord-est le ruisseau Nganjoke, lui-même un sous affluent de la Memé River (Trewavas, 1974).

À 3 km au sud-est du lac Barombi Kotto (Tamen *et al.*, 2007), se situe le lac Mboandong ou Bwandong ( $4^{\circ}26'59,2''N$  ;  $9^{\circ}16'9,22''E$ , 143 m d'altitude). Ce maar, de 400 m de diamètre, a une surface de 25 ha et une profondeur maximale de 5 m (Corbet *et al.*, 1973). Au sud-ouest, son exutoire coule dans la forêt en direction de la Memé River. L'observation satellitaire (<http://www.googleearth.org>) de la région ainsi que nos investigations sur le terrain montrent que ces deux lacs ne sont pas actuellement connectés et qu'il existe entre eux une sorte de ceinture constituée d'une côte et d'un plateau respectivement des côtés ouest et nord de Mboandong.

Cinq espèces de Cichlidae sont répertoriées à Barombi Kotto : *Chromidotilapia guntheri loennbergi* (Trewavas, 1962), *Tilapia (Pelmatolapia) mariae* (Boulenger, 1899), *Hemichromis elongatus* (Guichenot, 1861), *Sarotherodon galilaeus galilaeus* (Linnaeus, 1758) et *Tilapia (Coptodon) kottae* (Lönnberg, 1904). Parmi ces cinq espèces, *Hemichromis elongatus*, *Sarotherodon galilaeus galilaeus* et *Tilapia (Coptodon) kottae* vivent également dans les eaux de Mboandong. Si, pour Corbet *et al.* (1973), *T. kottae* est la seule espèce

ce endémique de ces deux lacs, aucune étude approfondie de sa variabilité morphologique en réponse au morcellement en deux populations géographiquement proches n'a encore été réalisée. Or, une telle analyse se justifie d'autant plus que l'on se trouve ici en présence de cichlidés dont la faculté à évoluer sur de courtes périodes a déjà été démontrée dans les lacs Malawi et Victoria (Joyce *et al.*, 2005). De plus, les hypothèses d'une parenté entre *T. kottae* et les autres tilapias endémiques des lacs Ejagham et Bermin (Fig. 1), d'une part, de l'impact différencié entre Cichlidae des rivières et ceux des lacs, d'autre part, ont été émises sur la base d'analyses moléculaires (Schliewen *et al.*, 1994) pas encore confrontées à ce jour aux données morphologiques. Deux expéditions sur les lacs de cratères et les rivières de l'ouest du Cameroun, respectivement en mai 2007 et en février 2008, ont été réalisées afin d'étudier la variabilité morphologique des populations de *T. kottae* et leurs affinités avec les tilapias endémiques des lacs Ejagham ( $5^{\circ}45'01,5''N$  ;  $8^{\circ}59'12,3''E$ ) et Bermin ( $5^{\circ}09'36''N$  ;  $9^{\circ}38'11''E$ ) et les tilapias des rivières environnantes où les captures étaient possibles (Cross, Memé et Mungo).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Capture, dissection et conservation des spécimens

Les prélèvements ont été réalisés de jour, à l'épervier et aux filets maillants (de différents maillages) dans les deux lacs. Dès leur sortie de l'eau, les poissons ont été placés dans

un aquarium et leur flanc gauche photographié. Chaque spécimen a ensuite été euthanasié avant d'être pesé (à l'aide d'une balance électronique portable) puis mesuré (longueur standard - SL) à l'aide d'une règle graduée au 1/10<sup>e</sup> de millimètre. Une incision longitudinale de la paroi abdominale a été réalisée afin de permettre une bonne diffusion du formol à 10% utilisé pour fixer et conserver les viscères en bon état. Un numéro a ensuite été attribué à chaque spécimen avant conservation dans du formol à 10%. Au laboratoire, les spécimens ont été abondamment rincés à l'eau pendant 4 à 6 jours et transférés dans de l'alcool à 70°. Les spécimens de *T. kottae* étudiés sont déposés au Musée Royal pour l'Afrique

Centrale à Tervuren en Belgique (MRAC-A9-30-P-1-69 et MRAC-A9-30-P-70-110), alors que d'autres sont conservés dans les collections de référence (YDE 406-511) à la Faculté des Sciences de l'Université de Yaoundé I (Cameroun). Une partie des syntypes de *T. kottae* ont été examinés [BMNH 1904.2.15.1-2 (1), BMNH 1973. 5. 14. 1121-1129 (4), NRM 29512, NRM 9512 (10)].

### Mensurations, comptages et autres observations morphologiques

Les mensurations ont été relevées au dixième de millimètre près et les comptages des caractères méristiques réali-

Tableau I. - Critères retenus pour les mensurations et comptages effectués sur les spécimens de *Tilapia*. Les numéros reportés dans la colonne de droite font référence aux mensurations faisant l'objet d'une présentation dans la figure 2. [Measurements and counts executed on the specimens examined. The numbers reported in the right column refers to measurements presented in figure 2.]

Mensurations		
Abréviations	Critères abrégés	Numéros
SL	Longueur standard	1
BD	Hauteur du corps	2
HL	Longueur de la tête	3
HW	Largeur de la tête	
IOW	Largeur inter-orbitaire	
SnL	Longueur du museau	4
LJL	Longueur de la mâchoire inférieure	
PPL	Longueur du pédoncule prémaxillaire	
ChD	Hauteur de la joue	
ED	Diamètre de l'oeil	5
LacrD	Profondeur lacrymale	
PhJL	Longueur de l'os pharyngien inférieur	
PhJW	Largeur de l'os pharyngien inférieur	
DeAW	Largeur de la zone dentifère de cet os	
DeAL	Longueur de la zone dentifère de cet os	
PrD	Distance prédorsale	6
PrA	Distance préanale	7
PrP	Distance prépectorale	8
PrV	Distance préventrale	9
DFB	Longueur de la base de la dorsale	10
AFB	Longueur de la base de l'anale	11
CPL	Longueur du pédoncule caudal	12
CPD	Hauteur du pédoncule caudal	13
Comptages		
Abréviations	Critères abrégés	
UPPER, LOWER	Nombre de dents externes sur les mâchoires supérieure et inférieure	
ROWSUP, ROWSLOW	Nombre de rangées de dents internes sur les mâchoires supérieure et inférieure	
GRTOTAL	Nombre total de branchiospines sur le premier arc branchial	
DSPINES, DSOFT	Formule de la nageoire caudale	
ASPINES, ASOFT	Formule de la nageoire anale	
LONG	Nombre d'écailles en ligne longitudinale	
LATUP, LATLOW	Nombre d'écailles en lignes latérales supérieure et inférieure	
TRANSUP, TRANSLOW	Nombre d'écailles en lignes transversales supérieure et inférieure	
CHEEK	Nombre de rangées d'écailles sur la joue	
P	Nombre de rangées d'écailles autour du pédoncule caudal	

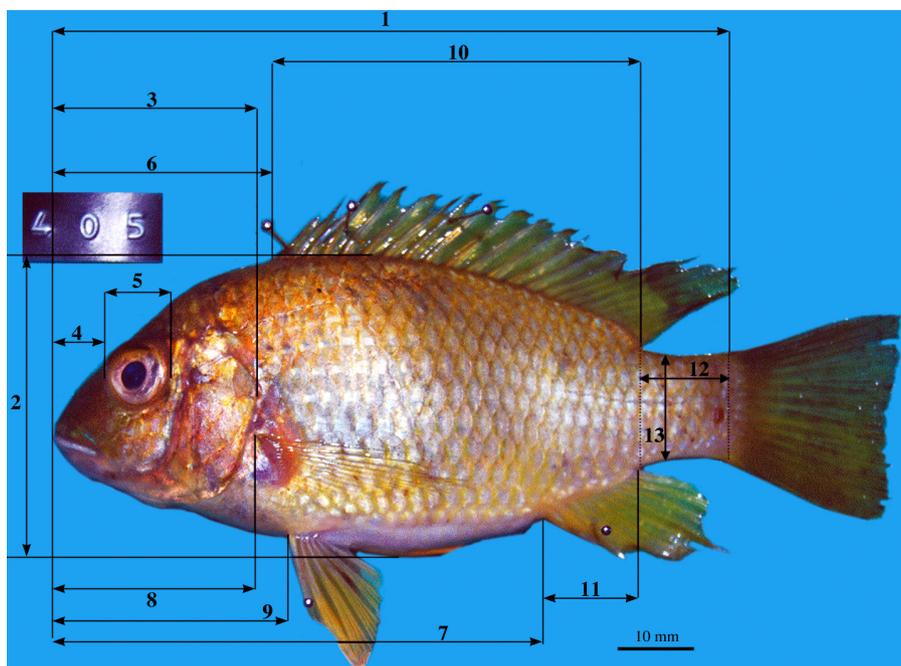


Figure 2. - Mensurations relevées sur les spécimens de Cichlidés. Les numéros d'ordre sur la figure représentent certains des caractères métriques analysés, cf. tableau I. Le chiffre 405 en arrière plan correspond au numéro de référence d'un spécimen de *T. kottae* capturé dans le lac de Barombi Kotto. [Measurements taken on the specimens examined. Numbers refer to numbers of measurements in table I. The number 405 in the background corresponds to the field reference number of the specimen of *T. kottae* caught at Lake Barombi Kotto.]

sés suivant les définitions de Barel *et al.* (1977), de Paugy *et al.* (2003) et de Snoeks (2004) (Tab. I ; Fig. 2).

La coloration et la livrée ont été observées sur le matériel vivant. Les dents prémaxillaires externes et celles portées par la mâchoire pharyngienne inférieure ont été observées au microscope électronique à balayage (MEB). Le sexe a été déterminé par observation directe des orifices génitaux ou des gonades, sous une loupe binoculaire.

**Analyses statistiques**

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel Statistica 6.0. Les mensurations et les comptages ont été analysés séparément (d'après Snoeks, 2004). Les valeurs brutes des données méristiques ont été utilisées dans le cadre de l'Analyse en Composantes Principales (ACP). Les mensurations ont été transformées, d'une part, en valeurs logarithmiques et, d'autre part, en pourcentages de la longueur standard ou de la longueur de la tête (utilisés par la suite pour des comparaisons et des descriptions) avant d'être introduites dans les ACP. Les mensurations des parties de la tête sont celles qui sont exprimées en % de la longueur de la tête (HL), celles des parties du corps et le HL sont exprimées en % de la longueur standard (SL). Quand dans une ACP sur les mensurations log-transformées, les "loadings" des variables (facteurs coordonnants) sur l'axe 1 ont le même signe et le même ordre de grandeur, l'axe 1 peut être interprété comme un axe de "taille" d'après Bookstein *et al.* (1985), Shea (1985) et Snoeks (2004). Les axes 2 et suivants sont alors retenus pour l'interprétation de la variabilité dans la "forme". Une variable est d'autant plus corrélée à un axe que son "loading" est élevé. Dans certains cas, les composantes

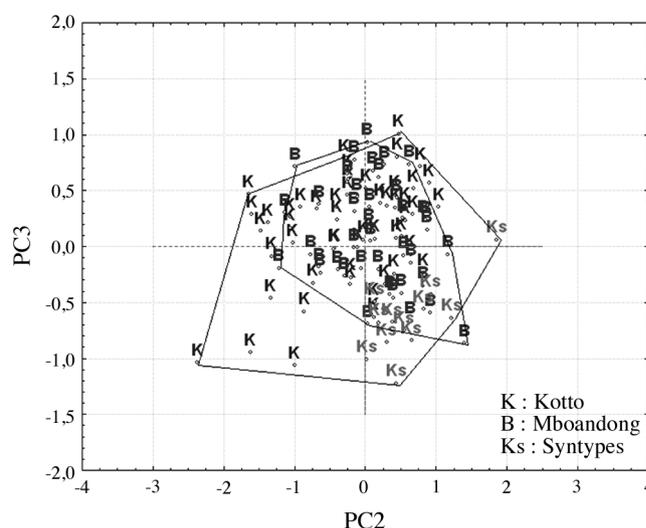
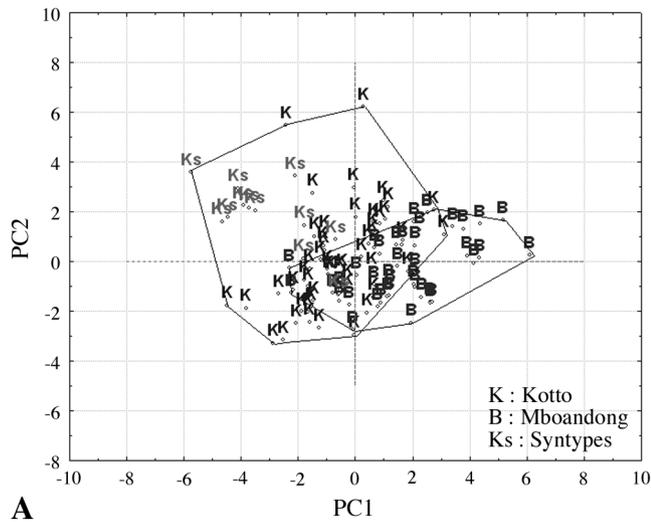
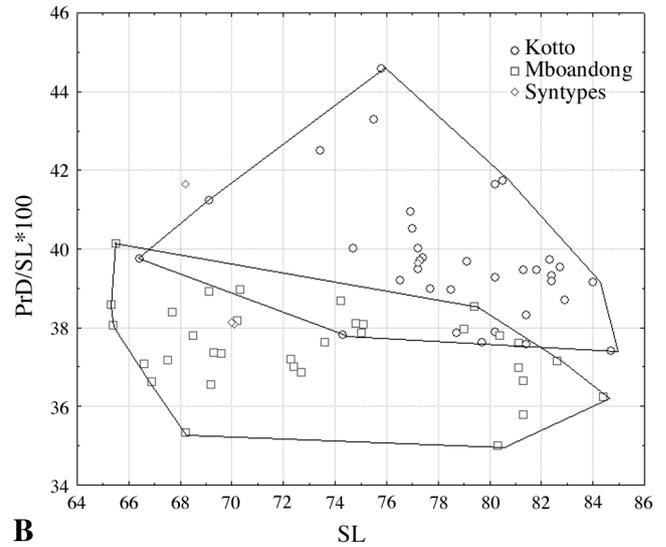


Figure 3. - Diagramme des scores de l'ACP réalisée sur les axes 2 et 3 des mensurations (en logs) des spécimens de *T. kottae* provenant des lacs Barombi Kotto et Mboandong (n = 103). [Scatterplot of scores on the second and third axis of a PCA on the log-transformed measurements of *T. kottae* (n = 103) from lakes Barombi Kotto and Mboandong.]

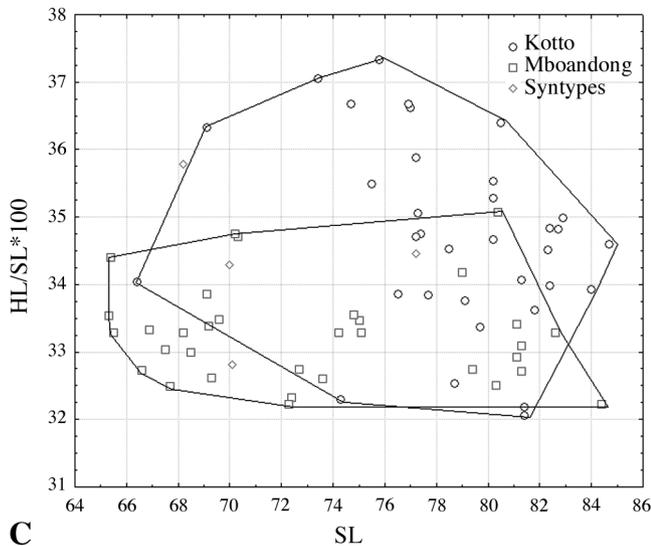
principales (PC) ou les variables singulières ont été projetées en régression linéaire bivariée sur un axe de taille (SL) afin de visualiser l'effet éventuellement induit par l'allométrie. Le test-U de Mann-Whitney ( $p < 0.05$ ) a permis de comparer les moyennes des variables qui contribuent le plus à la structuration des axes de l'ACP. Pour éviter les effets d'allométrie, ces tests n'ont été faits que sur des groupes d'une même taille. L'étude des affinités morphologiques entre *T. kottae* et les autres espèces de *Tilapia* a été faite sur les scores d'une



A



B



C

Figure 4. - Diagrammes des scores. A: ACP des mensurations (en %) des spécimens des lacs Barombi Kotto et Mboandong ; B, C: Dispersion des valeurs de PrD/SL et HL/SL (en %) sur un axe de taille (SL) (n = 103). [Scatterplot of scores (n = 103). A: PCA on the measurements (as percentages) of *T. kottae* from lakes Barombi Kotto and Mboandong; B: PrD/SL (%); C: HL/SL (%) on the size axis (SL).]

Analyse Factorielle Discriminante basée sur les mensurations log-transformées, suivie d’une Classification Hiérarchique des Groupes basée sur les matrices de corrélations obtenues à partir des distances intergroupes du Mahalanobis d’après Strauss (2010).

## RÉSULTATS

### Variabilité morphologique de *T. kottae* des lacs Barombi Kotto et Mboandong

L’analyse en Composantes Principales des logarithmes des mensurations révèle des “loadings” indiquant un effet taille (SL) sur l’axe 1 et ne permet pas pour les axes 2 et 3 de séparer les populations de *T. kottae* des lacs Barombi Kotto et Mboandong (Fig. 3). Avec cette analyse, la population de Mboandong apparaît incluse dans celle de Barombi Kotto. L’ACP réalisée avec les pourcentages sépare partiellement

les deux lacs sur les axes 1 et 2 et met en évidence une zone de chevauchement (Fig. 4A). Dans ce cas, l’axe 1 est défini par une combinaison de caractères dont la hauteur du corps (BD) et celle du pédoncule caudal (CPD), la longueur du museau (SnL), le diamètre de l’œil (ED), la hauteur du lacrymal (LacrD) et celle de la joue (ChD). L’axe 2 est défini plutôt par les longueurs prépectorale (PrP), prédorsale (PrD) et de la tête (HL) (Tab. II).

Le test-U de Mann-Whitney, comparant les moyennes des variables des échantillons des deux lacs composés de spécimens de même taille ( $72,3 \leq SL \leq 81,8$  mm : zone d’intersection des classes de tailles) a révélé que seuls les caractères HL/SL, PrD/SL, CPD/SL, SnL/HL et ChD/HL (en %) sont significativement différents (Tab. III). Parmi ces cinq variables, la meilleure dispersion des scores sur les diagrammes a été obtenue pour PrD/SL et HL/SL (Fig. 4B, C). Les valeurs du rapport HL/SL varient de 32,0 à 38,4 et de 31,5 à 34,7 % de SL respectivement à Barombi Kotto et à Mboandong, tan-

Tableau II. - Facteurs coordonnants ou "loadings" des principales composantes des mensurations (en %) sur les quatre premiers axes des spécimens des lacs Barombi Kotto et Mboandong. [Loadings of the measurement (%) on the first four axes of a PCA on the specimens from lakes Barombi Kotto and Mboandong.]

Variables	PC1	PC2	PC 3	PC 4
LacrD/HL*100	-0,685778	-0,049444	-0,092859	-0,282675
SnL/HL*100	-0,715301	0,120258	-0,013497	-0,091777
LJL/HL*100	-0,184359	0,295416	-0,430143	-0,247574
PPL/HL*100	-0,452288	0,128815	0,098575	-0,468887
ChD/HL*100	-0,671004	-0,197758	-0,164805	-0,158308
ED/HL*100	0,711485	0,098494	0,277206	-0,206484
IOW/HL*100	-0,525638	-0,499572	0,294710	-0,341272
IOW/HW*100	-0,264082	-0,489297	0,609037	0,061239
HW/HL*100	-0,339572	0,036635	-0,460151	-0,542673
HL/SL*100	-0,299360	0,682332	-0,059221	0,470697
BD/SL*100	-0,773205	-0,015500	0,155256	0,128750
DFB/SL*100	-0,329729	-0,667580	-0,060707	0,170259
AFB/SL*100	-0,536091	-0,356563	-0,295670	0,373505
PrD/SL*100	-0,360490	0,699117	-0,005140	0,183749
PrP/SL*100	-0,299393	0,761582	-0,055826	0,068918
PrV/SL*100	-0,546739	0,315513	0,008028	-0,073564
PrA/SL*100	0,011482	0,513280	0,463088	-0,440005
CPL/SL*100	0,203731	-0,251803	-0,629572	-0,051063
CPD/SL*100	-0,713100	-0,168679	-0,099589	0,205246
CPD/CPL*100	-0,649204	0,090318	0,454135	0,182873
PhJL/HL*100	0,569325	0,037691	-0,494672	-0,119056
PhJW/PhJL*100	-0,527371	-0,223331	0,400064	-0,078538
DeAL/PhJL*100	-0,351901	-0,268493	0,254242	0,629616
DeAW/PhJW*100	-0,410368	0,074153	-0,159691	0,229763
DeAL/DeAW*100	0,437151	-0,078400	0,021283	0,369750

Tableau III. - Résultats du test Mann-Withney sur les mensurations entre *T. kottae* de Barombi Kotto et *T. kottae* de Mboandong d'une distribution de taille semblable [77,28 ± 3,18 (72,3-81,8) mm SL, n = 28]. Seules les mensurations significativement différentes ont été données. La troisième colonne indique les groupes qui ont les plus grandes valeurs pour chacun des caractères. [Results of the Mann-Whitney U-tests on the measurements between *T. kottae* of Barombi Kotto and of Mboandong of a similar size distribution [77.28 ± 3.18 (72.3-81.8) mm SL, n = 28]. Only measurements differing significantly (p < 0.05) are given. The third column indicates groups that have the larger value for each of the characters.]

ChD/HL*100	0,044369	K > B
SnL/HL*100	0,044369	K > B
CPD/SL*100	0,002078	K > B
HL/SL*100	0,000421	K > B
PrD/SL*100	0,000010	K > B

dis que le rapport PrD/SL varie quant à lui de 36,1 à 43,1 % de SL à Barombi Kotto et de 35,0 à 39,0 % de SL à Mboandong (Tab. V). De plus, l'ACP des données méristiques brutes sépare les deux populations des deux lacs sur l'axe 1 (Fig. 5). La PC1 est alors structurée principalement par le nombre total de branchiospines (Tab. IV). Projeté sur l'axe de taille (SL), on observe (Fig. 6) que le nombre total de branchiospines structure les populations des deux lacs indépendamment de la taille et prend les valeurs 10 à 14 branchiospines pour les spécimens de Barombi Kotto et 12 à 16 branchiospines pour ceux de Mboandong. Cette divergence inter-populationnelle porte essentiellement sur les branchiospines du secteur épibranchial dont le nombre varie respectivement de 2 à 3 et de 2 à 5 chez les individus des deux localités (Tab. V). La PC1 est secondairement soutenue par le nombre de rangées de dents internes sur la mâchoire inférieure : 1 à 2 pour les individus de Barombi Kotto et 1 rangée (rarement 2) pour ceux de Mboandong (Tab. V). La PC2 des données méristiques (DSOFT) ne s'est pas révélée primordiale pour la discrimination des spécimens des populations des deux lacs.

Nous avons observé une grande variabilité de la taille des yeux des spécimens de *T. kottae* prélevés dans le lac de Barombi Kotto (Figs 7, 8). L'analyse de ce caractère a montré qu'il correspondait à une distribution gaussienne. Cette distribution peut avoir deux explications biologiques : soit une panmixie dans le lac, soit le croisement de deux souches *T. kottae* "small eyes" ou  $k_1$  et *T. kottae* "big eyes" noté  $k_2$ . Dans le premier cas, nous aurions donc une seule population présentant une variabilité morphologique importante quels que soient les autres caractères. Dans le deuxième cas, cette variabilité serait due au croisement toujours possible de deux souches bien différenciées. Les premières données moléculaires (non publiées) nous font penser au deuxième cas, ce qui voudrait dire que d'autres modifications morphologiques pourraient être associées à la taille des yeux. C'est cette hypothèse que nous allons tester dans cette partie de

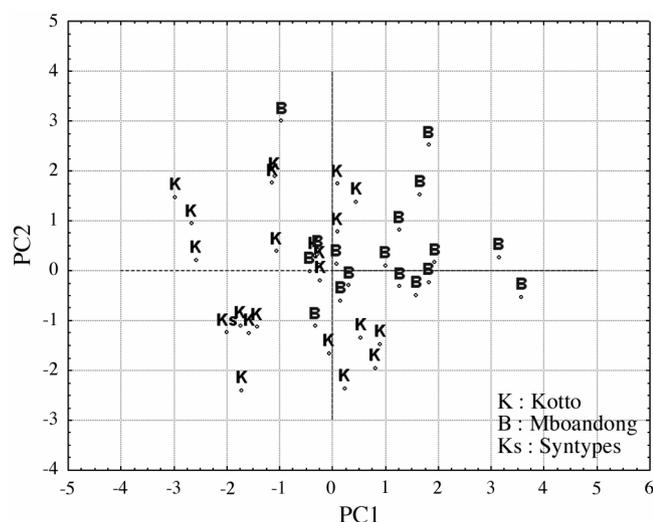


Figure 5. - Diagramme des scores de l'ACP réalisée sur les axes 1 et 2 des données méristiques des individus de *T. kottae* provenant des lacs Barombi Kotto et Mboandong (n = 41). [Scatterplot of scores on the first and second axis of a PCA on the raw meristics of *T. kottae* from lakes Barombi Kotto and Mboandong (n = 41).]

Tableau IV. - Facteurs coordonnants ou "loadings" des principales composantes des données méristiques brutes sur les quatre premiers axes des spécimens des lacs Barombi Kotto et Mboandong. Les comptages (ASPINES, P et PV) présentant peu ou pas de variabilité n'ont pas été pris en compte dans cette ACP. [Loadings of the meristics on the first four axes of a PCA on the specimens from lakes Barombi Kotto and Mboandong. Counting (ASPINES, P and PV) presenting little or no variability were not taken into account in this ACP.]

Variables	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4
UPPER	-0,509244	-0,540805	0,105687	-0,005192
LOWER	-0,526072	-0,424368	0,061933	-0,498841
ROWSUP	-0,464099	0,109894	0,319780	0,190438
ROWSLOW	0,598967	0,247319	0,431675	-0,015471
GRTOTAL	-0,649075	-0,316496	0,111421	0,232051
DSPINES	0,511833	-0,514557	0,451267	-0,233376
DSOFT	-0,486309	0,595471	-0,112581	0,282173
ASOFT	-0,046447	-0,062223	0,221964	0,186902
LATUP	-0,549585	-0,330252	0,382869	-0,039455
LATLOW	0,210865	-0,290558	0,322459	0,010443
LONG	0,136647	-0,105409	0,098636	0,562618
TRANSUP	-0,119885	0,454983	0,164344	-0,511863
TRANSLOW	-0,109450	0,535356	0,559040	-0,297414
CP	0,356004	-0,211892	0,536890	0,300082
CHEEK	-0,323281	0,422153	0,525406	0,176027

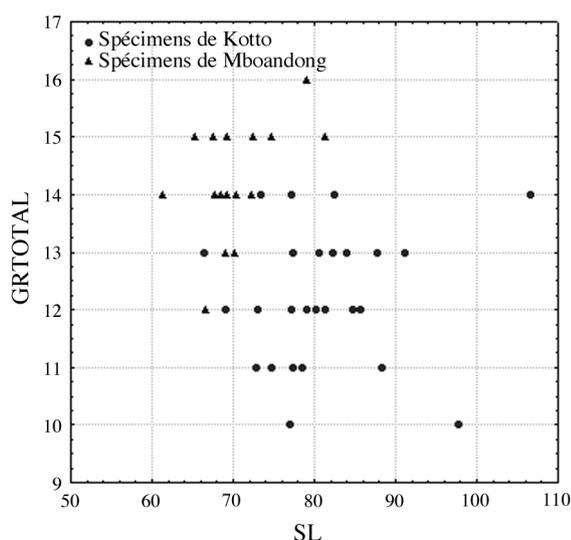


Figure 6. - Diagramme de dispersion du nombre total de branchiospines en fonction de la taille (SL) des individus de *T. kottae* provenant des deux lacs (n = 50). [Scatterplot of the total number of gill rakers vs. the size (SL) of *T. kottae* from the two lakes (n = 50).]

l'étude. La présence de grands ou petits yeux est indépendante du sexe (13 femelles contre 10 mâles classés  $k_1$  et 16 femelles contre 6 mâles classés  $k_2$  du lac Kotto). Dans ce lac, le phénotype  $k_1$ , caractérisé par les yeux relativement petits (32,2-37,8% HL), a de plus la base des nageoires dorsale et anale relativement longue (respectivement 56,0-61,9% SL et

15,7-18,2% SL) et un corps haut (37,2-43,0% SL) (Tab. VI). Le phénotype  $k_2$  a les yeux relativement plus larges (35,8-44,0% HL), les nageoires dorsale et anale plus courtes (51,7-58% SL ; 12,7-16,0% SL) et un corps moins élevé (35,0-40,1% SL). Ces différences entre  $k_1$  et  $k_2$  sont significatives (Tab. VII ;  $p < 0,05$  : test-U de Mann-Whitney). Cette variabilité phénotypique, principalement sur les variables ED/HL, DFB/SL et AFB/SL, a également été observée chez les *T. kottae* de Mboandong (Figs 7, 8). Dans ce lac, ce sont les hauteurs du pédoncule caudal et de la joue qui divergent entre  $k_1$  et  $k_2$  et non la hauteur du corps comme à Barombi Kotto (Tab. VI).

À Barombi Kotto, les mâles de *T. kottae* étaient noirâtres et les femelles non ovigères brunes ou dorées. Sur 31 femelles examinées, 20 étaient gravides parmi lesquelles 18 avaient les parties inférieures de la tête et du corps noires, et les deux autres étaient entièrement brunes ou dorées. Toutes les femelles gravides avaient une taille comprise entre 70 et 90 mm SL. À Mboandong, 29 individus (17 mâles et 12 femelles dont cinq gravides) avaient le corps noir. En revanche, les 16 spécimens de teinte claire prélevés dans ce même lac étaient des femelles adultes dont sept gravides. Parmi les 92 individus examinés dans les deux lacs, 37 d'entre eux, soit 40,2%, portaient 4 à 5 barres verticales sur les flancs.

La forme des dents de *T. kottae* est similaire chez les individus provenant des deux lacs (Fig. 9). Les dents sur le pré-maxillaire sont bicuspidés, de tailles et d'épaisseurs inégales (Fig. 9B, D); la grande cuspide présentait parfois une concavité plus accentuée chez les spécimens de Mboandong que chez ceux de Kotto. Les dents pharyngiennes sont monocuspidés recourbées (pour les antérieures) et tri- ou tétracuspides (pour les postérieures) (Fig. 9A, C). Le nombre de dents externes au niveau des mâchoires fluctue également dans des intervalles proches (Tab. IV) mais la limite supérieure est plus grande à Barombi Kotto (50 à 52 dents par mâchoire) qu'à Mboandong (46 dents par mâchoire).

**Notes sur le matériel type examiné**

Les scores des mensurations (en %) des 12 syntypes de *T. kottae* examinés et conservés aux musées (BMNH et NRM) se dispersent dans le nuage de points des spécimens échantillonnés dans le lac Barombi Kotto (Fig. 4). Leur position, légèrement excentrée par rapport aux autres spécimens récoltés sur le terrain, est principalement due aux faibles valeurs du diamètre de l'œil (26,9-35,1% HL) contre (32,9-43,4% HL) pour nos échantillons (Tab. IV). Nous avons identifié dans le lot des dix syntypes NRM-9512 un spécimen de 103 mm SL dont le nombre total de branchiospines au premier arc branchial était de 27, dont les dents bicuspidés étaient spatulées dans les rangées externes sur les mâchoires, et dont le profil de la tête et du corps étaient caractéristiques de *Sarotherodon galilaeus*. En raison de la polyspécificité de cette série de syntypes, il nous a semblé nécessaire d'indiquer ce spé-

cimen Tableau V. - Mesurations et comptages relevés sur les spécimens de *T. kottae*. [Measurements and counts of *T. kottae*]

Mensurations	Lac Barombi Kotto (n = 51)		Lac Mboandong (n = 50)		Trewavas, 1962 (n = 9)	Présente étude sur les "types" (n = 12)	
	Moyenne ± SD	Gamme	Moyenne ± SD	Gamme	Gamme (si application)	Moyenne ± SD	Gamme
LarcD/HL x100	22,2 ± 1,5	17,8-25,2	20,5 ± 1,7	16,7-24,2	–	23,0 ± 2,0	19,1-26,7
SnL/HL x100	37,0 ± 1,7	32,9-41,0	35,2 ± 2,2	31,2-40,0	35,4-40	38,6 ± 2,4	33,9-42,5
LJL/HL x100	34,0 ± 1,8	30,4-37,9	34,7 ± 1,4	31,9-37,4	35,5-39,6	36,6 ± 1,1	35,0-38,6
PPL/HL x100	25,1 ± 1,3	22,3-28,5	24,7 ± 2,1	19,7-28,4	25,0-28,0	26,6 ± 0,9	24,7-27,9
ChD/HL x100	26,9 ± 1,9	22,7-32,8	24,1 ± 1,6	20,5-26,9	–	25,8 ± 1,9	22,5-29,0
ED/HL x100	36,7 ± 2,3	32,9-43,4	37,7 ± 2,8	32,2-44,4	25,7-32,0	31,3 ± 2,1	26,9-35,1
IOW/HL x100	32,6 ± 1,9	26,9-37,1	31,7 ± 2,0	27,4-34,9	29,0-35,3	32,6 ± 1,0	31,0-34,3
IOW/HW x100	65,7 ± 4,3	55,6-76,9	64,6 ± 3,5	58,2-69,4	–	62,8 ± 2,8	58,6-68,4
HW/HL x100	49,6 ± 2,5	42,9-55,2	49,0 ± 1,9	46,1-55,3	–	51,9 ± 1,7	48,1-54,9
HL/SL x100	34,5 ± 1,4	32,0-38,4	33,2 ± 0,7	31,5-34,7	33,7-37,0	35,0 ± 1,0	32,8-37,1
BD/SL x100	37,8 ± 1,6	34,0-42,8	36,1 ± 1,5	33,5-40,0	38-42,5	38,6 ± 0,9	37,0-40,3
DFB/SL x100	56,7 ± 2,3	51,7-61,8	56,5 ± 1,4	53,7-59,9	–	56,1 ± 0,7	55,3-57,8
AFB/SL x100	15,3 ± 1,3	12,7-18,2	14,8 ± 1,1	12,4-17,0	–	16,3 ± 0,4	15,4-17,0
PrD/SL x100	39,1 ± 1,4	36,1-43,1	37,3 ± 1,0	35,0-39,0	–	40,2 ± 1,3	38,0-42,1
PrP/SL x100	33,1 ± 1,2	30,8-38,0	33,0 ± 1,0	31,7-35,6	–	35,5 ± 1,1	32,8-37,3
PrV/SL x100	36,6 ± 1,2	34,6-41,9	36,4 ± 1,7	33,7-40,7	–	39,9 ± 1,5	37,4-42,6
PrA/SL x100	73,0 ± 2,4	68,1-78,2	72,7 ± 2,1	68,6-76,8	–	73,4 ± 1,1	71,3-75,0
CPL/SL x100	14,1 ± 0,7	12,5-15,5	14,7 ± 0,7	13,5-16,1	10,5-13,5	14,0 ± 1,0	12,7-16,1
CPD/SL x100	14,5 ± 0,6	12,9-15,9	13,8 ± 0,6	12,7-14,8	–	15,1 ± 0,3	14,8-15,8
CPD/CPL x100	103,2 ± 6,1	89,1-115,8	93,9 ± 5,7	83,3-103,1	–	108,7 ± 6,2	94,6-117,6
PhJL/HL x100	31,3 ± 2,4	26,2-36,0	30,8 ± 2,8	24,4-34,7	–	–	–
PhJW/PhJL x100	107,1 ± 9,3	92,0-137,8	116,3 ± 10,2	104,5-145,6	–	–	–
DeAL/PhJL x100	56,5 ± 6,1	40,0-74,2	60,6 ± 5,6	50,6-73,6	–	–	–
DeAW/PhJW x100	72,5 ± 4,8	63,0-87,5	70,0 ± 3,7	64,5-75,8	–	–	–
DeAL/DeAW x100	73,1 ± 7,7	56,5-85,2	74,6 ± 3,7	68,1-81,0	–	–	–
Comptages	Nombre (fréquence)						
UPPER	34-52 (n = 44)		32-46 (n = 30)		34-50	52 (f1)	
LOWER	30-50 (n = 43)		32-46 (n = 30)		–	36 (f1)	
ROWSUP/ROWSLOW	1/1 (f 10), 2/1 (f 12), 2/2 (f 21), 3/1 (f 3), 3/2 (f 7)		1/1 (f 1), 2/1 (f 28), 3/1 (f 1), 3/2 (f 1)		–	2/1(f1), 2/2(f1), 3/2(f1)	
GRTOTAL partie inférieure -1- partie supérieure	7-1-2 (f 2), 7-1-3 (f 2), 8-1-3 (f 4), 8-1-4 (f 1), 9-1-2 (f 2), 9-1-3 (f 6), 9-1-4 (f 3), 10-1-3 (f1)		8-1-3 (f 1), 8-1-5 (f 1), 9-1-3 (f 2), 9-1-4 (f 4), 9-1-5 (f 3), 10-1-3 (f 2), 10-1-4 (f 3), 10-1-5 (f 1)		8-10 (9) - ?-?	9-1-3(f2), 10-1-3 (f1)	
DSPINES, DSOFT	XV 10 (f 4), XV 11 (f 4), XV 12 (f 31), XVI 10 (f 4), XVI 11 (f 10), XVI 12 (f 1)		XV 11 (f 7), XV 12 (f 10), XVI 10 (f 1), XVI 11 (f 11), XVI 12 (f 1)		XIV 12, XV 12-13, XVI 10-12	XIV12 (f1), XV 12 (f4), XVI 10 (f1), XVI 11(f5), XVI 12(f1)	
ASPINES, ASOFT	III 7 (f 4), III 8 (f 47), III9(f2)		III 7 (f 3), III 8 (f 29)		III 8-9	III7 (f1), III 8 (f10), III 9(f1)	
LONG	28 (f 1), 29 (f 44), 30 (f 3)		29 (f 27), 30 (f 1)		29	29-30	
LATUP/LATLOW	19/11 (f 4), 20/9 (f 2), 20/10 (f 8), 20/11 (f 15), 20/12 (f 1), 21/10 (f 5), 21/11 (f 5), 22/8 (f 1), 22/10(f 4)		18/10 (f1), 18/11(f 1), 19/9 (f 2), 19/10 (f 9), 19/11 (f 8), 20/10 (f 1), 20/11(f 5), 21/10 (f 1), 21/11 (f 2), 21/10(f 4)		–	19/11(f4), 19/12(f2), 20/10 (f2), 20/11 (f3), 21/12(f1)	
CHEEK	2 (f 21), 3 (f 32)		2 (f 14), 3 (f 16)		2-3	2 (f6), 3 (f5), 4 (f1)	

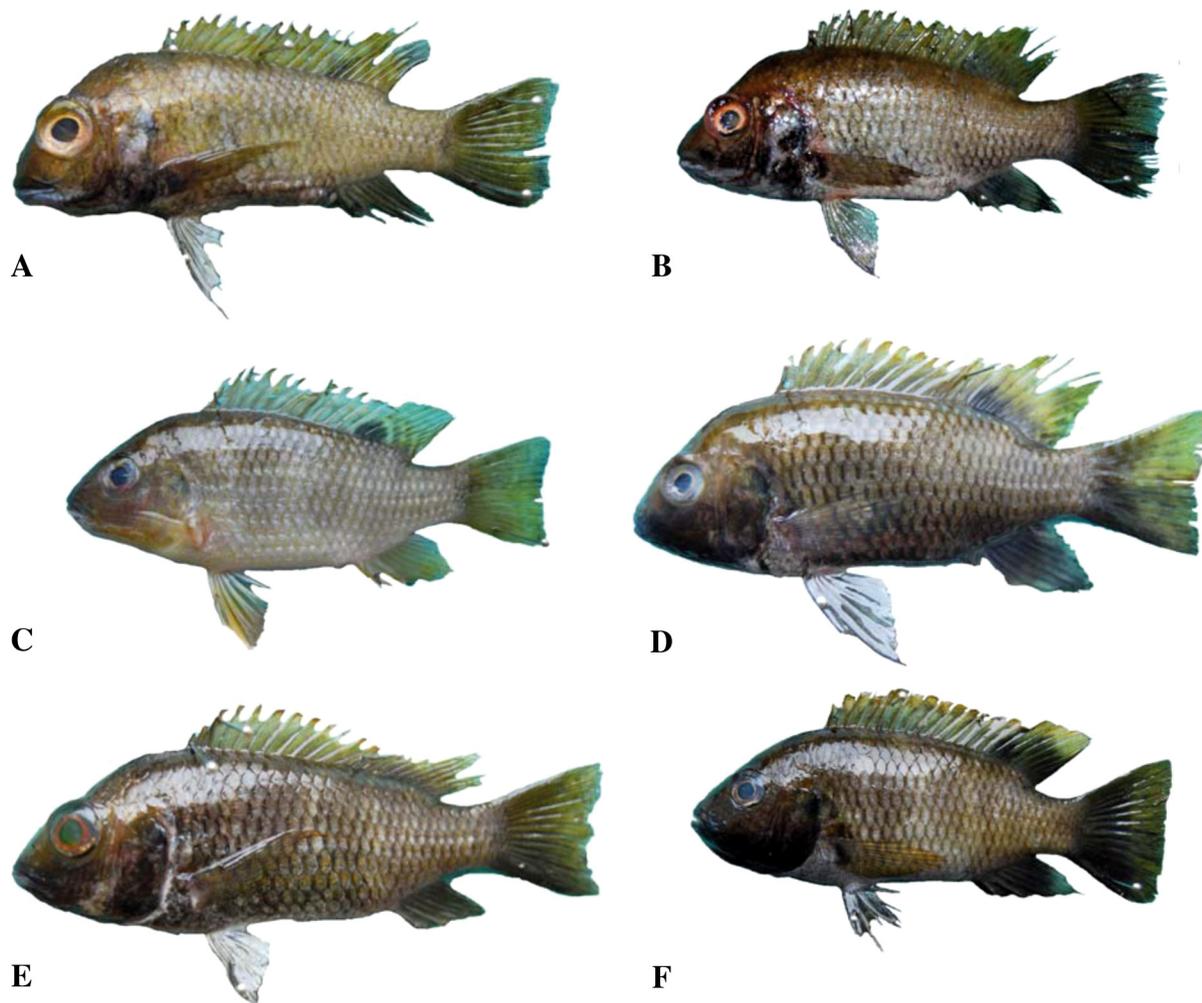


Figure 7. - Quelques spécimens de *T. kottae* issus de Barombi Kotto (A à D) et de Mboandong (E et F). A : Femelle “k<sub>2</sub>” (LS = 70 mm) ; B : Mâle “k<sub>2</sub>” (LS = 82 mm) ; C : Femelle “k<sub>1</sub>” (LS = 74 mm) ; D : Mâle “k<sub>1</sub>” (LS = 79 mm) ; E : Femelle “k<sub>2</sub>” (LS = 74 mm) ; F : Mâle “k<sub>1</sub>” (LS = 81 mm). [Some specimens of *T. kottae* from lakes Barombi Kotto (A-D) and Mboandong (E and F). A: Female “k<sub>2</sub>” (SL = 70 mm); B: Male “k<sub>2</sub>” (SL = 82 mm); C: Female “k<sub>1</sub>” (SL = 74 mm); D: Male “k<sub>1</sub>” (SL = 79 mm); E: Female “k<sub>2</sub>” (SL = 74 mm); F: Male “k<sub>1</sub>” (SL = 81 mm).]

comme lectotype pour lequel on a choisi le numéro NRM-29512.

#### Affinités morphologiques entre *T. kottae* et quelques tilapias des lacs environnants et de la rivière Cross

L'analyse hiérarchique des groupes, fondée sur tous les critères métriques retenus, révèle que *T. kottae* est morphologiquement plus proche des Coptodons d'Ejagham (*T. fusiforme* “little black” Dunz & Schliewen, 2010 et *Tilapia deckerti* Thys van den Audenaerde, 1967) que de ceux provenant du lac Bermin et de la Cross (Fig. 10). Ce dernier trio (*T. kottae*, *T. deckerti* et *Tilapia fusiforme* “little black”) est un groupe “frère-morphologique” de la communauté de Coptodons endémiques du lac Bermin, constituée dans notre étude de *T. thysi*, *T. snyderae*, *T. bakossiorum*, *T. gutturosa* et *T. spongrotkitis*. Les *Tilapia guineensis* prélevés dans la rivière

Cross et les *Tilapia mariae* sont morphologiquement plus éloignés des Coptodons des lacs. Les spécimens des populations de *T. kottae* et ceux des communautés de Coptodons d'Ejagham et de Bermin divergent selon plusieurs caractères morphologiques principaux : région interorbitaire moins large à Ejagham ( $23,3 \leq \text{IOW/HL} * 100 \leq 29,7$ ) qu'à Barombi Kotto/Mboandong ( $26,9 \leq \text{IOW/HL} * 100 \leq 35,1$ ) ou Bermin ( $26,9 \leq \text{IOW/HL} * 100 \leq 37,8$ ); pédoncule caudal moins large que long à Bermin ( $59,6 \leq \text{CPD/CPL} * 100 \leq 88,8$ ) qu'à Ejagham ( $74,1 \leq \text{CPD/CPL} * 100 \leq 104,7$ ) ou Barombi Kotto/Mboandong ( $83,4 \leq \text{CPD/CPL} * 100 \leq 122,0$ ) ; os pharyngien inférieur dont le critère  $\text{DeAL/DeAW} * 100$  peut atteindre 145,7 à Ejagham et seulement 87,2 à Barombi Kotto/Mboandong et 98,0 à Bermin (Tab. VIII). Les comptages des caractères méristiques de ces trois précédents groupes sont également très proches, notamment le nombre total de bran-

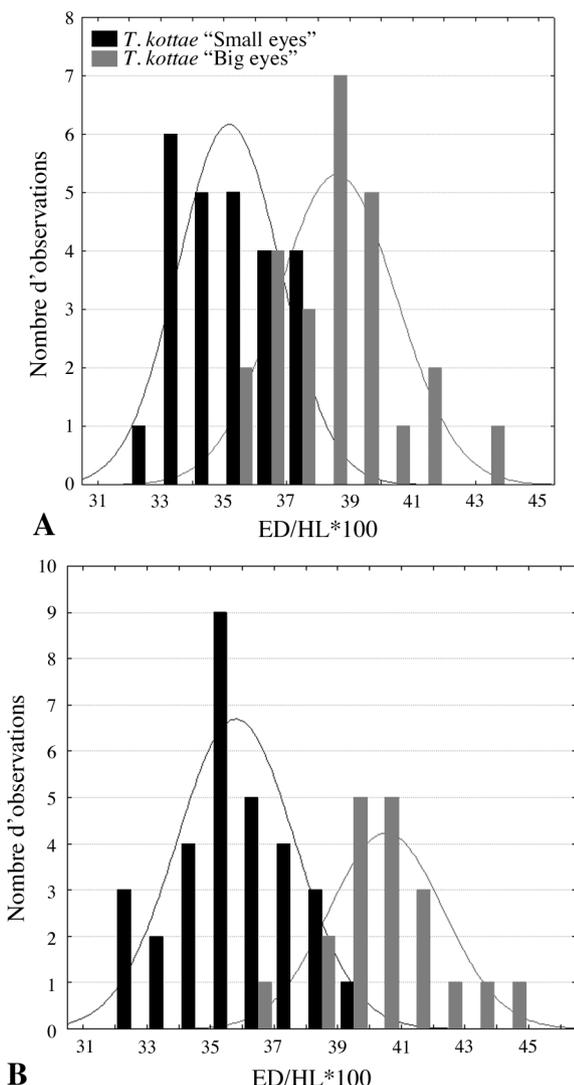


Figure 8. - Histogrammes de distribution de fréquences des phénotypes “small eyes” et “big eyes” de *T. kottae* des lacs Barombi Kotto (A) et Mboandong (B) en fonction du diamètre de l’œil ED (% HL). [Histograms of the variation of the eye diameter as a percentage of HL within the two phenotypes small eyes and big eyes for lakes Barombi Kotto (A) and Mboandong (B).]

chiospines qui est compris dans l’ensemble entre 10 et 17. De plus, *T. guineensis* s’écarte de ce trio par des valeurs (en %) plus grandes de LarcD, BD, DFB et CPD, et des valeurs plus petites de la HL et de GRTOTAL. *T. mariae* s’éloigne de tous les autres pour la plupart de ses mensurations et de ses caractères méristiques, notamment le nombre total de branchiospines (16 à 20) et le nombre de rayons mous aux nageoires dorsale (13-14) et anale (10-12).

**DISCUSSION**

En 1962 puis 1974, Trewavas a proposé deux révisions systématiques de *T. kottae* fondées respectivement sur neuf et 21 spécimens. Ces données ont été reprises par Stiassny et al. (2007). Notre étude, réalisée sur 104 spécimens de *T. kottae*, permet de constater que les comptages des caractères méristiques sont globalement semblables aux données de Trewavas (1974). Cependant, cette dernière ne mentionne ni le nombre de branchiospines du secteur épibranchial, qui constitue l’une des différences majeures entre les populations de Barombi Kotto (2-3 : faible) et de Mboandong (2-5 : élevé), ni le nombre de rangées de dents internes sur la mâchoire inférieure (en général plus élevé à Barombi Kotto qu’à Mboandong). La plupart de nos gammes de mensurations (en %) sont semblables à celles qui ont été relevées par Trewavas (1962) sauf le diamètre de l’œil. Cela est dû à une différence méthodologique portant sur la mensuration orbitale qui va de point osseux à point osseux entre les deux extrémités horizontales de l’orbite dans notre étude alors que Trewavas avait mesuré le diamètre de l’iris. Cependant, nos valeurs du diamètre de l’œil relevées sur les syntypes (26,9-35,1% HL) sont en général inférieures à celles qui ont été enregistrées sur nos spécimens récoltés en 2007 (32,2-44,4% HL). Il est probable que les différences que nous relevons ici soient des artefacts liés au mode de conservation des individus analysés.

Le fait que les femelles en période de reproduction possèdent une livrée noire confirme l’observation de Lamboj (2004). De plus, notre étude révèle que certaines femelles

Tableau VI. - Gamme de valeurs des principales variables différenciant *T. kottae* “small eyes” de *T. kottae* “big eyes” dans chacun des lacs. [Synopsis of the most distinctive variables between *T. kottae* “small eyes” and *T. kottae* “big eyes” for each of the two lakes]

Variable	Lac Barombi Kotto				Lac Mboandong			
	“Small eyes”		“Big eyes”		“Small eyes”		“Big eyes”	
	Mean ± SD	Range	Mean ± SD	Range	Mean ± SD	Range	Mean ± SD	Range
ED/HL	35,1 ± 1,6	32,2-37,8	38,5 ± 1,8	35,8-44,0	35,7 ± 1,8	32,2-39,7	40,4 ± 1,8	36,06-44,5
DFB/SL	57,8 ± 1,6	56,0-61,9	55,3 ± 2,4	51,7-58	57,1 ± 1,1	55,5-60,1	55,5 ± 1,5	52,6-57,9
AFB/SL	16,1 ± 1,0	15,7-18,2	14,65 ± 1,1	12,7-16,0	15,4 ± 0,7	14,1-17,1	14,2 ± 0,8	13,0-15,5
BD/SL	38,7 ± 1,7	37,2-43,0	36,9 ± 1,5	35,0-40,1	-	-	-	-
CPD/SL	-	-	-	-	14,1 ± 0,6	13,1-15,7	13,7 ± 0,5	12,8-14,8
ChD/HL	-	-	-	-	25,2 ± 1,7	21,1-30,2	22,9 ± 1,1	20,5-24,6

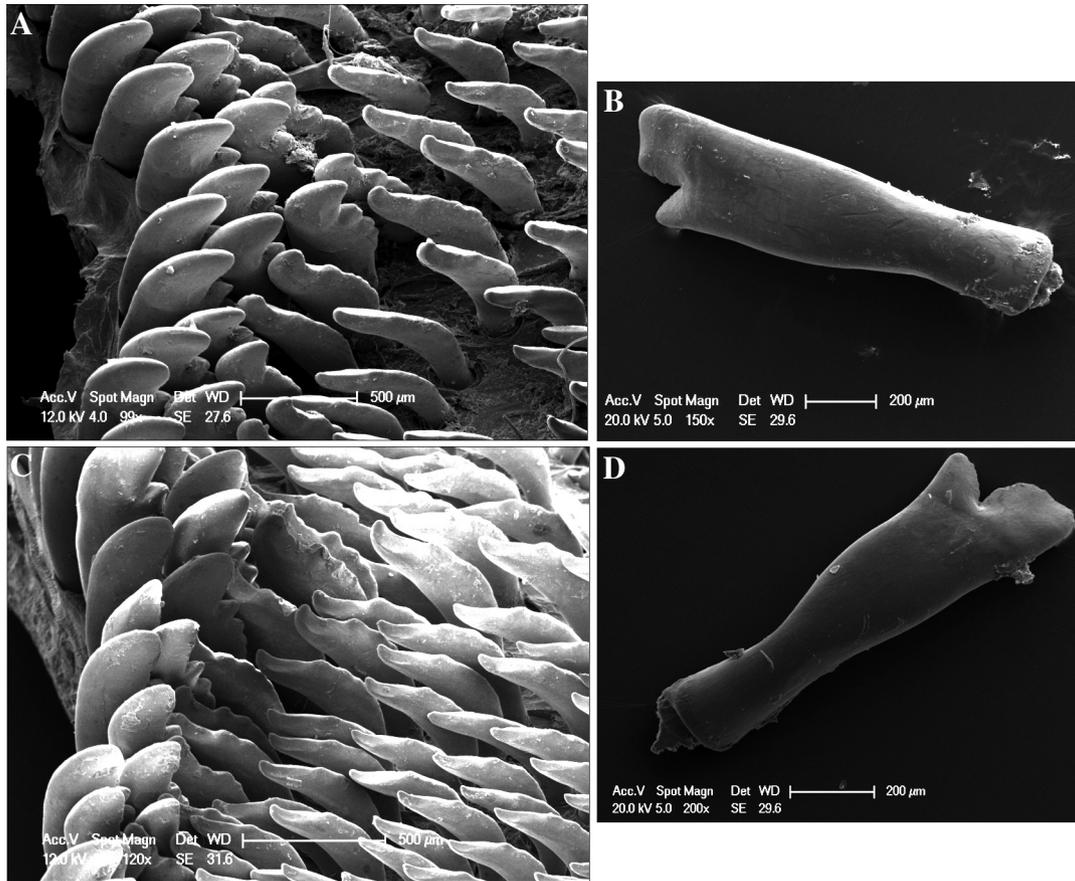


Figure 9. - Electronographies (MEB) des dents de *T. kottae* dans la région postérieure de la mâchoire pharyngienne inférieure (A, C) et dans la rangée externe sur la mâchoire supérieure (B, D) pour Barombi Kotto (A, C) et Mboandong (B, D). [SEM teeth from the posterior region of the lower pharyngeal jaw (A, C) and from the outer row of the upper jaw (B, D), of *T. kottae* from lakes Barombi Kotto (A, C) and Mboandong (B, D).]

adultes de *T. kottae* sont entièrement noires pendant ou en dehors de la période de reproduction (cf. femelle ovigère noire de Mboandong, Fig. 7E) et d'autres sont brunes, dorées ou claires avec parfois les parties inférieures de la tête et du corps qui deviennent noires pendant cette même période (Fig. 7A, C). Les mâles en général sont noirs ou blanchâtres.

Ces observations montrent que la variabilité chromatique de *T. kottae* est plus forte que ne l'ont relevé les précédentes études et que le dichromatisme sexuel évoqué par Trewavas (1962) et Stiassny *et al* (2007) n'est pas constant.

Chez *T. kottae*, le nombre total de branchiospines plus élevé chez les spécimens du lac Mboandong pourrait être lié à un régime alimentaire différent de celui des individus du lac de Barombi Kotto. D'après Corbet *et al.* (1973), les spécimens de Barombi Kotto ingèrent essentiellement du phytoplancton et peu de végétaux supérieurs alors que ceux de Mboandong filtrent essentiellement des débris organiques. Les individus de Barombi Kotto présentent des longueurs prédorsales et céphaliques plus grandes que celles qui sont relevées chez les spécimens de Mboandong. Comme dans la description des souches d'*Oreochromis niloticus* (Gourène et Teugels, 1993) et de celle de *Sarotherodon melanotheron melanotheron* (Adépo-Gourène et Gourène, 2008), la longueur de la tête,

Tableau VII. - Résultats du test Mann-Withney sur les mensurations entre *T. kottae* "small Eyes" et *T. kottae* "big Eyes" d'une distribution de taille semblable [ $78,4 \pm 2,3$  (72,3-90) mm SL, n=28]. Seules les mensurations significativement différentes ( $p < 0,05$ ) ont été données. La troisième colonne indique les groupes qui ont les valeurs plus grandes pour chaque caractère. [Results of the Mann-Whitney U-tests on the measurements between *T. kottae* "small eyes" and *T. kottae* "big eyes" of a similar size distribution [ $78.4 \pm 2.3$  (72.3-90) mm SL, n = 28]]. Only measurements differing significantly ( $p < 0.05$ ) are given. The third column indicates groups that have the larger value for each of the characters.]

Barombi Kotto			Mboandong		
ED/HL*100	0,000045	K2 > K1	ED/HL*100	0,0005	K2 > K1
DFB/SL*100	0,000213	K1 > K2	DFB/SL*100	0,006	K1 > K2
AFB/SL*100	0,007866	K1 > K2	AFB/SL*100	0,01	K1 > K2
BD/SL*100	0,010600	K1 > K2	CPD/SL*100	0,03	K1 > K2
			ChD/HL*100	0,01	K1 > K2

Tableau VIII. - Mensurations et comptages globaux issus des populations de *Tilapia (Coptodon) kottae* des lacs Barombi Kotto et Mboandong, d'une partie de la communauté de Coptodons du lac Ejagham (*T. deckerti* et *Tilapia* sp. "jewel"), d'une partie de la communauté de Coptodons du lac Bermin (*T. thysi*, *T. snyderae*, *T. bakossiorum*, *T. gutturosa* et *T. spongotroktis*), de *T. (Coptodon) guineensis* de la rivière Cross et de *T. (Pelmatolapia) mariae* de Barombi Kotto/Cross. Pour faciliter la lecture des étendues de valeurs des critères retenus, les moyennes et les écart-types ne sont pas indiqués dans ce tableau. [Synopsis of the measurements and meristics of *Tilapia (Coptodon) kottae* from lakes Barombi Kotto and Mboandong, some *Coptodon* species from Lake Ejagham (*T. deckerti* and *Tilapia* sp. "jewel"), some *Coptodon* species from Lake Bermin (*T. thysi*, *T. snyderae*, *T. bakossiorum*, *T. gutturosa* and *T. spongotroktis*), *T. (Coptodon) guineensis* from the Cross river; and *T. (Pelmatolapia) mariae* from Barombi Kotto/Cross.]

	Kotto/Mboand.	Ejagham	Bermin	Cross	<i>T. mariae</i>
Paramètres	Mensurations				
LarcD/HL*100	16,7-25,2	15,2-24,3	18,6-26,6	23,8-29,5	16,9-27,4
SnL/HL*100	31,2-41,0	30,6-41,4	29,3-41,6	34,7-45,3	30,3-40,6
LJL/HL*100	30,4-37,9	29,9-38,0	29,4-36,6	29,3-35,3	25,5-33,9
PPL/HL*100	19,7-28,5	23,4-28,3	19,6-28,0	20,6-28,4	18,2-28,6
ChD/HL*100	20,5-32,8	13,6-25,2	21,6-28,0	22,6-29,5	16,4-26,7
ED/HL*100	32,2-44,4	28,2-38,7	30,4-38,9	29,5-37,1	30,0-41,0
IOW/HL*100	26,9-37,1	23,3-29,7	26,9-37,8	29,3-35,3	33,2-46,0
IOW/HW*100	55,6-76,9	53,0-64,5	62,8-74,0	55,4-75,1	67,4-81,9
HW/HL*100	42,9-55,3	41,9-47,6	42,3-51,6	44,3-52,8	46,6-58,6
HL/SL*100	31,5-38,4	31,7-38,4	28,6-37,8	30,0-34,0	29,8-36,2
BD/SL*100	33,5-42,8	30,2-37,6	34,0-40,0	39,2-44,4	42,2-50,5
DFB/SL*100	51,7-61,8	52,7-60,1	50,3-61,6	58,0-63,2	60,3-67,1
AFB/SL*100	12,4-18,2	14,2-20,0	12,5-17,2	15,5-19,3	18,1-23,5
PrD/SL*100	35,0-43,1	35,0-42,6	35,9-42,4	35,2-39,9	33,4-39,7
PrP/SL*100	30,8-38,0	35,2-41,1	30,1-38,7	30,9-37,9	31,1-38,6
PrV/SL*100	33,7-41,9	35,7-40,9	33,2-39,8	33,0-40,7	36,9-43,4
PrA/SL*100	68,1-78,2	66,7-73,1	69,0-76,4	70,8-74,8	70,6-78,4
CPL/SL*100	12,5-16,1	12,6-16,2	14,6-19,2	12,2-15,4	9,2-13,5
CPD/SL*100	12,7-15,9	11,8-14,1	9,7-14,0	14,5-16,6	14,0-17,8
CPD/CPL*100	83,3-115,8	74,1-104,7	59,6-88,8	103,7-130,8	109,3-180,6
PhJL/HL*100	24,4-36,0	28,2-34,5	30,6-38,9	30,2-35,2	22,8-38,6
PhJW/PhJL*100	92,0-145,6	91,0-124,4	81,5-121,0	99,0-114,4	87,6-124,0
DeAL/PhJL*100	40,0-74,2	51,7-80,9	50,0-70,0	56,8-69,0	48,5-77,7
DeAW/PhJW*100	63,0-87,5	56,8-82,3	65,1-90,0	71,9-78,5	71,4-88,6
DeAL/DeAW*100	56,5-85,2	69,0-145,7	66,1-98,0	71,4-83,9	63,8-91,9
	Comptages				
GRTOTAL	10-16	12-15	11-17	11-12	16-20
DSPINES, DSOFIT	XV-XVI <sub>10-12</sub>	XV-XVI <sub>11-12</sub>	XV-XVI <sub>10-12</sub>	XVI <sub>11-12</sub>	XV-XVI <sub>13-14</sub>
ASPINES, ASOFT	III <sub>7-8</sub>	III <sub>8-10</sub>	III <sub>7-9</sub>	III <sub>8</sub>	III <sub>10-12</sub>
LATUP/LATLOW	18-22/9-12	19-21/10-11	19-21/8-13	20-21/10-12	21-23/10-12
LONG	28-30	29-30	28-30	29-30	29-31
TRANSUP/TRANSLOW	3,5-4,5/8-12	3,5-4,5/9-11	3,5-4,5/9-11	3,5-4,5/11	4,5/10-12
CHEEK	2-4	2-3	2-3	3-4	3-4
P	14-15	14-15	13-16	16	14-16

qui constitue en général un bon descripteur des différents taxons de Tilapias, est également concernée par les divergences morphologiques des populations de *T. kottae*. De plus, comme Corbet *et al.* (1973), nous avons observé que l'échantillon de *T. kottae* de Barombi Kotto était plus riche en spécimens de grande taille que celui de Mboandong. Une zone d'intersection de tailles située entre 72,3 et 81,8 mm

SL a été relevée entre ces deux échantillons. La croissance des spécimens à Mboandong pourrait donc être limitée par rapport à celle des spécimens de Barombi Kotto.

Une différenciation phénotypique affectant principalement le diamètre de l'œil, et accessoirement la hauteur du corps ou du pédoncule caudal et les longueurs de base des nageoires anale et dorsale, a été mise en évidence au sein des

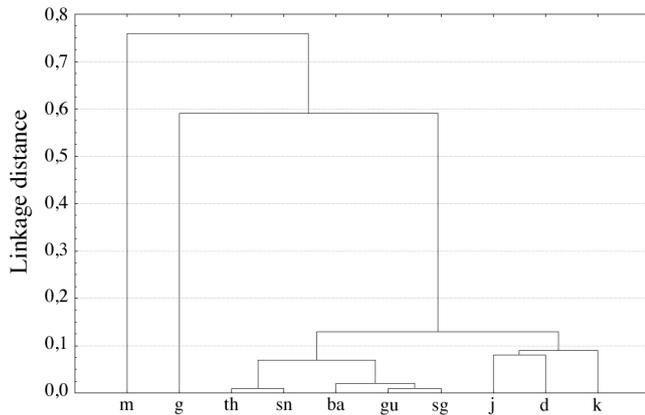


Figure 10. - Diagramme de l'analyse en cluster basée sur les mensurations des espèces de *Coptodon* issus de la rivière Cross (g = *T. guineensis*), du lac Bermin (th = *T. thysi*; sn = *T. snyderae*; ba = *T. bakossiorum*; gu = *T. gutturosa*; sg = *T. spongotroktis*), du lac Ejaham (j = *T. deckerti*; d = *Tilapia fusiforme* "little lack"), des lacs Barombi Kotto et Mboandong (k = *T. kottae*) et de *Tilapia (Pelmatolapia) mariae* (m) provenant de Cross, Memé/Barombi Kotto. [Result of a cluster analysis on the measurements of the *Coptodon* species from the Cross river (g = *T. guineensis*), Lake Bermin (th = *T. thysi*; sn = *T. snyderae*; ba = *T. bakossiorum*; gu = *T. gutturosa*; sg = *T. spongotroktis*), Lake Ejaham (j = *T. deckerti*; d = *Tilapia fusiforme* "little lack"), lakes Barombi Kotto and Mboandong (k = *T. kottae*) and *Tilapia (Pelmatolapia) mariae* (m) from the Cross/Barombi Kotto.]

deux populations de *T. kottae* permettant ainsi de distinguer *T. kottae* "big eyes" de *T. kottae* "small eyes". Les considérables différenciations phénotypiques relevées chez *T. kottae* sont moins nettes que celles qui ont été notées par Schliewen *et al.* (2001) et Dunz et Schliewen (2010) chez *Tilapia fusiforme*. Cette espèce présente, en effet, deux phénotypes morphologiquement bien distincts : "little black", d'une part, caractérisé par des yeux larges et un corps relativement petit, qui exploite les ressources en profondeur et, d'autre part, le phénotype "large black" aux yeux moins larges et au corps robuste, qui s'est spécialisé dans l'exploitation des ressources côtières. Bien que cette observation complémentaire ne constitue pas une preuve tangible du fait que *T. kottae* se soit également spécialisé dans l'exploitation des ressources en fonction de la profondeur, elle suggère cependant que les caractères morphologiques des espèces de *Coptodon* de ces différents lacs auraient subi les mêmes pressions sélectives ou qu'un même phénomène évolutif se répèterait dans ces lacs.

L'existence de deux phénotypes dans chacun des deux lacs demande une analyse moléculaire complémentaire afin de comprendre s'il s'agit d'une population panmixtique constituée d'un gradient allant du morphotype "gros yeux" à celui "petits yeux" ou, deux formes bien différenciées (gros yeux et petits yeux) qui peuvent toujours se croiser et donner naissance à des formes intermédiaires. Ces deux phénomènes donneraient alors la même distribution phénotypique mais pas la même distribution génotypique. Les premiers

résultats moléculaires ainsi que l'analyse des caractéristiques morphologiques associées aux deux groupes semblent soutenir la validité de la deuxième hypothèse. Ces populations constituent un nouveau modèle très important pour la compréhension des phénomènes d'adaptation et de spéciation au sein des Cichlidae.

Trewavas (1962) a émis l'hypothèse selon laquelle *Tilapia kottae*, ou sa plus proche espèce parente, serait présent dans les fleuves Memé et Mungo qui ceignent la région de Kotto, avant de la rejeter (1974) car *T. kottae* n'était pas présent dans les ruisseaux connectés au lac Barombi Kotto. La colonisation des lacs, sièges d'endémisme des poissons, est habituellement d'origine fluviale (Ribbink, 1988). C'est notamment le cas des faunes de Cichlidae endémiques de chacun des grands lacs (Victoria, Tanganyika et Malawi) de l'Afrique de l'Est (Ribbink, 1988) et des espèces endémiques de l'île Fernando Po dont la colonisation a pu se faire alors qu'elle était reliée au continent par une langue de terre ou des zones marécageuses (Thys van den Audenaerde, 1967). Daget (1988) estime que dans le passé, les fractures du socle, les effondrements et les surrections de compartiments, les gauchissements de terrains joints aux variations climatiques ont causé d'innombrables détournements de rivières, des captures et des assèchements partiels qui ont pu fragmenter les populations et déclencher les processus de spéciations allopatriques. Dans ce contexte, on peut penser que les nombreux phénomènes magmatiques et tectoniques qu'a connus la ligne volcanique du Cameroun de façon intermittente depuis la fin du Crétacé (Montigny *et al.*, 2004; Déruelle *et al.*, 2007) ont dû également affecter le réseau hydrographique à l'ouest du Cameroun. Il est alors probable que l'espèce ancestrale, après avoir migré vers les lacs Barombi Kotto et/ou Mboandong à partir de la Memé et/ou du Mungo, a pu dériver en *T. kottae* devenu écologiquement sédentaire. Un phénomène similaire a été rapporté au lac Barombi Mbo qui draine aujourd'hui ses eaux dans le Mungo alors que dans le passé, il les aurait drainées dans la Memé. L'espèce ancestrale (probablement *Sarotherodon galilaeus* de la Memé) qui s'était introduite à Barombi Mbo a fondé un "species flock" endémique de ce lac (Schliewen *et al.*, 1994). D'autres radiations d'espèces sont connues aux lacs Bermin et Ejaham et auraient été engendrées par les Cichlidae de la rivière Cross (Schliewen *et al.*, 1994, 2001).

Un échantillonnage supplémentaire effectué à différentes profondeurs dans les lacs Barombi Kotto et Mboandong serait nécessaire pour un meilleur suivi de *T. kottae*.

**Remerciements.** - Les auteurs remercient l'Agence nationale de recherche française qui a financé les travaux de terrain à travers le programme "Îles forestières africaines". Le premier auteur a bénéficié d'une visite d'étude CIBA au Musée Royal d'Afrique Centrale à Tervuren, sponsorisée par l'accord cadre entre le Musée et la Coopération belge au développement. Nous remercions les deux arbitres pour les remarques pertinentes qu'ils ont formulées, Alain

Tonetto (Sevice commun de microscopie électronique de l'Université de Provence) et Jean-Pierre Cornec pour leur aide précieuse en microscopie électronique à balayage et Anne Miquelis pour la relecture critique de l'article. Nous remercions Nicolas Pech pour ses conseils en analyses statistiques.

### RÉFÉRENCES

- ADEPO-GOURENE B. & GOURENE G., 2008. - Différenciation morphologique des populations naturelles d'une sous espèce de tilapia *Sarotherodon melanotheron melanotheron* Rüppell, 1852 (Teleostei ; Cichlidae) de Côte d'Ivoire. *Sci. Nat.*, 5(1): 15-27.
- BAREL C.D.N., VAN OIJEN M.J.P, WITTE F. & WITTE- MAAS ELS L.M., 1977. - An introduction to the taxonomy and morphology of the Haplochromine Cichlidae from lake Victoria. *Neth. J. Zool.*, 27(4): 333-389.
- BOOKSTEIN F., CHERNOFF B., ELDER R., HUMPHRIES J., SMITH G. & STRAUSS R., 1985. - Morphometrics in Evolutionary Biology (Spec. Publ. 15). 277 p. Philadelphia: Academy of Natural Sciences.
- CORBET S.A, GREEN J., GRIFFITH J. & BETNEY E., 1973. - Ecological studies on crater lakes in West Cameroon: Lakes Kotto and Mboandong. *J. Zool.*, 170: 309-324.
- DAGET J., 1988. - Évolution et spéciation dans les milieux autres que les grands lacs. In: Biologie et Écologie des Poissons d'Eau douce africains (Lévêque C., Bruton M.N. & Ssentongo G.W., eds), pp. 53-63. Paris: Orstom.
- DÉRUELLE B., NGOUNOUNO I. & DEMAIFFE D., 2007. - The "Cameroon Hot Line" (CHL): A unique example of active alkaline intraplate structure in both oceanic and continental lithospheres. *C. R. Geosci.*, 339: 589-600.
- DUNZ A.R. & SCHLIEWEN U.K., 2010. - Description of a *Tilapia (Coptodon)* species flock of Lake Ejagham (Cameroon), including a redescription of *Tilapia deckerti* Thys van den Audenaerde, 1967. *Spixiana*, 33(2): 251-280.
- GOURENE G. & TEUGELS G.G., 1993. - Différenciation morphologique de souches des tilapias *Oreochromis niloticus* et *O. aureus* (Teleostei ; Cichlidae) utilisées en pisciculture. *Cybiu*, 17(4): 343-355.
- JOYCE D.A., HUNT D.H., BILLS R., TURNER G.F., KATONGO C., DUFTNER N., STURMBAUER C. & SEEHAUSEN O., 2005. - An extant cichlid fish radiation emerged in an extinct Pleistocene lake. *Nature*, 435: 90-95.
- LAMBOJ A., 2004. - The Cichlids Fishes of Western Africa. 255 p. Birgit Schmettkamp Verlag.
- MONTIGNY R., NGOUNOUNO I. & DERUELLE B., 2004. - Âges K-Ar des roches magmatiques du fossé de Garoua (Cameroon) : leur place dans le cadre de la "Ligne du Cameroun". *C. R. Geosci.*, 336: 1463-1471.
- PAUGY D., LÉVÊQUE C. & TEUGELS G.G., 2003. - Poissons d'Eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest (Tome 1). 457 p. Paris: IRD ; Tervuren: MRAC.
- RIBBINK A.J., 1988. - Evolution and speciation of African Cichlids. In: Biologie et Écologie des Poissons d'Eau douce africains (Lévêque C., Bruton M.N. & Ssentongo G.W., eds), pp. 53-63. Paris: Orstom.
- SCHLIEWEN U.K. & KLEE B., 2004. - Reticulate sympatric speciation in Cameroonian crater lake cichlids. *Front Zool.*, 2004(1): 5.
- SCHLIEWEN U., TAUTZ D. & PAABO S., 1994. - Sympatric speciation suggested by monophyly of Crater Lake Cichlids. *Nature*, 368(6472): 629-632.
- SCHLIEWEN 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.
- SHEA B.T., 1985. - Bivariate and multivariate growth allometry: statistical and biological considerations. *J. Zool., Lond.*, 206: 367-390.
- SNOEKS J., 2004. - The Cichlid Diversity of Lake Malawi/Nyasa/Niassa: Identification, Distribution and Taxonomy. 360 p. El Paso: Cichlid Press.
- STIASSNY M.J.L., LAMBOJ A., DE WEIRD T. & TEUGELS G.G., 2007. - Cichlidae In: The Fresh and Brackish Water Fishes of Lower Guinea, West-Central Africa, Vol. 2 (Stiassny M.J.L., Teugels G.G. & Hopkins C.D., eds), pp 269-403. Paris: IRD, MNHN; Tervuren: MRAC.
- STRAUSS R.E., 2010. - Discriminating groups of organisms. In: Morphometrics for Nonmorphometricians (Elewa A.T.M., ed.), pp 73-91. Lecture Notes in Earth Sciences, Vol. 124. xii + 367 p. Springer-Verlag.
- TAMEN J., NKOUMBOU C., MOUAFO L., REUSSER E. & TCHOUA M.F., 2007. - Petrology and geochemistry of monogenetic volcanoes of the Barombi Koto volcanic field (Kumba graben, Cameroon volcanic line): Implications for mantle source characteristics. *C. R. Geosci.*, 339: 799-809.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE D.F.E., 1967. - The freshwater fishes of Fernando Poo. *Verh. Kon. VI. Acad. Wetensch.*, 29(100): 1-167.
- TREWAVAS E., 1962. - Fishes of the Crater Lakes of the Northwestern Cameroon. *Bonn. Zool. Beitr.*, 1962: 146-192.
- TREWAVAS E., 1974. - The freshwater fishes of rivers Mungo and Meme and lakes Kotto, Mboandong and Soden, West Cameroon. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, 26(5): 329-419.

Reçu le 10 janvier 2011.

Accepté pour publication le 21 octobre 2011.