

THESE

En vue de l'obtention du : **DOCTORAT**

Centre de recherche : *Biotechnologies Végétale et Microbienne, Biodiversité et Environnement.*

Structure de Recherche : *Laboratoire de Biodiversité, Ecologie et Génome.*

Discipline : *Biologie.*

Spécialité : *Biodiversité, Ecologie et Biogéographie.*

Présentée et soutenue le 21 juin 2019 par :

Halima LOUIZI

Les poissons Cichlidae du Maroc et leurs Cichlidogyrus parasites branchiaux : Statut taxonomique, Phylogénie et Biogéographie.

JURY

Abdelaziz BENHOUSSA	<i>PES, Faculté des Sciences de Rabat, UMV, Rabat.</i>	Président
Ouafae BERRADA RKHAMI	<i>PES, Faculté des Sciences de Rabat, UMV, Rabat.</i>	Directrice de Thèse
Antoine PARISELLE	<i>Chargé de recherche, HDR, ISE-M (IRD-Maroc), Faculté des Sciences de Rabat, UMV, Rabat.</i>	Co-directeur de Thèse
Jean-François AGNÈSE	<i>Directeur de recherche, HDR, IRD ISE-M, Université de Montpellier, France.</i>	Rapporteur/ Examineur
Hocein BAZAIRI	<i>PES, Faculté des Sciences de Rabat, UMV, Rabat.</i>	Rapporteur/ Examineur
Abdeljebbar QNINBA	<i>PES, Institut Scientifique, UMV, Rabat.</i>	Examineur
Hassan JAZIRI	<i>PES, Directeur de l'Ecole Normale Supérieure, UMV, Rabat.</i>	Examineur

Année Universitaire : 2018-2019.

Remerciements

Le présent travail a été réalisé, au Laboratoire Biodiversité, Ecologie et Génome de la Faculté des Sciences de Rabat, sous la direction du Professeur **Ouafae BERRADA RKHAMI** et du Docteur **Antoine PARISELLE**. Une partie de ce travail entre dans le cadre d'un projet scientifique intitulé "Impact des changements climatiques globaux sur la biodiversité des zones humides sahariennes. Ce travail est financé par le centre des études sahariennes (CES), association Nature Initiative de Dakhla et par l'IRD. La rédaction de ce mémoire n'aurait pu avoir lieu sans le concours de nombreuses personnes auxquelles j'aimerais exprimer ma profonde gratitude et mes sincères remerciements.

Je voudrais tout d'abord exprimer ma profonde estime et reconnaissance au Professeur **Mourad EL BELKACEMI**, Doyen de la Faculté des Sciences de Rabat pour les efforts déployés pour promouvoir la recherche scientifique et surtout pour le soutien qu'il accorde aux chercheurs de cet établissement.

J'adresse mes plus grands remerciements et ma vive gratitude à mes directeurs de thèse, Madame **Ouafae BERRADA RKHAMI**, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat et **Antoine PARISELLE**, Docteur Chargé de recherche hors classe à l'IRD-Maroc, ISE-M (Université Montpellier-France), pour tout l'engagement, la gentillesse, la disponibilité, l'orientation, l'encouragement et la compréhension qu'ils m'ont prodigués tout au long de ces années. Je leur suis très reconnaissante pour leur patience, leurs conseils et leurs remarques constructives qui m'ont grandement aidée dans la réalisation de ce travail.

J'adresse mes vifs et sincères remerciements au Professeur **Abdelaziz BENHOUSSA**, responsable du laboratoire Biodiversité, Ecologie et Génome pour l'aide qu'il a toujours su m'apporter avec enthousiasme lors de ma thèse. Je ne m'étendrai pas sur sa gentillesse, son immense compétence, sa simplicité et sa disponibilité. Grâce à son aide j'ai pu prospecter différents cours d'eaux à travers les différentes régions du pays. Je suis très honorée que vous ayez accepté de présider ce jury.

J'adresse mes remerciements à Monsieur **Hocein BAZAIRI**, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat, pour sa sympathie, son soutien moral et pour avoir accepté d'être rapporteur, sa participation au jury m'honore amplement.

Je remercie Monsieur **Abdeljebbar QNINBA**, Professeur à l'Institut Scientifique, pour avoir facilité la réalisation des missions de terrain dans la Sebkhha d'Imlili. Je lui suis reconnaissante pour tout le temps qu'il m'a accordé, ses qualités pédagogiques et scientifiques, sa franchise et sa sympathie. J'ai beaucoup appris à ses côtés et je lui adresse ma gratitude pour tout cela. Sa participation au jury est pour moi un grand honneur, qu'il trouve ici ma profonde reconnaissance.

Je tiens à remercier Monsieur **Hassan JAZIRI**, Professeur et Directeur de l'Ecole Normale Supérieure de l'Université Mohamed V de Rabat. Je garde un vif souvenir de son cours magnifique de la génétique des populations. Je vous remercie profondément pour l'honneur que vous m'a accordée en examinant ce travail malgré vos nombreuses et importantes occupations.

Je tiens à remercier Monsieur **Jean-François AGNESE**, Directeur de recherche à l'IRD ISE-M, Université de Montpellier-France pour sa contribution dans ce travail. Je lui adresse de sincères remerciements pour son implication dans mes recherches et son aide très précieuse et pour avoir accepté la fonction de rapporteur et membre de jury de cette thèse.

Je remercie également Messieurs **Rémi DUGUE**, Ingénieur et **Christophe COCHET**, Technicien à la PLATeforme Aquacole eXpérimentale (PLATAX) de l'ISE-M (FRANCE) du département Conservation et Domestication pour la formation sur l'élevage des poissons et la maintenance des aquariums ainsi que pour leur accueil et leur aide tout au long de mon stage.

Un grand merci à Monsieur **Arnold Roger BITJA NYOM**, professeur à la Faculté des Sciences de l'université de Ngaoundéré (Cameroun), pour son aide dans les traitements des données morphométriques et pour les réponses régulières à mes questions tout au long de la réalisation de ce travail.

Je ne saurais oublier le soutien moral et les encouragements de mes **Amis** du laboratoire "Biodiversité, Ecologie et Génome" de la Faculté des Sciences de Rabat. Je remercie particulièrement la doctorante **Imane RAHMOUNI** pour son aide sur le terrain et au laboratoire.

J'adresse mes remerciements les plus distingués et les plus sincères à mes très chers **Parents** qui m'ont été d'un grand soutien pendant toutes ces années de recherche. Leurs prières

et leur bénédiction qui m'ont accompagnée m'ont aidée à surmonter tous les obstacles. Je les prie de bien vouloir trouver à travers ces lignes l'expression de mon plus grand dévouement et amour.

Je prie tous ceux qui ont contribué à la réalisation de ce travail de bien vouloir trouver ici l'expression de ma profonde gratitude.

Résumé

Nous confirmons l'existence de trois espèces de poissons Cichlidae natives du Maroc dans les cours d'eau du bassin versant de l'oued Drâa, dans le complexe d'oued Chbika et dans la sebkha d'Imlili. Une quatrième espèce invasive, *Oreochromis niloticus*, a été introduite aussi bien au Nord qu'au Sud du Maroc. Leur étude en biologie moléculaire ainsi que l'étude morpho-anatomique et génétique de leur Monogènes parasites branchiaux nous permettent de décrire ces poissons, de valider leur statut taxonomique et d'établir leur phylogénie. Seul le statut taxonomique de *Coptodon cf guineensis* de la sebkha d'Imlili est en cours de validation. L'histoire des milieux couplée à nos résultats nous a permis d'établir des scénarios biogéographiques expliquant l'origine, la mise en place et le fonctionnement des populations marocaines de ces poissons et de leurs parasites.

Mots-clés : Cichlidae, Monogènes, phylogénie, biogéographie, espèce invasive.

Abstract

We confirm the existence of three species of cichlid fish native to Morocco in the watercourses of the oued Drâa watershed, in the Chbika oued complexe and in the sebkha Imlili. A fourth invasive species, *Oreochromis niloticus*, has been introduced in both northern and southern Morocco. Their molecular study as well as the morpho-anatomical and genetic study of their branchial parasites allows us to describe these fishes, to validate their taxonomic status and to establish their phylogeny. Only the taxonomic status of *Coptodon cf guineensis* of sebkha Imlili is under validation. The history of the environments coupled with our results enabled us to establish biogeographical scenarios explaining the origin, the setting up and the functioning of these fish populations and their parasites.

Keywords : Cichlidae, Monogenea, phylogeny, biogeography, invasive species.

SOMMAIRE

Remerciement	I
Résumé	IV
Abstract	V
Introduction	1

Première partie : Les Poissons

I. Les Poissons étudiés : Les Cichlidae	3
I.1. Généralités	3
I.2. Position systématique	5
I.2.1. Caractères morpho-anatomiques	6
a. Caractères morphologiques.....	6
b. Caractères anatomiques.....	7
I.2.2. Caractères éthologiques	9
I.2.3. Répartition géographique	11
I.2.4. Systématique	13
I.2.5. Biogéographie	15
I.3. Les Cichlidae du Maroc	18
II. Les milieux prospectés	19
II.1. Les réseaux hydrographiques prospectés	23
II.2. Matériel et Méthodes	29
II.2.1. Techniques de pêche	29
II.2.2. Techniques de conservation	31

II.2.3. Techniques Moléculaires	32
a. Extraction de l'ADN.....	32
b. Amplification de la molécule d'ADN.....	33
c. Séquençage.....	34
d. Nettoyage et alignement des séquences.....	34
III. Résultats	34
III.1. Identification des poissons étudiés	34
III.1.1. Le genre <i>Coptodon</i> (Gervais, 1848)	35
a. <i>Coptodon zillii</i> (Gervais, 1848).....	36
b. <i>Coptodon guineensis</i> (Bleeker, 1862).....	38
III.1.2. Le genre <i>Oreochromis</i> (Günther, 1889)	42
a. <i>Oreochromis aureus</i> (Steindachner, 1864).....	43
b. <i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758).....	44
b.1. Caractéristiques écologiques.....	46
b.2. Caractéristiques biologiques.....	47
b.3. <i>O. niloticus</i> : espèce introduite.....	49
III.2. Les analyses moléculaires	53
IV. Cas particulier de la sebkha d'Imlili	60
IV.1. Caractéristiques générales du milieu	62
IV.2. Géologie	65
IV.3. Climat	66
IV.4. Hydrologie	67
IV.5. La biodiversité dans la sebkha d'Imlili	67
IV.5.1. <i>Coptodon cf guineensis</i> de la sebkha d'Imlili	73
IV.5.1.1. Matériel et méthodes	71
a. Mensurations et comptages.....	72

b. Caractères métriques.....	72
c. Comptage des caractères méristiques.....	76
d. Analyses statistiques.....	76
IV.5.1.2. Expérimentation en élevage des <i>C. cf guineensis</i>	77
IV.5.1.3. Résultats.....	81
a. Expérimentation en élevage.....	81
b. Analyses morphométriques et statistiques.....	85
IV.5.1.4. Etude des microsatellites de la population de la sebkha d'Imlili....	96
a. Matériel et méthodes.....	96
b. Résultats.....	98

Deuxième partie : Les Parasites

I. Introduction.....	101
II. Les parasites étudiés.....	104
II.1. Généralités et classification des Monogènes.....	104
II.2. Les Monogènes étudiés.....	109
II.2.1. Matériel et méthodes.....	113
a. Etude de la morpho-anatomie.....	113
b. Techniques et analyses moléculaires.....	115
III. Résultats.....	116
III.1. Identification des espèces étudiées.....	117
III.2. Phylogénie moléculaire des Monogènes étudiés.....	131
Discussion.....	134
Conclusion.....	146
Références bibliographiques.....	148

Introduction

Le Maroc possède une faune ichthyologique continentale autochtone, représentée par neuf familles composées de poissons primaires (exclusivement d'eau douce) (Cobitidae et Cyprinidae), secondaires (vivants en eau douce, mais pouvant tolérer des eaux saumâtres) (Cichlidae et Blennidae) et périphériques (vivants en mer mais pouvant tolérer les eaux saumâtres) (Salmonidae, Mugilidae, Atherinidae, Anguillidae et Moronidae). Cette ichthyofaune présente des affinités avec celle de l'Europe et de l'Asie, et seuls le genre de Cyprinidae *Pterocapoeta* (comm. pers. Rahmouni I.) et la famille des Cichlidae sont d'origine Afro-tropicale, mais cette dernière, très diversifiée sur toute son aire de répartition est peu représentée au Maroc. Cette particularité est liée à la présence du Sahara et des chaînes atlasiques qui ont fonctionné, à un moment ou un autre de l'histoire de la région, comme des barrières à la dispersion de ces organismes aquatiques. De plus, ces poissons d'origine tropicale sont soumis au Maroc à des conditions climatiques très différentes de celles de leur biotope d'origine, et donc très éloignées de leurs conditions de vie optimales, en ne citant que les fortes variations de température et le stress hydrique. Par conséquent, les Cichlidae du Sud du Maroc sont en limite de leur aire de répartition Nord-Ouest africaine et comme tous les organismes dans leur cas, ils présentent des caractéristiques particulières liées aux contraintes écologiques du milieu où ils ne sont représentés que par de petites populations isolées soumises aux impacts de la stochasticité génétique très prononcés chez ces petites populations, réduisant davantage leur taille et les rendant de plus en plus vulnérables. Dans ce contexte, notre étude s'intéresse à ces populations afin de mieux les connaître pour pouvoir les préserver. Nous avons utilisé différentes approches pour connaître l'origine et la mise en place de ces organismes, ainsi que le fonctionnement de leurs populations au Maroc. Afin d'établir des scénarios biogéographiques, nous avons utilisé d'une part le système hôte/parasite (Monogène/Cichlidae) et la génétique de ces protagonistes, et d'autre part l'histoire des milieux à travers les âges.

Notre travail se présente en deux parties suivies d'une discussion générale :

Première partie : les Cichlidae du Maroc dans différents cours d'eau du Sud-Est et du Sud-Ouest sahariens et notamment dans une zone humide saharienne fragile : "la sebkha d'Imlili" : Systématique et génétique.

Deuxième partie : Les Monogènes parasites branchiaux des Cichlidae marocains.

La discussion de nos résultats nous permet d'aboutir à des scénarios évolutifs pour chacune des espèces de Cichlidae présente au Maroc.

Première partie :
Les poissons

I. Les Poissons étudiés : Les Cichlidae

Les poissons étudiés sont des Cichliformes (Nelson *et al*, 2016) d'eau douce de la famille des Cichlidae qui forme un groupe monophylétique (Stiassny, 1981 ; Zihler, 1982 ; Gaemers, 1984). Cette famille est la plus importante de tous les vertébrés, et la plus diversifiée du sous-ordre des Labroidei. En effet, elle compte plus de 185 genres (certains sont monospécifiques) avec au moins 2243 espèces dont 1705 sont actuellement considérées valides (Eschmeyer et Fong, 2017). Ce nombre varie car de nouvelles espèces sont régulièrement décrites, et il est possible que d'autres puissent s'éteindre sans jamais avoir été observées.

I.1. Généralités

Les Cichlidae présentent une grande variété de tailles, de formes et de couleurs. On peut observer aussi bien des espèces de 2,5 à 4 cm de longueur maximale (*Neolamprologus multifasciatus* (Boulenger, 1906)), que des espèces beaucoup plus grandes qui peuvent dépasser une longueur de 80 cm pour 4,5 Kg (*Boulengerochromis microlepis* (Boulenger, 1899) du lac Tanganyika (Konings, 1998)). Ils présentent une diversité de formes corporelles, certaines espèces ont un corps modérément comprimé latéralement (*Pterophyllum leopoldi* (Gosse, 1963), *Symphysodon aequifasciatus* (Pellegrin, 1904) et *Altolamprologus compressiceps* (Boulenger, 1898)), d'autres ont un corps en forme de disque (*Pterophyllum* (Heckel, 1840)), et il peut y avoir aussi des espèces avec un corps allongé et cylindrique, comme *Crenicichla regani* Ploeg, 1989, *Julidochromis regani* (Poll, 1942), *Teleogramma brichardi* (Poll, 1959) et *Teleocichla centrarchus* Kullander, 1988.

Par ailleurs, les Cichlidae présentent une palette de couleurs très utilisée dans la discrimination entre les espèces (qui sont pour certaines (en particulier celles du lac Malawi) très prisées par les aquariophiles et souvent comparées aux poissons tropicaux marins). En effet la couleur est le résultat de l'interaction de milliers de chromatophores, sous contrôle du système nerveux, elle est liée à un système de communication complexe (elle peut changer rapidement sous l'influence de l'état de stress ou au moment de la reproduction). La coloration est bien sûr impliquée dans le choix du partenaire sexuel et a donc été impliquée dans l'évolution de cette famille.

Les Cichlidae, famille dite «secondaire», comprend des espèces présentes principalement dans les eaux douces, on en trouve parfois en eau saumâtre (Lévêque et Paugy, 2006), certaines pouvant même vivre en eau salée, voire sursalée : *Sarotherodon melanotheron* Rüppell, 1852 a été signalée au Sénégal de manière habituelle à des salinités supérieures à 80 ‰ (Albaret, 1987).

On les observe parfois dans des conditions extrêmes (eaux pauvres en oxygène, pH des plus basiques au plus acides et températures parfois très élevées (eaux thermales)) : dans les eaux douces et acides d'Amérique du Sud ou dans les eaux dures et basiques des grands lacs africains. On les trouve par exemple dans les lacs d'eau sodique en Ethiopie (pH proche de 10, avec une température voisine de 40°C), mais aussi dans les eaux extrêmement acides des marécages Sud-Américains (*Nannacara anomala*) Regan, 1905 qui vit en Guyane française dans des eaux dont le pH descend régulièrement jusqu'à 3,5) (Longy, 2003).

Par ailleurs les Cichlidae ont réussi à coloniser différentes niches écologiques, notamment dans les grands lacs d'Afrique de l'Est, en particulier le Tanganyika, le Victoria, le Malawi et Edward où ils présentent une grande diversité d'habitudes alimentaires. Ils ont en effet développé une large gamme de régimes alimentaires en milieu lacustre dans les zones littorales, pélagiques ou benthiques, aidés par la plasticité incroyable de leur os pharyngiens. On peut ainsi observer :

- des racleurs d'algues comme les *Mbunas* (regroupent une grande variété d'espèces du lac Malawi), les *Tropheus* (endémiques du lac Tanganyika), les *Mbipis* (du lac Victoria) ;
- des piscivores comme *Nimbochromis venustus* (Boulenger, 1908), *Crenicichla regani* (Ploeg, 1989), *Lepidolamprologus kendalli* (Poll et Stewart, 1977) ou *Petenia splendida* (Günther, 1862) ;
- des zooplanctonophages comme *Cyprichromis leptosoma* (Boulenger, 1998), les *Copadichromis* (Eccles et Trewavas, 1989) (endémiques du lac Malawi) ;
- des insectivores comme *Xenotilapia nigrolabiata* (Poll, 1951), *Aulonocara baenschi* (Meyer et Riehl, 1985), *Apistogramma cacatuoides* (Hoedeman, 1951), *Haplochromis welcommei* (Greenwood, 1966), les *Perissodus* (Boulenger, 1898) (endémiques du lac Tanganyika) ;
- des paédophages comme *Haplochromis barbarae* (Greenwood, 1967) ; certaines espèces se nourrissent même d'écailles d'autres poissons (Boileau et al, 2015), e.g *Gephyrochromis mento* (Boulenger, 1901), *Melanochromis lepidiadaptus* (Bowers et Stauffer, 1997).

Ainsi dans un même lac, certains poissons vont se spécialiser dans ces micro-écosystèmes en présentant des adaptations morphologiques, écologiques et comportementales.

De plus, les Cichlidae comportent des espèces cannibales, surtout en élevage, pratiquant la prédation intragilde par nécessité ou par instinct, en mangeant une ou plusieurs parties d'un individu vivant.

Par ailleurs, ces poissons présentent une diversité biologique, une endémicité et une évolution des plus remarquables chez les vertébrés (Salzburger et Meyer, 2004). En effet, les Cichlidae ont connu dans certaines régions du Monde, comme les grands lacs de l'Est africain (Victoria, Malawi et Tanganyika), des spéciations "explosives" étendues et rapides en termes de nombre, de variétés, de formes, de colorations et de comportements, on parle alors de radiations adaptatives ou de «species flock». Les Cichlidae sont souvent considérés comme un système modèle (Kocher, 2004) pour des études d'adaptation et d'évolution.

C'est aussi en leur sein qu'on observe le plus grand nombre d'espèces de vertébrés en voie de disparition ; l'exemple le plus frappant est le groupe Haplochromine qui, diversifié depuis 12000 ans dans le lac Victoria, est en voie de disparition massive (au moins 200 espèces se sont déjà éteintes) suite à l'introduction, pour la pêche sportive, de la perche du Nil (*Lates niloticus* Linnaeus, 1758).

I.2. Position systématique

Selon Nelson *et al* (2016), la position systématique adoptée pour les Cichlidae est résumée de la manière suivante :

- Super-embranchement : Craniâtes
- Embranchement : Vertébrés
- Sous-embranchement : Gnathostomes
- Super-classe : Osteichthyens
- Classe : Actinoptérygiens
- Sous-classe : Néoptérygiens
- Division : Téléostéens
- Subdivision : Néotéléostéens

La famille des Cichlidae appartient à :

Ordre : Cichliformes caractérisés par :

- Les nageoires dorsale et anale présentent des rayons épineux plus rigides au niveau de la partie antérieure et plus mous au niveau de la partie postérieure.
- Les nageoires pectorales sont hautes, tandis que les pelviennes sont plutôt thoraciques.
- Les écailles sont souvent cténoïdes, plus rarement cycloïdes.
- La ceinture scapulaire est liée aux nageoires pectorales.
- La ceinture pelvienne est liée aux nageoires abdominales.

Sous-ordre : Labroidei caractérisés par :

- Un appareil maxillaire pharyngien complexe.
- Les os pharyngiens inférieurs sont soudés en une seule pièce qui porte des dents.
- Les os pharyngiens supérieurs forment deux autres pièces dépourvues des dents.

I.2.1. Caractères morpho-anatomiques

a. Caractères morphologiques (Figure 1)

- Une seule paire de narine.
- La ligne latérale est souvent fractionnée en deux parties (en trois parties chez *Grammatotria lemairii*) formant une ligne latérale supérieure et une inférieure.
- Les nageoires pelviennes sont dotées de quelques rayons épineux durs et pointus.
- La nageoire caudale branchue comporte 16 (parfois 14) rayons principaux.
- Les nageoires dorsale et anale constituées de rayons épineux dans la partie antérieure et mous dans la partie postérieure.
- Présence d'écailles cycloïdes ou cténoïdes.
- Présence des pores hyomandibulaires (capteurs sensoriels) au-dessus de la mâchoire.

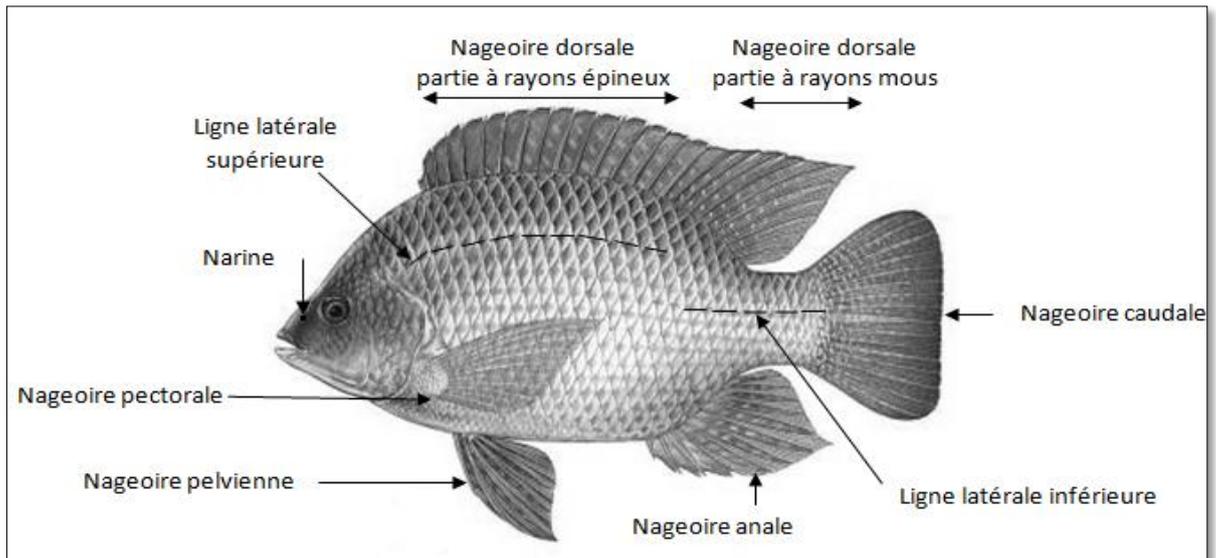


Figure 1 : Morphologie d'un poisson Cichlidae (Lévêque *et al*, 1992) modifié.

b. Caractères anatomiques

Le tractus digestif des Cichlidae est constitué de trois parties :

- L'œsophage qui s'étend des mâchoires pharyngiennes à l'estomac.
- L'estomac en forme de sac sert principalement au stockage des aliments.
- L'intestin sert à la digestion et à l'absorption.

La plupart des poissons osseux ont deux ensembles de mâchoires constituées principalement d'os.

Chez les Cichlidae l'organisation des os des mâchoires et du crâne, ainsi que la dentition, sont utilisées comme critères de classification.

On distingue deux types de mâchoires (Figure 2) :

Mâchoires orales, primaires ouvrent et ferment la bouche, utilisées pour capturer et manipuler les proies par morsure et écrasement, elles sont libérées pour une spécialisation complète de leur fonction de capture de proie.

Mâchoires pharyngiennes, positionnées à l'arrière de la gorge dans le pharynx (les os pharyngiens inférieurs, unis l'un à l'autre, formant un triangle denté (Figure 3), sont utilisées pour traiter davantage la nourriture et la déplacer de la bouche à l'estomac.

Ces poissons ont développé une particularité anatomique, présente chez tous les membres de la famille, représentée par une subdivision spéciale de muscles pour un contrôle très fin des mâchoires.

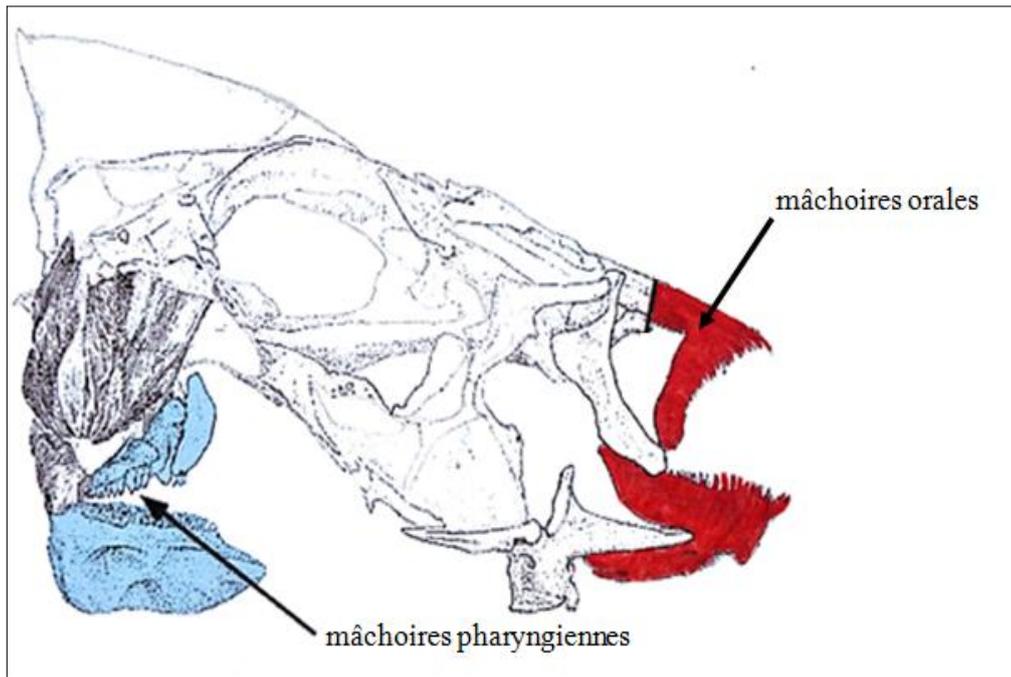


Figure 2 : Crâne d'un Cichlidae, avec vue latérale des mâchoires orales "en rouge" et des mâchoires du pharynx "en bleu" (Fraser *et al*, 2009) modifié.



Figure 3 : Os pharyngien d'un Cichlidae (Fraser *et al*, 2009).

Une autre caractéristique unique chez les Cichlidae est la forme particulière de leurs otolithes dont la face latérale du plus grand présente un long et profond sillon, appelé pseudocolliculum antérocaudal. La fonction exacte de ce sillon n'est pas connue, mais il s'agit d'une structure présente chez tous les Cichlidae et uniquement chez eux attestant, entre autre, que c'est bien un groupe monophylétique.

La taille et le mode d'enroulement de l'intestin ainsi que la taille de l'estomac varient considérablement en fonction du régime alimentaire. L'intestin, beaucoup plus long chez les espèces végétariennes (jusqu'à six fois la longueur du corps) s'enroule et se replie de manière très complexe. L'organisation spatiale de cet enroulement (en fait l'anatomie topographique de l'intestin) est propre à l'espèce et sert donc de critère taxonomique.

Par ailleurs chez tous les Cichlidae, et uniquement chez eux, l'estomac débouche dans l'intestin par le côté gauche et la première anse intestinale se trouve toujours le long du flanc gauche du poisson. L'avantage évolutif de cette particularité anatomique n'est pas connu.

Pour les identifications des espèces étudiées, nous nous sommes basés, dans un premier temps, sur les caractères morphologiques et dans un deuxième temps, nous avons étudié et utilisé la dentition pour compléter ces identifications.

I.2.2. Caractères éthologiques

La spécialisation du comportement chez les Cichlidae est probablement un élément important du succès de leur radiation adaptative. En effet, au-delà de la spécialisation trophique, il y a le comportement reproducteur avec les parades, les colorations sexuelles, ainsi que le comportement territorial et parental (incubation buccale ; garde des petits). En effet, ces poissons présentent un comportement social et reproducteur très particulier avec des stratégies reproductives complexes. Les modes de reproduction sont organisés et hautement variés (Nelson *et al*, 2016) allant de la monogamie à la polygamie avec une parentalité unique chez les poissons.

Pendant la reproduction, plusieurs canaux de communication sont impliqués dans le choix du partenaire, ainsi des signaux acoustiques, visuels, tactiles et chimiques sont émis pour informer sur l'identité spécifique de l'émetteur. Les femelles choisissent les mâles en fonction de leur couleur (Seechusen *et al*, 2008). Ces derniers présentent, en effet, au moment de la reproduction, des patterns de couleurs vives, ce qui maximiserait leur détectabilité par les femelles. Une fois formé, le couple procède à une parade nuptiale sur un substrat, la femelle pond alors les œufs et le mâle les féconde, puis ils vont tourner l'un autour de l'autre pendant quelques minutes (selon les espèces).

Selon leur mode de reproduction, les Cichlidae peuvent être classés en deux grandes catégories :

❖ Les Pondeurs sur substrat

Les pondeurs sur substrat découvert présentent un dimorphisme sexuel à peine apparent (ex : *Symphysodon* (Heckel, 1840), *Pterophyllum* (Heckel, 1840) ou *Cichlasoma managuense* (Günther, 1867), *Hemichromis lifalili* (Loiselle, 1979), *Hemichromis bimaculatus* (Gill, 1862), *Hemichromis fasciatus* (Peters, 1857), *Coptodon zillii* (Gervais, 1848)). Les œufs sont nombreux (jusqu'à 10000 unités) de petite taille, de forme ovale, peu colorés, transparents, attachés au substrat par leur grand axe et déposés sur un support horizontal ou vertical, pierre, morceau de bois, feuille ou racine de plante. Certaines espèces pondent en eau libre *e.g* les espèces du genre *Tropheus* (Boulenger, 1898). La femelle veille à la protection et aux soins rapprochés des alevins, alors que le mâle défend le territoire. Ils forment souvent des couples soudés. Une fois les œufs éclos, les alevins se déplacent en banc sous la conduite et la surveillance des parents.

Les pondeurs sur substrat caché présentent un dimorphisme sexuel souvent très marqué (ex : *Pelvicachromis pulcher* (Boulenger, 1901), *Congochromis sabinae* (Lamboj, 2005)). Les œufs sont souvent plus gros que chez les pondeurs sur substrat, peu nombreux (200 unités), souvent colorés et riches en vitellus. Ces derniers sont déposés dans une grotte, dans des petites cavernes ou à l'intérieur d'une cavité, de trous creusés dans le sable ou bien dans un nid construit sur la roche. Les parents ont des tâches bien séparées ; les œufs et les larves sont sous la surveillance directe de la femelle, le mâle n'intervenant pleinement dans la défense du frai que lorsque les jeunes atteignent le stade de la nage libre. En effet à l'éclosion des œufs, les jeunes sont incapables de se mouvoir et vivent sur leur vésicule vitelline. La résorption de cette vésicule dure trois à quatre jours et durant cette période les jeunes sont parfois appelés «larves». Une fois leur vésicule vitelline résorbée, les jeunes poissons sont capables de se déplacer et atteignent donc le stade dit «de la nage libre».

❖ Les Incubateurs buccaux ou bucco-pharyngiens

Ce sont des poissons (ex : *Sarotherodon galilaeus* (Linnaeus, 1758), *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758)) qui présentent un mode d'incubation spécifique, efficace pour la protection de la progéniture, qui consiste à incuber les œufs dans la bouche (cavité oro-pharyngée) d'un des parents, parfois les deux ; la prise en bouche des œufs est généralement assurée par la femelle seule (genre *Oreochromis*), mais le mâle peut aussi intervenir soit seul soit simultanément ou alternativement (genre *Sarotherodon*). L'incubation dure plus de trois

semaines avec l'ouverture fréquente de la bouche pour l'aération des œufs et enfin, la libération des alevins parfaitement autonomes.

On distingue deux catégories d'incubateurs buccaux :

- **Incubateurs buccaux larvophiles** (ex : *Geophagus altifrons* (Heckel, 1840) et *Gymnogeophagus meridionalis* (Reis et Malabarba, 1988)). Les œufs sont petits, nombreux et transparents comparables à ceux des pondeurs sur substrat découvert. Ils sont d'abord déposés et fécondés sur une pierre, à la manière des pondeurs sur substrat découvert. Les larves sont prises ensuite en bouche dès leur éclosion. On parle de poissons postponocaves.

- **Incubateurs buccaux ovophiles** (ex : *Haplochromis phytophagus* (Greenwood, 1966) et *Pseudotropheus saulosi* (Konings, 1990)) : les œufs sont de grande taille, souvent colorés et en petit nombre (souvent moins de 100 unités). Ils sont pris en bouche immédiatement après la fécondation. On parle de poissons promotocaves.

Tous les Cichlidae pratiquent des soins parentaux intensifs. Les futurs parents défendent et surveillent jalousement les œufs aussi bien avant qu'après l'éclosion et souvent longtemps après. En effet, ils veillent sur leur progéniture de quelques heures pour les incubateurs buccaux à plusieurs jours, voire plusieurs semaines pour certains pondeurs sur substrat. Certaines espèces *e.g* le Discus commun (*Symphysodon aequifasciatus* (Pellegrin, 1904)) fournissent même une alimentation aux jeunes sous forme de mucus cutané comparé parfois à une forme d'allaitement (Longy, 2003).

I.2.3. Répartition géographique

L'aire de répartition de la famille des Cichlidae (Figure 4) s'étend depuis l'Afrique, où on les trouve presque partout, à Madagascar avec quelques espèces endémiques, puis au Moyen-Orient (Israël, Liban et Syrie) et à l'Asie (Iran, Sud de l'Inde et Sri Lanka). En Amérique, on les trouve depuis le Sud du Texas, en passant par l'Amérique centrale y compris Cuba et Haïti, jusqu'au Nord de l'Argentine. Par ailleurs, des fossiles provenant du Miocène supérieur ont été trouvés en Europe (Italie) (Nelson *et al*, 2016).

Le nombre d'espèces est très variable sur les trois continents : au moins 2000 espèces en Afrique réparties en 152 genres différents, Madagascar possède ses propres genres endémiques (*Katria* (Reinthal et Stiassny, 1997), *Oxylapia* (Kiener et Maugé, 1966), *Paratilapia* (Bleeker, 1868), *Paretroplus* (Bleeker, 1868), *Ptychochromis* (Steindachner, 1880) et *Ptychochromoides* (Kiener et Maugé, 1966)) qui comprennent 25 espèces. Plus de 200 espèces en Amérique réparties en 5 genres. Les Cichlidae sauvages sont largement absents en Asie, à l'exception de neuf espèces en Israël, au Liban et en Syrie (ex : *Astatotilapia flavijosephi* (Lortet, 1883), *Oreochromis aureus* (Steindachner, 1864), *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758), *Sarotherodon galilaeus* (Linnaeus, 1758), *Coptodon zillii* (Gervais, 1848) et *Tristramella spp* (Trewavas, 1942)), une espèce est endémique en Iran dans le détroit d'Ormuz : *Iranocichla hormuzensis* (Coad, 1982), et trois en Inde et au Sri Lanka (*Etroplus canarensis* (Day, 1877), *Etroplus maculatus* (Bloch, 1975) et *Etroplus suratensis* (Bloch, 1970)) (Nelson *et al*, 2006).

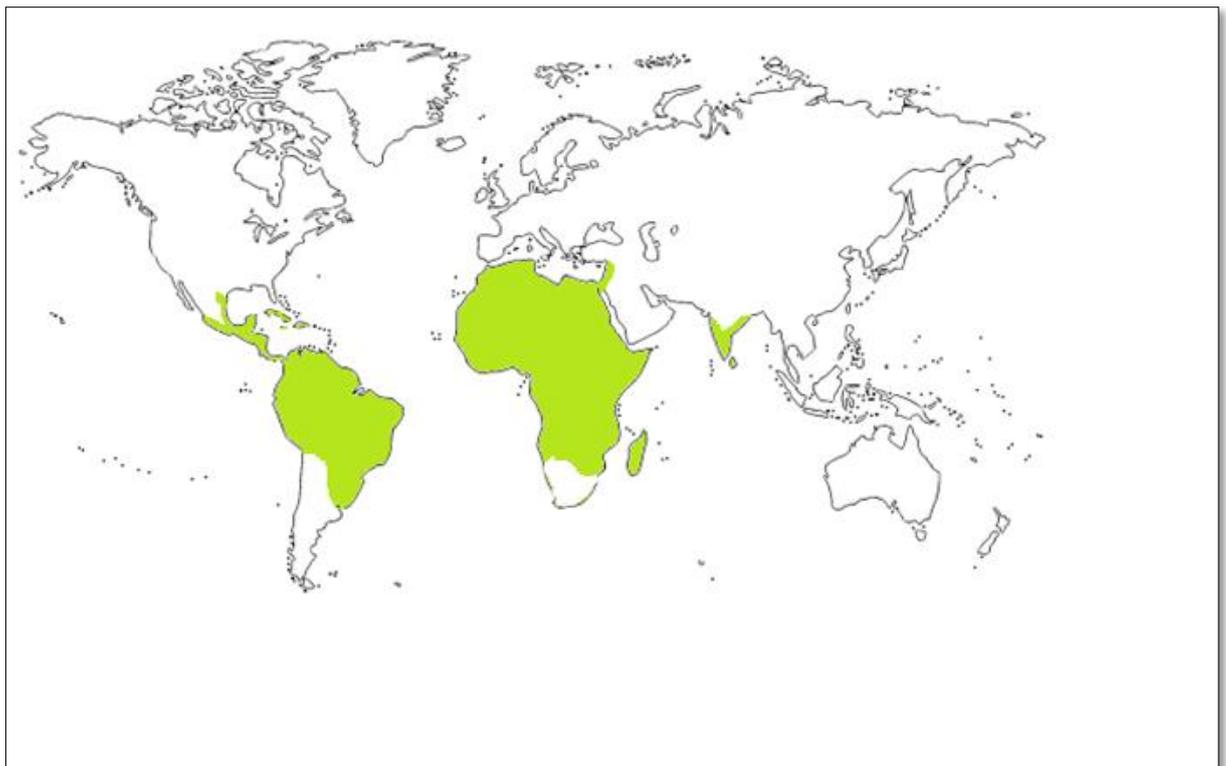


Figure 4 : Aire de répartition de la famille des Cichlidae.

I.2.4. Systématique

La taxonomie des Cichlidae est toujours débattue et la classification des genres n'est toujours pas définitive, en effet il n'y a aucun accord sur la validité de certains genres. Sur la base des données morphologiques et moléculaires, quatre grandes sous-familles peuvent être reconnues dans la famille des Cichlidae (Smith *et al*, 2008 ; Mc Mahan *et al*, 2013 et Eschmeyer et Fong, 2017) (Figure 5) :

➤ Les Cichlinae (Heckel, 1840), entièrement néotropicaux (natifs d'Amérique) distribué en Amérique du Sud, Centrale et Amérique du Nord, comprend 107 genres et 571 espèces valides.

➤ Les Etroplinae (Van Couvering, 1982) comprennent plus de 16 espèces avec trois genres restreints à l'Asie du Sud (*Etroplus* (Cuvier in Cuvier et Valenciennes, 1830)) et à Madagascar (*Paretroplus* (Bleeker, 1868)).

➤ Les Pseudocrenilabrinae (Fowler, 1935) (limités à l'Afrique et au Moyen-Orient), comprennent 73 genres avec 1102 espèces valides.

➤ Les Ptychochrominae (Sparks et Smith, 2004) (endémiques à Madagascar), comprennent 16 espèces réparties en 4 genres.

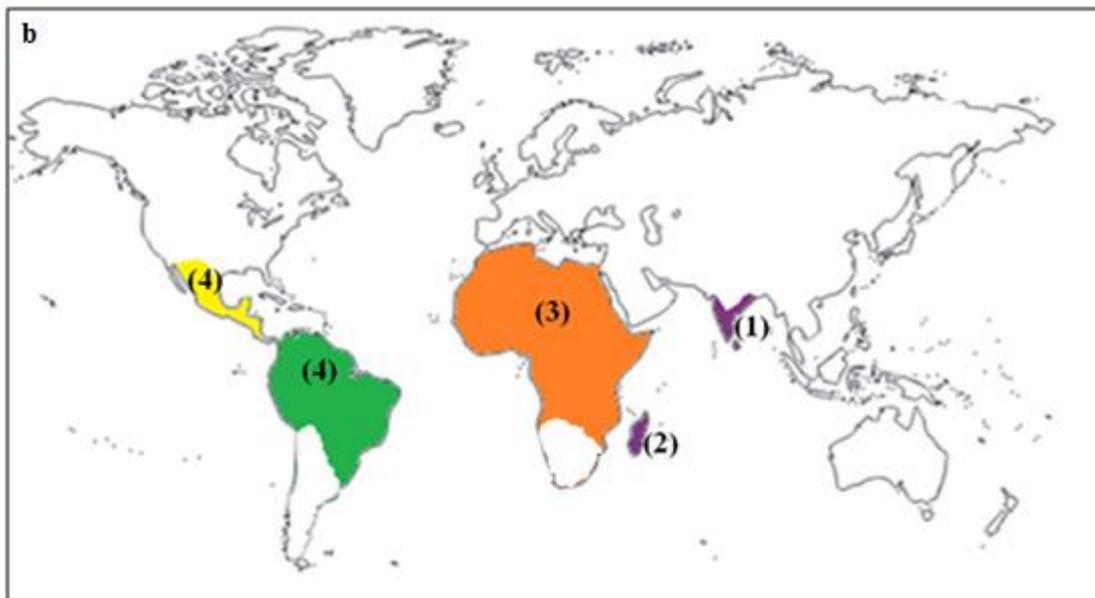
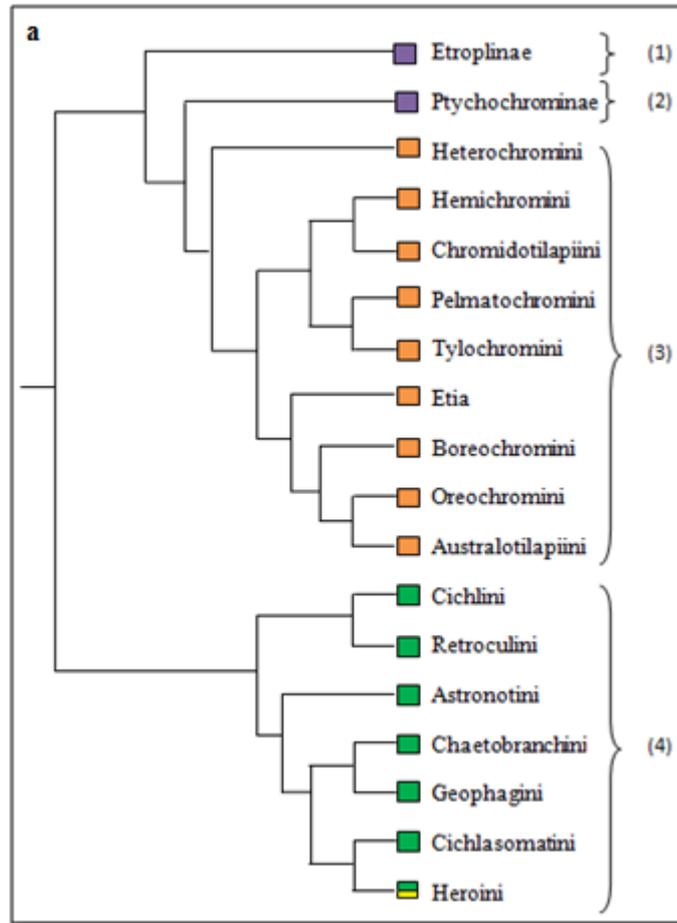


Figure 5 : (a) Arbre phylogénétique et (b) carte de distribution des sous-familles des Cichlidae (Adapté d'après McMahan *et al*, 2013) (1) : Etroplinae, (2) : Ptychochrominae, (3) : Pseudocrenilabrinae et (4) : Cichlinae.

La famille des Cichlidae, actuellement très importante, est connue en Afrique par deux sous-familles (Tilapinae (Hoedeman, 1947) et Haplochrominae (Hoedeman, 1947)). Les Cichlidae fossiles sont difficiles à rapprocher des formes actuelles et les premières espèces ont été trouvées au Miocène Inférieur en Ouganda et au Kenya.

I.2.5. Biogéographie

L'aire de répartition géographique actuelle des Cichlidae est morcelée en grandes régions totalement isolées les unes des autres et correspondent en majorité au Gondwana (Figure 5). Ainsi, ces poissons se trouvent sur tous les fragments majeurs de ce super continent, à l'exception de l'Australie et l'Antarctique, et ils se retrouvent également sur des fragments non-gondwaniens en Europe et dans les Grandes Antilles (à Cuba et Hispaniola). L'explication de cette distribution géographique relève d'une part de l'histoire géologique de la terre (Figure 6) et d'autre part de l'histoire évolutive des Cichlidae.

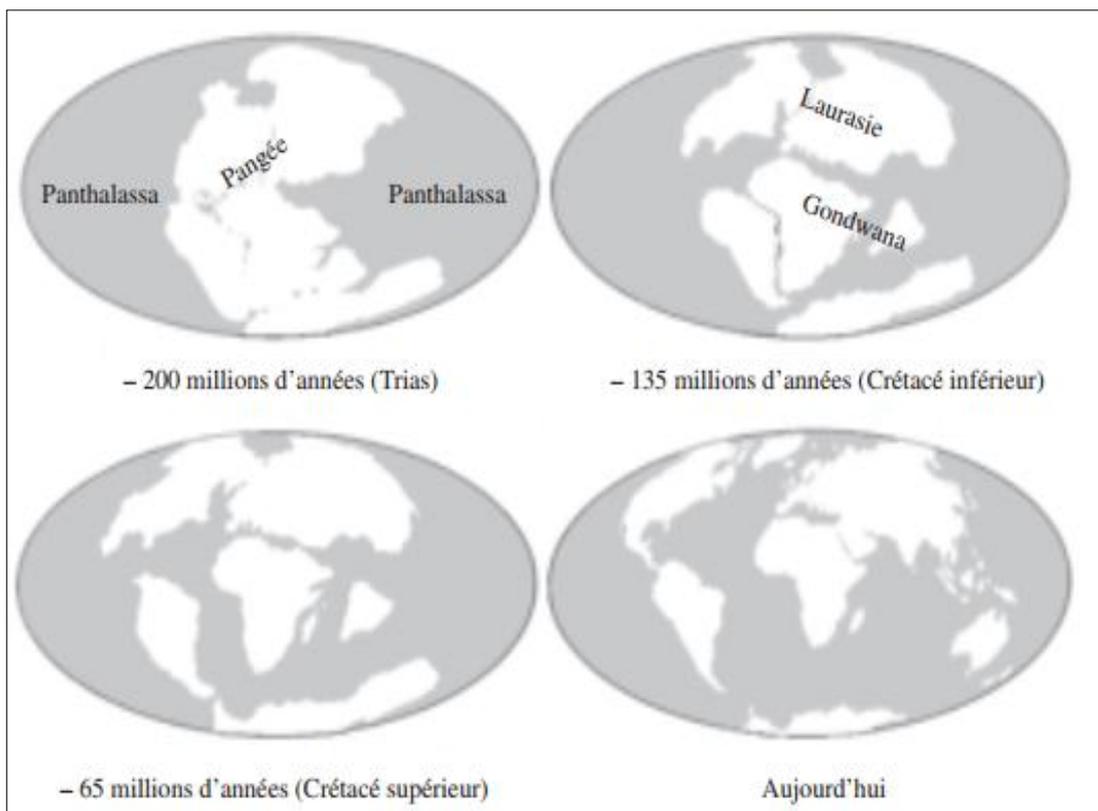


Figure 6 : Reconstitution des emplacements des masses continentales depuis l'ère secondaire "Mésozoïque" (Cloud, 1978) modifié.

Deux hypothèses principales se confrontent actuellement sur l'origine des Cichlidae (Pariselle *et al*, 2011) :

➤ Hypothèse de vicariance : Cette hypothèse, basée sur leur intolérance à l'eau salée, suggère une origine gondwanienne des Cichlidae. Ils seraient apparus au Crétacé-Inférieur (120-130 Ma) (Stiassny, 1991 ; Farias, 1999 et Chakabarty, 2004), et auraient été déjà présents sur le Gondwana avant sa dislocation. L'explication de leur distribution actuelle serait donc liée à la tectonique des plaques. En effet, il y a 200 millions d'années environ, la Terre comportait deux immenses continents : la Laurasie au Nord et le Gondwana au Sud, séparés par un océan, la Téthys. La répartition géographique actuelle des Cichlidae suggère que ces derniers occupaient déjà le Gondwana avant sa dislocation il y a 150 millions d'années (milieu du Jurassique) et auraient suivi les différentes parties de ce supercontinent lors de sa dislocation et auraient ensuite évolué par vicariance.

➤ Hypothèse de dispersion marine : Cette hypothèse suppose que la distribution actuelle des Cichlidae est le résultat d'une dispersion marine (Lundberg, 1993 ; Murray, 2001 et Vences, 2001). Leur origine serait post-gondwanienne, ils seraient originaires de Madagascar et auraient secondairement colonisé leur aire de répartition actuelle : Inde, Sri Lanka et Afrique, puis Amérique du Sud.

Plusieurs méthodes (enregistrements fossiles, méthodes moléculaires, cladogrammes, phylogénies, datations, calibrations de l'horloge moléculaire) ont été utilisées pour choisir entre les deux hypothèses biogéographiques:

- En faveur de l'hypothèse de vicariance

○ Les Cichlidae avec les caractères les plus plésiomorphes se trouvent à Madagascar et en Inde (Cichocki, 1976 ; Kullander, 1998 et Farias *et al*, 1999) qui se sont séparés pendant le Jurassique-Supérieur (160 Ma).

○ Avise (2000) établit une phylogénie basée sur le travail de Farias *et al* (1999) qui semble compatible avec l'hypothèse de vicariance. Les cladogrammes obtenus par Avise (2000) coïncident avec le détachement de l'Inde-Madagascar de l'Afrique (environ 125 Ma) et de la séparation Afro-Sud Américaine (près de 100 Ma).

- En faveur de la dispersion marine

○ Murray (2001) ainsi que Vences *et al* (2001) suggèrent que la distribution actuelle des Cichlidae n'est pas liée à la dislocation du Gondwana. En effet les Cichlidae sont également des poissons d'eau douce secondaires car de nombreuses espèces sont capables de vivre dans des eaux saumâtres et peuvent tolérer des salinités plus élevées (Ward et Wymann, 1977 ; Whitfield et Blaber, 1979 ; Oldfield, 2004).

○ Des études paléontologiques et moléculaires de Friedman *et al* (2013) montrent que les Cichlidae n'apparaissent qu'après la dislocation du Gondwana, il y a environ 65-57 millions d'années.

○ L'absence de Cichlidae en Australie ou sur le continent Antarctique, faisant pourtant partie du Gondwana.

○ L'absence de fossiles de poissons perciformes datant d'avant le Crétacé-Supérieur (85-65 Ma) (Arratia *et al*, 2004 ; Vences *et al*, 2001). En effet, on trouve les plus anciens fossiles dans l'Eocène-Moyen (56-34 Ma) : le genre *Mahengochromis* (46.3 Ma) en Tanzanie (Murray, 2001), une forme proche de *Tylochromis* de l'Eocène-Moyen de Libye (Otero *et al*, 2015) et le genre *Proterocara* (41.2 Ma) en Argentine (Malabarba *et al*, 2006). Au Miocène, l'ère de distribution des Cichlidae s'élargit avec des occurrences en Ouganda, au Kenya, en Tanzanie, en Algérie et en Tunisie, mais également en Amérique du Sud et en Europe (Italie, Allemagne et Suisse). La présence des Cichlidae en Europe au Miocène (23.03-5.33 Ma) résulte d'échanges d'ichtyofaune dulçaquicole au Miocène-Moyen. Parmi les espèces de Cichlidae européennes, on trouve, en Italie, *Oreochromis lorenzoi* datant du Miocène-Supérieur, et proche de l'espèce actuelle *O. mosambicus* (Carenevale *et al*, 2003). Il est probable que l'espèce éteinte avait les mêmes capacités de tolérance aux eaux saumâtres que l'espèce actuelle, ce qui lui a permis de transiter depuis l'Afrique vers l'Europe en empruntant des milieux côtiers et lagunaires. Au Pliocène, des fossiles sont connus dans divers pays d'Afrique et d'Amérique du Sud, ainsi qu'à Haïti.

○ La différence en Monogènes (ectoparasites) ou la similitude (mésoparasites) des faunes parasitaires entre les différentes sous-familles de Cichlidae (donc entre les différents continents) ne pourrait s'expliquer que par le transit de ces poissons hôtes par des eaux marines (Pariselle *et al*, 2011 ; Vanhove *et al*, 2016).

I.3. Les Cichlidae du Maroc

Au Maroc les Cichlidae sont en limite Nord-Ouest de leur aire de répartition africaine avec deux genres, cités dans la littérature, *Tilapia* et *Sarotherodon* et trois espèces (Figure 7) :

- *Tilapia zillii* (Gervais, 1848).
- *Tilapia guineensis* (Bleeker, 1862).
- *Sarotherodon galilaeus* (Linné, 1758).

En 1936, *Tilapia zillii* a été signalé pour la première fois au Maroc par Pellegrin dans l'oued Tissint (affluent de l'oued Drâa, près de Jebel Bani). Cette espèce a été retrouvée par la suite dans l'oued Aguemamou, affluent de la rive gauche du bassin versant du Drâa, ainsi qu'à khneg Elmekraz, dans la guelta Zerga et dans la confluence oued Drâa/oued Tan Tan (Qninba *et al*, 2012) (Figure 7).

En 1939, Vienille a récolté des spécimens de *Sarotherodon galilaeus* dans des gueltas d'oued Aguemamou dans la région d'Akka. Par la suite cette espèce a été retrouvée au niveau de Zagora, de khneg Elmekraz, de la guelta Zerga et dans la confluence oued Drâa/oued Tan Tan (Qninba *et al*, 2012).

Tilapia guineensis (Bleeker, 1862), a été découvert pour la première fois en 2009 par Qninba *et al*, 2009 au niveau de la sebkha d'Imlili au Sud-Est de la ville de Dakhla. Cette espèce a été retrouvée par la suite dans l'oued Aabar principal affluent de l'oued Chbika (Qninba *et al*, 2012).



Figure 7 : Carte de répartition des poissons Cichlidae au Maroc d’après Qinba *et al*, (2012).

II. Les milieux prospectés

Nous avons mené plusieurs campagnes d’échantillonnages à travers le Maroc entre 2014 et 2018, avec 66 points de prélèvement, dans l’ensemble des réseaux hydrographiques du Nord, de l’Ouest, de l’Est et du Sud du Maroc (Figure 8) (Tableau 1), afin d’établir un inventaire des espèces de Cichlidae présentes et de délimiter leur aire de répartition géographique.

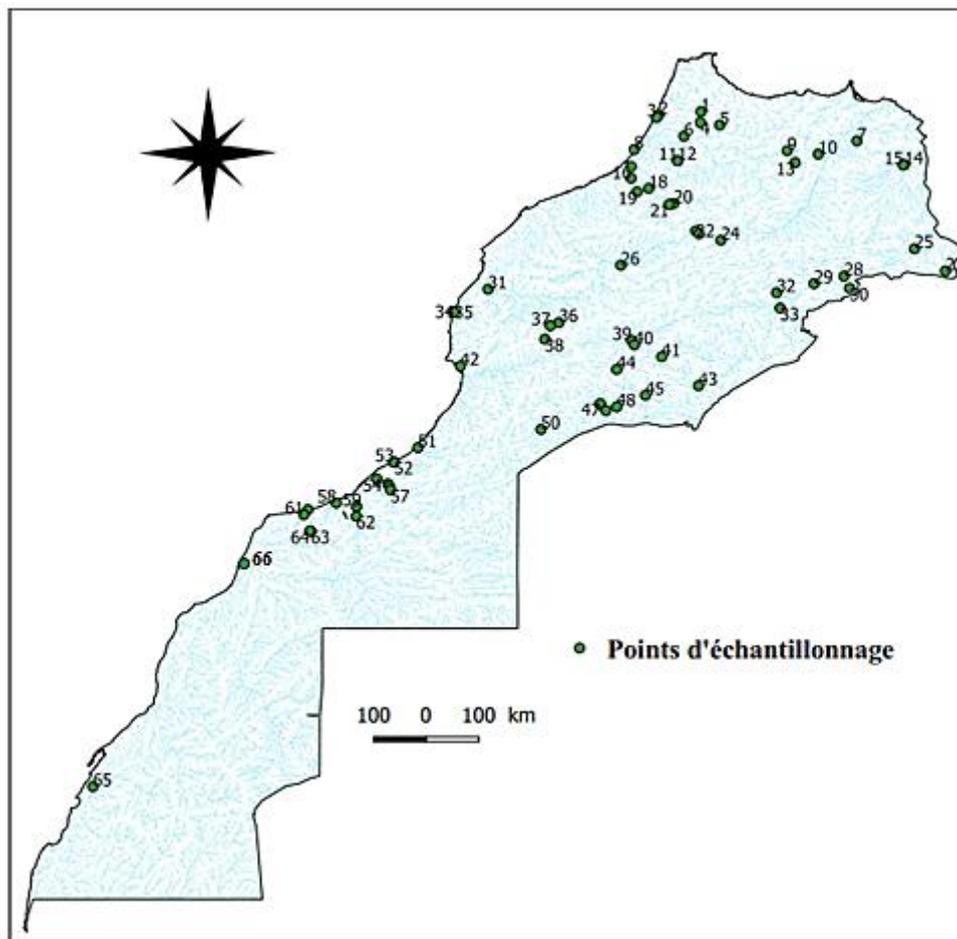


Figure 8 : Localisation géographique des différentes stations d'échantillonnage.

Parmi les 66 stations prospectées (Figure 8), seules 7 étaient déjà connues pour abriter des Cichlidae (Moyen-Drâa : oued Tissint, oued Aguemamou ; Bas-Drâa : khneg Elmekraz, guelta Zerga et dans la confluence oued Drâa/oued Tan Tan; Complexe des oueds Assaka, Aoreora et Bouissafen, oued Aabar et la Région de l'oued Eddahab Lagouira : sebkha d'Imlili) (Qninba *et al*, 2012).

Tableau 1 : Stations d'échantillonnage, leurs localisations géographiques en degrés décimaux et les espèces de Cichlidae présentes : le nombre entre parenthèses est le numéro de chaque localité sur la carte (Figure 8). O= *Oreochromis* ; C= *Coptodon* ; o= oued ; L= Lac et G= Guelta.

Localité	Longitude	Latitude	Espèce
(1) o. Zendoula	34.916	-5.53811	-
(2) o. Drader	34.861792	-6.258908	<i>O. niloticus</i>
(3) Canal Nador	34.817175	-6.295419	<i>O. niloticus</i>
(4) o. Elbiad	34.72819445	-5.54856	-
(5) o. Elborj	34.6843889	-5.216750	-
(6) o. Ardat	34.4907778	-5.8303	-
(7) O. Za	34.41080555	-2.87475	-
(8) O. Sebou	34.26335	-6.678334	<i>O. niloticus</i>
(9) o. Lahdar	34.2424167	-4.064972	-
(10) o. Melloullou	34.18102778	-3.53323	-
(11) L. de B. Ganzra	34.070722	-5.938361	-
(12) o. Beht	34.0707222	-5.936138	-
(13) o. Saghor	34.0344525	-3.929328	-
(14) Ain Beni Mathar	34.000083	-2.066264	-
(15) o. Charef	33.9973056	-2.085361	-
(16) L. de B. SMBA	33.9697778	-6.730083	<i>O. niloticus</i>
(17) o. Korifla	33.768111	-6.7325	<i>O. niloticus</i>
(18) o. Grou	33.591111	-6.43044	-
(19) o. Elmachraa	33.53277774	-6.62767	-
(20) o. Boulhmayel	33.330446	-6.004194	-
(21) o. Bouregreg	33.3147778	-6.081916	<i>O. niloticus</i>
(22) o. Lahri	32.8591111	-5.624694	-
(23) o. Serrou	32.807777	-5.57166	-
(24) o. Moulouya	32.6987222	-5.197555	-
(25) o. Dfilia	32.55144166	-1.891416	-
(26) o. Zaidouh	32.265	-6.907972	-
(27) o. Tisserfine	32.1673	-1.362	-

(28) o. Bouanane	32.0778	-3.09403	-
(29) o. Boudnib	31.949	-3.6077	-
(30) o. Guir	31.87	-3	-
(31) o. Tensift Bis	31.853194	-9.173583	-
(32) o. Zouala	31.79219448	-4.245291	-
(33) o. Ziz	31.5263056	-4.18612	-
(34) o. Ksob	31.4640833	-9.757027	-
(35) o. Ksob Bis	31.456639	-9.752	-
(36) o. près d'Asni	31.277492	-7.961844	-
(37) O. Tensift	31.22319444	-8.111138	-
(38) o. près de Timmel	30.990081	-8.203961	-
(39) L. de Ouarzazate	30.968461	-6.723544	-
(40) Guelta de O. Drâa	30.892669	-6.675942	-
(41) o. Tansikht	30.6887	-6.2074	-
(42) o. Massa	30.526	-9.648222	-
(43) o. Drâa	30.1867333	-5.579816	<i>O. aureus/C. zillii</i>
(44) o. Ouhmidi	30.4682334	-6.9767	-
(45) o. Dades	30.023217	-6.486175	-
(46) o. Amtoudi	29.8524725	-7.256778	-
(47) o. El Maleh	29.880003	-7.256472	<i>C. zillii</i>
(48) o. Mrimima	29.823234	-6.9767	<i>C. zillii</i>
(49) o. Tissint	29.76	-7.16	<i>C. zillii</i>
(50) o. près de Akka	29.434542	-8.268083	-
(51) o. Assaka bis	29.118558	-10.37124	-
(52) o. Assaka	28.87	-10.78	-
(53) o. Ez-Zahhar	28.87	-10.78000	-
(54) E. de O. Drâa	28.575983	-11.07035	<i>O. aureus/C. zillii</i>
(55) G. Zerga	28.497416	-10.88561	<i>O. aureus</i>
(56) G. Kehla	28.45	-10.86	<i>O. aureus</i>
(57) o. Win Madkour	28.389603	-10.83909	-
(58) o. Ouma Fatma bis	28.164986	-11.76591	-
(59) o. Chebika	28.102886	-11.41852	<i>C. guineensis</i>
(60) Lagune de Khnifis	28.05	-12.25	-

(61) Lagune de Khnifis bis	27.963969	-12.31810	-
(62) o. Aabar	27.9360832	-11.42336	<i>C. guineensis</i>
(63) Khawi Nam	27.68	-12.2	-
(64) o. Ouma Fatma	27.679078	-12.21835	-
(65) sebkha d'Imlili	23.27272222	-15.92147	<i>C. guineensis</i>
(66) Foum el oued	27.208454	-13.352880	<i>O. niloticus</i>

II.1. Les réseaux hydrographiques prospectés (Figure 9)

❖ Bassin versant de l'oued Loukkos

Le bassin versant du Loukkos se situe dans le domaine rifain qui correspond au "Maroc méditerranéen", c'est-à-dire la partie Nord du Maroc qui porte l'empreinte géographique et géologique de l'influence méditerranéenne, bien que son embouchure se situe sur la côte Atlantique.

Deux stations dans le bassin versant du Loukkos :

- (1) Oued Zendoula (34°54'57,6"N, 5°32'17,2"O).
- (4) Oued Elbiyad (34°43'41,5"N, 5°32'54,8"O).

❖ Bassin versant de l'oued Moulouya

Prenant naissance au pied du Haut-Atlas, le bassin versant de la Moulouya s'allonge depuis la zone de partage des eaux du Ziz et de l'Oum Errabiâ, jusqu'à la méditerranée. Il s'étend sur une superficie de 55860 km² couvrant presque la totalité du Maroc oriental. Il est limité au Nord par la côte méditerranéenne, au Sud par le bassin versant du Ziz, au Sud-Ouest par celui de l'oued Oum Errabiâ, à l'Ouest par le bassin versant du Sebou, et à l'Est par la frontière algérienne.

Cinq stations au niveau du bassin versant de la Moulouya :

- (7) Oued Za (34°24'38,9"N, 2°52'28,1"O).
- (10) Oued Melloullou (34°10'51,7"N, 3°31'59,6"O).
- (14) Oued Charef (33°39'50,3"N, 2°05'07,3"O).
- (15) Ain Beni Mathar (34°00'00,30"N, 2°03'58,55"O).
- (24) Oued Moulouya (32°41'55,4"N, 5°11'51,2"O).

❖ Bassin versant de l'oued Sebou

Le Sebou est l'un des fleuves les plus importants du Maroc. Il prend naissance dans le massif montagneux du Moyen-Atlas à 2030 m d'altitude et s'écoule sur 600 km pour finir dans l'océan Atlantique. Son bassin versant, situé au Nord Ouest du Maroc, s'étend sur près de 40000 km². Il est limité au Nord par le front Sud de la chaîne du Rif, au Sud par le Moyen-Atlas, à l'Est par le couloir Fès-Taza et par l'océan Atlantique à l'Ouest.

Les huit stations du bassin versant du Sebou :

- (2) Oued Drader (34°51'42,45"N, 6°15'32,07").
- (3) Canal Nador (34°49'01,83"N, 6°17'43,51").
- (6) Oued Ardat (34°29'26,8"N, 5°49'49,2"O).
- (8) Oued Sebou (34°15'48"N, 6°40'42"O).
- (9) Oued Lahdar (34°14'32,7"N, 4°03'53,9"O).
- (11) Barrage El Ganzra (34°01'55,5"N, 5°54'43,2"O).
- (12) Oued Beht (34°04'14,5"N, 5°56'10,1"O).
- (13) Oued Saghor (34°4,029"N, 3°45,583"O).

❖ Bassin versant de l'oued Bouregreg

Le bassin versant du Bouregreg d'une superficie de 9800 km² est limité au Nord-Est par le bassin versant de l'oued Sebou, au Sud par celui de l'oued Oum-Errabiâ et au Sud-Ouest par les bassins des oueds côtiers Atlantiques (oued Cherrat, oued Nfifikh et oued Mellah). Ce bassin versant est drainé par trois principales artères hydrologiques : le Bouregreg, le Grou et le Korifla. L'oued Bouregreg prend naissance dans le massif central et chemine vers le littoral à travers la méséta côtière. Les 23 derniers kilomètres de son cours inférieur constituent un estuaire dont la partie amont est occupée par le lac de barrage Sidi Mohamed Ben Abdallah.

Six stations ont été choisies au niveau de ce bassin versant :

- (16) Barrage sidi Mohamed Ben Abdallah (33°58'11.2"N, 6°43'48.3"O).
- (17) Oued Korifla (33°46'052"N, 6°43'57"O).
- (18) Oued Grou (33°35'28"N, 6°25'49,6"O).
- (19) Oued Elmachraa (33°31'58"N, 8°37'39,6"O).

➤ (20) Oued Boulhmayel (33°19'49,6"N, 6°00'15,1"O).

➤ (21) Oued Bouregreg (34°02'09"N, 6°50'87"O).

❖ Bassin versant de l'oued Oum Errabiâ

L'oued Oum Errabiâ a une longueur de 550 km, son bassin versant s'étend sur une superficie de 33520 km² (Ciobotaru, 2014). En effet cet oued prend sa source dans le Moyen-Atlas à 1800 m d'altitude, traverse la plaine du Tadla et la Méséta côtière et il se jette dans l'océan Atlantique à environ 16 km au Nord de la ville d'El Jadida.

Quatre stations ont été prospectées dans ce bassin :

➤ (5) Oued Serrou (32°48'28"N, 5°34'18"O).

➤ (22) Oued Oum Errabiâ (centre de Lahri) (32°51'32,8"N, 5°37'28,9"O).

➤ (23) Oued Oum Errabiâ (près d'Elborj) (32°41'03,8"N, 5°13'00,3"O).

➤ (26) Oued Oum Errabiâ (près d'Oueld Zaidouh) (32°18'54"N, 6°54'28,7"O).

❖ Bassin versant de l'oued Tensift

Le bassin versant du Tensift est situé au Centre Ouest du Maroc et occupe une superficie de 20450 km² entre les latitudes 32°10' et 30°50' Nord et les longitudes 9°25' et 7°12' Ouest. Il est limité au Nord par le massif de "Jbilet" et au Sud par la ligne de crête de la chaîne du Haut-Atlas, à l'Est par une ligne de partage des eaux séparant le bassin du Tensift de celui de l'Oum Errabiâ et à l'Ouest par l'océan Atlantique.

Six stations ont été choisies au niveau de ce bassin versant :

➤ (37) Oued Tensift (31°13'23,5"N, 8°6'40,1"O).

➤ (31) Oued Tensift Bis (31°51'11,5"N, 9°10'24,9"O)

➤ (34) Oued Ksob (31°27'50,7"N, 9°45'25,3"O).

➤ (35) Oued Ksob Bis (31°27'23,9"N, 9°45'07,2"O).

➤ (36) Oued à la sortie d'Asni (31°16'38,97"N, 7°57'42,63"O).

➤ (38) Oued Tinnel (30°59'24,292"N, 8°12'14,259"O).

❖ Bassin versant du Ziz-Rhêris et Guir

Ces oueds de ce bassin font partie de la région d'Errachidia., ce bassin est situé aux confins du Sud-Est du Maroc. il s'étend sur 60000 Km² et limité à l'Ouest et au Nord-Ouest par les

provinces de Zagora, Ouarzazate, Béni Mellal et Azilal, au Nord et Nord-Est par les provinces de Khénifra et Boulemane, au Nord-Est par la province de Figuig et au Sud-Est par la frontière Algéro-Marocaine.

Sept stations ont été prospectées :

- (32) Oued Zouala ($31^{\circ} 47'31.9''\text{N}$, $4^{\circ} 14'43.05''\text{O}$) affluent du Ziz au Nord d'Errachidia.
- (33) Oued Ziz près d'Erfoud ($31^{\circ} 31'34.7''\text{N}$, $4^{\circ} 11'10.0''\text{O}$).
- (30) Oued Guir ($31^{\circ}52'12''\text{N}$, $3^{\circ}0'0''\text{O}$).
- (28) Oued Bouanane ($32^{\circ}04'40.08''\text{N}$, $3^{\circ}05'38.5''\text{O}$).
- (25) Oued Dfilia ($32^{\circ}33'5.19''\text{N}$, $1^{\circ}53'29.097''\text{O}$).
- (29) Oued Boudnib ($31^{\circ}56'56.4''\text{N}$, $3^{\circ}56'27.719''\text{O}$).
- (27) Oued Tisserfine ($32^{\circ}10'2.28''\text{N}$, $1^{\circ}21'43.2''\text{O}$).

❖ Bassin versant du Souss-Massa

Le bassin versant du Souss-Massa couvre une superficie d'environ 27.800 km², il est bordé au Nord par le bassin du Tensift, au Sud et à l'Est par le bassin du Drâa, et s'ouvre à l'Ouest sur la façade atlantique.

Une seule station a été prospectée :

- (42) Oued Massa ($30^{\circ}31'33.6''\text{N}$; $009^{\circ}38'53.6''\text{O}$).

❖ Bassin versant de l'oued Drâa

Le bassin versant du Drâa s'étend depuis les montagnes du Haut-Atlas central jusqu'aux basses collines présahariennes sur une superficie de 97230 km². Le Haut et Moyen-Drâa situés en amont du barrage Mansour Eddahbi arrivent jusqu'au niveau de M'hamid Ighizlane. Le bas-Drâa est situé entre le barrage de Bounou dans la palmeraie de M'hamid Ighizlane et l'embouchure (Schulz, 2008). L'hydrologie du Drâa est strictement dépendante du régime de ses affluents en amont dans le Haut-Atlas, elle est caractérisée par de grandes fluctuations saisonnières du débit et marquées par des crues violentes. Le Drâa est réduit par endroit à un chapelet de gueltas dont certaines sont permanentes et abritent une riche biodiversité (Sehhar *et al*, 2011).

Nous avons échantillonné dans quinze stations au niveau de ce bassin versant :

***Haut-Drâa :**

- (39) Lac Ouarzazate (30°58'6,46"N, 6°43'24,75"O).
- (40) Guelta Oued Drâa (30°53'33,6"N, 6°40'33,39"O).
- (43) Oued Drâa entre Zagora et M'hamid Ighizlane (30°11'12,24"N, 5°34'47,337"O).
- (41) Oued Tansikht en amont d'Agdaz (30°41'19,32"N, 6°12'26,63"O).
- (45) Oued Dades (30°1'23,58"N, 6°29'10,23"O).

***Moyen-Drâa :**

- (44) Oued Ouhmidi (30°28,094'N, 6°58,602'O).
- (46) Oued Amtoudi (29°51'08,9"N, 7°15'24,4"O).
- (47) Oued El Maleh au niveau des cascades (29°51'108"N, 7°5'23,3"O).
- (48) Oued El Maleh près de Mrimima (29°49,394'N, 6°58,602'O).
- (49) Oued Tissint (29°45'36"N, 7°9'36"O).
- (50) Oued près d'Akka (29°26'4,35"N, 8°16'5,09"O).

***Bas-Drâa :**

- (54) Embouchure de l'oued Drâa (pont sur la route de Tan Tan) (28°34'33,53"N, 011°4'13,25"O).
- (55) Guelta Zerga (28°29'50,7"N, 10°53'08,2"O).
- (56) Guelta Kehla (28°26'60"N, 10°51'35,99"O).
- (57) Oued Win Madkour (28°23'22,57"N, 10°50'20,72"O).

❖ Complexe des oueds Al Wa'er, Oumma fatma et Chbika :

C'est un complexe d'oueds sahariens temporaires qui s'écoulent depuis les reliefs inférieurs de l'Anti-Atlas dans des vallées encaissées, bordées de hautes falaises rocheuses. Nos prélèvements, dans la région, proviennent de cinq stations au niveau de ce complexe :

- (53) Oued Ez-Zahhar, affluent de l'oued Al Wa'er (27°57'53,78"N, 11°56'52,84"O).

- (62) Oued Aabar, affluent principal de l'oued Chbika (27°56'25,7"N, 11°25'02,6"O).
- (64) Oued Oumma Fatma (27°40'44,68"N, 12°13'06,070").
- (58) Oued Oumma Fatma Bis (28°9'53,95"N, 11°45'57,275").
- (59) Oued Chbika (28°6'10,39"N, 11°25'6,67").

Quatre autres stations :

- (60) Lagune de Khnifiss (28°3'0"N, 12°15'0").
- (61) Lagune Khnifiss Bis (27°57'50,28"N, 12°19'5,15").
- (63) Oued Khawi Naam (27°40'48"N, 12°11'59,99"O).
- (66) Foum el oued (27°12'30,43"N, 13°21'10,368"O).

❖ **Complexe des oueds Bouissafen et Aoreora**

Ce complexe s'étend sur une superficie d'environ 8590 km² à 250 km² au Sud d'Agadir. Le réseau hydrographique de ce bassin est constitué de plusieurs oueds, avec leurs affluents, sans communication avec l'oued Assaka. Ce dernier franchit les reliefs côtiers par une gorge permettant ainsi la collecte des eaux de crues de l'ensemble du complexe. C'est une des raisons principales de notre choix pour deux stations :

- (52) Oued Assaka (28°52'12"N, 10°46'48"O).
- (51) Oued Assaka Bis (29°7'6,8"N, 10°22'16,46"O).

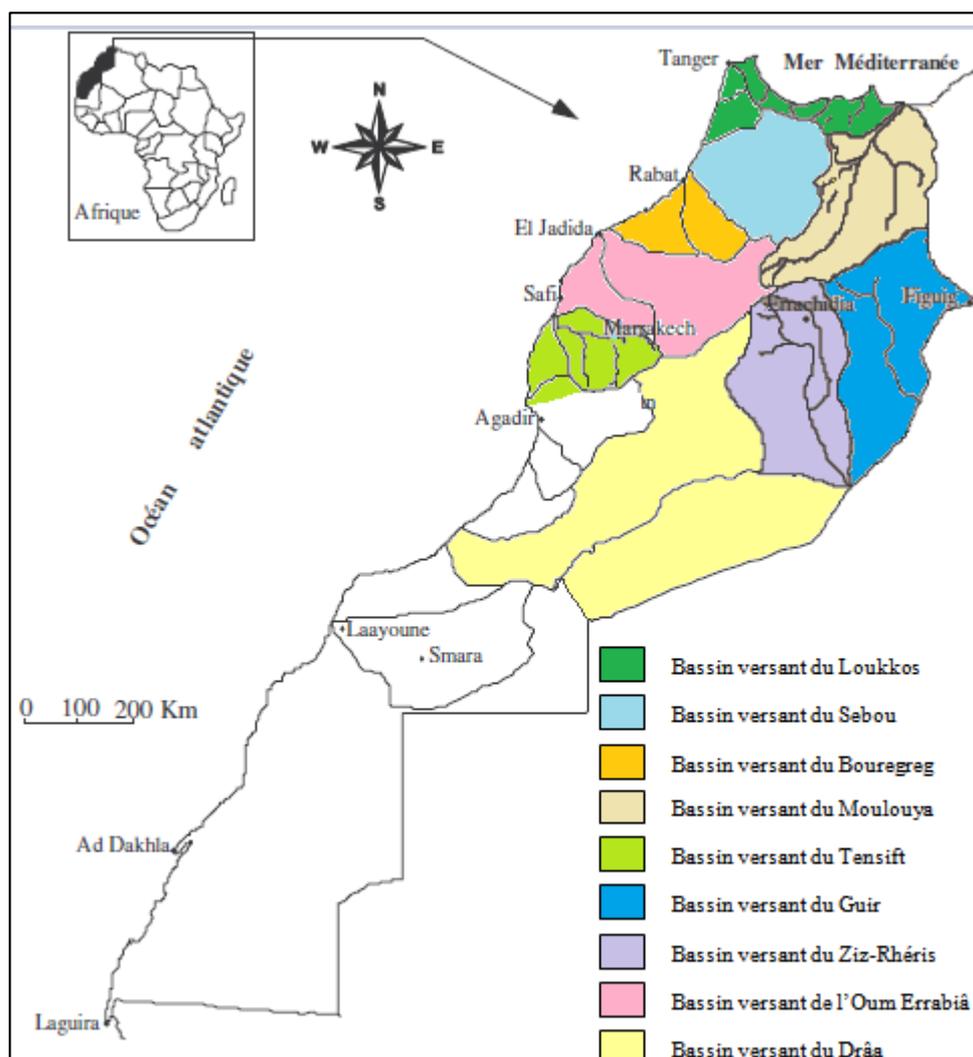


Figure 9 : Situation géographique des bassins versants étudiés à l'échelle du Maroc (Riad, 2003) modifié.

II.2. Matériel et Méthodes

II.2.1. Techniques de pêche

La collecte des poissons a été réalisée à l'aide de deux techniques de pêche :

- La pêche électrique ou pêche à l'électricité ou électropêche est pratiquée dans les cours d'eau peu profonds (< 0.80 à 1 m) dont la conductivité est comprise entre 25 et 2700 $\mu\text{s}/\text{cm}$ et dont le lit permet de progresser à pied (vitesse du courant inférieure à 0.80 m/s). Cette technique est efficace quelque soient l'espèce, l'âge et la taille des individus. Le matériel utilisé est composé d'un générateur portable "Samus 725G" (réglable en fonction des paramètres physico-chimiques de l'eau),

relié à une batterie de 12V, sur lequel sont branchées deux électrodes, une anode et une cathode (Figure 10). Le pêcheur se protège, du champ électrique créé dans l'eau, par le port de cuissardes isolantes.

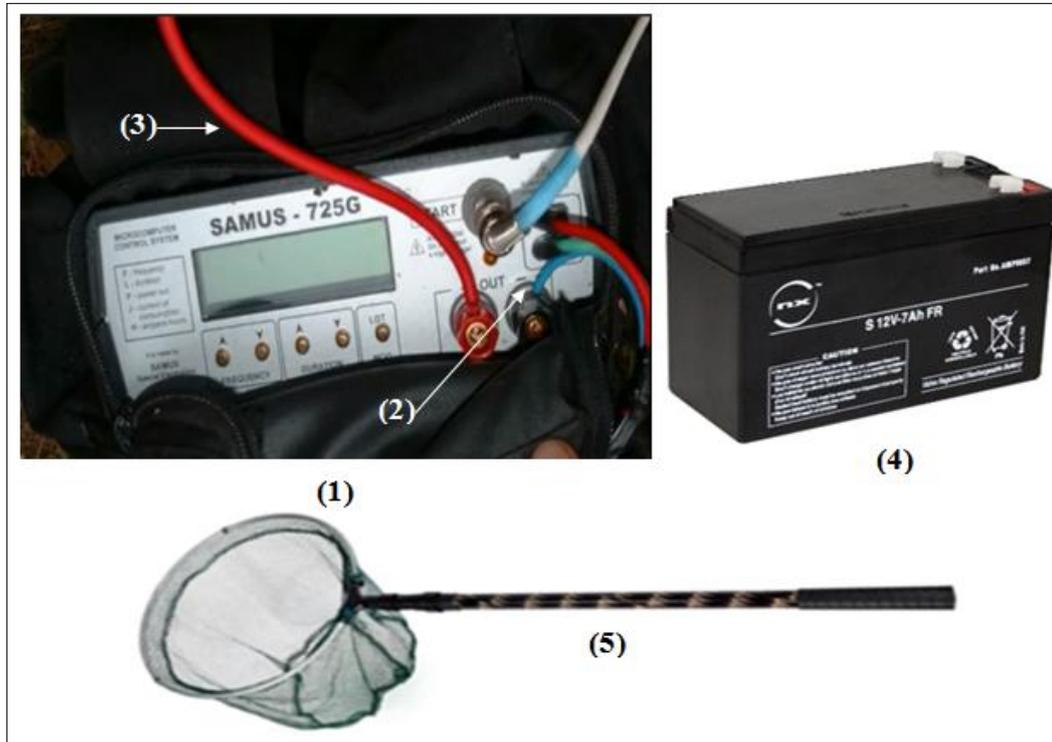


Figure 10 : Matériel de pêche électrique : (1) Générateur "Samus 725G", (2) la cathode, (3) l'anode, (4) batterie de 12 V et (5) époussette avec manche isolé (où s'attache l'anode) et interrupteur.

L'anode (charge positive) tenue à la main par le pêcheur se présente sous forme d'un manche isolé terminé par un arceau métallique et un interrupteur sur le manche pour déclencher le courant électrique (Figure 10). Le rayon d'action (zone dite "attractive" ou "efficace") est compris entre 1,5 et 2 mètres autour de l'anode.

La cathode (charge négative) est une tresse métallique qui traîne dans l'eau.

Le principe de cette technique est de créer dans l'eau un champ électrique de faible intensité entre les deux électrodes afin d'attirer les poissons en inhibant leur nage. Les poissons alors tétanisés temporairement par le courant électrique subissent une nage forcée en direction de l'anode remontent à la surface et sont recueillis à l'aide de l'époussette.

- La pêche au filet maillant, est une technique utilisée dans la capture des poissons et des grands crustacés, pratiquée dans les cours d'eau où l'utilisation de

la pêche électrique est difficile voire impossible (cours d'eau à forte conductivité, cours d'eau salins et retenues de barrages).

Le filet maillant est constitué d'une nappe rectangulaire avec des flotteurs fixés sur sa partie supérieure, la partie inférieure étant lestée afin de maintenir le filet en position verticale (Figure 11). Le filet, ainsi tendu verticalement dans l'eau, permet de capturer des poissons d'une taille précise (espèce recherchée) en fonction de la dimension des mailles.

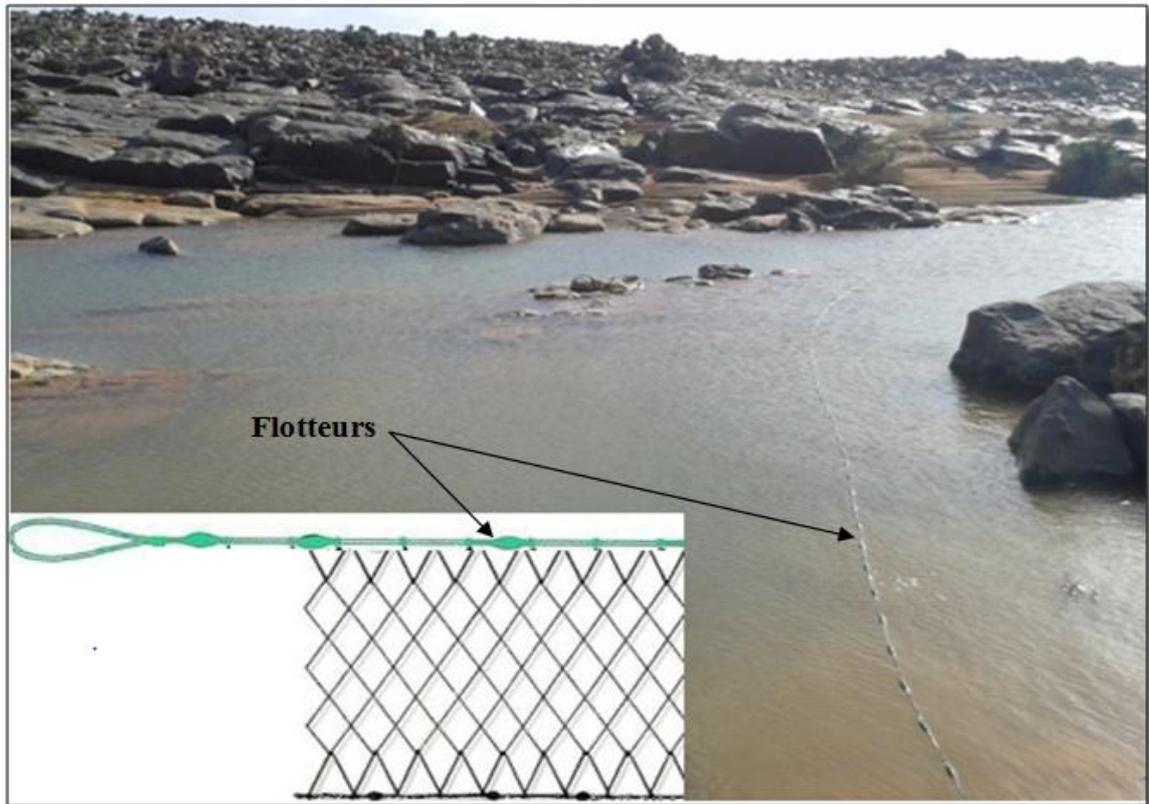


Figure 11 : Filet maillant.

II.2.2. Techniques de conservation

Au niveau de chacune des stations, une partie des poissons fraîchement collectés sont déterminés, numérotés et photographiés avant la dissection. Le reste des poissons capturés est conservé dans un congélateur portatif (Iveco) afin d'être disséqués ultérieurement au laboratoire.

Une partie des carcasses des poissons fraîchement récoltés, sont conservées dans des bocaux contenant de l'alcool à 70%, le reste est fixé et conservé dans des barils remplis de formol à 10% après l'incision longitudinale de la paroi abdominale qui permettra une bonne diffusion du formol. Ces carcasses ainsi conservées nous serviront pour l'étude

morphométrique, après les avoir sorties de la solution de formol, rincées abondamment à l'eau du robinet pendant quelques jours (4-6 jours), on les transfère dans des barils remplis d'alcool à 70%.

Pour l'analyse génétique, un morceau de nageoire pectorale de quelques individus est prélevé puis conservé dans des tubes Eppendorf® remplis d'éthanol à 95%.

II.2.3. Techniques moléculaires

L'ADN est extrait à partir de la nageoire pectorale car elle est exempte de lipides inhibiteurs potentiels de la PCR.

a. Extraction de l'ADN

L'extraction de l'ADN a été effectuée selon le protocole suivant :

- Cisailer, en petit morceaux, chaque fragment de la nageoire pectorale.
- Mettre à digérer pendant une nuit à 55°C dans 20 µl de protéinase K plus 180 µl d'une solution tampon d'extraction (dans un volume final 200 µl).
- Ajouter 100 µl d'acétate de sodium 3M, vortexer et laisser 30 min sur de la glace.
- Centrifuger à 13500 tr (centrifugeuse réfrigérée Biogaz), à 4°C pendant 30 minutes.
- Récupérer le surnageant.
- Re-centrifuger à 13500 tr à 4°C pendant 30 minutes.
- Récupérer le surnageant.
- Ajouter 200 µl d'Isopropanol afin de précipiter l'ADN.
- Vortexer et laisser reposer les tubes dans un congélateur une nuit à -20°C.
- Re-centrifuger à 13500 tr, à 4°C pendant 30 min afin de faire sédimenter l'ADN qui forme alors un culot qui adhère au fond du tube.
- Eliminer le surnageant par retournement des tubes ouverts (au-dessus de l'évier) et disposer les tubes à l'envers sur du papier absorbant.
- Ajouter 500 µl d'éthanol à 70° puis agiter avec précaution. Si le culot se détache, on fait en sorte qu'il retourne au fond du tube.
- Re-centrifuger à 13500 tr, à 4°C pendant 30 min, en remettant chaque tube dans sa position initiale.

- Eliminer le surnageant par retournement des tubes, en gardant les culots.
- Disposer les tubes ouverts dans l'étuve à 55°C pendant au moins 2 h jusqu'à ce que les culots soient secs.
- Ajouter 150 µl d'eau bidistillée stérile dans chacun des tubes.
- Conserver l'ADN extrait dans un congélateur à -20°C.

b. Amplification de la molécule d'ADN

La PCR (Polymerase Chain Reaction) est une méthode d'amplification directe d'une portion d'ADN comprise entre deux régions s'hybridant chacune avec deux oligonucléotides spécifiques (amorces ou sondes). Une fois hybridées sur l'ADN ces amorces, permettent l'initialisation de la réplication de l'ADN par une polymérisation en présence de désoxyribonucléotides tri-phosphates et de divers additifs. Chacun des réplicas (amplicons) ainsi obtenu peut à son tour être répliqué puisqu'il comprend les sites d'hybridation des amorces.

Nous avons amplifié, dans chaque échantillon un fragment de 900 paires de bases (pb) contenant le gène ND2 à l'aide de deux amorces forward (L) et reverse (H) référencées pour ce gène : ND2F/ND2R (Agnèse *et al*, 2018). Le gène partiel de la cytochrome oxydase (COI) mitochondrial a également été amplifié pour l'espèce *O. niloticus* à l'aide d'amorces universelles FishF1/F2 et FishR1 (Ward *et al*, 2005).

Chaque amplification a été réalisée dans un appareil PCR ou thermocycleur (Biogaz) par 35 cycles de réplifications sur une matrice de 1 µl d'ADN initial dans un volume final de 20µl comprenant (1,4 µl de MgCl₂ ; 1,2 µl de DNTP ; 4 µl de Buffer ; 0,8 µl d'amorce F ; 0,8 µl d'amorce R ; 0,16 µl de la Taq polymérase et 10,64 µl d'eau bidistillée).

Le cycle de réplication comprend trois étapes :

- une dénaturation de l'ADN par chauffage à 94°C afin de séparer les brins d'ADN et laisser les sites d'hybridation des amorces accessibles,
- une hybridation des amorces à 56°C et
- une élongation par la polymérase à 72°C.

La qualité de la PCR est jugée par migration sur gel en présence d'un marqueur de taille et d'un témoin négatif dont le rôle est de tester d'éventuelles contaminations par un ADN étranger.

c. Séquençage

Les séquences d'ADN ont été produites sur la plateforme de génotypage-séquençage de l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISE-M) (France) par un séquenceur Genomix (MGX) utilisant les mêmes amorces forward et reverse que pour la PCR (suivant les recommandations manufacturières). Nous avons obtenu des chromatogrammes qui nous ont permis la lecture de la succession des bases de l'ADN séquencé après traitement informatique.

d. Nettoyage et alignement des séquences

Le nettoyage et l'alignement des séquences obtenues pour chaque ensemble de données ont été réalisés en utilisant les alignements multiples de Clustal W (Thompson *et al*, 1994), incorporés dans le programme MEGA V. 6 (Molecular Evolutionary Genetics Analysis). Les distances-p non corrigées (uncorrected p-distances) ont été calculées en utilisant le programme MEGA V.6. Le modèle d'évolution de l'ADN le mieux adapté a été déterminé en utilisant le critère d'information bayésien (BIC) (Schwarz, 1978). Les séquences alignées ont été analysées à l'aide de trois méthodes de caractères ML (Maximum Likelihood), ME (Minimum Evolution) et MP (Maximum de Parsimonie) et une méthode de distance NJ (Neighbour Joining). Le modèle avec les scores (BIC) les plus bas a été choisi comme modèle le mieux adapté. Les supports des clades inférés ont été obtenus par le bootstrap non paramétrique (Felsenstein, 1985) avec 2000 répliquats pour les quatre méthodes.

III. Résultats

III.1. Identification des poissons étudiés

271 spécimens de Cichlidae de quatre espèces (*C. zillii*, *C. guineensis*, *O. aureus* et *O. niloticus*) ont été recueillis dans 17 des 66 localités échantillonnées. Sept de ces stations n'étaient habitées que par l'espèce introduite *O. niloticus* (Figure 12).

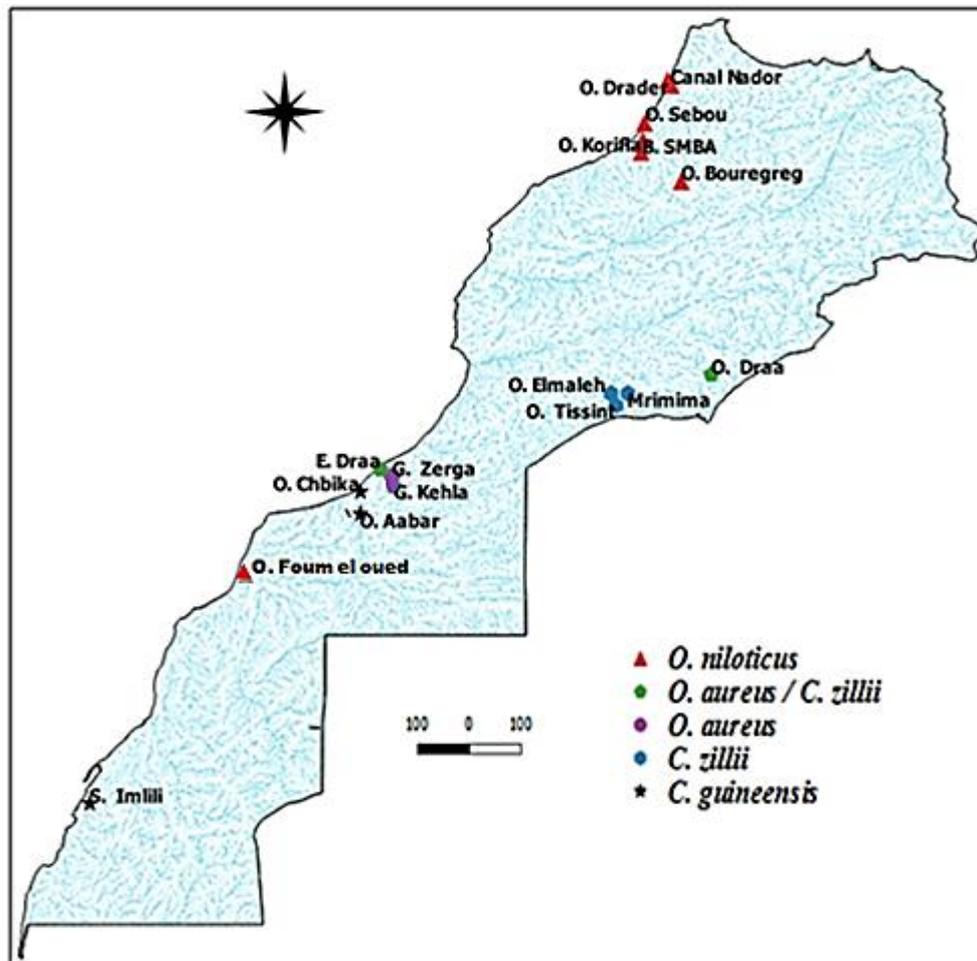


Figure 12 : Localisation des points d'échantillonnage des différentes espèces de Cichlidae du Maroc (O : Oued ; B : Barrage E : Embouchure et S : Sebkh).

Pour la détermination des poissons, nous avons adopté la nomenclature et les critères d'identification utilisés par Teugels et Thys van den Audenaerde (1992).

Nous avons récolté des poissons appartenant aux genres :

- *Coptodon* (Gervais, 1848).
- *Oreochromis* (Günther, 1889).

III.1.1. Le genre *Coptodon* (Gervais, 1848)

Les espèces appartenant au genre *Coptodon* fixent toutes leurs œufs sur un substrat. Par ailleurs, ce genre est caractérisé par :

- Une tâche tilapienne au niveau de la nageoire dorsale.
- La papille génitale peu développée.

- 17 branchiospines maximum sur la partie inférieure du premier arc branchial.
- Des dents pharyngiennes postérieures bicuspidés ou tricuspides (parfois quadricuspides).
- Un os pharyngien inférieur aussi long que large.

Nous avons échantillonné deux espèces :

- *Coptodon zillii* (Gervais, 1848).
- *Coptodon guineensis* (Bleeker, 1862).

a. *Coptodon zillii* (Gervais, 1848) (Figure 13)

Diagnose

- 7 à 10 bandes transversales de couleur noire.
- Dos brun ou olivâtre avec des reflets irisés.
- Une tâche noire sur l'opercule.
- Les nageoires dorsale, anale et caudale sont brunâtres et tachetées de jaune.
- La nageoire dorsale souvent bordée d'une bande jaune.
- La tâche tilapienne s'étale entre la dernière épine et le quatrième rayon mou de la nageoire dorsale.

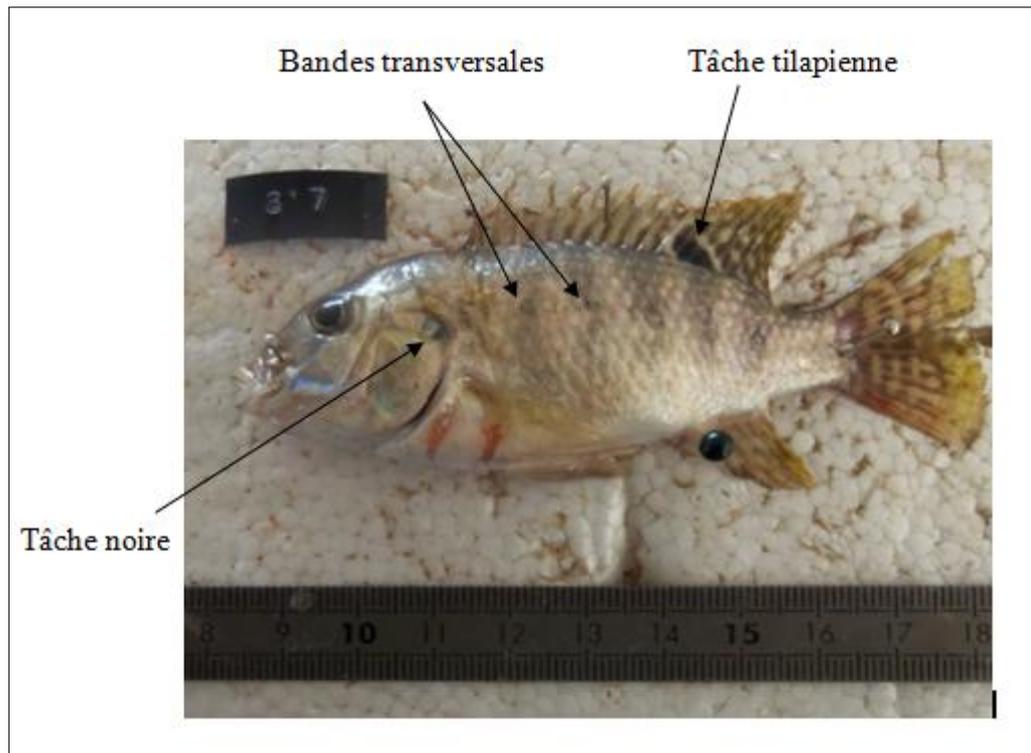


Figure 13 : *Coptodon zillii* (Gervais, 1848).

Aire de répartition géographique

L'espèce *C. zillii* est présente dans toute l'Afrique (septentrionale, occidentale, centrale et orientale) à l'exception de l'Afrique australe, elle occupe aussi quelque pays du Moyen-Orient (Israël, le Liban et la Jordanie) (Figure 14).

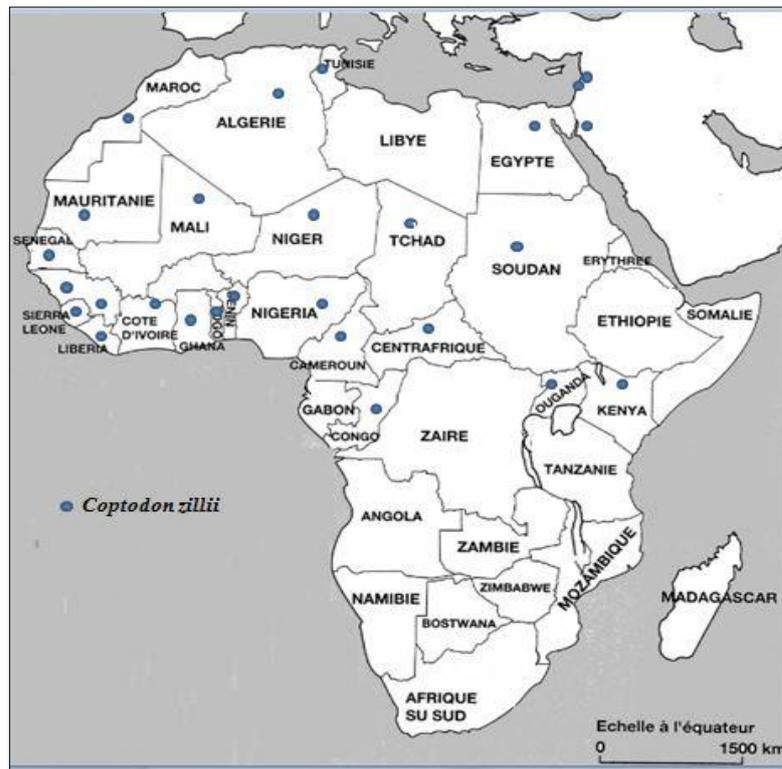


Figure14 : Répartition géographique de l'espèce *C. zillii*.

Points d'échantillonnage

Nous avons pêché 11 individus appartenant à l'espèce *C. zillii* au niveau des stations de l'oued Drâa (pont entre Zagora et Mhamid Ighizlane), l'oued El Maleh (près de Mrimima), l'oued El Maleh (au niveau des cascades) (Figure 12).

b. *Coptodon guineensis* (Bleeker, 1862) (Figure 15 a)

Diagnose

- Couleur argentée passant au blanchâtre sur le ventre et au jaune vert sur le dos et le dessus de la tête.
- 6 à 8 bandes verticales sombres et peu marquées.
- La nageoire dorsale porte une tâche tilapienne bien marquée (Figure 16 a).
- La nageoire caudale bicolore avec une partie supérieure grisâtre et une partie inférieure jaunâtre.
- La nageoire anale grisâtre avec un bord inférieur plus foncé.
- Sous la bouche et en continu sur une partie de l'abdomen une couleur blanche (Figure 15 a) parfois rougeâtre (Figure 15 b).

- Des stries jaunes sur le dos et les flancs.
- Une bande noire qui part du menton et va jusqu'au ventre (Figure 16 a).
- Certains individus deviennent presque entièrement noirs en période de reproduction (Figure 16 b).

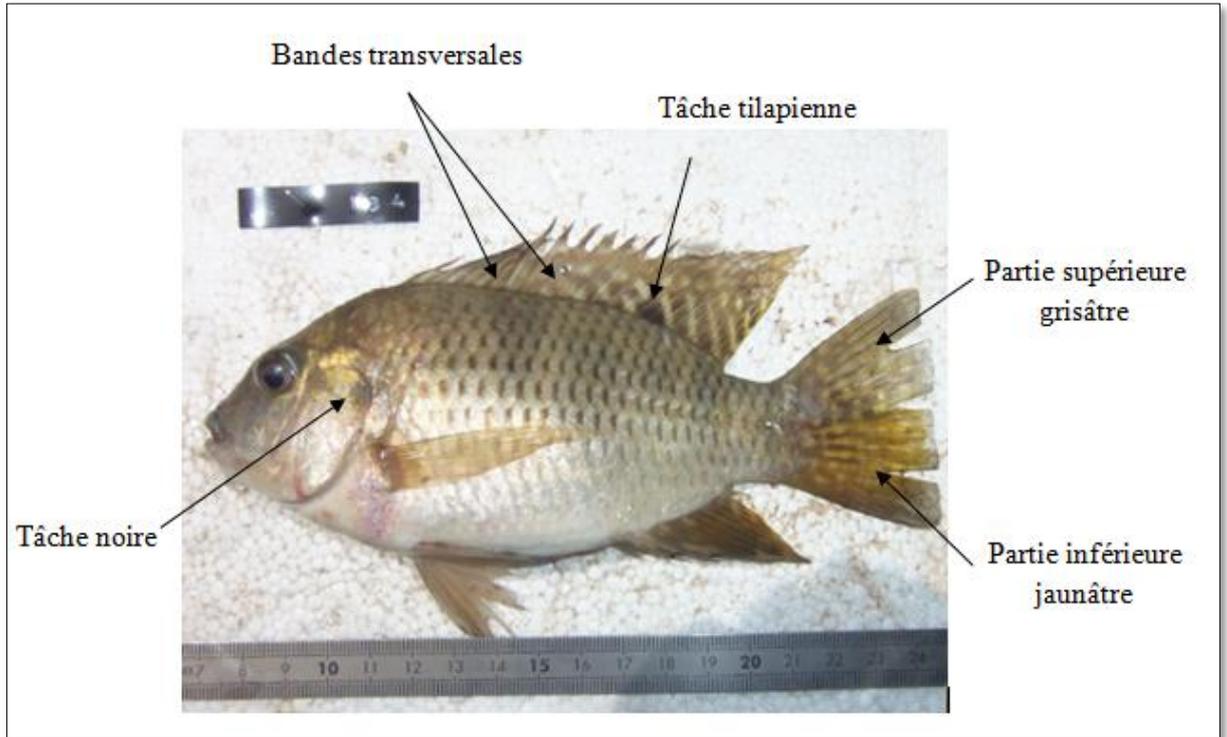


Figure 15 a : *Coptodon guineensis* de l'oued Aabar (Bleeker, 1862).

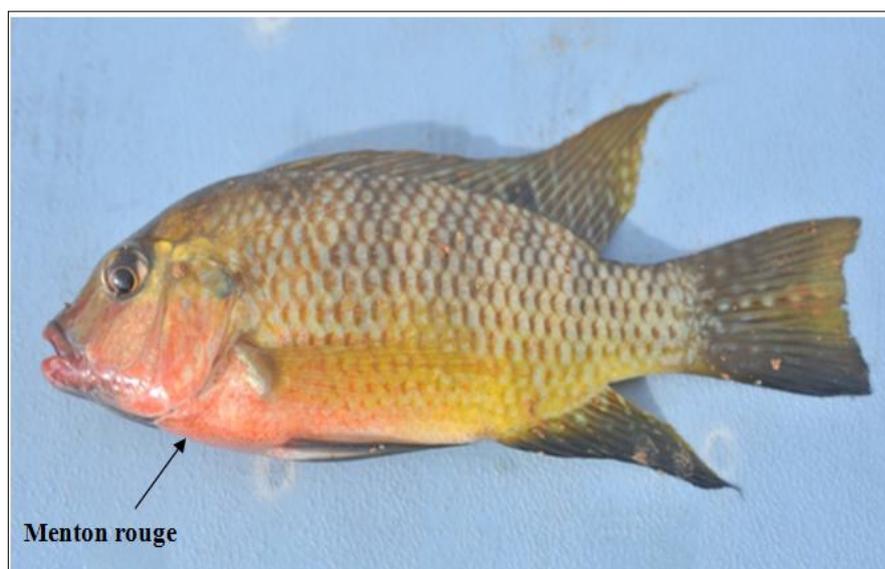


Figure 15 b : *Coptodon guineensis* de l'oued Aabar (Bleeker, 1862).

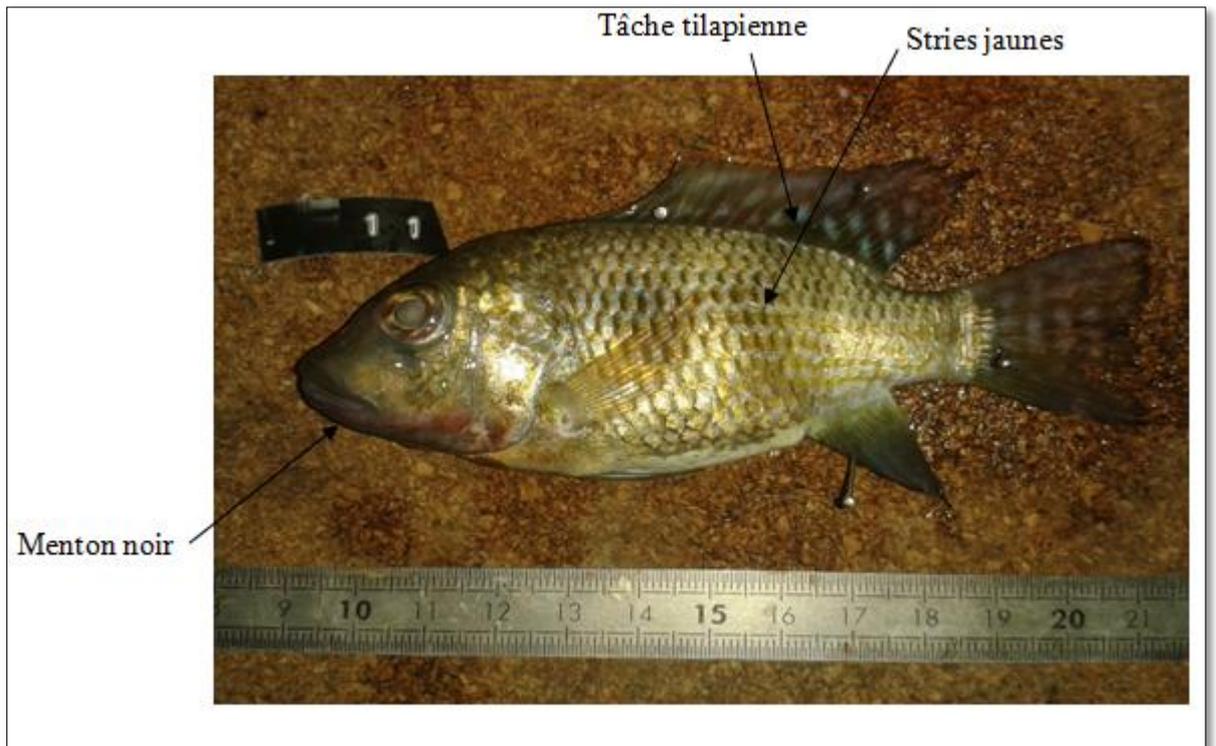


Figure 16 a : *Coptodon cf guineensis* (phase normale) de la sebkha d'Imlili (Bleeker, 1862).

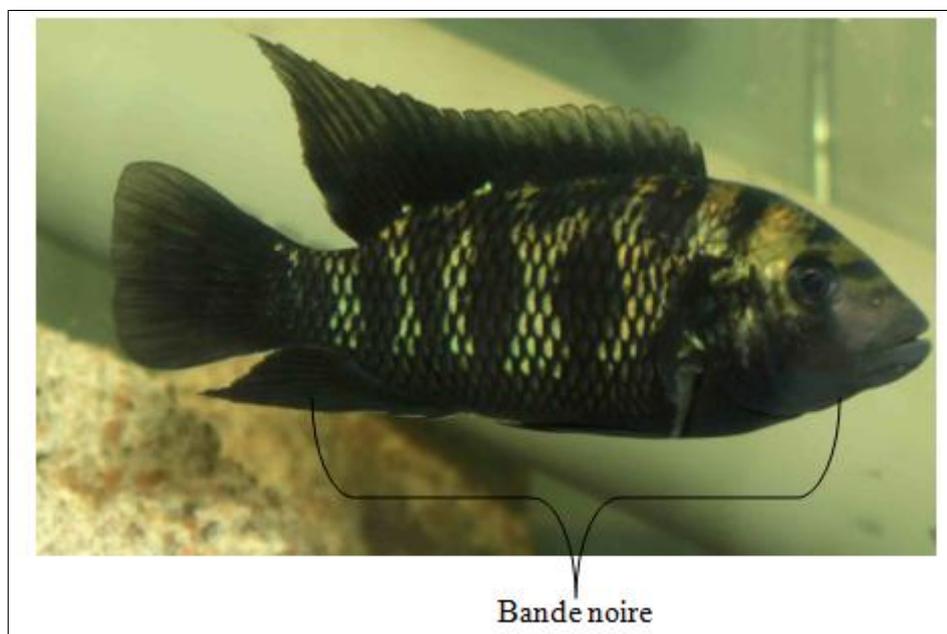


Figure 16 b : *Coptodon cf guineensis* de la sebkha d'Imlili (phase de reproduction).

Les *Coptodons guineensis* de l'oued Aabar, présentent un fort dimorphisme de couleur entre les mâles et les femelles, ces dernières sont moins colorées que les mâles qui arborent

une grande zone rouge au niveau du menton et du ventre, des lèvres bleues et une dominante qui tire sur le jaune sur le reste du corps. Rien de tout cela pour *Coptodon cf guineensis* de la sebkha d'Imlili dont la coloration n'est identique à aucune autre, les deux partenaires sont tous deux très sombres, le mâle et la femelle sont difficiles à distinguer l'un de l'autre ; en période de reproduction ils présentent une bande noire qui part du menton et va jusqu'au ventre, les individus deviennent alors presque entièrement noirs. Chez les Tilapias, la coloration, et notamment celle des mâles est très importante au moment de la reproduction. C'est un critère de reconnaissance des partenaires au moment de l'accouplement, le mâle séduisant la femelle lors d'une parade sexuelle codifiée où les couleurs que revêt le mâle jouent un très grand rôle.

Aire de répartition géographique

L'espèce *C. guineensis* est connue de la Mauritanie jusqu'à l'Angola ; parfois elle remonte les fleuves à une distance importante de la mer (Figure 17).

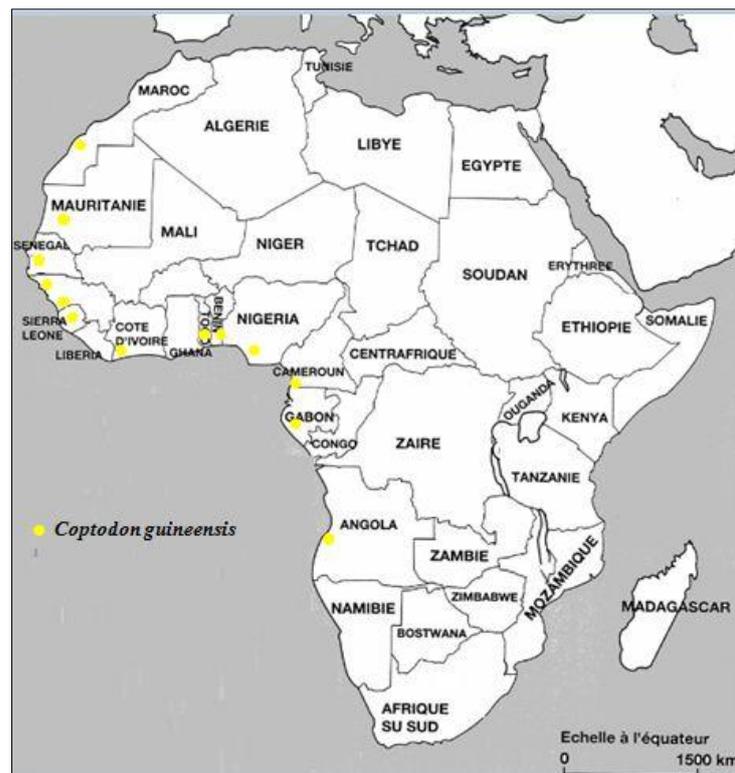


Figure 17 : Répartition géographique de l'espèce *Coptodon guineensis*.

Points d'échantillonnage

Nous avons pêché 35 individus appartenant à l'espèce *C. guineensis* au niveau de la station de l'oued Aabar (affluent intermittent de l'oued Chbika) et 76 individus au niveau de la sebkha d'Imlili (Figure 12).

Les Coptodons hybrides

Au niveau de la station oued El Maleh «les cascades», nous avons pêché 8 individus dont la morphologie présentait des caractères de *Coptodons* hybrides (*C. zillii* x *C. guineensis*). Les clés de détermination classiques n'ont pas permis de différencier ces individus ascendants parentaux *C. zillii* et *C. guineensis*. Il faudrait donc pour leur détermination, l'application des méthodes de caractérisation génétique (marqueurs génétiques) qui permettent de faire normalement la distinction entre les hybrides et les espèces parentales. Mais l'absence de *C. guineensis* dans ce bassin versant rend cette découverte problématique.

III.1.2. Le genre *Oreochromis* (Günther, 1889)

Le genre *Oreochromis* n'avait jamais été signalé au Maroc, c'est donc la première fois qu'on rapporte sa présence dans des oueds marocains.

Toutes les espèces de ce genre pratiquent l'incubation buccale uniparentale maternelle. Ce genre se caractérise par :

- Les écailles sont de taille plus réduite sur le ventre que sur les flancs.
- La papille génitale bien développée chez les deux sexes.
- 27 branchiospines maximum sur la partie inférieure du premier arc branchial.
- Des dents pharyngiennes postérieures bicuspidées ou sans cuspide nette.
- Un os pharyngien inférieur plus long que large, avec la partie antérieure plus longue que la partie dentée.

Dans notre travail, nous avons rencontré deux espèces :

- ❖ *Oreochromis aureus* (espèce autochtone)
- ❖ *Oreochromis niloticus* (espèce introduite)

a. *Oreochromis aureus* (Steindachner, 1864) (Figure 18)

Diagnose

- La coloration générale des flancs et des nageoires est grise argentée claire.
- La tâche operculaire est vert sombre à bleu noir.
- La nageoire caudale est tronquée.
- Les nageoires dorsale, anale et caudale sont pourvues d'un liseré rose-rouge sur leur bord supérieur.
- Des macules blanches entre les rayons des nageoires dorsale et caudale.

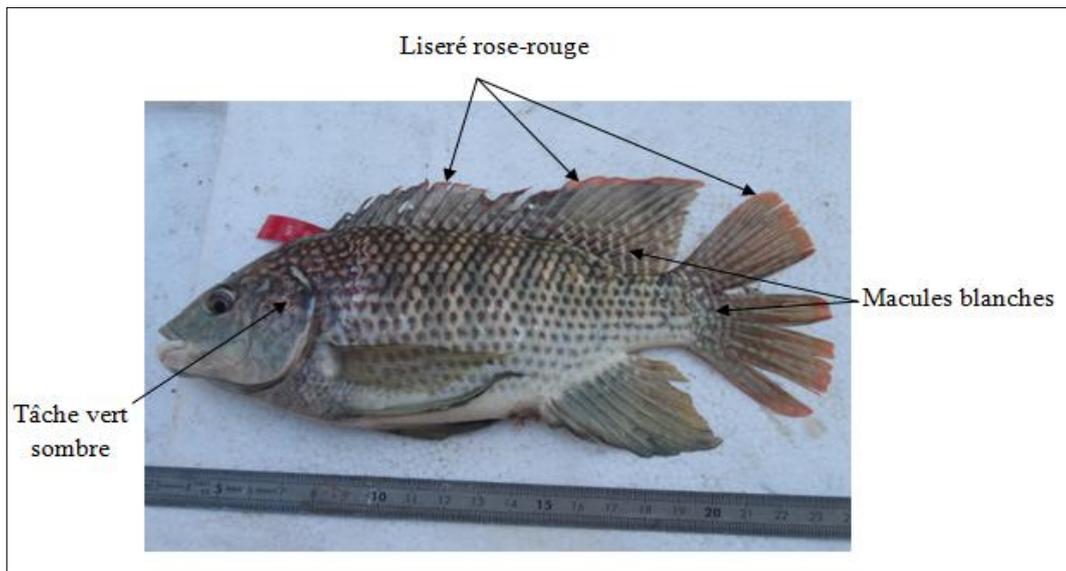


Figure 18 : *Oreochromis aureus* (Steindachner, 1864).

Aire de répartition géographique

La distribution naturelle de cette espèce comprend des pays africains (le Cameroun, le Chad, l'Égypte, le Mali, le Niger, le Nigeria, le Sénégal et l'Ouganda) et aussi bien des pays du Moyen-Orient (Israël, la Jordanie et l'Arabie Saoudite) (Figure 19).

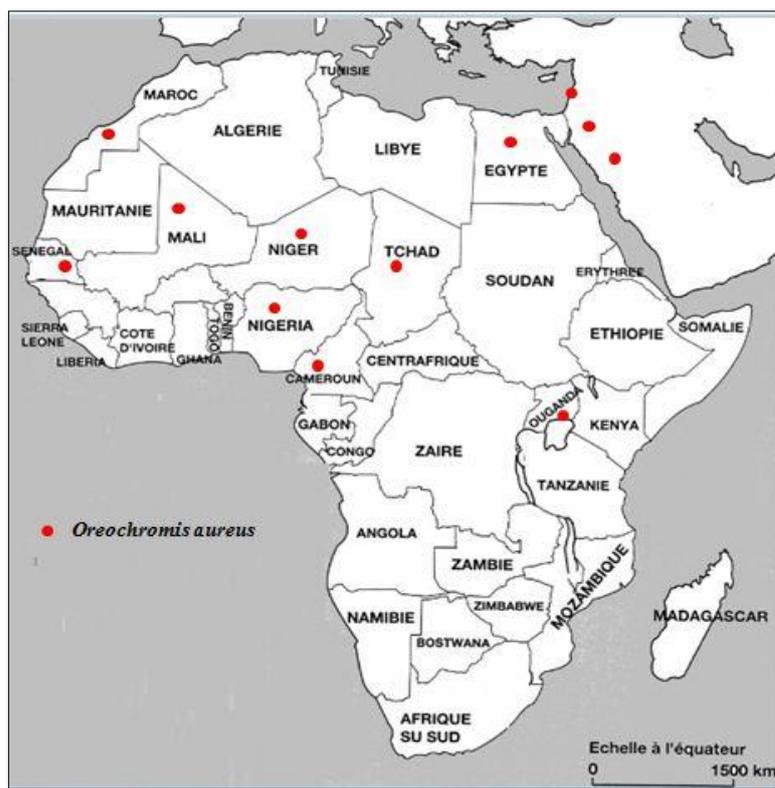


Figure 19 : Répartition géographique de l'espèce *Oreochromis aureus*.

Points d'échantillonnage

Nous avons pêché 22 individus appartenant à l'espèce *O. aureus* dans le bassin versant de l'oued Drâa au niveau des stations oued Drâa (pont entre Zagora et Mhamid Ighizlane), oued El Maleh (près de Mrimima), guelta Kehla et guelta Zerga (Figure 12).

Coptodon zillii et *O. aureus* vivaient en sympatrie au niveau des stations pont entre Zagora et Mhamid Ighizlane, pont sur la route de Tan Tan et guelta Zerga sur l'oued Drâa (Figure 12).

b. *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) (Figure 19)

Diagnose

- Un corps de couleur grisâtre, comprimé latéralement et couvert essentiellement d'écailles cycloïdes, parfois cténoïdes.
- 6 à 9 bandes transversales peu apparentes sur les flancs.
- La coloration des nageoires dorsale et anale est grise.
- Des bandes verticales régulières noires sur la nageoire caudale.

- La ligne latérale, sur les deux flancs du poisson, est interrompue avec une partie haute comportant 18 à 19 écailles, une partie plus basse comportant une douzaine d'écailles.
- Un nombre élevé de branchiospines fines et longues.

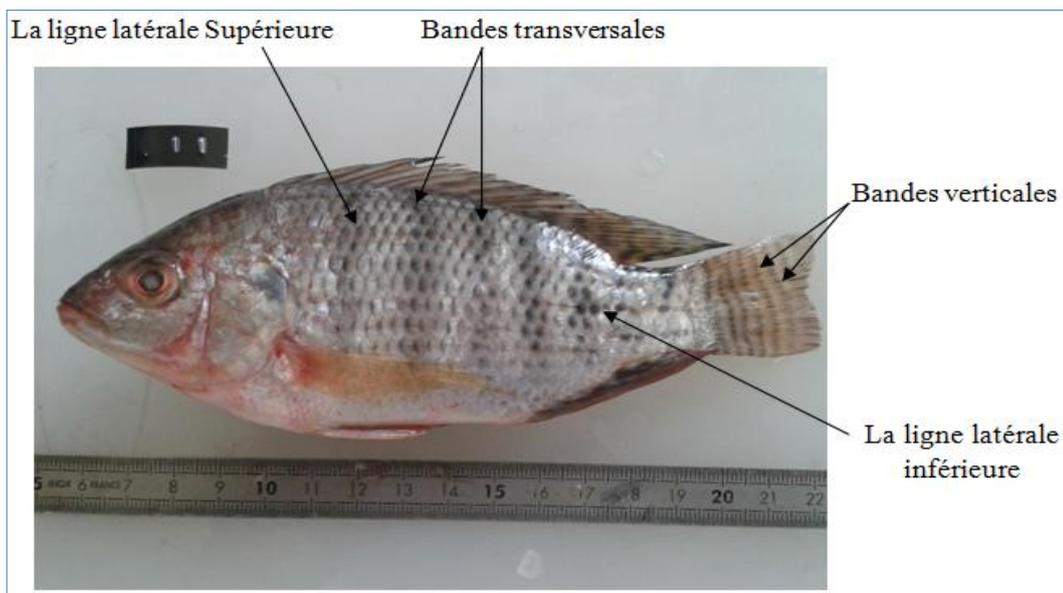


Figure 20 : *Oreochromis niloticus* (L, 1758).

Points d'échantillonnage

Nous avons pêché 128 individus appartenant à l'espèce *O. niloticus* (Figure 20) dans le bassin versant de l'oued Bouregreg (Barrage Sidi Mohammed Ben Abdellah et oued Korifla) ; dans le bassin versant de l'oued Sebou (oued Sebou) ; la lagune Merja Zerga (Canal de Nador et oued Drader) et dans Foug el oued à Lâayoune (Figure 12).

Aire de répartition géographique

La répartition géographique naturelle d'*Oreochromis niloticus* (Figure 20) couvre les rivières côtières d'Israël, le bassin versant du Nil, le lac Albert (Ouganda/République Démocratique du Congo), le lac Edward (Ouganda/République Démocratique du Congo), le lac Marra Deriba (Soudan), le lac Kivu (République Démocratique du Congo/Rwanda), les abords du lac Tanganyika (Burundi/République Démocratique du Congo/Tanzanie/Zambie), la rivière Awash (Ethiopie), la rivière Omo (Ethiopie), le lac Turkana (Ethiopie/Kenya), la rivière Suguta (Kenya), le lac Baringo (Kenya). En Afrique de l'Ouest, la répartition naturelle couvre les

bassins du Sénégal, de la Gambie, du Tchad, le fleuve de la Volta (Burkina Faso/Ghana/Côte d'Ivoire) et la rivière de la Bénoué (Niger) (FishBase).



Figure 21 : Répartition géographique de l'espèce *Oreochromis niloticus*.

b.1. Caractéristiques écologiques

De nombreuses études de terrain et de laboratoire montrent qu'*Oreochromis niloticus* est une espèce relativement euryèce et eurytope adaptée à de larges variations de facteurs écologiques colonisant ainsi des milieux extrêmement variés (Pullin et Lowe McConnell, 1982).

Cette espèce thermophile, peut supporter des températures comprises entre 14 et 31°C (Amoussou *et al*, 2016), mais ses meilleures performances de croissance sont observées entre 24 et 28°C (Lacroix, 2004). Bien qu'*O. niloticus* soit une espèce d'eau douce, son euryhalinité est bien connue, dans une gamme de salinité comprise entre 0.015 et 30 g/l (Kirk, 1972 ; Zaatout, 2007). Quant au pH, cette espèce préfère des valeurs comprises entre 6,5 et 8,5 ; lorsque le pH devient acide, 2 à 3, on observe un comportement de stress physiologique accompagné d'une nage rapide, une accélération des mouvements operculaires, une remontée en surface pour avaler l'air, une incapacité à contrôler la position du corps et enfin la mort du poisson (Malcolm *et al*, 2000). Par ailleurs cette espèce tolère à la fois des déficits et des

saturation importantes en oxygène et peut survivre durant plusieurs heures à des teneurs en oxygène dissous très faibles, de l'ordre de 0,1 mg/l (Lacroix, 2004).

b.2. Caractéristiques biologiques

***Régime alimentaire**

Oreochromis niloticus est essentiellement phytoplanctophage (Getachew et Fernando, 1989), et son spectre alimentaire est large, elle consomme des cyanobactéries (spiruline), phytoplancton, zooplancton, périphyton, macrophytes et détritus (Fish, 1955), elle peut consommer aussi du sédiment riche en bactéries et en diatomées (Freyer et Iles, 1972).

L'ampleur de son degré d'opportuniste se révèle dans un régime alimentaire qui se rapprocherait beaucoup plus de celui des poissons omnivores détritivores que des herbivores stricts (Bowen, 1982 ; Dabbadie *et al*, 2002).

****Croissance**

Oreochromis niloticus a une durée de vie relativement courte entre 4 à 7 ans (Ipungu *et al*, 2015). Elle présente un indice de croissance plus performant que les autres espèces du même genre (Pauly, 1988 ; Frimpong *et al*, 2014), mais sa vitesse de croissance reste extrêmement variable d'un milieu à l'autre (Lowe-McConnell, 1982). La taille de première maturité chez *O. niloticus* varie généralement entre 14 et 20 cm, et peut même atteindre 28 cm, avec une différence notable entre les mâles et les femelles. Toutefois cette taille à la maturité sexuelle peut changer au sein d'une même population en fonction des conditions fluctuantes du milieu (FAO, 2002), ce qui signifierait que cette taille est plus dépendante des conditions environnementales que d'éventuelles différences génétiques (Toguyeni, 1996 ; Trintignac *et al*, 2013) et dépendrait de certains facteurs (Lowe-McConnell, 1982) comme :

- Le confinement du milieu.
- Le déficit alimentaire qualitatif et quantitatif.
- La pêche intensive.

Par ailleurs *O. niloticus* présente un dimorphisme sexuel au niveau de la papille génitale, qui est allongée chez le mâle, avec une protubérance en forme de cône comportant un pore urogénital à l'extrémité (Figure 22), alors que chez la femelle, cette papille est courte, petite, et arrondie avec une fente transversale au milieu (oviducte, pore génital) et un pore urinaire à l'extrémité (Figure 22).

Enfin, cette espèce présente un dimorphisme sexuel au niveau de la croissance car à la maturité les individus mâles présentent une croissance nettement plus rapide que les femelles et atteignent une taille nettement supérieure (Toguyeni *et al*, 2002).

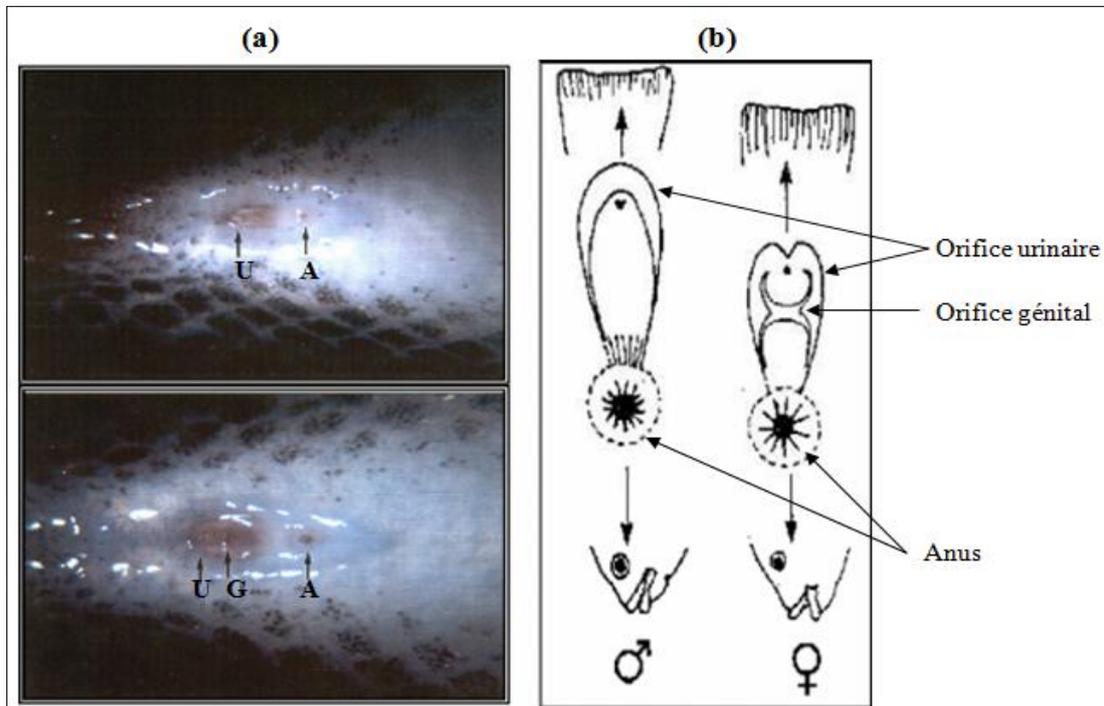


Figure 22 : (a) Dimorphisme sexuel de la papille uro-génitale entre un mâle (en haut) et une femelle (en bas) chez *Oreochromis niloticus* A= anus et U= orifice urinaire et G= orifice génital (Toguyeni et Baroiller in Adjout et Meziane, 2002). (b) Papilles génitales chez un mâle et une femelle de *O. niloticus* (Huet, 1970).

*** Reproduction

La température optimale pour la reproduction est comprise entre 28 et 32°C (Lazard, 2009), ainsi pour se reproduire les adultes migrent vers une zone de nidification où les mâles se rassemblent en arène de reproduction sur un substrat meuble (gravier, sable, argile, etc.) délimitant chacun leur territoire en creusant un nid en forme d'assiette creuse où chacun tentera d'attirer et de retenir une femelle mature prête à pondre (Lacroix, 2004). Les femelles qui vivent en groupe à l'écart des arènes de reproduction, effectuent de brefs passages allant d'un territoire à l'autre où elles sont sollicitées par les mâles. Lorsqu'une femelle s'arrête au-dessus d'un nid et après une parade nuptiale de synchronisation sexuelle, elle dépose un lot d'ovules que le mâle féconde immédiatement et elle les reprend dans sa bouche et les garde pendant toute la durée de l'incubation (Ruwet *et al*, 1976 ; Lacroix, 2004). Ces œufs fécondés vont donc éclore dans

la bouche 4 à 5 jours après la fécondation. La vésicule vitelline se résorbe complètement à l'âge de 11 à 18 jours et les alevins capables de nager sont encore gardés par la femelle pendant plusieurs jours (Figure 23). Toutefois, la durée de cette phase dépend principalement de la température de l'eau (Mélard, 2014). Une fois leur vésicule vitelline résorbée, les alevins restent à proximité de leur mère et, au moindre danger, ils se réfugient dans sa cavité buccale (Lacroix, 2004). Lorsque ces derniers atteignent la taille de 9 à 10 mm ils quittent leur mère et vivent en petits bancs tout en continuant leur croissance.



Figure 23 : Alevins nageant à proximité de la bouche de leur mère (<http://www.mancor.org/blue-tilapia.aspx>).

Si la température de l'eau est supérieure à 22°C la période de reproduction d'*Oreochromis niloticus* peut se dérouler sur toute l'année, en effet une femelle vivant dans des conditions optimales peut se reproduire avec une périodicité de 30 à 50 jours (Coward et Bromage, 2000) et peut même effectuer jusqu'à 10 pontes par an (PeñaMendoza *et al*, 2005). En plus de la température la reproduction de *O. niloticus* peut être très influencée par le stress et le taux de corticostéroïdes (Gennotte *et al*, 2012).

b.3. *O. niloticus* : espèce introduite

Une espèce introduite est une espèce dont on a prélevé des spécimens dans leur habitat d'origine pour les transplanter dans des régions où cette espèce n'était pas représentée. Les spécimens introduits l'ont été soit accidentellement soit délibérément, vers un nouvel endroit

où l'espèce pourrait s'établir ou non. Lorsque les espèces introduites deviennent capables de causer des dommages à l'environnement, à l'économie et à la société, elles portent le nom "d'espèces invasives". Pour qu'une espèce introduite devienne invasive, il faut qu'elle présente une combinaison d'un certain nombre de caractéristiques dont :

- Une forte capacité de dispersion.
- Une forte capacité d'adaptation aux nouvelles conditions du milieu.

Au terme de leur introduction dans un nouveau territoire, les espèces invasives sont passées, en général, par trois phases successives (Figure 24) :

- Une phase de latence, souvent assez longue, durant laquelle l'espèce reste très discrète et s'acclimate progressivement à son nouvel environnement.
- Une phase d'émergence au cours de laquelle l'espèce commence à se disperser et à se maintenir à long terme (Williamson et Fitter, 1996). Les populations de cette espèce deviennent alors autonomes et viables.
- Une phase d'invasion pendant laquelle l'espèce colonise progressivement l'ensemble des milieux qui lui sont favorables et devient nuisible à la biodiversité autochtone, tout en provoquant des changements significatifs de composition, de structure et de fonctionnement de l'écosystème.

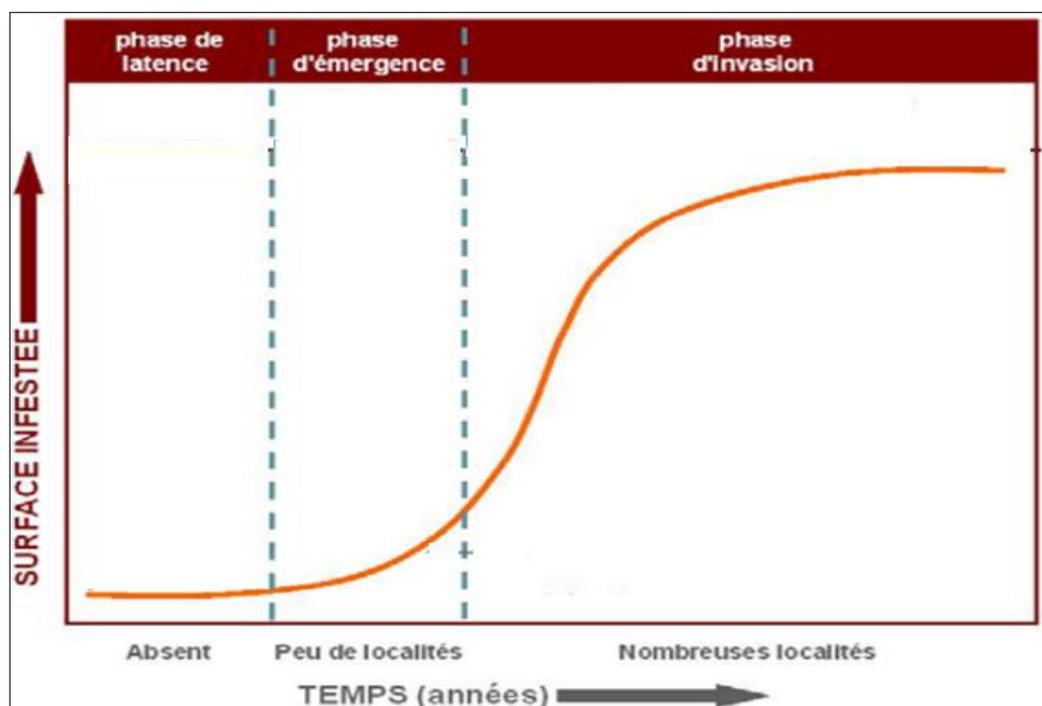


Figure 24 : Les trois phases de développement : de l'introduction à l'invasion (Coquillart, 2005) modifié.

Les poissons font partie des groupes d'organismes ayant fait l'objet du plus grand nombre d'introductions au niveau mondial et leur taux d'introduction continue de s'accroître. *O. niloticus* fait partie des poissons les plus introduits dans le monde. Cette espèce emblématique de l'Afrique a été introduite dans plusieurs endroits dans le monde.

Les points d'introduction d'*Oreochromis niloticus* dans le monde

Au début du 20^{ème} siècle, pour augmenter la production en protéine animale, des introductions et des acclimatations de cette espèce ont eu lieu dans divers pays (Cndpa, 2004) : en Amérique Centrale (Mexique), en Amérique du Sud (Brésil), en Amérique du Nord (Arizona et Californie) et en Asie (Thaïlande, Chine et Japon). En Afrique, *O. niloticus* a été largement introduite hors de son aire originelle afin d'enrichir le peuplement des lacs naturels ou des barrages déficients en espèces planctophages, mais aussi pour développer la pisciculture. Cette espèce a été introduite au Burundi et au Rwanda en 1951, à Madagascar en 1956, en République Centrafricaine et en Côte d'Ivoire en 1957, au Cameroun en 1958, en Tunisie en 1966 (Welcomme, 1988), en Afrique du Sud en 1976 et à des dates inconnues en RDC et en Tanzanie et en 2003 en Algérie et en 2004 au Maroc. Enfin cette espèce est également élevée dans les eaux chaudes industrielles en régions tempérées, comme en Europe (Allemagne en 1977 et Belgique en 1980). En effet, *Oreochromis niloticus* est considérée comme une source importante de protéines probablement l'une des plus importantes au monde (UICN, 2012) et la plus importante dans le cadre de l'aquaculture en Afrique. Un exemple est celui du lac Kyoga (Kenya) où *Lates niloticus* et *O. niloticus* ont été introduits en 1950 et ont rapidement prospéré (UICN, 2012). En 1977, ils constituaient chacun environ 40% de la pêche artisanale jaugée à 167 000 tonnes, alors qu'elle n'était que de 4500 tonnes en 1956. En 1985, les résultats étaient différents et *O. niloticus* constituait 78% des captures contre uniquement 17% pour *L. niloticus* (Ogutu-Ohwayo, 1990).

Les performances de l'espèce

Oreochromis niloticus joue actuellement un rôle très important dans l'économie de pêche et d'aquaculture de beaucoup de pays. Grâce à ses performances de croissance et à sa plasticité, cette espèce est considérée comme l'une des plus cultivées dans le monde et occupe actuellement une place importante dans le marché international, les États-Unis, le Japon et l'Europe en sont les principaux pays importateurs. Cette espèce pourrait servir également comme poisson fourrage pour les poissons carnassiers des eaux tièdes tels que le Black Bass et le Sandre.

Les impacts

On peut énumérer les impacts d'*O. niloticus* sur les écosystèmes dans lesquels elle a été introduite:

- L'extinction locale d'espèces indigènes (Goudswaard *et al*, 2002).
- La prédation des œufs et des petits des autres espèces de poissons (Goudswaard *et al*, 2002).
- L'altération de la dynamique des nutriments dans l'eau (Starling *et al*, 2002).
- La provocation de l'eutrophisation (Starling *et al*, 2002).
- La destruction de la végétation (Mc Crary *et al*, 2001).
- L'introduction de parasites (Mc Crary *et al*, 2001).

Par ailleurs, l'effet négatif d'*O. niloticus* sur la faune indigène, partout dans le monde, a été largement rapporté. Cette espèce change la structure de la communauté, réduit l'abondance des micro-crustacés, abaisse la transparence de l'eau et augmente l'abondance de micro algues (Attayde *et al*, 2007).

❖ L'introduction de *Oreochromis niloticus* au Maroc

L'introduction des espèces dans les cours d'eau marocains constitue une pratique ancienne et bien établie. Des acclimations ont été testées pour un grand nombre de poissons, d'origines très variées (Mouslih, 1987 et 1989). Les premières introductions de poissons ont commencé dans les années vingt du 20^{ème} siècle et ont concerné la carpe commune (*Cyprinus carpio*). 35 espèces appartenant à neuf familles ont été introduites, mais seulement 14 d'entre elles se sont acclimatées avec succès. On dénombre aujourd'hui 16 espèces introduites au Maroc selon trois étapes d'introduction (Mouslih, 1987) :

- La première étape (1924-1935) : l'introduction de la carpe commune *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758).

- La deuxième étape (1936-1966) : décrite comme "l'ère de la pêche sportive" a été caractérisée par la prolifération d'associations de pêcheurs à l'origine de la plupart des introductions (Percidae : *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) ; Cyprinidae : *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758), *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) ; Percidae : *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) ; Salmonidae : *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) Centrarchidae : *Micropterus salmoides* (Lacépède, 1802), *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) ; Cyprinodontidae : *Aphanius fasciatus* (Humboldt et Valenciennes, 1821) et *Aphanius iberus* (Valenciennes, 1846) ; Esocidae : *Esox lucius* (Linnaeus, 1758). Ces introductions "aveugles" ont provoqué, à cause de l'absence d'études

scientifiques préalables sur leurs impacts possibles sur l'ichtyofaune locale, la disparition d'au moins une espèce endémique marocaine de la famille Salmonidae, *Salmo pallaryi* (Pellegrin, 1924).

• La troisième étape 1981-1999 : l'introduction de trois carpes chinoises : la carpe herbivore, *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844), la carpe argentée, *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) et la carpe à grosse tête, *Aristichthys nobilis* (Richardson, 1845) dans le but de réduire l'eutrophisation dans les lacs, les retenues de barrages et les canaux d'irrigation (Melhaoui, 1994).

III.2. Les analyses moléculaires

Les séquences obtenues pour *Coptodon zillii*, *Coptodon guineensis* et *Oreochromis aureus* ont été comparées à celles de la base de données GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). Nous avons donc pu mettre en évidence des identités à 99-100% et l'arbre phylogénétique (Figure 25) a confirmé cette proximité. Les séquences supplémentaires de GenBank qui sont obtenues et incluses dans l'analyse confirmant la présence de ces trois espèces dans nos échantillons. La séquence de *Tylochromis leonensis* (Stiassny, 1989) (# AF317274) espèce primitive a été ajoutée en tant que groupe externe pour enraciner l'arbre d'après Pouyaud et Agnèse (1995). Il convient de noter que les séquences de *C. guineensis* de l'oued Aabar et de la sebkha d'Imlili étaient représentées par trois haplotypes différents, un de l'oued Aabar (*C. guineensis* Maroc A) et deux de la sebkha d'Imlili (*C. cf guineensis* Morocco Ia, *C. cf guineensis* Morocco Ib), ces derniers sont caractérisés par une paire de substitutions à l'emplacement 768 (nucléotides G-A). L'arbre consensus a été bootstrapé 2000 fois pour améliorer la qualité du test, toutes les espèces ont été soutenues par des valeurs bootstrap allant de 46% à 100% (Figure 25). On constate que l'arbre comprend 3 clades principaux, dont chacun correspond à une espèce.

Les distances par paires calculées sont indiquées dans les Tableaux 2, 3, 4 et 5. Les valeurs des distances (les plus élevées) de 10-17% ont indiqué un niveau élevé de divergence génétique entre l'espèce *O. aureus* et les *Coptodons* (Tableau 2). La comparaison des distances génétiques pour l'espèce *C. guineensis* n'a révélé que de légères différences entre de l'oued Aabar et ceux de la sebkha d'Imlili (0,2%), la distance génétique entre les représentants de l'oued Aabar et de la Mauritanie (# KJ938135) est nulle (0%) (Tableau 3). La distance génétique pour l'espèce *O. aureus* varie entre 0,7% et 1,1%, la population d'Egypte (# AB19551) étant la plus proche (0,7%) (Tableau 4). Concernant l'espèce *C. zillii*, la différenciation génétique est de 0,4% à 3%,

la plus petite distance (0,4%) est avec la population d'Egypte (# JX910880) et d'Algérie (# KP938145).

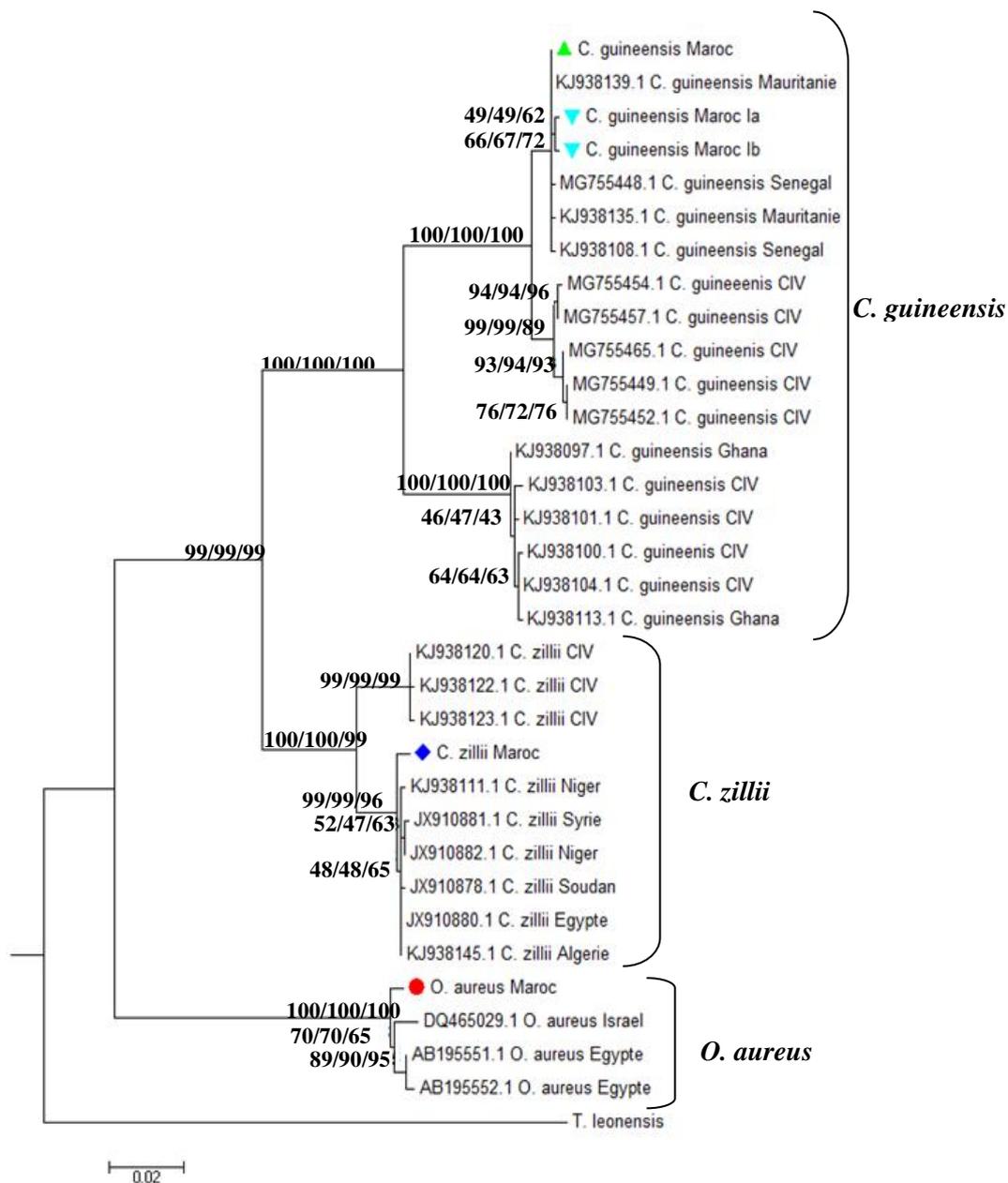


Figure 25 : Arbre de consensus basé sur les méthodes ML, ME et NJ des poissons Cichlidae marocains (*C. cf guineensis* Maroc Ia (Imlili haplotype a) ; *C. cf guineensis* Maroc Ib (Imlili haplotype b) et *C. guineensis* Maroc A (Aabar) ; *C. zillii* et *O. aureus*) et d'autres importés de GenBank (CIV= Côte d'Ivoire).

Tableau 2 : Distances -p calculées pour Cichlidae marocains et d'autres importés de GenBank.

<i>C. guineensis</i> Maroc (1)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)	(15)	(16)	(17)	(18)	(19)	(20)	(21)	(22)	(23)	(24)	(25)	(26)	(27)	(28)	(29)	(30)	(31)	(32)																										
<i>C. guineensis</i> Maroc Ia (2)		0,002																																																								
<i>C. guineensis</i> Maroc Ib (3)			0,002	0,002																																																						
KJ938135 <i>C. guineensis</i> Mauritanie (4)				0,001	0,003	0,003																																																				
KJ938139 <i>C. guineensis</i> Mauritanie (5)					0,000	0,002	0,002	0,001																																																		
KJ938108 <i>C. guineensis</i> Sénégal (6)						0,001	0,003	0,003	0,002	0,001																																																
MG755448 <i>C. guineensis</i> Sénégal (7)							0,001	0,003	0,003	0,002	0,001	0,002																																														
KJ938097 <i>C. guineensis</i> Ghana (8)								0,068	0,071	0,071	0,067	0,068	0,067	0,069																																												
KJ938113 <i>C. guineensis</i> Ghana (9)									0,072	0,074	0,074	0,071	0,072	0,071	0,073	0,003																																										
KJ938100 <i>C. guineensis</i> CIV (10)										0,072	0,074	0,074	0,071	0,072	0,071	0,073	0,003	0,002																																								
KJ938101 <i>C. guineensis</i> CIV (11)											0,071	0,073	0,073	0,069	0,071	0,069	0,072	0,002	0,003	0,003																																						
KJ938103 <i>C. guineensis</i> CIV (12)												0,069	0,072	0,072	0,068	0,069	0,068	0,071	0,003	0,004	0,004	0,003																																				
KJ938104 <i>C. guineensis</i> CIV (13)													0,071	0,073	0,073	0,069	0,071	0,069	0,072	0,002	0,001	0,001	0,002	0,003																																		
MG755449 <i>C. guineensis</i> CIV (14)														0,014	0,016	0,016	0,015	0,014	0,015	0,015	0,069	0,073	0,073	0,072	0,071	0,072																																
MG755452 <i>C. guineensis</i> CIV (15)															0,014	0,016	0,016	0,015	0,014	0,015	0,015	0,069	0,073	0,073	0,072	0,071	0,072	0,000																														
MG755454 <i>C. guineensis</i> CIV (16)																0,013	0,015	0,015	0,014	0,013	0,014	0,014	0,068	0,072	0,072	0,071	0,069	0,071	0,005	0,005																												
MG755457 <i>C. guineensis</i> CIV (17)																	0,012	0,014	0,014	0,013	0,012	0,013	0,013	0,067	0,071	0,071	0,069	0,068	0,069	0,004	0,004	0,001																										
MG755465 <i>C. guineensis</i> CIV (18)																		0,013	0,015	0,015	0,014	0,013	0,014	0,014	0,071	0,074	0,074	0,073	0,072	0,073	0,001	0,001	0,004	0,003																								
<i>O. aureus</i> Maroc (19)																			0,173	0,170	0,171	0,172	0,173	0,172	0,172	0,166	0,168	0,165	0,169	0,168	0,166	0,174	0,174	0,173	0,172	0,173																						
AB195551 <i>O. aureus</i> Egypte (20)																				0,174	0,174	0,173	0,173	0,174	0,173	0,173	0,168	0,169	0,166	0,170	0,169	0,168	0,176	0,176	0,174	0,173	0,174	0,008																				
AB195552 <i>O. aureus</i> Egypte (21)																					0,174	0,174	0,173	0,173	0,174	0,173	0,173	0,169	0,170	0,167	0,172	0,170	0,169	0,176	0,176	0,174	0,173	0,174	0,010	0,002																		
DQ465029 <i>O. aureus</i> Israël (22)																						0,179	0,179	0,177	0,177	0,179	0,177	0,177	0,172	0,173	0,170	0,175	0,173	0,172	0,180	0,180	0,178	0,177	0,178	0,011	0,010	0,012																
<i>C. zillii</i> Maroc (23)																							0,111	0,114	0,114	0,110	0,111	0,110	0,110	0,102	0,102	0,102	0,104	0,102	0,104	0,118	0,118	0,116	0,115	0,119	0,148	0,149	0,150	0,150														
JX910880 <i>C. zillii</i> Egypte (24)																								0,108	0,111	0,111	0,107	0,108	0,107	0,107	0,100	0,100	0,100	0,101	0,100	0,101	0,115	0,115	0,114	0,112	0,116	0,146	0,148	0,149	0,149	0,004												
KJ938145 <i>C. zillii</i> Algérie (25)																									0,108	0,111	0,111	0,107	0,108	0,107	0,107	0,100	0,100	0,100	0,101	0,100	0,101	0,115	0,115	0,114	0,112	0,116	0,146	0,148	0,149	0,149	0,004	0,000										
JX910878 <i>C. zillii</i> Soudan (26)																										0,110	0,112	0,112	0,108	0,110	0,108	0,108	0,101	0,101	0,101	0,102	0,101	0,102	0,116	0,116	0,115	0,114	0,117	0,148	0,149	0,150	0,150	0,005	0,001	0,001								
JX910881 <i>C. zillii</i> Syrie (27)																											0,108	0,111	0,111	0,107	0,108	0,107	0,107	0,102	0,102	0,102	0,104	0,102	0,104	0,115	0,115	0,114	0,112	0,116	0,146	0,150	0,152	0,152	0,006	0,002	0,002	0,003						
JX910882 <i>C. zillii</i> Niger (28)																											0,110	0,112	0,112	0,108	0,110	0,108	0,108	0,101	0,101	0,101	0,102	0,101	0,102	0,116	0,116	0,115	0,114	0,118	0,145	0,149	0,150	0,150	0,005	0,001	0,001	0,002	0,001					
KJ938111 <i>C. zillii</i> Niger (29)																											0,107	0,110	0,110	0,106	0,107	0,106	0,106	0,098	0,098	0,098	0,100	0,098	0,100	0,114	0,114	0,112	0,111	0,115	0,145	0,146	0,147	0,148	0,005	0,001	0,001	0,002	0,003	0,002				
KJ938120 <i>C. zillii</i> CIV (30)																											0,111	0,113	0,113	0,110	0,111	0,110	0,110	0,101	0,101	0,101	0,102	0,101	0,102	0,117	0,117	0,116	0,115	0,119	0,143	0,144	0,146	0,147	0,029	0,026	0,026	0,027	0,029	0,027	0,027			
KJ938122 <i>C. zillii</i> CIV (31)																											0,112	0,115	0,115	0,111	0,112	0,111	0,111	0,102	0,102	0,102	0,103	0,102	0,103	0,119	0,119	0,117	0,116	0,120	0,145	0,146	0,147	0,149	0,030	0,027	0,027	0,029	0,030	0,029	0,029	0,001	0,002	
KJ938123 <i>C. zillii</i> CIV (32)																											0,110	0,112	0,112	0,108	0,110	0,108	0,108	0,102	0,102	0,102	0,103	0,102	0,103	0,119	0,119	0,115	0,113	0,117	0,142	0,143	0,144	0,146	0,030	0,027	0,027	0,029	0,030	0,029	0,029	0,001	0,002	
AF317274 <i>T. leonensis</i> (33)																											0,220	0,220	0,219	0,220	0,220	0,219	0,220	0,230	0,232	0,229	0,232	0,227	0,230	0,224	0,224	0,223	0,222	0,222	0,219	0,220	0,221	0,222	0,207	0,206	0,206	0,207	0,206	0,207	0,204	0,209	0,210	0,207

Tableau 3 : Distances -p calculées pour *Coptodon guineensis* et d'autres importés de GenBank.

<i>C. guineensis</i> Maroc (1)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)	(15)	(16)	(17)
<i>C. guineensis</i> Maroc Ia (2)	0,002																
<i>C. guineensis</i> Maroc Ib (3)	0,002	0,002															
KJ938135 <i>C. guineensis</i> Mauritanie (4)	0,001	0,003	0,003														
KJ938139 <i>C. guineensis</i> Mauritanie (5)	0,000	0,002	0,002	0,001													
KJ938108 <i>C. guineensis</i> Sénégal (6)	0,001	0,003	0,003	0,002	0,001												
MG755448 <i>C. guineensis</i> Sénégal (7)	0,001	0,003	0,003	0,002	0,001	0,002											
KJ938097 <i>C. guineensis</i> Ghana (8)	0,069	0,072	0,071	0,068	0,069	0,068	0,070										
KJ938113 <i>C. guineensis</i> Ghana (9)	0,073	0,075	0,075	0,072	0,073	0,072	0,074	0,003									
KJ938100 <i>C. guineensis</i> CIV (10)	0,073	0,075	0,075	0,072	0,073	0,072	0,074	0,003	0,002								
KJ938101 <i>C. guineensis</i> CIV (11)	0,072	0,074	0,074	0,070	0,072	0,070	0,073	0,002	0,003	0,003							
KJ938103 <i>C. guineensis</i> CIV (12)	0,070	0,073	0,073	0,069	0,070	0,069	0,072	0,003	0,004	0,004	0,003						
KJ938104 <i>C. guineensis</i> CIV (13)	0,072	0,074	0,074	0,070	0,072	0,070	0,073	0,002	0,001	0,001	0,002	0,003					
MG755449 <i>C. guineensis</i> CIV (14)	0,014	0,016	0,016	0,015	0,014	0,015	0,015	0,070	0,074	0,074	0,073	0,071	0,073				
MG755452 <i>C. guineensis</i> CIV (15)	0,014	0,016	0,016	0,015	0,014	0,015	0,015	0,070	0,074	0,074	0,073	0,071	0,073	0,000			
MG755454 <i>C. guineensis</i> CIV (16)	0,013	0,015	0,015	0,014	0,013	0,014	0,014	0,069	0,073	0,073	0,071	0,070	0,071	0,005	0,005		
MG755457 <i>C. guineensis</i> CIV (17)	0,012	0,014	0,014	0,013	0,012	0,013	0,013	0,068	0,072	0,072	0,070	0,069	0,070	0,004	0,004	0,001	
MG755465 <i>C. guineensis</i> CIV (18)	0,013	0,015	0,015	0,014	0,013	0,014	0,014	0,071	0,075	0,075	0,074	0,073	0,074	0,001	0,001	0,004	0,003

Tableau 4 : Distances -p calculées pour *Oreochromis aureus* marocains et d'autres importés de GenBank.

<i>O. aureus</i> Maroc (1)	(1)	(2)	(3)
AB195551 <i>O. aureus</i> Egypte (2)	0,007		
AB195552 <i>O. aureus</i> Egypte (3)	0,010	0,002	
DQ465029 <i>O. aureus</i> Israël (4)	0,011	0,010	0,012

Tableau 5 : Distances -p calculées pour *Coptodon zillii* marocains et d'autres importés de GenBank.

<i>C. zillii</i> Maroc (1)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)
JX910880 <i>C. zillii</i> Egypte (2)	0,004								
KJ938145 <i>C. zillii</i> Algérie (3)	0,004	0,000							
JX910878 <i>C. zillii</i> Soudan (4)	0,005	0,001	0,001						
JX910881 <i>C. zillii</i> Syrie (5)	0,006	0,002	0,002	0,003					
JX910882 <i>C. zillii</i> Niger (6)	0,005	0,001	0,001	0,002	0,001				
KJ938111 <i>C. zillii</i> Niger (7)	0,005	0,001	0,001	0,002	0,003	0,002			
KJ938120 <i>C. zillii</i> CIV (8)	0,029	0,026	0,026	0,027	0,029	0,027	0,027		
KJ938122 <i>C. zillii</i> CIV (9)	0,030	0,027	0,027	0,029	0,030	0,029	0,029	0,001	
KJ938123 <i>C. zillii</i> CIV (10)	0,030	0,027	0,027	0,029	0,030	0,029	0,029	0,001	0,002

Des séquences de l'espèce *Oreochromis niloticus* du Maroc ont révélé l'existence de deux haplotypes (A et B). Elles ont également été comparées à toutes les séquences disponibles pour *O. niloticus* de la base de données GenBank (220 Séquences COI réduites à 17 haplotypes différents). Deux haplotypes ont été trouvés : haplotype A dans le bassin versant de l'oued Sebou (oued Sebou et Merja zerga) et haplotype B dans le bassin versant de l'oued Bouregreg (oued Bouregreg et oued Korifla). L'arbre phylogénétique consensus a confirmé cette proximité (Figure 26) (Haplotype A/Chine # DQ856612= 0% de différence ; Haplotype B/ Philippines # KU565843= 0% de différence). Les comparaisons entre l'haplotype A et d'autres *O. niloticus* analysés ont montré une divergence moléculaire de 0,2% pour Mexique # EU751881 ; 0,5% pour Philippines # HQ654744 et de 0,9 pour # KM897268. La distance génétique entre l'haplotype B et l'Inde # JX260932 ; l'Egypte A # KJ443702 ; l'Egypte C # KJ443698 ; l'Egypte D # KJ443697 et l'Indonésie # KP856791 est de 0,2% (Tableau 6).

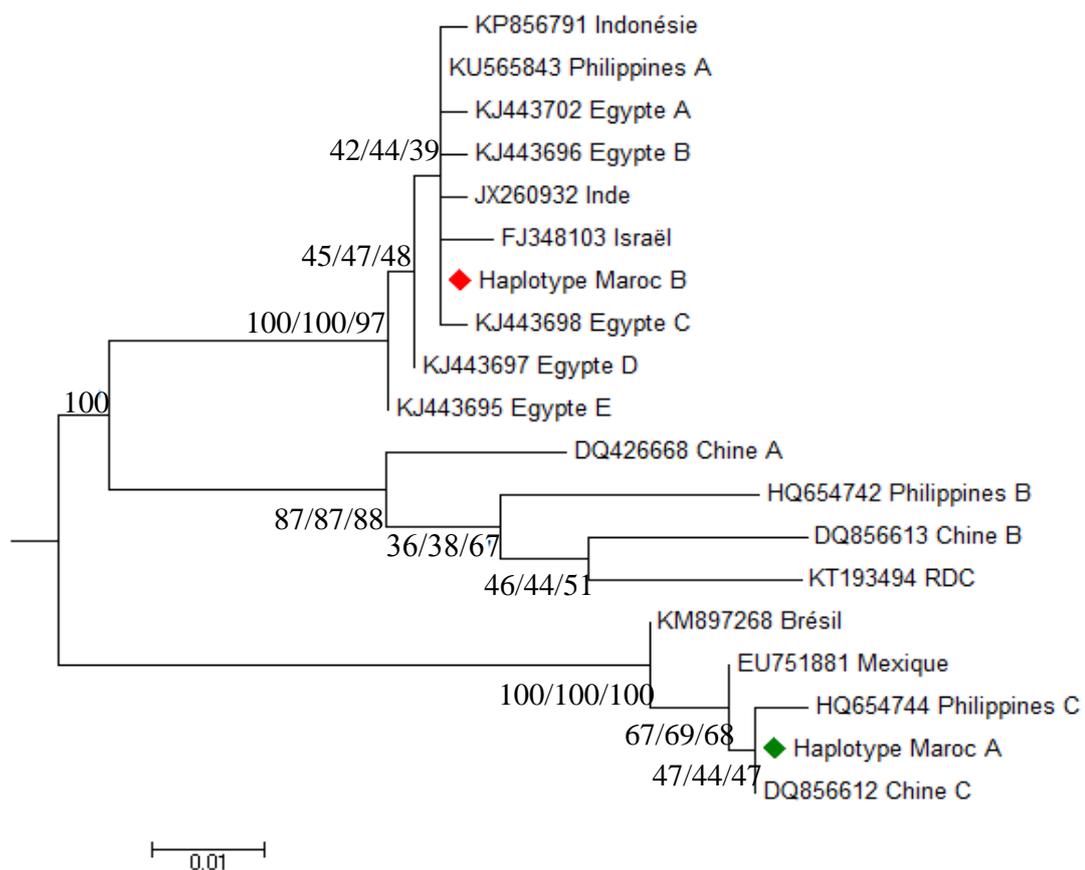


Figure 26 : Arbre de consensus basé sur les méthodes ML, ME et NJ des poissons Cichlidae marocains des haplotypes d'*Oreochromis niloticus* trouvés au Maroc et d'autres importés de GenBank.

Tableau 6 : Distances -p calculées pour *Oreochromis niloticus* marocains et d'autres importés de GenBank.

Maroc A (1)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)	(15)	(16)	(17)	(18)
Maroc B (2)	0,075																	
DQ426668 Chine A (3)	0,073	0,067																
DQ856612 Chine C (4)	0,000	0,075	0,073															
DQ856613 Chine B (5)	0,086	0,060	0,046	0,076														
EU751881 Mexique (6)	0,002	0,073	0,076	0,002	0,078													
FJ348103 Israël (7)	0,076	0,005	0,067	0,076	0,065	0,079												
HQ654742 Philippines B (8)	0,097	0,067	0,044	0,097	0,049	0,100	0,067											
HQ654744 Philippines C (9)	0,005	0,073	0,076	0,005	0,078	0,007	0,079	0,100										
JX260932 Inde (10)	0,073	0,002	0,069	0,073	0,063	0,076	0,007	0,069	0,086									
KJ443695 Egypte E (11)	0,076	0,005	0,063	0,076	0,060	0,079	0,009	0,067	0,079	0,007								
KJ443696 Egypte B (12)	0,073	0,002	0,069	0,073	0,063	0,076	0,007	0,069	0,076	0,005	0,007							
KJ443697 Egypte D (13)	0,079	0,002	0,065	0,079	0,063	0,071	0,007	0,069	0,071	0,005	0,002	0,005						
KJ443698 Egypte C (14)	0,071	0,002	0,069	0,071	0,063	0,073	0,007	0,069	0,073	0,005	0,007	0,005	0,005					
KJ443702 Egypte A (15)	0,073	0,002	0,069	0,073	0,063	0,086	0,007	0,069	0,086	0,005	0,007	0,005	0,005	0,005				
KM897268 Brésil (16)	0,009	0,071	0,079	0,009	0,081	0,007	0,076	0,097	0,014	0,073	0,076	0,073	0,079	0,071	0,073			
KP856791 Indonésie (17)	0,073	0,002	0,069	0,073	0,063	0,076	0,007	0,069	0,076	0,005	0,007	0,005	0,005	0,005	0,005	0,083		
KT193494 RDC (18)	0,106	0,069	0,051	0,106	0,037	0,109	0,069	0,042	0,109	0,072	0,069	0,072	0,072	0,072	0,072	0,102	0,072	
KU565843 Philippines A (19)	0,075	0,000	0,067	0,081	0,060	0,073	0,005	0,067	0,073	0,002	0,005	0,002	0,002	0,002	0,002	0,081	0,002	0,069

IV. Cas particulier de la sebkha d'Imlili

Le terme de "sebkha" désigne un type de zone humide des régions désertiques chaudes de l'Afrique du Nord. C'est une large dépression tectonique plate et sableuse, recouverte d'eau salée ou de sel et soumise à des inondations périodiques. Certaines Sebkhas communiquent avec la mer (actuellement ou dans le passé) ou sont alimentées par des cours d'eau, d'autres correspondent à d'anciens lacs ou marais asséchés suite au phénomène de désertification. Néanmoins, les eaux peuvent aussi provenir des ruissellements et des nappes souterraines (Raoul *et al*, 1984).

Au Maroc, plus de cinquante sebkhas se trouvent dans l'extrême-Sud (Figure 27) dont les quatre plus connues sont :

- Sebkha de Tah (27°42'20"N, 12°40'33"O) située dans la région de Laâyoune-Boujdour-Sakia el Hamra près de la ville de Tarfaya.
- Sebkha d'Oum Dbae (27°29'45"N, 13°2'39"O) près de la ville de Laâyoune.
- Sebkha de Tazgha (27°55'48"N, 12°19'48"O) localisée dans le parc national de Khnifiss.
- Sebkha d'Imlili (23°16'35,21"N, 15°54'55,47"O) située dans la région de Dakhla-Oued Ed Dahab.

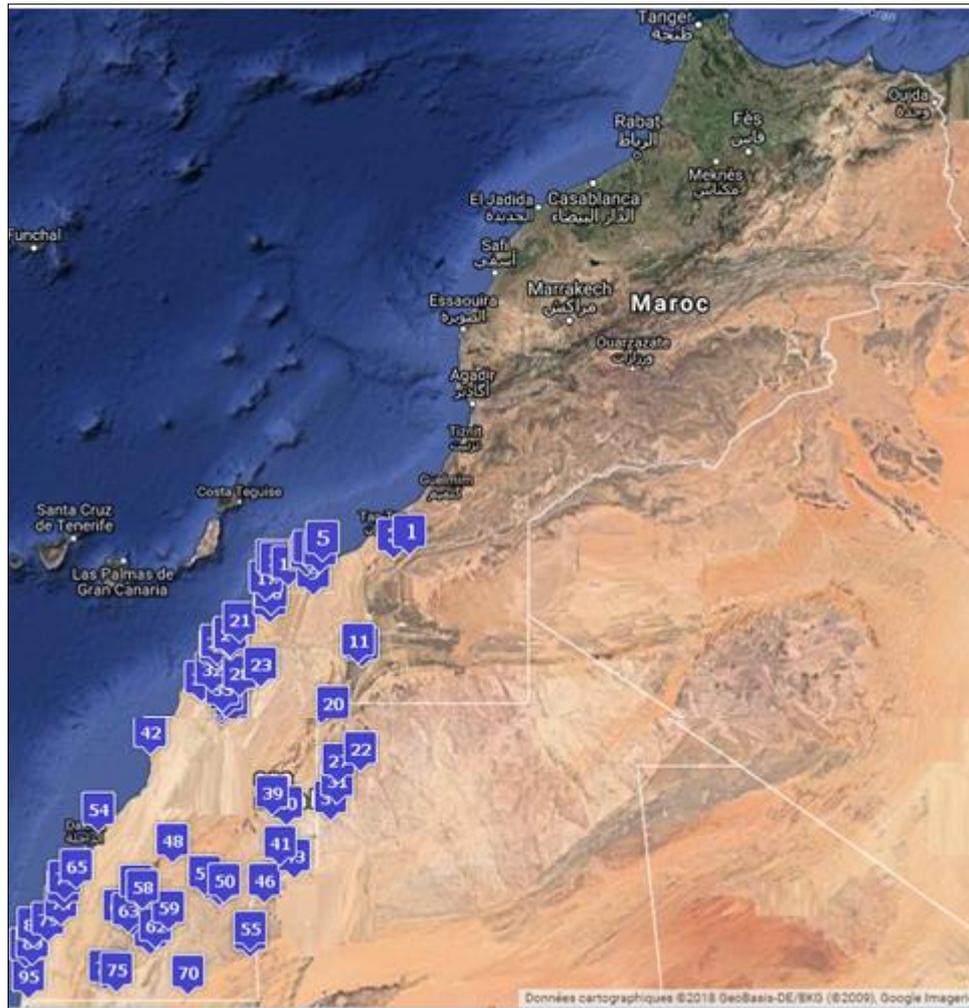


Figure 27 : Situation géographique des sebkhas au Maroc.

Dans notre travail, nous nous sommes intéressés à la sebkha d’Imlili qui appartient au bassin Tarfaya-Laâyoune-Dakhla dans l’extrême Sud marocain, à cinquante kilomètres au Sud de Dakhla et à une quinzaine de kilomètres de l’océan Atlantique (Figure 28).

Cette sebkha se distingue des autres par sa physionomie, son fonctionnement hydrologique et sa diversité biologique.

La sebkha d’Imlili a été classée récemment (12 janvier 2018) site RAMSAR selon 6 des 9 critères d’identification des zones humides d’importance internationale :

Sites contenant des types de zones humides représentatives, rares ou uniques

- Critère 1 : Types de zones humides naturelles ou quasi naturelles représentatives, rares ou uniques.

Critères tenant compte des espèces ou des communautés écologiques

- Critère 2 : Espèces rares et communautés écologiques menacées.

➤ Critère 3 : Diversité biologique.

Critères spécifiques tenant compte des poissons

➤ Critère 7 : Espèces de poisson significatives ou représentatives.

➤ Critère 8 : Frayères pour les poissons, etc.

Critères spécifiques tenant compte d'autres espèces

➤ Critère 9 : >1% de la population non-aviaire.

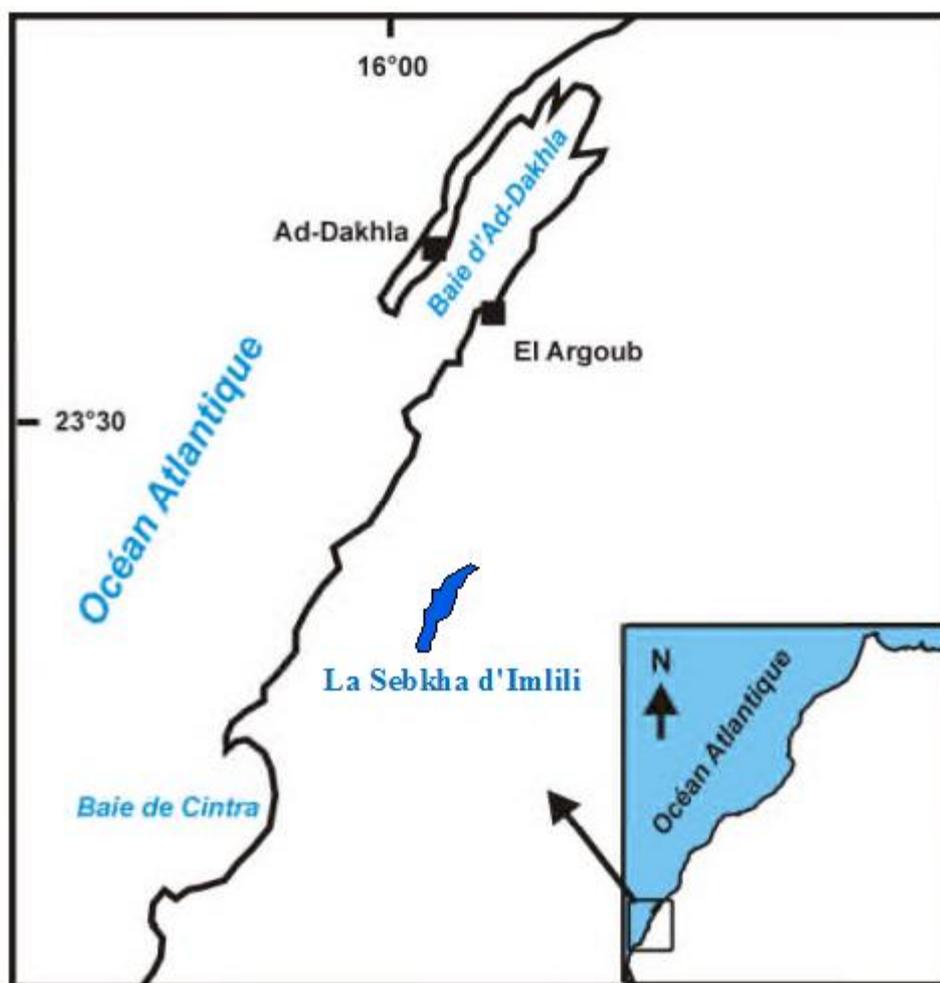


Figure 28 : Localisation géographique de la sebkhia d'Imlili (Qninba *et al*, 2017).

IV.1. Caractéristiques générales de la sebkhia d'Imlili

L'originalité de la sebkhia d'Imlili réside dans l'existence dans sa partie Nord de plus de 160 poches d'eau permanentes salées à hypersalées (Figure 29), dont la pérennité est assurée par des résurgences de la nappe phréatique superficielle, elle-même alimentée par les crues occasionnelles dans la région (Emran, 2015 ; Hilali, 2015).

La dépression est peu profonde (moins d'une dizaine de mètres), de forme allongée (environ 13 km de long sur 2,5 km de large), d'orientation générale NNE-SSW (Qninba *et al*, 2009), elle est entourée d'une formation dunaire sableuse sur laquelle se développe une végétation de type désertique assez dense. Dans la partie Nord, prospectée, de la sebkha, le sol sableux est rouge brique et recouvert, dans les zones les plus sèches, d'une fine poudre blanchâtre correspondant à la cristallisation du sel (Figure 30). Les bordures Ouest et Nord de la dépression sont humides et bordées d'une formation végétale mixte en bande continue, large de 20 à 30 mètres, à base d'émergents hauts (Figure 31).



Figure 29 : Poches d'eau de la sebkha d'Imlili.



Figure 30 : Substrat de la sebkha d'Imlili.



Figure 31 : Trou d'eau entouré de végétation dans la partie Nord de la sebkha d'Imlili.

Les 160 poches d'eau permanentes de la sebkha d'Imlili présentent des formes différentes dont le diamètre varie entre un et dix mètres ; leur volume varie entre 0.03 à 740 m³ et leur profondeur va de quelques décimètres à six mètres environ (Figures 32). Le fond est sableux et les bordures présentent des concrétions de sable et de sel (Figure 33). La salinité (39 à 71 g/l) de l'eau dans ces poches dépasse souvent la salinité de l'eau de mer. La permanence de ces poches pose un certains nombres de questions auxquelles différentes études ont essayé de répondre (Qninba *et al*, 2009 ; Bennis *et al*, 2017).



Figure 32 : Les formes diversifiées des poches d'eau (Bayed *et al*, 2015).



Figure 33 : Poches d'eaux dans la sebkha d'Imlili (Qninba *et al*, 2017).

IV.2. Géologie

La sebkha d'Imlili appartient au bassin méso-cénozoïque de Tarfaya-Laâyoune-Dakhla (Figure 34) d'orientation Nord-Est/Sud-Ouest, formé pendant le rifting (Jurassique-Inférieur/Moyen vers 180-190 Ma) responsable de l'ouverture de l'océan Atlantique central (Labails *et al*, 2010). Cette formation géologique comprend un ensemble de petits bassins, formés durant le mésozoïque, allongés parallèlement à la côte, dans la direction marine du craton stable Ouest Africain. Par contre sa partie Sud-Est fait partie du domaine d'Oulad Dlim appartenant à la dorsale Reguibate, située à l'extrême Sud du Maroc (Rjimati et Zemmouri, 2011).

La bordure continentale du bassin de Tarfaya-Laâyoune-Dakhla est limitée au Nord-Est par les chaînes protérozoïques de l'Anti-Atlas, au Sud-Est et au Sud par le massif cristallin archéen et protérozoïque du domaine d'Oulad Dlim. Ce bassin témoigne de l'extension généralisée qui a mené à la dislocation de la Pangée et la mise en place de l'océan Atlantique Central pendant le Trias et le Jurassique. La base du remplissage sédimentaire est considérée triasique dans la partie onshore du bassin, majoritairement continentale (grès, argiles rouges, évaporites) et présentant quelques roches volcaniques (Auxini, 1969).

Les formations géologiques de la région d'Imlili, sont marquées par des concentrations de roches et de minéraux tels que les calcaires lumachelliques, les marnes, les argiles, les gypses et les sables siliceux (Lapadu-Harguesp, 1947).

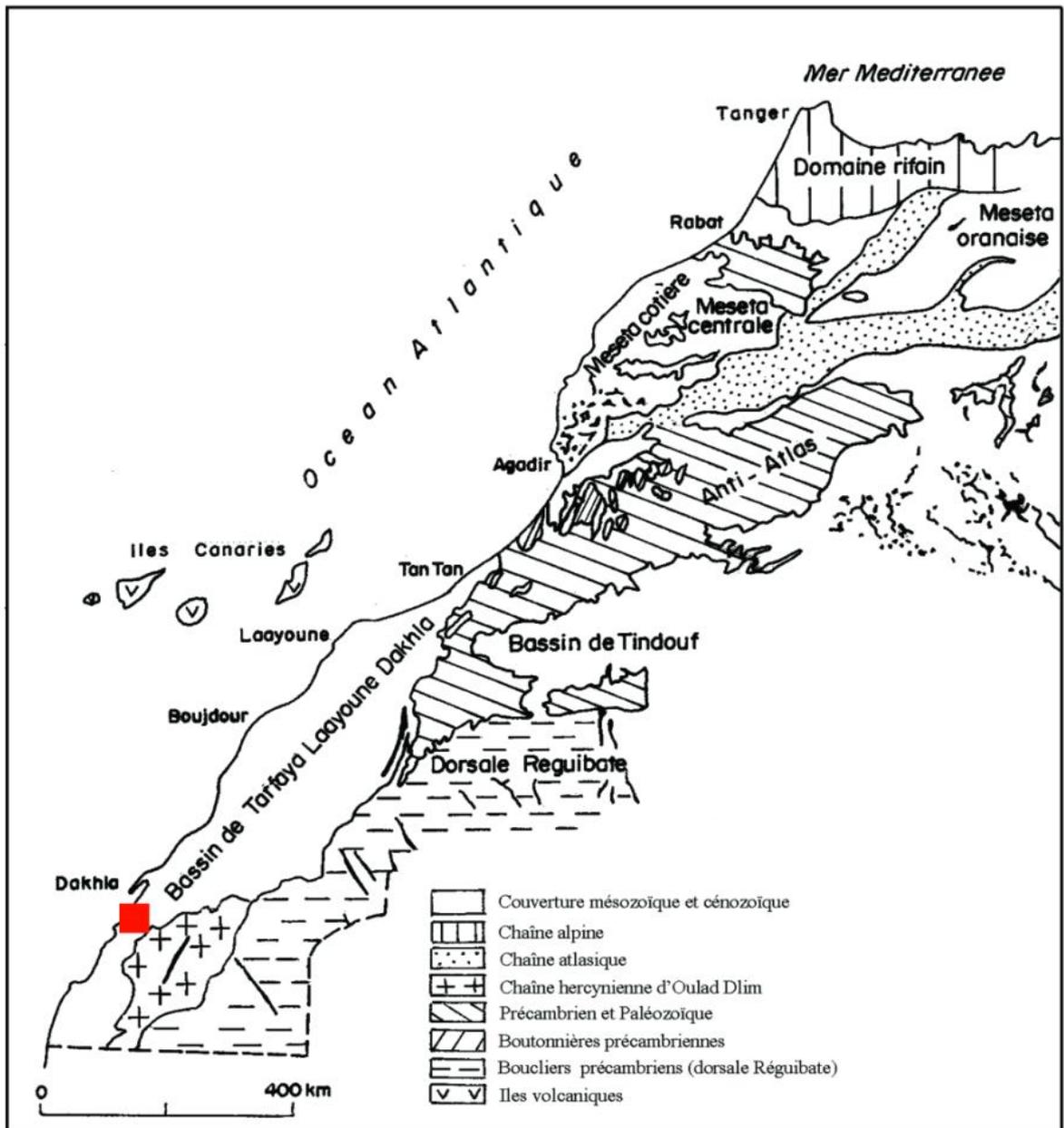


Figure 34 : Carte géologique du bassin Tarfaya-Laâyoune-Dakhla (Leprêtre, 2015).

IV.3. Climat

Il est nécessaire de distinguer dans le Sahara marocain :

Un Sahara littoral (Atlantique) où les températures sont relativement faibles (autour de 30°C en été et de 20°C en hiver) et ne connaissent pas de grands écarts circadiens et annuels, à cause des longues périodes de nébulosité (brumes, brouillards, nuages bas ou hauts). Les précipitations sont faibles ou inexistantes durant plusieurs années. Lorsqu'elles se produisent, elles prennent un caractère violent, orageux et bref (le total des précipitations annuelles est atteint en quelques jours) (Driouech, 2010) ; leurs variations d'une année à l'autre sont notables.

Un Sahara intérieur, plus ou moins continental, où les températures sont froides la nuit (parfois autour de 0°C) et très chaudes le jour (plus de 50°C). Ces écarts de température peuvent entraîner des brisures de roches (désagrégation et desquamation). Les précipitations sont rares (quelques averses ou bien une sécheresse totale pendant plusieurs années successives).

La sebkha d'Imlili appartient au Sahara littoral avec une température moyenne variant entre 5°C en hiver et 48°C en été, une pluviométrie de l'ordre de 50 à 60 mm par an avec des précipitations brèves et irrégulières à caractère violent et orageux. Ces faibles pluies ainsi que le brouillard et la rosée sont suffisants pour maintenir une végétation de type semi-désertique dans la Sebkha (Rjimati et Zemmouri, 2011).

IV.4. Hydrologie

Le réseau hydrographique du bassin Tarfaya-Laâyoune-Dakhla comprend, dans les parties Nord et Sud-Est de la sebkha d'Imlili les "chaâbas" (oueds qui ne coulent que lors d'épisodes pluvieux intenses générant des crues) : Al Hawli, Chalkhat Oum Lbayna, La'rad, Tougba et leurs affluents (Bardj, 1974). Ainsi le régime hydrologique de cette sebkha est marqué par une forte irrégularité saisonnière et interannuelle. Le maximum des apports intervient lors des crues importantes provenant des sous-bassins versants en amont (Hilali, 2015). La nappe phréatique affleure et humidifie le sol partout dans la sebkha, surtout au niveau des bordures Ouest et Nord ; pendant les pluies exceptionnelles, des cours d'eau temporaires, acheminent les eaux pluviales vers la partie Nord de la sebkha. Par ailleurs, l'alimentation en eau de la plupart des trous est assurée essentiellement par des affleurements de la nappe au niveau du fond.

La nature lithologique de cette sebkha et des affleurements voisins influence la chimie des eaux dans les poches. Les terrasses alluvionnaires et regs autour de la dépression, ainsi que le fond de la sebkha sont drainés par des "chaâbas" qui charrient des évaporites et des dépôts limoneux salifères rougeâtres. Ces dépôts, ainsi chargés en sels, influencent la salinité des eaux des cavités (Hilali, 2015).

IV.5. La biodiversité dans la sebkha d'Imlili

La sebkha d'Imlili possède une faune et une flore assez diversifiées.

La flore

La dépression est entourée d'une formation dunaire sableuse sur laquelle se développe une végétation de type désertique assez dense (*Acacia tortilis* (Hayne, 1825)), mêlée à une ceinture (large d'une trentaine de mètres environ et qui est continue le long des bordures humides Ouest et Nord de la partie septentrionale de la Sebkha) mixte de *Phragmites australis* (Steud, 1841), *Juncus rigidus* (Desf, 1798) et *Arthrocnemum macrostachyum* (Koch, 1853) (Qninba *et al*, 2009).

La flore comprend 26 familles de plantes vasculaires avec 46 espèces dont 6 sont endémiques (Ibn Tatou, 2015) (Figure 35) :

Echiochilon simonneau (Faurel et Dubuis, 1959) : espèce endémique du Maroc.

Echiochilon chazaliei (Johnston, 1924), *Limonium chazaliei* et *Teucrium chardonianum* (Maire et Wilczek, 2012) : 3 espèces endémiques du Maroc et de la Mauritanie.

Polycarpaea nivea (Webb, 1849) : espèce endémique du Maroc, de Mauritanie et des îles Canaries.

Opophytum theurkauffii : espèce endémique du Maroc, de Mauritanie, des îles Canaries et de l'Algérie.



Figure 35 : a. *Echiochilon simonneau* ; b. *Limonium chazaliei* ; c. *Polycarpaea nivea* (Ibn Tatou, 2015).

La faune

Les invertébrés (Figure 36)

Des mollusques (*Hydrobia ventrosa* (Montagu, 1803), *Planorbarius metidjensis* (Forbes, 1838) et *Ancylus fluvatilis* (Müller, 1774)), des héétéoptères (*Sigara selecta* (Fieber, 1848), *Sigara stagnatis* (Leach, 1817), *Anisops sardeus* (Schäffer, 1849) et *Anisops* sp), un crustacé (*Pallaemonets varians* (Leach, 1814)), des diptères (24 espèces) (*Cnicotopus bicinctus* (Meigen, 1818), *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) et *Chironomus riparius* (Meigen, 1804)...) et des coléoptères (10 espèces) (*Berosus hispanicus* (Küster, 1847), *Berosus guilielmi* (Knisch, 1924), *Enochrus bicolor* (Fabricius, 1792), *Nebrioporus ceresyi* (Aubé, 1838)...) (Himmi, 2015).

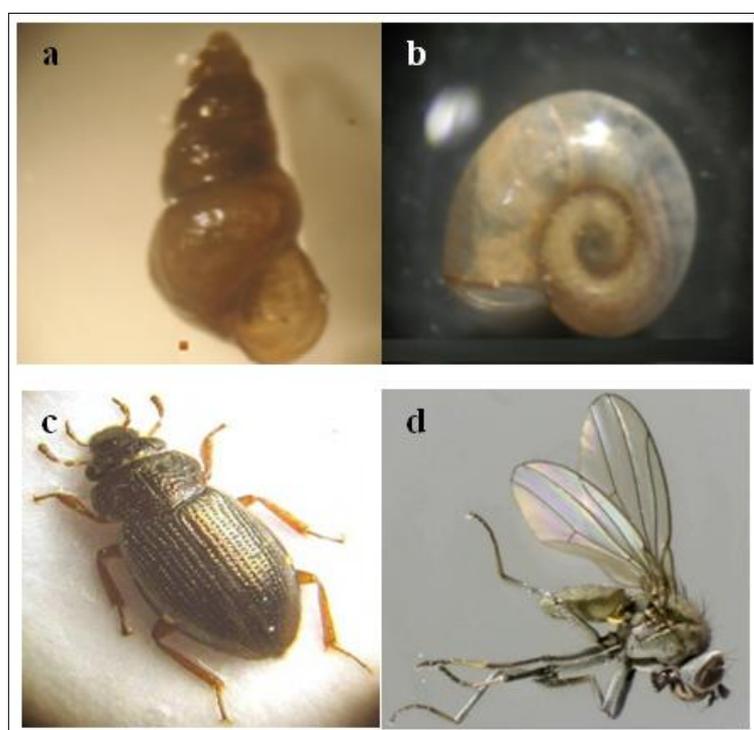


Figure 36 : a. *Hydrobia ventrosa* ; b. *Planorbarius metidjensis* ; c. *Berosus hispanicus* ;
d. *Hydrellia Sp* (Himmi, 2015).

Les vertébrés terrestres

La présence des mammifères terrestres est assez importante au niveau de la sebkha d'Imlili, 17 espèces recensées de mammifères (e.g *Vulpes zerda* (Zimmermann, 1780), *Felis libyca* (Forster, 1770), *Felis margarita* (Loche, 1858), *Lepus microtis* (Heuglin, 1865)...) dont

10 sont des rongeurs (ex : *Gerbillus amoenus* (de Winton, 1902), *Gerbillus tarabuli*, (Thomas, 1902) *Mus musculus* (Linnaeus, 1758)....) (Figure 37).

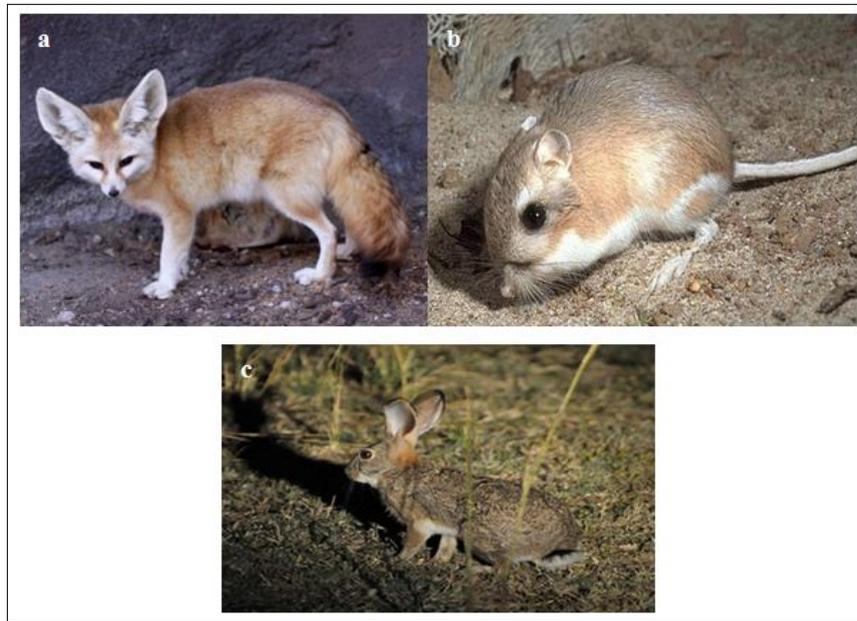


Figure 37 : a. *Vulpes zerda* ; b. *Gerbillus amoenus* ; c. *Lepus microtis* (Qninba, 2015).

Les vertébrés aquatiques : le seul Vertébré aquatique trouvé dans la sebkha d'Imlili est un poisson de la famille des Cichlidae qui a été identifié comme *Coptodon cf guineensis* (Figure 38) (Qninba *et al*, 2009).



Figure 38 : *Coptodon cf guineensis* de la sebkha d'Imlili.

IV.5.1. *Coptodon cf guineensis* de la sebkha d'Imlili

Les poissons de la sebkha d'Imlili se différencient de *C. guineensis sensu stricto* par leur morphologie et leur coloration en période de reproduction.

Les deux partenaires mâle et femelle sont difficiles à distinguer l'un de l'autre, et sont tous deux de couleurs très sombre. En période de reproduction ils commencent par présenter une bande noire qui part du menton vers le ventre, avant de devenir presque entièrement noirs.

Nous nous sommes donc posé la question suivante : cette différence de coloration avec les *C. guineensis* de l'oued Aabar (et d'autres localités en Afrique sub-saharienne (Figure 39)) est-elle la marque d'un simple écophénotype ou bien s'agit-il de différences génétiques ?



Figure 39 : *Coptodon guineensis* du fleuve Sénégal dans la réserve du Djoudj (photo. Pariselle A.).

La coloration du corps étant un critère d'identification chez la plupart des espèces de Cichlidae, les Coptodons de la sebkha d'Imlili, avec leur coloration très particulière, pourraient former une espèce à part entière. Afin de pouvoir répondre à cette question, nous avons décidé, d'une part de réaliser une expérience d'élevage en conditions contrôlées en suivant l'évolution de la coloration sur des poissons maintenus vivants dans deux types de milieux : eau salée et eau douce, et d'autre part nous avons effectué une étude morphométrique de ces poissons en comparaison avec les *C. guineensis* de l'oued Aabar et les descendants de la première génération F1, puis avec d'autres populations de la Mauritanie, du Cameroun et du Gabon.

IV.5.1.1. Matériel et méthodes

a. Mensurations et comptages

Les mensurations et les comptages sont effectués sur le côté gauche du poisson, ou exceptionnellement sur le côté droit si l'individu est abîmé du côté gauche. Les mensurations (exprimées en millimètres), sont effectuées à l'aide d'un pied à coulisse (MITUTOYO), et les acronymes de différents caractères sont placés entre parenthèses (Barel *et al.*, 1977 ; Snoeks, 1988 et 2004 ; Teugels et Thys van den Audenaerde, 2003) (Tableaux 7 et 8 ; Figures 40 et 41).

b. Caractères métriques

Ces caractères sont au nombre de 25 (Tableau 7 ; Figures 40 et 41) :

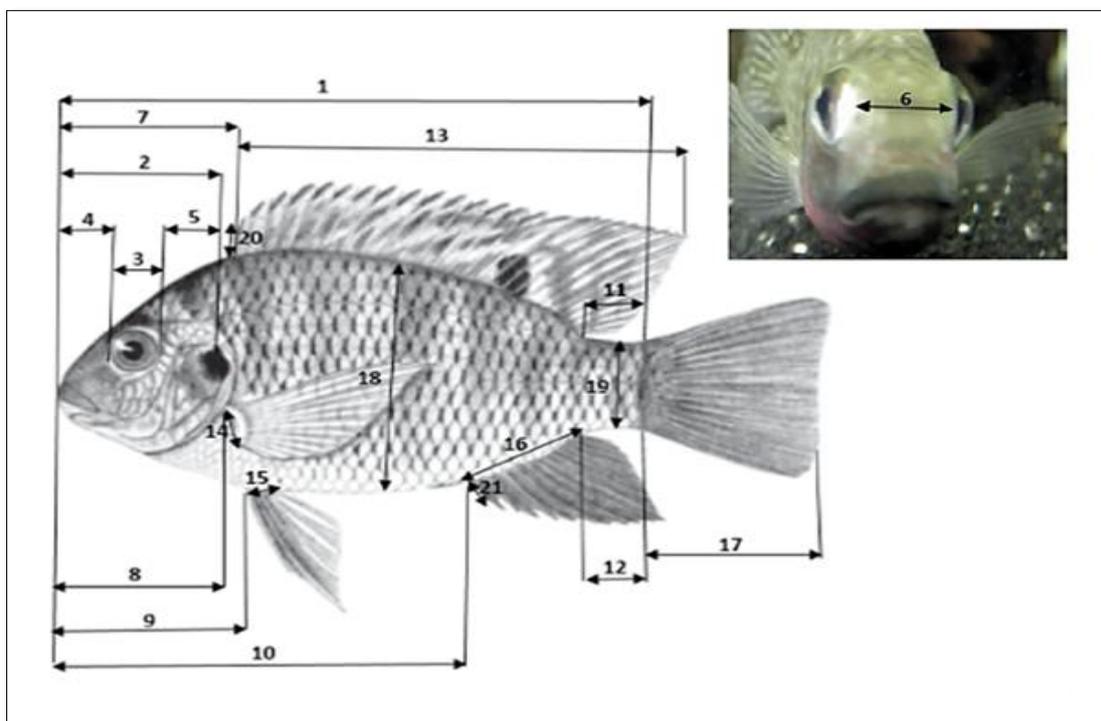


Figure 40 : Mensurations relevées sur les spécimens de Cichlidae. **1** (SL), **2** (HL), **3** (ED), **4** (SnL), **5** (PoL), **6** (IoW), **7** (PrD), **8** (PrP), **9** (PrV), **10** (PrA), **11** (CPL), **12** (APL), **13** (DFL), **14** (PFL), **15** (VFL), **16** (AFL), **17** (CFL), **18** (BD), **19** (CPD), **20** (LDFS) et **21** (L3SAF). Les numéros d'ordre sur la figure représentent les caractères métriques analysés.

Tableau 7 : Caractères Métriques utilisés dans cette étude.

Numéros	Variabes métriques	Définitions
1	Standard Length (SL)	Longueur standard= la distance entre le bout du museau et le milieu de la ligne marquant l'origine de la nageoire caudale.
2	Head Length (HL)	Longueur de la tête= la distance entre le bout du museau et le point le plus postérieur de l'opercule.
3	Eye Diameter (ED)	Diamètre de l'œil= la longueur maximale entre le point le plus antérieur et le point le plus postérieur de l'orbite ; la membrane recouvrant parfois la marge de l'orbite est exclue.
4	Snout Length (SnL)	Longueur du museau= la distance du bout du museau et le point en forme d'encoche situé sur le bord antérieur de l'os orbitaire (parfois visible chez certaines espèces).
5	Preorbital Bone Length (PoL)	Longueur pré-orbitale= la distance entre le bord postérieur de l'os orbitaire et l'extrémité antérieure de l'opercule.
6	Interorbital Width (IOW)	Largeur minimale= la marge dorsale entre les os orbitaires.
7	Predorsal Distance (PrD)	Longueur prédorsale= la distance entre le bout antérieur du museau et le bord antérieur de la nageoire dorsale, légèrement en amont de point d'insertion externe de la première épine.
8	Preanal Distance (PrA)	Longueur prépectorale= la distance entre le bout antérieur du museau et le bord antérieur de la nageoire pectorale.
9	Prepelvic distance (PrV)	Longueur préventrale= la distance entre le bout antérieur du museau et le bord antérieur de la nageoire ventrale.
10	Prepectoral distance (PrP)	Longueur préanale= la distance entre le bout antérieur du museau et le bord antérieur de la nageoire anale, légèrement en amont de la partie externe de la première épine de cette dernière.
11	Caudal Peduncle Length (CPL)	Longueur du pédoncule caudal= la distance entre la ligne verticale marquant la base de la nageoire caudale et la ligne verticale qui passe par le bord postérieur de la nageoire anale.
12	Caudal Peduncle Depth (CPD)	Hauteur du pédoncule caudal= la distance minimale entre les bords horizontaux de ce pédoncule.

13	Dorsal Fin Base Length (DFB)	Longueur de la base de la dorsale= la distance entre le bord antérieur (légèrement en amont de la première épine) et le bord postérieur de la base de cette nageoire.
14	Pectoral Fin Base Length (PFL)	Longueur de la base de la pectorale= la distance entre le bord antérieur (légèrement en amont de la première épine) et le bord postérieur de la base de cette nageoire.
15	Ventral Fin Base Length (VFL)	Longueur de la base de la ventrale= la distance entre le bord antérieur (légèrement en amont de la première épine) et le bord postérieur de la base de cette nageoire.
16	Anal Fin Base Length (AFL)	Longueur de la base de la nageoire anale= la distance entre le bord antérieur (légèrement en amont de la première épine) et le bord postérieur de la base de cette nageoire.
17	Caudal Fin Base Length (CFL)	Longueur de la nageoire caudale= la distance entre le bord antérieur (légèrement en amont de la première épine) et le bord postérieur de la base de cette nageoire.
18	Body Depth (BD)	Hauteur maximale du corps= la distance entre la base de la nageoire pelvienne et la base de la nageoire dorsale.
19	Caudal peduncle Length (CPL)	Hauteur du pédoncule caudal= la distance minimale entre les bords horizontaux de ce pédoncule.
20	Length of the Dorsal-Fin Spine (LDFS)	Longueur d'épine dorsale= longueur de la première épine dorsale de la nageoire dorsale.
21	Length of the Anal-Fin (L3SAF)	Longueur d'épine anale= longueur de la troisième épine de la nageoire anale.
22	Lower Pharyngeal Length (PhJL)	Longueur de l'os pharyngien inférieur= la distance entre le bout des cornes postérieures de cet os au bout de la lamelle antérieure.
23	Lower Pharyngeal Width (PhJW)	Largeur de l'os pharyngien inférieur= la distance entre les bouts des deux cornes postérieures de cet os.
24	Dentigerous Area Length (DeAL)	Longueur de l'aire dentifère de l'os pharyngien inférieur= la distance entre les extrémités antérieures et la plus postérieure de la zone dentifère.
25	Dentigerous Area Width (DeAW)	Largeur de l'aire dentifère de l'os pharyngien inférieur= la distance entre les marges latérales gauche et droite de cette zone dentifère.

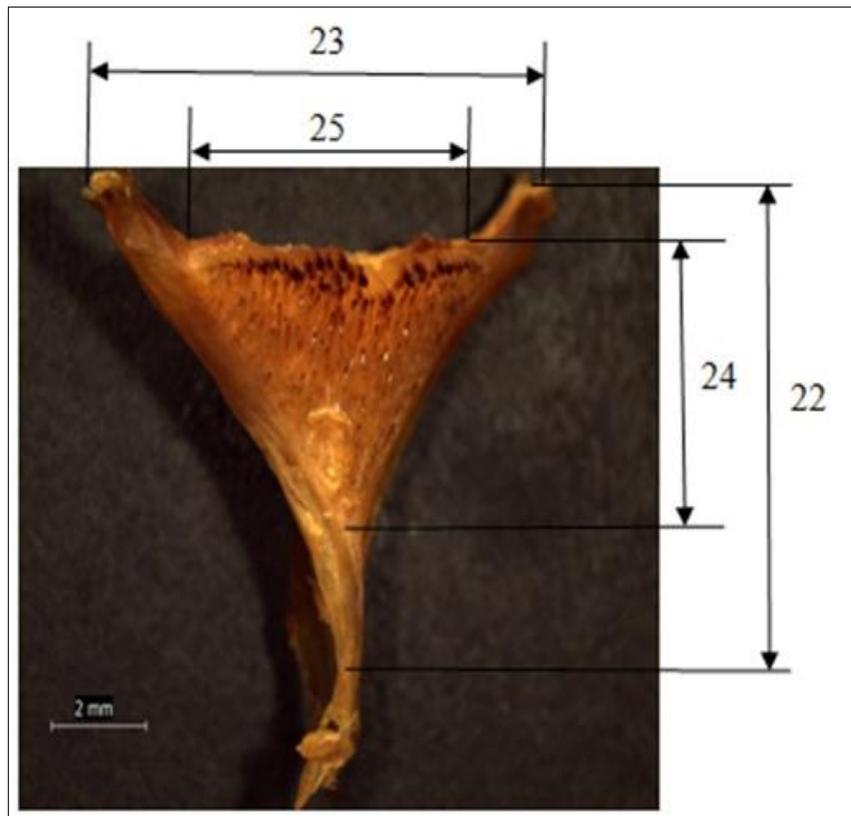


Figure 41 : Mensurations relevées sur l'os pharyngien inférieur.
22 (PhJL), 23 (PhJW), 24 (DeAL) et 25 (DeAW).

c. Comptage des caractères méristiques

Nous avons utilisé 11 caractères méristiques (Tableau 8)

Tableau 8 : Caractères méristiques utilisés dans cette étude.

Numéros	Variables méristiques	Définitions
1	Upper and Lower Jaw Teeth (UPPER ; LOWER)	Dents des mâchoires supérieure et inférieure= nombre de dents externes comptées respectivement sur les mâchoires supérieure et inférieure.
2	Inner Tooth Rows (ROWSUP ; ROWLOW)	Rangées de dents internes= nombre de rangées de dents internes respectivement sur les mâchoires supérieure et inférieure.
3	Gill Rakers (GRTOTAL)	Branchiospines= nombre de branchiospines présentes sur le premier arc branchial.
4	Dorsal Fin Formula (NDS ; NDR)	Formule de la nageoire dorsale= respectivement le nombre de rayons épineux et de rayons mous comptés sur la nageoire dorsale.
5	Anal fin formula (NAR ; NAS)	Formule de la nageoire anale= respectivement le nombre de rayons épineux et de rayons mous comptés sur la nageoire anale.
6	Lateral Line (LATUP ; LATLOW)	Ligne latérale= nombre d'écailles comptées en ligne latérale supérieure et inférieure.

d. Analyses statistiques

Les différences notées pour certains échantillons entre les valeurs des caractères métriques d'une part et les valeurs des caractères méristiques d'autre part, ont fait l'objet d'une analyse en composantes principales (ACP) et d'un test non paramétrique (test-U de Mann-Whitney) à l'aide du programme statistique "Statistica 6".

Les valeurs des données méristiques ont été analysées à l'état brut (ACP), alors que les valeurs des mensurations (métriques) ont été transformées d'abord en valeurs logarithmiques (Log) et ensuite en double centrage additif, elles sont centrées-réduites en lignes et en colonnes avant d'être introduites dans les ACP.

Le test-U de Mann-Whitney ($p \leq 0.05$) (Lehmann, 1975) 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'individus de même taille.

IV.5.1.2. Expérimentation en élevage des *C. cf guineensis*

***L'installation d'élevage au laboratoire "Biodiversité, Ecologie et Génome" (LBEG) de la Faculté des Sciences de Rabat (FSR) :**

L'installation d'élevage au LBEG-FSR (Figure 42) est composée de 4 aquariums de 120 L (79 x 44 x 35) cm et de 2 aquariums de 300 L (50 x 60 x 100) cm, avec chacun un filtre interne (AquaBall 180), un thermostat de 100 W (Eheim), un bulleur (Eheim), des tubes PVC, du sable et du gravier.

Après avoir nettoyé les aquariums, on répartit le sable et le gravier dans chacun d'entre eux et on pose les filtres, les thermostats et les pompes à air. On pose aussi des tubes en PVC qui serviront de refuge pour les poissons. Les aquariums sont ensuite remplis d'eau salée préparée au laboratoire avec du gros sel non raffiné provenant d'El Oualidia (région d'El Jadida) mélangé avec de l'eau déchlorée (eau du robinet décantée pendant 48 h) (35 g/l) et maintenue à 26°C. Au cours des premiers jours, l'eau devient d'abord trouble à cause de la prolifération des bactéries, mais après quelques semaines de fonctionnement des aquariums, elle retrouve un aspect normal. En effet les bactéries impliquées dans cycle de l'Azote mettent un certain temps, à se développer, et à permettre la dégradation des produits azotés. Les concentrations de l'ammoniaque, des nitrites et des nitrates ont été mesurées à l'aide d'un kit (JBL Test), ce qui nous a permis de constater l'accumulation d'ammoniaque dès la deuxième semaine, puis une accumulation de nitrites quand l'ammoniaque a été transformée. Après 4 semaines, les niveaux d'ammoniaque et de nitrites sont à zéro, les nitrates étant moins toxiques que l'ammoniaque et les nitrites, leur taux est maintenu faible.

L'eau des Aquariums est changée, régulièrement chaque semaine, en siphonnant les sécrétions des poissons, à l'aide d'un tuyau, afin de contrôler la teneur de l'eau en nitrate.

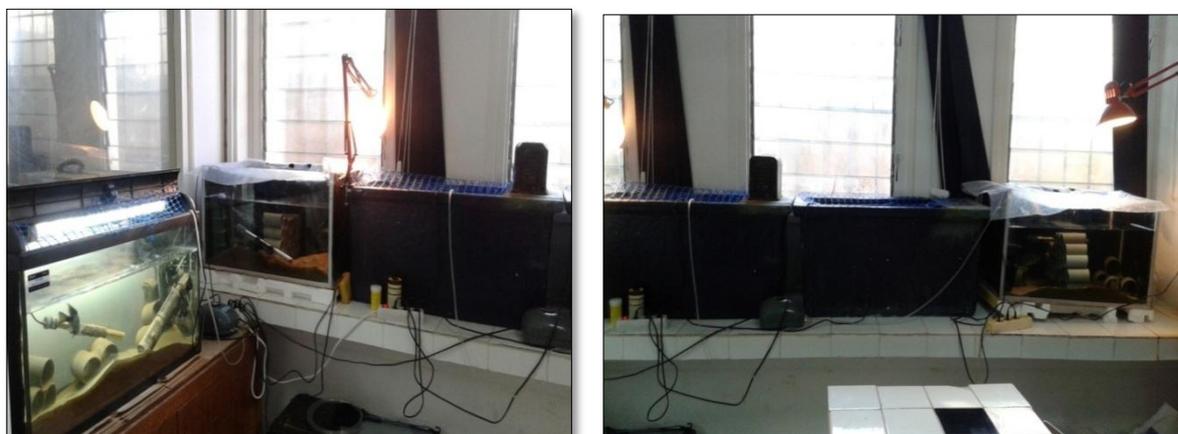


Figure 42 : L'installation de l'élevage de *C. cf guineensis* au LBEG.

****Protocole de transport des poissons**

Pour cette expérimentation, les poissons ont été transportés depuis la sebkha d'Imlili jusqu'au LBEG de la faculté des sciences de Rabat, puis jusqu'à PLATAX (PLATeforme Aquacole eXpérimentale) à l'ISE-M (Institut des Sciences de l'Evolution-Montpellier) en France. Pour ce faire une mission a été effectuée en collaboration avec Dugué R., assistant ingénieur dans l'équipe «Diversité Ichtyologique et Aquaculture» du département «Conservation et Domestication» de l'ISE-M.

Nous avons capturé les poissons, dans les trous d'eau de la sebkha, à l'aide d'une épuisette et ils ont ensuite été stockés pendant 24 heures dans des cages en filet à l'intérieur du trou d'eau d'où ils provenaient afin qu'ils sécrètent leur mucus et se vident au maximum de tout ce qu'ils ont dans leur tractus digestif (déchets et déjections), pour éviter que l'eau du transport ne devienne trouble, ne se charge en nitrates et ne s'appauvrisse en oxygène.

Après cette étape, les poissons sont transférés dans des sacs spéciaux dans un petit volume d'eau provenant du trou d'eau. Chaque sac contenant 3 à 4 individus adultes ou 15 à 20 alevins ou juvéniles, le volume restant du sac est rempli d'air comprimé. Les sacs plastiques (Figure 43) sont placés dans l'obscurité et bien posés et à l'abri du bruit, dans des petits conteneurs rectangulaires fermés hermétiquement et munis de deux poignées latérales pour pouvoir être soulevés facilement (pour un transport par avion).



Figure 43 : Sac de transport.

Juste avant le transport par avion, l'eau contenue dans le sac est changée à 2 reprises en éliminant le mucus qui s'accumule et est remplacée par de l'eau mieux oxygénée et plus fraîche.

A l'arrivée au laboratoire LBEG, les poissons sont progressivement acclimatés à la qualité de l'eau des aquariums dans lesquels ils seront hébergés, car la température et les caractéristiques chimiques sont différentes de celles de l'eau du transport. Lorsque la température des sacs et de leur eau étaient sensiblement identiques à celle des aquariums, nous plaçons l'ouverture du sac sous le niveau de l'eau laissant ainsi les poissons s'échapper.

Après quelques mois, il s'est avéré que l'élevage de tels poissons, en aquariums à Rabat, est compliqué à cause du comportement agressif des mâles et du cannibalisme qui ont entraîné des mortalités importantes (Figure 44).



Figure 44 : Poissons morts suite à un phénomène de cannibalisme (à Rabat).

*****Expérimentation en élevage à PLATAX ISE-M (Université de Montpellier, France)**

L'expérimentation a donc été réalisée, dans la plateforme PLATAX, abritée dans une serre expérimentale d'élevage de 400 m² (Figure 45), thermiquement isolée et fonctionnant en eau thermorégulée. Cette serre aquacole tropicalisée sert à la maintenance et l'élevage de différentes

espèces de poissons tropicaux (Cobitidae, Bagridae, Characidae, Pimelodidae, Pangasidae, Clariidae et Cichlidae).

Cette serre comprend 12 unités en circuit fermé, individualisées, formées de bacs en résine ou en PVC, remplis de 30 à 2000 litres d'eau et équipés de filtres mécaniques et biologiques et de résistances chauffantes couplées à des thermostats.



Figure 45 : La plateforme PLATAX et ses installations.

Sachant que la taille à la première maturité en milieu d'élevage est de 80 mm pour la femelle et de 90 mm (LT) pour le mâle, nous avons sélectionné un couple d'une taille un peu supérieure 115 mm, en tenant compte chez la femelle de l'aspect de son abdomen (mou et dilaté) et de sa papille génitale (protubérante), tandis que le mâle a été sélectionné sur la base de la coloration rosée de sa papille génitale. Le choix du couple est validé par une légère pression abdominale (stripping) afin de vérifier la présence d'ovules chez la femelle et de sperme chez le mâle. Le couple ainsi sélectionné est isolé dans un aquarium de 200 à 300 L d'eau (50 x 40 x 60 cm) à une salinité de 35 g/l et à une température de 27°C (Figure 46).

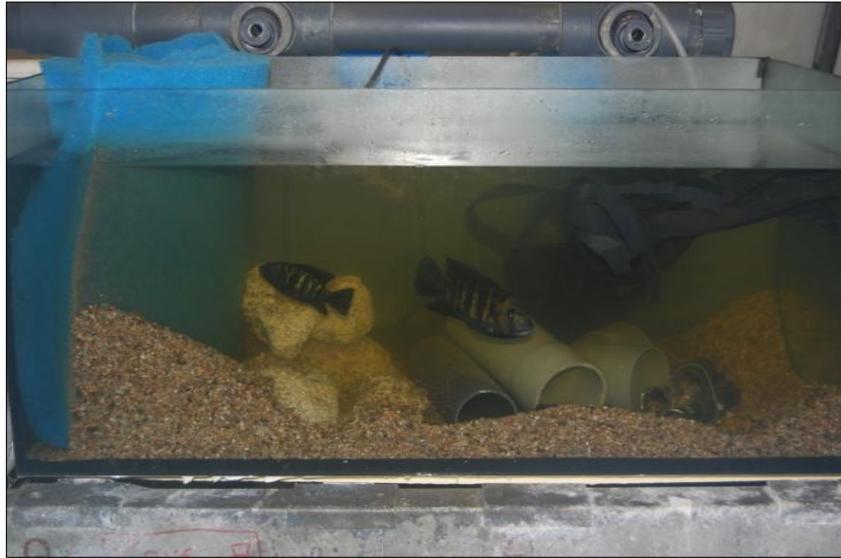


Figure 46 : Le couple sélectionné dans un aquarium.

Les poissons ont frayé après 1 semaine d'appariement et les œufs ont éclos 4 jours après dans un coude PVC. Nous avons prélevé et conservé quelques œufs dans le liquide de Bouin (Bouin, 1897) afin de les mesurer. Des larves et des alevins ont été siphonnés dans un bol puis anesthésiés à l'aide d'Eugénol et photographiés avec un appareil photo Nikon associé à Scopetronix et une loupe binoculaire Wild Heerbrugg. Les mesures ont été effectuées à l'aide du logiciel Image J. Nous avons ainsi pu observer et mesurer les différents stades de développement depuis l'œuf jusqu'aux alevins.

IV.5.1.3. Résultats

a. expérimentation en élevage

***Le comportement de frai**

Dès que le couple sélectionné (Figure 47) est installé dans l'aquarium, on observe tout d'abord quelques mouvements agressifs du mâle (attaques latérales et coups de queue), alors que la femelle se met à l'abri dans un endroit caché et au bout d'un certain temps ces mouvements brusques s'accompagnent de mordillages de bouches entre les deux partenaires.



Figure 47 : *Coptodon cf guineensis*. ♂ : mâle ; ♀ : femelle.

Lorsque le tégument du couple commence à prendre une couleur noire, le mâle exécute de véritables mouvements de creusements en prélevant le sable et en le recrachant aux alentours des tubes PVC, alors que la femelle se tient à ses côtés et creuse dans le sable en alternance avec lui.

****La ponte, la fécondation et l'éclosion**

A l'approche de la ponte, la coloration de la femelle devient de plus en plus sombre. A la ponte elle dépose une traînée d'ovules, au fond du tube, le mâle la suit et les arrose de sa laitance. Au bout d'un certain temps on observe une plaque formée d'œufs.

L'éclosion : les œufs sont adhésifs de couleur jaunâtre (Figure 48), mesurent 1,1 mm de diamètre, et éclosent, à 27°C, quatre jours après la fécondation. Une fois la génération F1 obtenue, nous avons pu suivre les différentes étapes de la croissance des larves (Figure 49).

Les larves (L₁) mesurent en moyenne 5,3 mm de longueur et présentent une vésicule vitelline bien bombée ; quatre jours après les L₂ ont une taille de 5,9 mm de longueur et la vésicule vitelline est alors moins prononcée. A 6 jours, les larves (L₃) mesurent 7 mm, le sac vitellin devient de plus en plus rétréci et elles commencent leur nage libre. A 11 jours post éclosion, le sac vitellin est entièrement résorbé et les larves atteignent le stade alevin (L₄), elles mesurent alors 8 mm et commencent à rechercher leur nourriture.

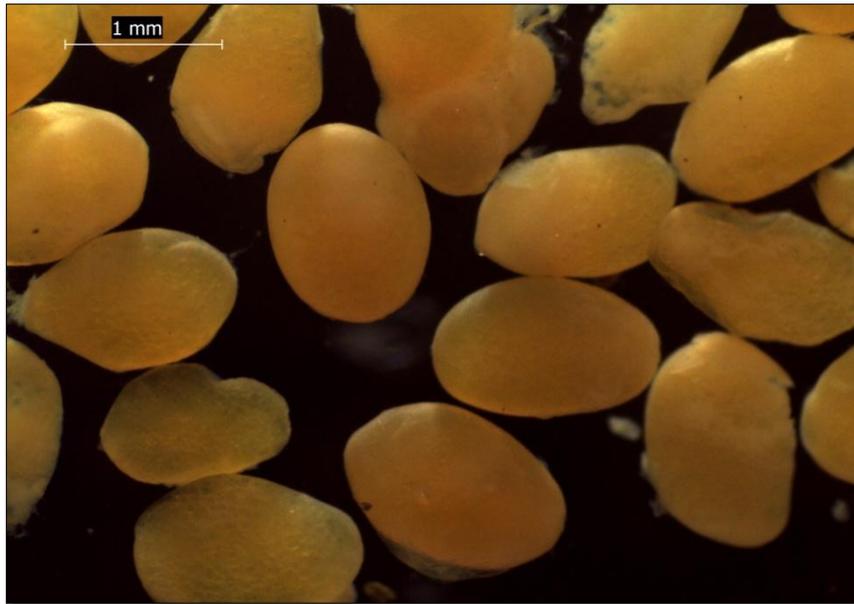


Figure 48 : Œufs de *C. cf guineensis* de la sebka d'Imlili.

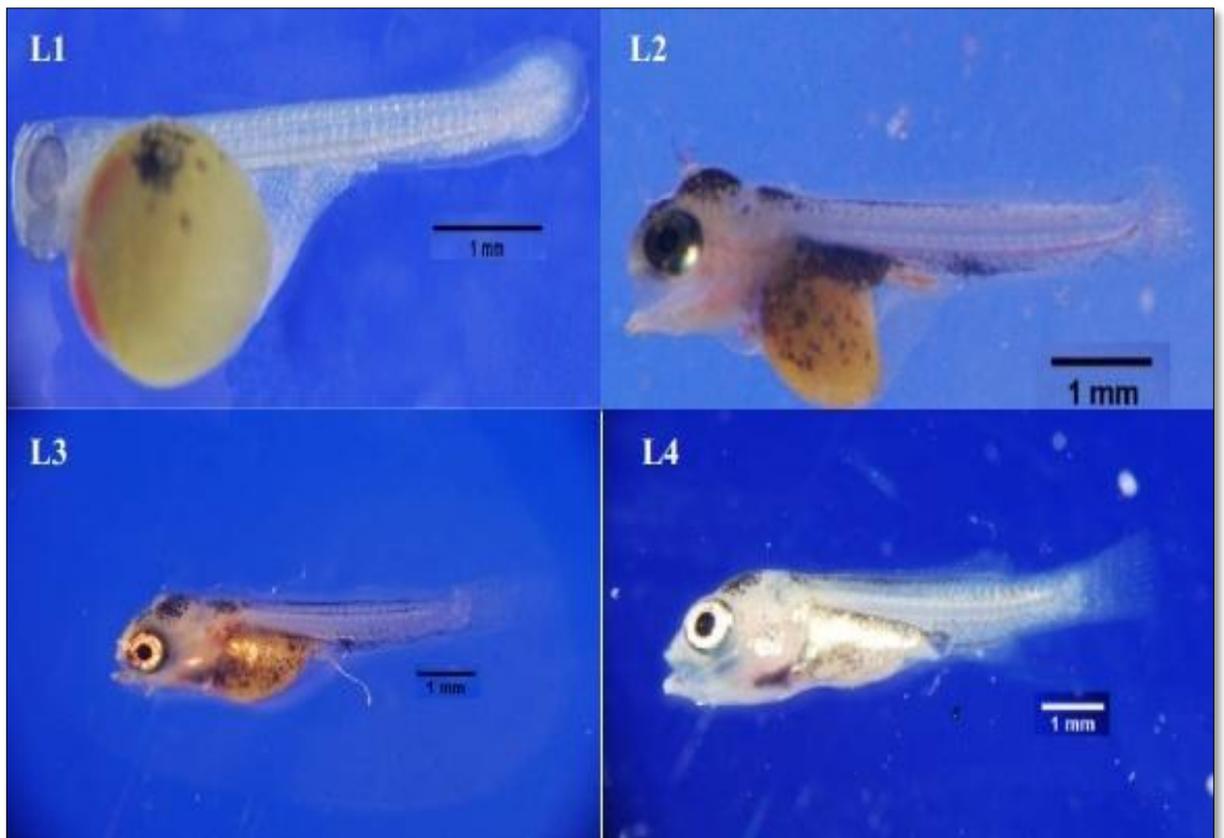


Figure 49 : Les différentes étapes du développement des larves de *Coptodon cf guineensis*. L1/L2 /L3 et L4.

La taille des œufs observée pour *C. cf guineensis* dans cette étude se situe dans la fourchette observée pour les œufs de *Coptodon zillii*, de 1,14 à 2,29 mm (Jegede et Fawole, 2011). Ces deux espèces sont très similaires et étroitement liées. Cependant, elles se différencient facilement par le nombre moyen d'épines sur la nageoire dorsale et la coloration (les bandes foncées horizontales chez *Coptodon zillii*). Campbell (1987) a rapporté dans une revue de la biologie et l'élevage de *C. cf guineensis* qu'à des températures de 26°C, la taille des œufs est de 2.7 mm de diamètre et éclosent après deux jours et le sac vitellin absorbé 4-5 jours plus tard. Ces informations ne corroborent les résultats obtenus pour *C. cf guineensis* que sur le temps de résorption du sac vitellin. Cela pourrait être dû aux différences de taille des poissons matures utilisés pour l'expérience aux conditions physiologiques et aux performances des individus. Un déséquilibre physiologique peut être responsable des différences observées.

La salinité peut fortement influencer les processus physiologiques et le développement morphologique chez les poissons marins (Boeuf et Payan, 2001). La survie et l'adaptation dépend de la capacité de chaque stade de développement à faire face aux changements de salinité par osmorégulation. L'augmentation de la salinité peut entraîner une altération rapide de la physiologie de l'embryon au cours de la première période d'exposition. De tels changements pourraient affecter les tailles d'éclosion. *C. cf guineensis* peut éclore dans une salinité élevée de 35 ppm, tel qu'observé dans la présente étude, qui pourrait influencer sur la taille des œufs.

*****Le comportement parental**

La femelle assure la propreté et l'aération des œufs collés, grâce à des mouvements de ventilation (battement de nageoires pectorales). Après l'éclosion des œufs, les parents déménagent les jeunes, en les prenant en bouche vers une autre excavation, ils restent alors groupés quand ils commencent à nager, et forment un nuage compact dont les parents assurent la garde.

Le mâle assure une garde éloignée par des déplacements rapides qui consiste à attaquer les intrus, tandis que la femelle assure une garde rapprochée consistant en une nage lente près du fond.

Nous avons suivi la croissance et l'évolution de la coloration des alevins (les larves L₄) de la génération "F₁". Nous avons, ainsi, séparé ces alevins en 2 lots que nous avons mis respectivement dans de nouveaux aquariums contenant de l'eau douce (0 g/l) (l'acclimatation se fait en quelques heures) et d'autres contenant de l'eau salée (35 g/l) (provenant de l'eau d'élevage des géniteurs).

L'évolution de la coloration et de la taille, montre que la coloration des progénitures ressemble à celle des géniteurs (phase normale), ce qui est un caractère héréditaire. En ce qui concerne leur taille (sachant qu'ils ont le même âge), en milieu salé les individus restent plus petits (20 à 30 mm (LS)) alors qu'en eau douce les individus sont plus grands (50 à 60 mm (LS)).

Malgré tout, alors que les poissons mâles et femelles de *C. guineensis* de l'oued Aabar présentent un fort dimorphisme de couleur, ceux de sebkha d'Imlili sont difficiles à distinguer les uns des autres et les spécimens des deux sexes deviennent presque entièrement noirs pendant la saison de reproduction. Les individus F1 semblent avoir le même motif de couleur, la coloration est connue pour être un caractère essentiel des processus systématiques et évolutifs des Cichlidae (Maan et Sefc, 2013).

Enfin, les poissons des populations de l'oued Aabar et de sebkha d'Imlili divergent morphologiquement et dans leur coloration, non pas parce qu'ils sont phénotypiquement adaptés à différents environnements, mais à cause de divergences génétiques. Cependant, ces différences génétiques restent faibles car l'ADN mitochondrial ne présente que 0,2% de divergence.

b. Analyses morphométriques et statistiques

En raison des différences observées entre les *C. guineensis* de l'oued Aabar et ceux de la sebkha d'Imlili nous avons décidé d'entreprendre une analyse morphométrique, de ces poissons, afin de les comparer (Louizi *et al.*, 2019).

Nous avons trié les individus selon des gammes de tailles différentes : [60,8-90,2 mm] (SL) et [70,3-90,3 mm] (LS) respectivement du trou 35 et du trou 121 de la sebkha d'Imlili; Pour ceux de l'oued Aabar nous avons sélectionné les grands individus [120-160 mm] (LS) et les petits [70.3-90,2 mm] (LS). Par ailleurs, 2 individus de la F₁ (première génération) issus de l'expérience de reproduction des poissons du trou 121 de la sebkha (taille de 50 et 50,4 mm (LS)) ont été intégrés dans cette analyse pour déterminer leur statut taxonomique en suivant l'évolution des caractères typiques (couleur, caractéristiques morphométriques et dentition).

Nous avons effectué pour chacun des spécimens 21 mesures métriques (Tableau 7) : (SL), (HL), (ED), (SnL), (PoL), (IoW), (PrD), (PrP), (PrV), (PrA), (CPL), (APL), (DFL), (PFL), (VFL), (AFL), (CFL), (BD), (CPD), (LDFS) et (L3SAF) (Figure 35). Sept caractères méristiques ont également été étudiés: (NDS), (NDS), (NAR), (NAS), (LATUP) (LATLOW) et (GRTOTAL).

En plus des mesures métriques et méristiques classiques, nous avons ajouté quatre caractères métriques descripteurs de la dentition (nombre de dents) : (PhJL), (PhJW), (DeAL) et (DeAW) (Tableau 7) et quatre caractères méristiques : (UPPER), (LOWER), (ROWSUP) et (ROWLOW) (Tableau 8).

Caractères métriques

La matrice de données est composée de 25 colonnes correspondant aux variables mesurées (caractères métriques) et 42 lignes correspondants aux individus étudiés.

Les deux premiers axes 1 et 2 expriment respectivement 28.65% et 13.9% de la variance totale, soit ensemble 42.55%.

Le diagramme de dispersion des scores (Figure 50), permet de distinguer deux grands groupes. Le premier groupe comprend les spécimens de l'oued Aabar (grands et petits), le second groupe est constitué d'individus provenant des deux trous (35 et 121) de la sebkha d'Imlili et de 2 individus de la F₁ obtenus en élevage. L'axe 1 est défini par une combinaison de caractères incluant la longueur de la nageoire dorsale (DFL), la longueur de l'os pharyngien inférieur (PhJL), la largeur de l'os pharyngien inférieur (PhJW) et la longueur de la base de la nageoire anale (AFL). L'axe 2 est défini par la nageoire caudale (CFL), la longueur de la plus longue épine dorsale (LDFS) et la largeur du pédoncule caudal (APL).

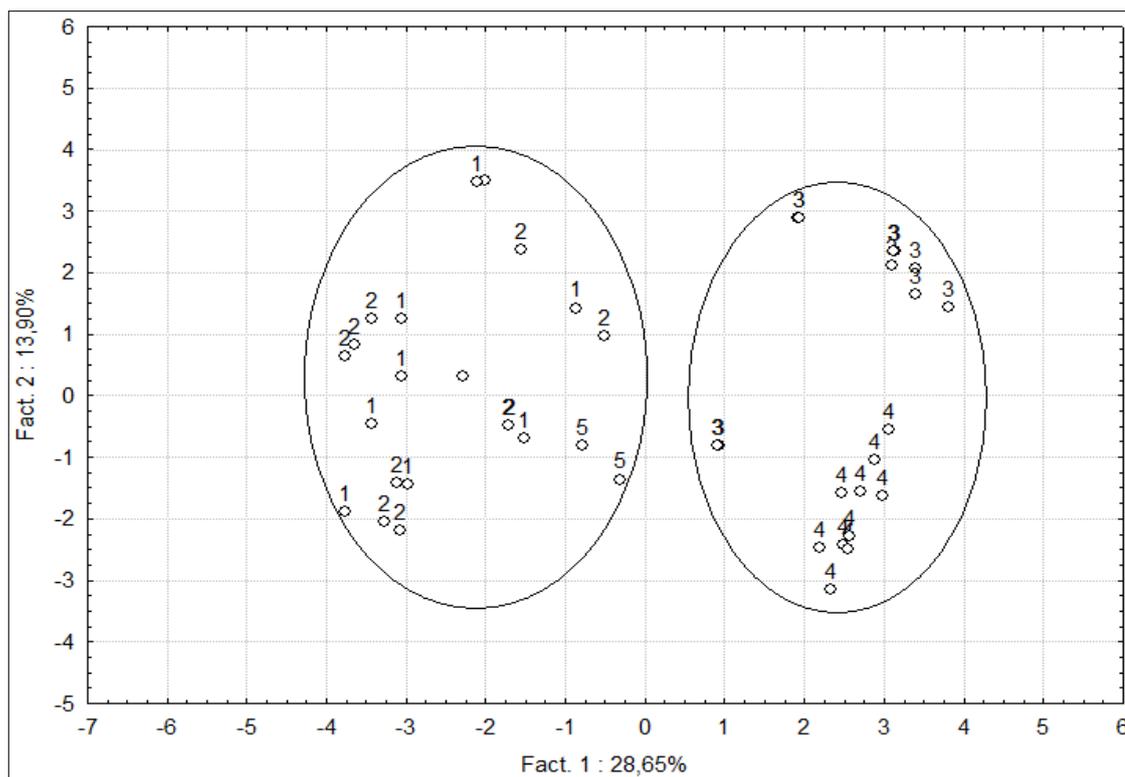


Figure 50 : Diagramme de l'analyse en composantes principales des caractères métriques sur les axes 1 et 2 (populations marocaines) : 1= sebkha d'Imlili (trou 35), 2= sebkha d'Imlili (trou 121), 3= oued Aabar (grands), 4= oued Aabar (petits) et 5= F₁.

Le test U de Mann-Whitney comparant les moyennes des variables des 4 groupes étudiés deux à deux, a révélé des caractéristiques significativement différentes (Tableau 9). Parmi ces caractéristiques, la meilleure dispersion des scores sur les diagrammes a été obtenue pour DFL (trou 35/trou 121), PhJL (trou 35/oued Aabar "grands"), PrD (trou 35/oued Aabar "petits"), PoL (trou 35/F₁), ED (trou 121/"grands"), DFL (trou 121/"petits"), PoL (trou 121/F₁), SnL (oued Aabar "grands"/oued Aabar "petits"), SnL (oued Aabar "grands"/F₁) et ED (oued Aabar "petits"/F₁).

Le test U de Mann-Whitney montre qu'il y a deux caractères seulement (L3SAF et DFL) qui diffèrent significativement entre les deux populations de la sebkha (trou 35 et trou 121), 12 variables sont différentes entre le trou 35 et la population de l'oued Aabar "grands", 18 variables entre le trou 35 et l'oued Aabar "petits", 4 variables entre le trou 35 et F₁, 14 variables entre le trou 121 et l'oued Aabar "grands", 15 variables entre le trou 121 et l'oued Aabar "petits", 6 variables entre le trou 121 et F₁, 16 variables entre l'oued Aabar "grands" et l'oued Aabar "petits", 10 variables entre l'oued Aabar "grands" et F₁ et 9 variables entre l'oued Aabar "petits" et F₁.

Tableau 9 : Résultats du test de Mann-Whitney U test ($p > 0.05$) des caractères métriques des populations marocaines.

V : Variable, L : Localité. 1/2 : (sebkha d'Imlili trou 35/trou 121) ; 1/3: (sebkha d'Imlili trou 35/oued Aabar "grands") ; 2/3 : (sebkha d'Imlili trou 121/oued Aabar "grands") ; 1/5 : (sebkha d'Imlili trou 35/F1) ; 2/5: (sebkha d'Imlili trou 121/F1) ; 2/4 : (sebkha d'Imlili trou 121/oued Aabar "petits") ; 1/4: (sebkha d'Imlili trou 35/oued Aabar "petits") ; 3/4 : (oued Aabar "grands"/"petits") ; 3/5 : (oued Aabar "grands"/F1) et 4/5 : (oued Aabar "petits"/F1).

V/L	1/2	1/3	2/3	1/5	2/5	2/4	1/4	3/4	3/5	4/5
SL	1.0294	0.3526	0.1230	0.6060	0.4848	0.0003	0.0185	0.0089	0.7575	0.1212
TL	0.7393	0.0542	0.0232	0.6060	0.6060	0.0020	0.0038	0.0354	0.0606	0.0303
HL	0.3526	0.0892	0.1051	0.3636	0.4848	0.0185	0.0007	0.0288	0.9090	0.2727
ED	0.7393	0.0003	0.00001	0.1212	0.9090	0.0028	0.2474	0.0007	0.0303	0.1212
IoW	0.8534	0.0028	0.0010	0.9090	0.4848	0.0038	0.0089	0.4812	0.0303	0.0303
SnL	0.6842	0.1903	0.2474	0.1212	0.1818	0.00007	0.0007	0.00001	0.2727	0.0303
PoL	0.7959	0.0752	0.0524	0.0303	0.0303	0.0354	0.0432	0.9705	0.0303	0.0303
PrD	0.8534	0.0524	0.0007	0.2727	0.1212	0.0002	0.00001	0.0015	0.9090	0.0303
PrP	0.1051	0.0752	0.0354	0.3636	0.3636	0.8534	0.9117	0.2798	1.0909	0.4848
PrV	0.4358	0.0752	0.8534	0.2727	0.1212	0.0020	0.0068	0.0003	0.0606	0.4848
PrA	0.1614	0.9117	0.2798	0.9090	0.7575	0.3149	0.0185	0.0003	0.9090	0.1212
CPL	0.0630	0.0232	0.0020	0.3636	0.1212	0.0752	0.4385	0.0056	0.3636	1.0909
APL	0.1051	0.0354	0.0051	0.3636	0.9090	0.0752	0.8534	0.2175	0.0303	0.1212
DFL	0.0288	0.00004	0.00004	0.2727	0.9090	0.00001	0.00001	0.0432	0.0303	0.0303
PFL	0.0630	0.1431	0.2474	0.6060	0.0606	0.1903	0.0146	0.1654	0.2727	0.0606
VFL	0.4358	0.0068	0.0892	0.0303	0.0303	0.0015	0.0001	0.0232	0.0303	0.0303
AFL	0.3526	0.0001	0.00004	0.0606	0.0303	0.00004	0.0001	0.0089	0.9090	0.7575
CFL	0.1903	0.8534	0.1230	0.0606	0.2727	0.1903	0.0020	0.6842	0.0303	0.6060
BD	0.1903	0.00007	0.0004	0.3636	0.1212	0.4358	0.0603	0.0015	0.0303	0.1212
CPD	0.6842	0.0004	0.00001	0.0606	0.0303	0.0524	0.0288	0.0892	0.9090	0.3636
LDFS	0.1903	0.5787	0.3526	1.0909	0.4848	0.0068	0.0892	0.0015	0.4848	0.1818
L3SAF	0.0232	0.0752	0.00004	0.1212	0.0303	0.00001	0.0051	0.0432	0.0303	0.0303
PhJL	0.2798	0.00001	0.00002	0.0303	0.0303	0.0007	0.00007	0.6030	0.0303	0.0303

PhJW	0.5787	0.0003	0.0051	0.0303	0.0606	0.0288	0.0114	0.1903	0.6060	0.2727
DeAL	0.3142	0.0004	0.0524	0.7575	0.7575	0.9117	0.2175	0.0146	0.3636	0.7575
DeAW	0.5787	0.6842	0.8534	0.2727	0.3636	0.6842	0.5787	1.0294	0.3636	0.4848

Caractères méristiques

La matrice des données est composée de 11 colonnes correspondant aux variables mesurées (caractères méristiques) et 42 lignes correspondant aux individus étudiés.

Les deux premiers axes 1 et 2 expriment respectivement 37.10% et 26.05% de la variance totale, soit ensemble 63.15%.

L'ACP des données méristiques brutes (Figure 51) sépare les quatre populations en quatre groupes principaux. Les nuages de points représentant les quatre populations de la sebkha d'Imlili, de l'oued Aabar et de la F₁. La limite supérieure du nuage des spécimens de l'oued Aabar (grands) est légèrement entrelacée avec le diagramme de dispersion des populations de la sebkha d'Imlili trous 35 et 121. L'axe 1 est alors structuré principalement par le nombre de dents externes comptées sur la mâchoire supérieure (UPPER), le nombre de rangées de dents internes sur la mâchoire inférieure (ROWLOW), le nombre de rangées de dents internes sur la mâchoire supérieure (ROWSUP) et le nombre d'écaillés de la ligne latérale supérieure (LATUP). L'axe 2 est supporté par le nombre total de branchiospines sur le premier ceratobranchial (GRTOTAL) et le nombre d'écaillés de la ligne latérale inférieure (LATLOW).

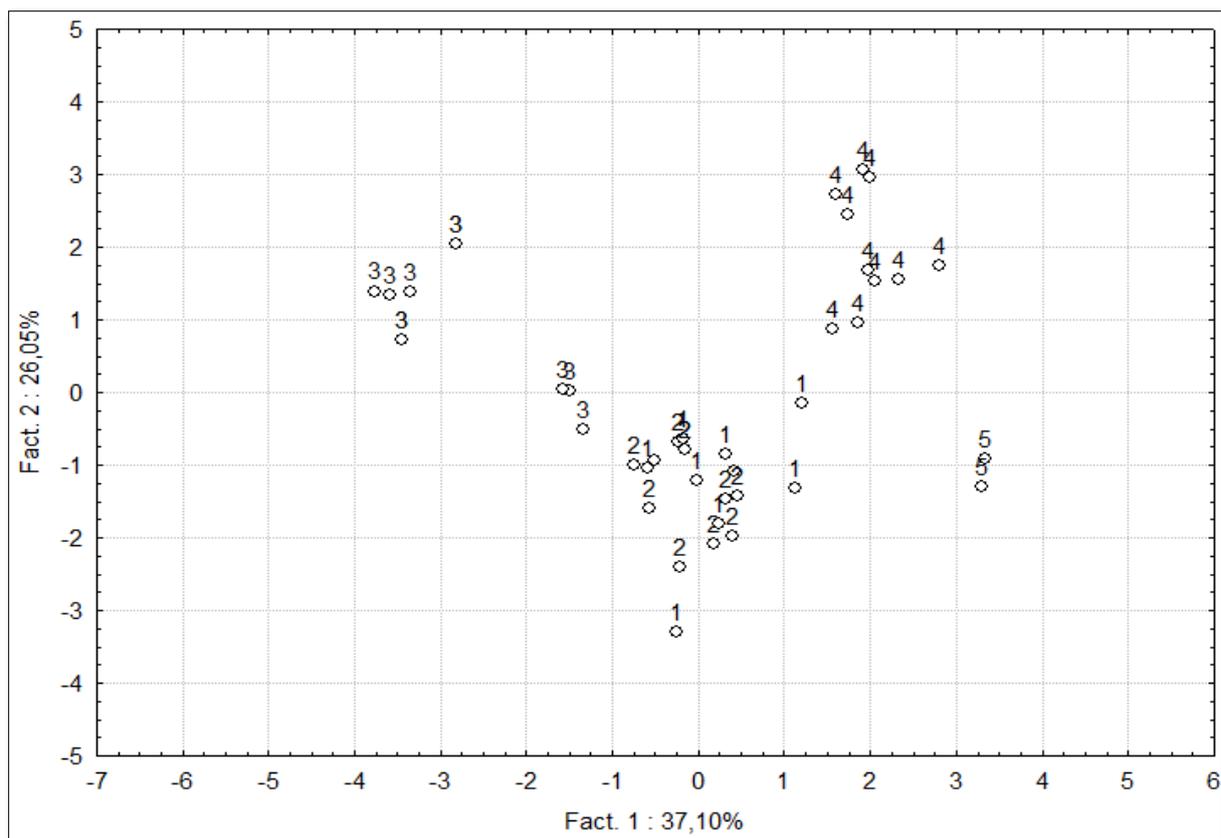


Figure 51 : Diagramme de l'analyse en composantes principales des caractères méristiques sur les axes 1 et 2 : 1= sebkha d'Imlili (trou 35), 2= sebkha d'Imlili (trou 121), 3= Oued Aabar (grands), 4= Oued Aabar (petits) et 5= F₁.

Le test U de Mann-Whitney (Tableau 10) montre des différences significatives entre les groupes pour tous les caractères, à l'exception des rayons de la nageoire anale (NAR) et des épines de la nageoire anale (NAS). Cinq caractères méristiques font une différence significative entre les populations trou 35/oued Aabar "grands", 5 caractères entre les populations trou 121/oued Aabar "grands", 5 caractères pour trou 35/F₁, 5 caractères pour trou 121/F₁, 6 caractères entre (trou 121/oued Aabar "petits"), 4 caractères entre trou 35/oued Aabar "petits", 8 caractères pour oued Aabar "grands"/oued Aabar "petits", 5 caractères entre oued Aabar "grands"/F₁ et 2 caractères entre oued Aabar "petits"/F₁. Par ailleurs, un seul descripteur permet de séparer les deux communautés de la sebkha d'Imlili (trou 35/trou 121).

La meilleure valeur des variables a été obtenue pour GRTOTAL (Tableau 10), ce qui montre la grande variabilité de ce caractère qui dépend de la taille, les plus petits individus ayant généralement le plus grand nombre de branchiospines et les plus grands individus avec le plus petit nombre de branchiospines (par exemple, les grands et les petits individus de la même population de l'oued Aabar).

Tableau 10 : Résultats du test de Mann-Whitney U test ($p > 0.05$) des caractères méristiques des populations marocaines.

V : Variable, L : Localité. 1/2 : (sebkha d'Imlili trou 35/trou 121) ; 1/3 : (sebkha d'Imlili trou 35/oued Aabar "grands") ; 2/3 : (sebkha d'Imlili trou 121/oued Aabar "grands") ; 1/5 : (sebkha d'Imlili trou 35/F₁) ; 2/5 : (sebkha d'Imlili trou 121/F₁) ; 2/4 : (sebkha d'Imlili trou 121/oued Aabar "petits") ; 1/4 : (sebkha d'Imlili trou 35/oued Aabar "petits") ; 3/4 : (oued Aabar "grands"/"petits") ; 3/5 : (oued Aabar "grands"/F₁) et 4/5 : (oued Aabar "petits"/F₁).

V/L	1/2	1/3	2/3	1/5	2/5	2/4	1/4	3/4	3/5	4/5
NDR	0.9705	0.8534	0.7393	0.6060	0.4848	0.0354	0.0630	0.0232	0.6060	0.1212
NDS	0.2474	0.0752	0.3930	0.4848	0.1818	0.0028	0.0752	0.002	0.1212	0.9090
NAR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
NAS	0.0892	0.8534	0.0752	0.9090	0.1212	0.630	0.6842	0.5288	1.0909	0.6060
LATUP	0.0089	0.1230	0.4812	0.0303	0.0303	0.00001	0.00001	0.00001	0.0303	0.4848
LATLOW	0.6842	1.0294	0.3930	0.0303	0.0606	0.00002	0.00001	0.00001	0.0303	0.1212
GRTOTAL	0.2474	0.00013	0.0185	0.0303	0.0303	0.00001	0.00001	0.00002	0.0606	0.1818
UPPER	0.8534	0.00001	0.00001	0.0303	0.0303	0.5288	0.3930	0.00001	0.0303	0.0363
LOWER	0.1654	0.00001	0.00001	0.0303	0.0303	0.0068	0.0015	0.0752	0.0303	0.0363
ROWSUP	1.0294	0.0004	0.00048	0.3636	0.3636	0.7393	0.7393	0.0010	0.0303	0.2727
ROWLOW		0.0068	0.0068	-	-	-	-	0.0068	0.1818	-

Comparaison de la dentition des spécimens de l'oued Aabar avec celle des spécimens de la sebkha d'Imlili et celle de la F₁ (Figure 52 A, B et C).

Pour les spécimens de l'oued Aabar, l'arcade dentaire est arrondie avec 46 à 49 dents externes bicuspidés de taille subégales serrées et légèrement spatulées, 3 à 4 rangées de dents tricuspides internes espacées. Sur les mâchoires supérieure et inférieure 25 à 27 dents bicuspidés, 3 à 4 rangées de dents tricuspides respectivement. L'os pharyngien inférieur est plus large que long (largeur/longueur= 92,3-123,1%), avec la partie antérieure plus courte que la partie postérieure dentée (longueur de la partie dentée/longueur totale de l'os= 59,4-71,4%). Les dents pharyngiennes sont légèrement tricuspides, avec la bosse représentant la deuxième et la troisième cuspide moins développée sur la rangée postérieure, les dents pharyngiennes antérieures unicuspidés sont obliquement tronquées et parfois bicuspidés. L'os pharyngien supérieur se divise en deux parties égales opposées l'une à l'autre, les dents pharyngiennes de

la partie postérieure sont tricuspidés, avec la principale cuspide plus marquée que la seconde et la troisième, alors que les dents de la partie antérieure sont légèrement tricuspidés plus larges à la base.

Pour les spécimens de la sebkha d'Imlili (reproducteurs), la mâchoire est arrondie, large et les dents se projettent en avant, il y en a 34 à 37 externes bicuspidés de tailles inégales, on observe un angle aigu entre les deux cuspidés avec allongement de la principale cuspide, il y a 2 à 3 rangées de dents tricuspidés internes peu écartées sur la mâchoire supérieure. Sur la mâchoire inférieure il y a 20 à 25 dents bicuspidés sur la rangée externe, plus grosses que les dents des rangées internes, 2 rangées internes de dents tricuspidés espacées. L'os pharyngien inférieur est triangulaire et approximativement aussi large que long (Largeur/longueur= 100-120%), sa surface dentifère est triangulaire, (longueur de la partie dentée/longueur totale de l'os= 54,5-70,6%), elle est pourvue de dents antérieures unicuspidés à légèrement tricuspidés et de dents postérieures tricuspidés avec prolongement de la première cuspide, serrées entre elles à la surface de l'os. L'os pharyngien supérieur est séparé en deux compartiments égaux et symétriques, il présente des dents pharyngiennes tricuspidés avec un épaulement bien marqué de la partie postérieure dont la principale cuspide est allongée par rapport aux autres, alors que les dents de la partie antérieure sont bicuspidés et très fines. Ces dents sont solides et non serrées.

Pour les spécimens de la F₁ : on note 20 à 26 dents bicuspidés externes de tailles inégales, 3 à 4 rangées de dents tricuspidés sur la mâchoire supérieure et inférieure. 9 à 14 dents bicuspidés de tailles inégales (deux cuspidés de taille grande et de taille petite, entre lesquelles on observe un angle presque aigu sur la mâchoire supérieure et inférieure, 2 rangées de dents internes tricuspidés sur les deux mâchoires (inférieure et supérieure)). L'os pharyngien inférieur est triangulaire et approximativement aussi large que long (largeur/longueur= 125%). Longueur de la partie dentée/longueur totale de l'os= 75-100% avec des dents postérieures tricuspidés et des dents antérieures unicuspidés à légèrement tricuspidés (ébauche légère de la deuxième et de la troisième canine), elle est subdivisée en deux parties presque égales avec des dents postérieures tricuspidés, tandis que la partie antérieure a des dents bicuspidés.

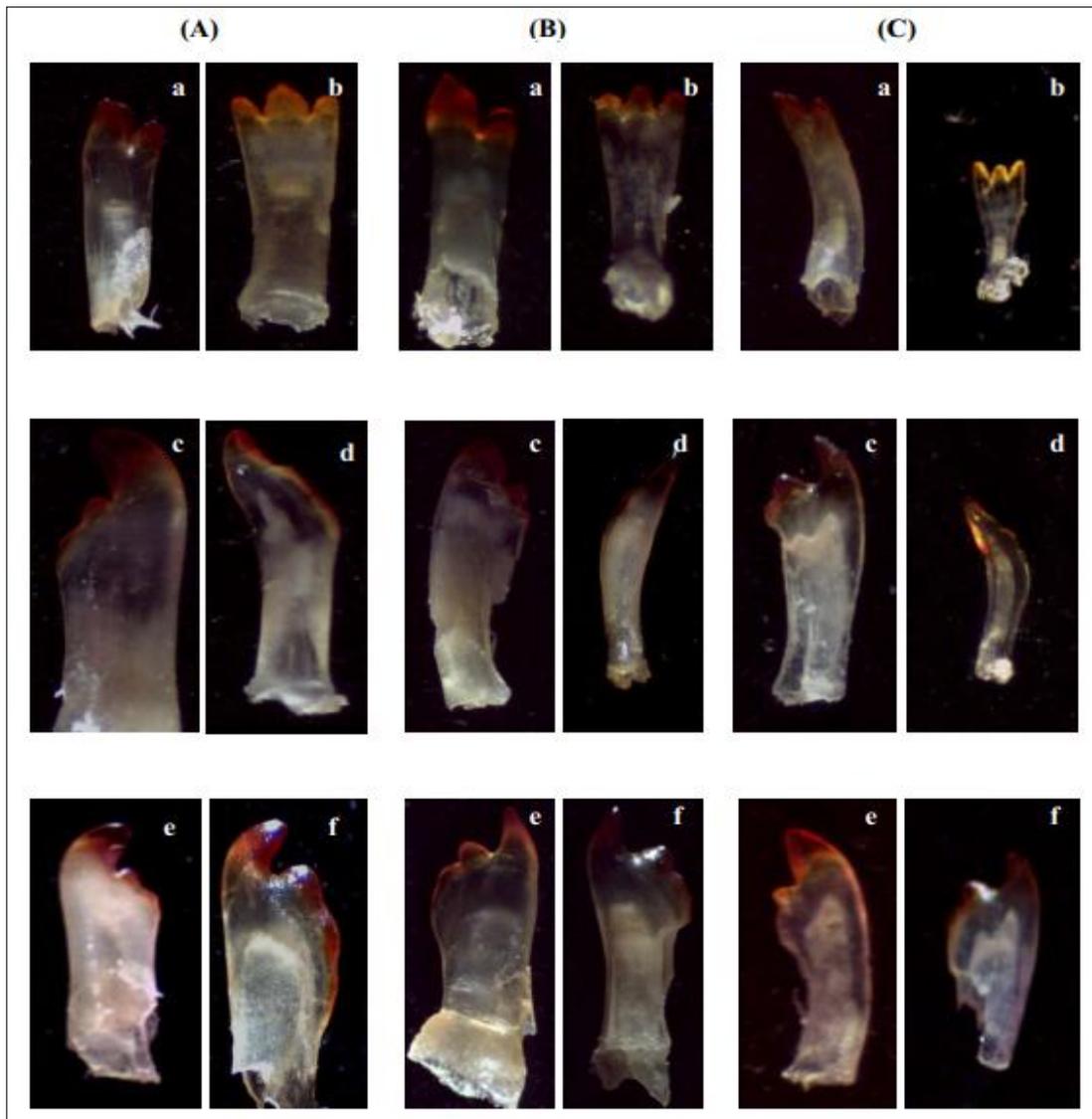


Figure 52 : Dents des spécimens de l'oued Aabar (A), de la sebkha d'Imlili (B) et de la F₁ (C) : Vue en perspective de l'extérieur (a) ; intérieur (b) des dents de la mâchoire supérieure ; dents pharyngiennes postérieures (c) ; dents pharyngiennes antérieures (d) de l'os pharyngien inférieur et les dents postérieures pharyngiennes (e) et dents antérieures pharyngiennes (f) de l'os du pharyngien supérieur (grossissement x35).

Comparaison des populations Marocaines avec d'autres populations africaines

Des spécimens de *C. guineensis* provenant d'autres régions d'Afrique [Mauritanie (population nouvellement signalée : Kide *et al*, 2016), Gabon et Cameroun (données de mesures morphométriques non publiées)] ont été inclus dans les analyses afin de situer la population marocaine dans un cadre africain plus large: R'Gueiba (19°25'27.1"N, 16°27'56.2"O) et

Teichott (19°32'38.2"N, 16°24'37.6"W) dans le parc national du Banc d'Arguin (PNBA) en Mauritanie ; Système d'Ivindo/Ogôoué à Makokou-Zoatab (0°34'43 "S, 12°51'21.16"E) au Gabon et la rivière de Wouri à Douala (04°04'20" N, 09°40'50.8" E) au Cameroun.

Pour comparer ces individus avec ceux du Maroc, nous avons utilisé les données métriques suivantes : (SL), (HL), (ED), (SnL), (IoW), (PrD), (PrP), (PrV), (PrA), (CPL), (DFL), (AFL), (BD) et (CPD).

Les analyses en composantes principales des données métriques sur les axes 1 et 2, incluant les populations du Maroc, de la Mauritanie, du Cameroun et du Gabon (Figure 53) permettent de distinguer trois groupes principaux : le premier contient les deux populations de la Mauritanie (6 et 7), le second comprend les populations marocaines de la sebkha d'Imlili (1 et 2) et F₁ (5), tandis que le troisième groupe comprend la population marocaine de l'oued Aabar (3 et 4) et les populations d'Afrique Centrale (8 et 9).

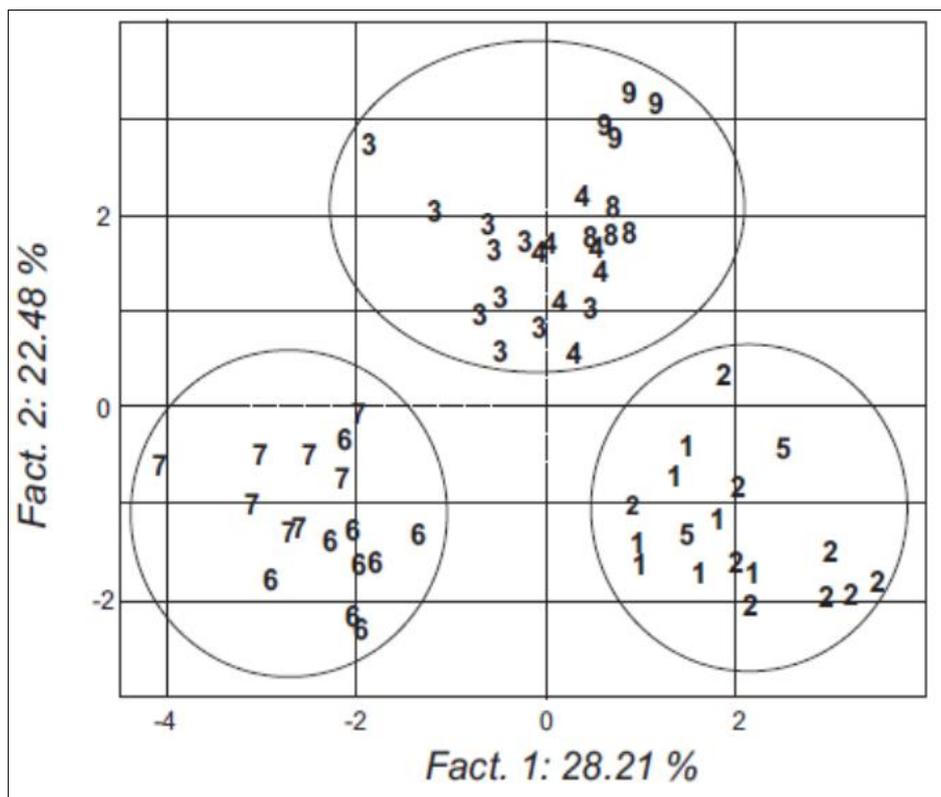


Figure 53 : Diagramme de l'analyse en composantes principales des caractères métriques sur les axes 1 et 2 : 1= sebkha d'Imlili (trou 35), 2= sebkha d'Imlili (trou 121), 3= Oued Aabar (grands), 4= Oued Aabar (petits), 5= F₁, 6= Teichott, 7= R'Gueiba, 8= Gabon et 9= Cameroun.

Les analyses morphométriques ont montré que les deux individus F_1 étaient regroupés avec les poissons des deux trous de la sebkha Imlili (35 et 121) malgré leurs différences de taille (F_1 ne mesuraient que 50 et 50,4 mm de SL). Néanmoins, comme les poissons vivaient dans des environnements et des régimes différents, nous nous attendions à quelques différences morphologiques entre les individus des deux populations. En particulier, nous nous attendions à des différences dans l'appareil à mâchoire pharyngée, qui est très variable et qui s'adapte rapidement chez cette famille de poissons et qui est considéré comme l'une des principales innovations clés évolutives ayant contribué à la diversité remarquable de cette famille de poissons (Günter *et al*, 2013). Dans les installations d'élevage, F_1 ne se nourrissent que des granulés d'aquaculture, alors qu'à la sebkha d'Imlili, les poissons se nourrissent des organismes périphtes. Cependant, malgré cette différence majeure dans le régime alimentaire, les poissons des deux populations présentent la même forme et le même type de dents. Seuls le nombre de dents sur les mâchoires supérieure et inférieure, le nombre de rangées de dents internes et la taille de l'os pharyngien inférieur diffèrent entre les individus des deux populations, mais il convient de noter que ces caractères dépendent probablement de la taille et de l'âge du poisson.

Les différenciations morphologiques entre les populations de la sebkha d'Imlili les autres populations peuvent avoir deux origines différentes mais non exclusives. Premièrement, ils peuvent être dus aux différences de conditions environnementales et notamment de la nature et de la quantité de nourriture disponible. *Coptodon guineensis* est une espèce qui se nourrit de crevettes, de bivalves, de plancton et de détritus (Diouf, 1996). À la sebkha d'Imlili, le seul aliment disponible est rare et consiste uniquement en organismes périphtes (algues ou bactéries) qui se développent au fond (sable) ou sur les rochers forçant le poisson à brouter et à le manger de manière permanente. Cela pourrait expliquer pourquoi les poissons de sebkha d'Imlili ont une forme de tête différente (adaptée au pâturage ou au sable filtrant) et une petite taille maximale. Les adaptations morphologiques au régime alimentaire ont été rendues possibles grâce à l'extraordinaire plasticité du crâne et de la mâchoire des Cichlidae et au faible nombre de gènes mis en jeu. La deuxième hypothèse pour expliquer ces différences est de considérer qu'elles ont une origine génétique, des forces sélectives (comme la quantité et la nature des aliments) pourraient avoir pour effet de modifier génétiquement par sélection ces populations.

IV.5.1.4. Etude des microsatellites de la population de *C. cf guineensis* de la sebkha d'Imlili.

Les microsatellites (ou SSR : Simple Sequence Repeats) sont des répétitions en tandem de motifs d'ADN, composés de 1 à 6 paires de bases présentes chez tous les organismes vivants. Les premières descriptions de motifs microsatellites datent de 1989 (Tautz, 1989). Ces derniers permettent le développement de marqueurs hautement polymorphes (variation basée sur le nombre de répétitions), multi-alléliques et codominants (distinction des homozygotes et des hétérozygotes), ils constituent donc un outil de choix en génétique des populations (Brondani *et al*, 1998).

Nous avons utilisé des microsatellites pour évaluer la structure génétique de l'assemblage unique de populations de poissons au niveau de la sebkha d'Imlili (Agnès *et al*, 2018).

a. Matériel et méthodes

1 µg d'ADN génomique total a été isolé chez les individus et envoyé à GenoScreen France (www.generoscreen.com) pour développer des bibliothèques de microsatellites à travers 454 pyroséquençage GS-FLX Titanium de banques d'ADN enrichi (Malauza, 2011). Brièvement, l'ADN total a été enrichi pour des motifs répétés AG, AC, AAC, AAG, AGG, ACG, ACAT et ATCT et ensuite amplifié dans un appareil à PCR. Les produits de la PCR ont été purifiés et quantifiés, les bibliothèques GS-FLX ont été construites conformément aux protocoles manufacturiers, et séquencés sur GS-FLX-PTP. Le programme de bioinformatique QDD (Megléczy, 2010) a été utilisé pour filtrer la redondance afin d'aboutir à un ensemble final de séquences à partir duquel il était possible de concevoir des amorces.

Enfin, parmi les 5347 séquences comprenant un motif microsatellite, 128 ensembles d'amorces ont été conçus et un sous-groupe de 47 paires d'amorces a été testé pour l'amplification de 8 échantillons d'ADN. Les ensembles d'amorces ont été jetés s'ils n'ont pas été amplifiés ou ont conduit à plusieurs fragments. Ensuite, 24 locus microsatellites issus d'ensembles d'amorces validées ont été sélectionnés pour l'étude du polymorphisme sur 15 échantillons d'ADN.

➤ Protocole d'amplification d'ADN pour l'étude des microsatellites

Des amplifications PCR ont été réalisées dans des réactions de 25 µl contenant :

- 20 ng d'ADN matrice,
- 1 µl tampon de réaction,
- 37,5 pmoles de MgCl₂,

- 6 pmoles de dNTP,
- 10 pmoles d'amorce fluorescente,
- 10 pmoles d'amorce et 1 U Taq de polymérase (FastStart-Roche Diagnostics).

La PCR de 40 cycles consistait en :

- Une dénaturation initiale à 95°C pendant 10 minutes.
- Une dénaturation à 95°C pendant 30 secondes.
- Une hybridation à 55°C pendant 30 secondes,
- Une extension à 72°C pendant 1 minute.
- Une extension finale à 72°C pendant 10 min.

Chaque amplification microsatellite a été diluée avec H₂O (1/50 dilution), mélangée avec Hi-Di Formamide et GeneScan 500 LIZ Size Standard (Applied Biosystems). Les fragments ont été séparés en utilisant un analyseur d'ADN (Applied Biosystems 3730XL). Les allèles ont été notés en utilisant le logiciel GeneMapper v5.0 (Applied Biosystems). Enfin, 16 marqueurs (Tableau 11) ont été sélectionnés pour le génotypage de population (Agnès *et al*, 2018).

Tableau 11 : Amorces utilisées pour l'observation de la variabilité des 16 loci microsatellites étudiés et la nature de leurs séquences répétées respectives.

Locus	Amorce amont	Amorce aval	Répétition
M-02	AGCTGCCTAATGCTCTCAGC	CTGACCCACTACTCCGGAAC	Ctt
M-07	AAATTGCGTACCCAGAGACA	TGTGAGATAGCAGCATTCTGAG	Ca
M-11	CTGATGATGTGCACTTTGAAGTTA	TGAATAGGGGCACCTTTCTGA	Ag
M-14	TGAATCTGTGTCCACCACTAAG	TGCCATGTATGGTTTGCTTT	Agg
M-17	CGCAACCGTCTCTGAACTG	AATGGACGTTTCTAGCCGTG	Ag
M-20	AATGAGTTTGAAAATTGGCCC	AAGACATGTTAAAAGCCTAAAGGG	Gt
M-23	TGATAGAGAACCAAAACATTGCAG	AGTGAGAGCTCTTTGGGGAA	Ac
M-27	CAAATAGCGTTTAGGAGCCG	TAGGCAGACTGCTGTTGTGCG	Ac
M-30	TAGCTGTAACAAAACAAATTTCCC	TCTAGTCTTGAGGATTTGTTAGGG	Ttacc
M-33	CAGGTGTGCATTCCCTTCTCA	TCCCTCTCCTCCCTCTGTT	Ca
M-36	TCAGGAATGAAAAGATTTAAAATAGAA	CAATGACTTTTACCTTTAACTCAACA	Atct
M-38	TTCAGAAGACACGCATGAACA	CCAATCCTAACCTTGTTGGTCC	Ac
M-41	ACCCTACTTAGCTTGCTGCG	TCTACTGATGTCATTAAGGGTGGA	Tgga
M-45	GAAGTCCCAGCTGAAGCAGA	ACTGAGGATCGACATGGAGG	Atc
M-46	TCAAGTCGCTTAGATCTTTGTTATG	ATGCCAAGCCTCCATTCTAA	Tcaa
M-47	AGGCAGAAATAGGGCATTGA	AAGTCTCGAGCCACCTTCTTT	Atct

b. Résultats

Les nombres d'allèles observés dans les 16 loci étudiés dans les différents échantillons sont résumés dans le tableau 12. Trois loci étaient monomorphes M11, M14 et M17. Un total

de 53 allèles différents a été détecté sur les 13 locus polymorphes. Le plus grand nombre d'allèles a été détecté pour le locus M-41 (8 allèles) et le plus faible pour les loci M-07, M-20, M-23, M-33 et M-38 (2 allèles) (Tableau 12) (Figure 54).

Tableau 12 : Fréquences alléliques observées à 13 loci microsatellites dans 4 échantillons prélevés dans les marais, et dans les trous d'eau 121, 35 et 37.

Locus	Allèles	Populations			
		Marais	121	35	37
		10	31	52	27
<i>N</i>					
M02	158	0.25	0.42	0.33	0.41
	161	0.05	0.00	0.00	0.00
	164	0.70	0.58	0.67	0.59
M07	177	0.55	0.16	0.01	0.04
	179	0.45	0.84	0.99	0.96
M20	256	0.00	0.60	0.45	0.22
	258	1.00	0.40	0.55	0.78
M23	145	0.00	0.26	0.26	0.37
	153	1.00	0.74	0.74	0.63
M27	166	0.00	0.06	0.00	0.04
	170	0.65	0.77	0.89	0.93
	174	0.35	0.16	0.11	0.04
M36	152	0.40	0.50	0.42	0.35
	204	0.00	0.16	0.24	0.17
	212	0.50	0.23	0.11	0.41
	216	0.00	0.02	0.00	0.00
	220	0.10	0.05	0.23	0.07
	224	0.00	0.05	0.00	0.00
M30	195	0.10	0.19	0.14	0.19
	210	0.35	0.00	0.08	0.09
	215	0.00	0.00	0.04	0.04
	220	0.55	0.81	0.74	0.63
	225	0.00	0.00	0.00	0.06
M33	223	1.00	1.00	0.75	0.76
	229	0.00	0.00	0.25	0.24
M38	100	0.35	0.00	0.06	0.07
	104	0.65	1.00	0.94	0.93
M41	97	0.25	0.00	0.01	0.02
	113	0.00	0.00	0.13	0.04
	117	0.00	0.03	0.00	0.04
	121	0.00	0.00	0.12	0.19
	129	0.70	0.76	0.68	0.57
	133	0.00	0.21	0.06	0.13
	137	0.00	0.00	0.00	0.02
	141	0.05	0.00	0.00	0.00
M45	152	0.45	0.27	0.13	0.20

	179	0.00	0.03	0.01	0.06
	182	0.00	0.24	0.24	0.31
	185	0.25	0.05	0.15	0.07
	188	0.00	0.23	0.10	0.00
	194	0.30	0.18	0.37	0.35
M46	200	0.00	0.03	0.07	0.19
	208	0.00	0.06	0.01	0.00
	212	0.10	0.06	0.01	0.00
	216	0.85	0.74	0.90	0.74
	220	0.05	0.10	0.00	0.07
	224	0.00	0.00	0.01	0.00
M47	176	0.00	0.02	0.01	0.07
	180	0.00	0.05	0.00	0.00
	184	0.00	0.21	0.17	0.28
	188	0.00	0.03	0.00	0.04
	200	1.00	0.66	0.82	0.61
	204	0.00	0.03	0.00	0.00

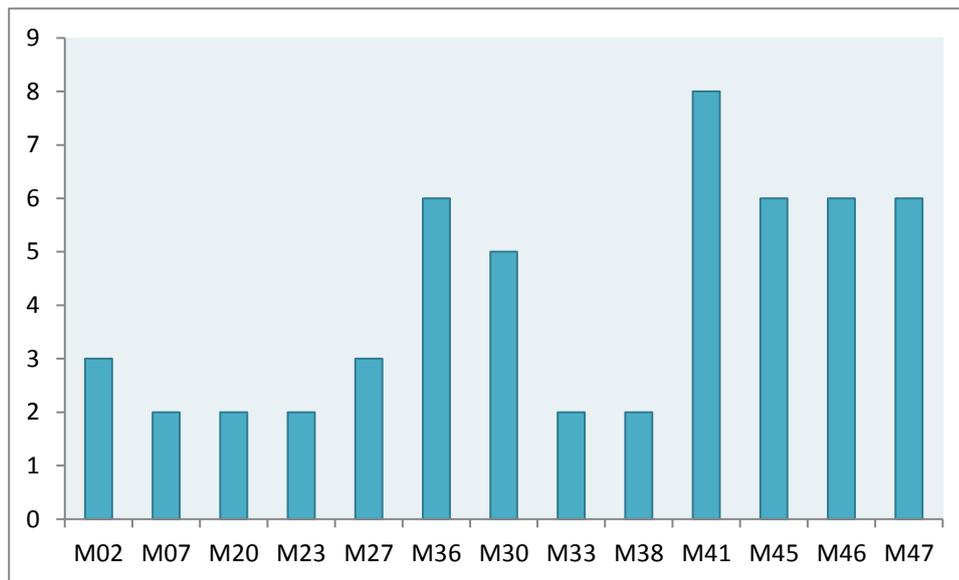


Figure 54 : Nombre d'allèles observés au niveau des 13 loci microsatellites.

L'étude des microsatellites a permis de montrer que le fonctionnement de la sebkha d'Imlili n'était pas aléatoire. Au contraire, les populations des poissons sont structurées en métapopulation (Agnèse *et al*, 2018). De plus l'espèce ressemble beaucoup à *Coptodon guineensis* (dont les plus proches représentants avérés sont dans la Mauritanie à plus de 430 Km plus au Sud ou dans l'oued Aabar à plus de 680 Km au Nord). La divergence génétique entre les individus de la sebkha d'Imlili et ceux des autres populations testées n'est que de 0.2%, ce qui est beaucoup pour de simples populations et peu pour des espèces distinctes.

Les Poissons présents dans la sebkha d'Imlili appartiennent à une espèce euryhaline *Coptodon cf guineensis*. La présence de cette espèce dans un tel environnement indique que, par le passé, cette sebkha était probablement une lagune, ce qui semble confirmé par sa position à seulement 15 km à l'Est de l'océan Atlantique. Habituellement, les poissons qui se trouvent dans le désert, qu'ils occupent une guelta, une poche d'eau alimentée par une source correspondant généralement à une oasis ou à un oued, sont considérés comme formant une seule population. L'étude des microsatellites a permis de montrer que le fonctionnement de la sebkha d'Imlili n'était pas aléatoire. En effet, les poissons des trous d'eau étudiés (Marais et les 3 poches d'eau 35, 37 et 121) étaient génétiquement différenciés. Bien que tous ces points d'eau (y compris le marais) soient périodiquement mis en contact en cas de pluies extrêmes, se produisant généralement environ une fois par an, chaque population des différents trous d'eau conserve un certain niveau d'intégrité génétique. Ainsi, tous les poissons de la sebkha d'Imlili ne forment pas une seule population, mais plutôt une métapopulation.

Une métapopulation est un ensemble de populations d'individus d'une même espèce séparées spatialement ou temporellement et étant interconnectées par la dispersion. La persistance d'une population dépend : des interactions spécifiques, des caractéristiques écopaysagères, des phénomènes de stochasticité démographique et environnementale. Au sein d'une métapopulation la population d'un patch d'habitat peut s'éteindre et ce dernier peut ensuite être recolonisé grâce à une dispersion au départ d'autres patches d'habitat. La métapopulation dans son ensemble peut alors être stable même si certaines parties fluctuent. Sa persistance dépend donc d'un équilibre stochastique entre les extinctions locales et la recolonisation de sites vacants. Cependant, l'isolement et l'éloignement progressif des habitats peuvent entraîner un risque important d'extinction sans possible recolonisation et disparition de la métapopulation. Cette structure métapopulationnelle peut être considérée comme une bonne nouvelle du point de vue de la conservation du poisson de la sebkha d'Imlili.

Deuxième partie :

Les parasites

I. Introduction

Les parasites sont des organismes vivants, qui se développent aux dépens d'un hôte, pouvant lui porter préjudice sans jamais le tuer (Foin, 2005). Cependant, le fait que les parasites soient peu ou pas visibles a longtemps fait ignorer leur existence (Combes, 1995). Leur faible contribution en terme de biomasse a fait que leur rôle dans le fonctionnement des écosystèmes a longtemps été considéré comme trivial (Combes, 2001). Le parasitisme peut se définir comme une association hétérospécifique obligatoire et durable dont une espèce, l'hôte sert de milieu à l'autre, le parasite. L'intérêt d'un parasite, n'est donc pas de tuer son hôte, mais d'en tirer profit le plus longtemps possible.

Dans le règne animal, la majorité des espèces libres sont parasitées ; il existerait donc plus d'organismes parasites que d'organismes libres (Price, 1980), pourtant seules 40% des espèces connues dans le monde du vivant sont des parasites (Dobson *et al*, 2008). Les parasites sont donc omniprésents, génération après génération, et chaque animal libre peut subir une infestation par un parasite, voire par un cortège de parasites. Certains sont même parasites de parasites : on les appelle des hyperparasites.

Les parasites peuvent être classés en fonction de leur localisation chez l'hôte et en fonction de leur cycle biologique :

1- Selon leur localisation chez l'hôte

On distingue trois catégories de parasites (Euzet et Combes, 1980) :

- Les ectoparasites qui vivent sur l'hôte en contact direct avec le milieu extérieur.
- Les mésoparasites qui vivent à l'intérieur de l'hôte mais dans des organes en communication directe avec le milieu extérieur (ex : les parasites intestinaux).
- Les endoparasites qui vivent à l'intérieur des tissus, des espaces intracellulaires ou bien dans le système sanguin. Ces derniers sont entièrement enfermés dans l'hôte et ne peuvent communiquer avec le milieu extérieur que par effraction (ils doivent, obligatoirement, percer une ou plusieurs parois pour sortir de l'hôte).

2- Selon leur cycle biologique

Les parasites sont caractérisés par leur cycle de développement qui peut être soit direct ou monoxène ou soit indirect ou hétéroxène.

Les parasites à cycle monoxène sont dits autogéniques car leur cycle ne comporte qu'un seul hôte, ils complètent leur cycle au sein d'un seul écosystème.

Les parasites à cycle hétéroxène sont dits allogéniques car leur cycle de développement comporte plusieurs hôtes dont l'hôte définitif, ils utilisent un ou plusieurs écosystèmes pour compléter leurs cycles de vie (Esch et Fernández, 1993).

Holmes (1979) estime que tous les parasites ont un large spectre d'hôtes sur lesquels ils peuvent s'installer. Ainsi, il existerait des cas où le parasite peut infester un hôte mais ne jamais devenir mature, et ceux dans lesquels il se développe véritablement. Par contre pour Euzet et Combes (1980) et Combes (1995) les mécanismes responsables de la mise en place des systèmes hôte-parasite relèvent du concept de «filtres écologiques» (qui vont exclure successivement les espèces hôtes qui sont hors de l'angle des exigences aussi bien écologiques qu'éthologiques du parasite).

L'originalité du parasitisme est que le parasite occupe un biotope vivant taxonomiquement défini ; ce milieu représente à la fois sa nourriture et le biotope où il vit (Euzet et Combes 1980). Certains, ne se rencontrent que chez un hôte particulier et seulement chez lui, ce qui suppose que ces parasites ont des exigences de survie ou de spécificité qui les lient à leurs hôtes : c'est la spécificité parasitaire. En effet, l'interaction entre l'hôte et son parasite ne perdure que grâce à la spécificité de ce dernier vis à vis de son hôte (Euzet et Combes, 1981).

La spécificité parasitaire correspond donc à la restriction des taxons parasites à certaines espèces hôtes (Rhode, 1993). On distingue trois principaux types de spécificité (Euzet et Combes, 1980) :

- La spécificité oïxène ou stricte où une espèce parasite ne peut vivre que chez une seule espèce hôte.
- La spécificité sténoxène ou étroite pour les espèces qui parasitent des espèces hôtes taxinomiquement ou phylogénétiquement apparentées.
- La spécificité euryxène ou large qui est celle des parasites pouvant se rencontrer chez de nombreux taxons dont la ressemblance est plus écologique que systématique.

Les deux derniers points de la définition d'Euzet et Combes (1980) ont été modifiés par Cairra *et al* (2003) qui considèrent quant à eux que la sténoxénie est subdivisée en 2 catégories:

- La mésosténoxénie qui renvoie à un taxon parasitant plus d'une espèce hôte mais qui est inféodé à un seul genre d'hôtes.

- La métasténoxénie qui se réfère à un taxon parasitant plus d'un genre hôte mais qui est inféodé à une seule famille d'hôtes.
- L'euryxénie caractérise un taxon parasitant plus d'une famille d'hôtes.

L'une des raisons pour lesquelles un parasite est oïxène plutôt que sténoxène ou euryxène réside dans la parenté des hôtes qui dépend elle-même de leur génome (Euzet et Combes, 1980 ; Rhode, 1993). Un parasite peut changer sa spécificité d'un état à un autre en infestant un hôte qui satisfait ses exigences en l'absence de son hôte habituel. La spécificité parasitaire peut donc être utilisée comme borne d'identification systématique des hôtes.

D'autres théories tentent d'expliquer la spécificité parasitaire en considérant des facteurs écologiques (ex : compétitions inter- ou intra-spécifiques) et génétiques.

Par ailleurs, l'étude des parasites a aussi pris une importance considérable à cause des rôles importants qu'ils jouent dans la structuration des communautés animales en influençant par exemple la compétition inter-spécifique, la diversité biologique des hôtes (Poulin, 1999), leur physiologie (Thompson et Kavaliers, 1994), ou leur comportement (Barber, 2000). Le rôle des parasites a été mentionné dans la sélection sexuelle chez de nombreux hôtes, c'est l'hypothèse d'Hamilton-Zukée mise à propos des oiseaux (Hamilton et Zuk, 1982), cette hypothèse a été étendue à d'autres organismes (MacLennan et Brooks, 1991 ; Møller *et al*, 1999), et aussi bien sûr aux poissons et plus particulièrement aux Cichlidae (Taylor *et al*, 1998 ; Maan *et al*, 2008 ; Raeymaekers *et al*, 2013).

Enfin, l'étude des parasites tient compte de la diversité parasitaire, qui comme la biodiversité en général, se mesure par le nombre total d'espèces différentes qui vivent chez les individus hôtes. La richesse spécifique, quant à elle correspond au nombre d'espèces parasites recensées chez une espèce hôte donnée, elle est directement héritée de l'espèce hôte ancestrale et va ensuite évoluer (Pariselle *et al*, 2003 ; Vanhove *et al*, 2016) :

❖ Augmenter

- Soit par capture de nouveaux parasites (transfert latéral) venant d'autres espèces hôtes,
- Soit par spéciation (synxénique «sur place») des espèces parasites présentes.

❖ Diminuer

- Soit par absence d'adaptation lors de changements du milieu [milieu réel (l'hôte par exemple migre des eaux douces vers le milieu marin, les parasites ne

supportant pas la salinité), ou bien évolution du milieu hôte qui devient impropre pour le parasite à cause de la spécificité].

- Soit par hasard si l'espèce hôte est soumise à un événement de type «bottleneck» (les parasites ayant en général une répartition surdispersée chez leurs hôtes).

II. Les parasites étudiés

Dans notre travail, nous nous sommes limités à l'étude des Monogènes parasites branchiaux des poissons Cichlidae du Maroc. En effet le système Monogène/poisson est un excellent modèle d'étude pour les raisons suivantes :

- 1- ces Monogènes sont ectoparasites monoxènes avec une spécificité oïoxène ;
- 2- d'après Bilong Bilong (1995) et Pariselle (1996), les Monogènes parasites constituent un bon exemple pour l'étude de la spécificité parasitaire et de la coévolution des hôtes et de leurs parasites ; ils sont aussi d'excellents marqueurs biogéographiques puisqu'ils peuvent servir à la reconstitution de l'histoire de leur biotope (Pariselle *et al*, 2011 ; Vanhove *et al*, 2016).

II.1. Généralités et classification des Monogènes

Les Monogènes appartiennent au :

Phylum des Plathelminthes Gegenbaur, 1859

Les Plathelminthes sont des invertébrés pour la plupart parasites, hermaphrodites à symétrie bilatérale et aplatis dorso-ventralement. Ils sont acéломates, dépourvus d'anus et de système circulatoire, et leur système excréteur est composé de protonéphridies. Ce phylum regroupe au moins 20000 espèces (Caira et Littlewood, 2001) avec une grande diversité morphologique, d'habitat, de biogéographie et de stratégies de vie (Littlewood *et al*, 1999) mais ce nombre reste sous-estimé en raison :

- de la description des parasites uniquement réalisable après identification des espèces hôtes
- et de leur petite taille, rendant leur identification difficile, même lorsque les espèces hôtes sont bien connues (Poulin et Morand, 2000).

Classiquement, les Plathelminthes sont subdivisés en Turbellariés, organismes en majorité libres, et en trois classes parasites : les Trématodes, les Cestodes et les Monogènes.

Classe des Monogenea Carus, 1863

Les Monogènes sont le plus souvent ectoparasites, généralement non pathogènes (Schmidt et Roberts, 1989 ; Bakke *et al.*, 1992).

Cette classe comporte des espèces caractérisées par :

- Un cycle de vie direct à un seul hôte (monoxène, Figure 54).
- Un corps non segmenté, de petite taille (taille dépassant rarement 3 centimètres).
- La présence d'un organe de fixation postérieur appelé opisthohapteur où se différencient des pièces sclérifiées : les crochets associés ou non à des ventouses ou des pinces.
- La présence d'un organe d'adhésion antérieur, le prohapteur, où on observe les glandes céphaliques.
- La présence des organes reproducteurs des deux sexes au sein d'un seul individu (hermaphrodisme).

La classification des Monogènes s'appuie sur l'anatomie interne (nombre et forme des gonades, des branches intestinales, etc.) et sur la structure des pièces sclérifiées du hapteur (crochets périphériques ou uncinulus, barres transversales qui articulent une ou deux paires de crochets plus grands (anchors), etc.) qui permet de distinguer deux sous-classes :

1- Sous-classe des Polyopisthocotylea Odhner, 1912

Les Polyopisthocotylea, (Figure 55) se rencontrent sur les branchies des poissons principalement en milieu marin, à l'exception de la famille des Diplozoidae, dont le représentant le plus connu est *Diplozoon paradoxum* Nordman, 1832, parasite de Cyprinidae. On les trouve également comme mésoparasites dans la vessie urinaire d'amphibiens d'eau douce, on signale aussi l'espèce *Oculotrema hippopotami* Stunkard, 1924 qui vit sous la paupière des hippopotames. Ce sont des parasites hématophages de quelques millimètres à trois centimètres de long qui se caractérisent par la présence d'un canal génito-intestinal, et par l'absence des tâches oculaires. Au stade larvaire, le hapteur est armé de crochets et de crochetons et subit une nette métamorphose au cours du développement post-larvaire. Le hapteur des adultes est composé de ventouses en nombre variable et de crochets ou pinces, les crochetons périphériques sont généralement absents.

Cette sous-classe comprend quatre ordres :

- Ordre des Chimaericolidea Brinkmann, 1942.
- Ordre des Diclybothriidea Bychowsky et Gusev, 1950.
- Ordre des Mazocraeidea Price, 1936.

➤ Ordre des Polystomatidea Gamble, 1896.

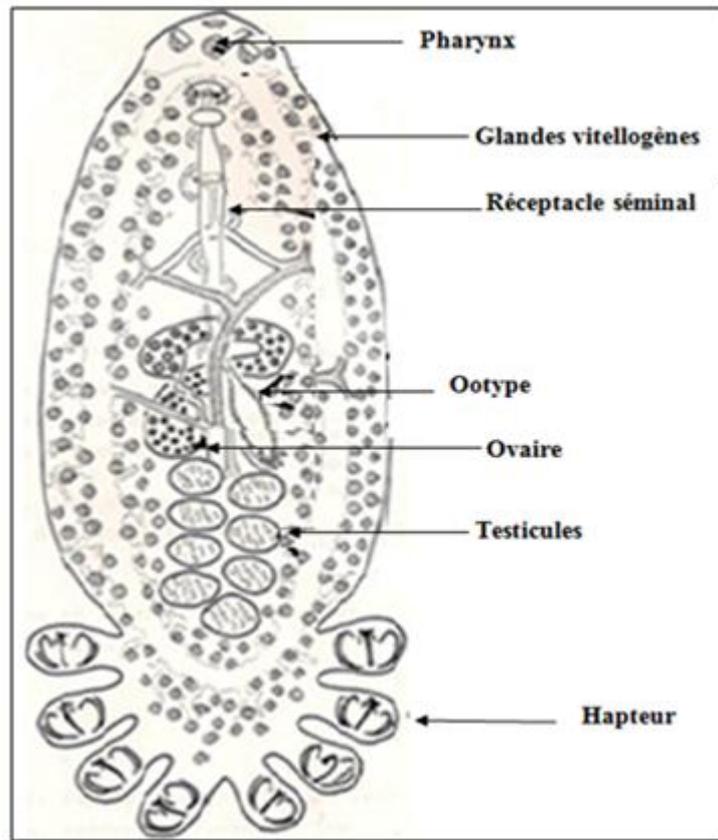


Figure 55 : Schéma général d'un Polyopisthocotylea.

2- Sous-classe des Monopisthocotylea Odhner, 1912

Les Monopisthocotylea sont en général de très petite taille, (0,2 à 1 mm), ils sont parasites de poissons, principalement ectoparasites, on les trouve donc sur la peau, les nageoires et les branchies, mais ils peuvent aussi être mésoparasites au niveau dans la cavité orale, dans le système urogénital (*Urogyrus* Bilong Bilong, Birgi et Euzet, 1994), dans les narines ou bien dans l'estomac (*Enterogyrus* Paperna, 1963). Certains *Amphibdella* Chatin, 1874 ont été trouvés dans le cœur (donc en endoparasites) de raies torpilles.

Les Monopisthocotylea se caractérisent par (Figure 56) :

- Un haptère muni de deux paires de grands crochets articulés aux barres transversales dorsales et ventrales et de 12 à 16 uncinuli périphériques (Figure 57).
- Présence souvent des tâches oculaires.
- Absence du canal génito-intestinal.

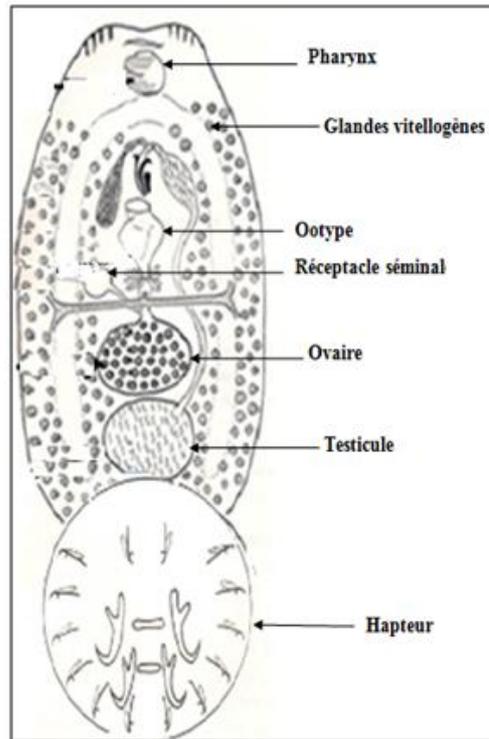


Figure 56 : Schéma général d'un Monopisthocotylea.

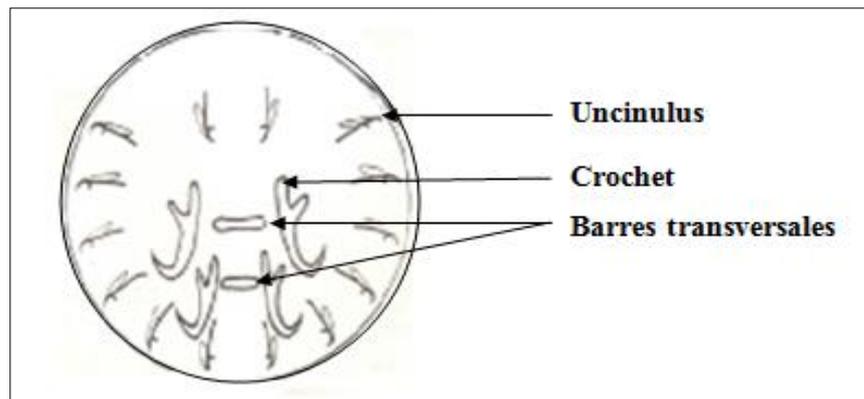


Figure 57 : Schéma général de l'opisthaptor d'un Monopisthocotylea.

La structure des pièces molles (soft parts) et de l'opisthaptor (hard parts) permet de différencier cinq ordres (Worms : www.marinespecies.org) (Figure 58) :

- Ordre des Monocotylidea Lebedev, 1988.
- Ordre des Capsalidea Lebedev, 1988.
- Ordre des Gyrodactylidea Bychowsky, 1937.
- Ordre des Dactylogyridea Bychowsky, 1937.

➤ Ordre des Montchadskyellidea Lebedev, 1988.

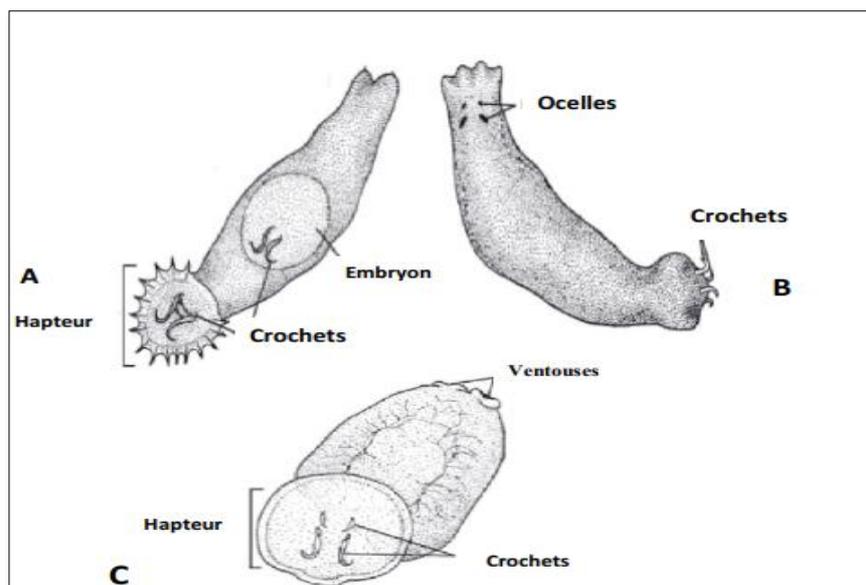


Figure 58 : Forme générale et haptors de quelques Monopisthocotylea. A : Gyrodactylidae ; B : Dactylogyriidae et C : Capsalidae (Noga, 2010).

La sous classe des Monopisthocotylea est subdivisée en deux groupes :

Les Monopisthocotylea vivipares :

Les Monopisthocotylea sont en majorité ovipares, à l'exception de la famille des Gyrodactylidae Beneden et Hesse, 1864 qui comporte majoritairement des espèces vivipares. Ces dernières sont pour la plupart des ectoparasites, elles se rencontrent chez les poissons, les amphibiens, les crustacés et les céphalopodes. Elles se caractérisent par l'absence des tâches oculaires et par un haptor armé de 16 uncinuli et d'une paire de crochets articulés par une barre dorsale et une barre ventrale. Chez les Gyrodactylidae les larves sont retenues dans l'utérus jusqu'à ce qu'elles se transforment en juvéniles, chaque ovocyte fécondé donne naissance à quatre embryons que l'on trouve emboîtés l'un dans l'autre. Le premier qui né commence à se nourrir afin de libérer le second embryon, et cela se répète jusqu'à la libération du quatrième et dernier embryon ; les individus qui naissent sont identiques entre eux ainsi qu'à leurs géniteurs, et peuvent passer d'un poisson à l'autre (Cheng, 1986). C'est seulement après la libération des quatre embryons que le premier devient fertile et le processus se répète (Timothy *et al*, 2013).

Les Monopisthocotylea ovipares (Figure 59) : les adultes libèrent dans l'eau des œufs ovoïdes munis d'un opercule. La larve se développe dans l'œuf et éclos assez rapidement (en quelques jours) ; à l'éclosion, l'œuf libère une larve, l'oncomiracidium, ciliée

nageante et munie de crochets. L'oncomiracidium s'accroche d'abord à la peau d'un hôte (nouveau ou pas) puis migre souvent vers les branchies, où il se transforme finalement en jeune adulte (Buchmann et Lindenstrom, 2002) qui s'attache au filament branchial par son hapter. Pendant cette transformation de la larve en adulte, les cils disparaissent et le Monogène atteint sa maturité sexuelle avec la formation des appendices de copulation, de l'ovaire et du testicule.

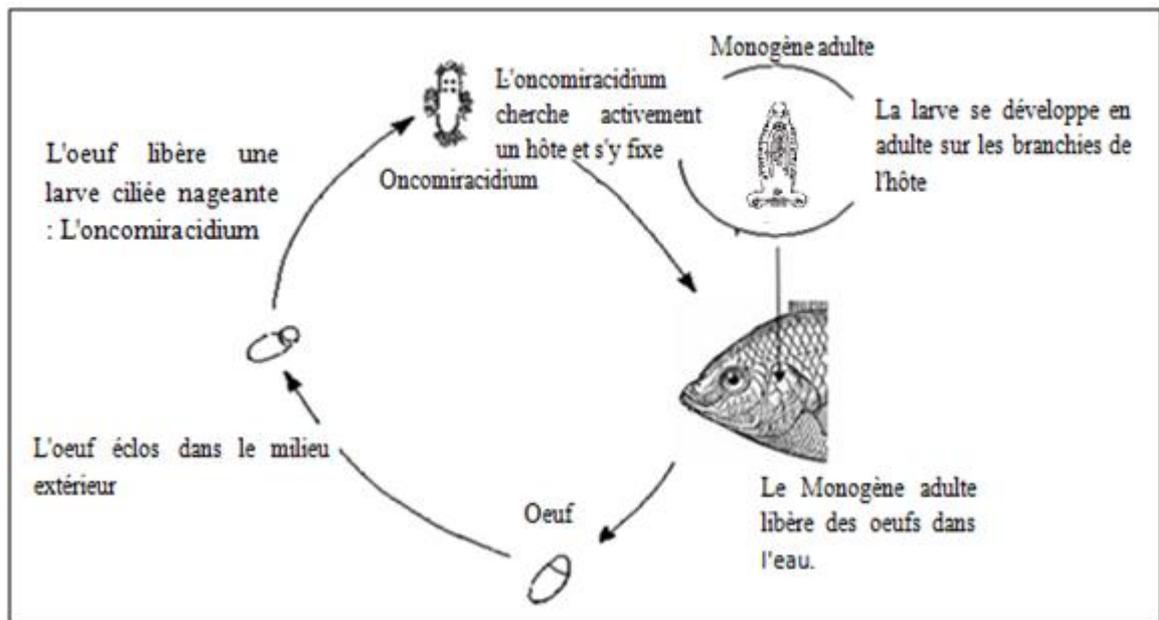


Figure 59 : Cycle de développement d'un Monogène Monopisthocotylea parasite branchial de poisson.

II.2. Les Monogènes étudiés

Les parasites étudiés appartiennent à :

Sous-classe des Monopisthocotylea Odhner, 1912,

Ordre des Dactylogyridea Bychowsky, 1937 caractérisé par (Oliver, 1987) :

- Organes glandulaires céphaliques présents.
- Lobes céphaliques présents ou absents.
- Intestin bifurqué à branches simples ou ramifiées, unies ou non à la partie postérieure.
- Un testicule post-ovarien.
- Organe copulateur sclérifié avec ou sans pièce accessoire.
- Un ou deux réservoirs prostatiques.
- Ouverture vaginale unique, médiane, submédiane ou latérale.

➤ Ovaire massif.

Famille des Ancyrocephalidae Bychowsky et Nagibina, 1968 caractérisée par (Pariselle et Euzet, 1997) (Figures 60 et 61) :

- Trois glandes céphaliques.
- Une paire d'ocelles postérieure à cristallin, et une paire d'ocelles antérieure inconstante.
- Deux paires de crochets (dorsale et ventrale), associées à 14 uncinuli.
- Deux barres transversales, une dorsale portant des auricules, et une ventrale.
- Un canal déférent dans la partie droite du corps.
- Un appareil copulateur mâle complexe avec un pénis associé à une pièce accessoire (parfois absente).
- La présence de réceptacle séminale.
- Un vagin sclérifié ou non.

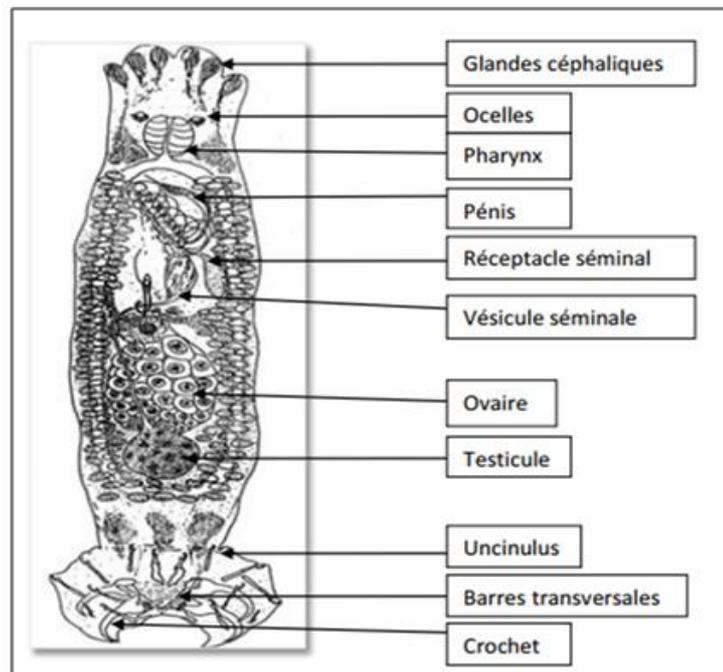


Figure 60 : Schéma général d'un Monogène Ancyrocephalidae : genre *Cichlidogyrus* Paperna, 1960 (Pariselle, 1995).

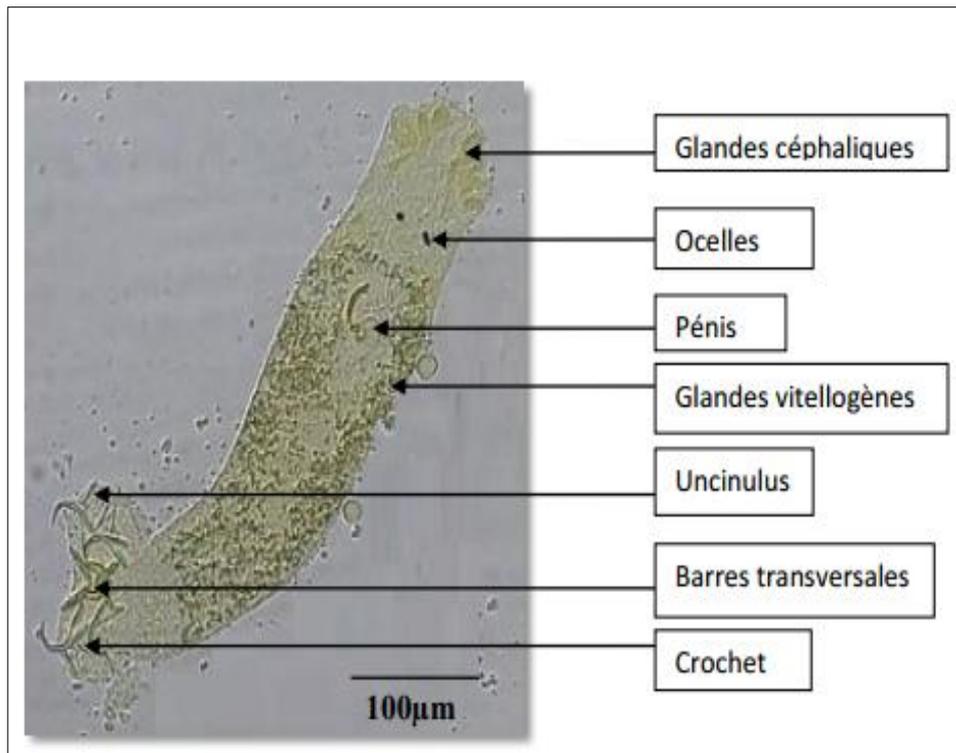


Figure 61 : Photo d'un *Cichlidogyrus*.

Cette famille compte, actuellement, 113 genres (Worms : www.marinespecies.org) dont onze sont parasites de Cichlidae (Tableau 12) avec neuf ectoparasites et deux mésoparasites (Pariselle, 2003) :

- *Gussevia* Kohn et Paperna, 1964, *Sciadicleithrum* Kritsky *et al*, 1989 et *Urocleidus* Mueller, 1936 en Amérique du Sud.
- *Haploleidus* Mueller, 1936 et *Onchiodiscus* Mueller, 1936 en Asie.
- *Cichlidogyrus* Paperna, 1960, *Scutogyrus* Pariselle et Euzet, 1995, *Onchobdella* Paperna, 1968, en Afrique de l'Ouest, en Afrique de l'Est et au Proche orient.
- *Enterogyrus* Paperna, 1963 mésoparasite décrit en Asie, en Afrique de l'Ouest, en Afrique de l'Est et au Proche-Orient.
- *Urogyrus* Bilong *Bilong et al*, 1994 mésoparasite des Cichlidae de l'Afrique de Centrale et de l'Afrique de l'Est (comm. pers. Dr. Pariselle A.).
- *Insulacleidus* Rakotofiringa et Euzet, 1983, décrit sur les hôtes de Madagascar.

Tableau 12 : Répartition géographique des genres de Monogènes parasites de Cichlidae (Pariselle, 2003).

	Madagascar	Asie	Afrique de L'Ouest	Afrique de L'Est	Proche Orient	Iran	Amérique du Sud
Ectoparasite							
<i>Insulacleidus</i>	+					?	
<i>Haplocleidus</i>		+				?	
<i>Onchiodiscus</i>		+				?	
<i>Cichlidogyrus</i>			+	+	+	?	
<i>Scutogyrus</i>			+	+	+	?	
<i>Onchobdella</i>			+			?	
<i>Gussevia</i>							+
<i>Sciadicleithrum</i>							+
<i>Urocleidus</i>							+
Méso-parasite							
<i>Enterogyrus</i>	?	+	+	+	+	?	?
<i>Urogyrus</i>	?	?	+	?	?	?	?

Nous pouvons voir une différence nette entre les ectoparasites et les mésoparasites au niveau de la répartition mondiale des genres de Monogènes décrits chez les Cichlidae. En effet, le genre *Enterogyrus* (mésoparasite) est présent en Asie, dans l'ensemble de l'Afrique et au Proche-Orient, alors que les genres ectoparasites sont tous strictement spécifiques des continents où ils vivent (Tableau 12).

Seuls 5 genres parasitent les Cichlidae africains dont trois sont branchiaux : *Cichlidogyrus*, *Onchobdella* et *Scutogyrus* (Pariselle, 1996).

Les parasites observés chez les Cichlidae marocains appartiennent tous au genre *Cichlidogyrus* qui présente les caractères suivants (Figures 60 et 61) :

- Deux barres transversales, une ventrale à deux branches mobiles reliées par des fibres musculaires transversales et une dorsale avec deux auricules caractéristiques du genre.
- Quatorze uncinuli.
- Testicule médian postérieur.
- Appareil copulateur avec pénis et pièce accessoire.
- Un réservoir prostatique.
- Réceptacle séminal présent.

- Ovaire médian pré-testiculaire.
- Conduit vaginal en partie sclérifié.
- Ouverture vaginale sub-latérale droite.

II.2.1. Matériel et méthodes

a. Etude de la morpho-anatomie

La récolte des parasites a été effectuée au laboratoire. Au préalable sur le terrain, les quatre arcs branchiaux du côté droit sont délicatement dégagés par deux incisions une dorsale et une ventrale, après avoir soulevé l'opercule :

- Deux arcs branchiaux sont placés dans des flacons pour la congélation.
- Les deux autres arcs branchiaux sont recouverts d'eau chaude à 60°C et mis dans des flacons qu'on agite fortement afin que les parasites se détachent. On laisse le liquide décanter pendant 10 minutes, on élimine le surnageant et on ajoute de l'éthanol absolu sur les arcs branchiaux pour la fixation et la conservation (Justine *et al*, 2012).

Pour les Monogènes congelés : après décongélation, les filaments branchiaux sont lavés dans une boîte de Pétri, à l'aide d'une pissette, afin de détacher les parasites qui se trouvent aussi bien sur les filaments branchiaux qu'éventuellement sur les branchiospines (Figure 62). L'eau de rinçage, ainsi que les filaments branchiaux sont examinés sous une loupe binoculaire (Leica ES2). Les Monogènes observés sont «pêchés» à l'aide d'une aiguille d'entomologie montée sur un mandrin d'horloger et montés ensuite, entre lame et lamelle dans une goutte de picrate d'ammonium glycériné (Malmberg, 1957) qui a l'avantage d'éclaircir les parties molles du parasite et de permettre une bonne observation des pièces sclérifiées (Pariselle et Euzet, 1994). Les préparations sont lutées avec du Glyceel. Les préparations ont été observées au microscope (Leica DM500) et l'identification des Monogènes est effectuée selon la clé détermination de Pariselle et Euzet (2009). Les dessins ont été réalisés à l'aide du logiciel Corel Draw X7.

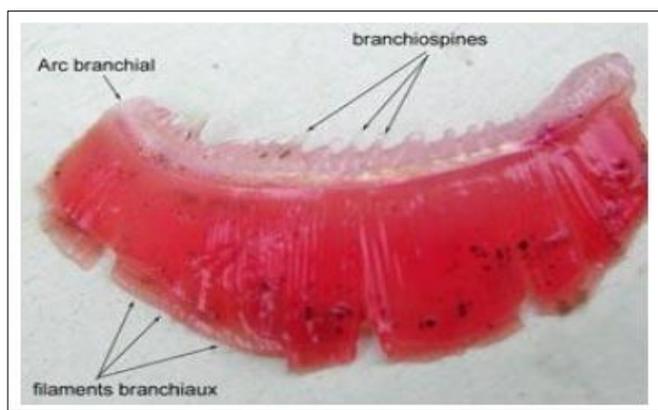


Figure 62 : Photo d'un arc branchial.

Pour l'identification des différentes espèces, nous avons tenu compte de la combinaison de l'ensemble des critères définis dans la Figure 63. En effet, nous avons utilisé les différentes mensurations des pièces haptoriales (crochets dorsaux et ventraux, barres transversales dorsale et ventrale et uncinulus) et du genitalia (appareil copulateur) (Figure 63). Les mensurations ont été effectuées grâce au logiciel «Image J». Toutes les mesures (moyennes, minimums et maximums) sont exprimées en micromètres (μm).

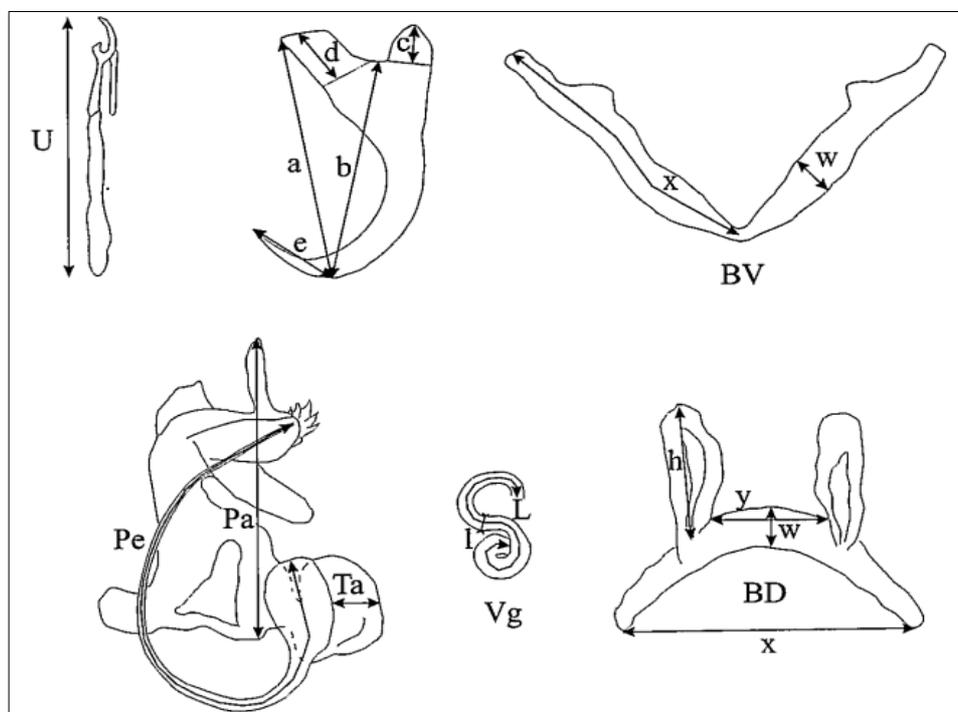


Figure 63 : Mensurations utilisées pour l'identification des Monogènes parasites (N'Douba et Pariselle, 1997). C= Crochet, BV= Barre transversale, BD= Barre dorsale, Pa= Pièce accessoire, Pe= Pénis, Ta= Talon, U= Uncinulus et Vg= Vagin.

b. Techniques et analyses moléculaires

Extraction de l'ADN

Les Monogènes, fixés à l'alcool et isolés comme précédemment, par rinçage des branchies, sont montés au laboratoire dans une goutte d'eau entre lame et lamelle afin de les identifier, puis ils sont transférés dans des tubes Eppendorf® contenant de l'éthanol absolu à 95° pour leur conservation. Pour extraire l'ADN, les parasites sont prélevés de l'éthanol puis transférés dans un bain d'eau distillée, afin de les hydrater de manière à rendre plus facile leur manipulation. Lors de cette étape, on prélève le parasite à l'aide d'une aiguille d'entomologie et on le dépose dans une gouttelette d'eau (15 µl) sur la paroi interne d'un tube Eppendorf®. Le spécimen est ensuite broyé à la main à l'aide d'un cône de micropipette dont l'extrémité a été préalablement arrondie à la flamme, le tout est stocké à -20°C. C'est ce broyat qui sera directement utilisé pour la réaction de PCR (Marchiori *et al*, 2015).

Amplification de l'ADN par PCR (Polymerase Chain Reaction)

La PCR standard a été effectuée avec deux amorces spécifiques du gène 28S ribosomique : C1 (Forward 5'-ACCCGCTGAATTTAAGCAT-3) et D2 (reverse 5'-TGGTCCGTGTTTCAAGAC-3) (Wu *et al*, 2005). Le protocole d'amplification avait commencé avec 2 min à 93°C pour la dénaturation initiale, suivie de 40 cycles de 30 s à 93°C, 30 s à 56°C pour l'hybridation, 1 min 30 s à 72°C pour l'élongation, et enfin une étape finale d'extension de 5 min à 72°C. Les volumes des différents réactifs étaient les suivants : 1 µl d'ADN, 4µl de Tampon, 1,2 µl de DNTP, 1,4 µl de MgCl₂, 0,8 µl de d'amorce F, 0,8 µl d'amorce R, 0,16 µl de la Taq et 10,64 µl d'H₂O soit un volume total de 20 µl.

La pureté et le rendement des produits d'amplification sont estimés par une migration de 20% de la PCR sur un gel d'agarose 1.5%. Les molécules d'ADN sont révélées au bromure d'éthyldium sur une plaque UV. Une PCR positive signifie la présence d'une bande à la taille attendue, identifiée par un marqueur de poids moléculaire.

Séquençage de l'ADN

Les séquences d'ADN ont été produites sur la plateforme de génotypage-séquençage de l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISE-M) (France) par un séquenceur Genomix (MGX) utilisant les mêmes amorces forward et reverse que pour la PCR (suivant les recommandations manufacturières). Nous avons obtenu des chromatogrammes qui nous ont permis la lecture de la succession des bases de l'ADN séquencé après traitement informatique.

Nettoyage et alignement des séquences

Le nettoyage et l'alignement des séquences obtenues pour chaque ensemble de données ont été réalisés en utilisant les alignements multiples de Clustal W (Thompson *et al*, 1994), incorporés dans le programme MEGA v. 6 (Molecular Evolutionary Genetics Analysis). Les distances p non corrigées ont été calculées en utilisant le programme MEGA V.6.

III. Résultats

Sur les 52 poissons examinés 35 étaient parasités et provenaient de 4 stations oued Drâa, Mrimima, guelta Zerga et oued Aabar (Figure 64).

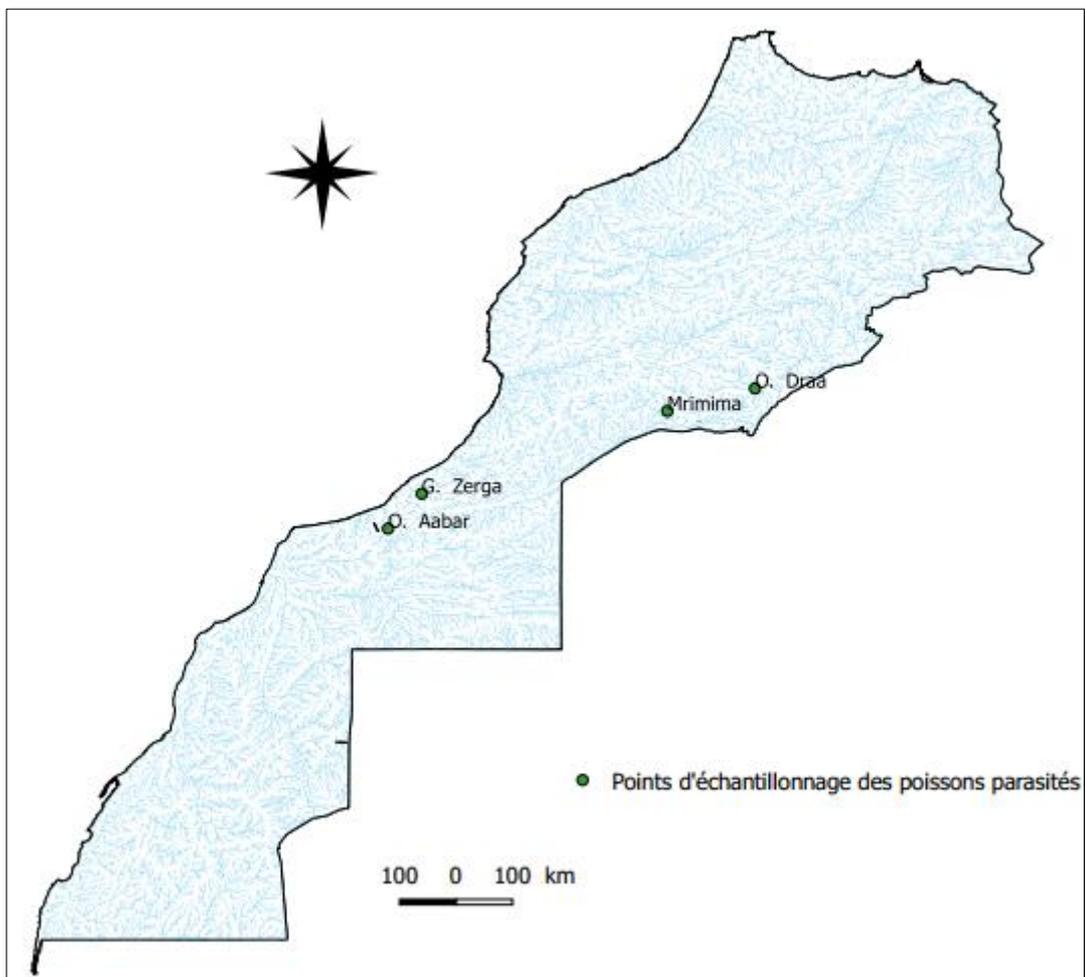


Figure 64 : Localisation des points d'échantillonnage des poissons parasités.

III.1. Identification des espèces étudiées

Cichlidogyrus cirratus

Nous avons trouvé 48 individus sur 16 poissons pêchés (14 *Oreochromis aureus* et 2 *Coptodon zillii*), au niveau des stations de l'oued Drâa, de Mrimima et de la guelta Zerga (Figure 64).

Cette espèce se caractérise par (Figures 65, 66 et 67) :

- Les crochets dorsaux possèdent une garde moyenne, un manche court et une lame courbée.
- La barre transversale dorsale porte des auricules développées insérées antérieurement sur la face ventrale.
- Les crochets ventraux sont semblables aux dorsaux en forme et en taille.
- La barre transversale ventrale est épaisse.
- Les uncinuli I et II à hampe peu développée de longueur inférieure à la lame
- Les uncinuli III à VI ont une hampe plus ou moins égale à la lame.

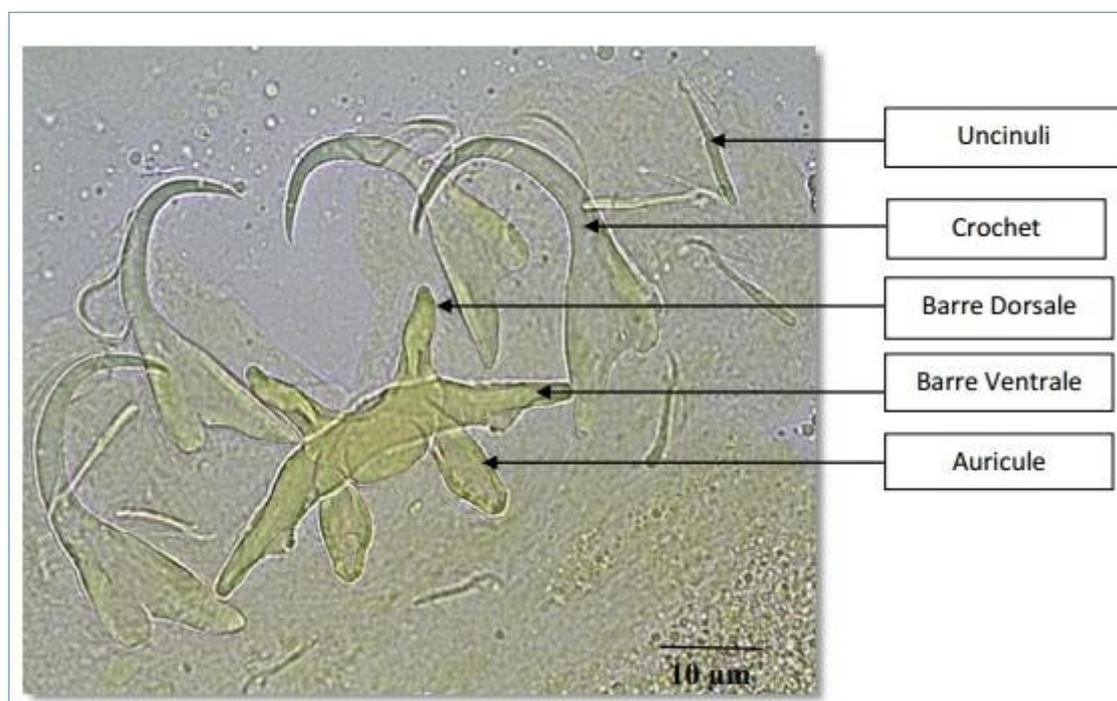


Figure 65 : Hapteur de *Cichlidogyrus cirratus*.

- Vagin fin et très sinueux.

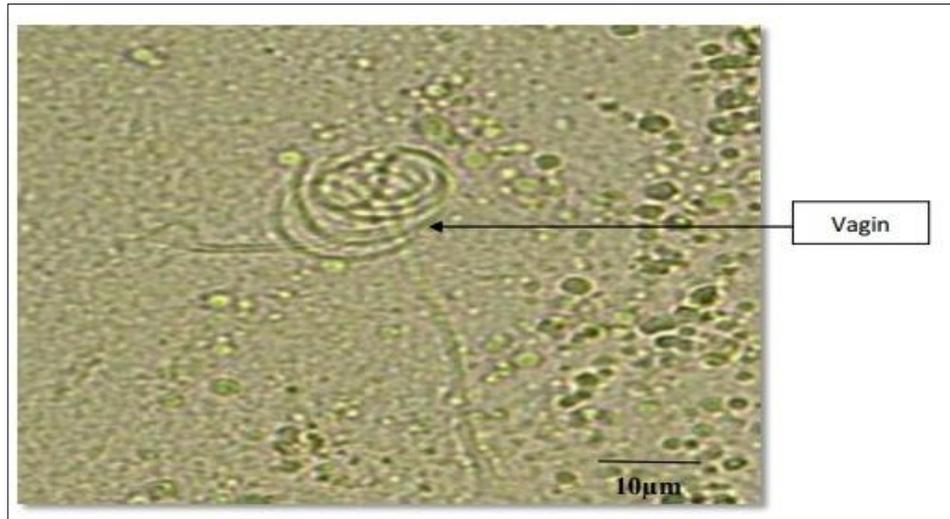


Figure 66 : Vagin de *Cichlidogyrus cirratus*.

- Pénis long et fin, courbé.
- Pièce accessoire rectiligne ou peu courbée, l'extrémité est en forme de crochet.
- Talon très développé au niveau de l'ampoule basale du pénis (Figure 67).

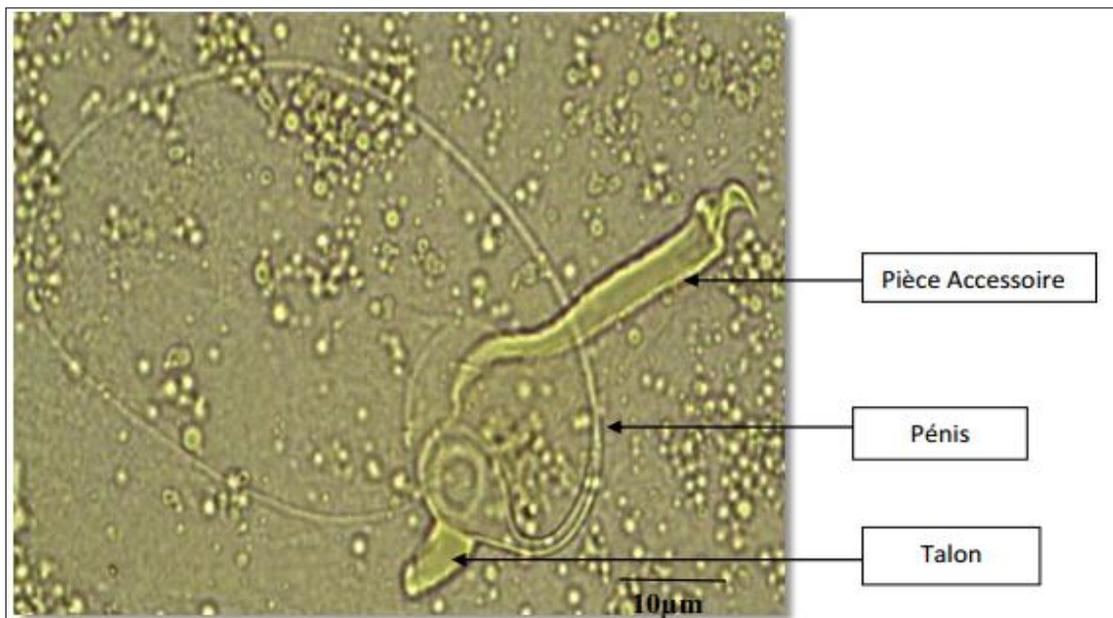


Figure 67 : Organe copulateur mâle de *Cichlidogyrus cirratus*.

Mensurations : (22 individus, tous montés en GAP). Les individus adultes mesurent $406,6 \pm 109,6$ (259,4-612) de longueur, $119,8 \pm 26,3$ (88,4-178,2) de largeur. Les crochets dorsaux : longueur totale, longueur de la lame, longueur du manche, longueur de la garde et la

longueur de la pointe mesurent respectivement : $a= 59,3\pm 3,8$ (50,9-63,8), $b=50,3\pm 3,6$ (45,8-55,3), $c= 2,7\pm 0,4$ (1,9-3,3), $d= 13,7\pm 1,5$ (10,4-16,1) et $e= 11,4 \pm 2,3$ (5,7-14,3). La barre transversale dorsale avec ses deux auricules mesurent : $x= 43,5\pm 4,7$ (37,2-50), $w= 11\pm 1,4$ (8-12,7), $y= 17,5\pm 4,7$ (14,2-24), $h= 19,6\pm 3,3$ (17,4-28,9). Les crochets ventraux : longueur totale, longueur de la lame, longueur du manche, longueur de la garde et la longueur de la pointe mesurent respectivement : $a= 58,1\pm 4,2$ (50,7-62,6), $b= 49,4\pm 3,1$ (45,9-56,4), $c= 2,6\pm 0,6$ (1,4-3,4), $d= 13,4\pm 1$ (11,3-15,4), $e= 12,1\pm 1,5$ (9,9-14,7). La longueur et l'épaisseur de la barre ventrale mesurent : $x= 81,1\pm 9,3$ (69,2-97,2), $w= 9,8 \pm 1$ (8-11,2). La longueur totale des uncinuli I à VII : I= $13,6\pm 0,9$ (12,3-14,9), II= $11,9\pm 0,9$ (10,6-13,2), III= $15 \pm 0,8$ (12-19), IV= $20\pm 1,2$ (17-23), V= $22\pm 0,8$ (20-25), VI= $18 \pm 0,9$ (17-22), VII= $15 \pm 0,7$ (14-19). L'appareil copulateur mâle se compose d'un pénis de longueur : $Pe= 202,2\pm 55,7$ (140,2-290,3), d'un talon : $He=15,9\pm 1,7$ (12,3-18,2) et d'une pièce accessoire : $Pa= 42,8 \pm 3,3$ (38,4-49,4). Le vagin est mince, sinueux et partiellement enroulé ; aucune mesure de longueur valable n'a pu être prise.

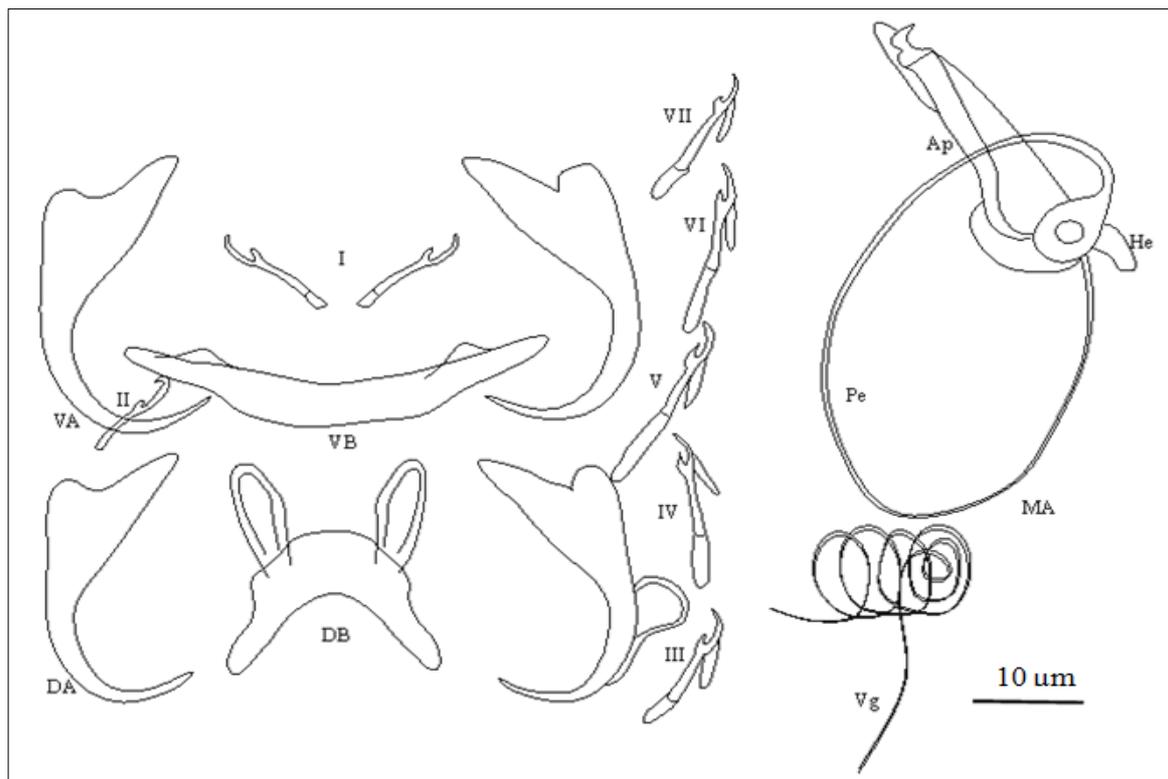


Figure 68 : *Cichlidogyrus cirratus*. MA : Appareil copulateur mâle ; Ap : Pièce accessoire ; He : Talon ; Pe : Pénis ; Vg : Vagin. DB : Barre transversale dorsale ; DA : Crochet dorsale ; VB : Barre transversale ventrale ; VA : Crochet ventrale et I-VII : Uncinulus.

La comparaison de cette anatomie et des mensurations avec celles des espèces déjà décrites nous amène à identifier cette espèce comme étant *C. cirratus* Paperna, 1964 (Figure

69). Cependant on note quelques différences au niveau de la longueur totale des crochets dorsaux et ventraux (59 μm contre 47 μm) ainsi que de la lame (50 μm contre 39 μm) par rapport à la description originelle. *C. cirratus* a été décrite sur *Sarotherodon galilaeus* hôte type et sur *Oreochromis niloticus* par Paperna (1964 et 1979). Ce parasite n'a été retrouvé que sur *O. niloticus* par Pariselle (1996) en Afrique de l'Ouest. Il est à noter que *O. niloticus* et *O. aureus* sont des espèces jumelles qui partagent leurs Monogènes parasites (en particulier *C. thurstonae* Ergens, 1981 et *Scutogyrus longicornis* (Paperna et Thurston, 1969) qui leurs sont spécifiques).

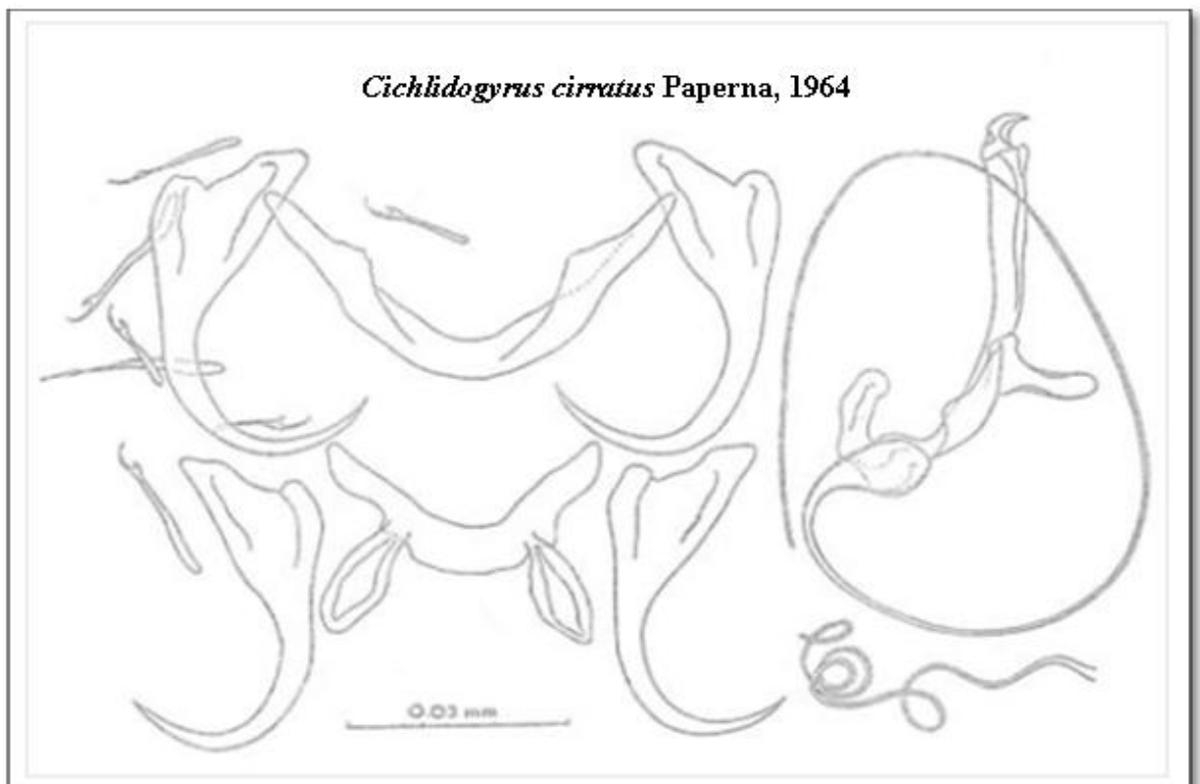


Figure 69 : Dessin des pièces sclérifiées de *Cichlidogyrus cirratus* (Ergens, 1981).

***Cichlidogyrus cirratus* 1**

25 parasites ont été trouvés sur 15 poissons pêchés (14 *Oreochromis aureus* et 1 *Coptodon zillii*) au niveau des stations de l'oued Drâa, de Mrimima et de la guelta Zerga (Figure 64).

Cette espèce se caractérise par (Figures 70, 71 et 72) :

- Les crochets dorsaux possèdent une garde moyenne, un manche court, une lame courbée.

- La barre transversale dorsale porte des auricules développées insérées sur la face ventrale.
- Les crochets ventraux sont semblables aux dorsaux quoiqu'un peu plus grands.
- La barre transversale ventrale épaisse à deux branches mobiles reliées par des fibres musculaires transversales.
- Les uncinuli I à hampe peu développée de longueur inférieure à la lame, les uncinuli III à VI ont une hampe plus courte ou égale à la lame.

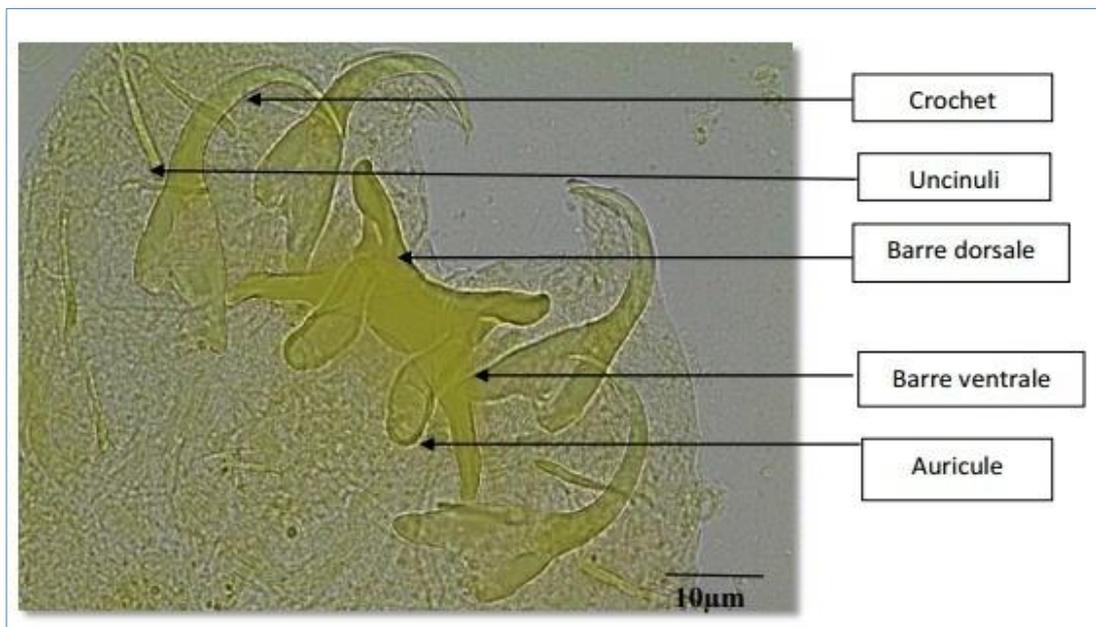


Figure 70 : Hapteur de *Cichlidogyrus cirratus* 1.

- Pénis long, fin et courbé.
- Pièce accessoire rectiligne ou peu courbée, terminée par deux excroissances arrondies.
- Talon développé au niveau de l'ampoule basale du pénis.

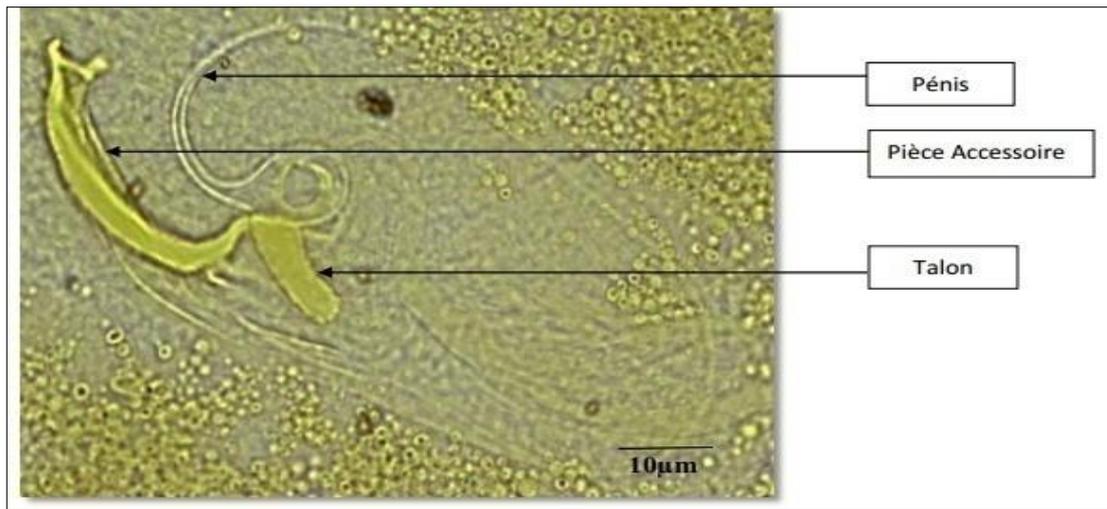


Figure 71 : Organe copulateur de *Cichlidogyrus cirratus* 1.

➤ Vagin fin et très sinueux.

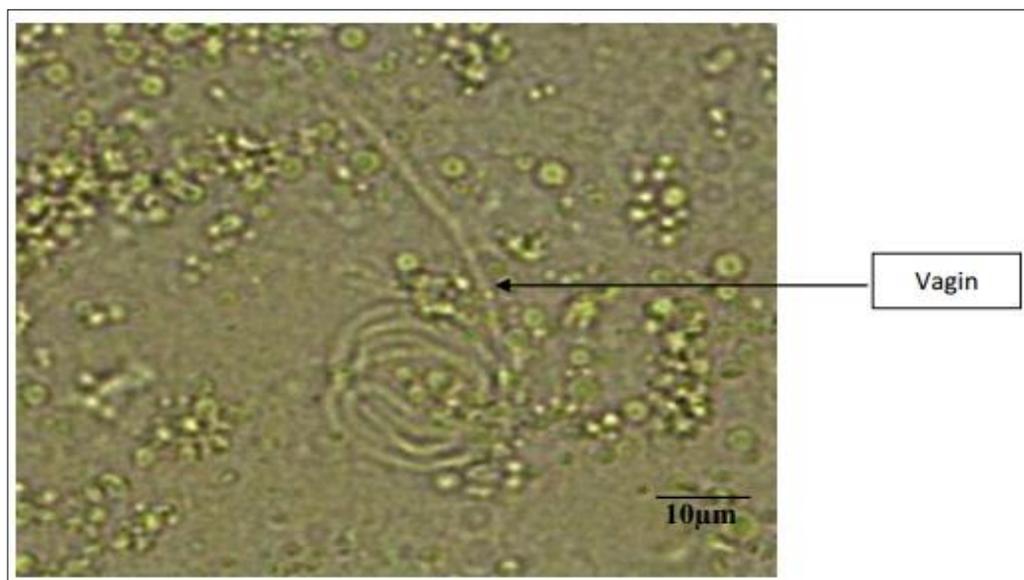


Figure 72 : Le vagin de *Cichlidogyrus cirratus* 1.

Mensurations : (25 individus, tous montés en GAP). Les individus adultes mesurent $488 \pm 98,7$ (325-618) de longueur, $110 \pm 19,7$ (93-158) de largeur. Crochet dorsal : longueur totale, longueur de la lame, longueur du manche, longueur de la garde et la longueur de la pointe mesurent respectivement : $a = 53 \pm 4,1$ (49-61), $b = 44 \pm 3,2$ (41-50), $c = 3 \pm 0,6$ (2-4), $d = 13 \pm 0,6$ (12-14) et $e = 13 \pm 0,6$ (12-14). La barre transversale dorsale avec ses deux auricules mesurent $x = 43 \pm 3,2$ (40-48), $w = 14 \pm 1$ (12-15), $y = 15 \pm 0,8$ (14-16), $h = 20 \pm 1,3$ (18-22). Crochet ventral : longueur totale, longueur de la lame, longueur du manche, longueur de la garde et la longueur

de la pointe mesurent respectivement : $a= 54\pm 5,5$ (63-47), $b= 48\pm 5,9$ (40-58), $c= 2\pm 1,2$ (1-4), $d= 13\pm 0,9$ (12-15), $e= 13\pm 0,8$ (12-14). La longueur et l'épaisseur de la barre ventrale mesurent : $x= 72\pm 2,2$ (75-96), $w= 11\pm 1,4$ (9-13). La longueur totale des uncinuli I à VII: I= 14 ± 1 (12-16), II= $12\pm 0,6$ (11-12), III= $17\pm 1,3$ (12-18), IV= $20\pm 1,2$ (16-23), V= $22\pm 0,9$ (20-25), VI= $20\pm 1,1$ (19-24), VII= $16\pm 0,8$ (15-20). L'appareil copulateur mâle se compose d'un pénis de longueur : $Pe= 228\pm 65,1$ (114-299), d'un talon : $Ta= 15\pm 1,2$ (14-17), et d'une pièce accessoire : $Pa= 33\pm 1,9$ (32-34). Vagin mince, long et partiellement enroulé ; aucune mesure de longueur valable n'a pu être prise.

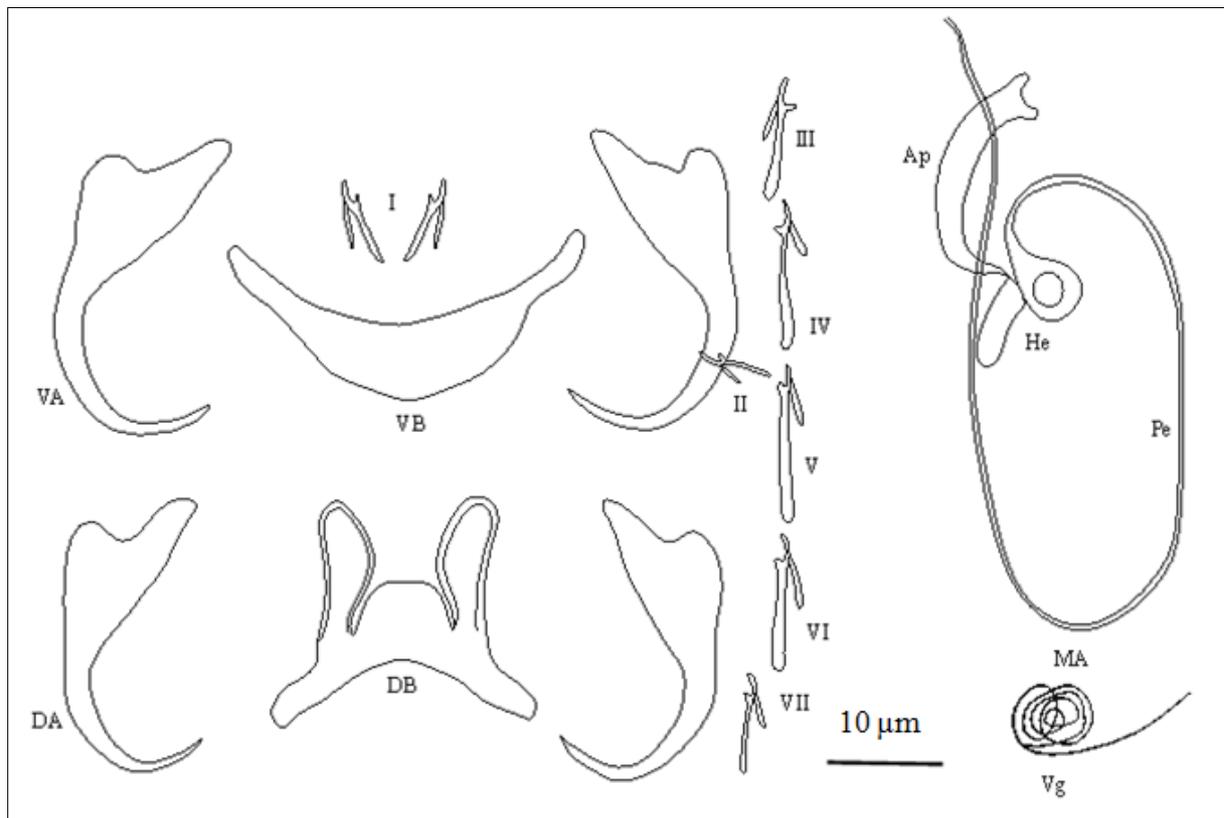


Figure 73 : *Cichlidogyrus cirratus* 1. MA : Appareil copulateur mâle ; Ap : Pièce accessoire ; He : Talon ; Pe : Pénis ; Vg : Vagin. DB : Barre transversale dorsale ; DA : Crochet dorsale ; VB : Barre transversale ventrale ; VA : Crochet ventrale et I-VII : Uncinuli.

La comparaison de cette espèce de *Cichlidogyrus* avec celles déjà décrites montre des ressemblances avec *C. cirratus*, mais il en diffère par la terminaison de la pièce accessoire dont les deux extrémités sont lisses et arrondies et dont les longueurs sont subégales, alors que l'extrémité chez *C. cirratus* est marquée par un crochet très visible. Cette morphologie particulière de la pièce accessoire ne se retrouve que chez *C. mbirizei* Muterezi Bukinga *et al*,

2012 décrit chez *O. tanganyicae* (Günther, 1894) dans le lac Tanganyika (Afrique de l'Est). *C. mbirizei* se distingue par un vagin enroulé en spirale alors qu'il est fin et sinueux chez *C. cirratus*.

***Cichlidogyrus cirratus* 2**

23 parasites ont été trouvés sur 15 poissons pêchés (14 *Oreochromis aureus* et 1 *Coptodon zillii*) au niveau des stations de l'oued Drâa, de Mrimima et la guelta Zerga (Figure 64).

Cette espèce se caractérise par (Figures 74, 75 et 76) :

- Les crochets dorsaux possèdent une garde moyenne, un manche court, une lame courbée.
- La barre transversale dorsale porte des auricules développées insérées sur la face ventrale.
- Les crochets ventraux sont semblables aux dorsaux quoiqu'un peu plus grands.
- La barre transversale ventrale épaisse à deux branches mobiles reliées par des fibres musculaires transversales.
- Les uncinuli I à hampe peu développée de longueur inférieure à la lame, les uncinuli III à VI ont une hampe plus courte ou égale à la lame.

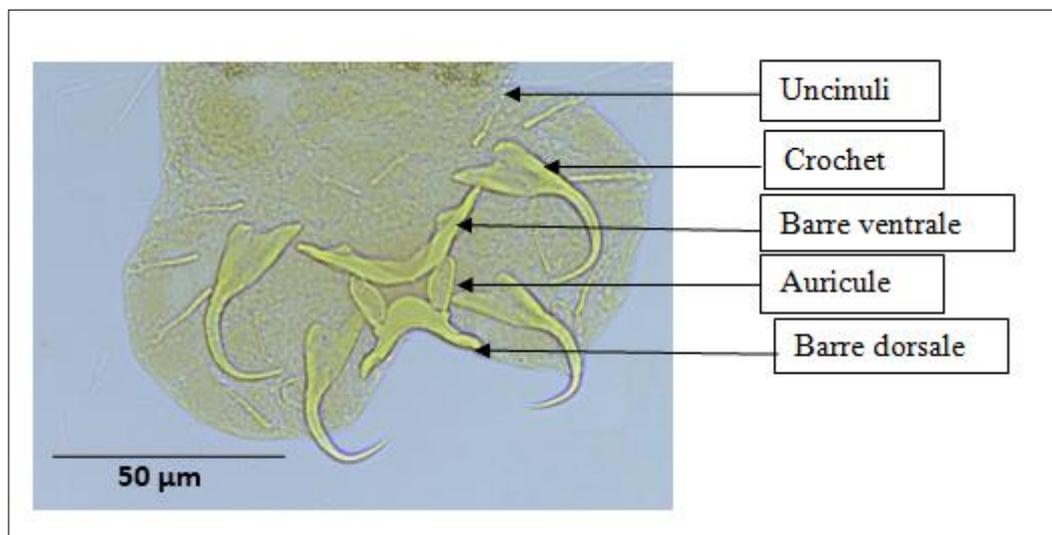


Figure 74 : Hapteur de *Cichlidogyrus cirratus* 2.

- Pénis long, fin et courbé.

- Pièce accessoire rectiligne ou peu courbée, terminée d'un côté par une excroissance arrondie et de l'autre côté par un crochet.
- Talon développé au niveau de l'ampoule basale du pénis.

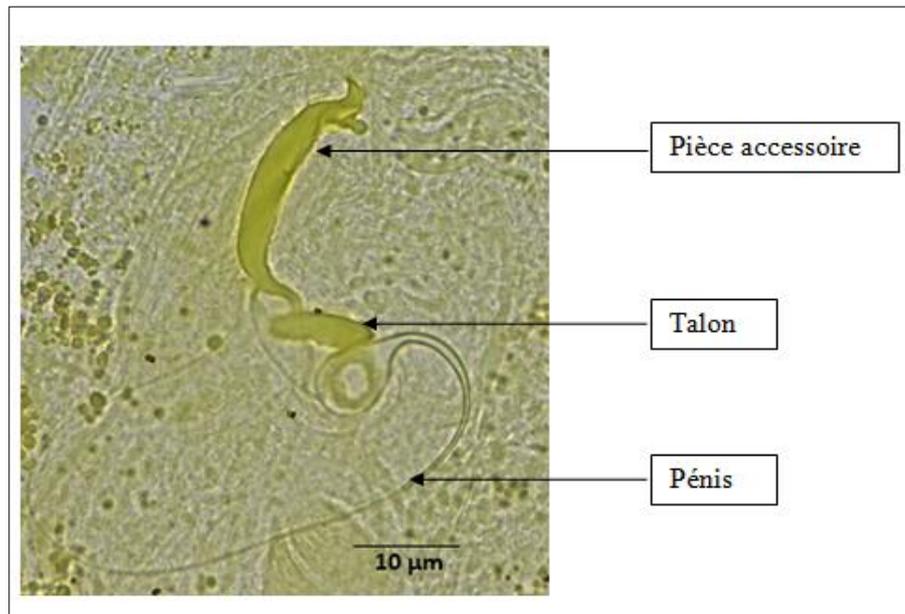


Figure75 : Organe copulateur de *Cichlidogyrus cirratus 2*.

- Vagin fin et très sinueux.

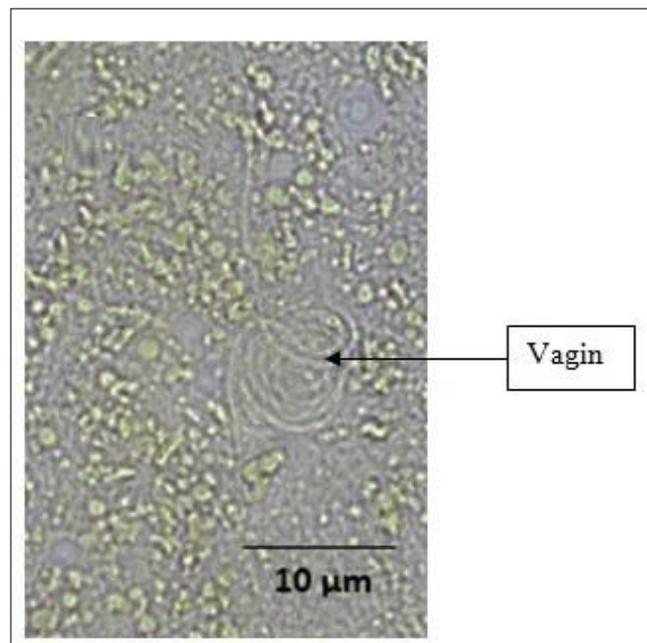


Figure 76 : Le vagin de *Cichlidogyrus cirratus 2*.

Mensuration : (23 individus, tous montés en GAP). Les individus adultes mesurent 535 ± 74 (429-694) longueur, 114 ± 19.5 (77-138) largeur. Crochet dorsal : longueur totale ; longueur de la lame, longueur du manche, longueur de la garde et la longueur de la pointe mesurent respectivement : $a = 55 \pm 4,5$ (50-61), $b = 43 \pm 3$ (40-49), $c = 3 \pm 0,6$ (2-4), $d = 12,5 \pm 0,6$ (13-14) et $e = 13 \pm 0,6$ (12-14). La barre transversale dorsale avec ses deux auricules mesurent $x = 40 \pm 3,5$ (39-46), $w = 13,5 \pm 1$ (12-15), $y = 15 \pm 0,8$ (14-16), $h = 19 \pm 1,4$ (17-21). La barre ventrale est semblable à la barre dorsale, légèrement plus grande : longueur totale, longueur de la lame, longueur du manche, longueur de la garde et la longueur de la pointe mesurent respectivement : $a = 55 \pm 5,3$ (48-62), $b = 47 \pm 4$ (59-42), $c = 2 \pm 1,2$ (1-4), $d = 13 \pm 0,8$ (12-15), $e = 13 \pm 0,8$ (12-14). La longueur et l'épaisseur de la barre ventrale mesurent : $x = 70 \pm 1,9$ (75-89), $w = 11 \pm 1,2$ (10-13). La longueur totale des uncinuli I à VII mesurent : I= $14 \pm 0,9$ (12-15), II= $12 \pm 0,5$ (11-12), III= $16 \pm 0,8$ (12-19), IV= $19 \pm 1,3$ (14-22), V= $21 \pm 1,2$ (20-26), VI= $20 \pm 0,9$ (18-23) et VII= $15 \pm 0,8$ (14-19). L'appareil copulateur mâle se compose d'un pénis de longueur : $Pe = 210 \pm 63$ (120-280), d'un talon prononcé : $He = 14,5 \pm 0,8$ (14-16) et d'une pièce accessoire : $Pa = 28,7 \pm 1,8$ (25-33.5), fixé au bulbe basal du pénis par un mince filament, elle est droite, se terminant par un côté à excroissance arrondie et de l'autre par un crochet. Le vagin est mince, long et partiellement enroulé; aucune mesure de longueur valable n'a pu être prise.

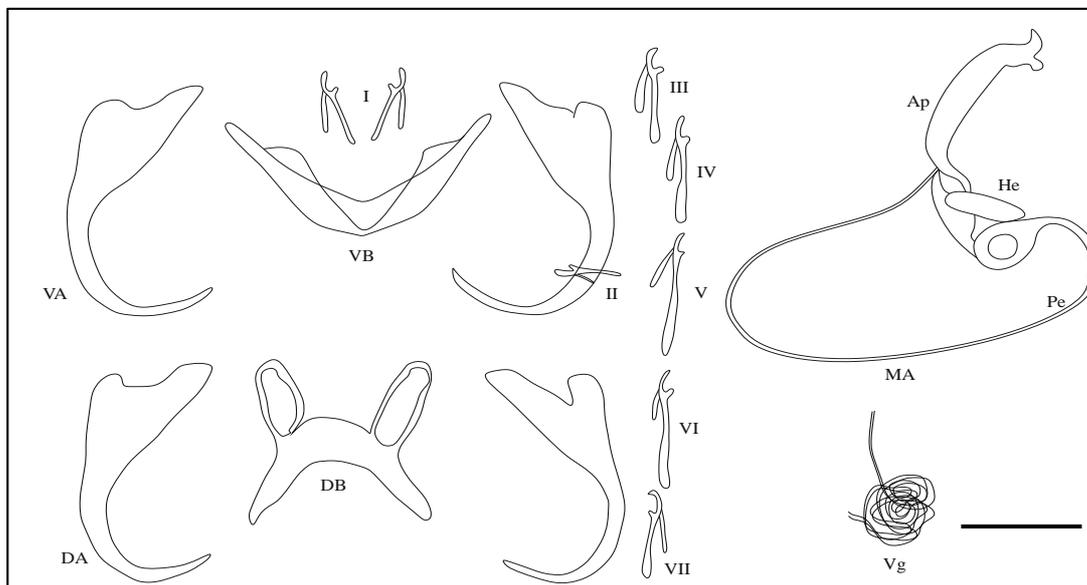


Figure 76 : *Cichlidogyrus cirratus* 2. MA : Appareil copulateur mâle ; Ap : Pièce accessoire ; He : Talon ; Pe : Pénis ; Vg : Vagin. DB : Barre transversale dorsale ; DA : Crochet dorsale ; VB : Barre transversale ventrale ; VA : Crochet ventrale ; I-VII : Uncinuli. La Barre d'échelle représente 10 μ m.

L'espèce *Cichlidogyrus cirratus* 2 est très similaire à *Cichlidogyrus cirratus* 1, en ce qui concerne la morphologie de son hapter, l'organe copulateur mâle et le vagin. En effet, elle se distingue par la terminaison de leur pièce accessoire qui présente un côté avec une excroissance arrondie et l'autre côté avec un crochet, alors que *Cichlidogyrus cirratus* 1 présente deux excroissances arrondies lisses dans les deux côtés; et par la direction du talon qui monte postérieurement chez *C. mbirizei* et *C. cirratus* et antérieurement chez cette espèce *Cichlidogyrus cirratus* 2.

Cichlidogyrus cubitus

147 individus ont été trouvés sur 20 poissons pêchés (*Coptodon guineensis*) au niveau de la station de l'oued Aabar (Figure 64).

Cette espèce se caractérise par (Figure 74, 75 et 76) :

- Les crochets dorsaux possèdent une garde moyenne, un manche court, une lame courbée.
- La barre transversale dorsale arquée porte deux auricules symétriques orientées ventralement.
- Les crochets ventraux sont identiques aux dorsaux en forme et en taille.
- Les uncinuli médio ventraux I sont petits, les uncinuli III à VII ont une hampe plus courte ou égale à la lame.
- La barre transversale ventrale à deux branches mobiles reliées par des fibres musculaires transversales.
- Le pénis est fin en forme de «C» ouvert avec une ampoule basale développée.
- La pièce accessoire fortement coudée est attachée à l'ampoule basale du pénis, l'extrémité est bifide, l'une des pointes est deux fois plus longue que l'autre.
- Le talon est réduit.
- Le vagin est un tube très étroit, filiforme et légèrement arqué.

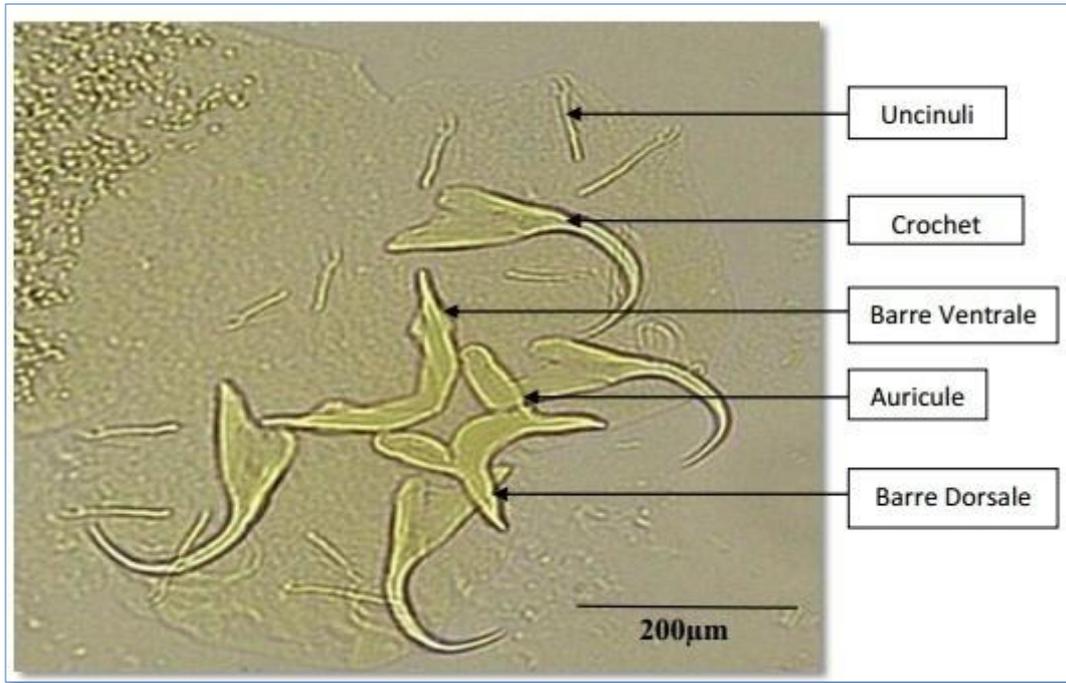


Figure 74 : Hapteur de *Cichlidogyrus cubitus*.

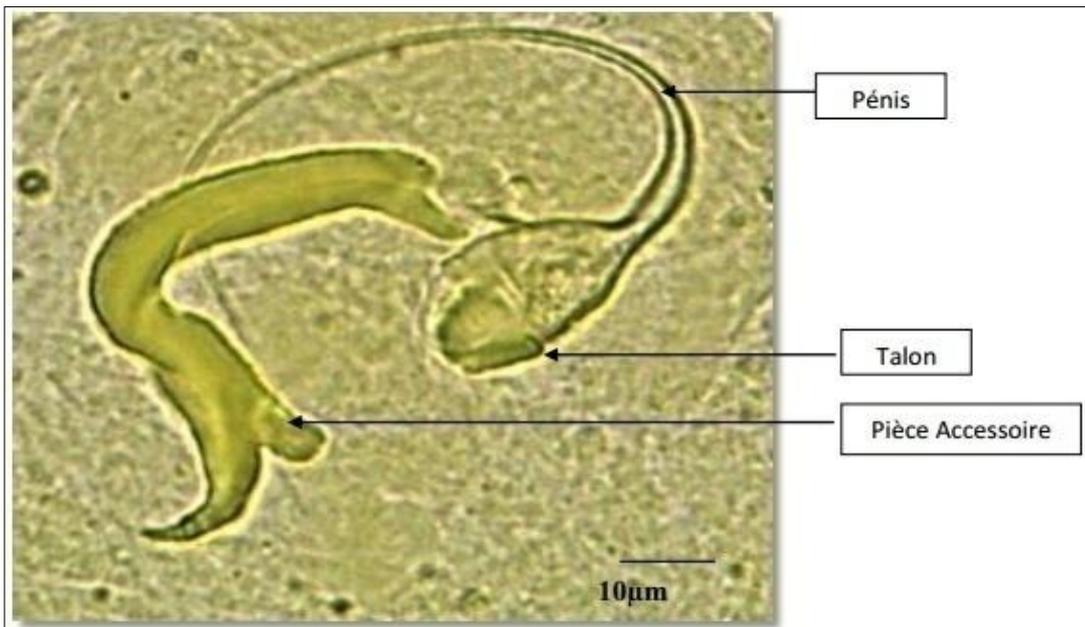


Figure 75 : Organe copulateur de *Cichlidogyrus cubitus*.

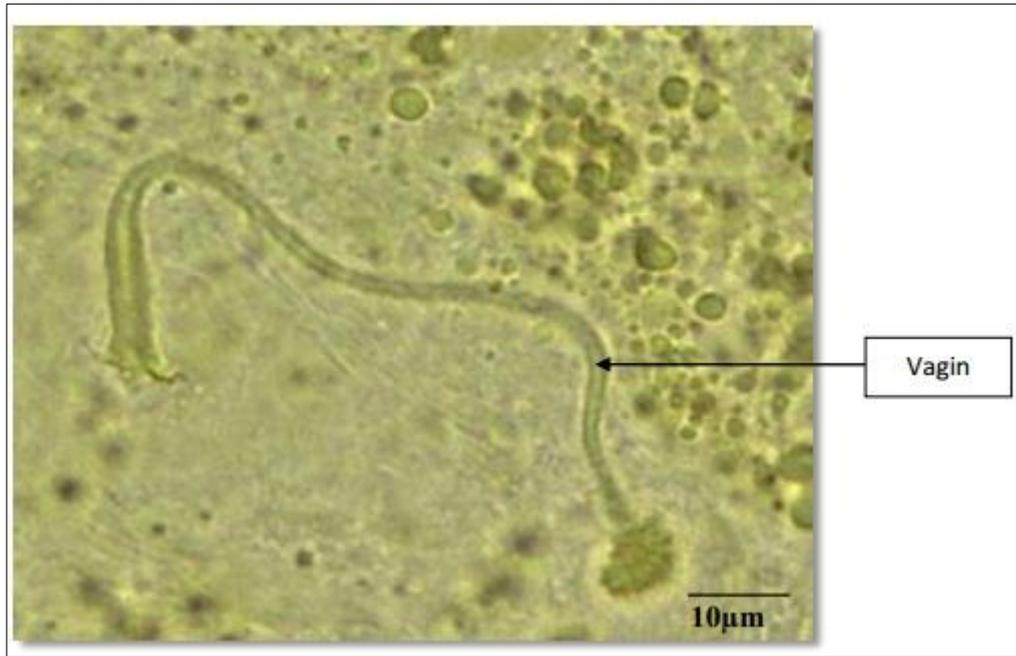


Figure 76 : Le vagin de *Cichlidogyrus cubitus*.

Mensurations : (25 individus montés en GAP). Les individus adultes mesurent $511,3 \pm 59,3$ (415,2-600,2) de longueur, $120,6 \pm 21,6$ (90,6-165,2) de largeur. Crochet dorsal : longueur totale, longueur de la lame, longueur du manche, longueur de la garde et la longueur de la pointe mesurent respectivement : $a = 48,2 \pm 1,9$ (45,7-51,3), $b = 41,4 \pm 0,8$ (40,3-43), $c = 2,1 \pm 0,5$ (1,2-2,9), $d = 13,7 \pm 0,5$ (13-14,5) et $e = 13,5 \pm 0,3$ (13-14,3). La barre transversale dorsale avec ses deux auricules mesurent, $x = 46 \pm 3,2$ (40,3-51), $w = 11,3 \pm 0,45$ (10,2-11,9), $h = 20,5 \pm 1,1$ (19,1-22,1), $y = 17,6 \pm 0,4$ (13,2-16,9). Crochet ventral : longueur totale, longueur de la lame, longueur du manche, longueur de la garde et la longueur de la pointe mesurent respectivement) : $a = 48,9 \pm 1,4$ (47-51,2), $b = 41,2 \pm 0,8$ (40,1-42,8), $c = 2,4 \pm 0,4$ (1,9-3), $d = 13,8 \pm 0,6$ (12,9-14,8), $e = 13,4 \pm 0,5$ (12,5-14,3). La longueur et l'épaisseur de la barre ventrale mesurent : $x = 90,2 \pm 1,4$ (87,5-92,6), $w = 7,5 \pm 0,4$ (6,7-8,1). Les uncinuli I à VII mesurent : I= $13 \pm 0,5$ (12,3-14), II= $11 \pm 0,3$ (10,6-11,5), III= $15 \pm 1,1$ (12-17), IV= $15 \pm 1,1$ (12-17), V= $21 \pm 0,9$ (18-24), VI= $18 \pm 1,1$ (17-21) et VII= 16 ± 1 (15-20). L'appareil copulateur mâle se compose d'un pénis de longueur : $Pe = 79,4 \pm 8,5$ (60,2-90,2), d'un talon : $Ta = 2,3 \pm 0,7$ (1,3-3,1) et d'une pièce accessoire $Pa = 32,6 \pm 1,5$ (30,2-34,2). Le vagin mesure : $Vg = 57,8 \pm 3,4$ (34,2-50,2) de long, $1,3 \pm 0,2$ (1-1,6) de diamètre.

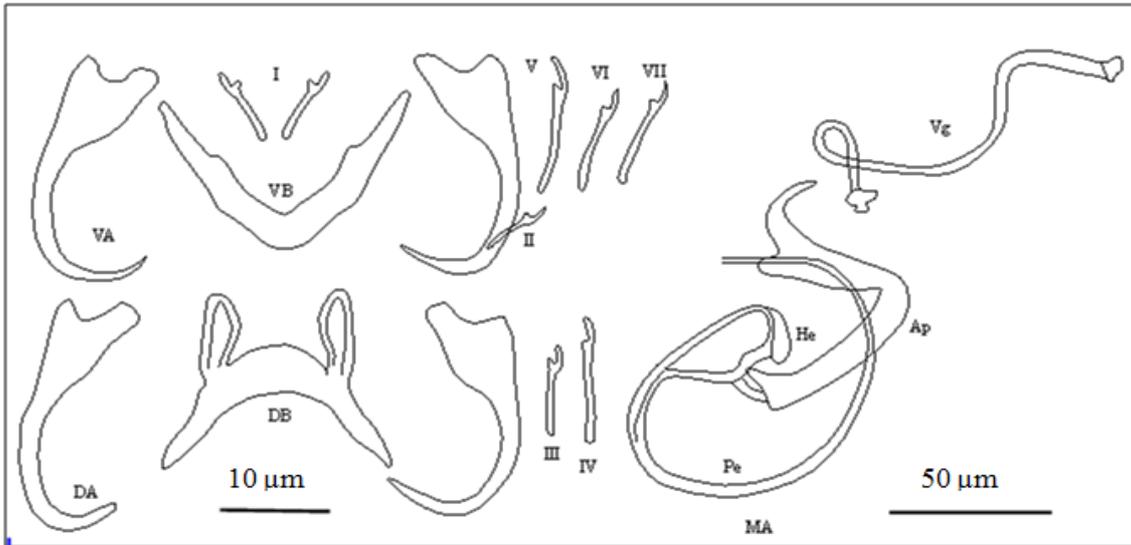


Figure 77 : *Cichlidogyrus cubitus*. MA : Appareil copulateur mâle ; Ap : Pièce accessoire ; He : Talon ; Pe : Pénis ; Vg : Vagin. La Barre d'échelle représente 50 µm. DB : Barre transversale dorsale ; DA : Crochet dorsale ; VB : Barre transversale ventrale ; VA : Crochet ventrale et I-VII : Uncinuli.

La comparaison de la morphologie et des mensurations avec les espèces décrites par Dossou montre que nous sommes en présence de *Cichlidogyrus cubitus* Dossou, 1982 (Figure 78).

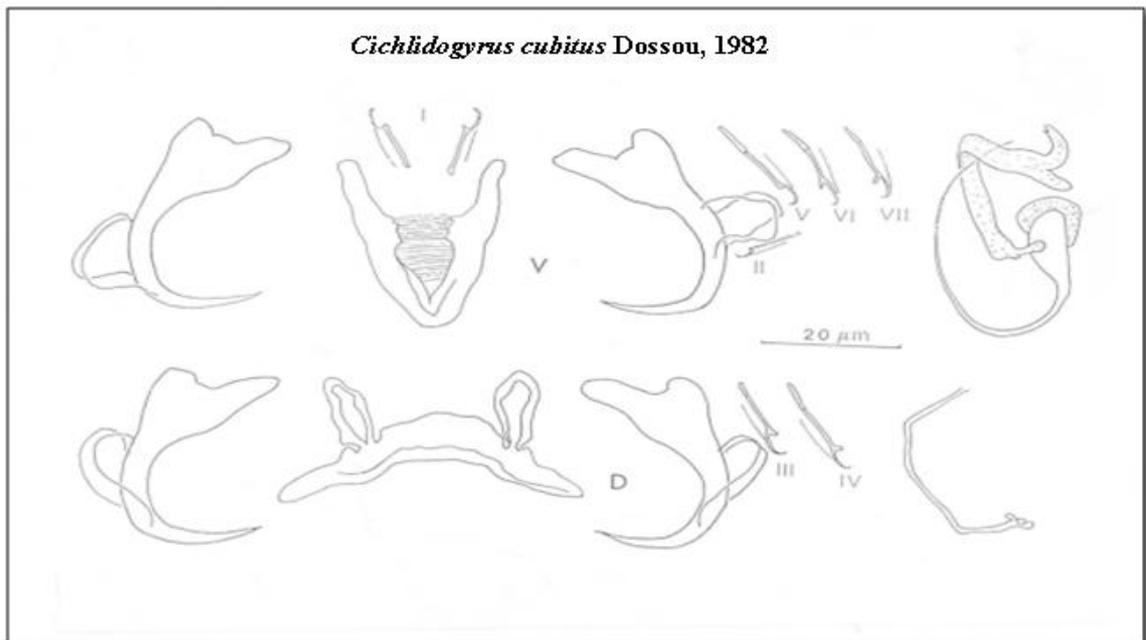


Figure 78 : Dessin des pièces sclérifiées de *Cichlidogyrus cubitus* (Dossou, 1982).

III.2. Phylogénie moléculaire des Monogènes étudiés

L'identification morpho-anatomique de l'espèce *C. cirratus* parasite de *Oreochromis aureus* et de *Coptodon zillii* qui vivent en sympatrie dans l'oued El Maleh et l'oued Drâa a mis en évidence trois morphes : *C. cirratus*, *C. cirratus* 1 et *C. cirratus* 2 chez *Coptodon zillii* et *C. cirratus* et *C. cirratus* 1 chez *O. aureus*. Par ailleurs les morphes 1 et 2 diffèrent de l'espèce *C. cirratus* par la forme de l'extrémité libre de la pièce accessoire de l'organe copulateur (présence d'excroissances arrondies Figures 71 et 75), or cette particularité ne se retrouve que chez *C. mbirizei* décrit chez *O. tanganyicae* (Günther, 1894) dans le lac Tanganyika (Afrique de l'Est) qui diffère tout de même de l'espèce *C. cirratus* aussi bien par la forme de la pièce accessoire et par l'enroulement du vagin que par certains détails du haptère. Afin de trancher sur le statut réel de ces morphes décrits au Maroc, nous avons comparé leurs séquences de l'ADN nucléaire 28S avec celles que nous avons obtenues de *C. cirratus* provenant de l'élevage de *O. niloticus* de la station Platax à Montpellier, des *C. cirratus* prélevés sur *O. niloticus* en Chine (obtenues par Zhang S. (voir Zhang *et al*, 2019)), de *C. cirratus* prélevés sur *O. niloticus* en Sénégal importés de GenBank (# HE792733.1) des *C. mbirizei* sur *O. tanganyicae* (échantillons fournis par Muterezi Bukinga F.).

Pour compléter notre étude morphologique, nous avons donc étudié les séquences des espèces *C. cirratus* des *O. aureus* de l'oued Drâa, *C. zillii* de l'oued El Maleh et de *C. cubitus* de *C. guineensis* de l'oued Aabar. Les séquences nettoyées et alignées, ont été analysées par le logiciel MEGA V.6 pour calculer les distances par-paires entre chaque paire de séquences.

Toutes les séquences obtenues ont été blastées (comparées) aux séquences disponibles dans la base de données GenBank, sur le site NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>), les résultats ont montré que les séquences amplifiées correspondaient bien au genre *Cichlidogyrus* (similarité de 99-100%). L'arbre phylogénétique consensus a été bootstrapé 2000 fois pour améliorer la qualité du test.

L'analyse des résultats montre que les *C. cirratus* marocaines sont groupées avec ceux de la Chine, de la France (Platax Montpellier) et du Sénégal en un seul sous-groupe, avec un autre sous-groupe comprend l'espèce *C. mbirizei*, ces deux derniers sont unis dans un seul clade. Par ailleurs l'espèce *C. cubitus* est groupée avec celles provenant du Sénégal et de la Côte d'Ivoire dans un second clade (Figure 79).

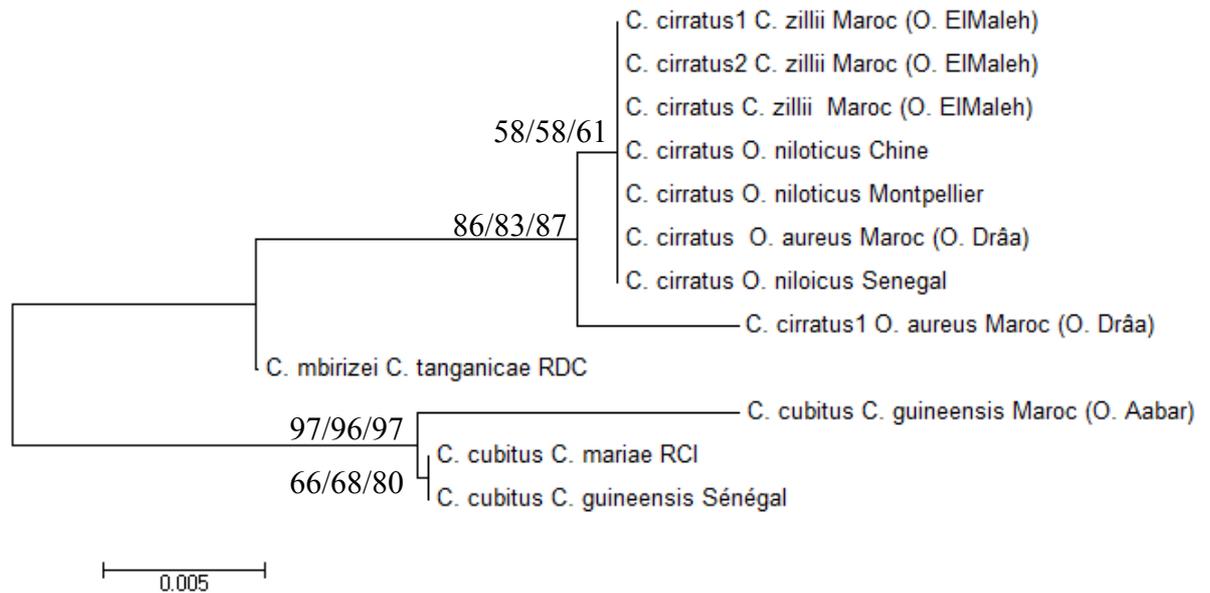


Figure 79 : Arbre de consensus basé sur les méthodes ML, ME et NJ des parasites marocains. *C. cirratus* (*O. aureus* de O. Drâa) ; *C. cirratus* 1 (*O. aureus* de O. Drâa) ; *C. cirratus* (*O. niloticus* "élevage" de Montpellier) ; *C. cirratus* (*O. niloticus* de Chine) ; *C. cirratus* (*C. zillii* de O. El Maleh) ; *C. cirratus* 1 (*C. zillii* de O. El Maleh) ; *C. cirratus* 2 (*C. zillii* de O. El Maleh) ; *C. cirratus* (*O. niloticus* de Sénégal) ; *C. cubitus* (*C. guineensis* de O. Aabar), *C. cubitus* (*C. guineensis* de Sénégal) et *C. cubitus* (*C. mariae* de RCI).

C. cirratus

L'analyse des distances-p calculées (Tableau 13), a révélé que seul *C. cirratus* 1 récolté sur *O. aureus* dans l'oued Drâa présente une divergence de 0,5% avec tous les *C. cirratus* et de 1.5 % pour *C. mbirizei* pris en compte dans cette analyse, alors que tous les autres morphes présentent une forte similarité entre eux (divergence de 0%) et de 1% pour *C. mbirizei*. Ces résultats montrent bien que tous les morphes de *C. cirratus* appartiennent à l'espèce *C. cirratus* et que seul *C. cirratus* 1 parasite de *O. aureus* dans l'oued Drâa présente une divergence génétique avec les autres.

C. cubitus

L'analyse des distances génétiques pour les séquences obtenues de *C. cubitus* du Maroc, avec celles de la même espèce prélevée sur *O. mariae* en RCI (Côte d'Ivoire) (échantillons fournis par Pariselle A.) et sur *C. faguineensis* en Sénégal (# HQ010037.1) révèle une divergence de 1% (Tableau 13).

Tableau 13 : Distances -p calculées pour les parasites *C. cirratus* et *C. cubitus* et d'autres importés de GenBank.

	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)
<i>C. cirratus</i> 1 <i>O. aureus</i> O. Drâa (1)											
<i>C. cirratus</i> <i>O. aureus</i> O. Drâa (2)	0,005										
<i>C. cirratus</i> <i>O. niloticus</i> Montpellier (3)	0,005	0,000									
<i>C. cirratus</i> <i>O. niloticus</i> Chine (4)	0,005	0,000	0,000								
<i>C. cirratus</i> <i>C. zillii</i> O. El Maleh (5)	0,005	0,000	0,000	0,000							
<i>C. cirratus</i> 1 <i>C. zillii</i> O. El Maleh (6)	0,005	0,000	0,000	0,000	0,000						
<i>C. cirratus</i> 2 <i>C. zillii</i> O. El Maleh (7)	0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000					
<i>C. cirratus</i> <i>O. niloticus</i> Sénégal (8)	0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000				
<i>C. mbirizei</i> <i>C. tanganycae</i> RDC (9)	0,015	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010			
<i>C. cubitus</i> <i>C. guineensis</i> O. Aabar (10)	0,035	0,040	0,040	0,040	0,040	0,040	0,040	0,040	0,030		
<i>C. cubitus</i> <i>C. mariae</i> RCI (11)	0,035	0,030	0,030	0,030	0,030	0,030	0,030	0,030	0,020	0,010	
<i>C. cubitus</i> <i>C. guineensis</i> Sénégal (12)	0,035	0,030	0,030	0,030	0,030	0,030	0,030	0,030	0,020	0,010	0,000

Discussion

La distribution actuelle des organismes aquatiques continentaux, tout comme la diversité biologique en général, est liée à l'histoire de la planète ; leur origine et leur mise en place sont liées à l'histoire climatique et aux événements géologiques qui ont modelé les réseaux hydrographiques actuels et qui ont permis, au cours des âges, soit des interconnexions entre certains bassins versants ou, au contraire, des isolements temporaires ou définitifs entre d'autres.

La diversification de ces organismes est le résultat des différentes spéciations liées d'une part au potentiel évolutif des espèces et d'autre part à la durée des isolements hydrographiques, à la taille des bassins versants et aussi à la diversité des habitats aquatiques qui conditionnent aussi la composition des peuplements observés. Tous ces événements ont permis de distinguer une dizaine de provinces ichtyologiques principales en Afrique, dont deux en Afrique du Nord (Figure 80).



Figure 80 : Provinces ichthyologiques d'Afrique.

Ces dernières sont caractérisées par une faune très pauvre, composée essentiellement de Cyprinidae et de quelques Cichlidae, sans trop d'affinités avec la faune subsaharienne. En dépit de la présence de quelques espèces européennes, la faune ichtyique de ces deux provinces reste différente de celle des cours d'eau européens, mais garde des affinités génétiques nettes avec des espèces asiatiques et africaines suggérant ainsi des connexions, par le passé, avec l'Asie et l'Afrique subsaharienne.

L'Afrique du Nord, et notamment le Maroc, fait partie du Paléarctique et plus particulièrement de la région biogéographique méditerranéenne. Cette dernière est marquée par des épisodes majeurs d'événements géologiques et climatiques qui se sont déroulés entre le Tertiaire et le Quaternaire. En effet à la fin du Miocène pendant le Messénien (7,24 à 5,33 Ma), la fermeture totale du détroit de Gibraltar a entraîné l'assèchement progressif de la méditerranée, déjà fermée à l'Est par la remontée de la plaque arabique. Cet assèchement qui se serait effectué progressivement sur des millénaires ou des dizaines de millénaires, a entraîné une aridification du bassin méditerranéen avec la cristallisation de grandes quantités de sel, c'est la crise de salinité messénienne (5,96 à 5,33 Ma). Par ailleurs, les différents fleuves du pourtour de la méditerranée ont creusé de grands canyons de plusieurs centaines de mètres de profondeur qui ont connecté le Nord et le Sud méditerranéens. La remise en eau de la méditerranée s'est faite de manière très brutale au Zancéen (5,3 Ma, début du Pliocène) et en quelques décennies, la mer méditerranée aurait été à nouveau en eau (Brahimi *et al*, 2016).

Depuis le Pléistocène, l'histoire du bassin méditerranéen a été marquée par les épisodes glaciaires et interglaciaires du Quaternaire, mais le biome méditerranéen ne s'est pas comporté comme les autres biomes. Pendant les épisodes glaciaires, il s'est formé des zones refuges isolées les unes des autres qui ont donc pu fonctionner comme des centres de spéciation allopatrique. Pendant les épisodes interglaciaires, les espèces de ces zones refuges ont pu coloniser facilement les zones libérées des glaces ; mais comme la vitesse de dispersion est variable selon les espèces, si la durée de la période glaciaire n'est pas trop longue, une partie des espèces réfugiées reste confinée dans la zone refuge ou dans son voisinage, faisant de ces zones d'importants foyers d'endémicité.

Le Sahara agit comme barrière à la dispersion entre le Paléarctique et l'Afro-tropical. C'est ainsi que les espèces de poissons d'eau douce, d'origine afro-tropicale, sont peu représentées en Afrique du Nord et on rencontre donc une faune à majorité d'origine européenne, dominée par la famille des Cyprinidae.

En effet au Maroc, la plupart de la faune ichtyique continentale est composée de Cyprinidae (18 espèces) (Fricke *et al*, 2019) alors que les Cichlidae d'origine africaine ne

comptent que deux genres avec quatre espèces natives, dont une dans la Sebkhha d'Imlili probablement nouvelle pour la science. Nous faisons le même constat pour ces derniers dans le reste de l'Afrique du Nord, avec trois genres et cinq espèces en Algérie et deux genres avec deux espèces en Tunisie. Le rapport entre la part du Paléarctique et celle de l'Afro-tropical montre l'influence du Sahara comme barrière de dispersion.

Le Nord du Sahara est peu arrosé et ne comporte, actuellement, que quelques milieux aquatiques permanents résiduels : les gueltas, quelques lacs et certaines sebkhas. Néanmoins, on retrouve par ailleurs des vallées fossiles, souvenir d'un temps où les pluies étaient plus abondantes dans cette région. En effet, l'histoire de cette région montre qu'au début du Miocène, il y a environ 20 millions d'années, les barrières géographiques entre les systèmes aquatiques étaient moins importantes qu'aujourd'hui et une ichthyofaune assez uniforme occupait l'Afrique tropicale et subtropicale. Quelques espèces (*Coptodon zillii*, *Sarotherodon galilaeus*) largement distribuées en Afrique tropicale sont probablement des témoins de cette période où les interconnexions entre bassins hydrographiques étaient sans doute plus importantes. Les événements tectoniques de la période Miocène et les grandes fluctuations climatiques du Pléistocène ont profondément altéré les bassins hydrographiques du début du Miocène. L'un des événements majeurs fut la formation des deux vallées du Rift il y a environ 15 millions d'années (Lévêque, 1999), qui a provoqué l'élévation de chaînes montagneuses et l'isolement de bassins hydrographiques entre eux.

L'histoire climatique au cours des trois derniers millions d'années témoigne ainsi d'une alternance de périodes sèches et humides qui a remanié en permanence les écosystèmes aquatiques (Bonnefille, 1993). La récente sécheresse du Sahel n'a donc rien d'exceptionnel, et s'inscrit dans cette variabilité du climat, sans que l'on sache encore s'il s'agit d'événements de longue ou de courte durée. Étant donné que la grande majorité des poissons ne supporte pas l'exondation, c'est grâce à l'existence de communications entre bassins que la colonisation de nouveaux habitats pourra se faire. Même si les réseaux hydrographiques sont actuellement isolés, ces communications ont pu exister dans le passé, permettant les échanges faunistiques. La grande similitude entre les faunes du Nil et du bassin du Tchad est sans aucun doute le résultat de relations qui ont existé entre ces deux bassins lors d'une période humide que l'on a des difficultés à dater (Lévêque, 1997).

Le Sahara, concerné bien sûr par toute cette histoire, semble avoir connu trois épisodes climatiques majeurs depuis la fin du Miocène où il a commencé à se développer sous un climat aride (Paugy *et al*, 2011) (Ballouche, 2017) :

Un épisode froid et hyperaride : À la dernière glaciation qui a affecté l'hémisphère Nord (-18000 ans) correspond une période d'hyperaridité où le désert qui s'étendait alors jusqu'à 400 ou 500 km au Sud de la limite actuelle, constituait une zone presque totalement vide, à l'exception de la vallée du Nil alimentée par le massif éthiopien.

Un épisode chaud et humide : il y a environ 12000 ans, le réchauffement du climat fait fondre les glaces du Nord de l'Europe, et le niveau des océans remonte considérablement entraînant une modification du régime des pluies. Les moussons saisonnières se déplacent vers le Nord, engendrant de nouvelles et importantes précipitations. Ces dernières, abondantes et régulières, alimentent pendant quelques millénaires les nappes phréatiques qui finissent par affleurer dans certaines dépressions au niveau du Sahara. À l'Holocène (Northgrippien), il y a à peu près 8000 ans, la limite septentrionale du Sahara est remontée d'environ 1000 km vers le Nord. De vastes bassins hydrographiques se mettent alors à irriguer le Sahara, depuis l'Égypte jusqu'à la Mauritanie. Le paléo-Tchad, ancêtre du lac Tchad actuel, s'étend jusqu'au Tibesti (extrême Nord du Tchad), qui est alors couvert de neige. Le Niger coule vers le Nord jusqu'à un vaste delta intérieur qui s'étend sur 300 km² au Nord de Tombouctou et environ 90000 km² de l'actuel désert malien étaient couverts de lacs et de mares pendant les maximas humides. Entre 8000 et 5000 ans BP, le Sahara était constitué de savanes interrompues par d'immenses étendues lacustres ou marécageuses. Plus au Sud, les forêts équatoriales humides, beaucoup plus étendues qu'aujourd'hui, remontent alors jusqu'aux latitudes de Bamako (Mali) et N'Djamena (Tchad), à l'emplacement des savanes herbacées actuelles. Le paléo-Tchad commence à s'assécher il y a un peu moins de 4000 ans seulement.

Episode actuel : Il y a environ 3000 ans, les régions centrales du Sahara commencent à s'assécher et, vers -1000 ans avant notre ère, le Sahara était probablement peu différent de celui d'aujourd'hui. Le processus de dessèchement se poursuit jusqu'à nos jours, avec cependant de fortes alternances de périodes très sèches et de périodes plus humides.

De plus au niveau du Sud du Paléarctique Nord-africain, au Maroc, en Algérie et en Tunisie, s'étend la chaîne de l'Atlas sur 2500 kilomètres de long selon un axe Ouest-Sud/Est-Nord constituant une barrière faunistique supplémentaire entre le Paléarctique et l'Afro-tropical qui perdure bien sûr de nos jours où l'Atlas constitue toujours une barrière géographique entre l'ichtyofaune du Sahara proprement dit et celle d'origine Paléarctique.

L'histoire des milieux et la génétique des poissons Cichlidae, nous permettent d'établir des scénarios concernant l'origine des Cichlidae du Maroc, leur mise en place et leur fonctionnement. D'après la confrontation des hypothèses de Murray (2001), Friedman *et al*

(2013), Briggs (2003), Sparks et Smith (2004) et Matshiner (2018), l'origine des Cichlidae serait située plutôt dans l'île de Madagascar d'où ils se seraient dispersés. Les plus anciens fossiles africains de Cichlidae datent de l'Eocène et se trouvent en Afrique de l'Est (Figure 81). Les différentes datations fossiles nous guident à peu près sur les différentes voies de dispersions de ces premiers Cichlidae. Nous constatons alors que les plus anciennes dispersions se sont déroulées à l'Est en Somalie, le long du corridor du Nil vers l'Arabie Saoudite, la Jordanie et l'Égypte puis en Libye et jusqu'en Italie. En effet certains fossiles de Cichlidae du Miocène, présentant une forte affinité avec les formes subsahariennes actuelles, ont été retrouvés en Europe, en Tunisie et en Algérie ; ainsi parmi les espèces européennes provenant du Miocène supérieur en Italie, on trouve *Oreochromis lorenzoi* qui est morphologiquement proche de l'espèce actuelle *O. mosambicus* (Carenevale *et al.*, 2003). Il est probable que l'espèce éteinte avait les mêmes capacités de tolérance aux eaux saumâtres que l'espèce actuelle, ce qui lui a permis de transiter de l'Afrique vers l'Europe via des milieux côtiers et lagunaires. Par ailleurs, la présence de ces fossiles confirme l'existence, par le passé, de communications, de part et d'autre de l'emplacement actuel du Sahara, via des fleuves, disparus, qui coulaient du Nord vers le Sud en direction des bassins du Niger et du Tchad. C'est en effet à partir du Miocène que l'ère de distribution des Cichlidae s'élargit avec des occurrences en Ouganda, au Kenya, en Tanzanie, en Algérie et en Tunisie (Figure 82).

Entre l'Eocène et le Pliocène, cette voie de dispersion a plus ou moins régressé et à partir du Pléistocène, nous constatons l'existence de fossiles vers l'Ouest de l'Afrique au Sud du Sahara (Figure 81). A partir du Pléistocène nous trouvons des fossiles de Cichlidae en Afrique de l'Est, en Afrique de l'Ouest au Sud du Sahara, par contre aucune archive fossile ne témoigne de leur existence à cette époque au Nord de l'Afrique à l'Ouest de l'Égypte. Il y aurait eu disparition massive de ces poissons dans l'Afrique de l'Est. La plupart des espèces existantes aujourd'hui dans les lacs d'Afrique de l'Est, sont endémiques et appartiennent au groupe dérivé des Haplochromines, elles seraient issues de lignées primitives de Cichlidae fluviaux originaires de l'Afrique de l'Ouest (Nishida, 1991), dont *Heterochromis multidentis* du Congo est la plus ancienne (Farias *et al.*, 2000).



Figure 81 : Localisations géographiques des datations fossiles des Cichlidae Africains et schématisation de leurs voies de dispersion.

Les analyses phylogénétiques ont montré que ces espèces de l'Afrique de l'Est représentent une seule lignée (Haplotilapiines : Schliewen et Stiassny, 2003 ; Schwarzer *et al*, 2009 ; Dunz et Schliewen, 2013 ; Altner *et al*, 2017 ; Kevrekidis *et al*, 2018), tandis que la diversité restante de Cichlidae africains peut être regroupée en cinq lignées majeures (Chromidotilapiines, Pelmatochromines, Tylochromini, Hemichromines et *Heterochromis*) (Schwarzer *et al*, 2014 ; Kevrekidis *et al*, 2018). L'arrivée des Cichlidae actuels en Afrique du Nord se serait effectuée depuis l'Afrique de l'Ouest. En effet, bien que la diversité des Cichlidae soit très faible en Afrique du Nord, quelques espèces (*e.g Haplochromis desfontainii*, *Coptodon zillii*) témoignent encore d'une affinité indiscutable avec l'Afrique subsaharienne. A part pour *Coptodon guineensis*, les espèces de la partie Nord du Sahara (Maroc, Algérie et Tunisie) se retrouvent aussi dans la province ichthyologique nilo-soudanienne. De toute évidence, ces espèces fréquentaient les eaux de ce que l'on a coutume d'appeler le MégaTchad. L'isolement

de ces populations a dû se produire il y a environ 6000-5000 ans (Paugy *et al*, 2006). Les formes possédant des exigences écologiques importantes ont généralement disparu, mais celles beaucoup plus tolérantes vis-à-vis des contraintes environnementales ont subsisté.

Du point de vue ichthyologique le Maroc, situé à l'extrémité Nord-Ouest de l'Afrique, est séparé par les chaînes montagneuses de l'Atlas en deux régions zoogéographiques distinctes (Pellegrin, 1921 ; Bertin, 1951) :

La région Nord peuplée par les Cyprinidae.

La région Sud séparée de la région Nord par la chaîne de l'Anti-Atlas héberge une ichthyofaune représentée par la famille des Cyprinidae et des Cichlidae.

A la lumière de l'histoire géologique et climatique des milieux nous pouvons établir un scénario expliquant l'origine et la mise en place des poissons Cichlidae en Afrique du Nord et au Maroc en particulier, où leur diversité spécifique très faible peut être expliquée par plusieurs facteurs :

- La physiographie : la chaîne l'Atlas constitue depuis très longtemps une barrière à la dispersion de plusieurs organismes vivants et à fortiori celle des poissons. Par contre le Sahara n'a fonctionné comme barrière qu'assez récemment. En effet le Sahara marque une rupture dans la répartition de nombreuses familles de poissons panafricaines et la région compte plusieurs espèces de poissons à l'aire de répartition restreinte (Doadrio, 1994 ; Trape, 2009). Cependant, quelques espèces de poissons ont une distribution remarquablement large dans toute la région (Lévêque, 1990 ; Trape, 2009), suggérant une connectivité de la faune aquatique à grande échelle jusqu'au début de la désertification il y a 6 à 7 millions d'années (Vignaud *et al*, 2002 ; Schuster *et al*, 2006). Par ailleurs, la paléolimnologie atteste de l'existence de plusieurs phases humides au cours des 200000 dernières années (Osborne *et al*, 2008) et corrobore ainsi la possibilité de connexions historiques reliant les masses d'eau du Sahara (le lac Mégatchad au Sud du Sahara (Drake et Bristow, 2006), le Mègalac Fezzan en Libye (Armitage *et al*, 2007 ; Drake *et al*, 2008) et le bassin de Chotts Mègalac dans le Sud de la Tunisie et de l'Algérie (Causse *et al*, 2003 ; Drake et Bristow, 2006)). L'influence de ces phases humides de l'histoire saharienne sur l'évolution et la biogéographie des animaux aquatiques du désert reste en grande partie inexplorée.

Les barrières montagneuses au Maroc sont dues à plusieurs cycles orogéniques qui se sont succédés, contribuant chacun, par son contexte géodynamique et son ampleur, à façonner les grands domaines structuraux du Maroc. En effet, le Maroc compte deux massifs montagneux : l'Atlas, le plus ancien (Frizzon de Lamotte *et al*, 2000), subdivisé en trois grandes chaînes parallèles : le Moyen-Atlas au Nord, le Haut-Atlas au centre et l'Anti-Atlas au Sud-Ouest, et le

Rif (Rif occidental et oriental) situé face à la méditerranée, qui est un massif montagneux faisant partie du système des Cordillères Bétiques. La chaîne atlasique a probablement joué un rôle de barrière pour la dispersion de certains organismes dont les poissons Cichlidae.

- Facteurs écologiques : les Cichlidae marocains sont en limite Nord de leur aire de répartition au Sud du Haut-Atlas central. Les limites des aires de distribution d'un taxon correspondent à des discontinuités physiques (climatiques, géographiques, etc.), mais également biologiques (interactions avec d'autres espèces par exemple), qui conduisent à des conditions écologiques défavorables à un point tel qu'il est impossible de survivre au-delà. Un changement rapide même minime des conditions locales peut également entraîner un vortex d'extinction. Les populations situées en limite d'aire de répartition sont vulnérables car elles tendent à être plus contraintes par des facteurs abiotiques, à avoir une démographie plus variable, à être plus petites et plus isolées génétiquement, et à connaître un déclin de leur valeur sélective (Sexton *et al*, 2009).

- Facteurs génétiques : quelque soit l'hypothèse retenue concernant l'origine des Cichlidae notre étude montre que les espèces du Maroc ont des affinités génétiques avec les mêmes espèces d'autres régions de l'Afrique et du Moyen-Orient (*cf* Figure 25) :

O. aureus est également présente en Egypte et en Israël.

C. zillii se trouve aussi en Egypte, en Algérie, au Niger, au Soudan et en Syrie et plus largement en Afrique de l'Ouest.

C. guineensis est proche des populations de Mauritanie et du Sénégal et de bien d'autres pays, représente certainement un complexe d'espèces (Kidé *et al*, 2016).

Nous établissons un scénario (Figure 81) pour chacune des trois espèces du Maroc en fonction de toutes les données historiques et génétiques :

Pour *Oreochromis aureus*, l'aire de répartition actuelle s'étend en Afrique subsaharienne jusqu'au niveau de l'équateur (Figure 82), tandis qu'au Nord du Sahara cette aire est fragmentée entre d'une part l'Arabie Saoudite, la Jordanie, Israël et l'Egypte et d'autre part le Sud-Atlasique marocain (Figure 82) ; l'espèce est absente du reste de l'Afrique du Nord. La dispersion de *O. aureus* d'Afrique de l'Ouest vers le Nil et l'Afrique du Nord se serait effectuée via le bassin tchadien où les échanges ont eu lieu, à une période qu'il est encore difficile de préciser (Lévêque, 1997). Par ailleurs, le bassin tchadien est toujours en communication avec celui du Niger via le Mayo-Kebbi. Le Niger quant à lui a probablement été une zone refuge, qui a servi de réservoir pour la recolonisation des bassins du Sénégal, de la Gambie et de tous les autres bassins de la région, après de longues périodes d'aridité durant lesquelles ces fleuves étaient partiellement asséchés.

Pour *Coptodon zillii*, le scénario est assez semblable à celui d'*O. aureus* même si son aire de distribution est plus étendue (Figure 82), elle couvre d'autres pays d'Afrique du Nord (Algérie, Tunisie et Egypte), des pays d'Afrique subsaharienne jusqu'au Gabon (Figure 82), ainsi que le Moyen-Orient (Israël et Jordanie) et l'Afrique de l'Est (Ouganda et Kenya). Il est donc probable que pendant la période humide de l'Holocène, l'Afrique contenait une série de lacs, de rivières et de deltas intérieurs reliés par une grande voie fluviale ; parmi ces écosystèmes aquatiques, le Mégalac Ahnet-Mouydr, dans le Sud algérien, recevait les eaux du massif du Hoggar et de ceux de l'Atlas. Par ailleurs, le bassin versant de ce Mégalac était connecté avec celui du fleuve Niger, lui-même connecté avec celui du Lac Mègatchad, ces paléo-lacs forment des corridors traversant l'Afrique d'Ouest en Est à travers une voie fluviale interconnectée, expliquant que les bassins du Sahara, du Niger, du Tchad et du Nil forment une seule province biogéographique pour certaines espèces de poissons. De plus, le faible degré d'endémisme indique que ces interconnexions paléo hydrologiques se sont déroulées relativement récemment, peut-être au cours de «l'optimum climatique» de l'Holocène ancien (Northgrippien), lorsque le Sahara était humide en dernier lieu. On voit alors se reconstituer les liaisons entre la région atlasique, le reste de l'Afrique du Nord et l'Afrique subsaharienne.

Pour *Coptodon guineensis*, qui est une espèce euryhaline avec une affinité claire pour l'eau saumâtre, voire pour la mer, et qui est présente le long de la côte Ouest-africaine depuis l'Angola jusqu'au Sud du Maroc en passant par le Sénégal et la Mauritanie, la voie de dispersion suit une série de lagune ou d'estuaires à partir de l'Afrique de l'Ouest jusqu'à sa limite septentrionale de distribution au Sud du Maroc (Figure 82), comme c'est le cas pour *Sarotherodon melantheron* (Falk *et al*, 2003).

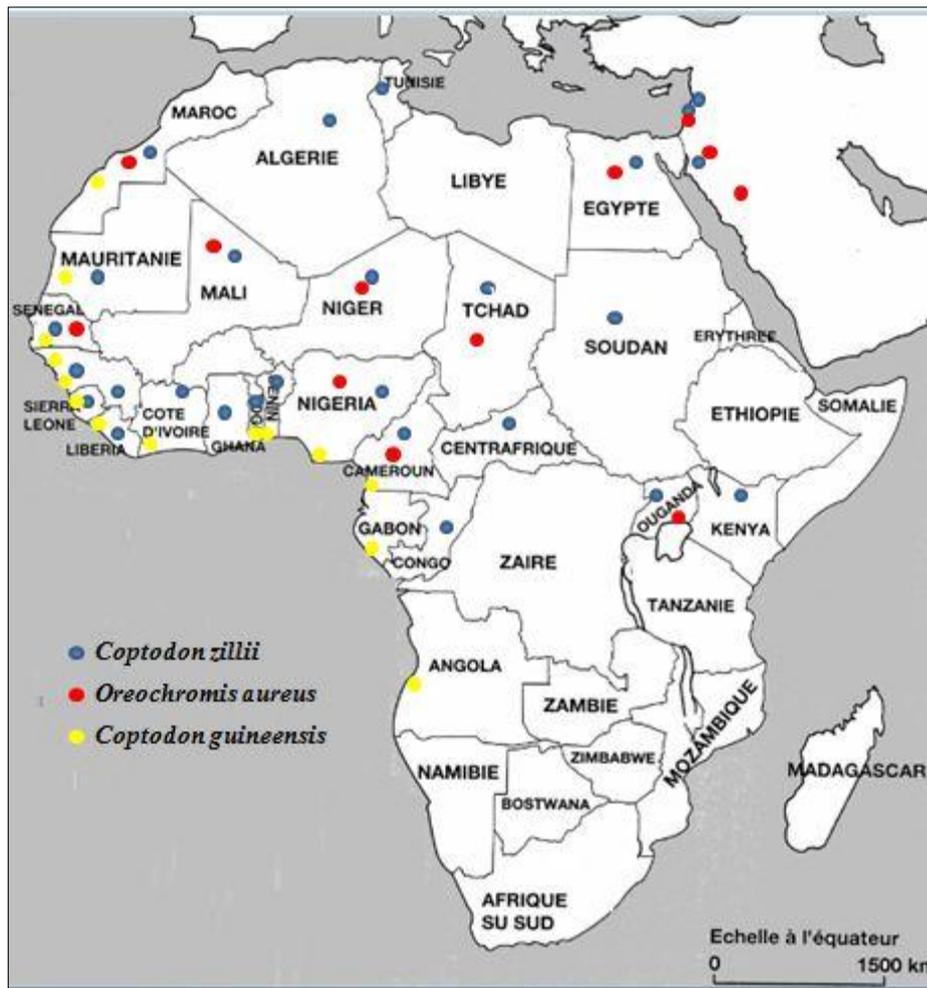


Figure 82 : Les aires de distribution des espèces de Cichlidae existant au Maroc.

Au Maroc, *Coptodon guineensis* est présente dans le complexe des oueds Al Wa'er, Oumma fatma Chbika et dans l'oued Aabar (affluent de ce complexe), ainsi que dans la sebka d'Imlili (en plein Sahara). La limite Nord de l'aire de répartition de cette espèce est d'environ 1120 km au Nord de la Mauritanie (limite Nord-Ouest admise jusqu'à présent). L'isolement entre la population de cette espèce présente dans l'oued Aabar et ses congénères subsahariens s'est effectué entre 3000 ans 1000 ans BP. Alors que les différences morphologiques, éthologiques et génétiques entre les poissons de l'oued Aabar et ceux de la sebka d'Imlili montrent que cet isolement est plus ancien (environ 15000 ans BP), prouvant qu'ils ont pu résister aux changements climatiques qui ont façonné le Sahara. Ce *Coptodon*, probablement une nouvelle espèce, représente une population relictive qui évolue d'une façon indépendante des autres populations de la même espèce, notamment de celle de l'oued Aabar. Par ailleurs leur présence dans cette sebka où règne des conditions extrêmes (salinité élevée, déficit alimentaire, température...) prouve une fois de plus la capacité de *C. guineensis* à vivre dans

des eaux hypersalées et donc en mer. Il est alors très probable que la dispersion de *C. guineensis* s'est effectuée depuis l'Afrique subsaharienne en suivant une voie maritime le long des côtes de l'océan Atlantique (Figure 81). Un Cichlidae, identifié comme *C. zillii*, a été signalé dans les années 1960 à Puerto Cansado au fond de la lagune de Khnifiss (Qninba et Mataam, 2009), sa présence dans un milieu salé nous laisse à penser qu'il s'agit en fait d'un spécimen de *C. guineensis* dont une population isolée se trouverait encore à moins de 100 km au Sud-Ouest de l'embouchure de l'oued Chbika.

Les trois espèces de Cichlidae, présentes naturellement au Maroc, ont des exigences écologiques différentes, en effet si *C. zillii* et *O. aureus* vivent généralement dans le cours moyen des fleuves, *C. guineensis* se trouve plutôt dans les estuaires ou les lagunes saumâtres (Figure 82). La présence de *C. zillii* et *O. aureus* vivant en sympatrie dans la basse vallée du bassin versant du Drâa n'a donc rien d'étonnant, l'absence de *C. guineensis* à l'embouchure de cet oued pourrait être due soit à une position trop septentrionale, soit à une disparition de cette dernière espèce au cours du temps (l'embouchure de l'oued Drâa est très réduite, souvent à sec et soumise à d'importantes crues saisonnières). L'absence de ces deux mêmes espèces (*C. zillii* et *O. aureus*) du complexe des oueds Al Wa'er, Oumma fatma et Chbika pourrait avoir une explication inverse : soit elles n'ont pas atteint ce complexe d'oueds au cours du temps (trop isolé), soit elles ont disparu à la suite d'épisodes de sécheresse, par contre *C. guineensis*, seule présente dans ce bassin versant, a pu remonter le cours de ces oueds (en arrivant par la mer) en l'absence de compétition avec *C. zillii* et donc coloniser ces cours d'eau en amont de leur embouchure.

Tout comme pour les poissons, la diversité des Monogènes branchiaux est très faible, deux espèces seulement, alors que 17 *Cichlidogyrus* ont été décrits sur la seule espèce *C. guineensis*, en revanche leur abondance est élevée. La spécificité parasitaire de *Cichlidogyrus cubitus* et de *C. cirratus* est sténoxène pour leurs hôtes. Au Maroc, lorsque *Oreochromis aureus* est en sympatrie avec *C. zillii*, ces deux hôtes sont parasités par *C. cirratus*, avec une prévalence plus élevée chez *Oreochromis aureus* que chez *Coptodon zillii* qui n'est pas l'hôte naturel. L'infestation de ce dernier par *C. cirratus* n'a été signalée que dans des conditions d'élevage (Paperna, 1979). La présence de *C. cirratus* chez *Coptodon zillii* au Maroc est certainement due à un transfert latéral des parasites d'*O. aureus*, qui, dans des conditions extrêmes pour eux (très différentes des conditions originelles) et en présence d'hôte en faible densité, infestent de manière opportuniste n'importe quel hôte disponible, le parasite n'ayant pas d'autres moyens

pour survivre, ce phénomène étant restreint, on n'observe qu'une faible densité de *C. cirratus* sur son hôte inhabituel.

Cichlidogyrus cubitus, qui est parasite de *C. zillii* (et plus généralement des *Coptodons*), ne se retrouve au Maroc que sur *C. guineensis* dans l'oued Aabar. Son absence sur *C. zillii* dans le Drâa, et en général la très faible diversité parasitaire observée au Maroc, est probablement due à une disparition à la suite d'évènements de bottleneck subis par les populations hôtes qui tendent aussi à diminuer la richesse parasitaire (Pariselle *et al*, 2003). On ne retrouve pas non plus cette espèce à sebkha d'Imlili où la salinité du milieu est trop importante pour permettre sa survie (rappelons que le traitement par le sel est un bon moyen d'éliminer les Monogènes branchiaux). Suivant le même phénomène que nous venons de décrire pour *C. cirratus*, *C. cubitus* se rencontre en Tunisie aussi chez *Haplochromis desfontainii* (comm. pers. Pr. Neifar L.).

Conclusion

Les trois espèces de poissons *Oreochromis aureus*, *Coptodon guineensis* et *Coptodon zillii* qui sont les seuls représentants natifs, au Maroc, de la famille des Cichlidae se cantonnent dans la région Sud (30° N), depuis la frontière avec l'Algérie, à l'Est, jusqu'à l'océan Atlantique, à l'Ouest. A part *C. guineensis* dans la sebkha d'Imlili, très isolée des autres Cichlidae, qui est probablement endémique de ce site particulier et qui fonctionne en métapopulation, les autres occupant des oueds du réseau hydrographique Sud, sont représentés par des petites populations isolées et soumises aux contraintes écologiques difficiles imposées par ces milieux très différents de ceux de leurs origines. Par ailleurs, depuis peu de temps, *Oreochromis niloticus*, qui a été introduite à partir de stations d'élevage dans les cours d'eau marocains, a déjà atteint le stade invasif ; elle a été introduite aussi, dans le Sud à Foug l'oued, près de Laâyoune, depuis une unité piscicole de la région. Comme plusieurs autres espèces introduites invasives, *O. niloticus* peut causer, à long terme, des dégâts irréversibles aussi bien chez les espèces autochtones qu'au niveau de leur milieu. En effet, les espèces invasives entrent en compétition avec les espèces natives pour la nourriture et pour l'habitat, elles peuvent modifier les propriétés du milieu mais elles sont encore plus dangereuses lorsqu'elles se trouvent en présence d'espèces natives génétiquement proches avec lesquelles elles peuvent s'hybrider (introgression de gènes). L'introduction de *O. niloticus* peut s'avérer dangereuse pour la diversité biologique de nos écosystèmes aquatiques, elle présente donc une menace sérieuse (réduction de la biodiversité et extinction) aussi bien pour les espèces locales avec lesquelles elle est en sympatrie (*Carasobarbus fritshi*, *Luciobarbus rabatensis* et *Luciobarbus maghrebensis* respectivement dans l'oued Korifla, affluent du Bouregreg et dans le canal de Nador à Moulay Bousselham), que pour les Cichlidae si un jour elle arrive à coloniser leurs milieux au Sud où les conditions seraient pour elle encore plus favorables que dans les régions au Nord. L'arrivée de *O. niloticus* dans le bassin versant de l'oued Drâa impacterait les populations vulnérables et déjà fragiles des Cichlidae locaux entraînant certainement leur extinction. Par ailleurs, plusieurs études ayant montré que l'hybridation de *O. niloticus* et de *O. aureus* était très courante dès lors que ces deux espèces se trouvaient en présence (Firmat, 2011). Pour la conservation et la valorisation des Cichlidae du Maroc il serait judicieux de développer une aquaculture de *O. aureus* d'autant plus que non seulement les géniteurs proviendraient des populations locales mais si même, par accident, ces poissons se retrouvent

dans le milieu naturel, leurs exigences écologiques sont tellement restreintes qu'elles n'auront aucun impact sur la faune sauvage.

Nous proposons donc de mettre en application des mesures pour la conservation de la famille des Cichlidae du Maroc :

(1) Les populations de *O. niloticus* devraient être surveillées afin de stopper sa propagation avant le bassin versant de l'oued Drâa et donc des cours d'eau sahariens où se trouvent les Cichlidae indigènes.

(2) Nous envisageons de compléter notre présente étude par des recherches sur la reproduction, la croissance et le régime alimentaire afin d'identifier les espèces autochtones présentant un potentiel pour l'élevage.

(3) Pour *Coptodon guineensis* de la sebkha d'Imlili, aucune mesure de conservation ne peut être appliquée sans un suivi dans le temps de la variabilité génétique de chaque trou d'eau pour mieux appréhender l'évolution de leur structure populationnelle.

Par ailleurs, il serait important d'effectuer une datation moléculaire pour connaître les âges réels de ces Cichlidae (détermineront le degré de leurs isolements par rapport aux populations d'Afrique tropicale) afin de mieux comprendre la succession des événements géologiques ayant conduit à leur mise en place.

Références Bibliographiques

Adjout H. et Meziane N. (2002) Etude technico-économique d'une ferme aquacole de production intensive de *Tilapia nilotica* intégrée à l'agriculture dans la région d'Adrar au sud de l'Algérie. *Master européen. Aménagement. Gestion. Production. Aquatique. Université Montpellier II*. 61 p.

Agnès J.F., Louizi H., Gilles A., Berrada Rkhami O., Benhoussa A., Qninba A. et Pariselle A. (2018) A euryhaline fish lost in the desert : The unexpected metapopulation structure of *Coptodon guineensis* (Günther, 1862) in the Sebkha of Imlili. *Comptes Rendus Biologie*, 341 (2) : 75-84.

Altner M., Schliewen U.K., Penk S.B.R. et Reichenbacher B. (2017) *Tugenchromis pickfordi*, gen. et sp. nov., from the upper Miocene a stem-group cichlid of the 'East African Radiation'. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37 : e1297819.

Amoussou T.O., Toguyeni A., Imorou Toko I., Chikou A. et Karim Y.A.I. (2016) Biological and zootechnical characteristics of African tilapias *Oreochromis niloticus* Linnaeus, 1758 and *Sarotherodon melanotheron* Rüppell, 1852. *International Journal Biological and Chemical Sciences*, 10(4) : 1869-1887.

Armitage S.J., Drake N.A., Stokes S., El-Hawat A., Salem M.J., White K., Turner P. et McLaren S.J. (2007) Multiple phases of North African humidity recorded in lacustrine sediments from the Fazzan Basin, Libyan Sahara. *Quaternary Geochronology*, 2, 181-186.

Arratia G., López-Arbarello A., Prasad G.V.R., Parmar V. et Kriwet J. (2004) Late Cretaceous-Paleocene percomorphs (Teleostei) from India-early radiation of Perciformes, in Recent Advances. *In : the Origin and Early Radiation of Vertebrates* Arratia G., Wilson M.V.H. et Cloutier R. (éditeurs), by Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany. 635-663.

Attayde J.L., Okun N., Brasil J., Menezes R. et Mesquita P. (2007) Impacts of the Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) Introduction on the trophic structure of the aquatic ecosystems of the caatinga biome. *Oecologia Brasiliensis*, (11) : 450-461.

Auxini A.E. (1969) Correlacion estratigrafica de los sondeos perforados en el Sahara español. *Boletín Geológico y Minero*, 88 : 235-251.

Avise J.C. (2000) Phylogeography : the history and formation of species. *Harvard University Press*, Cambridge, MA. 464 p.

Bakke T.A., Harris P.D., Jansen P.A. et Hansen L.P. (1992) Host specificity and dispersal strategy in gyrodactylid monogeneans, with particular reference to *Gyrodactylus salaris* (Platyhelminthes, Monogenea). *Diseases of Aquatic Organisms*, 13 : 64-74.

Ballouche A. (2017) Le Sahara : barrière ou trait d'union entre Méditerranée et Sahel ?. *In : L'Afrique : Du Sahel et du Sahara à la Méditerranée*, Ellipses, Andrieux J. (éditeur). 41-54.

Barber I., Hoare D. et Krause J. (2000) Effects of parasites on fish behaviour : a review and evolutionary perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10 : 131-165.

Barel C.D.N., van Oijen M.J.P., Witte F. et Witte-Maas E.L.M. (1977) An introduction to the taxonomy and morphology of the Haplochromine Cichlidae from lake Victoria. *Netherlands Journal of Zoology*, 27 (4) : 333-389.

Bayed A., Himmi O., El Agbani M.A., Samlali M.L., Mhimdat H., Radi M. et Qninba A. (2015) Caractérisation des poches d'eau de Sebket Imlily. Atelier de restitution des résultats. Communication Orale. Journée scientifique, La Sebkhah d'Imlily (Province d'Oued Eddahab) : un système original de zone humide saharienne relique. *Institut Scientifique*.

Bennas N., Himmi O., Benamar L., L'Mohdi O., El Agbani M.A., Qninba A. et Sánchez A. M. (2017) Premières données sur les coléoptères et les hémiptères aquatiques de la sebkhah d'implily (région de Dakhla-oued Ed dahab, Sud-Ouest du Maroc), avec la première citation de *Berosus guilielmi* knisch, 1924 (coleoptera, hydrophilidae) pour le domaine paléarctique. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*, 59 : 117-126.

Bertin L. (1951) Ichthyogéographie de l'Afrique du Nord. Compte-rendu sommaire des séances de la Société de biogéographie, 242 : 79-82.

Bilong Bilong C.F. (1995) Les monogènes parasites d'eau douce du Cameroun : biodiversité et spécificité; biologie des populations inféodées à *Hemichromis fasciatus*. *Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Yaoundé I*. 341 p.

Boileau N., Cortesi F., Egger B., Muschick M., Indermaur A., Theis A., Büscher H.H. et Salzburger W. (2015) A complex mode of aggressive mimicry in a scale-eating cichlid fish. *Biology Letters*, 11 (9).

Bonnefille R. (1993) Afrique, paléoclimats et déforestation. *Sécheresse*, 4 : 221-231.

Bouin P.A. (1897) Bouin's fixative and other contributions to medicine. *Archives of pathology and laboratory medicine*, 116 (8) : 882-884.

Bowen S.H. (1982) Feeding digestion and growth-qualitative consideration. In : Pullin R.S.V., Lowe M.C. et Connell R.H. (éditeurs), The biology and culture of tilapias, *ICLARM Conference Proceedings*, 7, Manila, Philippines.141-156.

Brahimi A., Tarai N., Benhassane A., Henrard A. et Libois R. (2016) Genetic and morphological consequences of Quaternary glaciations: A relic barbel lineage (*Luciobarbus pallaryi*, Cyprinidae) of Guir Basin (Algeria). *Comptes Rendus Biologies* 339 : 83-98.

Briggs J.C. (2003) Fishes and Birds : Gondwana Life Rafts Reconsidered. *Systematic Biology*, 52(4) : 548-553.

Briggs J.C. (2005) The marine East Indies : diversity and speciation. *Journal of Biogeography*, 32 : 1517-1522.

Brondani R.P.V., Brondani C., Tarchini R. et Grattapaglia D. (1998) Development, characterization and mapping of microsatellite markers in *Eucalyptus grandis* and *E. urophylla*. *Theoretical and Applied Genetics*, 97 : 816-927.

Buchmann K. et Lindenstrom T. (2002) Interactions between Monogenea parasites and their fish hosts. *International Journal for Parasitology*, 32 (3) : 309-319.

Caira J.N., Jensen K. et Holsinger K.I. (2003) On a new index of host specificity. *In* : Taxonomie, écologie et évolution des metazoaires parasites Combes C. et Jourdane J. (éditeurs). Presses *Universitaires de Perpignan*. Tome I : 161-201.

Caira J.N. et Littlewood D.T.J (2001) Worms, Platyhelminthes. *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press. San Diego, California, 5 : 863-899.

Carnevale G., Sorbini C. et Landini W. (2003) *Oreochromis lorenzoi*, a new species of tilapiine cichlid from the late miocene of central italy. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (3) : 508-516.

Chakrabarty P. (2004) Cichlid biogeography : comment and review. *Fish and Fisheries*, 5 : 97-119.

Cheng T.C. (1986) General Parasitology. *Academic Press College Division*. Orlando. 827 p.

Cichocki F.P. (1976) Cladistic history of cichlid fishes and reproductive strategies of the american genera *Acarichthys*, *Biotodoma* and *Geophagus*. Unpublished Ph.D. Dissertation, *University of Michigan*, Ann Arbor, 356 p.

Ciobotaru A. (2014) Les changements climatiques et environnementaux du bassin de l'Oum Er Rbia (Maroc). *Conference paper*. Vème Colloque Roumaine-algerienne-française : "Direction contemporaines dans l'étude du territoire". La gestion du territoire, des aléas et de la ville.

Cloud P. (1978) Cosmos, earth and man. New Haven Connecticut, *Yale University Press*.
In : Distribution géographique et affinités des poissons d'eau douce africains. Lévêque C. et Paugy D. (2006). *In* : Les poissons des eaux continentales. Diversité, écologie, utilisation par l'homme. Lévêque C. et Paugy D. (éditeurs). Editions IRD, Paris. 521 p.

Combes C. (1995) Interactions durables : Écologie et évolution du parasitisme. Masson-Dunod, Paris. 524 p.

Combes C. (2001) Parasitism : The Ecology and Evolution of Intimate Interactions. University of Chicago Press, Chicago, III, USA. 728 p.

Coquillart H. (2005) Approche méthodologique de la problématique des espèces invasives. *In* : Pascal F. (éditeur), *Comptes-rendus de la cinquième journée d'échanges techniques entre les gestionnaires d'espaces naturels de Rhône-Alpes* : 6-9.

Coward K. et Bromage N.R. (2000) Reproductive physiology of female tilapia broodstock. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10 : 1-25.

Dabbadie L., Lazard J. et Oswald M. (2002) Pisciculture et élevages non conventionnels : Pisciculture, Mémento de l'Agronome, CIRAD-GRET (édition). *Ministère des Affaires étrangères* (France), 2 : 1571-1651.

Doadrio I. (1994). Freshwater fish fauna of North Africa and its biogeography. *In* : Teugels G.G., Guégan J.F., Albaret J.J (éditeurs). Diversité biologique des poissons des eaux douces et saumâtres d'Afrique. Synthèses géographiques. *Annales Sciences zoologiques*, 275, Musée royal d'Afrique centrale, Tervuren (Belgique).Tervuren : 21-34.

Dobson A., Lafferty K.D., Kuris A.M., Hechinger R.F. et Jetz W. (2008) Homage to Linnaeus: How many parasites? How manyhosts? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105 : 11482-11489.

Drake N.A., Bristow C. (2006) Shorelines in the Sahara : geomorphological evidence for an enhanced monsoon from palaeolake Megachad. *The Holocene* 16 : 901-911.

Drake N.A., El-Hawat A.S., Turner P., Armitage S.J., Salem M.J., White K.H. et McLaren S. (2008) Palaeohydrology of the Fazzan Basin and surrounding regions :The last 7 million years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 263 : 131-145.

Driouech F. (2010) Distribution des précipitations hivernales sur le Maroc dans le cadre d'un changement climatique : descente d'échelle et incertitudes. *Thèse de doctorat, Université de Toulouse, France*, 163 p.

Dunz A.R. et Schliewen U.K. (2013) Molecular phylogeny and revised classification of the haplotilapiine cichlid fishes formerly referred to as "Tilapia". *Molecular Phylogenetics and Evolution* 68 : 64-80.

Emran A. (2015) Le fonctionnement de la Sebkhia d'Imlily dévoilé par les images Radar Alos-Palsar : un reliquat-témoin des changements climatiques dans la région du Sahara et de l'Afrique de l'Ouest. Communication Orale. Journée scientifique, La Sebkhia d'Imlily (Province d'Oued Eddahab) : un système original de zone humide saharienne relique. *Institut Scientifique*.

Ergens R. (1981) Nine species of the genus *Cichlidogyrus* Paperna, 1960 (Monogenea : Ancyrocephalinae) from Egyptian fishes. *Folia Parasitologica (Praha)*, 28 : 205-214.

Esch G.W. et Fernandez J.C. (1993) A Functional Biology of Parasitism : Ecological and Evolutionary Implications. *Chapman et Hall*, London, 352 p.

Eschmeyer W. et Fong J.D. (2017) Catalog of Fishes : Species by Family/Subfamily. <http://www.researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/speciesbyfamily.asp> [accessed 10. October 2017].

Euzet L. et Combes C. (1980) Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. *In* : Lambert A. Romand R. Les Monogènes Dactylogyridae marqueurs biologiques des Cyprinidae= The Monogenea Dactylogyridae used as biological tags for Cyprinidae? *Bulletin de la société zoologique de France*, 40 : 239-285.

F.A.O. (2002) Les méthodes de production d'alevins de *Tilapia nilotica*. ADCP/REP/89/46 : 120 p.

Falk T.M., Teugels G.G., Abban E.K., Villwock W. et Renwranz L. (2003) Phylogeographic patterns in populations of the black-chinned tilapia complex (Teleostei,

Cichlidae) from coastal areas in West Africa : support for the refuge zone theory. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 27 : 81-92.

Farias I.P., Orti G. et Meyer, A. (2000) Total Evidence : Molecules, Morphology, and the Phylogenetics of Cichlid Fishes. *Journal of Experimental Zoology*, 288 :76-92.

Farias I.P., Orti G., Sampaio I., Schneider H. et Meyer, A. (1999) Mitochondrial DNA phylogeny of the family Cichlidae : monophyly and fast evolution of the Neotropical assemblage. *Journal of Molecular Evolution*, 48 : 703-711.

Felsenstein J. (1985) Confidence limits on phylogenies : An approach using the bootstrap. *Evolution*, 39 : 783-791.

Firmat C. (2011) Hybridation et goulots d'étranglements induits par l'activité humaine : génétique des populations, morphométrie et parasitologie appliquées au tilapia envahi et envahissant *Oreochromis mossambicus* (Teleostei, Cichlidae). *Thèse de Doctorat de Biologie évolutive. Université de Bourgogne*, 224 p.

Fish G.R. (1955) The Food of *Tilapia* in the East Africa. *The Uganda Journal*, 19 : 85-89.

Foin A. (2005) Parasites et parasitoses des poissons d'ornement d'eau douce. Aide au diagnostic et propositions de traitement. *Thèse de doctorat vétérinaire. Faculté de médecine Créteil*, 105 p.

Fraser G.J., Hulsey C.D., Bloomquist R.F., Uyesugi K., Manley N.R. et Strelman J.T. (2009) An ancient gene network is co-opted for teeth on old and new jaws. *PLoS Biology*, 7 (2) : e1000031.

Fricke R., Eschmeyer W. N. et Van der Laan R. (2019). Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera, Species, References. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). (accessed 30 April 2019).

Friedman M., Keck B.P., Dornburg A., Eytan R.I., Martin C.H., Hulsey C.D., Wainwright P.C. et Near T.J. (2013) Molecular and fossil evidence place the origin of cichlid fishes long after Gondwanan rifting. *Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences* 280 (1770) : 20131733.

Frimpong E., Ansah Y., Amisah S., AdjeiBoateng D., Agbo N. et Egna H. (2014) Effects of two environmental best management practices on pond water and effluent quality and growth of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Sustainability*, 6 (2) : 652-675.

Frizon de Lamotte D., Saint Bézar B., Bracène R. et Mercier E. (2000) The two main steps of the Atlas building and geodynamics of the western Mediterranean. *Tectonics*, 19 : 740-761.

Fryer G. et Iles T.D. (1972) The cichlid fishes of the great lakes of Africa : Their biology and evolution. Oliver and Boyd, Edinburg, 641 p.

Gennotte V., Sawadogo P. et Milla S. (2012) Cortisol is responsible for positive and negative effects in the ovarian maturation induced by the exposure to acute stressors in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Fish Physiology and Biochemistry* 38 : 1619-1626.

Getachew T. et Fernando C.H. (1989) The food habits of an herbivorous fish (*Oreochromis niloticus*) in Lake Awasa, Ethiopia. *Hydrobiologia*, 174 : 195-200.

Goudswaard P.C., Write F. et Katunzi B. (2002) The tilapine fish stock of Lake Victoria before and after the Nile perch upsurge. *Journal of Fish Biology*, 60 (4) : 838-856.

Hamilton W.D. et Zuk M. (1982) Heritable true fitness and bright birds : a role for parasites? *Science* 218 : 384-387.

Hilali M. (2015) Sebkhah d'Imlily : Mécanismes de fonctionnement hydrologique et hydrogéologique. Communication Orale. Journée scientifique, La Sebkhah d'Imlily (Province d'Oued Eddahab) : un système original de zone humide saharienne relique. *Institut Scientifique*.

Holmes J.C. (1979) Parasite populations and host community structure. *In* : Kennedy B.B (éditeur), Host-Parasite Interfaces. *Academic Press*, New York, 27-46.

Huet M. (1970) Traité de pisciculture. Quatrième édition, Bruxelles : édition Ch. de Wyngaert, 718 p.

Ibn Tattou M. (2015) Sebkhah imlili : végétations et couverture végétale. Communication Orale. Journée scientifique, La Sebkhah d'Imlily (Province d'Oued Eddahab) : un système original de zone humide saharienne relique. *Institut Scientifique*.

Ipungu L., Ngoy K., Banze K., Lumfwa K. et Kafund M. (2015) L'étude de la croissance de *Oreochromis niloticus* par la fertilisation des étangs : Le cas de la ferme Naviundu Lubumbashi. *Journal of Applied Biosciences*, 91 : 8503-8510.

Justine J.L., Briand M.J. et Bray R.A. (2012) A quick and simple method, usable in the field, for collecting parasites in suitable condition for both morphological and molecular studies. *Parasitology Research*, 111 : 341-351.

Kevrekidis C., Valtl M., Penk S.B.R., Altner M. et Reichenbacher B. (2018) *Rebakkachromis* nov. gen. from the middle-upper Miocene (11 MYA) of Central Kenya : the oldest record of a haplotilapiine cichlid fish. *Hydrobiologia*, 832 : 39-64.

Kidé N.G., Dunz A., Agnès J.-F., Dilyte J., Pariselle A. et Carneiro C. (2016) Cichlids of the Banc d'Arguin National Park, Mauritania : insight into the diversity of the genus *Coptodon*. *Journal of Fish Biology*. 88 (4) 1369–1393.

Kirk R.G. (1972) A review of recent developments in *Tilapia* culture with special reference to fish farming in the heated effluents of power stations. *Aquaculture*, 1 (1) : 45-60.

Kocher T.D. (2004) Adaptive evolution and explosive speciation : the cichlid fish model. *Nature Reviews Genetics* 5 : 288-298.

Konings A. (1998) Tanganyika Cichlids in Their Natural Habitat. *Cichlid Press* ; El Paso : 272 p.

Kullander S.O. (1998) A phylogeny and classification of the South American Cichlidae (Teleostei : Perciformes). *In : Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*, Malabarba L.R, Reis R.E., Vari R.P., Lucena Z.M., et Lucena C.A.S. (éditeurs). 461-498.

Labails C., Olivet J.L., Aslanian D. et Roest W.R. (2010) An alternative early opening scenario for the Central Atlantic Ocean. *Earth and Planetary Science Letters* 297 : 355-368.

Lacroix E. (2004) Pisciculture en Zone Tropicale. GTZ et GFA Terra Systems : Eulenkrußstraße 8222 359 Hamburg Allemagne. 225 p.

Lapadu-Hargues P. (1947) Quelques données préliminaires sur le massif des Eglab (Sahara Occidental). *In : The Pre-Cambrian in North Africa* Schürmann H.M.E. (éditeur). *Brill Archive*, 351 p.

Lazard J. (2009) La pisciculture des tilapias. *Cahier Agriculture*, 18 : 174-182, pisciculture : le poisson de demain, Synthèse, 24 p.

Lehmann E.L. (1975) Non parametrics : Statistical Methods Based On Ranks. Holden-Day, San Francisco. 475 p.

Leprêtre R. (2015) Evolution phanézoïque du Craton Ouest Africain et de ses bordures Nord et Ouest. *Thèse de Doctorat, Université Paris Sud, Paris*, 408 p.

Lévêque C. (1997) Biodiversity dynamics and conservation : the fresh water fish of tropical Africa. Cambridge, Cambridge University Press, *ORSTOM*, 438 p.

Lévêque C. et Paugy D. (1999) Les poissons des eaux continentales africaines : Diversité, biologie, écologie et utilisation par l'homme. Editions IRD, Paris. 521 p.

Lévêque C. et Paugy D. (2006) Distribution géographique et affinités des poissons d'eau douce africains. *In : Les poissons des eaux continentales. Diversité, écologie, utilisation par l'homme.* Lévêque C. et Paugy D. (éditeurs). Editions IRD, Paris. 521 p.

Littlewood D.T.J., Rohde K. et Clough K.A. (1999) The interrelationships of all major groups of Platyhelminthes : phylogenetic evidence from morphology and molecules. *Biological Journal of the Linnean Society*, 66 : 75-114.

Loiselle P.V. (1994) The Cichlid Aquarium. Tetra-Press, Neptune City, Germany, 447 p.

Longy X. (2003) Les cichlidés de Guyane française. *Thèse de Doctorat. Ecole vétérinaire de Lyon de l'Université Claude Bernard de Lyon*. 152 p.

Louizi H., Agnès J.F., Bitja Nyom A., De Buron I., Berrada Rkhami O., Benhoussa A., Qninba A. et Pariselle A. (2019) The distribution and systematic status of cichlid fishes (teleostei, perciformes, cichliformes : cichlidae) from Morocco, *Vie et Milieu in press*.

Lowe-McConnell R.H. (1982) Tilapias in fish communities. *The biology and culture of Tilapias*, (7) : 83-113.

Lundberg, J.G. (1993) African-South American fresh water fish clades and continental drift : problems with a paradigm. In : Goldblatt P. (éditeur). *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven. 156-199.

Maan M.E., van Rooijen A.M.C., Van Alphen J.J.M. et Seehausen O. (2008) Parasite-mediated sexual selection and species divergence in Lake Victoria cichlid fish. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94 : 53-60.

MacLennan D.A. et Brooks D.R. (1991) Parasites and sexual selection : a macroevolutionary perspective. *The Quarterly Review of Biology*, 66 : 255-286.

Malabarba M.C., Zuleta O.D et Del Papa C (2006) *Proterocara argentina*, a new fossil cichlid from the Lumbraera Formation, Eocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26 : 267-275.

Malausa T., Gilles A., Megle E., Blanquart H., Duthoy S. et Costedoat C. (2011) High-throughput microsatellite isolation through 454 GS-FLX Titanium pyrosequencing of enriched DNA libraries, *Molecular Ecology Resources*, 11 (4) : 638-644.

Malcolm C., Beveridge H. et McAndrew B.J. (2000) Tilapias : biology and exploitation. University of Stirling, Scotland. Kluwer Academic Publishers : 185 p.

Malmberg G. (1957) [On the occurrence of *Gyrodactylus* on Swedish fishes] Skrifter utgivna av Södra Sveriges Fiskeriförening, 19-76.

Marchiori N.C., Pariselle A., Pereira J.R., Agnès J.F., Durand J.D. et Vanhove M.P.M. (2015) A comparative study of *Ligophorus uruguayense* and *L. saladensis* (Monogenea : Ancyrocephalidae) from *Mugil liza* (Teleostei : Mugilidae) in southern Brazil. *Folia Parasitologica*, 62 : 024.

Matshiner M. (2018) Gondwanan vicariance or trans-Atlantic dispersal of cichlid fishes : a review of the molecular evidence. *Hydrobiologia*, 832 (1) : 9-37.

McCrary J.K., Vandenberghe E.P. et McKaye K.R. (2001) Tilapia cultivation : A threat to native fish species in Nicaragua. *Encuentro*, (58) : 9-19.

McMahan C.D., Chakrabarty P., Sparks J.S., Smith W.L. et Davis M.P. (2013) Temporal patterns of diversification across global cichlid biodiversity (Acanthomorpha : Cichlidae). *PLoS ONE*, 8 (8) : e71162.

Megle E., Costedoat C., Dubut V., Gilles A., Malausa T., Pech N. et Martin J.F. (2010) QDD : a user-friendly program to select microsatellite markers and design primers from large sequencing projects. *Bioinformatics*, 26 : 403-404.

Mélard C. (2014). Base biologique de l'aquaculture : Biologie de la reproduction 3. Note de cours à l'intention des étudiants de Master Complémentaire en Aquaculture, Université de Liège, CEFRA, Tihange : Belgique, 45 p.

Melhaoui M. (1994) Ecologie des ressources halieutiques des eaux continentales à intérêt économique : Anguillidae, Salmonidae. *Thèse de Doctorat es- Sciences Biologiques. Faculté de Sciences Oujda*. 180 p.

Møller A.P., Christe P. et Lux E. (1999) Parasitism, host immune function, and sexual selection. *The Quarterly Review of Biology*, 74 : 3-20.

Murray A.M. (2001) The fossil record and biogeography of the Cichlidae (Actinopterygii : Labroidei). *Biological Journal of the Linnean Society*, 78 : 517-532.

Muterezi Bukinga F., Vanhove M.P.M., Van Steenberge M. et Pariselle A. (2012) Ancyrocephalidae (Monogenea) of Lake Tanganyika : III : *Cichlidogyrus* infecting the world's biggest cichlid and the non-endemic tribes Haplochromini, Oreochromini and Tylochromini (Teleostei, Cichlidae) *Parasitology Research*, 111 : 2049-2061.

N'Douba V., Audenaerde D.K.F.E.T. et Pariselle A. (1997) Description d'une espèce nouvelle de Monogène ectoparasite branchial de *Tilapia guineensis* (Bleeker, 1862) (Cichlidae) en Côte-d'Ivoire. *Journal of African Zoology*, 111 (5) : 429-433.

Nelson J.S. (1994) Fishes of the World. Chichester, New York, John Wiley and Sons, third édition, 600 p.

Nelson J.S. (2006) Fishes of the world. Fourth edition. John Wiley and Sons, Hoboken, New Jersey, 601 p.

Nelson J.S., Grande T.C. et Wilson M.V. (2016) Fishes of the World. Fifth edition. John Wiley & Sons, New Jersey ; 752 p.

Nishida M. (1991) Lake Tanganyika as an evolutionary reservoir of old lineages of East African cichlid fishes : Inferences from allozyme data. *Experientia*, 47 : 974-979.

Ogutu-Ohwayo R. (1990) The reduction in fish species diversity in Lakes Victoria and Kyoga (East Africa) following human exploitation and introduction of non-native fishes. *Journal of Fish Biology*. (37) : 207-208.

Oldfield R.G. (2004) Saltwater cichlids. Knowledge of salinity and preference may allow new species combinations and improved husbandry in aquaria. *Freshwater and Marine Aquarium*, 27 (8) : 98-104.

Osborne A.H., Vance D., Rohling E.J., Barton N., Rogerson M. et Fello N. (2008) A humid corridor across the Sahara for the migration of early modern humans out of Africa 120,000 years ago. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (43) : 16444-16447.

Paperna I. (1964) Parasitic helminthes of inland-water fishes in Israel. *Israel Journal of Zoology*, 13 : 1-26.

Paperna I. (1979) Monogenea of inland-water fishes in Africa. *Annales du Musée Royal d'Afrique Centrale, Série Zoologia*, 226 : 1-131.

Paperna I. et Thurston J.P. (1969) *Annulotreman*. gen. a new genus of Monogenetic Trematodes (Dactylogyridae Bychowsky, 1933) from African Characin fish. *Zoologischer Anzeiger*, 182 : 444-449.

Pariselle A. (1995) Etudes des parasites de Cichlidae en Afrique de l'Ouest. *Comptes rendus de l'atelier biodiversité et aquaculture*. Agnès J-F. (éditeur) CRO Abidjan, Côte d'Ivoire. 44-52.

Pariselle A. (1996) *Diversité, spéciation et évolution des Monogènes branchiaux de Cichlidae en Afrique de l'Ouest*. Thèse de Doctorat. Université de Perpignan, France. 190 p.

Pariselle A. (2003) Considérations systématiques et évolutives à propos des Monogènes parasites de poissons des eaux douces tropicales. *Habilitation à diriger des recherches Université de Perpignan, France*. 35 p.

Pariselle A., Boeger W.A., Snoeks J., Bilong Bilong C.F., Morand S. et Maarten P.M.V. (2011) The Monogenean Parasite Fauna of Cichlids : A Potential Tool for Host Biogeography. *International Journal of Evolutionary Biology* 15 p.

Pariselle A. et Euzet L. (1994) Three new species of *Cichlidogyrus* Paperna, 1960 (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasitic on *Tylochromis jentinki* (Steindachner) (Pisces, Cichlidae) in West Africa. *Systematic Parasitology*, 29 : 229-234.

Pariselle A. et Euzet L. (1997) New species of *Cichlidogyrus* Paperna, 1960 (Monogenea, Ancyrocephalidae), from the gills of *Sarotherodon occidentalis* (Daget) (Osteichthyes, Cichlidae) in Guinea and Sierra Leone (West Africa). *Systematic Parasitology*, 38 : 221-230.

Pariselle A. et Euzet L. (2009) Systematic revision of Dactylogyridea parasites (Monogenea) from cichlid fishes in Africa, the Levant and Madagascar. *Zoosystema*, 31 (4) : 849-898.

Patterson C. (1993) Osteichthyes : Teleostei. In : Benton M.J. (éditeur), *The Fossil Record 2 : Chapman et Hall*, London 621-656.

Paugy D., Lévêque C. et Mouas I. (2011) Poissons d'Afrique et peuples de l'eau. IRD Editions : Marseille ; 320 p.

Pauly D. (1998) One hundred million tonnes of fish, and fisheries research. *Fish research*, 25 p.

Pellegrin J. (1921) Les poissons des eaux douces de l'Afrique du Nord française (Maroc, Algérie, Tunisie, Sahara). *Mémoires de la société des sciences naturelles du Maroc*, I, 2 : 217 p.

Pellegrin J. (1924) Le *Salmo Pallaryi* Pellegrin, poisson du Moyen-Atlas marocain. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle* 30 (3) : 181-184.

Peña-Mendoza B., Gómez-Márquez J.L., Salgado-Ugarte I.H. et Ramírez-Noguera D. (2005) Reproductive biology of *Oreochromis niloticus* (Perciformes : Cichlidae) at Emiliano Zapata Dam, Morelos, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 53 (3-4) : 515-522.

Poulin R. (1999) Body size vs abundance among parasite species : positive relationships? *Ecography*, 22 : 246-250.

Poulin R. et Morand S. (2000) The diversity of parasites. *The Quarterly Review of Biology*, 75 (3) : 277-293.

Price P.W. (1980) Biology of Parasites. Princeton, NJ :*Princeton University*. 237 p.

Pullin R.S.V. et Lowe-McConnell R.H. (1982) The biology and culture of Tilapias. *ICLARM Conference Philippines*, 7 : 432.

Qninba A., Benhoussa A., Samlali M. L., Pariselle A., Agnès J.F et De Buron I. (2017) Observations ornithologiques du 14 au 16 avril 2017 à la Sebkhah d'Imlily (Sud marocain). *Go-South Bulletin*, 14, 37-42.

Qninba A., El Agbani M., Radi M. et Pariselle A. (2012) Sur la présence de *Tilapia guineensis* (Teleostei, Cichlidae) dans les gueltas d'un affluent de l'Oued Chbeyka, l'Oued Aabar (Province de Tan Tan, Sud-ouest du Maroc). *Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat, section Sciences de la Vie*, 34 (2) : 125-126.

Qninba A., El Brini H., Samlali M.L., Mhimdate H. et Radi M. (2015) Les Mammifères autour de Sebkhah Imlily. Communication Orale. Journée scientifique, La Sebkhah d'Imlily (Province d'Oued Eddahab) : un système original de zone humide saharienne relique. *Institut Scientifique*.

Qninba A., Ibn tattou M., Radi M., El idrissi A., Essougrati H., Bensouiba H., Ben moussa S., Ougga T., Bouzrou J., Azaguagh I., Bensbai J. et Khayya M.L. (2009) Sebkhah Imlily, une zone humide originale dans le Sud marocain. *Bulletin Institut Scientifique, Rabat, section Sciences de la Vie*, 31 : 51-55.

Qninba A. et Mataame A. (2009) Mise au point sur la répartition au Maroc des Cichlidés (Pisces, Perciformes) basée sur les échantillons conservés dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de l'Institut Scientifique (Rabat, Maroc). *Bulletin de l'Institut Scientifique Rabat, section Sciences de la Vie*, 31(1).

Raeymaekers J.A.M., Hablützel P.I., Grégoir A.F., Bamps J., Roose A.K., Vanhove M.P.M., Van Steenberge M., Pariselle A., Huyse T., Snoeks J. et Volckaert F.A.M. (2013) Contrasting parasite communities among allopatric colour morphs of the Lake Tanganyika cichlid *Tropheus*. *BMC Evolutionary Biology* 13 (1) : 41.

Rhode K. (1993) Ecology of marine parasites. An introduction to marine parasitology. 2ème Ed. CAB. International, Wallingford. Oxon : 298 p.

Riad S. (2003). Typologie et analyse hydrologique des eaux superficielles à partir de quelques bassins versants représentatifs du Maroc. *Thèse de doctorat, université Ibn zohr, Agadir*, 147 p.

Rjimati E. et Zemmouri A. (2011) Carte Géologique du Maroc au 1/50 000 Feuille Oum Tlayha, Notice Explicative. *Notes et Mémoires du Service Géologique N° 510 bis*, 94 p. Rabat.

Ruwet J.C., Voss J., Hanon L. et Micha J.C. (1976) Biologie et élevage des Tilapias. *In: Symposium sur l'Aquaculture en Afrique. CIFA Technical Paper*, 4 : 331-359.

Salzburger W. et Meyer A (2004) The species flocks of East African cichlid fishes : recent advances in molecular phylogenetics and population genetics. *Naturwissenschaften* 91 : 277-290.

Schliewen U.K. et Stiassny M.L.J. (2003) *Etia nguti*, a new genus and species of cichlid fish from the River Mamfue, Upper Cross River basin in Cameroon, West-Central Africa. *Ichthyological Exploration of Fresh waters* 14 : 61-71.

Schmidt G.D. et Roberts L.S. (1989) Foundations of Parasitology (4th ed.). St. Louis. Times Mirror/Mosby College Publishing. 750 p.

Schulz O. (2008) Le bassin de Darâa. *In : Schulz O. et Judex M. (éditeurs) 2008 : Impetus Atlas du Maroc. Résultats de recherche 2000-2007. 3. Edition (Français). Bonn. Cologne, 7-8.*

Schuster M., Durringer P., Ghienne J.F., Vignaud P., Mackaye H.T., Likius A. et Brunet M. (2006) The Age of the Sahara Desert. *Science* , 311 (5762) : 821.

Schwarz G. (1978) Estimating the dimensions of a model, *The Annals of Statistics* 6 (2) : 461-464.

Schwarzer J., Lamboj A., Langen K., Misof B. et Schliewen U.K. (2014) Phylogeny and age of chromidotilapiine cichlids (Teleostei : Cichlidae). *Hydrobiologia*, 748 (1) : 185-199.

Schwarzer J., Misof B., Tautz D. et Schliewen U.K. (2009) The root of the East African cichlid radiations. *BMC Evolutionary Biology* 9 : 186.

Seehausen O., Terai Y., Magalhaes I.S. et al (12 co-authors). (2008) Speciation through sensory drive in cichlid fish. *Nature* 455 (7213) : 620-626.

Sehhar E., Dakki M. et El Hassani A. (2011) Zones humides du Maroc inscrites jusqu'en 2005 sur la liste de la conservation de Ramsar (Sites Ramsar du Maroc : Moyen Dr'a), *Travaux de l'institut scientifique, Rabat, Série Générale*, 7 : 217 p.

Sexton J.P., McIntyre P.J., Angert A.L. et Rice K.J. (2009) Evolution and Ecology of Species Range Limits *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 40 : 415-436.

Smith S.A. et Dunn C.W. (2008) Phyutility : A phyloinformatics tool for trees, alignments and molecular data. *Bioinformatics* 24 : 715-716.

Snoeks J. (1988) Redescription d'*Haplochromis paucidens* Regan, 1921 et description d'*Haplochromis occultidens*, espèce nouvelle (Pisces, Cichlidae) du Lac Kivu en Afrique *Cybius* 12 (3) : 203-218.

Snoeks J. (2004) The cichlid diversity of Lake Malawi/Nyasa/Niassa : identification, distribution and taxonomy. El Paso : *Cichlid Press*, 360 p.

Sparks J.S. et Smith W.L. (2004) Phylogeny and biogeography of cichlid fishes (Teleostei : Perciformes : Cichlidae). *Cladistics* 20 (6) : 501-517.

Starling F., Lazzaro X., Cavalcanti C. et Moreira R. (2002) Contribution of omnivorous tilapia to eutrophication of a shallow tropical reservoir: Evidence from a fish kill. *Fresh water Biology*, 47 : 2443-2452.

Stiassny M.L.J. (1991) Phylogenetic intrarelations of the family Cichlidae : an overview. In : Keenleyside M.H.A. (éditeurs), *Cichlid Fishes : Behaviour, Ecology, and Evolution*. Chapman et Hall, London. 1-35.

Tautz D. (1989) Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. *Nucleic Acids Research*, 17 : 6463-6471.

Taylor M.I., Turner G.F., Robinson R.L. et Stauffer J.R. (1998) Sexual selection, parasites and bower height skew in a bower-building cichlid fish. *Animal Behaviour*, 56 : 379-384.

Ternengo S. (2004) Caractérisation des communautés des parasites de poissons de la réserve naturelle des bouches de Bonifacio, *Thèse de Doctorat, Faculté de Sciences Technique. Université de Corse*, 209 p.

Teugels G.G. et Thys van den Audenaerde D.F.E. (1992) Cichlidae. In : Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest Paugy D., Lévêque C. et Teugels G.G. (éditeurs). Paris, Orstom/MRAC. Volume 2. *Faune Tropicale*, 28 : 714-779.

Teugels G.G. et Thys van den Audenaerde D.F.E. (2003) Cichlidae. In : The fresh and brackish water fishes of West Africa Paugy D., Lévêque C. et Teugels G.G. (éditeurs). Institut de recherche de développement, Paris, France, Muséum national d'histoire naturelle, Paris, France et Musée royal de l'Afrique Central, Tervuren, Belgium. Volume 2. Collection. *Faune et Flore Tropicales*, 40 : 521-600.

Thompson J.D., Higgins D.G. et Gibson T.J. (1994) CLUSTAL W : improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22 : 4673-4680.

Thompson S.N. et Kavaliers M. (1994) Physiological bases for parasite-induced alterations of host behaviour. *Parasitology*, 109 : S119-S138.

Timothy A., Ezekiel K. et Kokori A. (2013) Studies on the intestinal helminths infection among primary school children in Gwagwada, Kaduna, North Western Nigeria. *Journal of Biology, Agriculture and healthcare*, 3 (7) : 1-6.

Toguyeni A. (1996) La croissance différentielle liée au sexe chez le tilapia (Pisces : Cichlidae), *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) : Contribution des facteurs génétiques, nutritionnels, comportementaux et recherche d'un relais endocrinien. *PhD thesis, Université de Renne I, Renne*, 250 p.

Toguyeni A., Fauconneau B., Fostier A., Abucay J., Mair G. et Baroiller J.F. (2002) Influence of sexual phenotype and genotype, and sex ratio on growth performances in tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture*, 207 : 249-261.

Trape S. (2009) Impact of climate change on the relict tropical fish fauna of central Sahara : threat for the survival of Adrar mountains fishes, Mauritania, *PLoS ONE* 4 (2) : e4400.

Trintignac P., Bouin N., Kerleo V. et Le Berre M. (2013) Guide de bonnes pratiques pour la gestion piscicole des étangs. *SMIDAP*. 31 p.

UICN (2012) Catégories et Critères de la Liste rouge de l'UICN : Version 3.1. Deuxième édition. *UICN, Gland, Suisse*. Cambridge, Royaume-Uni. 32 p.

UICN (2014) La liste rouge de l'UICN des espèces menacées. Version 3.1. (www.iucnredlist.org).

Vences M., Freyhof J., Sonnerberg R., Kosuch J. et Veith, M. (2001) Reconciling fossils and molecules : Cenozoic divergence of cichlid fishes and the biogeography of Madagascar. *Journal of Biogeography*, 28 : 1091-1099.

Vignaud P., Durringer P H., Mackaye A., Likius A., Blondel C., Boisserie J.R, de Bonis L., Eisenmann V., Geraads D., Guy F., Lehmann T., Lihoreau F., Lopez-Martinez N., Mourer C.C, Otero O., Rage J.C., Schuster M., Viriot L., Zazzo A. et Brunet M. (2002) Geology and palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad. *Nature*, 418 : 152-155.

Ward J.A. et Wyman R.L. (1977) Ethology and ecology of cichlid fishes of the genus *Ectopoma* in Sri Lanka : preliminary findings. *Environmental Biology of Fishes*, 2 : 137-145.

Welcomme R.L. (1988) International introductions of inland aquatic species. *FAO Fisheries Technical Paper* (294) : 318 p.

Whitfield A.K. et Blaber S.J.M. (1979) The distribution of the freshwater cichlid *Sarotherodon mossambicus* in estuarine ecosystems. *Environmental Biology of Fishes*, 4 : 77-81.

Williamson M. et Fitter A. (1996) Biological invasions. *Springer Science et Business Media*, (15) : 224 p.

Wu X.Y., Chilton N.B., Zhu X.Q., Xie M.Q. et Li A.X. (2005) Molecular and morphological evidence indicates that *Pseudorhabdosynochus lantauensis* (Monogenea : Diplectanidae) represents two species. *Parasitology*, 130 : 669-677.

Zaatout R. (2007) Effet du régime alimentaire sur la croissance des alevins de *Tilapia nilotica*. *Mémoire de fin d'études, Université Kasdi Merbah Ouargla*, 88 p.

Zhang S., Zhi T.T., Xu X.L., Zheng Y.Y., Bilong Bilong C.F., Pariselle A. et Yang T.B. (2019) Monogenean fauna of alien tilapias (Cichlidae) in south China. *Parasite*, 26 : 1-16.

