

UNIVERSITE D'ANTANANARIVO FACULTE DES SCIENCES DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ANIMALE





MEMOIRE POUR L'OBTENTION DU Diplôme d'Etudes Approfondies (D.E.A.)

Formation Doctorale : Sciences de la Vie Option : Biologie, Ecologie et Conservation Animales

Etudes phylogénétique, morphologique et systématique de quelques espèces de Gobiidae et de Gobionellidae (POISSONS TELEOSTEENS : GOBIIFORMES) de la région septentrionale de Madagascar

Présenté par :

Monsieur Nivonirina Sitraka Tiantsoa ANDRIHERY

Devant le JURY composé de :

Président : Monsieur Aristide ANDRIANARIMISA

Professeur d'ESR

Rapporteur : Madame Noromalala RAMINOSOA RASOAMAMPIONONA

Professeur d'ESR

Co-rapporteur: Monsieur Roger Daniel RANDRIANIAINA

Maître de Conférences

Examinateurs: Madame Jeanne RASAMY RAZANABOLANA,

Maître de Conférences

Madame Ranalison OLIARINONY

Maître de Conférences

Soutenu publiquement le : 25 avril 2015



UNIVERSITE D'ANTANANARIVO FACULTE DES SCIENCES DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ANIMALE





MEMOIRE

POUR L'OBTENTION DU

Diplôme d'Etudes Approfondies (D.E.A.)

Formation Doctorale : Sciences de la Vie

Option: Biologie, Ecologie et Conservation Animales

Etudes phylogénétique, morphologique et systématique de quelques espèces de Gobiidae et de Gobionellidae (POISSONS TELEOSTEENS : GOBIIFORMES) de la région septentrionale de Madagascar

Présenté par :

Monsieur Nivonirina Sitraka Tiantsoa ANDRIHERY

Devant le JURY composé de :

Président : Monsieur Aristide ANDRIANARIMISA

Professeur d'ESR

Rapporteur : Madame Noromalala RAMINOSOA RASOAMAMPIONONA

Professeur d'ESR

Co-rapporteur: Monsieur Roger Daniel RANDRIANIAINA

Maître de Conférences

Examinateurs: Madame Jeanne RASAMY RAZANABOLANA

Maître de Conférences

Madame Ranalison OLIARINONY

Maître de Conférences

Soutenu publiquement le : 25 avril 2015









REMERCIEMENTS

Avant toute chose, je remercie Dieu car il m'a donné la vie et m'a conduit à réaliser ce mémoire.

La Gloire est à Lui seul!

Ce travail a été réalisé dans le cadre du Protocole d'Accord entre le Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo Madagascar (UADBA) et le Zoological Institute, Technical University of Braunschweig (Allemagne) sur le projet de recherche «Phylogénie des poissons d'eau douce de Madagascar». Je remercie vivement et sincèrement tous ceux qui nous ont aidés dans la réalisation de ce travail.

Mes vifs remerciements sont adressés à :

- ➤ A la Fondation Volkswagen, d'avoir financé entièrement ce travail par le biais du projet Postdoctoral (**Réf**: 85643) du Docteur Roger Daniel RANDRIANIAINA, par lequel j'ai pu effectuer mes travaux sur le terrain et rédiger le présent mémoire.
- Monsieur Marson RAHERIMANDIMBY, Professeur Titulaire, Doyen de la Faculté des Sciences de l'Université d'Antananarivo qui nous a donné l'autorisation pour la présentation de ce mémoire.
- Monsieur Félix RAKOTONDRAPARANY, Maître de Conférences au Département de Biologie Animale, Chef du Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences de l'Université d'Antananarivo qui nous a permis de présenter ce mémoire. Veuillez accepter le témoignage de mes vifs remerciements.
- Madame Noromalala RAMINOSOA RASOAMAMPIONONA, Professeur d'ESR, Chef du Laboratoire de Biologie des Populations Aquatiques au Département de Biologie Animale de la Faculté des Sciences de l'Université d'Antananarivo. Encadreur et Rapporteur de ce mémoire et qui malgré vos lourdes tâches, a bien voulu consacrer votre précieux temps pour diriger ce mémoire. Vous m'avez donnée des instructions les plus vives pour le bien de ce travail. Veuillez recevoir, Madame, mes sincères remerciements et l'expression de ma plus haute considération.

- Monsieur Roger Daniel RANDRIANIAINA, Maître de Conférences au Département de Biologie Animale, qui m'a accepté d'intégrer au sein de son équipe pour réaliser ce présent mémoire. Vous m'avez initié aux techniques de terrain et c'est grâce à la formation que vous m'avez donnée que j'ai pu faire mes premiers pas vers le domaine de la recherche. En plus, malgré vos nombreuses occupations, vous avez bien voulu consacrer votre précieux temps pour co-diriger ce mémoire. Je ne saurais oublier de remercier tout ce que vous avez fait pour la correction et l'amélioration de cet ouvrage. Veuillez accepter Monsieur, mes respectueux remerciements.
- Monsieur Aristide ANDRIANARIMISA, Professeur d'ESR, qui m'a fait l'honneur d'être le Président du jury de ce mémoire. Je lui exprime toute mes reconnaissances.
- Madame Jeanne RASAMY RAZANABOLANA, Maître de Conférences au Département de Biologie Animale, qui malgré toutes ses fonctions, a accepté d'être parmi les membres de la commission de lecture et du jury de ce mémoire. Veuillez recevoir Madame, ma respectueuse gratitude.
- ➤ Madame Ranalison OLIARINONY, Maître de Conférences au Département de Biologie Animale, d'avoir voulu être parmi les membres de la commission de lecture et examinateur de ce mémoire malgré vos multiples fonctions. Veuillez trouver ici l'expression de ma vive reconnaissance.
- ➤ Madame Fanomezana Mihaja RATSOAVINA, Maître de Conférences au Département de Biologie Animale, d'avoir acceptée de diriger et de superviser les traitements des séquences tout au long de la réalisation du présent mémoire. Je ne saurais jamais énumérer tout ce que vous avez fait. Veuillez accepter Madame, mes vifs remerciements.
- A tous les Enseignants-chercheurs et les personnels administratifs et techniques de la Faculté des Sciences de l'Université d'Antananarivo particulièrement à ceux du Département de Biologie Animale pour leurs formations très instructives et précieuses. Qu'ils reconnaissent ici mes sincères remerciements.
- Que l'occasion me soit donné aussi pour remercier mes amis en particulier Hasina, Lova et Manjary et surtout l'équipe du Laboratoire de Biologie des Populations Aquatiques et celle du Laboratoire Génétique du Département de Biologie Animale de la Faculté des Sciences de l'Université d'Antananarivo pour leur sympathie et aide

qu'ils m'ont témoigné au cours de mes études universitaires. Qu'ils reconnaissent ici mes remerciements.

- > Je remercie très vivement toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont contribué à la réalisation de ce mémoire.
- ➤ Je réserve le mot de la fin pour remercier mes chers parents ainsi que les membres de la famille ANDRISOA pour leurs aides financières, leur compréhension et surtout pour leur soutien moral. Qu'ils trouvent en ce travail un témoignage de ma reconnaissance et ma profonde affection

In grand merci à tous!

RESUME

Une étude sur la systématique phylogénétique et morphologique des espèces de poissons de la famille des Gobiidae et des Gobionellidae a été menée dans la partie septentrionale de Madagascar. Les collectes des données sur le terrain ont été menées entre 13 mai 2011 et 07 août 2011, dans différents sites le long de trois Routes Nationales (Maevatanana-Ambilobe-Sambaya). La méthode de capture utilisée a été la pêche électrique. Soixante six spécimens repartis en deux genres (Awaous et Glossogobius) ont été examinés. Ces spécimens ont été capturés dans les 35 sites inventoriés dans cette étude. Les travaux de laboratoire ont été réalisés en deux phases. La première, menée en 2012 et 2013, se rapporte au séquençage d'ADN obtenue par les tissus des individus capturés; la deuxième, conduite en 2014 et le début de l'année 2015, consiste à l'analyse des séquences d'ADN CO1 acquises et les études morphologiques. L'analyse phylogénétique a permis de montrer que les spécimens étudiés appartiennent à (1) l'espèce Awaous aeneofuscus de la famille des Gobionellidae et (2) trois espèces du genre Glossogobius (G. ankaranensis, G. callidus et G. giuris) ainsi que (3) quatre nouvelles espèces du même genre (G. sp1, G. sp2, G. sp3 et G. sp4) de la famille des Gobiidae. A l'état actuel des travaux de recherche, la différenciation morphologique de ces différentes espèces n'est pas résolue, mais la distinction des deux familles est évidente. La discrimination de l'espèce G. ankaranensis par rapport aux autres espèces du genre Glossogobius est aussi évidente, mais les autres espèces restantes forment un groupe morphologiquement très proche. Des études biogéographiques et écologiques de ces deux familles méritent d'être approfondies.

Mots clés : *Awaous, Glossogobius*, Gobiidae, Gobionellidae, ADN CO1, systématique morphologique, systématique phylogénétique, Madagascar.

ABSTRACT

A study on phylogenetic and morphological systematic of fish species in the family Gobiidae and Gobionellidae was conducted in northern part Madagascar. Data collection in the field was conducted between may 13, 2011 and August 7, 2011, at different sites along three National Roads (Maevatanana-Ambilobe-Sambava). The method of capture was electrical fishing. Sixty-six specimens classified in two genera (Awaous and Glossogobius) were examined. These specimens were collected in 35 sites inventoried in this study. Laboratory work was conducted in two phases. The first phase, in 2012 and 2013, refers to DNA sequencing from the tissue samples of captured fishes. The second phase, conducted in 2014 and in the beginning of the year 2015, consists on the analysis of the DNA CO1 sequences and on the morphological studies of the specimens. Phylogenetic analysis shows that the specimens belong (1) to Awaous aeneofuscus in the family Gobionellidae, (2) to three species of Glossogobius (G. ankaranensis, G. Callidus and G. giuris) and (3) to four new species of this same genus (G. sp1, G. sp2, G. Sp3 and G.sp4) of the family Gobiidae. At the actual state of research, the morphological differentiation of these species is not resolved. Only the distinction of two families is evident. The discrimination of the specie G. ankaranensis in relation to the genus of Glossogobius is also evident, but the remains of the different species of this genus forming a group morphological similar. Biogeographical and ecological studies of these two families merit further examination.

Keywords: *Awaous*, *Glossogobius*, Gobiidae, Gobionellidae, DNA CO1, morphological systematic, phylogenetic systematic, Madagascar.

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS	i
RESUME	iv
ABSTRACT	V
LISTE DES FIGURES	viii
LISTE DES TABLEAUX	viii
LISTE DES ABREVIATIONS	ix
LISTE DES ANNEXES	xii
GLOSSAIRE	xiii
INTRODUCTION	1
Premier partie: PRESENTATION DES SITES D'ETUDES	4
Deuxième partie: MATERIELS ET METHODES	7
II.1. MATERIEL BIOLOGIQUE	7
II.2. MATERIEL D'ECHANTILLONNAGE	8
II.3. METHODOLOGIE	8
II.3.1. ECHANTILLONNAGE PISCICOLE	8
II.3.1.1. Pêche électrique	8
II.3.1.2. Principe	8
II.3.1.3. Collecte de tissus et conservation des spécimens	9
II.3.2. ETUDE PHYLOGENETIQUE	10
II.3.2.1. Méthode d'identification moléculaire	10
II.3.2.2. Analyse des séquences	11
a. Contrôle qualité	11
b. Alignements	12
II.3.2.3. Aperçu de l'identité de séquences étudiées	14
II.3.2.4. Modèle d'évolution	14
II.3.2.5. Reconstruction de l'arbre phylogénétique ou cladogramme	

II.3.3. ETUDE MORPHOLOGIQUE	16
II.3.3.1. Morphométrie et méristique	16
II.3.3.2. Construction du dendrogramme morphologique ou phénogramme	18
II.3.4. ANALYSES STATISTIQUES DES DONNEES	20
II.3.4.1. Détermination de caractères distinctifs entre les espèces	20
II.3.4.2. Etude des relations entre les caractères morphologiques examinés	21
TROISIEME PARTIE: RESULTATS ET INTERPRETATIONS	22
III.1. PRESENTATION GENERALE DE L'ETUDE	22
III.2. ANALYSE PHYLOGENETIQUE	23
III.2.1. APERÇU DE L'IDENTITE DES SEQUENCES OBTENUES	23
III.2.2. ARBRE PHYLOGENETIQUE OU CLADOGRAMME	24
III.3. ETUDE MORPHOLOGIQUE	28
III.3.1. DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE	28
III.3.2. DENDROGRAMME MORPHOLOGIQUE OU PHENOGRAMME	28
III.4. ANALYSES STATISTIQUES	33
III.4.1. CARACTERES DISTINCTIFS ENTRE LES ESPECES	33
III.4.2. RELATION ENTRE LES CARACTERES MORPHOLOGIQUES EXAM	IINES
	36
QUATRIEME PARTIE: DISCUSSION	39
IV.1. CADRE GENERAL DE L'ETUDE	39
IV.2. MORPHOLOGIE DES ESPECES ETUDIEES	39
IV.3. SYSTEMATIQUE ET EVOLUTION	40
IV.4. SYSTEMATIQUE ET DISTRIBUTION	44
IV.5. STATUT IUCN ET CONSERVATION	46
CONCLUSION ET RECOMMANDATIONS	48
DEFERENCES RIRI IOCRAPHIOUES	50

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Localisation des sites visités
Figure 2 : Différentes espèces de Gobiidae et Gobionellidae
Figure 3 : Méthode de pêche électrique9
Figure 4 : Déroulement de la collecte de tissus
Figure 5 : Contrôle qualité des séquences d'ADN CO1 (G.giuris) sur CLC12
Figure 6 : Alignements des séquences d'ADN CO1 (G. giuris) sur Mega613
Figure 7 : Différentes mensurations effectuées sur un spécimen (Awaous)18
Figure 8 : Arbre phylogénétique des Gobiidae et des Gobionellidae (Maximum parcimonie)
Figure 9 : Phénotype de différents groupes considérés
Figure 10 : Dendrogramme morphologique des Gobiidae et des Gobionellidae (UPGMA)30
Figure 11 : Différenciation morphologique intra et interspécifique du sous ordre des Gobioidei
Figure 12 : Résultats de l'ACP (plan formé par l'axe Taille et Appendice1)37
Figure 13 : Résultats de l'ACP (plan formé par l'axe Taille et Appendice2)37
Figure 14 : Différenciation de la position de la bouche du sous ordre des Gobioidei40
LISTE DES TABLEAUX
Tableau 1 : Noms des cours d'eau correspondants à chaque site visité
Tableau 2 : Différentes mensurations effectuées
Tableau 3 : Règle de décision de test de Mann-Whitney
Tableau 4 : Récapitulation des individus capturés
Tableau 5 : Aperçu de l'identité des séquences obtenues
Tableau 6 : Composition spécifique des différents sites inventoriés
Tableau 7 : Résumé des résultats Mann-Whitney

LISTE DES ABREVIATIONS

Abréviations des paramètres morphométriques

- DbnD1-bnD2 : Distance entre les deux nageoires dorsales

- DIO : Distance inter-orbitaire

Do : Diamètre de l'œilHC : Hauteur du corps

- HnA : Hauteur de la nageoire anale

- HnD1 : Hauteur de la nageoire dorsale 1

- HnD2 : Hauteur de la nageoire dorsale 2

- HnPc : Hauteur de la nageoire pectorale

- HnPi : Longueur de la nageoire pelvienne

- HPC : Hauteur du pédoncule caudal

- Ht : Hauteur de la tête

- lB : Largeur de la bouche

- LB : Longueur de la bouche

- LbnA : Longueur de la base de la nageoire anale

- LbnD1 : Longueur de la base de la nageoire dorsale 1

- LbnD2 : Longueur de la base de la nageoire dorsale 2

- LbnPc : Longueur de la base de la nageoire pectorale

- LbnPi : Longueur de la base de la nageoire pelvienne

- lC : Largeur du corps

- Lm : Longueur de museau

- LPC : Longueur du pédoncule caudal

- LpréA : Longueur pré-anale

- LpréD1 : Longueur pré-dorsale 1

- LpréD2 : Longueur pré-dorsale 2

- LpréPc : Longueur pré-pectorale

- LpréPi : Longueur pré-pelvienne

- LS : Longueur standard

- Lt : Longueur de la tête

- LT : Longueur totale

Abréviations sur le test U

- relDbnD1-bnD2 : Distance entre les deux nageoires dorsales

- relDIO : Valeur relative de la distance inter-orbitaire

- relDo : Valeur relative du diamètre de l'œil

- relHC : Valeur relative de la hauteur du corps

- relHnA : Valeur relative de la hauteur de la nageoire anale

- relHnD1 : Valeur relative de la hauteur de la nageoire dorsale 1

- relHnD2 : Valeur relative de la hauteur de la nageoire dorsale 2

- relHnPc : Valeur relative de la hauteur de la nageoire pectorale

- relHnPi : Valeur relative de la longueur de la nageoire pelvienne

- relHPC : Valeur relative de la hauteur du pédoncule caudal

- relHt : Valeur relative de la hauteur de la tête

- rellb : Valeur relative de la largeur de la bouche

- relLB : Valeur relative de la longueur de la bouche

- relLbnA : Valeur relative de la longueur de la base de la nageoire anale

- relLbnD1 : Valeur relative de la longueur de la base de la nageoire

dorsale1

- relLbnD2 : Valeur relative de la longueur de la base de la nageoire

dorsale 2

- relLbnPc : Valeur relative de la longueur de la base de la nageoire

pectorale

- relLbnPi : Valeur relative de la longueur de la base de la nageoire

pelvienne

- rellC : Valeur relative de la largeur du corps

- relLm : Valeur relative de la longueur de museau

- relLPC : Valeur relative de la longueur du pédoncule caudal

- relLpreA : Valeur relative de la longueur pré-anale

- relLpreD1 : Valeur relative de la longueur pré-dorsale 1

- relLpreD2 : Valeur relative de la longueur pré-dorsale 2

- relLprePc : Valeur relative de la longueur pré-pectorale

- relLprePi : Valeur relative de la longueur pré-pelvienne

- relLt : Valeur relative de la longueur de la tête

Abréviations des noms d'espèces:

A. aeneofuscus : Awaous aeneofuscus

G. ankaranensis : Glossogobius ankaranensis

G. callidus : Glossogobius callidus

G. giuris : Glossogobius giuris

G. sp1 : Glossogobius sp1

G. sp2 : Glossogobius sp2

G. sp3 : Glossogobius sp3

G. sp4 : Glossogobius sp4

Abréviations Divers:

- ADN : Acide Désoxyribonucléique

- ACP : Analyse des composants principales

- AIC : Akaike Information Criterion

- CO1 : Cytochrome Oxydase sous unité 1

- DBA : Département de Biologie Animale

- IUCN : International Union for Conservation of Nature

- LBPA : Laboratoire de Biologie des Populations Aquatiques

- nd1,nd2,... : Nœud1, noeud2,...

- pp : Probabilité postérieur

- RDR : Numéros de terrain (Roger Daniel Randrianiaina)

- sl : sensu lato

- ss : sensu stricto

- UPGMA : Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean

LISTE DES ANNEXES

ANNEXE I : LISTE DES SPECIMENS D'ETUDE ET LIEUX DE COLLECTE	I
ANNEXE II : FICHE DE DONNEES	ІІ
ANNEXE III : MATERIELS UTILISES	III
ANNEXE IV : ETATS DES CARACTERES CONSIDERES	IV
ANNEXE V : DONNEES GENBANK	VI
ANNEXE VI : DISTANCE GENETIQUE	VII
ANNEXE VII : DONNEES DESCRIPTIVES DES VARIABLES	XI
ANNEXE VIII : RESULTATS MANN-WHITNEY	XII
ANNEXE IX · RESULTATS ACP	XVI

GLOSSAIRE

- ❖ Allopatrique : se dit de deux individus animaux ou végétaux de la même espèce, qui n'ont pas ou presque pas d'échanges génétiques, du fait qu'une «barrière» naturelle (bras de mer, chaîne de montagnes) les sépare.
- ❖ Caractère : chacune des particularités physiques ou biologiques de l'organisme commandées par un ou plusieurs gènes (expression des gènes) et dont l'ensemble constitue le phénotype.
- ❖ Caractère plésiomorphique (homologie ancestrale) : c'est un caractère primitif chez une espèce au sein d'un taxon qui n'a pas subi de modification au cours de l'évolution. Ce caractère a donc été conservé depuis le premier ancêtre jusqu'à leur descendant.
- ❖ Caractère apomorphique ou dérivé (homologie dérivée) : c'est un caractère nouveau au sein d'un taxon qui est le résultat d'une modification d'un caractère ancestral au cours de l'évolution précédant ce taxon.
- ❖ Caractère autapomorphique ou autapomorphie : c'est un caractère dérivé (ou apomorphique) d'un ancêtre commun, propre à des taxa de son descendant, mais qui n'est pas présent dans d'autres taxa de même rang taxinomique que ces derniers.
- ❖ Caractère synapomorphique : c'est un caractère apomorphique (caractère dérivé) commune à deux ou plusieurs taxa. Ces taxa, définis par un caractère synapomorphique, forment un groupe monophylétique (un ancêtre et tous ses descendants).
- **Espèce cryptique :** un complexe d'espèces cryptiques regroupe deux ou plusieurs espèces qui se ressemblent tellement entre elles qu'il est impossible de les distinguer l'une de l'autre d'un point de vue phénotypique, même si elles satisfont tous les autres critères de définition d'une espèce.
 - **Etats de caractère :** c'est la situation d'un caractère examiné dans un taxon donné.
- ❖ Gobies : nomination des espèces appartenant à l'ancienne famille des Gobiidae qui est maintenant subdivisée en trois familles : Butidae, Gobiidae et Gobionellidae.
- ❖ Modèle d'évolution : c'est un modèle qui décrit de façon la plus réaliste possible les processus biologiques d'évolution des séquences d'ADN (Acide Désoxyribonucléique). Ces modèles incorporent ainsi généralement des paramètres prenant en compte les fréquences nucléotidiques, les taux de substitutions, la présence d'une fraction de sites invariables et l'hétérogénéité des taux de substitution entre sites.

- ❖ Monophylétique : du grec monos «seul» et phulon «tribu», est la caractéristique d'un groupe qui contient l'espèce souche dont descendent tous ses membres.
- ❖ Paraphylétique : en systématique, un groupe est dit paraphylétique quand il ne rassemble pas tous les descendants d'une espèce souche.
- ❖ Parcimonie : c'est un principe consistant à n'utiliser que le minimum de causes élémentaires pour expliquer un phénomène. En génétique, ce principe privilégie la séquence avec le minimum de changements évolutifs pour expliquer des relations phylogéniques.
 - * Sensu lato: énoncé d'une circonstance ou une chose à sens large.
 - **Sensu stricto**: énoncé dans un sens littéral, au sens strict du terme.
- ❖ Sites informatifs : c'est l'ensemble de site au niveau des séquences alignées qui présente une modification de base par rapport à l'ensemble des séquences.
- ❖ Sympatrique : en biologie, deux espèces ou populations sont considérées sympatriques quand elles coexistent dans un même habitat et par conséquent se rencontrent régulièrement.
- **❖ Taxon polyphylétique :** c'est un taxon défini par une ressemblance qui n'a pas été héritée d'un ancêtre commun.

INTRODUCTION

Madagascar fait partie des cinq premiers pays «hot spots» ou «point chauds», et est considéré comme une priorité mondiale pour la conservation de la biodiversité grâce à son taux d'endémicité relativement élevé (Mittermeier, 1988; Myers *et al.*, 2000). Dès son isolement définitif du continent africain, depuis au moins 160 millions d'années (de Wit, 2003), sa faune a évolué dans un sens qui lui est propre. La multiplication des formes endémiques ainsi que la conservation de certaines formes qui sont restées archaïques l'ont donné ainsi un ensemble de types d'animaux très diversifiés (Segalen, 1947).

Avec une surface totale de 587 040 km², Madagascar dispose de réseau hydrographique couvrant approximativement 5 500 km² (y compris les mangroves), soit environ 1% de la superficie de l'Ile (Razafimahaleo, 1990). Ces eaux continentales sont reconnues par leur richesse en matière de diversité biologique (Elouard & Gibon, 2001), qui sont des biotopes essentiels non seulement aux organismes aquatiques tels que les poissons, les oiseaux, les insectes ainsi que les plantes aquatiques mais aussi pour l'humanité (Kiener, 1963a).

Les poissons des eaux intérieures de Madagascar comptent environ 143 espèces, appartenant à 21 familles et 54 genres (De Rham & Nourissat, 2002). Mais des mises à jour ont été apportées ces dix dernières années avec la découverte de nouvelles espèces et quelques révisions taxonomiques. Ainsi, avec les nouvelles espèces récemment décrites, ces nombres s'élèvent à 176 espèces, appartenant à 37 familles. Par exemple, le sous-ordre de Gobioidei forme actuellement six familles (Chakrabarty *et al.*, 2012), évalué auparavant avec deux familles seulement et deux nouvelles espèces qui ont été décrites dans la nouvelle famille des Gobionellidae de ce sous-ordre.

Situé dans des habitats aquatiques très vulnérables, subissant une sévère pression combinée de la déforestation, la surexploitation et les espèces de poissons introduites, les poissons malgaches sont parmi les vertébrés les plus menacés de la Grande Ile (Stiassny & Raminosoa, 1994). Malgré leur valeur culturelle et économique réelle, Madagascar reste moins connu et moins exploré du monde en ce qui concerne les animaux aquatiques (Mailliet & Saunders, 2004) y compris les ichtyofaunes.

Bien que des études ichtyologiques soient déjà menées à plusieurs reprises à Madagascar ces vingt dernières années, les éléments de connaissance des poissons malgaches sont loin d'être à la hauteur de ceux des autres groupes; à savoir le nombre d'espèces présent sur l'Île, la biologie, leur répartition géographique et leur écologie. Ceci pourrait s'expliquer par le fait

que les poissons malgaches n'ont pas encore éveillé le même intérêt pour les scientifiques et les conversationnistes (Nicoll & Langrand, 1989). Ce bilan ne permet donc pas d'établir une conservation aquatique palpable. Face à cette situation précaire du patrimoine aquatique malgache, des études sur les différents aspects sont donc préconisées pour soulever les différents tourments concernant ces organismes.

De ce fait, dans le cadre du protocole d'accord entre le Département de Biologie Animale de l'Université d'Antananarivo (UADBA) et le «Zoological Institute, Technical University of Braunschweig», en Allemagne, sur le projet de recherche «Phylogénie des poissons d'eau douce de Madagascar», financé par la Fondation Volkswagen, une étude phylogénétique, morphologique et systématique de quelques espèces de Gobiidae et de Gobionellidae de la partie septentrionale de Madagascar a été choisie dans ce présent mémoire. Ainsi, ces deux méthodes utilisées pour la systématique de ce groupe de poissons dans cette étude pourraient aboutir à des issues différentes.

Dans le monde entier, l'étude systématique de nombreux gobies, environ 1703 espèces (www.fishbase.org), appelés communément «Toho» ou «Tohobolo» en Malagasy présente un véritable défit pour les ichtyologues. Ils présentent des variations morphologiques suivant la répartition géographique, le milieu et la saison (Kiener, 1963a). A Madagascar, ces animaux ne sont connus que par quelques informations superficielles dans tous ces aspects. Durant ces vingt dernières années, très peu d'études de recherche ont été menées et consacrées sur ce groupe de poissons à Madagascar. Dans quelques cas, ils ont été juste cités ou signalés dans les études des autres groupes de poissons. Ainsi, les connaissances et les données concernant les gobies malgaches restent approximatives et insuffisantes.

Également pour toutes les nombreuses familles de poissons malgaches, les Gobiidae et les Gobionellidae présentent des caractères archaïques qui leur confèrent une importance particulière dans les études phylogénétiques et dans l'analyse évolutive (Stiassny & Raminosoa, 1994). A Madagascar, elles sont composées d'espèces natives et de quelques espèces endémiques seulement (Camp 2001) (*Acentrogobius therezieni* Kiener, 1963; *Awaous macrorhynchus* (Bleeker, 1867) et *Glossogobius ankaranensis* Banister, 1994).

Dans sa gamme naturelle, les espèces de ce groupe englobent des formes cryptiques (Kiener, 1963a), qu'il est quasiment impossible de les différencier entre elles sur la base d'un examen visuel seulement (Donati & Zanovello, 2010).

Comme tous les groupes de poissons, ces situations témoignent de l'importance et de la nécessité de soulever les différents aspects des connaissances concernant ce groupe de

poissons. Ainsi, ce présent mémoire à pour but d'examiner certains aspects systématiques de quelques espèces de gobies.

Les objectifs spécifiques de cette étude consistent à :

- étudier la systématique moléculaire et morphologique des spécimens collectés,
- examiner la convergence de ces deux systématiques,
- construire un modèle de différenciation morphologique des différentes espèces considérées.

Ce travail est divisé en quatre grandes parties. La première partie est consacrée à une brève présentation de milieu d'étude. En second lieu, les matériels et méthodes utilisés durant l'étude seront traités, puis les résultats et leurs interprétations. La quatrième et dernière partie est rapportée à la discussion suivie de conclusion et quelques recommandations.

Premier partie: PRESENTATION DES SITES D'ETUDES

D'après des littératures (Bleeker, 1867; Kiener, 1963a; Kiener, 1963b; IUCN, 2001; Sparks & Nelson, 2004; www.fishbase.org), la partie septentrionale de Madagascar présente une énorme diversité ichtyologique. Mais aussi, elle englobe divers subdivision géographique selon Faramalala (1995). C'est pourquoi, cette partie de l'Ile a été choisi pour cette présente étude. Les collectes des spécimens ont eu lieu entre 13 mai 2011 et 07 août 2011 dans différents sites de cette partie de Madagascar. Premièrement, le long des Routes Nationales 4 et 6 reliant Antananarivo et Antsiranana, débutant aux environ d'Ambondromamy et se terminant au Nord d'Ambilobe. Deuxièmement, le long de la Route Nationale 5a reliant Ambilobe et Sambava.

Ce parcours traverse trois zones biogéographiques qui sont tirées de la classification de Faramalala (1995) :

- Ouest 0 800 m : région limitée orientalement au contour des 800 m d'altitude qui la sépare de la région du Centre. Elle est composée de mosaïque de forêts sèches caducifoliées, des vestiges de forêt primaire, de forêts secondaires et des prairies secondaires. La partie nordique de cette subdivision est touchée par cette étude,
- Sambirano 0 800 m : cette région englobe la vallée du fleuve Sambirano jusqu'à 800m d'altitude. Elle est caractérisée principalement par l'assemblage de différentes régions environnantes (Ouest, Centre et Est), composée de forêts pluviales de basse altitude ayant une physionomie assez proche de celle de l'Est,
- Est 0 800 m : cette subdivision englobe toute la partie orientale de Madagascar, s'étend d'Antsiranana à Tolagnaro, sur plus de 12° de latitude (Donque, 1975). Elle est constituée par des forêts humides sempervirentes de basse altitude, englobant les zones allant de 0 à 800 m et de savoka (Humbert, 1965) dû à la destruction humaine de la formation originelle (Harper *et al*, 2007; Dufils, 2008). La région boréale de cette subdivision est concernée dans les sites visités.

La localisation de différents sites visités est représentée dans la carte ci-après (Figure 1, page 5) obtenue à l'aide du GoogleEarth.

Les noms des cours d'eau correspondants à chaque site visité et leurs Districts, ainsi que la subdivision biogéographie selon Faramalala (1995) sont listés dans le Tableau 1 (page 5 et 6).

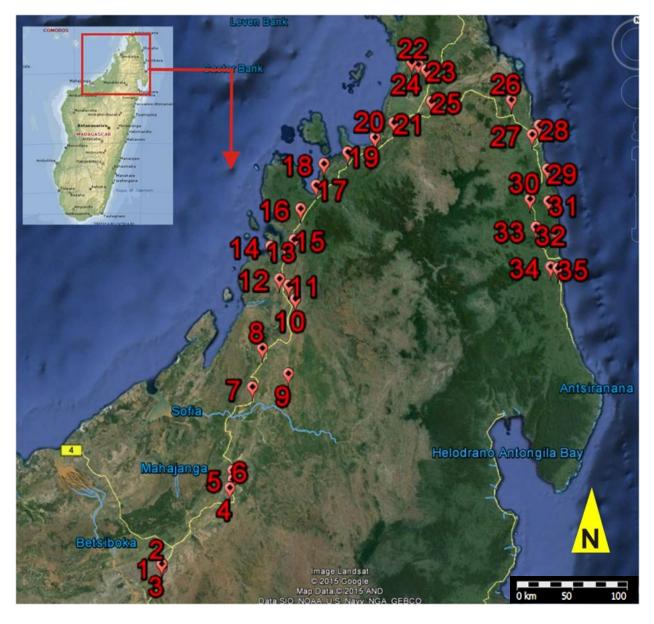


Figure 1 : Localisation des sites visités (Les numéros correspondent aux sites visités représentés dans le tableau ci-après) Source : Google Earth3

Tableau 1 : Noms des cours d'eau correspondants à chaque site visité

Subdivision biogéographie	District	Code site	Site	Coordonnés	Altitude (m)
Ouest 0 – 800 m Mampikony		1	Manambatramby	16°42'16.56"S 47° 4'33.06"E	62
	Maevatanana	2	Soanielana	16°40'56.04"S 47° 4'31.68"E	56
	3	Point 32 km d'Ambondromamy de Maevatanana	16°40'33.00"S 47° 4'27.60"E	55	
	Mampikony	4	Andranomena	16° 5'44.88"S 47°36'51.84"E	52
		5	Andranovaky	16° 2'5.40"S 47°38'15.30"E	53
		6	Bemarivo	15°57'55.86"S 47°38'13.62"E	49

		7	Andranobe	15°20'30.90"S 47°47'29.52"E	32
		8	Marikely	15° 3'13.32"S 47°52'5.52"E	18
	Antsohihy	9	Andampy	15°14'29.81"S	5
		10	Anjingo	48° 4'9.00"E 14°42'3.66"S	17
Ouest 0 – 800 m		11	Maevarano	48° 3'59.94"E 14°32'17.64"S	25
		12	Manambaro	48° 1'44.40"E 14°23'48.36"S	21
	A 1.1			48° 1'15.18"E 14°21'14.34"S	
	Analalava	13	Maropapango	48° 2'15.90"E 14°19'47.88"S	22
		14	Ampitotorana	48° 1'46.02"E 14°12'27.36"S	13
		15	Maetsamalaza	48° 4'57.96"E 14° 1'1.39"S	24
		16	Ankaramihely	48° 9'36.65"E	22
	Ambanja	17	Antranofotaka	13°50'35.40"S 48°16'42.78"E	35
Sambirano	1 11110 1111 111	18	Ankingameloka	13°49'50.58"S 48°16'57.72"E	1
0 – 800 m		19	Andranosavony	13°35'38.28"S 48°31'12.36"E	17
		20	Tapelatrano	13°28'56.04"S 48°43'43.50"E	14
		21	Ifasy	13°22'9.84"S 48°52'24.00"E	22
		22	Grotte Andrafiabe - Parc National d'Ankarana	12°55'48.18"S 49° 3'34.35"E	58
Ouest	Ambilobe	23	Grotte - Parc National d'Ankarana	12°55'46.18"S 49° 3'33.80"E	56
0 – 800 m		24	Grotte des crocodiles - Parc National d'Ankarana	12°55'49.18"S 49° 3'35.80"E	54
		25	Mananjeba Est RN5a	13°12'28.20"S 49° 9'36.96"E	53
		26	Manambato	13°15'20.70"S 49°49'56.10"E	28
	Iharana	27	Manambery	13°26'43.92"S	13
		28	Sandrikamagnina	49°56'23.76"E 13°44'40.28"S	20
Est 0 – 800 m	29	29	Ampanobe	49°56'55.47"E 13°49'48.66"S	24
		30	Manara	49°56'40.86"E 13°58'27.96"S	28
		31	Anjambazamba	49°57'50.10"E 13°59'44.46"S	24
	Sambava			49°58'50.58"E 14°12'9.30"S	
		32	Bemarivo	50° 5'5.04"E 14°15'52.92"S	14
		33	Sambava	50° 5'18.18"E 14°25'59.22"S	12
		34	Lokoho	50° 5'25.26"E 14°17'1.62"S	12
		35	Atokona Ambohimalaza	14°17'1.62'S 50° 2'37.32"E	31

Deuxième partie: MATERIELS ET METHODES

II.1. MATERIEL BIOLOGIQUE

Les gobies étudiés sont classifiés selon Chakrabarty et al. (2012) dans :

REGNE: ANIMAL

EMBRANCHEMENT: VERTEBRES

SUPER-CLASSE: **POISSONS**

CLASSE: OSTEICHTYENS

SOUS-CLASSE: ACTINOPTERYGIENS

SUPER-ORDRE: TELEOSTEENS

ORDRE: GOBIIFORMES

SOUS-ORDRE: GOBIOIDEI

FAMILLE: GOBIIDAE et GOBIONELLIDAE

Les gobies de Madagascar, localement appelée «Toho» ou «Tohobolo», sont des poissons de petite à moyenne taille, environ 20 centimètres mais qui peut atteindre 42 centimètres dans certains grands fleuves de l'Ouest (Kiener, 1963a); à corps légèrement comprimé. La tête est arrondie ou compressée dorso-ventralement avec des yeux en position dorsale ou dorso-latérale. Ils présentent deux nageoires dorsales et les nageoires pelviennes ou ventrales sont soudées pour former un disque comparable en une ventouse (Kiener, 1963a).

Ce groupe est considéré comme d'origine marine, principalement des poissons littoraux, mais bons nombres de ses espèces ont pénétrées les eaux continentales (Pellegrin, 1942). Ils constituent aujourd'hui un vaste groupe avec des formes très voisines, répandues dans toute l'Ile (Kiener, 1963a).

D'après une détermination préliminaire sur le terrain, basée sur des littératures de descriptions morphologiques, les individus capturés pour cette étude appartiennent à deux familles (Figure 2) : Gobiidae avec trois espèces qui sont *Glossogobius anakaranensis* Banister, 1994 ; *Glossogobius callidus* (Smith, 1937) *et Glossogobius giuris* (Hamilton, 1822) et Gobionellidae représentée par une seule espèce *Awaous aeneofuscus* (Peters, 1852)

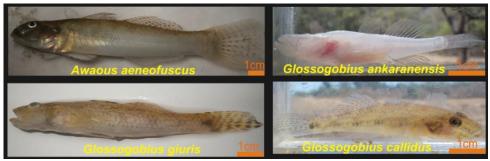


Figure 2 : Différentes espèces de Gobiidae et Gobionellidae (Photos Randrianiaina, 2011)

II.2. MATERIEL D'ECHANTILLONNAGE

L'échantillonnage a été fait en pratiquant la pêche électrique et c'est la seule méthode de capture utilisée durant l'étude sur le terrain.

Le dispositif de pêche utilisé (Annexe III) est formé par :

- un «électro-fisher» de marque DEKA 3000 «lord» année 2002, de 12 volts de tension, d'intensité 7.6 ampères et 72 watts de puissance. Sa tension de sortie varie de 250 à 600 volts,
- un générateur formé par une batterie de marque HW,
- une anode,
- une cathode,
- des épuisettes,
- des seaux en plastique.

II.3. METHODOLOGIE

II.3.1. ECHANTILLONNAGE PISCICOLE

II.3.1.1. Pêche électrique

Cette méthode (Figure 3, page 9) consiste à électrocuter les poissons qui se trouvent à la portée des pêcheurs de manière à ce qu'ils perdent connaissance ou entrent dans une phase appelée «électronarcose». A ce stade, ils sont facilement capturés et ramassés avec des épuisettes.

La pêche électrique présente plusieurs avantages importants :

- grande efficacité de capture,
- maintien en vie des organismes capturés,
- conditions opératoires standardisées et reproductibles offrant une grande cohérence des résultats.

II.3.1.2. Principe

Un générateur produit un courant redressé d'intensité réglable entre 250 et 600 volts. La phase négative est mise à l'eau via une grille métallique (cathode). La phase positive est connectée à une anode de pêche (manche isolant terminé par un anneau en cuivre), qui

contient le bouton marche-arrêt et qui va être manipulée par un opérateur. Une fois plongée dans l'eau et en activant le bouton marche, l'anode ferme le circuit électrique.

Un champ électrique sphérique d'intensité décroissante à mesure que l'on s'en éloigne, va rayonner autour de l'anode et influencer le comportement de tous les poissons se trouvant à l'intérieur du champ d'efficacité (Paugy & Lévêque, 2006a). L'action de ce champ varie de 1,5 a 2 mètres (Nelva *et al.*, 1979). Les terminaisons nerveuses présentes sur les flancs des poissons (les lignes latérales) sont des récepteurs sensibles à ce stimulus.



Figure 3 : Méthode de pêche électrique (Photo Randrianiaina, 2011)

La différence de potentiel appliquée à ces lignes latérales va déterminer une modification de comportement chez le poisson, qui va irrésistiblement nager vers le gradient de potentiel le plus élevé. C'est ce que l'on appelle la nage forcée. Une fois arrivée à proximité de l'anode, là où le champ électrique est plus élevé, le poisson entre en électronarcose. Deux autres operateurs portent chacun une épuisette de deux cotés du premier opérateur et qui va capturer les poissons en électronarcose. Une fois qu'il n'est plus soumis au champ électrique, l'animal retrouve rapidement sa mobilité et n'en garde aucune conséquence. Chaque poisson capturé a été mis dans un seau plastique contenant de l'eau.

II.3.1.3. Collecte de tissus et conservation des spécimens

Parmi les poissons capturés, quelques spécimens ont été gardés pour le prélèvement de tissus et les études morphologiques ultérieures au laboratoire (Annexe I). Les autres ont été relâchés.

Tout d'abord, les individus prévus à être conservés ont été photographiés dans un aquarium.

Avant la manipulation, les matériels utilisés (ciseaux, pinces de cochère) ont été stérilisés comme suit : nettoyés à l'aide d'un essuie tout imbibé d'alcool (90°), puis brulés quelques secondes par la flamme d'un briquet (Figure 4a). Ensuite, une portion de la nageoire pectorale droite, environ deux millimètres, a été coupée et mise dans un eppendorf numéroté contenant de l'alcool 100% (Figure 4b). Chaque numérotation contient des informations diverses dans le fiche de données utilisé (Annexe II), comme la date de capture, le nom du site, la coordonnée géographique, le nom de l'espèce capturée et les collecteurs. Puis, chaque spécimen a été aussi étiqueté au niveau de la bouche et de la branchie à l'aide d'une ficelle (Figure 4c). Chaque étiquette porte la même numérotation que l'échantillon génétique.



Figure 4 : Déroulement de la collecte de tissus (Photos Randrianiaina, 2011)

Enfin, les spécimens ont été mis dans une solution de formol à une concentration de 10 à 35%. Il est à noter que chaque site a été photographié pour la reconnaissance mais aussi pour conserver les informations sur la description de l'habitat et les pressions qui ne sont pas évoqués dans cette étude.

II.3.2. ETUDE PHYLOGENETIQUE

Afin de déterminer les relations phylogénétiques, l'approche moléculaire est examinée dans cette étude. La méthode de Sanger est utilisée pour l'analyse moléculaire. Cette méthode appartient à la seconde génération de l'approche moléculaire (automatique) (Sanger & Coulson, 1975).

II.3.2.1. Méthode d'identification moléculaire

A partir des échantillons de tissus collectés, les travaux de laboratoire concernant l'identification moléculaire ont été effectués par le Docteur Roger Daniel Randrianiaina en 2012 à l'Université Technique de Braunschweig et en 2013 à l'Université Ludwig-

Maximilians de Münich en Allemagne. Ces travaux se déroulent en trois étapes : l'extraction, l'amplification et le séquençage de l'ADN.

L'ADN génomique total a été extrait des échantillons de tissus à l'aide de la digestion de protéinase K d'une concentration de 10 mg/ml, suivi d'un protocole d'extraction de sel standard selon Bruford *et al.* (1992).

Un fragment mitochondrial, d'environ 700 paires de bases, de la Cytochrome Oxydase sous unité 1 (CO1) a été amplifié en utilisant les amorces développées par Hebert *et al.* (2004), Ward *et al.* (2005) et Ivanova *et al.* (2006, 2007). La CO1 a été choisie en raison (1) de la disponibilité des amorces qui fonctionnent aisément pour les vertébrés (poissons inclus) et (2) de l'existence d'une base de données moléculaires énorme facilitant la comparaison des séquences obtenues.

Les produits de PCR (Polymerase Chain Reaction) ont été séparés sur un séquenceur d'ADN automatisé ABI 3130XL à l'Université Technique de Braunschweig et ABI 3730 à l'Université Ludwig-maximilians de Münich.

II.3.2.2. Analyse des séquences

Après l'obtention de la séquence d'ADN CO1, les traitements des séquences ont été faits au laboratoire génétique du DBA, sous la supervision du Docteur Roger Daniel RANDRIANIAINA et du Docteur Fanomezana Mihaja RATSOAVINA.

Avant de faire l'analyse pour la construction de l'arbre phylogénétique, deux étapes importantes sont nécessaires : la contrôle qualité et l'alignement des séquences obtenues.

a. Contrôle qualité

L'objectif dans cette étape consiste principalement à avoir des excellentes séquences. Elle a été effectuée sous CLC Main Workbench version 6.8.2. (http://www.clcbio.com). C'est un logiciel utilisé pour l'analyse et la visualisation des données de séquençage Sanger. Les fonctionnalités du CLC sont utilisées pour analyser les données de séquence d'ADN ou d'ARN ou bien des protéines, comme l'analyse de l'expression des gènes, la conception primaire, la clonage moléculaire, des analyses phylogénétiques, et la gestion des données des séquences.

A l'aide de ce logiciel, chaque séquence est examinée une à une. Tout d'abord, la vérification de la qualité de l'électrophoregramme et le score de qualité a été effectuée. Chaque pic de l'électrophoregramme est soutenu par un histogramme donnant le score de qualité ou la

probabilité de la mise en place d'une base. Ensuite, la longueur maximale utilisable pour chaque séquence est vérifiée, pour avoir au moins 450 paires de bases. Par la suite, les mauvaises séquences ou trop courtes ont été supprimées. Enfin, chaque emplacement de bases nucléotidiques est examiné si celle-ci est réellement dans son emplacement en fonction de la ressemblance globale des séquences.

A titre d'exemple, le contrôle qualité effectué sur les séquences des individus de l'espèce *G*. *giuris* permettant de voir les astuces à contrôler (Figure 5).

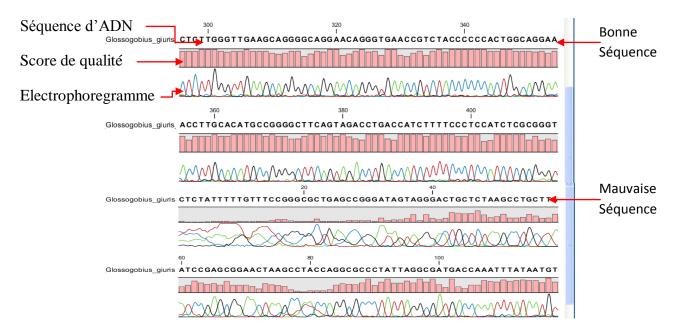


Figure 5 : Contrôle qualité des séquences d'ADN CO1 (G.giuris) sur CLC

b. Alignements

Mega version 6 (Tamura *et al.*, 2013) est un logiciel à usage multiple principalement pour conduire des alignements de séquences, pour construire des arbres phylogénétiques inférés, ou bien pour estimer les taux de l'évolution moléculaire, ou encore tester des hypothèses évolutives.

Ainsi, pour toute reconstruction phylogénétique, il est indispensable que les caractères (bases nucléotidiques) considérés soient homologues et indépendants (Willi, 1950). Il est donc nécessaire d'aligner les séquences au préalable, de façon à mettre en correspondance les caractères homologues.

Dans cette étape, une séquence supplémentaire de *Paratilapia polleni* (famille Cichlidae) a été ajoutée à la série de données afin d'enraciner l'arbre à reconstruire. Cette espèce va donc

servir de groupe externe (out group). Le choix se porte à ce que l'espèce choisie est plus ou moins proche du groupe étudié.

Avant toute chose, toutes les séquences ont été alignées. Puis, les deux extrémités de l'ensemble des séquences ont été coupées pour supprimer les parties complémentaires des amorces ou les portions dont le résultat du séquençage a été mauvais (Figure 6a). Ensuite, les bases en excès ont été supprimées et les bases mal placées ont été modifiées. Ces deux manipulations ont été effectuées après une vérification sur le premier logiciel (CLC) et la ressemblance globale de toutes les séquences (Figure 6b). Et pour finir, toutes les séquences ont été réalignées (Figure 6c).

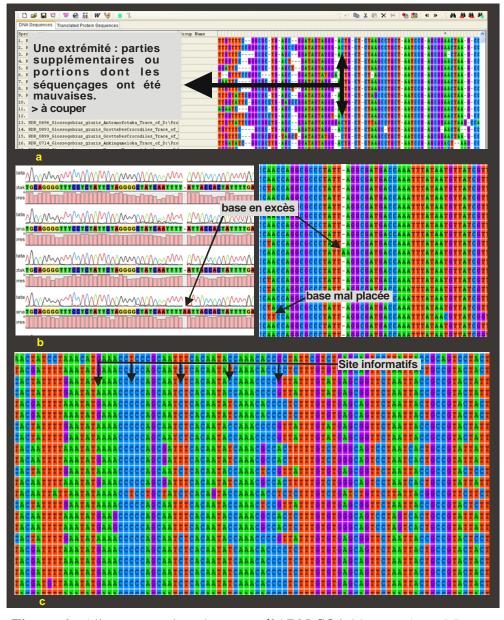


Figure 6 : Alignements des séquences d'ADN CO1 (G. giuris) sur Mega 6

II.3.2.3. Aperçu de l'identité des séquences étudiées

L'idée, c'est de savoir la correspondance des séquences étudiées en les comparants avec la base de données de GenBank. C'est une base de données en libre accès comprenant toutes les séquences nucléotides publiquement disponible. Le BLAST rubrique Nucléotide (Basic Local Alignment Search Tool rubrique Nucleotid) disponible sur le site NCBI (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/) a été utilisé. Chaque séquence d'ADN a été entrée dans le site, puis le BLAST est exécuté. Par cette méthode, le site donne plusieurs séquences correspondantes à celle qui a été entrée. Chaque séquence va donc s'aligner avec celles qui sont les plus similaires des séquences du gène du Cytochrome Oxydase sous unité I (CO1) présentes dans GenBank. Ces séquences correspondantes à celle qui a été entrée présentent différents pourcentages de similitude. Mais la séquence qui présente la plus grande similitude (pourcentage élevé) a été retenue. Les séquences plus similaires des espèces, obtenues dans GenBank, vont être incluses dans la reconstruction de l'arbre phylogénétique afin de fixer la nomination des individus étudiés.

II.3.2.4. Modèle d'évolution

Pour la reconstitution d'un arbre phylogénétique, l'étape la plus importante est de trouver un modèle évolutif (modification des séquences) des séquences d'ADN alignées (Harrison & Langdale, 2006). Le modèle d'évolution consiste à savoir la vitesse de changement des molécules d'acide nucléique (A, C, G et T) dans une population considérée pour une génération quelconque. Afin de déterminer le modèle d'évolution moléculaire le plus approprié, MrModeltest (Nylander, 2004) en liaison avec PAUP 4.0 (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) (Swofford, 2003), a été utilisé. MrModeltest est un utilitaire spécialement conçu pour la comparaison des différents modèles d'évolution d'ADN alors que PAUP est un programme d'analyse phylogénétique en utilisant la parcimonie, le maximum de vraisemblance, et les méthodes de distance (Swofford, 2003)

Par ces deux logiciels, le Modèle GTR+1 (General Time Reversible) a été estimé le plus approprié d'après le critère AIC (Akaike Information Criterion) pour les séquences étudiées. Le modèle GTR (General Time Reversible) est un modèle décrit par Tavaré (1986). C'est un modèle neutre (la sélection ne fonctionne pas sur les substitutions des nucléotides) et indépendant (les changements dans un site - emplacement d'une base - ne touchent pas la

probabilité de changements dans un autre site). Ce modèle considère aussi un nombre fini de site. Par conséquent, sur l'évolution, un site peut ou n'est pas changé ou modifié à plusieurs reprises au cours de l'évolution.

L'AIC est une estimation de la quantité d'information perdue lorsqu'un modèle est utilisé afin de satisfaire le critère de parcimonie (Cameron & Trivedi, 2005). Le choix du modèle réside donc sur un modèle ayant la plus faible AIC qui fournit de ce fait un meilleur ajustement aux données (Akaike, 1974).

II.3.2.5. Reconstruction de l'arbre phylogénétique ou cladogramme

Les analyses phylogénétiques ont été effectuées à l'aide du logiciel «Mr. Bayes» version 3.1.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003) afin de calculer les probabilités postérieures de l'arbre phylogénétique inféré. La méthode cladistique utilisée est la reconstruction phylogénétique du maximum de parcimonie. Le principe de parcimonie stipule que pour différentes recombinaisons possibles des arbres générés par l'analyse, celui qui présent le chemin le plus court pour les changements existant présente la plus grande probabilité et qui est retenue (Sullivan & Swofford, 2001).

Cette méthode cladistique est basée sur l'évolution des caractères qui sont les bases nucléotidiques formant les séquences d'ADN. En principe, le cladogramme est reconstruit à partir de l'analyse de ces caractères visant à identifier l'état plésiomorphique (primitifs) et l'état apomorphique (dérivés) (Willi, 1950). Il est basé sur l'identification des caractères dérivés de l'état primitif partagé par deux ou plusieurs groupes d'individus ou caractères synapomorphes qui le rend monophylétique. Au niveau des séquences, la source de cette caractère est appelée site informatifs (Figure 6c, page 13). C'est un ensemble de sites où il y a des bases modifiées partagées par deux ou plusieurs séquences d'ADN. La construction de l'arbre se fait uniquement à partir de ces sites informatifs en parcimonie.

Les paramètres par défaut du logiciel ont été gardés pendant la procédure sauf pour le Ngen (nombre de génération) modifiée à 5.000.000 de générations, printfreq (impression des procédures d'analyse sur l'écran) changée à une impression toutes les 1 000 générations et burning (enlèvement d'un pourcentage quelconque des arbres générés au début de l'analyse) modifié à enlever 25% des arbres généré au début de l'analyse.

Dans un premier temps, le logiciel génère tous les arbres possibles pour chaque génération. Puis, de tous ces arbres, le principe de parcimonie intervient. Ce principe vise à ne conserver que les arbres les plus parcimonieux, c'est-à-dire le plus court en nombre de changement. En suite, une topologie d'arbre toutes les 100 générations est échantillonnée au hasard. En

principe, il y a donc 37.500 arbres pour les 5.000.000 générations considérées. Enfin, la dernière étape effectuée par le logiciel consiste à construire un arbre de consensus à partir des topologies d'arbres existantes.

II.3.3. ETUDE MORPHOLOGIQUE

Une étude morphologique générale et biométrique ainsi qu'un comptage des rayons de nageoires ont été faits sur chaque spécimen capturé et conservé au Laboratoire de Biologie des Populations Aquatiques (LBPA) du Département de Biologie Animale (DBA). La fiche de données utilisée avec les différents caractères morphologiques considérés est présentée en Annexe II.

II.3.3.1. Morphométrie et méristique

L'étude biométrique consiste à faire des différentes mensurations sur le corps des spécimens à l'aide d'un pied à coulisse (Annexe III). Les paramètres morphométriques considérés ont été basés suivant Banister (1994), Paugy *et al.* (2003) et Sparks & Nelson (2004).

Au total, 33 mensurations ont été effectuées sur chaque spécimen (Tableau 2, page 16 et 17; Figure 7, page 18).

Tableau 2 : Différentes mensurations effectuées

Mensurations	Abréviations	Définitions
Longueur totale	LT	distance horizontale de l'extrémité antérieure du museau à l'extrémité postérieur de la nageoire caudale
Longueur standard	LS	distance horizontale de l'extrémité antérieure du museau à la base (ou articulation) de la nageoire caudale
Hauteur du corps	НС	hauteur vertical maximale du poisson, nageoire non comprise
Largeur du corps	lC	largeur horizontale maximale du poisson
Longueur pré-dorsale 1	LpreD1	distance horizontale de l'extrémité antérieure du museau à l'articulation du premier rayon de la nageoire dorsale 1
Longueur pré-dorsale 2	LpreD2	distance horizontale de l'extrémité antérieure du museau à l'articulation du premier rayon de la nageoire dorsale 2
Longueur pré-anale	LpreA	distance horizontale de l'extrémité antérieure du museau à l'articulation du premier rayon de la nageoire anale
Longueur pré-pectorale	LprePc	distance horizontale de l'extrémité antérieure du museau à l'articulation du premier rayon de la nageoire pectorale
Longueur pré-	LprePi	distance horizontale de l'extrémité antérieure du

pelvienne ou pré- ventrale		museau à l'articulation du premier rayon de la nageoire pelvienne ou nageoire ventrale
Longueur du pédoncule caudal	LPC	distance horizontale prise du bord postérieur de la nageoire anale (ou dorsale si celle-ci s'étend plus en arrière) à la base de la nageoire caudale
Hauteur du pédoncule caudal	HPC	hauteur verticale minimale du pédoncule caudal
Distance entre les deux nageoires dorsale	D: bnD1-bnD2	distance horizontale de la limite postérieure de la première nageoire à l'inflexion du premier rayon de la deuxième nageoire dorsale.
Longueur de la tête	Lte	distance horizontale de l'extrémité antérieure du museau au bord postérieur de l'opercule
Largeur de la tête	lte	largeur horizontale au niveau de l'opercule
Longueur de museau	Lm	distance horizontale de l'extrémité antérieure de la mâchoire supérieure au bord antérieur de l'œil
Largeur de museau	lm	distance horizontale de l'extrémité antérieure de la mâchoire supérieure au bord antérieur de l'œil
Longueur post-orbitaire	LPO	distance horizontale du bord postérieur de l'œil au bord postérieur de l'opercule
Hauteur de la tête	Ht	hauteur vertical maximale de la tête du poisson
Diamètre de l'œil	DO	diamètre horizontal de l'œil
Largeur inter-orbitaire	DIO	longueur minimale entre les orbites
Longueur de la bouche	LB	distance horizontale du bord postérieur de la mâchoire à sa pointe antérieure
Largeur de la bouche	1B	largeur horizontale au niveau de l'extrémité postérieur de la mâchoire
Longueur de la base de la nageoire dorsale 1	LbnD1	distance horizontale maximale mesurée entre les deux extrémités
Longueur de la base de la nageoire dorsale 2	LbnD2	distance horizontale maximale mesurée entre les deux extrémités
Longueur de la base de la nageoire anale	LbnA	distance horizontale maximale mesurée entre les deux extrémités
Longueur de la base de la nageoire pectorale	LbnPc	distance horizontale maximale mesurée entre les deux extrémités
Longueur de la base de la nageoire pelvienne	LbnPi	distance horizontale maximale mesurée entre les deux extrémités
Hauteur de la nageoire dorsale1	HnD1	longueur depuis l'articulation du premier rayon jusqu'à l'extrémité du plus long rayon
Hauteur de la nageoire dorsale 2	HnD2	longueur depuis l'articulation du premier rayon jusqu'à l'extrémité du plus long rayon
Hauteur de la nageoire anale	HnA	longueur depuis l'articulation du premier rayon jusqu'à l'extrémité du plus long rayon
Hauteur de la nageoire pectorale	HnPc	longueur depuis l'articulation du premier rayon jusqu'à l'extrémité du plus long rayon
Hauteur de la nageoire pelvienne	HnPi	longueur depuis l'articulation du premier rayon jusqu'à l'extrémité du plus long rayon
Longueur de la nageoire caudale	LnCaud	longueur depuis l'articulation du premier rayon jusqu'à l'extrémité du plus long rayon

Le comptage des rayons de nageoires a été effectué sur les nageoires pectorales, les nageoires dorsales et la nageoire anale ainsi que la nageoire caudale.

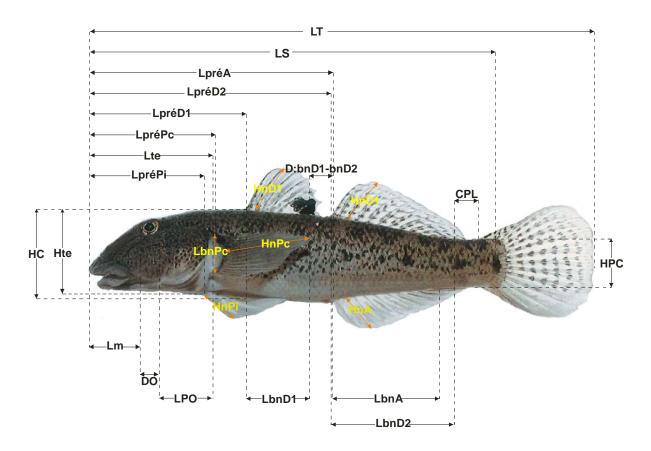


Figure 7 : Différentes mensurations effectuées sur un spécimen (*Awaous*) (Source Photo : Watson, 1992)

II.3.3.2. Construction du dendrogramme morphologique ou phénogramme

Le procédé utilisé est basé sur celui de Dyer & Chernoff (1996), mais plutôt sur des caractères morphologiques externes qu'internes ou anatomiques. Les états de caractères primitifs (plésiomorphes) ou dérivés (apomorphes) n'ont pas été considérés dans le cas où ils ne sont pas évidents à discerner.

Le dendrogramme est une représentation graphique d'une classification ascendante hiérarchique obtenue à partir d'un processus divisant les données en sous-classe (cluster). Cette méthode regroupe les individus suivant leur ressemblance morphologique qui est traduite par leur distance. Ceux qui sont plus ou moins ressemblants ou proches ont été rassemblés et ainsi de suite jusqu'aux individus qui sont éloignés. Deux regroupements vont donc être observés : la similarité entre les paramètres morphologiques des individus d'espèces différentes.

Différents traits morphologiques associés à quelques paramètres morphométriques ont été examinés pour créer la matrice des caractères.

L'état des caractères respectifs (Annexe IV) ont été chiffrés (de 0, 1, 2, 3...) suivant le nombre de variation de cet état.

Exemple : le caractère examiné comme «forme générale du corps» a des états très élevé, élevé, court ou moyen, allongé, très allongé et anguilliforme, respectivement numéroté de 0, 1, 2, 3, 4 et 5. La matrice des caractères obtenue avec les différents caractères morphologiques considérés et leurs états respectifs est représentée comme suit :

Au total 45 caractères morphologiques ont été examinés sur les spécimens considérés dans cette étude. Un spécimen appartenant à la famille des Blannidae a été aussi considéré pour servir de groupe externe.

La matrice des caractères obtenue est analysée avec UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean) (Garcia-Vallve *et al.*, 1999).

C'est un logiciel libre en ligne, pour construire un dendrogramme d'un ensemble de variables. Il produit une matrice de distance en calculant les coefficients de similarité des caractères, puis transforme ces coefficients en distances. Le logiciel effectue ensuite des regroupements sur ces distances par son algorithme (UPGMA) dans lequel les relations sont identifiées par ordre de similarité (Gittman, 1973).

La reconstruction de l'arbre se fait étape par étape suivant cet ordre. Il y a d'abord une identification des deux individus les plus proches pour former un groupe dans la première dichotomisation. Ensuite, il faut rechercher d'autres individus plus proches de ce groupe et ainsi de suite jusqu'à ce que tous les individus forment un seul groupe. Il y a donc une recombinaison répétitive (Sneath & Sokal, 1973).

II.3.4. ANALYSES STATISTIQUES DES DONNEES

Des analyses statistiques ont été faites pour expliquer et discuter les données morphologiques collectées dans cette étude. Les deux analyses, test de Mann-Whitney et Analyse des Composants Principales ont été réalisées à l'aide du logiciel SPSS 17.0.

II.3.4.1. Détermination de caractères distinctifs entre les espèces

Pour déterminer les caractères distinctifs entre deux espèces, le test de Mann Whitney (Runyon & Haber, 1974; Scherer, 1984) a été choisi dans cette étude. C'est un test non-paramétrique avec deux échantillons indépendants. Il cherche à vérifier si les éléments des deux groupes, classés par ordre croissant sur une même échelle ordinale, occupent des positions (rangs) équivalentes révélant ainsi la similitude des deux distributions.

La réponse attendue est de savoir s'il y a une différence sur les paramètres morphométriques examinés entre deux espèces. Ce qui conduit à formuler l'hypothèse principale H_0 et l'hypothèse alternative H_1 , avec :

 H_0 : les deux espèces n'ont pas de différence sur les paramètres morphologiques considérés (les deux espèces sont les mêmes),

H₁: les deux espèces ont une différence sur les paramètres morphologiques.

Le test a été fait sur des valeurs relatives des paramètres morphométriques pour avoir des données standardisées. La longueur du corps est considérée comme standard (LS). Le principe est de diviser chaque paramètre morphométrique par la longueur standard du même spécimen puis mettre cette valeur en pourcentage.

Exemple : la valeur réelle de la hauteur du corps d'un spécimen est notée HC, sa valeur relative (relHC) est obtenue en divisant cette valeur par la longueur standard (LS) de ce même spécimen.

La règle de décision (Tableau 3) pour ce test est basée sur l'effectif de l'espèce à comparer ainsi :

Tableau 3 : Règle de décision de test de Mann-Whitney

Taille des échantillons	Effectif	H ₀ rejeté (test significatif) si	Valeurs critiques
			α se lit directement dans la table des valeurs critiques de
Très petits	n_1 et $n_2 \leq 8$	$2P(U_{obs}) \le \alpha$	U d'après la valeur de n_1 , n_2 et U,
			P (U _{obs}) est obtenu après l'exécution du test
	0 < n ou n < 20	$2P(U_{obs}) \ge U_{\alpha}$	$U\alpha$ se lit directement dans la table des valeurs critiques
Petits	$9 < n_1 \text{ ou } n_2 < 20$		de U suivant la valeur de n ₁ et n ₂ .
			U _{obs} est obtenue après l'exécution du test
Grands	n_1 ou $n_2 > 20$	$ \mathbf{Z}_{\mathrm{obs}} \geq \mathbf{Z}_{\alpha}$	Avec $Z_{\alpha} = 1,64$ pour $\alpha = 0,05$

Etant donné que les tables des valeurs critiques pour ce test n'inclus que la comparaison entre deux échantillons dont l'un d'eux a au moins un effectif supérieur ou égal à 3 (n_1 ou $n_2 \ge 3$), quelques comparaisons seulement sont possibles à cause du faible effectif de presque la moitié des espèces à comparer dans cette étude. Alors, le recours à d'autre règle de décision pour comparer les différentes espèces quelques soit leur effectif est effectué. Ainsi, ce test est donc utilisé pour comparer les espèces deux à deux, avec un seuil de signification p = 0,05. Si la valeur de p est inférieure ou égale à 0,05 ($p \le 0,05$), les tests sont considérés comme significatifs (Dytham, 2003). Si le test n'est pas significatif, l'hypothèse nulle H_0 est acceptée. Dans le cas contraire, elle est rejetée.

II.3.4.2. Etude des relations entre les caractères morphologiques examinés

Pour étudier les relations entre les caractères morphologiques, l'analyse en composante principale (ACP) (Towsnend, 2002) a été utilisée. C'est une analyse descriptive multivariée qui a pour but de résumer le maximum d'informations pour faciliter l'interprétation d'un grand nombre de données initiales et de donner plus de sens aux données réduites. L'ACP permet donc de réduire des tableaux de grande taille en un petit nombre de variables (deux ou trois généralement) tout en conservant un maximum d'informations.

L'objectif consiste à analyser les relations entre toutes les variables (caractères morphologiques) pour déterminer leurs rôles dans la distinction des espèces. Les résultats obtenus vont être représentés sous une représentation plane formée par les plans factoriels obtenus.

L'ACP peut être considérée comme une méthode de projection qui permet de projeter les observations depuis l'espace à p dimensions des p variables vers un espace à k dimensions (k<p) tel qu'un maximum d'informations soit conservée. Si l'information associée aux deux ou trois premiers axes représente un pourcentage suffisant de la variabilité totale, les observations pourront être représentées sur un graphique à deux ou trois dimensions, facilitant ainsi l'interprétation.

Dans cette méthode, il n'est pas nécessaire d'avoir ni hypothèse ni seuil de probabilité ni règle de décision.

Au total, 38 paramètres morphologiques (morphométries et méristiques) ont été examinés avec cette analyse. Cette fois ci, les paramètres considérés prennent leurs valeurs réelles.

Troisième partie : RESULTATS ET INTERPRETATIONS

III.1. PRESENTATION GENERALE DE L'ETUDE

Durant cette étude, 35 sites le long des trois Routes Nationales Maevatanana-Ambilobe-Sambava ont été visités. Ils sont répartis dans huit Districts sur la partie septentrionale de la Grande Ile. Ces sites sont regroupés en trois zones biogéographiques : Ouest : O - 800 m, Sambirano : O - 800 m et Est : O - 800 m.

Soixante-sept spécimens appartenant à la famille des Gobiidae et desGobionellidae sont examinés dans cette étude. Ils ont été collectés dans les différents sites inventoriés par la méthode de pêche électrique. Une récapitulation de tous les sites et les individus capturés dans chaque zone biogéographique et District concerné est représentée ci-dessous (Tableau 4).

Tableau 4 : Récapitulation des individus capturés

Zone biogéographique	District	Site par	Site par zone	Nombre d'individus capturés	
Zone biogeographique	District	District	biogéographique	par zone biogéographique	
	Maevatanana	3 sites			
	Mampikony	3 sites			
Ouest: 0 - 800 m	Antsohihy	4 sites	19 sites	41 individus	
	Analalava	5 sites			
	Ambilobe	4 sites			
Sambirano : 0 - 800 m	Ambilobe	2 sites	6 sites	14 individus	
Samonano. 0 - 800 m	Ambanja	4 sites	U SILES	14 marvidus	
Est : 0 - 800 m	Iharana	3 sites	10 sites	10 sites 11 individus	
25t. 0 000 m	Sambava	7 sites	10 31103	11 marvidus	

Ouest (0 - 800 m): plus de la moitié des individus capturés sont formées par l'espèce Glossogobius callidus (23/41). Les restes sont représentés par 16 Glossogobius giuris et deux Glossogobius ankaranensis. Ces 41 individus sont repartis sur les 19 sites dans les cinq Districts (Tableau 4) de façon hétérogène. Il y a des sites où deux espèces sont sympatriques, mais la plupart sont représentés par des individus d'une seule espèce, ou même par un seul individu.

Sambirano (**0 - 800 m**) : composée par deux *Awaous aeneofuscus*, six *G. callidus* et six *G. giuris*. Ces individus ont été aussi repartis irrégulièrement sur les six sites visités dans les deux Districts (Tableau 4) présentant des espèces sympatriques.

Est (0 - 800 m): formée par 10 *G. giuris* et une seule *A. aeneofuscus*. Ces individus ont été capturés sur les 10 sites dans les deux Districts (Tableau 4). Ces sites ne présentent pas des espèces sympatriques mais un seul individu capturé dans un site est fréquemment observé.

III.2. ANALYSE PHYLOGENETIQUE

III.2.1. APERÇU DE L'IDENTITE DES SEQUENCES OBTENUES

En utilisant BLASTN, les séquences des individus étudiés s'alignent avec celles des espèces dans le Bank de séquences (GenBank) à un pourcentage de 91% à 100% (Tableua 5). Ce pourcentage donne l'identité requête-sujet (la séquence étudiée et la séquence la plus proche dans le GenBank). Les détails des séquences partielles des espèces qui s'alignent avec les séquences étudiées sont donnés dans l'Annexe V. Ce sont *A. aeneofuscus* (HQ945950.1 et HQ945921.1), *G. ankaranensis* (JQ619668.1), *G. callidus* (JQ619669.1) et *G. giuris* (JF493541.1)

Tableau 5 : Aperçu de l'identité des séquences obtenues

Détermination préliminaire	Pourcentage de similarité	Espèces GenBank	
Un individu A. aeneofuscus	99%	A. aeneofuscus (HQ945921.1)	
Deux individus A. aeneofuscus	98%	A. aeneofuscus (HQ945950.1)	
Un individu G. ankaranensis	100%		
Un individu G. ankaranensis	99%	G. ankaranensis (JQ619668.1)	
Trois individus G. giuris	97%		
Un individu G. giuris	91%		
Un individu G. callidus	100%		
Un individu G. callidus	99%	C. adlidus (IO610660.1)	
Un individu G. callidus	97%	G. callidus (JQ619669.1)	
26 individus de G. callidus	96%	1	
19 individus de G. giuris	100%	G. giuris (JF493541.1)	
9 individus de G. giuris	99%	O. gimis (31475541.1)	

Cet aperçu montre que la plupart des individus s'alignent avec les espèces du même nom donné dans la détermination préliminaire. Deux groupes d'individus ont été déterminés comme *G. giuris* au départ, mais leurs séquences s'apparient plus à *G. ankaranensis* (JQ619668.1). Les séquences des trois individus déterminés comme *A. aeneofuscus* s'alignent à 99% avec *A. aeneofuscus* (HQ945921.1) et 98% avec *A. aeneofuscus* (HQ945950.1). Celles de *G. ankaranensis* à 100% et 99% avec *G. ankaranensis* (JQ619668.1), mais deux groupes d'individus s'apparient avec la même séquence à 97% et 91%. Les séquences des trois individus à 100, 99 et 97% chacun et 26 individus à 96% s'alignent avec *G. callidus* (JQ619669.1), 19 et neuf individus s'apparient respectivement à 100% et 99% avec *G. giuris* (JF493541.1). Ce qui conduit à remarquer qu'une différence de 3% dans l'apparition des séquences peut classer un individu quelconque dans une autre espèce différente que sa détermination préliminaire. Ainsi, une distinction de 4% et 3% respectivement pour les 26 individus et un individu de *G. callidus*, observée dans ce tableau 4, peut donner aussi des

individus appartenant à d'autres espèces que celles qui sont préalablement déterminée. Par conséquent, les individus capturés dans cette étude peuvent être regroupés en huit espèces différentes. C'est une hypothèse qui va être vérifiée dans la section suivante (arbre phylogénétique : Figure 8, page 25).

III.2.2. ARBRE PHYLOGENETIQUE OU CLADOGRAMME

L'arbre phylogénétique (Figure 8, page 25) est construit avec 67 séquences d'ADN cytochrome oxydase sous unité 1 (CO1), composé de 458 paires de base chacun (6288 Bases). Il a été obtenu avec une modèle d'évolution GTR+1, 5.000.000 de générations et par une méthode de maximum parcimonie.

Le sous-ordre Gobioidei avec les deux familles étudiées (Gobiidae et Gobionellidae) est monophylétique au niveau du premier nœud. Il n'y a pas de probabilité postérieure du au fait que le groupe externe considéré aurait une grande distance génétique par rapport au groupe étudié. La distance minimale de ce groupe externe est de 0.190 (au niveau du taxon *Awaous aeneofuscus sensu stricto*) et la valeur maximale rencontrée est de 0.240 par rapport au groupe *G. ankaranensis sensu stricto*. Cette distance est aussi la plus grande distance génétique rencontrée entre tous les taxa.

Les deux familles Gobiidae et Gobionellidae qui sont sœurs, sont aussi monophylétiques, au niveau du deuxième nœud (2). Les individus regroupés avec les deux espèces *A. aeneofuscus* du GenBank sont séparés des autres groupes supportés à 97% (pp = 0.97) avec des distances génétiques maximale de 0.227 (sur le taxon *G. ankaranensis sensu lato*) et minimale de 0.183 (sur le taxon *G. callidus sensu lato*). Ces individus sont donc nommés comme *A. aeneofuscus sensu stricto*. C'est une espèce monophylétique évoluée dans deux sites isolés (District Ambanja et District Iharana). Le support de séparation pour le genre *Glossogobius* est 100% (pp = 1).

Une séparation en deux groupes frères du genre *Glossogobius* de la famille des Gobiidae est constatée au niveau du nœud 3. L'évolution de l'ancêtre commun à ce stade a donnée deux groupes paraphylétiques. Le premier groupe est formé par le taxon *G. callidus sensu lato* et le deuxième groupe est formé par deux taxa (*G. giuris* et *G. ankaranensis sensu lato*). La séparation du premier groupe est supportée à 67% seulement.

Par contre, la séparation du deuxième groupe est supportée à 100%. Mais ces deux groupes sont séparés par une distance relativement significative. La distance génétique entre *G.ankaranensis ss* et *G.* sp4 est de 0.229. Ce qui s'ajoute à la séparation de ces deux groupes.

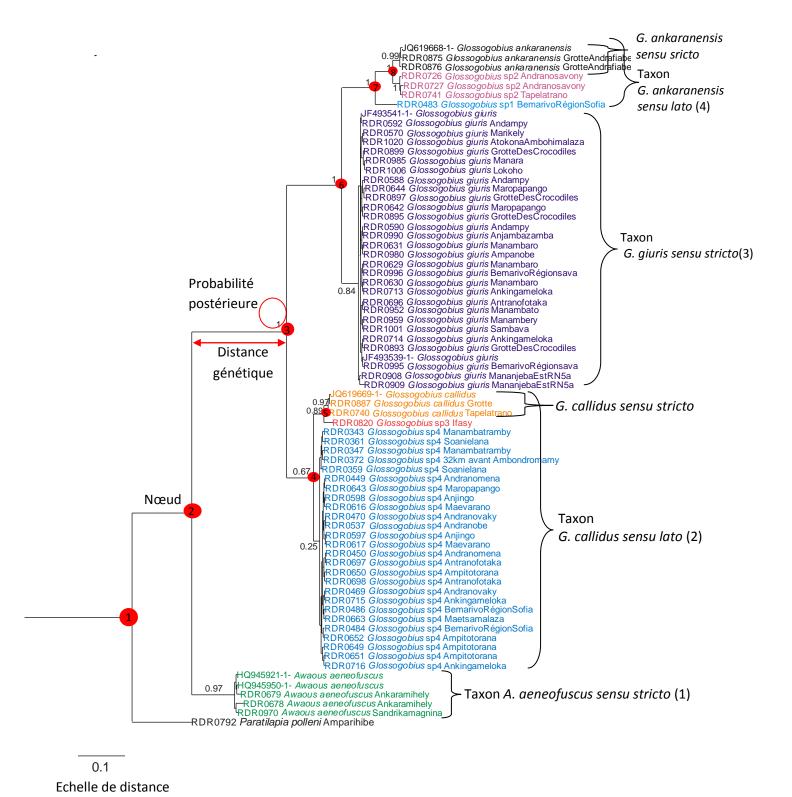


Figure 8 : Arbre phylogénétique des Gobiidae et des Gobionellidae (Maximum parcimonie)

Point rouge : Nœud où l'ancêtre d'une seule lignée se brise en deux ou plusieurs lignées de descendants; **Cercle rouge :** probabilité postérieur (pp) qui donne le support de la séparation de groupe descendant de l'ancêtre commun; **Distance génétique avec une échelle de 0.1,** représente la distance génétique du clade descendant par rapport au clade de même ligné de parenté et par rapport à l'ensemble de groupe. Les distances génétiques générées par l'analyse sont représentés en Annexe VI. (1), (2), (3) et (4): taxa ou groupes retenus.

Dans le taxon *G. callidus sensu lato*, deux individus sont regroupés avec l'espèce *G. callidus* du GenBank au niveau du cinquième nœud. La séparation de ce groupe par rapport à son groupe frère (*G.*sp3 Ifasy) est supportée à 97% (pp = 0.97) avec une distance génétique de 0.05 au maximum. Ces individus sont donc dénommés et forment l'espèce *G. callidus sensu stricto*. Malgré cette distance génétique faible, l'individu isolé forme une nouvelle espèce sœur de *G. callidus ss* du fait que leur séparation est bien supportée. Cette nouvelle espèce est nommée *G.* sp3. Ces deux espèces évoluent dans des milieux limitrophes dans le District d'Ambilobe. Leur séparation par rapport aux individus restant dans le taxon *G. callidus sl* est supportée à 89% dans le quatrième nœud. Ainsi, les restes des individus dans ce taxon (*G. callidus sl*) forment une autre nouvelle espèce sœur de *G. callidus ss* et *G.* sp3. Ces individus restants forment un sous-groupe homogène (il n'y a plus de séparation nette à l'intérieur). Les individus dans ce sous-groupe sont donc rassemblés et nommés comme nouvelle espèce en *G.* sp4 même si leur probabilité postérieure n'est que 0.25. Il est composé par des individus évoluant dans les six Districts de la côte Ouest de la partie septentrionale de Madagascar.

Dans le deuxième groupe, leur ancêtre commun donne un taxon monophylétique de G. giuris ss et un taxon paraphylétique de G. ankaranensis sl au niveau du sixième nœud. La séparation de G. giuris ss est supportée à 84%, avec une distance génétique de 0.127 par rapport à G. ankaranensis ss. Aucune disjonction nette n'est observée à l'intérieur de ce taxon. Etant donné que les individus de ce taxon sont regroupés avec G. giuris du GenBank, ils sont donc nommés et constituent le taxon G. giuris ss. Les individus de cette espèce ont été capturés dans tous les Districts inventoriés dans cette étude. La séparation de son taxon frère (G. ankaranensis sl) est supportée à 100%. Les deux individus capturés dans la grotte d'Ankarana (District d' Ambilobe) sont rassemblés avec l'espèce G. ankaranensis du GenBank au niveau du huitième nœud. Leur séparation est supportée à 99% avec une distance génétique de 0.033 par rapport au sous-groupe le plus proche (G. sp2). Ils sont donc dénommés et forment l'espèce G. ankaranensis ss. Entant donné qu'il n'y a plus des espèces du Genbank appariées avec les individus restants dans ce dernier taxon (G. ankaranensis sl), ils sont donc considérés comme toute autre nouvelle espèce : trois individus ayant une distribution géographique limitrophe avec G. ankaranensis ss (deux sites dans le District d'Ambanja) forment un sousgroupe séparé à 100% de cette dernière. Ils constituent donc une autre nouvelle espèce nommée G. sp2. La séparation de ces deux espèces sœurs (G. ankaranensis ss et G. sp2) est supportée à 100% au niveau du septième nœud. Ainsi, un individu isolé séparé de ces deux espèces au niveau de ce même nœud forme une autre nouvelle espèce dénommée G. sp1. Cette espèce constitue un sous-groupe frère du sous-groupe G. ankaranensis ss et G. sp2 dans le taxon *G. ankaranensis sl.* Elle a été capturée plus au Sud (District de Mampikony) par rapport à la localisation de *G. ankaranensis ss* et *G.* sp2.

Le cladogramme montre que les 66 individus étudiés sont repartis en deux genres (*Awaous et Glossogobius*) et huit espèces. Ce qui confirme l'hypothèse énoncée sur l'aperçu de leur identification mais contredit la détermination préliminaire effectuée sur terrain. Ainsi, la composition spécifique des différents sites inventoriés est donnée dans le tableau suivant (Tableau 6, page 27 et 28).

Tableau 6 : Composition spécifique des différents sites inventoriés

District	Code site	Site	Nombre d'individus	Espèce capturée
	1	Manambatramby	2	<i>G</i> . sp4
Maevatanana	2	Soanielana	2	<i>G</i> . sp4
1viue vatariaria	3	Point 32 km d'Ambondromamy de Maevatanana	1	G. sp4
	4	Andranomena	2	G. sp4
Mampikony	5	Andranovaky	2	G. sp4
wiampikony	6	Bemarivo	1 2	G. sp1 G. sp4
	7	Andranobe	1	G. sp4
	8	Marikely	1	G. giuris
Antsohihy	9	Andampy	3	G. giuris
	10	Anjingo	2	<i>G.</i> sp4
	11	Maevarano	2	G. sp4
	12	Manambaro	3	G. giuris
Analalava	12	Managanana	2	G. giuris
Alialalava	13	Maropapango	1	<i>G.</i> sp4
	14	Ampitotorana	4	<i>G</i> . sp4
	15	Maetsamalaza	1	<i>G.</i> sp4
	16	Ankaramihely	2	A. aeneofuscus
	17	A	1	G. giuris
A 1 ·		Antranofotaka	2	G. sp4
Ambanja	18	Ankingameloka	2	G. giuris
			2	<i>G</i> . sp4
	19	Andranosavony	2	G. sp2
	20	Tapelatrano	1	G. callidus
		Tapelatiano	1	G. sp2
	21	Ifasy	1	<i>G</i> . sp3
Ambilobe	22	Grotte Andrafiabe - Parc National d'Ankarana	2	G. ankaranensis
	23	Grotte - Parc Nationald'Ankarana	1	G. callidus
	24	Grotte des crocodiles - Parc Nationale d'Ankarana	4	G. giuris
	25	Mananjeba Est RN5a	2	G. giuris
	26	Manambato	1	G. giuris
Iharana	27	Manambery	1	G. giuris
	28	Sandrikamagnina	1	A. aeneofuscus

	29	Ampanobe	1	G. giuris
	30	Manara	1	G. giuris
	31	Anjambazamba	1	G. giuris
Sambava	32	Bemarivo	2	G. giuris
	33	Sambava	1	G. giuris
	34	Lokoho	1	G. giuris
	35	Atokona Ambohimalaza	1	G. giuris
Huit districts	35 sites		66 individus	Huit espèces

La réponse attendue dans la section suivant était de savoir, si par une étude morphologique, la différenciation de ces différentes espèces est possible.

III.3. ETUDE MORPHOLOGIQUE

III.3.1. DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE

Des études morphologiques ont été faites sur chaque spécimen pour construire le dendrogramme morphologique et l'analyse statistique. Les données descriptives de mensurations effectuées sont présentées dans l'Annexe VII.

Quelques caractéristiques sont tirées de ces données pour la description générale des espèces étudiées. Ainsi, la longueur totale moyenne des individus capturés est 93.8 millimètres, il y a des individus de petite taille (36 mm) mais la longueur maximale peut atteindre 268 mm. Le corps est allongé (600% rapport de l'hauteur du corps) et relativement comprimé dorso-ventralement. En générale, la tête est relativement longue (30% de la longueur standard), avec des petits yeux (ne dépassant pas 18% de la longueur de la tête), la bouche est plus ou moins large (LB<IB); le pédoncule caudale est long (17% de la LS).

La forme de la nageoire caudale est arrondie et il n'y a pas de dimorphisme sexuel. Les rayons des nageoires varient de cinq à sept pour la dorsale1, de neuf à 11 ceux de la dorsasle2, 11 à 17 pour la pectorale et huit à 10 pour la nageoire anale.

En générale l'espèce G. ankaranensis ss, G. callidus ss, G. sp2, G. sp3 et G. sp4 sont de petite taille et les trois autres espèces sont de grande taille (A. aeneofuscus ss, G. giuris ss et G. sp1).

III.3.2. DENDROGRAMME MORPHOLOGIQUE OU PHENOGRAMME

Les différentes couleurs de chaque espèce sur le cladogramme (Figure 8, page 25) sont maintenues pour localiser leur emplacement sur le phénogramme (Figure 10, page 30). Ce dendrogramme a été construit avec 45 caractères morphologiques de 67 spécimens de Gobioidei et un spécimen de Blannidae (pour servir de groupe externe) par la méthode

UPGMA. Notons que les points rouges indiquent toujours les différents nœuds (nd) considérés.

L'évolution des caractères de deux familles des Gobioidei venant de l'ancêtre commun par rapport au groupe externe constitue des caractères synapomorphiques qui le rend monophylétique au niveau du premier nœud. Quatre groupes morphologiquement différentes sont considérés (Figure 9) :

- Groupe Awaous aeneofuscus sensu stricto (1), deuxième nœud,
- Groupe Glossogobius ankaranensis sensu stricto (2), troisième nœud,
- Groupe Glossogobius giuris sensu lato (3), nœud 5 à 10,
- Groupe Glossogobius callidus sensu lato (4), nœud 11 à 18.

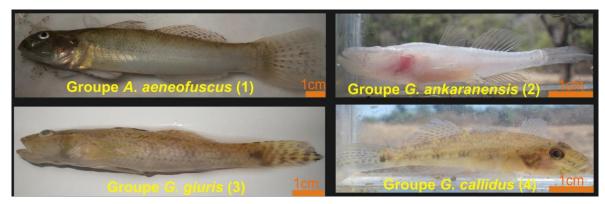


Figure 9 : Phénotype de différents groupes considérés (Photos Randrianiaina, 2011)

Une séparation précoce d'un premier groupe composé des individus de la famille Gobionellidae est observée au niveau du deuxième nœud. Ces individus sont capturés dans deux sites éloignés (Ankaramihely-District d'Ambanja et Sandrikamagnina-District d'Iharana). A. aeneofuscus ss est monophylétique et elle présente donc des caractères qui la différencient du reste de groupe de gobies étudiés. Le caractère distinctif (par rapport aux autres espèces étudiées) le plus évident pour cette espèce est la position de la bouche en sub-infère. Ce groupe est un genre frère du genre Glossogobius de la famille des Gobiidae (groupe 2, 3 et 4). Les deux familles considérées sont donc deux familles sœurs. Le genre Glossogobius est aussi monophylétique au niveau de ce même nœud mais leurs espèces sont polyphylétiques.

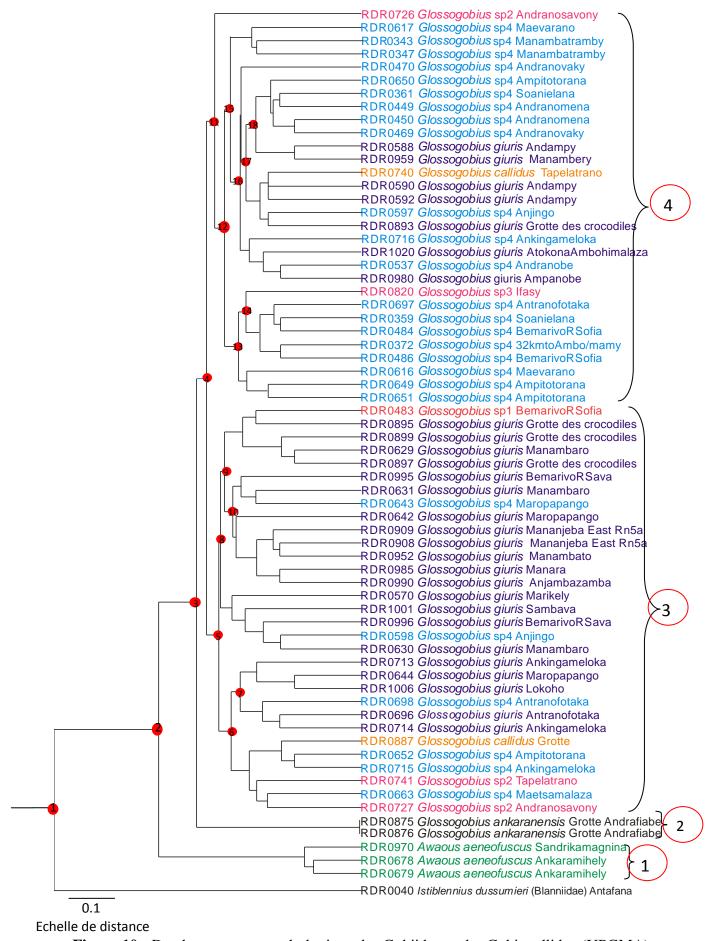


Figure 10 : Dendrogramme morphologique des Gobiidae et des Gobionellidae (UPGMA)

Un groupe monophylétique de *G. ankaranensis ss* (2) capturé dans la grotte Andrafiabe du Parc National Ankarana est séparé du reste du groupe au niveau du troisième nœud. Cette espèce présente aussi des caractères synapomorphiques qui le rend monophylétique. L'un de ces caractères est attribué à la cécité de la vue qui est aussi un caractère rare chez les espèces de poissons malgaches.

A l'intérieur des deux grands groupes (*G. giuris sl* et *G. callidus sl*) sortant de ce même nœud (nd3), les espèces représentées au moins par deux individus sont polyphylétiques vis-à-vis des caractères morphologiques examinés. Ainsi un éparpillement de toutes les espèces est observé dans ces deux clades.

L'espèce *G. giuris ss* est repartie dans différents sous-clades, aussi bien dans son propre groupe considéré que dans le groupe *G. callidus sl.* Deux sous-clades monophylétiques de cette espèce sont aperçus parmi les sept sous-clades considérés dans le groupe (3) (nd7 et 10). Il y a aussi un sous-clade monophylétique de cette espèce à l'intérieur du groupe *G. callidus sl* (nd18). Trois sous-clades paraphylétiques de *G giuris*, agencé avec l'espèce *G.* sp4 est observé à l'intérieur de groupe (3) (nd7, 8 et 10) et un sous-clade paraphylétique avec *G.* sp1 (nd9). Il y a aussi deux sous-clades paraphylétiques de *G. giuris* à l'intérieur du groupe (4) (nd16 et 17). Le dernier sous-clade considéré dans ce groupe (3) est formé par une espèce paraphylétique de *G.* sp4 (nd6).

L'espèce G. sp4 est aussi diversifiée, mais plus ou moins uniforme à l'intérieur de ces deux groupes (3 et 4). Quatre sous-clades monophylétiques (nd13, 14, 15 et 18) et un individu isolé (nd16) de cette espèce sont observés dans le groupe 4. L'isolement de G. sp2 (nd11) et G. sp3 (nd14) est aussi observé dans ce groupe, ils présentent ainsi chacun des caractères qui les différencient avec les sous-clades les plus proches. Mais ces caractères ne sont pas évidents. Les deux espèces G. callidus (deux spécimens) et G. sp2 (trois spécimens) sont reparties dans

Les deux espèces G. callidus (deux spécimens) et G. sp2 (trois spécimens) sont reparties dans ces deux grands groupes.

En ce qui concerne leur distribution géographique, les différentes espèces dans les deux derniers groupes considérés (3 et 4) sont reparties de façon aléatoire. Ainsi, il y a des sous-clades monophylétiques et paraphylétiques formés par des individus distribués dans des sites très éloignés. Le premier cas est observé pour le sous-clade monophylétique de *G. giuris* au niveau du nœud7. Ce sous-clade est constitué par des individus capturés dans le District d'Analalava (rivière Maropapango), District d'Ambanja (rivière Ankingameloka) et District de Sambava (rivière Lokoho).



Figure 11 : Différenciation morphologique intra et interspécifique du sous ordre des Gobioidei (Photos Randrianiaina, 2011)

- A. aeneofuscus dans deux sites éloignés : (a) Ankaramihely-Ambanja, (b) Sandrikamagnina-Iharana ;
- G. ankaranensis sympatrique (c, d): grotte Andrafiabe-Ankarana;
- G. callidus distribué dans deux sites adjacents : (e) Tapelatrano-Ambilobe, (f) Grotte-Ambilobe;
- $G.\ giuris$ distribué dans deux sites plus ou moins proches : (g) Andampy-Antsohihy, (h) Manambaro-Analalava
- G. sp2 sympatrique (i,j): Tapelatrano-Ambilobe;
- G. sp4 dans deux sites distants : (k) Anjingo Antsohihy, (l) Antranofotaka-Ambanja;
- *G.* sp3 Ifasy (m);
- G. sp1 Bemarivo-Mampikony (n).

Le cas de sous-clade paraphylétique est observé pour cette même espèce au niveau du nd16. Et même les deux individus le plus similaire dans ce sous-clade (combiné dans la première

dichotomisation) ont deux habitats très isolés. L'espèce *G*. sp4 capturée dans la rivière Andranobe (District Antsohihy) et celle de *G*. *giuris* capturée dans la rivière Ampanobe (District Sambava).

Il y a aussi des sous-clades monophylétiques et paraphylétiques évoluant dans des sites très proches. Le premier cas est observé pour le sous-clade de l'espèce G. sp4 au niveau du treizième nœud. Les trois individus qui forment ce sous-clade ont été capturés dans deux rivières dans le District d'Analalava (rivière Maevarano et Ampitotorana). Le cas de sous-clade paraphylétique est rencontré pour l'espèce G. giuris au niveau du nd7. Deux individus d'espèces différentes évoluent même en sympatrie dans ce sous-clade. Un individu de G. giuris capturé dans la rivière Antranofotaka District d'Ambanja et un individu de G. sp4 capturé dans cette même rivière.

Dans tous ces constats, les individus appartenant à une même espèce ne se placent pas toujours ensemble, même s'ils ont une distribution géographique très proche. Il y a toujours une distance morphologique représentée par l'échelle du phénogramme (Figure 10, page 30) qui sépare deux individus ou même deux individus combinés dans la première dichotomisation sauf pour l'espèce *G. ankaranensis ss.* Ce qui montre que même associé selon leur similarité, tous les individus ne sont pas tous à fait semblables (Figure 11, page 32).

III.4. ANALYSES STATISTIQUES

III.4.1. Caractères distinctifs entre les espèces

L'hypothèse principale H₀ stipule que les deux espèces comparées n'ont pas de différence concernant les paramètres morphologiques (les deux espèces sont les mêmes morphologiquement).

La comparaison entre les huit espèces au seuil $\alpha = 0.05$ (Annexe VIII) ne présente pas toujours le même nombre des paramètres morphométriques significatifs. Au total, 31 caractères morphometriques ont été considérés dans cette analyse. Le tableau 7 (page 34) montre le résumé des variables significatifs pour chaque comparaison réalisés par cette analyse.

Ainsi, par les différentes mensurations effectuées, il y a des espèces qui n'a aucune distinction par ces paramètres morphométriques. Tous les caractères morphométriques examinés sont non significatifs entre *A. aeneofuscus* et quatre espèces (*G.ankaranensis*, *G. callidus*, *G.* sp1 et *G.* sp3), entre *G. ankaranensis* et trois espèces (*G. callidus*, *G.* sp1 et *G.* sp3), entre *G. callidus* et trois espèces aussi (*G.* sp1, *G.* sp2 et *G.* sp3), entre *G. giuris* et deux espèces (*G. callidus* et trois espèces aussi (*G.* sp1, *G.* sp2 et *G.* sp3), entre *G. giuris* et deux espèces (*G. callidus* et trois espèces aussi (*G.* sp1, *G.* sp2 et *G.* sp3), entre *G. giuris* et deux espèces (*G. callidus* et trois espèces aussi (*G.* sp1, *G.* sp2 et *G.* sp3), entre *G. giuris* et deux espèces (*G. callidus* et trois espèces aussi (*G.* sp1, *G.* sp2 et *G.* sp3), entre *G. giuris* et deux espèces (*G. callidus* et trois espèces aussi (*G.* sp1, *G.* sp2 et *G.* sp3), entre *G. giuris* et deux espèces (*G. callidus* et trois espèces (

sp1 et G. sp3) et entre G. sp1 et deux espèces (G. sp2 et G. sp3), ainsi qu'entre G. sp2 et G. sp3. Ces différentes combinaisons des espèces sont donc impossibles à discerner à l'aide des paramètres morphométriques examinés.

Tableau 7 : Résumé des résultats Mann-Whitney

N° Comparaisons		oroisons	Paramètre significatif, H0 rejetée	Nombre des	
		araisons	(Les espèces comparées se différencient par ces	paramètres	
01		G. ankaranensis	paramètres)	significatifs ()	
01		G. callidus	Toutes les variables ne sont pas significatives	0	
02		G. camaus	Toutes les variables ne sont pas significatives	U	
03		Caiuris	relHPC, relLpostO, relLprePc, relLprePi,	10	
03		G. giuris	relLbnD2, relHnPc, relDIO, relLnCaud, relLPC, relLbnA	10	
04		<i>G</i> . sp1	Toutes les variables ne sont pas significatives	0	
04	A aeneofuscus	_	relHC, relLte, relLm, relDO, relLpostO, relLprePc,	U	
05		<i>G</i> . sp2	relLprePi, relLbnA, relHnPc, relLbnD2, relHnD1	11	
06		<i>G</i> . sp3	Toutes les variables ne sont pas significatives	0	
- 00		0. sp3	relLm, relDO, relDIO, relLpostO, relLpreD2,	Ŭ	
07		G. sp4	relLprePc, relLprePi, relLpreA, relLbnD2, relHnPc,	13	
0.		0. sp .	relLbnPi, relLbnA, relHPC	10	
08		G. callidus	Toutes les variables ne sont pas significatives	0	
			rellC, relLte, relDO, relLpostO, relLpreD1,		
00		$c \cdot \cdot$	relLpreD2, relLprePc, relLprePi, relLpreA,	17	
09		G. giuris	relLbnD1, relHnD1, relLbnD2, relLbnPc, relHnPc,	17	
	C		relLbnPi, relLnCaud, relHPC		
10	G.	<i>G</i> . sp1	Toutes les variables ne sont pas significatives	0	
11	11 ankaranensis	G. sp2	relHnD1, relLbnD2	2	
12		G. sp3	Toutes les variables ne sont pas significatives	0	
		<i>G.</i> sp4	relLte, relDO, relLpostO, relLpreD1, relLpreD2,		
13			relLprePc, relLprePi, relLpreA, relLbnD1,	14	
			relLbnD2, relLbnPc, relHnPc, relLbnA, relLnCaud		
14		G. giuris	rellC, relHte, relLm, relDO, relHnPc, relHnA,	7	
		_	relLnCaud		
15	G. callidus	<i>G</i> . sp1	Toutes les variables ne sont pas significatives	0	
16	G. Cantans	G. sp2	Tous les variables ne sont pas significatifs	0	
17		<i>G</i> . sp3	Tous les variables ne sont pas significatifs	0	
18		G. sp4	rellC, relLpreD1, relLpreA, relHnPc, relLnCaud	5	
19		<i>G</i> . sp1	Toutes les variables ne sont pas significatives	0	
20		G. sp2	relHC, relLte, relHte, relLm, relDO, relLpostO,	7	
			relHnD1		
21	G. giuris	<i>G</i> . sp3	Toutes les variables ne sont pas significatives	0	
İ	-		rellC, relLte, relHte, rellte, relLm, rellm, rellB, relDO, relLpreD1, relLpreD2, relLpreA, relLbnD1,		
22	22	G. sp4		18	
			relHnD1, relLbnPi, relHnA, relLnCaud, relLPC, relHPC		
23	4 G. sp1	G. sp2	Toutes les variables ne sont pas significatives	0	
24		G. sp2	Toutes les variables ne sont pas significatives	0	
25		G. sp3	relLbnPi	1	
26	G. sp4 G. sp3		Toutes les variables ne sont pas significatives	0	
	G sp2	$G \sin^2$	relHC, relLte, relDIO, relLpostO, relLpreD2,		
27	3. sp2	<i>G</i> . sp4	relLpreA, relLbnA	7	
28	<i>G</i> . sp3	G. sp4	relLbnPi	1	

Il y a aussi des combinaisons des espèces qui se différencient par moins de dix paramètres morphométriques. Ces caractères morphométriques sont ainsi des caractères distinctifs entre

G. sp4 et quatre espèces (G. callidus, G. sp1, G. sp2 et G. sp3), entre G. ankaranensis et G. sp1 ainsi qu'entre G. giuris et deux espèces (G. callidus et G. sp2). L'espèce G. sp4 se distingue de G. sp1 et G. sp3 par le paramètre «base de la nageoire pelvienne». Sa combinaison avec G. callidus se différencie par cinq mensurations (trois sur le corps et deux sur les nageoires). G. sp4 et G. sp2 sont distinguables par des paramètres mesurés sur la tête. L'espèce G. ankaranensis et G. sp2 sont discernables par deux paramètres morphométriques sur les nageoires. Et enfin, G. giuris et G. callidus d'une part, sont indentifiables par des mensurations effectuées sur la tête et le corps; G. giuris et G. sp2 d'autre part sont plutôt sur la tête.

Les dernières combinaisons des espèces sont distinguées par 10 à 18 paramètres morphométriques. Entre A. aeneofuscus et trois espèces de Glossogobius (G. giuris, G. sp2 et G. sp4), ainsi qu'entre G. sp4 et deux espèces (G. ankaranensis et G. giuris). Ces cinq combinaisons d'espèces sont donc les plus faciles à discerner à l'aide de la détermination morphométrique. Ainsi, A. aeneofuscus et G. giuris sont distinguables aussi bien par les paramètres considérés sur la tête et le corps que sur ceux des nageoires. La combinaison de A. aeneofuscus avec G. sp2 et G. sp4 est aussi discernable par les différentes mensurations effectuées sur les différentes parties du corps. L'espèce G. ankaranensis et G. sp4 ou bien G. ankaranensis et G. giuris se distinguent par des mensurations effectuées sur le corps et les nageoires. Tandis que la différence entre G. giuris et G. sp4 se focalise sur les mensurations de la tête et les nageoires.

L'absence des paramètres significatifs pour les comparaisons de *A. aeneofuscus* et *G. ankaranensis* entre eux et avec les autres espèces contredit la distance morphologique observée avec ces espèces dans le phénogramme (Figure 10, page 30). Par contre, la faible significativité observée dans presque toutes les comparaisons effectuées démontre la similitude des caractères entre le genre *Glossogobius* (*G. ankaranensis* exclus). Les différents individus de ce genre se placent ainsi de façon très hétérogène dans la même figure. Paradoxalement, le plus grand nombre de paramètres significatifs est observé dans la comparaison entre les deux grands groupes retenus dans cette même figure, groupe *G. giuris sl* et groupe *G. callidus sl*. Ce qui pourrait s'expliquer par la présence de distance morphologique au niveau des différents sous-clades observés.

Dans cette analyse, 15 comparaisons des espèces ne montrent aucun paramètre significatif. Les hypothèses nulle H₀ émis pour ces comparaisons sont donc acceptées. Ainsi, les différentes espèces confrontées pour ces 15 comparaisons n'ont aucune discrimination vis-àvis des paramètres morphométriques examinés. Les autres combinaisons des espèces sont plus

ou moins déterminés mais à différents degrés de résolution. Ainsi, le degré de distinction entre les espèces varie selon les espèces à comparer. Dans la deuxième analyse statistique, si ces différents paramètres morphométriques sont combinés avec des données méristiques, la différenciation de différentes espèces est-il possible ou non.

III.4.2. Relation entre les caractères morphologiques examinés

L'extraction des composantes principales donne des résultats conduisant à la formation de trois facteurs qui expliquent 92,8% des variances (Annexe IX). Tous les variables morphométriques contribuent fortement à la construction du premier axe de facteur avec une variance expliquée de 78,3%. Ce facteur est donc nommé facteur «Taille». L'ensemble de deux autres facteurs expliquent 14,5% de la variance expliquée. Ces deux facteurs sont générés par les variables méristiques (comptage au niveau des nageoires). Nommé «Appendice1» pour le deuxième facteur formé par les nageoires : anale, caudale et pectorale et «Appendice2» pour le troisième facteur fondé par les deux nageoires dorsales (Annexe IX).

L'ACP effectuée sur ces variables morphologiques est représentée par les deux cartes factorielles ci-après.

Dans la première carte (Figure 12, page 37), seule la séparation de l'espèce *A. aeneofuscus* est évidente, elle possède une taille moyenne mais leur appendice1 est significativement différent par rapport aux autres espèces. Ce qui est dû à l'ajout des paramètres méristiques car par le précédent analyse (Mann-Whitney), aucune différence n'est observée entre cette espèce et quatre autres espèces.

Il y a aussi une disjonction partielle de *G. ankaranensis*, *G.* sp2, *G.* sp3 et *G.* sp4 car des chevauchements vis-à-vis de deux axes sont évidents. Ces espèces forment un groupe composé par des individus de petite taille. Il y a un moindre chevauchement vers le groupe de grande taille composé par les individus de l'espèce *A. aeneofuscus*, *G. giuris* et *G.* sp1. Par contre, un chevauchement très important de l'espèce *G. giuris* est observé sur les deux axes, ce qui montre que cette espèce est composée par des individus très hétérogènes.

Par rapport au deuxième axe formé par l'Appendice1, un grand nombre d'individus de *G. giuris* et *G.* sp4 ont plus de variation suivant ce facteur mais les espèces *A. aeneofuscus*, *G. ankaranensis*, *G.callidus*, *G.* sp1 *G.* sp2 et *G.* sp3 ne présentent pas de grande dispersion du fait qu'elles sont représentées par quelques individus seulement dans cette étude.

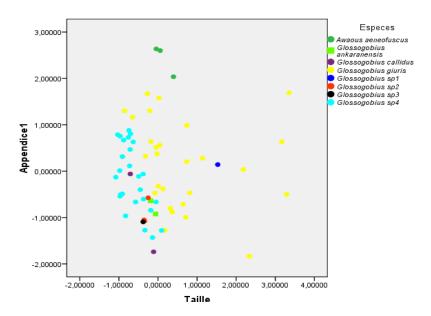


Figure 12 : Résultats de l'ACP (plan formé par l'axe Taille et Appendice1)

Cette faible distinction sur les deux axes, démontre encore la forte similitude des caractères morphologiques entre les individus du genre *Glossogobius* conduisant ainsi aux chevauchements observés.

Dans le deuxième carte (Figure 13), la variation de l'emplacement des espèces selon l'axe «Taille» ne change pas mais la plupart des individus sont regroupés par le deuxième axe «Appendice2». Il n'y a pas de distinction remarquable sur ce facteur mais l'isolement de l'espèce *A. aeneofuscus* est toujours évident même s'il a y quelques chevauchements avec les autres individus. Plusieurs individus composés de différentes espèces sont regroupés par le troisième facteur.

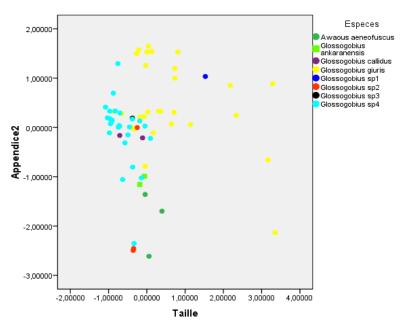


Figure 13 : Résultats de l'ACP (plan formé par l'axe Taille et Appendice2)

Ce qui montre que les caractères méristiques contribuant à la construction de ce facteur ne présentent pas de grande variation sur les différents individus qui composent ces espèces.

Une fois encore la distinction de toutes les espèces n'est résolue que pour la famille des Gobionellidae. Des séparations partielles sont observées pour les espèces de la famille des Gobiidae, mais des chevauchements qui traduits la similitude des caractères morphologiques considérés sont rencontrés dans les deux cartes factoriels obtenus par l'analyse ACP.

Quatrième partie : DISCUSSION

IV.1. CADRE GENERAL DE L'ETUDE

Le cadre général de cette étude a pour but d'examiner la systématique de quelques espèces de gobies par le biais des études phylogénétiques et morphologiques. Pour atteindre cet objectif, une bonne représentativité des résultats est primordiale tant sur la méthode d'échantillonnage utilisée que les milieux échantillonnés (Paugy & Lévêque, 2006a). Ainsi, l'étude effectuée uniquement dans la partie septentrionale de Madagascar ne représente que les informations sur les espèces répertoriées dans cette partie de l'Île. Les résultats obtenus dans ce mémoire sont donc loin d'être exhaustifs pour établir la connaissance hypothétique d'un tel groupe complexe. Mais aussi, les collectes des poissons le long de trois Routes Nationales sont non représentatifs des différentes zones abritant les espèces cibles dans cette partie de la Grande Île. Ainsi, l'inventaire piscicole effectué pendant cette étude ne permet pas d'obtenir les informations relatives aux différentes espèces de poissons dans les différents plans d'eau et des rivières de cette Région. Les résultats obtenus s'avèrent donc incomplets, mais ils permettent d'améliorer les données sur ce groupe.

En général, la quantité et la qualité des prises dans un échantillonnage de poissons dépendent de l'état et de la performance des matériels mis en œuvres (Kiener, 1963a), même jugé avoir plusieurs avantages comme grande efficacité de capture, le matériel utilisé présente une limite à son efficacité. En effet, le phénomène de pêche électrique résulte de plusieurs facteurs liés aux caractéristiques de source d'énergie utilisée (puissance, intensité,...) et les caractéristiques de l'environnement échantillonné (conductivité, température, accessibilité, profondeur....) (Lamarque, 1968). Par exemple, la pêche électrique effectuée dans les zones tropicales est limitée par la température et la faible conductivité des eaux (Lamarque *et al.*, 1975), l'utilisation de ce matériel est limitée dans un plan d'eau peu profond (un mètre au maximum) ou bien dans des petits plans d'eau avec des rochers. Ainsi, l'utilisation combinée d'autres matériels faciliterait à avoir des résultats d'échantillonnage représentatif (Paugy & Lévêque, 2006a).

IV.2. MORPHOLOGIE DES ESPECES ETUDIEES

La considération des espèces de gobies, comme complexe cryptique (Kiener, 1963a) est bien montrée dans cette étude. En effet, en analysant le dendrogramme, plusieurs individus de différentes espèces sont regroupés dans un même clade par leur ressemblance

morphologique. Ce qui est confirmé par les résultats du test de Mann-Whitney et l'ACP. Bien que quelques comparaisons dans le test de Mann-Whitney montrent qu'il y a des combinaisons d'espèces discernables par un nombre variable de paramètres morphométriques. Ce deuxième fait est confirmé par l'existence de distance morphologique dans le dendrogramme même entre deux individus combinés par le premier dichotomisation. Ainsi, ces deux constatations montrent qu'il y a, vis-à-vis des caractères morphologiques considérés, une diversité intraspécifique et une homogénéité interspécifique aussi bien pour les individus dans un même site que ceux dans des sites différents dans ce groupe de poissons. Par conséquent, la détermination des différentes espèces de gobies à l'aide d'une étude morphologique ne suffit pas à distinguer les différentes espèces qui les composent. Ainsi, le recours à l'utilisation de la méthode phylogénétique a permis non seulement à la détermination des relations phylogénétiques entre les différentes espèces mais aussi de déterminer de nouvelles espèces non discernables par l'étude morphologique.

IV.3. SYSTEMATIQUE ET EVOLUTION

L'observation des résultats de cette étude donne des aspects plus ou moins complexes sur la théorie évolutive et systématique des Gobiidae et Gobionellidae. En combinant les deux arbres obtenus par les analyses moléculaire (Figure 8, page 25) et morphologique (Figure 10, page 30), des idées sur cette théorie sont formulées.

Les deux familles étudiées sont sœurs morphologiquement et génétiquement. Les espèces de la famille des Gobiidae sont génétiquement monophylétiques mais polymorphiques en ce qui concerne les caractères morphologiques, sauf l'espèce *G. ankaranensis*. Par contre, la famille Gobionellidae est morphologiquement et génétiquement monophylétique.

Auparavant réunie dans une seule famille (Gobiidae), la séparation de l'espèce A. aeneofuscus (famille Gobionellidae) de la famille des Gobiidae par Chakrabarty et al., (2012), basée sur des études phylogénétiques, pourrait s'expliquer morphologiquement par exemple à la différenciation de la position de la bouche (Figure 14). Ainsi, les espèces dans la famille des Gobiidae ont une bouche supère, par contre cette espèce à une bouche sub-infère.



Figure 14 : Différenciation de la position de la bouche du sous ordre des Gobioidei (Photos Randrianiaina, 2011)

La différenciation de ce caractère est aussi observée sur les différentes espèces remaniées dans l'ancienne famille des Gobiidae. Ainsi, les genres *Sicyopterus* et *Stenogobius* déplacés dans la famille des Gobionellidae présentent une bouche sub-infere (Sparks & Nelson, 2004; www.fishbase.org), alors que les genres *Bathygobius* et *Acentrogobius* maintenus dans la famille des Gobiidae présentent une bouche supère (Kiener, 1963b; www.fishbase.org).

Glossogobius giuris monophylétique sur le plan génétique présente une diversité très importante sur le plan morphologique, suivant leur répartition géographique et même des individus capturés dans un même site ne présentent pas toujours des caractères similaires. Cette situation est confirmée en regardant les deux cartes factorielles, les individus se dispersent aussi bien sur le plan taille que sur le plan appendice.

Comme toutes les autres espèces du genre *Glossogobius*, l'espèce *G.* sp2 présente une distance morphologique très importante par rapport à l'espèce *G. ankaranensis ss.* Cette situation est même observée en regardant leur phénotype. Leur emplacement dans l'arbre phylogénétique suscite donc l'idée de leur évolution, car elles (*G. ankaranensis ss* et *G.* sp2) forment une espèce sœur avec une distance génétique relativement faible (0.031). Mais aussi, cette espèce présente une diversité morphologique très importante même pour les individus capturés dans un même site. L'isolement d'une espèce *G.* sp1 de ce groupe (*G. ankaranensis ss* et *G.* sp2) est aussi observé, soutenu par une distance génétique 0.094 et confirmé par le dendrogramme morphologique. Même avec un phénotype semblable avec son groupe frère (*G.* sp2), elle n'a aucune connexion morphologique avec ce dernier. Egalement cette espèce à une distribution écartée de son groupe. Elle a été capturée dans la rivière Bemarivo, District de Mampikony alors que son groupe frère est inféodé dans les rivières du District d'Ambanja et d'Ambilobe. C'est ainsi que sa nomination comme une espèce différente est appuyée.

Par contre, l'isolement de *G*. sp3 Ifasy, bien qu'elle n'a pas aussi de similarité de caractère dans le phénogramme, n'est pas totalement soutenu parce qu'elle n'a que 0.028 de distance génétique par rapport a son groupe frère *G. callidus ss*, et qui se distribue dans deux localités très rapprochées. Ces deux espèces ont été capturées dans les rivières du District d'Ambilobe. La considération de cette espèce comme nouvelle n'est donc appuyée que par la différenciation de 3% de leur séquence par rapport à l'espèce de *G. callidus ss*.

La considération de l'espèce *G*. sp4 comme nouvelle est aussi appuyée par la différenciation de 4% de leur séquence par rapport à *G*. callidus ss et leur distance génétique (0.041), ainsi que le support de séparation de son groupe frère (*G*. callidus ss et *G*. sp3).

Chakrabarty *et al.* (2012) ont cité une espèce de *Glossogobius* cf. *callidus* dans leur arbre phylogénétique qui figure comme une espèce sœur de *G. ankaranensis*. L'espèce *G.* sp2 ou *G.*

sp1 pourrait donc être synonyme de cette espèce, mais leurs études n'incluent que deux espèces du genre *Glossogobius* seulement. Ce qui ne permet pas de vérifier ce propos. Ainsi, toutes les espèces nouvelles déterminées dans cette étude pourront être synonymes de cette espèce. D'après une analyse phylogénétique effectuée qui n'a pas été évoquée dans cette étude, *G.* sp3 et *G.* cf. *callidus* s'alignent à 97% avec *G. callidus* JQ619669.1 du GenBank. Mais *G.* sp3 et les autres nouvelles espèces ont une différence de 7% de leur séquence (s'aligne à 93%) avec *G.* cf. *callidus*. Ainsi, les nouvelles espèces déterminées dans cette étude ne pourraient jamais être synonyme de cette espèce.

Ces idées montrent donc que l'issue de la systématique morphologique se différencie de celle de la systématique phylogénétique. Ces deux méthodes utilisées pour la systématique des gobies étudiés sont complémentaires. L'utilisation de la systématique phylogénétique a permis de voir les relations phylogénétiques entre les espèces de ce groupe, ainsi que de dégager quatre nouvelles espèces. Par contre, la systématique morphologique a permis de voir la complexité morphologique des espèces dans ce groupe et leur différenciation morphologique suivant la distribution géographique.

Dans cette étude, la notion de convergence évolutive est observée. Selon Lévêque & Agnès (2006), cette situation apparait lorsque deux lignés de différentes espèces partagent une caractéristique similaire. Ces convergences sont liées à la présence des contraintes similaires exercées par deux espèces occupant deux écosystèmes comparables. En effet, en regardant le dendrogramme morphologie (Figure 10, page 30), plusieurs individus de différentes espèces sont regroupés dans un même clade par leur ressemblance morphologique, alors qu'ils occupent deux écosystèmes différents plus ou moins lointains. Ce cas est observé entre *G. callidus* Tapelatrano (subdivision éco-systémique de Sambirano) et *G. giuris* Andampy (subdivision éco-systémique de l'Ouest) ou bien entre *G.* sp4 Andranobe (subdivision éco-systémique de l'Ouest) et *G. giuris* Ampanobe (subdivision éco-systémique de Sambirano). Ce qui conduit à la notion des «espèces jumelles» qui résulterait d'une spéciation récente. Ce sont des espèces très similaires morphologiquement mais qui ont acquis un isolement reproductif (Paugy & Lévêque, 2006b).

Une convergence évolutive est aussi remarquée au niveau de l'ordre des Gobiiformes à Madagascar. Ainsi, la cécité des vues de *G. ankaranensis* dans la famille des Gobiidae, inféodée dans les grottes du Parc National d'Ankarana (Nord de Madagascar) (Banister, 1994) est un caractère autapomorphique qu'elle partage avec le genre *Typhleotris* anciennement dans la famille des Eleotridae, distribué dans diverses grottes du Sud-Ouest de Madagascar (comme dans la grotte du Parc National de Tsimanapetsotsa) (Kiener, 1963a). L'absence des

yeux est un caractère dérivé de l'ancêtre des Gobiiformes qui ont sûrement des yeux fonctionnels (Chakrabarty *et al.* 2012). Ces deux taxa évoluent donc dans deux écosystèmes comparables présentant ce même caractère.

Paugy & Lévêque (2006b) évoquent que la distance génétique et les différenciations morphologiques sont deux phénomènes indépendants. En effet, la différenciation morphologique ne reflète pas forcement l'histoire évolutive observée entre les espèces. Ainsi la distance génétique et la ressemblance morphologique observée dans cette étude confirment ce concept. Par exemple, une distance génétique notable est observée chez *G.giuris* Ampanobe (District de Sambava) et *G.* sp4 Andranobe (District d'Antsohihy) (dg =0.155) qui les divise dans deux dichotomisations très loin dans le cladogramme. Alors que ces deux espèces se placent dans l'une de la première combinaison sur le phénogramme ainsi plus similaire sur le plan morphologique. Par contre, il n'y a aucune distance génétique entre *G.* sp4 Maevarano (District d'Analalava) et *G.* sp4 Antranofotaka (District d'Ambanja) (dg = 0.000), alors que ces deux individus de la même espèce se placent très loin dans le phénogramme, ils présentent donc une grande différenciation morphologique.

La notion des clines géographiques, définis comme «un gradient géographique dans un caractère mesurable ou le gradient dans le gène, le génotype ou la fréquence phénotypique» (Endler, 1977) est aussi remarquée. La variabilité observée dans les différents caractères morphologiques chez une espèce dans le dendrogramme peut donc être considérée comme cline géographique régionale. Exemple dans l'espèce G. sp4 qui se repartit dans les différents clades morphologiques sur le phénogramme.

Dans cette étude, l'observation de différentes distributions géographiques des espèces peut conduire à énoncer deux systèmes de spéciation : la spéciation allopatrique et la spéciation sympatrique. En effet, la première notion est la plus courante (Lévêque & Agnès, 2006). Par quoi, une population d'une même espèce ancestrale avec une distribution continue devient isolée géographiquement au cours du temps. Par l'absence des échanges des gènes, chaque population évolue indépendamment et donne naissance à deux espèces différentes. Ce cas est observé par exemple entre l'espèce *G. ankaranensis* et *G.* sp2. La deuxième notion est un peu plus complexe. Selon Mayr (1988) «la coexistence de deux formes n'est pas possible sans isolement reproductif. Or cet isolement ne peut apparaitre, à moins que le deux formes ne coexistent de façon stable». Ainsi la spéciation sympatrique intervient dans une population occupant un même habitat sous l'effet de la sélection naturelle (Lévêque & Agnès, 2006). Cette sélection conduit à l'apparition de deux formes qui au cours du temps peuvent donner naissance à deux espèces distinctes. Cette situation peut exister dans le cas des individus de

deux espèces sympatriques dans cette étude, par exemple entre *G. giuris* et *G.* sp4 capturées dans un même site (Ankingameloka-Ambanja et Maropapango-Analalava).

IV.4. SYSTEMATIQUE ET DISTRIBUTION

La répartition géographique des espèces de gobies n'est pas uniforme sur l'ensemble des sites d'étude et présente certaines zones plus riches. Un schéma de distribution des espèces capturées dans la partie septentrionale de l'Île pour cette étude peut être représenté comme suit :

- Zone Ouest : écosystème de l'Ouest (partie Sud de cette zone), *G.* sp4 a été le plus souvent rencontrée avec quelques exceptions; trois sites sur les 19 inventoriés (rivière Marikely et Andampy ainsi que dans le District d'Antsohihy et la rivière de Manambaro dans le District d'Analalava) dans cette zone sont représentés par *G. giuris* ainsi que la présence d'un site où *G.* sp4 *et G. giuris* sont en sympatrie (rivière Maropapango District d'Analalava) et d'une autre avec *G.* sp1 (rivière Bemarivo District Mampikony). Au total, sur les 19 sites inventoriés, 16 sites ont été symbolisés par l'espèce *G.* sp4
- Zone Sambirano: écosystème de Sambirano, c'est une zone à grande diversité spécifique parce que parmi les huit espèces rencontrées, six espèces composées de 14 individus sont inventoriées dans les six sites visités de cette région. Trois sites présentent des espèces sympatriques. L'espèce *G. giuris* et *G.* sp4 capturés dans les rivières Antranofotaka et Ankingameloka (District d'Ambanja) ainsi que l'espèce *G. callidus* et *G.* sp2 dans la rivière Tapelatrano (District d'Ambilobe).
- Dans la parie Nord de la zone Sambirano, qui fait partie de l'écosystème de l'Ouest, trois espèces (*G.ankaranensis*, *G. giuris et G callidus*) ont été inventoriées dans les quatre sites visités. Les trois sites sont formés par des grottes dans le Parc National d'Ankarana District d'Ambilobe. Ces trois grottes ont été symbolisés chacun par ces trois espèces. Le quatrième site (rivière Mananjeba Est) dans le District d'Ambilobe a été représenté par l'espèce *G. giuris*.
- Enfin, la partie Est (écosystème de l'Est) est formée par deux Districts qui sont Iharana et Sambava. Sur les dix sites inventoriés, un seul site a été représenté par l'espèce *Awaous aeneofuscus* capturée dans la rivière Sandrikamagnina District d'Iharana. Les autres sites englobent le reste des individus de l'espèce *G. giuris* dans cette étude.

En résumé, *G giuris* constitue le taxon le plus diversifié car elle est représentée dans toutes les zones visités, mais présente une spécificité dans la côte Est. *G.* sp4 est confinée dans la partie

Ouest de la région d'étude. Les autres espèces se concentrent à la basse altitude (plus près de la côte) de la zone Sambirano.

D'après une liste de poissons établie par l'équipe LPBA (non publié) et des espèces citées dans d'autres publications (IUCN, 2001; Bleeker, 1867; Kiener, 1963a; Kiener, 1963b; Sparks & Nelson, 2004), la région septentrionale de Madagascar est très riche en matière de diversité ichtyologique. La famille des Gobionellidae (Chakrabarty et al., 2012) est représentée par trois genres : Awaous, Sicyopterus et Stenogobius. Tandis que la famille des Gobiidae est représentée par quatre genres : Acentrogobius, Bathygobius, Glossogobius et Gobius. La détermination préliminaire des individus capturés à l'aide de leurs caractères morphologiques montre qu'ils appartiennent à deux genres seulement. Ce fait est confirmé par l'étude phylogénétique. Par la suite, le résultat de cette étude a donné quatre nouvelles espèces pour le moment non spécifiées. Les deux nouvelles espèces (G. sp1 et G. sp2) sont génétiquement plus proches de G. ankaranensis et les deux autres (G. sp3 et G. sp4) plus proches de G. callidus. Les deux familles étudiées sont donc représentées chacune par un seul genre (Glossogobius pour la famille des Gobiidae et Awaous pour celle des Gobionellidae). Ainsi, les cinq genres cités ci-dessus (Acentrogobius, Awaous, Bathygobius, Glossogobius, Gobius Sicyopterus, Stenogobius) pour ces deux familles, répertoriés dans la partie septentrionale de Madagascar, ne sont pas inventoriés dans cette étude quelque soit la nomination des quatre nouvelles espèces. Les deux genres (Awaous et Glossogobius) de ces deux familles étudiées sont aussi composés de diverses espèces :

- Le genre *Awaous* est représenté par trois individus qui s'alignent à 99% et 98% avec *A. aeneofuscus* (HQ945921.1 et HQ945950.1) du GenBank. Ces individus ont une distance génétique de 0.022 maximale avec ces deux espèces. Ce qui permet de dire que les trois individus appartiennent à une seule espèce même s'il s'avère que *Awaous macrorhynchus*, une autre espèce de la famille des Gobionellidae, pourrait exister dans la région d'étude. Cette dernière est répandue dans la zone Sambirano (Bleeker, 1867).
- Le genre *Glossogobius* renferme quatre espèces à Madagascar : *G. ankaranensis*, *G. biocellatus*, *G. callidus* et *G. giuris*. Trois espèces ont été répertoriées dans la région d'étude mais *G. biocellatus* a été retrouvée dans la partie Centre-Est de Madagascar surtout dans la rivière Rianila (Kiener, 1963b). Cette espèce est morphologiquement plus proche de *G. giuris* selon Kiener (1963b), mais elle s'en distingue par la présence d'une paupière de couleur foncée qui recouvre l'œil jusqu'à la papille et par la coloration beaucoup plus foncée de son corps. Ainsi, les deux nouvelles espèces sœurs de *G. ankaranenisis* (*G.* sp1 et *G.* sp2) morphologiquement proches de *G. giuris* mais qui ne présentent pas ces deux caractères

distinctifs de *G. biocellatus* peuvent être considérées comme deux nouvelles espèces différentes de celle-ci. Cette conclusion est soutenue par la distance génétique qui existe entre elles (*G.* sp1 et *G.* sp2) et avec l'espèce de *G. giuris*.

La vie cavernicole peut entrainer la régression ou la disparition des yeux (Lévêque, 2006). Trois grottes dans le Parc National d'Ankarana (trois sites très proches) ont été visitées durant la descente sur le terrain. Un site seulement a montré des individus aveugles appartenant à l'espèce *G. ankaranensis*. Cette espèce a les mêmes caractéristiques morphologiques que l'holotype décrite par Banister (1994). Cinq individus appartenant à l'espèce *G. callidus* et *G. giuris* ont été rencontrés dans les deux autres grottes. Ces individus ne présentent aucune similarité morphologique avec *G. ankaranensis* et ils en sont même génétiquement lointains. Par contre, l'espèce *G.* sp2 est génétiquement plus proche de *G. ankaranensis*. Cependant, elle n'a pas été capturée dans une grotte mais dans des rivières plus au Sud de ce Parc National (Tapelatrano-Ambilobe et Andranosavony-Ambanja). Ces constats contredits l'idée de Banister (1994) disant que *G. giuris* est très similaire à *G. ankaranensis* par des nombreux caractères morphologiques.

IV.5. STATUT IUCN ET CONSERVATION

Vu son importance, les gobies malgaches ont besoin d'un plan de conservation aquatique adéquate car l'ensemble des espèces qui les composent ne sont pas encore inscrites dans la liste rouge de l'IUCN ou bien en donnée insuffisante (DD : Data deficient). En effet, dans une planification de la conservation, plusieurs instruments se basent sur la liste rouge de l'IUCN (www.iucnredlist.org). Mais l'établissement d'une quelconque espèce dans cette liste demande des informations comme les menaces qui pèsent sur les espèces, sur leurs exigences écologiques, leurs distributions géographiques. Bien que seules quelques informations sur les distributions géographiques des gobies soient révélées par cette étude, une proposition de statut des différentes espèces dans cette étude est donnée ci-dessus. (Cette proposition est basée seulement par leurs distributions géographiques évoquées dans cette étude).

- Awaous aeneofuscus : cette espèce n'est figurée que par trois individus capturés dans deux sites isolés (Ambanja et Iharana) seulement. Elle exprime 4% de l'effort de capture. Par conséquent cette espèce a une distribution limitée ainsi qu'une faible abondance relative. Elle pourrait donc statuée comme une espèce menacée.
- Glossogobius ankaranensis: gravement menacée (Camp, 2001)

- Glossogobius callidus : cette espèce n'est présentée que par deux individus capturés dans une zone très limitée (zone Sambirano). Elle pourrait donc statuée comme gravement menacée.
- Glossogobius giuris : elle a été capturée dans tous les Districts inventoriés dans cette étude et elle exprime 42% de l'effort de capture. Elle pourrait être considérée comme une espèce à préoccupation mineure.
- Glossogobius sp1, Glossogobius sp2 et Glossogobius sp3 : ces trois espèces ne renferment que 7% de la totalité des individus capturés, elles ont été capturées dans des sites très limités pour l'espèce G. sp2 et voir même dans un seul site pour les deux autres espèces (Bemarivo-Mampikony et Ifasy-Ambilobe). Ce sont donc des nouvelles espèces qui pourraient être déjà gravement menacées.
- L'espèce *G*. sp4 qui est inféodée dans la côte Ouest de la zone d'étude, représente 42% des individus capturés pour cette étude. Ainsi, elle pourrait donc être statuée comme espèce à préoccupation mineure.

CONCLUSION ET RECOMMANDATIONS

La proposition d'un plan rationnel de protection et de conservation durable n'est possible que si les informations concernant les organismes à protéger sont suffisamment satisfaisantes pour couvrir tous les aspects d'une véritable conservation. Dans cette optique, une étude axée sur la systématique de la famille des Gobiidae et Gobionellidae est entreprise. Deux méthodes systématiques qui aboutissent à des conclusions différentes mais complémentaires ont été utilisées. Ainsi, cette étude a permis de mettre à jour la connaissance sur des divers aspects.

Premièrement, cette étude confirme que les gobies sont formés par des espèces cryptiques. En effet, la discrimination des différentes espèces n'est pas résolue à l'aide d'une étude morphologique seulement. La distinction de deux familles ainsi que la diversification de l'espèce *G. ankaranensis* dans le genre *Glossogobius* sont évidentes. Il y a des paramètres morphométriques qui différencient deux comparaisons mais varient selon la combinaison des espèces. L'ACP a donné quelques séparations mais seulement partielles car des chevauchements ont été observés vis-à-vis des axes factoriels obtenus. Ainsi, sur la base d'une étude morphologique, les 67 individus capturés dans cette étude renferment seulement quatre morpho-espèces.

Deuxièmement, le recours à l'étude phylogénétique a montré qu'une différence de 3% ou plus, dans l'appariement des séquences d'ADN CO1 de deux individus, peut les diviser en deux espèces différentes. Ce qui est confirmé par le cladogramme construit à partir des résultats obtenus. La phylogénie a permis ainsi de dégager quatre nouvelles espèces pour la Science. Ces espèces ont une distance génétique proche des espèces préalablement définies.

Troisièmement, la résolution par le cladogramme et le phénogramme ainsi que les résultats statistiques ne donnent pas une discrimination nette entre les différents clades de distribution dans la zone d'étude. En effet, la distribution des espèces dans la région d'étude est aléatoire. Seule la côte Est est plus ou moins uniforme symbolisée par l'espèce *G. giuris*.

Quatrièmement, les caractères archaïques des gobies a permis de soulever quelques notions évolutives aussi bien pour les gobies eux-mêmes et pour d'autre groupe d'animaux. Ainsi, les espèces de ce groupe présentent une convergence évolutive résultant d'une spéciation récente. Cette convergence évolutive est aussi observée dans l'ordre de Gobiiformes malgaches. L'évolution de ces espèces peut être attribuée à une spéciation allopathrique ou spéciation sympatrique. La notion de cline géographique est aussi révélée dans ces espèces. Cette notion

est soutenue par le fait que la distance génétique et la diversité morphologique sont deux phénomènes indépendants.

Et enfin, les nouvelles séquences d'ADN CO1 obtenues et les résultats globaux dans cette étude vont contribuer à la lacune des données concernant ce groupe de poissons. Par conséquence, cette étude est donc considérée comme une rénovée dans l'étude systématique de l'ensemble du patrimoine aquatique malgache. Malgré son importance, quelques problèmes ont été rencontrés pendant son accomplissement. Ainsi des recommandations sont donc à soumettre pour les études à venir :

- Une révision systématique complète des Gobiiformes (toutes les espèces et dans les autres régions de Madagascar) est préconisée car elle présente surement des aspects plus complexes que ce qui a été constaté dans cette étude sur leur diversité spécifique ainsi que leur biogéographie,
- Pour une révision systématique, la représentativité des échantillonnages est primordiale, ainsi l'utilisation des matériels d'échantillonnage (pêche électrique, pêche aux filets, à la ligne, ...) combinés est conseillée pour capturer le maximum des spécimens,
- Malgré que la disponibilité des données dans GenBank pour les séquences d'ADN CO1 soit satisfaisante, quelques problèmes ont été rencontrés sur la comparaison des individus capturés avec ceux qui sont déjà existés. Quelques spécimens dans ce Bank ne sont ainsi représentés que par des séquences autres que l'ADN CO1. Pour établir une véritable relation phylogénétique de différentes espèces, l'utilisation des autres séquences d'ADN est donc recommandée,
- La discrimination morphologique n'est pas possible pour les différentes espèces dans la famille des Gobiidae, l'utilisation de plus de caractères morphologiques ainsi que des caractères anatomiques sont donc suggérés afin de résoudre ce problème.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- 1- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6): 716-723.
- 2- Banister, K. E. (1994). *Glossogobius ankaranensis*, a new species of blind cave goby from Madagascar (Pisces: Gobioidei: Gobiidae), aqua. *Journal of Ichthyology and Aquatic Biology*, 1(3): 25-28.
- 3- Bleeker, P. (1867). Description de quelques espèces nouvelles de *Gobius* de Madagascar. *Archives Néerlandaise des Sciences Naturelles* : 403-420.
- 4- Bruford, M.W., Hanotte, O., Brookfield, J.F.Y. & Burke, T. (1992). Single locus and multilocus DNA fingerprint. In Hoelzel, A.R., ed. Molecular genetic analysis of populations: a practical approach. IRL Press, Oxford, United Kingdom: 225-270.
- 5- Cameron, C. & Trivedi, P. (2005). Microeconometrics: Methods and Applications, Cambridge University Press, 2005: 278-279.
- 6- Camp. (2001). Rapport version finale sur les Poissons d'eau douce (Juillet 2002). 448p.
- 7- Chakrabarty, P., Matthew, P. D. & Sparks, J. S. (2012). The first record of a transoceanic sister-group relationship between obligate vertebrate Troglobites. *PLoS ONE* 7(8): e44083. Doi: 10.1371/journal.pone.0044083.
- 8- De Rham, P. & Nourissat, J. C. (2002). Les Cichlidés endémiques de Madagascar, ed. Association France Cichlid. 190p.
- 9- de Wit, M. J. (2003). Madagascar: Heads it's a continent, tails it's an island. *Annual Review of Earth & Planetary Sciences*, 31: 213-248.
- 10-Donati, D. & Zanovello, C. (2010). Epithelantha F.A.C. Weber ex Britton & Rose: *nuovi dati su ontogenia*, fertilità, simpatriae revisione del genere. Piante Grasse, 30(4): 165-187.
- 11-Donque, G. (1975). Contribution géographique à l'étude du climat de Madagascar. Nouvelle Imprimerie des Arts Graphiques, Tananarive.

- 12-Dufils, J. M. (2008). Couvert forestier restant. In Goodman, S. M., ed. Paysages naturels et biodiversité de Madagascar. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris : 67-79.
- 13- Dyer, B. S. & Chernoff, B. (1996). Phylogenetic relationships among atheriniform fishes (Teleostei : Atherinomorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 117: 1-69.
- 14-Dytham, C. (2003). Choosing and using statistics. A biologist's guide. 2nd edition. Blackwell Publishing, Malden, Massachusetts.
- 15-Elouard, J. M. & Gibon, F. M. (2001). Eco-hydrosystèmes. In Elouard, J. M. & Gibon, F. M., eds. Biodiversité et biotypologie des eaux continentales de Madagascar. Institut de Recherche pour le Développement : 37-51.
- 16-Endler, J. A. (1977). Geographic variation, speciation, and clines. Princeton University Presse, Princeton, New Jersey. 246p.
- 17-Faramalala, M. H. (1995). Formations végétales et domaine forestier national de Madagascar. Echelle 1 : 1 000 000. Conservation International, Washington D.C., DEF, CNRE & FTM, Antananarivo.
- 18-Garcia-Vallve, S., Palau, J. & Romeu, A. (1999). Horizontal gene transfer in glycosyl hydrolases inferred from codon usage in *Escherichia coli* and *Bacillus subtilis*. *Molecular Biology and Evololution* 16(9): 1125-1134.
- 19-Gittman, I. (1973). An algorithm for non supervised pattern classification. *Transactions Systems, Man and Cybernetics*: 66-74.
- 20-Hamilton, F. (Buchanan) (1822). An account of the fishes found in the river Ganges and its branches. Edinburgh & London. 405p.
- 21-Harper, G. J., Steininger, M. K., Tucker, C. J., Juhn, D. & Hawkins, F. (2007). Fifty years of deforestation and forest fragmentation in Madagascar. *Environmental Conservation*, 34: 1-9.
- 22-Harrison, C. J. & Langdale, J. A. (2006). Techniques for molecular analysis. A step by step guide to phylogeny reconstruction. Department of Plant Sciences, University of Oxford, South Parks Road, Oxford, OX1 3RB, UK.

- 23-Hebert, P. D. N., Penton, E. H., Burns, J. M., Janzen, D. H. & Hallwachs, W. (2004). Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly Astraptes fulgerator. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA, 101: 14812-14817.
- 24-Humbert, H. (1965). Description des types de végétation. In Humbert, H. & Cours-Darne, G., eds. Notice de la carte de Madagascar. Travaux de la section scientifique et Technique de l'Institut Français de Pondichéry, hors série, 6 : 46-78.
- 25-Ivanova, N. V., de Waard, J. R. & Hebert, P. D. N. (2006). An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA. *Molecular Ecology* Notes 6: 998-1002.
- 26-Ivanova, N. V., Zemlak, T. S., Hanner, R. H. & Hebert, P. D. N. (2007). Barcoding: Universal primer cocktails for fish DNA barcoding. *Molecular Ecology Notes*. doi: 10.1111/j.1471-8286.2007.01748.x.
- 27-Kiener, A. (1963a). Poissons, pêche et pisciculture à Madagascar. Publication, 24 CTFT. Nogent sur marne France. 244p.
- 28- Kiener, A. (1963b). Gobioidei (pisces) nouveaux ou rares de Madagascar. Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle. 2e Série Tome 35 N° 4 : 328-333.
- 29-Lamarque, P., (1968). Electrophysiologie du poisson soumis à l'action d'un champ electrique. In Vibert, R., ed. Application de l'électricité à la biologie et à l'aménagement des pêches continentales. Paris, Inra Editions : 87-110.
- 30-Lamarque, P., Thérézien, Y. & Charlon, N. (1975). Etudes des conditions de pêche à l'électricité dans les eaux tropicales. Etudes conduites à Madagascar et en Zambie. Bulletin du Centre d'Etudes et de Recherches Scientifiques, Biarritz, 10 : 403-554.
- 31-Lévêque, C. & Agnès, J. F. (2006). La diversité des poissons africains : l'héritage de l'évolution. In Lévêque, C. & Paugy, D., eds. Les poissons des eaux continentales africaines. Diversité, écologie, utilisation par l'homme. Institut de Recherche pour le Développement. Paris : 89-104.

- 32-Lévêque, C. (2006). Réponses aux conditions extrêmes. In Lévêque, C. & Paugy, D., eds. Les poissons des eaux continentales africaines. Diversité, écologie, utilisation par l'homme. Institut de Recherche pour le Développement. Paris : 218-224.
- 33-Mailliet, C. & Saunders, A. (2004). Review of recent work on Bedofia spp. (Teleostei: Atheriniformesi, both described and recently collected, aqua. *Journal of lchthyology and Aquatic Biology*, 9(2): 45-64.
- 34-Mayr, E. (1988). Towards a new philosophy of biology: observations of an evolutionist. Cambridge, Harvard University Press.
- 35-Mittermeier, R. A. (1988). Primate diversity and the tropical forest. In Wilson, E. O., Ed. Biodiversity. Washington, D.C. National Academy Press: 145-154.
- 36-Myers, N., Mittermeier, R. A., De Fonseca, G. A. B. & Kent, J. (2000). Biodiversity hot spots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- 37- Nicoll, M. E. & Langrand, O. (1989). Madagascar : Revue de la conservation et des aires protégées. WWF Fond Mondial pour la Nature. Gland, Switzerland. 374p.
- 38- Nelva, A., Persat, H., Chessel, D. (1979). Une nouvelle méthode d'étude des peuplements ichtyologiques dans les grands cours d'eau par échantillonnage ponctuel d'abondance. C. R. *Académie des Sciences*. Paris 289 : 1295-1298.
- 39-Nylander, J. A. A. (2004). MrModeltest v2. Program Distributed by the Author. Uppsala University: *Evolutionary Biology Centre*.
- 40-Paugy, D., Lévêque, C. & Guy G. T. (2003). Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest. Tome II. Institut de Recherche pour le Développement. Paris. 815p.
- 41-Paugy, D. & Lévêque, C. (2006a). L'échantillonnage des peuplements de poissons. In Lévêque, C. & Paugy, D., eds. Les poissons des eaux continentales africaines. Diversité, écologie, utilisation par l'homme. Institut de Recherche pour le Développement. Paris : 253-262.
- 42-Paugy, D. & Lévêque, C. (2006b). Taxinomie et systématique. In Lévêque, C. & Paugy, D., eds. Les poissons des eaux continentales africaines. Diversité, écologie, utilisation par l'homme. Institut de Recherche pour le Développement. Paris : 105-133.

- 43-Pellegrin, J. (1942). Les poissons d'ornement de Madagascar. Paris, *Bulletin de la Société zoologique d'acclimatation*, janvier-mars.
- 44-Peters, W. C. H. (1852). Diagnosen von neuen Flussfischen aus Mossambique. Monatsb. Akad. Wiss. Berlin: 275-276, 681-685.
- 45-Razafimahaleo, B. (1990). L'exploitation des grands plans d'eau et l'amenagement de la peche continentale. In Andrianaivojaona, C., Kasprzyk, Z.W., & Dasylva, G., eds. Rapport. Séminaire National sur les Politiques et la Planification du Développement des Pêches à Madagascar. Antananarivo (Madagascar). 15-19 Oct 1990. 336p.
- 46-Ronquist, F. & Huelsenbeck, J. P. (2003). MrBayes3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19: 1572-1574.
- 47-Runyon, P. R. & Haber, A. (1974). Fundamentals of behavioural statistics. 2nd Ed. Addison-Wesley Publishing Company. Reading Massachusetts. 350p.
- 48-Sanger, F. & Coulson, A. R. (1975). "A rapid method for determining sequences in DNA by primed synthesis with DNA polymerase". *Journal Molecular Biologic*, 94 (3): 441–8.
- 49-Scherer, B. (1984). Biostatistique. Gaëtan Morin ed. 850p.
- 50- Segalen, P. (1947). Note sur Madagascar. Institut de Recherche Scientifiques d'Outre-Mer, 37 : 1-5.
- 51-Smith, J. L. B. (1937). New records of South African fishes. *Annals of the Natal Museum*. 8(2): 167-197.
- 52-Sneath, P. H. A. & Sokal, R. R. (1973). Numerical Taxonomy. San Francisco: W. H. Freeman.
- 53-Sparks, J. S. & Nelson, D. W. (2004). Review of the Malagasy Sicydiine Gobies (Teleostei: Gobiidae), with Description of a New Species and Comments on the Taxonomic Status of *Gobius lagocephalus* Pallas, 1770. American museum of natural history, 3440. 20p.
- 54-Stiassny, M. L. J. & Raminosoa, R. N. (1994). The fishes of the islands waters of Madagascar. In Biological biodiversity in African fresh and brackish water fishes. *Zoologie*, 275: 133-149.

- 55-Sullivan, J. & Swofford, D. L. (2001). Should we use model-based methods for phylogentic inference when we know that assumptions about among-site rate variation and nucleotide substitution process are violated? *Systematic Biology*, 50: 723-729.
- 56-Swofford, D. L. (2003). PAUP 4.0: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods). Beta version 4.0b10. *Sinauer Associates*, Massachusetts.
- 57-Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A. & Kumar, S. (2013). MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30: 2725-2729.
- 58-Tavaré, S. (1986). Some Probabilistic and Statistical Problems in the Analysis of DNA Sequences. Lectures on Mathematics in the Life Sciences (American Mathematical Society), 17: 57-86.
- 59-Towsnend, J. (2002). Practical statistics for environmental and biological scientists. 270p.
- 60-Ward, R. D., Zemlak, T. S., Innes, B. H., Last, P. R. & Hebert, P. D. N. (2005). DNA barcoding Australia's fish species. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, *Biological Sciences*, 360: 1847-1857.
- 61- Watson, R. E. (1992). A review of the gobiid fish genus *Awaous* from insular streams of the Pacific Plate. *Ichthyology Explore Freshwaters*. vol.3, No2: 161-176.
- 62-Willi, H. (1950). Grundzüge einer theorie der phylogenetischen systematik (Fondements d'une théorie de la systématique phylogénétique), Deutscher Zentralverlag, Berlin.

WEBOGRAPHIE

- 1- http://www.clcbio.com. Consulté le 05 mars 2015.
- 2- http://www.fishbase.org/. Consulté le 30 mars 2015.
- 3- http://genomes.urv.cat/UPGMA/index.php. Consulté le 15 mars 2015.
- 4- http://www.ncbi.nlm.nih.gov/. Consulté le 10 mars 2015.
- 5- http://www.iucnredlist.org. IUCN, 2015 (International Union for Conservation of Nature) Red list threatened species, consulté le 20 mars 2015.

ANNEXE I : LISTE DES SPECIMENS D'ETUDE ET LIEUX DE COLLECTE

N° du spécimen	N° de collection	Nom d'espèce	Lieu de collecte du spécimen
RDR0343	UADBA-P 80287	Glossogobius sp4	Rivière Manambatramby
RDR0347	UADBA-P 80291	Glossogobius sp4	Rivière Manambatramby
RDR0359	UADBA-P 80303	Glossogobius sp4	Rivière Soanielana
RDR0361	UADBA-P 80305	Glossogobius sp4	Rivière Soanielana
RDR0372	UADBA-P 80316	Glossogobius sp4	32kmtoAmbondromamy
RDR0449	UADBA-P 80393	Glossogobius sp4	Rivière Andranomena
RDR0450	UADBA-P 80394	Glossogobius sp4	Rivière Andranomena
RDR0469	UADBA-P 80413	Glossogobius sp4	Rivière Andranovaky
RDR0470	UADBA-P 80414	Glossogobius sp4	Rivière Andranovaky
RDR0483	UADBA-P 80427	Glossogobius sp1	Rivière Bemarivo (Région Sofia)
RDR0484	UADBA-P 80428	Glossogobius sp4	Rivière Bemarivo (Région Sofia)
RDR0486	UADBA-P 80430	Glossogobius sp4	Rivière Bemarivo (Région Sofia)
RDR0537	UADBA-P 80481	Glossogobius sp4	Rivière Andranobe
RDR0570	UADBA-P 80514	Glossogobius giuris	Rivière Marikely
RDR0588	UADBA-P 80532	Glossogobius giuris	Rivière Andampy
RDR0590	UADBA-P 80534	Glossogobius giuris	Rivière Andampy
RDR0592	UADBA-P 80536	Glossogobius giuris	Rivière Andampy
RDR0597	UADBA-P 80541	Glossogobius sp4	Rivière Anjingo
RDR0598	UADBA-P 80542	Glossogobius sp4	Rivière Anjingo
RDR0616	UADBA-P 80560	Glossogobius sp4	Rivière Maevarano
RDR0617	UADBA-P 80561	Glossogobius sp4	Rivière Maevarano
RDR0629	UADBA-P 80573	Glossogobius giuris	Rivière
RDR0630	UADBA-P 80574	Glossogobius giuris	Rivière Manambaro
RDR0631	UADBA-P 80575	Glossogobius giuris	Rivière Manambaro
RDR0642	UADBA-P 80586	Glossogobius giuris	Rivière Maropapango
RDR0643	UADBA-P 80587	Glossogobius sp4	Rivière Maropapango
RDR0644	UADBA-P 80588	Glossogobius giuris	Rivière Maropapango
RDR0649	UADBA-P 80593	Glossogobius sp4	Rivière Ampitotorana
RDR0650	UADBA-P 80594	Glossogobius sp4	Rivière Ampitotorana
RDR0651	UADBA-P 80595	Glossogobius sp4	Rivière Ampitotorana
RDR0652	UADBA-P 80596	Glossogobius sp4	Rivière Ampitotorana
RDR0663	UADBA-P 80607	Glossogobius sp4	Rivière Maetsamalaza
RDR0678	UADBA-P 80622	Awaous aeneofuscus	Rivière Ankaramihely
RDR0679	UADBA-P 80623	Awaous aeneofuscus	Rivière Ankaramihely
RDR0696	UADBA-P 80640	Glossogobius giuris	Rivière Antranofotaka
RDR0697	UADBA-P 80641	Glossogobius sp4	Rivière Antranofotaka
RDR0698	UADBA-P 80642	Glossogobius sp4	Rivière Antranofotaka
RDR0713	UADBA-P 80657	Glossogobius giuris	Rivière Ankingameloka
RDR0714	UADBA-P 80658	Glossogobius giuris	Rivière Ankingameloka
RDR0715	UADBA-P 80659	Glossogobius sp4	Rivière Ankingameloka
RDR0716	UADBA-P 80660	Glossogobius sp4	Rivière Ankingameloka
RDR0726	UADBA-P 80670	Glossogobius sp2	Rivière Andranosavony
RDR0727	UADBA-P 80671	Glossogobius sp2	Rivière Andranosavony
RDR0740	UADBA-P 80684	Glossogobius callidus	Rivière Tapelatrano
RDR0741	UADBA-P 80685	Glossogobius sp2	Rivière Tapelatrano
RDR0820	UADBA-P 80764	Glossogobius sp3	Rivière Ifasy
RDR0875	UADBA-P 80819	Glossogobius ankaranensise	Eaux souterraines (Grotte Andrafiabe)
RDR0876	UADBA-P 80820	Glossogobius ankaranensise	Eaux souterraines (Grotte Andrafiabe)
RDR0887	UADBA-P 80825	Glossogobius callidus	Eaux souterraines (Grotte)
RDR0893	UADBA-P 80831	Glossogobius giuris	Eaux souterraines (Grotte)
RDR0895	UADBA-P 80833	Glossogobius giuris	Eaux souterraines (Grotte des Crocodiles)
RDR0897	UADBA-P 80835	Glossogobius giuris	Eaux souterraines (Grotte des Crocodiles)
RDR0899	UADBA-P 80837	Glossogobius giuris	Eaux souterraines (Grotte des Crocodiles)
RDR0908	UADBA-P 80846	Glossogobius giuris	Rivière Mananjeba Est RN5a
RDR0909	UADBA-P 80847	Glossogobius giuris	Rivière Mananjeba Est RN5a
RDR0952	UADBA-P 80890	Glossogobius giuris	Rivière Manambato
RDR0959	UADBA-P 80897	Glossogobius giuris	Rivière Manambery
RDR0970	UADBA-P 80908	Awaous aeneofuscus	Rivière Sandrikamagnina
RDR0980	UADBA-P 80918	Glossogobius giuris	Rivière Ampanobe
RDR0985	UADBA-P 80923	Glossogobius giuris	Rivière Manara
RDR0990	UADBA-P 80928	Glossogobius giuris	Rivière Anjambazamba
RDR0995	UADBA-P 80933	Glossogobius giuris	Rivière Bemarivo (Région Sava)
RDR0996	UADBA-P 80934	Glossogobius giuris	Rivière Bemarivo (Région Sava)
RDR1001	UADBA-P 80939	Glossogobius giuris	Rivière Sambava
RDR1006	UADBA-P 80944	Glossogobius giuris	Rivière Lokoho
RDR1020	UADBA-P 80958	Glossogobius giuris	Rivière Atokona Ambohimalaza

ANNEXE II: FICHE DE DONNEES

		Numéro de terrain		Date
Collecteur		Espèce		Malagasy
		Sexe		
Coordonné Observations:	> forn	Localité ne du nageoire	3	
Forme du corps:	cauc		Morphométrique (mm)	
 anguilliforme 	0	homocerque	LT	
o très allongé	0	heterocerque	LS	
allongécourt ou moyen	□ rond □ tron		HC	
o très élevé	□ cond	•	Lc Lt	
		ncrée	Ht	
	☐ trilo ☐ arro		Lt	
	□ effil		Lm	
			lm	
			lb	
			LB	
Observations sur la tête			DO	
▶ Bouche:□ terminale	➤ Bos	se sur la tête: absente	LIO	
□ sub- inferieur		très développée	LpostO	
☐ inferieur ➤ Limite de la mâchoire		développée	LpreD1	LpreD2
o avant l'œil			LpreA	
sous l'œil (première moitié)sous l'œil (au milieu)			LprePc	
o sous l'œil (second moitié)			LprePi	
derrière l'œilSection tranversale			LbnD1	HnD1
comprimé latéralement			LbnD2	HnD2
plus ou moins arrondi			LbnPc	HnPc
 comprimé dorsaux-ventralement aplati 			LbnPi	HnPI
 Position des yeux Latérale 			LbnA	HnA
dorsaux-latérale			LnCaud	
• dorsale			D: bnD1-bnD2	
			CPL	
			CPD	
Observations sur les nageoires			Meristique	
 Disposition nageoires ventrales 			•	
 soudée à la base séparée 			Dorsale 1	
➤ Insertion nageoire dorsale2 par rapport aux nageo • Avant	oires Anale		Dorsale 2	
Même niveau Arrière			Pectorale	
Insertion nageoire dorsale1 par rapport aux nageo	oires pector	ales	Pelvienne	
Même niveau			Anale	
 Arrière Insertion nageoire pelviennes par rapport aux nageoire 	geoires pect	orales	Tillite	
AvantMême niveau				
Arrière Insertion nageoire pectorale par rapport à l'operci	ula		Caudale	
 Insertion nageoire pectorale par rapport à l'opercule au dessous de la limite de l'opercule 	uie			
 bien séparée 		Т		
Couleur			Remarque	

ANNEXE III: MATERIELS UTILISES





Calipers ou Pied à coulisse

Photos Andrihery, 2015

ANNEXE IV: ETATS DES CARACTERES CONSIDERES

	Caractères	0		2	3	4	5		7
_		, , , , , , , , , , , , , , , , , , ,	1	2	3	4	5	6	/
1	Profil	élancé	trapu						
2	couleur	pigmenté	non pigmenté				*****		
3	Forme du corps	très élevé (<2)	élevé (2-3)	court ou moyen (3- 4)	allongé (4-6)	très allongé (7- 10)	anguilliforme (12-18)		
4	Section transversale	comprimé latéralement	plus ou moins arrondi	comprimé dorso- ventralement	aplati				
5	Bosse sur la tête	absent	peu développée	développée					
6	Opercule	non écaillé	écaillé						
7	Dimorphisme sexuelle	il n'y a pas	il y a						
8	Position de la bouche	inférieure	sub-inférieure	terminale	supérieure				
9	Terminaison des mâchoires	becs supérieur et inferieur en même niveau	bec inferieur avancé	bec supérieur avancé					
10	longueur de la tête (par rapport longueur standard)	≤ 30%	>30%						
11	longueur de la bouche (rapport LB/lB%)	courte (≤1%)	longue (>1%)						
12	Limite de la mâchoire	avant l'œil	sous l'œil (première moitié)	sous l'œil (au milieu)	sous l'œil (second moitié)	derrière l'œil			
13	Œil	présente	absente						
14	Position des yeux	latérale	dorso-laterale	dorsale					
15	diamètre des yeux par rapport a la longueur de la tête	≤20%	>20%						
16	longueur inter orbitaire	≤3%	>3%						
17	longueur du museau par rapport à la longueur de la tete	≤30%	>30%						
18	largeur du corps par rapport à la longueur standard	≤15%	>15%						
19	PreD1 longueur preD1 (par rapport longueur standard)	≤35%	>35%						
20	PreD2 (par rapport longueur standard)	≤55%	>55%						
21	PrePi(par rapport longueur standard)	≤30%	>30%						
22	PreA(par rapport longueur standard)	≤55%	>55%						
23	LPC%(par rapport longueur standard)	courte (≤ 20%)	longue (> 20%)						
24	HPC%(par rapport longueur standard)	basse (≤ 10%)	haute (>10%)						
25	LbnD1%(par rapport longueur standard)	≤10%	>10%						

	I I		1	1		I			
26	LbnD2%(par rapport longueur standard)	≤20%	>20%						
27	LbnA%(par rapport longueur standard)	≤15%	>15%						
28	LnCaud%(par rapport longueur standard)	≤ 25%	>25%						
29	D: bnD1-bnD2%(par rapport longueur standard)	≤ 10%	>10%						
30	HnD1%(par rapport longueur standard)	≤15%	>15%						
31	HnD2%(par rapport longueur standard)	≤15%	>15%						
32	HnPc%(par rapport longueur standard)	≤20%	>20%						
33	HnA%(par rapport longueur standard)	≤15%	>15%						
34	Nombre des nageoires dorsales	un	deux, bien séparées	deux, rapprochées					
35	Epines des nageoires dorsales	toutes dures	toutes molles	molles et dures					
36	Nombre épines de la nageoire dorsale 1	≤ 5	>5						
37	Nombre épines de la nageoire dorsale 2	≤11	>11						
38	Nombre épines de la nageoire anale	≤9	>9						
39	Forme nageoire caudale	échancrée	tronquée	hétérocerque	arrondie	effilée	trilobée	concave	fourchue
40	Disposition nageoires ventrales	séparée	soudée à la base						
41	Insertion nageoire dorsale2 par rapport aux nageoires Anale	avant	même niveau	arrière					
42	Insertion nageoire dorsale1 par rapport aux nageoires pectorales	avant	même niveau	arrière					
43	Insertion nageoire pelviennes par rapport aux nageoires pectorales	avant	même niveau	arrière					
44	Insertion nageoire pectorale par rapport à l'opercule	bien séparée	au-dessous de la limite de l'opercule						
45	Ligne latérale	non aperçue	présente, très évidente						

ANNEXE V : DONNEES GENBANK

Code GenBank	Séquences partiel CO1
HQ945921.1/ Awaous aeneofuscus voucher ADC10_240.9 #4 cytochrome oxidase subunit 1 (CO1) gene, partial cds; mitochondrial South Africa	CCTGTATCTAGTTTTCGGTGCCTGAGCTGGGATAGTAGGCACAGCCCTGAGCCTTCTGATCCGAGCTGAGCTTAGCCAACCCGGGGCTC TTTTAGGAGACCAACCAAATTTATAATGTCATCGTAACAGCACATGCATTTGTAATAATTTTCTTTATAGTAATACCAATCATGATTGGTG GCTTTGGAAACTGACTAATCCCCCTAATGATTGGTGCCCCTGACATGGCCTTCCCTCGAATAAATA
Article I. HQ945950.1 Awaous aeneofuscus voucher ADC10_240.9 #2 cytochrome oxidase subunit 1 (CO1) gene, partial cds; mitochondrial South Africa	CCTGTATCTAGTTTTCGGTGCCTGAGCTGGGATAGTAGGCACAGCCCTGAGCCTTCTGATCCGAGCTGAGCTTAGCCAACCCGGGGCTC TTTTAGGAGACGACCAAATTTATAATGTCATCGTAACAGCACATGCATTTGTAATAATTTTCTTTATAGTAATACCAATCATGATTGGTG GCTTTGGAAACTGACTAATCCCCCTAATGATTGGTGCCCCTGACATGGCCTTCCCTCGAATAAATA
JQ619668.1 Glossogobius ankaranensis cytochrome c oxidase subnit I (CO1) gene, partial cds; mitochondrial Madagascar	CGATGATTTTTCTCAACCAACCATAAAGACATCGGTACCCTCTATTTAGTATTTTGGCGCTTGAGCCGGGATAGTAGGGACTGCTTTGAGCCTACTAATCCGGGCAGAACTAAAGCAACCAGGTGCCTCTACTAGGCGATGACCAAATTTATAATGTAATTGTTACCGCCCATGCATTCGTATAAATTTTCTTTATAGTAATAACCAACTATAAATTGGAGGGTTTGGAAACTGATTAGTCCTTTAATAATTGGCGCTCCCGACATAGCCTTTCCTCGAATAAACAACATAAGCTTTTGATTATTACCCCCCTTCCTT
JQ619669.1 Glossogobius callidus cytochrome c oxidase subnit I (CO1) gene, partial cds; mitochondrial Madagascar	TCATAAAGATATTGGCACCCTCTATTTAGTGTTTTGGCGCTTGGGCCGGAATAGTGGGGACTGCTTTAAGCCTGTTAATTCGAGCCGAAC TAAGTCAACCAGGCGCCCTATTAGGTGACGACCAAATTTATAACGTCATTGTCACTGCCCACGCCTTTGTTATGATTTTCTTTATAGTAA TGCCAATTATGATTGGAGGCTTCGGAAACTGGCTAGTTCCCTTGATGATCGGCGCCCCGGACATGGCTTTCCCCCGAATAAATA
JF493541.1 Glossogobius giuris voucher Smith 240.44 #1 cytochrome oxidase subunit 1 (CO1) gene, partial cds; mitochondrial South Africa: KwaZulu-Natal, St Lucia	CCTCTATTTAGTATTCGGCGCCTGAGCCGGAATAGTAGGGACTGCTCTAAGCCTGCTAATCCGAGCGGAACTAAGCCAACCAGGCGCC CTATTAGGCGATGACCAAATTTATAATGTTATCGTTACCGCCCATGCATTTGTTATAATTTTCTTTATAGTAATACCAATTATGATTGGA GGATTTGGAAACTGATTAATCCCCCTAATAATCGGCGCCCCAGACATGGCCTTCCCTCGAATAAACAACATAAGCTTTTGACTACTGCC TCCTTCTTTTCCCTCCTCCTCCTCCTCTTGGGTTGAAGCAGGGGGAGGAACAGGGTGAACCGTCTACCCCCCACTGGCAGGAAACCT TGCACATGCCGGGGCTTCAGTAGACCTGACCATCTTTCCCTCCATCTCGCGGGTATTTCCTCTCTCT

ANNEXE VI : DISTANCE GENETIQUE

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	JF493539_1_Glossogobius_giuris													
2	JF493541_1_Glossogobius_giuris	,000												
3	HQ945921_1_Awaous_aeneofuscus	,183	,183											
4	HQ945950_1_Awaous_aeneofuscus	,186	,186	,004										
5	JQ619668_1_Glossogobius_ankaranensis	,127	,127	,223	,225									
6	JQ619669_1_Glossogobius_callidus	,151	,151	,203	,201	,186								
7	RDR0343 <i>Glossogobius</i> sp4 Manambatramby	,151	,151	,186	,183	,188	,037							
8	RDR0347 <i>Glossogobius</i> sp4 Manambatramby	,151	,151	,186	,183	,188	,037	,000						
9	RDR0359 Glossogobius sp4 Soanielana	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002					
10	RDR0361 Glossogobius sp4 Soanielana	,151	,151	,186	,183	,188	,037	,000	,000	,002				
11	RDR0372 <i>Glossogobius</i> sp4 32kmtoAmbondromamy	,151	,151	,186	,183	,188	,037	,000	,000	,002	,000			
12	RDR0449 Glossogobius sp4 Andranomena	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002		
13	RDR0450 Glossogobius sp4 Andranomena	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002	,000	
14	RDR0469 Glossogobius sp4 Andranovaky	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002	,000	,000
15	RDR0470 Glossogobius sp4 Andranovaky	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002	,000	,000
16	RDR0483_Glossogobius_sp1_Bemarivo	,124	,124	,223	,225	,090	,175	,172	,172	,170	,172	,172	,175	,175
17	RDR0484 Glossogobius sp4 Bemarivo	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002	,000	,000
18	RDR0486 Glossogobius sp4 Bemarivo	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002	,000	,000
19	RDR0537 Glossogobius sp4 Andranobe	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002	,000	,000
20	RDR0570 Glossogobius giuris Marikely	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
21	RDR0588 Glossogobius giuris Andampy	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
22	RDR0590 Glossogobius giuris Andampy	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
23	RDR0592 Glossogobius giuris Andampy	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
24	RDR0597 Glossogobius sp4 Anjingo	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002	,000	,000
25	RDR0598 Glossogobius sp4 Anjingo	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002	,000	,000
26	RDR0616 Glossogobius sp4 Maevarano	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002	,000	,000
27	RDR0617 Glossogobius sp4 Maevarano	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002	,000	,000
28	RDR0629 Glossogobius giuris Manambaro	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
29	RDR0630 Glossogobius giuris Manambaro	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
30	RDR0631 Glossogobius giuris Manambaro	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
31	RDR0642 Glossogobius giuris Maropapango	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
32	RDR0643 Glossogobius sp4 Maropapango	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002	,000	,000
33	RDR0644 Glossogobius giuris Maropapango	,002	,002	,186	,188	,129	,153	,153	,153	,155	,153	,153	,155	,155
34	RDR0649 Glossogobius sp4 Ampitotorana	,151	,151	,186	,183	,188	,041	,004	,004	,007	,004	,004	,002	,002
35	RDR0650 Glossogobius sp4 Ampitotorana	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002	,000	,000
36	RDR0651 Glossogobius sp4 Ampitotorana	,151	,151	,186	,183	,188	,041	,004	,004	,007	,004	,004	,002	,002
37	RDR0652 Glossogobius sp4 Ampitotorana	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002	,000	,000
38	RDR0663 Glossogobius sp4 Maetsamalaza	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002	,000	,000
39	RDR0678 Awaous aeneofuscus Ankaramihely	,194	,194	,022	,017	,229	,212	,194	,194	,197	,194	,194	,197	,197
40	RDR0679 Awaous aeneofuscus Ankaramihely	,188	,188	,011	,007	,227	,201	,183	,183	,186	,183	,183	,186	,186
41	RDR0696 Glossogobius giuris Antranofotaka	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
42	RDR0697 Glossogobius sp4 Antranofotaka	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002	,000	,000
43	RDR0698 <i>Glossogobius</i> sp4 Antranofotaka RDR0713 <i>Glossogobius giuris</i>	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002	,000	,000
44	Ankingameloka	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
45	RDR0714 <i>Glossogobius giuris</i> Ankingameloka	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153

	DDD0715 C1 1: 4			1			1			1				
46	RDR0715 <i>Glossogobius</i> sp4 Ankingameloka	,153	,153	,188	,186	,190	,039	,002	,002	,004	,002	,002	,000	,000
47	RDR0716 <i>Glossogobius</i> sp4 Ankingameloka	,151	,151	,186	,183	,188	,041	,004	,004	,007	,004	,004	,002	,002
48	RDR0726 Glossogobius sp2 Andranosavony	,122	,122	,216	,218	,031	,179	,179	,179	,181	,179	,179	,181	,181
49	RDR0727 Glossogobius sp2 Andranosavony	,122	,122	,214	,216	,031	,181	,181	,181	,183	,181	,181	,183	,183
50	RDR0740 Glossogobius callidus Tapelatrano	,148	,148	,201	,199	,183	,004	,037	,037	,039	,037	,037	,039	,039
51	RDR0741 Glossogobius sp2 Tapelatrano	.120	.120	,214	,216	,028	,181	,181	,181	,183	,181	,181	,183	,183
52	RDR0820 Glossogobius sp4 Ifasy	,157	,157	,197	.194	,186	,033	,048	,048	,050	,048	,048	,050	,050
53	RDR0875 Glossogobius ankaranensise GrotteAndrafiabe	,127	,127	,223	,225	,000	,186	,188	,188	,190	,188	,188	,190	,190
54	RDR0876 Glossogobius ankaranensise GrotteAndrafiabe	,127	,127	,223	,225	,002	,183	,188	,188	,190	,188	,188	,190	,190
55	RDR0887 Glossogobius callidus Grotte	,148	,148	,201	,199	,183	,002	,035	,035	,037	,035	.035	,037	,037
56	RDR0893 Glossogobius giuris GrotteDesCrocodiles	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
57	RDR0895 Glossogobius giuris GrotteDesCrocodiles	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
58	RDR0897 Glossogobius giuris GrotteDesCrocodiles	,004	,004	,188	,190	,131	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
59	RDR0899 Glossogobius giuris GrotteDesCrocodiles	,002	,002	,183	,186	,129	,153	,153	,153	,155	,153	,153	,155	,155
60	RDR0908 Glossogobius giuris MananjebaEastRN5a	,002	,002	,186	,188	,124	,148	,153	,153	,155	,153	,153	,155	,155
61	RDR0909 Glossogobius giuris MananjebaEastRN5a	,009	,009	,179	,181	,127	,153	,157	,157	,159	,157	,157	,159	,159
62	RDR0952 Glossogobius giuris Manambato	,002	,002	,181	,183	,129	,148	,148	,148	,151	,148	,148	,151	,151
63	RDR0959 Glossogobius giuris Manambery	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
64	RDR0970 Awaous aeneofuscus Sandrikamagnina	,186	,186	,007	,007	,225	,203	,186	,186	,188	,186	,186	,188	,188
65	RDR0980 Glossogobius giuris Ampanobe	,002	,002	,186	,188	,129	,153	,153	,153	,155	,153	,153	,155	,155
66	RDR0985 Glossogobius giuris Manara	,004	,004	,186	,188	,131	,155	,155	,155	,157	,155	,155	,157	,157
67	RDR0990 Glossogobius giuris Anjambazamba	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
68	RDR0995 Glossogobius giuris Bemarivo	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
69	RDR0996 Glossogobius giuris Bemarivo	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
70	RDR1001 Glossogobius giuris Sambava	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
71	RDR1006 Glossogobius giuris Lokoho	,002	,002	,186	,188	,129	,153	,153	,153	,155	,153	,153	,155	,155
72	RDR1020 Glossogobius giuris Atokona Ambohimalaza	,000	,000	,183	,186	,127	,151	,151	,151	,153	,151	,151	,153	,153
73	RDR0792_Paratilapia_polleni_Amparihibe	,216	,216	,190	,190	,234	,223	,216	,216	,218	,216	,216	,214	,214

	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
15	,000																					
16	,175	,175																				
17	,000	,000	,175																			
18	,000	,000	,175	,000																		
19	,000	,000	,175	,000	,000																	
20	,153	,153	,124	,153	,153	,153																
21	,153	,153	,124	,153	,153	,153	,000															
22	,153	,153	,124	,153	,153	,153	,000	,000														
23	,153	,153	,124	,153	,153	,153	,000	,000	,000													
24	,000	,000	,175	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153												
25	,000	,000	,175	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000											
26	,000	,000	,175	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000										
27	,000	,000	,175	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000									
28	,153	,153	,124	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153								
29	,153	,153	,124	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000							
30	,153	,153	,124	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000						
31	,153	,153	,124	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000					
32	,000	,000	,175	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153				
33	,155	,155	,127	,155	,155	,155	,002	,002	,002	,002	,155	,155	,155	,155	,002	,002	,002	,002	,155			
34	,002	,002	,172	,002	,002	,002	,151	,151	,151	,151	,002	,002	,002	,002	,151	,151	,151	,151	,002	,153		

35	.000	,000	,175	.000	,000	.000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,155	.002	
36	,002	.002	,172	,002	,002	,002	,151	,151	,151	,151	,002	,002	,002	,002	,151	,151	,151	,151	,002	,153	,000	,002
37	.000	.000	,175	.000	.000	.000	,153	,153	,153	.153	.000	,000	.000	.000	.153	,153	,153	.153	.000	.155	.002	.000
38	,000	,000	,175	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,155	,002	,000
39	,197	,197	,227	,197	,197	,197	,194	,194	,194	,194	,197	,197	,197	,197	,194	,194	,194	,194	,197	,197	,194	,197
40	,186	,186	,227	,186	,186	,186	,188	,188	,188	,188	,186	,186	,186	,186	,188	,188	,188	,188	,186	,190	,183	,186
41	,153	,153	,124	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,002	,151	,153
42	,000	,000	,175	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,155	,002	,000
43	,000	,000	,175	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,155	,002	,000
44	,153	,153	,124	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,002	,151	,153
45	,153	,153	,124	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,002	,151	,153
46	,000	,000	,175	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,155	,002	,000
47	,002	,002	,172	,002	,002	,002	,151	,151	,151	,151	,002	,002	,002	,002	,151	,151	,151	,151	,002	,153	,000	,002
48	,181	,181	,094	,181	,181	,181	,122	,122	,122	,122	,181	,181	,181	,181	,122	,122	,122	,122	,181	,124	,179	,181
49	,183	,183	,094	,183	,183	,183	,122	,122	,122	,122	,183	,183	,183	,183	,122	,122	,122	,122	,183	,124	,181	,183
50	,039	,039	,172	,039	,039	,039	,148	,148	,148	,148	,039	,039	,039	,039	,148	,148	,148	,148	,039	,151	,041	,039
51	,183	,183	,092	,183	,183	,183	,120	,120	,120	,120	,183	,183	,183	,183	,120	,120	,120	,120	,183	,122	,181	,183
52	,050	,050	,172	,050	,050	,050	,157	,157	,157	,157	,050	,050	,050	,050	,157	,157	,157	,157	,050	,159	,052	,050
53	,190	,190	,090	,190	,190	,190	,127	,127	,127	,127	,190	,190	,190	,190	,127	,127	,127	,127	,190	,129	,188	,190
54	,190	,190	,087	,190	,190	,190	,127	,127	,127	,127	,190	,190	,190	,190	,127	,127	,127	,127	,190	,129	,188	,190
55	,037	,037	,172	,037	,037	,037	,148	,148	,148	,148	,037	,037	,037	,037	,148	,148	,148	,148	,037	,151	,039	,037
56	,153	,153	,124	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,002	,151	,153
57	,153	,153	,124	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,002	,151	,153
58	,153	,153	,129	,153	,153	,153	,004	,004	,004	,004	,153	,153	,153	,153	,004	,004	,004	,004	,153	,002	,151	,153
59	,155	,155	,127	,155	,155	,155	,002	,002	,002	,002	,155	,155	,155	,155	,002	,002	,002	,002	,155	,004	,153	,155
60	,155	,155	,127	,155	,155	,155	,002	,002	,002	,002	,155	,155	,155	,155	,002	,002	,002	,002	,155	,004	,153	,155
61	,159	,159	,129	,159	,159	,159	,009	,009	,009	,009	,159	,159	,159	,159	,009	,009	,009	,009	,159	,011	,157	,159
62	,151	,151 .153	,127	,151	,151	,151	,002	,002	,002	,002	,151	,151	,151	,151	,002	,002	,002	,002	,151	,004	,148	,151
64	,188	.188	,124	,188	,188	,188	,186	,186	,186	.186	.188	,133	,188	.188	,186	,186	,186	,186	,133	,188	,186	,188
65	,155	,155	,127	,155	,155	,155	,002	,002	,002	,002	,155	,155	,155	,155	,002	,002	,002	,002	,155	,004	,153	,155
66	,157	.157	.129	,157	.157	,157	,004	.004	,004	.004	.157	,157	.157	.157	.004	,004	,004	.004	.157	,007	,155	,157
67	,153	,153	,124	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,002	,151	,153
68	,153	,153	,124	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,002	,151	,153
69	,153	,153	,124	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,002	,151	,153
70	,153	,153	,124	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,002	,151	,153
71	,155	,155	,127	,155	,155	,155	,002	,002	,002	,002	,155	,155	,155	,155	,002	,002	,002	,002	,155	,004	,153	,155
72	,153	,153	,124	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,153	,153	,153	,000	,000	,000	,000	,153	,002	,151	,153
73	,214	,214	,229	,214	,214	,214	,216	,216	,216	,216	,214	,214	,214	,214	,216	,216	,216	,216	,214	,218	,214	,214
	,			,		,	. ,	, -	, -			,	,		,		, -	. , .	,		,	,

25	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57
37	,002	000																				
38	,002	,000	107																			
40	.183	,197 .186	,197 .186	.022																		
41	,151	.153	.153	.194	.188																	
42	.002	.000	.000	.197	.186	.153																
43	.002	.000	.000	.197	,186	.153	.000															
44	,151	,153	,153	,194	,188	,000	,153	,153														
45	,151	,153	,153	,194	,188	,000	,153	,153	,000													
46	,002	,000	,000	,197	,186	,153	,000	,000	,153	,153												
47	,000	,002	,002	,194	,183	,151	,002	,002	,151	,151	,002											
48	,179	,181	,181	,221	,221	,122	,181	,181	,122	,122	,181	,179										
49	,181	,183	,183	,218	,218	,122	,183	,183	,122	,122	,183	,181	,004									
50	,041	,039	,039	,210	,199	,148	,039	,039	,148	,148	,039	,041	,177	,179								
51	,181	,183	,183	,218	,218	,120	,183	,183	,120	,120	,183	,181	,002	,002	,179							
52	,052	,050	,050	,205	,194	,157	,050	,050	,157	,157	,050	,052	,179	,181	,028	,181						
53	,188	,190	,190	,229	,227	,127	,190	,190	,127	,127	,190	,188	,031	,031	,183	,028	,186					
54	,188	,190	,190	,229	,227	,127	,190	,190	,127	,127	,190	,188	,033	,033	,181	,031	,183	,002				
55	,039	,037	,037	,210	,199	,148	,037	,037	,148	,148	,037	,039	,177	,179	,002	,179	,031	,183	,181			<u> </u>
56	,151	,153	,153	,194	,188	,000	,153	,153	,000	,000	,153	,151	,122	,122	,148	,120	,157	,127	,127	,148		
57	,151	,153	,153	,194	,188	,000	,153	,153	,000	,000	,153	,151	,122	,122	,148	,120	,157	,127	,127	,148	,000	
58	,151	,153	,153	,199	,192	,004	,153	,153	,004	,004	,153	,151	,127	,127	,148	,124	,157	,131	,131	,148	,004	,004
59	,153	,155	,155	,194	,188	,002	,155	,155	,002	,002	,155	,153	,124	,124	,151	,122	,159	,129	,129	,151	,002	,002
60	,153	,155	,155	,197	,190	,002	,155	,155	,002	,002	,155	,153	,120	,120	,146	,118	,155	,124	,124	,146	,002	,002
61	,157	,159	,159	,190	,183	,009	,159	,159	,009	,009	,159	,157	,122	,122	,151	,120	,159	,127	,127	,151	,009	,009
62	,148	,151	,151	,192	,186	,002	,151	,151	,002	,002	,151	,148	,124	,124	,146	,122	,155	,129	,129	,146	,002	,002
63	,151	,153	,153	,194	,188	,000	,153	,153	,000	,000	,153	,151	,122	,122	,148	,120	,157	,127	,127	,148	,000	,000
64	,186	,188	,188	,020	,013	,186	,188	,188	,186	,186	,188	,186	,216	,214	,201	,214	,197	,225	,225	,201	,186	,186
65	,153	,155	,155	,197	,190	,002	,155	,155	,002	,002	,155	,153	,124	,124	,151	,122	,159	,129	,129	,151	,002	,002
66	,155	,157	,157	,197	,190	,004	,157	,157	,004	,004	,157	,155	,127	,127	,153	,124	,162	,131	,131	,153	,004	,004

67	,151	,153	,153	,194	,188	,000	,153	,153	,000	,000	,153	,151	,122	,122	,148	,120	,157	,127	,127	,148	,000	,000
68	,151	,153	,153	,194	,188	,000	,153	,153	,000	,000	,153	,151	,122	,122	,148	,120	,157	,127	,127	,148	,000	,000
69	,151	,153	,153	,194	,188	,000	,153	,153	,000	,000	,153	,151	,122	,122	,148	,120	,157	,127	,127	,148	,000	,000
70	,151	,153	,153	,194	,188	,000	,153	,153	,000	,000	,153	,151	,122	,122	,148	,120	,157	,127	,127	,148	,000	,000
71	,153	,155	,155	,197	,190	,002	,155	,155	,002	,002	,155	,153	,124	,124	,151	,122	,159	,129	,129	,151	,002	,002
72	,151	,153	,153	,194	,188	,000	,153	,153	,000	,000	,153	,151	,122	,122	,148	,120	,157	,127	,127	,148	,000	,000
73	,214	,214	,214	,190	,197	,216	,214	,214	,216	,216	,214	,214	,236	,240	,225	,238	,234	,234	,234	,225	,216	,216

	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72
58															
59	0,007														
60	0,007	0,004													
61	0,013	0,011	0,007												
62	0,007	0,004	0,004	0,011											
63	0,004	0,002	0,002	0,009	0,002										
64	0,190	0,186	0,188	0,181	0,183	0,186									
65	0,007	0,004	0,004	0,011	0,004	0,002	0,188								
66	0,009	0,002	0,007	0,013	0,007	0,004	0,188	0,007							
67	0,004	0,002	0,002	0,009	0,002	0,000	0,186	0,002	0,004						
68	0,004	0,002	0,002	0,009	0,002	0,000	0,186	0,002	0,004	0,000					
69	0,004	0,002	0,002	0,009	0,002	0,000	0,186	0,002	0,004	0,000	0,000				
70	0,004	0,002	0,002	0,009	0,002	0,000	0,186	0,002	0,004	0,000	0,000	0,000			
71	0,007	0,004	0,004	0,011	0,004	0,002	0,188	0,004	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002		
72	0,004	0,002	0,002	0,009	0,002	0,000	0,186	0,002	0,004	0,000	0,000	0,000	0,000	0,002	
73	0,221	0,218	0,218	0,218	0,216	0,216	0,190	0,218	0,221	0,216	0,216	0,216	0,216	0,218	0,216

ANNEXE VII: DONNEES DESCRIPTIVES DES VARIABLES

	N	Minimum	Maximum	Moyenne	Standard erreur	Standard déviation
LT	66	36,0	268,5	93,809	6,7427	54,7782
LoS	66	27	209	73,52	5,222	42,428
HC	66	3,6	40,2	11,961	,9688	7,8703
laC	66	3,1	38,5	10,562	,9969	8,0990
Lote	66	8,1	65,4	22,285	1,5779	12,8188
Hte	66	4,0	32,8	10,405	,7882	6,4032
late	66	4,0	41,1	12,280	1,0966	8,9088
Lom	66	1,7	23,3	6,423	,5773	4,6902
lam	66	2,5	29,2	8,852	,8205	6,6654
LoB	66	2,0	23,2	6,671	,5490	4,4601
laB	66	2	26	7,65	,646	5,251
DO	66	2,0	9,1	4,068	,1893	1,5380
LIO	66	1	9	2,58	,246	2,000
LpostO	66	3,6	34,1	11,811	,8407	6,8299
LpreD1	66	9,5	73,5	26,289	1,8841	15,3064
LpreD2	66	15,0	118,4	40,886	3,0145	24,4901
LprePc	66	8	55	20,54	1,377	11,185
LprePi	66	8,1	59,4	21,698	1,4705	11,9466
LpreA	66	16	123	42,79	3,157	25,649
LbnD1	66	2,3	24,1	7,738	,6096	4,9528
HnD1	66	4,0	37,7	12,073	,8632	7,0126
LbnD2	66	5,0	40,2	13,868	1,0389	8,4397
HnD2	66	5,0	32,9	12,527	,8002	6,5012
LbnPc	66	1,9	18,7	5,753	,4758	3,8650
HnPc	66	5,5	45,7	15,474	1,0792	8,7673
LbnPi	66	1,1	14,0	3,903	,3561	2,8933
HnPi	66	4	36	12,48	,917	7,450
LbnA	66	4	35	11,23	,840	6,822
HnA	66	4,8	29,6	11,123	,6944	5,6416
LnCaud	66	3,7	67,9	20,288	1,5538	12,6230
D:bnD1-bnD2	66	1,7	26,5	6,861	,5631	4,5750
LPC	66	4	44	13,16	1,001	8,135
HPC	66	2	22	6,93	,555	4,508
Dorsal1	66	5	7	5,94	,057	,460
Dorsal2	66	9	11	10,02	,063	,511
Pectoral	66	11	17	14,08	,211	1,712
Anal	66	8	10	8,61	,077	,630
Caudal	66	12	16	13,80	,140	1,140

ANNEXE VIII: RESULTATS MANN-WHITNEY

						Tes	U entre	A. aen	eofusc	us et G	. anka	ranens	sis n1=	3 n2=2			1			
Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellt			relLB	rel			relDIO			relLpreD1	relL	preD2	relLpr		elLprePi
U α	1,000 ,236	,500 ,128	,000	,000	1,50	00 1,000 21 ,197		,000	_	000 197	,000	,000		,000	,000,		,000		,000	,000 ,076
relLp .00		,000	relHnD1 ,000	relLbn[02 r	3,000	elLbnPc ,000	relHnF ,00	_	,000	relHn ,50		,000	relHnA ,500	relLnCaud ,000	_	ID:nD1-	nD2 2,000	1,000	relHPC ,000
,00		,000	,000		68	1,000	,053	,00		,000	,30		,000	,128	,000			,543	,197	
Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte		rellm	tre A. a	rellE			llidus 1 eIDIO	n1=3 n relLpc		elLpreD1	roll n	reD2	relLpr	oDo Ir	elLprePi
U	2,000	,000	,500	,000	3,00		1,000	2,500	,00			2,000	тепьро	,000	,500		2,500		,000	,500
α	,519	,076	,128	,053	1,00	,076	,182	,761	,07	'6 ,0)76	,519		,068	,139		,767	1	519	,128
rall n	ro A roll	haD1	roll InD1	rall haf	20 -	rall In DO	م الم	relHnF)	II haDi	ما المع): rall	l h n A	rall la A	relLnCau	امعا ام	D.:::D1 :	.Do I.	all DC	roll IDC
relLp	000	,500	3,000	relLbn[00	2,000	1,500	,00	_	JLbnPi ,500	relHn 2,00		LbnA ,000	relHnA ,000	,000		D:nD1-r 2,		2,500	,000
	068	,128	1,000		76	,414	,221	,07		,128	,51		,083	,076	,08			543	,767	,076
						,	C4 TI	4 4 -		c	4.0		1 2 2	20						
Var	reIHC	rellC	relLte	relHte	rc	ellte rell	rest U en		eneoj eILB	rellB	relD			=28 relLpost	O relLpre	D1 I r	elLpreD	2 rol	LprePc	relLprePi
U	23,500	30,000		21,000		,000 40,0				18,000			,500	1,00			32,00		11,500	
α	,196	,413	,051	,148	3	,103 ,8	387 ,1	72	,305	,102	,2	69	,005	,00	5 ,6	647	,49	3	,039	,005
															. 1					
relLp 24		LbnD1 19,000	relHnD1 18,500		D2 000	relHnD2 34,000	relLbnPc	_	nPc i	relLbnP 18,500		InPi r 500	elLbnA 000,			aud 500	relD:nD	01-nD2 39,500		
	213	,110	,110		004	,582	,389		010	,086		096	,004			047		,861	_	
Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rel	llte relLr	Test U e	relL			relDO			= 1 LpostO	relLpreD1	rell	preD2	rell n	rePc r	elLprePi
U	1,000	,000	,000	,000		000 1,00			_	,000	1,000	,50		,000	,500		1,500	тепер	,000	,000
α	,637	,157	,157	,083	,(083 ,63	7 ,157	,56	64	,157	,564	,31	17	,157	,346	6	1,000		,157	,157
relLp	roA roll	LbnD1	relHnD1	relLbn[72 r	elHnD2	elLbnPc	relHnF	o ro	ILbnPi	relHn	Di roll	LbnA	relHnA	relLnCau	d roll	D:nD1-r	ים אים	elLPC	relHPC
	000	1,000	,000		00	,000	,000	,00		1,000	,50		,000	,000	,50			000	,500	,000
,	637	,637	,157	,1:	57	,157	,083	,15	57	,564	,31	7	,180	,157	,34	6	,	564	,346	,157
							Test U e	ontro A	aono	ofuscus	e at G	en2 n1	1-3 n2-	-3						
Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	e relLm	rellm	relLB	rellE			IDIO	relLpo		elLpreD1	relLp	reD2	relLpr	ePc r	elLprePi
U	,000	4,000	,000	1,500	3,00		4,000	2,000	1,00			2,000		,000	3,000		3,000		,000	,000
α	,043	,814	,043	,121	,31	7 ,043	,814	,197	,09	9 ,0	43	,239		,043	,513		,513		,046	,046
relLp	reA rell	LbnD1	relHnD1	relLbnl	D2 I	relHnD2	relLbnPc	relHnl	c re	lLbnPi	relHr	Pi rel	ILbnA	relHnA	relLnCau	ıd re	ID:nD1-	nD2	relLPC	relHPC
2,	000	2,500	,000	,0	00	3,000	3,000	,0	00	,500	,5	00	,000	2,000	,50	00	3	3,000	,500	2,000
,	261	,346	,034	,0	34	,487	,487	,0	43	,072	,0	68	,050	,246	,07	77		,456	,077	,197
							Test U	entre A	aene	ofuscus	s et G.	sp3 n1	l=3 n2=	=1						
Var	reIHC	rellC	relLte	relHte		ellte relL				rellB	reIDC			elLpostC		_	ILpreD2		prePc	relLprePi
U α	1,000 ,637	,000 ,157		,000,		,500 ,00 ,000 ,15	00 ,00 57 ,15)00 57	1,000 ,564	,50 ,31		000 157	,000, 157,			,000 ,180		,000 ,157	,000 ,157
	,	,	, ,501	, ,,,,,,,						_,	,,,,,,		'	,.51	.,50		,			,
relLp		LbnD1	relHnD1	relLbnl			relLbnPc	relHnf	_	ILbnPi	relHn		LbnA	relHnA	relLnCau	_	ID:nD1		relLPC	relHPC
	000 157	,000 ,157	,500 ,317		00 57	,500 ,317	,000,		00 57	1,000 ,564	,00	00 57	,000	,500 ,317	,50 ,34	_		1,000 ,564	1,500 1,000	
	1	,	,,,,,,,	, ,,		,	,000	, ,,,		,,,,,,	, , , ,	- 1	,	,0.1	, ,,,,,,,,			,	.,000	, , , , , ,
., 1					1		Test U e					•				-		1		 1
Var	relHC 25,000	relIC 18,000	relLte 22,500	relHte	_	ellte rel	_m relli		,500	relIB	relD	_		elLpost(elLpreD		LprePc	relLprePi
α	,308	,125						174 Z7	,393	,393			000	9,50 ,03		236	5,50 ,01		,034	2,000 ,007
																			1	
relLp	oreA re 7,500	13,000	relHnD1 33,000		D2 000	relHnD2 22,500	relLbnPc 33,000			elLbnPi 3,500			JEDNA ,500	relHn <i>A</i> 28,500			elD:nD1	I-nD2 38,500	relLP0	
	,022	,059	,661		005	,230	,644		06	,003		307	,005	,444		42		,971	,07	
			<u> </u>					I				ı			1				1	
						T	est U ent	re <i>G. at</i>	nkara	nensis (et <i>G. c</i>	allidus								
Var	relHC	rellC	relLte	_				rellm	relLE		IIB	relDO	relD			elLpre[_preD2		
U α	1,500 ,683	,000 ,12			21	1,000 ,317	1,500 ,683	,317	,50 ,22		,500 ,221	,000		000 317	,000,	,00 12,	00 21	,000 ,121		,000 1,50 ,121 ,68
																		·		
relLp		ILbnD1	relHnD			relHnD2	relLbnF		HnPc	relLbn		IHnPi	relLbr			nCaud		:nD1-n		elLPC relHF
	,000	,500	1,00		,000	1,000 ,317	,00		2,000			2,000 1,000		00 21	,500 ,221	,000	_			2,000 ,5 1,000 ,2
	,102	,221	,31	/	, 102	,317	, 12													

						Test U	entre <i>G</i>	ankar	anensis	et G. g	giuris 1	n1=2 n2=	=28					
Var	relHC	rellC	relLte	relHte		relLm	rellm	relLB	rellB	rel	DO	relDIO	relLpostC	relLpr	eD1	relLpreD2	relLprePc	relLprePi
	21,500	3,000	,000			7,000	6,000	17,000	21,00			22,000	,000		,000	,000	,000	,000
α	,571	,034	,017	,266	,374	,063	,064	,352	,55	2 ,	,014	,587	,018	3	,015	,018	,019	,018
roll n	A	l ha D1	rall In D4	rall haD2	relHnD	2 relLb	. Do	II In Do	امط المعا): rall	LI _D D:	rall ba A	۸ ما المع	relLnCa		ralDiaD1 a	D2 relLP	C relHPC
relLp	,000	,000	relHnD1 3,000	relLbnD2 1,000	23,00		500	,000	relLbnl 4,00		HnPi 3,000	relLbnA 10,500	relHnA 10,000		000	relD:nD1-n	000 10,00	
	017	,015	,034	,022	,67		025	,017	,03		,671	,139	,128		019		666 ,13	
		•					•											
						Test	J entre	G. anka	ıranens	is et G	. sp1 n	1=2 n2=	1					
Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relLB	rellB	rell	DO r	elDIO	relLpostO	relLpr	eD1	relLpreD2	relLprePo	relLprePi
U	,500	,000	,000	,500	,000	,000	,000	,000	,00		000	,000	,000		,000	,000	,000	
α	,480	,221	,157	,480	,221	,221	,221	,221	,22	1 ,	221	,157	,157		,221	,221	,221	,221
relLp	oreA re	ILbnD1	relHnD1	relLbnD2	relHn[02 relLb	nPc re	HnPc	relLbnF	i rell	InPi	relLbnA	relHnA	relLnC	:aud	relD:nD1-n	D2 relLP	C relHPC
	,000	,000	1,000	,000		00	000	,000	,00		,500	,000	,000	10.2	,000		000 1,00	
	,221	,221	1,000	,157	,2:	21	221	,221	,22	1	,480	,221	,221		,221	,1	57 1,00	00 ,221
													_					
11	1/10		T ==0 +	1 0.0	10							1=2 n2=		- 	5	4 11	. I 5	
Var	relHC ,000	rellC ,000	relLte ,000	relHte ,000	rellte 3,000	relLm 2,500	rellm 1,000	relLE 1,50		500	relDO ,000	relDIO 2,000		otO rell	preD1_ 000,			
α	,000	,000	,068	,083	1,000	,761	,197			739	,000			068	,083			
relLp		ILbnD1	relHnD1	relLbnD2				elHnPc	relLbi		elHnPi	relLbn/			Caud			
-	,000	,000	,000	,000		i43	,500 ,139	,000		000 543	,739	2,500 ,76			,000,			000 ,000 197 ,076
	,070	,000	,040	,040	,,,	143	,100	,070	,,	743	,100	,70	,,,,	· · ·	,000	, 1	,545 ,	,070
						Test	J entre	G. anka	ıranens	is et G	. sp3 n	1=2 n2=	1					
Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relLB			elDO	relDIO	relLpos	tO rell	preD1	1 relLpreD	2 relLprel	Pc relLprePi
U	,500	,000	,000	,000	,500	1,000	,500	,50		500	,000	1,000	,0	00	,000			,000
α	,480	,221	,157	,221	,480	1,000	,480	,48	0 ,	480	,221	1,000	,1	57	,221	1 ,22	1 ,2	21 ,221
		-		1	1				1			1	1	1		1		
relLp		ILbnD1	relHnD1	relLbnD2	relHnl			HnPc	relLbn		IHnPi	relLbnA		relLn		relD:nD1-r		
	,000	,000	,000 ,157	,000 ,157		00 21	,500 ,480	,000		00 21	,500 ,480	,000 ,221	,500 ,480		,000		000 ,00 157 ,15	00 ,000 57 ,221
	,	,	,	, , , , , ,	,		,	,	,,_		,	,,	, , , , , ,	1	,	,	, , , , , ,	,==:
						Test U	entre (. anka	ranensi	s et G.	sp4 n	1=2 n2=2	26					
Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relLB	rell	3 re	IDO	relDIO	relLpost0) relLp	reD1	relLpreD2	relLpreP	c relLprePi
U	21,500	24,000	,000			21,500	25,000	10,000			,000	13,000	,00	0	,000			
α	,682	,856	,018	,106	,131	,680	,925	,142	,6	78	,015	,199	,01	9	,017	,019	,01	,022
relLp	roA I rol	LbnD1	relHnD1	relLbnD2	relHnD	2 relLb	Do rol	HnPc	relLbnF	Di roll	InPi	relLbnA	relHnA	relLnCa	nud	reID:nD1-nE)2 relLPC	relHPC
	,000	4,000	7,000	3,000	16,00	_	000	,500	14,00		,500	3,000	21,500		000	21,0		
	018	,046	,085	,037	,36		047	,021	,17		,751	,034	,682		029		51 ,410	
		T	1	, ,		Test	U entre	G. call	idus et			=2 n2=28				1	1	
Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relLE			relDO	relDIO	relLpos		preD1			
U α	,863	1,000	17,000 ,347	2,500 ,030	,176	2,500 ,024	8,000 ,092	22,50		000 610	3,000	11,000 ,129		49	9,000			
_ u	,500	,022	,5-7	,000	, , , , ,	,0 <u>4</u> T	,002	,,,,,,	<u> , , , , , , , , , , , , , , , , , , </u>		,020	,120	,,,		,000	,,,,,,,	,00	. , ,000
relLp					relHnD2				ILbnPi	relHnf				elLnCau		D:nD1-nD2	relLPC	relHPC
			21,500	15,000	27,000	18,50			19,500	25,50		8,000	4,500	2,50		23,000	8,500	11,500
,,	391	,140	,581	,290	,932	,40	'I ,	019	,435	,83	oo	,396	,047	,03	∠	,666	,102	,119
						Та	st U ent	re G	ıllidus	ot G er	1 n1-	2 n2-1						
Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relL		ellB	relDC		O relLp	ostO re	elLpre[D1 relLpre	D2 relLpre	Pc relLprePi
U	1,000	,000			,000		,00		000	,000	,00			,000		00 1,0		000 1,000
α	1,000	,221	1,000		,157		,15		000	,221	,22			,157		80 1,0		1,000
		1	1	1		1	1			ı	1	Т	1					
relLp				relLbnD2	relHnD2				elLbnPi 000	relHn				relLnCau	_	elD:nD1-nD2		relHPC
	000 157	,000	,500 ,480	,500 ,480	,000			000 221	,000 ,221	1,0 1,0		,000	,000	,00	21	,000 ,157		,500 ,480
	131	,८८।	,400	,400	, 137	1 1,0	ло _Г	44 1	,221	1,0	00	,८८।	,८८।	,2,	<u> </u>	,15/	1,000	,400
						Te	st U ent	re <i>G. ca</i>	ıllidus (et G. sr	o2 n1=	2 n2=3						
Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relL		ellB	relDC		O relLp	ostO re	elLprel	D1 relLpre	D2 relLpre	Pc relLprePi
U	,000	,000			2,000	_	2,00			1,000	2,50		00 1	,000	2,5			3,000
α	,076	,076	,519	,543	,414	,739	,41	4 ,5	554	,197	,73	,7	39	,182	,70	67 ,3	74 ,7	767 1,000
	_						_										_	

													reID:nD1-		
	relLpreA	relLbnD1	relHnD1	relLbnD2	relHnD2	relLbnPc	relHnPc	relLbnPi	relHnPi	relLbnA	relHnA	relLnCaud	nD2	relLPC	reIHPC
ſ	2,000	1,500	3,000	,000	3,000	3,000	,000	2,000	3,000	2,000	2,000	2,500	2,000	1,500	1,000
ſ	,543	,374	1,000	,053	1,000	1,000	,076	,543	1,000	,543	,543	,767	,543	,374	,236

Test U entre G. callidus et G. sp3 n1=2 n2=1

Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relLB	rellB	relDO	relDIO	relLpostO	relLpreD1	relLpreD2	relLprePc	relLprePi
U	1,000	1,000	,000	,500	1,000	,500	,000	,000	,000	,000	,500	,000	,000	,000	1,000	1,000
α	1,000	1,000	,221	,480	1,000	,480	,157	,221	,221	,221	,480	,157	,221	,221	1,000	1,000

re	elLpreA	relLbnD1	relHnD1	relLbnD2	relHnD2	relLbnPc	relHnPc	relLbnPi	relHnPi	relLbnA	relHnA	relLnCaud	reID:nD1-nD2	relLPC	relHPC
	,000	1,000	1,000	,000	,000	,000	,000	,000	1,000	,000	,000	,000	,000	1,000	1,000
	,157	1,000	1,000	,221	,157	,221	,221	,221	1,000	,221	,221	,221	,157	1,000	1,000

Test U entre G. callidus et G. sp4 n1=2 n2=26

Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relLB	rellB	relDO	relDIO	relLpostO	relLpreD1	relLpreD2	relLprePc	relLprePi
U	25,000	4,000	10,000	8,000	12,000	23,500	16,000	23,500	9,500	17,500	7,000	10,000	3,000	7,000	23,000	25,000
α	,928	,046	,145	,095	,199	,818,	,349	,818,	,130	,397	,062	,146	,035	,086	,785	,927

relLpreA	relLbnD1	relHnD1	relLbnD2	relHnD2	relLbnPc	relHnPc	relLbnPi	relHnPi	relLbnA	relHnA	relLnCaud	reID:nD1-nD2	relLPC	relHPC
,000	21,000	23,500	9,500	21,000	12,000	3,000	16,000	21,000	9,000	11,500	,500	21,000	17,500	24,500
,018	,650	,821	,134	,650	,186	,037	,262	,651	,116	,188	,021	,651	,439	,889

Test U entre G. giuris et G. sp1 n1=28 n2=1

Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relLB	rellB	relDO	relDIO	relLpostO	relLpreD1	relLpreD2	relLprePc	relLprePi
U	7,500	5,500	8,000	13,500	7,000	3,000	4,500	11,000	2,500	5,500	2,500	11,500	8,000	10,500	11,500	13,500
α	,413	,299	,458	,951	,396	,159	,249	,714	,161	,279	,140	,760	,447	,668	,762	,951

relLpreA	relLbnD1	relHnD1	relLbnD2	relHnD2	relLbnPc	relHnPc	relLbnPi	relHnPi	relLbnA	relHnA	relLnCaud	reID:nD1-nD2	relLPC	relHPC
4,500	7,500	1,500	4,500	,000	7,000	11,500	3,000	8,500	8,500	14,000	7,500	8,500	5,000	11,500
,243	,413	,128	,253	,087	,368	,759	,151	,503	,502	1,000	,432	,491	,276	,730

Test U entre G. giuris et G. sp2 n1=28 n2=3

Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relLB	rellB	relDO	relDIO	relLpostO	relLpreD1	relLpreD2	relLprePc	relLprePi
U	5,000	29,000	13,000	9,500	30,000	4,500	23,000	40,500	34,500	3,000	22,000	8,500	28,500	24,000	17,500	22,500
α	,010	,371	,046	,026	,415	,008	,198	,918	,608	,006	,150	,023	,348	,220	,098	,185

relLpreA	relLbnD1	relHnD1	relLbnD2	relHnD2	relLbnPc	relHnPc	relLbnPi	relHnPi	relLbnA	relHnA	relLnCaud	reID:nD1-nD2	relLPC	relHPC
23,500	42,000	9,000	34,500	33,000	32,500	41,000	19,500	37,500	19,500	14,000	23,000	30,500	23,500	36,500
,206	1,000	,025	,671	,539	,500	.945	,100	,758	,126	,057	,200	,421	,211	,684

Test U entre G. giuris et G. sp3 n1=28 n2=1

Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relLB	rellB	relDO	relDIO	relLpostO	relLpreD1	relLpreD2	relLprePc	relLprePi
U	7,500	,500	1,500	2,500	6,000	2,000	2,000	6,500	7,500	12,500	11,000	9,500	11,000	1,000	11,500	7,000
α	,413	,099	,124	,158	,331	,125	,145	,362	,428	,847	,698	,582	,706	,112	,762	,393

relLpreA	relLbnD1	relHnD1	relLbnD2	relHnD2	relLbnPc	relHnPc	relLbnPi	relHnPi	relLbnA	relHnA	relLnCaud	reID:nD1-nD2	relLPC	relHPC
,500	,500	4,500	11,500	5,000	2,500	10,000	3,000	13,500	2,500	6,500	7,500	8,500	2,000	1,500
,097	,092	,247	,800	,271	,143	,622	,151	,951	,161	,362	,432	,491	,147	,092

Test U entre G. giuris et G. sp4 n1=28 n2=26

Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relLB	rellB	relDO	relDIO	relLpostO	relLpreD1	relLpreD2	relLprePc	relLprePi
U	359,500	126,000	229,500	236,000	147,500	74,500	114,000	323,500	251,000	107,500	280,500	351,000	188,500	93,500	337,500	349,500
α	,936	,000	,018	,023	,000	,000	,000	,473	,046	,000	,115	,818,	,002	,000	,641	,797

relLpreA	relLbnD1	relHnD1	relLbnD2	relHnD2	relLbnPc	relHnPc	relLbnPi	relHnPi	relLbnA	relHnA	relLnCaud	reID:nD1-nD2	relLPC	relHPC
35,000	222,500	173,000	298,500	277,000	264,000	321,000	147,500	292,000	331,000	178,500	230,500	340,500	199,500	117,000
,000	,012	,001	,341	,126	,068	,447	,000	,205	,559	,001	,019	,677	,004	,000

Test U entre G. sp1 et G. sp2 n1=1 n2=3

Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relLB	rellB	relDO	relDIO	relLpostO	relLpreD1	relLpreD2	relLprePc	relLprePi
U	,000	,000	,500	,000	,000	,000	,000	1,000	,000	,000	1,000	,000	1,000	1,000	,500	1,000
α	,157	,157	,317	,180	,157	,157	,157	,564	,157	,157	,637	,157	,655	,655	,346	,655

relLpreA	relLbnD1	relHnD1	relLbnD2	relHnD2	relLbnPc	relHnPc	relLbnPi	relHnPi	relLbnA	relHnA	relLnCaud	reID:nD1-nD2	relLPC	relHPC
,500	1,000	,000	,000	,000	1,500	1,000	,000	,500	,000	,000	,500	,500	,500	1,000
,317	,655	,083	,083	,180	1,000	,637	,180	,317	,180	,180	,346	,317	,346	,637

Test U entre G. sp1 et G. sp3 n1=1 n2=3

Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relLB	rellB	relDO	relDIO	relLpostO	relLpreD1	relLpreD2	relLprePc	relLprePi
U	,500	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,500	,000
α	1,000	,317	,317	,317	,317	,317	,317	,317	,317	,317	,317	,317	,317	,317	1,000	,317

relLpreA	relLbnD1	relHnD1	relLbnD2	relHnD2	relLbnPc	relHnPc	relLbnPi	relHnPi	relLbnA	relHnA	relLnCaud	reID:nD1-nD2	relLPC	relHPC
,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,500	,000	,000	,000	,500	,500	,000	,000
,317	,317	,317	,317	,317	,317	,317	1,000	,317	,317	,317	1,000	1,000	,317	,317

Test U entre G. sp1 et G. sp4 n1=1 n2=26

Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relLB	rellB	relDO	relDIO	relLpostO	relLpreD1	relLpreD2	relLprePc	relLprePi
U	10,000	,000	4,000	7,000	,500	,000	,000	11,500	,500	,000	2,000	10,500	2,500	1,500	7,500	12,000
α	,694	,090	,239	,424	,099	,087	,082	,842	,099	,065	,117	,743	,164	,134	,468	,894

relLpreA	relLbnD1	relHnD1	relLbnD2	relHnD2	relLbnPc	relHnPc	relLbnPi	relHnPi	relLbnA	relHnA	relLnCaud	reID:nD1-nD2	relLPC	relHPC
2,000	4,500	3,500	2,500	,000	4,000	12,500	,500	12,000	6,000	3,000	12,000	10,500	8,500	4,500
,149	,267	,216	,170	,090	,221	,948	,046	,896	,347	,191	,896	,744	,554	,252

Test U entre G. sp2 et G. sp3 n1=3 n2=1

Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relLB	rellB	relDO	relDIO	relLpostO	relLpreD1	relLpreD2	relLprePc	relLprePi
U	,000	,000	,000	1,500	1,000	1,000	,000	,500	,500	,000	1,000	,000	1,000	,000	,500	,500
α	,157	,157	,157	1,000	,564	,564	,157	,317	,317	,157	,564	,157	,655	,180	,346	,346

relLpreA	relLbnD1	relHnD1	relLbnD2	relHnD2	relLbnPc	relHnPc	relLbnPi	relHnPi	relLbnA	relHnA	relLnCaud	reID:nD1-nD2	relLPC	relHPC
,000	,000	,000	1,500	,000	,500	1,000	,000	1,000	,000	1,000	,500	,500	,000	,500
,157	,180	,083	1,000	,180	,346	,564	,180	,564	,180	,655	,346	,317	,180	,317

Test U entre G. sp2 et G. sp4 n1=3 n2=26

									_	_						
Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relLB	rellB	relDO	relDIO	relLpostO	relLpreD1	relLpreD2	relLprePc	relLprePi
U	6,500	17,500	9,000	22,500	14,000	38,500	18,000	32,000	28,500	21,500	13,500	9,000	21,000	6,500	19,000	24,000
α	.018	,118	,029	,221	,067	,970	,116	,603	,436	,166	,045	,029	,186	,018	,143	,270

relLpreA	relLbnD1	relHnD1	relLbnD2	relHnD2	relLbnPc	relHnPc	relLbnPi	relHnPi	relLbnA	relHnA	relLnCaud	reID:nD1-nD2	relLPC	relHPC
2,000	24,500	19,500	39,000	37,500	25,000	36,000	37,500	31,000	9,000	29,500	12,500	30,500	33,500	13,500
,007	,290	,156	1,000	,913	,291	,826	,895	,560	,027	,489	,054	,537	,687	,058

Test U entre G. sp3 et G. sp4 n1=1 n2=26

Var	relHC	rellC	relLte	relHte	rellte	relLm	rellm	relLB	rellB	relDO	relDIO	relLpostO	relLpreD1	relLpreD2	relLprePc	relLprePi
U	10,000	1,000	8,500	8,000	6,000	11,000	9,000	3,000	11,500	2,500	6,500	9,000	6,500	11,500	7,500	5,000
α	,694	,117	,554	,503	,355	,791	,589	,187	,842	,135	,352	,601	,388	,844	,468	,289

relLpi	eA relLbnD	1 relHnD1	relLbnD2	relHnD2	relLbnPc	relHnPc	relLbnPi	relHnPi	relLbnA	relHnA	relLnCaud	relD:nD1-nD2	relLPC	relHPC
12,0	00 6,00	0 11,000	13,000	1,500	5,000	9,000	,500	8,500	1,000	12,500	12,000	10,500	4,000	12,500
,8	96 ,36	0 ,794	1,000	,133	,273	,601	,046	,557	,110	,948	,896	,744	,239	,946

ANNEXE IX: RESULTATS ACP

KMO and Bartlett's Test							
Kaiser-Meyer-Olkin Meass	,920						
	Approx. Chi-Square	8929,090					
Bartlett's Test of Sphericity	df	703					
	Sig.	,000					

Variance totale expliquée

	In	itial Eigenval	ues	Extra	ction Sums of Loadings		Rotation Sums of Squared Loadings			
Component	Total	% of Variance	Cumulative %	Total	% of Variance	Cumulative %	Total	% of Variance	Cumulative %	
1	32,807	86,334	86,334	32,807	86,334	86,334	29,767	78,333	78,333	
2	1,352	3,559	89,893	1,352	3,559	89,893	3,106	8,173	86,506	
3	1,118	2,941	92,834	1,118	2,941	92,834	2,404	6,327	92,834	
4	,891	2,345	95,179							
5	,498	1,311	96,490							
6	,403	1,061	97,551							
7	,165	,434	97,985							
8	,151	,396	98,381							
9	,097	,255	98,636							
10	,089	,235	98,872							
11	,088	,232	99,104							
12	,063	,166	99,270							
13	,043	,114	99,384							
14	,034	,089	99,473							
15	,030	,078	99,552							
16	,028	,073	99,625							
17	,023	,061	99,686							
18	,020	,053	99,739							
19	,015	,040	99,779							
20	,013	,035	99,814							
21	,011	,028	99,842							
22	,009	,025	99,866							
23	,009	,024	99,890							
24	,008	,022	99,912							
25	,007	,019	99,931							
26	,007	,018	99,948							
27	,005	,014	99,962							
28	,004	,011	99,973							
29	,003	,009	99,982							
30	,003	,007	99,989							
31	,002	,005	99,994							
32	,001	,003	99,997							
33	,001	,002	99,998							
34	,000	,001	99,999							
35	,000	,001	100,000							
36	,000	,000	100,000							
37	,000	,000	100,000							
38	,000	,000	100,000							

Matrice des composantes

	Component						
	1	2	3				
HC	,965	,195	,123				
late	,963	,183	,164				
LpreA	,961	,197	,181				
LpreD1	,961	,197	,176				
LpreD2	,960	,210	,174				
Lote	,957	,178	,208				
HnPi	,956	,177	,188				
laC	,956	,198	,154				
LoS	,956	,212	,195				
LbnPc	,956	,199	,174				
Hte	,955	,216	,141				
laB	,954	,189	,174				
LoT	,954	,220	,198				
LbnPi	,953	,240	,121				
LpostO	,953	,176	,193				
HPC	,952	,246	,146				
lam	,952	,170	,194				
LprePi	,952	,194	,212				
LprePc	,951	,203	,202				
HnPc	,946	,192	,230				
LIO	,945	,216	,025				
LbnD2	,944	,258	,145				
Lom	,934	,171	,217				
HnD2	,933	,222	,182				
D:bnD1-bnD2	,929	,206	,114				
LnCaud	,927	,240	,205				
LoB	,924	,234	,184				
LbnD1	,923	,242	,211				
LPC	,923	,196	,238				
HnA	,905	,253	,186				
LbnA	,904	,333	,086				
HnD1	,902	,257	,247				
DO	,897	,184	,211				
Anal	,113	,844	-,108				
Caudal	,374	,758	,059				
Pectoral	,479	,528	,393				
Dorsal2	,163	,094	,807				
Dorsal1	,167	-,100	,706				

RESUME

Une étude sur la systématique phylogénétique et morphologique des espèces de poissons de la famille des Gobiidae et Gobionellidae a été menée dans la partie septentrionale de Madagascar. Les collectes des données sur le terrain ont été menées entre 13 mai 2011 et 07 août 2011, dans différents sites le long de trois Routes Nationales (Maevatanana-Ambilobe-Sambava). La méthode de capture utilisée a été la pêche électrique. Soixante six spécimens repartis en deux genres (Awaous et Glossogobius) ont été examinés. Ces spécimens ont été capturés dans les 35 sites inventoriés dans cette étude. Les travaux de laboratoire ont été réalisés en deux phases. La première, menée en 2012 et 2013, se rapporte au séquençage d'ADN obtenue par les tissus des individus capturés; la deuxième, conduite en 2014 et le début de l'année 2015, consiste à l'analyse des séguences d'ADN CO1 acquises et les études morphologiques. L'analyse phylogénétique a permis de montrer que les spécimens étudiés appartiennent à (1) l'espèce Awaous aeneofuscus de la famille des Gobionellidae et (2) trois espèces du genre Glossogobius (G. ankaranensis, G. callidus et G. giuris) ainsi que (3) quatre nouvelles espèces du même genre (G. sp1, G. sp2, G. sp3 et G. sp4) de la famille des Gobiidae. A l'état actuel des travaux de recherche, la différenciation morphologique de ces différentes espèces n'est pas résolue, mais la distinction des deux familles est évidente. La discrimination de l'espèce G. ankaranensis par rapport aux autres espèces du genre Glossogobius est aussi évidente, mais les autres espèces restantes forment un groupe morphologiquement très proche. Des études biogéographiques et écologiques de ces deux familles méritent d'être approfondies.

ABSTRACT

A study on phylogenetic and morphological systematic of species of fishes in the family Gobiidae and Gobionellidae was conducted in the northern part of Madagascar. Data collections in the field were conducted between may 13, 2011 and August 7, 2011, at different sites along three National Roads (Maevatanana-Ambilobe-Sambaya). The method of capture was electrical fishing. Sixty-six specimens classified in two genera (Awaous and Glossogobius) were examined. These specimens were collected in 35 sites inventoried in this study. Laboratory work was conducted in two phases. The first phase, was in 2012 and 2013, refers to DNA sequencing from the tissue samples of captured fishes. The second phase, conducted in 2014 and in the beginning of the year 2015, consists on the analysis of the DNA CO1 sequences and on the morphological studies of the specimens. Phylogenetic analysis shows that the specimens belong (1) to Awaous aeneofuscus in the family Gobionellidae, (2) to three species of Glossogobius (G. ankaranensis, G. Callidus and G. giuris) and (3) to four new species of this same genus (G. sp1, G. sp2, G. Sp3 and G.sp4) of the family Gobiidae. At the actual state of research, the morphological differentiation of these species is not resolved. Only the distinction of two families is evident. The discrimination of the specie G. ankaranensis in relation to the genus of Glossogobius is also evident, but the remains of the different species of this genus forming a group morphological similar. Biogeographical and ecological studies of these two families merit further examination.

Encadreur: Professeur Noromalala RAMINOSOA RASOAMAMPIONONA, Co-Encadreur: Docteur Roger Daniel

RANDRIANIAINA

Impétrant:

Nom et prénom : Nivonirina Sitraka Tiantsoa

ANDRIHERY

Adresse: Logt 224, Cité civil Ambohipo

Antananarivo

Tel: +26134 03 138 44

E-mail: sitraka and riso a @gmail.com