

Différenciation génétique de plusieurs populations de *Sarotherodon melanotheron* et *Tilapia guineensis* de Côte d'Ivoire, du Sénégal et de Gambie

L. POUYAUD

J.F. AGNESE

*Laboratoire de génétique
Centre de recherches océanologiques
BP V 18, Abidjan
Côte d'Ivoire*

POUYAUD, L. et J.F. AGNESE. 1996. Différenciation génétique de plusieurs populations de *Sarotherodon melanotheron* et *Tilapia guineensis* de Côte d'Ivoire, du Sénégal et de Gambie, p. 408-416. In R.S.V. Pullin, J. Lazard, M. Legendre, J.B. Amon Kothias et D. Pauly (éds.) Le Troisième Symposium International sur le Tilapia en Aquaculture. ICLARM Conf. Proc. 41, 630 p.

Résumé

Le polymorphisme des protéines enzymatiques a été étudié chez 12 populations de Côte d'Ivoire du Sénégal, et de Gambie, de *Tilapia guineensis* (238 individus) et sept populations de *Sarotherodon melanotheron* (221 individus). Parmi les 28 locus représentant 15 systèmes enzymatiques, 17 se sont révélés polymorphes chez *T. guineensis* et 11 chez *S. melanotheron*. Chez les deux espèces, les populations du Sénégal sont nettement différenciées des populations de la Côte d'Ivoire. Au sein de chacun de ces deux groupes, chaque population est nettement individualisée. L'importance du polymorphisme observé chez les populations de ces deux espèces permet d'envisager leur utilisation dans des programmes d'amélioration génétique par sélection ou par croisements interspécifiques.

Introduction

Sarotherodon melanotheron et *Tilapia guineensis* sont deux espèces de tilapia lagunaires que l'on rencontre le long de la zone côtière de l'Afrique de l'Ouest, du Sénégal au Congo. Ils peuvent vivre en eau douce ou salée ayant parfois une salinité de 100 ‰. *S. melanotheron* est principalement phytophage. Il est utilisé en Côte d'Ivoire dans les élevages en acadja enclos. Ces deux espèces, du fait de leurs grandes capacités de résistance à la salinité, pourraient être utilisées dans des croisements avec d'autres espèces possédant un fort taux de croissance mais une mauvaise tolérance à la salinité comme *Oreochromis niloticus*.

Le but de cette étude est d'apporter des connaissances sur le polymorphisme

génétique de ces deux espèces afin d'augmenter leurs performances en aquaculture et de les utiliser dans des programmes de croisements interspécifiques.

Matériel et méthodes

Quatre cent cinquante neuf individus provenant de 19 populations ont été étudiés. Les points d'échantillonnages sont indiqués sur les cartes de la figure 1. Noter que tous les sites d'échantillonnage pour la Sénégalie se trouvent au Sénégal sauf Banjul qui se trouve en Gambie.

Après leur capture, les spécimens ont été conservés quelques heures dans la glace puis disséqués au laboratoire. Un oeil ainsi qu'un morceau (environ 1 cm³) de muscle et de foie ont été prélevés

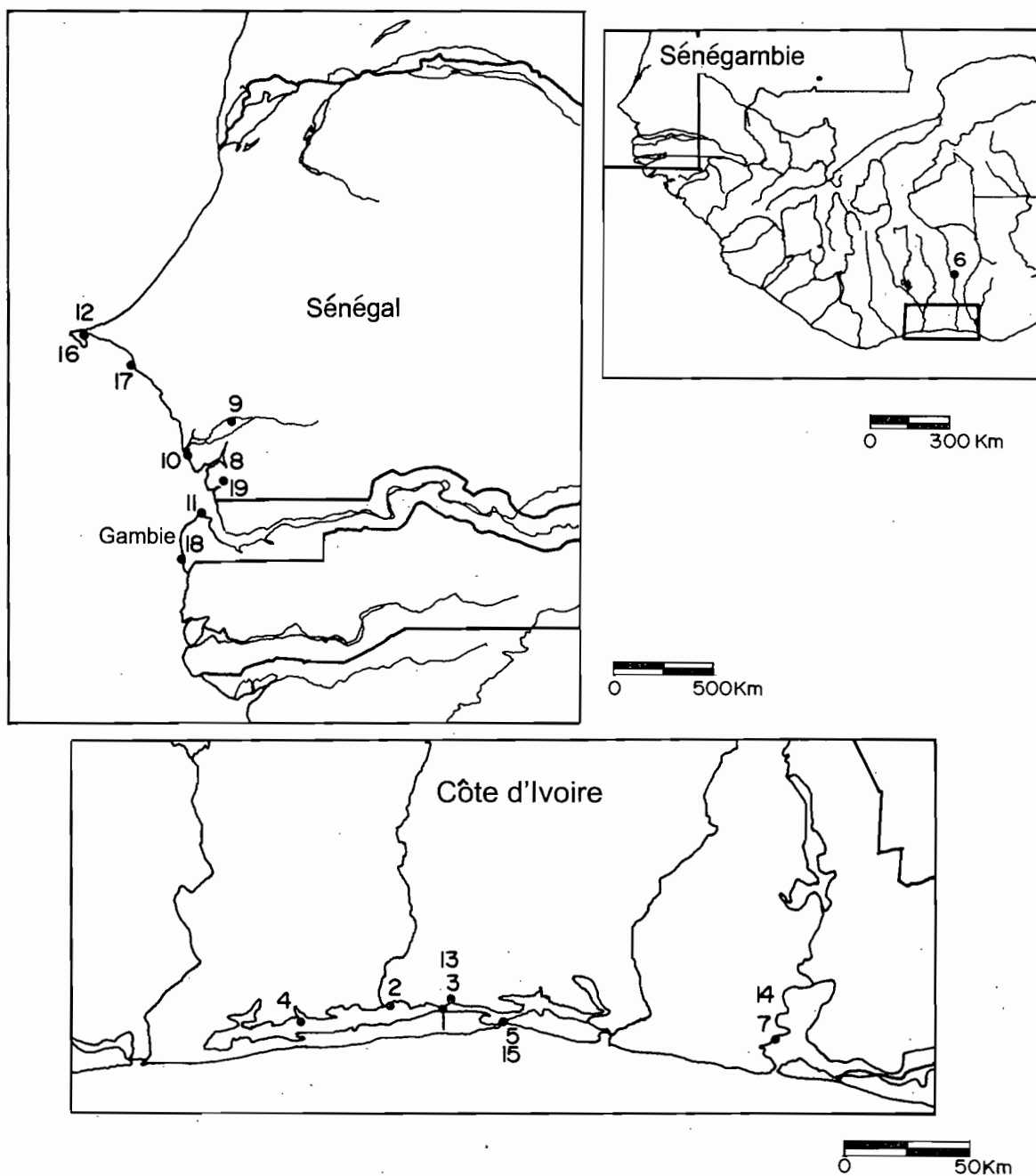


Fig. 1. Localisation des points d'échantillonnage. Pour *Tilapia guineensis*, en Côte d'Ivoire : (1) Adiapoté, (2) Layo, (3) Adiopodoumé, (4) Toupah, (5) Biétry, (6) Pont d'Abengourou et (7) Anga ; en Sénégambie : (8) Missirah, (9) Foundiougne, (10) Djiffer, (11) Banjul et (12) Pikine. Pour *Sarotherodon melanotheron*, en Côte d'Ivoire : (13) Adiopodoumé, (14) Anga et (15) Biétry ; en Sénégambie : (16) Dakar, (17) Somone, (18) Banjul et (19) Missirah.

sur chaque individu. Chaque prélèvement a été conservé dans l'azote liquide jusqu'à son analyse.

Les techniques utilisées pour les électrophorèses enzymatiques sur gel d'amidon ont été réalisées selon les protocoles de Pasteur et coll. (1988), et McAndrew et Majumdar (1983).

Dans le tableau 1 sont indiqués les systèmes enzymatiques révélés, les tampons utilisés et les organes dans lesquels sont exprimés les différents locus. La nomenclature adoptée est celle proposée par Shaklee et coll. (1989).

Les données électrophorétiques ont été traitées par le programme BIOSYS 1 de Swofford (1989). L'indice de distance utilisé est celui de Nei (1978).

Résultats et discussion

Les tableaux 2 et 3 présentent les fréquences alléliques et les taux d'hétérozygotie calculés pour les différentes populations analysées.

En ce qui concerne *T. guineensis*, les taux d'hétérozygotie observés varient entre 0,015 (Lac Pikine, 12) et 0,132 (Adiapoté, 1). Dans l'ensemble, ils sont comparables aux valeurs trouvées chez d'autres espèces de tilapia dans des études précédentes (McAndrew et Majumdar, 1983 ; Basiao et Taniguchi, 1984).

Très peu d'écarts significatifs ont été relevés entre les fréquences alléliques observées et celles attendues sous l'hypothèse de l'équilibre de Hardy Weinberg. Ces populations peuvent être considérées comme panmictiques.

Sur le dendrogramme de la figure 2, obtenu à partir des distances génétiques de Nei (1978) (Tableau 4), on observe le regroupement des populations des lagunes de Côte d'Ivoire et celui des lagunes de Sénégal. Seules deux populations se trouvent rejetées en

dehors de ces groupes : celle de Pikine (12) et celle du pont d'Abengourou (6). Ces deux populations sont caractérisées par les plus faibles taux d'hétérozygotie (0,015 pour la population de Pikine et 0,019 pour celle de pont d'Abengourou). Ces faibles valeurs de H expliquent en partie les plus grandes distances génétiques observées entre ces deux populations et les groupes géographiques auxquels elles appartiennent.

La population de Pikine a été capturée dans une mare alimentée par la nappe phréatique de la proche banlieue de Dakar. En période d'étiage, la surface et le volume disponible pour les poissons diminuent très fortement (moins d'un mètre de profondeur pour un kilomètre carré de surface). La prédation par les oiseaux et par les humains est alors importante.

En fin de période d'étiage, la taille de la population doit être faible. De tels goulots d'étranglement réguliers peuvent expliquer le très faible taux de polymorphisme observé dans cette population.

La population du pont d'Abengourou possède deux allèles diagnostiques (*LDH-1 B* et *LDH-3 C*), c'est-à-dire qui lui sont propres et que l'on ne retrouve pas dans les populations potentiellement sympatriques de la lagune Ebrié : Adiapoté (1), Layo (2), Adiopodoumé (3), Toupah (4), et Biétry (5). Une barrière au flux génique existe entre cette population et les populations avales du bassin de la Comoé. Les populations du Sénégal semblent bien différenciées les unes des autres souvent par plusieurs allèles diagnostiques : *FBP-1 D* et *PGM C* pour la population de Pikine, *AAT-2 E* (Foundiougne, 9 et Banjul, 11), *EST-4 D* (Missirah, 8 ; Foundiougne, 9 ; et Pikine, 12) *FH-1 D* (Missirah, 8 ; Foundiougne, 9 ; et Banjul, 11), *PGI-2 F* (Missirah, 8 ; Foundiougne, 9 ; Djiffer, 10 ; et Banjul, 11) et *PGM-1 B* (Missirah, 8 et Banjul, 11).

Tableau 1. Systèmes enzymatiques, organes (F=foie ; M=muscle ; et O=oeil) et tampons utilisés lors de cette analyse. Les systèmes ont été codés selon les recommandations de Shaklee et coll. (1989), les tampons sont ceux de McAndrew et Majumdar (1983), Basio et Taniguchi (1984), et Pasteur et coll. (1988).

Systeme	N° enzyme	Locus	Tissu	Tampon
AAT	2.6.1.1	<i>AAT-1</i>	F M O	TC 6, 7
		<i>AAT-2</i>	F O	TC 6, 7
		<i>AAT-3</i>	M O	TC 6, 7
ADH	1.1.1.1	<i>ADH-1</i>	F	MC 2
AK	2.7.4.3	<i>AK-1</i>	M	MC 2
ALP	3.1.3.1	<i>ALP-1</i>	F	TC 6, 7
CK	2.7.3.2	<i>CK-1</i>	M O	MC 2
		<i>CK-2</i>	O	MC 2
EST	3.1.1.-	<i>EST-1</i>	F	POULIK 1/2
		<i>EST-2</i>	O	RW, TEB 8, 6
		<i>EST-3</i>	O	TEB 8, 6
		<i>EST-4</i>	F	POULIK 1/2
FBP	3.1.3.11	<i>FBP-1</i>	M	MC 2
		<i>FBP-2</i>	F	MC 2
FH	4.2.1.2	<i>FH-1</i>	M	MC 2
GPI	5.3.1.9	<i>GPI-1</i>	M O	RW
		<i>GPI-2</i>	F O	RW
IDHP	1.1.1.42	<i>IDHP-1</i>	F	MC 2
		<i>IDHP-2</i>	M	MC 2
LDH	1.1.1.27	<i>LDH-1</i>	M O	MC 2
		<i>LDH-2</i>	F M O	MC 2
		<i>LDH-3</i>	O	MC 2
MDH	1.1.1.37	<i>MDH-1</i>	M O	MC 2
		<i>MDH-2</i>	F M O	MC 2
PGM		<i>PGM-1</i>	M	TEB 8, 6
PROT		<i>PROT-1</i>	M	MC 2
		<i>PROT-2</i>	M	MC 2
SOD	1.15.1.1	<i>SOD-1</i>	F	MC 2

Tableau 2. Fréquences géniques observées aux locus polymorphes et tailles des échantillons étudiés (N) de *Tilapia guineensis*. Liste des stations, en Côte d'Ivoire : (1) Adiapoté, (2) Layo, (3) Adiopodoumé, (4) Toupah, (5) Biétry, (6) Pont d'Abengourou et (7) Ànga ; en Sénégal : (8) Missirah, (9) Foundiougne, (10) Djiffèr, (11) Banjul (Gambie) et (12) Pikine. Les locus *AAT-1*, *CK-1*, *CK-2*, *FBP-2*, *GPI-2*, *IDHP-2*, *PROT-2* et *SOD* sont monomorphes pour le même allele dans les échantillons.

Populations (N)		1 (7)	2 (10)	3 (10)	4 (18)	5 (13)	6 (19)	7 (47)	8 (14)	9 (33)	10 (3)	11 (34)	12 (30)
Locus	Alleles												
<i>AAT-2</i>	A	0,79	0,85	0,90	0,86	0,81	0,00	0,97	0,32	0,42	0,83	0,47	0,05
	B	,21	0,15	0,10	0,14	0,19	1,00	0,03	0,68	0,56	0,17	0,51	0,95
	E	-	-	-	-	-	-	-	-	0,02	-	0,02	-
<i>AAT-3</i>	A	1,00	0,94	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,97	1,00
	D	-	,06	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03	-
<i>ADH</i>	A	0,64	0,45	0,44	0,61	0,50	-	0,89	1,00	0,91	1,00	1,00	0,92
	D	0,36	0,55	0,56	0,39	0,50	1,00	0,11	-	0,09	-	-	0,08
<i>AK</i>	A	1,00	1,00	1,00	0,94	1,00	1,00	0,96	1,00	1,00	1,0	1,00	1,00
	B	-	-	-	0,06	-	-	0,04	-	-	-	-	-
<i>ALP</i>	A	1,00	1,00	0,95	1,00	1,00	1,00	0,93	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
	D	-	-	0,05	-	-	-	0,07	-	-	-	-	-
<i>EST-1</i>	A	0,21	0,65	0,55	0,50	0,45	-	0,89	-	-	-	-	-
	B	-	-	-	-	-	0,36	-	0,25	0,03	0,17	0,22	0,07
	D	-	-	-	-	-	0,64	0,02	0,75	0,97	0,83	0,78	0,93
	E	0,79	0,35	0,45	0,50	0,55	-	0,09	-	-	-	-	-
<i>EST-4</i>	A	1,00	0,90	1,00	0,92	1,00	1,00	0,95	0,75	0,97	1,00	1,00	0,97
	C	-	0,10	-	0,08	-	-	0,05	-	-	-	-	0,02
	D	-	-	-	-	-	-	-	0,25	0,03	-	-	0,01
<i>FBP-1</i>	A	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	-
	D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,00
<i>FH</i>	A	0,50	0,80	0,70	0,93	0,50	1,00	0,89	0,86	0,97	1,00	0,75	1,00
	D	-	-	-	-	-	-	-	0,14	0,03	-	0,25	-
	E	0,50	0,20	0,30	0,07	0,50	-	0,11	-	-	-	-	-
<i>GPI-2</i>	A	1,00	1,00	1,00	1,00	0,69	-	0,99	0,64	0,50	0,17	0,63	1,00
	C	-	-	-	-	-	-	0,11	-	-	-	-	-
	F	-	-	-	-	-	-	-	0,36	0,50	0,83	0,37	-
	H	-	-	-	-	0,31	1,00	-	-	-	-	-	-
<i>IDHP-1</i>	A	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,94	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
	E	-	-	-	-	-	-	0,06	-	-	-	-	-
<i>LDH-1</i>	A	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	-	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
	B	-	-	-	-	-	1,00	-	-	-	-	-	-
<i>LDH-3</i>	A	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	-	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
	C	-	-	-	-	-	1,00	-	-	-	-	-	-
<i>MDH-1</i>	A	0,93	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
	B	0,07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>MDH-2</i>	A	0,57	0,85	0,75	0,75	0,83	1,00	0,97	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
	B	0,14	0,15	0,12	0,25	0,12	-	0,02	-	-	-	-	-
	C	0,29	-	0,13	-	0,05	-	0,01	-	-	-	-	-
<i>PGM</i>	A	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,99	0,38	1,00	1,00	0,19	-
	B	-	-	-	-	-	-	-	0,62	-	-	0,81	-
	C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,00
	G	-	-	-	-	-	-	0,11	-	-	-	-	-
<i>PROT-1</i>	A	0,50	0,75	-	0,42	0,55	-	0,30	0,96	-	0,17	0,17	-
	C	-	0,20	0,03	0,05	1,00	-	-	0,14	-	0,05	-	-
	D	0,29	-	0,80	0,50	0,25	-	0,68	0,04	0,86	0,83	0,78	1,00
	F	0,21	0,25	-	0,05	0,15	-	0,02	-	-	-	-	-
	H	0,132	0,086	0,080	0,089	0,127	0,019	0,048	0,101	0,059	0,051	0,077	0,015

Tableau 3. Fréquences géniques observées aux locus polymorphes et tailles des échantillons étudiés (N) de *Sarotherodon melanotheron*. Liste des stations, en Côte d'Ivoire : (13) Adiopodoumé, (14) Anga et (15) Biétry ; en Sénégal : (16) Dakar, (17) Somone, (18) Banjul et (19) Missirah. Les locus *AAT-1*, *AK*, *FBP-2*, *CK-1*, *CK-2*, *EST-2*, *EST-3*, *GPI-1*, *IDHP-1*, *LDH-1*, *LDH-2*, *LDH-3*, *MDH-1*, *MDH-2*, *PROT-2* et *SOD* sont monomorphes pour le même allèle dans toutes les populations.

Populations (N)		13 (13)	14 (40)	15 (44)	16 (27)	17 (29)	18 (32)	19 (36)
Locus	Alleles							
<i>AAT-2</i>	A	-	-	-	1,00	0,95	0,97	0,97
	B	1,00	1,00	1,00	-	0,05	0,03	0,03
<i>AAT-3</i>	A	-	-	-	0,50	0,10	0,03	0,07
	B	1,00	0,81	1,00	0,50	0,90	0,97	0,93
	C	-	0,19	-	-	-	-	-
<i>ADH</i>	A	-	0,01	0,04	-	-	0,05	0,18
	B	1,00	0,99	0,96	1,00	1,00	0,95	0,82
<i>ALP</i>	A	1,00	1,00	1,00	0,35	0,55	0,56	0,51
	B	-	-	-	0,65	0,45	0,44	0,49
<i>EST-1</i>	A	0,11	0,89	0,40	0,35	0,02	0,53	0,21
	B	0,89	0,11	0,60	0,65	0,98	0,47	0,79
<i>FBP-1</i>	A	-	-	-	-	0,14	-	-
	B	1,00	1,00	1,00	1,00	0,86	1,00	1,00
<i>FH</i>	A	1,00	1,00	0,11	1,00	1,00	1,00	1,00
	B	-	-	0,89	-	-	-	-
<i>GPI-2</i>	B	0,04	0,03	0,07	1,00	1,00	0,95	1,00
	C	0,96	0,86	0,93	-	-	-	-
	D	-	-	-	-	-	0,05	-
	E	-	0,11	-	-	-	-	-
<i>IDHP-2</i>	A	-	-	-	-	-	-	0,07
	B	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,93
<i>PGM</i>	B	1,00	1,00	1,00	1,00	0,90	1,00	1,00
	C	-	-	-	-	0,10	-	-
	D	-	-	-	-	-	-	-
<i>PROT-1</i>	A	0,35	0,03	-	0,40	0,0	0,09	0,01
	B	0,58	0,89	0,99	0,52	0,90	0,89	0,18
	C	0,07	0,08	0,01	0,06	-	0,02	0,81
	D	-	-	-	0,02	-	-	-
	H	0,020	0,032	0,024	0,067	0,049	0,054	0,063

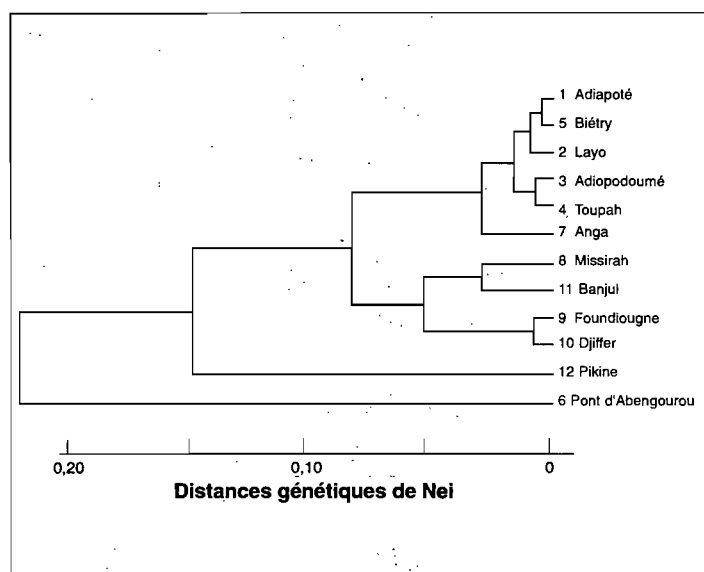


Fig. 2. Dendrogramme montrant les relations génétiques entre les différentes populations de *Tilapia guineensis*, obtenu à partir de la matrice de distances de Nei (1978) (Tableau 4), avec le programme BIOSYS 1 de Swofford (1989).

Tableau 4. Distances génétiques de Nei (1978) entre les différentes populations de *Tilapia guineensis*, obtenues à partir des fréquences alléliques (cf. Tableau 2), en utilisant le programme BIOSYS 1 de Swofford (1989).

Populations	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1 ADIAPOTE	-										
2 LAYO	0,987	-									
3 ADIODOUME	0,985	0,977	-								
4 TOUPAH	0,990	0,993	0,994	-							
5 BIETRY	0,997	0,994	0,995	0,999	-						
6 ABENGOUROU	0,770	0,785	0,788	0,782	0,805	-					
7 ANGA	0,964	0,976	0,983	0,988	0,970	0,753	-				
8 MISSIRAH	0,918	0,927	0,891	0,923	0,921	0,786	0,913	-			
9 FOUNDIUGNE	0,923	0,914	0,929	0,940	0,926	0,816	0,940	0,947	-		
10 DJIFFER	0,920	0,914	0,933	0,939	0,927	0,787	0,943	0,941	0,992	-	
11 BANJUL	0,911	0,901	0,918	0,923	0,911	0,777	0,925	0,972	0,968	0,961	-
12 PIKINE	0,833	0,822	0,848	0,850	0,829	0,729	0,850	0,880	0,904	0,871	0,908

En ce qui concerne les populations de *S. melanothron*, les taux d'hétérozygotie observés varient de 0,035 (Anga, 15) à 0,071 (Dakar, 16). Aucun écart significatif n'a été mis en évidence entre les fréquences alléliques observées et celles attendues sous l'hypothèse de l'équilibre de Hardy Weinberg.

Sur le dendrogramme de la figure 3 réalisé à partir des distances de Nei (1978) (Tableau 5), on observe le regroupement des populations de la Côte d'Ivoire et celui des populations de Sénégal. Dans le groupe ivoirien, on remarque le regroupement des deux populations de la lagune Ebrié, Adiopodoumé (13) et Biétry (15), par

rapport à la population de la lagune Aby (Anga, 14). Entre toutes ces populations, il existe des allèles diagnostiques : *AAT-3 C* et *PGI-2 E* dans la population de Anga (14), *FH B* dans la population de Biétry (15), *PROT-1 D* dans la population de Dakar (16), *FBP-1 A* et *PGM C* dans la population de la Somone (17), *PGI-2 D* dans la population de Banjul (18) et *IDH-2 A* dans la population de Missirah (19).

Cette différenciation importante observée entre ces populations va dans le sens des travaux de Trewavas (1983) qui distingue plusieurs sous-espèces en Afrique de l'Ouest. Les populations de Banjul (18) et de Missirah (19) peuvent

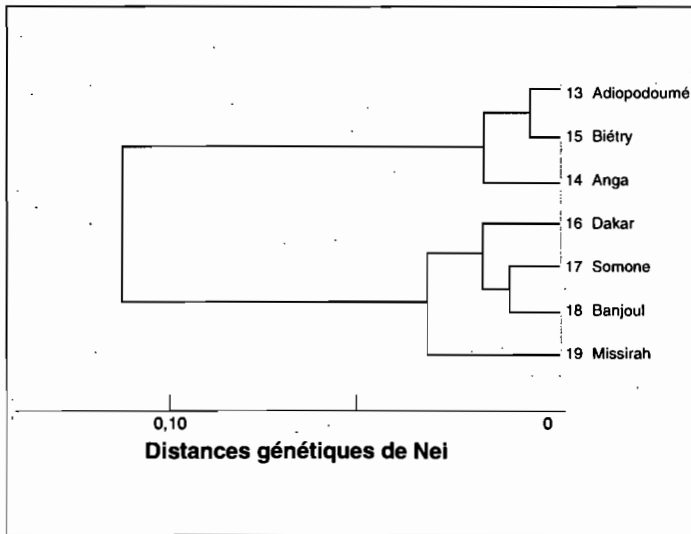


Fig. 3. Dendrogramme montrant les relations génétiques entre les différentes populations de *Sarotherodon melanothron*, obtenu à partir de la matrice de distances de Nei (1978) (Tableau 5), avec le programme BIOSYS 1 de Swofford (1989).

Tableau 5. Distances génétiques de Nei (1978) entre les différentes populations de *Sarotherodon melanothron*, obtenues à partir des fréquences alléliques (cf. Tableau 3), en utilisant le programme BIOSYS 1 de Swofford (1989).

Populations	13	14	15	16	17	18
13 ADIOPODOUME	-					
14 ANGA	0,972	-				
15 BIÉTRY	0,992	0,990	-			
16 DAKAR	0,898	0,888	0,894	-		
17 SOMONE	0,918	0,893	0,917	0,983	-	
18 BANJUL	0,913	0,919	0,924	0,985	0,989	-
19 MISSIRAH	0,902	0,881	0,894	0,974	0,974	0,973

être rapportées à la sous-espèce *S. melanotheron heudelotii*, la population de Dakar (16) à la sous-espèce *S. melanotheron paludinosus*. Les individus de la Somone (17) n'ont jamais fait l'objet d'études morphométriques. L'ensemble des populations ivoiriennes, Adiopodoumé (13), Anga (14) et Biétry (15), peut être rapporté à la sous-espèce *S. melanotheron melanotheron*.

La variabilité génétique observée à la fois chez *T. guineensis* et *S. melanotheron* met en évidence une nette différenciation entre les populations de Côte d'Ivoire et celles de Sénégal. Cette différenciation importante permet d'envisager des comparaisons de performance entre des souches provenant de ces deux régions.

Certaines populations de ces deux espèces montrent des taux d'hétérozygotie élevés (0,132 pour la population de Adiopodoumé [1] de *T. guineensis* et 0,067 pour la population de Dakar [16] de *S. melanotheron*). Les individus provenant de ces populations pourraient être utilisés dans des croisements interspécifiques où ils seraient susceptibles d'apporter un grand nombre de gènes nouveaux.

Enfin, l'importance du polymorphisme observé permet d'envisager la poursuite de ce travail en ce qui concerne les lieux d'échantillonnage (Guinée, Cameroun et Congo), et les techniques de génétique utilisées comme le séquençage de l'ADN mitochondrial.

Remerciements

Ce travail a été financé par une subvention du Groupement de coopération scientifique sur les bases biologiques de l'aquaculture et par une subvention de l'ORSTOM. Les auteurs remercient J.J. Albaret, P.S. Diouf et A. Pariselle pour l'aide qu'ils ont apportée lors de la capture des poissons.

Littérature citée

- Basiao, Z.U. et N. Taniguchi. 1984. An investigation of enzyme and other protein polymorphisms in Japanese stocks of the tilapias *Oreochromis niloticus* and *Tilapia zillii*. *Aquaculture* 38:335-345.
- McAndrew, B.J. et K.C. Majumdar. 1983. Tilapia stock identification using electrophoretic markers. *Aquaculture* 30:249-261.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89:583-590.
- Pasteur, N., G. Pasteur, F. Bonhomme, J. Catalan et J.B. Davidian. 1988. Practical isozyme genetics. Ellis Horwood Limited (éd.) Chichester, R-U. 215 p.
- Shaklée, J.B., F.W. Allendorf, D.C. Morizot et G.S. Whitt. 1989. Genetic nomenclature for protein-coding loci in fish: proposed guidelines. *Trans. Am. Fish. Soc.* 118:218-227.
- Swofford, D.L. 1989. A computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics. D.L. Swofford Center for Biodiversity, Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- Trewavas, E. 1983. Tilapia fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakillia*. British Museum (Natural History), Londres; R-U. 563 p.