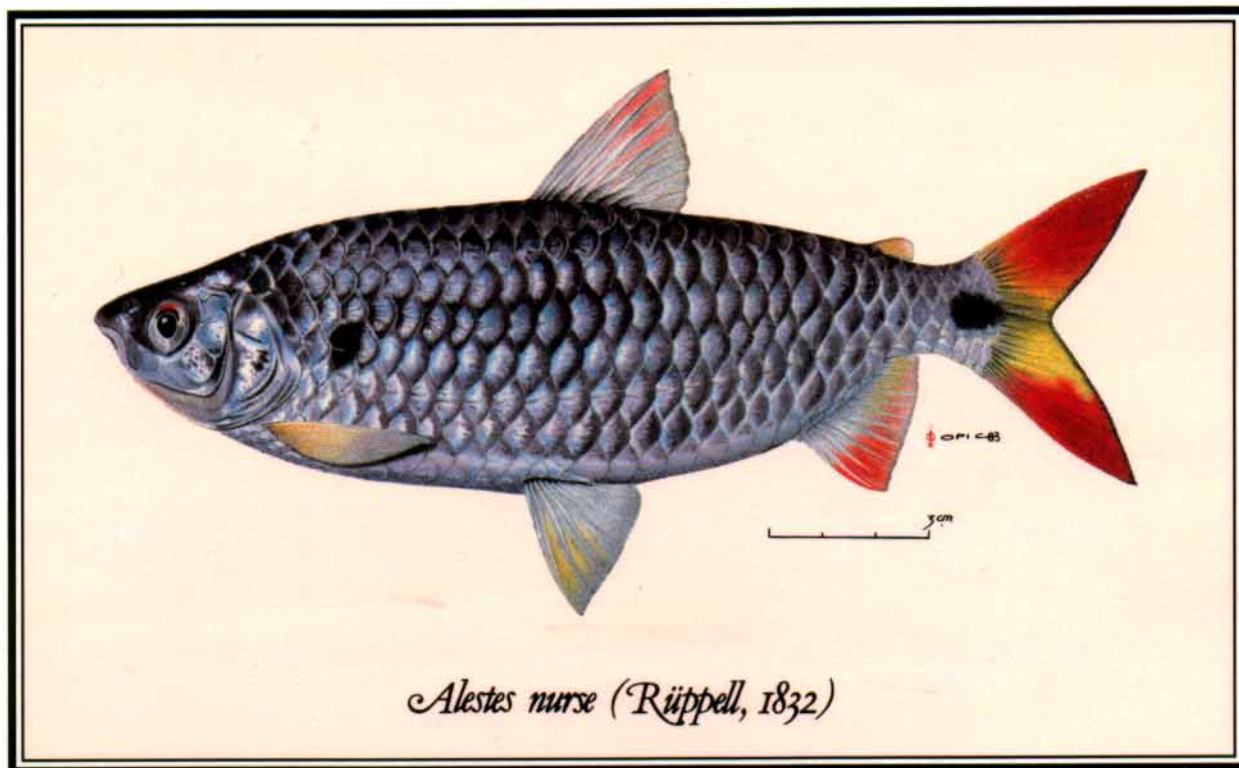


BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DES POISSONS D'EAU DOUCE AFRICAINS



BIOLOGY AND ECOLOGY OF AFRICAN FRESHWATER FISHES

Editeurs scientifiques / Edited by
C. Lévêque
M. N. Bruton
G. W. Ssentongo

Éditions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

**BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE
DES POISSONS D'EAU DOUCE AFRICAINS**

**BIOLOGY AND ECOLOGY
OF AFRICAN FRESHWATER FISHES**

TABLE DES MATIÈRES

TABLE OF CONTENTS

Avertissement Advertisement	9
Liste des collaborateurs. List of contributors.	11
SYSTEMATIQUE ET BIOGEOGRAPHIE SYSTEMATICS AND BIOGEOGRAPHY	
1 - Systématique Systematics par/by J. DAGET.	15
2 - Evolution and speciation of African Cichlids Evolution et spéciation des Cichlides d'Afrique by/par A.J. RIBBINK.	35
3 - Évolution et spéciation dans les milieux autres que les grands lacs Evolution and speciation in other aquatic ecosystems than Great Lakes par/by J. DAGET.	53
4 - The distribution of African freshwater fishes Répartition des poissons d'eau douce africains by/par P.H. SKELTON.	65
5 - Broad characteristics of the ichthyofauna Caractéristiques générales de l'ichtyofaune by/par R.H. LOWE-McCONNELL.	93
PHYSIOLOGIE PHYSIOLOGY	
6 - Physiologie de la respiration Physiology of respiration par/by Y. MOREAU.	113
7 - Physiologie de la nutrition Physiology of nutrition par/by Y. MOREAU.	137
8 - Physiologie de la reproduction Physiology of reproduction par/by M. LEGENDRE, R. JALABERT.	153

BIOLOGIE BIOLOGY

- 9 - Croissance des poissons d'eau douce africains
Growth of african freshwater fishes
par/by B. de MERONA, T. HECHT, J. MOREAU. 191
- 10 - Les habitudes alimentaires des poissons d'eau douce africains
Feeding habits of african freshwater fishes
par/by L. LAUZANNE. 221
- 11 - Detritivory and herbivory
Détritivores et herbivores
by/par S.H. BOWEN. 243

PEUPELEMENTS ICHTYOLOGIQUES FISH COMMUNITIES

- 12 - Fish communities of rivers
Peuplements ichtyologiques des rivières
by/par R.L. WELCOMME, B. de MERONA. 251
- 13 - Fish communities in the East African Great Lakes
Peuplements ichtyologiques des grands lacs d'Afrique de l'Est
by/par A.J. RIBBINK, D. ECCLES. 277
- 14 - Peuplements ichtyologiques des lacs peu profonds
Fish communities in shallow lakes
par/by C.LEVEQUE, J. QUENSIERE 303
- 15 - Fish communities in man-made lakes
Peuplements ichtyologiques des lacs de barrage
by/par P.N.B. JACKSON, B.E. MARSHALL, D. PAUGY. 325
- 16 - Fish communities of South-East African coastal lakes
Peuplements ichtyologiques des lagunes du Sud Est de l'Afrique
by/par S.J.M. BLABER. 351
- 17 - Population structure and dynamics
Structure et dynamique des populations
by/par G.W. SSENTONGO. 363

GESTION ET CONSERVATION MANAGEMENT AND CONSERVATION

- 18 - Evaluation et gestion rationnelle des stocks
Stock assessment and management
par/by J. DAGET. 381

- 19** - Les introductions d'espèces étrangères dans les eaux continentales africaines.
Intérêts et limites
Introduction of foreign fishes in African inland waters.
Suitability and problems
par/by J. MOREAU, J. ARRIGNON, R.A. JUBB. 395
- 20** - Fisheries Science in Africa
La science des pêches en Afrique
by/par P.B.N. JACKSON, G.W. SSENTONGO. 427
- 21** - Recent trends in comparative concepts and methods in fisheries ecology
Tendances récentes dans les méthodes et concepts comparatifs en écologie appliquée aux pêches
by/par H.A. REGIER, E.O. ITA, A.W. KUDHONGANIA. 449
- 22** - Aquaculture in Africa
La pisciculture en Afrique
by/par P.B.N. JACKSON. 459
- 23** - Conservation
Conservation
par/by J. DAGET, I.G. GAIGHER, G.W. SSENTONGO. 481



AVERTISSEMENT

Le groupe de travail sur la limnologie africaine qui s'est tenu en décembre 1979 à Nairobi, sous l'égide de la SIL et de l'UNEP, a été l'occasion pour les ichtyologues travaillant en Afrique de se rencontrer et d'échanger leurs expériences. De manière générale ils se sont déclarés préoccupés par l'accroissement de l'impact de l'homme sur les milieux naturels qui se manifeste par la construction de barrages sur les fleuves interrompant les migrations, la pollution (notamment par les insecticides) et l'introduction d'espèces étrangères dans de nombreux bassins. Toutes ces modifications mettent en danger les espèces indigènes, dont beaucoup sont déjà soumises à une pêche intensive en raison de la demande croissante en protéines. Les ichtyologues ont également recommandé d'encourager les initiatives internationales telles que le projet CLOFFA qui doit rassembler l'information disponible sur la systématique et la répartition des poissons d'eau douce africains.

C'est dans ce contexte qu'une mise au point synthétique de nos connaissances sur la biologie et l'écologie des poissons d'eau douce africains est apparue comme un complément logique au projet CLOFFA, et comme un outil indispensable à tous ceux qui sont amenés à participer à la gestion des ressources aquatiques.

Ce projet, présenté à l'issue de la réunion de Nairobi, a reçu l'approbation de l'ensemble des participants et figure dans les recommandations finales.

Il était évidemment impossible dans cet ouvrage d'effectuer une revue exhaustive de toute l'information disponible. Nous avons donc sélectionné un certain nombre de thèmes en faisant chaque fois appel à un ou plusieurs spécialistes pour la rédaction des chapitres. Le but recherché est de synthétiser les principaux résultats obtenus et d'en dégager un certain nombre de conclusions générales. Parallèlement, on a pu établir un état des connaissances acquises et identifier les lacunes qui nécessiteraient une intensification des recherches.

Cet ouvrage s'adresse donc aussi bien aux spécialistes qu'aux étudiants qui y trouveront certainement une abondante documentation.

Nous avons choisi de réunir, dans un même volume, des textes rédigés en anglais et des textes rédigés en français selon la langue maternelle des auteurs. Ce sont en effet les deux langues officielles les plus largement répandues sur le continent africain et nous n'avons pas voulu privilégier l'une ou l'autre. Cette édition bilingue, témoigne également de notre souci d'assurer une meilleure circulation de l'information, quelle qu'en soit l'origine (régionale ou linguistique).

Les éditeurs tiennent à remercier vivement tous les collaborateurs qui ont consacré une partie de leurs activités à la rédaction des chapitres. C'est grâce à cette somme d'efforts individuels que cet ouvrage collectif a pu être réalisé.

ADVERTISEMENT

A meeting of the Working Group on African Limnology held in December 1979 in Nairobi under the aegis of SIL and UNEP provided an opportunity for ichthyologists working in Africa to meet and exchange ideas.

The Working Group expressed their anxiety about the increasing human impact on natural aquatic ecosystems, which takes the form of dam construction on rivers (interrupting fish migration), pollution (mainly with insecticides), the introduction of alien species into many basins, etc. These perturbations are a danger to the indigenous fish species, many of which are already subject to intensive fisheries due to an increasing demand for protein.

The Working Group recommended that international initiatives such as the CLOFFA Project, which aims to synthesize all information available on the systematics and distribution of African freshwater fish, should be encouraged.

The Group also recommended that a synthesis of our knowledge of the biology and ecology of African freshwater fishes should appear as a logical addition to CLOFFA and as a necessary tool for all scientists involved in aquatic resource management. A proposal to prepare a book was approved by the Working Group and appeared as one of the final recommendations of the conference.

It was, of course, impossible to compile an exhaustive review of all information available. We therefore selected a number of themes and requested various specialists to write different chapters. The aim was to synthesize the main results obtained and to draw a number of general conclusions. At the same time it was possible to determine the state of our knowledge in different fields and to identify gaps for future investigations.

This book should therefore be of interest to both specialists and students who will find in it a wealth of information.

We chose to combine in the same volume English and French texts written in the mother language of the author. These two languages are, in fact, very widely used on the African continent and we decided not to place more importance on one or the other. This bilingual presentation also aims to promote a better integration of information from different linguistic or regional origins.

The editors are mostly grateful to all contributors for writing their different chapters so willingly. The sum of their individual efforts have made this collective book possible.

LISTE DES COLLABORATEURS

LIST OF CONTRIBUTORS

- Jacques ARRIGNON, C.S.P., 3 rue Sainte Marie, 60200 Compiègne (France).
- Stephen J.M. BLABER, C.S.I.R.O., PO Box 21, Cronulla, New South Wales, 2230 (Australia).
- Stephen H. BOWEN, Department of Biological Sciences, Michigan Technological University, Houghton, Michigan 49931 (USA).
- Michael N. BRUTON, J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, Private Bag 1015, Grahamstown 6140 (South Africa).
- Jacques DAGET, Laboratoire d'Ichtyologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 43 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05 (France).
- David H. ECCLES, M.A.F.F. Fisheries Laboratory, Lowestoft, Suffolk, NR33OHT (U.K.).
- Ian C. GAIGHER, Institute for Environmental Sciences, The University of the Orange Free State, PO Box 339, Bloemfontein 9200 (South Africa).
- Tom HECHT, Department of Ichthyology and Fisheries Sciences, Rhodes University P.O.Box 94, Grahamstown 6140 (South Africa).
- E.O. ITA, Kainji Lake Research Institute, New Bussa (Nigéria).
- Peter B.N. JACKSON, J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, Private Bag 1015, Grahamstown 6140 (South Africa).
- Bernard JALABERT, I.N.R.A., Laboratoire de Physiologie des Poissons, Campus de Beaulieu, avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex (France).
- Rex A. JUBB, 8 Keey Road, Port Alfred 6170 (South Africa).
- A.W. KUDHONGANIA, U.F.F.R.O., Jinja (Uganda).
- Laurent LAUZANNE, ORSTOM, 209-213 rue La Fayette, 75480 Paris Cedex 10 (France).
- Marc LEGENDRE, ORSTOM, 209-213 rue La Fayette, 75480 Paris Cedex 10 (France).
- Christian LEVEQUE, ORSTOM, 209-213 rue La Fayette, 75480 Paris Cedex 10 (France).
- Rosemary H. LOWE-McCONNELL, Streatwick, Streat near Hassocks, Sussex BN6 8RT (U.K.).
- Brian E. MARSHALL, Lake Kariba Fisheries Research Institute, P.O. Box 75, Kariba (Zimbabwe).
- Bernard de MERONA, ORSTOM, 209-213 rue La Fayette, 75480 Paris Cedex 10 (France).
- Jacques MOREAU, Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Laboratoire d'Ichtyologie Appliquée, 145 avenue de Muret, 31076 Toulouse Cedex (France).
- Yann MOREAU, ORSTOM, 209-213 rue La Fayette, 75480 Paris Cedex 10 (France).
- Didier PAUGY, ORSTOM, 24 rue Baysrd, 75008 Paris (France).
- Jacques QUENSIERE, ORSTOM, 209-213 rue La Fayette, 75480 Paris Cedex 10 (France).
- Henry A. REGIER, Institute of Environmental Studies, University of Toronto, Canada, MSS 1A4.
- Anthony J. RIBBINK, J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, Private Bag 1015, Grahamstown 6140 (South Africa).
- Paul H. SKELTON, J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, Private Bag 1015, Grahamstown 6140 (South Africa).
- George W. SSENTONGO, F.A.O., Fisheries Section, Via delle Terme di Caracalla, 00100 Rome (Italie).
- Robin L. WELCOMME, F.A.O., Fisheries Section, Via delle Terme di Caracalla, 00100 Rome (Italie).

SYSTÉMATIQUE ET BIOGÉOGRAPHIE

SYSTEMATICS AND BIOGEOGRAPHY

Chapitre 1

SYSTEMATIQUE

SYSTEMATICS

J. DAGET

1 - HISTORIQUE

1.1 - De 1758 à 1850. Il est admis que la Systématique moderne et l'usage généralisé de la nomenclature binominale datent de la 10^e édition du *Systema naturae* de Linnaeus, publiée en 1758 (fig. 1). On y trouve citées 13 espèces de poissons d'eau douce africains, celles observées en Egypte par Hasselquist au cours de son voyage dans le Levant, de 1749 à 1752 (fig.2). Jusqu'à la fin du XVIII^e siècle, quelques nouvelles espèces seulement furent décrites par Forsskal en 1775, Gmelin en 1788 et Bloch 1785-97 d'après les récoltes et les observations de Forsskal lui-même et de Sonnini. Toutes provenaient du Nil. En effet, à part l'Egypte relativement accessible, l'intérieur du continent africain ne devait s'ouvrir aux récolteurs européens que dans la seconde moitié du XIX^e siècle. Le passage de Caillé à Tombouctou en 1828 fut sans lendemain; les premiers colons hollandais ne s'établirent à l'intérieur de l'Afrique du Sud que vers 1836 et les Français ne terminèrent la conquête de l'Algérie qu'en 1847. Malgré le zèle des premiers explorateurs à rapporter en Europe des documents sur les Poissons, les progrès dans la connaissance de la faune africaine furent très lents. En 1850, après l'achèvement de l'Histoire naturelle des Poissons en 22 volumes par Cuvier et Valenciennes, la liste des espèces connues pour l'ensemble du continent africain n'atteignait pas la centaine.

Parmi les systématiciens du début du XIX^e siècle qui ont laissé leur nom attaché à des espèces valablement décrites, on doit citer Lacépède, dont l'«Histoire naturelle des Poissons» date de 1801-1803, et Etienne Geoffroy Saint-Hilaire qui avait accompagné Bonaparte dans son expédition d'Egypte. Il publia la description du Polyptère en 1802 et le début de celle des Poissons du Nil en 1809. Ce travail fut terminé par son fils Isidore en 1827. Leach en 1818 fait connaître les premiers poissons observés dans le fleuve Zaïre par Tuckey. A la même époque, Cuvier décrit Le Poisson-chien qu'il appelle *Hydrocynus* en 1817 puis *Hydrocyon* en 1819; la première orthographe ayant priorité doit être utilisée à l'exclusion de la seconde. Les espèces propres à l'Afrique du Sud ont été signalées pour la première fois par Burchell dans son ouvrage «Travels in the interior of southern Africa» qui fut suivi de celui d'Andrew Smith, «Illustration of the Zoology of South Africa», publié de 1840 à 1848. Mentionnons encore les publications de Rüppell de 1829 à 1836, de Joannis en 1835, Müller et Troschel en 1845, Heckel en 1846 pour le Nil, Peters en 1852 pour le Mozambique, Guichenot en 1847 pour l'Abyssinie, Gervais en 1848 pour l'Algérie.

L'année 1849 qui est celle de l'achèvement du monumental ouvrage de Cuvier et Valenciennes, marque une date importante dans l'histoire de la Systématique. Il convient de rappeler que l'on sait ce qui a été rédigé par Cuvier et ce qui l'a été par Valenciennes, par conséquent quels noms d'espèces doivent être attribués à l'un ou à l'autre de ces deux auteurs. Presque toutes les espèces africaines ont été décrites après 1835 et doivent être attribuées à Valenciennes, Cuvier étant mort en 1832.

CAROLI LINNÆI
 EQUITIS DE STELLA POLARI,
 ARCHIATRI REGII, MED. & BOTAN. PROFESS. UPSAL.;
 ACAD. UPSAL. HOLMENS. PETROPOL. BEROL. IMPER.
 LOND. MONSPEL. TOLOS. FLORENT. SOC.

**SYSTEMA
 NATURÆ**

PER
 REGNA TRIA NATURÆ,
 SECUNDUM
 CLASSES, ORDINES,
 GENERA, SPECIES,
 CUM
 CHARACTERIBUS, DIFFERENTIIS,
 SYNONYMIS, LOCIS.

TOMUS I.

EDITIO DECIMA, REFORMATA.

Cum Privilegio S:æ R:æ M:tis Sveciæ.

HOLMIÆ,
 IMPENSIS DIRECT. LAURENTII SALVII,
 1758.

Fig. 1 : Fac-similé de la première page du Systema Naturae (10ème édition) paru en 1758.

V. BRANCHIOSTEGI.

162. MORMYRUS. *Cuput*: *Dentes* plures, emarginati.
Apertura linearis, pone capitis latera.
Corpus squamis imbricatis.
Pinnæ ventrales sunt abdominales.

cyprinoi-1. *M. cauda* bifida acuta.
 des. *Mus. Ad. Fr.* 2. p. . . D. 27. P. 9. V. 6. A. 32. C. 19.
Habitat in Nilo.

anguilloi-2. *M. cauda* bifida obtusa.
 des. *Mus. Ad. Fr.* 2. p. . . D. 26. P. 10. V. 6. A. 41. C. 19.
Hasselqv. iter 398. *Mormyrus* Caschive. D. 20. P. 10. V. 6. A. 19. C. 14.
Habitat in Nilo.

Fig. 2 : Fac-similé d'une page du *Systema Naturae* (10ème éd.) où sont décrits le genre *Mormyrus* et deux espèces du Nil *Marcusenius cyprinoides* et *Mormyrops anguilloides*.

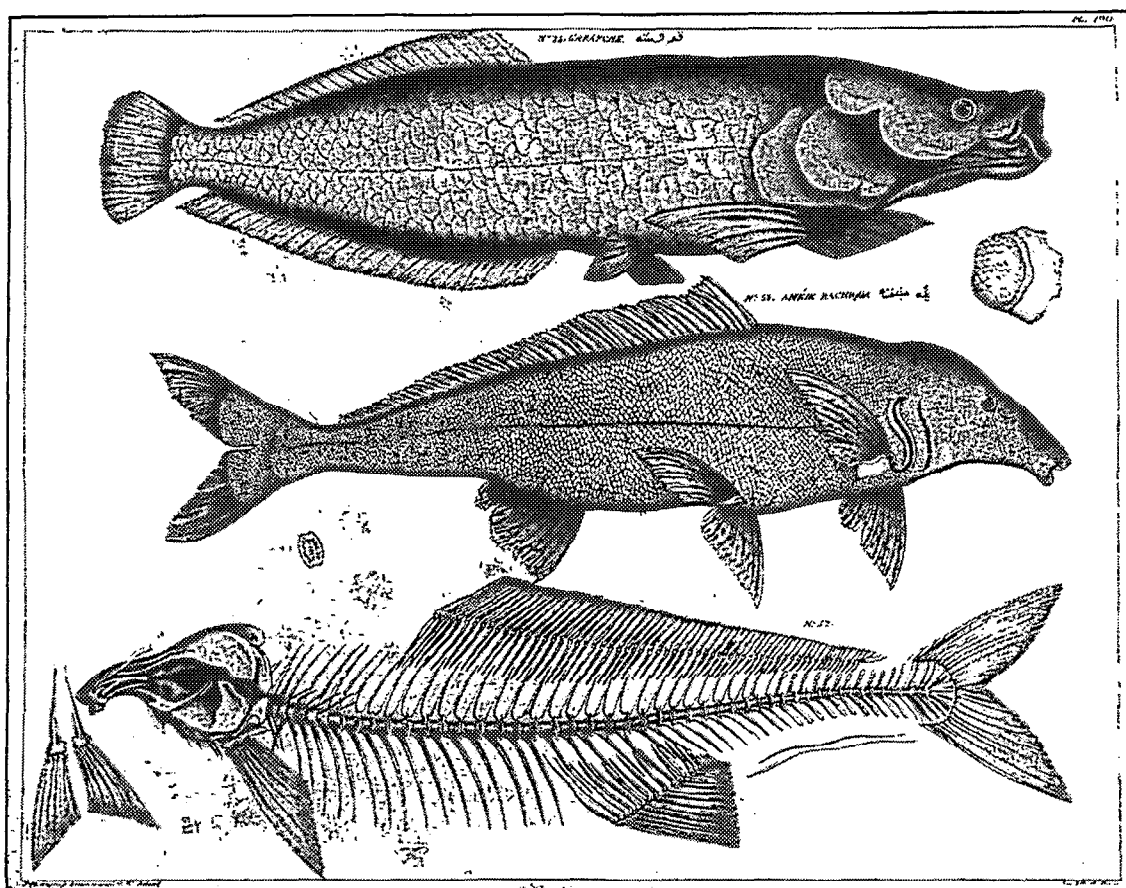


Fig. 3 : Fac-similé d'une planche gravée d'après les dessins rapportés par Rifaut en 1829 de son voyage en Egypte. Les originaux ont été utilisés par Cuvier.

1.2 - De 1850 à 1940. C'est durant cette période que les ichtyologistes prirent réellement conscience de la richesse de la faune africaine. A titre d'indication, signalons que le « Catalogue of the freshwater fishes of Africa », en 4 volumes publiés par Boulenger de 1909 à 1916, mentionne déjà 1425 espèces c'est-à-dire qu'en moins de 70 ans, le nombre des espèces signalées dans les eaux douces africaines a été pratiquement multiplié par 15. Tout ce qui provenait de l'intérieur du continent était alors intéressant et renfermait une proportion importante de poissons inconnus. Des collections ramassées par des missionnaires, des militaires, des fonctionnaires coloniaux, des naturalistes voyageurs ou de simples curieux de la nature, vinrent enrichir les grands musées d'Europe et d'Amérique du Nord, notamment ceux de Londres, Paris, Tervuren, Berlin, Vienne, Philadelphie, New York etc. Ces collections étaient étudiées et les espèces nouvelles décrites par des spécialistes qui, bien souvent, ne connaissaient pas les pays dont provenait le matériel sur lequel ils travaillaient.

En Systématique, des notes et des mémoires d'importance variables, et aussi des essais de synthèses et de faunes régionales uniquement consacrées à l'Afrique, se multiplièrent. Outre le « Catalogue » de Boulenger mentionné plus haut, citons du même auteur : « Les Poissons du bassin du Congo » en 1901 et « The Fishes of the Nile » en 1907. Pellegrin a publié « Les Poissons du bassin du Tchad » en 1914 et « Les Poissons des eaux douces de l'Afrique occidentale » en 1923, Holly le « Synopsis des Süßwasserfische Kameruns » en 1930, Gilchrist et Thompson le « Freshwater fishes of South Africa » en 1917. Dans les résultats de l'expédition aux grands lacs de l'Est Africain, « The Cichlid Fishes » a été publié par Trewavas en 1933 et « The Fish of L. Rudolf and L. Baringo » par Worthington et Ricardo en 1936. Il est impossible de citer tous les auteurs qui, de 1850 à 1940, apportèrent leur contribution à la Systématique des Poissons d'eau douce africains. Nous citerons seulement les principaux en indiquant entre parenthèses la période durant laquelle se sont échelonnées leurs publications concernant la faune africaine, ainsi que le Musée dans lequel ont été déposés, sauf exception, les types des espèces qu'ils ont décrites.

Sauvage (1873-1891), puis Vaillant (1894-1904) et surtout Pellegrin (1899-1941) ont déposé leurs types au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Günther (1859-1903), Regan (1902-1908) et Norman (1922-1935) les ont déposés au British Museum (Natural History) de Londres. Ceux de Boulenger (1899-1923) sont pour la plupart au British Museum, mais quelques-uns sont au Musée royal de l'Afrique centrale à Tervuren. Ceux de Peters (1844-1882) et de Pappenheim (1905-1914) sont au Zoologisches Museum der Humboldt Universität à Berlin, ceux de Steindachner (1864-1916) et de Holly (1926-1933) au Naturhistorisches Museum à Vienne, ceux de Vinciguerra (1883-1931) au Museo civico di Storia naturale à Gênes, ceux de Lönnberg (1895-1924) au Naturhistoriska Riksmuseet à Stockholm, ceux de Gill (1861-1907) au United States national Museum à Washington, ceux de Fowler (1903-1950) à l'Academy of Natural Sciences à Philadelphie, ceux de Nichols (1917-1933) à l'American Museum of natural History à New York etc. Fait intéressant à noter, des espèces nouvelles sont fréquemment reconnues dans les lots de poissons d'ornement importés par les firmes allemandes. Elles ont été décrites surtout par Ahl (1924-1933) et les types déposés en principe au Musée de Berlin.

1.3 - De 1940 à 1980. Dès la fin de la seconde guerre mondiale, les conditions d'étude des poissons africains allaient rapidement évoluer et par voie de conséquence entraîner de nouveaux et substantiels progrès en Systématique. Tout d'abord l'amélioration progressive des moyens de circulation et de transport permit de ramener des collections de régions encore peu connues ou jusqu'alors mal prospectées. De nombreuses espèces nouvelles vinrent s'ajouter à celles précédemment décrites. Pour l'ensemble du continent africain, leur nombre est actuellement d'environ 2500.

Les expéditions de poissons vivants se multiplièrent à partir du moment où des lignes aériennes régulières relient les principales villes africaines à l'Europe et à l'Amérique. Des observations faites sommairement sur le vivant au moment des récoltes purent être reprises en aquarium dans de bien meilleures conditions. Décrites par des éleveurs expérimentés, les modalités de la reproduction et les résultats de croisements apportèrent de nouveaux éléments aux systématiciens. Dès 1946, la pisciculture fut encouragée et des stations d'élevage expérimentales furent créées dans de nombreux pays. L'interprétation des essais effectués avec des souches

locales ou importées obligea à approfondir la systématique de certains groupes tels celui des *Tilapia* au sens large. Enfin les conditions de séjour et de travail en Afrique tropicale devenant de plus en plus faciles, les systématiciens prirent l'habitude d'aller eux-mêmes sur le terrain. Ils eurent la possibilité d'effectuer des séjours d'étude plus ou moins longs dans des laboratoires ou des stations de recherches implantées dans la plupart des pays africains et dépendant soit d'Universités locales, soit d'Organismes ou d'Instituts de Recherches spécialisés.

Les faunes régionales sont toujours à l'honneur, mais à côté des descriptions purement systématiques une large place est souvent accordée à la biologie et à l'écologie des espèces. Citons à titre d'exemples : « Révision de la faune ichthyologique du lac Tanganika » par Poll en 1946, « Les Poissons du Niger Supérieur » par Daget en 1954, « The Fishes of Uganda » par Greenwood en 1955-57, « Les Poissons du bassin du Tchad et du Mayo kebbi » par Blache *et al.* en 1964, « Freshwater Fishes of Southern Africa » par Jubb en 1967, « Peces de Rio Muni » par Roman en 1971, « The Fishes of Rhodesia » par Bell-Cross en 1976 etc. Les monographies et les révisions de groupes systématiques se multiplient. Parmi les plus importantes, mentionnons seulement : « Révision des Characidae nains africains » par Poll en 1967, « Rivulins of the Old World » par Scheel en 1968, « A revision of the Lake Victoria *Haplochromis* species » par Greenwood en 1956-67, « Révision des *Synodontis* africains » par Poll en 1971, « Anatomy, relationship and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae » par Vari en 1979.

En plus des ouvrages écrits par et pour des spécialistes, commencent à apparaître des manuels d'identification à l'usage des pêcheurs et des amis de la Nature tels que : « An illustrated guide to the freshwater of the Sudan » par Sandon en 1950, « West african freshwater fish » par Holden et Reed en 1970 ou « Fisheries of Lake Nasser » par Latif en 1974. Enfin il faut signaler que les revues et ouvrages destinées aux aquariophiles accordent une large place aux poissons africains. Si les textes ne sont pas toujours écrits par des systématiciens, il est rare que les photos publiées depuis quelques années, le plus souvent en couleur, ne constituent pas des documents de grande valeur pour l'identification des espèces.

2 - L'ÉVOLUTION DES IDÉES EN SYSTÉMATIQUE

2.1 - Le fixisme et l'espèce typologique. Beaucoup de systématiciens du XIX^e et même quelques-uns du début du XX^e siècle admettaient que les espèces restent telles qu'elles sont apparues, « produites par l'Être Suprême » suivant l'aphorisme de Linnaeus. Cette conception fixiste avait pour corollaire que le nombre des espèces est limité et que chacune est dotée de quelques caractères distinctifs particuliers. « Il y a autant d'espèces qu'il existe aujourd'hui de formes ou de types divers » disait encore Linnaeus. Le but de la Systématique était donc de faire l'inventaire de ces espèces, de reconnaître et de décrire leurs caractères particuliers, de les classer selon des critères astucieusement choisis et enfin de conserver en collection quelques individus de référence appelés types auxquels on pourrait comparer les individus récoltés ultérieurement pour voir s'ils leur étaient ou non identiques.

Si l'espèce a été décrite d'après un seul exemplaire, celui-ci est appelé holotype. Si l'espèce a été décrite d'après plusieurs exemplaires pris globalement et ayant tous la même valeur, on les appelle syntypes. En revanche, si l'un des exemplaires a été désigné plus particulièrement pour caractériser l'espèce, soit explicitement, soit implicitement (par exemple en étant figuré), cet exemplaire est considéré comme holotype et les autres sont appelés paratypes. Lorsqu'une espèce a été décrite d'après une série de syntypes, certains systématiciens estiment utile de désigner un exemplaire particulier pour jouer le rôle d'holotype. On l'appelle alors lectotype parce qu'il a été désigné après la première description de l'espèce. Les autres syntypes deviennent en conséquence paralectotypes.

En toute logique, la notion d'espèce typologique implique que tout individu non conforme au(x) type(s) peut être décrit comme type d'une autre espèce ou d'une sous-espèce. La Systématique des poissons d'eau douce africains offre de nombreux exemples d'une application abusive de ces principes. Par exemple *Synodontis filamentosus* ayant été décrit par Boulenger en 1901, les jeunes sans le filament à la nageoire dorsale, qui se développent seulement à l'état adulte, ont été décrits par Pellegrin en 1929 sous le nom de *Synodontis augierasi*. Les règles formulées

dans le Code international de Nomenclature zoologique, adopté par le XV^e Congrès international de Zoologie et publié à Londres en 1964, prescrivent de considérer le nom le plus ancien comme seul valable, le ou les autres noms étant des synonymes.

La recherche des synonymies et des appellations prioritaires est l'une des tâches incombant aux systématiciens qui entraîne le plus de discussions et de contestations. D'où l'usage d'indiquer après le nom d'espèce, l'auteur qui l'a donné et l'année de publication. Ainsi *Mormyrus turkeyi* Valenciennes, 1846 est synonyme d'*Oxyrhynchus deliciosus* Leach, 1818 et l'espèce est actuellement désignée sous le nom de *Mormyrus deliciosus* (Leach, 1818). Les parenthèses signifient que le nom de genre dans lequel l'espèce est classée actuellement est différent de celui sous lequel elle avait été décrite par Leach en 1818. Dans ce cas précis, on dira que *Mormyrus tuckei* est un synonyme objectif d'*Oxyrhynchus deliciosus* parce que l'holotype des deux espèces nominales est le même poisson, celui que Tuckey a récolté dans le Bas Zaïre et qui est conservé au British Museum. Au contraire, *Synodontis augierasi* est un synonyme subjectif de *Synodontis filamentosus* parce que les types sont différents, ceux de *S. augierasi* provenant du Niger sont conservés au Muséum de Paris, celui de *S. filamentosus* provenant du Nil se trouvant au British Museum.

La notion d'espèce typologique, progressivement élaborée par les systématiciens dans un contexte fixiste plus ou moins conscient et avoué, implique également que les types doivent être soigneusement conservés dans des endroits accessibles où les spécialistes puissent aller les examiner. Ce sont en effet des étalons auxquels on doit comparer directement ou indirectement (par description ou clef de détermination interposées) tout poisson à identifier spécifiquement. Au XIX^e siècle, seuls quelques grands musées pouvaient assurer la conservation des types dans de bonnes conditions. Actuellement encore, en raison d'un climat plus favorable, d'une expérience plus ancienne, de l'existence de locaux mieux adaptés et de personnel spécialisé, cette conservation est plus facile et mieux assurée dans les grands musées d'Europe et d'Amérique du Nord que dans ceux de l'Afrique tropicale.

Il est en outre préférable, pour faciliter aux spécialistes les consultations et les comparaisons, de concentrer les types dans un nombre restreint de localités facilement accessibles du monde entier comme le sont Londres, Paris, Bruxelles ou New York. Le saupoudrage des types dans des musées d'importance secondaire présente en définitive plus d'inconvénients que d'avantages. Pour ce qui concerne l'Afrique, la meilleure solution serait sans doute la création de centres nationaux ou régionaux où seraient déposés non pas des types, dont l'intérêt et l'importance, soit dit en passant, est souvent plus symbolique et historique que pratique, mais des exemplaires de référence dont l'identification serait dûment contrôlée et garantie par les meilleurs spécialistes mondiaux et qui, en cas de détérioration ou de perte, pourraient être remplacés. La politique actuelle de l'UNESCO semble favorable à des solutions de ce genre.

2.2 - Le polymorphisme. Les modifications d'aspect que subit un poisson au cours de son développement et de sa croissance relèvent d'un polymorphisme que l'on peut qualifier d'ontogénétique. Sauf chez les Clupéidés, on ne rencontre pas chez les espèces d'eau douce africaines de transformations morphologiques profondes. Cependant, certains caractères spécifiques n'apparaissent qu'au delà d'une taille plus ou moins définie et les jeunes ont souvent une livrée bien différente de celle des adultes. Ainsi chez les Siluriformes, les *Auchenoglanis*, les *Schilbe*, les *Synodontis* présentent souvent des colorations juvéniles tachetées, marbrées ou comportant des bandes longitudinales ou des barres verticales alors que les adultes sont de teinte uniforme.

Ces variations d'aspect ont parfois induit les systématiciens en erreur. Le cas de *Synodontis augierasi* Pellegrin, 1929, forme juvénile de *S. filamentosus* Boulenger, 1901 a été signalé plus haut. *Gephyroglanis tilhoi* Pellegrin, 1909 est la forme jeune de *Chrysichthys auratus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1809) chez laquelle les dents vomériennes sont encore peu développées et difficiles à voir. *Gephyroglanis lowei* Norman, 1923 est également un jeune *Chrysichthys*. Lorsqu'il existe un dimorphisme sexuel, mâles et femelles peuvent aussi avoir été rapportés à des espèces et même à des genres distincts. Les *Xenopomatichthys* se sont révélés n'être que les mâles de *Kneria*. On a longtemps admis que tous les individus d'une même espèce étaient identiques, ce qui aurait justifié l'importance accordée aux types. En fait il n'en est rien. Dans une population animale, comme dans une population humaine, chaque individu diffère des autres par

quelques menus détails dus soit à la constitution génétique, soit à l'influence du milieu, soit à des accidents survenus au cours de la vie. Ce polymorphisme que l'on peut qualifier d'individuel est entretenu en grande partie par la reproduction sexuée qui donne à chaque œuf un lot de gènes présentant une combinaison nouvelle et aléatoire des gènes parentaux et aussi par les mutations dont le taux est faible, mais non négligeable. Il joue un rôle important dans les processus d'adaptation aux variations des facteurs du milieu et dans la spéciation.

Enfin des populations d'une même espèce, isolées les unes des autres, présentent souvent des différences constantes statistiquement significatives qui ne peuvent être mises en évidence que par l'examen comparatif d'échantillons d'effectif suffisant (fig. 4). Par exemple, à l'intérieur de ces espèces à très vaste répartition, il arrive que l'on constate des variations clinales d'est en ouest ou du nord au sud, portant sur des caractères méristiques. Si les moyennes extrêmes sont notablement différentes, les populations correspondantes ont souvent été considérées comme appartenant à des sous-espèces ou à des espèces typologiques distinctes.

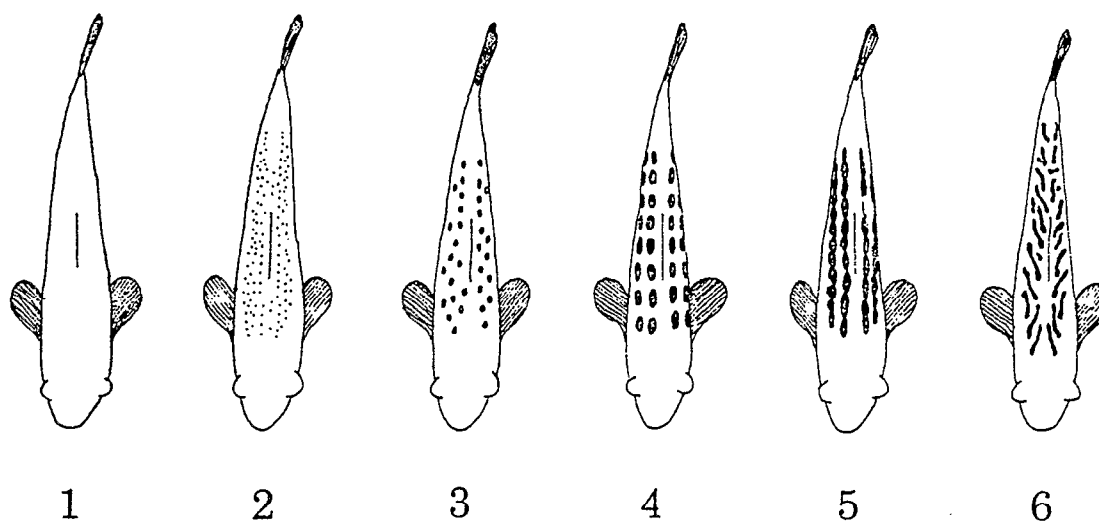


Fig. 4 : Polymorphisme de la pigmentation dorsale chez *Oreodaimon quathlambae* (Barnard, 1938). Les variétés 1-2 dominent dans la rivière Tsoelikana, 3-4 dans la rivière Moremoholo et 5-6 dans la rivière Senqu (d'après Gephard, 1978).

Ces trois types de polymorphisme, ontogénétique, individuel et intraspécifique ont donc des significations différentes au point de vue systématique. Les deux premiers doivent être pris en compte dans la définition et la description des espèces typologiques, car les limites de variation des caractères ne peuvent être indiquées par l'holotype ni même par une série de paratypes. Le dernier met en question la notion même d'espèce typologique puisqu'il se réfère à des variations graduelles et pratiquement continues quand on passe d'une population à une autre.

2.3 - Le transformisme et l'espèce biologique. L'évolution des espèces fut longtemps une théorie spéculative basée sur des observations ponctuelles et plus ou moins discutables. Partisans et adversaires s'affrontèrent jusqu'au début du XX^e siècle avant qu'elle ne soit reconnue comme une réalité objective. Actuellement, devant l'abondance des preuves directes et indirectes, tous les biologistes admettent que les espèces se sont transformées au cours des temps. Elles conti-

nuent à le faire sous nos yeux selon des mécanismes dont certains, mais probablement pas tous, sont aujourd'hui connus : par exemple ceux basés sur le polymorphisme génétique, les mutations géniques et les variations chromosomiques d'une part, l'isolement géographique, l'adaptation et la sélection naturelle d'autre part. Les divergences d'opinion qui subsistent concernent les rôles respectifs de ces divers mécanismes.

Quoi qu'il en soit, le concept typologique de l'espèce apparaît dépassé, car si l'on admet que deux espèces peuvent s'individualiser à partir d'une souche commune, on ne voit pas quel critère morphologique permettrait de dire à partir de quand il n'y a plus une seule, mais deux espèces. D'autre part, on a constaté que des populations typologiquement très semblables et à la limite identiques pouvaient être génétiquement isolées et interstériles. C'est le cas d'*Epiplatys bifasciatus* (Steindachner, 1881), forme de savanes à 20 chromosomes, et d'*Epiplatys barmoien-sis* Scheel, 1968, forme plus forestière à 17 chromosomes. Inversement des populations considérées comme des espèces typologiques distinctes et allopatriques se révèlent parfois interfécondes à tous les degrés. Ce cas se rencontre par exemple chez les Cichlidés maintenus en conditions expérimentales. Il pose le problème des mécanismes d'isolement de reproduction sur lesquels repose le concept d'espèce biologique. Or, bien qu'elles soient fondées sur des critères totalement différents de ceux valables pour les espèces typologiques, on a conservé le même nom « espèce » et les mêmes binoms latins pour les espèces biologiques, ce qui constitue maintenant une source de confusions et d'incompréhensions entre les systématiciens restés attachés au concept typologique et ceux qui cherchent à généraliser le concept biologique. En effet, bien que dans la plupart des cas une espèce biologique coïncide avec une espèce typologique, on constate de plus en plus fréquemment qu'une espèce typologique peut englober deux ou plusieurs espèces biologiques (espèces jumelles) et inversement que deux ou plusieurs espèces typologiques peuvent appartenir à une seule et même espèce biologique dont elles ne constituent alors que des sous-espèces ou des variétés écophénotypiques.

Le remplacement du concept typologique par le concept biologique ne peut se faire du jour au lendemain. Souvent les essais systématiques de croisement entre diverses populations ne sont pas possibles et ne seront peut-être jamais réalisables en raison de la grande taille de certaines espèces qui rend difficile le maintien de géniteurs en captivité, ou simplement parce que la reproduction ne peut être obtenue expérimentalement. De tels essais sont d'ailleurs inutiles lorsque deux populations sont sympatriques sur au moins une partie de leur habitat sans s'hybrider naturellement. On est alors assuré d'avoir à faire à deux espèces biologiques. Ainsi *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) et *Oreochromis aureus* (Steindachner, 1864), confondus jusqu'en 1951 en raison de leur ressemblance morphologique, sont deux espèces biologiques parce qu'elles sont sympatriques dans le Sénégal, le Niger et le bassin tchadien et qu'aucun hybride naturel n'a jamais été signalé. C'est donc seulement dans les cas litigieux et dans ceux de populations allopatriques que les essais de croisement seront nécessaires pour savoir si l'on se trouve en présence d'une ou de plusieurs espèces biologiques.

L'abandon progressif du concept typologique au profit du concept biologique de l'espèce n'ira pas sans modifier profondément les habitudes des systématiciens, ni sans porter un coup très rude au prestige des types. En effet l'espèce ne sera plus représentée par un individu conservé dans un musée, mais par une population vivant dans un milieu déterminé. Pour s'assurer qu'un individu ou une autre population appartient à la même espèce, il ne faudra plus les comparer à l'holotype ou aux paratypes, mais essayer le croisement avec des individus de la population typique. De tels changements conceptuels et pratiques se heurteront à bien des réticences et soulèveront maints problèmes. Nous pensons cependant que l'espèce biologique finira par s'imposer aux systématiciens car la Science ne saurait rester figée, elle progresse en bousculant les théories périmées et les idées reçues et ses adeptes sont condamnés à assimiler les nouveautés pour en tirer toutes les conséquences logiques.

2.4 - Classifications phénétiques et cladistiques. La Systématique ne consiste pas uniquement à définir des espèces et à donner à chacune un nom particulier. Elle a pour objectif essentiel de classer les espèces selon un système de groupes hiérarchisés. Actuellement on reconnaît, souvent pour les opposer, deux grandes catégories de classifications, celles dites phénétiques et celles dites cladistiques.

Dans les classifications phénétiques, les groupements sont basés sur le degré de similitude entre les organismes, ce degré étant estimé d'après les caractères des phénotypes directement observables.

La plupart des classifications utilisées actuellement pour les Poissons et notamment pour les Poissons d'eau douce africains appartiennent à cette catégorie. Malgré leur intérêt pratique et les services qu'elles ont déjà rendu et rendront encore pendant probablement longtemps, on peut faire aux classifications phénétiques un certain nombre de reproches. Elles ne sont pas définitives puisque le nombre et la nature des caractères sur lesquels elles sont fondées peuvent varier. La découverte de nouveaux caractères utilisables en Systématique est susceptible d'entraîner des modifications et quelquefois des bouleversements complets de la classification. Par exemple les Polyptéridés, le groupe de poissons africains le plus caractéristique et le plus original, furent d'abord rapprochés des Crossoptérygiens, puis des Actinoptérygiens palaeonisciformes avant d'être isolés dans un groupe particulier, celui des Brachioptérygiens, intermédiaire entre les Crossoptérygiens et les Actinoptérygiens. Fait plus grave, les principes même des classifications phénétiques semblent incompatibles avec le concept biologique d'espèce. Non seulement les convergences peuvent conduire à des regroupements artificiels, mais des espèces jumelles ne seront pas séparées alors que leur isolement prouve une individualisation totale sinon très ancienne.

Dans les classifications cladistiques, les groupements sont basés sur le degré de parenté phylogénétique entre les organismes, un taxon A étant plus étroitement apparenté à un taxon de même catégorie B qu'à un autre taxon C si, et seulement si, il a au moins un ancêtre commun avec B qui ne soit pas en même temps l'un des ancêtres de C. Il en résulte que tous les groupes doivent être monophylétiques c'est-à-dire renfermer tous les descendants d'une espèce ancestrale commune et uniquement ceux-ci. Les classifications cladistiques auxquelles le nom de Hennig est généralement associé, sont théoriquement plus satisfaisantes que les classifications phénétiques. Elles acceptent le concept biologique de l'espèce, éliminent les rapprochements dus à des convergences et sont en principe définitives puisque la phylogenèse est une suite d'événements historiques qui ne peut être modifiée après avoir eu lieu.

D'après Hennig, il faut d'abord rechercher les couples de groupes-frères qui se forment à chaque dichotomie et dont l'un demeure peu différent de l'espèce souche alors que l'autre en diverge plus fortement. Les caractères relativement apomorphes ou évolués et relativement plésiomorphes ou primitifs étant presque toujours associés en proportions variables chez les espèces étroitement apparentées, la présence d'une synapomorphie entre deux taxons doit toujours, en l'absence de preuve du contraire, être interprétée comme indiquant une parenté phylogénétique. Cependant ces principes ne suffisent pas pour reconstituer la phylogénie. Il faut encore admettre que l'évolution se fait toujours d'un état jugé plus plésiomorphe vers un état jugé plus apomorphe, jamais en sens inverse, et admettre également le principe de parcimonie que l'on peut énoncer ainsi : lorsque plusieurs phylogénies sont possibles, on doit toujours choisir la plus simple, c'est-à-dire celle faisant intervenir le minimum de pas évolutifs. Les cladogrammes ainsi construits ont une valeur heuristique indéniable, mais il est impossible de vérifier qu'ils traduisent fidèlement l'évolution telle qu'elle s'est déroulée en réalité.

Sur le cladogramme relatif aux Citharinidés (Daget 1966) (Fig. 5), on voit que l'espèce *distichodoides* Pellegrin, 1919 ne peut être maintenue dans le genre *Citharinus* qui serait paraphylétique, à moins de supprimer le genre *Citharidium*. Il serait possible de réunir les espèces *distichodoides* et *ansorgii*, groupe-frère des six autres espèces, dans le genre *Citharidium*. Une alternative consiste à créer un genre *Citharinops* pour l'espèce *distichodoides*. Le groupe-frère du genre *Citharinus* avec six espèces est alors l'ensemble des deux genres monotypiques *Citharidium* et *Citharinops*, qui sont aussi deux groupes-frères. On notera que les trois espèces de *Citharinus* du Zaïre (*macrolepis*, *congicus*, *gibbosus*) et les trois espèces de savanes et d'Afrique occidentale (*latus*, *citharus*, *eburneensis*) forment également deux groupes-frères, les espèces du Zaïre étant plus synplésiomorphes que les autres. La proximité phylogénétique entre *Citharidium ansorgii* et *Citharinops distichodoides* est en accord avec la possibilité d'hybridation naturelle exceptionnelle qui a été signalée entre ces deux espèces (Daget, 1963). Enfin on remarquera que la classification phénétique conduit pratiquement aux mêmes conclusions systématiques ce qui prouve simplement que, dans le cas particulier des Citharinidés, le degré de similitude morphologique reflète assez exactement le degré de parenté phylogénétique.

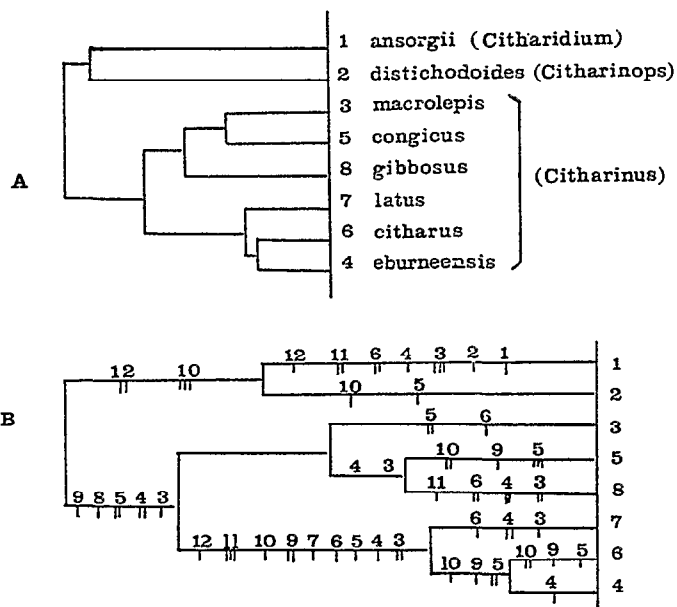


Fig. 5 : Classification phénétique (A) et cladistique (B) des Citharinidés sur la base de 12 caractères distinctifs. Sur les branches horizontales du cladogramme, les chiffres indiquent les caractères (codés arbitrairement de 1 à 12) et les traits verticaux les pas évolutifs (d'après Daget, 1966 et 1980).

C'est en application du principe de monophylétisme que Vari (1979) dans sa récente classification des Distichodontidés a réuni d'une part les genres *Dundocharax* et *Congocharax* à *Neolebias* et d'autre part *Gavialocharax* et *Phagoborus* à *Ichtyborus*. Les spécialistes ne s'accordent cependant pas tous sur la nécessité de respecter strictement le monophylétisme dans la nomenclature générique. Il est en effet souvent commode de donner un nom de genre particulier aux lignées qui diffèrent par un certain nombre de caractères apomorphes des autres lignées issues du même ancêtre (Daget et Desoutter, 1983).

Les données nécessaires pour établir des cladogrammes qui ne soient pas uniquement des hypothèses de travail provisoires, sont difficiles à réunir pour l'ensemble d'une famille ou même d'un genre lorsqu'un grand nombre d'espèces sont concernées. Il n'est pas non plus toujours facile de sélectionner des caractères pour lesquels l'état le plus plésiomorphe et l'état le plus apomorphe puissent être reconnus avec certitude. Pour ces diverses raisons, des cladogrammes précis et détaillés, comme celui des Citharinidés pris comme exemple plus haut, n'ont pu jusqu'à présent être établis que dans des cas particulièrement favorables.

La démarche actuellement suivie par les systématiciens consiste à réunir le plus d'informations possible sur les taxons et à en déduire une ou plusieurs hypothèses phylogénétiques qui pourront être corrigées et affinées au fur et à mesure de la progression des connaissances. A partir d'un certain moment, le cladogramme obtenu ne sera plus susceptible, quoi qu'il advienne, que de retouches de détail. L'application du principe de monophylétisme permettra alors d'établir une classification cladistique qui aura toutes chances d'être définitivement stabilisée, même si l'évolution réelle des groupes sur laquelle on ne possède aucun document historique doit toujours rester en grande partie hypothétique.

3 - Les méthodes de la Systématique moderne.

Pendant longtemps, par nécessité puis par routine, les systématiciens se sont bornés à utiliser des caractères faciles à observer sur des poissons morts et conservés en collection. Ils s'adressaient essentiellement à la morphologie externe (rapports de mensurations, décomptes de caractères méristiques) et à l'anatomie surtout osseuse. Actuellement, si les mêmes normes sont utilisées pour la description des espèces nouvelles afin de faciliter les comparaisons avec les diagnoses anciennes, les spécialistes sont d'accord pour admettre que les critères distinctifs les plus valables sont souvent de nature très différente. En raison de leur importance particulière, les caractères cytologiques, biochimiques et génétiques seront traités dans un paragraphe ultérieur. Il convient seulement de signaler ici que les données les plus diverses sont susceptibles d'être utilisées en Systématique, car tous les phénomènes biologiques peuvent avoir une signification spécifique.

Le type (ou pattern) de coloration qui disparaît plus ou moins rapidement en collection sous l'action conjuguée de la lumière et du temps, contribue au même titre que l'aspect général à faciliter l'identification des individus vivants. Les procédés photographiques permettent aujourd'hui de fixer fidèlement les couleurs et de les reproduire dans leurs moindres détails. Elles se sont révélées d'un grand secours pour l'étude des Cyprinodontidés. Par exemple les *Aphyosemion* du sous-genre *Diapteron* comprenant les quatre espèces *A. georgiae* Lambert et Géry, 1967, *A. cyanostictum* Lambert et Géry, 1977, *A. fulgens* Radda, 1975 et *A. abacinum* Huber, 1976 ont sur le corps et les nageoires des taches irrégulières et des fasciatures bleues sur fond rouge brique, alors que chez les autres *Aphyosemion* elles sont rouges sur fond bleu-vert. Ce type de coloration inversé est extrêmement net et permet d'identifier au premier coup d'œil les quatre espèces en question.

Des types d'adaptation écologiques ou comportementales sont souvent caractéristiques de certaines lignées évolutives et possèdent de ce fait une valeur systématique certaine. Ainsi dans l'ancien genre *Tilapia*, on distingue les *Tilapia s. str.* qui collent leurs œufs sur un substrat et les surveillent jusqu'à l'éclosion d'une part, les *Sarotherodon* et les *Oreochromis* qui pratiquent l'incubation buccale d'autre part. Bien que ce dernier mode de reproduction ait été acquis indépendamment dans plusieurs groupes de Poissons marins et d'eau douce, chez les Cichlidés il est clair que l'incubation buccale allant de pair avec une augmentation du nombre des branchiospines et une adaptation à un régime microphage, correspond à un ensemble de caractères apomorphes, les *Tilapia s. str.* étant, à ce point de vue, restés plus plésiomorphes.

Rappelons enfin que la Systématique peut tirer parti de la distribution géographique puisque deux formes voisines, mais sympatriques, appartiennent à deux espèces biologiques distinctes alors que deux formes voisines, mais allopatriques peuvent être soupçonnées, jusqu'à preuve du contraire, d'être des écophénotypes ou des sous-espèces d'une même espèce polymorphe.

3.1 - Cytotaxinomie. Le nombre, la forme et la structure des chromosomes sont maintenant considérés comme des caractères systématiques importants. L'expérience a montré qu'il existe des groupes où le nombre total $2n$ varie peu et par conséquent ne permet pas à lui seul de caractériser les espèces ou les groupes d'espèces. Chez la plupart des familles de Poissons qui ont été étudiées à ce point de vue, $2n$ varie entre 42 et 56. Ainsi chez les Cichlidés, *Oreochromis niloticus* et *O. macrochir* ont tous deux $2n = 44$ (Jalabert *et al.*, 1971). En revanche chez les Cyprinodontidés, le nombre de chromosomes est beaucoup plus variable puisque la valeur de n est comprise entre $n = 25$ comme chez *Epiplatys annulatus* et $n = 9$ chez *Aphyosemion christyi*.

En ce qui concerne les Poissons d'eau douce africains, les Cyprinodontidés mis à part, les nombres de chromosomes n'ont été déterminés que chez un nombre encore restreint d'espèces. On peut donc s'attendre à des résultats nouveaux et peut-être inattendus dans ce domaine peu exploré, car les anomalies (espèces ou genres tétraploïdes, individus à nombres intermédiaires considérés comme hybrides etc.) sont relativement fréquentes dès que les recherches sont entreprises systématiquement sur un grand nombre d'espèces et d'individus.

Un autre élément important à considérer est le développement relatif des bras dont le nombre de base A peut théoriquement varier de n à $2n$ suivant que les chromosomes sont tous à 1 bras

ou à 2 bras. Les chromosomes sont à 1 bras lorsque le centromère se trouve situé à l'une des extrémités (acrocentriques ou télocentriques) et à 2 bras lorsque le centromère n'est pas terminal (métacentriques). Les deux bras sont égaux lorsque le centromère est médian et inégaux dans le cas contraire. On évalue souvent la longueur de chaque bras en % de la longueur totale de tous les bras (Fig. 6).

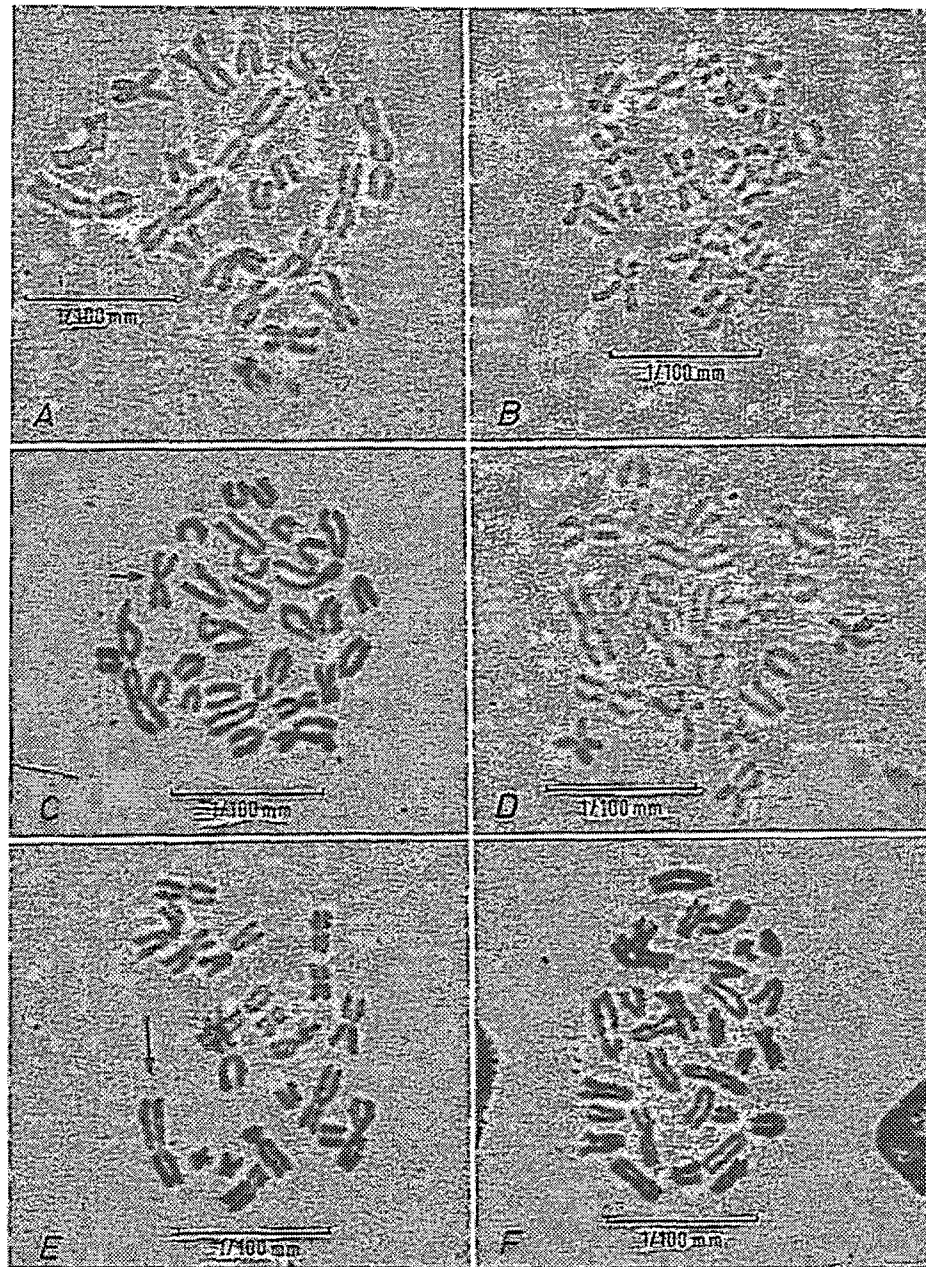


Fig. 6 : Garnitures chromosomiques de Cyprinodontidés, stade métaphase : les métacentriques forment un H ou un X et les acrocentriques un U ou un V. A : *Aphyosemion elegans*; B : *A. christyi*; C : *A. cognatum*; D : *A. schoutedeni*; E : *hybride?*; F : *A. melanopteron* (d'après Scheel, 1972).

Enfin une technique qui n'a pas, il est vrai, donné beaucoup de résultats chez les poissons est celle du marquage (banding) des chromosomes qui met en évidence des bandes successivement claires et sombres. La disposition de ces bandes est souvent caractéristique et, lorsque les chromosomes sont petits et nombreux, elle peut aider à identifier les éléments d'une même paire. Le marquage est beaucoup plus difficile à obtenir chez les Poissons que chez les Insectes par exemple, mais on peut s'attendre à des progrès techniques dans ce domaine.

3.2 - Critères biochimiques. Trois types de critères biochimiques peuvent être utilisés en Systématique : les petites molécules telles que pigments, produits d'excrétion et métabolites divers, les protéines et les enzymes, enfin les acides nucléiques eux-mêmes.

Les petites molécules sont accessibles par analyse chromatographique ou spectrophotométrie. Elles occupent l'extrémité d'une chaîne de réactions biochimiques dont l'autre extrémité se trouve dans les gènes du noyau des cellules. Comme exemple de ces molécules on peut citer les pigments dont la répartition relève de la morphologie. Dans certains groupes d'*Aphyosemion* on rencontre des formes à pigment bleu et d'autres à pigment jaune. C'est le cas de deux espèces gabonaises allopatriques, *A. herzogi* Radda, 1975 à nageoires jaunes et *A. bochteri* Radda, 1975 à nageoires bleues. *A. gardneri* se présente aussi sous deux « phases », une jaune et une bleue, mais qui sont sympatriques en certains endroits (Huber, 1977). Naturellement ces caractères sont fugaces et disparaissent sur le matériel fixé. Dans certains cas ils correspondent à des espèces, dans d'autres à de simples mutants et le jaune serait lié à un gène récessif. Il est probable que parmi les métabolites et les phéromones il existe des molécules spécifiques qui pourraient jouer un rôle dans l'attraction sexuelle et limiter ou empêcher les hybridations en milieu naturel. Cependant ces substances qui agissent à doses infinitésimales sont difficiles à déceler et à caractériser.

Les protéines et les enzymes en revanche sont plus faciles à étudier, grâce à l'électrophorèse sur gel. Chez *Epiplatys*, le même type d'hémoglobine a été retrouvé chez un grand nombre d'espèces telles que *E. chapperi*, *E. esekanus*, *E. longiventralis*, *E. sexfasciatus* considérées comme voisines, mais aussi *E. chevalieri* et *E. duboisi* considérées comme éloignées des précédentes. *E. bifasciatus* possède une hémoglobine d'un autre type, identique à celle de *Nothobranchius guentheri* (Scheel, 1968). Il est intéressant de noter que les croisements entre espèces ayant des hémoglobines différentes ne donnent aucun résultat ou seulement des produits difficilement viables.

Les systématiciens s'adressent aussi aux isoenzymes c'est-à-dire aux différentes formes d'enzymes ayant la même activité catalytique, mais déterminées par des gènes allélomorphes à un seul locus. Il s'agit donc de polymorphisme génétique. En l'absence de mutations et de pression de sélection, les fréquences relatives des différents allèles et des génotypes correspondants doivent, dans une population panmictique, rester fixes et conformes à la loi de Hardy-Weinberg. Des relations entre des facteurs de l'environnement tels qu'un gradient de température et la fréquence de certains allèles d'estérase ou de lactico-déshydrogénase ont été signalées chez des poissons non africains. Il y a là un exemple très net d'adaptation, résultant d'un effet sélectif du milieu naturel sur des individus dont le génotype présente un avantage ou un désavantage pour la survie. Pour peu que les allèles dont les effets physiologiques donnent prises à la sélection soient pléiotropiques, ils peuvent avoir des actions secondaires sur des détails de morphologie ou de coloration qui sont seuls accessibles à un examen superficiel. A l'inverse, des modifications plus importantes du génotype peuvent n'avoir aucune répercussion visible sur le phénotype.

La proximité des génomes peut encore s'évaluer dans une certaine mesure par leur taux d'hybridation expérimentale. Les techniques sont délicates à mettre en œuvre et n'ont encore jamais été appliquées aux poissons d'eau douce africains. Elles permettraient peut-être de compléter l'approche assez sommaire de la cytotaxinomie que constitue le dénombrement des chromosomes.

3.3 - Critères génétiques. Le concept biologique d'espèce étant fondé sur l'isolement de reproduction, les coupures spécifiques pour être objectives devraient se baser sur le degré d'interstérilité ou d'interfécondité constaté entre espèces sympatriques ou vérifié expérimentalement entre espèces allopatriques. Un taux modéré d'hybridation naturelle, la possibilité d'une hybridation

introgressive limitée ou occasionnelle et même un croisement expérimental facile lorsque la génération F_1 présente des anomalies, n'impliquent pas qu'il s'agisse d'une seule et même espèce. On distingue en effet des « bonnes espèces » totalement interstériles et des « espèces naissantes » entre lesquelles l'isolement de reproduction reste imparfait. Parmi les Poissons d'eau douce africains, deux familles ont fait l'objet d'investigations génétiques approfondies : les Cichlidés, notamment les *Tilapia* au sens large et les Cyprinodontidés, notamment les *Epiplatys*, *Aphyosemion* et *Nothobranchius*.

Chez les Cichlidés, *Oreochromis niloticus* est génétiquement plus proches de *O. macrochir*, espèce allopatrique avec laquelle l'hybridation introgressive est possible, que de *O. aureus* avec laquelle aucune hybridation naturelle n'a été signalée. Pourtant la morphologie et l'aspect phénotypique avaient conduit à rapprocher *O. niloticus* de *O. aureus* plus que de *O. macrochir*. Dans les stations et les étangs de pisciculture, on s'est aperçu que beaucoup d'espèces d'*Oreochromis* ou de *Tilapia* étaient susceptibles de se croiser. Cependant les hybrides présentent fréquemment des anomalies dans la répartition des sexes. C'est ainsi que les croisements *O. hornorum* ♂ x *O. mossambicus* ♀, *O. hornorum* ♂ x *O. niloticus* ♀ ou *O. macrochir* ♂ x *O. niloticus* ♀ n'ont jusqu'à présent produit que des mâles alors que les croisements inverses fournissent 75 % de mâles et 25 % de femelles (Jalabert *et al.*, 1971). Les espèces ne sont donc pas complètement isolées du point de vue génétique ce qui laisse supposer que le groupe est en pleine évolution et que les processus de spéciation se déroulent actuellement sous nos yeux.

Chez les Cyprinodontidés, poissons de petite taille faciles à faire reproduire en aquarium, les résultats ont été particulièrement intéressants pour la Systématique. Par exemple les populations ivoiriennes et libériennes d'*Epiplatys dageti* diffèrent par des détails de coloration, à vrai dire assez minimes. Or Scheel a montré que l'interfécondité était totale entre ces populations qui ont toutes $n = 25$ et le même type d'hémoglobine. Il s'agit donc de sous-espèces, *E. dageti dageti* en Côte d'Ivoire et *E. dageti monroviae* au Liberia. Le fait qu'on ait retrouvé dans la région limitrophe entre ces deux pays des populations à coloration intermédiaire est tout à fait normale.

En revanche, au Cameroun, l'isolement génétique est total entre les populations de Ndop (alt. 1200 m) dont provient le type d'*Aphyosemion bualanum* et celles de Bamkin dont provient le type d'*A. rubrifasciatum*. Les phénotypes sont identiques, mais *A. bualanum* a $n = 19$ et *A. rubrifasciatum* $n = 20$ et cette différence d'une unité dans le nombre haploïde de chromosomes suffit pour entraîner une interstérilité complète. D'autres exemples d'espèces biologiques sont connus parmi les *Aphyosemion* et il est probable qu'on en découvrira dans d'autres familles que celle des Cyprinodontidés.

3.4 - Taxinomie numérique. La Taxinomie numérique peut être définie comme l'évaluation chiffrée du degré de ressemblance (classification phénétique) ou du degré de parenté phylétique (classification cladistique) entre unités taxinomiques opérationnelles (UTO). Les américains Sokal et Sneath, dont « Principles of numerical Taxonomy » a été publié en 1963, en ont donné la première formulation précise. Elle s'est rapidement développée avec les progrès de l'Informatique et la vulgarisation des ordinateurs. Cependant elle n'a été jusqu'à présent que très rarement utilisée pour les Poissons d'eau douce africains. Toutes les données peuvent servir en Taxinomie numérique, qu'elles soient qualitatives ou quantitatives, mesurables ou non, discrètes ou continues. Il suffit que ces données soient précises, nombreuses et qu'elles apportent une certaine information, même redondante, sur l'identité des unités de base ou UTO considérées. En pratique, il s'agit d'individus au sens strict du terme ou d'échantillons représentatifs d'une population ou d'un taxon. On emploie le terme d'UTO pour ne préjuger ni du regroupement ultérieur des unités de base, ni du statut taxinomique qui sera attribué à chaque groupe. En fait, les données que l'on utilise et l'information que l'on traite ne diffèrent pas de celles de la Systématique traditionnelle, mais les caractères ne subissent aucune pondération a priori et c'est seulement au stade final du traitement que l'on voit apparaître les plus discriminants pour le groupe considéré.

C'est essentiellement la méthode de traitement simultané d'un grand nombre de données de nature diverse qui constitue l'originalité de la Taxinomie numérique. Elle se manifeste à trois niveaux différents :

1— dans le choix du codage et des changements de variable ou d'unités de mesure qui sont fonction de la nature des données et du type de traitement à leur faire subir;

2— dans le choix d'une métrique c'est-à-dire d'une distance taxinomique permettant de chiffrer le degré de ressemblance ou de parenté phylétique et de l'algorithme permettant de calculer cette valeur chiffrée;

3— dans le choix de la présentation des résultats : matrice de distances ou plus souvent projection des points représentant les UTO dans un espace de dimensions réduites (en général plan de discrimination optimale), phénogrammes, cladogrammes etc. Ainsi visualisés, les résultats doivent encore être interprétés. Ceci ne peut être fait que par un spécialiste du groupe étudié qui décidera du regroupement des UTO en taxons et surtout du rang systématique qu'il convient d'accorder à ces taxons (Fig. 7 et 8).

	UTO-1	UTO-2	UTO-3	UTO-4	UTO-5	UTO-6	UTO-7	UTO-8
UTO-1	+ 1,000	+ 0,451	- 0,307	- 0,109	- 0,198	- 0,018	+ 0,018	- 0,038
UTO-2		+ 1,000	- 0,082	+ 0,169	+ 0,237	+ 0,317	- 0,122	- 0,253
UTO-3			+ 1,000	+ 0,612	+ 0,732	+ 0,478	+ 0,637	+ 0,786
UTO-4				+ 1,000	+ 0,746	+ 0,867	+ 0,779	+ 0,569
UTO-5					+ 1,000	+ 0,694	+ 0,559	+ 0,540
UTO-6						+ 1,000	+ 0,607	+ 0,408
UTO-7							+ 1,000	+ 0,797
UTO-8								+ 1,000

Fig. 7 : Exemple de matrice obtenue en Taxinomie numérique. Les 8 UTO sont les 8 espèces de la famille des Citharinidés, les valeurs chiffrées des coefficients de corrélation de rang calculés entre les valeurs codées de 12 caractères utilisés pour distinguer les espèces. Ces distances taxinomiques sont ici des distances angulaires (d'après Daget et Hureau, 1968).

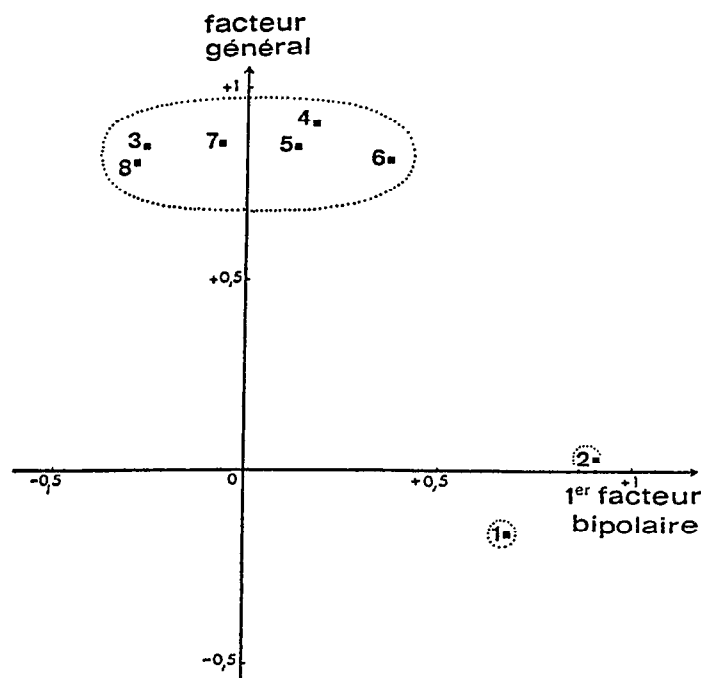


Fig. 8 : Résultat de l'analyse en composantes principales de la matrice précédente. Projection des points-espèces dans le plan des deux premiers facteurs qui conservent 74,5% de l'information. Les UTO - 3 à 8 - (genre *Citharinus*) sont séparés du groupe frère formé par les UTO - 1 (genre *Citharidium*) et UTO - 2 (genre *Citharinops*) (d'après Daget et Hureau, 1968).

La Taxinomie numérique est une application des techniques de l'Informatique aux problèmes systématiques. Elle permet de gagner du temps et de justifier les conclusions proposées par des méthodes objectives, précises et reproductibles. Son emploi ne se justifie pas pour des problèmes simples dont la solution est évidente. En revanche elle se révèle intéressante pour aider à débrouiller des problèmes compliqués à condition d'être utilisée par des systématiciens avertis possédant de sérieuses connaissances en Statistique et en Informatique.

4 - Perspectives d'avenir

La Systématique des Poissons d'eau douce africains présente de nombreux défauts de jeunesse, c'est-à-dire des groupes taxinomiques encore insuffisamment étudiés. Parmi ceux-ci et à titre d'exemples on peut citer les genres *Barbus* et *Varicorhinus* dans la famille des Cyprinidés, *Clarias* et *Chrysichthys* dans les Siluriformes etc. Une meilleure connaissance des parentés phylogénétiques et des proximités génétiques conduira certainement à mettre des espèces nominales en synonymie ou à les ramener au rang de sous-espèces alors que de nouvelles espèces biologiques seront décelées et décrites. Par ailleurs des révisions aboutissant à des classifications cladistiques motiveront la suppression de genres reconnus paraphylétiques et la création de nouvelles coupures génériques. Ces rectifications nécessaires risquent de demander beaucoup de temps et d'efforts avant d'aboutir à une systématique satisfaisante, car l'examen des exemplaires en collection ne peut suffire à régler tous les problèmes. Le concept biologique de l'espèce s'imposera de plus en plus dans les années à venir. Il obligera à travailler sur du matériel vivant et par conséquent à effectuer la plupart des recherches en Afrique.

Or actuellement le nombre de systématiciens africains ou résidant en Afrique est, dans la plupart des régions, aussi notoirement insuffisant que les moyens dont ils disposent en équipements de laboratoire, en collections de référence et en documents bibliographiques. Pour les aider, des projets ont vu le jour, comme celui du CLOFFA, Catalogue des Poissons d'eau douce de l'Afrique. Un travail considérable reste à accomplir en Systématique pour que les autres disciplines telles que l'Ecologie, la Pisciculture, l'Aménagement des milieux aquatiques, la Gestion rationnelle des stocks et la protection des espèces menacées puissent se développer sur des bases solides.

SUMMARY

In this chapter the author retraces the history and development of the systematics of the African freshwater fish fauna. Three major periods are selected to show this development - the first from 1758 to 1850, the second from 1850 to 1940 and the third from 1940 to the present day. The periods are taken as reflecting the evolution of systematic thought itself from the early typological concept through to the biological species concepts and finally the application of modern theory and technological methods.

The systematic discovery of the African fish fauna began with the inclusion of several nilotic species in the 10th edition of Linnaeus' *Systema Naturae* in 1758. The tempo of discovery was at first slow and very few additional species had been described by the turn of the 18th Century. The pace increased after this and by the middle of the 19th Century the scene was set for what became an extremely active period for the description of new species from all quarters of the continent. By 1916, on the completion of Boulenger's classic «Catalogue of Fresh-water fishes of Africa in the British Museum», some 1420 species were listed - a fifteen-fold increase on the numbers known in 1850. Up until the second world war the influence of the colonial powers was all important and most of the systematic work was done by prominent scientists in the major institutions of Europe and to a much lesser extent North America.

After the second world war conditions in Africa itself have greatly assisted the task of systematics. The improvement in transport and communications have opened up much of the continent which was previously poorly explored. Many of the less common or less frequently encountered species have been described during this period and the total number of species now known from the freshwaters of Africa is in the region of about 2500. A major development over this latter period has been the establishment of local or regional laboratories or stations so that there has been considerable attention on regional faunas by resident or long-term research workers.

The species was initially viewed as a specially created and immutable entity. The early systematic objective was thus to describe and draw up inventories of species with the characteristics of each embodied in a single or at most a few 'type specimens'. With the general acceptance of Darwin's theory of evolution in the latter half of the 19th Century the concept of the species changed to one of a much more flexible biological entity. This concept is still much in force at the present time and has resulted in considerable adjustment of African fish species as described up until the first quarter of the 20th Century. In this respect the permanence of and experience in the conservation of collections by the large European institutions has been an important factor in the systematic and taxonomic revision of the African fauna, a process still in progress at the present time. Apart from those in Southern Africa, there are few African institutions which can satisfy international expectations as secure repositories for systematic collections. The establishment and improvement of existing African institutions is necessary and desirable within the applied policies of UNESCO.

Polymorphism in some way or other is characteristic of many fish species. Apart from the clupeids and anguillids African freshwater fishes do not undergo major metamorphosis within their life histories. Nevertheless less profound changes such as in colouration or in individual morphological features do occur within the lifespan of many fishes which frequently caused errors of specific identity under the more rigid concept of a species. Geographical variations was also little appreciated and lead to cases of confusion of species identities. The realization of these problems of polymorphism has resulted in a restriction in the value of type specimens and a change to the systematic approach in general.

Additional criteria to the traditional morphological values have been increasingly used to account for the dynamic nature of the species. Some confusion has resulted from the persistence of the use of type specimens and binomial nomenclature as legacies of the typological species concept. One typological species can embody two or more 'biological species' or conversely two or more typological species may constitute a single 'biological species'. It is expected that as research concentrates more on the living fishes in their natural environments so more and more the true biological nature of each species will be recognised.

Systematics aims not only to describe and list the species but to classify them as well. Several ways of classifying organisms are in use, the main being based on degree of similarity (phenetics) or on phylogenetic relationships (cladistics). Although most current classification of African fishes depends on morphological similarity, cladistic classifications based on Hennig's (1966) principles are being presented more frequently.

Morphological criteria have formed the traditional base of African fish systematics. Modern technology such as seen in photography has not only enhanced the traditional techniques but have opened a host of new ones. Certain biological and ecological adaptations of species lend themselves to systematic use and have been applied to advantage in the African context. Cytological and biochemical criteria have proved particularly useful to groups such as the cyprinodontids and cichlids which are easily maintained in aquariums and are therefore suitable for laboratory study. Genetic criteria are also being used, especially in the case of species suitable for culture or farming. Where sufficient material is available numerical taxonomic methods have also been applied to African freshwater fishes.

In many respects African fish systematics is still in a youthful phase and suffers from the shortcomings of immaturity. New species are still being described and there are numerous problems at the alpha-taxonomic level. In most cases the interrelationships of species and higher groups are not known or poorly studied. Few studies have been made on the living organisms in their natural environments. The task of systematics is also being hindered by the acute shortage of trained systematists resident in Africa itself. Comprehensive regional collections necessary for systematic research are generally not available locally or internationally. Attention to these shortcomings is necessary if systematics is to meet the demands being made by a growing body of active disciplines applied to this fauna.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BELL-CROSS G., 1976 - *The Fishes of Rhodesia*. National Museums & Monuments of Rhodesia, Salisbury.
- BLACHE J., 1964 - *Les Poissons du bassin du Tchad et du bassin adjacent du Mayo Kebbi*. Mém. ORSTOM. Paris, 4(2) : 1-485.
- BOULENGER G.A., 1901 - *Les Poissons du bassin du Congo*. Publications de l'Etat indépendant du Congo, Bruxelles.
- BOULENGER G.A., 1907 - *The Fishes of the Nile*. H. Rees, London, 2 vol.
- BOULENGER G.A., 1909-16 - *Catalogue of the freshwater fishes of Africa*. British Museum (N.H.), London, 4 vol.
- BURCHELL W.J., 1822 - *Travels in the interior of southern Africa*. London, vol. 1 : 1-425.
- CUVIER G., 1817 - *Le Règne Animal...* 4 vol. Paris. Poissons, 2 : 104-351.
- CUVIER G., 1819 - Sur les poissons du sous-genre *Hydrocyon*... *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 5 : 351-379.
- CUVIER G. & VALENCIENNES A., 1828-49 - *Histoire naturelle des Poissons*. Paris-Strasbourg, 22 vol.
- DAGET J., 1954 - Les Poissons du Niger supérieur. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, Dakar, 36 : 1-391.
- DAGET J., 1963 - Sur plusieurs cas probables d'hybridation naturelle entre *Citharidium ansorgii* et *Citharinus distichodoides*. *Mém. Inst. fr. Afr. Noire*, Dakar, 68 : 81-83.
- DAGET J., 1966 - Taxinomie numérique des Citharininae (Poissons Characiformes). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 38(4) : 378-386.
- DAGET J., 1980 - Classifications phénétiques et cladistiques en Taxinomie numérique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, (4) 2 (A 1) : 343-348.
- DAGET J. & DESOUTTER M., 1983 - Essai de classification cladistique des Polyptéridés (Pisces, Brachiopterygii). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, (4) 5 (A 2) : 561-674.
- DAGET J. & HUREAU J.C., 1968 - Utilisation des statistiques d'ordre en taxinomie numérique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 40 (3) : 465-473.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE E., 1802 - Histoire naturelle et description anatomique d'un nouveau genre de poisson du Nil, nommé Polyptère. *Annls Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 1 : 57-68.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE I., 1827 - Histoire naturelle des Poissons du Nil (suite) in Description de l'Egypte....Paris, Hist. nat., 1 : 265-310.
- GEPHARD S.R., 1978 - Observations on the three allopatric populations of the maluti minnow, *Oreodaimon quathlambae* (Barnard) with notes on its evolution, ecology, spawning and conservation. *J. limnol. Soc. sth. Afr.*, 9 (2) : 105-111.
- GERVAIS F.L.P., 1848 - Sur les animaux vertébrés de l'Algérie... *Annls Sci. nat. (Zool.)*, 19 : 5-17.
- GILCHRIST J.D.F. & THOMPSON A.W., 1917 - The freshwater fishes of South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, 11 (6) : 466-575.
- GREENWOOD P.H., 1955-57 - The fishes of Uganda. *Uganda J.*, 19(2) : 137-155; 20(2) : 129-165; 21(1) : 47-80; 21(2) : 191-219.
- GREENWOOD P.H., 1956-67 - A revision of the Lake Victoris *Haplochromis* species (Pisces, Cichlidae). *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) (Zool.)*, 4(5) : 223-244; 5(4) : 76-97; 5(7) : 179-218; 6(4) : 227-281; 9(4) : 139-214; 15(1) : 1-119.
- GUICHENOT A., 1847 - Les Poissons. In *Voyage en Abyssinie...* Paris, 6 (4) : 227-238.
- HECKEL J.J., 1846 - Ichthyologie, In Russeger (éd.) : *Reisen in Europa, Asien und Africa...* Stuttgart.
- HOLDEN M.J. & REED W., 1970 - *West African freshwater fish*. Longman, London : 1-68.
- HOLLY M., 1930 - Synopsis der Süßwasserfische Kameruns. *Sber. Akad. Wiss. Wien* (Abt. 1), 139 (3-4) : 195-282.
- HUBER J.H., 1977 - Une chaîne de deux *Aphyosemion* sympatriques dans les monts de Cristal, Gabon, avec description d'une espèce nouvelle : *A. mimbon* n.sp. *Rev. fr. Aquariol.*, 1 : 3-10.
- JALABERT B. et al., 1971 - Déterminisme du sexe chez les hybrides entre *Tilapia macrochir* et *Tilapia nilotica* : étude de la sexratio dans les croisements des hybrides de première génération par les espèces parentes. *Annls Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 11 (1) : 155-165.

- JOANNIS L. de, 1835 - Observations sur les poissons du Nil et description de plusieurs espèces nouvelles....*Mag. Zool.*, 5; 1-14.
- JUBB R. A., 1967 - *Freshwater fishes of southern Africa*. A.A. Balkema, Cape Town & Amsterdam; 1-248.
- LATIF A.F.A., 1974 - *Fisheries of Lake Nasser. Aswan*; 1-235.
- LEACH W.E., 1818 - *Fishes in Tuckey* : Narrative of an Expedition to explore the River Zaire, usually called the Congo, in South Africa, in 1816. London. append. 4 : 409-410.
- LINNAEUS C., 1758 - *Systema Naturae*, ed. X, 1. Nantes & Pisces : 230-338.
- MÜLLER J. & TROSCHER F.H., 1845 - *Horae ichthyologicae*. Veit & comp., Berlin, 1.
- PELLEGRIN J., 1914 - *Les poissons du bassin du Tchad*. Larose, Paris : 1-154.
- PELLEGRIN J., 1923 - *Les poissons des eaux douces de l'Afrique occidentale (du Sénégal au Niger)*. Larose. Paris : 1-373.
- PETERS W., 1852 - Diagnosen von neuen Flussfischen aus Mossambique. *Monatsber. Akad. Wiss. Berlin* : 275-276 & 681-685.
- POLL M., 1946 - Révision de la faune ichthyologique du lac Tanganika. *Annls Mus. r. Congo belge*, in-4°, 4 (3); 141-364.
- POLL M., 1967 - Révision des Characidae nains africains. *Annls Mus. r. Afr. centr.*, in-8° (Zool.), 162 : 1-158.
- POLL M., 1971 - Révision des Synodontis africains (famille Mochocidae). *Annls Mus. r. Afr. centr.*, in-8° (Zool.), 191 : 1-497.
- ROMAN B., 1971 - Peces de Rio Muni, Guinea Ecuatorial (Aguas dulces y salobres). Barcelona : 1-295.
- RÜPPELL E., 1829 - Beschreibung und Abbildung mehrere neuer Fische im Nil entdeckt. Frankfurt a. M. : 1-12.
- RÜPPELL E., 1836 - Neuer Nachtrag zu Beschreibungen und Abbildungen neuer Fische im Nil entdeckt. *Frankfurt, Mus. Senckenberg*, 2(1);1-28.
- SANDON H., 1950 - An illustrated guide to the freshwater fishes of the Sudan. *Sudan Notes Rec.*, 25 : 1-61.
- SCHEEL J., 1968 - *Rivulins of the Old World*. T.F.H., Jersey City : 1-473.
- SCHEEL J., 1972 - Cytotaxonomic studies : the *Aphyosemion elegans* group. *Z. zool. Systematik Evolutionsforschung*, 10 (2) : 122-127.
- SMITH A., 1840 - *Illustrations of the Zoology of South Africa*. London, vol. 4.
- SOKAL R.R. & SNEATH P.H., 1963 - *Principles of numerical taxonomy*. Freeman, San Francisco & London : 1-359.
- TREWAVAS E., 1933 - Scientific results of the Cambridge expedition to the East African lakes 1930-31. 2. The Cichlid fishes. *J. Linn.Soc. (Zool.)*, 38 (259) : 309-341.
- VARI R.P., 1979 - Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidea). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, (Zool.), 36 (5) : 261-344.
- WORTHINGTON E.B. & RICARDO C.K., 1936 - Scientific results of the Cambridge expedition to the East African lakes, 1930-31. 15. The fish of Lake Rudolf and Lake Baringo. *J. Linn. Soc. (Zool.)*. 39 (267) : 353-389.

Chapitre 2

EVOLUTION AND SPECIATION OF AFRICAN CICHLIDS

ÉVOLUTION ET SPÉCIATION DES CICHLIDÉS D'AFRIQUE

A. J. Ribbink

So spectacular are the extent and rate of evolution and speciation of the fishes of the Great Lakes of East Africa that the terms «evolutionary avalanche» (Liem, 1973), «explosive evolution» and «explosive speciation» (Greenwood, 1964, 1974, 1981; Fryer & Iles 1972; Mayr, 1976) have been used to describe the phenomena. Furthermore, Fryer (1972) and Greenwood (1973) suggest that the cichlid fishes provide better and more illuminating examples of evolution and speciation than the traditionally cited Darwin's finches. There are, for example, more than 800 species of cichlid in the East African Great Lakes (Table 1), but no more than 14 species of finch in the Galapagos Islands (Lack, 1947).

Table 1 : The number of cichlid and non-cichlid species found in three of the Great Lakes of Africa. Data from Fryer & Iles (1972), Greenwood (1974), Lowe-McConnell (1975) and authors cited in the table.

	No. of cichlid species	No. of non-cichlid species	No. of endemic species	
			cichlids	non-cichlids
Lake Victoria	250 + Van Oijen <i>et al.</i> (1981)	39	all but 3	17
Lake Tanganyika	140 + Brichard (1978)	67	all	47
Lake Malawi	400-500 Ribbink <i>et al.</i> (1983a)	44	all but 4	24

Although adaptive radiation and speciation has occurred in the non-cichlid families, it is clear from Table 1 that these families are overshadowed by the Cichlidae. Indeed, the differences between the cichlids and non-cichlids with regard to these evolutionary phenomena are so great that some workers questioned whether the evolutionary processes involved were unusual and whether the cichlid fishes possess characteristics not shared by the other families with which they co-exist (see Greenwood, 1981 for comment). The cichlids dominate the ichthyofauna of these lakes in a taxonomic sense as well as ecologically (Greenwood, 1974), and in all habitats

except the pelagic zones they have a numerical dominance. The Cichlidae are of great commercial importance as food and aquarium fishes. For these reasons, and also because of the interest stimulated by their evolutionary success, most work on the fishes of the Great Lakes of Africa has focussed upon cichlids. This focus does not exaggerate the commercial value of, and interest in, cichlids, but it leads to a general tendency to associate these Great Lakes with cichlids and to virtually ignore the contributions of many of the non-cichlids. A great deal of excellent work has been done on these non-cichlids (Poll, 1953; Jackson, 1959; Whitehead, 1959; Corbet, 1961; Coulter, 1976, 1981), but a clear synthesis is lacking. I am not qualified to provide such a synthesis, so in this chapter I follow the established trend and concentrate almost exclusively on the evolution and speciation of cichlids.

In this essay attention is focussed on adaptive evolution and its effect (speciation) as portrayed by the Recognition Concept of Paterson (1978). In so doing a repetition of the content of several important publications on evolution and speciation is avoided. It is necessary, therefore, that readers should consult the publications of Greenwood, Fryer (particularly Fryer & Iles, 1972), Lowe-McConnell and Ribbink *et al.* for details of those subjects omitted or given scant attention here. For example, little or no reference is made to the effects of predators, multiple invasions and breeding seasonality on speciation. Furthermore, I have not considered here the possible contributions sympatric and other non-allopatric modes of speciation (for which there is no convincing evidence) may have made to the species flocks. Nor have I discussed how our knowledge could be advanced by electrophoretic, cytogenetic and genetic studies.

1 - EVOLUTION

Evolution is an historical process concerned with the origin, ancestry and differentiation of organisms. In a study of evolution, the adaptations of organisms to the environment are traced. Ideally, to unravel the evolutionary history of any group a long series of fossils as well as recent forms should be available. There are, however, very few known fossils of African fishes, and those which have been found throw virtually no light on the stages through which the contemporary forms have passed (Greenwood, 1959; Fryer & Iles, 1972). To understand the evolution of the extant species, therefore, it is necessary to call upon all the available information on the morphological, ecological, behavioural and zoogeographical aspects of extant species. These should be viewed against the geological history of the lakes. Such historical aspects are summarised by Fryer & Iles (1972), Greenwood (1974) and Beadle (1981). Of importance to our discussion is the age of the lakes (Table 1) as this gives an indication of the overall rate at which diversification occurred. Furthermore, the way in which the Rift Valley Lakes formed is such that most evolutionary changes are likely to have occurred in one, or perhaps, two basins (Fryer & Iles, 1972; Fryer 1977). Lake Victoria, however, is not a Rift Valley Lake and it seems that during its history lake levels changed markedly in response to climatic and tectonic events (Greenwood, 1974). Consequently, a variety of smaller or larger lakes existed, at times partially or wholly interconnected, at other times partially or wholly isolated from one another. It is argued that, during periods when the lake comprised a number of smaller water bodies, the isolated populations might have diverged and that since this differentiation occurred in a number of lakes it is not strictly intralacustrine (Fryer, 1977).

2 - ORIGIN OF THE FISHES

The original colonisers of the newly formed lakes were, almost certainly, riverine species. Those which have adapted most successfully to the new conditions in the developing lakes are the cichlids, particularly the haplochromines, which constitute the vast majority of contemporary species (Fig. 1). Although all haplochromine species are believed to have had a single common ancestor (Greenwood, 1979) it seems that different, but closely related, ancestral forms colonised each lake. Regan (1921), Trewavas (1935) and Fryer & Iles (1972) consider the endemic haplochromines of Lake Malawi to have had a common ancestor with many features in com-

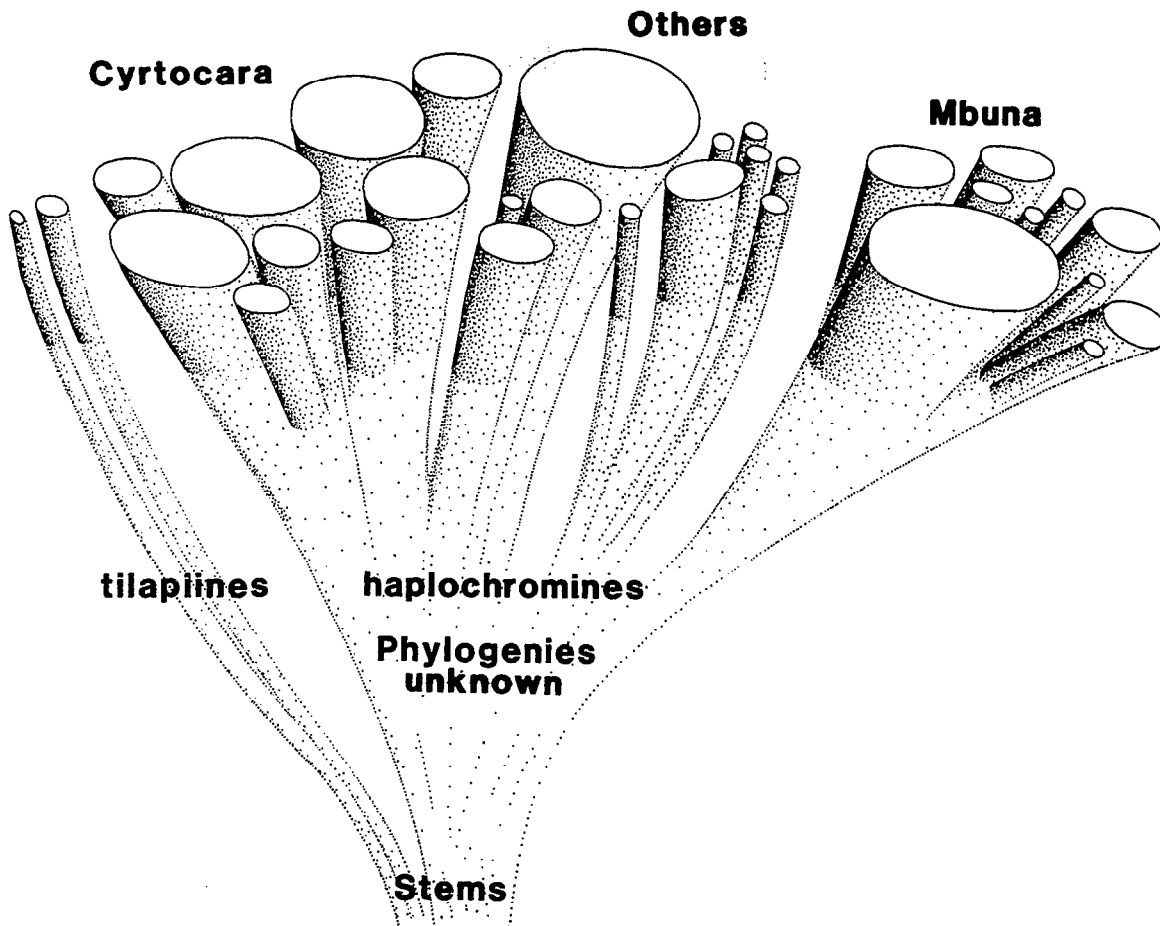


Figure 1 :The cichlid fishes of Lake Malawi are composed of two main lineages : the tilapiines, comprising 6 *Oreochromis* spp. and 2 *Tilapia* spp., and the haplochromines comprising numerous genera and 400-500 species. The phylogenies of the haplochromines are largely unknown, but several contemporary groups may be recognized : (a) the 10 Mbuna genera ; (b) the genus *Cyrtocara* which comprises a number of distinct groups (as illustrated) which will probably be recognized as separate genera when a revision of the genus is completed ; (c) «the others» which comprise the *Lethrinops* spp., *Aulonocara* spp. and *Trematocranus* spp. which are closely related to some *Cyrtocara* spp., as well as the more distantly related *Rhamphochromis* spp. and several mono- and ditypic genera.

mon with *Astatotilapia calliptera* (= *Haplochromis callipterus*), a contemporary widespread species which lives in a variety of waterbodies, including rivers and streams, as well as in Lake Malawi. However, Greenwood (1979) believes that the Malawi species are likely to have had a polyphyletic origin and that lineages related to *Thoracochromis* (= *Haplochromis* : see Greenwood, 1979), *Serranochromis* and *Chetia* (= *Haplochromis* : see Greenwood 1979) may have contributed to the flock in addition to *Astatotilapia calliptera*. No evidence is given to support this suggestion.

The haplochromines of Lake Victoria appear to have had a monophyletic ancestry (*Astatoreochromis alluaudi* excepted) originating from a «*Haplochromis*» *bloyeti*-like ancestor (Greenwood, 1974).

Lake Tanganyika poses a more difficult problem. Its cichlid species are older and more markedly differentiated than those of the other two lakes and it is not now possible to define the ancestral forms. Indeed, there is at present considerable doubt as to whether certain species should be assigned to the haplochromines or tilapiines (Wickler 1963; Fryer & Iles, 1972; Greenwood 1978) and some species may not belong to either (Greenwood, 1978). A great deal of study is required to define accurately the origins and trace the phylogenies of these fishes.

3 - ADAPTATIONS

The high degree of endemism of the fishes of the Great Lakes indicates that virtually all contemporary species originated within the lakes or, in the case of Lake Victoria, within the protolakes now encompassed by the present lake basin. The generalized riverine ancestral forms which colonised the developing lakes had opportunities to adapt to a variety of new, unoccupied habitats. These opportunities were most efficiently taken by the cichlids, which now occupy a greater variety of microhabitats in each lake than all the other families of Great Lakes fishes combined (Greenwood, 1974). The adaptations necessary to enable the fishes to adjust to the various microhabitats resulted in the spectacular radiation and species diversification for which these lakes are now well known.

It seems that different populations became adapted to live over sand, among aquatic vegetation, among rocks and in open water. Within the communities which occupied each of these habitats fishes became specialized to occupy particular parts of those habitats (microhabitats). For example, within a relatively uniform habitat, different species occur at different depths (Ribbink & Hill, 1979; Marsh *et al.*, 1981; Ribbink *et al.*, 1983a) or utilize different parts of the rocky or sandy substrata (Eccles & Lewis, 1979; Van Oijen *et al.*, 1981; Ribbink *et al.*, 1983a; Ribbink & Eccles 1986). Most overt structural and behavioural specializations of the Cichlidae in these lakes are associated with different, but specific modes of feeding. The generalized haplochromine ancestors are considered to have been small, omnivorous species with a preference for carnivorous (mainly invertebrate) diets. The teeth of such ancestors were unspecialized, but well suited to their varied diet and the skull was largely unmodified (Fryer & Iles, 1972). From these unspecialized ancestors arose the many trophically specialized species found today, details of which may be found in Poll (1953, 1956) Greenwood (1974, 1979, 1981) Fryer & Iles (1972) and Barel *et al.* (1977).

Numerous close morphological, trophic, ecological and behavioural parallels are exhibited by the cichlids occupying the different Great Lakes. Comparisons of the rock-frequenting fishes of three Great Lakes (Malawi, Tanganyika and Victoria) show that, in general, the communities are similar; virtually all member-species are small, darkly or brightly coloured and sedentary (Fryer & Iles, 1972; Van Oijen *et al.* 1981; Ribbink *et al.* 1983a). Similarly, those communities whose members are adapted to sandy habitats, vegetated habitats or open water show a number of striking parallels (Fryer & Iles, 1972). The incredible similarity between the *Petrotilapia* species of the rocky zones of Lake Malawi and the *Petrochromis* species of rocky habitats in Lake Tanganyika, which resemble each other behaviourally, ecologically and structurally - possessing virtually identical teeth and jaws - is a well known example (Fryer & Iles, 1972; Yamaoka 1982). Other very similar species are the *Labidochromis* of Lake Malawi, *Tanganicodus* of Lake Tanganyika and *Paralabidochromis* of Lake Victoria (Greenwood 1956; Fryer & Iles 1972). Indeed, the genus *Pseudotropheus* of Lake Malawi was so named because of its close resemblance to the genus *Tropheus* of Lake Tanganyika (Regan, 1921). In addition, fishes of paedophagous habits, those showing cleaning behaviour, various scale eaters, a number possessing hypertrophied lips and fishes showing several other trophic adaptations, have evolved inde-

pendently in two or more lakes (Fryer & Iles, 1972, Mayland, 1978; Van Oijen *et al.*, 1981; Witte & Witte-Maas, 1981; Ribbink & Lewis, 1982; Ribbink *et al.* 1983a). The parallel evolution of these cichlids is impressive, but perhaps not entirely unexpected since the responses of fishes of common heritage to similar selection pressures in each lake are likely to be similar.

4 - SPECIATION

The process by which one species gives rise to two or more species is speciation. It is generally accepted that this process originates with the geographic isolation of populations of a species. In time such populations diverge genetically, principally as a consequence of adaptations to their differing environments and also as a result of their genetic differences (no two populations are genetically identical; Mayr, 1963). Ultimately members of each population become reproductively incompatible with those of the populations from which they are geographically isolated. These reproductively incompatible products of speciation are species. As species are not always readily recognised by practising biologists and because taxonomists often differ in their interpretation of «species concepts» and in the categorisation of taxa, it is necessary to define more precisely the meaning of «species». It is also necessary to focus upon some of the taxonomic problems which make it very difficult to recognise many of the cichlid species in the Great Lakes of Africa.

The Biological Species Concept is currently most widely accepted and probably represents the orthodox viewpoint. It defines species as «groups of actually or potentially interbreeding natural populations which are reproductively isolated from other such groups» (Mayr, 1963). Similarly, Dobzhansky (1970) states that «species are... systems of populations; the gene exchange between these systems is limited or prevented by a reproductive isolating mechanism or perhaps a combination of several such mechanisms». A tenet stressed by this concept is that a species possesses a set of *isolating mechanisms* which keeps it distinct from other species. Accordingly, Paterson (1978, 1980, 1982) refers to it as the *Isolation Concept* and criticizes this concept by arguing that premating isolating mechanisms are unlikely to evolve in order to serve the *function* (*sensu* Williams, 1966) of reproductively isolating the members of one species from those of another. He believes that the isolating role is better accounted for if it is viewed as an *effect* (*sensu* Williams, 1966), and that the post «isolating mechanisms» seem to isolate only incidentally. Paterson (1985) points out that the Isolation Concept has led to conceptual difficulties, and, that Mayr (1963) had difficulty in comprehending how isolating mechanisms could evolve as a consequence of natural selection in geographically isolated populations whose members never encounter one another. It is argued further (Paterson, 1985) that it is unsound to define a species in terms of negative properties which, most likely, originated as *effects* (incidental consequences). The Isolation Concept is further criticized since it seems to demand that isolating mechanisms should arise as a consequence of group selection - apparently protecting the «integrity of the species» - while most models of speciation invoke only individual selection. Paterson thus provides evidence to falsify the Isolation Concept and proposes in its place the Recognition Concept (Paterson, 1973, 1978, 1980, 1981, 1982, 1985).

The Recognition Concept has its basis in the well established fact that for effective fertilization it is essential that conspecific sexual partners should share a system of closely co-adapted species-specific characters which ensure their meeting and also the fertilization of their gametes. This system is referred to as a Specific-mate Recognition System or simply SMRS (Paterson, 1978). A major component of the SMRS of cichlid fishes would be the chain of closely co-adapted signals and responses which operate between males and females of the same species during courtship rituals (see Baerends & Baerends-van Roon, 1950; Ribbink, 1971; Fryer & Iles, 1972 and Fig. 2).

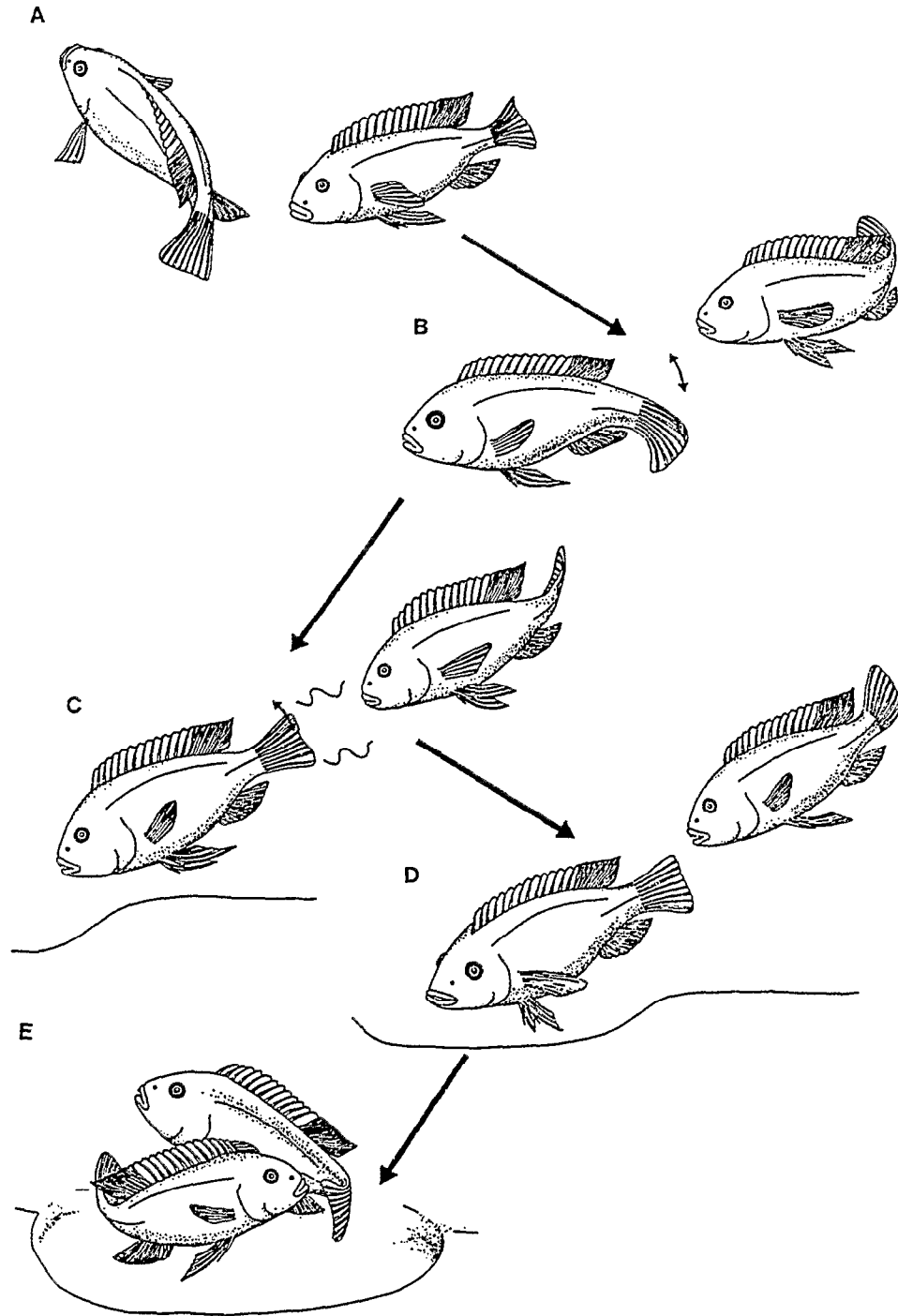
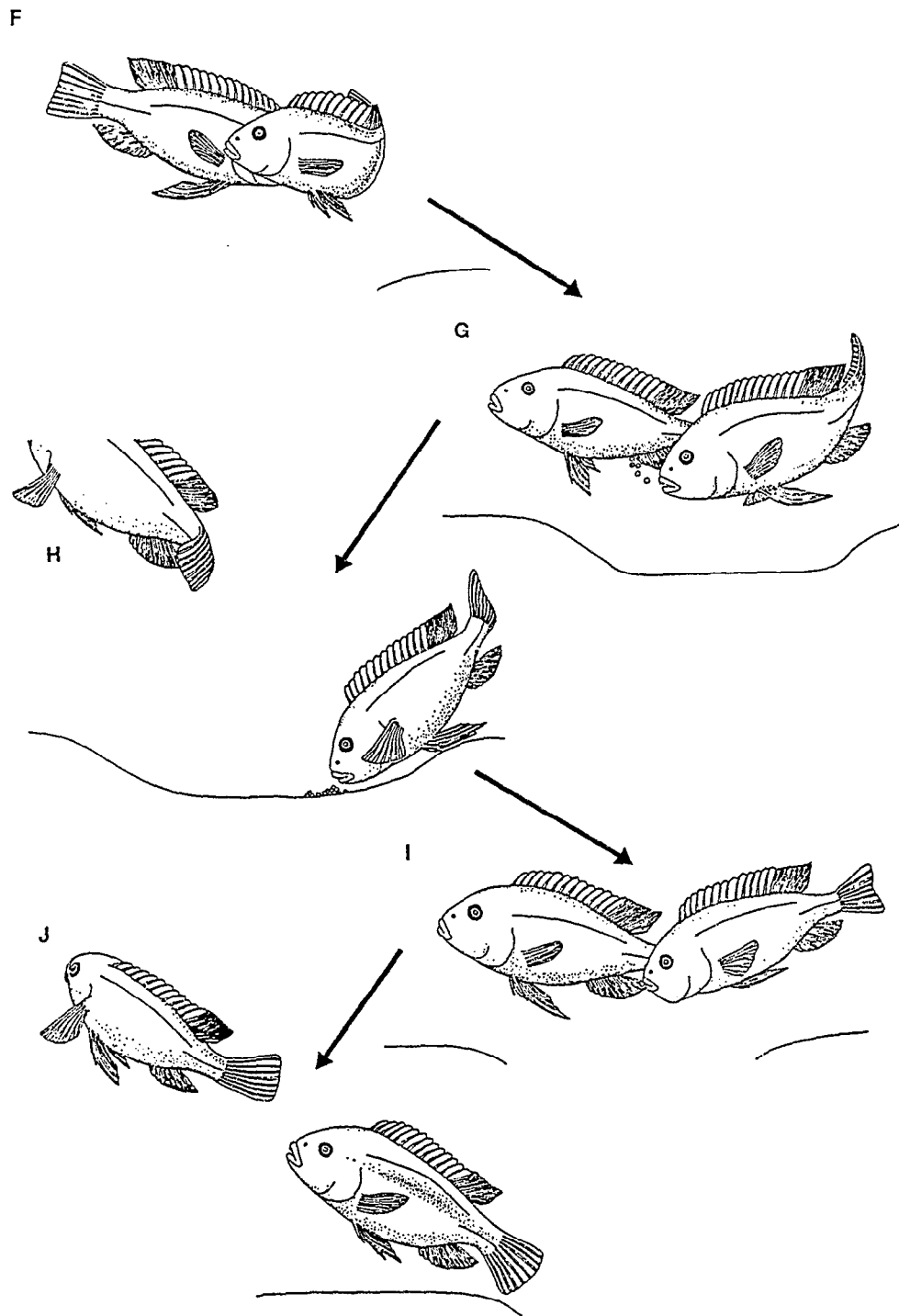


Figure 2 : The co-adapted courtship displays of a maternal mouthbrooding cichlid fish. Male in A side-shake, B follow-shake, C lead-swim, D inviting female to enter spawning site, E & F circling with female in spawning site, G watching during egg laying, H chasing encroaching fish while female collects eggs, I displaying anal fin to encourage intrabuccal fertilization, J chasing



the female from the territory after spawning (after Ribbink, 1971). Many mouthbrooders lay very few eggs in a batch, sometimes only one, which they retrieve before the male can effect extra-buccal fertilization. For these fishes intrabuccal fertilization is imperative (Fryer & Iles, 1972).

According to the Recognition Concept, a species is composed of those individuals which share a common fertilization system. The fertilization system is the total set of adaptations which have evolved to serve the function of «bringing about fertilization. It includes the subset of «the Specific-mate Recognition System» which is crucial in motile organisms. Thus, the SMRS is made up of those fertilization mechanisms which involve signalling between the mating partners or their cells (e.g. sperm and ova or pollen and stigma). In cichlids the signals between partners are essential to mate recognition. Under the artificial conditions of aquaria, hybridization of cichlid fishes is common (Loiselle, 1971), suggesting that cell recognition is not acute. By contrast, in sessile organisms cell recognition is acute, but specific mate recognition may be virtually or entirely absent.

The characters of an SMRS are adapted to function most efficiently in the preferred or normal habitat of the species (Paterson 1980, 1982) and are considered to be adaptive. Indeed, normal habitat is viewed as a basic aspect of the Recognition Concept, and is characteristic of a species. Hence, a new species is considered to have arisen when all members of a small, isolated subpopulation of a parental species have acquired a new SMRS, which facilitates the achievement of syngamy under the conditions of the new normal habitat, and which, quite fortuitously, makes effective signalling very difficult or impossible between members of the daughter and parental populations (Paterson, 1982).

The Recognition Concept differs fundamentally from the Isolation Concept in that it is postulated that the SMRS and other fertilization mechanisms evolved in isolated populations as adaptational responses of members of each population to their new environment. The function of the fertilization system is to ensure fertilization of the individuals within the population and this involves mate recognition. Thus, it is the fertilization system (including the SMRS) which defines the limits of a species by restricting fertilization to conspecifics under normal circumstances i.e. a species is «a group of organisms which shares a common fertilization system» (Paterson, 1985). It is clear that a fertilization system (including the SMRS) does not evolve in order to dictate the limits of a species gene pool; its function is to provide for effective fertilization. An incidental effect of this is that a fertilization system conscribes a species gene pool (Paterson, 1978, 1980; Passmore, 1981).

The two concepts are confused and conflated in the literature on cichlid fishes of the Great Lakes of Africa. For example, Greenwood (1974 : 112), when discussing the complexity of cichlid courtship behaviour, writes that : «... in this complexity may lie a pointer to the ease with which barriers to interspecific crosses are evolved. In other words, a slight deviation from an established pattern could provide an effective barrier to successful courtship and mating». Here he apparently favours the Isolation Concept since barriers are synonymous with isolating mechanisms. However, on the same page an implicit adherence to the Recognition Concept is demonstrated when «recognition signals» are discussed. Furthermore, in a discussion of the species in Lake Victoria which gave rise to daughter species of different coloration in Lake Nabugabo, Greenwood (1974 : 112) comments : «.... there can be no ground for thinking that the colour difference evolved in response to strong selection favouring characters that would prevent interspecific hybridization. In this respect the colour differences would seem merely to be one product of the genic reorganisation undergone by isolates». Perhaps this is a tacit rejection of the Isolation Concept in favour of the Recognition Concept.

In similar vein, Fryer & Iles (1972 : 540) demonstrate an adherence to the Isolation Concept and also support speciation by reinforcement when discussing preferred habitats of Mbuna : «In such cases selection will obviously favour those aspects of the ecology of the two species which keep them within their own niches and thereby minimise competition between them, and will also favour those features which tend to prevent interbreeding - in other words will favour those attributes which lead to their becoming more and more distinct». They go on to suggest (p. 540) that colour differences between similar species arose to keep such species apart. However, Fryer (1977) also demonstrates a tacit appreciation of the Recognition Concept when discussing colour differences between parent (Lake Victoria) and daughter (Lake Nabugabo) species when he states that «.... the Lake Nabugabo species developed different colours from their parent populations, not as a means of isolating the members of the species pairs - which

never encounter one another, but as a consequence of fortuitous genetic reorganisation in isolation».

The need for a consistent rationale is clear, particularly in view of the considerable difficulty of species identification experienced by those studying African cichlid species flocks. Numerous closely related species are so similar anatomically that they cannot be readily distinguished from one another when dead. Consequently, there is an increasing tendency for taxonomists to lay emphasis on those factors deemed to be used by the fishes themselves for specific-mate recognition, particularly live coloration of breeding individuals since such colours are species specific. Where possible, a knowledge of the preferred habitat of the species is also employed (Holzberg, 1978; Eccles & Lewis, 1979, Marsh *et al.*, 1981; Van Oijen *et al.*, 1981; Lewis, 1982a; Ribbink *et al.*, 1983a).

The Recognition Concept was invoked by Ribbink *et al.* (1983a) during their survey of the cichlid fishes of rocky habitats in Lake Malawi because the use of biological criteria was the only practical way to identify species. They reported on about 250 species of cichlid of which 196 belong to a closely related group collectively referred to as Mbuna. More than 70 % of the Mbuna are undescribed and the group contains numerous sibling species. The greatest problem, therefore, was to decide what constituted a species. The rationale used was that those individuals which shared a common mate recognition system represented a closed gene pool and were biological species i.e. they constituted a «field for gene recombination». By SCUBA diving it was possible to observe the fishes in their natural environment and to distinguish between sympatric sibling species by virtue of their positive assortative mating and interspecific differences in coloration, preferred habitat and aspects of behaviour. While such direct comparative observations adequately distinguished between sympatric species, the relationship and hence categorisation of allopatric populations of morphologically similar fishes had to be determined in another way. To do this, Ribbink *et al.* (1983a) assumed that if those attributes of a population such as general anatomy and form, coloration and markings, preferred habitat and behaviour were the same as, or very similar to, those of another population from which they were geographically isolated, then mate recognition was likely to occur and the populations were potentially interbreeding. These would be conspecific populations. On the other hand, if components of the SMRS differed between populations, it was concluded that mate recognition between the members of the populations would not take place and that the populations were distinct species.

In those instances where it was not possible to make a clear decision as, for example, when populations share some but not other components of the SMRS, then Ribbink *et al.* (1983a) emphasized differences rather than similarities. In such an approach, a degree of arbitrariness is unavoidable, but taxonomy is an art in which an element of subjectivity is inevitable (except, perhaps the strictest form of numerical taxonomy) with interpretations of how populations should be categorised varying between taxonomists. A further problem with emphasizing differences is that the number of allopatric species may be overestimated by splitting. This, however, is preferable to «lumping» different species.

The zoogeographical data gathered by the survey of Ribbink *et al.* (1983a) strongly support the contentions of Fryer (1959), Matthes (1962) and others that intralacustrine allopatric speciation occurred among many cichlids of the Great Lakes of Africa. During the survey, work was conducted at 121 diving stations. A remarkable finding is that at no site was the species assemblage identical to that of another site. Ribbink *et al.* (1983a) concluded that Mbuna species are, in general, so highly sedentary that populations are readily fragmented by habitat discontinuities, depth and distance. It appears, therefore, that populations divided by such barriers diverged as they adapted to environments in different localities. An example which illustrates this phenomenon graphically was reported by Greenwood (1965) : evidence from rolled charcoal fragments suggest that Lake Nabugabo became physically cut off from Lake Victoria by a sand bar about 4000 years ago. Its fauna includes haplochromine species which are so closely similar to species in Lake Victoria that there is little doubt that the Nabugabo forms are derived from them. However, the live coloration of some of the Lake Nabugabo forms is so different from that of their parent forms in Lake Victoria that Greenwood (1965, 1974) considers

them to be distinct species. Clearly, in the context of the Nabugabo species, Greenwood believes that fish populations which differ from one another in colour are unlikely to interbreed and are accordingly different species. Similarly, the component of the SMRS given the greatest weighting by Ribbink *et al.* (1983a) when distinguishing between structurally similar allopatric cichlid populations in Lake Malawi was colour. Fryer (1977) suggests that colour *per se* may be less important at times of mating than might be assumed from its striking nature and specific distinctness. Colour is used frequently in cichlid communication and intensifies during courtship (Noble & Curtis, 1939; Baerends & Baerends-Van Roon, 1950; Wickler, 1963; Ribbink, 1971; Fryer & Iles, 1972) and colours and markings are so species-specific that they are useful aids to field workers and taxonomists for species identification (Lowe, 1952; Barel *et al.*, 1977; Eccles & Lewis, 1979; Van Oijen *et al.*, 1981; Lewis, 1982a, 1982b). This inferential evidence suggests strongly that species-specific colours are important in specific mate recognition, which may also account for the observation that sympatric sibling species all differ from one another in coloration and markings. The Recognition Concept holds that gene pools separated from one another geographically will diverge as the members of each gene pool develop adaptations to the constellation of environmental factors to which they are subject. They are thus subject to directional natural selection. As the properties of light vary with depth and locality both within a single lake and between different lakes, it is possible that the coloration of different fish populations reflects adaptations to the normal habitat of those fishes. The type of adaptations envisaged are those which would make signalling most effective within the circumstances of the population's normal habitat. At present, however, there is no convincing evidence to suggest that the evolution of a new set of colours in isolated populations of Mbuna, for example, is an adaptive response to the environment. However, pleiotropy - the capacity of a gene to affect several aspects of the phenotype - is another possibility to explain their varied coloration.

The importance of co-adaptation of mating partners to the same preferred (= normal) habitat was stressed by Paterson (1978, 1980, 1982) and there can be little doubt that such a SMRS would be subject to strong stabilizing selection. A notable feature of numerous African Great Lake cichlids is that they occupy species-specific micro-habitats for all or part of each year and it is crucial to the fertilization system that conspecific partners are sympatric during the breeding season. Some normal habitats of a species are remarkably restricted, such as preferences for particular rock types in narrow depth belts (Ribbink *et al.*, 1983a). Normal habitat, therefore, is highly pertinent to the SMRS of these fishes.

Courtship and spawning behaviour of cichlids follows a chain of closely coadapted sequences in which signals are exchanged between males and females (Baerends & Baerends-van Roon, 1950; Ribbink, 1971; Fryer & Iles, 1972). It was suggested that the complexity of cichlid behaviour offers opportunities for the evolution of a variety of «*barriers to interspecific crosses*» (Greenwood, 1974 : 112). Furthermore, Fryer (1977) considers that differences in courtship behaviour (movements) are the «*leading candidates for the maintenance of specific separation*» (italics are mine indicating an adherence by these authors to the Isolation Concept in this instance). However, it appears that the basic components of aggressive, courtship and spawning behaviour of riverine and lacustrine cichlids (Fig. 2) are so similar that interspecific differences in closely related species are difficult to detect (Ribbink *et al.*, 1983a). At present, therefore, those behavioural differences associated with closely co-adapted courtship and spawning sequences, which might well be highly important SMRSs to members of a species flock, such as the Mbuna, are not overtly apparent to human observers and are currently of little value for species identification. In more distantly related species, however, behavioural differences are apparent and may be used in taxonomy (Wickler, 1963; Trewavas, 1973); but even in these distantly related species the execution of the behavioural elements (e.g. side-shake, lead-swim, nest-shake etc.) is similar, though the rate and frequency of execution may be markedly different.

In contrast, those behavioural traits associated with specialized feeding adaptations are overt and do assist humans in the identification of fishes. It is not known whether these features are used by the fishes in specific mate recognition though it seems likely that all behavioural attributes characteristic of all adult members of a population would serve as components of the SMRS. It is argued that as human divers familiar with the fishes can accurately identify distant

silhouettes (i.e. without recourse to details of coloration, markings and anatomical features) by the recognition of species-specific angles of feeding and modes of food collection such as nipping, plucking, brushing, nibbling or predatory lunges at prey, then it is likely that fishes would be better attuned to these and other behavioural nuances characteristic of conspecifics. Indeed, underwater observations strongly indicate that conspecific recognition is acute among cichlids of Lake Malawi and that such recognition is accomplished when potential rivals or mates are as much as 8 m apart, which approximates the normal limit of human visibility range in Lake Malawi. At this distance morphological details are extremely difficult to discern even when visibility in Lake Malawi is particularly good. It is believed, therefore, that heavy reliance is placed on species characteristic behavioural traits (many of which are probably not yet recognized by humans) for specific mate recognition as well as the gross anatomical attributes of the species.

There are numerous fish populations in Lake Tanganyika which are currently categorised loosely and, in certain instances, inaccurately as «colour morphs» or «colour forms». Some are considered to be subspecies (Poll, 1956; Fryer & Iles, 1972; Axelrod & Burgess, 1977; Nelissen, 1977; Brichard, 1978). If the same species definition is applied to these fishes as that used for the Mbuna, then there is little doubt that the number of species recognised in Lake Tanganyika will be increased substantially.

5 - ORIGIN OF DIFFERENTIATION

As the fossil record of the fishes of the Great Lakes is virtually non-existent extrapolations from the contemporary status are necessary to form hypotheses regarding the origin of diversification. The zoogeography and ecology of the majority of endemic species is largely unexplored. Nevertheless the general picture which has been emerging over the past thirty years is that the extant species are trophically specialized, most are geographically restricted e.g. for some species of Mbuna the entire area occupied by its members is no more than a few thousand square meters (Ribbink *et al.*, 1983a), and most species have clearly defined microhabitat preferences, particularly during periods of breeding (Lowe, 1952, 1953; Poll, 1953; Marlier, 1959; Matthes, 1962; Fryer & Iles, 1972; Eccles & Lewis, 1977, 1978; Holzberg, 1978; Yamaoka, 1982; Lewis, 1982a, 1982b; Marsh *et al.*, 1981; Van Oijen *et al.*, 1981).

The observations that cichlids are sedentary and habitat specific makes it easy to envisage how intralacustrine speciation could occur if a contemporary species were divided into two or more sub-populations by geographic barriers. Gene flow between such populations would cease and divergence would follow as each population adapted to its new environment. The major conceptual problem of cichlid speciation in the Rift Valley Lakes, however, is to appreciate how the specializations and philopatric tendencies (i.e. tendencies to stay in a home area, usually a birth place) arose originally. If, for example, a generalized ancestor colonised the proto-lakes then, by virtue of its generalized attributes, it might be expected to occupy all habitats with equal facility right around the lake(s). Gene flow would be uninterrupted, but perhaps retarded by distance as the lakes enlarged.

Fryer (1959, 1977) suggested that the original colonisers (1) of Lake Malawi had undergone a degree of specialization when they first entered the lake so that those preferring sandy regions would not be in competition with those preferring other habitats such as rocky substrata. With time the specializations for the respective habitats of the groups increased so that habitat discontinuities came to constitute formidable barriers to dispersion. Eventually the fauna was split into innumerable isolated populations and the stage was set for an accelerating allopatric speciation. We shall never know whether these speculations are correct, but it is true that extant riverine species are adapted to different habits (e.g. piscivory, herbivory) and do occupy species characteristic habitats. It is possible, therefore, that different lines colonised the lake as postulated by Fryer (1959, 1977). However, it is not necessary to postulate such an oligophyletic ancestry if one considers the sedentary nature of cichlids.

(1) Fryer & Iles 1972 : 476 & 478 postulate that a single *Haplochromis*-like ancestor colonised Lake Malawi which is not consistent with the postulate that several ancestors invaded the lake.

Although fishes would appear to be highly mobile it is apparent from the zoogeographical data emanating from each of the Great Lakes that the outbreeding one might expect from high mobility is not a feature of lacustrine cichlids. On the contrary, the majority of cichlids are sedentary. One of the most important reasons for their sedentary nature is the fact that cichlids practice parental care (Poll, 1956), which tends to «increase philopatry and reduce dispersal sharply» (Mayr, 1963 : 569). Furthermore, Dobzhansky (1951) believed that evolution and speciation occur most rapidly in those species in which parental care is developed. Since parental care is well developed in extant riverine species, including those which are believed to resemble the ancestral forms, it is almost certain that it was a feature of those cichlids which colonised the lakes originally. Consequently there is justification for assuming that the colonisers were philopatric. It follows that the increasing size of the growing lakes would have isolated populations as a result of the greater distances it placed between them. If, as Fryer (1959, 1977) suggests, the colonisers also exhibited habitat preferences, then fragmentation of populations would have been greater and was probably accompanied by a commensurate increase in the rate and extent of speciation. Parental care, particularly the aeration of eggs and larvae, in cichlids makes it possible for many species to live, breed and rear their offspring while remaining within a particular habitat (or micro-habitat). Thus, without the need to return to rivers for breeding, as do anadromous fishes (Lowe-McConnell, 1969, 1975), a cichlid population may adapt to the conditions of a single habitat only, which is presumably conducive to ecological specialization and to speciation of allopatric populations. There are, of course, exceptions such as species with lake-wide distribution and those which undergo extensive migrations (Lowe-McConnell, 1969, 1975; Fryer & Iles, 1972), but these species are relatively few in number.

6 - LAKE LEVEL

The geological history of the Great Lakes indicates that the level of each has fluctuated widely (Fryer & Iles, 1972; Banister & Clark, 1980; Beadle, 1981) and it is likely that such changes had a marked influence on cichlid speciation (Fryer, 1959, 1977; Fryer & Iles, 1972; Greenwood, 1974; Ribbink *et al.*, 1983a).

Fluctuations in the level of Lake Victoria are believed to have taken place on a scale which probably led, on a number of occasions, to the formation of a variety of smaller and larger lakes. At times these lakes were wholly or partially interconnected, at other times wholly isolated from one another. It is believed that the enforced isolation of populations in different lakes was responsible for the initial differentiation of the main phyletic lines and that the development of trophic radiations within these lines must have taken place among the haplochromine species inhabiting the isolated proto-lakes (Greenwood, 1965, 1974; Fryer, 1959; Fryer & Iles, 1972). It appears that populations were divided on occasion so that sub-populations in a number of peripheral water bodies within the lake basin were isolated for sufficient time to speciate (Greenwood, 1974; Fryer & Iles, 1972).

Similarly, changes in lake level undoubtedly affected speciation of the fishes of Lakes Tanganyika and Malawi. Although it is unlikely that a number of different basins were formed in these Rift Valley Lakes, there is no doubt that islands formed, were drowned and were then re-established. The effect would have been similar to that in Lake Victoria in that populations would be geographically restricted and effectively isolated from one another (Ribbink *et al.*, 1983a). To appreciate the effect changing lake levels might have had on the cichlids of the Rift Valley Lakes it is necessary to examine the depth distribution and the ability of cichlids to penetrate depth. Riverine species inhabit relatively shallow water and all those species tested experimentally were unable to penetrate waters deeper than 30 m (Caulton & Hill, 1973; Caulton, 1975;). This suggests that the colonising species inhabited shallow waters. Most extant lacustrine species also inhabit shallow water (see Ribbink & Eccles this volume) and experimental work done on several shallow-dwelling Lake Malawi cichlids indicates that their ability to live in waters deeper than 50 m is severely restricted (Hill & Ribbink, 1978; Ribbink & Hill, 1979; Marsh & Ribbink, 1981; Ribbink *et al.* 1983b). Moreover, all of the species tested habitually live in water which is shallower than the limits imposed by their swimbladders. Although there

are cichlids which live to the limits of the oxygenated zones (Coulter, 1967), the majority of cichlids living in rivers and lakes are physiologically and ecologically adapted to occupy the shallows. One might anticipate, therefore, that when the shallow proto-lakes began to deepen the fish communities would move up the shore-line with the rising water level. Those populations moving up the shores of an island could become isolated from other populations by intervening tracts of deep water. Those on islands which became drowned would have to adapt to living at greater depth, undergo a forced migration or perish. Falling lake levels could reunite populations which might interbreed if they shared a common fertilization system, but would not interbreed if the fertilization systems had diverged. As with rising levels, a falling level could also force fishes into habitats which they would not normally occupy. For example, a species adapted to living in a purely rocky habitat at the apex of an island might find itself confined to a region of sand and rock at its base and forced to adapt to these intermediate conditions. Some of the possible effects of changing lake level are illustrated in Fryer (1977) and Ribbink *et al.*, (1983a). The important points, however, are that most cichlids are restricted in their ability to penetrate depth, are philopatric and are normally restricted to specific microhabitats. Accordingly, fluctuations in lake level could isolate populations and subsequently reunite them.

The combination of changing lake level and the sedentary tendencies of cichlids would have provided a powerful basis for diversification, if the time periods were adequate. There were marked changes in lake level (more than 100 m) during the history of these lakes, followed by protracted periods of relative stability (Fryer & Iles, 1972). The rate of cichlid evolution was probably accelerated by changes in lake level, but during periods of equilibrium (i.e. periods of relative stability in lake level), the rate probably decreased. Such episodic evolution is consistent with the model of Punctuational Evolution proposed by Eldredge & Gould (1972) but recognised earlier by Simpson and by Mayr (see Mayr, 1963). The applicability of this model to the evolution of the cichlids of the Great Lakes of Africa is noted by Greenwood (1979, 1981), Beadle (1981) and Ribbink *et al.* (1983a). Beadle (1981 : 140), for example, argues that the rate at which new species appeared in the past was certainly not uniform, for changes in environment «were followed by an outburst of speciation in adaptation to the new conditions». Furthermore, Paterson (1981) has pointed out that the Recognition Concept of a species provides a detailed theoretical basis for punctuational evolution.

Many of the populations isolated by changing lake level are likely to have been very small since the islands or peripheral lakes they occupied were themselves small. Provided these populations survived the adversities of the «evolutionary bottle-neck» and the tendencies to homozygosity which are responsible for the extinction of the majority of founder and island populations (Mayr, 1963), it is likely that they would have undergone rapid changes in genotype since this is a characteristic of small closed populations (Mayr, 1963; Fryer & Iles, 1972). Thus allopatric speciation probably occurred in these lakes, with the island populations (which include those isolated in small lakes within the Lake Victoria basin) responding rapidly to the selection pressures of the new environment. Allopatric speciation as envisaged for the Recognition Concept differs from the classical model as the latter postulates that changes to signalling systems occur pleiotropically whereas Paterson sees direct adaptation of the fertilization system to local (new) conditions to be the basis. He does not, however, exclude roles for pleiotropy or stochastic effects (Paterson, 1980, 1985).

ACKNOWLEDGEMENTS

I am most grateful to Professors M.N. Bruton and H.E. Paterson and to Messrs D.H. Eccles and P.B.N. Jackson for their helpful comments on earlier drafts of the manuscript. I thank Mrs. Huibrè Tomlinson for taking the manuscript through its various stages on the word processor.

RESUME

La spéciation « explosive » des poissons des lacs Victoria, Tanganyika et Malawi n'a pas d'équivalent parmi les vertébrés. Dans chacun de ces lacs, des centaines d'espèces (400-500 dans le lac Malawi, plus de 290 dans le lac Victoria et plus de 200 dans le lac Tanganyika) se sont différenciées sur une période assez courte, témoignant d'un taux élevé de spéciation. Les Cichlidés sont les plus abondants dans ces lacs avec un taux d'endémicité de 99% dans le Malawi, 100% dans le Tanganyika, 98 à 99% dans le lac Victoria.

Chaque lac a été colonisé initialement par des poissons d'origine fluviale qui sont à l'origine des espèces lacustres actuelles qui présentent une gamme remarquable d'adaptations et occupent une grande variété de biotopes. Les nombreuses spécialisations trophiques sont les adaptations les mieux étudiées. Il existe une grande ressemblance entre les poissons des différents lacs qui présentent des adaptations trophiques identiques.

Très peu de restes de fossiles de poissons ont été retrouvés. Pour comprendre l'évolution des espèces, il est donc nécessaire d'examiner les espèces actuelles, les stocks fluviaux qui peuvent être proches des formes ancestrales, et l'histoire des lacs.

Le concept d'« identification » ou de « Reconnaissance de l'Identité spécifique » (Recognition concept) de Paterson est utile pour identifier les espèces et expliquer certains aspects de l'évolution et de la spéciation. Selon ce concept, les partenaires sexuels conspécifiques doivent partager un ensemble de caractères spécifiques appropriés qui leur permettront de se rencontrer et assureront la fertilisation des gamètes. De telles coadaptations comprennent les modes de comportement, la fréquentation des mêmes biotopes préférentiels durant la saison de reproduction, des périodes de reproduction synchrones et des caractéristiques morphologiques propres. Tous ces caractères sont soumis à l'effet régulateur de la sélection. Le concept d'« identification » diffère fondamentalement de celui d'« isolement » dans la mesure où il pose pour principe que les mécanismes de fertilisation, y compris les modes de reconnaissance propres à chaque espèce avant l'accouplement, se développent dans des populations isolées en tant que réponses adaptatives (soumises à la sélection naturelle) des membres de chaque population vis-à-vis de leur nouvel environnement.

Le concept d'« isolement » insiste quant à lui sur le fait qu'une espèce possède un ensemble de mécanismes qui lui est propre pour assurer sa reproduction et qui lui permette de conserver son identité. Selon Paterson, il est cependant peu probable que ces mécanismes se soient développés dans le but précis d'assurer l'isolement reproducteur des membres d'une espèce par rapport à une autre.

Il n'y a aucune raison pour que deux populations d'une même espèce, isolées géographiquement, et qui peuvent donc n'être jamais en contact, développent des mécanismes assurant leur isolement. Autrement dit, l'isolement est une conséquence fortuite de la divergence qui peut se produire entre deux populations isolées géographiquement et s'adaptant chacune à leur environnement.

La distribution géographique de beaucoup de cichlidés dans des grands lacs d'Afrique de l'Est est limitée à des zones restreintes dans chacun des lacs; quelques espèces n'occupent pas plus de quelques hectares. Cette insularité des espèces est une conséquence de la philopatrie, d'habitude, dans beaucoup de cas, à des préférences strictes dans l'habitat.

En outre, les cichlidés sont sédentaires du fait de la mauvaise dispersion de leur progéniture qui résulte de la pratique de soins parentaux et d'une incapacité à franchir des zones écologiquement défavorables. Ces facteurs ainsi que la fragmentation des populations à la suite de variations du niveau des lacs, sont en grande partie à l'origine de la spéciation allopatrique qui s'est réalisée dans chaque lac. A l'heure actuelle, il n'y a aucune preuve de phénomènes de spéciation qui ne soient pas allopatriques chez les poissons des grands lacs.

REFERENCES

- AXELROD H., & BURGESS W., 1977 - *African cichlids of lakes Malawi and Tanganyika*. Ed. 6. T.F.H. ; New Jersey.
- BAERENDS G.P. & BAREND-VAN ROON J.M., 1950 - An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. *Behavioural Suppl.* 1 : 1-242.
- BANISTER K.E. & CLARKE M.A., 1980 - A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of Lake Malawi with a reconstruction of the history of the southern African Rift Valley lakes. *J. nat. Hist* 14 : 483-542.
- BAREL C.D.N., VAN OIJEN M.J.P., WITTE F. & WITTE-MAAS E.L.M., 1977 - An introduction to the taxonomy and morphology of the haplochromine Cichlidae from Lake Victoria. *Neth. J. Zool* 27 : 333-389.
- BEADLE L.C., 1981 - *The inland waters of tropical Africa. An introduction to tropical limnology*. Ed. 2, Longman, New York, 475 p.
- BRICHARD P., 1978 - *Fishes of Lake Tanganyika*. T.F.H., Neptune City.
- CAULTON M.S., 1975 - The ability of the cichlid fishes *Tilapia rendalli*, *Tilapia sparrmanii* and *Hemihaplochromis philander* to enter deep water. *J. Fish, Biol*, 2 : 513-517.
- CAULTON M.S. & HILL B.J., 1973 - The ability of *Tilapia mossambica* to enter deep water. *J. Fish Biol.*, 6 : 61-65.
- CORBET P.S., 1961 - The food of non-cichlid fishes in the Lake Victoria basin, with remarks on their evolution and adaptation to lacustrine conditions. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 136 : 1-101.
- COULTER G.W., 1967 - Low apparent oxygen requirements of deep-water fishes in Lake Tanganyika. *Nature, Lond.*, 215 : 317-318.
- COULTER G.W., 1976 - The biology of *Lates* species (Nile perch) in Lake Tanganyika and the status of the pelagic fishery for *Lates* species and *Luciolates stappersi* (Blgr). *J. Fish Biol.*, 9 : 235-259.
- COULTER G.W., 1981 - Biomass, production, and potential yield of the Lake Tanganyika pelagic, fish community. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 110 : 325-335.
- DOBZHANSKY T., 1951 - *Genetics and the origin of species*. 3rd Edition. Columbia University Press, New York.
- DOBZHANSKY T., 1970 - *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- ECCLES D.H. & LEWIS D.S.C., 1977 - A taxonomic study of the genus *Lethrinops* Regan (Pisces-Cichlidae) from Lake Malawi. Part 1. *Ichthyol. Bull. Rhodes Univ.*, 36 : 1-12.
- ECCLES D.H. & LEWIS D.S.C., 1978 - A taxonomic study of the genus *Lethrinops* Regan (Pisces-Cichlidae) from Lake Malawi. Part 2. *Ichthyol. Bull. Rhodes Univ.*, 37 : 1-11.
- ECCLES D.H. & LEWIS D.S.C., 1979 - A taxonomic study of the genus *Lethrinops* Regan (Pisces-Cichlidae). Part 3. *Ichthyol. Bull. Rhodes Univ.*, 38 : 1-25.
- ELDREDGE N. & GOULD S.J., 1972 - Punctuated equilibria : an alternative to phyletic gradualism. In : *Models in Paleobiology* ed. Schopf, T.J.M.) pp. 82-115. Freeman, San Francisco.
- FRYER G., 1959 - The trophic interrelationships and ecology of some littoral communities in Lake Nyasa with especial reference to the fishes, and a discussion of the evolution of a group of rock-frequenting Cichlidae. *Proc.zool.Soc.Lond.*, 132 : 153-281.
- FRYER G., 1972 - Conservation of the Great Lakes of East Africa : a lesson and a warning. *Biol. Conserv.* 4 : 256-262.
- FRYER G., 1977 - Evolution of species-flocks of cichlid fishes in African lakes. *Z. zool. Syst. Evol.-forsch.*, 15 : 141-165.
- FRYER G. & ILES T.D., 1972 - *The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa. Their biology and evolution*. Oliver & Boyd, Edinburgh, 641 p.
- GREENWOOD P.H., 1956 - The monotypic genera of cichlid fishes in Lake Victoria. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) (Zool.)*, 3 : 297-333.
- GREENWOOD, P.H., 1959 - Quaternary fish-fossils. *Explr. Parc. natn. Albert Miss. J. de Heintzelin de Braucourt*, 4 : 1-80.

- GREENWOOD P.H., 1964 - Explosive speciation in African lakes. *Proc. R. Inst. Gr. Br.*, 40 : 256-269.
- GREENWOOD P.H., 1965 - The cichlid fishes of Lake Nabugabo, Uganda. *Bull. Br. Mus.(Nat. Hist.)(Zool.)*, 12 : 315-357.
- GREENWOOD P.H., 1973 - Morphology, endemism and speciation in African cichlid fishes. *Verh., Dtsch. zool. Ges. Mainz*, 36 : 115-124.
- GREENWOOD P.H., 1974 - The cichlid fishes of Lake Victoria, East Africa : the biology and evolution of a species-flock. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) (Zool.) Suppl.* 6 : 1-134.
- GREENWOOD P.H., 1978 - A review of the pharyngeal apophysis and its significance in the classification of African cichlid fishes. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) (Zool.)*, 33 : 297-323.
- GREENWOOD P.H., 1979 - Towards a phyletic classification of the "genus" *Haplochromis* and related taxa. Part 1. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.)(Zool.)*, 35 : 265-322.
- GREENWOOD P.H., 1981 - Species-flocks and explosive evolution. In : *Chance, change and challenge - the evolving biosphere* (eds. Greenwood P.H. & Forey P.L.) Cambridge Univ. Press. & Br. Mus. (Nat. Hist.), London.
- HILL B.J. & RIBBINK A.J., 1978 - Depth equilibration of a shallow-water cichlid fish. *J. Fish Biol.*, 13 : 741-745.
- HOLZBERG S., 1978 - A field and laboratory study of the behaviour and ecology of *Pseudotropheus zebra* (Boulenger), an endemic cichlid of Lake Malawi (Pisces : Cichlidae). *Z. zool. Syst. Evol.forsch.*, 16 : 171-187.
- JACKSON P.B.N., 1959 - Revision of the clariid catfishes of Nyasaland, with descriptions of a new genus and seven new species. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 132 : 109-128.
- LACK D., 1947, - *Darwin's Finches*. Cambridge University Press, Cambridge.
- LEWIS D.S.C., 1982a - A revision of the genus *Labidochromis* (Teleostei : Cichlidae) from Lake Malawi. *Zool. J.Linn. Soc.*, 75 : 189-265.
- LEWIS D.S.C., 1982b - Problems of species definition in Lake Malawi cichlid fishes (Pisces : Cichlidae). *Spec. Publ. Inst. Ichthyol. Grahamstown*, N° 23 : 1-4.
- LIEM K.F., 1973 - Evolutionary strategies and morphological innovations : cichlid pharyngeal jaws. *Syst. Zool.*, 22 : 425-441.
- LOISELLE P.V., 1971 - Hybridisation in cichlids. *Buntbarsche Bull.*, 27 : 9018.
- LOWE R.H., 1952 - Report on the *Tilapia* and other fish and fisheries of Lake Nyasa, 1945-47. *Fishery Publs. colon. Off.*, 1 : 1-26.
- LOWE R.H., 1953 - Notes on the ecology and evolution of Nyasa fishes of the genus *Tilapia*, with a description of *T. saka* Lowe. *Proc. zool. Soc. Lond.* 122 : 1035-1041.
- LOWE-McCONNELL R.H., 1969 - Speciation in tropical freshwater fishes. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1 : 51-75.
- LOWE-McCONNELL R.H., 1975. - *Fish communities in tropical freshwaters. Their distribution, ecology and evolution*. Longman, London & New York, 337 p.
- MARLIER G., 1959 - Observations sur la biologie littorale du lac Tanganyika. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 59 : 164-183.
- MARSH A.C. & RIBBINK A.J., 1981 - A comparison of the abilities of three species of *Petrotilapia* (Cichlidae, Lake Malawi) to penetrate deep water. *Environ. Biol. Fish.*, 6 : 367-369.
- MARSH A.C., RIBBINK A.J. & MARSH B.A., 1981 - Sibling species complexes in sympatric populations of *Petrotilapia* Trewavas (Cichlidae, Lake Malawi). *Zool. J. Linn. Soc.*, 71 : 253-264.
- MATTHES H., 1962 - Poissons nouveaux ou intéressants du lac Tanganyika et du Ruanda. *Anns Mus. r. Afr. cent. Zool.*, 3; 27-88.
- MAYLAND H.J., 1978 - *Cichliden und Fischzucht*. Grosse Aquarienpraxis. Landbuch-verlag, Hannover, 448 p.
- MAYR E., 1963 - *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- MAYR E., 1976 - *Evolution and the diversity of life*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- NELISSEN M.H.J., 1977 - Description of *Tropheus moorii kasabae* n.spec. (Pisces : Cichlidae) from the south of Lake Tanganyika. *Rev. Zool. afr.*, 91 : 237-242.

- NOBLE G.K. & CURTIS B., 1939 - The social behaviour of the jewel fish, *Hemichromis bimaculatus* Gill. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, 76 : 1-46.
- PASSMORE N.I., 1981 - The relevance of the specific mate recognition concept to anuran reproductive biology. *Monitore zoolk. ital. (N.S) Suppl. XV* : 93-108.
- PATERSON H.E., 1973 - Animal species studies *J-R. Soc. W. Aust.*, 56 : 31-36.
- PATERSON H.E., 1978 - More evidence against speciation by reinforcement. *S. Afr. J. Sci.*, 74 : 369-371.
- PATERSON H.E., 1980 - A comment on "mate recognition systems". *Evolution*, 34 : 330-331.
- PATERSON H.E., 1981 - The continuing search for the unknown and the unknowable : A critique of contemporary ideas on speciation. *S. Afr. J. Sci.*, 77 : 113-119
- PATERSON H.E., 1982 - Perspective on speciation by reinforcement. *S. Afr. J. Sci.*, 78 : 53-57
- PATERSON H.E., 1985 - The Recognition Concept of species. In *Vrba, E.S. ed. Species and Speciation* : 21-29. *Transvaal Museum Monographs* 4 : Transvaal Museum, Pretoria.
- POLL M., 1953 - Poissons non Cichlidae. *Résult. scient. Explor. hydrobiol. lac Tanganika (1946-1947)*, 3, Fasc 5a : 1-251.
- POLL M., 1956 - Poissons Cichlidae. *Résult. scient. Explor. hydrobiol. lac Tanganika (1946-1947)*, 3, Fasc 5b : 1-619.
- REGAN C.T., 1921 - The cichlid fishes of Lake Nyasa. *Proc. zool. Soc. Lond.*, : 675-727.
- RIBBINK A.J., 1971 - The behaviour of *Hemihaplochromis philander*, a South African cichlid fish. *Zool. afr.* 6 : 263-288.
- RIBBINK A.J. and ECCLES D.H., 1986 - Fish communities in African Great Lakes (this volume).
- RIBBINK A.J. & HILL B.J., 1979 - Depth equilibration by two predatory cichlid fish from Lake Malawi. *J. Fish Biol.*, 14 : 507-510.
- RIBBINK A.J. & LEWIS D.S.C., 1982 - *Melanochromis crabro* sp. nov. : a cichlid fish from Lake Malawi which feeds on ectoparasites and catfish eggs. *Neth. J. Zool.*, 32 : 72-87.
- RIBBINK A.J., MARSH B.A., MARSH A.C., RIBBINK A.C. & SHARP B.J., 1983a - A preliminary survey of the cichlid fishes of rocky habitats in Lake Malawi. *S. Afr. J. Zool.*, 18 : 149-310.
- RIBBINK A.J., MARSH A.C., MARSH B.A. & SHARP B.J., 1983b - The zoogeography, ecology and taxonomy of the genus *Labeotropheus* Ahl 1927 (Pisces : Cichlidae) of Lake Malawi. *Zool. J. Linn. Soc.*, 79 : 223-243.
- TREWAVAS E., 1935 - A synopsis of the cichlid fishes of Lake Nyasa. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (10) 16 : 65-118.
- TREWAVAS E., 1973 - I. On the cichlid fishes of the genus *Pelmatochromis* with proposal of a new genus for *P. congicus* : on the relationship between *Pelmatochromis* and *Tilapia* and the recognition of *Sarotherodon* as a distinct genus and species. II. A new species of cichlid fishes of rivers Quanza and Bengo, Angola with a list of the known Cichlidae of these rivers and a note on *Pseudocrenilabrus natalensis* Fowler. *Bull.Br.Mus. (Nat. Hist)(Zool.)*, 25 : 1-37.
- VAN OIJEN M.J.P., WITTE F. & WITTE-MAAS E.L.M., 1981 - An introduction to ecological and taxonomic investigations on the haplochromine cichlids from Mwanza Gulf of Lake Victoria. *Neth. J. Zool.*, 31 : 149-174.
- WHITEHEAD P.J.P., 1959 - The anadromous fishes of lake Victoria. *Rev. Zool., Bot. afr.*, 54 : 329-363.
- WICKLER W., 1963 - Zur Klassifikation der Cichlidae, am Beispiel der Gattungen *Tropheus*, *Petrochromis*, *Haplochromis* und *Hemihaplochromis* n.gen. *Senckenberg. biol.*, 44 : 83-96.
- WILLIAMS G.C., 1966 - *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, Princeton.
- WITTE F., 1984 - Ecological differentiation in Lake Victoria haplochromines : comparison of cichlid species flocks in African lakes. In : *Evolution of fish species flocks* (Ed. A.A. Echelle I.L. Kornfield). Oklahoma State University Press.
- WITTE F. & WITTE-MAAS E.L.M., 1981 - Haplochromine cleaner fishes. A taxonomic and eco-morphological description of two new species. Revision of the haplochromine species (Teleostei : Cichlidae) from Lake Victoria, Part I. *Neth. J. Zool.*, 31 : 203-222.
- YAMAOKA K., 1982 - Morphology and feeding behaviour of five species of genus *Petrochromis* (Teleostei, Cichlidae) *Physiol. Ecol. Japan*, 19 : 57-75.

Chapitre 3

EVOLUTION ET SPECIATION DANS LES MILIEUX AUTRES QUE LES GRANDS LACS

EVOLUTION AND SPECIATION IN OTHER AQUATIC ECOSYSTEMS THAN GREAT LAKES

J. Daget

1 - GÉNÉRALITÉS SUR L'ÉVOLUTION ET LA SPÉCIATION

Lorsqu'on traite de l'évolution des espèces animales, il est commode de distinguer et d'étudier séparément les phénomènes d'anagenèse ou d'évolution séquentielle, c'est-à-dire les modifications au cours du temps des représentants d'une même lignée évolutive, et les phénomènes de cladogenèse ou d'évolution divergente, c'est-à-dire le buissonnement des lignées conduisant à l'individualisation d'espèces différentes et contemporaines. Pour simplifier l'exposé, on admettra que la cladogenèse procède par dichotomies successives isolant chaque fois deux groupes frères à l'intérieur desquels l'anagenèse se poursuit. La spéciation consiste dans l'apparition d'une barrière irréversible d'isolement reproductif entre deux groupes frères. Cet isolement peut être d'emblée total et la spéciation est alors un phénomène très bref, mais le plus souvent il s'établit et se parfait progressivement. La spéciation s'étale alors sur un laps de temps variable, parfois très long à notre échelle humaine d'observation. Au début, les deux lignées diffèrent très peu et l'hybridation reste possible entre elles à tous les degrés. Puis les pools géniques ou les modalités éco-éthologiques de la reproduction divergent de plus en plus et les croisements deviennent de plus en plus difficiles. Enfin il arrive un moment où l'isolement de reproduction est total, au moins dans les conditions naturelles, et l'on se trouve dès lors en présence de deux « bonnes espèces ».

Dans des cas semblables, entre le stade avant dichotomie à une seule « bonne espèce » ancestrale et le stade à deux « bonnes espèces » dérivées, on observe des stades intermédiaires d'espèce polymorphe, de sous-espèces, d'espèces naissantes etc., dont les limites sont assez vagues et susceptibles de différer selon les auteurs. Les néontologistes ne considèrent et ne cherchent à classer que les formes actuellement vivantes, sans se préoccuper de toutes celles qui les ont précédées, mais qui ont disparu sans laisser aucune trace dans la plupart des cas. Néanmoins, dans la nature actuelle, on peut observer tous les stades de formation d'espèces nouvelles, par exemple dans les groupes qui sont en cours d'évolution et dans lesquels les phénomènes de spéciation se produisent sous nos yeux, tels les Cyprinidés, les Cichlidés, les Cyprinodontidés etc.

Il est certain que l'anagenèse et la cladogenèse résultent de mécanismes biologiques identiques quels que soient les milieux où elles se produisent. Cependant, en ce qui concerne les eaux douces africaines, la ségrégation spatiale ou éco-éthologique, que l'on retrouve souvent à l'origine de la cladogenèse, ne s'est pas produite selon les mêmes modalités dans les grands lacs où elle a affecté principalement les Cichlidés et dans les autres milieux où elle a affecté tous les groupes systématiques sans privilégier particulièrement les Cichlidés.

2 - ANAGENÈSE

C'est dans les groupes monotypiques que ce phénomène est le plus facile à appréhender et à étudier. Lorsque l'anagenèse s'est poursuivie sans cladogenèse depuis une époque suffisamment reculée, elle a permis l'individualisation de familles monotypiques. Il en existe plusieurs endémiques de l'Afrique. Ce sont les Denticipitidae (*Denticiceps clupeioides*), les Pantodontidae (*Pantodon buchholzi*), les Cromeriidae (*Cromerie nilotica*), les Grasseichthyidae (*Grasseichthys gabonensis*), les Phractolaemidae (*Phractolaemus ansorgii*), les Gymnarchidae (*Gymnarchus niloticus*).

Des anagenèses moins importantes ou de moins longue durée ont donné des genres monotypiques. Ceux-ci sont très nombreux en Afrique et la liste donnée ci-dessous ne prétend pas être définitive ni exhaustive. D'ailleurs les spécialistes ne sont pas toujours d'accord sur leur validité et en récusent certains dont les caractères distinctifs ne leur paraissent pas suffisamment tranchés. Parmi les principaux on citera : *Calamoichthys* (*C. calabaricus*), *Heterotis* (*H. niloticus*), *Papycrocranus* (*P. afer*), *Xenomystus* (*X. nigri*), *Isichthys* (*I. henryi*), *Genyomyrus* (*G. donnyi*), *Paramyomyrus* (*P. aequipinnis*), *Hepsetus* (*H. odoe*), *Lepidarchus* (*L. adonis*), *Arnoldichthys* (*A. spilopterus*), *Paraphago* (*P. rostratus*), *Paradistichodus* (*P. dimidiatus*), *Citharidium* (*C. ansorgii*), *Xenocharax* (*X. spilurus*), *Caecobarbus* (*C. geertsii*), *Phreatichthys* (*P. andruzzi*), *Oreodaimon* (*O. quathlambae*), *Eilichthys* (*E. microphthalmus*), *Xenobarbus* (*X. loveridgei*), *Amarginops* (*A. platus*), *Acanthocleithrum* (*A. chapini*), *Platyglanis* (*P. depierrei*), *Uetiglanis* (*U. zammaraoui*), *Channallabes* (*C. apus*), *Dolichallabes* (*D. microphthalmus*), *Siluranodon* (*S. auritus*), *Gobiocichla* (*G. wonderi*), *Polycentropsis* (*P. abbreviata*), *Afronandus* (*A. sheljuzkhai*).

On a parfois tenté d'évaluer la vitesse de transformation dans une lignée et le temps approximativement nécessaire pour qu'une nouvelle espèce apparaisse, par exemple en se basant sur une estimation de la distance génétique entre deux espèces voisines. Ces spéculations n'ont de sens que dans des cas particuliers bien définis. D'ailleurs l'un des principes de la systématique cladistique, dit règle de déviation, rappelle que « lorsqu'il y a cladogenèse, l'une des espèces filles (conservatrice) demeure peu différente de l'espèce souche tandis que l'autre (prospective) en diverge plus fortement ». Cela revient à dire que même entre deux lignées issues de la même souche ancestrale, l'anagenèse se produit toujours à des vitesses différentes.

Le genre africain monotypique *Heterotis* fournit un bon exemple d'anagenèse. D'après les plus récentes études sur la phylogénie des Ostéoglossomorphes, il faudrait considérer comme une famille distincte l'ensemble des deux genres actuels *Heterotis* et *Arapaima*. Le premier africain et le second sud-américain seraient deux groupes frères monotypiques issus d'une forme ancestrale commune. En se basant uniquement sur des caractères ostéologiques, Taverner (1979) écrit : « Chacun des deux poissons possède donc, à la fois, des caractères plus primitifs et des caractères plus évolués que son parent. Aucun des deux ne peut donc être considéré comme l'ancêtre de l'autre. Ils dérivent au contraire, chacun, d'une forme plus archaïque faisant la synthèse des caractères les plus primitifs de ces deux poissons et que je nommerai forme D ». Or, si l'on prend en considération les caractères biologiques et les adaptations alimentaires, on notera qu'*Arapaima* a conservé une large bouche garnie de dents coniques, des habitudes prédatrices et un régime ichthyophage chez l'adulte. En revanche *Heterotis* a acquis un remarquable ensemble de caractères adaptatifs au régime microphage comprenant une bouche suceuse, un filtre branchiospinal serré pour filtrer les microorganismes, un appareil suprabranchial en colimaçon fonctionnant comme une pompe aspirante et foulante pour concentrer les plus fines particules alimentaires, un gésier musculeux, un intestin très long etc. A ces divers points de vue, *Arapaima* est plus plésiomorphe et *Heterotis* plus apomorphe. Les effets de l'anagenèse ont été globalement plus importants dans la lignée africaine qui a donné *Heterotis niloticus*, espèce prospective, que dans la lignée sud-américaine qui a donné *Arapaima gigas*, espèce conservatrice.

On possède malheureusement peu de documents sur les formes fossiles qui ont jalonné l'évolution entre la forme D hypothétique et chacune des deux formes actuelles. Récemment une espèce du Cénomanién inférieur lagunaire de Kipala (Zaire), *Paradercetes kipalaensis*, s'est révélée être un proche parent de l'actuel *Heterotis*, ce qui confirme l'hypothèse selon laquelle l'évolution de ce genre s'est entièrement déroulée sur le continent africain. Il n'est pas impossible qu'au Crétacé, après la séparation définitive de l'Ancien et du Nouveau Monde, les deux lignées

issues de la forme ancestrale D aient, par cladogenèse, donné naissance à un certain nombre de formes dérivées, encore inconnues des paléontologistes, et qui auraient disparu sans descendance, sauf naturellement celles qui, par anagenèse, ont donné les deux groupes frères actuellement vivants, *Heterotis niloticus* et *Arapaima gigas*.

Il n'est pas impossible non plus que l'anagenèse ait été relativement rapide jusqu'à la fin du Crétacé et qu'elle se soit ralentie par la suite. Elle pourrait même s'être totalement arrêtée depuis longtemps. En effet, *Heterotis niloticus* existe dans la Gambie, le Sénégal, le Niger, la Volta, l'Ouémé, le bassin tchadien, le Nil et le lac Turkana. Les populations peuplant ces divers bassins hydrographiques ne présentent apparemment aucune différence. Aucune évolution notable ne s'est donc produite depuis l'isolement de certaines d'entre elles, c'est-à-dire la fin du Tertiaire. Il n'est pas du tout invraisemblable que les potentialités évolutives des lignées s'épuisent au bout d'un certain temps comme si elles étaient sujettes à une sorte de vieillissement phylogénétique entraînant un ralentissement puis un arrêt total de l'anagenèse. Les lignées qui ont conservé une adaptation assez large pourraient alors subsister sans modifications. Ce serait le cas des *Heterotis niloticus* qui, malgré leur distribution restreinte aux milieux aquatiques de type sahélo-soudanien situés au Sud du Sahara, sont susceptibles de s'acclimater dans des milieux très différents. Leur récente introduction dans le Sud de la Côte d'Ivoire, le Sud du Cameroun, le bassin de l'Oubangui et Madagascar, le prouve suffisamment. En revanche, le blocage de l'anagenèse et l'adaptation à une niche écologique très étroite risque fort d'entraîner la disparition définitive lorsque le milieu subit d'importantes modifications. Ces espèces cèdent la place à d'autres dont les potentialités évolutives sont restées intactes.

3 - CLADOGENÈSE

Les phénomènes de cladogenèse jouent un rôle primordial au double point de vue de l'évolution et de la spéciation puisque sans eux les espèces ne se seraient jamais multipliées. Dans la mesure où nous connaissons maintenant les grandes lignes des processus impliqués, on peut distinguer deux cas suivant que l'isolement de reproduction résulte d'une ségrégation spatiale ou de l'apparition d'un mécanisme anatomique, physiologique ou éco-éthologique qui empêche tout croisement et tout échange de gènes entre deux lignées. Dans le premier cas la spéciation est par définition allopatrique, dans le second cas, elle peut être sympatrique.

3.1 - Spéciation par variation du caryotype. Cas des Cyrrinodontidés. Les Cyrrinodontidés africains, tous ovipares, sont répartis entre quatre sous-familles d'importance très inégale : Aphaniinae, Pantanodontinae, Procatopodinae et Rivulinae. Les Aphaniinae ne comportent en Afrique que le seul genre *Aphanius* avec quelques espèces réparties sur le pourtour nord-est du continent, de l'Algérie à la Somalie. Ces espèces sont étroitement apparentées à celles du Proche Orient asiatique et pourraient s'en être détachées récemment à la faveur d'immigration par voie marine. Ces poissons ont en effet la particularité de supporter facilement le passage en eau salée et leur distribution le long des côtes est en accord avec l'hypothèse d'une dissémination par voie maritime. Ils sont en outre très polymorphes et les populations d'*Aphanius fasciatus* échelonnées du nord au sud de la Tunisie, par exemple, diffèrent légèrement les unes des autres par des caractères morphométriques et méristiques (Boumaiza, 1980). Les Pantanodontinae ne comportent également qu'un seul genre *Pantanodon* et deux espèces, l'une de Madagascar et l'autre de Kenya-Tanzanie. Ce sont des microprédateurs filtreurs très spécialisés, apparentés aux Procatopodinae et qui occupent une niche écologique où les compétiteurs sont rares.

En revanche, les Procatopodinae et les Rivulinae comprennent chacune 7 ou 8 genres africains et de très nombreuses espèces dans toute la partie intertropicale du continent. Au point de vue de la spéciation, ce sont surtout les Rivulinae qui ont été étudiés. Ces petits poissons présentent tous à peu près le même mode de vie, en petits groupes sociaux hiérarchisés, disséminés dans les eaux calmes où ils se comportent en microprédateurs. Leur morphologie est également très uniforme, mais la variété et la beauté de leur coloration ont depuis longtemps attiré l'attention des aquariologistes. C'est à cette sous-famille qu'appartiennent les fameux Cap Lopez aux teintes bleues et rouges éclatantes ainsi que bien d'autres espèces d'*Aphyosemion* et

d'*Epiplatys* aux colorations aussi brillantes. Leur élevage est facile et leur transport également, d'autant plus que beaucoup d'entre eux pondent des œufs qui peuvent supporter un séjour prolongé hors de l'eau, voire une dessiccation prolongée pour les *Nothobranchius*, ce qui permet de les expédier sans problème à n'importe quelle distance. Ces particularités ont permis d'orienter les recherches dans plusieurs directions intéressantes : essais systématiques de croisement, étude des comportements notamment au moment de la reproduction, diagrammes d'électrophorèse, formules chromosomiques etc.

On a constaté que les croisements étaient difficiles ou impossibles entre certaines populations d'origine différente que l'on croyait appartenir à la même espèce parce qu'elles se ressemblaient phénotypiquement, alors qu'il s'agissait en fait d'espèces biologiques distinctes. Il a en outre été vérifié que le nombre de chromosomes variait dans de larges limites d'une espèce à l'autre. Une fois les espèces bien repérées, on a cherché à les caractériser par quelque particularité plus facile à observer que les caryotypes. Dans la plupart des cas, on a trouvé des détails de coloration visibles chez les adultes, au moins les mâles en reproduction. Ces détails sont souvent minimes, mais présentent l'avantage de pouvoir être observés sur des individus vivants, ce qui est primordial lorsqu'il s'agit de poissons élevés en aquarium. De plus, des expérimentations tendent à prouver que ces signaux colorés sont perçus comme signes de reconnaissance spécifique par les partenaires sexuels au cours de la parade.

Epiplatys bifasciatus est une espèce de savanes décrite du bassin du Nil par Steindachner en 1881. Elle a été retrouvée ultérieurement dans les bassins du Tchad, du Niger, du Sénégal, de la Volta et de la Gambie. *E. ndelensis* Fowler, 1949 du bassin tchadien, *E. taeniatus* Pfaff, 1933 du Niger et *E. steindachneri* Svensson, 1933 de la Gambie sont synonymes. Les populations d'*E. bifasciatus* sont d'aspect identique quelle que soit leur origine et possèdent toutes $n=20$ chromosomes. Quatre sont de grands chromosomes métacentriques et il semble qu'il existe un cinquième élément métacentrique dont la taille est comparable à celle du plus long des quinze chromosomes télocentriques. D'après Scheel (1968) les croisements entre deux souches provenant l'une de la Basse Volta et l'autre du Bas Niger ont donné des hybrides « fully viable and almost fully fertile, and the phenotype remained constant in the second, third and fourth generation of this hybrid strain ». De tels résultats prouvent qu'il s'agit bien d'une seule et même espèce biologique.

Des populations ressemblant superficiellement aux précédentes avaient été trouvées en Sierra Leone, au Liberia et dans les régions forestières limitrophes. Elles avaient été rapportées à la même espèce. Or les individus de ces populations ont seulement $n=17$ chromosomes et sont interstériles avec les *E. bifasciatus* à $n=20$. De plus ils n'ont pas le même type d'hémoglobine et la membrane de leurs œufs présente un aspect différent. Il s'agit donc d'une autre espèce biologique à laquelle Scheel, en 1960, a donné le nom d'*E. barmoiensis*. Les caractères morphologiques sont pratiquement les mêmes chez ces deux espèces : D. 8-9, A. 15-18, Sq 26-29 pour *E. barmoiensis* et D. 7-10, A. 14-19, Sq 25-29 pour *E. bifasciatus*, la silhouette générale et la livrée avec des bandes longitudinales sombres sur les flancs étant identiques. Cependant *E. barmoiensis* peut être distingué d'*E. bifasciatus* par la disposition des taches colorées sur la gorge et celle des points rouges sur les flancs, deux détails dont la valeur spécifique avait été mésestimée tant que l'individualité biologique des deux espèces n'avait pas été démontrée.

Bien d'autres cas ont été observés où l'interstérilité totale ou partielle, dûment vérifiée entre deux souches de provenance différente à phénotypes identiques ou très voisins, a pu être expliquée par une différence de une ou plusieurs unités entre les nombres haploïdes de chromosomes. Il s'agit alors de bonnes espèces biologiques dont il faut déterminer l'aire de répartition exacte pour savoir si elles sont entièrement allopatriques ou sympatriques en certaines localités. Ce genre de recherche est long et délicat car il nécessite de nombreuses récoltes sur le terrain, des transports, des élevages et de minutieux contrôles en laboratoire.

Pour plusieurs espèces, les nombres de chromosomes et de bras trouvés par divers chercheurs ou par le même chercheur à l'occasion de sondages répétés ne concordent pas et oscillent entre deux valeurs limites. Par exemple pour *Aphyosemion melantereon* les auteurs donnent $n=24-25$ chromosomes et $NF=25$ bras, pour *A. macrophthalmum* $n=19-20$ et $NF=35-38$ etc. En supposant qu'aucune erreur de préparation n'ait provoqué d'artefact, une hypothèse plausible est que dans une population puisse apparaître une certaine proportion (variable suivant les espèces)

d'individus ayant un nombre aberrant de chromosomes et de bras. Si des individus à caryotypes différents peuvent se croiser et donner une descendance viable, on se trouve simplement en présence d'un type particulier de polymorphisme intraspécifique. En revanche si ces individus à caryotypes différents ne peuvent se croiser, il s'agirait d'un complexe d'espèces biologiques jumelles susceptibles de se trouver un jour dissociées et d'évoluer pour leur propre compte. Il semble bien, d'après les recherches poursuivies dans ce domaine, que les Rivulinae ont évolué et continuent d'évoluer conformément à ce schéma par fusions robertsoniennes, délétions et plus rarement fissions centriques.

D'une étude extensive portant sur un grand nombre de Téléostéens, Post conclut que pour ce groupe de Poissons le nombre haploïde de base est $n=24$. C'est celui que l'on trouve chez la majorité des Cichlidés et des Cyprinidés par exemple. On connaît aussi des familles, des genres et des espèces chez lesquelles n est nettement supérieur, de l'ordre de 48-50 ou d'un multiple encore plus élevé de $n=24$. Ces cas relèvent de la polyploïdie. Il n'en a pas encore été signalé en Afrique. On sait également que le nombre de chromosomes peut varier par fissions ou fusions centriques de type robertsonien qui ont la propriété de ne pas modifier le nombre fondamental NF de bras chromosomiques. Rappelons que les chromosomes métacentriques présentent deux bras de longueur relative quelconque alors que les chromosomes télacentriques, dits aussi acrocentriques, n'en ont qu'un seul.

Pour beaucoup de Rivulinae africains, on connaît maintenant les nombres n et NF. Pour certains d'entre eux a en outre été évaluée la longueur relative de chacun des bras ou au moins du plus long. Cette longueur relative est généralement exprimée en % de la longueur totale de tous les bras, seul élément à peu près constant lorsque n et NF varient. Quelques cas à $n=25$ ont été reconnus, mais comme le nombre de bras est toujours inférieur à $2n$ et que la valeur maximale de n est 24 dans les autres sous-familles de Cyprinodontidés, on admettra que le nombre de base est $n=24$ chez les Rivulinae. Les quelques espèces chez lesquelles a été trouvée une valeur de $n=25$ auraient subi une fission centrique. Ainsi les *A. melantereon* ayant $n=25$ et NF=25 (25 chromosomes télacentriques) dériveraient directement des *A. melantereon* ayant $n=24$ et NF=25 (24 télacentriques + 1 métacentrique) par fission du métacentrique en deux télacentriques.

Les réductions par fusion sont plus fréquentes, n variant de 24 à 9 et NF de 46 à 12. Les cas extrêmes actuellement connus sont *Aphyosemion occidentale* ($n=23$, NF=46 soit 23 métacentriques), *A. rectoogoense* et *A. christyi* ($n=9$, NF=18 soit 9 métacentriques), *Adamus formosus* ($n=12$, NF=12 soit 12 télacentriques). Une telle variabilité à l'intérieur d'une sous-famille est remarquable, comparée à la constance de $n=24$ observée dans la plupart des familles. Un exemple démonstratif d'évolution et de spéciation par réduction de n sans variation de NF est fourni par la lignée des *Aphyosemion melanopterum-cognatum-schoutedeni-elegans-christyi* dans laquelle n passe de 15 à 13, 11, 10 et 9 alors que NF reste toujours égal à 18. Le passage d'une espèce à l'autre se serait fait par fusion de deux télacentriques en un métacentrique, les gènes répartis sur les bras étant conservés dans leur position relative. Les phénotypes diffèrent donc très peu et ne se distinguent que par des détails de coloration. Cependant les valeurs différentes de n entraînent un isolement de reproduction et il s'agit bien de cinq espèces biologiques valables. La série conduisant de *A. melanopterum* ($n=15$) à *A. christyi* ($n=9$) n'est pas complète, les formes à $n=14$ et $n=12$ manquent, soit qu'elles aient existé, mais ne se rencontrent plus dans la nature actuelle, soit qu'elles existent, mais qu'on ne les a pas encore découvertes, soit qu'elles ne puissent pas exister parce que correspondant à des combinaisons non viables.

Il est donc maintenant bien établi que chez les Rivulinae le nombre de chromosomes est très variable et que beaucoup d'espèces biologiques sont apparues à la suite de fusions centriques de type robertsonien ayant pour effet de réduire le nombre n sans altérer le nombre NF, le phénotype étant, dans ce cas, très peu modifié. D'autres remaniements chromosomiques tels que fissions centriques transformant un métacentrique en deux télacentriques ou inversions péri-centriques transformant un métacentrique en télacentrique et réduisant d'une unité le nombre de bras, sont nécessairement intervenus à un moment ou un autre de l'évolution des Rivulinae. Il est paradoxal de constater que la grande variabilité des caryotypes et l'importance des remaniements qu'elle implique ne se traduisent au niveau de la morphologie générale et des adaptations éco-éthologiques que par des différences spécifiques très faibles, beaucoup moins impor-

tantes que celles observées dans d'autres groupes où les caryotypes restent constants. Les variations robertsoniennes, outre leur propriété fondamentale de provoquer la spéciation par isolement de reproduction partiel ou total, conservent donc sans altération notable les gènes de structure et de contrôle.

3.2 - Spéciation par polymorphisme et ségrégation. Le modèle de spéciation qui vient d'être décrit chez les Rivulinae ne saurait être généralisé. Dans la plupart des autres groupes la spéciation paraît résulter de l'interaction du polymorphisme et de la ségrégation. Ni gynogenèse ni hybridogenèse n'ayant été signalées chez les Poissons d'eau douce africains, la reproduction sexuée avec amphimixie des gamètes mâles et femelles est donc la règle. De la redistribution au hasard des gènes paternels et maternels résulte déjà un certain polymorphisme intraspécifique auquel vient s'ajouter celui dû à des mutations spontanées. Pour une population panmictique adaptée à un environnement stable, ce polymorphisme intraspécifique maintient une certaine variabilité des génotypes et des individus autour d'un type moyen et permet ainsi certaines adaptations à des changements de milieu. En effet, si l'environnement se modifie, le pool génique et le type moyen peuvent évoluer par sélection des génotypes les mieux adaptés aux nouvelles conditions. Considérons par exemple une population dans laquelle une diastase digestive existe sous plusieurs formes isodynames dépendant chacune d'un allèle codé par un seul locus et ayant chacune une température d'efficacité optimale particulière. Si la température de l'environnement tend à augmenter, le taux de l'isoenzyme efficace à température élevée tendra à augmenter car les individus qui le produisent seront avantagés. En corollaire le taux de l'isoenzyme efficace à basse température tendra à diminuer. A la limite l'allèle correspondant pourra même disparaître du pool génique. Des processus adaptatifs de ce type peuvent être à l'origine d'anagenèses.

Si quelques individus se trouvent isolés de la population panmictique à laquelle ils appartiennent et donnent naissance à une sous-population, il est peu probable qu'à l'origine le pool génique des fondateurs ait été exactement identique à celui de la population dont ils proviennent. Les allèles les plus rares peuvent ne pas s'y trouver. L'environnement a, lui aussi, peu de chances d'être exactement le même. Le pool génique et le type moyen de la sous-population pourront donc évoluer et diverger de plus en plus par dérive génétique du pool génique et du type moyen de la population d'origine. Le processus se poursuivant, les génotypes de la population mère et de la population fille deviendront suffisamment différents pour qu'il y ait deux espèces. Ce mode de spéciation allopatrique a dû être extrêmement fréquent dans les eaux douces non lacustres car le polymorphisme est constant et l'isolement de fractions de populations se produit très facilement, notamment à la périphérie de l'aire de répartition des espèces.

3.2.1 - Le polymorphisme intraspécifique. Dans quelques groupes monotypiques, les espèces à très vaste répartition ne présentent qu'une variabilité apparente négligeable. C'est le cas d'*Heterotis niloticus* signalé plus haut, mais également de *Gymnarchus niloticus*, *Papyrocranus afer*, *Siluranodon auritus* etc. Il s'agit de lignées anciennes dont les potentialités évolutives sont réduites sinon nulles, mais qui ont conservé des possibilités d'adaptation suffisantes pour leur permettre d'occuper des milieux relativement variés.

Cependant, la plupart des espèces présentent un polymorphisme plus ou moins étendu. *Schilbe mystus* est un Silure largement répandu en Afrique puisqu'on le rencontre dans les bassins du Tchad, du Nil, du Zaïre, du Zambèze ainsi que dans la plupart des bassins côtiers du Sénégal au Gabon. Le nombre de rayons branchus à la nageoire anale varie de 41 à 53 en Haute Guinée, de 44 à 65 en Côte d'Ivoire et dans les autres secteurs. A l'intérieur de la Côte d'Ivoire, les moyennes varient de 48,73 à 59,14 suivant les bassins et de 49,33 à 57,09 selon les localités dans le seul bassin du Bandama (Levêque & Herbinet, 1979-1980). Des variations comparables ont été observées concernant les moyennes vertébrales. Un polymorphisme du même ordre et relativement aussi important a été constaté chez diverses espèces d'*Alestes*, des Mormyridés etc., mais n'est pas l'apanage des espèces à vaste répartition car on le rencontre aussi bien chez des endémiques étroitement localisées. *Oreodaimon quathlambae* est un Cyprinidé confiné dans quelques rivières du Lesotho. Six variétés de coloration ont été décrites et les popu-

lations des rivières Tsoelikana, Moremoholo et Senqu diffèrent en outre par le nombre d'écaillés en ligne latérale et par le nombre de rayons à la nageoire anale (Gephard, 1978). *Prolabeops melanhyopterus* est un autre Cyprinidé endémique du bassin du Sanaga, dans le Sud Cameroun. Thys van den Audenaerde (1974) a insisté sur la variabilité observée entre les individus provenant du Sanaga même et ceux provenant de ses affluents le Mbam et le Djerem. Dans le bassin adjacent du Nyong existe une forme très proche, mais suffisamment différente pour avoir été décrite récemment comme espèce distincte *Prolabeops nyongensis* (Daget, 1984).

Devant l'étendue des variations intraspécifiques rencontrées dans tous les groupes, on doit s'interroger sur la validité des espèces décrites sur un seul ou quelques individus lorsqu'elles ne se distinguent des espèces voisines que par des différences relativement minimes portant sur la morphologie externe. Faute d'informations sur le degré d'isolement de reproduction, les systématiciens ont le choix entre plusieurs solutions : ou multiplier les espèces nominales basées sur des critères typologiques dont on connaît la fragilité, quitte à voir ces espèces tomber en synonymie lorsque leur variabilité sera mieux connue ; ou s'en tenir à des espèces polymorphes à vaste répartition avec le risque de confondre plusieurs espèces biologiques voisines dont l'individualité ne peut être démontrée ; ou encore créer des sous-espèces pour des ensembles de populations isolées géographiquement lorsque leur variabilité n'est pas la même que celle des populations voisines, solution d'expectative qui n'est ni meilleure ni pire que les deux précédentes.

Au points de vue de l'évolution et de la spéciation, la portée de ce polymorphisme doit être évaluée avec prudence. En effet presque toujours il s'agit d'un polymorphisme apparent global qui peut être en partie d'origine génétique et en partie dû à l'environnement. De nombreuses observations et quelques expérimentations faites en Afrique tendent à prouver que des facteurs du milieu tels que la température au moment du développement embryonnaire, le taux de salinité dans les eaux mixohalines, la turbidité, la vitesse du courant, la présence ou l'absence de végétation, peuvent modifier plus ou moins le phénotype notamment en ce qui concerne le nombre de vertèbres, de rayons aux nageoires, la forme des lèvres, l'allongement du corps ou des prolongements filamenteux des nageoires, la teinte générale, la disposition des taches etc. Ces variations, dans la mesure où elles sont réellement induites par le milieu, ne sont pas héréditaires et ne sauraient avoir de signification évolutive.

Par ailleurs les caractères morphométriques et qualitatifs varient le plus souvent de façon continue ce qui laisse supposer qu'ils sont contrôlés par plusieurs allèles dont les taux diffèrent d'une population à l'autre. Il est possible que ces variations soient purement aléatoires car le fait pour un ensemble d'individus d'avoir un pédoncule caudal plus trapu ou plus grêle, de posséder une écaille en ligne latérale, un rayon aux nageoires ou une vertèbres en plus ou en moins, ne leur confère pas nécessairement un avantage ou un désavantage donnant prise à la sélection. Il est vrai que beaucoup de gènes étant pléiotropes peuvent avoir un effet sur des caractères de morphologie apparente sans signification évolutive et en même temps sur des caractères qui ne sont ni visibles, ni mesurables, mais importants au point de vue de l'évolution, tels que la résistance aux variations de température, la possibilité d'utiliser un type de nourriture ou un autre, la stratégie de reproduction, l'aptitude à échapper aux prédateurs, la résistance aux maladies infectieuses ou parasitaires etc.

L'effort de recherche devrait se concentrer sur l'étude du polymorphisme des génotypes correspondant à des modifications héréditaires pouvant donner prise à la sélection, et dont les plus importantes sont probablement d'ordre physiologique ou éco-éthologique. Malheureusement peu d'études approfondies ont été entreprises dans cette optique sur des espèces africaines, à part les Rivulinae chez lesquels l'électrophorèse et l'étude du comportement sont venues compléter et confirmer les résultats des analyses caryologiques. Dans les autres groupes, presque tout reste à faire bien que chez les Cichlidae on ait montré que la spéciation était largement basée sur l'ensemble des mécanismes héréditaires mis en jeu lors de la reconnaissance spécifique des partenaires sexuels.

Les gènes les plus intéressants sont ceux à allèles alternatifs, c'est-à-dire dont il n'existe aucun allèle commun à deux populations. Lorsqu'il existe de tels gènes, les hétérozygotes résultant d'une hybridation sont très rares et se rencontrent seulement dans les zones où les deux populations peuvent entrer en contact. Toutefois l'existence d'allèles alternatifs et la rareté ou l'absence totale d'hétérozygotes dans les conditions naturelles prouvent qu'il y a bien un isolement de

reproduction effectif entre les deux populations et que celles-ci appartiennent à deux espèces biologiques distinctes.

Or on manque fréquemment d'informations sur le degré d'isolement de reproduction entre populations naturelles. Il est évident que dans certains groupes l'élevage est difficile et que des essais systématiques de croisement nécessiteraient des installations coûteuses qui n'existent pas et dont la création ne se justifie pas. Pourtant des recherches dans cette voie apporteraient sur les processus de spéciation nombre d'éléments nouveaux peut-être même inattendus. Ce fut le cas pour les Rivulinae et les Cichlidae. Les éleveurs se sont aperçus, en aquariums comme en bassins de pisciculture expérimentale ou dans des lacs dans lesquels elles avaient été introduites, que des espèces reconnues par les systématiseurs s'hybridaient sans grande difficulté, ce qui prouve que leurs génotypes ne sont pas si différents qu'on aurait pu le croire. Des croisements ont été ainsi obtenus entre espèces allopatriques comme *Oreochromis niloticus* et *O. macrochir* et même entre espèces sympatriques comme *O. niloticus* et *O. aureus*. Dans ces cas précis, le croisement mâle A x femelle B et le croisement inverse mâle B x femelle A ne donnent pas le même résultat et la proportion des sexes obtenus en F₁ diffère. Il s'agit donc bien d'espèces, mais entre lesquelles le processus de spéciation n'a pas encore provoqué une incompatibilité des génotypes totale.

Certains auteurs proposent de réunir dans un même genre toutes les espèces dont l'isolement de reproduction n'est pas complet, de renoncer à la notion de sous-espèce, de réunir dans des superespèces les espèces jumelles ou morphologiquement très voisines dont on ne sait pas si elles peuvent s'hybrider ou non. Ces tentatives pour simplifier la Nomenclature et l'adapter à la notion d'espèce biologique sont intéressantes. Peut-être seront-elles un jour généralisables à des groupes entiers pour lesquels une classification phylogénétique sinon définitive, du moins satisfaisante, aura été établie. Il faut reconnaître que nous en sommes encore loin.

3.2.2 - Rôle et importance de la ségrégation. Les terres émergées ne représentent que 27 % de la surface totale du globe et les eaux douces superficielles une proportion très faible de ces 27 %. Or le nombre de formes décrites comme espèces d'eau douce atteint 41,2 % du total des espèces de Poissons. Cohen (1970) qui donne ce chiffre ajoute : « If this astonishingly high percentage is valid it must be a reflection of the degree of isolation possible in the freshwater environment ». Cela implique que la ségrégation est effectivement le facteur principal de spéciation dans les eaux continentales extrêmement morcelées. En corollaire les populations panmixtiques sont souvent de taille beaucoup plus faible en eau douce qu'en mer, leur isolement de reproduction est moins parfait et leurs facultés potentielles d'hybridation plus grandes.

Le mode de ségrégation le plus simple est d'ordre physique ou géographique. Entre les bassins hydrographiques de fleuves qui se jettent directement dans les océans, tout passage et tout échange de gènes sont impossibles pour des Poissons strictement d'eau douce. Il en est de même entre bassins endoréiques, ceux-ci étant relativement nombreux et étendus en Afrique car ce continent est massif et mal drainé. Au cours des âges, les fractures du socle, les effondrements et les surrections de compartiments, les gauchissements de terrains, joints aux variations climatiques ont été la cause d'innombrables détournements de rivières, de captures, d'assèchements partiels qui ont pu isoler des fragments de populations et déclencher des processus de spéciation allopatrique. Les mêmes phénomènes ont pu, en revanche, réunir des espèces voisines déjà isolées génétiquement et qui se trouvent maintenant en sympatrie sur tout ou partie de leur aire de répartition.

Suivant les régions, la mise en place des réseaux hydrographiques actuels est plus ou moins récente et le nombre d'espèces endémiques dans chaque bassin permet d'apprécier grossièrement l'ancienneté de l'isolement. Par exemple les peuplements des fleuves côtiers qui descendent directement du Fouta Djallon et de la Dorsale guinéenne dans l'Atlantique, de la Guinée Bissao à la Côte d'Ivoire, sont en place et isolés depuis plus longtemps que ceux des fleuves de la savane sahélo-soudanaïenne, du Sénégal au Nil.

Théoriquement, la reconstitution et la datation par les paléohydrologues de toutes les modifications intervenues dans les réseaux superficiels d'écoulement des eaux au cours du Quaternaire et la chorologie, c'est-à-dire la connaissance de la répartition actuelles des espèces, devraient donner des indications précises sur l'évolution et la spéciation des Poissons d'eau douce. Ainsi

les espèces qui se trouvent à Fernando Poo ont pu coloniser cette île alors qu'elle était reliée au continent par une langue de terre ou des zones marécageuses. Cette possibilité aurait disparu depuis environ dix mille ans (Thys van den Audenaerde, 1967). Or ce laps de temps est apparemment trop court pour que des espèces endémiques soient apparues, sauf dans le genre *Aphyosemion* car *A. oeseri* (Schmidt, 1928) (= *A. santaisabellae* Scheel, 1968) est maintenant considéré comme une espèce distincte de l'espèce continentale voisine *A. cameronensis* (Boulenger, 1903). En revanche à Madagascar, dont l'isolement est beaucoup plus ancien, toutes les espèces d'eau douce autochtones sont endémiques (Cichlidae et Cyprinodontidae). Toutefois il est impossible de dire si les lignées auxquelles ces espèces appartiennent sont isolées depuis la séparation de Madagascar du Continent africain et de l'Inde ou si la grande île a été colonisée plus récemment par des immigrants utilisant la voie marine. Cette hypothèse paraît vraisemblable du fait que les Cichlidae et les Cyprinodontidae sont connus pour supporter l'eau de mer et que les familles africaines strictement d'eau douce, manquent totalement à Madagascar.

Divers Aphaniinae, tous rapportés maintenant au même genre *Aphanius*, ont été signalés du Nord et du Nord-Est de l'Afrique. *A. fasciatus* est connu de tout le pourtour méditerranéen, de Corse, de Sardaigne, des régions côtières de l'Algérie orientale, de la Tunisie de la Lybie, de l'Égypte. Un tel type de répartition suggère des transports récents par les courants marins et des vagues successives d'immigration. De même *A. iberus* existe en Espagne et a été signalé en Algérie dans la région d'Oran. *A. apodus*, espèce sans ventrale du Tell algérien est très proche et probablement dérivé d'*A. iberus*. Cependant il est difficile de savoir si les populations européennes sont issues d'émigrants africains ayant remonté vers le Nord après la dernière glaciation ou si les populations africaines proviennent d'émigrants euro-asiatiques. Le sens des transferts expliquant la répartition actuelle est également difficile à préciser pour *A. dispar* qui existe en Inde, le long des rives de la Mer Rouge et de la Méditerranée orientale. Dans quelques localités cette espèce est sympatrique avec *A. fasciatus*. Enfin une espèce endémique voisine, *A. desioi*, se rencontre dans des collections d'eau de la région somalienne, complètement coupées de la mer. Ainsi chez les Aphaniinae, on connaît quelques espèces endémiques dans des milieux isolés (*A. apodus*, *A. desioi*) et des espèces polymorphes à vaste répartition (*A. fasciatus*, *A. dispar*, *A. iberus*) dans les zones côtières où les échanges de gènes entre populations sont possibles par mer. La spéciation dans ce groupe est donc bien liée à l'isolement géographique et au morcellement des milieux aquatiques continentaux.

Le cours des fleuves africains est souvent coupé de chutes infranchissables à la remontée pour les Poissons. Il en existe sur le Zambèze, le Nil, le Zaïre et la plupart des fleuves qui descendent d'une zone de relief, le Sénégal, le Niger, la Gambie, le Sanaga etc. En amont et en aval de ces chutes les peuplements diffèrent. Ainsi certaines espèces du bassin du Niger, *Citharidium ansorgii*, *Cromeria nilotica*, *Arius gigas*, *Synodontis ocellifer*, ont remonté la Bénoué et le Mayo Kébi jusqu'aux chutes Gauthiot, mais n'ont pu franchir celles-ci ni pénétrer dans la partie amont du Mayo Kébi, peuplée par des espèces du bassin tchadien (Blache, 1964). Les grands barrages que l'on construit de plus en plus ont les mêmes effets et isolent les populations de l'amont de celles de l'aval. Lorsqu'il s'agit d'espèces polymorphes, on constate au bout de quelques années des divergences notables entre les individus du système fluvial à régime non perturbé et ceux du lac de retenue à régime artificiel. Il est probable qu'il s'agit d'écophénotypes, mais la génétique des populations impliquées dans ces expériences à grande échelle mérite d'être suivie de près. Enfin il convient de rappeler que les zones de rapides constituent de véritables barrières écologiques pour les Poissons mauvais nageurs. Il en est de même des zones d'eau calme ou marécageuse pour les Poissons rhéophiles.

Si les grands *Labeo* et *Barbus*, les *Citharinus* et quelques autres espèces effectuent des migrations de reproduction et sont capables de remonter le courant des fleuves pour se rassembler dans des zones de fraies privilégiées, la majorité des Poissons d'eau douce ne peuvent soutenir un effort de nage prolongé. En période de crue, ces poissons évitent de se laisser entraîner vers l'aval en utilisant au mieux les zones calmes et les contre-courants qui se développent près des rives, du fond ou de la végétation aquatique. De nombreux individus doivent cependant dévaler. Entre les sous-populations échelonnées le long d'un fleuve les transferts de gènes se font facilement de l'amont vers l'aval par les individus que le courant entraîne, mais plus difficilement et à la limite pas du tout en sens inverse. Dans les fleuves sahélo-soudaniens le courant

est fortement atténué en période d'étiage et même les mauvais nageurs pourraient alors se déplacer vers l'amont. Cependant les seuils sableux ou rocheux qui séparent les zones refuges plus profondes jouent le rôle de barrières écologiques s'opposant aux migrations aussi bien anadromes que catadromes. En conclusion, du point de vue génétique, les espèces fluviales dans un même bassin hydrographique sont constituées de petites populations panmictiques échelonnées de l'amont vers l'aval, entre lesquelles les échanges de gènes sont plus rares ou plus difficiles dans un sens que dans l'autre et cela d'autant plus qu'il s'agit de moins bons nageurs.

En plus de la ségrégation due aux barrières géographiques et écologiques, il existe dans certains groupes un mode différent de ségrégation que l'on appellera ici éthologique. Il a été clairement mis en évidence dans la famille des Cichlidae où la reproduction s'effectue à la suite d'une parade plus ou moins longue et compliquée au cours de laquelle les comportements des deux partenaires jouent un rôle essentiel. Si mâle et femelle ne se reconnaissent pas comme appartenant au même groupe comportemental, la parade nuptiale n'aboutit pas et chacun part à la recherche d'un autre partenaire qui lui convienne mieux. C'est seulement lorsque les deux partenaires sont maintenus dans un aquarium ou un milieu expérimental confiné que le croisement, s'il est génétiquement possible, finit par se produire. En milieu naturel, cette ségrégation éthologique entraîne des isolements de reproduction très efficaces. Elle explique en grande partie la spéciation chez les Cichlidae.

Chez les Cyprinodontidae les marques colorées liées à l'activité reproductrice et aux parades nuptiales jouent probablement un rôle identique. Il doit donc y avoir une ségrégation éthologique des individus qui arborent les mêmes signes colorés différentiels et qui ont le même comportement. Les faits sont toutefois moins faciles à interpréter que chez les Cichlidés à cause des interférences avec l'isolement génétique et l'isolement de position des petits groupes hiérarchisés vivant dans des ruisseaux ou de petites collections d'eau stagnante à l'écart des fleuves. Il est possible que les signaux électriques jouent un rôle comparable chez les Mormyridae (Hopkins, 1981).

4 - CONCLUSION

Les eaux douces, à l'exception des grands lacs, sont morcelées en une multitude de milieux différents, d'étendue souvent restreinte et séparés par des barrières géographiques ou écologiques qui s'opposent aux échanges de gènes entre populations. La ségrégation a donc joué un très grand rôle dans la spéciation des Poissons d'eau douce, notamment en Afrique. Certains groupes ont développé des modes de spéciation originaux : remaniements chromosomiques chez les Cyprinodontidae, ségrégation éthologique chez les Cichlidae. L'importance de ces phénomènes dans l'évolution et la multiplication des espèces ayant été démontrée, il faut reconnaître qu'il subsiste encore beaucoup de lacunes dans nos connaissances sur les processus d'isolement de reproduction chez les Poissons d'eau douce africains. Ce sont finalement les essais de croisements et l'étude des hybrides qui donneront le plus d'informations nouvelles sur le degré d'isolement de reproduction des espèces qui est à la base de la notion d'espèce biologique et de la spéciation.

SUMMARY

Freshwaters, with the exception of large lakes, are divided into many different biotopes, generally of small size and isolated by geographical or ecological barriers which prevent gene exchanges between populations. Therefore, segregation plays a major role in freshwater fish speciation in Africa.

Some groups of species develop unique ways of speciation e.g. chromosomal translocations for cyprinodonts, ethological segregation for cichlids. The importance of these phenomena in evolution and species multiplication has been demonstrated. Nevertheless, there are still large gaps in our knowledge of reproductive isolation processes in African freshwater fishes. Attempts to cross-fertilize and study hybrids will probably give us much more information on the degree of reproductive isolation of species which itself is the very essence of the biological species and of speciation.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BLACHE J., 1964 — *Les Poissons du bassin du Tchad et du bassin adjacent du Mayo Kébi*. Mém. ORSTOM, 4 (2) : 1-483.
- BOUMAIZA M., 1980 — Dimorphisme sexuel et polymorphisme d'*Aphanius fasciatus* Nardo, 1827 (Pisces, Cyprinodontidae). *Bull. Off. natn. Pêch. Tunisie*, 4 (1) : 83-143.
- COHEN D. M., 1970 — How many recent fishes are there? *Proc Calif. Acad. Sci.*, (4) 38 (17) : 341-346.
- DAGET J., 1984 — Contribution à la faune du Cameroun. Poissons des fleuves côtiers. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 6 (A) 1 : 177-202.
- GEPHARD S. R., 1978 — Observations on three allopatric populations of the Maluti minnow, *Oreodaimon quathlambae* (Barnard) with notes on its evolution, ecology, spawning and conservation. *J. Limnol. Soc. S. Afr.*, 4 (2) : 105-111.
- HOPKINS C. D., 1981 — On the diversity of electric signals in a community of Mormyrid electric fish in West Africa. *Amer. Zool.*, 21 : 211-222.
- LEVÊQUE C. & P. HERBINET, 1979-1980 — Caractères méristiques et biologie de *Schilbe mystus* (Pisces, Schilbeidae) au Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM Hydrobiol.*, 13 (3-4) : 161-170.
- SCHEEL J. J., 1968 — *Rivulins of the Old World*. T.F.H., Neptune City, New Jersey, 480 p.
- TAVERNE L., 1979 — Ostéologie, phylogénèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. 3e part. *Acad. r. Belg.*, 42 (6) : 1-168.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE D. F. E., 1967 — The freshwater fishes of Fernando Poo. *Verh. kon. Vl. Acad. Wetensch.*, 29 (100) : 1-167.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE D. F. E., 1974 — Quelques observations sur *Prolabeops melanhyopterus* du Cameroun (Pisces, Cyprinidae). *Rev. Zool. afr.*, 88 (4) : 778-783.

Chapitre 4

THE DISTRIBUTION OF AFRICAN FRESHWATER FISHES

RÉPARTITION DES POISSONS D'EAU DOUCE AFRICAINS

P.H. Skelton

The distribution of fishes in the rivers, lakes and other waterbodies of Africa has always been of great interest to naturalists, scientists, ichthyologists and others involved with the African fauna. By the second half of the 19th Century sufficient knowledge on the distribution of African freshwater fishes was at hand to provoke a few general comments by Günther (1880). Systematic knowledge increased rapidly after this and by the turn of the century Boulenger (1905) presented the first detailed synthesis of the distribution of African freshwater fishes. This was followed by Pellegrin's (1912) account before Boulenger's (1909-1915) classic Catalogue appeared and set the stage for the surge of systematic literature on these fishes over the past sixty years or so. Much of this literature has dealt with the fauna of particular rivers, lakes or regions so that the broad details of African fish distribution are now known. Poll (1973) and Roberts (1975) have summarized and discussed this distribution on a pan African scale.

This chapter presents a systematic summary of present knowledge of distribution of fishes in the continental waters of Africa. Attention is focussed on families, with noteworthy generic and specific examples being mentioned. No attempt is made to provide a biogeographical analysis as this requires detailed knowledge of both the phyletic relationships of the taxa and the overall geological and geographical history of the continent (Greenwood, 1983). Furthermore, current biogeographical analyses demand pattern analysis incorporating different plant and animal groups, information which is not easily available at present.

Unlike most other animal groups, the distribution of freshwater fishes is conveniently restricted to well-defined water bodies such as lakes and rivers. To illustrate the distribution of fishes in African waters, a series of rivers and lakes have been selected and the presence or absence of fishes at the family level plotted (Tables 1 and 2). Figure 1 indicates the geographical location of the rivers and lakes used in the Tables. The particular water bodies were selected primarily to provide an even geographical coverage but selection was also based on the availability of adequate knowledge of their fish faunas.

1 - SELECTED REGIONAL LITERATURE ON THE DISTRIBUTION OF AFRICAN FRESHWATER FISHES

The literature dealing with the distribution of African fishes is voluminous (see e.g. Matthes, 1973) and is frequently buried in obscure journals. This brief review of selected references is designed to assist the newcomer or interested student to the fauna of each region. For a general overall account the recent review by Roberts (1975) is an excellent synthesis of available knowledge. Both Beadle (1974) and Lowe-McConnell (1975) provide general overviews of the tropical fish fauna and include bibliographies. Poll (1957, 1973) also gives recent summaries of the subject. Although the checklist of freshwater fishes of Africa (CLOFFA) will effectively supplant all other accounts, at this stage the earlier classical works by Boulenger (1905, 1909-16) are still indispensable overviews.

Table 2 : Fish families present in African lakes. Lakes labelled as in Fig. 1 and ordered in general north-south sequence. Table compiled from literature sources given in the text.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P
	CHAD	TANA	TURKANA	ALBERT	KIOGA	VICTORIA	EDWARD	GEORGE	KIVU	TANGANYIKA	RUKWA	BANGWEULU	MALAWI	CHILWA	NGAMI	SIBAYA
LEPIDOSIRENIDAE	○		○	○	○	○	○	○		○						
POLYPTERIDAE	○		○	○						○	○					
ANGUILLIDAE													○			
CLUPEIDAE									○	○						○
OSTEOGLOSSIDAE	○															
NOTOPTERIDAE	○															
MORMYRIDAE	○			○	○	○	○		○		○	○	○	○	○	○
GYMNARCHIDAE	○		○	○												
KNERIIDAE										△						
HEPSETIDAE	○														○	
CHARACIDAE	○		○	○	○	○				○	○	○	○	○	○	
DISTICHODONTIDAE	○		○	○						○		○			○	
CITHARINIDAE	○		○	○						○						
CYPRINIDAE	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
COBITIDAE		○														
BAGRIDAE	○			○	○	○	○	○		○	○	○	○	○	○	
SCHILBEIDAE	○		○	○	○	○				○	○	○	○	○	○	
AMPHILIIDAE	△		△	△	△	△	△	△	△	△	△	△	△	△		
CLARIIDAE	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
MALAPTERURIDAE	○		○	○						○						
MOCHOKIDAE	○			○	○	○				○	○		○	○	○	
CYPRINODONTIDAE	○		○	○	○	○	○	○		○	○	○	○	○	○	○
CHANNIDAE	○															
CENTROPOMIDAE	○		○	○		●				○						
CICHLIDAE	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
GOBIIDAE														○		○
ANABANTIDAE	○					○	○	○		○		○	○		○	○
MASTACEMBELIDAE	○				○	○				○		○	○		△	
TETRAODONTIDAE	○		○							○						
ELEOTRIDAE	○															
ATHERINIDAE																○

Key : ○ Present ● Introduced △ In affluent rivers.

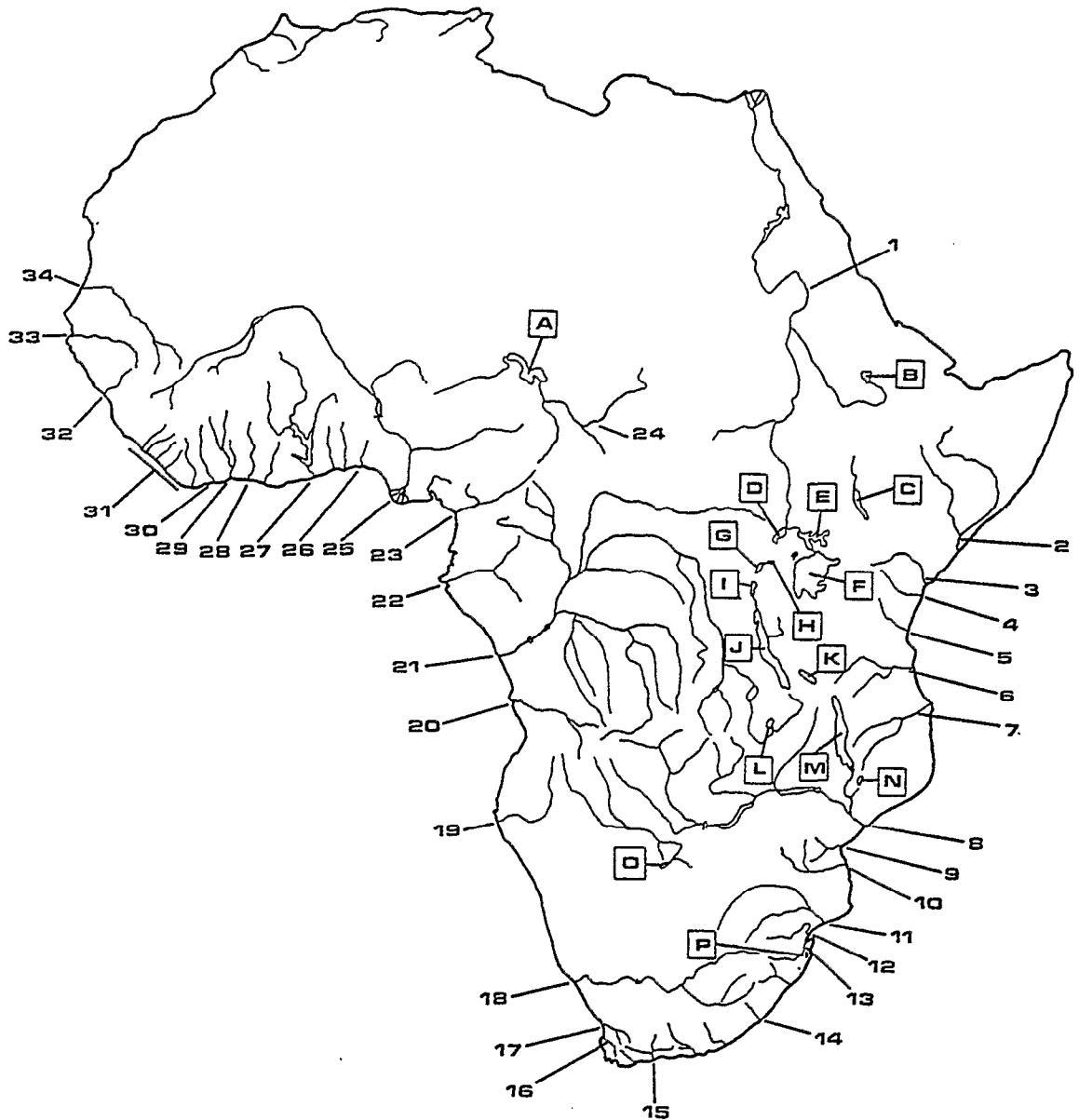


Figure 1 : Selected rivers and lakes of Africa as referred to in Tables 1 and 2.

Rivers : 1-Nile; 2-Guba-Schebel; 3-Tana; 4-Athi; 5-Pangani; 6-Ruaha; 7-Ruvuma; 8-Zambezi; 9-Buzi; 10-Save (Sabi-Lundi); 11-Limpopo; 12-Incomati; 13-Pongolo (Maputa); 14-Umzimvubu; 15-Gourits; 16-Berg; 17-Olifants; 18-Orange; 19-Kunene; 20-Cuanza; 21-Zaire; 22-Ogôoué; 23-Sanaga; 24-Shari; 25-Niger; 26-Ogun; 27-Volta; 28-Komoe; 29-Bandama; 30-Sassandra; 31-"Liberia"; 32-Konkoure; 33-Gambia; 34-Senegal.

Lakes : A-Chad; B-Tana; C-Turkana; D-Albert; E-Kioga; F-Victoria; G-Edward; H-George; I-Kivu; J-Tanganyika; K-Rukwa; L-Bangweulu; M-Malawi; N-Chilwa; O-Ngami; P-Sibaya.

A few larger regional accounts are worth noting. Pellegrin (1921) summarized the freshwater fish fauna of the northern half of the continent. This account has recently been updated by Daget & Durand's (1981) chapter on the fishes of the Sahelo-Sudanian region. Pellegrin (1923) and Irvine (1947) provided useful accounts of West African fishes. The Zaire basin and central west Africa are well covered in the literature (see below) but apart from Copley's (1958) book and Greenwood's (1966) account of fishes of Uganda there has been no overview of East African fishes. Southern Africa has been well catered for on the broad scale by Gilchrist and Thompson (1913-1917), Jubb (1967) and Bowmaker *et al.* (1978). Poll's (1967a) synopsis of Angolan fishes is unique for that large area.

Boulenger's (1907) detailed account of the fish fauna of the Nile is still the most comprehensive work on that system (Greenwood, 1976b). The account of the fisheries of Lake Nasser (Aswan Dam) by Abdel Latif (1974) includes an extensive systematic section. In addition, Sandon (1950) and Greenwood (1966) provide reviews of the Nilotic ichthyofauna. Greenwood (1963, 1976) and Abu Gideiri (1967) are useful supplementary accounts of the fishes of particular sections of the system.

Parts of Ethiopia are dealt with by Boulenger (1907) and the general fauna of Ethiopia and Somalia is summarized by Roberts (1975). Several papers by Vinciguerra (1895, 1896, 1897, 1921, 1927) form the backbone of knowledge of Somalian fishes. Papers by Ercolini *et al.* (1982), Poll (1961), Poll & Sassi, (1972) and others have added to our knowledge of the fauna of this region.

There is surprisingly little recent literature of Kenyan rivers and the most useful reference remains Copley (1958). Whitehead (1959) reported on a collection of fishes from the river Tana and Bailey (1969) provides an annotated list of the fishes from Tanzanian rivers. There is no generally available literature on fishes in Mozambique rivers north of the Zambezi.

The Zambezi River fish fauna has been well documented in recent years by Jackson (1961a, b), Jubb (1961, 1967), Bell-Cross (1972, 1976) and Balon (1974). Rivers to the south have been documented by Jubb (1961, 1967), Bell-Cross (1972, 1976), Gaigher (1973), Gaigher & Pott (1972) and Pienaar (1978). Further south in Natal and Maputaland, Crass (1964, 1966) and Branton & Kok (1980) provide detailed accounts.

In the Cape, Jubb's (1965a, 1967) papers are basic references but the earlier account by Barnard (1943) and the most recent by Gaigher *et al.* (1980) combine to present comprehensive coverage for the region. These references are also generally good for the fauna of the Orange River which was recently reviewed by Skelton & Cambray (1981) and Cambray (1984) for the lower reaches.

The fishes of the Okavango delta in Botswana are described by Jubb & Gaigher (1971) and Skelton *et al.* (1985). The Kunene River has not been the subject of any specific report but its fauna is given by Bell-Cross (1965), Ladiges (1964), Poll (1967a) and Bowmaker *et al.* (1978). Trewavas (1936) is an important if not comprehensive report on fishes in south-west Africa and southern Angola.

The Zaire basin has been the subject of numerous studies of greater or lesser extent. Boulenger (1901) provided a valuable base which was supported by his catalogue of 1909 to 1916. Nichols & Griscom (1917), Fowler (1936), David and Poll (1937) and Poll (1938) are important pre-1940 reports. Post-1940 accounts include Poll (1952, 1957, 1959, 1967a, 1976), Lambert (1961), Gosse (1963, 1966, 1968). Poll & Gosse (1963), de Kimpe (1964), Matthes (1964), Bell-Cross (1965/6), Roberts & Stewart (1976), Thys (1963a, b), Daget (1978), Bailey & Banister (1979) and Balon & Stewart (1983).

The Chiloango region to the north of the Zaire mouth has been reviewed by Pellegrin (1928) and David and Poll (1937). The Ogôoué system in Gabon is reported by Pellegrin (1915) and Thys (1966). The fishes of Rio Muni are described by Roman (1971). The fishes of the Cameroons are described by Pellegrin (1929) and Holly (1930) and more recently by Daget & Stauch (1963), Daget (1978, 1979b) and Daget & Depierre (1980).

Blache (1964) gives an extensive and authoritative account of the Lake Chad basin and of Mayokebbi. The fish fauna of the Niger has been described by Blanc & Daget (1957), Daget (1954, 1959), Daget & Stauch (1963), Daget & Durand (1981), Lewis (1974) and Reid & Sydenham (1979). Sydenham (1977) provides a useful list of the fishes of a smaller Nigerian river, the

Ogun. The fishes of Ghana and in particular those of the Volta system are discussed by Trewavas & Irvine (1947), Blanc & Daget (1957), Daget (1960c), Daget & Iltis (1965), Daget & Durand (1981) and Roman (1966). Daget & Iltis (1965) provide an extensive account of the fishes of the Ivory Coast. Schültz (1942) deals with the freshwater fishes of Liberia. Daget (1950) and Boulenger (1919a) give lists of fishes from Sierra Leone and Daget (1962) accounts authoritatively for the fishes of Guinea and Fouta Djallon. The fishes of the Gambia River are extensively dealt with by Svensson (1933), Johnels (1954) and Daget (1960a, 1961). There appears to be no single account of the fishes of the Senegal River but recently a series of reports by Reizer and co-workers (Reizer *et al.*, 1972a, b, 1373a, b; Marquet *et al.*, 1979) have begun to fill the gap. Daget (1960b, 1969) reports on collections from this river which is also generally accounted for by Daget & Durand (1981).

Many of the larger and smaller African lakes have been well studied over the years and the basic nature of their fish fauna is well known. In most cases the fauna of a particular lake is reported by one or a few main publications with several minor contributions adding to or refining the list. The references provided in Table 3 are for the main part from the first category.

Table 3 : Selected references to the fish fauna of certain African lakes.

Lake	References
Albert	Worthington (1929), David & Poll (1937), Greenwood (1966)
Bangweulu	Worthington (1933a), Ricardo-Bertram (1943), Jackson (1961b)
Chad (Tchad)	Blache (1964)
Chilwa	Kirk (1967), Furse <i>et al.</i> (1979)
Edward	David & Poll (1937), Poll (1939b)
George	Worthington (1929), Greenwood (1966)
Kivu	David & Poll (1937), Poll (1939b)
Malawi	Worthington (1933b), Ricardo-Bertram <i>et al.</i> (1942), Jackson (1961a), Bowmaker <i>et al.</i> (1978) Ribbink <i>et al.</i> (1983)
Rudolf (Turkana)	Pellegrin (1935), Worthington & Ricardo (1936), Roberts (1975)
Rukwa	Ricardo (1939a, b)
Sibaya	Bruton (1979)
Tanganyika	Poll (1953, 1956)
Victoria	Greenwood (1966, 1974), Lowe-McConnell (1975)

Table 2 outlines the distribution of fish families in certain African lakes. Most of these lakes are tropical and have a high fish diversity. In certain cases families are recorded from a lake when the species are really only known from affluent rivers (e.g. the Amphiliidae) or shallow swampy margins (e.g. *Protopterus*). Undoubtedly the most outstanding feature of many African lakes, especially the larger rift valley lakes, is the high species diversity of endemic cichlids.

Boulenger (1905, 1909-16), Greenwood (1983), Pellegrin (1911, 1921) and Roberts (1975) have indicated that the depauperate fauna of north-west Africa or the Magreb region shows affinities more with Europe than with tropical Africa. This is particularly true for cyprinids which include species of *Barbus*, *Varicorhinus* and the European genus *Pseudophoxinus*. The cyprinodontid species of *Aphanius* also have European affinities (Parenti, 1981). The fauna also includes the European *Cobitis taenia* and isolated mountain populations of *Salmo trutta*. The peripheral species, *Blennius fluviatilis* and *Gasterosteus aculeatus*, are found near the coast. The European eel *Anguilla anguilla* ascends the rivers. Finally three cichlid species are also found in this region, viz. *Tilapia zillii*, *Astatotilapia desfontainesii* and *Hemichromis bimaculatus*. Dumont (1982) discusses the aquatic fauna of the Sahara and illustrates the role of the Atlas Mountains of isolating the fauna of the Magreb from the Afro-tropical region.

2 - SELECTED ASPECTS OF AFRICAN FRESHWATER FISH DISTRIBUTION

2.1 - The sporadic marine component in rivers. Tables 1 and 2 do not include a number of marine families which sporadically occur in freshwater stretches of rivers. Families such as the Gobiidae, Eleotridae, Mugilidae, Clupeidae and Tetraodontidae are, however, included as member species which regularly form part of certain freshwater communities. In the lower Zambezi, Bell-Cross (1972, 1976) recorded as many as twenty peripheral species with several found as far inland as Zimbabwe or the lower Shire River in Malawi. The fish fauna of West African rivers includes a distinct marine component (e.g. Svensson, 1933; Irvine, 1947; Daget & Iltis, 1965; Daget & Durand, 1981). The freshwater stingray *Dasyatis garouensis* is a notable inhabitant of the Benue River, a tributary of the Niger, with a breeding population as far as 1 200 km from the coast (Daget & Durand, 1981; Reid & Sydenham, 1979). Records of species such as the Zambezi shark *Carcharhinus leucas*, the saw fish *Pristis microdon*, the oxeve tarpon *Megalops cyprinoides* and the sparid *Acanthopagrus berda* in rivers of south-east Africa many kilometers from the sea are given by Crass (1964), Jubb (1967), Pienaar (1978) and Bruton & Kok (1980). Marine fish species constitute 30 % of the freshwater fauna in Maputaland. In the southern and eastern Cape the marine components represent as much as 40 % of the indigenous freshwater fish community (Skelton, 1983).

2.2 - Widespread taxa. One of the outstanding features of the African fish fauna is the widespread distribution of certain families and sub-familial taxa (Greenwood, 1983). Equally significant are the restricted ranges of other families, a pattern pertaining also to certain genera and species of widespread families. The Cyprinidae, Characidae, Bagridae, Schilbeidae, Amphiliidae, Clariidae, Mochokidae, Cyprinodontidae, Cichlidae and Gobiidae are found in most east and west Afro-tropical rivers systems. Of these the Cyprinidae are most ubiquitous from the Nile and Senegal Rivers to the southernmost rivers of the continent. Cyprinids also occur throughout the Magreb region (Roberts, 1975).

An assessment of the significance of widespread taxa is problematical because of confusion and uncertainty about the relationships and taxonomy of many of these units. For example, the majority of the cyprinids in Africa are currently incorporated into two large genera (*Barbus* and *Labeo*) of which the interrelationships are poorly understood. Both these genera are distributed throughout the Afro-tropical region but it appears reasonably certain that they are polyphyletic assemblages. As shown by Skelton's (1980) study of the redfin minnows of the southern Cape, the biogeographic interpretation of distribution depends on phylogenetic information of the organisms involved. Only once the phyletic lineages within these large cyprinid genera have been established will the biogeographical significance of the distributions of the various taxa become manifest.

Barbus is probably the only true pan-African genus. Several other genera are nevertheless extremely widespread, at least over the Afro-tropical region. *Protopterus* is known from the Gambia River in West Africa to the Limpopo River basin in south-east Africa (Fig. 3) (Poll, 1954; Pienaar, 1981). It is surprisingly absent from Angola and the Okavango-Upper Zambezi drainages (Fig. 3). The mormyrid genera *Petrocephalus*, *Marcusenius*, *Mormyrus*, *Mormyrops* and *Gnathonemus* are widespread in the Afro-tropical region but are not present in the Orange River or rivers of the Cape Province. *Hydrocynus* is found from Maputaland (Bruton & Kok, 1980) along the eastern seaboard as far north as the Wami River in Tanzania (Bailey, 1969). It is not present in the Kunene (Bell-Cross, 1965) but occurs in the Okavango River and upper swamp (Skelton *et al.*, 1985) and throughout the Zaire and West African rivers as well as the Nile (Daget & Durand, 1981). The genera *Alestes* and *Micralestes* are equally widespread (Poll, 1967b) both extending as far south as Maputaland on the east coast (Bruton & Kok, 1980) the Kunene on the West coast (Bell-Cross, 1965) and from Senegal to the Nile in the north (Daget & Durand, 1981). *Distichodus* is probably the most widespread distichodontid genus, ranging from the Zambezi mainly north and west to the Sahelo-Sudanian region (Bell-Cross, 1976; Daget & Durand, 1981). Several catfish genera are widespread and common in Afro-tropical waters from the Senegal and Nile southwards. These include *Auchenoglanis*, *Chrysichthys*, *Schilbe*, *Eutropius*, *Amphilius*, *Clarias*, *Heterobranchus*, *Malapterurus*, *Chiloglanis* and *Synodontis*. The southern-

most limit of natural siluroid distribution in Africa is the Olifants River system (31° 40' S, 18° 15' E) on the Cape south-west coast (Barnard, 1943; Jubb, 1965a, 1967; Gaigher *et al.*, 1980, Skelton, 1981) and the Umtamvuna River (31° 05' S, 30° 12' E) on the east coast (Crass, 1964, 1966).

The cyprinodontid genus *Aplocheilichthys* is widespread in the Afro-tropical region. The genus *Nothobranchius*, whilst not strictly riverine nor common, is found in isolated localities from Senegal across to Somalia and down the eastern half of Africa as far south as Maputaland (Jubb, 1981; Parenti, 1981).

A number of cichlid genera are widespread in Africa. *Tilapia* species are found continuously through Africa from the eastern Cape in South Africa to Senegal in the west and the Nile and beyond to the Middle East in the east. *Tilapia sparrmanii* was naturally distributed as far south as the Orange River system but has since been translocated to the extreme south coastal rivers. Recent taxonomic changes have restricted the geographic ranges of genera such as *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Haplochromis* (Greenwood, 1979; Trewavas, 1981a, b). *Hemichromis elongatus* is distributed from the Upper Zambezi to West Africa but the genus apparently does not occur over the eastern half of the continent.

Two African anabantid genera are recognised, *Sandelia*, which is restricted to the south and east Cape rivers, and *Ctenopoma* which is widespread from Maputaland northwards to the Nile and West Africa (Fig. 8). The distribution of *Afromastacembelus* is fairly similar to that of *Ctenopoma*. *Afromastacembelus* is known from the Okavango, the Upper Zambezi, and northwards through Angola and Zaire to West Africa. On the eastern side of the continent it is known from the Shire (lower Zambezi) and the Ruaha (Matthes, 1967; Tweddle & Willoughby, 1979) and also the Nile (Boulenger, 1907). The rivers to the north and south of the Zambezi in Mozambique are poorly explored and future surveys may extend the range of this and other genera.

Species with widespread distributions are also encountered, in several cases overriding the «ichthyofaunal» boundaries proposed by Roberts (1975) and Poll (1957) on the basis of more restricted taxa. For example *Barbus paludinosus* and *Barbus trimaculatus* are found from the Orange River system in the south (Jubb, 1967) through to the rivers of Kenya and even Somalia (Greenwood, 1962; Vinciguerra, 1897). These are not necessarily isolated examples e.g. the clariid *Clarias gariepinus* ranges from the Orange River system to north Africa, the Middle East and Turkey (Teugels, 1986). An *Amphilius* species frequently referred to as «*A. platyichthys*» but now known to be *A. uranoscopus* is found from the Pongolo River in the south through to East African rivers (Skelton, 1984). Other widespread species extend from southern through to West Africa (e.g. *Alestes imber* and *Micralestes acutidens*; Daget & Durand, 1981; Paugy, 1979-80). The African pike *Hepsetus odoe* and the electric catfish *Malapterurus electricus* occur from the Upper Zambezi through western Central Africa to West Africa. *Malapterurus electricus* is also found in the Nile (Fig. 7).

2.3 - The regional concept. Boulenger (1905) divided the Afro-tropical region into three parts: the megapotamian sub-region, the eastern sub-region and the southern sub-region. The megapotamian sub-region included all the major tropical rivers and lakes as far south as the Zambezi but excluded the rivers to the east of the rift valley from Ethiopia to the Zambezi. This latter region constituted the eastern sub-region and the rivers south of the Zambezi the southern sub-region. Boulenger's divisions were determined in part by the impoverished nature of the fauna in the eastern and southern sub-regions relative to the great number and diversity of the fauna in the megapotamian sub-region. The division was also influenced by the absence of groups such as the Polypteridae from the eastern and southern regions. Pellegrin (1911) divided Boulenger's megapotamian region into several parts: the *upper equatorial* region which included the large rivers north of the equator, Lake Chad and the Nile; the *equatorial* region including the Zaire basin, Ogdoué, the Cameroons and Angola; the *lower equatorial* region which included the Zambezi and Okavango drainage; and the *Great Lake equatorial* region which included Lakes Victoria, Tanganyika and Malawi (Nyasa). Later authors such as Blanc (1954), Poll (1957) and Roberts (1975), working with a vastly increased knowledge of the fauna, proposed further divisions of the ichthyofaunal regions (Fig. 2a, b). Whilst the concept of ichthyofaunal regions is undoubtedly useful for descriptive and comparative purposes (e.g. as in Roberts, 1975, and Daget & Durand, 1981), it is also subject to several important limitations as far as biogeogra-

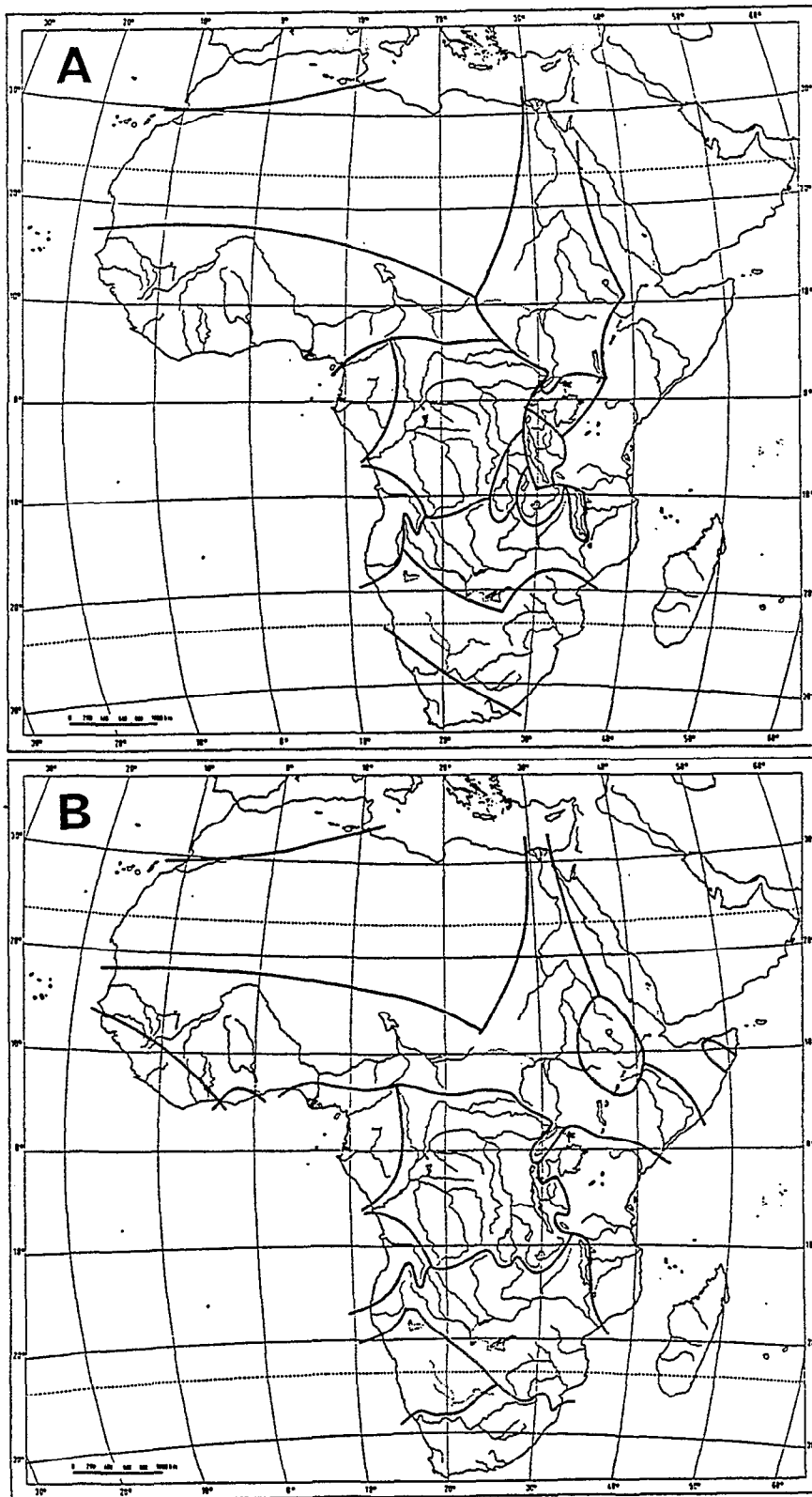


Figure 2 : Ichthyofaunal regions of Africa after (A) Poll (1957) and (B) Roberts (1975).

phical studies are concerned (Thys van den Audenaerde, 1979; Greenwood, 1984). Such regions are subjective constructions often based on inadequately detailed data and sometimes misleading taxonomy (Reid & Sydenham, 1979). Furthermore they are seldom, if ever, related to the distribution of groups whose phylogenetic (cladistic) relationships are well researched. Restricted taxa are frequently used to define, but seldom individually conform to, the geographical bounds of the regions themselves.

3 - SYSTEMATIC SECTION

Protopteridae

A single genus (*Protopterus*) and four species of lungfishes are found in Africa (Fig. 3). *Protopterus annectens* is the most widespread species and was recently reported from south of the Limpopo River (Pienaar, 1981). It is also found in Central, East and West Africa (Daget & Durand, 1981; Poll, 1954; Trewavas, 1954).

Polypteridae

The polypterids comprise two genera (*Polypterus* and *Erpetoichthys*) and 10 species in Africa. Details of their distribution are given by Poll (1954). The family is restricted to the Nile, the Zaire basin, Lake Tanganyika and West African rivers as far north as the Senegal River (Fig. 4). The only species of *Erpetoichthys*, *E. calabaricus*, is found in the Niger Delta and the Chiloango basin north of the mouth of the Zaire River.

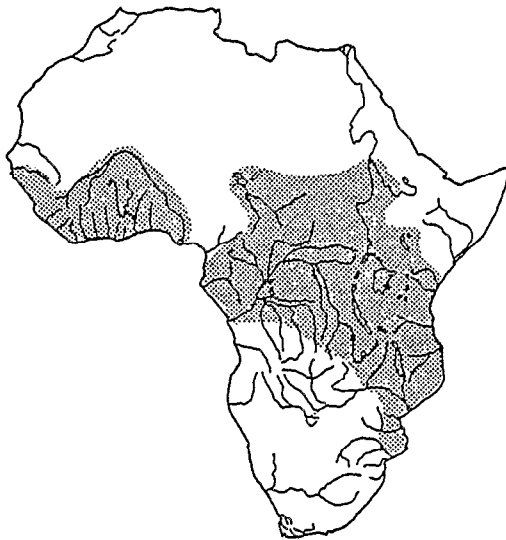


Figure 3 : Distribution of the lungfishes (Protopteridae) in Africa. After Poll (1954) with extension from Pienaar (1981).

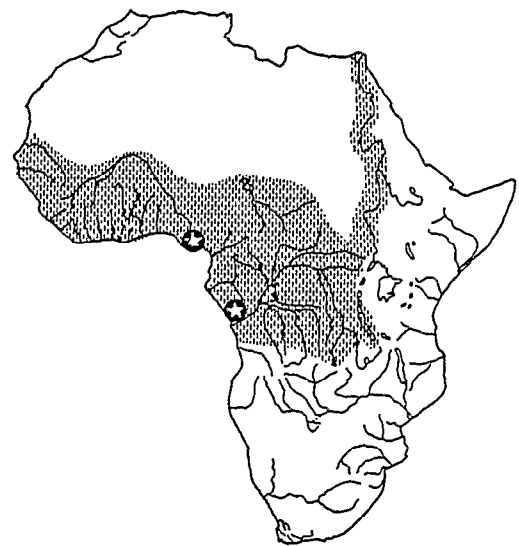


Figure 4 : Distribution of Polypteridae (after Poll, 1954).
⊗ localities for *Erpetoichthys calabaricus*.

Anguillidae

Five or possibly six freshwater eel species are known from African rivers. Boulenger (1907) reported the European eel *Anguilla anguilla* from the Nile. *Anguilla anguilla* ascends the rivers of the Atlas mountains or Magreb region (Pellegrin, 1921; Roberts, 1975). Four species of eels are known from rivers of the eastern African seaboard entering the Indian Ocean (Jubb, 1965a, b; 1967). These include two mottled species, *Anguilla marmorata* and *Anguilla bengalensis labiata*, and two plain species, *A. mossambica* and *A. bicolor*. Further south in rivers of the Cape, Transkei and Natal *A. mossambica* is probably the most abundant species but further north in Mozambique, Tanzania and Kenya *A. bengalensis labiata* is more common.

Clupeidae

Poll (1974) summarized the distribution of Clupeidae in African continental waters. Thirteen genera and twenty-three species are found from northern Angola to Senegal including the entire Zaire River system and Lake Tanganyika. A further two species of the tribe Ehirava are known from south-eastern rivers of Africa: *Gilchristella aestuaria* is distributed from Cape Agulhas to Maputaland and Mozambique (Poll *et al.*, 1965; Bruton & Kok, 1981; Whitfield, 1981), and *Ehirava madagascariensis* has been recorded from the Buffalo River in the eastern Cape Province, South Africa (Poll *et al.*, 1965). Boulenger (1907) records *Alosa finta* from the lower reaches of the Nile. Two species are endemic to Lake Tanganyika (*Stolothrissa tanganica* and *Limnothrissa miodon*) and thirteen species are known from the Zaire River system including Lake Moero (Poll, 1974).

Denticipitidae

This monotypic clupeoid family is known from the rivers of western Nigeria (Clausen, 1959) and from fossils in Tanzania, East Africa (Greenwood, 1960).

Osteoglossidae

The only African osteoglossid, *Heterotis niloticus*, has a Sahelo-Sudanian distribution in the Nile, Lake Chad, the Niger, Volta, Gambia and Senegal Rivers. It also occurs in coastal rivers of Togo-Dahomey (Daget & Durand, 1981) and the Cross River to the east of the Niger (Roberts, 1975).

Pantodontidae

A monotypic family (single species: *Pantodon buchholzi*) found in the lower reaches of the Ogun (Sydenham, 1977), the Niger and Benue rivers, as well as rivers of the Cameroons and the Zaire system (Poll, 1957; Poll & Goss, 1963).

Notopteridae

There are two African notopterid species, *Papyrocranus afer* and *Xenomystus nigri*. *P. afer* is found in West African rivers from the Gambia River (Johnels, 1954) to the Niger (Daget, 1962; Daget & Durand, 1981) but is absent from the Volta (Daget, 1957). It is also present in the Zaire basin (Boulenger, 1909; Matthes, 1964; Poll & Goss, 1963; Gosse, 1963). *X. nigri* occurs in the Zaire basin, the Niger, Lake Chad drainage and the Nile (Daget & Durand, 1981).

Mormyridae

Mormyrids are extremely widespread in African rivers (Table 1) and are only absent from the Magreb and the Cape ichthyofaunal province. At least two species, *Petrocephalus catostoma* and *Marcusenius macrolepidotus* are widespread in eastern Africa from Maputaland (Bruton & Kok, 1981) to the Tana River in Kenya (Bailey, 1969; Whitehead, 1959; Whitehead & Greenwood, 1959). There are also widespread species in West and Central Africa e.g. *Mormyrops deliciosus*, *Petrocephalus simus*, *Petrocephalus bovei*. Taverne (1972) listed 16 genera and 203 species in the family and as many as seventy five species are known from the Zaire basin (Poll & Gosse, 1963).

Gymnarchidae

The only species, *Gymnarchus niloticus*, is characteristically a Sahelo-Sudanian form (Daget & Durand, 1981) distributed in the Nile and certain west African rivers such as the Niger, the Volta, Gambia and Senegal. Sydenham (1977) reported the species from the lower reaches of the Ogun River.

Salmonidae

Several species of trouts (*Salmo* and *Salvelinus* spp.) have been introduced into southern and east African rivers. Natural isolated mountain populations of *Salmo trutta* occur in the Magreb region (Dumont, 1982; Pellegrin, 1921).

Galaxiidae

A single galaxiid species (*Galaxias zebratus*) is currently recognized from African freshwaters (McDowell, 1973). It is distributed in southern Cape rivers from the Keurbooms River in the east to the Olifants River on the west coast (Barnard, 1943; Jubb, 1965a, 1967; Gaigher *et al.*, 1980).

Cromeridae

The only species, *Cromeria nilotica*, has a Sahelo-Sudanian distribution (Daget & Durand, 1981; Poll, 1973) (Fig. 5). *C. nilotica* is found in the Nile (Boulenger, 1907), the Niger and the Volta, but not in the Lake Chad drainage (Blache, 1964).

Kneriidae

Two genera are described with species known from both east and central-west Africa (Fig. 5). The southern most populations of *Kneria* species are isolated in tributaries of the Incomati River of the Transvaal (Jubb, 1967; Gaigher & Pott, 1972). *Kneria spekii* is Tanzanian (Wami and Ruaha Rivers, Bailey, 1969) but the majority of species occur in the southern tributaries of the Zaire River system in Zaire and Angola (Poll, 1967a, 1973). *Parakneria* species are known from Mozambique (Jubb & Bell-Cross, 1974), Angola (Poll, 1965, 1967a, 1973; Penrith, 1973), the Zaire basin and the Cameroons (Poll, 1965).

Phractolaemidae

Phractolaemus ansorgei is distributed in the central Zaire basin and also in the lower reaches of the Niger and western Nigerian rivers (Poll, 1973, Fig. 5).

Grasseichthyidae

Grasseichthys gabonesis is restricted to the Ivindo branch of the Ogôoué River system (Gery, 1964, 1965; Poll, 1973) (Fig. 5).

Hepsetidae

The unique African characoid fish *Hepsetus odoe* has a wide distribution in tropical and West Africa. Its southernmost locality is the Okavango Delta in Botswana (Jubb & Gaigher, 1969). It is found in the Upper Zambezi (Bell-Cross, 1972), throughout Angola (Poll, 1967a), the Zaire basin (Poll & Gosse, 1963) and West Africa from the Zaire to Senegal (Daget & Durand, 1981; Trewavas & Irvine, 1947). It is present in the Lake Chad basin (Blache, 1964) but is absent from the Nile and the east African Great Lakes.

Characidae

The characins form a large and diverse group of fishes which are widespread in tropical waters. They are absent from the Magreb and from the Cape ichthyofaunal province (sensu Roberts, 1975). The genus *Hydrocynus*, the famed «tigerfish» of African freshwaters, occurs practically throughout the range of the family in Africa. On the east coast *H. vittatus* occurs from the Pongolo River in Maputaland (Bruton & Kok, 1981) as far north as the Wami River in Tanzania (Bailey, 1969) but is absent from Lake Malawi and the rivers of Kenya and Somalia. On the western side of the continent *Hydrocynus* species are not present in the Kunene River

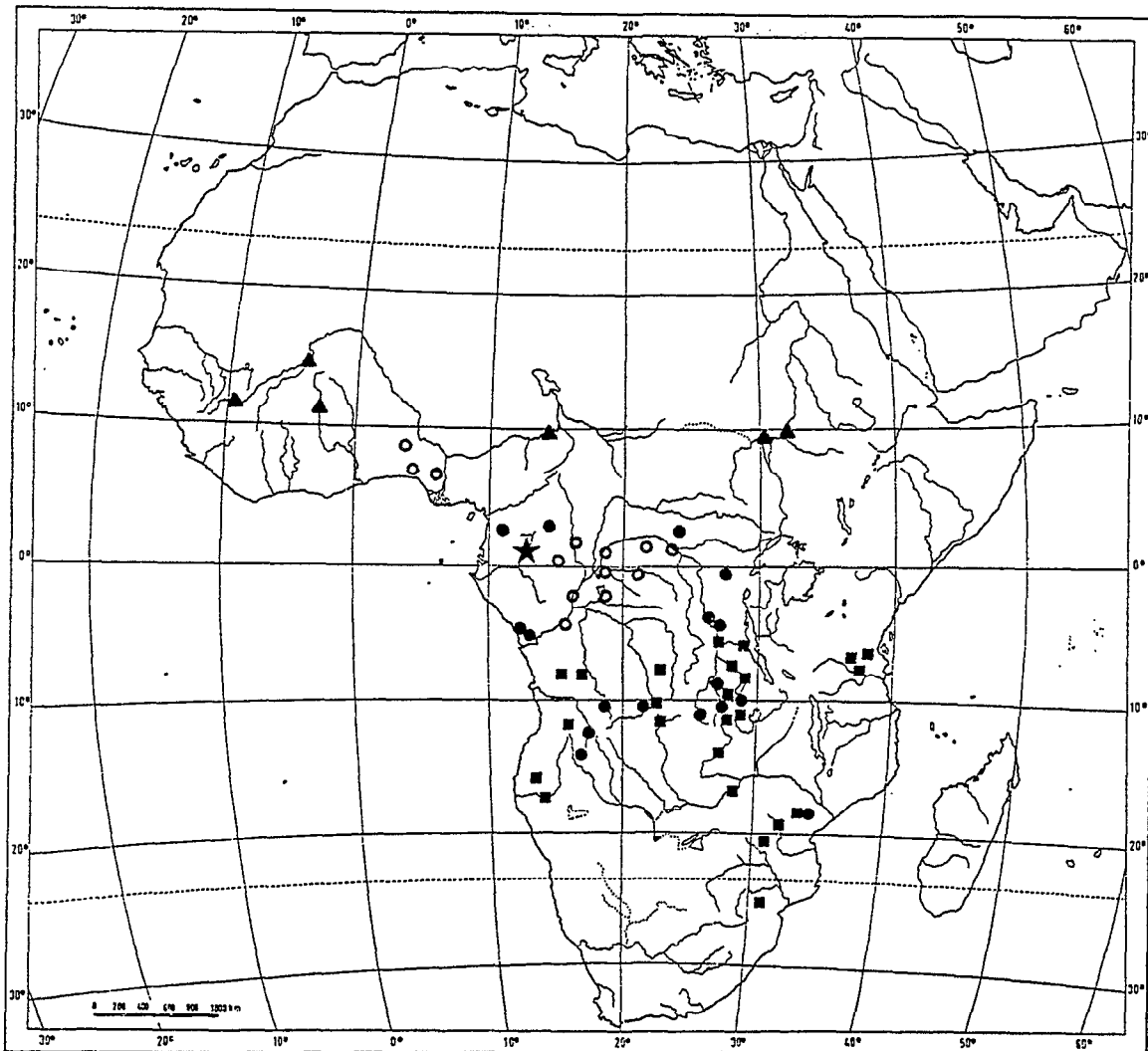


Figure 5 : Distribution of Gonorhynchiform fishes in Africa (after Poll, 1973).

- | | |
|------------------------|------------------------|
| ▲ <i>Cromeria</i> | ● <i>Parakneria</i> |
| ★ <i>Grasseichthys</i> | ○ <i>Phractolaemus</i> |
| ■ <i>Kneria</i> | |

or coastal rivers of Angola (Poll, 1967a) but occur from the Zaire basin to Senegal in the west as well as in Lake Chad and the Nile (Daget & Durand, 1981; Blache, 1964; Boulenger, 1907). Many of the smaller characins were revised by Poll (1967b) but the taxonomy of many species and genera is not stable. Certain genera such as *Alestes*, *Micralestes*, *Petersius* and *Rhabdales-tes* are extremely widespread, for example *Alestes* and *Micralestes* cover the entire range of the family in Africa.

Distichodontidae

The recent classification of Vari (1979) is followed here for this family and the Citharinidae. The Distichodontidae includes fifteen genera distributed widely over tropical Africa. Only two

genera (*Distichodus*, *Citharinus*) are found in eastward flowing rivers with the exception of the Zambezi River in which three genera are recorded viz. *Distichodus*, *Hemigrammocharax* and *Nannocharax* (Bell-Cross, 1972). The southernmost record of the family is the Save River in Mozambique in the east (Jubb, 1967) and the Kunene River in the west (Bell-Cross, 1965; Ladiges, 1964). Some of the genera are widespread e.g. *Distichodus*, *Nannocharax* (Fig. 1 in Poll, 1973) whereas others e.g. *Dundocharax*, are restricted (to a tributary of the Kasai-Zaire system). The northern limits for the family are the Senegal River (Daget & Durand, 1981) and the Nile (Boulenger, 1907). *Distichodus* is found in several of the Great Lakes including Turkana, Albert, Tanganyika and Chad (Roberts, 1975; Greenwood, 1966; Poll, 1953; Blache, 1964). Poll (1973) provides a map of the distribution of genera formerly included in the family Ichthyoboridae.

Citharinidae

Vari (1979) restricted this family to two genera, *Citharinus* and *Citharidium*. *Citharinus* is widespread across the Sahelo-Sudanian region (Daget & Durand, 1981) including the Nile and Senegal Rivers as well as the Upper and Lower Guinean ichthyofaunal regions (Roberts, 1975; Daget & Iltis, 1965) and the Zaire basin (Poll & Gosse, 1963). Citharinids are absent from the Angolan provinces south of the Zaire River (Poll, 1967a) and the Zambezi system (Bell-Cross, 1972). On the east coast Bailey (1969) records *Citharinus* from the Ruvuma and Rufigi systems.

Cyprinidae

This is one of the most abundant and widespread of all African freshwater fish families. There are a few extremely large, systematically unwieldy and geographically widespread genera which include the majority of species, as well as a number of smaller but more precisely defined, coherent and relatively restricted genera. *Barbus* species are numerous and found throughout the continent including the Magreb region. Species of this genus dominate the riverine faunas of southern, south-eastern and eastern Africa (Copley, 1958; Bailey, 1969; Bowmaker *et al.*, 1978). The systematic status of various *Barbus* groups is unsatisfactorily defined or resolved at present and in some cases revisionary studies have been restricted to «large» or «small» species (e.g. Banister, 1973; Greenwood, 1962). Thus, while it is evident that there are relatively more «large» *Barbus* with longitudinally striated scales in east and southern Africa (Banister, 1973; Jubb, 1967) than there are in western drainages, the biogeographic significance of this observation is still obscure. Small *Barbus* species with radiately striated scales and a serrated dorsal fin spine are relatively more numerous in eastern and southern Africa than in West Africa. Species of the subgenus *Enteromius* are more numerous in West Africa (e.g. Hopson & Hopson, 1965) than in southern Angolan and east African rivers where a single widespread species (*Barbus radiatus*) is represented (Stewart, 1977). *Labeo* species are extensively distributed in Afro-tropical Africa to as far south as the Clanwilliam Olifants River in the south-west Cape. The genus *Varicorhinus* is at present under systematic review and is likely to be extensively redefined (Banister, pers. comm.). Nominal species are known from south-eastern Africa (Jubb, 1967), the Zaire basin (Banister & Bailey, 1979; Poll, 1976) through to West Africa and the Nile. *Varicorhinus maroccanus* occurs in the Magreb region (Pellegrin, 1921; Roberts, 1975). *Garra* is an Afro-Asian genus with African species in the Nile, the Chad basin, the Niger, the Zaire and east coast rivers as far south as the Pangani (Bailey, 1969; Daget & Durand, 1981; Menon, 1964; Poll & Gosse, 1963). The distribution of bariliine cyprinids is also widespread in Africa and has been summarized by Howes (1980a). The genera *Leptocypris* occurs in the Nile, Niger and Zaire basins (Lévêque & Bigorne, 1983); *Engraulicypris* in Lake Malawi and the Upper Shire River; *Opsaridium* in the Zambezi, Zaire, Quanza and Lower Guinean ichthyofaunal provinces (sensu Roberts, 1975); and *Raiamas* in the Nile and Sahelo-Sudanian region as well as the Guinean and Zairean ichthyofaunal provinces (sensu Roberts, 1975). Howes (1980a) separated the three African genera *Neobola*, *Rastineobola* and *Chelaethiops* from the bariliine groups. Howes (1984) later divided *Neobola* into 2 genera *Neobola* and *Mesobola*. *Mesobola* is widespread in eastern rivers from Somalia to Maputaland and is also found in the Orange, Kunene and Zaire River systems on the west coast. *Neobola* occurs in Somalia and north-east

Kenyan rivers as well as L. Turkana. *Chaelaethiops* is found in the Zaire system as well as Lakes Tanganyika and Rukwa. Several smaller cyprinid genera have relatively restricted distributions e.g. *Raddabarbuis*, *Sanagia* and *Prolabeops* are all restricted to the Cameroons (Banister & Thys van den Audenaerde, 1973; Thys van den Audenaerde, 1965, 1971).

Cobitidae

A single endemic cobitid species (*Nemachilus abyssinicus*) is known from a single specimen reputedly found in Lake Tana (Boulenger, 1907; Poll, 1957; Roberts, 1975). The common European species *Cobitis taenia* occurs in the Magreb (Pellegrin, 1921).

Bagridae

This catfish family is widespread in Afro-tropical waters. *Chrysichthys*, with approximately thirty species, is the largest genus (Jayaram, 1966) and is distributed from the Senegal River in the West, across the Sahelo-Sudanian region to the Nile (Daget & Durand, 1981) and south to the Zaire basin. *Chrysichthys hildae* is isolated in the Buzi River system in Mozambique (Bell-Cross, 1973a) and possibly represents the only species of the genus in eastern rivers. *Bagrus* is also widespread from the Senegal and Nile through West Africa to the Zaire basin and in eastern rivers south to the Rufiji (Bailey, 1969) and possibly the Ruvuma. Other widespread genera include *Parauchenoglanis* from Nigeria to Zaire, *Auchenoglanis* from the Okavango Delta through the Zaire basin to West Africa. The genus *Gephyroglanis* was shown to be polyphyletic (Skelton *et al.*, 1984) and is now restricted to species from the Zaire basin to the Cameroons. The southern African species, which have been placed in a separate genus *Austroglanis* (Skelton *et al.*, 1984) represent the southernmost catfish in Africa. *Clarotes* is found in the Senegal, Volta, Niger, Chad basin, the Nile and in the Tana and Athi rivers in Kenya (Copley, 1958; Whitehead, 1959). Other bagrid genera are less widespread e.g. *Gnathobagrus*, *Amarginops* and *Rheoglanis* are monotypic genera from the Zaire basin. *Notoglanidium* is found in Ghana, Sierra Leone (Irvine, 1947) and a new species was recently reported from the Zaire River (Roberts & Stewart, 1976). *Liauchenoglanis* is known from Sierra Leone. *Pardiglanis* is restricted to the Juba River of Somalia (Poll *et al.*, 1972), and *Platyglanis* to the Sanaga system in the Cameroons (Daget, 1979a). The small *Leptoglanis* species are known from the Cameroons, the Zaire basin, southern Angola including the Kunene River, the Zambezi and certain east coast rivers (Ruaha and Save). *Phyllonemus* and *Lophiobagrus* are both endemic to Lake Tanganyika (Poll, 1953).

Schilbeidae

This family of eight genera has a Afro-tropical distribution. *Schilbe* and *Eutropius* are widespread genera from the Senegal River and the Sahelo-Sudanian region, including the Nile, southwards to the Zambezi (*Schilbe*) and Maputaland (*Eutropius*). *Schilbe mystus* is one of the most widespread African fish species, from the Zambezi and Kunene Rivers to the Senegal and Nile in the north including east coast rivers. *Physailia* is known from the Senegal, Volta, Niger, Chad and Nile (Daget & Durand, 1981) as well as Somalia and the Tana River in Kenya (Whitehead, 1959). *Parailia* occurs in the Gambia River and the Zaire basin (Daget & Durand, 1981; Poll & Gosse, 1963). *Siluranodon* is a typically Sahelo-Sudanian form i.e. in the Nile, Chad basin, Niger and Volta Rivers (Daget & Durand, 1981). *Eutropiella* is found in Zaire, and west coast rivers to the Cameroons (Trewavas, 1943). *Pareutropius* is Zairean and is also present in east coast rivers from the Kingani to the Ruvuma. *Irvinea voltae* is known only from the Volta River (Trewavas, 1943; Trewavas & Irvine, 1947) and Trewavas (1964) described a second species of this genus from the Juba River in Somalia.

Amphiliidae

The largest and most widespread genus is *Amphilius* with species known from the Senegal River and throughout West, Central and East Africa as far south as the Umkomaas River in Natal (Crass, 1966). Surprisingly, *Amphilius* is not recorded from the Kunene River in Angola nor from the Nile beyond the Ugandan reaches of the system. *Paramphilius* species are restricted to streams in the Guinea, Sierra Leone and Liberia. *Doumea* is known from Guinea, Fouta

Djalon and Ivory Coast (Daget, 1962; Daget & Iltis, 1965) in West Africa, the Cameroons and the Ogôoué basin in Gabon (Pellegrin, 1915, 1921, 1929) and the Zaire basin (Poll & Gosse, 1963) as well as the Angolan coastal province (Poll, 1967a). Several *Phractura* species occur in the Zaire basin (Poll & Gosse, 1963) but the genus extends through Gabon and the Cameroons to the Niger and the Upper Volta (Blanc & Daget, 1957). *Belonoglanis* and *Trachyglanis* are restricted to the Zaire River system and *Andersonia* is reported from the Nile, Lake Chad and the Niger (Daget & Durand, 1981).

Clariidae

Clarias species are extremely widespread in Africa apart from the Magreb region (Teugels, 1982, 1986), and occur naturally as far south as the Orange River (west) and the Umtamvuna River (east) (Jubb, 1967; Crass, 1966). The distribution of *Clarias gariepinus* (= *Clarias lazera*) in the Sahara is illustrated by Dumont (1982). The genus *Heterobranchus* is present in the Nile, Chad basin, Niger, Volta, Gambia and Senegal as well as the Zaire and Zambezi systems and Lake Tanganyika. Several more specialized clariid genera also occur in tropical Africa. *Clariallabes* is present in the Nile, Zaire, Ogôoué and Zambezi systems. *Gymnallabes*, *Channallabes* and *Dolichallabes* are all Zairean genera. The genus *Dinotopterus* is restricted to Lakes Tanganyika and Malawi (Greenwood, 1961). *Tanganikallabes mortiauxi* is a Lake Tanganyika endemic (Poll, 1953) and *Eugitglanis zammaronoi* is a cave-dwelling species endemic to Somalia (David, 1936, Ercolini *et al.*, 1982).

Malapteruridae

Two species of electric catfish are known from Africa (Poll & Gosse, 1968). *Malapterurus electricus* is widespread from the Senegal River through West Africa to the Nile and Zaire systems as well as the Middle and Lower Zambezi (Fig. 7). It is present in Lake Tanganyika, Lake Chad, Lake Albert and the Omo River, the major affluent river to Lake Turkana. The second species, *Malapterurus microstoma*, is restricted to the Zaire system.

Mochokidae

The largest and most widespread genus is *Synodontis* which occurs throughout the Afro-tro-



Figure 6 : Distribution of Amphiiliidae in Africa.

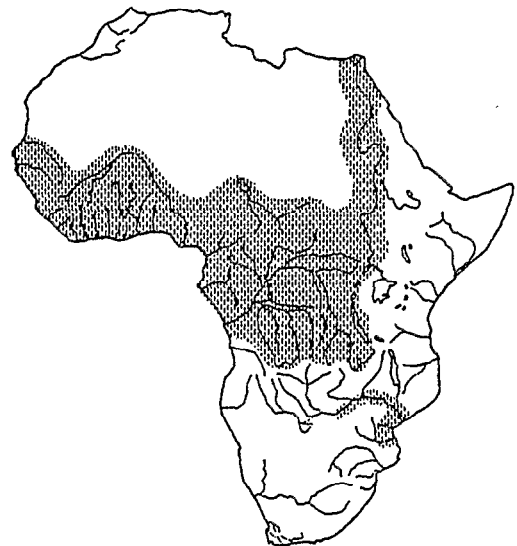


Figure 7 : Distribution of Malapteruridae in Africa (after Thys van den Audenaerde, 1967).

pical region as far south as the Pongolo River in Maputaland (Poll, 1971). *Hemisynodontis* is a monotypic genus from the Nile, Chad, Niger, Senegal, Gambia and Volta. The monotypic genus *Brachysynodontis* has a similar distribution but is absent from the Volta. *Microsynodontis* is a small genus known from the Zaire system and the Upper Niger River. *Mochokiella* is a recently described genus (Howes, 1980b) from Sierra Leone. *Mochokus* is known from the Nile, Chad Basin, Lake Rudolf and the Niger. *Acanthocleithron*, *Euchilichthys* and *Atopochilus* are distributed in the Zaire basin. The genus *Chiloglanis* is again widespread, from the Pongolo River in the south through central to West Africa and the Nile. On the west coast the southern limit for the genus is the Kunene River (Poll, 1967a) and the northern limit appears to be near the border between Liberia and the Ivory Coast (Daget & Iltis, 1965). On the east coast *Chiloglanis* is reported as far north as the Tana River in Kenya (Copley, 1958).

« Cyprinodontidae » (Cyprinodontiformes)

The most recent classification of the «Cyprinodontidae» (Parenti, 1981) elevates the family to ordinal status and includes several families within the order. The following families and genera are found in Africa (summarized from Parenti, 1981) : Family Aplocheilidae : *Pachypanchax* - coastal lowlands of Mozambique and Zanzibar north of the Zambezi River; *Epiplatys* - West and Central Africa from Senegal to the Ethiopian highlands and southward west of the Rift Valley to Katanga and the east coast; *Aphyosemion* - West and Central Africa from Zaire to Gambia; *Fundulopanchax* - Zaire Basin; *Adamas* - Zaire Basin; *Nothobranchius* - West, Central and East Africa from Senegal to Ethiopia and Somalia and thence south to Maputaland. Family Poeciliidae (sub-family Aplocheilichthyinae) : *Aplocheilichthys* - Central and East Africa; *Lamprichthys* - Lake Tanganyika; *Pantanodon* - Tanzania and Mozambique; *Procatopus* - Zaire basin; *Cynopanchax* - *Plataplochilus* - Nga River, Cameroons; *Hypsopanchax* - Zaire basin and Upper Zambezi. Family Cyprinodontidae : (Sub-family Cyprinodontinae) *Aphanius* - North African coast including the Magreb.

Channidae

The snake head *Parachanna obscura* is distributed from the Zaire basin through West Africa as far as the Senegal River in the west and the Nile in the east. A report of the species from Mozambique (Smith, 1950) is unconfirmed. A second species, *Parachanna africana* is found in West Africa (Poll, 1957; Teugels & Daget, 1984). *Parachanna insignis* was recently rehabilitated by Teugels & Daget (1984) and occurs from Cameroon to the Zaire basin.

Centropomidae

The genus *Lates* (including the subgenera *Lates* and *Luciolates*) is widely distributed in the Nile, Niger, Senegal, Volta and Zaire Rivers and also Lakes Chad, Albert, Rudolf and Tanganyika (Greenwood, 1976a). *Lates niloticus* has been introduced to Lake Victoria.

Nandidae

A single species of *Polycentropsis* (*P. abbreviata*) occurs in West Africa, from Dahomey just east of the Oueme River to Gabon (Daget & Iltis, 1965). *Afronandus sheljuzkoi* is found in the Banco and Mè Rivers in Ivory Coast (Daget & Iltis, 1965).

Cichlidae

A large family which is particularly speciose in the African Great Lakes and widespread throughout the continent. In the south the natural distribution extends to the Orange River on the west coast and the Bushmans River in the eastern Cape Province on the east coast (Jubb, 1965a, 1967). In the north cichlids are present in the Magreb region and the Nile as well as in several relict localities in the Sahara (Dumont, 1982). The taxonomy of genera in the family is currently being revised (e.g. Greenwood, 1979, 1980; Trewavas, 1981a, 1981b, 1983) and it is difficult to accurately characterize the distribution of many taxa. Certain genera such as *Tilapia*, *Sarotherodon*, *Oreochromis*, *Hemichromis* and *Serranochromis* are evidently widespread (e.g. Thys van den Audenaerde, 1963; Trewavas, 1964b, 1966a, 1983; Loiselle, 1979). Endemism at the specific and generic level is high especially within the Great Lakes and the large and ecologically diverse river systems such as the Zaire. Large species flocks of haplochromine

cichlids occur in some African Lakes, and groups of species are also found in tropical rivers as far south as the Zambezi.

Anabantidae

The African anabantids are divided into two geographically separate genera - *Ctenopoma* and *Sandelia*. *Sandelia* is restricted to the coastal rivers of the Cape from the Buffalo River in the east to the Berg River and adjacent streams in the west (Gaigher *et al.*, 1980). *Ctenopoma* species have a tropical distribution from Maputaland in the south to the Nile and Senegal Rivers in the north. They appear to be absent from east coastal rivers north of the Zambezi River, a surprising fact considering their general hardiness and air-breathing abilities. On the west coast anabantids have not been recorded from the Kunene River system but have a continuous distribution from the Angolan coastal province to Senegal.

Mastacembelidae

The southermost distribution of the spiny-eels is the Upper Zambezi and Okavango River and Delta (Skelton, 1976). On the west coast species are known from Angola north of the Kunene River, the Zaire basin through to the Fatale and Konkoure Rivers in Guinea (Daget, 1962). *Afromastacembelus victorianus* is known from Lake Victoria and the Victoria Nile (Greenwood, 1966). On the east coast the southermost record is the Shire River, a tributary of the lower Zambezi (Tweddle & Willoughby, 1979). Other east coast records include the Ruaha River (Bailey, 1969) and the Athi River in Kenya (Copley, 1958). The family is particularly speciose in Lake Tanganyika (Poll, 1953) and the Zaire River (Roberts & Stewart, 1976).

Tetraodontidae

Tetraodon lineatus is reported from the major river systems of West Africa including the Senegal, Volta, Niger and the Chad basin (Daget & Durand, 1981). In the Nile it occurs as far upstream as the Bahr-el-Jebel region (Boulenger, 1907) and is also present in Lake Turkana (Worthington, 1932; Roberts, 1975). Several species are present in the Zaire system (Poll & Gosse, 1963) and *Tetraodon mbu* is found in the lower courses of affluent rivers of Lakes Tanganyika (Poll, 1953). Bell-Cross (1972) records *Chelonodon laticeps* from the lower Zambezi River.

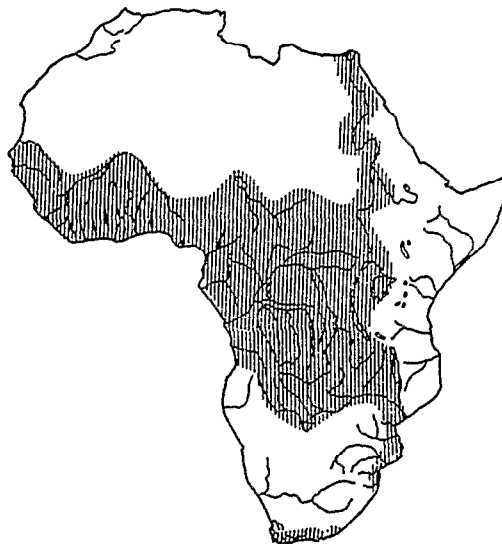


Figure 8 : Distribution of Anabantidae in Africa.

Gobiidae

Gobies are regularly reported from the accessible lower reaches of African rivers (which in certain cases can be extensive). *Chonophorus aeneofuscus* and *Glossogobius giurus* are found in east coast rivers from the Athi and Ruvuma respectively southwards to Natal (Copley, 1958; Bailey, 1969; Jubb, 1967). Poll's (1961) *Gobius scortecii* from the north of Somalia is apparently closely related to *Chonophorus aeneofuscus*. *Glossogobius callidus* is known from the rivers of the eastern Cape to Natal. *Redigobius dewaali* is found in the Pongolo River and other localities in Maputaland and Natal (Bruton & Kok, 1980). In West Africa, Daget & Iltis (1965) record several species from the coastal lagoons of Ivory Coast with one species in particular, *Chonophorus*, entering freshwater reaches of the rivers. Pellegrin (1915) records *Chonophorus lateris-triga* from the Ogooué and Pellegrin (1928) *Nematogobius maindroni* from the coastal rivers of Cameroon.

Eleotridae

Whilst eleotrids have not been commonly reported from east coast rivers they are present there e.g. Bruton & Kok (1980) record three species from Maputaland (*Eleotris fusca*, *Eleotris melanosome* and *Hypseleotris dayi*). The genus *Kribia* is common and well known in West Africa from Senegal to Zaire (e.g. Daget, 1962; Daget & Iltis, 1965; Daget & Durand, 1981; Pellegrin, 1915, 1929; Poll & Gosse, 1963; etc.). The common West African species, *Kribia nana*, is also present in the Nile (Boulenger, 1907).

Other families

A number of other fish families are reported from African continental waters. These are generally groups of marine peripheral groups which have either established freshwater populations or are sporadic invaders of the lower reaches of rivers. The Zambezi shark *Carcharhinus leucas* is an inhabitant of south-east coastal rivers, at least from the Zambezi (Bell-Cross, 1976) to Maputaland (Pienaar, 1978; Bruton & Kok, 1980). They are also reported from West African rivers e.g. the Gambia (Daget, 1961). Saw-sharks (Pristidae) are also sporadic freshwater invaders both in south-east Africa (Bell-Cross, 1976; Bruton & Kok, 1980) and West Africa (Daget, 1961). One species of the rajiform family Dasyatidae (*Dasyatis garouaensis*) inhabits the Benue River, a tributary of the Niger (Reid & Sydenham, 1979). Synbranchid eels and syngnathid pipe-fish are frequently reported from the lower reaches of West African rivers. Mulletts (Mugilidae) are well known invaders of freshwater and they are important inhabitants of rivers in regions such as the eastern Cape Province (South Africa) which have depauperate faunas (Bok, 1979). The tarpon *Megalops cyprinoides* (Megalopidae) also enters of south-east African (Pienaar, 1978; Bruton & Kok, 1980) and West African rivers (Pellegrin, 1921). Other families reported from African rivers include the Monodactylidae, Lutjanidae, Polynemidae, Carangidae, Atherinidae, Sciaenidae, Belonidae, Sphyraenidae, Centropomidae, Teraponidae, Sollaginidae, Leionathidae, Kuhliidae, Pomadasyidae, Sparidae, Mullidae, Gerreidae, Periophthalmidae, Cynoglossidae, Ariidae and Plotosidae.

RÉSUMÉ

La répartition des poissons d'eau douce africains a beaucoup intéressé les ichtyologistes et il existe une littérature abondante. Ce chapitre tend à résumer les travaux les plus importants et présente une ébauche de la répartition des différentes familles, sans considérations biogéographiques.

On s'est plus particulièrement intéressé à certains aspects comme la contribution des poissons d'origine marine à la faune des eaux douces, l'existence de taxons à très large répartition, et le concept régional dans la répartition des poissons d'eau douce.

REFERENCES

- ABDEL LATIF A.F., 1974 - *Fisheries of Lake Nasser*. Aswan Regional Planning, Lake Nasser Development Centre. 235 pp.
- ABU GIDEIRI Y.B., 1967 - Fishes of the Blue Nile between Khartoum and Roseires. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 76 (3-4) : 345-348.
- BAILEY R.G., 1969 - The non-cichlid fishes of the eastward flowing rivers of Tanzania, East Africa. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 80 (1-2) : 170-199.
- BALON E.K., 1974 - Fishes from the edge of Victoria Falls, Africa ; demise of a physical barrier for downstream invasions. *Copeia*, (3) : 643-659.
- BALON E.K. & STEWART D.J., 1983 - Fish assemblages in a river with an unusual gradient (Luongo, Africa - Zaire system) reflections on river zonation, and description of another new species. *Env. Biol. Fish.* 9 : 225-252.
- BANISTER K.E., 1973 - A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of East and Central Africa. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 26 (1) : 1-148.
- BANISTER K.E. & BAILEY R.G., 1979 - Fishes collected by the Zaire River Expedition 1974-5. *Zool. J. Linn. Soc.*, 66 : 205-249.
- BANISTER K.E. & THYS VAN DEN AUDENAERDE D.F.E., 1973 - La redécouverte de *Sanagia velifera* Holly 1926. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 87 (1) : 181-188.
- BARNARD K.H., 1943 - Revision of the indigenous freshwater fishes of the S.W. Cape region. *Ann. S. Afr. Mus.*, 36 (2) : 101-262.
- BEADLE L.C., 1974 - *The inland waters of tropical Africa : an introduction to tropical limnology*. Longman, London, 365 pp.
- BELL-CROSS G., 1965-6 - The distribution of fishes in Central Africa. *Fish. Res. Bull. Zambia* 4 : 3-20.
- BELL-CROSS G., 1972 - The fish fauna of the Zambezi River system. *Arnoldia (Rhod.)*, (29) 5 : 1-19.
- BELL-CROSS G., 1973 - The fish fauna of the Buzi River system in Rhodesia and Mozambique. *Arnoldia (Rhod.)*, 6 (5) : 1-14.
- BELL-CROSS G., 1976 - *The fishes of Rhodesia*. National Museums & Monuments of Rhodesia, Salisbury. 262 pp.
- BLACHE J., 1964 - *Les poissons du bassin du Tchad et du bassin adjacent du Mayo Kebbi. Etude systématique et biologique*. Mém. ORSTOM, 4 (2), 483 pp., Paris.
- BLANC M., 1954 - La répartition des poissons d'eau douce africains. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, (A) 16 (2) : 599-628.
- BLANC M. & DAGET J., 1957 - Les eaux et les poissons de la Haute Volta. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, 50 : 113-168.
- BOK A.H., 1979 - The distribution and ecology of two mullet species in some freshwater rivers in the eastern Cape, South Africa. *J. Limnol. Soc. sth. Afr.*, 5 (2) : 97-102.
- BOULENGER G.A., 1901 - *Les poissons du bassin du Congo*. Publ. Etat. Indep. Congo, Bruxelles. 532 pp.
- BOULENGER G.A., 1905 - The distribution of African freshwater fishes. *Rep. Meet. Br. Assoc. Adv. Sci. (S. Afr.)*, 75 : 412-432.
- BOULENGER G.A., 1907 - The fishes of the Nile. In *Zoology of Egypt*, 2 volumes, H. Rees, London.
- BOULENGER G.A., 1909-1915 - *Catalogue of the freshwater fishes of Africa in the British Museum (Natural History)*. Volumes I-IV. Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- BOULENGER G.A., 1919a - A list of the freshwater fishes of Sierra Leone. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (9) 4 : 34-36.
- BOULENGER G.A., 1919b - On a large collection of fishes made by Dr W.J. Ansorge in the Quanza and Bengo Rivers, Angola. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (8) 6 : 537-561.
- BOWMAKER A.P., JACKSON P.B.N. & JUBB R.A., 1978 - Freshwater fishes. In *Biogeography and ecology of Southern Africa*. (Ed. M.J.A. Werger.) : 1181-1230. *Monographiae Biologicae*, 31, Junk, The Hague.

- BRUTON M.N., 1979 - The fishes of Lake Sibaya. In *Lake Sibaya* (Ed. B.R. Allanson) : 162-245. *Monographiae Biologicae*, 36, Junk, The Hague.
- BRUTON M.N. & KOK H.M., 1980 - The freshwater fishes of Maputaland. In *Studies on the ecology of Maputaland*. (Eds. M.N. Bruton & K.H. Cooper) : 210-244. Rhodes University, Grahamstown, & Natal Branch of Wildlife Soc. of Southern Africa, Durban.
- CAMBRAY J.A., 1984 - Fish populations in the middle and lower Orange River, with special reference to the effects of stream regulation. *J. Limnol. Soc. sth. Afr.*, 10(2) : 37-49.
- CLAUSEN H.S., 1959 - Denticipitidae, a new family of primitive isospondylous teleosts from West African freshwaters. *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.*, 121 : 141-151.
- COPLEY H., 1958 - *Common freshwater fishes of East Africa*. H.F. & G. Witherby Ltd, London.
- CRASS R.S., 1964 - *Freshwater fishes of Natal*. Shuter & Shooter, Pietermaritzburg.
- CRASS R.S., 1966 - Features of freshwater fish distribution in Natal and a discussion of controlling factors. *Limnol. Soc. sth. Afr. Newsl.*, 7 : 31-35.
- DAGET J., 1950 - Poissons d'eau douce de Sierra Leone. *Notes Africaines*, 46 : 55-57.
- DAGET J., 1954 - Les poissons du Niger Supérieur. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, 36, 391 pp.
- DAGET J., 1959 - Les poissons du Niger Supérieur (1^{ère} note complémentaire). *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 21 a (2) : 664-688.
- DAGET J., 1960a - La faune ichthyologique du bassin de la Gambie. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 22 : 610-619.
- DAGET J., 1960b - Contribution à la connaissance de la faune du fleuve Sénégal. Poissons du Baoulé et du Bakoy. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 2^e sér. 32 (6) : 506-512.
- DAGET J., 1960c - Poissons de la Volta Noire et de la Haute Comoé (Mission d'Aubenton-Arnoult, oct-déc. 1959). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 2^e sér. 32 (4) : 320-330.
- DAGET J., 1961 - Le Parc national du Niokolo - Koba. Poissons. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, 62 : 325-362.
- DAGET J., 1962 - Les Poissons du Fouta Dialon et de la Basse-Guinée. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, 65, 210 pp.
- DAGET J., 1969 - Poissons d'eau douce du Sénégal récoltés par M.M.A. Villiers et C. Reizer. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 2^e sér. 40 (6) : 1114-1115.
- DAGET J., 1978 - Contribution à la faune de la République Unie du Cameroun. Poissons du Dja, du Boumba et du Ngoko. *Cybium*, 3^e série, (3) : 35-52.
- DAGET J., 1979a - Description de *Platyglanis depierrei* n. gen., n. sp. (Pisces Bagridae) du Sanaga (Sud Cameroun). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, (4) (A3) : 821-825.
- DAGET J., 1979b - Contribution à la faune de la République Unie du Cameroun. Poissons de l'Ayina, du Dja et du Bas Sanaga. *Cybium*, 3^e série, (6) : 55-64.
- DAGET J. & DEPIERRE D., 1980 - Contribution à la faune de la République Unie du Cameroun. Poissons du Sanaga Moyen et Supérieur. *Cybium*, 3^e série (8) : 53-65.
- DAGET J. & DURAND J.R., 1981 - Poissons. In *Flore et Faune aquatiques de l'Afrique Sahélo-soudanienne*. (Ed. J.R. Durand & C. Lévêque). ORSTOM, Collection Initiations, Documentations Techniques (45) : 687-771.
- DAGET J. & ILLTIS A., 1965 - Poissons de Côte d'Ivoire (eaux douces et saumâtres). *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, 74, 385 pp.
- DAGET J. & STAUCH A., 1963 - Poissons de la partie camerounaise du bassin de la Bénoué. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, 68 : 85-107.
- DAVID L., 1936 - *Uegitglanis*, Silure aveugle de la Somalie italienne. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 28(3) : 369-388.
- DAVID L., 1937 - Poissons de l'Urundi. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 29 (4) : 413-420.
- DAVID L. & POLL M., 1937 - Contribution à la faune ichthyologique du Congo belge : Collections du Dr H. Schouteden (1924-1926) et d'autres récolteurs. *Ann. Mus. Congo. Zool.*, (1) 111, (5) : 193-292.
- DE KIMPE P., 1964 - Contribution à l'étude hydrobiologique du Luapula-Moero. *Ann. Mus. r. Afr. Centr.* IN-8° (12) : 1-238.
- DUMONT H.J., 1982 - Relict distribution patterns of aquatic animals : another tool in evaluating late Pleistocene climate changes in the Sahara and Sahel. *Palaeoecology of Africa and the surrounding islands*, 14 : 1-24.

- ERCOLINI A., BERTI R., CHELAZZI L. & MESSANA G., 1982 - Researches on the phraetobitic fishes of Somalia : achievements and prospects. *Monitore zoologica Italiano*, 9 : 219-241.
- FOWLER H.W., 1936 - Zoological results of the George Vanderbilt African expedition of 1934-5. The freshwater fishes. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, 88 : 243-335.
- FURSE M.T., KIRK R.C., MORGAN P.R. & TWEDDLE D., 1979 - Fishes : distribution and biology in relation to changes. In *Lake Chilwa*. (Ed. M. Kalk, A.J. McLachlan & C. Howard-Williams) :175-208. *Monographiae Biologicae*, 35, Junk, The Hague.
- GAIGHER I.G., 1973 - The habitat preferences of fishes from the Limpopo River system, Transvaal and Mozambique. *Koedoe*, 16 : 103-116.
- GAIGHER I.G., HAMMAN K.C.D. & THORNE S.C., 1980 - The distribution, conservation status and factors affecting the survival of indigenous freshwater fishes in the Cape Province. *Koedoe*, 23 : 57-88.
- GAIGHER I.G. & POTT R. Mc C., 1972 - A checklist of indigenous fish in the east flowing rivers of the Transvaal. *Limnol. Soc. sth. Afr. Newsl.*, 18 : 26-32.
- GÉRY J., 1964 - Une nouvelle famille de poissons dulcaquicoles africaines, les Grasseichthyidae. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 259 (25) : 4805-4807.
- GÉRY J., 1965 - Poissons du bassin de l'Ivindo. *Biologia Gabonica*, 1 (4) : 375-393.
- GILCHRIST J.D.F. & THOMPSON W.W., 1913-1917 - The freshwater fishes of South Africa 1. *Ann. S. Afr. Mus.*, 11 (5) : 231-463; 2. *Ann. S. Afr. Mus.*, 11 (6) : 465-575.
- GOSSE J.P., 1963 - Le milieu aquatique et l'écologie des poissons dans la région de Yangambi. *Ann. Mus. r. Afr. cent.* in-8 *Sci. Zool.* 116 : 113-271.
- GOSSE J.P., 1966 - Remarques systématiques sur quelques espèces de la faune ichthyologique congolaise. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 73 (1-2) : 186-200.
- GOSSE J.P., 1968 - Les Poissons du bassin de l'Ubangi. *Mus. r. Afr. Cent. Doc. Zool.* (13) : 1-56.
- GREENWOOD P.H., 1960 - Fossil denticipitid fishes from East Africa. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.)*, 5 (1) : 1-11.
- GREENWOOD P.H., 1961 - A revision of the genus *Dinotopterus* Blgr. (Pisces, Clariidae) with notes on the comparative anatomy of the suprabranchial organs in the Clariidae. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 7 (4) : 215-241.
- GREENWOOD P.H., 1962 - A revision of certain *Barbus* species (Pisces, Cyprinidae) from East, Central and South Africa. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 8 (4) : 153-208.
- GREENWOOD P.H., 1953 - A collection of fishes from the Aswa River Drainage System, Uganda. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 140 : 61-74.
- GREENWOOD P.H., 1966 - *The fishes of Uganda*. 2nd rev. edn, Uganda Society, Kampala.
- GREENWOOD P.H., 1974 - The cichlid fishes of Lake Victoria, East Africa : The biology and evolution of a species flock. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, Suppl. 6 : 1-134.
- GREENWOOD P.H., 1976a - A review of the family Centropomidae (Pisces, Perciformes). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 29 (1) : 1-81.
- GREENWOOD P.H., 1976b - Fish fauna of the Nile. In *The Nile, Biology of an Ancient River*. (Ed J. Rzoska) :127-141. *Monographiae Biologicae*, 29. Junk, The Hague.
- GREENWOOD P.H., 1979 - Towards a phyletic classification of the "genus" *Haplochromis* (Pisces, Cichlidae), and related taxa. Part I. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 35 (4) : 265-322.
- GREENWOOD P.H., 1980 - Towards a phyletic classification of the "genus" *Haplochromis* (Pisces, Cichlidae) and related taxa. Part II. The species from Lakes Victoria, Nabugabo, Edward, George and Kivu. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 39 (1) : 1-101.
- GREENWOOD P.H., 1983 - The zoogeography of African freshwater fishes : Bioaccountancy or Biogeography? In *Systematics Association Special Volume No 23. «Evolution, time and space : the emergence of the biosphere»*. (Eds R.W.Sims, J.H. Price and P.E.S. Whalley). : 179-199. Academic Press, London and New York.
- GÜNTHER A.C.L.G., 1880 - *An Introduction to the study of fishes*. Adam & Charles Black, Edinburgh.
- HOLLY M., 1930 - Synopsis des Süsswasserfische Kameruns. *Sber. Akad. Wiss. Vien.*, 139 (3-4) : 195-281.

- HOPSON A.J. & HOPSON J., 1965 - *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of the Volta Region. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 13 (4) : 99-149.
- HOWES G.J., 1980a - The anatomy, phylogeny and classification of bariliine cyprinid fishes. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 37 (3) : 129-198.
- HOWES G.J., 1980b - A new catfish from Sierra Leone. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 38 (3) : 165-170.
- HOWES G.J., 1984 - A review of the anatomy, taxonomy, phylogeny and biogeography of the African neoboline cyprinid fishes. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* 47 (3) : 151-185.
- IRVINE F.R., 1947 - *The fishes and fisheries of the Gold Coast*. Crown Agents for the Colonies, London.
- JACKSON P.B.N., 1961a - Checklist of the fishes of Nyassaland. *Occ. Pap. Nat. Mus. Sthn. Rhod.*, 3 (25B) : 535-621.
- JACKSON P.B.N., 1961b - *The fishes of Northern Rhodesia*. (Dept. Game & Fisheries) Joint Fisheries Research Organization, Lusaka.
- JAYARAM K.C., 1966 - Contributions to the study of the fishes of the family Bagridae 2. A systematic account of the African genera with a new classification of the family. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, A (3) : 1064-1139.
- JOHNELS A.G., 1954 - Notes on fishes from Gambia River. *Ark. Zool.*, 6 (17) : 326-411.
- JUBB R.A., 1961 - *An illustrated guide to the freshwater fishes of the Zambezi River, Lake Kariba, Pungwe, Sabi, Lundi and Limpopo Rivers*. Stuart Manning, Bulawayo, 171 pp.
- JUBB R.A., 1965a - Freshwater fishes of the Cape Province. *Ann. Cape Prov. Mus.* 4 : 1-72.
- JUBB R.A., 1965b - The eels of South African rivers and observations on their ecology. *Monographiae Biologicae*, 14 : 186-205.
- JUBB R.A., 1967 - *Freshwater fishes of Southern Africa*. A.A. Balkema, Cape Town.
- JUBB R.A., 1981 - *Nothobranchius*. TFH Publications, Hong-Kong.
- JUBB R.A. & BELL-CROSS G., 1974 - A new species of *Parakneria* Poll, 1965 (Pisces, Kneriidae) from Mozambique. *Arnoldia (Rhod.)*, 6 (29) : 1-4.
- JUBB R.A. & GAIGHER I.G., 1969 - Checklist of the fishes of Botswana. *Arnoldia (Rhod.)*, 5 (7) : 1-22.
- KIRK R.G., 1967 - The zoogeographical affinities of the fishes of the Chilwa and Chiuta depression in Malawi. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 76 (3-4) : 295-312.
- LADIGES W., 1964 - Beiträge zur Zoogeographie und Oekologie der Süßwasserfische Angolas. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.*, 61 : 221-272.
- LAMBERT J., 1961 - Contribution à l'étude des poissons de forêt. *Ann. Mus. r. Afr. cent.*, in 8° Zool., (93) : 7-40.
- LEVEQUE C. & BIGORNE R., 1983 - Révision des *Leptocypris* et *Raiamas* (Pisces, Cyprinidae) de l'Afrique de l'Ouest. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (4) : 373-393.
- LEWIS D.S.C., 1974 - *An illustrated key to the fishes of Lake Kainji*. Overseas Development Administration, London, 105 p.
- LOISELLE P.V., 1979 - A revision of the genus *Hemichromis* Peters 1858 (Teleostei : Cichlidae). *Ann. Mus. r. Afr. Cent.*, (in-8°) Sci. Biol. (228) : 1-124.
- LOWE-McCONNELL R., 1975 - *Fish communities in tropical freshwaters*. Longman, London, 337 p.
- MARQUET J.P., REIZER C. & MATTEI X., 1979 - Contribution à l'étude de la faune ichthyologique du bassin du fleuve Sénégal. IV Clariidae. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 41A (3) : 596-626.
- MATTHES H., 1964 - Les poissons du Lac Tumba et de la région d'Ikela. *Ann. Mus. r. Afr. Cent. Sci. Zool.*, 126 : 1-204.
- MATTHES H., 1967 - The fishes and fisheries of the Ruaha River Basin, Tanzania (systematics, ecology, zoogeography, fisheries). *Occ. Paper E. Afr. freshw. Fish. Res. Org.*, (9) : 19 p.
- MATTHES H., 1973 - A bibliography of African freshwater fish. FAO, Rome.
- McDOWELL R.M., 1973 - The status of the South African galaxiid (Pisces, Galaxiidae). *Ann. Cape Prov. Mus. (Nat. Hist.)*, 9 (5) : 91-101.
- MENON A.G.K., 1964 - Monograph of the cyprinid fishes of the genus *Garra* Hamilton. *Mem. Ind. Mus.*, 14 (4) : 173-260.

- NICHOLS J.T. & GRISCOM L., 1917 - Freshwater fishes of the Congo Basin obtained by the American Museum Congo Expedition, 1909-1915. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 37 : 653-756.
- PARENTI L.R., 1981 - A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 168 (4) : 335-557.
- PAUGY D., 1979-80 - Ecologie et biologie des *Alestes imberi* (Pisces, Characidae) des rivières de Côte d'Ivoire. Comparaison méristique avec *A. nigricauda*. *Cah. ORSTOM sér. Hydrobiol.*, 8 (3-4) : 129-141.
- PELLEGRIN J., 1912 - Les poissons d'eau douce d'Afrique et leur distribution géographique. *Mém. Soc. Zool. fr.*, 25 : 63-83.
- PELLEGRIN J., 1915 - Les poissons du bassin de l'Ogôoué. *C.R. Ass. fr. Avanc. Sci.*, 43 : 500-505.
- PELLEGRIN J., 1921 - Les poissons des eaux douces de l'Afrique du Nord française (Maroc, Algérie, Tunisie, Sahara). *Mém. Soc. Sci. Nat. Maroc*, 1 (2) : 1-216.
- PELLEGRIN J., 1923 - Les poissons des eaux douces de l'Afrique occidentale (du Sénégal au Niger). *Publ. Com. Etud. Hist. Sci. Afr. occid. fr.*, Larose Ed., Paris, 375 p.
- PELLEGRIN J., 1927 - Poissons de la région des lacs Kivu et Edouard, Mission Guy Babault. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 34 : 82-86.
- PELLEGRIN J., 1928 - Poissons du Chiloango et du Congo recueillis par l'expédition du Dr H. Schouteden (1920-22). *Ann. Mus. r. Congo belge, Zool.*, (I) 3 (1) : 50 p.
- PELLEGRIN J., 1929 - Les poissons des eaux douces du Cameroun. *C.R. Séanc. Acad. Sci. colon., Paris*, 12 : 369-375.
- PENRITH M.J., 1973 - A new species of *Parakneria* from Angola (Pisces, Kneriidae). *Cimbebasia*, A 2 (11) : 132-135.
- PIENAAR U de V., 1978 - *The freshwater fishes of the Kruger National Park*. National Parks Board of South Africa, Pretoria.
- PIENAAR U de V., 1981 - Another important ichthyological find in the Kruger National Park (*Protopterus annectens brienii*). *Koedoe*, 24 : 189-191.
- POLL M., 1938 - Poissons du Katanga (bassin du Congo) récoltés par le Professeur Paul Brien. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 30 (4) : 389-423.
- POLL M., 1939a - Les poissons du Stanley Pool. *Ann. Mus. Congo (Zool.)*, (1) 4 (1) : 1-60.
- POLL M., 1939b - Poissons. *Explor. Parc. natn. Albert Miss. G.F. de Witte*. Institut des Parcs Nationaux du Congo belge, Bruxelles. 24 : 1-81.
- POLL M., 1952 - Poissons de rivières de la région des lacs Tanganyika et Kivu, recueillis par G. Marlier. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 46 (3-4) : 221-236.
- POLL M., 1953 - Exploration hydrobiologique du lac Tanganyika (1946-1947). Poissons non Cichlidae. *Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.*, III S.A., 251 p.
- POLL M., 1954 - Zoogéographie des Protoptères et des Polyptères. *Bull. Soc. Zool. fr.*, 79 (4) : 282-289.
- POLL M., 1956 - Exploration hydrobiologique du lac Tanganyika (1946-1947). Poissons Cichlidae. *Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.*, 3 (5B) : 1-619.
- POLL M., 1957 - Les genres des poissons d'eau douce de l'Afrique. *Ann. Mus. r. Congo belge, Zool.*, Sér. 8, 54 : 1-191.
- POLL M., 1959 - Recherches sur la faune ichthyologique de la région du Stanley Pool. *Ann. Mus. r. Afr. cent.*, in-8°, 71 (III) : 75-174.
- POLL M., 1961 - Contribution à l'étude des poissons d'eau douce de Somalie appartenant aux genres *Gobius* et *Barbopsis*. *Bull. Mus. Degli. Inst. Biol. Univ. Genova*. 31 (183) : 15-35.
- POLL M., 1965 - Contribution à l'étude des Kneriidae et description d'un nouveau genre, le genre *Parakneria* (Pisces, Kneriidae). *Mém. Acad. r. Belg. Cl. Sci.*, (8°) 36 (4) : 1-28.
- POLL M., 1967a - Contribution à la faune ichthyologique de l'Angola. Companhia de diamantes de Angola (Museo de Dundo). *Publicações culturais*, 75 : 1-381.
- POLL M., 1967b - Révision des Characidae nains africains. *Ann. Mus. r. Afr. cent.*, in-8° Zool., 162 : 1-158.
- POLL M., 1971 - Révision des *Synodontis* africains (Famille Mochokidae). *Ann. Mus. r. Afr. cent.*, in-8° Zool., 191 : 1-497.

- POLL M., 1973 - Nombre et distribution géographique des poissons d'eau douce africains. *Bull. Mus. natn. Hist. Nat., Paris*, 3e sér. (150). Ecol. gen. 6 : 113-128.
- POLL M., 1974 - Synopsis et distribution géographique des Clupeidae d'eau douce africains; description de trois espèces nouvelles. *Bull. Acad. r. Belg., (Cl. Sci.)*, (5) 60 (2) : 141-161.
- POLL M., 1976 - *Exploration du Parc National de l'Upemba. Poissons*. Fondation pour favoriser les Recherches Scientifiques en Afrique. 73.
- POLL M. & GOSS J.P., 1963 - Contribution à l'étude systématique de la faune ichthyologique du Congo central. *Ann. Mus. r. Afr. cent.*, in-8° Zool., 116 : 41-101.
- POLL M., LANZA B. & SASSI A.R., 1972 - Genre nouveau extraordinaire de Bagridae du fleuve Juba. *Pardiglanis tarabinii*. Gen. n., sp.n. (Pisces, Siluriformes). *Monit. Zool. Ital. Suppl.*, (IV) 15 : 327-345.
- POLL M., WHITEHEAD P.J.P. & HOPSON A.J., 1965 - A new genus and species of clupeoid fish from west Africa. *Bull. Acad. r. Belg., (Cl. Sci.)* 5e Sér. 51 (3) : 277-292.
- REID G. McG. & SYDENHAM H., 1979 - A checklist of Lower Benue River fishes and ichthyogeographical review of the Benue River (West Africa). *J. nat. Hist.*, 13 : 41-67.
- REIZER C., MATTEI X. & CHEVALIER J.L., 1972a - Contribution à l'étude de la faune ichthyologique du bassin du fleuve Sénégal-I. Polypteridae. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 34 A (1) : 111-126.
- REIZER C., MATTEI X. & CHEVALIER J.L., 1972b - Contribution à l'étude de la faune ichthyologique du bassin du fleuve Sénégal-II. Characidae. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 34 A (3) : 655-691.
- REIZER C., MATTEI X. & CHEVALIER J.L., 1973a - Contribution à l'étude de la faune ichthyologique du bassin du fleuve Sénégal-III. Mormyridae. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 35 A (3) : 665-704.
- REIZER C., MATTEI X. & CHEVALIER J.L., 1973b - (Note complémentaire). *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 39 (2) : 351-357.
- REIZER C., MATTEI X. & DE VOS L., 1981 - Contribution à l'étude de la faune ichthyologique du bassin du fleuve Sénégal (V). Schilbeidae. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 42 A (1) : 181-200.
- RIBBINK A.J., MARSH B.A., MARSH A.C., RIBBINK A.C. & SHARP B.J., 1983 - A preliminary survey of the cichlid fishes of rocky habitats in Lake Malawi. *S. Afr. J. Zool.* 18 (3) : 149-310.
- RICARDO C.K., 1939a - Report on the fish and fisheries of Lake Rukwa in Tanganyika territory and the Bangweula region in Northern Rhodesia. Crown Agents for Colonies, London, 78 pp.
- RICARDO C.K., 1939b - The fishes of Lake Rukwa. *J. Linn. Soc. Lond.*, 40 (275) : 625-657.
- RICARDO-BERTRAM C.K., 1943 - The fishes of the Bangweula region. *J. Linn. Soc. Lond.*, 41 : 183-217.
- RICARDO-BERTRAM C.K., BORLEY H.J.H. & TREWAVAS E., 1942 - *Report on the fish and fisheries of Lake Nyasa*. Crown Agents for the Colonies, London, 181 pp.
- ROBERTS T.R., 1975 - Geographical distribution of African freshwater fishes. *Zool. J. Linn. Soc.*, 57 : 249-319.
- ROBERTS T.R. & STEWART D.J., 1976 - An ecological and systematic survey of fishes in the rapids of the lower Zaire or Congo River. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 147 (6) : 239-317.
- ROMAN B., 1966 - Les poissons des hauts-bassins de la Volta. *Ann. Mus. r. Afr. cent.*, in-8°, 150, 191 p.
- ROMAN B., 1971 - *Peces de Rio Muni, Guinea ecuatorial (Aguas dulces y salobres)*. Barcelona, 1-295.
- SANDON H., 1950 - *An illustrated guide to the freshwater fishes of the Sudan*. Sudan Notes & Records, London.
- SCHULTZ L.P., 1942 - The freshwater fishes of Liberia. *Proc. U.S. Natn. Mus.*, 92 (3152) : 301-348.
- SKELTON P.H., 1976 - A new species of *Mastacembelus* (Pisces, Mastacembelidae) from the Upper Zambezi River, with a discussion of the taxonomy of the genus from this system. *Ann. Cape Prov. Mus. (Nat. Hist.)*, 11 (6) : 103-116.

- SKELTON P.H., 1980 - Systematics and biogeography of the redfin *Barbus* species (Pisces, Cyprinidae) from Southern Africa. Unpubl. Ph. D. Thesis, Rhodes Univ., South Africa.
- SKELTON P.H., 1981 - The description and osteology of a new species of *Gephyroglanis* (Siluriformes, Bagridae) from the Olifants River, South West Cape, South Africa. *Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.)*, 13 (15) : 217-250.
- SKELTON P.H., 1983 - Diversity and distribution of freshwater fishes of the Eastern Cape : Paper presented at a symposium entitled "Towards an Environmental Plan for the Eastern Cape". Rhodes University, Grahamstown.
- SKELTON P.H., 1984 - A systematic revision of species of the catfish genus *Amphilius* (Siluroidei; Amphiliidae) from east and southern Africa. *Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.)* 16(3) : 41-71.
- SKELTON P.H. & CAMBRAY J.A., 1981 - The freshwater fishes of the middle and lower Orange River. *Koedoe*, 24 : 51-66.
- SKELTON P.H., RISCH L. & DE VOS L., 1984 - On the generic identity of the *Gephyroglanis* catfishes (Siluroidei, Bagridae) from southern Africa. *Rev. Zool. afr.* 98(2) : 337-372.
- SKELTON P.H., BRUTON M.N, MERRON G.S. & VAN DER WAAL B.C.W., 1985 - The fishes of the Okavango drainage system in Angola, South West Africa and Botswana : Taxonomy and distribution. *Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Inst. of Ichthyol.*, 50 : 1-21.
- SMITH J.L.B., 1950 - Two noteworthy non-marine fishes from South Africa. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (12) 3 : 705-710.
- STEWART D.J., 1977 - Geographical variation of *Barbus radiatus* Peters, a widely distributed African cyprinid fish. *Env. Biol. Fish.*, 1 (2) : 113-125.
- SVENSSON G.S.O., 1933 - Freshwater fishes from the Gambia River (British West Africa). Results of the Swedish expedition 1931. *K. svenska Vetensk. Akad. Handl.*, 12 (3) : 1-102.
- SYDENHAM D.H.J., 1977 - The qualitative composition and longitudinal zonation of the fish fauna of the River Ogun, Western Nigeria. *Rev. Zool. afr.*, 91 (4) : 974-996.
- TAVERNE L., 1972 - Ostéologie des genres *Mormyrus* Linné, *Mormyrops* Müller, *Hyperopisus* Gill, *Isichthys* Gill, *Myomyrus* Boulenger, *Stomatorhinus* Boulenger et *Gymnarchus* Cuvier. Considérations générales sur la systématique des poissons de l'ordre des Mormyriiformes. *Ann. Mus. r. Afr. cent.*, Sér. in-8° Zool. 200 : 1-194.
- TEUGELS G.G., 1982 - A systematic outline of the African species of the genus *Clarias* (Pisces, Clariidae) with an annotated bibliography. *Ann. Mus. r. Afr. cent.*, (in-8°) Sci. Zool. 236 : 1-249.
- TEUGELS G.G., 1986 - A systematic revision of the species of the genus *Clarias* (Pisces; Clariidae). *Ann. Mus. r. Afr. cent.* (Sci. Zool.) 247 : 1-199.
- TEUGELS G.G. & DAGET J., 1984 - *Parachanna* nom. nov. for the African Snakeheads and rehabilitation of *Parachanna insignis* (Sauvage 1884) (Pisces, Channidae). *Cybium* 8(4) : 1-7.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE D.F.E., 1963 - La distribution géographique des *Tilapia* au Congo. *Bull. Séanc. Acad. r. Sci. colon. (Outre-Mer)* (3) : 570-605.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE D.F.E., 1965 - La redécouverte de *Prolabeops cameroonensis* Schultz, 1941 (Pisces, Cyprinidae). *Rev. Zool. Bot. afr.*, 72 (1-2) : 161-167.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE D.F.E., 1966 - Les *Tilapia* (Pisces, Cichlidae) du Sud-Cameroun et du Gabon. Etude systématique. *Ann. Mus. r. Afr. cent.*, in-8° Sci. Zool., 153 : 1-98.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE D.F.E., 1971 - Description of a new genus and species for a small cyprinid fish from southern Cameroon. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 83 (1-2) : 132-140.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE D.F.E., 1979 - The zoogeography of African freshwater fishes. SIL-UNEP workshop of African Limnology. Document A-5/1.
- TREWAVAS E., 1943 - New schilbeid fishes from the Gold Coast with a synopsis of the African genera. *Proc. zool. Soc. Lond.*, B 113 : 164-171.
- TREWAVAS E., 1954 - The presence in Africa east of the rift valley of two species of *Protopterus*, *P. annectens* and *P. amphibius*. *Ann. Mus. r. Congo belg.* In-4° (1) : 83-100.
- TREWAVAS E., 1964a - A new species of *Irvinea*, an African genus of schilbeid fishes. *Ann. Mus. cur. Stor. nat. Genova*, 74 : 388-396.
- TREWAVAS E., 1964b - A revision of the genus *Serranochromis* Regan (Pisces, Cichlidae). *Ann. Mus. r. Afr. cent.*, sér. 8° Sci. Zool., (125) : 1-58.

- TREWAVAS E., 1966a - Fishes of the genus *Tilapia* with four anal spines in Malawi, Rhodesia, Mozambique and southern Tanzania. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 74 (1-2) : 50-62.
- TREWAVAS E., 1966b - A preliminary review of fishes of the genus *Tilapia* in the eastward flowing rivers of Africa, with proposals of two new specific names. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 74 (3-4) : 394-424.
- TREWAVAS E., 1981a - Nomenclature of the tilapias of southern Africa. *J. Limnol. Soc. sth. Afr.*, 7 (1) : 42.
- TREWAVAS E., 1981b - *Tilapias* : taxonomy and speciation. In *The biology and culture of tilapias* (Ed. R.S.V. Pullen and R.H. Lowe-McConnell) : 3-13. ICLARM, Manila, The Phillipines.
- TREWAVAS E., 1983 - Tilapiine fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia*. British Museum (Natural History), London, 583 p.
- TREWAVAS E. & IRVINE F.R., 1947 - Freshwater fishes. In *The fishes and fisheries of the Gold Coast* (Ed. F.R. Irvine). Crown Agents for the Colonies, London.
- TWEDDLE D. & WILLOUGHBY N.G., 1979 - An annotated checklist of the fish fauna of the River Shire south of Kapachira Falls, Malawi. *Ichthyol. Bull. Rhodes Univ.*, (39) : 11-22.
- VARI R.P., 1979 - Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidea). *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, (Zool.), 36 (5) : 261-344.
- VINCIGUERRA D., 1895 - Esplorazione del Ginga e dei suoi affluenti compiuta dal Capitano V. Bottego durante gli anni 1892-93 sotto gli auspici della Società Geografica Italian. *Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo. Doria*, (2), 15 (35) : 19-60.
- VINCIGUERRA D., 1896 - Pesci raccolti da don Eugenio dei Principi Ruspoli durante l'ultimo suo viaggio nelle regioni dei Somali e dei Galla; nota. *Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria*, (2) 17 : 24-31.
- VINCIGUERRA D., 1897 - Pesci raccolti dal cap. V. Bottego durante la sua seconda spedizione nelle regione dei Somali dei Galla. *Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria*, (2) 17 : 343-364.
- VINCIGUERRA D., 1921 - Contribuzione alla conoscenza della fauna ittiologica dello Uebi Scebeli. *Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria*, 49 : 374-385.
- VINCIGUERRA D., 1927 - Enumerazione di alcune specie di pesci della Somalia Italiana raccolte dal Marchese Saverio Patrizi. *Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria*, 52 : 246-259.
- WHITEHEAD P.J.P., 1959 - Notes on a collection of fishes from the Tana River below Garissa Kenya. *J.E. Afr. nat. Hist. Soc.*, 23 (4) : 167-171.
- WHITEHEAD P.J.P. & GREENWOOD P.H., 1959 - Mormyrid fishes of the genus *Petrocephalus* in eastern Africa, with a redescription of *Petrocephalus gliroides* (Vinc.). *Rev. Zool. Bot. afr.*, 60 (3-4) : 283-295.
- WORTHINGTON E.B., 1929 - A report on the fishing survey of Lakes Albert and Kioga. Govt. Printer, Uganda Protectorate, Cambridge.
- WORTHINGTON E.B., 1933a - The fishes (other than Cichlidae) of Lake Bangweulu and adjoining regions, including descriptions of three new species. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (10) 12 : 34-52.
- WORTHINGTON E.B., 1933b - The fishes of Lake Nyasa (other than Cichlidae). *Proc. zool. Soc. Lond.*, (2) : 285-316.
- WORTHINGTON E.B. & RICARDO C.K., 1936 - Scientific results of the Cambridge expedition to the east African lakes 1930-1. N°15. The fish of Lake Rudolf and Lake Baringo. *J. Linn. Soc. Lond. Zool.*, 39 (267) : 353-389.

Chapitre 5

BROAD CHARACTERISTICS OF THE ICHTHYOFAUNA

CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE L'ICHTHYOFAUNE

R.H. Lowe-McConnell

1 - COMPOSITION OF AFRICAN FRESHWATER FISH FAUNAS.

Africa has over 2000 known species of indigenous freshwater fishes. The families these represent are listed in Table 1, indicating the approximate number of genera and species at present known (see Daget *et al.* 1984). These figures are only very provisional as in some families, especially the Cichlidae, many new ones have yet to be described.

Throughout the world, freshwater fish faunas are dominated by Ostariophysan fishes, and the riverine faunas of Africa are no exception to this. But in addition African rivers and swamps harbour an extraordinary assortment of archaic and phylogenetically isolated fish groups, mostly endemic, while the lacustrine faunas present the most spectacular examples of adaptive radiations, mainly amongst the cichlid fishes.

Ostariophysans and most of the archaic groups are primary division fishes, obligatory freshwater fishes, physiologically intolerant of seawater, the distributions of which provide strong evidence of former connections of the landmasses. The cichlids are among the secondary division freshwater fishes, those that live almost exclusively in freshwater but are able to tolerate seawater well enough to disperse through it. The fishes of marine origin, peripheral division fishes of Roberts (1975), can live readily in freshwater or seawater, so the sea serves as a highway for dispersal. Within this group many freshwater species have evolved, but it also includes diadromous fishes which spend part of the life cycle in freshwater (as do the catadromous *Anguilla* eels), and sporadic visitors, euryhaline fishes moving upriver from estuarine regions. These peripheral fishes are generally more abundant in faunas which lack a rich diversity of primary and secondary freshwater fishes. In Africa the richness of these latter groups means that there has been little opportunity for peripheral fishes to move in. Furthermore, the general height of the African landmass, with rapids near the coast of some rivers, militates against their entry. While riverine faunas are dominated by primary division fishes, it is the secondary division fishes (particularly the cichlids) and those with marine affinities (such as clupeids and centropomid *Lates*) which have come to dominate the lacustrine faunas.

The most striking feature of the African freshwater fish fauna is the high degree of endemism. Table 5.1 shows that 18 of the families are endemic to Africa, and that this endemism at family level occurs amongst the less advanced (pre-acanthopterygian) fishes viz : lungfish Protopteridae, brachypterygian Polypteridae, clupeomorph Denticipitidae and Congothrissidae, osteoglossomorph Pantodontidae, Mormyridae and Gymnarchidae, ostariophysan anotopterygian Kneriidae, Cromeriidae, Grasseichthyidae and Phractolaemidae, and otophysan characiform Hepsetidae, Distichodontidae, Citharinidae, siluriform Amphiliidae, Mochokidae and Malapteruridae, also the cyprinodontiform Aplocheilichthyinae. At the generic level, almost all genera are endemic to Africa with the exceptions of some euryhaline fishes of marine origin, and a few genera shared with the Oriental region, including the cyprinids *Barbus*, *Garra*, *Labeo*, *Raiamas* and *Nemachilus*, and the catfish *Clarias*.

Table 1 : Fish families indigenous to African freshwaters, indicating their range outside Africa in the Neotropical Region (N), Oriental Region (O), in marine communities (M), or endemic to African freshwaters (E). Excluded are introduced species as well as marine families only sporadically represented in the lower courses of rivers.

FAMILY	RANGE	GENERA (approximate numbers)	SPECIES	COMMENTS ON DISTRIBUTION
ELASMOBRANCHII				
Carcharinidae	M	1	1	lower reaches
Pristidae	M	1	1	lower reaches
Dasyatidae	M	1	4	
DIPNOI				
Protopteridae	E	1	4	swamps, rivers, lakes
BRACHIOPTERYGII				
Polypteridae	E	2	10	swamps, rivers, lakes
TELEOSTEI				
ELOPOMORPHA				
Elopiformes				
Elopidae	M	1	3	lower reaches
Megalopidae	M	2	2	lower reaches
Anguilliformes				
Anguillidae	M	1	6	mainly eastern rivers
Ophichthidae	M	2	5	
CLUPEOMORPHA				
Clupeiformes				
Clupeidae	M	20	38	
Denticipitidae	E	1	1	streams, W. Africa
Congothriissidae	E	1	1	Zaire
OSTEOGLOSSOMORPHA				
Osteoglossiformes				
Osteoglossidae	N/O	1	1	shallow waters
Pantodontidae	E	1	1	
Notopteridae	O	2	2	
Mormyridae	E	18	198	
Gymnarchidae	E	1	1	
PROTACANTHOPTERYGII				
Salmoniformes				
Salmonidae	M	1	1	indigenous N. Africa
Galaxiidae	M	1	1	South Africa
OSTARIOPHYSII				
Anotophysii				
Gonorynchiformes				
Chanidae	M	1	1	eastern, lower reaches
Kneriidae	E	2	24	streams
Cromeriidae	E	1	1	
Grasseichthyidae	E	1	1	
Phractolaemidae	E	1	1	swamps, Niger, Zaire
Otophysi				
Characiformes				
Hepsetidae	E	1	1	
Characidae	N	18	109	
Distichodontidae	E	17	90	
Citharinidae	E	3	8	

FAMILY	RANGE	GENERA (approximate numbers)	SPECIES	COMMENTS ON DISTRIBUTION
OSTARIOPHYSII				
Cypriniformes				
Cyprinidae	O	23	475	Ethiopian highlands
Cobitidae	O	2	2	
Siluriformes				
Bagridae	O	16	100+	
Schilbeidae	O	8	40+	
Clariidae	O	14	100+	
Amphiliidae	E	8	50	
Malapteruridae	E	1	2	
Mochokidae	E	10	155	
Ariidae	M	1	1	
Plotosidae	M	1	1	lower reaches
ACANTHOPTERYGII				
Atherinomorpha				
Cyprinodontiformes				
Aplocheilidae	O/N	6	255+	shallow pools
Poeciliidae	N	8	75+	
Cyprinodontidae	O/N	1	2	North Africa
Percomorpha				
Gasterosteiformes				
Syngnathidae	M	4	10	
Perciformes				
Centropomidae	M	1	6	
Nandidae	O/N	2	2	
Cichlidae	N/O	ca.100	ca.700+	species flocks lakes
Gobiidae	M	4	26?	lower reaches
Channidae	O	1	3	swampy places
Anabantidae	O	2	29	
Mastacembelidae	O	1	38+	
Synbranchiformes				
Synbranchidae	M	2	2	
Pleuronectiformes				
Cynoglossidae	M	1	1	endemic Benue R.
Tetraodontiformes				
Tetraodontidae	M	1	6	

Classification based on Greenwood (1975); updated by reference to Vari (1979), Fink & Fink (1981), Parenti (1981); some data from Roberts (1975), Bowmaker *et al.* (1978), Travers (1984) and Daget *et al.* (1984).

Families shared (but not exclusively) with the Neotropical zoogeographical region include the Osteoglossidae (also present in Southeast Asia), the Characidae and Poeciliidae *sensu* Parenti, 1981 (both confined to Africa and the Neotropics), the Cichlidae (which also has a few species in Madagascar, southern India and Ceylon), the Nandidae (also present in the Oriental region), and the Cyprinodontidae (in most continents except Australia). These groups probably all pre-date the final breakup of Gondwanaland. Families shared solely with the Oriental region include the Notopteridae, the catfish families Bagridae, Clariidae and Schilbeidae, also the Channidae, Anabantidae and Mastacembelidae, with, as mentioned above, some shared genera. Problems concerning the places of origin of these families and dispersal routes remain unresolved (see Howes, 1980, for discussion of bariliine distribution and dispersal tracks, and Figure 1) Africa is the only major continental area where the three groups Cypriniformes, Characiformes and Siluriformes all occur, and it seems clear that the Ostariophysi must have originated in Gondwanaland prior to the separation of Africa and South America.

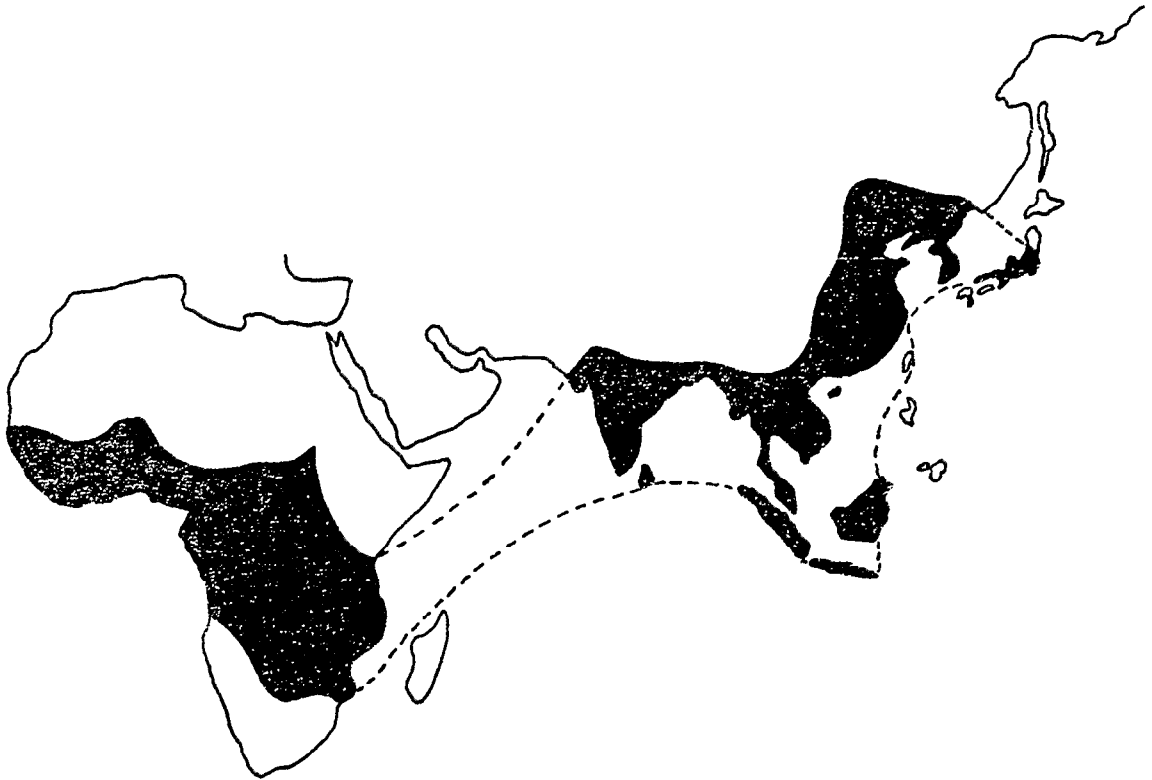


Figure 1 : Map showing distribution of bariliine genera (dark grey) and dispersal track (broken line). Blanket coverage is given to Sumatra, Java and Borneo although the actual distribution of bariliines on these islands is still to be ascertained (after Howes, 1980).

The affinities of African freshwater fishes have long suggested that there have been land connections between Africa and South America, and between Africa and Asia; evidence from fish parasites also supports this view (Manter, 1963). Figure 2 compares the relative composition of African freshwater fish faunas from rivers, and lakes) with faunas from South America (Brazil) and tropical Asia (Thailand). This shows clearly that characiforms and siluriforms are dominant groups in South America, cypriniforms and siluriforms in Asia (where there are also many 'other species', often of marine origin), while African riverine faunas have important cypriniform, characiform and siluriform components, plus significant numbers of endemic Mormyridae. Figure 2.2 also shows clearly that the cichlid fauna (shared with South America) is less important in the rivers than in the lakes of Africa.

The separation of Africa from South America probably began in the Lower Cretaceous (ca.125 m.y. BP) but was not completed until the Upper Cretaceous (90-80 m.y. BP) (Howarth, 1981). Much later, Africa was broadly connected with the Arabian peninsular over a long period of time (including the Miocene, 25 m.y. BP), though when this whole landmass joined Eurasia is uncertain. Possible dispersal routes between Africa and Asia through the Arabian peninsular are discussed by Banister & Clarke (1977). India was, however, also a part of Gondwanaland until it separated, together with Madagascar, probably in the Lower Cretaceous. Stocks of some fishes could therefore have found their way to Asia with the Indian landmass. Until more is known about Cretaceous freshwater fishes we can only speculate. Madagascar lacks characiform fishes and has none of the characteristic freshwater fishes of Africa except a few cichlids; from this Regan long ago concluded that the separation of Madagascar from Africa must be very ancient, a hypothesis now supported by geophysical studies.

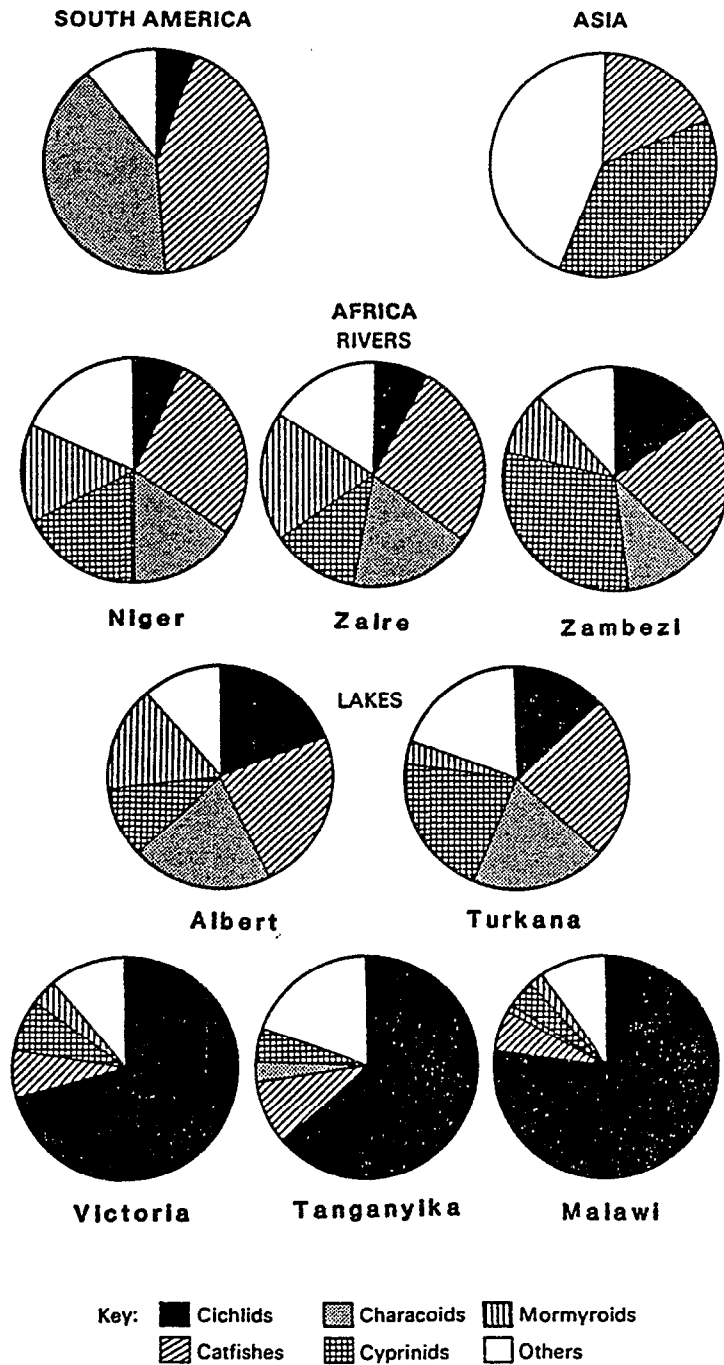


Figure 2 : The proportional composition of the freshwater fish faunas of South America (Brazil), Asia (Thailand), African rivers and African Great Lakes. Numbers of species expressed as a percentage of the known fauna (1 per cent = 3.6°). Note relative importance of Cichlidae in African lakes and cypriniform fishes (Characoidei and Cyprinidae) in rivers (after Lowe-McConnell, 1969).

To sum up : the African freshwater fish fauna now consists of :

- a) remnants of archaic elements of wide distributions such as the dipnoan lungfish and the osteoglossid *Heterotis niloticus*, which have living relatives in South America and Australia, and South America and Southeast Asia respectively;
- b) endemic families which have evidently evolved within the African landmass;
- c) elements shared with South America, indicating their Gondwanaland origin;
- d) elements shared with the Oriental region, some of which may have Gondwanaland ancestors, others, as indicated by the shared genera, resulting from much more recent faunal exchanges;
- e) marine immigrants, from which freshwater species have evolved and others moving from sea to freshwater either seasonally, during the life cycle, or sporadically.

The families shown in Table 1 are very unequally represented. The families Cichlidae and Cyprinidae have by far the most species, cichlids with at least 700, mainly in lakes, cyprinids with some 475 species (see Daget *et al.*, 1984), mainly in rivers, followed by the endemic family Mormyridae with nearly 200 species (Taverne, 1972; Daget *et al.*, 1984) and the endemic siluriform family Mochokidae with ca. 155 species. African characiforms number over 200 species when the ca. 109 characids (a mixed group of small species, see Poll & Gosse, 1963; Poll, 1967; Daget *et al.*, 1984) are added to the 90 distichodontid and 7 citharinid species (genera revised by Vari, 1979). Over 100 species each of bagrid and clariid catfishes occur in Africa. At the other end of the scale, many families are represented by only one or two living species : the freshwater families Denticipitidae, Osteoglossidae, Pantodontidae, Notopteridae, Gymnarchidae, Cobiidae, Malapteruridae, Nandidae, and the freshwater members of the marine families Carchariidae, Pristidae, Dasyatidae, Elopidae, Megalopidae, Galaxiidae, Ariidae, Synbranchidae, Cynoglossidae, (Poll, 1973; Roberts, 1975).

Cichlids spawn in still waters so were preadapted, in this way as in others, to colonize lakes. There are only about 22 cichlid genera in African rivers, but adaptive radiations have produced very numerous endemic genera and species in the Great Lakes. For example, 33 of the 37 cichlid genera in Lake Tanganyika are endemic, and 20 of the 23 cichlid genera in Lake Malawi (see Chapter 2). The relationships between cichlid genera are being studied (Greenwood, 1978, 1979, 1980, 1981; Liem, 1980, 1981; Stiassny, 1981), as is their ecology, for example in Lake Victoria (Van Oijen *et al.*, 1981), Lake Malawi (Ribbink *et al.*, 1983), and Lake Tanganyika (Brichard, 1978; and the Japanese/Zaire team, Kawanabe, 1983, Hori *et al.*, 1983). The tilapias, now so important as food fishes throughout the tropics, are cichlids endemic to Africa, although they have been distributed to other continents for fish culture. Trewavas (1983) now recognizes four genera : *Tilapia*, in which both parents share guarding duties but do not mouth-brood, *Sarotherodon* (mainly in West Africa) in which both parents share mouth-brooding of eggs and young, *Oreochromis*, the maternal mouth-brooders so important as food fishes in the Great Lakes, and *Danakilia* (restricted to Danakil desert springs). Data on the biology of tilapias in natural waters and in culture were collated by Pullin & Lowe-McConnell (1982).

Another percoid family, the Centropomidae, is represented in African freshwaters by the predatory *Lates niloticus*, which grows to 120 kg. Widely distributed from West Africa to the Nile system, its ecology has been studied in Lake Chad by Hopson (1972) and Loubens (1979). Offshore forms of *Lates* have evolved in Lakes Albert and Turkana, and Lake Tanganyika has a species flock of four endemic species (Greenwood, 1976 a), whose biology has been studied by Coulter (1976). *L. niloticus* was introduced to various lakes including Victoria and Kyoga in the 1950s where it rapidly became established (Gee, 1969); it has since had a profound effect on the cichlids of the waters of Lake Victoria (Barel *et al.*, 1985).

The African ostariophysian fishes include very numerous cyprinids (475 species in 23 genera, Daget *et al.*, 1984), mostly feeders on benthic invertebrates and vegetable debris. The immense genus *Barbus* (292 species) includes some species growing to 90 cm long, important food and sport fish (see Banister, 1983), and numerous small species, very similar in appearance and hard to identify, often endemic to a particular river system. Fishes of the genus *Labeo* (revised by Reid, 1978; 81 species in Daget *et al.*, 1984), suctorial-mouth detritus feeders, include some growing to 80 cm long. Several *Labeo* species have supported important fisheries in rivers and lakes, but overfishing them on their upriver spawning migrations has led to their decline. *Vari-*

corhinus (23 species) also includes some valued food fishes. Among 20 other cyprinid genera over a dozen include only one or two species. Among the bariliine cyprinids revised by Howes (1980), African species formerly included in *Barilius* are now assigned to *Raiamas* (16 species, with others in India and Southeast Asia), *Leptocypris* (4 species) and *Opsaridium* (9 species). The large *O. microlepis* and *O. microcephalus* are fished as they migrate up affluent rivers from Lake Malawi. Among the small lacustrine zooplankton-feeding cyprinids, *Engraulicypris* is now considered to be monotypic, *E. sardella* endemic to Lake Malawi. This species and the comparable *Rastineobola argentea*, endemic to Lake Victoria, are increasingly important food fishes in their respective lakes.

African characiformes fall into three groups (Vari, 1979), but relationships between these groups and with the Neotropical characoids are not yet determined. The monospecific Hepsetidae with *Hepsetus odoe*, a primitive characiform, was thought by Fink & Fink (1981) to be close to the South American genera *Hoplias* and *Ctenolucius*. The Citharinidae includes three genera, the monospecific *Citharidium*, *Citharinops* (2 species) and *Citharinus* (6 species; Daget *et al.*, 1984). They are deep-bodied, mud-sucking fishes, groups of three sympatric species share habitats in West Africa and another three in Zaire (see Daget, 1962). The related Distichodontidae (90 species in 17 genera; Daget *et al.*, 1984) in addition to the macrophyte-feeding *Distichodus* (22 species) and some small related forms, now includes genera formerly assigned to the Ichthyboridae; these are long slender fishes, found mainly in Zaire, specialized to feed on the fins of other fishes (Matthes, 1961). The characid assemblage of some 109 species in 18 genera (Daget *et al.*, 1984) includes large piscivorous *Hydrocynus* (6 species); *H. vittatus* in the Zambezi system and *H. brevis* and *H. forskalii* in West Africa have been much studied as these piscivores greatly affect the biology of other fishes (see Jackson, 1961; Balon, 1974; Lauzanne, 1975; Lewis, 1974 b; Bell-Cross, 1976). The omnivorous *Alestes*, which often change their main diets in wet and dry seasons, include the large species *A. baremose* and *A. dentex*, widely distributed across West Africa to the Nile, important food fishes which migrate up rivers to spawn (see Durand, 1978, Paugy, 1978). There are also numerous smaller characid species (ca 50 species in 14 genera, see Poll, 1967; Daget *et al.*, 1984).

The eight families of siluriform catfishes include three also present in Asian freshwaters (Bagridae, Clariidae, Schilbeidae), two occurring in the sea (Ariidae, Plotosidae) and three endemic ones (Mochokidae, Amphiliidae, Malapteruridae). *Arius gigas*, which grows to 1 m and over 50 kg over muddy bottoms in the Niger, is the only true freshwater ariid in Africa. The Bagridae (ca. 16 genera and 100 + species; Poll, 1957, 1973) includes very large *Chrysichthys* species in the rivers of West Africa and Zaire, and a flock of six *Chrysichthys* species has evolved in Lake Tanganyika (Poll, 1953). *Bagrus* is one of the main predators over a wide area and supports important fisheries in the Great Lakes, *B. docmac* in Lake Victoria and *B. meridionalis* in Lake Malawi, as well as in rivers. *Auchenoglanis* species are particularly abundant in equatorial West Africa, but the omnivorous *A. occidentalis* has a very wide distribution. In the Zaire River small species of endemic bagrids live over sandy bottoms in swift water (Poll, 1957, 1959). The Schilbeidae (8 genera and 42 species) includes small almost transparent, laterally-compressed openwater-living species in West Africa and Zaire, several of which have become very abundant in the pelagic zone of the new man-made lakes (Reynolds, 1970; Lewis, 1974a; Mok, 1975); the more robust *Schilbe mystus* and *Eutropius* species are very widely distributed.

The family Clariidae (14 genera, see Poll, 1977, with 100+ spp. in Africa), elongated catfishes with long dorsal and anal fins and no dorsal fin spines, includes two widely distributed genera *Clarias* and *Heterobranchus*. Africa has over 50 nominal species of *Clarias*, compared with but 12 in Asia; their surprising absence from the Arabian Peninsula is discussed by Banister & Clarke (1977). Most *Clarias* live over muddy bottoms where they are omnivorous feeders (see Bruton 1979 a, b). An arborescent respiratory organ in a cavity above the gills enables *Clarias* to live in very deoxygenated water and to wriggle through damp grass, which helps to explain their wide distribution. Clariids living in the open waters of the Great Lakes, (*Xenoclaris* endemic to Lake Victoria and *Dinotopterus* in Lakes Tanganyika and Malawi) or in turbulent well-oxygenated rivers (*Gymnallabes* in the Lower Zaire) have lost these accessory respiratory devices. A number of anguilliform genera are adapted for burrowing. A monotypic albino clariid

(*Uegitoglanis*), which lacks eyes, lives in subterranean waters in Somalia. The large *Dinotopterus*, of which there is a species flock in Lake Malawi, belongs to the *Heterobranchus* group. There are about nine species of *Heterobranchus* in Africa, of which the large *H. longifilis* (growing to over 170 cm long) is a widely distributed food fish; *Heterobranchus fossilis* occurs in Lower Pleistocene deposits in India.

The endemic family Mochokidae (9 genera, 155 species) includes 108 species of *Synodontis* (see Poll, 1971), catfishes with heads protected by bony armour and with formidable dorsal and pectoral spines. Most are bottom dwellers, exploring soft deposits with the ventral mouth surrounded by barbels, but a few species live inverted, taking food or oxygen (Roberts, 1975) from the water surface; these species have reversed countershading. *Synodontis* species are often distinctively spotted or coloured, the young marked differently from the adults. In the Niger river at Kainji, eighteen species of *Synodontis* were taken from between two coffer-dams (Motwani & Kanwai, 1970). This family also includes another eight genera mainly of smaller species living in streams; the multispecific *Chiloglanis* is widely distributed, but the other genera are mostly restricted to the Zaire basin and have relatively few species.

The Amphiliidae (8 genera, ca. 50 species) is an endemic family of stream catfishes, many armoured, with elongate slender bodies, living over hard bottoms in torrential streams. The electric catfish *Malapterurus electricus* is widely distributed in rivers and common in Lakes Tanganyika and Kariba; the dermal electric organ can give a formidable shock.

Of the endemic families, the Mormyridae has the most numerous genera (18) and species (about 200, Taverne, 1972; Daget *et al.*, 1984), these are especially abundant in Zaire and West Africa. Nocturnal fishes, they retreat under banks by day. Mormyroids all have electrogenic and electroreceptor organs, and they appear to use the electric signals to sense their way around their habitats and for communication. The mormyroid *Gymnarchus niloticus*, an electric fish growing to over one metre long, moves by undulations of the long dorsal fin; this species makes a floating nest in swamps. Another endemic osteoglossomorph, *Pantodon*, is a short compressed species well-known to aquarists. Found from Zaire to the Lower Niger, *Pantodon* lives close to the water surface feeding on insects; it makes a floating nest for its large eggs.

The Kneriidae (3 or 4 genera, ca 24 species; see Poll, 1965, 1973) and Phractolaemidae (monotypic) are endemic families of small species, the latter probably derived from the former. Like the cyprinids these produce 'alarm substances', pheromones which warn other members of the school to take avoiding action if one is damaged. Greenwood (1975) considered these to be primitive ostariophysan fishes (Anotophysii), as distinguished from the Otophysii which comprise the previously accepted Ostariophysii; they share various unique osteological and anatomical features with the old Ostariophysii, but do not have Weberian ossicles, the chain of small bones (derived from vertebral elements) which link the swimbladder to the inner ear, and which assist underwater hearing. The many *Kneria* species live in swift mountain streams in Angola, Cameroon and West Africa, feeding mainly on aufwuchs (algae with contained organisms). The microphagous *Phractolaemus* lives in swampy regions of the Lower Niger and Zaire; it has an accessory respiratory organ. The monotypic Cromeriidae (*Cromeria nilotica*) and monotypic Grasseichthyidae (*Grasseichthys gabonensis*) were included in the family Kneriidae by Greenwood (1975).

The endemic Polypteridae (the monospecific *Calamoichthys*, an elongate form in West Africa, and *Polypterus*, with about nine species in Zaire and West Africa), one eastwards to the Nile, are archaic fishes with brachypterous paired fins and shiny ganoid scales. The adults respire partly by a swim-bladder lung; the young have external gills (see Poll & Deswattines, 1967). Voracious carnivores, they do not aestivate.

Of the non-endemic families, the Osteoglossidae includes one African species *Heterotis niloticus*, a microphagous fish which grows rapidly in fish ponds. From West Africa to the Nile, *H. niloticus* lives in a swampy places, where the parents make a nest among aquatic plants in the wet season and there guard the young. Other archaic fishes include the dipnoan lungfish *Protopterus* (four species, for distribution see Poll, 1961), well known for their ability to breathe air and to aestivate in a mucous cocoon in the dry season. Carnivorous fishes with strong crushing jaws, their diet includes molluscs. They nest in swamps; the tadpole-like young have four pairs of external gills. The small percomorph family Nandidae also occurs in the three tropical areas;

most numerous in Asia, where they go into brackish water, Africa and South America, each have two endemic genera of small species (*Polycentropsis* in many West African rivers).

Of families present both in Africa and Asia, the Anabantidae, a very important family of food fishes in Asia, is represented in Africa by a few (ca. 29) small species of *Ctenopoma* and *Sandelia*. These have a labyrinthine accessory respiratory organ in a suprabranchial cavity which enables them to live in deoxygenated water. *Ctenopoma* eggs are laid in a bubble nest at the water surface. The family Notopteridae includes elongate, laterally flattened fishes propelled by undulations of the long anal fin; Africa has but two species, *Papyrocranus afer* (which resembles the Asian *Notopterus*, Greenwood, 1963) and *Xenomystus nigri*, both found mainly in West Africa and Zaire, where they live on the bottom amongst plants, feeding nocturnally on insects and small fishes; they have an epibranchial respiratory organ. The Channidae, (= Ophiocephalidae) (one genus, 3 species), long cylindrical predatory fishes with accessory respiratory organs, are common in Asia; of the three species in Africa, *Parachanna obscura* is widely distributed in marshy places. Mastacembelids which also occur in Asia are anguilliform; most live among rocks. The African subfamily has two major lineages: *Caecomastacembelus*, a species flock of 22 species endemic to the Lower Zaire rapids (some with reduced eyes, Roberts & Stewart, 1976), and *Afromastacembelus* of 16 + species including 7 species endemic to Lake Tanganyika which may not be a monophyletic group (Travers, 1984).

It is notable that so many of the species of fish present in both Africa and Asia have accessory respiratory organs; this suggests the value of such organs for wide distribution and that the fishes have had to cross swampy, or otherwise deoxygenated, waters in their passage from one continent to the other, or to survive deoxygenated conditions at some time in their life history (as discussed by Roberts, 1975; Roberts & Stewart, 1976).

Of the peripheral families of marine origin, the Clupeidae (taken to include the Congothriidae and Dussumieridae by Greenwood *et al.*, 1966) are represented by 20 genera with 38 species (See Poll, 1974; Daget *et al.*, 1984). These are mostly small species living in rivers, but they have colonized and multiplied in the new man-made lakes Volta and Kainji, exploiting the zooplankton-feeding niche (Reynolds, 1970; Otobo, 1974). Lake Tanganyika has two monospecific endemic genera which support one of the main fisheries in the lake; one of these (*Limnothrissa miodon*) has been stocked in Lake Kariba where it now supports an important fishery. Lake Mweru has three clupeid species. The Synbranchidae, long eel-like fishes, are represented by *Opisternon afrom* in West Africa (Rosen & Greenwood, 1976). True eels include six species of *Anguilla*, of which four species migrate up the rivers of eastern Africa from the sea (Frost, 1955), and at least one species occurs in Lake Kariba (Balon, 1974) and Lake Malawi. About six tetraodont pufferfish species live in the Zaire basin. An endemic freshwater flatfish (*Dagetichthys*) and an endemic stingray (*Dasyatis garouaensis*) both occur in the Benue River far from the sea; once thought to be relics of seas here in ancient times, they are probably more recent immigrants (see Reid & Sydenham, 1979).

2 - RIVERINE AND LACUSTRINE FISH FAUNAS.

Figure 2 also shows clear basic differences in composition between faunas of the main river systems of Africa (Niger, Zaire, Zambezi) and those of the East African Great Lakes (Victoria, Tanganyika, Malawi), which have cichlid-dominated faunas. Of these three river systems, the Zaire has the richest fauna; Poll (1973) reported 669 known species of which 548 (80%) in «42 genera» are endemic to the Zaire basin (excluding Lake Tanganyika). Each expedition produces new species. Geographical distributions within Africa are considered by Roberts (1975) and Greenwood (1983). In addition to the Ostariophysi which dominate the Zaire fauna (23% siluriforms, 16% cypriniforms, 15% characiforms), this basin has a spectacular number of mormyrids (75 species, 18% of the fauna). The catfishes include 36 mochokid species, 27 bagrids and 23 clariids, many belonging to endemic genera. The Cichlidae (32 species) also includes endemic genera. The polypterids are here represented by seven species, *Protopterus* by two species. The numerous endemic genera include the mormyrid *Genyatremus*, the characid *Clupeopetersius*, the distichodontids *Mesoborus*, *Phagoborus*, *Belonophago* and *Eugnatichthys*, the cypri-

mid *Leptocypris*, the bagrid *Gnathobagrus*, the clariid *Channallabes*, and cichlids *Teleogramma*, *Heterochromis* and *Steatocranus*. The very complex fish communities and the ecology of Zaire fishes are well described by Poll (1959), Gosse (1963) and Matthes (1964), with Roberts & Stewart (1976) reporting on the rapids in the Lower Zaire.

The Niger fauna has many species in common with the Nile (some of them subspecifically distinct). This subtropical «sudanian» region, which includes the savanna rivers south of the Sahara from Senegal on the Atlantic coast across the Chad basin to the Nile, has a much richer and more diverse fauna than has the Zambezi savanna system south of the equatorial zone. This sudanian fauna has recently been reviewed by Daget & Durand (1981). Both Niger and Nile have the osteoglossid *Heterotis niloticus*, the mormyroid *Gymnarchus niloticus*, *Cromeria nilotica*, and share species of the mormyrid genus *Hyperopisus*, and the catfishes *Siluranodon*, *Clarotes* and *Mochokus*. However, West Africa has a much richer fauna than the Nile River; 74 of the 115 species in the Nile also occur in the Niger, and 22 of these are found in the Zaire too (Greenwood, 1976b, 1983). Poll (1957) considered the differentiation between Niger and Nile faunas to be almost as great as between Niger and Zaire. Fish common to Zaire and Niger but not found in the Nile include species of *Phractolaemus*, *Pantodon*, the characoids *Hepsetus* and *Bryconaethiops*, the cyprinid *Garra* and certain *Polypterus*. Although the sudanian region has far fewer fish species than the Zaire, it still has a very diverse fauna, made up primarily of Ostariophysi. In addition to families found in Zaire, West Africa has an osteoglossid, a nandid and denticipid, and also *Calamoichthys*, a second polypterid genus. This sudanian fauna is probably a very ancient one, formerly even more widely distributed than at present, a suggestion supported by the presence in Tanzania of a fossil denticipid (Greenwood, 1960) and a fossil osteoglossid (Greenwood & Patterson, 1967), both families now restricted to West Africa and the Nile. Relict status also seems to explain the five Nile species (*Protopterus aethiopicus*, *Polypterus bichir*, *P. senegalus*, *Ichthyoborus besse* and *Oreochromis niloticus*) occurring in the upper Lualaba tributary of the Zaire system (Greenwood, 1976b), which Poll (1975) had interpreted as indicating a former connection between the Nile and Upper Zaire.

Many of these sudanian savanna species, which often grow larger than their ecological counterparts in forested streams (the «guinean» fauna, considered below), migrate long distances upriver and out onto the vast floodplains annually, so it is not surprising that these species have become widely distributed.

In West Africa the sudanian fishes living in the waters of the extensive savanna-covered plain, and guinean species in forested streams, have been distinguished by Daget & Iltis (1965) and Daget & Durand (1981). Ecological replacement species are well marked in some genera (for example among clariids, anabantids and cyprinodonts). The frequent river captures and variations in climate over long geological periods have resulted in guinean and sudanian species occurring within the same river system, separated neither by watersheds nor waterfall barriers. Ecological conditions, particularly presence or absence of forest, would appear to account for their continued coexistence within one river system; it may also be difficult for a species to extend its range when the river already holds a related species. Guinean species are found in the upper reaches of the Niger tributaries and in the higher more dissected country in Guinea, but in the Ivory Coast the situation is reversed as they occur in the lower reaches of the river which are here forested, while the open country to the north carries sudanian species. This suggests that the overriding factor is shade or food from the forest. The Dahomey Gap, where a belt of savanna comes right to the coast, breaks the guinean forest zone into western and eastern sectors, affecting the distribution of certain guinean fishes.

Though the ichthyofauna of the Nile drainage basin is the second largest in Africa, this is due to the highly endemic and diversified faunas of the four lakes: Victoria, Kyoga, George and Edward; the Nile River itself has but 115 species, of which 26 (ca. 23%) are endemic. There are interesting differences in the Nile fauna from those of Zaire and West Africa) the Nile lacks clupeids and has fewer osteoglossids and notoapterids (*Heterotis*, *Xenomystus* and *Cromeria* occur in the Nile, but neither *Pantodon* nor *Papyrocranus*); the Nile *Barbus* also appear to be of a different phyletic lineage from those in West Africa and Zaire (Greenwood, 1976b). The less rich and diversified fauna of the Nile compared with the Zaire probably reflects the different histo-

ries of the basins, but also the less varied habitats and the greater seasonality of conditions in the Nile compared with the Zaire.

The Nile has, however, a somewhat more diversified fauna than the Zambezi (115 vs ca. 101 species), though less diverse than the Angola Province (ca. 270 species). Only six Nile River species occur in the Zambezi River, and these same six are also in the Zaire (*Hydrocynus vittatus*, *Micralestes acutidens*, *Schilbe mystus*, *Heterobranchus longifilis*, *Malapterurus electricus*, *Aplocheilichthys hutereaui*) (Greenwood, 1976b). Banister & Bailey (1979) discussed Poll's (1957, 1963) suggestion that the fauna of the Upper Lualaba had some nilotic affinities, but could find no support for this theory.

The Zambezi fauna is much less rich in families well represented in West Africa and Zaire; it lacks polypterids, and has but seven kinds of mormyrids and eleven of characoids, though the number of cyprinid species (ca. 22) is high. The fauna of the Lower Zambezi appears to have more in common with the Zaire fauna than has that of the Upper Zambezi and Kafue which share the watershed with the Zaire headwaters; this is discussed by Bowmaker, Jackson & Jubb (1978). The peripheral marine families Carcharinidae, Pristidae, Elopidae and Megalopidae are represented in the Lower Zambezi, together with four *Anguilla* species.

As Figure 2 shows clearly, the lacustrine faunas are dominated by cichlids, with the exceptions of Lakes Albert and Turkana (Rudolf) which have retained nilotic riverine faunas. Most of the cichlid species are endemic to a particular lake. The explosive speciation of these cichlids within a lake has enabled them to exploit (or resulted from the exploitation of - the order in which speciation and adaptive radiations occur is still under discussion) the many environmental opportunities offered by lakes compared with rivers. The non-cichlid faunas of these Great Lakes reflect those of the drainage system within which the lake lies: Victoria draining to the Nile, Tanganyika to the Zaire and Malawi to the Zambezi. Of Victoria's 38 non-cichlid species, 16 (42%) are endemic; of Tanganyika's 67 non-cichlid species, 47 (70%) are endemic; of Malawi's 42 species, 26 (62%) are endemic. In Lake Albert and Lake Turkana, endemism among the non-cichlids is much lower (only 3/36 species, 8%, in Lake Albert, and 2/32 species, 5%, in Lake Turkana). The higher endemism in Lakes Tanganyika and Malawi has been thought to reflect the depths and probably greater ages of these lakes, though the greater diversity of Tanganyika's fauna must be related in part to the rich Zairean stocks which have contributed to it. Roberts & Stewart (1976) pointed out that 7 of the 10 families which contribute endemics to the Lake Tanganyika fauna are also represented by endemics in the rapids of the Lower Zaire River (viz Characidae, Cyprinidae, Bagridae, Clariidae, Mochokidae, Cichlidae and Mastacembelidae). The only family with endemics in the rapids but missing from the lake is the Mormyridae, while the lake has endemic clupeids, cyprinodonts and centropomids missing from the rapids. Robert & Stewart (1976) suggested that evolution in the rocky habitats of the Zaire basin has played a major role in preadapting such families as Cichlidae, Mastacembelidae, Mochokidae, Clariidae, Bagridae and Cyprinidae to the rocky littoral of Lake Tanganyika, especially in the case of the endemic Zairean cichlid genus *Lamprologus*. Riverine fishes that become established as lacustrine species often spawn on rocky wave-washed shores.

3 - RESPONSES TO ENVIRONMENTAL CONDITIONS.

3.1 - Water level changes - seasonality. The ecology and behaviour of tropical riverine fishes is geared primarily to changes in water level. Such changes occur with the rains and the position of the waterbody in the drainage system. In equatorial regions rain falls throughout the year, with slight equinoxial peaks. With increasing latitude rainfall becomes more seasonal, both north and south of the equator (a mirror image effect particularly well shown in Africa). Rains follow the overhead sun, so floods generally come at the warmest time of year. The equatorial rainfall regime supports rainforest, that at higher latitudes grassland, where vast floodplains are inundated seasonally. Some rivers have two peak levels a year. In equatorial rivers these may be caused by the equinoxial rainfall peaks (as in the Nzoia River flowing into northern Lake Victoria), but in the huge Zaire system mainly by tributaries reaching far to the north and south

of the equator flooding at «opposite» times of year. The Niger in Nigeria also has two floods a year, in this case a «white flood» due to local rains and a «black flood» from rainfall in the Upper Niger which takes time to travel downriver.

The majority of riverine fishes spawn at the start of the flood season (see Welcomme, 1979). The floods cause an explosive growth of food organisms. The young fish are thus produced at a time of maximum food production and when luxuriant vegetation provides cover from the numerous predators. Growth is extremely rapid in the highwater season, and fat stores are laid down which tide the fish over the dry season, when they have to retreat to the river beds or are stranded in savanna pools with little to eat. Thus reproduction, feeding and growth are all geared to the flood cycle. The annual breeding and cessation of growth in the dry season make it very much easier to determine ages and growth rates of these fishes than for those living in equatorial lakes, which may spawn at any time of year and grow continuously throughout the year. The higher the latitude, the more seasonal the environment, affecting all aspects of the fish's life history (as discussed by Lowe-McConnell, 1975, 1979).

3.2 - Main sources of food. Collating data from many studies reveals a general sequence of main food sources for the fishes (Lowe-McConnell, 1975). In forested headwater streams allochthonous forest products (vegetable debris, insects and spiders etc) form the basis of the food webs. As rivers widen and deepen, benthic invertebrates assume greater importance as fish food. Floodplains provide rich and varied food of both plant and animal origin seasonally : epiphytic algae are important in waters open to the sun. Fish populations are geared to exploit these seasonal increases in food production. Where rivers are dammed forming lakes, plankton (phyto- and zooplankton) becomes a main food, and soft bottom deposits with their infaunas of worms and insect larvae, molluscs etc, provide rich feeding for fishes adapted to extract these. Temperature stratification in still waters will, however, lead to the bottom waters being deoxygenated, cutting the fishes off from the benthic invertebrate foods that they used in rivers. In estuarine reaches, crustaceans are often increasingly important ; as the heavier more saline water underlies the lighter freshwater, benthic organisms are able to penetrate further upriver than are surface dwelling ones.

3.3 - Man-made lake studies. Lakes form when rivers are dammed, either naturally or by man. Recent ecological studies in the new man-made lakes have illuminated ways in which riverine fish communities become converted to lacustrine ones. Some riverine fishes drop out of the new lake faunas in a regular sequence, generally because they cannot adapt to changed feeding conditions, for example by being cut off from benthic foods by deoxygenated bottom water, or to changed breeding conditions, when no longer able to migrate up streams to spawn. Lakes challenge species to exploit new sources of foods (such as the Ephemeroptera nymphs, *Povilla*, abundant in the wood of drowned trees), and new breeding conditions. Once the lake is stabilized, species new to the area may appear and become abundant. These presumably originate from strays which only become established when they find suitable ecological conditions. In Lake Kariba, for example, the immigrant *Alestes lateralis*, which spawns on the roots of the abundant floating water plants, replaced the shore-spawning *Alestes imberi* (Balon, 1974).

3.4 - Deoxygenation. Deoxygenation provides a special challenge to fishes living in warm waters, and some form of aerial respiration has evolved in many families. The small cyprinodontiform fishes use the well-oxygenated water below the surface film. Accessory respiratory organs are found in thirteen other families in Africa : Osteoglossidae and Synbranchidae (shared with South America and Asia), Notopteridae, Cobitidae, Clariidae, Channidae, Anabantidae, Mastacembelidae (all shared with Asia), and in five endemic families, Protopteridae, Polyp- teridae and the monotypic Pantodontidae, Gymnarchidae, Phractolaemidae. This suggests the survival value of aerial respiration, as almost all the archaic families still extant practice this. Aerial respiration in so many families shared with Asia suggests that the passage between Asia and Africa may have selected forms with aerial respiration.

Many of these archaic families are represented by few species. The largest air-breathing families in Africa are the Clariidae and Anabantidae. The Clariidae appear to be the only air-breathing

Ostariophysans in Africa (though air-breathing characoids as well as various catfishes occur in South America). None of the African cyprinids or cichlids appear to air-breathe. Roberts (1975) stressed the vital role that parental care has for the survival of young in oxygen-poor habitats (over and above its anti-predation value); the primary division fish which care for their young are all air-breathers.

3.5 - Interactions between types of fishes. As mentioned above, primary and secondary division fishes tend to exclude peripheral fishes from faunas. Also, in West Africa, sudanian and guinean faunas seem to be more or less mutually exclusive. Roberts (1975) described a «taxon cycle», i.e. the succession of taxa that inhabit a waterbody as it becomes available for colonisation and gradually acquires a richer fauna, then loses taxa as conditions become unfavourable again. Climatic fluctuations and the evolution of habitats lead to changes in the fish communities living in them. Genera which appear in places that can only support a few species (ecologically simple waters, often with a highly irregular food supply) include *Barbus*, *Clarias*, anguillid eels, cyprinodontiforms (of which *Nothobranchius* species are well-adapted to temporary habitats by their resistant resting eggs), tilapias and other cichlids. As conditions change, communities gradually become more complex; certain families only appear when five or more other families are already represented. Stenotopic species will probably displace eurytopic ones. The whole forms a complex of interacting species, the dynamically changing environmental conditions affecting the relative numbers of the component species. Studies of such interactions are in their infancy, but Matthes (1964) gave a good picture of the ecological conditions permitting so many fish species to coexist in the very complex fish communities in the central Zaire basin.

Roberts (1975), commenting on the success of the Mormyridae and Ostariophysi (which together contain 90% of the primary division fishes of Africa), attributed their success to the key adaptations involving (1) non-visual sense organs (electric organs in the Mormyridae, Weberian ossicles, pheromones and barbels in the Ostariophysi), and (2) diversification of feeding habits. Bowmaker *et al.* (1978) considered the essential characteristic of riverine fishes, as opposed to lacustrine ones, to be their generalization; also that most of them swim upstream to spawn and have a high potential fecundity compared with cichlids in lakes. Poll (1980) when comparing the ostariophysan-dominated riverine faunas with cichlid-dominated lacustrine ones, drew attention to environmental factors favouring one or other group :

(1) that ionic concentrations are higher in lakes than in rivers, which favours the euryhaline cichlids rather than the stenohaline ostariophysans;

(2) that rivers become deoxygenated locally whereas lakes stratify giving them a good depth of water above a more stable deoxygenated layer; the physostome Ostariophysi are better able to surface rapidly when need arises, whereas the physoclist cichlids can live at depths without having to surface;

(3) rivers are generally more turbid than lakes; the senses of the ostariophysans are well suited to life in turbid waters, whereas cichlids are sight-orientated and those living deep in lakes have well developed lateral line organs. Clearly many selection pressures have resulted in the cichlids and ostariophysans dominating lacustrine and riverine environments respectively.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am very grateful to the Trustees of the British Museum (Natural History) for working space and excellent library facilities, and to my colleagues in the Fish Section there for many stimulating discussions.

RÉSUMÉ

Les 2000 espèces connues de poissons d'eau douce africains appartiennent à différentes familles (tableau 1) qui comprennent :

- (1) des vestiges de groupes archaïques à très vaste répartition ;
- (2) un grand nombre de familles endémiques (14) représentées surtout par des poissons assez primitifs et qui ont, de toute évidence, évolué sur le continent africain lui-même ;
- (3) des éléments communs avec la région néotropicale dont l'origine remonte probablement au Gondwana, avant la séparation de l'Afrique et de l'Amérique du Sud au Crétacé supérieur ;
- (4) des éléments communs avec la région orientale ; bien que certains puissent provenir également du Gondwana, l'existence de 8 genres communs à l'Afrique et à l'Asie est le signe d'échanges faunistiques plus récents ;
- (5) des espèces « périphériques » de familles à affinités marines dont certaines sont à l'origine d'espèces d'eau douce en Afrique, et d'autres comprennent des espèces qui pénètrent en eau douce.

La composition des faunes en Afrique, Asie et Amérique du Sud ainsi que dans les lacs et rivières d'Afrique est comparée dans la fig. 2. En Afrique comme ailleurs, l'ichtyofaune des rivières est composée principalement d'ostariophysiens, mais les rivières et marais africains possèdent également des groupes endémiques isolés sur le plan phylogénétique. Les faunes lacustres sont connues pour leur spéciation spectaculaire, notamment chez les Cichlidés ; les poissons à affinités marines (Clupeidae et Centropomidae) prospèrent également dans certains lacs. Beaucoup de familles communes à l'Afrique et à l'Asie possèdent une forme de respiration aérienne, ce qui laisse supposer l'importance de celle-ci pour leur survie et leur répartition.

Les différentes familles de poissons sont très inégalement représentées en Afrique : les Cichlidae, avec plus de 700 espèces, et les Cyprinidae, avec 475, sont les plus diversifiées, suivies par la famille endémique des Mormyridae (198 espèces) et celle des Mochokidae (environ 155 espèces), alors que beaucoup d'autres familles, y compris des familles endémiques, ne sont représentées que par 1 ou 2 espèces.

Quelques réponses aux variations des conditions de milieu ont été rapidement passées en revue, telles que :

- (1) les changements saisonniers du niveau de l'eau ;
- (2) les sources de nourriture principales dans différentes parties du système fluvial ;
- (3) les nouvelles conditions offertes par les réservoirs ;
- (4) la désoxygénation des eaux.

Le matériel allochtone est la source de nourriture principale dans le cours supérieur des rivières, les invertébrés benthiques devenant progressivement importants dans l'alimentation des poissons lorsque la rivière s'élargit et devient plus profonde.

Durant la mise en eau saisonnière des plaines d'inondation, un nombre plus important de niches est disponible, comme c'est le cas dans les lacs où le plancton et le benthos constituent une nourriture abondante et où la stabilité plus grande au cours de l'année permet une plus grande spécialisation trophique. Dans les lacs de barrage, les nouvelles conditions de nutrition et de reproduction offrent d'autres possibilités mais aussi certaines difficultés aux espèces lotiques qui doivent s'adapter aux conditions lacustres.

Les interactions entre différents types de poissons sont passées en revue rapidement ainsi que les raisons possibles de succès des ostariophysiens dans les rivières et des Cichlidae dans les lacs.

REFERENCES

- BALON E.K., 1974 - Fish production of a tropical ecosystem. In *Lake Kariba : a man-made tropical ecosystem in Central Africa* (Ed. E.K. Balon & A.G. Coche) pp. 249-684, Junk, The Hague.
- BANISTER K.E., 1973 - A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of East and Central Africa. Studies on African Cyprinidae, Pt. II. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 26 (1) : 1 - 148.
- BANISTER K.E. & BAILEY R.G., 1979 - Fishes collected by the Zaire expedition. *Zool. J. Linn. Soc. Lond.*, 66 : 205-249.
- BANISTER K.E. & CLARKE M.A., 1977 - The freshwater fishes of the Arabian Peninsular, In : The scientific results of the Oman flora and fauna survey 1975. *Jl Oman Stud.*, 2 : 111-154.
- BANISTER K.E. & CLARKE M.A., 1980 - A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of Lake Malawi with a reconstruction of the history of the southern African Rift Valley lakes. *J. nat. Hist.*, 14 : 483-542.
- BAREL C.D.N., DORIT R., GREENWOOD P.H., FRYER G., HUGHES N., JACKSON P.B.N., KAWANABE H., LOWE-McCONNELL R.H., NAGOSHI M., RIBBINK A.J., TREVAVAS E., WITTE F. & YAMAOKA K., 1985 - Destruction of fisheries in Africa's Lakes. *Nature, Lond.* 315 : 19-20.
- BELL-CROSS G., 1976 - *The fishes of Rhodesia*. National Museums and Monuments of Rhodesia, Salisbury, 262 pp.
- BOWMAKER A.P., JACKSON P.B.N. & JUBB R.A., 1978 - Freshwater fishes. In *Biogeography and ecology of southern Africa* (Ed. M.J.A. Werger) pp. 1181-1230. Junk, The Hague.
- BRICHARD P., 1978 - *Fishes of Lake Tanganyika*. T.F.H. Publications, Neptune City, N.J., USA, 448 pp.
- BRUTON M.N., 1979 a - The breeding biology and early development of *Clarias gariepinus* (Pisces, Clariidae) in Lake Sibaya, South Africa, with a review of breeding in the subgenus *Clarias* (*Clarias*). *Trans. zool. Soc. Lond.*, 35 : 1-45.
- BRUTON M.N., 1979 b - The food and feeding behaviour of *Clarias gariepinus* (Pisces, Clariidae) in Lake Sibaya, South Africa, with emphasis on its role as a predator of cichlids. *Trans. zool. Soc. Lond.*, 35 : 47-114.
- COULTER G., 1976 - The biology of *Lates* species (Nileperch) in Lake Tanganyika and the status of the pelagic fishery for *Lates* species and *Luciolates stappersi* (Blgr). *J. Fish Biol.* 9 : 235-259.
- DAGET J., 1962 - Le genre *Citharinus*. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 66 : 81-106.
- DAGET J. & DURAND J.R., 1981 - Poissons. In *Flore et faune aquatiques de l'Afrique Sahelo-Soudanienne*. (Ed. J.R. Durand & Lévêque), vol. 2, pp. 668-771, ORSTOM, Paris.
- DAGET J., GOSSE J.P. & THYS VAN DEN AUDENAERDE D.F.E. (Eds), 1984 - *Check list of the freshwater fishes of Africa*. vol. 1, 410 pp. MRAC, ORSTOM.
- DAGET J. & ILTIS A. 1965 - Poissons de Côte d'Ivoire (eaux douces et saumâtres). *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, 74, 385 pp.
- DURAND J.R., 1978 - *Biologie et dynamique des populations d'Alestes baremoze* (Pisces, Characidae) du bassin tchadien. Tav. et Doc. ORSTOM, 98 : 331 pp.
- FINK S.V. & FINK W.L., 1981 - Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zool. J. Linn. Soc.*, 72 : 297-353.
- FROST W.E., 1955 - Observations on the biology of eels (*Anguilla* spp.) of Kenya Colony, East Africa. *Fishery Publs Colon. Off., London*, 6 : 1-28.
- GEE J.M., 1969 - A comparison of certain aspects of the biology of *Lates niloticus* (Linné) in endemic and introduced environments in East Africa. In *Man-made lakes, the Accra Symposium* (Ed. L.E. Obeng) pp. 251-260. Ghana Univ. Press, Accra.
- GOSSE J.P., 1963 - Le milieu aquatique et l'écologie des poissons dans la région de Yangambi. *Annls Mus. r. Afr. centr.*, sér. 8°, Sci. Zool., 116 : 113-270.
- GREENWOOD P.H., 1960 - Fossil denticipitid fishes from East Africa. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.)* 5 : 1 -11.

- GREENWOOD P.H., 1963 - Swimbladder in African notopterid fishes. *Nature, Lond.*, 198 : 1009.
- GREENWOOD P.H., 1974 - The cichlid fishes of Lake Victoria, East Africa : the biology and evolution of a species flock. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, Suppl., 6 : 1-134.
- GREENWOOD P.H., 1975 - *A history of fishes*, by J.R. Norman. Third Ed., Ernest Benn, London, 467 pp.
- GREENWOOD P.H., 1976 a - A review of the family Centropomidae (Pisces, Perciformes). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 29 : 1-81.
- GREENWOOD P.H., 1976 b - Fish fauna of the Nile. In *The Nile, biology of an ancient river*. (Ed. J. Rzoska) pp. 127-141. Junk, The Hague.
- GREENWOOD P.H., 1978 - A review of the pharyngeal hypophysis and its significance in the classification of African cichlid fishes. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 33 : 297-323.
- GREENWOOD P.H., 1979 - Towards a phyletic classification of the «genus» *Haplochromis* and related taxa. Pt. I. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 35 : 265-322.
- GREENWOOD P.H., 1980 - Op. cit. Pt. II. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 39 : 1-101.
- GREENWOOD P.H., 1981 - *The haplochromine fishes of the East African lakes. Collected papers on their taxonomy, biology and evolution (With an introduction and species index)*. Kraus International Publs, Munich.
- GREENWOOD P.H., 1983 - The zoogeography of African freshwater fishes : Bioaccountancy or biogeography? In *Evolution, time and space; the emergence of the biosphere*, (ed R.W. Sims, J.H. Price & P.E.S. Whalley pp. 179-199. Systematics Association, Special Publication vol. 23, Academic Press, London.
- GREENWOOD P.H. & LUND J. (eds), 1973 - A discussion of the biology of an equatorial lake : L. George, Uganda. *Proc. R. Soc., B*, 184 : 299-319.
- GREENWOOD P.H. & PATTERSON C., 1967 - A fossil osteoglossid fish from Tanzania (East Africa). *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 47 : 211-223.
- GREENWOOD P.H., ROSEN D.E., WEITZMAN S.H. & MYERS G.S., 1966 - Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 131 : 339-455.
- HOPSON A.J., 1972 - A study of the Nile perch in L. Chad. *Overseas Res. Publ.*, n° 19 : HMSO, London.
- HORI M., YAMAOKA K. & TAKAMURA K., 1983 - Abundance and microdistribution of cichlid fishes on a rocky shore of Lake Tanganyika. *African Study Monographs*, 3, 25-38, Kyoto, Japan.
- HOWARTH M.K., 1981 - Paleogeography of the Mesozoic. In *The evolving earth*. (Ed. L.R.M. Cocks) pp. 197-220. Br. Mus. nat. Hist. & Cambridge Univ. Press, London.
- HOWES G.J., 1980 - The anatomy and classification of bariliine cyprinid fishes. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) (Zool.)* 37 : 129-198.
- JACKSON P.B.N., 1961 - The impact of predation, especially by the tigerfish (*Hydrocynus vittatus* Cast.), on African freshwater fishes. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 136 : 603-662.
- KAWANABE H. (ed.), 1983 - Ecological and limnological study of Lake Tanganyika and its adjacent regions II. Report of the work supported by Grant-in-aid for Overseas Scientific Survey of the Ministry of Education, Science and Culture of Japan during 1981 and 1982 (Nos. 56014032 & 57043028), Kyoto, Japan, 68 pp.
- LAUZANNE L., 1975 - Régimes alimentaires d'*Hydrocynus forskahlii* (Pisces, Characidae) dans le lac Tchad et ses tributaires. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 9(2) : 105-121.
- LEWIS D.S.C., 1974 a - The effects of the formation of L. Kainji (Nigeria) on the indigenous fish populations. *Hydrobiologia*, 45 : 281-301.
- LEWIS D.S.C., 1974 b - The food and feeding habits of *Hydrocynus forskahlii* Cuvier and *H. brevis* Gthr. in L. Kainji, Nigeria. *J. Fish Biol.*, 6 : 349-363.
- LIEM K.F., 1980 - Adaptive significance of intra and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes. *Amer. Zool.*, 20 : 295-314.
- LIEM K.F., 1981 - A phyletic study of Lake Tanganyika cichlid genera *Asprotilapia*, *Ectodus*,

- Lestradea*, *Cunningtonia*, *Ophthalmochromis* and *Ophthalmotilapia*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 149 : 191-214.
- LOUBENS G., 1974 - Quelques aspects de la biologie de *Lates niloticus* du Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 8 (1) : 3-21.
- LOWE-McCONNELL R.H., 1969 - Speciation in tropical freshwater fishes. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1 : 51-75.
- LOWE-McCONNELL R.H., 1975 - *Fish communities in tropical freshwaters : their distribution, ecology and evolution*. Longman, London, 337 pp.
- LOWE-McCONNELL R.H., 1979 - Ecological aspects of seasonality in fishes of tropical waters. *Symp. zool. Soc. Lond.*, N° 44 : 219-241.
- MANTER H.W., 1963 - The zoological affinities of trematodes of South American fishes. *Syst. Zool.*, 12 : 45-70.
- MATTHES H.W., 1961 - Feeding habits of some Central African freshwater fishes. *Nature, Lond.*, 192 : 78-80.
- MATTHES H.W., 1964 - Les poissons du lac Tumba et de la région d'Ikela. Étude systématique et écologique. *Annls. Mus. r. Afr. cent., Sci. Zool.*, 126 : 1-204.
- MOK M., 1975 - Biométrie et biologie des *Schilbe* (Pisces, Siluriformes) du bassin tchadien - II^e partie. Biologie comparée des deux espèces. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 9(1) : 33-60.
- MOTWANI M.P. & KANWAI Y., 1970 - Fish and fisheries of the coffer-dammed right channel of the R. Niger at Kainji. In *Kainji Lake Studies* (Ed. S.A. Visser), vol. 1, Ecology, pp. 27-48. Nigerian Inst. Soc. Econ. Res., Ibadan Univ. Press.
- OTOBO F.O., 1974 - The potential for clupeid fishery in L. Kainji, Nigeria. *Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish.*, 3 : 123-134.
- PARENTI L.R., 1981 - A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha) *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, 168 : 335-557.
- PAUGY D., 1978 - Ecologie et biologie des *Alestes baremoze* (Pisces, Characidae) des rivières de Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 12 (3-4) : 245-275.
- POLL M., 1953 - Poissons non-Cichlidae. *Résult. scienti. Explor. hydrobiol. Lac Tanganyika (1946-7)*, 3(5A) : 1-251.
- POLL M., 1956 - Poissons Cichlidae. *Résult. scienti. Explorat. Hydrobiol. Lac Tanganyika (1946-7)*, 3(5B) : 1-619.
- POLL M., 1957 - Les genres de poissons d'eau douce de l'Afrique. *Annls Mus. r. Congo Belge, Sci. Zool.*, 54 : 1-191.
- POLL M., 1959 - Recherches sur la faune ichthyologique de la région du Stanley-Pool. *Annls Mus. r. Congo Belge, sér. 8^e, Sci. Zool.*, 71 : 75-174.
- POLL M., 1961 - Révision systématique et raiation géographique des Protopteridae de l'Afrique centrale. *Annls Mus. r. Afr. cent., sér. 8^e, Sci. Zool.*, N° 103 : 1-50.
- POLL M., 1963 - Zoogéographie ichthyologique du cours supérieur du Lualaba. *Publs. Univ. Elisabethville*, 6 : 95-104.
- POLL M., 1965 - Contribution à l'étude des Kneriidae et description d'un nouveau genre, le genre *Parakneria* (Pisces, Kneriidae). *Mém. Acad. roy. Belg. Cl. Sci. (2^e série)*, 36(4) : 1-28.
- POLL M., 1967 - Révision des Characidae nains Africains. *Annls Mus. r. Afr. cent., Sci. Zool.*, 162 : 1-158.
- POLL M., 1971 - Révision des *Synodontis* africains (family Mochocidae). *Annls Mus. r. Afr. cent., Sci. Zool.*, 191 : 1-497.
- POLL M., 1973 - Nombre et distribution géographique des poissons d'eau douce africains. *Bull. Mus. natn. Hist. Paris.*, 3 sér. N° 150, *Écologie générale* 6 : 113-282.
- POLL M., 1974 - Synopsis et distribution géographique des Clupeidae d'eau douce africains, description de trois espèces nouvelles. *Bull. Acad. r. Belg. Cl. Sci.*, 5^e sér., 60(1974-2) : 141-161.
- POLL M., 1977 - Les genres nouveaux *Platyallabes* et *Platyclarias* comparés au genre *Gymnallabes* Gthr. Synopsis nouveau des genres de Clariidae. *Bull. Acad. R. Belg., Cl. Sci.*, 5^e sér., (1977-8) : 122-149.
- POLL M., 1980 - Ethologie comparés des poissons fluviatiles et lacustres africains. *Bull. Acad. R. Belg., Cl. Sci.*, 5^e sér., 66 (1980-2) : 78-97.

- POLL M. & DESWATTINES Cl., 1967 - Étude systématique des appareils respiratoires et circulatoires des Polypteridae. *Annls Mus. r. Afr. cent.*, sér. 8^e, *Sci. Zool.*, 158 : 1-63.
- POLL M. & GOSSE J.P., 1963 - Révision des genres *Nannaethiops* Gthr. 1871 et *Neolebias* Stdr 1894, et description de trois espèces nouvelles (Pisces, Citharinidae). *Annls. Mus. r. Afr. cent.*, sér. 8^e, *Sci. Zool.*, 116 : 1-40.
- PULLIN R. & LOWE-McCONNELL R.H., (eds.) 1982 - *The biology and culture of tilapia*. ICLARM, Manilla, Philippines.
- REID G.M., 1978 - A systematic study of labeine cyprinid fishes with particular reference to the comparative morphology, functional anatomy and morphometrics of African *Labeo* species. PhD Thesis, Queen Elizabeth College, University of London.
- REID G.M. & SYDENHAM H., 1979 - A checklist of Lower Benue River fishes and an ichthyological review of the Benue River (West Africa). *J. nat. Hist.*, 13 : 41-67.
- REYNOLDS J.D., 1970 - Biology of small pelagic fishes in the new Volta Lake in Ghana, Part. 1. The lake and the fish : feeding habits. *Hydrobiologia* 35 : 568-603.
- REYNOLDS J.D., 1974 - Biology of the small pelagic fishes in the new Volta Lake in Ghana. Part. 3. Sex and reproduction. *Hydrobiologia*, 45 (4) : 489-508.
- RIBBINK A.J., MARSH B.A., MARSH A.C., RIBBINK A.C. & SHARP B.J., 1983 - A preliminary survey of the cichlid fishes of rocky habitats in Lake Malawi. *S. Afr. J. Zool.* 18 (3) : 149-310.
- ROBERTS T.R., 1972 - Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 143 : 117-147.
- ROBERTS T.R., 1975 - Geographical distribution of African freshwater fishes. *Zool. J. Linn. Soc.*, 57 : 249-319.
- ROBERTS T.R. & STEWART D.J., 1976 - An ecological and systematic survey of fishes in the rapids of the Lower Zaire or Congo River. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 147 : 239-317.
- ROSEN D.R. & GREENWOOD P.H., 1976 - A fourth neotropical species of synbranchid eel and the phylogeny and systematics of synbranchiform fishes. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, 157 : 1-69.
- ROSEN D.E. & PARENTI L.R., 1981 - Relationships of *Oryzias*, and the groups of atherinomorphic fishes. *Am. Mus. Novitates*, N° 2719 : 1-25.
- STIASSNY M.L.J., 1981 - Phylogenetic versus convergent relationship between piscivorous cichlid fishes from Lakes Malawi and Tanganyika. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* 40 : 67-101.
- TAVERNE L., 1972 - Considérations générales sur la systématique des poissons de l'ordre des Mormyriiformes. *Annls Mus. r. Afr. cent.*, *Sci. Zool.*, 200 : 1-194.
- TEUGELS G., 1982 - A systematic outline of the African species of the genus *Clarias* (Pisces, Clariidae) with an annotated bibliography. *Annls Mus. r. Afr. cent.*, sér. 8, *Sci. Zool.*, 236 : 1-249.
- TRAVERS R.A., 1984 - A review of the Mastacembeloidei, a suborder of synbranchiform teleost fishes Part. II. Phylogenetic analysis. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* 47 (2) : 84-150.
- TREWAVAS E., 1983 - Tilapiine fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia*. British Museum (Natural History), London, 583 pp.
- VAN OIJEN M.J.P., WITTE F. & WITTE-MAAS E.L.M., 1981 - An introduction to ecological and taxonomic investigations on the haplochromine cichlids from the Mwanza Gulf of L. Victoria. *Neth. J. Zool.*, 31 : 149-174.
- VARI R.P., 1979 - Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidea). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 36 : 261-344.
- WELCOMME R.L., 1979 - *Fisheries ecology of floodplain rivers*. Longman, London, 317 pp.

PHYSIOLOGIE

PHYSIOLOGY

Chapitre 6

PHYSIOLOGIE DE LA RESPIRATION

PHYSIOLOGY OF RESPIRATION

Y. Moreau

Pour les physiologistes modernes, la respiration regroupe l'ensemble des mécanismes physico-chimiques et biochimiques qui fournissent à l'être vivant l'énergie nécessaire à son métabolisme. Pour les biochimistes, on retient principalement deux types de respiration : la respiration aérobie et la respiration anaérobie. La respiration aérobie correspond aux réactions intracellulaires produisant de l'énergie par oxydation des composés organiques qui libèrent des électrons acceptés par l'oxygène. Ce mode de respiration nécessite donc l'utilisation de l'oxygène du milieu et le rejet des produits de combustion, principalement le dioxyde de carbone CO_2 , d'où l'existence d'un système d'échange, le système respiratoire. La respiration anaérobie, où les électrons sont acceptés par les nitrates, nitrites ou sulfates, s'applique à certaines espèces du règne végétal. Chez les animaux n'ayant pas accès à suffisamment d'oxygène, l'énergie peut provenir de la fermentation. La fermentation lactique est considérée à tort comme une forme de respiration anaérobie (Dejours, 1981); mais elle est en fait complémentaire de la respiration aérobie. La fermentation apparaît quand il n'y a pas assez d'oxygène disponible et cesse quand celui-ci redevient suffisant, et le métabolisme ultérieur de l'acide lactique, produit de la fermentation, implique inévitablement l'utilisation de molécules d'oxygène (Dejours, 1981). Hochachka (1980), suggère toutefois une autre voie pour l'acide lactique chez le poisson rouge, dans les conditions anoxiques. Celle-ci aboutit à la formation de CO_2 , de NH_3 et d'éthanol pouvant être rejetés dans le milieu extérieur.

L'ensemble des processus respiratoires pour les poissons est illustré par la figure 1. Dans cet article, nous nous limiterons aux processus respiratoires aérobiques « purs » à l'exclusion de la fermentation. Dans ces conditions, les modifications du taux métabolique du poisson se traduisent par des variations de sa consommation d'oxygène. C'est la raison pour laquelle de nombreux auteurs ont utilisé la consommation d'oxygène comme mesure du taux métabolique du poisson (Winberg, 1960; Brett, 1962; Fry, 1971; etc.). Un facteur peut agir sur le taux métabolique et la consommation d'oxygène de deux façons :

1 - en modifiant le taux du métabolisme lui-même et la demande énergétique de l'organisme, comme la masse et l'activité du poisson, la température, la salinité;

2 - en modifiant l'aptitude de l'organisme à satisfaire sa demande énergétique, comme la teneur en oxygène du milieu.

L'étude de la relation entre la consommation d'oxygène et la teneur en oxygène du milieu permet de mesurer l'aptitude d'un poisson à soutenir un niveau métabolique donné, dans des conditions d'hypoxie. Certaines espèces ont résolu le problème de la survie dans les conditions d'oxygénation les plus défavorables (marais, assèchement, etc.) en développant un mode de respiration aérien.

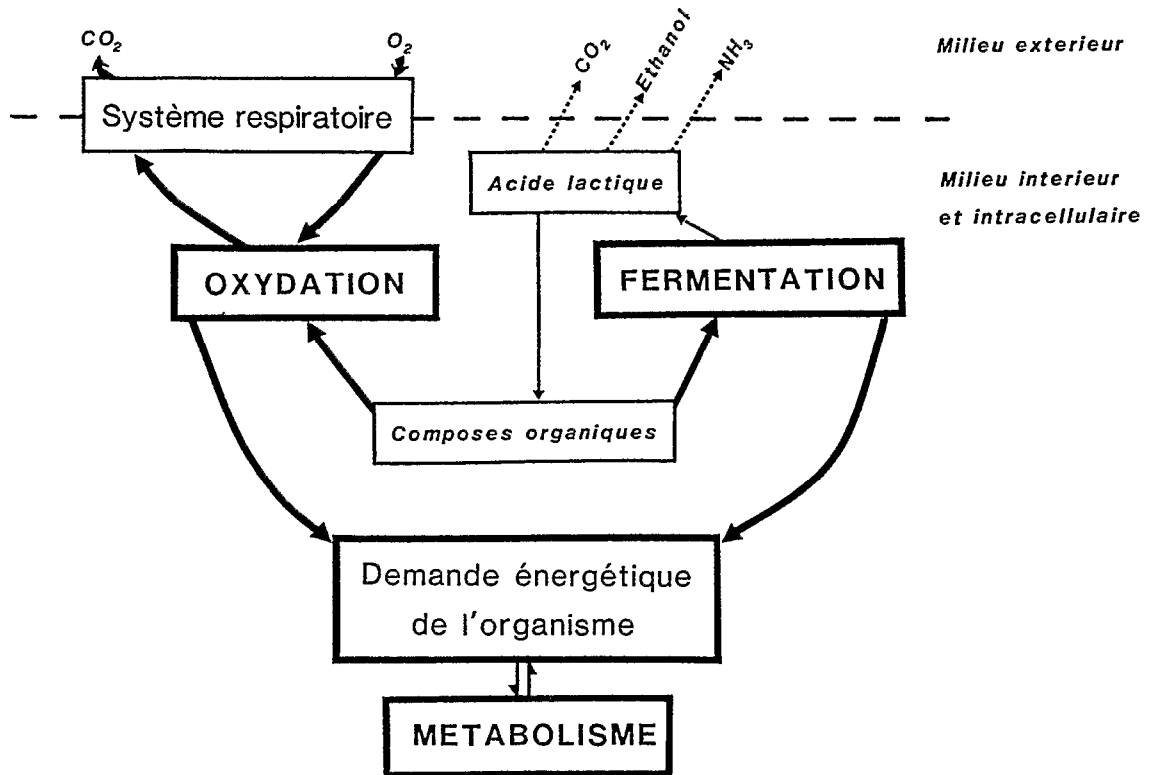


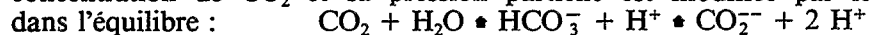
Fig. 1 : Schéma général des processus respiratoires chez les poissons.

1 - RAPPELS THÉORIQUES

La respiration aérobie nécessite l'échange d' O_2 et de CO_2 entre le milieu intracellulaire et le milieu extérieur. L' O_2 et le CO_2 doivent traverser une suite de barrières par diffusion ou convection (Fig. 2). La paroi externe correspondant à l'interface entre le milieu extérieur et l'organisme est principalement l'épithélium branchial. Elle peut être aussi la peau, la respiration cutanée n'étant pas négligeable chez les poissons (Nonnotte, 1981). L'échange au niveau de cette paroi dépend aussi de la quantité de mucus présente, créant une nouvelle barrière de diffusion (Ultsch & Gros, 1979). Les lois régissant ce système d'échange peuvent être exprimées en terme de pression partielle des gaz. La pression partielle («partial pressure», or «tension») qualifie en quelque sorte la disponibilité du gaz dans le milieu. Il existe une relation entre la variation de la pression partielle d'un gaz P_x et la variation de sa concentration C_x dans un milieu :

$$\beta_x = \frac{\Delta C_x}{\Delta P_x}$$

β_x est appelé le «coefficient de capacitance». Il est fonction de la température, mais aussi, dans le milieu aqueux, de la salinité. Dans l'eau, le coefficient de capacitance du CO_2 est beaucoup plus élevé que celui de l'oxygène. D'autre part, en présence de carbonate, la relation entre la concentration de CO_2 et sa pression partielle est modifiée par le fait que le CO_2 entre dans l'équilibre :



En résumé, le milieu aqueux se caractérise par une forte capacité d'absorption du CO_2 et une faible disponibilité de l'oxygène. Le milieu gazeux, par opposition, se caractérise par une grande disponibilité d'oxygène (Rahn, 1966 ; Dejours, 1981).

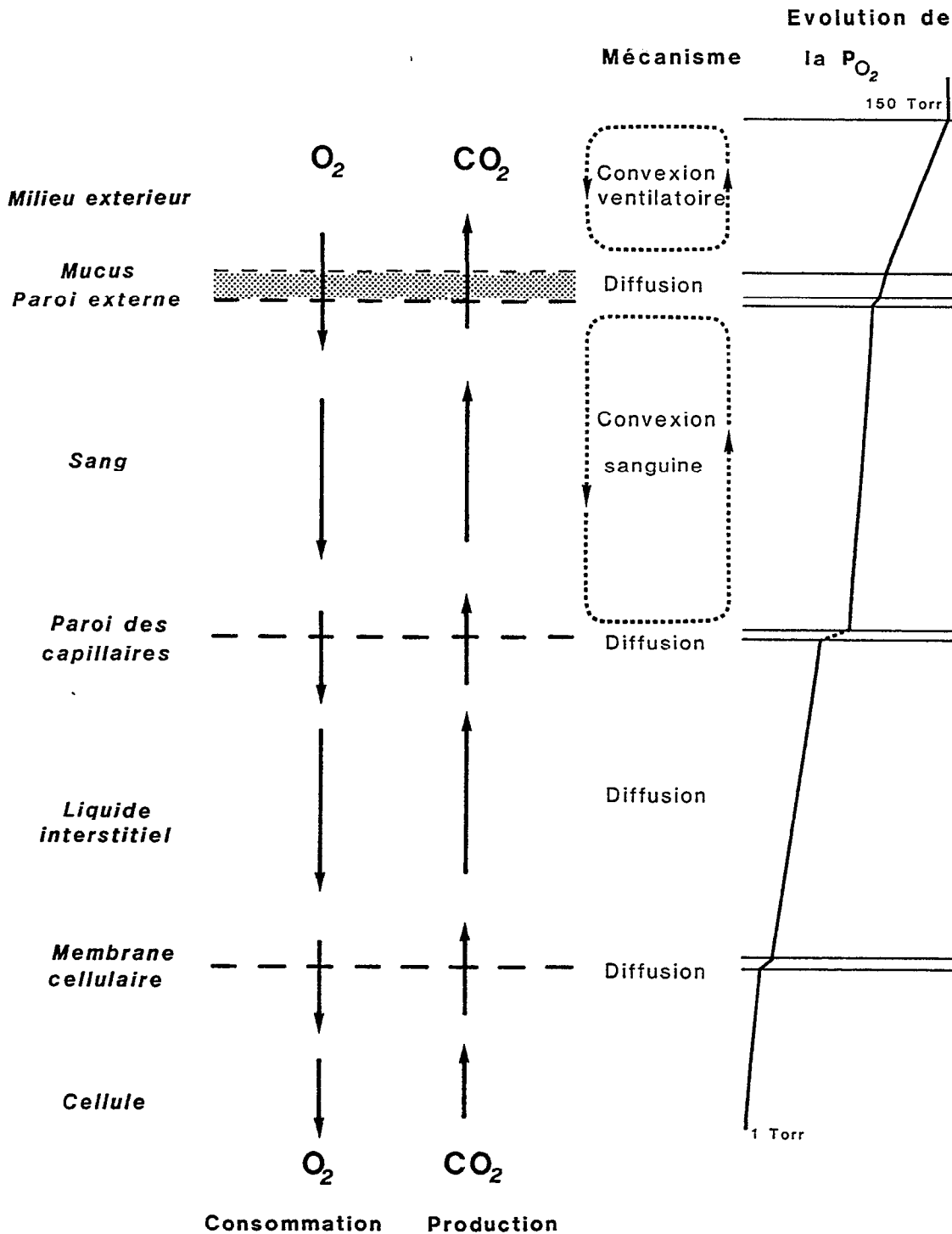


Fig. 2 : Schéma de la chaîne respiratoire chez les poissons (d'après Dejours, 1981 et Hugues, 1973). La partie droite indique l'évolution de la pression partielle en oxygène (P_{O_2}) le long de la chaîne respiratoire.

Le transfert de l'oxygène au travers du système respiratoire se traduit par une chute en escalier de la pression intracellulaire (Fig. 2). Dans le sang, l'oxygène est pris en charge par un pigment, l'hémoglobine, ce qui se traduit par une augmentation du « coefficient de capacitance » de l'oxygène dans ce milieu. La relation entre la quantité d'O₂ présente dans le sang sous forme dissoute ou liée à un pigment et la P_{O₂} est illustrée par la figure 3. L'aptitude du sang à la prise en charge de l'oxygène est liée à la concentration en pigment indiquant la concentration maximale d'oxygène présente dans le sang, et à l'affinité du pigment pour l'oxygène. Cette affinité est quantifiée par la P₅₀ qui est la P_{O₂} pour laquelle 50% de la saturation en oxygène du pigment est atteinte. Elle est déterminée à partir de la courbe de dissociation de l'hémoglobine pour l'oxygène (Fig. 4).

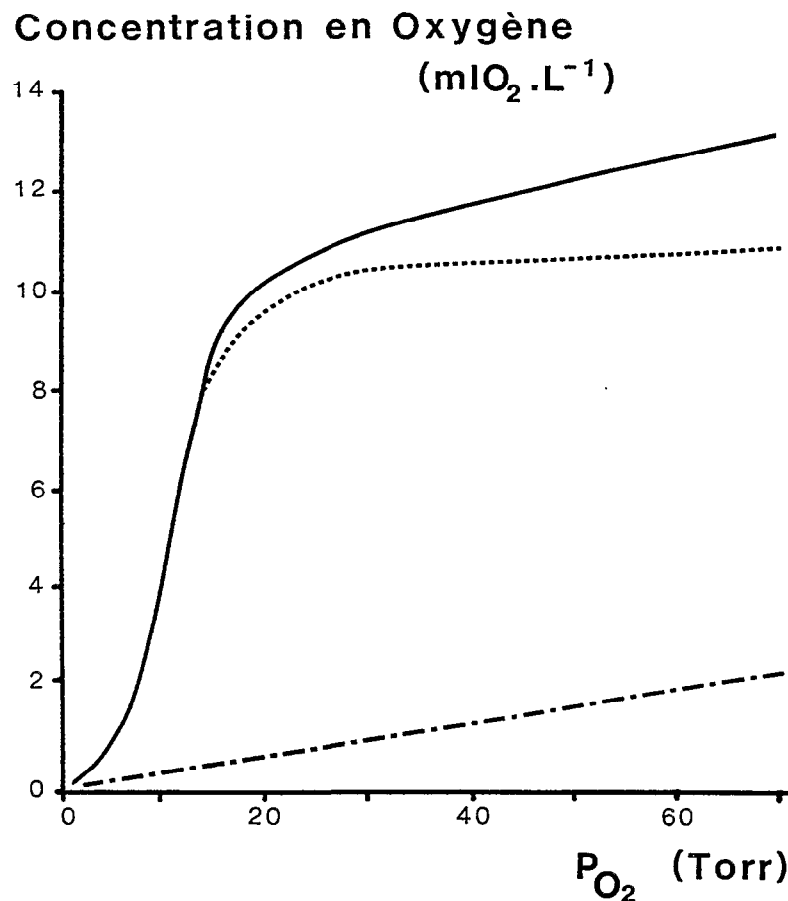


Fig. 3 : Concentration en oxygène dans le sang du crabe, *Carcinus maenas*, en fonction de la P_{O₂}. — Concentration totale, concentration liée au pigment sanguin; ... concentration dissous (d'après Dejourns 1981).

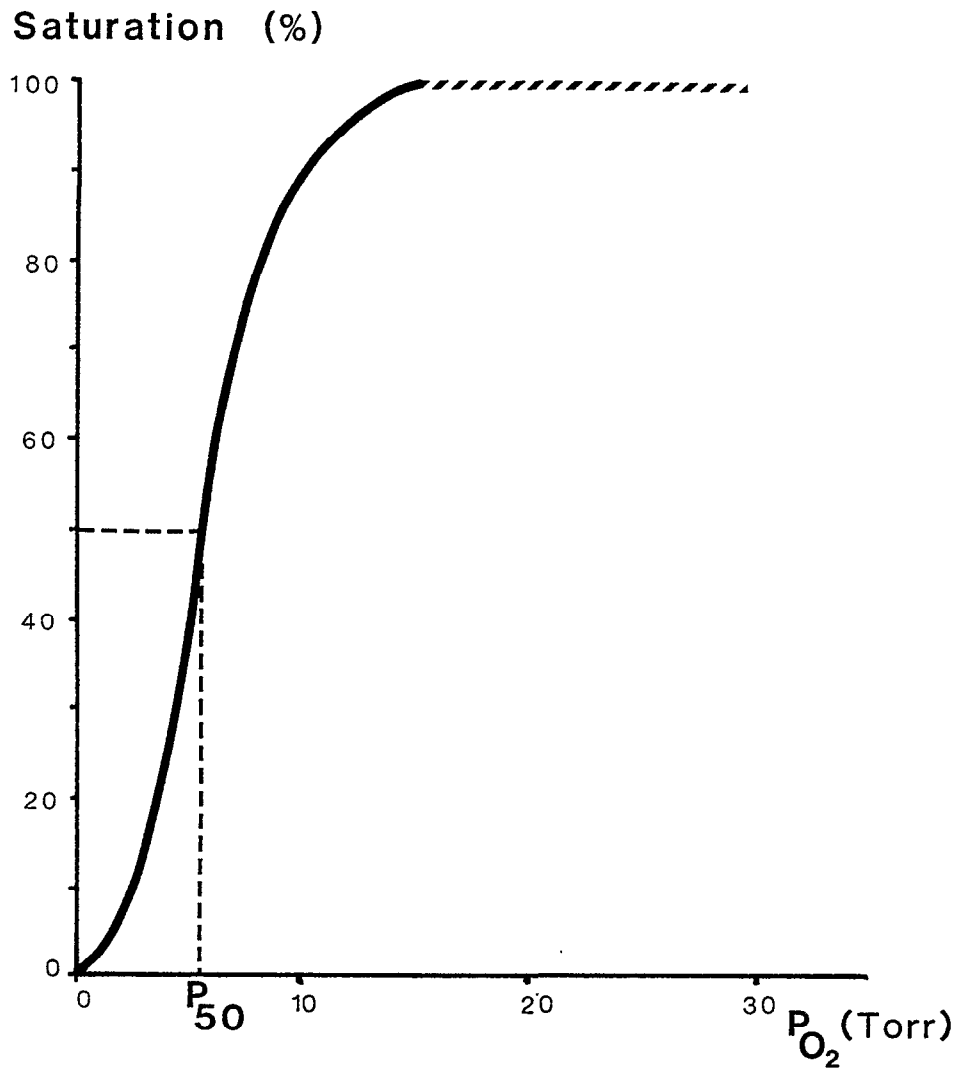


Fig. 4 : Courbe type de dissociation de l'hémoglobine chez *Clarias mossambicus* (d'après Fish, 1956).

2 - FACTEURS MODIFIANT LA DEMANDE ÉNERGÉTIQUE DU POISSON

2.1 - Relation consommation d'oxygène et masse du poisson. La relation généralement utilisée entre la consommation d'oxygène en $ml\ STPD \cdot h^{-1}$ (V_{O_2}) et la masse du poisson en g (B) est du type : $V_{O_2} = a B^b$

Il est important de noter qu'une relation de ce type ne peut être établie que pour une température donnée (Winberg, 1960; Dejours, 1981). Les valeurs du coefficient d'allométrie b obtenues chez les poissons d'eau douce africains sont récapitulées dans le tableau 1. Winberg (1960) donne comme expression générale pour les poissons, à $20^\circ C$: $V_{O_2} = 0,3 B^{0,8}$

Tableau 1 : Relation entre consommation d'oxygène et masse de poisson. Expression du type $V_{O_2} = a B^b$ obtenus chez différentes espèces. Valeurs du coefficient d'allométrie b . La colonne masse indique la gamme de masse étudiée par l'auteur.

Espèces	Expression $V_{O_2} = aB^b$	b	Température (en C°)	Masse (en g)	Auteurs
Cichlidae		0,44	25		RUHLAND, 1965
- <i>Hemichromis bimaculatus</i>		0,75	25	1,33 - 2,17	RUHLAND, 1975
- <i>Oreochromis niloticus</i>		0,33		2,56 - 7	
- <i>Oreochromis niloticus</i>		0,5117 à 0,9887	25	27 - 165	FARMER & BEAMISH, 1969
- <i>Oreochromis mossambicus</i>		0,658 - 0,999*	15 - 40	5 - 80	JOB, 1969a
"		0,658 - 0,821	15 - 40		
"	$V_{O_2} = 0,407 B^{0,73}$	0,73	25	0,016 - 99,3	MIRONOVA, 1975
"	$V_{O_2} = 4,41 \times 10^{-4} T^{2,0783} B^{0,652}$	0,652	16 - 37	10 - 150	CAULTON, 1978

* intervalle de valeurs de b obtenu dans l'eau de mer diluée à 50 %.

En fait, il apparaît que le coefficient b dépend à la fois de la température et de la salinité (Job, 1969; Farmer & Beamish, 1969). Chez *Oreochromis niloticus*, Farmer et Beamish (1969) trouvent pour le coefficient d'allométrie une valeur minimale égale à 0.5117 pour une salinité correspondant à une pression osmotique proche du plasma du poisson, soit 11.6 ‰. Dans l'eau douce pour la même espèce, ce coefficient varie de 0,8058 à 0,8549. Caulton (1978) trouve chez *O. mossambicus* un exposant b indépendant de la température, en faisant intervenir dans la relation à la fois la masse et la température : $V_{O_2} = 4,41 \times 10^{-4} T^{2,0783} B^{0,652}$ avec V_{O_2} en $ml \cdot h^{-1}$, T , la température en °C et B la masse en g. Ruhland (1965), sur *Hemichromis bimaculatus* montre une discontinuité dans la relation avec un changement de valeur de b pour une masse de l'ordre de 2,5 g.

2.2 - Relation consommation d'oxygène et température. La relation entre la température et la consommation d'oxygène ou le métabolisme est généralement représentée sous la forme d'un coefficient comparant les taux de consommation ou de métabolisme sur un intervalle de température donné. C'est le Q_{10} indiquant le coefficient de multiplication du taux de métabolisme quand la température augmente de 10° C. Le Q_{10} est défini par la formule :

$$Q_{10} = \frac{V_{O_2}^{t_2+10}}{V_{O_2}^{t_1}}$$

On peut aussi déterminer le Q_{10} sur un intervalle de température différent de 10° C. La formule générale pour Q_{10} , avec des températures t_1 et t_2 (avec $t_1 < t_2$) est alors (Dejours 1981) :

$$Q_{10} = \left[\frac{V_{O_2}^{t_2}}{V_{O_2}^{t_1}} \right] \cdot \frac{10}{(t_2 - t_1)}$$

Les valeurs Q_{10} sont positives dans la plupart des cas, ce qui traduit un accroissement du métabolisme avec la température. On estime généralement que le Q_{10} est compris entre 2 et 3 (Dejours, 1981; Fry, 1971). Toutefois, cette valeur de Q_{10} n'est pas nécessairement constante sur toute la gamme de température, et dans la plupart des cas, on observe une diminution du Q_{10} avec l'augmentation de la température au-delà d'une certaine limite. Un exemple est la « courbe normale de Krogh » modélisant la relation entre le métabolisme et la température, qui correspond aux valeurs de Q_{10} suivantes (Winberg, 1960) :

Intervalles de température en °C	0-5	5-10	10-15	15-20	20-25	25-30
Q_{10}	10,9	3,5	2,9	2,5	2,3	2,2

Winberg (1960) fait une revue des applications de cette relation métabolisme-température chez les poissons. D'une façon générale, il trouve une assez bonne correspondance entre les valeurs observées et le modèle que constitue la « courbe normale de Krogh ». Toutefois il signale des espèces où la relation métabolisme-température peut être inverse (le métabolisme diminue quand la température augmente) et souligne l'importance de la vitesse et du mode d'évolution de la température dans l'environnement, qu'il s'agisse d'évolution rapide et continue, ou lente et discontinue permettant l'acclimatation du poisson. Il n'en déduit cependant pas de formule générale pour les poissons comme pour la relation métabolisme-masse du corps.

La relation métabolisme-température a été étudiée chez deux cichlidés africains, *Oreochromis mossambicus* et *Tilapia rendalli*. Job (1969 a et b) a montré l'effet de la température sur la consommation d'oxygène de *Oreochromis mossambicus* est lié à la P_{O_2} de l'eau. Pour une P_{O_2} voisine de la normale ($P_{O_2} = 150$ Torr), il observe une augmentation de la consommation d'oxygène jusqu'à 30°C, puis une chute au-dessus de 30°C. Sur la même espèce et à partir d'expériences effectuées avec un respiromètre à flux d'eau continu, Caulton (1978) a établi une relation consommation d'oxygène-température masse du poisson. Ce même auteur a étudié chez *Tilapia rendalli* la relation entre la consommation d'oxygène correspondant au métabolisme de

routine et la température (Caulton, 1977). Ces résultats sont illustrés par la figure 5. Il distingue trois phases :

- 1 : une augmentation de la consommation avec la température jusqu'à 28° C,
- 2 : un plateau de 28 à 37° C, correspondant à la gamme de température de l'habitat de l'espèce,
- 3 : une augmentation rapide de la consommation pour les températures comprises entre 37 et 40° C.

Caulton qualifie ces dernières températures de «subléthales». On peut noter une différence importante dans la méthodologie utilisée par les deux auteurs : Job (1969 a & b) mesure les variations de la consommation d'oxygène suite à des variations abruptes de la température sur des poissons acclimatés à 30° C, alors que Caulton (1977 et 1978) mesure la consommation d'oxygène chez les poissons acclimatés à différentes températures.

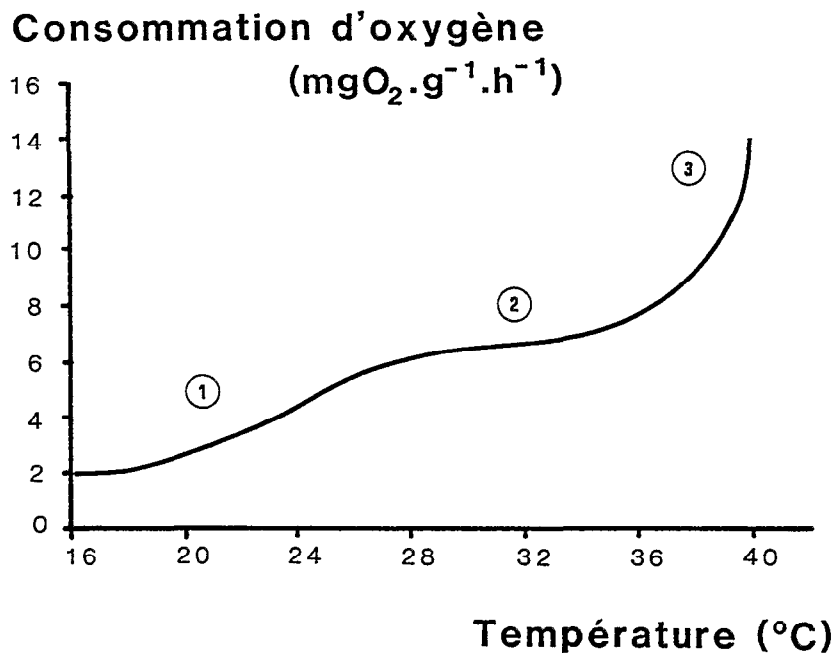


Fig. 5 : Effet de la température sur la consommation d'oxygène chez *Tilapia rendalli* (d'après Caulton, 1977).

2.3 - Relation consommation d'oxygène et salinité. La relation entre la consommation d'oxygène et la salinité a été étudiée chez des espèces euryhalines, dans le but de préciser le coût énergétique de la régulation osmotique (Fry, 1971). Pour des groupes de *Oreochromis mossambicus* acclimatés à différentes salinités (0,4; 12,5 et 30,5 ‰) correspondant à des dilutions de l'eau de mer, il y a une relation entre la consommation d'oxygène et la salinité en fonction de la taille (fig. 6) (Job, 1969 a). Chez les petits poissons (5g), la consommation d'oxygène à 15° C est plus faible dans les eaux à 12,5 ‰ que dans les eaux à 0,4 et 30,5 ‰, alors que c'est l'inverse chez les gros poissons. Cette différence tend cependant à s'atténuer lorsque la température augmente.

Farmer & Beamish (1969) ont étudié la consommation d'oxygène de *Oreochromis niloticus* acclimatés à différentes salinités en fonction de la vitesse de nage (fig. 7). Les consommations

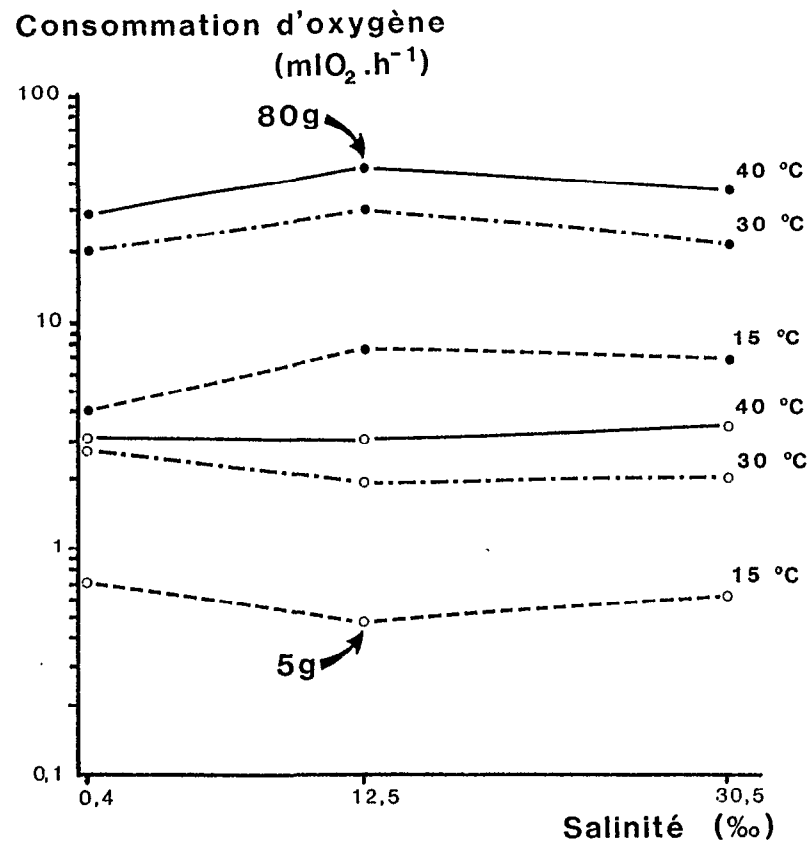


Fig. 6 : Consommation d'oxygène en fonction de la salinité et de la température chez *Oreochromis mossambicus* (d'après Job, 1969a) de 50 g (○) et de 80 g (●).

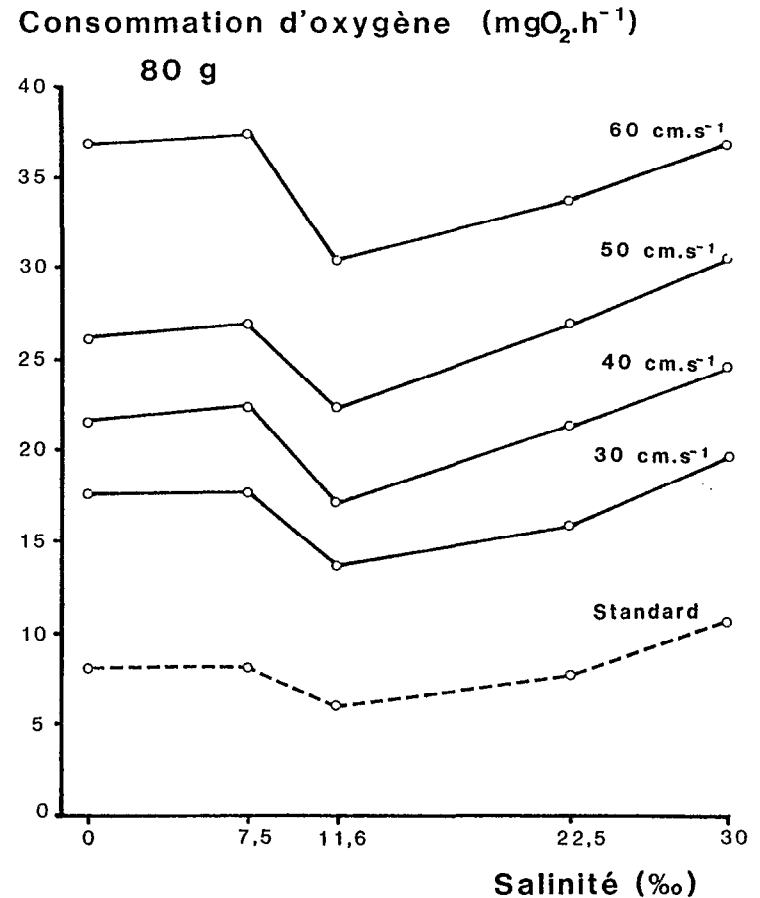


Fig. 7 : Consommation d'oxygène en fonction de la salinité et de la vitesse de nage chez *Oreochromis niloticus*. Les valeurs sont corrigées pour correspondre à un poisson de 80 g. (d'après Farmer et Beamish, 1969).

les plus faibles ont été obtenues pour une salinité de 11,6 ‰, qui correspond à la pression osmotique du plasma de *O. niloticus*, selon les auteurs. A cette salinité, le coût énergétique de l'osmorégulation serait donc minimal. A partir de ces résultats, Farmer & Beamish (1969) ont calculé la part de la consommation imputable à l'osmorégulation. Elle est de l'ordre de 30 % pour les vitesses de nage 30, 40 et 50 cm.s⁻¹, pour la salinité de 30 ‰, et de 20 % pour les salinités de 0, 7,5 et 22,5 ‰. Ces mêmes auteurs ont mesuré l'évolution de la pression osmotique du plasma avec l'augmentation de la vitesse de nage. Dans l'eau douce, il y a diminution de la pression osmotique du plasma avec l'augmentation du niveau d'activité, alors que c'est l'inverse pour une salinité de 30 ‰. Par contre, la pression osmotique du plasma reste stable quelle que soit l'activité du poisson à 15 ‰. Il semble dans ce cas que le poisson soit incapable de réguler la pression osmotique du plasma lorsque l'activité augmente, à 0 et 30 ‰.

3 - FACTEUR MODIFIANT L'APTITUDE DU POISSON A SATISFAIRE SA DEMANDE EN ÉNERGIE : INFLUENCE DE LA PRESSION PARTIELLE EN OXYGÈNE P_{O₂} ET RÉSISTANCE A L'HYPOXIE.

3.1 - Notion de pression partielle critique, exemples africains : La relation entre la consommation d'oxygène et la pression partielle en oxygène de l'eau est schématisée sur la figure 8.

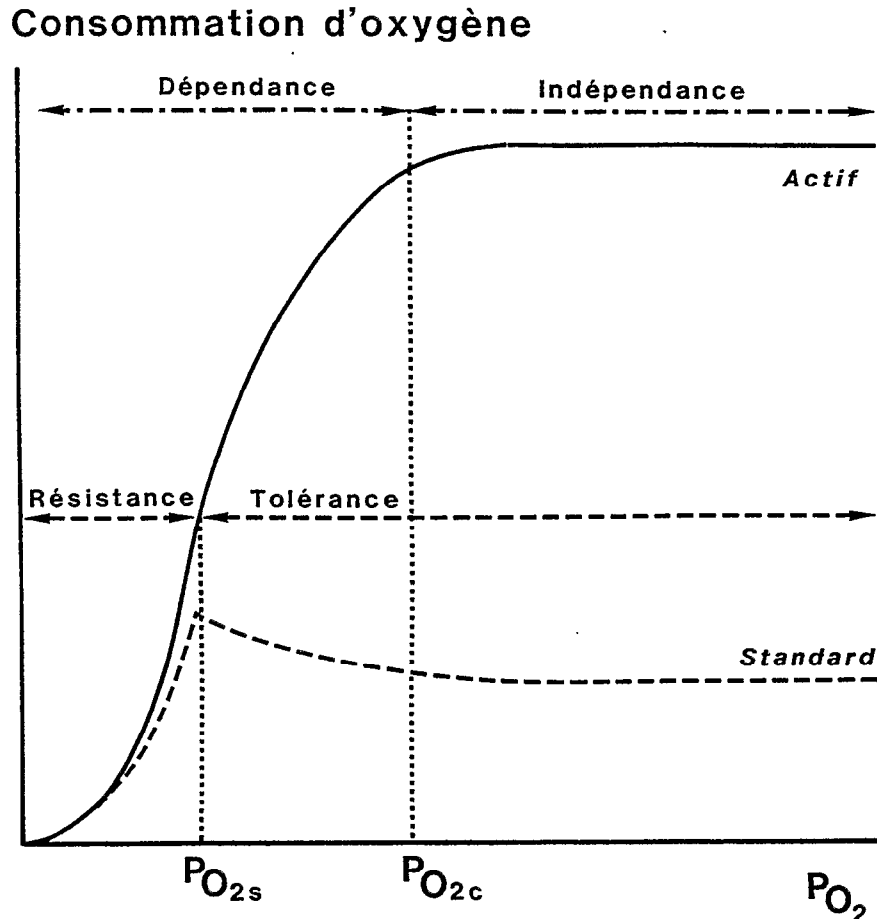


Fig. 8 : Diagramme général de la relation entre la consommation d'oxygène d'un poisson et la P_{O₂} de l'eau. Consommation correspondant à un taux de métabolisme actif (—) ou à un taux de métabolisme standard (- - -) (d'après Hugues, 1964).

La consommation d'oxygène du poisson est stable quelle que soit la P_{O_2} ambiante, jusqu'à une pression partielle critique en dessous de laquelle la consommation d'oxygène est dépendante de la P_{O_2} . La valeur de cette P_{O_2} critique ($P_{O_{2c}}$) est liée au niveau métabolique du poisson, et dépend notamment de l'activité du poisson et de la température ambiante. Une augmentation du niveau métabolique associée à une augmentation de température se traduit par un décalage de la valeur de la $P_{O_{2c}}$ vers la droite (les plus fortes valeurs de P_{O_2}) (Fig. 9). Une valeur de $P_{O_{2c}}$ représentant la dépendance du poisson vis à vis de la teneur en oxygène de l'environnement ne peut donc être dissociée du niveau métabolique pour lequel elle a été évaluée (Winberg, 1960).

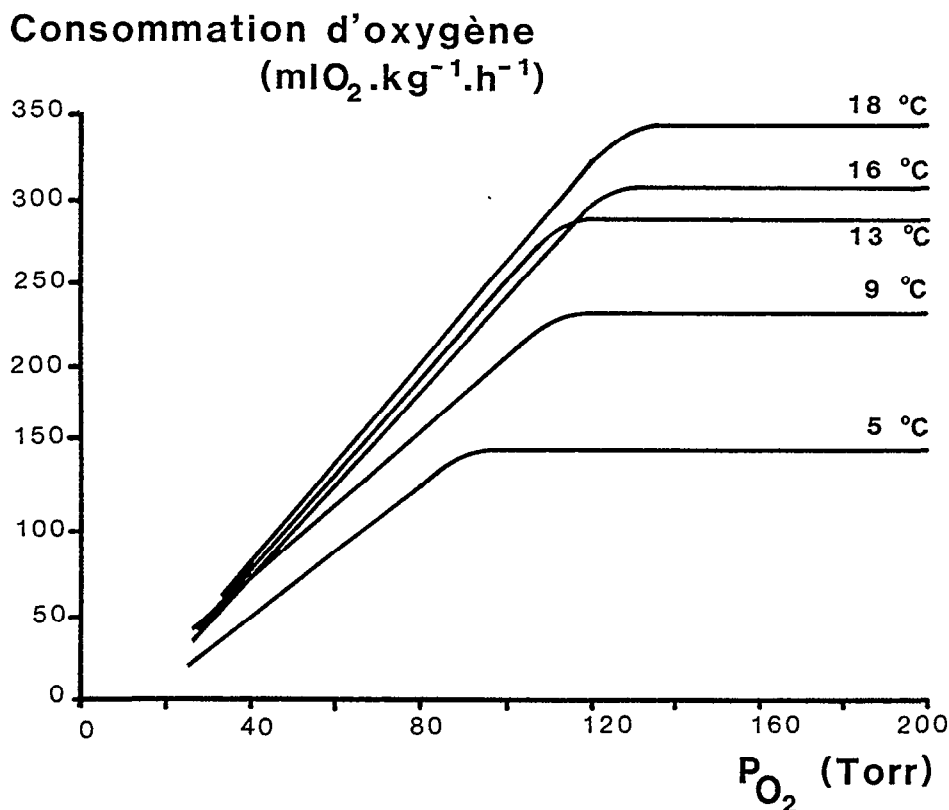


Fig. 9 : Relation entre la consommation d'oxygène et la P_{O_2} de l'eau pour différentes températures chez *Salvelinus fontinalis* (d'après Winberg, 1960).

On utilise aussi la notion de résistance, s'appliquant à la possibilité pour le poisson de maintenir un taux de métabolisme standard pour assurer sa propre survie. Le taux de métabolisme standard est défini par Brett (1962) comme : « the least rate of metabolism commensurate with appropriate experimental technics ». Il correspond au taux métabolique minimal lié au coût énergétique de maintenance; mesuré dans les conditions du laboratoire (Davis, 1975). La P_{O_2} en dessous de laquelle la consommation d'oxygène correspondant au métabolisme standard n'est pas maintenue, est la pression partielle seuil $P_{O_{2s}}$ ambiante inférieure à ce point, le poisson montre différents degrés de résistance à l'hypoxie et peut éventuellement utiliser une voie de métabolisme « anaérobie » (Hugues, 1964; Hochachka & Somero, 1971).

La relation entre la consommation d'oxygène et la quantité d'oxygène disponible dans l'eau a été étudiée chez quelques poissons africains. Ces études ont permis de définir des pressions partielles critiques pour *Oreochromis mossambicus*, *O. niloticus*, *Haplochromis elegans* et *H. angustifrons* (Table 2). Pour ces dernières espèces, Galis & Smit (1979) n'ont pas mesuré la consommation d'oxygène mais l'aptitude du poisson à maintenir une vitesse de nage donnée (soit un niveau d'activité), selon l'évolution de la teneur en oxygène de l'eau. Au moment où le poisson ne peut plus soutenir cette activité, ils considèrent que la teneur en oxygène est critique. Ceci correspond à la notion de pression partielle critique. Mesurée pour différentes vitesses de nage, la pression partielle critique est dépendante du niveau d'activité du poisson (Fig. 10). Chez *O. mossambicus*, on retrouve un cas similaire. La P_{O_2c} augmente avec l'augmentation du niveau métabolique associée à l'élévation de la température (Job, 1969 b).

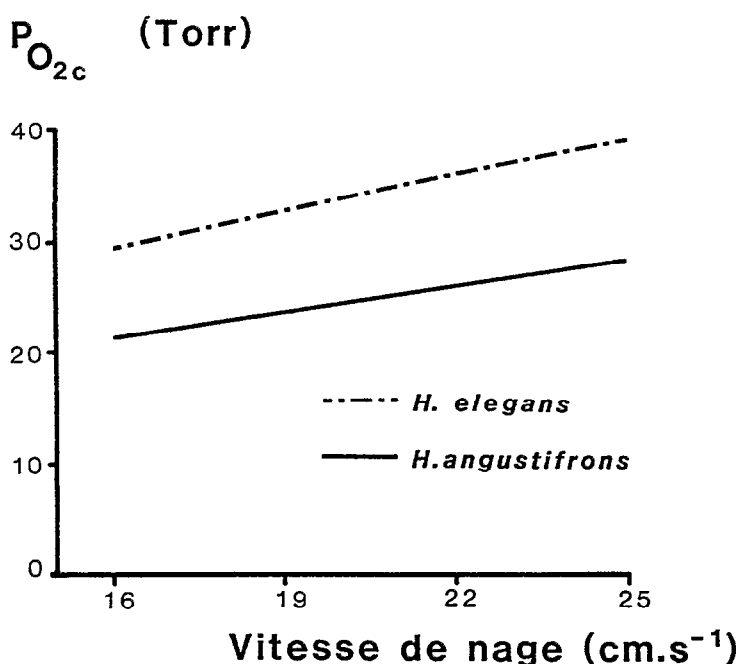


Fig. 10 : Évolution de la pression partielle en oxygène critique en fonction de la vitesse de nage, chez *Haplochromis elegans* et *H. angustifrons* (d'après Galis et Smit, 1979).

La résistance à l'hypoxie en milieu strictement aquatique, a été mesurée chez seize poissons du lac Tchad (Benech & Lek, 1981). La concentration critique d'oxygène mesurée dans un respiromètre clos est de l'ordre de 2 mg O₂.l⁻¹ pour *Oreochromis niloticus*, *Siluranodon auritus*, *Petrocephalus bovei*, *Marcusenius senegalensis*, *Distichodus rostratus*, *Alestes nurse* et *Brienomyrus niger*. Dans les conditions de l'expérience (T = 26°C), cette concentration correspond à une P_{O₂} d'environ 40 Torr. Chez *Labeo senegalensis*, la dépendance de la consommation vis à vis de l'oxygène, semble apparaître pour une P_{O₂} plus élevée. Les résistances les plus faibles ont été rencontrées chez les espèces à respiration mixte, *Polypterus senegalus* et *Clarias lazera*, par opposition à des espèces à respiration strictement aquatique très résistantes à l'hypoxie : *Tilapia zillii*, *Oreochromis niloticus*, *Brachysynodontis batensoda* et *Schilbe mystus*. Chez les espèces à respiration mixte, la respiration aérienne semble être déterminante pour la survie du poisson en milieu hypoxique. Chez *C. lazera* et *Polypterus senegalus*, la dépendance vis à vis de la respiration aérienne est fonction de la masse du poisson (Tabl. 5). Les petits poissons peuvent survivre dans une eau saturée en oxygène, alors que pour les gros, la seule respiration aquatique ne suffit plus. Chez *C. lazera*, plus le poisson est grand et plus son temps de survie hors

Tableau 2 : Pressions partielles en oxygène critique (P_{O_2C}) chez quelques cichlidae africains. L'ensemble de ces valeurs a été obtenu avec des respiromètres clos.

Espèces	P_{O_2C} (Torr)	Température (en °C)	Masse (en g)	Salinité	Références
<i>Oreochromis mossambicus</i>	50	15	5	ED, 50 % EM, EM	JOB, 1969b
	< 50	15	80	ED	
	100	15	80	50 % EM, EM	
	100	40	5	ED, 50 % EM, EM	
	> 150	40	80	ED, 50% EM, EM	
<i>Oreochromis mossambicus</i>	40 à 60*	30	x = 17	ED	KUTTY, 1972
<i>Oreochromis niloticus</i>	78*	25	-	-	FARMER & BEAMISH, 1979
<i>Oreochromis niloticus</i>	25 à 3 mg. l ⁻¹	-	180 à 425	ED	NASR EL DIEN AHMED & ABDEL MAGID, 1968
<i>Haplochromis elegans</i>	25 à 47*	25	8,5 à 9,5	ED	GALIS & SMIT, 1979
<i>Haplochromis angustifrons</i>	18 - 30	25	8,2 à 9,0	ED	

* Les valeurs de P_{O_2C} ont été recalculées à partir des données de concentration et de température fournies par les auteurs (ED = eau douce, EM = eau de mer).

de l'eau est long (Moussa, 1957). Cette survie dépend de l'humidité de l'air lorsque celle-ci est inférieure à 81%. Dans une eau avec une P_{O_2} supérieure à 7 Torr, la survie est indéfinie si le poisson a accès à l'air.

3.2 - Le rôle de l'hémoglobine. Dans les milieux hypoxiques la faible valeur de la P_{O_2} externe se traduit par une baisse du gradient de P_{O_2} le long du système respiratoire. Dans le compartiment sanguin, l'hypoxie entraîne une baisse de la P_{O_2} artérielle. Pour conserver son niveau de métabolisme, le poisson doit donc augmenter la capacité de transport d'oxygène du sang en élevant la concentration d'hémoglobine ou en augmentant l'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène. Une augmentation de l'affinité correspond à une baisse de la P_{50} .

Les courbes de dissociation pour l'oxygène de l'hémoglobine de plusieurs espèces africaines ont été déterminées par Fish (1956), Dusart (1963) et Lykkeboe *et al.* (1975). Fish (1956) a comparé l'affinité pour l'oxygène de l'hémoglobine de poissons de différents biotopes (Tabl. 3).

Tableau 3 : Affinité pour l'oxygène (P_{50}) et effet Bohr pour six poissons d'eau douce africains provenant de différents biotopes (d'après Fish, 1956). P_{CO_2} en Torr.

Espèces	P_{50} (Torr)			Oxygénation du milieu	Respiration aérienne
	($P_{CO_2} = 0$)	($P_{CO_2} = 25$)	($P_{CO_2} = 250$)		
<i>Lates albertianus</i>	17	34	-	élevée	non
<i>Oreochromis esculentus</i>	2,5	15	-	moyenne	non
<i>Mormyrus kannume</i>	1	3,5	-	faible	non
<i>Bagrus docmac</i>	1	2,5	-	faible	non
<i>Clarias mossambicus</i>	5.5	-	13	-	oui
<i>Protopterus aethiopicus</i>	11	-	15.5	-	oui

Chez les poissons dépourvus d'un système de respiration aérienne, l'affinité s'accroît avec la diminution de la teneur en oxygène du milieu. Un résultat analogue a été obtenu plus récemment à partir de 40 genres provenant de l'Amazonie (Powers *et al.*, 1979). L'influence du pH sur l'affinité a été étudiée chez deux *Oreochromis* : *O. macrochir* (Dusart, 1963) et *O. alcalicus grahami* (Lykkeboe *et al.*, 1975). On retrouve un effet Bohr à peu près de même ampleur chez les deux espèces (fig. 11). Toutefois chez *O. grahami* vivant dans un milieu très alcalin, l'effet Bohr devient nul pour les pH élevés.

Fish (1956) note que l'augmentation de l'affinité est associée à une élévation de la quantité d'hémoglobine dans le sang. Chez différentes espèces de *Synodontis*, Green (1977) a montré, au niveau intraspécifique (*S. schall*) ou interspécifique, que la concentration d'hémoglobine et la quantité de globules rouges dépendent de l'oxygénation du milieu, les plus fortes valeurs étant observées dans les milieux les moins oxygénés.

Au cours de l'adaptation à l'hypoxie chez *Oreochromis mossambicus*, on observe une chute de la teneur en ATP du sang (Smit & Hattingh, 1981). Pour Greaney & Powers (1978) chez un *Fundulus*, pendant l'acclimatation à l'hypoxie, le poisson augmente son affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène en diminuant la quantité d'ATP dans les globules rouges. Chez *Protopterus amphibius* (Weber *et al.*, 1977) et chez *Oreochromis alcalicus grahami* (Lykkeboe *et al.*, 1975) l'augmentation de la quantité d'ATP entraîne une diminution de l'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène.

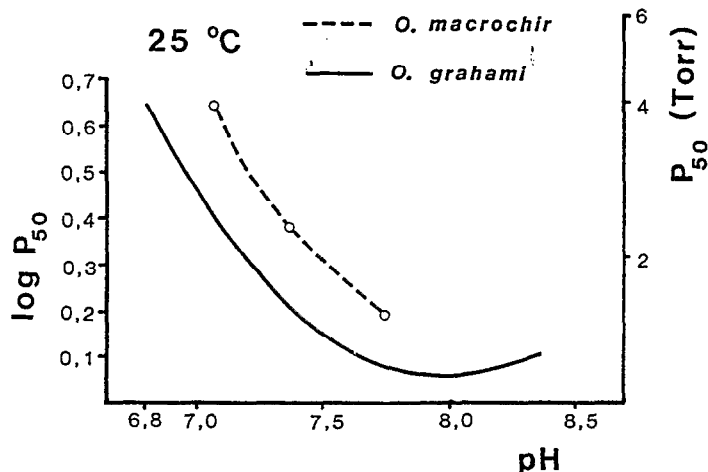


Fig. 11 : Influence du pH sur l'affinité pour l'oxygène de l'hémoglobine de deux *Oreochromis* : *O. macrochir* (d'après Dusart, 1963), *O. grahami* (d'après Lykkeboe *et al.*, 1975).

4 - LA RESPIRATION AERIENNE.

Dans les milieux aquatiques où l'oxygène est fortement déficient, certains poissons peuvent utiliser l'oxygène de l'air. L'accès à cette source d'oxygène est réalisé de deux façons :

- soit par le développement d'un comportement de respiration aquatique de surface, utilisant la couche superficielle de l'eau la mieux oxygénée (Kramer & Mc Clure, 1982),
- soit par l'existence de système de respiration aérienne.

Morphologiquement, un organe ne peut être considéré comme intervenant dans la respiration aérienne que s'il répond à deux critères (Carter & Beadle, 1931) : que l'échange d'air soit possible au niveau de l'organe et qu'il existe un réseau capillaire pouvant permettre l'échange de gaz entre le sang et l'air. Le système de respiration aérienne peut provenir de l'adaptation de la cavité buccale et pharyngienne, du tractus digestif, d'organe plus particulier comme la vessie gazeuse ou les poumons, ou de la peau. Des exposés de ces différents types d'adaptation ont été présentés par plusieurs auteurs, (Saxena, 1963; Johansen, 1970; Dehadrai & Tripathi, 1976). Le tableau 4 reprend les types de systèmes de respiration aérienne décrits chez les espèces africaines ou dans des familles ayant des représentants en Afrique. La distinction entre vessie gazeuse et poumons est fonction de leur origine par rapport au pharynx. La première a une origine ventrale et la seconde une origine dorsale (Hughes, 1969).

Tableau 4 : Différents types d'adaptations à la respiration aérienne chez des espèces africains ou des familles ayant des représentants en Afrique. (d'après SAXENA, 1963 et JOHANSEN, 1970).

Adaptation de la cavité buccale ou pharyngienne :

- * Modification des branchies permettant la respiration aérienne :
 - SYMBRANCHIDAE
 - *Mastacembelus*
- * Chambre aérienne pharyngienne :
 - CHANNIDAE
- * Formation particulière dans la cavité operculaire :
 - = Labyrinthe :
 - ANABANTIDAE
 - = Excroissance arborescente :
 - *Clarias*

Adaptation du tube digestif : - COBITIDAE

Vessie gazeuse : - OSTEOGLOSSIDAE

- NOTOPTERIDAE

- *Gymnarchus niloticus*

- *Phractolaemus ansorgii*

Poumons : - POLYPTERIDAE : - *Polypterus senegalus*

- *Calamoichthys calabaricus*

- DIPNEUSTES : - *Protopterus*

La participation de la respiration aérienne à l'absorption d'oxygène varie avec les espèces dans des conditions normales d'oxygénation de l'eau (Tabl. 5). Elle augmente avec la diminution de la teneur en oxygène de l'eau et peut assurer jusqu'à 100% de l'absorption d'oxygène.

Tableau 5 : Partition de l'absorption d'oxygène entre la respiration aquatique et la respiration aérienne, pour différentes conditions d'oxygénation de l'eau.

Espèces	Masse (g)	Respiration aquatique	Respiration aérienne	t (°C)	Références
POLYPTERIDAE <i>Calamoichthys calabaricus</i> normoxie	20-29	60 %	40 %	27°	SACCA & BURGGREN (1982)
CLARIIDAE <i>Saccobranchus fossilis</i> *	45,5	60 %	40 %	25°	HUGHES & SINGH (1971)
hypoxie	55.0	40 %	60 %		
<i>Clarias batrachus</i> *	87-105	40 %	60 %	25°	SINGH & HUGHES (1971)
normoxie	30-71	10-20 %	90-80 %	25°	JORDAN (1976)
hypoxie		20-100 %	80-0 %		
normoxie	150-210	10-20 %	90-80 %	25°	JORDAN (1976)
hypoxie		20-80 %	80-20 %		
<i>Clarias lazera</i>	< 150	70-95 %	30-5 %	28-32°	BABIKER (1979)
normoxie	> 300	40 %	60 %		
OSTEOGLOSSIDAE <i>Arapaima gigas</i> *	2000-3000	25 %	75 % 100 %	27-29°	DON STEVENS & HOLETON (1978)
ANABANTIDAE <i>Trichogaster trichopterus</i> *	7,97	58 %	42 %	27°	BURGGREN (1979)
hypoxie	29-51	30 %	70 %	25°	HUGHES & SINGH (1970)
<i>Anabas testudineus</i> *		46 %	54 %		
DIPNEUSTES <i>Protopterus aethiopicus</i>	> 500	10 %	90 %	20°	LENFANT & JOHANSEN (1968)
normoxie	80-100	85 %	15 %	28-32°	BABIKER (1979)
<i>Protopterus annectens</i>	> 400	20 %	80 %		

* espèce non africaine.

Cette modification du rapport entre les modes de respiration s'accompagne ou non d'une baisse de la consommation d'oxygène totale du poisson. Le passage d'une respiration aquatique à une respiration aérienne entraîne des modifications physiologiques importantes (Rahn, 1966; Dejours, 1978, 1979) dues à la différence des propriétés physico-chimiques des deux milieux. A l'état d'équilibre (i.e. à pression partielle égale), la concentration d'oxygène dans l'eau est plus faible que dans l'air. Pour une différence de pression partielle entre le milieu inspiré et le milieu expiré de 50 Torr, un animal respirant de l'eau extrait à peu près 0,08 mmole d'oxygène par litre ventilé à 25°C. Alors qu'un animal respirant de l'air pourra extraire environ 2,69 mmoles d'oxygène par litre ventilé. En conséquence, la ventilation spécifique (le volume que l'animal doit ventiler pour extraire une quantité d'oxygène donnée) est beaucoup plus faible chez un animal respirant de l'air que de l'eau. Le maintien d'une ventilation élevée, nécessaire dans l'eau, n'est plus indispensable chez un animal utilisant l'air.

Légèrement moindre dans l'eau que dans l'air, la capacitance du dioxyde de carbone dans l'eau est beaucoup plus élevée que celle de l'oxygène (à 25°C, $\beta_{\text{CO}_2} \simeq 27\beta_{\text{O}_2}$ dans l'eau distillée). En supposant un quotient respiratoire RQ égal à 1, une diminution de P_{O_2} de 50 Torr entre l'eau inspirée et expirée, serait associée à une élévation de P_{CO_2} de 1.9 Torr. En reprenant la situation extrême développée par Rahn (1966, RQ = 1), même si un poisson extrait tout l'oxygène d'une eau normoxique ($P_{\text{O}_2} = 150$ Torr), la P_{CO_2} de l'eau expirée ne dépasserait pas 5.6 Torr. Par contre, dans l'air, la capacitance du dioxyde de carbone est égale à celle de l'oxygène. Avec RQ = 1, une diminution de P_{O_2} de 50 Torr devrait donc être associée à une élévation de P_{CO_2} de 50 Torr. En résumé, un animal respirant de l'eau, milieu pauvre en oxygène, ventile beaucoup et la P_{CO_2} de l'eau expirée est basse, alors qu'un animal respirant de l'air ventile peu et la P_{CO_2} de l'air expirée est élevée.

Cette augmentation de la P_{CO_2} avec la respiration de l'air agit sur l'état acide-base extracellulaire et tend à en diminuer le pH. Le maintien d'un pH, ou plutôt d'un écart constant avec le pH de la neutralité est indispensable au bon fonctionnement des systèmes biochimiques (Truchot, 1981). Pour, prévenir l'acidose respiratoire engendrée par l'augmentation de la P_{CO_2} , le poisson peut augmenter la concentration sanguine de bicarbonates ou développer un système d'élimination du CO_2 (Howell, 1970). Les deux mécanismes sont utilisés. Les valeurs de P_{CO_2} et $[\text{HCO}_3^-]$ augmentent avec l'importance de la respiration aérienne chez plusieurs poissons, dont la dépendance vis à vis de l'air est liée aux cycles saisonniers ou à la rencontre de conditions particulières (Tabl. 6) (Truchot, 1981). Chez *Protopterus aethiopicus* en saison sèche, le passage à une respiration aérienne est associé à une augmentation de la P_{CO_2} artérielle et à une élévation de la concentration en bicarbonate qui tend à compenser l'acidose respiratoire à partir de quelques mois. L'exposition à l'air pendant quelques heures chez *Clarias batrachus* (Howell, 1970) et *Clarias mossambicus* (Eddy & *et al.*, 1980) entraîne une chute du pH artériel. Chez un poisson amazonien, *Hoplerythrinus unitaeniatus*, l'augmentation de P_{CO_2} et l'acidose respiratoire provoquées par une exposition à l'air de 20 minutes sont compensées après retour dans l'eau au bout de 20 minutes (Randall *et al.*, 1978). Les variations de $[\text{HCO}_3^-]$ sont faibles chez ces espèces et semblent insuffisantes pour réguler le pH. Il semble que l'apparition d'une augmentation significative de $[\text{HCO}_3^-]$ demanderait quelques jours (Tabl. 6). Néanmoins, même après quatre jours d'immersion, la concentration en bicarbonate plasmatique chez *Symbranchus marmoratus* reste identique et l'élévation de P_{CO_2} entraîne une chute importante du pH.

L'ensemble des surfaces respiratoires peut être impliqué dans l'excrétion du dioxyde de carbone. En règle générale, l'élimination de CO_2 est plus efficace dans l'eau que dans l'air (Tabl. 7), comme l'indiquent les valeurs plus élevées des quotients respiratoires des échanges gazeux dans l'eau. Exposé à l'air, l'efficacité de l'excrétion du CO_2 par échange avec l'air, augmente. *Trichogaster trichopterus* peut même maintenir son quotient respiratoire en n'utilisant que la respiration aérienne. Le transfert de *Saccobranhus fossilis* dans un système comprenant de l'eau anoxique avec accès à l'air entraîne une diminution du quotient respiratoire par rapport à l'exposition à l'air. Cet écart peut être dû à la participation des échanges cutanés à l'élimination du CO_2 lors de l'exposition à l'air. Chez *Clarias batrachus*, l'exposition à un système identique ne modifie pas le quotient respiratoire de la respiration aérienne. Dans ce cas, l'organe de respiration aérienne peut être le seul organe participant à l'élimination du CO_2 en exposition à l'air.

Tableau 6 : Changements des valeurs acide-base du plasma avec la transition de la respiration aquatique à la respiration aérienne (d'après TRUCHOT, 1981).

Espèces	Milieu	t (°C)	pH	P _{CO2} (Torr)	(HCO ₃) (mMol.l ⁻¹)	Références
<i>Lepisosteus osseus</i> * hiver été	eau	10	7,83	3,2	8,9	RAHN <i>et al.</i> (1971)
	eau + air	25	7,44	13,2	10,2	
<i>Protopterus aethiopicus</i> saison humide saison sèche (estivation) - après 2 semaines - après 3-7 mois	eau + air	25	7,60	26,4	31,4	DELANEY <i>et al.</i> (1977)
	air	25	7,37	49,8	34,0	
		25	7,44	52,0	41,0	
<i>Hypostomus sp.*</i> (SILUROIDEI) normoxie (P _{O2} = 125 Torr) hypoxie (P _{O2} = 25 Torr) - après 4-7 jours	eau	30	7,41	3,0	2,0	WOOD <i>et al.</i> (1979)
	eau + air	30	7,39	20,0	13,0	
<i>Symbranchus marmoratus</i> * immergé émergé (4 jours)	eau	30	8,17	5,6	24,2	HEISLER (1977)
	air	30	7,54	26,1	24,4	

* espèce non-africaine.

Tableau 7 : Quotients respiratoires RQ totaux et des organes de respiration aquatique et aérienne, chez différentes espèces et dans diverses conditions.

Espèces	Respiration aquatique	Respiration aérienne	Total	t (°C)	Références
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> eau + air air	1,01* -	0,21 0,40	0,80* ?	27-28°	RANDALL <i>et al.</i> (1978 a)
<i>Protopterus aethiopicus</i> eau + air air	4,99 -	0,27 ?	0,77 0,52	20°	LENFANT & JOHANSEN (1968)
<i>Polypterus senegalus</i> eau + air	?	0,31 [§]	?	26°	ABDEL MAGID <i>et al.</i> (1970)
<i>Clarias batrachus</i> eau + air air eau anoxique + air	2,25* - -	0,11 ? 0,51	1,00* 0,52 ?	25° - -	SINGH & HUGHES (1971)
<i>Saccobranchus fossilis</i> eau + air air eau anoxique + air	1,58* - -	0,17 ? 0,38	1,00* 0,58 ?	25° - -	HUGHES & SINGH (1971)
<i>Anabas testudineus</i> eau + air air eau + N ₂ eau anoxique + air	2,29 - 1,08 -	0,20 ? ? 0,15	1,17 0,71 ? ?	25° - -	HUGHES & SINGH (1970)
<i>Trichogaster trichopterus</i> eau + air air	1,57 -	0,18 ?	0,89 0,79	27° -	BURGGREN & HASWELL (1979)
<i>Electrophorus electricus</i> eau + air	3,65	0,25	1,01	25-27°	FARBER & RAHN (1970)
<i>Arapaima gigas</i> eau + air	2,26*	0,38	0,80*	28-30°	RANDALL <i>et al.</i> (1978 b)

* valeur calculée à partir d'une hypothèse sur RO total.

§ valeur calculée à partir des différences de P_{O₂} et de P_{CO₂} (RAHN, 1966).

La capacité d'élimination du CO₂ de l'organe de respiration aérienne semble liée à la présence d'anhydrase carbonique dans l'épithélium respiratoire de ces organes de respiration aérienne. La perfusion d'anhydrase carbonique augmente le quotient respiratoire de la vessie gazeuse chez *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Randall *et al.*, 1978). L'injection d'acétozamide inhibiteur de l'anhydrase carbonique, réduit notablement le quotient respiratoire de *Trichogaster trichopterus*

exposé à l'air (Burggren & Haswell, 1979). L'activité de l'anhydrase carbonique dans l'épithélium respiratoire serait liée à l'origine embryonnaire des organes de respiration aérienne. Elevée dans les organes de *Clarias* et *Trichogaster* d'origine branchiale, l'activité de l'anhydrase carbonique n'a pu être détectée dans les poumons de *Calamoichthys calabaricus*.

A l'inverse de la résistance à l'hypoxie, le passage de la respiration aquatique à une respiration aérienne doit se traduire par une diminution de l'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène. Cette différence d'affinité est peu claire si l'on compare les sangs à pH identique. Pour les pH correspondant aux valeurs *in vivo*, une augmentation significative de la P_{50} est associée à la transition air-eau (Johansen *et al.*, 1978). Ce phénomène est accompagné d'une augmentation de la capacité d'oxygène du sang. Implicitement, la transition air-eau, modifiant la P_{CO_2} sanguine doit être reliée à une diminution de la sensibilité de l'hémoglobine au pH. Chez les poissons utilisant la respiration aérienne, on observe une baisse d'amplitude de l'effet Bohr (Fish, 1956, Tab. 3 et Johansen *et al.*, 1978). Des variations analogues ont été obtenues sur une même espèce *Symbranchus marmoratus* après 44 heures d'exposition à l'air (Johansen *et al.*, 1978).

SUMMARY

Respiration of african freshwater fishes has not been largely studied. Main works deal with species of interest to aquaculture (mainly Cichlids) or species with some physiological peculiarities such as euryhalinity, from alkaline biotopes or which are air-breathing (Cichlids, catfishes, lungfishes, etc.). Two groups of factors may affect fish respiration. The first, including temperature, salinity and body mass, changes oxygen consumption rates by varying the energy requirements of the fish. The second, mainly oxygen tension, limits the ability of fish to ensure the maintenance of basic oxygen requirements. A generalisation of the expression which models the relationship between oxygen consumption and body mass, has been proposed by Winberg (1960) and is of the type, $Y = a X^b$. The value of the allometric coefficient, b , seems to be related to temperature and salinity. However, a formulation in which body mass and temperature effects are independant, has been obtained for *Sarotherodon mossambicus*. An increase of water temperature is generally followed by an increase in oxygen consumption of fish, but the rate of oxygen consumption increase falls with temperature. A relative homeostasy of the oxygen consumption has been observed with *Tilapia rendalli*, for a temperature range naturally encountered by the fish. Low oxygen consumption rates are obtained in salinities which approximate blood osmolarity and it appears that the variations of oxygen consumption with salinity, are related to the energy cost of osmoregulation (up to 30% of total oxygen consumption).

Resistance to hypoxia by fishes can be appraised by the critical oxygen tension; i.e. the oxygen tension below which a fish cannot sustain its oxygen uptake. Values obtained for several cichlids range from 20-80 Torr, for the range 25-30°C. An extensive study on several species from lake Chad shows a lower resistance to hypoxia for bi-modal breathing than for fish without access to air. Adaptation to hypoxia can be related to an increase affinity of the blood for oxygen. With a decrease in the oxygen tension, an increase in affinities for oxygen is associated with an increase in hemoglobin concentration. Several kinds of air breathing organs exist among african freshwater fishes with the partition of oxygen uptake between water and air depending on species and on the age of the fish. Generally, when water oxygen tensions decrease oxygen uptake from air is improved. The transition from water to air breathing leads to important physiological adaptations, as a response to an increase in blood carbon dioxide tension. Two adaptations are used: buffer compensation by increase of the plasmatic bicarbonate concentration, and improvement of CO_2 elimination. Modification of HCO_3^- in the plasma appears with a delay. Most of the air breathing organs are less efficient for CO_2 excretion than are water breathing organs. The ability of a respiratory organ to excrete CO_2 , could depend on the activity of the carbonic anhydrase in the epithelium. Contrary to the adaptation to hypoxia, the increase of air-breathing dependance is associated with a fall in oxygen affinity of blood. This fall occurs with an improved oxygen carrying capacity of blood, and a lower magnitude of the Bohr effect. The last can be interpreted as another adaptation to CO_2 tension increase in blood.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABDEL MAGID A.M. & BABIKER M.M., 1975 - Oxygen consumption and respiratory behaviour of three Nile fishes. *Hydrobiologia*, 46 : 359-367.
- ABDEL MAGID A.M., VOKAC Z. & NASR EL DIEN AHMED, 1970 - Respiratory function of the swim-bladders of the primitive fish *Polyterus senegalus*. *J. Exp. Biol.*, 52 : 27-37.
- BABIKER M.M., 1979 - Respiration behaviour, oxygen consumption and relative dependence on aerial respiration in the african lungfish (*Protopterus annectens*, Owen) and an air-breathing teleost (*Clarias lazera*, C.). *Hydrobiologia*, 65 : 177-187.
- BENECH V. & LEK S., 1981 - Résistance à l'hypoxie et observations écologiques pour seize espèces de poissons du Tchad. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 : 153-168.
- BRETT J.R., 1962 - Some considerations in the study of respiratory metabolism in fish, particularly salmon. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 19 : 1025-1038.
- BURGGREN W.W., 1979 - Bimodal gas exchange during variation in environmental oxygen and carbon dioxide in the air-breathing fish *Trichogaster trichopterus*. *J. Exp. Biol.*, 82 : 197-213.
- BURGGREN W.W. & HASWELL S., 1979 - Aerial CO₂ excretion in the obligate air breathing fish *Trichogaster trichopterus* : a role for carbonic anhydrase. *J. Exp. Biol.*, 82 : 215-225.
- CARTER. G.S. & BEADLE L.C., 1931 - The fauna of the swamps of Paraguayan Chaco in relation to its environment - II. Respiratory adaptations in fishes. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 37 : 327-368.
- CAULTON M.S., 1977 - The effect of temperature on routine metabolism in *Tilapia rendalli*, Boulenger. *J. Fish Biol.*, 11 : 549-553.
- CAULTON M.S., 1978 - The effect of temperature and mass on routine metabolism in *Sarotherodon (Tilapia) mossambicus* (Peters). *J. Fish Biol.*, 13 : 195-201.
- DAVIS J.C., 1975 - Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on canadian species : a review. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 32 : 2295-2332.
- DEHADRAI P.V. & TRIPATHI S.D., 1976 - Environment and ecology of freshwater air breathing teleosts. In *Respiration of amphibious vertebrates*. (Ed. G.M. Hughes) pp. 39-72. Academic Press, London et New York.
- DEJOURS P., 1978 - Carbon dioxide in water- and air-breathers. *Resp. Physiol.*, 33 : 121-128.
- DEJOURS P., 1979 - La vie dans l'eau et dans l'air. *Pour la Science*, n°20 : 87-95.
- DEJOURS P., 1981 - *Principles of comparative respiratory physiology*. 2nd edition. Elsevier. Amsterdam.
- DELANEY R.G., LAHIRI S., HAMILTON R. & FISHMAN A.P., 1977 - Acid-base balance and plasma composition in the aestivating lungfish (*Protopterus*). *Am. J. Physiol.*, 232 : R10-R17. (in Truchot 1981).
- DUSART J., 1963 - Contribution à l'étude de l'adaptation du *Tilapia* (Pisces Cichlidae) à la vie en milieu mal oxygéné. *Hydrobiologia*, 21 : 328-341.
- EDDY F.B., BAMFORD O.S. & MALOIJ G.M.O., 1980 - Sodium and chloride balance in the african catfish *Clarias mossambicus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 66 A : 637-641.
- FARBER J. & RAHN H., 1970 - Gas exchange between air and water and the ventilation pattern in the electric eel. *Resp. Physiol.*, 9 : 151-161. (in Singh et Hughes 1971).
- FARMER G.J. & BEAMISH F.W.H., 1969 - Oxygen consumption of *Tilapia nilotica* in relation to swimming speed and salinity. *J. Fish. Res. Bd., Can.*, 26 : 2807-2821.
- FISH G.R., 1956 - Some aspects of the respiration of six species of fish from Uganda. *J. Exp. Biol.*, 33 : 186-195.
- FRY F.E.J., 1971 - The effect of environmental factors on the physiology of fish. In *Fish Physiology*, volume VI (Eds. W.S. Hoar et D.J. Randall) pp. 1-98. Academic Press, Londres et New York.
- GALIS F. & SMIT H., 1979 - Hypoxia tolerance of two closely related *Haplochromis* species (Pisces Cichlidae) : *Haplochromis elegans* Trewavas, 1933 and *H. angustifrons* Boulenger, 1914. *Comp. Biochem., Physiol.*, 64 A : 137-139.
- GREANEY G.S. & POWERS D.A., 1978 - Allosteric modifiers of fish haemoglobins : In vitro

- and in vivo studies of the effect of the ambient oxygen and pH on erythrocyte ATP concentrations. *J. Exp. Zool.*, 203 : 339-349.
- GREEN J., 1977 - Haematology and habits in catfish of the genus *Synodontis*. *J. Zool.*, 182 : 39-50.
- HEISLER N., 1977 - Acid-base equilibrium in a facultative air-breathing fish (*Symbranchus marmoratus*) during water breathing and during air breathing. *Pflügers Arch.*, 368 (suppl.) : R19 (abstr.). (in Truchot, 1981).
- HOCHACHKA P.W., 1980 - *Living without oxygen. Closed and open systems in hypoxia tolerance*. Harvard University Press, Cambridge et Londres.
- HOCHACHKA P.W. & SOMERO G.N., 1971 - Biochemical adaptation to the environment. In *Fish Physiology*, volume VI (Eds. W.S. Hoar et D.J. Randall) pp. 100-156. Academic Press, Londres et New York.
- HOWELL B.J., 1970 - Acid-base balance in transition from water-breathing to air-breathing. *Fed. Proc. Fed. Am. Soc. Exp. Biol.*, 29 : 1130-1134.
- HUGHES G.M., 1964 - Fish respiratory homeostasis. Homeostasis and feedback mechanisms. *Symp. Soc. exp. Biol.*, 18 : 81-107.
- HUGHES G.M., 1969 - *Comparative, physiology of vertebrate respiration*. 3rd edition. Heinemann educational Books Ltd, Londres.
- HUGHES G.M., 1973 - Respiratory responses to hypoxia in fish. *Amer. Zool.*, 13 : 475-489.
- HUGHES G.M. & SINGH B.N. 1970 - Respiration in an air breathing fish, the climbing perch *Anabas testudineus* Bloch. I : Oxygen uptake and carbon dioxide release into air and water. *J. Exp. Biol.*, 53 : 265-280.
- HUGHES G.M. & SINGH B.N., 1971 - Gas exchange with air and water in an air breathing catfish, *Saccobranchnus* (= *Heteropneustes*) *fossilis*. *J. Exp. Biol.*, 55 : 667-682.
- JOB S.V., 1969 a - The respiratory metabolism of *Tilapia mossambica* (Teleostei). I. Effect of size, temperature and salinity. *Mar. Biol.*, 2 : 121-126.
- JOB S.V., 1969 b - The respiratory metabolism of *Tilapia mossambica* (Teleostei). II. The effect of size, temperature, salinity and partial pressure of oxygen. *Mar. Biol.*, 3 : 222-226.
- JOHANSEN K., 1970 - Air breathing in fishes. In *Fish Physiology* volume IV (Eds. W.S. Hoar et D.J. Randall) pp. 361-411. Academic Press, Londres et New York.
- JOHANSEN K., MANGUM C.P. & LYKKEBOE G., 1978 - Respiratory properties of blood of Amazon fishes. *Can. J. Zool.*, 56 : 898-906.
- JORDAN J., 1976 - The influence of body weight on gas exchange in the air breathing fish *Clarias batrachus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 53 A : 305-310.
- KRAMER D.L. & Mc CLURE M., 1982 - Aquatic surface respiration, a widespread adaptation to hypoxia in tropical freshwater fishes. *Environ. Biol. Fish.*, 7 : 47-55.
- KUTTY M.N., 1972 - Respiratory quotient and ammonia excretion in *Tilapia mossambica*. *Mar. Biol.*, 16 : 126-133.
- LENFANT C. & JOHANSEN K., 1968 - Respiration in the african lungfish *Protopterus aethiopicus*. I. Respiratory properties of blood and normal patterns of breathing and gas exchange. *J. Exp. Biol.*, 49 : 437-452.
- LYKKEBOE G. & JOHANSEN K., 1975 - Functional properties of hemoglobins in the teleost *Tilapia grahami*. *J. Comp. Physiol.*, 104 : 1-11.
- MIRONOVA N.V., 1975 - Oxygen uptake by *Tilapia mossambica* Peters. *Hydrobiological Journal*, 11 : 73-74.
- MOUSSA T.A., 1957 - Physiology of the accessory respiratory organs of the teleost *Clarias lazera* (C. & V.). *J. exp. Zool.*, 136 : 419-454.
- NASR EL DIEN AHMED & ABDEL MAGID A.M., 1968 - Oxygen consumption in *Tilapia nilotica*. *Hydrobiologia*, 33 : 513-521.
- NONNOTTE G., 1981 - Cutaneous respiration in six freshwater teleosts. *Comp. Biochem. Physiol.*, 70 A : 541-543.
- PETTIT M.J. & BEITINGER T.L., 1981 - Aerial respiration of the brachiopterigian fish, *Calamoichthys calabaricus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 68 A : 507-509.
- POWERS D.A., FYHN H.J., FYHN U.E.H., MARTIN J.P., GARLICK R.L. & WOOD S.C.,

- 1979 - A comparative study of the oxygen equilibria of blood from 40 genera of amazonian fishes. *Comp. Biochem. Physiol.*, 62 A : 67-85.
- RAHN H., 1966 - Aquatic gas exchange : theory. *Respiration Physiol.*, 1 : 1-12.
- RAHN H., RAHN K.B., HOWELL B.J., GANS C. & TENNEY S.M., 1971 - Air-breathing of the garfish (*Lepisosteus osseus*). *Resp. Physiol.*, 11 : 285-307. (in Truchot 1981).
- RANDALL D.J., FARRELL A.P. & HASWELL M.S., 1978a - Carbon dioxide excretion in the jeju, *Hoplerythrinus unitaeniatus*, a facultative air-breathing teleost. *Can. J. Zool.*, 55 : 970-973.
- RANDALL D.J., FARRELL A.P. & HASWELL M.S., 1978b - Carbon dioxide excretion in the pirarucu (*Arapaima gigas*), an obligate air breathing fish. *Can. J. Zool.*, 56 : 977-982.
- RUHLAND M.L., 1965 - Etude comparative de la consommation d'oxygène chez différentes espèces de poissons téléostéens. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 90 : 347-353.
- SACCA R. & BURGGREN W., 1982 - Oxygen uptake in air and water in the air breathing reedfish *Calamoichthys calabaricus* : role of skin, gills and lungs. *J. Exp. Biol.*, 97 : 179-186.
- SAXENA D.B., 1963 - A review on ecological studies and their importance in the physiology of air breathing fishes. *Ichthyologica*, 2 : 116-128.
- SINGH B.N. & HUGHES G.M., 1971 - Respiration of an air breathing catfish *Clarias batrachus* (Linn.). *J. Exp. Biol.*, 55 : 421-434.
- SMIT G.L. & HATTINGH J., 1981 - The effect of hypoxia on haemoglobins and ATP level in three freshwater fish species. *Comp. Biochem. Physiol.*, 68 A : 519-521.
- Don STEVENS E. & HOLETON G.F., 1978 - The partitioning of oxygen uptake from air and water by erythrinids. *Can. J. Zool.*, 56 : 965-969.
- TRUCHOT J.P., 1981 - L'équilibre acido-basique extracellulaire et sa régulation dans les divers groupes animaux. *J. Physiol., Paris*, 77 : 529-580.
- ULTSCH G. & GROS G., 1979 - Mucus as a diffusion barrier to oxygen : possible role in O₂ uptake at low pH in carp (*Cyprinus carpio*) gills. *Comp. Biochem. Physiol.*, 62 A : 685-689.
- WEBER R.E., JOHANSEN K., LYKKEBOE G. & MALOIJ G.M.O., 1977 - Oxygen-binding properties of haemoglobins from estivating and active african lungfish. *J. Exp. Biol.*, 199 : 85-96.
- WINBERG G.G., 1960 - Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Fish. Res. Bd. Can., Trans. Series n° 194* : 240 pp..
- WOOD S.C., WEBER R.E. & DAVIS B.J., 1979 - Effects of air-breathing on acid-base balance in the catfish, *Hypostomus sp.*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 62 A : 185-187.

Chapitre 7

PHYSIOLOGIE DE LA NUTRITION

PHYSIOLOGY OF NUTRITION

Y. Moreau

Plusieurs revues générales concernant les aspects anatomiques et physiologiques de la digestion chez les poissons ont été publiées. Nous citerons notamment celles de Creac'h (1963), Fänge & Grove (1979), Pérès (1981) et Léger (1981) pour les enzymes, Al Hussaini & Kholy (1953) pour l'anatomie fonctionnelle, Kapoor *et al.* (1975) pour l'anatomie et la physiologie de la digestion. Nous nous limiterons donc ici à une revue des différentes connaissances acquises chez les espèces d'eau douce africaines sur les mécanismes chimiques de la digestion ainsi que sur la consommation et la digestibilité des aliments.

1 - DIGESTION :

Les aliments sont essentiellement composés de matière organique. Celle-ci est constituée de trois groupes majeurs : les protéines, les glucides et les lipides. Ce sont dans la plupart des cas de grosses molécules qui ne peuvent être absorbées telles quelles par l'épithélium digestif. Elles doivent d'abord être scindées en molécules plus petites pouvant être absorbées et entrer dans le métabolisme. Ce sont les processus de digestion qui réalisent cette fragmentation à l'aide des enzymes dans le tractus digestif.

Le morcellement est assuré par l'hydrolyse des liaisons peptidiques pour les protéines, osidiques pour les glucides et esters pour les lipides. L'enzyme agit comme catalyseur spécifique d'une réaction chimique. La mesure la plus importante pour un enzyme est son activité, exprimée en quantité de substrat transformé ou de produit obtenu, par unité de temps. Différents facteurs influencent cette activité comme la nature du substrat, la température ou le pH de la solution. La plupart des enzymes maintiennent leur plus grande activité dans un intervalle de pH restreint, appelé le pH optimal de l'enzyme (fig. 1). Le pH optimal pour un enzyme donné n'est pas nécessairement identique pour tous les substrats sur lequel il agit. L'action des enzymes peut aussi être favorisée par un traitement mécanique ou acide de l'aliment.

1.1 - Sécrétion acide gastrique. Absente chez les poissons sans estomac, une sécrétion acide a pu être mise en évidence chez la plupart des poissons munis d'un estomac (Fänge & Grove, 1979). Elle serait en relation avec l'absorption de nourriture. C'est ainsi que chez *Oreochromis niloticus* le pH stomacal est neutre quand l'estomac est vide et la sécrétion acide débute avec les premières prises de nourriture (Moriarty, 1973). Le pH minimal de l'estomac (1,5) est atteint quelques heures après le début de l'ingestion. Le même phénomène a été mis en évidence chez *Tilapia rendalli* (Caulton, 1976). Moriarty (1973) montre toutefois qu'un stress (manipulation du poisson par exemple) peut bloquer la sécrétion d'acide gastrique. Fish (1960) avait retenu cette hypothèse pour expliquer les variations de pH stomacal qu'il observait chez *Oreochromis mossambicus*. Les valeurs minimales du pH stomacal observées chez certaines espèces africai-

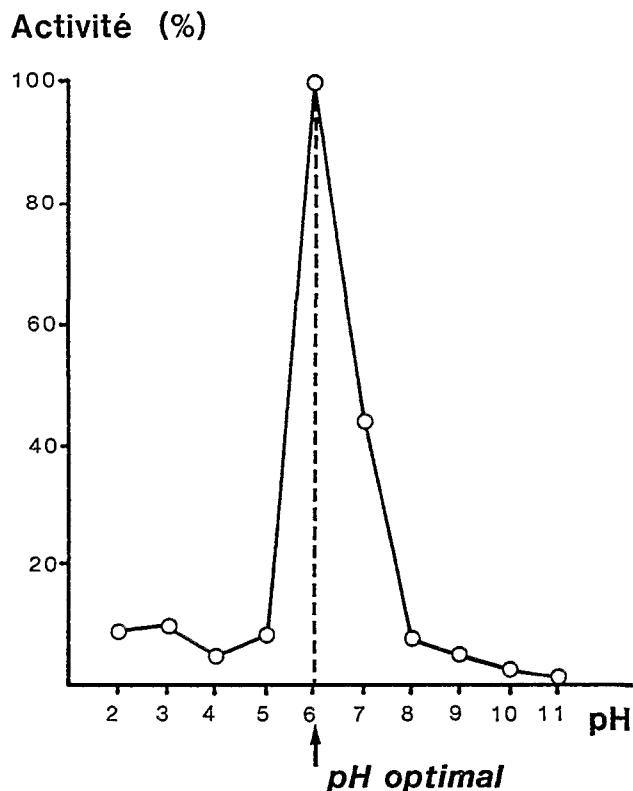


Fig. 1 : Activité d'un enzyme en fonction du pH. Exemple : la protéase de l'intestin antérieur chez *Clarias mossambicus*. (d'après COCKSON & BOURN, 1973).

nes sont indiquées dans le tableau 1. Fish (1960) recherchant une enzyme activant la lyse de la paroi cellulaire des algues bleues, riches en pectine, a observé une activation par le jus gastrique de la réaction transformant la pectine en acide pectique. N'ayant pu attribuer cette activation à une enzyme spécifique, il émettait l'hypothèse d'une influence de l'activité stomacale. Ce rôle prépondérant du faible pH stomacal dans la lyse de la paroi cellulaire des algues et des macrophytes a été mis en évidence par la suite par Moriarty (1973) et Caulton (1976).

Tableau 1. Valeurs minimales des pH stomacaux chez les poissons d'eau douce africains.

Espèces	pH	Auteurs
<i>Oreochromis niloticus</i>	1,5	Moriarty D. (1973)
<i>Tilapia rendalli</i>	1,5	Caulton (1976)
<i>Tilapia guineensis</i>	<2,0	Payne (1978)
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	2,0	"
<i>Oreochromis mossambicus</i>	2,0	Fish (1960)
<i>Oreochromis mossambicus</i>	1,5	Bowen (1981)

1.2 - Digestion des protéines. Plusieurs enzymes participent à la digestion des protéines (Fig. 2) : - la pepsine, la trypsine et la chymotrypsine. Ce sont des endopeptidases hydrolysant les liaisons peptidiques spécifiques à l'intérieur des molécules protéiques. Elles coupent les chaînes protéiques en molécules plus petites, les peptides.

- les carboxypeptidases, les aminopeptidases et les dipeptidases qui sont des exopeptidases hydrolysant les liaisons peptidiques terminales et libérant les acides aminés.

1.2.1 - Pepsine. C'est une protéase active en milieu acide; selon Buchs (1954 in Creac'h, 1963), une activité pepsique se manifeste pour les $\text{pH} \leq 2,5$. La pepsine est sécrétée par les cellules stomacales sous forme d'un pepsinogène inactif. La conversion du pepsinogène en pepsine active est activée par la pepsine elle-même dans un environnement acide (Weil, 1979).

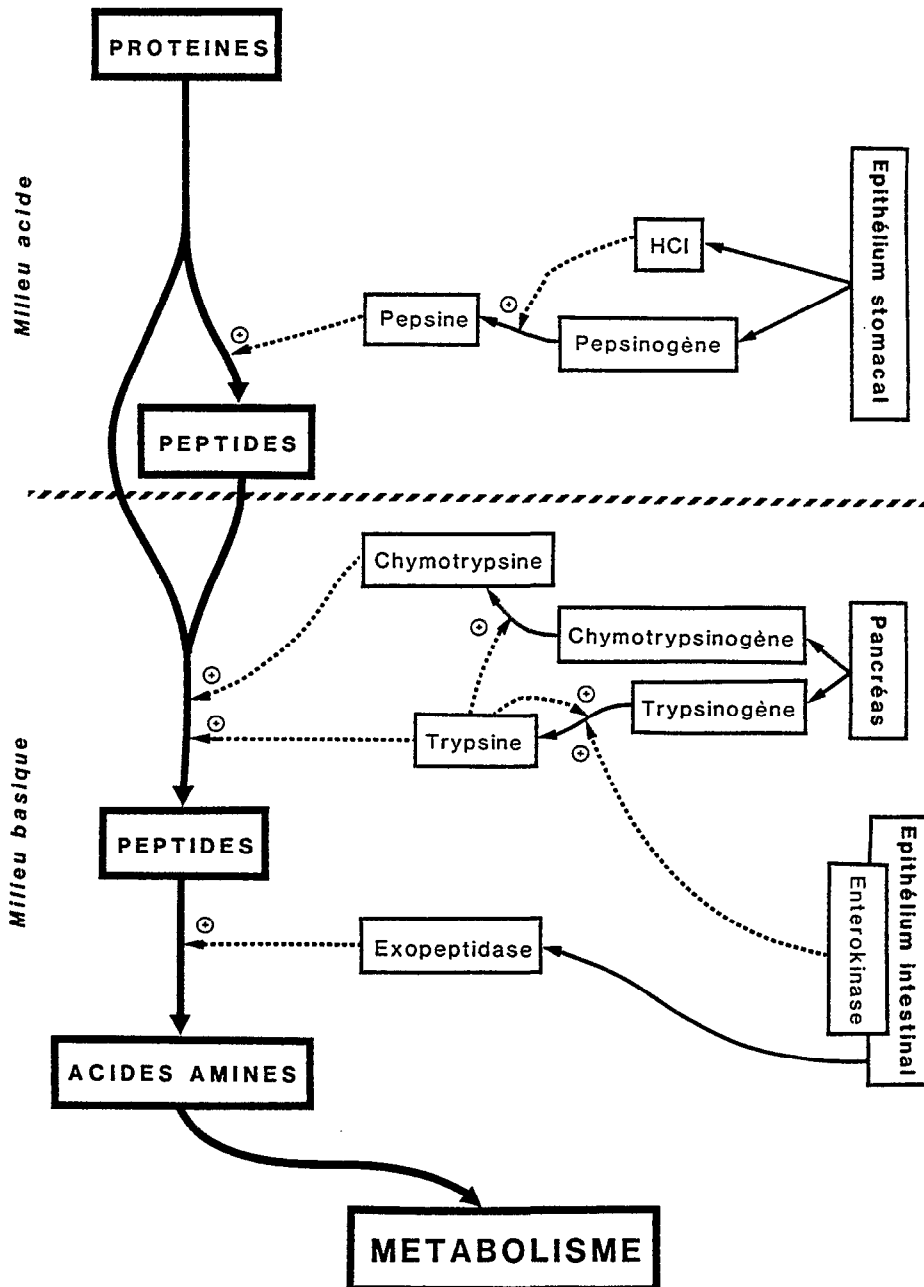


Fig. 2 : Schéma des mécanismes de digestion des protéines.

Al Hussaini & Kholy (1953) ont mis en évidence l'existence d'une protéase chez *O. niloticus* et *Clarias lazera*. Plus active chez *Sarotherodon* que chez *Clarias*, elle est répartie tout le long du tube digestif, avec une concentration maximale dans l'estomac. Une protéine active existe également dans l'estomac de *O. mossambicus*. Moitra & Das (1967) et Fish (1960) indiquent un pH optimal de 2,0 pour la protéase acide responsable de la plus forte activité protéolytique stomacale. Pour la même espèce, Nagase (1964) donne un pH optimal de 2,8 pour la protéase de l'estomac. Cockson & Bourne (1972) ont montré l'existence d'une activité protéasique avec un pH optimal de 4,0 dans l'estomac de *Clarias mossambicus*, qu'ils attribuent à une pepsine. Par contre, ces auteurs n'ont pas observé d'activité protéasique dans l'estomac de *Oreochromis shiranus chilwae*, mais une activité «pepsique» (pH optimum 4 à 5) dans l'intestin antérieur. Pour ces derniers enzymes, dont le pH optimal n'est pas inférieur ou égal à 2,5, Creach' (1963) parle de cathepsine. Il n'y aurait pas d'activité pepsique dans le jus gastrique de *O. niloticus* (Moriarty, 1973), mais il existerait un pepsinogène dans la paroi stomacale (pH opt. : 2,1).

1.2.2 - Trypsine et chymotrypsine. Ce sont des protéines actives en milieu alcalin. Chez les vertébrés supérieurs, ces enzymes sont secrétées par le pancréas sous forme de zymogènes inactifs. Le trypsinogène est activé en trypsinase par autocatalyse ou par une protéase produite par la muqueuse intestinale, l'entérokinase. La trypsinase active le chymotrypsinogène en le transformant en chymotrypsine (Weil, 1979). La localisation exacte de la source de trypsinase chez les poissons reste incertaine, en raison de la difficulté d'isoler le pancréas chez certaines espèces.

Une activité protéasique a été observée dans l'intestin de *O. mossambicus* (Fish, 1960; Moitra & Das, 1967). Cette protéase a un pH optimal de 8,0 à 8,2 (Nagase, 1964), alors qu'une protéase avec un pH optimal de 10,0 a été observée dans les extraits de l'intestin de *O. shiranus chilwae*, (Cockson & Bourne 1972). Une activité trypsinique et chymotrypsinique est aussi signalée dans l'intestin de *O. niloticus* (Moriarty, 1973). La trypsinase est présente dans le jus intestinal alors qu'elle est absente de la muqueuse intestinale. D'autre part, les extraits de pancréas et d'hépto-pancréas sont activés par l'enterokinase du duodenum ou une entérokinase mammalienne (Keddis, 1956). Un trypsinogène et un chymotrypsinogène peu actifs ont été mis en évidence dans le pancréas de *Protopterus aethiopicus* (Reeck *et al.*, 1970) ainsi qu'un inhibiteur de la trypsinase. L'autoactivation du trypsinogène isolé est favorisée par le CaCl₂ et inhibé par l'urée (Reeck & Neurath, 1972). Chez *Barbus paludinosus* dépourvu d'estomac. Cockson & Bourne (1973) ont observé deux protéases dans la partie postérieure du tube digestif. La première a un pH optimal de 6,0 similaire à celui de l'enzyme rencontré dans la partie antérieure du tube digestif. La seconde a un pH optimal compris entre 7,0 et 8,0. Ces auteurs soulignent que s'il est courant d'appeler «trypsinase» un enzyme protéolytique avec un pH optimal compris entre 7,0 et 8,0, il faut se rappeler que d'autres enzymes, comme les di- et tripeptidases, largement répandues dans le règne animal, ont un pH optimal de cet ordre.

1.2.3 - Autres protéases. Chez *O. niloticus*, une dipeptidase a pu être mise en évidence dans les extraits de muqueuse intestinale (Keddis, 1956) alors que la carboxypeptidase serait absente de l'intestin (Moriarty, 1973). Des peptidases ont pu être signalées dans l'estomac et l'intestin de *O. mossambicus* (Moitra & Das, 1967) et de *O. shiranus chilwae* (Cockson & Bourne, 1972), mais il n'existe qu'une faible activité peptidase chez *Clarias mossambicus*, (Cockson & Bourne, 1972).

1.3 - Digestion des glucides. Seuls les oses passent facilement au travers des membranes cellulaires des organismes vivants. Les glucides les plus courants dans les aliments sont des diholosides et des polyholosides qui doivent être hydrolysés (Fig. 3). Parmi les polyholosides on retient surtout l'amidon, le glycogène et la cellulose. L'amidon et le glycogène sont hydrolysés par les amylases en un diholoside, le maltose. Sous l'action de la maltase, le maltose est coupé en glucose. L'hydrolyse de la cellulose est assurée par la cellulase. L'activité cellulosique du fluide digestif est généralement attribuée à des microorganismes présents dans l'intestin (Weil, 1979; Schmidt Nielsen, 1979). D'autres polyholosides peuvent être présents dans les aliments des poissons, comme la chitine des arthropodes ou la laminarine des algues.

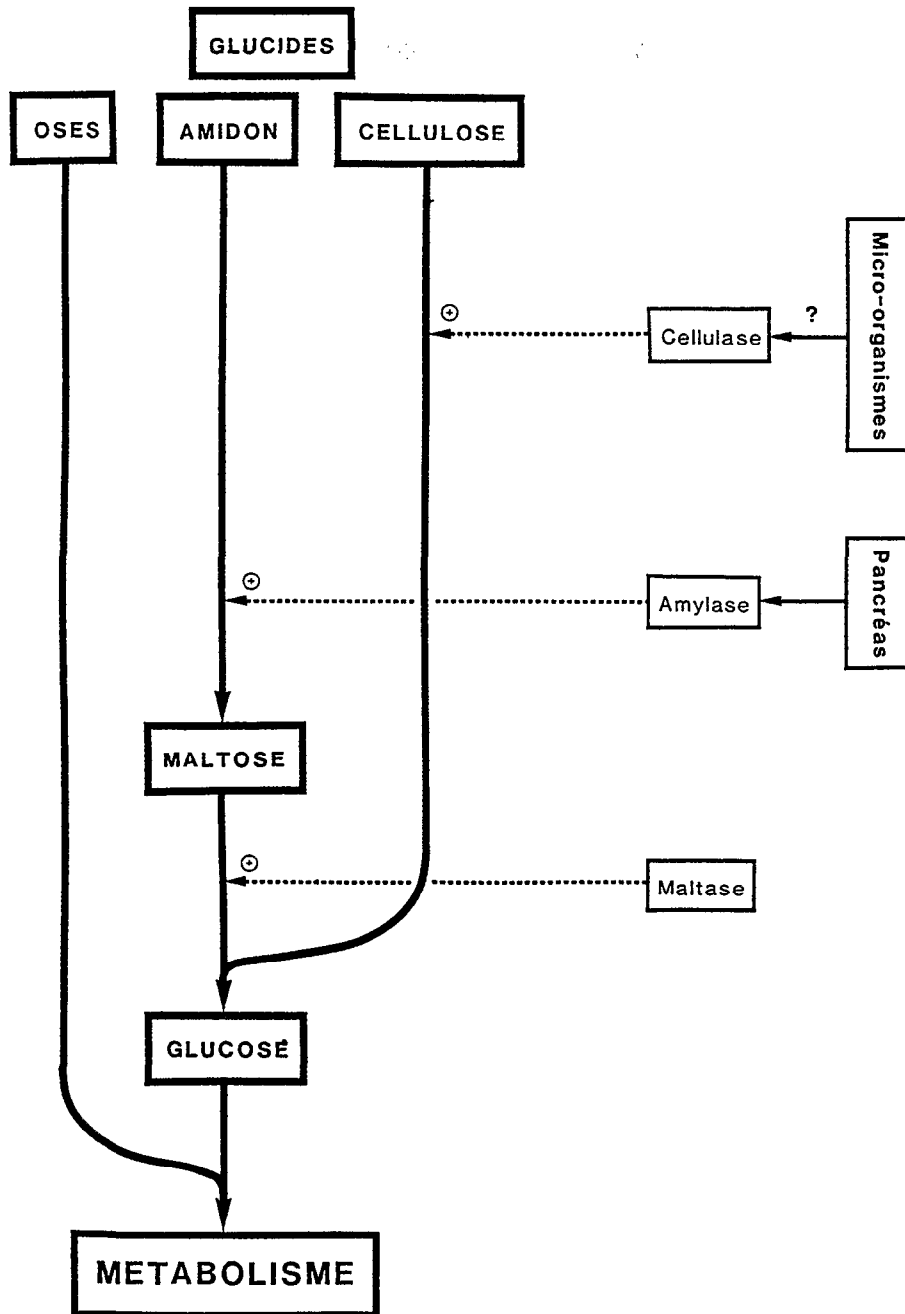


Fig. 3 : Schéma des mécanismes de digestion de quelques glucides.

La carbohydrase la plus souvent signalée chez les poissons est l'amylase. Al Hussaini & Kholy (1953) notent la présence d'une amylase chez *O. niloticus* et chez *Clarias lazera*. L'activité amylolytique est plus forte chez *Oreochromis* que chez *Clarias* et elle augmente en allant vers l'anus. L'amylase a été mise en évidence sur l'ensemble du tube digestif et même la cavité buccale chez *O. mossambicus* (Fish, 1960; Nagase, 1964; Moitra & Das, 1967) et, chez *Clarias mossambicus* et *O. shiranus chilwae* (Cockson & Bourne, 1972). Chez *O. shiranus chilwae*, l'activité

est deux fois plus forte au niveau de l'intestin qu'au niveau de l'estomac. Le pH optimal est 8,0 pour l'enzyme provenant du jus gastrique, alors que pour l'intestin l'activité semble beaucoup plus stable par rapport au pH, et le maximum s'étale entre 7 et 11. Chez un poisson sans estomac (*Barbus paludinosus*) Cockson & Bourne (1973) ont mis en évidence une amylase avec un pH optimal alcalin (8,0 à 9,0). Pour ces auteurs, cette activité amylolytique est probablement due à une amylase. Les valeurs des pH optimaux de l'amylase pour les autres espèces sont mentionnées dans le tableau 2. Keddis (1956) a recherché plus précisément l'origine de l'amylase chez *O. niloticus*. Il existe une très forte activité dans le jus intestinal et l'extrait pancréatique, alors que pour la muqueuse intestinale, l'activité amylolytique est très réduite. Moriarty (1973) ne trouve pas d'activité amylolytique dans le jus gastrique de *O. niloticus* ajusté à pH 7,0, mais l'amylase est présente dans le jus intestinal et l'extrait de pancréas. Yamane (1973) recherche plus finement la localisation de l'amylase chez *O. mossambicus* et trouve une activité limitée au tissu pancréatique, à la surface luminale et au lumen de l'intestin.

Tableau 2. pH optimal de l'activité amylolytique chez différentes espèces de téléostéens d'eau douce africains.

Espèces	pH	Auteurs
<i>Clarias mossambicus</i>	10,0	Cockson et Bourne (1972)
<i>Oreochromis shiranus</i>		
<i>chilwae</i>		
- estomac	8,0	"
- intestin	7 - 11	"
<i>Oreochromis niloticus</i>	6,2	Keddis (1956)
	7,0 à 8,0	Moriarty D (1973)
<i>Oreochromis mossambicus</i>	6,0	Fish (1960)
	6,7	Nagase (1964)
<i>Barbus paludinosus</i>	8,0 à 9,0	Cockson et Bourne (1973)

D'autres carbohydrases ont été recherchées chez les poissons. La maltase a été observée chez *O. niloticus* (Keddis, 1956) et l'invertase hydrolysant la saccharose chez *O. mossambicus* (Moi-tra & Das, 1967). Bien que rencontrée chez d'autres poissons (Stickney & Shumway, 1974; Niederholzer & Hofer 1979), la cellulase n'a pu être mise en évidence dans le jus intestinal de *O. niloticus* (Moriarty, 1973) ou de *O. mossambicus* (Fish, 1960). Le traitement du poisson à la streptomycine entraîne une perte de l'activité cellulastique (Stickney & Shumway, 1974). Cette activité semble donc liée à la présence de microorganismes. Chez *Oreochromis macrochir* et d'autres poissons africains, une laminarinase d'origine non bactérienne sécrétée par la muqueuse intestinale a été mise en évidence (Piavaux & Dandrifosse, 1972; Piavaux, 1977). Piavaux (1972) indique comme zone optimale pour cet enzyme les pH compris entre 4,9 et 5,3 avec un maximum à 5,1. Micha *et al.* (1973) ont recherché chez différents poissons la présence de chitinase. L'enzyme a été rencontrée chez *O. macrochir*, alors qu'elle est absente chez *Polypterus ornatipinnis*.

1.4 - Digestion des lipides. L'absorption des lipides dépend non seulement de la présence d'enzymes lipolytiques, mais aussi de leur degré d'émulsification dans l'intestin. Les agents émulsionnants naturels sont les sels biliaires. Ils agissent aussi au niveau de la digestion en favorisant l'action de la lipase pancréatique. Cette lipase hydrolyse les liaisons esters des glycérides séparant le glycérol des acides gras (fig. 4). Les autres composés lipidiques sont hydrolysés par des enzymes spécifiques. L'émulsion seule des lipides peut permettre leur absorption (Weil, 1979; Schmidt Nielsen, 1979).

Les résultats obtenus chez les poissons africains sont assez contradictoires. Chez *O. niloticus*, par exemple, Al Hussaini & Kholly (1953) ont mis en évidence une lipase qui serait présente dans tout le tube digestif. Ces résultats n'ont pas été confirmés par Keddis (1956) qui n'a pas observé d'activité lipolytique dans le tube digestif, mais seulement une estérase agissant sur

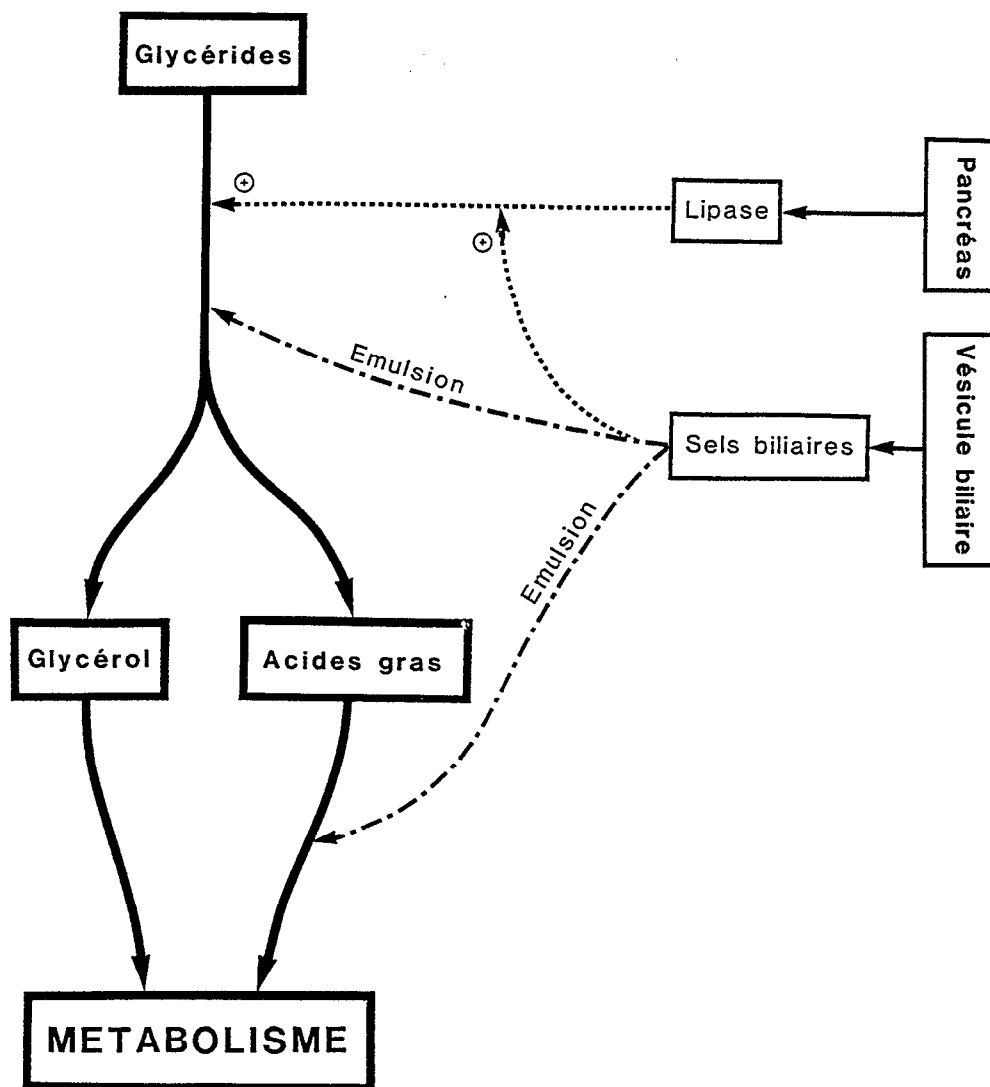


Fig. 4 : Schéma des mécanismes de digestion des glycérides.

l'acétate d'éthyle dans l'hépto-pancréas. Moriarty (1973) n'a rencontré aucune activité lipase ou estérase dans le fluide intestinal ou le tissu pancréatique. De même, chez *O. mossambicus*, Moitra & Das (1967) notent l'existence d'une lipase avec une activité plus forte dans l'intestin, alors que Nagase (1964) trouve une activité lipasique plus forte dans l'estomac et allant en diminuant vers l'anus, avec un pH optimal de 7,15.

1.5 - Relation entre activité enzymatique et régime alimentaire. Chez les poissons carnivores, les enzymes protéolytiques sont en général plus abondants que les enzymes amylolytiques. On observe l'inverse chez les poissons herbivores, où la différence est encore plus nette (Creac'h 1963; Hofer & Schiemer 1981). Fish (1960) qui a comparé les activités enzymatiques de *O. mossambicus* (principalement herbivore) et de la perche *Perca fluviatilis* (carnivore) ne trouve pas de différence sensible de l'activité des protéases si ce n'est la présence d'une activité tryptique élevée dans l'intestin postérieur de la perche. La différence est plus sensible pour l'amylase présente seulement en faible quantité chez la perche. Cockson et Bourne (1972) ont trouvé

une activité amylolique plus importante chez *O. shiranus chilwae* (herbivore) que chez *Clarias mossambicus* (omnivore avec une prédominance piscivore) alors que la différence entre protéase est moins marquée. Micha *et al.* (1973) n'ont pas trouvé de corrélation stricte entre la présence et l'activité de la chitinase et le régime alimentaire du poisson, alors que c'est le cas pour les vertébrés supérieurs.

2 - RYTHME D'ALIMENTATION ET CONSOMMATION JOURNALIERE

2.1 - Rythme d'alimentation et vitesse de transit de l'aliment. L'étude de la consommation des poissons nécessite la connaissance du rythme de nutrition et de la vitesse de transit de l'aliment dans le tube digestif (Kapoor *et al.*, 1975). Le rythme de nutrition peut être diurne ou nocturne, comme le montrent les exemples de la figure 5 qui comparent les courbes de réplétion des estomacs en fonction de l'heure de la journée chez cinq espèces africaines. Caulton (1976)

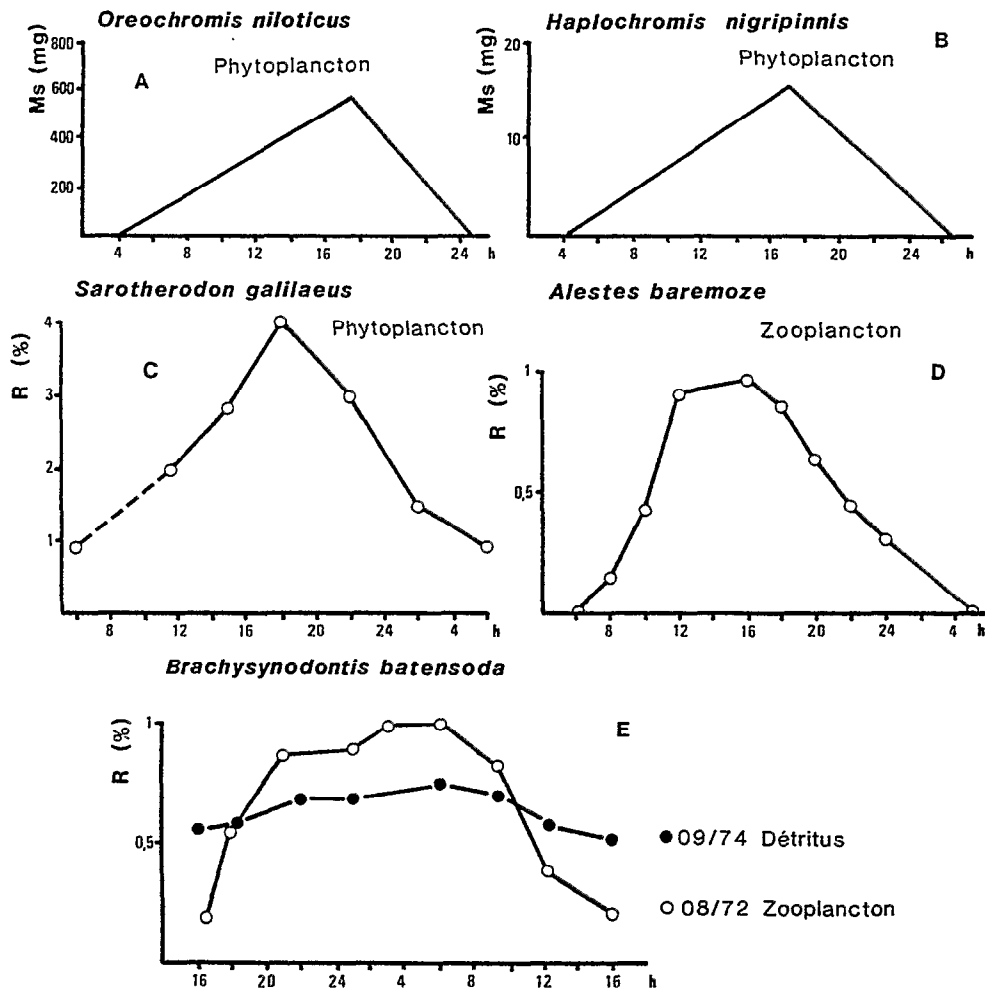


Fig. 5 : Courbe de réplétion des estomacs en fonction de l'heure de la journée, chez cinq espèces africaines. Pour les deux premières espèces (A et B, d'après MORIARTY & MORIARTY, 1973), la réplétion de l'estomac est illustrée par la masse sèche, Ms, du contenu stomacal. Pour les trois dernières (C et D, d'après LAUZANNE, 1977; et E, d'après IM BUN HORT, 1977), l'ordonnée représente le coefficient de réplétion, R%, de l'estomac, égal au rapport entre la masse du contenu stomacal et la masse du poisson.

a également observé que *Tilapia rendalli* se nourrit de macrophytes durant le jour. Le rythme de nutrition ne semble pas lié au régime alimentaire du poisson. Par contre, les maximums de réplétion chez *Sarotherodon galilaeus* et *Alestes baremoze* sont en relation avec la température de l'eau (Lauzanne, 1977). Cette relation est positive pour *S. galilaeus* et négative pour *A. baremoze* (Fig. 8).

La vitesse de transit de l'aliment dans le tube digestif peut être estimée par différents paramètres, comme la vitesse de transit stomacal V_{is} , quantité de substance passant de l'estomac vers l'intestin par unité de temps, ou le temps de passage dans l'intestin, égal au temps séparant l'ingestion et l'arrivée à l'anus de l'aliment. Plusieurs méthodes permettent de déterminer ces paramètres (Windell, 1978). La vitesse de transit stomacal a été estimée par deux méthodes chez les poissons africains. Moriarty & Moriarty (1973) estiment la vitesse de transit stomacal à partir des courbes de réplétions journalières de l'estomac et de l'intestin chez *O. niloticus* et *Haplochromis nigripinnis*. Ils observent que la vitesse de réplétion de l'intestin pendant la prise de nourriture est supérieure à la vitesse d'évacuation de l'estomac après l'alimentation. Quand le poisson se nourrit, l'aliment nouvellement ingéré transite plus rapidement dans l'estomac et n'est donc que partiellement altéré par celui-ci (Moriarty 1973). Chez *S. galilaeus*, la vitesse de transit stomacal a été calculée à partir de lots de poissons pêchés à différents moments de la journée et placés dans des bacs sans nourriture (Lauzanne, 1977). L'auteur n'observe pas de relation entre l'état de réplétion initial de l'estomac et la vitesse de transit stomacal. Il compare la valeur de cette dernière à la phase descendante de la courbe de réplétion (Fig. 5). Il en déduit que *S. galilaeus* continue de s'alimenter après que l'estomac ait atteint son état de réplétion maximal. Ce raisonnement a été appliqué aux courbes de réplétions de *Brachysynodontis batensoda*. Pour Im Bun Hort (1977), l'aplatissement de la courbe en 1974 (Fig. 5) correspond à un allongement de la phase de nutrition par rapport à 1972. Ce phénomène serait associé à un changement de régime alimentaire : zooplanctonophage en 1972, l'espèce devient détrito-phage en 1974 avec la baisse des eaux du lac Tchad. Le tableau 3 rassemble les vitesses de transit stomacal et les temps de passage dans l'intestin calculés chez différentes espèces africaines.

Tableau 3. Temps de passage T_p et vitesse de transit stomacal V_{is} de quelques poissons d'eau douce africains. La 6^e colonne indique la durée du jeûne forcé s'il a lieu lors de l'expérience. Les valeurs de V_{is} (exprimées en % h⁻¹) entre parenthèses, sont recalculées.

Espèce	T_p (heures)	V_{is}	Masse des poissons (en g)	T°	Jeûne (heures)	Alimentation	Milieu	Auteurs
<i>Oreochromis niloticus</i>	12	6,3 à 250 mg.h ⁻¹ (0,056 à 0,122% h ⁻¹)	74 à 225			Phytoplancton	Lac George	Moriarty et Moriarty, 1973
<i>Oreochromis niloticus</i> x <i>O. aureus</i> (Hybride)	4,9 à 9,7	1,1 à 3,1 mg.h ⁻¹	12 à 48	20° à 30°C	48	Artificielle	Laboratoire	Ross et Jauncey, 1981
<i>Sarotherodon galilaeus</i>		0,061 à 0,254% h ⁻¹	200 à 700	19,5 à 30,4°C		Phytoplancton	Lac Tchad	Lauzanne, 1977
<i>Tilapia rendalli</i>	5		70 à 100	28°C		Macrophyte	Laboratoire	Caulton, 1976
<i>Tilapia zillii</i>	6		m = 60,2	24°C		Macrophyte	Laboratoire	Buddington, 1979
<i>Haplochromis nigripinnis</i>	10	3,67 à 4,2 mg.h ⁻¹ (0,075 à 0,155% h ⁻¹)	2,9 à 5,6			Phytoplancton	Lac George	Moriarty et Moriarty, 1973
<i>Barbus liberiensis</i>	2,4				0 à 24	Macrophyte	Laboratoire	Payne, 1975
<i>Alestes baremoze</i>	4 à 6	0,069 à 0,132% h ⁻¹	50 - 140	19,6° à 30,6°C		Zooplancton	Lac Tchad	Lauzanne, 1977
<i>Brachysynodontis batensoda</i>		0,071% h ⁻¹ 0,022 à 0,101% h ⁻¹	m = 70 m = 71 à 75	26°5C 17,5 à 31°C		Zooplancton Detritus	Lac Tchad	Im, 1967

Plusieurs méthodes de mesure du temps de passage ont été utilisées. Les unes conservent le rythme naturel d'alimentation du poisson en utilisant un aliment marqué naturel ou non (Caulton, 1976; Buddington, 1979). Les autres suivent l'évolution du bol alimentaire après un jeûne forcé du poisson (Payne, 1978; Ross & Jauncey 1981). Quelques auteurs ont étudié la relation entre la vitesse de transit stomacal et la température. Celle-ci est négative chez l'hybride *O. niloticus* et *O. aureus* (Ross & Jauncey, 1981) et chez *A. baremoze* (Lauzanne, 1977), alors qu'elle est positive chez *S. galilaeus* (Lauzanne 1977).

2.2 - Consommation journalière. Chez *S. galilaeus* et *A. baremoze*, Lauzanne (1977) a calculé la ration journalière R_j égale au rapport du poids de nourriture consommé par jour sur le poids du poisson. Pour *S. galilaeus*, la ration journalière est fonction de la température et présente des variations saisonnières : $\log R_j = 3.334 \log T - 9.609$ avec R_j la ration journalière en $\% \cdot j^{-1}$, et T la température en $^{\circ}C$. Chez *A. baremoze*, la relation entre R_j et T est inverse (Fig. 6).

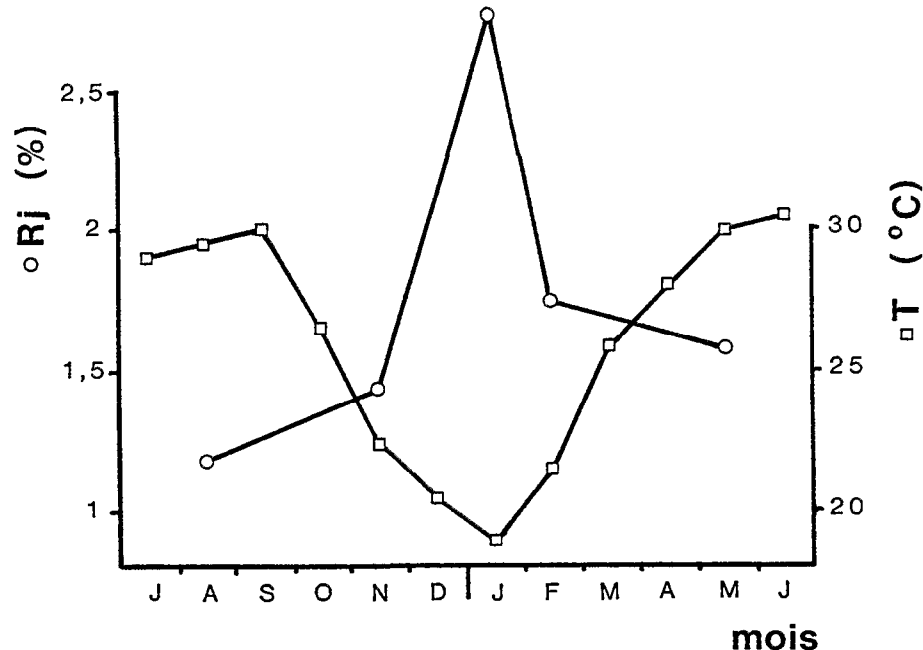


Fig. 6 : Evolution de la ration journalière (R_j) chez *Alestes baremoze*, et de la température au long de l'année (d'après LAUZANNE, 1977).

Chez *O. niloticus* et *H. nigripinnis*, Moriarty & Moriarty (1973) ont mis en évidence une relation linéaire entre la consommation journalière et la masse du poisson. Cette relation est décrite par les équations :

$$O. niloticus, C_j = 271 + 13.3 B$$

$$H. nigripinnis, C_j = -29.6 + 21.9 B$$

où C_j est la masse sèche de phytoplancton ingérée par jour, et B la masse fraîche du poisson. Caulton (1978) a étudié au laboratoire la consommation de *Ceratophyllum demersum* par *Tilapia rendalli* nourri *ad-libitum* pendant 12 h, ce qui correspond à la durée de la phase active de nutrition de l'espèce. Pour toutes les températures expérimentales, il a obtenu une relation linéaire entre le poids d'aliment ingéré et le poids du poisson. Il en déduit une courbe de consommation en fonction de la température (Fig. 7). La consommation croît jusqu'à $30^{\circ}C$. Entre 30 et $34^{\circ}C$ la température ne semble plus avoir beaucoup d'influence sur la consommation et au-delà de $34^{\circ}C$, elle diminue rapidement, les poissons acclimatés à $38^{\circ}C$ se nourrissant rarement.

3 - ABSORPTION ET CONVERSION DE LA NOURRITURE

L'aliment ingéré est en partie absorbé par l'épithélium digestif et utilisé par l'organisme. Le bilan énergétique est défini par l'équation :

$$C = F + U + \Delta B + R$$

où C est l'énergie contenue dans la nourriture consommée, F la valeur énergétique des faeces, U la valeur énergétique des produits de l'excrétion dans les urines, par les branchies et par la peau, ΔB la variation de la valeur énergétique du corps du poisson (croissance, reproduction) et R l'énergie consommée par le métabolisme. Les termes de cette équation sont exprimés en

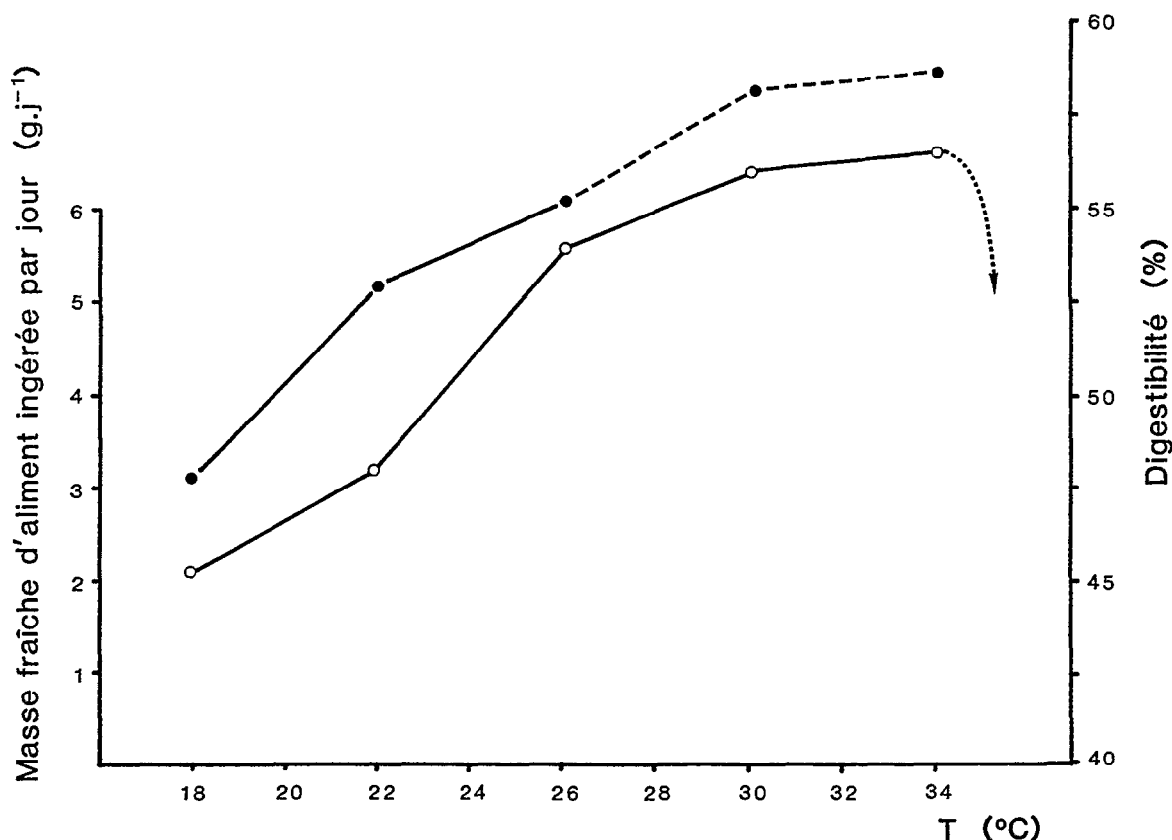


Fig. 7 : Effet de la température sur la consommation journalière et la digestibilité d'un macrophyte *Ceratophyllum demersum*, chez *Tilapia rendalli* nourri *ad libitum* (d'après CAULTON, 1978).

unités d'énergie, calories ou joules. Le pourcentage d'aliment digéré et absorbé par le tube digestif est égal à la digestibilité D, définie également par l'équation (Kapoor *et al*, 1975) :

$$D = (C - F)/C \times 100.$$

Elle peut être calculée pour un composant (*e.g.* protéines, lipides, etc.), un élément (*e.g.* carbone, azote, etc.) ou l'équivalent calorique de l'aliment.

Utilisant des algues marquées au ¹⁴C, Moriarty & Moriarty (1973) ont mesuré la digestibilité du carbone chez *O. niloticus* et *H. nigripinnis* (Tabl. 4). Celle-ci est fonction de l'aliment chez *O. niloticus*. Elle est minimale (49 %) avec *Chlorella*, une algue verte, et maximale (79 %) avec *Nitzschia*, une diatomée. La digestibilité est également fonction de l'heure de la prise de l'aliment. En effet, chez un poisson nourri avec un aliment marqué "*Microcystis*" en début et en

Tableau 4. Coefficient de digestion moyens D du carbone d'algues ingérées en fin de phase de nutrition chez *Oreochromis niloticus* et *Haplochromis nigripinnis* (d'après Moriarty & Moriarty 1973). Les nombres entre parenthèses correspondent aux nombres d'observations.

Algues	Coefficient de digestion (%)	
	chez <i>O. niloticus</i>	chez <i>H. nigripinnis</i>
<i>Microcystis</i>	70 (6)	71 (7)
<i>Anabaena</i>	75 (4)	-
<i>Nitzschia</i>	79 (2)	-
<i>Chlorella</i>	49 (3)	-

fin de la période de nutrition, le pourcentage est égal à 43 % pour la première ingestion et à 68 % pour la seconde. Moriarty et Moriarty attribuent cette variation au fait que le pH stomacal n'est pas assez bas, lors de la première ingestion, pour altérer correctement l'aliment et permettre sa digestion. Il y a en effet une augmentation sensible de la digestion de l'algue bleue *Microcystis* par les carbohydrases intestinales de *O. niloticus*, après un traitement à un pH de 1,4 (Moriarty, 1973) (Fig. 8). Ces résultats ont permis de démontrer qu'il était possible pour *O. niloticus* et *H. nigripinnis* de s'alimenter avec des algues bleues, alors que ce n'est pas le cas pour *Sarotherodon esculentus* (Fish, 1951) ou *O. shiranus chilwae* (Kirk, 1970 in Furse et al., 1979). Le rôle essentiel de l'acidité stomacale sur la digestibilité de l'aliment est souligné également par Bowen (1981) pour *O. mossambicus*. La digestibilité de l'aliment peut aussi être améliorée par le traitement mécanique chez des poissons se nourrissant de macrophytes, tel que *Tilapia zillii* (Buddington, 1979) et *T. rendalli* (Caulton, 1976).

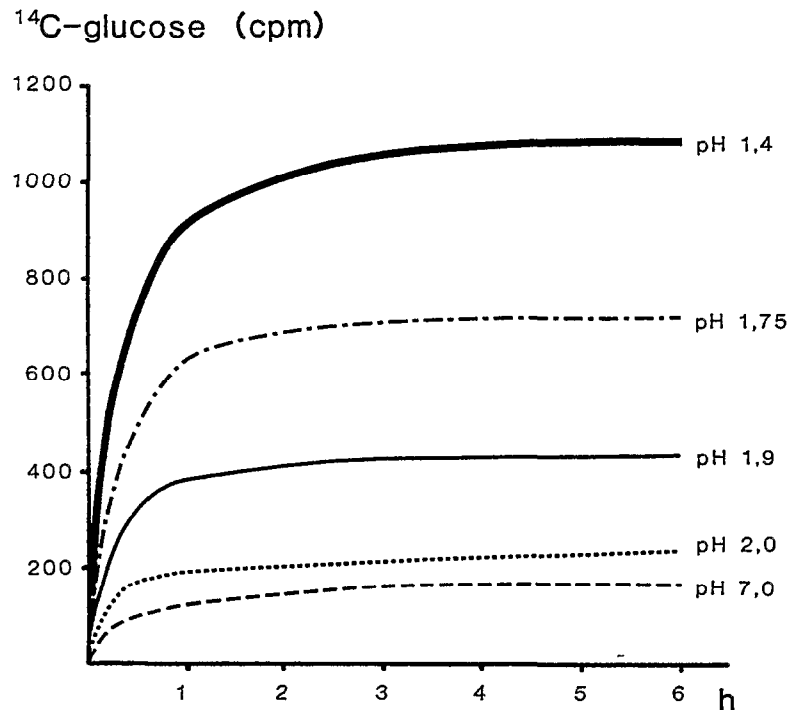


Fig. 8 : Digestion de l'algue bleue *Microcystis* par le jus intestinal de *Oreochromis niloticus*, après traitement avec des acides de différents pH (d'après MORIARTY, 1973).

La digestibilité des différents composants de l'aliment (Tabl. 5) a été évaluée chez *O. mossambicus* (Bowen, 1979) et *T. zillii* (Buddington, 1979). Les mesures ont été réalisées en utilisant comme témoin un composant de l'aliment peu ou pas digéré : la cellulose pour *T. zillii* ou le contenu en cendres pour *O. mossambicus*. Caulton (1978) a calculé en terme d'énergie la digestibilité de *Ceratophyllum demersum* par *T. rendalli*, en fonction de la température. Il a trouvé une augmentation significative des valeurs quand la température passe de 18°C à 22°C, puis 26°C (Fig. 7), associée à une augmentation de la consommation journalière. Avec l'élévation de la température, il y a donc à la fois un accroissement de la masse d'aliment ingéré, et amélioration de sa digestibilité. Ce gain est toutefois contrebalancé par une augmentation du coût énergétique de la digestion (Caulton, 1978).

A partir de l'équation de bilan énergétique, on définit le coefficient énergétique de croissance de premier ordre K_1 , par l'équation : $K_1 = \frac{B}{C}$. Calculé en poids frais, ce rapport est appelé le taux de conversion. Le coefficient énergétique de croissance a été évalué chez trois espèces du

lac Tchad (Lauzanne, 1977) *S. galilaeus*, *A. baremoze* et *Lates niloticus*, et chez *O. mossambicus* (Mironova, 1975) (Tabl. 6). Les plus faibles valeurs de rendement apparaissent chez les phytophages, alors que les zooplanctophages ont le meilleur rendement. Le taux de conversion est également fonction de la qualité de la nourriture. Chez *O. mossambicus*, nourri avec différents aliments, il est maximal lorsque les poissons sont nourris avec des Tubificides (Mironova, 1975). Il diminue ensuite quand le pourcentage de phytoplancton augmente dans l'aliment.

Tableau 5. Coefficient de digestion de différents composants de l'aliment chez deux poissons d'eau douce africains (%).

a) *Oreochromis mossambicus* (d'après Bowen, 1979). Les aliments sont des détritrus provenant de deux étages du lac Sibaya : en terrasse (0,5 m de profondeur) et sur la rupture de pente (2 m).

b) *Tilapia zillii* (d'après Buddington, 1979). Les aliments sont des macrophytes : *Najas guadalupensis*. Les valeurs représentées sont les moyennes avec les écart-types.

Composants	<i>O. mossambicus</i> \bar{X}		<i>T. zillii</i> \bar{X} (s)
	Terrasse (0.5 m)	Pente (2 m)	
Matière organique totale	32,3	42,7	-
Matière organique sans cellulose	-	-	55,7 (7,93)
Protéines	48,3	44,3	75,1 (4,32)
Lipides	-	-	75,9 (7,93)
Glucides totaux	32,8	37,5	-
Glucides solubles	41,6	31,4	-
Glucides insolubles («crude fiber»)	29,6	41,8	-
Total	-	-	29,3 (5,61)
Energie	38,8	45,3	45,4 (3,44)

Tableau 6. Taux de conversion chez trois poissons du lac Tchad : *Sarotherodon galilaeus*, *Alestes baremoze* et *Lates niloticus* (Lauzanne, 1977) et chez *Oreochromis mossambicus* (Mironova, 1975). Pour *O. mossambicus* plusieurs aliments ont été expérimentés avec des teneurs en phytoplancton (*Kirchneria obesa*) différentes, le complément étant assuré par des végétaux supérieurs.

Espèces	Taux de conversion %				Intervalle de croissance (âge)	Régime alimentaire
	en poids frais	en poids sec	en matière organique	en calories = K1		
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	3,1	5,5	11,5	18,9	2 ans (3 à 5 ans)	Phytoplanctophage
<i>Alestes baremoze</i>	8,8	34,5	39,2	44,8	2 ans	Zooplanctophage Ichtyophage
<i>Lates niloticus</i>	22,4	24,9	26,4	27,3	(2 à 4 ans)	
<i>Oreochromis mossambicus</i>	-	21,56	-	24,34	6 mois (0 à 6 mois)	Tubificide
	-	11,38	-	14,59	6 mois (0 à 6 mois)	98% <i>K. obesa</i>
	-	2,44	-	3,36	6 mois (0 à 6 mois)	10% <i>K. obesa</i>

SUMMARY

This paper presents a review of the knowledge on the chemical mechanisms of digestion, feeding rates and the digestibility of natural food by African freshwater fish species. Most of the studies deal with cichlid fishes. Among them, stomach acid secretion is tied to feeding and contributes to the breakdown of algal walls or macrophyte cells. Pepsin, trypsin and chymotrypsin are the main proteases which have been studied. Pepsin is present in several fish which possess a stomach, including cichlids and catfishes, but only pepsinogen is found in *Sarotherodon shiranus chilwae*. Trypsin and chymotrypsin are active in all studied species. The difficulty of pancreas isolation in some fish exacerbates the problem of the localization of its secretions. Nevertheless, trypsinogen and chymotrypsinogen have been isolated from the pancreas of *Protopterus aethiopicus*. Amylase is the glycolytic enzyme which has received most attention. Its activity is greater in *Sarotherodon* than in *Clarias*, and it is restricted to the pancreas in *Sarotherodon mossambicus*. The carbohydrases are found as maltase or invertase. Cellulase is not present in either *Sarotherodon niloticus* or *S. mossambicus* but both of these species appear to possess lipases. By comparing enzyme activity and feeding behavior, amylase activity is noticeably greater in herbivores rather than in carnivores. Such differences are less pronounced for the proteases.

Feeding patterns and gut passage or gastric evacuation times have been investigated to estimate daily ingestion. Feeding patterns obviously depend on the species, but do not seem to be related to feeding behaviour. Daily consumption rate have been obtained for several fish species and is generally related to body mass and temperature. Digestibility studies of natural foods have shown that the main action of gastric acidity allows the utilization of blue green algae as food by cichlids. Absorption efficiencies of the main biochemical compounds has been measured both for *Sarotherodon mossambicus* and *Tilapia rendalli*, while food conversion efficiencies are available for *S. mossambicus* and four fishes from the Chad lake. The lowest values obtained for phytohagous species and this seems to be related to food quality.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AL HUSSAINI A.H. & KHOLY A.A., 1953 - On the functional morphology of the alimentary tract of some omnivorous teleost fish. *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, 9 : 17 - 39.
- BUCHS S., 1954 - Die Proteolyse im Tiermagen. *Z. vergleich. Physiol.*, 36 : 165-175 (in CREAC'H, 1963).
- BUDDINGTON R.K., 1979 - Digestion of an aquatic macrophyte by *Tilapia zillii* (Gervais). *J. Fish. Biol.*, 15 : 449-455.
- BOWEN S.H., 1979. A nutritional constraint in detritivory by fishes : the stunted population of *Sarotherodon mossambicus* in lake Sibaya, South Africa. *Ecol. Monogr.*, 49 : 17-31.
- BOWEN S.H., 1981 - Digestion and assimilation of periphytic detrital aggregate by *Tilapia mossambica*. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 110 : 239-245.
- CAULTON M.S., 1976 - The importance of pre-digestive food preparation to *Tilapia rendalli* Boulenger when feeding on aquatic macrophytes. *Trans. Rhod. Sci. Ass.*, 57 (3) : 22-28.
- CAULTON M.S., 1978 - The importance of habitat temperature for growth in the tropical cichlid *Tilapia rendalli* Boulenger. *J. Fish. Biol.*, 13 : 99-112.
- COCKSON A. & BOURNE D., 1972 - Enzymes in the digestive tract of two species of euryhaline fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 41 A : 715-718.
- COCKSON A. & BOURNE D., 1973 - Protease and Amylase in the digestive tract of *Barbus paludinosus*. *Hydrobiologia*, 43 (3-4) : 357-363.
- CREAC'H P.V., 1963 - Les enzymes protéolytiques des poissons. *Annales de la nutrition et de l'alimentation*, 17 (1) : A 375-A 471.
- FÄNGE R. & GROVE D., 1979 - Digestion. In *Fish Physiology*, vol. VIII. (Eds W.S. HOAR, D.J. RANDALL et J.R. BRETT) pp. 161-160. Academic Press, N.Y. et Londres.
- FISH G.R., 1951 - Digestion in *Tilapia esculenta*. *Nature* (Lond.), 167 : 900-901.
- FISH G.R., 1960 - The comparative activity of some digestive enzymes in the alimentary canal of *Tilapia* and perch. *Hydrobiologia*, 15 : 161-178.
- FURSE M.T., KIRK R.C., MORGAN P.R. & TWEDDLE D., 1979 - Fishes : distribution and biology in relation to changes. In *Lake Chilwa. Studies of change in a tropical ecosystem*. (KALK M., McLACHLAN M. and HOWARD WILLIAMS C., eds) pp 175-208. Monographiae Biologicae, 35. Junk, The Hague.
- HOFER R. & SCHIEMER F., 1981 - Proteolytic activity in the digestive tract of several species of fish with different feeding habits. *Oecologia*, 48 : 342-345.
- IM BUN HORT, 1977 - Etude de l'alimentation de quelques espèces de *Synodontis* (Poissons, Mochocidae) du Tchad. Thèse de spécialité, Toulouse : 150p.
- KAPOOR B.C., SMIT H. & VERIGHINIA I.A., 1975 - The alimentary canal and digestion in teleosts. *Adv. Mar. Biol.*, 13 : 109-239.
- KEDDIS M.K., 1956. On the intestinal enzymes of *Tilapia nilotica* Boul. *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, 12 : 21-37.
- KIRK R.G., 1970 - A study of *Tilapia (Sarotherodon) shirana chilwae* Trewavas in Lake Chilwa, Malawi. Ph. D. Thesis, University of London (unpublished cited in FURSE *et al.*, 1979).
- LAUZANNE L., 1977 - Aspects qualitatifs et quantitatifs de l'alimentation des poissons du Tchad. Thèse d'Etat, Université de Paris VI et Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris : 284 p.
- LEGER C., 1981 - La lipase pancréatique. In *Nutrition des poissons. Actes du colloque CNERMA, Paris mai 1979* (Ed. M. Fontaine) pp. 69-77. CNRS, Paris.
- MICHA J.C., DANDRIFOSSE G. & JEUNIAUX Ch., 1973 - Distribution et localisation tissulaire de la synthèse des chitinases chez les vertébrés inférieurs. *Arch. Int. Physiol. Biochim.*, 81 : 439-451.
- MIRONOVA N.V., 1975 - The nutritive value of algae as food for *Tilapia mossambica*. *J. Ichthyol.*, 15 (3) : 510-514.
- MOITRA S.K. & DAS K.M., 1967 - Influence of environment on the digestive enzymes of a fish, *Tilapia mossambica* (Peters). *Curr. Sci.*, 36 : 381-382.
- MORIARTY C.M. & MORIARTY D.J.W., 1973 - Quantitative estimation of the daily ingestion

- of phytoplankton by *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripinnis* in Lake George, Uganda. *J. Zool.*, 171 : 15-23.
- MORIARTY D.J.W., 1973 - The physiology of digestion of the blue green algae in the cichlid fish, *Tilapia nilotica*. *J. Zool.*, 171 : 25-39.
- MORIARTY D.J.W. & MORIARTY C.M., 1973 - The assimilation of carbon phytoplankton by two herbivorous fishes : *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripinnis*. *J. Zool.*, 171 : 41-55.
- NAGASE G., 1964 - Contribution to the physiology of digestion in *Tilapia mossambica* Peters : digestive enzymes and the effects of diets on their activity. *Z. Vergl. Physiol.*, 49 : 270-284.
- NIEDERHOLZER R. & HOFER R., 1979 - The adaptation of digestive enzymes to temperature, season and diet in roach *Rutilus rutilus* L. and rudd *Scardinius erythrophthalmus* L.. *Cellulase*. *J. Fish. Biol.*, 15 : 411-416.
- PAYNE A.I., 1978 - Gut pH and digestive strategies in estuarine grey mullet (Mugilidae) and *Tilapia* (Cichlidae). *J. Fish. Biol.*, 13 : 627-629.
- PERES G., 1981 - Les proteases - l'amylase - les enzymes chitinolytiques - les laminarinases. *In nutrition des Poissons. Actes du colloque CNERMA, Paris, mai 1979* (Ed. M. FONTAINE) pp. 55-67, CNRS, Paris.
- PIAUAUX A., 1972 - Intestinal laminarinase of a vertebrate : *Tilapia macrochir* Boulenger. *Life Sci.*, 11 : 185-190.
- PIAUAUX A., 1977 - Distribution and localization of the digestive laminarinases in animals. *Biochemical Systematics and Ecology*, 5 : 231-239.
- PIAUAUX A. & DANDRIFOSSE G., 1972 - Présence de laminarinases dans l'intestin d'un poisson cichlidae «*Tilapia macrochir*» Boulenger. *Arch. Int. Physiol. Biochim.*, 80 : 51-57.
- REECK G.R. & NEURATH H., 1972 - Pancreatic trypsinogen from the African lungfish. *Biochemistry*, 11 (4) : 503-510.
- REECK G.R., WINTER W.P. & NEURATH H., 1970 - Pancreatic enzymes of the african lungfish, *Protopterus aethiopicus*. *Biochemistry*, 9 (6) : 1398-1402.
- ROSS B. & JAUNCEY K., 1981 - A radiographic estimation of the effect of temperature on gastric emptying time in *Sarotherodon niloticus* (L.) X *S. aureus* (Steindachner) hybrids. *J. Fish. Biol.*, 19 : 333-344.
- SCHMIDT NIELSEN K., 1979 - *Animal Physiology : adaptation and environment*. Cambridge University Press, New York.
- STICKNEY R.R. & SHUMWAY S., 1974 - Occurrence of cellulase activity in the stomach of fishes. *J. Fish. Biol.*, 6 : 779-790.
- WEIL J.H., 1979 - *Biochimie générale*. Masson, Paris.
- WINDELL J.T., 1978 - Estimating food consumption rates of fish populations. *In Methods for assessment of Fish Production in Freshwaters* (Ed. T. Bagenal) pp. 227-254. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Londres, Edinburgh et Melbourne.
- YAMANE S., 1973 - Localization of amylase activity in the digestive organs of the Mozambique mouthbrooder, *Tilapia mossambica*, and Bluegill, *Lepomis macrochirus*, determined by a substrate film method. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 39 (6) : 595-603.

Chapitre 8

PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

PHYSIOLOGY OF REPRODUCTION

Marc Legendre
Bernard Jalabert

Les espèces de poissons africains ayant fait l'objet d'études approfondies dans le domaine de la physiologie de la reproduction sont peu nombreuses et appartiennent pour l'essentiel à des familles qui, exploitées en pêche et pisciculture, présentent une certaine importance économique. Dans le cadre de l'élevage, une bonne connaissance des facteurs externes et internes impliqués dans le contrôle de la reproduction constitue une étape nécessaire pour le développement de techniques permettant un approvisionnement régulier et suffisant en alevins ou au contraire pour limiter la prolifération excessive de certaines espèces.

Après un bref rappel des connaissances générales acquises sur la physiologie de la reproduction des poissons téléostéens (on pourra aussi se référer aux ouvrages *Fish Physiology* vol. III (1969) et vol. IX (1983), édités par W.S. Hoar, D.J. Randall et E.M. Donaldson, (Academic Press), cet article présente une revue des travaux réalisés chez quatre familles, Cichlidés, Mugilidés, Clariidés et Anguillidés, qui ont été les mieux étudiées parmi les poissons africains.

Chez les autres espèces, bien que le cycle reproducteur ait parfois été décrit, des études détaillées de la gamétogénèse (comme celle réalisée chez *Heterotis niloticus* par Moreau & Moreau, (1982) ou des facteurs intervenant dans la régulation de la reproduction (comme les travaux de Hattingh et Du Toit, 1973, sur l'hypophyse de *Labeo umbratus*), font largement défaut.

1-DONNÉES GÉNÉRALES SUR LA REPRODUCTION DES POISSONS TÉLÉOSTÉENS.

1-1 - Caractéristiques générales de la gamétogénèse.

1.1.1 - Différenciation sexuelle et puberté. Chez les poissons, comme chez les autres animaux, on connaît peu de choses sur la succession d'évènements intervenant entre le niveau chromosomique (sexe génétique) et l'apparition définitive d'éléments mâles ou femelle (sexe phénotypique) dans la gonade en différenciation (voir Harrington, 1974, pour revue). Pour Yamamoto (1969), les gènes sexuels n'agiraient qu'indirectement sur la différenciation sexuelle par l'intermédiaire d'inducteurs sexuels placés sous leur contrôle. La nature de ces inducteurs est encore inconnue, toutefois certains faits expérimentaux suggèrent un rôle des stéroïdes sexuels. Chez de nombreuses espèces, l'administration d'androgènes ou d'oestrogènes peut en effet induire la différenciation de femelles génétiques ou de mâles génétiques en des adultes fonctionnels et fertiles du sexe opposé (voir Yamamoto, 1969; Schreck, 1974). Dans certains cas, la proportion des sexes apparaît être infléchie par divers facteurs de l'environnement (facteurs sociaux, température, notamment) en particulier chez les espèces qui présentent un hermaphrodisme successif (Reinboth, 1980).

La puberté, phase transitoire durant laquelle se mettent en place les différents éléments concourant à la réalisation de la (première) reproduction, se réalise en un temps variable suivant les espèces. La causalité de son déclenchement est encore mal élucidée. Il semble que les poissons

doivent atteindre un certain développement corporel ou un certain âge pour devenir sexuellement matures, mais ce phénomène dépend aussi de facteurs du milieu ayant une action sur le métabolisme ou la croissance, tels que la température ou l'alimentation (Kausch, 1975).

1.1.2 - Le testicule et la Spermatogénèse. Chez la plupart des téléostéens, le testicule est un organe pair situé dorsalement dans la cavité générale et qui est prolongé postérieurement par un canal déférent (spermiducte) se terminant au niveau de la papille génitale. La structure testiculaire apparaît plus diversifiée chez les téléostéens que chez tous les autres groupes de vertébrés (Dodd, 1972; De Vlaming, 1974, Callard *et al.*, 1978). Il est généralement admis, bien qu'il n'y ait pas unanimité (cf. Grier, 1981), que deux types de structures testiculaires, lobulaire et tubulaire, peuvent être identifiés selon le mode de spermatogénèse (voir De Vlaming, 1974; Billard *et al.*, 1982). Le type lobulaire (figure 1), ainsi dénommé car les tubes séminifères ont un diamètre variable et présentent un aspect lobé en histologie, est le plus répandu chez les téléostéens. Dans ce type de structure testiculaire, les spermatogonies (type A) sont réparties tout au long du tube séminifère, les cystes formés se déplacent peu au cours de leur évolution, et les spermatozoïdes produits sont libérés dans la lumière centrale des tubes en communication avec le canal déférent.

Dans le type tubulaire (figure 1), limité au groupe des Poecilidae (Billard *et al.*, 1982), les cellules germinales sont au contraire localisées uniquement au niveau de l'extrémité aveugle des tubules. Durant la spermatogénèse les cystes migrent le long du tubule, qui ne possède pas de lumière, vers la cavité centrale du testicule où sont libérés les spermatozoïdes. Dans les deux cas, les tubules ou les lobules sont séparés les uns des autres par les cellules (Leydig homologues) du tissu interstitiel.

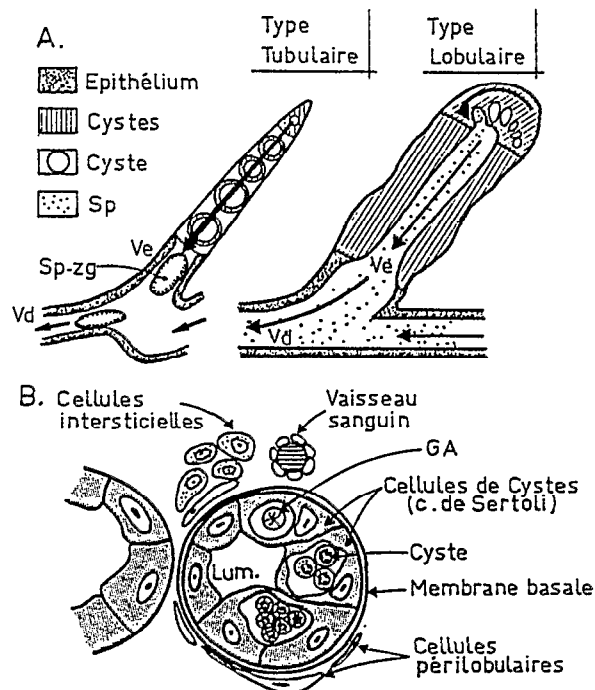


Figure 1 : (A) Représentation schématique de deux types de structures testiculaires rencontrées chez les Téléostéens. Ve : vas efferens, Vd : vas deferens, Sp : spermatozoïdes, Sp-zg : spermatozeugme.

(B) Coupe transversale d'un lobule : G.A. : spermatogonie du type A. (d'après BILLARD *et al.*, 1982).

Le processus de spermatogénèse regroupe l'ensemble des phases cytologiques conduisant à l'élaboration des spermatozoïdes à partir de cellules indifférenciées (gonies A), elles mêmes issues

des cellules germinales primordiales de l'embryon par division mitotique. La spermatogénèse peut avoir, suivant les espèces, un caractère continu (par ex. chez la carpe) ou saisonnier (par ex. chez la truite) (Billard *et al.*, 1982).

La différenciation des spermatozoïdes s'effectue entièrement à l'intérieur des cystes, délimités par une couche de cellules somatiques dont l'homologie avec les cellules de Sertoli des mammifères reste controversée (Billard *et al.*, 1982; Grier, 1981). Durant la spermatogénèse, l'évolution des cellules germinales est synchrone à l'intérieur de chaque cyste. Les gonies A sont initialement isolées et entourées de quelques cellules somatiques. Ces dernières se divisant forment l'enveloppe du cyste, alors que les spermatogonies (type B) subissent plusieurs divisions mitotiques aboutissant aux spermatocytes primaires, puis après les deux divisions de la méiose, aux spermatides. Une série de transformations cytologiques (spermiogénèse) intervient alors, au cours de laquelle chaque spermatide se différencie en un spermatozoïde.

Les spermatozoïdes sont ensuite libérés dans le canal déférent du testicule; c'est la spermiation, qui est généralement accompagnée (du moins chez les espèces ayant une structure testiculaire lobulaire) par une hydratation des gonades et du sperme (Hoar, 1969; De Vlaming, 1974; Billard *et al.*, 1982).

Lors de l'émission du sperme (éjaculation), les spermatozoïdes sont libres dans le plasma séminal chez les espèces à fécondation externe, alors qu'ils sont souvent groupés en spermato-phores ou en spermatozeugmes chez les espèces à fécondation interne.

1.1.3 - L'ovaire et l'ovogénèse. Ce sujet a été revu récemment par Hoar (1969), De Vlaming (1974), Dodd (1977), Wallace & Selman (1981).

L'ovaire est un organe généralement pair, suspendu dorsalement dans la cavité péritonéale par le mésovarium qui est une extension du péritoine. Les tissus de l'ovaire forment de nombreux replis ou lamelles ovigères dans lesquelles se développent les ovocytes.

Chez les téléostéens, contrairement à ce que l'on observe chez les vertébrés supérieurs, l'ovaire contient un stock d'ovogonies indifférenciées qui semble pouvoir être renouvelé par divisions mitotiques tout au long de la vie. Un oviducte reliant l'ovaire à la papille génitale est présent chez la majorité des téléostéens, mais dégénère secondairement chez certaines espèces comme les Salmonidés, où lors de l'ovulation les ovules sont libérés dans la cavité coelomique.

L'ovogénèse débute véritablement avec la différenciation de certaines ovogonies qui entrent en prophase de première division méiotique. Cette phase d'arrêt de la méiose caractérisée au niveau du noyau (ou vésicule germinative) par le maintien d'un double stock de chromosomes ($4n$) sous une forme peu condensée («chromosomes en écouvillons»), dure jusqu'à la fin de la vitellogénèse. Les «ovocytes» ainsi formés sont progressivement entourés par des cellules somatiques qui se différencient en plusieurs couches formant les enveloppes folliculaires. De la périphérie vers l'ovocyte on distingue : la thèque constituée de plusieurs couches cellulaires et la granulosa séparée de la thèque par une membrane basale (Harvey et Hoar, 1980). La granulosa, formée d'une couche monocellulaire, est en contact étroit avec l'ovocyte grâce à de nombreuses interdigitations qui s'entrecroisent à travers une couche acellulaire, la *zona pellucida*, futur chorion de l'œuf (figure 2).

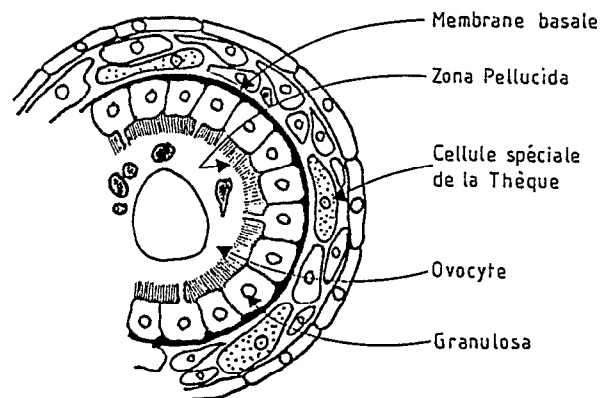


Figure 2 : Représentation schématique d'un follicule ovarien de poisson téléostéen (d'après HOAR & NAGAHAMA, 1978).

La croissance ovocytaire peut être décomposée de façon schématique en deux phases : d'abord une phase de prévitellogénèse, parfois dénommée « vitellogénèse endogène » qui consiste essentiellement, semble-t-il, en la mise en place de la machinerie métabolique indispensable à la croissance ultérieure de cette cellule géante : organites cellulaires, acides nucléiques. Ensuite la vitellogénèse proprement dite (accumulation des réserves vitellines ou vitellus) dénommée parfois « vitellogénèse exogène » car elle est caractérisée par l'incorporation de vitellogénine, grosse molécule lipoprotéique synthétisée par le foie, circulant dans le sang et pénétrant dans l'ovocyte par micropinocytose.

A la fin de la vitellogénèse, l'ovocyte subit une évolution rapide, la vésicule germinative migre vers la périphérie au pôle animal et la méiose reprend jusqu'à la métaphase de deuxième division. Ce processus de maturation ovocytaire est accompagné d'importants changements au sein du cytoplasme et du vitellus, et chez de nombreuses espèces l'ovocyte subit une hydratation se traduisant par une rapide augmentation de volume.

L'ovocyte entouré du chorion se sépare ensuite du follicule et est expulsé (ovulation) dans la lumière ovarienne. La ponte (ou oviposition) se produit après l'ovulation avec un délai variable suivant les espèces. L'œuf est fécondé par un seul spermatozoïde pénétrant par le micropyle, orifice en forme d'entonnoir qui traverse le chorion au pôle animal. La méiose s'achève alors et le second globule polaire est émis. Si cette description générale de l'ovogénèse s'applique à l'ensemble des téléostéens (excepté les espèces vivipares, chez lesquelles il n'y a pas ovulation mais seulement fécondation intrafolliculaire; Billard & Breton, 1981), la dynamique de développement des ovocytes dans l'ovaire présente néanmoins une extrême diversité dans ce groupe (voir Wallace & Selman, 1981). La taille et le nombre des ovocytes produits sont, par ailleurs, éminemment variables suivant les espèces et les milieux colonisés.

1.2 - La régulation de la fonction de reproduction.

1.2.1 - Le rôle des facteurs externes. La reproduction, chez les téléostéens comme chez les autres vertébrés, est un phénomène cyclique contrôlé à la fois par un rythme physiologique interne et par les variations saisonnières de l'environnement. Chez la plupart des animaux la reproduction précède plus ou moins, selon les caractéristiques spécifiques du développement, une période où les facteurs du milieu (en particulier la nourriture disponible) sont les plus favorables à la survie des jeunes et donc à la pérennité de l'espèce (De Vlaming, 1974).

Chez les poissons téléostéens, les mécanismes impliqués dans la chronologie des cycles reproducteurs, en liaison avec les biotopes très divers dans lesquels ils vivent, sont très variés et prêtent peu à généralisation (De Vlaming, 1972 et 1974, Billard & Breton, 1981). De plus, comme le suggère Scott (1979), cette chronologie est certainement le résultat d'un compromis subtil qui intègre de nombreux paramètres de l'environnement.

L'influence des variations saisonnières très marquées de la température et de la photopériode apparaît néanmoins prépondérante chez les espèces vivant en régions tempérées, pour lesquelles la reproduction est généralement limitée à une courte période de l'année. Dans les régions tropicales et équatoriales, où ces facteurs varient moins, certaines espèces ont une reproduction apparemment continue et pour les espèces présentant une cyclicité annuelle le moment de la reproduction est souvent lié aux pluies ou aux crues, mais la nature exacte du stimulus perçu reste dans ce cas mal définie (Scott, 1979; De Vlaming, 1974; Lowe-Mc Connell, 1979).

La réalisation des phases finales de la gamétogénèse et de la fraie peut aussi dépendre de la présence dans le milieu de stimuli spécifiques plus ponctuels (substrat de ponte, par exemple). Les facteurs de stress peuvent jouer un rôle important en particulier pour les espèces d'élevage. Les manipulations, la captivité ou le confinement peuvent en effet bloquer différentes phases de la gamétogénèse ou agir sur la fécondité ou la qualité des gamètes (Billard *et al.*, 1980). Les facteurs sociaux, par la perception de différents stimuli sensoriels d'origine visuelle, sonore, phéromonale (communication chimique, voir Solomon, 1977; Saglio, 1979) etc., ont aussi une grande influence sur la reproduction, en particulier pour la fraie.

1.2.2 - Le rôle des facteurs internes. Différents aspects des connaissances acquises sur la régulation endocrinienne de la reproduction chez les poissons ont été revus récemment par de nom-

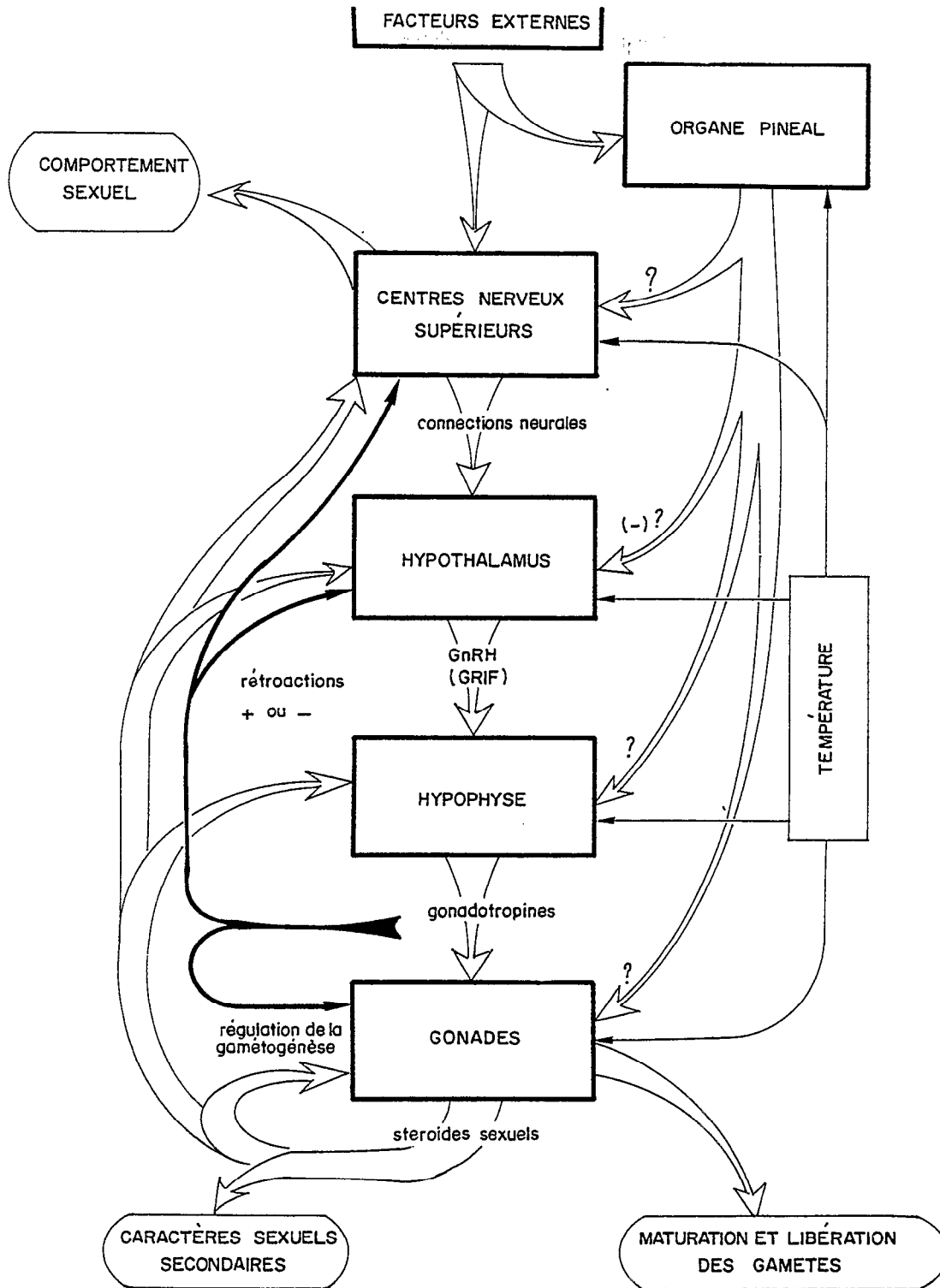


Figure 3 : Représentation schématique des mécanismes impliqués dans le contrôle de la reproduction chez les poissons téléostéens.

breux auteurs (Hoar, 1969; Dodd, 1972 et 1975; Reinboth, 1972, Donaldson, 1973; De Vla-ming, 1974; M. Fontaine, 1976; Y.A. Fontaine, 1975 et 1976; Olivereau, 1977; Billard *et al.*, 1978; Peter & Crim, 1979; Harvey & Hoar, 1980; Peter, 1981, 1982a et 1982b) et il est à pré-sent clairement établi que le système neuro-endocrinien, en particulier le complexe hypotha-lamo-hypophysaire, sert de lien entre l'environnement et les organes reproducteurs.

L'hypophyse. L'hypophyse est directement impliquée dans le contrôle du fonctionnement des gonades, l'hypophysectomie entraînant la régression de l'ovaire ou du testicule (voir Pickford & Atz, 1957). L'hypophyse sécrète plusieurs hormones parmi lesquelles la (les) gonadotropine (s) exerce (nt) un rôle majeur dans l'activité des gonades. Les autres hormones hypophysaires (TSH, GH, prolactine, ACTH notamment) peuvent cependant participer directement ou indi-rectement au contrôle de certains processus liés à la reproduction. Les cellules synthétisant les gonadotropines, identifiées par les changements qu'elles présentent au cours du cycle sexuel et par leurs caractéristiques morphologiques et tinctoriales, sont situées principalement dans la pars distalis proximale de l'adénohypophyse. Depuis quelques années des hormones ont été iso-lées avec des degrés de pureté variable à partir d'hypophysés d'un petit nombre d'espèces. Les premières préparations réalisées chez les téléostéens concluaient à l'existence d'une seule gona-dotropine (GtH) de nature glycoprotéique dont la composition en acides aminés est différente selon l'espèce mais qui présente certaines similitudes avec les hormones gonadotropes (LH et FSH) de mammifères (Peter & Crim, 1979; Burzawa-Gérard, 1981). Ce n'est que très récem-ment qu'un autre facteur «faiblement glycoprotéique» a été isolé chez quatre espèces de téléostéens (Idler & Ng, 1979; Ng & Idler, 1979). La gonadotropine glycoprotéique GtH semble agir soit directement, soit par l'intermédiaire des hormones stéroïdes, sur la majorité des étapes du développement de la gonade mâle ou femelle. Chez le mâle, elle stimule le développement complet du testicule et la spermiation. Chez la femelle, elle induit la vitellogène endogène et indirectement la vitellogèse exogène en stimulant la synthèse des oestrogènes par l'ovaire, les-quels agissent sur la synthèse et la sécrétion de vitellogénine par le foie. Elle induit également la maturation ovocytaire en stimulant la production de stéroïdes maturants soit dans l'ovaire (cas de nombreuses espèces, parmi lesquelles les Salmonidés ont été particulièrement étudiés; Jalabert, 1976; Goetz, 1983) soit éventuellement avec la participation de l'organe interrénal (cas du Siluriforme indien, *Heteropneustes fossilis*, d'après Sundaraj & Goswami, 1977). Le fac-teur faiblement glycoprotéique stimulerait principalement l'incorporation de la vitellogénine dans l'ovocyte (voir revues de Burzawa-Gérard, 1981; Peter & Crim, 1979; Peter, 1981). Seule la gonadotropine glycoprotéique, pour les quelques espèces chez lesquelles elle a été purifiée, a pu être dosée au cours du cycle. D'une façon générale, on observe une élévation progressive de son niveau plasmatique moyen stimulant la recrudescence progressive des gonades avec une augmentation parfois considérable en période d'ovulation ou de spermiation (Peter & Crim, 1979; Peter, 1981; Billard & Breton, 1981). Son rôle essentiel dans les phénomènes de matura-tion finale l'ont d'ailleurs fait nommer «hormone maturante». Il semble par ailleurs que les hormones hypophysaires puissent aussi intervenir de façon directe sur le comportement sexuel (voir revue de Liley, 1980).

L'Hypothalamus. Chez tous les Vertébrés, l'hypothalamus, situé à la base du cerveau, apparaît comme le centre d'intégration et de régulation de nombreuses fonctions vitales pour l'orga-nisme. Il intègre aussi les informations issues du milieu extérieur et transmises par le système nerveux et il contrôle notamment le fonctionnement de l'hypophyse. Les particularités anatomi-ques et physiologiques de l'hypothalamus hypophysiotrope des vertébrés inférieurs ont été revues par Ball (1981). Les régions de l'hypothalamus qui contrôlent l'activité gonadotrope cor-respondent au noyau préoptique (NPO) et au noyau latéral du Tuber (NLT). Ces noyaux sont constitués par les corps cellulaires de cellules neurosécrétrices qui élaborent des substances (neurohormones) libérées au niveau des extrémités axonales. Chez les téléostéens il est actuelle-ment bien établi que les axones des cellules neurosécrétrices (qui constituent la neurohypophyse) atteignent directement la *pars distalis* de l'hypophyse et que leurs extrémités axonales sont sus-ceptibles d'effectuer des connexions synaptiques directes avec les cellules gonadotropes (Peter,

1982a). La substance libérée par les cellules neurosécrétrices qui a une action stimulante sur la sécrétion des gonadotropines s'appelle hormone libérante ou Gn-RH (gonadotropin releasing hormone). Ce facteur hypothalamique a d'abord été mis en évidence et partiellement caractérisé chez la carpe (*Cyprinus carpio*) par Breton *et al.*, (1971, 1972 et 1975a) et Breton & Weil (1973). La structure primaire du Gn-RH de saumon chum, récemment déterminée par Sherwood *et al.* (1983), est celle d'un décapeptide qui ne diffère du Gn-RH des Mammifères que par deux substitutions d'acides-amino en positions 7 et 8. Compte tenu des propriétés immunologiques observées, la structure du Gn-RH de certains autres Téléostéens est certainement très proche, sinon identique, notamment chez le poisson rouge *Carassius auratus* et chez la truite arc-en-ciel *Salmo gairdneri* (Breton *et al.*, 1984), chez le « milkfish » *Chanos chanos* et chez le mullet *Mugil cephalus* (Sherwood *et al.*, 1984). Des observations immunohistochimiques récentes réalisées chez le poisson rouge (Kah *et al.*, 1986) et chez le poisson-chat africain *Clarias gariepinus* (Goos *et al.*, 1985) suggèrent d'ailleurs que la présence du Gn-RH ne se limiterait pas seulement à l'hypothalamus, mais intéresserait aussi d'autres régions du cerveau peut-être elles-mêmes impliquées dans le contrôle de la fonction gonadotrope. Par ailleurs, d'autres travaux suggèrent en outre l'existence, chez les poissons, d'un facteur hypothalamique inhibiteur (GRIF, ou gonadotropin release - inhibitory factor) de la libération des gonadotropines par l'hypophyse, facteur qui pourrait être la dopamine dont l'activité GRIF a été démontrée (Peter, 1982b).

L'organe pinéal. L'hypothalamus n'est cependant pas le seul régulateur nerveux de la fonction gonadotrope. Un autre organe du système nerveux central, l'organe pinéal ou épiphyse (une extension du diencephale située sous la calotte crânienne) pourrait participer au contrôle de la sécrétion des gonadotropines chez les téléostéens. L'épiphyse est un organe à la fois sensoriel contenant des cellules photosensibles, et endocrine, étant le principal site de production de la mélatonine dont on a suggéré le rôle antigonadotrope (voir pour revue De Vlaming, 1974; Kavaliers, 1979). L'implication de l'organe pinéal dans la régulation de la reproduction des poissons n'est pas clairement établie et dépend vraisemblablement des espèces. Selon De Vlaming & Vodcnik (1977), son influence sur la fonction gonadotrope pourrait s'exercer par l'intermédiaire de l'hypothalamus.

La structure de l'organe pinéal a été décrite, entre autres, chez *Mugil auratus* (Rüdeberg, 1966), chez *Clarias lazera* (Rizkalla, 1970) et chez *Anguilla anguilla* (Rüdeberg, 1971).

Les gonades. En plus de leur rôle gamétogène, les gonades sont aussi des glandes endocrines possédant des cellules, identifiées par leurs caractéristiques ultrastructurales et histochimiques, responsables de l'élaboration d'hormones sexuelles stéroïdes (voir revue de Fostier *et al.*, 1983). Les stéroïdes sexuels dont la production est sous le contrôle de l'hypophyse, interviennent dans la régulation de la gamétogénèse et des cycles reproducteurs en agissant sur la différenciation des gamètes, en contrôlant l'activité de certains organes comme le foie (voir ci-dessus) et le développement des caractères sexuels secondaires. Ces hormones stéroïdes sont aussi capables, comme chez les vertébrés supérieurs, de réguler l'activité de l'hypophyse, et donc de leur propre sécrétion, en exerçant une rétroaction positive ou négative sur l'activité du complexe hypothalamo-hypophysaire (Billard & Peter 1977; Breton *et al.*, 1975b; Billard 1978; Jalabert *et al.*, 1980; Bommelaer *et al.*, 1981). Leur action au niveau des centres nerveux supérieurs intervient également dans le contrôle du comportement sexuel (voir Liley, 1980). Enfin certains de leurs dérivés naturels, les stéroïdes glucuro-conjugués notamment, peuvent présenter une activité phéromonale (Colombo *et al.*, 1982). Les stéroïdes sexuels ne constituent cependant pas le seul type de production endocrine de la gonade et l'on sait que l'ovaire est aussi le siège occasionnel de la synthèse de médiateurs à action locale, tels que les prostaglandines (Ogata *et al.*, 1979). De plus des facteurs testiculaires non stéroïdiens capables de moduler l'activité de l'hypophyse existent sans doute chez la truite (Breton & Billard, 1980).

La régulation de la fonction de reproduction dépend donc principalement, chez les téléostéens comme chez les vertébrés supérieurs, du fonctionnement de l'axe hypothalamus-hypophyse-gonade (schématisé dans la figure 3). Cependant d'autres hormones (prolactine, corticostéroïdes, hormones thyroïdiennes et TSH, calcitonine) dont le rôle est moins bien connu, peuvent aussi intervenir dans le contrôle de la reproduction (voir M. Fontaine, 1976; Olivereau, 1977).

2 - Cas des Cichlidés.

Les connaissances acquises sur la physiologie de la reproduction des Cichlidés ont été récemment revues par Jalabert & Zohar (1981). Néanmoins, ce groupe étant certainement celui qui a été le plus étudié parmi les poissons africains, il nous a paru utile de reprendre ici les points essentiels de ce travail.

Chez les Cichlidés, la majeure partie des travaux réalisés porte sur les «tilapias» (regroupant les genres *Tilapia*, *Sarotherodon* et *Oreochromis* (Trewavas, 1982 et 1983), qui ont une grande importance économique (pêche et pisciculture).

L'efficacité de la reproduction des *tilapias*, a des conséquences paradoxales : d'un côté cette aptitude qui permet une reproduction facile et rapide dans divers milieux tropicaux et sub-tropicaux explique en partie l'intérêt accordé à ces espèces en pisciculture ; d'un autre côté, elle est une source de problèmes car la prolifération des juvéniles en pisciculture, lorsqu'elle n'est pas contrôlée, et les compétitions alimentaires en résultant, conduisent à la production de populations de poissons de petite taille, de faible valeur commerciale.

Les schémas comportementaux ultérieurs à la ponte qui caractérisent respectivement les pondueurs sur substrat (*Tilapia*) et les incubateurs buccaux (*Oreochromis* et *Sarotherodon*) ont été décrits et discutés par de nombreux auteurs (voir Lowe-McConnell, 1959 ; Perrone & Zaret, 1979). Les soins parentaux prodigués aux œufs et aux alevins limitent efficacement la prédation et contribuent grandement à l'efficacité de la reproduction de ces espèces. Cependant les mécanismes physiologiques sous-jacents sont mal connus.

Un autre facteur contribuant à l'efficacité de la reproduction est une puberté précoce et le fait que la plupart des femelles de Cichlidés sont capables, dans des conditions de température favorables, d'effectuer des cycles de reproduction successifs avec une nouvelle ponte toutes les 4 à 6 semaines environ (selon les espèces et la température). Il en résulte généralement une production continue d'alevins à l'échelle de la population, excepté dans certaines conditions où les facteurs externes présentent des variations importantes (Moreau, 1979). Mais la relative asynchronie entre les cycles sexuels de plusieurs femelles peut poser un problème pour l'élevage intensif, où une production massive d'alevins calibrés est nécessaire.

Ainsi, contrairement à ce que l'on observe dans la majorité des autres espèces de poissons exploitées en pisciculture (Mugilidés, par exemple), la reproduction des tilapias se réalise aisément dans les conditions d'élevage. Cependant, il serait fort utile de pouvoir exercer un contrôle sur leur reproduction, afin de limiter la prolifération des jeunes ou de synchroniser les pontes pour une production d'alevins en masse. Dans ce sens, la connaissance des mécanismes impliqués dans la régulation de la reproduction de ces espèces est une première étape indispensable.

2.1 - Caractéristiques générales de la gametogénèse.

2.1.1 - Différenciation sexuelle et puberté. La différenciation sexuelle se produit très précocement chez les *Tilapia* (Yoshikawa & Oguri, 1978) et les *Oreochromis* (Nakamura & Takahasi, 1973 ; Nakamura & Nagahama, 1985). Environ 15-30 jours après la fécondation (à 23-25°C), la gonade est différenciée et possède la morphologie caractéristique de l'ovaire ou du testicule. La puberté intervient très tôt, et chez quelques espèces la gametogénèse peut être engagée dès l'âge de 3 mois (Mc Bay, 1961 ; Arrignon, 1969). Le déclenchement de la puberté dépend probablement, en plus des facteurs génétiques, de facteurs de l'environnement et en particulier de la température comme cela a été suggéré par Hyder (1970a) et Siddiqui (1979). Mais des données précises fondées sur l'expérimentation font généralement défaut.

2.1.2 - La gametogénèse. Chez les Cichlidés, la gametogénèse mâle ou femelle présente les mêmes caractéristiques générales que chez la majorité des poissons téléostéens. Bien que certaines étapes de la gametogénèse n'aient pas toujours été précisément décrites chez les Cichlidés, l'information existante (Dadzie, 1969 ; Hyder, 1970 a et b, Von Kraft & Peters, 1963 ; Hodgkiss & Man, 1978 ; Babiker & Ibrahim, 1979 ; Moreau 1979 ; Grier & Abraham, 1983) comparée à celle concernant les autres téléostéens, laisse peu de doute quant à la similarité de ces étapes.

Les ovocytes produits par les tilapias ont une forme ovoïde contrastant avec la forme sphérique des œufs matures de la plupart des téléostéens. Chez les pondueurs sur substrat (*Tilapia*), l'ovulation est accompagnée par la production d'une substance collante (probablement mucopolysaccharidique) déposée sur des filaments émergeant de la zona radiata des ovocytes (Von Kraft & Peters, 1963) et permettant aux œufs d'adhérer entre eux et au substrat. Cette substance collante semble sécrétée par les cellules de la granulosa comme en attestent des observations histologiques (Von Kraft & Peters, 1963) et ultra structurales (Nicholls & Maple, 1972). Chez les incubateurs buccaux (*Oreochromis* et *Sarotherodon*), ce matériel collant n'est généralement pas produit, excepté chez *S. galileus*, dont les œufs restent quelques minutes sur le substrat avant d'être pris en bouche pour l'incubation (Fishelson, 1966).

La durée et le rythme de la gamétogénèse ont été bien étudiés chez les tilapias. Les femelles prises individuellement effectuent plusieurs pontes à quelques semaines d'intervalle, que la reproduction soit continue ou saisonnière (Moreau, 1979). L'existence de ces vagues successives de la gamétogénèse a été démontrée tant pour les mâles que pour les femelles (Von Kraft & Peters, 1963; Peters, 1963; Dadzie, 1969; Moreau, 1971 et 1979; Hyder, 1970 a; Bruton & Bolt, 1975; Siddiqui, 1977 et 1979; Babiker & Ibrahim, 1979).

Chez la femelle, le stade à partir duquel la nouvelle génération d'ovocytes se développe après la ponte est controversé; pour certains auteurs (Von Kraft & Peters, 1963; Peters, 1963; Hyder, 1970a), cette nouvelle vague d'ovocytes se trouve déjà en phase de vitellogenèse active après la ponte, alors que d'autres travaux semblent montrer un redémarrage de la gamétogénèse à partir d'un stock d'ovocyte en prévitellogenèse (Silverman, 1978; Moreau, 1979). Ce point douteux peut résulter de différences entre les espèces ou des conditions de l'environnement, ou encore d'imprécisions dans la définition exacte de la phase de vitellogenèse active (vitellogenèse exogène sous contrôle hypophysaire).

Chez le mâle, la spermatogénèse est continue (les testicules contenant des cystes à tous les stades de développement) tant chez les *Sarotherodon* et les *Oreochromis* (Dadzie, 1969; Hyder, 1970 a et b; Moreau, 1979) que chez les *Tilapia* (Moreau, 1979). Des études quantitatives (Moreau, 1979) montrent toutefois qu'il existe des variations importantes dans l'intensité de la spermatogénèse selon les conditions de température.

2.2 - Le rôle des facteurs externes.

Parmi les *Oreochromis*, *O. niloticus* se reproduit toute l'année dans les lacs équatoriaux (Lowe-McConnell, 1958), alors que dans des régions distantes de l'équateur, la même espèce présente une saison de reproduction bien définie durant les mois les plus chauds et les plus ensoleillés (Lowe-McConnell, 1958; Babiker et Ibrahim, 1979). De même, la reproduction de *T. zilli* est continue dans les lacs équatoriaux (Siddiqui, 1979) alors que plus au nord les individus de la même espèce se reproduisent de façon saisonnière, les pontes se produisant lorsque la durée d'éclairement et la température sont maximales (Ben-Tuvia, 1959; Fishelson, 1966; Siddiqui, 1977). Dans certains cas la reproduction apparaît liée à la saison des pluies (Aronson, 1957; Lowe-McConnell, 1958 et 1959; Hyder, 1969 et 1970a; Marshall, 1979). Tous les facteurs présentant une évolution saisonnière sont donc susceptibles de jouer un rôle, notamment la température et la photopériode. La salinité peut constituer aussi semble-t-il, un facteur limitant occasionnel dans certains milieux selon la saison et les espèces (Watanabe et Kuo, 1985; Payne & Collinson, 1983).

En fait, faute d'expérimentations, l'implication exacte des divers facteurs externes dans la stimulation, l'inhibition ou la régulation des différentes phases du cycle reproducteur des tilapias est très mal connue. Seule l'influence des facteurs sociaux a fait l'objet de travaux expérimentaux assez détaillés et l'on sait que la fréquence de ponte est accrue par différentes stimulations sensorielles provenant d'individus de la même espèce (Aronson, 1945 et 1951; Polder, 1971; Marshall, 1972; Chien, 1973). Chez quelques espèces d' *Oreochromis*, les femelles isolées restent capables de pondre de façon régulière, mais l'intervalle entre les ovipositions est plus long que lorsqu'il s'agit de femelles non isolées (Aronson, 1945; Marshall, 1972; Silverman, 1978 a et b). Chez *O. mossambicus*, Silverman (1978 a et b) a montré que les stimuli d'origine visuelle (vision d'un autre individu dans un aquarium voisin) accélèrent principalement l'ovulation mais

auraient peu d'effet sur le développement des ovocytes, alors que les stimuli extra-visuels (contacts non limités avec d'autres individus de la même espèce, mâles ou femelles, placés dans le même aquarium) paraîtraient capables d'accélérer la vitellogénèse.

2.3 - Le rôle des facteurs internes.

2.3.1 - Le rôle de l'hypophyse. Le rôle de l'hypophyse dans le contrôle de la gamétogénèse a été confirmé chez *O. spirulus*, par le biais d'hypophysectomies chimiques réalisées avec le méthallibure (substance inhibant la sécrétion des gonadotropines par l'hypophyse) et par des traitements de suppléments hormonaux (Hyder, 1972; Hyder *et al.*, 1974 et 1979). Le méthallibure provoque la régression des gonades chez le mâle et chez la femelle. Chez la femelle, il induit la résorption des ovocytes avec vitellus et une complète inhibition de la vitellogénèse. Chez le mâle, deux étapes de la spermatogénèse sont inhibées : le passage des spermatogonies aux spermatoocytes (méiose) et la spermiation. Un effet similaire a été retrouvé chez *O. mossambicus* par Lanzing (1978).

Chez les Cichlidés, quelques tentatives ont été faites pour purifier et caractériser les hormones gonadotropes de l'hypophyse : Farmer & Papkoff (1977) ont obtenu deux préparations chez *O. mossambicus*, qui présentaient des caractéristiques biochimiques similaires à celles des hormones LH et FSH des vertébrés supérieurs. La première préparation était caractérisée par son effet stimulant sur la production de testostérone par des cellules de Leydig isolées de rat, test considéré comme hautement spécifique de la LH mammalienne. L'activité de ces deux préparations n'a cependant pas été testée sur des gonades d'*Oreochromis*. Plus récemment, Hyder *et al.*, (1979), après séparation chromatographique de différentes fractions glycoprotéiques d'hypophyses de *O. niloticus*, ont observé la plus forte activité gonadotrope (estimée d'après la stimulation testiculaire provoquée chez *O. spirulus* traité au méthallibure) dans la fraction dont on sait qu'elle contient la FSH lorsqu'elle est extraite selon le même protocole chez les mammifères. Les résultats sont donc encore confus et les recherches devront être poursuivies pour la mise au point de dosages représentatifs d'une seule activité gonadotrope chez les Cichlidés. On pense qu'une autre hormone hypophysaire, la prolactine, jouerait un rôle intéressant dans la physiologie de la reproduction des Cichlidés, en particulier dans la régulation de l'activité de reproduction et des soins parentaux (voir Blüm & Fiedler, 1964). La prolactine a été isolée et purifiée successivement par Blüm (1973) grâce à l'utilisation de tests fondés sur des effets comportementaux et histiotropiques (nombre des cellules à mucus dans la peau : voir Hildemann, 1959 et Blüm & Fiedler, 1964), et par Farmer *et al.* (1977) grâce à des tests fondés sur les propriétés osmorégulatrices de la prolactine.

2.3.2 - Le rôle des gonades. Chez le mâle les cellules stéroïdiques caractérisées comme telles par la démonstration de l'activité 3β - hydroxystéroïde - deshydrogénase (3β - HSD) constituent un tissu interstitiel typique (Yaron, 1966). L'activité de ces cellules (nombre, taille, concentrations lipidiques) s'accroît avec la progression de la spermatogénèse et atteint un maximum durant la spermiation. Celle-ci est accompagnée par un développement rapide de la coloration sexuelle et des comportements territoriaux et de nidifications (Hyder, 1970 b) à un moment où une importante quantité de testostérone est présente dans le testicule (Hyder & Kirschner, 1969).

Le contrôle de l'activité du tissu interstitiel par l'hypophyse est mis en évidence par diverses données expérimentales : des traitements avec la gonadotropine chorionique humaine (HCG), qui possède une action gonadotrope chez d'autres espèces de poissons, provoquent à la fois une stimulation de l'activité du tissu interstitiel et une augmentation de la quantité de testostérone dans le testicule (Hyder *et al.*, 1970); inversement, l'inhibition de la sécrétion des gonadotropines par le méthallibure conduit à une diminution de l'activité des cellules interstitielles, cet effet pouvant être annulé par l'administration d'HCG ou d'extraits hypophysaires d'*Oreochromis* (Hyder, 1972; Hyder *et al.*, 1974). La sécrétion de testostérone par des fragments de testicule peut être stimulée *in vitro* sous l'action d'extraits hypophysaires de poissons (Yaron *et al.*, 1983). Cependant la testostérone n'est sans doute pas le seul ni peut-être même le principal médiateur stéroïdien produit par la gonade, et la spermatogénèse n'est pas restaurée par l'admi-

nistration de propionate de testostérone chez les individus traités au méthallibure, une légère spermiation étant seulement obtenue aux plus fortes doses (Hyder *et al.*, 1974).

Chez la femelle, des études histochimiques (Livni, 1971; Yaron, 1971) et ultrastructurales (Nicholls & Maple, 1972) montrent que l'activité stéroïdogène de l'ovaire est probablement localisée à la fois dans les cellules de la granulosa et dans des cellules spéciales de la thèque.

Parmi les stéroïdes produits par l'ovaire, l'oestradiol-17 β (E_2) dont la présence apparaît assez générale chez les poissons, a été identifié chez *O. aureus* par Katz *et al.* (1971). Une corrélation positive entre les niveaux plasmatiques d' E_2 et le poids de l'ovaire (donc le stade de vitellogénèse) a été mise en évidence (Yaron *et al.*, 1977; Terkatin-Shimony & Yaron, 1978).

Plus récemment, Bogomolaya & Yaron (1983) ont démontré par des expériences de périfusion et d'incubation *in vitro* de fragments d'ovaire de *O. aureus* que la sécrétion d' E_2 par l'ovaire est stimulée sous l'action d'extraits hypophysaires de différentes espèces de poissons ou de gonadotropines mammaliennes. Chez le mâle ou chez la femelle le contrôle gonadotrope de la sécrétion de testostérone ou d'oestradiol semble impliquer l'adénosine monophosphate cyclique (AMPC) comme second messenger (Yaron *et al.*, 1983). Enfin, Eckstein (1970) et Eckstein & Katz (1971) ont identifié d'autres métabolites stéroïdiens tels que la 11-cétotestostérone et la 11-hydroxytestostérone, parmi d'autres plus classiques comme la testostérone et la progestérone. Cependant, leur fonction exacte, bien qu'ayant été reliée à l'activité sexuelle (Katz & Eckstein, 1974), reste inconnue. Par ailleurs, la désoxycorticostérone, un corticostéroïde dont on sait qu'il est synthétisé tant par l'organe interrénal que par l'ovaire (Colombo *et al.*, 1973) voit sa concentration dans le sang augmenter 38 fois chez *O. aureus* entre le repos sexuel (à 18-20° C) et l'activité sexuelle (à 30° C). Cette observation suggère un rôle des corticostéroïdes dans l'initiation de la ponte chez cette espèce (Katz & Eckstein, 1974) comme cela semble être le cas chez le poisson chat indien *Heteropneustes fossilis* (Sundararaj & Goswami, 1977). Cependant, le stade auquel Katz et Eckstein (1974) ont effectué les prélèvements de sang chez *S. aureus* reste imprécis quant à l'état exact de développement de l'ovaire, et d'autres études devront être faites dans le but de préciser la nature des médiateurs stéroïdiens et les mécanismes impliqués dans le contrôle de la maturation finale des ovocytes.

Les gonadotropines ne seraient pas les seules hormones contrôlant la stéroïdogénèse ovarienne et la prolactine semble aussi y contribuer, comme le suggèrent les observations de Blüm & Weber (1968) montrant que la prolactine ovine stimule fortement l'activité 3 β -HSD dans l'ovaire du cichlidé, *Aequidens pulcher*.

2.3.3 - La régulation de l'activité hypophysaire. Depuis les travaux de King & Millar (1979 et 1980), la réalité d'un contrôle hypothalamique sur l'activité de l'hypophyse est établie chez les Cichlidés. Ces auteurs ont mis en évidence l'existence d'un facteur Gn-RH dans des extraits hypothalamiques de femelles matures de *O. mossambicus*.

Par ailleurs, Hyers & Avila (1980) ont montré récemment, chez *Hemichromis bimaculatus*, mâle et femelle, que l'oestradiol 17 β est fixé et retenu au niveau du complexe hypothalamo-hypophysaire et des hémisphères cérébraux (cerebrum) suggérant une action de cette hormone sur des parties des centres nerveux supérieures impliquées dans la rétroaction des gonades et le comportement sexuel.

3 - CAS DES MUGILIDÉS.

En Afrique, les Mugilidés sont largement représentés dans les estuaires, les lagunes ou sur le littoral où ils constituent une part importante de la pêche. Leur élevage, couramment pratiqué dans d'autres régions du monde (Méditerranée, Hawaï, Taiwan notamment), tend aussi à s'y développer depuis quelques années.

La reproduction des mullets semble inhibée lorsque les géniteurs sont maintenus captifs en eau douce, l'évolution des gonades restant bloquée à différents stades de développement selon les conditions et les espèces (Abraham *et al.*, 1966).

Parmi les travaux réélusés sur la physiologie de la reproduction des Mugilidés, certains ont eu pour objectifs de comprendre les mécanismes de cette inhibition ou de développer des techni-

ques de reproduction induite par traitements hormonaux applicables dans le cadre des exploitations piscicoles.

3.1 - Caractéristiques générales de la gamétogénèse.

3.1.1 - La différenciation sexuelle et la puberté. La différenciation sexuelle est relativement tardive chez les Mugilidés. Une étude réalisée en microscopie électronique, chez *Mugil (Liza) auratus*, a permis de distinguer différents stades dans l'organisation de la gonade et a montré que celle-ci est différenciée à la fin de la première année chez la femelle et au début de la deuxième année chez le mâle (Bruslé & Bruslé, 1978 a et b). L'âge à la puberté est variable selon les espèces et la première maturité sexuelle peut être observée à un an chez *Mugil capito*, au cours de la 2^e ou 3^e année chez *Mugil cephalus*, et au cours de la 3^e ou 4^e année chez *Mugil (Liza) auratus*. Le moment de la puberté peut parfois être plus tardif et dépend largement des facteurs écologiques, en particulier de la température (Abraham, 1963) et de l'apport alimentaire (Bruslé & Bruslé, 1978b). Cependant, comme dans le cas des Cichlidés, des données précises issues de l'expérimentation seraient nécessaires pour préciser l'influence des facteurs du milieu sur le déclenchement de la première maturation sexuelle.

3.1.2 - La gamétogénèse. Différents aspects du développement des gonades et de la gamétogénèse ont été décrits par Strenger (1959), Abraham (1963), Abraham *et al.* (1966), Zhitenev *et al.* (1974), Kuo & Nash (1975), Pien & Liao (1975), Bruslé & Bruslé (1978 a et b), Van Der Horst (1978), Van Der Horst & Cross (1978), Nash & Shehadeh (1980), Grier (1981).

Les mullets ne se reproduisent généralement que durant une certaine période de l'année, en dehors de laquelle la spermatogénèse et l'ovogénèse sont arrêtées. Après examen histologique des gonades de femelles adultes, Strenger (1959) pensait que *M. cephalus* pouvait effectuer plus d'une ponte chaque année. Cependant, comme le précisent Nash & Shehadeh (1980), il est généralement reconnu que, dans des conditions normales, la plupart des Mugilidés n'effectue qu'une seule ponte annuelle. Chez la femelle, les ovocytes se développent de façon synchrone (Shehadeh *et al.*, 1973c, chez *M. cephalus*) et l'ovogénèse conduit à la production d'un grand nombre (parfois plusieurs millions) d'œufs sphériques de faible diamètre (inférieur au millimètre) caractérisés par la présence d'un ou de plusieurs gros globules lipidiques. Au moment de la ponte, les ovocytes sont libérés et fécondés en pleine eau, les œufs (pélagiques) et les alevins ne faisant l'objet d'aucun soin parental.

3.2 - Le rôle des facteurs externes.

Dans les différentes régions tropicales et subtropicales où il a été étudié, le cycle de reproduction des Mugilidés présente un caractère saisonnier marqué, sous l'influence des variations cycliques de l'environnement. Le moment de l'année auquel la gamétogénèse reprend ainsi que la durée de la saison de reproduction sont extrêmement variables suivant les espèces et la situation géographique considérées (Nash & Shehadeh, 1980; Bruslé, 1981). Les premières données expérimentales précises concernant le rôle respectif de la température et de la photopériode sur l'évolution des gonades chez les Mugilidés, nous ont été fournies par les travaux de Kuo *et al.* (1974a). Ces expérimentations, réalisées à salinité constante (32 ‰), montrent qu'une photopériode courte est plus efficace que la température pour induire la vitellogénèse chez des femelles de *M. cephalus* en phase de repos sexuel. La température semble cependant réguler la vitellogénèse en intervenant sur la vitesse de développement des ovocytes et la quantité de vitellus déposée. La combinaison d'une photopériode courte (6 heures d'éclairement / 18 heures d'obscurité) et d'une température constante de 21°C permet l'accomplissement de la vitellogénèse dans des conditions optimales. Toutefois, la maturation finale des ovocytes et l'ovulation ne se produisent pas chez les individus maintenus en captivité et la ponte ne peut être obtenue qu'après traitement hormonal.

La salinité intervient aussi sur la reproduction des Mugilidés. Selon l'espèce, son influence semblerait s'exercer sur des étapes distinctes du cycle sexuel, comme cela a été observé chez

deux espèces qui pénètrent en eau douce mais se reproduisent en mer : en effet, chez *M. cephalus* maintenu en eau douce le développement de la gonade est bloqué, et les ovocytes ne dépassent pas le stade de prévitellogénèse, alors que chez *M. capito* la vitellogénèse peut se dérouler en eau douce, mais pas la maturation ni l'ovulation (Abraham *et al.*, 1966). Pour cette dernière espèce, un passage en eau de mer apparaît nécessaire pour que la ponte puisse être provoquée par injection d'extraits hypophysaires. Selon Abraham *et al.* (1966) la ponte ne pourrait avoir lieu en eau douce du fait d'un déficit en gonadotropines, éventuellement lié à un déséquilibre osmotique. Cependant, Yashouv (1969) rapporte que *M. cephalus* peut dans certains cas atteindre la maturité sexuelle lorsqu'il est maintenu en eau douce, mais comme pour *M. capito*, il est essentiel que les géniteurs soient placés en eau de mer avant la ponte (Nash & Shehadeh, 1980; Yashouv, 1969). L'influence de la salinité et de la captivité n'apparaît toutefois prépondérante que chez les femelles puisque la fonction testiculaire semble peu affectée en eau douce (Abraham *et al.*, 1966; Eckstein, 1975) et que des spermatozoïdes fonctionnels sont produits par les mâles gardés captifs en eau de mer (Shehadeh *et al.*, 1973a).

Par ailleurs, les observations portant sur les zones de fraie en milieu naturel ne permettent pas de définir un modèle des conditions nécessaires pour la réalisation de la ponte (revue de Nash & Shehadeh, 1980). Ces auteurs concluent simplement, pour *M. cephalus*, que les adultes migrent pour pondre dans les zones les plus proches autorisant les meilleures chances de survie aux œufs et aux larves, en particulier dans les zones océaniques où la salinité est de l'ordre de 32 à 35 ‰.

Les variations observées dans les zones de fraie d'une même espèce, pourraient aussi trouver une explication dans l'existence de sous populations fréquentant localement des sites de ponte distincts (Bruslé, 1981). En fait, nos connaissances concernant l'influence des facteurs externes sur les différentes phases du cycle sexuel des Mugilidés sont encore très imprécises. La nature et le rôle des facteurs sociaux impliqués dans la reproduction sont également très mal connus et n'ont pas fait l'objet d'études particulières.

3.3 - Le rôle des facteurs internes.

3.3.1 - Le rôle de l'hypophyse. Plusieurs études histologiques et ultrastructurales, de l'adenohypophyse montrent qu'il existe deux catégories de cellules, morphologiquement distinctes, qui seraient impliquées dans la sécrétion d'hormones en relation avec la fonction gonadotrope (Stahl, 1953; Olivereau, 1968). On ne sait cependant pas si les différences observées entre ces différentes catégories cellulaires résultent de l'état fonctionnel des cellules gonadotropes ou de l'existence de plus d'un type de gonadotropines sécrétées (Abraham, 1974 et 1975). A notre connaissance, aucune tentative de purification des (ou de la) gonadotropines n'a été réalisée chez le mulot. Le rôle de l'hypophyse dans la reproduction est cependant mis en évidence par l'action des extraits hypophysaires et des hormones gonadotropes exogènes sur l'activité des gonades.

Chez le mâle, la spermatogénèse et la spermiation sont stimulées par l'administration d'HCG (Shehadeh *et al.*, 1973b) et de gonadotropine de saumon partiellement purifiée (SG-G100) (Donaldson & Shehadeh, 1972). Chez la femelle, la vitellogénèse est initiée par administrations répétées de PMSG (Kuo *et al.*, 1974a). La maturation ovocytaire, l'ovulation et la ponte ont été provoquées après injections soit d'un mélange d'extraits hypophysaires de mulot et de synahorin (mélange d'hormone gonadotrope chorionique et d'extraits hypophysaires mammaliens) (Tang, 1964), soit d'extraits hypophysaires de carpes (Abraham *et al.*, 1967; Yashouv, 1969), soit encore d'extraits hypophysaires de saumon additionnés de synahorin (Shehadeh & Ellis, 1970). Néanmoins le pouvoir gonadotrope des extraits hypophysaires utilisés n'était pas toujours connu avec précision et ce n'est que plus récemment que des techniques fiables d'induction de la ponte ont pu être établies grâce à l'utilisation de quantités définies d'hormones gonadotropes purifiées de poissons et de mammifères (Shehadeh *et al.*, 1973a et b) et à la possibilité de déterminer l'état de maturité des animaux receveurs par prélèvement d'un échantillon d'ovocytes *in vivo* (Shehadeh *et al.*, 1973c). Parmi les différentes hormones testées, SG-G100 apparaît actuellement l'agent le plus efficace chez le mulot (Kuo *et al.*, 1974b; Kuo & Nash, 1975; Nash & Shehadeh, 1980), mais la quantité d'hormone nécessaire pour induire la ponte reste toutefois élevée. Si le résultat de ces études est d'un grand intérêt pratique pour le contrôle

de la reproduction en élevage, l'influence des gonadotropines sur chacune des étapes du développement des gonades, et en particulier sur les phases précoces de la gamétogénèse, n'en reste pas moins à préciser.

Une hormone de type «prolactine» a été récemment isolée et identifiée chez *M. cephalus* (Woosley & Linton, 1976) mais son rôle dans la reproduction n'est pas encore établi.

Blanc-Livni & Abraham (1969 et 1970) ont suggéré l'existence d'un antagonisme dans le développement de deux zones de l'adénohypophyse : chez *M. cephalus* et *M. capito* maintenus en eau douce, la reproduction est bloquée, l'aire des cellules gonadotropes est extrêmement réduite et les cellules à prolactine très développées, alors que chez les individus pris en mer la zone gonadotrope de l'hypophyse se développe tandis que celle à prolactine se réduit. Si ces observations corroborent le fait que le contenu hypophysaire en gonadotropines de *M. cephalus* (dosé par le test de spermiation de la grenouille) est plus important en mer qu'en eau douce (Blanc & Abraham, 1968) et si les variations dans le développement de la zone à prolactine peuvent être reliées à un rôle éventuel de cette hormone dans l'osmorégulation (voir aussi Olivereau, 1968; Abraham, 1971 et 1975), le mécanisme de l'antagonisme apparent entre prolactine et gonadotrope (s) n'est cependant pas encore éclairci.

3.3.2 - Le rôle des gonades. Chez le mâle, des incubations d'homogénats testiculaires de *M. cephalus* ont permis d'isoler et d'identifier les métabolites stéroïdiens suivants : 17 α -hydroxyprogestérone, androsténone, testostérone, dehydroépiandrostérone et progestérone. Ces deux derniers métabolites n'avaient jusque-là jamais été isolés à partir de tissus de poissons téléostéens. Les résultats obtenus semblent aussi indiquer que les voies métaboliques conduisant à la formation de testostérone à partir de la pregnénolone sont similaires chez les poissons et les mammifères (Eckstein & Eylath, 1968, Eckstein, 1975). L'action des hormones stéroïdes sur la fonction testiculaire n'a été que peu étudiée dans cette famille, mais l'on sait que la 17 α -methyl-testostérone est capable de stimuler la spermatogénèse et la spermiation chez *M. cephalus*, que ce soit en dehors ou durant la saison de reproduction (Shehadeh *et al.*, 1973b).

Chez la femelle, la stéroïdogénèse paraît principalement localisée dans les cellules folliculaires où la présence d'hydroxystéroïde-deshydrogénase a été démontrée (BLANC-LIVNI *et al.*, 1969; LIVNI, 1971). Le contrôle gonadotrope de l'activité stéroïdogène de l'ovaire est attesté par la stimulation de l'activité hydroxystéroïde-deshydrogénase provoquée par le traitement des poissons avec des hormones gonadotropes (BLANC-LIVNI *et al.*, 1969).

Parmi les stéroïdes ovariens, l'oestradiol-17 β a été identifié mais seulement en faible quantité (Eckstein, 1975) et la synthèse de 11-cétotestostérone par l'ovaire a été démontrée (Eylath & Eckstein, 1969; Eckstein & Eylath, 1970). Mais bien que la concentration de 11-cétotestostérone augmente au cours du développement de la gonade chez *M. cephalus* (Azoury & Eckstein, 1980), le rôle physiologique de ce métabolite est inconnu.

Il existe peu de travaux sur l'action des stéroïdes chez les femelles de Mugilidés, et ils ne concernent que les phases finales de l'ovogénèse. Chez *Crenimugil labrosus*, qui ne se reproduit pas en captivité, la progestérone permet d'induire la maturation ovocytaire et l'ovulation en agissant directement au niveau de l'ovaire, puisque des résultats identiques ont été obtenus avec des femelles intactes ou hypophysectomisées (Cassifour & Chambrolle, 1975). Chez *M. cephalus*, Kuo & Nash (1975) ont testé l'action de différents composés stéroïdiens sur la maturation ovocytaire *in vitro*, mais les pourcentages d'ovulation obtenus étaient toujours très faibles. *In vivo*, il semble que l'administration d'acétate de désoxycorticostérone (DOCA), d'oestrone et d'oestradiol puisse provoquer l'ovulation, mais seulement lorsque qu'une sensibilisation gonadotrope préalable (SG-G100) a été réalisée.

Un fait intéressant a par ailleurs été mis en évidence chez *M. cephalus*. Kuo & Watanabe (1978) ont observé un rythme circadien dans la réponse des follicules aux gonadotropines exogènes (LH, FSH et SG-G100) et aux prostaglandines (PGE₂). Les variations dans la sensibilité aux hormones, appréciées par la détermination du niveau intraovarien de l'adénosine monophosphate cyclique (AMPc), paraissent être réglées par le début de la période claire.

3.3.3 - La régulation de l'activité hypophysaire. L'existence d'un contrôle de l'activité gonado-

trope de l'hypophyse par l'hypothalamus avait déjà été suggérée par Stahl (1953 et 1954) qui avait étudié les relations anatomiques entre ces deux organes chez *M. cephalus* et *M. capito* et montré un parallélisme étroit entre la maturation des gonades, la vacuolisation des cellules gonadotropes de l'hypophyse (associée à la libération de gonadotropines) et l'activité neuro-sécrétoire des cellules du noyau latéral du Tuber (NLT), permettant d'admettre l'intervention de ce dernier dans les mécanismes de gonadostimulation. La possibilité d'un contrôle hypothalamique positif sur la synthèse et la libération des gonadotropines par l'hypophyse a ensuite été confirmé par des observations réalisées en microscopie optique (Blanc-Livni et Abraham, 1970) et électronique (Abraham, 1974 et 1975). Enfin, la présence d'un peptide de caractéristiques chromatographiques et immunologiques identiques au Gn-RH de saumon a été mise en évidence par Sherwood *et al.* (1984) chez *M. cephalus*.

L'influence des stéroïdes sexuels sur l'axe hypothalamo-hypophysaire a été peu étudié chez les Mugilidés. Cependant chez *Crenimugil labrosus*, Cassifour & Chambolle (1975) ont observé une régression des cellules hypophysaires gonadotropes chez les femelles matures traitées à la progestérone pour induire la maturation ovocytaire et l'ovulation. D'autre part, compte tenu du fait que l'activité stéroïdogène de l'ovaire peut être affectée dans certaines conditions écologiques, en particulier dans le cas des femelles de *M. capito* maintenues en eau douce, Eckstein (1975) a proposé l'hypothèse d'une inhibition de la libération des gonadotropines consécutive aux modifications de la stéroïdogénèse, et notamment à l'accumulation de 11-cétotestostérone.

4 - CAS DES CLARIIDÉS.

La croissance rapide de certaines espèces et leur grande robustesse confèrent aux clariidés un intérêt certain pour la pisciculture et leur élevage se développe activement en Afrique depuis une dizaine d'années. L'information disponible sur la physiologie de la reproduction dans cette famille est cependant limitée. Le rôle des facteurs internes n'est étudié que depuis peu chez les espèces africaines, mais quelques études ont aussi été réalisées chez les espèces asiatiques de *Clarias* (*C. batracus*, essentiellement).

4.1 - Caractéristiques générales de la gamétogénèse.

4.1.1 - Différentiation sexuelle et puberté. On ne connaît pas précisément le moment auquel la gonade est différenciée chez les Clariidés africains. On sait toutefois que chez *Clarias batracus* la différenciation sexuelle intervient entre 10 et 15 jours après l'éclosion (Belsare, 1974). La taille de première maturité varie considérablement selon les biotopes (Bruton, 1979; Clay, 1979), mais en l'absence de données sur la croissance, l'âge à la puberté n'est connu que dans quelques cas. Dans le lac Sibaya, la plupart des *C. gariepinus* atteignent la maturité sexuelle à la fin de la deuxième année (Bruton, 1979). Chez *C. lazera**, il semble que la maturité sexuelle intervienne également à partir de deux ans dans les conditions naturelles (Richter, 1976) alors qu'en élevage, mâles et femelles sont capables de se reproduire dès l'âge de 7 ou 8 mois (Micha, 1975; Pham, 1975).

4.1.2 - La gamétogénèse. Si l'ovaire des Clariidés présente une structure typique d'ovaire de téléostéen (voir Lerhi, 1968; Richter & Van Den Hurk, 1982), l'anatomie du testicule est plus particulière. Celui-ci est pair, constitué d'une partie antérieure où se déroule la spermatogénèse (testicule vrai) et d'une partie postérieure glandulaire, non spermatogénétique, les vésicules séminales. Ces dernières sont constituées par plusieurs lobes communiquant avec l'extrémité distale du canal déférent et ne sont développées que durant la période de reproduction, au cours de laquelle elles présentent une importante activité sécrétrice. La nature de cette sécrétion, caractérisée par la présence d'un mucopolysaccharide acide (Nawar, 1959), est mal connue. Sa

*Bien que *C. lazera* ait été mis récemment en synonymie avec *C. gariepinus* (Teugels, 1982), nous continuerons ici à distinguer ces deux espèces pour faciliter les références aux articles originaux.

fonction a fait l'objet de plusieurs hypothèses : selon Lehri (1967) elle pourrait aider la fécondation en prolongeant la survie des spermatozoïdes ; selon Nawar (1959, chez *C. lazera*) et Nair (1965, chez *C. batrachus*) les spermatozoïdes pourraient être stockés quelque temps dans les vésicules séminales, avant leur émission, mais l'étude détaillée de Lehri (1967) ne soutient pas cette hypothèse ; enfin la mise en évidence dans les vésicules séminales de *C. gariepinus* d'activités enzymatiques permettant la production de stéroïdes glucuro-conjugués, notamment au moment de la fraie où le contenu des vésicules séminales est libéré, permet d'avancer sérieusement l'hypothèse d'un rôle important dans la production de phéromones sexuelles (Resink *et al.*, 1985 ; Lambert, 1986).

Chez la femelle, l'ovogénèse conduit à la production d'un nombre important d'ovocytes (plusieurs dizaines de milliers) d'environ 1,5 mm de diamètre moyen. Les œufs de *Clarias* présentent la particularité de posséder un large disque adhésif leur permettant de se fixer au substrat (Greenwood, 1955 ; Van Der Waal, 1974 ; Bruton, 1979).

Il est généralement admis que dans le milieu naturel, les *Clarias* n'effectuent qu'une seule ponte annuelle. Cependant, Clay (1979) suggère que, compte tenu de la distribution bimodale des ovocytes dans l'ovaire et de leur grande rapidité de développement, plusieurs pontes pourraient se produire chaque année lorsque l'environnement est favorable. On a également observé que dans certaines conditions artificielles, plusieurs pontes peuvent être provoquées à un court intervalle (1 à 6 semaines, Hogendoorn & Vismans, 1980 ; 2 à 3 mois, Pham & Raugel, 1977), par stimulation hormonale chez une même femelle de *C. lazera*.

Une étude détaillée du comportement de reproduction de *C. gariepinus*, réalisée en aquarium après stimulation hormonale (Van Der Waal, 1974) a clairement montré que durant l'accouplement, les œufs sont émis par groupes de quelques centaines et que ceux-ci sont dispersés sur une grande surface par de vigoureux mouvements de queue de la femelle. Contrairement aux Clariidés Asiatiques (*C. batrachus* et *C. macrocephalus*), les espèces africaines ne présentent pas de comportement parental (Bruton, 1979).

4.2 - Le rôle des facteurs externes.

Les clariidés ont en général une saison de reproduction limitée à quelques mois dans l'année, à un moment qui diffère suivant les espèces et la localisation géographique. La période de reproduction se situe généralement entre les mois d'avril et d'octobre dans l'hémisphère nord et entre novembre et mars dans l'hémisphère sud, et correspond toujours à la saison des plus fortes pluies (voir revue de Bruton, 1979).

A ce jour, peu d'études ont été réalisées en conditions expérimentales afin de définir avec certitude la nature et le rôle exact des facteurs externes contrôlant les différentes phases de la gamétogénèse et de la fraie. Certains faits ou tendances peuvent toutefois être dégagés à partir des observations effectuées sur les populations naturelles ou d'élevage. Bruton (1979) remarque que chez toutes les populations naturelles de *Clarias* étudiées jusqu'à présent, la reprise de la gamétogénèse peut être associée à l'augmentation de la photopériode et de la température de l'eau. Dans les conditions artificielles d'élevage, on trouve cependant tout au long de l'année des individus présentant des gonades développées (Micha, 1975). Ce point a été confirmé par Pham & Raugel (1977), qui précisent toutefois qu'une nourriture abondante doit être distribuée pour que des femelles matures soient obtenues toute l'année.

Il semble que la fraie dans le milieu naturel ne soit possible que dans des conditions précises. Une température minimale de l'eau semble requise : chez *C. gariepinus* (lac Sibaya), la ponte ne se produit que lorsque la température de l'eau est supérieure à 18° C, et généralement à 22° C (Bruton, 1979). En éclosérie, la ponte peut être provoquée tout au long de l'année chez *C. lazera* lorsque la température est maintenue constante à 25° C ; une température plus élevée (30° C) conduit cependant à une augmentation de la proportion d'ovocytes atrétiqes dans l'ovaire ainsi qu'à la régression des testicules (Richter *et al.*, 1982).

Le stimulus final déclenchant la ponte paraît pouvoir être associé à une montée des eaux ou à la présence de zones inondées.

En pisciculture, la simulation de crue dans des étangs préalablement asséchés ou peu pro-

fonds est une méthode répandue pour provoquer la ponte (De Kimpe & Micha, 1974; Van Der Waal, 1974; Micha, 1975; Richter, 1976; Christensen, 1981).

Dans certaines circonstances climatiques particulières, lorsque les pluies interviennent tardivement, on sait que *C. gariepinus*, parvenu à maturité, peut se maintenir plusieurs mois dans cet état, dans l'attente de conditions favorables pour la ponte qui se produit avec les premières fortes pluies ou crues (Holl, 1968; Bruton, 1979).

Par ailleurs le délai mesuré entre une forte pluie ou crue et la ponte dans le milieu naturel (8 à 36 h) est similaire à celui observé lorsque la ponte est provoquée par traitement hormonal (8 à 32 h), (Van Der Waal, 1974; Bruton, 1979). Il apparaît donc qu'un (ou plusieurs) facteur (s) associé (s) aux pluies ou aux crues a un important effet stimulateur sur la ponte. La nature exacte de ce (ou ces) facteurs n'est cependant pas connue avec précision.

La présence d'une substance appelé «petrichor», responsable de l'odeur caractéristique consécutive à de fortes pluies sur un sol sec, a parfois été évoquée comme stimulus final déclenchant la ponte chez quelques espèces de poissons comme *C. gariepinus* (voir Van Der Waal, 1974). Bruton (1979) suggère cependant que, plutôt qu'un seul facteur physique ou chimique, c'est la combinaison de divers facteurs (variations du niveau et des caractéristiques physico-chimiques de l'eau, force du courant, accès à des sites de ponte favorables, etc.) qui pourrait être responsable des migrations vers les sites de ponte et du déclenchement de la ponte.

L'existence possible d'une communication sonore (Goel, 1966), visuelle, tactile ou phéromonale (Bruton, 1979) dans les comportements de masse liés à la reproduction (migration, aggrégation des poissons) et à l'accouplement a été évoquée. Cependant aucune étude n'a cherché à mettre en évidence le rôle exact et l'importance relative de ces différents stimuli dans la reproduction des *Clarias*.

4.3 - Le rôle des facteurs internes.

4.3.1 - Le rôle de l'hypophyse. Chez les Clariidés, comme chez les autres téléostéens, l'hypophyse est directement impliquée dans le contrôle de l'activité des gonades. Joy et Sathyanesan (1979) mettent en évidence un accroissement du nombre des cellules gonadotropes au fur et à mesure de la maturation des gonades chez *C. batrachus*, celles-ci constituant le type cellulaire principal de la pars distalis proximale de l'adenohypophyse avant la ponte.

Chez *C. batrachus*, la teneur en gonadotropine dans l'hypophyse et dans le sérum sanguin, dosée par l'incorporation de phosphore marqué par l'ovaire de *C. batrachus* traités au méthallibure, augmente durant la phase de développement des gonades, atteint son maximum pendant la saison de reproduction, puis décroît après celle-ci (Singh & Singh, 1980). Toutefois, dans leur expérimentation, Singh & Singh (1980) utilisent des individus des deux sexes sans distinction; or il semble d'après les travaux de Gupta *et al.*, (1980) réalisés sur la même espèce, en utilisant un dosage biologique fondé sur l'incorporation du phosphore marqué par le testicule de poulet, que la teneur hypophysaire en gonadotropine suit une évolution différente chez le mâle et chez la femelle au cours du cycle sexuel.

De nombreuses expérimentations ont par ailleurs porté sur l'action des extraits hypophysaires et des gonadotropines exogènes sur l'activité des gonades et en particulier sur les phases finales de la gamétogénèse.

Chez le mâle (*C. batrachus*), des traitements à base de HCG et SG-G100 accélèrent le développement des testicules et des vésicules séminales et stimulent la spermatogénèse durant la période préparatoire à la reproduction; dans les conditions et aux doses utilisées, la spermiation n'est cependant observée que chez les individus traités avec HCG (Sathyanarayana-Rao *et al.*, 1979).

Chez la femelle, la maturation ovocytaire et l'ovulation ont été provoquées par l'administration d'extraits hypophysaires de *Clarias* (Van der Waal, 1974; Micha, 1975; Devaraj *et al.*, 1972; Carreon *et al.*, 1973; Schoonbe *et al.*, 1980; Hecht *et al.*, 1982), ou d'extraits hypophysaires hétérologue de carpe (Hogendoorn, 1979; Hogendoorn & Vismans, 1980; Richter & Van den Hurk, 1982), de tilapia ou d'*Heterotis* (Micha, 1975), d'un poisson marin, *Tachysurus* (Devaraj *et al.*, 1972), ou encore après traitement combiné d'extraits hypophysaires de carpes et de HCG (Schoonbee *et al.*, 1980). Enfin, l'HCG permet d'induire avec succès la maturation

et l'ovulation chez *C. macrocephalus* (Carreon *et al.*, 1973 et 1976; Mollah & Tan, 1983), chez *C. batrachus* (Ramaswami & Sundararaj, 1957) et chez *C. lazera* (Eding *et al.*, 1982). Les travaux réalisés sur l'induction de la ponte chez *Clarias* ont été revus par Richter (1976).

Il semblerait que la prolactine soit également impliquée dans le contrôle de la fonction gonadotrope. Chez *C. batrachus*, les teneurs hypophysaire et sanguine en « prolactine » (dosée par l'incorporation de phosphore marqué dans le jabot du pigeon consécutivement à l'injection d'extraits hypophysaires ou de sérum de *Clarias*) présenteraient des variations cycliques parallèles à celles des gonadotropines. Les niveaux hypophysaires et sanguins de la prolactine sont maximum durant la saison de reproduction, alors que la concentration en gonadotropine augmente également dans l'hypophyse et dans le sang (Singh & Singh, 1980). Ces données demanderaient toutefois à être confirmés par des méthodes de dosage plus spécifiques.

Chez le mâle de *C. batrachus*, des injections répétées de prolactine ovine provoquent une augmentation de la teneur testiculaire en cholestérol précurseur de la stéroïdogénèse. Cet effet est également observé après administration d'hormones gonadotropes mammaliennes (Jayashree & Srinivasachar, 1979).

Ces résultats qui semblent indiquer une action synergique de la prolactine et des gonadotropines chez *C. batrachus* contrastent avec ceux qui ont été obtenus chez les Cichlidés (voir Blüm & Fiedler, 1965) et mugilidés pour lesquels un antagonisme entre ces deux hormones est au contraire envisagé.

4.3.2 - Le rôle des gonades. Chez le mâle (*C. batrachus*), la stéroïdogénèse paraît principalement localisée dans les cellules de Leydig du tissu interstitiel et dans les cellules de Sertoli, où l'activité 3 β -hydroxystéroïde-déshydrogénase a été démontrée par histochimie (Sathyanarayana-Rao *et al.*, 1979). Ces auteurs ont montré que la stéroïdogénèse testiculaire est sous le contrôle de l'hypophyse. L'administration de HCG ou de SG-G100 provoque en effet une stimulation de l'activité du tissu interstitiel (augmentation du nombre et de la taille des cellules de Leydig) et une augmentation de l'activité 3 β -hydroxystéroïde-déshydrogénase à la fois dans les cellules interstitielles et dans les cellules de Sertoli. Dans l'ovaire de *C. lazera*, l'activité 3 β -HSD apparaît seulement localisée aux cellules spéciales de la thèque des follicules en vitellogénèse et en fin de vitellogénèse. Le traitement par HCG pour provoquer la maturation et l'ovulation fait apparaître cette activité dans la granulosa en l'espace d'une dizaine d'heures. Cette activité se maintient jusqu'à l'ovulation et décroît ensuite pour disparaître des follicules post-ovulatoires 30 heures après l'ovulation (Lambert & Van Den Hurk, 1982). Corrélativement se manifeste la potentialité de l'ovaire à métaboliser de façon transitoire la prégnénone en 17 α -hydroxy-20 β -dihydroprogestérone (Lambert & Van Den Hurk, 1982), connu comme médiateur de la maturation ovocytaire chez d'autres poissons (Jalabert, 1976; Goetz, 1983). Récemment, l'ovulation a pu être provoquée avec succès chez *C. gariepinus* après injections répétées de 17 α -hydroxyprogestérone (Richter *et al.*, 1985); bien que le mode d'action exact de cette hormone reste à préciser, il se pourrait qu'elle intervienne sur la maturation des ovocytes par le biais d'une conversion en 17 α -hydroxy-20 β -dihydroprogestérone.

Par ailleurs, de nombreux travaux montrent que la maturation ovocytaire peut être induite après injection d'acétate de désoxycorticostérone (DOCA) chez *C. lazera* (De Kimpe & Micha, 1974; Micha, 1975; Pham, 1975; Pham & Raugel, 1977; Hogendoorn, 1979; Richter & Van Den Hurk, 1982) et *C. macrocephalus* (Carreon *et al.*, 1976). L'action positive de la DOCA dans le contrôle de la maturation ovocytaire est à rapprocher des observations réalisées chez un autre siluriforme, *Heteropneustes fossilis*, où certains corticostéroïdes apparaissent extrêmement efficaces (Sundararaj & Goswami, 1977), mais elle n'est pas nécessairement directe et spécifique (Jalabert, 1976).

4.3.3 - La régulation de l'activité hypophysaire. Chez *C. batrachus*, de même que les cellules gonadotropes de l'hypophyse (Lehri, 1966a), les cellules neurosécrétrices de l'hypothalamus présentent des variations saisonnières d'activité en relation avec le cycle sexuel (Dixit, 1967). Les noyaux latéral du tuber (NLT) et préoptiques (NPO) paraissent tous deux être impliqués dans la régulation de l'activité des gonades (Dixit, 1970; Prasada-Rao & Betole, 1973) et exerceraient un contrôle stimulateur sur l'activité des cellules gonadotropes hypophysaires (Prasada-Rao &

Betole, 1973). Des observations immunohistochimiques réalisées récemment chez *C. gariepinus* (Goos *et al.*, 1985) suggèrent en outre que la présence de Gn-RH ne se limiterait pas seulement à l'hypothalamus, mais intéresserait aussi d'autres régions du cerveau peut-être elles-mêmes impliquées dans le contrôle de la fonction gonadotrope. Chez cette même espèce, l'injection d'un analogue du LH-RH permet de provoquer une forte décharge de gonadotropine (GtH) dans le sang; toutefois le niveau de cette libération n'est généralement suffisant pour provoquer l'ovulation que lorsque le LH-RHa est injecté en association avec un antidopaminergique, le pimozide (De Leeuw *et al.*, 1985).

Par ailleurs, les observations de Dixit (1977) chez *C. batrachus* suggèrent que l'hypophyse serait elle-même capable d'exercer une rétroaction sur l'activité des cellules des noyaux préoptiques de l'hypothalamus. Enfin, l'existence d'une rétroaction des stéroïdes sexuels sur l'activité du complexe hypothalamo-hypophysaire a été mise en évidence chez *C. batrachus* par de nombreux auteurs (Lehri, 1966b; Dixit, 1970; Prasada-Rao *et al.*, 1972; Chandrasekhar & Khosa, 1972; Prasada-Rao & Betole, 1973) grâce à des expériences de castration et de suppléments hormonaux.

5 - CAS DES ANGUILLIDÉS.

Compte tenu de leur intérêt économique et de leurs particularités biologiques (migrations et reproduction en mer) les Anguillidés ont fait l'objet d'excellents ouvrages de synthèse (Sinha & Jones, 1975; Tesch, 1977). Parmi les espèces rencontrées sur le continent africain l'espèce dite «européenne», *Anguilla anguilla*, dont l'aire de répartition s'étend en fait au nord du continent africain, a fait l'objet des travaux les plus approfondis et les plus nombreux qui seront en partie rapportés ici. Cette anguille effectue l'essentiel de sa croissance dans les eaux continentales (anguille jaune) où elle séjourne plusieurs années avant de se transformer en «anguille argentée». Cette modification morphologique n'est en fait que la manifestation extérieure de transformations physiologiques profondes préparant l'organisme à sa phase marine. Après son retour en mer, l'anguille européenne migrerait jusqu'en mer des Sargasses où aurait lieu la fraie. Bien que l'on admette généralement que l'anguille ne puisse survivre à la fraie, certaines observations peuvent faire douter de la valeur absolue de ce postulat (Fontaine *et al.*, 1982). Les jeunes anguilles reviennent dans les eaux continentales qu'elles atteignent au stade «Civelle» au terme de la migration inverse. La biologie de la reproduction de l'anguille européenne a suscité d'assez nombreux travaux motivés sans doute autant par l'intérêt économique de l'espèce que par les facilités d'approvisionnement et de stockage en laboratoire. Pourtant, paradoxalement, la reproduction artificielle n'est pas maîtrisée, et aucune des tentatives effectuées, depuis celle de Fontaine *et al.* (1964), jusqu'à celles de Boetius & Boetius (1980) n'a permis jusqu'à présent de produire des embryons viables. Ces échecs apparaissent vraisemblablement liés à l'originalité du cycle vital de l'espèce dont la vitellogénèse et la fraie se déroulent en mer dans des conditions écologiques particulières dont l'évolution et la complexité (salinité, température, pression, lumière, etc.) sont difficiles à simuler au laboratoire. Néanmoins, et même si les œufs produits artificiellement ne se sont pas encore révélés viables, les travaux réalisés ont apporté de précieux renseignements sur les caractéristiques de la gamétogénèse et les facteurs internes qui peuvent la contrôler.

Les autres espèces africaines d'anguilles semblent réparties dans le sud-est du continent et à Madagascar, l'aire de ponte supposée se situant dans l'Océan Indien à l'est de Madagascar (voir Tesch, 1977).

5.1 - Caractéristiques générales de la gamétogénèse.

5.1.1 - Différenciation sexuelle. La différenciation des gonades est un phénomène qui revêt, chez l'anguille, une apparence ambiguë. En premier lieu, la détermination précoce du sexe fondée sur la seule morphologie externe des gonades, et même sur l'analyse histologique est peu aisée et peut donner des résultats difficiles à interpréter (Sinha & Jones, 1966).

En effet la période de différenciation est relativement tardive et paraît dépendre de la taille,

avec cependant une variabilité importante puisqu'elle semble généralement intervenir dans une fourchette comprise entre 14 et 35 cm (D'Ancona, 1960; Sinha & Jones, 1966; Kuhlmann, 1975; Bieniarz *et al.*, 1981). Si la différenciation des ovaires, une fois intervenue, apparaît relativement irréversible (disparition des cellules germinales préméiotiques), les gonades considérées comme des testicules d'après leur anatomie histologique contiennent toujours des ovocytes chez l'anguille jaune (Colombo *et al.*, 1984). En pratique on observe entre 14 et 35 cm une augmentation progressive de la proportion des individus dont le sexe peut être déterminé histologiquement avec certitude, mais il subsiste toujours jusqu'au stade « argenté » des individus susceptibles de faire l'objet d'une détermination erronée. Enfin, la possibilité de fonder la détermination du sexe sur des critères cytogénétiques paraît exclue dans la mesure où l'existence d'hétérochromosomes sexuels proposée par certains auteurs (Passakas, 1976; Park & Grimm, 1981) est sérieusement contestée (Wiberg, 1983).

Les observations écologiques et même les travaux expérimentaux qui sont réalisés sur des échantillons hétérogènes prélevés dans le milieu naturel se heurtent en outre à d'autres problèmes méthodologiques tels que les difficultés de détermination de l'âge (Deedler, 1981), la variabilité considérable des taux de croissance en fonction des facteurs externes et notamment de l'alimentation (Deedler, 1981), les différences de rythme de migration et (ou) de capturabilité selon la taille.

L'accumulation de toutes ces difficultés, particulière à l'Anguille, explique en partie l'existence de nombreuses controverses sur un rôle éventuel des facteurs externes dans l'orientation du sexe. Selon Sinha & Jones (1966) qui ont effectué une analyse critique des travaux antérieurs, ce rôle est douteux. Les travaux de Kuhlmann (1975), qui paraissent démontrer un effet de la température, ne suffisent pas à lever le doute compte-tenu des réserves que l'on peut encore formuler sur la validité des déterminations du sexe réalisées chez les animaux de petite taille. A l'inverse, les travaux, de Bieniarz *et al.* (1981) montrant une différenciation sexuelle conforme au sexe caryologique chez des anguilles élevées en aquarium à 22° C dans des conditions de croissance optimales laissent aussi subsister un doute lié aux déterminations caryologiques.

En l'état actuel, le problème d'un rôle éventuel des facteurs externes dans l'orientation du sexe chez l'anguille reste donc posé.

5.1.2 - La gamétogénèse. En eau douce, dans les conditions naturelles, les ovocytes se développent rarement au delà d'un diamètre maximum de l'ordre de 0,15 mm (Pankhurst, 1982; et travaux cités par Tesch, 1977) avec un rapport gonadosomatique maximum de 1 à 1,5 % (Brylinska *et al.*, 1978). La vitellogénèse exogène n'apparaît donc pas réellement engagée, bien que des traces de vitellogénine soient détectables par dosage radio-immunologique dans le sang des femelles argentées (Burzawa-Gérard, 1981). Certains auteurs ont cependant observé un début de vitellogénèse chez l'anguille argentée en migration catadrome, et des ovocytes d'un diamètre maximum de 0,22 - 0,25 mm (Bezdenzhinykh & Petukhov, 1981).

Chez le mâle argenté les cellules germinales sont encore généralement au stade spermatogonies, mais des stades plus avancés (nids de spermatides et même spermatozoïdes) pourraient être observés exceptionnellement (observations citées par D'Ancona, 1960).

Les données sur les stades ultérieurs de la gamétogénèse proviennent des expérimentations en laboratoire visant à induire artificiellement la maturation des gamètes grâce à l'administration de diverses préparations hormonales gonadotropes, et ne révèlent pas de traits particulièrement originaux par rapport à la gamétogénèse des autres Téléostéens. Les ovules ainsi obtenus ont un diamètre compris entre 0,9 et 1,4 mm (Fontaine *et al.*, 1964). La fécondité est de l'ordre de 1,5 millions d'œufs par kg et le rapport gonadosomatique peut dépasser 40 % (Boetius & Boetius, 1980) et même 50% après l'hydratation qui intervient lors de la maturation finale (Villani & Lumare, 1975; Bezdenzhinykh & Petukhov, 1981).

5.2 - Le rôle des facteurs externes.

Le rôle des différents facteurs externes susceptibles de stimuler la gamétogénèse active de l'anguille au cours de sa migration en mer (salinité, lumière, température, pression, etc.) est encore mal connu à l'heure actuelle, bien que certains d'entre eux aient pu être utilisés de façon

peu démonstrative pour essayer de favoriser la maturation des gonades, provoquée en fait par des gonadotropines exogènes. Avec ce type de traitement, seul un optimum thermique de l'ordre de 20°C a été observé (Boetius & Boetius, 1982). Cependant diverses modifications anatomiques, biochimiques et physiologiques de l'anguille argentée semblent constituer une préadaptation à un séjour à grande profondeur (Fontaine *et al.*, 1985a) et des données récentes (Fontaine *et al.*, 1985b) sur la stimulation de la fonction gonadotrope de l'hypophyse par l'immersion à grande profondeur permettent de penser que la pression est un facteur essentiel de la reproduction de l'anguille.

5.3 - Le rôle des facteurs internes.

Les cellules gonadotropes de l'hypophyse ont été décrites par Oliveureau & Herlant (1960), Knowles & Vollrath (1966). Deux types de cellules gonadotropes ont pu être distinguées dans certaines conditions en microscopie optique (réactions tinctoriales différentes) et en microscopie électronique (taille des granules de sécrétion). Cette distinction est moins aisée que chez certains autres Téléostéens (Oliveureau, 1967), et n'a pas encore trouvé de fondements biologiques très clairs dans la mesure où l'hypothèse de l'existence de deux gonadotropines chez les Téléostéens se heurte à des critiques sérieuses (Burzana-Gérard, 1982). Chez l'Anguille en particulier, l'hormone de carpe hautement purifiée (c-GtH) ainsi que d'autres gonadotropines de poissons, connues pour leur activité «maturante» se révèlent capables de stimuler le développement des ovaires chez l'animal hypophysectomisé (Fontaine *et al.*, 1976). Comme chez les mammifères, l'action de la GtH semble impliquer une médiation par l'AMPc (Fontaine-Bertrand *et al.*, 1978).

Dans de nombreux travaux visant pratiquement à produire des œufs (revus récemment par Villani & Lumare, 1975 et Bieniarz *et al.*, 1978) ont été utilisées des préparations gonadotropes diverses injectées à des animaux non hypophysectomisés. Ainsi Boetius & Boetius (1980) obtiennent une stimulation optimale par l'action combinée de l'hormone chorionique gonadotrope humaine (HCG) et d'extraits hypophysaires de Carpe. La maturation et l'ovulation interviennent généralement au terme de la vitellogénèse sous l'effet du même traitement. Cependant Epler & Bieniarz (1978) ont observé un blocage de l'ovulation *in vivo* qu'ils ont cependant pu lever *in vitro* sous l'action de la prostaglandine PGF 2 α ou de l'épinéphrine. Bien que la cause du blocage ne soit pas très claire, cette observation tend à montrer l'implication de mécanismes nerveux et de prostaglandines dans le processus d'ovulation comme chez d'autres Téléostéens (Jalabert, 1976).

En ce qui concerne les hormones produites par la gonade elle-même, diverses observations ont été réalisées sur les potentialités stéroïdogènes de l'ovaire (Colombo & Colombo-Belvédère, 1976; Quérat *et al.*, 1982; Quérat, 1984; Quérat *et al.*, 1986) et du testicule (Leloup-Hatey *et al.*, 1981; Eckstein *et al.*, 1982). Si des voies métaboliques de la stéroïdogénèse et certains métabolites identifiés dans le testicule apparaissent présenter des caractères originaux (Eckstein *et al.*, 1982), il faut cependant rappeler que ces informations sont obtenues, dans le cas de l'Anguille, sur des animaux soit immatures, soit soumis à une stimulation hormonale non spécifique dans des conditions d'environnement non physiologiques en période de maturation. C'est ainsi que l'absence d'aromatation des androgènes en œstrogènes (Quérat *et al.*, 1982; Quérat *et al.*, 1986) caractérise sans doute l'ovaire immature.

Comme chez les autres Téléostéens, l'activité gonadotrope de l'hypophyse est vraisemblablement contrôlée par le système nerveux central et modulée par les rétroactions hormonales issues des gonades. L'hypophyse d'anguille apparaît en effet reliée à l'hypothalamus par des faisceaux de fibres nerveuses aboutissant aux noyaux du Tuber et Préoptique (Knowles & Vollrath, 1966). L'hypothalamus semble contenir en outre un facteur immunoréactif de type LH-RH, d'ailleurs aussi largement réparti dans le cerveau et l'hypophyse elle-même (Dufour *et al.*, 1982), et dont la synthèse, mais non la décharge semble stimulée par les stéroïdes sexuels et en particulier l'oestradiol-17 β (Dufour *et al.*, 1985).

Alors que les cellules gonadotropes sont normalement peu différenciées, peu actives et peu nombreuses chez les immatures, la maturation sexuelle stimulée par traitement gonadotrope s'accompagne d'une augmentation considérable du nombre et du volume de ces cellules qui

élaborent d'abondantes granulations glycoprotéiques (Olivereau, 1967 ; Sokolowska *et al.*, 1978). Cet effet résulte vraisemblablement d'une rétroaction positive des stéroïdes libérés par la gonade stimulée. En effet, l'injection d'œstradiol entraîne une stimulation équivalente des cellules gonadotropes, mais dans ce cas la gonade n'est pas stimulée (Olivereau & Chambolle, 1978). La rétroaction s'exerce positivement sur l'activité de synthèse des cellules gonadotropes hypophysaires, mais les gonadotropines synthétisées ne sont que faiblement libérées (Dufour *et al.*, 1983). Cet effet de l'œstradiol peut être observé chez le mâle comme chez la femelle; en revanche la testostérone ne provoque une rétroaction analogue que chez le mâle (Dufour *et al.*, 1983). L'injection de LH-RH à des animaux pré-traités par l'œstradiol semblerait provoquer une décharge de la GtH contenue dans certaines cellules (Olivereau *et al.*, 1982) mais Dufour *et al.* (1984) n'ont observé de libération significative de GtH et une stimulation de la gonade chez l'anguille argentée que si un agoniste du LH-RH est administré associé à un anti-dopaminergique, le pimozide, ce qui suggère que le blocage de la fonction gonadotrope résulterait à la fois d'une déficience de la sécrétion de Gn-RH endogène et d'une inhibition dopaminergique de l'action du Gn-RH sur les cellules gonadotropes.

L'absence de reproduction de l'anguille dans les eaux continentales semble donc bien résulter avant tout d'un blocage au niveau des mécanismes centraux contrôlant la fonction gonadotrope de l'hypophyse, et c'est notamment à ce niveau que la pression pourrait jouer un rôle déterminant comme le suggèrent Fontaine *et al.* (1985b).

SUMMARY

Apart from a few species on which specific studies have been conducted (e.g. on the sexual cycle), most research on the physiology of reproduction in african inland waters fishes deals with four families : Cichlidae, Mugilidae, Clariidae and Anguillidae, due to their economic importance in fisheries and fishculture. A detailed review of data on these four families is given after a brief summary of general knowledge concerning Teleostean fishes.

In Cichlids, and especially the tilapias, the gonads are differentiated a few weeks after hatching and sexual maturity is attained rapidly. There is unlimited successive breeding through whole populations in equatorial areas and an increased tendency for seasonal breeding with increasing latitude, with maximum activity during maximum temperature and light intensity. At the individual level, the same female can spawn several times successively with a few weeks interval wether reproduction is continuous or seasonal. It has been showed that social contacts increase spawning frequency. In spite some attempts, tilapia gonadotropins have not yet been satisfactorily purified. The role of prolactin in the regulation of reproduction activity and of parental care behaviour needs to be confirmed. The precise nature of steroids which mediate the pituitary action during different phases of the sexual cycle also requires further research.

In Mugilids, sexual differentiation occurs towards the end of the first year. The age at first maturity is variable according to species and ecological conditions. The season of reproduction is generally well defined with an annual spawning. In *Mugil cephalus*, the recovery of gametogenesis is facilitated by a short photoperiod; the influence of temperature seems to be important mainly during the vitellogenic phase. Salinity is also an important factor as reproduction is inhibited in fresh water. A review of studies dealing with hormones-induced spawning is given. There has been no attempt to purify gonadotropins. Two aspects which require further investigation are the apparent antagonism between hormones involved in reproduction and osmoregulation control, and the nature and role of sexual steroids in gonadal maturation.

In Clariids, the period of sexual differentiation is not well known for African species. The size and age at first maturity varies widely between different populations of the same species. For *Clarias lazera*, sexual maturity is more precocious in culture. In the natural environment, spawning is restricted to certain months of the year. The recovery of gametogenesis seems to be associated with increases in water temperature and photoperiod. Final stimulus for spawning appears to be linked to rains and floods. Under hatchery conditions, spawning can be induced artificially all year round when brooders are kept at a constant warm temperature (25°C). Many studies on the induction of oocyte maturation and of ovulation by hormonal treatments have been done and are reviewed.

In Anguillids, most reseach has been conducted on the european Eel. Sexual differentiation occurs late and at very variable sizes. Most phases of gametogenesis take place during the marine migration preceeding spawning, in poorly known ecological conditions. Attempts at artificial propagation in the laboratory have not been totally successful, probably as a result of the important gaps in our knowledge of internal and external factors which regulate the reproductive cycle in this family.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAHAM M., 1963 - A study of oogenesis and egg resorption in the mullets *Mugil capito* and *Mugil cephalus* in Israel. *Proc. tech. Pap. gen. Fish Coun. Mediterr.*, 7 : 435-453.
- ABRAHAM M., 1971 - The ultrastructure of the cell types and of the neurosecretory innervation in the pituitary of *Mugil cephalus* L. from freshwater, the sea, and a hypersaline lagoon. I : The rostral pars distalis. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 17 : 334-350.
- ABRAHAM M., 1974 - Ultrastructure of the cell types and of the neurosecretory innervation in the pituitary of *Mugil cephalus* L. from freshwater, the sea, and a hypersaline lagoon. II : The proximal pars distalis. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 24 : 121-132.
- ABRAHAM M., 1975 - The pituitary of *Mugil cephalus* during adaptation to biotopes of different salinities. *Aquaculture*, 5 : 199-204.
- ABRAHAM M., BLANC A. & YASHOUV A., 1966 - Oogenesis in five species of grey mullets (Teleostei, Mugilidae) from natural and landlocked habitats. *Israel J. Zool.*, 15 : 155-172.
- ABRAHAM M., YASHOUV A. & BLANC N., 1967 - Induction expérimentale de la ponte chez *Mugil capito* confiné en eau douce. *C. R. Acad. Sci.*, 26 : 818-821.
- ARONSON L.R., 1945 - Influence of the stimuli provided by the male Cichlid fish *Tilapia macrocephala* on the spawning frequency of the female. *Physiol. Zool.*, 18 : 403-415.
- ARONSON L.R., 1951 - Factors influencing the spawning frequency in the female cichlid fish *Tilapia macrocephala* (Bleeker). *Trans. N.Y. Acad. Sci.*, 2 : 33-42.
- ARONSON L.R., 1957 - Reproductive and parental behaviour. In *The physiology of fishes*, vol. 2 (Ed. M.E. BROWN) pp. 271-304, Academic Press, New-York.
- ARRIGNON J., 1969 - L'élevage de *Tilapia mossambica* comme animal de laboratoire. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 17 : 650-661.
- AZOURY R. & ECKSTEIN B., 1980 - Steroid production in the ovary of the grey mullet (*Mugil cephalus*) during stages of egg ripening. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 42 : 244-250.
- BABIKER M.M. & IBRAHIM H., 1979 - Studies on the biology in the cichlid *Tilapia nilotica* (L.) : gonadal maturation and fecundity. *J. Fish Biol.*, 14 : 437-448.
- BALL J.N., 1981 - Hypothalamic control of the *Pars Distalis* in Fishes, Amphibians, and Reptiles. *Gen. Comp. Endocrinol.* 44 : 135-170.
- BELSARE D.K., 1974 - Studies on the development of endocrine glands in fishes. IV. Development of the gonads in *Clarias batracus*. *Zool. Jb. Anat. Bd.*, 93 : 165-174.
- BEN-TUVIA A., 1959 - The biology of the cichlid fishes of the Lake Tiberias and Huleh. *Bull. Res. Council. Israel.*, 8 : 153-183.
- BEZDENEZHINYKH V.A. & PETUKHOV V.B., 1981 - Oogenesis of the common Eel, *Anguilla anguilla*. *J. Ichthyol.*, 21 : 100-105.
- BIENIARZ K. & EPLER P., 1977 - Investigations on inducing sexual maturity in the male eel *Anguilla anguilla* L.. *J. Fish. Biol.*, 10 : 555-559.
- BIENIARZ K., EPLER P., MALCZEWSKI B. & PASSAKAS T., 1981 - Development of european eel (*Anguilla anguilla* L.) gonads in artificial conditions. *Aquaculture*, 22 : 53-66.
- BIENIARZ K., EPLER P. & SOKOLOWSKA M., 1978 - A review of world literature on reproduction of Eel (Polonais). *Rocz. Nauk Roln.*, ser. H, 98 : 159-173.
- BILLARD R., 1978 - Testicular feed-back on the hypothalamo-pituitary axis in rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.). *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, 18 : 813-818.
- BILLARD R. & PETER R.E., 1977 - Gonadotropin release after implantation of anti-estrogens in the pituitary and hypothalamus of the goldfish, *Carassius auratus*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 32 : 213-220.
- BILLARD R., BRY C. & GILLET C., 1980 - Stress, environment and reproduction in teleost fish. In : *Stress and fish*. (Ed. A.D. PICKERING) pp. 185-208. Acad. Press. London, N.Y.
- BILLARD R. & BRETON B., 1981 - Le cycle reproducteur chez les poissons téléostéens. *Cah. Lab. Hydrobiol. Montereau.*, 12 : 43-56.
- BILLARD R., FOSTIER A., WEIL C. & BRETON B., 1982 - The endocrine control of spermatogenesis in teleost fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39 : 65-79.

- BLANC N. & ABRAHAM M., 1968 - Evaluation du pouvoir gonadotrope dans l'hypophyse de *Cyprinus carpio* et *Mugil cephalus*. *C. R. Acad. Sci.*, 267 : 958-961.
- BLANC-LIVNI N. & ABRAHAM M., 1969 - Aspects endocriniens de la reproduction chez *Mugil* (Teleostei) en relation avec l'habitat d'eau douce et d'eau de mer. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 17 : 625-629.
- BLANC-LIVNI N. & ABRAHAM M., 1970 - The influence of environmental salinity on the prolactin and gonadotropin secreting regions in the pituitary of *Mugil* (Teleostei). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 14 : 184-197.
- BLANC-LIVNI N., ABRAHAM M., LERAY C. & YASHOUV A., 1969 - Histochemical localization of hydroxysteroid deshydrogenases in the ovary of an euryhaline teleost fish, *Mugil capito*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 13 : 493. (abstr.).
- BLÜM V., 1973 - Experimente mit teleosten Prolaktin. *Zool. Jahrb. (Allg. Zool. Physiol. Tiere)*, 77 : 335-347.
- BLÜM V. & FIEDLER K., 1964 - Der Einfluss von Prolaktin auf das Brutpflegeverhalten von *Symphysodon aequifasciata axelrodi* L.P. Schultz (Cichlidae, Teleostei). *Naturw.*, 51 : 149-150.
- BLÜM V. & FIEDLER K., 1965 - Hormonal control of reproductive behaviour in some cichlid fish. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 55 : 186-196.
- BLÜM V. & WEBER K.M., 1968 - The influence of prolactin on the activity of steroid - 3 β - ol deshydrogenase in the ovaries of the cichlid fish *Aequidens pulcher*. *Experientia*, 24 : 1259-1260.
- BOETIUS I. & BOETIUS J., 1980 - Experimental maturation of female silver eels, *Anguilla anguilla*. Estimates of fecundity and energy reserves for migration and spawning. *Dana*, 1 : 1-28.
- BOETIUS I. & BOETIUS J., 1982 - Experimental maturation of european silver eels. In : *Reproductive Physiology of Fish*, Edited by C.J.J. RICHTER & H.J.TH. GOOS. PUDOC, Wageningen : 174-176.
- BOGOMOLNAYA A. & YARON Z., 1984 - Stimulation *in vitro* of estradiol secretion by the ovary of a cichlid fish, *Sarotherodon aureus*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 53 : 187-196.
- BOMMELAER M.C., BILLARD R. & BRETON B., 1981 - Changes in plasma gonadotropin after ovariectomy and estradiol supplementation at different stages at the end of the reproductive cycle in the rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.), *Reprod. Nutr. Develop.*, 21 : 989-997.
- BRETON B., JALABERT B., BILLARD R. & WEIL C., 1971 - Stimulation *in vitro* de la libération d'hormone gonadotrope par un facteur hypothalamique chez la carpe (*Cyprinus carpio*). *C. R. Acad. Sci.*, 273 : 2591-2595.
- BRETON B., MOTIN A., BILLARD R., KAH O., GEOFFRE S. & PRECIGOUX G., 1986 - Immunoreactive Gonadotropin - releasing hormone - like material in the brain and the pituitary gland during the periovulatory period in the brown trout (*Salmo trutta* L.) : relationships with the plasma and pituitary gonadotropin. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 61 : 109-119.
- BRETON B., MOTIN A., KAH O., LE MENN F., GEOFFRE S., PRECIGOUX G. & CHAMBOLLE P., 1984 - Dosage radio-immunologique homologue d'un facteur hypothalamique de stimulation de la fonction gonadotrope hypophysaire de saumon s-Gn-RH. *C.R. Acad. Sci.* 299 : 383-388.
- BRETON B., WEIL C., JALABERT B. & BILLARD R., 1972 - Activité réciproque des facteurs hypothalamiques de bélier et de poissons téléostéens sur la sécrétion *in vitro* des hormones gonadotropes C-HG et LH respectivement par des hypophyses de carpe et de bélier. *C.R. Acad. Sci.*, 274 : 2530-2533.
- BRETON B. & WEIL C., 1973 - Effets du LH/FSH-RH synthétique et d'extraits hypothalamiques de Carpe sur la sécrétion d'hormone gonadotrope *in vivo* chez la Carpe (*Cyprinus carpio*). *C.R. Acad. Sci.*, 277 : 2061-2064.
- BRETON B., JALABERT B. & WEIL C., 1975a - Caractérisation partielle d'un facteur hypothalamique de libération des hormones gonadotropes chez la Carpe (*Cyprinus carpio* L.), étude *in vitro*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 25 : 405-415.
- BRETON B., JALABERT B. & FOSTIER A., 1975b - Induction de décharges gonadotropes chez la Carpe (*Cyprinus carpio* L.) à l'aide du citrate de cis-clomiphène. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 25 : 400-404.
- BRETON B. & BILLARD R., 1980 - Mise en évidence d'une régulation non stéroïdienne d'ori-

- gine testiculaire sur la sécrétion d'hormone gonadotrope (GtH) chez la truite arc-en-ciel. *C.R. Acad. Sci.* 290 : 1091-1094.
- BRUSLE J., 1981 - Sexuality and biology of reproduction in grey mullets. In : *Aquaculture of grey mullets* (Ed. O.H. OREN) pp. 94-154.
- BRUSLE S. & BRUSLE J., 1978a - Early sex differentiation in *Mugil (Liza) auratus* Risso, 1810, (Teleostei, Mugilidae). An ultrastructural study. *Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys.*, 18 : 871-875.
- BRUSLE S. & BRUSLE J., 1978b - An ultrastructural study of early germ cells in *Mugil (Liza) auratus* Risso, 1810, (Teleostei, Mugilidae). *Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys.*, 18 : 1141-1153.
- BRUTON M.N., 1979 - The breeding biology and early development of *Clarias gariepinus* (Pisces : Clariidae) in Lake Sibaya, South Africa. With a review of breeding in species of the subgenus *Clarias (Clarias)*. *Trans. zool. Soc. Lond.*, 35 : 1-45.
- BRUTON M.N. & BOLTT R.E., 1975 - Aspects of the biology of *Tilapia mossambica* Peters (Pisces, Cichlidae) in a natural freshwater lake (lake Sibaya, South Africa). *J. Fish. Biol.*, 7 : 423-445.
- BRYLINSKA M., DLUGOSZ M. & BODGAN E., 1978 - State of gonadal development in eel (*Anguilla anguilla*) caught in polish inland waters. (Polonais). *Rocz. Nauh. Roln. Ser. H.*, 98 : 81-113.
- BURZAWA-GERARD E., 1981 - Les hormones gonadotropes des poissons. *Oceanis*, Vol. 6 : 665-676.
- BURZAWA-GERARD E., 1982 - Existe-t-il plusieurs gonadotropines (GtH) chez les poissons? Données biochimiques et vitellogénèse exogène. In : *Reproductive Physiology of Fish*, Edited by C.J.J. RICHTER & H.J.Th. GOOS, PUDOC, Wageningen : 19-22.
- CALLARD I.P., CALLARD G.V., LANCE V., BOLAFFI J.L. & ROSSET J.S., 1978 - Testicular regulation in nonmammalian vertebrates. *Biol. Reprod.*, 18 : 16-43.
- CARREON J.A., VENTURA R.E. & ALMAZAN G.J., 1973 - Notes on the induced breeding of *Clarias macrocephalus* Günther. *Aquaculture*, 2 : 5-16.
- CARREON J.A., ESTOCAPIO F.A. & ENDEREZ E.M., 1976 - Recommended procedures for induced spawning and fingerling production of *Clarias macrocephalus* Günther. *Aquaculture*, 8 : 269-281.
- CASSIFOUR P. & CHAMBOLLE P., 1975 - Induction de la ponte par injection de progestérone chez *Crenimugil labrosus* (Risso), poisson téléostéen, en milieu saumâtre. *J. Physiol. Paris*, 70 : 565-570.
- CHANDRASEKHAR K. & KHOSA D., 1972 - Effect of mammalian estrogens and progesterone on the hypothalamus-adenohypophysial complex of ovariectomised catfish *Clarias batrachus* (Linn.). *Proc. Indian Acad. Sci.*, 76 : 240-250.
- CHIEN A.K., 1973 - Reproductive behaviour of the angelfish (*Pterophyllum scalare*) (Pisces : Cichlidae). II. Influence of male stimuli upon the spawning rate of females. *Anim. Behav.*, 21 : 457-463.
- CHRISTENSEN M.S., 1981 - A note on breeding and growth rates of the catfish *Clarias mossambicus* in Kenya. *Aquaculture*, 25 : 285-288.
- CLAY D., 1979 - Sexual maturity and fecundity of the african catfish (*Clarias gariepinus*) with an observation on the spawning behaviour of the Nile catfish (*Clarias lazera*). *Zool. J. Linn. Soc., Lond.*, 65 : 351-365.
- COLOMBO L., BELVEDERE P.C., MARCONATO A. & BENTIVEGNA F., 1982 - Pheromones in teleost fish. In : *Reproductive Physiology of Fish*. Edited by C.J.J. RICHTER & H.J.Th. GOOS. PUDOC, Wageningen : 84-94.
- COLOMBO G., GRANDI G. & ROSSI R., 1984 - Gonad differentiation and body growth in *Anguilla anguilla* L.. *J. Fish. Biol.*, 24 : 215-228.
- COLOMBO L., BERN H.A., PIEPRZYK J. & JOHNSON D.W., 1973 - Biosynthesis of 11 deoxycorticosteroids by teleost ovaries and discussion of their possible role in oocyte maturation and ovulation. *Gem. Comp. Endocrinol.*, 21 : 168-178.
- COLOMBO L. & COLOMBO-BELVEDERE P., 1977 - Gonadal steroidogenesis in teleost fishes. *Inv. Pesq.*, 41 : 147-164.

- DADZIE S., 1969 - Spermatogenesis and the stages of maturation in the male cichlid fish *Tilapia mossambica*. *J. Zool., Lond.*, 159 : 399-403.
- D'ANCONNA U., 1960 - The life-cycle of the atlantic eel. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 61-75.
- DEELDER C.L., 1981 - On the age and growth of cultured eels, *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758). *Aquaculture*, 26 : 13-22.
- DE KIMPE P. & MICHA J.C., 1974 - First guidelines for the culture of *Clarias lazera* in Central Africa. *Aquaculture*, 4 : 227-248.
- DE LEEUW R., GOOS H.J.Th., RICHTER C.J.J. & EDING E.H., 1985 - Pimozide - LHRHa - induced breeding of the African catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell). *Aquaculture*, 44 : 295-302.
- DEVARAJ K.V., VARGHESE T.J. & SATYANARAYANA-RAO G.P., 1972 - Induced breeding of the freshwater catfish *Clarias batrachus* (Linn.) by using pituitary glands from marine catfish. *Curr. Sci.*, 41 : 868-870.
- DE VLAMING V.L., 1972 - Environmental control of teleost reproductive cycles. A brief review. *J. Fish Biol.*, 4 : 131-140.
- DE VLAMING V.L., 1974 - Environmental and endocrine control of teleost reproduction. In : *Control of sex in fish*, (Ed. C.B. SCHRECK) pp. 13-83. Extension Division Virginia. Polytechnic Institute and state University; Blacksburg, Virginia.
- DE VLAMING V.L. & VODICNICK M.J., 1977 - Effects of pinealectomy on pituitary gonadotrophs, pituitary gonadotropin potency and hypothalamic gonadotropin releasing activity in *Notemigonus crysoleucas*. *J. Fish Biol.*, 10 : 73-86.
- DIXIT V.P., 1967 - The nucleus lateralis tuberis in the freshwater teleost *Clarias batrachus* Linn. *Experientia*, 23 : 760-761.
- DIXIT V.P., 1970 - Neurosecretion and feedback mechanism in *Clarias batrachus* Linn. Ovariectomy and administration of exogenous sex hormone. *Cellule*, 68 : 213-221.
- DIXIT V.P., 1977 - Neurosecretion and feed back mechanism in *Clarias batrachus* Linn. 2. Nucleus preopticus. *Zool. Pol.*, 26 : 5-10.
- DODD J.M., 1972 - The endocrine regulation of gametogenesis and gonad maturation in fishes. *Gen. Comp. Endocrinol.*, suppl. 3 : 675-687.
- DODD J.M., 1975 - The hormones of sex and reproduction and their effects in fish and lower chordates : twenty years on. *Amer. Zool.*, 15 : 137-171.
- DODD J.M., 1977 - The structure of the ovary of nonmammalian vertebrates. In : *The ovary* (2nd edition), ZUCKERMAN S. and WEIR B.J. (Eds.), Vol. I, pp. 219-255. Academic Press (N.Y., San Francisco, London).
- DONALDSON E.M., 1973 - Reproductive endocrinology of fishes. *Am. Zool.*, 13 : 909-927.
- DONALDSON E.M. & SHEHADEH Z.H., 1972 - Effect of salmon gonadotropin on ovarian and testicular development in immature grey mullet *Mugil cephalus*. In : *The grey mullet, induced breeding and larval rearing*. pp. 71-86. Report n° 01-72-76-1, Oceanic Institute, Waimanalo, Hawaii.
- DUFOUR S., PASCALINI C., KERDELHUE B. & FONTAINE Y.A., 1982 - Présence et répartition d'un facteur de type LH-RH chez l'Anguille : étude par dosage radioimmunologique. In : *Reproductive Physiology of Fish*. Edited by C.J.J. RICHTER & H.J.Th. GOOS. Pudoc, Wageningen : 52.
- DUFOUR S., DELERUE-LE BELLE N. & FONTAINE Y.A., 1983 - Effects of steroid hormones on pituitary immunoreactive gonadotropin in european freshwater eel, *Anguilla anguilla* L. *Gen. Comp. Endocrinol.* 52 : 190-197.
- DUFOUR S., DELERUE-LE BELLE N. & FONTAINE Y.A., 1984 - Stimulation de la libération d'hormone gonadotrope et du développement des gonades sous l'effet conjugué du pimozide et d'un agoniste de la LHRH chez l'Anguille femelle argentée prétraitée à l'oestradiol. *C.R. Acad. Sci.* 299 - 231-234.
- DUFOUR S., FONTAINE Y.A. & KERDELHUE B., 1985 - Increase in brain and pituitary radioimmunoassayable gonadotropin releasing hormone (Gn-RH) on the european silver eel treated with sexual steroid or human chorionic gonadotropin. *Neuropeptides* 6 - 495-502.
- ECKSTEIN B., 1970 - Metabolic pathways of steroid biosynthesis in ovarian tissue of a teleost, *Tilapia aurea*. *Gen Comp. Endocrinol.* 14 : 303-312.

- ECKSTEIN B., 1975 - Possible reasons for the infertility of grey mullets confined to fresh water. *Aquaculture*, 5 : 9-17.
- ECKSTEIN B. & EYLATH V., 1968 - Steroidogenesis in testicular tissue of a teleost, *Mugil cephalus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 25 : 207-212.
- ECKSTEIN B. & EYLATH U., 1970 - The occurrence and biosynthesis *in vitro* of 11-ketotestosterone in ovarian tissue of the mullet, *Mugil capito*, derived from two biotopes. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 14 : 396-403.
- ECKSTEIN B. & KATZ Y., 1971 - Steroidogenesis in post and pre-spawned ovaries of a cichlid fish, *Tilapia aurea*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 38A : 329-338.
- ECKSTEIN B., COHEN S. & HILGE V., 1982 - Steroid production in testicular tissue of the european eel. *Endocrinol.*, 110 : 916-919.
- EDING E.H., JANSSEN J.A.L., KLEINE STAARMAN G.H.J. & RICHTER C.J.J., 1982 - Effects of human chorionic gonadotropin (HCG) on maturation and ovulation of oocytes in the catfish *Clarias lazera* (C. & V.). In : *Reproductive Physiology of Fish*. Edited by C.J.J. RICHTER & H.J.Th. GOOS. PUDOC, Wageningen : 195.
- EPLER P. & BIENIARZ K., 1978 - *In vitro* ovulation of european eel (*Anguilla anguilla* L.) oocytes following *in vivo* stimulation of sexual maturation. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, 18 : 991-995.
- EYLATH U. & ECKSTEIN B., 1969 - Isolation of 11-ketotestosterone and dehydroepiandrosterone from ovaries of the common mullet, *Mugil capito*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 12 : 58-62.
- FARMER S.W. & PAPKOFF H., 1977 - A teleost (*Tilapia mossambica*) gonadotropin that resembles luteinizing hormone. *Life Sci.*, 20 : 1227-1232.
- FARMER S.W., PAPKOFF H., BEWLEY T.A., HAYASHIDA T. & NISHIOKA R.S., BERN H.A., LI C.H., 1977 - Isolation and properties of teleost prolactin. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 31 : 60-71.
- FISHELSON L., 1966 - Cichlidae of the genus *Tilapia* in Israel. *Bamidgeh*, 18 : 67-80.
- FONTAINE M., 1976 - Hormones and the control of reproduction in aquaculture. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 33 : 922-939.
- FONTAINE M., BERTRAND E., LOPEZ E. & CALLAMAND O., 1964 - Sur la maturation des organes génitaux de l'Anguille femelle (*Anguilla anguilla* L.) et l'émission spontanée des œufs en aquarium. *C. R. Acad. Sci.*, 259 : 2907-2910.
- FONTAINE M., DELERUE-LE BELLE N., LALLIER F. & LOPEZ E., 1982 - Toutes les Anguilles succombent-elles après la reproduction et frayent-elles nécessairement en mer? *C.R. Acad. Sci.*, 294 : 809-811.
- FONTAINE Y.A., 1975 - Hormones in fishes. *Bioch. Biophys. Persp. Mar. Biol.*, 2 : 139-212. (Academic Press).
- FONTAINE Y.A., 1980 - Les hormones gonadotropes de l'hypophyse : biochimie et biologie comparées ; spécificité et évolution. *Reprod. Nutr. Develop.*, 20 : 381-418.
- FONTAINE Y.A., DUFOUR S. & FONTAINE M., 1985a - Un vieux problème très actuel : la reproduction des anguilles. *Vie Sci.* 2 : 1-10.
- FONTAINE Y.A., DUFOUR S., ALINAT J. & FONTAINE M., 1985b - L'immersion prolongée en profondeur stimule la fonction hypophysaire gonadotrope de l'Anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.) femelle. *C.R. Acad. Sci.* 300 : 83-87.
- FONTAINE Y.A., LOPEZ E., DELERUE-LE BELLE N., FONTAINE-BERTRAND E., LALLIER E. & SALMON C., 1976 - Stimulation gonadotrope de l'ovaire chez l'Anguille (*Anguilla anguilla*) hypophysectomisée. *J. Physiol. (PARIS)*, 72 : 871-891.
- FONTAINE-BERTRAND E., SALMON C. & FONTAINE Y.A., 1978 - Effets d'hormones gonadotropes *in vitro* sur la concentration de l'adénosine monophosphate cyclique dans l'ovaire de l'Anguille (*Anguilla anguilla* L.). *Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys.*, 18 : 805-811.
- FOSTIER A., JALABERT B., BILLARD R., BRETON B. & ZOHAR Y., 1982 - The gonadal steroids, In *Fish Physiol.*, vol. IX Reproduction (Eds. W.S. HOAR, D.J. RANDALL & E.M. DONALDSON) Academic Press, New York.
- GOEL H.C., 1966 - Sound production in *Clarias batrachus* (Linnaeus). *Copeia* : 622-624.
- GOETZ F.W., 1983 - Hormonal control of oocyte final maturation and ovulation in fishes. In

Fish Physiology, vol. IX (Eds. W.S. HOAR, D.J., RANDALL & E.M. DONALDSON). Academic Press, N.Y.

GOOS H.J.Th., de LEEUV R., ZOETEN-KAMP C., PEUTE J. & BLÄHSER S., 1985 - Gonadotropin-releasing hormone-immunoreactive structures in the brain and pituitary of the African catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell). *Cell Tissue Res.*, 241 : 593-596.

GREENWOOD P.H., 1955 - Reproduction in the catfish *Clarias mossambicus* Peters. *Nature*, 176 : 516-518.

GRIER H.J., 1981 - Cellular organisation of the testis and spermatogenesis in fishes. *Amer. Zool.*, 21 : 345-357.

GRIER J.H. & ABRAHAM M., 1983 - A model for testicular recrudescence in *Oreochromis aureus*. *Proc. Int. Symp. Tilapia in Aquaculture*, Nazareth, pp. 200 - 209.

GUPTA D.K., GOEL V.K. & JOSHI B.D., 1980 - Pituitary gonadotropin content and gonadosomatic index in *Clarias batrachus*, a fresh water teleost. *Endokrinologie*, 75 : 299-303.

HARRINGTON R.W., 1974 - Sex determination and differentiation in fishes. In : *Control of sex in fishes*. (Ed. C.B. SCHRECK) pp. 4-12. Extension Division Virginia. Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, Virginia.

HARVEY B.J. & HOAR W.S., 1980 - The theory and practice of induced breeding in fish. *Inter. Develop. Res. Center*, 48 p. Ottawa, Ontario.

HATTINGH J. & DU TOIT P.J., 1973 - Partial separation of the pituitary proteins of *Labeo umbratus*, Smith (mudfish). *J. Fish Biol.*, 5 : 41-47.

HECHT T., SAAYMAN J.E. & POLLING L., 1982 - Further observations on the induced spawning of the sharp-tooth catfish, *Clarias gariepinus* (Clariidae : Pisces). *Water SA*, 8 : 101-107.

HILDEMANN W.H., 1959 - A Cichlid fish, *Symphysodon discus*, with unique nurture habits. *Amer. Nat.*, 93 : 27-34.

HOAR W.S., 1969 - Reproduction. In : *Fish physiology* (Eds HOAR W.S. D.J. RANDALL), Vol. III pp. 1-72. Academic Press, New York.

HOAR W.S. & NAGAHAMA Y., 1978 - The cellular sources of sex steroids in teleost gonads. *Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys.*, 18 : 893-898.

HODGKISS I.J., MAN H.S.H., 1978 - Reproductive biology of *Sarotherodon mossambicus* (Cichlidae) in Plover Cove reservoir, Hong Kong. *Environ. Biol. Fish*, 3 : 287-292.

HOGENDOORN H., 1979 - Controlled propagation of the African catfish, *Clarias lazera* (C. and V.). I. Reproductive biology and field experiments. *Aquaculture*, 17 : 323-333.

HOGENDOORN H. & VISMANS M.M., 1980 - Controlled propagation of the African catfish, *Clarias lazera* (C. and V.). 2. Artificial reproduction. *Aquaculture*, 21 : 39-53.

HOLL E.A., 1968 - Notes on spawning behaviour of barbel *Clarias gariepinus* (Burchell) in Rhodesia. *Zool. afric.*, 3 : 185-188.

HYDER M., 1969 - Gonadal development and reproductive activity of the cichlid fish *Tilapia leucosticta* (Trewavas) in an equatorial lake. *Nature*, 224 : 1112.

HYDER M., 1970a - Gonadal and reproductive patterns in *Tilapia leucosticta* (Teleostei : Cichlidae) in an equatorial lake, Lake Naivasha (Kenya). *J. Zool., Lond.*, 162 : 179-195.

HYDER M., 1970b - Histological studies on the testis of pond specimens of *Tilapia nigra* and their implications in the pituitary-testis relationship. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 14 : 198-211.

HYDER M., 1972 - Endocrine regulation of reproduction in *Tilapia*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, suppl. 3 : 729-740.

HYDER M. & KIRSCHNER M.A., 1969 - Detection and estimation of testosterone in the testes of *Tilapia leucosticta* (Pisces, Cichlidae). *J. Endocrinol.*, 44 : 281-282.

HYDER M., SHAH A.V. & KIRSCHNER M.A., 1970 - Effect of chorionic gonadotropin on testicular histology and testosterone production in *Tilapia leucosticta* (Teleostei : Cichlidae). *Endocrinol.*, 87 : 819-822.

HYDER M., SHAH A.V., CAMPBELL C.M. & DADZIE S., 1974 - Methallibure studies on *Tilapia*. II. Effect of *Tilapia* pituitary homogenate (TPH), human chorionic gonadotropin (HCG) and testosterone propionate (TP) on the testes of methallibure-treated *Tilapia nigra*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 23 : 245-255.

HYDER M. & SHAH A.V., STOCKELL-HARTREE A., 1979 - Methallibure studies on *Tila-*

- pia*. III. Effects of Tilapian partially purified gonadotrophic fractions on the testes of methallibure treated *Sarotherodon spirulus* (= *Tilapia nigra*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 39 :475-480.
- HYERS S.F. & AVILA V.L., 1980 - Tritiated 17 β -estradiol uptake by the brain and other tissues of the cichlid jewel fish, *Hemichromis bimaculatus*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 42 : 203-211.
- IDLER D.R., NG T.B., 1979 - Studies on two types of gonadotropins from both salmon and carp pituitaries. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 38 : 421-440.
- JALABERT B., 1976 - *In vitro* oocyte maturation and ovulation in rainbow trout (*Salmo gairdneri*), northern pike (*Esox lucius*) and goldfish (*Carassius auratus*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 33 : 974-988.
- JALABERT B., BRETON B. & BRY C., 1980 - Evolution de la gonadotropine plasmatique t-GtH après synchronisation des ovulations par injection de 17 α hydroxy-20 β -dihydroprogestérone chez la truite arc en ciel (*Salmo gairdneri* R.). *C.R. Acad. Sci., Paris*, D290 : 1431-1434.
- JALABERT B. & ZOHAR Y., 1982 - Reproductive physiology in cichlid fishes, with particular reference to *Tilapia* and *Sarotherodon*, pp. 129-140, in : the biology and culture of tilapias. *ICLARM Conf. Proc.* 7. 432 p. MANILLA, Philippines.
- JAYASHREE R. & SRINIVASACHAR H.R., 1979 - Hormonal control of testicular cholesterol levels in the catfish, *Clarias batracus* (Linn.). *Proc. Indian Natl. Sci. Acad.*, part. B, 45 : 526-533.
- JOY K.P. & SATHYANESAN A.G., 1979 - Functional cytology of the pituitary gland of the teleost *Clarias batracus* (L.). *Endocrinol.*, 73 : 82-90.
- KAH O., BRETON B., DULKA J.G., NUMEZ-RODRIGUEZ J., PETER R.E., CORRIGAN A., RIVIER J.E. & VALE W.W., 1986 - A reinvestigation of the Gn-RH (gonadotropin-releasing hormone) systems on the goldfish brain using antibodies to salmon Gn-RH. *Cell Tissue Res.*, 244 : 327-337.
- KATZ Y., ECKSTEIN B., IKAN R. & GOTTLIEB R., 1971 - Estrone and estradiol-17 β in the ovaries of *Tilapia aurea* (Teleostei, Cichlidae). *Comp. Biochem. Physiol.*, 40B : 1005-1009.
- KATZ Y. & ECKSTEIN B., 1974 - Changes in steroid concentration in blood of female *Tilapia aurea* (Teleostei, Cichlidae) during initiation of spawning. *Endocrinology*, 95 : 963-967.
- KAUSCH H., 1975 - Breeding habits of the major cultivated fishes of EIFAC region and problems of sexual maturation in captivity. In : Workshop on controlled reproduction of cultivated fishes. *EIFAC Technical Paper*, 25 : 43-52.
- KAVALIERS M., 1979 - The pineal organ and circadian organization of teleost fish. *Rev. Can. Biol.*, 38 : 281-292.
- KING J.A. & MILLAR R.P., 1979 - Heterogeneity of vertebrate luteinizing hormone releasing hormone. *Science.*, 206 : 67-69.
- KING J.A. & MILLAR R.P., 1980 - Comparative aspects of luteinizing hormone - releasing hormone structure and function in vertebrate phylogeny. *Endocrinology*, 106 : 707-717.
- KNOWLES F. & VOLLRATH L., 1966 - Neurosecretory innervation of the pituitary of the eels *Anguilla* and *Conger*. II. The structure and innervation of the pars distalis at different stages of the life cycle. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B, 250 : 329-342.
- KUHLMANN H., 1975 - Der Einfluss von Temperatur, Futter, Gröss und Herkunft auf die sexuelle Differenzierung von Glassalen (*Anguilla anguilla*). *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 27 : 139-155.
- KUO C.M., NASH C.E. & SHEHADEH Z.H., 1974a - The effects of temperature and photoperiod on ovarian development in captive grey mullet (*Mugil cephalus* L.). *Aquaculture*, 3 : 25-43.
- KUO C.M., NASH C.E. & SHEHADEH Z.H., 1974b - A procedural guide to induce spawning in grey mullet (*Mugil cephalus* L.). *Aquaculture*, 3 : 1-14.
- KUO C.M. & NASH C.E., 1975 - Recent progress on the control of ovarian development and induced spawning of the grey mullet (*Mugil cephalus* L.). *Aquaculture*, 5 : 19-29.
- KUO C.M. & WATANABE W.O., 1978 - Circadian responses of teleostean oocytes to gonadotropins and prostaglandins determined by cyclic AMP concentration. *Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys.*, 18 : 949-956.
- LAMBERT J.G.D., 1986 - Steroid glucuronides as pheromones in Zebrafish *Brachydanio rerio* and african catfish, *Clarias gariepinus*, during maturation, ovulation and spawning. *Fish Physiol. Biochem.* (in press).
- LAMBERT J.G.D. & VAN DEN HURK R., 1982 - Steroidogenesis in the ovaries of the Afri-

- can catfish, *Clarias lazera*, before and after an HCG induced ovulation. In : *Reproductive Physiology of Fish*. Edited by C.J.J. RICHTER & H.J.Th. GOOS. PUDOC, Wageningen : 99-102.
- LANZING W.J.R., 1978 - Effect of methallibure on gonad development and carotenoid content of the fins of *Sarotherodon mossambicus*. *J. Fish Biol.*, 12 : 181-185.
- LERHI G.K., 1966a - Studies on the pituitary gland in relation to the gonadal cycle in *Clarias batrachus* (Linn.). *Naturwissenschaften*, 53 : 201.
- LERHI G.K., 1966b - Endocrine activity of gonadectomized fish, *Clarias batrachus* (Linn.). *Naturwissenschaften*, 53 : 390.
- LERHI G.K., 1967 - The annual cycle in the testis of the catfish *Clarias batrachus* L. *Acta Anat.*, 67 : 135-154.
- LERHI G.K., 1968 - Cyclical changes in the ovary of the catfish *Clarias batrachus* (Linn.) *Acta Anat.*, 69 : 105-124.
- LELOUP-HATEY J., OUDINET J.P. & LOPEZ E, 1981 - Testicular steroidogenesis during gonadotropic induced spermatogenesis in male european eel (*Anguilla anguilla* L.). *9th Symp. Comp. Endocrinol.*, Hong Kong.
- LILEY N.R., 1980 - Patterns of hormonal control in the reproductive behaviour of fish, and their relevance to fish management and culture programs. In : BARDACH J.E., MAGNUSON J.J., MAY and REINHART J. M. (Eds.), *Fish behaviour and its use in the capture and culture of fishes. ICLARM Conf. Proc.*, 5 : 210-246.
- LIVNI N., 1971 - Ovarian histochemistry of the fishes *Cyprinus carpio*, *Mugil capito* and *Tilapia aurea* (Teleostei). *Histochem. J.*, 3 : 405-414.
- LOWE-McCONNEL R.H, 1958 - Observations on the biology of *Tilapia nilotica* Linné in east african waters. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 57 : 129-170.
- LOWE-McCONNEL R.H, 1959 - Breeding behaviour patterns and ecological differences between *Tilapia* species and their significance for evolution within the genus *Tilapia* (Pisces, Cichlidae). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 132 : 1-30.
- LOWE-McCONNEL R.H, 1979 - Ecological aspects of seasonality in fishes of tropical waters. In : P.J. MILLER Ed., *Fish Phenology. Symp. Zool. Soc. Lond.*, 44 : 105-132.
- Mc BAY L.G., 1961 - The biology of *Tilapia nilotica* Linneaus. *Proc. 5th ann. Conf. Southeast. assoc. Game and Fish Comm.*, 1961 : 208-218.
- MARSHALL J.A., 1972 - Influence of male sound production on oviposition in female *Tilapia mossambica* (Pisces : Cichlidae). *Bull. Ecol. Soc. Am.*, 53 : 29.
- MARSHALL B.E., 1979 - Observations on the breeding biology of *Sarotherodon macrochir* (Boulenger) in lake Mc Ilwaine, Rhodesia. *J. Fish Biol.*, 14 : 419-424.
- MICHA J.C., 1975 - Synthesis of research on reproduction, stocking and production in African catfish, *Clarias lazera* Val.. *Bull. Fr. Piscis.*, 256 : 77-87.
- MOLLAH M.F.A. & TAN E.S.P., 1983 - HCG induced spawning of the catfish, *Clarias macrocephalus* (Günther). *Aquaculture*, 35 : 239-247.
- MOREAU J., 1971 - Biologie comparée de *Tilapia rendalli* (Boulenger) (Pisc. Cichl.) au lac Itasy et au lac Mantasoa. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 5 : 3-52.
- MOREAU J., 1979 - Biologie et évolution des peuplements de Cichlidés (Pisces) introduits dans les lacs malgaches d'altitude. Thèse Doct. Etat, I.N.P. Toulouse. 38. 345 p.
- MOREAU J. & MOREAU I., 1982 - Etude du cycle annuel de la gamétogénèse chez *Heterotis niloticus* au lac Ivakoina (zone des Pangalanes) Madagascar. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (3) : 271-280.
- NAIR P.V., 1965 - Studies of the male reproductive system of some siluroid fishes. II. *Clarias batrachus* (Bleeker). *Indian Zootom. Mem.*, 4 : 23-35.
- NAKAMURA M. & NAGAHAMA Y., 1985 - Steroid producing cells during ovarian differentiation of the tilapia, *Sarotherodon niloticus*. *Develop. Growth & Differ.*, 27 : 701-708.
- NAKAMURA M. & TAKAHASHI H., 1973 - Gonadal sex differentiation in *Tilapia mossambica* with special regard to the time of oestrogen treatment effective in inducing feminization of genetic males. *Bull. Fac. Fish. Hokaido Univ.*, 24 : 1-13.
- NASH C.E. & SHEHADEH Z.H., 1980 - Review of breeding and propagation techniques for grey mullet, *Mugil cephalus* L.. *ICLARM studies and review*, n° 3, 87 p.
- NAWAR G., 1959 - Observations on the seminal vesicle of the Nile catfish, *Clarias lazera*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 13, sér. 2 : 444-448.

- NG T.B. & IDLER D.R., 1979 - Studies on two types of gonadotropins from both American plaice and winter flounder pituitaries. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 38 : 410-420.
- NICHOLLS T.J. & MAPLE G., 1972 - Ultrastructural observations on possible sites of steroid biosynthesis in the ovarian follicular epithelium of two species of cichlid fishes, *Cichlasoma nigrofasciatum* and *Haplochromis multicolor*. *Z. Zellforsch.*, 128 : 317-335.
- OGATA H., NOMURA T. & HATA M., 1979 - Prostaglandin F₂ α changes induced by ovulatory stimuli in the pond loach, *Misgurnus anguillicaudatus*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 45 : 929-931.
- OLIVEREAU M., 1967 - Observations sur l'hypophyse de l'Anguille femelle, en particulier lors de la maturation sexuelle. *Z. Zellforsch. Mikroskop. Anat.*, 80 : 286-306.
- OLIVEREAU M., 1968 - Etude cytologique de l'hypophyse du muge, en particulier en relation avec la salinité extérieure. *Z. Zellforsch. Mikroskop. Anat.*, 87 : 515-561.
- OLIVEREAU M., 1977 - Données récentes sur le contrôle endocrinien de la reproduction chez les téléostéens. *Inv. Pesq.*, 41 : 69-94.
- OLIVEREAU M. & CHAMBOLLE P., 1978 - Ultrastructure des cellules gonadotropes de l'Anguille normale et après injection d'œstradiol. *C.R. Acad. Sci.*, 287 : 1409-1412.
- OLIVEREAU M. & HERLANT M., 1960 - Etude de l'hypophyse de l'Anguille mâle au cours de la reproduction. *C.R. Séances Soc. Biol. (Paris)*, 154 : 706-709.
- OLIVEREAU M., CHAMBOLLE P. & DUBOURG P., 1982 - Effect of synthetic LH-RH on GtH cells of E2 - treated Eels. In : *Reproductive Physiology of Fish*. Edited by C.J.J. RICHTER & J.Th. GOOS. PUDOC, Wageningen : 58.
- PANKHURST N.W., 1982 - Relation of visual changes to the onset of sexual maturation in the european eel *Anguilla anguilla* L.. *J. Fish Biol.*, 21 : 127-140.
- PARK E.H. & GRIMM H., 1981 - Distribution of C. band heterochromatin in the ZW sex chromosomes of European and American eels (Anguillidae, Teleostomi). *Cytogenet. Cell. Genet.*, 31 : 167-174.
- PASSAKAS T., 1976 - Further investigations on the chromosomes of *Anguilla anguilla*. *Folia Biol.*, 24 : 239-244.
- PAYNE A.I. & COLLINSON R.I., 1983 - A comparison of the biological characteristics of *Sarotherodon niloticus* (L.) with those of *S. aureus* (Steindachner) and other tilapia of the delta and lower Nile. *Aquaculture*, 30 : 335-351.
- PERRONE M. Jr & ZARET T.M., 1979 - Parental care patterns of fishes. *Amer. Nat.*, 113 : 351-361.
- PETER R.E., 1981 - Gonadotropin secretion during reproductive cycles in teleosts : Influences of environmental factors. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 45 : 294-305.
- PETER R.E., 1982a - Neuroendocrine control of reproduction in teleosts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39 : 48-55.
- PETER R.E., 1982b - Nature, localization and actions of neurohormones regulating gonadotropin secretion in teleosts. In : *Reproductive Physiology of Fish*. Edited by C.J.J. RICHTER & H.J.Th. GOOS. PUDOC, Wageningen : 30-39.
- PETER R.E. & CRIM L.W., 1979 - Reproductive endocrinology of fishes : gonadal cycles and gonadotropin in teleosts. *Ann. Rev. Physiol.*, 41 : 323-335.
- PETERS H.M., 1963 - Eizahl, eigewicht und gelegeentwicklung in der Gattung *Tilapia* (Cichlidae, Teleostei). *Int. Revue Ges. Hydrobiol.*, 48 : 547-576.
- PHAM A., 1975 - Données sur la production en masse d'alevins de *Clarias lazera* Val., à la station de Bouaké (Côte d'Ivoire). *Notes Doc. Pêche Piscic., CTFT, nvelle série*, 10 : 49-57.
- PHAM A. & RAUGEL B., 1977 - Contribution à l'étude de la reproduction provoquée des femelles de *Clarias lazera* (Val.) (Pisces, Clariidae). *Notes Doc. Pêche Piscic. CTFT, nvelle série*, 15 : 27-33.
- PICKFORD G.E. & ATZ J.W., 1957 - The physiology of the pituitary gland of fishes. *N.Y. Zool. Soc.*, 613 p.
- PIEN P.C. & LIAO I.C., 1975 - Preliminary report of histological studies on the grey mullet gonad related to hormone treatment. *Aquaculture*, 5 : 31-39.
- POLDER J., 1971 - On gonads and reproductive behaviour in the cichlid fish *Aequidens portalegrensis* (Hensel). *Netherl. J. Zool.*, 21 : 265-365.

- PRASADA-RAO P.D., BETOLE U.K. & KONDAWAR V.V., 1972 - Changes in the pituitary-interrenal axis after gonadectomy in the catfish, *Clarias batrachus* (Linn.). *Acta Zool. (Stockh.)*, 53 : 135-145.
- PRASADA-RAO P.D. & BETOLE U.K., 1973 - Changes in the hypothalamo-neurohypophysial complex after gonadectomy in the catfish *Clarias batrachus* (Linn.). *Zool. Beitr.*, 19 : 319-333.
- QUERAT B., 1984 - Biosynthèse et métabolisme des stéroïdes ovariens chez l'Anguille (*Anguilla anguilla* L.) argentée. Thèse Université Paris VI, 79p.
- QUERAT B., HARDY A. & LELOUP-HATEY J., 1986 - Ovarian metabolic pathways of steroid biosynthesis in the european eel (*Anguilla anguilla* L.) at the silver stage. *J. steroid Biochem.* 24 : 899-907.
- QUERAT B., LELOUP-HATEY J. & HARDY A., 1982 - Ovarian steroid metabolism in the immature european eel (*Anguilla anguilla*). In : *Reproductive Physiology of Fish*. Edited by C.J.J. RICHTER & J.Th. GOOS. PUDOC, Wageningen : 112.
- RAMASWAMI L.S. & SUNDARARAJ B.I., 1957 - Induced spawning in the catfish, *Clarias*. *Naturwiss.*, 44 (13) : 384.
- REINBOTH R., 1972 - Hormonal control of the teleost ovary. *Amer. Zool.*, 12 : 307-324.
- REINBOTH R., 1980 - Can sex inversion be environmentally induced? *Biol. Reprod.*, 22 : 49-59.
- RESINK J.W., VOORTHUIS P.K., VAN DEN HURK R., VIVEEN W.J.A.R. & VAN OORDT P.G.W.J., 1985 - Testes and seminal vesicles as possible sources of pheromones in the male African catfish *Clarias gariepinus*, an enzyme-histochemical approach. 7th conf. *Eur. Soc. Comp. Physiol. Biochem.* BARCELONA. (Abstr. A1-21).
- RICHTER C.J.J., 1976 - The African catfish, *Clarias lazera* (C. and V.), a new possibility for fish culture in tropical regions? *Misc. Pap. Landbouwhogeschool, Wageningen*, 13 : 51-70.
- RICHTER C.J.J., EDING E.H., LEUVEN S.E.W. & VAN DER WIJST J.G.M., 1982 - Effects of feeding levels and temperature on the development of the gonad in the African catfish *Clarias lazera* (C. and V.). In : *Reproductive Physiology of Fish*. Edited by C.J.J. RICHTER & J.Th. GOOS. PUDOC, Wageningen : 147-150.
- RICHTER C.J.J., EDING E.H. & ROEM A.J., 1985 - 17α -hydroxy-progesterone - induced breeding of the African catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell), without priming with gonadotropin. *Aquaculture*, 44 : 285-293.
- RICHTER C.J.J. & VAN DEN HURK R., 1982 - Effects of 11-desoxycorticosterone - acetate and carp pituitary suspension on follicle maturation in the ovaries of the african catfish, *Clarias lazera* (C. and V.). *Aquaculture*, 29 : 53-66.
- RIZKALLA W., 1970 - The morphology of the pineal organ in the teleost, *Clarias lazera* (C. and V.). *Acta Biol. Acad. Sic. Hungary*, 21 : 25-35.
- RÜDEBERG C., 1966 - Electronmicroscopic observations on the pineal organ of the teleosts, *Mugil auratus* (Risso) and *Uranoscopus scaber*. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 35 : 47-60.
- RÜDEBERG C., 1971 - Structure of the pineal organ of *Anguilla anguilla* L. and *Lebistes reticulatus* Peters (Teleostei). *Z. Zellforsch.* 122 : 227-243.
- SAGLIO P., 1979 - Interactions sociales chez les poissons : les phéromones. *Bull. Fr. Piscicult.*, 273 : 173-184.
- SATHYANARAYANA-RAO G.P., NADKARNI V.B. & APPASWAMY-RAO M., 1979 - The effect of gonadotropins on the steroidogenic potential and spermatogenesis in the testis of the catfish, *Clarias batrachus* (Linn.). *Proc. Indian Natl. Sci. Acad., Part B*, 45 : 469-477.
- SCHOONBEE H.J., HECHT T., POLLING L. & SAAYMAN J.E., 1980 - Induced spawning of and hatchery procedures with the sharp-tooth catfish, *Clarias gariepinus* (Pisces, Clariidae). *S. Afr. J. Sci.*, 76 : 364-369.
- SCHRECK C.B., 1974 - Hormonal treatment and sex manipulation in fishes. In : SCHRECK C.B. (Ed.), *Control of sex in fishes*, Extension Division Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, Virginia : 84-106.
- SCOTT D.B.C., 1979 - Environmental timing and the control of reproduction in teleost fish. In : P.J. MILLER (Ed.), *Fish Phenology, Symp. Zool. Soc. Lond.*, 44 : 105-132.
- SHEHADEH Z.H. & ELLIS J.N., 1970 - Induced spawning of the striped mullet *Mugil cephalus* (L.). *J. Fish Biol.*, 2 : 355-360.

- SHEHADEH Z.H, KUO C.M. & MILISEN K.K., 1973a - Induced spawning of grey mullet, *Mugil cephalus* (L.) with fractionated salmon pituitary extract. *J. Fish Biol.*, 5 : 471-478.
- SHEHADEH Z.H, MADDEN W.D. & DOHL T.P., 1973b - The effect of exogenous hormone treatment on spermiation and vitellogenesis in the grey mullet, *Mugil cephalus* (L.). *J. Fish Biol.*, 5 : 479-487.
- SHEHADEH Z.H, KUO C.M. & MILISEN K.K., 1973c - Validation of an *in vivo* method for monitoring ovarian development in the grey mullet (*Mugil cephalus* L.). *J. Fish Biol.*, 5 : 489-496.
- SHERWOOD N., EIDEN L., BROWNSTEIN M., SPIESS J., RIVIER J. & VALE W., 1983 - Characterization of a teleost Gn-RH. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 80 : 2794-2798.
- SHERWOOD N.M., HARVEY B., BROWNSTEIN M.J. & EIDEN L.E., 1984 - Gonadotropin-Releasing hormone (Gn-RH) in striped mullet (*Mugil cephalus*), milkfish (*Chanos chanos*), and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) : comparison with salmon Gn-RH. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 55 : 174-181.
- SIDDIQUI A.Q., 1977 - Reproductive biology, length weight relationship and relative condition of *Tilapia leucosticta* (Trewavas) in Lake Naivasha, Kenya. *J. Fish Biol.*, 10 : 251-260.
- SIDDIQUI A.Q., 1979 - Reproductive biology of *Tilapia zilli* (Gervais) in Lake Naivasha, Kenya. *Env. Biol. Fish.*, 4 : 257-262.
- SILVERMAN H.I., 1978a - Effects of different levels of sensory contacts upon reproductive activity of adult male and female *Sarotherodon (Tilapia) mossambicus* (Peters); Pisces, Cichlidae. *Anim. Behav.*, 26 : 1081-1090.
- SILVERMAN H.I., 1978b - The effects of visual social stimulation upon age at first spawning in the mouth-brooding cichlid fish *Sarotherodon (Tilapia) mossambicus* (Peters). *Anim. Behav.*, 26 : 1120-1125.
- SINGH S.P. & SINGH T.P., 1980 - Prolactin level in relation to gonadotrophin concentration during different phases of annual reproductive cycle in the freshwater catfish, *Clarias batrachus* (Linn.). *Endocrinol. (Paris)*, 4 : 415-424.
- SINHA V.R.P. & JONES J.W., 1966 - On the sex and distribution of the freshwater eel (*Anguilla anguilla*) *J. Zool. Lond.*, 150 : 371-385.
- SINHA V.R.P. & JONES J.W., 1975 - The European freshwater eel. Univ. Liverpool press, LIVERPOOL U.K.
- SOKOLOWSKA M., EPLER P. & BIENIARZ K., 1978 - The histological picture of the hypothalamus (the *nucleus preopticus*) and hypophysis in male *Anguilla anguilla* L. treated with hormones. *J. Fish Biol.*, 12 : 1-4.
- SOLOMON D.J., 1977 - A review of chemical communication in freshwater fish. *J. Fish Biol.*, 11 : 363-376.
- STAHL A., 1953 - La neurosécrétion chez les poissons téléostéens. Contribution à l'étude de la neurohypophyse chez les Mugilidés. *C.R. Séances Soc. Biol., Paris*, 147 : 841-844.
- STAHL A., 1954 - Sur les relations entre l'activité neurosécrétoire du noyau latéral et la gonadostimulation chez les poissons Mugilidés. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 239 : 1855-1857.
- STRENGER J.M., 1959 - A study of the structure and development of certain reproductive tissues of *M. cephalus*. *Zoologica* (N.Y.), 44 : 53-70.
- SUNDARARAJ B.I. & GOSWAMI S.V., 1977 - Hormonal regulation of *in vivo* and *in vitro* oocyte maturation in the catfish, *Heteropneustes fossilis*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, suppl. 3 : 688-702.
- TANG Y.A., 1964 - Induced spawning of striped mullet by hormone injection. *Jap. J. Ichthyol.*, 12 : 23-28.
- TERKATIN-SHIMONY A. & YARON Z., 1978 - Estrogens and estrogenic effects in *Tilapia aurea* (Cichlidae, Teleostei). *Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys.*, 18 : 1007-1012.
- TESCH F.W., 1977 - The eel : biology and management of anguillid eels. In «*The eel*» (CHAPMAN & HALL Eds.). 434 p.
- TEUGELS G.G., 1982 - Preliminary results of a morphological study of five african species of the subgenus *Clarias (Clarias)* (Pisces : Clariidae). *J. nat. Hist.*, 16 : 439-464.
- TREWAVAS E., 1982 - Tilapias : taxonomy and speciation. In RSV PULLIN and R.H. LOWE-McCONNEL (Eds). *The biology and culture of tilapias*. ICLARM Conf. Proc., 7 : 3-13.

- TREWAVAS E., 1982 - Generic groupings of *tilapiini* used in aquaculture. *Aquaculture*, 27 : 79-81.
- TREWAVAS E., 1983 - Tilapine fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia*. British Museum, London, 583 p.
- VAN DER HORST G., 1978 - The structure of the testis of the mullet, *Liza dumerili* (Teleostei, Mugilidae) with special reference to spermatogenesis. *Zool. afr.*, 13 : 233-243.
- VAN DER HORST G. & CROSS R.H.M., 1978 - The structure of the spermatozoon of *Liza dumerili* (Teleostei) with notes on spermiogenesis. *Zool. afr.*, 13 : 245-258.
- VAN DER WAAL B.C.W., 1974 - Observation on the breeding habits of *Clarias gariepinus* (Burchell). *J. Fish Biol.*, 6 : 23-27.
- VILLANI P. & LUMARE F., 1975 - Nota sull'accrescimento ovarico indotto in *Anguilla anguilla* L.. *Invest. Pesq.*, 39 : 187-197.
- VON KRAFT A. & PETERS H.M., 1963 - Vergleichende Studien über die Oogenese in der Gattung *Tilapia* (Cichlidae, Teleostei). *Zeit. Zellforschung*, 61 : 434-485.
- WALLACE R.A. & SELMAN K., 1981 - Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleost. *Amer. Zool.*, 21 : 325-343.
- WATANABE W.O. & KUO C.M., 1985 - Observations on the reproductive performance of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in laboratory aquaria at various salinities. *Aquaculture*, 49 : 315-323.
- WIBERG U.H., 1983 - Sex determination in the European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Cytogenet. Cell. Genet.*, 36 : 589-598.
- WOOSLEY J.T. & LINTON J.R., 1976 - Isolation and characterisation of prolactin from the grey mullet, *Mugil cephalus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 53B : 133-137.
- YAMAMOTO T., 1969 - Sex differentiation. In : W.S. HOAR and D.J. RANDALL (Ed.) *Fish physiology*. Academic press. New York. Vol.3 :117-175.
- YARON Z., 1966 - Demonstration of 3 β hydroxysteroid dehydrogenase in the testis of *Tilapia mossambica* (Cichlidae, Teleostei). *J. Endocrinol.*, 34 : 127-128.
- YARON Z., 1971 - Observations on the granulosa cells of *Acanthobrama terraesanctae* and *Tilapia nilotica* (Teleostei). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 17 : 247-252.
- YARON Z., TERKATIN-SHIMONY A., SHAHAM Y. & SALZER H., 1977 - Occurrence and biological activity of estradiol - 17 β in the intact and ovariectomized *Tilapia aurea* (Cichlidae, Teleostei). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 33 : 45-52.
- YARON Z., ILAN Z., BOGOMOLNAYA A., BLAUER Z. & VERMAAK J.F., 1983 - Steroid hormones in two *Tilapia* species : *Oreochromis aureus* and *O. niloticus*. *Proc. Int. Symp. tilapia in aquaculture*, Nazareth : 153-164.
- YASHOUV A., 1969 - Preliminary report on induced spawning of *M. cephalus* (L.) reared in captivity in freshwater ponds. *Bamidgeh*, 21 : 19-24.
- YOSHIKAWA H. & OGURI M., 1978 - Sex differentiation in a cichlid, *Tilapia zilli*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 44 : 313-318.
- ZHITENEV A.N., KAKININ D.S. & ABAYEV Y.I., 1974 - The state of the gonads of the striped mullet (*Mugil cephalus*) and the sharpnose mullet (*Mugil saliens*) leaving estuaries to spawn and their reaction to a pituitary injection. *J. Ichthyol.*, 14 : 232-239.

BIOLOGIE

BIOLOGY

Chapitre 9

CROISSANCE DES POISSONS D'EAU DOUCE AFRICAINS *GROWTH OF AFRICAN FRESHWATER FISHES*

**B. de Merona
T. Hecht
J. Moreau**

Le terme de croissance recouvre un certain nombre de concepts différents, depuis l'analyse des processus cellulaires jusqu'à l'étude de la croissance des populations. Pour beaucoup d'ichtyologistes, les études de croissance sont utilisées afin d'analyser la structure et la dynamique des populations, d'évaluer la mortalité naturelle et d'estimer la production. L'objectif est donc, dans ce cas, de décrire une croissance moyenne pour l'ensemble des individus d'une population.

Cette orientation est particulièrement marquée dans les travaux concernant les eaux douces africaines dans lesquelles la pêche continentale a une grande importance économique. En effet, avec le développement économique et démographique, la pêche traditionnelle de subsistance évolue plus ou moins rapidement vers une pêche commerciale à grande échelle, ce qui implique un contrôle et un aménagement des pêcheries pour une exploitation rationnelle. Dans cet esprit, des études d'évaluation et d'évolution des stocks et d'estimation de la production potentielle sont développées qui nécessitent notamment la connaissance de la croissance des espèces. Un grand nombre de travaux se sont donc efforcés d'estimer la croissance des principales espèces d'intérêt économique, soit qu'elles fassent l'objet de pêches intensives, soit qu'elles présentent des possibilités d'élevage en pisciculture.

Les données de croissance utilisables doivent être exprimées en poids. Or il n'existe pas d'évaluation directe de la croissance pondérale des populations naturelles de poissons africains, en raison des difficultés aussi bien pratiques (problème des pesées) que théoriques (modélisation). La plupart des estimations sont faites en transformant les résultats de croissance linéaire à l'aide de relations moyennes longueur-poids et, éventuellement, de l'évolution du coefficient de condition (Durand, 1978). Aussi, ne considérerons-nous dans ce chapitre que la croissance en longueur.

1 — PROBLEMES RELATIFS A LA METHODOLOGIE

Les méthodes utilisées pour étudier la croissance des poissons d'eau douce africains sont celles qui servent dans les autres parties du monde et dont il existe des revues détaillées (Tesch, 1968; Weatherley 1972; Daget & Le Guen, 1975). Pourtant certaines difficultés d'application apparaissent en Afrique.

L'analyse des structures de tailles (méthode de Petersen) est assez généralement utilisée, mais les résultats obtenus sont souvent criticables. L'échantillonnage doit être complet, sans biais et, en particulier, les données obtenues à partir des pêcheries commerciales sont souvent inadéquates. La pêche expérimentale donne des échantillons de petite taille et rares sont, en Afrique, les espèces qui sont pêchées en nombre suffisant toute l'année. La variabilité des croissances individuelles et l'étalement des périodes de reproduction provoquent de larges recouvrements des

modes et rendent l'interprétation difficile. Enfin, dans la plupart des milieux, les poissons effectuent des déplacements de plus ou moins grande amplitude qui concernent préférentiellement certaines tranches d'âge ou de taille. Les structures de tailles, dans un endroit donné, ne donnent alors plus une image fidèle de la population.

En raison de toutes ces difficultés, d'autres méthodes sont souvent utilisées conjointement ou isolément, la plus employée étant l'analyse des marques sur les pièces osseuses. Le choix de la structure utilisée pour ces analyses est souvent dicté par la commodité de prélèvement. Les écailles, les opercules, les épines ont été les pièces les plus couramment analysées mais, récemment, Hecht (1979) et Clay (1982) ont pu montrer que l'emploi des otolithes paraissait plus approprié; leur croissance est très bien corrélée avec celle du poisson, le problème de l'usure périphérique ne se pose pas, celui de la disparition des premières marques non plus. Enfin, d'après les travaux de Hecht (1980a et b), il semble qu'il s'agisse d'une pièce plus fidèle que l'on rejette plus rarement que les écailles. Dans certains travaux de scalimétrie, le pourcentage d'écailles rejetées parce qu'illisibles peut aller jusqu'à 50% et l'on peut se demander si des estimations portant seulement sur un pourcentage sélectionné de la population ne sont pas largement biaisées. Par ailleurs, les otolithes peuvent également être utilisés pour déterminer des rythmes de croissance d'amplitude plus courte, jusqu'à journaliers, et cette méthode donne des résultats extrêmement précis (Panella 1974).

Lorsque les structures de tailles ne sont pas interprétables, que les marques sont irrégulières ou inexistantes, le marquage expérimental individuel peut être pratiqué. Beaucoup d'essais dans les eaux douces africaines se sont soldés par des échecs. Le lac Victoria est le seul milieu où furent obtenus des résultats (Fryer, 1961; Garrod, 1963a; Welcomme, 1967), avec des taux de retour compris entre 3 et 10%. Dans ces conditions, il est nécessaire de travailler sur une grande échelle, dans le cadre d'une pêcherie commerciale importante. Les conditions existant dans les rivières, avec la grande dispersion des populations de poissons, les migrations et, dans la plupart des cas, l'absence de contrôle de la pêche, ne permettent pas l'utilisation de telles méthodes.

C'est pourquoi, dans certains cas, il n'existe d'autre alternative pour évaluer la croissance d'une espèce que de placer des individus d'un âge connu ou estimé, dans des bassins d'élevage. C'est ainsi que Paugy (1981) étudie la croissance de *Alestes macrolepidotus* en Côte d'Ivoire. Bien sûr, les résultats sont critiquables dans la mesure où la croissance d'un poisson est dépendante dans une très large mesure des conditions externes (paragraphe 4) mais, en l'absence d'autres estimations, ils présentent une utilité certaine.

2 — LES ARRETS DE CROISSANCE ET L'INTERPRETATION DES MARQUES

L'usage des marques sur les pièces osseuses pour déterminer la croissance des poissons est fréquente dans les zones tempérées. Dans ces milieux, les poissons subissent un arrêt de croissance en hiver et les marques sont donc annuelles, répétitives et, en général, de lecture aisée. Il n'en est pas de même dans les milieux tropicaux où les variations de température sont beaucoup plus discrètes. De nombreux auteurs ont d'ailleurs insisté sur les difficultés d'interprétation des marques en Afrique (De Bont, 1967; Tesch, 1968; Daget & Le Guen, 1975).

Le premier problème qui se pose est la périodicité de la formation des marques. Nombre de travaux, par analogie avec ceux réalisés sur les poissons des régions tempérées, admettent que les marques sont annuelles. Or, il existe beaucoup d'exemples, dans tous les groupes de poissons africains, où les auteurs relèvent deux marques annuelles. C'est le cas des Mormyridés du lac Victoria (Okedi, 1969), des *Alestes baremoze* du lac Turkana (Hopson, 1975), des *Alestes nurse* de Côte d'Ivoire (Paugy, 1980), des *Labeo senegalensis* du lac Kainji (Blake & Blake, 1978). Des Siluriformes tels que *Chrysichthys nigrodigitatus* de la lagune Ebrié (Dia, 1975), *Clarias senegalensis* du lac de Kossou (Jocques, 1977), *Eutropius depressirostris* d'Afrique du Sud (Hecht 1980a) présentent le même phénomène. Enfin, chez les Perciformes, citons *Oreochromis mossambicus* d'Afrique du Sud (Bruton & Allanson 1974; Hecht, 1980b), et les *O. niloticus* et *O. macrochir* du lac Alaotra à Madagascar (Moreau, 1975, 1977). De plus, des travaux récents de

Hecht (1979 et 1980b) ont montré que, dans certains cas particuliers, deux anneaux pouvaient apparaître annuellement sur les structures squelettiques (otolithes, vertèbres, opercules), et une seule marque sur les écailles ou les épines.

La détermination précise de la périodicité des marques apparaît donc le préalable indispensable à toute étude. Il faut ensuite trouver une interprétation possible.

2.1 — Date, durée et fréquence des arrêts de croissance. A l'examen des nombreux travaux utilisant le marquage naturel pour étudier la croissance des poissons en Afrique, il n'apparaît pas que, dans le même milieu, les différentes espèces aient des comportements très éloignés les uns des autres. Les travaux de Daget (1952, 1956) dans le Delta Central du Niger font état d'un arrêt de croissance prolongé pendant la saison sèche chez les différentes espèces d'*Alestes* et chez *Tilapia zillii*. De même, toutes les espèces étudiées dans le Niger inférieur présentent une marque formée entre avril et juin (FAO, 1971). Hecht (1980a et b), dans un lac de barrage en Afrique du Sud, observe la même périodicité des marques chez deux espèces pourtant très éloignées taxonomiquement et écologiquement : *Eutropius depressirostris* (Schilbeidé) et *Oreochromis mossambicus* (Cichlidé). De même, dans le lac Tchad, *Alestes baremoze*, *Hydrocygnus forskalii*, *Sarotherodon galilaeus* et *Brachysynodontis batensoda* présentent tous un arrêt de croissance de durée variable entre novembre et février (Durand & Loubens, 1969; Srinna, 1974; Benech, 1975; Lauzanne, 1978).

A l'inverse, la même espèce peut avoir des comportements très différents d'un milieu à un autre. *Alestes baremoze* par exemple, subit un arrêt de croissance pendant la saison sèche au Tchad (Durand & Loubens, 1969), dans le Moyen Niger (Daget, 1952) et en Côte d'Ivoire (Paugy, 1979) alors que deux marques annuelles apparaissent sur les écailles dans le lac Turkana (Hopson, 1975). Ainsi, il semble bien que les variations saisonnières des conditions physicochimiques aient une influence prépondérante dans la détermination des arrêts de croissance, et une analyse par zone géographique est nécessaire.

Dans les régions subtropicales, (cours inférieur du Nil, et Afrique du Sud), un seul arrêt de croissance annuel est, en général, observé pendant l'hiver. La reprise de croissance qui correspond à la période de formation de la marque intervient lorsque la température augmente. Il existe une exception : *Oreochromis mossambicus* du lac Sibaya (Afrique du Sud) qui, en plus de cette marque de printemps en septembre-octobre, forme sur les écailles une marque après la reproduction en janvier (Bruton & Allanson, 1974). Le fait que, sur la même espèce, Hecht (1980a et b) fasse état de deux dépôts sur l'otolithe et d'un seul sur l'écaille montre bien qu'il peut effectivement exister des ralentissements et accélérations de croissance qui ne se traduisent pas par une marque sur les écailles.

Dans la zone sahélienne, l'arrêt de croissance est, en général, très net et correspond à la période des basses eaux. Daget (1952, 1956) relève jusqu'à six mois d'arrêt de croissance en saison sèche dans le Delta Central du Niger entre décembre et juillet. Dans le lac Tchad, Durand (1978) et Hopson (1972) observent un arrêt de croissance de cinq mois chez *Alestes baremoze* entre octobre et mars. Les mêmes observations sont faites sur *Lates niloticus* par Hopson (1972) et Loubens (1974) bien que ce dernier auteur signale des variations individuelles importantes dans la date de reprise de croissance en fonction vraisemblablement du milieu dans lequel se trouve le poisson (lac, fleuve, mare résiduelle, etc.). Le comportement de *Sarotherodon galilaeus* est semblable mais cette espèce subit plutôt des ralentissements de croissance formant sur l'opercule des marques plus sombres (Lauzanne, 1978) que de véritables arrêts complets.

En Afrique de l'Ouest, à mesure que l'on se déplace vers le Sud, les variations saisonnières sont d'une amplitude de plus en plus faible. Les écarts de température sont limités, la crue annuelle a tendance à se séparer en deux maxima dus à la montée puis à la redescende du front de mousson et la saison sèche est raccourcie. Aussi, les poissons des eaux douces de Côte d'Ivoire, du Ghana, et du Nigéria n'ont plus cette homogénéité du comportement de croissance. Si certaines espèces présentent encore des marques annuelles interprétables (Paugy, 1979, 1980; Kouassi, 1974), beaucoup d'autres ne subissent plus d'arrêt total et annuel de croissance. La périodicité des marques peut être alors biannuelle comme chez *Labeo senegalensis* du lac Kainji (Blake & Blake, 1978), *Chrysichthys nigrodigitatus* de la lagune Ebrié (Dia, 1975) *Clarias senega-*

lensis du lac de Kossou (Jocques, 1977), ou aléatoire comme chez *Petrocephalus bovei* de Côte d'Ivoire (Merona, 1980) et *Labeo pseudocoubie* du lac Volta (Kramer, 1973).

Dans les grands lacs équatoriaux d'Afrique de l'Est, les auteurs rencontrent également de grandes difficultés pour interpréter les marques qui existent pourtant toujours sur les pièces osseuses mais dont le dépôt ne semble pas se faire suivant une périodicité constante. Ainsi Lowe Mc Connell (1952 et 1956) souligne le caractère incertain de la périodicité des marques sur les écailles de *Oreochromis saka* et *O. esculentus* du lac Victoria; Welcomme (1967) et Fryer (1961) utilisent le marquage expérimental après avoir constaté également les difficultés d'interprétation des marques naturelles sur différentes espèces de *Tilapia*. En revanche, Okedi (1969) base son étude de quelques espèces de Mormyridés sur l'existence de deux marques annuelles. Hopson (1975), dans le lac Turkana, trouve également deux marques par an chez *Alestes baremoze* en août et en février. Dans le lac Tanganika, Rufli (1971) observe la formation de deux à six marques par an chez *Lates mariae*. Certaines de ces marques sont vraisemblablement peu nettes et liées à un ralentissement passager de croissance puisque Coulter (1976) chez la même espèce parvient à déterminer la croissance par scalimétrie en ne considérant qu'une seule marque annuelle formée entre février et mai.

Dans le Sud-Est africain, la plupart des travaux font état d'une reprise de croissance pendant le printemps austral. Le dépôt d'une marque est estimé au premier novembre chez beaucoup d'espèces du lac Kariba (Balon & Coche, 1974). Dudley (1974) observe la formation d'une marque entre octobre et janvier chez *Tilapia rendalli* et *Oreochromis macrochir* de la plaine d'inondation de la Kafue. A l'inverse, Griffith (1975) étudiant la croissance d'*Hydrocynus vittatus* dans le lac Bangweulu signale un annulus d'hiver formé en juin, tout comme Van der Waal (1976) chez *Tilapia rendalii* du lac Liambezi. Il est possible de rattacher à ces milieux les lacs d'altitude de Madagascar étudiés par Moreau (1979). Là aussi, les situations diffèrent selon le lac considéré puisque cet auteur observe sur les mêmes espèces une marque annuelle unique dans les lacs Itasy et Mantsoa et deux marques annuelles dans le lac Alaotra.

Ces divergences trouvent souvent leur explication lors d'études précises de la cause des arrêts de croissance dans ces milieux.

2.2 - Les facteurs responsables des arrêts ou ralentissements de croissance et de la formation des marques. Dans les zones tempérées, le principal facteur évoqué pour expliquer les arrêts de croissance chez les poissons est la basse température de l'eau en période hivernale. Ce critère a d'ailleurs des bases physiologiques évidentes : pendant la saison froide, les poissons, animaux poikilothermes, voient leur activité métabolique diminuer et se maintenir à un niveau d'entretien minimum. La hausse de température au printemps active les réactions métaboliques et entraîne ainsi une reprise de croissance accélérée qui provoque sur l'écaille la formation d'une marque.

Dans les eaux des régions subtropicales, tropicales et équatoriales, cette explication est, la plupart du temps, insuffisante dans la mesure où les écarts de température sont souvent faibles. Pourtant, dans beaucoup de cas, les arrêts ou ralentissements de croissance sont concomitants de la diminution de la température. C'est le cas dans le cours inférieur du Nil (Jensen, 1957), dans la plupart des milieux d'Afrique du Sud, dans les lacs malgaches d'altitude et dans le lac Tchad.

Souvent cependant, il est observé des arrêts de croissance ne coïncidant pas avec les mois les plus froids. Dans la plaine d'inondation de la Kafue, *Tilapia rendalli* et *Oreochromis macrochir* par exemple, forment des marques pendant les mois les plus chauds qui correspondent aux niveaux d'eau les plus bas (Anonyme, 1971). Moreau (1975) signale également des marques d'étiage dans le lac Alaotra.

Chez beaucoup d'espèces, la formation des marques est liée à la reproduction (Mohr, 1921; Bruton & Allanson, 1974). Hecht (1979 et 1980) observe la formation d'un anneau sur l'otolithe de *Eutropius depressirostris* et de *Oreochromis mossambicus* au moment de la reproduction de ces deux espèces dans un lac de barrage d'Afrique du Sud. Garrod (1959a) attribue également à la reproduction la formation des marques sur différentes espèces de *Tilapia* du lac Victoria.

Dans certains cas particuliers, d'autres causes de formation ont été proposées. Ainsi, Fagade

(1974) observe une coïncidence entre les périodes de basses salinités et la formation d'une marque chez *Sarotherodon melanotheron* dans la lagune de Lagos (Nigeria).

Quels que soient les facteurs associés à l'arrêt de croissance et à la formation des marques, il semble qu'il soit souvent possible de les relier à l'activité alimentaire. Les variations de température, comme la succession des crues et décrues, provoquent des changements dans le potentiel alimentaire du milieu et l'activité alimentaire est alors réglée principalement par deux facteurs : les disponibilités alimentaires et la densité de la population (chapitre « Communautés dans les rivières et leurs plaines d'inondation ») A titre d'exemple, Moreau (1977) observe deux arrêts de croissance chez *Oreochromis niloticus* en juillet et en janvier au lac Alaotra. L'espèce est principalement phytoplanctophage, mais il est constaté que la proportion de phytoplancton ingérée passe par un minimum pendant les deux périodes d'arrêt de croissance. L'auteur émet l'hypothèse qu'un ensemble de facteurs, tels que l'ensoleillement qui diminue, la turbidité qui augmente du fait du lessivage des sols par les premières pluies d'orage, la baisse de la température, provoqueraient une diminution notable de la production primaire du lac et, par voie de conséquence, des ressources alimentaires disponibles pour les poissons.

Un arrêt de l'alimentation a souvent été observé, lié aux activités reproductrices (Garrod, 1959a; Bruton & Allanson, 1974). Le cas de certaines espèces de Cichlidés pratiquant l'incubation buccale est par ailleurs bien connu (Goldstein, 1973).

Finalement, les facteurs responsables potentiels des arrêts de croissance et de la formation des marques, peuvent agir conjointement et il faut se garder d'admettre hâtivement un des facteurs comme cause unique de l'arrêt de croissance. En effet, beaucoup de phénomènes, climatiques, hydrologiques ou même biologiques sont étroitement liés. Dans le Sahel par exemple, la saison fraîche correspond à l'assèchement progressif des rivières, à la disparition des plaines d'inondation, à la concentration des poissons dans un volume d'eau restreint et, par conséquent, à une diminution des ressources alimentaires. Dans le même ordre d'idées, Dudley (1974) évoque les conditions hydrologiques pour expliquer la périodicité des marques chez *Tilapia rendali* et *Oreochromis macrochir* de la Kafue mais n'élimine pas la possibilité d'un effet de la température ou de la reproduction. Chez *Labeo capensis* de la rivière Olifant, Baird (1976) constate la coïncidence entre la baisse de température et l'assèchement de la rivière et ne peut séparer l'importance relative de ces deux facteurs dans la formation des marques.

A côté de ces nombreux exemples où des arrêts de croissance périodiques et réguliers peuvent être mis en relation avec des facteurs exogènes, il existe des cas où la formation de nombreuses marques ne peut être reliée à des variations du milieu. Ce phénomène est observé dans les milieux les plus stables, comme les grands lacs équatoriaux d'Afrique (lac Victoria et lac Tanganika). Il s'agit là vraisemblablement de l'apport le plus important, fondamentalement parlant, des études de croissance de poissons en milieu tropical. En effet, si ce fait était confirmé par des études expérimentales, il viendrait confirmer l'hypothèse déjà émise par Balon (1971 et 1972) selon laquelle il existerait un rythme endogène des phases de croissance lentes et rapides. Ceci voudrait dire que ce type de croissance « en escalier » serait génétiquement déterminé et correspondrait à des nécessités physiologiques. Les facteurs de milieu, dans cette hypothèse, joueraient seulement le rôle de régulateurs de ces mécanismes endogènes. La même hypothèse concernant les rythmes de croissance journaliers, a d'ailleurs été confirmée sur les jeunes *Tilapia* par des expériences de Tanaka & Yamada (1981).

3 — MODELE DE CROISSANCE

De plus en plus, les auteurs s'efforcent d'ajuster les données observées à des modèles mathématiques. Le meilleur modèle est celui qui décrit de manière satisfaisante l'ensemble des processus de croissance depuis la naissance jusqu'à la mort d'un individu moyen. Le modèle le plus couramment utilisé sur des séries complètes de couples âge-longueur est celui de von Bertalanffy (1938) :

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-k(t - t_0)})$$

dans lequel L_t est la longueur à l'âge t , L_∞ , la longueur asymptotique, k , un coefficient de croissance et t_0 , l'âge théorique correspondant à une longueur nulle.

Ne comportant que trois paramètres, ce modèle est plus simple que le modèle de Gompertz et, s'appuyant sur des bases physiologiques, il s'ajuste généralement bien aux données observées (Daget & Le Guen, 1975). Cependant, comme le font remarquer ces auteurs, il n'est valable qu'à l'intérieur de l'intervalle d'âge et de taille étudié et il représente mal les premières phases de croissance, juste après l'éclosion. Quelques études en aquarium, menées en Afrique, montrent qu'il existe, pendant cette première période, des ralentissements ou même des arrêts de croissance qui pourraient correspondre à la résorption de la vésicule vitelline et au passage à l'alimentation libre (Johnels & Svensson, 1954; Daget, 1957; Fryer & Whitehead, 1959; Durand & Loubens, 1971), (Figure 1).

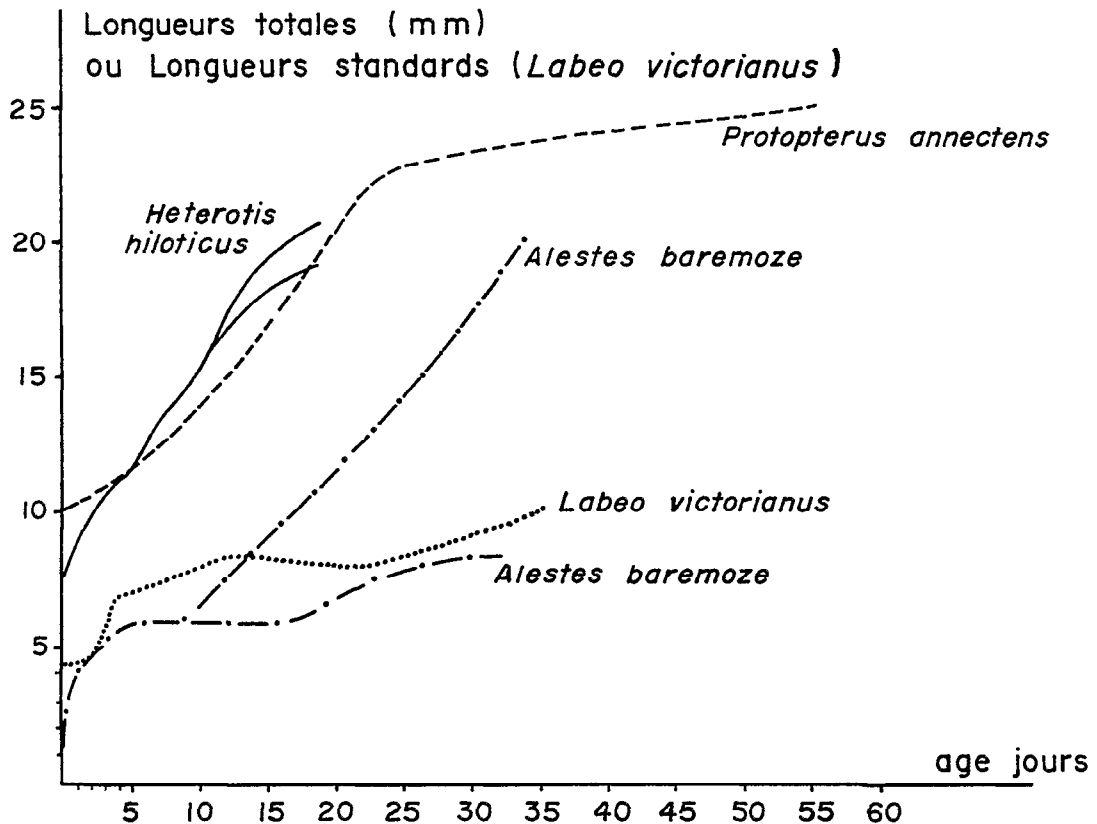


Fig. 1 : Croissance des juvéniles chez quelques espèces africaines. *Heterotis niloticus* d'après Daget, 1957. *Protopterus annectens* d'après Johnels et Svenssen, 1954. *Alestes baremoze* d'après Durand, 1978. *Labeo victorianus* d'après Fryer et Whitehead, 1959.

Après cette phase juvénile, il devient possible de rechercher un modèle simple bien ajusté aux données observées. Bien que l'utilisation de tests statistiques soit rare dans la littérature, la seule confrontation des valeurs observées et calculées permet d'apprécier visuellement le bien fondé de l'ajustement. Chez la plupart des espèces africaines, le modèle de von Bertalanffy suit de manière satisfaisante les valeurs observées.

Le tableau 1 constitue une revue, la plus exhaustive possible des études menées en Afrique. Afin de ne pas surcharger cette énumération déjà importante, seuls ont été pris en considération les travaux dont les données étaient suffisantes pour donner lieu à des essais de modélisation. Dans certains cas, l'ajustement au modèle de von Bertalanffy a été fait par nos soins.

Tableau 1 : Revue des estimations de croissance des poissons dans les eaux douces africaines. S : sexe (m : mâles, f : femelles, t : sexes confondus), L : type de longueur utilisée (LT : longueur totale, LF : longueur à la fourche, LS : longueur standard), M : taille à la première maturation (les * indiquent qu'il s'agit de la taille minimale), A : longévité moyenne, TMM : taille maximale moyenne, TMO : taille maximale observée, L_{∞} , k_a et t_0 : paramètres de l'équation de von Bertalanffy (t exprimé en années).

Table 1 : Review of growth estimations on freshwater fish of Africa. S : sex (m : males, f : females, t : both sex), L : type of length used (LT : total length, LF : fork length, LS : standard length). M : mean first maturity length (* when minimal maturity length), A : mean longevity. TMM : mean maximum length, TMO : maximum observed length, L_{∞} , k_a and t_0 : parameters of the von Bertalanffy equation (t in years).

Espèce	S	Localité	Référence	L	M	A	TMM	TMO	L_{∞}	k_a	t_0
Marcusenius macrolepidotus	m	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LF	140		270	290	294,5	0,281	-2,447
Marcusenius macrolepidotus	f	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LF	150		235		284,4	0,168	-5,396
Mormyrus rume	t	Niger-Bénoué	FAO 1971	LT	425	6	785		2048,3	0,071	-0,483
Mormyrops deliciosus	t	Niger-Bénoué	FAO 1971	LT			840		1 183,5	0,147	-0,357
Petrocephalus bovei	t	Côte d'Ivoire	Mérona 1980	LS	65	2,5	95	110	98,5	1,104	-0,203
Gymnarchus niloticus	t	Niger-Bénoué	FAO 1971	LT			1 280		1 680	0,168	-0,500
Hyperopsius bebe occidentalis	t	Niger-Bénoué	FAO 1971	LT	370	5	620		1 018	0,171	-0,483
Hepsetus odoe	m	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LF	200*		305	370	306,8	1,712	-0,237
Hepsetus odoe	f	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LF	250*	5	413	470		impossible	
Hydrocynus vittatus	t	Lac Kariba	Balon 1971	LS			523		587	0,275	
Hydrocynus vittatus	t	Incomati-Limpopo	Gaigher 1967, 1970	LF	200f		385	470	552	0,201	-0,114
Hydrocynus vittatus	m	Lac Bangweulu	Griffith 1975	LF	390	8	605		796,2	0,266	-0,337
Hydrocynus vittatus	f	Lac Bangweulu	Griffith 1975	LF	390	11	689		740	0,229	-0,145
Hydrocynus vittatus	t	Lac Kariba	Kenmuir 1972	LS	300m	9	649	610m	780,2	0,185	-0,554
Hydrocynus forskalii	t	Niger	Daget 1954	LS	500f		485	700f	620	0,284	-0,532
Hydrocynus forskalii	t	Niger-Bénoué	FAO 1971	LT			760		906	0,169	+0,142
Hydrocynus forskalii	t	Tchad	Srinn 1974	LS		4	328		610,1	0,180	-0,285
Alestes baremoze	m	Niger	Daget 1952	LS			227		239	0,391	-2,459
Alestes baremoze	f	Niger	Daget 1952	LS			243		256,6	0,418	-1,958
Alestes baremoze	m	Tchad	Durand 1978	LS	180	5	231	285	251,8	0,696	-0,243
Alestes baremoze	f	Tchad	Durand 1978	LS	205	6	263	326	292	0,518	-0,318
Alestes baremoze	m	Lac Rudolf	Hopson 1975	LS		4	341		429	0,418	+0,527
Alestes baremoze	f	Lac Rudolf	Hopson 1975	LS		4	380		628	0,232	+0,527
Alestes baremoze	m	Côte d'Ivoire	Paugy 1979	LS	165	4	203	266	212,2	0,807	-0,154
Alestes baremoze	f	Côte d'Ivoire	Paugy 1979	LS	175	5	233	284	233,8	0,843	-0,283
Alestes dentex	m	Niger	Daget 1952	LS		6	286		290,6	0,560	-0,453
Alestes dentex	f	Niger	Daget 1952	LS		6	315		332,6	0,456	-0,871
Alestes dentex sethente	t	Niger-Bénoué	FAO 1971	LT	290	5	445		747,7	0,161	-0,615
Alestes nurse	t	Niger	Daget 1952	LS		5	190		190,6	0,804	+0,343
Alestes leuciscus	t	Niger	Daget 1952	LS		2			102,7	0,552	+1,288
Alestes macrolepidotus	t	Niger-Bénoué	FAO 1971	LT		5	490		777	0,175	-0,677
Ichthyborus besse besse	t	Tchad	Lek et Lek 1978	LS		3	186	210	196,8	1,26	-0,639
Distichodus rostratus	t	Niger-Bénoué	FAO 1971	LT		8	830		1 056,1	0,182	-0,478
Citharinus citharus	t	Niger-Bénoué	FAO 1971	LT		8	730		1 128	0,121	-0,545

Espèce	S	Localité	Référence	L	M	A	TMM	TMO	L _∞	k _a	t ₀
Barbus capensis	t	Olifans river AS	Van Rensburg 1966	LT		10	494		634,5	0,152	-0,011
Barbus serra	t	Olifans river AS	Van Rensburg 1966	LT		10	393		481,9	0,166	-0,224
Barbus marequensis	t	Roodeplaat dam AS	Ferreira 1972	LF		12	455		559,3	0,113	-2,837
Barbus marequensis	m	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LF	150	8	423	520	517,5	0,190	-0,790
Barbus marequensis	f	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LF	200	8	400	540	514,5	0,165	-1,033
Barbus holubi	t	Highveld dam AS	Le Roux 1963	LT		12	540		538,4	0,273	+1,290
Barbus holubi	t	Vaal river AS	Mulder 1973	LF	250	10	493		766,9	0,104	+0,140
Barbus holubi	m	Boskop dam AS	Koch 1975	LF		8	293		314	0,310	+0,826
Barbus holubi	f	Boskop dam AS	Koch 1975	LF		9	460		1034	0,053	
Barbus holubi	t	Baberspan AS	Goldner 1967	LF		10	400		536,5	0,134	+0,170
Barbus holubi	t	Baberspan AS	Straub 1971	LF		10	462		1067,6	0,048	
Barbus kimberleyensis	m	Vaal river AS	Mulder 1973	LF	350	11	477		667	0,124	-0,270
Barbus kimberleyensis	f	Vaal river AS	Mulder 1973	LF	460	13	659		1309	0,112	-0,360
Barbus polylepis	t	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LF		9	467		569,6	0,173	-0,802
Barbus mattozi	m	Limpopo river AS	Potgieter 1974	LF	120*		300		390,5	0,303	-0,806
Barbus mattozi	f	Limpopo river AS	Potgieter 1974	LF	120*		388		444,6	0,303	-0,816
Barbus trevelyani	t	Tyume river AS	Gaigher 1975	LF	70	6	91		145,9	1,212	-0,296
Labeo coubie	t	Niger-Bénoué	FAO 1971	LT		7	745		1601	0,094	-0,577
Labeo senegalensis	t	Niger-Bénoué	FAO 1971	LT		4	415		456,1	0,629	+0,210
Labeo mesops	t	Lac Malawi	Lowe 1952	LT	250m 300f	4	340		505	0,278	+0,007
Labeo senegalensis	t	Lac Kainji	Blake et Blake 1978	LT			403		465	0,220	-0,390
Labeo capensis	m	Vaal river AS	Mulder 1973	LF	260	8	407		668,3	0,113	-0,218
Labeo capensis	f	Vaal river AS	Mulder 1973	LF	310	9	416		549,3	0,152	-0,004
Labeo capensis	m	Boskop dam AS	Koch 1975	LF		6	284			impossible	
Labeo capensis	f	Boskop dam AS	Koch 1975	LF		9	423			impossible	
Labeo capensis	t	Verwoerd dam AS	Fairall/Hamman 77	LF		10	460		557,3	0,163	-0,721
Labeo capensis	m	Caledon river AS	Baird 1976	LF	200	8	369		725,1	0,081	-0,699
Labeo capensis	f	Caledon river AS	Baird 1976	LF	230	8	381		788,7	0,076	-0,474
Labeo umbratus	m	Vaal river AS	Mulder 1973	LF	220	6	455		584,1	0,262	+0,221
Labeo umbratus	f	Vaal river AS	Mulder 1973	LF	300	6	473		620,7	0,249	+0,245
Labeo umbratus	m	Boskop dam AS	Koch 1975	LF		8	405		880,2	0,071	-1,455
Labeo umbratus	f	Boskop dam AS	Koch 1975	LF		9	415		620,3	0,109	-1,195
Labeo umbratus	t	Verwoerd dam AS	Fairall/Hamman 77	LF		5	440		551,4	0,298	-0,313
Labeo ruddi	m	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LF	150*	5	254	260	339,2	0,219	-1,274
Labeo ruddi	f	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LF	150*	5	272	300	388,6	0,192	-1,266
Labeo rosae	m	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LF	180*	6	335	360	509	0,159	-0,870
Labeo rosae	f	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LF	280*	7	353	390	572,3	0,119	-1,078
Labeo cylindricus	m	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LF	100*	4	211		293,6	0,299	-0,193
Labeo cylindricus	f	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LF	100*	5	248			impossible	
Labeo molybdinus	m	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LF	170*	6	223	260	226,2	0,548	-0,090
Labeo molybdinus	f	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LF	170*	4	218	300	300,4	0,252	-1,121
Labeo rubropunctatus	m	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LF	280*	9	386	410	537,8	0,156	-1,091
Labeo rubropunctatus	f	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LF	280*	7	409	410	536,2	0,144	-0,991
Labeo coubie	t	Lac de Kossou CI	Kouassi 1974	LS			325		550	0,260	-0,050
Labeo niloticus	t	Lac Mariut	Hashem 1972	LT	460	6	630		678,4	0,430	+0,323

Espèce	S	Localité	Référence	L	M	A	TMM	TMO	L _∞	k _a	t ₀
Labeo pseudocoubie	t	Niger-Bénoué	FAO 1971	LT		8	860		1 456	0,101	-0,843
Barilius microlepis	t	Lac Malawi	Lowe 1952	LT		7	530		703	0,208	+0,260
Bagrus meridionalis	m	Lac Malawi	Tweddle 1975	LT	340	11	607	890	1 048	0,092	+0,017
Bagrus meridionalis	f	Lac Malawi	Tweddle 1975	LT	360	17	832	970	1 092	0,091	+0,017
Chrysichthys nigrodigitatus	t	Lagune Ebrié	Dia 1975	LF		12	680		849,3	0,010	-0,873
Bagrus docmac niger	t	Niger-Bénoué	FAO 1971	LT		5	620		1 018	0,171	-0,483
Synodontis schall	m	Nil-Khartoum	Bishai/Abu Gideiri 65	LT		7	478		874,8	0,102	-0,540
Synodontis schall	f	Nil-Khartoum	Bishai/Abu Gideiri 65	LT		7	496		860,2	0,111	-0,661
Synodontis membranaceus	t	Niger-Bénoué	FAO 1971	LT		4	400		497	0,397	-0,118
Synodontis membranaceus	m	Nil-Khartoum	Bishai/Abu Gideiri 65	LT		7	423		851	0,091	-0,450
Synodontis membranaceus	f	Nil-Khartoum	Bishai/Abu Gideiri 65	LT		7	441		666,9	0,146	-0,325
Synodontis batensoda	m	Nil-Khartoum	Bishai/Abu Gideiri 65	LT		7	221		377,3	0,103	-1,367
Synodontis batensoda	f	Nil-Khartoum	Bishai/Abu Gideiri 65	LT		7	236		504,2	0,069	-2,138
Schilbe mystus	m	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LF	120*	5	244		282,3	2,718	-0,603
Schilbe mystus	f	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LF	160*	5	283	330	281	0,935	-0,558
Eutropius niloticus	t	Niger-Bénoué	FAO 1971	LT		4	370		429	0,495	-0,019
Eutropius depressirostris	m	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LF	120*	4	184		219,2	0,314	-1,811
Eutropius depressirostris	f	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LF	130*	9	363		434,1	0,166	-1,848
Eutropius depressirostris	t	Luphephe dam AS	Hecht 1980	LS	165	7	308	320	339	0,347	+0,104
Clarias gariepinus	m	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LT	370*	8	902		1 564,8	0,084	-2,350
Clarias gariepinus	f	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LT	380*	8	873			impossible	
Clarias gariepinus	m	Boskop dam AS	Koch 1975	LT		8	1 100		1 366	0,171	-0,782
Clarias gariepinus	f	Boskop dam AS	Koch 1975	LT		7	1 010		1 950,5	0,090	-1,090
Clarias gariepinus	m	Elands/Olifants AS	Van der Waal et	LT	426	8	1 010			impossible	
Clarias gariepinus	f	Elands/Olifants AS	Schoonbee 1975	LT	414	10	1 100			impossible	
Clarias gariepinus	m	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT	470	8	930			impossible	
Clarias gariepinus	f	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT	496	8	1 080	1 200		impossible	
Clarias gariepinus	m	Shire river valley	Willoughby et	LT	320	7	680	1 000	1 320	0,093	-0,737
Clarias gariepinus	f	Shire river valley	Tweddle 1978	LT	290	5	470		577,6	0,310	-0,383
Clarias gariepinus	m	Lac Sibaya AS	Bruton et Allanson	LT					759,5	0,349	+0,036
Clarias gariepinus	f	Lac Sibaya AS	sous presse	LT					672,5	0,517	+1,234
Clarias ngamensis	m	Shire river valley	Willoughby et	LT	230	4	420		1 147,8	0,085	+1,589
Clarias ngamensis	f	Shire river valley	Tweddle 1978	LT	180	4	400		628,6	0,215	-0,659
Clarias ngamensis	m	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT	405		500		523,6	0,408	-2,631
Clarias ngamensis	f	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT	400		500		511,4	0,328	-3,525
Clarias lazera	t	Lac Are-Egypte	El Bolock 1972	LT		7	632	679	1 154,9	0,110	-0,614
Heterobranchus longifilis	t	Niger-Bénoué	FAO 1971	LT		8	1 020		1 170	0,251	-0,060
Oreochromis mossambicus	t	Njelele dam AS	Le Roux 1961	LT		7	302		317,7	0,386	-0,249
Oreochromis mossambicus	t	Lac Funduzi	Le Roux 1961	LT		8	279			impossible	
Oreochromis mossambicus	t	Albasini dam AS	Le Roux 1961	LT		6	299			impossible	
Oreochromis mossambicus	t	Rust de Winter AS	Le Roux 1961	LT		5	287		439,4	0,211	-0,014
Oreochromis mossambicus	t	Loskop dam AS	Le Roux 1961	LT		7	381		433,8	0,300	+0,077
Oreochromis mossambicus	t	Sheyo Le Ngubu AS	Le Roux 1961	LT		6	323		350,3	0,380	-0,021
Oreochromis mossambicus	t	Hartbeespoort AS	Le Roux 1961	LT		5	305		413	0,267	+0,015
Oreochromis mossambicus	t	De Hoop Vlei AS	Van Rensburg 1966	LT	200	3	290		353	0,627	+0,254
Oreochromis mossambicus	t	Zeekoei Vlei AS	Van Rensburg 1966	LT	200	3	250		400,8	0,310	-0,145

Espèce	S	Localité	Référence	L	M	A	TMM	TMO	L _∞	k _a	t ₀
Oreochromis mossambicus	m	Loskop dam AS	Du Toit et al. 1972	LT		8	372	440	389,9	0,413	-0,332
Oreochromis mossambicus	f	Loskop dam AS	Du Toit et al. 1972	LT		7	333	350	358,2	0,397	-0,300
Oreochromis mossambicus	m	Doorndraai dam AS	Batchelor 1974	LT		6	307		325,1	0,684	+0,253
Oreochromis mossambicus	f	Doorndraai dam AS	Batchelor 1974	LT		6	315		327	0,438	+0,055
Oreochromis mossambicus	m	Lac Sibaya AS	Bruton et Allanson	LS	120	6	194	220	216,5	0,358	-0,360
Oreochromis mossambicus	f	Lac Sibaya AS	1974	LS	100	5	166		217	0,240	-1,054
Oreochromis mossambicus	m	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LT	80*	9	418		484	0,196	-1,046
Oreochromis mossambicus	f	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LT	70*	8	343		379,4	0,243	+0,230
Oreochromis macrochir	t	Barotse floodplain	FAO 1969	LT		6	361	480	394,8	0,312	-0,930
Oreochromis macrochir	m	Kafue floodplain	Dudley 1974	LT		7	305	330	313,5	0,455	+0,194
Oreochromis macrochir	f	Kafue floodplain	Dudley 1974	LT		7	277	300	281	0,488	+0,273
Oreochromis macrochir	t	Lac Liambezi AS	Van der Waal 1976	LT	230*	8	388	390	430,4	0,266	-0,758
Oreochromis macrochir	m	Lac Alaotra	Moreau 1979	LS			232		238,5	0,433	-0,105
Oreochromis macrochir	f	(Madagascar)	Moreau 1979	LS			200		200	0,324	-0,092
Oreochromis macrochir	t	Lac Itasy-Madagascar	Moreau 1979	LS			230		241,6	0,425	-0,276
Oreochromis andersoni	t	Barotse floodplain	FAO 1969	LT		8	485	500	608,4	0,176	-1,029
Oreochromis andersoni	m	Lac Liambezi AS	Van der Waal 1976	LT	270*	9	430		495,5	0,163	-3,206
Oreochromis andersoni	f	Lac Liambezi AS	Van der Waal 1976	LT	260*	7	430			impossible	
Oreochromis andersoni	m	Kafue floodplain	Dudley 1974	LT		8	426		503,1	0,221	-0,394
Oreochromis andersoni	f	Kafue floodplain	Dudley 1974	LT		7	305		313,5	0,455	+0,195
Oreochromis niloticus	t	Lac Tchad	Blache 1964	LT		6	391		451,7	0,318	-0,105
Oreochromis niloticus	m	Lac Alaotra	Moreau 1979	LS		5	253		334,3	0,233	-0,433
Oreochromis niloticus	f	Lac Alaotra	Moreau 1979	LS		4	200		228,5	0,438	-0,088
Oreochromis niloticus	m	Lac Itasy	Moreau 1979	LS		7	357		572,1	0,137	-0,851
Oreochromis niloticus	f	Lac Itasy	Moreau 1979	LS		6	273		347,3	0,275	-0,663
Oreochromis niloticus	m	Lac Mantasoa	Moreau 1979	LS		5	265		285,2	0,510	-0,048
Oreochromis niloticus	f	(Madagascar)	Moreau 1979	LS		5	265		272,8	0,503	-0,085
Oreochromis niloticus	t	Lac Mariut	Jensen 1957	LT		5-6	251		406,3	0,356	-0,118
Oreochromis niloticus	t	Lac Mariut	El Zarka et al. 1970	LT		5	376		425,9	0,460	+0,541
Oreochromis niloticus	t	Lac Albert	Ssentongo 1971	LS		6	374		390	0,500	
Oreochromis shiranus	t	Lac Malawi	Lowe 1952	LT	200	4	255	290	298,1	0,499	+0,191
Sarotherodon galilaeus	t	Lac Mariut	Jensen 1957	LT		4	298		291	0,979	+0,304
Sarotherodon galilaeus	t	Lac Tchad	Blache 1964	LT		4	314		332,4	0,601	+0,169
Sarotherodon galilaeus	t	Lac Tchad	Lauzanne 1978	LS		4	238		298,7	0,337	-0,690
Tilapia lidole	t	Lac Malawi	Lowe 1952	LT	285	6	325	390	445,2	0,188	-0,309
Tilapia rendalli	t	Barotse floodplain	FAO 1969	LT		5	357	400	364,2	0,745	+0,744
Tilapia rendalli	m	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT		7	320		304,2	0,479	-0,935
Tilapia rendalli	f	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT		7	310		461,8	0,128	-1,953
Tilapia rendalli	m	Kafue floodplain	Dudley 1974	LT		7	339	400	347,4	0,467	+0,171
Tilapia rendalli	m	Lac Alaotra	Moreau 1979	LS		5	212		300,6	0,253	+0,094
Tilapia rendalli	f	Lac Alaotra	Moreau 1979	LS		5	195		244,4	0,324	+0,103
Tilapia rendalli	m	Lac de Mantasoa	Moreau 1979	LS		8	278		271,8	0,526	-0,061
Tilapia rendalli	f	Lac de Mantasoa	Moreau 1979	LS		7,5	259		249,3	0,503	-0,172
Tilapia rendalli swierstrae	m	Doorndraai dam AS	Batchelor 1974	LT	150*	6	270		330,9	0,313	+0,502
Tilapia rendalli swierstrae	f	Doorndraai dam AS	Batchelor 1974	LT	120*	6	317		502,2	0,177	+0,367
Tilapia rendalli swierstrae	m	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LT	127*	9	408		498,1	0,170	-1,006

Espèce	S	Localité	Référence	L	M	A	TMM	TMO	L _∞	-k _a	t ₀
<i>Tilapia rendalli swierstrae</i>	f	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LT	113*	7	344		412,8	0,230	-0,670
<i>Oreochromis saka</i>	t	Lac Malawi	Lowe 1952	LT	275	5	305	340	318,5	0,723	+0,257
<i>Tilapia sparrmani</i>	t	Incomati-Limpopo AS	Potgieter 1974	LT	50*	4	130	180	147,4	0,446	-0,791
<i>Tilapia sparrmani</i>	m	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT	70*	5	175			impossible	
<i>Tilapia sparrmani</i>	f	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT	80*	5	180			impossible	
<i>Oreochromis squamipinis</i>	t	Lac Malawi	Lowe 1952	LT	240	4	265	330	328,2	0,448	+0,308
<i>Oreochromis variabilis</i>	t	Lac Victoria	Fryer 1961	LT		9	276	310	275	0,351	-0,376
<i>Tilapia zillii</i>	m	Niger	Daget 1956	LT	200	6	300	320	309,6	0,531	+0,226
<i>Tilapia zillii</i>	f	Niger	Daget 1956	LT		6	269		273,9	0,603	+0,252
<i>Tilapia zillii</i>	t	Lac Mariut	Jensen 1957	LT			260		288,1	0,334	+0,063
<i>Tilapia zillii</i>	m	Etangs d'Egypte	El Bolock et	LT			243		378,7	0,192	+0,333
<i>Tilapia zillii</i>	f	Etangs d'Egypte	Koura 1960	LT			228		374,6	0,172	-0,448
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	t	Lagon Lagos	Fagade 1974	LT		5	229		329,7	0,160	-1,870
<i>Oreochromis esculentus</i>	t	Rhodésie	De Kimpe 1964	LT		8	315		330,9	0,349	-0,701
<i>Tilapia 3/4 (hybride)</i>	m	Lac Itasy	Moreau 1979	LS		6	239		370,9	0,140	-1,301
<i>Tilapia 3/4 (hybride)</i>	f	Lac Itasy	Moreau 1979	LS		6,5	218		276,6	0,221	-1,059
<i>Haplochromis anaphyrus</i>	t	Lac Malawi	Tweddle/Turner 1977	LT		3	172	204	196	0,671	-0,126
<i>Haplochromis intermedius</i>	t	Lac Malawi	Tweddle/Turner 1977	LT		4	207		230,2	0,577	+0,008
<i>Haplochromis virginalis</i>	t	Lac Malawi	El Bolock et	LT		5	120		123,9	0,642	-0,111
<i>Haplochromis quadrimaculatus</i>	t	Lac Malawi	Fryer et Iles 1972	LT		5	183		190,9	0,637	-0,024
<i>Haplochromis pleurostigmoides</i>	t	Lac Malawi	Fryer et Iles 1972	LT		4	137		144,8	0,739	-0,055
<i>Haplochromis mhloti</i>	t	Lac Malawi	Tweddle/Turner 1977	LT		7	143		208,1	0,196	-1,693
<i>Haplochromis giardi</i>	t	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT		7	293	310	569,7	0,069	-3,722
<i>Haplochromis giardi</i>	t	Barotse floodplain	FAO 1969	LT		4	278	480	297,8	0,528	-1,150
<i>Haplochromis codringtoni</i>	m	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT	130*	7	285		328,4	0,240	-1,203
<i>Haplochromis codringtoni</i>	f	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT	160*	7	280		315,6	0,266	-1,155
<i>Haplochromis carlottae</i>	m	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT		6	227			impossible	
<i>Haplochromis carlottae</i>	f	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT		4	210			impossible	
<i>Chetia flaviventris</i>	m	Incomati-Limpopo	Potgieter 1974	LT	90*	5	217	260	281,8	0,224	-1,595
<i>Chetia flaviventris</i>	t	Incomati-Limpopo	Potgieter 1974	LT	80*	5	215	290	266,2	0,269	-1,104
<i>Lethrinops parvidens</i>	t	Lac Malawi	Tweddle/Turner 1977	LT	150	4	172	204	207,9	0,487	+0,354
<i>Lethrinops longipinnis</i>	t	Lac Malawi	Tweddle/Turner 1977	LT	170	4	183	226	201,5	0,571	-0,077
<i>Serranochromis macrocephalus</i>	t	Barotse floodplain	FAO 1969	LT		4	331	430	410,5	0,308	-1,313
<i>Serranochromis macrocephalus</i>	m	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT	130*	8	320	330	350,3	0,250	-2,100
<i>Serranochromis macrocephalus</i>	f	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT	160*	8	293		321,7	0,409	-1,042
<i>Serranochromis longimanus</i>	m	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT	150*	7	300	310		impossible	
<i>Serranochromis longimanus</i>	f	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT	160*	5	270			impossible	
<i>Serranochromis angusticeps</i>	t	Barotse floodplain	FAO 1969	LT		6	440	480		impossible	
<i>Serranochromis angusticeps</i>	m	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT	210*	8	410		381	0,309	-1,463
<i>Serranochromis angusticeps</i>	m	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT	170*	7	350		485,6	0,440	-1,012
<i>Serranochromis thumbergi</i>	m	Lac Liambezi	Van der Waal 1976	LT	140*	6	320		372,7	0,264	-1,338
<i>Serranochromis meridianus</i>	t	Incomati AS	Potgieter 1974	LT		6	343		506,2	0,156	-1,074
<i>Boulengerochromis microlcpis</i>	t	Lac Tanganika	Matthes 1961	LT		6	510		519,2	0,627	0,094
<i>Tylochromis bangweulensis</i>	t	Lac Bangweulu	Griffith 1977	LF		7	217	277	304	0,165	-0,570
<i>Stolothrissa tanganicae</i>	t	Lac Tanganika	Chapman/Well 1978	LF		1	83		91,4	2,700	-0,020

Espèce	S	Localité	Référence	L	M	A	TMM	TMO	L_{∞}	k_a	t_0
Lates niloticus	t	Lac Albert	Gee 1964	LS					1011,4	0,147 (sur 7 ans)	-0,236
Lates niloticus	t	Lac Kyoga	Gee 1964	LS					2963	0,030 (sur 8 ans)	
Lates niloticus	t	Lac Rudolf	Gee 1964	LS					1586,6	0,065 (sur 8 ans)	-1,349
Lates niloticus	m,f	Jebel Auria dam	Mishrigi 1967	LT						impossible	
Lates niloticus	t	Lac Nasser	Latif, Kallaf 1976	LT					1245,8	0,140 (sur 7 ans)	-0,237
Lates niloticus	t	Lac Tchad	Hopson 1972	LS					930,7	0,272 (sur 5 ans)	+0,046
Lates niloticus	m	Lac Tchad	Loubens 1974	LS		11			781	0,281	-0,510
Lates niloticus	f	Lac Tchad	Loubens 1974	LS		24			953	0,191 (sur 5 ans)	-0,749
Lates niloticus	t	Niger-Bénoué	FAO 1971	LT	550		1090		1287,4	0,227 (sur 8 ans)	-0,299
Lates mariae	t	Lac Tanganika	Coulter 1976	LT		6	580		883,6	0,168	-0,303

Quelques exceptions à cet ajustement général existent en particulier parmi les espèces qui atteignent des tailles importantes. C'est ainsi que toutes les études sur des grands *Clarias* et *Heterobranchus* font état de croissance presque linéaire au-delà de l'âge d'un an. Il en est de même chez *Lates niloticus* (Figure 2). Sur cette dernière espèce, Hopson (1972) et Loubens (1974) ont tenté d'ajuster le modèle de von Bertalanffy. L'ajustement est correct si le calcul ne porte que sur les cinq premières années de vie. La prise en compte des grands individus jusqu'à un âge de 24 ans ne permet pas un bon ajustement et conduit à des paramètres estimés, notamment L_{∞} , en désaccord avec la réalité.

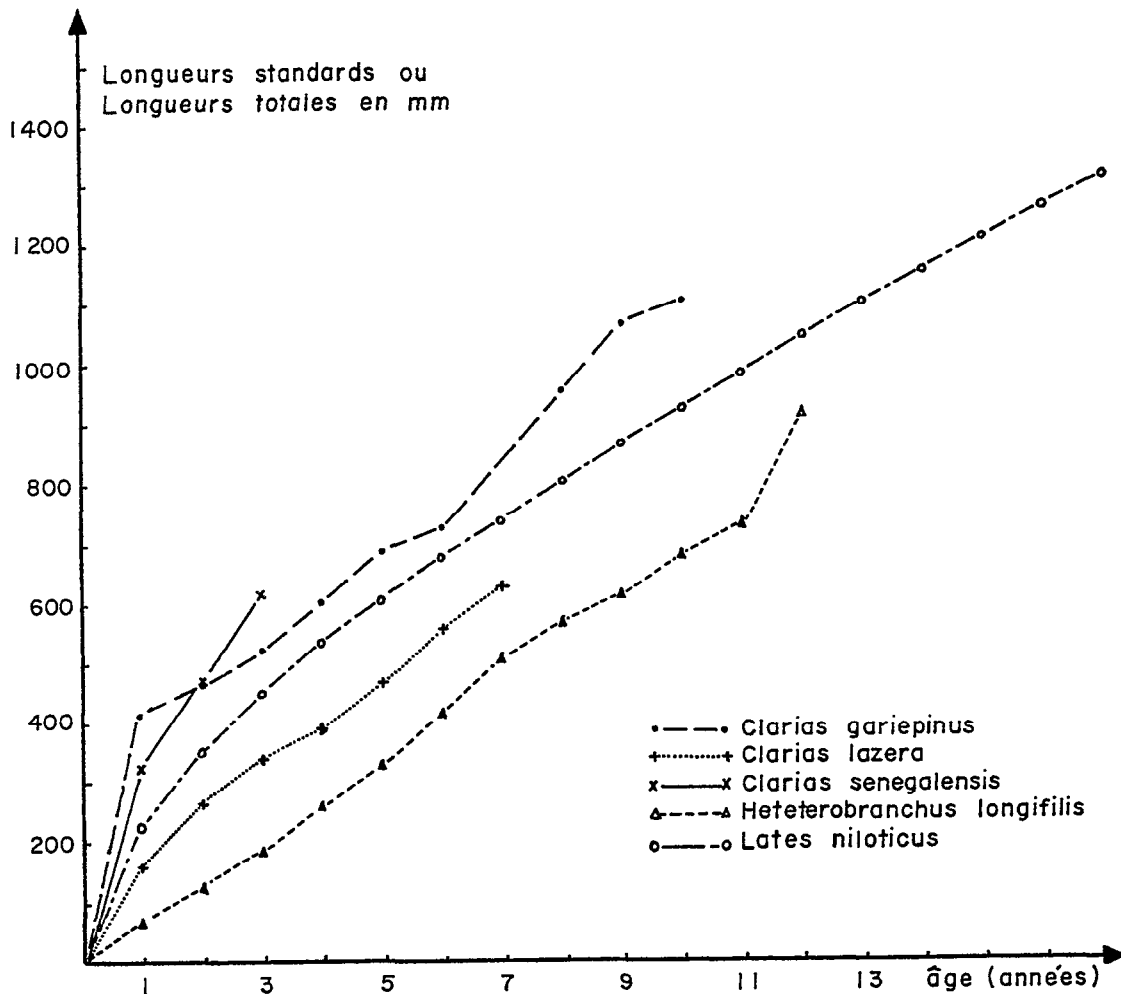


Fig. 2 : Types de croissance quasi linéaires. *Clarias gariepinus* femelles d'après Van der Waal et Schoonbee, 1975 (LT). *Clarias lazera* d'après El Bolock, 1972 (LT). *Clarias senegalensis* d'après Jocques, 1977 (LS). *Heterobranchus longifilis* d'après Frank, 1974 (LS). *Lates niloticus* d'après Loubens, 1974 (LS).

4 — LES FACTEURS EXTRINSEQUES DE LA CROISSANCE

Nous avons montré dans le paragraphe 2 qu'un certain nombre de caractéristiques du milieu sont responsables des arrêts de croissance. Selon la zone géographique dans laquelle habite le poisson, ces arrêts sont de durée et de fréquence variables ; pourtant, ils ne semblent pas influencer directement la vitesse et l'intensité de la croissance. Tout se passe comme si il y avait une « compensation » des arrêts par une croissance beaucoup plus rapide pendant les périodes efficaces. Ainsi les *Alestes baremoze* du Sahel (5 à 6 mois d'arrêt annuel de croissance) atteignent une taille au moins égale à celle des individus de Côte d'Ivoire (4 mois d'arrêt annuel de croissance). Éliminant donc ces arrêts pour ne considérer que la courbe moyenne de croissance modélisée, on note, pour une même espèce, des différences d'un milieu à l'autre. Ces différences peuvent avoir pour origine le type d'habitat (ruisseau, rivière, lac plat, lac profond, etc.) ou des facteurs climatiques. Ces deux origines sont très difficilement séparables et nous examinerons ici la situation dans les grands types d'habitats africains au sens en même temps géographique que physique.

Par ailleurs, dans un milieu donné, les auteurs relèvent souvent des variations interannuelles importantes de la croissance. L'étude de ces variations permet de dégager le ou les facteurs responsables de ces altérations.

4.1 — La croissance dans les différents habitats africains. Plusieurs espèces ont été l'objet d'études de croissance dans des habitats et des zones géographiques variés (Figure 3). Chez certaines espèces, les différentes courbes obtenues sont proches les unes des autres. Les imprécisions attachées à l'étude de la croissance suffisent probablement à expliquer les différences observées. C'est le cas par exemple de *Oreochromis macrochir* ou *Sarotherodon galilaeus* (Figures 3e et h). Chez d'autres espèces, certaines croissances se distinguent nettement. La situation dans les lacs Turkana et Albert est, à cet égard, très démonstrative. Les croissances d'*Alestes baremoze* et de *Oreochromis niloticus* y sont beaucoup plus élevées que dans les autres milieux (Figures 3c et d) Ces deux lacs sont des lacs profonds équatoriaux qui présentent des variations de niveau faibles en regard de leur profondeur et des variations de température peu accusées.

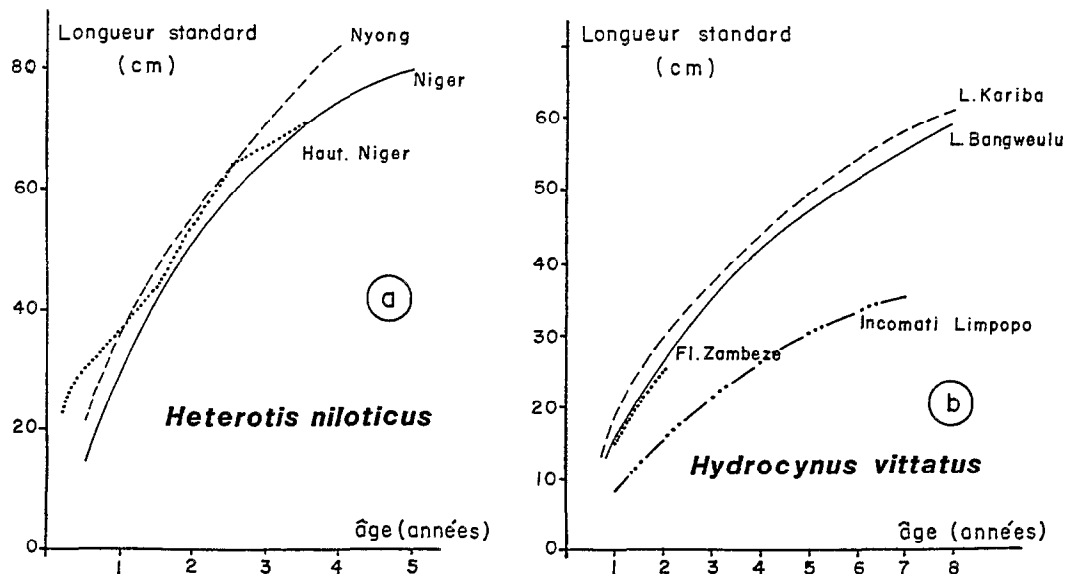
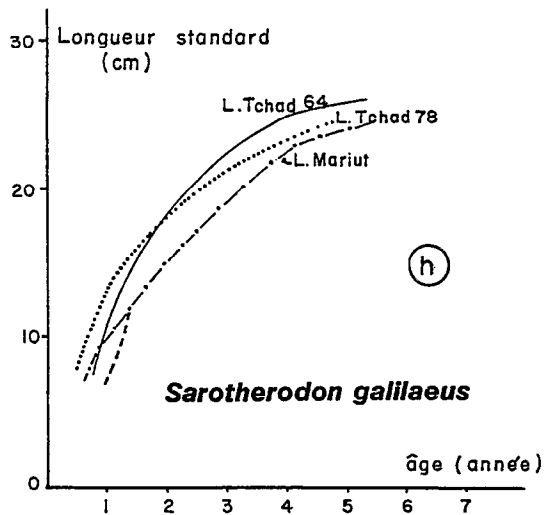
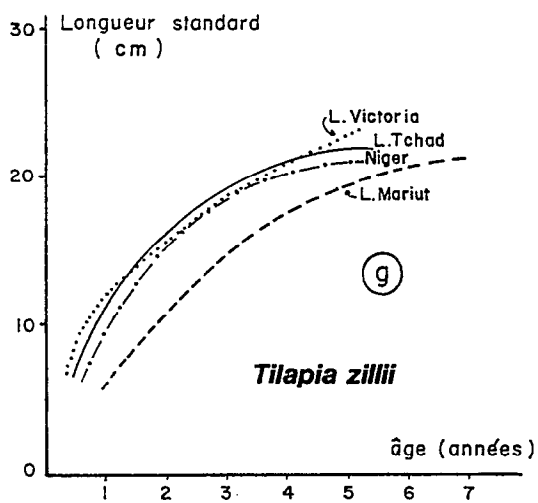
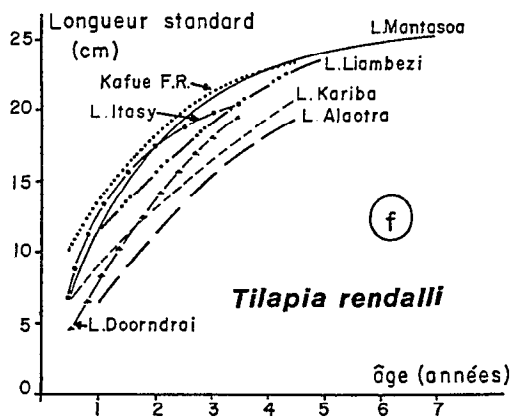
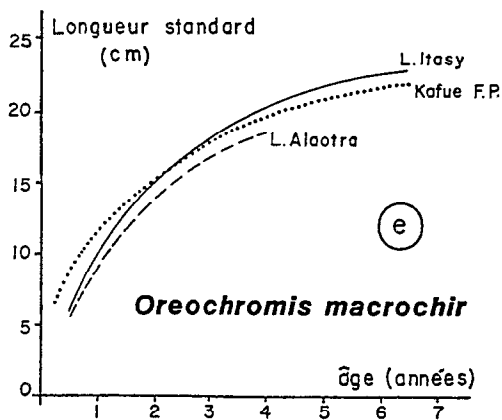
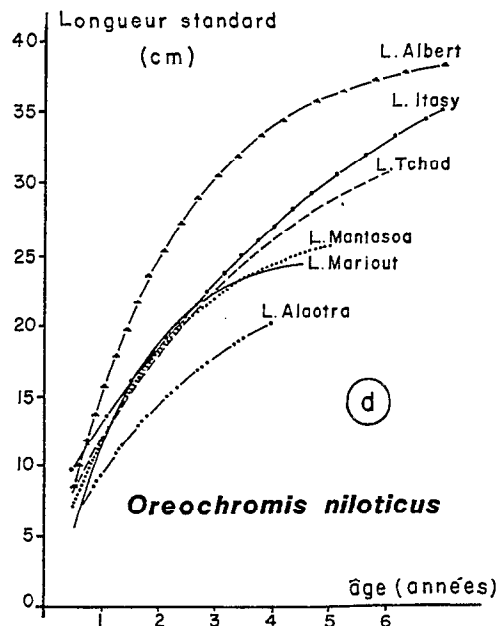
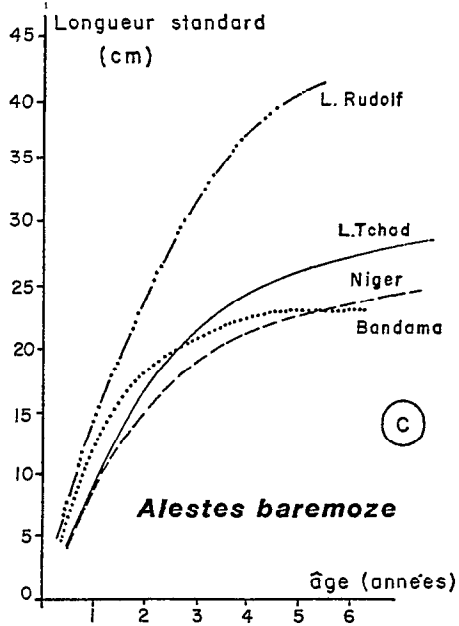
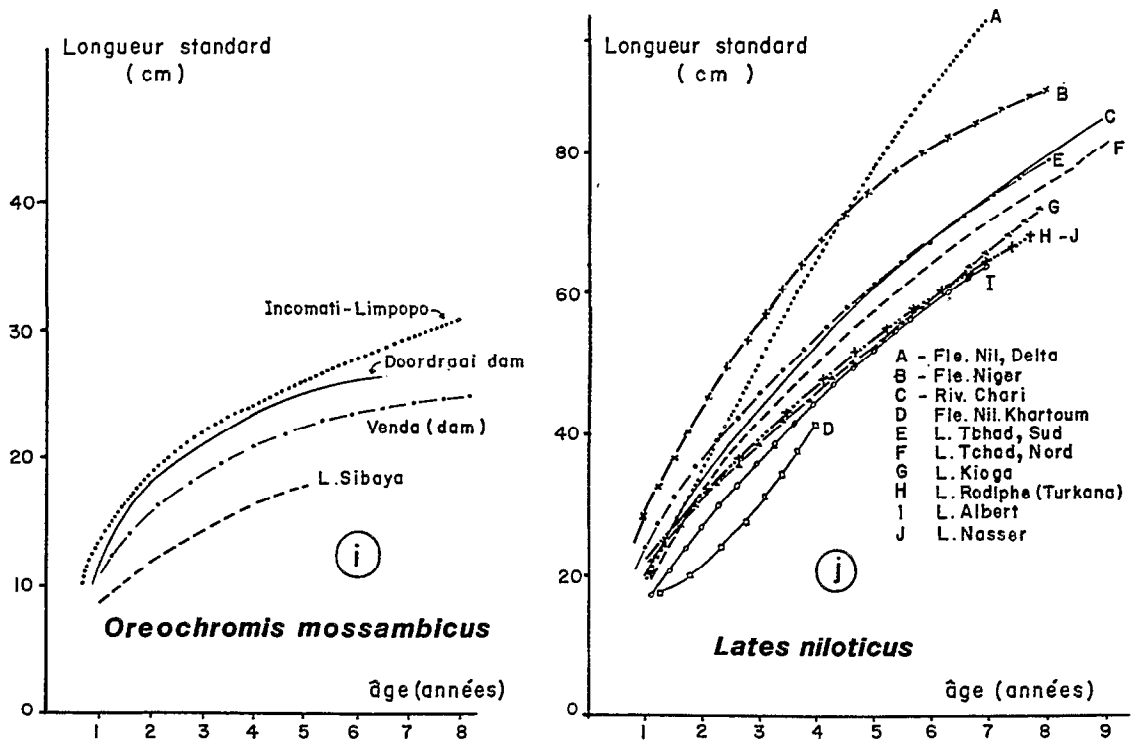


Fig. 3 : Croissances comparées de quelques espèces en Afrique.





La stabilité du milieu, allée à la température constamment élevée de l'eau et à l'ensoleillement important et constant, provoque une production primaire élevée et donc un apport de nourriture permanent et abondant pour les espèces planctophages. En revanche, ces conditions ne semblent pas favoriser la croissance des prédateurs comme *Lates niloticus* qui présente, aussi bien dans le lac Turkana que dans le lac Albert des croissances faibles (Figure 3j).

La présence de zones inondées dans un habitat favorise généralement la croissance des espèces présentes. Le delta central du Niger, la rivière Chari avec la cuvette sud du lac Tchad, le delta du Nil, sont les milieux où l'on note les plus fortes croissances de *Lates niloticus* (Figure 3j). A l'inverse, dans le système Incomati — Limpopo, dans les rivières de Côte d'Ivoire, rivières de moyenne importance sans plaine d'inondation, la plupart des espèces présentent des croissances faibles (Figure 3b et c, Tableau 1).

La situation dans les lacs de barrage présente des aspects originaux, en particulier pendant l'installation de l'équilibre. L'attention a été attirée sur les fortes productions exploitées observées pendant les premières années d'existence des retenues artificielles et sur leur diminution marquée dans les années ultérieures. Ceci a notamment été décrit dans le lac Kainji (Lelek 1973). Il semble que ce phénomène soit en partie dû à la croissance comme le montrent les travaux de Jackson (1961) et Badenhuizen (1967) sur *Hydrocynus vittatus* du lac Kariba. Il y a une accélération de la croissance de première année dans le lac nouvellement formé, puis un retour aux valeurs obtenues avant la construction du barrage 5 et 6 ans après la mise en eau. Pendant les premières années, le lac se comporterait comme une plaine d'inondation, les crues sont marquées par le remplissage pendant la saison des pluies et le lac subit de forts étiages en raison des prélèvements d'eau nécessités par la demande en énergie ou les activités agricoles en aval. La croissance est alors favorisée. L'installation d'un équilibre, avec la régularisation des crues provoque une nouvelle diminution de la croissance. Dudley (1979) ne retrouve pas ce résultat d'une manière nette chez *Oreochromis macrochir* et *O. andersonii* du barrage de la Kafue Gorge. Cependant, l'auteur note que le recrutement de ces espèces a diminué depuis la fermeture du barrage et l'on peut se demander si la croissance n'aurait pas été modifiée avec un recrutement maintenu à son niveau précédant la mise en eau.

4.2 — Variations interannuelles de la croissance. L'extrême variabilité des schémas de croissance chez les poissons a été illustrée par les travaux sur *Perca fluviatilis* du lac Windermere (Le Cren, 1958; Le Cren *et al.*, 1977). Chez cette espèce, la longévité théorique (temps nécessaire pour atteindre 95 % de la longueur infinie) varie entre deux valeurs extrêmes : 7 ans et 25 ans. Ces différences furent attribuées pour partie aux variations interannuelles de température.

Dans les eaux douces africaines le même type de phénomène est généralement observé. La plupart des études basées sur le rétrocalcul font état de différences dans l'accroissement annuel en taille des animaux des générations successives. La variabilité la plus grande se rencontre dans les rivières qui possèdent une plaine d'inondation et où ont été menées des recherches approfondies. Les études existantes, passées en revue par Welcomme (1979), concernent le cours inférieur du Sénégal, le Delta central du Niger et la plaine d'inondation de la Kafue. Dans tous les cas, les auteurs relient les variations interannuelles de croissance au régime hydrologique. Dans le Niger, Dansoko *et al.* (1976) constatent des croissances faibles d'*Hydrocynus brevis* et d'*H. forskalii* pendant les années 1972 et 1973 qui correspondent à des crues faibles (Figure 4). Dans le Sénégal, Reizer (1974) relève chez *Citharinus citharus* des croissances extrêmement ralenties en 1968, année de sécheresse exceptionnelle (Figure 5). De même, dans la plaine d'inondation de la Kafue, Dudley (1974) et Kapetsky (1974) ont mis en évidence une forte corrélation entre l'intensité et la durée de la crue d'une part et le taux moyen de croissance d'autre part; il a ainsi été possible d'établir des relations mathématiques permettant de prévoir la croissance annuelle de certaines classes d'âge (Tableau 2). Pourtant, le modèle a des limites et a parfois été mis en défaut. Dudley (1974) a analysé en détail les causes possibles de l'altération de la croissance. Une inondation prolongée provoque, dans certains cas, une décomposition de la végétation et une désoxygénation des eaux qui peut entraîner des mortalités de poissons et inhiber la croissance. Les basses températures pourraient agir également en limitant la croissance, mais cet effet est atténué par le fait que les poissons semblent effectuer des déplacements pour éviter les zones de températures les plus basses. Enfin, la croissance serait d'autant plus faible que la densité naturelle de la population est élevée.

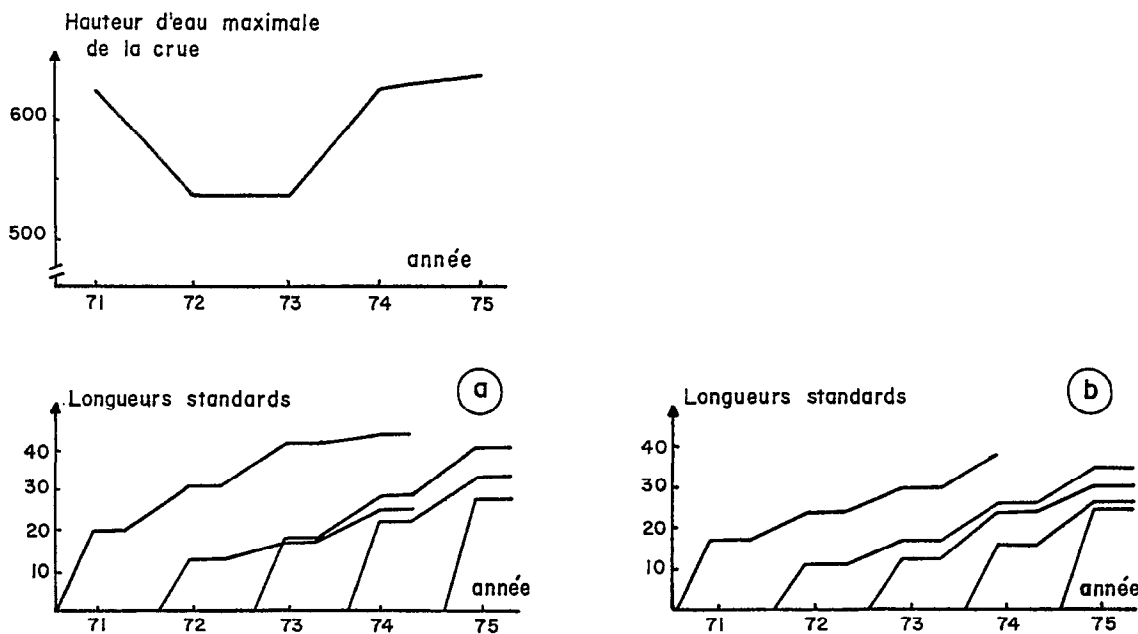


Fig. 4 : Croissances comparées d'*Hydrocynus brevis* (a) et d'*Hydrocynus forskalii* (b) et variations de la crue entre les années 1971 et 1975 (d'après Dansoko, Breman et Daget, 1976)

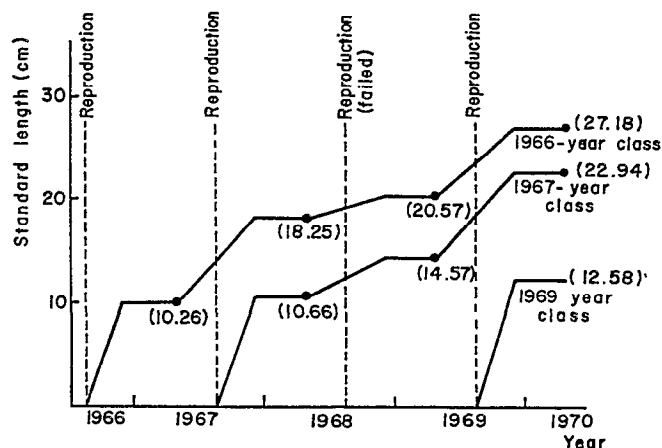


Fig. 5 : Croissance des différentes classes de recrutement de *Citharinus citharus* dans le Sénégal entre 1966 et 1969. D'après Reizer (1974).

Tableau 2 : Estimations des croissances de première et deuxième années à partir de corrélations simples et multiples avec des indices hydrologiques et de température. TI : indice de température, FI, HI2 et HI3 : indices hydrologiques, * Dudley (1974), § Kapetsky (1974).

Table 2 : — Estimations of the first and second years growths from simple and multiple correlations with hydrological and temperature indices. TI : temperature indice, FI, HI2 and HI3 : hydrological indices. * Dudley (1974), § Kapetsky (1974).

Espèces	Année de croissance	Sexe	Modèles	r
<i>Oreochromis andersonii</i>	1	m	Croiss. (cm) = 0,02FI + 12,87*	0,92
	1	m	LT (mm) = 146,51 - 0,11 (HI2) §	0,94
	1	f	Croiss. (cm) = 0,014FI + 13,4*	0,78
	2	m	LT (mm) = 29,47 + 1,98 (TI) §	0,90
	2	f	LT (mm) = 38,24 - 0,30 (HI3) + 0,83 (TI) §	0,93
<i>Oreochromis macrochir</i>	1	m	Croiss. (cm) = 0,2FI + 11,02*	0,90
	1	m	LT (mm) = 130,39 - 0,13(HI2) §	0,92
	1	f	LT (mm) = 130,13 - 0,32(HI2) §	0,85
	2	m	LT (mm) = 74,72 - 0,10(HI3) §	0,58
<i>Tilapia rendalli</i>	2	f	LT (II) = 14,69 - 0,18(HI3) §	0,95
	1	m	Croiss. (cm) = 0,029FI + 12,8*	0,80

4.3 — Conclusions. Dans la plupart des cas, les facteurs de l'environnement qui influent sur la croissance des poissons agissent indirectement en modifiant les disponibilités alimentaires. On sait, par exemple, que l'importance de la crue dans les plaines d'inondations ou les lacs très plats à fortes variations de niveau conditionne directement la quantité de nourriture (plancton, périphyton, benthos) mise à la disposition des poissons. La croissance particulièrement rapide observée chez certaines espèces dans quelques lacs comme le lac Turkana ou le lac Albert est également à mettre en relation avec les disponibilités alimentaires exceptionnelles.

A côté de la quantité de nourriture disponible, il semble que la qualité de ces aliments (correspondant à leur digestibilité) joue également un rôle déterminant. Quelques travaux abordent cette question en ces termes. Moriarty (1973) et Moriarty & Moriarty (1973a et b) étudient la digestibilité des différents groupes d'algues planctoniques du lac Georges par *Oreochromis niloticus*. Il ressort de ces études que les Bacillariophycées sont les mieux digérées, les Cyanophycées irrégulièrement et les Chlorophycées difficilement. Or, Moreau (1979) constate effectivement que sur les hauts plateaux malgaches, *Oreochromis niloticus* grossit plus vite au lac de Mantasoa dont le phytoplancton, assez peu abondant, est dominé par les Bacillariophycées, qu'au lac

Alaotra dont la microflore est dominée par les Cyanophycées. Selon Lowe (1958) et Fryer & Iles (1972) les facteurs physicochimiques de l'eau pourraient jouer un rôle important en modifiant la digestibilité des algues.

Selon des travaux récents de Bowen (1979) chez *Oreochromis mossambicus*, ce ne serait pas tant la quantité de protéines digestibles, mais son rapport à la quantité totale d'énergie assimilable dans la ration qui serait prépondérant pour la croissance. L'auteur détermine une valeur de ce rapport pour une croissance optimale et met en relation ces données avec des considérations sur l'écologie du poisson. Ces résultats montrent tout l'intérêt de développer de telles études sur les relations entre l'alimentation et la croissance chez les espèces commerciales.

5 — CONCLUSION GENERALE

Dans les milieux étudiés, la croissance subit des variations non négligeables en fonction des conditions ambiantes mais elle reste un processus relativement uniforme. En particulier, la croissance de la plupart des espèces s'ajuste au même modèle (von Bertalanffy) à partir duquel Merona (1983) propose un procédé d'estimation rapide. Il s'agit d'établir une relation entre les paramètres L_{∞} et k de l'équation de von Bertalanffy pour l'ensemble des poissons africains et de corrélérer un de ces paramètres avec une donnée d'observation. L'auteur propose par exemple la longueur maximale moyenne (TMM), correspondant au dernier mode de la structure de la population. Les relations déterminées sont :

$$L_{\infty} = 153/k \quad (1) \quad \text{et} \quad L_{\infty} = 1,248 \text{ TMM} \quad (2)$$

La seule connaissance de TMM permet donc une estimation moyenne de la croissance de l'espèce étudiée. Une abaque est proposée qui donne graphiquement la longueur infinie, les longueurs aux différents âges et la longévité de l'espèce à partir de sa longueur maximale moyenne (Figure 6). Ce genre de procédé ne peut évidemment remplacer une étude détaillée, mais il a l'avantage de fournir une base de travail et de permettre des comparaisons d'ordre général. Ainsi,

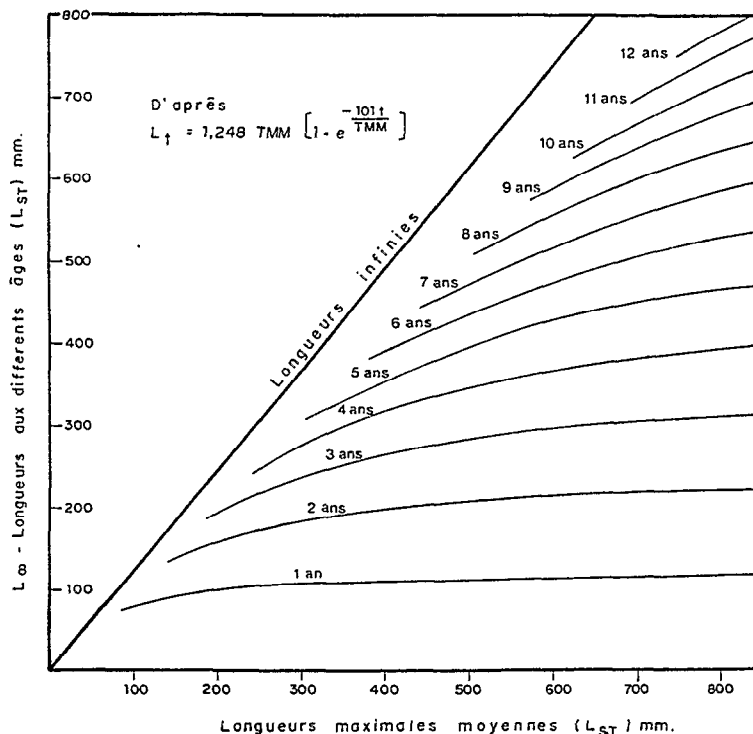


Fig. 6 : Simulation de l'évolution de la longueur infinie et des tailles aux différents âges lorsque la taille maximale moyenne varie (d'après Merona, 1983).

il est d'opinion courante que, dans les milieux tropicaux, la croissance des organismes serait plus rapide que dans les milieux tempérés. Or sur 91 estimations des paramètres de croissance de poissons d'eau douce en eau froide (données tirées de Pauly, 1978), 46 valeurs de L_{∞} seulement (environ 50 %) sont inférieures à celles obtenues en utilisant la relation (1). Il ne semble donc pas qu'une croissance élevée distingue les poissons de la zone intertropicale africaine.

Il reste pourtant nécessaire de combler un certain nombre de lacunes dans la connaissance de la croissance des poissons africains. En effet, malgré l'abondance de la littérature, beaucoup de points restent obscurs. Ainsi, aucune estimation de croissance n'existe, à notre connaissance, dans les rivières de la forêt équatoriale d'Afrique Centrale. Ces milieux présentent une réelle originalité par rapport au reste du continent africain et les résultats obtenus apporteraient des indications précieuses quant aux relations entre la croissance et les facteurs de l'environnement.

SUMMARY

Methods of studying growth in Africa include the analysis of population structure (Petersen method), study of marks on bony parts, tagging, and the study of captive fish. The study of natural marks (growth rings) on bony parts, the most commonly used technique, yet poses certain methodological and theoretical problems. The periodicity of mark formation must be studied in each case due to variations between species, geographic localisation and the nature of the bony structure. Ring deposition can occur yearly, twice a year, or with a greater frequency. (in the case of equatorial lakes). The phenomenon of interrupted or slowed growth can be correlated with temperature fluctuation, hydrological regime, salinity gradient and/or reproduction, but, in most cases, the prime cause is food related. In addition, some results show that discontinuous growth may be under genetic control. Environmental factors may function merely as regulators.

Among the growth models employed, that of von Bertalanffy is the most useful, being relatively simple and well adjusted to observed data, although it does not take into account the first steps of growth (larval and juvenile stages). Certain large species have a quasi-linear growth throughout their life (*Lates niloticus*, some *Clarias species*, etc.).

Environmental factors affect fish growth, as shown by the differences observed in various habitats in Africa. In the deep lakes of Central Africa (Turkana and Albert), exceptional growth rates are observed which can be correlated with the environmental stability. The additional presence of flood-plain conditions in a basin stimulates the growth of inhabiting species, and, in the first years of closure of an impoundment, various species show accelerated growth. Inter-annual variations in growth are usually related to the hydrological regime. In all the cases, an explanation based on feeding conditions can be found. Furthermore, food quality as well as food quantity is important.

In spite of such variability, a statistical and predictive model of growth rate for the all studied species in Africa is presented. Comparisons of the mean growth of African species with the growth of temperate freshwater fish do not reveal any evidence of faster growth in tropical conditions.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABRAMSON N.J., TOMLINSON P.K., 1961 - Fitting a von Bertalanffy growth curve by least squares, including tables, of polynomials. *Calif. Dept. Fish and Game, Fish. Bull.*, 116 : 1-69.
- ANONYME, 1952 - Report on the *Tilapia* and other fish and fisheries of Lake Nyassa 1945-1947. *Fishery publications*. Vol. 1, n° 2. Colonial Office. London, U.K.
- ANONYME, 1971 - Ecology of fishes in the Kafue River. Techn. rep. 2 FI : SF/ZAM 11. Central Fish. res. Inst. Chilanga - Zambia. Univ. Idaho, Moscow, Idaho.
- ANONYME, 1974 - Synopsis of biological data on *Sarotherodon galilaeus*. FAO Fisheries Synopsis n° 90 FIRS/S90.
- BADENHUIZEN T.R., 1967 - Some notes on the population dynamics of *Hydrocynus vittatus* (Castlenau) in Lake Kariba. *Hydrobiologia*, 30 (3-4) : 527-539.
- BAIRD D.P., 1976 - Aspects on growth and reproduction of *Labeo capensis* in the Caledon River. *J. Limn. Soc. Sth. Afr.*, 2 (1) : 25-27.
- BAIRD D.P. & FOURIE S., 1978 - The length/mass relationship and condition of *Labeo capensis* in the Caledon River. *J. Limn. Soc. Sth. Afr.*, 4 (1) : 53-58.
- BALON E.K., 1971a - Age and growth of *Hydrocynus vittatus* Castenau (1861) in Lake Kariba, Sinazongwe area. *Fish. Res. Bull. Zambia*, 5 : 89-118.
- BALON E.K., 1971b - Replacement of *Alestes imberi* Peters, 1852 by *A. lateralis* Boulenger, 1900 in Lake Kariba, with ecological notes. *Fish. Res. Bull. Zambia*, 5 : 119-162.
- BALON E.K., 1972 - Possible fish stock size assessment and available production survey as developed on Lake Kariba. *Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish.*, 2 : 45-73.
- BALON E.K., 1973 - The eels of Siengwazi Falls (Kalomo River, Zambia) and their significance. *Zambia Mus. J.*, 2 : 65-82.
- BALON E.K., 1975 - The eels of Lake Kariba : distribution, taxonomic status, age, growth and density. *J. Fish. Biol.*, 7 (6) : 797-815.
- BALON E.K. & COCHE A.G., 1974 - *Lake Kariba : a man-made tropical ecosystem in Central Africa*. Monogr. Biol. 24.W. Junk, The Hague.
- BATCHELOR G.R., 1974 - An ecological investigation of the Doorndraai dam, Sterkriver, Transvaal, with special reference to fish management. M. Sc. Thesis. Rand Afrikaans University, Johannesburg. South Africa.
- BATCHELOR G.R., 1978 - Aspects of the biology of *Tilapia rendalli* in the Doorndraai dam, Transvaal. *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 4 (1) : 65-68.
- BENECH V., 1974 - Données sur la croissance de *Citharinus citharus* (Poisson, Characiforme), dans le bassin tchadien. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 8 (1) : 23-33.
- BENECH V., 1975 - Croissance, mortalité et production de *Brachysynodontis batensoda* dans l'archipel sud-est du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 9 (2) : 91-103.
- BEN TUVIA A., 1960 - The biology of the cichlid fishes of Lakes Tiberias and Huleh. *Bull. Res. Coun. Israel Zool.*, 8B : 153-188.
- BERTALANFFY L. von, 1938 - A quantitative theory of organic growth. *Human Biology*, 10 (2) : 181-213.
- BISHAI H. & ABU GIDEIRI Y.B., 1965 - Studies on the biology of genus *Synodontis* at Khartoum. Age and growth. *Hydrobiologia*, 26 (1-2) : 85-97.
- BLACHE J., 1964 - Les poissons du bassin du Tchad et du bassin adjacent du Mayo Kebbi. *Mém. ORSTOM*, 4, 477 p.
- BLAKE C. & BLAKE B.F., 1978 - The use of opercular bones in the study of age and growth in *Labeo senegalensis* from Lake Kainji, Nigeria. *J. Fish. Biol.*, 13 : 287-295.
- BOWEN S.H., 1979 - A nutritional constraint in detritivory by fishes : the stunted population of *Sarotherodon mossambicus* in Lake Sibaya. South Africa. *Ecol. Monogr.*, 49 (1) : 17-31.
- BOWMAKER A.P., 1969 - Contribution to knowledge of the biology of *Alestes macrophthalmus* (Günther) (Pisces, Characidae). *Hydrobiologia*, 33 : 302-341.
- BRUTON M.N., 1976 - On the size reached by *Clarias gariepinus*. *J. Limnol Soc. Sth. Afr.*, 2 (2) : 57-58.
- BRUTON M.N., 1979 - The breeding biology and early development of *Clarias gariepinus* (Pis-

- ces : Clariidae) in Lake Sibaya. South Africa, with review of breeding in species of the subgenus *Clarias* (Clarias). *Trans. zool. Soc. London*, 35 : 1-45.
- BRUTON M.N. & ALLANSON B.R., 1974 - Growth of *Tilapia mossambica* (Pisces : Cichlidae) in Lake Sibaya, South Africa. *J. Fish. Biol.*, 6 : 701-715.
- BRUTON M.N. & ALLANSON B.R., (in press) - The growth of *Clarias gariepinus* (Pisces : Clariidae) in Lake Sibaya, South Africa. *S. Afr. J. Zool.*
- BRUTON M.N. & BOLTT R.E., 1975 - Aspects of the biology of *Tilapia mossambica* (Pisces : Cichlidae) in a natural freshwater lake (Lake Sibaya, South Africa). *J. Fish. Biol.*, 7 : 423-445.
- CADWALLARD D.A., 1964 - Investigation of the biology of *Labeo victorianus* in relation to its fishery. *Ann. Rep. E. Afr. Freshwat. Fish. Res. Org.* 1962/1963 : 63-74.
- CADWALLARD D.A. & STONEMAN J., 1966 - A review of the fisheries of the Uganda waters of Lake Albert. *Suppl. Publ. N° 3. E.A.F.R.O., Jinja, Uganda*, 19 p.
- CAREY T.G. & BELL-CROSS J., 1967 - Kafue River and flood plain Research Breeding seasons and quantitative data on gonads and ova of certain fish species. *Fish. Res. Bull. Zambia*, 3 : 12-21.
- CHAPMAN D.W. & Van WELL P., 1978a - Observations on the biology of *Luciolates stapersi* in Lake Tanganyika (Tanzania). *Trans. Am. Fish. Soc.*, 107 (4) : 567-573.
- CHAPMAN D.W. & Van WELL P., 1978b - Growth and mortality of *Stolothrissa tanganicae*. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 107 (1) : 26-35.
- CHEVEY P., 1934 - The method of reading scales on the fish of the intertropical zone. *Proc. Sth Pacific Sci. Congress Victoria, Vancouver B.C. Univ. Toronto Press.*
- CHILVERS R.M., 1968 - A method of age estimation from length frequency data for large fish with reference to *Bagrus docmac* (Forsk.). *E.A.F.R.O., Ann. Rep.* : 32-38.
- CHIMITS P., 1955 - *Tilapia* and its culture. A preliminary bibliography. *FAO Fish. Bull.*, 8 (1) : 1-33.
- CHUGUNOVA N.I., 1963 - Age and growth studies in fish. (English version). Office of Technical Series, Washington.
- CLAY D., 1982 - A comparison of different methods of age determination in the Sharptooth catfish *Clarias gariepinus*. *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 8 (2) : 61-70.
- COE M.J., 1966 - The biology of *Tilapia grahami* Boulenger in Lake Magadi, Kenya. *Acta Tropica* 23 (2) : 116-117.
- CORBET P.S., 1961 - The food of non-cichlid fishes in the Lake Victoria Basin, with remarks on their evolution and adaptation to lacustrine conditions. *Proc. zool. Soc. London*, 136 : 1-101.
- COULTER G.W., 1965 - The biology of Nile Perch in Lake Tanganyika. *J. appl. Ecol.*, 2 : 409.
- COULTER G.W., 1970 - Population changes within a group of fish species in Lake Tanganyika following their exploitation. *J. Fish. Biol.*, 2 : 329-354.
- COULTER G.W., 1976 - The biology of Lates species in Lake Tanganyika, and the status of the pelagic fishery for Lates species and *Luciolates stapersi*. *J. Fish. Biol.*, 9 (3) : 235-259.
- CRIDLAND C.C., 1958 - Laboratory experiments on the growth of *Tilapia* species. *E.A.F.R.O., Ann. Rep.* : 41-42.
- CRIDLAND C.C., 1960 - Laboratory experiments on the growth of *Tilapia* spp. 1. The value of various foods. *Hydrobiologia*, 15 (1-2) : 135-160.
- DAGET J., 1952 - Mémoire sur la biologie des poissons du Niger moyen. I. Biologie et croissance des espèces du genre *Alestes*. *Bull. Inst. fr. Afr. noire* (A), 14 (1) : 191-225.
- DAGET J., 1954 - Les poissons du Niger supérieur. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*. 36, 391 p.
- DAGET J., 1956 - Mémoire sur la biologie des poissons du Niger moyen : recherches sur *Tilapia zillii* (Gerv.). *Bull. Inst. fr. Afr. noire* (A), 18 (1) : 165-233.
- DAGET J., 1957 - Mémoire sur la biologie des poissons du Niger moyen. III. Reproduction et croissance d'*Heterotis niloticus* Ehrenberg. *Bull. Inst. fr. Afr. noire* (A), 19 (1) : 295-323.
- DAGET J., 1962a - Le genre *Citharidium* (Poissons. characiformes). *Bull. Inst. fr. Afr. noire* (A), 24 (2) : 505-522.
- DAGET J., 1962b - Relation entre la taille des écailles et la longueur standard chez *Tilapia galilaea* (Art.) du moyen Niger. *Bull. Inst. fr. Afr. noire* (A), 24 (2) : 486-509.
- DAGET J., 1964 - Note sur les *Lates niloticus* (Poissons. Centropomidae) immatures de la région de Mopti. *Bull. Inst. fr. Afr. noire* (A). 26 (2) : 1 320-1 339.

- DAGET J., 1967 - Le genre *Ichthyoborus* (Poissons characiformes). *Cah. ORSTOM. sér. Hydrobiol.*, 1 (1) : 139-154.
- DAGET J., BAUCHOT M.L. & ARNOULT J., 1965 - Etude de la croissance chez *Polypterus senegalus* (Cuvier). *Acta zool.*, 46 : 297-309, 4 fig.
- DAGET J. & ILTIS A., 1965 - Poissons de Côte d'Ivoire. Mém. Inst. fr. Afr. noire, n° 74 : 385 p.
- DAGET J. & LE GUEN J.C., 1975 - Les critères d'âge chez les poissons. In : (Problèmes d'écologie; la démographie des populations de Vertébrés. (Ed. Lamotte M. et Bourlière F.) Masson, Paris : 253-289.
- DANSOKO D., BREMAN H. & DAGET J., 1976 - Influence de la sécheresse sur les population d'*Hydrocynus* dans le Delta Central du Niger. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 10 (2) : 71-76.
- DE BONT A.P., 1967 - Some aspects of age and growth of fish in temperate and tropical waters. In : *The biological Basis of Freshwater Fish Production* (Ed. S.D. Gerking). Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh.
- DE BONT A.F. & DE BONT-HERS M.J., 1950 - Croissance et dimorphisme sexuel chez *Tilapia melanopleura* Dum - et *T. macrochir* (Blgr) en étangs. C.R. Conf. Pisc. Congo belge (Elisabethville). Publ. Ministère des Colonies, Bruxelles, Belgique : 313-320.
- DE KIMPE P., 1964 - Contribution à l'étude hydrobiologique du Luapula-Moero. *Ann. Mus. R. Afr. Centr., Sc. Zool. Tervuren*, Belgique, 128, 238 p.
- DIA A.K., 1975 - Détermination de l'âge des machoirons (*Chrysichthys nigrodigitatus*). Première estimation de la croissance. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 6 (2) : 139-151
- DUDLEY R.G., 1974 - Growth of *Tilapia* of the Kafue Flood plain, Zambia. Predicted effects of the Kafue Gorge Dam. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 103 (2) : 281-291.
- DUDLEY R.G., 1979 - Changes in growth and size distribution of *Sarotherodon macrochir* and *Sarotherodon andersoni* from the Kafue Flood plain, Zambia, since construction of the Kafue Gorge Dam. *J. Fish. Biol.*, 14 : 205-223.
- DURAND J.R., 1978 - Biologie et dynamique des populations d'*Alestes baremoze* (Pisces, Characidae) du bassin tchadien. *Trav. Doc. ORSTOM, PARIS*, 98 : 332 p.
- DURAND J.R. & LOUBENS G., 1967 - Premières observations sur la biologie d'*Alestes baremoze* dans le bas Chari et la partie est du lac Tchad. *Rapp. ORSTOM Fort-Lamy*, 73 p.
- DURAND J.R. & LOUBENS G., 1969 - Croissance en longueur d'*Alestes baremoze* Joannis (1835) (Poissons characidae) dans le bas Chari et le lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 3 (1) : 59-106.
- DURAND J.R. & LOUBENS G., 1971 - Développement embryonnaire et larvaire d'*Alestes baremoze*. *Cah. ORSTOM. sér. Hydrobiol.*, 5 (2) : 137-145.
- DU TOIT P., 1971 - Die verband tussen die ouderdom en lengte/massa verhouding van *Tilapia mossambica* Peters 1852 in Loskopdam, Oos Transvaal. M. Sc. Thesis. Rand Afrikaans University, Johannesburg, South Africa.
- DU TOIT P., VENNEULEN J. & SCHOONBEE H.J., 1972 - ' Ondersoek na die ouderdom en lengte/massa verhouding van *Tilapia mossambica* Peters (Pisces : Cichlidae) in Loskopdam. Oos Transvaal. *Tydsk. Natuurwetenskap*, 12 : 129-147.
- EL BOLOCK A.R., 1972 - The use of vertebrae for determining age and growth of the Nile catfish *Clarias lazera* (Cuv. Val) in the Are. *Bull. Inst. Oceanogr. fish, Cairo*, 2 : 53-82.
- EL BOLOCK A.R. & KOURA R., 1960a - Age, growth and breeding season of *Tilapia zillii* Gervais in Egyptian experimental ponds. *Note Mem. Hydrobiol. Dep. Cairo*, 49 : 1-35.
- EL BOLOCK A.R. & KOURA R., 1960b - Observations on age, growth and feeding habits, of *Clarias lazera* (Cuvier et Valenciennes) in barrage experimental ponds. *Note Mem. Hydrobiol. Dep. Cairo*, 56 : 1-17.
- EL BOLOCK A.R. & KOURA R., 1961 - The age and growth of *Tilapia galilaea* Art., *T. nilotica* L. and *T. zillii* Gerv. from Beteha area (Syrian region). *Note Mem. Hydrobiol. Dep. Cairo*, 59 : 1-27.
- EL ZARKA S., 1961 - *Tilapia* fisheries investigation in Egyptian lakes. I. Annulus formation on the scales of the cichlid fish *Tilapia zillii* (Gerv.) and its validity in age and growth studies. *Note Mem. Hydrobiol. Dep. Cairo*, 62, 20 p.
- EL ZARKA S., SHABEEN A.H. & EL ALEEM A.A., 1970 - *Tilapia* fisheries in Lake mariout. Age and growth of *T. nilotica*. *Bull. Inst. Océanogr. fish. Cairo*, 1 : 151-182.

- ELLIS C.M.A., 1978 - Biology of *Luciolates stappersi* in Lake Tanganyika (Burundi). *Trans. Am. Fish. Soc.*, 107 (4) : 557-566.
- F.A.O., 1968 - Report to the Government of Zambia on fishery development in the Central Barotse Flood Plain. Based on the work of D.W. Kelly. F.A.O./T.A. Inland Fishery Biologist. Rept. F.A.O./U.N.D.P. (TA) (2554) 83 p.
- F.A.O., 1969 - Report to the Government of Zambia on fishery development in the Central Barotse Flood Plain. (Second phase). Based on the work of D.C. Duerre. F.A.O./T.A. Inland Fishery Biologist. Rep. F.A.O./U.N.D.P. (TA) (2638) 80 p.
- F.A.O., 1971 - Fishery investigations on the Niger and Benoué river in the northern region and development of a program of river-side fishery management and training. F.A.O., U.N.D.P. (TA) Rep., 2771 : 196 p.
- FAGADE S.O., 1974 - Age determination in *Tilapia melanotheron* (Ruppell) in the Lagos Lagoon, Lagos, Nigeria, with a discussion of the environment and physiological basis of growth marks in the tropics. In : *Proc. of the 1st. Symp. on the ageing of fish*. Reading. Univ. U.K. ed. by Unwin Bros. Oldwakin (U.K.), 1974, 234 p.
- FAIRALL M. & HAMMAN K.C.D., 1977 - Population structure of two *Labeo* species in the Hendrik Verwoerd dam as determined by gill net sampling. *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 3 (1) : 9-12.
- FERREIRA P.H., 1972 - 'n Ondersoek na die Visbevolking van die Roodeplaat Dam, met spesiale verwysing na die hengelvisspesies en die ontwikkeling van hengelfasiliteite. Eerste Voorde-ringsverslag Projek 9/4/13. Prov. Fish. Inst. Lydenburg, South Africa.
- FOX H.M., 1959 - The growth of a lungfish in captivity (*Protopterus aethiopicus*). Ann. Rep. E. Afr. Freshwat. Fish Res. Org., 1958.
- FRANK, 1974 - The spotted squeaker *Synodontis nebulosus*, the butter catfish *Schilbe mystus*, the vundu *Heterobranchus longifilis*, and the electric catfish *Malapterurus electricus*. In E.K. Balon and A.G. Coche Eds. «Lake Kariba : a man-made Tropical Ecosystem in Central Africa», Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- FROST W.E., 1955 - Observations on the biology of eels (*Anguilla* spp) of Kenya Colony. East Africa. *Col. Off. Fish. Publs.*, 6 : 1-28.
- FRYER G., 1960 - The biology of *Tilapia variabilis*. Rep. E. Afr. Freshwat. Fish. Res. Org., 18.
- FRYER G., 1961 - Observations on the biology of the cichlid fish *Tilapia variabilis* Boulenger on the northern waters of Lake Victoria. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 64, (1-2) : 1-33.
- FRYER G. & ILES T.D., 1972 - *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa : their biology and evolution*. Olivier and Boyd, Edinburgh, U.K.
- FRYER G. & WHITEHEAD J.P., 1959 - The breeding habits, embryology and larval develop-ment of *Labeo victorianus* Boulenger. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 59 (1-2).
- GAIGHER I.G., 1967 - Aspects of the ecology of the Tigerfish *Hydrocynus vittatus* Castelnau in the Incomati river system. M. Sc. Thesis, Pretoria University, South Africa.
- GAIGHER I.G., 1969a - Aspekte met betrekking tot die ekologie, geografie en taksonomie van varswatervisse in die Incomati-en Limpopo riviersisteme. Ph. D. Thesis, Rand Afrikaans Uni-versity, Johannesburg, South Africa.
- GAIGHER I.G., 1969b - A technique for age determination in silver barbel (*Eutropius depressi-rostris*). *Newsletter Limn. Soc. Sth. Afr.*, 13 : 72-75.
- GAIGHER I.G., 1970 - Ecology of the Tigerfish (*Hydrocynus vittatus*) in the Incomati river sys-tem, South Africa. *Zool. Afr.*, 5 (2) : 211-227.
- GAIGHER I.G., 1975 - The ecology of a minnow, *Barbus trevelvani* (Pisces : Cyprinidae) in the Tyume River, Eastern Cape. *Ann. Cape Prov. Mus. (Nat. Hist.)*, 2 (1) : 1-19.
- GARROD D.J., 1959a - The growth of *Tilapia esculenta* (Graham) in Lake Victoria. *Hydrobio-logia*, 12 (4) : 268-298.
- GARROD D.J., 1959b - *Tilapia zillii* in Jamal Walji dam. Ann. Rep. E. Afr. Freshwat. Fish Res. Org., 1959 : 25-27.
- GARROD D.J., 1960 - Fish population studies on Lake Victoria. Rep. E. Afr. Freshwat. Fish. Res. Org. : 12-17.
- GARROD D.J., 1963a - The application of a method for the estimation of growth parameters

- from tagging data at unequal time intervals. Rapp. P-V. Réun. Cons. Perm. int. Explor. Mer : 370 (25B). 4 : 258-261.
- GARROD D.J., 1963b - An estimation of the mortality rates in a population of *Tilapia esculenta* Graham (Pisces : Cichlidae) in Lake Victoria. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 20 (1) : 195-227.
- GEE J.M., 1964 - Nile perch investigation. Ann. Rep. E. Afr. Freshwat. Fish. Res. Org., Appendix A : 13-17.
- GEE J.M., 1966a - Nile perch investigations. Ann. Rep. E. Afr. Freshwat. Fish. Res. Org., 1965 : 56-65.
- GEE J.M., 1966b - A note on length frequency and « species group » composition of « *Haplochromis* » populations in Lake Victoria. Ann. Rep. E. Afr. Freshwat. Fish. Res. Org., 1965, 1966 : 67-75.
- GEE J.M., 1969 - A comparison of certain aspects of the biology of *Lates niloticus* (L.) in some East African lakes. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 80 (3-4) : 244-262.
- GOLDNER H.J., 1967 - Populasie studie van varswatervisse in Baberspan, Wes Transwaal, Suid-Africa. M. Sc. Thesis, Potchefstroom University for C.H.E., South Africa.
- GOLDSTEIN R.J., 1973 - *Cichlids of the world*. THF Publications. 382 p.
- GREENWOOD P.H., 1974 - The cichlid fishes of Lake Victoria. East Africa : the biology and evolution of a species flock. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, Suppl., 134 p.
- GRIFFITH J.S., 1975 - Annulus formation and growth of tiger fish *Hydrocynus vittatus* in Lake Bangweulu, Zambia. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 104 (3) : 499-505.
- GRIFFITH J.S., 1977 - Growth of the cichlid fish *Tylochromis bangwelensis* in Lake Bangweulu, Zambia. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 106 (2) : 146-150.
- GWAHABA J.J., 1978 - The biology of cichlid fishes (Teleostei) in an equatorial lake (Lake George, Uganda). *Arch. Hydrobiol.*, 83 (4) : 538-551.
- HASHEM M.T., 1972 - Age and growth and maturity of *Labeo niloticus* from Nozha Hydrodome 1968-1970. *Bull. Inst. Oceanogr. Fish. Cairo*, 2 : 83.
- HASHEM M.T., 1977 - Age determination and growth studies of *Bagrus bayad* in the Nozha-Hydrodome. *Bull. Inst. Oceanogr. Fish. Cairo*, 7 (1) : 225-245.
- HASHEM M.T. & FAYEK S., 1977 - Age determination and growth studies on the *Barbus bynni* Forsk. of the Nozha-Hydrodome. *Bull. Inst. Oceanogr. Cairo*, 7 (1) : 153-177.
- HASTINGS R.E., 1971 - Age and growth study of a rod-and-line sample of *Hydrocynus vittatus* from the upper zambezi. *Fish. Res. Bull. Zambia*, 5 : 341-350.
- HAUSER W.J., 1975 - Influence of diet on growth of juvenile *Tilapia zillii*. *Progr. Fish. Cult.*, 37 (1) : 33-35.
- HECHT T., 1979 - The value of otoliths in freshwater fisheries biology and taxonomy. *Univ. of the North, Series A*, 19 : 1-17.
- HECHT T., 1980a - Age, growth, reproduction and mortality of the butter catfish. *Eutropius depressirostris* (Schilbeidae : Pisces) in the Luphephe Nwanedzi impoundment (South Africa). *J. Limn. Soc. Sth. Afr.*, 6 (1) : 39-45.
- HECHT T., 1980b - A comparison of the otolith and scale methods of ageing, and the growth of *Sarotherodon mossambicus* (Pisces : Cichlidae) in a impoundment in Venda (Southern Africa). *S. Afr. J. Zool.*, 15 (4) : 222-228.
- HOLDEN M.J., 1955 - Ring formation in the scales of *Tilapia variabilis* Boulenger and *Tilapia esculenta* Graham from Lake Victoria. Ann. Rep. E. Afr. Freshwat. Fish. Res. Org., 1954-1955. 36-40.
- HOPSON A.J., 1972 - A study of the Nile Perch *Lates niloticus* L. (Pisces, Centropomidae) in Lake Tchad. *Overseas Res. Publ.*, n° 19.
- HOPSON A.J. & HOPSON J., 1963 - Winter scale rings in *Lates niloticus* (Pisces. Centropomidae) from Lake Tchad. *Nature, London*, 208 : 1 013-1 014.
- HOPSON J., 1972 - Breeding and growth in two populations of *Alestes baremoze* (Joannis) (Pisces-Characidae) from the northern basin of Lake Chad. *Overseas Res. Publ.*, 20 : 50 p.
- HOPSON J., 1975 - Preliminary observations on the biology of *Alestes baremoze* (Joannis) in Lake Rudolf. Symp. Hydrobiol. and Fish of Lake Rudolf. Nu. pp. Mimeo.
- IKUSEMIJU K., 1976 - Distribution, reproduction and growth of the catfish *Chrysichthys walkeri* (Günther) in the Lekki Lagoon (Nigeria). *J. Fish. Biol.*, 8 : 453-458.

- ILES T.D., 1971 - Ecological aspects of growth in African Cichlids fishes. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 33 (3) : 363-385.
- ILES T.D., 1973 - The biology of *Tilapia grahami* Boulenger in Lake Magadi, Kenya, *Acta Tropica*, 23 (2) : 116-177.
- JACKSON P.B.N., 1961 - Kariba studies. Ichthyology. *The fish of the Middle Zambezi*. Manchester University Press. 360 p.
- JACKSON P.B.N., ILES T.D., HARDING D. & FRYER G., 1963 - Report on the survey of Northern Lake Nyassa 1954-1955 : 95-101. Government Printer. Lusaka, Zambia.
- JENSEN K.W., 1957 - Determination of age and growth of *Tilapia nilotica* L., *T. galilaea* (Act.), *T. zillii* (Gerv.) and *Lates niloticus* C. et V. by means of their scales. *Kongelige norske Vidensk. Selsk. Forh.*, 30 (24) : 150-157.
- JOCQUES R., 1977 - Une étude sur *Clarias senegalensis* Val. dans la région du lac de Kossou (Côte d'Ivoire). *Hydrobiologia*, 54 (1) : 49-65.
- JOHNELS A.G., 1952 - Note on scale - rings and growth of tropical fishes from the Gambia river. *Ark. Zool.*, 3, 28 : 363-366, 7 fig.
- JOHNELS A.G. & SVENSSEN S.O., 1954 - On the biology of *Protopterus annectens*. *Ark. Zool.*, 1 (7) : 131-164.
- KAPETSKY J.M., 1974 - Growth, mortality and production of five fish species of the Kafue River flood plain, Zambia. PhD Dissertation Univ. Michigan. 194 p.
- KENMUIR D.H.S., 1972 - Report on a study of the ecology of the Tigerfish *Hydrocynus vittatus* Castelnau in Lake Kariba : Lake Kariba Fisheries Research Institute. Project Report (6) 1 : 1-99.
- KIRK R.G., 1967 - The fishes of Lake Chilwa. *J. Soc. Malawi* 20 : 1-14.
- KOCH B.S., 1975 - 'n Visekologiese ondersoek van Boskopdam, Wes Transvaal, met spesiale verwysing na die bevolkingsdigtheid van *Labeo capensis* en *Labeo umbratus* in verhouding tot die ander hengelvissoorte. M. Sc. Thesis. Rand Afrikaans University Johannesburg, South Africa.
- KOUASSI N., 1974 - Contribution à l'étude biologique et écologique de *Labeo coubie* dans le lac du barrage de Kossou. Thèse de spécialité. Univ. Abidjan : 88 p.
- KOURA R. & EL BOLOCK A.R., 1958 - Age, growth and survival of *Tilapia mossambica* (Peters) in Egyptian ponds. *Note Mem. Hydrobiol. Dep. Cairo*, 41 : 1-18.
- KRAMER D.L., 1973 - Preliminary investigations into the biology of *Labeo* in the Volta Lake. Volta Basin Res. Proj., Univ. of Ghana, Techn. report X. 38.
- LATIF A.F.A. & KHALLAF E.S.A., 1976 - Mortality rates of *Lates niloticus* in Lake Nasser. *Hydrobiologia*, 50 (1) : 27-32.
- LAUZANNE L., 1978 - Croissance de *Sarotherodon galilaeus* (Pisces : Cichlidae) dans le lac Tchad. *Cybiurn*, nouv. sér. 3 : 5-14.
- LE CREN E.D., 1958 - Observations on the growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) over twenty-two years with special reference to the effects of temperature and changes in population density. *J. anim. Ecol.*, 27 : 287-334.
- LE CREN E.D., KIPLING C. & McCORMACK J.C., 1977 - A study on the numbers, biomass and year-class strengths of perch (*Perca fluviatilis* L.) in Windermere from 1941 to 1966. *J. Anim. Ecol.*, 46 : 281-307.
- LEK S., 1977 - Ecologie et biologie de *Micralestes acutidens* (Peters, 1852) (Pisces : Characidae) du bassin du lac Tchad. *Cah. ORSTOM. sér. Hydrobiol.*, 11 (4) : 255-268.
- LEK S. & LEK S., 1978 - Ecologie et biologie de *Ichthyoborus besse besse* (Joannis 1835). (Pisces : Citharinidae) du bassin du lac Tchad. *Cybiurn*, sér. 3, 4 : 65-86.
- LELEK A., 1973 - Sequence in fish populations of the new tropical manmade lake Kainji, Nigeria, West Africa. *Arch. Hydrobiol.*, 71 (3) : 381-420.
- LE ROUX P.J., 1961 - Growth of *Tilapia mossambica* Peters in some Transvaal Impoundments. *Hydrobiologia*, 18 (1-2) : 165-175.
- LE ROUX P., 1963 - Aantekeninge oor die ouderdom en groei van die Vaalrivier geelvis (*Barbus holubi*). *Fauna en Flora* No. 14 : 40-41.
- LOUBENS G., 1964 - Travaux en vue du développement de la pêche dans le bassin inférieur de l'Ogoué. Publ. Centre Technique Forestier Tropical. Nogent/s/Marne, France.

- LOUBENS G., 1974 - Aspects de la biologie des *Lates niloticus* du Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 8 (1) : 3-21.
- LOWE R.H., 1952 - Report on the *Tilapia* and other fish and fisheries of Lake Nyassa 1945-47. *Col. Off. Fish. Pubs.*, 1 (2) : 1-126.
- LOWE R.H., 1956 - Observations on the biology of *Tilapia* (Pisces : Cichlidae) in Lake Victoria, East Africa. E.A.F.R.O. suppl. Publ. N° 1 : 1-72.
- LOWE R.H., 1957 - Observations on the diagnosis and biology of *Tilapia leucosticta* Trewavas in East Africa. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 55 (3-4) : 353-373.
- LOWE R.H., 1958 - Observations on the biology of *Tilapia nilotica* Linné in East African Waters. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 57 (1-2) : 130-170.
- MABITSELA C.K., 1981 - An ecological investigation of the economically viable fish species in certain dams in Lebowa, South Africa. MSc. Thesis, University of the North, Pieter-sburg, South Africa.
- MANN M.J., BASHIRWA F., ELLIS C.M., NAHABAKOMEYE J.B. & ENDERLEIN H.O., 1973 - A preliminary report on fish biology and stock assessment in Lake Tanganyka (Burundi). Working Paper 4, UNDP/FAO Burundi Fishery project, Bujumbura, Burundi.
- MARLIER G., 1957 - Le Ndakala poisson pélagique du lac Tanganyika. *Bull. Agric. Congo belge*, 47 : 409-422.
- MARSHALL B.E. and Van der HEIDEN J.T., 1977 - The biology of *Alestes imberi* Peters (Pisces : Characidae) in Lake Mcllwaine, Rhodesia. *Zool. Afr.*, 12 (2) : 329-346.
- MATHES H., 1961 - *Boulengerochromis microlepis*, a Lake Tanganyika fish of economical importance. *Bull. aquatic. Biol.*, 3 : 1-15.
- MATHEWS C.P., 1974 - An account of some methods of overcoming errors in ageing tropical and subtropical fish populations when hard tissue growth markings are unreliable and the data sparse In : *The Ageing of Fish*. Ed. by T.B. Bagenal. Unwin Brothers. England.
- MERONA B. de, 1979 - *Petrocephalus bane comoensis* n. ssp. (Poisson : Mormyridae) du bassin de la Comoé (Côte d'Ivoire). Données morphologiques et biologiques. *Cybium*, 3e sér., (7) : 45-51.
- MERONA B. de, 1980 - Ecologie et biologie de *Petrocephalus bovei* (Poisson : Mormyridae) en Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM. sér. Hydrobiol.*, 13 (3-4) : 117-127.
- MERONA B. de, 1983 - Modèle d'estimation rapide de la croissance des poissons. Application aux poissons d'eau douce d'Afrique. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 16 (1) : 103-113.
- MICHA J.C., 1973 - Etudes des populations piscicoles de l'Ubanguï et tentatives de sélection et d'adaptation de quelques espèces à l'étang de pisciculture. C.T.F.T./Nogent sur Marne, France. 110 p.
- MIDGLEY S.H., 1968 - A study of Nile perch in Africa and considération as to its suitability for Australian Tropical Inland waters. The Winston Churchill Memorial Trust (Australia), Fellowship Report n 3, 20 p.
- MISHRIGI S.Y., 1967 - Study of age and growth in *Lates niloticus* (Centropomidae) at Khar-toum. *Hydrobiologia*, 30 (1) : 45-56.
- MOHR E., 1921 - Altersbestimmung bei Tropischen Fische. *Zool. Anzeiger* L. III/II : 87 p.
- MOK M., 1975 - Biométrie et biologie des *Schilbe* (Pisces : Siluriformes) bu bassin tchadien. II. Biologie comparée des deux espèces. *Cah. ORSTOM. sér. Hydrobiol.*, 9 (1) : 33-60.
- MOREAU J., 1971 - Biologie comparée de *Tilapia rendalli* (Boul.) (Pisces : Cichlidae) au lac Itasy et au lac de Mantasoa (Madagascar). *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 5 (1) : 3-52.
- MOREAU J., 1974 - Essai d'interprétation des annuli observés sur les écailles de *Tilapia nilotica* et *Tilapia rendalli* des lacs des hauts plateaux malgaches. I. Observations au lac Itasy et au lac Mantasoa. *Ann. Hydrobiol.*, 5 : 83-93.
- MOREAU J., 1975 - Essai d'interprétation des annuli observés sur les écailles de *Tilapia nilotica* et *Tilapia rendalli* des lacs des hauts plateaux malgaches. II. Observations sur *Tilapia rendalli* au lac Alaotra. *Ann. Hydrobiol.*, 6 (2) : 93-101.
- MOREAU J., 1977 - Essai d'interprétation des annuli observés sur les écailles de *Tilapia nilotica* et *Tilapia rendalli* des lacs des hauts plateaux malgaches. III. Observations sur *Tilapia nilotica* au lac Alaotra. *Ann. Hydrobiol.*, 8 (3) : 363-373.
- MOREAU J., 1979 - Biologie et évolution des peuplements de Cichlidés (Pisces) introduits

- dans les lacs malgaches d'altitude. Thèse Doctorat d'Etat, I.N.P. Toulouse, Publ. Ecole nationale supérieure agronomique, 38, 345 p.
- MORIARTY D.J.W., 1973 - The physiology of digestion of blue green algae in the Cichlid fish *Tilapia nilotica*. *J. Zool., Lond.*, 171 (1) : 25-39.
- MORIARTY C.M. & MORIARTY D.J.W., 1973a - Quantitative estimation of the daily ingestion of phytoplankton by *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripinnis* in lake George, Uganda. *J. Zool., Lond.*, 171 (1) : 15-23.
- MORIARTY C.M. & MORIARTY D.J.W., 1973b - The assimilation of carbone from phytoplankton by two herbivorous fishes : *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripinnis*. *J. Zool., Lond.*, 171 (1) : 41-55.
- MORTIMER M.A.E., 1960 - Observations on the biology of *Tilapia andersoni* (Castelnau) (Pisces : Cichlidae), in Northern Rhodesia. Rep. jt. Fish. Res. Org. Nth. Rhod., 8 : 55-57.
- MORTIMER M.A.E., 1964 - A note on the growth of *Clarias* spp. (Siluroidea : Clariidae). *The Puku, Occ. Papers Dept. Game and Fisheries, N. Rhodes*, n° 2 : 81-83.
- MULDER P.F.S., 1973a - Aspects of the ecology of *Barbus kimberleyensis* and *Barbus holubi* in the Vaal river. *Zool. Afr.*, 8 (1) : 1-14.
- MULDER P.F.S., 1973b - Aspects of the ecology of *Labeo capensis* and *Labeo umbratus* in the Vaal river. *Zool. Afr.*, 8 (1) : 15-24.
- OKEDI J., 1969 - Observations on the breeding and growth of certain mormyrid fishes of the Lake Victoria Basin (Pisces : Mormyridae). *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 79 : 34-64.
- PANNELA G., 1974 - Otolith growth patterns; aid in age determination in temperate and tropical fishes. In : «*Proceedings of the International Symposium on the Ageing of Fish*», held at Reading University Reading, U.K.. Bagenal. T.B. (ed.), 28-39. Published by Unwin Bros. Oldwaking (U.K.), 234 p.
- PAUGY D., 1979 - Ecologie et biologie des *Alestes beremose* (Pisces : Characidae) des rivières de Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 12 (3-4) : 245-275.
- PAUGY D., 1980 - Ecologie et biologie des *Alestes nurse* (Pisces : Characidae) des rivières de Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 13 (3-4) : 143-159.
- PAUGY D., 1981 - Caractères méristiques, biologie et écologie des *Alestes* (Pisces : Characidae) des rivières de Côte d'Ivoire. Thèse de spécialité. Univ. Paris VI : 194 p.
- PAULY D., 1978 - A preliminary compilation of fish length-growth parameters. *Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Christian Albrechts Universität. Kiel*, 55 : 200 p.
- PAYNE A.I., 1976 - The determination of age and growth from the scales in *Barbus liberienensis* (Pisces : Cyprinidae). *J. Zool. London*, 180 : 455-465.
- PIVNICKA K., 1974 - Age and growth studies 34. The Zambezi barbel *Clarias gariepinus*. In : *Lake Kariba, a man made tropical ecosystem in central Africa*. Eds. E.K. Balon & A.C. Coche; The Hague : W. Junk.
- PLANQUETTE P., 1974 - Observations sur la croissance et la reproduction de *Lates niloticus* en étangs de petite superficie à la station de pisciculture de Bouaké. *Notes et Documents pêche et pisciculture CTFT*, 8, 1-12.
- POTGIETER F.J., 1974 - n Ekologiese studie van die rooi-bors kurper *Tilapia melanopleura* Dumeril (1859) (Pisces : Cichlidae) in Transvaal met verwysing na géassossierde varswatervissoorte. M. Sc. Thesis, Rand Afrikaans University. Johannesburg. South Africa.
- REIZER C., 1974 - Définition d'une politique d'aménagement des ressources halieutiques d'un écosystème aquatique complexe par l'étude de son environnement abiotique, biotique et anthropique. Le fleuve Sénégal moyen et inférieur. Thèse Doctorat, Fond. Univ. Luxembourgeoise.
- RUFLI H., 1971 - Preliminary notes on scale ring formation and growth analysis of *Lates mariae* in lake Tanganyika. FAO, Lake Tanganyika Fish. Res. Develop. Proj., working paper n° 33.
- SIDDIQUI A.Q., 1977 - Reproductive biology, length-weight relationship and relative condition of *Tilapia leucosticta* (Trewavas) in Lake Naivasha, Kenya. *J. Fish. Biol.*, 10 (3) : 251-260.
- SRINN K.Y., 1974 - Biologie d'*Hydrocynus forskalii* du bassin tchadien. Thèse de 3^e cycle, Université Paul Sabatier, Toulouse, 126 p.
- SSENTONGO G., 1971 - Yield equations and indices for tropical freshwater fish populations. M.Sc. Thesis, Univ. British Columbia, Vancouver, Canada. 108 p.
- STRAUB C.C., 1971 - Aspects of the age determination of the Vaal river yellow fish *Barbus*

- holubi* (Steindachner, 1894) by the scale method. Final Report Project 7. Progress reports Series 5, Dept. of Zoology, University of Potchefstroom for C.H.E., South Africa.
- TANAKA K. & YAMADA J., 1981 - Effects of photoperiod and feeding on daily growth patterns in otoliths of juveniles *Tilapia nilotica*. *Fish. Bull.*, 79 (3) : 459-466.
- TESCH F.W., 1968 - Age and growth. In « *Methods for Assessment of fish production in Freshwaters* ». Ed. W.E. Ricker. Publ. Blackwell Scientific. Oxford and Edimburg : 98-130.
- TWEDDLE D., 1975 - Age and growth of the catfish *Bagrus meridionalis* Gunther in southern Lake Malawi. *J. Fish. Biol.*, 7 : 677-685.
- TWEDDLE D. & TURNER J.L., 1977 - Age, growth and natural mortality rates of some cichlid fishes of Lake Malawi. *J. Fish. Biol.*, 10 : 385-395.
- VAN DER WAAL B.C.W., 1976 - 'n Visekologiese studie van die Liambezimeer in die Oos-Capriwo met verwysing na visontginning deur die Bantoe bevolking. Ph. D. Thesis, Rand University. Johannesburg. South Africa.
- VAN DER WAAL B.C.W. & SCHOONBEE H.G., 1975 - Age and growth studies of *Clarias gariepinus* in the Transvaal, South Africa *J. Fish. Biol.*, 7 : 227-233.
- VAN RENSBURG K.J., 1966 - Growth of *Tilapia mossambica* (Peters) in de Hoop Vlei and Zoekotevlei. *Dept. of Nat. Cons. Cape of Good Hope Investl. Rep.* 9 : 1-7.
- VAN SOMEREN V.D. & VERNON D., 1950 - The «winter check» on trout scales in East Africa. *Nature, Lond.*, 165 : 473-474.
- VAN SOMEREN V.D. & WHITEHEAD P.J.P., 1961 - The culture of *Tilapia nigra* (Günther) in ponds. 7. Survival and growth of tagged and untagged males of different sizes. *E. Afr. Agric. For. J.*, 27 (1) : 10-2.
- WEATHERLEY A.H., 1972 - *Growth and Ecology of Fish populations*. Academic Press London-New-York. 293 p.
- WELCOMME R.L., 1964 - Further observations on the biology in the introduced *Tilapia* species. *Ann. Rep. E. Afr. Fresh-wat. Fish. Res. Org.*, 1964-1965 : 18-31.
- WELCOMME R.L., 1967 - Observations on the biology of the introduced species *Tilapia* of Lake Victoria. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 76 (34) : 249-279.
- WELCOMME R.L., 1979 - *Fisheries ecology of flood plain rivers*. Longman London and New-York : 317 p.
- WILLOUGHBY W. & TWEDDLE D., 1978 - The ecology of the catfish. *Clarias gariepinus* and *Clarias ngamensis* in the Shire Valley, Malawi. *J. Zool.*, 186 (4) : 507-534.
- WUDDAH A.A., 1967 - Studies on the biology of the species of *Tilapia* in the Volta Lake. Thesis, Zoology Dept. Univ. Ghana.
- YASHOUV A., 1956 - Report on the growth of *Tilapia galilaea* (Artemidi) at the Fish Culture Research Station, *Dor. Bamidgeh*, n° 3, 25 : 85-88.
- YASHOUV A., 1958 - Biological data on *Tilapia galilaea* and *Tilapia nilotica* in the fish ponds. *Bamidgeh*, n° 3, 10 : 47-52.

Chapitre 10

LES HABITUDES ALIMENTAIRES DES POISSONS D'EAU DOUCE AFRICAINS

FEEDING HABITS OF AFRICAN FRESHWATER FISHES

L. Lauzanne

Décrire d'une manière approfondie les régimes alimentaires des poissons d'eau douce de l'Afrique demanderait un volume entier. Dans le cadre de ce chapitre, nous nous sommes limités, dans une première partie à donner un aperçu aussi synthétique que possible, des habitudes alimentaires des principaux représentants de chaque famille. En tête de chaque rubrique, nous avons fait figurer le nom des auteurs auxquels le lecteur pourra se référer pour plus de précision. En nous servant des résultats exposés dans la première partie, nous avons tenté, dans une deuxième partie, de classer les poissons par niveaux trophiques. Nous avons également évoqué certains problèmes d'adaptations alimentaires liés à l'âge, aux différents biotopes (lacs, rivières, zones inondées) et à des modifications rapides et profondes de l'habitat (lacs de barrage).

1 - LES RÉGIMES ALIMENTAIRES PAR GROUPES D'ESPÈCES

1.1 - Osteoglossidae. SANDON & AL TAYIB, 1953; DAGET, 1954; d'AUBENTON, 1955; BLACHE, 1964; PETR, 1967; TOBOR, 1972; LAUZANNE, 1976.

L'unique espèce présente en Afrique, *Heterotis niloticus*, bien que très éclectique reste un benthophage préférentiel (mollusques, larves d'insectes, Ostracodes). Il peut également filtrer le plancton, d'une part grâce à son filtre branchiospinal et d'autre part grâce à son organe supra branchial, dont le rôle dans le mécanisme de l'alimentation a été montré par d'AUBENTON (1955). Dans certaines conditions il peut devenir un gros consommateur de graines et d'insectes terrestres notamment dans les zones d'inondation.

1.2 - Mormyridae. PEKKOLA, 1919; GRAHAM, 1929; WORTHINGTON, 1932; WORTHINGTON & RICARDO, 1937; RICARDO, 1939; HULOT, 1950; MAC DONALD, 1956; CORBET, 1958, 1961; BLACHE, 1964; MUNRO, 1967; PETR, 1968; IMEVBORÉ & BAKARE, 1970; OKEDI, 1971; KRUGER, 1973; LAUZANNE, 1975, 1976; BLAKE, 1977; ANG-LEK, 1979; MERONA, 1980.

D'une manière générale, il semble que l'on puisse séparer les Mormyridae en 2 groupes du point de vue de leur alimentation. Un premier groupe est formé par les *Mormyrops* qui sont des prédateurs ichtyophages consommant également des crevettes, de gros insectes aquatiques et des nymphes.

Le second groupe rassemble tous les autres Mormyridae qui se nourrissent principalement sur le fond, aux dépens de la faune d'invertébrés. Leurs proies sont surtout constituées de larves de Chironomidae et de Chaoboridae, d'Ephéméroptères (*Povilla*), de Trichoptères (*Ecnomus*) mais aussi d'Ostracodes, de mollusques et de graines. La prédominance de ces différents grou-

pes de proies varie en fonction des espèces. C'est ainsi que les *Mormyrus*, *Marcusenius*, *Campylomormyrus* et *Hippopotamyrus* consomment surtout des larves d'insectes alors que *Hyperopisus* absorbe, outre des insectes, beaucoup de graines et de petits mollusques. Certains petits Mormyridae comme *Pollimyrus*, *Petrocephalus*, *Brienomyrus* peuvent consommer, outre des larves d'insectes, une quantité importante de zooplancton.

1.3 - Clupeidae. WORTHINGTON & RICARDO, 1937; HULOT, 1950; MARLIER, 1957; MATTHES, 1968; REYNOLDS, 1969, 1970; OTOBO, 1977.

Un certain nombre de genres de Clupeidae se sont adaptés aux eaux douces africaines et quelques espèces peuvent réellement être considérées comme pélagiques. C'est le cas par exemple de *Stolothrissa tanganica* et *Limnothrissa miodon* du lac Tanganyika. *S. tanganica* est une espèce planctophage se nourrissant de minuscules crevettes pélagiques (*Limnocaridina*), de Copépodes, de Cladocères et d'un peu de phytoplancton. *L. miodon* consomme également, crevettes et zooplancton mais aussi des jeunes stades de *Stolothrissa*. Certains genres comme *Pellonula*, *Cynothrissa*, *Sierrathrissa* sont des formes fluviatiles dont le régime est surtout formé d'insectes (aquatiques et terrestres). Elles semblent cependant très bien s'adapter dans les lacs de barrage comme le lac Volta ou le lac Kainji où elles trouvent une abondante nourriture à base d'insectes (Ephémères, Chaoborides) et de zooplancton.

1.4 - Tetraodontidae. HULOT, 1950; DAGET, 1954; BLACHE, 1964; TOBOR, 1972; LAUZANNE, 1977.

Les très jeunes stades de *Tetraodon* se nourrissent de micro-crustacés, de larves d'insectes et de petits mollusques. A partir de 50 mm, ce poisson devient presque uniquement malacophage. Jusqu'à une taille de 200 mm son biotope de prédilection semble être les herbiers littoraux où il consomme une grande quantité de *Gabbia*, *Anisus* et surtout *Bulinus*, hôte intermédiaire de *Schistosoma haematobium* responsable de la bilharziose. Au-dessus de 200 mm, les *Tetraodon* gagnent les fonds dépourvus de phanérogames où ils se nourrissent de mollusques de forte taille qu'ils broient grâce à leurs dents puissantes.

1.5 - Characidae.

• Les *Alestes*. GRAHAM, 1929; WORTHINGTON, 1932; WORTHINGTON & RICARDO, 1937; HULOT, 1950; DAGET, 1952; SANDON & AL TAYIB, 1953; VERBEKE, 1959; BLACHE, 1964; MATTHES, 1964; DAGET & ILTIS, 1965; PETR, 1967, 1974; ROBINSON & ROBINSON, 1969; WHITEHEAD, 1969; HOLDEN, 1970; LAUZANNE, 1970, 1973; REYNOLDS, 1973; HOPSON, 1975; PLANQUETTE & LEMASSON, 1975; VIDY, 1976; BISHAI, 1977; LEK & LEK, 1977; MARSHALL & VAN DER HEIDEN, 1977; DURAND, 1978; KOUASSI, 1978; PAUGY, 1978, 1980.

Il semble que l'on puisse grossièrement séparer les *Alestes* en 2 groupes du point de vue de leur alimentation. Un premier groupe formé de nageurs de surface (*A. macrolepidotus*, *A. grandisquamis*, *A. batesi*, *A. brevis* etc.) et un second rassemblant les *Alestes* nageant plus profondément (*A. baremoze*, *A. dentex*, *A. imberi*, *A. nurse*, *A. leuciscus*, *A. lateralis*, *A. longipinnis* etc.).

- Les espèces du premier groupe consomment essentiellement des végétaux supérieurs et des insectes terrestres variés qu'ils saisissent en surface. Les végétaux sont constitués de feuilles et tiges sectionnées en menus fragments et de graines. La part prise par ces deux types de nourriture peut varier en fonction du biotope (lac ou rivière) et de la saison hydrologique. C'est ainsi qu'en rivière, pendant les hautes eaux, ces poissons consomment beaucoup plus de végétaux que pendant les basses eaux où le régime est surtout constitué d'insectes terrestres tombés à l'eau.

- D'une façon générale, les espèces du second groupe sont plus éclectiques dans la recherche de leur nourriture. Elles peuvent consommer diverses larves aquatiques d'insectes (Chironomidae, Trichoptères, Ephéméroptères, Chaoboridae), des insectes terrestres, des graines, du phyto et du zooplancton. Ces diverses catégories de nourriture peuvent prendre une plus ou moins grande importance selon les biotopes et la saison hydrologique. Dans les lacs par exemple, le zooplancton prend une importance capitale et dans les parties inondées de la zone soudanienne ce sont les graines de graminées qui forment l'essentiel du régime alimentaire. Dans les rivières,

l'apport principal est fourni par le « drift », surtout constitué de larves d'insectes. Nous reviendrons dans la suite de l'exposé sur les possibilités d'adaptation de ce groupe d'*Alestes*.

Voisins des *Alestes*, mais de petite taille, les *Micralestes* et *Petersius* consomment surtout des larves d'insectes, de petits insectes terrestres et du zooplancton (Copépodes et Cladocères).

- Les *Hydrocynus*. WORTHINGTON, 1932; WORTHINGTON & RICARDO, 1937; SANDON & AL TAYIB, 1953; JACKSON, 1961; MUNRO, 1967; MATTHES, 1968; GAIGHER, 1970; HOLDEN, 1970; KENMUIR, 1973, 1975; LEWIS, 1974; DANSOKO, 1975; LAUZANNE, 1975.

Les diverses espèces du genre *Hydrocynus* sont des carnivores exclusifs se nourrissant de proies vivantes. Les jeunes sont d'abord zooplanctophages puis passent par un régime à base d'insectes aquatiques, de crevettes (*Caridina*, *Macrobrachium*) et d'alevins divers selon les disponibilités alimentaires du milieu. Au-dessus d'une taille de 300 mm, ils deviennent presque exclusivement ichtyophages. Ces infatigables chasseurs se nourrissent de proies en rapport avec leur taille qui peut atteindre 130 cm pour *Hydrocynus goliath*. Cependant la taille maximale des proies ingérées ne semble pas dépasser 50% de leur propre longueur. Les poissons les plus couramment consommés sont, selon les régions, des Clupeidae, des *Alestes*, *Micralestes*, *Tilapia*, *Tylochromis*, *Barbus*, *Synodontis* et *Chrysichthys*. Les *Hydrocynus* avalent généralement leurs proies entières, mais ils peuvent parfois les couper en deux d'un coup de mâchoire. Au lac Kainji, LEWIS (1974) signale que les gros exemplaires d'*H. brevis* sont capables de prélever des morceaux sur de très gros poissons notamment des *Citharinus* et même s'attaquer à des oiseaux aquatiques comme *Phalacrocorax* (cormoran) dans les zones de nidification.

1.6 - Citharinidae. Nous avons quelques connaissances sur l'alimentation des *Citharinus*, des *Distichodus* et également sur la sous famille des Ichthyborinae dont les représentants peuvent présenter un comportement alimentaire fort curieux.

- Les *Citharinus*. WORTHINGTON, 1932; WORTHINGTON & RICARDO, 1937; HULOT, 1950, 1956; SANDON & AL TAYIB, 1953; DAGET, 1954; BLACHE, 1964; PETR, 1967; ARAWOMO, 1976; LAUZANNE, 1976.

Ces poissons sont des microphages benthiques qui exploitent la pellicule nutritive sédimentée et les micro organismes de la vase. Les contenus stomacaux sont surtout constitués d'algues bleues et vertes (*Pediastrum*, *Microcystis*, *Anabaena*, *Spirogyra* etc.) et de Diatomées (*Melosira*, *Nitzschia* etc.). On peut trouver également des éléments animaux (Copépodes, Cladocères, Ostracodes, Rotifères), et toujours des restes du substratum, sable ou vase.

- Les *Distichodus*. WORTHINGTON, 1932; WORTHINGTON & RICARDO, 1937; HULOT, 1950; SANDON & AL TAYIB, 1953; BLACHE, 1964; PETR, 1967; MEDANI, 1968; TOBOR, 1972; LAUZANNE, 1976.

Ces poissons sont décrits comme brouteurs de plantes aquatiques (feuilles, tiges et graines de *Ceratophyllum*, *Potamogeton*, *Najas*, etc). Cependant dans certaines conditions ils peuvent devenir détritivores (algues, débris sédimentés) quand les plantes supérieures font défaut.

- Les *Ichthyborinae*. HULOT, 1950; DAGET, 1967; LECK & LEK, 1978.

Ces petits prédateurs, *Hemistichodus*, *Microstomatichthyoborus*, *Phago*, *Belonophago*, *Ichthyoborus* ont une tendance plus ou moins marquée à la pterygiophagie (mangeurs de nageoires). Il semble bien, d'après une étude de LEK & LEK, (1978) sur les *Ichthyoborus*, que ce phénomène ne soit pas constant mais qu'il intervienne seulement quand les petites proies habituelles font défaut dans le milieu. Cette faculté de prélever des morceaux de nageoires à de gros poissons n'est possible que grâce à une conformation particulière des mâchoires (DAGET, 1967). Cette adaptation permet donc à ces petits prédateurs de survivre, là où un prédateur de même taille dépourvu de cette faculté devrait mourir ou migrer.

1.7 - Cyprinidae. Cette famille comporte deux genres importants, *Barbus* et *Labeo* mais également *Varicorhinus*, *Raiamas* etc. pour lesquels nous n'avons que peu de renseignements.

- Les *Barbus*. WORTHINGTON, 1922; WORTHINGTON & RICARDO, 1937; HULOT, 1950; DAGET, 1954; GROENEWALD, 1960; CORBET, 1961; CRASS, 1964; ENSLIN, 1966; VAN RENSBURG, 1966; GAIGHER, 1959, 1975; KRUGER, & MULDER, 1970; KRUGER, 1971; MULDER, 1973.

Les espèces atteignant une taille importante comme *B. occidentalis*, *B. altianalis*, *B. kimberleyensis*, etc. ont un régime alimentaire très éclectique basé principalement sur les ressources alimentaires benthiques, larves aquatiques d'insectes, mollusques, plantes supérieures et graines mais aussi Copépodes, Ostracodes, algues filamenteuses, crevettes et crabes, insectes terrestres, petits poissons. Ces différents éléments du régime varient qualitativement en fonction des saisons hydrologiques, des biotopes et de la taille du poisson.

Les très nombreuses petites espèces ne dépassant pas quelques centimètres se nourrissent principalement de petites larves d'insectes et de petits crustacés (Copépodes, Cladocères, Ostracodes) ainsi que de débris végétaux.

• Les *Labeo*. WORTHINGTON, 1932; RICARDO, 1939; HULOT, 1950; DAGET, 1954; GROENEWALD, 1957; BLACHE, 1964; ENSLIN, 1966; VAN RENSBURG, 1966; MUNRO, 1967; PETR, 1967; BAIRD, 1971; KRUGER, 1971; HASLEM, 1973; KAMEL, NAWAR & YOAKIM, 1973; NTLOKO, 1973; BATCHELOR, 1974; LAUZANNE, 1976.

Les différentes espèces de *Labeo* sont, soit des espèces d'eaux vives et de fonds rocheux, soit des espèces d'eaux plus calmes sur fond vaseux mais surtout sableux. Ils se nourrissent tous aux dépens des micro organismes de la couverture biologique des fonds. Le régime alimentaire est constitué en majorité d'algues diverses dont beaucoup de Diatomées, mais aussi de détritus végétaux, de microcrustacés (Copépodes, Cladocères et Ostracodes) et de Rotifères.

Les *Varicorhinus* semblent avoir un régime semblable à celui des *Labeo* alors que les *Lepocypis* et les *Raiamas* (WORTHINGTON, 1932; WORTHINGTON & RICARDO, 1937; HULOT, 1950, DAGET, 1954, BLACHE, 1964) sont des micro-prédateurs. Les petites espèces comme *L. niloticus* consomment des insectes et des micro-crustacés alors que les espèces plus grandes comme *R. senegalensis* chassent les petits poissons.

1.8 - Bagridae. GRAHAM, 1929; WORTHINGTON, 1932; WORTHINGTON & RICARDO, 1937; HULOT, 1950; DAGET, 1954; GROENEWALD, 1957; CORBET, 1958, 1961; ELDER, 1960, 1962; BLACHE, 1964; JUBB, 1957; TOBOR, 1972; CHILVERS & GEE, 1974; LAUZANNE, 1976; KOLA - IKUSEMMIJU & OLANIYAN, 1977.

Les *Bagridae* peuvent se séparer en deux groupes principaux, d'une part les *Clarotes* et *Bagrus*, d'autre part les *Auchenoglanis*, et *Chrysichthys*.

Les *Clarotes* sont des poissons de taille importante se nourrissant sur le fond. Ils sont principalement ichtyophages mais consomment également de nombreux mollusques et larves d'insectes. Les jeunes sont plus franchement insectivores. Les deux principales espèces de *Bagrus* (*B. bayad* et *B. docmac*) ont des régimes alimentaires très similaires. Les jeunes consomment principalement des insectes aquatiques, des larves d'insectes, des crevettes et parfois des mollusques et divers invertébrés. Vers une taille de 15 cm ils deviennent presque exclusivement ichtyophages comme *Hydrocynus* et *Lates*. Les poissons sont capturés en fonction de leur abondance dans le milieu. C'est ainsi que les *B. bayad* du lac Tchad consomment surtout des *Micrastes*, *Pollimyrus* et *Eutropius* très bien représentés, alors que dans le lac Victoria, riche en petits Cichlidae, les *B. docmac* se nourrissent surtout aux dépens des *Haplochromis*.

Les *Chrysichthys* et *Auchenoglanis* sont surtout de grands consommateurs de larves d'insectes et spécialement de Chironomides, la nourriture complémentaire peut être formée de petits mollusques, d'alevins, d'Hemiptères nageurs mais aussi de zooplancton surtout chez les jeunes.

1.9 - Clariidae. WORTHINGTON, 1932; WORTHINGTON & RICARDO, 1937; RICARDO, 1939; HULOT, 1950; DAGET, 1954; CORBET, 1958, 1961; BLACHE, 1964; GÖLDNER, 1964; THOMAS, 1966; MUNRO, 1967; VAN DER VAAL, 1972, PHAM, 1976; BRUTON, 1979.

Nous avons peu de renseignements sur le régime alimentaire des *Heterobranchus*. Ces poissons qui peuvent atteindre une grande taille (plus d'un mètre), fouillent la vase du fond pour en extraire les débris végétaux, larves d'insectes, graines et détritus animaux.

Les régimes alimentaires des différents *Clarias* sont très similaires. Tous les auteurs s'accordent pour souligner leur éclectisme dans la recherche de leur nourriture. Ils consomment en effet, insectes et larves d'insectes, crustacés divers, mollusques, poissons, débris végétaux. Cet

éclectisme alimentaire, allié à leur possibilité de respirer l'oxygène atmosphérique, fait que ces poissons peuvent s'adapter aux conditions d'existence les plus dures.

1.10 - Schilbeidae. GRAHAM, 1929; WHORTHINGTON, 1932; RICARDO, 1939; HULOT, 1950; CORBET, 1958, 1961; BLACHE, 1964; GROENEWALD, 1964; PETR, 1967, 1974; GAIGHER, 1969; KRUGER, 1971; MOCK, 1974; LAUZANNE, 1976; VIDY, 1976; OLATUNDE, 1978.

Les deux genres principaux, *Schilbe* et *Eutropius* ont des régimes alimentaires qualitativement semblables à base de larves d'insectes, d'insectes terrestres, de crevettes, de petits poissons, de graines et de fruits. Cependant l'importance de ces différents groupes de proies est différente dans les 2 genres. Chez *Eutropius*, ce sont généralement les insectes et spécialement les insectes terrestres qui jouent un rôle quantitatif prépondérant alors que *Schilbe* est plus franchement ichtyophage. D'une manière générale, la tendance à l'ichtyophagie augmente avec la taille.

1.11 - Mochocidae. GRAHAM, 1929, WORTHINGTON, 1932, WORTHINGTON & RICARDO, 1937; RICARDO, 1939; HULOT, 1950; SANDON & AL TAYIB, 1953; DAGET, 1954; CORBET, 1958, 1961; BLACHE, 1954; CRASS, 1954, BISHAI & ABU GIDEIRI, 1955; JUBB & Le ROUX, 1969; TOBOR, 1972; LAUZANNE, 1975, 1976, 1977; IM, 1977; PIENAAR, 1978; IM & LAUZANNE, 1978; KLEYNHANS, 1979.

Outre les formes de petite taille comme *Mochochus* et *Chiloglanis* qui se nourrissent d'invertébrés benthiques, la famille des Mochocidae est surtout représentée par le grand ensemble des «*Synodontis*». Du point de vue de son alimentation, cet ensemble peut être scindé en deux groupes. Le premier formé par *Brachysynodontis batensoda* et *Hemisynodontis membranaceus* et le second par les nombreuses espèces de *Synodontis s.str.*

B. batensoda et *H. membranaceus* possèdent un appareil branchiospinal de filtreurs muni de très nombreuses branchiospines et de larges fentes branchiales. Dans les lacs, ce sont des planctophages (phytoplancton et zooplancton) qui nagent alors en position inversée, la bouche vers le haut. Dans les fleuves ce sont les limivores qui filtrent la vase du fond pour en extraire les éléments nutritifs, le plus souvent des débris végétaux. Dans ce cas ils nagent en position normale. Cependant dans ces deux modes d'alimentation ils restent des microphages filtreurs.

L'ensemble des *Synodontis s. str.* sont des poissons exploitant les invertébrés benthiques et divers déchets, végétaux et animaux. Ce sont des poissons très éclectiques qui consomment surtout des larves d'insectes, des mollusques et débris végétaux, mais aussi des Oligochètes, Ostracodes, insectes terrestres, grosses écailles et débris de poissons.

1.12 - Anguillidae. Pour ce qui concerne les anguilles, présentes seulement dans le bassin du Zambèze, en Afrique du Sud et Madagascar, JUBB (1961) décrit ainsi le régime alimentaire : entre 100 et 210 mm, elles se nourrissent essentiellement de larves d'insectes aquatiques et de nymphes. Entre 200 et 300 mm de longueur les insectes aquatiques sont toujours dominants mais les crustacés (surtout *Potamon*) et les petits vertébrés (surtout des poissons) apparaissent dans le régime alimentaire. Les poissons et les crabes deviennent progressivement plus importants et chez les poissons de plus de 500 mm ils forment l'essentiel du régime.

1.13 - Cyprinodontidae. WORTHINGTON & RICARDO, 1937; HULOT, 1950; DAGET, 1954; BLACHE, 1964; CRASS, 1964; KLEINHANS, 1969.

Nous n'avons que des renseignements assez fragmentaires sur l'alimentation des Cyprinodontidae. Les *Aplocheilichthys* et *Epiplatys* ont des régimes très voisins. Ce sont des nageurs de surface qui capturent de menus insectes tombés à l'eau notamment de nombreuses fourmis, mais aussi des larves et nymphes de Chironomidae, Ephéméroptères, moustiques ainsi que de petits crustacés du zooperiphyton. Les *Nothobranchius* qui ne vivent que dans les mares temporaires ont donc une vie très brève (7 à 9 mois). Ils assurent la pérennité de l'espèce grâce à des œufs de durée. Leur régime alimentaire est à base d'insectes, larves d'Odonates, de moustiques, de Chironomides etc.).

1.14 - Centropomidae. WORTHINGTON, 1929, WORTHINGTON & RICARDO, 1937;

HULOT, 1950; SANDON & AL TAYIB, 1953; DAGET, 1964; HAMBLYN, 1956; PETR, 1957, 1974; HOLDEN, 1967; GEE, 1969; HOPSON, 1972, 1975; BISHAI, 1975; MAC LEOD, 1975; LAUZANNE, 1976; COULTER, 1976.

Lates niloticus est l'espèce qui présente la plus grande extension géographique alors que *L. mariae*, *L. microlepis*, *L. angustifrons* et *Luciolates* sont cantonnés au lac Tanganyika. Toutes ces espèces ont une phase larvaire pélagique durant laquelle elles sont zooplanctophages. Elles présentent ensuite une phase littorale où elles se nourrissent dans les herbiers, aux dépens des poissons et des crevettes. Les adultes sont presque exclusivement ichthyophages. Les espèces le plus couramment consommées diffèrent avec la région et l'habitat du prédateur (benthique ou pélagique). Il s'agit surtout de Cichlidae (*Tilapia*, *Haplochromis*) de Clupeidae, de Characidae (*Alestes* mais aussi *Hydrocynus*) et de Schilbeidae.

1.15 - Cichlidae. Nos connaissances sur l'alimentation des Cichlidae concernent essentiellement les deux groupes principaux, *Tilapia* (au sens large) et *Haplochromis* ainsi que quelques données sur *Hemichromis*.

HULOT, 1950; BRAND, 1954; NAGUIB, 1954; FISH, 1955; LE ROUX, 1956; VAN DER LINGE 1959; GÖLDNER, 1964; BLACHE, 1964; MUNRO, 1967; PETR, 1967, 1974; WELCOMME, 1967 BOTHA, 1968; GAIGHU, 1969; MINSHULL, 1969; MORGAN, 1969; FAGADE, 1971; MOREAU, 1971; ABDEL-MALEK, 1972, 1972; ALKHOLY & ABDEL-MALEK, 1972; MORIARTY *et al.*, 1973; WAGER & ROWE-ROWE, 1973; JOHNSON, 1974; POTGIETER, 1974; HARBOTT, 1975; LAUZANNE et ILTIS, 1975; BOWEN, 1976; LAUZANNE 1976, 1978; SPATARU, 1976; SPATARU & ZORN, 1976; ZURAN & SPATARU, 1976; BATCHELOR, 1978.

Les «*Tilapia*» sont actuellement séparés en trois groupes : les *Tilapia s. str.* et les *Sarotherodon* et *Oreochromis* qui se différencient des premiers par des caractères anatomiques, le fait qu'ils pratiquent l'incubation buccale et qu'ils possèdent un grand nombre de branchiospines. Cette dernière particularité les range dans la catégorie des filtreurs.

- Les *Tilapia s. str.* Le régime des principaux représentants, *T. sparmanii*, *T. rendalli*, *T. zillii* est relativement bien connu. Les deux premiers ont des régimes alimentaires très voisins. Les jeunes sont d'abord zooplanctophages jusqu'à une taille de 50 mm, puis de 50 à 100 mm ils deviennent omnivores et consomment des algues filamenteuses, du zooplancton, des larves d'insectes et des macrophytes. Au-dessus de 100 mm, la nourriture principale est formée de macrophytes. Si les plantes sont rares ils conservent un régime plus éclectique à base d'algues, d'insectes, de zooplancton, de débris végétaux et même d'œufs et petits poissons. *T. zillii* possède un régime voisin, mais semble moins porté sur les végétaux supérieurs. Son régime est à base de larves d'insectes, zooplancton, algues du substratum, petits crustacés et mollusques, œufs et petits poissons, débris végétaux.

- Les *Sarotherodon* et les *Oreochromis*. Les auteurs qui ont travaillé sur l'alimentation des *Sarotherodon* et *Oreochromis* (*O. mossambicus*, *O. machrochir*, *O. aureus*, *O. niloticus*, *S. galilaeus*, etc.) arrivent tous à la même conclusion : ce sont des microphages filtreurs qui consomment essentiellement du phytoplancton et des micro-détritus divers. Ils peuvent se comporter en filtreurs de pleine eau, mais ils peuvent aussi se nourrir aux dépens de la pellicule détritique du fond riche en algues sédimentées. Il semble que les algues les mieux retenues par le filtre branchiospinal soient les Cyanophycées filamenteuses, cependant toutes les algues présentes dans le milieu peuvent être plus ou moins consommées selon des critères de taille, de forme, ou de leur adhérence plus ou moins grande vis-à-vis du mucus qui couvre les branchiospines.

- Les *Haplochromis*. GRAHAM, 1929; HULOT, 1950; GREENWOOD, 1954, 1956, 1957, 1959, 1962; WELCOMME, 1965.

En dehors du lac Victoria où les *Haplochromis* se sont adaptés à des niches écologiques variées, ce sont généralement de petits prédateurs vivant dans les herbiers, comme *Haplochromis bloyeti*. Ils se nourrissent de larves d'insectes, de petits crustacés et de petits mollusques. Cependant, *Haplochromis nigripinnis* du lac George est uniquement phytoplanctophage (MORIARTY *et al.*, 1973). Dans le lac Victoria, où ce genre connaît une très grande diversification (plus de 50 espèces), la plupart des niches écologiques sont exploitées. GREENWOOD (1956-1962) reconnaît 5 grands types de comportement alimentaire :

- les phytoplanctophages ou brouteurs de la couverture algale des fonds (*H. obliquidens*, *H. lividus*, *H. nigricans*, *H. nuchisquamatus*).
- les malacophages préférentiels pouvant également consommer quelques larves d'insectes. Ce groupe comporte une dizaine d'espèces parmi lesquelles, *H. sauvagei*, *H. obtusidens*, *H. ishmaeli*, etc..
- les insectivores préférentiels, groupant une douzaine d'espèces (*H. plagiodon*, *H. macrops*; *H. riponianus* etc.), consomment surtout des larves de Diptères, Ephéméroptères et Trichoptères, mais également quelques crevettes et débris végétaux.
- les ichthyophages qui se nourrissent surtout d'*Haplochromis* et de petits Cyprinidae groupent une vingtaine d'espèces (*H. victorianus*, *H. serranus*, *H. longirostris*, etc.).
- un groupe de 7 espèces, curieusement spécialisé, se nourrit uniquement d'œufs, d'embryons et de très jeunes stades d'autres Cichlidae (*H. obesus*, *H. maxillaris*, *H. melanopterus*, etc.).
- Les *Hemichromis*. Les rares données disponibles sur *Hemichromis* font état d'un régime carnassier. Les proies, suivant la taille du prédateur, sont des larves d'insectes, des crevettes, de petits alevins. Les plus grands individus sont presque uniquement ichthyophages.

1.16 - Polypteridae. WORTHINGTON et RICARDO, 1937; HULOT, 1950; BLACHE, 1964.

Les quelques renseignements que nous possédons sur la nourriture des *Polypterus* font état de régimes alimentaires variés à base de larves d'insectes, insectes terrestres, crevettes, petits poissons. Les espèces de petite taille comme *P. senegalus* sont surtout insectivores alors que les espèces, de grande taille comme *P. bichir* consomment surtout des petits poissons.

1.17 - Lepidosirenidae. GRAHAM, 1929; HULOT, 1950; CURRY-LINDAHL, 1956; CORBET, 1961; BLACHE, 1964.

La famille des Lepidosirenidae est représentée en Afrique par le genre *Protopterus* avec 4 espèces (*P. annectens*, *P. dolloi*, *P. aethiopicus*, *P. amphibius*). Tous ces protoptères peuvent s'enkyster lorsqu'ils se laissent surprendre par l'assèchement de leur habitat. Ils peuvent ainsi passer de longs mois en état de vie ralentie, respirant l'oxygène de l'air grâce à leurs poumons primitifs. Pour *P. annectens* vivant dans les plaines d'inondation de la zone sahélo-soudanienne, cet enkystement est obligatoire chaque année pendant 4 à 5 mois. Plus au sud, où vivent les 3 autres espèces dans des conditions hydrologiques moins drastiques, l'enkystement est beaucoup moins répandu. Dans les zones marécageuses, les protoptères se nourrissent surtout de larves d'insectes, d'insectes terrestres et de petits poissons. Dans les grands lacs, comme le Victoria (CORBET, 1961), ce sont des mangeurs de mollusques préférentiels.

1.18 - Divers. Avant de clore cette énumération des différents régimes alimentaires des poissons africains, il conviendrait d'ajouter parmi les prédateurs ichthyophages, le characidae *Hepsetus odoe*, le *Malapterurus electricus* et le *Gymnarchus niloticus*. Les diverses espèces de *Mastacembellus* ont été également peu étudiées. Il semble que ces poissons benthiques consomment surtout des invertébrés du fond et spécialement des larves d'insectes.

2 - ASPECTS PARTICULIERS DE L'ALIMENTATION DES POISSONS AFRICAINS

2.1 - Niveaux trophiques. Après avoir décrit leurs régimes alimentaires, il était tentant d'essayer de classer les poissons par niveaux trophiques. Le premier maillon de la chaîne alimentaire est formé par l'ensemble des producteurs. Il s'agit principalement des organismes photosynthétiseurs (phytoplancton et végétaux supérieurs), mais aussi des chimio-synthétiseurs représentés par certaines bactéries. Les maillons suivants sont formés de consommateurs de tous ordres. On peut grossièrement les ranger en 3 groupes :

- les consommateurs primaires se nourrissent principalement d'algues, de phanérogames (feuilles, tiges, graines, fruits) et de débris végétaux.
- les consommateurs secondaires consommant principalement les invertébrés du benthon, le zooplancton et le zooperiphyton.

- les consommateurs terminaux principalement ichtyophages qui puisent leur nourriture aussi bien parmi les consommateurs primaires que parmi les consommateurs secondaires.

Nous avons indiqué dans la figure 1 les poissons que nous avons pu classer assez aisément dans l'un ou l'autre niveau trophique.

Cependant certains poissons omnivores ont des relations trophiques tellement complexes qu'il est impossible de leur assigner une place précise dans la chaîne alimentaire. Il s'agit surtout des Alestinae, des Schilbeidae, d'*Heterotis* et des Clupeidae dont la figure 2 montre bien le particulier éclectisme.

Si certains poissons se nourrissent à des niveaux trophiques particuliers et constants en dépit des variations géographiques et climatiques, d'autres en revanche ont un spectre alimentaire extrêmement étendu et peuvent prélever leur nourriture à différents niveaux trophiques. La plasticité de leurs régimes leur confère le pouvoir de s'adapter à des biotopes variés, à des conditions géographiques et climatiques très différentes. Dans les différentes conditions écologiques où ils peuvent être amenés à vivre, ils trouveront une nourriture qui leur convient.

2.2 - Evolution des régimes alimentaires en fonction de l'âge. Les régimes alimentaires qui ont été décrits dans la première partie de ce chapitre concernent essentiellement les poissons adultes et malheureusement, nos connaissances sur l'alimentation de leurs larves et alevins sont extrêmement réduites.

Il est vraisemblable que la plupart des poissons microphages, mangeurs des particules nutritives du sédiment ou filtreurs de plancton gardent le même régime tout au long de leur vie. C'est le cas des *Citharinus*, *Labeo*, *Oreochromis*, *Sarotherodon*, *Hemisynodontis*, *Brachysynodontis*, etc. Chez les macroprédateurs à l'état adulte, il en va différemment. Les jeunes alevins sont d'abord zooplanctophages, puis passent par un régime transitoire à base d'insectes et de crevettes avant d'acquérir leur régime définitif essentiellement composé de poissons. C'est le cas des *Hydrocynus* (LAUZANNE, 1975 - fig : 3a-), des *Lates* (HOPSON, 1972; COULTER, 1976), des *Bagrus* (CHILVERS & GEE, 1974 - fig : 3b-) et sans doute de bien d'autres ichtyophages.

Un autre exemple similaire est fourni par *Tetraodon lineatus*, exclusivement mangeur de mollusques à l'état adulte et dont les jeunes consomment des micro-crustacés et des larves d'insectes (LAUZANNE, 1977 - fig : 3c-). En résumé, il semble que le comportement des jeunes prédateurs soit semblable à celui des adultes : ils s'attaquent à des proies en rapport avec leur taille.

2.3 - Evolution saisonnière des régimes alimentaires. Les variations saisonnières que l'on constate dans les régimes alimentaires sont évidemment sous la dépendance des variations quantitatives et qualitatives des proies.

- Dans l'archipel du lac Tchad par exemple, mollusques, larves benthiques d'insectes et Oligochètes présentent une abondance maximale en hiver (décembre, janvier) quand les températures sont les plus faibles et la crue du lac à son maximum (DEJOUX, LAUZANNE, LEVEQUE, 1969). L'abondance des larves d'insectes se traduit d'ailleurs par des émergences massives surtout dans le cas des Chironomides et Ephéméroptères. Pendant la crue du lac, se rencontrent également en abondance les jeunes des grandes espèces de poissons qui se reproduisent en début de saison des pluies. Les insectes terrestres qui se développent sur la végétation herbacée des îles sont également extrêmement abondants à cette époque. Au contraire, certaines proies, comme les crevettes sont beaucoup mieux représentées en basses eaux qu'en hautes eaux. Ces variations saisonnières se retrouvent dans les contenus stomacaux. C'est ainsi qu'*Eutropius niloticus* (fig :4) consomme plus d'insectes terrestres en hautes eaux qu'en basses eaux.

Hydrocynus forskalii (fig : 5) mange beaucoup plus de crevettes pendant la décrue que pendant la crue où sa nourriture est surtout constituée de poissons et notamment beaucoup d'alevins des grandes espèces. Il semble donc que dans la limite de leur spectre alimentaire général, les poissons soient très opportunistes et s'attaquent préférentiellement aux proies les plus abondantes.

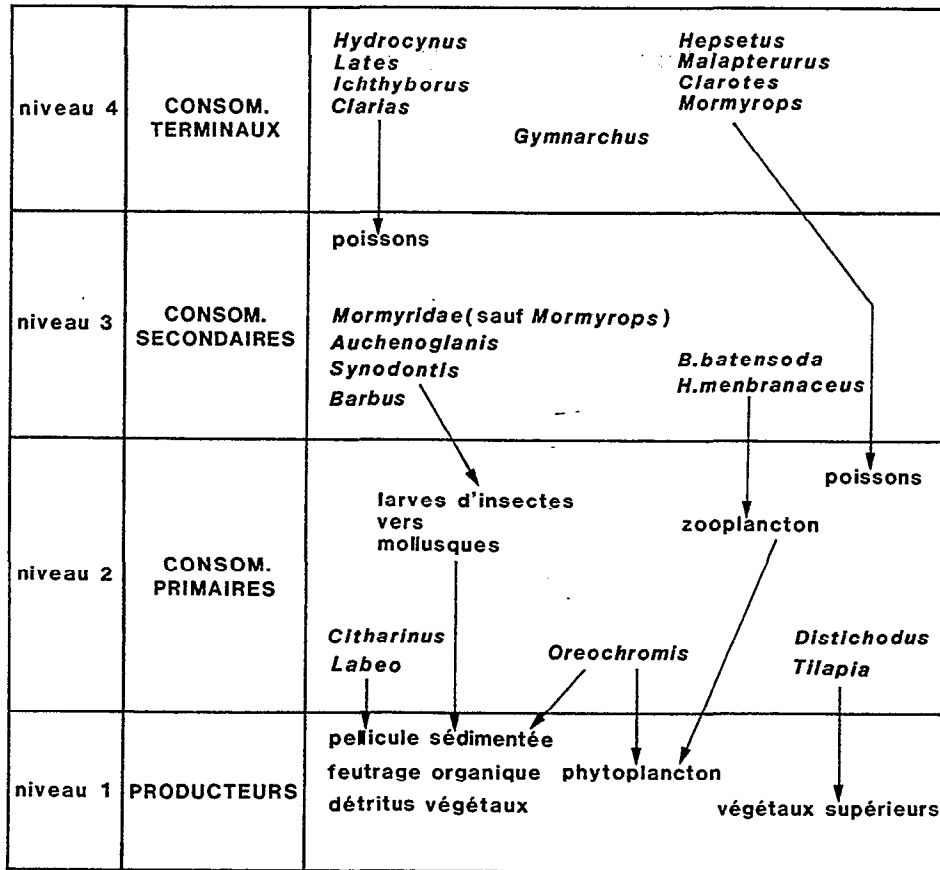


Fig. 1 : Les principaux groupes de poissons rangés par niveaux trophiques.

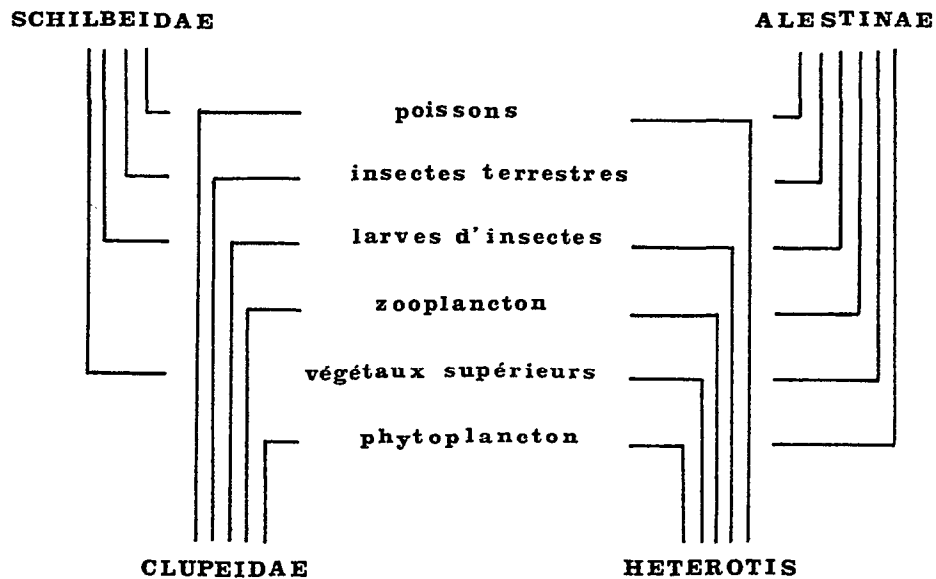


Fig. 2 : Sources de nourriture possible pour 4 groupes de poissons à large spectre alimentaire.

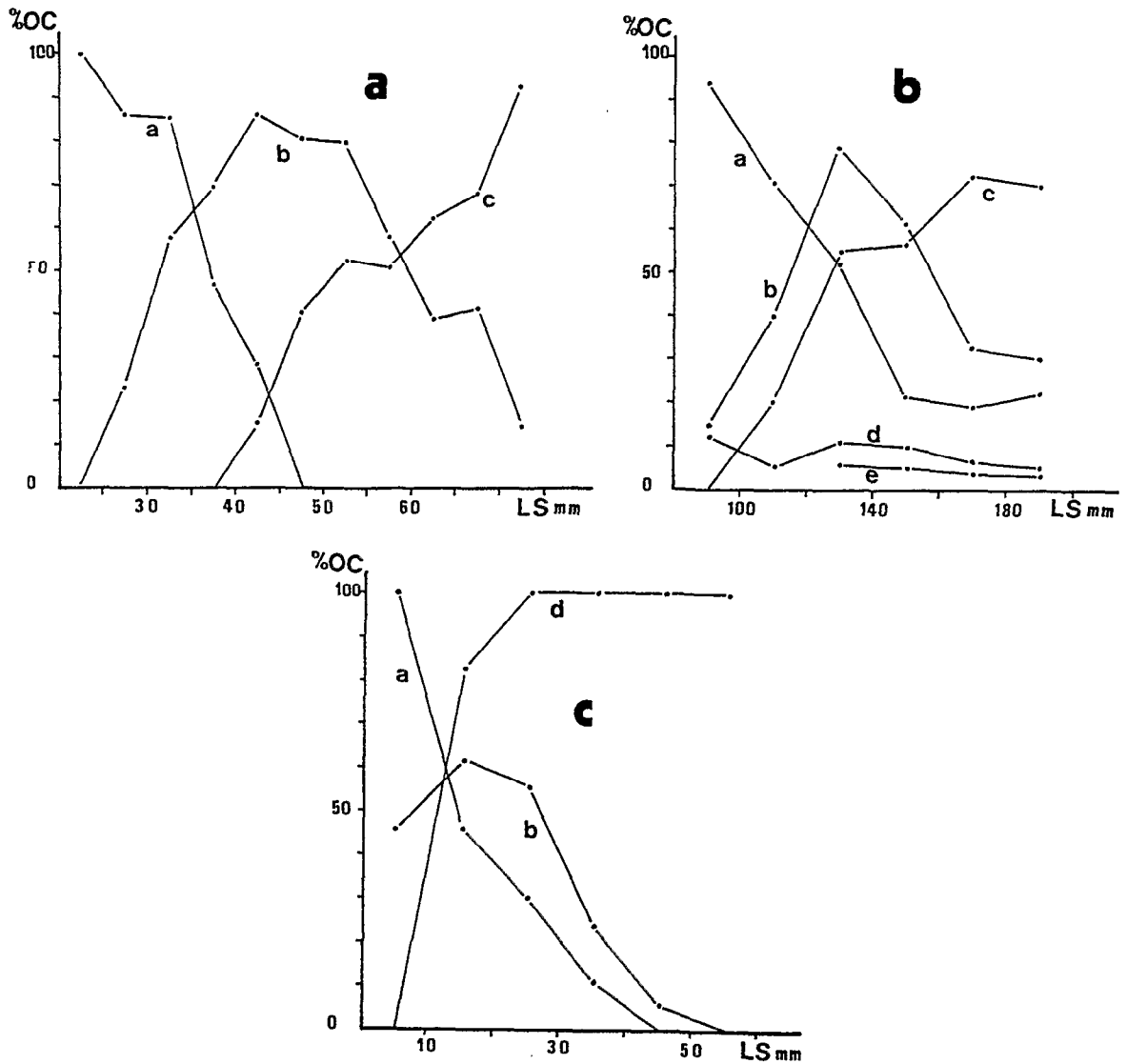


Fig. 3 : Alimentation des jeunes poissons. **a :** *Hydrocynus forskalii* du Chari (d'après Lauzanne, 1975); **b :** *Bagrus docmac* du lac Victoria (d'après Chilvers et Gee, 1974); **c :** *Tetraodon lineatus* du lac Tchad (d'après Lauzanne, 1977). a : crustacés, b : insectes, c : poissons, d : mollusques, e : annélides.

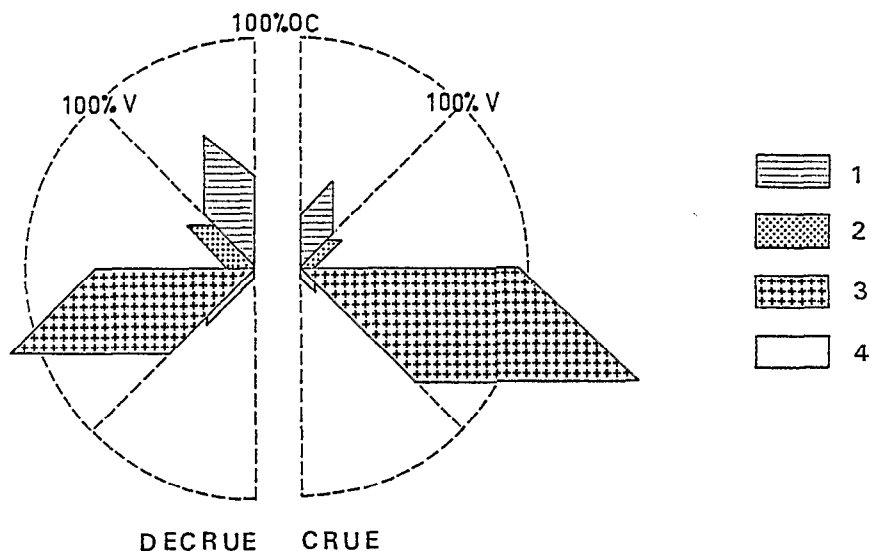


Fig. 4 : Spectre alimentaire d'*Eutropius niloticus* du lac Tchad (1 : poissons entiers, 2 : débris de poissons, 3 : insectes terrestres, 4 : invertébrés benthiques). Chaque secteur correspond à un type de nourriture. Sur le rayon supérieur du secteur est porté le pourcentage d'occurrence et sur le rayon inférieur le pourcentage volumétrique.

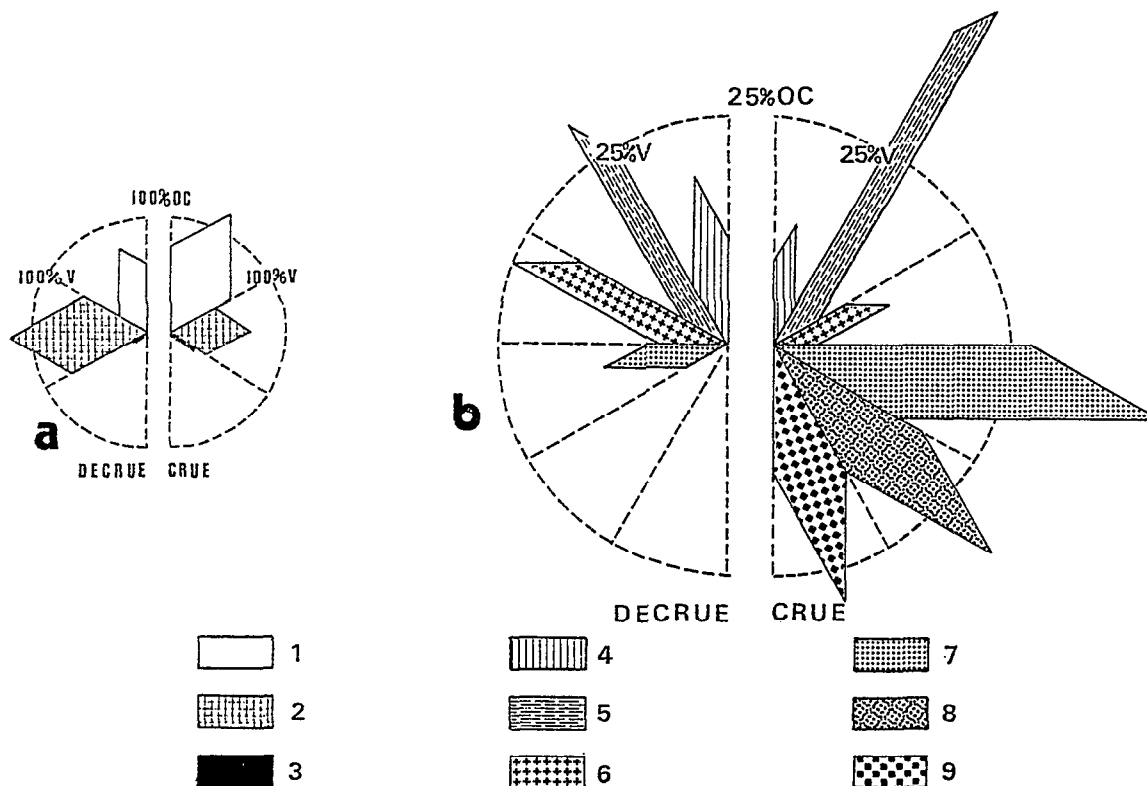


Fig. 5 : Spectre alimentaire d'*Hydrocynus forskalii* dans l'archipel est du lac Tchad. a : spectre général, b : poissons (1 : poissons, 2 : crevettes, 3 : *Micronecta*, 4 : *Barbus callipterus*, 5 : *Micrallistes acutidens*, 6 : *Haplochromis bloyeti*, 7 : *Alestes dentex** et *A. baremoze**, 8 : *Labeo* sp.*, 9 : *Distichodus* sp.*. L'astérisque indique qu'il s'agit de jeunes de grandes espèces).

- Dans les fleuves et les rivières qui ne présentent qu'un lit mineur réduit et une absence de débordement, il ne semble pas que les régimes alimentaires des poissons subissent des variations très notables. C'est par exemple le cas des rivières de Côte d'Ivoire (VIDY, 1976).

- En ce qui concerne les fleuves à régime tropical, présentant un grand lit majeur et d'immenses zones d'inondations comme le Niger, le Chari-Logone, le Zambèze, le problème est bien différent. La montée des eaux offre aux poissons des surfaces énormes et induit des migrations latérales qui touchent de nombreuses espèces. Ces vastes plaines sans relief sont couvertes d'eau environ 6 mois de l'année. Pendant la saison sèche, seuls subsistent les Dipneustes à la biologie si particulière, et les poissons restés prisonniers dans les mares résiduelles. Durant la saison sèche, ces plaines servent de pâturage aux troupeaux. Pendant la saison des pluies, la végétation herbacée commence à se développer rapidement et prend une grande ampleur dès que les eaux de crue débordent dans la plaine.

« Dès l'arrivée de l'eau sur ces terres, la mise en solution immédiate de la matière minérale et organique accumulée en saison sèche (cendre de feux de brousse, déjection des troupeaux, etc.) provoque une véritable explosion phyto, puis zooplanctonique » (BLACHE, 1964). Il se développe également un abondant périphyton (algues) et toute une faune associée surtout à base de larves d'insectes et de microcrustacés. Sur la partie émergée de la flore, se développe une grande quantité d'insectes divers (Orthoptères, Coléoptères, Hemiptères, etc.) qui, en tombant à l'eau, fournissent une nourriture facile à capturer. Les plantes elles-mêmes, essentiellement des Graminées, offrent une nourriture aisée à exploiter. Il s'agit de jeunes tiges, de feuilles, d'épis, mais surtout de graines à profusion. Les poissons herbivores, *Distichodus*, *Tilapia* vont trouver là un biotope de prédilection. Les poissons à large spectre alimentaire vont pouvoir se spécialiser sur la nourriture la plus accessible. Les *Alestes* consomment surtout des graines de graminées et de jeunes pousses, les *Heterotis* des graines, les Schilbeidae des insectes terrestres (gros Orthoptères, Coléoptères et punaises). Certains prédateurs comme les *Clarias* pénètrent réellement dans la plaine inondée alors que d'autres comme *Hydrocynus brevis* sont plutôt cantonnés dans les chenaux. De plus, les espèces de poissons de la zone soudanienne se reproduisent en majorité en début de crue et les alevins pénètrent en quantités énormes dans les zones d'inondation. Ils trouvent là d'excellentes conditions de nutrition aux dépens du phytoplancton, du zooplancton, du périphyton et des larves d'insectes. Quand les eaux baissent, les poissons regagnent le fleuve où ils se concentrent. Pendant l'étiage, si l'on excepte le cas des prédateurs ichtyophages, leurs conditions de vie seront difficiles.

2.4 - Le problème des lacs de barrage. La création d'un lac de barrage pose beaucoup de problèmes écologiques qui ont été étudiés par un grand nombre d'auteurs. Leurs résultats ont été synthétisés dans les principales publications suivantes : LOWE-Mc CONNELL, 1966 ; OBENG, 1968 ; LAWSON *et al.*, 1969 ; ACKERMANN *et al.*, 1973 ; LELEK & EL-ZARKA, 1973 ; BALON & COCHE, 1974 ; LEWIS, 1974. Des résultats de ces travaux, nous avons tenté d'extraire les traits les plus saillants relatifs à l'alimentation des poissons.

La création d'un barrage provoque de grands changements dans l'éventail des ressources alimentaires présentes dans le fleuve avant la mise en eau de la retenue.

En ce qui concerne les producteurs, il faut noter l'établissement d'un phytoplancton abondant, la colonisation progressive de la zone littorale par les plantes aquatiques fixées ou flottantes, mais surtout l'établissement d'un abondant périphyton qui se développe sur les troncs d'arbres immergés. Il est intéressant de noter que l'accumulation des débris végétaux sur le fond, dans les zones antérieurement boisées provoque, dans un premier temps, une désoxygénation de la couche d'eau profonde. Il semble que ce phénomène est cause de la disparition de certaines espèces benthiques comme les Mormyridae, par exemple.

En ce qui concerne les invertébrés consommateurs primaires, les changements les plus importants se traduisent par l'établissement d'une communauté zooplanctonique, mais surtout par le développement explosif de certains insectes dont les larves vivent aux dépens du périphyton des troncs immergés. Il s'agit surtout de l'éphéméroptère *Povilla adusta* dont les larves, nymphes et imagos fournissent une nourriture très abondante. La faune d'invertébrés proprement benthiques subit dans un premier temps une décroissance spectaculaire due sans doute aux mauvaises conditions d'oxygénation. Devant ces ressources alimentaires nouvelles, peu variées,

mais extrêmement abondantes, les poissons vont devoir s'adapter. Les microphages et macrophages mangeurs de végétaux comme *Sarotherodon*, *Tilapia*, *Citharinus* trouvent de bonnes conditions d'alimentation. Les espèces à très large spectre alimentaire que nous avons déjà signalées, *Alestes*, Schilbeidae, Clupeidae, *Heterotis*, vont exploiter la source de nourriture qui leur convient le mieux. C'est ainsi que dans le lac Volta, par exemple, (LAWSON *et al.*, 1969), les *Alestes*, *Eutropius*, *Pellonula* consomment surtout des *Povilla*, alors qu'*Heterotis* se nourrit surtout de zooplancton. Comme dans le cas des zones inondées, nous constatons que les espèces à large spectre alimentaire sont les plus aptes à s'adapter à de nouvelles conditions d'alimentation.

3 - CONCLUSIONS

Après l'inventaire général des régimes alimentaires et l'examen de quelques aspects particuliers de l'alimentation des poissons africains, nous proposons, en guise de conclusions, les remarques générales suivantes :

- A l'intérieur des mêmes genres et bien que les espèces puissent être différentes, il apparaît que les régimes alimentaires sont sensiblement identiques sur toute l'étendue de l'aire de répartition.
- Certains genres sont relativement spécialisés comme par exemple les divers ichtyophages (*Lates*, *Hydrocynus*, *Bagrus*, etc.), les microphages (*Sarotherodon*, *Citharinus*, *Labeo*), les insectivores benthiques (*Mormyrus*, *Gnathonemus*, *Auchenoglanis*, etc.).
- D'autres, au contraire, sont des omnivores très eclectiques (*Alestes*, *Eutropius*, *Schilbe*, *Heterotis*). A l'exception des ichtyophages, c'est ce dernier groupe qui présente, grâce à la plasticité des régimes alimentaires, le pouvoir d'adaptation le plus grand, comme nous l'avons montré à propos des zones inondées et des lacs de barrage.
- D'une manière générale et compte tenu des différences liées à la géographie, aux climats, à l'hydrologie, aux différents biotopes, il semble que les populations de poissons qui peuplent les eaux douces d'Afrique exploitent relativement bien les ressources alimentaires disponibles.

SUMMARY

General trends in the feeding habits of the main families of African freshwater fishes are discussed, and dietary changes at different ages and in different seasons are described.

The main conclusions reached are :

- feeding habits within a genus are usually similar, even over a wide distribution area
- fishes grouped in some genera are specialized feeders e.g. piscivores (*Lates*, *Hydrocynus*, *Bagrus*, etc.), microphages (*Tilapia*, *Citharinus*, *Labeo*), benthic insectivores (*Mormyrus*, *Marcusenius*, *Auchenoglanis*) whereas other genera comprise mainly omnivores (e.g. *Alestes*, *Eutropius*, *Clarias*, *Schilbe*, *Heterotis*)
- omnivores and some piscivores, due to their euryphagic habits, are better able to adapt to harsh environmental conditions
- generally speaking, freshwater fishes inhabiting African freshwaters appear to exploit most food resources available in natural waterbodies.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABDEL-MALEK S.A., 1972 - Food and feeding habits of some Egyptian fishes in lake Quarum. Part. I. *Tilapia zillii* (Gerv.). B. According to different length groups. *Bull. Inst. Oceanogr. Fish., Cairo*, 2 : 203-213.
- ABDEL-MALEK S.A., 1972 - Food and feeding habits of some Egyptian fishes in lake Quarum. Part. I. *Tilapia zillii* (Gerv.). C. According to different sexes. *Bull. Inst. Oceanogr. Fish., Cairo*, 2 : 239- 259.
- ADEBISI A.A., 1981 - Analyses of the stomach contents of the piscivorous fishes of the upper Ogun river in Nigeria. *Hydrobiologia*, 79 (2) : 167-177.
- ADIASE M.K., 1969 - A preliminary report on the food of fish in the Volta lake. In *Man-made lakes* (Ed. L.E. Obeng) pp 235-237. Ghana University Press, Accra.
- ALKHOLY A.A., & ABDEL-MALEK S.A., 1972 - Food and feeding habits of some Egyptian fishes in lake Quarum, Part. I. *Tilapia zillii* (Gerv.) A. According to different localities. *Bull. Inst. Oceanogr. Fish., Cairo*, 2 : 187-201.
- ANG-LEK S., 1979 - Biologie des petits Mormyridae du bassin Tchadien . Thèse 3^e Cycle, Université Paul Sabatier, Toulouse, 117 p.
- ARAWOMO G.A.O., 1976 - Food and feeding of three *Citharinus* species in lake Kainji. Nigeria. *J. Fish Biol.*, 9 (1) : 3-10.
- ARDIZZONE G.D., 1976 - Bibliographie des poissons d'eau douce de l'Afrique. Supplément I (1966-1975). FAO, Rome, CIFA/OP5, 40 p.
- BAIRD D.P., 1971 - 'n Ekologiese studie van *Labeo capensis* (Smith, 1841) in die Caledonrivier-stelsel met besondere verwysing na voeding, groei en geslagsontwikkeling. M. Sc. Thesis, university of the Orange Free State, Bloemfontein, 119 p.
- BAKARE O., 1968 - Food and feeding habits of the non-cichlid fishes of the middle Niger with particular reference to the Kainji reservoir basin. M. Sc. Thesis, University of Ife. Ife, Nigeria, 103 p.
- BAKARE O., 1970 - Bottom deposits as food in inland freshwater fish. In *Kainji lake studies*, vol. I, Ecology (Ed. S.A. Visser), Ibadan University Press. pp. 65-86.
- BALÓN E.K. & COCHE A.G. (ed.), 1974 - *Lake Kariba. A man-made tropical ecosystem in Central Africa*. Dr W. Junk B.V. Publishers, The Hague, 767 p.
- BATCHELOR G.R., 1974 - An ecological investigation of the Doorndraai Dam, Sterk River, Transvaal, with special reference to fish management. M. Sc. Thesis. Rand Afrikaans University, Johannesburg, 131 p.
- BATCHELOR G.R., 1978 - Aspects of the biology of *Tilapia rendalli* in the Doorndraai Dam, Transvaal., *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 4 (1) : 65-68.
- BEADLE L.C., 1974 - *The inland waters of Tropical Africa, an introduction to tropical limnology*. Longman, London, 365 p.
- BELL-CROSS G., 1976 - *The fishes of Rhodesia*. Trustees of the National Museums, and Monuments of Rhodesia, Salisbury, 268 p.
- BEN-TUVIA A., 1959 - The biology of the cichlid fishes of lakes Tiberias and Huleh. *Bull. Res. Counc. Isr.*, 8 B (4) : 153-188.
- BISHAI R.M., 1975 - Food and feeding habits of the Nile-perch *Lates niloticus* at Gebel Aulya reservoir (Sudan). *Bull. Zool. Soc. Egypt.*, 27 : 90-97.
- BISHAI R.M., 1977 - Food of *Alestes dentex* at Jebel Aulya Reservoir (Sudan) (Pisces, characidae). *Rev. Zool. Afr.*, 91 (2) : 317-329.
- BISHAI H.M. & ABU GIDEIRI Y.B., 1965 - Studies on the biology of genus *Synodontis* at Khartoum. II. Food and feeding habits. *Hydrobiologia*, 26 (1-2) : 98-113.
- BLACHE J., 1964 - *Les poissons du bassin du Tchad et du bassin adjacent du Mayo-Kebbi*. Mém. ORSTOM, 4. 483 p.
- BLAKE B.F., 1977 - Food and feeding of the mormyrid fishes of lake Kainji, with special reference to seasonal variations and interspecific differences. *J. Fish Biol.*, 11 (4) : 315-328.
- BOTHA P.B., 1968 - Studies on the fauna of the Hartebeespoort Dam with special reference to

- certain aspects of their trophic interrelationships. M. Sc. Thesis. University of Pretoria, Pretoria, 62 p.
- BOURNE D.M., 1972 - The feeding, diet and ecological relations of the three species of fish of economic importance in southern Malawi. M. Sc. thesis, University of Edinburgh.
- BOURNE D.M., 1974 - The feeding of three economically important fish species in Lake Chilwa. Malawi. *Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish.* 3 : 135-146.
- BOWEN S.H., 1976 - Feeding ecology of the cichlid fish *Sarotherodon mossambicus* in lake Sibaya, Kwazulu. Ph. D. Thesis, Rhodes University, Grahamstown, 135 p.
- BRAND D.J., 1954 - 'n Vergelyking van die diëte van *Tilapia sparrmanii* en die blouwang-sonvis, *Lepomis macrochirus*. *Rep. Dep. Nat. Conserv. Un. S. Afr.*, 11 : 55-58.
- BRUTON M.N., 1979 - The food and feeding behaviour of *Clarias gariepinus* (Pisces : Clariidae) in lake Sibaya, South Africa, with emphasis on its role as a predator of cichlids. *Trans. Zool. Soc. Lond.*, 35 : 47-114.
- BRUTON M.N. & BOLTT R.E., 1975 - Aspects of the biology of *Tilapia mossambica* Peters (Pisces : Cichlidae) in a natural fresh Water lake (lake Sibaya, South Africa). *J. Fish. Biol.*, 7(4) : 423-445.
- BURUGA J.H., 1967 - Preliminary studies of predation by *Haplochromis longirostris* Hilgendorf (Pisces : Cichlidae). *E.A.F.F.R.O., ann. rep.*, 1966 : 25-32.
- CADWALLADR D.A., 1965 - Notes of the breeding biology and ecology of *Labeo victorianus* Blgr (Cyprinidae) of l. Victoria. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 72 : 271-298.
- CAREY T.G., 1968 - Feedings habits of some fishes in the Kafue river. *Fish. Res. Bull. Zambia*, 4 : 105-109.
- CHILVERS R.M. & GEE J.M., 1974 - The food of *Bagrus docmac* (Forsk.) (Pisces : Siluriformes) and its relationships with *Haplochromis* Hilgendorf (Pisces : Cichlidae) in lake Victoria, East Africa. *J. Fish. Biol.*, 6 (4) : 483-505.
- CORBET P.S., 1959 - The food on non-cichlid fishes in lake Victoria. *E.A.F.F.R.O., ann. rep.*, 1958 : 21-37.
- CORBET P.S., 1960 - The food on non-cichlid fishes in lake Victoria (continued) *E.A.F.F.R.O., ann. rep.*, 1959 : 33-40.
- CORBET P.S., 1961 - The food of non-cichlid fishes in the lake Victoria basin, with remarks on their evolution and adaptation to lacustrine conditions. *Proc. Zool. Soc. London*, 136, (11) : 1-101.
- COULTER G.W., 1976 - The biology of *Lates* species (Nile perch) in lake Tanganyika, and the status of the pelagic fishery for *Lates* species and *Luciolates stappersii* (Blgr.). *J. Fish. Biol.*, 9 : 235-259.
- COWDRY C.C., 1911 - Fish preying upon mosquito larvae in Uganda. *Bull. Ent. Res.*, 2 : 182.
- CRASS R.S., 1964 - *Freshwater fishes of Natal*. Shuter and shooter, Pietermaritzburg, 167 p.
- CURRY-LINDAHL K., 1956 - On the ecology, feeding behaviour and territoriality of the african lungfish *Protopterus aethiopicus* Heckel. *Ark. Zool.*, 2, 9 (23) : 479-497.
- DAGET J., 1952 - Mémoires sur la biologie des poissons du Niger moyen. I. Biologie et croissance des espèces du genre *Alestes*. *Bull. Inst. Fr. Afr. noire (A. Sci. Nat.)* 14 (1) : 191-225.
- DAGET J., 1954 - *Les poissons du Niger supérieur*. Mém. Inst. Fr. Afr. noire, 36, 391 p.
- DAGET J., 1964 - Note sur les *Lates niloticus* (Poissons Centropomidae) immatures de la région de Mopti. *Bull. Inst. Fr. Afr. noire (A. Sci. Nat.)* 26 (2) : 1320-1339.
- DAGET J., 1967 - Le genre *Ichthyborus* (Poissons, characiformes). *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 1 (1-4) : 139-153.
- DAGET J., ILTIS A., 1965 - Poissons de Côte d'Ivoire (eaux douces et saumâtres). Mém. Inst. Fr. Afr. noire, 74, 385 p.
- DANSOKO F.D., 1975 - Contribution à l'étude de la biologie des *Hydrocynus* dans le delta central du Niger. Thèse C.P.S./E.N.S., Bamako, 105 p.
- D'AUBENTON F., 1955 - Étude de l'appareil branchiospinal et de l'organe suprabranchial d'*Heterotis niloticus* Ehrenberg 1827. *Bull. Inst. Fr. Afr. noire (A. Sci. Nat.)*, 17 (4) : 1179-1201.
- DE BONT A.F., DECEUNINCK V. & DETALLE L., 1950 - Régime alimentaire des *Tilapia melanopleura* et *macrochir* en étangs. Comptes rendus de la conférence piscicole Anglo-Belge, Elisabethville (Congo Belge), 13-18 juin 1949 : 293-302.

- DEJOUX C., LAUZANNE L., LEVEQUE C., 1969 - Evolution qualitative et quantitative de la faune benthique dans la partie est du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 3 (1) : 3-58.
- DU PLESSIS S.S., 1956 - Some adaptations of the genera *Barbus* and *Varicorhinus* to feeding habits. *Publ. Cons. Scient. Afr. S. Sahara*, 25 : 85-87.
- DU PLESSIS S.S. & GROENEWALD A.A. Van J., 1953 - The Kurper of Transvaal. *Fauna and Flora* (Transvaal). 3 : 35-43.
- DURAND J.R., 1978 - Biologie et dynamique des populations d'*Alestes baremoze* (Pisces, characidae) du bassin tchadien. *Trav. Doc. ORSTOM*, 98, 332 p.
- E.A.F.F.R.O., 1955 - Food of fishes - Annual report 1954-1955, p. 23-25.
- EL BOLOCK A.R. & KOURA R., 1960 - Observations on age, growth and feeding habits of *Clarias lazera* Cuv. et Val. in barrage experimental ponds. *Notes Mem. Hydrobiol. Dept. U.A.R.*, 56, 17 p.
- EL BOLOCK A.R. & KOURA R., 1960 - Age, growth and breeding season of *Tilapia zillii* Gervais in Egyptian experimental ponds. *Notes Mem. Hydrobiol. Dep. U.A.R.*, 49 : 1-36.
- ELDER H.Y., 1960 - *Bagrus docmac* investigation. *E.A.F.F.R.O., ann. rep.*, 1959 : 19-20.
- ELDER H.Y., 1962 - Preliminary notes on the relationship between feeding and growth rate in the siluroïd fish *Bagrus docmac* (Forsk.). *E.A.F.F.R.O., ann. rep.*, 1961 : 19-22.
- EL-MAGHRABY A.M., EZZAT A. & SALEH H.H., 1972 - Fat metabolism in *Tilapia zillii* Gerv. 1. Seasonal variation in the general condition and feeding activity of *Tilapia zillii* from lake Mariut. *Bull. Inst. Oceanogr. Fish., Cairo*, 2 (1) : 297-313.
- ENSLIN J.M.N., 1966 - 'n Vergelykende studie van die voedingsgewoontes van sekere varswatervisse in Barberspan, Wes-Transvaal. M. Sc. Thesis, Potchefstroom University for C.H.E., Potchefstroom : 29 p.
- FAGADE S.O., 1971 - The food and feeding habits of *Tilapia* species in the Lagos lagoon. *J. Fish. Biol.*, 3 (2) : 151-156.
- FAGADE S.O. & OLANIYAN C.I.O., 1973 - The food and feeding interrelationships of the fishes in Lagos lagoon. *J. Fish Biol.*, 5 (2) : 205-225.
- FISH G.R., 1954 - Food of *Tilapia* in East-Africa. *Publ. Cons. scient. Afr. S. Sahara*, 6 : 72-76.
- FISH G.R., 1955 - The food of *Tilapia* in East Africa. *Uganda J.*, 19 (1) : 85-89.
- FRYER G., 1959 - The trophic interrelationships and ecology of some littoral communities of Lake Nyasa with special reference to the fishes, and a discussion of the evolution of a group of rock - frequenting Cichlidae. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 132 (2) : 153-281.
- FRYER G., 1965 - Predation and its effects on migration and speciation in african fishes : a comment. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 144 (3) : 301-322.
- FRYER G., GREENWOOD P.H. & TREWAVAS E., 1955 - Scale eating habits of african cichlid fishes. *Nature, Lond.*, 175, 4468 : 1089-1090.
- FRYER G. & ILES T.D., 1972 - *The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa, their biology and evolution*. Oliver and Boyd, Edinburgh, 641 p.
- GAIGHER I.G., 1969 - Aspekte met betrekking tot die ekologie, geografie en taksonomie van varswatervisse in die Limpopo en Incomati rivier-sisteem. Ph. D. Thesis, Rand Afrikaans University, Johannesburg : 261 p.
- GAIGHER I.G., 1970 - Ecology of the tigerfish (*Hydrocynus vittatus*) in the Incomati River system, South Africa. *Zool. Afr.*, 5 (2) : 211-227.
- GAIGHER I.G., 1975 - The ecology of a minnow, *Barbus trevelyani* (Pisces, Cyprinidae) in the Tyume River, Eastern Cape. *Ann. Cape Prov. Mus. (Nat. Hist.)* 11 (1) : 1-19.
- GEE J.M., 1967 - Nile perch investigations. *E.A.F.F.R.O., ann. rep.*, 1966 : 10.
- GEE J.M., 1969 - A comparison of certain aspects of the biology of *Lates niloticus* (Linné) in some East African lakes. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 80 (3-4) : 244-262.
- GILTAY L., 1934 - Contribution à l'étude du genre *Xenopomatichthys* (Kneiriidae). *Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belgique*, 10, 44 : 22 p.
- GÖLDNER H.J., 1964 - Maaginhoudanalise van *Clarias*, *Tilapia* en *Micropterus* soorte. Internal Report, Department of Nature Conservation, T.P.A. Pretoria : 23 p. Typescript.
- GOSSE J.P., 1963 - Le milieu aquatique et l'écologie des poissons dans la région de Yangambi. *Ann. Mus. R. Afr. Centr. (sér. Zool.)*, 116 : 113-271.

- GRAHAM M.W., 1911 - A fish that preys on mosquito larvae in south Nigeria. *Bull. Ent. Res.*, 2 : 137-139.
- GRAHAM M., 1929 - The Victoria Nyanza and its fisheries - A report on the fishing surveys of lake Victoria, (1927-28). Crown Agents Colonies, London, 256 p.
- GREENWOOD P.H., 1954 - Mollusk eating Cichlidae from lake Victoria. *Publ. Cons. Scient. Afr. S. Sahara*, 6 : 125-127.
- GREENWOOD P.H., 1956, 1962 - A revision of the lake Victoria *Haplochromis* species (Pisces, Cichlidae). *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) (Zool.)*. Part. I, 1956, 4,5 : 223-244; Part. II, 1957, 5,4 : 73-99; Part. III, 1959, 5,7 : 163-218; Part. IV, 1959 : 6,4 ; 227-281; Part. V, 1962, 9,4 : 139-215.
- GROENEWALD A.A. Van J., 1956 - The results of a survey of the fish population of the Vaal River during the period April to December, 1956. Internal Report, Department of Nature Conservation, T.P.A., Pretoria : 120 p. Typescript.
- GROENEWALD A.A. Van J., 1960 - Notes on the fish population of Njelele Dam. Internal Report, Department of Nature Conservation, T.P.A., Pretoria. Typescript.
- GROENEWALD A.A. Van J., 1964 - Observations on the food habits of *Clarias gariepinus* Burchell, the south african freshwater barbel (Pisces : Clariidae) in Transvaal. *Hydrobiologia*, 23 (1-2) : 287-291.
- GROENEWALD A.A. Van J., 1964 - The role of *Eutropius depressirostris* Peters (Pisces : Schilbeidae) as a predator in a lowveld impoundment in the Transvaal. *Hydrobiologia*, 23 (1-2) : 267-273.
- HAMBLYN E.L., 1966 - The food and feeding habits on Nile perch. *Lates niloticus* (Linné) - Pisces, Centropomidae. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 74 (1-2) : 1-28.
- HARBOTT B.J., 1975 - The feeding biology of *Sarotherodon niloticus* in lake Turkana (Rudolf). In : papers presented at the symposium on the hydrobiology and fisheries of lake Rudolf. Molo, 25-29 may 1975, Lake Rudolf Fish. Res. Project., Kitale, Kenya : 6 p.
- HASHEM M.T., 1973 - The feeding and fatness of *Labeo niloticus* in the Nezha - Hydrodrome. *Bull. Inst. Oceanogr. Fish., Cairo*, 3 : 83-94.
- HOLDEN M.J., 1970 - The feeding habits of *Alestes baremoze* and *Hydrocynus forskahlii* (Pisces) in lake Albert, East Africa. *J. Zool. Lond.*, 161 : 137-144.
- HOPSON A.J., 1972 - A study of the Nile perch in lake Tchad. *Overseas Res. Publ.*, London, 19, 93 p.
- HOPSON A.J., 1975 - Preliminary observations on the biology of *Lates niloticus* in lake Rudolf. In : papers presented at the symposium on the hydrobiology and fisheries of lake Rudolf. Molo, 25-29 may 1975, Lake Rudolf Fish. Res. Project, Kitale, Kenya : 20 p.
- HOPSON J., 1975 - Preliminary observations on the biology of *Alestes baremoze* (Joannis) in lake Rudolf. In : papers presented at the symposium on the hydrobiology and fisheries of lake Rudolf. Molo, 25-29 may 1975, lake Rudolf Fish. Res. Project, Kitale, Kenya : 25 p.
- HULOT A., 1950 - Le régime alimentaire des poissons du Centre Africain. Intérêt éventuel de ces poissons en vue d'une zootechnie économique au Congo Belge. *Bull. Agric. Congo Belge*, 41 (1) : 145-176.
- HULOT A., 1956 - Contribution à la connaissance de la biologie des poissons du genre *Citharinus* (Citharinidae) de l'Afrique Centrale. *Bull. Agric. Congo Belge*, 47 (4) : 1-11.
- IM B.H., 1977 - Etude de l'alimentation de quelques espèces de *Synodontis* (Poissons, Mocho-cidae) du lac Tchad. Thèse de spécialité, Toulouse, 150 p.
- IMAN A.E., ROUSHDY H.M. & PHILISTEEN A., 1970 - Feeding of cat fish *Clarias lazera* in experimental ponds. *Bull. Inst. Oceanogr. Fish., Cairo*, 1 : 205-222.
- IMEVBORE A.M.A. & BAKARE O., 1970 - The food and feeding habits of non-cichlid fishes of the river Niger in the Kainji reservoir area. *Kainji Lake Stud. Ecol.*, 1 : 49-64.
- ITA E.O., 1971 - Food and feeding relationships of fish in a tropical fish pond. Thesis, University of Ibadan, Nigeria, 137 p.
- JACKSON P.B.N., 1961 - The impact of predation especially by the Tigerfish (*Hydrocyon vittatus* Cast.) on African freshwater fishes. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 136 (4) : 603-622.
- JOHNSON R.P., 1974 - Synopsis of biological data on *Sarotherodon galilaeus*. *F.A.O. Fish. Synop.* Rome, 90, 51 p.

- JUBB R.A., 1961 - The freshwater eels (*Anguilla* spp.) of Southern Africa. An introduction to their identification and biology. *Ann. Cape Prov. Mus. (Nat. Hist.)*, 1 : 15-48.
- JUBB R.A., 1967 - Freshwater fishes of Southern Africa. A.A. Balkema, Cape Town/Amsterdam, 248 p.
- JUBB R.A., 1968 - A new *Chetia* (Pisces : cichlidae) from the Incomati River system, Eastern, Transvaal, South Africa. *Ann. Cape Prov. Mus. (Nat. Hist.)*, 6 (7) : 71-76.
- JUBB R.A. & LE ROUX P.J., 1969 - Revision of the *Chiloglanis* (Pisces : Mochokidae) of Southern Africa and descriptions of two new species. Part. I. : Limpopo, Incomati and Pongolo rivers. *Ann. Cape Prov. Mus.*, 8 (2) : 13-23.
- KAMEL A., NAWAR G. & YOAKIM E.G., 1973 - Notes on the food and feeding habits of the Nile cyprinoid *Labeo niloticus* (Forsk., 1775). *Bull. Zool. Soc. Egypt*, 25 : 115-122.
- KENMUIR D.H.S., 1973 - The ecology of the tiger fish, *Hydrocynus vittatus* Castelnau, in lake Kariba. *Occas. Pap. Natl. Mus. Rhod. B*, 5 (3) : 115-170.
- KENMUIR D.H.S., 1975 - The diet on fingerling tiger fish *Hydrocynus vittatus* Cast. in lake Kariba, Rhodesia. *Arnoldia (Rhod.)*, 7 (9) : 1-8.
- KLEYNHANS C.J., 1979 - Die ekologie van skaars en moontlik bedreigde vissoorte van Transvaal. Internal Report, Department of Nature Conservation, T.P.A., Pretoria. 38 p. Typescript.
- KOLA IKUSEMIJU & OLINYAN C.I.O., 1977 - The food and feeding habits of the cat fishes, *Chrysichthys walkeri* (Günther), *Chrysichthys filamentosus* (Boulenger) and *Chrysichthys nigrodigitatus* (Lacépède) in the Lekki Lagoon, Nigeria. *J. Fish. Biol.* 10 : 105-112.
- KOUASSI N., 1978 - Données écologiques et biologiques sur les populations d'*Alestes baremoze* (Joannis), Poissons Characidae du lac de barrage de Kossou. Thèse de Doctorat, Université d'Abidjan, 278 p.
- KRUGER E.J., 1971 - 'n Ondersoek na die ekologiese voedselstruktuur van sekere visspesies in Loskopdam. D. Sc. Thesis, Potchefstroom University for C.H.E., Potchefstroom, 131 p.
- KRUGER E.J., 1973 - Autumn feeding cycle of the bull-dog fish, *Gnathonemus macrolepidotus* (Pisc., mormyridae). *Zool. Afr.*, 8 (1) : 25-34.
- KRUGER E.J. & MULDER P.F.S., 1973 - Gut length and food habits of fish - a note. *Newsl. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 20 : 1-7.
- LAUZANNE L., 1969 - Etude quantitative de la nutrition des *Alestes baremoze* (Pisc. charac.). *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 3 (2) : 15-27.
- LAUZANNE L., 1970 - La sélection des proies des *Alestes baremoze* (Pisces, charac.) *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 4 (1) : 71-76.
- LAUZANNE L., 1972 - Régimes alimentaires des principales espèces de poissons de l'archipel oriental du lac Tchad. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 18 : 636-646.
- LAUZANNE L., 1973 - Etude qualitative de la nutrition des *Alestes baremoze* (Pisces, characidae). *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 7 (1) : 3-15.
- LAUZANNE L., 1975 - La sélection des proies chez trois poissons malacophages du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.* 9 (1) : 3-7.
- LAUZANNE L., 1975 - Régimes alimentaires d'*Hydrocyon forskalii* (Pisces, Characidae) dans le lac Tchad et ses tributaires. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 9 (2) : 105-121.
- LAUZANNE L., 1976 - Régimes alimentaires et relations trophiques des poissons du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 10 (4) : 267-310.
- LAUZANNE L., 1977 - Aspects qualitatifs et quantitatifs de l'alimentation des poissons du Tchad. Thèse d'Etat. ORSTOM Paris, 284 p.
- LAUZANNE L., 1978 - Etude quantitative de l'alimentation de *Sarotherodon galilaeus* (Pisces, Cichlidae) du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 12 (1) : 71-81.
- LAUZANNE L. & ILTIS A., 1975 - La sélection de la nourriture chez *Tilapia galilaea* (Pisces, Cichlidae) du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 9 (3) : 193-199.
- LAWSON G.W., PETR T., BISWAS E.R.I. & REYNOLDS J.D., 1969 - Hydrobiological work of the Volta bassin research project 1963-1968. *Bull. Inst. Fond. Afr. noire (A. Sci. Nat.)* 31 (3) : 965-1003.
- LEK S. & LEK S., 1977 - Ecologie et biologie de *Micralestes acutidens* (Peters, 1852) (Pisces, Characidae) du bassin du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 11 (4) : 255-268.

- LEK S. & LEK S., 1978 - Régime alimentaire d'*Ichthyoborus besse besse* (Joannis, 1835) (Pisces, Citharinidae) du bassin du lac Tchad. *Cybiurn*, 3^e sér., 3 : 59-75.
- LELEK A. & EL ZARKA S., 1973 - Ecological comparison of the préimpoundments and post impoundments fish faunas of the river Niger and Kainji lake, Nigeria. *Am. Geoph. Union*, 17 : 655-660.
- LE ROUX P.J., 1956 - Feeding habits of the young of four species of *Tilapia*. *South Afric. Journ. Sci.*, 53 (2) : 33-37.
- LEWIS D.S.C., 1974 - The effects of the formation of lake Kainji, Nigeria, upon the indige- nous fish population. *Hydrobiologia*, 45 (2-3) : 281-301.
- LEWIS D.S.C., 1974 - The food and feeding habits of *Hydrocynus forskalii* Cuvier and *Hydrocy- nus brevis* Günther in lake Kainji, Nigeria. *J. Fish. Biol.*, 6 (4) : 349-363.
- LOWE-Mc CONNELL R.H., (ed.), 1966 - *Man-made lakes*. Academic Press, London and New- York, 218 p.
- LOWE Mc CONNELL R.H., 1975 - *Fish communities in tropical freshwaters : their distribu- tion, ecology and evolution*. Longman, London, 337 p.
- Mc DONALD W.W., 1956 - Observations on the biology of Chaoborids and Chironomids in lake Victoria and on feeding habits of «elephant - snout fish» (*Mormyrus kannume* Forsk.) *J. Anim. Ecol.*, 25 : 36-53.
- Mc LEOD A.A.Q.R., 1975 - Some preliminary results in the investigation in the biology of *Lates longispinus*. In : papers presented at the symposium on the hydrobiology and fisheries of lake Rudolf. Molo, 25-29 may 1975, lake Rudolf Fish. Res. Project, Kitale, Kenya : 34 p.
- Mc MAHON J.P., 1960 - Preliminary observations of the control by fish of snails and mosqui- tos in dams. *E.A.F.F.R.O., ann. rep.*, 1959 : 41-46.
- MARLIER G., 1952 - Fish feeding on *Simulium* larvae. *Nature, Lond.*, 170 : 496.
- MARLIER G., 1957 - Le Ndakala, poisson pélagique du lac Tanganyika. *Bull. agric. Congo Belge*, 48 (2) : 409-422.
- MARLIER G., 1959 - Observation sur la biologie littorale du lac Tanganyika. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 59 (1-2) : 164-183.
- MARSHALL B.E. & Van Der HEIDEN J.T., 1977 - The biology of *Alestes imber* Peters (Pis- ces : characidae) in lake Mc Ilwaine, Rhodesia. *Zool. Afr.*, 12 (2) : 329-346.
- MATTHES H., 1960 - Les communautés écologiques des poissons cichlidae au lac Tanganyika. *Folia Scient. Afr. Centr.*, 6 (2-4) : 8-12.
- MATTHES H., 1961 - Feeding habits of some central African freshwater fishes. *Nature, Lond.*, 192 : 78-80.
- MATTHES H., 1961 - A comparative study of the feeding mechanisms of some African Cypri- nidae (Pisces, Cypriniformes). *Bijdr. Dierk.*, 33 : 1-35.
- MATTHES H., 1964 - Les poissons du lac Tumba et de la région d'Ikela, étude systématique, écologique et zoogéographique. *Ann. Mus. R. Afr. Centr.*, (Sci. Zool.), 126 : 201 p.
- MATTHES H., 1968 - Preliminary investigation into the biology of lake Tanganyika clupeidae. *Fish. Res. Bull., Zambia*, 4 : 39-46.
- MATTHES H., 1968 - The food and feeding habits of the Tigerfish, *Hydrocyon vittatus* (Cast., 1861) in lake Kariba. *Beaufortia*, 15, 201 : 143-153.
- MATTHES H., 1973 - Bibliographie des poissons d'eau douce de l'Afrique. F.A.O., Rome, 299 p.
- MEDANI J.I., 1968 - Feeding of *Distichodus niloticus* (L.) and *D. rostratus* (Günth.) in the Jebel-Aulia reservoir (Sudan). *Probl. Ichtyol.*, 8 (3) : 438-443.
- MERONA B. de, 1980 - Ecologie et biologie de *Petrocephalus bovei* (Pisces, Mormyridae) dans les rivières de Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 13 (3-4) : 117-127.
- MINSHULL J.L., 1969 - Introduction to the food web of lake Sibaya, Northern Zululand. *Suppl. Newsl. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 13 : 20-25.
- MOK M., 1974 - Biométrie et biologie des *Schilbe* (Pisces, Siluriformes) du bassin tchadien. Thèse de spécialité, Toulouse, 78 p.
- MOORE W.G., 1941 - Studies on the feeding habits of fishes. *Ecology*, 22 : 91-96.
- MOREAU J., 1971 - Biologie comparée de *Tilapia rendalli* (Boulenger) (Pisces, Cichlidae) au lac Itasy et au lac Mantasoa. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 5 (1) : 3-52.
- MORGAN W.S.G., 1969 - Détermination of the food uptake rates in *Tilapia mossambica*.

- S.A.I.B.P.P.F. Working Group, Annual Report 3 : 41-44. Typescript.
- MORIARTY C.M. & MORIARTY D.J.W., 1973 - Quantitative estimation of the daily ingestion of phytoplankton by *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripinnis* in lake George, Uganda. *J. Zool. Lond.*, 171 : 15-23.
- MORIARTY D.J.W., DARLINGTON J.P.E.C., DUNN I.G., MORIARTY C.M. & TEVLIN M.I., 1973 - Feeding and grazing in lake George, Uganda. *Proc. R. Soc., B*, 184 : 299-319.
- MORTIMER M.A.E., 1959 - Notes on the feeding and breeding habits of two *Serranochromis* species in the Mwekera dam, Northern Rhodesia. *Rep. Jt. Fish. Org. Nth. Rhod.*, 8 : 55-57.
- MULDER P.F.S., 1973 - Aspects of the ecology of *Barbus kimberleyensis* and *Barbus holubi* in the Vaal River. *Zool. Afr.* 8 (1) : 1-14.
- MUNRO J.L., 1967 - The food of a community of East African fresh water fishes. *J. Zool., Lond.*, 151 (3) : 389-415.
- MVOGO L. & BARD J., 1964 - Seconde note d'information sur l'*Astatoreochromis alluaudi*, poisson malacophage utilisable dans la prophylaxie de la bilharziose. Yaoundé : 2 p., mimeo.
- NAGUIB M., 1954 - Some notes on the nature of the ingested food of *Tilapia nilotica*. *Bull. Zool. Soc. Egypt.*, 12 : 23-27.
- NHLAPO S.W., 1976 - The food habits and functional morphology of alimentary tract of *Sandelia bairdii* (Castelnau, 1861) (Pisces, Anabantidae). B. Sc. (Hons.) project report, University of Fort Hare, Alice : 30 p. Typescript.
- NTLOKO M.M., 1973 - On some aspects of the ecology of *Labeo umbratus* (A. Smith) (Teleostei) in the Tyumi River, Ciskei, South Africa. M. Sc. thesis, University of Fort Hare, Alice, 49 p.
- OBENG L.E. (ed.), 1969 - *Man-made lakes : the Accra symposium*. Ghana Universities Press, Accra; 398 p.
- OKEDI J., 1965 - The biology and habits of the mormyrid fishes : *Gnathonemus longibarbis* Hilgand, *Gnathonemus victoriae*, Worthington, *Marcusenius grahami* Norman, *Marcusenius nigricans* Boulenger, *Petrocephalus castostoma* (Günther). *E.A.F.F.R.O. ann. rep.* 1964, append. F : 58-66.
- OKEDI J., 1971 - The food and feeding habits of the small mormyrid fishes of lake Victoria, East Africa (Pisces : Mormyridae). *Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish.*, 1 (1) : 1-12.
- OLATUNDE A.A., 1978 - The food and feeding habits of *Eutropius niloticus* (Ruppel), family Schilbeidae (Osteichthyes : Siluriformes) in lake Kainji, Nigeria. *Hydrobiologia*, 57 (3) : 197-207.
- OLATUNDE A.A., 1979 - The food and feeding habits of *Physalia pellucida* and *Schilbe mystus* with notes on the diet of *S. uranoscopus* and *Siluranodon auritus*, family Schilbeidae (Osteichthyes : Siluriformes) in lake Kainji, Nigeria. *Freshwat. Biol.*, 9 (3) : 183-190.
- OTOBO F.O., 1977 - The biology of clupeid fishes in lake Kainji, Nigeria. Ph. D. thesis, Univ. of Ife, Ile-Ife, Nigeria, 272 p.
- PAUGY D., 1978 - Ecologie et biologie des *Alestes baremoze* (Pisces, Characidae) des rivières de Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 12 (3-4) : 245-275.
- PAUGY D., 1980 - Ecologie et biologie des *Alestes nurse* (Pisces, Characidae) des rivières de Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 13 (3-4) : 143-159.
- PAUGY D., 1980 - Ecologie et biologie des *Alestes imberi* (Pisces, Characidae) des rivières de Côte d'Ivoire. Comparaison méristique avec *A. nigricauda*. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 13 (3-4) : 129-141.
- PEKKOLA W., 1919 - Notes on the habits, breeding and food of some White Nile fish. *Sudan Notes and Records*, Khartoum, 2 (2) : 112-121.
- PETR T., 1967 - Food preferences of the commercial fishes of the Volta lake. Univ. of Ghana, Volta basin Research Project, Technical Report X 22, 8 p. multigr.
- PETR T., 1968 - Distribution, abundance and food of commercial fish in the Black Volta and the Volta man-made lake in Ghana, during its first period of filling (1964-1966) I. Mormyridae. *Hydrobiologia*, 32 (3-4) : 417-448.
- PETR T., 1974 - Distribution, abundance and food of commercial fish in the Black Volta and the Volta man-made lake in Ghana, during the filling period (1964-1968) II. Characidae. *Hydrobiologia*, 45 (2-3) : 303-337.
- PHAM A., 1976 - Notes préliminaires sur le régime alimentaire des alevins de *Clarias lazera*

- Val. 1840 (Poisson Téléostéen : Clariidae). *Notes et Documents sur la pêche et la Pisciculture. C.T.F.T., nouv. sér.*, 13 : 1-9.
- PIENAAR U. de V., 1978 - The freshwater fishes of the Kruger National Park. National Parks Board of S.A., Pretoria, 91 p.
- PLANQUETTE P. & LEMASSON J., 1975 - Le peuplement de poissons du Bandama Blanc en pays Baoulé. *Ann. Univ. Abidjan, série E*, 8 (1) : 77-121.
- POLL M. & DAMAS H., 1939 - Exploration du parc national Albert. Mission Damas, 1935-1936. Fasc. 6. Poissons. Inst. des parcs nationaux du Congo Belge. Bruxelles, 73 p.
- POTGIETER F.J., 1974 - 'n Ekologiese studie van die rooiborskurper *Tilapia melanopleura*. Dumeril (1859) (Pisces : Cichlidae) in Transvaal met spesiale verwysing na geassosieerde varswater vissoorte. M. Sc. Thesis, Rand Afrikaans University, Johannesburg, 150 p.
- RAFAIL S.Z., AL KHOLY A.A. & MAHDI M.A., 1973 - Biological studies on Sudanese inland fishes. 3. *Hydrocyon forskalii* Cuvier. *Bull. Inst. Oceangr. Fish., Cairo*, 3 : 275-293.
- REYNOLDS J.D., 1969 - The biology of the clupeids in the new Volta Lake. In : *Man-made lakes, the Accra symposium* Accra Universities Press. (ed. L.E. Obeng). p. 195-203.
- REYNOLDS J.D., 1970 - Biology of the small pelagic fishes, in the new Volta lake in Ghana Part I : the lake and the fish, feeding habits. *Hydrobiologia*, 35 (3-4) : 568-602.
- REYNOLDS J.D., 1973 - Biology and fisheries potential of four species of *Alestes* (Pisces characinidae) in the new Volta Lake, Ghana. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 87 (2) : 297-310.
- RIBBINK A.J., 1971 - The behaviour of *Hemihaplochromis philander*, a south african cichlid fish. *Zool Afr.*, 6 : 263-288.
- RICARDO C.K., 1939 - *Report on the fish and fisheries of lake Rukwa in Tanganyika territory and the Bangwulu region in Northern Rhodesia*. London, Crown Agents, 78 p.
- RISBEC J. & MALLAMAIRE A., 1949 - Les animaux prédateurs et les insectes parasites des riz cultivés en Afrique occidentale. *Agron. trop.* 4 (1-2) : 70-76.
- ROBINSON A.H. & ROBINSON P.K., 1969 - A comparative study of the food habits of *Micrallestes acutidens* and *Alestes dageti* (Pisces, characidae) from the northern basin of Lake Chad. *Bull. Inst. Fond. Afr. noire (A. Sci. Nat.)*, 31 (3) : 951-964.
- RUWET J.C., 1963 - *Tilapia melanopleura* (Dum.) (Poissons Cichlides) et la lutte contre la végétation semi-aquatique au lac-barrage de la Lufira (Haut-Katanga). *Bull. Soc. r. Sci. Liège*, 32 (7-8) : 516-528.
- RZOSKA J. (ed.), 1976 - *The Nile. Biology of an ancient river*. Monogr. Biol., 29. Dr W. Junk, The Hague, 417 p.
- SANDON H. & AL TAYIB A., 1953 - The food of some common Nile fish. *Sudan Notes and Records*, 34 : 205-229.
- SCHOONBEE H.J., 1969 - Notes on the food habits of fish in lake Barberspan, Western Transvaal, South Africa. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 17 (2) : 689-701.
- SIEGFRIED W.R., 1963 - Observations on the reproduction and feeding of the Cape Kurper *Sandelia capensis* (C. and V.) in de Hoop lake, Bredasdorp. Department of Nature Conservation, C.P.A., investigational Report 3 : 1-12.
- SPATARU P., 1976 - The feeding habits of *Tilapia galilea* (Artemi) in lake Kinneret (Israel). *Aquaculture*, 9 (1) : 47-59.
- SPATARU P. & ZORN M., 1976 - Some aspects of natural feed and feeding of *Tilapia galilea* (Artemi) and *Tilapia aurea* Steindachner in lake Kinneret. *Bamidgeh*, 28 (1-2) : 12-17.
- TAIT C.C., 1967 - Observations on predation by the white pelican, *Pelicanus onocrotalus*, and by silurid fish of the genus *Clarias*, and a note on cormorant predation. *Fish. Res. Bull. Zambia*, 3 : 31-33.
- THEREZIEN Y., 1960 - Note sur le plancton présent dans le lac Ihosy situé au nord de Mahanoro et étude de quelques contenus stomacaux de certaines espèces de poissons fréquentant le lac. *Publ. Cons. Scienti. Afr. S. Sahara*, 63 : 82-85.
- THOMAS J.D., 1966 - On the biology of the catfish *Clarias senegalensis*, in a man-made lake in the Ghanaian savanna with particular reference to its feeding habits. *J. Zool.*, 148 (4) : 476-514.
- TOBOR J.G., 1972 - The food and feeding habits of some lake Chad commercial fishes. *Bull. Inst. Fond. Afr. noire (A. Sci. Nat.)*, 34 (1) : 179-211.

- VAN DER LINGEN M.I., 1959 - Some observations on the growth of *Tilapia mossambica* under different population densities and on different levels of feeding at the fisheries Research Centre. In : Proceedings of the first fisheries day in Southern Rhodesia, Salisbury, S. Rhodesia Govt. Printer : 63-68.
- VAN DER WAAL B.C.W., 1972 - 'n Ondersoek na aspekte van die ekologie, teelt en produksie van *Clarias gariepinus* (Burchell) 1822. M. Sc. Thesis, Rand Afrikaans University, Johannesburg, 119 p.
- VAN DER WAAL B.C.W., 1976 - 'n Visekologiese studie van die Liambezimeer in die Oos-Capri, met verwysing na visontginning deur die bantoebevolking. Ph. D. Thesis, Rand Afrikaans University, Johannesburg, 196 p.
- VAN RENSBURG K.J., 1966 - Die vis van die Olifantsrivier (Weskus) met spesiale verwysing na die geelvis (*Barbus capensis*) en saaguin (*Barbus serra*), Department of Nature Conservation, C.P.A., Investigational Report. 10 : 1-14.
- VERBEKE J., 1957 - Le régime alimentaire des poissons du lac Kivu (Congo Belge et Ruanda) et l'exploitation des ressources naturelles du lac. Exploration hydrobiologique des lacs Kivu, Edouard et Albert (1952-1954), 3 (2) : 3-24.
- VERBEKE J., 1959 - Le régime alimentaire des poissons des lacs Edouard et Albert (Congo Belge). Exploration hydrobiologique des lacs Kivu, Edouard et Albert (1952-1954), 3 (3) : 1-66.
- VIDY G., 1976 - Etude du régime alimentaire de quelques poissons insectivores dans les rivières de Côte d'Ivoire. Rapport ORSTOM, Bouaké, 29 p. multigr.
- WAGER V.A. & ROWE-ROWE D.T., 1973 - The effects of *Tilapia rendalli* and *T. mossambica* on aquatic macrophytes and fauna in five ponds. *S. Afr. J. Sci.* 68 (10) : 257-260.
- WELCOMME R.L., 1965 - Notes on the *Haplochromis* of Bugungu lagoon, lake Victoria. *E.A.F.F.R.O., Ann. Rep.*, 1964 : 32-42.
- WELCOMME R.L., 1967 - Preliminary studies on the food of *Tilapia esculenta* graham. *E.A.F.F.R.O., Ann. Rep.*, 1966 : 16-22.
- WELCOMME R.L., 1979 - *Fisheries ecology of flood plain rivers*. Longman, London and New York, 317 p.
- WHITEHEAD P.J.P., 1959 - Feeding mechanism of *Tilapia nigra*. *Nature, Lond.*, 184, 4697 : 1509-1510.
- WHITEHEAD V.J.L., 1969 - Investigations into the food habits of some juvenile fish in the Volta lake during the period October 1967 to March 1969, with some notes on distribution and abundance. Volta basin research project Univ. of Ghana, technical report X 30, 31 p. multigr.
- WHITEFIELD A.K. & BLABER S.J.M., 1978 - Food and feeding ecology of piscivorous fishes at lake St Lucia, Zululand. *J. Fish. Biol.*, 13 (6) : 675-691.
- WHYTE S.A., 1975 - Distribution, trophic relationships and breeding habits of the fish populations in a tropical lake basin (lake Bosuntwi-Ghana). *J. Zool. Lond.*, 177 : 25-26.
- WORTHINGTON E.B., 1929 - *Report on the fishing survey of lakes Albert and Kyoga (March to July 1928)*. Crown Agents, London, 136 p.
- WORTHINGTON E.B., 1932 - Scientific results of the Cambridge expedition of the East African lakes (1930-1931). 2 - Fishes other than Cichlidae. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 38, 258 : 121-134.
- WORTHINGTON E.B., 1932 - *A report on the fisheries of Uganda investigated by the Cambridge expedition to the East African lakes (1930-1931)*. Crown Agents, London, 88 p.
- WORTHINGTON E.B. & RICARDO C.K., 1937 - The fish of lake Tanganyika other than Cichlidae. *Proc. Zool. Soc. London*, 4 : 1061-1112.
- ZURAN M. & SPATARU P., 1976 - Some aspects of natural food and feeding habits of *T. galilaea* (Art.) and *T. aurea* (Stein.) in lake Kinneret. *Fish. Fishbreed. Isr.*, 11 (2) : 38-45.

Chapitre 11

DETRITIVORY AND HERBIVORY

DETRITIVORES ET HERBIVORES

S.H. Bowen

1 - FISHES AS PRIMARY CONSUMERS IN AFRICAN FRESHWATERS

The majority of African freshwater fishes depend on invertebrates as their link to the photosynthetic food base : fishes that feed directly on living plant matter or detritus are relatively few. Most of these primary consumers are contained in only six genera : *Labeo*, *Tilapia*, *Oreochromis*, *Sarotherodon*, *Citharinus* and *Distichodus*. Several of the Rift Valley lakes contain haplochromis-derived primary consumers that are either endemic or of limited distribution, but again these represent a small fraction of the total species present. I estimate that of 2,500 freshwater fishes in Africa, only 160 (less than 7%) feed characteristically as primary consumers.

Despite the small number of primary consumer species, their very broad distribution makes them disproportionately well represented in individual aquatic ecosystems. In Lake Barombi Mbo, primary consumers represent 30% of the fish species (4 of 14) (Trewavas, Green & Corbet 1972), in Lake George 30% (3 of 9) (Burgis *et al.*, 1973), in Lake Chad 30% (6 of 21) (Lauzanne, 1981), in Lake Tanganyika about 20% (22 of 106 studied) (Fryer & Iles, 1972) and in Lake Sibaya 16% (3 of 18) (Bruton, 1979). Furthermore, these primary consumer species commonly comprise a disproportionately great share of the ichthyomass. In Lake George, the three primary consumers comprise 60% of the ichthyomass (Burgis *et al.*, 1973). In floodplain pools of the Sokota River, Nigeria, primary consumers comprise 74% of the ichthyomass (Holden, cited in Lowe-McConnell, 1975). Even in the River Niger where primary consumers were only 6% of species captured in rivers they comprised 19% of the ichthyomass (Holden, cited in Lowe-McConnell, 1975). Thus, the few primary consumers in the African fish fauna are widely distributed and generally develop large populations which are conspicuous components of ecosystem trophic structures.

These observations raise two fundamental questions : Why are there so few primary consumer species?, and Why are primary consumer populations so successful in developing large numbers of individuals? Implicit in these questions is a hypothesis that the relationship between the consumer and its food resource plays the central role. In this chapter I will briefly review studies of the food and feeding of herbivorous and detritivorous African freshwater fishes and discuss the progress that has been made toward answering these two questions.

2 - RELATIONSHIPS BETWEEN PRIMARY CONSUMER FISHES AND THEIR FOOD RESOURCES

2.1 - Ecological fitness of primary consumers.

Ecologists usually interpret ecological relationships as having been favored by natural selection because they increase an organism's fitness - its contribution to the gene pool of the next gene-

ration. Since fitness is difficult to measure directly, a variable that is proportional to fitness is often measured instead. In fishes, reproductive output is directly proportional to size, and thus growth is a useful estimator of fitness (Werner and Hall, 1976). Studies of the food and feeding of fishes usually attempt to assess observed feeding behavior in terms of its significance for growth.

Relationships between feeding behavior and growth are likely to be very different when primary and higher level consumers are compared. Animal prey are often in short supply and require considerable consumer investment in search and pursuit. The principal trophic challenge before higher level consumers is obtaining an adequate *quantity* of food at minimal cost in time or energy. In contrast, the food of primary consumers is generally present far in excess of their ability to consume it, but food *quality* is highly variable. Higher plants often contain large quantities of indigestible fiber. Higher plants, bacteria and most algae have cell walls that present obstacles of various types to digestion. Most primary food resources are variable with regard to protein content, a major nutritional variable (Bowen, 1979, 1980b). As a result, we would expect natural selection to have favored adaptations in utilization of primary food resources that increase food quality for the consumer.

2.2 - Adaptations that increase food quality

2.2.1 - Adaptations in diet selection. Selective feeding has been observed in several studies and in some cases the benefit in increased food quality is clear. *Tilapia rendalli* feeding on inundated *Panicum repens* in Lake Kariba selectively ingests leaf and other parts that are low in indigestible fiber relative to the whole plant (Caulton, 1977). *Oreochromis mossambicus* feeding on benthic detrital aggregate in Lake Sibaya (S. Africa) and on periphytic detrital aggregate in Lago de Valencia (Venezuela) selectively ingests food with the highest protein (amino acid) content available (Bowen, 1976b, 1979, 1980b). In Lago de Valencia, high values for percent organic matter were correlated with high protein values, but in Lake Sibaya the fish selected high protein - moderate organic food in preference to moderate protein - high organic food. *Citharinus citharinus* in backwaters and tributaries of the River Niger feeds selectively on benthic detritus rich in both nitrogen (implying protein) and organic matter (Bakare, 1970). The fact that juveniles were considerably more selective than adults may be attributable to the greater requirements of juveniles for protein to support growth (Bowen 1979). Other observations on selective feeding are of unknown significance. For example, *Sarotherodon galilaeus* in Lake Chad selects filamentous bluegreen algae and rejects diatoms as it feeds on benthic deposits (Lauzanne, 1975). This selection would not be expected to increase digestibility of the diet (Moriarty, 1973) and thus may be an artifact associated with selection for some other dietary variable.

2.2.2 - Adaptations in digestion and assimilation. To my knowledge, digestion of plant matter or detritus by African freshwater fishes has been studied only for *Tilapia*, *Oreochromis* and *Haplochromis* species. These are all cichlids, and have an essentially uniform set of morphological and physiological adaptations which they apply in digestion of a wide variety of primary food resources. All have dorsal and ventral pharyngeal plates which bear teeth used to prepare the food for gastric digestion. The teeth are numerous and fine in species that feed on phytoplankton (e.g. *Oreochromis niloticus*, *Haplochromis nigripinnis*) and those that feed on fine particulate detritus (e.g. *O. mossambicus*, *O. leucostictus*). For these fishes the pharyngeal teeth may serve to break up aggregates and thus increase the surface available for enzymic digestion. In species that feed on higher plants (e.g. *Tilapia rendalli*, *T. zillii*), the pharyngeal teeth are relatively few and robust. These teeth titurate the food, and this step is apparently essential for efficient intestinal digestion (Caulton, 1976).

A second step in digestion by cichlids involves treatment with gastric acid, frequently at pH values below 2.0 and sometimes as low as pH 1.2. This condition has been shown to lyse blue-green cells (Moriarty, 1973), diatoms (Bowen, 1976b) and bacteria (Bowen, 1976a), to aid in the digestion of macrophytes (Caulton, 1976) and in one case to decompose large quantities of inorganic matter ingested by a detritus feeder in an alkaline lake (Bowen, 1980a).

Gastric processing exposes vulnerable substrates to intestinal enzymic digestion. The intestine in fishes that feed on plants or detritus is generally longer than that in fishes that feed at higher trophic levels (see Fryer & Iles, 1972, Fig. 44). This suggests that one or more essential components of the diet are slow to be digested and both a long residence and extensive exposure to absorptive surfaces are required. In Lago de Valencia, *O. mossambicus* rapidly digests diatoms and the bulk of the organic detritus in its diet while the food is still in the anterior intestine, but large quantities of detrital amino acids that are essential for the animal's nutrition are digested slowly as the food passes the full length of the intestine (Bowen, 1980a, 1980b). Similar processes doubtless occur in other primary consumer species.

The digestive process is complete when the food has been reduced to low molecular weight compounds that can be assimilated through the gut wall. Assimilation efficiency (amount assimilated expressed as a percentage of amount ingested) is a useful measure of the extent to which a consumer can digest and assimilate its diet. Higher level consumers often assimilate about 85 % of what they ingest. By comparison, values for primary consumers are considerably lower. *Oreochromis niloticus* and *Haplochromis nigripinnis* feeding on phytoplankton, largely *Microcystis* sp., in Lake George assimilate 43 % and 66 % of ingested carbon, respectively (Moriarty and Moriarty, 1973). *O. mossambicus* assimilates about 60 % of a diet of periphytic detrital aggregate (Bowen, 1980a). The macrophyte grazers *T. rendalli* and *T. zilli* assimilate 55 % (Caulton, 1976) and 30 % (Buddington 1979) of their diets, respectively. From these observations it is clear that even though these fishes feed selectively and possess special adaptations for digestion of their diets, the diets they consume are far less digestible than diets utilized by secondary consumers.

3 - WHY ARE THERE SO FEW PRIMARY CONSUMERS AMONG THE AFRICAN FRESHWATER FISHES, AND WHY ARE THEY SO SUCCESSFUL ?

The question of how many species can be supported along a resource gradient has been examined in considerable detail in recent years (see reviews in May, 1981). Virtually all this work considers species numbers to be limited by competition for a limiting resource, usually food, and thus species are expected to be evenly spaced along the resource gradient. The broader the resource spectrum, the greater the number of species that can be supported. For insectivorous birds and lizards, resource gradients such as prey size and perch height are relatively obvious and have provided striking support for a general theory. Regrettably, resource gradients that define relationships among primary consumers are more obscure. Identification of resource gradients is complicated by variation in food quality. For example, we might expect that benthic detrital aggregate could be utilized by several fish species, each well adapted to feed at a different depth (depth as the resource gradient). However, the limited amount of information available suggests that only shallow water detrital aggregate has enough protein to support growth (Bowen, 1976b, 1979). Because we lack an understanding of the resources important to fish that feed on plants or detritus, future attempts to answer this question should perhaps begin with a test of the hypothesis that «Since there are few primary consumers, then the resource spectrum available to them must be narrow.»

The second question, why are these primary consumers so successful?, is similarly difficult to answer. On first examination it may appear that the direct connection of these fishes to the base of the food web would make them 5-10 times more efficient than secondary consumers in conversion of photosynthetically fixed energy to fish biomass. (This is based on a 10-20 % efficiency of energy or material transfer from one trophic level to the next.) However, invertebrate intermediates on which secondary consumer fishes rely appear to be able to utilize many detrital resources that are unsuitable for fishes. Consequently, there is no *a priori* reason why the primary food → primary consumer fish chain should support more ichthyomass than the primary food → invertebrate → secondary consumer fish chain. Again we lack an understanding of the variables that define the food base available to primary consumer fishes, and again we must convert the question into a hypothesis - large populations are supported by an abundant food resource - for further study.

4 - DIRECTION FOR FUTURE RESEARCH

In addition to the innate interest this problem holds for the student of aquatic ecosystems, further study of African freshwater primary consumer fishes is warranted on applied grounds due to their importance in aquaculture and in African fisheries. These fishes produce nearly half of the yield from African freshwaters (Fryer & Iles, 1972, Table 17). In aquaculture, supplementary feeding is potentially much more cost effective with primary consumers since they can utilize vegetable, bacterial and detrital proteins apparently not available to other fishes.

Perhaps the pivotal question on which further progress in this area depends is - What portion of the primary food spectrum is actually available to support primary consumers? This is not to suggest that food limits production in all cases : predation doubtless also plays a role. Nonetheless, in both natural and managed systems, a fish's requirements for specific types of foods that it can identify, gather, digest and assimilate to provide an adequate nutritional balance will determine much of its behavior and greatly influence production. Thus, further study of food selection and its significance for growth in relation to the spectrum of available food resources is likely to yield both interesting and valuable results.

RESUME

Parmi les quelques 2500 poissons d'eau douce africains, 160 seulement se nourrissent de plantes et de détritus. La plupart appartiennent à 5 genres : *Labeo*, *Tilapia*, *Sarotherodon*, *Citharinus* et *Distichodus*. Bien que peu nombreuses, ces espèces ont une vaste répartition et constituent une part proportionnellement importante de la biomasse de beaucoup de peuplements ichthyologiques. Ce chapitre fait le point des connaissances permettant d'expliquer pourquoi si peu de poissons se nourrissent de plantes et de détritus et pourquoi ceux qui le font ont une telle réussite.

Cette source de nourriture primaire est de qualité très variable et souvent mauvaise, ce qui constitue un des principaux obstacles à l'installation des consommateurs primaires. On a observé que les *Tilapia*, *Sarotherodon* et *Citharinus* se nourrissent de manière sélective, afin, pense-t-on, de tirer le meilleur profit des ressources disponibles. Il existe chez *Tilapia*, *Sarotherodon* et *Haplochromis*, des adaptations spéciales au niveau de la digestion gastrique et intestinale qui paraissent augmenter très sensiblement la valeur nutritive de ces sources de nourritures primaires.

Malgré la très grande abondance des plantes et des détritus dans la plupart des milieux, il est possible qu'une petite fraction seulement de ce matériel soit réellement utile en tant que nourriture pour les poissons. Dans l'avenir, il faudrait tenir compte de la variété des ressources disponibles et de leur valeur nutritive, afin de mieux comprendre l'origine et les limitations en ce qui concerne la production des poissons consommateurs primaires. Du fait que ces espèces ont un grand intérêt dans les pêches et en aquaculture, une meilleure connaissance du rôle des ressources alimentaires sur leur productivité aurait alors un grand intérêt économique.

REFERENCES

- BAKARE O., 1970 - Bottom deposits as food of inland freshwater fish. In (Ed.) VISSER S.A., *Kainji Lake Studies* pp. 65-85. University Press, Ibadan, Nigeria.
- BOWEN S. H., 1976a - Mechanism for digestion of detrital bacteria by the cichlid fish *Sarotherodon mossambicus* (Peters). *Nature, Lond.*, 260 : 137-138.
- BOWEN S. H., 1976b - Feeding ecology of the cichlid fish *Sarotherodon mossambicus* in Lake Sibaya. KwaZulu. Ph.D. dissertation, Rhodes University, Grahamstown, 135 p.
- BOWEN S. H., 1979 - A nutritional constraint in detritivory by fishes : the stunted population of *Sarotherodon mossambicus* in Lake Sibaya, South Africa. *Ecological Monographs*, 49(1) : 17-31.
- BOWEN S. H., 1980a - Digestion and assimilation of periphytic detrital aggregate by *Tilapia mossambica*, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 110 : 239-245.
- BOWEN S. H., 1980b - Detrital non-protein amino acids are the key to rapid growth of tilapia (pisces) in Lake Valencia, Venezuela. *Science*, 207 : 1216-1218.
- BOYD C. E. & GOODYEAR, C.P., 1971 - Nutritive quality of food in ecological systems. *Arch. Hydrobiol.*, 69 (2) : 265-270.
- BRUTON M. N., 1979 - The fishes of Lake Sibaya. pp. 172-245. In Allanson B.R., (Ed.). *Lake Sibaya. Monographiae Biologicae*, 36. Junk, The Hague.
- BUDDINGTON R. K., 1979 - Digestion of an aquatic macrophyte by *Tilapia zillii*. *J. Fish Biol.*, 15 (3) : 449-456.
- BURGIS M. J., DARLINGTON J.P.E.C., DUNN I.G., GANF G.G., GWAHABA J.G., MCGOWAN L.M., 1973 - The biomass and distribution of organisms in L. George, Uganda. *Proc. R. Soc., Lond., B.*, 184 : 271-298.
- CAULTON M. S., 1977 - A quantitative assessment of the daily ingestion of *Panicum repens* L. by *Tilapia rendalli* Boulenger (Cichlidae) in Lake Kariba. *Trans. Rhod. Sci. Assoc.*, 58 (6) : 38-42.
- FRYER G. & Iles T.D., 1972 - *The cichlid fishes of the great lakes of Africa*. Edinburgh, Oliver and Boyd, 641p.
- LAUZANNE L., 1983 - Trophic relations of fishes in Lake Chad. pp. 489-518. In CARMOUZE J.P., DURAND J.R. & LEVEQUE C. (Eds). *Lake Chad. Monographiae Biologicae*, 53. Junk, The Hague.
- LAUZANNE L. & ILLIS A., 1975. La sélection de la nourriture chez *Tilapia galilaea* (Pisces, Cichlidae) du Lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 9 : 193-199.
- LOWE-McCONNELL, 1975 - *Fish communities in tropical freshwaters*. Longman, London.
- MAY R. M., 1981 - *Theoretical ecology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- MORIARTY D. J. W., 1973 - The physiology of digestion of bluegreen algae in the cichlid fish, *Tilapia nilotica*. *J. Zool.*, 171 (1) : 25-39.
- MORIARTY D. J. W. & MORIARTY C.M., 1973 - The assimilation of carbon from phytoplankton by two herbivorous fishes : *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripinnis*. *J. Zool.*, 171 (1) 41-55.
- TREWAVAS E., GREEN J., CORBET S.A., 1972 - Ecological studies on crater lakes in West Cameroon : fishes of Barombi Mbo. *J. Zool.*, 167 : 41-95.
- WERNER E.E. & HALL D.J., 1976 - Niche shifts in sunfishes : experimental evidence and significance. *Science N.Y.*, 4225 : 404-406.

PEUPLEMENTS ICHTYOLOGIQUES

FISH COMMUNITIES

Chapitre 12

FISH COMMUNITIES OF RIVERS

PEUPLEMENTS ICHTYOLOGIQUES DES RIVIERES

R.L. Welcomme
B. de Merona

Rivers are a most important feature of African hydrology whose combined lengths amount to some 13 million kilometres distributed mainly among many small lower order streams. The fish communities of the river systems are rich and diverse forming an important resource which serves as a basis for fisheries and for human food. Unfortunately, fish in rivers remain relatively poorly studied as compared with equivalent populations in lakes and reservoirs. Any understanding of the ecology of riverine fish must therefore depend much on extrapolations between systems which permit an overall view to emerge.

Because of the structure of this compendium, many of the concepts presented in this chapter have already been discussed exhaustively in preceding chapters dealing with individual aspects of fisheries biology. Here, however, they are assembled in less detail, but with an emphasis on their adaptive significance to attempt to give a coherent picture of how they function together to enable fish and their communities to thrive in what at first sight appears a changeable and somewhat hostile set of environments.

1 — CHARACTERISTICS OF RIVER SYSTEMS

The behaviour and general biology of the species of fish inhabiting rivers are strongly adapted to the particular environmental characteristics of the river systems. It is, therefore, essential to preface any consideration of African river fish with some remarks on the nature of the rivers of the continent.

1.1 — Types of rivers. Several attempts have been made at classifying rivers which are based largely on the form and vegetation of the terrain through which the river flows. The first major distinction is between those rivers in which the volume of water passing through the river varies little with season (pooled rivers) and flood rivers which have pronounced seasonal variations in volume, giving a clear-cut flood regime having one or two flood peaks annually. This latter category of rivers has been separated by Jackson (1961) into reservoir and sandbank types. Flow in reservoir rivers is stabilized by some feature, such as lakes or swamps upstream and in sandbank rivers the flood, which is not stabilized, reaches an abrupt peak and diminishes rapidly often to a point where the river bed is left dry. The second fundamental distinction is that between forest rivers and savanna rivers. The rivers of the equatorial rain forests have the following characteristics which influence the nature and behaviour of their fish communities. Their floodplains tend to be restricted in area and sometimes internalized over the numerous islands

which form between the braided channels. They are also heavily forested. Their flow regimes are usually relatively stable, of the reservoir type. The peaks of such floods as do occur are usually evened out by the long retention time of water in the flooded forests or because the water arrives at different times of the year from their various tributaries, or because there are two rainy seasons centred around the equinoxes, there tend to be two floods per year. The river water is frequently impoverished black water with low pH, low conductivity, negligible silt load and stained brown with humic acids. As a consequence of this and the heavy shading of the floodplain and river channels, primary production in such rivers is usually low and the main food source is allochthonous vegetable and animal matter falling into the water from the surrounding vegetation. Savanna rivers, on the other hand, have pronounced flood regimes, enriched less acid waters, high silt loads and are more open to insolation. Their floodplains are broad, open and colonized by grasses. Because of this they have a higher throughput of nutrients and a higher primary productivity which serves as the basis for numerous allochthonous food sources. Fig. 1, which shows the main river systems in Africa, together with the major floodplains and swamps also indicates the limits of the equatorial rain forests. From the map it is clear that many river basins may contain both forest and savanna rivers.

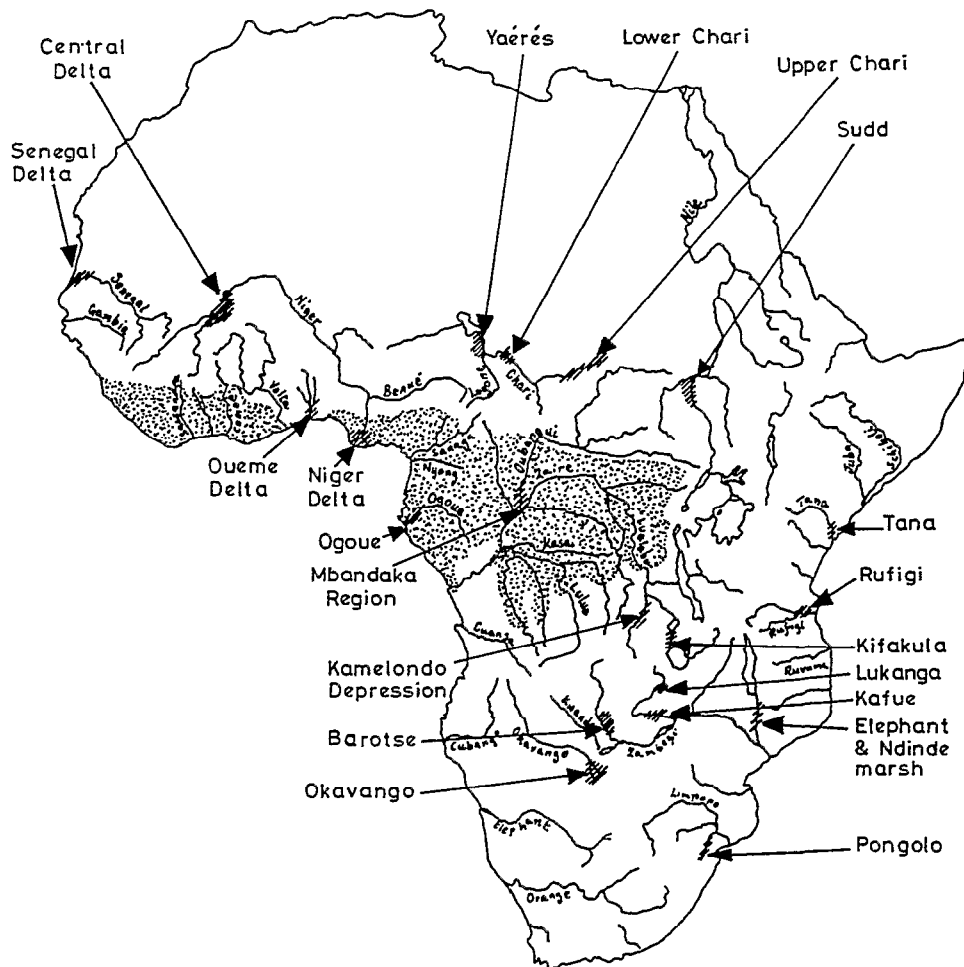


Fig.1 : Map of principal rivers of Africa with major floodplains (hatched). The equatorial forest is stippled.

1.2 — Zonation of rivers. Recently, the view has emerged that the physical variables within a river system represent a constant gradient from source to mouth (Vannote et al., 1980). This concept is useful as a framework within which to consider nutrient and energy flows along the stream channel, but only contributes in a general way to any explanation of the nature and distribution of the fish fauna. This view is also coupled to the conventional idea of a river basin as having a concave longitudinal profile with steep reaches near the source and shallower slopes near the mouth. Such rivers proceed in a more or less orderly fashion from small, narrow and torrential low order headwater streams (rhithron), to broad, meandering and placid zones (potamon) near the mouth. In Africa such types of river are relatively rare and are probably more or less limited to southern Africa and to certain mountainous uplands such as the Fouta Djallon of Guinea or the Kenya Highlands. Furthermore, a true rhithron, as originally defined by Illies and Botosaneanu (1963) is most often absent because of the elevated temperatures of the waters of tropical African streams even at relatively high altitudes. The rhithron-like or rapids zones and potamon zones of tropical Africa tend to be distinct and the transition between the two is frequently quite sudden. In addition, because the African continent consists of a large central plateau the rivers descend in a series of steps to the sea with rhithron-like rapids reaches, which are termed rejuvenation zones alternating with potamon floodplain reaches.

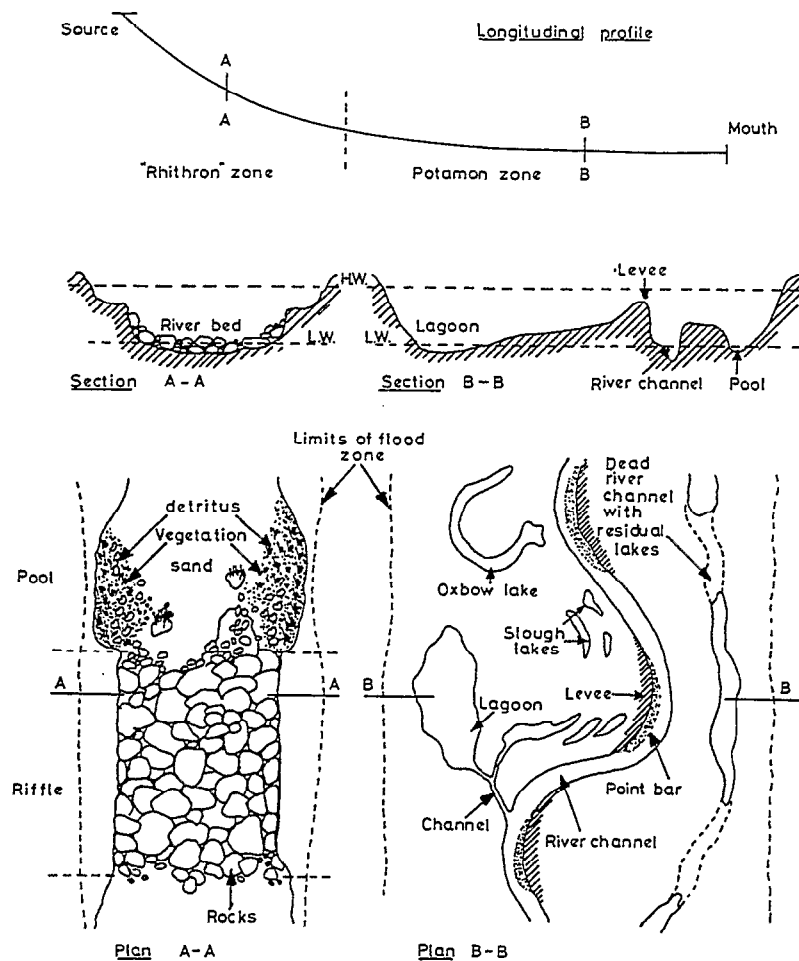


Fig.2 : Main characteristics of a river showing morphology of rhithron (A-A) and potamon (B-B) zones.

The main features of the rhithron and the potamon, illustrated in Fig. 2, are as follows :

- a) Rhithron-like or rapids zones generally show an alternation between
- steep, narrow and shallow riffles or rapids, and
 - flatter, wider and deeper reaches termed pools. The riffles have high turbulent flow, coarse bottoms of boulders, rocks or pebbles and limited attached vegetation. The pools have lower flow, bottoms of somewhat finer material (sand or even mud and detritus) and some rooted vegetation.
- b) Potamon reaches of flood rivers have wide, flat, meandering channels, mud bottom and considerable rooted and floating vegetation. They are divided into two main components — the main channel, which conforms to the definition « pools within perennial streams » of Gaigher (1973), and the floodplain. Zonation within the potamon is both longitudinal and lateral. Longitudinally, there is a repetition of differing habitats associated with the meanders of the channel. Laterally, there is the distinction between the main channel and its floodplain. The floodplain is normally an area of relatively flat land flanking the main channel. In exceptional cases larger floodplain areas arise by geographic accident and some of these, such as the Central Delta of the Niger or the Nile Sudd, are very extensive (see Fig. 1). The plain is usually higher near the river, where raised levees limit the main channel and slope downward toward the foot of the terrace confining the plain. Many bodies of water are found on the plain ranging from small temporary pools to larger permanent lagoons and swamps. The complexity of the potamon leads to a proliferation of habitats, which vary between the flood and dry season phases. Some of these have been listed by Welcomme (1979) (see Table 1).

1.3 — Seasonality in flood rivers. The changes associated with the seasonal flooding are the major determining factors in the biology of the species inhabiting flood rivers.

In the rhithron and rapids zones, especially those of low order streams, the flood appears more as a series of erratic spates than as a smooth wave. As flow increases, the distinction between flood and riffle may disappear, turbulence and dissolved oxygen tension become maximal and bottom material, vegetation and other objects such as tree debris which have fallen into the channel may be dislodged and swept downstream. In the dry season the system may become increasingly desiccated and flow slowed to a mere trickle. In most extreme conditions the riffles become completely dry, leaving the pools isolated one from the other. Under such circumstances dissolved oxygen concentrations in the remaining water fall until the pools become anoxic. Even these pools may eventually dry out too.

In the potamon seasonal changes are more complex. The flood curve appears as a much smoother wave as the spates from individual tributary streams are cumulated. The flood is initiated when rising water overflows the banks of the main channel to invade the floodplain. The advancing front, which is newly inundating dry ground, together with the terrestrial vegetation — dung and other organic substances — releases nutrients into solution, as indicated by rises in conductivity, and the decay of this material by micro-organisms causes a drastic lowering in dissolved oxygen. The water rises progressively to maximum flood, during which time there is a rapid proliferation of grasses and floating vegetation as well as zooplankton and benthos and epiphytic organisms. The level subsequently declines and water flows back through numerous channels of the plain, until eventually it is confined once again within the main river or within the various water bodies of the floodplain. Many of these are eventually lost through desiccation, although some floodplain lakes persist throughout the year. These permanent water bodies tend to become overgrown with vegetation and their water retains little oxygen, many become completely anoxic.

Table 1 : Major habitats of river-floodplain systems (from Welcomme, 1979)

FLOOD		DRY SEASON	
River	Floodplain	River	Floodplain
<p>1. Main channels : Rapid and turbulent flow; fairly uniform; floating sudd islands</p> <p>2. Tributary streams :</p> <p>(A) Small rocky torrential streams descending from unflooded terrace, or upstream of main floodplain area</p> <p>(B) Small channels- linking floodplain to subsidiary marsh or lake areas above main floodplain level (type 1 lakes- Svensson, 1933)</p>	<p>1. Flooded grassland :</p> <p>(A) Floating meadows : these are probably not uniform as there are slight differences in bottom substrate and relief, floral associations are variable</p> <p>(B) Open water</p> <p>(C) Littoral fringe areas at limit of advancing or retreating water, submerged grass; often low DO in turbulent wave-washed areas</p> <p>2. Lagoons and depressions :</p> <p>(A) Open water</p> <ul style="list-style-type: none"> ● mud bottom ● sand bottom <p>(B) Standing vegetation</p> <p>(C) Floating vegetation mats</p> <p>(D) Floating leafed vegetation</p> <p>(E) Submersed vegetation</p> <p>3. Lakes (as above but with a greater proportion of open water and deeper)</p> <p>4. Flooded forest :</p> <p>(A) Dense rainforest</p> <p>(B) Gallery or levée woodland</p> <p>(C) Acacia and bush scrub</p> <p>5. Flood areas outside main flood area (type 1 lakes- Svensson, 1933)</p>	<p>1. Semi-permanent channels : (Break up into an alternation of pools and rocky riffles)</p> <p>(A) Pools (in extrem form pools become isolated and deoxygenated)</p> <ul style="list-style-type: none"> ● mud bottom ● sand bottom ● leaf litter <ul style="list-style-type: none"> a) forested b) open <ul style="list-style-type: none"> — floating vegetation fringe — submersed vegetation — emergent vegetation <p>(B) Rock riffles (a variety of habitats under rocks on surface of rocks)</p> <p>(C) Tree trunks and other debris</p> <p>2. Permanent channels : (Meanders produce a regular succession of habitats of varying depth and bottom type)</p> <p>(A) Shallows</p> <ul style="list-style-type: none"> ● mud bottom with no current ● sand bottom or with ● leaf litter slight current <p>(B) Deeps with slow or faster current</p> <ul style="list-style-type: none"> a) shaded by forest b) open <ul style="list-style-type: none"> — floating vegetation — emergent vegetation 	<p>1. Floodplain pools :</p> <p>(A) Pools which dry out completely</p> <p>(B) Marshy pools (heavily vegetated with little dissolved oxygen)</p> <ul style="list-style-type: none"> ● surface film ● deeper water <p>(C) Shaded pools (in forested or wooded areas)</p> <ul style="list-style-type: none"> ● clear ● with tree trunks and other debris <p>2. Lagoons :</p> <p>(A) Deeper open waters</p> <ul style="list-style-type: none"> ● mud bottom ● sand bottom <p>(B) Vegetated fringes</p> <ul style="list-style-type: none"> a) floating mats b) submersed vegetation c) emergent vegetation <p>3. Large lakes (subhabitats as for lagoons but more inclined to set up permanent stratification, greater depth, more open water relative to shoreline, often with sheltered and exposed shores)</p>
		<p>Backwaters connected to main channel : Lentic water regions, open to main channel with many of the characteristics of lagoons or lakes above, may be :</p> <p>(A) Shaded</p> <ul style="list-style-type: none"> a) clear b) with tree trunks and debris <p>(B) Open with</p> <ul style="list-style-type: none"> a) deep water ● mud bottom ● sand bottom <ul style="list-style-type: none"> b) shallow water with <ul style="list-style-type: none"> — floating vegetation mats — submersed vegetation — standing vegetation — floating leafed vegetation c) shallow littoral usually vegetated <p>Downstream larger water bodies : Lakes, sea or larger river system</p>	

2 — FISH COMMUNITIES OF RIVERS

2.1 — Abundance of species in African river systems. African rivers, in common with those of other tropical areas, are inhabited by rich and varied fish faunas. The numbers of fish species present in any river is closely correlated with the size of that river as represented by its length or its basin area. Fig. 3, for instance, shows the numbers of species found in 25 African rivers, some of which are tributaries within the same major basin. Clearly, there is a close correlation between the number of species and the basin area, which is expressed by the relationship : $N = 0.499 A^{0.434}$ where N = the number of species and A = the basin area in km^2 . Similar relationships could doubtless be established for number of species as a function of river length or of stream order, which indicate that the number of species present in a river system increases steadily from source to mouth. This increase in specific diversity is most probably because of the greater number of ecological niches available in the larger systems as well as their somewhat greater degree of stability.

The diversity of African river faunas is also aided by the general tendency for the fish communities to contain a large number of small-sized species. Examination of faunal lists shows that within any one basin a large percentage of the species present have a very small adult length (equivalent to L_{∞} in the Van Bertalanffy growth expression). Small size and rapid completion of life cycles are clearly advantageous in seasonal rivers, where such species can more readily adjust to the fluctuation in conditions. Pygmy species also have the advantage that they can benefit from many micro-habitats not available to larger species. They can seek refuge in the root masses of vegetation and other small crevices or they can colonize the surface area of the water to exploit the neuston or fine allochthonous food sources found there.

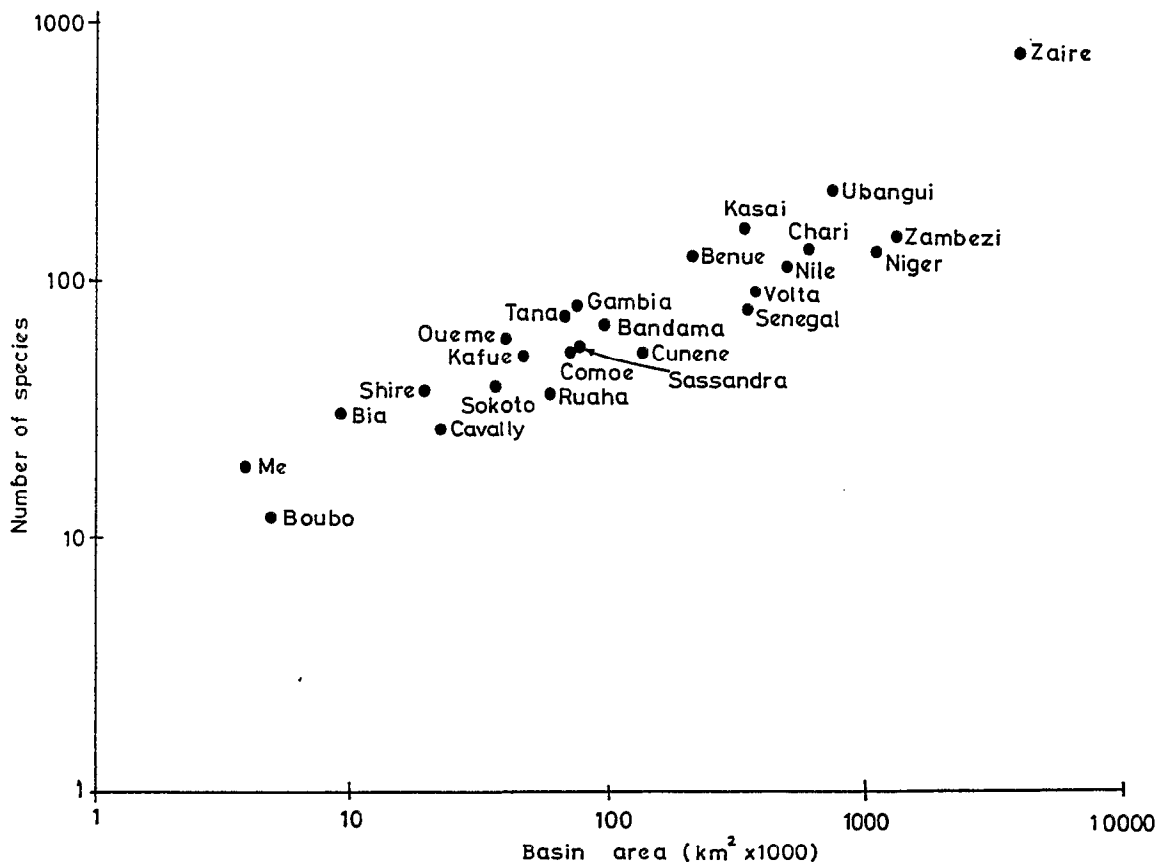


Fig.3 : Number of fish species present in some African river systems as a correlate of basin area.

2. 2 — **Zonation of fishes within river systems.** Many attempts at establishing general principles for the biological zonation of rivers have been made over the years. Typical of such efforts are those of Huet (1949) who defined a rule of gradient, relating slope, river width and fish species present as a classification of north European streams, whereas Illies and Botosaneanu (1963) proposed a much wider separation into creon, rhithron and potamon zones, based on faunistic criteria. However, these attempts mostly originated in the North Temperate zone and are only with difficulty transferred to the Tropics. In Africa, for instance, the classification of Illies and Botosaneanu has only been applied successfully in some South African rivers (Harrison, 1965) or in the Luanza, a high altitude tributary of the Zaire River system (Malaisse, 1976), where a succession of rhithronic and potamonic characteristics similar to those found in Europe exist. In other parts of the continent, such as West Africa, where Sydenham (1977) has worked on the Ogun River, and Merona (1981) has worked on the Bandama River, or Central Africa, where Balon & Coche (1974) described the fauna of the Kalomo River, the zonation is much more obscure.

Provided there are no geographical discontinuities such as large waterfalls, the increase in the number of species along a tropical river tends to be by addition of species to those present rather than by the replacement of species characteristic of temperate systems in Europe (Huet, 1949) and North America (e.g., Minckley, 1963). In Africa, however, most large river systems have such discontinuities so there are sufficient important exceptions for this not to constitute a general principle; for example, the Zambezi River is divided into three faunistic zones, the middle of which between the Cabora Bassa rapids and the Victoria Falls, is the poorest, or in the Nile, the Kabalega Falls between Lake-Kyoga and Lake Mobutu marks a discontinuity between the generalized nilotic fishes downstream and a distinct riverine and lacustrine fauna upstream. Instead it is possible, from the work that has been done, to separate the causes of species distribution in water courses under two main headings geographical factors and geomorphological factors.

Geographical factors influence the taxonomic differences that may be encountered within a river basin. For instance, the isolation of subpopulations of species in small order streams can result in specific divergence over a long time period. In this way it is possible to observe two similar species occupying identical or similar niches in two separate streams of the same basin. This isolation is to a certain extent reinforced by the behaviour of the species themselves, which are often small, sedentary and have a short life cycle, which may contribute to a rapid rate of speciation. This tendency for species to diverge in the lower order streams of a river basin could account for much of the increasing diversity of species shown by larger river basins in Fig. 3 and for the relatively large proportion of species of small size in river fish communities. A second mechanism influencing distribution is river capture when species may be exchanged between systems. Such might explain the presence of soudanian species as defined by Daget (1965) such as *Mormyrus hasselquistii*, *Barbus stigmatopygus*, *B. leonensis*, *B. macrops* or *Kribia nana* in the north of the Bandama (Merona, 1981). The role of geographical accidents in determining fish distribution have also been emphasized by Crass (1962) and have been used to explain the peculiar distribution of certain cyprinids in the rivers of South and Central Africa. Here, for example, *Labeo forskahlii*, *Barbus mattozi*, *B. tangandensis*, *B. bernardcarpi*, *B. barotsensis*, *B. auriantacus*, *B. thamalakanensis* and *B. basiloides* in common with species of several other genera are found only in the Upper Zambesi above the Victoria Falls.

Whereas geographical considerations may influence the distribution of fish species between river systems, the distribution of the various types of species within any one system is more likely to be controlled by the geomorphology of any particular river reach. Thus, it is useful to distinguish two major fish communities, which are described in the following sections :

- communities of rhithron-like or rapids zones; and
- communities of the potamon,

although a certain amount of interchange may occur, particularly by certain elements of the potamon fauna which enter rapids to breed. Because many of the African rivers pass through several successive alternations between calm and rapids reaches, these two faunas likewise alternate along the length of the stream, which gives a type of zonation based purely on the flow or bottom characteristics peculiar to the river in which they are found. Species of several families

have become adapted to life in rapids and as Poll (1959a, b) points out for the Zaire River. The inhabitants of downstream rapids are representatives of families which are normally found in the potamon, but which have occupied the rapids, rather than representatives of those families, such as the Kneriidae or Amphiliidae which are native to the rapids of the headwater streams of much of Africa.

Conditions become increasingly estuarine toward the mouth of the river where saline waters may penetrate many kilometres upstream in lowland rivers of slight slope. Here, a pronounced zonation of species occurs according to their salinity tolerance, although the zones move up and down-river as the interface between salt and fresh waters varies with state of tide or flood regime of river. Three groups of fish are to be found in the estuarine zone :

- a group of euryhaline freshwater species such as *Schilbe mystus*, *Synodontis schall* or *Chrysichthys auratus*;
- a group of estuarine species which may be of freshwater origin, for example *Chrysichthys nigrodigitatus*, *Sarotherodon melanotheron*, or marine origin *Liza falcipinnis*, *Ethmalosa fimbriata* or *Eleotris* spp., for instance, and
- a large number of truly marine species which penetrate the fresh waters for feeding.

2.3 — Communities of rapids and swift-flowing reaches. Species of fish inhabiting the rocky riffles of rapids reaches of rivers are highly adapted to the turbulent conditions there. There are three main groups of such fishes :

- those fishes which cling to the surface of the vegetation and rocks;
- those fishes which take refuge from the current in the crevices and holes between rocks; and
- those fish which can swim sufficiently fast as to resist the current. The first group is particularly well represented by members of the family Amphiliidae whose several genera are all adapted in various ways to life in strong currents. They are all elongated, streamlined and with the slightly humped form that results in the fish being forced onto the bottom by the flow. In addition, the various genera possess a variety of suckers or enlarged fin with which they can cling to the substrate. For example (Fig. 4a), *Amphilius* have sucker-like mouths and stiff pectoral spines, *Doumea* spp. have enlarged rigid pectoral spines, *Phractura clauseni* has been observed to cling to the edges of leaves with stiffened maxillary barbels. Similar structures are found in the Mochokidae, where *Chiloglanis* spp. have elaborate sucker-like mouths. Robustand serrated pectoral spines are found in some *Synodontis* and *Auchenoglanis* spp. and sucker-like mouths are also found among the Cyprinidae in both *Garra* and *Labeo* species. Two particular adaptations fit fish for life in the interstices of rocks and anchored vegetation, sinuous, serpentine form and small size. Both are found in African rapids fauna. Typical of the smallest element of the fauna is *Kribia nana*, which can squeeze into extremely small cracks but also has almost united pelvic fins which the fish can cling onto the substrate. Juveniles of several species which in their adult form are not normally found in rapids such as *Bagrus* or *Bryienomyrus brachyistius* may also be found in rock crevices. Elongated forms occur in several families (Fig. 4b), the Clariidae where *Gymnallabes* and *Clariallabes* are but two of a series of anguilliform fishes, the Polypteridae with *Calamoichthys calabaricus*, the Mormyridae with *Mormyrops*, the Mastacembelidae with *Mastacembelus* and *Caecomastacembelus* and the Cichlidae with *Gobiocichla* and *Leptotilapia irvinei*. Larger swift swimming streamlined species sometimes penetrate the rapids such as *Barbus altianalis* of the Nile or certain species of *Bagrus*, *Tilapia*, *Hydrocynus* and *Alestes*, but normally exposure to the fast current is limited and the fish soon drop back to shelter in the pools. Several of the adaptations to swift current also fit the fish to exploit the available food sources of the riffles. The swift swimming forms pick up allochthonous material falling onto the surface of the water whereas those fishes with sucker-like mouths usually feed on epilithic or epiphytic organisms and on small insects. The elongated fishes that can thread themselves among the rocks are particularly well situated to find the numerous insects that inhabit the bottom.

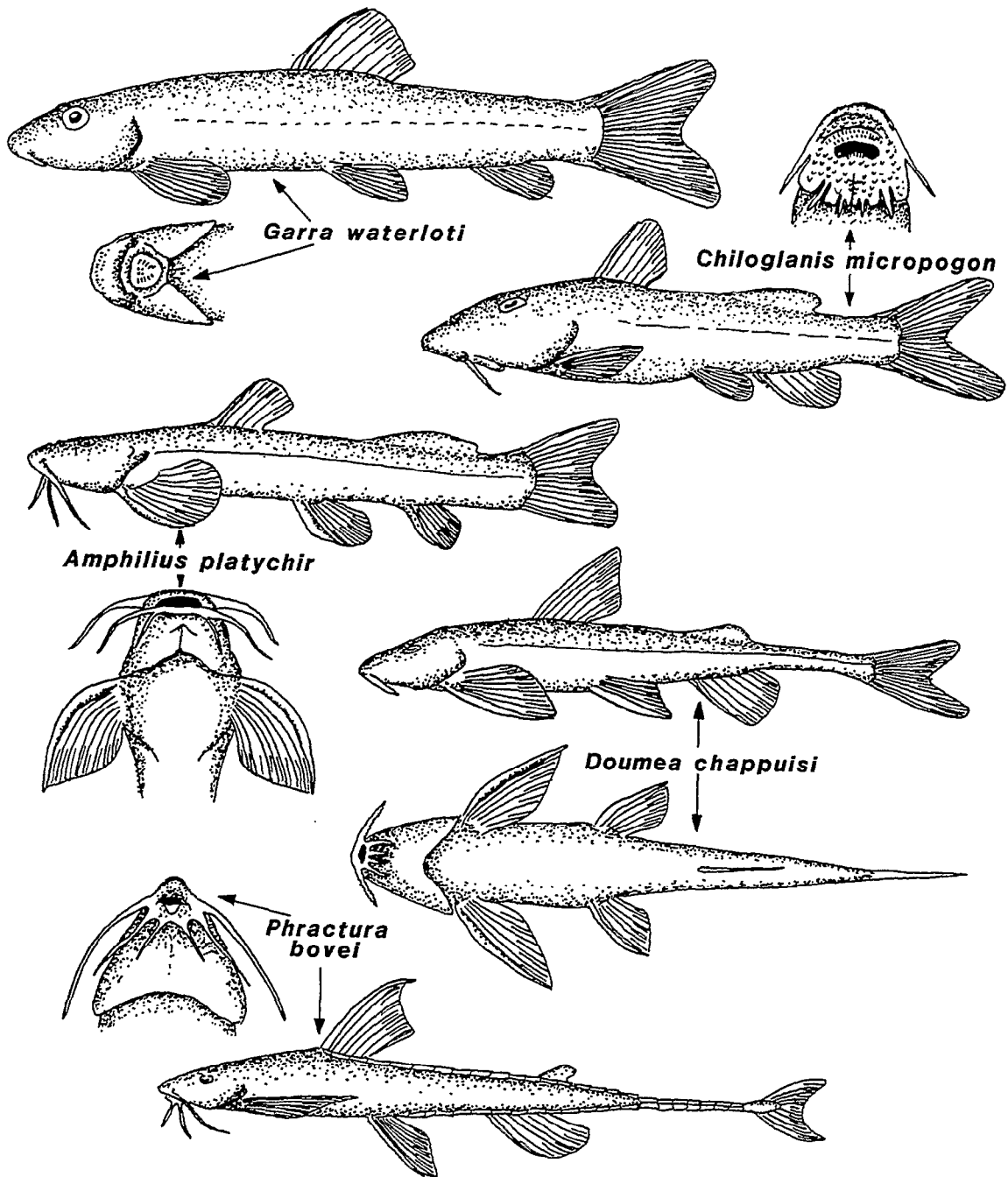


Fig.4 A : Fish adapted to life in African rapids Species with spines or suckers.

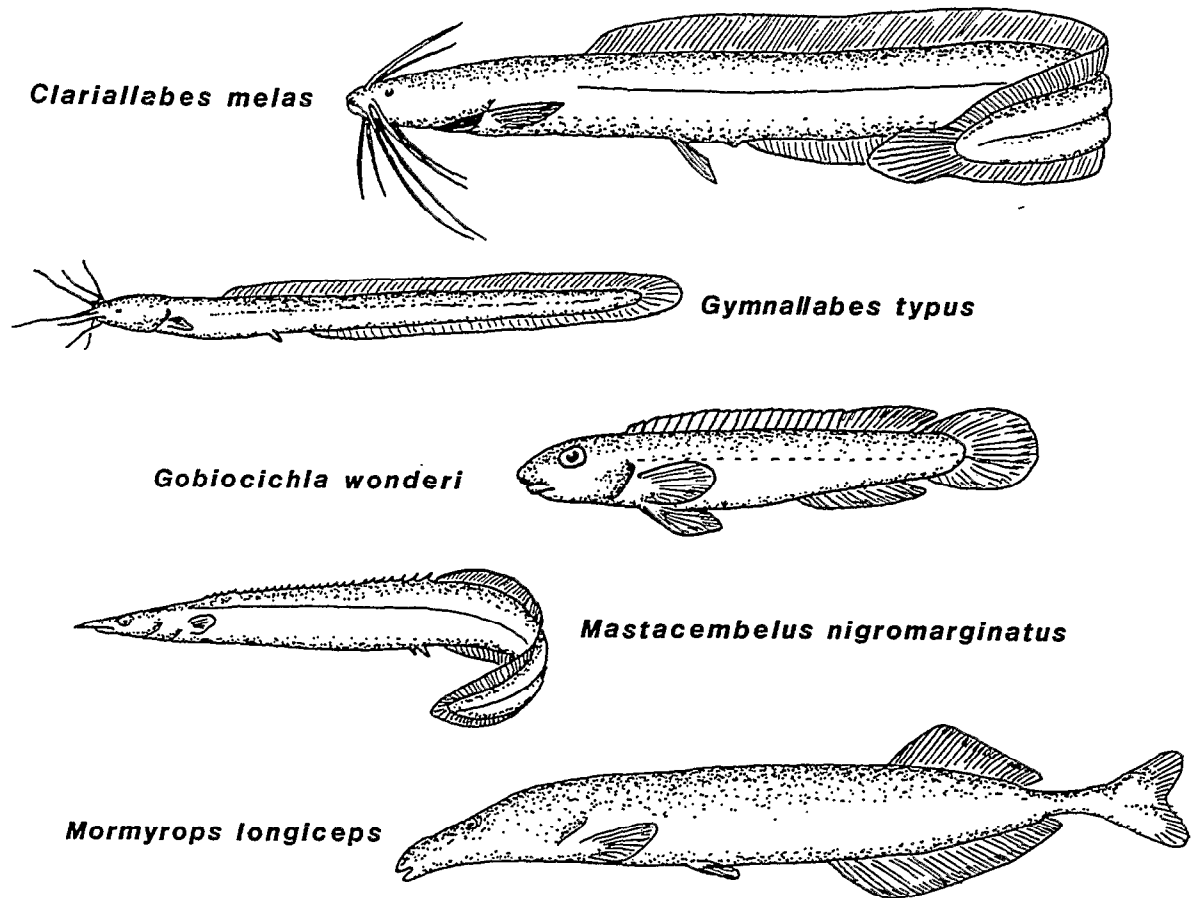


Fig. 4B : Fish adapted to life in African rapids Species with elongated shapes.

The pool habitats are more varied and tend to have two main components; the central portion of the channel, which is relatively deep with clear sand or fine gravel bottoms, and the slack waters nearer the banks which are often heavily vegetated with floating and emergent aquatic and overhanging terrestrial plants. Here bottoms are usually composed of food-rich detritus from allochthonous leaf fall and from silt deposition in the quieter waters. The open waters of the pools are inhabited by a wide range of surface and mid-water living fishes such as species of *Raiamas*, *Barbus*, *Alestes*, *Micralestes* and *Petersius* which feed on allochthonous material and drift organisms. The bottom fauna of the pools is very rich especially in larger streams with some smaller Mormyrids, *Brienomyrus brachyistius*, *Pollimyrus lhuysii*, for example, or *Labeo* and *Synodontis* species. The shallower waters over sand bottoms are occupied by a variety of dwarf forms including *Kribia nana*, *Nannocharax* species and members of the family Knerridae.

The slack areas at the fringes of pools, the limited floodplains of the rapids reaches and perennial streams of the lowland zone have similar faunas, many of the elements of which recur within the floodplain of the potamon. Because there is a variety of microhabitats in the slacks small size is a great advantage. Niche selection seems very highly developed and all levels of the water column are occupied. Several genera of cyprinodonts occupy the water surface, particularly *Epiplatys*, although some *Alestes* such as *A. macrolepidotus* are also found there. The mid waters support clouds of dwarf *Barbus* and *Aphyosemion* species which are more often than

not associated with the shade of floating lily leaves. The rich detritus of the bottom attracts several species of small *Mormyridae*, *Neolebias*, *Barbus* and *Labeo*, together with various small or dwarf cichlids such as *Pelvicachromis*, *Thysia ansorgii*, *Hemichromis bimaculatus*. Similar elongated fish found in the rocks also occur in the floating vegetation at the fringes of the pools as the sinuous habit is equally adapted to such conditions. *Mastacembelus* and *Calamoichthys* particularly are conspicuous in such environments as they also frequent similar vegetation in the potamon.

An example of the variety of species found within the rapids of one river is the Bandama of the Ivory Coast, where a mosaic of habitats delimited mainly by velocity of current has been described by Merona & Albaret (1978). Here *Amphilius*, *Phractura*, *Labeo parvus*, *Synodontis bastiani* and *Mastacembelus* were found in rapids regions of turbulent waters; *Alestes imberi*, *Micralestes*, *Nannocharax* and certain species of *Barbus* preferred regions where the current was not so fast and in the slack water regions with vegetation *T. zillii*, *Alestes nurse*, *Raiamas*, some *Synodontis* species and *Chromidotilapia guntheri* were common.

While some rapid flowing rivers at low latitudes or rapids of larger rivers may be perennial, most of such streams tend to be seasonal and to show some degree of desiccation during the dry season. At these times of the year, flow may cease and the normally high degree of aeration of the water drops. Water in the pools particularly becomes low in dissolved oxygen. This means that the fish living in the rapids have to find refuge, presumably in the form of small residual waters among the rocks. In the pools themselves fish have to resist periods of relative anoxia, which they do by a range of adaptations similar to those described for potamonic species, many of which also occur in these waters.

2.4 — Communities of the potamon. The complexity of the habitats of the floodplain ecosystem is indicated in Table 1 and clearly any attempt to describe the communities of fish inhabiting them can only be superficial. This arises from the large numbers of species found in major floodplains and also from the lack of detailed knowledge of the behaviour of most of these species, particularly during the flood. Some indication of the distribution of fish in floodplains is given in Table 2 for a savanna river and Table 3 for a forested river. Distribution is also linked in these to major food type.

Because the fish fauna of the Zaire River is much more diverse than that of the Oueme, a simple listing tabulation can only be made at the generic level in Table 3.

Broadly speaking, it is possible to divide the fish species of the potamon into two main groups classified according to the strategies they adopt for coping with the adverse conditions of the dry season and the particular demands of the flood.

Firstly, there is that group of fishes which occupies the main channel during the dry season and moves out into the floodplain to breed and feed during the flood, although included in this group are some species, such as *Hydrocynus forskalii*, which apparently remain in the river channel at all times. Such species tend to be total spawners producing large numbers of eggs which are laid in one spawning just prior to or early in the flood season. Egg production can vary from about 127 000 eggs/kg of fish for *Hydrocynus forskalii* to 450 000 eggs/kg for *Barbus trispilos* (Albaret, 1979), and values for numerous species of *Alestes*, *Barbus*, *Labeo*, *Schilbe*, *Eutropius* and *Synodontis* range between these figures. Fish of this group rarely have any physical modification to resist low dissolved oxygen conditions, although it is fairly clear from work on similar species groupings in the Amazon River that the oxygen affinity of the blood can vary considerably, conferring some tolerance to low dissolved oxygen tensions in some species (Powers *et al.*, 1979). More normally, however, the fish avoid adverse conditions by migration, and movements for breeding and feeding tend to be coordinated with this requirement. Migrations have been classified by Daget (1960) into longitudinal, or those movements taken within the main river channel, and lateral, or those movements between the main channel to the floodplain. Lateral movements are undertaken by all species in this group and it is these movements which are aimed at avoiding adverse conditions on the floodplain during the dry season. Such movements appear to occur in a definite order which may be linked to the degree of tolerance of adverse conditions. Thus, resistant genera such as *Distichodus*, *Citharinus* or *Labeo* are apt to colonize the plain earlier and leave it later than more sensitive fishes such as *Alestes*, *Schilbe*

Table 2 : Main dry season habitats of fish species in the Ouémé River ordered by major trophic categories

TROPIC CATEGORY	MAIN RIVER CHANNEL Bottom				FLOODPLAIN POOLS AND LAGOONS		
	Surface	Mud	Sand	Bank Vegetation	Surface	Bottom	Vegetated (Swampy) Areas
Mud and detritus feeders		<i>Heterotis niloticus</i> <i>Citharinus latus</i> <i>Labeo ogunensis</i> <i>Synodontis schall</i>	<i>Synodontis schall</i> <i>Labeo senegalensis</i>	<i>Clarias dahomeyensis</i> <i>Heterobranchus longifilis</i>		<i>Heterobranchus longifilis</i> <i>Heterotis niloticus</i> <i>Auchenoglanis occidentalis</i> <i>Phractolaemus ansorgii</i> <i>Citharinus latus</i> <i>Synodontis schall</i>	<i>Clarias dahomeyensis</i> <i>Neolebias unifasciatus</i>
Herbivores : micro macro			<i>Labeo senegalensis</i>	<i>Synodontis nigrita</i> (Juv.) <i>Distichodus rostratus</i> <i>Tilapia guineensis</i>	<i>Sarotherodon galilaeus</i>		<i>Distichodus rostratus</i> <i>Tilapia guineensis</i>
Zooplankton	<i>Pellonula afzeliusi</i>						
Allochthonous and neuston feeders	<i>Alestes longipinnis</i>			<i>Alestes macrolepidotus</i>			<i>Epiplatys bifasciatus</i> <i>Epiplatys sexfasciatus</i>
Omnivores	<i>Alestes nurse</i>	<i>Marcusenius brucii</i> <i>Chrysichthys auratus</i> <i>Chrysichthys walkeri</i> <i>Synodontis melanopterus</i> <i>Synodontis nigrita</i>		<i>Clarias lazera</i>		<i>Synodontis nigrita</i>	<i>Clarias lazera</i> <i>Protopterus annectens</i>
Micropredators		<i>Synodontis sores</i> <i>Physailia pellucida</i> <i>Hyperopisus occidentalis</i> <i>Mormyrus rume</i> <i>Brienomyrus niger</i> <i>Pollimyrus petricola</i> <i>Pollimyrus adpersus</i>	<i>Synodontis sores</i> <i>Petrocephalus bane</i> <i>Petrocephalus bovei</i> <i>Cyphomyrus psittacus</i> <i>Eutropiellus buffei</i>	<i>Chromidotilapia guentheri</i> <i>Brienomyrus brachyistius</i> <i>Hemichromis bimaculatus</i>		<i>Chromidotilapia guentheri</i> <i>Thysia ansorgii</i> <i>Barbus callipterus</i> <i>Pollimyrus adpersus</i>	<i>Ctenopoma kingslayae</i>
Generalized predators	<i>Schilbe mystus</i>	<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i> <i>Eutropius niloticus</i>		<i>Protopterus annectens</i> <i>Calamoichthys calabaricus</i>		<i>Malapterurus electricus</i>	<i>Calamoichthys calabaricus</i>
Piscivores	<i>Hydrocynus forskalii</i> <i>Hydrocynus vittatus</i>	<i>Bagrus docmac</i> <i>Lates niloticus</i>		<i>Hemichromis fasciatus</i> <i>Polypterus senegalus</i> <i>Gymnarchus niloticus</i> <i>Hepsteus odoe</i> <i>Parachanna obscura</i>	<i>Hepsetus odoe</i>	<i>Parachanna africana</i>	<i>Hemichromis fasciatus</i> <i>Polypterus senegalus</i> <i>Gymnarchus niloticus</i> <i>Parachanna obscura</i>

Table 3 : The preferred biotopes of fish genera representing various trophic groups in equatorial forestwaters of Central Zaire (data abridged from Mattes, 1964 by Lowc-McConnell, 1975)

HABITATS TROPIC GROUPS	OPEN WATERS		MARGINAL WATERS			SWAMPS	FOREST STREAMS
	Pelagic zone	Benthic zone	Littoral	Bays, pools, creeks dead arms, channels	Floating prairies	Pools seasonal ● permanent	
Mud-feeders		<i>Citharinus</i> <i>Labeo</i>	<i>Synodontis</i>			<i>Phractolaemus</i>	
Detritus-feeders	<i>Alestes</i>	<i>Gnathonemus</i> <i>Chrysichthys</i> <i>Auchenoglanis</i>	<i>Petrocephalus</i>	<i>Auchenoglanis</i> <i>Synodontis</i>		<i>Stomatorhinus</i> <i>Clarias</i> ● <i>Clariallabes</i> <i>Channallabes</i>	<i>Clarias</i>
Omnivores	<i>Bryconaethiops</i> <i>Barbus</i>	<i>Gnathonemus</i> <i>Chrysichthys</i>	<i>Gnathonemus</i> <i>Petrocephalus</i> <i>Alestes</i> <i>Micralestes</i> <i>Petersius</i> <i>Bathyaethiops</i> <i>Distichodus</i> <i>Parauchenoglanis</i>	<i>Alestes</i> <i>Phenacogrammus</i> <i>Xenocharax</i> <i>Clarias</i>	<i>Distichodus</i> <i>Barbus</i>	<i>Stomatorhinus</i> ● <i>Ctenopoma</i>	<i>Alestes</i> <i>Bryconaethiops</i> <i>Phenacogrammus</i> <i>Congocharax</i> <i>Neolebias</i> <i>Barbus</i> <i>Nannochromis</i> <i>Ctenopoma</i>
Herbivores algal-feeders				<i>Hemigrammo-</i> <i>petersius</i> <i>Pelmatochromis</i> <i>Distichodus</i> <i>Tilapia</i>	<i>Neolebias</i>		
macrophyte-feeders			<i>Eutropius</i>		<i>Distichodus</i> <i>Synodontis</i>		
Plankton-feeders	<i>Microthrissa</i> <i>Clupeopetersius</i>		<i>Barbus</i>		<i>Aplocheilichthys</i>		
Carnivores using alloehthonous material (surface insects)	<i>Petersius</i> <i>Barilius</i>		<i>Micralestes</i> <i>Barilius</i>	<i>Phenacogrammus</i> <i>Bathyaethiops</i>		<i>Pantodon</i> ● <i>Ctenopoma</i>	<i>Micralestes</i> <i>Phenacogrammus</i> <i>Epiplatys</i> <i>Aphyosemion</i> <i>Hypsopanchax</i>
Bottom † insect-feeders		<i>Gnathonemus</i> <i>Barbus</i> <i>Gephyroglanis</i> <i>Synodontis</i>	<i>Petrocephalus</i> <i>Marcusenius</i> <i>Gnathonemus</i> <i>Chrysichthys</i> <i>Tylochromis</i>	<i>Polypterus</i> <i>Petrocephalus</i> <i>Gnathonemus</i> <i>Microsynodontis</i>		<i>Polypterus</i> <i>Stomatorhinus</i> <i>Clarias</i> <i>Kribia</i> ● <i>Ctenopoma</i>	<i>Barbus</i> <i>Auchenoglanis</i> <i>Clarias</i> <i>Eutropius</i> <i>Chiloglanis</i> <i>Amphilius</i> <i>Mastacembelus</i>



Table 3 : continued

HABITATS TROPIC GROUPS	OPEN WATERS		MARGINAL WATERS			SWAMPS	FOREST STREAMS
	Pelagic zone	Benthic zone	Littoral	Bays, pools, creeks dead arms, channels	Floating prairies	Pools seasonal ● permanent	
River margin carnivores			<i>Mormyrops</i> <i>Microstomatich-</i> <i>thyoborus</i> <i>Eutropius</i>	<i>Polypterus</i>	<i>Xenomystus</i> <i>Nannocharax</i> <i>Hemistichodus</i> <i>Heterochromis</i> <i>Ctenopoma</i>		<i>Phractura</i> <i>Nannocharax</i> <i>Trachyglanis</i> <i>Hemichromis</i>
Mixed carnivores	<i>Mesoborus</i>	<i>Mormyrops</i> <i>Chrysichthys</i>	<i>Polypterus</i> <i>Mormyrops</i> <i>Schilbe</i> <i>Eutropius</i> <i>Malapterurus</i>	<i>Protopterus</i> <i>Clarias</i> <i>Pelmatochromis</i>	<i>Ctenopoma</i>	<i>Clarias</i>	<i>Hemichromis</i> <i>Ctenopoma</i>
Piscivores	<i>Odaxotrissa</i> <i>Hydrocynus</i> <i>Lates</i>		<i>Phagoborus</i>	<i>Parachanna</i>			<i>Hepsetus</i>
Fin-biters	<i>Eugnathichthys</i>		<i>Phago</i>	<i>Belonophago</i>			<i>Phago</i>

● Genera found in permanent swamps

† Over rocky bottoms or amongst tree debris genera include : *Gnathonemus*, *Chrysichthys*, *Dolichallabes*, *Synodontis*, *Nannochromis*, *Lamprologus*, *Mastacembelus*.

or *Synodontis*. Extensive longitudinal movements are perhaps limited to but a few species in Africa where migrations within the rivers rarely achieve the impressive proportions as the « Piracema » or « Subienda » of neotropical fishes. In fact, many of the better established migrations are potamodromous, associated with fish of riverine breeding habit moving from lakes to which they have become adapted. Nevertheless, Daget (1952) recorded *Brycinus leusiscus* as covering distances of up to 400 km upstream in its dry season migrations in the Niger river before the construction of the Markala Dam. Williams (1971) described movements in the Kafue River of up to 60 km upstream and 120 km downstream for several species including *Hepsetus odoe*. Potamodromous movements of up to 650 km upstream from Lake Chad were recorded for *Alestes baremoze* and *Alestes dentex* (Blache & Milton, 1962). Several species of *Labeo* undertake long migrations and *L. altivelis* particularly move up to 150 km up the Luapala River from Lake Mweru at the beginning of the floods. On the whole, however, the phenomenon of longitudinal migration remains poorly studied in Africa.

Secondly, there is a group of fishes which inhabit the floodplain or the floating vegetation mats fringing the main channel. Such species tend to be partial spawners exhibiting differing degrees of parental care, behaviour which secures the survival of the young under the difficult and often deoxygenated conditions of the early flood. Breeding seasons tend to be much more prolonged, starting earlier in the pre-flood period and persisting often up to peak flood, during which time several broods may be raised. Movements by these species are limited to a certain degree of lateral migration and during falling water are aimed at finding a permanent water body within the floodplain or a quiet backwater of the main river channel. Particularly striking among floodplain fishes are the various adaptations for resisting adverse or extreme environmental conditions. Several species have specific organs for airbreathing and these are sometimes so effective that fish such as *Clarias lazera* can migrate for considerable distances over moist land. Amongst African species only the lung fishes (*Protopterus*) and bichirs (*Polypterus*) have true lungs but several physostomous families have modified swim bladders which act in a similar manner. These include *Gymnarchus niloticus* and several species of Mormyridae and Notopteridae. Young forms of Lepidosirenidae, Polypteridae, Osteoglossidae and Gymnarchidae also have external gills or filaments which are resorbed as the lungs or swim bladders take over the main respiratory function. Other families have developed other kinds of structure. Thus, the Channidae (*Parachanna* spp.) have suprabranchial chambers lined with a richly vascularized epithelium. The Anabantidae (*Ctenopoma* spp.) have labyrinth organs modified from the first gill arch and the Clariidae (*Clarias* and *Heterobranchius* spp.) have a similar arborescent organ developed from the second to fourth gill arches. Apart from these specific organs, several small fishes, particularly the Cyprinodontidae, for instance *Epiplatys* and *Aphyosemion*, have dorsally flattened heads and small mouths which serve to feed on surface-living insects. The same modifications, together with their characteristic posture, enables them to utilize the well oxygenated surface film of water almost indefinitely. Finally, as mentioned above, it is apparent that tropical riverine species have physiological adaptations which allow the blood to have very high oxygen affinities in those species living in regions of low dissolved oxygen tensions (Powers *et al.*, 1979). A second environmental hazard on floodplains is desiccation. Here the lung fishes particularly can survive long periods of dry weather by burrowing into the bed of a drying pool and secreting a cocoon of hardened slime in which they can survive until the next flood. Bruton (1979) in his review of the literature on survival of habitat desiccation by air breathing clariids supports the idea that *Clarias* species can also survive for some time in burrows in damp mud or wet sand. This ability, however, does not seem to extend to survival under completely dry substrates as in the case of *Protopterus*. Several cyprinodontus, notably species of *Nothobranchius*, can maintain recurrent populations in temporary pools through diapausing eggs. The fish complete their life cycle in a few weeks and lay their eggs in the bottom of a drying pool. These then remain in various stages of growth arrest until the next flood when a proportion of them are always ready to hatch (Wourms, 1972).

2.5 — Special considerations of small streams. Leopold, Wolman and Miller (1964) described the logarithmic relationship that exists between the number of streams in any river system, and

their size as indicated by stream order. This relationship, which has been calculated at approximately :

$$\text{number of streams} = 1.97 \times 10^7 (0.21^{\text{stream order}})$$

by Welcomme (1976) indicates the very great number of small water courses on the African continent. In fact, order 1 streams alone probably number over 4 million and have a combined length of over half the total length of all water courses, making them the largest set of riverine ecosystems on the continent.

Low order streams may be either torrential (rhythronic) or potamonic in character, depending on the slope of the terrain and are particularly common in the headwaters of the major tributaries of the system, or draining the plateau toward the floodplain of the lower course of the river. Their channels are narrow and shallow, usually overhung with vegetation in their natural state and often blocked with fallen trees and other obstructions. Their waters are usually clear with little sediment load but because of their small size the channels tend to desiccate during the dry season, leaving the water confined in deoxygenated pools with high temperatures. The faunas of some very different streams have been described, such as the Kafunta in Uganda (Welcomme, 1969), the Ebo (Lelek, 1968), the forest brooks of Matthes (1964) or the headwater streams of the Bandama (Merona, 1981).

Despite their diversity of character, their ichthyofaunas have certain features in common.

- A very small number of species, consistent with the relationship between basin area and diversity;
- Faunas composed of species with very small adult lengths and consequently with short life spans and rapid biological cycles. Thus, dwarf species of cyprinid, characins and mormyrids, together with cyprinodonts are the most common fishes present. Other species may occur depending on the type of aquatic regime, torrential streams having rheophilic fishes and those areas which desiccate having species with modifications for auxiliary breathing such as *Ctenopoma*.

2.6 — Differences in communities between forest and savanna rivers. Although the same families and even genera are found in savanna and forest river systems, the species are usually quite distinct. Daget (1965), for instance, distinguishes between Sudanian and Guinean forms in the ichthyofauna of West Africa. The Sudanian forms are found in the savanna rivers and are extremely widely distributed in the Niger, Chad and Nile systems. The Guinean forms are much more restricted in range, are found in the south-flowing forested coastal rivers of West Africa and are related to the very distinctive ichthyofauna of the Congo-Zaire Basin.

As well as the obvious taxonomic differences between the faunas, there are also differences in the behaviour of the two types of communities arising from their response to their respective environments. Apart from the effects on the fish of the less intense seasonality of the equatorial forest rivers, there tends to be a difference in their degree of trophic specialization. The rather limited number of major studies on the fauna of the Zaire River (Poll, 1959; Gosse, 1963 and Matthes, 1964) have shown that the fishes are highly adapted to various feeding niches by specializations of the teeth, jaws, gill rakers and pharyngeal mechanisms. Specialists range from plankton-feeding small pelagic clupeids such as *Pellonula* to fin-nippers such as *Phago*. The species form separate associations linked with the several principal types of biotope as described by Matthes (1964) (see Table 3). This degree of specialization is probably favoured by the relatively stable hydrological regimes of these rivers and by the longer time thus available for feeding. Nevertheless, despite the degree of apparent specialization it would appear that a considerable proportion of the species present will take allochthonous material or detritus when it is available or when other sources of food are scarce during low waters. In fact, one may suspect together with Knöppel (1970) that the actual feeding behaviour of the fishes is less specialized than their anatomy would suggest. Knöppel, working in the Amazon — a similar river in many ways to the Zaire — found that despite a wide range of apparent specialization among 49 species, the gut contents indicated that there were no true specialists amongst them. In savanna rivers this is certainly true because such is the seasonal fluctuation in abundance of food that fish have to maintain maximum flexibility in food use. Here, the degree of physical specialization is already less than that shown by the Zaire River fauna and most species can be classi-

fied as either omnivores or generalized micro-predators, although some clear general categories do exist particularly fish-eating predators such as *Hydrocynus*, plankton feeders such as *Peltonula*, and bottom mud feeders including various species of *Labeo* and *Citharinus*. Dependence on allochthonous food sources is reduced on the savanna plains, but bottom deposits have replaced these as the most common alternative food source. Various species appear to shift their feeding preferences according to the seasonal availability of food. Typical of this are the *Brycinus* spp. studied by Daget (1952) that change from a diet of seeds and insects or even higher vegetation during rising water to feeding on plankton as the waters retreat. These findings would seem to go against the competitive exclusion principle, at least for certain types of river fish communities, however, work by Zaret & Rand (1971) in a neotropical Panamanian stream seems to indicate that feeding specializations may be of value at times of food scarcity. At present this question remains very much open and can only be clarified after further studies become available.

3 — ASPECTS OF THE DYNAMICS OF FISH COMMUNITIES IN RIVERS

Because most rivers in Africa have a pronounced seasonality caused by the annual or biannual floods, fish in river systems have patterns of breeding, growth and mortality which are quite different from those of lacustrine species⁽¹⁾. In those rivers and perennial streams where fluctuations in flow are minimal, fish behaviour more nearly approximates to that in lakes with extended seasons of breeding, feeding and growth, whereas in most rivers more normal seasonal patterns for these functions have been described by many authors. These have been considered in detail in previous chapters of this work and by such authors as Lowe-McConnell (1975) or Welcomme (1979).

3.1 — Breeding. Certain aspects of the timing of breeding are characteristic of fish in river systems and influence the dynamics of their stocks. Reproduction of most fish in flood rivers is highly seasonal and coincides with the earlier phases of the flood. Work from as far apart as the Niger (see Daget, 1954 or FAO/UN, 1970) or the Kafue (Williams, 1971) illustrates how general this tendency is. Where there are two floods per year, for example in the Zaire River (Matthes, 1964) or in such small equatorial streams as the Kafunta (Welcomme, 1969) the species tend to have two breeding seasons, although it remains to be determined whether individual fish breed twice per year or only once. Generally speaking, total spawning species such as *Barbus*, *Alestes* or *Clarias* tend to have much more discreet breeding seasons, whereas multiple spawners often have more extended seasons from just prior to the onset of the floods until peak floods. Indeed, some species such as the *Oreochromis* of the Shire River in Malawi, have been recorded as breeding outside the flood season entirely. This concentration of breeding activity at the beginning of the floods by most species in the system means that the juvenile fish are released into the river or onto the floodplain as the area of water is increasing.

3.2 - Feeding. Feeding by fishes in rivers is clearly linked to two main factors, food supply and population density. Because the amount of food available in the system is maximal and the density of populations is minimal during the flood, the peak of feeding activity occurs during this time in most species. Conversely, in the residual water bodies and main channels of such seasonal systems as the savanna rivers, many fish stop feeding altogether during low water. Even in species which have a perennial food source, such as allochthonous feeders, piscivorous predators or mud eaters, such as *Heterotis niloticus* (Daget, 1957) the rate of feeding is slowed considerably throughout the dry season possibly because the energy to be obtained from the diminishing food resource is more than counteracted for by the increasing energy required to forage and ingest it. Some species, however, may continue to feed unchecked throughout the

1/ With the exception of lakes such as Chilwa or Mweru Wa Ntipa, which because of their great fluctuations in level more closely resemble floodplains

year, for instance the *Clarias ngamensis* studied by Willoughby & Tweddle (1978). There is less evidence for similar seasonality of feeding among the fishes of African equatorial rain-forest rivers, although information from the Zaire (Matthes, 1964) would seem to indicate reduction in feeding intensity with a falling back on alternative food source at low water.

3.3 — Growth. The intensified feeding during the flood period allows fish to build up substantial stores of fat to carry them through the lean months of the dry season and to provide for the build up of gonadial products for the next breeding season. This also means that many species accomplish the major part of their growth during the flood season. Dudley (1972), for instance, recorded that 75 percent of the expected first year's growth in length of *Oreochromis andersoni* and *O. macrochir* took place within six weeks of the flood peak in the Kafue River. When growth in weight is considered, even more extreme results have been obtained whereby the weight has actually fallen throughout the dry season (see, for example, *Alestes baremoze* : Durand & Loubens, 1970). The patterns of growth with rapid increases in length during the flood and nearly zero growth in the dry season produces the sort of growth curve modelled by Daget & Ecoutin (1976) for *Polypterus senegalus* (Fig. 5) and many other workers have used similar models for other species.

3.4 — Mortality. Of the several possible causes of natural mortality in rivers, three appear to be of major importance. Stranding or isolation of fish in temporary pools left by the retreating flood is probably the greatest single cause of death in flood rivers, although obviously this type of mortality dwindles in importance in those systems with less severe regimes. Also linked to the severity of the flood regime are those deaths which arise from adverse conditions, deoxygenation, high temperature, overcrowding, etc., during the dry season. The greater the duration of low water, the greater the mortality from these causes. The third source of mortality is predation. There is little information on predation rates during the flood, a period when the fish are very dispersed, but there is no doubt that the loss of fish to predators increases considerably as the community is concentrated at the end of the floods. At this time, predation by other fish, birds and a variety of reptiles and mammals is maximal although continuing losses of fish undoubtedly occur throughout the dry season. This adds up to a pattern of low mortality at the community level during the flood, increasing mortality rate during falling water possibly with a maximum at about bankfull and continuing high mortality during low water.

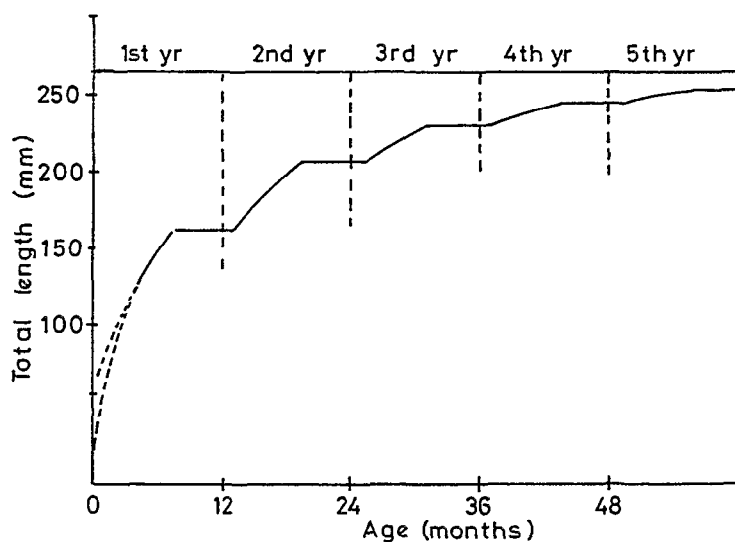


Fig. 5 : Mean linear growth of *Polypterus senegalus* for the first five years of life (after Daget and Ecoutin, 1976).

3.5 — Dynamics. The patterns for growth and mortality in flood rivers have been combined by Welcomme & Hagborg (1977) to give a simulation of the dynamics of a fish community in a flood river. The resulting curves (Fig. 6) indicate that biomass (and numbers) increase rapidly to a maximum at bankfull on the falling flood. Biomass thereafter declines to a minimum just prior to the following flood. The degree to which the increase occurs may be linked to both the extent of flooding and the amount of water remaining in the system at low water. This prediction is to a certain extent confirmed by the behaviour of fish catches in response to the flood regimes of preceding years. Thus catches are generally better in years following good floods than in years following poor ones, a principle described by regressions for a series of data from three African rivers by Welcomme (1975). The simulation for flood rivers cannot be extended validly to those rivers having only small annual variations in flow. Here, the dynamics may be very different due to the more lacustrine patterns of growth and mortality.

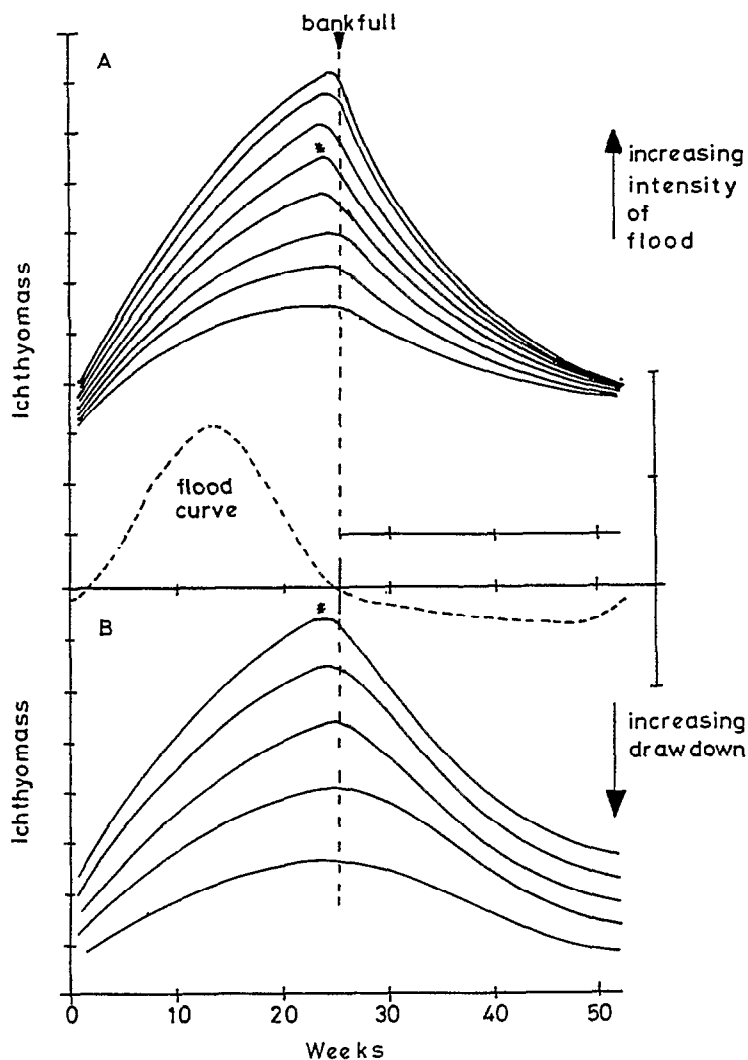


Fig. 6 : Computer-generated curves showing changes in total ichthyomass with time for different flood regimes where (A) the low-water regime is constant and the high-water regime varies; and (B) where the high-water regime is constant but the low-water regime varies. Curve* in A and B correspond.

3.6 — Adaptive significance of the dynamics and population structure of rivers fish communities. From the above, it is apparent that the species of fish inhabiting the potamon of rivers are adapted in all aspects of their biological functions to a single event and the seasonal flood. A great range of adaptations is present and the various breeding and feeding strategies obviously result in variations in breeding success and growth between years in response to differences in the flood regimes. Because of this, fluctuations in the relative abundance of individual species between years can be expected to occur and, indeed, have been recorded from many river systems. The best example of this kind of variation is perhaps the history of change in relative abundance of *Hydrocynus brevis* and *Hydrocynus forskalii* during the Sahelian drought of the Niger (Dansoko, Breman & Daget, 1976). Although very similar in form and function, *H. brevis* breeds on the floodplain during the floods, whereas *H. forskalii* passes the whole of its life in the river and breeds in the main channel at low water. Consequently, *H. brevis* predominates in years of good flood and *H. forskalii* is the more abundant in years of drought.

Another type of adjustment to varying flood conditions is suggested by Dudley (1979) who found both *Oreochromis macrochir* and *O. andersoni* to be stunted but more abundant during years of poor flood when lessened amounts of water were left in the Kafue system during the dry season, than during years of good flood when the fish grew and matured at greater size-behaviour thought by him to enable the species to respond more quickly to good flood conditions when they occurred. As little data of this type exists for other species it is interesting to speculate whether similar adaptations are, in fact, widespread and that with changing flood conditions the total of the individual variations among species or even within a species permits, the community as a whole to adjust to the new conditions as they occur in such a way as to maximize production or biomass. Hints from other parts of the world would suggest that these mechanisms are indeed widespread. For instance, Stott (1967) found that the cyprinids *Rutilus rutilus* and *Gobio gobio*, exist in two phases within a North Temperate river, one phase being static and territorial, the other being migratory. By extension to other European waters such as the Danube where the migrating phases are dominant one might assume that intra-specific adjustments can also be made. Whatever the mechanism it would appear that floodplain fish communities are very resilient to short-term changes in flood regime, and recover rapidly when more normal conditions are established. They will not, however, resist long-term alterations in the nature of the flood and changes in species composition and overall abundance, both upstream and downstream of dams, rapidly follow upon impoundment of the river. Stabilization of the flow regime in this way probably favours those elements of the community which are behaviourally adapted to the more static habit, and migratory species tend to disappear.

4 — ESTIMATES OF STANDING STOCK

Only very few estimates of standing stock exist for African rivers and these are quoted here to give some indication of the size of the fish communities inhabiting such waters. Clearly in view of the fluctuating nature of the ichthyomass as shown in the preceding section it is difficult to establish a mean value which would be comparable with other types of water. Furthermore, such estimates should be interpreted only in relation to a particular phase in the flooding of the system for reasons of accessibility. Samples are taken most often at low water when the fish are concentrated in the main river channel and in the residual waters of the floodplain. Because of this the biomass per unit area figures obtained are usually at the high end of the annual range.

4.1 — Estimates from main river channels. Some estimates have been made on ichthyomass in small tropical streams which give more or less comparable results. Malaisse (1976) for example found values of 1.3, 26.1 and 31.7 kg km⁻¹ in successive downstream reaches of the Luanza River and Balon & Coche (1974) quote similar figures of 7, 21 and 91 kg km⁻¹ for the Kalomo tributary of Lake Kariba. Estimates from the main channel of the potamon are much higher and Kapetsky (1974) found standing stocks of five main commercial species of 106.5 ± 29.2; 576.7 ± 129.2 and 396.6 ± 63.9 kg km⁻¹ in three reaches of the Kafue River. In the Chari River,

Loubens (1969 and 1970) obtained estimates of 15 138 fish ha⁻¹ weighing 861 kg ha⁻¹ by poisoning a pool in the Chari River. Daget, Planquette & Planquette (1973) also using poisons, obtained estimates from two sites on the Bandama River. In both of these there was a loss of biomass during the dry season, from 3 417 fish ha⁻¹ (125 kg ha⁻¹ to 1 411 fish ha⁻¹ (50 kg ha⁻¹) in five months at one site and from 2 271 fish ha⁻¹ (257 kg ha⁻¹ to 996 fish ha⁻¹ (113 kg ha⁻¹) in six months at the others.

Quiet back waters of the main channel may harbour higher standing stocks. For example, Loubens (1969) found 2 150 kg ha⁻¹ in a side arm of the Chari consisting of over 22 000 fish ha⁻¹. The same side arm gave subsequent estimates of 5 616 kg ha⁻¹, 1 600 kg ha⁻¹ and 369 kg ha⁻¹ showing something of the variability that may be expected from the same water body. These figures, however, may be relatively high as Daget, Planquette & Planquette (1973) found only 149 kg ha⁻¹ and 350 kg ha⁻¹ in a Bandama River back water.

4.2 — Estimates from floodplain pools. Fish populations in floodplain pools during the dry season may be influenced by a number of factors. For instance, Fox (1976) estimates 100-200 kg ha⁻¹ to be usual in unenriched pools of the Okavango Delta, whereas pools enriched by cattle dug around the edge of the swamp had the much higher ichthyomass of 700 kg ha⁻¹. The form of the water body and the nature of its bottom may also play a part in determining both the types of species present and the ichthyomass. Reizer (1974) found that long narrow pools in the Senegal had higher standing stocks (205 ± 155 kg ha⁻¹) than round pools (13 ± 6 kg ha⁻¹), and Holden (1963) showed that a greater proportion of fish in the Sokoto River preferred intermediate sand/mud bottoms (1 012 kg ha⁻¹) as opposed to sand (785 kg ha⁻¹) or mud (233 kg ha⁻¹). The presence or absence of vegetation can also influence the standing stock as University of Michigan *et al.* (1971) found population densities in the Kafue Flats to be higher in vegetated areas than open water areas during floods (2 682 kg ha⁻¹ as against 337 kg ha⁻¹). In the dry season this may be reversed, with very low populations under vegetation and ichthyomasses of up to 426 kg ha⁻¹ in open waters. Nevertheless, very high standing stocks have been recorded from vegetated pools from the Ouémé, where the natural water bodies of the floodplain have been enlarged and extended as a form of fish culture. Here, values of between 2 100 kg ha⁻¹ and 1 500 kg ha⁻¹ were obtained from 34 and 26 ponds, respectively, the catch consisting uniquely of airbreathing fishes.

4.3 — Estimates from whole systems. Only one attempt has been made at a comprehensive estimate for fish from a whole section of a river-floodplain system. This was carried out by University of Michigan *et al.* (1971) by extrapolating from a limited number of samples in four habitats of the Kafue Flats (Table 4).

Table 4 : Summary of high water and low water estimated of ichthyomass from the Kafue River and floodplain system (from University of Michigan *et al.*, 1971)

	Area (ha)	Ichthyomass (kg/ha)	Total ichthyomass (t)
High water			
Open water lagoon	126 000	337	42 462
Vegetated lagoon	16 000	2 682	42 912
Grass marsh	136 000	64	8 704
River channel	5 300	337	1 786
Total	283 300		95 864
Low water			
River channel	4 800	204	959
Open water lagoon	113 000	426	48 138
Vegetated lagoon	14 000	592	8 288
Total	131 800		57 400

CONCLUSION

Knowledge of the ecology of fish communities in African river systems is still somewhat limited, although sufficient work has been carried out to theorize on some of the general principles regulating the communities in some types of rivers. In general, fish in the large savanna rivers such as the Niger, Senegal or Kafue have been best studied, although there is a need for more work to clarify certain issues. Of the purely biological questions that need resolutions. For example, those relating to responses to year-to-year differences in water regimes, the significance and extent of migration, estimates of standing stocks, seasonality of feeding and reproduction, and detailed analysis of niche selection during both dry and wet seasons. Also necessary is an improved understanding of the energy flow through the river system and the species of animals and plants living in it. At present the information needed for such understanding is lacking, particularly concerning the complex nutrient and energy interrelationships between the dry and wet phases of the floodplains. Perhaps of more immediate importance, however, is information on how such fish communities behave both under heavy exploitation by a fishery and to environmental modifications such as dams or other forms of flow control.

Less attention has been paid to the fisheries of equatorial forested rivers and much more work needs to be carried out on all aspects of the biology and ecology of the species inhabiting such waters in order to elucidate their productivity patterns.

RÉSUMÉ

En dépit de la grande extension du réseau lotique africain, son ichtyofaune est moins intensivement étudiée que celle des lacs et des réservoirs.

Les rivières peuvent être classées en fonction de leur régime hydrologique (amplitude des crues) ou en fonction de la zone de végétation qu'elles traversent. Les cours d'eau de la forêt équatoriale ont, en général, des crues peu marquées, leur eau est acide, pauvre en ions et en matière en suspension et la production primaire y est faible. A l'inverse, les rivières de savanne ont des crues prononcées, une eau chargée en minéraux et limon, elles bénéficient d'un ensoleillement important et leur production primaire est élevée. La zonation physique des rivières africaines ne ressemble pas en général à celle des rivières des régions tempérées car la succession des différentes zones est souvent perturbée. Néanmoins, on peut distinguer des zones de rhithron qui comprennent des rapides sur rochers et des vasques d'eau plus calme et des zones de potamon dans lesquelles le lit est large, plat et méandreux et qui sont des plaines d'inondation. La caractéristique essentielle des rivières africaines est le rythme saisonnier des crues qui exerce une forte influence sur la biologie des poissons.

Du point de vue des communautés ichtyologiques on note une grande richesse spécifique corrélée à la taille du bassin et une abondance de petites espèces au cycle court. Mis à part les zones estuariennes, originales par la présence d'espèces marines et estuariennes dans les peuplements, on distingue schématiquement des communautés de rhithron et des communautés de potamon. Dans les premières, les espèces de rapides présentent des adaptations leur permettant de résister au courant (ancrage, refuge ou nage puissante), alors que les espèces des vasques sont en général de petite taille et occupent, par une sélection très poussée des niches, tous les microhabitats disponibles. Les communautés du potamon sont schématiquement composées de deux groupes d'espèces à stratégie différente. Les unes migrent dans la plaine d'inondation pour se reproduire et s'alimenter. Elles ont une reproduction à ponte unique et présentent peu d'adaptations à l'anoxie. Les autres, généralement sédentaires, habitent la plaine d'inondation et les bords du lit principal. Leur reproduction est à pontes partielles et il existe des adaptations à l'anoxie. Les cours d'eau de premier ordre présentent un certain nombre de caractéristiques physiques originales (caractère temporaire, eau pauvre en ions et sédiments, lit étroit et peu profond, etc.). Leur ichtyofaune, relativement pauvre, est composée de petites espèces à cycle court. Une comparaison entre rivière de savanne et de forêt fait ressortir des différences, aussi bien d'ordre taxonomique que comportemental. Une tendance à une spécialisation alimentaire plus marquée dans les rivières de forêt est notée, bien qu'il existe de nombreux contre-exemples.

Le caractère saisonnier des crues provoque chez les communautés de poissons une dynamique particulière. Pour un grand nombre d'espèces du potamon, la reproduction intervient au début de la crue. Suit une phase d'alimentation intense qui provoque une croissance accélérée. A la fin de la décrue et pendant l'étiage l'alimentation est limitée par la disponibilité d'aliments, la croissance ralentie ou totalement stoppée, et la mortalité est maximale. La combinaison des courbes de croissance et de mortalité indique que la biomasse augmente rapidement jusqu'au retrait des eaux, puis diminue jusqu'à un minimum situé juste avant la crue. L'importance de la biomasse serait liée à la durée de l'inondation d'une part et au niveau d'eau minimum de l'étiage d'autre part. De ces observations il ressort clairement que les poissons développent des adaptations à la crue saisonnière. Des ajustements existent également vis à vis des variations interannuelles de la crue, aussi bien au niveau de l'espèce (vitesse de croissance ou taille de maturation modifiées) qu'au niveau de la communauté (changement de l'importance relative des espèces). Il apparaît que les communautés résistent bien aux changements à court terme, mais sont irréversiblement modifiées par des altérations définitives (cas des barrages).

Il existe peu d'estimations de stock dans les rivières africaines et les données disponibles sont extrêmement variables. La zone de la rivière, les caractéristiques physiques, l'environnement végétal, l'époque, sont autant de facteurs de variation de la biomasse de poisson dans un milieu donné. Il est nécessaire, pour donner une estimation globale d'un système, d'échantillonner à différentes saisons tous les habitats constitutifs.

REFERENCES

- ALBARET J.J., 1979 - Revue des recherches entreprises sur la fécondité des poissons d'eau africains. *ORSTOM, Réunion de travail sur la limnologie africaine*, Nairobi, 16-23 décembre. 67 p.
- BALON E.K. & COCHE A.G., 1974 - *Lake Kariba : A man-made tropical ecosystem in Central Africa*. Monographica Biologicae : The Hague, Junk. 767 p.
- BLACHE J. & MILTON F., 1962 - Première contribution à la connaissance de la pêche dans le bassin hydrographique Logone-Chari Lac Tchad. *Mém. ORSTOM*, 4(1). 142 p.
- BRUTON M.N., 1979 - The survival of habitat desiccation by air-breathing clariid catfishes. *Env. Biol. Fish.*, 3(3/) : 273-280.
- CRASS R.S., 1962 - Physical barriers and the dispersion of freshwater fish with particular reference to Natal. *Ann Cape Prov. Mus.*, II : 229-232.
- DAGET J., 1952 - Mémoires sur la biologie des poissons du Niger, 1. Biologie et croissance des espèces du genre *Alestes*. *Bull. Inst. Fr. Afr. noire*, 14(1) : 191-225.
- DAGET J., 1954 - Les poissons du Niger supérieur. *Mém. Inst. Fr. Afr. noire*, 36. 391 p.
- DAGET J., 1957 - Mémoires sur la biologie des poissons du Niger moyen, 3. Reproduction et croissance d'*Heterotis niloticus*. Ehrenberg, *Bull. Inst. Fr. Afr. noire*, 19 : 295-323.
- DAGET J., 1960 - Les migrations de poissons dans les eaux douces tropicales africaines. *Proc. IPFC*, 8(3) : 79-82.
- DAGET J., 1965 - Poissons de Côte d'Ivoire (Eaux douces et saumâtres). *Mém. Inst. Fr. Afr. noire*, 74. 385 p.
- DAGET J. & ECOUTIN J.M., 1976 - Modèles mathématiques de production applicables aux poissons subissant un arrêt annuel prolongé de croissance. *Cah. ORSTOM (Hydrobiol.)*, 10(2) : 59-70.
- DAGET J., PLANQUETTE N. & PLANQUETTE P., 1973 - Premières données sur la dynamique des peuplements de poissons du Bandama (Côte d'Ivoire). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (Paris 3^m Ser.) 151 : 129-43.
- DANSOKO F.D., BREMAN H & DAGET J., 1976 - Influence de la sécheresse sur les populations d'*Hydrocynus* dans le delta central du Niger. *Cah. ORSTOM (Hydrobiol.)*, 10(2) : 71-66.
- DUDLEY R.G., 1972 - Biology of *Tilapia* of the Kafue floodplain, Zambia : predicted effects of the Kafue Gorge Dam. Ph. D. Dissertation, University of Idaho, Moscow, U.S.A. 50 p.
- DUDLEY R.G., 1979 - Changes in growth and size distribution of *Sarotherodon macrochir* and *Sarotherodon andersoni* from the Kafue floodplain, Zambia, since construction of the Kafue Gorge Dam. *J. Fish. Biol.*, 1205-223.
- DURAND J.R. & LOUBENS G., 1970 - Variations du coefficient de condition chez les *Alestes baremoze* (Pisc. Charac.) du bas Chari et du Lac Tchad. *Cah. ORSTOM (Hydrobiol.)*, 4(1) : 27-41.
- FAO/UNDP, 1970 - Report of the Government of Nigeria on fishery investigations on the Niger and Benue Rivers in the northern region and development of a programme of riverine fishery management and training. Based on the work of M.P. Motwani. *Rep. FAO/UNDP (TA)*, 2771. 196 p.
- FARQUHARSON F.L., 1962 - The distribution of Cyprinides in South Africa. *Ann. Cape Prov. Mus.*, II : 233-251.
- FOX P.J., 1976 - Preliminary observations on fish communities of the Okavango Delta. In : *Proceedings of the Symposium on the Okavango Delta and its future utilization*. National Museum, Gabarone, Botswana, 30 August-2 September 1976. Gabarone, Botswana Society : 125-130.
- GAIGHER I.G., 1973 - The habitat preferences of fishes from the Limpopo River system, Transvaal and Mozambique. *Koedoe*, 16 : 103-116.
- GOSSE J.-P., 1963 - Le milieu aquatique et l'écologie des poissons dans la région de Yangambi. *Ann. Mus. R. Afr. Centr. Zool.*, ser. 8v, *Sci. Zool.*, No 116 : 113-270.
- HARRISON A.D., 1965 - River zonation in Southern Africa. *Arch. f. Hydrobiol.*, 61(3) : 380-386.
- HOLDEN M.J., 1963 - The populations of fish in dry season pools of the River Sokoto. *Fish. Publ. Colon. Off.*, 19. 58 p.
- HUET M., 1949 - Aperçu des relations entre la pente et les populations des eaux courantes. *Schwiz. Z. Hydrol.*, 11 : 333-351.

- ILLIES J. & BOTOSANEANU L., 1963 - Problèmes et méthodes de la classification de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. int. Verein theor. angew. Limnol.*, 12 : 1-57.
- JACKSON P.B.N., 1961 - *The fishes of Northern Rhodesia*. Lusaka, Zambia, Government Printer. 140 p.
- KAPETSKY J.M., 1974 - Growth, mortality and production of five fish species of the Kafue River floodplain, Zambia. Ph. D. Dissertation, University of Michigan. 194 p.
- KNÖPPEL H.A., 1970 - Food of Central Amazonian fishes. Contribution to the nutrient ecology of Amazonian rain forest streams. *Amazoniana*, 2(3) : 257-352.
- LELEK A., 1968 - The vertical distribution of fishes in the Ebo Stream and notes to the fish occurrence in the Lake Bosumtwi, Ashanti, Ghana. *Zool. Listy*, 17(3) : 245-251.
- LEOPOLD L.B., WOLMAN M.C. & MILLER J.-P., 1964 - *Fluvial processes in geomorphology*. San Francisco, W.H. Freeman and Co. 522 p.
- LOUBENS G., 1969 - Etude de certains peuplements ichthyologiques par des pêches au poison (1^{re} note). *Cah. ORSTOM (Hydrobiol.)*, 3(2) : 45-73.
- LOUBENS G., 1970 - Etude de certains peuplements ichthyologiques par des pêches au poison (1^{re} note). *Cah. ORSTOM (Hydrobiol.)*, 4(1) : 45-61.
- LOWE-McCONNEL R.H., 1975 - *Fish communities of tropical freshwaters*. London, Longman. 337 p.
- MALAISSE F., 1976 - Ecologie de la rivière Luanga. J.J. Symoens ed. *Cercle hydrobiol. de Bruxelles*. 151 p.
- MATTHES H., 1964 - Les poissons du lac Tumba et de la région d'Ikela. Etude systématique et écologique. *Ann. Mus. R. Afr. Centr. Zool.*, ser. 8v, *Sci. Zool.*, 126 : 204.
- MERONA B. de, 1981 - Zonation ichthyologique du bassin du Bandama (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 14(1) : 63-75.
- MERONA B. de & ALBARET J.-J., 1978 - Répartition spatiale des poissons dans les radiers des rivières de Côte d'Ivoire. ORSTOM, Bouaké, No 17. 78 p. multigr.
- MINCKLEY W.L., 1963 - The ecology of a spring stream Doe Run, Meade County, Kentucky. *Wildl. Monogr. Chestertown*, 11. 124 p.
- POLL M., 1959a - Recherches sur la faune ichthyologique de la région du Stanley Pool. *Ann. Mus. R. Congo belge, Sci. Zool.*, 71 : 75-174.
- POLL M., 1959b - Aspects nouveaux de la faune ichthyologique du Congo belge. *Bull. Soc. Zool. France*, 84 : 259-271.
- POWERS D.A. *et al.*, 1979 - A comparative study of the oxygen equilibrium of blood from 40 genera of amazonian fishes. *Comp. Biochem. Physiol.*, 62A : 67-85.
- REIZER C., 1974 - Définition d'une politique d'aménagement des ressources halieutiques d'un écosystème aquatique complexe par l'étude de son environnement abiotique et anthropique. Le fleuve Sénégal moyen et inférieur. Docteur en Sciences de l'environnement. Dissertation Arlon. Fondation Universitaire Luxembourgeoise, 4 vol. 525 p.
- STOTT B., 1967 - The Movements and population densities of roach *Rutilus rutilus* (L.) and gudgeon [*Gobio gobio* (L.)] in the River Mole. *J. Anim. Ecol.*, 36 : 407-423.
- SVENSSON G.S.O., 1933 - Freshwaters fishes from the Gambia river (British West Africa). Results of the Swedish expedition, 1931. *K. Svensk. Vetenskapsakad. Handl.*, 12. 13 p.
- SYDENHAM D.H.J., 1977 - The qualitative composition and longitudinal zonation of the fish fauna of the River Ogun. *Rev. Zool. Afr.*, 91(4) : 974-996.
- University of Michigan *et al.*, 1971 - The fisheries of the Kafue River Flats, Zambia, in relation to the Kafue Gorge Dam. Report prepared for FAO/UN acting as executing agency for UNDP. Ann Arbor, Michigan, University of Michigan, FI : SF/Z-M 11 : *Tech. Rep.*, 1. 161 p.
- VANNOTE R.L., 1980 - The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 : 130-137.
- WELCOMME R.L., 1969 - The biology and ecology of the fishes of a small tropical stream. *J. Zool. Lond.*, 158 : 485-529.
- WELCOMME R.L., 1975 - The fisheries ecology of African floodplains. *CIFA Tech. Pap.*, 3. 51 p.
- WELCOMME R.L., 1976 - Some general and theoretical considerations on the fish yield of African rivers. *J. Fish Biol.*, 8 : 351-364.
- WELCOMME R.L., 1979 - *Fisheries ecology of floodplain rivers*. London, Longmans. 317 p.

- WELCOMME R.L. & HAGBORG D., 1977 - Towards a model of a floodplain fish population and its fishery. *Environ. Biol. Fish.*, 2(1) : 8-24.
- WILLIAMS R., 1971 - Fish ecology of the Kafue River and floodplain environment. *Fish. Res. Bull. Zambia*, 5 : 305-330.
- WILLOUGHBY N.G. & TWEDDLE D., 1978 - The ecology of the commercially important species in the Shire Valley fishery, southern Malawi. In : *Symposium on river and floodplain fisheries in Africa*. Bujumbura, Burundi, 21-23 November 1977. *CIFA Tech. Pap.*, 5 : 137-152.
- WOURMS J.P., 1972 - The developmental biology of annual fishes. 3. Pre-embryonic and embryonic diapause of variable duration in the eggs of annual fishes. *J. Exp. Zool.* : 182, 389, 414.
- ZARET T.M. & RAND A.S., 1971 - Competition in tropical stream fishes : support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52 (2) : 336-342.

Chapitre 13**FISH COMMUNITIES
IN THE EAST AFRICAN GREAT LAKES****PEUPELEMENTS ICHTHYOLOGIQUES
DES GRANDS LACS D'AFRIQUE DE L'EST****A.J. Ribbink
D.H. Eccles**

Many fish communities of the East African Great Lakes (Lakes Victoria, Tanganyika and Malawi) are under intense pressure of exploitation to meet Man's escalating needs for animal protein. Indeed, the requirement for fish protein is rising exponentially with the rapidly accelerating increase in human populations and one can confidently predict that these fish communities will be subjected to even greater fishing pressure in the future. A frightening aspect of this exploitation is that so little is known of the structure of the communities, or of the interactions within and between them, that it is impossible to predict, except in the broadest outline, the outcome of man-induced perturbations of such multispecific fisheries. There is already evidence of the effects of Man's exploitation and manipulation of these resources (Fryer, 1972; Coulter, 1976; Turner, 1977a, 1977b; Sharp, 1981; Witte, pers. comm.) and it is clear that the fish communities of these lakes are particularly sensitive to exploitation. There are indications that in Lake Malawi several of the larger species of fish are either locally extinct or, by virtue of the patchy distribution of most species (see below), totally extinct (Turner, 1977a).

The most basic ecological data consist of counts of individuals and of the species to which these individuals belong, of the trophic and habitat relations between these species and of the way that the counts and relations vary with time. Research on the Great Lakes of Africa is still in the exploratory phase. For example, more than 50 % of the discovered species in Lakes Victoria (Van Oijen *et al.*, 1981) and Malawi (Ribbink *et al.*, 1983a) are undescribed and an unknown proportion in Lake Tanganyika await description (Brichard, 1978). There is no doubt that many additional species will be discovered as a result of further exploration and research. Since many of the component species of the fish communities of the African Great Lakes are still undescribed with very little ecological data available concerning any of these species, it is clear that our understanding of the structure of and interactions within and between communities is in its infancy. Despite this, modern techniques are used to harvest these stocks and the impact of these fishing methods is of such a magnitude that it is now likely that we shall never know the communities in an undisturbed state. Indeed it is possible that species which are unknown to science are being or have already been lost as a result of over-exploitation. Fish-

ries biologists have an unenviable task of trying to conserve the unique species diversity while simultaneously endeavouring to satisfy the ever increasing demand for protein. Any general discussion on fish communities of the Great Lakes of Africa will be superficial since no detailed data base exists. Furthermore, those communities which are subject to heavy fishing pressure are undergoing considerable change at present and are likely to experience further changes in the future. This means that a true baseline is unobtainable.

It has been appreciated since the earliest scientific explorations of these lakes that each has a rich species diversity and that each major habitat (rocky, sandy, weeded, open water etc.) is frequented by numerous species which constitute the communities characteristic of those habitats. In this chapter each of these communities will be dealt with in turn. However, the communities of the three lakes are not given an equal coverage. Those of Lake Malawi are discussed in greatest detail and then parallels between its communities and those of the other lakes are drawn fairly briefly, but with reference to the appropriate literature.

THE LAKES AND THEIR MAJOR HABITATS.

Lakes Malawi and Tanganyika are long, narrow and deep Rift Valley Lakes with clearwaters and permanent stratification, the water below about 200 m being slightly cooler than the surface waters and totally anoxic (Fryer & Iles, 1972; Lowe-McConnell, 1975; Beadle, 1981). Lake Victoria, which was formed by warping, with consequent backflooding of rivers (Fryer & Iles, 1972) and is not in the Rift Valley, has a squarish shape and a larger surface area than the Rift Valley Lakes, but is shallower and turbid (Greenwood, 1974; Van Oijen *et al.*, 1981).

Although the lakes differ topographically and historically from one another, the major ecological habitats of each are essentially similar, but Lake Victoria has relatively more muddy and vegetated substrata and less rocky substrata than do the two Rift Valley Lakes. Lake Victoria has numerous sheltered bays and inlets as well as a gradually sloping bottom which is in contrast to the steep profile and paucity of bays along much of the coastlines of the Rift Valley Lakes. Further details of physiography are given by Greenwood (1974), van Oijen *et al.*, (1981), Poll (1956), Marlier (1959), Brichard (1978), Fryer & Iles (1972), Jackson (1961) and Ribbink *et al.*, (1983a). Sandy beaches are less numerous than rocky shores in Lake Tanganyika (Lowe-McConnell 1975), while in Lake Malawi about 25% of the coastline is rocky.

The major habitats may be broadly classified as follows : rocks, sediments, macrophytic vegetation and open water. In each habitat further subdivisions are recognised, thus sediments may range from coarse gravel to a fine silt of mineral or organic origin. Similarly, rocky shores may be composed partly, or entirely, of small pebbles, rocks, boulders or huge rocky slabs. Vegetated areas differ according to whether the macrophytes are emergent or submergent as well as to which species of plant dominates an area. With increasing depth there is a change in the predominant plant species. A point is reached, at about 10 m in the Rift Valley Lakes but shallower in the more turbid Lake Victoria, below which macrophytes disappear completely. On sedimented substrata, or in the interstices of rocky areas, sand predominates in the shallows and may extend quite deeply on exposed shores before being covered by an increasingly thick mantle of ooze or mud with varying proportions of organic matter. The depth to which a permanent muddy mantle extends up a sandy bottom is determined by the physical characteristics of the bay or inlet. In sheltered bays in which the scouring effects of waves and currents are minimal the sandy region is covered by mud in shallow water. For example, within Monkey Bay in southern Lake Malawi, mud overlying sand is found in water less than a metre deep in sheltered regions while in the centre of the Bay, at a depth of about 15 m, the gelatinous ooze covering the sand is 120-140 cm thick. By contrast, the entrance of Monkey Bay is exposed to wave action and currents which clean the shallows so effectively that the muddy mantle is first found at 6-8 m depth; at 40 m depth it is still thin, being no more than 2-3 cm deep. At the less sheltered Nkhata Bay, the muddy mantle is usually in deeper water. Wave action and currents clean sediment from rocky shores and, since their effects are greatest in shallow water, the shallows generally are sediment-free. Once again, the degree of exposure of such shores to these elements determines the depth at which the sediment layer commences.

THE FISHES COMMUNITIES OF THE GREAT LAKES.

The fishes of the Great Lakes of Africa are drawn from nineteen families (Table 1). A feature of each lake is that it supports unique species flocks which have evolved and diversified within its confines. In Lake Tanganyika there are species flocks in five families; the Bagridae, Centropomidae, Cichlidae, Clariidae and Mastacembelidae. Lake Malawi has flocks in two families, the Cichlidae and Clariidae, while in Lake Victoria only the Cichlidae have speciated widely. The Cichlidae is the only family which has produced species flocks in each of the three Great Lakes, and it has also given rise to the greatest number of species (Table 1, and Chapter 2), colonised the largest number of habitats and displayed the greatest degree of adaptive radiation. Not surprisingly, therefore, the fish communities of these lakes are dominated by cichlids in all habitats except the open pelagic waters which are dominated by the Clupeidae and Centropomidae in Lake Tanganyika (Coulter, 1981), and by the cyprinid *Engraulicypris sardella* and the Clariidae in Lake Malawi.

Table 1 : The number of species in each family of the three Great Lakes. Data from Lowe-McConnell (1975), Van Oijen *et al.* (1981) and Ribbink *et al.* (1983a).

	Lake Victoria	Lake Tanganyika	Lake Malawi
Anabantidae	1	-	1?
Anguillidae	-	-	1
Bagridae	2	11	1
Centropomidae	-	5	-
Characidae	2	4	1
Cichlidae	250 ⁺	200 ⁺	400 ⁺
Citharinidae	-	1	-
Clariidae	6	5	13
Clupeidae	-	2	-
Cyprinidae	12	11	10
Cyprinodontidae	3	2	1?
Distichodontidae	-	2	-
Malapteruridae	-	1	-
Mastacembelidae	1	7	1
Mochokidae	2	5	1
Mormyridae	7	-	5
Polypteridae	-	1	-
Protopteridae	1	1	-
Schilbeidae	1	-	-

The understanding of the fish communities of littoral rocky shores is better than that of communities in any other habitat. Accordingly, this discussion is devoted mainly to rock-dwelling fishes, then attention is focussed on communities in other habitats.

1 - COMMUNITIES OF LITTORAL ROCKY HABITATS.

Lake Malawi. The rocky habitats of Lake Malawi are dominated by small, brightly or darkly coloured cichlids which show striking anatomical and behavioural specializations for feeding (Trewavas, 1935; Fryer, 1959; Fryer & Iles, 1972). Most of these fishes are closely associated with the rocky zones, some never venturing more than a metre from the rocky substratum (Fryer, 1959).

In Lake Malawi a group of 10 closely related endemic genera collectively referred to as Mbuna

dominate the rocky zones. It is estimated that more than 200 species of Mbuna occur in Lake Malawi (Ribbink *et al.*, 1983a). A survey of these fishes demonstrated that the Mbuna community at each site differs from that at other sites in both species composition and numerical abundance of constituent species. This was even true of areas which were no more than a few hundred metres apart. A further feature is that many species are endemic to a single small part of the lake (Ribbink *et al.*, 1983a). Similarly, the non-Mbuna of the rocky shore communities varied from one site to the next in species composition and in numbers of individuals, though there are among these fishes several species which have a lake-wide distribution (e.g. *Cyrtocara polystigma* (Regan), *Cyrtocara kiwinge* (Ahl), *Labeo cylindricus* Peters, *Barbus johnstonii* (Günther), *Opsaridium* (= *Barilius*) *microcephalus*, *Bathyclarias worthingtoni* Jackson, and others).

Thus, the intralacustrine endemism demonstrated by many results in unique communities around the lake comprising endemics plus contributions from the more widespread species. Although this feature has been demonstrated most clearly for communities of rocky habitats, the studies of fishes of other habitats indicate similar geographic effects on community structure (Ribbink *et al.*, 1983a; Chapter 2).

A typical permanent community of a rocky habitat in Lake Malawi comprises mainly Mbuna species with contributions from other cichlids and from several noncichlids. In addition, there are temporary members of the community in every rocky habitat. These include (i) semi-pelagic planktivorous *Cyrtocara* spp., referred to locally as «Utaka» (Iles, 1960), which move inshore to breed or to feed on plankton which is present in water currents around rocky outcrops and reefs, (ii) sand-dwellers which release and guard fry among rocks, and (iii) fry and juveniles of numerous species which shelter among rocks until they are large enough to live in the more open habitats for which they are adapted as adults. Rocky habitats are also frequented by fishes which visit from adjacent habitats and, as the setting of each rocky zone is unique, the input of species from surrounding habitats is variable. For example, in southern Lake Malawi the island of Thumbi East is situated at the entrance to Monkey Bay. On the north-eastern side of the island, which is exposed to the open lake, the rocky zone extends to a depth of 35-40 m, but on the sheltered south-western side which faces into Monkey Bay the purely rocky zone terminates between 3-8 m depth. On the shallow side the rocky zone merges along its base with the vegetated, sandy and/or muddy habitats and the members of the communities of each of these habitats range some distance into the provinces of other communities. The base of the rocky zone on the exposed shore is too deep for macrophytes and appears to be beyond the depth range of the shallow-dwelling species found in sandy and muddy habitats within Monkey Bay. Consequently, these rocky habitats are visited by an entirely different group of sand-dwelling fishes as well as different intermediate zone species e.g. *Aulonocara* spp. and *Trematocranus* spp.

Small isolated rocky outcrops, such as the islands of Chinyankwazi, Chinyamwezi and Zimbawe, which are separated from other rocky habitats by deep water and by substrata which are inimical to lithophilous fishes, are characterised by having few Mbuna species (Zimbawe 9 species; Chinyamwezi 12 species; Chinyankwazi 14 species; Ribbink *et al.*, 1983a). By virtue of the exposure of these islands to the scouring effects of wave action and strong currents, the substratum is essentially free of sediment to 30-40 m depth, and fishes which are normally associated with sediment-rich zones are rare or absent. Similarly, fishes characteristic of the intermediate habitats in the 0-40 m depth band are also absent. In contrast to these small islands of purely rocky habitats in deep water which are inhabited by a few species, large islands usually have a variety of habitats in both shallow and deep water and their faunas are speciose e.g. 49 Mbuna at Likoma Island; 32 at Chisumulu Island; 34 at Maleri Island; 29 at Mbenji Island (Ribbink *et al.*, 1983a). Such findings are consistent with some aspects of the theory of island biogeography (MacArthur & Wilson, 1967). From the foregoing it is apparent that the faunal composition, especially the Mbuna, the overall species richness and the number of individuals of each species differs from one locality to the next. Such insularity of species is largely explained by the highly sedentary nature of many of them, some of which may have their entire distribution restricted to a few thousand square metres (Ribbink *et al.*, 1983a). An implication is that relati-

vely widespread species, such as *Labeotropheus fuelleborni* Ahl, would find themselves within a different species assemblage at each locality, where they are likely to be subject to different interspecific interactions (Ribbink *et al.*, 1983b). It follows that immigrants and founders may need to adapt to a new set of environmental factors (biotic and abiotic) which might differ quite considerably from those of their area of provenance. This sets the scene for speciation in allopatry (see Chapter 2).

The geographic isolation of communities fosters change between such communities so that the species composition of each becomes less alike with time, particularly as the component species diverge from sister species in communities elsewhere. Those species which are most closely adapted to life in rocky habitats and which partition the resources of these habitats most finely are the Aufwuchs feeders, most of which are Mbuna. These are also the fishes which are likely to be affected most by the environmental differences existing between geographically isolated rocky zones. The allopatric populations of Mbuna species which are common to a number of sites differ from one another in coloration (Ribbink *et al.*, 1983a) and size which suggests a sensitivity to environmental pressures. In contrast, predatory species are less sensitive to a variation in the composition of a rocky shore community and the topography of such a shore because they feed on a variety of prey species. Thus, provided that the general characteristics of prey species are the same or similar from one area to the next, no locality-dependent specializations to piscivory are necessary. Indeed, the predatory species found most commonly in rocky habitats (*Cyrtocara kiwinge*, *Cyrtocara macrostoma* (Regan), *Cyrtocara polystigma*, *Cyrtocara linni* (Burgess & Axelrod), *Aristochromis christyi* Trewavas and *Rhamphochromis? esox*) show no clearly discernible geographical variation. However, a possible reason for this is that, relative to the Aufwuchs feeders, the piscivores are mobile and gene flow between populations is probably sufficient to stabilize species specific characters over a wide geographic area.

The marked insularity exhibited by most rock-dwelling cichlids reflects their tendency to remain within the rocky habitats for which they are adapted. Examination of communities at 121 different parts of the lake showed that in each community species are adapted to different microhabitats (Ribbink *et al.*, 1983a). Some species are narrowly adapted (stenotopic) while others are more catholic (eurytopic). Eurytopic species may range over a wide variety of rocky substrata, perhaps venturing into intermediate zones and may also occur over a broad depth range, but stenotopic species are usually restricted to a particular substratum, such as patches of small rocks among medium-sized or large rocks, and to narrow depth ranges (Fig. 1 and 2). The preferred or normal habitat of a species is that part of the environment in which most of its individuals live and breed. Such a general definition does not account for the observation that the preferred habitat of a species varies with the age of the individuals, nor does it account for the fact that some species may spend most of their adult lives in a particular area where they feed, but occupy an entirely different habitat during the breeding season. With regard to the Mbuna, sexually mature fishes live, feed, hold territories and breed within their preferred habitat throughout the year and so the broad definition is adequate. The discussion which follows applies to adults only.

Normally, only small species are permanent residents among small rocks (20-50 cm diameter) and pebbles (> 20 cm diameter). Since large individuals cannot fit into the small gaps between such rocks, these areas are unsuitable to them as refuge and spawning sites. In addition to being inhabited by larger species, habitats comprising large rocks are also tenanted by small fishes, particularly nonterritorial species of *Labidochromis*, the scale-eater *Genyochromis mento* Trewavas and cave-dwelling species such as *Pseudotropheus elongatus* "yellow-tail" (Ribbink *et al.*, 1983a). Habitats of medium-sized rocks (50-150 cm diameter) are inhabited by a wide variety of species some of which habitually frequent upper surfaces of prominent rocks, some occur most frequently at the base of such rocks and others which remain in cracks or crevices between and among rocks.

The caves, holes and crevices among rocks provide protective privacy from egg-eaters and other fishes which might interfere with spawning and so areas of broken rocks and rubble are most suitable for territoriality. In contrast, exposed surfaces of huge boulders and rocky slabs which do not provide shelter are seldom used by territorial fish, but they do support large num-

bers of juveniles, sub-adults and non-territorial adults which harvest the Aufwuchs growing on the rock surfaces. These fishes are, however, at risk when feeding and have to dash for shelter when threatened by predators.

Most lithophilous species occur within the upper 10 m, but the distribution of some Mbuna extends beyond 40 m depth (Figs 1 & 2). The ability to penetrate depth was studied experimentally on eight species of Malawi cichlid and it was found that all were limited to relatively shallow water by functional constraints imposed by their swimbladders (Hill & Ribbink, 1978; Ribbink & Hill, 1979; Marsh & Ribbink, 1981; Ribbink *et al.*, 1983b). However, field observations showed that these species live well within their potential physiological range, for example, *Melanochromis joanjohnsonae* Johnson has the ability to compensate to 25 m depth but normally lives between 1-3m and is rare beyond 4.5 m depth (Hill & Ribbink, 1978). It appears, therefore, that although depth *per se* may limit the vertical distribution of species, other factors which alter with changing depth probably affect depth distribution to a greater extent. These factors include the effects of wave action and currents, light penetration and productivity as well as thickness of sediment on the rocks and the nature of the substratum.

Many species share restricted areas. Habitats of medium-sized rocks in shallow water are particularly rich in species, many of which appear to use similar resources (Fig. 2). Studies of space requirements of these fishes are in their infancy, but enlightening results have been obtained. Holzberg (1978) found that two sympatric species of the *Pseudotropheus zebra* species-complex at Nkhata Bay have territories which overlap. There was, however, no intraspecific overlap of territories (Fig. 3a). Similarly, Marsh (1981) found that the territories of three sympatric species of *Petrotilapia* often showed considerable overlap, but conspecific territories abutted or overlapped only slightly. The territories of *Petrotilapia* spp. are large (mean size : 22.2 m² for *Petrotilapia tridentiger* Trewavas; 19.9 m² for *Petrotilapia genalutea* Marsh; 6.8 m² for *Petrotilapia nigra* Marsh) and frequently the territories of a variety of other cichlid species are included within their boundaries (Fig. 3b).

The degree of territoriality exhibited by Mbuna varies from species to species. *Petrotilapia* spp., members of the *Pseudotropheus zebra* species-complex and many others are highly aggressive towards conspecifics and their territories may abut but do not overlap. They are, however, fairly tolerant of heterospecifics.

There are species such as *Pseudotropheus elongatus* «aggressive» which are so highly aggressive that all potential intruders are excluded from their territories under normal circumstances; territories of these fishes never overlap and usually do not abut (Fig. 3c). Since the Aufwuchs in these territories is not harvested by any fishes other than the resident, it grows longer than that of surrounding areas. These areas of long Aufwuchs are referred to as «algal gardens» (Sharp, 1981; Ribbink *et al.*, 1983a) and are attractive food sources to a number of species which are normally excluded. Occasionally large schools of *Petrotilapia* feed in algal gardens and by virtue of the size of these fishes and the number of individuals in a school the territorial fishes defending the gardens are overwhelmed (Sharp, 1981; Marsh, 1981; Marsh & Ribbink, 1986). At the other end of the scale from these highly aggressive species are those which do not hold territories at all (e.g. several of the *Labidochromis* spp., Ribbink *et al.*, 1983a).

Evidence of species-specific requirements for space was provided by removing individuals from their territories. Such individuals were soon replaced by conspecifics, but removal of several successive replacements led to a situation in which territorial heterospecifics became established in the vacant space (Sharp, 1981). This indicates that intraspecific competition for territorial space which fulfils the topographical requirements of the species is strong, and also that in the absence of the normal resident its preferred territorial habitat may be occupied by another species.

Feeding behaviour, trophic interrelationships and feeding space requirements are largely unexplored. Data collected thus far indicate that most Mbuna species feed upon loose Aufwuchs, a small proportion feed upon filamentous algae and several, such as *Genyochromis mento* (a scale and fin-eater) and *Melanochromis crabro* Ribbink & Lewis (an ectoparasite and egg-eater), have unusual diets. The *Cynotilapia* spp. appear to be specialized to feed upon plankton (Fryer, 1959). Although Mbuna are trophic specialists (Fryer, 1959), it appears that all are opportunists which will feed on other resources (e.g. plankton) when available (Ribbink *et al.*, 1983a). As virtually

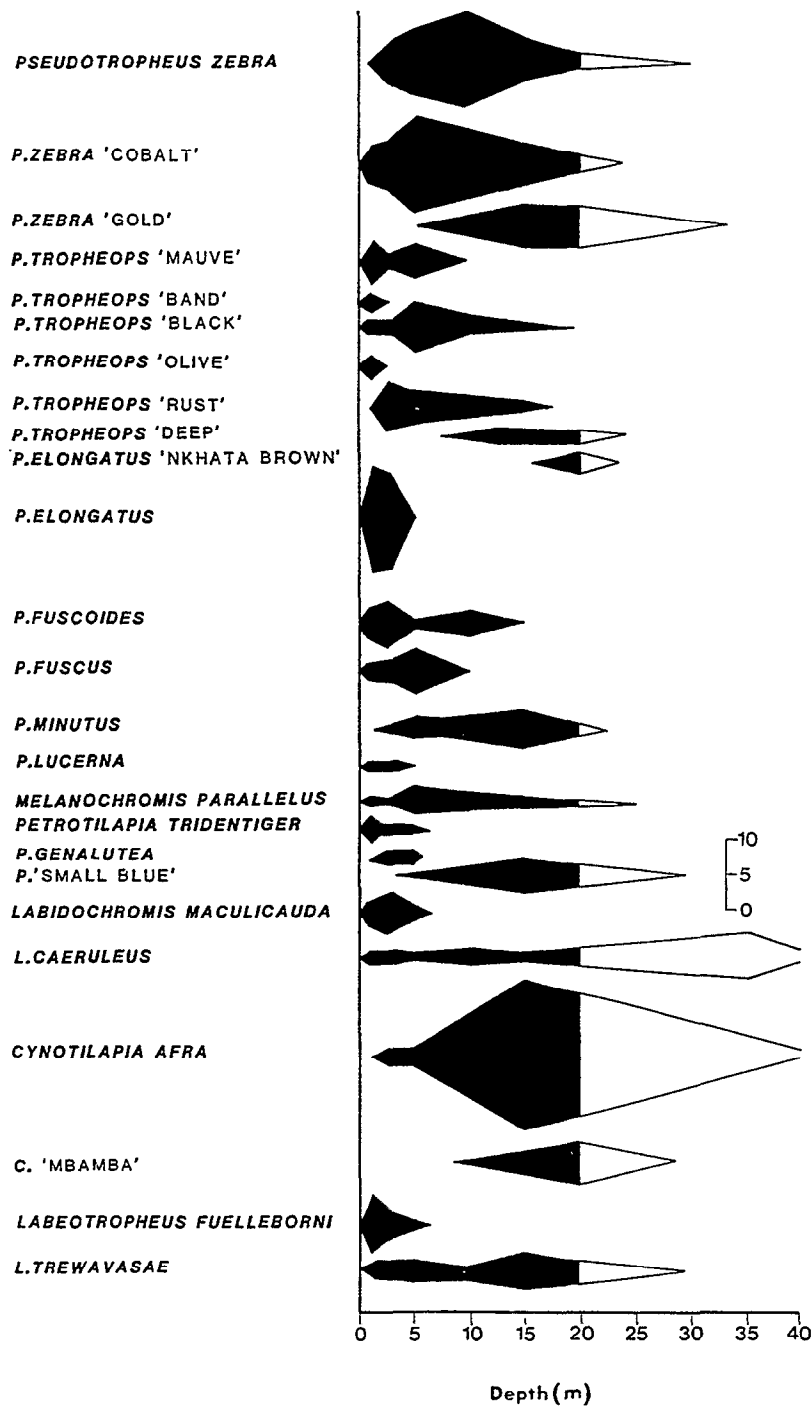


Fig. 1 : A transect at the point of the Nkhata Bay peninsula, Lake Malawi, giving the depth distribution and numerical abundance of Mbuna species. Solid black areas indicate counts of individuals in 50 m² (2 x 25 m) grids laid at selected depth contours to 20 m; beyond 20 m numbers were estimated. Most species occur in the shallows, but several extend beyond 40 m. Territorial males of each species were counted (after Ribbink *et al.*, 1983).

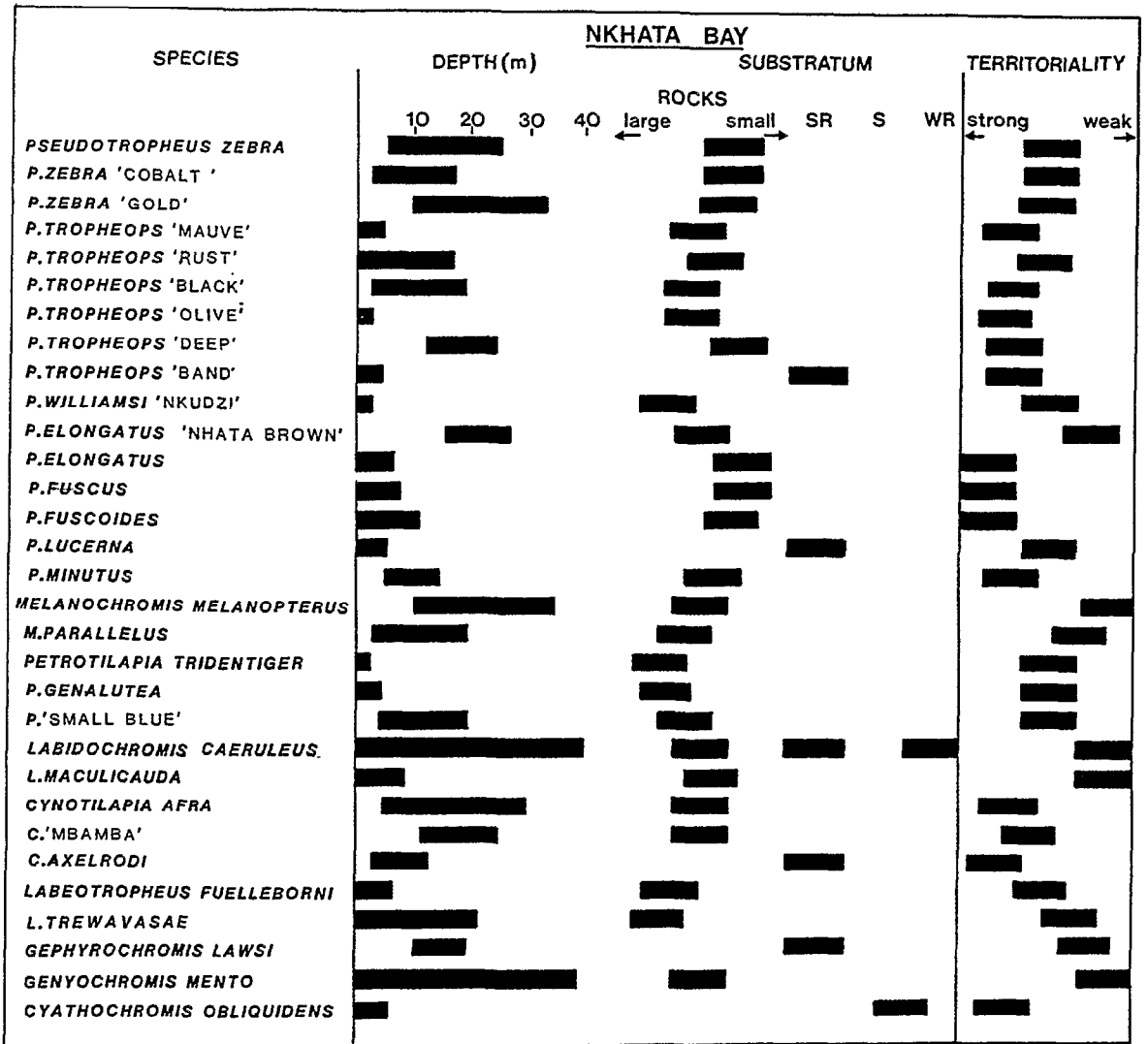


Fig. 2 : Resource utilization by the Mbuna community at Nkhata Bay after Ribbink *et al.* (1983a). Blocks indicating preferred depth are based on quantified data. Those indicating a habitat preference are based on unquantified observations. Preferences for habitats of rocks of a particular size, intermediate zones of sand-rock (SR) or weed-rock (WR) or sandy environs (S) are indicated. Blocks do not indicate the full depth range of species, nor absolute restriction to a particular habitat; they give the preferred depth and habitat types.

An assessment of the degree of territoriality is given by the position of blocks in a range from non-territorial fishes (extreme right) to strongly territorial species with algal gardens (extreme left). Those species which are centrally placed are aggressive almost entirely to conspecifics. The evaluation of the degree of territoriality is largely subjective. The positioning of the blocks was relative to the three reference points given above (i.e. left, right or central).

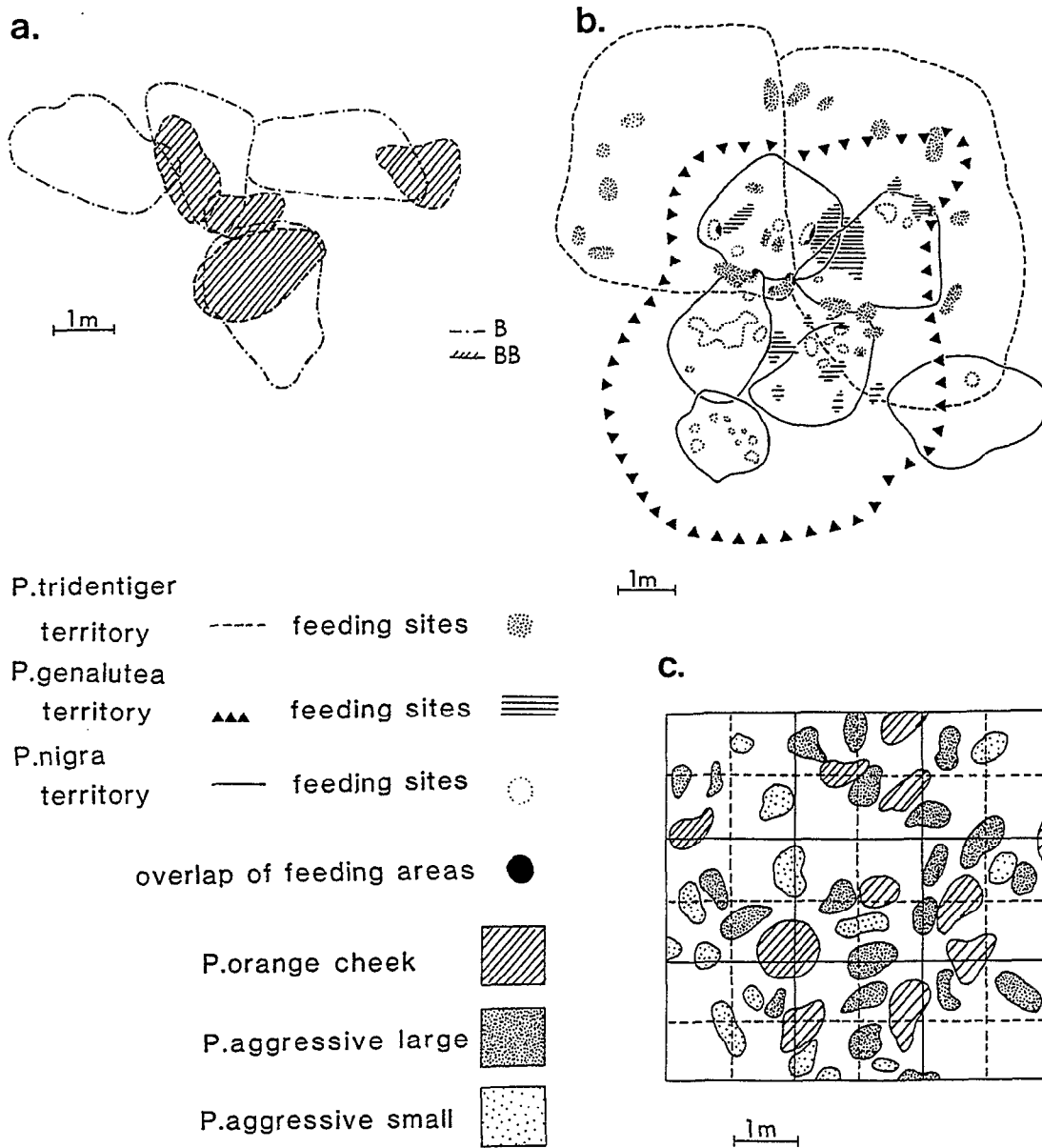


Fig. 3 :

a) Territories of two members of the *Pseudotropheus zebra* species-complex overlap, but those of conspecifics abut without overlap (after Holzberg 1978). BB = *Pseudotropheus zebra* B = *Pseudotropheus zebra* «cobalt» (names after Ribbink *et al.*, 1983a).

b) Territories of three species of *Petrotilapia* overlap, but those of conspecifics abut without overlap. Individuals feed most frequently from specific sites within their territories with little heterospecific overlap of feeding sites (after Marsh, 1981).

c) Territories of highly aggressive species show no overlap. These species feed from algal gardens, within their territories which they defend (after Sharp, 1981). Territories of *Pseudotropheus tropheops* «orange cheek» *Pseudotropheus elongatus* «aggressive» larger than 75 mm SL smaller than 75 mm SL. Names after (Ribbink *et al.*, 1983a). The scale for all three figures is identical permitting a comparison of the size of territories of different species.

all Mbuna feed upon Aufwuchs, one questions how this resource is shared. Fryer (1959) suggested that, due to the apparent high productivity of the rocky shores, Aufwuchs is present in superabundance and there is sufficient for all. A stable superabundance is unlikely to persist and Sharp (1981) found that, while a superabundance of Aufwuchs may be present for short periods, in general there is a shortage of food on rocky shores.

Superficially, the members of lithophilous communities appear to co-exist with considerable overlap of space and food requirements (Fryer, 1959; Fryer & Iles, 1972). Close examination shows, however, that many species are adapted to live within a particular depth range and show preferences for rocks of a certain type. Syntopic species usually have differing microhabitat preferences and those fishes which ingest the same food collect it from different parts of the habitat (Marsh, 1981; Sharp, 1981, Ribbink *et al.*, 1983b). Furthermore, peculiarities of dentition and jaw structure enable species or groups of closely-related species to harvest components of the Aufwuchs which are inaccessible to other Mbuna. For example, Fryer (1959) records that the long forceps-like teeth of members of the genus *Labidochromis* enable these fishes to feed from within narrow cracks and grooves whereas the broad mouths and relatively short teeth of the *Labeotropheus* spp. would restrict their feeding to the prominences on the rock surfaces. Similarly, *Pseudotropheus tursiops* Burgess & Axelrod appears to be able to use the side of its elongate jaw to collect Aufwuchs from narrow cracks and crevices which cannot be used by fishes of similar adult size which lack the elongate snout (Ribbink *et al.*, 1983a).

Labeotropheus species have subterminal mouths and so individuals are able to feed in a position which is almost parallel to the rock surface (Fig. 4a), allowing them to graze in water which is shallower than that which can be used by similar sized fishes with terminal mouths (e.g. *Pseudotropheus zebra* (Boulenger), *Petrotilapia* spp.) It also enables them to maintain position and feed in wave-washed areas more effectively than terminal mouthed species which feed at right angles to the substratum (Fig. 4b).

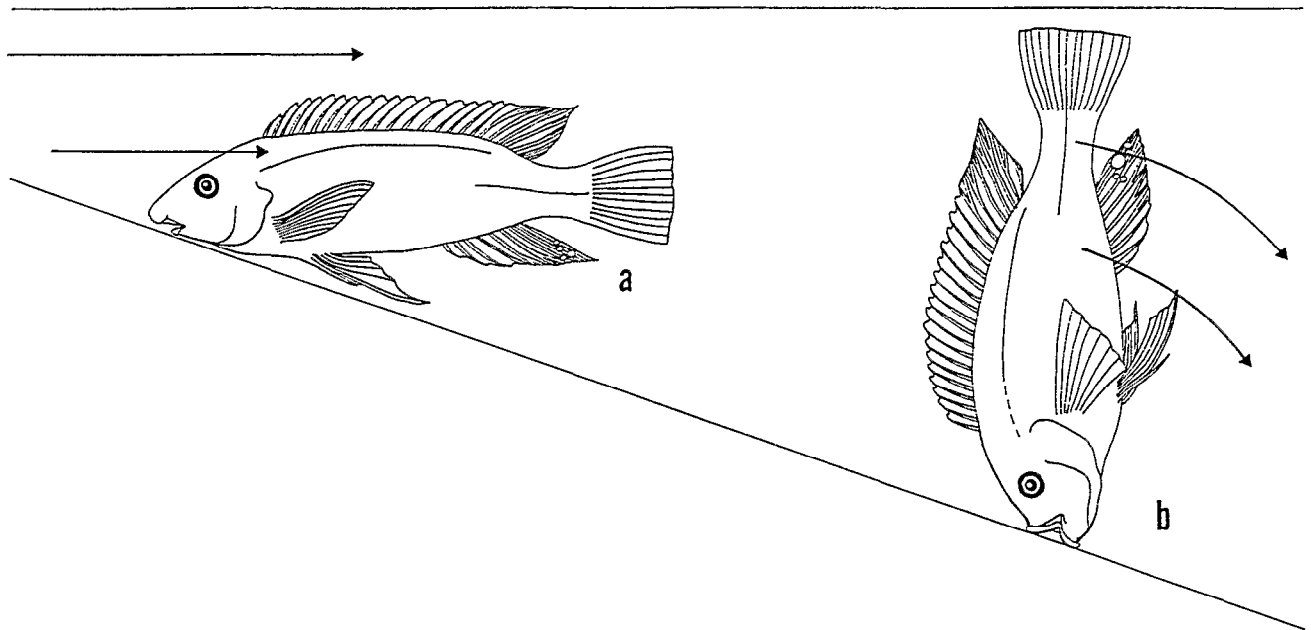


Fig. 4 : see text above.

Lakes Victoria and Tanganyika. Both Lakes Tanganyika and Victoria have Mbuna-like fishes dominating their rocky shores. The recently discovered communities of rock dwelling fishes in Lake Victoria resemble the Mbuna in many respects, namely : they are small darkly or brightly coloured fishes ; they have small deeply embedded scales on the chest and nuchal area ; they exhibit similar trophic adaptations and appear to be geographically restricted (Van Oijen *et al.*, 1981 ; Witte, 1984).

The structural and ecological similarity between the lithophilic fish faunas of Lakes Malawi and Tanganyika has been noted frequently (Regan, 1921 ; Fryer, 1959 ; Marlier, 1959 ; Matthes, 1962 ; Fryer & Iles, 1972 ; Mayland, 1978) and behavioural similarities were also emphasized recently (Kawanabe, 1981 ; Yamaoka, 1982 ; Hori, *et al.*, 1983 ; Takamura, 1983 a & b).

The rock-frequenting fishes of Lake Tanganyika, also like those of Lake Malawi, are darkly or brightly coloured, and strongly lithophilous with microhabitat preferences for depth and substratum ; they are territorial and sedentary showing philopatric tendencies and geographical restriction - which is marked in some instances - and they are trophic specialists. Similarly some species are numerous in the rocky habitat while others are rare with a gradation of numerical densities between these two extremes. The community comprises a variety of species, many with Mbuna-like characteristics, but contributions from other species, including predatory and planktivorous groups, may be large. In both these Rift Valley lakes the density of fishes is high with Lake Tanganyika having a slightly greater density (18 individuals m⁻² at Uvira in Lake Tanganyika, Hori *et al.*, 1983, vs 6-14, rarely 20 individuals m⁻², in Lake Malawi, Ribbink *et al.*, 1983a).

The overall parallels between the rock-frequenting fishes of Lakes Malawi and Tanganyika are striking, although the species composition of the two lakes is entirely different and, while all the lithophilous cichlids of Lake Malawi are maternal mouthbrooders, a fairly high proportion of those of Lake Tanganyika are substratum spawners.

2 - COMMUNITIES OF SEDIMENTED AREAS.

Lake Malawi. The complexity of the communities of rocky shorelines can, in part, be ascribed to the fact that they offer a wide variety of micro-habitats, reflecting differences in rock type, weathering, slope, depth and exposure to wave-action and currents. Isolation of rocky areas offers further scope for diversification of their faunas as a result of differing opportunities for colonisation. Sandy and muddy substrata, superficially at least, appear to offer fewer opportunities for resource partitioning yet they too contain large numbers of species peculiar to them.

The most obvious factors which could affect the distribution of species in such areas are the presence of macrophytes, depth and the grain size and organic content of the substratum. While beds of macrophytes show sharp boundaries, the other characters usually show gradients, the different biotopes merging into each other with no obvious barriers to the movement of fish. Furthermore, level or evenly sloping bottoms of sediment are usually continuous, while rocky slopes generally have a lower limit where they are bounded by sediments (Ribbink *et al.*, 1983a).

A classic example of ecological segregation of fishes is that of the five tilapiine species which live over sedimented substrata in southern Lake Malawi. Lowe (1952, 1953) found that these tilapiine species are distributed differently with regard to depth, substratum type, feeding requirements and also with regard to breeding seasonality and the locality of breeding sites (see also Fryer & Iles, 1972 : 265). Little can be added to this study and so in the discussion which follows attention is focussed upon the haplochromine species of sedimented areas.

A demersal trawl survey of more than 70 stations, at depth increments of 18 m between 18 and 180 m was carried out in Lake Malawi south of 13°30' and recorded over 180 species. Although the catfish *Bagrus meridionalis* Gunther and *Synodontis njassae* Keilhack were recorded from most stations, the individual cichlid species had restricted distributions, so that the composition of the catch at any station was predictable, usually containing from 20 to 30 cichlid species and 2 to 10 non-cichlids. Lewis (1981) examined the catches from three adjacent stations in the South East arm at depths of 18, 36 and 54 m. He reported a total of 51 cichlid species,

of which only three were found at all depths (Table 2). One of these three, a planktivore (*Cyrtocara eucinostoma*), was the most abundant species at 18 m where it formed almost 40 % of the catch, but it formed only 0.3 % of the catch from 54 m. The other two were rare predators, on only one occasion forming over 1 % (1.7 %) of the catch. Although two thirds of the fauna at 18 and 36 m were common to both depths, and almost 30 % of the species at 54 m also occurred at 36 m, the composition of the catches was completely different. Chaika (1976) stated that, while depth was important for the distribution of the demersal cichlids, bottom type had little effect. Lewis, however, noted that Chaika's analysis was based on presence or absence, and took no account of abundance. An analysis of Lewis' data (Table 3) shows that the species which constitute the bulk of the catch at any depth form only a small proportion at the other depths, so that although the faunal lists of adjacent stations may look similar the community structure and ecological interactions are very different.

Lewis' data on the three stations off Nkope are typical of the pattern of trawl catches in Lake Malawi. The trawling survey sampled most stations 3 or 4 times a year over a period of 3 years. Every increment of 18 m showed a different but characteristic species assemblage. Outside the regular survey area a single haul off Nkhota Kota at a depth of 220 m, near the limit of dissolved oxygen, yielded a small catch including 1.5 kg of cichlids belonging to 7 species never

Table 2 : Number of species occurring at each of three adjacent trawling stations at 10 fathom (ca 18 m) depth increments in Lake Malawi, with number and percentage by weight of species occurring at one, two or three depths (data from Lewis, 1981).

Depth	10 fhm (ca 18 m)	20 fhm (ca 36 m)	30 fhm (ca 54 m)
Total number of species	30	30	17
Number restricted to one depth (% of catch by mass)	9 (11.7)	7 (2.2)	12 (55.5)
Number common to 10 and 20 fhm (% of catch by mass)	21 (88.3)	21 (95.2)	-
Number common to 20 and 30 fhm (% of catch by mass)	-	5 (2.9)	5 (42.3)
Number common to all depths (% of catch by mass)	3 (39.8)	3 (2.6)	3 (2.2)

Table 3 : Percentage by mass of the most abundant species in demersal trawl catches at each depth and their contribution by mass to the catch at other depths at three adjacent trawling stations separated by 10 fathom (ca 18 m) depth increments off Nkope in southern Lake Malawi (data from Lewis, 1981). * Probably *L. microdon*, see text.

Depth	10 fhm (ca 18 m)	20 fhm (ca 36 m)	30 fhm (ca 54 m)
Two most abundant at 10 fhm (<i>Cyrtocara eucimostoma</i> , <i>Pseudotropheus livingstonii</i>)	58.3	6.5	0.3
Two most abundant at 20 fhm (<i>Lethrinops parvidens</i> , <i>C. argyrosoma</i>)	9.8	69.8	0
Two most abundant at 30 fhm (<i>L. cf aurita</i> , * <i>L. stridei</i>)	0	0.1	73.3

seen in previous hauls (pers. obs., D.H. Eccles). The trawling survey was normally restricted to water of a depth of 18 m or more, but a few shallow stations were studied and again showed a distinctive species composition, being dominated by species other than those common at 18 m or those characteristic of inshore seine net catches (Eccles & Lewis, 1978).

While the species composition of the communities changes with depth, the trophic interrelationships remain similar, although the decrease in light leads to the disappearance of macrophytes, and later of actively photosynthesising algae and thus the components of the fish community which exploit these resources. Physical changes in the environment are accompanied by changes in the morphology of the fish. An apparent adaptation to decreasing light intensity is the development, in the sub-orbital region, of hypertrophied pores and canals of the cephalic lateral line system. This feature characterises the genera *Aulonocara* and *Trematocranus*. Some species of these genera occur in shallow water, and may be extremely abundant at the rock-sand interface where they inhabit caves and crevices. Other species are important components of sediment communities between about 25 m and 80 m. Probably the inflation of the lateral line canals serves to amplify the signals detected by these organs and thus enables the fish to locate their prey by their motion, independent of visual cues.

The nature of the sediment has an important influence on communities. For example, the structure of the teeth of species which take food from the bottom appears to be associated more with the coarseness of the sediment than with the nature of their food. There is thus a tendency for the teeth to become smaller and often more numerous, but in fewer rows, as the substratum becomes finer with increasing depth. This trend reaches a conclusion with an undescribed cichlid species which is a major component of the community between 145 and 180 m and in which the adult is often completely toothless.

A further adaptation to increasingly fine sediments is found in an undescribed species figured as «*Cleithrochromis bowleyi*» by Axelrod & Burgess (1977). This species is common between 70 and 90 m on substrata overlaid by thick diatomaceous ooze. It is characterised by the possession of large, broad-based, pectoral fins, and by the hypertrophy of the cleithrum which forms a conspicuous prominence in the profile. It has a sharp, somewhat elongated, snout and inflated cephalic lateral line canals. The most likely explanation for the extraordinary development of the cleithrum is that this fish buries its head in the sediment while feeding and that it uses the thrust from its broad-based pectorals to reverse out of the mud, the cleithrum forming the base for the muscles which erect these fins.

The replacement of one species by another exploiting a similar ecological niche as depth increases is well exemplified by a series of molluscivorous species. In water of less than 10-15 m small gastropods are exploited largely by *Barbus eurystomus* Keilhack and *Cyrtocara placodon* (Regan). At 20 m depth these are replaced by *C. anaphyrmus* (Burgess) which resembles *C. placodon*. This species is replaced, in turn, below about 50-60 m by *Lethrinops mylodon* Eccles & Lewis.

Similar examples of species replacement could be given for many groups. *C. eucinostoma*, which occupies large inshore areas during the breeding season (McKaye, 1983), is replaced in deeper water by *C. mloto* (Iles), an important constituent of trawl catches from 10 to 36 m. The pike-like piscivore *Rhamphochromis leptosoma* is replaced in deeper trawl catches by *R. macrophthalmus* Trewavas. *Clarias gariepinus* (Burchell) which is common down to about 10 m is replaced by various species of the endemic genus *Bathyclarias*, one of which, *B. atribrancus* (Greenwood) appears to be confined to depths of over 90 m. Its food is uncertain but its gut is usually packed with tubes which appear to be produced by oligochaetes, although such species have not yet been found in the lake.

Although cichlids normally dominate the demersal habitats, this is not always the case. Usually about 10 %, and rarely up to 50 % or 60 %, of a trawl catch belong to other groups, mainly catfish. The only niche which is dominated by catfish is that of the major piscivore in deeper water, which is filled by *Bagrus meridionalis* Gunther. In shallower water, however, this role is largely taken over by cichlids such as *Cyrtocara nototaenia* (Boulenger) in about 25 m, *C. leptura* (Regan) in 18-27 m and *Serranochromis robustus* (Günther) in vegetated inshore areas, although even here *Bagrus* is active at night.

As was noted in the case of the rock-frequenting communities, local conditions affect the

depth range of individual species so that, for example, *Chilotilapia rhoadesii* Blgr., which is common down to 20 m but is not found below 30 m in the south east arm, was trawled at 50 m off Nkhota Kota in the less productive central part of the lake.

A further similarity between distribution patterns of communities of sedimented and of rocky habitats is that, although the former are less fragmented than the latter, a certain degree of geographical variation occurs in their component species. Thus *Lethrinops mylodon* Eccles & Lewis is represented by recognisably distinct sub-species in the south and off Nkhata Bay in the north-central part of the lake (Eccles & Lewis, 1979). Similarly *Lethrinops longimanus* Trewavas and *L. macracanthus* Trewavas, which coexist and are readily distinguished from each other in the south east arm, are represented near Sungu at 13°31'S by an intermediate form which can be assigned to neither species (Eccles & Lewis, 1979). Again, although *L. stridei* Eccles & Lewis occurs in both the southeastern and southwestern arms of the lake there are small recognisable but not quantifiable differences between fish from the two populations which are separated by the rocky Nankhumba Peninsula.

Even more marked differences are found between the benthic communities of the southern and northern extremities of the lake. Catches from comparable habitats in the two areas have few species in common. *Lethrinops longipinnis* Eccles & Lewis, which is a major component of catches at about 50 m in the south, is absent from the north where *L. argenteus* Ahl occurs. Similarly the genus *Gephyrochromis*, described from the north, is not known from the south where its place appears to be taken by *Pseudotropheus elegans* Trewavas.

The species composition varies not only with depth, but also with the area in which the catch is made. The north east corner of the south east arm is characterised by relatively high numbers of the sponge *Malawispongia echinoides* Brien and of a species of *Aulonocara* which is rare elsewhere, while one undescribed species of *Cyrtocara* was taken on several occasions but is restricted to a single station near Mbenji Island. Eccles & Lewis (1977) noted that *Lethrinops microdon* is associated with diatomaceous ooze and that movements of this species appear to be affected by incursions of cool water along the bottom under the influence of southerly winds (Eccles, 1974). Where the species forms a large component of the catch, as with *L. microdon*, such factors have important implications for fisheries management.

Turner (1977a, 1977b) studied the effect of demersal trawling on the species composition of catches in the south east arm of Lake Malawi. He found that after 7 years of commercial exploitation the proportion of species in the catch had changed, the larger species having declined while the smaller ones had become more abundant. The magnitude of change was related to the difference between the normal adult size of the species and the mean adult size of all species in the catch. He pointed out that this result would be expected since small species are vulnerable to fishing mortality for a smaller proportion of their life and are thus at a competitive advantage.

Eccles & Lewis (1977) noted that the abundance of *Lethrinops stridei* had shown a greater decline than would have been expected from its size. This was one of the most abundant species in early exploratory catches (Eccles, pers. obs.), but is now rare in the area studied by Turner. They suggested that a further factor in the decline of this species might be the effect of extensive trawling on the structure of the bottom deposits, with the disturbance of the sediments and epipelagic algae and the stirring of nutrients from the mud into the water column. They speculated that this might have led to a redistribution of primary production between the plankton and the benthos, with consequent effects on the demersal fish species.

While the marked decline of *L. stridei* from the shallower trawling grounds is real, changes in its apparent abundance in deeper water may be taxonomic artefacts. The separate identity of *L. stridei* and *L. microdon* was not recognised until the programme of exploratory trawling had been under way for some time so that earlier records could refer to either species. Such an error is apparent in the case of the fauna of the Nkope stations referred to by Lewis (op. cit.). In this area the inshore edge of the bottom type with which *L. microdon* is associated lies at about 50 m so that the most abundant species from the 65 m station, recorded as *L. stridei*, was probably in fact *L. microdon*. This contention is substantiated by the fact that two of the paratypes of *L. microdon* were obtained from this station at an earlier date (Eccles & Lewis, 1977).

Lakes Victoria and Tanganyika. Both Lake Victoria and Lake Tanganyika resemble Lake Malawi in that they contain unique assemblages of sediment-associated species. Van Oijen *et al.* (1981) reported on a survey of the cichlids of the Mwanza Gulf in southern Lake Victoria. They recorded over 200 species, of which more than 150 were undescribed and noted that these were usually restricted to specific habitats so that every habitat has its own peculiar assemblage. Although their trawl survey in the Gulf extended only to a depth of 18m, they found that most species had very restricted depth ranges. In many cases this was related to reduced oxygen concentrations below 10 m and, in others, to the nature of the substratum. The similarity to the Lake Malawi situation extends to the fact that in both lakes the species with the widest depth range was a zooplankton feeder, which is explained by the fact that they are not dependent on the nature of the substratum for feeding.

Less information is available for demersal sedimented habitats in Lake Tanganyika, although Poll (1956) noted that a number of benthic cichlid species occur at depths down to 100 m. From his data, however, it appears that the depth ranges of individual species are greater than those of their equivalents in the other two lakes. As in Lake Malawi, hypertrophied cephalic lateral line canals are found in the genera *Aulonocranus* and *Trematocara*, some of the latter occurring at depths of as much as 100 m. A similar adaptation is found in the deep water *Thoracochromis mcconnelli* (Greenwood) of Lake Turkana.

Coulter (1967) set gill nets between 20 and 180 m at the south of Lake Tanganyika and found that, while the different species recorded usually covered wide depth ranges, there was a degree of niche separation in the diet of the predatory species. These wide depth distributions contrast with the situation in Lakes Malawi and Victoria. The probable explanation lies in differences in the basin morphology and physical regime of the lakes. Both Lake Malawi and Lake Tanganyika have completely anoxic hypolimnia (Eccles, 1974), while Lake Victoria mixes completely in most years (Talling, 1966) so that anoxic conditions occur only occasionally in the deepest parts. The two former lakes show regular marginal upwelling but, while in Lake Malawi a depth of 250 m is not found closer than 100 km to the southern end of the lake and upwelling at the south is from the intermediate layer, in Lake Tanganyika this depth is encountered within 15 km of the southern end. Coulter (1963) found upwelling of hypolimnetic water in his study area, recording anoxic conditions at a depth of 80 m and only 1 mg O₂/l at 60 m on one occasion in the cool season.

Although low oxygen concentrations are found near the bottom in sheltered gulfs of Lake Victoria at modest depths, these are limited to the interface between the water and fine silts (Van Oijen *et al.*, 1981) and anoxic conditions occur rarely in the main water mass where they are confined to deep waters (Talling, 1966). Thus, as in Lake Malawi, conditions are favourable for the development of a range of species adapted to low light intensities and relatively low oxygen concentrations.

The fact that at the south of Lake Tanganyika depths below 50 metres are likely to experience wide seasonal fluctuations in oxygen concentrations and even completely anoxic conditions, precludes the evolution of stenotopic forms with preferences for deep waters. This offers an explanation for the differences between the structures of the benthic communities of Lake Tanganyika, on the one hand, and Lake Malawi and Lake Victoria on the other.

3 - INTERMEDIATE HABITATS.

Lake Malawi. At the interface between two major habitats, such as rocky or sandy zones, there is a region where the two are mixed. Fryer (1959) referred to these mixed areas as intermediate habitats. The mixed rock-sand belt is very narrow in regions where rocky shores descend steeply to meet abruptly the sandy plains, or the belt may be broad where rocky shores shelve gradually, eventually giving way to a purely sandy substratum. Most rocky shores of the Great Lakes shelve steeply and so, in general, the area of mixed rock-sand habitat is very narrow.

Inevitably a narrow ribbon of intermediate habitat will have contributions from the fauna

of the two habitats which flank it, but in addition these regions are occupied by a number of species which occur nowhere else. Included among these species are brightly coloured members of the genera *Aulonocara* and *Trematocranus*, several *Mbuna* species and a variety of *Cyrtocara* spp., including members of the Utaka group, which nest in the sand alongside or beneath rocks (Ribbink *et al.*, 1983 a). Similarly, *Oreochromis shiranus* (Boulenger) and *Tilapia rendalli* excavate nests in these intermediate zones beneath rocks in 1-9 m depth.

In shallow regions the mixed zones may have macrophytes growing in sand between rocks. Such intermediate habitats have species contributed from sandy, rocky, vegetated and intermediate zones and the fishes which dominate such an area are usually those of the predominant habitat in the mixed area. Thus the community of such an area is governed by the circumstances of the area - its depth, relative proportions of rocks, sand and macrophytes, and its proximity to any of these major habitats. Wave action and currents will also influence the species composition of a community of such habitats since organic sediment will be prevalent in sheltered areas, but absent in areas exposed to scouring by waves or currents. Similarly the nature of rocks, sand and macrophytes would dictate to some extent which species occupy the region. There are no species known to be exclusive to this mixed zone although several species such as *Cyathochromis obliquidens* Trewavas, *Pseudotropheus* cf. *novemfasciatus*, *Cyrtocara kirkii* (Günther) and *Astatotilapia calliptera* (Günther) appear to be more common than in sand-rock or sand-macrophyte habitats.

Lakes Tanganyika and Victoria. Intermediate habitats of Lake Tanganyika and Victoria are alluded to in the writings of Brichard (1978), Hori *et al.* (1983) and Van Oijen *et al.* (1981). It is likely that a study of fish communities of such habitats in these lakes will show that they parallel Lake Malawi in having species adapted to and characteristic of mixed zones.

4 - PELAGIC AND SEMI-PELAGIC COMMUNITIES OF THE THREE GREAT LAKES.

In Lake Tanganyika and Lake Malawi there are distinct pelagic communities exploiting the plankton. In the former these communities are relatively simple, consisting mainly of two clupeid species, a cyprinid and a cyprinodont, a cichlid which feeds on plankton, and four centrropomid predators. In Lake Malawi the zooplankton are exploited by a range of cichlid species (Iles, 1959) which are found mainly inshore, a cyprinid *Engraulicypris sardella* and a number of catfish species such as *Bathyclarias loweae* (Jackson, 1959). The associated predators are cichlids of the genera *Rhamphochromis*, particularly *R. longiceps* (Günther), and *Diplotaxodon*. In inshore areas and in the southern part of the lake where upwelling results in extensive phytoplankton blooms (Eccles, 1974), phytoplankton is utilised directly by semi-pelagic species of *Oreochromis* (= *Tilapia*; Lowe, 1953).

Coulter (1970) showed that exploitation of the pelagic community of Lake Tanganyika led to a large decline in the abundance of predators, but that total catches increased slightly, the reduction in predator biomass in this case being compensated for by increased survival of the short-lived rapidly-reproducing prey.

Turner (1982) stated that, while levels of primary production in Lake Malawi and Lake Tanganyika were broadly similar, the pelagic fish biomass of the latter was, on an area basis, from 1.6 to 10 times greater than that of Lake Malawi. He also noted that both *Cladocera* and the larvae of the midge *Chaoborus* are absent from the zooplankton of Lake Tanganyika but are common in Lake Malawi, where swarms of adult *Chaoborus* are a striking feature of the central area of the lake. He considered that in Lake Malawi *Chaoborus* must play a significant role as a predator of the zooplankton and suggested that this was possible because, in contrast to the clupeids *Limnothrissa miodon* (Blgr.) and *Stolothrissa tanganyicae* Regan, *Engraulicypris* is relatively inefficient at utilising this resource.

Turner's study was centred at Nkhata Bay, near the north-central part of Lake Malawi, and his information on lake-wide distribution was obtained from two surveys, during one of which larval density was studied. He found higher total fish biomass towards the ends of the lake, and larval densities off Nkhata Bay were at least an order of magnitude lower than those at the

extreme north and south. In the south, where *Engraulicypris* populations are greatest, *Chaoborus* swarms are rare, but are seen occasionally between November and March.

Although Turner states that primary production in the two lakes is comparable, his figures, based on a year's records, are similar to the lower of the figures given by Hecky (1978) for his surveys of Lake Tanganyika in April and October. It is possible that the primary productivity of Lake Tanganyika may be greater than that of Lake Malawi on an annual basis. Such a situation could result from the limnological regime of the lakes. The basin of Lake Tanganyika has steep shores, and the nutrient-rich anoxic hypolimnion in most areas is found within a short distance of the shore. Upwelling in the south of Lake Tanganyika is often accompanied by simultaneous fish mortalities since anoxic water is involved (Coulter, 1963). This water is extremely rich in nutrients. In Lake Malawi, the upwelling at the south involves intermediate, less nutrient-rich water. Thus the respective forms of the lake basins may lead to a greater annual turnover of nutrients in Lake Tanganyika than in Lake Malawi.

It is possible that the dominance of *Chaoborus* as a predator of the zooplankton in the central part of Lake Malawi may be the result, not of the relative inefficiency of *Engraulicypris* in this role, but of a lower production and standing stock of zooplankton in this area. *Chaoborus* is an ambush predator which adjusts its density by the use of air bladders, and seizes prey which approach it. Such a passive predatory strategy is more efficient, in energetic terms, than is active hunting and is also adopted in the resource-poor mesopelagic zones of the ocean by fish such as the snipe-eel, *Nemichthys* (Meade & Earle, 1970).

An alternative explanation for the absence of *Chaoborus* from Lake Tanganyika may lie in abiotic factors. Verbeke (1957a) reported that these midges were completely absent from both Lake Tanganyika and Lake Kivu. At that time Lake Kivu contained no zooplankton-feeding fish and he suggested (1957b) that clupeids from Lake Tanganyika should be introduced to utilise the resource. This was done in 1958-1960 and *L. miodon* has become established although, even by 1980, it did not appear to have affected the composition of the zooplankton (de Iongh *et al.*, 1983). Hecky (1978) stated that Lake Kivu and Lake Tanganyika differed from the other African lakes in having unusually high concentrations of magnesium and potassium. Further chemical differences may arise from inflow of water associated with vulcanism. Degens *et al.* (1973) stated that hydrothermal discharges provide about 0.5 km³ of water annually to Lake Kivu. Such discharges are often highly mineralised and may contain heavy metals. The Ruzizi River, which drains Lake Kivu, is the main inflow to Lake Tanganyika, so that any chemical species present in its waters in abnormally high concentrations would also enter Lake Tanganyika and it is possible that chemical characteristics common to the two lakes may adversely affect *Chaoborus*.

DISCUSSION

An inevitable consequence of the acquisition of new information is that it modifies existing concepts, either by reinforcing them or by departing from them. In the discussion which follows we substantiate some of the earlier work, but in several instances we use newly acquired information to suggest alternative interpretations.

Size and complexity of the communities. The use of mechanised fishing techniques and of SCUBA, and the exploration of areas not previously studied, have led to the discovery of hundreds of undescribed species in the last 15 years. The current rate of discovery of new species is still high and so there is no knowing how many fish species are supported by each lake. Now, more than ever before, it is apparent that the adaptive radiation and speciation of these fishes within each lake has no equal among other vertebrates. It is also apparent that the communities are far more speciose than previously imagined and, accordingly, the complexity of interspecific relationships is greater than envisaged. It is abundantly clear that, with the work on the fishes of these lakes still in its exploratory and descriptive phase, the effects of unfettered exploitation of these largely unknown multispecific communities cannot be comprehended at present.

Intralacustrine geographical restriction. For some time it has been apparent that the lithophilous fishes of the Rift Valley Lakes are narrowly distributed within each lake (Fryer, 1959; Marlier, 1959). Recently this was forcefully substantiated (Brichard, 1978; Ribbink *et al.*, 1983 a) and a similar situation was found in Lake Victoria (Van Oijen *et al.*, 1981). Fishes of other habitats appeared to be more mobile and the general impression was that, with few exceptions (Trewavas, 1935; Fryer & Iles, 1972), they enjoyed lake-wide distribution. It is becoming apparent, however, that fishes of sedimented substrata, of vegetated regions and from pelagic or semipelagic habitats of the Rift Valley Lakes often have geographic distributions which are limited to specific areas (Eccles & Lewis 1978; 1979; Brichard, 1978; Lewis, 1981). In addition unpublished data from demersal trawl samples show that the species composition of catches taken in northern Lake Malawi are considerably different from those of the southern lake (Lewis pers. comm; Tweddle pers. comm.).

In contrast to the Rift Valley Lakes it was believed (Fryer & Iles, 1972; Greenwood, 1974) that Lake Victoria populations enjoyed a lake-wide distribution, but Van Oijen *et al.* (1981) and Witte (1984) have shown that populations of Lake Victoria are spatially isolated. Thus, in these African Great Lakes, allopatry of species is an important way in which the resources of each lake are utilized non-competitively by its fishes.

Temporary components of communities. As noted earlier, short-term exchange of members between adjacent communities is a frequent occurrence. However, there are also regular daily or seasonal migrations between habitats for feeding or reproduction. Thus, although *Cyrtocara eucinostoma* (Regan) and *Cyrtocara mloto* (Iles) are common constituents of demersal trawl catches between 20 and 50 m in Lake Malawi, they are not dependent on the bottom for food as they are zooplankton feeders.

Longer-term feeding migrations between different areas of Lake Malawi have been demonstrated for the phytoplankton-feeding *Oreochromis* and several «Utaka» species. Reproductive migrations were discussed by Fryer & Iles (1972) and an example of such behaviour in *C. eucinostoma* was described by McKaye (1983).

Migrations are often of importance with regard to commercial exploitation, the best known examples being trap fisheries for cyprinids on their spawning migrations upstream from a number of lakes. They are also of importance in the lakes themselves. Thus, in Lake Malawi the fishermen follow the shoals of Utaka from the south east arm to the south west arm and Domira Bay. Another species which appears to migrate is *Cyrtocara leucisca* (Regan) («silibanga»); this is an important constituent of demersal trawl catches in about 20 m in the area near Monkey Bay during the period November to February, after which it becomes rare. Although it is assumed that it has migrated out of the area, it does not appear in trawl catches elsewhere.

Stenotopy. In each lake there are numerous stenotopic species some of which are adapted very narrowly to particular depth zones, substrata and other environmental attributes. Although microhabitat preferences are most apparent in lithophilous communities, there is growing evidence of a similar stenotopy among fishes of other habitats (Fryer & Iles, 1972; Eccles & Lewis, 1977, 1978, 1979; Brichard, 1978; Lewis, 1981; Van Oijen *et al.*, 1981; Witte, 1984). Species specific adaptations to particular microhabitats effectively restrict species to sections of each environment. Such stenotopy enables a greater number of species to be packed into the habitat under consideration, particularly if the fishes are narrowly stenotopic.

Stenotopy has been recognised among the fishes of the Rift Valley Lakes for some time, but only recently has it been realized that some of the fishes of Lake Victoria are also as narrowly adapted (Witte, 1984).

Feeding. In each lake there is a large number of species, but a limited number of different food resources. There are, for example, more than 250 haplochromine species in Lake Victoria, but only 11 main trophic categories are recognized (Witte, 1984). A degree of dietary overlap is inevitable and occurs widely (Fryer, 1959; Van Oijen *et al.*, 1981; Ribbink *et al.*, 1983 a). On first discovering this, Fryer (1959) concluded that at least certain food items (Aufwuchs) must be present in a superabundance and both he (Fryer, 1959; Fryer & Iles, 1972) and Greenwood

(1974, 1981) suggested that fishes with identical requirements negated the competitive exclusion principle. Virtually nothing is known about interspecific competition among fishes of the African Great Lakes, but research is beginning. For example, Takamura (1983 a) observed that the more similar the food type the greater is the interspecific aggression among certain lithophilous species of Lake Tanganyika. In another paper, Takamura (1983 b) suggests that an interspecific feeding symbiosis has developed between two Aufwuchs feeders, *Petrochromis polyodon* and *Tropheus moorei*, in Lake Tanganyika. Furthermore, evidence arising from more detailed studies of community members shows that fishes which superficially appear to have identical requirements are either separated physically (i.e. occupy different depths or substrata) or take food from different sites (Ribbink *et al.*, 1983a, 1983b; Hori *et al.*, 1983). The tendency of these detailed examinations is to expose the ecological segregation of species, thus departing from the notions of Fryer & Greenwood which suggested that some community members co-exist in a negation of the competitive exclusion principle.

Fryer's suggestion that there is a superabundance of algal food and a consequent lack of competition in the inshore rocky areas is negated by recent observations. While the lake is undergoing its dry season fall its level drops about 15-20 cm per month. At this time, dense algal mats, with filaments in excess of 15 cm in length, develop in shaded spots in the splash zone where wave action is sufficient to keep them continuously wet but where they cannot be grazed by fish. Such mats are never observed under water or above the surface when the level is rising, although the conditions for algal growth just below the surface must certainly be less harsh than in the splash zone where exposure to drying and to the sun is a hazard. Despite the absence of conspicuous mats, the rocky zones show a good growth of algae; but this is heavily grazed and kept short.

Such a situation does not evidence a lack of competition but, rather, a very intense utilisation of a rapidly reproducing resource. Certainly, if particular resources are temporarily abundant they are utilised by a wide range of species including many not specifically adapted to feed upon them. Thus, most Mbuna species feed on zooplankton when this is abundant (Ribbink *et al.*, 1983 a). However, the value of trophic specialization is not in periods when a resource is super-abundant, but at such times when resources are scarce (McKaye & Marsh, 1983). It is at these times that natural selection may act most harshly upon the individuals within a species to promote trophic specialisations.

Communities. The concept of the community is useful only if it has descriptive or predictive value, but the problems are considerable. Certainly the concept of a community, as exemplified by the rocky or sandy bottom communities of Lake Malawi, has descriptive value but is too broad to have any value in predicting the effects of perturbations. Where fishing causes changes in ecological interactions such as those demonstrated by Coulter (1970) for pelagic fish in Lake Tanganyika, or by Turner (1977a, 1977b) for the demersal fishes of Lake Malawi, a more narrow definition of the community is needed, restricting the concept to one where the component species show actual or potential interactions. If actual, or potential, interaction between component species is accepted as a characteristic of a community, those species assemblages which are sufficiently separated that they share no common species, or where species which are abundant in the one are present as rare outliers in the other, are in effect separate communities, although they have no definable boundaries and merge with intermediate assemblages.

Since the species composition of the catch from a particular combination of depth, exposure and bottom type is predictable, this array of species might be considered a community. However such a community defies definition since it merely reflects the result of a number of overlapping discrete distributions, each with its individual pattern. Because of this overlapping of distributions there are no definable boundaries to the species assemblages except in the widest sense as, for example, between phytophilous, lithophilous and psammophilous species.

To restrict the recognition of communities to such assemblages would be to reduce the predictive value of the concept. Furthermore, while changes to the population structure in one depth range within a fairly uniform habitat may affect other species at that depth as shown by Turner (1977b), these effects are local and are largely restricted to the depth range of the affected species though some repercussions for a broader spectrum of the biotope are likely.

There is a danger, from the point of view of fisheries management, that the acceptance of a broad definition of communities might lead to the conclusion that fishing in a restricted area would not lead to overfishing since the stocks could be replaced by immigration from areas out of the range of exploitation. The implications for management are serious, in that the over-simplified approach which has, of necessity, been adopted in the case of the trawl fisheries of Lakes Malawi and Victoria, is not really tenable. The demonstrated existence of large stocks of broad taxonomic groupings such as «*Haplochromis*» or «*Lethrinops*» in these lakes does not necessarily mean that these groups can be treated as single entities for management purposes, even where the species are extremely similar. This belief would be fallacious if presumed «reservoir» areas differ in depth or bottom type from those being exploited.

The changes in species composition of the catch in southern Lake Malawi noted by Turner were confined to the depth range at which pair trawling using fibre warps was feasible (i.e. to about 35 m). *L. stridei* in this area was not replaced by the similar *L. microdon* which occurs nearby but at greater depths and over a somewhat different bottom type, and which remained abundant off Nkope until at least 1978 (D Eccles, pers. obs.).

Before the fisheries of these lakes can be regulated to provide optimum long-term benefits to the people of the area, a knowledge of the species composition of the catches in different depths and over different bottom types is necessary. This requires exploratory trawling with careful taxonomic evaluation of catches and the survey and mapping of bottom deposits. Once these data are available it should be possible to monitor catches and to manage individual stocks. However the taxonomic background for such work is still far from complete and, were it available, the costs of monitoring would be considerable.

In the absence of detailed knowledge of the species composition of exploited communities a practicable management approach might be to regulate fishing effort on the basis of the whole catch, as has been done in Lake Malawi for the trawl fishery. Here, when demersal trawl catches fell to an undesirably low level, the fishery was closed for a period of six months. The result was substantially increased catches when fishing was resumed. While such an approach is feasible in the case of a trawl fishery which has been developed by Government, and where the right to fish has been expressly granted by a licence, it is more difficult in the case of fisheries where there are traditional rights.

A further method of control which has been attempted in Malawi is the restriction of trawling to particular depth ranges or distances offshore. Such an approach is theoretically effective but, since the cost of patrolling is high, in practice it cannot readily be enforced unless there is a detailed knowledge of the taxonomy and distribution of the species so that fishing areas can be identified by examination of the species composition of the catch. Widespread contravention is likely to prevail if the rewards are high and the risks of detection are low.

A more effective method of protecting stocks from over-exploitation by trawling might be to select representative areas of each ecological type and to physically render them unsuitable for demersal trawling. This could be readily done by scattering over the bottom obstacles large enough to interfere with the nets and so spaced that there was a high probability of encounter in a day's fishing. Such physically closed areas would require little policing, and the obstructions could be so widely spaced (of the order of 100 to 200 m apart) that they would have little effect on the composition of the fauna. These areas would serve as refuges in which stocks of the exploited species could be retained, and from which continuous re-colonisation of the adjacent exploited areas could occur. The existence of such refuges might be useful in reducing the replacement of larger species by smaller, and often less desirable, ones.

A further option which has often been suggested is the introduction of new species to the ecosystem. Eccles (1975) argued that, in the case of newly established artificial impoundments, fish catches could be enhanced by the introduction of suitable specialised lacustrine species. Such an approach has also been advocated for the Great Lakes. In the 1950's and early 1960's there was controversy about the desirability of introducing the large predatory Nile perch (*Lates* spp) into Lake Victoria to «utilise» the «undesirable» haplochromines. Despite the fact that the criteria of «desirability» were based on foreign values which placed a premium on angling and on large fillets or cutlets, the introduction was effected. The introduction «succeeded» and now large *Lates* form part of the trawl catches in the north. In the absence of baseline data on the

haplochromine community of Lake Victoria the impact of the introduction of *Lates* cannot be assessed. It is likely that many haplochromine species will disappear, or become much less abundant. Not only would this result in reduced catches, but the loss of these species would be considerable in aesthetic or scientific terms, although it cannot be evaluated as a cost. However, it is debatable whether *Lates* really is a desirable species. While a mechanised fishery with sophisticated refrigeration and marketing facilities can handle such fish, the industry on the Great Lakes is likely, for the foreseeable future, to be based largely on small-scale artisanal fisherman who would lack such facilities and to whom a large fish might well be a liability. Meanwhile, the development of a trawl fishery for small cichlids in Lake Malawi has shown that, far from being «undersirable», these are a valuable resource which can readily be sun-dried and which now form the basis of a considerable export trade.

Lates was also introduced to Lake Kyoga, where it has contributed greatly to the catch without apparently affecting the tilapia populations (Gee, 1969). The reason for this success is unclear, but it is possible that in this swampy lake *Lates* can more effectively exploit small species than can the local fishermen, and that it converts these small fish to a form which is accessible to fishing gear.

More recently Turner (1982) has suggested that clupeids from Lake Tanganyika be introduced to Lake Malawi to utilise the plankton which, he suggests, is not efficiently exploited by *Engraulicypris*. While such an introduction into Lake Kariba was successful, the likelihood of success of an introduction into Lake Malawi is lower, due to the presence of successful plankton-feeding species. Furthermore, it is still open to question whether the pelagic plankton resource base is sufficient to support an offshore fishery. An additional uncertainty is introduced by the possibility that the absence of *Chaoborus* from Lake Kivu and Lake Tanganyika may be the result of abiotic factors. A greater knowledge of the physical background and the seasonal cycle of production in both Lake Tanganyika and Lake Malawi is necessary before this question can be answered. In the interim, it would be very unwise to introduce a new species to an already closely adapted ecosystem consisting of a number of complex communities.

RÉSUMÉ

Les communautés de poissons des grands lacs d'Afrique de l'Est sont encore très mal connues car les recherches en sont encore au stade descriptif et exploratoire. En raison de la demande croissante en protéines animales, plusieurs de ces communautés ichtyologiques sont soumises à une exploitation intense. Cette pression de pêche a déjà modifié la structure des communautés et il est probable qu'il n'existe plus maintenant de communautés non perturbées.

On appelle communautés, des groupes d'espèces caractéristiques de différents habitats. Les communautés des zones rocheuses sont les mieux connues. Dans le lac Malawi, le Mbuna est le poisson le plus abondant dans les biotopes rocheux, mais d'autres Cichlidés, ainsi que des espèces appartenant à d'autres familles, cohabitent avec le Mbuna et l'ensemble de ces poissons constitue les membres permanents de la communauté. Des visiteurs temporaires venant de biotopes voisins, ainsi que des poissons venant pondre dans les zones rocheuses ou les utilisant comme nurseries avant de regagner leurs biotopes habituels, viennent compléter cette communauté.

Les poissons lithophiles sont à ce point sédentaires que beaucoup d'espèces sont endémiques d'une seule localité. Il en résulte que les groupes d'espèces composant la communauté de chaque côte rocheuse est différent de celui des autres côtes. Dans bien des cas, des espèces ayant apparemment des exigences identiques sont isolées géographiquement et ne peuvent entrer en compétition. La plupart des espèces lithophiles ont une préférence marquée pour des microha-

bitats très particuliers, et leur répartition est liée étroitement à la présence de ces microhabitats. C'est dans les zones de moins de 10 m de profondeur, avec des rochers de 0,5 à 2 m, que l'on observe le plus grand nombre d'espèces. Inversement, la faune est la plus pauvre dans les grands rochers en eau profonde (plus de 40 m).

Différents types de comportements territoriaux et des spécialisations trophiques caractéristiques pour chaque espèce permettent d'utiliser au mieux les ressources disponibles. Bien que l'essentiel des travaux mentionnés dans ce chapitre ait été réalisé dans le lac Malawi, les communautés de poissons lithophiles des lacs Victoria et Tanganyika sont très similaires. Dans le lac Tanganyika, cependant, une grande partie des Cichlidés pondent sur un substrat alors que chez les Cichlidés des deux autres lacs, les mères pratiquent l'incubation buccale.

En général le passage d'un type de sédiment (sable grossier par exemple) à un autre (boue par exemple), se fait graduellement et il n'y a pas de frontière bien nette. Néanmoins, les espèces se répartissent en fonction de la profondeur et de la nature du fond. Le partage des ressources se fait également par une spécialisation du régime alimentaire et une adaptation aux eaux profondes, ainsi que par l'isolement géographique d'espèces présentant des exigences similaires, voire identiques. Les poissons des biotopes intermédiaires (mélange de sable, de rochers, et d'hydrophytes dans les zones peu profondes) sont caractéristiques de ces zones d'interfaces du lac Malawi. Il en est probablement de même dans les lacs Victoria et Tanganyika.

Les communautés pélagiques ou semi-pélagiques ne sont pas autant spécialisées que les communautés démersales ou littorales. Dans le lac Tanganyika, les Clupéidés pélagiques font l'objet d'une pêche importante, mais dans le lac Malawi, la pêche pélagique est relativement peu productive. Turner a suggéré d'introduire les Clupéidés du lac Tanganyika dans le lac Malawi. Les auteurs pensent que cette proposition est très dangereuse dans la mesure où la limnologie du lac Malawi est encore très peu connue et que l'on ne possède pratiquement aucune information sur les communautés ichtyologiques et leurs relations avec le milieu pélagique.

Une telle introduction serait irréversible et potentiellement catastrophique. L'introduction d'espèces allochtones dans des lacs artificiels peut être bénéfique, mais il est peu probable qu'il en soit de même dans les milieux naturels. Il est donc recommandé de ne pas effectuer ces introductions.

Une bonne connaissance des peuplements ichtyologiques est indispensable pour gérer une pêche multispécifique. Cette connaissance étant loin d'être suffisante actuellement, il est proposé de répartir des obstacles sur les fonds chalutables dans certaines zones préalablement sélectionnées, afin de les préserver de la pêche. La recolonisation des zones adjacentes pourrait alors s'effectuer à partir de ces zones refuges.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Professor M. N. Bruton and Mr P. B. N. Jackson for their comments on earlier drafts of the manuscript. We thank Mrs H. Tomlinson for seeing the manuscript through its various phases on the word processor and Mrs E. Grant for preparing the illustrations.

REFERENCES

- AXELROD H. & BURGESS WE., 1977 - *African cichlids of Lakes Malawi and Tanganyika*. Ed. 6. T F H Publications, Neptune City.
- BEADLE L.C., 1981 - *The inland waters of tropical Africa. An introduction to tropical limnology*. Ed. 2, Longman, New York, 475 p.
- BRICHARD P., 1978 - *Fishes of Lake Tanganyika*. T.F.H. Publications, Neptune City.
- CHAIKA J.J., 1976 - Recurrent group analysis of small demersal cichlid species of Lake Malawi and its possible ecological implications. M.Sc. Thesis, Iowa State University.
- COULTER G.W., 1963 - Hydrological changes in relation to biological production in southern Lake Tanganyika. *Limnol. Oceanogr.*, 8 : 463-477.
- COULTER G.W., 1967 - The deep benthic fishes at the south end of Lake Tanganyika with special reference to the distribution and feeding of *Bathybates* species, *Hemibates stenosoma* and *Chrysichthys* species. *Zambia Fish. Res. Bull.*, 4 : 33-38.
- COULTER G.W., 1970 - Population changes within a group of fish species in Lake Tanganyika following their exploitation. *J. Fish Biol.*, 2 : 329-353.
- COULTER G.W., 1976 - The biology of *Lates* species (Nile perch) in Lake Tanganyika and the status of the pelagic fishery for *Lates* species and *Luciolates stappersi* (Blgr.). *J. Fish Biol.*, 9 : 235-259.
- COULTER G.W., 1981 - Biomass, production, and potential yield of the Lake Tanganyika pelagic fish community. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 110 : 325-335.
- CROW M.J. & ECCLES D.H., 1980 - A concealed active fault in the south-west arm of Lake Malawi. *Trans. geol. Soc. S. Afr.*, 83 : 297-299.
- DEGENS E.T., VON HERZEN R.P., WONG H.K., DEUSER W.G. & JANNASCH H.W., 1973 - Lake Kivu : structure, chemistry and biology of an East African Rift Lake. *Geol. Rundsch.*, 62 : 245-277.
- DE IONGH H.H., PLIETHOFF P.C. & TRANK V.G., 1983 - Feeding habits of the clupeid *Limnothrissa miodon* (Boulenger) in Lake Kivu. *Hydrobiologia*, 102 : 113-122.
- ECCLES D.H., 1974 - An outline of the physical limnology of Lake Malawi (Lake Nyasa). *Limnol. Oceanogr.*, 19 : 730-742.
- ECCLES D.H., 1975 - Fishes of the African Great Lakes as candidates for introduction into large tropical impoundments. *J. Fish Biol.*, 7 : 401-405.
- ECCLES D.H. & LEWIS D.S.C., 1977 - A taxonomic study of the genus *Lethrinops* Regan (Pisces-Cichlidae) from Lake Malawi. Part I. *Ichthyol. Bull. Rhodes Univ.*, 36 : 1-12.
- ECCLES D.H. & LEWIS D.S.C., 1978 - A taxonomic study of the genus *Lethrinops* Regan (Pisces-Cichlidae) from Lake Malawi. Part 2. *Ichthyol. Bull. Rhodes Univ.*, 37 : 1-11.
- ECCLES D.H. & LEWIS D.S.C., 1979 - A taxonomic study of the genus *Lethrinops* Regan (Pisces-Cichlidae). Part 3. *Ichthyol. Bull. Rhodes Univ.*, 38 : 1-25.
- FRYER G., 1959 - The trophic interrelationships and ecology of some littoral communities in Lake Nyasa with especial reference to the fishes, and a discussion of the evolution of a group of rock-frequenting Cichlidae. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 132 : 153-281.
- FRYER G., 1972 - Conservation of the Great Lakes of East Africa : a lesson and a warning. *Biol. Conserv.*, 4 : 256-262.
- FRYER G. & ILES T.D., 1972 - *The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa. Their biology and evolution*. Oliver & Boyd, Edinburgh, 641 p.
- GEE J.M., 1969 - A comparison of certain aspects of the biology of *Lates niloticus* (Linne) in some East African lakes. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 80 : 244-262.
- GREENWOOD P.H., 1974 - The cichlid fishes of Lake Victoria, East Africa : the biology and evolution of a species-flock. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) Suppl.* 6 : 1-134.
- GREENWOOD P.H., 1981 - Species-flocks and explosive evolution. In *Chance, change and challenge - the evolving biosphere* (Eds.) Greenwood P.H. & Forey P.L., Cambridge Univ. Press. & Br. Mus. (Nat. Hist.), London.
- HECKY R.E., 1978 - The Kivu - Tanganyika basins : the last 14000 years. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 25 : 159-165.

- HECKY R.E., FEE E.J., KLING H. & RUDD J.W.M., 1978 - Studies on the planktonic ecology of Lake Tanganyika. Fisheries and Marine Science Technical Report, No. 816 : iv, 1-51, Winnipeg, 1978.
- HILL B.J. & RIBBINK A.J., 1978 - Depth equilibration of a shallow-water cichlid fish. *J. Fish Biol.*, 13 : 741-745.
- HOLZBERG S., 1978 - A field and laboratory study of the behaviour and ecology of *Pseudotropheus zebra* (Boulenger), an endemic cichlid of Lake Malawi (Pisces : Cichlidae). *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 16 : 171-187.
- HORI M., YAMAOKA K. & TAKAMURA K., 1983 - Abundance and micro-distribution of cichlid fishes on a rocky shore of Lake Tanganyika. *African Study Monographs*, 3 : 25-38.
- ILES T.D., 1960a - A group of zooplankton feeders of the genus *Haplochromis* (Cichlidae) in Lake Nyasa. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 2 : 257-280.
- ILES T.D., 1960b - Pre-breeding migration of common Lake Nyasa fishes. *C.S.A. 3rd Symp. Hydrobiol. Major Lakes* : 131-132.
- JACKSON P.B.N., 1959 - A revision of the clariid catfishes of Nyasaland with descriptions of a new genus and seven new species. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 132 : 109-128.
- JACKSON P.B.N., 1961 - Check-list of the fishes of Nyasaland. *Ocas. Pap. natl. Mus. South Rhodes.*, 3 : 535-621.
- KAWANABE H., 1981 - Territorial behaviour of *Tropheus moorei* (Osteichthyes : Cichlidae) with a preliminary consideration on the territorial forms in animals. *African Study Monographs*, 1 : 101-108.
- LEWIS D.S.C., 1981 - Preliminary comparisons between the ecology of the haplochromine cichlid fishes of Lake Victoria and Lake Malawi. *Neth. J. Zool.*, 31 : 746-761.
- LOWE R.H., 1952 - Report on the *Tilapia* and other fish and fisheries of Lake Nyasa, 1945-47. *Fishery Publs colon. Off.*, 1 : 1-26.
- LOWE R.H., 1953 - Notes on the ecology and evolution of Nyasa fishes of the genus *Tilapia*, with a description of *T. saka* Lowe. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 122 : 1035-1041
- LOWE-McCONNELL R.H., 1975 - *Fish communities in tropical freshwaters. Their distribution, ecology and evolution.* Longman, London & New York, 337 p.
- MAC ARTHUR R.H. & WILSON E.O., 1967 - *The theory of island biogeography.* Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- McKAYE K.R. & 1983 - Ecology and breeding behaviour of a cichlid fish *Cyrtocara eucinosotomus*, on a large lek in Lake Malawi, Africa. *Env. Biol. Fish.*, 8 : 81-96.
- McKAYE K.R. & MARSH A.C., 1983 - Food switching by two algae-scraping cichlid fishes in Lake Malawi, Africa. *Oecologia*, 56 : 245-248.
- MARLIER G., 1959 - Observations sur la biologie littorale du lac Tanganyika. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 59 : 164-183.
- MARSH A.C., 1981 - A contribution to the ecology and systematics of the genus *Petrotilapia* (Pisces : Cichlidae) in Lake Malawi. MSc thesis, Rhodes Univ., South Africa.
- MARSH A.C. & RIBBINK A.J., 1981 - A comparison of the abilities of three species of *Petrotilapia* (Cichlidae, Lake Malawi) to penetrate deep water. *Env. Biol. Fish.*, 6 : 367-369.
- MARSH A.C. & RIBBINK A.J., 1986 - Feeding schools among Lake Malawi cichlid fishes. *Env. Biol. Fish.*, 15 : 75-79.
- MATTHES H., 1962 - Poissons nouveaux ou interessants du lac Tanganyika et du Ruande. *Annls Mus. r. Afr. cent.*, Zool. 3; 27-88.
- MAYLAND H.J., 1978 - *Cichliden und Fischzucht.* Grosse Aquarienpraxis, Landbuch-Verlag, Hannover, 448 p.
- MEAD S. & EEARLE S.A., 1970 - Notes on the natural history of snipe eels. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 38 : 99-103.
- MULLER G. & FÖRSTNER U., 1973 - Recent iron ore formation in Lake Malawi Africa. *Mineral Deposita* (Berlin), 8 : 278-290.
- POLL M., 1956 - Poissons Cichlidae, *Résult. scient. Explor. hydrobiol. lac. Tanganyika (1946-1947)* 3 : Fasc 5b : 1-619.
- REGAN C.T., 1921 - The cichlid fishes of Lake Nyasa. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 675-727.

- RIBBINK A.J. & HILL B.J., 1979 - Depth equilibration by two predatory cichlid fish from Lake Malawi. *J. Fish Biol.*, 14 : 507-510.
- RIBBINK A.J., MARSH B.A., MARSH A.C., RIBBINK A.C. & SHARP B.J., 1983a - A preliminary survey of the cichlid fishes of rocky habitats in Lake Malawi. *S. Afr. J. Zool.*, 18 : 149-310.
- RIBBINK A.J., MARSH A.C., MARSH B.A., & SHARP B.J., 1983b. - The zoogeography, ecology and taxonomy of the genus *Labeotropheus* Ahl 1927 (Pisces : Cichlidae) of Lake Malawi. *Zool. J. Linn. Soc.*, 79 : 223-243.
- SHARP B.J., 1981 - An ecological study of territoriality in four cichlid species resident on rocky shores near Monkey Bay, Lake Malawi. MSc thesis, Rhodes Univ., South Africa.
- TAKAMURA K., 1983a - Interspecific relationship between two Aufwuchs eaters *Petrochromis polyodon* and *Tropheus moorei* (Pisces : Cichlidae) of Lake Tanganyika, with a discussion on the evolution and functions of a sybiotic relationship. *Physiol. Ecol. Japan*, 20 : 59-69.
- TAKAMURA K., 1983b - Interspecific relationships of Aufwuchs-eating fishes in Lake Tanganyika. *Env Biol. Fish.*, 10 : 225-241.
- TALLING J.F., 1966 - The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa). *Int. Rev. Hydrobiol.*, 51 : 545-621.
- TREWAVAS E., 1935 - A synopsis of the cichlid fishes of Lake Nyasa. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (10) 16 : 65-118.
- TURNER J.L., 1977a - Some effects of demersal trawling in Lake Malawi (Lake Nyasa) from 1968-1974. *J. Fish. Biol.* 10 : 261-271.
- TURNER J.L., 1977b - Changes in the size structure of cichlid populations of Lake Malawi resulting from bottom trawling. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 34 : 232-238.
- TURNER J.L., 1982 - Lake flies, water fleas and sardines. FAO Fishery Expansion Project, Malawi FI : DP/MLW/75/O19, Technical Report I : 165-182.
- VAN OIJEN M.J.P., WITTE F. & WITTE-MAAS E.L.M., 1981 - An introduction to ecological and taxonomic investigations on the haplochromine cichlids from Mwanza Gulf of Lake Victoria. *Neth. J. Zool.*, 31 : 149-174.
- VERBEKE J., 1957a - Le regime alimentaire des poissons du Lac Kivu (Congo Belge et Ruanda) et l'exploitation des ressources naturelles du lac. *Exploration Hydrobiologique des Lacs Kivu, Edouard et Albert (1952-1954) Resultat scientifiques*, 3 : 1-24.
- VERBEKE J., 1957b - Chaoboridae (Diptera, Nematocera) - Stades immatures et adultes. *Exploration Hydrobiologique des Lacs Kivu, Edouard, et Albert (1952-1954). Résultats scientifiques*, 3 : 183-203.
- WITTE F., 1984 - Ecological differentiation in Lake Victoria *Haplochromines* : comparison of cichlid species flocks in African Lakes. In *Evolution of fish species flocks*. (Eds) A.A. Echelle & I.L. Kornfield, Oklahoma State University Press.
- YAMAOKA K., 1982 - Morphology and feeding behaviour of five species of genus *Petrochromis* (Teleostei, Cichlidae) *Physiol. Ecol. Japan*, 19 : 57-75.

Chapitre 14

LES PEUPELEMENTS ICHTYOLOGIQUES DES LACS PEU PROFONDS

FISH COMMUNITIES IN SHALLOW LAKES

C. Lévêque
J. Quensière

Le concept de lac peu profond («Shallow lake») répandu parmi les limnologues ne semble se référer à aucune définition précise et universellement admise. Pour certains ce sont des milieux ne dépassant pas quelques mètres de profondeur moyenne, alors que d'autres prennent pour critères l'abondance de la végétation aquatique ou l'absence de stratification permanente. Nous avons choisi arbitrairement ici de les définir comme des lacs ne dépassant pas 10 m de profondeur moyenne qui n'ont pas de stratification permanente. Si l'on exclut les réservoirs et les grands lacs d'Afrique orientale (Tanganyka, Malawi, Kivu, Victoria) ces conditions assez peu restrictives s'appliquent à une grande partie des autres lacs naturels africains.

Les lacs peu profonds, malgré leur grande diversité, présentent quelques caractéristiques communes, en raison principalement de leur morphométrie. Tout d'abord ils sont très généralement pourvus de zones d'herbiers qui peuvent occuper des surfaces importantes (20 % pour le Naivasha, 50 à 60 % pour le Chilwa (Morgan, 1971), 12 à 15 % pour le Tchad (Carmouze *et al.*, 1972). Les macrophytes se développent sur les hauts fonds et se rencontrent donc souvent près des côtes, au niveau des embouchures des rivières, dans les baies protégées. Ils produisent une quantité importante de matière organique mais servent également de support à une flore épiphytique dont la production photosynthétique pourrait dépasser celle des macrophytes (Wetzel, 1979). Ils fournissent également support, abri et nourriture à de nombreux invertébrés et constituent des biotopes préférentiels pour certaines espèces de poissons ou des alevins.

Les fluctuations du niveau de l'eau sont en général plus spectaculaires dans le cas des lacs peu profonds du fait de l'absence de relief du bassin. Il peut en résulter de grandes variations de surface au cours d'un cycle saisonnier, mais également à l'échelle pluriannuelle en fonction des fluctuations climatiques. Les eaux de crue qui envahissent les zones avoisinantes s'enrichissent en éléments nutritifs et en matière organique et diverses espèces de poissons y trouvent abri et nourriture.

Enfin, les lacs peu profonds n'ont pas de stratification thermique permanente, ce qui favorise le recyclage des éléments nutritifs et explique en partie la forte productivité de ces milieux. Là où la matière organique n'est pas trop abondante, dans les eaux libres, par exemple, il y a généralement une bonne oxygénation de la colonne d'eau favorisant le développement du benthos. On a parfois comparé certains lacs peu profonds à de vastes zones littorales.

Malgré l'existence de traits communs, les lacs peu profonds présentent cependant des faciès très variés selon leur morphométrie, leur situation géographique ou climatique, l'importance des fluctuations du niveau de l'eau à court et à moyen terme. Certains peuvent s'assécher tempo-

rairement. D'autres ont des eaux plus ou moins salées. Il en résulte une grande hétérogénéité apparente des peuplements ichthyologiques et le développement chez certaines espèces d'adaptations biologiques particulières leur permettant de subsister dans des conditions écologiques parfois extrêmes.

1 - PRINCIPAUX FACTEURS INTERVENANT SUR LA STRUCTURE DES PEUPELEMENTS.

Certains facteurs historiques, écologiques ou humains ont un impact important sur la structure des peuplements lacustres. Ils n'agissent pas toujours de manière indépendante et peuvent avoir des relations directes ou indirectes entre eux (Fig.1). Comme nous le verrons, dans le cas des lacs peu profonds l'étude de ces facteurs permet de dégager un certain nombre de tendances et de reconnaître quelques grands types de peuplements ichthyologiques dans un ensemble apparemment très hétérogène.

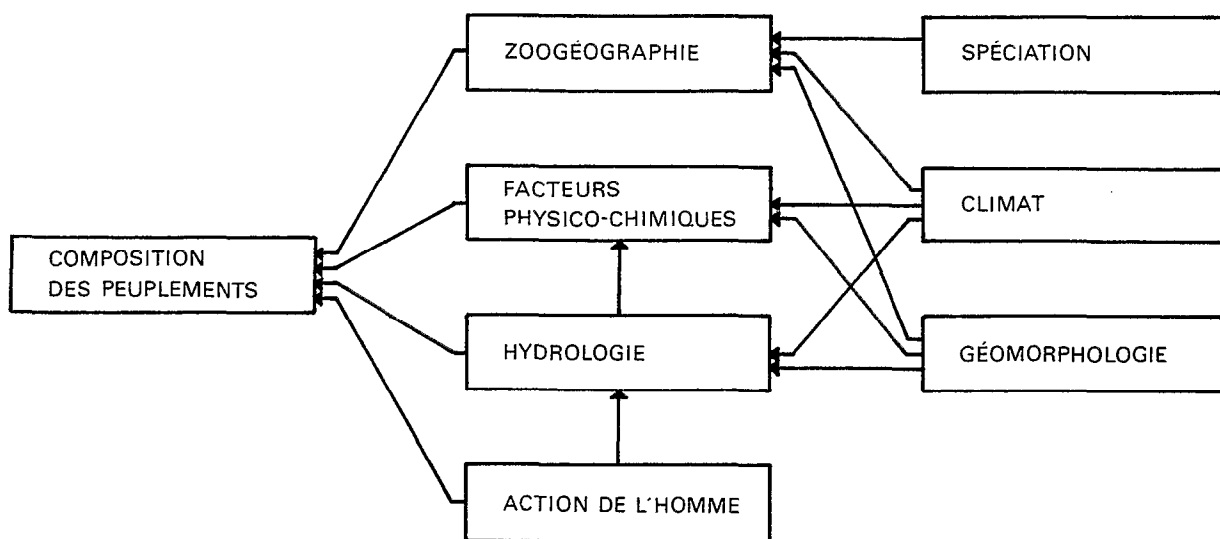


Fig. 1 : Interactions des principaux facteurs susceptibles d'expliquer la composition actuelle des peuplements ichthyologiques des lacs peu profonds.

1.1 - Facteurs physico-chimiques.

1.1.1 - Hydrologie. L'un des éléments essentiels du fonctionnement des milieux peu profonds est le bilan hydrologique, c'est à dire l'équilibre entre les apports et les pertes en eau et leur répartition dans le temps. Les apports sont dus essentiellement aux rivières, aux pluies et dans certains cas aux nappes phréatiques. Les pertes proviennent des émissaires, de l'évaporation et de l'infiltration.

Il est possible de classer les lacs en fonction de l'importance relative des composantes du bilan hydrologique, et de la morphologie du bassin lacustre. Cependant, nous ne retiendrons ici que quelques grands types en insistant plus particulièrement sur les conséquences écologiques vis-à-vis des poissons.

a) Echelle annuelle.

Les facteurs écologiques les plus importants en liaison avec l'hydrologie, sont l'existence ou non d'une période d'assèchement, et l'amplitude des variations de niveau pour les milieux permanents.

Les milieux qui s'assèchent saisonnièrement, sont principalement situés dans les régions où les pluies, concentrées sur quelques mois de l'année, constituent l'apport principal en eau, les pertes résultant surtout de l'évaporation. Des milieux de ce type existent surtout dans la zone sahélienne (mares, chotts, etc.) ainsi qu'au nord de l'Afrique du sud (pans). L'assèchement est bien entendu un facteur limitant le maintien des populations ichtyologiques et seules quelques rares espèces comme les *Protopterus* et les *Notobranchius* qui présentent des adaptations biologiques particulières sont capables de repeupler le milieu aquatique lors de la remise en eau.

Un autre grand type de milieux lacustres peu profonds est celui où une part importante de l'alimentation en eau provient de la nappe phréatique, alors que les pertes sont dues essentiellement à l'évaporation. Bien qu'il existe une grande variété de situations, beaucoup de ces lacs ont des eaux plus ou moins chargées en sels. C'est le cas, par exemple, du Lac Nakuru et des lacs du Kanem au Tchad. Dans ce cas, la salure, résultat du fonctionnement hydrologique, est bien entendu le facteur limitant, et seules quelques espèces peuvent y prospérer éventuellement.

Parmi les lacs peu profonds africains qui demeurent en eau toute l'année, l'exemple le plus simple est celui du Lac George qui présente un système hydrographique ouvert avec un affluent et un émissaire. Il est situé sous l'équateur et les apports en eau sont relativement continus. Le niveau du lac reste stable ($\pm 0,1\text{m}$) au cours de l'année. (Greenwood, 1976). Le Lac Kioga et le Lac Upemba sont également de ce type. L'hydrologie, dans ce cas, ne joue qu'un rôle secondaire par rapport à d'autres facteurs écologiques.

La plupart des autres lacs présentent au contraire des variations de volume et de surface importantes à l'échelle annuelle. Dans le cas des lacs endoréiques situés en zone tropicale le bilan hydrologique est souvent dominé par les apports fluviaux et les pertes par évaporation qui peuvent atteindre 80 % des pertes totales dans le cas du lac Naivasha (Littérick *et al.*, 1979) et 90 à 95 % pour le Lac Tchad (Carmouze, 1976). Si l'évaporation est un phénomène qui se produit toute l'année, avec des modulations saisonnières, les apports en eau sont généralement beaucoup plus limités dans le temps. Il en résulte des variations importantes du volume, ainsi que l'inondation et l'exondation périodiques de zones périphériques plus ou moins importantes selon la morphologie du lac. Les variations annuelles du niveau peuvent atteindre 0,5 m dans le cas du Lac Naivasha (Littérick, 1979), et plus d'un mètre pour le Lac Tchad (Carmouze, 1983) et le Lac Chilwa (Morgan, 1971). Des variations de plus de deux mètres ont été observées dans le Lac Tchad durant la période aride de 1971-1973.

Les lacs situés dans la zone d'inondation des systèmes fluviaux, bien qu'ayant un bilan hydrologique plus complexe, sont comparables aux précédents sur le plan des variations du niveau. Il y a un apport important en eau au moment de la crue qui coïncide souvent avec la saison des pluies, et suivant les cas un isolement plus ou moins prolongé durant l'étiage alors que l'évaporation est importante. C'est le cas du Lac de Guiers dont les variations de niveau sont de 1 à 2 m au cours de l'année (Cogels & Gac, 1983) et de nombreux lacs du Delta central du Niger, par exemple.

Ces variations de niveau ont parfois des conséquences marquées sur l'aspect du milieu lacustre avec l'apparition de conditions plus ou moins palustres à l'étiage : augmentation de la température, phénomènes d'anoxie, augmentation de la turbidité par remise en suspension du sédiment sous l'action des vagues. Inversement lors de la crue, l'inondation des marais ou des prairies côtières est une source d'enrichissement et offre des conditions favorables (abris en particulier) pour le développement des alevins.

Les variations saisonnières de niveau et leurs conséquences sur le plan écologique sont à l'origine de migrations de plus ou moins grande amplitude de certaines espèces, généralement associées à un comportement de reproduction.

On observe des migrations de faible amplitude, du lac vers les zones de bordure, lors des hautes eaux dans le Lac Tumba (Matthes, 1964) et dans le Lac de Guiers où la plus grande partie des « *Tilapia* » gagne les plaines inondées (Maheut, 1961). Mais ces migrations peuvent être de grande amplitude pour certaines espèces lorsque le milieu lacustre est associé à un système fluvial important. Ainsi, les géniteurs de nombreuses espèces vivant dans le Lac Tchad remontent le cours du Chari pour aller frayer parfois à plusieurs centaines de kilomètres en amont dans les extensions du lit majeur et à proximité des zones d'inondation (Bénech *et al.*, 1983).

Parmi ces espèces, citons *Alestes dentex*, *A. baremoze*, *Brachysynodontis batensoda*, *Distichodus rostratus*, *Marcusenius cyprinoides*, *Hyperopisus bebe*, *Labeo senegalensis*, *Hemisynodontis membranaceus*, *Hydrocynus brevis*, *Schilbe uranoscopus*, *Eutropius niloticus*, *Synodontis schall*. A la décrue, les adultes et les juvéniles regagnent le lac, soit par le fleuve, soit par des drains temporaires reliant les plaines inondées au lac (Bénech & Quensièrre 1982, 1983).

Dans le Lac de Guiers, certaines espèces dont *Citharinus citharus* remontent la rivière Tawey au moment de la crue pour rejoindre le fleuve Sénégal. Inversement, dès la mi-septembre, de jeunes alevins provenant du système fluvial pénètrent dans le lac.

Dans le Lac Tumba aux eaux humiques faiblement minéralisées, beaucoup d'espèces effectuent également des migrations anadromes dans les tributaires puis les zones inondées en forêt où ils vont chercher une zone de fraie ainsi qu'une nourriture abondante et variée (Matthes, 1964). A la décrue, les juvéniles quittent ces milieux temporaires en même temps que les géniteurs.

L'importance de la mise en eau des milieux temporaires dans le renouvellement des stocks peut être illustrée par l'exemple des Tilapias du Lac Mweru qui se reproduisent de préférence, voire uniquement (*O. macrochir*) dans les marais du delta de la rivière Luapula pendant les hautes eaux, alors que le reste de l'année ils colonisent les eaux libres du lac où ils sont exploités par une pêche spécialisée. Or Williams (1972) a montré que la réussite d'une saison de ponte, estimée par le rendement de la pêche deux ans plus tard, est directement proportionnelle à l'importance de l'inondation de ces zones temporaires. De manière générale pour les espèces migratrices, l'importance et la durée de la crue sont des éléments déterminants pour le recrutement, la croissance et la survie des individus.

Les migrations correspondent parfois également à un comportement de fuite comme cela a été décrit dans le Lac Chilwa où *Tilapia* et *Barbus* de pleine eau se réfugient dans les zones marécageuses périphériques à l'étiage lorsque les eaux libres présentent des conditions par trop défavorables. Dans le Lac Baringo dont les eaux limoneuses sont assez inhospitalières, certaines espèces comme *Labeo cylindricus*, *Barbus lineomaculatus* et même *Clarias mossambicus* se réfugient dans les biefs inférieurs des tributaires ou restent à proximité de leurs estuaires, la majeure partie de l'année (Ssentongo, 1974).

b) Echelle pluriannuelle.

Aux fluctuations saisonnières de l'hydrologie, se surajoutent fréquemment des fluctuations à plus long terme sous l'effet de lents changements climatiques qui peuvent conduire à une augmentation de volume et de surface ou à l'assèchement temporaire, partiel ou total, d'un lac. Ces variations s'accompagnent bien entendu de modifications importantes des milieux concernés et de leurs peuplements ichthyologiques qui doivent s'adapter aux nouvelles conditions écologiques.

L'effet de l'assèchement sur la faune ichthyologique dépend en grande partie de ses possibilités de subsister dans des zones refuges en attendant le retour de conditions plus favorables. Ceci dépend de la morphologie du système. Dans les lacs qui ne sont que de simples cuvettes alimentées par l'atmosphère, la nappe phréatique ou un système fluvial diffus et peu important, la faune n'a guère de possibilités de refuges et est condamnée à disparaître. C'est ce qui a dû se produire pour le lac Naivasha dont la faune autochtone très pauvre, serait le résultat d'assèchements dont le plus récent daterait de 1894 (Barton in Litterick *et al.*, 1979).

Pour les lacs en liaison avec des systèmes fluviaux plus importants, la faune ichthyologique peut s'y réfugier temporairement et recoloniser le milieu lors d'une phase plus humide. L'évolution de la faune ichthyologique du Lac Tchad (Bénech *et al.*, 1983) peut illustrer les modifications des peuplements ichthyologiques en fonction des variations pluriannuelles, ainsi que le rôle du Chari en tant que zone refuge.

Après une phase d'équilibre de 1965 à 1971, le niveau du lac a baissé rapidement à partir de 1972 jusqu'en 1974. Pendant cette phase d'assèchement, des pêches expérimentales ont montré que l'évolution du milieu a favorisé certaines espèces telles que les *Clarias*, les *Polypterus* ainsi que les *Brienomyrus niger* (Lek & Lek, 1978), plus résistantes au manque d'oxygène qu'elles peuvent compenser par une respiration aérienne. La plupart des autres espèces présentes auparavant ont disparu, à l'exception cependant de certains *Sarotherodon*, de *Brachysynodontis batensoda* (Bénech, 1975) et de *Distichodus rostratus*. Il s'agit là en fait d'un peuplement résiduel

composé d'un petit nombre d'espèces très rustiques et réparties dans toute la cuvette lacustre.

Après 1975, le niveau du lac cesse de baisser, mais il reste limité à la cuvette sud qui recouvre progressivement des conditions lacustres. On assiste alors à l'installation d'une nouvelle communauté ichthyologique, avec la reconstitution de certains stocks (*Citharinus*, *A. baremoze* et *A. dentex*, par exemple), le développement d'espèces rares auparavant (*Schilbe uranoscopus*, *Gymnarchus niloticus*, *Brienomyrus niger*, *Distichodus brevipinnis*) et le maintien d'espèces abondantes avant l'assèchement (*Synodontis schall*, *Hydrocynus forskalii*, *Eutropius niloticus*).

La disparition des espèces de grand lac entre 1972 et 1974 est due à une mortalité importante résultant des conditions écologiques défavorables, ainsi qu'à des migrations. Il est très probable que des quantités importantes d'*Alestes baremoze* installées dans l'archipel sud-est se sont déplacées avant 1972 vers la cuvette Nord qui présentait alors un milieu plus profond et plus clément (Durand, 1978). De même, les migrations anormales de *Brachysynodontis batensoda* et *Hemisynodontis membranaceus* observées dans la région deltaïque en 1973 (Quensière, 1976) peuvent être interprétées comme une fuite temporaire vers le milieu fluvial.

A l'inverse, lors de la restauration du milieu lacustre, la réimplantation des espèces s'effectue aux dépens des stocks fluviaux. Ainsi, les *Alestes baremoze* qui avaient complètement disparu du lac au terme de sa phase d'assèchement, se sont réinstallées dès 1975, à partir des populations qui avaient subsisté dans le milieu fluvial.

Un autre exemple d'évolution des peuplements sous l'effet des variations du milieu est celui du Lac Chilwa où la proportion des espèces varie dans les eaux libres en fonction du niveau des eaux, ainsi qu'en témoignent les captures des trois principales espèces (Tabl.1) (Furse *et al.*, 1979).

Tableau 1 : Débarquements de poissons (en tonnes) provenant du lac Chilwa et ses marais adjacents, et variations du niveau de l'eau de 1965 à 1976 (d'après Furse *et al.*, 1979).

	Total	Oreochromis shiranus chilwae	Barbus paludinosus	Clarias	Profondeur minimum
DATE					
1965	8.820	4.234	2.293	2.293	1.08
1966	7.200	1.368	2.808	3.024	0.43
1967	3.139	220	157	2.762	0.35
1968	97	4	7	86	0
1969	3.326	13	67	3.246	1.18
1970	4.166	333	1.458	2.375	1.05
1971	3.595	899	1.258	1.438	1.36
1972	5.246	1.312	2.203	1.731	0.90
1973	1.903	-	-	-	0.02
1974	3.171	-	-	-	2.21
1975	2.809	-	-	-	1.55
1976	19.746	2.764	10.268	6.714	2.00

A la fin de la période d'assèchement intervenue entre 1965 et 1968, seules les embouchures des rivières et des mares résiduelles restaient en eau. Il y avait alors concentration de toutes les espèces de poissons dans ces oasis, et la pêche était importante. *Oreochromis shiranus chilwae* est l'espèce la plus sensible, puisqu'elle commence à régresser 3 ans avant l'assèchement, alors que *Clarias gariepinus* ne disparaît qu'en 1968, pendant l'assèchement. Lors de la remise en eau, on constate que la reconstitution des stocks de *O. s. chilwae* est assez lente, alors que les prises de *Clarias*, un an après, sont équivalentes à celles des années précédant la sécheresse.

La surface du Lac Ngami (Botswana) qui était de 150 km² en 1979 s'est réduite à moins de 1 km² en 1983 à la suite d'une période de sécheresse. (Bruton & Jackson, 1983). D'un peuplement de 26 espèces, seul *C. gariepinus* a survécu.

A une échelle de temps beaucoup plus longue, l'Afrique a connu une succession de périodes sèches et humides qui ont, tour à tour, mis en communication divers bassins ou provoqué leur

isolement (Beadle, 1981; Gasse & Street, 1978; Vincent *et al.*, 1979; Maley 1981; Servant & Servant, 1983). Il en est résulté des échanges de faune en période humide, et la disparition de certaines espèces en période sèche. De tels événements qui se sont poursuivis au cours des derniers millénaires, ont largement contribué à la mise en place des faunes actuelles.

1.1.2 - Salure des eaux. De nombreux lacs plats ont des eaux plus ou moins chargées en sels et certaines espèces de poissons sont adaptées à ces milieux ou sont euryhalines à des degrés divers.

Les Cichlidae, en particulier, présentent de grandes facilités d'adaptation (Philippart & Ruwet, 1982). Certains sont endémiques de lacs salés. Ainsi, *Oreochromis alcalicus grahami* vit dans le Lac Magadi dont les eaux peuvent atteindre 40 ‰ de salinité et le pH 10,5 (Coe, 1966) et sont composées essentiellement de carbonate et de bicarbonate de sodium. Dans le Lac Natron, lac salé alcalin, *O. alcalicus alcalicus* vit dans des eaux de salinité comparables au précédent (Coe, 1969). Beaucoup d'espèces sont très euryhalines, comme *Oreochromis amphimelas*, capturé dans le Lac Manyara dont les eaux atteignent 58 ‰ (Makerere Exp. Rep. 1961) et dans le Lac Kitangiri où la conductibilité ne dépasse pas 200 μ S/cm (Fryer & Iles, 1972; Beadle, 1984). *Tilapia rendalli* est présent dans le lac Mweru (salinité 0,023 ‰) ainsi que *O. macrochir* et il a colonisé certains milieux saumâtres comme le Lac Poelela au Mozambique (salinité 8 ‰) (Whitfield & Blaber, 1976); *O. mossambicus*, répandu en Afrique du sud, habite aussi bien les eaux côtières saumâtres que les eaux continentales douces ou salées. Il a même été acclimaté expérimentalement en eau de mer (Jubb, 1967; Beadle, 1969). Plusieurs autres espèces de «*Tilapias*» présentent également un certain degré d'euryhalinité (Fryer & Iles, 1972; Trewavas, 1983).

Parmi les autres groupes de poissons, le Cyprinodontidae, *Cyprinodon fasciatus*, vit dans des eaux atteignant 40‰ en Afrique du Nord (Beadle, 1943). Dans le Lac Chilwa, *Clarias gariepinus*, peut subsister dans des eaux dont la conductivité atteint 10.000 μ S/cm (Furse *et al.*, 1979) et Clay (1977) a pu montrer que cette espèce était capable de subsister dans des eaux de 10 à 15‰ de salinité.

L'activité osmorégulatrice des poissons a été étudiée principalement au niveau des branchies (Payan & Bornancin, 1979). *O. mossambicus*, pour son caractère euryhalin, a fait l'objet d'études précises sur ses mécanismes d'osmorégulation. Forskett *et al.*, (1981) ont montré, à partir de la membrane operculaire, une adaptation histo-physiologique lors du passage de l'eau douce à l'eau de mer. En eau douce, l'activité osmorégulatrice se traduit par une lutte contre l'hydratation (rétention d'ions), alors qu'en eau de mer, elle se traduit par une lutte contre la déshydratation (excrétion d'ions). Au niveau morphologique, l'excrétion des ions Cl⁻ et Na⁺ semble liée à la présence de cellules à chlorure dans l'épithélium primaire de la lamelle branchiale (Payan & Bornancin, 1979) et l'épithélium de la membrane operculaire (Forskett *et al.*, 1981). Le passage en eau de mer se traduit par une augmentation de l'activité puis du nombre de ces cellules.

Sur une espèce comportant deux modes de respiration comme *Clarias mossambicus*, l'activité osmorégulatrice ne semble pas limitée au seul système branchial. Eddy *et al.*, (1980) ont mis en évidence une activité d'excrétion d'ions Na⁺ et Cl⁻ au niveau du rein et de la peau. Cette dernière représente le principal mode d'excrétion alors que les branchies sont inefficaces pendant l'immersion.

L'évolution de la salinité d'un lac conduit souvent à la modification de la composition spécifique. Dans le Lac Qarum (Egypte), l'augmentation graduelle de la salinité (11‰ en 1920, 22‰ en 1932) a eu pour conséquence la disparition progressive de *O. niloticus* et *O. aureus* et leur remplacement par *T. zillii* (Fryer & Iles, 1972). Dans le Lac Chilwa, lors d'une phase d'assèchement associée à une augmentation de la salinité (0,3‰ en 1966, 16,7‰, en 1970), *O. shiranus chilwae* s'est réfugié dans les rivières quand la salinité a dépassé 5‰ (Furse *et al.*, 1979). Un phénomène identique est observé pour les *O. macrochir* du Lac Mweru Wantipa (Zambie) qui ne se rencontrent dans le lac qu'en certaines périodes, lorsque la salinité n'est pas trop élevée (maximum observé 7‰) et se réfugient dans les rivières le reste du temps (Beadle 1981).

Dans le Lac Tchad qui présente un gradient de salinité, beaucoup d'espèces de Mormyridae se cantonnent en période Tchad normal dans les zones où la conductivité est inférieure à 400 μ S/cm (Bénech *et al.*, 1983).

1.1.3 - Oxygénation des eaux. Les lacs plats sont par définition des milieux non stratifiés en permanence où la circulation des eaux est favorisée par la faible épaisseur de la couche d'eau et le brassage dû aux vents. Selon les cas, on peut observer une stratification thermique journalière comme dans le lac Tchad en 1968-1969 (Lemoalle, 1979) ou dans le Lac George, (Ganf & Viner, 1973) et certains petits lacs de la vallée du Nyawarondo (Damas, 1954). Il ne semble pas y avoir de stratification dans le Lac Tumba (Matthes, 1964), ni le Lac Upemba (Van Meel, 1953).

Cette absence de stratification thermique permanente s'accompagne d'une bonne oxygénation dans les milieux peu encombrés par la végétation aquatique. Ainsi dans le Lac Tchad «normal», la distribution de l'oxygène était homogène sur toute la colonne d'eau en début de journée (Carmouze *et al.*, 1983). Lors de la phase d'assèchement, les eaux sont devenues plus turbides du fait de l'augmentation de la turbulence au niveau du sédiment et d'un accroissement du phytoplancton (Lemoalle, 1979; Carmouze *et al.*, 1983). Il en est résulté une variabilité très grande des teneurs en oxygène dans le temps et dans l'espace avec apparition de périodes d'anoxie pendant une partie de la nuit ou lors de journées peu ensoleillées. Ce phénomène est encore accentué dans les zones envahies de végétation aquatique où la décomposition d'une importante matière organique est à l'origine de longues périodes d'anoxie.

Le passage de conditions lacustres avec des eaux bien oxygénées à des conditions palustres marquées par le développement des macrophytes et une désoxygénation des eaux, a également été observée dans d'autres milieux. Il peut se faire dans le temps mais également dans l'espace, avec bien entendu des conséquences importantes sur la composition des peuplements ichtyologiques. En effet, toutes les espèces n'ont pas les mêmes réactions vis-à-vis de l'anoxie. Certaines ont développé des adaptations biologiques leur permettant de subsister dans des eaux plus ou moins pauvres en oxygène. Les autres sont contraintes de migrer dans des zones plus propices ou meurent sur place.

a) Adaptations à l'anoxie.

Certains poissons vivant dans les eaux peu profondes ont développé des adaptations anatomiques ou comportementales leur permettant de survivre dans des milieux faiblement oxygénés. C'est ainsi que diverses espèces africaines ont des possibilités de respiration aérienne. On connaît, en particulier, les poumons des *Protopterus* et *Polypterus*, les organes arborescents de la cavité branchiale des Siluridae (*Clarias*, *Heterobranchus*), la vessie gazeuse modifiée des *Gymnarchus* et des *Heterotis*, les diverticules pharyngiens des *Parachanna*, (Bertin, 1958).

D'autres espèces sont également susceptibles de survivre en utilisant la mince couche d'eau superficielle bien oxygénée par diffusion gazeuse (Carter & Beadle, 1931; Kramer *et al.*, 1978) et conservent alors une activité respiratoire normale. *Hemisynodontis membranaceus* et *Brachysynodontis batensoda* ont peut-être ce type de comportement (Green, 1977), de même que les *Sarotherodon* (Bénech & Lek, 1981; Dusart, 1963).

Les besoins en oxygène varient selon les espèces, et la résistance à l'hypoxie a été étudiée chez 16 poissons du Lac Tchad, afin de tenter d'expliquer les phénomènes de mortalité sélective observés à certaines périodes ainsi que l'évolution des peuplements ichtyologiques pendant l'assèchement partiel du Lac Tchad (Bénech & Lek, 1981). Les concentrations léthales les plus basses ont été observées chez les espèces qui ont subsisté dans le milieu lacustre durant l'assèchement (*Tilapia zillii*, *Oreochromis niloticus*, *Schilbe mystus*, *Brachysynodontis batensoda*) tout en subissant, cependant de fortes mortalités (Bénech *et al.*, 1976). D'autres espèces présentent également une certaine résistance à l'anoxie (Fig. 2) alors que les *Alestes*, *Micralestes* et *Labeo senegalensis* exigent, au contraire, des eaux bien oxygénées. Les espèces pourvues d'organes annexes telles que *Clarias* et *Polypterus* ne survivent pas à des concentrations en oxygène dissous inférieures à 0,6 mg/l lorsqu'elles n'ont pas la possibilité de respirer l'oxygène de l'air. *Oreochromis mossambicus* (Marayama, 1958) et *Oreochromis niloticus* (Whitworth, 1964; Magid & Babiker, 1975) pourraient supporter des concentrations aussi basses que 0,1 ppm en oxygène dissous, bien que selon Mahdi (1973) la limite de tolérance moyenne d'*O. niloticus* serait plus élevée (1,4 mg/l).

L'utilisation de l'oxygène de l'air varie selon les espèces et selon l'âge des individus. Ainsi chez *Clarias lazera* (Babiker, 1979) a montré que les jeunes dépendent pour plus de 90% de l'oxygène dissous, alors que chez les adultes 40 à 50% de l'oxygène consommé est d'origine atmos-

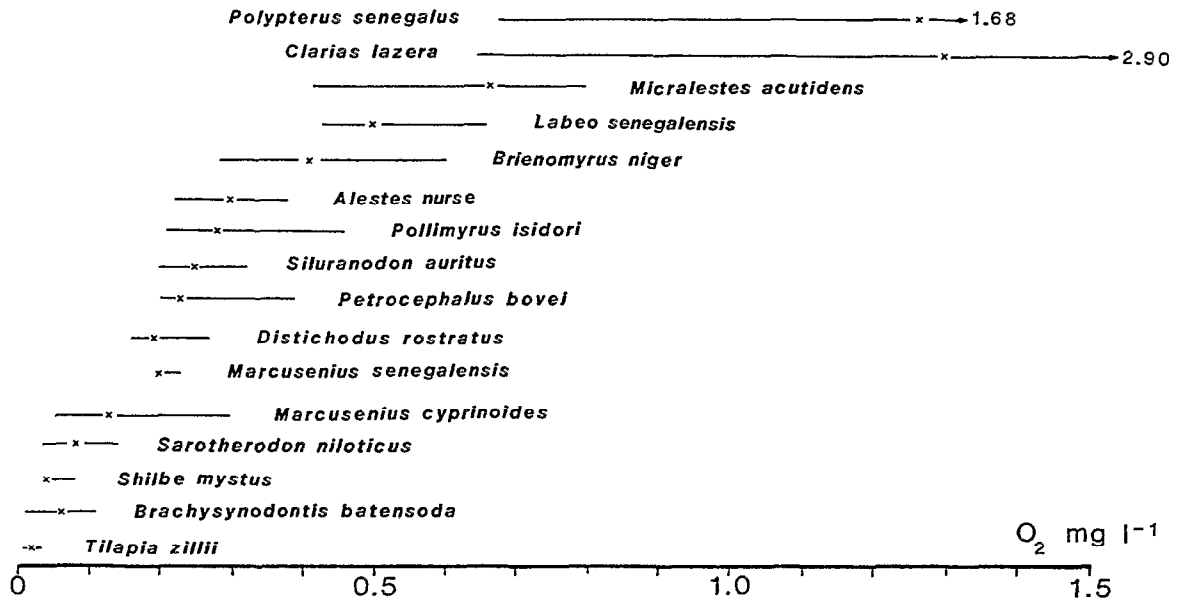


Fig. 2 : Situation des zones de mortalités de quelques espèces de poissons du Tchad en fonction de la concentration en oxygène de l'eau à 26° C en bac d'expérimentation (d'après Bénéch et Lek, 1981).

a ————— x ————— b

- a : concentration en oxygène au dernier mort ;
 b : concentration en oxygène au premier mort ;
 x : concentration en oxygène à 50% de mortalité.

phérique. De même chez *Protepterus annectens* (Babiker, 1979), 80% de l'oxygène consommé par les jeunes est de l'oxygène dissous, alors que la respiration aérienne représente 85 à 90% de la consommation totale chez l'adulte. La respiration aérienne serait un mécanisme compensatoire chez *Clarias* (Magid & Babiker 1975), lorsque la respiration branchiale est insuffisante, alors que chez *Protopterus aethiopicus*, elle représenterait 90 à 95% de la respiration totale même dans de bonnes conditions d'oxygénation de l'eau (Lenfant & Johansen, 1968).

Les *Polypterus senegalus* n'ont pas recours à la respiration aérienne dans des conditions normales (Babiker, 1984). Les jeunes de moins de 22 g ne peuvent utiliser l'oxygène atmosphérique alors que chez les poissons plus âgés, l'utilisation de l'oxygène atmosphérique est d'autant plus élevée que les eaux sont hypoxiques : la respiration pulmonaire contribue à 50% des besoins pour des concentrations de 3,5 mg/l en oxygène dissous, et aux environs de 100% lorsque cette concentration est inférieure à 2,5 mg/l.

Certains auteurs ont tenté de relier les caractéristiques des biotopes aux affinités pour l'oxygène des hémoglobines en présence ou non de CO₂ (Fish, 1955 ; Dusart, 1963). Les courbes de dissociation de l'oxygène paraissent rendre compte des différences écologiques existant entre les espèces étudiées. Green (1977) a également constaté que les espèces de *Synodontis* vivant dans des eaux peu oxygénées ont tendance à produire plus d'hémoglobine que les espèces vivant en milieu bien aéré.

b) Mortalité de poissons.

Une autre cause de modification des communautés en place est le phénomène de mortalité massive de poissons. Des mortalités de ce type ont été signalées à plusieurs reprises dans les eaux peu profondes, mais les observations des causes exactes ont rarement pu être faites simultanément. On invoque généralement la remise en suspension du sédiment superficiel riche en matière organique en cours de décomposition, et dont la demande en oxygène est importante,

mais il peut s'agir également de la dispersion dans toute la masse d'eau de composés réducteurs et/ou toxiques provenant de décomposition anaérobie de la matière organique sédimentée. La remise en suspension intervient généralement après des périodes de tornade. C'est ce qui a été observé sur le Lac Tchad en 1974 et 1975 (Bénech *et al.*, 1976) où la diminution de la teneur en oxygène et une pression partielle anormalement élevée en CO₂ libre ont causé la mort de la plupart des espèces présentes. Pour des raisons identiques, des mortalités massives de *Oreochromis shiranus chilwae* ont également été signalées dans le Lac Chilwa (Furse *et al.*, 1979) en 1966 ainsi qu'en 1960 après les périodes de vents violents. Le même phénomène s'est produit dans le Lac George où Ganf & Viner (1973) ont pu montrer que la consommation moyenne en oxygène des 5 cm de boue superficielle était environ de 5 g/m² au cours de la première heure de mise en contact, alors que la teneur en oxygène de la colonne d'eau était approximativement de 13 g/m². Une remise en suspension des sédiments superficiels sur 5 cm n'est pas rare dans les lacs peu profonds mais les désoxygénations importantes sont peu fréquentes. Cependant, les mêmes auteurs estiment que si les 10 cm superficiels étaient remis en suspension, la demande en oxygène serait de 17 g/m² en une heure.

Une autre cause de mortalité est le développement important des peuplements algaux qui entraîne une sursaturation en oxygène pendant le jour et un déficit pendant la nuit. Ces « blooms » s'accompagnent également d'un accroissement important de la matière organique en décomposition. C'est ce qui s'est produit en 1967 dans le Lac Chilwa (Furse *et al.*, 1979) lorsque les algues caractéristiques du milieu avant la sécheresse (*Oscillatoria*, *Anabaena*) sont mortes et ont été remplacées par des *Arthrospira* et des *Spirulina* caractéristiques de la période d'assèchement. Dans le Lac Natron, une mortalité de poissons en 1962 a été attribuée à une désoxygénation faisant suite à un développement très important de Cyanophycées (Coe, 1966). Le même phénomène peut vraisemblablement être invoqué pour expliquer les mortalités de *Oreochromis alcalicus grahami* signalées en 1972 dans le Lac Nakuru (Vareschi, 1979). Coe (1966) attribue également une forte mortalité de *O. alcalicus grahami* dans le Lac Magadi au colmatage des branchies ou au développement très important des Cyanophycées ayant entraîné une désoxygénation de l'eau.

Les phénomènes de mortalités massives peuvent avoir également d'autres causes comme par exemple des températures anormales. C'est le cas des *Oreochromis mossambicus*, d'un lac du Natal dont on a observé de fortes mortalités à la suite d'un refroidissement prolongé en-dessous de 13° C des eaux (Bruton, 1979).

1.2 - Action de l'homme.

1.2.1 - Influence des introductions de nouvelles espèces de poissons. L'introduction de nouvelles espèces de poissons dans un lac peut entraîner des modifications importantes des peuplements ichthyologiques. On peut en trouver des exemples particulièrement caractéristiques dans certains lacs malgaches. C'est ainsi que le Lac Alaotra abritait cinq espèces de poissons avant l'introduction d'espèces étrangères (Moreau, 1975), et *Paratilapia polleni* dominait largement le peuplement piscicole (Petit, 1930). *Carassius auratus*, introduit vers 1900, représentait 20% des captures en 1925 (Petit, 1927). Puis *Cyprinus carpio*, introduit en 1925, s'est progressivement développé pour constituer 80% des captures commerciales en 1952. *Tilapia rendalli*, introduit à son tour en 1955, a rapidement proliféré au point de constituer la majorité des captures en 1958, date à laquelle *Oreochromis macrochir* fut introduit. Cette espèce remplace *T. rendalli* dans les captures de 1962 à 1966. *O. niloticus* et *Micropterus salmoides*, introduits en 1961, se sont développés mais ne constituent qu'une petite part des captures. L'histoire récente des peuplements ichthyologiques du Lac Alaotra, est donc celle d'une succession d'espèces dominantes en fonction des introductions. L'histoire des peuplements du Lac Itasy est par bien des égards identique à celle du Lac Alaotra (Moreau, 1979).

Un autre exemple d'évolution des peuplements ichthyologiques, à la suite d'introductions d'espèces, est celui du Lac Naivasha, lac endoréique d'eau douce qui se serait asséché à la fin du siècle dernier. La faune ichthyologique actuelle du Lac Naivasha est constituée exclusivement d'espèces introduites : *Oreochromis leucostictus* introduit en 1956, *Tilapia zillii* introduit la même année ; *Micropterus salmoides* introduit en 1925 pour la pêche sportive. L'espèce endé-

mique du lac, *Aplocheilichthys antinorii* (Worthington, 1932), encore signalée en 1962 (Elder *et al.*, 1971) a disparu depuis en raison probablement de la prédation exercée par *Micropterus*. *Poecilia* spp et *Gambusia* sp introduits pour lutter contre les moustiques ont également disparu pour des causes identiques (Siddiqui, 1979). Une autre espèce introduite en 1925, *Oreochromis spirulus niger*, s'était bien établie et dominait en abondance entre 1950 et 1960 mais n'est plus signalée depuis 1971. Des hybrides de *O. leucostictus* et de *O.s. niger*, abondants également dans les années 60 ont fortement régressé et perdu leurs caractères intermédiaires décrits par Elder *et al.* (1971) pour acquérir des caractères de *O. leucostictus* par back crossing (Siddiqui, 1979).

Un phénomène comparable a été observé dans le Lac Bunyoni (Uganda) où des hybrides de *O.s. niger* et *O. niloticus* étaient signalés en 1937, alors qu'en 1947, *O.s. niger* avait disparu et qu'il ne restait que des poissons ayant les caractéristiques de *O. niloticus* (Lowe, 1958).

La disparition de *O.s. niger* dans le Lac Naivasha pourrait être imputée à la remontée brutale des eaux du lac à partir de 1964 qui a détruit les zones de fraie. L'espèce se reproduit en effet près des rives dans les zones dépourvues de vase et de végétation qui étaient fréquentes pendant la période de basses eaux. La remontée du lac a déplacé la ligne de rivage et favorisé la création d'herbiers. Le développement de zones vaseuses peu profondes a, par contre, favorisé *O. leucostictus* qui se nourrit préférentiellement de chironomides (Siddiqui, 1979).

1.2.2 - Effet de la pêche. La pêche qui s'exerce sur un peuplement de poissons entraîne généralement une modification de la composition relative des espèces. Certaines sont plus vulnérables (grande taille, vie longue, recrutement faible) et se raréfient, alors que d'autres au contraire peuvent se développer en occupant des niches laissées vides.

Dans le Lac Tchad, l'intensification de la pêche dans la cuvette nord a entraîné la quasi-disparition de *Labeo coubie* entre 1962 et 1969 (Durand, 1980) et la raréfaction des *Heterotis* et des *Citharinus*. Dans le Lac Turkana (Bayley, 1976), on a également constaté une diminution des *Distochodus* et des *Citharinus* dans les prises commerciales, mais l'évolution des techniques de pêche a entraîné aussi une évolution de la proportion des espèces capturées.

L'augmentation de l'effort de pêche dans le Lac George a eu pour effet de faire décroître la taille moyenne des *Oreochromis niloticus* (Gwahaba, 1973). Ces derniers atteignaient la maturité sexuelle à une taille de 20 cm de longueur totale en 1972 contre 27,5 cm en 1960.

Dans le Lac Abaya (Ethiopie), peu exploité, Riedel (1962) a noté la prédominance des poissons prédateurs, et l'existence d'individus de grande taille. Les prédateurs qui représentaient environ la moitié du stock devaient en outre limiter le développement des espèces herbivores et omnivores, et maintenir un équilibre entre les deux groupes. Le développement d'une pêcherie s'exerçant dans un premier temps sur les grandes espèces carnivores, devrait favoriser la prolifération des autres espèces. Il est rare de rencontrer cette situation actuellement en Afrique. Elle existait cependant dans le Lac Tchad dans les années 1965-1970 (Lauzanne, 1972), les prédateurs ichtyologiques représentant à cette époque 25 % de la biomasse dans l'archipel sud-est.

2 - Les peuplements ichtyologiques

2.1 - Composition des peuplements.

La composition spécifique dépend de la zoogéographie des espèces, détaillée dans les premiers chapitres de cet ouvrage, et qui est le résultat d'événements géologiques et climatiques passés. Elle dépend également, dans une large mesure, des facteurs évoqués précédemment et notamment des conséquences écologiques du régime hydrologique. Lorsqu'un facteur devient contraignant (salinité élevée, déficit en oxygène, assèchement périodique), la faune devient peu diversifiée et seules quelques espèces adaptées à ces conditions extrêmes parviennent à subsister.

Pour les milieux associés à des systèmes fluviaux importants où la faune peut trouver refuge en cas d'assèchement, les peuplements sont en général diversifiés. Néanmoins la faune est plus pauvre dans les lacs que dans les fleuves (Blache, 1964; Matthes, 1964). Certains auteurs ont également montré l'existence d'une corrélation entre la richesse spécifique d'un bassin hydrogra-

phique et sa superficie (Daget & Iltis, 1965; Welcomme, 1979) ou le débit des fleuves (Livingston *et al.*, 1982). Cette constatation qui mériterait d'autres recherches montre que la richesse spécifique n'est pas totalement aléatoire et peut contribuer à expliquer la plus ou moins grande abondance des espèces dans les lacs appartenant à différents bassins hydrographiques.

Les phénomènes de spéciation sont beaucoup moins spectaculaires dans les milieux peu profonds par comparaison avec les lacs profonds. Ainsi toutes les espèces présentes dans le Lac Tchad s'observent également dans le fleuve et ses annexes. *Alestes dageti* qui avait été considéré comme endémique du lac est en réalité une forme naine d'*Alestes nurse*, comme c'est le cas dans d'autres lacs africains pour d'autres espèces d'*Alestes* (Paugy, 1986). Cette absence d'endémisme dans les lacs associés à des systèmes fluviaux s'explique généralement par le brassage des populations lié à l'instabilité du milieu. Le Lac George héberge quant à lui 16 espèces endémiques d'*Haplochromis*, soit environ la moitié de toutes les espèces présentes. On peut y voir le résultat d'une plus grande stabilité du milieu, mais également le fait que le Lac George est en liaison avec le Lac Edouard qui renferme plus d'une centaine d'espèces de Cichlidae endémiques.

Si l'on examine les familles représentées dans différents lacs peu profonds on constate (Tabl. 2) que la faune de base est constituée de Clariidae, Cichlidae et Cyprinidae, familles dans lesquelles on rencontre des espèces adaptées aux conditions palustres. Lorsque la faune se diversifie, on voit apparaître des Mormyridae, des Characidae, des Mochokidae et diverses autres familles.

2.2 - Organisation spatiale des peuplements.

La répartition des espèces n'est pas homogène dans les lacs peu profonds et beaucoup d'espèces ont des préférences pour certains types de biotopes. Ainsi dans le Lac Tchad (Bénech *et al.*, 1983), la distribution des espèces en 1968-1970 dépend de la distance au système fluvial et de l'habitat (eaux libres, archipels, herbiers, etc.). Il y a moins d'espèces dans la cuvette nord que dans la cuvette sud, en raison vraisemblablement de l'augmentation de salinité qui serait à l'origine de la disparition des Mormyridae et de *Schilbe uranoscopus*, et de la raréfaction de *Brachysynodontis batensoda* et *Hydrocynus brevis*. Les zones d'archipel de la cuvette sud sont caractérisées par l'abondance des *Alestes baremoze* et *A. dentex*, des Cichlidae et d'*Heterotis niloticus*. Ces dernières espèces sont rares ou absentes des zones d'eaux libres où des petits planctophages comme *Micralestes acutidens* servent de nourriture à de grands prédateurs comme *Lates niloticus* et *Hydrocynus* spp. Le plus grand nombre d'espèces est observé près de la bordure sud du lac, notamment à proximité du Delta du Chari.

Si l'on tient compte des migrations, il est possible de distinguer différents groupes d'espèces en fonction de leur répartition :

- un groupe restreint d'espèces ubiquistes : *Lates niloticus*, *Synodontis schall*, *Labeo senegalensis*, *Distichodus rostratus*, *Hemisynodontis membranaceus*;
- un groupe d'espèces qui fréquentent les milieux permanents mais n'ont jamais été pêchées dans les zones inondées : *Hydrocynus forskalii*, *Eutropius niloticus*, *Micralestes acutidens*;
- des espèces qui préfèrent les zones d'inondation et les zones marécageuses : *Clarias* spp, *Brienomyrus niger*, *Ctenopoma* spp, *Synodontis nigrita*;
- des espèces d'herbiers : *Barbus* spp, notamment.
- des espèces fluviales que l'on rencontre près de l'embouchure des fleuves mais qui ne pénètrent pas dans les milieux lacustres typiques; *Ichthyoborus besse*, *Siluranodon auritus*, *Polypoterus senegalus*.

Diverses associations spécifiques ont également été mises en évidence dans le Lac Tumba (Matthes, 1964) dans des biotopes caractéristiques tels que les eaux libres, les zones limitrophes (zones littorales, baies peu profondes, herbiers), les fonds rocheux, les marais et les zones d'inondation.

Les peuplements sont évidemment simplifiés lorsque la faune ichtyologique est plus pauvre. Dans le Lac George les poissons sont généralement plus abondants près des berges qu'au large (Gwahaba, 1975) : *Astatoreochromis allaudi*, *Barbus kersteni*, *B. neglectus*, *Haplochromis limax*, *H. schubotzi*, *H. elegans*, *H. mylodon*, *H. eduardianus* ne se rencontrent guère au-delà de 50 à 100 mètres du bord. Par contre, *H. angustifrons*, *H. nigripinnis* et *H. papenheimeri* semblent

Tableau 2 : Nombre d'espèces par famille dans quelques lacs peu profonds.

LAC	SOURCE	Nb. total	Gymnarchidae	Mormyridae	Characidae	Hepsetidae	Cyprinidae	Clariidae	Mochokidae	Cyprinodontidae	Cichlidae	Anabantidae	Schilbeidae	Polypteridae	Heterotis	Lates	Citharinidae	Distichodontidae	Bagridae	Amphiliidae	Malapterurus	Tetraodontidae	Protopteridae	Cupeidae	Divers	
Liambezi	Van der Waal 1980	43	3	3	3	1	10	3	4	2	15	1	1													
Turkana	Hopson 1982	49	3	9	2	2	2	2	3	7	7	1	1	2	1											
Tumba	Matthes 1964	86	23	16	4	1	4	11	3	5	9	5	3	3	1	2	1	14	9	1	1	1	1	2	7	
Rukwa	Ricardo 1939	24	3	2	9	2	9	2	2	1	2	1	1							2						
Bangweulu	Ricardo-Bertram 1943	45	6	5	9	9	9	5	1	2	8	2	1						2	2					1	
Baringo	Worthington & Ricardo 1931	4			2		2	1			1															
Ihema	Kiss 1977	22	5	2	4		4	1	1	1	6														1	
Chilwa	Furse <i>et al.</i> 1979	31	3	2	12		12	2	1		5		1						1						5	
George	Gwahaba 1975	30	2		3		3	1			21														4	
Tchad	Blache 1964	137	16	12	1	1	27	5	14	7	11	2	6	3	1	1	15	7	1		1	1		4		
Ngami	Skelton <i>et al.</i> 1985	48	5	3	10	1	10	2	4	3	15	1	1				2	1	1					4		
Albert	Hulot 1956	41	3	6	8		8	2	2	2	6	1	2	1		2	3	3	3		1	1				
Edouard	Hulot 1956	26	1	1	4		4	2		2	12	2							2							
Sibaya	Bruton 1979	18	1	1	3		3	2		2	4	1												1		
Mweru	De Kimpe 1964	114	16	10	1	1	32	11	9	2	16	2	3				3	3	3			1		3	4	

avoir une densité maximale vers 100 mètres du bord et sont capturés plus au large. Un troisième groupe est représenté par *Oreochromis leucostictus*, *Oreochromis niloticus*, *Bagrus docmac* et *Clarias lazera*, dont l'abondance diminue très sensiblement du bord vers le large. Tous les *Haplochromis*, quel que soit leur mode de répartition, viennent se reproduire dans les zones de bordure.

Dans le Lac Nakuru, Vareschi (1979) a mis également en évidence pour l'unique espèce introduite, *Oreochromis alcalicus grahami*, l'existence d'un gradient de distribution des berges vers le large. Les poissons les plus jeunes se rencontrent en agrégats près du bord, alors que les plus gros se situent vers 250 m du rivage et ont une répartition plus aléatoire (Fig. 3). La majorité des individus se rassemble dans les 50 cm superficiels. Les poissons effectuent des migrations journalières, se rapprochant des berges le jour et s'en éloignant la nuit. Ce type de comportement a également été mis en évidence pour la même espèce dans le lac Magadi (Coe, 1966).

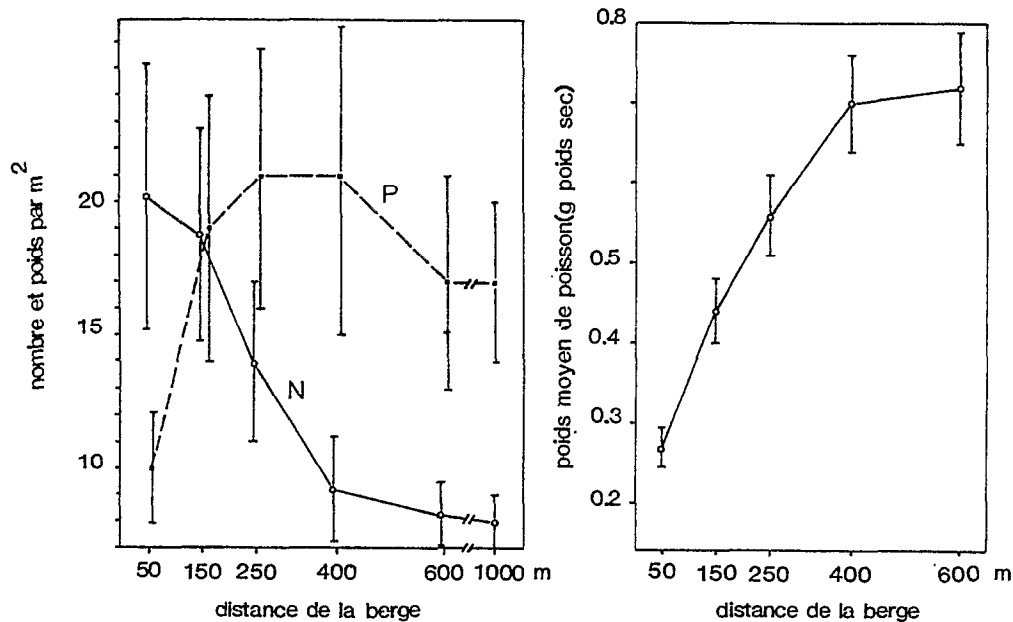


Fig. 3 :

A - Répartition de *O. alcalicus grahami* en fonction de la distance à la berge. N : nombre ; P : poids frais par m².

B - Poids moyen (poids sec) des poissons en fonction de la distance de la berge (d'après Vareschi, 1979).

La faune ichthyologique du Lac Chilwa se compose de 13 espèces (Kirk, 1967) dont 3 seulement vivent dans les eaux libres : *Barbus paludinosus*, *Clarias mossambicus* et *Oreochromis shiranus chilwae*. On rencontre une dizaine d'autres espèces dans les zones de marais, et dans les biefs inférieurs des tributaires où les conditions écologiques sont moins drastiques : *Haplochromis callipterus*, *Tilapia rendalli*, *Barbus trimaculatus*, *Labeo cylindricus*, *Alestes imberi*,...

Les eaux libres du Lac Chilwa sont particulièrement inhospitalières en saison sèche, à la fin de laquelle, les *Clarias* et les *Barbus* migrent vers les marécages pour se reproduire. En saison des pluies, la séparation est moins nette mais les espèces palustres et fluviales se maintiennent à la périphérie, ne faisant des incursions dans les eaux libres qu'avec les eaux de crue.

Des peuplements extrêmement simplifiés, semblables à celui des eaux libres du Lac Chilwa, existent dans différents lacs d'eau douce d'Afrique orientale. Dans le lac Baringo, on rencontre un Cichlilidae (*Oreochromis niloticus*), un Clariidae (*Clarias mossambicus*) et deux Cyprinidae

(*Barbus gregori* et *Labeo cylindricus*) (Worthington et Ricardo, 1936). Dans le Rift éthiopien, une série de lacs plats ou profonds (Ziway, Awassa, Langanu, Abyata, Chala) ont également le même type de peuplement : *O. niloticus*, *C. mossambicus* et quelques espèces de *Barbus* et *Garra*. Cette pauvreté s'oppose à la richesse relative des lacs Abaya et Shamo situés plus au sud, qui abritent une vingtaine d'espèces et présentent donc des peuplements plus diversifiés.

Le peuplement du Lac Naivasha est un peu particulier puisqu'il est composé presque exclusivement d'espèces introduites. Les trois espèces de poissons rencontrées actuellement sur le lac vivent dans les herbiers et les zones de bordure. *O. leucostictus* a une préférence pour les herbiers à Papyrus alors que *T. zillii* est plus fréquemment rencontré dans les herbiers à Nymphéa. *M. salmoides* vit dans les herbiers à Papyrus, mais peut également se rencontrer dans les eaux libres qui demeurent malgré tout peu fréquentées.

Les associations spécifiques qui ont été mises en évidence dans les lacs peu profonds sont très schématiques car chacun des biotopes est en perpétuelle transformation au cours du temps (variations saisonnières dues aux fluctuations de niveau et aux migrations; variations à plus long terme).

Dans la mesure où les fluctuations de niveau conduisent souvent à une translation ou au développement plus ou moins important de biotopes déjà existants, on peut donc prévoir l'évolution temporelle des peuplements d'un secteur donné d'un lac. Il suffit pour cela d'étudier la répartition spatiale, en fonction d'un gradient comme la profondeur par exemple, des peuplements existants à une époque donnée.

Enfin, il faut souligner que dans les grands systèmes fluviaux comme le Chari, on observe des biotopes similaires à ceux du Lac Tchad. On comprend alors d'autant plus aisément le rôle de zone refuge que peut jouer le système fluvial lorsque le lac s'assèche.

2.3 - Le partage des ressources.

Les caractéristiques fondamentales des lacs plats évoquées dans l'introduction à ce chapitre sont des facteurs favorables à leur productivité et les ressources alimentaires sont généralement variées et abondantes.

On distingue trois sources de production végétale dont l'importance relative peut varier selon les milieux : les macrophytes, le phytoplancton, les épiphytes. Elle peut être utilisée directement ou sous forme de détritus. On observe généralement de fortes biomasses zooplanctoniques, et, lorsque la nature du fond le permet, un développement important de la faune benthique favorisé par la bonne oxygénation de la colonne d'eau. Outre ces ressources liées au milieu lui-même, les apports exogènes provenant essentiellement des écosystèmes terrestres (invertébrés, matières et débris végétaux) contribuent également à l'enrichissement du milieu.

On peut se demander comment s'effectue l'exploitation des ressources disponibles par les peuplements ichtyologiques. L'analyse des contenus stomacaux a, dans beaucoup de cas, permis de classer les espèces en grands groupes correspondant à des comportements trophiques. Cependant cette analyse a souvent été qualitative : lacs Bangweulu (Ricardo Bertram, 1943); Baringo (Worthington & Ricardo, 1936); Tumba (Matthes, 1964); Sibaya (Bruton, 1979); Ihema (Kiss, 1977); Rukwa (Ricardo, 1939); Chilwa (Bourn, 1972, 1973; Furse *et al.*, 1979); George; Tchad (Lauzanne, 1976); Lac Liambezi et Lac Ngami (Bruton & Jackson, 1983).

Parmi les grandes tendances qui se dégagent de ces études, signalons que les mangeurs de macrophytes sont rares en général (*Alestes macrolepidotus*, *Tilapia rendalli*; *Tilapia zillii*, par exemple) et que beaucoup de Cichlidae sont phytoplanctophages. Certaines études ont montré également que beaucoup d'espèces étaient susceptibles d'adapter leur régime alimentaire en fonction des ressources disponibles. Ainsi, *Brachysynodontis batensoda*, qui est détritivore et limnivore dans le réseau fluvial tchadien (Blache, 1964) tout comme dans le Nil (Sandon & Al Tayib, 1953) et le Niger (Daget, 1954), est exclusivement zooplanctophage dans le lac Tchad avant la phase d'assèchement (Lauzanne, 1972; Tobor, 1972). *Alestes baremoze*, qui se nourrit d'invertébrés terrestres ou aquatiques et de végétaux divers dans les réseaux fluviaux (Paugy, 1978), devient zooplanctophage dans le Lac Tchad (Lauzanne, 1976), le Lac Albert (Worthington, 1929; Verbeke, 1959) et le Lac Turkana (Hopson, 1975).

D'après Fryer & Iles (1972), les espèces de Cichlidae benthophages filtreurs sont anatomi-

quement très comparables aux Cichlidae phytoplanctophages, ce qui explique que fréquemment les mêmes espèces utilisent tour à tour ces deux sources de nourriture. Mais il est des changements de régime plus importants. Ainsi d'après les mêmes auteurs, *Tilapia zillii* est caractéristique des herbivores brouteurs de par la conformation de sa dentition. C'est effectivement le cas dans le Niger Supérieur (Daget, 1954). Dans le Lac Naivasha, ils sont décrits comme strictement microphytophages, alors que dans le bassin tchadien, Blache (1964) leur prête un régime alimentaire diversifié comportant des débris végétaux, des algues épiphytes, des crustacés planctoniques, des crevettes et même des petits poissons.

Les travaux concernant l'aspect quantitatif de l'utilisation des ressources sont plus rares et on ne dispose de résultats approximatifs que pour le Lac Tchad (Lauzanne 1976, 1983) et le Lac George (Burgis *et al.*, 1973; Gwahaba, 1975). Nous donnons dans le tableau 3 les valeurs moyennes pour trois niveaux trophiques dans ces deux lacs (Carmouze *et al.*, 1983) et dans le tableau 4 la proportion de la biomasse représentée par quelques grands groupes trophiques.

Tableau 3 : Valeurs moyennes de la biomasse et de la production de quelques niveaux trophiques dans le lac George et le lac Tchad (d'après Burgis *et al.*, 1973 et Carmouze *et al.*, 1983). Les biomasses sont en Kcal m⁻² et les productions en Kcal m⁻²an⁻² pour le phytoplancton, le zooplancton et le benthos. Les valeurs sont données en kg ha⁻¹ et en kg ha⁻¹an⁻¹ (poids frais) pour les poissons.

	Lac George	Lac Tchad
P.P. brute du phytoplancton	19710	5040
B. algale	300	1
Zooplancton		
B	5,2	3.8
P	200	265
Benthos		
B	3.3	15.3
P		
Poissons		
B	environ 220	environ 250
Production de la pêche	env. 100-200	environ 100

Tableau 4 : Pourcentage de la biomasse ichthyologique représenté par chacun des grands groupes trophiques dans le lac George et le lac Tchad. (d'après Burgis *et al.*, 1973, Gwahaba, 1975 et Lauzanne, 1983).

	Lac George	Lac Tchad	
	Eaux libres	Eaux libres	Archipel
Phytoplanctophages	64	-	14
Mangeurs de dépôts de fond	-	13	5
Benthophages	15	7	5
Zooplanctophages	ε	10	44
Carnassiers ichtyophages	20	64	25
Autres		6	7

La comparaison des données met en évidence l'importance du phytoplancton dans le Lac George où il représente 99 % de la biomasse planctonique contre 20 % seulement dans le Lac Tchad. Les valeurs des biomasses dans les deux lacs sont du même ordre de grandeur pour le zooplancton et les poissons, le benthos étant 5 fois plus abondant dans le Lac Tchad.

Plus de 60% de la biomasse piscicole est constituée de Cichlidae phytoplanctophages dans le Lac George (*H. nigripinnis*, *O. niloticus*, *O. leucostictus*) exploitant les Cyanophycées (*Microcystis*) ainsi que l'ont montré Moriarty (1973) et Moriarty & Moriarty (1973). Dans le Lac Tchad plus pauvre en phytoplancton, les phytoplanctophages sont beaucoup moins abondants. Par contre, les zooplanctophages constituent une part importante de la biomasse de l'Archipel, alors que ce groupe est très mal représenté dans le Lac George où les ressources sont aussi abondantes. La grande abondance des carnassiers dans les eaux libres du Lac Tchad a été discutée par Lauzanne (1976, 1983). Elle résulterait du fait qu'ils se nourrissent de petites espèces (*Micrastes*, *Pollimyrus*) à cycle rapide et qui ont donc une forte production, ainsi que de retombées importantes d'insectes terrestres (sauterelles).

Ces quelques quantitatifs mettent en évidence la diversité des chaînes trophiques. Mais ils montrent également qu'une ressource abondante, comme c'est le cas du zooplancton, peut être bien exploitée (Lac Tchad) ou pratiquement négligée (Lac George). Cette constatation n'est pas sans soulever de nombreuses questions quant aux stratégies des peuplements ichthyologiques pour exploiter le milieu naturel.

Il est également important de noter que les biomasses en poissons (tabl. 3) et la production de la pêche sont du même ordre de grandeur dans les deux lacs alors que les chaînes trophiques sont courtes dans le cas du Lac George et longues dans celui du Tchad.

On peut comparer les lacs précédents avec le Lac Chilwa pour lequel nous ne disposons cependant pas de données quantitatives. Le régime des trois espèces peuplant les eaux libres a été étudié par Bourn (1973) qui les qualifie de non spécialistes opportunistes capables de consommer diverses catégories de nourriture, avec cependant une préférence pour le zooplancton chez les juvéniles. En particulier il n'y a pas de prédateurs spécialisés. La production de la pêche est variable selon les niveaux du lac mais comprise entre 33 et 160 kg/ha (Furse *et al.*, 1973), chiffre du même ordre de grandeur que pour le Lac Tchad et le Lac George, malgré la pauvreté du peuplement et l'éclectisme des régimes alimentaires.

Dans le lac Baringo, les adultes de *Barbus* et les *Clarias* sont prédateurs mais demeurent plus ou moins omnivores. Les jeunes *Barbus* et *Oreochromis* sont planctophages et consomment principalement le phytoplancton très dense à Cyanophycées (*Microcystis*). *Labeo* est benthophage. De manière générale, les régimes sont donc assez peu spécialisés.

Il semble donc d'après ce qui précède que toutes les ressources offertes par les lacs peu profonds ne sont pas exploitées au mieux par les poissons. Dans le cas notamment de peuplements pauvres comme celui du Lac Chilwa que l'on rencontre également dans d'autres lacs comme le Lac Baringo (Kenya) ou le Lac Ziwai (Ethiopie), on peut penser qu'on se trouve en présence d'une faune à affinités palustres qui pourrait être le produit d'une évolution historique ayant amené la disparition d'autres espèces. Sous réserve d'études plus détaillées, l'amélioration de la production piscicole dans ces lacs devrait être possible par l'introduction d'espèces pouvant assurer une meilleure exploitation de certains niveaux trophiques. Il faudrait pour cela prendre exemple sur des lacs situés dans la même zone zoogéographique et réintroduire un peuplement similaire. L'exemple du Lac Naivasha est à cet égard édifiant. Aucun des poissons introduits n'est zooplanctophage. Il en résulte la présence d'espèces zooplanctoniques de grandes tailles dans les eaux libres, à l'inverse de ce que l'on observe dans les autres lacs africains (Dumont, comm. pers.). Si ce chaînon trophique était exploité, on pourrait s'attendre à une amélioration de la production piscicole. Un autre exemple est celui du Lac Nakuru qui n'hébergeait aucun poisson et où *Oreochromis alcalicus grahami*, originaire du Lac Magadi, a été introduit en 1953 (Vareschi, 1979). Cette espèce s'y est bien développée consommant essentiellement les Cyanophycées (*Spirulina platensis*), très abondantes dans le lac. Elle sert, à son tour, de nourriture à divers oiseaux ichthyophages qui sont maintenant abondants, sur le Lac Nakuru.

SUMMARY

Fish community structure in shallow lakes depends on different factors. Of the physical factors, hydrology and water budget play important roles in controlling water level changes. Fluctuations in depth result in different ecological conditions and in different fish communities. Increased salinities can limit the number of species, and in well-vegetated shallow waters, a decreased oxygen content in the water can also reduced species diversity. Some palustrine fish have developed special adaptations to drought, increased salinity or poor oxygen conditions. Mass mortalities have nevertheless been observed in shallow lakes following natural disturbances leading to oxygen depletion (e.g. strong winds which resuspend sediments or organic decomposition following algal blooms, etc.). Man has also disrupted the fish communities by introducing alien species and by intensive fishing, which may result in the disappearance of some taxa.

The species composition of the fish fauna of the different african shallow lakes is largely the consequence of the above factors. The low number of species observed in some lakes probably results from past climatic events during which the lake almost dried out and only palustrine species were able to survive and to recolonize the lake later. This is the case for many small endorheic lakes. Shallow lakes connected to large river systems generally have a more diverse fauna. In any one lake, it is possible to distinguish between different fish communities according to biotopes (open water, coastal zones, reed zones etc.) and a few exemples are given in the chapter.

In Lakes Chad, Chilwa and George, despite all the differences observed in trophic interactions (short food chain in Lake George, long food chain in Lake Chad) the fish catches do not differ widely. In some shallow lakes in which the fish diversity is low, the food is apparently not well exploited by the fish.

RÉFÉRENCES

- BABIKER M.M., 1979 - Respiratory behaviour, oxygen consumption and relative dependance on aerial respiration in the african lungfish (*Protopterus annectens*, Owen) and an air-breathing teleost (*Clarias lazera*), *Hydrobiologia*, 65 (2) : 177-187.
- BABIKER M.M., 1984 - Development of dependance on aerial respiration in *Polypterus senegalus* (Cuvier). *Hydrobiologia*, 110 : 351-363.
- BAYLEY P.B., 1976 - Changes in fish species composition of the yields and the development of the fishery of Lake Rudolf, Kenya. *Archiv. Hydrobiol.*, 79 : 111-132.
- BEADLE L.C., 1943 - An ecological survey of some inland saline waters of Algeria. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 41 : 218-242.
- BEADLE L.C., 1969 - Osmotic regulation and the adaptation of freshwater animals to inland saline waters. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 17 : 421-429.
- BEADLE L.C., 1981 - *The inland waters of tropical Africa. An introduction to tropical limnology*. 2 nd ed., Longman, 475 p.
- BENECH V., 1975 - Croissance, mortalité et production de *Brachysynodontis batensoda* (Pisces, Mochocidae) dand l'archipel sud est du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 9 (2) : 91-103.
- BENECH V., DURAND J.R. & QUENSIERE J., 1983 - Fish communities of Lake Chad and associated rivers and flood plains. In CARMOUZE J.P., DURAND J.R. & LEVEQUE C. (eds) : *Lake Chad; ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem*, pp. 293-356. Monographiae Biologicae n° 53, Junk The Hague.
- BENECH V. & LEK S., 1981 - Résistance à l'hypoxie et observations écologiques pour seize espèces de poissons du Tchad. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (2) : 153-168.
- BENECH V., LEMOALLE J. & QUENSIERE J., 1976 - Mortalités de poissons et conditions de milieu dans le lac Tchad au cours d'une période de sécheresse. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 10 (2) : 119-130.
- BENECH V. & QUENSIERE J., 1982 - Migrations de poissons vers le lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Cameroun. 1 - Méthodologie d'échantillonnage et résultats généraux. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (3) : 253-270.
- BENECH V. & QUENSIERE J., 1983 - Migrations de poissons vers le lac Tchad. 2 - Comportement et rythme d'activité des principales espèces. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (1) : 70-101.
- BLACHE J., 1964 - Les poissons du bassin du Tchad et du bassin adjacent du Mayo-Kebi. *Mém. ORSTOM*, 4, Paris. 483 pp.
- BOURN D.M., 1972 - The feeding, diet and ecological relation of the three species of fish of economic importance in Southern Malawi. M. Sc. Thesis, University of Edinburg.
- BOURN D.M., 1973 - The feeding of three commercially important fish species in lake Chilwa, Malawi. *Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish*, 3 : 135-145.
- BRUTON N.N., 1979 - Cichlid fish mortality in a freshwater lake in Natal. *The Lammergeyer*, 27 : 1-4.
- BRUTON M.N., 1979 - The fishes of lake Sibaya. In B.R. ALLANSON (ed.) *Lake Sibaya*, pp. 162-245. Monographiae Biologicae n° 36, Junk, The Hague.
- BRUTON M.N. & JACKSON P.B.N., 1983 - Fish and fisheries of wetlands. *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 9 (2) : 123-133.
- BURGIS M.J., DARLINGTON J.E.P.C., DUNN J.G., GANF G.G., GWAHABA J.J. & McGOWAN L.M., 1976 - The biomass and distribution of organisms in lake George, Uganda. *Proc. R. Soc. (B)*, 184 : 271-298.
- CARMOUZE J.P., 1976 - Les grands traits de l'hydrologie et de l'hydrochimie du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 10 (1) : 33-56.
- CARMOUZE J.P., CHANTRAINE J.M. & LEMOALLE J., 1983 - Physical and chemical characteristic of the waters. In CARMOUZE J.P., DURAND J.R. & LEVEQUE C. (eds) : *Lake Chad : ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem*. pp. 65-94. Monographiae Biologicae n° 53, Junk, The Hague.

- CARMOUZE J.P., DEJOUX J.R., GRAS R., ITLIS A., LAUZANNE L., LEMOALLE J., LEVÊQUE C., LOUBENS G. & SAINT JEAN L., 1972 - Grandes Zones écologiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 6 (2) : 103-169.
- CARMOUZE J.P., DURAND J.R. & LEVÊQUE C., 1983 - The lacustrine ecosystem during the "Normal Chad" period and the drying phase. In CARMOUZE J.P., DURAND J.R. & LEVÊQUE C. (Sci. ed.) : *Lake Chad : ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem*, pp. 527-569. Monographiae Biologicae n° 53, Junk, The Hague.
- CARTER G.S. & BEADLE L.C., 1931 - The fauna of the Paraguayan Chaco in relation to its environment. II - Respiratory adaptations in the fishes. *J. Linn. Soc. (Zool)*, 37 : 327-368.
- CLAY D., 1977 - Preliminary observations on salinity tolerance of *Clarias lazera* from Israel - *Bamidgeh* 29 (3) : 102-109.
- COE M.J., 1966 - The biology of *Tilapia grahami* in lake Magadi, Kenya. *Acta tropica*, 23 : 146-177.
- COE M.J., 1969 - Observations on *Tilapia alcalina* in lake Natron on the Kenya - Tanzania border. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 80 : 1-14.
- COGELS F.X. & GAC J.Y., 1983 - Aménagements et évolution hydrogéochimiques du lac de Guiers depuis 1916. Rapport multigr. Centre ORSTOM de Dakar-Hann, 18 p.
- DAGET J., 1954 - *Les poissons du Niger supérieur*. Mém. Inst. fr. Afr. noire, 36, 391 p. Dakar.
- DAGET J. & ITLIS A., 1965 - *Poissons de Côte d'Ivoire (eaux douces et saumâtres)*. Mém. Inst. fr. Afr. noire, 74, 385 p., Dakar.
- DAMAS H., 1954 - Etude limnologique de quelques lacs ruandais. I. Le cadre géographique. III. Etude thermique et chimique. *Mém. Acad. Roy. Sci. colon. Belge, Sect. Sci. nat. et méd.*, 24 (2) : 1-92; 24 (4) : 1-116.
- DE KIMPE P., 1964 - Contribution à l'étude hydrobiologique du lac Luapula-Moero. *Ann. Mus. R. Afr. Centr. (Sér. 8, Sci. Zool.)*, 128 : 1-238.
- DURAND J.R., 1978 - Biologie et Dynamique des populations d'*Alestes baremoze* du lac Tchad. *Trav. Doc. ORSTOM*, n° 98, 332 p.
- DURAND J.R., 1980 - Evolution des captures totales (1962-1973) et devenir des pêcheries de la région du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 13 (1-2) : 93-111.
- DUSART J., 1963 - Contribution à l'étude de l'adaptation du *Tilapia* (Pisces, Cichlidae) à la vie en milieu mal oxygéné. *Hydrobiologia*, 21 (3-4) : 328-341.
- EDDY F.S., BAMFORD O.S., MALOIY G.M.O., 1980 - Sodium and Chloride balance in the african catfish *Clarias mossambicus*. *Comp. Biochem. Physiol. (A. Comp. Physiol.)*, 66 (4) : 637-664.
- ELDER H.Y., GARROD D.J. & WHITEHEAD P.J.P., 1971 - Natural hybrids of the African cichlid fishes *Tilapia spirulus nigra* and *T. leucostica* : a case of hybrid introgression. *Biol. J. Linn. Soc.*, 3 : 103-146.
- FISH G.R., 1955 - Some aspects of the respiration of six species of fish from Uganda. *J. Exp. Biol.* 33 (1) : 186-195.
- FOSKETT J.K., CRAIG D., LOGSDON D., TURNER T., MACHEN T.E. & BERN H.A., 1981 - Differentiation of the Chloride extension mechanism during seawater adaptation of a teleost fish, the Cichlid *Sarotherodon mossambicus*. *J. Exp. Biol.*, 93 : 209-224.
- FRYER G. & ILES I.D., 1972 - *The cichlid fishes of the great lakes of Africa. Their biology and Evolution*, Oliver & Boyd, Edimburg, 641 pp.
- FURSE M.T., KIRK R.C., MORGAN P.R. & TWEDDLE D., 1979 - Fishes : distribution and biology in relation to changes. In *Lake Chilwa : studies of change in a tropical ecosystem* (KALK M., McLACHLAN A.J. and HOWARD-WILLIAMS C. Ed. pp. 209-229. Monographiae Biologicae, 35. Junk, The Hague.
- GANF G. & VINER A.B., 1973 - Ecological stability in a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). *Proc. R. Soc. Lond. (B)* 184 : 321-346.
- GASSE F. & STREET F.A., 1978 - Late quaternary lake level fluctuations and environments of the northern Rift Valley and Afar region (Ethiopia and Djibouti). *Palaeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.*, 24 : 279-325.
- GREENWOOD P.H., 1976 - Lake George, Uganda. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. (B. Biol. Sci.)*, 274 : 375-391.

- GREEN J., 1977 - Haematology and habits in catfish of the genus *Synodontis*. *J. Zool., Lond.*, 182 : 39-50.
- GWAHABA J.J., 1973 - Effects of fishing on the *Tilapia nilotica* (L.) population in L. George, Uganda over the past twenty years. *East. Afr. Wildl. J.*, 11 : 317-328.
- GWAHABA J.J., 1975 - The distribution, population density and biomass of fish in an equatorial lake, lake George, Uganda. *Proc. R. Soc. Lond. (B. Biol. Sci.)*, 190 : 393-414.
- HOPSON A.J., 1982 - The fishes of Lake Turkana. In A.J. HOPSON (ed.) : Lake Turkana, pp 281-348. University of Stirling.
- HOPSON A.J., 1975 - Preliminary results of a survey of *Alestes baremoze* in lake Rudolf using five mesh gill nets. Symp. Hydrobiol. and fish, Lake Rudolf, 15 p. multigr.
- HULOT A., 1956 - Aperçu sur la question de la pêche industrielle aux lacs Kivu, Edouard et Albert. *Bull. agric. Congo belge*, 47 (4) : 815-888.
- JUBB R.A., 1967 - *The freshwater Fishes of Southern Africa*, 248 pp. Balkema, Capetown/Ams-terdam.
- KIRK R., 1967 - The fishes of Lake Chilwa. *J. Soc. Malawi*, 20 : 1-14.
- KISS R., 1977 - *Etude hydrobiologique des lacs de l'Akagera moyenne*. Institut National de Recherche Scientifique de Butare. Publication n° 16, 167 p.
- KRAMER D.L., LINDSEY C.C., MOODIE G.E.E. & STEVENS E.D., 1978 - The fishes and the aquatic environment of the Central Amazon basin, with particular reference to respiratory patterns. *Can. J. Zool.*, 56 : 717-729.
- LAUZANNE L., 1972 - Régimes alimentaires des principales espèces de poissons de l'archipel oriental du lac Tchad. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 18 : 636-646.
- LAUZANNE L., 1976 - Régimes alimentaires et relations trophiques des poissons du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 10 (4) : 267-310.
- LAUZANNE L., 1983 - Trophic relations of fishes in Lake Chad. In CARMOUZE J.P., DURAND J.R. & LEVEQUE C. (eds) : *Lake Chad : ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem*. pp. 489-522. Monographiae Biologicae n° 53, Junk, The Hague.
- LEK S. & LEK S., 1978 - Etude de quelques espèces de petits Mormyridae du bassin tchadien. I. Observations sur la répartition et l'écologie. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 12 (3-4) : 225-238.
- LEMOALLE J., 1979 - Biomasse et production phytoplanctoniques du lac Tchad (1968-1976). Relations avec les conditions de milieu. ORSTOM, Paris, 311 p. multigr.
- LENFANT C. & JOHANSEN K., 1968 - Respiration in the African lungfish *Protopterus aethiopicus*. I Respiratory properties of blood and normal patterns of breathing and gaz exchange, I. control of breathing. *J. Exp. Biol.* 49 : 437-52-68.
- LITTERICK M.R., GAUDET J.J., KALF J., MELACK J.M., 1979 - The limnology of an African lake : Lake Naivasha, Kenya. Workshop on African Limnology. SIL-UNEP.
- LIVINGSTONE D.A., ROWLAND M. & BAILEY P.E., 1982 - On the size of African Riverine Fish Faunas. *Amer. Zool.*, 22 : 361-369.
- LOWE R.H., 1958 - Observations on the biology of *T. nilotica* (Linne) in East Africa waters. *Rev. zool. Bot. Afr.*, 57 : 130-170.
- MAHEUT J., 1961 - Etude sur le lac de Guiers (extraits du Rapport Annuel 1960 du Service des Eaux et Forêts de la République du Sénégal). CTFT n° 17 : 1-21.
- MAKERERE Expedition report, 1961 - Expedition to lake Manyara April-July 1961, 22 p., Makerere, Univer. Library.
- MAGID A. & BABIKER M.M., 1975 - Oxygen consumption and respiratory behaviour of three Nile fishes. *Hydrobiologia*, 46 : 359-367.
- MALEY J., 1981 - *Etudes palynologiques dans le bassin du Tchad et paléoclimatologie de l'Afrique nord tropicale de 30.000 ans à l'époque actuelle*. Trav. Doc. ORSTOM, 129, 526 p., ORSTOM, Paris.
- MARAYAMA T., 1958 - An observation on *Tilapia mossambica* in ponds referring to the diurnal movement with temperature change. *Bull. Fresh. Fish. Res. Lab. Tokyo*, 8 (1) : 25-32.
- MATTHES H., 1964 - Les poissons du lac Tumba et de la région d'Iketa. *Ann. Mus. R. Afr. Centr. (sér. 8, Sci. Zool.)*, 126 : 1-204. Tervuren.

- MAHDI M.A., 1973 - Studies in factors affecting survival of Nile fish in the Sudan. III The effect of oxygen. *Mar. Biol.*, 18 : 96-98.
- MOREAU J., 1979 - Biologie et évolution des peuplements de Cichlidés (Pisces) introduits dans les lacs malgaches d'altitude. Thèse de doctorat d'Etat. Inst. Nat. Polytechnique de Toulouse.
- MORGAN P.R., 1971 - The lake Chilwa *Tilapia* and its fishery. *Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish.*, 1 : 51-58.
- MORIARTY C.M. & MORIARTY D.J.M., 1973 - Quantitative estimation of the daily ingestion of phytoplankton by *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripinnis* in lake George, Uganda. *J. Zool., Lond.*, 171 : 15-23.
- MORIARTY D.J.W., 1973 - The physiology of digestion of blue-green algae in the cichlid fish, *Tilapia nilotica*. *J. Zool., Lond.*, 171 : 25-39.
- PAUGY D., 1978 - Ecologie et biologie des *Alestes baremoze* Pisces, Characidae) des rivières de Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, ser. Hydrobiol.*, 12(3-4) : 247-275.
- PAUGY D., 1986 - Révision systématique des *Alestes* et *Brycinus* africains (Pisces, Characidae) Ser. *Etudes et Thèses*, ORSTOM : 295 pp.
- PAYAN P. & BORMANCIN M., 1979 - Osmoregulation chez les poissons : aspects physiologiques, biochimiques et enzymatiques. *Oceanis*, 5 (5) : 799-822.
- PETIT G., 1927 - Des côtes aux lacs de la Grande Ile : pêcheurs et pêche indigène. *Monde Colonial illustré*, 49 : 196-198.
- PETIT G., 1930 - L'Industrie des pêches à Madagascar. Ed. Géogr. Marit. Colon., Paris, 392 p.
- PHILIPPARD J.C. & RUWET J.C., 1982 - Ecology and distribution of tilapias, p. 15-59. In R.S.V. PULLIN and R.H. LOWE McCONNELL (eds). *The biology and culture of Tilapias*. ICLARM Conference Proceedings 7, 432 p. Manila, Philippines.
- QUENSIERE J., 1976 - Influence de la sécheresse sur les pêcheries du delta du Chari (1971/1973). *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 10 (1) : 3-18.
- RICARDO C.K., 1939 - The fishes of lake Rukwa. *J. Linn. Soc., Zool.*, 40 : 625-657.
- RICARDO-BERTRAM C.K., 1943 - The fishes of the Bangweulu Region. *J. Linn. Soc., Zool.*, 41 : 183-217.
- RIEDEL D., 1962 - Der Margueritensee (Sudabessinien) Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Abessinischen Graben-See. *Arch. Hydrobiol.*, 58 (4) : 435-466.
- SANDON H. & AMIN AL TAYIB, 1953 - The food of some Common Nile fish. *Sudan Notes and Records*, 34 (2) : 205-229.
- SERVANT M. & SERVANT S., 1983 - Paleolimnology of an upper quaternary endorheic lake in Chad Basin. In CARMOUZE J.P., DURAND J.R. & LEVEQUE C. (eds) : *Lake Chad : ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem*, pp. 11-26. Monographiae Biologicae n° 53, Junk, The Hague.
- SIDDIQUI A.Q., 1977 - Lake Naivasha (Kenya, East Africa) Fishery and its management together with a note on the food habits of fishes. *Biol. Conserv.*, 12 : 217-218.
- SIDDIQUI A.Q., 1979 - Changes in fish species composition in Lake Naivasha Kenya. *Hydrobiologia*, 64 (2) : 131-138.
- SKELTON P.H., BRUTON M.N., MERRON G.S. & VAN DER WAAL B.C.W., 1985 - The fishes of the Okavango delta : taxonomy, distribution and diversity. *Ichthyol. Bull. J.N.B. Smith Inst. Ichthyol.*, 50 : 1-21.
- SSENTONGO A.Q., 1979 - On the fishes and fisheries of Lake Baringo, East Africa. *Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish.*, 3 : 95-106.
- TOBOR J.G., 1972 - The food and feeding habits of some lake Chad commercial fishes. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 34 : 179-211.
- TREWAVAS E., 1983 - *Tilapines fishes of the genus Sarotherodon, Oreochromis and Danakilia*. British Museum, London, 583 p.
- VAN DER WAAL B.C.W., 1980 - Aspects of the fisheries of Lake Liambezi, Caprivi. *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.* 6 : 19-38.
- VAN MEEL L., 1953 - *Contribution à l'étude du lac Upemba. A. Le milieu physicochimique*. Explor. Parc Nat. Upemba, 9, 190 p. Inst. Parcs Nat. Congo belge, Bruxelles.
- VARESCHI E., 1979 - The ecology of Lake Nakuru (Kenya). II. Biomass and spatial distribu-

- tion of fish (*Tilapia grahami* Boulenger = *Sarotherodon alcalicum grahami* Boulenger), *Oecologia*, 37 : 321-335.
- VERBEKE J., 1959 - Le régime alimentaire des poissons du lac Kiwu et exploitation des ressources naturelles du lac. Expl. Hydrobiol. du lac Kiwu, Edward et Albert (1952-56), 3 (2), 66 pp. Inst. Roy. Sci. Nat. Belge, Bruxelles.
- VINCENT C.E., DAVIES T.D. & BEVESFORD A.K.C., 1979 - Recent changes in the level of Lake Naivasha Kenya, as an indicator of equatorial westerlies over East Africa. *Climatic change*, 2 : 175-189.
- VINER A.B. & SMITH J.R., 1973 - Geographical, historical and physical aspects of Lake George. *Proc. R. Soc. Lond.*, (B), 184 : 235-270.
- WELCOMME R.L., 1979 - *Fisheries ecology of flood plain rivers*. Longman, London and New York, 317 p.
- WETZEL R.G., 1979 - The role of the littoral zone and detritus in lake metabolism. *Arch. Hydrobiol.*, 13 : 145-161.
- WHITFIELD A.K. & BLABER S.J.M., 1976 - The effects of temperature and salinity on *Tilapia rendalli*, Boulenger 1896. *J. Fish. Biol.*, 9 : 99-104.
- WHITWORTH, W.R., 1964 - Oxygen requirements of thirteen species of fishes in relation to exercise. *Diss. Abstr.*, 25 : 1430.
- WILLIAMS R., 1972 - Relationship between the water levels and the fish catches in Lakes Mweru and Mweru wa Ntipa, Zambia. *Afri. J. Trop. Hydrobiol. Fish.*, 2 (1) : 21-32.
- WORTHINGTON E.B., 1929 - The life of Lake Albert and Lake Kioga. *Geogr. J.* 74 : 109-132.
- WORTHINGTON M.A., 1932 - Scientific results of the Cambridge expedition to the East African Lakes, 1930-1-1. General introduction and station list. *J. Linn. Soc., Zool.*, 38 (258) : 99-119.
- WORTHINGTON E.B. & RICARDO C.K., 1936 - Scientific results of the Cambridge expedition to the east african lakes, 1930-31. n° 15 - the fish of Lake Rudolf and Lake Baringo. *J. Linn. Soc., Zool.*, 39 (267) : 353-389.

Chapitre 15

FISH COMMUNITIES IN MAN-MADE LAKES

PEUPELEMENTS ICHTYOLOGIQUES DES LACS DE BARRAGE

P.B.N. Jackson
B.E. Marshall
D. Paugy

1 - INTRODUCTION

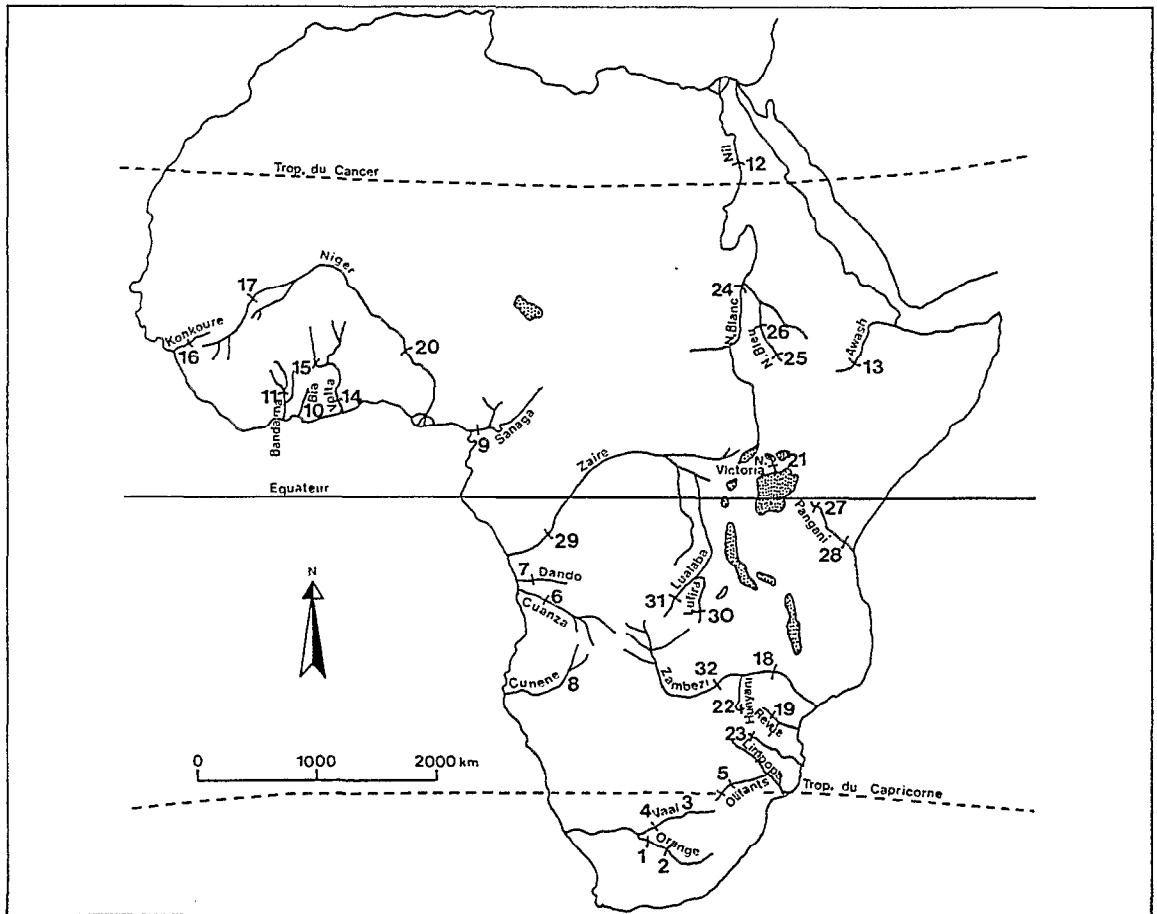
There are very few major rivers in Africa which have not had at least one barrier for the impoundment of water erected across them. This process, especially for the larger man-made lakes, has been comparatively recent, with many of the greater impoundments being filled in the decade or so prior to the mid 1970s. Several of the more immediate consequences of impoundment have therefore been examined, and there is a literature on these aspects largely pertaining to Africa (Ackerman *et al.*, 1973; Ward & Stanford, 1980).

Even so, it is not generally appreciated how great is the extent of reservoirs, large and small; more are built every year in order to meet the water demands of a rapidly multiplying human population. In Zimbabwe, for example, figures provided by the Ministry of Water Development show that there are over 100 large dams (more than 25m high) and about 8000 small ones. A similar situation probably applies over the whole of Africa, and while they must affect the fish fauna, few cases have been studied in any detail. It is a pity that very few data are available for Africa's smaller dams, and this is sure to be a rewarding field for the future.

Some of the larger African dams are listed in Table 1, while their locations and the river systems on which they are sited may be seen in Fig. 1.

The short-term sequence of events after an African river is dammed is becoming known. The fish community which becomes established tends to be distinctive for each impoundment, depending on many factors. Amongst these are the geography and climate of the lake basin and its catchment, physical and chemical characteristics of its water mass, the composition of the original fish fauna of the basin and the presence or absence of introduced species. But in spite of these attributes which are unique to each case, certain generalities are common to all. The communities of fish may be discussed in terms of these, with distinctive features of some individual lakes being quoted as examples of variation.

A useful bibliography on major African man-made lakes has been prepared by Ita and Petr (1983) to which reference for much of the detailed information which has been accumulated on African reservoirs during the past three decades may be made. Figure 2 (from Petr, 1978, after Freeman, 1974) summarises benefits and negative environmental consequences of dam construction, which is useful in placing the adaptation and development of fish communities in a proper relationship with other environmental consequences of impounding in the great rivers of Africa.

SOUTH AFRICA

1. Lake Le Roux
2. Lake Verwoerd
3. Vaaldam
4. Bloemhof
5. Loskop

ANGOLA

6. Casseque
7. Mamubas
8. Matala

CAMEROUN

9. Edéa

IVORY COAST

10. Ayamé
11. Kossou

EGYPT

12. Assouan

ETHIOPIA

13. Koka

GHANA

14. Akossombo (L. Volta)
15. Bui

GUINEE

16. Souapiti

MALI

17. Markala

MOZAMBIQUE

18. Cabora Bassa
19. Revue

NIGERIA

20. Kainji

UGANDA

21. Owen falls

ZIMBABWE

22. MacIlwaine
23. Kyle

SUDAN

24. Gebel Aulia
25. Roseires
26. Sennar

TANZANIA

27. Nyumba Ya Mungu
28. Pangani Falls

ZAIRE

29. Iroa
30. Mwadingusha
31. Nzilo

ZAMBIE/ZIMBABWE

- (Zambia/Zimbabwe)
32. Kariba

Fig. 1 : Geographical location and river system of some larger African man-made lakes.

Table 1. Closure date, area, depth and estimated yield statistics and numbers of fishermen per km² of surface area at maximum retention level for some larger African man-made lakes.

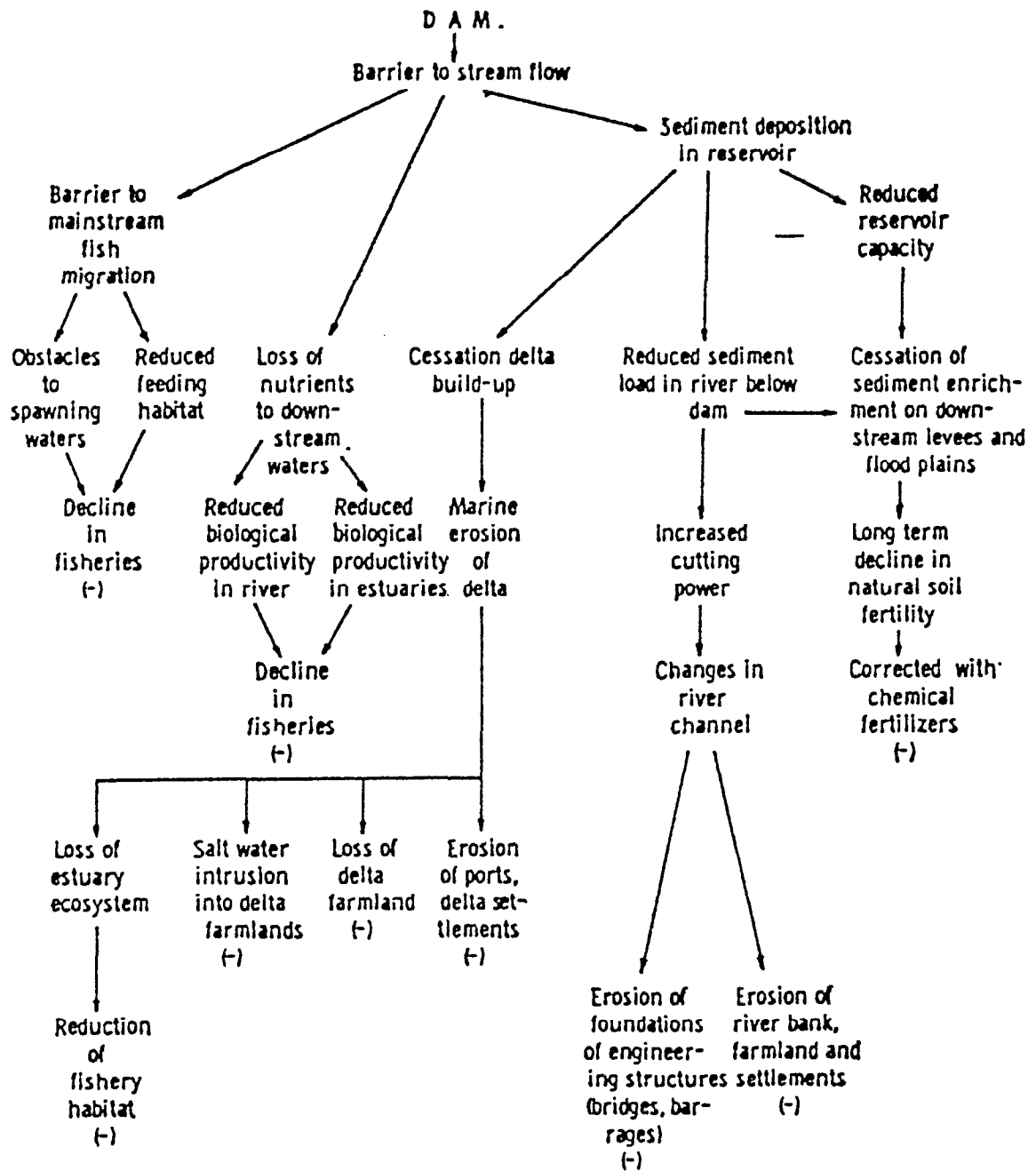
Lakes	Dam first closed	Area (km ²)	Max.depth (m)	Mean depth (m)	Cond. pS cm ⁻¹	Yield kg ha ⁻¹ Yr ⁻¹
Ayamé		186	20	10.0	100	74
Bloemhof	1970	228		5.6		Nil
Cahora Bassa	1974	2660	151			
Gebel Aulia	1937	600	12	6.0		
H.F. Verwoerd	1972	374	67	16.3	150	Nil
Kafue Gorge	1971	809	58			93
Kainji	1968	1290	55	11.0	73	57
Kariba	1958	5400	120	29.2	100	46
Koka		250		9.0		
Kossou	1971	1710	57	14.3	100	80
Loskop	1939	168		10.8		
McIlwaine	1956	25	28	9.4	120	120
Mwadingusha		393	14	2.6	217	127
Nasser	1964	3330	85	25.0	230	21
Nyumba Ya Mungu	1965	150	48	6.0	850	200
Nzilo		280		10.0	400	100
P.K. Le Roux	1976	138	90	13.8	150	Nil
Roscires	1966	290	68	10.0		
Sennar	1935	140	26	16.0		
Vaal	1938	293	52	8.1		
Volta	1964	8727	70	19.0	118	

POTENTIAL ENVIRONMENTAL CONSEQUENCES OF A TROPICAL DAM

Benefits (+)

Costs (-)

A



EROSIONAL PROCESSES

Fig. 2 : A simplified diagram of environmental consequences of a tropical river impoundment (redrawn and modified from Freeman, 1974 by Petr, 1978).

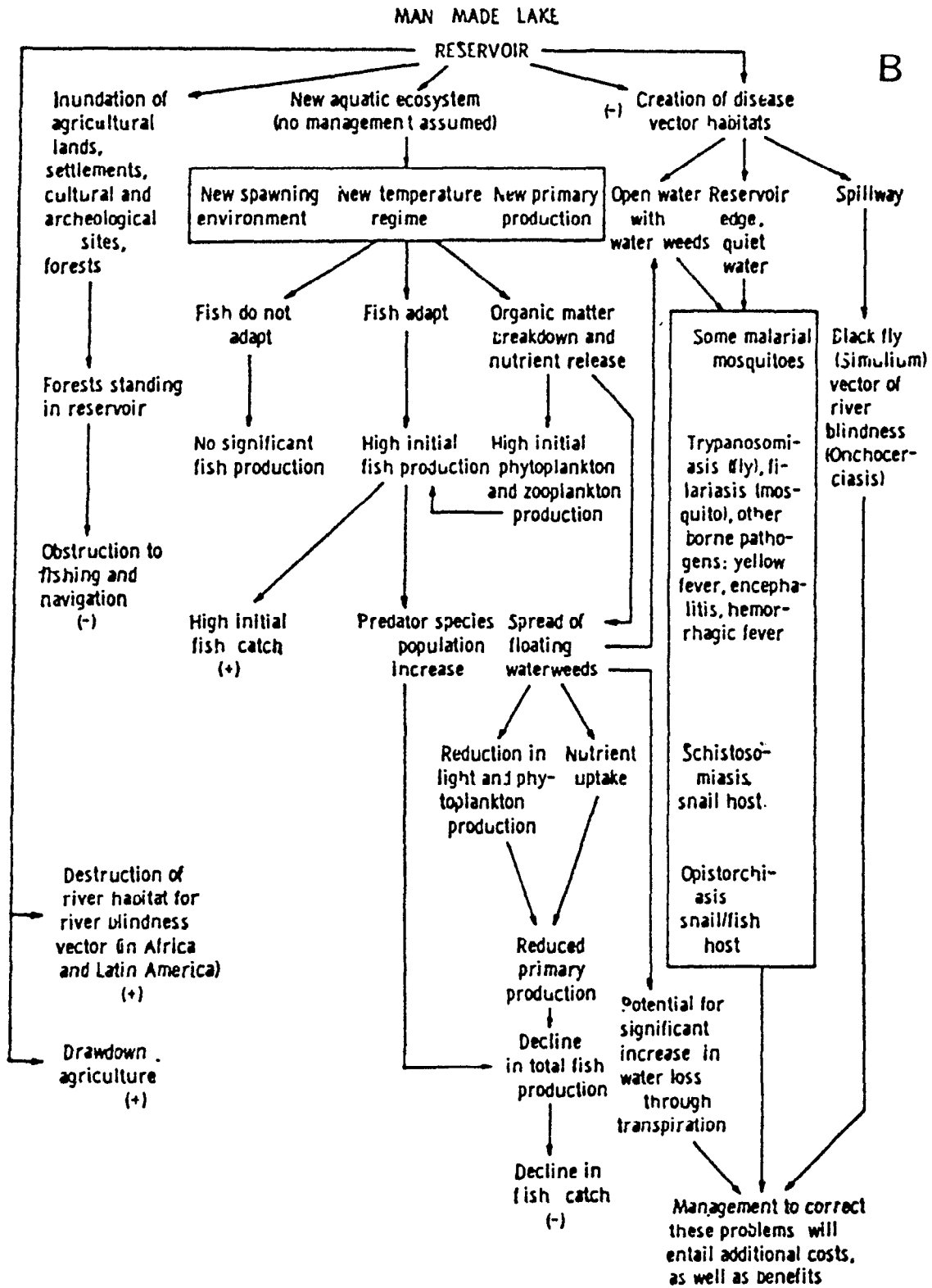


Fig. 2 : (continued)

DOWNSTREAM HYDROLOGY AND LAND USE

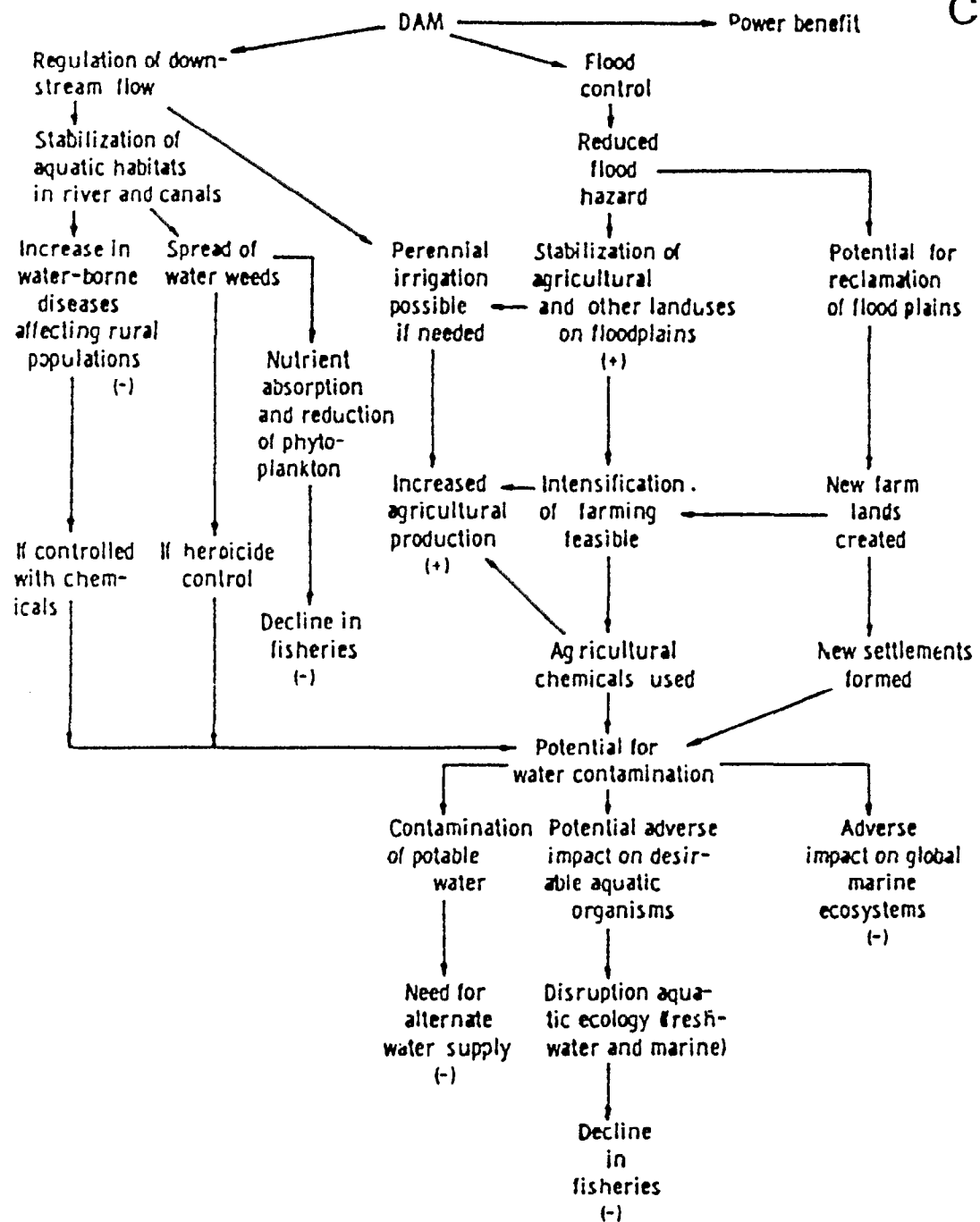


Fig. 2 : (continued)

2 - FAUNAL CHANGES IN THE COMMUNITY

2.1 - The influence of the river. The fish community in any man-made lake is primarily determined by the composition of the fish population in the river prior to impoundment. Immediately after impoundment deoxygenation caused by rotting vegetation may result in fish kills, as in the Volta Lake (Beauchamp quoted by Jackson, 1966; Denyoh, 1969). This may appear to be serious at the time but these effects are shortlived, with survival ensured even at the worst in the river waters flowing into the young impoundment. No records are known where a fish species which originally occurred has disappeared completely from a lake basin as a result of deoxygenation or other natural causes. But the construction of the dam wall may immediately prevent migrant fish from entering the new basin, unless especial provision such as fishways are made for them.

The transformation of the ecosystem from the fluvial to the lacustrine is however a different matter. Species of the original fish population which are adapted to running water conditions may diminish or disappear in the waters of the new lake. Such species tend, when present in the dam, to orientate towards inflowing streams or areas influenced by such affluent rivers. A well documented example is that of *Labeo congoro* and *L. altivelis*, important commercial fish of the Middle and Lower Zambezi. In the Kariba area they were abundant in the main river before inundation, with a well-marked annual spawning migration up the tributary rivers (Jackson, 1961a). Kariba reached full retention level in 1963 and by 1971 the decline in the *Labeo* stocks was causing concern. Kenmuir (1971) noted that they were a fish strongly associated with flowing water, and attributed their decline in part to illegal fishing during spawning migrations. But there is little doubt that the inundation of the habitat is the main factor responsible. Begg (1974) has shown the progressive reduction in standing stock of *Labeo* as distance from the upper, more riverine end of the lake increases (Fig. 3).

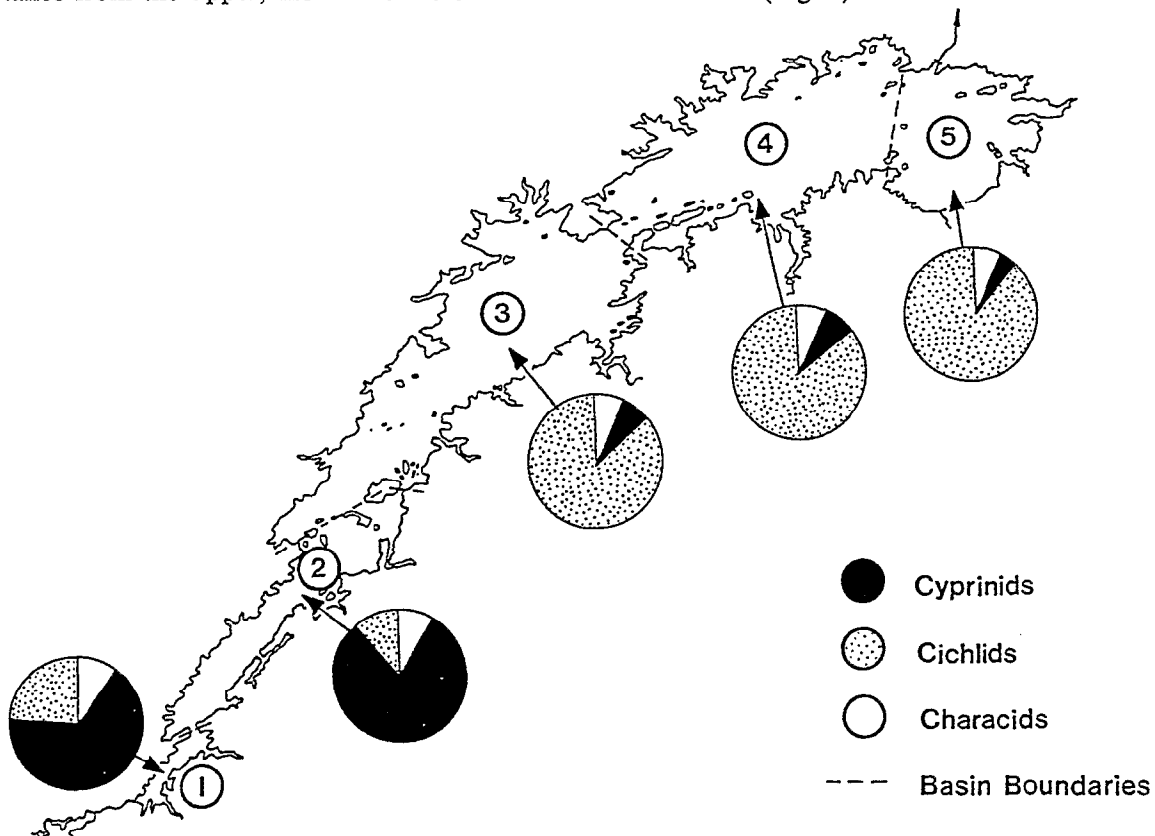


Fig. 3 : Changes in the relative abundance of three fish families in the different basins of Lake Kariba. Redrawn from Begg (1974).

Another fish which declined as a result of damming the Zambezi river is *Opsaridium zambezensense*, a small carnivorous cyprinid with, apparently, a definite preference for running water. Jackson (1961a) found it to be not uncommon in the Zambezi and Sanyati rivers in the Kariba basin before impoundment, and commented that the species was exceptional in preferring, during flood periods, to be in running water at the edges of the swollen river rather than in the still waters of backflooded areas. Begg (1974) records it as having virtually disappeared from the main body of Lake Kariba and intensive surveys since have confirmed its absence. *O. zambezensense* was also extremely abundant in the flowing water of the river before Cahora Bassa was closed; after closure the lake was formed very rapidly and *Opsaridium* disappeared immediately (Jackson & Rogers, 1976). A similar state of affairs applied for the small characid *Micrastes acutidens*. It was numerous in shallow flowing water of the Zambezi before the closed dam, but subsequently disappeared and is now only found in inflowing rivers (Bowmaker, 1973) and along the shoreline in some areas. These considerations indicate that a potential danger exists to the highly specialised rheophilic fish fauna of the Middle and Lower Zaire river (Roberts & Stewart, 1976) since the proposed hydroelectric schemes on this part of the river could be a serious threat to them.

Riverine fish may disappear from the impoundment for reasons other than the absence of a current. In West Africa there was a sharp decline in the number of Mormyridae in both Kainji (Turner, 1970) and Volta (Petr, 1969). Petr (op.cit.) suggested this was due to the preferred habitat being inundated to considerable depths without sufficient oxygen in the water there for these benthic-feeding fish. In Zimbabwean dams mormyrid distribution is governed largely by preferred substrate, *Marcusenius macrolepidotus* being abundant in Lake McIlwaine which is mainly sandy-or muddy-bottomed with *Mormyrus longirostris* favouring rocky areas (Marshall, 1982). When introduced to Lake Kyle, which is largely rocky, *M. longirostris* flourished and is the mainstay of a commercial fishery there. Dadzie (1980) recorded the rapid decline of *Mormyrus* species from the beginning of inundation of the Kamburu Dam, Tana River, probably because of the submerging of their riverine habitat to anoxic depths.

Clariid catfishes often become less abundant in man-made lakes than they were in the previous rivers or early stages of the dam. Marshall (1977) gives data on the proportions of *Clarias gariepinus* by mass in catches from Zimbabwean dams which in every case show a decline over a period of years. (Fig. 5 indicates the change in composition of the fish catch from Lake McIlwaine, Zimbabwe, over a period of years). Kenmuir (1977) and Jocque (1977) have noted similar declines in *C. gariepinus* and *C. lazera* in Lakes Kariba and Kossou respectively. The same authors (ibid.) also noted the virtual disappearance of the big clariid *Heterobranchus longifilis* from these two lakes. Mass mortalities of *Clarias gariepinus* have been reported from man-made lakes on the Orange River, South Africa (Tomasson *et al.*, 1983), caused by a lake-induced high population subsequently starving through lack of prey.

2.2 - Potamodromesis. The fact that some fishes moved about and ascended rivers was known to some earlier workers, and sometimes ascribed to the spawning impulse, but this phenomenon was not adequately understood until the upsurge of research following World War II. Thus Ricardo Bertram *et al.* (1942) were aware of the spawning migrations of *Barilius* and *Labeo* out of Lake Malawi, but war cut short their work, leaving the first detailed observations to be made by Lowe (1952). Daget was the first to study floodplain migrations (1949) and migrations at a river barrier (1950). Greenwood (1955) first verified the eggs and alevins of a fish which migrated from a lake to spawn in an affluent stream, and Whitehead (1959) and Jackson (1959) first defined and classified fish genera and species which habitually undertook seasonal spawning migrations at times of flood out of lake and river respectively. Myers (1949) coined the term «potamodromous» for fish having such behaviour. Mortimer & Bell-Cross (1960) and Bell-Cross (1960) made quantitative records of fish moving out of a stream into a dam in the Kafue system, showing that of 23 fish species known to occur in the stream 15 attempted an upstream migration into the dam during its rainy season.

An impoundment can therefore, in addition to affecting the rheophilic members of the fish community, create serious adversity for species which undertake seasonal potamodromesis up rivers. Such migrations may be inhibited either because the dam wall creates a physical barrier

to upstream movement or by the resulting impoundment being so large that the fish become «lost» in it and no longer able to find the tributary river in which they spawn. The fish locate these rivers by detecting changes in water quality. It has been shown in man-made lakes such as Kariba that river water can move or «flow» along its own bed even when this is beneath the lakes; thus inflowing floodwater from the Sanyati River entering Lake Kariba can preserve its distinctive character and is perceptible to potamodromous fish for many miles along the lake, even to the wall where it enters the turbines to excite the fish in the river below (Bowmaker, 1973; Kenmuir, 1978). Such river persistence in lakes may be of considerable antiquity, as shown by Greenwood's (1957) mention of fishermen believing that *Barbus altianalis* entered Lake Victoria from the Nile by ascending the Ripon Falls and then proceeded along the sunken bed of the Kagera river to spawn in this river above lake level hundreds of kilometres away. This postulated an upstream migration along the Nile millennia after the formation of a lake which isolated the upper Nile into a component now called the Kagera. That the fisherman's idea is plausible, and the river «scent» may be followed in spite of having been overlaid by a lake is supported by the recent Kariba work. Admittedly we are here dealing with a warping, not a dam, so the old bed rises towards the Falls, but the rise is gradual and the old valley still distinct. Regrettably this immemorial migration has since 1956 been stopped by the Owen Falls Dam which prevents the fish from ascending though they attempted to do so, congregating below the dam after closure (Greenwood, 1957).

By the advent of the huge man-made lakes in the 1960s the general nature of migrations from a larger water body onto a floodplain or up a tributary was sufficiently well known for its effect upon man-made lakes' fish communities to begin to be assessed. Harding (1962) found by echosounding in 1960 in the forming Lake Kariba that several species of potamodromous fish congregated near the mouths of rivers just prior to the breeding season whose start coincides with the first rains, and that a breeding migration up these rivers occurred with the first flooding. Harding (1962 :32) stated «that of the several species which run to the rivers to breed *Clarias mossambicus*, *Labeo congoro* and *L. altivelis*, *Hydrocynus vittatus* and *Alestes imberi* are perhaps the most important». By 1962 the two *Labeo* species comprised 75% of the commercial catch at Simamba close to the dam wall (Harding, 1966). But a few years later *Labeo* stocks had seriously declined in the same area, i.e. the most lacustrine basin of the dam (Kenmuir 1971). Begg (1974) attributes this to the inundation of the lower reaches of tributary rivers here such as the Sanyati, pointing out that the remaining unflooded part of the river offers less suitable habitat.

The fact that extremely high populations of potamodromous fish can build up in the first few years of an impoundment's life is due to the high survival rate of those juveniles spawned at the time of closure, as has been shown for Kariba (Jackson, 1960) and Cahora Bassa (Jackson & Rogers, 1976). The rising waters ensure a low natural mortality by providing vastly increased habitat, food and cover from predators, compared with the old river where post-spawning dry-season conditions were often highly adverse for the survival of young-of-the-year fish (Jackson, 1961a). This effect is enhanced by the greatly increased fertility of the brand-new lake, due to nutrients being leached from newly inundated soil or released from decaying terrestrial vegetation, resulting in the exponential increase of all kinds of organisms (Balinsky & James, 1960).

These conditions are short-lived and the influence of the huge mass of static water soon becomes all-important. As Paugy (1979) has remarked, the riverine fish community is faced with two choices in a lentic environment : to disappear or to adapt to the new conditions. Many species are highly successful in adopting the latter course.

Before discussing such adaptations we may summarise the three main effects of the man-made lakes' fish communities on the old river : firstly the dam wall may be a barrier to the longitudinal movement of fish. This applies particularly to fish which migrate to and from the sea, the best African examples being that of eels (*Anguilla* spp) (Jubb, 1964; Jackson, 1966) and mullet of the family Mugilidae (Jackson, 1979). In such cases there tends to be a disruption of the life cycle which leads to extinction of the species above the barrier. Longitudinal withinriver migrations may also take place to seek warmer temperatures, as with the tigerfish *Hydrocynus vittatus* (in southern latitudes) which tend to move downstream towards a lower altitude and

thus a warmer temperature for breeding purposes, with non-breeding and younger fish recolonising the upstream areas (van Loggerenberg, 1980). The construction of a dam prevents these movements so that fish disappear above the dam wall (Pott, 1969). Secondly, breeding movements, are inhibited because the floodplain or tributary river previously used by the species as spawning and nursery areas are drowned by the rising water of the man-made lake. There are many cases of this happening in most Africa man-made lakes but the examples from Kariba mentioned above are the best documented (Bowmaker, 1973; Begg, 1974). Thirdly, the old river possessed species which were so rheophilic that they could not survive in non-flowing waters. These tend either to be adapted to living in torrents and rapids such as *Chiloglanis*, or to feeding upon insects and organisms carried down by the current, of which *Opsaridium zambesense* is a good example. Fish such as the Mormyridae of the Tana and Volta Rivers declined because they feed and breed among rocks which are no longer scoured and oxygenated by the river but lie covered in silt and often in deoxygenated water after the lake is formed. Large *Barbus* species do not move on to floodplains to breed, but spawn in the mainstream river (Tomasson *et al.*, 1984) and will diminish if such breeding sites are flooded. Some are rheophilic and tend to disappear from man-made lakes, however *B. aeneus* is more adaptable and colonizes impoundments though it still must spawn in rivers (Allanson & Jackson 1983).

2.3 - The influence of the reservoir. Many riverine members of the fish community, and tilapias in particular, prefer the still-water pools and marshes of the old river (Jackson, 1966). These benefit considerably when the creation of the reservoir vastly increases such stable, stagnant conditions. In addition, a new pelagic niche is created in which openwater, shoaling, planktonivorous species can thrive to a far greater extent than was previously possible. Adaptations to seasons of alternate flood and drought are no longer necessary, and the stable well-vegetated conditions may create desirable habitat for species from elsewhere, so that additions to the fish community may be expected.

In general, therefore, the previous river had seasonally alternating favourable and unfavourable periods. The new man-made lake, for all except a few torrenticolous and current-loving species, tends to approximate the previous favourable conditions and to maintain them. The result is that not only does the relative abundance of individuals of the various species change but the species composition of the community changes as well, and the tendency is for the new man-made lake to harbour after a few years more species than were present in the previous river.

A good review of the general development of man-made lake ecosystems is given by McLachlan (1974). The process can be summarized as follows: initially there is high fertility with a great increase in plankton (Stephens, 1949; Brook & Rzoska, 1954) and, as a consequence, an increase in other aquatic organisms including fish (Balinsky & James 1960; Jackson, 1961b). However, in the fish communities, the initial increase is mainly of potamodromous fishes whose juveniles show a high survival rate after the first post-closure spawning. This year-class is strongly represented but later year-classes diminish steadily in the more lacustrine basins of the dam. The various tilapias do not usually have extensive migrations or spawn large numbers of eggs at one time, but have several spawnings of smaller broods per annum in suitable shallow water, and for this reason their numbers do not increase with such explosive rapidity in the new reservoir. In Kariba Jackson (1959) found that shortly after closure only 0.75% of the fish caught were *Oreochromis mortimeri*, while eighteen months later Harding (1962) reported that 24% was of this species. Similar tendencies seem apparent in Lake Nasser, closed in 1964. Here the mean of *Labeo niloticus* landings for the three years 1966-68 was 22.6% of the total catches but the mean of 1970-72 declined to only 12.7% of the catches. For the same two sets of years the tilapia (*Oreochromis niloticus* and *Sarotherodon galilaeus*) percentage of the landings rose from 33.2% to 46% (Latif, 1976). By 1981, tilapias made up 90% of the catch (Latif, 1984). Similarly in Volta lake, the genera *Labeo* and *Chrysichthys*, as well as *Alestes nurse* which is migratory (Daget, 1949), were originally quite abundant in the southern (lower) part of the lake but soon become greatly reduced in this area, their place being largely taken by *Sarotherodon galilaeus* (Evans & Vanderpuye, 1973).

The initial effects of the reservoir on the fish community then are the phasing out of riverine species, usually after a rapid build-up of their population during the first year of impound-

ment, though this may be more marked in some reservoirs, e.g. Kariba and Cahora Bassa, than in others. Shortly afterwards the more lacustrine-orientated species increase rapidly in response to the general outburst of productivity caused by the initial abundance of nutrients, both in numbers and in proportion to the riverine forms, which are greatly reduced except where conditions in the lake are more riverine. Later a period of lower production sets in, caused partly by a decline in the supply of nutrients leached from the new-covered soil or from rotting terrestrial vegetation, and partly through such nutrients being taken up by growth of the aquatic vegetation, both rooted and free-floating. This new flora is of great importance to the fish community.

2.4 - The role of aquatic vegetation in the reservoir. The first aquatic vegetation to appear are phytoplanktonic algae with the pioneering blue-green *Anabaena* and *Microcystis* often dominant, forming massive blooms in the nutrient-rich water. An epiphytic and epilithic algal flora soon forms on substrates such as drowned trees and rocks, its quantity and density depending on the degree of light penetration allowed by the turbidity of that particular impoundment's water. As in natural lakes, invertebrates colonise this mat of algae, the whole being collectively known as *aufwuchs*, and is a valuable fish food (McLachlan, 1970; Petr, 1970).

In the first very large African man-made lakes tree-clearing was recommended to facilitate the use of nets (Jackson, 1961a) and this was carried out in selected areas in Lakes Kariba and Kainji, where it did indeed facilitate the setting of fishing gear such as gillnets and seine-nets without entanglement. In the uncleared lake Volta fishermen were using water less than 5m deep for this reason, and underfishing occurred because a «refuge» for fish was created (Evans, 1969; Vanderpuye 1973). Tree removal may result in productivity loss; the first to appreciate the importance of submerged trees in a man-made lake as forming a substrate for *aufwuchs* and thus a food source for fish was Dr Barbara Douglas (1966). McLachlan (1969, 1970) showed clearly the importance of macrophytes and submerged trees as a substrate for fish food organisms in Lake Kariba. Petr (1970) discussed the role of trees in Lake Volta. Bowmaker (1970) found that in Kariba more *Oreochromis mortimeri* were caught among the drowned tree-trunks than in the cleared areas. However, over the passage of years the trees themselves disappear, alternately being attacked by woodboring beetles when dry and the ephemeropteran *Povilla adusta* when submerged, as well as being weakened by fungal rot so that they finally snap off at the waterline (Bowmaker, 1975). Clearing costs must therefore be weighed mainly against short-term benefits, since natural clearing in the littoral will be largely complete within two decades. For these reasons extensive clearing, except for shipping lanes and harbour areas, is no longer recommended (Jackson, 1974), although it would still be necessary if bottom-trawling was envisaged. Such natural disappearance of the previous flora is part of the general pattern of decline of fertility in the early to median years of man-made lakes, but before this happens they have, to a very considerable degree, influenced the changed fish community pattern by initially providing protection for small or young fish from roving predators, particularly *Hydrocynus*, and by providing a substrate on which additional algal and associated invertebrate food can grow.

The next plant invasion is usually by floating aquatics, which benefit greatly by the stagnant water conditions and greater water fertility caused by the initially increased supplies of dissolved nutrients. An extreme example is Lake Cahora Bassa, which from its inception was colonized by no less than four major floating aquatic plants. One of these was the endemic *Pistia stratiotes*, another was *Azolla nilotica*, non-endemic but of African origin, and the third and fourth the notorious *Salvinia molesta* and *Eichhornia crassipes*, both exotics from South America. After one year the water hyacinth *E. crassipes*, taller and more robust than the others, completely dominated the floating mat composition (Bond & Roberts, 1978). Later the mats were largely destroyed by lake level fluctuations (Bernascek & Lopes, 1984). The hyacinth has also colonised several other man-made lakes, such as Gebel Auliya on the White Nile in the Sudan (Rzoska, 1976).

From the point of view of the fish community (though perhaps not of the fisherman), the advent of floating aquatics in a man-made lake is probably beneficial. Perhaps the most important is the fact that, in a large impoundment, the mat of plants takes up a large quantity of nutrients from the water in which it floats, so that these are locked up within the dam basin

rather than being lost by downstream discharge (Mitchell, 1973; Bowmaker *et al.*, 1978). The plants have great significance in providing food and shelter for other organisms eaten by fish and, probably most importantly, by releasing these trapped nutrients once again to the food cycle when these plants themselves die and decay. In some cases, as in natural wetlands, anoxic water through plant decay may cause fish kills, but this is rare in impoundments.

In Kariba, the floating mat of *Salvinia* has had an important effect on the fish community by promoting the growth of rooted shoreline vegetation (Bowmaker, 1973b). This was because plants killed by draw-down formed a mulch on otherwise bare shorelines to enable the growth especially of the creeping plants *Panicum repens* and *Ludwigia stolonifera* to establish themselves. These and other rooted species were of great benefit to the fish community. *O. mortimeri* spawning was, for example, after being most successful in the first few years in Kariba, greatly reduced when the terrestrial vegetation disappeared through decay, leaving bare shores not immediately colonised by rooted aquatics (Van der Lingen, 1973). As soon as these became established the survival of juvenile tilapia increased greatly (Donnelly 1969).

The establishment of vegetation thus plays an important role in the formation of fish communities in man-made lakes. It enables the fish which are small when adult, such as small minnows and cichlids to survive in greater numbers than previously in the river. This is because vegetation improved the habitat by increasing food availability, spawning facilities, shelter from predators etc. This has been reported for Kariba where the 28 species recorded from the pre-impoundment river have been augmented to over 40 (Bowmaker *et al.*, 1978). Visser (1973) lists the average composition of the 150 species of the fish community of the Niger river near Kainji, before impoundment, per 10 000 specimens. Of these only 35 species or 23% of the total, all over 18cm TL when adult, comprised 7093 or 71% of the number. Today, in the established man-made lake of Kainji, the numerous small clupeids, barbs, cyprinodonts, etc. are relatively far more numerous in the fish population.

The role of aquatic vegetation in man-made lakes is one that is continuously changing, varying from planktonic to benthic algae, then macrophytes, initially floating but later with rooted plants establishing, with their success depending upon factors such as turbidity and degree of draw-down. A very valuable contribution to the fish community is made by plants taking up nutrients which would otherwise be lost to the dam through the outflow. Later, however, this role as a nutrient store might be taken over by another community; this probably contributed to the decline of *Salvinia* in Kariba after its initial proliferation (Marshall & Junor, 1981). The nutrients might be taken up by large populations of small microphagous planktonic filter-feeders such as the copepod *Metadiaptomus meridianus* and various water fleas of the genus *Daphnia* (Hart *et al.*, 1983). Where a large population of truly pelagic zooplanktonivorous fish build up, such as the clupeid *Limnothrissa miodon* feeding on planktonic grazers (the water flea *Bosmina longirostris*; Junor & Begg 1971), the nutrient store may in part be transferred to them. Rooted macrophytes may be eliminated by injudicious introductions of a higher plant feeder such as *Tilapia rendalli*, which has destroyed the rooted vegetation in several Zimbabwean impoundments resulting in the stunting and decline of *Oreochromis mossambicus* populations in Lakes Sebakwe and Ngesi, and of the largemouth bass *Micropterus salmoides* in Lake Kyle (Junor, 1969). Recovery would only be possible by intensive fishing of *T. rendalli*. Therefore amongst the important effects of man-made lakes on their fish communities is the dynamic and everchanging nature of the plant biomass within the ecosystem as affected by various biotic and abiotic factors.

2.5 - The Pelagic zone. The pelagic zone is of especial significance in man-made lakes, because only in rare instances were any of the fishes of the river before impoundment capable of adapting to life in the pelagic open water, well away from shore, which was immediately created by the river's impoundment. Apart of course from predators which would follow their prey wherever they went, the riverine fish with pelagic potential needed to be small, shoaling in habit and mainly planktonivorous.

Such were *Pellonula afzeliusi* and *Sierrathrissa leonensis* which in Lake Kainji had an estimated 3140 ton average biomass (Otobo, 1978), and *P. afzeliusi* and *Cynothrissa mento* in Lake Volta (Reynolds, 1970, 1971), none of which were numerous enough in the old river to war-

rant commercial exploitation but after impoundment became sufficiently abundant to form the basis of potentially important fisheries (Otobo, 1974, 1978). The important criterion of success as an offshore species is the ability to feed on zooplankton, and it is probably this which accounts for the success of the clupeid fishes of the genera *Limnothrissa*, *Pellonula*, *Sierrathrissa* and *Cynothrissa* in the large impoundments. Characid fishes such as *Alestes*, *Micralestes* and related genera are on the other hand primarily insect feeders (Lek & Lek, 1977; Marshall & Van der Heiden, 1978; Paugy, 1978, 1979-80a, 1979-80b) and so limited to areas where insects are abundant, i.e. inshore. For this reason, *Alestes lateralis*, erroneously supposed by Balon (1971) to be a pelagic species though in fact confined to water less than 20m deep, was soon supplanted in Kariba by *Limnothrissa* which efficiently utilised pelagic zooplankton though capable of survival in shallow water, and rapidly became outstandingly successful in this impoundment (Bowmaker *et al.*, 1978; Cochrane, 1978). It is also established in Lake Cahora Bassa and though a fishery for it has been much delayed this is now contemplated and should also be very successful (Bernacsek & Lopes, 1984). In Lake Le Roux the minnow *Barbus anoplus*, previously known only from shallow sheltered waters, penetrates in small numbers into the most off-shore waters (Allanson & Jackson, 1983) and utilizes zooplankton there (Cambray, 1983).

Open waters of man-made lakes may also be temporarily occupied by other fish, some of which, such as *Alestes lateralis* mentioned above, must spawn on submerged vegetation, even though a seasonal spawning migration is not necessary (Balon, 1971). Other species use the open-water habitat for only part of their life-history, such as *Barbus aeneus* in Lake le Roux which range out to over 1 km from shore at an intermediate life-history stage when up to 30 cm in fork length (Tomasson *et al.*, 1984), feeding at this time upon zooplankton and returning later to resume a benthic/predatory feeding mode (Eccles, 1984).

Finally an important group of fishes which adapt to the pelagic zone created in a man-made lake are the predators which move out to feed on the shoaling pelagic species (Jackson & Bruton, Chapter 21). They are not totally pelagic in that they must return to shore periodically to spawn and, unlike the clupeids which are their main prey, the juveniles spend some time, usually up to a length of about 18 cm, on floodplains or among vegetation (Coulter, 1976). The most important of these are the Nile perch (*Lates niloticus*) which, having a *tapetum lucidum* behind the retina which increases feeding efficiency under dim-light conditions, are efficient in turbid impoundments (Ryder & Henderson, 1974) and the tigerfishes of the genus *Hydrocynus*.

In Kariba, the importance of the introduced sardine to the tigerfish is illustrated by the fact that it now constitutes 70% of their prey (Kenmuir 1971). Some modified their habits from a species which patrolled the shoreline in search of prey to penetrating from the lake edge into the most open water many kilometres from the coast, so enabling the population to increase (Junor & Marshall, 1979). Tigerfish appeared in the pelagic catches from the beginning of the sardine fishing programme (Cochrane, 1976) but since they are not as fecund as their prey (Jackson & Bruton, Chapter 21), and because they were a bycatch and not a target species in the fishery, they were rapidly fished out and from being over 10% of the pelagic catch in 1977 they fell to less than 1% in 1980 (Marshall *et al.*, 1982).

3 - ADAPTATIONS IN THE FISH COMMUNITY

Adaptations of species within the community are of interest, firstly those which take place in existing populations and secondly in the potential which these new lakes may have in indicating processes whereby the evolution of species in the longer-lived natural African lakes may have come about.

3.1 - Immediate adaptations to the new regime. Many instances of adaptations in feeding habit or mode of existence during non-reproductive life history phases have been recorded for African man-made lakes. The most dramatic is probably that of the spread of the tigerfish *Hydrocynus vittatus* over Lake Kariba in search of the introduced sardine *Limnothrissa miodon*, while this adaptation to a new diet has been recorded for *Lates* as well as *Hydrocynus* in Lake Kainji

(Lelek & El Zarka, 1973). In Lake Volta the mid-water dwelling catfishes *Schilbe mystus* and *Eutropius niloticus*, previously generalized feeders, adapted to feeding largely on the burrowing nymphs of the ephemeropteran *Povilla adusta* which proliferated greatly in the many drowned trees of the new lake (Petr, 1970). As pointed out by Lowe-McConnell (1975), this provides a good example of a generalised feeder in the river changing to a more specialised source of food in a new environment. In Lake Cahora Bassa juveniles of both *Eutropius depressirostris* and the cyprinid *Labeo congoro* were very abundant in the population explosion of certain species which took place in the first year after closure. Presumably because insufficient other food was available for the very numerous *Eutropius*, at 11-14cm fork length they swallowed *Labeo* of up to 65 % of their own length, resulting in gross bodily distortion (Jackson & Rogers, 1976). Similarly in Lake Kossou, the characin *Alestes baremoze* changed its diet largely from insects to zooplankton (Paugy, 1978; Kouassi, 1979), and some morphological adaptations were also noted (Paugy, 1979). Eccles (1984) records similar zooplanktonivory in *Barbus aeneus* in Lake Le Roux in the earlier life-history stages of this large cyprinid which then ranges widely several kilometres from shore.

However, while variations in diet occur widely in adult fluvial fish which have successfully adapted themselves to a man-made lake environment, in one important aspect there seems great rigidity and no change. This is in reproduction, where there is no case on record of any fish, in colonising a new lake, adapting or changing its reproductive habits. If it was previously potamodromous, then this behaviour remains. If the circumstances of the new environment prevent the old behaviour, then the species becomes greatly reduced in number or even dies out in consequence.

3.2 - Problems of speciation. Adaptations of fluvial communities to lacustrine conditions are of relevance when considering the evolution of the endemic fish species in African lakes, especially the Great Lakes of Victoria, Tanganyika and Malawi. Here the species-flocks of highly adapted assemblages of related species, each endemic to a particular lake, have long excited the attention of students of evolutionary processes. Much discussion has taken place (for recent reviews see Greenwood, 1974; Fryer, 1977; Ribbink *et al.*, 1983). The invasive behaviour of riverine fish into large, newly formed and unpopulated man-made lakes may contribute some useful information, especially regarding the role of the specific mate recognition system in speciation (Ribbink, this volume). This has relevance to a primary aspect of the problem of intralacustrine evolution: how, in large continuous water bodies with no physical barriers, did speciation proceed to the extent known today? How, in fact, did the process start in the first place?

Four theories have been proposed to account for this: the earliest of «explosive» sympatric speciation including Regan's (1922: 159) idea of «evolution by habitual segregation»; the second, multiple colonizations from affluent rivers, suggested at that time by Mayr (1947); the third of microgeographical isolation by ecological barriers, i.e. habitat preferences, first stated by Lowe (1954: 85) and later gaining a wide vogue; the last, on which Greenwood (1974) lays emphasis, envisages evolution and speciation taking place when the lake was broken up into a number of smaller ones. Later work has modified these four theories in detail. Thus, in the first, Regan (1922) was influenced by Gulick's (1905) ideas derived from observing snails in Hawaiian valleys, taken further by Kosswig's (1947) recognition of selective mating as an isolating factor, followed by Greenwood's (1954: 85) supposition of «cross-incompatibility» of intralacustrine populations, and recently the recognition concept of Paterson (1980) has been examined in the field by Ribbink *et al.* (1983). These are all elaborations of the first of the above theories.

No single theory is likely to account for all the facts. Evolution and speciation took place, almost certainly, as a result of a complex sequence involving all of the mooted theories, to a greater or lesser extent at different periods in the lakes' history. Each possibility is untenable only if its implications are carried to extremes. If a moderate view of the interactions of each with another is taken, a plausible picture emerges. Thus, in the second theory, we cannot accept its ultimate implication, that a highly specialised cichlid species-flock member sprang, complete with its greatly modified dentition, from some adjacent river straight into a Great Lake community. Yet some riverine haplochromines in various stages of specialization must have inva-

Table 1 : Distinctive features of 'r'- and 'K'- selected fish communities of tropical Africa (based on concepts given by Lowe-McConnell, 1977).

Ecological attributes	Type of selection	
	'r'- selection	'K'- selection
Habitat	Upwelling areas, estuaries, continental shelves off large deltas, flood plains, marshes, swamps, etc.	Coral reefs, rock reefs, littoral and benthic areas of the great lakes of East Africa
Species group	Mostly pelagic marine fishes (sardines, anchovy, Carangidae, etc.), but also <i>Engraulicypris</i> , <i>Stolothrissa</i> , <i>Limnothrissa</i> , etc.	Mostly demersal fishes (eels, Sciaenidae, catfishes, Cichlidae, Serranidae, <i>Synodontis</i> , etc.
Diversity index	Less diverse with dominant species. Example : <i>Oreochromis alcalicus grahami</i> in Lake Magadi	Very diverse and species with more or less equitable distribution
Environmental stability	Fluctuates seasonally, with variable influx of nutrients	Negligible fluctuations in environment
Survivorship curve of fish species	Sharply falling and concave	Distinctly rectangular
von Bertalanffy growth coefficient	Relatively high	Relatively low
Predation effects	Predation results in homogeneity which may restrict speciation, e.g., Lake Baringo	Predation results in heterogeneity which may promote speciation, e.g., Lakes Tanganyika and Malawi
Protection cover	Schooling behaviour	Formation and defence of territories
Movements by species	Schooling prey species with diurnal migrations	Schooling by day, dispersing and feeding by night
Energy flow per unit biomass	high : (a) with few trophic levels, energy flow per unit biomass is high ; (b) in fluctuating and less efficiently organized systems, the cost of maintenance is high	low : (a) with many trophic levels, energy flow per unit biomass is low ; (b) in stable efficiently organized systems, the cost of maintenance is low
Natural mortality	Usually high, sometimes catastrophic, indiscriminate and more or less density-independent with occasional mass mortalities	Relatively low and mostly due to predation also fairly density-dependant
Longevity	Prey fish with short life-span	Longer life-span

Table 1 : continued

Ecological attributes	Type of selection	
	'r'- selection	'K'- selection
Reproduction mode	Numerous pelagic eggs, some prolific substrate-spawners (e.g., the 'tilapias'), no parental care, protandry (change of sex from male to female) in Polynemidae	Spawning displays, pairing and highly developed parental care, protogyny (change from female to male), e.g., in Serranidae, Labridae and 'swamp-eels'
Competitive ability of individual	Competitive ability low; competition low and variable, absence of territorial behaviour	Competitive ability high, competition high and variable; presence of territorial behaviour
Status of trophic levels	Few trophic levels	More trophic levels
Feeding adaptation	Specialists at low trophic levels	Adaptative feeding types but with some specialists which may be stenophagous
Other favoured factors	<ul style="list-style-type: none"> ● Rapid turnover, ● High rate of natural increase 'r'- max, ● Early reproduction, and ● Small body size 	<ul style="list-style-type: none"> ● Slow turnover, ● Low resource threshold, ● Delayed reproduction, and ● Large body size

Data from North America indicate that fish biomass in reservoirs is higher than in natural lakes (Cooper, 1966). This also appears to be the case in African waters (Paugy, 1979). A recent study (Marshall, 1984b) compared 11 reservoirs with the 11 intensively-fished African lakes listed by Henderson & Welcome (1974). In both groups fish yields were related to MEI (Fig. 4) but the reservoirs were more productive, especially when the MEI was low. The reasons for this are unclear, but may be linked to the relative youth of man-made lakes and the fact that their ecosystems have not stabilised. Since their inflows are greater than their volumes they must receive more nutrients annually, per unit volume, than natural lakes which sustain high production. Our understanding of nutrient dynamics in man-made lakes and their effects on fish populations is still poor and is one of the gaps in our knowledge of these systems. In some cases yield (kg/ha/yr) might be better in man-made lakes than in natural ones because of the greater density of fishermen, due to resettlement or fisherman being attracted to a fishery where the yield is high, though such results often need qualification. Since most man-made lakes are of recent construction much of their catch data were obtained shortly after closure, enhancing the possibility that sustainable yields were over-estimated due to high initial fish production. Besides this, during the first years following closure, fluctuations in catches frequently occur due largely to variations in fishing effort in the unsettled circumstances surrounding the creation of a new dam. So, at the beginning, the very high fish production produces an abnormal increase in the numbers of fishermen who are often not professionals but «amateurs», such as resettled agriculturalists who are encouraged to take up this occupation (Chambers, 1970; Butcher, 1971). During the decline of the initial high productivity there is a decrease in fish catches, and «occasional fishermen» stop their activity, perhaps finding other employment as conditions around the new dam stabilize.

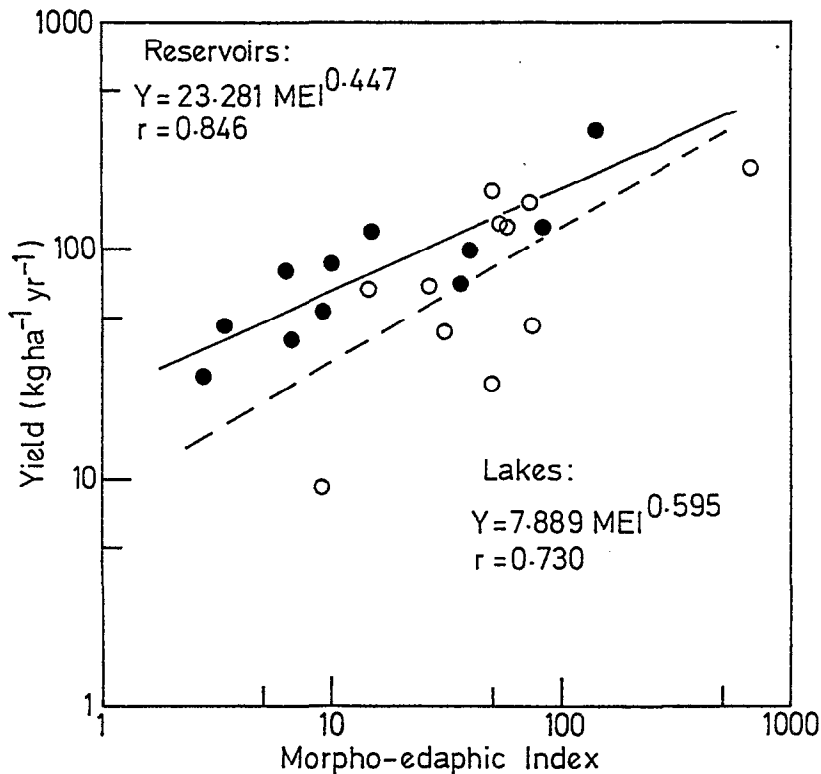


Fig. 4 : The relationship between morphoedaphic index and fish yield in some African reservoirs (●) and lakes (○). From Marshall (1984)

Claims of high initial productivity should in any case be treated with some reserve since the temptation, in some cases may exist to claim initial as continuing productivity in order further to justify the costs of dam building. The only factor, in the stabilization phase, which might allow for a higher production in a man-made rather than a natural lake is where more nutrients are brought in by affluent rivers due to a higher water replacement rate (Beauchamp, 1966).

5 - DISCUSSION

The most important factor common to man-made lakes is that they are all, even the oldest, in a relatively rapid state of change. By this is not meant the physical changes common to all lentic water bodies, that they are filling up with silt and will sooner or later cease to exist, a process considerably more rapid with man-made lakes, so none of them have a life of more than a few hundred years. Rather, it is the biological changes which are relevant, as each lake harbours an assemblage of aquatic organisms which is never constant either in terms of its biomass or its composition. Thus we cannot predict the ultimate nature of their fish communities; probably we never shall be able to do so with any great degree of precision because, apart from the changes in the biota which are continually occurring, the fishes themselves immediately begin to adapt as considered above. Evolutionary pressures start to operate from the very beginning, populations may become isolated, often cutting off gene flow between previously homogenous groups, and very little remains that is in any way static in any man-made lake fish community.

Nevertheless, the trends which become apparent in most reservoirs can be broadly analysed. It is useful to recapitulate the uses to which the nutrient load, is put, as well as considering its rates of inflow from the affluent river and outflow from the impounded system. Initially, for a brief period, the impounded water is enriched by ions leaching from the newly inundated substrate and from the decay of drowned terrestrial vegetation. Very soon there is a dense bloom of algae, particularly though not exclusively of the pioneering nitrogen-fixing blue-greens, followed shortly by an increased of zooplankton. After that floating macrophytes multiples if such plants were originally present. Temperature can limit plant growth if the lake is situated in an area with a distinct winter. A more serious, year-round limitation to algal growth is turbidity from silt brought in from eroded land surfaces. These suspensoids reduce light penetration, limit heat input, slow production by preventing photosynthesis and, by limiting radiant energy from the sun to the upper surface layers only, accelerate cooling by wind action (Allanson *et al.*, 1983). In such circumstances most nutrients are either permanently sealed in bottom silt or lost through the dam's outflow.

Where floating aquatics are present they may absorb much of the nutrient store within a short time. If several species are present the larger tend to shade out the smaller, as in Lake Cahora Bassa, where the exotic *Eichhornia crassipes* shaded out and dominated all others (Bond & Roberts, 1978). Floating weed mats, especially of exotics lacking their natural biological control agents, can rapidly reach large proportions and take up most of the available nutrient (Mitchell & Rose, 1979). This leads to attempts at chemical and biological control (Bowmaker, 1973; Bowmaker *et al.*, 1978), but quite soon another change may take place when rooted aquatic macrophytes such as *Ludwigia* and *Phragmites* become the dominant plants leading to a diverse benthic community (McLachan, 1974).

This, as well as the establishment of pelagic fish communities such as the freshwater sardines, may lead to the decline of the floating aquatics which once threatened to overwhelm the reservoir (Marshall & Junor, 1981). Less nutrients are therefore bound in the floating aquatics and more become available for other uses such as an increase again in the phytoplankton and so of the zooplankton and fish such as the sardines. Such fish become numerous which leads to an increase in the numbers of predators such as tigerfish and Nile perch. Apart from such variations upon the theme of how different organisms, and ultimately the fish, use the nutrients within the lake, the question of nutrient input must be considered. This is especially important in man-made lakes where the replacement time of the water is very much shorter than in large natural lakes. The complete volume is capable of being replaced by inflowing water usually

within one to four years at most which makes the fish community extremely sensitive to annual fluctuations in river flow and the consequent amount of nutrient which each year enters the man-made lake. These are variables affecting either the fish of the entire reservoir or of a local area near the mouth of the affluent river. In Lake Kariba these effects have been quantitatively studied by Marshall (1982) who showed that commercial catches of the sardine *Limnothrissa miodon* were significantly higher in the Sanyati Basin after strong flows in the Sanyati river. The commercial catches indicate the size of the population, and short-term fluctuations probably take place in other pelagic species which are at the end of a short planktonic food chain.

A final aspect of nutrient supply that is of importance in many man-made lakes, especially those near large conurbations, is eutrophication caused by industrial or sewage effluent. In small quantities it may be beneficial, increasing aquatic populations, but in excess can lead to gross hypertrophy, over-production of blue-green algae and pollution, as in Hartbeespoort, South Africa (CSIR, 1976). A less extreme example is Lake McIlwaine, Zimbabwe, where striking changes have taken place because of eutrophication and a subsequent improvement in water quality (Fig. 5). By 1966 the lake had become highly eutrophic and an introduced tilapia, *Oreochromis macrochir*, became important, feeding on blue-green algae (Minshull, 1978). The endemic *O. mossambicus* virtually disappeared and the introduced *T. rendalli* declined possibly because it destroyed aquatic macrophytes (Junor, 1969), although the increasingly dense algal blooms may also have contributed to its decline. Efforts to control eutrophication began in 1968 and were highly successful (Thornton, 1982), which probably contributed to the next fish population change. *Labeo altivelis* had steadily declined until 1972 but then began to increase so that in 1979 it made up 45% of the total catch. This may have been caused by the decline in blue-green algae population which improved water transparency, and in turn led to an increase in benthic diatoms, a major food item for *L. altivelis* (Munro, 1967).

It is of interest to note that, at the time of writing, exactly twenty five years have elapsed since the closing of the Kariba dam wall, bringing the first of the big tropical African man-made lakes into being. Much has been learned of the fish communities of this and other big reservoirs since then, but much remains to be done. In particular, managers of fish communities in these lakes should use this experience to quantify and predict future trends.

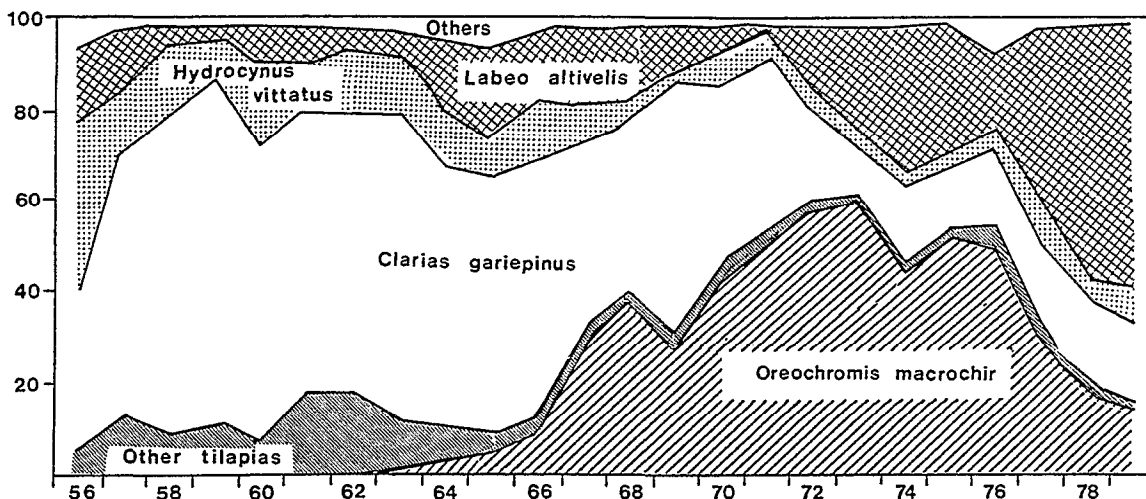


Fig. 5 : Changes in composition of the commercial fish catch in Lake McIlwaine, Zimbabwe, 1956-1978. Redrawn from Marshall (1982b).

RESUME

Il existe actuellement des réservoirs artificiels sur de nombreuses rivières africaines. Leur construction a modifié les conditions écologiques (facteurs édaphiques, apports en éléments nutritifs) et changé la composition des peuplements ichtyologiques. Dans un premier stade, l'eau des réservoirs s'enrichit en sels minéraux provenant des sols nouvellement submergés et de la décomposition de la végétation. Il en résulte un développement algal très important, une augmentation du zooplancton et une multiplication des macrophytes flottants. La turbidité des eaux et la température hivernale peuvent limiter la productivité qui en tout état de cause diminue avec le temps en raison d'un apport moins important en éléments nutritifs qui sont en partie utilisés par une communauté benthique plus variée qu'à l'origine et comprenant des macrophytes enracinés et des invertébrés.

Etant donné que le chalutage benthique est rarement pratiqué, il n'est pas recommandé de couper les arbres avant la mise en eau car les troncs immergés sont de bons substrats pour le développement d'une flore et d'une faune épiphytiques servant de nourriture aux poissons. Les plantes flottantes prolifèrent d'abord exagérément mais diminuent par la suite lorsque le système se stabilise et que les apports en éléments nutritifs diminuent. L'évolution de la nature de la biomasse végétale sous l'effet de divers facteurs biotiques ou abiotiques a un impact important sur les communautés ichtyologiques des lacs de barrage.

Le barrage lui-même peut être un obstacle pour des poissons tels que les anguilles ou les mulots migrant depuis la mer et entraîner la disparition de ces espèces en amont. Les espèces potamodromes qui se reproduisent de manière saisonnière dans les tributaires ou les plaines inondées sont abondantes après la mise en eau car elles ne subissent plus une forte mortalité en saison sèche, mais régressent ensuite dans la mesure où elles ne trouvent plus de zones favorables à leur reproduction. Les espèces benthiques comme les Mormyridae peuvent devenir moins abondantes du fait de la désoxygénation des eaux près du fond et les espèces affectionnant les eaux courantes disparaissent en général complètement. Mais les espèces, comme les *Tilapia*, qui étaient adaptées aux eaux stagnantes dans l'ancien cours d'eau, se développent abondamment dans ce nouveau contexte.

Les lacs de barrage ont une vaste zone pélagique favorable au développement des espèces planctonophages comme les Clupeidae. Dans le Zambèze où les poissons pélagiques étaient absents, l'introduction de la sardine du lac Tanganyika fut un grand succès économique. Des prédateurs comme les *Hydrocynus* ont modifié leur comportement habituel pour pénétrer en pleine eau à la recherche de proies et constituent ainsi une part non négligeable de la pêche pélagique.

Les adaptations de différents poissons aux conditions lacustres ont été discutées. Elles peuvent donner des informations sur la manière dont débute les phénomènes de spéciation - bien connus dans le cas des communautés de Cichlidae des grands lacs africains - dans ces milieux de grande taille et sans obstacles physiques.

En ce qui concerne la production piscicole et la pêche dans les lacs de barrage, il faut souligner qu'elles peuvent évoluer très rapidement, notamment durant les années qui suivent la mise en eau. Un modèle de production de la pêche en fonction de l'indice morpho-édaphique est proposé.

REFERENCES

- ACKERMANN W.C., WHITE G.F. & WORTHINGTON E.B. (Eds), 1973. - Man-made Lakes. *Their problems and environmental effects*. Geophys. Monogr. 17, 847p.
- ADENIJI H.A., 1975 - Some aspects of the limnology and the fishery development of Kainji Lake, Nigeria. *Arch. Hydrobiol.*, 75 : 253-262.
- ALLANSON B.R. & JACKSON P.B.N. (Eds), 1983 - *Limnology and fisheries potential of Lake Le Roux*. South African National Scientific Programmes Report n° 77, Pretoria, 182 p.
- BAILEY R.G. & DENNY P., 1978 - The 1974 biological survey of Nyumba ya Mungu reservoir, Tanzania : concluding remarks. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.*, 10 : 151-157.
- BALINSKY B.I. & JAMES G.V., 1960 - Explosive reproduction of organisms in the Kariba Lake. *S.Afr. J. Sci.*, 56 : 101-104.
- BALON E.K., 1971 - Replacement of *Alestes imber* Peters 1852 by *A. lateralis* Blgr 1900 in Lakes Kariba, with ecological notes. *Fish. Res. Bull. Zambia*, 5 : 119-62.
- BALON E.K. & MUYANGA E.D., 1974 - The Darling's Dwarf Bream *Haplochromis darlingi* (Boulenger 1911). In BALON E.K. & COCHE A.G. (Eds). *Lake Kariba; man-made tropical ecosystem in Central Africa*. Monographiae Biologicae 24, Junk, The Hague, pp. 419-427.
- BALON E.K., 1974 - The Kalomo River. In BALON E.K. & COCHE A., (Eds). *Lake Kariba; a man-made tropical ecosystem in Central Africa*. Monographiae Biologicae 24, Junk, The Hague, pp. 459-472.
- BERNACSEK G.M. & LOPES S., 1984 - *Cahora Bassa (Mozambique) CIFA Tech. Pap. (10) : 21-42*. FAO Rome.
- BEAUCHAMP R.S.A., 1966 - Discussion (p.48) in LOWE-McCONNELL R.H., (Ed.) *Man-made lakes*. Institute of Biology, Symposium 15, Academic Press, London.
- BEGG G.W., 1974 - The distribution of fish of riverine origin in relation to the limnological characteristics of the five basins of Lake Kariba. *Hydrobiologia*, 44 : 277-285.
- BELL-CROSS G., 1960 - Observations on the movements of fish in a fish ladder in Northern Rhodesia. *CSA/CCTA Publ.*, 63 : 113-125.
- BELL-CROSS G., 1966 - Preliminary observations on *Hydrocynus vittatus* in the Upper Zambezi river system. *Fish. Res. Bull. Zambia*, 4 : 21-23.
- BELL-CROSS G., 1974 - A fisheries survey of the Upper Zambezi river system. *Occ. Pap. Nat. Mus. South. Rhod B.*, 5 : 279-338.
- BELL-CROSS G. & KAUMA J., 1971 - Additions and amendments to the checklist of the fishes of Zambia. *Fish. Res. Bull. Zambia*, 5 : 235-244.
- BOND W.J. & ROBERTS M.G., 1978 - The colonization of Cahora Bassa, Mocambique, a new man-made lake, by floating aquatic macrophytes. *Hydrobiologia*, 60 : 240-259.
- BOWMAKER A.P., 1970 - A prospect of Lake Kariba. *Optima* 20 : 68-74.
- BOWMAKER A.P., 1973 - Potamodromesis in the Mwenda River, Kariba. In : ACKERMANN W.C., WHITE G.F. & WORTHINGTON E.B. (Eds) - *Man-made lakes. Their problems and environmental effects*. Geophys. Monogr., 17 : 59-164.
- BOWMAKER A.P., 1973B - Hydrophyte dynamics in Mwenda Bay, Lake Kariba. *Kariba Studies, Paper 3* : 42-58.
- BOWMAKER A.P., 1975 - Fisheries productivity of Lake Kariba. *Tobacco Forum, Salisbury, Rhodesia*, 2 : 17-25.
- BOWMAKER A.P., JACKSON P.B.N. & JUBB R.A., 1978 - Freshwater fishes, In : WERGER M.J.A., (Ed.). *The biogeography and ecology of Southern Africa*, pp 1181-1230. Monographiae Biologicae 31. Junk, The Hague.
- BROOK A.J. & KOK H.M., 1980 - Freshwater fishes, In : BRUTON M.N. & COOPER K.H. (Eds), *Studies on the ecology of Maputaland* pp. 210-244. Rhodes University, Grahamstown, the Wildlife Society of Southern Africa, Durban.
- BUTCHER D.A.P., 1971 - An operational manual for resettlement. FI : SF/GHA/10 FAO, Rome, 74p.
- CAMBRAY J.A., 1983 - The feeding habits of minnows of the genus *Barbus* (Pisces : Cyprinidae) in Africa, with especial reference to *Barbus anoplus* Weber. *J. Limnol. Soc. sth. Afr.* 9 : 12-22.

- CHAMBERS R. (Ed.), 1970 - *The Volta resettlement experience*. Pall Mall Press, London. 286 p.
- COCHRANE K.L., 1976 - Catches of *Hydrocynus vittatus* during sardine fishing operations in Lake Kariba. *Kariba Studies Paper*, 7 : 98-108.
- COCHRANE K.L., 1978 - Seasonal fluctuations in the catches of *Limnothrissa miodon* (Boulenger) in Lake Kariba. LKFR Project Report, 7, 1-163.
- COOPER G.P., 1966 - Fish production in impoundments. Mich. Dep. Conserv. Res. Rep., 104 : 1-21.
- COULTER G.W., 1976 - The biology of *Lates* species (Nile perch) in Lake Tanganyika, and the status of the pelagic fishery for *Lates* species and *Luciolates stappersi* (Blgr). *J. Fish Biol.*, 9 : 235-259.
- CSIR South Africa, 1985 - *The limnology of Hartbeespoort dam*. South Africa National Scientific Programmes Report n° 110, Pretoria; 1-267.
- DADZIE S., 1980 - Recent changes in the fishery of a new man-made lake, Lake Kamburu (Kenya). *J. Fish Biol.*, 16 : 361-367.
- DAGET J., 1949. Le Tinéni : poisson migrateur des eaux douces africaines. *Cybium*, 4 : 62-67.
- DAGET J., 1950 - La passe à poissons de Markkala. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 12 : 1166-1167.
- DE BONT A.F., 1961 - Barrages hydroélectriques et pêcheries. *Verh. Internat. Verein. theor. angew. Limnol.*, 14 : 644-635.
- DENYOH F.M.K., 1969 - Changes in fish population and gear selectivity in the Volta Lake. In : OBENG L.E., (Ed.) - *Man-made lakes : The Accra symposium*, pp. 206-219. Ghana Universities Press.
- DONNELLY B.G., 1969 - A preliminary survey of *Tilapia* nurseries on Lake Kariba during 1967/68. *Hydrobiologia*, 34 : 195-206.
- DOUGLAS B., 1966 - Discussion, p. 114, In : Lowe-McConnell R.H., (Ed.). *Man-made Lakes*. Institute of Biology Symposia N° 5. Academic Press, London.
- ECCLES D.H., 1984 - Feeding biology of the smallmouth yellowfish. In : ALLANSON B.R. & JACKSON P.B.N., (Eds.) - *The fisheries potential of Lake Le Roux*. South African National Scientific Programmes Report N° 77, 182 p.
- EL-ZARKA S.D., 1973 - Kainji Lake, Nigeria. In : ACKERMANN W.C. et al., (Eds.) *Man-made Lakes. Their problems and environmental effects*. Geophys. Monogr. 17 : 197-219.
- EVANS W.A., 1969 - Ghana stock assessment and fish biology. A report prepared for the Volta Lake Research Project. *FI SF/GHA/10/9. FAO, Rome*, 1-32.
- EVANS W.A. & VAN DER PUYE J., 1973 - Early development of the fish populations and fisheries in Volta Lake. In : ACKERMANN W.C. et al., (Eds.). *Man-made Lakes. Their problems and environmental effects*. Geophys. Monogr. 17 : 114-120.
- FREEMAN P.H., 1974 - *The environmental impact of a large tropical reservoir. Guidelines for policy and planning. Based upon a case study of Lake Volta, Ghana in 1973 and 1974*. Washington DC., Office of International and Environmental Programmes, Smithsonian Institute.
- FRYER G., 1977 - Evolution of species-flocks of cichlid fishes in African Lakes. *Zeitschrift zool. Syst. Evol. -Forsch.*, 15 : 141-165.
- GREENWOOD P.H., 1954 - Discussion p. 85, In : *Biology of speciation in African lakes*. *CSA/CCTA Publ.*, 6 : 83-86.
- GREENWOOD P.H., 1955 - Reproduction in the cat-fish *Clarias mossambicus* Peters. *Nature, Lond.*, 176 : 516-518.
- GREENWOOD P.H., 1957 - The fishes of Uganda. Part 3. *Uganda J.*, 21 : 47-80.
- GULICK J.T., 1905 - Evolution, racial and habitudinal. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, 25 : 265 p.
- HARDING D., 1962 - Research on Kariba. JFRO, Ann. Rep. 10. pp. 32-40. Govt. Printer, Lusaka.
- HARDING D., 1966 - Lake Kariba : the hydrology and development of fisheries. In : *Man-made Lakes*. LOWE-McCONNELL R.H. (Ed.), pp 7-20. Institute of Biology Symposium 15, Academic Press, London.
- HART R.C., ALLANSON B.R. & SELKIRK W.T. 1983, ALLANSON B.R. & JACKSON P.B.N. (Eds.) - Biological basis of fish production : *In Limnology and Fisheries potential of Lake Le Roux*. South African National Scientific Programmes Reports N° 77, 1-182.
- HENDERSON H.F. & WELCOMME R.L., 1974 - The relationship of yield to morphoedaphic

- index and numbers of fishermen in African inland fisheries. *CIFA Occas. Pap. 1*, FAO, Rome, 1-19.
- ITA E.D. & PETR T., 1983 - Selected bibliography on major African reservoirs. *CIFA Occas. Pap. 10* : FAO, Rome, 1-53.
- JACKSON P.B.N., 1959 - Summary of the Zambezi Valley Survey, pp. 24-28. *JFRO Ann. Rep. 8*, Govt. Printer, Lusaka.
- JACKSON P.B.N., 1960 - Ecological effect of flooding by the Kariba Dam upon Middle Zambezi fishes. Proceedings of the 1st Federal Science Congress, Salisbury, May 18-22, 1960, Zimbabwe.
- JACKSON P.B.N., 1961a - Kariba Studies Paper 1 : Ichthyology ; the fish of the Middle Zambezi. Manchester University Press, 36p.
- JACKSON P.B.N., 1961b - *The fishes of Northern Rhodesia*. Government Printer, Lusaka, Zambia, 1-140.
- JACKSON P.B.N., 1966 - The establishment of fisheries in Man-made Lakes in the tropics. In : LOWE-McCONNELL R.H. (Ed.) - *Man-made Lakes*, pp 53-73. Institute of Biology Symposium 15. Academic Press, London.
- JACKSON P.B.N., 1974 - Relatorio definitivo sobre o desenvolvimento de uma industria de pesca em Cahora Bassa com referência especial ao desbravamento de matas para a pesca. (Final report on the development of a fisheries industry at Cahora Bassa with particula reference to bush clearing for fishing). For Gabinete do Plano do Zambeze, Lisbon ; Loxton, Hunting and Associates, Bramley, Johannesburg, 37p.
- JACKSON P.B.N., 1979 - Heritage of history : freshwater fishes. *African Wildlife*, 33 (3) : 36-38.
- JACKSON P.B.N. & ROGERS K.H., 1976 - Cahora Bassa fish populations before and during the first filling phase. *Zoologica Africana*, 11 : 373-388.
- JOCQUE E., 1977 - Une étude sur *Clarias senegalensis* Val. dans la région du Lac Kossou (Côte d'Ivoire). *Hydrobiologia*, 54 : 49-65.
- JUBB R.A., 1964 - The eels of South African rivers and observations on their ecology. In : DAVIS, D.H.S. (Ed.) - *Ecological studies in southern Africa*, pp 186-205. Monographiae Biologicae, 14 Junk, The Hague.
- JUNOR F.J.R., 1969 - *Tilapia melanopleura* Dum. in artificial lakes and dams in Rhodesia, with special reference to its undesirable effects. *Rhod. J. Agric., Res.*, 7 : 61-69.
- JUNOR F.J.R. & BEGG G.W., 1971 - A note on the successful introduction of *Limnothrissa miodon* (Blgr). «The Lake Tanganyika sardine» to Lake Kariba. *News L. Limnol. Soc. South Afr.*, 16 : 8-14.
- JUNOR F.J.R. & MARSHALL B.E., 1979 - The relationship between tigerfish and the Tanganyika sardine in Kariba. *Rhodesia Science News*, 13 : 111-112.
- KENMUIR D.H.S., 1971 - An investigation into the decline of the *Labeo congoro* stocks in the Sanyati basin of Lake Kariba. Lake Kariba Fisheries Research Institute, Kariba, Zimbabwe, Project Report 7. Mimeo.
- KENMUIR D.H.S., 1977 - Fish population changes in Lake Kariba, Rhodesia. Lake Kariba Fisheries Research Institute project Report 18. Mimeo.
- KENMUIR D.H.S., 1978 - *A wilderness called Kariba*. Wilderness Publications, Salisbury, Zimbabwe, 140 p.
- KOUASSI N., 1979 - Installation et évolution des populations piscicoles dans le lac de barrage de Kossou (Côte d'Ivoire) entre 1972 et 1977. *Ann. Univ. Abidjan (Ecol.)*, 12 : 159-174.
- KOSSWIG C., 1947 - Selective mating as a factor for speciation in cichlid fish of East African lakes. *Nature, Lond.*, 159 : 640.
- LATIF A.F.A., 1976 - Fishes and fisheries of Lake Nasser. In : RZOSKA, J. (Ed.). *The Nile, biology of an ancient river* pp 299-307. Monographiae Biologicae, 29. Junk, The Hague.
- LATIF A.F.A., 1984 - Lake Nasser (Egypt) del. *CIFA Tech Pap.*, (10) : 193-246. FAO, Rome.
- LELEK A. & EL ZARKA S., 1973 - Ecological comparison of the pre-impoundment fish faunas of the river Niger and Kainji Lake Nigeria. In : ACKERMAN *et al.* (Eds.). *Man-made Lakes. Their problems and environment effects*. Geophys. Monogr., 17 : 655-660.
- LEK S. & LEK S., 1977 - Ecologie et biologie de *Micralestes acutidens* (Peters 1852) (Pisces Characidae) du bassin du Lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér Hydrobiol.*, 11(4) : 255-268.

- LEWIS D.C.S., 1974 - The effects of the formation of Lake Kainji, Nigeria, upon the indigenous fish populations. *Hydrobiologia*, 45 : 281-301.
- LOWE R.H., 1952 - Report on the Tilapia and other fishes and fisheries of Lake Nyasa 1945-1947. *Fish. Publ. Colon. Office, London*, 1 : 1-126.
- LOWE R.H., 1954 - Discussion, p. 85, In : Biology of speciation in African Lakes. *CSA/CCTA Publ.*, 6 : 83-86.
- LOWE-McCONNELL R.H., 1975 - *Fish communities in tropical freshwaters*. Longman, London, 1-337.
- MARSHALL B.E., 1977 - On the status of *Clarias gariepinus* (Burchell) in large man-made lakes in Rhodesia. *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 3 : 67-68.
- MARSHALL B.E., 1978 - An assessment of fish production in an African man-made lake (Lake McIlwaine, Rhodesia). *Trans. Rhod. Sci. Ass.*, 59 : 12-21.
- MARSHALL B.E., 1979 - Fish populations and the fisheries potential of Lake Kariba. *S.Afr. J. Sci.*, 75 : 485-488.
- MARSHALL B.E., 1982a - The influence of river flow on pelagic sardine catches in Lake Kariba. *J. Fish Biol.*, 20 : 465-469.
- MARSHALL B.E., 1982b - The fish of Lake McIlwaine, In : THORNTON J.A. (Ed.). *Lake McIlwaine, the eutrophication and recovery of a tropical African Man-made Lake*, pp 156-188. Monographiae Biologiae 49, Junk, The Hague.
- MARSHALL B.E. & VAN DER HEIDEN J.T., 1977 - The biology of *Alestes imberis* Peters (Pisces, Characidae) in Lake McIlwaine, Rhodesia. *Zoologica Africana*, 12 : 329-346.
- MARSHALL B.E. & FALCONER A.C., 1973 - Eutrophication of a tropical African impoundment (Lake McIlwaine, Rhodesia) *Hydrobiologia*, 43 : 109-123.
- MARSHALL B.E., 1984a - Kariba (Zimbabwe/Zambia) *CIFA Tech. Pap. (10) : 105-153* FAO Rome.
- MARSHALL B.E., 1984b - Towards predicting reservoir ecology and fish yield from pre-impoundment physico-chemical data. *CIFA Tech. Pap. (12), 36p.* FAO Rome.
- MARSHALL B.E. & JUNOR F.J.R., 1981 - The decline of *Salvinia molesta* on Lake Kariba. *Hydrobiologia*, 83 : 477-484.
- MARSHALL B.E., JUNOR F.J.R. & LANGERMAN J.D., 1982 - Fisheries and fish production on the Zimbabwean side of Lake Kariba. *Kariba Studies, Paper 10 : 175-231.*
- MAYR E., 1947 - Ecological factors in speciation. *Evolution*, 1 : 258-288.
- McLACHLAN A.J., 1969 - The effect of aquatic macrophytes on the variety and abundance of benthic fauna in a newly created lake in the tropics (Lake Kariba). *Arch. Hydrobiol.*, 66 : 212-231.
- McLACHLAN A.J., 1970 - Submerged trees as a substrate for benthic fauna in the recently created Lake Kariba (Central Africa). *J. Appl. Ecol.*, 7 : 253-266.
- McLACHLAN A.J., 1974 - Development of some lake ecosystems in tropical Africa with special reference to the invertebrates. *Biol. Rev.*, 49 : 365-397.
- MINSHULL J.L., 1978 - Preliminary investigations of the ecology of juvenile *Sarotherodon macrochir* (Boulenger). MSc Thesis, University of Rhodesia, Salisbury.
- MITCHELL D.S., 1973 - Supply of plant nutrients chemicals in Lake Kariba. In : ACKERMAN W.C., WHITE G.F. & WORTHINGTON E.B. (Eds.). *Man-made Lakes. Their problems and environmental effects*. Geophys. Monogr. 17 : 165-169.
- MITCHELL D.S. & ROSE D.J.W., 1979 - Factors affecting fluctuations in extent of *Salvinia molesta* on Lake Kariba. *PANS, London* 25 : 171-177.
- MORTIMER M.A.E. & BELL-CROSS G., 1960 - Observations on the movements of fish in a fish ladder in Northern Rhodesia. *JFRO Ann. Rep.*, 9 : 67.
- MUNRO J.L., 1967 - The food of a community of East African freshwater fishes. *J. Zool., Lond.*, 151 : 389-415.
- MYERS G.S., 1949 - Use of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. *Copeia* (1949) : 89.
- OTOBO F.O.F., 1974 - The potential for clupeid fishery in Lake Kainji, Nigeria. *Afr. J. trop. Hydrobiol. Fish.*, 3 : 123-134.

- OTOBO F.O.F., 1978 - The population of clupeids in Lake Kainji, Nigeria. *Arch. Hydrobiol.*, 86 : 152-160.
- PATERSON H.E., 1980 - A comment on "mate recognition systems". *Evolution*, 34 : 330-331.
- PAUGY D., 1978 - Ecologie et biologie des *Alestes baremoze* (Pisces, Characidae) des rivières de Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, Sér. Hydrobiol.*, 12 (3.4) : 245-275.
- PAUGY D., 1979 - Les peuplements ichthyologiques des Lacs de Barrage. ORSTOM Paris. Mimeo, 38p.
- PAUGY D., 1979-80a - Ecologie et biologie des *Alestes imberi* (Pisces, Characidae) des rivières de Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér Hydrobiol.*, 13 : 129-141.
- PAUGY D., 1979-80b - Ecologie et biologie des *Alestes nurse* (Pisces, Characidae) des rivières de Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér Hydrobiol.*, 13 : 245-275.
- PETR T., 1969 - Fish population changes in the Volta Lake over the period January 1965-September 1966, pp 220-234. In : OBENG L.E. (Ed.). *Man-made Lakes : the Accra Symposium*.
- PETR T., 1970 - Macroinvertebrates of flooded trees in the man-made Volta Lake (Ghana) with especial reference to the burrowing mayfly *Povilla adusta* Navas. *Hydrobiologia*, 26 : 373-398.
- PETR T., 1978. Tropical Man-made Lakes. Their ecological impact. *Arch. Hydrobiol.*, 81 : 368-385.
- POTT R., 1969 - The fish life of the Pongola River and the effect of the erection of a dam on the fish populations. *Rep. Prov. Fish. Inst., Lydenburg, Transvaal.*, 107 p., mimeo.
- REGAN C.T., 1922 - The cichlid fishes of Lake Victoria. *Proc. zool. Soc. London*, 11 : 157-191.
- REYNOLDS J.D., 1970 - Biology of the small pelagic fishes in the New Volta Lake in Ghana, Part I : The lake and the fish : feeding habits. *Hydrobiologia*, 35 : 568-603.
- REYNOLDS J.D., 1971 - Biology of the small pelagic fishes in the new Volta Lake in Ghana. II : Schooling and migrations. *Hydrobiologia*, 38 : 79-91.
- RICARDO-BERTRAM C.K., BORLEY H.J.H. & TREWAVAS E., 1942 - *Report on the fish and fisheries of Lake Nyasa*. Crown Agents, London, 181 p.
- RIBBINK A.J., MARSH B.A., MARSH A.C., RIBBINK A.C. & SHARP B.J., 1983 - A preliminary survey of the cichlid fishes of rocky habitats in Lake Malawi. *S. Afr. J. Zool.*, 18 : 149-310.
- ROBERTS T.R. & STEWART D.J., 1976 - An ecological and systematic survey of fishes in the rapids of the lower Zaire or Congo river. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Univ.*, 147 : 239-317.
- RYDER R.A., 1965 - A method of estimating fish production of north temperate lakes. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 94 : 214-218.
- RYDER R.A. & HENDERSON H.F., 1974 - Fish yield projections on the Nasser Reservoir (including Lake Nubia, the Sudan). UNTAE Tech. Rep. 5 : DP/EGY/66/558, 32p.
- RZOSKA J., 1976 - The invasion of *Eichhornia crassipes* in the Sudanese White Nile. In : RZOSKA J. (Ed.), *The Nile, biology of an ancient river*, pp 315-320. Monographiae Biologicae, 29. Junk, The Hague.
- STEPHENS E., 1949 - *Microcystis toxica* sp. nov. A poisonous algae from the Transvaal and Orange Free State. *Trans. r. Soc. S. Afr.*, 32 : 105.
- THORNTON J.A. (Ed.), 1982 - *Lake McIlwaine. The eutrophication and recovery of a tropical Man-made lake*. Monographiae Biologicae, 49. Junk, The Hague.
- TOMASSON T., BRUTON M.N., CAMBRAY J.A. & ECCLES D.H., 1983 - Ecology of major fish stocks, pp 108-122. In : ALLANSON B.R. & JACKSON P.B.N. (Ed.), *Limnology and fisheries potential of Lake Le Roux*. South African National Scientific Programmes Report 77, 180 p.
- TOMASSON T., CAMBRAY J.A. & JACKSON P.B.N., 1984 - Reproductive biology of four large riverine fishes of the family Cyprinidae in a man-made lake, Orange River, South Africa. *Hydrobiologia*, 117 : 179-195.
- TURNER J.L., 1970 - The fish population of newly impounded Kainji Lake, FAO FI; SF/NIR 24, Technical Report, 1 : 59 p.
- VISSER S.A., 1973 - Preimpoundment features of the Kainji area and their possible influence on the ecology of the newly formed lake. In : ACKERMAN W.C., WHITE C.F. & WORTHINGTON E.B. (Eds.). *Man-made Lakes. Their problems and environmental effects*. Geophys. Monogr., 17 : 590-595.

- VAN DER LINGEN M.I., 1973 - Lake Kariba : early history and south shore. In : ACKERMAN W.C., WHITE C.F. & WORTHINGTON E.B. (Eds.). *Man-made Lakes. Their problems and environmental effects*. Geophys. Monogr., 17 : 132-142.
- VAN LOGGERENBERG M.P., 1980 - Die besetting van Transvaalse besproeiingsdamme met die Tiervis (*Hydrocynus vittatus* Castelnau) en die probleme wat daarmee ondervind word (The stocking of Transvaal irrigation dams with the tigerfish (*Hydrocynus vittatus* Castelnau) and problems experienced therewith). *Annual Congress of Limnol. Soc. Afr.*, 4 July 1980, Grahamstown, South Africa, unpubl. paper.
- VANDERPUYE C.J., 1973 - Fishery resource assessment and monitoring in the development and control of fisheries in the Lake Volta. *Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish., Spec. Issue II* : 115-134.
- WARD J.V. & STANFORD J.A., 1980 - *The ecology of regulated streams*. Plenum Press, New York & London.
- WHITEHEAD P.J.P., 1959 - The anadromous fishes of Lake Victoria. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 59 : 329-363.

Chapitre 16

FISH COMMUNITIES OF SOUTH EAST AFRICAN COASTAL LAKES

PEUPLEMENTS ICHTYOLOGIQUES DES LAGUNES DU SUD EST DE L'AFRIQUE

S.J.M. Blaber

Due to their relatively large size coastal lakes form the bulk of the estuarine area of Africa and are hence the most important category of estuarine system with regard to fish. They are found in several regions of the continent but among the most extensive are a chain along the east coast from Lagoa Poelela in Mocambique to St Lucia in Natal (Fig.1) and along the west coast from Cameroun to Guinea. St Lucia, which has an area of 300 km², is the largest estuarine system in Africa. Coastal lakes differ from other lakes because they are usually brackish and have some connection, however tenuous, with the sea. They fit the definition of coastal lagoons given by Barnes (1980) but to quote this author «.....Lagoons, therefore as one might expect, grade into other coastal habitat types : into semi-enclosed marine bays, into freshwater lakes, and into estuaries; and some of these intergradations may represent stages in an evolutionary sequence.....»

Almost all intergradations are shown by the coastal lakes of south east Africa and the present state of each, both physically and biologically, is a result of their geological history, their degree of isolation from the sea, the number of inflowing rivers and, if they are totally isolated, the length of time they have been cut off. The salinity of these lakes therefore varies from freshwater to seawater and higher. The degree of isolation from the sea, the amount of fresh water entering the system and the surface to volume ratio control the salinity. It is impossible to generalise about the salinity conditions of African coastal lakes, as some, such as Lake Nhlangwe (1-4 ‰) and L. Poelela (4-7 ‰) are stable for long periods whereas others change more rapidly. Lagos lagoon shows both diurnal fluctuation due to tidal effects and much greater seasonal changes caused by the influx of freshwater in the rainy months. During the dry season the salinity is high (25-35 ‰) and brackish conditions extend inland for about 35 km. In the rainy season the salinity falls and almost freshwater conditions prevail (0-10 ‰) (Hill & Webb, 1958). In contrast at St Lucia lake in Zululand, salinity fluctuates widely on a long term basis according to climatic cycles, usually of five to seven years : during wet cycles salinities are 10-25 ‰ but in drought periods may reach 102 ‰ (Day 1981). It is evident therefore that salinity plays a major role in influencing the fish communities of coastal lakes, although it is by no means the only factor which has to be considered. Turbidity, depth and substratum are also important (Blaber & Blaber, 1980). Factors which many coastal lakes have in common and which are relevant to fish faunas are : their relatively large size, the sheltered nature of their waters and often high productivity. These phenomena have also made them attractive to man in terms of their economic value as harbours and fishing grounds. Hence problems concerned with pollution, overfishing and conservation are important practical considerations pertinent to the fish communities of coastal lakes.

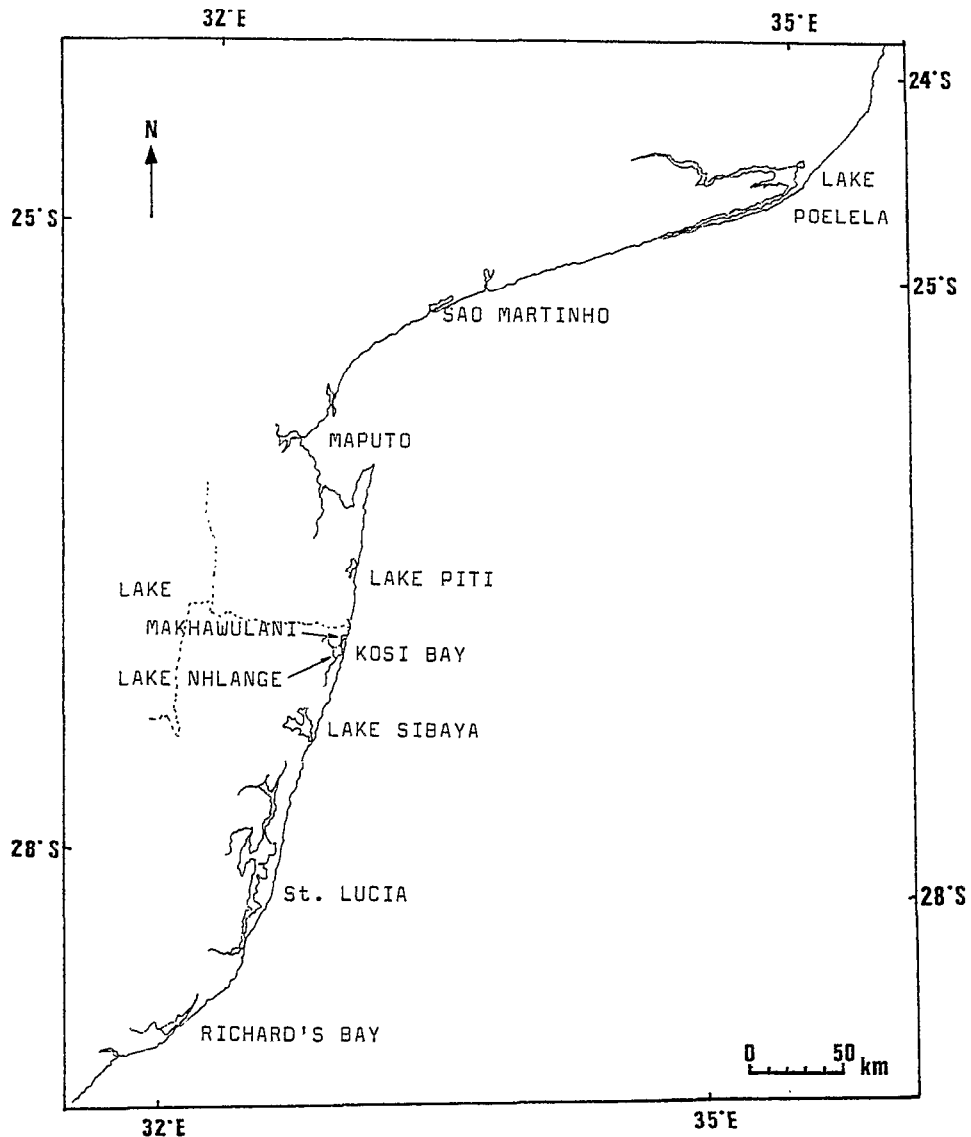


Fig. 1 : The coastal lake system of south east Africa. (..... = international border).

The fishes of coastal lakes are treated separately from those of other African lakes because they are mainly marine species or of marine origin. Coastal lakes are frequently referred to as a type of estuary and certainly their fauna is most closely related to that of estuaries. The fish communities of coastal lakes may be divided according to their origin. In most cases the dominant species are euryhaline marine ones which enter the system either as juveniles in search of nursery areas, or as adults looking for food (Blaber & Blaber, 1980). Other groups occurring in these lakes are a euryhaline freshwater component and an estuarine group consisting of species which complete their life cycle in the lake. A stenohaline marine component usually occurs in the mouth area of open coastal lakes where the salinity does not fall below that of seawater; but should not be considered as part of the coastal lake community although the fish may play a significant predatory role in a limited area.

1 - FISH COMMUNITIES OF SOUTH EAST AFRICAN COASTAL LAKES

The chain of lakes from Poelela to Swartvlei exhibit a variety of types in terms of their isolation from the sea, depth and salinity. The chief characteristics of these lakes have been reviewed by Allanson (1981). Their fish communities differ markedly from one another.

The main physical features of the five largest lakes together with their dominant fish faunas are shown in Table 1. The species diversity varies but for different reasons. Lake Sibaya, which is totally isolated, deep and oligotrophic (Allanson, 1981), has a relatively impoverished fauna of freshwater species and estuarine "relict" species (Bruton 1979a) Lake Poelela has an even lower species diversity despite an intermittent connection with the sea, although it should be noted that the species numbers shown in Table 1 are based on a single sampling period (Hill *et al.*, 1975). Lake Poelela has a 75 km long tenuous connection with the sea via a system of channels and lakes, is relatively deep and has a low salinity. It probably represents an example of a coastal lake just prior to total isolation, with freshwater species becoming dominant over marine ones. Lake Nhlangwe is permanently connected to the sea through the Kosi system and much movement of euryhaline marine fish takes place between it and the neighbouring parts of Kosi and the sea (Blaber & Cyrus, 1981). The relatively low numbers of species in Nhlangwe can be attributed to the low salinities which restrict the numbers of marine species together with the deep oligotrophic nature of the lake. Depths in excess of 20 m over much of their area in Lakes Poelela, Sibaya and Nhlangwe (Hill, 1975) render much of the bottom unsuitable for fish due

Tableau 1. The main physical features and dominant fish faunas of the large coastal lakes of south east Africa.

LAKE	Poelela	Nhlangwe (Kosi)	Sibaya	St Lucia	Swartvlei
ISOLATION	75 km tenuous link with sea	estuary linked	isolated	estuary linked	estuary linked
MAX. DEPTH (m) (X)	24 (13.7)	31 (7.2)	40 (13)	2 (<1)	16 (6.7)
AREA km ²	65	31	65	300	11
SALINITY (‰)	6.5 - 8.0	0 - 5.0	0	20 - 110	1.0 - 20.0
TURBIDITY (secchi m.)	7	1 - 2	3	<0.5	0.5 - 4.5
DOMINANT FISH GROUP	euryhaline freshwater	euryhaline marine	freshwater & estuarine relict	euryhaline marine	euryhaline marine
DOMINANT ILOPHAGOUS SPECIES	<i>Oreochromis mossambicus</i>	Mugilidae & <i>Chanos chanos</i>	<i>Oreochromis mossambicus</i>	Mugilidae	Mugilidae
DOMINANT FILTER FEEDER SPECIES	none recorded	<i>Gilchristella aestuarius</i>	<i>Gilchristella aestuarius</i> , <i>Hepsetia breviceps</i>	<i>Thryssa</i> , <i>Hilsa</i> , <i>Gilchristella</i>	<i>Gilchristella</i>
DOMINANT INVERTEBRATE BENTHOS FEEDING SPECIES	<i>Glossogobius</i> , <i>Croilia</i> , <i>Pseudocrenilabrus</i>	Gerreidae, <i>Pomadasys</i> , <i>Rhabdosargus</i>	<i>Glossogobius</i> , <i>Croilia</i> , <i>Pseudocrenilabrus</i>	wide variety	<i>Lithognathus lithognathus</i>
DOMINANT PISCIVOROUS SPECIES	<i>Tylosurus leiurus</i>	Sphyraenidae, <i>Caranx ignobilis</i> , <i>C. sexfasciatus</i>	<i>Clarias gariepinus</i>	<i>Argyrosomus hololepidotus</i> , <i>Elops machnata</i>	<i>Lichia amia</i>
No. SPECIES OF FISH RECORDED	12 ⁽¹⁾	37 ⁽²⁾	18 ⁽³⁾	108 ⁽⁴⁾	25 ⁽⁵⁾

1 : from Hill *et al.* (1975)
 2 : from Blaber & Cyrus (1981)
 3 : from Bruton (1980)

4 : from Whitfield (1980)
 5 : from Whitfield (1983)

to low light levels (Hart & Allanson, 1976) and lack of suitable benthic food (Boltt, 1975a). Thus most fish in these lakes occur in comparatively shallow shelf areas or in open waters (Bruton, 1979a). Migrations of fish to and from Lake Nhlange take place around the marginal shelf areas (Blaber, 1978).

St Lucia is a shallow lake with a large surface area and, except during periods of drought, is permanently connected to the sea. Unlike Lakes Poelela, Nhlange and Sibaya its whole area is available to fish. Benthic and planktonic production are high (Boltt, 1975b; Blaber *et al.*, 1981) and most euryhaline marine fish can tolerate the prevailing salinities (Whitfield *et al.*, 1981). The species diversity in St Lucia is therefore high (Table 1). St Lucia also differs from the three lakes previously mentioned in that it is primarily a turbid water system. High turbidities are an important factor influencing the distribution of inshore and estuarine fish, many of which, especially during the juvenile phase, exhibit a preference for turbid waters (Blaber, 1981).

Swartvlei is included in this review although it is geographically distant from the subtropical east coast lakes and has a different origin (Hill, 1975). It is located on the south Cape coast in a temperate latitude and is adjacent to a relatively cool sea. The low species diversity in Swartvlei, which has been extensively sampled (Whitfield, 1983), is probably due to the restricted number of euryhaline species in the cool Cape waters.

The dominant fishes of each of the coastal lakes grouped according to their trophic status are shown in Table 1. With increasing isolation from the sea, freshwater species become dominant. Of particular interest is the role of iliophagous species, that is those which feed by ingesting the surface layer of the substrate together with associated detritus and micro-organisms. In lakes dominated by freshwater influences, such as Sibaya and Poelela, the cichlid *Oreochromis mossambicus* is the chief iliophagous species. It can survive very high salinities (Whitfield *et al.*, 1981) and is present in Lakes St Lucia and Nhlange where it may be numerous, especially at low salinities, but in these lakes, grey mullet (*Mugilidae*) of at least 10 species are the predominant iliophagous fish. The distribution of *O. mossambicus* in estuaries and coastal lakes in relation to competitors such as *Mugilidae* and the milkfish, *Chanos chanos*, was reviewed by Whitfield & Blaber (1978a, 1979). It is probable that *O. mossambicus* is limited not only by its breeding requirements of sheltered littoral waters but by competition with other iliophagous species and the presence of faster swimming marine piscivores.

Zooplankton densities in most of the coastal lakes of south east Africa are relatively low and hence numbers and diversity of filter feeding fish are low. None were recorded in Poelela (Hill *et al.*, 1975) where plankton biomass was very low. The estuarine clupeid, *Gilchristella aestuarius*, is an important planktivore in coastal lakes and in Nhlange, Sibaya and Swartvlei is the only planktivorous species apart from small numbers of *Hepsetia breviceps* in Sibaya and Swartvlei. In St Lucia, where zooplankton densities are at least twenty times greater than in the other lakes *G. aestuarius* filter feeds but in Sibaya, Nhlange and Swartvlei it feeds by selecting individual zooplankters (Blaber *et al.*, 1981). *G. aestuarius* from St Lucia have a significantly different growth pattern from those in other coastal lakes. In St Lucia *G. aestuarius* is not the only filter feeder and is outnumbered by the larger anchovy *Thryssa vitirostris* and the keele shad, *Hilsa keele*.

Lakes Poelela and Sibaya have a similar benthic community consisting of small gobies and cichlids. The same species, *Glossogobius ciuris*, *Croilia mossambica* and *Pseudocrenilabrus philander* are present in Lake Nhlange but are overshadowed by marine species such as *Rhabdosargus sarba* and *Pomadasys commersonni* and the Gerreidae. The number of marine benthic species entering lake Nhlange is apparently limited by the salinity. The majority of the large number of species in St Lucia are marine invertebrate benthos feeders. The shallow waters of St Lucia with their abundant benthos (Boltt, 1975b) favour a wide array of benthic fish from small soles (*Solea bleekeri*) and small sciaenids (*Johnius belengeri*) to larger prawn and mollusc feeders such as *Pomadasys commersonni*. The commonest benthic feeder in Swartvlei is *Lithognathus lithognathus*, although *Pomadasys commersonni*, *P. olivaceum* and *Glossogobius giuris* are present.

The differences between the lakes are again illustrated by the piscivores. No piscivore, of either freshwater or marine origin, occurs in Lake Sibaya where *Clarias gariepinus* is the main fish eater. *C. gariepinus* also feeds on a wide variety of other foods (Bruton, 1979b). The clear

waters of L. Nhlangwe favour the barracudas (*Sphyraenidae*) and kingfish (*Carangidae*) which hunt by sight and eat a variety of species. In contrast, the turbid waters of St Lucia attract large numbers of the sciaenid *Argyrosomus hololepidotus* as well as *Elops machnata* which prey mainly on filter feeding species (Whitfield & Blaber, 1978b).

It is apparent from the foregoing that due to the individual nature of each of the coastal lakes, their fish communities are peculiar and must be considered separately.

2 - COMPARISONS OF COMMUNITY STRUCTURE

The structure of the fish communities of Lakes Nhlangwe, Sibaya and St Lucia are very different and have been sufficiently well studied to permit useful comparisons in terms of energy flow.

Lake Nhlangwe. This estuary-linked lake is dominated by euryhaline marine fish but the relatively low diversity of benthos (Bolt, 1975a) and zooplankton (Blaber & Cyrus, 1981) together with low salinities restricts the species diversity. Most of the information given here is taken from the review by Blaber (1986). Two main habitats are recognisable: the open water shelf areas with sandy substrata and the sheltered littoral areas with extensive *Phragmites* beds and sandy substrata covered with plant detritus. Few fish occur over the deep basin. The basic food web for the fishes is shown in Figure 2.

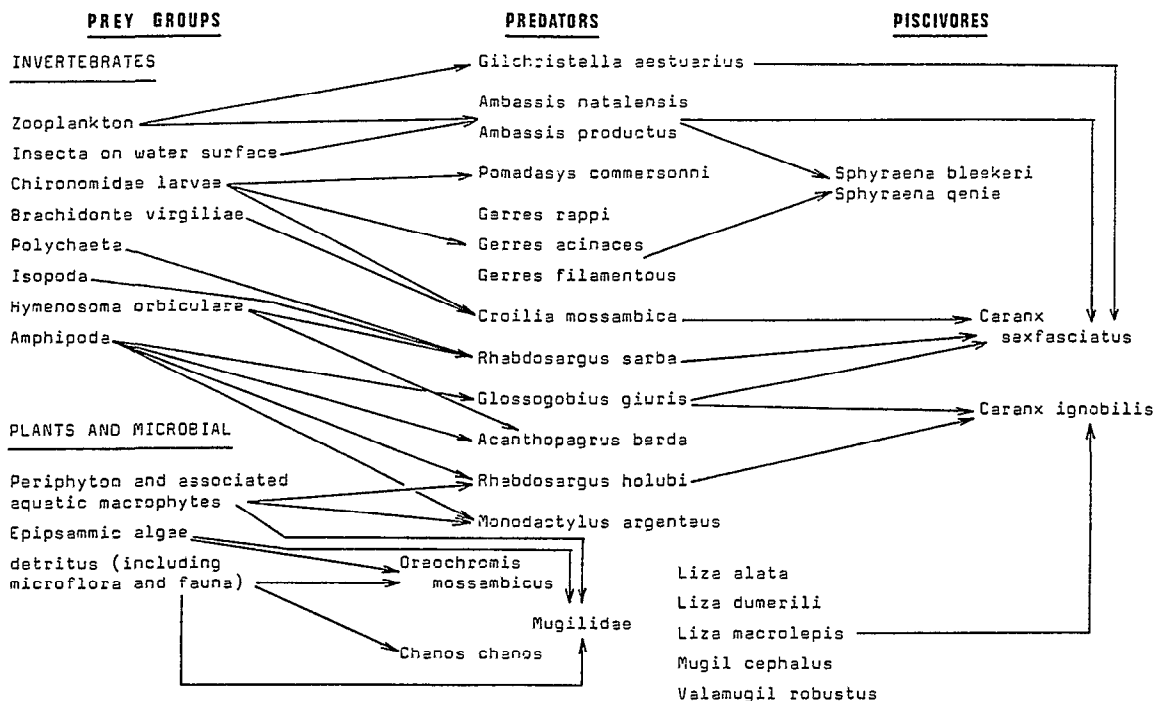


Fig.2 : Outline of the food web of the fish community of Lake Nhlangwe (after Blaber, 1986).

The Mugilidae (grey mullets) are the dominant iliophagous fish. Five species, *Liza alata*, *L. dumerili*, *L. macrolepis*, *Mugil cephalus* and *Valamugil robustus*, occur in Lake Nhlangwe (Blaber & Cyrus, 1981) but they segregate the resource by their different substrate particle size preference (Blaber 1977). The cichlid *Oreochromis mossambicus* occurs mainly in and adjacent to the extensive *Phragmites* reed beds and does not venture into the more open areas where mullet abound. Small numbers of the planktivore *Gilchristella aestuarius* are found in the open

waters feeding chiefly on the calanoid *Pseudodiaptomus stuhlmanni* (Blaber *et al.*, 1981). These copepods are also consumed by Ambassidae in and adjacent to the reed beds but the main foods of *Ambassis productus* and *A. natalensis* are chironomid larvae and flying insects, the latter taken from the water surface (Martin & Blaber, 1983). Among the benthic species, three species of *Gerres* are common and feed predominantly in open areas on chironomid larvae. Their preferred food in other parts of the Kosi system is bivalve siphons but bivalves other than the small *Brachidontes virgiliae* are absent from Lake Nhlange (Cyrus & Blaber, 1983). The major foods of the other benthic feeders, *Pomadasys commersonni*, *Rhabdosargus sarba* and *R. holubi* are shown in Figure 2. The gobies *Croilia mossambica* and *Glossogobius giuris* are abundant. The former burrows in open sandy areas while the latter lives mainly in the marginal reed zones. *Croilia mossambica* feeds mainly on the bivalve *Brachidontes virgiliae* (Blaber & Whitfield, 1977a) while *G. giuris* is omnivorous. The burrowing habit of *C. mossambica* helps it escape predators although it is extensively eaten by piscivores (Blaber & Cyrus, 1983). At the top of the food chain are *Caranx ignobilis* and *C. sexfasciatus* together with the two barracudas, *Sphyraena bleekeri* and *S. qenie*. *Caranx ignobilis* preys mainly on Mugilidae, *R. sarba*, *Croilia mossambica* and *G. giuris*, while *C. sexfasciatus*, although consuming these species, also feeds on large numbers of *Gilchristella aestuarius* and Ambassidae. The *Sphyraena* species in Lake Nhlange consume Ambassidae and Gerreidae. The majority of the euryhaline marine fish in Nhlange are juveniles and sub-adults which utilise the lake as part of the estuarine nursery and feeding ground. Mugilidae of all ages are present; the fry and juveniles spend at least a year in the lake system (Blaber & Whitfield, 1977b) while the adults appear to move randomly in and out of the lake. With the exception of *Croilia mossambica*, *Gilchristella aestuarius* and *Glossogobius giuris*, together with the freshwater species, all the species in Lake Nhlange spawn in the sea.

Lake Sibaya. This lake has received more attention from biologists than any other in south-east Africa due to the establishment of a research station on the shore in 1965 by Rhodes University. This served as a base for an integrated research programme. The structure of the fish community has recently been reviewed by Bruton (1979, 1980) the following data are taken largely from his paper.

The fish fauna consists of 18 species and is dominated by cichlids (4 species) and gobiids (3 species). Although freshwater species predominate, five species (*Gilchristella aestuarius*, *Hepsetia breviceps*, *Croilia mossambica*, *Glossogobius giuris* and *Silhouettea sibayi*) have marine affinities, thus reflecting the marine origin of the lake. The distribution of the fishes of Sibaya in relation to the feeding niches available is shown in Figure 3. Noteworthy are, firstly, the lack of specialist piscivores, probably due either to the absence of a well-developed pelagic fish community, or because marine piscivores such as occur in Lake Nhlange could not adapt to isolation; secondly, the low numbers of plant eaters, which may be a reflection of the low primary productivity of the lake (Allanson & Hart, 1975); and thirdly, the poor condition and small adult size of *S. mossambicus*, the most abundant species in the lake. Bowen (1976, 1978, 1979, 1980) showed that food quality was probably responsible for the dwarfing of the adults. Juveniles feed on benthic detritus further from nearshore sandy areas but adults feed on benthic detritus further from the shore. The protein content of the food decreases with increasing depth.

Bruton (1980) states that the extensive deep offshore and open water zones of Lake Sibaya are comparatively lifeless compared with the littoral fringe as far as fish populations are concerned. This is a similar situation to that in Lake Nhlange although the structures of the two communities are different.

Lake St Lucia. This estuarine linked system has a very diverse fish fauna due to its physical characteristics and strong connection with the sea. The fish community is dominated by marine species, either as juveniles or adults, or both. An outline of the composition of trophic levels of the fish community is shown in Figure 4. The complexity of the interrelationships is illustrated by the pelagic food web involving zooplankton, filter feeding fish and piscivores (Fig.5). The shallow nature of St Lucia together with relatively high turbidities are major factors making the system attractive to inshore marine species (Blaber & Blaber, 1980). Due to

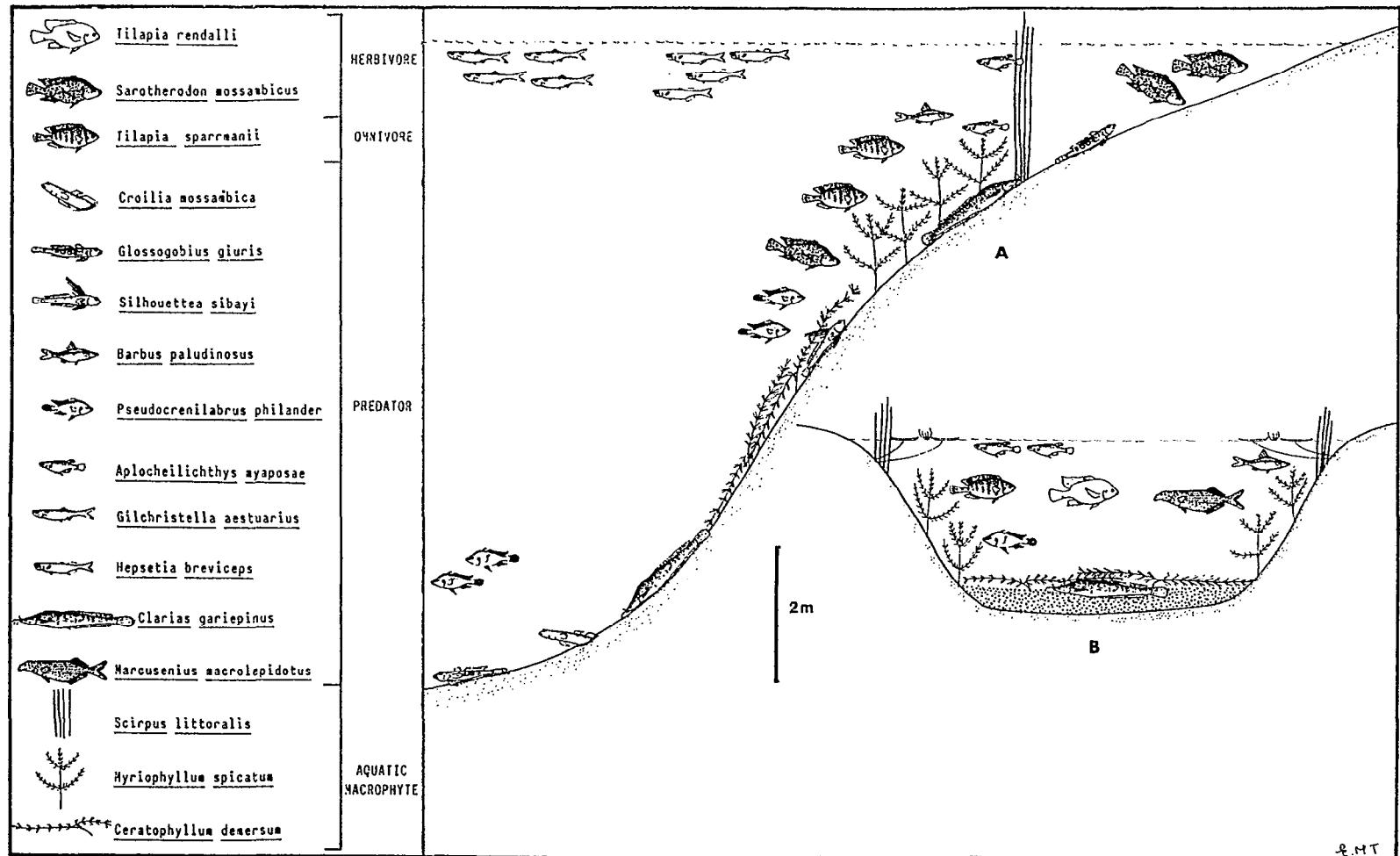


Fig. 3 : Diagrammatic representation of the distribution of fishes in the major feeding niches in Lake Sibaya. A. exposed shore. B. sheltered bay (from Bruton, 1980).

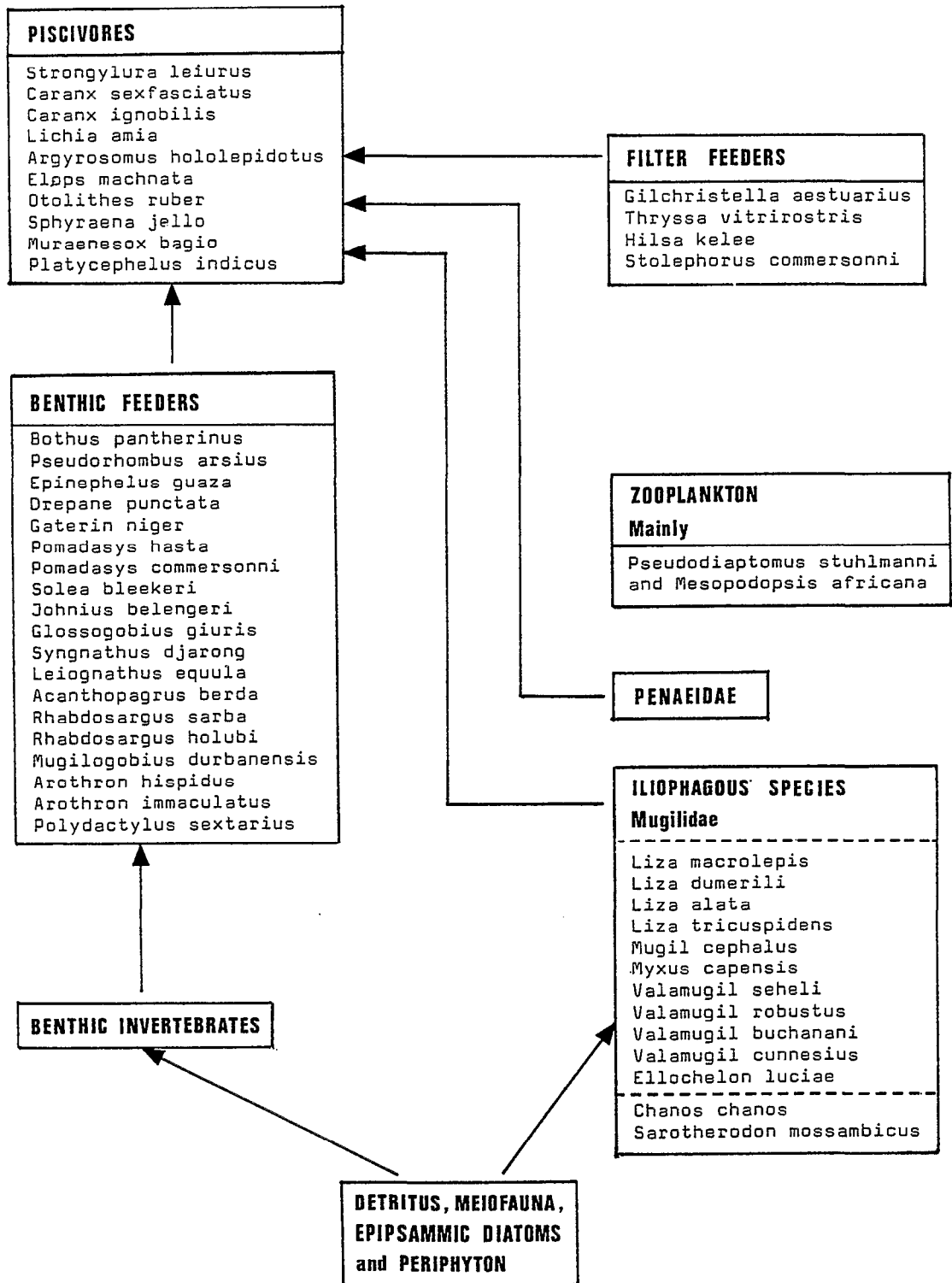


Fig. 4 : An outline of the composition of the different trophic levels of the fish community of Lake St Lucia (after Blaber, 1986).

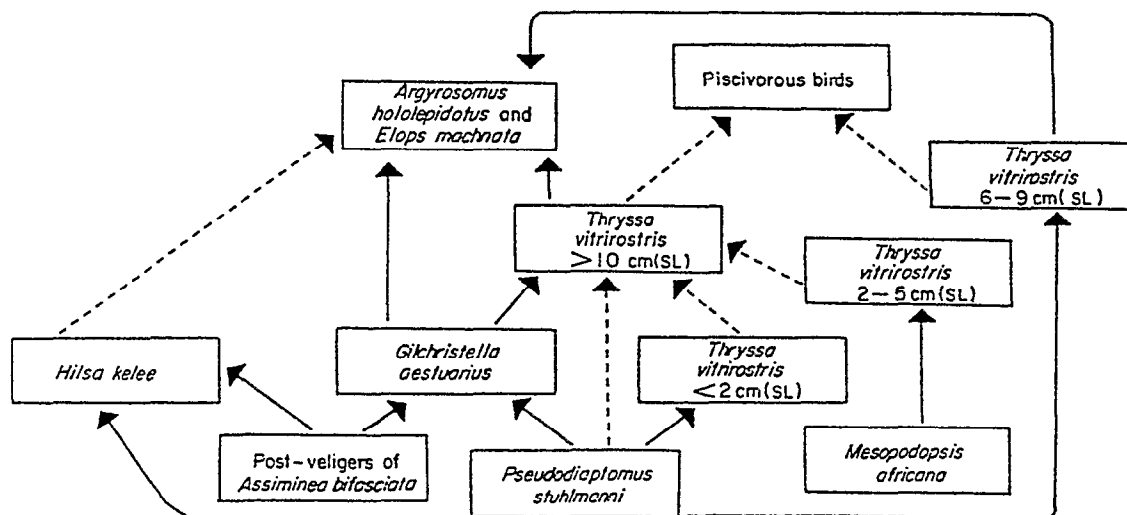


Fig. 5 : The pelagic food web in Lake St Lucia (after Blaber, 1979).

the large scale salinity fluctuations which have taken place at St Lucia (Millard & Broekhuysen, 1970) and the public concern generated by the effects of hypersaline conditions on plant and animal life, a great deal of biological research has been undertaken. A checklist of the fish fauna in 1948 was published by Day *et al.* (1954) and further checklists resulted from the Commission of Inquiry during the years 1964 — 1966 (Millard & Broekhuysen, 1970). The first detailed research on the fishes of St Lucia was that of Wallace (1975) and Wallace & van der Elst (1975) during the hypersaline years from 1969 to 1972. Wallace (1975) recorded the salinity ranges of most species (later extended under low salinity conditions by Whitfield *et al.* (1981) and demonstrated an inverse relationship between species diversity and salinity in the North Lake compartment of the system. Wallace and van der Elst (1975) showed that vast numbers of juvenile marine fish of small size migrate into the lake and spread along the length of its shores. Wallace (1975) also showed that a greater proportion of large adult fish occur in St Lucia than in most estuaries, particularly *Argyrosomus hololepidotus*, *Mugil cephalus*, *Pomadasys commersonni* and *Rhabdosargus sarba*. There is an annual movement of *P. commersonni* which feed mainly on bivalves, into St Lucia in spring and summer (Wallace, 1975). The shoals of this commercially important species which move in and out of St Lucia consist of pre- and post-spawners, but those which migrate into the furthest parts of the system have already completed their spawning.

Two main piscivorous food chains exist in the fish community (Whitfield & Blaber, 1978b), firstly, that of zooplankton feeding anchovies and clupeids to the predatory *Elops machnata* and *Argyrosomus hololepidotus*, in which it has been shown that the whole pelagic food web is supported largely by the calanoid *Pseudodiaptomus stuhlmanni* (Fig.5); secondly that of mullet and other fish to the less common Carangidae, Sphyraenidae and sharks.

As in Lake Nhlange few species spawn within the lake with the exception of those small estuarine species already discussed. The anchovy *Thryssa vitirostris* also spawns in St Lucia and its life cycle is closely related to the annual cycles of zooplankton.

3 - EXPLOITATION AND CONSERVATION

The nature and geographical location of coastal lakes has made them useful and important to the human economy as harbours and waterways, as fishing grounds and as conservation areas. The lakes of west Africa form several important harbours such as those at Lagos and Abidjan and all are heavily exploited for fish (Pillay, 1967). The major commercial fishes are species

of *Sphyraena*, *Lutjanus*, *Pomadasys* and *Tachysurus* together with those of the families Sciaenidae, Sparidae and Mugilidae. The clupeid *Ethmalosa fimbriata* is also the basis of an important fishery. Fish yields as high as 8000 kg/ha/y are reported from the lagoons of Dahomey (Lowe-MacConnell, 1977). The migrations of grey mullet between lagoons and the sea support a lucrative fishery in Ghana (Pillay, (1967).

The south east African coastal lakes are less utilised than those of west Africa although that which existed at Richards Bay on the Natal coast has been converted into a deep water harbour. A local gill net fishery based on cichlids exists at Lake Poelela in Mocambique but no yield figures are available. Lakes Nhlange and Sibaya are fished on a small scale by the local people. Lake St Lucia forms part of a game reserve containing large numbers of hippopotamuses and crocodiles although sport angling is permitted in certain areas. Of all the south east African coastal lakes St Lucia has the highest potential fish production. The importance of St Lucia from a conservation viewpoint cannot however be overemphasized; it is the most important juvenile fish nursery on the coast of south east Africa, forming not only a nursery for fish spawned near St Lucia, but also for those from a large area of the continental shelf adjacent to the Tugela Bank and Richards Bay area (Wallace & van der Elst, 1975). The crocodiles and piscivorous birds of St Lucia are dependent on the fish populations. Without doubt the tourist and angling value of St Lucia rely upon adequate conservation of the fish fauna. Obviously it would be difficult if not impossible to allow an economic commercial fishery and at the same time try to retain St Lucia in its present etate. Thus the coastal lakes of south east Africa are in a relatively unspoiled state and their economic value at present lies in the tourist industry and their value as centres for basic scientific research. The coastal lakes of west Africa on the other hand are of great economic importance, both nationally as in the case of Lagos harbour in relation to oil exports, and locally for large numbers of fishermen whose livelihood depends on exploitation of the fish communities.

RÉSUMÉ

Les lagunes côtières constituent un ensemble hétérogène de milieux, où la salinité des eaux notamment, est un facteur écologique important. La salinité peut être plus ou moins stable ou varier fortement en fonction de cycles saisonniers ou climatiques.

La composition des peuplements ichtyologiques dépend de différents facteurs et notamment de l'existence de communications importantes avec le milieu marin. Lorsque les lagunes sont isolées de la mer les espèces d'eau douce sont dominantes, alors que c'est le cas des espèces euryhalines d'origine marine lorsque les uryhalines d'origine marine lorsque les communications avec la mer sont permanentes. Par exemple, parmi les espèces se nourrissant de la pellicule superficielle du sédiment, *Oreochromis mossambicus* est l'espèce dominante dans les lagunes d'Afrique du sud-est sous forte influence des eaux douces. Il est remplacé par les Mugilidae dans les milieux en liaison permanente avec la mer.

Les structures des peuplements ichtyologiques de quelques lagunes (Nhlange, Sibaya, St Lucia) sont brièvement présentées en insistant sur les chaînes trophiques propres à chacun d'eux.

Les milieux lagunaires sont en général très productifs et la pêche y est importante. Les lagunes d'Afrique du sud-est sont cependant moins exploitées que celles d'Afrique de l'ouest et l'intérêt économique de certaines d'entre elles est basée sur l'industrie du tourisme.

REFERENCES

- ALLANSON B.R., 1981 - The coastal lakes of southern Africa. In : DAY, J.H. (ed.) Estuarine ecology with particular reference to southern Africa, A.A. Balkema, Cape Town.
- ALLANSON B.R. & HART R.C., 1975. The primary production of Lake Sibaya, Kwa Zulu, South Africa. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 19 : 1426-1433.
- ALLANSON B.R., BRUTON M.N. & HART R.C., 1974. The plants and animals of Lake Sibaya, Kwa Zulu, South Africa. A checklist. *Rev. Zool. Afr.*, 88 : 507-352.
- BARNES R.S.K., 1980. Coastal Lagoons. Cambridge University Press, Cambridge.
- BLABER S.J.M., 1977. The feeding ecology and relative abundance of Mugilidae in Natal and Pondoland estuaries. *Biol. J. Linn. Soc.*, 9 : 259-276.
- BLABER S.J.M., 1978. The fishes of the Kosi system. *Lammergeyer*, 24 : 28-41.
- BLABER S.J.M., 1979. The biology of filter feeding teleosts in Lake St Lucia, Zululand. *J. Fish. Biol.*, 15 : 37-59.
- BLABER S.J.M., 1981. The zoogeographical affinities of estuarine fishes in south east Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 77 : 305-307.
- BLABER S.J.M., 1986. The ecology of fishes of estuaries and lagoons of the Indo-Pacific with particular reference to south east Africa. In : Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons : towards an ecosystem integration. Ed, Yanez-Arancibia, Mexico, UNAM.
- BLABER S.J.M. & BLABER T.G., 1980. Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *J. Fish. Biol.*, 17 : 143-162.
- BLABER S.J.M. & CYRUS D.P., 1981. A revised checklist and further notes on the fishes of the Kosi system. *Lammergeyer*, 31 : 5-14.
- BLABER S.J.M. & CYRUS D.P., 1983. The biology of Carangidae in Natal estuaries. *J. Fish. Biol.*, 22 : 173-188.
- BLABER S.J.M. & WHITFIELD, A.K., 1977a. The biology of the burrowing goby *Croilia mossambica* Smith (Teleostei : Gobiidae). *Env. Biol. Fish.*, 1 : 197-204.
- BLABER S.J.M. & WHITFIELD A.K., 1977b. The feeding ecology of juvenile Mugilidae in south east African estuaries. *Biol. J. Linn. Soc.*, 9 : 277-284.
- BLABER S.J.M. & CYRUS D.P. & WHITFIELD A.K., 1981. The influence of zooplankton food resources on the morphology of the estuarine clupeid *Gilchristella aestuarius*. *Env. Biol. Fish.*, 6 : 351-355.
- BOLTT R.E., 1975a. The benthos of some southern African lakes : Part III : The benthic fauna of Lake Nhalange, Kwa Zulu, South Africa. *Trans. roy. Soc. S. Afr.*, 41 : 241-262.
- BOLTT R.E., 1975b. The benthos of some southern African lakes. Part V : The recovery of the benthic fauna of St Lucia lake following a period of excessively high salinity. *Trans. roy. Soc. S. Afr.*, 41 : 295-323.
- BOWEN S.H., 1976. Mechanism for digestion of detrital bacteria by the cichlid fish *Sarotherodon mossambicus* (Peters) *Nature, Lond.*, 260 : 137-138.
- BOWEN S.H., 1970. Benthic diatom distribution and grazing by *Sarotherodon mossambicus* in Lake Sibaya, South Africa. *Freshwat. Biol.*, 8 : 449-453.
- BOWEN S.H., 1979. A nutritional restraint in detritivory by fishes : the stunted population of *Sarotherodon mossambicus* in Lake Sibaya. *Ecol. Monogr.*, 49 : 17-31.
- BOWEN S.H., 1980. Detrital non-protein amino acids are the keys to rapid growth of *Tilapia* in Lake Valencia, Venezuela. *Science*, 207 : 1216-1218.
- BRUTON M.N., 1979a - The fishes of Lake Sibaya. In : ALLANSON B.R. (ed.). Lake Sibaya. pp. 162-245. Monographie Biologicae 36 Junk, The Hague.
- BRUTON M.N., 1979b. The food and feeding behaviour of *Clarias gariepinus* (Pisces : Clariidae) in Lake Sibaya, South Africa, with emphasis on its role as a predator of cichlids. *Trans. zool. Soc. Lond.*, 35 : 47-114.
- BRUTON M.N., 1980. An outline of the ecology of Lake Sibaya with emphasis on the vertebrate communities. In : BRUTON M.N. & K.H. COOPER (eds) Studies on the Ecology of Maputaland. Rhodes University, Grahamstown & Wildlife Society of Southern Africa, Durban, 560 p.

- CYRUS D.P. & BLABER S.J.M., 1983 - The food and feeding ecology of Gerreidae Bleeker, 1859, in the estuaries of Natal. *J. Fish. Biol.*, 22 : 373-393.
- DAY J.H., 1981 - Summaries of current knowledge of 43 estuaries in southern Africa. In : DAY J.H. (ed.). Estuarine ecology with particular reference to southern Africa. A.A. Balkema, Cape Town.
- DAY J.H., MILLARD N.A.H. & BROEKHUYSEN G.J., 1954 - The ecology of South African estuaries. Part IV. The St Lucia system. *Trans. roy. Soc. S. Afr.*, 34 : 129-156.
- HART R.C. & ALLANSON B.R., 1976. The distribution and diel vertical migration of *Pseudodiaptomus hessei* (Mrazek) (Calanoida : Copepoda) in a sub-tropical lake in southern Africa. *Freshwat. Biol.*, 6 : 183-198.
- HILL B.J., 1975. The origin of southern African coastal lakes. *Trans. roy. Soc. S. Afr.*, 41 : 225-240.
- HILL B.J., BLABER S.J.M. & BOLTT R.E., 1975. The limnology of Lagoa Poelala. *Trans. roy. Soc. S. Afr.*, 41 : 263-271.
- HILL M.B. & WEBB J.E., 1958 - The ecology of Lagos Lagoon II. The topography and physical features of Lagos harbour and Lagos Lagoon. *Phil.Trans. roy. Soc.*, 241 : 319-333.
- LOWE-McCONNELL R.H., 1977 - Ecology of fishes in tropical waters, Edward Arnold, London.
- MARTIN T.J. & BLABER S.J.M., 1983 - The feeding ecology of Ambassidae in Natal estuaries. *S. Afr. J. Zool.*, 18 : 353-362.
- MILLARD N.A.H. & BROEKHUYSEN G.J., 1970 - The ecology of South African estuaries. Part 10. St Lucia : A second report. *Zool. Afr.*, 5 : 277-307.
- PILLAY T.V.R., 1967 - Estuarine fishes of West Africa. In : Lauff G. (ed.), Estuaries. American Association Adv. Sci., Washington.
- WALLACE J.H., 1975 - The estuarine fishes of the east coast of South Africa. I : species composition and length distribution in the estuarine and marine environments. II : seasonal abundance and migrations. *Invest. Rep. Oceanogr. Res. Inst., Durban*, 40 : 1-72.
- WALLACE J.H. & VAN DER ELST R.P., 1975 - The estuarine fishes of the east coast of South Africa. IV : Occurrence of juveniles in estuaries. V : Ecology, estuarine dependence and status. *Invest. Rep. Oceanogr. Res. Inst., Durban*, 42 : 1-63.
- WHITFIELD A.K., 1980 - Food chains in Lake St Lucia. In : BRUTON M.N. & K.N. COOPER (eds.), Studies on the ecology of Maputaland, Rhodes University, Grahamstown, P. Wildlife Society of Southern Africa, Durban, 560 p.
- WHITFIELD A.K., 1983. Trophic relationships and resource utilisation within estuarine communities. PhD Thesis, University of Natal, Pietermaritzburg.
- WHITFIELD A.K. & BLABER S.J.M., 1978a. Resource segregation among iliophagous fish in Lake St Lucia, Zululand. *Env. Biol. Fish.*, 3 : 293-296.
- WHITFIELD A.K. & BLABER S.J.M., 1978b. Food and feeding ecology of piscivorous fishes in Lake St Lucia, Zululand. *J. Fish. Biol.*, 13 : 675-691.
- WHITFIELD A.K. & BLABER S.J.M., 1979. The distribution of the freshwater cichlid *Sarotherodon mossambicus* (Peters) in estuarine systems. *Env. Biol. Fish.*, 4 : 77-81.
- WHITFIELD A.K., BLABER S.J.M. & CYRUS D.P., 1981. Salinity ranges of some Southern African fish species occurring in estuaries. *S. Afr. J. Zool.*, 16 : 151-155.

POPULATION STRUCTURE AND DYNAMICS

STRUCTURE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS

G.W. Ssentongo

1 - INTRODUCTION

Recent trends in the study of fish population dynamics have been toward a detailed analysis of variables affecting yield and the construction of theoretical mathematical models for the prediction of equilibrium yields. However, attempts to manage fishery resources in tropical Africa reveal that classical fishery models requiring explicit knowledge of age are not easily applicable. The concept of steady state or equilibrium yield is being viewed more and more as a simplification of the effect of fishing on exploited populations. It is still difficult to account for rapid changes in species composition in multispecies fisheries. Besides, the incorporation of socio-economic variables in the analysis of fishing trends introduces complexities that require more and more basic data. In the circumstances of rapid development of African fisheries, it may be difficult to meet the data required for realistic population assessment models.

It is therefore desirable to consider some alternative approaches.

In this paper, consideration is given to the following aspects of population dynamics :

- historic trends in the study of population dynamics,
- ecological attributes of tropical African fish communities related to 'r' and 'K' selection,
- ecological succession, diversity, stability and productivity concepts, and
- simplification in the study of fish population dynamics.

Emphasis is put on certain ecological concepts which are developing rapidly and which have been stressed differently by Margalef (1968), Odum (1969), Regier and Henderson (1972), Regier (1973), Lowe-McConnell (1975, 1977) and Pauly (1979, 1980).

2 - HISTORICAL TRENDS IN THE STUDY OF POPULATION DYNAMICS

Conventional generalized models to describe the dynamics of populations were mainly based on population parameters, the degree of structuring and the length of food-chains. The mathematical model given by Baranov (1918) had appropriate size structuring of the population but it was deficient in predator : prey interaction, presuming that food supply was in proportion to an animal's feeding requirements. Hence, this model could not estimate the absolute biomass of a population. Later, Lotka & Volterra (1928) introduced the concept of limited food supply, thereby proposing for the first time the notion of an asymptotic maximum biomass, but these models were still deficient in structural details as perceived by Baranov (1918).

Von Bertalanffy (1934, 1938) regarded an organism as a reacting chemical system by asserting that the processes of anabolism and catabolism control the weight of an organism. Thus, for an individual fish von Bertalanffy expressed the length (l_t) at age t as function of asymptotic length (L_∞) and (K) the rate at which an individual approaches its asymptotic length.

Since the early 1930s, it has been realized that the biomass of a fish stock is affected by natural mortality, fishing mortality, recruitment and growth. It was consideration of these factors that led Russell (1931) to formulate a simple yield equation, *viz.*

$$S = R + G - M - F$$

where S = population biomass, R = recruitment, G = growth, M = losses due to natural mortality and F = losses due to fishing mortality.

On the basis of Russell's model, the maximum sustainable yield should be obtained if exploitation (fishing) reduces a fish stock to a level where [R + G - M] is largest, i.e., where the natural rate of increase is maximum.

Mathematical modelling of the dynamics of fish populations advanced significantly during the 1940s. Ricker (1940, 1944) developed models with more structural details and population biomass changes by considering in more detail the concepts of production, growth and recruitment.

A much used surplus production model was developed by Schaefer (1954), and a few years later the dynamic pool model was formulated by Beverton & Holt (1957). Schaefer's model has the following major shortcoming: the natural rate of increase of a population is not a mere function of stock size at any time; it is also affected by factors controlling the state of equilibrium. In these circumstances, it is often very difficult to fit statistically the relationship between catch per unit effort (cpue) and effort. On the other hand, the Beverton & Holt (1957) yield per recruit model is more realistic, considering the biological principles evoked, although attempts to determine stock size and recruitment rates are difficult and in general still statistically unsatisfactory. Besides, there is a growing awareness that isometric growth for all fish species has no biological basis (e.g., Paulik & Gales, 1964). Nevertheless, the simplified Beverton & Holt (1957) model is quite applicable in the study of fish population dynamics in tropical Africa because of simple methods given by several authors (e.g., Gulland, 1955, 1969; Jones, 1957; Ricker, 1958; Garrod, 1963; Wilmovsky & Wicklund, 1963; Beverton & Holt, 1964, 1966).

3 - ECOLOGICAL ATTRIBUTES RELATING TO 'r' and 'K' SELECTION

The tropical African fisheries are characterized by multiple species populations of which most component species are small and mostly occur in relatively shallow waters. A second important feature is that stocks often comprise assemblages of species with common evolutionary histories and dependences so that removal of certain species by fishing interferes with the original food web of the system (Odum, 1969). Lastly, a third important feature of tropical fish communities (at least in lacustrine and riverine systems) is the predominance of specialist taxa adapted to certain environmental conditions. These important aspects of tropical fisheries have been discussed differently by Pianka (1970), Garrod (1973), Ricklefs (1973), Lowe-McConnel (1975, 1977) and Welcomme (1979).

MacArthur & Wilson (1967) and Pianka (1970) recognized two types of natural selection: (a) 'r'-selection, and (b) 'K'-selection. The former refers to selection for maximal intrinsic rate of natural increase whereas the latter denotes qualitative selection of organisms for increased efficiency in the utilization of food resources. But especially with in aquatic ecosystem no organism is completely 'K'-selected or 'r'-selected. Therefore, all organisms are differently moulded by both types of selection. Among the more pressing questions we still need to assess are those about mechanisms or trigger effects regulating allocation of energy to somatic activities and reproduction.

The ecological attributes of 'r' and 'K' selected fish communities in Africa are given in Table 1. It is shown that feeding adaptations and the reproduction mode influence greatly the dynamics of populations in the different habitats. Upwelling areas, estuaries, continental shelf areas off large river deltas (e.g., the Nigerian sector between Benin River and Cross River estuaries), marshes, flood plains and swamps are characterized by high, catastrophic, indiscriminate density-independent natural mortality. But populations in the stable littoral and benthic areas of the East African Great Lakes (e.g., Malawi, Tanganyika, and Victoria) are subject to a lower natural mortality which is fairly density-dependent and mostly due to predation.

Table 1 : Distinctive feature of 'r'- and 'K'- selected fish communities of tropical Africa (based on concepts given by Lowe-McConnell, 1977).

Ecological attributes	Type of selection	
	'r'- selection	'K'- selection
Habitat	Upwelling areas, estuaries, continental shelves off large deltas, flood plains, marshes, swamps, etc.	Coral reefs, rock reefs, littoral and benthic areas of the great lakes of East Africa
Species group	Mostly pelagic marine fishes (sardines, anchovy, Carangidae, etc.), but also <i>Engraulicypris</i> , <i>Stolothrissa</i> , <i>Limnothrissa</i> , etc.	Mostly demersal fishes (eels, Sciaenidae, catfishes, Cichlidae, Serranidae, <i>Synodontis</i> , etc.
Diversity index	Less diverse with dominant species. Example : <i>Oreochromis alcalicus grahami</i> in Lake Magadi	Very diverse and species with more or less equitable distribution
Environmental stability	Fluctuates seasonally, with variable influx of nutrients	Negligible fluctuations in environment
Survivorship curve of fish species	Sharply falling and concave	Distinctly rectangular
von Bertalanffy growth coefficient	Relatively high	Relatively low
Predation effects	Predation results in homogeneity which may restrict speciation, e.g., Lake Baringo	Predation results in heterogeneity which may promote speciation, e.g., Lakes Tanganyika and Malawi
Protection cover	Schooling behaviour	Formation and defence of territories
Movements by species	Schooling prey species with diurnal migrations	Schooling by day, dispersing and feeding by night
Energy flow per unit biomass	high : (a) with few trophic levels, energy flow per unit biomass is high ; (b) in fluctuating and less efficiently organized systems, the cost of maintenance is high	low : (a) with many trophic levels, energy flow per unit biomass is low ; (b) in stable efficiently organized systems, the cost of maintenance is low
Natural mortality	Usually high, sometimes catastrophic, indiscriminate and more or less density-independent with occasional mass mortalities	Relatively low and mostly due to predation also fairly density-dependant
Longevity	Prey fish with short life-span	Longer life-span

Table 1 : continued

Ecological attributes	Type of selection	
	'r'- selection	'K'- selection
Reproduction mode	Numerous pelagic eggs, some prolific substrate-spawners (e.g., the 'tilapias'), no parental care, protandry (change of sex from male to female) in Polynemidae	Spawning displays, pairing and highly developed parental care, protogyny (change from female to male), e.g., in Serranidae, Labridae and 'swamp-eels'
Competitive ability of individual	Competitive ability low; competition low and variable, absence of territorial behaviour	Competitive ability high, competition high and variable; presence of territorial behaviour
Status of trophic levels	Few trophic levels	More trophic levels
Feeding adaptation	Specialists at low trophic levels	Adaptative feeding types but with some specialists which may be stenophagous
Other favoured factors	<ul style="list-style-type: none"> ● Rapid turnover, ● High rate of natural increase 'r'- max, ● Early reproduction, and ● Small body size 	<ul style="list-style-type: none"> ● Slow turnover, ● Low resource threshold, ● Delayed reproduction, and ● Large body size

In the case of 'r'- selected fish communities, reproduction has the following distinctive features : (a) numerous pelagic eggs, (b) some prolific substrate-spawners, (c) lack of parental care, and (d) protandry; whereas the 'K'- selected fish communities have the converse distinctive features. It is useful to point out that no species is completely 'r' selected or 'K' selected, but in natural conditions all species reach some compromise between the two extremes. Pianka (1970) refers to an 'r-K' continuum and a position of an organism along it. On one extreme is the 'r' endpoint extreme for which the optimal strategy is abundance through high reproductive rates, whereas the 'K' endpoint represents the qualitative extreme for which the optimal strategy is efficient utilization of the resources and individual persistence.

In the case of 'K' selected fish communities in the littoral and benthic areas of the Great Lakes of Africa, density-dependent effects are dominant. These environments have a diversified assemblage of organisms. e.g., Lake Victoria, with more than 170 cichlid species and more than 38 non-cichlid species; and Lake Malawi with more than 200 cichlid species and more than 42 non-cichlid species (Lowe McConnell, 1975). It is presumed that fish species in Lakes Tanganyika, Malawi and Victoria were initially dominated by 'r' selection, but during the course of evolution each vacuum was filled through selective speciation and species invasions, resulting in a shift from 'r'- to 'K'- selection in the species assemblages.

Finally, Adams (1980) stresses that the genetic and ecological properties of a species are closely linked since natural selection moulds the morphological and reproductive characteristics, as well as the population size and genetic frequencies of species in various environments. The criterion for a species' success in an ecosystem is the number of surviving offspring that a parent produces (Crow & Kimura, 1970). Hence, there must be a compromise between production of larger numbers of offspring ('r'- selection) and production of offspring with the highest fitness or persistence ('K'- selection).

4 - ECOLOGICAL SUCCESSION, DIVERSITY, STABILITY AND PRODUCTIVITY

Many ecologists have presumed that succession is a simple straightforward concept, whereas succession actually involves a complex of interacting processes. Hence, succession is one of the key concepts in the study of the dynamics of tropical fish populations.

Odum (1969) gives the following three useful characteristics of ecological succession : (a) it is an orderly process of community development, fairly directional and predictable; (b) it is community-controlled, although the physical environment determines the pattern, rate of change and limits of its influence; and (c) the «strategy of succession as a short-term process» is basically the same as the strategy of long-term development.

When viewed in this way succession is explanatory and predictive. But any ecosystem is a complex evolutionarily moulded structure. Consequently, the transition from one state to another state is not easy to determine precisely. The concept of ecological succession facilitates the study of changes in the dynamics of tropical multispecies fish populations. The trends expected during ecological succession are shown in Table 2.

In the course of ecological succession, an ecosystem passes through different maturity stages. The final stage of succession is referred to as the 'climax' (= condition of maximal maturity). But it should be noted that succession is not necessarily uni-directional, for the process can be reversed at any stage by forces external to the system. Hence, there are discontinuous steps in succession. This partially explains why some old ecosystems (e.g., some tropical lakes) exhibit characteristics of less mature stages.

4.1 - Confusion about Succession

The term 'succession' means different processes to different people. First of all, succession relates to a gradual filling up of a lake, producing a marsh and eventually dry land ('geological succession'). Hence, nutrient loading, or eutrophication, is a typical natural aspect of 'geological succession'. Secondly, for lakes with fixed morphometry (e.g., Lakes Malawi, Tanganyika, etc.), one observes what Regier (1973) termed 'nutrient oligotrophication' (i.e., decline in nutrient

supply) which relates to ecological succession. Therefore, oligotrophication is a process that eliminates or heals natural or cultural eutrophication. Thirdly, 'succession' relates to a sequence of responses by the fish community to an intensifying natural or cultural stress. It is for this reason that Regier (1973) defined ecological succession as community response to a relaxation of stress. The cultural stress experienced by tropical fish populations is usually in the form of fishing pressure and pollution.

The ecological characteristics of fish communities in stressed and relatively unstressed ecosystems are shown in Table 2. Generally, equilibrium catches of fish are higher in eutrophic lakes (e.g., Lake George with 156 kg ha⁻¹) than in oligotrophic lakes (e.g., Lake Malawi with 9 kg ha⁻¹). There are differences in biotic and abiotic variables, between 'less mature' and 'more mature' ecosystems. Hence, different fish populations are under varying stress and often very different. Stress may be caused by one factor or a group of factors and this stress often results in a change of the ecosystem characteristics. In fresh water ecosystems, natural stress may be caused by temperature differences, high or low salinity, high variability or constancy in other abiotic factors. In addition to the above, fish populations might be stressed by exploitation, excessive nutrient supply and pollution. It is a combination of these factors which accounts for the ecological characteristics shown in Table 2.

4.2 - Diversity, Stability and Productivity

There are two useful types of diversity index : (a) one type designates the presence or absence of given species (species richness), and (b) the other type refers to equitability or shape of the frequency distribution of species. Some useful information concerning diversity and statistical expressions for measuring diversity are given by Margalef (1968) and Odum (1969).

Diversity deals mostly with the expression of the dynamic properties of a system. It illustrates how groups of organisms fall into sub-systems comprising a community. Hence, it is an important measure of the occurring interactions. The addition of a species through invasion, colonization and stocking, or extermination of some species either by excessive fishing or environmental pollution, alters diversity. It is important to differentiate measures of diversity from those of stability. Diversity describes species richness and equitability whereas stability refers to the successive states a system passes through. For example in Lake Malawi a population of individuals of *Haplochromis heterotaenia* is a unit, this species forms a team in the competition game, and the whole *Haplochromis* complex of more than 120 species is part of the interacting cichlid community; then it can be perceived that diversity and stability have demographic and taxonomic meaning. It appears that conditions which stimulate high diversity in the Great Lakes of East Africa and in tropical coral and rock reef areas also permit high stability or constancy in taxonomic-assemblages.

There is a hierarchical structure of these ecosystems in space. Some species may comprise several different races and sub-species. Then a small group of species comprise larger fish communities which in turn form larger and larger species complexes. Therefore, the diversity index is a useful tool in examining changes in composition of fish communities, in making comparative fish population studies of different ecosystems and in assessing changes in population structure of exploited fish species. One apparent effect of exploitation is that most of the biomass of exploited fish communities tend to comprise small short-lived species. Regier & Loftus (1972) indicate that fish communities dominated by short-lived species fluctuate considerably in abundance. This would suggest that in the past, unfished fish communities occurring in relatively constant environments tended to be more stable, for the constituent fish species most likely did not fluctuate greatly in abundance in comparison to exploited communities. These fish communities were dominated by large old individuals. When fishing was initiated, fish of old age and greater length were captured and hence gradually displaced by small short-lived individuals.

Adams (1980) considers the response of 'r' and 'K' selected species to exploitation. Fisheries operating in areas where 'r' selection is predominant (i.e., fisheries based on 'r' selected species) will be generally more productive. The 'r' selected species mostly occur in upwelling areas, estuaries, flood plain, shallow eutrophic lakes, marshes and swamps (Tables 1 and 2). These species can be fished at young ages, small sizes and at high levels of fishing mortality. Species

Table 2 : Ecological succession : characteristics of less mature ecosystems (based on concepts given by Odum, 1969)

Ecosystem Variables	Ecological Characteristics	
	'Less mature' stages	'More mature' stages
Fish production	Generally high : e.g., Lake Kioga (= Kyoga) 389 kg ha ⁻¹ ; Lake George, 156 kg ha ⁻¹ ; Lake Mweru-wu-Ntipa, 100 kg ha ⁻¹	Generally low : e.g., Lake Tanganyika, 22 kg ha ⁻¹ ; Lake Victoria, 15 kg ha ⁻¹ ; Lake Malawi, 9 kg ha ⁻¹
Food chains/trophic levels	Few and simple : e.g., in Lake Baringo (Kenya) with six fish species	Many and complex : e.g., in Lake Malawi with about 242 species and Lake Tanganyika with about 190 species
Morpho-edaphic index	Relatively high : e.g., Lake Upemba MEI = 667; Kitangiri, MEI = 157; Lake George, MEI = 72	Relatively low : e.g., Lake Kivu, MEI = 5.1; Lake Victoria, MEI = 2.4; Lake Tanganyika, MEI = 0.8; Lake Malawi, MEI = 0.5
'r' and 'K'-selection	'r'-selection for rapid growth of fish species, e.g., in Kafue Flats and other flood plains	'K'-selection for a lower growth rate in the deeper East African great lakes
Reproductive strategy	Greater quantity of fry to ensure that some can survive density-independent mortality by chance	High quality of fry to ensure competition ability when resources are limited
Exchange of nutrients between species and environments	High : e.g., in the flood plains of Africa where the 'tilapias' and other fishes feed and grow quickly soon after a flood	Low : e.g., in Lakes Tanganyika, Malawi, etc.
Stability of systems	Seasonally fluctuating, e.g., Niger inland delta, Lakes Kitangiri, Chisi, etc.	Relatively stable : e.g., Lakes Tanganyika, Kivu, Malawi and Victoria

which are more 'r' selected are quite resilient to exploitation but their resilience is affected by the physical forces in the harsh environments where they occur. Fish production in areas with more 'r' selected species is of a bloom and recession nature, e.g., in African flood plains, Lake Kitangiri (Tanzania), etc. Exploited fish populations with more 'K' selected species produce a high maximum yield per recruit. Rational exploitation of these species requires a later age at first capture (t) and large size at first capture (l). But the 'K' selected species are more susceptible to overfishing due to their lower relative productivity and numbers and these species have rather stable interspecific relationships. It is also more difficult to understand their population dynamics because of the relationship between competition and harvesting as considered by Larkin (1963). Additionally, there is the consideration of stability and the intrinsic growth rates of prey and predator populations as explained by Tanner (1975).

5 - SIMPLIFICATION IN THE STUDY OF POPULATION DYNAMICS

It is shown that the tropical multiple species fisheries are very complex. Nevertheless, some simplifications can be made in the study of the dynamics of tropical fish populations if we consider the functional relationships among population variables that influence yield. This paper also focuses on the most relevant population parameters as well as simple analytical and theoretical models that can be used to make quick and reliable assessment of the dynamics of tropical fish populations. In the view of ecologists, population dynamics refers to changes in populations of organisms under natural conditions. These changes consist of recruitment, growth, mortality as well as spatial and temporal migrations of organisms. One assumes that the biological processes involved occur only under specific conditions and in a certain sequences. There also must be limits to the rates of these processes. But biological processes change with respect to time and to spatial frame of reference. In these circumstances, the derivatives of rates of biological processes such as growth and mortality have particular significance.

5.1 - Growth Rate and Indices

In the circumstances of rapid development exhibited by some African freshwater and marine fisheries, it is rather difficult to meet data requirements of modern mathematical models for studying the dynamics of fish populations. It is therefore very desirable to examine instead the functional relationships of factors influencing biomass and yield.

The von Bertalanffy growth equations describe rates of change of Length or weight of individual organisms with time. *viz.* :

$$l_t = L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (1)$$

$$W_t = W_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)^b}) \quad (2)$$

where K = the growth coefficient, L_∞ = the asymptotic length, W_∞ = the asymptotic weight, l_t is the length at age t , t_0 is the age at which the length or weight of a fish is theoretically zero and b is the length-weight exponent.

Von Bertalanffy's growth equation is used here because it is mathematically simple and gives parameters (L , W , K and b) which can be used to compute yields. Note that Von Bertalanffy's growth parameter K is different from the selective speciation variable 'K' of ecosystems.

The processes of anabolism and catabolism control the weight of an organism. Hence, the rate of change of weight of an organism (dw/dt) can also be expressed in terms of exponents relating metabolism to weight, *viz.*

$$dw/dt = Hw^m - kw^n \quad (3)$$

where m is the exponent relating anabolism to weight, n is the exponent relating catabolism to weight, H is the coefficient of anabolism, k is the coefficient of catabolism and w is the weight.

Von Bertalanffy (1957) dealt with allometric relationships between an animal's metabolic rate and its weight. He claimed that the slope m of the allometric line should be either 0.66 for species obeying the surface rule of metabolism, or unity for cases where oxygen consumption is proportional to weight instead of surface area, and that for other fish species ranges between

0.66 to 1.0. Parker & Larkin (1959) and Ricker (1960) criticise the derivation of the von Bertalanffy growth equation because of the assumption of the surface law of metabolism. Taylor (1962) discusses the parameters of the von Bertalanffy equation and points out factors limiting metabolism and effect of maturity. Von Bertalanffy argues that the rate of metabolism is proportional to the m^{th} power of the weight where m is the exponent of metabolism. The rate of catabolism is proportional to weight itself, thus $n = 1$.

Ssentongo (1971) considered some simple algebraic relationships which could be used in the management of exploited stocks of tropical Africa. Rational exploitation of a fishery requires knowledge of the weight and age of a fish at the growth inflexion point where a fish has maximum change in weight dw/dt . In some fish species the maximum growth increment is attained before sexual maturity. Exploitation of such a fish population requires catching the fish only at a size or age beyond the inflexion point so that there will be sufficient individuals remaining to reproduce. The age at the inflexion (t_i) is given by

$$t_i = \frac{1}{K} \cdot \ln b + t_0 \quad (4)$$

Equation (4) thus describes the necessary inter-relationship between the age at the point of inflexion, the growth rate (K) and the length-weight exponent (b).

The age t_0 often has a theoretical negative-value and for many fishes so far studied to satisfy the inequality, $-1.0 \leq t_0 \leq 0$. However, age t_0 should be slightly positive ($t_0 > 0$) to be realistically consistent and this implies that some fish species grow faster in later life stages than during early life stages of metamorphosis. A negative t_0 implies underestimation of growth rates at early life stages or bad estimate of growth parameters in general.

For many fish species so far studied the length-weight exponent b lies within the limits 2.5-3.5. The length-weight exponent outside this range cannot apply over a wide range of length without causing profound changes in body form. When $b > 3$ the fish is increasing in weight at a greater rate than required to maintain constant body proportions, and *vice versa*. Many fish species with $b > 3$ would experience problems of buoyancy and hydrodynamic stability unless they possess a gas bladder or are capable of reducing their density by increased fat content (Webb, 1978). Although most fishes grow approximately isometrically during their final growth stanza, there are exceptions. For example Carlander (1969) reports three populations of *Coregonus artedii* with b ranging from 3.62 to 3.69 and five populations of the same species with $b < 2.5$. There may be a few other exceptional fish species with b outside the 2.5 - 3.0 range but we should ascertain that such values are not due to biased sampling.

The processes of anabolism change several times during the life span of a fish. But a fish does not change its body shape during its life span (except for early life history stages). In these circumstances, there should be a relationship between the exponent b of equation (2) and the exponent m of equation (3). When the exponent of catabolism n is less than 1 the length weight exponent b cannot be expressed explicitly in terms of m and n of equation (3). If we set the limit of b we can solve the transcendental expression relating b to m and n . Thus, if b satisfies the inequalities $2.5 \leq b \leq 3.5$, m ranges from 0.6 to 0.9 and n ranges from 0.8 to 1.0 (Ssentongo, 1971).

5.2 - Mortality Rates for Tropical Fishes

The theoretical foundation for the mathematical modelling of natural mortality was given by Baranov (1918) when he said that maximum age determines the coefficient of natural mortality. Beverton & Holt (1954, 1959), Taylor (1960), Beverton (1963) and several other fishery biologists have pointed out that life span is inversely related to the coefficient of natural mortality M . Hence, fishes with high M have a short life span and *vice versa*.

5.2.1 - Total mortality rate when recruitment is continuous. Ssentongo & Larkin (1973) give an estimator of total mortality coefficient Z , *vis.*

$$\hat{Z} = \frac{1}{\bar{t} - t_c} \cdot \left(\frac{n}{n+1} \right) \quad (5)$$

and the variance of Z is given by

$$\text{Var}(\hat{Z}) = \left(\frac{n}{n+1}\right)^2 \cdot \frac{1}{n(\bar{t} - t_c)^2} \quad (6)$$

where \bar{t} is the mean age of the catch, t_c is the age of first capture and n is the size of the catch sample.

Expression (5) has been used by Ssentongo & Larkin (1973) to estimate total mortality of *Oreochromis esculentus* (= *Tilapia esculenta*) in Lake Victoria for various sample sizes. Any other method requiring explicit knowledge of age is applicable whenever the age structure of a fish population can be determined by using rings on skeletal structures and by analysis of length frequency distributions and tagging data.

5.2.2 - Total mortality rate for populations with discrete age groups. For a fished population with discrete age groups and with all fish above age first capture t_c , being equally likely to be caught, the probability density function is given by :

$$P(t) = (1 - e^{-Z})e^{-Zt} \text{ for } t > t_c \quad (7)$$

It can be shown that the unbiased estimator of the total mortality coefficient is :

$$\hat{Z} = \ln\left(\frac{\bar{t} + 1 - t_c}{\bar{t} - t_c} \cdot \frac{n}{n+1}\right) \quad (8)$$

when n is the sample size.

The unbiased variance estimator is

$$\text{Var}(\hat{Z}) = \left(\frac{n}{n+1}\right)^2 \cdot \left(\frac{1}{n}\right) \cdot Z^2 \quad (9)$$

Expression (8) has been used by Ssentongo & Larkin (1973) to estimate total mortality (Z) of *Oreochromis esculentus* in Lake Victoria for various sample sizes. It should be noted that the unbiased variance estimated by equation (6) when recruitment is assumed continuous is less than the variance given by Expression (9) when recruitment is assumed discrete.

5.2.3 - Mean length and mortality rates. Since it is still difficult to age tropical fish species, the use of age in estimating total mortality may not easily apply to many tropical fish species. Instead of age, one can use length to estimate the total mortality (Z) if the parameter K is known. When K is unknown, the ratio Z/K can be estimated from length distribution data. It should be noted that the ratio Z/K is important in determining yields, for fish with allometric growth, by means of the incomplete Beta function (Jones, 1957) Wilimovsky & Wicklund, 1963). Several expressions in which age is not explicit variable have been formulated.

For a given gear, total mortality Z can be estimated from mean length \bar{l} of fish beyond age t_c in a catch sample. Beverton & Holt (1956) and Gulland (1969) give the following formulation :

$$Z = \frac{K(L_\infty - \bar{l})}{\bar{l} - l_c} \quad (10)$$

where L_∞ and K are parameters of the von Bertalanffy growth equation (1). The mean length at first capture l_c is normally estimated from gear selection data.

When the growth rate K is not known, the ratio Z/K is given by

$$(\hat{Z}/K) = \frac{L_\infty - \bar{l}}{\bar{l} - l_c} \quad (11)$$

Equations (10) and (11) are easily applicable to exploited fish populations in tropical Africa for they do not require explicit knowledge of age. Equation (10) has been used by Le Guen (1971) to study the dynamics of *Pseudotolithus elongatus* off the Congo and by Durand (1978) to study the dynamics of *Alestes baremose* in Lake Chad.

Von Bertalanffy's growth equation (1) is fairly descriptive of growth in fish. This equation

can be rearranged to express time as a function of length, viz.

$$t = \frac{1}{K} \cdot \left[-\ln \left(1 - \frac{l_t}{L_\infty} \right) \right] + t_0 \quad (12)$$

From equation (12) are derived quantities y and y_c defined, respectively as

$$y = -\ln \left(1 - l_t/L_\infty \right)$$

$$y_c = -\ln \left(1 - l_c/L_\infty \right)$$

where l_c is the length of first ch of first capture, l_t is the average length of an individual fish of age t in a sample catch (it is assumed l_t is fixed at age t).

It can be shown that the number N_t at age t and with length l_t is given by

$$N_t = R \cdot e^{-Z/K} \cdot (y - y_c)$$

from which an unbiased estimator of the ratio Z/K was derived by Ssentongo & Larkin (1973), viz.

$$(\hat{Z}/K) = \left(\frac{n}{n+1} \right) \cdot \left(\frac{1}{\bar{y} - y_c} \right) \quad (13)$$

where \bar{y} is the mean of y values of what is in a catch sample of size n .

The unbiased estimator of the variance of Z/K is

$$\text{Var} (\hat{Z}/K) = \left(\frac{n}{n+1} \right)^2 \cdot \frac{1}{n(\bar{y} - y_c)^2} \quad (14)$$

If K is known we can estimate Z directly. In tropical Africa, Von Bertalanffy's K may be estimated from tagging data without explicit knowledge of age (Rinne, 1975).

$$\hat{Z} = K \cdot \left(\frac{n}{n+1} \right) \cdot \left(\frac{1}{\bar{y} - y_c} \right) \quad (15)$$

Expressions (14) and (15) have been used by Ssentongo (1971) and Ssentongo & Larkin (1973) to estimate total mortality of *Oreochromis n. niloticus* (= *Tilapia nilotica*) in the Uganda waters of Lake Albert and *O. esculentus* in Lake Victoria respectively.

Finally, Marten (1978) assumes linear growth until a maximum length L (as an approximation to von Bertalanffy curve) and gives useful estimates of total mortality Z and natural mortality M .

Total mortality Z is given by

$$\hat{Z} = \left(\frac{L_\infty}{\bar{L} - L_0} \right) \cdot \left[1 - e^{-\left(\frac{L_\infty - L_0}{L_\infty} \right)} \right] \hat{Z} \quad (16)$$

where L_0 is the minimum length used in a sample and \bar{L} is the average length in a sample.

In Marten's model, it is assumed that a unit time ($t = 1$) is required by a fish to grow from hypothetical size 0 to maximum length (L_∞). Hence, the mortality rates F , M and Z are instantaneous rates with respect to this special time scale. Equation (16) does not have an explicit solution but it can be solved by iteration using $L_\infty / (\bar{L} - L_0)$ as an initial guess of Z . Total mortality Z is within 1% of $L_\infty / (\bar{L} - L_0)$ when $Z (L_\infty - L_0) / L_\infty$ is > 5 .

For estimating natural mortality rate M , we compare two or more populations at different times or locations with different fishing efforts and consequent average lengths and fit the regression

$$Z = M + qf \quad (17)$$

where q is the catchability coefficient and f is the fishing intensity.

The Z intercept gives an estimate of M . Equations (16) and (17) have been used by Marten (1978) to estimate Z and M , respectively, for *Bagrus docmac* in Lake Victoria. These expressions have been used to compare the fishing intensity of the heavily fished Nyanza Gulf (Kenyan waters) and the lightly fished Emin Pasha Gulf (Tanzanian waters) of Lake Victoria.

6 - SUMMARY

The tropical multispecies fish populations have strong interspecific relationships. In the circumstances of rapid development of some African fisheries, it may be difficult to meet the data requirements of realistic assessment models. Consideration is given to alternative approaches that account for the effects of ecological succession, diversity, stability and productivity. There is a compromise between production of a larger number of offspring ('r selection') and production of offspring with high competitive ability and persistence ('K' selection). Natural selection moulds population size and genetic frequencies of species in various habitats. Hence, derivatives of rates of growth and mortality are vital to the analysis of trends of fish populations.

RESUME

Le concept de production équilibrée est de plus en plus considéré comme une simplification abusive de l'effet de la pêche sur les populations exploitées. On est encore incapable d'expliquer les changements rapides de composition spécifique dans les pêcheries multispécifiques et en outre, l'incorporation des variables socio-économiques dans l'analyse des tendances des pêcheries introduit des complexités qui requièrent des données de base de plus en plus nombreuses. Etant donné le développement rapide de quelques pêcheries africaines, il peut être difficile de satisfaire aux exigences de modèles d'évaluation réalistes. Il faut donc considérer l'utilisation d'autres approches rendant compte des effets des successions écologiques, de la diversité, de la stabilité et de la productivité.

Une relation existant entre l'habitat, les stratégies écologiques et les paramètres des populations est appelée sélection 'r' ou 'K'. La sélection naturelle modèle les caractéristiques morphologiques et reproductrices d'une espèce de même que la taille de la population et les fréquences génétiques d'une espèce dans divers habitats.

La mesure du succès de la reproduction est le nombre de descendants survivants produits par un parent. Il existe un compromis entre la production d'un grand nombre de descendants (sélection 'r') et celle de descendants ayant une grande capacité de compétition et de résistance (sélection 'K'). L'examen des variables mesurant les caractéristiques globales de l'éco-système conduit à un certain nombre de règles générales approximatives sur la dynamique des populations de poisson.

Les espèces à sélection 'r' sont rencontrées surtout dans les habitats temporairement instables (plaines d'inondations, marécages, estuaires, zones d'upwelling, etc.) avec des alternances de développements rapides puis de récessions de la taille de la population. Ces espèces sont, en général, de petite taille, à vie courte, et sont caractérisées par un taux de croissance élevé, une mortalité naturelle et une fécondité élevées. Les espèces à sélection 'r' montrent une bonne résilience lors de l'exploitation et les pêcheries basées sur ces espèces sont généralement productives.

Inversement, les espèces à sélection 'K' occupent des environnements plus stables (par exemple les grands lacs africains) et la taille de leurs populations fluctue peu. Les poissons atteignent des tailles plus grandes et ont des durées de vie plus longues. Elles ont, en outre, de faibles taux de croissance, mortalité naturelle et fécondité. Les espèces à sélection 'K' sont moins résilientes vis-à-vis de l'exploitation bien qu'elles puissent produire un rendement par recrue maximum élevé.

Quelques simplifications sont possibles pour permettre l'étude des populations multispécifiques tropicales. Les changements qui se produisent dans une population d'organismes sont le recrutement, la croissance, la mortalité et les migrations saisonnières, spatiales et temporelles.

Les processus biologiques changent avec le temps, dans un cadre spatial de référence. On a donc également considéré les paramètres dérivés des taux des processus biologiques tels que la croissance et la mortalité qui ont une importance particulière.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am extremely grateful to the following members of the staff of the Fisheries Department of the Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome : Drs J.A. Gulland, J.F. Caddy, H.F. Henderson, R.L. Welcomme, C.D. Sharp, M.J. Mann and S. Garcia, for their comments and stimulating criticism. I particularly thank Mrs Raymonde Marotta for her contribution. Naturally, any errors in the paper are the sole responsibility of the author.

REFERENCES

- ADAMS P.B., 1980 - Life history patterns in marine fishes and their consequences for fisheries management. *Fish. Bull.*, 78 : 1-12.
- BARANOV F.I., 1918 - K vopresy biologicheskogo osnovaniya rybnogo khozyaitva (On the question of the biological basis of fisheries). *Izv. Nauchno-Issled. Ikhtiol. Inst.*, 1 (1) : 81-128.
- BERTALANFFY L. von, 1934 - Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums. I. Allgemeine Grundlagen der Theorie. *Arch. Entwicklungsmech. Org.*, 131 : 613-653.
- BERTALANFFY L. von, 1938 - A quantitative theory of organic growth. *Hum.Biol.*, 10 (2) : 181-243.
- BERTALANFFY L. von, 1957 - Quantitative laws in metabolism and growth. *Rev. Biol.*, 32 : 217-231.
- BEVERTON R.J.H., 1963 - Maturation growth and mortality of clupeid and engraulid stocks in relation of fishing. *Rapp. Réun. CIEM*, 154 : 44-67.
- BEVERTON R.J.H. & HOLT S.J., 1954 - A review of methods for estimating, mortality rates in exploited fish populations with special reference to sources of bias in catch sampling. *Rapp. Réun. CIEM*, 140 : 67-83.
- BEVERTON R.J.H. & HOLT S.J., 1957 - On the dynamics of exploited fish populations. *Fish.Invest.Minist.Agric.Fish.Food G.B. (2 Sea Fish.)*, 19 : 533 p.
- BEVERTON R.J.H. & HOLT S.J., 1959 - A review of the life spans and mortality rates of fish in nature, and their relation to growth and other physiological characteristics. In *CIBA Foundation colloquia on ageing* (Ed. C.E.W. Wolstenholme and O'Connor M.) Vol.5 : 142-180 Churchill, London.
- BEVERTON R.J.H. & HOLT S.J., 1964 - Tables of yield functions for fishery assessment. *FAO Fish.Tech.Pap.*, 38 : 49 p.
- BEVERTON R.J.H. & HOLT S.J., 1966 - Manual of methods for fish stock assessment. Part II. Tables of yield functions. *FAO Fish.Tech.Pap.*, (38) Rev.1 : 67 p.
- CARLANDER K.D., 1969 - *Handbook of freshwater fishery biology*. Vol.1. Iowa State University Press, Ames, Iowa.
- CROW J.F. & KIMURA M., 1970 - Introduction to population genetics theory. New York, Harper & Row, 591 p.
- DURAND J. R., 1978 - Biologie et dynamique des populations d'Alestes bare mose (Pisces, Characidae) du bassin Tchadien. *Trav.Doc.ORSTOM.Paris*. 92 : 332 p.
- GARROD D.J., 1963 - An estimation of mortality rates in a population of *Tilapia esculenta* Graham (Pisces Cichlidae) in Lake Victoria. *J.Fish.Res.Board Can.*, 20 (1) : 195-227.
- GARROD D.J., 1973 - Management of multiple resources. *J.Fish.Res.Board Can.*, 30 (12) Part 2 : 1977-1985.
- GULLAND J.A., 1955 - On the estimation of growth and mortality in commercial fish populations. *Fish. Invest.Minist.Agric.Fish.Food C.B. (2 Sea Fish.)*, 18(9) : 46 p.
- GULLAND J.A., 1969 - Manual of methods for fish stock assessment. Part 1. Fish population analysis. *FAO Man.Fish.Sci.*, M(4) : 154 p.
- JONES R., 1957 - A much simplified version of the fish yield equation. Document No. P 21 presented at the Lisbon joint meeting of ICNAF, ICES/FAO, pp. 8.
- LARKIN P.A., 1963 - Interspecific competition and exploitation. *J.Fish.Res.Board Can.*, 20 : 647-678.
- LE GUEN J.C., 1971 - Dynamique des populations de *Pseudotolithus (Fonticulus) elongatus* (Bowd, 1825). Poissons Sciaenidae. *Cah.ORSTOM, sér.Océanogr.*, 9(1) : 3-84.
- LOWE-McCONNELL R.H., 1975 - Fish communities in tropical freshwaters, their distribution, ecology and evolution. Longman London.
- LOWE-McCONNELL R.H., 1977 - Ecology of fishes in tropical waters. *Inst.Biol. Stud.Biol.Lond.*, 76 : 64 p.
- LOTKA A.J., 1925 - *Elements of physical biology*. Baltimore : Williams & Wilkins. (Re-issued as *Elements of Mathematical Biology* by Dover 1956).

- McARTHUR R.H. & WILSON E.O., 1967 - *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MARGALEF R., 1968 - *Perspectives in ecological theory*. University of Chicago Press, Chicago.
- MARTEN G.G., 1978 - Calculating mortality rates and optimum yields from length samples. *J.Fish.Res.Board Can.*, 35 :197-201.
- ODUM E.P., 1969 - The strategy of ecosystem development. *Science, Wash.*, 164 : 262-270.
- PARKER R.R. & LARKIN P.A., 1959 - A concept of growth in fishes. *J.Fish.Res. Board Can.*, 16(5) : 721-745.
- PAULIK G.J. & GALES L.E., 1964 - Allometric growth and the Beverton & Holt yield equation. *Trans.Amer.Fish.Soc.*, 93 : 369-381.
- PAULY D., 1979 - Theory and management of tropical multispecies stocks. A review with emphasis on Southeast Asian demersal fisheries. *ICLARM Stud. Rev.*, 1 : 35 p.
- PAULY D., 1980 - On the inter-relationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J.Cons.Int. Explor.Mer.*, 30 : 177-195 :
- PIANKA E., 1970 - On r and K selection. *Am.Naturalist*, 104 : 592-597.
- REGIER H.A. & HENDERSON H.F., 1972 - Towards a broad ecological model of fish communities and fisheries. *Trans.Am.Fish.Soc.*, 102 : 56-72.
- REGIER H.A. & LOFTUS K.H., 1972 - Effects of fisheries exploitation on salmonid communities in oligotrophic lakes. *J.Fish.Res.Board Can.*, 29 : 959-968.
- RICKER W.E., 1940 - Relation of «Catch per unit effort» to abundance and rate of exploitation. *J.Fish.Res.Board Can.*, 5 : 43-70.
- RICKER W.E., 1944 - Further notes on fishing mortality and effort. *Copeia*, 1944(1) : 23-44.
- RICKER W.E., 1958 - Handbook of computations for biological statistics of fish populations. *Fish.Res.Board Can.*, Bull. N° 119 : 300 p.
- RICKER W.E., 1960 - Ciba Foundation Colloquia on ageing. Vol. 5. The life span of animals. Review in *J.Cons.perm.int.Explor.Mer.*, 26 : 125-129.
- RICKLEFS R.E., 1973 - *Ecology*. Chiron Press, Portland, Oregon.
- RINNE J.N., 1975 - Age growth, tagging of *Tilapia* and reproductive biology of siluroid catfishes in Lake Victoria. EAFFRO Annual Report 1975 (Jinja, Uganda) : 60 p.
- RUSSEL E.S., 1931 - Some theoretical considerations on the overfishing problem. *J.Cons.Perm.Int.Explor.Mer.*, 6(1) : 3-27.
- SCHAEFER M.B., 1954 - Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. *Bull.Inter-Am.Trop.Tuna Comm.*, 1(2) : 27-56.
- SSENTONGO G.W., 1971 - Yield equations and indices for tropical freshwater fish populations, M.Sc. thesis, University of British Columbia, Vancouver, Canada, 108 p.
- SSENTONGO G.W. & LARKIN P.A., 1973 - Some simple method of estimating mortality rates of exploited fish populations. *J.Fish.Res. Board Can.*, 30 : 695-698.
- TANNER J.T., 1975 - The stability and the intrinsic growth rates of prey and predator populations. *Ecology*, 56 : 855-867.
- TAYLOR C.C., 1960 - Temperature, growth and mortality - the Pacific cockle. *J.Cons.Int.Explor.Mer.*, 26 : 117-124.
- TAYLOR C.C., 1962 - Growth equations with metabolic parameters. *J.Cons.Perm. Mer.*, 27 : 270-280.
- WEBB P.W., 1978 - Hydrodynamics : nonscombroid fish. In *Fish physiology vol VII Locomotion* (Ed. W.S. Hoar & D.J. Randall) pp. 189-237. Academic Press, New York.
- WELCOMME R.L., 1979 - *Fisheries ecology of floodplain rivers*. Longman London.
- WILIMOVSKY N.J. & WICKLUND E.C., 1963 - Tables on the incomplete Beta function for calculation of fish population yield. Vancouver. University of British Columbia, Institute of Fisheries, Vancouver, 291 p.

GESTION ET CONSERVATION

MANAGEMENT AND CONSERVATION

Chapitre 18

EVALUATION ET GESTION RATIONNELLE DES STOCKS

STOCK ASSESSMENT AND MANAGEMENT

J. DAGET

1 — IMPORTANCE DE L'EXPLOITATION DES STOCKS DE POISSONS DANS LES EAUX DOUCES AFRICAINES

Les eaux douces africaines sont très poissonneuses dans leur ensemble ce qui explique qu'en Afrique la pêche a, de tous temps, été pratiquée comme activité de subsistance, au même titre que la chasse et la cueillette. Le poisson frais, séché au soleil ou fumé, fournit toujours un apport de protéines appréciable, notamment dans les régions forestières et humides où la production de viande de boucherie se heurte à des difficultés considérables. A la fin de la dernière guerre mondiale, on pensa même que la pisciculture pourrait contribuer largement à satisfaire les besoins des populations en protéines animales, qui allaient sans cesse croissant (Halain, 1950).

Or, en fait, avec l'amélioration des réseaux routiers et des transports, avec la vulgarisation des fibres synthétiques, des moteurs hors-bord, des techniques de pêche aux filets maillants et, dans les grands lacs, la mise en place de pêcheries de type industriel, ce fut l'exploitation des peuplements naturels qui se développa de façon spectaculaire. Tant et si bien d'ailleurs que des signes de surexploitation ne tardèrent pas à se manifester un peu partout. Certains stocks s'effondrèrent et n'ont pas pu être restaurés. Ainsi dans les lacs Victoria et Kioga, *Oreochromis esculentus* était l'espèce dominante dans les eaux littorales peu profondes. Or le stock a été intensément exploité par la pêche industrielle qui s'est développée en même temps que l'usage des filets maillants. La prise moyenne par nuit et par filet qui était de 25 poissons en 1916 est tombée à 2 poissons en 1954-59. Depuis le stock ne s'est pas reconstitué. Les *Labeo victorinus* dans la partie occidentale du lac Victoria ont subi un déclin comparable.

Actuellement, il est certain que pour les pays africains les moins riches, le maintien des activités de pêche à leur niveau optimal est une nécessité vitale. Non seulement elles fournissent les indispensables protéines d'origine animale à un prix abordable pour les populations locales, mais elles procurent également du travail à une nombreuse main d'œuvre : pêcheurs, constructeurs d'embarcations, réparateurs d'engins, transporteurs, commerçants, etc. Dans les pays plus riches ou qui ont misé sur le développement du tourisme et des loisirs, la pêche sportive est susceptible d'attirer des visiteurs étrangers et de faire rentrer des devises. Cet aspect de la pêche est loin d'être négligeable car l'exemple des pays industrialisés montre que la pêche en eau douce tend à évoluer de l'activité de subsistance vers une activité de loisirs.

Quelle que soit l'option prise par un pays en fonction de sa politique et de ses objectifs économiques à court ou moyen terme, aucun plan de développement de la pêche ne peut être élaboré sans une bonne connaissance des ressources existantes et de leur production potentielle. Il est donc primordial de pouvoir évaluer l'importance des stocks et d'estimer le tonnage qui peut être exploité chaque année. Ce préalable permettra de fixer ultérieurement le nombre de pêcheurs et de bateaux qui pourront capturer ce tonnage dans des conditions socio-économiques

acceptables et de prendre des mesures pour assurer une gestion rationnelle des stocks, c'est-à-dire pour en retirer chaque année le maximum sans que le rendement ne risque de baisser les années suivantes.

2 - EVALUATION DES STOCKS

Différentes techniques ont été utilisées pour évaluer les stocks en biomasse ou en effectif. Les unes s'appliquent aux peuplements dans leur totalité, les autres aux populations monospécifiques. Toutes donnent des résultats qui risquent d'être plus ou moins biaisés, en général par défaut. Ces résultats demandent donc à être interprétés avec beaucoup de prudence. On distinguera ici les méthodes d'évaluation directes et indirectes.

2.1 - Evaluations directes. Dans de petites collections d'eau fermées, il est parfois possible de recourir à l'assèchement. La totalité du peuplement peut ainsi être recueillie, au moins théoriquement. En outre, les espèces étant triées, les densités spécifiques en biomasse et en effectif sont obtenues directement. On les évalue le plus souvent en kilogrammes ou en nombre d'individus à l'hectare. Cependant il est rare que toutes les conditions soient remplies pour que cette méthode puisse être appliquée et donner des résultats sûrs et précis. Un bon exemple a été cité par Daget & Iltis (1965). Le 2 avril 1962, donc en saison sèche, une partie du Bandama Rouge (Côte d'Ivoire), limitée par deux digues et correspondant à une surface de 6,5 ha, fut mise à sec par pompage. Seuls les poissons d'une certaine taille ont été récoltés, identifiés et pesés, soit au total 615,8 kg. En supposant que les petites espèces qui n'ont pas été récoltées, faute de main d'œuvre, aient représenté 5 % de la biomasse totale, la densité dans ce cours d'eau en saison sèche n'atteignait pas 100 kg ha⁻¹. L'empoisonnement était utilisé dans une grande partie de l'Afrique pour les pêches traditionnelles de basses eaux. Les produits utilisés étaient des ichtyotoxiques à base de substances végétales, le plus souvent de *Tephrosia vogelii*. Des pesticides de synthèse beaucoup plus efficaces sont parfois utilisés maintenant de façon illégale. Enfin il existe des préparations à base de roténone, moins dangereuses et plus faciles à manipuler. Ces toxiques ne donnent de bons résultats qu'en milieu fermé ou presque. En outre le volume d'eau doit être évalué assez exactement pour doser convenablement le produit.

Loubens (1969) a utilisé une poudre renfermant 5 % de roténone, l'Aquatox, pour empoisonner différents milieux dans le bassin tchadien. Les surfaces variaient de 360 à 10 000 m² et les profondeurs de 0,3 à 2,5 m. Ces empoisonnements expérimentaux, menés avec tout le soin et l'esprit critique désirables, ont fourni une somme considérable de renseignements sur les peuplements des milieux prospectés, mais les estimations de biomasse par unité de surface ainsi obtenues donnent seulement des ordres de grandeur. L'imprécision des résultats tient à ce qu'aux erreurs sur les surfaces s'ajoutent celles dues à l'utilisation d'abaques pour estimer les poids à partir des longueurs, plus faciles à mesurer rapidement sur le terrain. L'auteur estime prudemment que les valeurs réelles oscillent au moins entre la moitié et le double des valeurs estimées. Les extrêmes, 4 et 562 g.m⁻² (soit 40 et 5 620 kg ha⁻¹) ont été attribuées au fait qu'à l'échelle réduite où il était nécessaire d'opérer, les moindres concentrations de poissons ou le passage de quelque prédateur les faisant fuir, entraînent des variations considérables de la densité observée à un moment et en un lieu donnés. En résumé, ces techniques ne donnent de bons résultats que dans des milieux complètement fermés qui puissent être empoisonnés dans leur totalité et qui ne soient ni trop étendus ni trop profonds pour que le ramassage de tous les poissons reste praticable.

Les explosifs, d'un emploi dangereux, interdits par toutes les réglementations et dont les effets sont très localisés, sont à déconseiller formellement pour les évaluations de stocks.

Les pêches exhaustives consistent à épuiser le milieu par des pêches successives. Les résultats sont toujours sous-estimés parce que certaines espèces ou certains individus arrivent à échapper aux engins utilisés et aussi parce que les pêches ne sont plus poursuivies lorsque le rendement est devenu dérisoire. La pêche électrique à l'épuisette ou au chalut électrifié peut être utilisée à condition de répéter les passages. Or on a constaté que l'efficacité diminue progressivement, les poissons apprenant très vite à éviter l'approche des électrodes. En outre la sensibilité

à un type de courant déterminé varie beaucoup d'une espèce à l'autre et suivant la taille des individus. Cette technique de la pêche électrique avec passages répétés présente l'avantage de pouvoir être utilisée en eau courante sur un secteur de cours d'eau limité par des barrages de filet. Elle est particulièrement efficace en milieu peu profond, ainsi que dans les courants rapides sur fond rocheux pour lesquels on ne dispose d'aucun autre moyen d'échantillonnage. Elle est surtout recommandée pour des estimations de stocks monospécifiques.

Une variante de la méthode des pêches exhaustives consiste à utiliser un engin dont on a déterminé par ailleurs l'efficacité et à corriger par un facteur approprié les estimations obtenues directement. En juin-octobre 1971, la biomasse dans le lac George qui mesure 260 km² a été évaluée par Gwahaba (1975) à l'aide d'échantillonnages effectués à la senne (Fig. 1). Le peuplement se composait de 32 espèces dont 10 seulement représentées par des biomasses appréciables. *Haplochromis nigripinnis* était l'espèce dominante (64 kg ha⁻¹), suivie par *Oreochromis niloticus* (29 kg ha⁻¹) et *Haplochromis angustifrons* (25 kg ha⁻¹). Les poissons étaient toujours plus abondants près de la côte qu'au large (Fig. 2), de sorte qu'il a été nécessaire pour arriver à des valeurs moyennes de répartir la surface totale du lac en zones concentriques d'équidensité. L'estimation globale pour l'ensemble du lac était de 162 kg ha⁻¹. Cette valeur est certainement inférieure à la réalité. Si l'efficacité de la senne utilisée est de 70 à 80 %, la densité moyenne aurait été de l'ordre de 202 à 231 kg ha⁻¹.

Les méthodes acoustiques d'écho-intégration sont d'emploi relativement récent. Dans quelques grands lacs africains (Tanganyika, Turkana, Sibaya), elles ont donné des résultats très encourageants. Leur inconvénient est de ne conduire qu'à des estimations globales, rien ne permettant de déterminer les espèces auxquelles appartiennent les individus ayant fourni un écho. En outre, elles sont d'application difficile dans les eaux peu profondes qui sont généralement les plus peuplées. Toutefois les appareils actuellement en service sont susceptibles d'améliorations sur le plan technique.

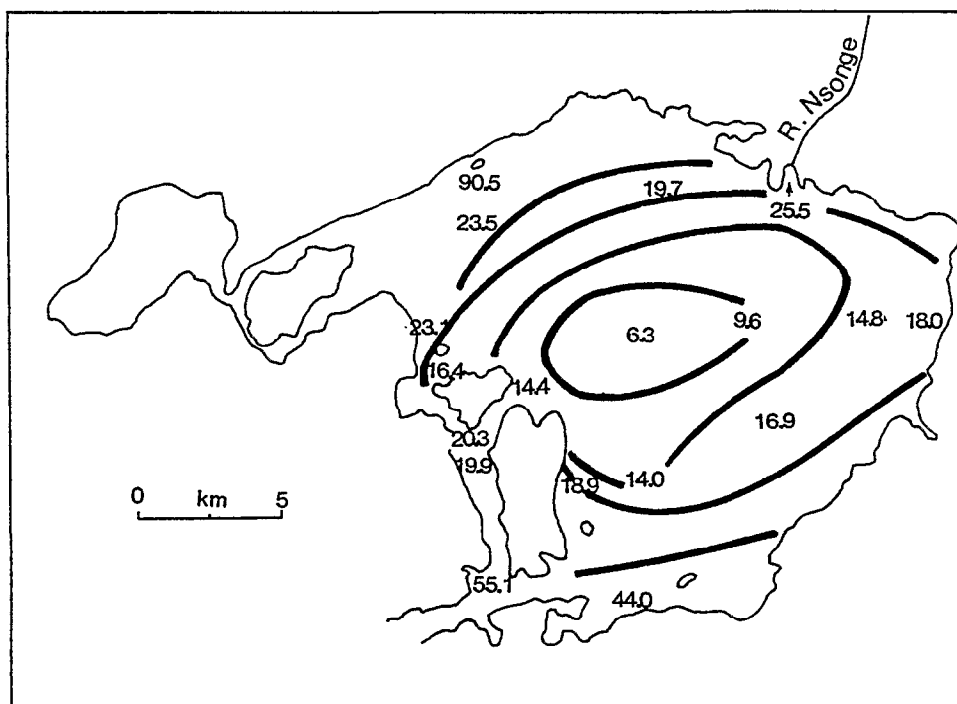


Fig. 1 : Biomasse de poissons dans le lac George en juin-octobre 1971. Les équidensités sont exprimées en gm⁻². La profondeur du lac est pratiquement uniforme (d'après Gwahaba 1975).

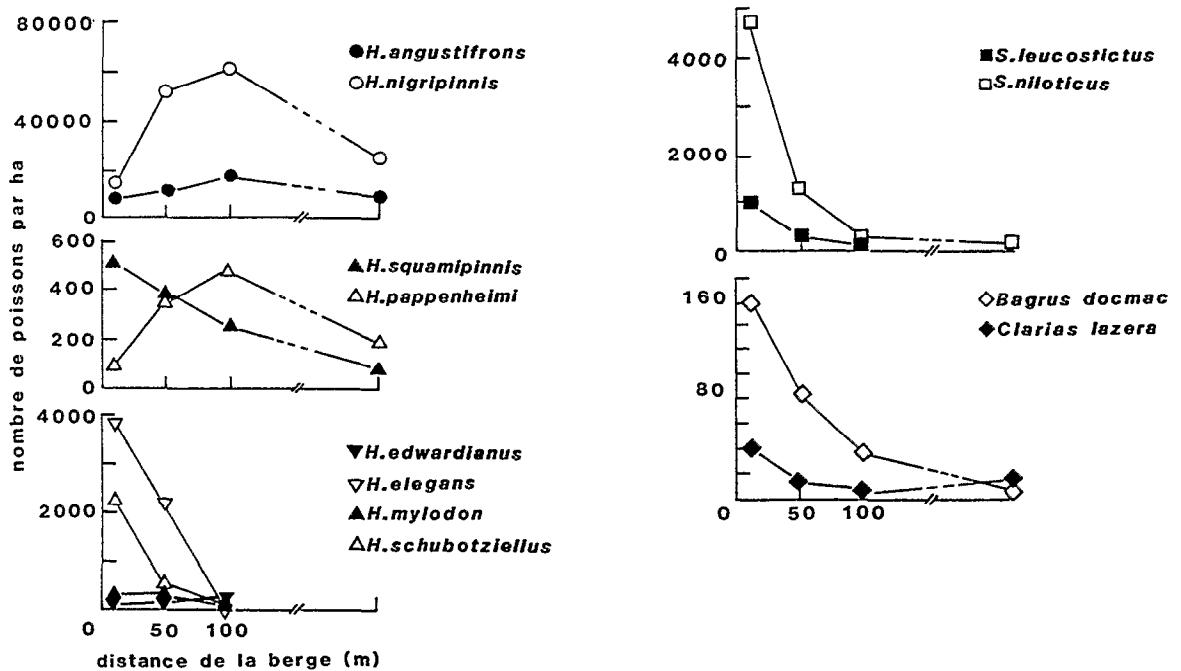


Fig. 2 : Variation de la densité en fonction de l'éloignement du rivage, pour 12 espèces de poissons du lac George. En abscisse, distance en m; en ordonnée, nombre de poissons par ha (d'après Gwahaba, 1975).

Dans le lac Tanganyika, l'écho-intégration a permis d'évaluer l'importance des stocks pélagiques. Six espèces y forment l'essentiel de la biomasse : *Stolothrissa tanganyicae*, *Limnothrissa miodon*, *Luciolates stappersii*, *Lates microlepis*, *L. angustifrons* et *L. mariae*. En octobre-novembre 1973, Johannesson (1975) a estimé la biomasse pélagique totale à 2 800 000 tonnes pour une surface de 22 000 km², soit environ 1200 kg ha⁻¹. Cette valeur élevée pourrait résulter du fait que l'estimation a été réalisée au moment du maximum saisonnier des *Stolothrissa* qui représentent plus de 75 % des captures et une année où cette espèce était particulièrement abondante. La plus grande biomasse est concentrée dans la partie centrale du lac et les densités diminuent vers les extrémités sud et nord. Mathissen (in Herman, 1978) a obtenu des estimations plus faibles en mai 1975 (époque du minimum annuel de la biomasse) et en novembre 1976, soit respectivement 467 000 et 680 000 tonnes, ce qui correspond à 210 et 305 kg ha⁻¹.

2.2 - Evaluations indirectes. On citera pour mémoire les méthodes de De Lury, Petersen et Schnabel (Daget, 1971) qui n'ont jamais été utilisées en Afrique et ne donnent que des résultats de valeur contestable. On se montrera également très prudent dans l'emploi des indices morpho-édaphiques, tels que le rapport conductivité/profondeur moyenne pour prédire le rendement de la pêche dans les lacs (Henderson & Welcomme, 1974). Il en est de même pour la formule de Gulland donnant le rendement maximal d'un stock égal au produit XMB_0 , M étant la mortalité naturelle, B_0 la biomasse du stock vierge et X un coefficient dont la valeur est proche de 0,5 ou un peu supérieure à ce chiffre. Ces relations se sont révélées valables dans les zones tempérées. Leur extension aux peuplements de poissons d'eau douce tropicaux pose encore des problèmes (Coulter, 1977).

La connaissance du tonnage capturé pour un effort de pêche déterminé et les variations concomitantes de ces deux types de données permettent d'estimer la biomasse de stocks monospécifiques ou non. Cette méthode, développée pour les espèces marines exploitées par la pêche industrielle a fourni, par le moyen de modèles de production équilibrée (modèles de Schaeffer, de Fox, etc.), d'excellentes estimations de stocks. Cependant son application aux poissons d'eau

douce africains se heurte à deux difficultés majeures : celle d'obtenir un relevé complet de toutes les prises effectuées lorsqu'il s'agit de pêche artisanale et celle d'évaluer dans une même unité les efforts exercés par les divers engins ou modes de pêche. Il est en outre nécessaire que les données aient été recueillies durant un nombre suffisant d'années pour que les prises et les efforts s'équilibrent et que les variations soient importantes. Sauf dans quelques cas particulièrement favorables, les statistiques sont insuffisantes en qualité et concernent des périodes trop courtes pour que cette méthode conduise à des résultats valables.

2.3 - Variabilité des biomasses. Biomasse et densité sont étroitement liées à la productivité intrinsèque du milieu, à ses ressources alimentaires, à la présence ou à l'absence d'abris, mais varient aussi suivant les saisons et les années. Dans les régions à saisons hydrologiques bien tranchées, la densité diminue rapidement entre la fin des hautes eaux, lorsque les cohortes nouvellement recrutées ont terminé leur première période de croissance rapide, et la fin des basses eaux. En Côte d'Ivoire, dans un bras du Bandama, Daget & Planquette (1973) ont trouvé 125 kg ha^{-1} en janvier et 50 kg ha^{-1} seulement en mai. Dans les Kafue flats, Lagler *et al.* (1971) ont observé, en période de crue, 601 kg ha^{-1} dans les lagunes et 337 kg ha^{-1} dans les cours d'eau, alors qu'en saison sèche les valeurs correspondantes sont 444 kg ha^{-1} dans les lagunes et 204 kg ha^{-1} dans le fleuve.

Dans la partie nord du lac Tanganika qui serait la moins peuplée, sur une période de 5 ans, de 1972 à 1976, Roest (1978) a trouvé des valeurs échelonnées entre $122,8 \text{ kg ha}^{-1}$ en 1972 et $199,1 \text{ kg ha}^{-1}$ en 1974. Les populations monospécifiques sont sujettes à des fluctuations importantes et il est courant d'observer des différences considérables d'une année à l'autre. Ainsi dans le lac Nakuru, Vareschi (1979) a observé que la biomasse de *Oreochromis alcalicus grahami*, seule espèce présente, était passée de 88 kg ha^{-1} en 1972 à 425 kg ha^{-1} en 1973 pour redescendre au niveau de 1972 en 1974 (Fig. 3). Enfin signalons que dans la plaine d'inondation de la rivière de Sokoto (Nigeria), Holden (1963) a constaté que la biomasse dans les cuvettes d'une superficie de 0,07 à 4,7 ha et qui sont isolées de la rivière pendant environ 4 mois par an, la densité variait avec le type de fond : $144 \pm 83 \text{ kg ha}^{-1}$ dans les cuvettes à fond de vase, $475 \pm 148 \text{ kg ha}^{-1}$ dans les cuvettes à fond de sable et $1029 \pm 536 \text{ kg ha}^{-1}$ dans les cuvettes à fond mixte (sable vaseux). Des valeurs encore plus élevées ont été citées : $1835 \pm 825 \text{ kg ha}^{-1}$ dans certains biotopes de l'Ouémé au Bénin (Welcomme, 1971) et 2435 kg ha^{-1} dans un bras secondaire du Chari, au Tchad (Loubens, 1969). Toutefois ces fortes densités semblent correspondre à des situations temporaires de concentration dans des milieux résiduels en saison sèche et ne traduisent pas forcément la productivité des eaux considérées.

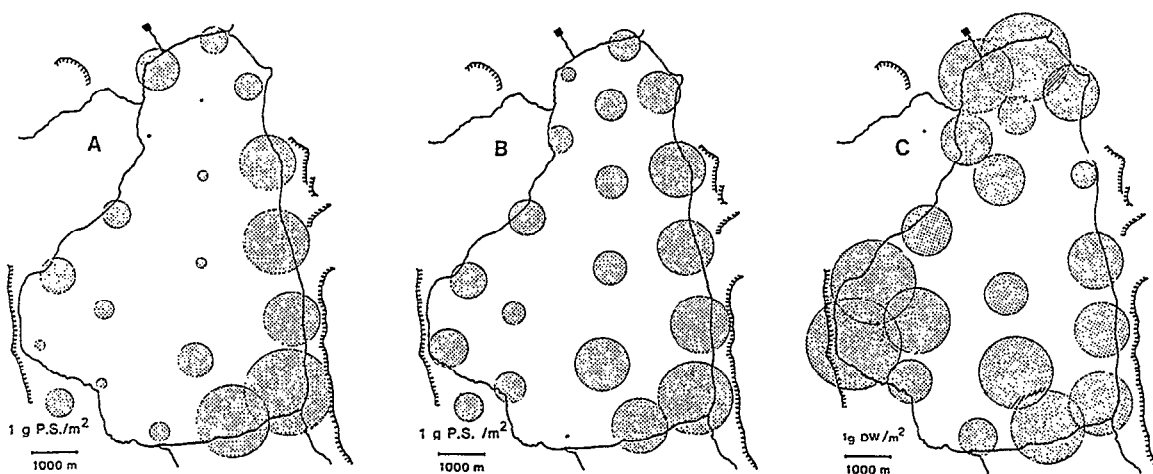


Fig. 3 : Variations de la densité de *Oreochromis alcalicus grahami* dans le lac Nakuru de 1972 à 1976. Les rayons des cercles sont proportionnels à la densité (d'après Vareschi, 1979).

3 - EXPLOITATION DES STOCKS

Un peuplement naturel non exploité, ou vierge, se maintient dans un état dit «équilibré» caractérisé par sa biomasse ou sa densité c'est-à-dire le nombre de kilogrammes de matière vivante à l'hectare, sa richesse spécifique c'est-à-dire le nombre des espèces présentes et sa diversité qui donne une indication globale sur la répartition des effectifs ou des biomasses entre les différentes espèces. Les indices de diversité les plus utilisés sont ceux de Shannon et de Margalef, mais il en existe beaucoup d'autres.

Il est important de souligner que la notion d'équilibre peut s'appliquer à un peuplement multispécifique ou à une population monospécifique. Dans le premier cas il résulte de la concurrence entre les diverses espèces présentes et des capacités biogéniques du milieu. Il se traduit par une distribution des abondances spécifiques et une valeur de la diversité déterminées. Un peuplement équilibré maintient automatiquement sa diversité constante ou la rétablit rapidement à sa valeur antérieure après une perturbation passagère. Dans le second cas, une population monospécifique sera équilibrée quand sa structure démographique reste stable ou revient rapidement à son état antérieur après une perturbation passagère. Il y a équilibre entre les classes d'âge ou les cohortes successives alors que dans le cas précédent il y avait équilibre entre les espèces. De toute façon, l'exploitation d'un stock a pour effet de rompre l'équilibre naturel qui existait avant la mise en exploitation de ce stock.

3.1 - Effets de la pêche sur une population monospécifique. La croissance d'une population monospécifique, telle qu'on pourrait l'observer dans un milieu fermé à la suite d'une mise en charge de quelques individus à l'instant initial t_0 , suit d'assez près une courbe sigmoïde de type logistique, dont les paramètres dépendent à la fois de l'espèce et du milieu. En fonction du temps t , la biomasse B s'accroît d'abord lentement, puis de plus en plus rapidement et de nouveau de plus en plus lentement pour se rapprocher asymptotiquement d'une valeur limite B_M qui est la charge biotique maximale compatible avec le milieu. Lorsque la biomasse s'est ainsi stabilisée, la production P pendant une unité de temps, par exemple une année, résultant de la croissance pondérale des individus et du renouvellement des effectifs par la reproduction, compense exactement les pertes dues à la mortalité naturelle M . Par définition même du coefficient de mortalité M , ces pertes sont égales à B_M . On a donc $P = B_M$ et $P/B = M$. La population possède alors une composition démographique stable et son âge moyen est en gros équivalent à $1/M$. Durant la phase de croissance de la population, l'accroissement de biomasse durant un intervalle de temps Δt est ΔB et l'accroissement instantané est dB/dt , pente de la tangente à la courbe $B = f(t)$. Comme celle-ci est sigmoïde, la pente est maximale au point d'inflexion et pour une courbe logistique ce point est situé à l'ordonnée $B_M/2$ (Fig. 4).

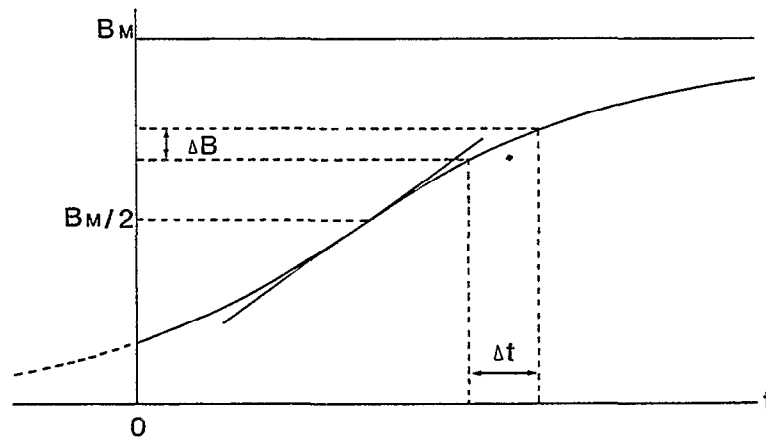


Fig. 4. : Courbe logistique d'accroissement de la biomasse B en fonction du temps t . Voir explications dans le texte.

Supposons maintenant qu'à partir d'un certain moment cette population soit pêchée. La pêche consiste à prélever une certaine biomasse Y (yield) égale à FB , F étant le coefficient de mortalité due à la pêche. Ce prélèvement peut être annuel et effectué à un moment précis (pêche en étang vidangeable) ou réparti d'une façon à peu près constante d'un bout de l'année à l'autre (pêche en milieu naturel). Si le prélèvement est inférieur à la production, la biomasse continue à s'accroître, mais plus lentement qu'en l'absence de pêche. Elle se stabilise pour une valeur de B inférieure à B_M et telle que la production compense exactement le prélèvement. Si le prélèvement est supérieur à la production, la biomasse diminue. Il existe donc une valeur du prélèvement dite équilibrée Y_e (sustainable yield) pour laquelle la biomasse ne varie pas. Cette situation d'équilibre peut être obtenue pour n'importe quelle valeur de B . Si l'on voulait maintenir la biomasse au voisinage de B_M , il faudrait ne prélever qu'une quantité négligeable de cette biomasse. Le stock serait évidemment conservé, mais dans des conditions d'exploitation sans aucun intérêt. Ce que l'on cherche, c'est à obtenir le rendement équilibré maximal MSY (maximal sustainable yield) qui correspond à la valeur maximale de la production, c'est-à-dire au voisinage de $B_M/2$. Ce résultat est obtenu pour un certain effort de pêche entraînant une mortalité F relativement importante. La mortalité totale $Z = M + F$ est donc largement supérieure à M et l'âge moyen notablement abaissé. Toute la structure démographique de la population se trouve donc modifiée (Fig. 5).

Les deux conclusions qualitatives suivantes méritent d'être soulignées :

- a) l'exploitation optimale d'une population monospécifique maintient la biomasse à un niveau beaucoup plus bas que celui qui serait atteint en l'absence de pêche (environ la moitié de la biomasse du stock vierge);
- b) l'âge moyen est considérablement abaissé, c'est-à-dire que les individus âgés de grande taille sont éliminés au profit des jeunes adultes plus productifs. Ces deux effets sont les conséquences normales d'une exploitation rationnelle. Ni l'un ni l'autre ne peut être considéré comme un indice de surexploitation dangereuse pour la conservation du stock.

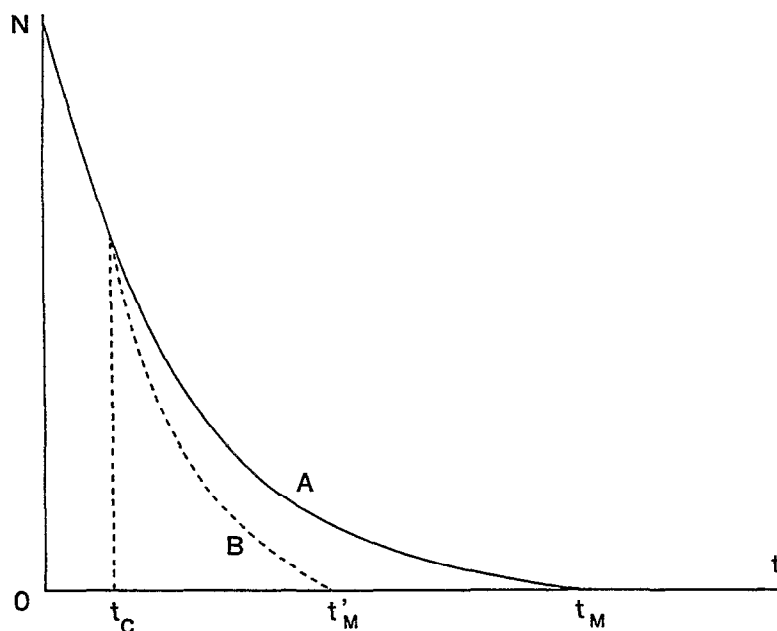


Fig. 5 : Courbes donnant l'effectif N d'une population en fonction de l'âge t , en l'absence de pêche (A) et avec pêche à partir de l'âge t_c ; t_M et t'_M , âges maximaux atteints.

Cependant, dans les conditions naturelles, la notion d'équilibre entre production et captures, impliquant la stabilité de la structure démographique du stock reste assez artificielle. On observe en effet des fluctuations importantes de la biomasse, dues à toutes sortes de causes notamment aux aléas climatiques et hydrologiques qui influent sur la reproduction et la croissance. Ainsi pour les Poissons-chiens (*Hydrocynus brevis* et *H. forskalii*) de la région de Mopti au Mali, Dansoko *et al.* (1976) ont montré que durant les années de sécheresse qui ont sévi sur le Sahel et à cause de la faiblesse de la crue du fleuve Niger, la croissance de première année avait diminué de moitié en longueur et dans la proportion de 8 à 1 en poids. Il en est résulté un effondrement du stock et du rendement de la pêche qui a été ressenti comme une catastrophe par les pêcheurs locaux. Des cas tout aussi dramatiques ont été signalés dans d'autres parties de l'Afrique et ne semblent malheureusement pas exceptionnels. Ils doivent inciter à n'accorder qu'une importance limitée aux notions de production équilibrée et aux modèles mathématiques correspondants bien que ces derniers se révèlent fort utiles pour décrire schématiquement l'allure des phénomènes et leurs effets qualitatifs. Le modèle logistique sur lequel on a raisonné plus haut n'est qu'une approche simplifiée de la réalité. Pour les stocks monospécifiques de poissons marins qui ont été étudiés sur de longues périodes, le MSY est obtenu pour des valeurs légèrement inférieures à $B_M/2$. Il en est probablement de même pour les poissons des eaux douces d'Afrique.

Toutefois en ce qui concerne la gestion des stocks, le point important à souligner est le suivant. L'absence de toute exploitation permet à la biomasse de se maintenir à son niveau maximal et à la population de faire face à tous les aléas naturels qui pourraient la décimer. En supprimant une partie des géniteurs, l'exploitation diminue la résilience, c'est-à-dire le pouvoir d'autorégénération du stock. Plus l'effort de pêche est intense, plus le nouvel état d'équilibre auquel on aboutit est fragile. C'est pourquoi le TAC (total allowed catch) doit toujours être fixé inférieur au MSY.

En cas de catastrophe imprévue et pour pallier un effondrement toujours possible du stock, il faudrait pouvoir supprimer ou alléger momentanément l'effort de pêche, ce qui ne peut se faire sans de graves perturbations socio-économiques. Dans les zones d'inondation qui sont en Afrique les plus productives, les pêches de décrue prélèvent surtout des jeunes de la cohorte née pendant les hautes eaux et qui viennent d'achever leur première période de croissance. Bien qu'il capture des immatures, ce mode de pêche n'est ni dangereux ni irrationnel, dans la mesure où les adultes ne sont soumis qu'à un effort de pêche modéré et constituent un stock reproducteur suffisant pour assurer le repeuplement quoi qu'il arrive. En fait, si une année la reproduction et la croissance des jeunes sont très bonnes, le rendement des pêches de décrue sera élevé et inversement si elles sont mauvaises le rendement sera faible. On obtient ainsi automatiquement un certain ajustement entre la production et les captures.

3.2 - Effets de la pêche sur un peuplement multispécifique. Mis à part certains cas particuliers comme celui du lac Nakuru où une seule espèce *Oreochromis alcalicus grahami* a été introduite, la pêche dans les eaux douces africaines s'exerce simultanément sur une partie importante sinon la totalité des espèces présentes dans le milieu exploité. Or le même effort de pêche appliqué à des stocks différents peut avoir sur ceux-ci des effets très divers. L'effort optimal pour l'un peut se révéler désastreux pour un autre, beaucoup plus fragile et vulnérable (voir chap. 29, § 1.2). Le problème de la gestion rationnelle d'un peuplement multispécifique est donc très complexe. Le plus souvent, qu'il s'agisse d'un choix délibéré de la part des pêcheurs ou d'une sélectivité inhérente aux engins de pêche utilisés, seules certaines espèces ou les individus d'une certaine taille sont capturés. Dans ce cas, les petites espèces (Cyprinodontidés, petits Cyprinidés, petits Characiformes, petits Siluriformes) échappent totalement à la pêche. Alors que la biomasse des espèces recherchées diminue, celle de ces petites espèces ne sera pas affectée ou tendra à augmenter par suite de la réduction de la pression de prédation et de la concurrence pour l'utilisation de l'espace et de la nourriture disponibles.

D'une façon générale, les espèces ayant une production et un P/B faibles seront plus touchées par la pêche que celles ayant une production et un P/B élevés. L'exemple du lac Tanganyika est démonstratif à cet égard. Le peuplement de poissons pélagiques y est composé essentiellement de deux petits Clupéidés et de quatre espèces de *Lates*, prédateurs ichtyophages qui

se nourrissent surtout de Clupéidés. Ces derniers ont une longévité moyenne de l'ordre d'un an, une fécondité élevée et les *Stolothrissa tanganycae* qui sont dominants ont un P/B compris entre 4 et 5. En revanche, les populations de *Lates* comportent plusieurs classes d'âge (probablement plus de 8 classes annuelles) et leur P/B serait inférieur à 1.

Durant les deux ou trois premières années qui ont suivi l'établissement d'une pêche industrielle à la senne tournante sur le stock pélagique qui jusque là pouvait être considéré comme vierge, on capturait à peu près le même poids de *Lates* que de Clupéidés. Ensuite, les captures de prédateurs ont diminué rapidement alors que celles de Clupéidés augmentaient. Le MSY des deux stocks n'a pas été déterminé, mais il est certain que celui des *Lates* correspond à un effort de pêche inférieur à celui des Clupéidés. Compte tenu du prix de vente qui n'est pas le même pour les deux catégories de poissons, on peut chercher à stabiliser l'effort à un niveau tel que la rentabilité d'un coup de senne tournante soit maximale. Dans une pêcherie de type industriel c'est généralement la solution préconisée. La conservation des deux stocks est alors assurée, chacun étant maintenu à un niveau où la prise équilibre la production. Toutefois celui qui se trouve soumis à l'effort le plus élevé par rapport à l'effort optimal correspondant à son MSY (en l'occurrence le stock de *Lates*) est celui qui est le plus fragile et qui mérite une surveillance attentive.

L'exemple précédent était relativement simple. Il en existe de beaucoup plus complexes, lorsqu'une vingtaine ou une trentaine d'espèces sont exploitées simultanément. Fixer la valeur optimale de l'effort de pêche devient alors très délicat : il est à craindre que les espèces les plus vulnérables, à faible résilience, ne soient sacrifiées et risquent de disparaître. Pour chaque peuplement, il faudrait une étude très précise de la dynamique des espèces constituantes pour arriver à prédire les effets résultants de tel ou tel effort de pêche. Des tentatives pour résoudre ce genre de problème ont été faites, à l'aide de modèles et de simulations, pour des peuplements de poissons marins. Il serait peu réaliste d'espérer appliquer les mêmes méthodes aux poissons d'eau douce africains car les modèles dont on dispose actuellement sont mal adaptés à la dynamique de leurs populations.

4 - MESURES PRATIQUES A ENVISAGER POUR UNE GESTION RATIONNELLE

Après le rappel nécessaire des principes de base de la dynamique des populations monospécifiques et des peuplements multispécifiques, il convient de s'interroger sur les moyens concrets d'assurer une gestion rationnelle des stocks c'est-à-dire en retirant le meilleur profit tout en assurant leur maintien à un niveau stable.

4.1 - Définition des objectifs. Les termes gestion rationnelle, meilleur profit, rendement optimal sont ambigus et recouvrent des notions qui peuvent être assez différentes les unes des autres. Dans chaque cas particulier, il est indispensable de bien préciser l'objectif ou les objectifs que l'on veut atteindre. Si c'est par exemple la conservation d'un peuplement dans son état naturel, la solution est claire : il faut maintenir le milieu à l'abri de toute perturbation due aux interventions humaines. Seule la mise en réserve intégrale ou la création d'un parc national peut convenir. Il est évident que toute exploitation d'une espèce, même sévèrement contrôlée, modifie l'équilibre naturel et peut, dans certains cas, mettre des espèces particulièrement rares ou fragiles en danger.

Dans un milieu qui peut supporter une exploitation raisonnable, les objectifs peuvent être les suivants : production du tonnage maximal de protéines pour assurer les besoins de la population locale sous-alimentée, occupation du nombre maximal de pêcheurs pour éviter le chômage et l'exode de la main-d'œuvre rurale vers les centres urbains surpeuplés, obtention du rendement financier maximal en fonction des prix de vente des différentes catégories de poissons, recherche du meilleur rapport entre l'investissement en engins de pêche et la vente des captures, satisfaction des pêcheurs sportifs, etc. Tous ces objectifs sont parfaitement légitimes, mais ne nécessitent pas les mêmes mesures ni les mêmes types de solution et n'aboutiront pas au même état final d'équilibre. Ils correspondent en fait à des options d'ordre politique sur le rôle de la pêche dans l'économie d'un pays et dans les plans de développement adoptés à court,

moyen ou long terme. Ces options ne sont d'ailleurs pas irrévocables. Il est toujours possible d'en changer et de modifier en conséquence les mesures qui avaient été prises si celles-ci se révèlent inadaptées au but recherché ou si, la conjoncture ayant évolué, le but lui-même a changé.

4.2 - Etablissement de statistiques. Qu'elle alimente une exploitation de type artisanal ou industriel ou une activité de loisir, la production de poisson ne constitue que l'une des formes possibles de l'utilisation des eaux douces. D'autres sont l'irrigation des terres cultivables, l'alimentation d'usines hydro-électriques pour l'éclairage et la fourniture d'énergie aux industries locales, la formation de réservoirs près des agglomérations pour les besoins ménagers et urbains (boisson, cuisine, lavage, arrosage), la création de plans d'eau pour les loisirs (sports nautiques, baignades, pêche sportive), le maintien en charge de voies navigables pour les transports, etc. Dans tout projet d'aménagement plusieurs de ces formes d'utilisation sont nécessairement impliquées. Or quelle que soit celle à laquelle la priorité est accordée, une influence sur la production de poisson est inévitable. Avant de prendre une décision, les autorités ont donc besoin de disposer de données chiffrées aussi exactes et détaillées que possible sur la production potentielle des surfaces en eau, sur l'importance économique de la pêche, son évolution prévue dans les années à venir, le nombre de personnes impliquées dans ce genre d'activité etc.

Même si aucun aménagement important n'est envisagé, il n'est pas possible d'assurer une gestion saine sans disposer de bonnes statistiques portant d'abord sur les quantités capturées, si possible par espèces ou par catégories, et aussi sur les efforts de pêche exercés, la composition spécifique des peuplements et la structure démographique des populations exploitées. Or, en Afrique, la pêche est presque partout une activité de subsistance qui échappe, pour une bonne part, à tout contrôle. Les statistiques de commercialisation, lorsqu'il en existe, ne donnent qu'une idée partielle de la production totale réelle, à moins qu'il ne s'agisse de pêche de type industriel comme dans certains grands lacs. Les données officielles telles que celles qui figurent dans les annuaires de la F.A.O. par exemple, n'ont guère de signification car aucun détail ne les accompagne sur la façon dont les chiffres publiés ont été obtenus ni sur ce qu'ils représentent en réalité.

Des enquêtes ont été poursuivies dans le bassin tchadien de 1969 à 1978, période durant laquelle le lac Tchad a vu son volume décroître de 60.10^9 m^3 en 1969 à 10.10^9 m^3 en 1974 avant de remonter à environ 20.10^9 m^3 . Ces enquêtes ont fourni des éléments chiffrés sans lesquels ni l'importance et l'évolution de la pêche durant cette période, ni l'impact de la sécheresse du Sahel sur la production du lac n'auraient pu être connus.

Pour le stock d'*Alestes baremoze* qui était très activement pêché dans le delta du Chari, une étude classique avait conduit à admettre un MSY de l'ordre de 10 000 tonnes. Or ce stock très fragile ne put supporter la baisse de niveau du lac ni surtout l'absence d'inondation des plaines où se faisaient la reproduction et la croissance des jeunes. Le rendement est tombé rapidement de 9 500 tonnes en 1970 à pratiquement 0 à partir de 1975. En revanche, durant la même période, la production totale, toutes espèces confondues, atteignait des chiffres record. Dans la région du lac Tchad, le rendement des pêcheries est monté progressivement de 30-40 000 tonnes en 1962 à 75-80 000 tonnes en 1970. Simultanément on notait un mouvement des pêcheurs fluviaux vers le nord, zone deltaïque et lac, et l'effort total de pêche était multiplié par 30 environ. Entre 1971 et 1974 l'augmentation des captures totales s'est accélérée et l'effort de pêche a été entièrement concentré sur le lac Tchad, pour des pêches d'épuisement dans les cuvettes en voie d'assèchement. Les prises ont culminé à 220 000 tonnes en 1974. Dès 1975 elles diminuaient et tendaient à se stabiliser aux environs de 100 000 tonnes pour une superficie du lac de 8 à 10 000 km^2 . Le rendement est donc de 100 à 120 kg ha^{-1} . Lorsque la superficie du lac aura retrouvé son extension passée, soit environ 20 000 km^2 , les captures totales annuelles devraient pouvoir être maintenues autour de 180 000 tonnes (Durand, 1979-80). Ces chiffres sont largement supérieurs à tous ceux qui avaient été avancés autrefois, alors que le lac était sous-exploité et qu'on ne possédait aucune donnée précise sur sa production réelle ou potentielle.

4.3 - Législation et réglementation. Dans la plupart des pays africains, la pêche était réglementée par des coutumes locales, souvent fort sages, mais qui sont en cours d'évolution rapide et dont on peut prévoir qu'elles tomberont bientôt en désuétude même dans les régions où elles

paraissent encore solidement implantées. Les gouvernements devront donc les remplacer par une législation et des réglementations de type moderne, adaptées aux techniques et aux impératifs économiques actuels.

Certaines interdictions très générales s'imposent, concernant des pratiques dangereuses pour ceux qui les emploient ou trop destructrices pour les poissons, telles que l'emploi des explosifs, de la pêche électrique et des ichtyotoxiques, au moins ceux qui ne sont pas d'usage traditionnel. On peut aussi interdire l'emploi de certains engins durant des périodes de l'année ou dans des circonstances précises, pour éviter des conflits d'intérêts ou assurer la tranquillité des géniteurs sur les frayères. Il est en outre recommandé d'interdire de barrer complètement le lit principal des fleuves avec des filets maillants ou des barrages mobiles dans les secteurs utilisés par la navigation et les transports.

Imposer une taille minimale aux captures apparaît peu réaliste. Il est plus efficace de fixer une taille minimale pour les mailles des filets, ce qui permet aux jeunes et aux petites espèces de passer au travers. Il est sans doute difficile de contrôler les mailles de tous les filets en usage, mais comme les pêcheurs utilisent de plus en plus des nappes préfabriquées, il suffit d'interdire la vente et l'importation de filets dont les mailles sont inférieures au minimum légal.

La fixation d'un tonnage maximal à ne pas dépasser chaque année, ou TAC, n'est pas à conseiller lorsqu'il s'agit de pêche en grande partie artisanale, pour laquelle les statistiques de captures ne sont obtenues qu'a posteriori et souvent avec un long retard. En revanche il peut se révéler intéressant de limiter l'effort total de pêche en ne délivrant par exemple qu'un nombre limité de licences individuelles ou par engins.

Dans tous les cas, il ne faut pas perdre de vue qu'une réglementation n'a d'effets que si elle est respectée par tous et en toutes circonstances, ce qui ne peut être obtenu sans un personnel de surveillance nombreux, actif et pouvant faire éventuellement usage de moyens de répression envers les contrevenants.

4.4 - Commissions internationales. Beaucoup de frontières entre états passent au milieu de fleuves ou de lacs très poissonneux. Or il est évident que pour exploiter un stock les pêcheurs sont obligés de passer des eaux territoriales d'un pays à celles d'un autre. Une concertation entre les états riverains paraît donc indispensable pour harmoniser leur politique en matière de pêche, appliquer les mêmes réglementations et coordonner leurs statistiques. Malheureusement les Commissions internationales de bassins qui ont été créées et qui ont eu à connaître des problèmes de pêche n'ont jusqu'à présent abouti à aucun résultat concret qui puisse faire juridiction et servir de modèle, malgré les encouragements et les efforts prodigués par la F.A.O, notamment.

5 - CONCLUSIONS

Les peuplements de poissons d'eau douce africains sont à peu près partout l'objet d'une exploitation qui va en s'intensifiant. Or ces peuplements sont composés de nombreuses espèces parmi lesquelles certaines sont plus fragiles et vulnérables que d'autres. Les équilibres deviennent d'autant plus instables que les efforts de pêche augmentent. Des mesures s'imposent donc pour obtenir une gestion rationnelle des stocks et obtenir le meilleur rendement en limitant les risques d'un effondrement toujours à craindre. La solution de ces problèmes n'est pas facile à trouver. Les Services scientifiques et techniques concernés se trouvent confrontés à une tâche et à des responsabilités très lourdes de conséquences pour le développement de l'Afrique dans les années à venir.

SUMMARY

The author reminds of the importance of freshwater fish for african countries economy and therefore the necessity of working on stock assessment and arriving to a rational fisheries management.

Stock assessment. Direct methods (2.1) are reviewed. Some of them have led to good results in particular cases and several evaluations of biomass in kg ha^{-1} are given as examples. In Lake Tanganyika echo-survey has been used with success. Indirect methods (2.2) have seldom been turned to. They seem badly suited with freshwater african fisheries. In any case one can observe large variations in the figures provided by different authors and methods (2.3). These are due to actual fluctuations of the biomass according to seasons, years, localities etc., and also to imperfections of the methods employed, none of them being fully reliable or giving wholly satisfaction.

Stock exploitation. A natural monospecific as well as multispecific unexploited population remains in a steady state of equilibrium. The first result of any exploitation is to upset this equilibrium. For a monospecific population (3.1) the consequences are the following : the initial biomass is reduced, the total mortality rate (natural + fishery mortality) increases and the mean age of the population decreases. Large fishes are eliminated and the small or middle-sized ones, more productive, take the place. There is again a state of equilibrium between the yield and the corresponding level of biomass. The rational exploitation consists to approximate the maximal sustainable yield (MSY) and this is obtained when biomass is reduced about by half. An effect of the first importance is an increased failty and a higher possibility of collapse. When a multispecific population is concerned (3.2), the optimal-fishing effort corresponding to the MSY is different for every species. So it is difficult to come to a compromise giving a profit earning yield and being not too dangerous for the most vulnerable fish.

Measures to be proposed for a rational exploitation. The first point is to determine exactly the purpose to achieve by the management (4.1). The second point is to get reliable statistics, i.e. figures for potential production, yield, number of fishermen, marketing data etc.(4.2). Legislation and regulation must be realistic and actually applied (4.3). Last of all, many waters are common to several water-side countries which have to harmonize their politics in matter of fisheries. The best way seems to set up lake or river basin international commissions (4.4).

Exploitation of african waters does increase year after year. The problem of management in african freshwater is a complex one and the work to be done by scientists and technical services in the future is considerable.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- COULTER G.W., 1977 - Approaches to estimating fish biomass and potential yield in Lake Tanganyika. *J. Fish Biol.*, 11 : 393-408.
- DAGET J., 1971 - Echantillonnage des peuplements de poissons d'eau douce. In *L'Echantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques* (M. Lamotte & J. Bourlière ed.) : 85-108. Masson, Paris.
- DAGET J. & ILLIS A., 1965 - Poissons de Côte d'Ivoire (eaux douces et saumâtres). *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, Dakar, 74 : 1-385.
- DAGET J., PLANQUETTE N. & PLANQUETTE P., 1973 - Premières données sur la dynamique des peuplements de Poissons du Bandama (Côte d'Ivoire). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, (3) 151 : 129-142.
- DANSOKO D., BREMAN H. & DAGET J., 1976 - Influence de la sécheresse sur les populations d'*Hydrocynus* dans le Delta Central du Niger. *Cah. O.R.S.T.O.M., (Hydrobiol.)* 10 (2) : 71-76.
- DURAND J.R., 1979-80 - Evolution des captures totales (1962-1977) et devenir des pêcheries de la région du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., (Hydrobiol.)* 13 (1-2) : 93-111.
- GWAHABA J.J., 1975 - The distribution, population density and biomass of fish in an equatorial lake, Lake George, Uganda. *Proc. r. Soc., London*, B 190 : 393-414.
- HALAIN C.F., 1950 - Réalisations de la Mission piscicole au Congo belge. In C. R. Conférence piscicole anglo-belge. Elisabethville (Congo belge), 13-18 juin 1949 : 337-342.
- HENDERSON H.F. & WELCOMME R.L., 1974 - The relationship of yield to morpho-eda-phic index and numbers of fishermen in African inland fisheries. F.A.O. Document CIFA/OP 1, Rome.
- HERMAN C., 1978 - La pêche dans le lac Tanganyika : situation actuelle et perspectives de développement. Symposium on river and floodplain fisheries in Africa. F.A.O., CIFA techn. pap. n° 5 : 17-41.
- HOLDEN M.J., 1963 - The populations of fish in dry season pools of the R. Sokoto. *Fishery Publs Colon. Off.*, 19 : 1-58.
- JOHANNESSON K.A., 1975 - Preliminary quantitative estimates of pelagic fish stocks in Lake Tanganyika by use of Echo Integration methods. F.A.O., EIFAC techn. pap. n° 23, suppl. 1, vol. 1 : 292-306.
- LAGLER X.F., KAPETSKY J.M. & STEWART D.J., 1971 - The fisheries of the Kafue flats, Zambia, in relation to the Kafue George dam. Univ. Michigan techn. Rept. F.A.O., Rome, n° FI : SF/ZAM 11, techn. rept 1 : 1-161.
- LOUBENS G., 1969 - Etude de certains peuplements ichtyologiques par des pêches au poison. 1ère note. *Cah. O.R.S.T.O.M., (Hydrobiol.)* 3 (2) : 45-73.
- ROEST F.C., 1978 - *Stolothrissa tanganyicae* : population dynamics, biomass evolution and life history in the Burundi waters of lake Tanganyika. Symposium on river and floodplain fisheries in Africa. F.A.O., CIFA techn. pap. n° 5 : 42-62.
- VARESCHI E., 1979 - The ecology of lake Nakuru (Kenya). II. Biomass and spatial distribution of fish. *Oecologia*, 37 : 321-335.
- WELCOMME R.L., 1979 - *Fisheries ecology of flood-plain rivers*. Longman, 317 pp.

Chapitre 19

LES INTRODUCTIONS D'ESPECES ETRANGERES DANS LES EAUX CONTINENTALES AFRICAINES. INTERET ET LIMITES.

INTRODUCTION OF FOREIGN FISHES IN AFRICAN INLAND WATERS. SUITABILITY AND PROBLEMS

J. Moreau
J. Arrignon
R.A. Jubb

Depuis le début du siècle, l'Histoire du développement de la pêche continentale en Afrique est jalonnée par une série d'essais d'introduction et d'acclimatation d'espèces nouvelles dans les eaux naturelles. Ainsi ont été importées sur le continent africain des espèces européennes, américaines ou asiatiques. De nombreuses espèces africaines ont aussi été transférées à l'intérieur même du continent. Très fréquentes pendant l'ère coloniale, ces introductions de poissons ont également eu lieu après l'indépendance à un rythme un peu moins élevé; elles ont concerné tout le continent à l'exception des zones sahélienne et guinéenne de l'Afrique occidentale.

On se propose d'analyser ici les buts, les modalités et les conséquences sur l'environnement et la pêche de ces empoisonnements des milieux naturels africains.

1 - BUTS DES TRANSFERTS DE POISSONS

Les introductions d'espèces ont répondu à plusieurs types de motivations

1.1 - Le développement de la pisciculture en étangs. Cette technique supposait en effet que l'on dispose d'espèces à croissance rapide dont la reproduction puisse être facilement contrôlée. Ce fut le but de nombreux transferts de *Tilapia* ou *Oreochromis* plus tard d'*Heterotis niloticus* ainsi que de l'introduction de la carpe *Cyprinus carpio* (Kiener, 1964; Maar, 1960; Bard, 1971).

Les difficultés rencontrées dans la pisciculture des *Tilapia* et *Oreochromis*, liées à la prolifération de ces poissons et au nanisme qui en résulte ont amené de nouveaux transferts de certaines espèces de ces deux genres pour l'obtention d'hybrides monosexes à croissance rapide (Lemasson & Bard, 1968; Kanyike, 1974). On a aussi étudié la possibilité de contrôler la production des piscicultures avec des espèces prédatrices : on a ainsi envisagé de diminuer les risques de nanisme dans les piscicultures de *Tilapia* et *Oreochromis* en les élevant en association avec *Micropterus salmoides*, *Lates niloticus* ou *Clarias lazera* (Bard, 1969; Micha & Frank, 1975).

Les introductions d'espèces uniquement cantonnées en pisciculture ne seront pas évoquées ici sauf lorsque ces espèces ont été ensuite, accidentellement, acclimatées dans les milieux naturels.

1.2 - Le développement de la pêche sportive et d'une pisciculture de luxe. Dans toutes les régions d'altitude s'y prêtant, on a tenté d'implanter des populations naturelles de Salmonidés européens ou américains ainsi que d'espèces d'eaux fraîches : *Micropterus salmoides*, *Esox lucius* ou *Sander lucioperca*. En régions intertropicales, les Salmonidés ne se sont réellement acclimatés qu'à plus de 1 500 m d'altitude. Leur adaptation a surtout réussi dans le Maghreb et en Afrique australe où ils font l'objet de piscicultures de repeuplement et plus rarement de consommation. Certaines espèces ont aussi été introduites pour servir de nourriture à ces carnassiers recherchés par les pêcheurs sportifs. Ainsi ont été introduits en Afrique du Sud et au Zimbabwe *Lepomis macrochirus*, *Gambusia officinalis* et *Neobola brevianalis*.

1.3 - L'espoir d'enrayer l'extension du paludisme ou de la bilharziose liée à l'installation d'eaux dormantes (étangs de piscicultures, grands lacs artificiels). On a très tôt pensé à employer des poissons préférentiellement malacophages comme *Astatorhéochromis alluaudi* pour éliminer des étangs les mollusques intervenant comme hôte dans le cycle de la bilharziose mais les essais n'ont pas été concluants (George, 1975).

De même, certaines espèces ont été introduites pour contrôler le développement de la végétation aquatique dans les étangs, les petites retenues artificielles et les canaux d'irrigation ; il faut citer *Tilapia rendalli* et *T. zillii* ainsi que *Hypophthalmichthys molitrix* et *Ctenopharogodon idella*. On espérait ainsi limiter la recrudescence du paludisme et l'on a même cherché des poissons susceptibles de se nourrir de larves de moustiques, comme *Gambusia* (Motabar, 1973 ; Ruwet, 1963 ; George, 1975).

1.4 - Le désir d'enrichir la faune de collections d'eaux naturelles jugées insuffisamment productives en occupant notamment des niches écologiques vides. Des niches écologiques vides ont été mises en évidence au cours des études des eaux continentales africaines. L'exemple extrême est celui du lac Nakuru, totalement dépourvu de poissons avant l'introduction de *Oreochromis alcalicus grahami*, en 1953 (Vareschi, 1975). Les zones pélagiques de certains lacs naturels ou artificiels étaient inhabitées avant l'introduction de Clupéidés comme au lac Kivu ou au lac Kariba (Bell-Cross & Bell-Cross, 1971 ; Balon, 1974). Certains milieux étaient dépourvus de prédateurs (lac Kioga avant l'introduction de *Lates niloticus*) ou d'espèces microphages comme les lacs d'altitude de Madagascar (Moreau, 1979). Les genres *Tilapia* et *Oreochromis* étaient absents de plusieurs milieux avant leur introduction ; il faut citer les lacs Bunyoni, Lushiwashi, Nainasha et Nakuru, déjà évoqué (Lowe, 1975).

Les motifs auxquels ont obéi les introductions d'espèces nouvelles ont donc été nombreux mais il y avait aussi (et quelquefois surtout) le désir d'une expérimentation. En effet, on a très souvent introduit des espèces sans connaître de façon approfondie leur biologie, l'opportunité de leur importation et leur influence possible sur le milieu ainsi enrichi. Ce fut vrai des espèces endémiques comme de celles venues d'Europe dont on ignorait, à priori, tout des possibilités d'adaptation aux eaux africaines. C'est d'ailleurs pourquoi certaines introductions n'ont pas réussi (cas de la Tanche *Tinca tinca* et du Gardon *Rutilus rutilus* à Madagascar). Dans beaucoup de cas, les transferts de poissons ont donc eu lieu de façon empirique, ce qui peut expliquer des initiatives rétrospectivement discutables.

2 - MODALITES PRATIQUES DE CES INTRODUCTIONS

De nombreux articles, joints aux réponses à une enquête auprès des participants aux travaux de la S.I.L. sur les eaux africaines, permettent d'établir une liste aussi exhaustive que possible des transferts de poissons à l'intérieur du continent africain et des introductions de poissons en provenance d'Europe ou d'ailleurs.

La liste de ces « mouvements de poissons » figure en annexe. *Tilapia* et *Oreochromis* font l'objet d'un document distinct. Il semble que l'on connaisse environ 300 cas de transferts de poissons d'un pays à un autre ou encore d'un bassin à l'autre, les transports à l'intérieur d'un pays ou d'un bassin n'étant pas pris en considération, sauf importance exceptionnelle.

Trois périodes semblent devoir être distinguées. La première couvre le XIXe siècle et la pre-

mière moitié du XX^e siècle jusque vers 1950 (Fig. 1). C'est celle des importations de poissons européens ou autres car on ne sait rien, ou presque, des possibilités piscicoles des poissons africains. On désirait surtout développer des piscicultures d'eau tempérée et des pêches sportives. Des poissons européens, tel *Cyprinus carpio*, ont été introduits dans certains pays africains après 1950 mais ce sont des exceptions.

La seconde période couvre les années 1950 à 1960 pendant lesquelles l'immense majorité des transferts concernent les *Tilapia* et les *Oreochromis* étudiés à partir de 1945 en pisciculture (Fig. 2). Quelques transferts de ces poissons ont lieu après 1961, notamment en Tunisie et en Algérie mais ils sont minoritaires.

La troisième période qui débute avec l'accession à l'indépendance de l'Afrique vers 1960 dure jusqu'à nos jours (Fig. 3). Elle est marquée par l'intérêt croissant porté aux poissons africains autres que *Tilapia* ou *Oreochromis* et à certains poissons exotiques comme les carpes chinoises et indiennes. Parmi les poissons africains, il faut citer, sans ordre, *Lates niloticus*, *Heterotis niloticus*, *Clarias lazera*, les clupeidés pélagiques du lac Tanganyika.

Les premières importations de poissons d'Europe ont eu lieu par bateau et furent, de ce fait, extrêmement délicates vue la longueur du trajet. C'est ainsi que *Carassius auratus* fut introduit à Madagascar; 7 survivants sur plusieurs centaines d'individus embarqués en France sont parvenus à destination, dans des étangs proches de Tananarive (Kiener, 1964). Ce mode d'acheminement des poissons a été en usage jusqu'à la seconde guerre mondiale.

A la fin de cette dernière ont débuté les transports sur de longues distances de poissons endémiques à l'intérieur du continent (essentiellement des *Tilapia* ou *Oreochromis*) par voie aérienne. Le trajet durait, naturellement, beaucoup moins longtemps qu'auparavant mais on ne maîtrisait pas les méthodes actuelles de conditionnement des poissons pour de longs voyages : anesthésie, choix de petits poissons, protection ichtyosanitaire, séjour dans des sacs en plastique dans de l'eau sous atmosphère suroxygénée... (ATZ, 1959).

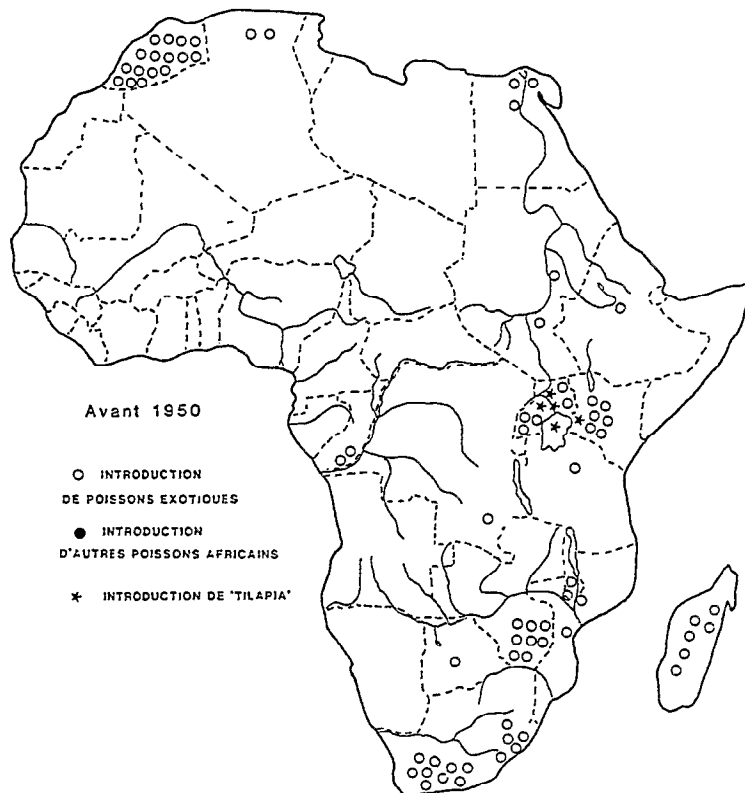


Fig. 1 : Les introductions d'espèces en Afrique. Période antérieure à 1950.

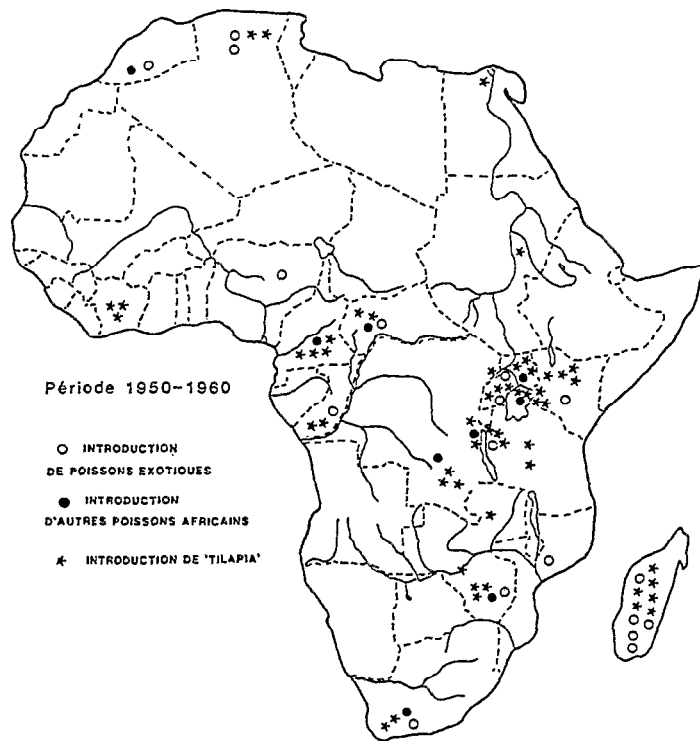


Fig. 2 : Les introductions d'espèces en Afrique. Période 1950-1960.

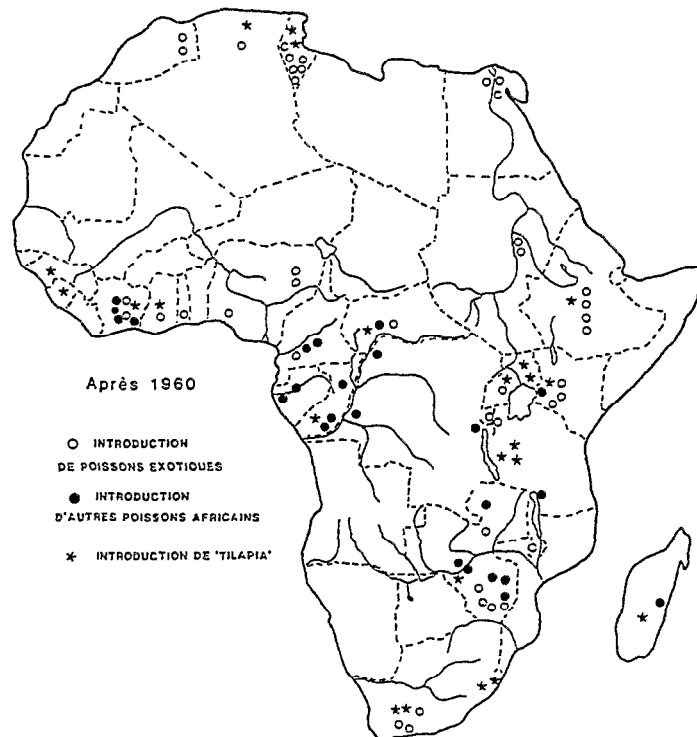


Fig. 3 : Les introductions d'espèces en Afrique. Période postérieure à 1960.

Les transferts de poissons sur de longues distances sont demeurés une entreprise hasardeuse qui n'est devenue réellement routinière que vers 1960, quand sont apparus les longs courriers à réaction et les techniques actuelles de conditionnement des poissons pour un long transport.

Les lots de poissons transférés ont généralement été amenés dans une station de pisciculture pour observation et expérimentation avant leur éventuel déversement dans les eaux naturelles. Cependant celui-ci a pu être accidentel au hasard d'une forte crue par exemple. C'est ainsi qu'*Heterotis niloticus* a envahi le fleuve Congo et les eaux saumâtres de la côte est de Madagascar (Depierre & Vivien, 1977; Rakotomanampison, 1966).

En résumé, les introductions de poissons dans les eaux africaines sont caractérisées par l'intérêt grandissant manifesté pour les espèces africaines ces dernières années, au détriment des espèces européennes. De plus, ces transferts ont été facilités par l'amélioration des techniques de conditionnement des poissons et la réduction de la durée des transports.

L'annexe I est une liste aussi complète que possible des introductions avec pour chacune d'elle l'espèce, le pays d'origine et celui de destination, l'année du transfert, le lieu de déversement (pisciculture, eau libre) et des remarques. *Tilapia* et *Oreochromis* font l'objet d'un document distinct avec les mêmes rubriques (annexes II). Les données ainsi consignées sont, notamment, celles de Jubb (1967), George (1975), Welcomme (1981, 1984).

3 - L'ACCLIMATATION DES ESPÈCES INTRODUITES

Une espèce peut être considérée comme acclimatée après son transfert dans un nouveau milieu naturel dans la mesure où elle s'y est reproduite et a été retrouvée, même en faible proportion, dans les captures des pêcheurs. Ceci est indépendant des conséquences, analysées plus loin, de l'introduction sur le milieu ou la pratique de la pêche. Dans l'immense majorité des cas l'acclimatation n'est survenue que dans la mesure où l'espèce introduite est venue peupler une « niche écologique vide » (Jackson, 1960).

Cette formulation générale recouvre plusieurs cas possibles :

— espèce introduite dans un milieu peu peuplé dans l'absolu et inexploité. Ce fut le cas de Salmonidés dans les eaux froides d'altitude, de la Carpe *C. carpio* dans les lacs d'altitude de Madagascar (avant l'introduction des *Tilapia*) et naturellement de *Oreochromis alcalicus grahami* au lac Nakuru, sans poisson auparavant.

— espèce introduite dans un milieu dont un biotope était inoccupé. L'exemple le plus typique est celui des Clupéidés endémiques du lac Tanganyika répandus au lac Kivu et au Lac Kariba (Bell-Cross & Bell-Cross, 1971; Balon, 1974).

— espèces introduites dans un milieu où elles consomment une nourriture inutilisée jusqu'alors. C'est ainsi que *T. rendalli* et *T. zillii*, phytophages stricts, ont colonisé respectivement les eaux continentales malgaches, le lac Victoria et le lac Naivasha. *Lates niloticus* a pu être introduit avec succès au lac Kioga et *M. salmoides* dans plusieurs plans d'eaux dont ceux de Madagascar. Les lacs malgaches étaient vides de tout poisson planctonophage quand on y a introduit *Oreochromis macrochir* : il en était de même des lacs de la Rift Valley avant les déversements de *O. niloticus* (Greenwood, 1955; Damas, 1953).

— espèces introduites dans des zones riches en sites favorables à la reproduction. Le meilleur exemple est celui d'*Heterotis niloticus* qui a colonisé, même introduit de façon accidentelle, plusieurs milieux très divers mais présentant des zones de végétation périodiquement immergées où cette espèce nidifie. Il en a été ainsi dans les Pangalanes Est à Madagascar (Rakotomanampison, 1966), dans certains fleuves d'Afrique centrale (Depierre & Vivien, 1977) et quelques lacs artificiels ivoiriens (Lazard, 1980).

A contrario, on peut montrer qu'un certain nombre d'introductions ont été inutiles ou manquées faute de conditions favorables. Indépendamment des espèces qui ne pouvaient se satisfaire de leurs nouvelles conditions écologiques, plusieurs introductions ont conduit à un très faible développement de la nouvelle population. Le plus souvent, elle se trouvait dans une niche écologique déjà occupée ou encore, dans un milieu déjà très peuplé ou trop pêché, sa résilience était trop faible.

Ainsi *O. macrochir* a été importé au lac Kariba qui abritait déjà *O. mortimeri* très abondant

et proche, par la biologie, de *O. macrochir* qui ne s'est pas développé (Harding, 1964; Balon, 1974).

Il en a été de même de *T. zillii* introduit dans les eaux malgaches après *T. rendalli* qui en est également très voisin (Kiener, 1964).

Dans d'autres cas, la nouvelle espèce n'a pas résisté à une trop forte prédation comme *Gambusia* dans les eaux soudanaises et *C. carpio* dans certaines eaux égyptiennes. Il faut aussi mentionner les populations qui, une fois développées, se sont trouvées soumises à un effort de pêche trop intense conduisant à leur raréfaction : *C. carpio* dans certaines pièces d'eau ougandaises (George, 1975).

A notre connaissance toutefois, une espèce parvient souvent à se développer dans un milieu où sa niche écologique est déjà occupée et où la pêche ou la prédation sont importantes ; il s'agit de *Oreochromis niloticus* introduit dans des eaux où ce genre existe déjà. Au bout de quelques années, *O. niloticus* apparaît effectivement dans les captures des pêcheurs ou dans les échantillonnages ; ultérieurement, il tend à devenir plus important et finalement à dominer les peuplements de *Tilapia* et *Oreochromis*. Un tel processus a été observé et s'observe à des étapes diverses au lac Victoria, au lac Bunyoni (Lowe, 1958), dans les marais du Cameroun, aux lacs Ayamé et Kossou en Côte d'Ivoire, dans les eaux malgaches où *O. niloticus* est présent (C.T.F.T., 1977; Moreau, 1979), dans plusieurs lacs ruandais (Mahy, non publié) et surtout au lac Kioga (Twongo, 1979).

Ceci peut s'expliquer notamment par la biologie de l'espèce : croissance rapide, fécondité élevée, incubation buccale, agressivité plus forte que celle des autres *Oreochromis* lors de la reproduction, prédation occasionnelle sur leurs alevins, vie dans les zones littorales souvent peu exploitées et méfiance très nette à l'égard de certains modes de pêche, la senne de plage notamment.

4 - INFLUENCE DES ESPÈCES INTRODUITES SUR LE MILIEU

Il faut maintenant analyser les conséquences de ces divers transferts de poissons sur le milieu naturel et la pêche.

Les effets de l'introduction d'une espèce nouvelle dans une eau naturelle peuvent être de plusieurs types :

- sur le milieu lui-même
- sur les autres espèces de poissons
- sur le tonnage pêché et la pratique de la pêche par les riverains.

Cependant on ne peut parler de l'influence de l'introduction d'une espèce nouvelle que s'il s'agit de la seule intervention humaine sur le milieu donné. Toutefois, il n'en a pas toujours été ainsi et il faut alors analyser les conséquences des introductions de poissons avec la plus grande prudence.

4.1 - Modifications des conditions de milieu. Une espèce introduite dans un nouveau milieu peut, dans certains cas, en raison même de sa biologie et de son comportement, en modifier quelques caractéristiques d'une façon perceptible par les moyens d'investigation habituels.

Il est admis que la carpe *C. carpio*, devenant très abondante, peut, par ses habitudes fouisseuses, augmenter la turbidité des eaux surtout s'il s'agit d'eaux peu profondes. De telles observations ont eu lieu dans des lacs artificiels comme le lac Tsiazompaniry à Madagascar et le lac Mc Ilwaine au Zimbabwe (Vincke, comm.pers.; Welcomme, 1981).

L'introduction de poissons herbivores et surtout *Tilapia rendalli* ou *Tilapia zillii* a amené une régression sensible des herbiers dans plusieurs milieux, notamment le lac Victoria, le lac Naivasha, quelques barrages du Zaïre et du Zimbabwe, certains plans d'eau de Madagascar (Lac Alaotra et lac Kinkony notamment) et de l'île Maurice (Welcomme, 1967; Mann et Ssentongo, 1969; Junor, 1969; Therezien, 1963). De telles observations ont aussi été réalisées à propos des carpes chinoises *C. idella* (George, 1979).

Au sujet de celles-ci, il faut mentionner les controverses concernant leur action sur le phytoplancton ; d'après certains auteurs (Boyd, 1968; Burton, 1971; Carter *et al.*, 1977; in George,

1979), l'élimination des macrophytes consécutive à l'introduction de *C. idella* amène une prolifération du phytoplancton. L'absence des macrophytes permettrait une remise en circulation plus rapide des éléments minéraux qui, une fois dissous, se trouvent disponibles pour le phytoplancton. Hestand & Carter (1978 in George, 1979) écartent cette hypothèse et admettent, au contraire, que ces éléments minéraux, déposés sur le fond, y sont précipités sous formes de complexes organiques insolubles, devenant ainsi inutilisables; le phytoplancton diminue donc, dans certains cas, après l'introduction de *C. idella*.

Dans les ruisseaux d'eau froide d'altitude où les salmonidés européens ou américains ont été introduits la quantité de benthos et d'invertébrés aquatiques recherchés par ces poissons a diminué sensiblement (Kiener, 1964; FAO, 1968).

De façon plus spectaculaire, le développement de la population de *O. alcalicus grahamsi* introduite au lac Nakuru a amené la colonisation de celui-ci par une cinquantaine d'espèces d'oiseaux ichtyophages inconnus jusqu'alors sur le lac. Parmi eux figurent 10 à 30 000 *Pelicanus onocrotalus* (Vareschi, 1979).

4.2 - Influence sur les autres espèces. Indépendamment de toute autre intervention humaine, le développement d'une nouvelle espèce de poisson a obligatoirement une influence sur le peuplement piscicole primitif, aussi minime soit-elle.

Cette nouvelle espèce peut agir :

- par simple prédation
- en modifiant le milieu comme évoqué plus haut, le rendant ainsi défavorable ou non à certaines espèces préexistantes
- en exerçant une concurrence alimentaire, spatiale...
- en modifiant le comportement de certaines espèces
- en s'hybridant avec une espèce proche : cas unique : *Tilapia*, *Sarotherodon* et *Oreochromis*.

La façon dont les espèces préexistantes réagiront devant l'espèce introduite dépendra de leur capacité d'adaptation, fonction de leur biologie. Un problème supplémentaire a surgi au courant des 30 dernières années en raison du développement de la pêche et parfois des activités humaines sur les bassins versants des lacs ou des cours d'eau étudiés. La situation actuelle des eaux africaines est, en effet, la résultante de ces modifications et des introductions elles-mêmes. Encore faut-il préciser que ces dernières ont pu modifier les habitudes des pêcheurs (voir plus loin) et, de là, avoir une influence indirecte sur le peuplement d'accueil.

4.2.1 - Prédation sur le peuplement existant. Par une trop forte prédation sur une population autochtone fragile et à faible résilience un prédateur nouvellement introduit a pu amener une disparition quasi totale de la faune autochtone. C'est ce qu'ont fait les Salmonidés au Zimbabwe et en République Sud-Africaine; *M. salmoides* au lac Naivasha (FAO, 1970 et 1973) et *Lates niloticus* au lac Victoria (Barel *et al.*, 1985). Dans les autres cas, le nouveau prédateur n'a pas amené une diminution aussi importante de l'effectif de sa proie.

4.2.2 - Modification des conditions écologiques. *Cyprinus carpio* a la réputation de modifier le milieu en fouillant le fond; elle trouble l'eau et porte ainsi préjudice à des espèces exigeant une eau claire notamment pour leur reproduction. Ainsi l'introduction de *C. carpio* a contribué au recul de Cichlidés endémiques des lacs malgaches d'altitude. Ce comportement détruit également les zones de fraie de certaines espèces quand ce ne sont pas les pontes elles-mêmes. C'est de cette façon que, dans certains cas, *C. carpio* a concurrencé *Tilapia* et *Oreochromis* (Munro, 1967).

4.2.3 - Concurrence pour l'alimentation et (ou) le choix des frayères. Les exemples sont, en fait, nombreux où une espèce introduite entrant en compétition avec un peuplement autochtone a amené un certain recul de ce dernier. Toutefois, il est très difficile d'apprécier l'importance de la concurrence alimentaire et de celle qui sévit au moment de la reproduction lorsqu'une espèce introduite conduit au recul des espèces autochtones.

Ainsi *C. carpio* se nourrit de larves comme *Clarias gariepinus* qu'elle a concurrencé dans certains lacs du Zimbabwe (Welcomme, 1981). En revanche c'est en raison d'une concurrence

spatiale, plus particulièrement pour le choix des frayères, que *Tilapia* et *Oreochromis* ont amené le recul des espèces autochtones au lac Naivasha et, à un degré moindre, au lac Victoria (Welcomme, 1964 et 1967) et dans les lacs malgaches d'altitude (Moreau, 1979).

La concurrence peut également agir à l'encontre de l'espèce introduite; il en a été ainsi de *O. macrochir* introduit au lac Kariba dans les zones déjà occupées par *O. mortimeri* (Balon, 1974).

Les différents exemples cités montrent que le recul des espèces autochtones devant les espèces introduites s'est produit chaque fois que la concurrence directe pour le choix de la nourriture ou de l'habitat et plus spécialement des frayères a été en faveur de l'espèce introduite. Le peuplement autochtone était peu diversifié, le plus souvent peu abondant et caractérisé par une faible résilience. Ceci est particulièrement net à Madagascar où les introductions successives de *Carassius auratus*, *Cyprinus carpio* et *T. rendalli* dans les lacs des hauts plateaux ont contribué à l'extinction quasi totale des rares espèces autochtones. Les mêmes introductions dans les eaux côtières occidentales de l'île, peuplées de nombreuses espèces, ont réussi sans pour autant conduire à l'anéantissement de la faune locale (Therezien *et al.*, 1967). *O. niloticus* et *H. niloticus* introduits dans les lacs d'Ayamé et de Kossou en Côte d'Ivoire sont aussi devenus prépondérants dans les captures des pêcheurs qui comportent néanmoins les espèces locales en quantités notables (CTFT, 1977; Kouassi, 1979).

Il faut citer enfin des cas où l'introduction d'une nouvelle espèce est sans conséquence pour le peuplement préexistant, même si le nouveau venu se développe abondamment, parce que sa niche écologique est en tout point différente de celle des autres espèces. Le meilleur exemple semble être celui des Clupéidés du lac Tanganyika introduits dans les zones pélagiques du lac Kivu. En l'état actuel des connaissances, la faune originelle du lac, par essence périphérique, n'a pas subi d'influence perceptible de cette introduction. (Mahy, 1979).

4.2.4 - Modification de la biologie et du comportement de certaines espèces autochtones. Les populations autochtones tentent parfois de réagir devant une introduction en modifiant leur biologie, leur comportement ou leur répartition géographique. C'est ainsi qu'au Lac Kioga, les introductions successives de *Tilapia* et *Oreochromis*, poissons essentiellement littoraux, ont amené les espèces originelles à coloniser en partie les eaux du large (Twongo, 1979).

Un exemple encore plus intéressant est celui du Lac Kariba; ce dernier a été empoisonné avec *Limnothrissa miodon*, clupéidé pélagique du lac Tanganyika, en 1968; au bout de plusieurs années cette espèce a constitué une population très importante maintenant pêchée de façon semi-industrielle. Ces clupéidés sont, depuis peu, soumis à la prédation de *Hydrocynus vittatus*, espèce habituellement littorale et devenue, en la circonstance, espèce de pleine eau, comme sa nouvelle proie (Marshall, 1979). En conséquence, *H. vittatus* a relâché légèrement sa pression de prédation sur les espèces littorales, natives ou importées, dont l'effectif semble augmenter depuis peu.

4.2.5 - Les hybridations naturelles spontanées. Les hybridations spontanées ont été observées dans les genres *Tilapia* et *Oreochromis*. Originellement les différentes espèces de ces deux genres avaient des répartitions géographiques bien distinctes les unes des autres (Annexe II) et les différentes espèces se sont ainsi individualisées (Fryer & Iles, 1972).

L'homme a introduit, volontairement ou non, des espèces nouvelles dans différents milieux où elles étaient par conséquent susceptibles de cohabiter avec des espèces locales biologiquement très proches. Indépendamment du risque de concurrence évoqué plus haut se présentait celui d'hybridation. Ces dernières se sont effectivement produites dans quelques cas :

- au lac Naivasha : *O. spirulus nigra* et *O. leucostictus* (Elder *et al.*, 1971)
- au lac Kitangiri : *O. amphilemas* et *O. esculentus* (Fryer & Iles, 1972)
- au lac Bunyoni : *O. spirulus nigra* et *O. niloticus* (Lowe, 1958)
- au lac Victoria : *O. variabilis* et *O. niloticus* d'une part, *Tilapia zillii* et *Tilapia rendalli* d'autre part (Welcomme, 1967)
- au lac Itasy (Madagascar), *O. macrochir* et *O. niloticus* (Moreau, 1979).

Le plus souvent, ces hybridations sont restées d'importance marginale mais, dans trois cas connus, elles ont donné naissance à une population hybride très importante. On a observé

ensuite la disparition de l'un des parents puis celle de l'hybride ; l'autre espèce parente a subsisté avec des caractéristiques biologiques, notamment de croissance, modifiées. Il en a été ainsi de *O. niloticus* au lac Bunyoni et au lac Itasy, par exemple, où il est maintenant dominant (Lowe, 1975 ; Moreau, 1979).

Les hybrides de première génération ont des caractéristiques morphologiques et biologiques (notamment croissance) intermédiaires entre celles des deux parents et la proportion des sexes est déséquilibrée (à dominance mâle dans les cas cités). L'évolution ultérieure de la population hybride semble aller dans le sens d'une dégénérescence, particulièrement nette au lac Itasy à Madagascar. Dans le cas précis de *Tilapia* et *Oreochromis*, les introductions répétées de différentes espèces peuvent donc avoir des conséquences génétiques très importantes ; il est possible que de nouvelles hybridations se produisent dans l'avenir dans des milieux peuplés par l'homme de plusieurs espèces d'*Oreochromis* et *Tilapia*.

4.3 - Augmentation du tonnage pêché et évolution de la pratique de la pêche. Dans de nombreux milieux, l'acclimatation d'une nouvelle espèce a amené, au moins de façon passagère, une augmentation sensible de la production exploitée.

L'introduction donne souvent lieu au développement explosif de l'espèce en quelques mois ou, au plus, quelques années, surtout lorsqu'elle vient occuper une niche écologique vide. Cela se répercute dans la production exploitée qui présente une forte augmentation ; passée cette époque de forte production, l'effectif et la biomasse de l'espèce introduite diminuent pour se stabiliser à un niveau inférieur. Le même phénomène peut se produire pour plusieurs introductions successives dans un même milieu. Le cas du lac Alaotra et du lac Itasy (Madagascar) est particulièrement net (Kiener, 1964 ; Moreau, 1979) comme montré sur les figures 4 et 5.

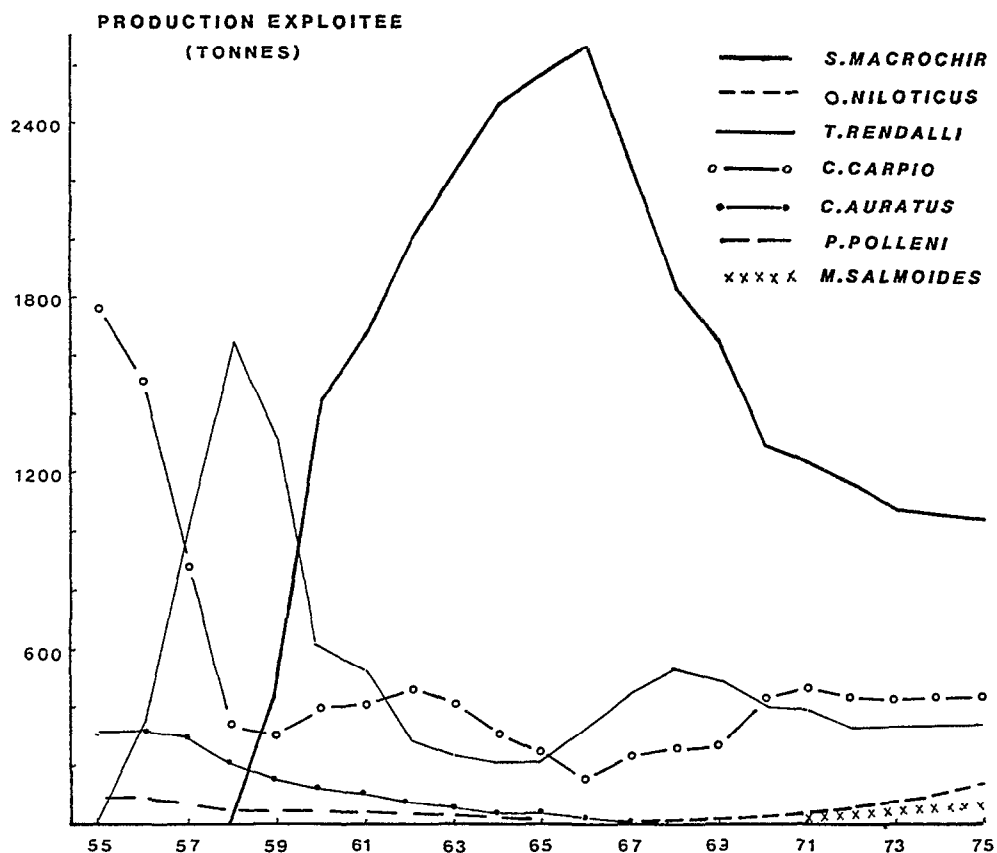


Fig. 4 : Evolution du tonnage pêché entre 1955 et 1975 au lac Alaotra (Madagascar).

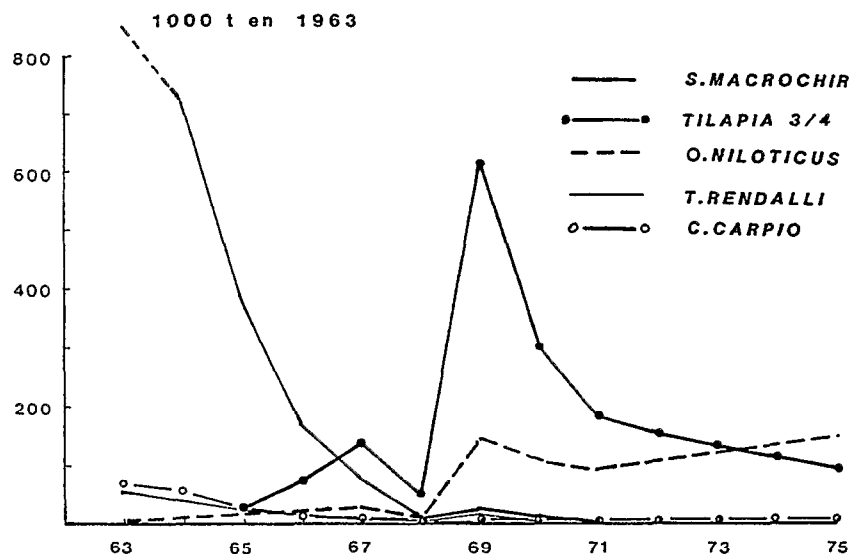


Fig. 5 : Evolution de la production exploitée au lac Itasy : proportions des différentes espèces dans les captures de 1963 à 1975.

En fait, il est très difficile de parler d'augmentation de la production exploitée suite à une introduction sans évoquer aussi les modifications des habitudes des pêcheurs.

Il a été dit que ces trente dernières années ont été marquées par une forte croissance de l'effort de pêche qui a concerné tous les plans d'eau où l'on a introduit de nouvelles espèces.

Le développement de la pêche est dû aux actions de vulgarisation menées un peu partout par l'administration coloniale. Les autorités belges et anglaises ont notamment ouvert des centres de formation des pêcheurs près des grands lacs. Des actions analogues de vulgarisation ont vu le jour ultérieurement en Afrique francophone et à Madagascar (C.T.F.T., 1977).

La pêche était originellement une activité de subsistance et s'exerçait avec des moyens rudimentaires (harpons, nasses, lignes, etc.) variables selon les endroits et ne permettant que la capture de petites quantités suffisantes pour une population clairsemée; certains lacs comme le lac George ou le lac Turkana, certains lacs d'altitude éthiopiens, trop isolés, étaient indemnes de toute pêche. A partir du début du siècle, l'organisation progressive d'une économie de marché et la croissance démographique ont été des facteurs d'augmentation de la collecte de poissons qui ont pu motiver les introductions. Celles-ci ont coïncidé, après la seconde guerre mondiale, avec l'apparition, sur les marchés, de fils nylon multifilaments permettant la confection de filets de grandes dimensions. C'est également de cette époque que date la vulgarisation d'engins comme l'épervier, la senne de plage, et dans certains cas, le chalut. Plus tard, vers 1955-1960, sont apparus les fils en nylon « monofilament » permettant la confection de filets maillants extrêmement pêchants. L'accroissement de la demande et l'évolution technologique ont modifié les habitudes des pêcheurs, les faisant passer d'une activité d'autoconsommation à une pêche artisanale ou semi-industrielle (dans certains grands lacs africains). Cette évolution a été plus ou moins rapide selon les régions.

C'est durant cette époque qu'a été pratiquée la majorité des introductions ayant entraîné de grandes augmentations de la production exploitée notamment en Afrique centrale et méridionale ainsi qu'à Madagascar. C'est pourquoi il est rare de pouvoir relier les modifications des habitudes des pêcheurs aux seules introductions. Cependant certaines espèces, par leur biologie et les biotopes qu'elles fréquentent seront plus facilement capturées à l'aide de certains modes de pêche dont le développement a manifestement coïncidé avec leur introduction. Ainsi, les pêches au chalut, à la senne tournante, au besoin la nuit à lampe électrique, se sont généralisées au lac Kariba et au lac Kivu à la suite de l'introduction des Clupéidés pélagiques (Balon, 1974; Mahy, 1979).

Les introductions de *Tilapia rendalli* et autres poissons fréquentant de préférence les rives ont accéléré le développement de la pêche à la senne de plage ou à l'épervier. Dans les lacs malgaches, *O. macrochir*, espèce recherchant les eaux libres, sauf pour la fraie, a été introduit en même temps que se vulgarisait la pêche aux filets dormants en nylon. Il est parfois appelé, pour cette raison, «Tilapia nylon» par les pêcheurs.

Les introductions des Salmonidés et de *Micropterus salmoides* ont le plus souvent répondu à leur but initial : développer la pêche sportive mais celle-ci n'a été que très rarement pratiquée par les riverains autochtones.

L'évolution ultérieure de la pêche et du peuplement piscicole suite aux introductions et au développement de la pêche sort du cadre de la présente étude car l'introduction n'est plus seule en cause mais c'est un problème très important qui justifierait en lui-même une étude détaillée.

5 - DISCUSSION

L'un des principaux points à examiner quand on envisage une introduction est son influence possible sur la faune autochtone et le danger éventuel de régression ou même d'extinction de cette dernière. Toutefois, les introductions de poissons ont été rarement des actions isolées de l'homme sur le milieu ; en effet, elles ont coïncidé avec le développement de la pêche, l'augmentation de la population, l'aménagement agricole des bassins versants et le développement général des régions concernées.

Ainsi, le lac Itasy sur les hauts plateaux malgaches abritait jusqu'à ces dernières années une population abondante d'un Cichlidé endémique *Ptichochromis betsileanus*. Ce poisson exige des eaux claires et fraîches pour sa reproduction qui a lieu en eau assez profonde sur des faciès rocheux en début de saison chaude.

La carpe, introduite au lac Itasy en 1925, a été accusée d'avoir amené la quasi disparition du Cichlidé local en raison de ses habitudes fousseuses augmentant la turbidité du lac. Mais *Cyprinus carpio* n'est pas seule en cause. En effet, vers 1935, la jacinthe d'eau, *Eichornia crassipes*, fut accidentellement introduite au lac Itasy qu'elle a littéralement envahi* ; elle a eu tendance à coloniser les eaux calmes dominant les faciès rocheux recherchés par *P. betsileanus*. En même temps, le bassin versant du lac Itasy a commencé à être mis en valeur à des fins agricoles en raison de la fertilité des sols ; les éleveurs ont généralisé, en fin de saison sèche, la pratique des feux de brousse pour permettre aux bovins de pâturer les jeunes pousses vertes qui colonisent les zones récemment incendiées. Cet usage a mis à nu chaque année des sols qui se sont trouvés très érodés par les premières pluies d'orages pendant la saison de reproduction de *P. betsileanus*. C'est alors que les particules terreuses parvenues dans le lac en ont diminué encore la transparence, rendant plus aléatoire la reproduction du Cichlidé.

Celui-ci fut aussi soumis à l'intensification de l'effort de pêche trop élevé pour une espèce de faible résilience. Il faut donc se demander, en pareil cas, si *Ptichochromis betsileanus* n'était pas appelé à l'extinction sans l'introduction de la carpe et des autres espèces qui ont suivi.

Les milieux ayant subi des introductions peuvent connaître des variations exceptionnelles de certains facteurs écologiques dont l'importance est considérable dans l'évolution ultérieure du peuplement de poissons. Un exemple bien étudié est celui du lac Kioga (Twongo, 1979).

Avant la première introduction, celle de *Tilapia zillii*, le lac Kioga comportait 43 espèces identifiées dont *O. esculentus*, *O. variabilis* et *Clarias mossambicus*. Il était caractérisé aussi par une importante zone de végétation aquatique périphérique. Les espèces introduites ont été, dans l'ordre, *T. zillii* (1954), *O. leucostictus* (1955), *O. niloticus* (1957), *Lates niloticus* (1960). *Tilapia zillii* s'est d'abord développé dans un milieu très favorable où il ne subissait aucune concurrence sérieuse et les autres espèces introduites n'étaient rencontrées que sporadiquement ; elles n'ont constitué que 4,5% de la production exploitée du lac en 1962, les espèces locales représentant 37% des captures et *Tilapia zillii* le reste. De plus, l'effort de pêche est demeuré très faible jusque vers 1960.

*Seule, l'introduction de *Tilapia rendalli*, macrophytophage, a amené une forte régression de cette plante aquatique.

La période 1960-64 a été marquée par une pluviométrie supérieure à la normale conduisant à une élévation exceptionnelle du niveau du lac et à la disparition simultanée des macrophytes de bordure. Dans une large mesure, ceci a provoqué la diminution de *T. zillii* vu la prédilection de cette espèce pour ce type de milieu. De plus, les zones de fraie ont augmenté d'importance, ce qui a favorisé les espèces introduites dont *O. niloticus* beaucoup plus agressif que les autres espèces lors de la reproduction. La disparition des zones enherbées a aussi réduit les possibilités de protection contre la prédation notamment celle de *Lates niloticus*, nouvellement introduit, surtout pour les alevins des espèces ne bénéficiant d'aucune protection à l'inverse de ceux de *O. niloticus*; on a donc observé la régression de la faune locale et, en 1977, *O. niloticus* constituait 44,5% des captures et *Lates niloticus* 45,5%.

Ce dernier exemple montre bien que l'impact d'une introduction sur un milieu donné ne saurait être examiné sans que l'on tienne compte de l'évolution écologique de ce milieu pendant les années qui suivent cette introduction; ce problème est particulièrement important pour des introductions effectuées lors de la mise en eau des grands lacs artificiels d'Afrique dont le peuplement piscicole se révèle très instable pendant les dix ou quinze premières années d'existence du plan d'eau. Même le lac Kariba, créé en 1957, n'est pas encore stabilisé du point de vue de son peuplement de poissons qui n'a pourtant subi qu'une introduction importante, celle de *L. miodon*, en provenance du lac Tanganyika, dans une niche écologique vide: les zones pélagiques. Le lecteur intéressé consultera le chapitre sur les peuplements de poissons des lacs artificiels (Jackson *et al.*) et se rendra ainsi compte de l'instabilité quasi générale de leurs peuplements piscicoles sous l'effet de plusieurs facteurs dont les introductions ne sont qu'un élément.

Le dernier point important à aborder est celui de la gestion de ces peuplements rendus instables sous l'effet d'introductions même si ces dernières ne sont pas seules en cause. En effet, il faut se demander comment gérer des peuplements qui sont, par définition, transitoires et dont l'évolution n'est pas prévisible à moyen terme. Trois cas peuvent d'ailleurs se produire:

—L'espèce introduite coexiste avec les espèces locales mais on voudrait favoriser son développement en interdisant les captures; ceci a été le cas de *Lates niloticus* du lac Victoria cohabitant avec *Distichodus sp* parce que recherchant davantage que lui les faciès littoraux et introduit pour contrôler les populations d'*Haplochromis* (*L. niloticus* est maintenant considéré comme extrêmement dangereux).

—L'espèce importée envahit le milieu au point d'éliminer la faune originelle et de mettre en péril ses propres ressources alimentaires; de telles observations ont été faites lors de diverses introductions de *Tilapia rendalli* qui a détruit les herbiers dont il devait se nourrir.

—L'espèce nouvelle se développe et peut être considérée comme acclimatée mais elle se trouve ensuite décimée par une surexploitation a priori imprévisible car survenant dans un laps de temps très court. C'est ainsi que *C. carpio* a été éliminée de certains plans d'eau égyptiens et ougandais.

Ces divers exemples montrent les difficultés soulevées par la gestion de peuplements de poissons, constitués en partie par l'homme et soumis à un effort de pêche en constante évolution. Dans les divers milieux aquatiques africains un effort particulier de réflexion doit porter sur ce point dans les années à venir.

CONCLUSION

Compte-tenu du nombre d'introductions et de l'insuffisance des connaissances sur la biologie des poissons africains et sur les possibilités d'adaptation des poissons des zones tempérées aux eaux tropicales, on constate que la plupart des introductions ont conduit à l'acclimatation de l'espèce nouvelle et qu'elles furent sans grave conséquence pour la suite. Il faut également noter que rares furent les déversements de poissons qui se sont révélés catastrophiques pour le milieu. Au nombre de ces derniers il faut citer cependant:

—les transferts de carpes, *Cyprinus carpio*, dans des milieux où leurs habitudes fouisseuses les conduisent à détruire les zones de fraie ou les pontes d'autres poissons, les végétaux aquatiques et, dans certains cas, la vie benthique (Jackson, 1960)

—les introductions de *T. zillii*, *O. spirulus n.* et *O. leucostictus* dans le lac Naivasha où ces espèces ont remplacé très vite les espèces autochtones essentiellement des Cyprinodontiformes, sans autre intervention humaine, la pêche ne se développant que beaucoup plus tard (Mann & Ssentongo, 1969)

—les introductions répétées dans les lacs malgaches d'altitude contribuant au déclin et même à l'extinction d'une faune autochtone

—l'introduction de *Lates niloticus* au lac Victoria où depuis peu la faune de Cichlidés endémique est considérée comme gravement menacée (Barel *et al.*, 1985).

Cependant, il faut noter que les introductions de poissons étrangers n'ont généralement amené un recul important de la faune autochtone, éventuellement sa disparition, que dans des eaux peu peuplées d'espèces à faible productivité. Il en a été ainsi des Hauts Plateaux malgaches, du lac Naivasha (Kenya) et des rivières froides d'altitude où ont été introduits les Salmonidés.

D'une façon plus générale, les poissons introduits n'ont réellement colonisé le milieu que lorsqu'ils ont été en présence d'une niche écologique vide. En pareilles circonstances, l'introduction d'une espèce nouvelle a souvent augmenté les possibilités de production piscicole des milieux en question et peut donc être considérée, de ce point de vue, comme utile.

Ce fut le cas des *Tilapia* et *Sarotherodon* sur les Hauts Plateaux malgaches, de *O. niloticus* et *H. niloticus* dans les lacs artificiel de Côte d'Ivoire, de *L. miodon* aux lacs Kariba et Kivu.

En revanche, au lac Kariba où abondaient *O. mortimeri* et *T. rendalli*, les déversements de *T. rendalli* et de *O. macrochir*, très proche de *O. m. mortimeri*, se sont avérés «a posteriori» inutiles.

A partir de 1950, les empoisonnements des eaux naturelles ont coïncidé avec l'augmentation générale de l'effort de pêche; cette dernière a été rendue possible grâce aux actions d'encadrement des pêcheurs réalisées un peu partout et à l'apparition sur le marché du fil de nylon multifilament puis monofilament qui ont permis la confection de filets extrêmement pêchants. Il n'est donc pas toujours possible de faire la part exacte de l'introduction d'une espèce et du développement de la pêche dans l'évolution ultérieure du peuplement piscicole notamment lorsque l'on constate le recul ou la disparition des espèces autochtones.

Le ralentissement de la politique d'introduction de poissons enregistré ces dernières années montre bien que l'on a pris conscience des dangers qu'elle représente pour la faune préexistante et de la nécessité de bien connaître l'espèce et le milieu où son acclimatation est souhaitée. Ceci est indispensable pour juger de l'opportunité d'un transfert de poissons encore que, pendant longtemps, on s'en soit peu préoccupé. Il faut d'autant plus le déplorer que les eaux continentales africaines sont, à quelques exceptions près, très riches en espèces.

Le naturaliste pourra regretter que certaines populations originelles aient considérablement régressé, sinon disparu, devant l'invasion de poissons étrangers mais il faut se demander si, seules, ces mêmes espèces auraient résisté très longtemps au développement de l'effort de pêche compte tenu des nombreux cas de surexploitation qui ont été signalés. Plus généralement, il ne semble pas que les introductions aient diminué le potentiel piscicole et la production exploitée sauf celle de *Lates niloticus* au lac Kioga (Welcomme, 1984) et d'*Ophiocephalus streiatatus* à Madagascar.

En résumé, les diverses introductions de poissons ont globalement conduit à une augmentation de la production piscicole là où elles ont eu lieu mais ceci a été acquis en partie au détriment d'espèces autochtones africaines qui ont vu leurs effectifs se raréfier ou, même, disparaître. Cela justifie les craintes et la prudence qui président aux nouvelles introductions.

La FAO (Welcomme, 1984) se propose d'émettre une série de recommandations comportant les conditions à remplir avant toute nouvelle introduction. Parmi celles-ci figurent des études écologiques du milieu à empoisonner, une étude biologique de l'espèce à introduire comprenant ses possibilités d'adaptation à son nouveau milieu, une approche économique de l'opération pour apprécier son impact possible sur l'économie des pêches et de la région en général et pour savoir si l'espèce serait appréciée des consommateurs riverains.

Du point de vue de la conservation des richesses de la faune ichtyologique africaine, il a été suggéré que certains milieux aquatiques du continent, encore peu ou pas touchés par la politique d'introduction, en soient totalement protégés à l'avenir. Une telle mesure concerne déjà le

lac Malawi. Ces collections d'eaux auraient le statut des parcs nationaux ou des réserves naturelles intégrales mis en place pour les milieux terrestres. Mais cela pose un problème beaucoup plus général : le développement de la pêche en Afrique est-il compatible avec la sauvegarde des nombreuses espèces de poissons indépendamment de toute introduction ? Cette question sort du cadre de ce chapitre mais il est urgent d'entreprendre des études destinées à apporter les premiers éléments de réponse.

SUMMARY

Introductions of non-endemic fishes into inland waters in Africa are discussed with special reference to their influence on African fisheries. Fish introductions have been made for various reasons : introduction of fastgrowing fishes for fishculture; introduction of predatory fishes to control fish production in ponds; improvement of sport fisheries; control of unwanted organisms e.g. aquatic weeds, snails, mosquitoes; to fill apparently empty ecological niches in natural or artificial water bodies. The history of fish introductions can be divided into three periods :
 -the nineteenth and first half of the twentieth century, during which many foreign fishes were introduced to provide recreational fisheries, and for cold water fishculture.
 -the 1950's during which tilapias were introduced or translocated for fish culture.
 -the last two and half decades during which the newly independent African countries showed an increased interest in various African fishes and Asian carps.

The most successful translocations have involved the occupation of vacant ecological niches e.g. by planktivorous pelagic clupeids in man-made lakes, by salmonids in mountain streams, and by certain tilapias in lakes.

Many introduced species have created major problems in African water bodies. The deleterious effects include eutrophication by carps due to their digging habits, changes in phytoplankton communities caused by Chinese carps and decrease in macrophytes abundance by *Tilapia rendalli* or *T. zillii*. The most serious problems relate to the influence of introduced fishes on native fish stocks. Some endemic species have been drastically reduced or caused to be locally extinct by introduced fishes, either through predation, or competition for food or breeding space. In some cases, the behaviour of endemic fishes has been changed e.g. the more pelagic habits of *Hydrocynus vittatus* since the introduction of a clupeid into Lake Kariba.

In general, the «successful» introductions have increased fish yields, but these increases have often been in association with an expansion of fishing effort and the improvement of fishing gears. As a result, the beneficial effect of introduced fishes has sometimes been overestimated.

In conclusion, it is emphasized that careful studies should be made on species to be introduced and on the native fish communities in the area to be stocked before further introductions are made. The diversity and abundance of African inland fishes needs to be protected from the deleterious effects which could result from the introduction of certain fish species.

Annexe 1 : Liste des introductions d'espèces en Afrique

Famille	Espèce	Pays d'origine	Année	Pays d'accueil	Pisciculture	Eaux libres	But de l'introduction et observations
Anabantidés	<i>Osphronemus goramy</i>	Maurice et Extrême Orient	1957	Madagascar	Essayé sans succès	Pangalanes est	Développé en eaux libres
	<i>Osphronemus olfax</i>	Maurice	1963	Ouganda	?	non	Peu développé
		Extrême Orient	1761	Maurice	oui	oui	
			1944				
Bagridés	<i>B. meridionalis</i>	Malawi	1971	Zambie/Zimbabwe	non	Lac Kariba	Expérimental
Centrarchidés	<i>Eupomotis gibbosus</i>	France	1937 et 1959	Maroc	oui	Lac d'Ouezanne et Oued Mellah	Pullulation
			?	Congo			
	<i>Lepomis macrochirus</i>	Etats-Unis idem	1954	Madagascar	Essayé sans succès	Pour <i>M. salmoides</i> Lacs artificiels Infout et Daourat	Devenu rarissime Introduit à titre privé et a résisté à la prédation de <i>M. salmoides</i> Rare et nanisme, jugé mauvais
			1960	Maroc			
			1948	Afrique du Sud			
	<i>Lepomis microlophus</i>	U.S.A.	?	Malawi	?	oui en rivière	Pour <i>M. salmoides</i> id. mais reste nain, jugé inopportun
			?	Zambie			
			1938	Afrique du Sud			
			1940	Zimbabwe			
	<i>Micropterus dolomieu</i>	R. sud-africaine idem	?	Maurice	oui, au Natal	oui, Zwaziland (1939)	Peu développé Pas de renseignements, reste nain. Très peu développé
			1944				
1940			Maroc				
1937			Afrique du Sud				
1938			Swaziland				
<i>M. punctulatus</i>	U.S.A. Afrique du Sud	1939	Afrique du Sud	oui	oui, pêche sportive	Acclimatation dans la province du Cap Non acclimaté, ne se reproduit pas	
		1945	Zimbabwe				

Famille	Espèce	Pays d'origine	Année	Pays d'accueil	Pisciculture	Eaux libres	But de l'introduction et observations
Centrarchidés (suite)	<i>M. salmoides</i>	France	1956	Algérie	oui	Lacs artificiels	Pêche sportive
		France	1956	Cameroun	Stations pilotes	oui, mais ne semble pas s'être acclimaté	Pour limiter les <i>Tilapia</i> s mais ne se reproduirait pas en pisciculture; y a été abandonné
		idem Europe	1955 1949	Congo Egypte	Stations pilotes		
		Afrique du Sud	?	Malawi		Petits réservoirs	Pêche sportivement dans des milieux primitivement sans prédateurs et dont les eaux sont relativement fraîches
			1928	Kenya	oui	Naivasha (1960)	
			1937	Lesotho et Botswana	oui	Réservoirs	
		France	1951	Madagascar	oui	Lacs d'altitude	
		idem	1934	Maroc	Repeuplement	Lacs d'Atlas	
		idem	1970	Algérie	oui	oui	
		Europe et U.S.A.	1949	Maurice			
		Zwaziland	1947	Mozambique	oui, contre pullulation <i>Tilapia</i> , abandonné	Lacs artificiels	
			1932	Zimbabwe	oui		
		1928	Sud Afrique	oui	oui		
	1965	Tunisie	oui	oui, en altitude			
	1960	Ouganda	} Pour contrôle <i>Tilapia</i> , abandonné	oui			
	1976	Nigeria					
	U.S.A.	1971	Sud Afrique	?	oui	Pêche sportive	
	<i>Pomoris armularis</i>		Maroc			Abandonné?	
	<i>P. nigromaculatus</i>		Maroc			Abandonné?	
Centropomidés	<i>Lates niloticus</i>	Ouganda	1955	Ouganda		Lac Kioga	développé car pas assez de prédateurs
		Ouganda	1960	Ouganda		Lac Victoria	Disparu depuis
		Mali	1954	Maroc		Oum er Bia	
Claridés	<i>Clarias lazera</i>	R.C.A.	1972	Cameroun	Piscicultures pilotes	Petits lacs artificiels	Prédation sur <i>Tilapia</i>
		R.C.A.	1972	Zaire		?	
		R.C.A.	1973	Congo	idem		idem

Famille	Espèce	Pays d'origine	Année	Pays d'accueil	Pisciculture	Eaux libres	But de l'introduction et observations
Claridés (suite)	<i>Clarias lazera</i>	R.C.A. R.C.A.	1973 1973	Côte d'Ivoire Gabon	idem CTFT idem		Réussite Expérimental
Clupéidés	<i>Limnothrissa miodon</i>	Tanzanie (lac Tanganyika) Zambie (lac Kariba)	1964 à 1968 1975	Zambie Mozambique	non non	Lac Kariba Lac Bangweulo Lac Calora Bassa	Développé et pêché dans les zones pélagiques autrefois sans poissons
	<i>S. tanganyikae</i>	Burundi Burundi	1959 1959 19 ?	Zaire Zaire Tanzanie	non	Lac Kivu Lac Kivu Lac Nyassa	Développé
Cichlidés	<i>Astatorhéochromis alluaudi</i>	Cameroun Lac Victoria	1969 1960-70	R.C.A., C. d'Ivoire Cameroun, Congo, Zaire, Zambie Kenya	Stations pilotes Reproduction en étang oui	non ?	Contre bilharziose, abandonné car peu efficace Pour contrôle <i>Tilapia</i> ; pas de données ?
	<i>Cichla ocellaris</i>	U.S.A.	1970			?	
	<i>Serranochromis robustus</i>	Zambie (Haut-Zambeze) Malawi	1960 1975	R. sud-africaine Swaziland	Pisciculture ?	?	?
						River Dam	Quelques captures isolées
Cyprinidés	<i>Aristichthys nobilis</i>	U.S.A.	1975	Egypte	Stations expérimentales	non	Contrôle de la végétation
	<i>Barbus barbus</i>	France	1920?	Maroc		oui	Introduction douteuse. Existe en eaux naturelles
	<i>Barbus holubi</i>	Namibie	1953	R. sud-africaine	non	Plusieurs rivières et lacs artificiels	Etabli
	<i>Barbus natalensis</i>	Afrique du Sud Afrique du Sud	1964 1960	Zimbabwe Zimbabwe	non	Lac Kyle Lacs artificiels et rivières	Etabli à partir de 1965 Acclimaté
	<i>Carassius auratus</i>	France	1861	Madagascar	oui, mais abandonné ensuite	Hauts Plateaux	Déversé accidentellement en eaux libres. Colonise les Hauts Plateaux; très apprécié
		Madagascar ?	1953 ?	Maurice Zimbabwe	oui	oui oui	Répandu Rencontré en eaux dormantes
	<i>Catla catla</i>	Inde Inde	1960-73 1976	Maurice Zimbabwe	Expérimental ?	Lacs artificiels	Pisciculture très répandue
	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Hong Kong U.S.A.	1968 1975	Egypte idem	oui	non	Contrôle végétation dans les canaux. Relatif succès

Famille	Espèce	Pays d'origine	Année	Pays d'accueil	Pisciculture	Eaux libres	But de l'introduction et observations
Cyprinidés (suite)	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Japon	1975	Ethiopie	oui	Lacs artificiels (Fincha)	Contrôle végétation
		Israël	1976	Malawi	non	non	Introduction interdite au lac Malawi
		Inde	1976	Maurice	oui	non	Petite production en étang
		idem	1969	Kenya	oui	?	idem
		Hongrie et Allemagne	1967	R. sud-africaine et Lesotho (1977)	oui, pour reproduction induite		Expérimentation
		Inde	1975	Soudan	Pisc. de Shagara	Canaux d'irrigation	Succès expérimental
		Corée	1979	Rwanda	oui		Expérimental
		Hong Kong	1965	Ouganda	oui		Contrôle végétation
		France	1979	Côte d'Ivoire	Expérimental	Lacs artificiels (Bouaké)	Pour contrôle végétation
		?	1981	Tanzanie	Expérimental		Pas de succès
		U.S.A. - Israël	1970	Cameroun	oui		Pour pisciculture rurale
		Italie	1977	Côte d'Ivoire	oui, FAO Bouaké maintenant disparu		Reproduction réussie en étang
		Israël - Cameroun	1966	Centre Afrique	oui		1 ^{er} stock disparu mais qu'en est-il du second ?
		France - Indonésie	1934	Egypte	Oui, en fermes privées	Lacs artificiels	Expérimentation puis vulgarisé après un gros effort
		Italie	1936	Ethiopie	oui	Lacs artificiels dont Akoki et Koka	Développé
		?	1962	Ghana	?	?	?
		Indonésie - France	1934	Kenya	Piscicultures	?	Expérimental mais critiqué car fousseur
		R. Afrique du Sud	1969	Lesotho	Piscicultures		
France	1914 puis 1959	Madagascar	Piscicultures (Carpe royale)	Eaux naturelles (carpe miroir)	Très développé puis en recul en eau naturelle devant <i>Tilapia</i>		
Israël	1976	Malawi	oui	non	Petite production		
France	1925	Maroc	Pisciculture extensive	oui	Adapté dans plusieurs lacs et rivières, moyenne altitude		
Inde	1976	Maurice	oui	oui, la Ferme Réservoir	Pisciculture en étang		

Famille	Espèce	Pays d'origine	Année	Pays d'accueil	Pisciculture	Eaux libres	But de l'introduction et observations	
Cyprinidés (suite)	<i>Cyprinus carpio</i>	Autriche	1954	Nigeria	Nord du pays Panyam F.F. (Plateau Jos) Dans l'Ouest		Pour expérimentation succès piscicole et commercial idem	
		Israël et U.S.A.	1954 et 1976	Nigeria				
		Israël	1957 et 1962	Ouganda	Expérimenté à Kigesi	oui	Piscicultures et quelques lacs naturels où elle fut trop pêchée ; extinction ?	
		Israël	1960	Ruanda	oui	non	En démonstration dans le nord du pays	
		Afrique du Sud	1925	Zimbabwe	Pisciculture	Lac Mac Ilwaine	Echappé dans le lac en 1965, très recherché	
		Allemagne (Bavière)	1859 et 1896	Afrique du Sud	Pisciculture rurale	Très répandu en rivières et lacs artificiels	Acclimaté	
		Inde Israël	1975 et 1965-71	Soudan Togo	oui Expérimental	non	Expérimental Souche entretenue dans une ferme d'état	
		France	1965	Tunisie	oui	oui	Pour développement pêche et pisciculture	
		Belgique	1947	Zaire	oui		Abandonné car jugé inférieur au <i>Tilapia</i>	
		Israël	1980	Zambie	oui		Petite production en étang	
	<i>Neobola brevianalis</i>			1976	Zimbabwe		Lacs artificiels froids	
	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	Japon		1962	Egypte	oui	?	Acclimatation, poisson fourrage pour la truite
		Israël		1976	Malawi	oui		Expérience réussie et développée
		Japon		1975	Ethiopie	oui	oui	Echec
		Inde		1976	Maurice	oui	En réservoirs	Barrage de Pincha
Israël			1975	Ruanda	Pisciculture Kigali		Pisciculture acclimatée	
<i>Labeo rohita</i>	Israël		1975	Afrique du Sud	Reproduction artificielle réussie		Expérimental	
	Corée du Nord		1982	Madagascar		non	Expérimental	
<i>Labeo altivelis</i>	Inde		1961-75	Maurice	Pisciculture	Lacs artificiels	Acclimaté et produit intensivement	
<i>Labeo altivelis</i>	Zimbabwe		1972	Zimbabwe		Lacs artificiels	Acclimatation en rivières en lac	

Famille	Espèce	Pays d'origine	Année	Pays d'accueil	Pisciculture	Eaux libres	But de l'introduction et observations
Cyprinidés (suite)	<i>S. erythrophthalmus</i>	France	1935	Maroc	non	oui	Acclimaté
	<i>Rutilus rutilus</i>	idem	1965	Tunisie	non	oui	idem
		France	1925	Madagascar	-	-	Non acclimaté
	<i>Tinca tinca</i>	France	19 ?	Maroc	non	oui	Pullule en petits lacs
			1935	Maroc	oui	Acclimaté dans quelques lacs	
		France	1936 et 1951	Madagascar	non	non	Non acclimaté malgré deux introductions
Angleterre		1910	Afrique du Sud		oui, province du Cap	Acclimatation en étang	
	Maroc	1965	Tunisie	non	oui	Pas d'informations	
	Afrique du Sud	1920	Zimbabwe	non	oui	Altitude, lac artificiel. Peu développé	
Esocidés	<i>Esox lucius</i>	France	1951	Madagascar	non	non	Non acclimaté malgré une seconde tentative en 1958
		idem	1956	Algérie	non	Lacs artificiels sur oued Fodac	
		France et Pologne	1934	Maroc	oui, repeuplement	oui	Pêche sportive dans l'Atlas
		France	1966	Tunisie	?	oui	En altitude
		Israël	1960	Ouganda	oui	oui	Pas d'information
	<i>Esox mosquinongy</i>	Canada	1944 et 1971	Maroc	?	?	Disparu
Mormyrides	<i>Mormyrus longirostris</i>	Zimbabwe	1968 et 1972	Zimbabwe		Lacs artificiels et leurs tributaires	Acclimaté
Ophrocéphalides	<i>O. striatus</i>	?	1978	Madagascar	non	oui	Acclimaté et dangereux
Ostéoglossidés	<i>Heterotis niloticus</i>	Nord Cameroun	1955	Sud Cameroun	Piscicultures pilotes	oui, marais de Nyong (1958 et 1961)	Acclimaté et pêché dans les eaux comportant d'abondants sites de nidification
		Cameroun	1956	Centre Afrique	idem	oui, naturalisé dans l'Oubangui	
		idem	1958	Côte d'Ivoire	Pisciculture CTFT Bouaké	Dans les lacs artificiels dont Ayame (1962) et Kossou (1971)	

Famille	Espèce	Pays d'origine	Année	Pays d'accueil	Pisciculture	Eaux libres	But de l'introduction et observations
Ostéoglossidés (suite)	<i>Heterotis niloticus</i>	Cameroun	1955	Gabon	oui	Naturalisé dans l'Ogoué	S'acclimaté depuis peu aux Hauts Plateaux
		idem	1963	Madagascar	Stations pilotes	Pangalanes Est	
		?	1950	Congo	oui	Echappé d'une pisciculture	Echappé en eau libre et acclimaté
	Congo	1966	Zaire	Piscicultures	Fleuve Congo Lac Toumba		
<i>Phalboceus caudomaculatus</i>	Brésil	1956	Afrique du Sud		Lacs artificiels bassin du Zambeze	Pour contrôle des moustiques, acclimaté	
Poécilidés	<i>Cambusia affinis</i>	?	1958	Centre Afrique	oui		Disparu des étangs après quelques mois
		?	?	Côte d'Ivoire	?	?	?
		?	1929	Egypte	oui		Effet sur malaria pas évident
		?	?	Ghana	?	?	?
		?	?	Kenya		lac Naivasha	Disparu depuis 1977
		U.S.A.	1925	Zimbabwe			?
		Etats-Unis	1929	Madagascar	oui	oui	Développé sur plateaux
	Italie	1929	Soudan	Canaux de plantation de coton de Gézira		Contrôle de la malaria mais n'a pas résisté à la prédation par <i>C. lazera</i>	
	<i>Xiphophorus helleri</i>	Mexique	1974	Afrique du Sud	non	rivière crocodile et quelques lacs artificiels au Transvaal	Pour nourrir <i>M. salmoides</i> ; seconde introduction clandestine à ne pas encourager
	<i>Lebistes reticulatus</i>	Ouganda	1956	Kenya		Rivière Tana	Pour contrôle des moustiques danger pour les cyprinodontes autochtones
Angleterre		1972	Nigeria	oui	non	Pour enseignement	
U.S.A.		1948	Ouganda	non	oui, en petits cours d'eau	Danger pour les cyprinodontes autochtones	

Famille	Espèce	Pays d'origine	Année	Pays d'accueil	Pisciculture	Eaux libres	But de l'introduction et observations	
Percidés	<i>P. fluviatilis</i>	Suisse Angleterre	1941 1925	Maroc Afrique du Sud	oui dans une écluserie Province du Cap	Quelques lacs Acclimaté lente- ment		
	<i>S. lucioperca</i>	France	1944 et 1972	Maroc	non	Acclimaté en plaine		
Salmonidés	<i>Hucho hucho</i> <i>Salmo gairdnerii</i>		?	Maroc	oui		Echec	
		Afrique du Sud	1929	Rhodésie	?	oui	Echec	Pêche sportive
		Kenya	1967	Ethiopie	-	Dans les rivières Danka et Welo	Maintenue semble-t- il?	
		Province du Cap Sud Afrique	1940 1910 1923	Congo Kenya	Echec	oui	Pêche sportive	
		France	1922	Madagascar	Station pisciculture	Pêche sportive	Eaux froides des Hauts Plateaux sans prédateur Ne se reproduit que rarement en eau libre	
		France et Suisse	1925	Maroc	Pisciculture et repeuplement (Azrou)	Développé en eaux froides		
		U.S.A. ?	1955 1907	Maroc Malawi	Nouvelle souche oui	oui	Rivières du plateau Nyaka et rivière Likangala près du lac Chilwa Pêche sportive?	
		Ecosse	1925	Ouganda	oui	Ruisseaux de montagne Eau froides Lesotho (1907) Swaziland (1908)	Pêche sportive	
		Angleterre	1896 à 1900	R. Sud Afrique	oui			
		Kenya	1949	Soudan			Pas d'information	
		Madagascar	1940	Réunion	oui	oui	Acclimaté en eau froide	
		Zimbabwe	?	Mozambique	?	?		
		Kenya	1947	Soudan		oui	Acclimaté?	
		Afrique du Sud	1944	Maurice		oui	Non acclimaté	
		idem	1910	Zimbabwe		oui	Acclimaté en altitude	
idem	1907	Malawi		oui	Acclimaté en altitude			
Ecosse	1924 1927	Tanzanie	?	oui	?			
France et RFA	1965	Tunisie		oui	Pêche sportive			
Malawi	19 ?	Zambie		oui	?			

Famille	Espèce	Pays d'origine	Année	Pays d'accueil	Pisciculture	Eaux libres	But de l'introduction et observations	
Salmonidés (suite)	<i>Salmo trutta</i>	France	?	Algérie	oui	Lac de Ghrib	Pêche sportive	
		U.S.A.	1948	Kenya		Rivières de montagnes	Acclimaté?	
		Kenya	1967	Ethiopie		oui	Rivières Danka et Web. Acclimaté	
		France	1926	Madagascar	oui (cf. <i>S. gairdnerii</i>)	oui (cf. <i>S. gairdnerii</i>)	oui, (cf. <i>S. gairdnerii</i>)	
		?	1932	Ouganda			1 400 à 1 900 m rivière Ruimi (acclimaté)	
	<i>Salmo trutta letnica</i> <i>Salvelinus sp.</i>	Angleterre	1840 à 1894	Afrique du Sud	oui	Cours d'eaux d'altitude	Développé au Nal al et Province du Cap. Concurrencé par <i>S. gairdnerii</i> introduit avant	
		Afrique du Sud idem	1914 1927	Swaziland Zimbabwe		oui	Développé	
		Yougoslavie	1960	Maroc		oui	Acclimaté	
		Angleterre	1950? 1969	Kenya Kenya			Echec	
	<i>S. fontinalis</i>						Rivière Tana 1 rivière dans les montagnes de l'Aberdare	Idem Serait acclimaté
		France Suisse Danemark U.S.A.	1941 1948 1952 1950	Maroc Afrique du Sud	oui	Lacs d'altitude dont lac Tislit	Echec	
		Afrique du Sud	1955	Zimbabwe	Piscicultures du Transvaal	non	Ne se produit pas en eaux libres	
	<i>S. alpinus</i>	France (lac Léman)	19 ?	Maroc	Lacs d'altitude	oui	Serait acclimaté dans de rares milieux Echec	

Annexe 2 - Étude particulière des *Tilapia* s.l.

Species	Normal distribution area	Introduction	Year	Fishculture	Open waters	V	A	Comments given in french
<i>O. alcalicus grahami</i>	Lac Natron et Magadi	Kenya	1953 1959 1960	non	Lac Nakuru	V		Meilleure croissance que dans les eaux originelles
<i>O. andersonii</i>			1968	Expérimental	?	V		Peu utilisé
<i>O. aureus</i>	Jourdain, Nil inférieur, Bénoué, Tchad, Moyen Niger, Sénégal	Ouganda Afrique du Sud	1962 1976	Kajanzi Farm Piscicultures	?	V V		Pour hybridation. Vient d'Israël
<i>O. esculentus</i>	Lacs Victoria, Kioga, Nabukabo	Tanzanie Ouganda	1960? 1940-1945	Petits barrages Pisciculture	Lacs Kitangiri, lac Nyumbo ya Mungu et lacs artificiels Dispersion dans le pays (lacs, barrages)	V V	A	Concurrencé par <i>S. amphilemus</i> endémique au lac Kitangiri ; populations naines ailleurs Echec dans le lac Koki ; remplacé par <i>S. niloticus</i> au lac Bunyoni
<i>O. hornorum</i>	Rivière Wami (Zanzibar)	Côte d'Ivoire Ouganda	1967 1962-1966	CTFT Bouaké Piscicultures expérimentales Kajanzi	non non	V V		Pour hybridation (vient de Malaisie) idem (vient de Zanzibar)
<i>S. galilaeus</i>	Jourdain, Nil, lac Rodolphe,	Afrique du Sud (Capetown)	1962	Piscicultures	?	V		Vient d'Israël
<i>O. leucostictus</i>	Lac Albert, Edouard et Georges et tributaires	Kenya Ouganda Zaire	1955 à 1960 1955 1955?	Pisciculture Kisumu 1955 Piscicultures	Lac Victoria (1960) Lac Naivasha (1955) Lac Kioga Lualaba	V V V	A	Pêche et pisciculture (vient de rivière Athi) A provoqué une hybridation peu appréciée Développé puis éliminé par <i>O. niloticus</i> Pêché mais réussite contestée. Vient du lac Albert
<i>O. macrochir</i>	Lacs Moero et Bangwelu, une partie du Katanga, Haut-Zambeze	Algérie Zaire	1961 1955	Pisciculture	oui Lualaba	V V		Pisciculture, abandonné ? Pêche

V = volontaire ; A = accidentel ; CTFT = Centre Technique Forestier Tropical

Species	Normal distribution area	Introduction	Year	Fishculture	Open waters	V	A	Comments given in french
<i>O. macrochir</i> (suite)	Haut Kafue Rivières Okovango et Cunéné	Zaïre	1954	Etangs du Velé		V		Pisciculture, abandonné ? Vient du Kipopo
		Zambie	1961		Lac Kariba	V		Echec dans un milieu contenant déjà <i>O. mossambicus mortimeri</i>
		Burundi	1948	?	?	V		
		Zimbabwe	1952	Henderson Fishculture	Lacs artificiels	V		Peu développé
		Congo	1953	Station Djoumouna	?	V		Pisciculture (vient du Zaïre)
		Cameroun	1950?	Stations piscicoles	Riv. Loum et Noum	V		Abandonné, rare dans les rivières (provenance Yaugambi)
		Zambie	1959	Station Kafue	Lac Lusiwashi (1959)	V		Acclimaté et pêché, provenance Kipopo
		Kenya	1955?	oui	En petites retenues	V		Impopulaire, abandonné en pisciculture
		R.C.A.	1953	Stations piscicoles	?	V		Abandonné en pisciculture (vient du Zaïre)
		Côte d'Ivoire	1957	CTFT Bouaké	non	V		Hybridation (vient du Cameroun)
		Gabon	?	?	?	?		Vu à Libreville et Franceville
		Maurice	1955	oui	oui	V		Adapté et répandu
		Ghana	1962	oui	non ?	V		Vient du Kenya, pas de données
Liberia	?	Suakoko Station	?	V		Pas de données		
Madagascar	1955	en station	oui	V		Abandonné en pisciculture. Régresse dans les eaux naturelles		
		Rwanda	1948-49	Station Kigembe	Lacs Akagera et Kivu	V		Distribué comme <i>T. andersonii</i>
<i>O. mortimeri</i>	Zambeze, Bas Luangwa, rivière Hunyani	Tanzanie	1958		Mwadingusha, Koni et Nzilo	V		Développé en lacs artificiels
		Zaïre	1957	Pisc. Shaba	Kipopo et Lufira	V		Venu de la Kafue sous le nom de <i>T. mossambica</i>
<i>O. mossambicus</i>	Cours inférieur du Zambeze et son delta	Algérie	1957	en station	Ain Skrouna	V		Acclimaté même en altitude (1 000 à 1 500 m)

Species	Normal distribution area	Introduction	Year	Fishculture	Open waters	V	A	Comments given in french
<i>O. mossambicus</i> (suite)	Cours inférieur du Shire	R. sud-africaine	1951	en station	Rivières Province du Cap	V		Acclimaté au Transvaal et au Natal et en Province du Cap Pour hybridation
		Côte d'Ivoire	1966	Pisc. CTFT Bouaké	non	V		
		Madagascar	1956	en station	Lacs côtiers	V		Pêche et essais en riziculture; peu répandu (vient du Mozambique) Non acclimaté à cause des hivers (vient de Thaïlande) Disparu
		Egypte	1954	Pisciculture	non	V		
		Rwanda	1962	Pisciculture Kigembe	?			
		Tunisie	1966	oui	Eaux chaudes saumâtres	V		Vient du Congo
		Ouganda	1962-1966	Pisciculture de Kajanzu	?			Pour hybridation (vient de Zanzibar)
<i>O. niloticus</i>	Lacs Tana, Edouard Gandjule, Abaia, Rodolphe, Baringo Albert et Tchad, Chari, Bénoué, Niger, Volta, Nil Sénégal et connu comme endémique au lac Kivu sous le nom de <i>T. n. eduardiana</i> (Thys, 1964)	R.C.A	1963	Piscicultures		V		Vient de Djoumouna
		Tunisie	1966	Piscicultures	Eaux saumâtres chaudes	V		
		Cameroun	1958	Oui, stations pilotes. Emploi généralisé maintenant	oui dans les marais du Noum, Djerem, Segana Ayamé 1962 Kossou 1971 puis autres lacs artificiels	V		Remplace les autres espèces en eau libre
		Côte d'Ivoire	1957	Pisciculture CTFT Bouaké et autres piscicultures pilotes				Hybridation en pisciculture. Grande réussite en pêche.
		Tanzanie	?		Lac Kitangiri			Avec <i>O. amphimelas</i> domine après hybridation
		Kenya idem	1965 1957	oui	Lac Naivasha Lac Victoria (peu développé)	V		
		Maurice Madagascar (vient d'Egypte)	1957 1956	oui Stations pilotes puis un peu partout	oui Hauts Plateaux et eaux littorales	V V		Exploité, vient de Tanzanie Remplace autres espèces quand concurrent. Hybridation spontanée au lac Itasy

Species	Normal distribution area	Introduction	Year	Fishculture	Open waters	V	A	Comments given in french	
<i>O. niloticus</i> (suite)		Afrique du Sud	1976	oui, exclusivement		V		Expérimentation	
		Ouganda	1959 1932	oui	Lac Victoria Lac Bunyoni	V V		En développement Développé en éliminant <i>O. spirulus</i> n. introduit avant Développé	
		Ouganda	1935	oui, à partir du lac Albert	Lac Koki Lac Kioga (1957)	V V		A éliminé les autres <i>Oreochromis</i> introduits Succès car très répandu, vient du lac Bunyoni Vient de Volta via CTFT Bouaké Vient de Bangui CTFT	
		Rwanda et Burundi Sierra Leone Guinée Zaire	1951- 1952 1978 1978 1975	oui oui, expérimental Pisc. Kivongo	Lacs rwandais et burundais	V V			
<i>O. spirulus nigra</i>	Rivières Webi, She- beli, Enaso, Nyiro Tana, Athi, Tuchi, Voi	Kenya	1925		Lac Niavasha	V		Développé, puis hybridé, enfin disparu depuis 1971 Non développé	
		Ouganda	1962- 1966 1927	Kajanzy	Lac Batadi Lac Bunyoni	V V		Pêche Disparu après hybrida- tion avec <i>O. niloticus</i> Disparu et abandonné Abandonné sans doute Aquaculture Vient du Kenya, disparu ?	
		Madagascar Cameroun Congo Zaire	1955 1950? 1965? 1946 et 1947 19 ?	Stations piscicoles En stations Djoumouna Piscicultures du Katanga Stations du nord	? non ? Riv. Maniema (1948-1950) non	V V V V V			
		Egypte					V		Abandonné sans doute depuis
<i>O. variabilis</i>	Lac Victoria et Kioga	Ouganda	1954	Amené dans des piscicultures pilo- tes		V		Pour pisciculture mais abandonné ensuite	
<i>Tilapia andersonii</i>	Haut Zambeze, rivières Ngomi et Cunéné	Tanzanie	1968	Piscicultures de Mayla et Niegozy	non	V		Hybridation mais rétro- spectivement, introduc- tion jugée inutile Acclimaté au Kipopo	
		Zaire	1956-57	Pisc. Katanga	Riv. Kipopo				

Species	Normal distribution area	Introduction	Year	Fishculture	Open waters	V	A	Comments given in french
<i>Tilapia rendalli</i>	Katanga, Lualaba, lacs Tanganyka et Nyassa Zambeze, littoral du Mozambique et du Natal, Rivière Okavango et Cunéné	R.C.A.	1953	oui	non	V		Abandonné en pisciculture
		Soudan	1960	oui + canaux d'irrigation		V		Pour contrôle végétation (provenance Djoumouna, éliminé depuis) Acclimaté au Bugesera
		Burundi	1948-49	Pisc. Karusi	Lacs Bugesera			
		Madagascar	1951	Stations pilotes puis vulgarisé	oui, partout	V		A désherbé! supporte altitude élevée; prolifère dans eaux sans espèces phytophages Peu développé; s'hybride avec <i>T. zillii</i> Vient de Brazzaville
		Ouganda (vient du Kenya) Côte d'Ivoire	1952 1957-58	Kajansi Fish Farm Pisc. CTFT Bouaké	Lac Victoria ?	V		
		Maurice	1956	oui	oui	V		Répandu mais pas d'observations précises Acclimaté à Akagera et au Kivu (vient du Zaïre) Acclimaté dans le Djérem et le Noum
		Rwanda	1948-49	Pisc. Kigembe	Lac Akagera et Kivu	V		
		Cameroun	1949	Pisciculture, abandonné	oui	V		
		Zambie	1961		Lac Kariba	V		Renforcer un peuplement déjà existant. Inutile Vu en 1969
		Liberia Congo	1960 1953	Suakolo Station Station Djoumouna	?	V		Vient du Zaïre; abandonné
		Tanzanie	1962	Pisciculture sur la rivière Pangani	Barrages	V		Pêche, acclimaté
		Kenya	1955	oui	Rivière Tana, Lac Victoria			Pêche et pisciculture Très peu abondant au lac Victoria
		Zimbabwe	1957 à 1962		Barrages publics	V		Pêche.Introduction réussie mais endommage la végétation aquatique
		Zambie			Lac Lushiwashi	V		Développé après rupture d'un barrage à l'amont Développé, pêche de loisir
Afrique du Sud (Transvaal) Zaïre	1965 1948		Certains lacs artificiels Lac Kivu, Bas Congo, Pays Kasai, lac Munkumba			Acclimaté partout y compris au Kivu, vient de la Mariema		

Species	Normal distribution area	Introduction	Year	Fishculture	Open waters	V	A	Comments given in french
<i>Tilapia sparamni</i>	Bassins Congo et Zambeze + lacs Nyassa, Bangwelu et Moero	R. sud-africaine	?	oui	Province du Cap	V		Acclimaté en rivières pour hybridation
		Tanzanie	?	Pisciculture	?	V		
<i>Tilapia shirana</i>	Lac Nyasa, Haut Shire	Madagascar	1969	Expérimentation	non	V		Pisciculture mais presque abandonné (vient de Zambie)
<i>Tilapia zillii</i>	Jourdain, Sénégal, Niger, Sassandra, Bandama, Volta, Nil, Bénoué, Chari, Oubangui, Uele, Ituri Lacs Tchad, Albert, Rodolphe (Turkana)	Madagascar	1955	Stations piscicoles	oui	V		Vient du Kenya, peu développé
		Côte d'Ivoire	1957	CTFT Bouaké	?	V		Pour hybridation, vient de Brazzaville
		Ethiopie	1974	oui	?	V		Pisciculture et hybridation
		Maurice	1957	oui	oui	V		Développé, vient du Kenya via Madagascar
		Kenya	1953-1954	oui	Lac Victoria	V		Vient du lac Albert développé au Victoria (phytophage)
			1954-1955		Lac Naivasha	V		Pêche, développé dans un lac sans phytophage ni prédateur
			?		Rivière Tana	V		Peu développé
		Tanzanie	1962		Lacs artificiels	V		Développé en 1965
		Algérie	1961		?	V		Pisciculture
		Ouganda	1956		Lac Kioga	V		S'est développé puis a disparu en raison d'autres introductions et d'une forte élévation de niveau (voir texte)
Zimbabwe	195 ?		Lac Mac Ilwaine	V		Disparu?		
Cameroun	1949		Pisciculture de Yaoundé	?	V	Vient de Yangambi		

REMERCIEMENTS

Les auteurs ont bénéficié des critiques du comité d'édition qu'ils remercient vivement. Beaucoup de données récentes ont été communiquées par R.L. WELCOMME (Département des pêches, FAO, ROME) que nous remercions également.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARRIGNON J., 1975 - Ce qu'il faut penser des introductions nouvelles. *Piscic. Fr.*, 43 : 19-22.
- ATZ J.W., 1959 - Now the fish is coming in plastic bags. *Anim. king.*, 61 (1) : 27-28.
- BALON E.K., 1974 - Fish production of a tropical ecosystem. In *Lake Kariba : a man made tropical ecosystem in Central Africa*. (Ed. E.K. Balon and A.C. Coche) Monogr. Biol. 24. Junk, The Hague : 253-676.
- BAREL C.D.N., DORIT R., GREWOOD P.H., FRYER G., HUGHES N., JACKSON P.B.N., KAWANABE H., LOWE-McCONNEL R.H., NAGOSHI M., RIBBINK A.J., TREWAVAS E., WITTE F. & YAMAOKA K., 1985 - Destruction of fisheries in Africa's lakes. *Nature* 315 : 19-20.
- BARD J., 1960 - Introduction du Black Bass dans l'Ouest Cameroun. *C.R. Symp. Lusaka, Publ. C.S.A.*, 63 : 144.
- BARD J., 1971 - La production des eaux continentales en Afrique francophone au sud du Sahara et à Madagascar. *Bois. For. Trop.*, 140 : 3-9.
- BELL-CROSS G. & BELL-CROSS B., 1971 - Introduction of *Limnothrissa miodon* and *Limnocaridina tanganyicae* into Lake Kariba. *Fish. Res. Bull. Zambia*, 5 : 207-214.
- CHAPUIS M., 1962 - Rapport annuel sur la pêche dans les eaux continentales et la pisciculture. Rapport annuel Min. Agric. Rabat, 26 p.
- C.T.F.T., 1977 - Rapport annuel sur les Pêches continentales. CTFT Nogent/Marne, 48 p. multigr.
- DAMAS H., 1953 - Les lacs ruandais et leurs problèmes. *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 84 (1) : 17-38.
- DEPIERRE D. & VIVIEN J., 1977 - Une réussite du service forestier du Cameroun : l'introduction d'*Heterotis niloticus* dans le Nyong. *Bois. For. Trop.*, 173 : 59-68.
- ELDER H.Y., GARROD D.J. & WHITEHEAD P.J.P., 1971 - Natural hybrids of the African Cichlid fishes *Tilapia spirulus nigra* and *Tilapia leucosticta* : a case of hybrid introgression. *Biol. J. Linn. Soc.*, 3 (2) : 103-146.
- F.A.O., 1968 - Recent introductions and transplantations. *FAO Fish. Bull.* 1 (1) : 13 pages.
- F.A.O., 1970 - Introductions of fishes, prawn and crayfishes. *FAO Fish Cult. Bull.*, 2 (4) : 1-15.
- F.A.O., 1973 - Fish and Shellfish introductions. *FAO Aquacul. Bull.*, 3-4 : 18-20.
- FRYER G. & ILES T.D., 1972 - The cichlid fishes of the Great lakes of Africa, their biology and evolution. *Oliver et Boyd, Edinburgh*, 641 pages.
- GEORGE T.T., 1975 - Introduction and transplantation of cultivated species into Africa. Doc. mult. FAO/CIFA/75/SR, 7, 25 pages.
- GEORGE T.T., 1979 - The Chinese grass carp *C. idella*, its biology, introduction, control of aquatic macrophytes and breeding in Sudan. 20 p. mimeo.
- GREWOOD P.H., 1955 - The fishes of Uganda. *Uganda Journ.* 19 (2) : 137-155.
- HARDING D., 1964 - Hydrology and fisheries in Lake Kariba. *Verh. Intern. Ver. Limnol.*, 15 : 139-149.
- JACKSON P.B.N., 1960 - On the desirability or otherwise of introducing fishes to waters that are foreign to them. *C.R. Symp. Lusaka, Pub. C.S.A.*, 63 : 157-164.

- JUBB R.A., 1967 - *Freshwater fishes of Southern Africa*. Balkema, Capetown, 248 pages.
- JUNOR F.R., 1969 - *Tilapia rendalli* in artificial lakes and dams in Rhodesia with special references to its undesirable effects. *Rhod. J. Agric. Sci.*, 7 : 61-79.
- KANYIKE E.S., 1974 - Preliminary investigation into multiple stocking using (*Tilapia nilotica* × *Tilapia hornorum*) hybrids with mirror carp (*C. carpio*) in Kajansi ponds. *Symp. Aquat. Sci. East and Cent. Afr. Kampala, Uganda*.
- KIENER A., 1964 - Poissons, pêche et pisciculture à Madagascar. CTFT. Nogent/Marne, 24. 240 pages.
- KOUASSI N., 1979 - Installation et évolution des peuplements piscicoles dans le lac de Kosou (Côte d'Ivoire), entre 1972 et 1977. *Ann. Univ. Abidjan (E)*. 12 : 1-21.
- LAZARD J., 1980 - La pêche en eau libre et le développement de la pisciculture dans les eaux continentales ivoiriennes. Thèse Doct. Ing. USTL, Montpellier, 253 pages.
- LEMASSON J., 1971 - Chronique piscicole : l'aménagement de la pêche dans les lacs Kariba, Volta et Kainji. *Notes Doc. Pêche Piscic.* (Nouv. sér.) 2 : 1-42.
- LEMASSON J. & BARD J., 1968 - Nouveaux poissons et nouveaux systèmes pour la pisciculture en Afrique. *FAO Fish. Rep.*, 44 : 182-185.
- LOWE R. H., 1958 - Observations on the biology of *Tilapia nilotica* (Lin.) in East African waters. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 57 (1-2) : 129-170.
- LOWE-McCONNELL R.H., 1975 - *Fish communities in tropical freshwaters : their distribution, ecology and evolution*. Longman, London. 575 pages.
- MAAR A., 1960 - The introduction of carp in Africa south of Sahara. Publ. CCTA/CSA Lakes, 9 p. mimeo.
- MAHY G., 1979 - L'introduction du Clupéidé pélagique tanganykien *L. miodon* au lac Kivu (Ruanda-Zaïre) et au lac Kariba (Rhodésie-Zambie). Doc FAO/RWA/77/01O, 49 pages.
- MANN M.J. & SENTONGO G.W., 1969 - A note on the *Tilapia* populations of Lake Naivasha in 1968. *EAFFRO Ann. Rep. for 1968* : 28-31.
- MARSHALL B.E., 1979 - Fish Populations and the Fisheries Potential of Lake Kariba. *S. Afric. J. Sci.*, 75 : 485-488.
- MICHA J.C. & FRANK V., 1975 - Biologie des principales espèces utilisées en pisciculture africaine. Doc. mult. FAO/CIFA/75/SR. 8, 39 pages.
- MOREAU J., 1979 - Biologie et évolution des peuplements de cichlidés introduits dans les lacs malgaches d'altitude. Thèse Doc. d'Etat. INP Toulouse. 38. 345 pages.
- MOTABAR M., 1973 - Malaria control programm. WHO EM/117 Sudan 2001/R.
- MUNRO J.L., 1967 - The food of a community of East African freshwater fishes. *J. Zool., London*, 151 : 389-415.
- RAKOTOMANAMPISON A., 1966 - Premiers résultats de l'acclimatation d'*Heterotis niloticus* à Madagascar. Doc. mult. Dir. Eaux et Forêts, Tananarive. 32 pages.
- RUWET J.C., 1963 - *Tilapia malanopleura* (Dum), poissons cichlidés et la lutte contre la végétation semi-aquatique au lac barrage de la Lufira (Haut Katanga). *Bull. Soc. Roy. Sci. Liège*, 32 (7-8) : 516-528.
- THEREZIEN Y., 1963 - Régime alimentaire de plusieurs espèces de poissons des lacs Kinkony, Sahapy et autres étangs de la région nord-ouest de Madagascar. *Bull. Fr. Piscic.*, 211 : 37-48.
- THEREZIEN Y., MOULHERAT J.L. & VINCKE M., 1967 - Etude en vue du développement de la pêche au lac Kinkony. CTFT, Tananarive, 178 p. multigr.
- THYS van den AUDENAERDE D.F.E., 1964 - Révision systématique des espèces congolaises du genre *Tilapia* (Pisces, Cichlidae). *Ann. Mus. Afr. Cent. (Sci. Zool.)*, 124 : 1-155.
- WELCOMME R.L., 1964 - Notes on the present distribution and habits of the non-endemic species of *Tilapia* which have been introduced into Lake Victoria. *EAFFRO. Ann. Rep.* : 36-39.
- WELCOMME R.L., 1967 - Observations on the biology of the introduced species of *Tilapia* in Lake Victoria. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 76 : 249-279.
- WELCOMME R.L., 1981 - Registre des transferts internationaux d'espèces de poissons des eaux continentales. *FAO Fish. Techn. Pap.* (213), 120 pages.
- WELCOMME R.L., 1984 - International transfert of inland fish species : 22-40 in W.R. Comtenay & J.R. Stauffer, 1984. *Distribution biology and management of exotic fishes*. J. Hopking University Press. Baltimore, U.S.A.

Chapitre 20**FISHERIES SCIENCE IN AFRICA*****LA SCIENCE DES PÊCHES EN AFRIQUE*****P.B.N. Jackson
G.W. Ssentongo****1 - INTRODUCTION**

In most African countries, fisheries are among the important renewable natural resources. A large part of Africa is well-watered, harbouring many of the world's greatest rivers and lakes and smaller streams. This favours the rapid growth of fish, leading to high yields of valuable animal protein for most countries. Even in the more arid areas, fish production is of considerable importance because yield in very large rivers and dams is often not seriously affected during drought periods.

Such are the roots of the great importance that the fish resource has traditionally always had in the African diet. In the past certain tribes, particularly those with a cattle-owning tradition, have not eaten fish for reasons of customs or taboo. But such prejudices are rapidly disappearing, so that there are now very few parts of the continent where the capture or cultivation of fish, its preservation, processing and marketing, are not major occupations. The rapidly increasing human populations make this food source of even greater value, while the construction of the huge man-made lakes on most of Africa's largest rivers have greatly increased the biomass of commercially important freshwater fish. Fisheries science, covering fishing and fish technology, regulation and management of fishery resources, is therefore of great significance in enabling the best advantage to be gained from this asset.

African freshwater fisheries started with the use of locally fabricated materials such as baskets, spears, etc. initially mainly for subsistence. Yield was greatly increased by the introduction of seine nets braided from twine which was originally hand-spun, while trade in products preserved by drying, salting and smoking began to encourage fish consumption from centres far removed from the water's edge. A very great impetus came with the introduction of the gillnet by the Norwegian Aarup in 1905 in Lake Victoria (Worthington & Worthington, 1933). This gear has advantages in catching fish which are scattered fairly widely and not concentrated in dense shoals, because it is stationary. Once set the only energy expended is by the fish which catches itself while the fisherman is otherwise occupied, in contrast to the costly and time-consuming effort required to operate moving gear such as seines and trawls. This characteristic, together with its relative cheapness, has ensured the gillnet's pre-eminence over all other gears in most African inland fisheries.

Most of the increase in the exploitation has taken place within the last half century and has coincided with very great increases in human populations. Today the demand for fish in all

parts of the continent is high, requiring the best possible management. But those aspects of fisheries science which deal with capture, processing, transporting and marketing techniques have made better progress in the African freshwater fisheries than management and regulatory aspects. Most of the originally profitable species show ominous signs of overfishing and many fisheries neither yield the quantity nor the quality that they once did. In many waters the population structure and relative abundance of the species has changed, often for the worse. Hence, fisheries science in Africa is presented with great challenges both in promoting fisheries of man-made lakes and aquaculture systems as well as in overcoming the management problems of a usually complex fishing industry.

2 - FRESHWATER FISHERY RESOURCE ASSESSMENT

2.1 - Centres of production.

In Africa there are few areas where fishing is not practised, even if it is merely a basket trap in a small stream or hook and line in a small irrigation or cattle watering dam. Since in most cases it is difficult to keep records of such simple fishing, yields cannot be accurately estimated, but they nevertheless contribute significantly to the fishing effort in many countries. Welcomme (1979a) has estimated that the catch from 35 African countries is about 1400 000t (Table 1), of which some 40% comes from rivers and floodplains (Welcomme, 1979b), showing that the present total annual catch is near the potential level for many countries.

Ssentongo (1979) gives fish production data for some selected natural and man-made lakes in Africa, and productive inland waters in the world. (Table 2).

2.1.1 - River and floodplain fisheries. These are considered together since few large rivers (except the Zaire) have a large production without significant contributions from their floodplains. In general, the yield of river and floodplain systems depends very largely on the extent and duration of seasonal floods, on which both the ichthyomass and the catches for a particular year depend (Welcomme & Hagborg, 1977; Welcomme, 1979c). In the last two decades, severe environmental constraints have been placed on these systems by the construction of large dams, usually for the provision of hydroelectric power. One important implication of dam construction is that the retention of large quantities of water in man-made lakes usually, if not always, has very deleterious effects on the downstream floodplain environment, including the fisheries. The general question is reviewed by Davies (1979). In the case of Kainji the loss of fish catches from the downstream floodplains is only just balanced by increased fishing from the reservoir (Welcomme, 1979b), while Bowmaker *et al.* (1978) show the effects of the two Zambezi dams (Kariba and Cahora Bassa) on the downstream and delta regime.

a) The Niger river, tributaries and associated floodplains. These provide the bulk of the inland fisheries yield in Nigeria, Mali and Niger. De Vos (1979) deals with the importance of large river regimes which are buffered against drought, particularly applicable to Mali and Niger, while management problems with particular reference to the Niger are treated by Awachie (1979), who stresses the undesirability of catching gravid, pre-spawning fish at the beginning of the flooding season.

b) The Kafue river and floodplain. Zambia is a well-watered country with important fisheries on more than a dozen lakes, rivers and swamps. Nevertheless, though subject to the usual fluctuations associated with riverine regimes, some 20% of the total national catch has often in recent years been contributed in a single year by this fishery (Lagler *et al.*, 1971).

c) The Shire river and floodplain. This system is of great importance in Malawi relative to other natural fisheries (Willoughby & Walker, 1978) producing a catch of 13 300t in 1976, or over 30% of the nominal total for Malawi that year. This system is characterized by having in it a large swamp, the Elephant Marsh, which contributes significantly to the catches.

Table 1 : Estimated total inland fish catches and potential by some African countries (Welcomme, 1979a).

COUNTRY	CATCH (t)	POTENTIAL (t)
Angola	10 000	10 000
Benin	20 000	25 000
Botswana	1 600	15 000
Burundi	20 330	20 000
Cameroon	40 000	40 000
Central African Republic	10 000	15 000
Chad	115 000	up to 20 000 depending on rainfall
Congo	1 000	60 000
Egypt	80 000	80 000
Ethiopia	1 000	59 100
Gabon	1 800	2 000
Gambia	800	8 000
Ghana	41 950	40 000
Guinea	1 000	5 000
Ivory Coast	17 000	17 000
Kenya	37 000	37 000
Liberia	4 000	at least 4 000
Madagascar	41 000	41 500
Malawi	78 500	78 500
Mali	100 000	up to 115 000 depending on rainfall
Mauritania	13 000	very low due to environment changes in Senegal River
Mozambique	3 000	15 000
Niger	8 000	15 000
Nigeria	200 000	200 000
Rwanda	600	12 000
Senegal	25 000	much reduced due to hydro-agricultural management of Senegal River
Sierra Leone	1 100	5 000
Sudan	22 000	125 000
Tanzania	150 000	250 000
Togo	3 000	3 000
Uganda	174 000	240 000
Burkina Faso	3 500	6 000
Zaire	114 000	280 000
Zambia	49 000	70 000
Zimbabwe	14 000	15 000
Total	1 404 030	2 108 100

Table 2 : Fish production data for some selected natural and man-made lakes in Africa (Ssentengo, 1979).

LAKE	AREA (km ²)	MEAN (m)	CATCH (t)	PRODUCTION (kg/ha)
Bangweulu (open water)	2 800	4	9 000	32.1
Chisi (open water)	35	-	280	80.0
Chilwa (open water)	750	2	9 800	130.7
George	270	3	4 200	155.6
Kainji	1 270	11	7 200	56.7
Kariba	5 364	29	4 080	7.6
Kioga	2 700	6	105 000	388.9
Kitangiri	1 200	3	5 180	43.2
Malawi	30 000	426	28 000	9.1
Mweru Wa-Ntipa (open water)	300	7	3 000	100.0
Tanganyika	32 000	700	73 300	22.3
Turkana (= Rudolf)	7 200	-	16 000	22.2
Victoria	68 800	40	101 082	14.7
Volta	8 482	19	37 300	44.0

2.1.2 - Wetlands. An accepted classification of wetlands is that proposed by Cowardin *et al.* (1979) : various classes of waters less than about 3m deep. While rivers and floodplains are included, many important fisheries occur in other categories, eg. on the shallow lakes such as Chad, Chilwa in Malawi and Mweru Wa'Ntipa in Zambia. The Bangweulu Swamps in Zambia are among the biggest in area in the world. The Niger Inland Delta and the Okavango Swamps also support important fisheries. Wetland fisheries are characteristically variable in response to rhythmic water level fluctuations (Bruton & Jackson, 1983) : thus in Lake Chad the fishery increased very rapidly from 30 000t in 1962 to 220 000t in 1974, then dropped drastically to less than 100 000t in 1977 (Durand, 1980, 1983).

2.1.3 - Natural lakes. Africa has large water masses. While the Great Lakes are the huge water bodies of Victoria, Malawi, Tanganyika and Turkana, there are very many others, from larger open water areas such as Mweru to endorheic wetlands which, though large, are swampy and impermanent. Many are major centres of production; details of their fisheries vary in detail though most are now near the optimum level of exploitation. It is on the Great Lakes that the use of gillnets and later of mechanised fishing was first developed. These have had much effect on the population structure of exploited fish stocks and the consequent management measures.

2.1.4 - Man-made lakes (see also Chapter 15). The first really large African impoundment, Lake Kariba, was also the first on which a pre-impoundment survey was undertaken (Jackson, 1960, 1961). After Kariba, man-made lakes have proliferated and no river in Africa, however large, is now without at least one. A sole exception is the River Zaire, but even here very large dams are contemplated (Olivier, 1979). Present-day, and projected dams in Africa are listed in Chapter 27.

Most large impoundments are built for the purpose of providing hydro-electric power, a reflection of mankind's energy crisis, and, provided that this was economically feasible, few other considerations have prevailed. Fisheries are usually an unplanned benefit which was incidental to the main purpose of the dam. Nevertheless fisheries can readily be established (Jackson, 1966) which in many cases have proved a major fish producer such as in Lakes Volta (Welcomme,

1979a) and Kariba (Marshall, 1979). Adverse effects have long been appreciated (Ellis, 1941; Jackson, 1963), and recent experience has again shown many dams to be somewhat of a mixed blessing (Davies, 1979; Scudder, 1979; Welcomme, 1979b), with increased fish production offset by adverse developmental and downstream effects.

2.1.5 - Estuaries and brackish water. The African continent is relatively poorly endowed with coastal lagoons although comparatively extensive ones exist in West Africa, Mozambique, Zululand and Madagascar. Estuarine fishing is therefore limited in extent except in areas such as the Ivory Coast where extensive lagoons occur (Durand *et al.*, 1978). Purse seines are used in such areas, but otherwise beach seines, traps (especially in tidally influenced areas) and cast nets in shallow areas are the most important gear. However, all around the coast, estuaries are important nursery areas for many commercially valuable fish (Day, 1981). Several sea-spawned fishes such as the eels (Anguillidae) and mullets (Mugilidae) migrate far up most river systems and these fishes are important elements of the inland water biota (Kiener, 1959; Bok, 1979).

2.2 - Resource monitoring.

Monitoring of the fishery resources is an urgent necessity in all African inland waters. Virtually without exception all of the major fisheries have been intensively exploited, so that the older year-classes of most fish populations have been taken out and what remains are the young which are annually recruited. But successful recruitment depends largely on the abundance of older fish that spawn each year and when this breeding stock becomes too small to yield enough recruits to the fishery, catches decline. In cases when natural mortality occurs through food shortages or winter kill, the harvesting of younger age-groups before these die naturally is desirable (Allanson & Jackson, 1983). A useful resume of inland fishery management, dealing with monitoring, decision-making and techniques, is given by Welcomme & Henderson (1976), while population dynamics and biomass estimated are briefly treated by Lévêque & Bruton (1981).

Studies on some exploited fish stocks have provided fairly reliable information on the state of the stocks and fishing trends. Some have been on rivers and smaller lakes, e.g. the study by Loubens (1964) on the Ogoue and that of Durand (1978) on *Alestes* in Lake Chad. On the Great Lakes the classical study is that of Garrod (1961a, 1961b, 1963) on the gillnet fishery for tilapias on Lake Victoria. In Lake Tanganyika the fishery resources are considered by Coulter (1970, 1976). Production to biomass ratios of present stocks will be higher than in the previous populations when more predatory and older fish were present (Coulter, 1981; Coulter & Jackson, 1981). Such populations can withstand greater exploitation than they receive at present, at the price of the loss of older and larger fish. The introduced sardine *Limnothrissa miodon* has made the open waters of Lake Kariba very highly productive (Marshall, 1979). An important resource monitoring activity is the study of the trawl fishery on Lake Malawi by Turner (1977, 1978) who gives a clear picture of the effects of demersal trawling, the yield which is possible and the regulation which is necessary. Lake Malawi pelagic stocks have been examined by FAO 1982.

2.3 - Resource potential.

It is clear from the fore-going that the resource potential which exists is not easily defined since it varies so much from place to place, though it is often large, and also that development possibilities have to a large extent already been fully implemented, in so far as natural fisheries are concerned, excepting in some offshore fisheries in the larger lakes. The first three-quarters of the present century have seen the advent of large-scale fishing by twine netting, a great increase in fishing techniques which have resulted in the depletion of accumulated stocks. By 1975 the older year-classes of most of the larger and slower growing species had been fished up, as indicated by Coulter (1981) for Lake Tanganyika, Turner (1977) for Lake Malawi, and Benda (1979) for Lake Victoria, with similar situations occurring for most of the other of the older established fisheries. Since an accumulated resource was being exploited, it is inevitable that fish catches should decline.

This process has often been obscured by a change in the potential of some other fish species, e.g. the various tilapias, the Nile perch and catfishes, which have been displaced by smaller and more abundant fishes which can reach maturity in one year, or two at most, leaving very numerous descendants. Such responses to fishing pressure are well-known elsewhere in the world, such as in the North American lakes (Smith, 1968).

This process has been clearly shown in major African fisheries, e.g. the Nyanza Gulf fishery of Lake Victoria, traditionally a «tilapia» fishery but later dominated by smaller, faster growing species (Benda, 1979; Marten, 1979) and now by the Nile Perch (Hughes, 1983). The small, quick-growing highly fecund resources, the freshwater sardines *Pellonula afzeliusi* and *Limnothrissa miodon*, are responsible for the high catches of some man-made lakes such as Volta and Kariba. In immature communities, such as those created by extreme fishing pressure, there is a fast turnover and high fecundity (Lowe-McConnell, 1975). To the fishery manager, the importance lies in the production being high in relation to ichthyomass, giving high yields relative to standing stock (Coulter & Jackson, 1981) but with the loss of the more desirable, larger and slower-growing species.

While the first three-quarters of the century have seen a «mining out» of an accumulated fishery resource which took many centuries to develop, it is hoped that the last quarter will be characterized by an emphasis on management for optimum yields and rehabilitation of fished-out stocks. It is undeniable that there has been considerable over-fishing in the past and that the effect of this has in many cases been to remove favourite and preferred fish such as the larger and older fishes like tilapias and catfishes as well as the important migratory cyprinids such as *Labeo* spp., and partially to replace them with smaller and fast-growing species. *Labeo* are particularly vulnerable to uncontrolled exploitation through having few though having individually numerous year classes due to irregular breeding success (Tomasson *et al.*, 1984). This is the most important future task for fisheries science in Africa : to manage the fisheries resources in such a way that its optimum potential can be maintained, not only in tonnage yielded but in the maintenance of species diversity. In order to do this, fishery managers need to gain the cooperation of the governing authorities, of the fishermen and the consumers in general, so that the needs for and benefits arising from wise resource use are fully understood. In addition, much attention is now being paid to aquaculture and this should remain an important aspect of fisheries science in the years to come.

2.4 - Estimation of resource potential from other parameters.

No fishery can be effectively managed without some understanding of its potential fish production. In this regard the productivity of a waterbody as a whole is important and several attempts have been made to equate this with independent limnological variables. Some are summarised here and the question is treated further in Chapter 21.

Experience has shown that depth is one of the most important of such parameters and Rawson (1955) showed an inverse relationship (the shallower the more productive) to exist between mean depth and fish production in large Canadian lakes. In Africa, Jackson (1960) applied the principle by recommending clearing of vegetation at Kariba to facilitate fishing down to 9 m below minimum water level only, because of the higher productivity in shallower areas. In 1972 Fryer & Iles showed the relationship in African lakes to be generally similar to that in Canada (Fig. 1). Bowen (1978) demonstrated the importance of shallow water to fish. Previously a correlation between productivity and water chemistry had been shown in North America by Moyle (1956) and Northcote & Larkin (1956). These indexes were combined by Ryder (1965) to form his Morpho-Edaphic Index (MEI), which proposed a relationship between the total dissolved solids (tds) and depth. Since data on water conductivity are more readily obtained and more widely available they are often substituted for tds to enable the expression to read :

$$\text{MEI} = \frac{\text{Conductivity } (\mu \text{ mhos/cm})}{\text{Mean depth (metres)}}$$

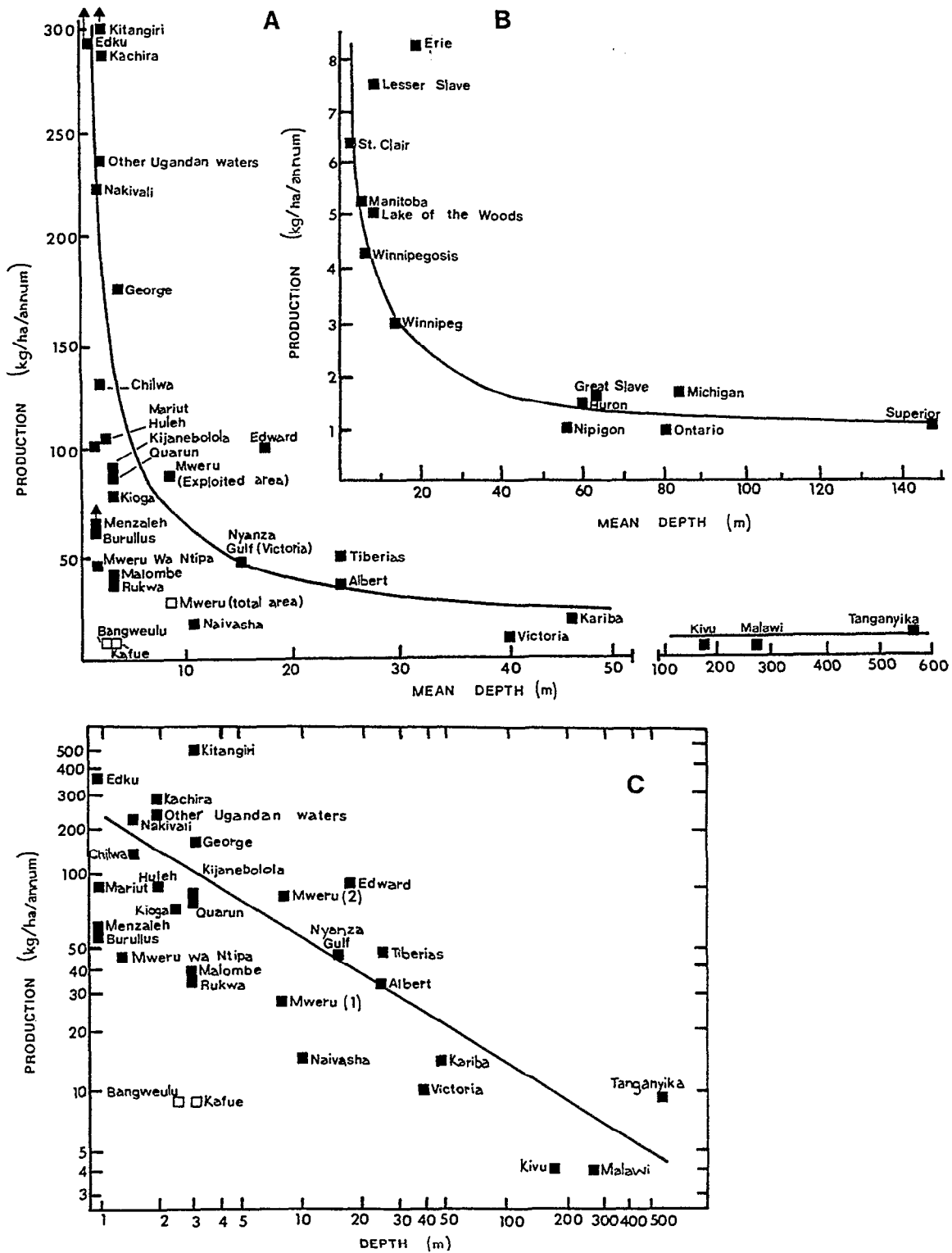


Fig. 1 : Relationship between depth and fish yield in African inland waters (A) and as a logarithmic plot (C), and in Canadian lakes (B). From Fryer & Iles (1972).

For Africa, the application of the MEI was first considered by Regier, Cordone & Ryder (1971) for seven African lakes, and the principles underlying the use of the index in Africa were dealt with in greater detail by Henderson, Ryder & Kundhongania (1975). A relationship between increasing MEI and catch in kg/ha (c) was found to exist by Henderson & Welcomme (1974), with the expressions :

$$C = 14.3136 = \text{MEI}^{0.4681}$$

describing the relationship for lakes near their maximum level of exploitation. Catch per fisherman, as well, increased with increasing value of MEI (Figs. 2, 3). Bruwer & Claasens (1978) related MEI to potential fish production in temperate or subtropical southern African dams and, while actual fish yield is mostly unknown, potential may often be over-estimated because of the very turbid water of most impoundments. But in spite of such limitations, Morpho-Edaphic Indices and variations in catch per fisherman density are valuable tools in fishery resource managements. Another attempt to correlate fish yields to other parameters is that of Melack. Henderson *et al.* (1973) had earlier suggested that fish yields may increase as a power function of primary productivity, but Melack (1976) first analysed such relationships. In eight African lakes he found that commercial fish yields increase logarithmically as primary productivity increases arithmetically. The regression equation describing the relation between fish yields (FY) and gross photosynthesis (PG) was

$$\log \text{FY} = 0.91 + 0.113 \text{PG}$$

Correlations between fish yield and gross photosynthesis by phytoplankton in China was also found by Liang *et al.* (1981), but the authors concur with McConnell *et al.* (1977) that one universal regression equation suitable for predictive application to all fisheries is unlikely. Gross photosynthesis must be calculated, including respiration by heterotrophic (bacterial) as well as autotrophic plankton. The implications of this in Lake Tanganyika, where primary production is not high relative to fish yield, is discussed by Hecky *et al.* (1981) and Eccles (1985). Further work is required especially on the deep Rift Valley lakes with their huge bacterial stocks in poorly lit and oxygenated profundal zones, but in general there is little doubt that measurements of primary productivity can improve the assessment of fish yields from tropical lakes.

Finally, one may by contrast consider the attempt by Welcomme (1978) to provide preliminary estimates of the catch from rivers and their floodplains by analysing the fish yield patterns from a number of water bodies (Table 3). A fairly good relationship was found between the drainage basin area (A) and the catch obtained from it (C). Rivers with average sized fringing floodplains conform to the relationship

$$C = 0.12 A^{0.85}$$

Basin area and length of longest channel are themselves related; also a relationship exists for yield in t as a function of main channel length in km (L) :

$$Ct = 0.0033 L^{1.95}$$

or, approximately, the catch in kg equals 3.33 times the square of the river length (L) from its source,

$$C_{\text{kg}} = 3.33 L^2$$

These simple models work in general, though deviations occur for individual rivers, due mainly to edaphic factors; e.g. if conductivities, which usually average 50-150 mhos for larger rivers, are widely different, such as in «black water», nutrient-poor rivers (e.g. the Zaire). Conductivity differences account for about 60% of variations from the predicted values of catches in African rivers. Other deviations examined by Welcomme (1978) are caused by morphological factors, especially by exceptionally large floodplain development such as in the Senegal, Niger and Oueme rivers, and the influence of fishermen (N) according to the relationship (Fig. 4) :

$$C = 3.922 (0.91 \text{ number of fisherman/km}^2) (r = -0.89)$$

Finally, variations in flood intensity result in year-to-year variations in catch. To sum up, considerable progress has been made in the estimation of fish yields from other environmental parameters, which are of great value in African fishery management. Virtually all the authors involved, however, stress the need for further and more adequate information on the various fisheries. The provision of more extensive accurate catch data on African fisheries is therefore an important priority in African fisheries management.

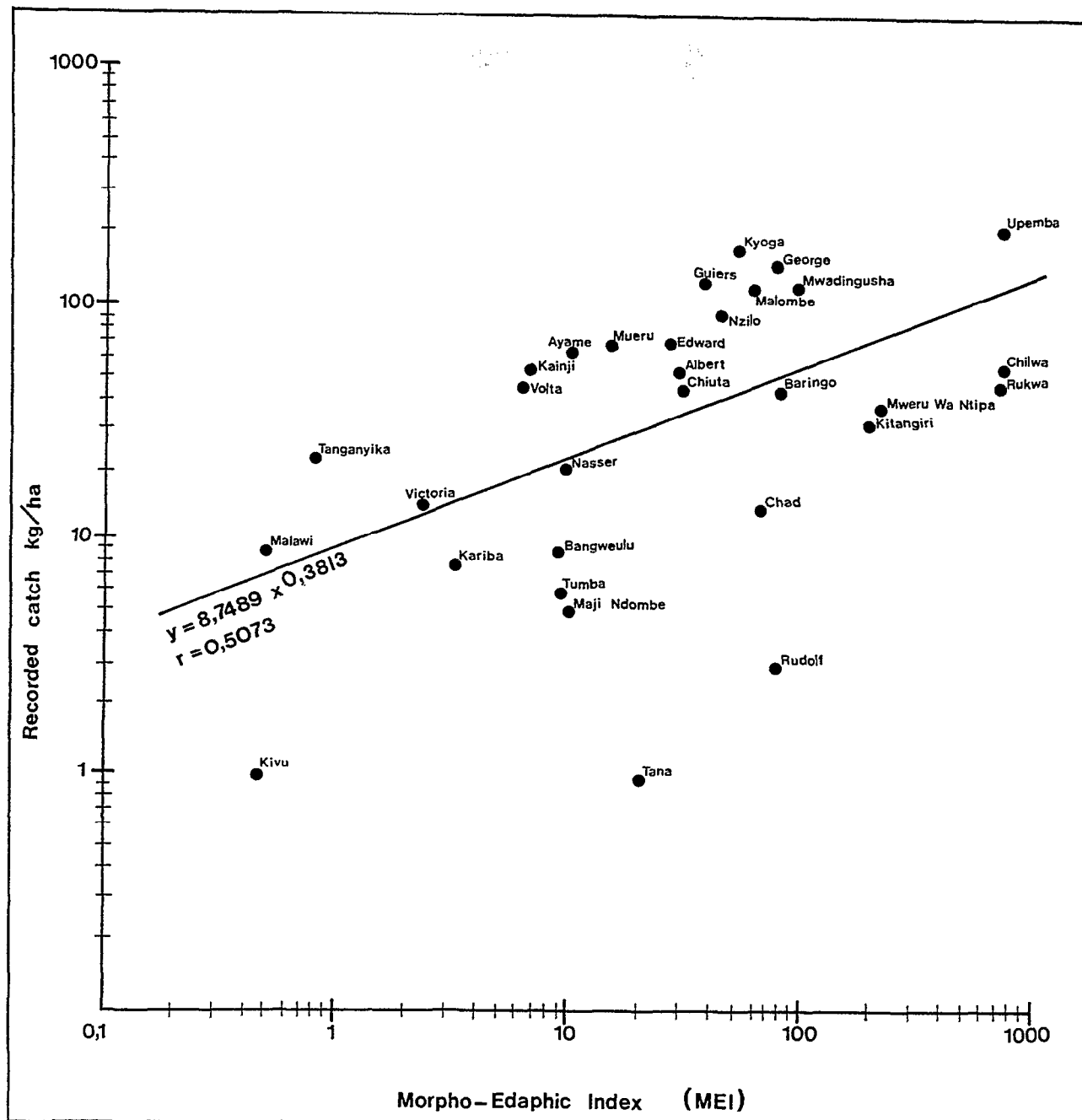


Fig. 2 : The relationship between Morpho-Edaphic Index and recorded catch in 31 tropical African lakes. From Henderson & Welcomme (1974).

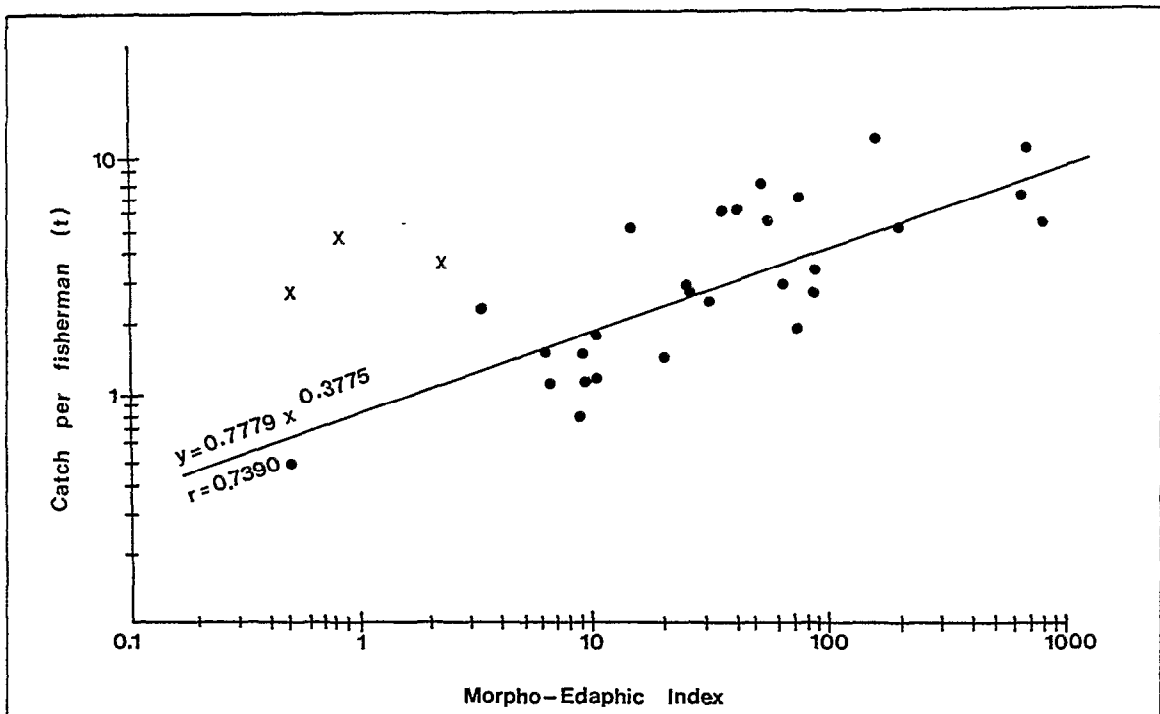


Fig. 3 : The relationship between Morpho-Edaphic Index and catch per fisherman in 31 African lakes. Lakes Victoria, Malawi and Tanganyika are shown by crosses and all other lakes by dots. From Henderson & Welcomme (1974).

Table 3 : Number of fishermen, catch and maximum flooded area of some tropical rivers (from Welcomme, 1978).

River	Number of Fishermen (f)	Catch in Tons (c)	Areas in km ² (a)	$\frac{f}{a}$	$\frac{c}{f}$	$\frac{c}{a}$ (kg/ha)
Shire (1972)	2 445	9 039	665	3.68	3.70	135.9
(1976)	4 433	13 300	665	6.65	3.00	200.0
Kafue (1963)	1 112	8 554	4 340	0.26	7.69	19.7
(1970)	670	6 747	4 340	0.15	10.06	15.5
Sénégal	10 000	36 000	12 970	0.80	3.46	27.8
Central Delta, Niger	54 112	90 000	20 000	2.71	1.66	45.0
Pendjari	65	140	40	1.65	2.15	35.0
Ouémé (1975)	25 000	104 000	1 000	25.00	0.42	104.0
(1968/69)	29 852	6 500	1 000	29.85	0.22	65.0
Niger, Niger	1 314	4 700	907	1.45	3.58	51.8
Niger, Nigeria	4 600	14 350	4 800	0.96	3.12	29.9
Benue, Nigeria	5 140	9 570	3 100	1.66	1.86	30.9
Barotse	912	3 500	5 120	0.18	3.84	6.8
Magdalena	30 000	65 000	20 000	1.50	2.17	32.5

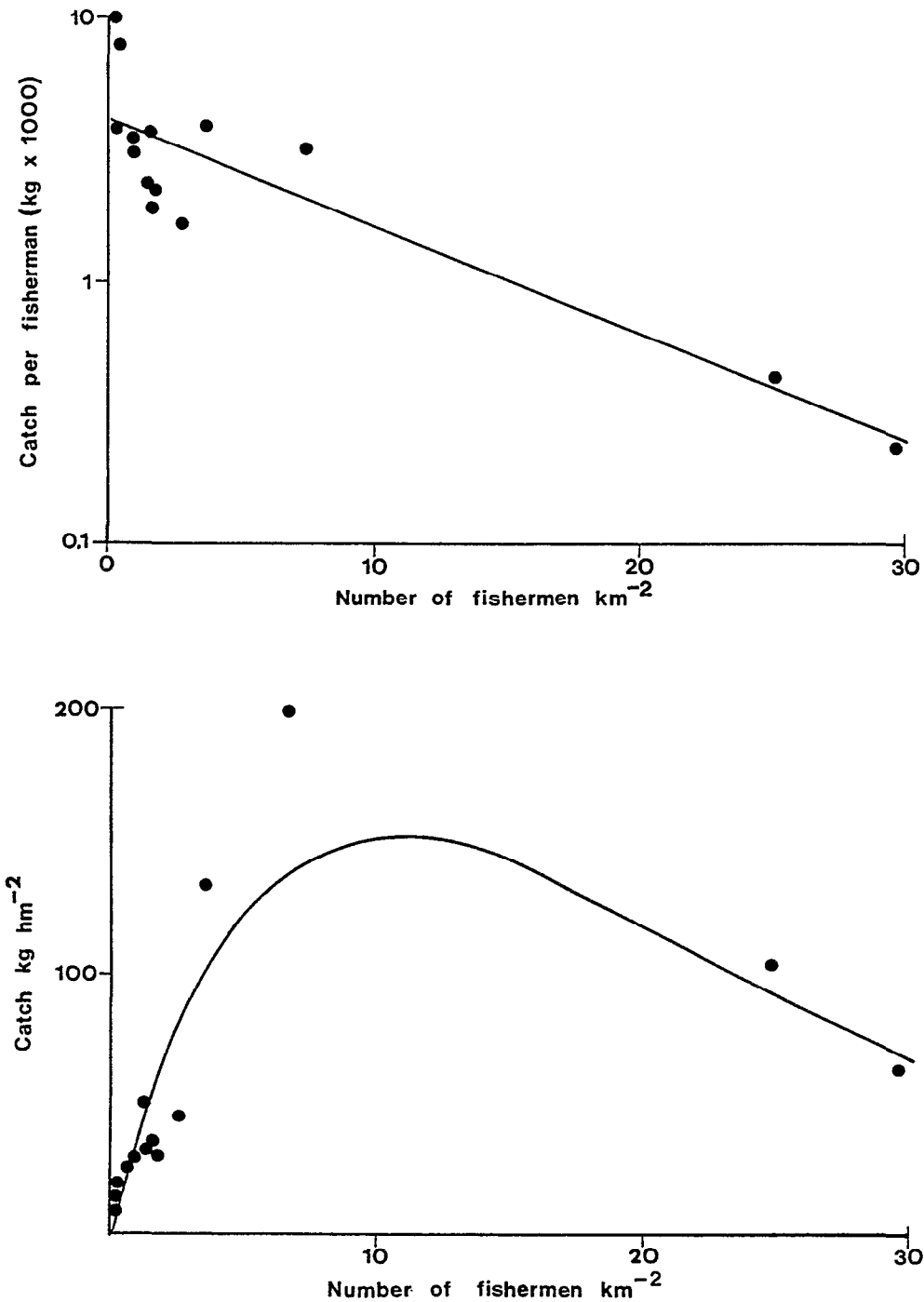


Fig. 4 : Above : Catch per fisherman as a function of number of fishermen km⁻² with calculated regression line $C = 3.955 (.910N)$.

Below : Theoretical relationship between number of fishermen and catch from tropical rivers derived from the regression equation plotted above. Also plotted are actual values from Table 3.

3 - FISHERY MANAGEMENT AND DEVELOPMENT

3.1 - Evolution of fisheries and trends in technology.

The past 75 years have, for inland fisheries throughout the world, been a period of rapid evolution of the fishing industry with advances in fishing technology, fish processing and distribution. By the turn of the century the African fishery, though still strongly orientated towards the traditional capture methods of woven baskets etc., was beginning to use seine nets of woven twine. Fishery products were disseminated to inland centres from the shores of lakes and rivers (see Jackson, 1971, for review). The early descriptions by Stanley (1878) of markets and Boulenger (1901) of fishing methods in Zaire, are of particular interest in this regard. As an example: Malawi in the 19th century was thinly populated and abounding with game, and fishing was comparatively little practised. Livingstone (1865) observed seine netting on Lake Malawi in 1859 and also commented on the weir fishery for large cyprinids (*Opsaridium*, *Labeo* and *Barbus*) ascending rivers from the lake on their breeding migration. Johnston (1898), in an exhaustive treatise on the country, briefly mentions fishing, saying only that it was practised with baskets, hooks and lines and large seines made of netting. However, by 1939 a nutrition survey had found fish to be a major part of the diet so that a separate fish survey was made. Traditional methods were mainly in use, and it was recommended that gillnets should be introduced into the artisanal fisheries in the same way as in Lake Victoria (Bertram *et al.*, 1942). By this time fishermen from Greece had begun to have a strong effect on the lake fisheries (Jackson, 1971) and by 1947 their gillnetting for *Labeo mesops* using powered boats was very extensive, though such nets were little used in the artisanal fishery (Lowe, 1952). In the northern, deeper parts of the lake gillnets set as deep as 100 m were successfully pioneered in 1954 (Jackson *et al.*, 1963).

Previously, the first-ever use of open-water gear from mechanized boats on an African lake had commenced in southern Lake Malawi in 1943 by Greek fishermen using purse-seines (Lowe, 1952; Nielsen, 1959). This was for the Malawi tilapias of the *O. squamipinnis* group with a surface shoaling habit that enabled the use of this gear. Otter trawling with the gear hauled by a power winch started experimentally in 1965 and by 1968 was in commercial operation in depths down to 90 m in the shallow southern lake (Tarbit, 1972). The species mainly caught were a group of bottom-dwelling cichlids of the genus *Lethrinops* and collectively known as Chisawasawa. Catches in the south east arm of Lake Malawi rose from 1000 t to over 9000 t in 1972 (Tarbit, 1974). In 1973 a midwater trawl fishery commenced, aiming mainly at pelagic species of cichlids (Turner, 1976).

This brief sketch shows that, though some innovations in technique started earlier, the expansion of the Malawi fishery to its maximum production with sophisticated gear has been a matter of a mere 35 years from the time of the first introduction of mechanized fishing during World War II. During this time the yield of fish had increased more than ten-fold, from 5800 t in 1960 to 68 300 t in 1977. Of special interest is firstly that there has been no increase in the total Malawi catch for over 10 years, the record catch being in fact 84 000 t in 1972, and secondly, despite this enormous increase, the amount of fish exported has not increased in the same proportion. Relatively more of the fish are consumed locally, an indication of the increasing human populations of African countries.

Fishing vessels originally consisted of dug-out canoes, many of which are still in use especially in shallow-water fisheries such as Lake Chilwa. Variations occurred, such as the very effective canoes made of papyrus which are used on Lake Chad. In some places, the Arab influence is seen in the planked sailboats of the dhow type, especially on Lake Victoria (Jackson, 1971). On Lake Victoria also are the graceful Ssesse Island canoes, one of the most beautiful African watercraft, which retain as a keel a hollowed plank, being a vestige of the original dug-out boat but having above the «keel» two or three flared strakes in the Arab style (Hunter, 1969). The next foreign influence was that of the Greeks especially in Lakes Mweru, Bangweulu, Tanganyika and Malawi from the early 1930s, where the first boats to be powered by internal combustion motors and propellers appeared. Large steam-powered vessels were in use on most large waters from the latter half of the 19th century, mainly for transportation.

Fishing boats were originally all built of wood, using the fine indigenous timbers of tropical Africa. Partly because of the growing scarcity of suitable wood and partly because of an often comparatively short life caused by dry rot, sheet metal, rivetted or welded, was later increasingly used. With the advent of synthetic materials, boats built of resins reinforced with glass fibre have become more popular. Today all three methods are used in boat-building. A few experimental vessels have been built in concrete reinforced by wire netting, such as the trawler «Tilapia» built for the Uganda Fisheries Department, but this type of boat has not yet become popular.

3.2 - Fish processing.

Since fish is such a highly perishable commodity, the processing of fish for storage and transport to the consumer has been practised from ancient times. The most popular method is splitting the fish open by cutting along the dorsal surface and opening the two sides away from each other, using the abdominal skin as a hinge, and then sun-drying, smoking or salting by soaking in brine. The type of processing depends on what is feasible and also on the taste preference of the consumer. For example, it can not use smoke in an area which is short of fuel, such as the arid area surrounding Lake Kitangiri (Tanzania) where sun-drying alone is practised. There is usually an abundance of sunshine in most areas but during the rainy season in high-rainfall areas, fish must be smoked, often by partly roasting the product over a slow fire. A salted product is popular only in certain areas, e.g. Zaire, Angola and Mozambique. Managers wishing to supply such areas should salt their product to the degree acceptable to the customer, e.g. in the case of the Lake Turkana (Rudolf) fishery which exports to Zaire.

However, fishery must guard against the use of expensive processing techniques which are not economically viable. Many customers, particularly city-dwellers, prefer fish to be fresh and will pay a relatively higher price for this commodity. Appreciating this, Zambian traders in the 1950s began purchasing blocks of ice in the Copperbelt towns and driving it, insulated with sawdust, to the Lake Mweru fishery. Here fresh fish were purchased on the lake shore, chilled in the ice and transported back to the Copperbelt where a good price was obtained. This was economical and profitable, partly because the ice was not primarily produced for the fishery but also for the cooling or preservation of other commodities such as dairy products, beverages, etc. Whenever the cost must be borne entirely by the fishery, the operation can become uneconomical because customers are unwilling to pay the high price which must be charged for the enterprise to be profitable. Thus some of the flake ice plants which have been erected in some fish production centres in Africa, have, with rising operation costs, become uneconomical and now disused. Such problems are the more acute because of the need to avoid spoilage of fish products. The urgent necessity to feed more and more people has led to an increase in fishing pressure, to the point of severe overfishing, so as little as possible of this valuable resource must be wasted. In comparison with traditional processing techniques, better methods, such as chilling, freezing, or canning the product may exist, but the factor of cost, in the modern context of high oil prices and lessening availability of local energy such as firewood, mean that the use of direct solar energy will still remain a very viable processing method in many areas. Here it is especially important to guard against damage by Dermestes beetles.

3.3 - Promotion of fishery development.

A most important future task for fisheries science in Africa is the assessment of socio-economic factors affecting the industry, identifying constraints in its administration and development, and also endeavouring to obtain for it the planning and other national and international assistance necessary for its most advantageous use. This is a most complex task which calls for a very high order of problem identification, decision-making and the setting of objectives.

Promotion of fishery development is very largely political. Good examples may be found in the fields of resource appraisal. The situation has often existed where an appraisal has been made, particularly of mature lake ecosystems, of the amount of fish which may be removed without damage, but that when this limit has been reached the assessment has been ignored.

For example, the tilapia fishery of Lake Victoria continued successfully for many years while the scientific requirement of gillnets of fairly large mesh was met. However, pressures of more fisherman wishing to enter the fishery, and economics of wishing for a higher return from the yield combined progressively to reduce mesh size. We consider that the consequent decline in catches was one of the factors instrumental in the introduction of various non-endemic tilapias though these were less desirable by both fisherman and consumer. Nevertheless, catches continued to decline so that the once valuable 'tilapias' became of secondary importance and displaced by smaller, less desirable but rapidly growing fish species (Benda, 1979).

Such disregard for assessments is largely due to political considerations, an administrative constraint which the fisheries manager finds most difficult to overcome. Regulatory legislation is unpopular among fishermen, so its abrogation is more popular. Besides, it is politically expedient to allow more people into a fishery in rural areas of high unemployment. In these circumstances, the manager must try to persuade politicians to assist the financing of alternatives such as fishing a less accessible stock and producing the boats to do it, or the promotion of aquaculture in intensive agriculture schemes. Compromise on both sides is required, the politician appreciating that the scientist has a basis to recommend an optimum yield and the manager recognizing the politician's difficulties in alleviating unemployment and food shortages.

Many such administrative constraints are extremely complex. Some fisheries are undervalued because, in an effort to combat inflation, floor price controls are instituted, limiting the price at which a fisherman might sell his catch. The fisherman nevertheless has to pay current prices for his gear replacements, engine spares, etc., and therefore in these circumstances he is in effect subsidizing the fish-buying public. Another adverse effect of an artificially low floor price is that it also gives the entire fishery an unrealistically low value. Financial planners then tend to underestimate its value to the national economy and thus they award fishery departments and fishery projects a disproportionately low share of Government expenditure (Jackson, 1978).

People inexperienced in fishery management are often misled through not being able to monitor the resource properly because of the environment in which fish live. A most one observes the daily catch which is a very small proportion of the entire annual resource, because fish are cropped a little at a time. This is in contrast to agriculture, where the whole herd of cattle or the entire field of maize is harvested at once, and can readily be seen and its potential value assessed. This again has the effect of concealing the true value of the fishery to the national economy (Eccles, 1985).

In these circumstances, fishery departments are often small and understaffed in comparison with other natural resource departments, and receive a disproportionately small share of financial aid or development projects. Fishery scientists, in assessing available stocks, often measure this resource in weight. But the monetary value should whenever possible also be given so that national planners can have some measure of comparison with the worth of fishery resource assets. Therefore, fishery managers should say «this fishery yields so many tons worth so much money per annum».

4 - AQUATIC ECOSYSTEM MANIPULATIONS

4.1 - Fishery potential of man-made lakes.

The impoundment of large quantities of water behind a dam must be paid for the loss of that water to the floodplain and its fishery below. The fisheries scientist must therefore obtain the best possible benefit from the newly created resource, which consists primarily of greatly expanded numbers of certain species which were present in the river prior to impoundment. It may be augmented by deliberate or accidental introductions, such as of pelagic planktonivorous species to inhabit the newly created open-water niche, not used by the previous species which are adapted only to riverine conditions (Junor & Begg, 1971). By the same token, certain river-adapted species may disappear from the new lake (Begg, 1974; Dadzie, 1980). The new fish resource is thus of great importance, but a number of social and political implications must also be considered by the manager.

4.1.1 - Provision of additional protein food.

All African man-made lakes have been found to yield more protein than that given by the same stretch of river before impoundment. However, in many areas the improved catches from man-made lakes barely compensate for the greatly reduced catches from the floodplains below which are not as well supplied with water (Welcomme, 1979a).

4.1.2 - Provision of employment. Due to the human population explosion most countries have problems of unemployment, and the industries connected with the exploitation of fish in the new man-made lake offer valuable employment opportunities. These activities include catching of the fish, and related activities such as netmaking, boatbuilding, engine repair and maintenance, processing, marketing, trading and shopkeeping.

4.1.3 - Resettlement. Arising from the employment question is the need to restle and rehabilitate people who have had to be removed from their homes. Such people need new employment and the exploitation of fisheries can be a great help here (Chambers, 1970; Butcher, 1973). Psychologically the fisheries are most valuable in the rapid re-adjustment of uprooted people to normal life (Jackson, 1975), while the Volta lake fishery soon provided work for many people previously unconnected with the dam (Kalitsi, 1973).

4.1.4 - Recreation. This is an important exploitation activity, especially but not entirely in industrialized countries. Considerable sums are spent annually on recreational fishing in many African countries (Cadieux, 1980). Recreational fishing is an «intangible asset» in that it does not produce the tangible asset of a unit weight of fish with a definite monetary value, but is psychologically and aesthetically beneficial as relaxation for workers in cities. Besides, it facilitates the distribution of funds since some of the money earned by workers in cities is spent in the purchase of fishing tackle, boats, outboard motors, etc., which creates employment in the manufacture and sale of such items while other jobs are directly created, especially in rural areas, in the employment of roadmakers, guides, gillies, sellers of bait, motor and outboard fuel, etc., as well as in the local hotel and catering trades. These can be very real benefits provided by dams in areas where there are few natural fisheries.

4.2 - Fishery potential from aquaculture systems.

4.2.1 - The potential benefit from aquaculture. At first sight the cultivation of fish and other aquatic organisms may appear to be very attractive. Much of Africa is well watered and lies within the tropics, offering a favourable environment for fish culture. Excellent results were obtained in the past (de Bont, 1952), while Gruber (1960) showed that high yields may be obtained from ordinary household refuse such as banana skins, sweet potatoes and other foodstuffs which are spoiled, rice debris, etc. The high rate of unemployment in most African countries may be considerably alleviated by the integration of aquaculture into intensive agriculture, as shown by the experience of many Indo-Pacific countries. There has been ample encouragement of aquaculture in Africa by FAO in recent years; why then has aquaculture in Africa not reached anywhere near the levels attained in the Far East? Several constraints affect aquaculture productivity in Africa, discussed more fully in Chapter 22. The most important general factor is probably psychosocial; there is no tradition of fish culture handed down from father to son in Africa, because the increase in human populations to the point necessitating intensive land use is too recent for such a tradition to emerge. This contrasts with the Far East where this situation was reached many hundreds of years ago. The previous abundance of natural fish populations meant also that wild fish capture, akin to hunting, was a more acceptable occupation for the males of the community than fish culture (considered a form of land cultivation).

A very important constraint is the economic one. In many areas the economic infrastructure associated with aquaculture does not as yet exist in Africa (Shehadeh, 1976). As with the rearing of other animals for human consumption such as chickens or pigs, most expenses, usually over 70 percent, relate to the cost of the feed if this is purchased. The fish produced may then

be too highly priced. But failure to provide such expensive food may cause low productivity, with consequent uneconomic yields. This economic dilemma may partly be resolved by the heavy fertilizing of ponds with animal manure or vegetable waste, thus cultivating micro-organisms which are of great value in protein production (Schroeder, 1977). But economically viable techniques usually require a high degree of skill and experience which are often lacking. Another cause of limited productivity is the great difficulty of visualizing the economic value of a fish crop. Fish populations cannot easily be assessed like a herd of cattle or field of maize. Cultivated fish stand in danger of receiving low priority from agricultural decision-makers who are more used to assessing terrestrial crops. Similarly, at the village level, fish in a pond are likely to receive less attention than goats, sheep or cattle. It is difficult to persuade the villager, who seldom or never feeds the chickens pecking around his door, that the invisible fish in the pond need to be fed. Besides, fish in ponds face risks of disease, predation by frogs, otters and birds, and losses by theft and flood. It can be seen that the promotion of aquaculture, though desirable, is a formidable task in Africa. It may certainly succeed in future years, but this will only be achieved through perseverance.

4.3 - Translocation of fish species.

Temptations exist for managers to introduce alien species in the hope of the fishery deriving increased yield or recreational benefits. Such have proved successful only in very few cases, e.g., in man-made lakes where a new niche is colonised and existing riverine species unharmed, such as *Limnothrissa* in Lake Kariba. Most others have led to changes in species composition, e.g., the introduced Nile Perch in Lake Victoria drastically reducing the previous yield in both quantity and quality (Coulter *et al.*, in press), to the extent that a Code of Practice based on European models, severely regulating future introductions, is being formulated (FAO, 1985). No introductions should ever be contemplated without adherence to this Code.

5 - TRAINING AND EDUCATION IN FISHERIES SCIENCE

Most African countries are now taking the necessary steps to promote training and education in all branches of fisheries science, including fishery biology and economics, fish culture, fishing technology, ichthyology, limnology and oceanography. During the first half of the twentieth century, most fishery biologists working in Africa concentrated on systematic ichthyology and limnology. There were few studies on life histories, distributions, migrations and population dynamics of exploited stocks to assess the impact of fishing on fish population and formulate fishery management and development plans. But at present, in most African countries, training and education in fisheries science focuses mostly on those aspects that lead to fishery development, management and conservation.

Many African countries have benefitted from training courses in fisheries science organized by FAO, UNEP, the Intergovernmental Oceanographic Commission (IOC), etc. Such courses have been mainly designed for small groups of people. Under these schemes, consideration has mostly been given to stock assessment and population dynamics, acoustic surveys, fishing technology, fish processing and utilization. The only limitation to the frequency of such training has been the lack of adequate financing and the availability of time of leading experts. Fortunately, the United Nations Development Programme (UNDP) and development aid agencies from Britain, France, North America and Scandinavia have been helpful in providing assistance for training in fisheries.

FAO, IOC, UNEP and both Regional Fishery Bodies and non-fishery bodies have programmes of preparing and publishing manuals, books, etc., on various aspects of fishery science, e.g. a fairly elementary general introduction to fishery science is provided by Holden & Raitt (1974). Other manuals and handbooks dealing with particular aspects of fishery science are, e.g., Guland (1969) and Ricker (1971, 1975). Additionally, there are a number of books and articles written on the biology and ecology of African fishes by leading experts.

All African countries are involved in the rational exploitation of their fishery resources, but

most have not enough national experts in fishery science to advise on proper resource utilization. In these circumstances, regional collaboration in training and education in fisheries science is very desirable. There are already a number of fisheries training institutions in Africa to which countries in the region can send their prospective trainees in various fields of fisheries.

RÉSUMÉ

Dans la plupart des pays africains sub-sahariens, la pêche est une importante ressource renouvelable et le poisson est un produit de haute valeur commerciale en raison de la croissance démographique rapide et d'une demande sans cesse accrue. Dans le cas du développement rapide des pêcheries africaines, la science des pêches (qui comprend la technologie des engins, la préservation et le traitement du poisson, la réglementation et l'aménagement des ressources piscicoles) est par conséquent d'une grande importance dans la mesure où elle peut permettre d'améliorer la production.

La plupart des espèces économiquement intéressantes montrent des signes assez inquiétants de surexploitation et beaucoup de pêcheries sont en déclin. Dans beaucoup de cas, la structure de la population et l'abondance relative des espèces ont changé. De ce fait, on compte beaucoup sur la science des pêches pour résoudre les problèmes d'aménagement d'une pêcherie complexe et souvent fractionnée dans les milieux lacustres ou fluviaux, ainsi que pour promouvoir l'aquaculture ou la pêche dans les lacs artificiels.

Beaucoup de pays africains, qui se sont engagés dans l'exploitation rationnelle de leurs ressources piscicoles, n'ont pas encore suffisamment d'experts nationaux qui puissent les conseiller. En général, la pratique de translocations de poissons n'est pas désirable. Il en résulte que le développement et l'aménagement des pêches africaines dépendent d'une meilleure coopération bilatérale ou régionale, notamment pour la formation de personnel qualifié.

REFERENCES

- ALLANSON B.R. & JACKSON P.B.N., 1983 - Limnology and fisheries potential of Lake Le Roux, Orange River. South Africa National Scientific Programmes Report n° 77, C.S.I.R., Pretoria, 180 P.
- AWACHIE J.B.E., 1979 - On fisheries and fisheries management in large tropical African rivers with particular reference to Nigeria. In WELCOMME R.L. (comp.) Fishery management in large rivers. FAO Fish. Tech. Pap., 194 : 37-45.
- BEGG G.W., 1974 - The distribution of fish of riverine origin in relation to the limnological characteristics of the five basins of Lake Kariba. *Hydrobiologia*, 44 : 277-85.
- BENDA R.S., 1979 - Analysis of catch data from 1968 to 1976 from nine fish landings in Kenya waters of Lake Victoria. *J. Fish Biol.*, 15 (4) : 385-387.
- BERTRAM C.K., BORLEY H.J.H. & TREWAVAS E., 1942 - *Report on the fish and fisheries of Lake Nyasa. Crown Agents London*, 1-181.
- BOK A.H., 1979 - The distribution and ecology of two mullet species in some freshwater rivers in the Eastern Cape, South Africa. *J. Limnol. Soc. sth. Afr.*, 5 (2) : 97-102.
- BOULENGER G.A., 1901 - *Les Poissons du Bassin du Congo*. Brussels, 532 p.
- BOWEN S.H., 1978 - Benthic diatom distribution and grazing by *Sarotherodon mossambicus* (Pisces, Cichlidae) in Lake Sibaya, South Africa. *Freshwat. Biol.*, 8 : 449-453.
- BRUTON M.N. & JACKSON P.B.N., 1983 - Fish and fisheries of wetlands. *J. Limnol. Soc. sth Afr.*, 9 : 123-133.
- BRUWER C.A. & CLAASENS G.C.D., 1978 - Die vispotensiaal van Suid-Afrikaanse damme. S. African Association dor the Advancement of Science. Biennial Congress, Stellenbosch, The Future and its Challenges, 1 : 308-320.
- BOWMAKER A.P., JACKSON P.B.N. & JUBB R.A., 1978 - Freshwater Fishes. In WERGER (M.J.A.) (ed.) *Biogeography and ecology of southern Africa*, pp. 1181-1230. Monographiae Biologicae, 31. Junk, The Hague.
- BUTCHER D.A.P., 1973 - Sociological aspects of fishery development on Volta Lake. In Ackerman, White and Worthington (Eds) *Man-made lakes. Their problems and environmental effects. Geophys. Monogr. Ser.*, 17 : 108-113.
- CADIEUX J., 1980 - Freshwater angling in the Transvaal; its environmental and economic impact. *S. Afr. J. Sci.*, 76 : 492-493.
- CHAMBERS R. (ed.), 1970 - *The Volta resettlement experience*. Pall Mall Press, London : 1-286.
- COULTER G.W., 1970 - Population changes within a group of fish species following their exploitation. *J. Fish Biol.*, 2 : 324-353.
- COULTER G.W., 1976 - The biology of *Lates* species (Nile perch) in Lake Tanganyika and the status of the pelagic fishery for *Luciolates stappersii* (Belgr.), *J. Fish Biol.*, 9 : 235-259.
- COULTER G.W., 1981 - Biomass, production and potential yield of the Lake Tanganyika pelagic fish community. *Trans. Am. Fish Soc.* 110 : 325-335.
- COULTER G.W. & JACKSON P.B.N., 1981 - *Deep Lakes*. In SYMOENS J.J., BURGIS M. & GAUDET J.J. (eds), *The ecology and utilisation of African inland waters*. p. 114-124. UNEP, Nairobi.
- COULTER F.N., ALLANSON B.R., BRUTON M.N., GREENWOOD P.H., HART R.C., JACKSON P.B.N. & RIBBINK A.J., In Press - Unique qualities and special problems of the African Great Lakes. *Environ. Biol. Fish.*
- COWARDIN L.M., CARTER V., GOLET F.C. & LA ROE E.T., 1979 - Classification of wetland and deepwater habitats of the United States. U.S. Fish and Wildlife Service, Biological Services Program. FWS/OBS - 79/31.
- DADZIE S., 1980 - Recent changes in the fishery of a new man-made lake, Lake Kamburu (Kenya). *J. Fish Biol.*, 16 : 361-67.
- DAVIES B.R., 1979 - *Stream regulation in Africa* : a review pp. 113-142. In WARD J.V., STANFORD J.A. (eds) *The ecology of regulated streams*. Plenum Press, New York.
- DAY J.H. (Ed.), 1981 - *Estuarine ecology, with particular reference to Southern Africa*. A.A. Balkema, Amsterdam & Cape Town : 1-441.

- DE BONT A.F., 1952 - La production de poissons de consommation au Congo Belge. *Bull. Agri. Congo Belge*, 43 (4) : 1053-1068.
- DE VOS A., 1979 - The need for an action programme on wildlife conservation in arid and semi-arid regions of Africa. *J. Arid Environments*, 2 : 369-372.
- DURAND J.R., 1978 - *Biologie et dynamique des populations d'Alestes baremose* (Pisces, Characidae) du bassin tchadien. Travaux et Documents, 98. ORSTOM, Paris, 332 p.
- DURAND J.R., 1980 - Evolution des captures totales (1962-1977) et devenir des pêcheries de la région du Lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 13 (1-2) : 93-111.
- DURAND J.R., 1983 - The exploitation of fish stocks in the Lake Chad region. In Carmouze J.P., Durand J.R. & Lévêque C., (Eds.) : *Lake Chad : ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem*, pp. 425-481. Monographiae Biologicae, 53. Junk, The Hague.
- DURAND J.R., AMON KITHIAS J.B., ECOUTIN J.M., GERLOTTO F., HIE DARE J.P. & LAE R., 1978 - Statistiques de Pêche en Lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) (1976 et 1977). *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 9 (2) : 67-114.
- ECCLES D.H., 1985 - Lake flies and sardines - a cautionary note. *Biological Conservation* 33 : 309-333.
- ELLIS M.M., 1941 - Freshwater impoundments. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 71 : 80-93.
- FAO, 1982 - Fishery expansion project, Malawi. Biological studies on the pelagic ecosystem of Lake Malawi. FAO, Rome, FI :DP/MLW/75/019, Technical Report 1 : 182 p.
- FAO, 1985 - Introduction of species and conservation of genetic resources. Committee for Inland Fisheries of Africa, Sixth Session, Lusaka Zambia, 7-11 October, 1985. CIFA /85/13/FAO, Rome : 1-18.
- FRYER G. & ILES T.D., 1972 - The cichlid of the Great Lakes of Africa : their biology and evolution, Oliver and Boyd, London : 1-641.
- GARROD D.J., 1961a - The national exploitation of the *Tilapia esculenta* stock of the north Buvuma Island, Lake Victoria. *E. Afr. Agr. For. J.*, 27 : 69-76.
- GARROD D.J., 1961b - The history of the fishing industry of Lake Victoria, East Africa, in relation to the expansion of marketing facilities. *E. Afr. Agric. For. J.*, 27 : 95-99.
- GARROD D.J., 1963 - An estimation of the mortality rates in a population of *Tilapia esculenta* Graham (Pisces, Cichlidae) in Lake Victoria, East Africa. *J. Fish Res. Board Can.*, 20 : 195-227.
- GRUBER G., 1960 - Considérations sur l'amélioration des rendements en pisciculture congolaise. *Bull. Agri. Congo Belge*, 51 (1).
- GULLAND J.A., 1969 - *Manual of methods of fish stock assessment*. Part 1 : Fish population analysis. FAO Manual of Fisheries Science 4 : 1-154.
- HECKY R.E., FEE E.J., KING H.J. & RUDD J.W.M., 1981 - Relationship between primary production and fish production in Lake Tanganyika. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 110 : 336-345.
- HENDERSON H.F., RYDER R.A. & KUDHONGANIA A.W., 1973 - Assessing fishery potentials of lakes and rivers. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30 : 2000-2009.
- HENDERSON H.F. & WELCOMME R.L., 1974 - The relationship of yield to morpho-edaphic index and numbers of fishermen in African inland fisheries. CIFA Occas. Pap., 1 : 1-19.
- HOLDEN M.J. & RAITT D.F.S., 1974 - FAO Manual in fisheries science. *Part. 2 : Methods of resource investigation and their application*. FAO Techn. Pap., Rev.1 : 115 p.
- HUGHES N.F., 1983 - A study of the Nile Perch, an introduced predatory, in the Kavinrondo Gulf, Lake Victoria. Report of the Oxford University Nile Perch Project. Oxford University, Press, London.
- HUNTER J.B., 1969 - A survey of the dugout canoes of Lake Albert and the Albert Nile. *Uganda Journal*, 33 (1) : 49-59.
- JACKSON P.B.N., 1960 - Hydrobiological research at Kariba. *New Sci.*, 7 : 877-880.
- JACKSON P.B.N., 1961 - *Kariba Studies Ichthyology. The fish of the Middle Zambezi*. Manchester University Press, 36 p.
- JACKSON P.B.N., 1963 - The impact of man on the tropical environment : water control and impoundments, the aquatic side. Intern. Union Conserv. Nature Nat. Res. Morges, Switzerland, Technical Meeting 9, Nairobi. *The Ecology of Man in the Tropical Environment* : 230-239.
- JACKSON P.B.N., 1966 - The establishment of fisheries in man-made lakes in the tropics.

- pp. 53-73. In LOWE-McCONNELL R.H. (ed) *Man-made lakes*. Institute of Biology Symposia n° 15. Academic Press, London.
- JACKSON P.B.N., 1971 - The African Great Lakes fisheries, past, present and future. *Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish*, 1 (1) : 35-49.
- JACKSON P.B.N., 1975 - Fish. pp. 259-275. In STANLEY N.F. & ALPERS W.P. (Eds). *Man-made lakes and human health*. Academic Press, London.
- JACKSON P.B.N., 1978 - Report to the Government of Malawi on the ornamental fish project, Lake Malawi, and aspects of the Malawi fisheries industry : 1-4, Mimeo. J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, Rhodes University.
- JACKSON P.B.N., ILES T.D., HARDING D. & FRYER G., 1963 - Report on the survey of Northern Lake Nyasa 1954-1955 by the Joint Fisheries Research Organization. Govt. Printer, Zomba : 1-171.
- JOCQUE R., 1977 - Une étude sur *Clarias senegalensis* Val. dans la région du lac de Kossou (Côte d'Ivoire). *Hydrobiologia*, 54 : 49-65.
- JOHNSTON H.H., 1898 - *British Central Africa*, London : 1-544.
- JUNOR F.J.R. & BEGG G.W., 1971 - A note on the successful introduction of *Limnothrissa miodon*, the «Lake Tanganyika sardine» to Lake Kariba. *Limnol. Soc. South. Afr. Newsletter*, 16 : 8-14.
- KALITSI E.A.K., 1973 - Volta Lake in relation to the human population and some issues in economics and management. In *Man-made lakes. Their problems and environmental effects*. (Eds. Ackerman, White & Worthington) pp. 77-85. *Geophys. Monogr. Ser.*, 17.
- KIENER A., 1959 - La pêche aux anguilles au Lac Alaotra et au Lac Itasy. *Revue de Madagascar*. 8 : 49-56.
- KIENER A., 1965 - Contributions à l'étude écologique et biologique des eaux saumâtres malgaches : Les poissons eurhlyns et leur rôle dans le développement des pêches. *Vie, Milieu*, 16 : 1013-1149.
- LAGLER K.F., KAPETSKY J.M. & STEWART D.J., 1971 - The fisheries of the Kafue River flats, Zambia, in relation to the Kafue Gorge dam. FAO FI : SF/ZAM II. Tech. Report. 1 : 1-161.
- LEVÊQUE C. & BRUTON M.N., 1981 - Fishes. pp. 69-79. In SYMOENS J.J., BURGIS M. & GAUDET J. *The ecology and utilization of African inland waters*. UNEP, Nairobi.
- LIANG Y., MELACK J.M. & WANG J., 1981 - Primary production and fish yields in Chinese ponds and lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 110 : 346-350.
- LIVINGSTONE D. & LIVINGSTONE C., 1865 - *Narrative of an expedition to the Zambezi, its tributaries, and the discovery of the Lakes Shirwa and Nyasa*. John Murray, London.
- LOUBENS G., 1965 - Travaux en vue du développement de la pêche dans le bassin inférieur de l'Ogoué. *Publs. Cent. techn. for. trop.*, 27, 151 p.
- LOWE R.H., 1952 - Report on the *Tilapia* and other fish and fisheries of Lake Nyasa. *Fish. Publ. Col. Off.*, 1 (2) : 1-126.
- LOWE-McCONNELL R.H., 1975 - *Fish communities in tropical freshwaters*. Longman, London, 337 p.
- McCONNELL W.J., LEWIS S. & OLSON J.E., 1977 - Gross photosynthesis as an estimator of potential fish production. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 106 : 417-423.
- MALAWI GOVERNMENT FISHERIES DEPARTMENT, 1979 - *Annual Report 1977*. Lilongwe, Malawi.
- MARSHALL B.E., 1979 - Fish populations and the fisheries potential of Lake Kariba. *S. Afr. J. Sci.*, 75 (11) : 485-488.
- MARTEN G.G., 1979 - Predator removal : effect on fisheries yields in Lake Victoria (East Africa). *Science, N.Y.*, 203 : 646-648.
- MELACK J.M., 1976 - Primary productivity and fish yields in tropical lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 105 : 575-580.
- MOYLE J.B., 1956 - Relationship between the chemistry of Minnesota surface waters and wildlife management. *J. Wildl. Mgmt.* 20 : 303-320.
- NIELSEN S., 1959 - Commercial fishing on Lake Nyasa. *Proc. 1st Fish. Day. S. Rhodesia. Govt. printer, Salisbury, Rhodesia* : 25-28.

- NORTHCOTE T.G. & LARKIN P.A., 1956 - Indices of productivity in British Columbia lakes. *J. Fish. Res. Board Can.*, 16 : 923-927.
- OLIVIER H., 1979 - *Great dams in southern Africa*. Purnell, Cape Town & London : 1-232.
- RAWSON D.S., 1955 - Morphometry as a dominant factor in the productivity of large lakes. *Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.*, 12 : 164-175.
- REGIER H.A., CORDONE A.J. & RYDER R.A., 1971 - Total fish landings from fresh waters as a function of limnological variables, with special reference to the lakes of east-central Africa. FAO Fish Stock Assessment Working Paper, n° 3 : 1-13.
- RICKER W.E., (ed) 1971 - *Methods of assessment of fish production in fresh waters*. IBP Handbook 2 (2nd Ed.) Blackwell : 1-113.
- RICKER W.E., 1975 - Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 19 (1) : 1-382.
- RYDER W.E., 1965 - A method for estimating the potential fish production of north-temperate lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 94 : 214-218.
- SCHROEDER G.R., 1977 - Agricultural wastes in fish farming, a commercial application of the culture of single-celled organisms for protein production. *Water Res.*, 11 : 419-420.
- SCUDDER T., 1979 - An alternative scenario for river basin development in African woodland savannas. FAO Fish. Tech. Pap., 194 : 54 p.
- SHEHADEH Z.H., (ed.), 1976 - Report of the symposium on aquaculture in Africa, Accra, Ghana, 30 September - 20 October 1975. CIFA Tech. Pap., 4 : 1-36.
- SMITH S.H., 1968 - Species succession and fishery exploitation in the Great Lakes. *J. Fish. Res. Board Can.*, 25 (4) : 667-693.
- SSENTONGO G.W., 1979 - Freshwater fisheries of Africa. In *Lectures presented at the sixth FAO/SIDA Workshop on aquatic pollution in relation to protection of living resources. Scientific and administrative basis for management measures*. Nairobi and Mombassa, 12 June - 22 July 1978. Rome, FAO, Swedish Funds-in-Trust, TF-RAF 112 (SWE), Suppl. 1 : 31-8.
- STANLEY H.M., 1878 - Through the dark continent, or the sources of the Nile. Around the Great Lakes of equatorial Africa and down the Livingstone (Zaire) River to the Atlantic Ocean. Sampson Low, London : 1-419.
- TARBIT J., 1972 - Lake Malawi trawling survey. Interim Report 1969-71. *Fish. Bull. Zomba, Malawi*, (2) : 16 P.
- TARBIT J., 1974 - Mechanized fishing Lake Malawi. *Fishing News International*, May 1974, pp. 52-57.
- TOMASSON T., CAMBRAY J.A. & JACKSON P.B.N., 1984 - Reproduction and growth of four large cyprinid fish species in Lake le Roux, a man-made lake in South Africa. *Hydrobiologia*, 112 : 179-185.
- TURNER J.L., 1976 - An analysis of the various fisheries of Lake Malawi. *Techn. Rep.*, 1 : FI DP/MLW/71/516.
- TURNER J.L., 1977 - Changes in the size structure of cichlid populations of Lake Malawi resulting from bottom trawling. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34 : 232-238.
- TURNER J.L., 1978 - Status of various multi-species fisheries of Lakes Victoria, Tanganyika and Malawi based on catch and effort data. In Symposium on river and floodplain fisheries in Africa. Bujumbura, Burundi. 21 November - 23 November 1977. Review and experience papers. CIFA Tech. Pap., 5 : 4-15.
- UNIVERSITY OF MICHIGAN, 1971 - The fisheries of the Kafue River Flats, Zambia in relation to the Kafue Gorge dam. Central Fisheries Research Institute, Chilanga. Report prepared for the Food and Agriculture Organization of the United Nations (acting as executing agency for the United Nations Development Programme). *Ann. Arbor, Michigan, University of Michigan*, FI : SF/II Tech. Rep. II : 161 p.
- WELCOMME R.L., 1978 - *Some factors affecting the catch of tropical river fisheries*. pp. 266-275. In WELCOMME R.L. (ed.) Symposium on river and floodplain fisheries in Africa, Bujumbura, Burundi. CIFA Tech. Pap., 5.
- WELCOMME R.L., 1979a - *The Inland fisheries of Africa*. CIFA Occas. Pap. 7, 69 p.
- WELCOMME R.L., 1979b - *Fishery management in large rivers*. FAO Fish. Tech. Pap., 194 : 60 p.

- WELCOMME R.L., 1979c - *Fishery ecology of floodplain rivers*. Longman, London, 317 p.
- WELCOMME R.L. & HENDERSON H.F., 1976 - Aspects of the management of inland waters for fisheries. FAO Fish. Tech. Pap., 161 : 36 p.
- WELCOMME R.L. & HAGBORG D., 1977 - Towards a model of a floodplain fish population and its fishery. *Environ. Biol. Fish.*, 2 (1) : 7-24.
- WILLOUGHBY N.G. & WALKER R.S., 1978 - The traditional fishery of the lower Shire Valley, Malawi. pp. 288-295. In WELCOMME R.L. (Ed.), 1977- Symposium on river and floodplain fisheries in Africa. Bujumbura, Burundi, 21 November - 23 November 1977. Review and experience papers. CIFA Tech. Pap., 5.
- WORTHINGTON S. & WORTHINGTON E.B., 1933 - *Inland waters of Africa*, MacMillan, London : 1-259.

Chapitre 21

RECENT TRENDS IN COMPARATIVE CONCEPTS AND METHODS IN FISHERIES ECOLOGY

TENDANCES RÉCENTES DANS LES MÉTHODES ET CONCEPTS COMPARATIFS EN ÉCOLOGIE APPLIQUÉE AUX PECHES

H.A. Regier
E.O. Ita
A.W. Kudhongania

1 - INTRODUCTION

In a field of science, such as fisheries ecology, there is always a dynamic tension between different ways of perceiving reality and of conducting scientific studies. Sometimes this tension exists within individuals, sometimes between individuals or between organized groups of workers and the institutions and agencies in which they work. Such diversity and tension appears to be beneficial in the long-term, but it is very frustrating in the short-term for the planner or administrator who would like a scientific consensus on practical matters.

Concern about such differences is of long standing. Recall the old arguments about pure versus applied science, academic vs. practical commitments, reductionistic vs. holistic approaches, mechanist vs. vitalist preconceptions, specialist vs. generalist careers, pre-eminence of abstractions over observations or vice versa, etc. A clear winner has not yet been declared with respect to any of these; these differences and others keep cropping up, in some form or other.

A number of fisheries researchers and groups have recently assessed aspects of the state of fisheries ecology. An apparent over emphasis on detailed reductionistic analysis related to simplistic abstractions has been criticized repeatedly and greater emphasis on a search for potentially useful but approximate empiric generalizations has been urged e.g., Chapman (1981), FAO (1978,1980) Kerr (1982), Pauly (1979b), Palohemio & Regier (1982) and Regier (1982)).

What seems to be at issue is the relative balance - not the ultimate utility of these complementary processes of conventional science. The question of the timeliness of useful advice looms large: approximate empiric information available within a month may be much more important, even in the long-term, than practically no information until a decade hence at which time a detailed and reliable general theory might be made available. This is why experts steeped in empiricism are usually called in to advise senior administrators instead of experts in the application of refined methods to the study of abstractions.

The emphasis in this chapter is on approximate empiric generalizations. This is not to imply that the contents are «unsophisticated». An argument can be made that the discovery of useful empiric generalizations is more demanding of perceptiveness and wit than is the reductionistic analysis of an extant concept. In fact, leading scientists sometimes progress in their careers from expert reductionist to expert empiricist, - as was the case with the late Frank Rigler of Canada.

2 - COMPARATIVE POPULATION DYNAMICS.

Hundreds of fish populations have been characterized in terms of such dynamic rates as recruitment, growth, natural mortality and fishing mortality. The motivation has usually been to determine some feature of the natural productivity of the population, such as maximum sustainable yield. It is seldom easy to estimate such rates, even if some simplifying assumptions are granted. Some features of population dynamics, such as the stock-recruitment relationship, have defied usefully precise description, except perhaps for a few well-studied populations.

2.1 - Pauly's contribution. A major advance toward mobilizing existing data on population dynamics and fostering more useful studies was achieved recently by Pauly (1979a, b). He apparently got his stimulus and direction from a careful study of Ludwig von Bertalanffy's writings on organismic systems. He focussed on parameters of growth and natural mortality, specifically the parameters L_{∞} , W_{∞} , K and t_0 of the von Bertalanffy growth formula (VBGF) and M of the usual exponential mortality function. He considered temperature of the habitat to be an important determinant of fish population dynamics and took mean annual water temperature, T , as a measure of it. He also considered aspects of the stock-recruitment relationship, but we will not deal further with that here, in the interest of brevity.

Pauly compared sets of such parameters for different populations of the same species, for different species of a genus, etc., eventually including most of the extant population data from marine species. He did not concern himself, in his early studies, with much of the large mass of data on freshwater fish populations, though he did some preliminary work with them.

Pauly found that the differences between sets of parameter values for different populations of the same species were on the whole less than the differences between parameter sets of different species within the same genus, etc. This is very reassuring, in that it implies that the variances of the estimates of the parameters are usually not so great as to render the estimates practically and conceptually useless. It is also reassuring in that such a nested hierarchy of differences could be expected from generalized study of evolutionary systematics of organisms.

For purposes of a grand generalization, necessarily of somewhat low precision for any particular population, Pauly found that

$$\log M = 0.1228 - 0.1912 \log L_{\infty} + 0.7485 \log K + 0.2391 \log T.$$

In this equation, the parameters L_{∞} , K and T can usually be estimated reliably far more easily for a population than can M . If one has available estimates of the first three, then one may use the equation to get a first approximation to M . For purposes of assessing the relative intensity of the fishery (see Pauly, 1979b) such an estimate of M is clearly better than no estimate.

How well Pauly's statistical, comparative generalizations apply to freshwater populations in Africa or elsewhere is not yet clear. The success with marine populations is such as to encourage parallel work with freshwater populations. Somewhat similar work has been done with some freshwater populations (Abrosov, 1969; Colby & Nepszy, 1981) and these also provide a basis for confidence that more work along these lines would likely soon contribute much to the operational usefulness of the population dynamics approach to fisheries.

2.2 - Marten's contribution. Marten (1979) performed a comparative analysis of interactive dynamics of populations of different species with Lake Victoria data. For the years 1972 and 1973 data were available for 50 recording stations distributed over the 2 000-mile shoreline of the lake. The basic ecology of the whole shoreline was quite similar, and the nearshore fish did not migrate far and neither did the artisanal fisherman, hence the 50 recording stations could be treated as ecological replicates. Types of fishing gear used, fishing intensity by different gear, as well as the compositions and quantities of catch did differ between stations. Given these conditions Marten chose to search for empiric relationships between the qualitative and quantitative characteristics of catches landed or yield on the one hand, and the qualitative and quantitative characteristics of the fishing methods used.

With multiple regression techniques he found the following relationship, among others :

$$Y = 48 X_{SM} + 50 X_L + 10 X_E + 110 X_H$$

where Y is the yield, X_{SM} is the contribution of small gillnets, X_L of large gillnets, X_E of extra large gillnets, and X_H of hooks.

Marten then interpreted his generalizations to mean that fishery returns could be optimized by severely overfishing the predatory fish with hooks to the advantage of herbivorous fish taken by gillnets. This interpretation follows from the observation that the coefficient of X_H in the equation, i.e., 110 was large and positive; thus a measure of X_H sufficiently large to cause severe overfishing of the predators nevertheless contributed positively to the overall summed catch.

3 - COMPARATIVE STUDY OF FISHERIES OF WHOLE SYSTEMS

Ever since the beginnings of the science of limnology early in the 20th century it has been apparent that bodies of water can be classified into different types, usually rather easily. Reference here is not to the primary classifications of waters into lakes, reservoirs, streams, ponds, etc., which have been distinguished since the distant past. Rather it is to secondary levels of classification within each of those primary types. In a particular region such as Europe it has long been known that certain species of fish thrive in certain specific kinds of waters, and management has long put such information to good use (see e.g., Müller, 1966). Such qualitative understanding also exists in various African, Asian or American regions, but has in general not yet been used as effectively as in Europe.

In more recent decades there has been a series of attempts to discover quantitative relationships between fisheries variables of practical interest and some readily measured limnological or ecological variables. Initially this attempt was made for bodies of water which seemed very similar limnologically - such as the streams of Europe (Huet, 1964) and the oligotrophic lakes of Central Canada (Rawson, 1952). (Note the analogy with Marten's empiric approach to fisheries in limnologically similar parts of Lake Victoria, sketched above.) In effect this led to a tertiary level of classification, but at this third level, quantitative continuous scales were employed rather than qualitative discontinuous classes (see below). With a measure of success at this tertiary level, it was found that some of the continuous variables used were also helpful in explaining some of the difference between oligotrophic and eutrophic lakes of central Canada (Ryder, 1982) or between natural lakes in all parts of the world (Schlesinger & Regier, 1982).

A somewhat similar progression toward characterization of qualitative criteria as quantitative variables has also occurred with reservoirs in the southeastern USA (Jenkins, 1982). Rapid progress is also being made with large rivers (Welcomme, 1979a, b), lagoons (Kapetsky, 1981), intertidal wetlands (Turner, 1977), ponds (Liang *et al.*, 1981), small marine systems (Marten & Polovina, 1982), etc. These classes, except the last, will now be examined with respect to simple quantitative empiric relationships.

It is important to emphasize that quantification usually involves conceptual simplification. It should not be viewed as displacing good qualitative understanding, but rather as complementing it. In the long run, both qualitative and quantitative types of information are likely to be equally useful. An effective management system can be devised that relies primarily on qualitative characterizations, another that relies primarily on quantitative characterizations. They will differ in important ways, but neither will necessarily be better than the other. In practice both are likely to be used, each to complement the other.

3.1 - Natural lakes. Just over thirty years ago, Rawson (1952) related total fish catches from a series of somewhat similar Canadian lakes to one of their limnological variables - mean depth. These lakes were fished at comparable levels of fishing intensity, in effect at moderate intensity so as to provide continuing harvests of the more preferred fish species. Rawson's work began a tradition that has led to the publication of over 100 papers, many of which were recently reviewed by Ryder (1982). Ryder is rightly recognized as responsible for continuing the work of Rawson who died at a relatively young age in 1959.

During the 1970s the Rawson-Ryder approach was applied to African lakes (and also to reservoirs, see below) by Henderson *et al.* (1973), Henderson & Welcomme (1974), Toews & Grifith (1979) and others. Of the various quantitative relationships discovered for African waters, that by Henderson & Welcomme (1974) is especially interesting in that it interrelated not only fish catches and limnological variables but also incorporated a fishing effort variable.

It was discovered, over a decade ago, that the relationships between fish catches and limnological variables were roughly similar in shape for several different lake regions of the world but were offset from each other. The catches for tropical systems were much higher than those for systems of mid to high northern latitudes at similar levels of the limnological variables in use (Henderson *et al.*, 1973). From much work in ecology on temperature effects it was hypothesized that at least part of these low latitude to high latitude differences were due to a climatic temperature effect. Schlesinger & Regier (1982) examined this hypothesis using multiple regression techniques and found a significant positive relationship between fish catches and average annual air temperature.

One of their relationships is as follows :

$$\log Y = 0.0236 + 0.280 \log \text{MEI} + 0.050 T$$

where Y is an estimate of the maximum sustained yield, per unit area of the lake, of all preferred species combined; MEI is the Morpho-edaphic Index of Ryder (1982), which equals total dissolved solids divided by mean depth; T is average annual air temperature in degrees C; and logarithms are to the base 10.

The meaning of the above relationship may be clarified with an example. Suppose the difference in annual average air temperature of a lake on an Arctic Island and a lake in tropical Africa is 40 Celsius degrees, but that the MEI measures of the two lakes are equal. The relationship implies that the difference in total catches would be 2.0 logarithm units i.e., $0.050 \times 40 = 2.0$.

This interval on a logarithmic scale translates to a factor of 100 on the usual arithmetic scale. Thus this tropical lake should produce 100 times as much as the Arctic lake, at equivalent levels of other limnological variables and of fishing intensity.

Fish catches of different lakes all fished at comparable intensities have been related to quite a variety of variables besides those mentioned above. No comprehensive review is now available for all of this work but the paper by Ryder (1982) provides a most useful entry into the subject.

It bears emphasis that the regression relationships described above provide only very approximate fits to the data from individual lakes. The scatter of points about the line of best fit is still quite broad, especially when one notes that several variables (e.g., yield, mean depth and total dissolved solids) have been transformed to logarithms. Though they have great value to scientists, administrators would probably find information contained in such relationships useful mostly for purposes of a first objective approximation of yield to be expected from a particular lake. The prediction would be far too crude to be used to set precise goals for the fishery of a particular lake.

If the significance of the temperature variable in lakes is supported by future work, as seems likely, then it is reasonable to expect that a similar variable might be incorporated into some of the regression relationships with reservoirs in order to extend the findings from Jenkins' set of reservoirs of southeastern USA into both lower latitudes as in Africa and higher latitudes as in northern Canada. In the absence of direct estimates, a temperature term for lakes found by Schlesinger & Regier (1982), i.e., $0.050 T$ where T is average annual air temperature, might be incorporated into the appropriate relationship from Jenkins' work, as a first approximation. This has not yet been attempted.

3.2 - Man-made reservoirs. The Rawson-Ryder approach to lakes relied on the gradual accumulation of information from many independent workers. It produced, eventually, an approximate global relationship. The main work done to date on reservoirs took a somewhat different course. Jenkins (1982) began a longterm study of US reservoirs in 1963, with the comparative work of D.S. Rawson, H.S. Swingle and other limnological empiricists clearly in mind. His programme was funded continuously for nearly two decades to permit accumulation of much carefully selected information on some 294 reservoirs.

From the rich base in data Jenkins and his colleagues produced a large number of regression formulae of potential use to planners and administrators of fisheries in US reservoirs (see Jenkins (1982) for a selection of the more general relationships).

Jenkins (personal communication) has applied his estimates to some data on reservoirs in

India but that work has apparently not been published. Application to data on African reservoirs has not been attempted, apparently.

Some useful relationship of fish yield in Nigerian reservoirs have been derived for effective management of the fish stock (Ita, 1986). One of such relationships is the fish catch per boat (kg) in artisanal canoe fish landings and the biological/experimental fish catch (kg) per 1,000 m² of graded multifleet gill-nets described in Ita (1978). The relationship is expressed in the regression equation :

$$Y = 2.8 + 1.3x \quad (r = 0.7219)$$

The comparison is limited only to artisanal fisheries with relatively low efficiency gears such as gill-nets, hooks, traps and cast nets. It is useful in extrapolating yields indices of commercial fish landings in different zones of a reservoir where survey cost is a major constraint in organized statistical surveys of artisanal fish landings. It would be possible to estimate total fish landings in small reservoirs if the total boat count is known.

Another useful relationship is that of standing crop of fish (kg) per hectare along the inshore areas of Nigerian reservoirs and fish yield (kg) per 1,000 m² of graded experimental multifleet gill-nets. The relationship is expressed in the regression equation :

$$Y = 13.2 + 17.7x \quad (r = 0.8118)$$

This relationship is useful in estimating, with limited degree of accuracy, the expected standing crop of fish domestic water supply reservoirs not usually sampled with fish toxicants. Fish standing crop per hectare is also highly correlated with fish density per hectare (Ita, 1986) with the equation :

$$\text{Log } Y = 1.995 + 0.787 \text{ Log } x \quad (r = 0.868)$$

It is possible to estimate the expected fish density in the inshore habitats of any reservoir in Nigeria sampled with the same surface area of graded gill-net fleet used in the study. These estimates could help in narrowing down the gap between potential yield estimates based on Ryder's (1982) Morpho-edaphic Index (MEI) and the actual standing crop of fish in the studied reservoir. This would permit the right management and development decision to be taken at any point in time.

One of the relationships for hydropower storage reservoirs of the southeastern USA is as follow :

$$\log Y = 1.752 + 0.896 \log \text{MEI} - 0.223 (\log \text{MEI})^2$$

where Y is total catch per unit area and MEI is Ryder's index as defined in the previous section. It may be noted that the relationship is curvilinear, bending downwards at higher levels of MEI. There are also indications that the relationship in lakes is curvilinear (see Henderson *et al.*, 1973), but the curvilinearity was not found to be significant by Schlesinger & Regier (1982) when they incorporated a climatic temperature variable into the regression relationship.

3.3 - Rivers. An approach conceptually similar to those of D.S. Rawson, R.A. Ryder and colleagues for lakes and to those of R.M. Jenkins and colleagues for reservoirs was followed by L. Léger, M. Huet and P. Lasseben for flowing waters. In the rather simplified version of Huet (1964)), the following comparative relationship was used for European streams :

$$K = BLk$$

where K is the annual productivity of the water in terms of mass per unit length of the stream, L is the average width of the stream, B is the «biogenic capacity» and k is a coefficient of productivity. B is a function of the amount of fish food available, for which the amount of aquatic vegetation may be a useful surrogate. In turn, k is a product of four other coefficients, k₁ to k₄. Here k₁ is a temperature coefficient, k₂ is a measure of alkalinity or acidity, k₃ is a measure of the growth efficiency of the fish, and k₄ is a measure of the turnover rate of the fish populations.

Holcik (in Welcomme, 1979b) has sketched the nature of some improvements made by Lasseben (1977) on the contribution by Huet (1964). Apparently these methods have not been tried for streams outside of Europe.

Welcomme (1979a, b) has led the way in the comparative empirical study of fisheries of large rivers, especially those with floodplains. His approach was similar to those of Rawson, Ryder, Jenkins and Huet sketched above. He found that total catches were strongly and directly related

to the areas of the drainage basin of the rivers involved, their lengths, and also to the relative size of floodplain development. Considering now only the length variable, he found for African rivers that

$$Y = 0.0033 L^{1.95}$$

or approximately $Y = L^2/300$

where Y is total catch and L is the main channel length (Welcomme, 1979a).

With respect to flooded area, Welcomme estimated that

$$Y = 3.83 A$$

where Y is total catch and A is the maximum flooded area.

Welcomme's data set related mostly to large rivers with flood plains in low latitudes. Presumably a climatic temperature variable would improve the fit for rivers that differed much in latitudinal location.

Some Americans have recently begun a concerted ecological study under the title of the River Continuum (Vannote *et al.*, 1980; see also Platts, 1979). Perhaps these will help to clarify a series of well-known generalizations, such as those sketched above, and make them more precise for purposes of practical application as well as of scientific understanding.

3.4 - Ponds. The comparative literature on ponds and small, enriched lakes is quite large. Here we select for reference one tradition that parallels those of the systems of the preceding sections.

Liang *et al.* (1981) built on earlier work by Melack (1976) and Oglesby (1977) with lakes and adapted it to Chinese ponds and lakes. They found that

$$\log Y = 2.44 + 0.047 P$$

where Y is total fish catches and P is a measure of gross photosynthesis.

These authors also proposed the interesting hypothesis that fish catches are a sigmoid ascending function of gross photosynthesis - an hypothesis that would bring together a series of apparently different functions found by different workers, but located in different ranges of these two variables.

3.5 - Intertidal areas, lagoons and swamps. Comparative empiric work on these types of systems has just got underway in recent years.

With respect to intertidal areas, Turner (1977) related commercial catches of penaeid shrimps to area of intertidal vegetation and to latitude and found that

$$Y/A = 158.7e^{-0.070X}$$

where Y is total catch, A is area of intertidal vegetation and X is degrees of latitude between 0° and 35°.

Schlesinger & Regier (1982) used Turner's data to recalculate a relationship using average annual air temperature instead of latitude. They found that the temperature coefficient for the shrimp-intertidal systems was quite similar to that of their fish-lake systems, i.e., 0.071 vs 0.050 respectively. Perhaps this degree of agreement was fortuitous, but at least it encourages the hope that some temperature relationship might be found that would be quite general over all the different primary types of aquatic systems mentioned above.

Kapetsky (1983) has made the first serious attempt to assemble and examine data from lagoons. His early findings include the following :

(a) Finfish yield in coastal lagoons can be related to lagoon size by :

$$Y = 112.39 A^{-0.29}$$

where Y is annual yield in kg ha⁻¹yr⁻¹ and A is lagoon surface area in km²; however despite the large sample (93 lagoon fisheries), the relationship is weak (R² = 0.27).

(b) There was no apparent relationship between lagoon finfish yield and latitude for a sample of 104 coastal lagoon fisheries ranging in latitude from 5° to 54°

(c) Kapetsky (in press) compared fishery yields from a number of diverse aquatic systems - tropical reservoirs, temperate reservoirs, natural lakes (cold temperate to tropical), river floodplains (tropical to temperate), continental shelves (tropical, sub-tropical and temperate), and coral

reefs - to coastal lagoon fishery yields (finfishes + shrimps + crabs, but not including molluscs). Coastal lagoon fishery yields ($n = 108$) ranged higher and had a higher mean than fishery yields from any of the other systems.

Although coastal lagoons are inherently productive as natural systems, it appeared that, in this sample, lagoon yields greater than $400 \text{ kg ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ could be attributed almost entirely to man-made eutrophication. There also was evidence that such man-caused nutrient enrichment contributes to fishery yields to a greater or lesser extent in many other coastal lagoons.

This provides an explanation for the difficulty in relating lagoon fishery productivity to factors such as annual temperature or latitude (a and b above).

(d) Yield as a function of fishing effort is described by :

$$Y = 54.3 + 10.3E \quad (R^2 = 0.81)$$

for 42 coastal lagoon fisheries among which yield (Y) ranged up to more than $900 \text{ kg ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ and effort (E) to nearly $100 \text{ fishermen km}^{-2}$.

This does not imply that increasing effort brings out increasing yield per unit area indefinitely, as the model suggests. Rather, the model describes a yield-effort path over a broad range of lagoon productivities. Those lagoons with high biological productivity values can support intensive fishing effort while still maintaining high per unit area yields. However, as fishing effort increases (as fisherman km^{-2}) CPUE (as catch fisherman $^{-1}\text{yr}^{-1}$) decreases rather rapidly :

$$Y = 1.61(1 - E) + 5.61 \quad (R^2 = 0.39)$$

but even at very high effort levels, CPUE of 1 to 2 t fisherman $^{-1}\text{yr}^{-1}$ can be maintained, if the lagoons are highly productive.

Comparative empiric work with swamps comparable to that sketched with other systems above is yet to be initiated. Perhaps there is not yet sufficient information on hand to render such an effort timely. On the other hand, if useful and reliable information were assembled for all the other types of a region, say of the low latitude areas of Africa, then it might be possible to « interpolate » useful information on swamps from these other relationships. This kind of challenge may now be timely.

4 - DISCUSSION.

The contents of the preceding sections implicitly focus on fisheries of aquatic systems that are not degraded by other human uses such as toxic pollution, intense eutrophication, excessive sedimentation, stream channelization, etc. Each of these stresses, in turn, have been characterized qualitatively and quantitatively by comparative empiric methods.

The comparative work on eutrophication by Vollenweider (1980, 1981) and colleagues is well known. There are strong interrelationships between the eutrophication and fishery stresses (Ryder, 1981) but these have only been explored rather superficially as yet. Much remains to be done with interactions of fisheries and other stresses (Francis *et al.*, 1980). Progress will likely come rapidly in the temperate parts of the world. If we then understand how to take latitudinal effects into account, it may be possible to extrapolate this information into African situations, at least to serve as first approximations.

In conclusion, the contents of this chapter demonstrate some promising developments with empirical generalizations with various kinds of aquatic systems in various parts of the world. Much more of this can be developed further and made relevant to African fisheries. Cooperative, collegial activities are now needed to move this process along - the kinds of activities that have been fostered by the Committee on Inland Fisheries of Africa (CIFA).

RESUME

Ce chapitre porte essentiellement sur les pêcheries dans les systèmes aquatiques non dégradés par les autres activités humaines, telles que la pollution toxique, l'eutrophisation intense, la sédimentation excessive, la canalisation des cours d'eaux. Chacune de ces agressions a cependant bien été caractérisée par des approches comparatives, qualitatives ou quantitatives.

Les études comparatives sur l'eutrophisation entreprises par de nombreux auteurs sont bien connues. Il existe des relations étroites entre l'eutrophisation et les pressions exercées par la pêche mais elles n'ont encore été exploitées que superficiellement. Il reste encore beaucoup à faire en ce qui concerne les interactions entre la pêche et les autres types d'agression.

Les progrès seront vraisemblablement rapides dans les régions hyperdéveloppées du monde. Si les effets de la latitude peuvent alors être pris en compte, il pourrait être possible d'extrapoler cette information aux situations prévalant en Afrique, au moins au titre de premières approximations.

Le contenu de ce chapitre illustre quelques développements prometteurs obtenus à partir de généralisations empiriques concernant divers écosystèmes aquatiques dans différentes parties du monde. D'importants développements ultérieurs sont encore possibles et peuvent être adaptés aux pêcheries africaines.

Des activités coordonnées sont maintenant nécessaires pour aller de l'avant, du type de celles encouragées par le Comité des pêches continentales pour l'Afrique.

REFERENCES

- ABROSOV V.N. 1969 - Determination of commercial turnover in natural bodies of water. *Prob. Ichthyol.*, 9 : 482-489.
- CHAPMAN D.W., 1981 - Practical fisheries assessment in a tropical floodplain. *Fisheries (Amer. Fish. Soc.)*, 6 (3) : 2-6.
- COLBY P.J., & NEPSZY S.J., 1931 - Variation among stocks of walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) : management implications. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38 : 1814-1831.
- FAO, 1978 - Some scientific problems of multispecies fisheries. Report of the expert consultation on management of multispecies fisheries, Rome, Italy, 20-23 Sept. 1977. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 181 : 42 p.
- FAO, 1980 - Comparative studies on freshwater fisheries. Report of a workshop held at Istituto Italiano di Idrobiologie, Pallanza, Italy, 4-8 Sept. 1978. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 198 : 46p.
- FRANCIS G.R., MAGNUSON J.J., REGIER H.A. & TALHELM D.R., 1980 - Rehabilitating Great Lakes ecosystems. *Great Lakes Fish. Comm. Tech. Pap.*, 37, 99 p.
- HENDERSON H.F., RYDER R.A. & KUDHONGANIA A.W., 1973 - Assessing fishery potentials of lakes and reservoirs. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30 : 2000-2009.
- HENDERSON H.F. & WELCOMME R.L., 1974 - The relationship of yield to morphoedaphic index and numbers of fishermen in African inland fisheries. *CIFA Occas. Pap.*, 1 : 19 p.
- HUET M., 1964 - The evaluation of the fish productivity in fresh waters. The coefficient of productivity k. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 15 : 524-528.
- ITA E.O., 1978 - An analysis of fish distribution in Kainji Lake, Nigeria. *Hydrobiologia* Vol. 58, n° 3. 233 - 244.
- ITA E.O., 1986 - Investment prospects in inland Capture fisheries with special reference to small reservoirs : The exclusive fishing right licence model. Proceedings of the 5th Annual Conference of the Fisheries Society of Nigeria (FISON), September 22nd - 25th, 1986. (In press).
- JENKINS R.M., 1982 - The Morphoedaphic Index and reservoir fish production. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 11 : 133-140.
- KAPETSKY J.M., 1981 - Some considerations for the management of coastal lagoon and estuarine fisheries. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 218 : 47 p.
- KAPETSKY J.M., 1983 - Some fishery characteristics of coastal lagoons and estuaries, Paper presented to the ACMRR Working Party on the management of living resources in the near-shore tropical waters. Rome, Italy, 28 February - 4 March 1983. Working Paper, N° 7 : 47 p (mimeo).
- KAPETSKY, J.M., (ed.) In press - Comparative fishery yields and fishery characteristics of some coastal lagoon fisheries. *GFCM Stud. Rev./Etud. Rev. CGPM* N° 61.
- KERR S.R., 1982 - The role of external analysis in fisheries science. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 111 : 165-170.
- LASSLEBEN P., 1977 - Das Schätzverfahren für Fischwässer nach Léger und Huet. *Österr. Fisch.*, 28 : 53-64.
- LIANG Y., MELACK J.M., & WANG J., 1981 - Primary production and fish yields in Chinese ponds and lakes. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 110 : 346-350.
- MARTEN G.G., 1979 - Impact of fishing on the inshore fishery of Lake Victoria (East Africa). *J. Fish. Res. Board Can.*, 36 : 591-900.
- MARTEN G.G. & POLOVINA J.J., 1982 - A comparative study of fish yields from various tropical ecosystems. In (Ed.) PAULY D. & MURPHY G.J., Theory and management of tropical fisheries : *ICLARM Conf. Proc. Manila*, 9 : 255-285.
- MELACK J.M., 1976 - Primary productivity and fish yields in tropical lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 105 : 575-580.
- MÜLLER H., 1966 - Eine fischereiwirtschaftliche Seenklassifizierung Norddeutschlands und ihre limnologischen Grundlagen. *Verh. Inter. Verein Limnol.*, 16 : 1145-1160.
- OGLESBY H., 1977 - The relationships of fish yield to lake phytoplankton standing crop production and morphoedaphic factors. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 34 : 2271-2279.
- PALOHEIMO J.E. & REGIER H.A., 1982 - Ecological approaches to stressed multispecies

- fisheries resources, In (Ed.) M.C. MERCER, Multispecies approaches to fisheries management advice. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 59 :
- PAULY D., 1979a - Gill size and temperature as governing factors in fish growth : a generalization of the von Bertalanffy Growth Formula. *Ber. Inst. Meereskunde*, No. 63, 156 p.
- PAULY D., 1979b - Theory and management of tropical multispecies stocks : a review with emphasis on Southeast Asian demersal fisheries. *ICLARM Studies and Review*, No. 1, 35 p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, The Philippines.
- PLATTS W.S., 1979 - Relationships among stream order, fish populations, and aquatic geomorphology in an Idaho River drainaga. *Fisheries (Amer. Fish. Soc.)*, 4 (2) : 5-9.
- RAWSON D.S., 1952 - Mean depth and the fish production of large lakes. *Ecology*, 33 : 513-521.
- RIGLER, F.H., 1982 - The relation between fisheries management and limnology. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 111 : 121-132.
- RYDER R.A., 1981 - Eutrophication effects on fisheries - the horns of a dilemma. *WHO Water Qual. Bull.*, 6 (3) : 84-91.
- RYDER R.A., 1982 - The morphoedaphic index. Use, abuse and fundamental concepts. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 111 : 154-164.
- SCHLESINGER D.A., & H.A. Regier, 1982 - Climatic and morphoedaphic indices of fish yields from natural lakes. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 111 : 141-150.
- TOEWS D.R. & GRIFFITH J.D., 1979 - Empirical estimates of potential fish yield for the Lake Bangweulu system, Zambia, Central Africa. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 108 : 241-252.
- TURNER R.E., 1977 - Intertidal vegetation and commercial yields of penaeid shrimp. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 106 : 411-416.
- VANNOTE R.L., MINSHALL G.W., CUMMINS K.W., SEDELL J.R. & CUSHING C.I., 1980 - The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 : 130-137.
- VOLLENWEIDER R.A., 1981 - Eutrophication - a global problem. *WHO Water Qual. Bull.*, 6 (3) : 59-62, 89.
- VOLLENWEIDER R.A. & KEREKES J., 1980 - *Comparative Programme for Monitoring of Inland Waters. (Eutrophication Control) — Synthesis Report*. OECD. Paris.
- WELCOMME R.L., 1979a - *Fisheries ecology of floodplain rivers*. London, Longman.
- WELCOMME R.L. (Comp.), 1979b - Fishery management in large rivers. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 194 : 60 p.

AQUACULTURE IN AFRICA

LA PISCICULTURE EN AFRIQUE

P. B. N Jackson

1 - INTRODUCTION

Though aquaculture is of considerable antiquity especially in the Far East, and even though the first record of fish in ponds is from an Egyptian bas-relief of yet greater age (Arrignon, 1962; Balarin & Hatton, 1979), fish farming in Africa is an activity of very recent origin. This is because until recently, human populations in Africa were small enough for their needs to be met by the natural reproduction of fish, without having to breed and grow them artificially. So a tradition of the culture of fish and other aquatic organisms never became established in Africa as it did in the Orient. However though fish were not held in captivity, practices such as the trapping of fish behind fences or weirs, which are widespread in many areas, and especially the concentrating of fish in lagoons or floodplains in Benin by means of «acadjas» or fish-parks made of brushwood (Welcomme, 1971), are certainly steps in this direction. Given time, therefore, a fish culture tradition may have evolved independently in Africa, but events were overtaken and the process hastened by the importation of culture techniques from elsewhere.

Such importations generally began with the techniques of breeding sport angling fish, particularly trout and various bass species, also the «Sandre» (*Stizostedion lucioperca* into Morocco (J. Arrignon pers. com.), for sport fishing, but even the earliest hatcheries for this purpose are less than a hundred years old. The breeding of fish for food is still more recent and correlated with the great increases in human populations, whose impact, especially the need to provide more food, only began to be felt well into the twentieth century. The first keeping of fish for food was probably that of carp in South Africa, where they were introduced as early as 1859 (Harrison, 1951), while Copley (1954) records the first keeping of tilapia in a pond as occurring in Kenya in 1924.

But, apart from the game fishes, such culture was sporadic until an upsurge of interest in aquaculture in Africa began after World War II. Again, overseas methods were initially used or adapted through later some specific techniques were formulated such as that of intensive culture of tilapia (Balarin & Haller 1982). These are extremely valuable, but in general, aquaculture in Africa deserves special distinction not so much in the adoption of new techniques as in the use of several indigenous fish species which, either locally or elsewhere, have made a very significant contribution to aquaculture. These include several tilapias, especially *Oreochromis mossambicus*, *O. niloticus* and *Tilapia zillii*, the heterotis *Heterotis niloticus* and the clariid catfishes *Clarias lazera* and *C. gariepinus*. Other species will be mentioned below, but these six

are perhaps pre-eminent in the impact that they have made on aquaculture both locally and, especially in the case of the tilapiines, elsewhere in the world.

This review briefly considers African aquaculture, the treatment being descriptive rather than technical, so only passing mention is given to generally applicable techniques which are described in standard textbooks such as those by Hickling (1962), Huet (1970), Bardach *et al.* (1972) and Woynarowitch & Horvath (1980). Diseases (Paperna, 1980) are similarly not discussed. The mere importation of ova for stocking into rivers and dams is not considered here.

2 - EXOTIC FISH

2.1 - Trout. The first fish cultured were carp and trout, both temperate-water species with which expatriates from Europe were familiar, and which seemed to have no local counterparts. Considerable trouble was taken, and much money expended, in the successful establishment of trout. Harrison (1951) puts it well (p 25) : «Many of our European settlers had been bred to trout angling. They had had to leave it behind with other home-ties, and try to put it out of mind; for surely there is no greater pang in all things connected with sport than the last hour on a beloved trout stream and the final abandonment of the cherished rods and tackle before departing abroad to a troutless region! Think of their reactions, when some leisure or other purpose allowed them their first views of those tantalisingly empty streams in the new land!».

Legislation allowing trout imports was passed in the Cape of Good Hope in 1867, but after several attempts, in 1890 brown trout (*Salmo trutta*) ova from Scotland were first hatched in Natal (Pike, 1980) and by 1895 three still functioning hatcheries were established at Umgeni, Pirie near Kingwilliamstown and Jonkershoek near Stellenbosch. Later it was found that the various strains of the rainbow trout were better suited, than brown trout to most African conditions in particular requiring water of a less cold temperature and it is this species which is commonly now bred in African hatcheries and used in fish culture. Unfortunately various strains such as *S. gairdneri irideus*, the steelhead, and *S. g. shasta* the Shasta were mixed in early importations and present African populations are the result of their unselective mingling. Hatcheries at present exist in South Africa, Zimbabwe, Kenya, Lesotho and Swaziland. In Tanzania both rainbow and brown trout have been introduced into the colder regions of Kilimanjaro and Mbeya, and great potential for their culture exists (Ibrahim, 1976). About 3 00 tons of fish per annum are marketed in South Africa at present, mainly for the hotel and restaurant trade (Safriel & Bruton, 1984). Trout were first introduced to Kenya in 1910, the state hatchery at Kiganjo inaugurated in 1948, there are several private farms and Kenya is today one of the major trout-producing nations of Africa, producing over 3 00 tons/year (Abolarin, 1985).

2.2 - Bass. The rationale for breeding bass (family Centrarchidae) from North America is that they are a useful sporting fish in fresh waters which are cool and clear but nevertheless too warm for trout. For these reasons they have been widely introduced, originally mainly to South African hatcheries (Jackson, 1976). The largemouth bass *Micropterus salmoides* was introduced in 1928, the smallmouth bass *M. dolomieu* in 1937 and the spotted bass *M. punctulatus* in 1937, the main agents being the Rand Piscatorial Association in Johannesburg and the Cape Department of Nature Conservation. Largemouth bass were introduced to Zimbabwe in 1932 (Toots, 1970). Nowadays they are less cultured in hatcheries, fry required being taken from established wild stocks, and few are marketed for consumption. A similar situation prevails elsewhere. e.g. in Kenya where largemouth bass were introduced in 1928 (Copley, 1954), now breeding far fewer, if any, bass since these are well established in suitable habitat such as Lake Naivasha (Robbins & MacCrimmon, 1974). Largemouth bass were introduced to Madagascar in 1951 (Kiener, 1957b) and Algeria in 1970 (Arrignon, pers. comm.), both from France.

2.3 - Common Carp. Apart from the goldfish *Carassius auratus*, the earliest exotic to be introduced was the carp *Cyprinus carpio*, introduced to South Africa from Germany in 1859, apparently of mixed genetic stock dating back to culture in Europe in the Middle Ages or even before so that scaleless «mirror» and scaled «king» varieties occur in approximately equal numbers.

By the turn of the century it was firmly established in many rivers and farm ponds and was since sent to many neighbouring countries e.g. Zimbabwe in 1925. It reached Morocco from France also in 1925 and adapted to local conditions (Welcomme, 1981). Elsewhere it was introduced much later, such as to Nigeria in 1954 (Zwilling, 1963).

Up to this point there was little formal culture of the carp though it was in some demand as a food in inland areas, and the general opinion was critical of its disturbance of the substratum causing turbid water and eradicating plant life; also, that it adversely affected indigenous fish. Modern opinion is however that these criticisms are often the result of poor management practices especially the overstocking of ponds, while most evidence is that carp exist peacefully with local species.

A change came about when, starting in the late 1950's, a period of comparative neglect was replaced by a much less random and increasingly more intensive culture of domesticated varieties. These, such as the Aischgrund carp, were introduced to the Transvaal from Israel (Lombard, 1961) and before long were being cultivated for sale by a number of farmers (Jackson, 1976). Similar varieties were introduced to Nigeria from Austria/Israel in 1960 (Zwilling 1963) and Cameroon in 1970 (Hogendoorn, 1977) and elsewhere (Lessent, 1977).

Until recently, however, there has been some discouragement of the culture even of desirable carp varieties in Africa because of the rapidity with which the original genetically mixed less desirable stocks established themselves in suitable waters, and the near impossibility of getting rid of them once established. Such a reaction has been somewhat uncritical, however. Two important considerations have become evident over the years. Firstly carp are not as adaptable as was first imagined. Escapes from culture do not become established in the wild universally and at random, but only from breeding populations in certain temperate areas which suit them. They will not establish in areas which are too hot or too cold for them, so are excluded by their own biological constraints from the great bulk of the continent of Africa. Admittedly, much of temperate southern Africa is ecologically favourable for carp, and it is here that they are most widely established in rivers and dams. In tropical Africa self-breeding populations occur only in cooler upland areas such as the Akokia and Koka lakes in Ethiopia. The second consideration then applies, that when established there is no evidence of any adverse affect upon the local populations. In the Orange River, where they have been established for probably a hundred years or more, they are still heavily outnumbered by indigenous cyprinid species (Allanson & Jackson, 1983).

2.4 - Chinese carps. The first introductions of Chinese carps to Africa were to Egypt, where the silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) and the grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) were introduced from Japan in 1962 and Hong Kong in 1968 (Eisawy & El Bolock, 1976). In South Africa the grass carp was imported in 1968 and silver carp in 1977 (Pike, 1980). The objective was the same in both cases. The grass carp was to control and make use of higher aquatic vegetation, such as grasses, *Potamogeton* and water hyacinth *Eichhornia crassipes* in ponds and dams, and the silver carp because of its value as a phytoplankton feeder in polyculture. Later, the bighead carp *Aristichthys nobilis*, a filter feeder on zooplankton and large phytoplankton items, was imported to South Africa from Israel in 1979 again for use in polyculture with other species (Prinsloo & Schoonbee, 1983).

Fears that these would escape from culture and form wild breeding populations to the detriment of indigenous species have been expressed by conservation agencies, who have sometimes prevented their importation on this account. However, their natural reproduction depends on a cold-temperate water temperature and the volume of a river large enough to enable eggs to remain in midwater for several days during incubation. Both these attributes are possessed by the great Asian rivers of their native lands, but no African river has both together. It is not surprising therefore that no record of any Chinese carp spawning in the wild in Africa exists, and induced spawning, as reviewed by Hickling (1966) and recently successfully achieved in Africa (Schoonbee *et al.*, 1978; Prinsloo & Schoonbee, 1983), is essential in any African situation. With these techniques now well established (Woynarovitch & Horvath, 1980) the valuable special attributes of Chinese carps in polyculture and weed control will probably find increasing use in Africa.

3 - INDIGENOUS SPECIES

3.1 - The tilapias. It is undoubtedly these fish which have had more effect on aquaculture in Africa than any other. Endemic to Africa, one or more members of this group are now firmly established in culture in most warmer parts of the world, including virtually every state in Africa. A recent study of the relevant literature has listed over 3 300 references (Balarin & Haller, 1982). Only a brief overview is possible here.

Bálarin & Haller (op. cit.) list 10 tilapiine species of value in fish culture. Of these, according to the classification of Trewavas (1982), 6 are of the mouthbrooding, arena-breeding, mainly (in nature) vegetable detritus-phytoplankton feeding genus *Oreochromis*, and three of the pair-forming, substratespawning, mainly higher plant-eating genus *Tilapia* (Table 1). In general these are «secondary» or salt-tolerant species according to Myers' (1949) classification though such euryhalinity is much more marked in those species nearest the coast. Thus the Mocambique tilapia *O. mossambicus* and the Nile tilapia *O. niloticus* are able not only to thrive but to reproduce in sea water.

In the substrate spawning genus *Tilapia*, *T. rendalli* and *T. sparrmanii* are markedly freshwater-loving, but, paradoxically for this genus, *T. zillii* is reported to be one of the most euryhaline of all tilapias (Chervinski & Hering, 1973).

While *O. mossambicus* was apparently transported to Java in about 1939, where by 1952 it was producing 5 000 tons per annum (Schuster, 1952), and subsequently all over the world (Atz, 1954), the first farming of tilapia, while not gaining the magnitude that it so rapidly did in the Far East, probably took place in Africa. The first culture was in Kenya in 1924 (Copley, 1954). *O. mossambicus* was transported from the Transvaal to Malmesbury in the Cape in 1936 and subsequently to the Jonkershoek Hatchery in 1940 (Hey, 1944). In 1942 Hey, successfully used these fish in some of the first experiments in sewage fish culture (Hey, 1955). In 1943 important developments began in Zambia where Vaughan-Jones (1949) cultured the three spot tilapia (*O. andersonii*) at the Chilanga hatchery. In Zaire some culture of tilapia had already commenced on private farms (de Bont, 1948) and in 1946/47 the Mission Piscicole du Katanga began regular trials particularly with indigenous *O. macrochir* and *T. rendalli*, taken over by the Station de Recherches Piscicoles at Elizabethville (Lubumbashi). Here the potential of tilapias as a fish culture crop on high protein foods such as cotton-seed cake and maize-mill sweepings were realised (de Bont, 1952); very high yields of 8 tons/ha or more (Halain, 1952) were obtained especially when ponds were fertilized as well (Halain, 1952; Huet, 1957a).

Such results stimulated development on fish culture in many parts of Africa. Considerable research was done and promising results reported (Charpy, 1955; Maar, 1956; Kiener, 1957; van der Lingen, 1959; Mortimer, 1960; Lombard, 1960 and van Someren, 1962). Much experience was gained as a result of this work and most of the basic semi-intensive techniques of tilapia breeding and culture which are in use today were initiated during this period. A period of decline ensued (Meschkat, 1967; Huet, 1970) partly due to lack of expertise in newly independent countries and partly to culture difficulties. This is discussed more fully below.

The two main problems in tilapia culture have been much studied. These are the relatively high temperatures required for breeding and rapid growth and, the most important, the propensity in culture towards dwarfing, i.e. becoming sexually mature at an early age, ceasing to grow and breeding prolifically.

The constraint of temperature is unimportant over most of tropical Africa from whence tilapiines originate but assumes serious proportions in cooler upland areas and particularly in the more temperate parts of northern and southern Africa. Bishai (1965) gives a range of 17.2-19.6°C below which the growth rate decreases. For spawning, higher temperatures are required, Huet (1987) quoting a minimum of at least 20-21°C.

Hepher & Pruginin (1982) discuss a particular management technique, «young of-the-year culture», to minimise both the temperature and «stunting» problems. This takes advantage of the rapid growth of tilapias to rear a naturally mixed male-female population of young before they attain sexual maturity, then harvesting them, clearing the pond completely and repeating the process with a fresh set of juveniles for as long as the summer growing season lasts. This has a special advantage under African conditions where fish size is often unimportant and small

Table 1 : The most widely used tilapias in African aquaculture, with original distribution, salinity and temperature tolerances and breeding habits. Data from Balarin & Haller (1982) and Trewavas (1982).

SPECIES	ORIGINAL DISTRIBUTION	SALT/TEMP. TOLERANCES	BREEDING HABIT
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	The Levant, especially Jordan valley, Soudanian region	Generally tolerates 13-29°/00. Able to feed & grow at 11-16°C.	Eggs and young brooded by both parents.
<i>Oreochromis aureus</i>	Soudanian region	Euryhaline. Reproduces at 19°/00 but grows up to 44°/00. Temperature preference 31-37°C	Arena spawner and maternal mouthbrooder. Nest saucer-shaped.
<i>O. niloticus</i>	Nile basin excluding Lake Victoria, Niger, Chad, Burkina Faso	Euryhaline. Reproduces up to 29°/00, survives up to 35°/00. Temp. below 12°C is lethal, prefers 31-36°C.	-do-
<i>O. andersonii</i>	Upper Zambezi, Okavango, Cunene, parts of Upper Zaire	Stenohaline; can acclimate to ca 22°/00. Lower lethal temp. : 8°C.	-do-
<i>O. mossambicus</i>	Lower Zambezi & South East coast to 33°S	Very euryhaline; can breed at 35°/00, grow at 40°/00 and survive higher. Tolerates 8°C, survives 40°C	-do-
<i>O. spilurus niger</i>	East coast rivers of Kenya	Euryhaline. High temperatures necessary; can breed at 40-43°C	-do-
<i>O. macrochir</i>	Upper Zambezi, Cunene, parts of Upper Zaire	Stenohaline, fresh water species. Lower lethal temp. around 11°C, prefers 23-24°C.	Arena spawner and maternal mouthbrooder. Nest with a raised area in centre.
<i>Tilapia sparrmanii</i>	Upper Zaire, Zambezi, south to lower Orange	Stenohaline, only fresh water, very hardy, survives below 7°C, spawns above 16°C	Substrate spawner sometimes in nests Pair formers (monogamous), both parents guard eggs & fry
<i>T. rendalli</i>	Upper Zaire, Zambezi, east coast southwards to Zululand	Fresh water only. Stenothermal, above 13°C only.	Monogamous substrate spawner, may make holes or nests. Both parents guard eggs & young.
<i>T. zillii</i>	Nile, Levant, Soudanian region south-west Africa	Euryhaline up to 45°/00, reproduces to 20°/00	Substrate spawner in nests or holes, eggs & young guarded by female.

Table 2 : Growth rate data of *Clarias lazera* and *C. gariepinus* (adapted with additions from Clay 1977).

SPECIES	AGEING TECHNIQUE	LOCATION	SEX	TOTAL LENGTH (cm) AT END OF TIME								AUTHOR		
				DAYS				YEARS						
				1	7	15	60	120	270	1	2	3	4	
<i>C. lazera</i>	Vert.	Egypt	M							19.1	29.5	38.1	46.7	El Bolock (1972)
<i>C. lazera</i>	Obs.	Centr. Afr. Repub.	F			3				19.2	29.8	37.2	44.8	Pham (1975)
<i>C. gariepinus</i>	Obs.	Uganda		.4	.8									Greenwood (1955)
<i>C. gariepinus</i>	Vert.	Zambia								10.0	15.0	20.7	29.0	Pivnicka (1974)
<i>C. gariepinus</i>	Obs.	Zimbabwe							13					Bowmaker (1973)
<i>C. gariepinus</i>	Obs.	Zimbabwe				4.3	6.2							Holl (1968)
<i>C. gariepinus</i>	CCC	Zimbabwe	M							30.0	47.0	60.0	72.0	Munro (1965)
<i>C. gariepinus</i>	Spine	Transvaal S. Africa	M	F						27.0	37.0	50.0	58.0	
<i>C. gariepinus</i>	Obs.	Natal S. Africa	F		.36	.82	1.2	4		42.6	47.7	54.4	62.8	J*v.d. Waal &] Schoonbee (1975)
<i>C. gariepinus</i>	Spine	Natal S. Africa	M							41.4	46.4	52.6	60.4	Bruton (1979a)
<i>C. gariepinus</i>	Vert.	Malawi	F							24.0	30.0	51.7	57.5	Bruton & Allanson (1980)
<i>C. gariepinus</i>	Spine	Lake le Roux	M							24.0	40.6	51.2	56.4	Willoughby & Tweddle (1978)
<i>C. gariepinus</i>	Spine	Lake le Roux	F							20	30	38	ca 46	Quick & Bruton (1984)
<i>C. gariepinus</i>	Spine	Lake le Roux	M							20.4	31.3	40.2	50.3	
<i>C. gariepinus</i>	Spine	Lake le Roux	F							20.4	31.3	40.2	50.3	

Abréviations : Vert. - Vertebral ageing; Obs. Observation; Spine spine sections; CCC commercial catch curves.

*Possibly suspect through a ring not being counted owing to reabsorption.

specimens quite acceptable to the market. Thus even if a weight of only about 50gm is attained before the abnormally rapid onset of sexual maturity and consequent cessation of growth comes about, a profitable crop can be realised. This practice is preferable to that earlier advocated of continually netting out the larger fish. This has the twin disadvantages of unduly prolonging the reproductive season and of selecting against the faster growers with possible undesirable genetic effects (Silliman, 1975). It is important, as stressed by Hephner & Pruginin (op. cit.), to clear the growing pond completely and restock with a fresh set of juveniles separately bred for the purpose. Nevertheless an increasing demand exists for top-quality fish, making it profitable for managers to have part at least of the annual crop to be of older, larger fish.

A possibility suggested by Jackson (1983) is the selective breeding of coldresistant strains to overcome the temperature constraint. That this is inherently possible is shown by the fact that strains of *O. mossambicus* have, after introduction some 20 years previously, established wild breeding populations in waters whose winter temperatures fall below the usual minima tolerated by *Oreochromis*, such as Lake Mentz on the Sundays River, South Africa, and the Hardap Dam on the Fish River in Namibia. Commencing with such stock, a lengthy period of selective breeding at a temperate-zone hatchery may be successful.

The problem of stunting or dwarfing is more serious since it affects tropical and sub-tropical Africa alike. Since it has long been known (Hickling, 1962) that male tilapias grow faster than the females, this can be overcome by growing a monosex culture preferably of all-male fishes. Several methods of achieving this have been devised, one of the most important being that of sexing the young fish by hand. This is especially suitable for African conditions where the providing of employment for numbers of workers is often of more value than high-cost capital-intensive systems. There are discernable differences in the external genitalia (Maar *et al.*, 1966, Fig. 70; Huet, 1970, Fig. 277) and the skill can readily be taught (perhaps especially to women because of their generally being more conscientious and patient than men). Sexing must be done carefully and as early as possible, since the females are discarded, but accurate sexing is not usually possible until a weight of 30-50 gm is reached, so fingerlings must be nursed until this stage is reached before growing out the males.

The second method is that of hybridizing two species, first discovered by Hickling (1960) in crossing female *O. mossambicus* with male *O. hornorum* (then considered the «Zanzibar strain» of *O. mossambicus*), which produced all-male hybrids which were not sterile but capable of reproduction. Later the technique applied to various other species and the practice is evaluated by Lovshin (1982). A high degree of technological skill is however needed, pure genetic strains of broodstock are required, and the process in general better suited to large-scale commercial systems than to the extensive or semi-intensive farming normally practised in Africa. As Lovshin (op. cit.) puts it (p. 304): «the level of technology needed to raise all-male hybrids is beyond the reach of most farmers in tropical developing countries and great care should be exercised in introducing all-male hybrid culture into countries with no fish culture tradition».

An important step in hybrid culture is the recent production, pioneered in Taiwan, of «red tilapias». This was done by crossing albino *O. mossambicus* with *O. niloticus* and selecting for red (albinistic) coloration. Selective breeding has produced a fast-growing strain which is predominantly red from an early age (Kuo & Neal, 1982). These often have a greater attractiveness in the market place than the conventional black and silver tilapia colours, as well as becoming popular in the aquarium fish trade (Anon, 1983).

Finally the reversing of the sex of female tilapias, by using steroid hormones at a very early age after hatching, has shown promise. The androgens methyltestosterone and ethynyltestosterone are used, and the method seems feasible on a commercial scale (Guerrero, 1979). Once again, extensive facilities are required for the efficient holding of large quantities of fry and the method in general calls for sophisticated skills (Guerrero, 1982b).

The palatability, general popularity, rapid growth, hardiness, euryhalinity, ease of breeding and culture in extensive or semi-intensive systems, diversity of opportunities for intensive culture and relative cheapness of feeding in all situations have led to the unparalleled pre-eminence which the tilapias enjoy in modern fish farming. But a last consideration remains. The natural habit in *Oreochromis* of polygamous breeding in arenas or «leks», (Trewavas, 1982) each male mating with several females who then mouthbrood the young elsewhere, has led these tilapias

to build up huge populations of many year classes under natural conditions. Paradoxically these very attributes of parental care of a few large eggs resulting in well-advanced juveniles which enjoy low natural mortality, which makes *Oreochromis* so fecund in nature, result in a very low fecundity under aquacultural conditions. A single artificially spawned carp or catfish will produce tens of thousands of young with high survival under culture conditions; the most the tilapia can manage is a hundred or two. So tilapia culture involves the keeping of very large numbers of broodstock relative to other fishes, which is the ultimate limiting factor in tilapia culture.

3.2 - Other Cichlidae. The palatability and the relative ease of culture of tilapias has prompted examination of other cichlid species as candidates for culture, particularly where these advantages confer a benefit additional to an attribute possessed by a species which is useful for an especial purpose. This is often molluscophagy for the control of schistosomiasis (De Bont, 1956; Jackson, 1973). Recommended species for this purpose include *Serranochromis macrocephalus* (De Bont & De Bont-Hers, 1952) : *Sargochromis mellandi* (De Bont & De Bont-Hers, 1956) : *Astatoreochromis alluaudi* (MacMahon, 1959 : Direction Piscicult. Côte d'Ivoire 1976), *Hemichromis bimaculatus* (Bard, 1960), and in Madagascar *Paratilapia sp.* (Kiener, 1957b).

In addition, the culture of ornamental cichlids for the home aquarium trade has assumed considerable importance. Many of these originate in Africa, especially the small brightly-coloured endemic species from Lakes Malawi and Tanzania (Axelrod & Burgess, 1977) but also various other genera such as *Pelmatochromis* and *Pseudocrenilabrus*. While such fish are bred by countless enthusiasts all over the world including Africa, most of the large-scale commercial culture takes place elsewhere, particularly in the Far East, Europe and the U.S.A.

In general, however, the culture of cichlid fishes other than those of the tilapia group has been little practised in Africa, whether for food, disease control or ornament. Further experimentation towards these three objectives would be very desirable.

3.3 - Clariid catfishes. Interest in the culture of African species is relatively recent, and was originally stimulated by the success of the long-established husbandry of the Asian *Clarias batrachus* and *C. macrocephalus*. In Africa two large members of the subgenus *Clarias* (*Clarias*) are chiefly used; these are *Clarias lazera* in West and North Africa, and *C. gariepinus* (of which *C. mossambicus* is a junior synonym) in Central and Southern Africa. While Teugels (1982) comes to the preliminary conclusion that *C. lazera* is a junior synonym of *C. gariepinus*, they are here considered separate species for ease of practical reference. Life histories and culture techniques are however identical.

Though some disadvantages exist. There are many advantages in the culturing of *Clarias*. From the economic viewpoint, maintenance is relatively inexpensive because catfishes have a catholic range of diet, though this must be of relatively high protein value (Bruton, 1979). Thus they respond to pond fertilization with animal manure by feeding on zooplankton and benthic invertebrates but can as well be fed on pelletized food, animal and fermented plant waste, etc. The rate of growth is rapid, though varying with climate and food availability, from about 22-32 cm TL in the first year, though even higher growths have been recorded (Table 2).

They also have a very wide range of temperature tolerance, exceeding any other indigenous African fish in this respect, and high growths are recorded even in *C. gariepinus* from an Orange River impoundment where winter water temperatures regularly fall to 8°C (Quick & Bruton, 1984). Another great advantage is that the danger of nocturnal mortalities through deoxygenation of heavily fertilized ponds is greatly diminished because they can breathe atmospheric oxygen through the accessory breathing organs, thus largely eliminating the need to aerate ponds at night in intensive culture.

Eating qualities are very good, rivalling the ictalurid catfishes of the U.S.A. They have excellent boneless fillets which «keep» well (i.e. do not rapidly become rancid or decay) in the unfrozen or lightly chilled condition, in comparison with many fish both marine and freshwater, making them comparatively easy to market. The species' popularity as a dried/smoked product over virtually the whole of Africa is well known, though in sophisticated markets the catfish is best sold filleted, since the heavy head, large mouth and barbels can lead to consumer

resistance. Attractive packaging of fillets would do much to overcome such problems (Jackson, 1983). In 1984 *Clarias* fillets retailed for K7.50/kg in Zambia (T. Hecht, pers. comm.).

Both species were bred in ponds in the late 1960s, with important pioneering work being done on *C. lazera* in the United Arab Republic (El Bolock 1969, Aboul-Ela *et al.*, 1973), while *C. gariepinus* was first bred in the Cape Province, South Africa. Breeding is comparatively simple; grass-bottomed ponds are the most suitable. Unlike the Asian species no nests are made; on contact with water the fertilized eggs become extremely sticky and adhere to stems of vegetation. Spawning takes place at night and good results are obtained if males and females are kept separate in adjacent ponds. When access is allowed together with some additional water in spring spawning takes place immediately and the parents can be removed by seining.

Pond breeding in this way is simple, requires no elaborate equipment and results in the surviving fingerlings being well-grown and healthy, thus being eminently suitable for culture to market size in growing ponds. But since the survival rate is so low, this method, though easy and safe, is wasteful and space-consuming, and modern methods of inducing spawning by hormone injection are far better suited to intensive culture. For African catfish this was first done in Bangui, Central African Republic, for *C. lazera*; Hogendoorn (1979) stripped *C. lazera* using acetone-dried carp pituitary. Schoonbee *et al.* (1980) successfully stripped *C. gariepinus* females, and overcame serious problems of egg adhesiveness to hatch the larvae in Zuger-type flasks. Their rearing in intensive conditions is described by Hecht (1982).

An important development has been the recent success by Hecht & Lublinkhof, 1985 in successfully hybridizing males of the giant catfish or «vundu» *Heterobranchus longifilis* from the Middle Zambezi with female *Clarias gariepinus* from the Kafue system. *H. longifilis* is known to reach 60 kg (Bell-Cross, 1976), so that a considerable potential exists if such hybrids can be successfully cultured.

African clariids are thus very suitable for both simple field and intensive hatchery culture, though several disadvantages exist. High mortalities caused by dietary problems and disease in newly hatched larvae have been a serious constraint, but successful artificial larval feeds have recently been formulated and evaluated (Uys, 1984). Apart from being highly cannibalistic and predatory, clariid catfish are very aggressive, especially the males, and injury can result through fighting or males attacking females (Micha, 1972). Wounds so caused are prone to fungus and bacterial infection; however careful management, such as techniques encouraging rapid growth to allow marketing at a comparatively early age greatly alleviates this constraint. Because of this aggressiveness and because when crowded they tend to stab each other with the heavy sharp spines on the pectoral fins, adults are difficult to transport in bulk as can be done with other fishes, unless special precautions such as tranquilization are undertaken.

3.4 - Mullet species (Mugilidae). Mullet have excited a good deal of interest in African fish culture, by reason of the advantages they possess of tolerating a wide range of salinities, feeding on diatoms and other organisms low on the food web with concomitant economy in food costs, and palatability and relatively high market values. A number of African countries, particularly those with a coastal littoral, are therefore engaged in the extensive culture of mullet species (Table 3).

At present such culture must of necessity be extensive, since all mullet species breed in the sea, the juveniles thereafter coming into brackish, and in some cases completely fresh water to enter into an extensive phase of feeding and growth before returning to the sea and repeating the cycle. Thus in culture it is only possible to spawn mullet by hormonal induction in full sea-water. Both this and the subsequent rearing of the larvae present more than ordinary difficulty, but have been successfully achieved, though requiring practice and a high degree of expertise (Liao, 1977; Nash & Koningsberger, 1981).

Extensive culture involves the capture of wild-spawned fry, preferably as soon as possible after they have entered the inland water after having been hatched out in the sea. In Egypt, such juveniles are collected in the canals connecting the brackish lakes and reservoirs with the sea, frequently where the upstream migration is held up at pumping stations. The scoopnet is marked with coloured thread showing when approximately 1 000 fry are collected, for ease of counting (El Zarka & Kamel, 1967). Multiple stocking of wild-spawned fry has proved successful in Tuni-

Table 3 : Species of mullet cultivated in African ponds, lagoons and estuaries. Species which in nature habitually penetrate into fresh water are indicated*.

SPECIES	COUNTRY
<i>Mugil cephalus</i> *	Egypt, Tunisia, Nigeria, Tanzania South Africa
<i>M. auratus</i>	Tunisia
<i>M. capito</i>	Egypt, Tunisia, Nigeria
<i>M. chelo</i>	Egypt, Tunisia
<i>M. saliens</i>	Egypt, Tunisia
<i>Myxus capensis</i> *	South Africa
<i>Liza ramada</i>	Tunisia, Tanzania

sia with *M. cephalus*, *M. auratus* and *L. ramada* (Ibrahim, 1975), while Bok (1979) used *M. cephalus* and *Myxus capensis* from completely fresh water well inland from the sea.

Both Ibrahim and Bok (opp.cit.) found the fastest growing species to be the cosmopolitan *Mugil cephalus*, and indeed a wide-ranging review of mullet culture (Oren, 1981) indicates this to be the best all-round species for either brackish-water or fresh aquaculture. Flesh texture and taste appears to be best in fish from water of high salinity (Nash & Koningsberger, 1981). In all cases, mullet appear to do best in polyculture, rather than intensive monoculture, feeding low on the food web on benthic algae and plankton but also readily accepting small-particle supplementary feeds such as meal or bran. Because of this and their euryhaline capabilities, mullet, though relatively little used at present, appear to have a very bright future in African aquaculture.

3.5 - Heterotis. With the exception of Madagascar, where it was introduced, the culture of *H. niloticus* is confined to West Africa, especially Cameroon, Gabon, Nigeria and Zaire. The heterotis was first suggested as a candidate fish for aquaculture by Daget & d'Aubenton (1956), and has since become extremely important in West African fish farming (SOGREAH, 1982). This is because it is a microphagous feeder, low on the food chain but readily taking artificial feeds, but is also capable of extremely rapid growth, and can attain a weight of 1 kg in a year. An additional advantage is that it is slow to mature and does not spawn until an age of 19-20 months is reached (Daget, 1970). Thus the propensity to over-populate, which is such a major problem in tilapia culture' does not arise. As well, it can tolerate very low limits of dissolved oxygen through being able to undertake aerial respiration via the air bladder.

It belongs to a primitive order of fishes, the Osteoglossomorpha or bony-tongued fishes, and its feeding and breeding habits are specialized. In nature it is a denizen of extensive waters, i.e. swamps, weedy areas of rivers and shallow well-vegetated lakes, in large equatorial northern and west African river systems. Biology and growth are reviewed by Micha & Franke (1976). Elaborate nests 1-1.5m in diameter are constructed by clearing the bottom and building a wall of vegetation around the nest. Many thousands of young are produced, an additional aquaculture advantage.

The main difficulties in the culture of *Heterotis* lie in ensuring a good survival of young and, in general, in keeping the fish in intensive culture, though spawning is relatively easy. The young feed exclusively on zooplankton and thus a good secondary production of planktonic organisms is essential. The fish do not do well in small ponds and growth is adversely affected by crowding (Micha, 1976). The fish is best suited to culture of small numbers (500-1000 large individuals only) in big ponds exceeding 2ha in extent or in impoundments. The species does well in extensive polyculture with *Oreochromis niloticus* due to partitioning of the available food supply (Bard *et al.*, 1976).

3.6 - Other African species. Table 4 lists a number of species, in taxonomic order, which have been used or studied for use in Africa aquaculture. Reviews are given in the papers read

at the Symposium on Aquaculture in Africa, Accra, Ghana, and published in CIFA Technical Paper 4, Supplement 1, FAO Rome, in particular that of Bard *et al.* (1976).

Table 4 : Fish used or studied for freshwater aquaculture in Africa.

TAXA BY FAMILIES	COUNTRIES
PROTOPTERIDAE <i>Protopterus annectens</i>	Benin
ANGUILLIDAE <i>Anguilla anguilla</i> <i>A. mossambica</i>	Egypt, Tunisia, Togo South Africa
OSTEOGLOSSIDAE <i>Heterotis niloticus</i>	Benin, Central Afr. Republic, Ivory Coast, Burkina Faso, Zaire.
GYMNARCHIDAE <i>Gymnarchus niloticus</i>	Nigeria
SALMONIDAE <i>Salmo trutta</i> , <i>S. gairdneri</i>	South Africa, Lesotho, Zimbabwe, Kenya, Tanzania, Tunisia
CYPRINIDAE <i>Cyprinus carpio</i> and Chinese carps <i>Barbus barbuis</i> <i>Carassius auratus</i>	Widespread in more temperate areas Tunisia Nigeria, South Africa
BAGRIDAE <i>Auchenoglanis occidentalis</i> , <i>Chrysichthys nigrodigitatus</i> , <i>C. walkeri</i> , <i>Bagrus docmac</i>	Ivory Coast, Nigeria, Uganda
SCHILBEIDAE <i>Eutropius depressirostris</i>	Uganda, South Africa
CLARIIDAE <i>Clarias gariepinus</i> , <i>C. lazera</i> <i>C. senegalus</i> , <i>Heterobranchius isopterus</i>	Widespread in Africa
CHANNIDAE <i>Parachanna obscura</i>	Benin
CENTROPOMIDAE <i>Lates niloticus</i>	Nigeria, Uganda
SERRANIDAE <i>Dicentrarchus labrax</i> , <i>D. punctatus</i>	Egypt, Tunisia
LUTJANIDAE SPARIDAE <i>Sparus auratus</i>	Nigeria Tunisia
CENTRARCHIDAE <i>Micropterus salmoides</i> <i>M. dolomieu</i> , <i>M. punctulatus</i>	Kenya, Malawi, South Africa South Africa

Table 4 : Fish used or studied for freshwater aquaculture in Africa.

TAXA BY FAMILIES	COUNTRIES
CICHLIDAE <i>Oreochromis andersoni</i> , <i>S. galileus</i> , <i>O. aureus</i> , <i>O. hornorum</i> , <i>O. mossambicus</i> <i>O. macrochir</i> , <i>O. niloticus</i> , <i>O. shiramus</i> , <i>Tilapia rendalli</i> , <i>T. zillii</i> . <i>Astatoreochromis alluaudi</i> <i>Hemichromis fasciatus</i> <i>Serranochromis robustus</i>	Widespread Widespread Ivory Coast Burkina Faso Malawi, Natal (South Africa)
MUGILIDAE <i>Mugil cephalus</i> <i>M. capito</i> , <i>M. chelo</i> , <i>M. saliens</i> <i>Myxus capensis</i>	Widespread Egypt, Tunisia South Africa
ANABANTIDAE <i>Ctenopoma kingsleyae</i>	Benin
SOLEIDAE <i>Solea vulgaris</i>	Tunisia

Cichlidae are mentioned in 3.2 above while of the other taxa, attention has been paid to *Chry-sichthys nigrodigitatus*, *C. walkeri*, *Auchenoglanis occidentalis* (Hirigoyen & Petel, 1979, 1981), *Bagrus docmac* and, recently to *Eutropius depressirostris* (Kruger & Polling, 1984) among the siluroids. While all of these grow well in ponds once fingerling size is reached, serious constraints remain in the spawning and rearing of the larval and fry stages. Experience with the clariid catfishes has shown that these problems are not insurmountable, but considerable research is needed.

Some studies of non-cichlid predators have been done by Elliott (1976). It is of interest to note his observation that in Nigeria *Hepsetus odoe*, the African pike, is a serious predator of carp in ponds by attacking and removing their gills, a specialized feeding method not previously recorded.

Another voracious carnivore is the mormyrid fish *Gymnarchus niloticus* which is an active predator of small fish especially fry. Under pond conditions in Nigeria it fed voraciously on tilapia, *Hemichromis* and carp fry, an 8 kg individual being observed to consume 50 small tilapia in 24 hours (Elliott, op.cit.). A large nest of grass is made, extending above the water surface, which is actively guarded by both parents. Controlled breeding in ponds has not yet been accomplished. Research on this and the rearing of the probably large number of larvae which are produced is very desirable, because of the fish's value as a controller of overpopulation in extensive culture, and also because of its high market value, the highest of any western Nigerian fish.

The Nile perch *Lates niloticus* has been used in polyculture in Nigeria by Zwilling (1963) and in Uganda by Biribonwoha (1976). However, while this again is a species showing promise, and exists well in fishponds, there are little or no quantitative data either on production of the predators or their prey or of breeding and raising in captivity.

4 - CAGE CULTURE.

Cage culture as defined by Coche (1982) is the rearing of fish stocks, generally from juvenile to marketable size, in a totally enclosed water volume through which a free water circulation is maintained.

This technique is world-wide, and comprehensive reviews have been published by Coche (1978, 1979, 1982), so the practice need only be briefly mentioned here within the Africa context. In Africa, the main fish used are tilapias and trout. While the treatment has been mainly experimental, thus far prospects are extremely promising (Ita, 1976; Vincke *et al.*, 1980)). With tilapias, a particular advantage is the possibility of controlling unwanted recruitment (Pagan, 1975).

Advantages of cage culture are numerous, and these, together with concomitant limitations, have been summarised by Coche (1979) and are reproduced in Table 5.

Table 5 : Advantages and limitations of cage culture (from Coche, 1979).

ADVANTAGES	LIMITATIONS
<ol style="list-style-type: none"> 1. Possibility of making maximum use of all available water resources 2. Economic use of water 3. Helps reduce pressure on land resources 4. Facilitates combination of several types of culture within one water body; treatments and harvests remaining independent 5. Easy relocation of culture installations in case of emergency 6. 7. Optimum utilization of artificial food for growth, minimizing its conversion rate of fish flesh 8. Easy daily observation of the fish population 9. Easy control of fish reproduction (especially of tilapias) 10. Easy control of competitors and predators 11. Reduced fish handling and mortalities 12. Parasite and disease control are easier and more economical (especially in floating cages) 13. Fish harvest is easy and flexible 14. Complete harvest of the fish production 15. Harvest of a relatively uniform product 16. Storage and transport of live fish greatly facilitated 17. Initial investment is relatively small 	<p data-bbox="794 656 1268 717">Difficult to apply when the water surface is very rough</p> <p data-bbox="794 952 1268 1126">Need for adequate water renewal in the cages for elimination of metabolites and maintenance of a high dissolved oxygen level. Sometimes rapid fouling of the cage walls require frequent cleaning.</p> <p data-bbox="794 1132 1268 1269">High dependence on artificial feeding. High quality balanced food desirable, in particular proteins, vitamins and minerals. Feed losses possible through the cage walls.</p> <p data-bbox="794 1361 1268 1443">Sometimes important interference by the natural fish population round the cages (carps in particular)</p> <p data-bbox="794 1473 1268 1535">Increased susceptibility of fish to a dissolved oxygen deficit</p> <p data-bbox="794 1586 1268 1627">The risks of theft are increased</p> <p data-bbox="794 1678 1268 1800">Period for amortization of the capital invested is relatively short. Increased labour costs of handling, stocking, feeding and cage maintenance.</p>

In trout culture, very promising results have been obtained by MacGown (1977) in dams in the higher areas of Zimbabwe where maximum temperatures did not exceed 23°C, an important factor in trout culture in Africa. In the Transvaal, South Africa, trout are being increasingly farmed in cages.

In general, in Africa, certain constraints assume greater importance than in comparable situations in the Far East, where cage culture originated, or in various of the more developed countries. Most important of these are economic, where materials such as plastic netting may have to be imported, thus considerably increasing the capital cost, or where pellets or other suitable feed have to be transported for long distances thus increasing their cost. The prevalence of predators such as otters is another problem where even heavy plastic mesh or chicken wire may be bitten through. To obviate this MacGown (op. cit.) advocates making the sides and bottoms of cages of strong metal material such as 14 or 16 gauge woven black steel mesh, or expanded metal for larger fish, coated with bituminous paint to minimize rusting. The increasing costs of cage construction can be an important factor reducing profitability (Guerrero, 1982a).

5 - BRACKISH WATER AQUACULTURE.

The culture of fish in brackish water offers many opportunities in Africa. This is partly because the continent is the native home of many euryhaline species, particularly the tilapias. Also in many areas the supply of fresh water (here defined as that with a salinity of less than 5 parts per thousand) is erratic, depending on the vicissitudes of rainfall, or limited because the requirements of conventional irrigation of agricultural crops has a higher priority. Both these considerations apply along much of the coast of temperate northern and southwestern Africa, and along virtually the entire east coast where mean annual rainfall is low. Extensive coastal lagoons and areas of high natural rainfall are to a large degree confined to tropical west Africa. However even in these comparatively arid regions large numbers of river estuaries, great and small, occur, and here the supply of more saline water is practically unlimited. Inland, as well, saline waters occur, sometimes due to intensive irrigation leaching salts from the soil.

Coastal brackish water culture is a natural extension of fisheries for wild coastal species. A review by Ardill (1982) defines coastal aquaculture in a broad way as any increase in fish production from an area caused by human intervention beyond that of merely harvesting the fish. This includes facilitating seeding from natural sources, increasing the species diversity by the introduction of exotic species, provision of shelter from predation for younger fish, improvement of primary productivity by providing a substratum, fertilizing and finally intensive aquaculture practices such as feeding the fish.

Sivalingam (1976) lists the following species as suitable for culture in brackish water zones in Nigeria :

Tilapia	<i>Tilapia rendalli</i>
Catfish	<i>Sarotherodon melanotheron heudelotii</i>
Mulletts	<i>Chrysichthys</i> spp.
	<i>Mugil cephalus</i>
	<i>M. falcipinnis</i>
Bonga	<i>M. grandisquamis</i>
Jewelfish	<i>Ethmalosa fimbriata</i>
Snappers	<i>Hemichromis fasciatus</i>
Common carp	<i>Lutjanus</i> sp.
	<i>Cyprinus carpio</i>

These embody most of the main genera suitable for African brackish water culture. Tilapias of the genus *Oreochromis* such as *O. mossambicus* and *O. hornorum* must be included. An important family is the Sparidae, especially *Sparus auratus*, but with promising species also in

the genera *Rhabdosargus*, *Diplodus* and *Acanthopagrus*. A useful East Coast snapper able to tolerate virtually fresh water but needing a high temperature is *Lutjanus argentimaculatus*. Durand et al. (1982) show that 7500 tonnes of sea fish, mainly *Ethmalosa fimbriata*, and 1500 - 2500 tonnes of euryhaline freshwater tilapias and bagrids are caught annually in the extensive Ivory Coast lagoons.

6 - RICE-FISH CULTURE.

Brief mention may be made of the practice of combining fish and rice culture, which has several advantages and at one time enjoyed a good popularity (Hickling, 1963; Coche, 1967; Vincke, 1980).

The fish may be a by-crop to the rice (or, less frequently, the other way round) with little extra effort and other advantages are that insects and molluscs, some possibly harmful or disease-carrying, are kept down by the fish, while the fishes excretory products help to fertilize the paddy. But several factors militate against the techniques; that pits or trenches must be dug for the fish which reduces the land available for rice, that the increasingly prevalent practice of spraying the rice with insecticides is harmful to the fish and also that the use, also increasing, of heavy machinery in rice cultivation is detrimental to the fish. But the advantages remain, and more feasibility studies should be undertaken, particularly in labour-intensive culture situations.

7 - CONSTRAINTS IN AFRICAN AQUACULTURE, AN OVERVIEW.

From the initial enthusiasm of the 1940's when there seemed no reason why African aquaculture should not soon emulate the mastery of the art so characteristic of the Far East (recent production figures are given by Shang, (1982), somewhat of a reaction took place. In the 1960's interest in fish culture in general, and of tilapia in particular, declined over the African continent, while in the rest of the world tilapia culture continued markedly to increase. Causes of this decline have never been fully evaluated but are worth discussing since many bear on modern African aquaculture problems.

There are probably four main reasons of which the first is social and the most important, namely that apart from a few special cases such as the acadjas of West Africa, no tradition of fish culture had built up in Africa as was the case in Asia and Europe, for the reason that there was no need for it. Because African human populations were in general small and the climate mild, they escaped the spur of sheer necessity forcing a more intensive agriculture in order to avoid famine or survive a cold winter. The first aquaculture developments were made by expatriate personnel during a period of some twenty years during the latter part of the colonial period; when they left they were replaced to some extent by various aid projects. However neither of these two sources of external expertise were able to do more than sow the seeds of local fish farming tradition, valuable though this initial inculcation has subsequently proved to be in laying the foundation on which a «father to son» tradition in this branch of farming can develop.

A second major social obstacle is the differing concept of the fish as an article of livestock. To the foreign fish farmer whether European or Asian, the important unit is the area of land; he speaks of ponda or hectares of ponds and what they can yield, rather than of individual fish or shoals of fish. The African concept is opposite, it is primarily of individual cattle or herds of cattle. The land, though of course important, is free, it is communally owned and the real ownership or sense of possession is of the sheep or cattle, often marked so as to be individually identifiable. Domesticated fish thus tended to fall into the same category, or even of less importance, as the poultry scratching round village doorposts. There was much less interest in these, they were fed desultorily or not at all, and fish, invisible and unrecognisable in ponds, were in many cases worthy of even less care. Their fate very often was indeed to receive less attention when the project ended and the experts departed. A third reason for the decline in

fish farming interest in the 1960's was more universal; that is, that it was sometimes uneconomic. The early fish-culture work, being resource-orientated and experimental, often used feed-stuffs such as oil-cake and artificial inorganic fertilizers such as superphosphate which, though perhaps cheap enough at the time, soon appreciated in value, being manufactured or imported, to more than that of the fish which were being produced. In general the costs of feed are 70-80% of the total recurrent costs of the fish farmer, as they are for other farmers producing animals for human consumption such as pigs or broiler chickens. So in many cases it was found that fish farming did not pay and projects came to an end for this reason.

Final reasons are technical and administrative constraints which have necessitated the solving of practical problems in almost all countries where aquaculture is practiced. Probably the most important is disease. Study into diseases caused both by dietary deficiencies (Mathieu, 1960) and parasites (Bard, 1960) were commenced, in Africa and are now well advanced (Paperna, 1980). Vested interest and cumbersome bureaucratic procedures involving a multiplicity of private, official and quasi-official agencies do much to retard aquacultural advancement (Arrignon, 1982). While by no means restricted to Africa, such curbs to progress are prevalent from one end of this continent to the other.

But while skills and techniques to overcome such constraints can be devised, the development of an aquaculture tradition is a longer process. There are encouraging signs of progress but perseverance is essential. The need for aquaculture is just as real in Africa as in Asia, and no-one should be discouraged by the inevitable setbacks which occur. Direct comparisons also of techniques such as the intensive culture of poultry in batteries with conventional pond aquaculture are also specious, since two different levels of intensity cannot be logically equated. A fairer comparison would be with aquaculture performance in raceways.

A great necessity in Africa at present is the undertaking of properly organised economic analyses, with comparisons of the advantages of various management systems, which previous planning in inland fisheries has often tended to neglect. The various options available should be objectively tested, such as comparisons of the species, extensive and intensive systems, monoculture or polyculture and efficient land use generally in integrating with other agriculture systems, especially in terms of quantity and quality of water available.

Any new aquaculture project should be preceded by an economic feasibility study, having regard to cost inputs and market acceptability of the product with or without various degrees of processing, and without expecting an unreasonably high return such as 50% or more per annum on capital invested. Socio-economic factors must also, however, be taken into consideration. Thus the provision of employment to as many people as possible is often more important than elaborate capital-intensive ventures. Similarly the calculation of benefits solely in terms of economic analysis must be tempered by social considerations. Thus in strictly economic terms it might be argued (and often is by big fishing companies) that the fish produced by an inland village costs just as much as, and often more than the inexpensive types of fish caught in greater quantity at sea by a large fishing vessel. This kind of argument ignores the two facts that firstly the producing of fish in the village is needed to provide employment, and secondly that the village simply does not have the cash flow to purchase the sea fish, however cheap it is.

As Shang (1981) has put it (p. xiii) : «At the present time a shortage of reliable data and a lack of understanding of the importance of aquaculture impedes economic analysis. The economic study of aquaculture provides a basis for decision making for fish farmers and assists in the formulation of public policies. However, in many developing countries such interest and the capacity to carry out extensive economic studies is presently lacking, thus making it difficult for sound development policies to be formulated».

RÉSUMÉ

Certaines techniques traditionnelles de pêche utilisées dans des lagunes comme le piégeage utilisant des clôtures et concentrant les poissons dans des parcs contenant des broussailles (acadjas) sont un premier pas vers l'aquaculture. Mais l'élevage de poissons proprement dit est d'origine récente en Afrique et n'a débuté qu'avec l'importation de techniques utilisées dans d'autres régions. C'est le cas pour la carpe introduite en 1859 en Afrique du Sud et pour le premier élevage des tilapias au Kenya en 1924. Seuls les poissons de pêche sportive (truite, perche) furent élevés à l'origine jusqu'à ce que l'élevage extensif du tilapia se développe.

Après une période durant laquelle l'intérêt pour l'aquaculture s'est ralenti (les causes en sont discutées ici), il y a maintenant une forte demande dans beaucoup de pays africains. Les poissons indigènes les plus intéressants sont différentes espèces de *Tilapia* qui ont été exportées et élevées dans d'autres régions du monde, les *Heterotis* et les *Clariidae*. Leur élevage en Afrique, de même que celui d'espèces exotiques (comme la truite, le black bass, les carpes chinoises) a été passé en revue. Certains aspects de la biologie de ces espèces et des procédés utilisés pour les élever sont également présentés.

Les principales espèces de *Tilapia* ont besoin de températures élevées pour croître et se reproduire, et ont une propension à se reproduire plus précocement en élevage et à donner des individus de petite taille. La recherche de solutions en vue de surmonter ces problèmes est en bonne voie, grâce notamment aux hybridations. Certains travaux sont également en cours sur les espèces de Cichlidae se nourrissant de mollusques, en vue de les utiliser dans la lutte contre la bilharziose. L'élevage des *Clariidae* apparaît très prometteur à l'heure actuelle avec notamment l'hybridation réussie de *Clarias gariepinus* avec *Heterobranchus longifilis*.

L'élevage des *Heterotis* et des mullets est passé en revue ainsi que les techniques d'élevage en eau saumâtre et en cage utilisées en Afrique. Une liste la plus complète possible a été établie pour les poissons qui ont fait l'objet de travaux d'aquaculture expérimentaux.

Il est nécessaire de connaître les contraintes socio-économiques liées à l'aquaculture en Afrique afin d'envisager son développement futur. Si celui-ci paraît être brillant il faut cependant développer les études de faisabilité et renforcer la formation dans le domaine économique notamment.

REFERENCES

- ABOUL-ELA I., AMER F. & EL BOLOCK A.R., 1973 - Studies on spawning behaviour of *Clarias lazera* Cuv. and Val. in fish farms of the A. R. of Egypt. *Bull. zool. soc. Egypt*, 25 : 25-32.
- ALLANSON B.R. & JACKSON P.B.N., 1983 (Eds.) - The fisheries potential of Lake Le Roux, Orange River, South Africa. South African National Scientific Programmes, Report No.77, CSIR, Pretoria, 180 p.
- ANON, 1983 - Editorial. *Natal Aquaculturalist. Univ. Zululand*, 2 : 1.
- ARDILL J.D., 1982 - A general review of coastal aquaculture in the African region. In COCHE A. (Ed.) Coastal aquaculture : development perspectives in Africa and case studies from other regions pp. 1-24 CIFA Tech. Pap. 9, FAO, Rome.
- ARRIGNON J.C.V., 1962 - *Tilapia mossambica* Peters, *Tilapia macrochir* Blgr, *Tilapis zillii* Gervais, trois nouveaux venus dans les eaux douces Algériennes. *Ann. Cent. Rech. Exp. For. Alger.*, 1 : 1-321.
- ARRIGNON J.C.V., 1982 - Regards sur l'aquaculture mondiale. *Aquaculture*, 27 : 165-186.
- ATZ J.W., 1954 - The peregrinating *Tilapia*. *Anim. Kingdom*, 57, (5) : 148-155.
- AXELROD H.R. & BURGESS W., 1977 - *African cichlids from Lakes Malawi and Tangayika*. TFH, Hong Kong, 384 p.
- BALARIN J.D. & HALLER R.D., 1982 - The intensive culture of tilapia in tanks, raceways and cages. pp. 265-356. In J. F. MUIR, & R. J. ROBERTS, (Eds), *Recent advances in Aquaculture*. Croom Helm, London.
- BALARIN J.D. & HATTON J.P., 1979 - *Tilapia : a guide to their biology & culture in Africa*. University of Stirling, Scotland, 175 p.
- BALARIN J.D., 1984 et seq. - National reviews for aquaculture development in Africa : 1-12. FAO Fish. Circ. 770, 1-12 : pag. var.
- BARD J., 1960 - Ichthyopathologie. *Publs. Cons. scient. Afr. S. Sahara*, 63 : 166-9.
- BARD J., DE KIMPE P. & LESSENT P., 1976 - Nouveaux poissons et nouvelles méthodes d'élevage en Afrique. Symposium on Aquaculture in Africa. CIFA Tech. Paper 4, Suppl. 1 : 365-
- BARDACH J.E., RYTHER J.H. & McLARNEY W.O., 1972 - *Aquaculture, the farming and husbandry of freshwater and marine organisms*. Wiley Interscience, New York.
- BELL-CROSS G., 1976 - *The fishes of Rhodesia*. National Museums and Monuments of Zimbabwe, Harare. 268 p.
- BIRIBONWOHA A.R., 1976 - Status of aquaculture in Uganda. Symposium on Aquaculture in Africa : CIFA Tech. Paper 4, suppl. 1 : 203-206.
- BISHAI H.M., 1965 - Resistance of *Tilapia nilotica*. I. to high temperatures. *Hydrobiologia* 25 : 31-39.
- BOK A., 1979 - The distribution and ecology of two mullet species in some fresh water rivers in the Eastern Cape, South Africa. *J. limnol. Soc. sth. Afr.*, 5 (2) : 97-102.
- BOWMAKER A.P., 1973 - Potamodromesis in the Mwenda River, Kariba. In ACKERMAN W. C. et al., (Eds), *Man-made lakes. Their problems and environmental effects*. Geophys. Mon., 17.
- BRUTON M.N., 1979 - The breeding biology and early development of *Clarias gariepinus* (Pisces : Clariidae) in Lake Sibaya, South Africa, with a review of breeding in species of the subgenus *Clarias* (*Clarias*). *Trans. Zool. Soc. Lond.*, 35 : 1-45.
- BRUTON M.N. & ALLANSON B.R., 1980 - Growth of *Clarias gariepinus* in Lake Sibaya, South Africa. *S. Afr. J. Zool.* 15 : 7-15.
- CHARPY B., 1955 - La pisciculture du Tilapia. *Bull. fr. Piscic.* 27, (178) : 5-20.
- CHERVINSKI J. & HERING E., 1973 - *Tilapia zillii* (Gervais) (Pisces, Cichlidae) and its adaptability to various saline conditions. *Aquaculture*, 2 (1) : 23-9.
- CLAY D., 1977 - Biology of the tropical catfish (Family : Clariidae) with special emphasis on its suitability for culture (including a bibliography of Clariidae and related topics). Fisheries & Marine Service Canada : Manuscript Report, No. 1458 : 68 p.
- COCHE A.G., 1967 - Fish culture in rice fields, a world-wide synthesis. *Hydrobiologica*, 30 (1) : 1-44.

- COCHE A.G., 1978 - Revue des pratiques d'élevage des poissons en cages les eaux continentales. *Aquaculture*, 13 : 157-189.
- COCHE A.G., 1979 - A review of cage fish culture and its application in Africa. In PILLAY T.V.R. DILL W.A. (Eds) *Advances in Aquaculture*, pp. 628-641. Fishing News Books Ltd, Farnham, Surrey, England.
- COCHE A.G., 1982 - Cage culture of tilapias. In PULLIN R.S.V. & LOWE-McCONNELL R.H. (Eds). *The biology and culture of tilapias*, pp. 205-246 ICLARM Conference proceedings 7. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, The Philippines.
- COPLEY H., 1954 - Some random notes on pond fish culture in Kenya. *Symposium on African Hydrobiology, Int. Fish CSA/CCTA Publ.*, 6 : 90-91.
- DAGET J. & d'AUBENTON F., 1956 - *Heterotis niloticus*, peut-être un poisson du pisciculture? *Publ. Cons. scient. Afr. S. Sahara*, 25 : 109-111.
- DE BONT A.F., 1948 - Fish farming in the Belgium Congo. *Nature, Lond.*, 16 (2) : 998.
- DE BONT A.F., 1952 - La production de poisson de consommation au Congo Belge *Bull. agric. du Congo Belge*, 43, 4.
- DE BONT A.F., 1956 - Contrôle biologique des mollusques d'eau douce et des maladies qu'ils transmettent. *Ann. Soc. Belge Méd. trop.*, 36 (5 bis) : 667-672.
- DE BONT A.F. & DE BONT-HERS M.J., 1952 - Mollusc control and fish farming in Central Africa. *Nature, Lond.*, 170 : 323-324.
- DE BONT A.F. & DE BONT-HERS M.J., 1956 - *Haplochromis mellandi* Blgr. Poisson malacophage *Rev. Zool. Bot. afr.*, 53 : 370-376.
- DE KIMPE P. & MICHA J.C., 1974 - First guidelines for the culture of *Clarias lazera* in Central Africa. *Aquaculture*, 4 : 227-248.
- DURAND J.R., ECOUTIN J.M. & CHARLES-DOMINIQUE E., 1982 - Les ressources halieutiques des lagunes ivoiriennes. *Oceanol. Acta*, Actes Symp. International sur les lagunes côtières. SCOR/IABO/UNESCO, Bordeaux, 8-14 Sept. 1981 : 277-284.
- DIRECTION DE LA PISCICULTURE, CÔTE D'IVOIRE, 1976 - Etat actuel de l'aquiculture en Côte d'Ivoire. *Symposium sur l'aquiculture en Afrique*, CPCA T.4 Suppl. 1 : 23-28.
- EISAWY A. & EL BOLOCK AA., 1976 - Status of aquaculture in the Arab Republic of Egypt. *Symposium on Aquaculture in Africa*. CIFA T.4, suppl. 1 : 5-15.
- EL BOLOCK A.R., 1969 - Catfish culture. *FAO Fish Culture Bulletin*, 2(1) : 7.
- EL BOLOCK A.R., 1972 - The use of vertebrae for determining age and growth in the Nile catfish *Clarias lazera*. *A.R. Egypt Bull. Inst. Oceanogr. Fish*, 2 : 53-82.
- ELLIOTT O.O., 1976 - Biological observations on some species used for aquaculture in Nigeria. *Symposium on Aquaculture in Africa*. CIFA T.4 : Suppl. 1 : 373-385.
- EL-ZARKA S. EL-D. & KAMEL F., 1967 - Mullet fry transplantation and its contribution to the fisheries of inland brackish lakes in U.A.R. *Proc. Tech. Pap. Gen. fish. Coun. Mediterr.*, 8 : 209-226.
- GEORGE T.T., 1975 - The history and status of fish culture in Sudan and the urgency of an experimental project for its development into an industry : a review. In *Symposium on aquaculture in Africa : reviews and experience Papers CIFA T.4, Suppl. 1*, FAO Rome : 109-131.
- GREENWOOD P.H., 1955 - Reproduction in the catfish *Clarias mossambicus*. *Nature, Lond.*, 176 : 516-518.
- GUERRERO R.D., 1979 - Culture of male *Tilapia mossambica* produced through artificial sex-reversal. In PILLAY T.V.R. and DILL W.A. (Eds), *Advances in aquaculture*, pp. 166-168. Fishing News Books, Farnham, Surrey, England.
- GUERRERO R.D., 1982a - Developments, prospects and problems of the tilapia cage culture industry in the Philippines. *Aquaculture*, 27 : 313-315.
- GUERRERO R.D., 1982b - Control of tilapia reproduction. In PULLIN R.S.C. & LOWE-McCONNELL R.H. (Eds). *The biology and culture of tilapias*, pp. 309-316. ICLARM Conf. Proc. 7, 432 p.
- HALAIN C.F., 1952 - Vidange d'un étang de la Cotonco à Sentery, Territoire de Tshofa. *Bull. agric. Congo Belge*. 43 (2) : 539-44
- HARRISON A.C., 1951 - Introduction of exotic fishes to the Cape Province. *Piscator*, 17 : 22-32.

- HECHT T., 1982 - Intensive rearing of *Clarias gariepinus* larvae (Clariidae : pisces). *S. Afr. J. Wildl. Res.*, 12 (3) : 101-105.
- HECHT T. & LUBLINKHOF W., 1985 - *Clarias gariepinus* x *Heterobranchus longifilis* (Pisces : Clariidae) : A new hybrid for aquaculture? *S. Afr. J. Sci.*, 81 : 620-621.
- HEPHER B. & PRUGININ Y., 1982 - Tilapia culture in ponds under controlled conditions. In PULLIN R.S.C. and LOWE-McCONNELL R.H. (Eds), *The biology and culture of tilapias*, pp. 185-203. ICLARM Conf. Proc. 7, 432 p.
- HEY D., 1944 - The culture of freshwater fish in South Africa. Dept. of Inland Fisheries, - Stellenbosch, South Africa.
- HEY D., 1955 - A preliminary report on the culture of fish in the final effluent from the new disposal works, Athlone, South Africa. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 12 : 737-742.
- HICKLING C.F., 1960 - The Malacca *Tilapia* hybrids. *J. Genet.*, 57 : 1-10.
- HICKLING C.F., 1962 - *Fish Culture*. 1st Ed., Faber & Faber, London.
- HICKLING C.F., 1966 - The artificial inducement of spawning in the grass carp *Ctenopharyngodon idella* Val. A review. *Proc. Indo. Pacific Fish. Council*, 12 : 236.
- HIRIGOYEN J. & PETEL C., 1979 - Nouvelles données sur la croissance en étang du poisson bagridae *Auchenoglanis occidentalis* Val. 1840. *Notes Doc. Pêche Pisc.*, (Nouv. Sér.), 18 : 20-26.
- HIRIGOYEN J. & PETEL C., 1981 - Contribution à l'étude de *Chrysichthys walkeri* Günther. Elevage en étang. *Notes Doc. Pêche Pisc.* (Nlle Séri.), 23 : 27-37.
- HOGENDOORN H., 1977 - Aspects of two years of fish culture development in the Republic of the Cameroon. FI : CMR 172/010/1, FAO, Rome.
- HOGENDOORN H., 1979 - Controlled propagation of the African catfish *Clarias lazera*. C. & V. I - Reproductive biology and field experiments. *Aquaculture*, 17 : 323-333.
- HOLL A.E., 1968 - Notes on the spawning behaviour of the barbel *Clarias gariepinus* Burchell in Rhodesia. *Zool. Afr.*, 3 (2) : 185-188.
- HUET M., 1957 - Dix années de pisciculture au Congo Belge et au Ruanda-Urundi. Publ. Direct. Agric. For. Elev. Bruxelles, 109 p.
- HUET M., 1970 - *Traité de pisciculture*. 4me ed. Editions Ch. de Wyngaert, Bruxelles.
- IBRAHIM K., 1976 - Progress and present Status of aquaculture in Tanzania. Symposium on Aquaculture in Africa : CIFA T.4, suppl. 1 : 132-147.
- ITA E.O., 1976 - Observations on the present status and problems of inland fish culture in some northern states of Nigeria and preliminary results of cage culture experiments in Kainji Lake Nigeria. *Symposium on Aquaculture in Africa. CIFA T.4, Suppl. 1* : 241-247.
- JACKSON P.B.N., 1973 - Fish. In STANLEY N.F. & ALPERS M.P. *Man-made lakes and human health*. pp. 259-275. Academic Press, London.
- JACKSON P.B.N., 1976 - Water resources and freshwater fish in Southern Africa. In BAKER G. (Ed.). *Resources of southern Africa, today and tomorrow*, pp. 196-207. Associated Scientific and Technical Societies, Johannesburg.
- JACKSON P.B.N., 1983 - The aquaculture potential of indigenous species. *Natal Aquaculturist, Univ. Zululand*, 2 : 2-6.
- KIENER A., 1957a - Afrique, Madagascar, sous le signe du Tilapia. *Bull. de Madagascar* 129, Antananarivo, 23 p.
- KIENER A., 1957b - Poissons, pêche et pisciculture à Madagascar *Centre Technique Forestier, Tropical, Nogent-sur-Marne*.
- KONRADT A.G., 1968 - Methods of breeding the grass carp, *Ctenopharyngodon idella* and the silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix*. FAO Fish. Rep., 44(4) : 195-204.
- KRUGER E.J., & POLLING L., 1984 - First attempts at artificial breeding and larval rearing of butter catfish *Eutropius depressirostris* (Pisces, Schilbeidae). *Water S.A.* 10(2) : 97-104.
- KUO C.M. & NEAL R.A., 1982 - ICLARM'S Tilapia Research. ICLARM Newsletter 5 (1) : 11-13.
- LESSENT P., 1977 - Méthodes de pisciculture intensive - Afrique tropicale. *Le Courrier* N° 41, Nogent sur Marne.
- LIAO I.C., 1977 - On completing a generation cycle of the grey mullet, *Mugil cephalus*, in captivity. *J. Fish. Soc. Taiwan*, 5 : 119-130.
- LOMBARD G.C., 1961 - The first importation and production of Aischgrund carp in South Africa. *Fauna & Flora*, 12 : 78-85.

- LOVSHIN L.L., 1982 - *Tilapia hybridization*. In PULLIN R.S.V. & LOWE-McCONNELL R.H. (eds), *The biology and culture of tilapias*. ICLARM Conf. Proc. 7, 432 p.
- MAAR A., 1956 - *Tilapia culture in farm dams in Southern Rhodesia*. *Rhod. Agric. J.*, 53 (5) : 667-687.
- MAAR A., MORTIMER M.A.E. & VAN DER LINGEN I., 1966 - *Fish culture in Central East Africa*. FAO, Rome. 160 p.
- MACGOWN A.R., 1977 - *Cage culture : a new approach to rainbow trout farming in Rhodesia*. *Zimbabwe Agricultural Journal* 74(4) : 103-109.
- MACMAHON J.P., 1959 - *Preliminary observations on the control by fish of snails and mosquitoes in dams*. *Ann. Rep. E. African Fisheries Research Org. Jinja* : 41-46.
- MATHIEU Y., 1960 - *L'alimentation artificielle du *Tilapia zilli**. *Bull. Agric. Congo Belge*, 51(3). 661-682.
- MESCHKAT A., 1967 - *The status of warm-water pond fish culture in Africa*. In PILLAY T.V. R. (Ed.) - *Proceedings of the world symposium on warm-water pond fish culture* FAO Fish Report 44(2) : 88-122.
- MICHA J.C., 1972 - *Induced breeding of *Clarias* spp.* *FAO Aquacult Bulletin*, 4 (2) : 3-4.
- MICHA J.C., 1976 - *Potentialités de la faune piscicole de l'Ubangui pour la pisciculture*. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 40(3&4) : 675-676.
- MICHA J.C. & FRANKE V., 1976 - *Biologie des principales espèces utilisées en pisciculture africaine*. *Doc. Tech. CPCA* 4, Suppl. 1 : 292-331.
- MORTIMER M.A.E., 1960 - *Hybrid *Tilapia* in Northern Rhodesia*. *Publs. Cons. scient. Afr. S. Sahara*. (63) : 185-195.
- MUNRO J.L., 1965 - *Feeding relationships and production of fish in a Southern Rhodesia lake*. PhD thesis, University of London. 277 p.
- MYERS G.S., 1949 - *Salt-tolerance of freshwater fish groups in relation to zoogeographical problems*. *Bijdragen tot de dierkunde*, 28 : 315-322.
- NASH C.E. & KONINCSBERGER B.M., 1980 - *Artificial propagation*. In OREN D.H. (Ed.) *Aquaculture of grey mullets*, pp. 265-312. IBP Vol. 26. Cambridge University Press, Cambridge.
- OREN D.H., (Ed.) - *Aquaculture of grey mullets*. IBP Vol. 2. Cambridge University Press, Cambridge, 507 p.
- PAGAN F.A., 1975 - *Cage culture as a mechanical method for controlling reproduction of *Tilapia aurea* (Steindachner)*. *Aquaculture*, 6 : 243-247.
- PAPERNA I.I., 1980 - *Parasites, infections and diseases of fish in Africa*. CIFA Tech. Pap. 7, FAO, Rome : 1-216.
- PHAM A., 1975 - *Données sur la production en masse d'alevins de *Clarias lazera* Val. à la station de Bouvaké (Côte d'Ivoire)*. *Notes Doc. sur la pêche et la pisciculture*. 49-57.
- PIKE T., 1980 - *An historical review of freshwater fish hatcheries in Natal* *Piscator* 105 : 49-53.
- PIVNICKA K., 1974 - *The Zambezi barbel *Clarias gariepinus* (Burchell 1822)*. In BALON E.K. (Ed.) *Lake Kariba, a man-made tropical Ecosystem in Central Africa*. pp. 318-325. *Monographiae Biologicae*, 24. Junk, The Hague.
- PRINSLOO J.F. & SCHOONBEE H.J., 1983 - *Induced spawning of the Chinese bighead carp *Aristichthys nobilis* Richardson (Pisces :Cyprinidae) at the Umtata Fish Research Centre, Transkei*. *S.Afr.J.Sci.*, 79 : 229-231.
- QUICK A.J.R. & BRUTON M.N., 1984 - *Age and growth of *Clarias gariepinus* (Pisces : Clariidae) in Lake le Roux, South Africa*. *S. Afr. J. Zool*, 19(1) : 37-45.
- ROBBINS W.H. & MACRIMMON H.R., 1974 - *The black bass in America and overseas*. *Bio-management & Research Enterprises, Sault Ste Marie, Canada*. 196 p.
- SAFRIEL O. & BRUTON M.N., 1984 - *Aquaculture in South Africa. A cooperative research programme*. South African National Scientific Programmes, Report n° 79 : 79 p.
- SCHOONBEE H.J., BRAND F. & BEKKER C.A.L., 1978 - *Induced spawning of the two phytophagous chinese carp species *Ctenopharyngodon idella* (Val.) and *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) with reference to the possible use of the grass carp in the control of aquatic weeds*. *Water S.A.*, 4 : 93-103.
- SCHOONBEE H.J., HECHT C., POLLING C. & SAAYMAN J.E., 1980 - *Induced spawning*

- of and hatchery procedures with the sharptooth catfish *Clarias gariepinus* (Pisces : Clariidae) *S.Afr. J. Sci.*, 76 : 364-367.
- SCHUSTER W.H., 1952 - A provisional survey of the introduction and transplantation of fish throughout the Indo-Pacific region. *Proc. Indo-Pacific. Fish. Council* (3rd Meeting Madras 1951) - Phra Atit Rd, Bangkok, pp. 187-196.
- SHANG YUNG C., 1981 - Aquaculture economics : basic concepts and methods of analysis. Westview Press, London. 153 p.
- SILLIMAN R.P., 1975 - Selective and unselective exploitation of experimental populations of *Tilapia mossambica*. *Fish. Bull.*, 62 : 21-52.
- SIVALINGAM S., 1976 - The biology of cultivable brackish water and marine finfish in Africa. *Symposium on aquaculture in Africa*. CIFA Tech. paper 4, Suppl. 1 : 283-291.
- SOGREAH, 1982 - Cameroun. Etude de l'aquaculture et de la pêche continentale. Tome 3 : fermes piscicole commerciale. Faisabilité technique et économique. Grenoble, SOGREAH 181 p.
- TEUGELS G.G., 1982 - Preliminary results of a morphological study of five African species of the subgenus *Clarias* (*Clarias*) (Pisces : Clariidae) *J. Nat. Hist.* 76 : 439-464.
- TOOTS H., 1970 - Exotic fishes in Rhodesia. *Rhodesia Agric. J.*, 67 (4) :
- TREWAVAS E., 1982 - Tilapias : taxonomy and speciation In PULLIN & LOWE-McCONNELL (Eds.), *The biology and culture of tilapias* pp. 3-13. ICLARM Conf. Proc. 432 p.
- UYS W., 1984 - Investigations into the dietary requirements of *Clarias gariepinus* larvae (Pisces, Clariidae) and the formulation and manufacture of an artificial dry feed for use in intensive larval rearing. MSc Thesis, Rhodes University, Grahamstown.
- VAN DER LINGEN M.I., 1959 - Some observations on the growth of *Tilapia mossambica* under different population densities and on different levels of feeding at the Fisheries Research Centre. Proc. First Fisheries Day, S. Rhodesia. Govt. Printer, Salisbury, pp. 63-68.
- VAN DER WAAL B.C.W. & SCHOONBEE H.J., 1975 - Age and growth studies of *Clarias gariepinus* (Clariidae) in the Transvaal, South Africa. *J. Fish Biol.*, 7 : 227-234.
- VAN SOMEREN V.D., 1962 - Pond culture studies on *Tilapia nigra*. *Ann. Rep. E. Afr. freshwater Fish Res. Org.* 1961, appendix D : 33-35.
- VAUGHAN-JONES T.G.C., 1949 - Experiments in fish culture and in stocking dams and streams in Northern Rhodesia, 1942-47. Government Printer, Lusaka.
- VINCKE M., 1980 - La rizipisciculture. *Afr. Agr. Paris* 61, 24-26.
- VINCKE P., NUGENT C. & ARRIGNON J., 1981 - Construction de cages flottantes pour un élevage commercial de *Sarotherodon niloticus*. In KAPETSKY J.M. (Ex) *Séminaire sur l'aménagement et la mise en valeur des bassins fluviaux. Blantyre, Malawi, 8-10 Décembre 1980*, pp. 273-291. Doc. Tech. CCPA & FAO, Rome.
- WELCOMME R.L., 1971 - A description of certain indigenous fishing methods from Southern Dahomey. *Afr. J. trop. Hydrobiol. Fish.*, 2(1) : 129-140.
- WELCOMME R.L. (Ed.), 1981 - Register of International transfers of inland fish species. FAO, Rome. Fish Tech. paper No. 213, 120 p.
- WILLOUGHBY N.G. & TWEDDLE D., 1978 - The ecology of the catfish *Clarias gariepinus* and *Clarias nganensis* in the Shire Valley, Malawi. *J. Zool.*, 184 : 507-534.
- WOYNAROVICH E. & HORVATH L., 1980 - The artificial propagation of warm-water finfishes. A manual for extension. FAO Fish. Tech. Pap. 201, 183 p.
- ZWILLING K.K. (Ed.), 1963 - Carp farming in the Jos Plateau. *Bull. Inst. Fr. Afr. noire*, 25(A) : 285-298.

Chapitre 23

CONSERVATION CONSERVATION

J. Daget
I.C. Gaigher
G.W. Ssentongo

Dans ce chapitre ne sera envisagée que la conservation des espèces en danger, menacées de disparition ou susceptibles de le devenir. La conservation des stocks exploités à un niveau permettant le maintien d'un rendement équilibré a été traitée au chapitre 18. Dans la plus grande partie du continent africain, à l'exclusion de certaines régions déjà profondément transformées par l'homme, il est possible d'observer des peuplements dans leur état primitif naturel, même si celui-ci a été quelque peu perturbé au cours des dernières décennies. Tout observateur, même peu averti, est d'abord frappé par la richesse en espèces des faunes d'eau douce africaines, au moins en ce qui concerne la partie intertropicale du continent. Un examen plus attentif révèle qu'un nombre important de ces espèces sont étroitement spécialisées et occupent des niches écologiques bien définies ou des habitats très restreints. Il en résulte des équilibres biologiques fragiles, mais que des mesures appropriées peuvent encore sauver à trois conditions : que les dangers qui menacent les poissons africains soient connus et explicités, que les responsables soient conscients de la gravité de ces dangers, que les autorités compétentes prennent les mesures qui s'imposent et les fassent appliquer.

1 - DANGERS MENAÇANT LES POISSONS AFRICAINS

1.1 - Captures excessives pour l'aquariologie et le commerce d'exportation. Beaucoup de poissons africains ont acquis une réputation amplement justifiée auprès des aquariophiles du monde entier soit par la beauté de leurs couleurs (*Aphyosemion*, *Epiplatys*, *Nothobranchius*), soit par leurs formes insolites (*Calamoichthys*, *Synodontis*, Mormyridés), soit encore par les particularités de leur comportement territorial et reproducteur (Cichlidés). L'exportation de certaines espèces vers l'Europe à des fins commerciales n'est pas récente : elle date des premières années du XX^e siècle. Le premier *Polypterus bichir* vivant, en provenance du Nil, est parvenu en Allemagne dès 1903. Quant au premier envoi de poissons à partir du Golfe de Guinée, comprenant entre autres des *Epiplatys sexfasciatus* et des *Aphyosemion gularis coeruleum* du delta du Niger, il arriva à Hambourg le 4 novembre 1905. A cette époque, les expéditions se faisaient par bateau, dans des bacs d'eau douce. Seules les espèces faciles à récolter près des ports d'embarquement pouvaient être exportées et, comme les voyages étaient longs et les exigences écologiques des divers poissons mal connues, peu d'individus arrivaient à destination en bon état. Les reproductions en élevage étaient difficiles à réussir, les prix élevés et la demande restreinte.

Ces conditions allaient rapidement évoluer à partir des années 1950 lorsque des lignes aériennes commencèrent à sillonner le continent africain et que, aussi bien dans la plupart des pays européens qu'en Amérique du Nord, l'aquariophilie se développa dans toutes les couches de la société, avec un véritable engouement pour les formes exotiques. Aujourd'hui, le conditionnement en sacs plastiques contenant très peu d'eau et remplis d'oxygène, permet des envois mas-

sifs depuis les points de collecte les plus éloignés des aéroports jusqu'en Europe et en Amérique. De véritables réseaux se sont développés avec des équipes de récolteurs, des centres de ramassage, de tri, de conditionnement, des grossistes, des détaillants etc. Les petits Cichlidés des lacs Malawi et Tanganika sont particulièrement menacés car les espèces endémiques sont souvent composées de petites populations faciles à repérer en plongée et à décimer.

Le cas de *Caecobarbus geertsi*, un Cyprinidé aveugle et dépigmenté que l'on trouve seulement dans les grottes de Thysville au Zaïre, est un peu différent. La grotte B 7, dite «grande grotte de Thysville» abrite la population la plus importante dont l'effectif a été évalué par Heuts (1951) à 4000 individus environ. Des populations aussi restreintes pourraient être exterminées par des ramasseurs peu scrupuleux avides de s'assurer l'exclusivité d'un poisson rare et recherché. Des mesures ont dû être prises pour interdire la capture et l'exportation des *Caecobarbus*.

Dans les pays où il existe des listes d'espèces protégées, la capture, le transport, la vente et par conséquent l'exportation de ces espèces sont interdites, sauf dérogation pour des buts scientifiques ou pour le repeuplement de certains milieux. De telles listes n'existent pas ou ne comportent pas de Poissons dans la plupart des pays africains. Il serait urgent d'en établir et de recenser les espèces réellement menacées par les fournisseurs de poissons d'aquarium encore assez peu nombreuses, espère-t-on, à l'heure actuelle.

1.2 - Effets d'une pêche intensive sur les espèces à faible résilience. Lorsqu'un stock est exploité, la prise par unité d'effort diminue au fur et à mesure que le stock s'amenuise (voir chapitre 18). Or, au-dessous d'un certain niveau la pêche n'est plus économiquement rentable et doit être abandonnée pour d'autres activités, à moins que la valeur du poisson augmente avec sa rareté et justifie un effort de plus en plus intense, par exemple s'il s'agit de poissons recherchés par des collectionneurs. Hormis des cas très particuliers, l'exploitation d'une espèce par l'homme ne devrait donc pas mettre la conservation de cette espèce en danger. Cependant il arrive que des espèces, sans être spécialement recherchées et bien que devenues rares, continuent à être capturées en même temps que d'autres plus communes. Celles de grande taille, particulièrement vulnérables, et celles à faible résilience sont de ce fait menacées d'extinction dans les régions où une pêche intensive est systématiquement pratiquée.

Arius gigas est un Silure de grande taille, endémique dans le bassin du Niger. Au début du siècle, les écrits des européens concernant la pêche dans ce fleuve font état d'individus atteignant 2 m de long et de lignes dormantes munies d'un appareil avertisseur sonore spécialement conçues pour leur capture (Monteil, 1932). Ces poissons devaient donc être relativement communs. On ignore à quel âge et à quelle taille ils atteignent la maturité sexuelle, mais chez les *Arius*, les œufs sont toujours très gros, peu nombreux et les mâles pratiquent l'incubation buccale. En raison de l'intensité de la pêche qui s'est rapidement développée dans le bassin du Niger, l'un des secteurs les plus exploités et les plus productifs de l'Afrique de l'Ouest, *Arius gigas* est devenu très rare. A la fin de la dernière guerre mondiale, les lignes spécialement conçues pour sa capture avaient totalement disparu et la plupart des pêcheurs locaux ignorent aujourd'hui que cette espèce de grande taille fréquentait autrefois les eaux qu'ils exploitent.

D'autres espèces, comme l'*Arius gigas* du Niger et pour les mêmes raisons sont en danger de disparition totale. Malheureusement, il n'y a guère de mesures capables de sauver les poissons les plus vulnérables et à faible résilience, sinon la mise en réserve de surfaces suffisantes pour qu'elles puissent s'y reproduire et prospérer en toute quiétude.

1.3 - Introduction d'espèces compétitrices. Les premières introductions de Poissons en Afrique sont relativement anciennes. *Osfhronemus goramy*, originaire d'Extrême-Orient fut transféré de Maurice à Madagascar en 1857 et *Cyprinus carpio* d'Allemagne en Afrique du Sud en 1859. A cette époque, les transports se faisaient naturellement par bateau dans des conditions assez précaires. C'est ainsi qu'en 1867, sur plusieurs centaines de *Carassius auratus* embarqués en France à destination de Madagascar, 7 seulement arrivèrent à destination vivants. Ils purent être déversés dans un étang proche de Tananarive où ils survécurent et s'acclimatèrent d'ailleurs très bien. Pendant près d'un siècle, ce furent essentiellement des espèces d'origine européenne ou américaine, plus rarement asiatique, qui furent introduites avec des fortunes diverses dans

les eaux douces africaines (voir chapitre 19). A partir de 1950, à la suite du développement des moyens de transport à l'intérieur du continent, de l'implantation des lignes aériennes et de la multiplication des stations de pisciculture servant de relais, beaucoup d'espèces africaines ont en outre été transportées d'une région à une autre. Ce fut le cas notamment d'*Heterotis niloticus* et d'un grand nombre de *Tilapia* et de *Sarotherodon*. Le seul point qui sera évoqué ici est l'impact de ces introductions sur la faune locale en place et les résultats de leur compétition avec les espèces autochtones.

a) Modifications du milieu. La Carpe, *Cyprinus carpio* a souvent été accusée, lorsqu'elle devient très abondante de troubler l'eau en fouillant le fond pour y chercher sa nourriture. L'augmentation notable de la turbidité nuit aux espèces qui ont besoin d'une eau pure et claire pour se reproduire. La Carpe serait ainsi la cause indirecte de la raréfaction de certaines espèces qui déposent leurs œufs sur le fond. A Madagascar, on l'a tenue pour responsable du recul des Cichlidés endémiques tels que *Ptychochromis betsilaneus* au lac Itasy. En réalité, ce serait davantage à la prolifération des *Tilapia*, à celle de la jacinthe d'eau et à la dégradation générale du milieu aquatique due à la déforestation et à l'érosion que l'on doit attribuer la régression de *Ptychochromis betsilaneus* (Kiener, 1963).

L'introduction de poissons herbivores tels que *Tilapia rendalli* et *T. zillii* a presque toujours provoqué un recul notable de la végétation aquatique nécessaire à certaines espèces comme abri ou support des œufs. Les mêmes reproches peuvent être formulés à l'encontre des carpes chinoises, *Hypophthalmichthys molitrix* importé du Japon depuis 1962 et *Ctenopharyngodon idella* importé de Hong Kong depuis 1965. Ces poissons ont été introduits dans plusieurs pays africains précisément pour contrôler la végétation jugée envahissante. Or si les résultats se sont avérés positifs à ce point de vue, il n'en demeure pas moins que des espèces autochtones, pour lesquelles une végétation abondante est nécessaire, en ont plus ou moins souffert.

b) Prédation directe. La Carpe a été accusée de détruire les œufs et les nids des *Tilapia*. C'est certainement exact, mais l'existence des *Tilapia* n'en a pas pour autant été mise en danger. Dans certains pays on a introduit le Black Bass, *Micropterus salmoides*, pour limiter la prolifération intempestive des *Tilapia* qui avaient été acclimatés auparavant. Or la population de *Sandelia capensis* d'un lac d'environ 54 hectares près de Cape Town a été totalement exterminée par *Micropterus salmoides* introduit en 1930 (Jubb, 1967).

Les Truites, *Salmo gairdneri*, importées en Afrique du Sud en 1896 pour y développer la pêche sportive ont été accusées au Lesotho d'avoir causé de sérieux dommages aux populations d'*Oreodaimon quathlambae*, petit Cyprinidé en voie de disparition. Toutefois des recherches récentes ont montré que la prédation du fait des Truites avait été fortement surestimée et que le genre monotypique *Oreodaimon* souffrait beaucoup plus de la dégradation générale du milieu qui s'est fortement aggravée depuis le début du siècle que de la voracité des Truites (Gephard, 1978). Cependant dans les rivières où les Truites sont bien implantées et se reproduisent abondamment, comme dans les milieux où le Black Bass a été introduit, beaucoup de petites espèces autochtones semblent avoir disparu.

c) Concurrence alimentaire et spatiale. Les effets de la concurrence entre espèces sont toujours difficiles à apprécier objectivement. Toutefois, sauf lorsqu'il s'agit du peuplement d'un milieu vierge d'où les poissons étaient pratiquement absents tels que des lacs de montagne, des retenues d'eau artificielles ou certains lacs de la Rift Valley, l'introduction d'une espèce nouvelle, lorsqu'elle réussit, entraîne inévitablement des modifications de l'équilibre biologique et une diminution de l'espace et des ressources alimentaires disponibles pour les espèces autochtones. Le succès de plusieurs introductions dans des niches réputées inoccupées et l'augmentation conséquente de la production ne doit pas faire oublier les effets secondaires beaucoup moins apparents sur les espèces fragiles et particulièrement sensibles à la concurrence. L'acclimatation de *Limnothrissa miodon* dans les lacs Kivu et Kariba, dépourvus naturellement de petits pélagiques planctophages, ou d'*Heterotis niloticus* dans les bassins du Nyong, de l'Oubangui et les pangalanes de Madagascar a été bénéfique pour la pêche, mais l'impact sur l'ensemble du peuplement et plus spécialement sur les espèces rares n'a jamais été sérieusement étudié. On sait pourtant qu'en Rhodésie, la colonisation du lac Mac Ilwaine par des Carpes échappées en 1965 d'une station de pisciculture, s'est traduite par une régression des *Clarias gariepinus*, les deux espèces étant directement en compétition pour la consommation des larves benthiques.

d) **Hybridations introgressives.** L'hybridation est certainement possible dans beaucoup plus de cas qu'on ne le croit habituellement, notamment dans les groupes qui comprennent de nombreuses espèces voisines les unes des autres, par exemple les Mormyridés, les Characiformes, les Cyprinidés, les Siluriformes, les Cyprinodontidés etc. Cependant dans les conditions naturelles, les croisements ne se produisent qu'occasionnellement et le nombre des hybrides reste limité. C'est seulement dans les genres *Tilapia* et *Oreochromis* que l'on a observé, à la suite de la mise en contact d'espèces normalement allopatriques des cas d'hybridations massives accompagnées d'introgession.

Dans le lac Naivasha au Kenya, *Oreochromis spilurus nigra* acclimaté en 1925 a été totalement éliminé par *Oreochromis leucostictus* introduit involontairement en 1956. Les premiers hybrides ont été signalés en 1959 et en 1962 ils constituaient 57 % du produit des pêches aux filets maillants. A partir de 1972, *S. s. nigra* avait presque totalement disparu de sorte qu'il ne subsiste plus que des *O. leucostictus*. Le même phénomène s'est produit au lac Itasy à Madagascar, où *Oreochromis macrochir* acclimaté en 1958 s'est hybridé avec *O. niloticus* introduit en 1961. Les hybrides représentaient 74 % des prises aux filets maillants en 1969. En 1971, *O. macrochir* avait pratiquement disparu. Il ne reste donc plus au lac Itasy que des *O. niloticus* (Daget & Moreau, 1981).

Dans un cas comme dans l'autre, il y a eu introductions successives par l'homme de deux espèces dans un même milieu. Or une espèce endémique pourrait très bien être éliminée suivant le même processus par une espèce voisine provenant d'un même bassin et introduite volontairement ou non. Le danger est réel et d'autant plus sérieux que les transports d'alevins et leur déversement dans des eaux libres à des fins de repeuplement deviennent de plus en plus faciles et fréquents.

1.4 - Pollutions. L'utilisation des fleuves, rivières, lacs et lagunes comme exutoires pour les eaux vannes et les eaux usées domestiques posent moins de problèmes en Afrique que sur les autres continents, en raison de la plus faible densité d'habitants (17 au km² environ), de leur niveau de vie moins élevé en moyenne et aussi du fait que les grosses agglomérations urbaines sont souvent situées sur les côtes maritimes. L'eutrophisation qui s'observe toujours à proximité des concentrations humaines entraîne évidemment une modification de la faune aquatique en favorisant certaines espèces au détriment de celles adaptées aux milieux oligotrophes. Toutefois l'existence de ces dernières est rarement menacée par cette forme de pollution car il reste encore suffisamment de secteurs non touchés où les espèces sensibles peuvent se réfugier.

Quant aux pollutions industrielles par rejets de produits chimiques, d'hydrocarbures, de métaux lourds etc., elles sont localisées dans certaines régions comme les zones minières du Transvaal et la lagune Ebrié en Côte d'Ivoire sur les bords de laquelle installations portuaires et industrielles se sont multipliées. Dans ce dernier cas, aucune espèce n'est menacée car, outre les formes marines et d'eau douce qui pénètrent en lagune ou en sortent suivant les saisons, les formes vraiment lagunaires sont largement distribuées le long des côtes occidentales de l'Afrique.

Les pollutions de loin les plus dangereuses actuellement sont dues aux biocides utilisés à doses massives soit pour augmenter le rendement des plantations de coton, cacao, café, riz etc., soit pour lutter contre les vecteurs de grandes endémies comme l'onchocercose, le paludisme, la bilharziose etc., soit pour s'opposer à l'extension de fléaux naturels tels que sauterelles ou mangelmil. En 1955, un essai d'éradication des larves de *Simulies* dans le Mayo Kebbi, au Tchad, par épandage de lindane (HCH) par hélicoptère s'est soldé par une destruction massive des poissons. Ces derniers sont en effet très sensibles aux doses nécessaires pour obtenir un effet larvicide. En raison de ses effets désastreux, le produit en cause a été abandonné. Le DDT s'est révélé moins nocif pour les poissons, mais on sait qu'il s'accumule dans les graisses animales ce qui ne va pas sans causer à longue échéance un danger permanent pour la survie de certaines espèces et pour la santé de l'homme. Actuellement dans la lutte contre l'onchocercose, l'O.M.S. préconise l'emploi d'organophosphorés biodégradables tels que l'Abate. En Afrique de l'Ouest, les contrôles ont montré que ce produit n'avait aucun effet direct sur la faune non-cible, notamment les poissons.

A cause des dangers qu'ils présentent les produits à base de DDT ont été prohibés dans certains pays. Les mesures aussi radicales sont difficiles à préconiser dans les pays africains où l'on estime que la protection des cultures indispensables à l'économie et la lutte contre les grandes endémies doivent être assurées par tous les moyens y compris le recours aux produits non biodégradables. Que ceux-ci entraînés par les eaux de lessivage des sols se retrouvent finalement dans les rivières et les lacs, contribuant ainsi à l'appauvrissement de la faune aquatique, est considéré comme un moindre mal. Il faudra beaucoup de temps et d'efforts pour que la situation évolue à ce point de vue.

1.5 - Modification du milieu par l'homme. La déforestation, le surpâturage et le développement des cultures, en supprimant la couverture végétale des sols, rendent ceux-ci d'autant plus vulnérables que les précipitations sont violentes dans les régions tropicales. En Côte d'Ivoire, il a été constaté qu'un champ de manioc sur sol forestier défriché perd 92,8 tonnes de terre par hectare et par an alors que dans la forêt secondaire voisine et dans les mêmes conditions, les pertes sont de 2 tonnes seulement. De même un champ d'arachide perd 14,9 tonnes de sol par hectare et par an alors que la forêt sèche voisine en perd 0,02 (Ramade, 1977). Madagascar et l'Afrique du Sud où les défrichements pour étendre les cultures et les pâturages ont été particulièrement importants sont parmi les pays les plus touchés par l'érosion des sols, mais le Nigeria, le Ghana, le Togo, le Dahomey sont aussi fortement atteints.

Or tous les matériaux arrachés au sol par les eaux de ruissellement se retrouvent dans les rivières et augmentent d'autant la charge solide transportée. Les parties les plus grossières, les limons et les vases se déposent là où le courant est le moins fort. Les parties les plus fines et les argiles colloïdales restent en suspension, rendant les eaux troubles, empêchant la lumière d'y pénétrer, limitant la production primaire et le développement de certains organismes. Les poissons qui ont besoin d'eaux claires et bien oxygénées se trouvent ainsi désavantagés ou obligés de se réfugier dans des milieux plus favorables lorsqu'ils en trouvent. C'est probablement depuis le début du siècle la principale cause du recul de beaucoup d'espèces et le danger le plus grave qui menace actuellement leur conservation.

Les barrages ont été multipliés depuis la dernière guerre mondiale, soit pour l'irrigation, soit pour la production d'énergie hydro-électrique. En tant qu'obstacles à la circulation des poissons, ces ouvrages ont moins d'inconvénients en Afrique que dans les régions tempérées ou froides d'autres continents. En effet, à part l'Alose feinte de Méditerranée, on ne connaît dans les eaux douces africaines aucun amphibiote potamotique c'est-à-dire aucun poisson remontant de la mer dans les fleuves et les rivières pour y frayer. En revanche il existe de nombreuses espèces d'eau douce telles que les grands *Labeo*, *Barbus*, *Alestes*, *Distichodus*, *Citharinus* etc. qui effectuent des migrations longitudinales de grande amplitude, en relation avec la reproduction ou les crues saisonnières. Ces poissons sont naturellement gênés par les obstacles dressés sur leur passage. Pour leur permettre de les franchir, certains barrages ont été dotés d'échelles ou de passes comme le barrage de Markala au Mali (Daget, 1950) ou le barrage de Mwekere en Zambie (Bell-Cross, 1960).

En réalité, pour la conservation des espèces ce ne sont pas les barrages en tant que tels qui constituent le véritable danger, mais plutôt les retenues d'eau. La faune africaine est en effet très riche en endémiques rhéophiles : *Garra*, *Chiloglanis*, *Kneria*, *Gobiocichla*, *Leptotilapia*, petits Characidés, Cyprinidés, Siluriformes etc. Ces espèces sont généralement localisées dans les zones de rapides, prenant abri dans les anfractuosités des rochers ou sous les pierres du fond et se nourrissant d'algues et de menus Invertébrés. Les biotopes qui leur conviennent se rencontrent dans les gorges, les canyons, sur les seuils rocheux, tous endroits recherchés pour l'implantation des barrages. Après la construction de ceux-ci, les eaux courantes, propres et très oxygénées sont remplacées par des eaux calmes, profondes, souvent peu oxygénées près du fond où s'accumulent débris végétaux, vases et limons. Les lacs de retenue éliminent fatalement toutes les espèces rhéophiles.

D'autres aménagements tels que dérochements ou creusements de chenaux pour faciliter la navigation, endiguements pour s'assurer la maîtrise de l'eau dans les zones inondables propres à la culture du riz, assèchements de zones marécageuses etc. modifient plus ou moins profondément les biotopes accessibles aux poissons et peuvent contribuer au recul de certaines espè-

ces. Il en est de même des prises d'eau pour les besoins des agglomérations urbaines ou l'irrigation des cultures, susceptibles de tarir de petits ruisseaux ou des points d'eau auparavant permanents et qui servaient de refuge aux poissons en saison sèche.

2 - Nécessité d'assurer la conservation des Poissons africains.

Au cours des âges, nombre d'espèces ont disparu, les fossiles l'attestent, et elles ont été remplacées par d'autres. Or il semble que l'évolution entraîne toujours une complexification croissante des systèmes. Ainsi les peuplements jeunes, comportant peu d'espèces polymorphes capables de s'adapter à des conditions de vie diverses, font progressivement place à des peuplements de plus en plus riches, composés d'espèces adaptées à des niches écologiques de plus en plus étroites, jusqu'au moment où un cataclysme climatique ou tectonique les fait disparaître. L'Afrique étant un continent très ancien, les faunes ont eu le temps de se diversifier et sont encore riches en espèces dans les régions qui n'ont pas été touchées par la désertification ni par quelque autre avatar important au cours des périodes géologiques les plus récentes. Les populations africaines ont longtemps vécu en équilibre avec la faune sauvage locale, ne prélevant sur celle-ci qu'un tribut modéré pour leur subsistance. Les voyageurs anciens ont tous été frappés par l'abondance et la variété des animaux en Afrique. C'est seulement à une époque récente que l'on s'est aperçu et inquiété de la raréfaction et de la disparition d'un nombre sans cesse croissant d'espèces animales et végétales aussi bien que de l'accélération alarmante de tous les processus de dégradation du milieu naturel.

2.1 - La conservation des espèces. La nécessité de prendre des mesures en vue de sauvegarder des espèces en danger est apparue en Afrique dès la fin du XIX^e siècle. C'est en 1897 que fut créé en Afrique du Sud l'Umfolozigame Reserve et en 1898 le Sabee National Reserve qui devint en 1926 le célèbre Parc national Krüger. La plupart des pays ont suivi cet exemple et pour l'ensemble du continent on dénombre actuellement plus de 30 parcs nationaux ou réserves ayant un statut analogue et d'une superficie au moins égale à 1000 hectares, soit au total 242 000 km², surface équivalente à celle d'un pays comme l'Ouganda et représentant 0,8 % de celle du continent. Il est significatif de constater que tous ces parcs nationaux ou réserves ont été créés en vue de protéger des Mammifères ou des Oiseaux, jamais des Poissons, bien que souvent des rivières et des lacs soient englobés dans les périmètres protégés et que la conservation des paysages naturels soit extrêmement bénéfique à la faune aquatique en général (Gaigher, 1978).

Il est certain que l'aspect touristique n'a pas été absent des motivations qui ont poussé à la création des parcs nationaux et des réserves. La plupart des pays ont été sensibles à la perspective d'attirer des visiteurs étrangers, désireux de voir la flore et la faune africaines, et de se procurer ainsi des devises autant qu'à l'intérêt de sauver des espèces en danger. Cependant les scientifiques comme les simples amis de la nature souhaitent que tout soit mis en œuvre pour assurer au moins la survie des espèces menacées de disparition dans les milieux naturels auxquels elles se sont progressivement adaptées et qui les ont en quelque sorte modelées telles que nous les connaissons aujourd'hui.

D'un point de vue pragmatique, on peut ajouter que des espèces considérées à l'heure actuelle comme sans intérêt ni utilité selon nos critères usuels, seront peut-être appelées un jour à jouer un rôle important dans un domaine ou un autre : comme animal de laboratoire pour préparer des vaccins, pratiquer des tests médicaux ou pharmacologiques, comme moyen de lutte biologique, comme animal d'élevage etc. Nous sommes loin de connaître toutes les possibilités offertes par les espèces sauvages dont la biologie et la physiologie nous réservent encore bien des surprises. Quant à prévoir ce que pourront être nos besoins dans les siècles à venir, c'est tout à fait impossible. Hypothéquer l'avenir en sacrifiant des espèces rares ou mal connues serait plus qu'une négligence coupable, ce serait une erreur et une faute que les générations futures seraient en droit de nous reprocher avec la plus grande véhémence.

Enfin un dernier point mérite réflexion. Il ne suffit pas de prendre des dispositions pour empêcher de disparaître définitivement des espèces qui existent encore. Il faut également préserver le polymorphisme génétique des populations sauvages, en leur évitant tout danger d'hybridation,

d'introgession et de dégénérescence. La variabilité génétique est à la base de toutes les possibilités d'évolution et d'adaptation à des conditions nouvelles. Ces possibilités doivent être conservées intactes car elles seront peut-être utilisables lorsque nous dominerons les phénomènes d'hérédité et de transmission de gènes. Ce n'est plus de la science fiction et à peine de l'anticipation d'envisager le jour où il sera possible de puiser dans la réserve de gènes des espèces sauvages pour améliorer les performances des espèces domestiques et créer des variétés nouvelles.

2.2 - Aspects particuliers de la conservation des Poissons. La protection des poissons d'eau douce en danger d'extinction n'a jamais retenu l'attention des pouvoirs publics africains ni mobilisé l'opinion mondiale au même titre que la protection des Mammifères, des Oiseaux et même de certains Reptiles. Si une dépêche de presse annonçait la capture des derniers *Arius gigas* ou des derniers *Caecobarbus geertsi*, la nouvelle aurait moins de retentissement et susciterait moins d'émotion, même dans les milieux concernés par la conservation de la nature, que l'annonce du massacre des derniers Rhinocéros blancs ou des derniers Flamants roses.

A cet état de fait, nous voyons deux raisons principales. La première est que l'observation des Poissons dans leur milieu naturel n'est pas facile, beaucoup moins que celle des Mammifères et des Oiseaux qui sont, par conséquent, mieux connus du public. L'homme a bien la possibilité de plonger, de prendre des photos et de tourner des films sous l'eau, mais ce n'est pas encore à la portée de tout le monde, surtout dans les eaux douces africaines souvent très troubles. Parce que leur observation est malaisée, les Poissons restent mal connus. Aussi les modifications qui affectent leurs peuplements, les déclinés et éventuellement les disparitions de populations locales passent le plus souvent inaperçues, même aux yeux des pêcheurs qui ne portent attention, qu'à un nombre restreint d'espèces. En second lieu, l'opinion publique a tendance à minimiser les dangers qui menacent le milieu aquatique et ses habitants. Faute d'information, elle a du mal à comprendre que les dangers les plus graves ne proviennent pas des excès de la pêche, mais des modifications du milieu et des pollutions dont les effets néfastes ne sont pas toujours directement perceptibles.

En plus des arguments généraux développés plus haut en faveur des espèces rares et en danger de disparition, quelques considérations supplémentaires peuvent être ajoutées en faveur des Poissons et de l'intérêt qu'on doit leur porter. Si, à la suite de mesures de protection une espèce venait à proliférer de façon excessive, il n'y a aucun risque de la voir devenir envahissante au point de poser des problèmes pour les cultures, les élevages ou les installations humaines. Aucun poisson ne peut être accusé de servir de vecteur à des maladies humaines ou de réservoir à des infections transmissibles à l'homme. Bien que certaines espèces soient dotées d'armes assez redoutables, telles que les dents des Poissons-chiens, les dards des Raies à aiguillons, la décharge électrique des Malaptérures, aucune ne s'en sert délibérément pour attaquer l'homme et ne peut être considérée comme dangereuse.

En conclusion, la protection des espèces de Poissons en danger d'extinction ne devrait présenter aucune difficulté de principe, ni objection ou réserve de la part de quiconque. Seule la nature des mesures concrètes à appliquer pourra donner lieu à discussions et contestations.

2.3 - Connaissances de base justifiant des mesures de protection. Comme il a été dit précédemment, l'opinion et les pouvoirs publics africains sont insuffisamment informés des dangers courus par certaines espèces de Poissons et de la nécessité de les protéger. Il est donc indispensable que les Services techniques concernés, avec l'aide d'experts et de spécialistes, s'attachent à réunir la documentation existante et s'efforcent de présenter les faits essentiels sous une forme accessible à tous. Les données les plus urgentes à réunir sont des listes faunistiques par régions ou par bassins hydrographiques, ainsi que des cartes de répartition par espèces. Celles-ci devront être suffisamment précises et détaillées pour que l'on puisse d'un seul coup d'œil voir si la répartition d'une espèce est vaste ou restreinte, continue ou morcelée, si elle intéresse un seul pays ou plusieurs. Ces cartes devront en outre être établies à partir de données récentes et tenues à jour en raison des changements rapides qui peuvent intervenir dans la répartition des espèces les plus sensibles et les plus vulnérables. Ces données de base existent dans quelques pays, pour d'autres elles sont insuffisantes ou inexistantes. Leur collecte devrait constituer un objectif prioritaire.

En seconde urgence, à l'usage des Services de Protection de la Nature et de l'Environnement, pour leur permettre d'évaluer l'impact des projets industriels, agricoles ou touristiques qui leur seront soumis, devront être élaborés des « Livres Rouges ». Dans ceux-ci seront regroupées les données disponibles sur les catégories suivantes d'espèces à protéger.

a) Espèces en danger immédiat d'extinction. Cette catégorie comprend les taxons (espèces ou sous-espèces) menacées de disparaître à très court terme si des mesures adéquates ne sont pas prises. On y trouvera donc des taxons dont les effectifs estimés sont descendus à un niveau critique pour la survie des populations ou dont les habitats sont si réduits qu'un accident peut les faire disparaître irrémédiablement. La protection, le sauvetage ou l'élevage en vue de repeuplements s'imposent de toute urgence pour pallier le risque d'extinction définitive de ces taxons.

b) Espèces vulnérables. Cette seconde catégorie comprend des taxons dont la régression est déjà fortement amorcée et susceptibles de passer dans la catégorie précédente si les causes de leur recul continuent d'agir. Il s'agit notamment des espèces surexploitées à faible résilience ou d'espèces particulièrement sensibles à la détérioration du milieu.

c) Espèces rares. Dans cette catégorie seront réunis tous les taxons qui, pour l'instant, ne sont pas menacés de disparition ni particulièrement vulnérables, mais dont les effectifs sont faibles ou l'habitat très restreint. Leur survie est à la merci d'un accident toujours possible ou d'une brutale détérioration du milieu. Une surveillance constante de ces taxons est nécessaire car ils courent le risque de disparaître rapidement avant d'avoir été classés dans la seconde puis dans la première catégorie. Beaucoup d'endémiques et d'espèces relictives, par exemple les poissons des gueltas sahariennes et mauritaniennes, sont dans ce cas.

Pour chaque taxon défini par son nom scientifique et son (ou ses) nom(s) vernaculaire(s), seront indiqués : son statut (en danger immédiat, vulnérable ou rare), les caractères distinctifs permettant de l'identifier, sa répartition, des données sur sa biologie et son écologie, les mesures de protection dont il bénéficie déjà et celles qui sont proposées, s'il peut être reproduit en captivité ou en étang de pisciculture, éventuellement un croquis donnant la silhouette de l'animal et une carte de distribution, des références bibliographiques etc. Pour les Poissons de l'Afrique du Sud, ces renseignements ont été publiés dans un « Livre Rouge » par Skelton en 1977. Les autres pays africains n'ont pas encore eu le temps ni les moyens de produire des documents analogues.

Plutôt que d'envisager des mesures spécifiques pour la conservation de chaque taxon menacé, il est souvent plus réaliste et plus efficace d'assurer la protection de milieux aquatiques plus ou moins étendus, judicieusement choisis pour la variété de leurs biotopes et de leur faune ou l'abondance des espèces rares et des endémiques que l'on y trouve. Des recueils de données sur ces milieux sont au moins aussi utiles sur le plan pratique que les « Livres Rouges ». Par exemple le Projet Aqua, patronné par l'U.I.C.N. et l'U.N.E.S.C.O. et publié en 1971, comporte 29 pages consacrées au continent africain. On y trouve une liste provisoire, malheureusement très incomplète, d'environ une centaine de sites, points d'eau, lacs et parties de bassins hydrographiques, répartis sur 17 pays, dont la surveillance ou la mise en réserve serait souhaitable pour la conservation de la faune aquatique et notamment des Poissons. Ce Projet Aqua n'a pas reçu en Afrique l'accueil qu'il méritait. Il est regrettable qu'il n'ait pas été repris, complété et amélioré, mais il est toujours temps de le faire.

3 - Une politique de respect de la Nature

L'Afrique est particulièrement bien placée pour définir et promouvoir une politique générale de protection de la Nature réaliste et efficace. En effet la faune, la flore et les milieux naturels y ont été moins dégradés par l'homme que dans d'autres continents plus peuplés et plus industrialisés. Les populations y sont dans leur ensemble restées plus proches de la Nature et plus aptes à comprendre la nécessité de la protéger. Enfin les pays africains peuvent tenir compte des expériences heureuses ou malheureuses pratiquées dans d'autres régions et éviter de tomber dans des erreurs déjà reconnues.

3.1 - Information et éducation du public. Ce serait aller au devant d'un échec certain de vouloir

appliquer en Afrique une politique de l'environnement calquée sur celle d'autres pays. En effet, les rapports Homme-Nature sont basés sur un ensemble complexe de connaissances, d'habitudes et de croyances qui font partie du patrimoine culturel de chaque peuple. Dans de nombreuses régions africaines, on trouve encore vivaces les concepts selon lesquels l'homme peut obtenir, sous certaines conditions, un droit de jouissance, mais non de propriété au sens plein du terme, sur la terre, les eaux et les êtres vivants. La protection de la Nature n'a donc pas à être considérée comme relevant de la compétence d'un petit groupe de scientifiques ni d'associations locales ou internationales.

Puisqu'il s'agit du patrimoine légué à la génération actuelle par celles qui l'ont précédée, il s'agit d'un problème qui concerne et intéresse l'ensemble de la population. L'eau en particulier est indispensable à la vie. L'Afrique comporte suffisamment de zones désertiques et l'approvisionnement en eau y pose suffisamment de problèmes pour qu'il soit inutile de développer longuement ce point. Or l'eau est également vivante : elle respire et pour ce faire a besoin d'oxygène. Le bon équilibre biologique et la diversité des êtres qui l'habitent, notamment les poissons, sont les garants de sa bonne santé. Une eau qui se dépeuple est une eau qui meurt et qui ne peut plus entretenir la vie. Or la vie elle-même et tout ce qui la conditionne mérite respect et considération.

Les ressources en eau de bonne qualité n'étant pas inépuisables, tout homme a le devoir, en vue du bien commun, de ne pas les gaspiller, de ne les utiliser qu'à bon escient et, si possible, de les accroître. Après utilisation, l'eau doit être rendue dans un état tel qu'elle puisse devenir de nouveau utilisable par les autres usagers qui ont le droit, comme tout le monde, de disposer d'une eau de bonne qualité en quantité suffisante. Pour le maintien des ressources aquatiques à un niveau qualitatif et quantitatif satisfaisant, le couvert végétal et forestier joue évidemment un rôle essentiel, mais il ne suffit pas de respecter les arbres et les végétaux, il faut aussi apprendre à respecter l'eau et les poissons.

Ces notions simples, qui ne font appel à aucun appareil scientifique, devraient être inculquées aux enfants des écoles, ce qui implique qu'elles aient été bien comprises et assimilées par les instituteurs et les enseignants à tous les degrés. Pour leur diffusion auprès du public, on dispose de moyens d'information efficaces tels que la radio, la télévision, la presse écrite etc., mais il ne faut pas attendre qu'il soit trop tard pour mobiliser l'opinion publique en faveur du respect et de la protection de la Nature.

3.2 - Législation et réglementation. Les Services techniques nationaux chargés de la protection de l'Environnement et de la conservation de la Nature, ainsi que les autorités gouvernementales, sont seuls habilités pour élaborer dans leurs domaines de compétence respectifs des textes réglementaires et législatifs. En ce qui concerne la pêche, l'une des activités les plus anciennement pratiquées par l'homme, il existe souvent des coutumes et des droits d'usage. Les abolir brutalement n'irait pas sans difficultés. Or ces pratiques ne sont généralement pas dangereuses pour la conservation des espèces, bien que le caractère destructeur des empoisonnements coutumiers ait été maintes fois souligné. Cependant il s'agit de techniques traditionnelles utilisant des produits végétaux rapidement dégradables. Ces méthodes de pêche sont d'ailleurs appelées à disparaître plus ou moins rapidement en raison de la difficulté à se procurer les plantes nécessaires en grande quantité et à les préparer correctement. En revanche, il est nécessaire de proscrire, sous peine de sanctions sévères, l'emploi d'explosifs et de substances toxiques autres que celles employées traditionnellement, notamment de pesticides. La pêche à l'électricité devrait être réservée aux pêches de contrôle, d'échantillonnage, éventuellement de capture de géniteurs pour la fécondation artificielle et le repeuplement. Des textes devront également prévoir le contrôle des exportations et des importations de poissons vivants.

Il ne suffit pas de publier des textes législatifs et réglementaires formulant des interdictions et prévoyant des sanctions pour les contrevenants, il faut surtout avoir les moyens de les faire appliquer et respecter. Ceci suppose la formation d'un personnel spécialisé, compétent et suffisamment nombreux, doté de moyens de déplacement afin de pouvoir exercer une surveillance constante et efficace sur toute l'étendue d'un territoire. Si ce personnel de terrain et les moyens de déplacement dont il dispose sont insuffisants, mieux vaut les affecter à la surveillance de périmètres limités (voir 3.3). Il convient d'éviter les mesures peu réalistes en fonction du but

récherché ou impossibles à faire appliquer dans la pratique. Par exemple la fixation d'une taille minimale au dessous de laquelle certaines espèces de poissons doivent être remis à l'eau ne se justifie que pour réglementer l'activité des pêcheurs sportifs que la capture de petits poissons n'intéresse pas. Elle serait sans intérêt car impossible à faire respecter lorsque la pêche est pratiquée par des enfants ou par les couches les plus déshéritées de la population qui capturent ce qu'elles peuvent pour compléter leur alimentation quotidienne. En revanche, imposer une taille minimale aux mailles des filets des pêcheurs professionnels se révèle efficace pour protéger les petites espèces, et d'un contrôle relativement facile. Les réglementations destinées à protéger les espèces en danger sont du ressort des autorités de chaque pays. Celles-ci décident les mesures qui leur paraissent les plus appropriées en fonction de leur politique et de leurs moyens. Il est cependant indispensable qu'il y ait concertation entre les divers pays, au moins entre ceux qui sont voisins, pour harmoniser les mesures prises et les textes sur lesquels elles s'appuient. Il est en effet courant que les frontières des états passent par des fleuves ou des lacs. Il existe déjà en Afrique un certain nombre de Commissions régionales de bassins regroupant plusieurs pays intéressés par l'utilisation des ressources en eau et l'exercice de la pêche. Elles pourraient également jouer un rôle primordial pour la conservation des milieux aquatiques et la protection des espèces de poissons en danger de disparition.

3.3 - Parcs nationaux et réserves. Comme il a été dit précédemment, l'une des façons les plus efficaces d'éviter la destruction des milieux, de la faune et de la flore, est de créer des parcs nationaux ou des réserves. Les Poissons bénéficient de celles qui existent dans un certain nombre de pays africains pour assurer la sauvegarde de la faune terrestre, mais il serait souhaitable et certainement possible dans un bon nombre de cas, de créer de nouvelles réserves centrées sur des cours d'eau ou des secteurs de bassins hydrographiques qui hébergent des espèces endémiques ou particulièrement intéressantes. Les raisons qui militent en faveur de ce type de mesures conservatrices sont les suivantes. Premièrement, il existe encore en Afrique de nombreuses régions peu peuplées et non industrialisées où la mise en réserve de surfaces importantes ne pose pas de problèmes insurmontables. Deuxièmement, pour un personnel spécialisé et compétent, il est relativement facile de surveiller la circulation et l'activité des visiteurs dans un périmètre limité. En revanche, dans une région librement ouverte à tous, des mesures de protection entraînent, fatalement des conflits avec des intérêts collectifs ou particuliers qui ne se règlent jamais à l'avantage des espèces menacées. Enfin le moyen le plus efficace de protéger des poissons en danger c'est d'empêcher l'homme de dégrader et de transformer le milieu aquatique : seul le statut de parc national ou de réserve permet d'y parvenir entièrement.

Il arrive que des mesures de protection soient efficaces au delà de ce que l'on escomptait et que les espèces visées se multiplient, devenant envahissantes au point de nécessiter un contrôle des effectifs afin de maintenir ceux-ci à un niveau raisonnable. Naturellement, les poissons capturés vivants pourront être transportés dans un secteur où ils n'existent pas ou d'où ils avaient disparu. C'est probablement le seul cas où l'on devrait encourager les introductions, après avis favorable et sous le contrôle d'autorités scientifiques.

4 - Conclusions

D'une façon générale, ce sont les espèces les plus rares et les plus localisées qui sont les plus en danger. Or tant que l'on ne connaîtra pas pour chacune d'elles son aire de répartition exacte et ses exigences écologiques, il sera difficile d'apprécier la gravité du danger que font peser sur elle tels ou tels types d'activité humaine. Il est d'ailleurs exceptionnel qu'une régression dûment constatée et arrivée à un point critique pour la survie de l'espèce puisse être attribuée à une seule cause. En général, plusieurs de celles énumérées aux paragraphes 1.1 à 1.5 agissent simultanément, sans que l'on puisse affirmer que l'une d'entre elles a été prépondérante ni laquelle. Il sera donc plus facile et en définitive plus efficace de protéger l'environnement en général et certains biotopes en particulier plutôt que de chercher des mesures propres à assurer la sauvegarde d'une espèce particulière.

SUMMARY

African freshwater fishes are endangered by over exploitation of live fish for aquarists and for exports, intensive fishing of species with low resilience, introduction of exotic species, pollution, general environmental modification by man.

Therefore, to ensure conservation of fish species, it is necessary to increase basic knowledge in order to provide guidelines and a scientific basis for conservation measures.

The three main lines for the development of a fish conservation policy are public education and information, effective legislation and its application, creation of national parks and reserves.

It is often more realistic to consider conservation of some aquatic biotops holistically than the conservation of single fish species.

RÉFÉRENCES

- BELL-CROSS G., 1960 - Observations on the movement of fish in a fishladder in Northern Rhodesia. *Publs Cons. scient. Afr. Sud Sahara*, 63 : 113-125.
- DAGET J., 1950 - La passe à poissons de Markala. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 12 (4) : 1166-1171.
- DAGET J. & Moreau J., 1981 - Hybridation introgressive entre deux espèces de *Sarotherodon* (Pisces, Cichlidae) dans un lac de Madagascar. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, (4) 3(A), n°2 : 689-703.
- GAIGHER I.G., 1978 - The importance of the Kruger national Park and the conservation and utilisation of indigenous fish species. *Custos*, June 1978 : 43-48.
- GEPHARD S.R., 1978 - Observations on the three allopatric populations of the maluti minnow, *Oreodaimon quathlambae* (Barnard) with notes on its evolution, ecology, spawning and conservation. *J. Limnol. Soc. sth. Afr.*, 4 (2) : 105-111.
- HEUTS M.J., 1951 - Ecology, variation and adaptation of the blind african cave fish *Caecobarbus geertsi* Blgr. *Annls Soc. r. Zool. Belg.*, 82 (2) : 155-230.
- JUBB R.A., 1967 - *Freshwater fishes of southern Africa*. A.A. Balkema, Cape Town and Amsterdam : 1-248.
- KIENER A., 1963 - Poissons, pêche et pisciculture à Madagascar. *Publs Centre Techn. forest. trop.*, Nogent sur Marne, 24 : 1-244.
- LÜTHER H. & RZOSKA J., 1971 - Project Aqua, a source book of inland waters proposed for conservation. *I.B.P. Handbook n°21*, London : 1-239.
- MONTEIL C., 1932 - Djenné, métropole du delta central du Niger. *Soc. Ed. geogr. mar. colon.*, Paris : 1-304.
- RAMADE F., 1977 - Ressources et richesses naturelles en peril : 231-279, in *Encyclopédie de l'Ecologie, le Présnt en Question*. Larousse, Paris.
- SKELTON P.A., 1977 - South African Red Data Book-Fishes. *Sth. afr. nat. sci. Progr. Rpt.*, 14 : 1-39.

INDEX SYSTÉMATIQUE
SYSTEMATIC INDEX

A

- Acanthocleithron* 54, 81.
Acanthocleithrum chapini 54.
Acanthopagrus 473.
Acanthopagrus berda 71, 355, 358.
Adamas 81.
Adamas formosus 57.
Afromastacembelus 72, 101.
Afromastacembelus victorianus 82.
Afronandus sheljuzkhai 54, 81.
Alestes 71, 77, 99, 222, 223, 226, 233, 258, 260, 261, 263, 267, 313, 485.
Alestes baremoze 99, 144, 145, 146, 149, 192, 193, 194, 196, 197, 204, 205, 222, 265, 268, 306, 307, 313, 316, 338, 390.
Alestes batesi 222.
Alestes brevis 222.
Alestes dageti 313.
Alestes dentex 99, 197, 222, 265, 306, 307, 313.
Alestes grandisquamis 222.
Alestes imberi 72, 104, 222, 315, 333.
Alestes lateralis 104, 222, 337.
Alestes leuciscus 197, 222, 265.
Alestes longipinnis 222, 262.
Alestes macrolepidotus 192, 197, 222, 260, 262, 316.
Alestes nurse 124, 192, 197, 222, 261, 262, 310, 313, 334.
Alosa finta 75.
Amarginops 54, 79.
Amarginops platus 54.
Ambassis natalensis 355, 356.
Ambassis productus 355, 356.
Amphilius 71, 79, 258, 261, 263.
Amphilius platychir 72, 259.
Amphilius uranoscopus 72.
Anabas testudineus 128.
Andersonia 80.
Anguilla 93, 101, 103, 333.
Anguilla anguilla 70, 75, 159, 171, 469.
Anguilla bengalensis 75.
Anguilla bicolor 75.
Anguilla marmorata 75.
Anguilla mossambica 75, 469.
Aphanius 55, 61, 70, 81.
Aphanius apodus 61.
Aphanius dispar 61.
Aphanius desioi 61.
Aphanius fasciatus 55, 61.
Aphanius iberus 61.
Aphyosemion 25, 27, 28, 55, 56, 61, 81, 260, 265, 481.
Aphyosemion abacinum 25.
Aphyosemion bochteri 27.
Aphyosemion bualanum 28.
Aphyosemion cameronensis 61.

Aphysemion christyi 25, 26, 57.
Aphyosemion cognatum 26, 57.
Aphyosemion cyanostictum 25.
Aphyosemion elegans 26, 57.
Aphyosemion fulgens 25.
Aphyosemion gardneri 27.
Aphyosemion georgiae 25.
Aphyosemion gularis 481.
Aphyosemion herzogi 27.
Aphyosemion macrophthalmum 56.
Aphyosemion melanopteron 26, 56, 57.
Aphyosemion melantereon 57.
Aphyosemion occidentale 57.
Aphyosemion oeseri 61.
Aphyosemion rectoogoense 57.
Aphyosemion rubrifasciatum 28.
Aphyosemion santaisabellae 61.
Aphyosemion schoutedeni 26, 57.
Aplocheilichthys 72, 81, 225, 263.
Aplocheilichthys antinorii 312.
Aplocheilichthys hutereaui 103.
Aplocheilichthys myaposae 357.
Arapaima 54.
Arapaima gigas 54, 55, 128.
Argyrosomus hololepidotus 355, 358, 359.
Arius gigas 61, 99, 482, 487.
Aristichthys nobilis 411, 461.
Arnoldichthys spilopterus 54.
Arothron hispidus 358.
Arothron immaculatus 358.
Artistochromis christyi 281.
Astatorheochromis alluaudi 38, 313, 396, 411, 466, 470.
Astatotilapia calliptera 37, 292.
Astatotilapia desfontainesii 70.
Atopochilus 81.
Auchenoglanis 20, 71, 79, 99, 224, 229, 233, 258, 263.
Auchenoglanis occidentalis 99, 262, 469, 470.
Aulonocara 37, 280, 289, 292.
Aulonocranus 291.
Austroglanis 79.

B

Bagrus 79, 99, 224, 228, 233, 258.
Bagrus bayad 224.
Bagrus docmac 99, 126, 199, 224, 230, 262, 315, 373, 384, 469, 470.
Bagrus meridionalis 99, 199, 287, 289, 409.
Barbus 61, 70, 71, 78, 93, 98, 102, 105, 223, 229, 260, 261, 263, 267, 313, 316, 318, 334, 438, 485.
Barbus aeneus 337, 338.
Barbus altianalis 224, 258, 333.
Barbus anoplus 337.
Barbus aurantiacus 257.
Barbus barbus 411, 469.
Barbus barotseensis 257.
Barbus basilioides 257.

Barbus bernardcarpi 257.
Barbus callipterus 262.
Barbus capensis 198.
Barbus eurystomus 289.
Barbus gregori 316.
Barbus holubi 198, 411.
Barbus johnstoni 280.
Barbus kersteni 313.
Barbus kimberleyensis 198, 224.
Barbus leonensis 257.
Barbus liberiensis 145.
Barbus lineomaculatus 306.
Barbus macrops 257.
Barbus marequensis 198.
Barbus mattozi 198, 257.
Barbus natalensis 411.
Barbus neglectus 313.
Barbus occidentalis 224.
Barbus paludinosus 72, 140, 142, 307, 315, 357.
Barbus polylepis 198.
Barbus radiatus 78.
Barbus serra 198.
Barbus stigmatopygus 257.
Barbus tangandensis 257.
Barbus thamalakanensis 257.
Barbus trevelyani 198.
Barbus trimaculatus 72, 315.
Barbus trispilos 261.
Barilius 332.
Barilius microlepis 199.
Bathyaethiops 263.
Bathyclarias 289.
Bathyclarias atribranchus 289.
Bathyclarias loweae 292.
Bathyclarias worthingtoni 280.
Belonophago 101, 223, 264.
Belonoglanis 80.
Blennius fluviatilis 70.
Bothus pantherinus 358.
Boulengerochromis microlepis 201.
Brachysynodontis 81, 228.
Brachysynodontis batensoda 124, 144, 145, 193, 199, 225, 229, 307, 310, 313, 316.
Brienomyrus 222.
Brienomyrus brachyistius 258, 260, 262.
Brienomyrus niger 124, 262, 306, 307, 310, 313.
Bryconaethiops 102, 263.

C

Caecobarbus 54.
Caecobarbus geertsii 54, 482, 487.
Caecomastacembelus 101, 258.
Calamoichthys 54, 100, 102, 261, 481.
Calamoichthys calabaricus 54, 127, 132, 258, 262.
Campylomormyrus 222.
Caranx ignobilis 355, 356, 358.

- Caranx sexfasciatus* 355, 356, 358.
Carassius auratus 159, 311, 397, 402, 403, 411, 460, 469, 482.
Carcharhinus leucas 71, 83.
Catla catla 411.
Channallabes 54, 80, 102, 263.
Channallabes apus 54.
Chanos chanos 159, 354, 355, 358.
Chelaethiops 78, 79.
Chelonodon laticeps 82.
Chetia 37.
Chetia flaviventris 201.
Chiloglanis 71, 81, 100, 225, 258, 263, 334, 485.
Chiloglanis micropogon 259.
Chilotilapia rhoadesii 290.
Chonophorus aeneofuscus 83.
Chonophorus lateristriga 83.
Chromidotilapia guentheri 261, 262.
Chrysichthys 20, 71, 79, 99, 223, 224, 263, 264, 334, 472.
Chrysichthys auratus 20, 258, 262.
Chrysichthys hildae 79.
Chrysichthys nigrodigitatus 192, 193, 199, 258, 262, 469, 470.
Chrysichthys walkeri 262, 469, 470.
Cichla ocellaris 411.
Citharidium 23, 29, 78, 99.
Citharidium ansorgii 23, 24, 54, 61.
Citharinops 99.
Citharinops distichodoides 23, 24.
Citharinus 23, 29, 78, 99, 223, 228, 229, 233, 261, 263, 267, 306, 307, 312, 485.
Citharinus citharus 24, 197, 207, 208, 244, 306.
Citharinus congicus 23, 24.
Citharinus eburneensis 23, 24.
Citharinus gibbosus 23, 24.
Citharinus latus 24, 262.
Citharinus macrolepis 23, 24.
Clariallabes 258, 263.
Clariallabes melas 260.
Clarias 71, 80, 93, 99, 105, 127, 168, 224, 229, 232, 263, 264, 265, 267, 306, 307, 310, 313, 318, 466, 467.
Clarias batrachus 128, 129, 167, 168, 169, 170, 171, 466.
Clarias dahomeyensis 262.
Clarias gariepinus 72, 80, 159, 167, 168, 169, 171, 199, 203, 289, 307, 308, 332, 354, 357, 459, 464, 466, 467, 469, 483.
Clarias lazera 80, 124, 128, 140, 141, 159, 167, 168, 170, 199, 203, 262, 265, 310, 315, 332, 384, 395, 397, 401, 410, 411, 459, 464, 466, 467, 469.
Clarias macrocephalus 168, 170, 466.
Clarias mossambicus 117, 126, 129, 138, 140, 141, 144, 306, 308, 315, 333.
Clarias ngamensis 199, 268.
Clarias senegalensis 192, 193, 203, 469.
Clarotes 79, 102, 224, 229.
Cleithochromis bowleyi 289.
Clupeopetersius 101, 263.
Cobitis taenia 70, 79.
Congocharax 24, 263.
Coregonus artedi 371.
Crenimugil labrosus 166, 167.

Croilia mossambica 354, 355, 356, 357.
Cromeria 102.
Cromeria nilotica 54, 61, 76, 77, 100, 102.
Ctenopharyngodon idella 396, 400, 401, 411, 412, 461, 483.
Ctenopoma 72, 82, 100, 263, 264, 265, 313.
Ctenopoma kingsleyae 262, 470.
Cyathochromis obliquidens 284, 292.
Cynopanchax 81.
Cynotherissa 222, 337.
Cynotherissa mento 336.
Cynotilapia 282.
Cynotilapia afra 283, 284.
Cynotilapia axelrodi 284.
Cyphomyrus psittacus 262.
Cyprinodon fasciatus 308.
Cyprinus carpio 311, 395, 397, 399, 400, 401, 402, 403, 404, 405, 406, 412, 413, 460, 469, 472, 482, 483.
Cyrtocara 37, 280, 290, 292.
Cyrtocara anaphyrmus 289.
Cyrtocara eucinostoma 288, 289, 294.
Cyrtocara kirkii 292.
Cyrtocara kiwingwe 280, 281.
Cyrtocara leptura 289.
Cyrtocara leucisca 294.
Cyrtocara linni 281.
Cyrtocara macrostoma 281.
Cyrtocara mloto 289, 294.
Cyrtocara nototaenia 289.
Cyrtocara placodon 289.
Cyrtocara polystigma 280, 281.

D

Dagetichthys 101.
Danakilia 98.
Dasyatis garouensis 71, 83, 101.
Denticeps clupeoides 54.
Diapteron 25.
Dicentrarchus labrax 469.
Dicentrarchus punctatus 469.
Dinotopterus 80, 99, 100.
Diplodus 473.
Diploaxodon 292.
Distichodus 78, 223, 229, 232, 261, 263, 312, 406, 485.
Distichodus brevipinnis 307.
Distichodus rostratus 124, 197, 262, 306, 310, 313.
Dolichallabes 54, 80.
Dolichallabes microphthalmus 54.
Dournea 79, 258.
Doumea chappuisi 259.
Drepane punctata 358.
Dundocharax 24, 78.

E

Ehirava madagascariensis 75.
Eilichthys microphthalmus 54.

Eleotris 258.
Eleotris fusca 83.
Eleotris melanosoma 83.
Elops machnata 355, 358, 359.
Engraulicypris 78, 99, 292, 297.
Engraulicypris sardella 99, 279, 292, 293.
Enteromius 78.
Epinephalus guaza 358.
Epiplatys 27, 28, 56, 81, 225, 260, 265, 481.
Epiplatys annulatus 25.
Epiplatys barmoiensis 22, 56.
Epiplatys bifasciatus 22, 27, 56, 262.
Epiplatys chaperi 27.
Epiplatys chevalieri 27.
Epiplatys dagei 28.
Epiplatys duboisi 27.
Epiplatys esekanus 27.
Epiplatys longiventralis 27.
Epiplatys ndelensis 56.
Epiplatys sexfasciatus 27, 262, 481.
Epiplatys steindachneri 56.
Epiplatys taeniatus 56.
Erpetoichthys 74.
Erpetoichthys calabaricus 74.
Esox lucius 396, 414.
Esox mosquinongy 414.
Ethmalosa fimbriata 258, 472, 473.
Euchilichthys 81.
Eugitglanis zammaronoi 80.
Eugnaticthys 101, 264.
Eupomotis gibbosus 409.
Eutropiella 79.
Eutropiellus buffei 262.
Eutropius 71, 79, 99, 224, 225, 233, 261, 262, 264.
Eutropius depressirostris 192, 193, 194, 199, 338, 469, 470.
Eutropius niloticus 199, 228, 231, 262, 307, 313, 338.

F

Fundulopanchax 81.
Fundulus 126.

G

Galaxias zebratus 76.
Gambusia 312.
Gambusia officinalis 396.
Garra 78, 93, 102, 258, 316, 485.
Garra waterloti 259.
Gasterosteus aculeatus 70.
Gaterin niger 358.
Gavialocharax 24.
Genyatremus 101.
Genyochromis mento 281, 282, 284.
Genyomyrus donnyi 54.
Gephyrochromis 290.
Gephyrochromis lawsi 284.

Gephyroglanis 79, 263.
Gephyroglanis lowei 20.
Gerres 356.
Gerres acinaces 355.
Gerres filamentosus 355.
Gerres rappi 355.
Gilchristella aestuarius 75, 354, 355, 356, 357, 358.
Glossogobius callidus 83.
Glossogobius giurus 83, 354, 355, 356, 357, 358.
Gnathobagrus 79, 102.
Gnathonemus 71, 233, 263.
Gobio gobio 270.
Gobiocichla 54, 258, 485.
Gobiocichla wonderi 54, 260.
Gobius scorteccii 83.
Grasseichthys 77.
Grasseichthys gabonensis 54, 76, 100.
Gymnallabes 80, 99, 258.
Gymnallabes typus 260.
Gymnarchus niloticus 54, 58, 76, 100, 102, 128, 197, 227, 262, 265, 307, 309, 469, 470.

H

Haplochromis 72, 224, 226, 244, 313, 314, 339, 368, 406.
Haplochromis angustifrons 124, 125, 313, 383, 384.
Haplochromis anaphyrusus 201.
Haplochromis bloyeti 226.
Haplochromis callipterus 37, 315.
Haplochromis carlottae 201.
Haplochromis codringtoni 201.
Haplochromis eduardianus 313, 384.
Haplochromis elegans 124, 125, 313, 384.
Haplochromis giardi 201.
Haplochromis heterotaenia 368.
Haplochromis intermedius 201.
Haplochromis ishmaeli 227.
Haplochromis limax 313.
Haplochromis lividus 227.
Haplochromis longirostris 227.
Haplochromis macrops 227.
Haplochromis maxillaris 227.
Haplochromis melanopterus 227.
Haplochromis mhloto 201.
Haplochromis mylodon 313, 384.
Haplochromis nigricans 227.
Haplochromis nigripinnis 144, 145, 146, 147, 148, 226, 244, 245, 313, 318, 383, 384.
Haplochromis nuchisquamatus 227.
Haplochromis obesus 227.
Haplochromis obliquidens 227.
Haplochromis obtusidens 227.
Haplochromis pappenheimi 313, 384.
Haplochromis plagiodon 227.
Haplochromis pleurostigmoides 201.
Haplochromis quadrimaculatus 201.
Haplochromis riponianus 227.
Haplochromis sauvagei 227.

- Haplochromis schubotzi* 313.
Haplochromis schubotziellus 384.
Haplochromis serranus 227.
Haplochromis squamipinnis 384.
Haplochromis victorianus 227.
Haplochromis virginalis 201.
Hemichromis 72, 81, 226, 227, 470.
Hemichromis bimaculatus 70, 118, 163, 261, 262, 466.
Hemichromis fasciatus 262, 470, 472.
Hemigrammocharax 78.
Hemigrammopetersius 263.
Hemistichodus 223, 264.
Hemisynodontis 228.
Hemisynodontis membranaceus 225, 229, 306, 307, 309, 313.
Hepsetia breviceps 354, 356, 357.
Hepsetus 54, 102, 229, 264.
Hepsetus odoe 54, 72, 76, 197, 227, 262, 265, 470.
Heterobranchus 71, 80, 99, 224, 265, 309.
Heterobranchus fossilis 100.
Heterobranchus isopterus 469.
Heterobranchus longifilis 100, 103, 199, 203, 262, 332, 467.
Heterochromis 102, 264.
Heteropneustes fossilis 158, 163, 170.
Heterotis 54, 169, 228, 229, 232, 233, 309, 312.
Heterotis niloticus 54, 55, 58, 75, 98, 100, 102, 153, 196, 204, 221, 262, 267, 313, 395, 397, 399, 402, 407, 414, 415, 459, 468, 469, 483.
Hilsa kelee 354, 358.
Hippopotamyrus 222.
Hoplerythrinus unitaeniatus 129, 131.
Hucho hucho 416.
Hydrocynus 15, 71, 76, 223, 224, 226, 228, 229, 233, 258, 264, 267, 313, 335, 337, 340.
Hydrocynus brevis 207, 232, 270, 306, 313, 388.
Hydrocynus forskalii 193, 194, 197, 228, 230, 231, 261, 262, 270, 307, 313, 388.
Hydrocynus goliath 223.
Hydrocynus vittatus 76, 103, 197, 204, 206, 207, 262, 333, 337, 402.
Hyperopisus 102, 222.
Hyperopisus bebe 197, 306.
Hyperopisus occidentalis 262.
Hypophthalmichthys molitrix 396, 413, 461, 483.
Hypostomus 130.
Hypseleotris dayi 83.
Hypsopanchax 81, 263.

I

- Ichthyborus* 24, 223, 229.
Ichthyborus besse 102, 197, 313.
Irvinea voltae 79.
Isichthys henryi 54.

J

- Johnius belengeri* 354, 358.

K

- Kneria* 20, 76, 77, 485.
Kneria spekii 76.

Kribia 83, 263.

Kribia nana 83, 257, 258, 260.

L

Labeo 61, 71, 78, 93, 98, 223, 224, 228, 229, 233, 258, 260, 261, 263, 265, 267, 309, 318, 331, 332, 333, 334, 338, 438, 485.

Labeo altivelis 265, 331, 333, 343, 413.

Labeo capensis 195, 198.

Labeo congoro 331, 333, 338.

Labeo coubie 198, 312.

Labeo cylindricus 280, 306, 315, 316.

Labeo forskahlii 257.

Labeo mesops 198, 438.

Labeo molybdinus 198.

Labeo niloticus 198.

Labeo ogunensis 262.

Labeo parvus 261.

Labeo pseudocoubie 194, 199.

Labeo rohita 413.

Labeo rubropunctatus 198.

Labeo ruddi 198.

Labeo senegalensis 124, 192, 193, 198, 262, 305, 309, 310, 313.

Labeo umbratus 153, 198.

Labeo victorianus 196, 381.

Labeotropheus 286.

Labeotropheus fuelleborni 281, 283, 284.

Labeotropheus trewavasae 283, 284.

Labidochromis 38, 281, 282, 286.

Labidochromis caeruleus 283, 284.

Labidochromis maculicauda 283, 286.

Lamprichthys 81.

Lamprologus 103.

Lates 81, 224, 229, 233, 264, 297, 337, 388, 389.

Lates albertianus 126.

Lates angustifrons 226, 384.

Lates mariae 194, 202, 226, 384.

Lates microlepis 226, 384.

Lates niloticus 81, 98, 149, 193, 202, 203, 206, 226, 262, 313, 334, 337, 395, 396, 397, 405, 406, 407, 410, 469, 470.

Lebistes reticulatus 415.

Leiognathus equula 358.

Lepidarchus adonis 54.

Lepisosteus osseus 130.

Lepomis macrochirus 396, 409.

Lepomis microlophus 409.

Leptocypris 78, 99, 224.

Leptocypris niloticus 224.

Leptoglanis 79.

Leptotilapia irvinei 258.

Lethrinops 37, 438.

Lethrinops argenteus 290.

Lethrinops longimanus 290.

Lethrinops longipinnis 201, 290.

Lethrinops macracanthus 290.

Lethrinops microdon 290, 296.

Lethrinops mylodon 289, 290.
Lethrinops parvidens 201.
Lethrinops stridei 290, 296.
Liauchenoglanis 79.
Lichia amia 358.
Limnothrissa 337, 442.
Limnothrissa miodon 75, 101, 222, 292, 293, 336, 337, 343, 384, 402, 406, 411, 431, 432, 483.
Lithognathus lithognathus 354.
Liza alata 355, 358.
Liza dumerili 355, 358.
Liza falcipinnis 258.
Liza macrolepis 355, 358.
Liza ramada 468.
Liza tricuspidens 358.
Lophiobagrus 79.
Luciolates 81, 226.
Luciolates stappersii 384.
Lutjanus 360, 472.
Lutjanus argentimaculatus 473.

M

Malapterurus 71, 229, 264.
Malapterurus electricus 72, 80, 100, 103, 227, 262.
Malapterurus microstoma 80.
Marcusenius 71, 222, 263.
Marcusenius brucei 262.
Marcusenius cyprinoides 17, 306, 310.
Marcusenius macrolepidotus 75, 197, 332, 357.
Marcusenius senegalensis 124, 310.
Mastacembelus 127, 227, 258, 261, 263.
Mastacembelus nigromarginatus 260.
Megalops cyprinoides 71, 83.
Melanochromis crabro 282.
Melanochromis joanjohnsonae 282.
Melanochromis melanopterus 284.
Melanochromis parallelus 283, 284.
Mesobola 78.
Mesoborus 101, 264.
Micralestes 71, 77, 223, 224, 260, 261, 263, 309, 318.
Micralestes acutidens 72, 103, 310, 313, 332.
Micropterus dolomieu 409, 460, 469.
Micropterus punctulatus 409, 460, 469.
Micropterus salmoides 311, 316, 336, 395, 396, 399, 401, 403, 405, 410, 460, 469, 483.
Microstomatichthyoborus 223, 264.
Microsynodontis 81, 263.
Microthrissa 263.
Mochokiella 81.
Mochokus 81, 102, 225.
Monodactylus argenteus 355.
Mormyrops 71, 221, 229, 258, 264.
Mormyrops anguilloides 17.
Mormyrops deliciosus 20, 75, 197.
Mormyrops longiceps 260.
Mormyrus 17, 71, 222, 233, 332.
Mormyrus hasselquistii 257.

Mormyrus kannume 126.
Mormyrus longirostris 332, 414.
Mormyrus rume 197, 262.
Mormyrus tuckeyi 20.
Morome saxatilis 410.
Mugil auratus 159, 164, 468.
Mugil capito 164, 165, 166, 167, 468, 470.
Mugil cephalus 159, 164, 165, 166, 167, 355, 358, 359, 468, 470, 472.
Mugil chelo 468, 470.
Mugil falcipinnis 472.
Mugil grandisquamis 472.
Mugil saliens 468, 470.
Mugilogobius durbanensis 358.
Muraenesix bagio 358.
Myxus capensis 358, 468, 470.

N

Nannocharax 78, 260, 261, 264.
Nannochromis 263.
Nemachilus 93.
Nemachilus abyssinicus 79.
Nematogobius maindroni 83.
Nemichthys 293.
Neolebias 24, 261, 263.
Neolebias unifasciatus 262.
Neobola 78.
Neobola brevianalis 396, 413.
Nothobranchius 28, 56, 72, 81, 105, 225, 265, 305, 481.
Nothobranchius guentheri 27.
Notoglanidium 79.
Notopterus 101.

O

Odaxothrissa 264.
Opisternon afrum 101.
Opsaridium 78, 99, 332, 438.
Opsaridium microcephalus 99, 280.
Opsaridium microlepis 99.
Opsaridium zambesense 332, 334.
Oreochromis 25, 37, 72, 81, 98, 160, 161, 226, 228, 229, 244, 267, 294, 318, 395, 396, 397, 399, 400, 401, 402, 403, 462, 465, 466, 472.
Oreochromis alcalicus 126, 307, 311.
Oreochromis amphilemas 308, 402.
Oreochromis andersonii 200, 206, 208, 268, 270, 418, 462, 463, 470.
Oreochromis aureus 22, 28, 60, 163, 226, 308, 418, 463, 470.
Oreochromis esculentus 126, 194, 201, 372, 373, 381, 402, 405.
Oreochromis grahami 126, 127, 308, 311, 315, 318, 385, 388, 396, 399, 401, 418.
Oreochromis hornorum 28, 418, 465, 470, 472.
Oreochromis leucostictus 244, 312, 315, 316, 318, 384, 402, 405, 418, 484.
Oreochromis macrochir 25, 28, 60, 126, 127, 142, 192, 194, 195, 200, 204, 205, 206, 208, 226, 270, 306, 308, 311, 343, 399, 402, 404, 405, 407, 418, 419, 462, 463, 470, 484.
Oreochromis mortimeri 334, 335, 336, 340, 399, 402, 407, 419.
Oreochromis mossambicus 28, 118, 119, 120, 121, 124, 125, 126, 137, 138, 140, 141, 142, 143, 148, 149, 161, 162, 163, 192, 193, 194, 199, 200, 206, 208, 226, 244, 245, 308, 311, 336, 343, 354, 355, 356, 357, 419, 420, 459, 462, 463, 465, 470, 472.

Oreochromis niloticus 22, 25, 60, 102, 118, 119, 120, 121, 122, 124, 125, 137, 138, 140, 142, 144, 145, 146, 147, 148, 192, 195, 200, 204, 205, 208, 226, 244, 245, 308, 309, 312, 315, 316, 318, 334, 373, 383, 384, 399, 400, 402, 403, 405, 406, 407, 420, 421, 459, 462, 463, 465, 468, 470, 484.
Oreochromis saka 194, 201.
Oreochromis shiranus 140, 141, 142, 144, 148, 200, 292, 307, 308, 311, 315, 470.
Oreochromis spirulus 162, 312, 402, 421, 463, 484.
Oreochromis squammipinnis 201, 438.
Oreochromis variabilis 201, 402, 405, 421.
Oreodaimon 54, 483.
Oreodaimon quathlambae 21, 54, 58, 483.
Osphronemus goramy 409, 482.
Osphronemus olfax 409.
Otolithes ruber 358.
Oxyrhynchus deliciosus 20.

P

Pachypanchax 81.
Pantanodon 55, 81, 100.
Pantodon 102, 263.
Pantodon buchholzi 54, 75.
Papyrocranus afer 54, 58, 75, 101.
Parachanna 264, 265, 309.
Parachanna africana 81, 262.
Parachanna insignis 81.
Parachanna obscura 81, 101, 262, 469.
Paradercetis kipalaensis 54.
Paradistichodus dimidiatus 54.
Parailia 79.
Parakneria 76, 77.
Paralabidochromis 38.
Paramphilius 79.
Paramyomyrus aequipinnis 54.
Paraphago rostratus 54.
Paratilapia 446.
Paratilapia polleni 310, 403.
Parauchenoglanis 79, 263.
Pardiglanis 79.
Pareutropius 79.
Pellonula 222, 233, 266, 267, 337.
Pellonula afzeliusi 262, 336, 432.
Pelmatochromis 261, 263, 264, 466.
Perca fluviatilis 143, 207, 416.
Petersius 77, 222, 260, 263.
Petrocephalus 71, 222, 263.
Petrocephalus bane 262.
Petrocephalus bovei 75, 124, 194, 197, 262, 310.
Petrocephalus catostoma 75.
Petrocephalus simus 75.
Petrochromis polyodon 295.
Petrotilapia 38, 282, 285, 286.
Petrotilapia genalutea 282, 283, 284.
Petrotilapia nigra 282.
Petrotilapia tridentiger 282, 283, 284.
Phago 223, 264, 265.

Phagoborus 24, 101, 264.
Phaloboceros caudomaculatus 415.
Pharyngochromis darlingi 339, 340.
Phenacogrammus 263.
Phractolaemus 77, 100, 102, 263.
Phractolaemus ansorgii 54, 76, 128, 262.
Phractura 80, 261, 264.
Phractura bovei 259.
Phractura clauseni 258.
Phreatichthys andruzzii 54.
Phyllonemus 79.
Physailia 79.
Physailia pellucida 262.
Plataplochilus 81.
Platycephalus indicus 358.
Platyglanis 79.
Platyglanis depierrei 54.
Poecilia 312.
Pollimyrus adspersus 262.
Pollimyrus isidori 310.
Pollimyrus lhuysii 260.
Pollimyrus petricola 262.
Polycentropsis 54, 81.
Polycentropsis abbreviata 54, 81.
Polydactylus sextarius 358.
Polypterus 74, 100, 102, 227, 263, 264, 265, 306, 309.
Polypterus bichir 102, 227, 481.
Polypterus ornatipinnis 142.
Polypterus senegalus 102, 124, 128, 131, 227, 262, 268, 310, 313.
Pomadasys 360.
Pomadasys commersonni 354, 355, 356, 358, 359.
Pomadasys hasta 358.
Pomadasys olivaceum 354.
Pomoris armularis 410.
Pomoris nigromaculatus 410.
Pristis microdon 71.
Procatopus 81.
Prolabeops 79.
Prolabeops melanhypopterus 59.
Prolabeops nyongensis 59.
Protopterus 71, 74, 100, 128, 227, 264, 265, 305, 309.
Protopterus aethiopicus 102, 126, 128, 130, 131, 140, 227, 310.
Protopterus amphibius 126, 227.
Protopterus annectens 74, 128, 196, 227, 262, 310, 469.
Protopterus dolloi 227.
Pseudocrenilabrus 466.
Pseudocrenilabrus philander 339, 340, 354, 357.
Pseudophoxinus 70.
Pseudotolithus elongatus 372.
Pseudotropheus 38.
Pseudotropheus elegans 290.
Pseudotropheus elongatus 281, 282, 283, 284, 285.
Pseudotropheus fuscoides 283, 284.
Pseudotropheus fuscus 283, 284.
Pseudotropheus minutus 283, 284.

Pseudotropheus novemfasciatus 292.
Pseudotropheus tropheops 283, 284, 285.
Pseudotropheus tursiops 286.
Pseudotropheus williamsi 284.
Pseudotropheus zebra 282, 283, 284, 285, 286.
Ptichochromis betsilaneus 405, 483.

R

Raddabarbus 79.
Raiamas 93, 99, 223, 224, 260.
Raiamas senegalensis 224.
Rastineobola 78.
Rastineobola argentea 99.
Redigobius dewaali 83.
Rhabdalestes 77.
Rhabdosargus 473.
Rhabdosargus holubi 355, 356, 358.
Rhabdosargus sarba 354, 356, 358, 359.
Rhamphochromis 37, 292.
Rhamphochromis esox 281.
Rhamphochromis leptosoma 289.
Rhamphochromis longiceps 292.
Rhamphochromis macrophthalmus 289.
Rheoglanis 79.
Rutilus rutilus 270, 396, 414.

S

Saccobranchus fossilis 128, 129.
Salmo 76.
Salmo gairdneri 159, 416, 460, 469, 483.
Salmo trutta 70, 76, 417, 460, 469.
Salvelinus 76, 417.
Salvelinus alpinus 417.
Salvelinus fontinalis 123, 417.
Sanagia 79.
Sandelia 72, 82, 100.
Sandelia capensis 483.
Sander lucioperca 396, 416.
Sargochromis mellandi 340, 466.
Sarotherodon 25, 72, 81, 98, 160, 161, 226, 228, 233, 306, 308, 309, 401, 407, 484.
Sarotherodon galilaeus 144, 145, 146, 149, 161, 193, 200, 204, 205, 226, 244, 262, 334, 418, 463, 470.
Sarotherodon melanotheron 138, 195, 201, 258, 472.
Schilbe 20, 71, 79, 225, 233, 261, 264.
Schilbe mystus 58, 79, 99, 103, 124, 199, 258, 308, 310, 338.
Schilbe uranoscopus 307, 313.
Serranochromis 37, 81, 340.
Serranochromis angusticeps 201.
Serranochromis codringtoni 340.
Serranochromis longimanus 201.
Serranochromis macrocephalus 201, 340, 466.
Serranochromis meridianus 201.
Serranochromis robustus 289, 340, 411, 470.
Serranochromis thumbergi 201.
Sierrathrissa 222, 337.

Sierrathrissa leonensis 336.
Silhouettea sibayi 356.
Siluranodon 54, 79, 102.
Siluranodon auritus 54, 58, 124, 310, 313.
Solea bleekeri 354, 358.
Solea vulgaris 470.
Sparus auratus 469, 472.
Sphyraena 360.
Sphyraena bleekeri 355.
Sphyraena jello 358.
Sphyraena qenie 355.
Steatocranus 102.
Stizostedion lucioperca 459.
Stolephorus commersoni 358.
Stolothrissa 222.
Stolothrissa tanganicæ 75, 102, 222, 292, 384, 389, 411.
Stomatorhinus 263.
Strongylura leiurus 358.
Symbranchus marmoratus 129, 130, 132.
Syngnathus djarong 358.
Synodontis 20, 71, 80, 100, 223, 225, 229, 258, 260, 261, 263, 310, 481.
Synodontis augierasi 19, 20.
Synodontis bastiani 261.
Synodontis filamentosus 19, 20.
Synodontis melanopterus 262.
Synodontis membranaceus 199.
Synodontis nigrita 262, 313.
Synodontis njassæ 287.
Synodontis ocellifer 61.
Synodontis schall 199, 258, 262, 307, 313.
Synodontis sorex 262.

T

Tachysurus 169, 360.
Tanganicodus 38.
Tanganikallabes mortiauxi 80.
Teleogramma 102.
Tetraodon 222.
Tetraodon lineatus 82, 228, 230.
Thoracochromis 37.
Thoracochromis mcconnelli 291.
Thryssa vitrirostris 354, 358, 359.
Thysia ansorgii 261.
Tilapia 25, 28, 37, 72, 81, 98, 160, 161, 223, 226, 229, 232, 233, 244, 258, 395, 396, 399, 400, 401, 402, 403, 407, 462, 483.
Tilapia 3/4 201.
Tilapia guineensis 138, 262.
Tilapia lidole 200.
Tilapia rendalli 119, 120, 137, 138, 145, 146, 147, 148, 194, 195, 200, 205, 208, 226, 244, 245, 292, 311, 315, 316, 336, 343, 357, 396, 397, 399, 400, 402, 403, 404, 405, 406, 407, 422, 462, 463, 470, 472, 483.
Tilapia sparmanii 201, 226, 357, 423, 462.
Tilapia zillii 70, 124, 145, 148, 149, 161, 201, 205, 226, 244, 245, 261, 308, 309, 310, 315, 316, 317, 396, 399, 400, 402, 405, 406, 423, 459, 462, 463, 470, 483.
Tinca tinca 396, 414.

Trachyglanis 80, 264.
Trematocara 291.
Trematocranus 37, 280, 289, 292.
Trichogaster trichopterus 128, 129, 132.
Tropheus 38.
Tropheus moorei 295.
Tylochromis 223, 263.
Tylochromis bangweulensis 201.

U

Uegitoglanis 54, 100.
Uegitoglanis zammaranoi 54.

V

Valamugil buchanani 358.
Valamugil cunnesius 358.
Valamugil robustus 355, 358.
Valamugil seheli 358.
Varicorhinus 70, 78, 98, 223, 224.
Varicorhinus maroccanus 78.

X

Xenobarbus loveridgei 54.
Xenocharax 54, 263.
Xenocharax spilurus 54.
Xenoclarias 99.
Xenomystus 102, 264.
Xenomystus nigri 75, 101.
Xenopomatichthys 20.
Xiphophorus helleri 415.

Lecture optique - MCP-Orléans
Télécomposition - ORSTOM-Bondy
Imprimé en France. — JOUVE, 18, rue Saint-Denis, 75001 PARIS
ORSTOM Editeur. N° 30487. Dépôt légal : Octobre 1988
Imprimé en France. — JOUVE, 18, rue Saint-Denis, 75001 PARIS
ORSTOM Editeur. N° 30487. Dépôt légal : Octobre 1988
N° 223189F. - Dépôt légal réimpression : Décembre 1994

ISSN : 0371-6023
ISBN : 2-7099-0929-4
Éditions de l'ORSTOM
70, route d'Aulnay F-93140 BONDY

Dessin : Pierre OPIC
Maquette : M.A.BRAY