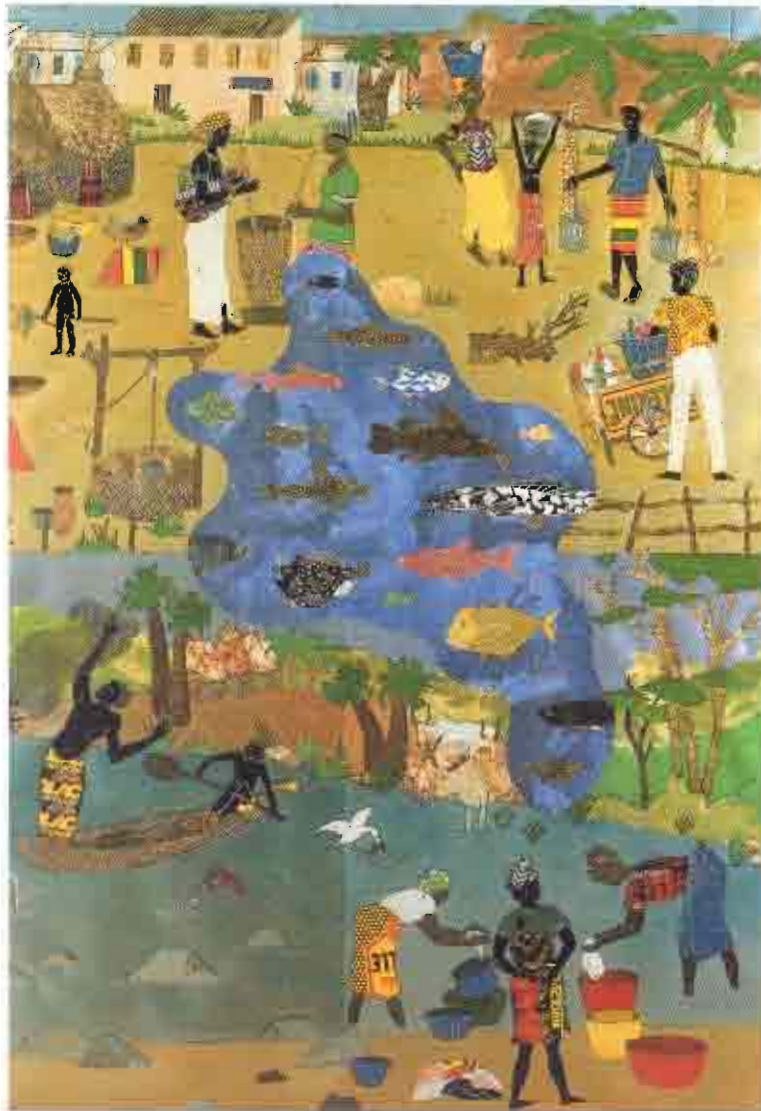


BIOLOGICAL DIVERSITY OF AFRICAN FRESH- AND BRACKISH WATER FISHES



DIVERSITÉ BIOLOGIQUE DES POISSONS DES EAUX DOUCES ET SAUMÂTRES D'AFRIQUE

Editors / Éditeurs

Guy G. TEUGELS, Jean-François GUÉGAN & Jean-Jacques ALBARET

KONINKLIJK MUSEUM
VOOR MIDDEN-AFRIKA
TERVUREN, BELGIË

MUSÉE ROYAL DE
L'AFRIQUE CENTRALE
TERVUREN, BELGIQUE

ANNALEN
ZOOLOGISCHE WETENSCHAPPEN

VOL. 275

ANNALES
SCIENCES ZOOLOGIQUES

**BIOLOGICAL DIVERSITY OF
AFRICAN FRESH- AND
BRACKISH WATER FISHES**

Geographical overviews presented at
the PARADI Symposium, Senegal,
15-20 November 1993.

**DIVERSITÉ BIOLOGIQUE DES
POISSONS DES EAUX
DOUCES ET SAUMÂTRES
D'AFRIQUE**

Synthèses géographiques présentées
au Symposium PARADI, Sénégal,
15-20 novembre 1993.

Edited by / Éditées par

Guy G. TEUGELS, Jean-François GUÉGAN & Jean-Jacques ALBARET

KONINKLIJK MUSEUM
VOOR MIDDEN-AFRIKA
TERVUREN, BELGIË

MUSÉE ROYAL DE
L'AFRIQUE CENTRALE
TERVUREN, BELGIQUE

ANNALEN
ZOOLOGISCHE WETENSCHAPPEN

VOL. 275

ANNALES
SCIENCES ZOOLOGIQUES

**BIOLOGICAL DIVERSITY OF
AFRICAN FRESH- AND
BRACKISH WATER FISHES**

**DIVERSITÉ BIOLOGIQUE DES
POISSONS DES EAUX
DOUCES ET SAUMÂTRES
D'AFRIQUE**

Geographical overviews presented at
the PARADI Symposium, Senegal,
15-20 November 1993.

Synthèses géographiques présentées
au Symposium PARADI, Sénégal,
15-20 novembre 1993.

Edited by / Éditées par

Guy G. TEUGELS, Jean-François GUÉGAN & Jean-Jacques ALBARET



CONTENT - CONTENU

Note des éditeurs	4
Editorial note	5
Introduction générale: Biodiversité des poissons africains. <i>Christian Lévêque</i>	7
Aperçu historique sur l'ichtyologie africaine. <i>Jacques Daget</i>	17
Freshwater fish fauna of North Africa and its biogeography. <i>Ignacio Doadrio</i>	21
Faune ichtyologique des eaux douces d'Afrique de l'Ouest. <i>Didier Paugy, Kassoum Traoré et Papa Samba Diouf</i>	35
Diversité biologique des poissons d'eaux douces de la Basse Guinée et de l'Afrique Centrale. <i>Guy G. Teugels et Jean-François Guégan</i>	67
The African great lakes. <i>Rosemary H. Lowe-McConnell, Frits C. Roest, Gaspard Ntakimazi and Luc Risch</i>	87
Diversity and distribution of freshwater fishes in East and Southern Africa. <i>Paul H. Skelton</i>	95
The fishes of the inland waters of Madagascar. <i>Melanie L.J. Stiassny and Noromalala Raminosa</i>	133
A review of ichthyofaunal biodiversity in Southern African estuarine systems. <i>Alan K. Whitfield</i>	149
Diversité des poissons des lagunes et des estuaires ouest-africains. <i>Jean-Jacques Albaret et Papa Samba Diouf</i>	165

NOTE DES ÉDITEURS

Ce volume comprend les conférences d'introduction et les synthèses géographiques présentées durant le Symposium PARADI (*Poissons Africains: Rôle et Applications de la Diversité Biologique*) sur la diversité biologique des poissons d'eaux douces et saumâtres d'Afrique qui s'est déroulée à Saly, près de Dakar au Sénégal, du 15 au 20 novembre 1993. Ce Symposium organisé conjointement par l'Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération (ORSTOM, France), l'Institut Sénégalais pour la Recherche Agronomique (ISRA, Sénégal) et le *Koninklijk Museum voor Midden-Afrika* / Musée Royal de l'Afrique Centrale (MRAC, Belgique) a réuni près de 150 spécialistes issus de 38 nationalités différentes pour discuter et interpréter les connaissances acquises sur l'ichtyofaune africaine depuis maintenant plusieurs siècles. Ce premier Symposium du genre a donc représenté une opportunité exceptionnelle afin de faire le point sur la connaissance des poissons d'eaux douces et saumâtres d'Afrique. Il a aussi permis d'exprimer les priorités actuelles en matière de recherche et de conservation des milieux aquatiques, et de promouvoir une meilleure collaboration entre les chercheurs, les laboratoires ou les organismes de recherches impliqués sur ce continent.

Dans un article introductif, cette recherche ichtyologique est située dans un cadre conceptuel moderne de diversité biologique. Ensuite, une revue de l'histoire de l'ichtyologie africaine, des Egyptiens jusqu'à nos jours, est présentée. Puis, viennent les synthèses géographiques, l'Afrique du Nord, l'Afrique de l'Ouest, l'Afrique Centrale et la Basse-Guinée, les Grands Lacs, l'Afrique du Sud et de l'Est, Madagascar, les estuaires de l'Afrique de l'Ouest et ceux de l'Afrique du Sud. Chaque manuscrit a été relu par au moins deux spécialistes et nous les remercions sincèrement pour leur collaboration.

L'ensemble de ces synthèses a permis de se rendre compte des progrès très importants obtenus depuis quelques décennies, notamment en ce qui concerne notre connaissance sur l'Afrique de l'Ouest et du Sud. Cependant, le Symposium met aussi en évidence une disparité énorme dans l'effort de recherche fourni par région, où l'Afrique Centrale apparaît nettement être oubliée du reste du continent, malgré la présence du bassin du Zaïre, une des plus grandes rivières du Monde.

Des approches multidisciplinaires ainsi qu'une meilleure coordination entre chercheurs et laboratoires de différentes origines devraient permettre d'ici quelques années d'avoir une meilleure connaissance des espèces et de leur distribution sur le continent. Elles nous autoriseront à proposer, entre autres, des scénarios explicatifs sur les zones et les modalités de colonisation dont la connaissance semble essentielle autant d'un point de vue théorique que dans un but de conservation des espèces et de leurs milieux.

Avec nos collègues du Comité d'Organisation du Symposium, nous sommes reconnaissants auprès des agences et institutions parrainantes suivantes: ORSTOM (France), MRAC et Ministère de la Coopération (Belgique), *National Science Foundation* (USA), Fondation Internationale pour la Science (Suède), Société Internationale de Limnologie, Organisation Mondiale de la Santé, Programme de Lutte contre l'Onchocercose (Burkina-Faso), *Overseas Development Agency* (Grande Bretagne).

Enfin, nous remercions le Dr. D. Thys van den Audenaerde, Directeur du *Koninklijk Museum voor Midden-Afrika* / Musée Royal de l'Afrique Centrale, qui a accepté de publier ces synthèses dans un volume spécial des *Annales* du Musée de Tervuren. S. Vanderheyden et A. Reygel (MRAC) ont aidé à la préparation technique de ce document.

G.G. Teugels
MRAC

J.-F. Guégan
ORSTOM

J.-J. Albaret
CRODT / ORSTOM

EDITORIAL NOTE

This volume contains the introductory conferences and the geographical overviews presented during the PARADI (*Poissons Africains: Rôle et Applications de la Diversité Biologique*) Symposium on biological diversity of African fresh and brackish water fishes, held at Saly, near Dakar, Senegal, from 15 till 20 November 1993. This Symposium, organized by the *Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération* (ORSTOM, France), the *Institut Sénégalais pour la Recherche Agronomique* (ISRA, Senegal) and the *Koninklijk Museum voor Midden-Afrika / Musée Royal de l'Afrique Centrale* (MRAC, Belgique), gathered some 150 specialists from 38 nationalities to discuss and to analyse our present knowledge of the African ichthyofauna. Being the first Symposium ever organized in this field, it served as a unique opportunity to evaluate our knowledge on African fresh and brackish water fishes, to emphasize the priorities in contemporary research and in conservation of aquatic habitats and to promote a collaboration between scientists, laboratories and organisations working in this field.

In an introductory chapter, ichthyological research is situated in the modern concept of biological diversity. Next, an historical review of African ichthyology is given, from the Egyptians till present. This chapter is followed by the different geographical overviews, including North Africa, West Africa, Central Africa and Lower Guinea, the Great Lakes, Southern and East Africa, Madagascar, West African estuaries and South African estuaries. Each paper has been refereed by at least two specialists and we gratefully acknowledge their collaboration.

From the regional reviews, it becomes clear that the last decades, an important progress has been made in particular for West and Southern Africa. However, other areas, such as Central Africa, including the Zaïre basin, one of the World's largest river systems, are still rather poorly known.

A multidisciplinary approach as well as a better coordination between researchers and institutes working in different fields will definitely contribute to a better knowledge of the fishes and their distribution in this continent in a few years time. This knowledge will, amongst others, enable us to propose explanatory scenarios for the areas and modes of colonization which seem to be absolutely indispensable for both fundamental research and conservation of the species and their biotopes.

Together with our co-members of the Organizing Committee of the Symposium, we would like to thank the following sponsoring agencies: ORSTOM (France), MRAC and the Ministry of Cooperation (Belgium), the National Science Foundation (USA), the International Foundation for Science (Sweden), the International Limnological Society, the World Health Organization Onchocerciasis Control Program (Burkina-Faso), and the Overseas Development Agency (Great Britain).

Finally we are grateful to Dr. D. Thys van den Audenaerde, Director of the *Koninklijk Museum voor Midden-Afrika / Musée Royal de l'Afrique Centrale*, who made it possible that these overviews are published in a special volume of the *Annals* of the Tervuren Museum. S. Vanderheyden and A. Reygel (MRAC) assisted in the technical preparation of this document.

G.G. Teugels
MRAC

J.-F. Guégan
ORSTOM

J.-J. Albaret
CRODT / ORSTOM

Introduction générale: biodiversité des poissons africains

Christian Lévêque

ORSTOM, Département des Eaux Continentales, 213, rue La Fayette
75480 PARIS cedex 10, France

Résumé

Les deux mots clés de ce Symposium sont biodiversité et poisson. Les recherches sur les poissons africains sont un domaine familier à la plupart d'entre nous. Le concept de biodiversité est par contre plus récent, et suscite encore de nombreuses interrogations quant à sa signification et à ses implications. Je voudrais au cours de cette contribution vous montrer comment les recherches en ichthyologie peuvent tirer parti de ce nouveau concept. Elles y trouveront plus de cohérence pour répondre à la fois aux exigences d'une recherche de bon niveau scientifique ainsi qu'aux attentes des gestionnaires et des utilisateurs de la recherche.

Summary

The two key-words of this Symposium are biodiversity and fishes. Research on African fishes is familiar to most of us. The concept of biodiversity, however, is more recent and still needs more explanation for what concerns its meaning and its implications. In this contribution I show how ichthyological research can benefit from this new concept. These benefits are related to both, the demands of high quality scientific research and the expectations of funding agencies and users.

Le concept de biodiversité

Le terme «biodiversité» (raccourci de diversité biologique) est devenu à la mode ces dernières années. Il a reçu une large consécration lors de la Conférence de Rio, dans la mesure où la Convention sur la biodiversité a été l'occasion d'affrontements idéologiques et politiques qui ont été largement relayés par les médias.

La diversité biologique c'est la diversité du vivant, c'est à dire l'ensemble des formes vivantes, y compris dans leur complexité génétique et biologique. En réalité le terme se prête à de nombreuses interprétations, et si l'on interrogeait chacun, nous serions probablement surpris de la variété des réponses. Pour certains, c'est une collection d'espèces, un inventaire. Pour d'autres c'est un ensemble de ressources biologiques que l'homme utilise à son profit. Pour d'autres encore, c'est la préservation (protection) des espèces, mais également une source réelle et potentielle de dividendes.

Dans le texte de la Convention, la Biodiversité est définie comme la variabilité des organismes vivants de toute origine, qu'ils proviennent des écosystèmes terrestres, ou aquatiques, ainsi que les complexes écologiques dont ils font partie. La biodiversité comprend donc la diversité intraspécifique (diversité génétique en particulier), la diversité des espèces, la diversité des écosystèmes. En terme simples, la biodiversité est la vie sur Terre, l'ensemble des espèces, des écosystèmes et des processus

écologiques qui constituent notre planète vivante, encore appelée biosphère.

Le concept de biodiversité s'est développé dans un contexte de crise. En effet, l'accroissement de la population mondiale (on prévoit plus de 10 milliards d'individus pour 2050), ainsi que le développement industriel, ont deux conséquences importantes sur l'environnement planétaire. D'une part, dans les pays où la natalité est forte, il faut utiliser de plus en plus d'espaces pour les cultures au détriment des milieux naturels jusqu'ici épargnés. D'autre part, les activités industrielles ont un impact sur le climat de la Terre (effet de serre, couche d'ozone). Mais ce sont également de grandes consommatrices de ressources naturelles dont l'exploitation, parfois irraisonnée, conduit à une dégradation de l'environnement, et dans certains cas extrêmes, à la disparition pure et simple de ces ressources.

On estime que des milliers d'espèces végétales et animales disparaissent ainsi chaque année de la surface du globe, notamment dans les régions tropicales. C'est pour essayer d'enrayer cette véritable hécatombe que les scientifiques, aidés en cela par des organisations de protection de la Nature, ont dans un premier temps essayé d'attirer l'attention des gestionnaires et des politiques sur la nécessité de mieux harmoniser les exigences du développement économique avec le respect des équilibres de la Nature et de la protection des espèces.

Jusqu'à une époque récente l'opinion publique avait surtout été mobilisée pour la défense et la protection d'espèces charismatiques, comme les pandas, les éléphants, les lémuriens, dont la survie est effectivement menacée, alors que des milliers d'autres espèces disparaissaient dans l'ignorance et l'indifférence. Or, si nous pouvons apporter des réponses technologiques à beaucoup de problèmes d'environnement, parfois il est vrai à des coûts prohibitifs, la perte de la biodiversité est un processus irréversible. Chaque fois qu'une espèce disparaît, c'est pour toujours. On ne pouvait admettre plus longtemps de ne rien tenter pour enrayer cette mort silencieuse, et un premier mouvement d'opinion, assez largement médiatisé, s'éleva contre la dégradation rapide des forêts tropicales. Il reçut un écho très favorable du public, et s'étendit rapidement à l'ensemble des espèces et des milieux naturels soumis aux impacts des activités humaines.

Le terme « Biodiversité », utilisé pour la première fois en 1986, est donc devenu la bannière sous laquelle allaient se regrouper et s'organiser les activités en vue de rassembler les informations scientifiques, de mettre au point les moyens d'action, et d'envisager les mesures pour limiter l'érosion de notre patrimoine biologique.

Mais face à la gravité des problèmes, et dans le but d'attirer l'attention du public et des politiques sur la nécessité de prendre des mesures, les défenseurs de la nature ont été amenés à rechercher et à développer un certain nombre d'arguments susceptibles de toucher différentes cibles. Pour la simplicité du discours, on distinguera trois grands ensembles de questions et d'arguments :

- La dimension éthique tout d'abord, y compris dans ses aspects philosophiques et religieux, a pour principe que la biodiversité est un héritage de l'humanité et qu'il nous appartient de la protéger.
- La dimension écologique essaie de mettre en avant des arguments concernant le rôle fonctionnel de la diversité biologique dans les écosystèmes, et notamment dans les capacités de résilience des systèmes biologiques face aux perturbations, qu'elles soient d'origine naturelle ou anthropique.
- Enfin, dans la dimension économique, on essaie d'utiliser une approche que les décideurs comprennent généralement bien : quantifier en termes financiers les usages actuels et potentiels de la diversité biologique.

Sans manichéisme excessif, on peut penser que ces trois dimensions sont également des points d'entrée différents selon les interlocuteurs : pour les scientifiques la dimension écologique est prioritaire, alors que les politiques sont plutôt concernés par la dimension économique et les Organisations Non-Gouvernementales (ONG) par la dimension éthique. Ces différentes démarches ne sont en réalité pas indépendantes et poursuivent un même but qui est celui de la conservation et de la protection des milieux naturels et des espèces qu'ils abritent. On se pose la question de l'impact de facteurs d'origine naturelle ou/et anthropique sur la biodiversité, et sur les

moyens à mettre en œuvre afin de la préserver. On se demande si l'on peut évaluer le coût de tous ces impacts et qui va payer la protection et la conservation des milieux concernés. On aborde donc directement les problèmes liés au développement durable, ainsi que les principes de gestion intégrée des écosystèmes qui furent au cœur des débats de la Conférence de Rio en juin 1992.

La biodiversité ne se limite donc pas, comme certains pourraient encore le laisser croire, à un inventaire même sophistiqué de la diversité génétique et/ou spécifique. Le concept de diversité biologique inclut en réalité l'ensemble des préoccupations allant de l'origine et de la distribution de la biodiversité, jusqu'aux moyens à mettre en œuvre pour la préserver. Pour cela, il est nécessaire de bien identifier quelles sont les menaces actuelles et potentielles, et de mieux préciser quel rôle et quelle valorisation on peut attendre de la biodiversité.

Un modèle biologique pour les recherches sur la biodiversité : les poissons des eaux continentales

On a beaucoup parlé au cours de ces dernières années de la disparition des forêts tropicales et de la pollution des milieux marins. Mais on mentionne beaucoup moins souvent les milieux aquatiques continentaux qui sont pourtant très directement concernés par le développement des activités humaines. Les fleuves, les rivières, les lacs, sont en effet soumis à de nombreux impacts, car l'eau ressource physique est l'objet de nombreux enjeux : pour les usages domestiques, pour l'agriculture, pour l'énergie, pour l'industrie, pour les transports, pour les loisirs, pour les ressources vivantes (Fig. 1). Cette diversité des enjeux (l'eau douce est indispensable à la vie de l'homme), explique que les problèmes qui se posent dans la gestion de l'eau et des ressources vivantes soient de nature très différente en milieu marin et en milieu continental. Les priorités en milieu continental ne vont pas généralement aux ressources vivantes, mais à d'autres utilisations.

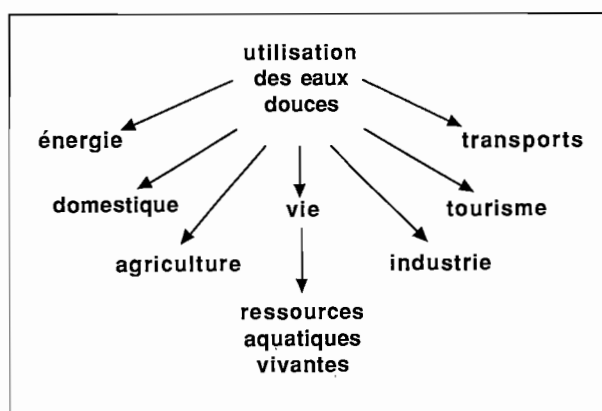


Figure 1. Les différents usages des eaux continentales.
- Different utilization of continental water.

Compte tenu du nombre assez faible de scientifiques spécialisés dans les recherches sur les eaux continentales en milieu tropical, il n'est guère possible d'aborder de manière simultanée tous les groupes vivants animaux et végétaux. De manière pragmatique on peut envisager de focaliser les recherches sur les poissons. Le poisson est en effet une ressource naturelle fort importante en milieu tropical, et à ce titre il a un pouvoir évocateur et mobilisateur que n'ont pas d'autres groupes aquatiques. C'est un groupe zoologique qui présente l'avantage d'offrir des modèles biologiques diversifiés, et qui dans certains cas a une valeur patrimoniale reconnue. C'est également un groupe très menacé par les activités humaines, qui est sensible à la qualité des milieux, et qui peut servir d'indicateur pour évaluer les impacts des aménagements ou plus globalement de l'utilisation des hydrosystèmes. Les aspects culturels liés au poisson et à son exploitation sont également fort importants (techniques de pêches, traditions sociales). Enfin, les poissons posent des problèmes spécifiques en matière de biologie de la conservation. La préservation *in situ* des poissons ne peut se comprendre que dans le contexte de la préservation des milieux.

Il faut ajouter que les connaissances acquises sur les poissons sont généralement plus importantes que pour les autres groupes d'organismes aquatiques, et qu'il existe des ichtyologues dans de nombreux pays. En outre, compte tenu de la place qu'ils occupent dans les réseaux trophiques, des recherches ciblées sur les poissons nécessitent des recherches d'accompagnement sur leurs proies ainsi que sur les milieux dans lesquels ils vivent.

Prendre les poissons comme cible des recherches suppose bien entendu de s'intéresser simultanément au fonctionnement des milieux aquatiques ainsi qu'aux impacts dont ces derniers font l'objet dans le cadre du développement socio-économique. Sous la bannière du poisson, il est tout à fait possible de mobiliser des compétences et des moyens.

Quelles recherches et quels objectifs pour l'étude de la biodiversité des poissons continentaux africains?

Sans vouloir faire une revue exhaustive des recherches sur l'ichtyologie africaine, nous proposerons ici un cadre conceptuel dans lequel s'inscrivent différentes activités de recherche passées ou à venir, de manière à montrer comment elles s'inscrivent dans le contexte de la biodiversité.

1 - Inventaire et évaluation de l'état actuel de la biodiversité

La connaissance de la faune ichtyologique africaine a suscité depuis longtemps l'intérêt des scientifiques. Des moyens d'investigation plus performants, et la possibilité d'échantillonner des zones autrefois difficiles d'accès, ont permis des progrès importants au cours des dernières décennies.

La diversité spécifique

L'Afrique est un des rares continents pour lesquels nous disposons d'un inventaire exhaustif des espèces d'eau douce et saumâtre. Le CLOFFA (Check-list of the freshwater fishes of Africa) (Daget *et al.*, 1984, 1986, 1991) est maintenant achevé, et même s'il nécessiterait une réactualisation, notamment pour les premiers volumes, il s'agit d'une contribution majeure, indispensable pour tous les travaux taxinomiques.

A l'heure actuelle, 75 familles de poissons sont connues d'Afrique (la famille des Claroteidae, décrite par Mo en 1991, n'est pas incluse). La famille des Cichlidae, à elle seule, comporte 143 genres et au moins 870 espèces. Pour les autres familles, on compte 340 genres et 2038 espèces. L'Afrique se caractérise par un nombre assez important de familles endémiques: Polypteridae, Denticipitidae, Pantodontidae, Kneriidae, Phractolaelmidae, Mormyridae, Gymnarchidae, Distichodontidae, Citharinidae, Malapteruridae, Mochokidae. D'autres familles sont également représentées sur d'autres continents. C'est le cas pour les Characidae (Amérique du sud), les Osteoglossidae et les Lepidosirenidae (Amérique du sud et Australie), les Cichlidae et les Nandidae (Amérique du sud et Asie), les Notopteridae, Channidae, Anabantidae, Mastacembelidae, Bagridae, Schilbeidae, Clariidae (Asie), et les Cyprinidae (Eurasie et Amérique du nord). Cet inventaire se poursuit à l'heure actuelle par la connaissance des faunes locales et régionales et de leur distribution. Ce travail d'envergure, déjà entamé en Afrique de l'Ouest (Lévêque *et al.*, 1990, 1992), et pour le Sud de l'Afrique (Skelton, 1993) doit se poursuivre notamment en Angola et dans le bassin du Zaïre, régions pour lesquelles nous manquons à la fois d'informations et de révisions synthétiques. C'est à partir de ces connaissances régionales que l'on pourra mieux préciser la zoogéographie des poissons africains. Celle-ci a fait l'objet de nombreux travaux, le dernier en date étant celui de Roberts (1975). En fonction de données plus récentes on peut d'ores et déjà modifier les limites de certaines zones qui avaient été reconnues, notamment celles de la vaste province nilo-soudanienne, dans laquelle on reconnaît une sous-région éburnéo-ghanéenne, et une sous-région éthiopienne (Fig. 2).

La diversité génétique (ou ressources génétiques)

La possibilité pour une espèce de développer des adaptations d'ordre biologique, physiologique ou éthologique à des modifications de l'environnement, dépend de la variabilité génétique des populations. Il est donc important de pouvoir connaître cette diversité génétique intraspécifique, tout en cherchant également à évaluer la diversité interspécifique qui permet notamment de mieux comprendre les phénomènes de spéciation.

Le développement des outils de la biologie moléculaire a permis d'aborder depuis quelques années l'étude de la diversité génétique des populations de poissons en

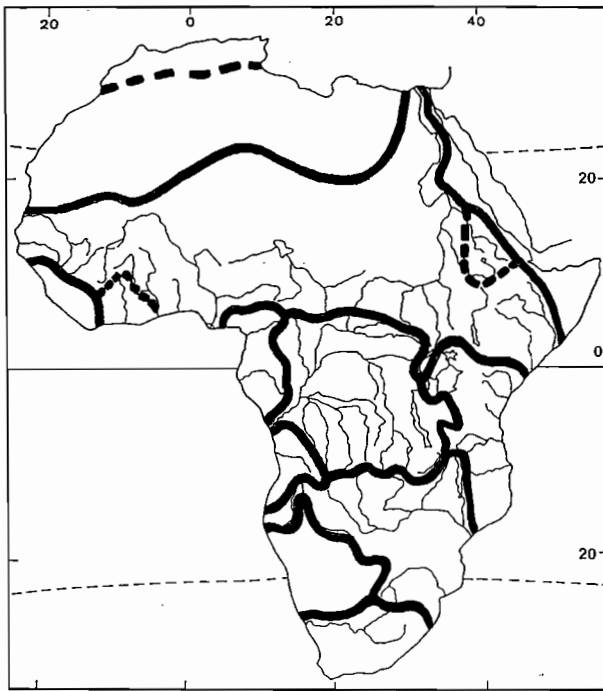


Figure 2. Principales provinces ichthyologiques en Afrique (modifié de Roberts, 1975). - *Principal ichthyological provinces in Africa (modified after Roberts, 1975).*

Afrique, et des résultats de plus en plus nombreux sont actuellement publiés. Les Cichlidae, que ce soit en Afrique de l'Ouest ou en Afrique de l'Est, ont déjà fait l'objet de nombreuses recherches, dont les résultats ouvrent de nouvelles perspectives fort intéressantes dans le domaine de la spéciation, questionnant parfois sérieusement la notion d'espèce. Les Siluriformes font également l'objet de programmes de recherches, notamment en Afrique de l'Ouest (Agnèse, 1989).

On ne saurait parler de ce domaine abordant la connaissance de la diversité génétique sans mentionner les acquis de ces dernières années en caryologie avec en particulier la découverte simultanée de lignées hexaploïdes de grands *Barbus* (Cyprinidae) en Afrique du Sud (Oelermann & Skelton, 1990), en Afrique de l'Est (Golubtsov & Krysanov, 1993) et en Afrique de l'Ouest (Guégan *et al.*, sous presse). Ces observations, ainsi que les recherches sur les barbeaux nord africains (Doadrio, 1994), permettent d'envisager sous un jour nouveau les relations phylogénétiques et l'origine des Cyprinidae.

La connaissance des ressources génétiques intéresse différentes organisations dont la FAO qui entend développer un vaste programme sur ce thème.

La diversité des écosystèmes: inventaire et typologie des systèmes aquatiques

La diversité biologique est étroitement associée à la nature des systèmes écologiques, à leur histoire, et à leur hétérogénéité.

Plus d'un tiers de la superficie de l'Afrique est occupée par des zones désertiques et dépourvue de grands systèmes aquatiques. Les grands hydrosystèmes fluviaux sont souvent associés à des zones humides, plaines ou forêts inondées, qui sont encore bien représentées en Afrique malgré divers travaux d'aménagement des fleuves. Les nombreuses informations sur ces milieux ont fait l'objet de quelques synthèses (Denny, 1985; John *et al.*, 1993). Un répertoire des zones humides et des lacs peu profonds a été publié (Burgis & Symoens, 1987), ainsi qu'une bibliographie (Davies & Gasse, 1988).

Plusieurs monographies existent également pour les lacs peu profonds comme le lac Chilwa (Kalk *et al.*, 1979), le lac Turkana (Hopson, 1982), le lac Tchad (Carmouze *et al.*, 1983). En ce qui concerne les grands lacs d'Afrique de l'est, une synthèse sur le lac Tanganyika a été publiée récemment (Coulter, 1991), sans oublier de nombreux articles sur l'histoire géologique et hydrologique de ces milieux.

La biosystématique

L'utilisation conjointe des approches morphologiques et génétiques permet actuellement de porter des diagnostics plus précis concernant la caractérisation des espèces et la mise en évidence de nouvelles espèces. Mais il faut mentionner une approche originale qui est celle de marqueurs biologiques comme les Monogènes, parasites branchiaux des poissons. Beaucoup d'espèces de Monogènes sont en effet caractéristiques de genres ou d'espèces comme l'ont montré par exemple les travaux sur les Cyprinidae (Paugy *et al.*, 1990) et sur les Siluriformes (Euzet *et al.*, 1989).

La biosystématique suppose également la prise en compte d'autres caractéristiques biologiques comme les stratégies de reproduction des espèces, et les modes de comportement. Dans le cas des Mormyridae, les caractéristiques des signaux électriques peuvent aussi être considérés comme des critères spécifiques (Hopkins, 1986).

2 - Origine et maintien de la biodiversité

La diversité biologique, exprimée par la richesse spécifique (nombre d'espèces), la composition spécifique ou la proportion relative des différentes populations (indice de Shannon par exemple), est fortement dépendante des conditions écologiques qui prévalent dans les systèmes étudiés. Le climat, la géomorphologie, l'hydrodynamique, jouent un rôle prépondérant dans la répartition des espèces et leur survie. En d'autres termes, le pool d'espèces observé dans un écosystème dépend étroitement des facteurs climatiques et édaphiques actuels.

Mais la diversité biologique est également l'héritage d'une longue histoire évolutive des espèces et des peuplements, dans un contexte climatique et géomorphologique qui a évolué lui aussi. Cette diversité biologique

a été soumise dans le passé à des modifications des contraintes du milieu qui l'ont amené à évoluer. Des espèces ont disparu, d'autres sont apparues. A l'heure actuelle, les contraintes se sont fortement accrues du fait de l'impact des activités humaines lié au développement économique. Elles se situent à différentes échelles spatiales. Les changements globaux liés aux modifications climatiques peuvent altérer les conditions d'existence de certains écosystèmes, de leur flore et de leur faune. Ceci est particulièrement vrai, par exemple, pour des milieux aquatiques peu profonds, dont la pérennité est étroitement liée à la stabilité des précipitations.

a) *Phylogénie et spéciation*

Au même titre que d'autres groupes de vertébrés qui intéressent les sociétés de conservation de la nature (éléphants, rhinocéros, baleines, etc.), les poissons constituent un patrimoine biologique international, héritage de l'évolution. Les causes de la spéciation, et les mécanismes par lesquels les organismes évoluent au cours du temps sont encore mal connus. Il en est de même de la vitesse de spéciation. Certains groupes paraissent ne pas avoir connu de modifications notables depuis des millions d'années, mais l'on pense aussi que certaines espèces de Cichlidae ont pu évoluer en quelques milliers d'années seulement dans certains grands lacs africains (Owen *et al.*, 1990).

Les techniques moléculaires devraient ouvrir de nouvelles perspectives pour les études phylogénétiques. Dans les grands lacs africains, les recherches sur la génétique des cichlidés endémiques ont montré par exemple que chaque lac avait sa propre lignée d'haplochromines, et que les ressemblances morphologiques observées étaient probablement dues à des phénomènes de convergence (Meyer, 1993). Il est maintenant possible d'analyser l'ADN mitochondrial des spécimens conservés, ce qui promet de donner un regain d'intérêt aux collections entreposées dans les muséums.

b) *Biogéographie et importance de l'histoire des milieux*

L'un des principaux acquis de cette dernière décennie dans le domaine de la structuration des peuplements ichthyologiques, a été une meilleure prise en compte des facteurs historiques pour expliquer la composition actuelle des faunes locales et régionales.

Les variations climatiques passées ont été à l'origine de fluctuations importantes des systèmes aquatiques, et les événements géologiques ont également contribué à isoler les faunes lors de surrections montagneuses ou de manifestations volcaniques, ou bien à les mélanger à l'occasion de captures entre cours d'eau par exemple. Les études menées sur les paléoenvironnements, ainsi que les études paléontologiques, permettent de reconstituer la dynamique de la répartition des espèces et d'interpréter en termes qualitatifs la composition actuelle des faunes

locales et régionales. Cependant, la portée de ces travaux est limitée pour l'instant en raison du peu de restes de poissons fossiles connus en Afrique.

Le mythe de la stabilité des grands lacs de l'Est africain a été quelque peu malmené. Il y a environ 200.000 ans, le niveau du lac Tanganyika était 600 m plus bas (Tiercelin & Mondeguer, 1991). Le niveau du lac Malawi était environ 250-300 m sous le niveau actuel il y a plus de 25.000 ans (Owen *et al.*, 1990). Quant au lac Victoria, lui aussi riche en espèces endémiques, il a connu il y a seulement 14.000 ans un niveau très bas, proche de l'assèchement (Scholz *et al.*, 1991). Ces variations de niveau ont probablement contribué à la spéciation allopatrique, et celle-ci a probablement été beaucoup plus rapide qu'on ne l'imaginait il y a quelques années.

Les variations climatiques et les fluctuations des grands systèmes fluviaux sont assez bien connues pour les 30.000 dernières années mais des fluctuations importantes ont eu lieu sur des échelles de temps plus grandes. Les bassins du Niger et du Tchad, il y a 8 à 10.000 ans, s'étendaient bien au nord de leur limites actuelles (Talbot, 1980) et l'ensemble occupait plus de deux fois la surface actuelle. En réalité, au cours des 18.000 dernières années, les limites du Sahara ont beaucoup changé (Fig. 3) et les populations de poissons ont du également faire face à ces fluctuations de l'environnement.

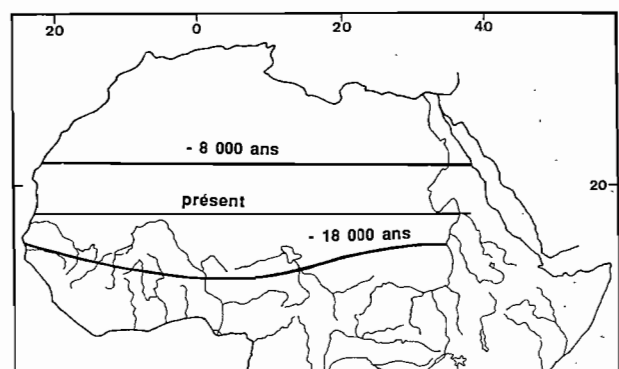


Figure 3. Positions extrêmes de la limite Sahara-Sahel depuis 18.000 ans (d'après Petit-Maire, 1989). - *Extreme positions of Sahara-Sahel limits over the last 18,000 years (after Petit-Maire, 1989).*

Si les variations passées de l'environnement, et la chance, peuvent expliquer en partie la composition actuelle des faunes, c'est probablement l'existence de zones refuges en période de sécheresse qui a permis la recolonisation des systèmes fluviaux comme c'est le cas pour de nombreux autres groupes végétaux ou animaux en Afrique.

c) *Facteurs de l'environnement*

Pour les poissons, les systèmes aquatiques continentaux peuvent être assimilés à des îles (les bassins versants)

isolées les unes des autres par des barrières infranchissables. Il en résulte une endémicité souvent importante. C'est le cas, par exemple, pour les grands lacs africains (Victoria, Tanganyika, Malawi) où de riches faunes endémiques se sont développées. Elles sont maintenant menacées alors que ces grands lacs constituent de véritables laboratoires naturels pour l'étude de la spéciation qui se poursuit de nos jours. Mais de nombreuses espèces endémiques de poissons existent également dans les systèmes fluviaux. C'est le cas en particulier pour les Mochokiidae et les Cyprinodontidae.

L'existence de relations entre la richesse spécifique et la superficie des bassins versants a été démontrée (Fig. 4) (Hugueny, 1989). C'est bien évidemment un des facteurs explicatifs de la richesse spécifique rencontrée dans un fleuve. Mais les recherches de ces dernières années ont également confirmé que les facteurs physiques et physico-chimiques jouaient un rôle important pour expliquer la richesse, la composition et la dynamique des communautés piscicoles. Ces dernières s'organisent, par exemple, le long de gradients altitudinaux et longitudinaux dans les cours d'eau, en fonction des caractéristiques du milieu (Hugueny, 1990).

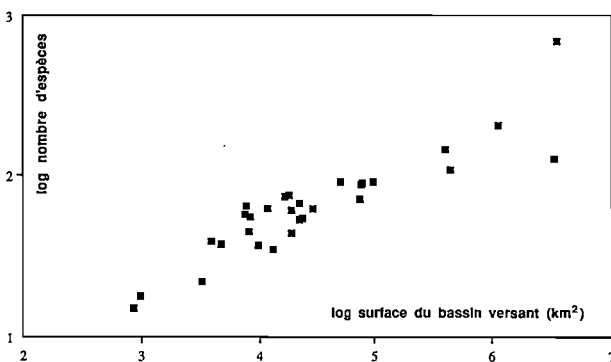


Figure 4. Relation entre la richesse spécifique en poissons et la surface des bassins versants pour les fleuves africains (d'après Hugueny, 1989). - *Relation between species richness and catchment surface area for African rivers (after Hugueny, 1989).*

d) Facteurs biologiques

En écologie, on a longtemps mis l'accent sur le rôle des processus de compétition pour expliquer la composition et la structure des peuplements. De manière générale cependant, on connaît mal le rôle des prédateurs et celui des parasites dans la dynamique des peuplements de poissons africains. De même, à l'exception de quelques espèces utilisées en aquaculture, les exigences physiologiques des poissons, et leur adaptabilité aux changements de l'environnement sont très souvent mal connues.

L'une des caractéristiques principales de la faune africaine par rapport aux faunes tempérées est l'existence de nombreuses espèces de petite taille. C'est probable-

ment l'existence de ces petites espèces qui explique la plus grande richesse faunistique des zones tropicales.

e) Une variété de modèles biologiques et écologiques

Les poissons ont développé toute une variété de stratégies adaptatives (*life-history strategies*) en fonction des conditions offertes par les milieux dans lesquels ils vivent : stratégies de reproduction, stratégies d'occupation de l'espace et d'exploitation des ressources, etc.. Ces stratégies impliquent des adaptations morphologiques et physiologiques. Il existe donc une grande variété de modèles biologiques qui sont en partie le résultat de l'évolution, et en partie des réponses à des conditions actuelles de l'environnement (Bruton, 1989). Il est admis que cette diversité des stratégies permet aux populations de réagir et de s'adapter aux changements de l'environnement.

Les recherches sur la biologie des Cichlidae des grands lacs africains ont indiscutablement progressé au cours de ces dernières années. Mais beaucoup reste à faire pour les espèces fluviatiles, dont l'observation est moins facile que celle des poissons habitant les grands lacs aux eaux transparentes.

3 - Le rôle écologique de la biodiversité des poissons

Le rôle de la diversité biologique dans le fonctionnement des écosystèmes, est une question centrale en écologie, et constitue l'un des principaux objectifs du Programme Biodiversitas de l'IUBS-SCOPE-UNESCO. C'est également un des problèmes les plus difficiles, auquel les écologistes et les ichtyologistes sont actuellement confrontés, alors qu'ils ne peuvent apporter que des réponses encore limitées.

Un certain nombre de questions ont été identifiées parmi lesquelles on pourra retenir :

a) Y a-t-il dans les systèmes biologiques des espèces qui exercent une plus grande influence sur la structure et le fonctionnement (espèces dominantes ou espèces-clés), ou toutes les espèces ont-elles un rôle équivalent ou redondant ? Quel rôle les poissons exercent-ils sur la composition et la dynamique des communautés planctoniques et benthiques (*top-down effect*), ainsi que sur le recyclage des éléments nutritifs, par le biais des cascades trophiques ? Dans le même ordre d'idées, la composition spécifique a-t-elle une influence sur certaines caractéristiques écologiques des systèmes ?

b) Dans quelle mesure la diversité biologique exerce-t-elle une influence sur la stabilité ou la résilience des systèmes, notamment lors de perturbations ? Cette question est d'actualité compte tenu de la perte de nombreuses espèces constatée actuellement. Dans ce domaine, quelques éléments de réponse peuvent être apportés par les recherches qui ont été menées durant la phase d'assè-

chement du lac Tchad. On a vu des espèces, rares en période de grand lac, devenir abondantes lorsque les conditions devenaient plus marécageuses, alors que de nombreuses autres espèces disparaissaient. Il est possible que les espèces rares à un moment donné, puissent remplacer des espèces jusque là abondantes, si les conditions de l'environnement viennent à changer. Ce phénomène est également observé lors de la mise en eau de lacs de barrages, lorsque les espèces pélagiques se développent au détriment des espèces benthiques qui prédominaient dans le milieu fluvial originel.

c) Quelles sont les relations entre la diversité biologique et la biomasse ou la productivité des systèmes? Les premiers résultats semblent montrer qu'il n'y a pas de corrélation directe entre ces paramètres. Ainsi, pour trois lacs peu profonds de la zone intertropicale africaine (lacs Chilwa, George et Tchad), la production estimée par la pêche est du même ordre de grandeur (100-200 kg par hectare et par an) lorsque le peuplement est constitué de 3, 30 ou 100 espèces de poissons (Lévêque & Quensièrre, 1988). Dans le lac Nakuru, lac salé où n'existe qu'une seule espèce introduite de tilapia, la production annuelle de poisson estimée par la consommation des oiseaux ichtyophages, serait de plus de 600 kg par hectare. Bien entendu, il s'agit de vérifier ces données qui n'expriment pas forcément la production biologique, mais il ne semble pas évident de trouver une relation simple entre biodiversité et productivité des systèmes.

4 - Un groupe fortement menacé par les activités humaines

Les principales activités anthropiques susceptibles de mettre en danger la diversité biologique, ou pour le moins de la modifier, peuvent être classées dans 4 grands ensembles:

- la **dégradation et la destruction de l'habitat**. Ce sont de manière générale tous les impacts liés aux aménagements des milieux aquatiques (barrages, chenalisation, drainages, réduction des débits, etc.) qui entraînent le plus souvent la disparition ou la modification des habitats. Les impacts les plus importants en Afrique sont les barrages hydroélectriques.

- les **pollutions** de diverses origines, agricole, industrielle, ou résultant de programmes d'éradication de vecteurs de maladies parasitaires. Ce qui est inquiétant, à l'heure actuelle, est de voir se développer la pratique qui consiste à utiliser des insecticides phytosanitaires pour empoisonner les rivières et pêcher les poissons. Des kilomètres de cours d'eau peuvent être dévastés par le déversement de lindane par exemple, pour un profit à court terme.

- les activités de **pêche**, ainsi que les récoltes liées à l'**aquariophilie**, pouvant susciter des surexploitations et des extinctions d'espèces.

- des **introductions d'espèces** étrangères dont les effets peuvent être bénéfiques ou, au contraire, mettre en dan-

ger une faune diversifiée. Les discussions sur les introductions d'espèces ont beaucoup agité la communauté scientifique au cours de ces dernières années, avec la controverse sur l'introduction du *Lates* dans le lac Victoria qui est accusé de la disparition de la faune de cichlidés endémiques. Il est d'autres cas où les introductions ont été apparemment bénéfiques, comme dans le lac Nakuru où les tilapias introduits dans un milieu salé dépourvu d'espèces de poissons autochtones, se sont bien adaptées à leur nouveau milieu et servent maintenant de nourriture à de nombreux oiseaux piscivores.

Je voudrais également mentionner une situation caricaturale, celle du lac Alaotra à Madagascar (Tab. I), où les espèces actuelles sont pour la plupart des espèces introduites, parfois au siècle dernier, et provenant de différents continents. Les espèces indigènes, quoique peu nombreuses, ont néanmoins souffert de ces introductions volontaires ou accidentelles.

Tableau I. Continent d'origine des espèces de poissons introduites dans le lac Alaotra (Madagascar). - *Continent of origin for the introduced fish species in Lake Alaotra (Madagascar).*

Espèces	Origine
<i>Carassius auratus</i>	Eurasie
<i>Cyprinus carpio</i>	Eurasie
<i>Gambusia</i> spp.	Amérique du Nord
<i>Micropterus salmoides</i>	Amérique du Nord
<i>Oreochromis niloticus</i>	Afrique
<i>Oreochromis mossambicus</i>	Afrique
<i>Oreochromis macrochir</i>	Afrique
<i>Tilapia rendalli</i>	Afrique
<i>Channa striata</i>	Asie

Un autre impact, indirect celui-là, résulterait des modifications climatiques, plus ou moins liées à certaines activités humaines, qui modifieraient l'environnement global et par voie de conséquence les milieux aquatiques. Les poissons sont des marqueurs potentiels des variations climatiques naturelles ou liées à l'effet de serre.

5 - Surveillance et évaluation des changements de l'environnement

La question de l'impact des activités humaines soulève celle de la manière dont on peut évaluer les modifications de la composition des peuplements ichtyologiques.

Les écologistes sont d'accord sur le fait qu'il est nécessaire de pouvoir mener des observations sur le long terme pour apprécier ces modifications. C'est rarement possible malheureusement, mais les quelques longues séries

d'observation que l'on a pu obtenir sur différents milieux africains, montrent combien elles ont été utiles à la compréhension des mécanismes. Les données sur les pêches peuvent être fort utiles dans ce domaine, sachant cependant qu'elles sont parfois biaisées sur le plan quantitatif et qualitatif.

L'utilisation des poissons comme indicateurs biologiques de la qualité des milieux aquatiques est un champ de recherche en plein développement actuellement, et qui fait l'objet d'une forte demande de la part des gestionnaires des eaux. Quelques tentatives sont en cours pour développer des indices biotiques, basés sur les poissons, dans les fleuves africains.

6 - Des questions spécifiques en biologie de la conservation

L'expérience acquise dans le domaine de la préservation-conservation des milieux aquatiques est encore limitée. Le problème est complexe compte tenu de l'interdépendance des systèmes aquatiques et des systèmes terrestres dont l'utilisation et les aménagements peuvent modifier considérablement le fonctionnement des milieux aquatiques. La forte solidarité amont-aval dans les cours d'eau, suppose que l'on protège en priorité les têtes de bassin, mais de nombreuses espèces sont inféodées aux cours inférieurs qui nécessitent des plans de protection plus importants. Quelles zones protéger et comment envisager le développement de réserves pour les milieux aquatiques?

Si la préservation *in situ* est considérée comme la meilleure solution potentielle, la forte endémicité des espèces de poissons ne permet pas toujours d'appliquer ces principes. Lorsque les milieux sont menacés, il faut alors songer à la préservation *ex situ* (aquariums). L'un des objectifs de cette conservation *ex situ* est en principe de mettre provisoirement à l'abri les espèces menacées, avant de les réintroduire dans leur milieu d'origine ou dans un milieu similaire (Ribbink, 1987). Mais toutes les espèces ne s'élèvent pas facilement en aquarium.

On fonde actuellement beaucoup d'espoir sur la cryopréservation des gènes et des gamètes qui permettrait de préserver à des coûts relativement faibles des espèces menacées ou des souches d'espèces utilisées en pisciculture.

Tous ces problèmes de protection soulèvent de nombreuses questions quant aux objectifs poursuivis, aux priorités à donner, aux justifications à apporter. Car tout ceci coûte cher et la question est soulevée régulièrement de savoir qui va payer pour ceci. Ces mêmes questions ont été soulevées lors de la Conférence de Rio, et lors des discussions qui ont précédé la signature de la Convention sur la Biodiversité.

7 - Une ressource économique

Dans tous les pays tropicaux, les poissons sont une source importante de nourriture et donnent lieu à une pêche active qui est estimée à un peu moins de 2 millions de tonnes par an sur le continent africain. Mais les poissons sont également une source d'activités de loisirs et touristiques. La pêche sportive au *Lates* par exemple, ou celle d'espèces estuariennes, constituent parfois une manière de valoriser économiquement une ressource naturelle. Il ne faut pas oublier également que l'Afrique exporte de nombreuses espèces intéressantes les aquariophiles.

Si le tilapia, parfois appelé le «poulet aquatique», est actuellement un des poissons d'origine africaine les plus répandus en pisciculture dans le monde, d'autres espèces sont également prometteuses. Dans le contexte de la valorisation de la biodiversité, les poissons sont des ressources biologiques potentielles et encore mal exploitées pour la production animale en aquaculture. Des souches nouvelles peuvent être sélectionnées, ainsi que des espèces adaptées aux conditions locales. Il est maintenant envisageable de manipuler le génome des poissons, et d'y introduire des gènes codant certaines caractéristiques que l'on souhaite leur voir transmettre. La création d'animaux transgéniques est à l'ordre du jour, et la connaissance des ressources génétiques y trouvera un domaine de valorisation.

8 - Un élément important de la diversité culturelle

Le poisson est l'objet de mythes et de traditions sociales et religieuses (poissons sacrés par exemple). Son pouvoir évocateur est important, et a été bien exploité par les médias pour illustrer la dégradation des milieux et les pollutions. Le poisson a également fortement imprégné les manifestations artistiques.

L'exploitation de la ressource «poissons» a été à l'origine d'une grande variété de développements technologiques (engins et méthodes de pêche) qui ont fortement marqué certaines cultures. La diversité des engins de pêche traduit une bonne connaissance des milieux et des espèces. Cet héritage culturel est à l'heure actuelle fortement menacé par l'utilisation d'engins peu diversifiés de fabrication industrielle.

La pêche a également été un élément structurant des communautés humaines. Après l'échec manifeste des modèles de gestion centralisée de la pêche en eau continentale, basés sur la dynamique des stocks exploités, on cherche à mieux comprendre comment les sociétés ont géré leurs ressources par le passé. Ces connaissances traditionnelles pourraient être fort utiles dans la perspective d'un développement durable, sachant néanmoins qu'il n'est pas envisageable de transposer les modes de gestion passés aux situations actuelles qui sont bien différentes, en raison notamment de la pression démographique.

Conclusions

Quelques idées simples pourraient servir de guides à nos réflexions ultérieures.

– D'une certaine manière la biodiversité est un concept unificateur permettant de structurer un ensemble de recherches jusqu'ici éparpillées, et de leur donner des perspectives communes. Les poissons sont un groupe zoologique relativement bien étudié, pour lequel existe déjà une communauté scientifique relativement nombreuse. Ce groupe qui présente non seulement un intérêt économique mais également un intérêt éthique et culturel, constitue un modèle de choix pour des études dans le contexte de la diversité biologique. C'est une opportunité pour la communauté des biologistes de se rassembler dans le cadre d'un programme mobilisateur et ambitieux, affichant à la fois des recherches cognitives sur l'origine et le rôle de la biodiversité, des recherches sur les conséquences des activités humaines sur les peuplements ichtyologiques et les milieux aquatiques ainsi que sur les moyens de les préserver, et des recherches sur la valorisation des ressources biologiques. Les objectifs sont clairement définis, l'expérience et les compétences existent.

– Les poissons font partie intégrante des écosystèmes aquatiques. Leur biologie et la dynamique de leurs peuplements s'inscrivent dans le contexte d'un environnement physique, biologique, et anthropique en perpétuel changement, à différentes échelles de temps et d'espace. Mais en retour, les poissons agissent également sur la nature de leur environnement biotique et abiotique (*top-down effect*).

– Le concept de Diversité Biologique implique une **approche intégrée des peuplements et des écosystèmes**: l'évolution des peuplements de poissons à l'échelle locale et régionale, doit s'interpréter dans le contexte d'un héritage historique soumis, dans des milieux fortement dépendant des conditions climatiques, à des impacts d'origine naturelle et anthropique. Il doit y avoir **convergence des approches écologiques et socio-économiques** dans une perspective de **gestion intégrée** prenant en compte les différents usages et les enjeux sous-jacents à l'exploitation des milieux aquatiques et de leurs ressources.

– Le poisson est une ressource naturelle fort importante dans l'alimentation. A ce titre il a en Afrique un **pouvoir évocateur et mobilisateur** que n'ont pas d'autres groupes aquatiques. Sous cette **bannière**, il est possible de mobiliser des compétences et des moyens. En termes imagés, on pourrait avancer qu'il est possible d'aborder les questions d'environnement aquatique par la perception qu'a le poisson du milieu dans lequel il évolue. Il s'agit de voir l'environnement au travers de l'oeil du poisson.

La convention sur la diversité biologique va entrer en application dans les semaines qui viennent. Elle recon-

naît que le développement économique est prioritaire et que les Etats ont des droits souverains sur leurs ressources biologiques, mais sont responsables de leur gestion durable et de la conservation de leur diversité biologique dans un contexte de développement durable. Confrontés à une situation d'urgence il est indispensable de développer rapidement des capacités scientifiques et techniques permettant d'établir les bases de la conservation et de l'utilisation durable de la diversité biologique, dans un contexte permettant le partage juste et équitable des avantages découlant de l'exploitation des ressources biologiques.

La convention sur la Biodiversité ne fait que poser un certain nombre de principes, et proposer des orientations. Il reste à mettre en place concrètement des activités de recherche et de conservation. Il faut faire des choix et afficher des priorités. Il faut constituer les masses critiques permettant d'aborder la diversité des questions posées. Il faut mener conjointement la mise en place d'activités de recherche pour développer les connaissances, d'activités de conservation (*in situ*, ou autres), d'activités de sensibilisation et d'éducation en vue d'une participation des populations concernées.

Les développements technologiques de ces dernières décennies (dont l'accroissement vertigineux des moyens de stockage et de traitement des données), nous amènent également à réfléchir aux méthodologies et aux outils à développer. Il est maintenant possible d'envisager la mise en place de banques de connaissances, avec des systèmes d'exploitation permettant aussi bien le développement de systèmes d'aide à la détermination, que de modèles d'évolution des peuplements sous l'influence de changements des conditions de milieux. Très prochainement, l'utilisation de CD-ROM permettra de disposer sur des supports très réduits, de véritables encyclopédies, facilement duplicables, pour des coûts très faibles. Les Systèmes d'Information Géographique en cours de développement nous apporteront également un support matériel pour l'étude de la distribution et de l'évolution de la biodiversité.

La biodiversité c'est l'affaire de tous. Compte tenu de l'ampleur des problèmes et de l'importance des enjeux liés à la biodiversité, le développement de l'expertise et des connaissances ne peut se faire que dans un contexte de coopération internationale, dans le respect des droits et des devoirs de chaque pays. Toutefois, la protection de la biodiversité des milieux aquatiques continentaux est d'abord une question de volonté. Certes, il faudra des moyens financiers, mais bon nombre de mesures peuvent d'ores et déjà être prises, et diverses activités peuvent être réorientées dans cette perspective. Selon la formule fameuse du Prince Guillaume d'Orange: «il n'est pas nécessaire d'espérer pour entreprendre, ni de réussir pour persévérer». D'ailleurs, plusieurs pays ont déjà entrepris, dans l'esprit de Rio, de préparer un plan d'action pour protéger leur flore et leur faune, sans attendre obligatoirement des ressources extérieures.

La vaste communauté des ichtyologistes «africains», quelle que soit son origine, est sans aucun doute l'une des mieux préparées à répondre au grand défi scientifique, économique et social de ces prochaines années que représente la connaissance, la valorisation, et la protection de la Biodiversité.

Je voudrais pour terminer rappeler ce proverbe indien cité par le Directeur du programme des Nations Unies pour l'Environnement, lors d'une conférence récente à Genève :

*Only after the last tree has been cut down
Only after the last river has been poisoned
Only after the last fish has been caught
Only then will you find that money cannot be eaten.*

Remerciements

Je voudrais remercier vivement le Comité local d'organisation d'avoir organisé si efficacement la préparation matérielle de ce Symposium.

Références bibliographiques

- Agnès, J.-F., 1989. Différenciation génétique de plusieurs espèces de Siluriformes ouest-africains ayant un intérêt pour la pêche et l'aquaculture. Thèse de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier: 194 p.
- Bruton, M.N., 1989. The ecological significance of alternative life-history styles, pp. 503-533. In: Bruton M.N. (ed.) *Alternative life-history styles of animals. Perspectives in Vertebrates Sciences 6*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Burgis, M. J. & J.J. Symoens, 1987. *African wetlands and shallow waterbodies*. Directory. Travaux et Documents, 211. ORSTOM, Paris, 650 p.
- Carmouze, J.P., J.R. Durand & C. Lévêque (eds.), 1983. *Lake Chad: ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem. Monographiae Biologica 53*, Junk, The Hague, 575 p.
- Coulter, G.W. (ed.), 1991. *Lake Tanganyika and its life*. Natural History Museum Publications, Oxford University Press, London.
- Daget, J., J.-P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1984. CLOFFA 1 - *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris. Vol. 1, 410 p.
- Daget, J., J.-P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1986a. CLOFFA 2 - *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISNB, Bruxelles, MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris. Vol. 2, 520 p.
- Daget, J., J.-P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1986b. CLOFFA 3 - *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISNB, Bruxelles, MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris. Vol. 3, 273 p.
- Daget, J., J.-P. Gosse, G.G. Teugels & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1991. CLOFFA 4 - *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISNB, Bruxelles, MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris. Vol. 4, 740 p.
- Davies, B. & F. Gasse, 1988. *African wetlands and shallow waterbodies*. Bibliography. Travaux et Documents, 211, ORSTOM, Paris, 502 p.
- Denny, P. (ed.), 1985. *The ecology and management of African wetland vegetation*. Geobotany, 6. Junk Publ.
- Doadrio, I., 1994. Freshwater fish fauna of North Africa and its biogeography, pp. 21-34. In: Teugels, G.G., J.-F. Guégan & J.-J. Albaret (eds.) *Biological diversity of African fresh- and brackish water fishes. Geographical overviews. PARADI Symposium. Ann. Mus. r. Afr. Centr., Zool., 275*.
- Euzet, L., J.-F. Agnès & A. Lambert, 1989. Valeur des parasites comme critère d'identification de leur hôte. Démonstration convergente par l'étude parasitologique des monogènes branchiaux et l'analyse génétique des poissons hôtes. *C.r. Acad. Sci., Paris*, 308: 385-388.
- Guégan, J.-F., P. Rab, A. Machordom & I. Doadrio, sous presse. New evidence of hexaploidy in large African *Barbus* (Cyprinidae, Teleostei) with some considerations on the origin of hexaploidy. *J. Fish Biol.*
- Hopkins, C.D., 1986. Behavior of Mormyridae, pp. 527-576. In: Bullock, T.H. & W. Heiligenberg (eds.) *Electroreception*. Wiley, New York.
- Hopson, A.J. (ed.), 1982. *Lake Turkana*. A report on the findings of the Lake Turkana project 1972-1975. Overseas Development Administration, London.
- Huguény, B., 1989. West African rivers as biogeographic islands: species richness of fish communities. *Oecologia*, 79: 236-243.
- Huguény, B., 1990. Richesse des peuplements de poissons dans le Niandan (Haut Niger, Afrique) en fonction de la taille de la rivière et de la diversité du milieu. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 23(4): 351-363.
- John, D.M., C. Lévêque & L.E. Newton, 1993. Western Africa, pp. 47-78. In: Whigam D., D. Dykyjova & S. Hejny (eds.) *Wetlands of the world: inventory, ecology and management*. Vol. 1, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Kalk, M.J., A.J. Mclachlan & C. Howard-Williams (eds.), 1979. Lake Chilwa: studies of change in a tropical ecosystem. *Monographiae biologica*, 35, Junk, The Hague.
- Lévêque, C. & J. Quensière, 1988. Les peuplements ichtyologiques des lacs peu profonds, pp. 303-324. In: Lévêque C., M.N. Bruton & G.W. Ssentongo (eds.) *Biology and ecology of African freshwater fishes*. ORSTOM, Paris.
- Lévêque, C., D. Paugy & G.G. Teugels (eds.), 1990. *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest*. Vol. 1. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris, Collection Faune Tropicale, 28: 1-384.
- Lévêque, C., D. Paugy & G.G. Teugels (eds.), 1992. *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest*. Vol. 2. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris, Collection Faune Tropicale, 28: 385-902.
- Meyer, A., 1993. Phylogenetic relationships and evolutionary processes in East African Cichlid fishes. *Tree*, 8(8): 279-284.
- Meyer, A., T.D. Kocher, P. Basasibwaki & A.C. Wilson, 1990. Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. *Nature*, 347, 6293: 550-553.
- Mo, T., 1991. Anatomy and systematics of Bagridae (Teleostei), and siluroid phylogeny. *Theses Zoologicae*, 17: 1-216.
- Owen, R.B., R. Crossley, T.C. Johnson *et al.*, 1990. Major low Levels of Lake Malawi and implications for speciation rates in cichlid fishes. *Proc. Roy. Soc. Lond.*, 240B: 519-553.
- Paugy, D., J.-F. Guégan & J.-F. Agnès, 1990. Three simultaneous and independant approaches to the characterization of a new species of *Labeo* (Teleostei, Cyprinidae) from West Africa. *Can. J. Zool.*, 68: 1124-1131.
- Petit-Maire, N., 1989. Interglacial environments in presently hyperarid Sahara: palaeoclimatic implications, pp. 637-661. In: M. Leinen & M. Sarnthein (eds.) *Paleoclimatology and Paleometeorology: Modern and Past Patterns of global atmospheric transport*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Ribbink, A.J., 1987. African Lakes and their fishes: conservation scenarios and suggestions. *Env. Biol. Fishes*, 19: 3-26.
- Roberts, T.R., 1975. Geographical distribution of African freshwater fishes. *Zool. J. Linn. Soc.*, 57: 249-319.
- Scholz, C.A., B.R. Rosendahl, J.W. Versfelt & N. Rach, 1991. Results of high-resolution echo sounding of Lake Victoria. *J. African Earth Sciences*, 11: 25-32.
- Talbot, M.R., 1980. Environmental responses to climatic change in the West African Sahel over the past 20 000 years, pp. 37-62. In: M.A.J. Williams & H. Faure (eds.) *The Sahara and the Nile*. Balkema, Rotterdam.
- Tiercelin, J.J. & A. Mondegue, 1991. The geology of the Tanganyika trough, pp. 7-48. In: Coulter, G.W. (ed.) *Lake Tanganyika and its life*, Natural History Museum Publications, Oxford University Press, London.

Aperçu historique sur l'ichtyologie africaine

Jacques Daget

Muséum national d'Histoire naturelle, Ichtyologie générale et appliquée,
43, rue Cuvier, 75231 PARIS cedex 05, France

Résumé

En vue de brosser une esquisse historique rapide, mais aussi large que possible, de l'ichtyologie africaine, j'envisagerai successivement le poisson comme objet de connaissance, puis comme ressource naturelle exploitable et enfin comme partie inaliénable du patrimoine de l'humanité. Ces trois points de vue correspondent à trois phases de développement successives. La première remonte à l'Antiquité. La seconde n'a vraiment pris son essor qu'au XX^e siècle. Quant à la dernière, elle concerne principalement l'avenir.

Summary

In order to present a general historical overview of African ichthyology, I consider fish successively as a study object, an exploited natural resource and an indispensable part of human heritage. These three viewpoints correspond to three developmental phases. The first dates from the remotest ages, the second from the XXth century, while the last mainly concerns the future.

Les anciens Egyptiens furent certainement les premiers à s'intéresser aux poissons du Nil. Des scènes de pêche, datant du XV^e siècle avant notre ère, ornaient les sépultures de la vallée des Rois, près de Thèbes. On y a dénombré environ 24 espèces différentes, parfaitement reconnaissables. Plusieurs faisaient l'objet d'une vénération particulière. De nombreux exemplaires momifiés ont été retrouvés, ainsi que des figurines de bronze les représentant. Il s'agissait surtout de *Lates niloticus*, honoré à Esné (Latopolis), du *Barbus bymi* ou Lepidotot vénéré à Thèbes, et du *Mormyrus cashive* (et/ou *M. kamume*) ou Oxyrhynchos consacré à Osiris. On peut y ajouter deux autres espèces non identifiées avec certitude, le Méote et le Phagre, objets de culte, le premier à Eléphantine près d'Assouan, le second à Syène. Des détails sur ces espèces se trouvent dans les œuvres d'auteurs qui écrivaient en grec. Les plus anciens sont attribués à Hérodote (*ca* 480-425 avant J. C.) au V^e siècle avant notre ère. On citera également Strabon (*ca* 58 avant J. C. à + 25 après J. C.), Elien (*ca* 170-235 après J. C.) et surtout son contemporain Athénée, auteur du Banquet des Sophistes.

Néanmoins, le véritable fondateur de l'ichtyologie africaine moderne fut Michel Adanson (1727-1806) qui séjourna au Sénégal de 1749 à 1753. Ce naturaliste, avant tout botaniste et malacologiste, n'a rien publié de son vivant sur les poissons, bien qu'il parle parfois de ceux-ci dans son «Histoire naturelle du Sénégal» parue en 1757. En revanche, il en avait réuni une importante collection préparée «en herbier». Cette méthode consistait à conserver à sec, collée sur une feuille de papier, une moitié de poisson débarrassée de ses viscères. Une partie de cette collection, qui comportait 149 espèces, fut don-

née au Cabinet du Roi en 1765. Une autre partie avait été remise aux frères Antoine et Bernard de Jussieu. Leur neveu Antoine-Laurent en fit don au Muséum d'Histoire naturelle de Paris en 1818. L'ensemble fut utilisé par Cuvier et Valenciennes pour leur «Histoire naturelle des Poissons» dont les 22 volumes parurent de 1828 à 1849. On y trouve citées environ 130 à 140 espèces africaines d'eaux douces et saumâtres.

Toutefois, la partie la plus importante de la collection d'Adanson avait été conservée au château familial de Balaine. Complètement oubliée durant tout le XIX^e siècle, elle ne fut retrouvée et cédée au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris qu'en 1939. Adanson avait eu soin de dresser un catalogue, dans lequel chaque espèce était désignée par son nom *ouolof*, accompagné d'une courte diagnose. De plus Adanson avait fait des dessins et pris des notes sur le terrain. Les uns et les autres ont été retrouvés parmi ses manuscrits. Une partie de ces documents avait été utilisée dans son «Cours d'Histoire naturelle» publié après sa mort. Adanson a été le premier à reconnaître que la «faculté engourdissante» de certains poissons relève de phénomènes de même nature que l'électricité.

Après ceux du Sénégal, les poissons du Nil furent étudiés dès la fin du XVIII^e siècle par les ichtyologistes européens. Gmelin en 1789 cite 17 espèces du Nil d'après les récoltes et les observations de Hasselquist (1722-1752) et Forskal (1736-1765). En 1799, Etienne Geoffroy Saint-Hilaire accompagna le général Bonaparte dans son expédition d'Egypte et récolta de nombreux poissons conservés cette fois en alcool. Tous figurent encore en parfait état de conservation dans la collection du Muséum natio-

nal d'Histoire naturelle de Paris. Après la capitulation de l'armée française à Alexandrie, Geoffroy Saint-Hilaire, grâce à son énergique détermination face au général anglais Hutchinson, avait réussi en effet à ramener toutes ses récoltes et tous ses documents en France. Cuvier fut émerveillé en les examinant. Son attention avait été particulièrement attirée par les premiers exemplaires d'un poisson totalement inconnu jusqu'alors, le Bichir ou Polyptère. Désireux de faire partager à ses collègues de l'Institut l'enthousiasme qu'avait provoqué sur lui-même cette découverte, il déclara qu'elle aurait, à elle seule, justifié l'expédition d'Égypte.

Je ne m'étendrai pas sur les progrès de l'ichtyologie africaine au cours du XIX^e siècle. On les trouvera exposés avec plus ou moins de détails dans l'historique des faunes régionales. Je rappellerai seulement que les explorateurs, missionnaires, colons et administrateurs civils ou militaires, rivalisèrent de zèle pour envoyer des collections aux grands musées européens, à Berlin, Londres, Paris, Vienne et Bruxelles. Les poissons furent étudiés par les meilleurs spécialistes allemands, autrichiens, anglais, français et belges. La faunistique et la systématique se développèrent ainsi rapidement. Le nombre des espèces décrites atteignait 1425 à l'époque où Boulenger publia son «Catalogue» en 4 volumes (1909-1916). Prospections et récoltes furent poursuivies au XX^e siècle, à l'occasion d'expéditions ou de missions spécialement organisées dans des régions, sur des fleuves ou des lacs insuffisamment connus. D'un point de vue historique, on notera toutefois que les milieux estuariens et lagunaires furent longtemps délaissés au profit des fleuves et des grands lacs. L'inventaire systématique des poissons africains, base indispensable à toute étude sur la biodiversité, n'est pas encore totalement terminé. Cependant, on dispose déjà de faunes régionales très bien documentées, notamment pour l'Afrique du Sud et l'Afrique de l'Ouest, ainsi que de révisions ou de monographies de genres et de familles.

En ce qui concerne cette branche purement descriptive de l'ichtyologie, le travail qui reste à faire concerne principalement l'identification de nouvelles espèces cryptiques ou biologiques, englobées dans des super-espèces déjà connues. De plus il doit viser à acquérir une connaissance précise de la répartition des différents taxons impliqués dans le concept de biodiversité, de leur biologie, de leur écologie et de la dynamique de leurs populations. Ce dernier aspect est étroitement lié à la biologie des pêches et à l'exploitation rationnelle des stocks qui constituent la partie pratique et appliquée de l'ichtyologie et dont l'importance socio-économique est particulièrement grande pour l'Afrique.

La pêche en eaux douces, au même titre que la chasse au gibier terrestre et la cueillette des plantes et fruits alimentaires, est certainement l'une des activités les plus anciennes parmi celles qui ont permis à l'homme de subsister. Sur le continent africain, elle est pratiquée depuis des temps immémoriaux, mais son étude est restée longtemps anecdotique. Les Européens n'y accordèrent que

peu d'attention et se bornèrent à donner des descriptions ethnographiques d'engins et de méthodes traditionnelles. Plusieurs raisons ont concouru à cet état de fait. Les pêches continentales étaient pratiquées à l'échelle familiale ou au plus artisanale. La mise à terre des poissons capturés ne pouvait guère être concentrée en des points de débarquement facilement accessibles, comme c'est le cas pour les poissons de mer dans les ports côtiers. La seule exception concerne les grands lacs comme le lac Tanganyika ou le lac Malawi. En outre, les régions potentiellement les plus productives, comme le delta central du Niger et le bassin tchadien, étaient situées loin des côtes, à l'intérieur du continent. Il n'était donc pas possible d'intéresser à l'exploitation de ces stocks des pêcheurs professionnels expatriés, ni d'implanter des conserveries qui auraient pu transformer le poisson frais éminemment périssable en un produit susceptible d'être exporté. Colons et colonisateurs reportèrent donc leur attention sur les ressources marines. Ils se désintéressèrent des poissons d'eau douce dont l'exploitation leur paraissait dénuée de rentabilité immédiate.

Une tentative de commercialisation concerne cependant les poissons d'aquarium qui firent l'objet d'expéditions à partir du golfe de Guinée vers l'Europe, via Hambourg. Des espèces africaines, par la beauté de leurs coloris (*Aphyosemion*, *Epiplatys*, *Pelvicachromis*), l'étrangeté de leurs formes (Mormyres, Silures) ou les particularités de leur comportement (Cichlidés), avaient en effet de quoi séduire les aquariophiles. Elles furent exportées vivantes au tout début du XX^e siècle. Le premier envoi d'*Aphyosemion calliurum* date de 1908. Or le voyage par bateau des côtes africaines jusqu'à Hambourg était long. Les pertes devaient être sévères et par conséquent les prix de revient élevés. Ce trafic, interrompu par la première guerre mondiale, devait connaître un nouvel essor dans la seconde moitié du XX^e siècle, grâce aux lignes de transports aériens et aux techniques de conditionnement en sacs plastiques remplis d'oxygène. Il convient d'ajouter qu'indépendamment du plaisir procuré aux aquariophiles, l'expérimentation en laboratoire sur des poissons africains et leur observation en aquariums furent à l'origine d'importantes découvertes sur le rôle et la physiologie des organes électriques des Mormyridés, la génétique des Cyprinodontidés, l'éthologie et le comportement reproductif des Cichlidés, etc..

Par ailleurs, au cours de la seconde guerre mondiale, le ravitaillement des populations indigènes posa de sérieux problèmes aux autorités coloniales. Belges, Anglais et Français pensèrent alors que l'exploitation intensive des stocks naturels de poissons, et plus encore la pisciculture, pourraient satisfaire les besoins en protéines animales que l'élevage du bétail n'arrivait pas à combler. En fait, on observa bien, à partir des années 1950, un développement spectaculaire des pêches continentales et du commerce du poisson séché ou fumé, mais qui ne devait pas grand chose à la volonté des colonisateurs. Il fut en effet provoqué par la mise à la disposition des pêcheurs africains de fils de pêche et d'hameçons importés par les commerçants locaux, puis de fils de

nylon et de nappes de filets préfabriqués, ainsi que par l'amélioration des embarcations de pêche et des transports terrestres.

Des enquêtes sur la production et des évaluations de stocks disponibles révélèrent des valeurs insoupçonnées jusqu'alors. Vers 1960, la production réelle du bassin du Niger était estimée de l'ordre de 100.000 tonnes annuelles. La production potentielle du bassin tchadien aurait été voisine de 180.000 tonnes. Les évaluations par écho-intégration des stocks du lac Tanganyika variaient de 468-680.000 tonnes à 2,8 millions de tonnes. Malheureusement, on n'allait pas tarder à constater que ces productions continentales sont très sensibles aux aléas climatiques. La période de sécheresse qui affecta les régions au sud du Sahara, à partir de 1973, les fit rapidement chuter. La production tend également à diminuer au fur et à mesure que progressent les constructions de barrages, les endiguements, les aménagements hydrauliques et les irrigations. L'essor démographique, la population ayant en gros doublé au cours de ces vingt-cinq dernières années, a augmenté la consommation locale. Cet accroissement de la demande a motivé une intensification des efforts de pêche, au point que des signes de surexploitation ont été enregistrés à plusieurs reprises.

Quant aux tentatives de développement de la pisciculture, dont les premières datent des années 1945-1950, elles se soldèrent, au moment de l'accession à l'indépendance des anciens territoires coloniaux, par un échec presque total. Elles ont repris maintenant sur des bases plus saines et autorisent tous les espoirs. La preuve en est qu'une espèce africaine, *Oreochromis niloticus*, est en passe de conquérir les régions tropicales du monde entier. Entre les mains de pisciculteurs expérimentés comme le sont les Asiatiques, elle fournit des rendements particulièrement intéressants. Introduite en 1975 aux Philippines, cette espèce y produit déjà plus de 70.000 tonnes. En Afrique, la production des élevages reste en revanche modeste. Le manque de pisciculteurs compétents et convaincus se fait encore cruellement sentir, alors que les techniques sont maintenant bien au point, grâce aux recherches et aux expérimentations conduites pour la plupart sur le sol africain.

Un mouvement s'est dessiné assez récemment à l'échelle mondiale, en faveur de la protection de l'environnement et pour la sauvegarde des espèces animales et végétales menacées de disparition. L'opinion internationale a pris conscience de la valeur et du caractère inaliénable de ce patrimoine naturel, que les générations actuelles ont reçu en héritage de celles qui les ont précédées. Il est primordial qu'il soit transmis aussi peu altéré que possible aux générations futures. Ce sera, à n'en pas douter, la grande préoccupation du XXI^e siècle. L'ichtyologie africaine est évidemment concernée et doit adopter, dès à présent, les orientations qui s'imposent. Les poissons, incapables de quitter le milieu aquatique, n'entrent pas directement en compétition avec l'homme, comme certains mammifères et oiseaux, pour lui disputer une partie de l'espace habitable et des ressources ali-

mentaires produites par le sol. Utiles et jamais nuisibles, ils devraient de ce fait bénéficier d'une protection sans réserve. Cependant, bien des avatars les guettent qui n'ont pas encore été répertoriés ni dénoncés avec assez de vigueur.

Un livre rouge des espèces menacées a été publié par Skelton (1987) pour l'Afrique du Sud. Cet exemple devrait être suivi par tous les pays africains. Les poissons sont en réalité exposés à l'heure actuelle à de multiples dangers. Certaines espèces très localisées ou d'effectifs restreints sont particulièrement vulnérables. Leur exploitation dans un but lucratif devrait être sévèrement contrôlée et dans certains cas interdite. Les menaces les plus alarmantes sont dues à la pollution des cours d'eau par les pesticides, les déchets industriels, les eaux vannes rejetées non épurées par les agglomérations urbaines etc.. Il faut y ajouter divers types d'aménagements tels que barrages hydro-électriques, digues, périmètres irrigués qui gênent les mouvements des poissons et leur interdisent parfois l'accès aux frayères naturelles et aux zones d'inondation où les alevins peuvent grandir en toute sécurité. Enfin les introductions d'espèces exotiques peuvent se révéler à long terme extrêmement nocives. Il y a là un champ immense d'investigations qui s'ouvre à l'ichtyologie africaine. Elle doit s'y engager sans tarder, avant qu'il ne soit trop tard et tous les ichtyologistes concernés doivent se mobiliser pour sensibiliser l'opinion, alerter les pouvoirs publics et fournir aux décideurs des informations dûment contrôlées sur tous les problèmes qui relèvent de la biodiversité et de sa conservation.

Références bibliographiques

- Adanson, M., 1844-45. *Cours d'histoire naturelle fait en 1772*. 4 vols., Paris.
- Boulenger, G.A., 1909-1916. *Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum (Natural History) printed by order of the Trustees*. 4 vols, London.
- Cuvier, G. & A. Valenciennes, 1828-1849. *Histoire naturelle des poissons*. 22 vols., Paris, Strasbourg.
- Gmelin, J.F., 1788-1793. *Caroli a Linné... Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I-III. Editio decimo tertia, aucta, reformata. 3 vols., Lipsiae.
- Skelton, P.H., 1987. *South African Red Data Book - Fishes*. South African National Scientific Programmes, Report N° 137, 199 p.

Freshwater fish fauna of North Africa and its biogeography

Ignacio Doadrio

Museo Nacional de Ciencias Naturales, c/José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 MADRID Spain

Summary

The Maghreb ichthyofaunal province located between the African and Eurasian plates played an important role in the speciation and dispersion of freshwater fish fauna. Thirty five hydrographic basins in North Africa were analyzed on the basis of field studies carried out by the author between 1988 and 1991. Forty one native species arranged in 8 families were recorded. Cyprinidae was the most widespread family with the highest species diversity (70.7%). Families with distribution areas limited to Tropical (Cichlidae, Clariidae) and Holarctic (Salmonidae, Cobitidae) areas are present in the Maghreb province. The non-native freshwater fish fauna in North Africa is increasing progressively, threatening the endemic freshwater fish fauna.

Three main subdivisions can be established: 1. The Tropical region includes the eastern fluvial courses, lagoons, springs and artesian wells of the Sahara; 2. The Atlantic region includes all the Atlantic basins of Morocco between Loukos and the Kasab river, the Moulouya river of the Mediterranean slope is also included in this area; 3. The Mediterranean region includes all Mediterranean basins (except that of the Moulouya river) and rivers, lagoons, and springs in the western part of the Sahara. In the Mediterranean region 8 zones, divided in a western and an eastern subregion, are described. Phylogenetic studies based on recent morphological and molecular studies agree with the delimitation of areas proposed for the Maghreb province. Additional phylogenetic research, especially for the genus *Barbus*, must provide valuable information on relationships between areas.

Résumé

La province ichthyofaunistique du Maghreb, située entre les plaques tectoniques africaine et européenne, a joué un rôle important dans la spéciation et la dispersion des poissons d'eaux douces. Trente-cinq bassins hydrographiques d'Afrique du Nord ont été analysés au cours de plusieurs missions effectuées par l'auteur de 1988 à 1991. Quarante et une espèces de poissons autochtones, regroupées en 8 familles ont été déterminées. Les Cyprinidae sont parmi les plus importants avec la plus grande richesse spécifique dans la zone (70,7%). Des familles présentant généralement une distribution tropicale (Cichlidae, Clariidae) ou holarctique (Salmonidae, Cobitidae) sont aussi présentes dans la province du Maghreb. La représentation en poissons d'eaux douces allochtones augmente progressivement dans la zone ce qui met en péril la faune endémique locale.

Trois sub-divisions principales peuvent être faites en Afrique du Nord: 1. La région tropicale inclut les bassins les plus à l'est de la zone, les lagon, les sources ainsi que les puits artésiens du Sahara; 2. La région atlantique inclut tous les bassins atlantiques du Maroc, entre le Loukos et le Kasab, ainsi que la Moulouya qui coule sur le versant méditerranéen; 3. La région méditerranéenne comprend tous les bassins méditerranéens à l'exception de la Moulouya et des rivières, lagon et sources dans la partie occidentale du Sahara. Dans la région méditerranéenne, nous distinguons 8 zones divisées en deux sous-régions, une sous-région ouest et une sous-région est. Les études phylogénétiques que nous avons menées basées sur du matériel morphologique et moléculaire concordent avec les délimitations biogéographiques que nous proposons pour la province du Maghreb. Des analyses phylogénétiques menées notamment sur les poissons du genre *Barbus* devraient améliorer la définition et la délimitation des aires géographiques tout en proposant de meilleurs schémas relationnels entre celles-ci.

The Maghreb ichthyofaunal province (Roberts, 1975) is an area of North Africa delimited in the south by the Atlas mountains and by the «chotts», immense brackish or saline shallow lakes. This ichthyofaunal province is mainly characterized by a low diversity in freshwater fish fauna. The origin of this fauna is holarctic (Salmonidae, Cobitidae) with some tropical components in the Atlantic slope (*Labeobarbus*) and in the southeastern part of the area (Cichlidae and Clariidae) (Pellegrin, 1921).

The reduced diversity in this primary freshwater fish fauna (Myers, 1949, 1951) cannot be explained using only

ecological arguments. This low diversity is also related to historical events during the Cenozoic period and the presence of holarctic and tropical fish faunas reflects the earlier connections between Europe, Asia and Africa.

However, the complex geological history of this area during the Cenozoic period makes it difficult to obtain a general consensus in paleogeographic data (Rögl & Steininger, 1983; Giusti & Manganelli, 1984; Dercourt *et al.*, 1985, 1986; López Martínez, 1989). A method to test different paleogeographical hypotheses consists in studying distribution patterns of aquatic organisms, in

particular of freshwater fishes which have a range limited to fluvial courses and which are not subject to passive dispersion (Banarescu, 1992).

Traditionally, studies on freshwater fishes in North Africa have focussed on the description of diversity based on morphological characters. However, morphological characters used in classical works (Cuvier & Valenciennes, 1842; Boulenger, 1911; Pellegrin, 1921, 1939), such as meristic characters, body measurements and their ratios, did not provide reliable keys for species identifications (Estève, 1947; Almaça, 1966); results obtained often overlap, and a correct identification becomes difficult if not impossible. Consequently, most authors considered the number of taxa described for some genera unreasonably high. For example, in the genus *Barbus sensu stricto* (following Howes, 1987), 12 nominal species and 6 varieties have been described in North Africa (see Lévêque & Daget, 1984). The validity of only two species (*B. callensis* and *B. nasus*) has been confirmed by Estève (1947) and Bertin (1951) and three subspecies (*B. capito callensis*, *B. capito massaensis* and *B. comiza nasus*) have been recognized by Karaman (1971). More recently, Lévêque & Daget (1984) only recognized three valid species: *B. callensis*, *B. magniatlantis* and *B. nasus*. The main problem is that the descriptions are often based on a small number of preserved specimens which usually constrains adequate study of intraspecific variation. As a result, the biogeography based on the results of these classical studies is apparently not correct (e.g. the existence of vicariant models for some species such as *B. setivimensis* given by Pellegrin, 1921, which are difficult to explain).

Recent taxonomic and evolutionary studies have incorporated osteological and molecular characters (El Gharbi *et al.*, 1993; Machordom & Doadrio, 1993). They resulted in a different vision of the diversity and phylogenetic relationships of the freshwater fish fauna of this area.

In North Africa three main zoogeographical regions have been outlined (Playfair & Letourneux, 1871). From north to south these are: 1. The Tell, including coastal rivers in Morocco, Algeria and Tunisia; 2. The High interior plains; and 3. The Sahara. These divisions are mainly based on vegetation and climate rather than on distribution patterns of freshwater fishes. Pellegrin (1921), referring to Boulenger (1891), considered the Moroccan rivers as belonging to a distinct area.

In this study I attempt to update the taxonomy of the freshwater fishes of North Africa using molecular, karyological and osteological results, and to produce the first biogeographical study for the fishes of this area. Operative Biogeographical significant Units (OBUs) (Doadrio, 1988) are described and the relationships among OBUs are analyzed. A biogeographical hypothesis for North Africa is proposed and the different paleogeographical and evolutionary models are tested.

Methods

Hydrographic basins were used as Operative Geographical Units (OGUs) (Crovello, 1981) because their boundaries can be defined objectively and accurately in the geographic scenario. Hydrographic basins are a strong limitation to dispersion in primary and in some secondary freshwater fishes.

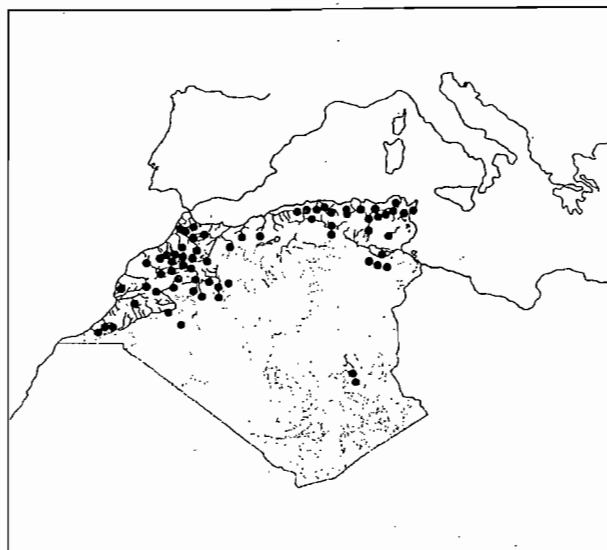


Figure 1. Location of the 67 sampling localities in North Africa. - *Les 67 stations de récolte dans le Nord de l'Afrique.*

Sixty seven localities belonging to 35 hydrographic basins of North Africa were studied. Sample localities are shown in figure 1. Presence-absence data for different species were obtained during fieldwork in each OGU between 1988 and 1991. Material was deposited in MNCN molecular and ichthyological collections. Additional information on distribution of freshwater fishes of North Africa, housed in the BMNH, MNHN and MRAC collections was included only for the Sahara basins (Biskra and Ahaggar regions). Museum abbreviations follow Leviton *et al.* (1985).

Sampled localities cover all the main hydrographic basins except the Chelif basin in North Algeria (Fig. 1). Published information for this basin is scarce and only very old material is available in ichthyological collections. For this reason, this OGU is not considered in the present analysis. Chott el Djerid salty lagoon, the Tassili mountains and the Ahaggar mountains and their fluvial courses and adjacent springs in the Sahara region are considered as three different OGUs. These areas have well-defined geographical boundaries which can only exceptionally be crossed by freshwater fishes.

Cyprinidae, Clariidae, Cobitidae and Cichlidae were analyzed. For the primary families Cyprinidae and Cobitidae the only possible way to colonize new areas is dispersion via fluvial courses. The secondary families Cichlidae and Clariidae have an additional mechanism

of dispersion (see Roberts, 1975), but their omission from this analysis would highly reduce the information on the fish fauna of the Sahara desert. The analysis of these families might mainly reflect the old geological events and the evolutionary processes.

Nomenclature and taxonomy used for Cobitidae, Cichlidae and Clariidae follow Roberts (1984), Daget *et al.* (1991) and Teugels (1986) respectively. For the genus *Barbus* (Cyprinidae) a new nomenclature based on results of molecular studies is used (Machordom & Doadrio, 1993; El Gharbi, 1993; El Gharbi *et al.*, 1993; Kraiem, 1994). For tetraploid species of the genus *Barbus*, I considered 11 of the 12 species described for North Africa as valid (*B. lepineyi* Pellegrin, 1939 is considered synonymous with *B. pallaryi* Pellegrin, 1919). From the 6 different *Barbus* varieties described by Pellegrin only three have been considered as distinct taxa: *B. figuiguensis* Pellegrin, 1913, *B. labiosa* Pellegrin, 1920 and *B. amguidensis* Pellegrin, 1934. Six undescribed taxa were recognized as different since they exhibit the same genetic differentiation level as other valid species (El Gharbi, 1993; Machordom & Doadrio, 1993). I recognized four species for the hexaploid *Barbus*: *B. fritschii* Günther, 1874; *B. harteti* Günther, 1901; *B. paytoni* Boulenger, 1911 and *B. reinii* Günther, 1874 (Berrebi, 1981; El Gharbi, 1993). The other taxa described from North Africa (*Capoeta waldoii* Boulenger, 1902; *C. atlantica* Boulenger, 1902; *Barbus rothschildi* Günther, 1901 and *B. riggenbachi* Günther, 1902) are synonymized with *B. fritschii*.

The distribution in the 35 OGU is shown in Table I. Information on allochthonous species is incomplete due to the continuous changes in their distribution (Kraiem, 1992). OBUs were phenetically defined by faunistic similarities using only information based on genera and species of Cyprinidae, Clariidae, Cobitidae and Cichlidae. The Baroni-Urbani & Buser index was used to calculate similarities

$$I = [\sqrt{(C.D) + C}] / [\sqrt{(C.D) + A + B.C}]$$

where A is the total number of taxa in area a, B the total number of taxa in area b, C the number of shared presences in both areas and D the number of shared absences in both areas (for further details on the use of Baroni-Urbani & Buser index see Real *et al.*, 1992).

Significance among OBUs was calculated using the table of probabilities of Baroni-Urbani & Buser (1976). The matrix of signed similarities among OGUs was represented with +, - and 0 symbols. Positive notation (+) indicates that observed numbers of species in common between locations are statistically greater than expected under the random distribution hypothesis. Negative notation (-) indicates significantly fewer species in common, and blanks (0) mean that no statistical differences between observed and expected similarities can be detected (McCoy *et al.*, 1986). Weak and strong boundaries were defined following McCoy *et al.* (*op. cit.*).

The analysis was performed at two systematic levels. The first level was established for genera and dealt with the distribution pattern of the following genera: *Haplochromis*, *Hemichromis*, *Tilapia*, *Clarias*, *Cobitis*, *Pseudophoxinus*, *Labeobarbus* (which I consider to correspond only to the hexaploid species of the genus *Barbus sensu* Golubstov & Krysanov, 1993, Oellerman & Skelton, 1990 and Guégan *et al.*, in press); *Barbus s. str.* (including only the tetraploid species *sensu* Collares & Madeira, 1990) and *Enteromius* (including only the diploid species *sensu* Yu *et al.*, 1987; Magtoon & Arai, 1990, Arai & Magtoon, 1991). I assumed that these genera are monophyletic and that the classification of these groups reflects different evolutionary lineages. I also considered the hexaploid African *Barbus* (*sensu* Golubstov & Krysanov, 1993, Oellerman & Skelton, 1990 and Guégan *et al.*, in press) as more closely related to *Labeobarbus* of North Africa than to all other African *Barbus*; consequently, I assumed that the hexaploid *Barbus* and the North African *Labeobarbus* belong to the same monophyletic group. The resulting OBUs for the genera and hydrographic basins were labelled Type II (T. II).

The second level was established at the species level with information on species and their distribution ranges within each T. II OBU. Significances and boundaries for OBUs within each T. II OBU were established with the same methodology (McCoy *et al.*, 1986). The resulting new OBUs were named T.I (Type I) OBUs. The distribution of the taxa was modified by maximally reducing apochories. The use, whenever possible, of the origin areas of the taxa was considered appropriate. Likewise, plesiochories were sought using a paleontological criterion. Relationships among OBUs were resolved with compatibility method analysis. Barriers between OBUs Type II must be older than barriers between OBUs Type I.

All statistical analysis were performed using the SPSS-x package (SPSS-x, 1986), CLINCH version 6.2 (Fiala, 1984). In order to obtain significant regions, two programs in Fortran 77 and FoxBase +/Max 1 written by J. M. Vargas (Málaga University, Spain) were used.

Results

Diversity of North African ichthyofauna

Thirty-five North African basins were analyzed and 41 species belonging to 8 families were recorded as native freshwater fishes (Table I). Cyprinidae was the most widespread family with the highest diversity (70.7%). Cichlidae (7.3%) and Clariidae (4.8%) are restricted to the eastern part of the Sahara exhibiting a lower diversity than in tropical areas. Cyprinodontidae (7.3%) have a different range than the pattern exhibited on the Mediterranean coast of Europe. In Europe this family is widely distributed in coastal lagoons whereas in North Africa it is present in inland waters of Algeria and

Table I. Freshwater dispersant fishes of North Africa. A = Native. E = Exotic. B = cited in literature. - *Distribution des espèces de poissons d'eaux douces dans le Nord de l'Afrique.*
A = Autochtone. E = introduite. B = citée dans la littérature.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35		
Cyprinidae																																					
<i>P. chaignoni</i>		A	A																																		
<i>P. callensis</i>				A	A	A		A	A	A	A	A																									
<i>P. punicus</i>				A																																	
<i>B. sp1</i>	A	A	A	A	A	A																															
<i>B. callensis</i>							A																														
<i>B. setivimensis</i>								A	A	A	A	A																									
<i>B. sp2</i>													A																								
<i>B. sp3</i>														A	A																						
<i>B. moulouyensis</i>																							A														
<i>B. sp4</i>																								A													
<i>B. labiosa</i>																									A	A											
<i>B. sp5</i>																										A	A										
<i>B. magniatlantis</i>																												A	A								
<i>B. ksibi</i>																														A							
<i>B. issenensis</i>																															A						
<i>B. massaensis</i>																																					
<i>B. sp6</i>																																					
<i>B. pallaryi</i>																				A	A	A	A														
<i>B. nasus</i>																																					
<i>B. figuiguensis</i>																																					
<i>B. biscariensis</i>																A																					
<i>B. antinorii</i>							A																														
<i>B. amguidensis</i>																	A	A																			
<i>L. fritschii</i>																							A		A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
<i>L. harteti</i>																																					
<i>L. reinii</i>																																					
<i>L. paytonii</i>																																					
<i>E. deserti</i>																	A	A																			
<i>V. maroccanus</i>																																					
<i>R. rutilus</i>				E																																	
<i>S. erythrophthalmus</i>																											E										
<i>P. parva</i>									E																												
<i>C. carpio</i>				E				E																			E	E	E	E							
<i>C. auratus</i>				E																							E										

Table I. Continued.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35			
Cichlidae																																						
<i>H. desfontainii</i>							A									A																						
<i>H. bimaculatus</i>							A																															
<i>O. niloticus</i>							E																															
<i>T. zillii</i>																A	A	A																				
Clariidae																																						
<i>C. gariepinus</i>							A									A	A	A																				
<i>C. anguillaris</i>																																						
Cyprinodontidae																																						
<i>A. fasciatus</i>		A		A	A	A										A																						
<i>A. apoda</i>																B																						
<i>A. iberus</i>																					A																	
Poeciliidae																																						
<i>G. holbrooki</i>		A	A	A	A	A																					A											
<i>P. reticulata</i>																																						
Cobitidae																																						
<i>C. maroccana</i>																										A	A											
Salmonidae																																						
<i>S. trutta</i>																									A			A										A
<i>O. mykiss</i>																																						
Blenniidae																																						
<i>B. fluviatilis</i>																																						
Atherinidae																																						
<i>A. boyeri</i>																																						
Centrarchidae																																						
<i>L. gibbosus</i>																																						
<i>M. salmoides</i>																																						

1 = Zerout, 2 = El Abid, 3 = Miliane, 4 = Medjerda, 5 = Djoumine, 6 = El Kebir-T, 7 = Chott El Djerit, 8 = El Kebir-A, 9 = Agrioun, 10 = Soumman, 11 = Sebaou, 12 = Harrach, 13 = Chiffa, 14 = El Haman, 15 = Tafna, 16 = El Abiod, 17 = Tassili, 18 = Ahaggar, 19 = En Namous, 20 = Zousfana, 21 = Guir, 22 = Rheris, 23 = Moulouya, 24 = Laou, 25 = Loukos, 26 = Sebou, 27 = Grou, 28 = Zamrine, 29 = Oum Er Rbia, 30 = Tensift, 31 = Kasab, 32 = Sous, 33 = Massa, 34 = Noun, 35 = Dra

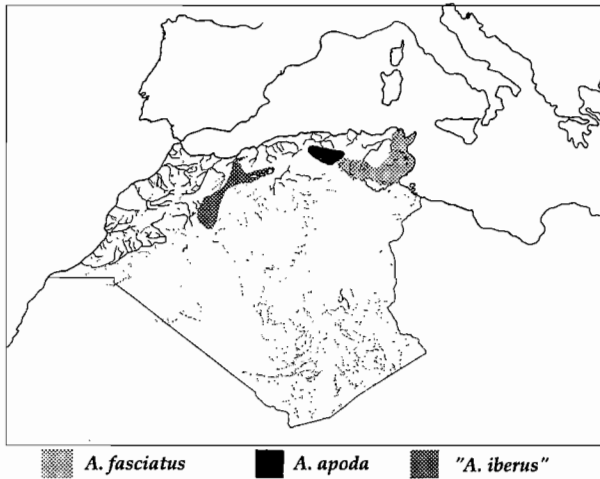


Figure 2. Distribution of the genus *Aphanius* in North Africa. - *Distribution du genre Aphanius dans le Nord de l'Afrique.*

Tunisia (Fig. 2). The palearctic family Cobitidae (2.4%) is only represented in North Africa by one species, *Cobitis maroccana* Pellegrin, 1929 close to *C. paludica* De Buen, 1930 from the Iberian Peninsula (Doadrio *et al.*, 1988). *Cobitis maroccana* inhabits the Atlantic basins of Morocco (Loukos, Merdia Lerge and Sebou). *Salmo trutta macrostigma* Duméril was the only salmonid species present in the study area. This species recently became extinct in the Kabilies mountains and in the Atlas mountains of Algeria. *Salmo t. macrostigma* lives in the High Atlas of Morocco in the Moulouya, Sebou and Dra basins. Blenniidae and Atherinidae are scarcely represented in North Africa: their range is restricted to some coastal rivers of Algeria and Morocco.

Some species with a restricted range were not collected during the field sampling but they are cited in literature and are present in some Museum collections. Therefore, I consider that they are present in North Africa: *Clarias gariepinus* in the Ahaggar mountains (Teugels, 1986), *Aphanius apoda* in the region of Batna-Biskra (Pellegrin, 1921), and *Salmo trutta pallaryi* in the Aguelman Lake (Behnke, 1984).

Within the family Cyprinidae, the genus *Barbus s. str.* with 20 species distributed all around the study area showed the highest diversity. The distribution pattern of these species is generally allopatric and each species is limited to a few hydrographic basins. Only *B. nasus* and *B. sp.6* have been recorded in sympatry with other species (Fig. 3). High endemism and an allopatric restricted distribution pattern are also found in the genus *Barbus* in the Iberian Peninsula.

Barbus pallaryi inhabiting the western rivers of the Sahara exhibits the widest distribution range. *Barbus biscariensis*, *B. amguidensis* and *B. antinorii*, present in the eastern part of the Sahara, have a distribution area limited to small fluvial courses (gueltas and springs). The extreme case is *B. antinorii* known only from its type

locality (Aïn Tawara, Nefzaua, Tunis), a little spring in the Sahara desert. This spring dried up but the species was present in artesian wells all around this spring. Another species with a limited range is *B. figuiguensis* which is adapted to thermal waters in little springs of Figuig Oasis (Morocco).

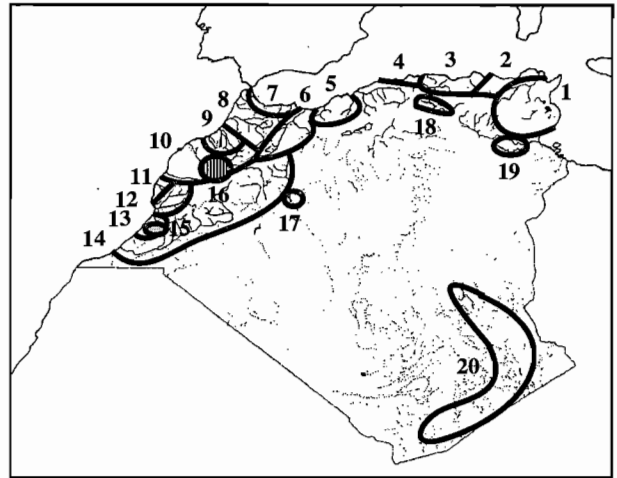


Figure 3. Distribution of the genus *Barbus s. str.* in North Africa. - *Distribution du genre Barbus s.str. dans le Nord de l'Afrique.* 1. *Barbus* sp.1. 2. *B. callensis*. 3. *B. setivimensis*. 4. *B. sp.2*. 5. *B. sp.3*. 6. *B. moulouyensis*. 7. *B. sp.4*. 8. *B. labiosa* 9.- *B. sp.5*. 10. *B. magniatlantis*. 11. *B. ksibi*. 12. *B. issenensis*. 13. *B. massaensis*. 14. *B. pallaryi*. 15. *B. sp.6*. 16. *B. nasus*. 17. *B. figuiguensis*. 18. *B. biscariensis*. 19. *B. antinorii*. 20. *B. amguidensis*.

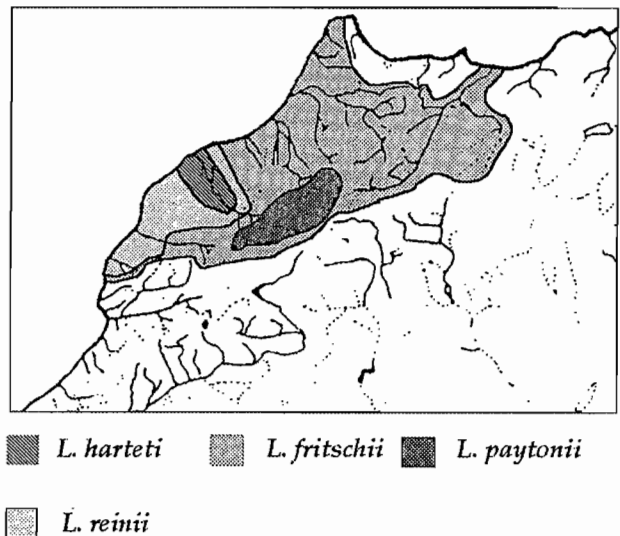


Figure 4. Distribution of the genus *Labeobarbus* in North Africa. - *Distribution du genre Labeobarbus dans le Nord de l'Afrique.*

The genus *Labeobarbus*, is present in the North African rivers of the Atlantic slope with a restricted presence in the Moulouya river on the Mediterranean slope. The four species of this genus can be found in sympatry in the same river (Oum Er Rbia): two large-sized

species *L. reinii* and *L. harteti*, inhabiting preferentially the lower part of the rivers, and two small-sized species, *L. fritschii* and *L. paytoni*, with a ubiquitous distribution (Fig. 4).

The genus *Varicorhinus* which occurs throughout Africa and Asia is restricted to one species (*V. maroccanus*) present in the rivers Tensift and Oum Er Rbia on the Atlantic slope of Morocco (Fig. 5). The Oum Er Rbia river exhibits the highest species diversity in North Africa with 7 species of native freshwater fishes.

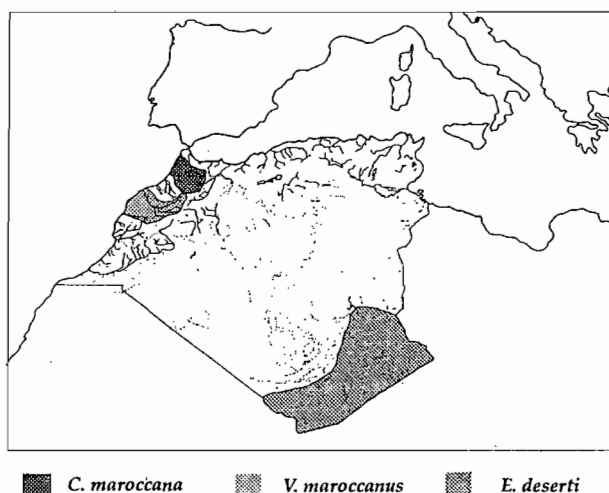


Figure 5. Distribution of the genera *Cobitis*, *Enteromius* and *Varicorhinus* in North Africa. - *Distribution des genres Cobitis, Enteromius et Varicorhinus dans le Nord de l'Afrique.*

The eastern-mediterranean genus *Pseudophoxinus* is represented by three species in North Africa: *P. callensis*, *P. chaignoni* and *P. punicus*. The more morphologically close species (*P. callensis* and *P. chaignoni*) (Kraiem, 1983) show allopatric distributions: *P. callensis* is found from the Cheliff river in Algeria to the Medjerda river in Tunisia; *P. chaignoni* inhabits the Cap Bon rivers on the eastern border of Tunisia; *P. punicus* is restricted to the Medjerda basin and is sympatric with *P. callensis* (Fig. 6). Another species, *P. guichenoti*, has been described from North Africa, based on a few specimens in the type series of *P. callensis*. Intensive field sampling in the type area, however, did not reveal another species, different from *P. callensis*.

The genus *Enteromius* (which included some diploid species of *Barbus*, see Karaman, 1971) is represented in North Africa by *Enteromius deserti* inhabiting the regions of the Tassili and Ahaggar mountains (Fig. 5). This species was also recorded in the Tibesti mountains (Pellegrin, 1921). *Cobitis maroccana* inhabits the Sebou, Merdia Lerdje and Loukos basins with a very localized distribution in these rivers (Fig. 5).

Hemichromis bimaculatus, *Haplochromis desfontainii*, *Tilapia zillii*, *Clarias gariepinus* and *C. anguillaris*, all with a wide distribution in Africa, are limited to the eastern part of the Sahara.

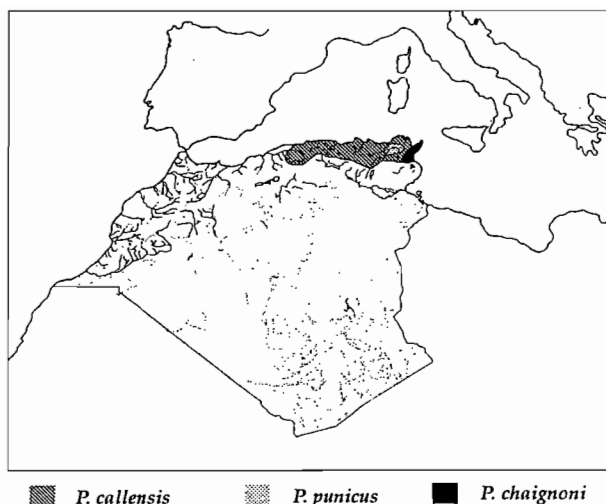


Figure 6. Distribution of the genus *Pseudophoxinus* in North Africa. - *Distribution du genre Pseudophoxinus dans le Nord de l'Afrique.*

Due to the low diversity and the poor commercial value of the native fish fauna of North Africa, the introduction of exotics is a common practice (e.g. alternative food fishes; against eutrophication of new dams). Ten species of exotic fish were found in the 35 basins studied (Table I). This implies that 20% of all the freshwater fish of North Africa are exotics. However, the list of non-native species is only partial, due to the fact that most species exhibit a restricted range, limited to the reservoir or close to the release areas. For example, in 1989 we captured 5 exotic species in Tunisia, in 1983 four species were recorded (Kraiem, 1983) and in 1992, 6 new species established themselves (Kraiem, 1992). At present 9 native species exist in Tunisia together with 10 exotic species. The exotic fish fauna is represented by species of the families Cyprinidae, Salmonidae, Poeciliidae, Centrarchidae and Cichlidae.

Biogeography of North African ichthyofauna

Three main regions - T.II OBU - are recognized in North Africa on the basis of the genera of primary families of freshwater fishes present: Tropical, Atlantic and Mediterranean regions (Fig. 7). Weak boundaries appear for these three OBUs T.II. (Table II). The Tropical region includes the eastern fluvial courses, lagoon springs and artesian wells of the Sahara (El Abiod, Chott El Djerit, Tassili, Ahaggar). Its fish fauna is characterized by the presence of Cichlidae (*Haplochromis*, *Tilapia* and *Hemichromis*), Clariidae (*Clarias*) and Cyprinidae (*Enteromius*). The Atlantic region includes all the Atlantic basins of Morocco between the Loukos and the Kasab rivers; the Moulouya river on the Mediterranean slope is also included in this area. The fish fauna of the Atlantic region is characterized by the presence of Cyprinidae (*Labeobarbus*, *Varicorhinus*) and Cobitidae (*Cobitis*). The Mediterranean region comprises all Mediterranean basins

Table II. Representation of weak biotic boundaries among the OBU's Type II and corresponding UPGMA cluster analysis: Mediterranean (Noun, Dra, Zerout, Massa, Rheris, Laou, Zousfana, Guir, Tafna, En Namous, Chiffa, El Haman, Harrach, Soumman, Sebaou, El Abid, El Kebir-A, Agrioun, Djoumine, El Kebir-T, Miliane, Medjerda), Atlantic (Loukos, Sebou, Oum Er Rbia, Tensift, Zamrine, Kasab, Moulouya, Grou), Tropical (Tassili, Ahaggar, El Abiod, Chott El Djerit). *p=0.5; **=0.1. - Représentation des barrières biotiques faibles entre les OBU's du Type II et tableau d'analyse UPGMA correspondante: région méditerranéenne (Noun, Dra, Zerout, Massa, Rheris, Laou, Zousfana, Guir, Tafna, En Namous, Chiffa, El Haman, Harrach, Soumman, Sebaou, El Abid, El Kebir-A, Agrioun, Djoumine, El Kebir-T, Miliane, Medjerda), région atlantique (Loukos, Sebou, Oum Er Rbia, Tensift, Zamrine, Kasab, Moulouya, Grou) et région tropicale (Tassili, Ahaggar, El Abiod, Chott El Djerit). *p=0.5; **=0.1.

	34	35	1	32	33	22	24	20	21	15	19	13	14	12	10	11	2	8	9	5	6	3	4	25	26	29	30	28	31	23	27	17	18	16	7		
	No	Dr	Zer	So	Ma	Rh	La	Zo	Gu	Taf	Na	Chi	Ham	Ha	Sou	Se	Ab	Ke	Ag	Dj	El	Mi	Me	Lo	Seb	Ou	Te	Za	Ka	Mo	Gr	Ta	Ah	Abi	Ch		
Noun		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	0		
Dra			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	0		
Zerout				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	0		
Sous					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	0		
Massa						+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	0		
Rheris							+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	0		
Laou								+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	0		
Zousfana									+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	0		
Guir										+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	0		
Tafna											+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	0		
En Namous												+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	0		
Chiffa													+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	0		
El Haman														+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	0		
Harrach															+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	0		
Soummam																+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Sebaou																	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
El Abid																		+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
El Kebir-A																			+	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Agrioun																				+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Djoumine																					+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
El Kebir-T																						+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Miliane																								+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Medjerda																								0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Loukos																									+	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	0	0
Sebou																									0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	0	0	
Oum Er Rbia																										0	0	+	+	+	+	0	0	0	0	0	
Tensift																											+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	
Zamrine																												+	+	+	+	0	0	0	0	0	
Kasab																													+	+	+	+	0	0	0	0	0
Moulouya																														+	+	+	+	0	0	0	0
Grou																															0	0	0	0	0	0	
Tassili																																0	0	0	0	0	
Ahaggar																																	+	+	+	+	
El-Aboid																																			+	+	+
Chott El Djerit																																				+	+

No = Noun, Dr = Dra, Zer = Zerout, So = Sous, Ma = Massa, Rh = Rheris, La = Laou, Zo = Zousfana, Gu = Guir, Taf = Tafna, Na = En Namous, Chi = Chiffa, Ham = El Haman, Ha = Harrach, Sou = Soummam; Se = Sebaou, Ab = El Abid, Ke = El Kebir-A, Ag = Agrioun, Dj = Djoumine, El = El Kebir-T, Mi = Miliane, Me = Medjerda, Lo = Loukos, Seb = Sebou, Ou = Oum Er Rbia, Te = Tensift, Za = Zamrine, Ka = Kasab, Mo = Moulouya, Gr = Grou, Ta = Tassili, Ah = Ahaggar, Abi = El Abiod, Ch = Chott El Djerit

UPGMA CLUSTER				Weak boundary		Strong boundary	
Combined groups	Loc	Set 2	Loc	Coef	p	p	
Set 1	23	Set 2	8	0.669	**	N.S.	
34 to 4	23	25 to 27	8	0.669	**	N.S.	
17 to 16	3	7	1	0.651	N.S.	N.S.	
34 to 27	31	17 to 7	4	0.501	**	N.S.	

(except that of the Moulouya river) and rivers, lagoons, and springs of the western Sahara. The Sahara area includes the Sous, Massa and Dra rivers of the Atlantic slope of Morocco. The fish fauna is characterized by the presence of Cyprinidae (*Pseudophoxinus*) (Fig. 6). *Barbus s. str.* (Howes, 1987) is present in these regions and is absent in the rest of Africa.

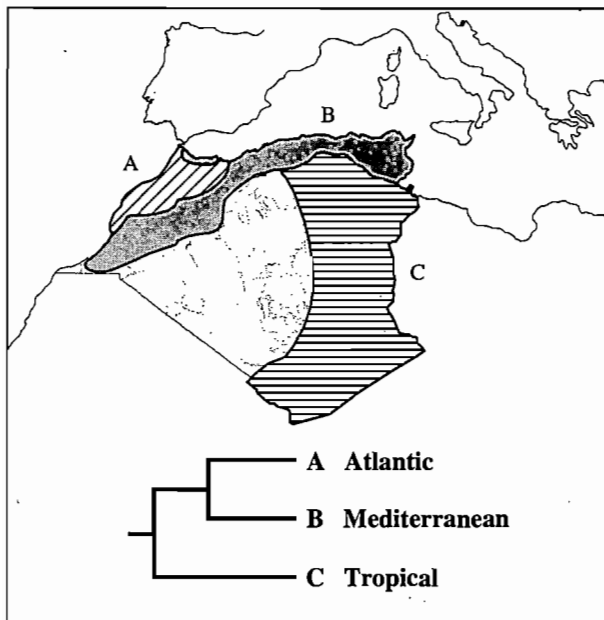


Figure 7. Biogeographical areas (OBUs T.II) in North Africa and their relationships. - *Zones biogéographiques (OBUs T.II) dans le Nord de l'Afrique et leurs relations.*

Relationships among T.II OBUs are unknown due to the fact that the only shared genus is *Barbus s. str.*; therefore it is not possible to apply the minimizing apochories criteria proposed by Sanchíz (1981). However, an estimation of the relationships can be made using paleontological data. Fossil data indicate that Cichlidae and Clariidae are older than Cyprinidae on the African continent (Greenwood, 1974; Van Couvering, 1977) and it is thus possible to infer that the presence of *Barbus* in the tropical region is a recent dispersion. For this reason I consider the Atlantic and Mediterranean regions to be close (Fig. 7).

The faunistic analysis of similarity based on species did not show any subregions inside the Tropical and Atlantic regions. The results for the Mediterranean region were more heterogeneous (Fig. 8). Eight subregions were found with strong and weak boundaries (Table III):

1. Fluvial courses in the Sahara desert (En Namous, Zousfana, Guir, Rheris Noun and Dra).
2. Massa river on the South Atlantic coast of Morocco.

3. Sous basin on the South Atlantic coast of Morocco.
4. Laou basin on the Mediterranean slope of Morocco.
5. Rivers in the western part of Algeria (El Haman and Tafna).
6. Rivers in the eastern part of Algeria including Kabilies (El Kebir, Agrioun, Soumman, Sebaou, Harrach and Chiffa).
7. Rivers of eastern Tunisia (Zerout, Abid and Miliane).
8. Rivers of western Tunisia (Medjerda, Djoumine and El Kebir).

Apart from regions 6, 7 and 8, regions do not share any species. Two sub-regions were retained: a western sub-region with only species of *Barbus* (regions 1, 2, 3, 4 and 5) and an eastern sub-region with the presence of *Pseudophoxinus* (regions 6, 7 and 8).

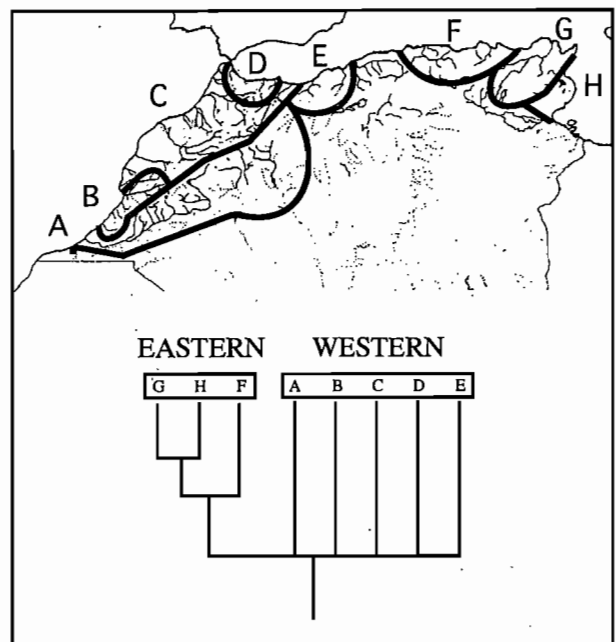


Figure 8. Biogeographical areas (OBUs T.I) in North Africa and their relationships. A.-Fluvial courses in the Sahara desert (En Namous, Zousfana, Guir, Rheris, Dra and Noun). B.- Bassin du Massa. C.- Bassin du Sous. D.- Bassin du Laou. E.- Rivières de la partie ouest de l'Algérie (El Haman, Tafna). F.- Rivières de la partie est de l'Algérie (El Kebir-A, Agrioun, Soumman, Sebaou, Harrach, Chiffa). G.- Rivières de la partie ouest de la Tunisie (Medjerda, Djoumine, El Kebir-T). H.- Rivières de la partie est de la Tunisie (Zerout, Abid, Miliane). - *Zones biogéographiques (OBUs T.I) dans le Nord de l'Afrique et leurs relations.*

Table III. Representation of weak and strong biotic boundaries among the OBU's Type I and corresponding UPGMA cluster analysis: 1. Fluvial courses in the Sahara desert (Zousfana, Guir, En Namous, Rheris, Dra, Noun). 2. Massa basin. 3. Sous basin. 4. Laous basin. 5. Rivers in the western part of Algeria (El Haman, Tafna). 6. Rivers in the eastern part of Algeria (El Kebir-A, Agrioun, Soumman, Sebaou, Harrach, Chiffa). 7. Western rivers of Tunisia (Medjerda, Djoumine, El Kebir-T). 8. Eastern rivers of Tunisia (Zerout, Abid, Miliane). *p=0.5; **=0.1. - *Représentation des barrières biotiques faibles et fortes entre les OBU's du Type I et tableau d'analyse UPGMA correspondante: 1. Bassins du Sahara (Zousfana, Guir, En Namous, Rheris, Dra, Noun). 2. Bassin du Massa. 3. Bassin du Sous. 4. Bassin du Laous. 5. Rivières dans la partie ouest de l'Algérie (El Haman, Tafna). 6. Bassins dans la partie est de l'Algérie (El Kebir-A, Agrioun, Soumman, Sebaou, Harrach, Chiffa). 7. Rivières dans la partie ouest de la Tunisie (Medjerda, Djoumine, El Kebir-T). 8. Bassins de la partie est de la Tunisie (Zerout, Abid, Miliane). *p=0.5; **=0.1.*

	20	21	16	18	19	17	55	66	44	22	33	11	11	12	9	10	88	7	22	23	15	13	14		
	Na	Gu	Rh	Dr	No	Zo	Me	Dj	El	Zer	Ab	Mi	Ch	Ha	Ag	Sou	Seb	Ke	Ma	So	La	Taf	Ham		
En Namous		+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Guir			+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Rheris				+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Dra					+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Noun						+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Zousfana							+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Medjerda									+	+	0	0	+	0	-	0	0	0	0	-	-	-	-	-	
Djoumine										+	0	0	+	0	-	0	0	0	0	-	-	-	-	-	
El Kebir-T											0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	-	-	-	-	
Zerout												+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Abid													+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Miliane														-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Chiffa															+	0	0	0	0	-	-	-	-	-	
Harrach																-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Agrioun																	+	+	0	-	-	-	-	-	
Soumman																		+	0	-	-	-	-	-	
Sebaou																			0	-	-	-	-	-	
El Kebir-A																					-	-	-	-	
Massa																						-	-	-	
Sous																							-	-	
Laou																								-	
Tafna																									+
El Haman																									

Na = En Namous, Gu = Guir, Rh = Rheris, Dr = Dra, No = Noun, Zo = Zousfana, Me = Medjerda, Dj = Djoumine, El = El Kebir-T, Zer = Zerout, Ab = Abid, Mi = Miliane, Ch = Chiffa, Ha = Harrach, Ag = Agrioun, Sou = Soumman, Seb = Sebaou, Ke = Al Kebir-A, Ma = Massa, So = Sous, La = Laou, Taf = Tafna, Ham = El Haman

UPGMA CLUSTER

Combined groups					Weak boundary	Strong boundary
Set 1	Loc	Set 2	Loc	Coef	p	p
5 to 4	3	2 to 1	3	0.682	*	N.S.
9 to 8	3	7	1	0.675	N.S.	N.S.
11 to 12	2	9 to 7	4	0.337	N.S.	N.S.
5 to 1	6	11 to 7	6	0.267	**	**
5 to 7	12	22	1	0	N.S.	**
5 to 22	13	23	1	0	N.S.	**
20 to 17	6	5 to 23	14	0	**	**
20 to 23	20	15	1	0	N.S.	**
20 to 15	21	13 to 14	2	0	*	**

Discussion

Both allopatric and sympatric patterns of distribution were found in freshwater fishes of North Africa. Allopatry between sister species is the most common pattern in freshwater fishes of North Africa. This event is exhibited mainly in the genera *Barbus*, *Pseudophoxinus*, *Aphanius* and *Salmo*. The distribution of *Barbus* and *Pseudophoxinus* species is restricted to a few hydrographic basins. Two species of the genus *Barbus* (*B. nasus* and *B. sp. 6*) of western North Africa occur in sympatry with other species of *Barbus*. Thereby, one *Pseudophoxinus* species (*P. punicus*) from the eastern part of North Africa is sympatric with *P. callensis*. However, this species is morphologically the most different within this genus (Collares-Pereira, 1983; Kraiem, 1983; Doadrio, 1990; Doadrio *et al.* 1987). The distribution pattern of the genus *Barbus* in North Africa showed a high number of allopatric endemic species, with some morphologically highly transformed species occurring in sympatry. This is similar to the Iberian Peninsula pattern (Doadrio, 1990). A phenomenon of high speciation must have followed the fluvial basins origin during the Pliocene period. The actual fluvial structure impedes the colonization of new areas. The first fossil record of the genus *Barbus* is known for the upper Miocene (Greenwood, 1974) and Pliocene (Van Couvering, 1975) of Tunisia.

Three species of the genus *Aphanius* are present: *A. apoda* with a range restricted to the Batna-Biskra region in Algeria and two other species (*A. iberus* and *A. fasciatus*) with a circummediterranean range. *A. iberus* inhabits the Iberian Peninsula and the west of Algeria (Willcock & Scholl, 1982) and *A. fasciatus* is found in eastern Algeria, Tunisia, Greece, Italy and France. This could indicate a barrier between the eastern and western part of the Mediterranean region which does not appear in the paleogeographic data. The current range of *Aphanius* is restricted to inland waters of North Africa and is a reflection of the coastline during the Miocene. This fact does not correspond with the hypothesis of a first colonization and dispersion during the Messinian salinity crisis, approximately 5 million years ago, when the Mediterranean sea dried up (Bianco, 1988). The fossil record shows the existence of one species *A. illumensis* before the Mediterranean dessication (Gaudant, 1993).

The species of *Labeobarbus* show patterns of sympatric distribution between sister species. This event is not frequent in West Africa (Lévêque, 1990) where hexaploid *Barbus* species show allopatric distribution. However, sympatric distribution occurs within the sister group of *Barbus* species in the Tana Lake in Ethiopia (Nagelkerke *et al.*, 1994). Possibly *Barbus* species from the extinct Lake Lanao in the Philippines (Kornfield & Carpenter, 1984) exhibited this sympatric distribution. Three main explanations are possible for this phenomenon: 1. It could be a case of sympatric speciation (see Kondrashov & Mina, 1986) and this phenomenon could have occurred later and faster than the allopatric speciation observed in the genus *Barbus*;

2. It could be a case of allopatric speciation older than *Barbus* speciation, and dispersion occurred later; 3. Rates of dispersion in *Labeobarbus* are different from dispersion rates exhibited by *Barbus*. In this case dispersion rates are unknown and the actual distribution pattern is uninformative. Cosmopolitan species are unfrequent in North Africa only occurring in the eastern part of the Sahara. These species belong to the Cichlidae and Clariidae. The majority of the species of this area are endemic with a restricted range. This is a reflection of the isolation suffered by the freshwater fish fauna since the Cenozoic period until today.

An extension of the Maghreb ichthyofaunal province (Roberts, 1975) is proposed to the desert regions of Tassili, Batna, Ahaggar mountains and the south eastern part of Chott el Djerit where tetraploid species of genus *Barbus* are present. The North African biogeographic areas proposed in this work reflect the current distribution of the freshwater fish fauna. They do not correspond with the divisions of Playfair and Letourneux (1871), Boulenger (1891) and Pellegrin (1921) which reflect the main environments present in North Africa.

Phylogenetic information concerning the relationships between different species of the genus *Barbus* is scarce and contradictory. Two main models are proposed on the basis of morphological and molecular data:

1. Some species of the genus *Barbus s. str.* occurring in the Iberian Peninsula and in Greece (*B. bocagei*, *B. guiraonis*, *B. graellsii*, *B. sclateri*, *B. comiza*, *B. microcephalus*, *B. albanicus* and *B. graecus*) are phylogenetically closer to the North African (*B. callensis*) and Asian species of *Barbus* (*B. longiceps*) than to the European *Barbus* (*B. barbus*, *B. plebejus*, *B. peloponnesius*, *B. meridionalis*, *B. cyclolepis* and *B. ciscaucasicus*) (Doadrio, 1990; Machordom, 1993). Colonization of the Iberian Peninsula by this phylogenetic branch of *Barbus* occurred via southern Spain during the Upper Miocene-Pliocene period when the Mediterranean sea dried up (Doadrio, 1990). Accepting the colonization of the Iberian Peninsula through North Africa is not appropriate because during the Miocene these areas had not the same geographical configuration as presently known (López Martínez, 1989).

2. The Iberian barbels are closer to the European and North African species than to the Asian barbels (Banarescu, 1960, 1973; Almaça, 1976). The colonization of the Iberian Peninsula occurred via the North during the Oligocene period when the Pyrenean mountains did not yet exist.

Interestingly, recent parasitological studies on Iberian *Barbus* species have shown the presence of parasites (genus *Dactylogyrus*) which are more related to Asian species than to other parasites in the rest of Europe and North Africa (El Gharbi, 1993).

I therefore suggest that the North African region had important connections with the Iberian and the Asian fish faunas during the Cenozoic. This fish fauna is independent from the rest of the European freshwater fish faunas. However, phylogenetic analyses of the genus *Barbus* based on molecular data did not yield the same results and are, in part, contradictory. For Machordom (1990), the Iberian barbels are closer to the North African barbels than to the European barbels. El Gharbi (1993) considers the Iberian barbels closer to the European barbels than to the North African barbels. These conflicting results might well be related to the use of different enzymes and species.

Phylogenetic results of the genus *Barbus* in Morocco based on molecular data (El Gharbi, 1993) confirm the biogeographical units defined in this work (Fig. 9). For *Barbus s. str.* an allopatric speciation process due to isolation seems to have occurred in North Africa. The sympatry of *B. magniatlantis* and *B. nasus* appears not to be caused by sympatric speciation: *B. nasus* is the sister species of *B. moulouyensis* and both show an allopatric distribution (El Gharbi, 1993) (Fig. 9).

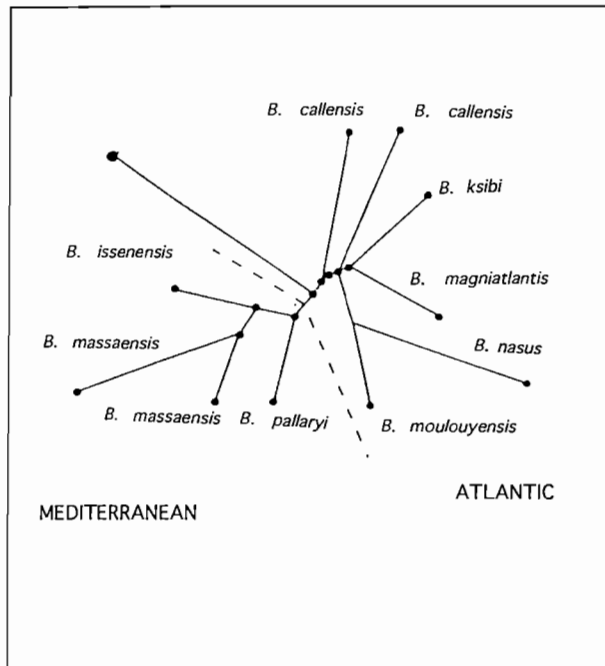


Figure 9. Phylogenetic relationships of the species of the genus *Barbus s. str.* in Morocco (modified after El Gharbi, 1993). Two groups are recognized corresponding to the Mediterranean and Atlantic regions of Morocco. - *Relations phylogénétiques entre espèces du genre Barbus s. str. du Maroc (modifié d'après El Gharbi, 1993). Deux groupes peuvent être distingués qui correspondent aux régions méditerranéenne et atlantique du Maroc.*

On the other hand, the presence of two sister species of *Labeobarbus* (*L. paytoni* and *L. harteti*) showing identical distribution patterns, cannot be explained by any biogeographical interpretation with the current information. The detailed geological origin of the fluvial basins

in North Africa is unknown. North African basins as they are at present have been formed since the Pliocene. Connections with Asia date from the Tertiary in the Paleocene (Low Eocene, Oligocene-Low Miocene and in the Quaternary) (López Martínez, 1989). The Oligocene origin of the Cyprinid fishes (Cavender, 1991) and the presence of African taxa well-differentiated from the Asian forms of *Pseudophoxinus* and *Barbus* seem to suggest that a connection during the Oligocene-Low Miocene period was the mode of exchange of the freshwater fauna between Asia and North Africa. The first fossil record of *Barbus* in Tunisia dates from before the Messinian crisis (Greenwood, 1974).

Africa-Iberian Peninsula connections must have occurred later than the Messinian crisis, during the Upper Miocene when the Mediterranean sea had dried up. The *Barbus* fossil record of the Iberian Peninsula dates from the Pliocene (Doadrio & Casado, 1989). Connections between the Iberian Peninsula and Asia during the Miocene have been postulated on the basis of faunistic data (Aguilar *et al.*, 1984) but no paleogeographic evidence exists. The western Mediterranean situation at the beginning of the Tertiary is partially contradictory with the biogeographical areas obtained. Most of the Atlantic and Tropical areas was covered by the sea during the main part of the Tertiary, and the origin of the freshwater fish fauna must be dating from the Upper Miocene (Fig. 10). The inclusion of the Moulouya basin in the Atlantic area is corroborated by paleogeographic data (Benson *et al.*, 1992; see Fig. 11). In the Mediterranean area two well-

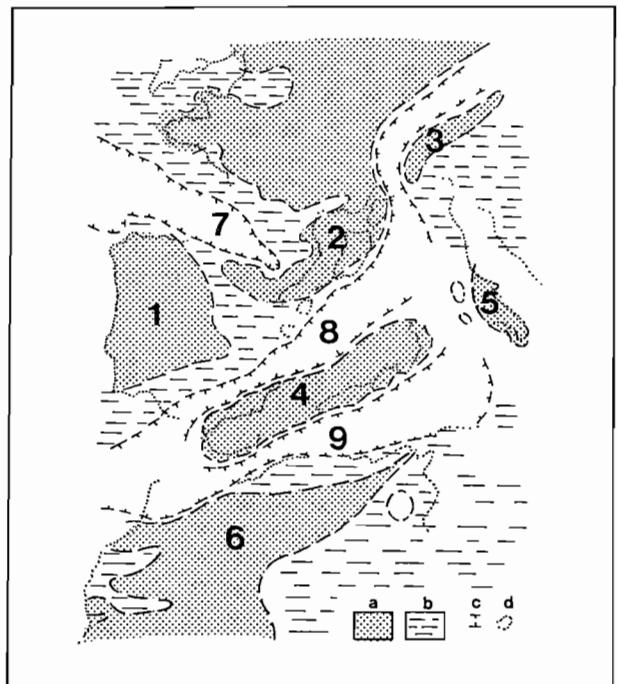


Figure 10. Paleogeographic reconstruction of the western Mediterranean sea in the early Tertiary (after López Martínez, 1989). - *Reconstruction paleogéographique de la partie ouest de la Méditerranée durant le Bas-Tertiaire (d'après López Martínez, 1989).*

differentiated paleogeographic areas can be defined: western and eastern. Phylogenetic knowledge of the genus *Barbus* occurring along the Iberian Peninsula and the Mediterranean region of North Africa is essential to test the hypothesis of the relationships within the Mediterranean region.

The presence of the African genus *Labeobarbus* in the Atlantic region is difficult to explain with a paleogeographic hypothesis based on current knowledge of the dispersion mechanisms of this genus. The main part of the current distribution range of this genus (Fig. 4) was covered with water during the Cenozoic period (Fig. 11) and the presence in the Sebou, Merdia Lerdje, Loukos and Moulouya rivers of *L. fritschii* must be interpreted as a recent dispersion at the end of the Tertiary and Quaternary periods. However, the presence in North Africa of four endemic species of *Labeobarbus* far from the common range of this genus in Africa, together with the sympatry among species seem to indicate an ancient origin of this genus and an old area with a common history on the Atlantic coast of Morocco. The presence of *Cobitis* only in Sebou, Merdia Lerdje and Loukos basins indicates a closer relationship between the Iberian Peninsula and the Atlantic part of Morocco than with the Mediterranean part but this is not proven by paleogeographic evidence.

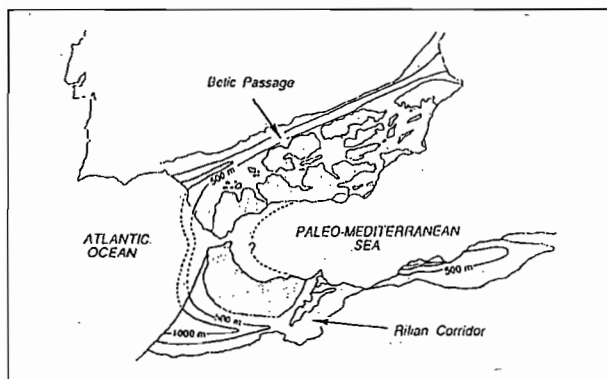


Figure 11. Paleogeographic reconstruction of the Betic and Rifian passages near the Tortonian-Messinian boundary (after Benson *et al.*, 1992). Area covered by the sea is in accordance with the Atlantic region. - Reconstruction paleogéographique des passages Betic et Rifian près de la barrière Tortonienne-Messinienne (d'après Benson *et al.*, 1992). La partie couverte par la mer correspond à la région atlantique.

Acknowledgements

For assistance in the field, we thank Y. Bernat, J. Cubo, S. El Gharbi, J.L. González, M. Kraiem, M. Merino and A. Perdices. I would like to thank A. Perdices, J. A. González-Carmona and L. Aschcroft for the revision of the manuscript, M. Vargas helped with the analysis of delimitation of barriers. J.-F. Guégan and G. Teugels provided valuable support in many aspects of this research. This work was financed by project DGICYTPB92-0025.

References

- Aguilar, R., L.D. Brandy & L. Thaler, 1984. Les rongeurs de Salobrena (Sud de l'Espagne) et le problème de la migration Mésozoïque. *Paleobiol. Cont.*, 14(2): 3-17.
- Almaça, C., 1966. Sur la systématique des barbeaux marocains (Pisces, Cyprinidae, *Barbus*). *Arg. Museu. Boc.* 1,7: 111-114.
- Almaça, C., 1976. La spéciation chez les Cyprinidae de la Péninsule Iberique. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 40 (3 & 4): 399-411.
- Arai, R. & W. Magtoon, 1991. Karyotypes of four cyprinid fishes from Thailand. *Bull. Nat. Sci. Mus.* 17: 183-188.
- Banarescu, P.M., 1960. Einige Fragen zur Herkunft und Verbreitung der Süßwasserfischfauna der europäisch-mediterranen Unterregion. *Arch. Hydrobiol.* 57: 16-134.
- Banarescu, P.M., 1973. Origin and affinities of the freshwater fish fauna of Europe. *Ichthyologia*, 5: 1-18.
- Banarescu, P.M., 1992. Principaux traits de la zoogéographie des eaux douces. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 67(3): 133-154.
- Baroni-Urbani, C. & M.W. Buser, 1976. Similarity of binary data. *Syst. Zool.*, 25: 251-259.
- Behnke, R., 1984. Salmonidae. p 125. In: Daget, J., J.-P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.). *CLOFFA I. Check-list of the freshwater fishes of Africa*. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris.
- Benson, R.H., K. Rakic-El Beid & G. Bonaduce, 1992. An important current reversal (influx) in the Rifian corridor (Morocco) at the Tortonian-Messinian boundary: the end of Tethys Ocean. *Notes et M. Serv. géol. Maroc*, 366: 115-146.
- Berrebi, P., 1981. Contribution à l'étude du sous-genre *Labeobarbus*. *Bull. Inst. Scienc. Rabat*, 5: 59-72.
- Bertin, L., 1951. Ichthyogéographie de l'Afrique du Nord. *C. R. Som. Séances Soc. Biogéogr.*, 242: 79-82.
- Bianco, P.G., 1988. Bio-Ecology and dispersal strategy of Cyprinodontoid fish with special regard to the mediterranean subregion. *Monitore zool. Ital.*, 22: 529-530.
- Boulenger, G.A., 1891. Catalogue of the reptiles and batrachians of Barbary (Morocco, Algeria, Tunisia), *Tr. Zool. Soc. Lond.*, 13(3): 93-164.
- Boulenger, G.A. 1911. Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum (Natural History). Vol. 2. Trustees, London.
- Cavender, T.M., 1991. The fossil record of the Cyprinidae. In: Winfield, I.J. & J.S. Nelson (eds.) *Cyprinid fishes. Systematics, biology and exploitation*. Chapman & Hall.
- Collares-Pereira, M.J., 1983. Les phoxinelles circum-méditerranéens (avec la description d'*Anaocypris* N. Gen.) (Poissons, Cyprinidae). *Cybiuim*, 7(3): 1-7.
- Collares, M.J. & J.M. Madeira, 1990. Cytotaxonomic studies in Iberian cyprinids. III. Karyology of Portuguese populations of *Barbus* Cuvier, 1817, with some re-considerations on the karyological evolution of Cyprinidae. *Caryologia*, 43: 17-26.
- Crovello, T.J., 1981. Quantitative biogeography: an overview. *Taxon*, 30: 563-575.
- Cuvier, G. & A. Valenciennes, 1842. *Histoire Naturelle des poissons*, 16. P. Bertrand, Paris, 472 p.
- Daget, J., J.-P. Gosse, G.G. Teugels & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1991. *CLOFFA IV, Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISNB-Brussels, MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris, 740 p.
- Dercourt, J., L.P. Zonenshain, L.E. Ricou, V.G. Kazmin, X. Le Pichon, A.L. Knipper, C. Grandjacquet, I.M. Sborshchikov, J. Boulin, O. Sorokhtin, J. Geysant, C. Lepvrier, B. Biju-Duval, J.C. Sibuet, L.A. Savostin, M. Westphal & J.P. Lauer, 1985. Présentation de 9 cartes paléogéographiques au 1/20.000.000 s'étendant de l'Atlantique au Pamir pour la période du Lias à l'Actuel. *Bull. Soc. géol. Fr.* 8,1 (5): 637-652.
- Dercourt, J., L.P. Zonenshain, L.E. Ricou, V.G. Kazmin, X. Le Pichon, A.L. Knipper, C. Grandjacquet, I.M. Sborshchikov, J. Geissant, C. Lepvrier, D.H. Pechersky, J. Boulin, J.-C. Sibuet, L. Savostin, O. Sorokhtin, M. Westphal, M.L. Bazhenov, J.-P. Lauer & B. Biju-Duval, 1986. Geological evolution of the Tethys belt from the Atlantic to the Pamirs since the Lias. *Tectonophysics*, 123: 241-315.

- Doadrio, I., 1988. Delimitation of areas in the Iberian Peninsula on the basis of freshwater fishes. *Bonn. zool. Beitr.* 39, 2/3: 113-128.
- Doadrio, I., 1990. Phylogenetic relationships and classification of western palaeartic species of the genus *Barbus* (Osteichthys, Cyprinidae). *Aquat. Living Resour.*, 3: 265-282.
- Doadrio, I. & P. Casado, 1989. Nota sobre la ictiofauna de los yacimientos de la cuenca de Guadix-Baza (Granada), pp. 139-150. In: M.T. Alberdi & F.P. Bonadonna (eds.) *Geología y Paleontología de la cuenca de Guadix-Baza*. MNCN-CSIC, Madrid.
- Doadrio, I., P. Garzon, J. Alvarez & P. Barrachina, 1987. La distribución de *Barbus bocagei* Steindachner, 1865 (Ostariophysi, Cyprinidae) en la Península Ibérica. Donana, *Acta Vertebrata* 14: 125-131.
- El Gharbi, S., 1993. Biosystématique, Evolution et Biogéographie dans les interactions hôte-parasite le modèle *Barbus* (Cyprinidés) - *Dactylogyrus* (Monogenea). Ph.D. thesis, University Mohamed V, Rabat: 170 p.
- El Gharbi, S., A. Lambert & P. Berrebi, 1993. Le genre *Barbus* (sous-genres *Barbus* et *Labeobarbus*) au Maroc. *Cahiers d'Ethologie*, 13(2): 223-226.
- Estève, R., 1947. Etude biométrique des barbeaux marocains. *Bull. Mus. nat. Hist.* 9 (3): 265-269.
- Fiala, K.L., 1984. CLINCH version 6.2 User's Document and Program.
- Gaudant, J., 1993. Un exemple de «Régression évolutive chez des poissons Cyprinodontidae du Miocène supérieur d'Espagne: *Aphanius illuensis* nov. sp. *Geobios*, 26(4): 449-454.
- Giusti, F. & G. Manganelli, 1984. Relationships between geological land evolution and present distribution of terrestrial gastropods in the western Mediterranean area, pp. 70-92. In: Solem, A. & A.C. Van Bruggen (eds.) *World-wide snails*. Brill, Leiden.
- Golubtsov, A.S. & E. Yu. Krysanov, 1993. Karyological study of some cyprinid species from Ethiopia. The ploidy differences between large and small *Barbus* of Africa. *J. Fish Biol.*, 42: 445-455.
- Greenwood, P.H., 1974. Review of cenozoic freshwater fish faunas in Africa. *Ann. Geol. Surv. Egypt*, 4: 211-233.
- Guégan, J.-F., P. Rab, A. Machardom & I. Doadrio, in press. New evidence of hexaploidy in large African *Barbus* (Cyprinidae, Teleostei) with some considerations on the origin of hexaploidy. *J. Fish Biol.*
- Howes, G.J., 1987. The phylogenetic position of the Yugoslavian cyprinid fish genus *Aulopyge* Heckel, 1841, with an appraisal of the genus *Barbus* Cuvier & Cloquet, 1816 and the subfamily Cyprininae. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 53(5): 165-196.
- Karaman, M.S., 1971. Süßwasserfische der Türkei. Revision der Barben Europas, Vorderasiens und Nordafrikas. *Mitt. Hamburg zool. Mus. Inst.*, 67: 175-253.
- Kondrashov, A.S. & M.V. Mina, 1986. Sympatric speciation: when is it possible. *Biol. J. Linn. Soc.*, 27: 201-223.
- Kornfield, I. & K.E. Carpenter, 1984. Cyprinids of Lake Lanao, Philippines: taxonomic validity, evolutionary rates and speciation scenarios, pp. 69-83. In: A.A. Echelle & I. Kornfield (eds.) *Evolution of species flocks*. Orono Press, Orono.
- Kraiem, M.M., 1983. Les poissons d'eau douce de Tunisie: Inventaire commenté et répartition géographique. *Bull. Inst. nac. Scient. tech. Oceanogr. Pêche Salammbó*, 10: 107-124.
- Kraiem, M.M., 1992. Revision de l'inventaire des poissons d'eau douce de Tunisie. *Bull. Soc. Sc. Nat. Tunisie*, 20-21: 98-100.
- Kraiem, M.M., 1994. Systématique, Biogéographie et Bio-écologie de *Barbus callensis* Valenciennes, 1842 (Poissons, Cyprinidae) de Tunisie. Ph.D. thesis, University Tunis II, 227 p.
- Lévêque, C., 1990. Cyprinidae. pp 269-361. In: C. Lévêque, D. Paugy & G.G. Teugels (eds.) *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest*. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris, Collection Faune Tropicale, 28.
- Lévêque, C. & J. Daget, 1984. Cyprinidae. pp 217-342. In: Daget, J. J.P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.) *CLOFFA I. Check-list of the freshwater fishes of Africa*. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris.
- Leviton, A.E., R.H. Gibbs JR., E. Heal & C.E. Dawson, 1985. Standards in Herpetology and Ichthyology: Part I. Standard symbolic codes for Institutional Resource collections in Herpetology and Ichthyology. *Copeia*, 3: 802-832.
- Lopez Martinez, N., 1989. Tendencias en Paleobiogeografía. El futuro de la biogeografía del pasado, pp. 271-296. In: E. Aguirre (ed.), *Paleontología*. C.S.I.C. Madrid.
- Machordom, A. 1990. Filogenia y evolución del género *Barbus* en la Península Ibérica mediante marcadores moleculares. Ph.D. thesis, University Complutense Madrid, 258 p.
- Machordom, A. & I. Doadrio, 1993. Phylogénie et taxonomie des barbeaux nord-africains. *Cah. d'Ethologie*, 13(2): 218.
- Magtoon, W. & R. Arai, 1989. Karyotypes of five *Puntius* species and one *Cyclocheilichthys* species (Pisces, Cyprinidae) from Thailand. *Bull. Nat. Sci. Mus.*, 15: 167-174.
- McCoy, E.D., S.S. Bell & K. Walters, 1986. Identifying biotic boundaries along environmental gradients. *Ecology*, 67(3): 749-759.
- Myers, G.S., 1949. Salt tolerance of fresh-water fish groups in relation to zoogeographical problems. *Bijdr. Dierkunde*, 28: 315-322.
- Myers, G.S., 1951. Fresh-water fishes and East Indian zoogeography. *Stanford Ichthyol. Bull.*, 4:11-21.
- Nagelkerke, L.A.J., F.A. Sibbing, J.G.M. Van den Boogaart, H.R.R. Lammens & J.W.M. Osse, 1994. The barbs (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? *Env. Biol. Fishes*, 39: 1-22.
- Oellerman, L.K. & P.H. Skelton, 1990. Hexaploidy in yellowfish species (*Barbus*, Pisces, Cyprinidae) from southern Africa. *J. Fish Biol.*, 37: 105-115.
- Pellegrin, J., 1921. Les poissons des eaux douces de l'Afrique du Nord française. Maroc, Algérie, Tunisie, Sahara. *Mém. Soc. Scienc. Nat. du Maroc*, 1(2): 1-216.
- Pellegrin, J., 1939. Les Barbeaux de l'Afrique du Nord Française: description d'une espèce nouvelle. *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc*, 19, 1: 1-10.
- Playfair, H.M. & M. Letourneux, 1871. Memoir on the Hydrographical System and the Freshwater Fish of Algeria. *Ann. mag. nat. Hist.*, 8(4): 373-394.
- Real, R., J.M. Vargas & J.C. Guerrero, 1992. Análisis biogeográfico de clasificación de áreas y de especies. In: Vargas, J.M., R. Real & A. Antunez (eds.) *Objetivos y metodos biogeograficos. Aplicaciones en herpetologia. Monogr. Herpetol.*, 2: 7-20
- Roberts, T.R., 1975. Geographical distribution of African freshwater fishes. *Zool. J. Linn. Soc.*, 57: 249-319.
- Roberts, T.R., 1984. Cobitidae. p 343. In: Daget, J., J.-P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.) *CLOFFA I. Check-list of the freshwater fishes of Africa*. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris.
- Rogl, F. & F.F. Steininger, 1983. Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys. Die neogene Palaeogeographie und Palinspastik des zirkum-mediterranen Raumes. *Ann. naturh. Mus. Wien*, 85: 135-163.
- Sanchiz, F.B., 1981. Aportes al método de delimitación de regiones en biogeografía histórica. *Memorias del Coloquio sobre Ecología y Biogeografía*: 224-243.
- SPSS-x. 1986. User's guide. 2nd edn. New York, Mc Graw-Hill.
- Teugels, G.G., 1986. A systematic revision of the African species of the genus *Clarias* (Pisces, Clariidae). *Ann. Mus. r. Afr. Centr.*, 247: 1-199.
- Van Couvering, J.A.H., 1977. Early records of freshwater fishes in Africa. *Copeia*: 163-166.
- Villwock, W. & A. Scholl, 1982. Ergänzende mitteilungen über *Aphanius* aus der oase Arraq/Jordanien sowie. Betrachtungen zum toxonomischen status eines neuen *A. iberus* (Cyprinodontidae: Pisces) aus dem oued Zousfana, Igli/Nordwest-Algerien. *Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst.*, 79: 267-271.
- Yu, X., T. Zhou, Y. Li, K. Li & M. Zhou, 1987. On the karyosystematics of cyprinid fishes and a summary of fish chromosome studies in China. *Genetics*, 72: 225-236.

Faune ichthyologique des eaux douces d'Afrique de l'Ouest

Didier Paugy¹, Kassoum Traoré² & Papa Samba Diouf³

¹ORSTOM, Département des Eaux Continentales, 213 rue La Fayette, 75480 PARIS cedex 10, France;

²IDESSA, Département Piscicole, B.P. 633, BOUAKÉ, Côte d'Ivoire; ³CRODT/ISRA, B.P. 2241, DAKAR, Sénégal

Résumé

Durant ces 15 dernières années, la région d'Afrique de l'Ouest qui s'étend au sud du Sahara, du bassin du Sénégal au nord-ouest au bassin tchadien au nord-est et à la rivière Cross (Cameroun-Nigéria) au sud-est, a fait l'objet de nombreux programmes de recherche. L'effort consenti permet aujourd'hui de dresser un bilan assez complet de l'ichtyofaune qu'on y rencontre, ce qui place la région parmi l'une des mieux connues d'Afrique. Cinquante familles de poissons d'eau douce (61 en y comptant les espèces euryhalines), comptant 163 genres (180) distribués en 528 espèces (558) y sont actuellement répertoriées.

Des recherches multidisciplinaires menées tant sur le plan des aspects traditionnels de la morphologie et de l'anatomie que des approches plus récentes de génétiques par électrophorèse des isozymes, de marquage biologique par les parasites ou encore d'électrophysiologie, ont contribué nettement à améliorer les connaissances sur l'ichtyofaune, et à proposer des scénarios écologiques et évolutifs pertinents. L'ensemble des connaissances acquises nous permettront dans un avenir proche de proposer des modèles prédictifs ou prévisionnels d'organisation des peuplements piscicoles qui devaient servir d'outils d'avenir en terme d'études d'impact dans des régions tropicales menacées.

Summary

During the last fifteen years, West Africa, defined here as the area south of the Sahara, from the Senegal basin in the north-west to the Chad basin in the north-east and the Cross river (Cameroon-Nigeria), has been the subject of numerous research programs. As a result, the ichthyofauna of this area is one of the best known of Africa. Fifty families of primary freshwater fishes (61 when euryhaline species are included), including 163 (180) genera and 528 (558) species are presently known.

Multidisciplinary research, including both classical (morphology and anatomy) and more recent (isozyme electrophoresis, parasitology and electrophysiology) approaches, has contributed considerably to the improvement of our knowledge of this ichthyofauna and enables to propose ecological and evolutive scenarios. This knowledge will serve to propose predictive or provisional models of the structuration of ichthyological populations which will contribute considerably to the preservation of threatened areas.

Ces quinze dernières années, la région ouest-africaine a fait l'objet de nombreux programmes de recherche, ce qui permet aujourd'hui de donner un bilan assez complet des connaissances systématiques, faunistiques et écologiques concernant les poissons de cette partie du continent africain.

La zone concernée

L'Afrique de l'Ouest est définie, ici, comme la région s'étendant, au sud du Sahara, du bassin du Sénégal au nord-ouest, au bassin tchadien au nord-est et à la rivière Cross au sud-est (Fig. 1). Ce territoire d'environ trois millions de km² inclut la majorité des bassins sahélo-soudanais, à l'exception du Nil, et ceux de Guinée occidentale.

Climat

D'une manière générale, on peut distinguer deux grands types de climat dont les caractéristiques sont

directement sous l'influence du mouvement du Front Inter Tropical (FIT ou zone inter tropicale de convergence) qui est une zone d'instabilité séparant deux masses d'air. L'une humide d'origine marine au sud, l'autre chaude et sèche d'origine continentale au nord. De décembre à mars le FIT est localisé au sud (environ 5° N), d'où une dominance d'air continental sec, même jusqu'en zone forestière. C'est l'époque de l'Harmattan, vent sec et froid d'origine saharienne. Puis le FIT migre vers le nord et atteint sa limite septentrionale (environ 20° N) en juillet-août. Enfin à partir de septembre, le FIT retourne vers le sud pour atteindre sa limite méridionale en mars. Localement, la position du FIT règle les saisons, notamment dans ces régions la quantité de pluie. La longueur de la saison humide et la quantité de pluie augmente donc du nord vers le sud (Fig. 2). Ainsi, dans le nord aux environs de l'isohyète 100 mm, la saison des pluies est restreinte à quelques semaines en juillet-août, la saison sèche étant en revanche très longue. Plus au sud, aux environs de l'isohyète 750 mm, la saison des pluies est plus longue et dure de juin à septembre. Enfin, en basse côte, il existe quatre saisons distinctes avec une grande saison sèche (novembre à mars), une grande

saison des pluies (avril à juillet), une petite saison sèche (août-septembre) et enfin une petite saison des pluies (octobre-novembre).

Hydrologie

L'hydrologie des rivières est sous la dépendance directe de la distribution des pluies, et Rodier (1964) définit deux principaux régimes. Le régime tropical est caractérisé par une seule crue alors que le régime équatorial possède deux pics de crue, le premier généralement plus important que le second (Fig. 3). Évidemment, ces régimes typiques se compliquent lorsqu'il s'agit de rivières de grande importance qui peuvent traverser plusieurs régions climatiques. Dans ce cas, leur régime général, s'il montre généralement une certaine tendance, est souvent une résultante complexe de plusieurs autres.

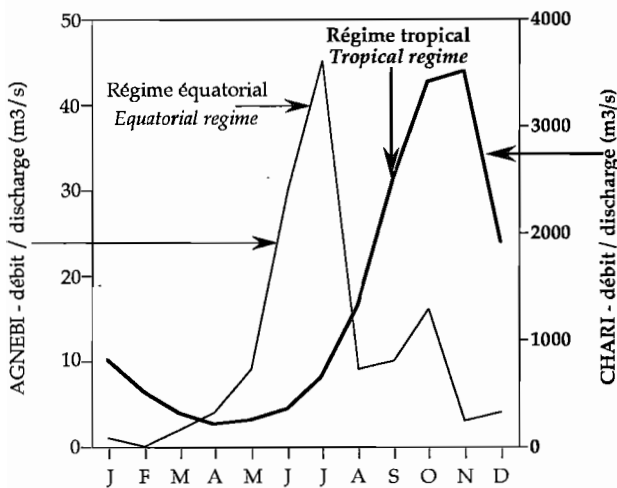


Figure 3. Principaux régimes hydrologiques en Afrique de l'Ouest. - *Main hydrological systems in West Africa.*

Végétation

De même que l'hydrologie, l'extension de la forêt est sous l'étroite dépendance de la pluie totale tombée au cours de l'année. Il demeure encore au sud une mosaïque de lambeaux de forêt primaire (Taï, Banco en Côte d'Ivoire par exemple) et de plantations. Malheureusement la politique de déforestation de certains pays est croissante et certaines zones traditionnellement considérées comme forestières sont dorénavant devenues plus ou moins savanicoles. C'est le cas de la Sierra Leone, par exemple. Plus au nord, après une zone de transition, on rencontre la zone soudanienne, puis la zone sahélienne et enfin la zone désertique saharienne.

Hydrographie

Le relief de l'Afrique de l'Ouest est essentiellement constitué de plaines et de plateaux dont l'altitude ne

dépasse guère, hormis quelques sommets isolés, 600 mètres au-dessus du niveau de la mer. Le relief et le climat permettent de séparer les rivières en deux grandes catégories géographiques, parfois également faunistiques. La première rassemble des bassins de superficie peu importante qui se dirigent directement vers le sud dans l'Atlantique. On les trouve essentiellement en Guinée, Sierra Leone et Libéria, mais également parfois en Côte d'Ivoire, au Ghana et au Bénin. L'autre grande catégorie comprend les bassins qui serpentent à travers la zone sahélo-soudanienne. Il s'agit de grands bassins qui drainent des régions souvent assez arides et qui permettent la fertilisation, grâce à de vastes plaines d'inondation, de zones à l'économie souvent précaire. Parmi les plus importantes on peut citer le Niger, le Sénégal, la Volta et le Chari (y compris le lac Tchad) (Tab. I).

Comme on peut le remarquer, il existe une certaine diversité physique de cette région qui peut néanmoins se diviser en deux grandes tendances. L'une forestière et méridionale plus ou moins inféodée au climat équatorial, l'autre savanicole, plus septentrionale, sous influence tropicale. Cette diversité géographique va influencer la composition faunistique des différents bassins, et nous verrons que celle-ci trouve son originalité tant par son histoire que par le lien étroit qui la lie aux caractéristiques climatiques et hydrologiques.

Historique des connaissances faunistiques

Dans un important ouvrage de synthèse publié au début du siècle (1909-1916), Boulenger fait le point sur les collections du *British Museum (National History)* en passant en revue l'ensemble des espèces d'Afrique continentale. Dans cette œuvre, qui fait aujourd'hui encore référence, il donne, pour les 1425 qu'il a recensées, une description assez détaillée ainsi qu'une indication de la distribution connue de chacune d'entre elles.

Un peu plus tard, Pellegrin (1923) publie une faune des poissons d'Afrique de l'Ouest (du Sénégal au Niger) dans laquelle, à partir de ses recherches et de celles de Boulenger, il retient 35 familles et 293 espèces. Cette zone est donc un peu plus restreinte que celle que nous exposons ici puisqu'elle ne comprend pas le Tchad.

Après la seconde guerre mondiale, quelques ichtyologues commencèrent à séjourner assez longtemps dans les pays, ce qui leur permit d'acquérir une bonne connaissance des faunes locales. Du fait de leur expérience de terrain, en plus de l'aspect strictement taxinomique, ces auteurs fournirent également des renseignements biologiques et écologiques, domaines encore peu explorés jusque alors. Cette approche régionale fit l'objet d'un certain nombre de synthèses, dont les plus connues sont: Ghana (Irvine *et al.*, 1947), Mont Nimba (Daget, 1952, 1963), Niger supérieur (Daget, 1954), Gambie (Johnels, 1954), Niokolo Koba (Daget, 1961), Basse Guinée (Daget, 1962), Tchad (Blache *et al.*, 1964), Côte d'Ivoire (Daget & Iltis, 1965) et Ogun (Sydenham, 1977).

Tableau I. Surface et longueur des principaux cours d'eau de l'Afrique de l'Ouest. - *Surface area and length of the main river basins in West Africa.*

Rivières	Pays	Surface (km ²)	Longueur (km)
Niger	Guinée Mali Niger Nigéria	1.125.000	4.200
Chari	Tchad Cameroun	600.000	1.270
Sénégal	Guinée Sénégal	441.000	1.640
Volta	Burkina Faso Ghana	398.000	1.270
Bandama	Côte d'Ivoire	97.000	1.050
Comoé	Côte d'Ivoire	78.000	1.160
Gambie	Sénégal Gambie	77.000	1.120
Sassandra	Côte d'Ivoire	75.000	840
Cross	Nigéria Cameroun	75.000	485
Ouémé	Bénin	50.000	700
Cavally	Côte d'Ivoire Libéria	28.850	700
Corubal	Guinée Bissau	23.200	600
Pra	Ghana	22.960	445
Ogun	Nigéria	22.370	
Mono	Togo	22.000	360
Sewa	Sierra Leone	19.050	385
Moa	Sierra Leone	18.760	425
Little Scarcies	Sierra Leone	18.530	280
Saint Paul	Libéria	18.180	430
Konkouré	Guinée	16.470	365
Tano	Ghana Côte d'Ivoire	16.200	625
Loffa	Libéria	13.190	350
Geba	Guinée Bissau	12.630	225
Nipoué	Côte d'Ivoire Libéria	11.920	380
Kogon	Guinée		
Great Scarcies	Guinée Sierra Leone		
Pampana	Sierra Leone		
Agnébi	Côte d'Ivoire		

Plus tard, grâce aux progrès des recherches développées en Afrique, quelques spécialistes unirent leurs efforts pour publier un Catalogue des Poissons d'Eau Douce d'Afrique (CLOFFA) (Daget *et al.*, 1984-1991). La préparation du CLOFFA a efficacement stimulé les recherches, tant sur le terrain qu'à partir des collections déjà existantes. Ainsi, en Afrique de l'Ouest, un programme multidisciplinaire et multi-organismes, démarré en 1985, a permis d'achever certaines révisions taxinomiques et de faire une mise à jour des inventaires faunistiques des principaux bassins d'Afrique occidentale: Côte d'Ivoire et Ghana (Teugels *et al.*, 1988), Guinée et Guinée Bissau (Lévêque *et al.*, 1989), Togo (Paugy & Bénech, 1989),

Sierra Leone et Libéria (Paugy *et al.*, 1990), bassins sahé-liens (Lévêque *et al.*, 1991) et Cross (Teugels *et al.*, 1992). Le bilan de l'ensemble des travaux de taxinomie et de faunistique a été rassemblé dans une Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres d'Afrique de l'Ouest (Lévêque *et al.*, 1990, 1992) qui permet de recenser maintenant pour la région 61 familles (la famille des Claroteidae, décrite par Mo en 1991, n'est pas encore incluse dans cette faune), 180 genres et 558 espèces, soit environ deux fois plus que ce qu'avait identifié Pellegrin (1923), respectivement 35, 99 et 293; il est à noter toutefois que ce dernier n'avait pas pris en compte le bassin tchadien.

Ceci peut paraître très important, notamment pour ce qui concerne les familles et les genres. Pourtant, sans minimiser les progrès réalisés, il faut prendre en compte au moins trois facteurs indépendants et sans rapport direct avec le nombre d'espèces nouvelles recensées :

– Un certain nombre de familles relativement hétérogènes ont été élevées au rang d'ordre ou/puis éclatées en plusieurs autres (Tab. II). Parmi les exemples les plus révélateurs, on peut citer les Characinidae, dorénavant ordre des Characiformes, démembrés en quatre familles, Hepsetidae, Characidae, Distichodontidae et Citharinidae. De même, les Siluridae, devenus Siluriformes, ont été subdivisés en sept familles en Afrique de l'Ouest, Bagridae, Schilbeidae, Amphiliidae, Clariidae, Malapteruridae, Mochokidae et Ariidae (d'autres existent ailleurs en Afrique et surtout dans d'autres continents). De même, les Moronidae et les Centropomidae ont été détachés des Serranidae tout comme les Eleotridae des Gobiidae. Enfin, en ce qui concerne les poissons plats, les Pleuronectidae sont devenus les Pleuronectiformes avec les deux familles des Bothidae et des Cynoglossidae.

Tableau II. Familles de poissons de l'Afrique de l'Ouest, démembrées depuis 1923. - *West African fish families splitted since 1923.*

Familles connues en 1923	Familles connues actuellement
Elopidae	Elopidae
Clupeidae	Megalopidae Clupeidae
Characinidae	Pristigasteridae Hepsetidae Characidae Distichodontidae Citharinidae
Siluridae	Bagridae Schilbeidae Amphiliidae Clariidae Malapteruridae Mochokidae Ariidae
Serranidae	Centropomidae Serranidae Moronidae
Pleuronectidae	Bothidae Cynoglossidae
Gobiidae	Gobiidae Eleotridae

– Certaines espèces plus ou moins considérées comme strictement marines n'avaient pas été prises en compte par Pellegrin. Mais nous savons maintenant qu'un certain nombre d'entre elles fréquentent, occasionnellement ou durant certaines écophases, les estuaires et les lagunes. De ce fait ces familles doivent être dorénavant réper-

toriées (Tab. III). Ainsi, chez les Carcharhinidae (requins), les Dasyatidae (raies), les Antennariidae (poissons crapauds), les Hemiramphidae, les Lutjanidae, les Gerridae, les Ephippidae et les Blenniidae, il existe une ou plusieurs formes euryhalines. Parfois même, certaines espèces de ces familles se sont totalement adaptées au milieu continental pour devenir strictement dulçaquicoles. Tel est le cas de *Dasyatis garouaensis* (Dasyatidae) et de *Dagetichthys lakdoensis* (Soleidae).

– Enfin, il convient d'ajouter les espèces qui sont de véritables additions pour la faune d'Afrique de l'Ouest (Tab. III). Il s'agit des Cromeriidae, connus du Nil mais non répertoriés dans la région avant 1948 et des Denticipitidae découverts au Bénin - Nigéria (Clausen, 1959).

Tableau III. Familles euryhalines ou marines (normal), strictement continentales (gras) et mixtes (italiques) en Afrique de l'Ouest; (mixte: familles dont certaines espèces sont marines et/ou euryhalines et/ou continentales). - *Brackish or marine (normal), strictly freshwater (bold), and mixed families (italic) in West Africa; (mixed: families with marine and/or brackish and/or freshwater species).*

Famille	Milieux
Carcharhinidae	Euryhalins
<i>Dasyatidae</i>	<i>Mixtes</i>
Denticipitidae	Dulçaquicoles
Cromeriidae	Dulçaquicoles
Antennariidae	Euryhalins
Hemiramphidae	Euryhalins
Lutjanidae	Euryhalins
Gerridae	Euryhalins
Ephippidae	Euryhalins
Blenniidae	Euryhalins
<i>Soleidae</i>	<i>Mixtes</i>

Si l'accroissement du nombre de familles doit être regardé avec discernement, en revanche l'augmentation du nombre de genres et surtout d'espèces est tout à fait significative (Tab. IV).

Tableau IV. Évolution des connaissances de la faune ichthyologique de l'Afrique de l'Ouest entre la synthèse de Pellegrin (1923) et nos connaissances actuelles. (Entre parenthèses espèces euryhalines comprises). - *Evolution of knowledge on West African ichthyofauna between Pellegrin (1923) and present (brackets: brackish water species included).*

	Pellegrin, 1923	Lévêque et al., 1990 & 1992
Familles	35	50 (61)
Genres	99	163 (180)
Espèces	293	528 (558)

Pour arriver à un tel résultat, outre les classiques méthodes s'adressant à l'anatomie, d'autres approches ont plus récemment permis de valider certains doutes laissés par la seule approche morphologique. C'est ainsi que les monogènes branchiaux ont pu servir d'excellents marqueurs (Paugy & Guégan, 1989). Le polymorphisme enzymatique, utilisé comme unique marqueur (Agnèse & Bigorne, 1992), en association avec la parasitologie et l'anatomie (Paugy *et al.*, 1989) ou en complément d'une étude électrophysiologique et morphologique (Bigorne & Paugy, 1991) a également permis de résoudre certains problèmes que les seules études morphologiques classiques n'avaient jusqu'alors pas pu surmonter.

Nous donnons ci-dessous deux exemples qui illustrent bien ce que certaines techniques récentes peuvent apporter pour mieux séparer certaines espèces de phénotypes proches, résultant donc probablement d'une spéciation assez récente:

1. *Labeo* (Cyprinidae) du Sénégal et du Niger. Dans le haut cours de ces deux bassins, nous avons trouvé de nombreux spécimens intermédiaires entre *L. senegalensis* et *L. coubie*, que nous pensions, au début, être d'éventuels hybrides. Si cette forme se rapproche par sa morphologie générale de *L. senegalensis* (Fig. 4a), en revanche l'anatomie de sa bouche rappelle celle de *L. coubie* (Fig. 4b). De même, le nombre de branchiospines sur le premier cératobranchial ne permet pas de trancher et laisse également supposer une forme hybride (Fig. 4c). L'analyse comparée de la parasitofaune branchiale (Monogènes) des trois formes de *Labeo* permet en revanche de trancher et prouve qu'il ne s'agit pas d'un hybride mais bien d'une espèce valide possédant une parasitofaune spécifique (Tab. V). De même l'étude génétique par électrophorèse de protéines des trois formes permet, sans ambiguïté, de statuer sur la spécificité réelle de l'hybride supposé (Tab. VI). En raison de sa coloration particulière, cette nouvelle espèce a été nommée *L. roseopunctatus*. En raison de ses caractéristiques morphologiques, on peut supposer que cette espèce est «née» d'une hybridation interspécifique qui bien que certainement moins courante que le processus de cladogénèse, n'en demeure pas moins un phénomène assez fréquent, voire majeur du moins en ce qui concerne le règne végétal (Barbault, 1994).

2. *Petrocephalus* (Mormyridae) du Niger. Dans le bassin supérieur du Niger on rencontre trois formes de *Petrocephalus* aux caractéristiques métriques et méristiques identiques et qui ne diffèrent que par le patron de coloration (Fig. 5a):

Forme A: livrée uniformément argentée.

Forme B: premiers rayons de la dorsale fortement marqués de noir; une tache sous dorsale noire attenante à la nageoire.

Forme C: une tache grise sous dorsale isolée de la nageoire.

La forme A, connue depuis longtemps correspond à *P. bovei*, espèce largement répandue mais dont la morphologie, hormis la coloration, ne diffère pas des deux autres formes. Afin de statuer sur l'éventuelle spécificité de ces trois formes, les caractéristiques de la décharge électrique émise par ces Mormyridae a été étudiée. Si les formes A et C ne peuvent être différenciées, en revanche les individus du groupe B montrent des caractéristiques différentes (Fig. 5b). Si la forme des décharges ne permet pas de distinguer A et C, en revanche les différenciations génétiques, exprimées sur le réseau phylogénétique le plus parcimonieux (Fig. 6) confirme le niveau spécifique de ces trois formes (Agnèse & Bigorne, 1992). Outre *P. bovei* (forme A) déjà connu, l'aide de nouvelles techniques a permis de reconnaître la validité spécifique des deux autres formes et donc de contribuer à la description de deux nouvelles espèces, *P. soudanensis* (forme B) et *P. pallidomaculatus* (forme C).

Connaissances biologiques et écologiques

Richesse spécifique

La biogéographie insulaire prédit une corrélation positive entre la surface de l'île et le nombre d'espèces qui y sont présentes. Partant de cette hypothèse, Daget & Iltis (1965) ont d'abord observé que pour treize rivières, la plupart situées en Côte d'Ivoire, la richesse spécifique était une fonction puissance de la surface du bassin versant. Par ailleurs, Livingstone *et al.* (1982) estiment que le débit est un meilleur prédicteur de la richesse spécifique que la surface du bassin versant. Bénéficiant d'un jeu de données assez important pour l'Afrique de l'Ouest, Huguény (1989) a montré que si la richesse spécifique était effectivement corrélée à la surface du bassin versant, la prédiction était meilleure si le modèle prenait en compte le débit moyen annuel. Si l'on compare les richesses spécifiques observées à celles prédites par les deux modèles (Fig. 7), on note qu'en règle générale les bassins sont plus riches que ce que prédisent les modèles. Ce qui signifie, entre autres, que leur affinement est fonction de la connaissance faunistique que l'on a des bassins, ce qui permet donc de mettre en évidence ceux nécessitant des compléments d'inventaire.

Les zones biogéographiques

Les connaissances faunistiques acquises jusqu'à présent permettent de dégager certaines conclusions, notamment en terme de biogéographie historique.

Partant du tableau général des espèces (480) et des bassins (47) donné en annexe, nous avons fait une analyse factorielle des correspondances (Chessel & Dolédec, 1992) puis une classification hiérarchique ascendante (Thioulouse, 1991) à partir du tableau de contingence 43 bassins et 480 espèces. Nous avons, en effet, éliminé quatre bassins (Farmington, Du, Niouniourou et Lac Togo) dont les inventaires étaient trop partiels et manifestement incomplets.

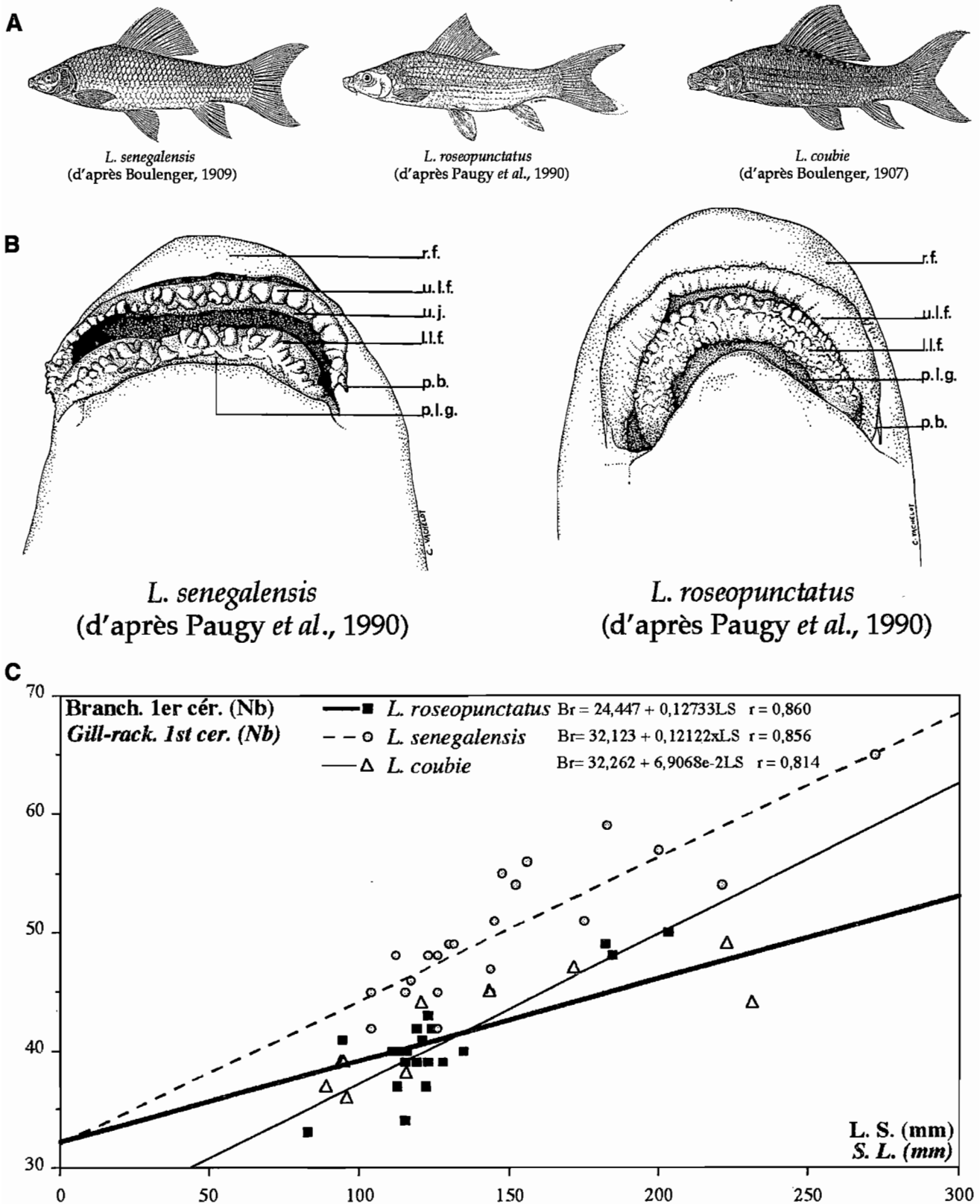


Figure 4. A. Morphologie générale de trois espèces sympatriques de *Labeo* (Cyprinidae) du haut Niger et du haut Sénégal. B. Vue générale de la région buccale ventrale de deux espèces de *Labeo*. l.l.f. : lèvre inférieure; p.b. : barbillon postérieur; p.l.g. : sillon post-labial; r.f. : lobe rostral; u.j. : mâchoire supérieure; u.l.f. : lèvre supérieure. C. Évolution du nombre de branchiospines sur le premier cératobranchial en fonction de la taille des individus chez trois espèces de *Labeo* de l'Afrique de l'Ouest. - A. General morphology of three sympatric species of *Labeo* (Cyprinidae) from the Upper Niger and the Upper Senegal. B. General view of ventral mouth region of two *Labeo* species. l.l.f. : lower labial fold; p.b. : posterior barbel; p.l.g. : postlabial groove; r.f. : rostral flap; u.j. : upper jaw; u.l.f. : upper labial fold. C. Number of gillrakers on the first ceratobranchial in relation to size for three *Labeo* species from West Africa.

Tableau V. Spécificité parasitaire des Monogènes, *Dogielius* et *Dactylogyrus*, pour trois espèces sympatriques de *Labeo* (Cyprinidae) en Afrique de l'Ouest. - *Parasite specificity of Monogenea, Dogielius and Dactylogyrus, for three sympatric species of Labeo (Cyprinidae) in West Africa.*

Parasites	<i>L. roseopunctatus</i>	<i>L. senegalensis</i>	<i>L. coubie</i>
<i>Dogielius harpagatus</i>			+
<i>Dogielius clavipenis</i>			+
<i>Dogielius anthocolpos</i>			+
<i>Dogielius flagellatus</i>			+
<i>Dogielius complicatus</i>			+
<i>Dogielius tropicus</i>		+	
<i>Dogielius flosculatus</i>		+	
<i>Dogielius grandijugus</i>	+		
<i>Dactylogyrus digitalis</i>			+
<i>Dactylogyrus decaspirus</i>			+
<i>Dactylogyrus oligospirophallus</i>			+
<i>Dactylogyrus retroversus</i>			+
<i>Dactylogyrus titus</i>			+
<i>Dactylogyrus falcilocus</i>			+
<i>Dactylogyrus jaculatus</i>			+
<i>Dactylogyrus cyclocirrus</i>		+	
<i>Dactylogyrus senegalensis</i>		+	
<i>Dactylogyrus labeous</i>		+	
<i>Dactylogyrus rastellus</i>		+	
<i>Dactylogyrus tubarius</i>		+	
<i>Dactylogyrus nathaliae</i>	+		

Tableau VI. Fréquences alléliques observées sur 13 loci de trois espèces sympatriques de *Labeo* (Cyprinidae) en Afrique de l'Ouest.- *Allelic frequencies observed at 13 loci for three sympatric species of Labeo (Cyprinidae) in West Africa.*

Locus	Allèles	<i>L. roseopunctatus</i>	<i>L. senegalensis</i>	<i>L. coubie</i>
Aat	110	1	0	0
	120	0	1	1
Ak	100	1	0	0
	110	0	1	1
Es	100	1	1	1
Glo	100	0	1	0,5
	120	1	0	0,5
Ldh-1	100	1	1	1
Ldh-2	100	1	1	0,88
	105	0	0	0,12
Mdh-1	100	1	1	1
Mdh-2	100	1	1	1
Me	90	0	1	0
	100	1	0	1
6Pgd	95	0,5	0,5	1
	100	0,5	0,5	0
Pt-1	80	1	0	0
	100	0	0	1
	110	0	1	0
Pt-2	100	1	1	1
Sod	90	1	0	0
	110	0	1	1

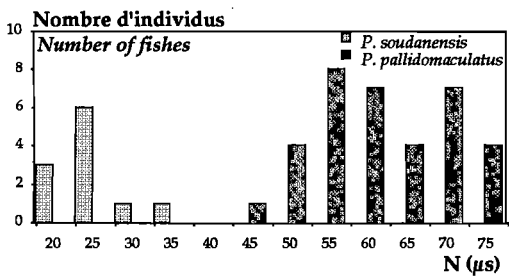
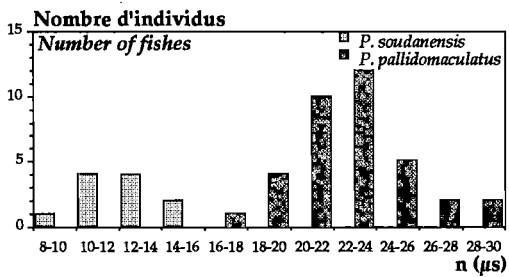
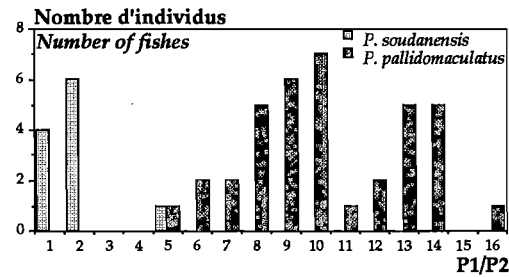
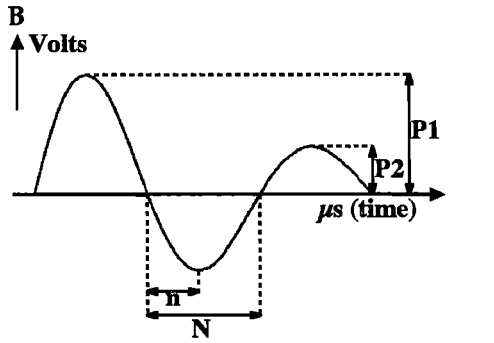
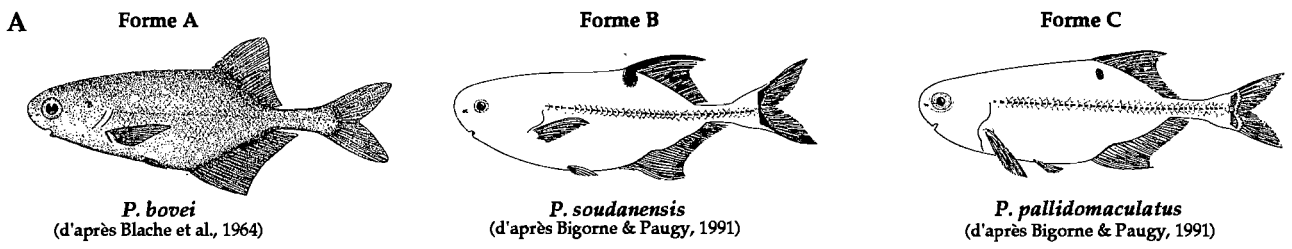


Figure 5. A. Morphologie générale de trois espèces sympatriques de *Petrocephalus* (Mormyridae) du haut Niger. B. Caractéristiques spécifiques des décharges électriques de deux espèces sympatriques de *Petrocephalus*. - A. General morphology of three sympatric species of *Petrocephalus* (Mormyridae) from the Upper Niger. B. Specific characteristics of electric discharges of two sympatric *Petrocephalus* species.

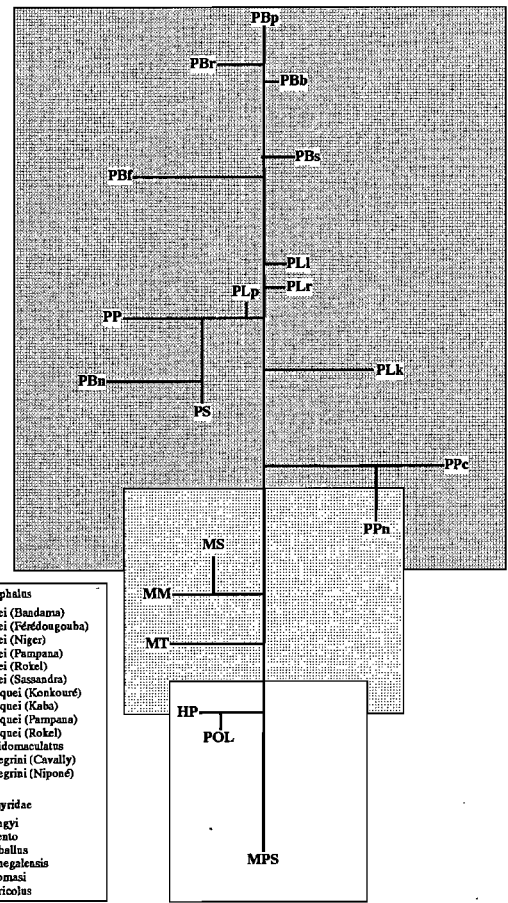


Figure 6. Mormyridae: réseau phylogénétique le plus parcimonieux obtenu à partir d'une matrice de présence/absence d'allèles (d'après Agnèse & Bigorne, 1992). - Mormyridae: most parsimonious phylogeny obtained from the presence/absence alleles matrix (after Agnèse & Bigorne, 1992).

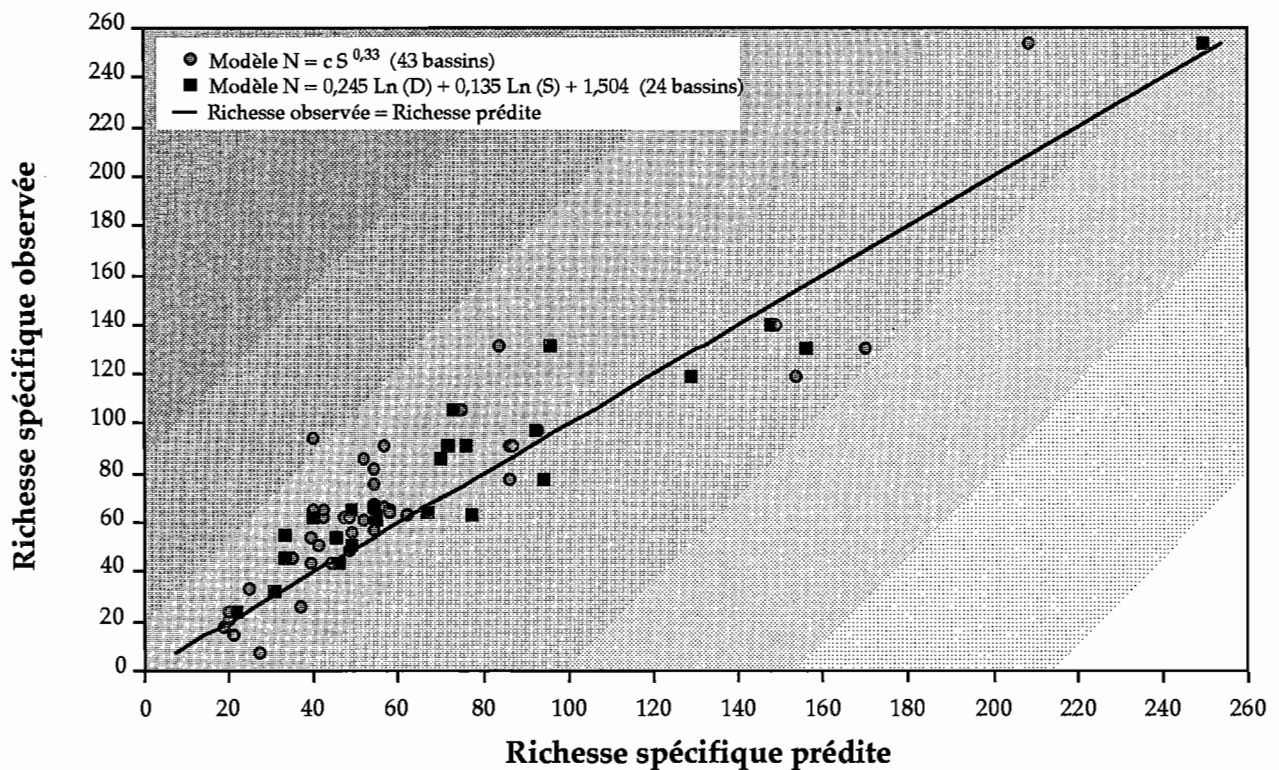


Figure 7. Afrique de l'Ouest : relation entre les richesses spécifiques prédites et observées pour les principaux bassins.
 - West Africa : relation between the predicted and observed species richness for the main river basins.

Les résultats sont clairs (Fig. 8a et b) et montrent trois grands ensembles (Fig. 9) dans lesquels on reconnaîtra divers sous-ensembles :

- la région *sahélo-soudanienne* où l'on pourra distinguer un sous-ensemble dahoméen correspondant aux bassins orientaux allant du Mono à la Cross (y compris le Bas-Niger) et un sous-ensemble des grands bassins de la région sahélienne;
- la région *éburnéo-ghanéenne*, où il convient de faire la distinction entre les grands bassins et les plus petits du sud-ouest de la Côte d'Ivoire. À noter que cette région a de fortes affinités avec la précédente et que seules une dizaine d'espèces restreintes à cette zone en permettent la distinction;
- la région *guinéenne occidentale* (Haute-Guinée), où l'on distinguera le sous-ensemble subtropical (Kogon, Corubal, Géba) des autres fleuves à régime plus équatorial.

Cette répartition ichthyologique n'a rien d'original et correspond en grande partie à ce qui avait déjà été décrit (Roberts, 1975; Howes & Teugels, 1989; Hugueny, 1990; Hugueny & Lévêque, 1994). Elle est toutefois plus complète, et donc plus affinée, puisqu'elle prend en compte un plus grand nombre de bassins et une connaissance faunistique plus approfondie.

Les régions décrites sont également des centres d'endémisme. En élargissant un peu la zone d'étude, on s'aperçoit que le taux d'endémisme est plus élevé dans la région guinéenne orientale (Basse-Guinée) qui pourrait être le centre d'origine de certaines « espèces hypothétiques ancestrales » comme le montre l'exemple de *Chrysichthys maurus* (Agnès, 1989). Ainsi, l'étude des distances génétiques entre les populations montre qu'il existe trois groupes dont les relations sont ordonnées (Fig. 10):

- I: Côte d'Ivoire, de la Comoé au Nipoué;
- II: zone guinéenne orientale (Lofa et Makona)
- III: zone guinéenne occidentale (Mongo au Konkouré).

Les relations entre ces trois groupes suivent un gradient géographique suggérant que les populations dérivent l'une de l'autre, la plus ancienne se trouvant en Côte d'Ivoire. On notera au travers de cette étude spécifique que le Nipoué est encore la frontière qui sépare les régions guinéenne et éburnéo-ghanéenne.

La distribution actuelle des espèces est le résultat des événements climatiques et géologiques qui ont affecté l'Afrique occidentale au cours du Quaternaire récent. Au cours de ces 30.000 dernières années, il y a eu en effet une alternance de périodes sèches et de périodes humides. Si les premières isolent les peuplements ou contri-

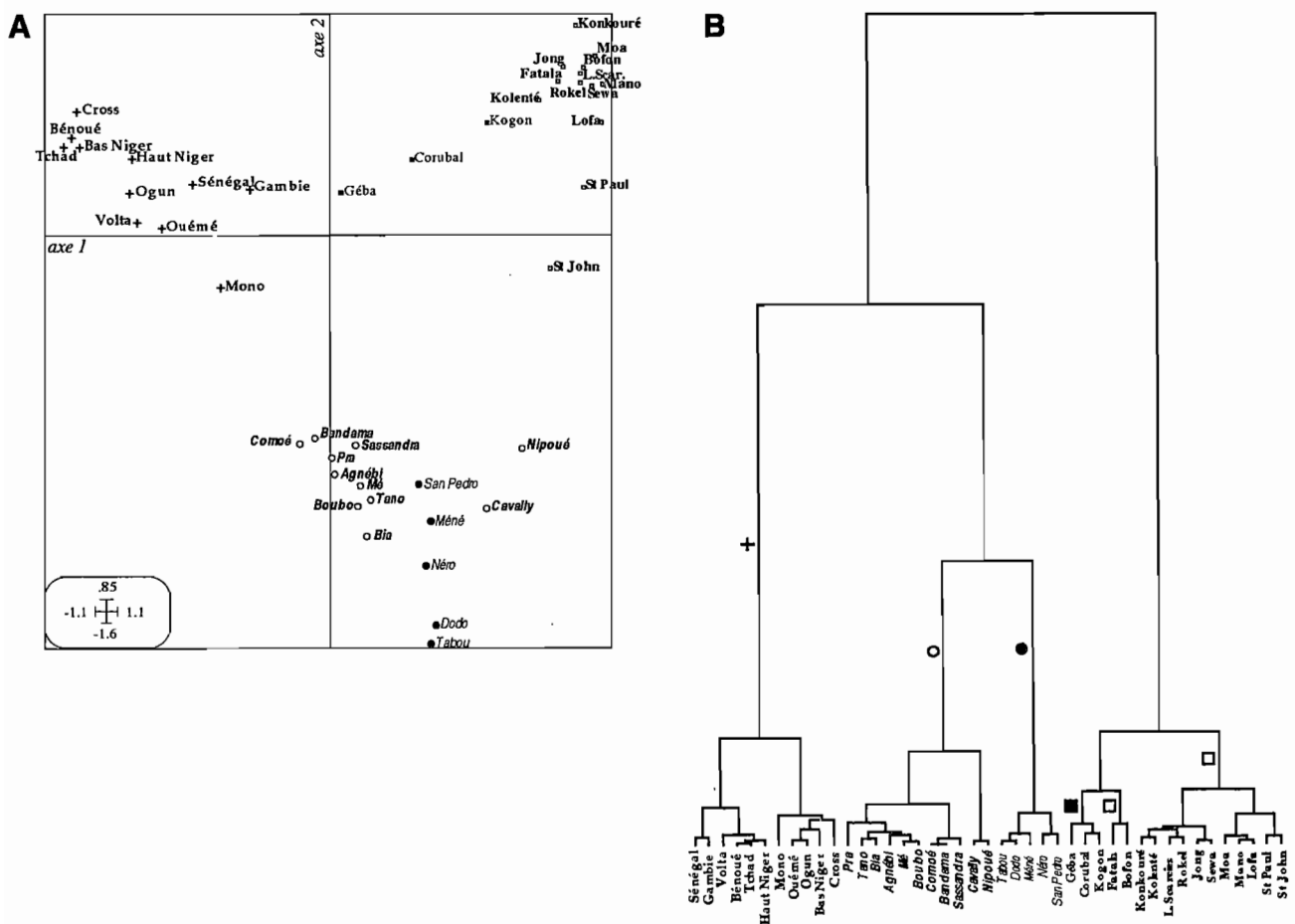


Figure 8. A. Position des bassins sur les deux premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances effectuée à partir de la matrice présence/absence de 480 espèces dans 43 bassins de l'Afrique de l'Ouest. B. Dendrogramme (UPGMA utilisant les distances de l'indice de Jaccard) montrant les relations entre les bassins. - A. Position of the river basins on the two first axes of the factor correspondance analysis computed from the presence/absence matrix of 480 species in 43 rivers in West Africa. B. Dendrogram (UPGMA using Jaccard's index) showing the relationships between rivers.

buent même parfois à leur extinction, les secondes favorisent les échanges grâce aux connexions qui peuvent s'établir entre les différents bassins. Durant ces périodes climatiques se superposent également certains événements géologiques qui créent des barrières entre les régions. Enfin, il convient d'ajouter le rôle que joue les lagunes qui permettent à certaines espèces de coloniser des bassins proches (Hugueny & Lévêque, 1994).

Les cycles biologiques

L'histoire explique donc en grande partie les différences faunistiques observées puisque les centres d'endémisme mis en évidence correspondent généralement bien avec les régions biogéographiques définies. Ainsi, comme nous l'avons vu, les zones d'endémisme de Guinée occidentale et orientale se superposent avec celles connues pour d'autres groupes d'animaux et interprétées comme des zones refuges forestières. Toutefois, le climat actuel reflète aussi assez bien la distribution savanicole ou forestière des espèces rencontrées, et de nombreuses espèces calquent leurs cycles biologiques sur les conditions extérieures rencontrées. Ainsi, presque toutes possèdent une

période de reproduction qui se limite à la montée des eaux en région sahélienne où existe un étiage sévère (Fig. 11). A l'inverse, la ponte est parfois étalée durant presque toute l'année en zone forestière où les rivières n'ont pas toujours un étiage prononcé (Fig. 11).

En ce qui concerne l'alimentation, les espèces de cette région, dans leur catégorie trophique, montrent un certain opportunisme qui leur permettent de survivre lors des périodes de disette d'étiage, notamment en zone sahélienne où ne subsistent généralement que quelques mares résiduelles.

Nos propres observations, actuellement en cours de rédaction, nous ont permis de distinguer six guildes trophiques importantes :

- limnivores: *Labeo* ;
- micro/macrophytophages: *Citharinus*, *Distichodus*, *Tilapia s.l.* ;
- zooplanctophages: *Chelaethiops* ;
- omnivores: *Alestes s.l.*, Clariidae, Schilbeidae ;
- invertivores: Mormyridae, Bagridae, Mochokidae ;
- ichtyophages: *Hydrocynus*, *Hemichromis*, *Lates*.

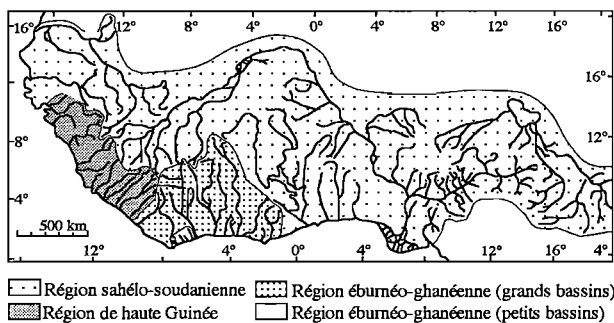


Figure 9. Principales régions biogéographiques en Afrique de l'Ouest. - *Principal biogeographical regions in West Africa.*

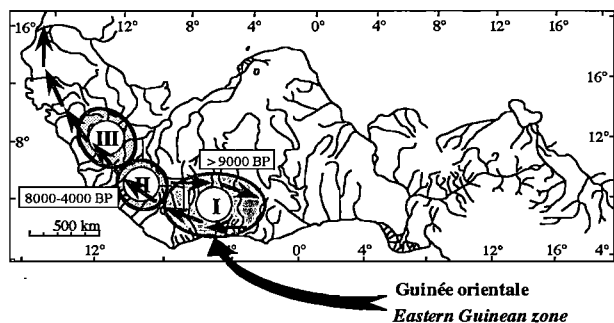
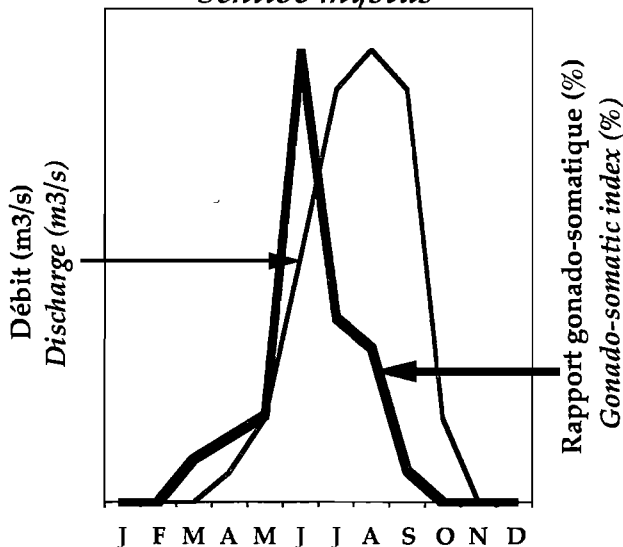


Figure 10. Dynamique de colonisation des bassins par les populations de *Chrysichthys maurus* en Afrique de l'Ouest (d'après Agnès, 1989). - *Mode of colonization of the river basins in West Africa by Chrysichthys maurus populations (after Agnès, 1989).*

En fait, peu d'espèces possèdent un régime très strict, ce qui leur permet de s'adapter aux conditions lorsque celles-ci deviennent trop défavorables. En corollaire, on note cependant que des espèces relativement spécialisées comme les *Labeo* et certains Mormyridae ont tendance à se raréfier lorsque les conditions deviennent telles qu'il ne leur est plus guère possible de trouver leur nourriture dans les mares résiduelles de faible superficie. Toutefois, il est probable que le facteur alimentation n'est pas le seul en cause car il est connu que les poissons, en général, s'adaptent relativement facilement au jeûne. Il faut donc certainement y voir également peut-être une synergie liée à la raréfaction de la teneur en oxygène, car même en zone tropicale certaines espèces sont peu résistantes à l'hypoxie (Bénech & Lek, 1981).

Nos connaissances sur les stratégies de reproduction et d'alimentation de la plupart des espèces et sur leur écologie, en terme de fonctionnement, atteignent maintenant en Afrique de l'Ouest un niveau qui pourra cer-

Mali (régime tropical)
Schilbe mystus



Côte d'Ivoire (régime équatorial)
Brycinus imberi

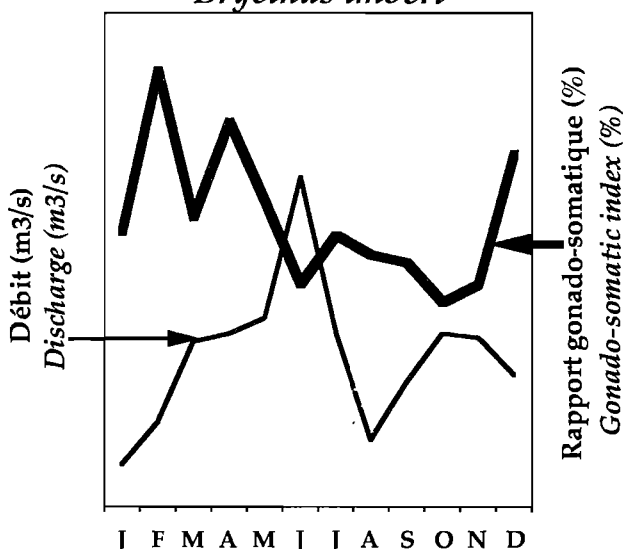


Figure 11. Cycle de reproduction des espèces en fonction des régimes climatiques en Afrique de l'Ouest. - *Reproduction cycle of fish in relation to the climatic regimes in West Africa.*

tinement dans un avenir assez proche nous permettre de proposer des modèles prédictifs ou prévisionnels d'organisation des peuplements, qui serviront certainement d'outils d'avenir en terme d'étude d'impact. En effet, les régions tropicales sont de moins en moins exemptes de menaces et sont maintenant sous l'emprise de nombreuses perturbations (agriculture, aménagements, traitements pesticides, déforestation...), dont il serait bon de prévoir, pour prévenir, les effets avant qu'il ne soit trop tard comme cela est le cas dans la plupart des régions tempérées industrialisées.

Références bibliographiques

- Agnèse, J.-F., 1989. Différenciation génétique de plusieurs espèces de Siluriformes ouest-africains ayant un intérêt pour la pêche et l'aquaculture. Thèse de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier: 194 p.
- Agnèse, J.-F. & R. Bigorne, 1992. Premières données sur les relations génétiques entre onze espèces ouest-africaines de Mormyridae (Teleostei, Osteichthyes). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 25(3) : 253-261.
- Barbault, R., 1990. Des baleines, des bactéries et des hommes. Éd. Odile Jacob, Paris, 327 p.
- Bénech, V. & S. Lek, 1981. Résistance à l'hypoxie et observations écologiques pour seize espèces de poissons du Tchad. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (2): 153-168.
- Bigorne, R. & D. Paugy, 1991. Note sur la systématique des *Petrocephalus* (Teleostei: Mormyridae) d'Afrique de l'Ouest. *Ichthyol. Explor. Freshwater*, 2(1): 1-30.
- Boulenger, G.A., 1909. Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum (Natural History) printed by the order of the Trustees. London, 1, 373 p.
- Boulenger, G.A., 1911. Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum (Natural History) printed by the order of the Trustees. London, 2, 529 p.
- Boulenger, G.A., 1915. Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum (Natural History) printed by the order of the Trustees. London, 3, 526 p.
- Boulenger, G.A., 1916. Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum (Natural History) printed by the order of the Trustees. London, 4, 392 p.
- Cazenave, A. & C. Valentin, 1990. Les états de surface de la zone sahélienne. Influence sur l'infiltration. *Coll. Didactiques, Orstom*, 229 p.
- Chessel, D. & S. Dolédec, 1992. ADE, version 3.4: Hypercard-Stacks and QuickBasic Microsoft-Programme library for the analysis of environmental data. *Écologie des eaux douces et des grands fleuves*, URA CNRS 1451, Université Claude Bernard Lyon I, 69622 Villeurbanne cedex.
- Clausen, H.S., 1959. Denticipitidae, a new family of primitive isopondyloous teleosts from West African freshwaters. *Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren.*, 121: 141-151.
- Daget, J., 1952. La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba. Poissons. *Mém. I.F.A.N.*, 19: 311-334.
- Daget, J., 1954. Les Poissons du Niger supérieur. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, 36: 1-391.
- Daget, J., 1962. Les poissons du Fouta Dialon et de la Basse Guinée. *Mém. I.F.A.N.*, 65: 1-210.
- Daget, J., 1963. La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba. Poissons (2^e note). *Mém. I.F.A.N.*, 66: 573-600.
- Daget, J., 1968. Diversité des faunes de poissons dans les cours d'eau du Portugal. *Arquivos do museu Bocage*, 2: 21-26.
- Daget, J., J.-P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1984. CLOFFA 1. *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris. Vol.1, 410 p.
- Daget, J., J.-P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1986. CLOFFA 2. *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISBN, Bruxelles, MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris. Vol.2, 520 p.
- Daget, J., J.-P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1986. CLOFFA 3. *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISBN, Bruxelles, MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris. Vol.3, 273 p.
- Daget, J., J.-P. Gosse, G.G. Teugels & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1991. CLOFFA 4. *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISBN, Bruxelles, MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris. Vol.4, 740 p.
- Daget, J. & A. Iltis, 1965. Poissons de Côte d'Ivoire (eaux douces et eaux saumâtres). *Mém. I.F.A.N.*, 74: 1-385.
- Howes, G.J. & G.G. Teugels, 1989. New bariliine species from West Africa with a consideration of their biogeography. *J. Nat. Hist.*, 23: 83-902.
- Huguény, B., 1989. West African rivers as biogeographic islands: species richness of fish communities. *Oecologia*, 79: 236-243.
- Huguény, B., 1990. Biogéographie et structure des peuplements de poissons d'eau douce d'Afrique de l'Ouest: approches quantitatives. *Trav. Doc. Microédités, ORSTOM*, 65: 1-296.
- Huguény, B. & C. Lévêque, 1994. Freshwater fish zoogeography in west Africa: faunal similarities between river basins. *Env. Biol. Fishes*, 39: 365-380.
- Irvine, F.R., A.P. Brown, J.R. Norman & E. Trewavas, 1947. The fish and the fisheries of the Gold Coast. Crown Agents of the Colonies, London: 352 p.
- Lévêque, C., D. Paugy & G.G. Teugels, 1991. Annotated checklist of the freshwater fishes of the Nilo-Sudan river basins in Africa. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 24 (2): 131-154.
- Lévêque, C., D. Paugy & G.G. Teugels (eds.), 1990. *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest*. Vol.1. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris, Collection Faune Tropicale, 28: 1-384.
- Lévêque, C., D. Paugy & G.G. Teugels (eds.), 1992. *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest*. Vol.2. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris, Collection Faune Tropicale, 28: 385-902.
- Lévêque, C., D. Paugy, G.G. Teugels & R. Romand R., 1989. Inventaire taxinomique et distribution des poissons d'eau douce des bassins côtiers de Guinée et de Guinée Bissau. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 (2): 107-127.
- Livingstone, D.A., M. Rowland & P.E. Bailey, 1982. On the size of African riverine fish faunas. *Amer. Zool.*, 22: 361-369.
- Mo, T., 1991. Anatomy and systematics of Bagridae (Teleostei), and siluroid phylogeny. *Theses Zoologicae*, 17: 1-216.
- Paugy, D. & V. Bénech, 1989. Les poissons d'eau douce des bassins côtiers du Togo. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 (4): 295-316.
- Paugy, D. & J.-F. Guégan, 1989. Note à propos de trois espèces d'*Hydrocymus* (Pisces, Characidae) du bassin du Niger suivies de la réhabilitation de l'espèce *Hydrocymus vittatus* (Castelnau, 1861). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 (1): 63-69.
- Paugy, D., J.-F. Guégan & J.-F. Agnèse, 1990. Three simultaneous and independant approaches to the characterization of a new species of *Labeo* (Teleostei, Cyprinidae) from West Africa. *Can. J. Zool.*, 68: 1124-1131.
- Paugy, D., C. Lévêque, G.G. Teugels & R. Romand, 1990. Freshwater fishes of Sierra Leone and Liberia. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 23 (4): 329-350.
- Pellegrin, J., 1923. Les poissons des eaux douces de l'Afrique occidentale (du Sénégal au Niger). *Publs Com. Etud. hist. Afr. occid. fr.* Ed. Larose, Paris, 373 p.
- Roberts, T.R., 1975. Geographical distribution of African freshwater fishes. *Zool. J. Linn. Soc.*, 57: 249-319.
- Rodier, J., 1964. Régimes hydrologiques de l'Afrique noire à l'ouest du Congo. *Mém. Orstom*, 6: 1-137.
- 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.
- Teugels, G.G., C. Lévêque, D. Paugy & K. Traoré, 1988. Etat des connaissances sur la faune ichtyologique des bassins côtiers de Côte d'Ivoire et de l'Ouest du Ghana. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 (3): 221-237.
- Teugels, G.G., G. McG. Reid & R.P. King, 1992. Fishes of the Cross river basin (Cameroon - Nigeria). Taxonomy, zoogeography, ecology and conservation. *Ann. Mus. r. Afr. Centr.*, 266: 1-132.
- Thioulouse, J., 1991. MacDendro, Cluster Analysis. Biométrie, génétique et biologie des populations. URA CNRS 243, Université Claude Bernard Lyon I, 69622 Villeurbanne cedex.

ANNEXE

Dans l'annexe qui suit, ne figurent que les espèces ayant une signification biogéographique pour la région. Ne figure donc pas, l'ensemble des formes d'origine euryhaline et / ou marine qui se répartissent le long des côtes allant du Sénégal au Nigéria. Cela explique que ne sont listées ici que 480 des 528 espèces actuellement connues pour la région. D: espèces essentiellement dulçaquicoles; S: espèces euryhalines; M: espèces essentiellement marines. Sénég. = Sénégal; Corub. = Corubal; Konk. = Konkouré; L. Scarc. = Little Scarcies; F. Lake = Farmington Lake; S. Pedro = San Pedro; Sassan. = Sassandra; Nioun. = Niouniourou; Banda. = Bandama; L. Togo = Lac Togo; L. Nig. = Lower Niger; U. Nig. = Upper Niger. - *In the following appendix only the species with a biogeographical importance for the region are listed. Species with a euryhaline and or marine origin and occurring along the coast between Senegal and Nigeria, are therefore not included. This explains why only 480 of the 528 species reported from this area, are listed. D: generally freshwater species; S: euryhaline species; M: generally marine species.*

Faune ichthyologique d'Afrique de l'Ouest

Nb	Milieu	Espèces	1 Sénég.	2 Gambie	3 Géba	4 Corub.	5 Kogon	6 Fafala	7 Konk.	8 Boïon	9 Kolente	10 L. Scarc.	11 Rokel	12 Jong	13 Sewa	14 Moa	15 Mano	16 F. Lake	17 Lofa	18 St Paul	19 Du	20 St John	21 Nipoué	22 Cavalry	23 Tabou	24 Dodo
108	D	<i>Neolebias ansorgii</i>																								
109	D	<i>Neolebias axelrodi</i>																								
110	D	<i>Neolebias powelli</i>																								
111	D	<i>Neolebias unifasciatus</i>		*	*									*				*	*			*	*			
112	D	<i>Paradistichodus dimidiatus</i>		*	*	*	*																			
113	D	<i>Phago loricatus</i>																								
114	D	<i>Citharidium ansorgii</i>																								
115	D	<i>Citharinops distichoides</i>																								
116	D	<i>Citharinus citharus</i>	*	*	*																					
117	D	<i>Citharinus eburneensis</i>																								
118	D	<i>Citharinus latus</i>	*		*																					
119	D	<i>Barboides gracilis</i>																								
120	D	<i>Barbus ablabes</i>	*		*	*			*		*	*	*	*			*		*	*	*	*	*	*	*	*
121	D	<i>Barbus aboinensis</i>																								
122	D	<i>Barbus anema</i>																								
123	D	<i>Barbus anniae</i>			*																					
124	D	<i>Barbus atakorensis</i>																								
125	D	<i>Barbus b. occidentalis</i>	*																							
126	D	<i>Barbus b. waldroni</i>												*	*											
127	D	<i>Barbus bagwensis</i>												*	*											
128	D	<i>Barbus batesii</i>		*																						
129	D	<i>Barbus baudoni</i>		*																						
130	D	<i>Barbus bawkuensis</i>																								
131	D	<i>Barbus bigornei</i>									*	*	*	*									*			
132	D	<i>Barbus boboi</i>																		*						
133	D	<i>Barbus cadenati</i>							*																	
134	D	<i>Barbus callipterus</i>	*																							
135	D	<i>Barbus campilacanthus</i>																								
136	D	<i>Barbus chlorotaenia</i>																								
137	D	<i>Barbus dialonensis</i>	*	*																						
138	D	<i>Barbus ditinensis</i>	*																							
139	D	<i>Barbus eburneensis</i>																		*		*	*	*	*	*
140	D	<i>Barbus foutensis</i>	*	*					*		*															
141	D	<i>Barbus gruteli</i>						*	*																	
142	D	<i>Barbus guilidi</i>																								
143	D	<i>Barbus guineensis</i>							*																	
144	D	<i>Barbus hypsolepis</i>																								
145	D	<i>Barbus inaequalis</i>																			*	*	*	*	*	*
146	D	<i>Barbus lagoensis</i>																								
147	D	<i>Barbus lauzannei</i>																	*	*						
148	D	<i>Barbus leonensis</i>	*	*					*		*	*	*	*	*	*	*	*								
149	D	<i>Barbus liberiensis</i>									*	*	*	*	*	*	*	*					*	*	*	*
150	D	<i>Barbus macinensis</i>	*																							
151	D	<i>Barbus macrops</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
152	D	<i>Barbus nigeriensis</i>																								
153	D	<i>Barbus niokoloensis</i>	*	*		*																				
154	D	<i>Barbus parablades</i>																								
155	D	<i>Barbus parawaldroni</i>																	*	*			*	*	*	*
156	D	<i>Barbus perince</i>	*																							
157	D	<i>Barbus petitjeani</i>	*																							
158	D	<i>Barbus pleuropholis</i>																								
159	D	<i>Barbus pobeguini</i>	*	*		*			*																	
160	D	<i>Barbus progenys</i>							*																	
161	D	<i>Barbus pumilus</i>																								
162	D	<i>Barbus punctitaeniatus</i>	*																				*			

Faune ichthyologique d'Afrique de l'Ouest

Nb	Milieu	Espèces	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
			Néro	S. Pedro	Méné	Sassan.	Nioun.	Boubo	Banda.	Agnébi	Mé	Canoé	Ria	Tano	Pra	Volta	L. Togo	Mono	Ouéré	Ogun	L. Nig.	Beroué	L. Nig.	Cross	Tchad
163	D	<i>Barbus nimbaulti</i>																							
164	D	<i>Barbus sacatus</i>																							
165	D	<i>Barbus salessaei</i>																							
166	D	<i>Barbus stigmatopygus</i>							*						*			*			*	*	*	*	*
167	D	<i>Barbus subinensis</i>											*												
168	D	<i>Barbus sublineatus</i>				*			*		*				*		*	*	*	*	*	*	*	*	*
169	D	<i>Barbus sylvaticus</i>																*		*					
170	D	<i>Barbus tiekroei</i>																		*					
171	D	<i>Barbus traorei</i>																							
172	D	<i>Barbus trispiloides</i>																							
173	D	<i>Barbus trispilos</i>			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
174	D	<i>Barbus walkeri</i>											*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
175	D	<i>Barbus wurtzi</i>	*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
176	D	<i>Barbus zalbiensis</i>																			*	*	*	*	*
177	D	<i>Chelaethiops bibie</i>													*					*	*	*	*	*	
178	D	<i>Garra allostoma</i>																			*	*	*	*	*
179	D	<i>Garra dembeensis</i>																							*
180	D	<i>Garra quadrimaculata</i>																							*
181	D	<i>Garra trewavatae</i>																			*	*	*	*	*
182	D	<i>Garra waterloti</i>																			*	*	*	*	*
183	D	<i>Labeo alluaudi</i>																			*	*	*	*	*
184	D	<i>Labeo batesii</i>																						*	*
185	D	<i>Labeo brachypoma</i>													*				*	*	*	*	*	*	*
186	D	<i>Labeo coubie</i>			*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
187	D	<i>Labeo curriei</i>																							
188	D	<i>Labeo parvus</i>			*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
189	D	<i>Labeo roseopunctatus</i>																			*	*	*	*	*
190	D	<i>Labeo rouaneti</i>																				*	*	*	*
191	D	<i>Labeo senegalensis</i>				*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
192	D	<i>Leptocypris crossensis</i>																					*	*	*
193	D	<i>Leptocypris guineensis</i>																							
194	D	<i>Leptocypris konkourensis</i>																							
195	D	<i>Leptocypris niloticus</i>													*					*	*	*	*	*	*
196	D	<i>Leptocypris taitaensis</i>																		*	*	*	*	*	*
197	D	<i>Opsaridium cf ubangense</i>																						*	*
198	D	<i>Prolabeo batesi</i>																							
199	D	<i>Raiamas leoequei</i>																				*	*	*	*
200	D	<i>Raiamas nigeriensis</i>				*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
201	D	<i>Raiamas scarciensis</i>													*				*	*	*	*	*	*	*
202	D	<i>Raiamas senegalensis</i>				*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
203	D	<i>Raiamas steindachneri</i>							*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
204	D	<i>Auchenoglanis biscutatus</i>														*				*	*	*	*	*	*
205	D	<i>Auchenoglanis occidentalis</i>				*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
206	D	<i>Bagrus bajad</i>										*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
207	D	<i>Bagrus docmak</i>													*			*	*	*	*	*	*	*	*
208	D	<i>Bagrus filamentosus</i>																		*	*	*	*	*	*
209	D	<i>Chrysiichthys aluensis</i>																						*	*
210	D	<i>Chrysiichthys auratus</i>	*												*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
211	D	<i>Chrysiichthys johnelsi</i>												*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
212	D	<i>Chrysiichthys leoequei</i>																			*	*	*	*	*
213	D	<i>Chrysiichthys maurus</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
214	D	<i>Chrysiichthys nigrodigitatus</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
215	D	<i>Chrysiichthys teugelsi</i>																							
216	D	<i>Chrysiichthys walkeri</i>													*				*	*	*	*	*	*	*
217	D	<i>Clarotes laticeps</i>													*				*	*	*	*	*	*	*

Faune ichtyologique d'Afrique de l'Ouest

Nb	Milieu	Espèces	25 Néro	26 S. Pedro	27 Mérú	28 Sassan	29 Nioun	30 Boubo	31 Banda	32 Agnébi	33 Mé	34 Comoé	35 Bia	36 Tano	37 Pra	38 Volta	39 L. Togo	40 Mono	41 Ouémé	42 Ogun	43 L. Nig.	44 Benoué	45 U. Nig.	46 Cross	47 Tchad
218	D	<i>Leptoglanis camerunensis</i>																							
219	D	<i>Notoglanidium maculatum</i>																							
220	D	<i>Notoglanidium thomasi</i>																							
221	D	<i>Notoglanidium walkeri</i>								*				*											
222	D	<i>Parauchenoglanis akiri</i>																			*			*	
223	D	<i>Parauchenoglanis buettikoferi</i>																			*				
224	D	<i>Parauchenoglanis fasciatus</i>																	*	*	*				
225	D	<i>Parauchenoglanis guttatus</i>																						*	
226	D	<i>Iroinea voltae</i>														*									
227	D	<i>Parailia pellucida</i>						*	*	*	*			*		*		*	*	*	*	*	*	*	*
228	D	<i>Parailia spinisermata</i>																						*	*
229	D	<i>Pareutropius buffei</i>																	*	*	*			*	
230	D	<i>Schilbe brevianalis</i>																		*	*	*		*	
231	D	<i>Schilbe intermedius</i>				*		*	*	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
232	D	<i>Schilbe mandibularis</i>	*	*		*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
233	D	<i>Schilbe micropogon</i>														*			*	*	*		*	*	
234	D	<i>Schilbe mystus</i>															*	*	*	*	*	*	*	*	*
235	D	<i>Schilbe uranoscopus</i>																			*	*	*	*	*
236	D	<i>Situmodon auritus</i>										*				*		*	*	*	*	*	*	*	*
237	D	<i>Amphilius atesuensis</i>				*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
238	D	<i>Amphilius kakrimensis</i>				*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
239	D	<i>Amphilius platychir</i>																					*	*	*
240	D	<i>Amphilius rheophilus</i>																					*	*	*
241	D	<i>Andersonia leptura</i>																					*	*	*
242	D	<i>Doumea chappuisi</i>																							*
243	D	<i>Doumea thysi</i>																						*	*
244	D	<i>Paramphilius firestonei</i>																							*
245	D	<i>Paramphilius teugei</i>																							*
246	D	<i>Paramphilius trichomycteroides</i>																							*
247	D	<i>Phractura ansorgii</i>										*				*		*	*	*	*	*	*	*	*
248	D	<i>Phractura clauseni</i>										*				*		*	*	*	*	*	*	*	*
249	D	<i>Clarias agboyensis</i>													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
250	D	<i>Clarias albopunctatus</i>																				*	*	*	*
251	D	<i>Clarias anguillaris</i>						*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
252	D	<i>Clarias buettikoferi</i>				*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
253	D	<i>Clarias buthupogon</i>														*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
254	D	<i>Clarias camerunensis</i>														*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
255	D	<i>Clarias ebriensis</i>		*					*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
256	D	<i>Clarias garipepinus</i>							*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
257	D	<i>Clarias jaensis</i>							*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
258	D	<i>Clarias l. dialonensis</i>																			*	*	*	*	*
259	D	<i>Clarias l. laeviceps</i>				*								*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
260	D	<i>Clarias lamottei</i>							*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
261	D	<i>Clarias macromystax</i>													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
262	D	<i>Clarias pachynema</i>																					*	*	*
263	D	<i>Clarias salae</i>																					*	*	*
264	D	<i>Gymnalabes typus</i>																	*	*	*	*	*	*	*
265	D	<i>Heterobranchius bidorsalis</i>										*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
266	D	<i>Heterobranchius isopterus</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
267	D	<i>Heterobranchius longifilis</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
268	D	<i>Malapterurus electricus</i>				*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
269	D	<i>Malapterurus minjiriya</i>																		*	*	*	*	*	*
270	D	<i>Brachysynodontis batensoda</i>																		*	*	*	*	*	*
271	D	<i>Chiloglanis batesii</i>																	*	*	*	*	*	*	*

Faune ichtyologique d'Afrique de l'Ouest

Nb	Milieu	Espèces	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24		
			Sénég.	Gambie	Géba	Corub.	Kogon	Fatala	Konk.	Bofon	Kolenté	L. Scarc.	Rokel	Jong	Sewa	Moa	Mano	F. Lake	Lofa	St Paul	Du	St John	Nipoué	Cavally	Tabou	Dodo		
327	D	<i>Aphyosemion (Ap.) scheidt</i>																										
328	D	<i>Aphyosemion (Ap.) spootenbergi</i>																										
329	D	<i>Aphyosemion (Ar.) guineense</i>																										
330	D	<i>Aphyosemion (Ar.) jeanpoli</i>																										
331	D	<i>Aphyosemion (Ar.) maeseni</i>																		*								
332	D	<i>Aphyosemion (Ar.) petersii</i>																										
333	D	<i>Aphyosemion (Ar.) viride</i>																		*								
334	D	<i>Aphyosemion (Ca.) monroviae</i>																		*								
335	D	<i>Aphyosemion (Ca.) occidentale</i>																		*								
336	D	<i>Aphyosemion (Ca.) toddi</i>																		*								
337	D	<i>Aphyosemion (Ch.) bitaeniatum</i>																		*								
338	D	<i>Aphyosemion (Ch.) bivittatum</i>																		*								
339	D	<i>Aphyosemion (Ch.) splendopleure</i>																		*								
340	D	<i>Aphyosemion (F.) arnoldi</i>																		*								
341	D	<i>Aphyosemion (F.) deltaense</i>																		*								
342	D	<i>Aphyosemion (F.) filamentosum</i>																		*								
343	D	<i>Aphyosemion (F.) gulare</i>																		*								
344	D	<i>Aphyosemion (F.) sjostedti</i>																		*								
345	D	<i>Aphyosemion (F.) walkei</i>																		*								
346	D	<i>Aphyosemion (K.) bualanum</i>																		*								
347	D	<i>Aphyosemion (S.) banforense</i>	*																	*								
348	D	<i>Aphyosemion (S.) bertholdi</i>																		*								
349	D	<i>Aphyosemion (S.) brueningi</i>																		*								
350	D	<i>Aphyosemion (S.) geryi</i>		*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
351	D	<i>Aphyosemion (S.) guignardi</i>			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
352	D	<i>Aphyosemion (S.) liberiense</i>																		*								
353	D	<i>Aphyosemion (S.) roloffii</i>								*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
354	D	<i>Aphyosemion (S.) schmitti</i>																		*				*	*	*	*	
355	D	<i>Aplocheilichthys bracheti</i>																		*								
356	D	<i>Aplocheilichthys hutereaui</i>																		*								
357	D	<i>Aplocheilichthys kabae</i>										*								*								
358	D	<i>Aplocheilichthys lamberti</i>	*	*						*										*								
359	D	<i>Aplocheilichthys macropthalmus</i>																		*								
360	D	<i>Aplocheilichthys nimbaensis</i>																		*								
361	D	<i>Aplocheilichthys normani</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
362	D	<i>Aplocheilichthys pfaffi</i>	*	*				*												*								
363	D	<i>Aplocheilichthys rancurelli</i>																		*								
364	D	<i>Aplocheilichthys schoetzi</i>																		*		*	*	*	*	*	*	
365	D	<i>Aplocheilichthys spilauchen</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
366	D	<i>Aplocheilichthys terofali</i>																		*								
367	D	<i>Epiplatys annulatus</i>								*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
368	D	<i>Epiplatys azureus</i>																		*								
369	D	<i>Epiplatys barmoiensis</i>								*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
370	D	<i>Epiplatys biafranensis</i>																		*								
371	D	<i>Epiplatys bifasciatus</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
372	D	<i>Epiplatys chaperi</i>																		*								
373	D	<i>Epiplatys coccinatus</i>														*				*							*	
374	D	<i>Epiplatys dageti</i>																	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
375	D	<i>Epiplatys etzeli</i>																		*								
376	D	<i>Epiplatys fasciolatus</i>																		*								
377	D	<i>Epiplatys gnhami</i>						*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
378	D	<i>Epiplatys hildegardae</i>																		*								
379	D	<i>Epiplatys josanae</i>											*							*								
380	D	<i>Epiplatys lamottei</i>														*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
381	D	<i>Epiplatys longiostralis</i>																	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
382	D	<i>Epiplatys njalaensis</i>												*						*								

Faune ichthyologique d'Afrique de l'Ouest

Nb	Milieu	Espèces	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
			Néro	S. Pedro	Méré	Sassar.	Nioun.	Boubo	Banda.	Agnébi	Mé	Comoe	Bia	Tano	Pra	Volta	L. Togo	Mono	Ouémé	Ogun	L. Nig.	Benoué	L. Nig.	Cross	Tchad
437	S/D	<i>Tilapia guineensis</i>	*		*	*																			
438	D	<i>Tilapia jola</i>																							
439	D	<i>Tilapia louka</i>																							
440	D	<i>Tilapia mariae</i>	*	*				*	*	*	*	*	*	*					*	*				*	
441	D	<i>Tilapia rheophila</i>																							
442	D	<i>Tilapia walteri</i>																							
443	D	<i>Tilapia zillii</i>		*		*		*	*	*	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
444	D	<i>Tylochromis intermedius</i>								*			*												
445	D	<i>Tylochromis jentinki</i>				*			*		*		*												
446	D	<i>Tylochromis leonensis</i>																							
447	D	<i>Tylochromis sudanensis</i>																			*	*	*	*	*
448	M/S	<i>Bathygobius soporator</i>																						*	*
449	S/D	<i>Chonophorus lateris riga</i>	*	*	*	*			*	*				*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*
450	S/D	<i>Gobioides ansorgii</i>							*	*						*								*	*
451	S/D	<i>Nematogobius matudromi</i>							*	*	*	*	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*
452	D	<i>Parascydlum bandama</i>							*	*															
453	S/D	<i>Periophthalmus barbarus</i>							*	*					*				*	*	*	*	*	*	*
454	S/D	<i>Porogobius schlegelii</i>																	*	*	*	*	*	*	*
455	M/S/D	<i>Sicydium brevifile</i>																							
456	S	<i>Bostrychus africanus</i>																		*	*	*	*	*	*
457	S	<i>Dormitator lebretonis</i>																	*	*	*	*	*	*	*
458	S/D	<i>Eleotris daganensis</i>																	*	*	*	*	*	*	*
459	S/D	<i>Eleotris senegalensis</i>	*								*								*	*	*	*	*	*	*
460	S/D	<i>Eleotris vittata</i>		*									*				*	*	*	*	*	*	*	*	*
461	D	<i>Kribia kribensis</i>									*		*						*	*	*	*	*	*	*
462	D	<i>Kribia leonensis</i>											*		*				*	*	*	*	*	*	*
463	D	<i>Kribia nana</i>				*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
464	D	<i>Ctenopoma congicum</i>																							*
465	D	<i>Ctenopoma kingsleyae</i>		*															*	*	*	*	*	*	*
466	D	<i>Ctenopoma lineatum</i>																							*
467	D	<i>Ctenopoma muriei</i>																		*	*	*	*	*	*
468	D	<i>Ctenopoma nebulosum</i>																	*	*	*	*	*	*	*
469	D	<i>Ctenopoma petherici</i>			*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
470	D	<i>Aethiomastacembelus liberiensis</i>																							
471	D	<i>Aethiomastacembelus nigromarginatus</i>				*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
472	D	<i>Aethiomastacembelus praensis</i>													*									*	*
473	D	<i>Aethiomastacembelus sexdecimspinus</i>																						*	*
474	D	<i>Caecomastacembelus cryptacanthus</i>																	*	*	*	*	*	*	*
475	D	<i>Caecomastacembelus decorsei</i>																	*	*	*	*	*	*	*
476	D	<i>Caecomastacembelus longicauda</i>																	*	*	*	*	*	*	*
477	D	<i>Caecomastacembelus talaensis</i>																						*	*
478	D	<i>Dagetichthys lakdoensis</i>																	*	*	*	*	*	*	*
479	D	<i>Tetraodon lineatus</i>													*				*	*	*	*	*	*	*
480	D	<i>Tetraodon pustulatus</i>																					*	*	*

Diversité biologique des poissons d'eaux douces de la Basse-Guinée et de l'Afrique Centrale

Guy G. Teugels¹ & Jean-François Guégan²

¹Musée Royal de l'Afrique Centrale, Laboratoire d'Ichtyologie, B-3080 TERVUREN, Belgique.

²ORSTOM, Département des Eaux Continentales, 213 rue La Fayette, 75480 PARIS cedex 10, France

Résumé

Contrairement à la plupart des régions ichthyologiques dont il est question dans ce volume, celles de Basse-Guinée et d'Afrique Centrale restent peu connues. Une bonne partie de ces zones n'a jusqu'à présent pas encore été explorée, suite à son inaccessibilité, mais aussi à la situation politique des pays concernés.

Vingt-quatre familles de poissons d'eaux douces primaires (Grasseichthyidae compris) représentés par 102 genres et 392 espèces sont actuellement connues de la région de Basse-Guinée. Les Cyprinidae et les Cyprinodontidae y montrent le nombre d'espèces de loin le plus important. Concernant la région d'Afrique Centrale, 26 familles (en incluant les Grasseichthyidae) comprenant 696 espèces ont été répertoriées. Trois familles y prédominent: Cyprinidae, Mormyridae et Cichlidae. Le peu de données concernant cette immense zone hydrographique ne permet pas à l'heure actuelle, de proposer des hypothèses écologiques et évolutives fiables notamment en ce qui concerne les aspects de diversité biologique, son origine et ses modalités de colonisation, comme il peut l'être proposé pour l'Afrique de l'Ouest. Cette région centrale de l'Afrique méconnue car oubliée mériterait une attention plus grande de la part des ichthyologues notamment car elle renferme l'une des diversités biologiques en poissons d'eaux douces les plus importantes au Monde.

Summary

Opposite to many other ichthyological areas discussed in this volume, those of Lower Guinea and Central Africa remain poorly known. An important part of this region has not yet been explored due to its inaccessibility, but also due to the political situation in the countries located in the area.

Twenty four families of primary freshwater fishes (including the Grasseichthyidae) with 102 genera and 392 species are presently known from Lower Guinea. Cyprinidae and Cyprinodontidae show the highest species diversity. In Central Africa, 26 families (including the Grasseichthyidae) with 696 species are known. Cyprinidae, Mormyridae and Cichlidae show the highest specific diversity. Opposite to West Africa, the limited information available for Lower Guinea and Central Africa does not enable at present to propose ecological and evolutive hypotheses to explain this important diversity, its origin and dispersion. However, this poorly known and forgotten central African region deserves much more ichthyological interest as it contains one of the most important ichthyological communities of the World.

Les médias et la communauté scientifique argumentent actuellement en faveur de la défense des écosystèmes tropicaux en se fondant sur leurs nombreux usages et avantages. A ce titre, la région que nous traitons ici représente encore un des derniers grands écosystèmes mondiaux encore en partie préservé d'une atteinte anthropique. A l'image de sa jumelle amazonienne, l'Afrique Centrale focalise depuis quelques années l'attention du public et des politiques. Il s'agit certainement de l'une des dernières grandes régions du Monde soulevant encore la curiosité, passionnant des foules entières éprises de rêve et d'aventure, taquinant aussi souvent notre inconscience car l'épaisse forêt qu'elle abrite conserve nos croyances et nos peurs les plus ancestrales.

S'il est souvent et de plus en plus question d'Afrique Centrale dans nos journaux et revues spécialisées, on y découvre aussi qu'il s'agit aussi d'une *Terra Nova* pour laquelle nous ne connaissons pas grand chose. Les pois-

sons n'échappent pas à cette règle! Il est très difficile de pouvoir faire le point sur la diversité biologique en poissons dans cette zone alors même que le démarrage de recherches organisées sur le sujet reste embryonnaire. L'Afrique Centrale est donc avant tout la zone incontestablement la plus prometteuse en matière de diversité biologique en poissons d'eaux douces, *du moins d'après ce que les spécialistes nous enseignent*, et certainement la moins étudiée de toutes *car il nous faut nous en plier aux tristes réalités*. C'est ce dilemme que nous allons essayer de gérer dans l'article qui suit.

La zone concernée

La zone que nous présentons couvre une grande partie de l'Afrique Equatoriale et comprend les bassins côtiers du Cameroun au Cabinda (Angola) ainsi que le bassin du Zaïre (Fig. 1). Elle est délimitée à l'ouest par l'Océan

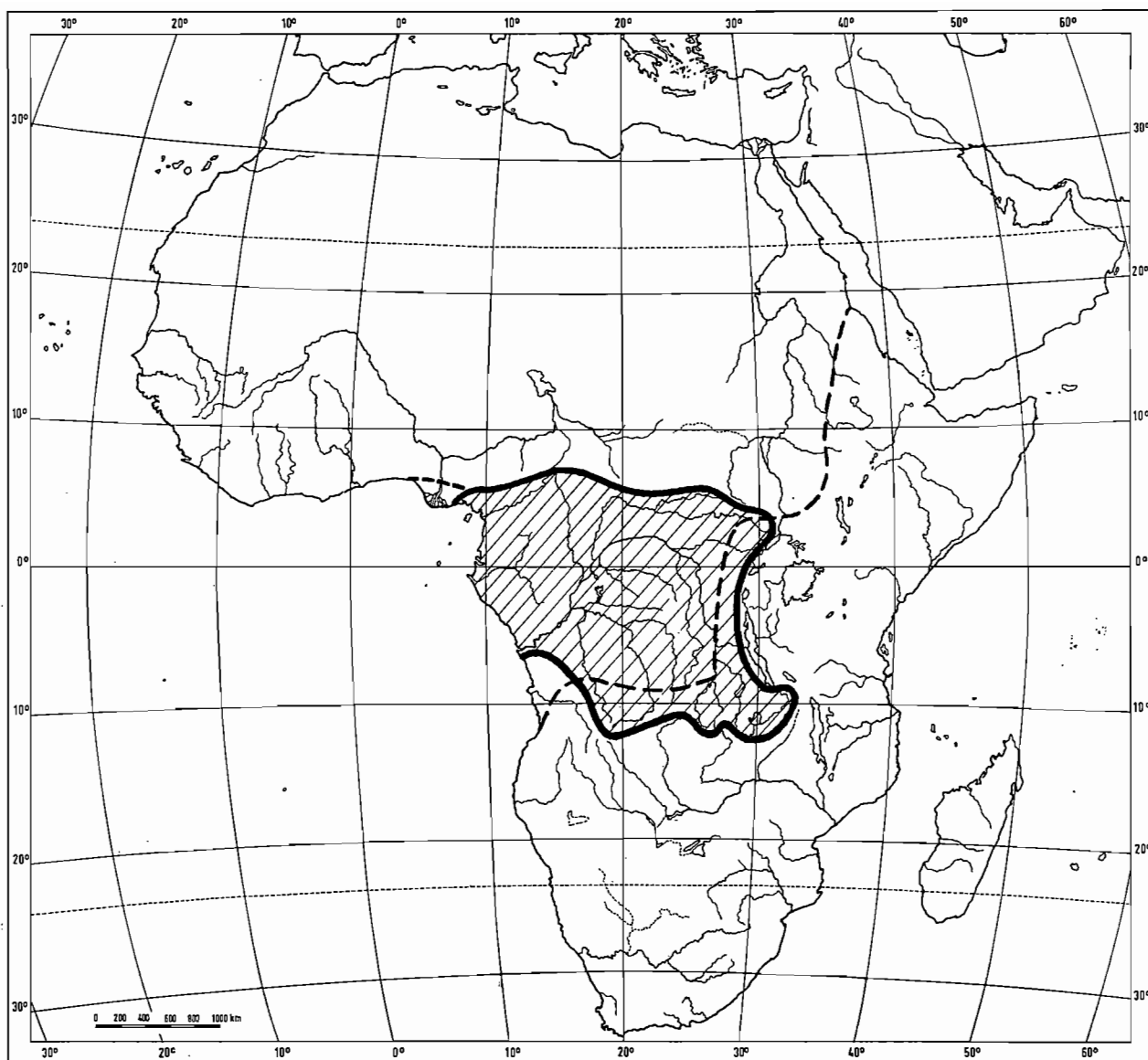


Figure 1. La zone de la Basse-Guinée et du Bassin du Zaïre. Limite des 500 m d'altitude en trait discontinu entre *Low Africa* et *High Africa* (d'après Roberts, 1975)- *Lower Guinea and the Zaire river basin*. 500 m altitude limit (broken line) indicating boundary between *Low Africa* and *High Africa* (after Roberts, 1975).

Atlantique, à l'est par la chaîne des Grands Lacs et au sud par le bassin du Zambèze et par les bassins côtiers de l'Angola. La délimitation nord se fait en partie par le bassin tchadien et par la Bénoué (bassin du Niger). Au nord-ouest, la délimitation n'est pas très claire: en général, le bassin de la Cross (Nigéria-Cameroun) est considéré comme en être la limite. Néanmoins plusieurs espèces considérées comme typiques de cette zone (cf. *infra*) sont également présentes plus à l'ouest, dans le delta du Niger au Nigéria et même dans l'Ouémé au Bénin et le Mono au Togo (voir Paugy *et al.*, 1994).

Cette zone recouvre plus d'un tiers de la surface de la forêt primaire humide équatoriale. Quarante-vingt à 85% de sa surface reposent sur des bassins sédimentaires ou de larges plaines dont l'altitude dépasse très rarement les 500 m, et qui appartiennent à ce que les Anglo-Saxons

nomment *Low Africa*, alors que les 15 à 20% restants situés au sud et à l'est présentent toujours un relief parfois très élevé faisant partie du domaine de la *High Africa* (Fig. 1). La situation de cette immense zone sur deux formations géo-morphologiques très contrastées aura une incidence importante sur leur composition faunistique.

Dès les premières tentatives de division du continent africain en régions ichthyologiques de même homogénéité (Boulenger, 1905 ; Pellegrin, 1911), deux entités ont été reconnues dans cette zone. La première d'entre-elles, ici appelée «Basse-Guinée» ou «Guinée Orientale» (*Lower Guinea Ichthyofaunal Province* de Roberts, 1975), comprend les bassins côtiers du Cameroun, de la Guinée Equatoriale, du Gabon, du Congo et du Cabinda (Angola). Les principaux bassins concernés sont illustrés sur la figure 2. Leur débit moyen annuel et leur

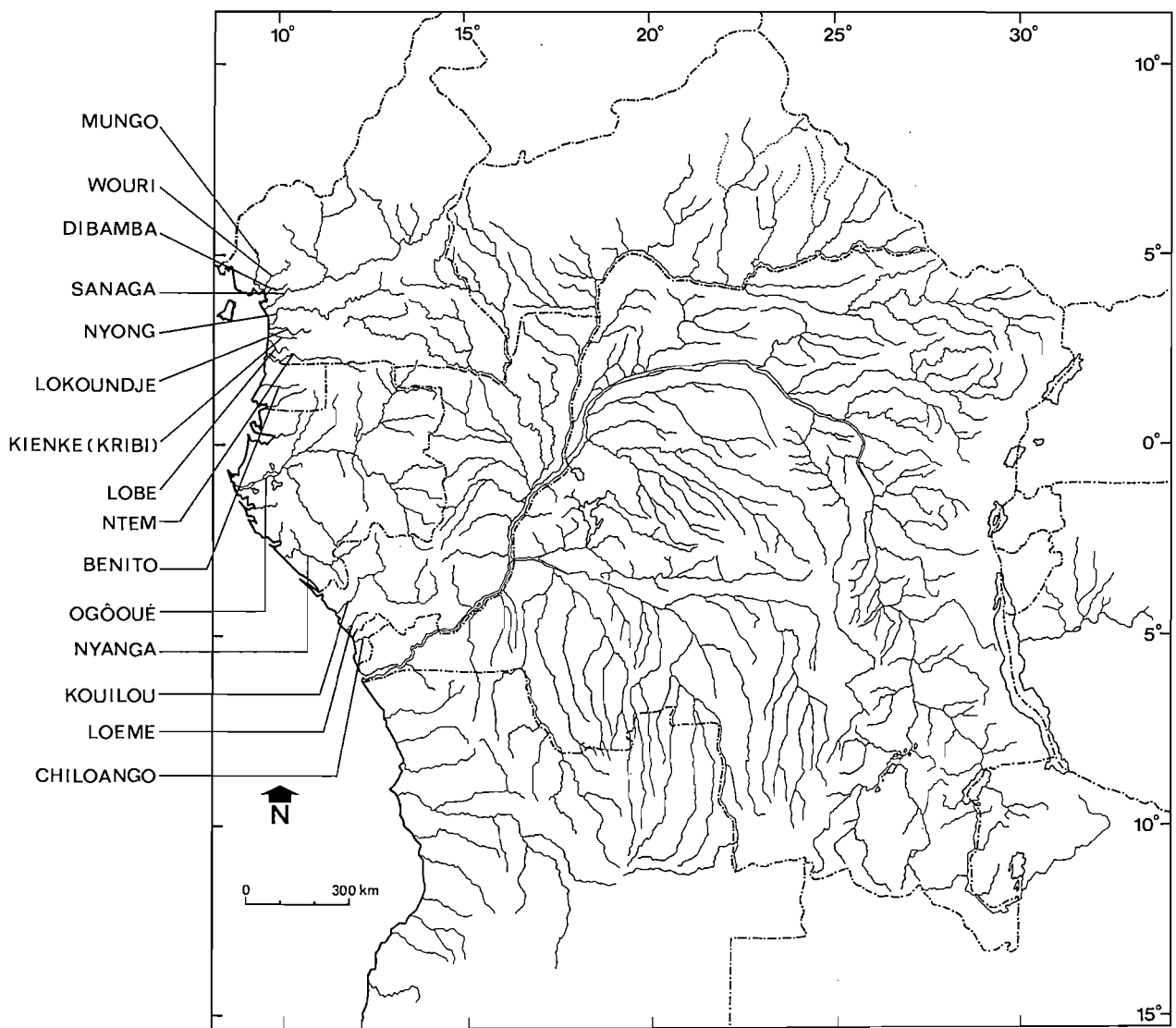


Figure 2. Les principaux bassins côtiers de la zone dite «Basse-Guinée». - *Most important coastal basins of Lower Guinea.*

superficie sont indiqués dans le tableau I. La deuxième entité comprend l'ensemble du bassin du Zaïre (ou Congo) dont elle porte le nom (*Zaire ichthyofaunal Province* de Roberts, 1975), et couvre une superficie totale de près de 3,5 millions de km² pour un débit moyen de 23.000 à 50.000 m³ au Stanley Pool (Malebo Pool).

Les connections hydrographiques anciennes entre le bassin du Nyong au Cameroun et le Sangha (bassin du Zaïre) ont contribué à une relative homogénéisation faunistique, notamment à partir du Nyong jusqu'au Chiloango. De la Sanaga jusqu'à la Cross, une importante influence nilo-soudanienne, probablement due à des contacts antérieurs avec les bassins du Niger et du Tchad, est aussi observée.

En ce qui concerne le bassin du Zaïre, de nombreux contacts ont eu lieu, et pour certains existent encore, avec

les bassins adjacents : avec le bassin du Tchad par l'actuel seuil oubanguien alors que le fleuve devait couler selon une direction Sud-Nord; avec les lacs du Rift est-africain (les lacs Kivu et Tanganyika font partie du système hydrologique du bassin du Zaïre en étant relié par la rivière Lukuga) (Beadle, 1981); avec le bassin du Zambèze dans la plaine Muhinga entre la Kamawafura (bassin du Zaïre) et la Kanjita (bassin du Zambèze); avec les hauts cours de rivières angolaises (Cuanza, Cunene) par la rivière Kasai, elles-mêmes en relation avec les rivières Cubango (Delta de l'Okavango) et Cuando (bassin du Zambèze). L'ensemble de ces relations hydrographiques a inévitablement contribué à des échanges faunistiques très importants entre les différentes zones. Cependant, le fleuve Zaïre en drainant la plus grande partie de l'Afrique Centrale a favorisé l'installation d'une certaine unité ichthyologique, qui en constitue l'un des principaux facteurs d'organisation.

Tableau I. Les principaux bassins de la zone de la Basse-Guinée avec leur débit moyen annuel et leur superficie estimée (données d'après Olivry, 1986; INRAP, 1976; Hugueny, 1989). - *Most important river basins in Lower Guinea with their mean annual discharge and an estimation of their catchment area (data from Olivry, 1986; INRAP, 1976; Hugueny, 1989).*

Bassin	Débit moyen annuel (m ³ /sec)	Superficie (en km ²)
Cameroun		
Cross	569	75.000
Wouri	308	11.700
Mungo	164	4.200
Dibamba	125	2.400
Sanaga	2.060	133.000
Nyong	443	27.800
Lokoundjé	28,2	5.200
Kienké (Kribi)	49	1.435
Lobé	102	2.305
Ntem	348	31.000
Gabon		
Ogôoué	4.758	205.000
Congo		
Kouilou	913	60.000
Loémé	—	3.250

Aperçu historique

a. La région de Basse-Guinée

Ce n'est que dans la deuxième partie du XIX^e siècle que l'histoire ichtyologique de cette région de l'Afrique a débuté. Nous donnons ci-dessous un résumé des explorations pour les différents pays concernés.

Gabon

En 1866, R.B.N. Walker de la Société de Géographie de Londres a récolté les premiers échantillons de poissons dans les cours inférieurs de l'Ogôoué. Ces poissons furent déposés au *British Museum (Natural History)* de Londres où ils furent décrits par Günther (1867). Les cours moyen et supérieur de l'Ogôoué furent explorés par Marche, attaché à l'expédition du Comte Savorgnan de Brazza en 1874. Une importante collection de poissons a alors été déposée au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Elle fut à la base du premier ouvrage ichtyologique sur l'Ogôoué, réalisé par Sauvage (1880).

De 1906 à 1909, Pellegrin publia de nombreuses contributions à la faune ichtyologique de l'Ogôoué, basées sur les riches collections du pasteur E. Haug, déposées au Muséum de Paris. En 1915, un inventaire des poissons de l'Ogôoué a été publié par Pellegrin; des compléments furent publiés par le même auteur en 1930,

basés sur des collections de A. Baudon, administrateur des Colonies Françaises.

De nombreuses notes sur les poissons de l'Ivindo, un affluent du bassin de l'Ogôoué, basées sur les collections faites par M. J. Géry, ont été publiées entre 1965 et 1982.

Cameroun

Peters (1876, 1877) a examiné la première collection importante provenant du territoire camerounais, récoltée par le Professeur allemand R. Buchholz dans la région de Douala. Celle-ci a été déposée au *Zoologisches Museum der Humboldt Universität* à Berlin. Les types du remarquable *Pantodon buchholzi* Peters, 1876 appartenant à la famille monospécifique des Pantodontidae, font partie de cette collection.

Lönnerberg (1895-1904) a publié sur des collections réalisées par des résidents suédois au Cameroun, Y. Sjöstedt et G. Linnell, dans la région du Mont Cameroun et déposées entre autres au *Naturhistoriska Riksmuseet* de Stockholm.

De 1903 à 1913, Boulenger a publié à partir des importantes collections de G.L. Bates déposées au *British Museum (Natural History)* de Londres. Bates, un commerçant américain, travaillant au Cameroun pendant la période coloniale allemande, a récolté de nombreuses espèces nouvelles notamment dans les bassins du sud-Cameroun.

D'autres collections importantes du Cameroun furent réalisées par le Professeur autrichien K. Haberer entre 1907 et 1909 notamment dans le bassin de la Sanaga. Elles ont été déposées au *Naturhistorisches Museum* de Vienne. Ce n'est que vingt années plus tard que Holly (1926-1930) révélait leur richesse. Son synopsis des poissons d'eaux douces du Cameroun, publié en 1930, est d'ailleurs le seul document disponible à ce sujet.

Pellegrin (1927-1929) a publié sur l'important matériel récolté par le Professeur T. Monod durant sa mission au Cameroun et déposé au Muséum de Paris.

Ce n'est qu'après plusieurs décennies que les recherches ichtyologiques sur le Cameroun reprennent: Trewavas (1962) publia sur les poissons des lacs de cratère du sud-ouest du pays récoltés en 1948 par P.I.R. MacLaren, agent anglais des eaux et forêts au Nigéria. Ces poissons furent déposés au *British Museum (Natural History)* de Londres. Trewavas étudia aussi les poissons récoltés en 1954 et 1957/58 par le Professeur Eisentraut et déposés au Musée de Berlin.

Entre 1964 et 1975, le Professeur D. Thys van den Audenaerde a effectué plusieurs missions au Cameroun. De riches collections, provenant des différents bassins côtiers, ont été déposées au Musée Royal de l'Afrique Centrale de Tervuren (Belgique). Elles ont servi de base à plusieurs publications dont nous ne signalons que celle

sur la systématique des tilapias du sud-Cameroun et du Gabon (Thys van den Audenaerde, 1966).

Pour conclure, nous signalons les contributions plus récentes de Daget entre 1978 et 1984, sur la base de collections réalisées par Depierre, entre autres, dans la Sanaga, celle de Teugels *et al.* (1992) sur une étude des poissons du bassin de la Cross, l'étude de Stiasny *et al.* (1992) concernant la description d'un *mini species flock* de tilapias dans un lac de cratère du sud-ouest du pays et une étude sur les Cichlidae de lacs de cratère qui tend à démontrer l'existence de spéciation sympatrique (Schliewen *et al.*, 1994).

Congo

L'histoire ichthyologique des bassins côtiers du Congo, le Kouilou et la Loémé, est peu complexe: les premières récoltes ont été réalisées en 1929 par A. Baudon, administrateur des Colonies. Déposé au Muséum de Paris, ce matériel fut examiné par Pellegrin (1930, 1931). En 1961, Daget publia sur des récoltes faites par C. Roux, J. Ducroz et J.P. Troadec dans le Kouilou. Daget & Stauch (1968) ont publié sur le matériel récolté par ce dernier dans la région côtière du Congo.

Plus récemment, Teugels *et al.* (1991) ont échantillonné la région du Bas-Kouilou. Mamonekene & Teugels (1993), enfin, ont publié les résultats de l'analyse de leur matériel récolté dans le Kouilou et la Loémé au niveau du Mayombe.

Guinée Equatoriale

Seuls deux travaux importants sur les poissons de la Guinée Equatoriale sont disponibles: Pappenheim (1911) a publié sur les récoltes faites par G. Tessmann du Muséum de Berlin; Roman (1971) a échantillonné les cours d'eau de ce pays.

b. La région du Zaïre

Cette région de l'Afrique Equatoriale a été très tardivement explorée par les Européens notamment par le Français d'origine italienne Savorgnan de Brazza (vers 1875) et le Britannique Stanley (1875-1879). Les recherches naturalistes débutent ainsi véritablement vers la fin du XIX^e siècle dans une zone jusqu'alors réputée très difficile d'accès et parfois peu sûre. L'installation des colonisateurs européens marque alors le début d'une exploration naturaliste du vaste territoire. L'histoire ichthyologique du bassin du Zaïre débute principalement avec les travaux du Belge G.A. Boulenger (à partir de 1887) et du Français J. Pellegrin (vers 1900). Incontestablement, ces auteurs vont contribuer largement à étendre la connaissance sur la faune ichthyologique du bassin du Zaïre. Leurs travaux respectifs sont souvent encore les seules références auxquelles nous puissions nous reporter actuellement. A la fin du XIX^e siècle et fortes des découvertes naturalistes de la première moitié du siècle, les explorations à caractère scientifique sont encore

une manière pour les grandes nations colonisatrices de démontrer leur puissance et leur hégémonie. En dépit de ces premières recherches très prometteuses, l'histoire ichthyologique du bassin du Zaïre reste caractérisée par un effort inégal d'étude. On remarque évidemment une augmentation du nombre d'ichthyologues à étudier les poissons du bassin du Zaïre, des premières études réalisées jusqu'à nos jours avec un maximum atteint dans les années 1950-1980 (Fig. 3a). On note aussi trois périodes de production scientifique sur les poissons de la zone, la première durant les années 1900 avec les travaux de Boulenger puis ceux de Pellegrin, la seconde dans les années 1920 avec les études de Pellegrin principalement, puis la troisième période de 1950 à 1980 dominée par les travaux du Belge Poll et plusieurs autres auteurs (Fig. 3b). Les années 1980 sont marquées par une nette diminution dans les recherches menées sur les poissons du bassin du Zaïre alors que les années 1990 montrent une reprise de l'activité ichthyologique dans la zone avec essentiellement des contributions d'auteurs aquariologistes. Si l'on s'intéresse à l'évolution cumulée du nombre de publications écrites sur les poissons du bassin du Zaïre, on y remarque une courbe d'évolution croissante (Fig. 4) avec l'existence de 4 zones principales. La première zone (A) de 1860 à 1900 correspond à la phase primaire dominée par les travaux de Boulenger essentiellement. La deuxième zone (B) de 1900 à 1950 présente une augmentation sensible du nombre de travaux réalisés (Boulenger, Pellegrin, Poll, Nichols, etc...). La troisième zone (C) à partir de 1950 marque une phase d'augmentation très rapide des publications conditionnée par un nombre très important d'auteurs à étudier les poissons dans la région. La dernière phase (D), celle que nous vivons à l'heure actuelle, connaît une nette diminution des travaux, tendance qui devra être mieux estimée ultérieurement.

Plus que partout ailleurs en Afrique, les recherches ichthyologiques dans le bassin du Zaïre connaissent quelques heures de gloire qui correspondent aux «30 Glorieuses» de l'après-guerre. La mise en place de recherches limnologiques organisées notamment dans l'ex-Congo belge par la communauté scientifique belge (Universités de Kinshasa et de Lubumbashi, Station de Recherche Piscicole de Kipopo, INEAC à Yangambi, ...), vont favoriser considérablement la connaissance de la faune ichthyologique de l'immense bassin. La tendance actuelle vers une nette diminution de recherches dans la zone correspond très certainement à plusieurs facteurs conjugués ou indépendants liés en grande partie aux événements politiques, économiques et sociaux que connaissent les différents pays drainés par le bassin du Zaïre. Les seules recherches ichthyologiques à se poursuivre actuellement sont souvent celles effectuées par des individus amateurs ou professionnels aquariologistes, lesquelles présentent un intérêt économique non négligeable permettant souvent de financer les «expéditions». Ces recherches au-delà de l'immense intérêt scientifique qu'elles représentent démontrent bien que les poissons africains (du bassin du Zaïre notamment!) sont encore un sujet de recherche offrant de nombreuses perspectives d'approches intellectuelles et économiques.

État actuel des connaissances

Richesse spécifique

Malgré les nombreuses collections réalisées jusqu'à présent, la faune ichthyologique de cette région n'est toujours pas suffisamment connue. Daget & Stauch (1968) ont rapporté 61 espèces du Bas-Kouilou au Congo; en 1990, un échantillonnage détaillé dans la même zone a permis de recenser 103 espèces (Teugels *et al.*, 1991). Une étude récente sur les poissons de la rivière Cross (Nigeria-Cameroun) par Teugels *et al.* (1992) a révélé la présence de 132 espèces d'eaux douces, ce qui représente une augmentation de plus de 70% du nombre signalé antérieurement (Moses, 1979; Hugueny, 1989).

Cette augmentation importante du nombre d'espèces est certainement due à l'utilisation de techniques plus modernes d'échantillonnage comme celle de la pêche électrique notamment. Le choix des stations d'échantillonnage joue aussi un rôle très important puisque le nombre d'espèces présentes est fonction de la diversité d'habitat. A ce sujet, la figure 5 montre les stations d'échantillonnage au Cameroun. Ces stations ont été répertoriées à l'aide des coordonnées des poissons actuellement déposés en collection au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et au Musée Royal de l'Afrique Centrale de Tervuren. Une grande partie du cours moyen et supérieur de la Sanaga n'a jusqu'à présent pas été échantillonnée. Afin d'obtenir une idée complète de la composition spécifique de ce bassin, il est évident qu'il faille également récolter dans ces zones.

En nous basant sur le CLOFFA (*Check-List of the Freshwater Fishes of Africa*), (Daget *et al.*, 1984, 1986a, 1991), nous avons recensé les espèces d'eaux douces signalées dans la zone dite «Basse-Guinée». Il faut souligner que le CLOFFA est une compilation des données bibliographiques: pour plusieurs familles, notamment les Mormyridae, les Characidae, les Cyprinidae, les Bagridae, etc... des révisions systématiques seront indispensables afin de définir les différents genres et espèces. Dans le CLOFFA, 390 espèces de poissons primaires (strictement d'eaux douces) sont signalées de la zone dite Basse-Guinée. La plupart des espèces sont endémiques de la région ou sont partagées avec le bassin du Zaïre. Roberts (1975) avait signalé 333 espèces primaires et secondaires dans cette zone. Les données du CLOFFA (Daget *et al.*, 1984, 1986a, 1991) augmentent donc d'au moins 15% le nombre estimé antérieurement.

Après la région du Zaïre, la Basse-Guinée présente le nombre les plus important d'espèces parmi les différentes régions ichthyogéographiques de l'Afrique. Son nombre dépasse largement les 361 espèces (primaires et secondaires) signalées par Lévêque *et al.* (1991) pour l'ensemble des bassins nilo-soudaniens. A l'exception de la rivière Cross (Nigeria-Cameroun), nous ne possédons pas de données précises sur le nombre d'espèces dans les différents bassins de la zone. Des éléments tendraient à montrer que la richesse spécifique des rivières de cette

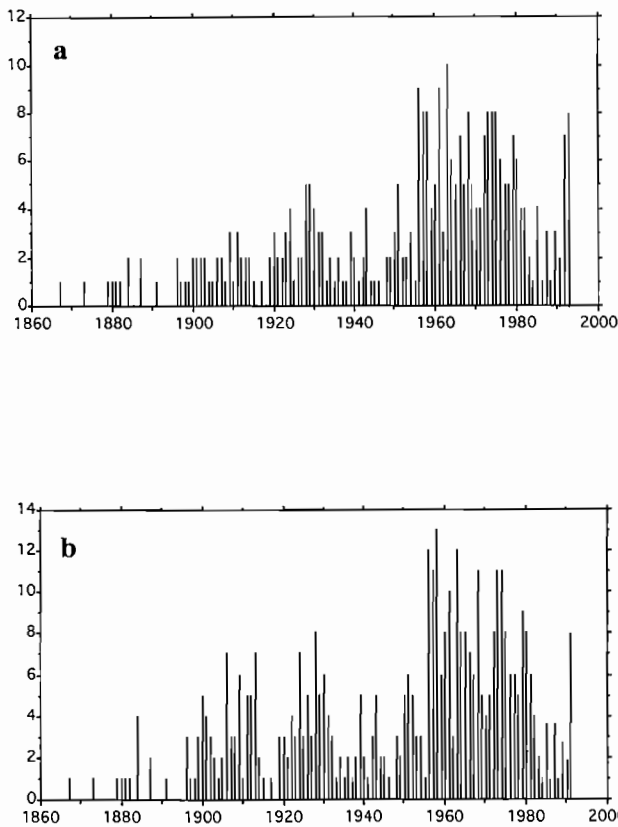


Figure 3. Évolution du nombre d'auteurs (a) ayant publié et du nombre d'articles scientifiques (b) ayant été publiés sur les poissons du bassin du Zaïre des années 1860 à nos jours. Les compilations de données ont été faites à partir du CLOFFA (Daget *et al.*, 1986b). - *Evolution of the number of authors (a) having published on and the number of scientific papers (b) on the fishes of the Zaire river system from 1860 till present. Data obtained from CLOFFA (Daget *et al.*, 1986b)*

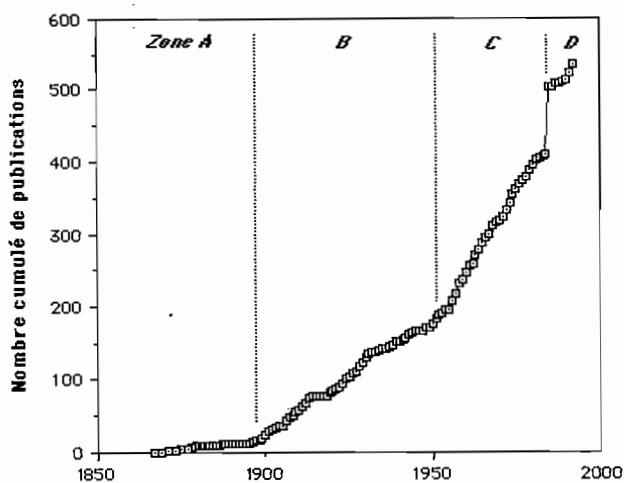


Figure 4. Évolution cumulée du nombre de publications scientifiques écrites sur les poissons du bassin du Zaïre. - *Cumulated evolution of the number of scientific papers published on the fishes of the Zaire river system.*

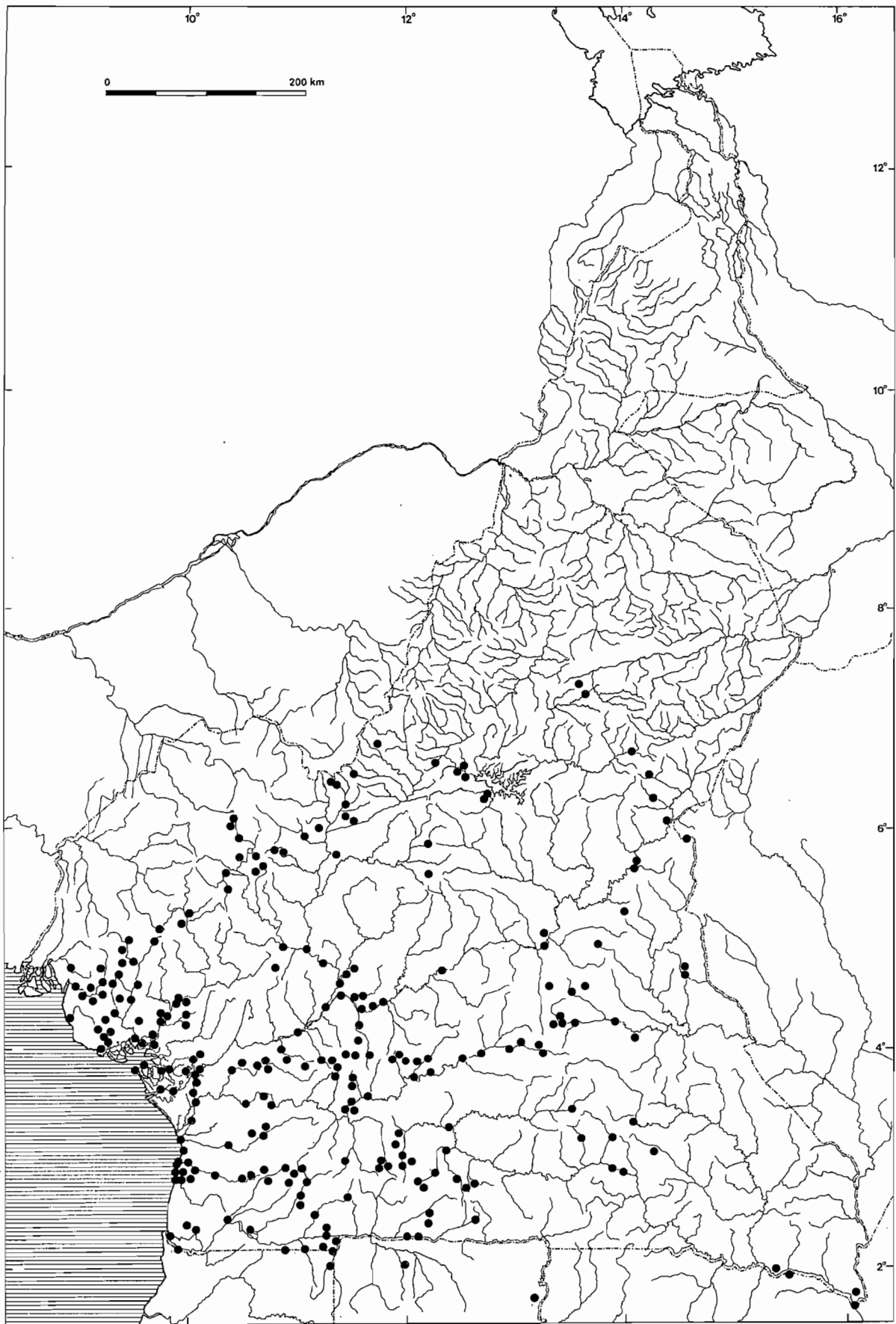


Figure 5. Les localités de pêche dans le Sud du Cameroun des spécimens actuellement en collection au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et au Musée Royal de l'Afrique Centrale de Tervuren. - *Localities of specimens sampled in southern Cameroon and deposited in the collections of the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris and in the Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren.*

zone est supérieure à celles connues dans d'autres régions africaines. Huguény (1989) signale que pour la zone Cameroun-Gabon-Zaïre la richesse spécifique observée dépasse largement celle estimée par calcul. En utilisant la formule établie par Huguény (1989),

$$\ln(\text{richesse spécifique}) = [\ln(\text{débit}) \times 0,245 + \ln(\text{superficie}) \times 0,135 + 1,504],$$

qui tient compte du débit et de la superficie du bassin versant comme variables prédictives, nous avons calculé le nombre d'espèces prédites pour certaines rivières de la région Basse-Guinée. Les résultats figurent dans le tableau II. Dans ce même tableau, nous donnons aussi le nombre d'espèces observées, en nous basant sur les collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et du Musée Royal de l'Afrique Centrale de Tervuren. Comme nous l'avons déjà signalé plus haut, la Cross est parmi les bassins cités, celui qui est le mieux connu (Teugels *et al.*, 1992). Les autres bassins ne sont toujours pas suffisamment explorés; néanmoins pour certains d'entre eux comme le Nyong et le Ntem, le nombre observé dépasse déjà le nombre prédit.

Ainsi qu'il l'a aussi été précisé pour la région de Basse-Guinée, la faune ichthyologique du bassin du Zaïre reste méconnue. Poll et Gosse (1963) signalent plus de 408 espèces appartenant à 24 familles différentes dans le bassin du Zaïre. Roberts (1972) faisant appel au dernier recensement du *Zoological Record* en 1967 indique un nombre de 560 espèces appartenant à 25 familles en y incluant les espèces de la rivière Lualaba et sans celles des lacs Bangweulu et Moero. Beadle (1981) indique un nombre d'espèces plus conséquent qui dépasserait les 670. Une compilation des données à partir du CLOFFA

(Daget *et al.*, 1984, 1986a, 1991) donne un nombre de 686 espèces. Le bassin du Zaïre représente donc le bassin le plus riche en diversité spécifique de toute l'Afrique, soit près du double en espèces de la province ichthyologique qui le suit en nombre d'espèces.

Le nombre d'espèces réellement présentes dans le bassin est très certainement au-delà de celui indiqué ici. De nombreuses zones n'ont pas été explorées car difficiles d'accès, et il y a tout lieu de penser qu'un effort de recherche plus important dans la zone devrait voir augmenter de manière significative ce nombre si l'on se réfère aux résultats actuellement obtenus en Basse-Guinée. De plus, si l'on tient compte du modèle mathématique élaborée par Huguény (1989) pour les rivières africaines de la façade atlantique, le nombre d'espèces prédites pour le bassin du Zaïre est d'environ 462, c'est-à-dire très en-deçà du nombre actuellement connu (686). Le nombre observé d'espèces de poissons dépasse ici encore le nombre prédit empiriquement.

Des recherches plus approfondies sont donc nécessaires afin d'estimer le nombre d'espèces présentes dans cet immense bassin. Le bassin du Congo couvre en surface près de 3,5 millions de km² (1,500,000 miles²) et représente le deuxième plus grand bassin fluvial du monde juste après celui de l'Amazone. Selon Roberts (1972), le bassin du Mississippi qui est presque aussi étendu en surface (1,245,000 miles²) que celui du Zaïre ne possède que 250 espèces de poissons, soit plus de deux fois moins. Le nombre d'espèces de poissons est incontestablement beaucoup plus élevé dans n'importe quel bassin fluvial du domaine tropical que dans des bassins plus septentrionaux de même importance. Une stabilité environnementale et climatique au cours d'une longue

Tableau II. Le nombre d'espèces prédites d'après Huguény (1989) et le nombre actuellement connu pour les différents bassins de la Basse-Guinée et du bassin du Zaïre (collections MNHN et MRAC). - *Predicted (based on Huguény, 1989) and observed (based on collections in MNHN and MRAC) numbers of species for different river basins in Lower Guinea and for the Zaïre river basin.*

Bassin	Nombre d'espèces prédites	Nombre d'espèces observées
Cross	96	132
Mungo	48	41
Dibamba	42	19
Wouri	65	69
Sanaga	144	135
Nyong	80	107
Lokoundjé	32	23
Kienké (Kribi) 31	37	
Lobé	40	42
Ntem	76	108
Ogôoué	187	181
Kouilou	106	83
Zaïre (à l'exception des lacs Tanganyika et Moero)	462	686

période de temps ainsi qu'une grande variété d'habitats sont des facteurs qui ont favorisé l'évolution d'une faune endémique importante et qui permettent d'expliquer partiellement sa richesse spécifique.

Outre des facteurs de surface et de débit dont le rôle a été mis en évidence sur la composition spécifique des bassins hydrographiques du Sénégal au Zaïre, il est évident que d'autres paramètres (revus par Lowe-McConnell, 1969, 1975; Roberts, 1975; Hugueny, 1989) peuvent être responsables de la richesse en espèces de poissons constatées en Afrique Centrale. Comme nous l'avons déjà mentionné plus haut, une bonne partie de cette zone est située dans la région de la forêt tropicale humide. Mayr & O'Hara (1986), Maley (1987) et d'autres, ont reconnu trois zones refuges pour la forêt humide durant les périodes arides et froides du Quaternaire récent en Afrique: 1) la zone Guinée-Sierra Leone-Libéria; 2) la zone Cameroun-Gabon; 3) la zone de l'Est du Zaïre. Ces zones ont connu un climat plus doux, le débit des rivières était moins réduit et les conditions environnementales restaient plus ou moins homogènes. Les bassins situés dans les zones refuges, contrairement à ceux s'étendant au-delà du périmètre protégé, ont ainsi pu conserver une composition spécifique très proche de celle du Quaternaire récent.

Enfin des événements géologiques, et/ou climatiques et/ou biocénétiques plus ou moins récents (zones sensibilisées par une tectonique brutale et spasmodique, formation de lacs de cratère, constitution de lacs résiduels, captures de rivières et formation de rapides en chaîne, extension ou régression de la forêt humide,...), en augmentant le nombre de barrières aux échanges, ont très certainement influencés la composition spécifique dans les différents bassins ainsi que la distribution géographique des faunes associées. En effet, que ce soit la présence de multiples rapides le long des 350 km de cours d'eau entre le Stanley Pool et Matadi ou bien l'évolution de la forêt humide équatoriale durant le Quaternaire récent, ces deux conditions ont favorisé la multiplication et l'installation de faunes ichthyologiques très spécialisées, l'une colonisant les rapides comme les espèces de Kneriidae, de Cyprinidae, d'Amphiliidae, de Mochokidae, de Clariidae, de Cichlidae et de Mastacembelidae, l'autre s'adaptant à vivre dans des petits marigots parfois très réduits et très nombreux sous l'épaisse frondaison de la forêt humide comme les multiples espèces de Cyprinodontiformes. Une grande partie de la diversité en poissons dans cette région d'Afrique équatoriale peut s'expliquer de manière assez simple par l'histoire elle-même. La signature du temps et de l'histoire n'est souvent pas effacée, ni même le plus souvent fortement recouverte, par des modifications relevant de l'adaptation immédiate aux circonstances ou résultant d'épisodes récents de colonisation et de mélange de populations. La diversité biologique en poissons est vraiment, et avant tout, le résultat de son passé même si l'histoire dissimule ou fait disparaître de ses archives quantités de traces intéressantes.

Composition spécifique

a. La région de Basse-Guinée

Vingt-trois (ou 24 si on considère la famille des Grasseichthyidae comme une famille distincte) familles de poissons d'eaux douces (primaires *sensu* Myers, 1949) sont présentes dans la zone de la Basse-Guinée. Les familles d'origine marine, mais avec des espèces qui passent toute leur vie en eau douce (Clupeidae, Eleotridae, Gobiidae, Tetraodontidae,...) n'ont pas été incluses.

La figure 6 montre la représentation proportionnelle des différents ordres et familles, sur la base du nombre d'espèces présentes, pour l'ensemble de la zone de la Basse-Guinée, à partir des données du CLOFFA (Daget *et al.*, 1984, 1986a, 1991) et ceci en utilisant la classification de Nelson (1984). L'ordre des Cyprinodontiformes comprend 21,5% des espèces présentes; il est suivi par les Siluriformes (19%), les Cypriniformes (15,6%), les Characiformes (14,6%), les Perciformes (12,6%) les Osteoglossiformes (12,1%) les Synbranchiformes (2,8%) les Polypteriformes (0,8%) et les Lepidosireniformes (0,3%).

Au niveau des familles, celle des Cyprinodontidae est la plus riche avec 84 espèces signalées (21,5%); elle est suivie par les Cyprinidae (15,6%), les Cichlidae (11,5%), les Mormyridae (11,3%), les Characidae (8,2%), les Distichodontidae (6,2%), les Bagridae + Claroteidae (5,1%), les Mochokidae (4,4%) les Clariidae (4,1%), les Masta-

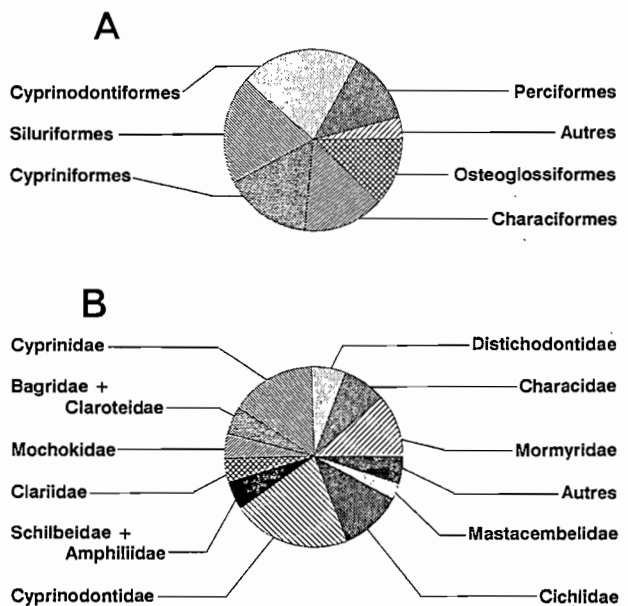


Figure 6. Représentation proportionnelle des ordres (A) et des familles (B) de poissons de la zone de Basse-Guinée, d'après le CLOFFA (Daget *et al.*, 1984, 1986a, 1991). - *Proportional ordinal (A) and familial (B) representation of the fishes from Lower Guinea, based on data from CLOFFA (Daget et al., 1984, 1986a, 1991).*

cembelidae (2,8%) les Schilbeidae (2,6%) et les Amphiliidae (2,6%). Toutes les autres familles sont présentes avec une (0,3%), deux (0,5%) ou trois (0,8%) espèces au plus.

On note la rareté des Protopteridae et des Polypteridae: *Protopterus dolloi* Boulenger, 1900, seule espèce de protoptères présente, est connue de l'Ogôoué et du Kouilou; *Erpetoichthys calabaricus* Smith, 1866, connu dans la région côtière du delta du Niger jusqu'à l'embouchure du Zaïre, *Polypterus retropinnis* Vaillant, 1886 signalé de l'Ogôoué et une espèce de *Polypterus* présente dans la Cross et actuellement étudiée, sont les seuls représentants des polyptères. Les Mormyridae sont bien diversifiés tant au niveau générique que spécifique. La validité de certains genres et espèces méritent néanmoins d'être confirmée et une révision de l'ensemble des représentants de cette famille est nécessaire. Contrairement à la famille des Distichodontidae, on ne trouve pas d'espèces de Citharinidae. Les Cyprinidae par contre ont subi une spéciation importante dans cette région et comprennent même quelques genres endémiques (*Prolabeops* Schultz, 1941; *Sanagia* Holly, 1926). Fait remarquable pour cette

zone, les différentes espèces de Claroteidae, en particulier celles appartenant aux genres *Parauchenoglanis* Boulenger, 1911, *Platyglanis* Daget, 1978 et *Anaspidoglanis* Teugels *et al.*, 1991, sont en général endémiques. Les Cyprinodontidae et en particulier le genre *Aphyosemion* Myers, 1924 ont connu une spéciation importante dans cette région: pour le Cameroun, Amiet (1987) signale une quarantaine d'espèces! Les Cichlidae s'avèrent également être un groupe important, avec un nombre de genres et d'espèces endémiques notamment dans les lacs de cratères au sud-ouest du Cameroun (*Konia* Trewavas, 1972; *Pungu* Trewavas, 1972; *Stomatepia* Trewavas, 1962).

En nous basant sur les collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et du Musée Royal de l'Afrique Centrale de Tervuren, nous avons étudié la représentation familiale dans les bassins côtiers du Cameroun (Fig. 7). Malgré les inventaires souvent incomplets, il est clair que les Cyprinidae et les Cyprinodontidae sont les familles les plus abondantes, sauf dans le Mungo et la Lobé où les Cichlidae présentent le nombre d'espèces le plus élevé.

BASSINS COTIERS DU CAMEROUN : REPRESENTATION FAMILIALE

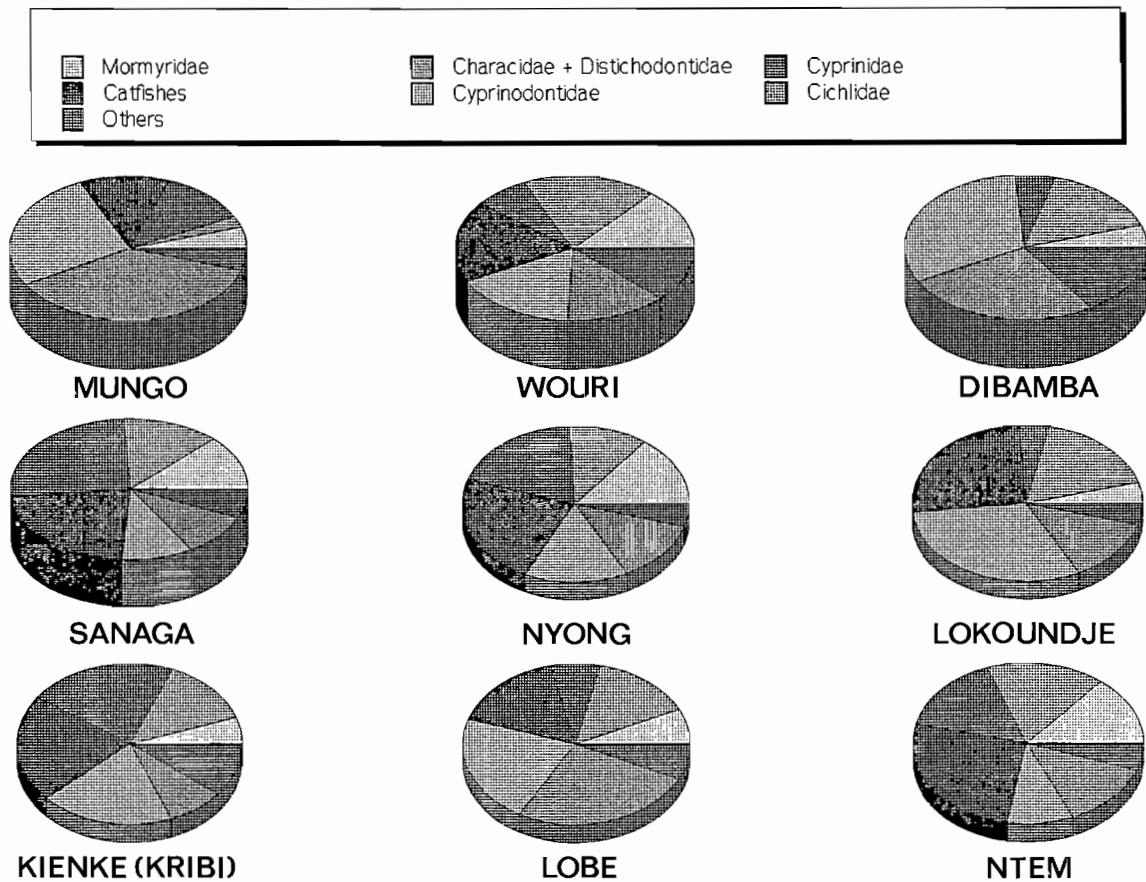


Figure 7. Représentation proportionnelle des familles dans les bassins côtiers du Cameroun, d'après les espèces en collection au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et au Musée Royal de l'Afrique Centrale à Tervuren. - *Proportional familial representation in the coastal basins of Cameroon based on the species housed in the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris and the Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren.*

b. La région du Zaïre

Vingt-cinq familles (26 si on tient compte des Grasseichthyidae) de poissons d'eau douce de type primaire sont présentes dans le bassin du Zaïre. De même que pour la région Basse-Guinée, les familles d'origine marine secondairement adaptées à l'eau douce n'ont pas été considérées ici.

La figure 8 illustre la représentation proportionnelle des différents ordres et familles sur la base du nombre d'espèces répertoriées dans le bassin du Zaïre à partir des CLOFFA (Daget *et al.*, 1984, 1986a, 1991). L'ordre des Siluriformes comprend 23,5% du total des espèces présentes dans le bassin du Zaïre; il est suivi par l'ordre des Perciformes (18,7%), des Osteoglossiformes (16,5%), des Cypriniformes (16,3%), des Characiformes (14,3%), des Cyprinodontiformes (6,6%), des Synbranchiformes (2,2%), des Polypteriformes (1,3%), des Lepidosireniformes (0,01%).

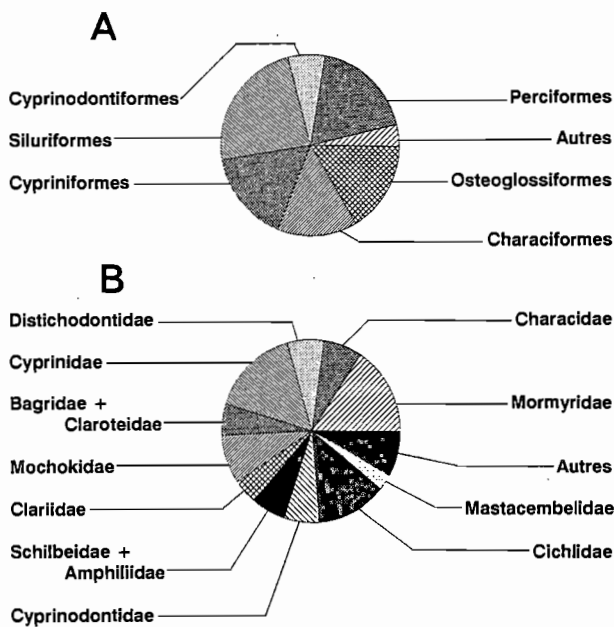


Figure 8. Représentation proportionnelle des espèces de poissons classées par ordre (A) et par famille (B) de la zone du bassin du Zaïre, d'après les données du CLOFFA (Daget *et al.*, 1984, 1986a, 1991). - *Proportional ordinal (A) and familial representation of fish species in the Zaire river system, based on data from CLOFFA (Daget et al., 1984, 1986a, 1991).*

Au niveau familial, celle des Cyprinidae est la plus riche avec 111 espèces répertoriées (16,3%) à égalité avec celle des Mormyridae comptant 110 espèces (16,2%); elles sont suivies par les Cichlidae (13,1%), les Mochokidae (8,7%), à égalité les Characidae (7,0%), Distichodontidae (6,8%) et Cyprinodontidae (6,6%), les Bagridae + Claroteidae (5,7%), les Clariidae (4,4%), les Amphiliidae (3,4%), les Mastacembelidae (3,0%), les Anabantidae (2,6%), les Kneriidae (1,9%), les Schilbeidae (1,6%), les Polypteridae (1,3%). Toutes les autres familles sont représentées avec une, deux ou trois espèces au plus.

Pour l'ensemble du bassin du Zaïre, 3 familles de poissons prédominent nettement. Ce sont les Cyprinidae, les Mormyridae et les Cichlidae qui représentent plus de 45% du total des espèces actuellement connues dans la zone (Fig. 9). Les espèces de Mochokidae y sont aussi très bien représentées souvent par des espèces ayant des petites tailles et présentant des patrons de coloration variés et nuancés. Certaines familles comme celles des Polypteridae, des Characidae, des Distichodontidae, des Citharinidae, des Claroteidae, des Schilbeidae, des Amphiliidae, des Clariidae, des Anabantidae ou des Mastacembelidae sont aussi très bien représentées en nombre d'espèces. Sur les 9 espèces de *Polypterus* connues, 7 dont 4 endémiques sont présentes dans le bassin du Zaïre. Le bassin du Zaïre abrite aussi un grand nombre d'espèces de *Campylomormyrus*, d'*Hydrocymus*, de *Distichodus* et de *Synodontis*. La zone est marquée par la présence de plusieurs espèces de Kneriidae (genre *Kneria* et *Parakneria*) qui sont des poissons de petite taille vivant dans les torrents, et dont l'aire de répartition actuellement connue couvre les régions montagneuses du Congo, du Zaïre, de l'Angola, du Zimbabwe, du Mozambique et de plusieurs tributaires du Lac Tanganyika.

c. L'ensemble des régions Basse-Guinée et Zaïre

Si l'on compare la répartition des ordres et familles de poissons entre les deux zones biogéographiques traitées ici (Fig. 9), nous remarquons que les espèces de Cypriniformes sont nettement plus abondantes en Basse-Guinée que dans le bassin du Zaïre (plus de trois fois plus). A l'inverse, les espèces de Siluriformes, de Perciformes et d'Osteoglossiformes prédominent dans le bassin du Zaïre. Tous les autres ordres ont des proportions presque identiques entre les 2 zones. En ce qui concerne la représentation des familles, nous retrouvons les mêmes disproportions que précédemment marquées essentiellement par les espèces de Cyprinodontidae plus abondantes en Basse-Guinée, et les espèces de Mochokidae, de Cichlidae et de Mormyridae plus abondantes dans le bassin du Zaïre (Fig. 9). Les espèces de Polypteridae sont aussi en nombre plus grand dans le bassin du Zaïre. Les espèces de Kneriidae sont absentes de la zone de Basse-Guinée.

Les différences dans les proportions observées entre les 2 zones, et plus spécialement celle qui concerne les Cyprinodontidae, montrent que cette famille a pu connaître une spéciation importante dans la zone de Basse-Guinée, mais elles nous rappellent aussi que cette famille de poissons fort appréciée des aquariologistes y a fait l'objet de nombreuses recherches (voir Amiet, 1987). Les résultats que nous présentons sont donc à considérer avec précaution.

De plus, si nous effectuons une comparaison entre nos données compilées à partir du CLOFFA (Daget *et al.*, 1984, 1986a, 1991), et celles proposées par Lowe-McConnell (1969) pour le bassin du Zaïre, nous remar-

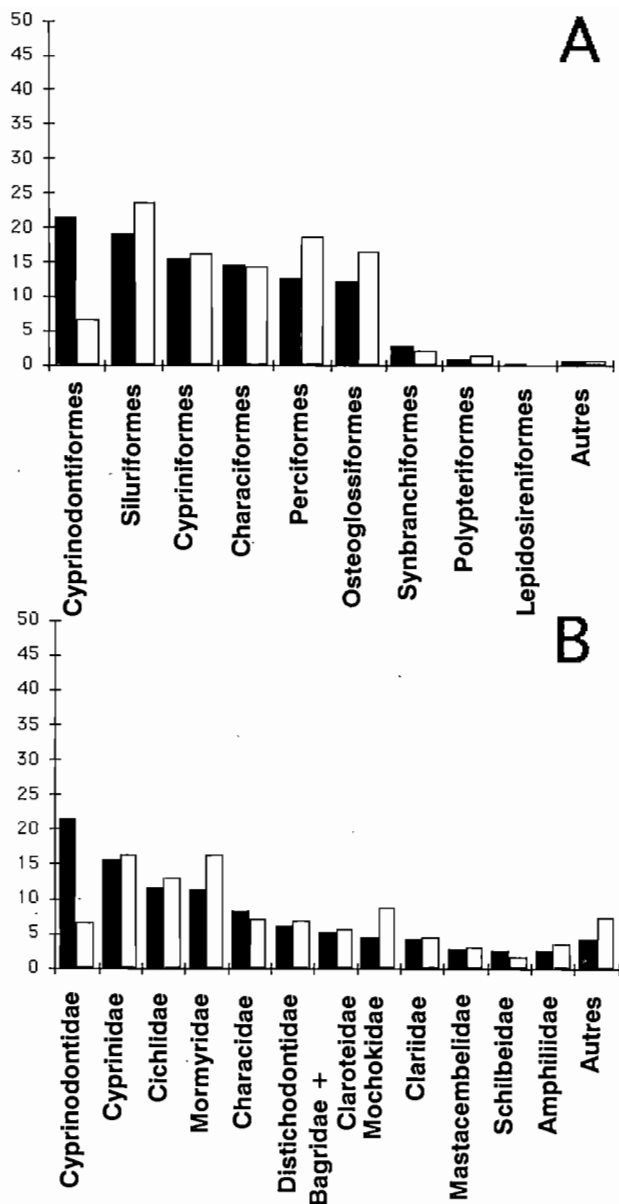


Figure 9. Représentation proportionnelle et comparative des espèces de poissons classées par ordre (A) et par famille (B) de la zone de Basse-Guinée (en noir) et du bassin du Zaïre (en blanc), d'après les données du CLOFFA (Daget *et al.*, 1984, 1986a, 1991). Les ordres et les familles sont rangés par ordre décroissant de leur représentativité sur la base des proportions obtenues pour la région de Basse-Guinée. - *Proportional and comparative representation of fish species per order (A) and per family (B) in the Lower Guinea (in black) and the Zaire (in white) provinces, based on data from CLOFFA (Daget et al., 1984, 1986a, 1991).*

quons que la représentation des espèces de Siluriformes, de Characiformes et de Mormyridae a diminué entre les deux analyses alors que celle des Cypriniformes et surtout celle des Cichlidae ont augmenté. La proportion en espèces de Cichlidae dans l'ichtyofaune du bassin du Zaïre a doublé entre les deux recensements (Fig. 10). La proportion de Cichlidae actuellement mise en évi-

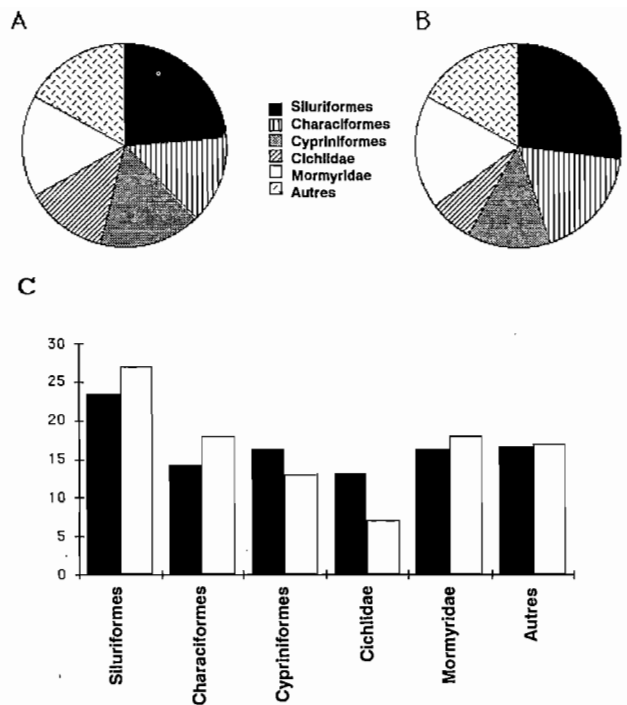


Figure 10. Représentation proportionnelle des espèces de poissons classées par ordre d'après les données du CLOFFA (A) et d'après Lowe-McConnell (B) pour le bassin du Zaïre. Histogramme de comparaison entre ces mêmes données (C). Les données obtenues à partir du CLOFFA (Daget *et al.*, 1984, 1986, 1991) figurent en noir, celles extraites de Lowe-McConnell (1969) en blanc. - *Proportional ordinal representation of fish species following data from (A) CLOFFA (Daget et al., 1984, 1986a, 1991) (in black) and (B) Lowe-McConnell (1969) (in white) for the Zaire river system. The same data are compared in (C).*

dence pour le bassin du Zaïre se rapproche de celle présentée par Lowe-McConnell (1969) pour le bassin du Zambèze, ou encore les lacs Albert et Rudolf (Tableau III). En aucun cas, nous pouvons donc supposer que le bassin du Zambèze est moins saturé que celui du bassin du Zaïre parce qu'il admet un pourcentage d'espèces de Cichlidae plus important comme a pu l'émettre Lowe-McConnell (1969). La proportion de Cichlidae reste cependant très en-deça de celle mise en évidence pour les lacs Malawi, Tanganyika et Victoria. Sur la base des résultats que nous présentons, seules des recherches plus approfondies réalisées de manière systématique sur tous les groupes de poissons permettront d'apporter des éléments de comparaison valable et complet sur la composition faunistique du bassin du Zaïre. Il y a tout lieu de penser que de nombreuses familles de poissons telles celles des Cyprinodontidae, des Mastacembelidae, des Mormyridae, des Cyprinidae, des Mochokidae, des Amphiliidae ou bien encore des Kneriidae pour ne citer qu'elles, verront très certainement le nombre d'espèces recensées augmenter. Le bassin du Zaïre est un immense bassin pour lequel en comparaison des Grands Lacs

d'Afrique de l'Est ou certains fleuves d'Afrique de l'Ouest ou du Sud, très peu d'études systématiques ont vu le jour. L'étude effectuée par Roberts & Stewart (1976) sur plusieurs stations de récolte situées dans des rapides du Bas-Zaïre met bien en évidence que ce bassin constitue une mosaïque d'habitats ayant favorisé le développement d'une faune très riche et très variée marquée par la présence de très nombreuses formes endémiques (Fig. 11). Des recherches plus ciblées faisant appel à des techniques de récolte modernes devraient très nettement améliorer notre connaissance de l'ichtyofaune du bassin du Zaïre.

d. Comparaison des régions Basse-Guinée, Haute-Guinée et Zaïre

Même si la Haute-Guinée n'appartient pas à la zone que nous traitons ici mais à celle de l'Afrique de l'Ouest (Paugy *et al.*, 1994), on admet que pour de nombreux groupes animaux et végétaux elle présente plus d'affinités avec les régions de Basse-Guinée et du Zaïre qu'elle n'en partage avec les bassins sahélo-soudaniens. Nous devons cette particularité à l'extension de la forêt humide en Afrique tropicale durant le Quaternaire récent puis à son retrait progressif. Même s'il est difficile d'imaginer une relation directe entre la présence de forêts et celle d'une faune aquatique, on peut, par contre, penser que la présence de forêts humides peut favoriser la condensation, la précipitation et la retenue d'eau propices à son développement. Quelques groupes de poissons, principalement chez les Cyprinodontidae, ont ainsi évolué dans les marigots sous l'épaisse frondaison équatoriale, et ne se retrouvent pas dans les zones de savane. La richesse spécifique du groupe des *Aphyosemion* est directement

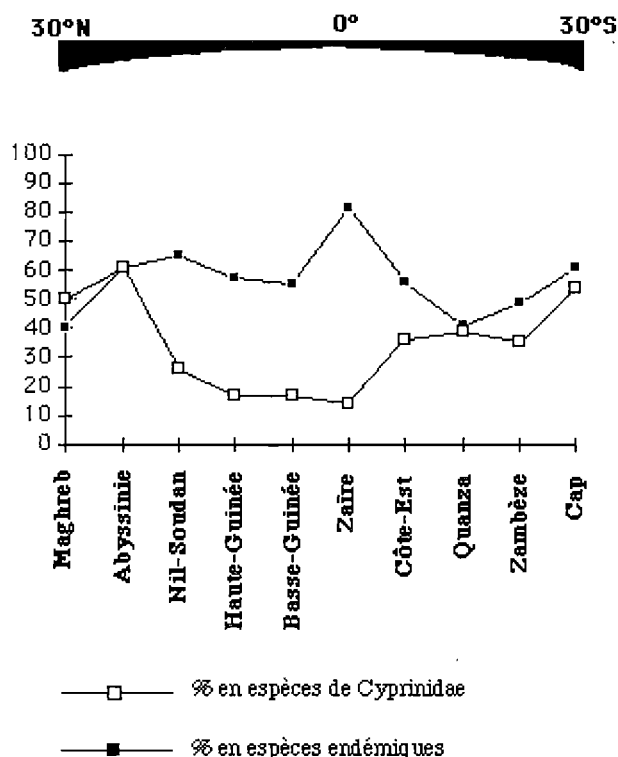


Figure 11. Pourcentage d'espèces endémiques et d'espèces de Cyprinidae dans l'ichtyofaune des différentes provinces ichtyogéographiques d'Afrique. Les données sont extraites de Roberts (1975). - *Percentage of endemic fish species and Cyprinid fishes in the different ichthyofaunal provinces in Africa following data from Roberts (1975).*

Tableau III. Nombre d'espèces (caractère normal) et proportion d'espèces (caractère italique) de poisson classées par ordres ou par familles pour le bassin du Zaïre obtenus à partir de Lowe-McConnell (1969) et du CLOFFA (Daget *et al.*, 1984, 1986a, 1991), et pour le bassin du Zambèze et les lacs Rudolf et Albert à partir de Lowe-McConnell (1969). - *Number (roman characters) and proportion of species (italics) classified per order or per family for the Zaire river basin following data from Lowe-McConnell (1969) and CLOFFA (Daget et al., 1984, 1986a, 1991) and for the Zambezi river and lakes Rudolf and Albert following data from Lowe-McConnell (1969).*

	Zaïre (1969)	Zaïre (1984-1991)	Zambèze (1969)	Lac Rudolf (1969)	Lac Albert (1969)
Siluriformes	112 ₂₇	161 _{23,5}	34 ₂₂	—	—
Characiformes	73 ₁₈	98 _{14,3}	18 ₁₁	—	—
Cypriniformes	52 ₁₃	111 _{16,3}	47 ₃₀	—	—
Cichlidae	32 ₇	89 _{13,1}	23 ₁₅	5 ₁₃	9 ₁₉
Mormyridae	75 ₁₈	110 _{16,2}	16 ₁₀	—	—
Autres	— ₁₇	117 _{16,6}	— ₁₂	—	—

fonction de la couverture végétale: elle est maximale en zone équatoriale et diminue progressivement en s'éloignant de l'Equateur (Romand, comm. pers.).

La distribution de certains genres de poissons, *Pantodon*, *Paramphilius*, *Doumea*, *Microsynodontis*, *Pelvicachromis* rencontrés nulle part ailleurs en Afrique, montre à l'évidence une relation récente entre les Haute et Basse-Guinée et le bassin du Zaïre. De plus, il semblerait que des espèces du groupe des *Chrysichthys* aient colonisé l'Afrique Occidentale à partir du bassin du Zaïre en atteignant progressivement les différents fleuves situés sur le golfe de Guinée (Agnèse, 1989 et comm. pers.). Des données génétiques sur ces Claroteidae en Afrique de l'Ouest (Agnèse, 1989) confirme l'idée d'une progression du sud-est vers le nord-ouest le long du golfe de Guinée. Des études de ce genre sur d'autres groupes de poissons africains devraient nous permettre de tester ces hypothèses, et d'imaginer un scénario évolutif à l'échelle du continent africain.

e. Comparaison entre la région du Zaïre et le Lac Tanganyika

Roberts et Stewart (1976) ont discuté des affinités probables entre les faunes ichtyques du bassin du Zaïre (plus particulièrement celles rencontrées dans les rapides) et du lac Tanganyika. En effet, beaucoup de taxons (Cichlidae, Mastacembelidae, Mochokidae, Clariidae, Cyprinidae,...) présents actuellement dans le lac Tanganyika pourraient avoir une origine fluviale zaïroise. Selon Roberts et Stewart, l'adaptation de nombreux groupes de poissons à vivre dans des rapides aurait ainsi représenté une prédisposition à la colonisation des milieux rocheux du lac. L'explosion fantastique de formes endémiques dans le lac Tanganyika ne s'expliquerait pas seulement par l'ancienneté relative de l'écosystème lacustre (Sturmbauer & Meyer, 1992; Meyer, 1993), mais aussi par le rôle du bassin du Zaïre à alimenter le lac. Cependant, seules des études génétiques menées sur plusieurs groupes de poissons nous permettraient de privilégier un scénario évolutif. Quoiqu'il en soit il semblerait que le vieux mythe nombriliste de richesse/stabilité/ancienneté proposé pour le lac Tanganyika devienne caduque pour céder la place à un modèle biogéographique régional basé sur les concepts de colonisation et de spéciation allopatrique. Car il est souvent très difficile de survivre dans l'ombre des Grands Lacs!

Les zones biogéographiques

a. La région de Basse-Guinée

Se basant sur la distribution des tilapias, Thys van den Audenaerde (1966) a reconnu sept sous-régions dans la zone de la Basse-Guinée (Fig. 12): 1. la zone d'eau saumâtre; 2. la zone côtière nigérienne-camerounaise; 3. la zone gabonaise-congolaise; 4. le bassin de la Sanaga;

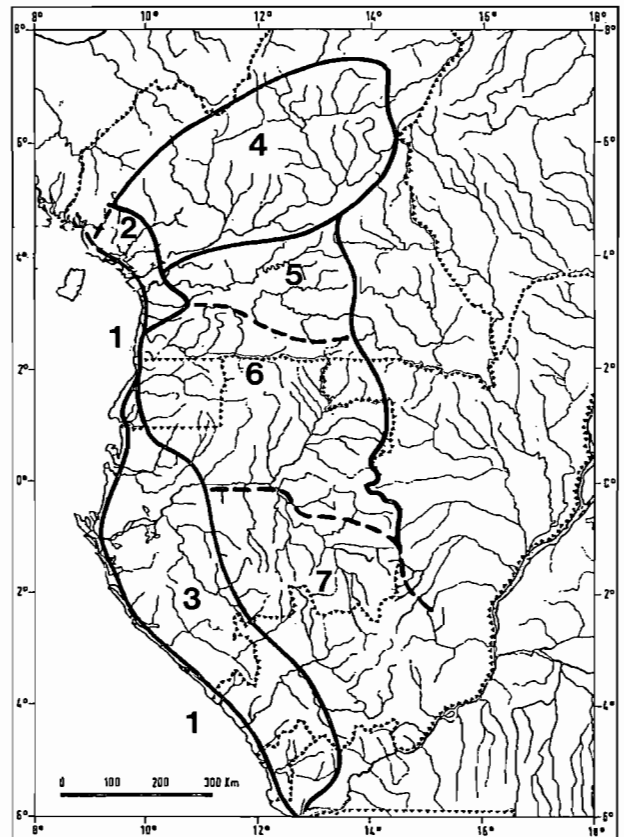


Figure 12. Sous-régions de la zone de Basse-Guinée, d'après Thys van den Audenaerde (1966). - *Subregions in Lower Guinea, recognized by Thys van den Audenaerde (1966).*

5. le bassin du Nyong et le Sud du Cameroun; 6. les bassins du Ntem, de la Guinée Equatoriale et du Haut-Ivindo (Bassin de l'Ogôoué); 7. le Haut-Ogôoué. L'existence et la délimitation de certaines de ces sous-régions semble se confirmer par les résultats de révisions récentes.

Ainsi, le bassin de la Sanaga se distingue des autres bassins de la région par ses affinités avec la faune nilo-soudanienne [e.g. *Raiamas senegalensis* (Steindachner, 1870), *Bagrus docmak* (Forskall, 1775), *Lates niloticus* (Linnaeus, 1762), *Sarotherodon galilaeus* (Linnaeus, 1758)]. De telles affinités s'expliquent probablement par des contacts avec les hauts affluents du bassin tchadien et avec la Bénoué (bassin du Niger) (Reyre, 1964). La Sanaga présente, de plus, un nombre important d'espèces endémiques [e.g. *Prolabeops melanhypoptera* (Pellegrin, 1828), *Chiloglanis sanagaensis* Roberts, 1989, *Schilbe djeremi* (Thys van den Audenaerde & De Vos, 1982), *Chrysichthys longidorsalis* Risch & Thys van den Audenaerde, 1981].

Les éléments nilo-soudaniens sont absents du bassin du Nyong; des captures antérieures entre le Nyong et la Sangha (bassin du Zaïre) par l'intermédiaire du Ja (Tual, 1963) expliquent la présence de nombreuses espèces zaïroises [e.g. *Clariallabes longicauda* (Boulenger, 1902)]. Thys van den Audenaerde (1966) a discuté des

contacts entre le Nyong, le Ntem, le Ja (rivière Sangha, bassin du Zaïre) et l'Ivindo (affluent de l'Ogôoué). De plus, le Nyong possède également un certain nombre d'espèces endémiques [e.g. *Schilbe nyongensis* (De Vos, 1981), *Tilapia margaritacea* Boulenger, 1916]. Pourtant la délimitation de cette zone au sud n'est pas très claire, et ceci surtout parce que nos connaissances faunistiques y sont incomplètes. Un inventaire complet des différents bassins et une meilleure connaissance de la taxinomie des espèces permettra d'établir une division correcte en sous-régions de la zone de Basse-Guinée.

Le bassin de l'Ogôoué est marqué par un grand nombre d'espèces zairoises probablement de colonisation récente et que l'on ne retrouve nulle part ailleurs dans la région de Basse-Guinée.

b. La région du Zaïre

On ne peut pas comprendre la composition et la distribution des faunes aquatiques dans le bassin du Zaïre sans brosser un rapide état des zones hydrographiques de cet immense bassin. Les poissons d'eaux douces restent avant tout assujettis à des limites physiques naturelles qui sont celles fixées par le bassin, et parfois même à l'intérieur d'un même bassin par des chutes ou des rapides.

On a l'habitude de distinguer 3 zones hydrographiques principales dans le bassin du Zaïre. La première correspond au Zaïre supérieur ou Lualaba de la source jusqu'à Kisangani. Né dans les plateaux du Shaba à 1400 m d'altitude, la Lualaba torrentueuse s'apaise en pénétrant dans la dépression de l'Upemba. Son cours de direction sud-nord se présente comme une succession de biefs calmes et de rapides dont les plus connus sont «Les Portes d'Enfer». La deuxième zone de Kisangani jusqu'à Kinshasa, dont le dénivelé est à peine de 100m, constitue le cours moyen qui prend alors une direction vers l'ouest. Le Zaïre reçoit de longs affluents (Lomani, Aruwini et surtout l'Oubangui) formant un large lit de 10km encombré d'îles et de bancs de sable. A partir de la confluence avec la Kwa (réunion du Kasai et de la Fimi), le cours se resserre, forme le «Couloir» qui pénètre dans le Pool Malebo ou Stanley Pool. Dans la troisième zone de Kinshasa à Matadi ou zone des rapides ou bief maritime, le Zaïre franchit de nombreuses cataractes sur un parcours de 300 km avec une dénivellation de 265 m. En traversant le massif du Mayombe, le fleuve change plusieurs fois de direction pour venir s'épanouir à son embouchure amorçant alors un long canyon sous-marin. L'allure générale du bassin du Zaïre rappelle ainsi une énorme dame-jeanne!

Des mouvements terrestres et érosifs ont certainement contribué à apporter des modifications à la structure physique du bassin du Zaïre depuis le Miocène en modifiant notamment les connexions possibles avec les autres bassins adjacents, certaines ont été mentionnées plus haut, mais l'aspect que nous lui connaissons actuellement date très certainement de plusieurs dizaines de milliers

d'années. De nombreux auteurs (Beadle, 1981; Lanfranchi et Schwartz, 1990) s'accordent à dire que le bassin du Zaïre n'a pas beaucoup changé durant le Pleistocène même si des événements climatiques affectant la Terre tout entière ont instauré deux périodes de climat sec et froid successives durant plusieurs millénaires en Afrique centrale (70.000 à 40.000 ans BP, période nommée *Maluékien*, 30.000 à 12.000 ans BP, période nommée *Léopoldvillien*), et ont transformé considérablement la végétation terrestre dans la région (Maley, 1990). Les têtes de bassins situées dans les formations montagneuses au sud et à l'est de la cuvette centrale semblent avoir continué de couler en étant toujours alimentées par des pluies restées abondantes dans une zone encore recouvertes de forêts de type montagnard. A la même période, la partie du Grand Rift d'Afrique de l'Est a connu un scénario différent puisque les bassins hydrographiques ont été très affectés par des conditions climatiques nettement plus froides et plus sèches qu'en Afrique Centrale (Maley, 1990).

Les premières tentatives de découpage de l'Afrique en provinces ichtyologiques datent de Boulenger (1905), Pellegrin (1912), et Nichols (1928) mais celles-ci restent très grossières. Les propositions de Blanc (1954), Mathes (1964), Poll (1957, 1974), Roberts (1975) apporteront de plus amples précisions sur les affinités ichtyologiques entre les différentes provinces possibles. En ce qui concerne le bassin du Zaïre, les avis de Poll (1957) et de Roberts (1975) essentiellement sont très différents. Poll (1963) reconnaît la présence d'espèces de poissons à affinité sahélo-soudano-nilotique confinées à la rivière Lualaba supérieure et jamais rencontrées ailleurs dans le bassin du Zaïre. Afin d'expliquer cette particularité, Poll a proposé que la Haute-Lualaba aurait pu être un tributaire du bassin du Nil avant d'être capturé lors d'événements géologiques par le Zaïre aux Portes d'Enfer (là où le fleuve change brusquement de direction et où les rapides sont très nombreux). A l'avis de Poll, le système de la Lualaba jusqu'aux Portes d'Enfer formerait donc une sous-région ichtyologique distincte du reste du bassin du Zaïre (Fig. 13). Cet auteur admet aussi la particularité faunistique du lac Tanganyika et de ses tributaires. Il semble que des erreurs d'identification doublées d'une méconnaissance de l'ichtyofaune du bassin du Zaïre en général soient à l'origine de ce découpage hâtif. Des travaux ultérieurs sur l'ichtyofaune de la Lualaba (Thys van den Audenaerde, 1968; Banister & Bailey, 1979) montreront à l'évidence que les espèces sont toutes bien différentes des espèces nilotiques. Roberts (1975) ne retient pas l'existence de cette sous-région lualabienne, ni même celle du Lac Tanganyika, et considère une seule région ichtyologique pour l'ensemble du bassin du Zaïre (Fig. 14).

L'essai de découpage en sous-régions effectué par Poll (1957), aussi anecdotique qu'il puisse paraître, montre bien toute la difficulté et l'incertitude à vouloir réaliser une zonation dans une zone qui reste encore la moins étudiée d'Afrique, et peut-être même du Monde. La position adoptée par Roberts (1975) paraît donc, pour le

Recherches en cours

A la suite du programme PEDALO (Poissons d'eaux douces de l'Afrique de l'Ouest) notre travail de collaboration entre le Musée Royal de l'Afrique Centrale et l'ORSTOM se poursuit dans les zones de Basse-Guinée et d'Afrique Centrale.

Deux programmes de recherches multidisciplinaires sont actuellement en cours dans la première zone, l'un sur les poissons des bassins côtiers du Cameroun (Sanaga, Nyong, Ntem, etc.), l'autre sur leurs équivalents au Congo (Kouilou, Loémé).

Un autre programme pluridisciplinaire (TROPIC: Thèmes et Recherches sur l'Organisation des Peuplements Ichtyologiques du Congo) doit s'installer d'ici quelques mois au Congo pour étudier l'ichtyofaune des hauts cours du bassin du Zaïre coulant en Basse-Guinée, puis pour analyser les tributaires droits de ce bassin.

D'ici quelques années, nous espérons produire une faune des poissons de Basse-Guinée et du bassin du Zaïre (tributaires droits), et obtenir aussi une meilleure idée de la biologie et de l'écologie des espèces.

Un deuxième programme intitulé MOSAÏQUE devrait développer une approche plus écologique. Ce programme doit s'intéresser au morcellement de la forêt tropicale et à son incidence sur les communautés aquatiques. En effet, la disparition progressive de la forêt, en affectant le cycle hydrologique et plus particulièrement le fonctionnement des cours d'eau, risque de perturber les communautés aquatiques. La structure des communautés de poissons en intégrant de tels changements peut permettre de décrire les principales différences biotiques et abiotiques intervenues. Cette «sensibilité» aux perturbations devrait donc faire de la diversité biologique en poissons un indice particulièrement pertinent dans la description des écosystèmes aquatiques tropicaux.

La Cuvette Centrale africaine est à l'image d'une éponge naturelle gorgée d'eau: toute dessiccation abusive entraîne la destruction irrémédiable du corps de l'éponge; toute altération de la structure de l'éponge diminue son pouvoir de rétention. En quelque sorte, le sort de la forêt humide d'Afrique Centrale et celui de son imposant réseau hydrographique sont étroitement liés.

Deux importants programmes (programmes ECO-FAC et ECOFIT) étudient actuellement les aspects conservation et utilisation rationnelle des écosystèmes forestiers en Afrique Centrale. Nous devrions trouver au sein de ces 2 programmes des partenaires intéressés par la problématique que nous souhaitons développer, notamment en ses aspects sociaux et économiques.

Les trois questions principales auxquelles nous essaierons d'apporter des éléments de réponse sont:
– Quelles sont les implications du morcellement de grands habitats pour la diversité biologique aquatique?

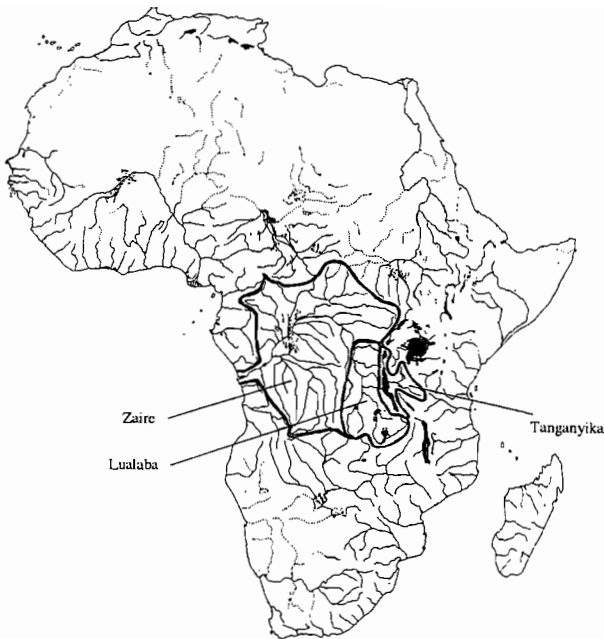


Figure 13. Le bassin du Zaïre et ses trois sous-régions, d'après Poll (1957). - *Subregions in the Zaire river basin, recognized by Poll (1957).*



Figure 14. La province ichthyologique du Zaïre (d'après Roberts, 1975). - *The Zaire ichthyological Province (after Roberts, 1975).*

moment, à la fois la plus prudente et celle pour laquelle nous trouvons le moins d'éléments pour la réfuter. Il y a de très fortes chances que dans les années à venir les ichtyologues reconnaîtront de nouvelles zonations plus précises, toutes aussi surprenantes les unes que les autres par le nombre d'espèces endémiques qu'elles présentent ou par les affinités biogéographiques avec des bassins adjacents qu'elles semblent démontrer.

– Quelle est la répercussion de la déforestation et du morcellement de la forêt tropicale sur le fonctionnement biologique des rivières?

– Quelles sont les conséquences de changements de la richesse locale sur la richesse régionale, et quelles sont les relations entre ces deux richesses?

Nos projets conjoints entre le MRAC et l'ORSTOM sont destinés à rassembler des informations permettant d'établir une base scientifique indispensable à la gestion des ressources naturelles aquatiques en harmonie avec un développement durable des régions d'Afrique Centrale. En effet, on parle actuellement beaucoup de diversité biologique au sujet des forêts tropicales, ou des milieux marins. Peu de discours se tiennent actuellement en matière de protection et de conservation des milieux aquatiques continentaux, africains notamment! Pourtant ces milieux et la faune qu'ils abritent sont particulièrement concernés par ces problèmes. Beaucoup de parcs nationaux et de réserves africaines comme l'aire de Sette Cama ou la réserve de Lopé au Gabon sont délimités en leur périphérie par des rivières, l'Ogôoué maritime-Nyanga et l'Ogôoué-Ivindo-Lolo, servant de délimitations physiques aux 2 exemples que nous citons. Les parcs nationaux et les réserves terrestres ont été conçus de telle manière qu'ils rejettent les cours d'eau à leur périphérie alors même qu'ils devraient les inclure et se construire autour de ces écosystèmes aquatiques.

Le double enjeu pour cette région centrale africaine est d'arrêter la destruction massive de ses richesses naturelles et de pouvoir réaliser un inventaire de l'incroyable faune et flore qu'elle contient. En ce qui concerne les poissons d'eau douce, cette zone renferme probablement l'une des richesses en espèces la plus importante sur notre planète. Les recherches futures en matière d'évolution, de biogéographie, de génétique ou de testage *in-* et *ex-situ* de souches et espèces nouvelles en vue de leur élevage devraient tôt ou tard se focaliser sur cette région centrale méconnue car oubliée! L'Afrique Centrale retrouvera alors une juste place au cœur du continent africain.

Remerciements

La contribution du premier auteur fait partie du projet V.L.I.R. «Research on Aquaculture and Fisheries in Cameroon» (KULeuven-MRAC-IRZV), celle du deuxième auteur a été financée par l'ORSTOM.

Références bibliographiques

- Agnès, J.-F., 1989. Différenciation génétique de plusieurs espèces de Siluriformes ouest-africains ayant un intérêt pour la pêche et l'aquaculture. Thèse de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 194 p.
- Amiet, J.L., 1987. Faune du Cameroun. 2. Le genre *Aphyosemion* Myers. Sciences Nat., Compiègne, 262 p.
- Banister, K.E. & R.G. Bailey, 1979. Fishes collected by the Zaïre river expedition 1974-1975. *Zool. J. Linn. Soc.*, 66 (3): 205-249.
- Beadle, L.C., 1981. The inland waters of tropical Africa. Longman, London, 2nd edition.
- Blanc, M., 1954. La répartition des poissons d'eau douce africains. *Bull. IFAN*, 16(2): 599-628.
- Boulenger, G.A., 1903. Description of new freshwater fishes from Southern Cameroon. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 7, 12 (70): 435-441.
- Boulenger, G.A., 1903. On the fishes collected by Mr. G.L. Bates in Southern Cameroon. *Proc. Zool. Soc. Lond.*: 21-29.
- Boulenger, G.A., 1904. Description of a new *Barbus* from Cameroon. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 7, 13 (75): 237-238.
- Boulenger, G.A., 1905. The distribution of African fresh-water fishes (In Presidential address to British Association, Section D). *Rep. Br. Ass. Adv. Sci.*: 412-432.
- Boulenger, G.A., 1906. Description of a new mormyrid fish from South Cameroon. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 7, 18 (103): 36-37.
- Boulenger, G.A., 1907. Descriptions of three new freshwater fishes discovered by Mr. G.L. Bates in South Cameroon. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 7, 20 (115): 50-52.
- Boulenger, G.A., 1909. Descriptions of new freshwater fishes discovered by Mr. G.L. Bates in South Cameroon. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 8, 4 (21): 186-188.
- Boulenger, G.A., 1911. Descriptions of three new freshwater fishes discovered by Mr. G.L. Bates in South Cameroon. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 8, 8 (45): 372-373.
- Boulenger, G.A., 1913. Descriptions of four new fishes discovered by Mr. G.L. Bates in the Nyong river, South Cameroon. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 8, 12 (67): 67-70.
- Daget, J., 1961. Poissons du Niari-Kouilou récoltés par MM. Ch. Roux, J. Ducroz et J.P. Troadec. (Afrique noire, région Gabon-Congo). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2, 33 (6): 577-586.
- Daget, J., 1978a. Contribution à la faune de la République Unie du Cameroun. Poissons du Dja, du Boumba et du Ngoko. *Cybium*, 3 (3): 35-52.
- Daget, J., 1978b. Description de *Platyglanis depierrei*, n. gen., n. sp. (Pisces, Bagridae) du Sanaga (Sud Cameroun). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4, 1 (3): 821-825.
- Daget, J., 1979. Contribution à la faune de la République Unie du Cameroun. Poissons de l'Ayina, du Dja et du Bas Sanaga. *Cybium*, 3 (6): 55-64.
- Daget, J., 1984. Contribution à la faune du Cameroun. Poissons des fleuves côtiers. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4, 6 (1): 177-202.
- Daget, J. & D. Depierre, 1980. Contribution à la faune de la République Unie du Cameroun. Poissons du Sanaga Moyen et Supérieur. *Cybium*, 3 (8): 53-65.
- Daget, J., J.P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1984. CLOFFA 1. *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. MRAC, Tervuren, ORSTOM, Paris. Vol. 1, 410 p.
- Daget, J., J.P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1986a. CLOFFA 2 - *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISNB, Bruxelles, MRAC, Tervuren, ORSTOM, Paris. Vol. 2, 520 p.
- Daget, J., J.P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1986b. CLOFFA 2 - *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISNB, Bruxelles, MRAC, Tervuren, ORSTOM, Paris. Vol. 2, 273 p.
- Daget, J., J.P. Gosse, G.G. Teugels & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1991. CLOFFA 4 - *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISNB, Bruxelles, MRAC, Tervuren, ORSTOM, Paris. Vol. 4, 740 p.
- Daget, J. & A. Stauch, 1968. Poissons d'eaux douces et saumâtres de la région côtière du Congo. *Cah. ORSTOM, Hydrobiol.*, 2 (2): 21-50.
- Géry, J., 1965. Poissons du bassin de l'Ivindo. *Biol. Gab.*, 1 (4): 375-393.
- Géry, J. 1968. Poissons du bassin de l'Ivindo. IV. Note sur la nomenclature des *Mormyridae*. *Biol. Gab.*, 4 (1): 73-81.
- Günther, A. 1867. New fishes from the Gaboon and Gold coast. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 3, 20 (116): 110-117.
- Holly, M., 1926a. Einige neue Fischformen aus Kamerun. *Anz. Akad. Wiss. Wien*, 63 (18): 155-157.
- Holly, M., 1926b. Zwei neue Siluriden und ein neuer Characinide aus Kamerun. *Anz. Akad. Wiss. Wien*, 63 (18): 157-159.
- Holly, M., 1927a. Mormyriden, Characiniden und Cypriniden aus Kamerun. *Sber. Akad. Wiss. Wien*, 136 (1): 115-150.

- Holly, M., 1927b. Siluriden, Cyprinodontiden, Acanthopterygier und Mastacembeliden aus Kamerun. *Sber. Akad. Wiss. Wien*, 136 (5-6): 195-230.
- Holly, M., 1927c. Weitere Fische aus Kamerun. *Sber. Akad. Wiss. Wien*, 136 (9-10): 421-427.
- Holly, M., 1927d. Eine neue Siluriden-Subspezies aus Kamerun. *Anz. Akad. Wiss. Wien*, 64: 8-10.
- Holly, M., 1930. Synopsis der Süßwasserfische Kameruns. *Sber. Akad. Wiss. Wien*, 139 (3-4): 195-281.
- Hugueny, B., 1989. West African rivers as biogeographic islands: species richness of fish communities. *Oecologia*, 79: 236-243.
- INRAP, 1976. Géographie de la République Populaire du Congo. Editions Classiques d'Expression Française, Paris, 63 p.
- Lanfranchi, R. & R. Schwartz (eds), 1990. Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique. Editions de l'ORSTOM, Paris, 535 p.
- Lévêque, C., D. Paugy & G.G. Teugels, 1991. Annotated checklist of the freshwater fishes of the Nilo-sudan river basins in Africa. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 24 (2): 131-154.
- Lönnberg, A.J.E., 1895. Notes on fishes collected in the Cameroons by Mr. Y. Sjöstedt. *Ofvers. Svensk. Vet. Akad. Förh.*, 3: 179-195.
- Lönnberg, A.J.E., 1903. On a collection of fishes from the Cameroons containing new species. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 7, 12: 37-46.
- Lönnberg, A.J.E., 1904. On some fishes from the lakes of the Cameroon mountain. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 7, 13: 135-139.
- Lowe-McConnell, R.H., 1969. Speciation in tropical freshwater fishes. *Biol. J. Linn. Soc. (Zool.)*, 45 (304): 103-144.
- Lowe-McConnell, R.H., 1975. Fish communities in tropical freshwaters: their distribution, ecology and evolution. Longman, London, 337 p.
- Mahnert, V. & J. Géry, 1982. Poissons du bassin de l'Ivindo. IX. Notes sur le genre *Barbus* (Cyprinidae). *Rev. Suisse Zool.*, 89 (2): 461-495.
- Maley, J., 1987. Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent: nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques, pp. 307-334. In: *Palaeoecology of Africa and the surrounding islands*. 18. Balkema, Rotterdam / Brookfield.
- Maley, J., 1990. Synthèse sur le domaine forestier africain au Quaternaire récent, pp. 383-389. In: Lanfranchi, R. & D. Schwartz (eds). *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. Editions de l'ORSTOM, Paris.
- Mamonekene, V. & G.G. Teugels, 1993. Faune des poissons d'eaux douces de la Réserve de la biosphère de Dimonika (Mayombe, Congo). *Ann. Mus. r. Afr. Centr., MRAC-UNESCO*, 272: 1-126.
- Matthes, H., 1964. La zoogéographie des poissons dulçaquicoles africains. Thèse du Musée d'Amsterdam, 32 p.
- Mayr, E. & R.J. O'Hara, 1986. The biogeographic evidences supporting the pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution*, 40: 55-67.
- Meyer, A., 1993. Phylogenetic relationships and evolutionary processes in East African Cichlid fishes. *Tree*, 8 (8): 279-284.
- Moses, B.S., 1979. The Cross river, Nigeria, its ecology and fisheries. pp. 355-370 In: *Proceedings of the International Conference on Kainji Lake and River Basins Developments in Africa, Ibadan, 11-17 December 1977*. Kainji Lake Research Institute, New Bussa.
- Myers, G.S., 1949. Salttolerance of freshwater fish groups in relation to zoogeographical problems. *Bijdr. Dierk.*, 28: 315-322.
- Nelson, J.S., 1984. *Fishes of the World*. Wiley-Interscience Publication, Wiley & Sons, New York, 523 p.
- Nichols, J.T., 1928. Fishes from the White Nile collected by the Taylor expedition of 1927. A discussion of the freshwater fish fauna of Africa. *Am. Mus. Novit.*, 309: 1-4.
- Olivry, J.C., 1986. Fleuves et rivières du Cameroun. *Monographies Hydrologiques*, ORSTOM, 9: 1-733.
- Pappenheim, P., 1911. Zoologische ergebnisse der Expedition des Herrn G. Tessmann nach Süd-Kamerun und Spanisch-Guinea. *Fische. Mitt. Zool. Mus., Berl.*, 5: 505-528.
- Paugy, D., K. Traoré, J.-F. Guégan, J.J. Albaret & P.S. Diouf, 1994. Faune ichtyologique des eaux douces d'Afrique de l'Ouest. pp. 35-66. In: Teugels, G.G., J.-F. Guégan & J.-J. Albaret (eds) *Biological diversity in African fresh and brackish water fishes. Geographical overviews. Symposium PARADI. Ann. Mus. r. Afr. Centr.* 275.
- Pellegrin, J., 1906. Collections recueillies par M.E. Haug dans l'Ogôoué. Poissons. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 12: 467-471.
- Pellegrin, J., 1907. Sur une collection de poissons recueillis par M.E. Haug à Ngomo (Ogôoué). *Bull. Soc. philomat., Paris*, 8 (9): 17-42.
- Pellegrin, J., 1908a. Sur une seconde collection de poissons recueillis par M.E. Haug à Ngomo (Ogôoué). *Bull. Soc. philomat., Paris*, 9 (11): 184-190.
- Pellegrin, J., 1908b. Collections recueillies par M.E. Haug dans l'Ogôoué. Liste des poissons et description d'une espèce nouvelle (2^e note). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 14: 347-349.
- Pellegrin, J., 1909. Collections recueillies par M.E. Haug dans l'Ogôoué. Poissons. (3^e note). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 15: 66-68.
- Pellegrin, J., 1911. La distribution des poissons d'eau douce en Afrique. *C. r. heb. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 153: 297-299.
- 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., 1927a. Characinidé nouveau du Cameroun recueilli par M. Th. Monod (2^e note). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 52: 139-140.
- Pellegrin, J., 1927b. Mormyridés du Cameroun recueillis par M. Th. Monod. Description d'un genre, de quatre espèces et d'une variété. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 52: 294-300.
- Pellegrin, J., 1927c. Description d'un Siluridé nouveau du Cameroun appartenant au genre *Synodontis*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 52: 365-366.
- Pellegrin, J., 1928. Characinidés et Cyprinidés du Cameroun recueillis par Th. Monod. Description de deux espèces et d'une variété nouvelles. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 53: 309-316.
- Pellegrin, J., 1929. Description d'une variété nouvelle du *Labeo chariensis* Pellegrin, recueillie au Cameroun par M. Th. Monod. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 54: 288-290.
- Pellegrin, J., 1930a. Poissons de l'Ogôoué, du Kouilou, de l'Alima et de la Sangha recueillis par M.A. Baudon. Description de cinq espèces et cinq variétés nouvelles. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 55: 196-210.
- Pellegrin, J., 1930b. Poissons du Kouilou recueillis par M. Baudon. Description d'une espèce et d'une variété nouvelles. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 55: 334-336.
- Pellegrin, J., 1931a. Poissons du Kouilou et de la Nyanga recueillis par M.A. Baudon. Description de deux espèces et d'une variété nouvelles. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 56: 205-211.
- Pellegrin, J., 1931b. Poissons de la Louessé (Kouilou) recueillis par M.A. Baudon. Description d'une variété nouvelle. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 56: 219-221.
- Peters, W.C.H., 1876. Über die von Professor Dr. Reinhold Buchholz in Westafrika gesammelten Fische. *Mber. dt. Akad. Wiss., Berl.*, 1876 (1877): 244-252.
- PETERS, W.C.H., 1877. Ueber eine merkwürdige von Hr. Professor Buchholz entdeckte neue Gattung von Süßwasserfischen, *Pantodon buchholzi*, welche zugleich eine neue, den Malacopterygii abdominales angehörige Gruppe von Fischen, *Pantodontes* repräsentiert. *Mber. dt. Akad. Wiss., Berl.*: 195-200.
- Poll, M., 1957. Les genres de poissons d'eau douce de l'Afrique. *Ann. Mus. r. Congo Belge*, 8 (54): 1-191.
- Poll, M., 1963. Zoogéographie ichtyologique du cours supérieur du Lualaba. *Publications de l'Université d'Elisabethville*, 6: 95-106.
- Poll, M., 1974. Nombre et distribution géographique des poissons d'eau douce africains. *Bull. Mus. natn. Hist. natr. Paris* (Sér. 3) 150: 113-128.
- Poll, M., & J.-P. Gosse, 1963. Contribution à l'étude systématique de la faune ichtyologique du Congo central. *Ann. Mus. r. Afr. Centr.*, 116: 41-110.
- Reyre, D., 1964. Histoire géologique du Bassin de Douala (Cameroun). *C.R. Symposium Bassins sédimentaires Ouest Africain*, Paris: 153-169.

- Roberts, T.R., 1972. Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins. *Bull. mus. Comp. Zool.*, 143 (2): 117-147.
- Roberts, T.R. 1975. Geographical distribution of African freshwater fishes. *Zool. J. Linn. Soc.*, 57 (4): 249-319.
- Roberts, T.R. & D.J. Stewart, 1976. An ecological and systematic survey of fishes in the rapids of the lower Zaïre or Congo River. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 147 (6): 239-317.
- Roman, B., 1971. Peces de Rio Muni. Guinea Ecuatorial (Aguas dulces y salobres). Barcelona: 295 p.
- Sauvage, H.E., 1880. Etude sur la faune ichthyologique de l'Ogôoué. *Archs. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 2 (3): 5-56.
- Schliwen, U.K., D. Tautz & S. Pääbo, 1994. Sympatric speciation suggested by monophyly of crater lake cichlids. *Nature*, 368: 629-632.
- Stiassny, M.L.J., U.K. Schliwen & W.J. Dominey, 1992. A new species flock of cichlid fishes from Lake Bermin, Cameroon with a description of eight new species of *Tilapia* (Labroidae: Cichlidae). *Ichth. Explor. Freshwaters*, 3 (4): 311-346.
- Sturmbauer, C. & A. Meyer, 1992. Genetic divergence, speciation and morphological stasis in a lineage of African cichlid fishes. *Nature*, 358: 578-581.
- Teugels, G.G., J. Snoeks, L. De Vos & J.C. Diakanou-Matongo, 1991. Les poissons du bassin inférieur du Kouilou (Congo). *Tauraco Research Report*, 4: 109-139.
- Teugels, G.G., G.Mcg. Reid, & R.P. King, 1992. Fishes of the Cross River Basin (Cameroon-Nigeria): Taxonomy, Zoogeography, Ecology and Conservation. *Ann. Mus. r. Afr. Centr.*, 266: 1-132.
- Thys van den Audenaerde, D.F.E., 1965. Description d'une nouvelle espèce de *Tilapia* de la rivière Nyong (Cameroun), (Pisces, Cichlidae). *Rev. Zool. Bot. afr.*, 71 (3-4): 392-399.
- Thys van den Audenaerde, D.F.E., 1965. La redécouverte de *Pro-labeops 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. Étude systématique. *Ann. Mus. r. Afr. Centr.*, 153: 1-98.
- Thys van den Audenaerde, D.F.E., 1967. Description of *Tilapia deckerti* sp. nov. from Lake Ejagham, West Cameroon (Pisces, Cichlidae). *Rev. Zool. Bot. afr.*, 76 (3-4): 349-356.
- Thys van den Audenaerde, D.F.E., 1968. A preliminary contribution to a systematic revision of the genus *Pelmatochromis* Hubrecht *sensu lato* (Pisces, Cichlidae). *Rev. Zool. Bot. afr.* 77 (3-4): 349-391.
- 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., 1972a. Description of a small new *Tilapia* (Pisces, Cichlidae) from West-Cameroon. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 85 (1-2): 93-98.
- Thys van den Audenaerde, D.F.E., 1972b. Description de deux *Mastacembelus* nouveaux de la rivière Sanaga au Cameroun (Pisces, Mastacembeliformes). *Rev. Zool. Bot. afr.*, 86 (3-4): 359-365.
- Thys van den Audenaerde, D.F.E., 1974. Quelques observations sur *Prolabeops melanhypopterus* du Cameroun (Pisces, Cyprinidae). *Rev. Zool. afr.*, 88 (4): 778-783.
- Trewavas, E., 1962. Fishes of the crater lakes of the northwestern Cameroons. *Bonner. Zool. Beitr.*, 13: 146-192.
- Trewavas, E., 1974. The freshwater fishes of Rivers Mungo and Meme and Lakes Kotto, Mboandong and Soden, west Cameroon. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 26 (5): 331-419.
- Trewavas, E., J. Green & S.A. Corbet, 1972. Ecological studies on crater lakes in West Cameroon fishes of Barombi Mbo. *J. Zool.*, 167: 41-95.
- Tual, M., 1963. Note sur les risques de déversement des eaux du cours supérieur du Nyong à la Doumé et à la Sanaga. Communication faite à la Commission de l'Hydraulique et de la Géologie à Yaoundé. Note polycopiée. I.G.N. Yaoundé.

The African great lakes

Rosemary H. Lowe-McConnell¹, Frits C. Roest², Gaspard Ntakimazi³ & Luc Risch⁴

¹c/o Fish Section, Natural History Museum, LONDON SW7 5BD, England;

²Fisheries & Aquaculture Sector, International Agricultural Centre, WAGENINGEN, The Netherlands;

³Université du Burundi, B.P.2700, BUJUMBURA, Burundi;

⁴Centre Régional de Recherches en Hydrobiologie Appliquée, B.P. 631, BUJUMBURA, Burundi

Summary

This review concentrates on the three largest African lakes, the equatorial saucershaped Lake Victoria and the deep rift valley lakes Tanganyika and Malawi, lakes of worldwide interest for their spectacular flocks of endemic cichlids. Differentiation is greatest in Tanganyika, the oldest lake; Malawi is the most speciose (c. 500+ species), Victoria noted for the loss of about two thirds of its c. 300 cichlid taxa in the last two decades. Information is reviewed concerning: a) state of knowledge of the fish fauna, b) main threats; c) conservation aspects; d) economic/management issues; e) research needed; f) ongoing and planned projects.

Ecological and ethological studies have emphasized the importance of trophic radiations and behavioural adaptations for partitioning resources of food and space, permitting coexistence in these very diverse communities. Escalating human populations and increasing demands for food-fish have led to declines in catches in Tanganyika and Malawi and of indigenous species in Victoria. In Victoria, eutrophication and associated deoxygenation have reduced the volume of fish habitats. Combining conservation of biodiversity and maintaining optimum yields from the fisheries calls for a unified lake basin management for each lake. The recent catastrophic loss of so many endemic species from Lake Victoria stresses the urgent need to ensure that this does not happen in lakes Tanganyika and Malawi.

Résumé

Cet article traite des trois plus grands lacs africains, le lac Victoria, situé au niveau de l'Equateur et les lacs Tanganyika et Malawi, situés dans la vallée du Rift. Ces lacs présentent un intérêt international de par l'exceptionnelle radiation en poissons Cichlidae endémiques qu'ils abritent. La divergence est la plus importante dans le lac Tanganyika qui est aussi le plus ancien des trois lacs. Le lac Malawi présente la richesse spécifique la plus grande (plus de 500 espèces). Le lac Victoria, enfin, est marqué par une disparition d'environ deux tiers de ses 300 espèces de Cichlidae au cours des 20 dernières années. Nous faisons ici le point sur a) l'état des connaissances sur l'ichtyofaune, b) les principaux dangers actuels encourus, c) la préservation et la conservation de l'habitat et de sa faune, d) les aspects économiques et de gestion, e) les besoins en matière de recherche scientifique, f) les projets en cours et à venir.

Les études écologiques et éthologiques ont montré l'importance de la spécialisation trophique et le rôle de l'adaptation comportementale conduisant à une occupation spatiale et un partage de la nourriture qui ont permis cette coexistence de communautés très variées dans ces lacs. L'augmentation considérable des populations humaines dans ces régions et une demande accrue en poissons pour leur alimentation ont entraîné la diminution des captures dans les lacs Tanganyika et Malawi et une rareté voire la disparition de certaines espèces endémiques dans le lac Victoria. En ce qui concerne ce dernier lac, une eutrophisation et une désoxygénation de ses eaux ont eu pour effet de réduire le volume d'habitats utilisés généralement par les poissons. Une politique d'aménagements et de gestion associant les aspects de conservation de la biodiversité et de rendement des pêcheries est maintenant devenue nécessaire entre les pays riverains de chacun des lacs concernés. La disparition dramatique de beaucoup d'espèces endémiques du lac Victoria doit nous rappeler à tous que ceci ne doit jamais se produire pour les lacs Tanganyika et Malawi.

This contribution concentrates on the three largest African lakes, the equatorial Lake Victoria in the Nile drainage, the world's largest tropical lake, and the two very deep rift valley lakes, Tanganyika in the Zaire, and Malawi in the Zambezi drainage. These deep lakes have steep rocky shores interspersed by sandy beaches and swampy river estuaries. In Tanganyika, the fishery is mainly in the open lake for endemic clupeids (sardines) and their endemic *Lates* predators. Malawi lacks these families of fish and the main fishery is for cichlids (tilapias and haplochromines) fished from sandy beaches with seines and offshore by ringnets and trawls. The rocky shores of both lakes have numerous species of endemic

cichlids, the brightly coloured ones exported as aquarium fishes. The water is so clear their ecology and behaviour can be observed *in situ* when SCUBA diving. The saucer-shaped Lake Victoria is much shallower and turbid, a drowned landscape with many islands and swampy shores; this lake is now notorious for the loss of two thirds of its endemic cichlid taxa - the greatest extinction of vertebrate species in living memory.

These lakes contained the highest diversities of fish species of any lakes on earth. The spectacular flocks of endemic cichlids have attracted great international interest as they present a unique series for studies of

evolution (Worthington, 1937, 1954; Fryer, 1959; Coulter *et al.*, 1986; Lowe-McConnell, 1987, 1993, 1994; Ribbink & Eccles, 1988; Ribbink, 1991; Meyer, 1994). The lakes also support fisheries of great socio-economic importance. Management has therefore to aim at conserving the remarkable biodiversity while maintaining sustainable fisheries for the rapidly rising human populations (Barel *et al.*, 1991). The deep lakes are permanently stratified and as water residence times are extremely long they are very vulnerable to pollution (Coulter, 1992; Bootsma & Hecky, 1993). As each lake is shared by several riparian countries, lake basin Commissions are much needed to unify their management.

Lake Tanganyika

State of knowledge of the fish fauna

Lake Tanganyika, extending from 3°23' - 8°50'S, 30°E, in East Africa's western rift valley, is 673 km long, 40-80 km wide and has an estimated surface area of 32,900 km²; its waters are partitioned between Zaire (45%), Tanzania (41%), Burundi (7%), and Zambia (6%) - two francophone and two anglophone countries. Geological evidence indicates that it originated up to 20 my ago, and is thus one of the world's oldest lakes; it is the world's second deepest (after Lake Baikal), 1470 m deep but permanently anoxic below about 200m. It has the most phylogenetically diverse fish fauna: 15 fish families represented by over 70 non-cichlid species (De Vos & Snoeks, 1994), including flocks of bagrid and mochokid catfishes and spiny eels, and by over 200 endemic cichlid species, a unique reservoir of several ancient lineages (Nishida, 1991). The rocky littoral-sublittoral zone has the most diverse fauna, over 200 species mainly of cichlids. Below this zone, Tanganyika has a benthic-bathypelagic fauna of over 80 species, about which little is yet known, living down to the oxygen limit (Coulter, 1991). The pelagic zone of the open lake has a much simpler community, including mainly endemic clupeids (sardines of 2 species) and their *Lates* predators (4 endemic species).

Lake Tanganyika has been the object of numerous scientific studies since the arrival of the first western explorers at the end of the last century, interested in the high endemicity of its faunas (Moore, 1903). But it was not until 1946-47 that a multidisciplinary expedition was organized, the results of which (published 1952-61) include the basic information on the taxonomy of the fishes, their distributions and biology and the most useful keys for fish identification (Poll, 1953, 1956). Following this work, various institutions and organizations, including FAO (Food & Agriculture Organization of the United Nations) have carried out research projects. Knowledge of the lake's geology, hydrology, fishes, fisheries and biodiversity was compiled by Coulter (1991), showing that Tanganyika has the most biodiverse fauna of any lake on earth.

Coulter (1991) listed 287 fish species from the lake basin (233 from the lake itself), but work in progress suggests that the number will probably be not less than 350 species (De Vos & Snoeks, 1994). The main characteristic of the fish fauna is its high degree (76%) of endemism (97% in the family Cichlidae). Differentiation, both among non-cichlids and cichlids, has proceeded further in Tanganyika than in the other East African lakes; 48 of the 56 cichlid genera present in the lake basin are endemic, and 12 tribes of cichlids are recognized (Poll, 1986). This probably reflects the great age of the lake, the oldest of these East African Great lakes. Genetic divergence is surprisingly larger than morphological divergence in the endemic genus *Tropheus*, geographical distributions supporting the view that major lake level fluctuations have affected speciation in this ancient lineage (Sturmbauer & Meyer, 1992).

From 1977-1991 Japanese/African teams using SCUBA have made a detailed census, behavioural observations and dietary analysis of cichlids in the rocky littoral zone at three locations (in Zaire, Tanzania and Zambia). Their initial 20 x 20 m quadrat contained *c.* 7000 individuals of 38 species in water 1-11 m deep (Hori *et al.*, 1983). Hori *et al.* (1993) concluded that these fish communities were stable, characterised by persistence over 10 years and resilience after a perturbation. Feeding behaviour, versatility in food and coexistence of these cichlids was reviewed by Yamaoka (1991). Communities were consistently composed of 12 food-habit groups, though the species composition of each group varied from place to place. Facultative commensalism and differences in feeding behaviour between cohabiting species increased feeding efficiency. Coexistence is also helped by species-specific spawning sites (Kuwamura, 1986; Gashagaza, 1991).

Main Threats

Lake Tanganyika's ecosystem is faced by four major threats: physical pollution, the risk of chemical pollution, overfishing and introductions of exotic species.

Physical pollution stems from inflows of the main affluents laden with silt emanating from forest clearance on the surrounding hills, especially in the northern basin. This distributes suspended material, menacing the algal biocover which is the basis of the littoral food webs, and fish spawning sites (Cohen *et al.*, 1993). Chemical pollution is now a threat from growing townships discharging domestic and industrial effluents, and from increased agriculture draining pesticides into the lake (Deelstra, 1974, 1977, 1983). Lake transport jettisons oil and other pollutants, especially around harbours. Exploration for oil reserves in the lake basin presents a special threat as studies of lake currents show how quickly any spills would be circulated (Baker, 1992; Coulter, 1992). At present chemical pollution is mainly in the neighbourhood of the small rivers traversing the town of Bujumbura, the waters of which are rapidly diluted in the great mass

of lake water; nevertheless fish mortalities occurred in Bujumbura bay in 1988, though the cause was not identified.

Fishing pressure is also a threat, especially in the northern (Burundi) and southern (Zambian) basins. The capture of juvenile fishes in mosquito net beach seines is probably the most destructive, though not yet evaluated. The disappearance of large predators (*Lates*) from industrial catches is well documented (Roest, 1992).

Introductions of exotic species present another danger. Since 1988 a very prolific but small species of tilapia, *Oreochromis leucostictus*, has appeared in the Ruzizi estuary and associated swamps (De Vos, pers. comm.). Common carp (*Cyprinus carpio*) introduced to Ruzizi drainage rice fields could enter the lake (as they have to Akagera basin lakes affluent to Lake Victoria).

Conservation aspects

Two symposia held in Bujumbura (in 1989, Lowe-McConnell *et al.*, 1992; in 1991, Cohen, 1991) brought together specialists to consider conservation. This has led to a project on pollution control and other measures to protect biodiversity of Lake Tanganyika (being financed by the UNDP Global Environmental Facility), the aims of which include reforestation around the north basin and the creation of underwater fish reserves (as advised by Cohen, 1992; Coulter & Mubamba, 1993).

Economic/management issues

In Lake Tanganyika the main food fishes are pelagic, caught by traditional (scoop net, gill net, beach seine), artisanal (lift net), and industrial (purse seine) fisheries, mostly operated at night with lights. FAO studies indicate the annual catch was about 118,200 tonnes in 1988 (Gréboval & Fryd, 1993), mainly of endemic pelagic species (2 species of clupeid and predatory *Lates*), the predator-prey cycles of which have been studied over 20 years (Roest, 1992). Overall catches have declined since 1985. The artisanal fishery has developed strongly and has now become more important than the industrial fishery. A programme for unification of fishing statistics in the four countries is underway (FAO/FINNIDA project). Colourful small cichlids from the littoral zone are exported as aquarium fishes, mainly from Bujumbura (Brichard, 1989).

Research needed

Information is needed on whether clupeid stocks at north and south ends of the lake are distinct populations; this requires genetic studies. Research institutes around the lake have been concerned mainly with fishery statistics, with the exception of multidisciplinary studies from the *Centre de Recherche en Sciences Naturelles* at

Uvira (Zaire). Numerous specialists from overseas laboratories carry out projects on the lake, but few of the results have been made available locally; better collaboration and coordination is necessary.

Ongoing Projects

Four ongoing projects include: (1) the FAO/FINNIDA Lake Tanganyika Research Project, started 1992 for 4 years, concerned mainly with hydrodynamics and hydrobiology of the pelagic zone and their effects on the fisheries, carried out from institutes in all four countries (at Bujumbura, Uvira, Kigoma, and Mpulungu). (2) The belgo-CEPGL *Centre Régional de Recherches en Hydrobiologie Appliquée* in Bujumbura, set up in 1992 for 4 years to study sedimentation, agricultural, industrial and urban pollution at the north end of the lake (Deelstra, 1974, 1977, 1983). (3) The UNESCO-University of Bujumbura Ecotone project, started 1992 for 3 years, studying ecotones of the Burundi coast and their impact on biodiversity and fishery resources of the lake (Ntakimazi, in prep.). (4) Japanese/African studies of littoral fish ecology and behaviour, and the training of African ichthyologists in Japan, still continues (Kawanabe *et al.*, 1992; Hori *et al.*, 1993).

Studies of the taxonomy and distribution patterns of littoral fishes are also being continued from various museums (*e.g.* Snoeks *et al.*, 1994; lamprologines by Stiassny, American Museum of Natural History).

Lake Malawi

State of knowledge

Lake Malawi, lying south of Tanganyika and also many million years old, developed as one basin with large fluctuations in lake level. About 600 km long, 75 km wide, and 750 m deep, it is also permanently stratified and anoxic below about 200 m. Being the southernmost of the Great Rift Valley lakes, its climate is more seasonal than for the other two lakes. One third of the shoreline is rocky, two thirds gently sloping sandy beaches, interspersed with swampy estuaries of inflowing rivers. In the shallower south, sedimented bottoms support the main commercial fisheries, for cichlids.

Malawi's fish fauna is the most speciose of any lake in the world (Lowe-McConnell, 1987, 1993; Ribbink 1991). This fauna is known from a number of fishery surveys (Bertram *et al.*, 1942; Lowe, 1952; Jackson *et al.*, 1963; others listed by Tweddle & Mkoko, 1986, Tweddle, 1991), but recent trawl surveys are revealing numerous as yet undescribed cichlid species (FAO, 1993). Cichlids predominate, with an estimated 500+ endemic species. The eight non-cichlid families (with 44 species, 42% endemic), include a flock of over 12 large clariid species (Jackson *et al.*, 1963). In addition to a species flock

of four tilapia species, there are two groups of smaller cichlids, probably of separate origins (Eccles & Trewavas, 1989): (1) rock-dwelling 'Mbuna' (10 genera with c. 200 species, some with numerous colour forms of undetermined taxonomic status, their lakewide distributions and ecology known from ornamental fish surveys (Ribbink *et al.*, 1983; photographs in Konings, 1991). (2) 'Non-mbuna' (another c. 200 species of 38 genera, Eccles & Trewavas, 1989) which include: a) semipelagic zooplanktivorous 'Utaka' (*Copadichromis* of 17 species), some restricted to rocky outcrops, others spawning in great arenas in sandy shallows; b) over 30 openwater pelagic species, including zooplanktivorous *Diplotaxodon* and predatory *Rhamphochromis*; c) benthic forms, c. 150 recognized from trawl catches in the southeast arm (FAO, 1993), with different species from other parts of the lake.

Many of these non-mbuna have yet to be described scientifically, and little is yet known of their biology although they are increasingly important in commercial catches. Some Mbuna colour forms (new species?) appear to have evolved in less than 200 years in the SE arm of the lake, which dried out and reflooded by lake level changes 200 years ago (Owen *et al.*, 1990). Electrophoretic studies of some Mbuna, had previously provided evidence of rapid speciation (Kornfield, 1978).

Main Threats

These include fishing activities, overfishing and use of small meshed seines and trawls which destroy immature fish (FAO, 1993). Sedimentation, following deforestation of surrounding hills, has affected rivers to the detriment of spawning runs of anadromous endemic cyprinids (Tweddle, 1992a). In the absence of lakeside towns, other forms of pollution are not at present great, though development of tourist facilities in the Cape Maclear underwater National Park has to be watched, also the likely effects of a proposed pulp mill. Oil exploration could present a future threat (Tweddle, 1992a; Baker, 1992). Introductions of exotic species to the lake or drainage basin (for example from fish culture activities) could decimate the endemic cichlids, and such introductions are forbidden (Tweddle, 1992a). In particular the once mooted introduction of Tanganyika's clupeid zooplanktivores was considered very inadvisable (Eccles, 1985; Tweddle, 1992a). The predatory tiger fish (characid *Hydrocynus*) from the Lower Shire river would be particularly harmful; flow manipulation and anglers present the danger here. Similarly all steps should be taken to prevent the introduction of water hyacinth (*Eichhornia*), which is already a problem in the Lower Shire River below the lake. Translocations of some cichlid species by aquarium fish dealers have led to some of these becoming established in the Cape Maclear national park, competing with local endemics (Trendall 1988; Ribbink pers. comm.).

Conservation aspects

The clear water offers ideal conditions for SCUBA observations. Malawi's underwater National Park at Cape Maclear is a UNESCO World Heritage site; a handbook and nature trail are available for the many tourists (Lewis *et al.*, 1986; Tweddle, 1992b; Bootsma, 1992). The export of aquarium fishes attracts many visitors to see these colourful fishes *in situ* (Konings, 1991). Many species are now bred in tanks for export to relieve pressure on wild stocks. The pressures to harvest protein from this lake are great, and there is a need for an ecosystem approach to biodiversity conservation and management, as advocated by Reinthal (1993).

Economic and management issues

Recent severe declines in tilapia and other fisheries in the SE arm of Lake Malawi call for enforcement of legislation to protect immature fish (FAO, 1993). There is increasing pressure on smaller fish species. Bottom trawling can be particularly damaging to stocks of small cichlids (with low fecundity and many species with very restricted distributions). Fish resource sanctuaries are proposed in the heavily fished SE arm. A ban on trawling in a heavily fished area has led to the recovery of some populations. Research at the south end of the lake needs to be directed to sustainability of catches, rather than to intensification of effort.

Research needed

Taxonomic research and information on life histories is needed for the numerous cichlids supporting trawl and openwater fisheries; this will take many years. Cheironyms (handy names) may have to be used until formal names are given; a trophic group approach (as used for Victoria's haplochromines by Witte & Van Oijen, 1990) could help. Identification keys are much needed, but very difficult to prepare as Malawi's cichlid fauna is so complex. The taxonomic status of Mbuna colour forms needs much work; Ribbink *et al.* (1983) recognized nearly 200 Mbuna taxa, but less than 70 species have been formally described. Further molecular studies (Kornfield, 1978, 1991; Meyer, 1994) and breeding programmes will be needed; such research continues from various universities and institutes overseas. The taxonomy and biology of the large clariid species need investigation. Further information on the limnological factors which provide the basis of fish production is much needed.

Ongoing and future research

The UK/SADC Pelagic Fish Resources Assessment Project in progress till 1994 needs to be continued in some form. The Malawi Fisheries department Research

Unit continues its Traditional Fisheries Assessment Project and the monitoring of the effects of trawls and other commercial fisheries. More attention is being paid to the important utaka fisheries; some utaka may have very limited distributions, making them very vulnerable to fishing pressure. A GEF supported project is due to include biodiversity studies in the near future.

Lake Victoria

State of knowledge

The equatorial Lake Victoria, now notorious for the recent loss of an estimated two thirds of its endemic cichlids, is much younger than the other two lakes, an estimated 750,000 years old, and much of it may have dried out *c.* 13,000 years ago (Stager *et al.*, 1986). Saucer shaped, with mainly swampy margins and soft bottom deposits, it is less than 80 m deep and now deoxygenated below *c.* 20-30 m (Kaufman, 1992; New England Aquarium, 1993; Hecky, 1993), in contrast with the 1960s when bottom waters were oxygenated seasonally. This lake has 38 non-cichlid species, half of them endemic. The cichlids, probably of monophyletic origin (Meyer *et al.*, 1990), radiated trophically into *c.* 300 taxa (Greenwood, 1974; Witte *et al.*, 1992a,b), utilizing all available food resources in the lake.

The first fisheries survey in 1927-28 (Graham, 1929), was followed in 1947 by the establishment of the East African Fisheries Research Organization (which became UFFRO), based in Jinja, Uganda. FAO and many other surveys were then made from bases in all three territories (Crul *et al.*, 1993). Declines in tilapia catches led to introductions of exotic tilapias from Lake Albert in the mid 1950s; these exotic tilapias took over from the two endemic tilapias (Welcomme, 1966), which are now very rare. After much deliberation, predatory *Lates*, Nile Perch, were introduced early 1960s from Lake Albert, with a few later from Lake Turkana (Gee, 1964). Gee also recorded two Nile Perch caught in Lake Victoria in 1960, before these introductions, listing three possible modes of access. Recently a former Uganda Fish Guard has reported introducing some *Lates* to Lake Victoria in 1954 (Welcomme, pers. comm.). *Lates* populations exploded in Kenyan waters mid seventies, and in Tanzanian waters early eighties. This irruption was followed by disappearance of more than half of the endemic haplochromine species from areas where *Lates* were abundant, events which were monitored by the Haplochromis Ecology Survey Team (HEST) from Leiden University, based at Mwanza, Tanzania 1977-1991 (Barel *et al.*, 1991; Goldschmidt & Witte, 1992; Witte *et al.*, 1992a,b). Contemporaneously, the lake became increasingly eutrophic, leading to anoxic bottom water (Hecky, 1993) and frequent fish kills (Ochumba, 1990). What is the connection between these various events?

Haplochromine food resource partitioning was studied by HEST, both before and after the irruption

of *Lates* in the Mwanza area changed the food web structure. Of 9 trophic groups (Witte & van Oijen 1990), the highest biomass was of detritivores/ phytoplanktivores (13 taxa); zooplanktivores were represented by 20 taxa, molluscivores by 21 taxa, and piscivores by 40 described species (100 recognized taxa), each with a limited food range and distribution, feeding mainly on other haplochromines. After the *Lates* irruption large piscivores vanished first, a decline probably aided by trawling, then rare species and those with habitats most overlapping with those of *Lates* (Barel *et al.*, 1991). The *Lates* turned to feed on small cyprinids, Odonata nymphs and cannibalistically on small *Lates*. The huge biomass of detritivore/phytoplanktivorous haplochromines disappeared from deoxygenated bottom waters with cascading effects (Goldschmidt *et al.*, 1993), but how this has affected nutrient cycling needs investigation.

Threats

Introductions of exotic species led to competition from the tilapias and predation from *Lates* (Ogutu-Ohwayo, 1990). But limnological studies (changes in phytoplankton, water chemistry, analysis of bottom cores) showed that eutrophication began in the 1920s, accelerating in the 1960s when abnormally high lake levels from very heavy rains drowned riparian vegetation, and before the *Lates* irruption (Hecky, 1993). Possible causes for this eutrophication include changes in land use, increased nutrients in rainfall, small climatic changes (Bootsma & Hecky, 1993). The complicated interactions of deoxygenated bottom waters and changed food webs due to *Lates* were discussed in a recent symposium (Kaufman, 1992; New England Aquarium, 1993; Goldschmidt *et al.*, 1993). The biodiversity of fishes and other organisms in inshore waters has also been reduced by the recent invasion of the exotic water hyacinth, *Eichhornia crassipes*, now menacing the lake (Willoughby *et al.*, 1993).

Conservation measures

Ex situ conservation of some endangered haplochromine species is in progress (Kaufman & Ochumba, 1993). Remnant populations of Victoria's endemic tilapias occurring in adjacent small lakes are being protected (Ogutu-Ohwayo, 1993). Refuge areas (fish parks) in the lake have also been suggested.

Economic and management aspects

The initial commercial gillnet fishery, for endemic tilapia together with about a dozen non-cichlid species, declined due to overfishing and the use of increasingly small-meshed nets. Fisheries for anadromous species such as *Labeo* also declined, overfished on their spawning runs. Despite this, total catches from the lake increased fivefold after the *Lates* irruption (from *c.* 100,000 t in

1977 to 561,700 t in 1991, Gréboval & Fryd, 1993), but were made up mainly of introduced *Lates* (c. 60%) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*), with increasing amounts of the small endemic pelagic cyprinid (*Rastrineobola argentea*) fished with lights at night like Tanganyika clupeids. The lake bottom water is now depleted of oxygen, fish kills are frequent, and there are signs that these high catches are unlikely to be maintained. If (or when) the *Lates* fishery crashes, this will have serious socio-economic consequences. Overfishing in some areas and use of small-meshed nets also present problems. Unification of catch/effort statistics is urgently needed. To this end regional lakewide research is being introduced with European Community support. As a framework for collaborative action a Lake Victoria Fisheries Organization is being created.

Research needed

Testable hypotheses on causes of eutrophication are needed; also a general ecosystem model of the lake to try to unravel effects of the much simplified and changed food webs on nutrient cycling, and of the effects of changes in water quality and productivity (Kaufman, 1992; New England Aquarium, 1993). Following the Lake Victoria Ecosystem workshop at Jinja 1992, a research plan for a Lake Victoria Environmental Management Program is in preparation for the necessary studies on ecosystem dynamics, the biology of the food fishes, the restoration of indigenous stocks and the lake basin pollution.

Ongoing research

EC and UNDP GEF financed projects are in preparation to assist the Fisheries Research stations in each riparian country.

Discussion

These three lakes - Tanganyika, Malawi, Victoria - present 'hot spots' of biodiversity, containing the largest collections of vertebrate species per area of any biotope on earth. They form a series, with many ancient fish lineages in Tanganyika (resulting from historical geography and the great age of the lake), Malawi with fewer fish families but more speciose cichlids (of two or three lineages and able to colonize openwaters), to the much younger Victoria, which had a spectacular trophic radiation of monophyletic haplochromine cichlids (showing very tight nutrient cycling, numerous piscivorous species feeding on mouthbrooded young and juveniles of other haplochromines). International interest has generated a huge literature dealing with 1) evolution - mechanisms of speciation (see bibliographies in papers by Greenwood, 1991; Keenleyside, 1991); 2) coexistence in complex communities (Japanese studies in Tanganyika, Ribbink *et al.* in Malawi, HEST in Victoria); and 3) threats to stability.

In Tanganyika, the underwater observations considered above led to the conclusion that the very diverse rocky shore fish communities, with extremely complex ecological and behavioral interrelationships, were stable (Hori *et al.*, 1993). Facultative commensalism was prevalent among species of different food-habit groups; among co-habiting predators species-specific differences in feeding behaviour increased feeding efficiency. It was concluded that the observed intricate interactions between species may be a basis of stability, and that the maintenance of the ecological networks is very important for the conservation of biodiversity in these complex communities.

In Malawi, the mbuna rocky shore cichlids behave in much the same way as do the Tanganyika cichlids (except that the Malawi species are all mouth-brooders, whereas Tanganyika also has substratum-brooding taxa). Less is known about partitioning of resources in cichlids living over sedimented bottoms and in openwaters (as in Victoria). In Malawi some translocated mbuna have shown that immigrants can become established in already very complex communities, and may there endanger indigenous species (Trendall, 1988; Ribbink, pers. comm). In this lake there is strong evidence of very rapid evolution of new taxa (colour forms) (Owen *et al.*, 1990).

In Victoria, extensive faunal changes (with the loss of more than half the cichlid taxa) followed the introductions of competing tilapias and piscivorous *Lates*, accompanied by eutrophication of the lake, probably from many causes. The interrelationships between faunal changes and eutrophication have yet to be determined (Kaufman, 1992): how much has eutrophication led to faunal changes (for example by deoxygenation of bottom waters), and how much have faunal changes contributed to eutrophication? For example through changes in nutrient cycling following the cascading effects from the removal of the huge biomass of detritivorous/phytoplanktivorous haplochromines (Goldschmidt *et al.*, 1993).

The numerous studies on speciation and coexistence in these very diverse communities emphasize the importance of behavioural adaptations for partitioning resources of food and space. The escalating human populations and increasing demands for fish as food, have already led to declines in industrial fish catches in Tanganyika and Malawi, and of indigenous species from Victoria. In Victoria, though the overall landings rose after the *Lates* irruption, catches are now declining because of the very intense exploitation of the coastal waters. In addition, the increasing eutrophication has reduced the volume of fish habitats. Conflicts between maintaining fish diversity and the needs for increased food from the lakes, mean that there is an urgent need for unified lake basin management for each lake, to determine - and enforce - overall policies on conservation of biodiversity while maintaining optimum yields from the fisheries, and to guard against pollution, introductions of exotic species and other threats. The

recent catastrophic loss of biodiversity in Lake Victoria stresses the urgency of ensuring that this does not happen in lakes Tanganyika and Malawi.

Acknowledgements

The Linnean Society of London very kindly arranged a grant from the Appleyard Bequest for R.H. Lowe-McConnell to attend the PARADI symposium. The Belgian-CEPGL project of applied hydrobiology based at Bujumbura, Burundi, sponsored the participation of G. Ntakimazi and L. De Vos. Sincere thanks go to the organizers of the PARADI symposium.

References

- Baker, T.O., 1992. Oil and African Great lakes. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 23: 71-77.
- Barel, C.D.N., W. Ligvoet, T. Goldschmidt, F. Witte & P.C. Goudswaard, 1991. The haplochromine cichlids in Lake Victoria; an assessment of biological and fisheries interests. pp 258-279. In: Keenleyside M.H.A. (ed.) *Cichlid fishes, behaviour, ecology and evolution*. Chapman & Hall, London.
- Bertram, C.K.R., H. Borley & E. Trewavas, 1942. *Report on the Fish and Fisheries of Lake Nyasa*. Crown Agents, London, 181 p.
- Bootsma, H.A., 1992. Lake Malawi National Park: an overview. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 23: 125-128.
- Bootsma, H.A. & R.E. Hecky, 1993. Conservation of the African Great Lakes: a limnological perspective. *Conserv. Biol.*, 7 (3): 644-656.
- Brichard, P., 1989. *Pierre Brichard's book of cichlids and all other fishes of Lake Tanganyika*. T.F.H. Publ., Neptune City, New Jersey, 544 p.
- Cohen, A.S. (ed.), 1991. Report on the first international conference on the conservation and biodiversity of Lake Tanganyika. Biodiversity Support Program, Washington DC., 128 p.
- Cohen, A.S., 1992. Criteria for developing viable underwater national reserves in L.Tanganyika. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 23: 109-116.
- Cohen, A.S., R. Bills, C.Z. Cocquyt & A.G. Caljon, 1993. The impact of sediment pollution on biodiversity in Lake Tanganyika. *Conserv. Biol.*, 7(3): 667-677.
- Coulter, G.W., 1991. *Lake Tanganyika and its Life*. Natural History Museum Publ. & Oxford University Press, 354 p.
- Coulter, G.W., 1992. Vulnerability of Lake Tanganyika to pollution, with comments on social aspects. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 23: 67-70.
- Coulter, G. W., B.R. Allanson, M.N. Bruton, P.H. Greenwood, R.C. Hart, P.B.N. Jackson & A.J. Ribbink, 1986. Unique qualities and special problems of the African Great Lakes. *Env. Biol. Fish.*, 17: 161-183.
- Coulter, G.W. & R. Mubamba, 1993. Conservation in Lake Tanganyika, with special reference to underwater parks. *Conserv. Biol.*, 7(3): 678-685.
- Crul, R.C.M., G.T. Silvestre, D.J. Postma, M.J.P. Van Oijen, T.O. Acere & G. Bongers, 1993. A bibliography of Lake Victoria (East Africa), In: Crul R.C.M. (ed.), *Monographs of the African Great Lakes. Limnology and Hydrology of Lake Victoria*. UNESCO/IHP-IV Project M-5.1. Comprehensive and Comparative Study of Great Lakes.
- Deelstra, H., 1974. Etude d'orientation des effets secondaires de l'utilisation des pesticides autour du Lac Tanganyika. *Bull. C. belge Et. Doc. Eaux, Liege*, 27 (363): 93-96.
- Deelstra, H., 1977. Organochlorine insecticide levels in various fish species in Lake Tanganyika. *Med. Fac. Landbouwwet, RU Gent*, 42 (2): 869-882.
- Deelstra, H., 1983. Problèmes d'environnement dans les pays en voie de développement. Pollution chimique en Afrique. *Bull. Seances Acad. R. Sci. Outre-mer, Belgique* 29 (2): 179-194.
- De Vos, L. & J. Snoeks, 1994. The non-cichlid fishes of the Lake Tanganyika-basin. *Arch. Hydrobiol. Symposium* vol. 'Speciation in Ancient Lakes', 44: 393-407.
- Eccles, D.H., 1985. Lake flies and sardines - a cautionary note. *Biol. Conserv.*, 33: 309-333.
- Eccles, D.H. & E. Trewavas, 1989. *Malawian cichlid fishes; the classification of some haplochromine genera*. Lake Fish Movies, Herten, Germany, 335 p.
- Fao, 1993. Fisheries management in the southeast arm of Lake Malawi, the Upper Shire River and Lake Malombe, with particular reference to the fisheries on chambo (*Oreochromis* spp). *CIFA Tech. Pap.*, 21: 1-113.
- Fryer, G., 1959. The trophic interrelationships and ecology of some littoral communities of Lake Nyasa with especial reference to the fishes, and a discussion of the evolution of rock-frequenting Cichlidae. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 132: 151-281.
- Gashagaza, M.M., 1991. Diversity of breeding habits in lamprologine cichlids in Lake Tanganyika. *Physiol. Ecol. Japan*, 28: 29-65.
- Gee, J.M., 1964. Nile perch investigation. *E.A.F.F.R.O.*, Annual report 1962/63: 14-24.
- Goldschmidt, T. & F. Witte, 1992. Explosive speciation and adaptive radiation of haplochromine cichlids from Lake Victoria: an illustration of the scientific value of a lost species flock. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 23: 101-107.
- Goldschmidt, T., F. Witte & J. Wanink, 1993. Cascading effects of the introduced Nile Perch on the detritivorous / phytoplanktivorous species in the sublittoral areas of Lake Victoria. *Conserv. Biol.*, 7 (3): 686-700.
- Graham, M., 1929. *The Victoria Nyanza and its Fisheries*. Crown Agents, London, 255 p.+ appendices.
- Gréboval, D. & M. Fryd, 1993. *Inland fisheries of Eastern/Central/Southern Africa: basic fisheries statistics*. UNDP/FAO RA/F/87/099-TD/52/93: 1-98.
- 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. (Zoology)*, Suppl. 6: 1-134.
- Greenwood, P.H., 1991. Speciation. pp 86-102. In: Keenleyside M.H.A. (ed.) *Cichlid Fishes: behaviour, ecology and evolution*. Chapman & Hall, London.
- Hecky, R.E., 1993. The eutrophication of Lake Victoria. Kilham Memorial Lecture. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 25: 39-48.
- Hori, M., K. Yamaoka & K. Takamura, 1983. Abundance and microdistribution of cichlid fishes on a rocky shore of Lake Tanganyika. *African Studies Monogr. Kyoto Univ.*, 3: 25-38.
- Hori, M., M.M. Gashagaza M. Nshombo & H. Kawanabe, 1993. Littoral fish communities in Lake Tanganyika: irreplaceable diversity supported by intricate interactions among species. *Conserv. Biol.*, 7 (3): 657-666.
- Jackson, P.B.N., T.D., Iles, D. Harding & G. Fryer, 1963. *Report on the survey of Northern Lake Nyasa 1954-55*. Govt.Printer, Zomba, Nyasaland, 171 p.
- Kaufman, L., 1992. Catastrophic change in species-rich freshwater ecosystems: the lessons of Lake Victoria. *Bioscience*, 42 (11): 846-858.
- Kaufman, L. & P. Ochumba, 1993. Evolutionary and conservation biology of cichlid fishes as revealed by faunal remnants in northern Lake Victoria. *Conserv. Biol.*, 7 (3): 719-730.
- Kawanabe, H., M.K. Kwetuenda & M.M. Gashagaza, 1992. Ecological and limnological studies of Lake Tanganyika and its adjacent regions between African and Japanese scientists: an introduction. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 23: 79-83.
- Keenleyside, M.H.A. (ed.), 1991. *Cichlid fishes: behaviour, ecology and evolution*. Chapman & Hall, London, 378 p.
- Konings, A., 1991. *Ad Koning's book of cichlids and all other fishes of Lake Malawi*. T.F.H. Publ., Neptune City, New Jersey, 495 p.
- Kornfield, I., 1978. Evidence for rapid speciation in African cichlid fishes. *Experientia*, 34: 335-336.

- Kornfield, I. 1991. Genetics. pp 103-128. In: Keenleyside M.H.A. (ed.) *Cichlid Fishes: behaviour, ecology and evolution*. Chapman & Hall, London.
- Kuwamura, T., 1986. Parental care and mating systems of cichlid fishes in Lake Tanganyika: a preliminary field survey. *J. Ethol.*, 4: 129-146.
- Lewis, D., P. Reinthal & J. Trendall, 1986. *A guide to the fishes of Lake Malawi National Park*. WWF, Gland, Switzerland, 59 p.
- Lowe, R.H., 1952. Report on the *Tilapia* and other fish and fisheries of Lake Nyasa 1945-47. *Fish. Publs Colon. Off., HMSO, London*, 1 (2): 1-126.
- Lowe-McConnell, R.H., 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, Cambridge, 382 p.
- Lowe-McConnell, R.H., 1993. Fish faunas of the African Great lakes: origins, diversity and vulnerability. *Conserv. Biol.*, 7 (3): 634-643.
- Lowe-McConnell, R.H., R.C.M. Crul & F.C. Roest (eds.), 1992. Symposium on resource use and conservation of the African Great Lakes, Bujumbura, 1989. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 23: 1-128.
- Lowe-McConnell, R.H., 1994. The roles of ecological and behaviour studies in understanding fish diversity and speciation in the African Great Lakes. *Arch. Hydrobiol.* Symposium vol. 'Speciation in Ancient Lakes', 44: 337-347.
- Meyer, A., 1994. Evolutionary history of the cichlid fish species flocks of the East African lakes inferred from molecular data. *Arch. Hydrobiol.* Symposium vol. 'Speciation in Ancient Lakes', 44: 409-425.
- Meyer, A., T.D. Kocher, P. Basasibwaki & A.C. Wilson, 1990. Monophyletic origin of L. Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. *Nature*, 347: 550-553.
- Moore, J.E.S., 1903. *The Tanganyika Problem*. Hurst & Blackett, London, 371 p.
- New England Aquarium, 1993. People, fisheries, biodiversity and the future of Lake Victoria. Proceedings of the Lake Victoria Workshop, Jinja August 1992, Rept. 93-3. New England Aquarium, Boston, 68 p.
- Nishida, M., 1991. Lake Tanganyika as an evolutionary reservoir of old cichlid lineages: inferences from allozyme data. *Experientia*, 47: 974-979.
- Ochumba, P.B.O., 1990. Massive fish kills within the Nyanza Gulf of Lake Victoria, Kenya. *Hydrobiologia*, 208: 93-99.
- Oguto-Ohwayo, R., 1990. The decline of the native species of Lakes Victoria and Kyoga (E. Africa) and the impact of introduced species, especially the Nile perch, *Lates niloticus*, and the Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Env. Biol. Fish.*, 27: 81-96.
- Oguto-Ohwayo, R., 1993. The effects of predation by Nile Perch, *Lates niloticus* L., on the fish of Lake Nabugabo, with suggestions for conservation of endangered endemic cichlids. *Conserv. Biol.*, 7 (3): 701-711.
- Owen, R.B., R. Crossley, T.C. Johnson, D. Tweddle, I. Kornfield, S. Davison, D.H. Eccles & D.E. Engstrom, 1990. Major low levels of Lake Malawi and their implications for speciation in cichlid fishes. *Proc. Roy. Soc. London, B.*, 240: 519-553.
- Poll, M., 1953. Poissons non Cichlidae. *Result. Sci. Explor. Hydrobiol. Lac Tanganika (1946-47)*. *Inst. R. Sc. Nat. Bruxelles*, 3 (5A): 1-251.
- Poll, M., 1956. Poissons Cichlidae. *Result. Sci. Explor. Hydrobiol. Lac Tanganika (1946-47)*. *Inst. R. Sc. Nat. Bruxelles*, 3 (5B): 1-619.
- Poll, M., 1986. Classification des Cichlidae du lac Tanganyika. Tribus, genres et especes. *Mém. Cl. Sci. Acad. r. Belg. Coll.*, 45 (2): 1-163.
- Reinthal, P., 1993. Evaluating biodiversity and conserving Lake Malawi's cichlid fish fauna. *Conserv. Biol.*, 7 (3): 712-718.
- Ribbink, A.J. & D. Eccles, 1988. Fish communities in the East African Great Lakes. pp. 277-301. In: Lévêque, C., M.N. Bruton & G.W. Ssentongo (eds.). *Biology and ecology of African freshwater fishes*. Travaux et Documents de l' ORSTOM, Paris, 216.
- Ribbink, A.J., 1991. Distribution and ecology of the cichlids of the African Great Lakes. pp 36-59. In: Keenleyside M.H.A. (ed.) *Cichlid fishes: behaviour, ecology and evolution*. Chapman & Hall, London.
- Ribbink, A.J., A.J.B. Marsh, A.C. Marsh, A.C. Ribbink & B.J. Sharp, 1983. A preliminary survey of the cichlid fishes of rocky habitats in Lake Malawi. *S. Afr. J. Zool.*, 18 (3): 149-310.
- Roest, F.C., 1992. The pelagic fisheries resources of Lake Tanganyika. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 23: 11-15.
- Snoeks, J., L. Ruber & E. Verheyen E., 1994. The Tanganyika problem: taxonomy and distribution patterns of its ichthyofauna. *Arch. Hydrobiol.* Symposium vol. 'Speciation in Ancient Lakes', 44: 357-374.
- Stager, J.C., P.N. Reinthal & D.A. Livingstone, 1986. A 25,000-year history for Lake Victoria, E.Africa, and some comments on its significance for the evolution of cichlid fishes. *Freshwater Biol.*, 16: 15-19.
- Sturmbauer, C. & A. Meyer, 1992. Genetic divergence, speciation and morphological stasis in a lineage of African cichlid fishes. *Nature*, 358: 578-581.
- Trendall, J., 1988. The distribution and dispersal of fish at Thumbi West Island in Lake Malawi. *J. Fish Biol.*, 33: 357-369.
- Tweddle, D.H., 1991. *Twenty years of fisheries research in Malawi*. Malawi Fish. Bull. No 7. Fish Dept., Min. Forest. Nat Res., Limbe., Malawi. 1-43.
- Tweddle, D.H., 1992a. Conservation and threats to the resources of Lake Malawi. *Mitt. Int. Verein Limnol.*, 23: 17-24.
- Tweddle, D.H., 1992b. A brief review of the tourism resources and potential around the African Great Lakes. *Mitt. Int. Verein. Limnol.*, 23: 121-124.
- Tweddle, D. & B.J. Mkoko, 1986. A limnological bibliography of Malawi. *CIFA Occas. Pap.*, 13: 1-75.
- Welcomme, R.L., 1966. Recent changes in the stocks of *Tilapia* in Lake Victoria. *Nature*, 212: 52-54.
- Willoughby, N.G., I.G. Watson & T. Twongo, 1993. The effects of water hyacinth on the abundance and distribution of fish in Lake Victoria (Uganda). Abstracts, International Symposium on Biological Diversity in African Fresh and Brackish water Fishes, Dakar, Senegal, November 1993, p. 69.
- Witte, F., T. Goldschmidt, P.C. Goudswaard, W. Ligtvoet, M.J.P. Van Oijen & J.H. Wanink, 1992a. Species extinction and concomitant ecological changes in Lake Victoria, *Netherlands J. Zool.*, 42: 214-232.
- Witte, F., T. Goldschmidt, J.H. Wanink, M.J.P. Van Oijen, P.C. Goudswaard, E. Witte-Maas & N. Bouton, 1992b. The destruction of an endemic species flock: quantitative data on the decline of the haplochromine cichlids of Lake Victoria. *Env. Biol. Fish.*, 34: 1-28.
- Witte, F. & M.J.P. Van Oijen, 1990. Taxonomy, ecology and fishery of haplochromine trophic groups. *Zool. Verh. Leiden*, 262: 1-47.
- Worthington, E.B., 1937. On the evolution of fish in the great lakes of Africa. *Int. rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 35: 304-317.
- Worthington, E.B., 1954. Speciation of fishes in African lakes. *Nature*, 173: 1064.
- Yamaoka, K., 1991. Feeding relationships, pp. 154-172 In: Keenleyside M.H.K. (ed.) *Cichlid fishes: behaviour, ecology and evolution*. Chapman & Hall, London.

Diversity and distribution of freshwater fishes in East and Southern Africa

Paul H. Skelton

J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, Private Bag 1015, GRAHAMSTOWN 6140, South Africa

Summary

The tropical freshwater dispersant fishes of East and Southern Africa comprise a similar assemblage of relatively low diversity. The faunas are dominated by barbine cyprinids with aplocheilid and tilapiine cichlids being notable elements of the East Coast and eastern Zambezi faunas. A radiation of serranochromine cichlids highlights the Zambezi fauna (especially that of the western-sector). In the East Coast Province centres of elevated diversity include the Ruaha basin and the north-Tanzanian coastal catchments. "High" African riverine diversity peaks in the Zambezi River, the largest eastward draining African system. A biogeographic model for the Zambezi fauna, based on a reconstructed history of hydrographic development, is presented. The model proposes that the fauna developed in two main arenas (western and eastern) and that drainage development within these arenas resulted in the modern day faunal compositions. The western fauna has been fragmented over time through drainage diversions and has infused into the eastern arena on two occasions. The northern section of the eastern fauna has also received an infusion of Zairean elements. The Southern or Cape ichthyofauna has developed in isolation from the tropical fauna. This small depauperate fauna is dominated by cyprinids, especially barbines, and includes three other unique African fish groups (*Galaxias*, *Austroglanis* and *Sandelia*). The fauna is distributed in a pattern centred on the Orange River basin and accords with the hypothesised hydrographic history of the sub-continent. A biogeographic model based on the pattern of fish distribution and the hydrographic history is presented. The conclusions reached from the study are that the fish faunas of "High" Africa have evolved through the Tertiary largely *in situ* in accordance with and within a framework of the considerable geomorphological dynamics of the region. There is little evidence of large-scale southward dispersion of fishes down the continent, and only relatively minor infusions along distinct drainage pathways of the species-rich Zairean arena.

Résumé

Les régions de l'est et du sud de l'Afrique présentent une relative faible diversité en poissons d'eaux douces. L'ichtyofaune y est marquée par une dominance en Cyprinidae, notamment du groupe des barbeaux, alors que la représentation en aplocheilidés en en Cichlidae du groupe tilapia est plus importante dans la région de la Côte-Est et de la partie est du Zambèze. L'ichtyofaune du Zambèze, et spécialement en sa partie occidentale, est caractérisée par une radiation importante en Cichlidae du groupe des serranochromines. Dans la province ichtyologique de la Côte-Est, le bassin de la Ruaha et les bassins côtiers du nord de la Tanzanie représentent des centres de diversité importante. Le Zambèze qui est le plus grand bassin hydrographique est-africain montre la diversité en poissons d'eaux douces la plus élevée. Dans cet article, nous proposons un modèle biogéographique de colonisation du bassin du Zambèze par les peuplements piscicoles en nous aidant d'éléments hydrographiques sur son histoire. Ce modèle propose que l'ichtyofaune actuelle du Zambèze est le résultat d'une fusion entre faunes de deux régions ouest et est autrefois séparées. Les divers peuplements situés dans la région ouest ont été à de multiples reprises isolés les uns des autres, puis ils ont colonisé la région localisée à l'est en deux étapes successives. La partie nord de la région a aussi été colonisée par une ichthyofaune originaire du bassin du Zaïre. La province ichtyologique du Cap s'est elle développée indépendamment de la faune tropicale située plus au nord. Elle est marquée par une ichthyofaune très pauvre dominée par les Cyprinidae, plus particulièrement les *Barbus*, et inclut trois autres groupes uniques de poissons qui sont les genres *Galaxias*, *Austroglanis* et *Sandelia*. Cette faune est distribuée tout autour d'un centre, le bassin de l'Orange, ce qui est en accord avec les données hydrographiques que nous possédons. Un modèle biogéographique de colonisation du sud du continent africain est aussi proposé. Les conclusions apportées par notre étude montrent que l'ensemble de l'ichtyofaune de la partie nommée «High» Africa, qui a subi de nombreux événements géo-morphologiques, y a évolué *in situ* depuis le Tertiaire. Il existe très peu d'éléments nous permettant d'admettre l'existence d'une colonisation à grande échelle de poissons originaires du riche bassin du Zaïre vers le sud du continent africain, et seules quelques infiltrations de faune lors de contacts entre différentes têtes de bassin peuvent être suspectées.

The traditional view of African fishes considers the faunas of East and southern Africa to be closely related (Boulenger, 1905; Nichols, 1928). Roberts (1975) dealt with these faunas under a single heading in his major paper dealing with African fish distribution. In an early overview of African fish distribution Boulenger (1905: 431) laid the ground for what has since become an entrenched view of the derivation of southern African freshwater fishes - "Excepting such forms as are believed to have been directly derived from marine types there

is every reason to regard the piscine inhabitants of the fresh waters of South Africa as comparatively recent immigrants from the North". This dispersalist view, which has yet to be seriously contested, considers that groups such as the cyprinids and catfishes entered north-east Africa from Asia and "worked their way southwards down the east side of the continent" (Lowe-McConnell, 1987; Bowmaker *et al.*, 1978). Much of East and southern Africa is elevated in altitude that, by providing for cooler waters, is thought to have favoured cyprinids.

Roberts (1975) drew attention to the geomorphological division of Africa into two broad regions, termed "Low" and "High" Africa respectively (King, 1962). The riverine fish fauna of "High" Africa is relatively depauperate in diversity and numbers of species compared to that of "Low" Africa.

The objectives of this paper are to describe the diversity and distribution of riverine freshwater fishes in East and Southern Africa, to seek patterns in the distributions, and thereby to provide fresh insight into the biogeography of the fishes from these areas. Although the fishes of East African lakes show close affinity to species present in associated river drainages of the region, these faunas will not be discussed in this account.

The concern here will be with indigenous freshwater fishes and their natural distributions. Although freshwater fishes are frequently categorised according to their degree of salt tolerance (Myers, 1949), for the purposes of zoogeography and distribution there are essentially two categories to be considered, freshwater dispersants and saltwater dispersants (Moyle & Cech, 1988). Freshwater dispersants are fishes which are incapable of travelling long distances through salt water and whose distribution is therefore due to processes of drainage evolution and, on a larger scale of time and space, to plate tectonics. The distributions of saltwater dispersants are not constrained by saltwater *per se* and are not determined by continental drainage factors.

Study area

Boulenger (1905) provided the first broad regional scheme of African fish diversity. Various authors expanded and developed Boulenger's ideas from which Roberts (1975) presented the currently accepted scheme of about 10 ichthyofaunal provinces. Ichthyofaunal provinces are not strict biogeographic areas in an analytical or phylogenetic sense (Greenwood, 1983). The provinces are used here only to define the area under consideration and to provide a regional basis for comparison of the diversity of the fauna. Three ichthyofaunal provinces are considered in this paper, the East Coast, Zambezan and Southern or Cape Ichthyofaunal Province (Fig. 1).

East Coast Ichthyofaunal Province

The East Coast Ichthyofaunal Province extends from the Tana River system in Kenya south to the northern watershed of the Lower Zambezi River, with the inland boundary being defined by the watersheds of the larger coastal rivers and of the catchment basins of Lake Rukwa and Victoria (Roberts, 1975). With the exception of Lake Rukwa the catchment basins of the Western Rift Great Lakes are excluded from the province. Notably this excludes the Malagarazi River, a Lake Tanganyika affluent, from the province. Although Lakes Victoria and Rukwa are included in the East Coast Pro-

vince they are not considered in this paper. It is evident that elements of the East Coast fauna range as far south as northern Natal in South Africa and there is an overlap with the Zambezi Ichthyofaunal Province.

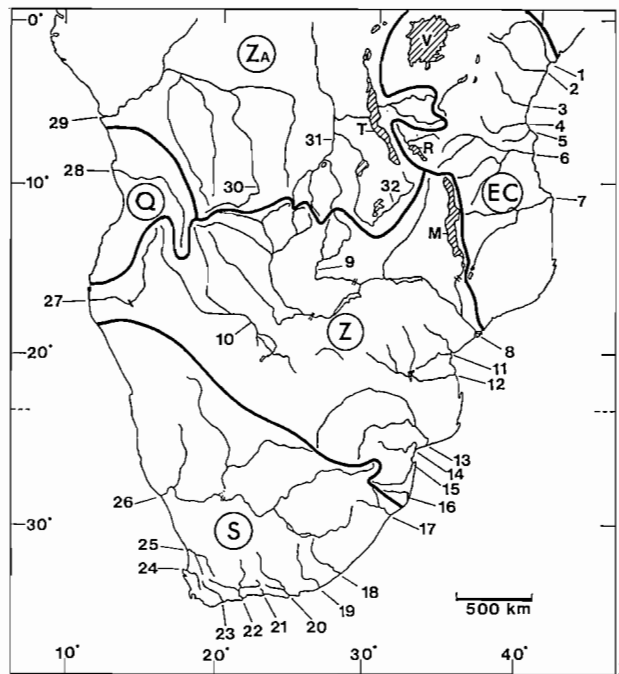


Figure 1. Africa south of the Equator to show the boundaries of ichthyofaunal provinces, and major water bodies referred to in this paper. Ichthyofaunal provinces: EC-East Coast; Q-Quanza; S-Southern; Z-Zambezi; ZA-Zaire. Lakes: M-Malawi; R-Rukwa; T-Tanganyika; V-Victoria. Rivers: 1-Tana; 2-Galana (Athi); 3-Pangani; 4-Wami; 5-Ruvu; 6-Ruaha; 7-Ruvuma; 8-Zambezi; 9-Kafue; 10-Okavango; 11-Buzi (+ Revue); 12-Save; 13-Limpopo; 14-Incomati; 15-Pongola; 16-Mkuze (St Lucia basin); 17-Tugela; 18-Kei; 19-Great Fish; 20-Gamtoos; 21-Keurbooms; 22-Gourits; 23-Breede; 24-Berg; 25-Olifants; 26-Orange; 27- Kunene; 28-Quanza; 29-Zaire; 30-Kasai; 31-Lualaba; 32-Chambeshi. - *Carte de l'Afrique au sud de l'Équateur indiquant les limites des provinces ichthyofaunistiques et les principaux bassins concernés. Provinces ichthyofaunistiques: EC-Côte Est de l'Afrique; Q-Quanza; S-Sud de l'Afrique; Z-Zambèze; ZA-Zaire. Lacs: M-Malawi; R-Rukwa; T-Tanganyika; V-Victoria. Rivières: 1-Tana; 2-Galana (Athi); 3-Pangani; 4-Wami; 5-Ruvu; 6-Ruaha; 7-Ruvuma; 8-Zambèze; 9-Kafue; 10-Okavango; 11-Buzi (+ Revue); 12-Save; 13-Limpopo; 14-Incomati; 15-Pongola; 16-Mkuze (bassin St Lucia); 17-Tugela; 18-Kei; 19-Great Fish; 20-Gamtoos; 21-Keurbooms; 22-Gourits; 23-Breede; 24-Berg; 25-Olifants; 26-Orange; 27- Kunene; 28-Quanza; 29-Zaire; 30-Kasai; 31-Lualaba; 32-Chambeshi.*

The river systems within the East Coast Province for which the readily available literature provides sufficient ichthyofaunal data for discussion are: the Tana, Athi (Galana), Pangani, Wami, Ruaha, and the Ruvuma. Although Eccles (1992) summarises the fishes of Tanzania, the general situation has not changed substantially since Roberts (1975) pointed out the lack of any comprehensive report on the fishes of this province. The literature sources used to derive the faunas of these rivers are given in Appendix 1.

Physiographically the East Coast Province consists of a narrow coastal plain that rises to interior plateaus of between 1000 and 3000 metres. East African plateaus like the Serengeti Plain and the Masai Steppe are notable features of the landscape which also includes the high volcanic mountains, notably Mount Kenya, Longinot and Kilimanjaro, the trough of the Eastern or Gregory Rift and the southern extension of the Western Rift in the form of Lake Rukwa and Lake Malawi troughs. The Tana and Athi-Galana rivers both arise as a series of high-gradient tributaries on the eastern slopes of the Mount Kenya-Aberdare highlands from whence they descend as low-gradient systems coastward. In Tanzania the south-east slopes of Kilimanjaro and the eastern side of the Gregory Rift are drained by the Pangani, Ruvu and Wami. South of this the river valleys of the Ruaha system are etched deeply into the interior to a greater extent than any other system in the province. Willis (1936) traces the likely historical development of the Ruaha and adjacent drainages, showing clearly how the present day Ruaha has grown through a series of captures, not the least of which involves the penetration of the Iringa Arch by the (proto-)Rufigi to divert the upper Ruaha to its present course. Rivers to the north and south of the Ruaha have contributed to this regionally dominant system, all of which helps explain the regional affinities of modern fish faunas. The southern-most major river of the East Coast Province is the Ruvuma which extends inland to the eastern flanks of the rim of the Malawi trough. Lake Chiuta and Lake Chilwa form part of the headwaters of the Lugenda tributary of the Ruvuma.

The climate of the East Coast Province is marked by a tendency to aridity and seasonality of the predominant factor of rainfall (Morgan, 1973). Climate is complex and patchy over the East Coast Province as a whole with at least nine climatic regions being recognised (Morgan, 1973). Most of the region is classified as "dry season savanna". Mean annual rainfall varies from below 250 mm in northern Kenya where there are desert and semi-desert environments, to above 1250 mm in localized highlands, especially to the north and east of Lake Victoria, Mount Kenya-Aberdare highlands, Mt Kilimanjaro and the Southern Highlands of Tanzania. The warmest and main rainy season lasts from December to April over most of the region as a result of the southern displacement of the Equatorial Trough or Intertropical Convergence Zone. In places a second rainy season occurs around October. A long (six month) dry season

is characteristic of most of the region and as a result streamflow is generally intermittent except in cases where streams arise on highlands receiving sufficient rain to maintain flow through the dry season. Seasonal variation in temperature is small (generally less than 5°C and temperature ranges indicate tropical climate (*i.e.* the mean temperature of the coldest month is above 18°C), except in the most elevated highlands and mountain "islands". Over a narrow coastal belt the climate is generally hot and humid.

Zambezi and Southern (or Cape) Ichthyofaunal Provinces

The northern watershed of the Kunene-Okavango and Zambezi River systems constitutes the natural northern boundary of the sub-continent. From this watershed southern Africa extends south as a broad but narrowing land mass with the interior generally elevated to form a plateau surrounded by a coastal plain of varied width. The coastal plain is broadest in the north-east in Mocambique but narrows rapidly in Natal and is all but eliminated from the south-eastern seaboard. Although disrupted by the Zambezi and Limpopo River valleys the Great Escarpment is relatively well defined along the eastern side of the continent from the eastern highlands of Zimbabwe as the Inyanga-Chimanimani range and in the Transvaal and hinterland of Natal and Lesotho as the Drakensberg Mountains. Further south the Escarpment extends inland of the ancient Cape Fold mountain ranges. To the west the Escarpment is less well defined but extends more-or-less parallel to the Atlantic coast north to Angola. The Orange and Kunene River valleys penetrate the divide along this stretch. The interior plateaux lies mostly between 1000 and 2000 m altitude; notable highlands beyond these altitudes include the Drakensberg mountains (to above 3000 m), the eastern highlands of Zimbabwe, the Khomas highlands in Namibia and the Angolan highlands in the north-west.

The drainage consists of a few large systems that extend into the interior, each surrounded, and separated in their lower reaches, by series of shorter rivers draining from the Escarpment. The larger rivers include the Kunene, Zambezi, Limpopo and the Orange. The endorheic Okavango River retains a sporadic tenuous connection (the Selinda spillway) via the Kwando-Linyanti-Chobe tributary to the Zambezi system. The Zambezi, with a catchment basin of 1,570,000 km² (Allanson *et al.*, 1990) is by far the largest river in either East or Southern Africa.

A summary of the climate of Southern Africa as it affects the limnology is given by Allanson *et al.* (1990). The climate varies from tropical and sub-tropical in the north and east to warm- and cool-temperate in the extreme south and southern interior (Schulze & McGee, 1978). The warmer tropical climates characterize the low-lying coastal plains of tropical latitudes, extending south as a narrow subtropical coastal belt to the Transkei and Eastern Cape, under the influence of the warm Mocam-

bique-Agulhas Current. The elevated altitudes of the interior plateaus moderate the maximum temperatures of summer and intensify the nocturnal and minimum temperatures of winter. An Effective Temperature (ET) map for South Africa (Fig. 2, Stuckenberg, 1969) illustrates the effects of topography on the ET isotherms. The tropical (above 18°C ET) and temperate zones (below 15°C ET) as well as the relatively sharp ET thermocline along the eastern Escarpment region between these zones are clearly evident. Summer rainfall is characteristic except over the extreme south-west Cape and south coast which experience winter and all-year rainfall respectively (Tyson, 1978). There is a general increase in aridity from east to west with the highest rainfall across the northern boundary zone of the subcontinent, in the tropical north-east, in the Drakensberg Mountains and the mountains of the south-west Cape.

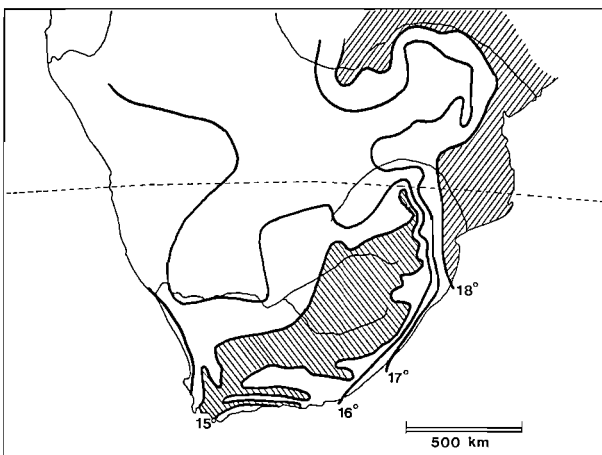


Figure 2. Effective Temperature isotherms in southern Africa (after Stuckenberg, 1969). Effective Temperature = $(8 \times \text{MAR} + 14 \times \text{AR}) / (\text{AR} + 8)$ where MAR = Mean annual temperature in °C; AR = difference in means between the coldest and warmest months. Temperate zones shown by left-slanting cross-hatching; tropical zones by right-slanting cross hatching. Dashed line = Tropic of Capricorn. - *Isothermes des températures effectives dans le Sud de l'Afrique (d'après Stuckenberg, 1969). Température effective = $(8 \times \text{MAR} + 14 \times \text{AR}) / (\text{AR} + 8)$ avec MAR = température moyenne annuelle en °C; AR = différence entre les moyennes des mois les plus froids et les plus chauds. Zones tempérées indiquées par des hachures à gauche; zones tropicales indiquées par des hachures à droite. Pointillé = Tropique du Capricorne.*

From an ecological point of view the Zambezi Ichthyofaunal Province includes the tropical-subtropical fish fauna of southern Africa and the Southern or Cape Ichthyofaunal Province the temperate fauna. The boundary between these respective provinces is poorly defined at present, mainly because the faunas involved have not been clearly defined and they overlap ecologically and geographically. Skelton (1986) considered the distribution of the temperate or southern fauna and showed that

the northern limits of this fauna extend to the southern highveld tributaries of the Limpopo River in the north-east, and to the lower Orange River and its northern tributary the Fish River in Namibia, in the west.

The Orange River is the natural southern boundary for westward (Atlantic Ocean) draining rivers of the Zambezi Province (Skelton, 1986a). For eastward (Indian Ocean) flowing rivers the southern boundary of the Zambezi Province includes the southern watersheds of the Limpopo, Incomati and Pongola River systems. The Province includes all rivers from the Zambezi to the Pongola, namely the Buzi, Save, Limpopo, Incomati and the Pongola. On faunal grounds (Bruton & Kok, 1980; Skelton *et al.*, 1989) the Zambezi Province extends in the extreme south-east to include the St Lucia catchment basin in northern Natal, which incorporates the Mkuze and Umfolozi Rivers. The distribution ranges of a few Zambezi fishes extend further to the south of the St Lucia catchment but the St Lucia basin represents the major cut-off around which for practical purposes the provincial boundary should be drawn. The Zambezi River system itself has been divided into sub-units separated by distinct physical barriers. These units are the Upper Zambezi to the Victoria Falls, the Kafue River to the Avumba Menda or Chasunta Falls (Bell-Cross, 1965-66b), the Middle Zambezi from the Victoria Falls to the Cahora Bassa rapids, and the Lower Zambezi below Cahora Bassa to include the Shire River below the Kapachira Falls (Tweddle *et al.*, 1979). Concerning freshwater dispersant fishes the fauna of the Middle and Lower Zambezi is much the same (Bell-Cross, 1972, 1982) and therefore the Middle and Lower Zambezi will be considered here as a single biogeographical unit.

In this paper collective Zambezi Province sub-units will be referred to as either western-sector or eastern-sector units. Western-sector subunits include the Kunene, Okavango, Upper Zambezi and Kafue Rivers. Eastern-sector subunits are the Middle and Lower Zambezi, the Buzi, the Save, Limpopo, Incomati and Pongola. Where necessary other peripheral drainages with Zambezi fishes, e.g. the Orange, the Chambeshi and the Quanza, will be specifically mentioned.

The northern boundary of the Zambezi Province is drawn along the northern watershed of the Kunene-Okavango and Zambezi rivers (Roberts, 1975) but, as pointed out by Bell-Cross (1965-66a) and Bowmaker *et al.* (1978), many Zambezi elements also occur in the neighbouring Quanza and Zaire provinces. The fact that faunal boundaries tend to overlap and interdigitate is one of the main problems with ichthyofaunal provinces as biogeographic entities. Lake Malawi is connected to the Zambezi River via the Shire River and this also is part of the Zambezi Province. For the purposes of this paper the lacustrine fauna above the Kapachira Falls on the Shire River (Tweddle *et al.*, 1979) will not be considered in detail. Practically nothing is known of the fishes in the rivers of Mocambique between the Lower Zambezi and the Ruvuma.

Diversity of fishes in East and Southern Africa

Data for the East Coast Province are derived only from published records of fish distribution for the East Coast Province. Skelton (1988b) provides details of the more relevant literature for both East and southern Africa. The primary source of the species names and distribution has been CLOFFA (Daget *et al.*, 1984, 1986a,b; 1991). In addition reference was made to earlier works (*e.g.* Boulenger, 1909-1916) and regional accounts such as Greenwood (1958), Copley (1958), Bernacsek (1980) and Eccles (1992) as well as more specific references where necessary (see Appendix 1).

For southern Africa, in addition to literature sources as cited where necessary in the paper, I have consulted the major fish collections of the region, namely the collection of the J.L.B. Smith Institute (RUSI), the Albany Museum (AMG), the Zimbabwe National Collection in Bulawayo (NMZB) and the State Museum Windhoek (Namibia). Skelton (1993a) lists the freshwater fishes of southern Africa as used in this paper.

East Coast fauna

A list of the freshwater dispersant fishes from the East Coast Province together with their distribution in the different rivers of the province is given in Appendix 1. Proportional representation of the families is shown in Figure 3. Overall diversity of 125 species in 18 families is modest in the light of the tropical latitudes of this province. However the endemism is estimated at about 60% (75 species) and there are a number of outstanding features of the fauna that warrant mention.

Within an African context the character of this fauna is defined both by what is present and by what is absent. Many distinctive African freshwater fish families are absent from the East Coast Province (Roberts, 1975), including the polypterids, clupeids, denticipitids (except as fossils), osteoglossids, pantodontids, notopterids, gymnarchids, cromeriids, grasseichthyids, phractolaemids, *Hepsetus*, malapterurids, and the nandidids. The diversity within represented families is generally sparse, *e.g.* only a single anabantid and mastacembelid are recorded and catfish families other than the mochokids have at most three or four species represented.

Although freshwater eels are not strictly freshwater dispersant fishes they are a characteristic component of the rivers of the eastern or Indian Ocean seaboard of Africa. At least four species of *Anguilla* are reliably recorded from this region (Jubb, 1965), namely the short-fin eel *Anguilla bicolor bicolor*, the giant mottled eel *A. marmorata*, the longfin eel *A. mossambica*, and the African mottled eel *A. bengalensis labiata*. Within the East Coast Province *A. bengalensis labiata* is the most common species, *A. mossambica* is uncommon and *A. bicolor* is restricted to the lower reaches of rivers (Whitehead, 1959; Bailey, 1969a).

East Coast Fishes

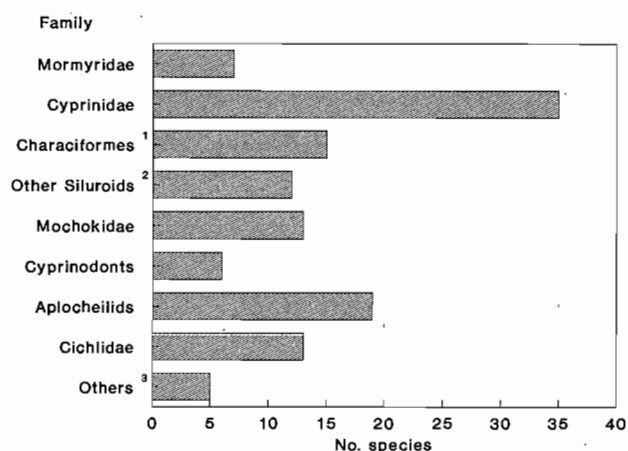


Figure 3. Freshwater dispersant fish families of the East Coast ichthyofaunal Province. ¹ - Characiformes = Characidae 10 species, Citharinidae 2 species, Distichodontidae 3 species; ² - Other Siluroids = Bagridae 1 species, Claroteidae 1 species, Schilbeidae 4 species, Amphiliidae 2 species, Clariidae 4 species. ³ - Others = Protopteridae 1 species, Kneriidae 2 species, Mastacembelidae 1 species, Anabantidae 1 species. - *Familles de poissons strictement d'eaux douces dans la Province ichthyofaunistique de la Côte Est de l'Afrique.* ¹ - Characiformes = Characidae 10 espèces, Citharinidae 2 espèces, Distichodontidae 3 espèces; ² - Autres Siluroids = Bagridae 1 espèce, Claroteidae 1 espèce, Schilbeidae 4 espèces, Amphiliidae 2 espèces, Clariidae 4 espèces. ³ - Others = Protopteridae 1 espèce, Kneriidae 2 espèces, Mastacembelidae 1 espèce, Anabantidae 1 espèce.

Two most notable features of the freshwater fish fauna of the East Coast Province are the radiation of the aplocheilid genus *Nothobranchius* and the number of endemic species of the cichlid genus *Oreochromis*. Both *Nothobranchius* and *Oreochromis* are fishes well-tuned to the vagaries of seasonal rivers and associated environments such as floodplains and marshes (Jubb, 1981; Trewavas, 1983; Jackson, 1989). Apart from their presence in the East Coast Province *Nothobranchius* and *Oreochromis* are both predominantly found in the Nilo-Sudan and Zambebian provinces. As much as the presence of several endemic species of *Oreochromis* is noteworthy so too is the absence (*i.e.* before being introduced by man) of cichlids of the genus *Tilapia*.

It is uncertain whether one or two lungfish species occur in the rivers to the east of the Rift valleys. There is also some doubt whether the East Coast species *Protopterus amphibius* is truly a distinct species from *P. annectens*. Nevertheless the presence of lungfish is again indicative of the seasonal savannah-type habitats and environments of the region. The identity of the lungfish in the Ruaha basin has not been unequivocally resolved. It is also unclear to what extent there is range continuity along the low-lying coastal belt of the East Coast Pro-

vince. These issues are pertinent in view of the presence of lungfish (*P. annectens* and possibly *P. amphibius*) in the Middle and Lower Zambezi.

The family Mormyridae is represented by a diverse set of species showing little sign of regional radiation and only two of the seven species are endemic to the Province. The kneriids of the East Coast are not well researched and undescribed species of both *Kneria* and *Parakneria* are present (Seegers, pers. comm.). The presence of kneriid species to the east of the Rift Valley could hold important biogeographical information once the intra-familial relationships of the species are better understood.

Cyprinids (35 species, 28% of total) are the numerically dominant group of freshwater fishes in the East Coast Province (Fig. 3). There are 27 species of the composite genus *Barbus* in this region, which by itself represents 77% of the cyprinids and 22% of the total fauna. Within *Barbus* only four species are large forms with parallel striated scales and 23 or 85% are smaller species with radiately striated scales. There is a relatively high proportion (45%) of small *Barbus* species with the major (primary) unbranched ray of the dorsal fin bony and serrated. Such forms are generally a minor group in the ichthyofaunal provinces of "Low" Africa, e.g. only three (6%) of the 48 species of small *Barbus* in West Africa have serrate dorsal spines (Lévêque, 1990). Fifteen (55%) *Barbus* species are endemic, but equally significant there are at least nine (33%) non-endemic species also found in the Zambezian Province. There are at least four *Labeo* species of which only one is endemic. Two of the other three cyprinids (*Mesobola spinifer* and *Opsaridium loveridgei*) occur in the Ruaha system.

Like the mormyrids and the catfishes of the East Coast, the characids, citharinids and distichodontids form a sparse and phylogenetically diverse assemblage, with a low level of endemic speciation. The significance of the Ruaha system as a biogeographical gateway into the East Coast is again exposed by the presence of such species as the tigerfish *Hydrocynus vittatus*, *Brycinus imberii*, *Citharinus congicus*, and *Distichodus petersii*. Collectively the catfishes form 20% (25 species) of the East Coast fauna, with more than half of these being mochokids, mainly *Synodontis* species. There is considerable taxonomic uncertainty concerning East Coast *Synodontis* species (e.g. Poll, 1971: 235 concerning the status of *S. punctulatus*, *S. zambezensis* and *S. zanzibaricus*) and therefore it is not possible to draw definitive conclusions from the literature derived list of species in Table I. Nonetheless the presence of several species, including endemics, is assured. It is also interesting to note the presence of *Atopochilus vogti* in the Ruaha and coastal systems, providing support at the generic level for links with the Malagarazi-Tanganyika-Zaire systems.

The unusual record of an anabantid species (*Ctenopoma muriei*) (Seegers, 1983, 1987) from the Ruvu north of Dar-es-Salaam, and the isolated presence of the

widespread mastacembelid eel, *Aethiomastacembelus frenatus*, in the Ruaha River system, also support the idea of the Ruaha system as a faunal gateway into the East Coast Province.

Fairly distinct regional faunal characteristics are evident within the province. Table I summarizes the riverine diversity as detailed in Appendix 1 and records the level of similarity between the different drainage basins. The Ruaha basin is both the largest and most hydrographically complex system in the East Coast Province. This is reflected in the relatively high number of species present (68) and high generic diversity of the fauna. The Pangani-Wami-Ruvu systems in combination show a remarkably high overall diversity (73 species) but the generic diversity is lower than in the Ruaha. Several factors seem to account for this situation including the relatively high number of species of the genus *Nothobranchius* in that region, the radiation of *Oreochromis* species and the low diversity of families like the mormyrids.

A comparison of the faunas of the various drainages by means of a similarity index reveals the heterogeneous nature of the fauna within the province. The Tana and Galana systems in Kenya have a high similarity index (0.68) but together have a quite different fauna from the adjacent coastal Pangani-Wami-Ruvu systems in Tanzania (SI=0.14). In turn there is a reasonably strong shared component between the Pangani-Wami-Ruvu systems and the Ruaha (SI=0.42). The SI between the Ruaha and the Ruvuma is 0.33, indicating a moderate faunal overlap between them. However the fauna of the Ruvuma is probably the least well known of all the East Coast systems and the true faunal association with the Ruaha and other Tanzanian rivers may well be much greater than a SI of 0.33.

The fauna of the Ruaha basin is, as shown above, relatively diverse and large in terms of this particular faunal province. The presence of several particular elements set the Ruaha's fauna apart within the region. Endemic species include *Mesobola spinifer*, *Opsaridium loveridgei*, *Synodontis matthesi*, *S. rufigiensis*, as well as *Apocheilichthys* and *Nothobranchius* species. In addition the presence of large mainstream species such as *Citharinus congicus* and *Hydrocynus vittatus* indicates clearly that the system has had major hydrographic connections with systems such as the Malagarazi, and also the Lake Rukwa drainage, and these contacts have enhanced the diversity of the system. Willis (1936) suggests that during the mid-Tertiary the Ruvu was the "master stream of the coastal plain" and comprised the major downstream drainage for much of what is now Ruaha basin. The upper Ruaha at this time drained north-eastward to the Masai Steppe and possibly to the coast via the Pangani. At a later stage the Rufigi beheaded the Ruvu and captured the upper reaches of the Ruaha to form the large system it is at present. These historical connections between the Ruaha and the Pangani-Wami-Ruvu basins provide reasonable explanation for the similarities of the faunas between these rivers.

Table I. Summary of freshwater dispersant fish diversity in East Coast systems. **Fam** - families; **Gen** - genera; **Spec** - species; **SI** - Similarity Index = No. shared/ combined total; **T** - Tana; **G** - Galana; **P-W-R** - Pangani, Wami, Ruvu; **Ruv** - Ruvuma. - *Résumé de la diversité des poissons d'eaux douces dans la province ichtyofaunistique de la Côte Est de l'Afrique.* **Fam** - familles; **Gen** - genres; **Spec** - espèces; **SI** - Indice de similarité = Nombre partagé/ nombre total; **T** - Tana; **G** - Galana; **P-W-R** - Pangani, Wami, Ruvu; **Ruv** - Ruvuma.

System	Fam	Gen	Spec	Compared	Combined total	Number shared	SI
Tana	12	19	29	T/G	33	21	0.63
Galana	12	17	26	–	–	–	–
P-W-R	15	21	73	T-G/P-W-R	94	13	0.14
Ruaha	16	35	68	P-W-R/Ruaha	99	42	0.42
Ruvuma	10	21	38	Ruaha/Ruv	80	26	0.33

It is nevertheless interesting to note the high diversity in these smaller systems and the apparent endemicity of certain elements such as various *Oreochromis* species (Trewavas, 1983), *Nothobranchius* species (e.g. Wilderkamp, 1992) and small characids of the genus *Rhabdolestes*. The implication is that once the main connections were severed there was sufficient time and isolation for speciation to occur.

Insufficient detail of individual species distributions is available or known to the author to allow for any reasonable in-depth discussion of the biogeography of the East Coast Province. Taxonomic and phylogenetic uncertainties also render any but the most generalised concepts suspect at the present time. There is a pressing need for the fauna of this region to be thoroughly reviewed in the way that the West African fauna has recently been done by Lévêque *et al.* (1990, 1992).

Zambezi fauna

Details of the distribution and diversity of the freshwater dispersant fish fauna of the Zambezi Province are given in Appendix 2. In this table the faunas of the Middle and Lower Zambezi are combined and the fauna of the Kafue River above the Kafue Gorge (Chasunta Falls, Bell-Cross, 1965-66b) is listed separately as it has been shown by Bell-Cross (1965-66a, 1972, 1982) and others to be a distinct assemblage. A summary of the diversity within the Zambezi Province is given in Table II together with an intra-provincial comparison of similarity.

Overall the Zambezi fauna comprises about 166 freshwater dispersant species. Eighty per cent (133) of these are present in the Zambezi River system, the remainder are often endemic species to other river systems within the province. Cyprinids (52 species, 31%) and cichlids (34 species, 21%) dominate the fauna numerically although siluroid catfishes also comprise a major share of 21% (35 species) (Fig. 4). Overall the Zambezi fauna includes representation of 18 Afrotropical fish families, but, as is the case with the East Coast fauna, several characteristic "Low Africa" families

are absent. These include the Polypteridae, the Clupeidae (one species *Limnothrissa miodon* has been successfully introduced to the Zambezi system), Denticipitidae, Osteoglossidae, Pantodontidae, Gymnarchidae, Notopteridae, Cromeriidae, Phractolaemidae, Grasseichthyidae, Citharinidae, Channidae, Centropomidae, and the Nandidae. Several marine dispersant families characteristic of the western Indo-Pacific such as the Anguillidae, Megalopidae, Mugilidae, Ambassidae, Monodactylidae, Gobiidae and Eleotridae are well represented in the coastal reaches of Indian Ocean seaboard rivers.

An accurate degree of endemicity within the Zambezi fauna is difficult to determine because of taxonomic and distributional uncertainties of species in rivers adjacent to the province, and also because the available evidence strongly indicates that present day watersheds effectively divide rather than circumscribe the natural boundaries of the province, especially along the northern perimeter. Given these limitations it is estimated that about 48% (80) of the species are endemic to the Zambezi Province as defined by present day watersheds. Endemicity is particularly notable within the family Mochokidae - 82% (14 of 17 species), the Aplocheilidae - 100% (all 6 species of *Nothobranchius*), and the Cichlidae - 67% (23 of 34 species). An estimated 38% (20 of 52 species) of Zambezi cyprinids are endemic.

Within the Zambezi Province the diversity of the freshwater fish fauna in western-sector subunits is consistently higher than any eastern-sector subunit (Table II). The fauna of the Upper Zambezi (93 species, 39 genera) is the most diverse in terms of species and genera (Table II). The Kunene and Kafue Rivers each have about 64 species in 29 or 30 genera and the Okavango has 80 species in 37 genera. The similarity index (SI) of western-sector subunits (Table II) is consistently above 0.5 providing firm support for historical links between these drainages. The upper reaches of the Okavango and the Kunene Rivers are not as well explored as the Upper Zambezi or the Kafue and it may well be that the similarity indices between these systems are actually higher than reported here.

Table II. Summary of freshwater dispersant fish diversity in the Zambezi ichthyofaunal Province. **Fam** - families; **Gen** - genera; **Spec** - species; **SI** - Similarity Index = No. shared/ combined total; **Bu** - Buzi; **Ka** -Kafue; **Ku** - Kunene; **Li** - Limpopo; **Mk** - Mkuze; **MLZ** - Middle & Lower Zambezi; **Ok** - Okavango; **Po** - Pongola; **Sa** - Save; **UZ** - Upper Zambezi. * Excludes Southern or Cape Ichthyofaunal fish species.- *Résumé de la diversité des poissons d'eaux douces dans la province ichthyofaunistique du Zambèze. Fam* - familles; *Gen* - genres; *Spec* - espèces; *SI* - Indice de similarité = Nombre partagé / nombre total; *Bu* - Buzi; *Ka* -Kafue; *Ku* - Kunene; *Li* - Limpopo; *Mk* - Mkuze; *MLZ* - Middle & Lower Zambezi; *Ok* - Okavango; *Po* - Pongola; *Sa* - Save; *UZ* - Upper Zambezi. * *En excluant des espèces de la province ichthyofaunistique du Sud (ou Cap).*

System	Fam	Gen	Spec	Compared	Combined total	Number shared	SI
Kunene	12	29	64	Ku/Ok	93	51	0.55
Okavango	15	37	80	Ok/UZ	96	77	0.80
Upper Zambezi	16	39	93	UZ/MLZ	133	36	0.27
Kafue	15	30	64	Ka/UZ	97	62	0.64
				Ka/MLZ	108	32	0.30
Middle/Lower Zambezi	16	34	76	MLZ/Bu-Sa	80	57	0.71
				MLZ/Li	88	36	0.41
Buzi	16	32	61	Bu/Sa	65	35	0.54
Save	13	23	39	Sa/Li	59	28	0.48
Limpopo*	11	21	48	Li/In-Po	56	41	0.73
				UZ/Li-In-Po	122	23	0.19
Incomati*	11	23	49	Li/In	56	40	0.71
Pongola*	10	20	43	In/Po	49	40	0.81
Mkuze*	9	13	25	Po/Mk	30	17	0.57
Orange*	3	5	6	Li/O	48	6	0.13

Bell-Cross (1965-66a) considered that the fauna of the Kafue River reflected the core constituency of the western-sector drainages. The differences between the Kafue fauna and other western-sector drainages represent faunal recombinations as a result of drainage reconfigurations affecting these units. A prime example illustrating this view is the tigerfish *Hydrocynus vittatus*, whose distribution includes the Okavango and Upper Zambezi but not the Kunene or the Kafue (Jubb, 1952). Other examples of species with heterogenous western-sector distributions are *Hippopotamyrus ansorgii*, *H. discorhynchus*, *Barbus thamalakanensis*, *Mesobola brevipanalis*, *Opsaridium zambezense*, *Labeo lunatus*, *Parauchenoglanis ngamensis*, and several *Synodontis* species which are absent from the Kafue (only *S. macrostigma* and possibly *S. macrostoma* are known from the Kafue). There is no known species in the Kafue which does not occur in the Upper Zambezi or which does not have a closely related counterpart in the Upper Zambezi (only the species pairs *Barbus marequensis* - *B. codringtonii* and *Nothobranchius kafuensis* - *Nothobranchius* species from Caprivi apply to the latter clause). Likewise the fauna of the Okavango River is practically entirely represented also in the Upper Zambezi (of the entire known Okavango fauna only *Parakneria fortuita*, *Chiloglanis fasciatus* and *Chetia gracilis* have not been recorded from the Upper Zambezi).

Apart from tigerfish there are several other prominent absentees from the fauna of the Kunene River, e.g.

no *Opsaridium*, *Amphilius*, mastacembelids, or anabantids have yet been recorded. The Kunene also has several endemic species and genera that set it apart from western-sector drainages, e.g. *Thoracochromis* species, *Schwet-zochromis machadoi*. The presence of *Labeo ruddi* in the Kunene is surprising as this species occurs elsewhere only in the eastern-sector Limpopo-Incomati-Pongola systems. The latter distribution is nevertheless matched by several other species such as *Barbus mattozi*, but this latter species also occurs in the Upper and Middle Zambezi and therefore is not as isolated in the Kunene as is *L. ruddi*.

The highest degree of endemic speciation in the Zambezi fauna has occurred within the mochokid catfishes and the serranochromine cichlids. Mochokid diversity is divided between the genera *Chiloglanis* (eight species) and *Synodontis* (nine species), but the two genera have different regional centres of diversity within the Province. *Chiloglanis* is found especially in the eastern-sector drainages whereas *Synodontis* diversity is characteristic of western-sector drainages (Appendix 2). The serranochromine cichlids (*sensu* Greenwood, 1993) are not strictly confined to the Zambezi Province as there are species of *Serranochromis*, *Sargochromis* and *Chetia* in Zairean rivers, the Malagarazi River and Lake Malawi (see e.g. Trewavas, 1964; Bell-Cross, 1975; Balon & Stewart, 1983). However the geographical range circumscribed by different serranochromine lineages like *Serranochromis* (Fig. 6h) and *Sargochromis* appears to

Zambeian Fishes

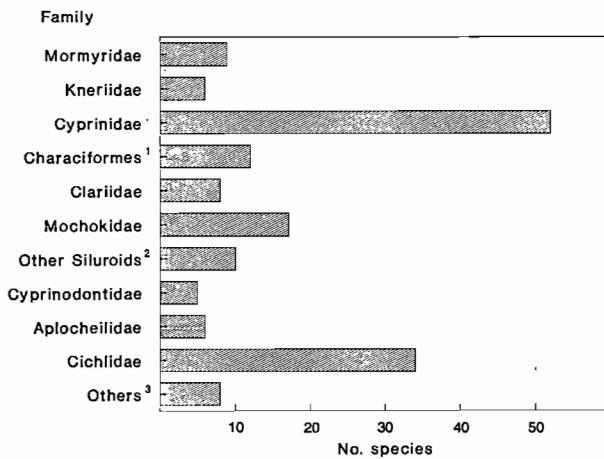


Figure 4. Freshwater dispersant fish families in the Zambeian ichthyofaunal Province. ¹ - Characiformes = Characidae 6 species, Hepsetidae 1 species, Distichodontidae 5 species. ² - Other Siluroids = Claroteidae 2 species, Schilbeidae 2 species, Amphiliidae 5 species. ³ - Others = Protopteridae 2 species, Mastacembelidae 3 species, Anabantidae 2 species. - *Familles de poissons strictement d'eaux douces dans la Province ichtyofaunistique du Zambèze.* ¹ - Characiformes = Characidae 6 espèces, Hepsetidae 1 espèce, Distichodontidae 5 espèces. ² - Autres Siluroïdes = Claroteidae 2 espèces, Schilbeidae 2 espèces, Amphiliidae 5 espèces. ³ - Others = Protopteridae 2 espèces, Mastacembelidae 3 espèces, Anabantidae 2 espèces.

define as well as any the extended historical bounds of the western-Zambeian fauna and, in this sense, the group is taken to represent the most outstanding Zambeian radiation.

The similarity indices between the Upper Zambezi and the Middle/Lower Zambezi (0.27), the Upper Zambezi and the Limpopo/Incomati/Pongola (0.19) and the Kafue and Middle/Lower Zambezi (0.29) point to the marked faunal difference between western-sector and eastern-sector units. Comparisons within the eastern sector reveal two points, the first is that there is a relatively high index between the Middle/Lower Zambezi and the adjacent Buzi and Save systems (0.71) as well as between the Limpopo and the Incomati/Pongola (0.73). The second point is that there is a marked drop in the index between the Middle & Lower Zambezi and the Buzi/Save (0.71) on the one hand and between the Middle & Lower Zambezi and the Limpopo (0.41) on the other, even though the combined total of fish species is comparable in each case (80 and 88 respectively). These figures suggest that there are two sub-centres of diversity within the eastern sector, viz. the Middle/Lower Zambezi-Buzi-Save on the one hand and the Limpopo-Incomati-Pongola on the other. This finding accords well with the drainage history and biogeographical interpretation elaborated on

below, of a double infusion-pulse of western-sector elements into the eastern sector.

Several prominent large, mainstream dwelling species like *Mormyrops anguilloides*, *Mormyrus longirostris*, *Heterobranchus longifilis* (Fig. 6d), *Malapterurus electricus*, *Distichodus mossambicus* and *D. shenga* that occur in the Middle and Lower Zambezi but not in western-sector units profoundly underline the differences between the Middle/Lower Zambezi and western-sector drainages. Bell-Cross (1973) highlighted the Revue-Buzi fish fauna where it seems that suitable ecological conditions have prevailed for sufficient time to provide sanctuary and circumstances conducive to speciation for certain species such as *Amarginops hildae*, *Amphilius laticaudatus* and *Parakneria mossambica*. Furthermore there are species with relict populations (e.g. *Hippopotamyrus ansorgii*) or taxa with unresolved taxonomic peculiarities from the Buzi that could further enhance the faunal diversity of the area (Bell-Cross, 1973).

Characteristic "East Coast" species such as *Marcusenius macrolepidotus*, *Petrocephalus catostoma*, *Barbus afrohamiltoni*, *B. annectens*, *B. marequensis*, *B. radiatus*, *B. toppini* (Fig. 6e), *B. trimaculatus*, *B. viviparus*, *Labeo congoro*, *Schilbe intermedius*, *Synodontis zambezensis*, *Oreochromis mossambicus* (Fig. 6c), and *O. placidus* form an essential component of the eastern-sector diversity. The several species of *Nothobranchius* and *Oreochromis* within the sector confirm the "East Coast" nature of the fauna. The distribution of these species extends south to the Pongola and in some cases to the St Lucia catchment.

The fish fauna of the south-eastern drainages of the Zambeian Province (Limpopo, Incomati, Pongola and the St Lucia catchment) differ from that of the Lower Zambezi-Buzi-Save not only in not having the prominent set of species mentioned earlier but also by having several interesting western-sector isolates or "relict" species in restricted and patchy distributions. The most striking examples of such fish species are *Kneria auriculata* in the Incomati, *Barbus bifrenatus* (Fig. 6f) in the Limpopo and St Lucia catchment in Natal; *Barbus mattozi* (Fig. 6j) in the Limpopo, *Barbus argenteus* in the Incomati and Pongola, *Mesobola brevianalis* (Limpopo-Incomati-Pongola) (Fig. 6i), *Brycinus lateralis* in the St Lucia catchment, *Clarias theodora*, *Aplocheilichthys katangae* in isolated pockets of the Limpopo and coastal northern Natal, *Chetia brevis* in the Incomati, *Serranochromis meridianus* in the Incomati and coastal Natal, *Ctenopoma intermedium* (Fig. 6g) in the St Lucia catchment, and *Ctenopoma multispine* in coastal northern Natal.

Ecological heterogeneity within the eastern-sector drainages is ensured by the presence of the escarpment mountain ranges along the Zimbabwe-Mocambique border and the Eastern Transvaal Drakensberg. These ranges provide relatively cool mountain stream tributaries feeding the low-gradient tropical rivers of the coastal

Freshwater fishes of East and Southern Africa

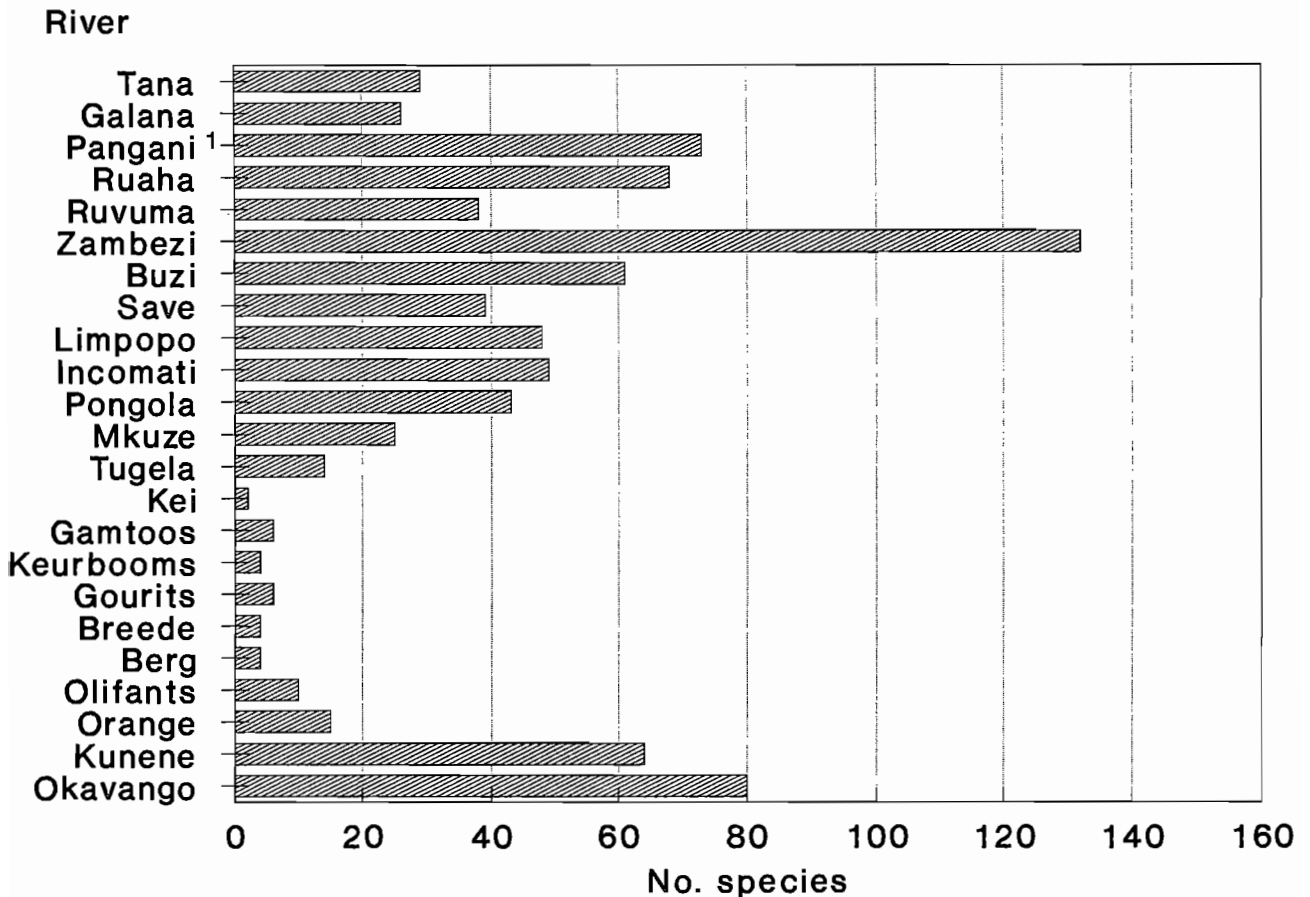


Figure 5. Numbers of freshwater dispersant fishes in East and southern African rivers. Rivers as given in fig. 1.

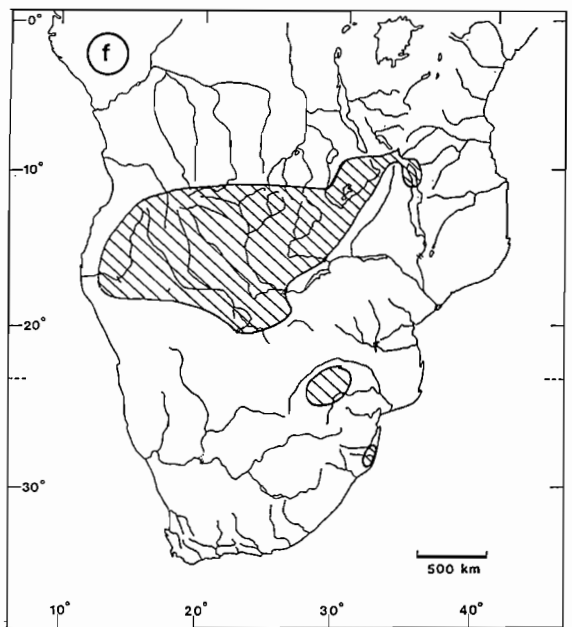
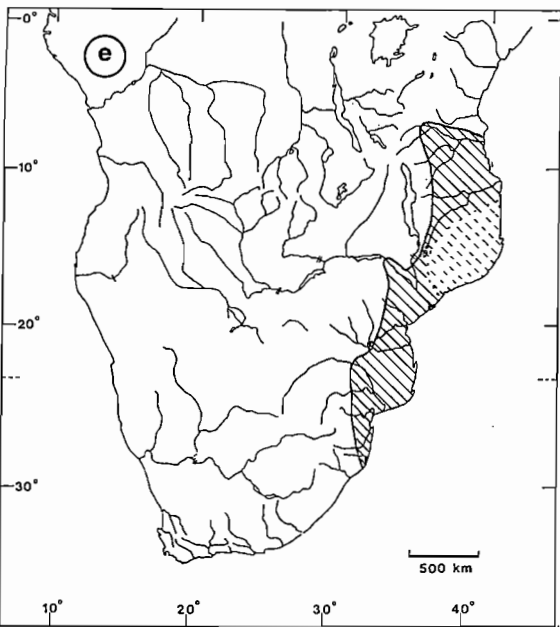
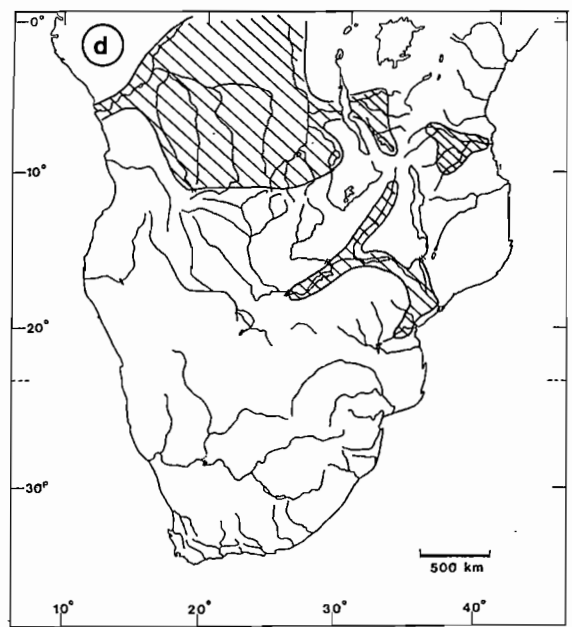
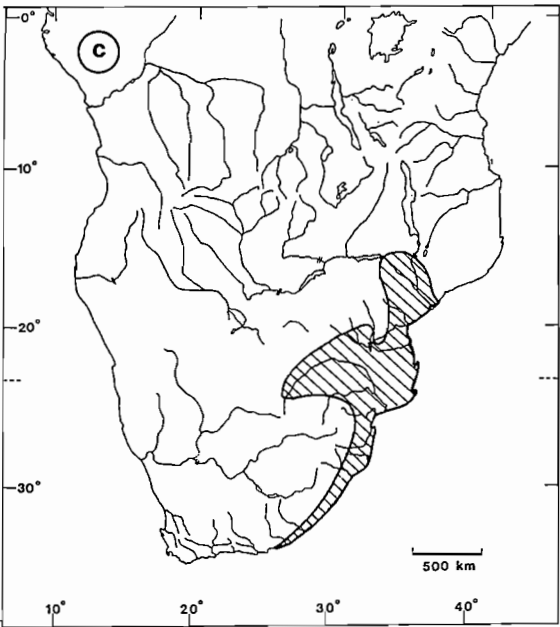
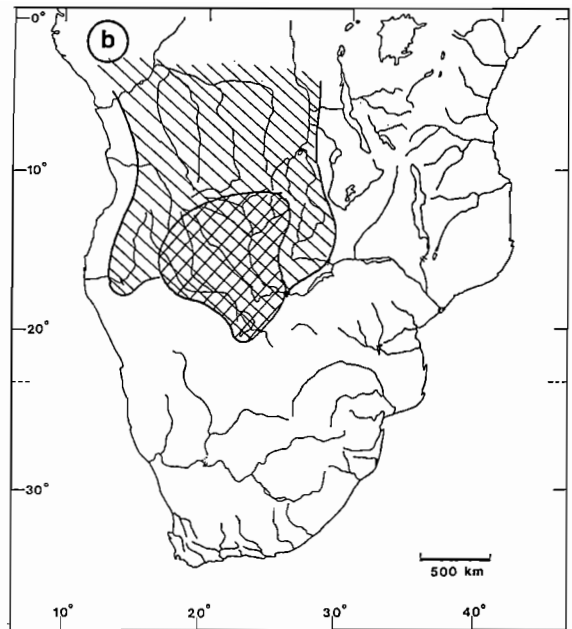
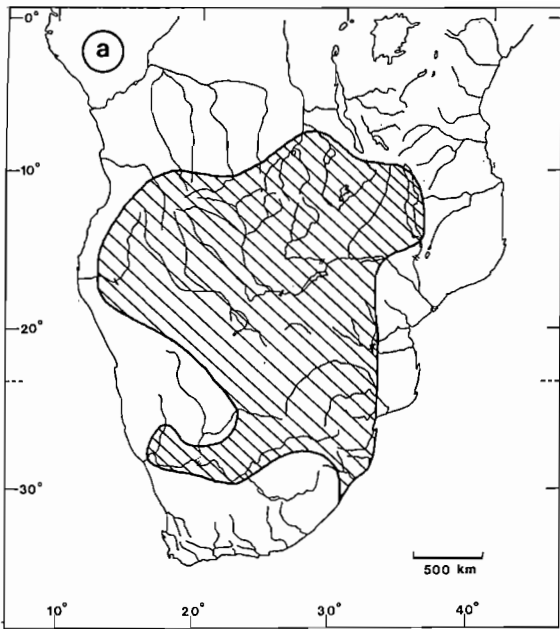
¹ Pangani also includes fishes from the Wami and Ruvu Rivers, Tanzania. - *Nombre d'espèces de poissons strictement d'eaux douces dans les rivières de l'Est et du Sud de l'Afrique. La position des rivières est indiquée dans la figure 1.* ¹ La rivière Pangani inclut également des poissons des rivières Wami et Ruvu en Tanzanie.

plain. The fish fauna of the upland zones is distinct from the lowland and coastal zones and includes several isolated species with restricted archipelago-like distributions. Several endemic species are associated with these particular zones, including, *Barbus treurensis*, *Varicorhinus nelspruitensis*, *V. pungweensis*, *Chiloglanis anoterus*, *C. bifurcus*, and *C. emarginatus*. The radiation of the genus *Chiloglanis* in the eastern-sector streams is one of the more notable features of the Zambezian fauna.

A more systematic review of Zambezian fish diversity will complete the picture of the diversity and distribution in the province. There is still some doubt whether one or two species of lungfish (*Protopterus annectens brienii*, *P. amphibius*) occur in the Lower Zambezi. *P. annectens* ranges over the Mocambique coastal plain to as far south as the Incomati system (Skelton, 1993b). A small but diverse assemblage of mormyrids characterise the Zambezi fauna. Most species are not strictly endemic to the province *per se*, but within a broader, more biogeographical context, species such as *Hippopotamyrus ansorgii*, *Pollimyrus castelnaui*, *Mormyrus lacerda* and

Mormyrus longirostris are "typical" Zambezian fishes. Several of the mormyrid species, at least within the constraints of their current taxonomy, are widely distributed. *Petrocephalus catostoma* and *Marcusenius macrolepidotus* are widespread within the Zambezi Province as well as the East Coast Province. The large *Mormyrops anguilloides* is distributed in the Zaire system and widely throughout West Africa and the Nilo-Sudan (Bigorne, 1987). This distribution range is closely matched by other Zambezian fishes like *Heterobranchius longifilis* and *Malapterurus electricus*.

Several kneriid species occur within the Zambezi Province but the species' taxonomic identities, phylogenetic interrelationships and precise distributions are currently obscure and uncertain thus weakening their biogeographic significance. In general species of *Kneria* are distributed widely in the upper reaches of western Zambezian drainage systems where at least three species are known, including *Kneria maydelli* in the Kunene, *K. polli* from the Upper Zambezi and the Kafue and *K. auriculata* from the Kafue (Bell-Cross, 1965-66a;



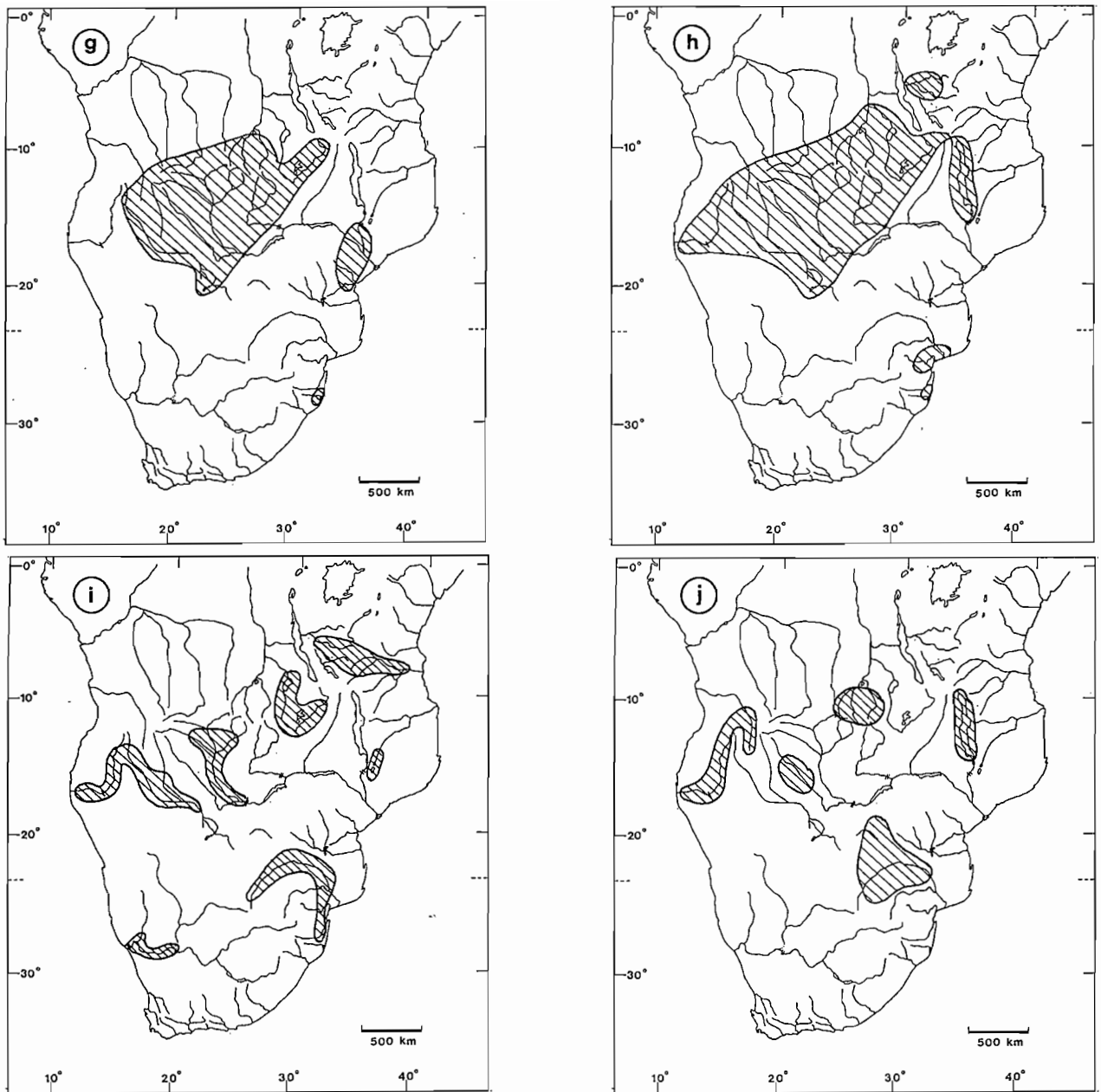


Figure 6. Examples of the distribution of Zambebian freshwater dispersant fishes. (a) *Tilapia sparrmanii*; (b) *Hepsetus odoe* (complete shaded area), *Parauchenoglanis ngamensis* (restricted cross-hatched area); (c) *Oreochromis mossambicus*; (d) *Heterobranchus longifilis*; (e) *Barbus toppini* (presence uncertain in area of dashed lines); (f) *Barbus bifrenatus*; (g) *Ctenopoma intermedium*; (h) genus *Serranochromis*; (i) genus *Mesobola*; (j) *Barbus litamba-B. mattozi*. - Exemples de distribution de poissons strictement d'eaux douces de la Province ichtyofaunistique du Zambèze. (a) *Tilapia sparrmanii*; (b) *Hepsetus odoe* (zone entièrement hachurée), *Parauchenoglanis ngamensis* (zone partiellement hachurée); (c) *Oreochromis mossambicus*; (d) *Heterobranchus longifilis*; (e) *Barbus toppini* (présence douteuse dans la zone en traits); (f) *Barbus bifrenatus*; (g) *Ctenopoma intermedium*; (h) genre *Serranochromis*; (i) genre *Mesobola*; (j) *Barbus litamba-B. mattozi*.

Bowmaker *et al.*, 1978). The distribution of the known "eastern" species (*Kneria auriculata*) is focussed around the Eastern Highlands of Zimbabwe (Lower Zambezi, Buzi and Save River systems) with a relict population in the Incomati system. The two Zambezan species of *Parakneria* are widely scattered (*P. fortuita* - Okavango; *P. mossambica* - Buzi) and narrowly restricted. The distribution of both kneriid genera as a whole is around the perimeter of the Zaire basin (Poll, 1969, 1973) and adjacent drainages with the presence of relicts in both the East Coast and Zambezi Provinces.

The diversity of Zambezan cyprinids reflects the divided drainage network and broad ecological diversity within the province. Barbines constitute 77% (40) of Zambezan cyprinids and 85% (34) of the barbines are small species of the genus *Barbus* with radial-striate scales. Large species are few (2 species of *Barbus* and 3 species of *Varicorhinus*), with all but a single species (*B. codringtonii*) being restricted to the eastern-sector drainages. The majority (59%, 20 species) of small *Barbus* species have a flexible primary unbranched ray in the dorsal fin, 35% (12 species) have a serrated bony primary unbranched ray and 2 species (6%) have a simple spine. Three minnows, *Barbus paludinosus*, *B. trimaculatus* and *B. radiatus*, are all widespread throughout the Province and beyond into the East Coast Province.

The small neoboline *Mesobola brevianalis* shows a fragmented and historically informative, distribution pattern (Fig. 6i). This pattern includes the western-sector drainages of the Zambezi as well as the lower Orange River, and eastern-sector units the Upper Save and the Limpopo-Incomati-Pongola Rivers of the south-east coast. It was notably absent from the Middle and Lower Zambezi as well as the Buzi systems, however it has been introduced by man to certain Lower Zambezi tributaries in Zimbabwe (Bell-Cross & Minshull, 1988).

Labeine diversity is highest in the eastern-sector, where there are six species, with four species including two restricted to the Kunene (*L. ansorgii*, *L. ruddi*) in the western-sector drainages. Several species of *Labeo* are endemic to the province (e.g. *L. molybdinus*, *L. ansorgii*, *L. ruddi*, *L. rosae*, *L. lunatus*) with others (e.g. *L. cylindricus*, *L. altivelis*, *L. congoro*) also in the Zaire and East Coast Provinces.

Zambezan characid diversity is relatively low and includes some well-known, widespread species like *Hydrocynus vittatus*, *Micralestes acutidens*, and *Brycinus imberi* all of which extend their distribution through the Zaire basin to West Africa. Some regional speciation has occurred in the form of *Rhabdalestes maunensis* in western-sector streams, and *Hemigrammopetersius barnardi* from the Lower Zambezi - Lake Malawi and Ruvuma catchments. *Hepsetus odoe* (Fig. 6b) is widespread in western-sector drainages and, like several characids, ranges through the Zaire basin to West Africa. Both *Distichodus mossambicus* and *D. shenga* are endemic to the Middle & Lower Zambezi and the Buzi. The

smaller distichodontids are confined to western-sector systems as well as peripheral drainages like the Chambeshi and Kasai tributaries of the Zaire system.

Zambezan catfish diversity is contributed mostly by mochokids and clariids with relatively minor representation of other families. Mochokid diversity has been mentioned above, the interesting point being that western-sector diversity is largely made up of several endemic *Synodontis* species whilst eastern-sector diversity is of *Chiloglanis* species. The eight clariids show some interesting distribution patterns. *Clarias gariepinus* is the most widespread species within and beyond the Zambezan Province and its range limit in the south effectively marks the natural southern bounds of the Zambezi Province itself (*i.e.* the Orange River in the west and the UmTamvuna in the east). The range of *Clarias ngamensis* (see Teugels, 1986; Skelton, 1993b) includes both western- and eastern-sector systems as well as the Quanza and several southern Zairean tributaries. This pattern, in part or in whole, is repeated by other Zambezan fishes and circumscribes the western evolutionary arena (see below) and its extensions. To a large extent the same pattern is repeated by the distribution of the snake catfish *Clarias theodora*, and also, but to lesser extent, by the blotched catfish *C. stappersii* (see Teugels, 1986; Skelton & Teugels, 1992; Tweddle & Skelton, 1993). The smoothhead catfish *C. liocephalus* extends from the Kunene-Okavango-Upper Zambezi through the Western Rift systems to Lake Victoria and possibly to the Tana (Teugels, 1986; Skelton & Teugels, 1992). The vundu, *Heterobranchus longifilis* (Fig. 6d) is restricted to the Middle and Lower Zambezi-Buzi within the Zambezan Province but extends to the Zaire, the Ruaha and to West Africa and the Nilo-Sudan elsewhere (Teugels *et al.*, 1990). This is another significant pattern for several Zambezan fish species.

Cyprinodont diversity is relatively low and, apart from *Aplocheilichthys myaposae* in Natal, little endemic speciation appears to have occurred within the Zambezi Province. As with the clariids the ranges of most top-minnows (*Aplocheilichthys* and *Hypsopanchax*) in the Zambezi Province extend to the Zaire basin. Several *Nothobranchius* species occur within the Zambezan Province along two distinct range extensions from their East Coastal focus of diversity. The one extension (involving four species) is along the south-east coastal seaboard to as far south as the Mkuze River in Natal. A second extension embraces the western-sector presence of this genus that includes different species from the Kafue floodplain (*N. kafuensis*) and the Upper Zambezi in the Caprivi area (*Nothobranchius* sp.) respectively. These species mark the extremes along a line of distribution of the genus that includes the Chambeshi and upper Lualaba floodplains.

The significance of the serranochromine cichlids to Zambezan diversity and distribution has already been highlighted. The speciation of the genera *Serranochromis* and *Sargochromis* within western-sector drainage units

is remarkable and the overall pattern including the localised and isolated presence of *Serranochromis meridianus* and *Chetia brevis* in the Incomati system will have enhanced significance once the phylogeny of the lineage is better understood (Greenwood, 1993). The broad distribution pattern displayed by serranochromine cichlids again circumscribes the historical bounds of the western-Zambeian fauna. Another feature of Zambeian cichlid diversity is the localised isolation of several endemic species in the Kunene River (Greenwood, 1984). Without clear phylogenetic relationships for these species the phenomena are uninformative biogeographically. Zambeian tilapiine diversity includes species of *Oreochromis* and *Tilapia*. The distribution pattern of *Oreochromis* within the Zambezi Province mirrors that of the aplocheilid genus *Nothobranchius* to some extent. Thus on the one hand the range of "East Coast species" like *O. placidus* extends down the south-east coast and a second set of species including *O. andersonii*, and *O. macrochir* in western-sector drainages. Both *Oreochromis andersonii* and *O. macrochir* are widespread in all western-sector Zambeian drainages. An intra-generic phylogenetic analysis of the *Oreochromis* would be of considerable value to Zambeian biogeography.

The presence of the few species of both the anabantids and the mastacembelids in the Zambeian Province is marginal to their major Zairean centre of diversity. Both anabantid species (*Ctenopoma intermedium* and *C. multispine*) have widespread western-sector (excluding the Kunene) distributions and a similar, fragmented eastern-sector pattern that includes an apparent relict occurrence in coastal northern Natal (see Skelton, 1987, 1988a, 1993a). Of the three spiny-eel species in the Zambezi two are endemic to the Zambezi system and the third (*Aethiomastacembelus frenatus*) displays a broader pattern similar to the clariid *C. liocephalus* that includes the drainages of Western Rift lakes as well as Lake Victoria and the Ruaha system.

Southern (or Cape) fauna

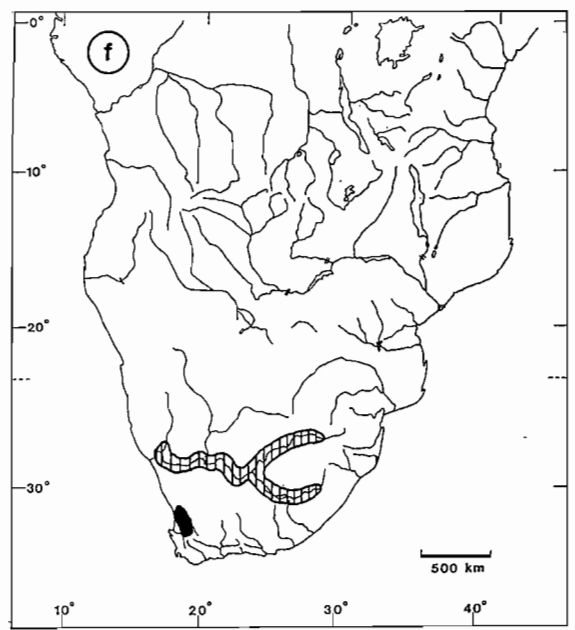
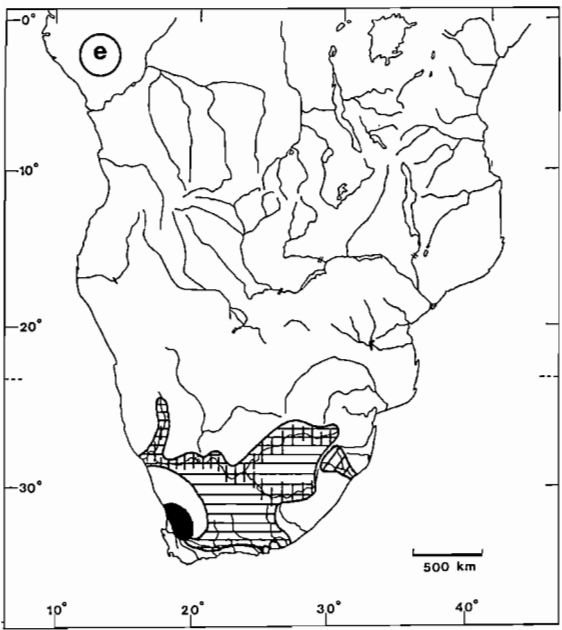
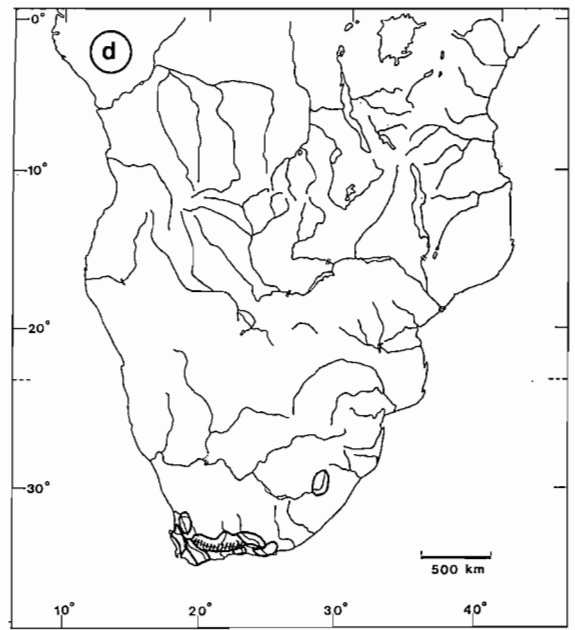
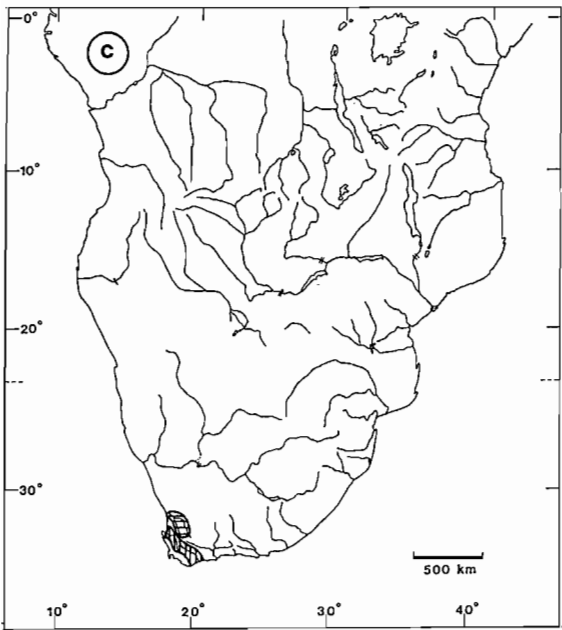
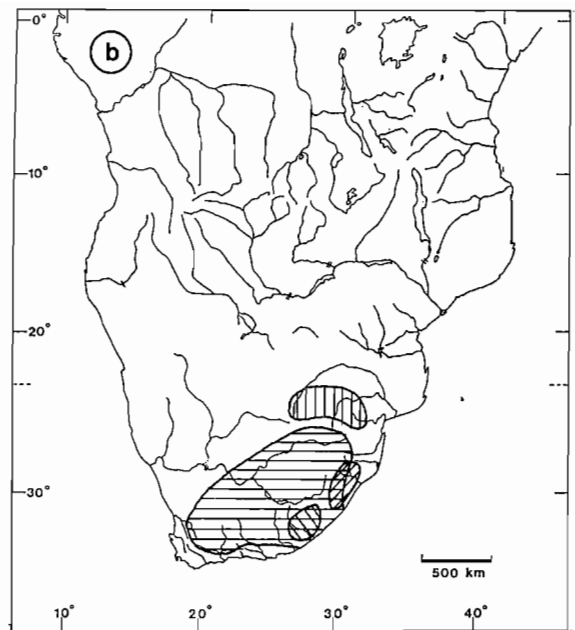
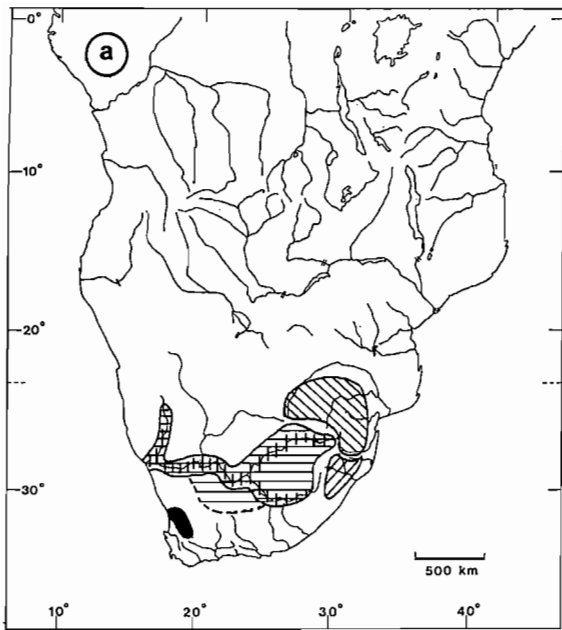
The diversity and distribution of the freshwater dispersant fishes of the Southern (or Cape) ichthyofaunal Province is relatively well known (Skelton, 1986b). The species and details of their distribution are listed in Appendix 3. The alpha-taxonomy of the southern fauna is advanced, *i.e.* there are no undescribed species known at present. Phylogenetic and cytotoxic studies have been conducted on several species groups or lineages (*e.g.* Oellermann & Skelton, 1990; Skelton, 1980a). Accounts of the distribution and biogeography (Skelton, 1986b) and the conservation status (Skelton, 1987) of the fauna have recently been published.

With 33 species the southern fauna is small by comparison with most other African ichthyofaunal regions. The entire fauna is endemic to the region and only four families are represented. The great majority (27 species, 81%) are cyprinids, and the majority of these (23 species,

85% of the cyprinids or 70% of the fauna) are barbines, the remaining four species are of the genus *Labeo*. The barbines are a heterogeneous assemblage consisting of the following lineages or groupings: (a) a distinctive monophyletic lineage of seven species of *Pseudobarbus*, known locally as redfin minnows on account of their distinctive coloration (Skelton, 1980b, 1988b, 1993a), (b) five large *Barbus* species with parallel-striated scales, known as "yellowfish", (c) two large *Barbus* species with radial-striated scales and a serrated primary dorsal fin ray, (d) four species of small *Barbus* with radial-striated scales and a serrated primary dorsal fin ray, two species are related (*B. calidus*, *B. erubescens*; Skelton, 1988b), the relationships of the other two (*B. trevelyani*, *B. hospes*) are unknown, (e) a distinctive "chubbyhead" group (probably a lineage) of four soft-rayed *Barbus* minnows, and (f) one other soft-rayed *Barbus* minnow (*Barbus pallidus*). The southern *Labeo* species form a lineage but their interspecific and outgroup relationships are not yet established (Reid, 1985). The non-cyprinids of this fauna consist of an endemic family of three austroglanidid catfishes, a single galaxiid and two anabantids of the endemic genus *Sandelia*. The faunal composition is therefore unusual and marked by the absence of all typical Afro-tropical fish families except the cyprinids and the anabantids.

The distribution of fishes within the province conforms to a general pattern centred around the Orange River system and adjacent basins (Skelton, 1986b). Local endemism is high and most species are confined to either a single drainage system or to a restricted range or set of systems. Diversity is extremely low (Table III) and most river systems have only between four and six species, with the notable exceptions of the Orange (nine southern and six Zambeian species) and the Olifants (10 species). Eight of the 10 species in the Olifants River are endemic to that system. *Barbus anoplus* is the most widespread species in the Province (Fig. 7b) with a range that conforms in large degree to the outcropping of Karoo Group sediments. The austroglanidid catfishes are the southern-most African catfishes, with one species (*Austroglanis sclateri*) in the Orange River system and two (*A. barnardi*, *A. gilli*) in the Olifants River system (Fig. 9f). A single species of *Galaxias* occurs in the streams of the southern and south-west Cape from the Keurbooms River in the East to the Olifants River in the West (Fig. 7g). *Sandelia capensis* also occurs in coastal rivers of the southern and south-west Cape from the Coega River in Algoa Bay to the Verlorevlei River to the north of the Berg River on the west coast (it has been translocated to the Olifants River system) (Fig. 7h). *Sandelia bainsii* occurs in five eastern Cape river systems (Kowie, Great Fish, Keiskamma, Buffalo and Nahoon).

Of the southern cyprinid lineages the yellowfishes (large *Barbus*) and the labeos largely conform to the same pattern of two species each in the Orange-Vaal, a species in the Olifants, and one in Natal (Tugela) (Fig. 7a,e). There is also a yellowfish species (*B. polylepis*) in the plateaux reaches of the Limpopo, Incomati and Pongola



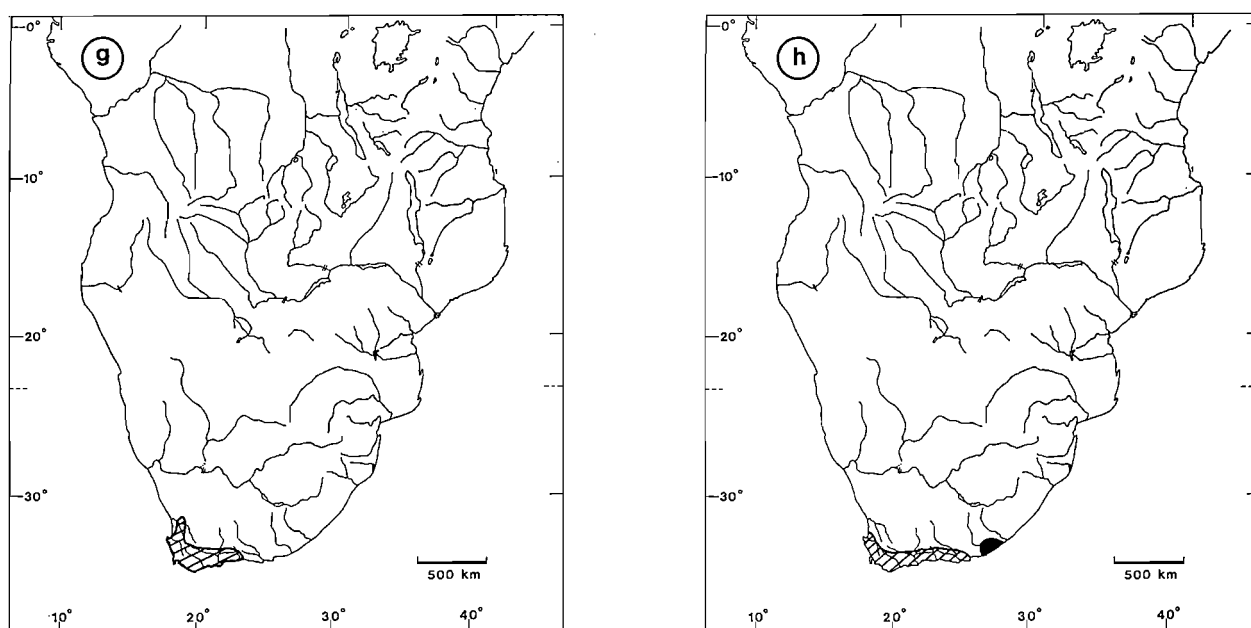


Figure 7. Examples of the distribution of freshwater dispersant fishes of the Southern (Cape) Ichthyofaunal Province. (a) Yellowfish (large *Barbus* complex); (b) *Barbus anoplus* group; (c) *Barbus serra/B. andrewi*; (d) Redfins (*Pseudobarbus* spp.); (e) southern labeos (*Labeo umbratus* group); (f) *Austroglanis* spp.; (g) *Galaxias zebratus*; (h) *Sandelia bainsii*, *S. capensis*. - *Exemples de distribution des poissons strictement d'eaux douces de la Province du Cap.* (a) Yellowfish (complexe des grands *Barbus*); (b) groupe *Barbus anoplus*; (c) *Barbus serra/B. andrewi*; (d) Redfins (*Pseudobarbus* spp.); (e) Labeo du Sud (groupe de *Labeo umbratus*); (f) *Austroglanis* spp.; (g) *Galaxias zebratus*; (h) *Sandelia bainsii*, *S. capensis*.

Table III. Summary of freshwater dispersant fish diversity in the Southern or Cape Ichthyofaunal Province. **Fam** - families; **Gen** - genera; **Spec** - species; **SI** - Similarity Index = No. shared/ combined total. **Be** - Berg, **Br** - Breede, **Gam** - Gamtoos, **Gou** - Gourits, **Keur** - Keurbooms, **Li** - Limpopo, **O** - Orange, **Oli** - Olifants, **T** - Tugela. ¹Species shared or closely related species shared (two species of a related group in one system are counted as a shared unit). ²Excludes Zambezan fish species. - *Résumé de la diversité des poissons d'eaux douces dans la province ichtyofaunistique de Sud ou du Cap.* **Fam** - familles; **Gen** - genres; **Spec** - species; **SI** - Indice de similarité = nombre en commun/nombre total; **Be** - Berg, **Br** - Breede, **Gam** - Gamtoos, **Gou** - Gourits, **Keur** - Keurbooms, **Li** - Limpopo, **O** - Orange, **Oli** - Olifants, **T** - Tugela. ¹Espèces partagées ou espèces proches partagées (deux espèces d'un groupe proche dans un système sont comptées comme une unité partagée). ²En excluant des espèces de la province ichtyofaunistique du Zambèze.

System	Fam	Gen	Spec	Compared	Combined total	Number shared ¹	SI
Limpopo ²	1	1	3	Li/O	11	2	0.20
Tugela ²	1	2	5	Li/T	6	2	0.33
Kei	1	1	2	O/Ke	10	1	0.10
Gamtoos	2	4	6	O/Gam	12	4	0.33
Keurbooms	3	3	4	Gou/Keur	7	3	0.43
Gourits	3	4	6	O/Gou	12	3	0.25
Breede	3	4	4	Br/Gou	8	3	0.38
Berg	3	4	4	Oli/Be	13	3	0.23
Olifants	3	5	10	Oli/O	18	6	0.33
Orange ²	2	4	9	O/T	12	4	0.33

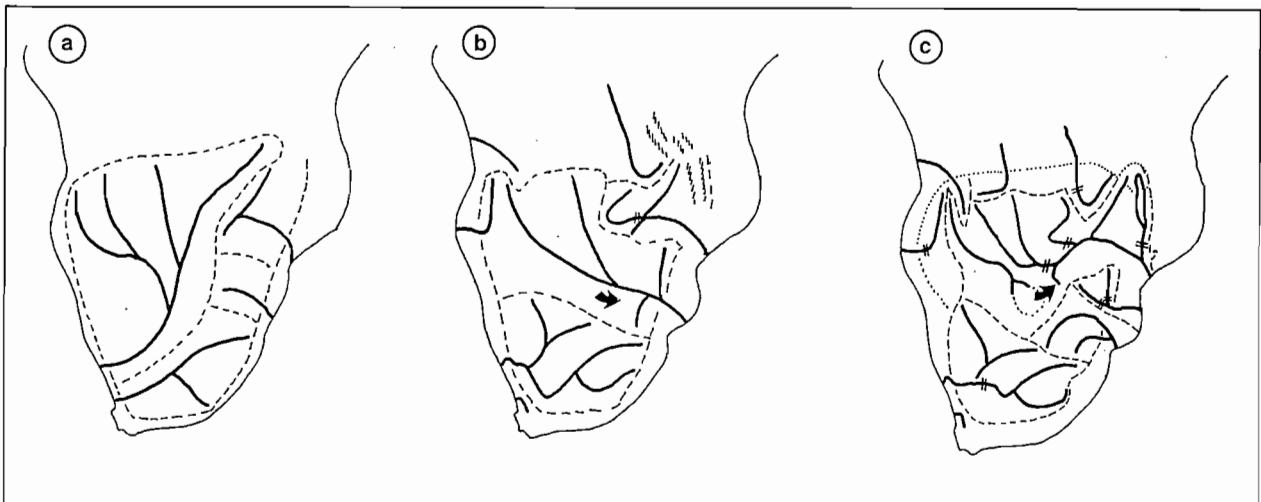


Figure 8. Outline of drainage evolution in southern Africa: (a) Early Tertiary; (b) Mid-Tertiary; (c) Late-Tertiary. Heavy lines show main drainage lines, dashed lines show catchment divides, dotted line shows former extent of west-Zambezi catchment. Arrows indicate major diversion of Okavango-Upper Zambezi drainage. - *Évolution de l'hydrographie du Sud de l'Afrique: (a) Bas Tertiaire; (b) Moyen Tertiaire; (c) Haut Tertiaire. En trait gras sont indiquées les principales rivières et en trait discontinu leur système hydrographique. L'extension antérieure du bassin ouest du Zambèze est indiquée en pointillé. Les flèches indiquent les principales diversions de l'ensemble Okavango-Haut Zambèze.*

systems. One of the Orange-Vaal *Labeo* species, *L. umbratus*, also occurs in the larger coastal rivers that drain the Great Escarpment (Fig. 7e). The range and pattern of the chubbyhead barb (*Barbus anophus*) group of minnows (Fig. 7b) almost completely matches the yellowfish-labeo pattern except in two respects, one that species occur in the rivers of Transkei where the yellowfish-labeos are absent, and secondly the minnows are absent from the lower Orange where the yellowfish-labeos are present. The redfin minnows (*Pseudobarbus*) occur within the rivers of the Cape Fold mountains (southern and south-west Cape) from the Sundays River in the East to the Olifants River system in the West, and in the Drakensberg tributaries of the Orange River system in Lesotho (Figs 7d, 11).

The distributions of other cyprinids of the southern fauna is varied and irregular: three species (*B. calidus*, *B. erubescens*, *B. serra*) in the Olifants River; one (*B. andrewi*) in the Berg and Breede (south-west Cape); one in the Amatola Mountains (*B. trevelyani*); and *B. pallidus* in the eastern Cape, the Vaal River (Orange system) and the Tugela in Natal. *Barbus hospes* is restricted to the lower Orange River, but the phylogenetic affinities of this unusual species are unknown and it may not correctly belong in the southern fauna.

Biogeography of fishes in southern Africa

1. Zambezi Province

a. Hydrographic history

The modern dual nature of the drainage configuration of southern Africa, consisting of large interior catchment

basins with few outlets to the sea, surrounded by a perimeter of short coastal rivers operating from the escarpment-divide, traces back to the early post-Gondwana drainage of the subcontinent (Partridge & Maud, 1987; Thomas & Shaw, 1988). The early outlets for the interior drainage were to the Atlantic Ocean via the Olifants River mouth region and the Orange River mouth, and to the Indian Ocean via the Limpopo and Lower-Zambezi valleys. These drainage outlets were usually along lines of crustal weakness such as fault troughs between stable crustal blocks or cratons (Partridge & Maud, 1987).

The modern configuration of the Zambezi River system and neighbouring systems appears to have involved three main development phases. In the earliest phase (Fig. 8a) the drainage of the western sector units including the proto-upper Kunene, the Okavango, Upper Zambezi, the Kafue and the Chambeshi are considered to have been tributaries of a large southerly drainage, the so-called Trans-Tswana system, to reach the sea via the proto-Lower Orange (McCarthy, 1983; Moon & Dardis, 1988). At present the evidence from the fish fauna to support this system is weak as there are only six "Zambeziian" species in the Orange River and they may well be derived from later drainage links. However Hende (1978) reported clariid fin spines from middle Miocene age fossil deposits at Arrisdriift near the mouth of the Orange River. The reconstructed environment for the time of deposition of these fossils was that of a well-watered tropical environment. As there is no evidence that any clariids have ever occurred in the Olifants River it is likely that they were not present in the upper reaches of the Orange at this time. This fossil record therefore may provide support for the Trans-Tswana concept.

Timing of this first phase is from early to mid-Tertiary, during the so-called "African" erosion cycle (Veatch, 1935; Dixey, 1955; Partridge & Maud, 1987). During this time the proto-Lower/Middle Zambezi and the proto-Limpopo were relatively restricted drainages which nevertheless had penetrated the escarpment and the adjacent interior. In the process of penetration, and also at a relatively early stage, the encroaching Middle Zambezi captured the Luangwa and began to advance headward into the faulted "Gwembe trough" (Dixey, 1955) (Fig. 8b).

The second phase of Zambezan development involved the diversion of the western drainage from the south to the south-east, *i.e.* from the Orange to the Limpopo valley (Du Toit, 1933; Bond, 1975; Thomas & Shaw, 1988, 1990). Several lines of geological and biological evidence including the distribution of freshwater fishes and plant distribution strongly support this arrangement (Moore, 1988). McCarthy (1983) suggested that the demise of the southern (Trans-Tswana) drainage may have coincided with the infilling of the Kalahari Basin. The infilling of the Kalahari was already in progress by the late Cretaceous and continued to Miocene times (Partridge & Maud, 1987) and so it is not known precisely when the southern drainage may have been disrupted. The Upper Zambezi-Limpopo connections were operating by mid-Tertiary (Miocene) times and ended in the Pliocene as a result of tectonic uplift along the Kalahari-Zimbabwe axis and downwarping in the Okavango region (Thomas & Shaw, 1988, 1990). This tectonic movement may have caused some endoreism and damming of the Okavango and the Upper Zambezi to form a large shallow lake ("Lake Magadigadi") before the Upper Zambezi was diverted to the Middle Zambezi.

Throughout the Tertiary the proto-western Zambezi drainage was progressively dismembered as a result of watershed retreat and river capture. In the north-east the tectonism producing the Western Rift valley dates back to the Miocene (Tiercelin & Mondeguer, 1991) and had repercussions on the surrounding drainage. The Chambeshi-Kafue alignment was disrupted by the capture of the Chambeshi by the Luapula, probably early in the end-Tertiary cycle (Dixey, 1955). This break may have been after the Kafue-Upper Zambezi drainage was diverted by a tributary of the Middle Zambezi during the tectonic disturbances of the Miocene (Dixey, 1955). Streams that are now tributary to the Gwai River (Middle Zambezi) formerly flowed west as part of the Upper Zambezi system (Thomas & Shaw, 1990). These streams were diverted to the Gwai since the late Pliocene (*i.e.* in Pleistocene times) (Thomas & Shaw, 1988). Southern headwaters of the Zaire River system have tapped Zambezan headwaters along the divide separating these systems (King, 1962). The present divide is remarkably flat in places so that extensive swamps flow between both the Zaire and Zambezi at times, facilitating the two-way transfer of certain fish species (Bell-Cross, 1965-66b). A capture of a headwater of the Upper Zambezi by the Kasai is well documented (Veatch, 1938; Dixey, 1943;

1945; Bell-Cross, 1965-66b) and supported by the west-east alignment of the upper reaches and an abrupt northward deflection of the Kasai. A relatively early capture of the Kunene River by an advancing coastal tributary is also documented to form part of the west-Zambezan drainage dismemberment (Wellington, 1938).

There are several "Zambezan" fish species in the affluent rivers of Lake Malawi, *e.g.* *Pollimyrus castelnaui*, *Barbus bifrenatus*, *Tilapia sparrmanii*, *Pseudocrenilabrus philander*, *Clarias stappersii*, *Serranochromis robustus*, and it seems likely that the Lake Malawi catchment also has historical hydrographical ties with the ancient "west-Zambezan" Miocene peneplain and its early drainage (Tweddle, 1982). *Barbus litamba* in Lake Malawi is closely related to *B. mattozi* from the Kunene, Zambezi and Limpopo (Banister & Clark, 1980). Some of the above species have unusual and restricted distributions within the Lake Malawi catchment basin which may reflect historical ranges or associations. For example, *P. castelnaui*, *B. bifrenatus*, *T. sparrmanii*, *C. stappersii* and *P. philander* are confined to the affluents of the northern section of the lake (Tweddle & Willoughby, 1978; Tweddle 1982; Tweddle & Skelton, 1993). Unlike certain other Zambezan fishes the above species do not occur in the Lower Shire River or the Lower Zambezi and the geographical links underpinning these Lake Malawian distributions have yet to be clearly explained.

The diversion and capture of the Upper Zambezi by the Middle Zambezi to form the modern configuration of the system is the third phase in the development of the system (Fig. 8c). During the Miocene the proto-Middle Zambezi extended its course headwards within the Chicoa and Gwembe troughs (Lister, 1979). Having breached the overlying Karoo sediments headward progress was slowed but not halted by the more resistant pre-Cambrian gneisses of the Kariba gorge (Lister, 1979). Renewed uplift in the Pliocene rejuvenated the erosion cycle and precipitated the capture of the Upper Zambezi by a headwater of the Middle Zambezi (Dixey, 1955) (Fig. 8c). The process may have involved lateral diversion of the river course by damming and overflow into the Livingstone syncline (Lister, 1979; Thomas & Shaw, 1988, 1990). The diversion resulted in renewed erosion of the Middle Zambezi river valley and the accelerated formation of the modern Victoria Falls at the head of the Batoka Gorge (Bond, 1975). Large physical barriers like the Victoria Falls on the Zambezi, the Chasunta Falls on the Kafue, the Kapachira Rapids on the Shire and the Augrabies Falls on the Orange, have preserved the integrity of both upstream and downstream faunas of particular river sections during and since the process of drainage recombination. The distribution of species like the tigerfish *Hydrocynus vittatus* within the Zambezan Province (Jubb, 1952) illustrates this point clearly.

b. Distribution patterns

Species level phylogenies are not available for Zambezan fishes so that a biogeographical interpretation of

the fauna depends on species distribution patterns and assumed close relationships within groups or between species. There are sufficiently clear patterns of coincident species distributions to formulate a working hypothesis of Zambezan biogeography that should be tested against more critically researched phylogenetic relationships.

Although there are as many permutations of distributions as there are species in the province, in general the individual distribution patterns can be grouped into at least the following categories (endemic in these groups refers to the Zambezi Province *sensu lato*):

1. non-endemic species with widespread distributions throughout the Province, e.g. *Marcusenius macrolepidotus*, *Petrocephalus catostoma*, *Barbus paludinosus*, *B. trimaculatus*-*B. poechii*, *B. radiatus*, *B. unitaeniatus*, *Labeo cylindricus*, *Hydrocynus vittatus*, *Micralestes acutidens*, *Amphilius uranoscopus*, *Schilbe intermedius*, *Clarias gariepinus*, *Aplocheilichthys johnstoni*, *Pseudocrenilabrus philander*, *Tilapia rendalli*, *T. sparrmanii*.
- 2a. endemic species confined to western-sector drainages, e.g. *Kneria maydelli*, *Parakneria fortuita*, *Barbus barnardi*, *B. bellcrossi*, *B. codringtonii*, *B. thamalakanensis*, *Labeo lunatus*, *L. ansorgii*, *Hemigrammocharax machadoi*, *Parauchenoglanis ngamensis*, *Clariallabes platyprosopos*, *Chiloglanis fasciatus*, *Synodontis leopardinus*, *S. macrostigma*, *S. macrostoma*, *S. thamalakanensis*, *S. vanderwaali*, *S. woosnami*, *Nothobranchius kafuensis*, *Nothobranchius sp.*, *Aethiomastacembelus vanderwaali*, *Sargochromis carlottae*, *S. coulteri*, *S. giardi*, *S. greenwoodi*, *S. mortimeri*, *Serranochromis altus*, *S. angusticeps*, *S. longimanus*, *S. thumbergi*, *Orthochromis machadoi*, *Thoracochromis albolabrus*, *T. buysi*, *Tilapia guinasana*.
- 2b. non-endemic species confined to western-sector drainages, e.g. *Mormyrus lacerda*, *Pollimyrus castelnaui*, *Kneria angolensis*, *Kneria polli*, *Barbus afrovernayi*, *B. barotseensis*, *B. brevidorsalis*, *B. dorsolineatus*, *B. fasciolatus*, *B. haasianus*, *B. miolepis*, *B. multilineatus*, *Coptostomabarbus wittei*, *Hemigrammocharax multifasciatus*, *Nannocharax macropterus*, *Rhabdalestes maunensis*, *Hepsetus odoe*, *Schilbe yangambianus*, *Synodontis nigromaculatus*, *Clarias liocephalus*, *C. stappersii*, *Aethiomastacembelus frenatus*, *Hemichromis elongatus*, *Oreochromis macrochir*, *O. andersonii*, *Serranochromis angusticeps*, *S. macrocephalus*, *Tilapia ruweti*.
- 3a. endemic species confined to eastern-sector drainages, e.g. *Parakneria mossambica*, *Barbus afrohamiltoni*, *B. brevipinnis*, *B. marequensis*, *B. treurensis*, *B. viviparus*, *Labeo molybdinus*, *L. rosae*, *Varicorhinus nelspruitensis*, *V. pungweensis*, *V. nasutus*, *Distichodus mossambicus*, *D. shenga*, *Amarginops hildae*,

Amphilius laticaudatus, *A. natalensis*, *Chiloglanis anoterus*, *C. bifurcus*, *C. emarginatus*, *C. paratus*, *C. pretoriae*, *C. swierstrai*, *Synodontis nebulosus*, *Aplocheilichthys myaposae*, *Nothobranchius orthonotus*, *N. kuhntae*, *N. rachovii*, *Chetia flaviventris*, *Chetia brevis*, *Serranochromis meridianus*, *Oreochromis mortimeri*.

- 3b. non-endemic species confined to the eastern-sector drainages, e.g. *Protopterus annectens*, *Mormyrus longirostris*, *Mormyrops anguilloides*, *Barbus atkinsoni*, *B. macrotaenia*, *B. toppini*, *Labeo altivelis*, *L. congoro*, *Brycinus imberi*, *Hemigrammopetersius barnardi*, *Heterobranchus longifilis*, *Malapterurus electricus*, *Synodontis zambezensis*, *Astatotilapia calliptera*, *O. mossambicus*, *O. placidus*.
4. western-sector species with sporadic (partial) eastern-sector presence, usually either in (a) the northern rivers i.e. Middle-Lower Zambezi to the Save, e.g. *Hippopotamyrus ansorgii*, *H. discorhynchus*, *Barbus haasianus*, *Barbus kerstenii*, *Aplocheilichthys hutereaui*, *Pharyngochromis acuticeps*; or (b) in southern rivers i.e. Limpopo to the Mkuze, e.g. *Barbus bifrenatus*, *B. mattozi*, *B. neefi*, *Labeo ruddi*, *Mesobola brevianalis*; or both, e.g. *Barbus eutaenia*, *B. lineomaculatus*, *B. unitaeniatus*, *Brycinus lateralis*, *Clarias ngamensis*, *C. theodora*, *Aplocheilichthys katangae*, *Ctenopoma intermedium*, *C. multispine*.

Consideration of the species in each of these categories contributes to an understanding of the evolution of the Zambezan fauna. In category 1 (non-endemic widespread) the species are often generally characteristic of the rivers of "High" Africa. An exception is the tigerfish (*H. vittatus*) which probably more correctly belongs in category 4. Category 2a (endemic western-sector) the large number of species of different families clearly suggests that the region has been a strong evolutionary centre over time. This is supported and reinforced by most of the species in category 2b (non-endemic western-sector) which are confined to rivers or parts of rivers which formerly were part of the "greater western-Zambezi" system and were diverted later by river capture (see above). Other category 2b species have broader Zairean-West African distributions (e.g. *Hepsetus odoe*, *Hemichromis elongatus*) and are most likely late-entrants to the Zambezan fauna. Similar comments apply to the endemic (category 3a) and non-endemic (category 3b) eastern-sector species. For the endemics the regional speciation of typical East Coast groups like *Oreochromis* and *Nothobranchius* provides support for a long faunal history of the area and in particular for a long period of isolation between the eastern and the western sectors. In addition a few of the eastern-sector species show phyletic affinity with western-sector genera, e.g. *Serranochromis meridianus* and *Chetia* species from the Limpopo and Incomati Rivers. Other eastern-sector species from the Lower Zambezi or the Buzi River show affinity with Lualaba-Zaire genera, e.g. *Amarginops hildae*. The non-endemic species in the eastern-sector (category 3b)

are distributed either further north in the East Coast Province or through the Lualaba-Zaire (e.g. *Heterobranchius longifilis* and *Malapterurus electricus*). Species in the fourth category (western-sector species with eastern-sector relict distributions) are valuable indicators of historical drainage connections.

c. Model of biogeography

Bell-Cross (1965-66a, 1972, 1982) hypothesized that the present Zambezian fauna originated and developed within two separate drainage areas, a western (which he termed WETBID for Western End Tertiary Basin of Internal Drainage) and an eastern (EETBD for Eastern End Tertiary Basin Drainage). Bell-Cross considered that the western basin derived its fauna via a series of connections with the Kasai and Lualaba (so-called Zambian-Zaire) branches of the Zaire system. He proposed that the eastern basin derived its fauna partly from a "Nilotic" (i.e. East Coastal) source, and partly from the Zaire system. In the latter case the connections were indirect (i.e. either via Lake Rukwa or via the Malagarasi-Ruaha and the East Coast). Other authors, notably Jubb (1964),

Jubb & Farquharson (1965), Gaigher & Pott (1973) and Bowmaker *et al.* (1978), looking to explain the southern African fauna as a whole, proposed a series of "faunal invasions" based on hypothetical drainage connections. Bowmaker *et al.* (1978) summarised these invasions to include an early (mid-Pliocene) exchange from the Zaire and Upper Zambezi to the Orange and Cape coastal rivers; a Tertiary (late Pliocene) exchange between the Upper Zambezi and the Limpopo; an invasion of the Lower Zambezi from the Zaire via the Malagarazi and the East Coast; a Pleistocene coastal link between the Lower Zambezi and coastal Limpopo; a Limpopo-Orange connection; and cross-watershed connections between the Orange and southern coastal systems. A new model of Zambezian biogeography that incorporates some of these ideas, but differs in certain fundamental aspects, is outlined below.

The model proposes the Zambezian ichthyofauna to have developed in accordance with the three phases of hydrographic evolution outlined above: Stage I (Fig. 9a). Separate western (interior) and eastern (coastal) faunas evolved and became established. At the same time a southern fauna evolved within the proto-Olifants-Orange

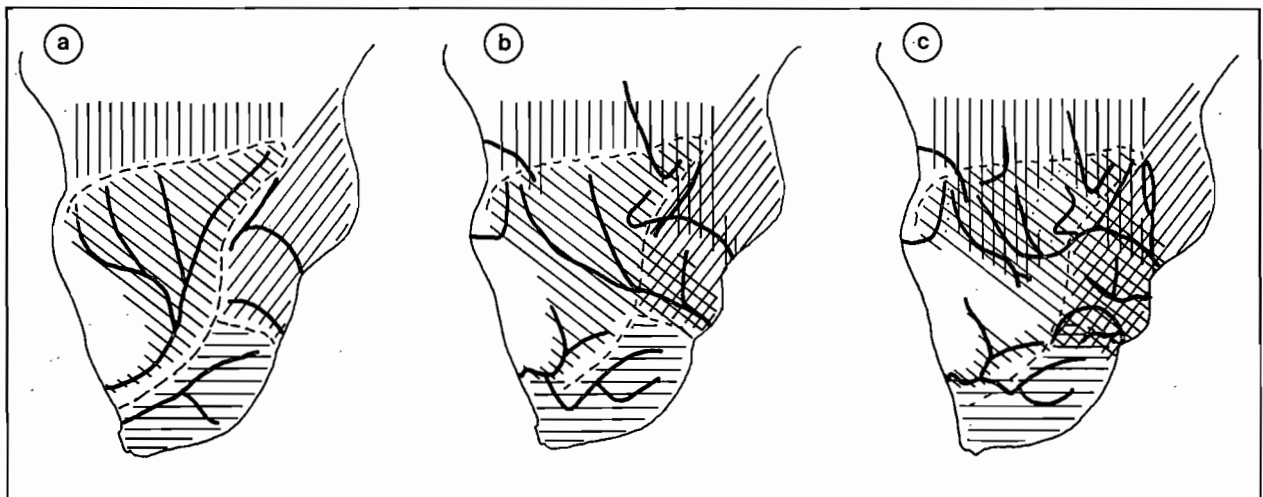


Figure 9. Biogeographic Model for Zambezian freshwater dispersant fishes. (a) Early Tertiary; (b) Mid-Tertiary; (c) Late-Tertiary. (a) In the early-Tertiary the freshwater fish faunas of southern Africa became established in four evolutionary arenas (1) the southern (horizontal hatching), (2) western arena (left slanting hatching), (3) eastern arena (right slanting hatching), (4) Zairean arena (vertical hatching). (b) By the mid-Tertiary there were infusions of western and Zairean fauna into the eastern arena, and marginal infusions of Zairean and southern fauna into western arena. (c) By the late-Tertiary there was a second infusion of western fauna into the eastern arena and further infusion of Zairean fauna into the western arena. Minor faunal infusions occur along contact zones of the faunal arenas e.g. western/eastern elements into the Southern Arena. - *Modèle biogéographique pour les poissons d'eaux douces de la Province ichtyofaunistique du Zambèze. (a) Bas Tertiaire; (b) Moyen Tertiaire; (c) Haut Tertiaire. (a) Durant le Bas Tertiaire, les faunes de poissons d'eaux douces du Sud de l'Afrique se sont distribuées en quatre zones: (1) la zone du Sud (hachure horizontale), (2) la zone de l'Ouest (hachure gauche), (3) la zone de l'Est (hachure droite) et (4) la zone du Zaire (hachure verticale). (b) Durant le Moyen Tertiaire des invasions de faunes venues de l'Ouest et du Zaire ont eu lieu dans la zone de l'Est, ainsi que des invasions plus marginales des faunes du Zaire et du Sud dans la zone de l'Ouest. (c) Durant le Haut Tertiaire une seconde intrusion de la faune de l'Ouest vers la zone de l'Est ainsi que la continuation de l'intrusion de la faune zairoise dans la zone de l'Ouest ont eu lieu. Des colonisations faunistiques moins importantes ont eu lieu dans les zones de contact, e.g. des éléments de l'Ouest et de l'Est vers la zone du Sud.*

basin (see below). Stage II (Fig. 9b). The western fauna underwent partial fragmentation and extended into the south-eastern sector via the Okavango-Upper Zambezi-Limpopo drainage gateway. A separate Lualaba-Middle/Lower Zambezi connection facilitated the infusion of Zairean elements into the proto-Middle/Lower Zambezi. Stage III (Fig 9c). The south-eastern extension of the western fauna (Okavango-Upper Zambezi-Limpopo) is ended and a new north-eastern extension is established through the Middle and Lower Zambezi. Continued fragmentation of the original western arena occurs through river captures and rifting. Stages II and III therefore represent separate intrusions of the western fauna into the eastern arena as a result of major downstream diversions of the Okavango-Upper Zambezi. By contrast the western faunal integrity was shielded from eastern faunal intrusions often by means of physical barriers (major waterfalls).

The above model supports Bell-Cross' (1965-66a, 1972, 1982) idea that the foundations of the modern Zambezi fauna were laid in separate western and eastern evolutionary arenas. The eastern arena consists of the Indian Ocean coastal drainages historically including the Lower and Middle Zambezi and the Limpopo. Although Bell-Cross (1965-66a, 1972, 1982) drew the boundaries of the western arena around the Kunene-Okavango-Upper Zambezi-Kafue-Chambeshi systems, geomorphological and faunal considerations suggest this may be an already diminished set of the original arena. Geomorphologically the western arena consists of the internal drainage systems operating on the elevated "African" surface as now best represented by the so-called "African surface" or "Miocene peneplain" (Partridge & Maud, 1987). If ever there were drainage connections between the proto-west-Zambezi area and Central Africa (as suggested by fish distributions) then these connections were severely fragmented by the extensive rifting of Central Africa since the Miocene. The distribution of widespread species like *Petrocephalus catostoma*, *Barbus paludinosus*, *B. jacksoni-poeciltrimaculatus*, *B. kerstenii*, *B. lineomaculatus*, *B. radiatus*, *Clarias liocephalus*, *C. theodora*, *Amphilius uranoscopus*, *Schilbe intermedius*, *Aethiomastacembelus frenatus*, and of genera like *Kneria*, *Parakneria*, *Mesobola*, *Sargochromis*, and *Serranochromis* all support the concept of an early to mid-Tertiary "pan tropical-High-African fish fauna".

By the time of the Post-African I erosion cycle (Partridge & Maud, 1987) operating from the mid-Miocene to early Pliocene the western and eastern Zambezi faunas probably were well defined within their respective arenas. The intrusion of "Lualaba" elements (e.g. *Mormyrops anguilloides*, *Mormyrus longirostris*, *Distichodus mossambicus*, *D. shenga*, and *Malapterurus electricus*) into the Middle and Lower Zambezi would seem to have required mainstream connections rather than headwater exchanges. Such connections have not yet been satisfactorily explained, although Bell-Cross (1982) suggested that the formation of the Rukwa trough

severed drainages of the proto-Luangwa and the proto-Malagarazi, the latter itself was a proto-tributary of the Lualaba, and that these interconnections allowed an exchange of Lualaba fauna into the Middle and Lower Zambezi via the proto-Luangwa.

There is firm support from the fish fauna for the proposed Stage II Upper Zambezi-Okavango-Limpopo link (Gaigher & Pott, 1973). Species present in the south-east coastal rivers as a result of this long-standing mainstream connection probably include those with widespread continuous distributions like *Marcusenius macrolepidotus*, *Petrocephalus catostoma*, *Barbus marequensis*, *B. paludinosus*, *B. trimaculatus*, *B. unitaeniatus*, *Hydrocynus vittatus*, *Micralestes acutidens*, *Clarias gariepinus*, *Pseudocrenilabrus philander*, *Tilapia rendalli*, and *T. sparrmannii*, as well as species with more fragmented or relict-like distributions e.g. *Kneria auriculata*, *Barbus bifrenatus*, *B. brevipinnis*, *B. argenteus*, *B. eutaenia*, *B. lineomaculatus*, *B. mattozi*, *B. neefi*, *Labeo ruddi*, *Mesobola brevianalis*, *Brycinus lateralis*, *Clarias ngamensis*, *C. theodora*, *Aplocheilichthys katangae*, *Chetia brevis*, *C. flaviventris*, and *Serranochromis meridianus*. Some species may also be derived from the later (Stage III) north-eastern intrusion via the Middle and Lower Zambezi in accordance with a southwards dispersal along the coastal plain suggested by Gaigher & Pott (1973) and others.

The progressive fragmentation of the western arena is also well supported by fish distributions (Bell-Cross, 1965-66a). The inclusion of the Upper Quanza in this arena is confirmed by clear ichthyofaunal associations (e.g. Nichols & Boulton, 1927; Fowler, 1930; Trewavas, 1973). Although most perimeter captures have been at the expense of the original west-Zambezi drainage, some drainage captures along the Zambezi-Zaire divide have resulted in the infusion of Zairean elements into the Zambezi fauna (Bell-Cross, 1965-66a, 1972, 1982). Species like *Schilbe yangambianus* and the recently described *Neolebias lozii* are good examples of this. Major excisions like the Kunene, the Chambeshi and the Kafue are all evidenced by the extensive faunal associations these systems display *vis-à-vis* the Zambezi (Table II). The presence of species like *Serranochromis janus*, *Clarias liocephalus*, *Aethiomastacembelus frenatus*, and *Mesobola spinifer* in the Malagarazi River is evidence of the broader extent of the original western arena.

The capture of the Upper Zambezi by the Middle Zambezi in the Plio-Pleistocene represents the major Stage III event in Zambezi biogeography, and resulted in a second major intrusion of western fauna into the eastern sector. Various factors may impede or facilitate faunal intrusions following drainage diversions and the process of establishing a new faunal equilibrium after such events may require long periods of time. In the case of the Zambezi, ecological differences between the Upper and Middle Zambezi probably inhibited complete faunal infusion until recent times (Jackson, 1962). Recent anthropogenic influences on the system such as the building of the Kariba and Cahora Bassa dams, has

upset the equilibrium and facilitated further faunal infusions (Balon, 1974). Because the ecological nature of the western-sector units is generally different to that of the eastern-sector units (Jackson, 1962) only certain species successfully extended their range into new areas following drainage changes. Thus the floodplain or swamp-like habitats found extensively in the Upper Zambezi and Okavango Rivers at present occur only in isolated sections of the Limpopo or along the coastal plain of southern Mocambique and northern Natal. Accordingly floodplain species like *Clarias theodora* and *Aplocheilichthys katangae* occur only in relatively confined and isolated pockets of floodplain-like habitats in the Transvaal Limpopo (Kleynhans, 1986; Kleynhans & Hoffman, 1992). Similarly *Ctenopoma intermedium* and *Brycinus lateralis* are relicts in the St Lucia catchment area and have not been recorded elsewhere along the coastal plain south of the Limpopo River (Skelton, 1987). Relicts of western-sector fauna in the eastern drainages of today are not restricted only to species with palustrine affinities, e.g. rheophilic species like *Hippopotamyrus ansorgii* and *Barbus eutaenia* occur in the Buzi and the upper Ruo (Bell-Cross, 1973; Tweddle & Willoughby, 1979).

The eastern faunal arena consists of a linear sequence of smaller and large river basins. Lateral connections between these rivers are necessary to ensure the basic integrity of the concept of an "evolutionary arena" for the eastern fauna. The natural geomorphological processes by which such interconnections could have occurred are river captures between adjacent systems, and downstream or coastal drainage connections through lowered sea-levels or large-scale flooding events. Both lateral captures and coastal connections undoubtedly have been important for the eastern fauna. For example a sea-level drop of 20-30 m would certainly have united the downstream reaches of the Incomati and the Pongola Rivers in Maputo Bay. Sea-level fluctuations of as much as 300 m above and 200 m below present day levels have occurred around southern Africa since the Pliocene (Siesser & Dingle, 1981). Large-scale flood events along the coastal plain (such as produced by tropical cyclones) may serve essentially the same result as lowered sea-levels in terms of faunal transfer along the coastal plain. The Urema depression, a southern extension of the Malawi Rift trough, between the Lower Zambezi and the Pungwe Rivers in Mocambique, is flooded annually to provide unbroken aquatic communication between these systems (King, 1951).

The St Lucia catchment basin in northern Natal marks the southern limit of distribution for a number of Zambezi species (Skelton *et al.*, 1989) but a number of species occur beyond this basin to the south. The euryhaline cichlid *Oreochromis mossambicus* ranges furthest south of any freshwater dispersant "Zambezi" fish, to the Bushmans River in the Cape (Jubb, 1967). Other more southerly extensions of freshwater dispersants include *Clarias gariepinus* to the Mpambanyoni River, Natal (Coke, 1993); *Barbus paludinosus* to the

Vungu, *Barbus trimaculatus* and *Clarias theodora* to the Mdloti, *Barbus viviparus* to the Umtamvuna, *Labeo molybdinus* to the Tugela, and *Amphilius natalensis* to the Umkomaas. Most of these species probably extended their range via a lowland or coastal route (Crass, 1962, 1966), but this is unlikely for *Amphilius natalensis* and other upland stream species for which lateral stream capture is the more probable explanation.

Mesobola brevianalis, *Barbus paludinosus*, *B. trimaculatus*, *Clarias gariepinus*, *Pseudocrenilabrus philander* and *Tilapia sparrmanii* range south to the Orange River in the west. Of these species only *C. gariepinus* occurs in the Orange River above its confluence with the Vaal (Skelton, 1986). *Mesobola brevianalis* is restricted to the Lower Orange below Aughrabies Falls. All the other Zambezi elements occur in the Vaal and its northern bank tributaries. Gaigher & Pott (1973) suggested a Limpopo-Orange watershed exchange during the late-Tertiary to account for the presence of these species in the Orange. In the case of *Mesobola brevianalis* at least it is necessary to suggest that there was probably a short-circuiting of the Vaal-Limpopo connections through the Molopo subsystem to the lower Orange (Mayer, 1973; Partridge & Maud, 1987) to explain the restricted presence of this species in the Lower Orange. Alternatively the species could be an ancient survivor from the earliest Trans-Tswana drainage postulated above.

2. Southern (or Cape) Province

a. Hydrographic history

The drainage history of southern Africa as presented by Partridge & Maud (1987) (Fig. 10) forms the necessary framework to interpret the biogeography of the Southern ichthyofauna. Partridge & Maud's (1987) model rests on the same foundations and integrates well with the drainage history of the Zambezi Province as presented above (Fig. 10a,b,c). As the sub-continent defined itself in the late-Cretaceous times the drainage system that emerged operated from two planes, the one from a cordon of high land to the elevated interior plateaux, and the other from the outer slopes of the escarpment directly to the coast. The interior drainage formed the proto-Orange system and flowed west to reach the Atlantic in the region of the Olifants River mouth. A series of shorter, coastal rivers extended from the Great Escarpment to the sea (Fig 10a). In places the Escarpment was as far as 200 km nearer the continental edge from where it now stands. In the south the Cape Fold mountains interceded between the Escarpment and the coast. From an early stage these Fold mountains formed a belt of high relief and initially the drainage from the northern flanks of the Fold mountains was either part of the interior basin drainage or, alternatively, together with the drainage from the Escarpment was deflected eastwards along the strike of the ranges to the coast, in the way the Groot-Gamtoos River does at present. Within the fold belt the early drainage, although relatively

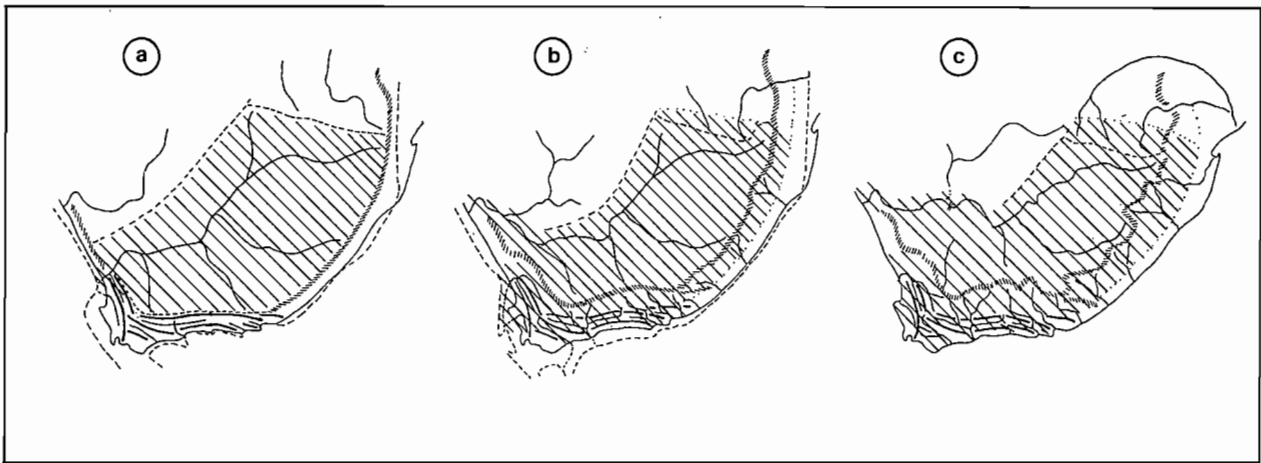


Figure 10. A conceptual model of drainage development (after Partridge & Maud, 1987) and evolution of the southern ichthyofauna. (a) Early-Tertiary, (b) Mid-Tertiary, (c) Late-Tertiary. Key: heavy lines depict Cape Fold Mountain belts; hatched line the escarpment divide; offshore dashed line shows approximate shoreline at the time; cross-hatching depicts the Southern faunal arena. The model shows (a) the development arena of the southern fauna comprising the original interior drainage basin (proto-Orange-Olifants River system), and on subsequent contraction of this drainage basin (b & c) through river capture and scarp retreat, the fauna was geographically fragmented through stranding in peripheral drainages. In some cases the fragmented peripheral populations speciated. - *Modèle conceptuel d'évolution des bassins versants (d'après Partridge & Maud, 1987) et d'évolution de l'ichtyofaune de la Province du Sud. (a) Bas Tertiaire; (b) Moyen Tertiaire; (c) Haut Tertiaire. Gras: Zone du Cape Fold Mountain; grisé: zone d'escarpement; traits près des côtes: limite approximative de la mer; traits croisés: distribution de la faune du Sud. Le modèle indique (a) la zone de colonisation de la faune du Sud ainsi que le bassin versant original (système hydrographique du proto-Orange-Olifants); (b & c) après rétraction de ce bassin par capture de rivières et retrait de l'escarpement, la faune s'est retrouvée fragmentée et isolée dans différents bassins périphériques. Dans certains cas, ces faunes isolées ont subi une spéciation.*

disintegrated, also was longitudinal within the synclinal valleys of the system (Lenz, 1953). By the Early Tertiary (Oligocene) the coastal and hinterland mountain arcs had been breached and the drainage re-directed through the narrow gorges (poorts) characteristic of these ranges (Lenz, 1953). Initially the Upper Vaal-Orange drained to the Atlantic via the region of the modern Olifants River mouth and the Lower Orange was at this time the lower course of the "Trans-Tswana" system (*i.e.* the Stage I interior or western Zambezi). The divide between the proto-Vaal and the proto-Limpopo was considerably (*i.e.* by 75-100 km in places) further north than it is at present (Partridge & Maud, 1987).

During the Miocene tectonic uplift occurred along several axes in southern Africa resulting in rejuvenation of the erosion cycles and with important consequences for the drainage (DuToit, 1933). One of the important consequences attributed to this uplift is the capture of the Olifants-Orange by the Koa tributary of the Lower Orange (Partridge & Maud, 1987) (Fig. 10b), to isolate the Olifants and its fauna. Scarp retreat and concomitant river captures had also shrunk the margins of the interior drainage and progressively transferred headwater drainage of the proto-Orange to adjacent coastal rivers. In places localised penetration of the Escarpment and subsequent river captures resulted in a process of saltation and left by-passed residuals of the original scarp. A notable example of this is the Tandjesberg-Winterberg-

Amatola range in the Eastern Cape (Wellington, 1928). As prominent topographic features of the landscape such by-passed residuals have provided sanctuary for relict species such as *Sandelia bainsii* and *Barbus trevelyani* (Skelton, 1988b). Headward erosion along the Limpopo-Vaal watershed was facilitated by subsidence to the north of the watershed within the Limpopo catchment (DuToit, 1933; Partridge & Maud, 1987; Botha, 1988). Intra-drainage basin captures also occurred as a result of scarp penetration. For example the Steelpoort, a major tributary of the Limpopo basin, was diverted from its northward course to the east, by an encroaching tributary (the Olifants) that breached the Escarpment.

Further tectonic uplift in the late-Pliocene, especially in the east, again rejuvenated streams and modified the drainage network to conform largely to the modern arrangement (Fig. 10c) (Partridge & Maud, 1987). The course of the Orange River was short-circuited by a second capture of the upper system by an encroaching headwater tributary of the Lower Orange, at Prieska. The diversion of the system through this tributary increased the erosion of the Lower Orange gorge and extended the nick-point, as represented by the Augrabies Falls, to its present position. The headwaters of a northern tributary to the Lower Orange (the Molopo River) extended eastwards into the Limpopo-Vaal watershed. Although the Molopo is intermittent and has not been connected to the Orange in recorded historical times,

there is evidence that it was a much more substantial system in the past (Wellington, 1958). The tectonism also precipitated several river captures along the Great Escarpment such as the capture of the Slang River (formerly a Vaal headwater) by the Buffalo (Tugela) (Partridge & Maud, 1987).

Drainage evolution within the Cape Fold mountains is also pertinent to the distribution of fishes (Barnard 1936, 1943). Barnard (*op. cit.*) describes several river piracy captures such as between the Berg River and the Breede River in the Tulbach Valley, and captures of headwaters of the Gourits by Breede tributaries. The Keurbooms River is the only system that has penetrated the southern or coastal arc of the Outeniqua-Tsitsikamma ranges. By doing so it tapped tributaries of the Gourits system and explains the presence of the slender redbfin (*Pseudobarbus tenuis*) and possibly other species like *Galaxias zebratus* in the Keurbooms (Skelton, 1980b). Coastal and offshore connections between adjacent rivers facilitated dispersion of freshwater fishes between otherwise isolated drainage basins. A major regression of sea level during the mid-Tertiary (Oligocene-Miocene) probably connected the lower Olifants and Berg Rivers (Dingle & Hendey, 1983). Less dramatic sea-level fluxes are required to explain the faunal associations of coastal streams adjacent to major rivers like the Berg, Breede, Gourits, Gamtoos and the Swartkops and Sundays in Algoa Bay (*e.g.* Barnard, 1943; Skelton, 1980a). Equally important for biogeographical interpretation in cases where adjacent rivers show faunal differences is the lack of contact in the offshore river courses. An example of this is the Breede and Gourits rivers, where their respective cyprinid faunas are quite different (Barnard, 1943). The off-shore palaeo-course of the Breede turns to the west, away from the Gourits River (Partridge & Maud, 1987).

b. Model of biogeography (Fig. 10)

In accordance with the above drainage history a two-phased model is proposed to explain the biogeography of the Southern Province. Phase I proposes that following continental breakup in the late-Cretaceous the original fauna was divided between (a) an interior drainage system on Karoo Group strata and (b) a south coastal drainage from the Fold mountain belt. In phase II the original fauna of the interior drainage is fragmented and dispersed according to two drainage processes, *viz.* (i) a contraction of the perimeter of the drainage through scarp retreat and drainage capture, and (ii) downstream river diversions through river capture and offshore river course extension. A more detailed explanation of the model follows.

The southern freshwater fish fauna has evolved in relative isolation since the early Tertiary. The outgroup relationships of all lineages are extremely vague at present offering no coherent pattern as clues for further investigation of the early biogeography of the fauna as a whole. *Galaxias zebratus* clearly fits the Gondwanoid

distribution of its family (Campos, 1984). The relationships of *Sandelia* are tentatively but imprecisely alligned with *Ctenopoma* (Norris, pers. comm.) and their distribution remains enigmatic and uninformative at this level. Of the cyprinids the gross morphology and cytotaxonomy of the yellowfishes (large *Barbus*) suggest affinities with certain large *Barbus* from north-east Africa (Banister, 1973; Oellermann & Skelton, 1990, Golubtsov & Krysanov, 1993). Reid (1985) suggested that the general morphology of the southern labeos (*Labeo umbratus* group) "compares more closely with Asian species" but drew no conclusions as to relationships. Skelton's (1980b, 1988b) study of the redbfin minnows exposed the uniqueness of the lineage within the African context and suggested that their nearest relatives may be the *Barbus anoplus* group, also from the Southern Province. These suggested relationships are unconfirmed at present. The outgroup relationships of *Austroglanis* remains equally vague in spite of attention by Mo (1991).

In the early-Tertiary, apart from *Galaxias* and an anabantid ancestor to *Sandelia* which were established in coastal and Fold mountain drainages, the original "Southern" fauna was distributed in the interior system (proto-Orange) (Fig. 10a). Given the global distribution pattern of anguillid eels they too were present in coastal rivers of the Indian Ocean seaboard from the early openings of the Indian Ocean. In the proto-Orange drainage the fauna comprised the ancestors of a small number of cyprinids, *i.e.* an ancestral yellowfish (large *Barbus*), redbfin (*Pseudobarbus*), chubbyhead barb (*Barbus anoplus*), a *Barbus* "*calidus-erubescens*" ancestor, a *Barbus* "*serra-andrewi*" ancestor, a southern *Labeo* (*Labeo umbratus* group) ancestor and an austroglanidid catfish ancestor. Fragmentation and speciation of these lineages occurred with the evolution of the proto-Orange as described above. The two major processes were (1) the contraction of the interior basin perimeter and enlargement of the adjacent surrounding coastal drainages through the transfer of drainage, and (2) the downstream diversion of the mainstream from the mouth of the Olifants to the Lower Orange mouth in the Miocene. In addition the downstream extension of the Olifants and Berg River systems in the Palaeogene (Dingle & Hendey, 1983) provided contact between these systems that allowed at least a redbfin (*Pseudobarbus*) and whitefish (*Barbus andrewi*) ancestors to reach the Berg system.

The slightly different distribution patterns of the various groups were probably consequent on the different ecological requirements of the ancestral species and the heterogeneous intra-basin distributions they might have had. For example, watershed contraction around the perimeter of the proto-Vaal-Orange basin as a result of scarp retreat fragmented the ancestral stocks of most of the cyprinids, but not *Austroglanis*, possibly because these catfishes require rocky mainstream habitats rather than headwater streams. Some of the fragmented stocks of yellowfish (large *Barbus*), redbfin minnows (*Pseudobarbus*), chubbyhead barb (*Barbus anoplus* group), and southern labeos speciated over time to produce the modern

pattern of these lineages. Stock fragmentation occurred from earliest times and multiple episodes of fragmentation along extended watersheds are likely to have occurred. Strong regional centres of speciation, such as Natal, suggest longer periods of isolation from the ancestral stock. In the case of Natal the Tugela basin is relatively large and has penetrated deeper into the Great Escarpment than other Natal systems, suggesting that it played an important role in the regionalisation process. Localised distribution of species in the Tugela (*e.g. Labeo rubromaculatus*) supports this idea.

Contraction of the perimeter of the interior (proto-Vaal-Orange) basin along the southern escarpment also explains the distribution of redfin minnows (*Pseudobarbus*) and other cyprinids in the southern and south-eastern coastal drainages. However the distribution of redfins is different to that of other cyprinids such as *Barbus anoplus* and *Labeo umbratus* (Fig. 7b,e) in that the latter species occur only in the rivers reaching back to the Escarpment whereas redfins are more comprehensively distributed in the Fold mountain rivers (Barnard, 1943). This suggests a differential process of transfer possibly in terms of time, in essence, that the redfins were excised from the proto-Orange at an earlier stage. An earlier excision would have occurred if the ancestral stock of redfins had a upland "perimeter" distribution within the basin, as opposed to a more central basin distribution of the other groups. This suggestion is supported by the predominantly montane nature of the redfin lineage including the modern distribution of *Pseudobarbus quathlambae* in relation to both *Barbus anoplus* or *Labeo umbratus* within the Orange basin (Skelton, 1986). It also supports the likelihood that the early northern drainage from the Fold mountains was part of the interior basin until it was tapped by streams penetrating the Fold mountain ranges (*e.g.* Gourits system) or extending along the base of the northern arc of mountains (*e.g.* Groot-Gamtoos system).

The diversion of the proto-Orange-Olifants to the Lower Orange course in the mid-Tertiary (Partridge & Maud, 1987) isolated stocks of interior-basin lineages in the Olifants and facilitated dispersion of some of these lineages into the Lower Orange. Two lineages, the redfin minnows (*Pseudobarbus*) and the chubbyhead barbs (*Barbus anoplus* group) are absent from the Lower Orange (Skelton, 1986). In the case of the redfins it is suggested that their distribution was restricted to the cordons of highlands along the southern and south-eastern perimeter of the interior drainage. Given this ancestral distribution it is reasonable that they have not dispersed into the Lower Orange, but this would not apply to *B. anoplus*, which has a wide distribution both in the Orange basin and beyond. There is no obvious barrier preventing the species from dispersing downstream in the Orange River. The distribution of this species group coincides largely with the Karoo Sequence sedimentary strata in South Africa. *Barbus anoplus* is not recorded downstream of Prieska in the Orange and it is restricted to the Karoo Sequence area in the Olifants River system

(pers. obs.). Prieska is near the position of the later capture of the middle course of the Orange by the Lower Orange (see above), which suggests that this may be a case of natural dispersion-inertia of a species as a result of a long period of evolution within a relatively stable faunal arena.

Off-shore contact of the Olifants-Berg in the Palaeogene (Dingle & Hendey, 1983) could explain the transfer of stocks of some lineages (ancestors to *B. andrewi*, and redfins *Pseudobarbus*) to the Berg River system. In turn these stocks had access to the Breede through drainage exchange between the Breede and the Berg, *e.g.* where the Little Berg River has penetrated to the Worcester-Tulbach valley (Barnard, 1936). The absence of any endemic Gourits River species in the Breede system suggests that the various captures of Gourits tributaries by the Breede as illustrated by Barnard (1936) may have translocated species such as *Galaxias zebratus* and *Sandelia capensis* which are common to both systems but did not effect the transfer of a redfin (*Pseudobarbus*) species. Alternatively it is possible that the phylogenetic relationships of *Pseudobarbus* (see below) are not as depicted in the cladogram (Fig. 11) *i.e.* that the dichotomy point 5 is actually the prime branching point of the lineage.

The phylogeny of the redfin lineage (*Pseudobarbus*) accords extremely well with the current model of

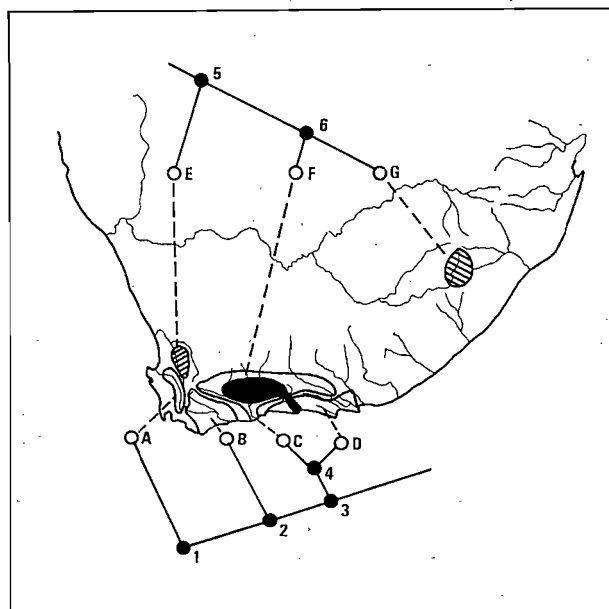


Figure 11. Distribution of redfin minnows (*Pseudobarbus* species) in relation to their phylogeny (after Skelton, 1986). A = *P. burgi*, B = *P. burchelli*, C = *P. asper*, D = *P. afer*, E = *P. phlegethon*, F = *P. tenuis*, G = *P. quathlambae*. - Distribution d'espèces du genre *Pseudobarbus* en relation avec leur phylogénie (d'après Skelton, 1986). A = *P. burgi*; B = *P. burchelli*; C = *P. asper*; D = *P. afer*; E = *P. phlegethon*; F = *P. tenuis*; G = *P. quathlambae*.

Southern biogeography (Skelton, 1980b, 1986) (Fig. 11). A redbfin common ancestor would have been present before the severance of the Olifants River system from the Proto-Orange (Figs. 8a, 10a). A cladogram of the redbfin lineage (Fig. 11) indicates that the initial dichotomies involving *P. burgi* and *P. burchelli* resulted from the isolation of these species in the Berg-Breede once the connections between the Berg and Olifants were broken. The dichotomy of *P. afer*/*P. asper* was effected as a result of drainage transfer between rivers of the northern arc of the East-West Fold belt and the southern perimeter of the interior basin (Proto-Orange). Subsequent dichotomy of the "*P. afer*/*P. asper*" branch involved aspects of ecological specialisation of a lowland (Karoo) stream dweller (*P. asper*) and a mountain stream dweller (*P. afer*) (Skelton, 1980b, 1988b; Cambay, 1992). The later sequence of dichotomies of the lineage involve firstly the severance and isolation of the Olifants River system (*P. phlegethon*), and the isolation and speciation of *P. tenuis* - *P. quathlambae* in the proto-Orange basin. Although *P. tenuis* does not occur in the Orange River system at present and is sympatric with *P. asper* in the Gourits, implies a relatively late transfer of the species (relative to *P. asper*) to the Gourits system and subsequent "extinction" in the Orange basin. However drainage divide migration, does not necessarily mean dispersal (*i.e.* range expansion) of a species, only that the drainage components have changed from one system to another (Fig. 12). "Extinction" in this case refers to a complete species transfer from one system to the other. The situation supports the idea that at least part of the Fold mountain drainage was formerly tributary to the interior (proto-Orange-Olifants) drainage system.

Discussion

In this paper I suggest that ichthyofaunal evolution in "High" Africa has taken place largely within the bounds of the region, that the foundations of each fauna were established at an early stage (by the mid-Tertiary), and that the modern distributions are a result of drainage evolution within the region. In my view there is no evidence to support a series of north to south "invasion waves" of freshwater fishes, except in a local context. Details of fauna and species distributions are still wanting for many areas, especially in the East Coast Province. More important the phylogenetic history of taxa within the fauna is little known. At the species level Howes' (1984) study of neoboline cyprinids is an exception in this regard. Within the neoboline clade each branch of a basal dichotomy itself branches to produce the sister genera *Mesobola*-*Rastrineobola* and *Neobola*-*Chelaethiops* respectively. In terms of an area cladogram the *Neobola*-*Chelaethiops* dichotomy involves the northern sector of the East Coast and Zaire-West Africa respectively. Howes (1984) depicted the *Rastrineobola*-*Mesobola* area cladogram as between Lake Victoria (*Rastrineobola*) and the East Coast plus east-Zambeian Province (*Mesobola*) respectively. However, according to the biogeographic model presented above *Mesobola* is

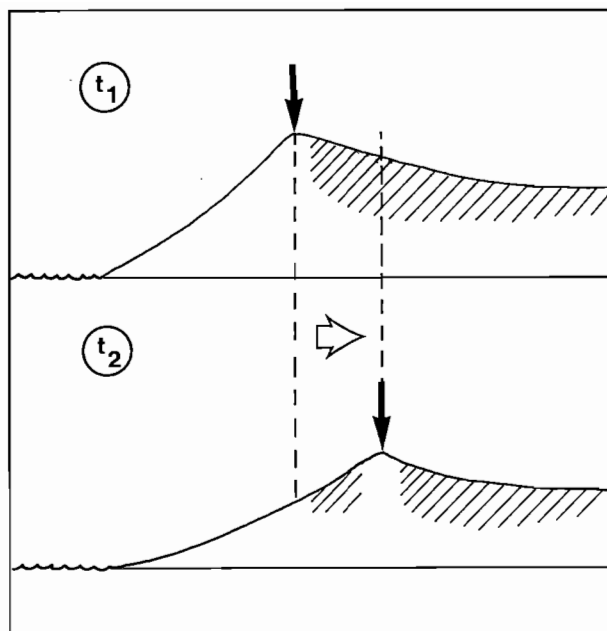


Figure 12. Faunal transfer and fragmentation through watershed migration *versus* dispersal in freshwater fish biogeography. The figure shows a cross-section through a drainage divide at time 1 (t_1) and after a period of time (t_2). Vertical arrows indicate the position of the divide, horizontal arrow indicates direction of scarp retreat; cross hatching indicates range of a fish species which is transferred to the opposing drainage system and fragmented by scarp retreat without dispersal (range expansion) taking place. - *Modèle de colonisation et fragmentation par migration versus modèle de dispersion. La figure montre une section transversale d'un bassin au moment 1 (t_1) et après un certain temps (t_2). Les flèches verticales indiquent la ligne de partage des eaux, la flèche horizontale indique la direction du retrait de l'escarpement. Les hachures indiquent l'aire de répartition d'une espèce transférée au bassin opposé et fragmentée par le retrait de l'escarpement sans qu'une dispersion (extension de l'aire de répartition) aie eu lieu.*

a typical west-Zambeian genus and its presence in the East Coast or east-Zambeian area is a result of secondary dispersal. In other words the true area cladogram for Howes' (1984) phylogeny should rather be between Lake Victoria and the west-Zambeian arena. A distribution "track" between the Lake Victoria area and the west-Zambeian arena, is evident from the distribution of several fish species like *Clarias liocephalus* and *Aethiomastacembelus frenatus*.

Howes' (1984) neoboline cladogram may be compared to the phylogeny of African soft-shelled trionychid turtles (Meylan *et al.*, 1990). The inclusion of fossil turtles in Meylan *et al.* (1990) is significant because it radically alters the perception of area relationships based purely on a cladogram of living taxa. The inclusion of two fossil species from the Lake Victoria basin as the sister-group

to *Cycloderma frenatum* from the East Coast provides a different perspective to what the nearest living sister species, *Cycloderma aubryi* from the Zaire ichthyofaunal Province, presents. From the point of view of similarities with fish distribution patterns the Zaire-East Coast track is well endorsed by living fishes such as *Heterobranchius longifilis*, *Mormyrus longirostris* and others. A Lake Victoria-East Coast-Zambezi track is found in the *Mesobola-Rastrineobola* sister group (Howes, 1984) which may suggest that from the phylogenetic-biogeographic point of view the fauna of the Lake Victoria basin *sensu lato* should be carefully considered when seeking phylogenetic and area relationships for the East Coast and Zambezi arenas.

In seeking the area relationships of the fish fauna from "High" Africa it is clear that at one level those relationships may be with other African ichthyofaunal regions. At another, possibly higher, level, Parenti's (1991) recent perspectives on "ocean-basin-biogeography" may be important. The marine component of African rivers of the Indian Ocean seaboard, which were not considered in this paper, present interesting Indo-Pacific distribution patterns that require consideration of Indian Ocean development for explanation (Hocutt, 1987). The distribution of anguillid eels for example, may hold limited interest for local biogeography, but anguillid eel distribution may be very pertinent to understanding global patterns of continental fish distribution and invokes ocean basin area relationships including that of the former Tethys sea (see Parenti, 1991). At this level the significance of eels in African rivers is at least as challenging as is *Galaxias*.

An African-Indian/south-east Asian biogeographic association is firmly supported by several phylogenetic studies. Mo (1991) placed the African genus *Bagrus* and the Asian *Aorichtys* as sister groups. There are several *Bagrus* species in East African rivers and lakes including *Bagrus orientalis* in the rivers of Tanzania (Eccles, 1992). In several other families such as the Cyprinidae, Clariidae, Anabantidae and Mastacembelidae there are African and Indian or south-east Asian representatives sufficient to re-inforce the trans-Indian Ocean biogeographic links. In at least some of these families the East Coastal representation is extremely low (e.g. a single anabantid species, a single mastacembelid). Howes' (1983) cladogram of bariline cyprinid fishes indicated that the African genus *Opsaridium*, a primarily Zairean-Zambezi assemblage with only a single East Coast representative, is the plesiomorph sister group to a lineage of several Asiatic genera. It would be interesting to discover that other East Coast or Zambezi representatives of groups with greater "Low African" diversity are also plesiomorph.

Madagascar is another pertinent outgroup area to consider for freshwater fishes of the East Coast Province. Parenti's (1981) cladogram of old world aplocheiloids involved two revealing area cladograms as far as the East

Coast and Madagascan elements are concerned. On the one hand the sister-group relationships of *Nothobranchius* are *Fundulopanchax* from Central and West Africa; on the other hand the sister group for *Pachypanchax* in East Africa and Madagascar, is with *Aplocheilus* from the Indo-Malaysian region. East African-Madagascan relationships have not been supported by other phylogenetic studies, e.g. Stiassny (1991, 1992a) and Stiassny *et al.* (1992) presented cladograms of the family Cichlidae in which the primitive Madagascan genera are aligned most closely with *Etropus* from Asia and thereafter with the Zairean genus *Heterochromis*. Tilapiine genera are remotely derived from these more primitive lineages. Vari's (1992) study of the freshwater terapont species *Mesopristis elongatus* from the eastern watershed of Madagascar also supported a trans-Indian Ocean (Indo-West Pacific) relationship.

Phylogenetic relationships also provide the key to understanding the biogeography of the southern fauna, both within the province and for understanding the true historical placement of the southern fauna in the African and global context. Several species lineages are likely to be important in this search for the "sister area" for the southern fauna. For example, what is the relationship between southern yellowfish and East African large *Barbus*? Is there any relationship of the large African *Barbus* including yellowfishes, to the large barbine cyprinids of India? One of the biggest queries at present concerns the outgroup relationships of the sister species *Barbus andrewi-B. serra* in the south-west Cape, for these two species have similarities with *Barbus sensu stricto* of Europe, including a tetraploid karyotype (Howes, 1987). The southern *Labeo*, *Austroglanis* and *Sandelia* relationships are equally intriguing, especially in terms of possible Asian connections. If Asian phylogenetic relationships are discovered for southern groups the whole perspective of "High" African biogeography will change course from the presently entrenched paradigm of north-south invasions.

The diversity of freshwater fishes in "High" African ichthyofaunal provinces offers many challenges at the present time. There are areas for which the fauna is not known or for which details are sparse and inadequate. Patterns and new insights on distribution and biogeography of these fishes begin to emerge. Climatic vicissitudes and the impact of human activities have dealt harshly with East and Southern African environments in the latter half of the 20th Century and there is now a huge challenge to conserve the fauna. Understanding the diversity and its distribution is a beginning, a framework against which conservation action plans can be developed. By revealing something of the diversity of the fishes of East and southern Africa and of the great scientific interest that it holds, it is hoped that this paper contributes towards a consciousness to conserve this fauna.

Acknowledgements

I am grateful to the organisers of the PARADI conference for inviting me to present a paper on East and Southern African fishes. Sally Terry assisted in assembling data on fishes and fish distribution for this paper. Daksha Naran assisted in preparing computer-generated figures. Drs Alan Whitfield and Richard Vari read and commented constructively on a draft of the paper. Substantial improvements were also made by the editors Drs Guy Teugels and Jean-François Guégan. My research on African freshwater fishes is funded by the Foundation for Research Development.

References

- Allanson, B.R., R.C. Hart, J.H. O'Keeffe & R.D. Robarts, 1990. *Inland waters of Southern Africa: An ecological perspective. Monographiae Biologicae* 64, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 458 p.
- Bailey, R.G., 1969a. The non-cichlid fishes of the eastward flowing rivers of Tanzania, East Africa. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 80: 170-199.
- Bailey, R.G., 1969b. Notes on certain small *Barbus* (Cyprinidae) from Tanzania, East Africa, with a description of a new species. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 80: 88-96.
- Bailey, R.G., 1980. A new species of small *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) from Tanzania, East Africa. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 38 (3): 141-144.
- Balon, E.K., 1974. Fishes from the edge of Victoria Falls, Africa: demise of a physical barrier for downstream invasions. *Copeia*, 3: 643-660.
- Balon, E.K. & D. J. Stewart, 1983. Fish assemblage in a river with unusual gradient (Luongo, Africa-Zaire system), reflections on river zonation, and description of another new species. *Env. Biol. Fish.*, 9 (3/4): 225-252.
- Banister, K.E., 1973. A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of East and Central Africa. Studies on African Cyprinidae Part 2. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 26 (1): 1-148.
- Banister, K.E. & M.A. Clarke, 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.
- Barnard, K.H., 1936. Geographical zoology. *S. Afr. Geogr. J.*, 19: 3-13.
- Barnard, K.H., 1943. Revision of the indigenous freshwater fishes of the S.W. Cape region. *Ann. S. Afr. Mus.*, 36: 101-262.
- Bell-Cross, G., 1965-66 a. The distribution of fishes in Central Africa. *Fish. Res. Bull. Zambia*, 4: 3-20.
- Bell-Cross, G., 1965-66 b. Physical barriers separating the fishes of the Kafue and Middle Zambezi River systems. *Fish. Res. Bull. Zambia*, 4: 97-98.
- Bell-Cross, G., 1972. The fish fauna of the Zambezi River System. *Arnoldia*, 5 (29): 1-19.
- Bell-Cross, G., 1973. The fish fauna of the Buzi River system in Rhodesia and Mocambique. *Arnoldia*, 6 (5): 1-14.
- Bell-Cross, G., 1975. A revision of certain *Haplochromis* species (Pisces: Cichlidae) of Central Africa. *Occ. Pap. natn. Mus. Rhod.*, B5 (7): 405-464.
- Bell-Cross, G., 1982. The biogeography of the Zambezi River fish fauna. M.Sc. thesis, University of Natal, Pietermaritzburg, 223 p.
- Bell-Cross, G. & J.L. Minshull, 1988. *The fishes of Zimbabwe*. National Museums and Monuments of Zimbabwe, Bulawayo, 294 p.
- Bernacsek, G.M., 1980. *Introduction to the freshwater fishes of Tanzania*. University of Dar es Salaam, Dept Zoology, Dar es Salaam, 79 p.
- Bigorne, R., 1987. Le genre *Mormyrops* (Pisces, Mormyridae) en Afrique de l'Ouest. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 (2): 145-164.
- Bond, G., 1975. The geology and formation of the Victoria Falls. pp 19-27. In: Phillipson D.W. (ed.) *Mosi-oa-Tunya: A handbook to the Victoria Falls region*. Longman, London.
- Botha, G.A., 1988. Andalusite-bearing sand in the northeastern Transvaal: its accumulation with respect to the development of the upper Limpopo River drainage basin. *S. Afr. J. Geol.*, 91 (3): 316-320.
- Boulenger, G.A., 1905. The distribution of African fresh-water fishes. *Rep. Br. Ass. Adv. Sci.*, 412-432.
- Boulenger, G.A., 1909-1916. *Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum (Natural History)*. London, 4 Vols.
- Bowmaker, A.P., P.B.N. Jackson & R.A. Jubb, 1978. Freshwater fishes. pp 1181-1230. In: Werger, M.J.A. (ed.) *Biogeography and Ecology of Southern Africa. Monographiae Biologicae*, 36.
- Bruton, M.N. & H.M. Kok, 1980. The freshwater fishes of Maputaland. pp 210-244 In: Bruton M.N. & K.H. Cooper (eds.) *Studies on the ecology of Maputaland*. Rhodes University, Grahamstown, and the Natal Branch of the Wildlife Society of Southern Africa, Durban, 560 p.
- Cambray, J.A., 1992. A comparative study of the life histories of the sister species, *Pseudobarbus afer* and *Pseudobarbus asper*, in the Gamtoos River system, South Africa. Ph. D. thesis, Rhodes University, Grahamstown, 276 p.
- Campos, H., 1984. Gondwana and neotropical galaxioid fish biogeography. pp 113-125. In: Zaret T.M. (ed.) *Evolutionary ecology of neotropical freshwater fishes*. Developments in environmental biology of fishes 3.
- Coke, M., 1993. Important species docket: freshwater fish. Document 2: Natal Parks Board Species Programme. Natal Parks Board, Pietermaritzburg.
- Copley, H., 1958. *Common freshwater fishes of East Africa*. H.F. & G. Witherby Ltd., London, 172 p.
- Crass, R.S., 1962. Physical barriers and dispersion of freshwater fishes, with particular reference to Natal. *Ann. Cape Prov. Mus.*, 2: 229-232.
- Crass, R.S., 1966. Features of freshwater fish distribution in Natal and a discussion of controlling factors. *Newslett. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 7: 31-35.
- Daget, J., J.-P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1984. CLOFFA 1. *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. MRAC, Tervuren, ORSTOM, Paris. Vol. 1, 410 p.
- Daget, J., J.-P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1986a. CLOFFA 2 - *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISNB, Bruxelles, MRAC, Tervuren, ORSTOM, Paris. Vol. 2, 520 p.
- Daget, J., J.-P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1986b. CLOFFA 3 - *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISNB, Bruxelles, MRAC, Tervuren, ORSTOM, Paris. Vol. 2, 273 p.
- Daget, J., J.-P. Gosse, G.G. Teugels & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1991. CLOFFA 4 - *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISNB, Bruxelles, MRAC, Tervuren, ORSTOM, Paris. Vol. 4, 740 p.
- Dingle, R.V. & Q.B. Hendey, 1983. Late Mesozoic and Tertiary sediment supply to the Eastern Cape Basin (SE Atlantic) and palaeo-drainage systems in southwestern Africa. *Mar. Geol.*, 56: 13-26.
- Dixey, F., 1943. Morphology of the Congo-Zambezi Watershed. *S. Afr. Geogr. J.*, 25: 20-41.
- Dixey, F., 1945. The geomorphology of Northern Rhodesia. *Trans. Geol. Soc. Sth. Afr.*, 47: 9-46.
- Dixey, F., 1955. Alex L. du Toit Memorial lectures no. 4. Some aspects of the geomorphology of central and southern Africa. *Geol. Soc. Sth. Afr.*, 58, annex: 1- 58.
- Du Toit, A.L., 1933. Crustal movement as a factor in the geographical evolution of South Africa. *S. Afr. Geogr. J.*, 16: 3-20.
- Eccles, D.H., 1992. FAO species identification sheets for fishery purposes. Field Guide to the freshwater fishes of Tanzania. (Prepared and published with the support of the United Nations Development Programme, Project URT/87/016.) FAO, Rome, 145 p.

- Fowler, H.W., 1930. The fresh-water fishes obtained by the Gray African Expedition-1929. With notes on other species in the Academy collection. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, 82: 27-83.
- Gaigher, I.G. & R. Mc C. Pott, 1973. Distribution of fishes in southern Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 69: 25-27.
- Golubtsov, A.S., & E. Y. Krysanov, 1993. Karyological study of some cyprinid species from Ethiopia. The ploidy differences between large and small *Barbus* of Africa. *J. Fish Biol.* 42: 445-455.
- 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): 151-208.
- Greenwood, P.H., 1983. The zoogeography of African freshwater fishes: bioaccountancy or biogeography? pp. 179-199. In: *Evolution, time and space: the emergence of the Biosphere*. Systematics Association Sp., Vol. 23. Academic Press, London & New York.
- Greenwood, P.H., 1984. The haplochromine species (Teleostei, ichlidae) of the Cunene and certain other Angolan rivers. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 47 (4): 187-239.
- Greenwood, P.H., 1993. A review of the serranochromine cichlid fish genera *Pharyngochromis*, *Sargochromis*, *Serranochromis*, and *Chetia* (Teleostei: Labroidei). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 59 (1): 33-44.
- Hendey, Q.B., 1978. Preliminary report on the Miocene vertebrates from Arrisdrift, South West Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, 76 (1): 1-41.
- Hocutt, C.H., 1987. Evolution of the Indian Ocean and the drift of India: A vicariant event. *Hydrobiologia*, 150: 203-223.
- Howes, G.J., 1983. Additional notes on bariline cyprinid fishes. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 45 (2) : 95-101.
- 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.
- Howes, G.J., 1987. The phylogenetic position of the Yugoslavian cyprinid fish genus *Aulopyge* Heckel, 1841, with an appraisal of the genus *Barbus* Cuvier & Cloquet, 1816 and the subfamily Cyprininae. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 52 (5): 165-196.
- Jackson, P.B.N., 1962. Ecological factors affecting the distribution of freshwater fishes in tropical southern Africa. *Ann. Cape Prov. Mus.*, 2: 223-228.
- Jackson, P.B.N., 1989. Prediction of regulation effects on natural biological rhythms in South-Central African freshwater fish. *Regulated Rivers: Research & Management*, 3: 205-220.
- Jubb, R.A., 1952. A note on the distribution of *Hydrocyon vittatus*, Castelnau (sic), the well-known tigerfish of the Zambezi and Limpopo Rivers. *S. Afr. J. Sci.*, 49 (2): 50-51.
- Jubb, R.A., 1964. Freshwater fishes and drainage basins in Southern Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 60: 17-21.
- Jubb, R.A., 1965. The eels of South African rivers and observations on their ecology. pp 186-205. In: Davis D.H.S. (ed.) *Ecological studies in Southern Africa. Monographiae Biologicae 14*.
- Jubb, R.A., 1967. *Freshwater fishes of Southern Africa*. Balkema, Cape Town-Amsterdam, 248 p.
- Jubb, R.A., 1981. *Nothobranchius*. TFH Publications, Neptune, 61 p.
- Jubb, R.A. & F.L. Farquharson, 1965. The freshwater fishes of the Orange river drainage basin. *S. Afr. J. Sci.*, 61(3): 118-125.
- King, L.C., 1951. *South African scenery*. Oliver and Boyd, London. 2nd Edition, 379 p.
- King, L.C., 1962. *The Morphology of the Earth*. Oliver and Boyd, London, 699 p.
- Kirk, R.G., 1967. The zoogeographical affinities of the fishes of the Chilwa-Chiuta depression in Malawi. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 76: 295-312.
- Kleynhans, C.J., 1986. The distribution, status and conservation of some fish species of the Transvaal. *S. Afr. J. Wildl. Res.*, 16 (4): 135-144.
- Kleynhans, C.J. & A. Hoffmann, 1992. New distribution records for *Clarias theodorae* Weber 1897, *Barbus eutaenia* Boulenger 1904, *Barbus polylepis* Boulenger 1907 and *Opsaridium zambezense* (Peters 1852) from the Waterberg, Transvaal, South Africa. *S. Afr. J. aquat. Sci.*, 18 (1/2): 107-111.
- Lenz, C.J., 1957. The river evolution and the remnants of the Tertiary surfaces in the western Little Karoo. *Ann. Univ. Stellenbosch*, 33 (A): 197-234.
- Lévêque, C., 1990. Cyprinidae. pp 269-362 In: Lévêque, C., D. Paugy, & G.G. Teugels (eds.) *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest*. Vol. 1. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris, Collection Faune Tropicale 28.
- Lévêque, C., D. Paugy & G.G. Teugels (eds.), 1990. *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest*. Vol. 1. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris, Collection Faune Tropicale, 28: 1-384.
- Lévêque, C., D. Paugy & G.G. Teugels (eds.), 1992. *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest*. Vol. 2. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris, Collection Faune Tropicale, 28: 385-902.
- Lister, L.A., 1979. The geomorphic evolution of Zimbabwe Rhodesia. *Trans. geol. Soc. S. Afr.*, 82: 363-370.
- Mann, M.J., 1965. A preliminary report on a survey of the fisheries of the Tana river, Kenya. *E. Afr. freshw. Fish. Res. Org. Ann. Rep.*, 1965: 36-43.
- Mayer, J.J., 1973. Morphotectonic development of the Harts River valley in relationship to the Griqualand-Transvaal axis and the Vaal and Molopo Rivers. *Trans. geol. Soc. S. Afr.*, 76: 183-194.
- McCarthy, T.S., 1983. Evidence for the existence of a major, southerly flowing river in Griqualand West. *Trans. geol. Soc. S. Afr.*, 86: 37-49.
- Meylan, P.A., B.L. Weig, & R.C. Wood, 1990. Fossil soft-shelled turtles (Family Trionychidae) of the Lake Turkana basin, Africa. *Copeia*, 2: 508-528.
- Mo, T., 1991. Anatomy and systematics of Bagridae (Teleostei), and siluroid phylogeny. *Theses Zoologicae*, 17: 1-216.
- Moon, B.P., & G.F. Dardis, 1988. *The geomorphology of Southern Africa*. Southern Book Publishers, Johannesburg, 320 p.
- Moore, A.E., 1988. Plant distribution and the evolution of the major river systems in southern Africa. *S. Afr. J. Geol.*, 91 (3): 346-349.
- Morgan, W.T.W., 1973. *East Africa*. Longman, London, 410 p.
- Moyle, P.B., & J.J. Cech, 1988. *Fishes. An Introduction to ichthyology*. Second Ed. Prentice Hall, Eaglewood Cliffs, New Jersey, 559 p.
- Nichols, J.T. & R. Boulton, 1927. Three new minnows of the genus *Barbus*, and a new characin from the Vernay Angola Expedition. *Amer. Mus. Novit.*, 264: 1-8.
- Oellermann, L. & P.H. Skelton, 1990. Hexaploidy in yellowfish species (*Barbus*, Pisces, Cyprinidae) from southern Africa. *J. Fish Biol.*, 37: 105-115.
- Parenti, L. R., 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 168 (4): 335-557.
- Parenti, L.R., 1991. Ocean basins and the biogeography of freshwater fishes. *Aust. Syst. Bot.*, 4: 137-149.
- Partridge, T.C., & R.R. Maud, 1987. Geomorphic evolution of southern Africa since the Mesozoic. *S. Afr. J. Geol.*, 90 (2): 179-208.
- Paugy, D., 1986. Révision systématique des *Alestes* et *Brycinus* Africains (Pisces, Characidae). Editions de l'ORSTOM, Collection Etudes et Theses, Paris, 295 p.
- Poll, M., 1969. Contribution a la connaissance des *Parakneria*. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 80: 359-368.
- Poll, M., 1973. Nombre et distribution géographique des poissons d'eaux douce africains. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, (3) 150 (6): 113-128.
- Poll, M., 1971. Revision des *Synodontis* Africains (Famille Mochocidae). *Annls. Mus. r. Afr. Centr.*, 191: 1-497.
- Poll, M., 1984. *Parakneria tanzaniae*, espèce nouvelle des chutes de la rivière Kimani, Tanzanie. *Rev. Zool. afr.*, 98: 1-8.
- Reid, G.McG., 1985. A revision of African species of *Labeo* (Pisces, Cyprinidae). *Theses Zoologicae*, 6: 1-322.
- Roberts, T.R., 1975. Geographical distribution of African freshwater fishes. *Zool. J. Linn. Soc.*, 57 (4): 249-319.
- Schulze, R.E., & O.S. McGee, 1978. Climatic indices and classifications in relation to the biogeography of southern Africa. pp. 19-52. In: Werger M.J.A. (ed.) *Biogeography and Ecology of southern Africa. Monographiae Biologicae 36*.

- Seegers, L., 1983. Zum vorkommen von *Ctenopoma* in Tanzania. *Aquarien und Terrarienzeitschrift*, 36: 208-212.
- Seegers, L., 1987. A biotope in the coastal area of East Africa. *Today's Aquarium*, 1: 18-21.
- Seegers, L., 1990. Beschreibung von *Paranothobranchius ocellatus* nov. gen. nov. spec. aus dem Rufigi-einzug, Tanzania, Ostafrika. *DKG- Journal*, Suppl. 1: 47-48.
- Siesser, W.G. & R. V. Dingle, 1981. Tertiary sea-level movements around southern Africa. *J. Geol.*, 89: 523-536.
- Skelton, P.H., 1980a. Aspects of freshwater fish biogeography in the eastern Cape. *The Eastern Cape Naturalist*, 24 (3): 16-22.
- Skelton, P.H., 1980b. Systematics and biogeography of the redbfin *Barbus* species (Pisces: Cyprinidae) from southern Africa. Ph.D. thesis, Rhodes University, Grahamstown, 416 p.
- Skelton, P.H., 1986a. Fish of the Orange-Vaal system. Ch. 4C: 143-161. In: Davies, B.R. and K.F. Walker (eds). *The ecology of river systems. Monographiae Biologicae* 60, 793 p.
- Skelton, P.H., 1986b. Distribution patterns and biogeography of non-tropical southern African freshwater fishes. *Palaeoecology of Africa*, 17: 211-230.
- Skelton, P.H., 1987. South African Red Data Book - Fishes. South African Scientific Programmes report, 137: 1-199.
- Skelton, P.H., 1988a. The taxonomic identity of the dwarf or blackspot *Ctenopoma* (Pisces, Anabantidae) in southern Africa. *Cybiurn*, 12 (1): 73-89.
- Skelton, P.H., 1988b. Diversity and distribution of freshwater fishes of the Eastern Cape. pp 176-196. In: Bruton M.N. and F.W. Gess (eds.) *Towards an Environmental Plan for the Eastern Cape*. Rhodes University, Grahamstown.
- Skelton, P.H., 1993a. Scientific and common names of southern African freshwater fishes. *J.L.B. Smith Instit. Ichthyol. Spec. Publ.*, 56: 1-34.
- Skelton, P.H., 1993b. *A complete guide to the freshwater fishes of southern Africa*. Southern Book Publishers, Halfway House, 388 p.
- Skelton, P.H., & G.G. Teugels, 1992. A review of the clariid catfishes (Siluroidei, Clariidae) occurring in southern Africa. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 24 (3): 241-260.
- Skelton, P.H., A.K. Whitfield & N.P.E. James, 1989. The fishes of the Mkuze swamps during a summer flood. *S. Afr. J. Aqu. Sci.*, 15 (1): 50-66.
- Stiassny, M.L.J., 1991. Phylogenetic intrarelationships of the family Cichlidae: an overview. pp 1-35. In: Keenleyside M.H.A. (ed). *Cichlid fishes, behaviour ecology and evolution*. Chapman & Hall, London.
- Stiassny, M.L.J., 1992. Phylogenetic analysis and the role of systematics in the biodiversity crisis. pp 109-120. In: Eldredge N. (ed.) *Systematics, ecology, and the biodiversity crisis*. Columbia University Press.
- Stiassny, M.L.J. & C.L. Gerstner, 1992. The parental care behaviour of *Paratilapia polleni* (Perciformes, Labroidei), a phylogenetically primitive cichlid from Madagascar, with a discussion of the evolution of maternal care in the family Cichlidae. *Env. Biol. Fish.*, 34: 219-233.
- Stuckenberg, B.R., 1969. Effective temperature as an ecological factor in southern Africa. *Zool. Afr.* 4 (2): 145-197.
- Teugels, G.G., 1986. A systematic revision of the African species of the genus *Clarias* (Pisces; Clariidae). *Ann. Mus. r. Afr. Centr.*, 247: 1-199.
- Teugels, G.G., B. Denayer & M. Legendre, 1990. A systematic revision of the African catfish genus *Heterobranchius* Geoffroy-Saint-Hilaire, 1809 (Pisces: Clariidae). *Zool. J. Linn. Soc.*, 98: 237-257.
- Thomas, D.S.G. & P.A. Shaw, 1988. Late Cenozoic drainage evolution in the Zambesi basin: Geomorphological evidence from the Kalahari rim. *J. Afr. Earth Sci.*, 7 (4): 611-618.
- Thomas, D.S.G. & P.A. Shaw, 1990. The deposition and development of the Kalahari Group sediments, Central southern Africa. *J. Afr. Earth Sci.*, 10 (1/2): 187-197.
- Tiercelin, J.-J. & A. Mondeguer, 1991. The geology of the Tanganyika trough. pp. 7-49. In: Coulter G.W. (ed.) *Lake Tanganyika and its life*. Natural History Museum Publications, London.
- Trewavas, E., 1964. A revision of the genus *Serranochromis* Regan (Pisces, Cichlidae). *Ann. Mus. r. Afr. Centr.*, 125: 1-58.
- Trewavas, E., 1973. 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): 27-37.
- Trewavas, E., 1983. *Tilapiine fishes of the genera Sarotherodon, Oreochromis and Danakilia*. British Museum (Natural History), London, 583 p.
- Tweddle, D., 1982. The origins of the Lake Malawi fish fauna. Unpub. Manuscript, University of Malawi, Chancellor College, Biology Department seminar, 15 p.
- Tweddle, D., 1983. The fish and fisheries of Lake Chiuta. *Luso: J. Sci. Tech. (Malawi)*, 4 (2): 55-81.
- Tweddle, D., D.S.C. Lewis & N.G. Willoughby, 1979. The nature of the barrier separating the Lake Malawi and Zambezi fish faunas. *Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Institute of Ichthyology*, (39) 1: 1-9.
- Tweddle D. & P.H. Skelton, 1993. River fishes of the Lake Malawi catchment area. Part II: First record of the blotched catfish, *Clarias stappersii* Boulenger, in Malawi. *Nyala*, 16: 73-76.
- Tweddle, D. & N.G. Willoughby, 1978. Electrofishing survey of the affluent streams of Lake Malawi in the Vipya-Chintheche area. FAO, Rome, Report FI:MLW/75/019/1: 1-32.
- Tyson, P.D., 1978. Rainfall changes over South Africa during the period of meteorological record, pp. 53-69. In: Werger M.J.A. (ed.) *Biogeography and Ecology of southern Africa. Monographiae Biologicae* 36.
- Vari, R.P., 1992. Redescription of *Mesopristes elongatus* (Guichenot, 1866), an endemic Malagasy fish species (Pisces, Terapontidae). *Amer. Mus. Novit.*, 3039: 1-7.
- Veatch, A.C., 1935. Evolution of the Congo Basin. *Mem. 3, Geol. Soc. America*, 1935.
- Wellington, J.H., 1928. Some physical factors affecting the economic development of the Eastern Cape Province and adjoining areas. *S. Afr. Geogr. J.*, 11: 22-37.
- Wellington, J.H., 1938. The Kunene River and the Etosha plain. *S. Afr. Geogr. J.*, 20: 21-32.
- Wellington, J.H., 1954. The significance of the middle courses of the Zambesi and Limpopo Rivers and their relations with the Mocambique plain. *S. Afr. J. Sci.*, 50 (7): 182-185.
- Wellington, J.H., 1955. *Southern Africa a geographic study*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wellington, J.H., 1958. The evolution of the Orange River basin: some outstanding problems. *S. Afr. geogr. J.*, 40: 3-30.
- Whitehead, P.J.P., 1959. Freshwater eels in Kenya. *Piscator*, 44: 98-99.
- 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: 167-171.
- Whitehead, P.J.P., 1962. A new species of *Synodontis* (Pisces: Mochocidae) and notes on a mormyrid fish from the eastern rivers of Kenya. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 65: 97-120.
- Wildekamp, R.H. 1990. Redescription of two lesser known *Nothobranchius* from Central Tanzania, *N. taeniopygus* and *N. neumanni* (Cyprinodontiformes: Aplocheilidae). *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 1 (3): 193-206.
- Wildekamp, R.H., 1992. A new *Nothobranchius* (Cyprinodontiformes: Aplocheilidae) from the Kenyan coastal plains, with a redefinition of the subgenus *Aphyobranchius*. *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 3 (2): 187-192.
- Wildekamp, R.H. & R. Haas, 1992. Redescription of *Nothobranchius microlepis*, description of two new species from northern Kenya and southern Somalia, a note on the status of *Paranothobranchius* (Cyprinodontiformes: Aplocheilidae). *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 3 (1): 1-16.
- Willis, B., 1936. East African plateaus and rift valleys. Studies in Comparative Seismology, Carnegie Institute of Washington, Publication 470: 1-358.

Appendix 1. Freshwater dispersant fishes of the East Coast Province excluding Lake Victoria. - *Poissons d'eaux douces de la province de la Côte Est, en excluant le lac Victoria*. Reference sources. - *Sources bibliographiques* are as follows: **Ban** - Banister, 1973; **B** - Bernacsek, 1980; **B1** - Bailey, 1969a,b; **B2** - Bailey, 1980; **C** - Cloffa 1-4; **Co** - Copley, 1958; **E** - Eccles, 1992; **G** - Greenwood, 1962; **K** - Kirk, 1967; **M** - Mann, 1965; **P** - Paugy, 1986; **Po** - Poll, 1984; **Po1** - Poll, 1971; **R** - Reid, 1985; **S** - Seegers, 1983; **S1** - Seegers, 1985; * - Seegers, pers. comm.; **T** - Tweddle, 1983; **Te** - Teugels, 1986; **Te1** - Teugels *et al.*, 1990; **W** - Whitehead, 1959; **W1** - Whitehead, 1962; **Wi** - Wildekamp, 1990; **Wi1** - Wildekamp, 1992; **Wi3** - Wildekamp & Haas, 1992. **P-W-R** = Pangani, Wami, Ruvu.

Species	Tana	Galana	P-W-R	Ruaha	Ruvuma
<i>Protopterus amphibius</i>	C	C		B,E	
<i>Hippopotamyrus discorhynchus</i>				B,E	
<i>Marcusenius livingstonii</i>		B,E	B,E	B,E	
<i>Marcusenius macrolepidotus</i>	W	W		B,E	B,E
<i>Mormyrus kannume</i>	M	C?			
<i>Mormyrus longirostris</i>				B,E B,E	
<i>Petrocephalus catostoma</i>	W		B	B,E	B,E
<i>Petrocephalus steindachneri</i>				E	
<i>Kneria spp.</i>				S*	
<i>Parakneria tanzania</i>			B,S*	B,Po	
<i>Barbus amboseli</i>	(?)				
<i>Barbus amphigramma</i>	W1,M		B,E		
<i>Barbus apleurogramma</i>		E,	B,E		
<i>Barbus atkinsoni</i>				B,E	E
<i>Barbus cf. brevidorsalis</i>			E		
<i>Barbus innocens</i>		E		E?	
<i>Barbus jacksoni</i>		B,E	B		
<i>Barbus kerstenii</i>		B,B1	B,B1	K	
<i>Barbus laticeps</i>		B,E			
<i>Barbus lineomaculatus</i>			B,E	B,E	T
<i>Barbus luikae</i>				B1	
<i>Barbus macrolepis</i>			B,E	B,E	
<i>Barbus mariae</i>	Ban	Ban			
<i>Barbus neumayeri</i>	G	G		B,E	
<i>Barbus oxyrhynchus</i>	Ban	Ban	Ban	Ban	
<i>Barbus pagenstecheri</i>			B1,E		
<i>Barbus paludinosus</i>		?	B1,B,E	B1,E	B1,E
<i>Barbus quadripunctatus</i>		B,E			
<i>Barbus radiatus</i>			B,E	B,E	B,E
<i>Barbus salmo</i>			E		
<i>Barbus taitensis</i>	C	E	B,E		
<i>Barbus toppini</i>			B,B1,E	B,B1,E	E,T
<i>Barbus trimaculatus</i>					E,K
<i>Barbus usambarae</i>			B1,E	B1,E	
<i>Barbus venustus</i>		B2			
<i>Barbus viviparus</i>					T
<i>Barbus zanzibaricus</i>			B,E	B,B1	T
<i>Garra dembeensis</i>	M	C	B,E		
<i>Labeo cylindricus</i>	M	Co	B,E	B,E	E,K
<i>Labeo gregorii</i>	R	R			
<i>Labeo mesops</i>					R
<i>Labeo congoro*</i>				R	R,E
<i>Mesobola spinifer</i>				B,E	
<i>Neobola fluviatilis</i>	C	C			
<i>Opsaridium loveridgei</i>				B,E	
<i>Citharinus congicus</i>				B,E	
<i>Citharinus (latus?)</i>			B,E		
<i>Distichodus petersii</i>			B,E	B,E	B,E
<i>Distichodus rufigiensis</i>			B,E	B,E	B,E
<i>Nannaethiops (sp.?)</i>				B,E	

Appendix 1. Continued.

Species	Tana	Galana	P-W-R	Ruaha	Ruvuma
<i>Alestes stuhlmanni</i>			<i>B,E,P</i>	<i>B,E,P</i>	
<i>Brycinus affinis</i>	<i>P</i>	<i>P</i>	<i>B,E</i>	<i>B,E</i>	
<i>Brycinus imberi</i>		<i>P</i>	<i>B,E</i>	<i>B,E</i>	
<i>Brycinus lateralis</i>				<i>B,E?</i>	
<i>Hemigrammopetersius barnardi</i>			<i>B,E</i>	<i>E</i>	
<i>Hydrocynus vittatus</i>			<i>B,E</i>	<i>B,E</i>	<i>B,E</i>
<i>Micralestes acutidens</i>			<i>B,E</i>		<i>C,E</i>
<i>Petersius conserialis</i>			<i>B,E</i>	<i>B,E</i>	
<i>Rhabdalestes leleupi</i>			<i>B,E</i>		
<i>Rhabdalestes tangensis</i>		<i>B,E</i>			
<i>Bagrus orientalis</i>			<i>B,E</i>	<i>B,E</i>	<i>E</i>
<i>Clarotes laticeps</i>	<i>M</i>	<i>Co</i>			
<i>Eutropiellus longifilis</i>			<i>B,E</i>	<i>B,E</i>	<i>B,E</i>
<i>Parailia somalensis</i>	<i>C</i>				
<i>Schilbe intermedius</i>	<i>M</i>	<i>C</i>	<i>B,E</i>	<i>B,E</i>	<i>B,E</i>
<i>Schilbe moebiusii</i>			<i>B,E</i>	<i>B,E</i>	
<i>Leptoglanis rotundiceps</i>			<i>B,E</i>		
<i>Amphilius uranoscopus</i>	<i>Co</i>	<i>Co</i>	<i>B,E</i>	<i>B,E</i>	<i>T</i>
<i>Clarias gariepinus</i>	<i>Co</i>	<i>Co</i>	<i>B,E</i>	<i>B,E</i>	<i>T,B,E</i>
<i>Clarias liocephalus</i>	<i>Te</i>				
<i>Clarias theodorae</i>				<i>B,E</i>	<i>T</i>
<i>Heterobranchius longifilis</i>				<i>B,Tel</i>	
<i>Atopochilus vogti</i>			<i>E</i>	<i>B,E</i>	
<i>Chiloglanis brevibarbis</i>	<i>C</i>	<i>C</i>			
<i>Chiloglanis deckenii</i>			<i>B,E</i>	<i>B,E</i>	<i>B</i>
<i>Chiloglanis neumanni</i>			<i>B</i>		<i>T</i>
<i>Synodontis afrofishcheri</i>	<i>?</i>	<i>?</i>	<i>B1,B,E</i>		
<i>Synodontis fueleborni</i>				<i>B,E</i>	
<i>Synodontis leopardus?</i>			<i>C,E</i>		
<i>Synodontis maculipinna</i>		<i>B,E</i>	<i>B,E</i>		
<i>Synodontis matthesi</i>				<i>B,E</i>	
<i>Synodontis punctulatus?</i>		<i>Pol</i>			
<i>Synodontis rufigiensis</i>				<i>B,E</i>	
<i>Synodontis serpentis</i>	<i>W1</i>	<i>W1</i>			
<i>Synodontis wamiensis</i>			<i>B,E</i>		
<i>Synodontis zanzibaricus⁺⁺</i>			<i>Pol</i>	<i>B1</i>	<i>B,B1</i>
<i>Aplocheilichthys johnstoni</i>				<i>B,B1</i>	<i>T</i>
<i>Aplocheilichthys kongoranensis</i>		<i>E</i>	<i>E</i>		
<i>Aplocheilichthys maculatus</i>			<i>E</i>		
<i>Aplocheilichthys omoculatus</i>				<i>B,E</i>	
<i>Aplocheilichthys usanguensis</i>				<i>B,E</i>	
<i>Pantanodon podoxys</i>	<i>C</i>	<i>C</i>	<i>C,B,E</i>		
<i>Nothobranchius cyaneus</i>	<i>C</i>				
<i>Nothobranchius eggersi</i>			<i>C,E</i>		
<i>Nothobranchius elongatus</i>		<i>C</i>			
<i>Nothobranchius foerschi</i>		<i>C,E</i>	<i>C,E</i>		
<i>Nothobranchius guentheri</i>			<i>B,E</i>		
<i>Nothobranchius interruptus</i>		<i>C</i>			
<i>Nothobranchius janpapi</i>		<i>C,E</i>	<i>C</i>		
<i>Nothobranchius jubbi</i>	<i>C</i>				
<i>Nothobranchius korthausi</i>			<i>C,E</i>		
<i>Nothobranchius lourensi</i>		<i>C,E</i>			
<i>Nothobranchius melanospilus</i>			<i>C,E</i>	<i>C,E</i>	
<i>Nothobranchius microlepis</i>	<i>Wi2</i>	<i>Wi2</i>			
<i>Nothobranchius neumanni</i>			<i>Wi1</i>		
<i>Nothobranchius palmquisti</i>			<i>C,E</i>		

Appendix 1. Continued.

Species	Tana	Galana	P-W-R	Ruaha	Ruvuma
<i>Nothobranchius patrizii</i>	C				
<i>Nothobranchius steinforti</i>		C,E			
<i>Nothobranchius taeniopygus</i>			Wi1		
<i>Nothobranchius willerti</i>	Wi3				
<i>Paranothobranchius ocellatus</i>				SI	
<i>Aethiomastacembelus frenatus</i>			B,E		
<i>Ctenopoma muriei</i>			S2		
<i>Astatotilapia bloyeti</i>			B,E,	B,E	
<i>Astatotilapia calliptera</i>					T,E
<i>Astatotilapia tweddlei</i>					T,E
<i>Ctenochromis pectoralis</i>		C,B,E			
<i>Haplochromis gigliolii</i>			C	C	
<i>Oreochromis hunteri</i>			Tr		
<i>Oreochromis jipe</i>			Tr		
<i>Oreochromis korogwe</i>			Tr		
<i>Oreochromis pangani</i>			Tr		
<i>Oreochromis placidus</i>					Tr
<i>Oreochromis shiranus</i>					Tr
<i>Oreochromis spilurus</i>	Tr	Tr			
<i>Oreochromis urolepis</i>			Tr	Tr	

+ Reid (1985) suggested that *Labeo steindachneri* Pellegrin from the Ruvu was more likely to be a junior synonym of *L. congoro* than of *L. coubie*. - + Reid (1985) a suggéré que *Labeo steindachneri* Pellegrin provenant de la Ruvu est plutôt un synonyme de *L. congoro* que de *L. coubie*. ++ I follow Poll (1971) and CLOFFA 2 in accepting this species as that referred to by Bailey (1969) and others as *Synodontis zambezensis*. - ++ Je m'accorde avec Poll (1971) et CLOFFA 2 en acceptant cette espèce comme celle signalée par Bailey (1969) et d'autres comme *Synodontis zambezensis*.

? - indicates taxonomic or distribution uncertainty. - ? - indique des incertitudes concernant la taxinomie ou la distribution.

Appendix 2. Distribution of freshwater dispersant fishes of the Zambezi Province. - *Distribution des poissons d'eaux douces dans la province ichtyofaunistique du Zambèze.* **Bu** - Pungwe-Buzi; **In** - Incomati; **Ka** - Kafue; **Ku** - Kunene; **Li** - Limpopo; **MLZ** - Middle & Lower Zambezi; **Ok** - Okavango; **P** - Pongola; **Sa** - Save; **UZ** - Upper Zambezi.

Species	Ku	Ok	Ka	UZ	MLZ	Bu	Sa	Li	In	P
<i>Protopterus annectens</i>					+	+	+	+	+	
<i>Protopterus amphibius</i>					+					
<i>Hippopotamyrus ansorgii</i>	+	+		+	+	+				
<i>Hippopotamyrus discorhynchus</i>	+	+		+	+	+				
<i>Marcusenius macrolepidotus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mormyrops anguilloides</i>					+	+				
<i>Mormyrus lacerda</i>	+	+	+	+						
<i>Mormyrus longirostris</i>					+	+	+			
<i>Petrocephalus catostoma</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pollimyrus castelnaui</i>	+	+	+	+						
<i>Paramormyrops jacksoni</i>				+						
<i>Kneria angolensis</i>	+	?		+						
<i>Kneria auriculata</i>					+	+	+		+	
<i>Kneria maydelli</i>	+									
<i>Kneria polli</i>			+	+						
<i>Parakneria fortuita</i>		+								
<i>Parakneria mossambica</i>						+				
<i>Barbus afrohamiltoni</i>					+	+	+	+	+	+
<i>Barbus afrovernayi</i>	+	+	+	+						
<i>Barbus annectens</i>					+	+	+	+	+	+
<i>Barbus argenteus</i>	?								+	+
<i>Barbus atkinsoni</i>					+					
<i>Barbus barnardi</i>	+	+	+	+						
<i>Barbus barotseensis</i>	+	+	+	+						
<i>Barbus bellcrossi</i>				+						
<i>Barbus bifrenatus</i> ⁴	+	+	+	+				+		
<i>Barbus breviceps</i>	+									
<i>Barbus brevidorsalis</i>			+	+						
<i>Barbus brevipinnis</i>								+	+	
<i>Barbus choloensis</i>					+					
<i>Barbus codringtonii</i>		+		+						
<i>Barbus dorsolineatus</i>	+		+	+						
<i>Barbus eutaenia</i>	+	+	+	+	+	+		+	+	
<i>Barbus fasciolatus</i>	+	+	+	+	+					
<i>Barbus haasianus</i>		+	+	+	+	+				
<i>Barbus kerstenii</i>	+	+	+	+	+		+			
<i>Barbus lineomaculatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Barbus macrotaenia</i>					+					
<i>Barbus manicensis</i>					+	+				
<i>Barbus marequensis</i>			+		+	+	+	+	+	+
<i>Barbus mattozi</i>	+			+				+		
<i>Barbus miolepis</i>			+	+	+					
<i>Barbus multilineatus</i>	+	+	+	+	+					
<i>Barbus neefi</i>			+	+			+			
<i>Barbus paludinosus</i>	+	+		+	+	+	+	+	+	+
<i>Barbus poechii</i>	+	+	+	+						
<i>Barbus radiatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Barbus thamalakanensis</i>	+	+		+						
<i>Barbus toppini</i>					+	+	+	+	+	+
<i>Barbus treurensis</i>								+		
<i>Barbus trimaculatus</i>	?	?			+	+	+	+	+	+
<i>Barbus unitaeniatus</i>	+	+	+	+	+			+	+	+
<i>Barbus viviparus</i>					+	+	+	+	+	+
<i>Coptostomabarus wittei</i>		+	+	+						
<i>Labeo altivelis</i>					+	+	+			
<i>Labeo ansorgii</i>	+									
<i>Labeo congoro</i>					+	+	+	+	+	+

Appendix 2. Continued.

Species	Ku	Ok	Ka	UZ	MLZ	Bu	Sa	Li	In	P
<i>Labeo cylindricus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Labeo lunatus</i>		+		+						
<i>Labeo molybdinus</i>					+	+	+	+	+	+
<i>Labeo rosae</i>								+	+	+
<i>Labeo ruddi</i>	+							+	+	+
<i>Mesobola brevianalis</i>	+	+		+				+	+	+
<i>Opsaridium zambezense</i>		+		+	+	+	+			
<i>Opsaridium peringueyi</i>								+	+	+
<i>Opsaridium sp.</i>					+					
<i>Varicorhinus nasutus</i>					+	+				
<i>Varicorhinus nelspruitensis</i>									+	+
<i>Varicorhinus pungweensis</i>					+	+				
<i>Distichodus mossambicus</i>					+	+				
<i>Distichodus schenga</i>					+	+				
<i>Hemigrammocharax machadoi</i>	+	+	+	+						
<i>Hemigrammocharax multifasciatus</i>	+	+	+	+						
<i>Nannocharax macropterus</i>		+	+	+						
<i>Brycinus imberi</i>					+	+	+	+	+	+
<i>Brycinus lateralis</i> ⁴	+	+	+	+	+	+				
<i>Hemigrammopetersius barnardi</i>					+	+				
<i>Hydrocynus vittatus</i>		+		+	+	+	+	+	+	+
<i>Micralestes acutidens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rhabdalestes maunensis</i>	+	+	+	+						
<i>Hepsetus odoe</i>	+	+	+	+						
<i>Parauchenoglanis ngamensis</i>		+		+						
<i>Amarginops hildae</i>						+				
<i>Schilbe intermedius</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Schilbe yangambianus</i>				+						
<i>Amphilius laticaudatus</i>						+				
<i>Amphilius natalensis</i>					+			+	+	+
<i>Amphilius uranoscopus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Leptoglanis cf dorae</i>	+	+		+						
<i>Leptoglanis rotundiceps</i>			+	+	+	+	+			
<i>Clariallabes platyprosopos</i>	+	+		+						
<i>Clarias cavernicola</i> ¹										
<i>Clarias liocephalus</i>	+	+	+	+						
<i>Clarias gariepinus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Clarias ngamensis</i>	+	+	+	+	+		+	+	+	+
<i>Clarias stappersii</i>	+	+	+	+						
<i>Clarias theodorae</i>	+	+	+	+	+			+	+	+
<i>Heterobranchus longifilis</i>					+					
<i>Malapterurus electricus</i>					+	+	+			
<i>Chiloglanis anoterus</i>									+	+
<i>Chiloglanis bifurcus</i>									+	
<i>Chiloglanis emarginatus</i>					+	+			+	+
<i>Chiloglanis fasciatus</i>		+								
<i>Chiloglanis neumanni</i>	+		+	+	+	+				
<i>Chiloglanis paratus</i>								+	+	+
<i>Chiloglanis pretoriae</i>					+	+		+	+	
<i>Chiloglanis swierstrai</i>								+	+	+
<i>Synodontis leopardinus</i>	+	+		+						
<i>Synodontis macrostigma</i>	+	+	+	+						
<i>Synodontis macrostoma</i>		+		+						
<i>Synodontis nebulosus</i>					+	+				
<i>Synodontis nigromaculatus</i>		+		+						
<i>Synodontis thamalakanensis</i>		+		+						
<i>Synodontis vanderwaali</i>	+	+		+						
<i>Synodontis woosnami</i>	+	+		+						
<i>Synodontis zambezensis</i>					+	+	+	+	+	+

Appendix 2. Continued.

Species	Ku	Ok	Ka	UZ	MLZ	Bu	Sa	Li	In	P
<i>Aplocheilichthys johnstoni</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Aplocheilichthys hutereaui</i>		+	+	+	+	+				
<i>Aplocheilichthys katangae</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Aplocheilichthys myaposae</i> ²										
<i>Hypsopanchax jubbi</i>				+						
<i>Nothobranchius furzeri</i>							+			
<i>Nothobranchius kafuensis</i>			+							
<i>Nothobranchius kuhntae</i>						+				
<i>Nothobranchius orthonotus</i>					+	+		+	+	+
<i>Nothobranchius rachovii</i>					+	+		+		
<i>Nothobranchius sp.</i>				+						
<i>Aethiomastacembelus frenatus</i>		+	+	+						
<i>Aethiomastacembelus shiranus</i>					+					
<i>Aethiomastacembelus vanderwaali</i>		+		+						
<i>Astatotilapia calliptera</i>					+	+	+			
<i>Chetia brevis</i>									+	
<i>Chetia flaviventris</i>								+		
<i>Chetia gracilis</i>	?	+								
<i>Chetia welwitschi</i>	+									
<i>Hemichromis elongatus</i>		+		+						
<i>Oreochromis macrochir</i>	+	+	+	+	+					
<i>Oreochromis andersonii</i>	+	+	+	+						
<i>Oreochromis mortimeri</i>					+					
<i>Oreochromis mossambicus</i>					+	+	+	+	+	+
<i>Oreochromis shiranus</i>					+					
<i>Oreochromis placidus</i> ⁴					+	+	+			
<i>Schwetochromis machadoi</i>	+									
<i>Pharyngochromis acuticeps</i>		+	+	+	+		+			
<i>Pseudocrenilabrus philander</i>	+	+	+	+	+	+		+	+	+
<i>Sargochromis carlottae</i>		+	+	+						
<i>Sargochromis codringtonii</i>		+	+	+	+					
<i>Sargochromis coulteri</i>	+									
<i>Sargochromis giardi</i>	+	+	+	+						
<i>Sargochromis greenwoodi</i>		+	+	+						
<i>Sargochromis mortimeri</i>			+	+						
<i>Serranochromis altus</i>		+		+						
<i>Serranochromis angusticeps</i>	+	+	+	+						
<i>Serranochromis longimanus</i>		+		+						
<i>Serranochromis macrocephalus</i>	+	+	+	+						
<i>Serranochromis meridianus</i> ⁴									+	
<i>Serranochromis robustus jallae</i>	+	+	+	+						
<i>Serranochromis thumbergi</i>	+	+	+	+						
<i>Thoracochromis albolabris</i>	+									
<i>Thoracochromis buysi</i>	+									
<i>Tilapia guinasana</i> ³										
<i>Tilapia rendalli</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tilapia ruweti</i>		+		+						
<i>Tilapia sparrmanii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ctenopoma intermedium</i> ⁴		+	+	+	+	+				
<i>Ctenopoma multispine</i> ⁴		+	+	+	+	+				

¹*C. cavernicola* occurs in Aigamas cave, Namibia. - *C. cavernicola est présent dans l'Aigamas Cave en Namibie.* ²*A. myaposae* occurs from Kosi Bay south to Richards Bay, north-east Natal. - *A. myaposae est présent dans la baie de Kosi au sud de la baie de Richard, dans le nord-est du Natal.* ³*T. guinasana* occurs in Lake Guinas, Namibia. *T. guinasana est présent dans la lac Guinas en Namibie.* ⁴ Occur in coastal north-east Natal to the Lake St Lucia catchment. - *Présents dans la région côtière du nord-est du Natal jusqu'au Lac St. Lucia.*

Appendix 3. Distribution of freshwater dispersant fishes in the Southern (Cape) ichthyofaunal Province. - *Distribution des poissons d'eaux douces dans la province ichthyofaunistique du Sud (ou Cap)*. **Berg** - Berg; **Bre** - Breede; **Gam** - Gamtoos; **Gou** - Gourits; **Kei** - Kei; **Keur** - Keurbooms; **Li** - Limpopo; **Oli** - Olifants; **O** - Orange; **Tu** - Tugela.

Species	Li	Tu	Kei	Gam	Keur	Gou	Bre	Berg	Oli	O
<i>Pseudobarbus afer</i>				+	+					
<i>Pseudobarbus asper</i>				+		+				
<i>Pseudobarbus burchelli</i>							+			
<i>Pseudobarbus burgi</i>								+		
<i>Pseudobarbus phlegethon</i>									+	
<i>Pseudobarbus temuis</i>					+	+				
<i>Pseudobarbus quathlambae</i>										+
<i>Barbus aeneus</i>										+
<i>Barbus amatolicus</i>			+							
<i>Barbus andrewi</i>							+	+		
<i>Barbus anoplus</i>	+	+	+	+		+			+	+
<i>Barbus calidus</i>									+	
<i>Barbus capensis</i>									+	
<i>Barbus erubescens</i>									+	
<i>Barbus gurneyi</i>		+								
<i>Barbus hospes</i>										+
<i>Barbus kimberleyensis</i>										+
<i>Barbus motebensis</i>	+									
<i>Barbus natalensis</i>		+								
<i>Barbus pallidus</i>	?	+		+						+
<i>Barbus polylepis</i>	+									
<i>Barbus serra</i>									+	
<i>Barbus trevelyani</i> ¹										
<i>Labeo capensis</i>										+
<i>Labeo rubromaculatus</i>		+								
<i>Labeo seeberi</i>									+	
<i>Labeo umbratus</i>				+		+				+
<i>Austroglanis barnardi</i>									+	
<i>Austroglanis gilli</i>									+	
<i>Austroglanis sclateri</i>										+
<i>Galaxias zebratus</i>						+	+	+	+	
<i>Sandelia bainsii</i> ²										
<i>Sandelia capensis</i>				+	+	+	+	+		

¹*B. trevelyani* occurs in the Buffalo and Keiskamma Rivers, Eastern Cape. - *B. trevelyani est présent dans les rivières Buffalo et Keiskamma, dans la partie est du Cap.* ²*S. bainsii* occurs in the Kowie, Great Fish, Buffalo, Keiskamma and Nahoon Rivers, Eastern Cape. - *S. bainsii est présent dans les rivières Kowie, Great Fish, Buffalo, Keiskamma et Nahoon, dans la partie est du Cap.*

The fishes of the inland waters of Madagascar

Melanie L.J. Stiassny¹ & Noromalala Raminosoa²

¹American Museum of Natural History, Department of Herpetology & Ichthyology, NEW YORK, NY 10024, USA; ²Université d'Antananarivo, Service de Zoologie, B.P. 901 101, ANTANANARIVO, Madagascar

Summary

With well over three-quarters (84%) of Madagascar's endemic ichthyofauna localized in highly vulnerable freshwater habitats, these organisms represent the most threatened of the island's vertebrates. Freshwater fishes are undergoing a severe attrition as a result of the combined onslaught of deforestation and the serial introduction of an array of exotic species. Clearly, continued deforestation and the uncontrolled spread of exotics will exacerbate the already precarious state of the island's native ichthyofauna. If present trends continue unabated, it is unlikely that more than a few will survive the millennium. Despite their economic and social value, as well as their noteworthy importance as a series of basal lineages representing a major resource for phylogenetic and evolutionary studies, our understanding of the actual number, distribution and ecological requirements of the island's native fish fauna is rudimentary. Current knowledge is certainly insufficient to provide an effective database for the development of a comprehensive conservation program. In the face of a rapid and extensive depletion of the island's freshwater resources it is imperative that ongoing survey programs are supported, and that a thorough taxonomic reappraisal of all Malagasy endemic genera is undertaken so that a rational plan for freshwater conservation can be effectively instituted.

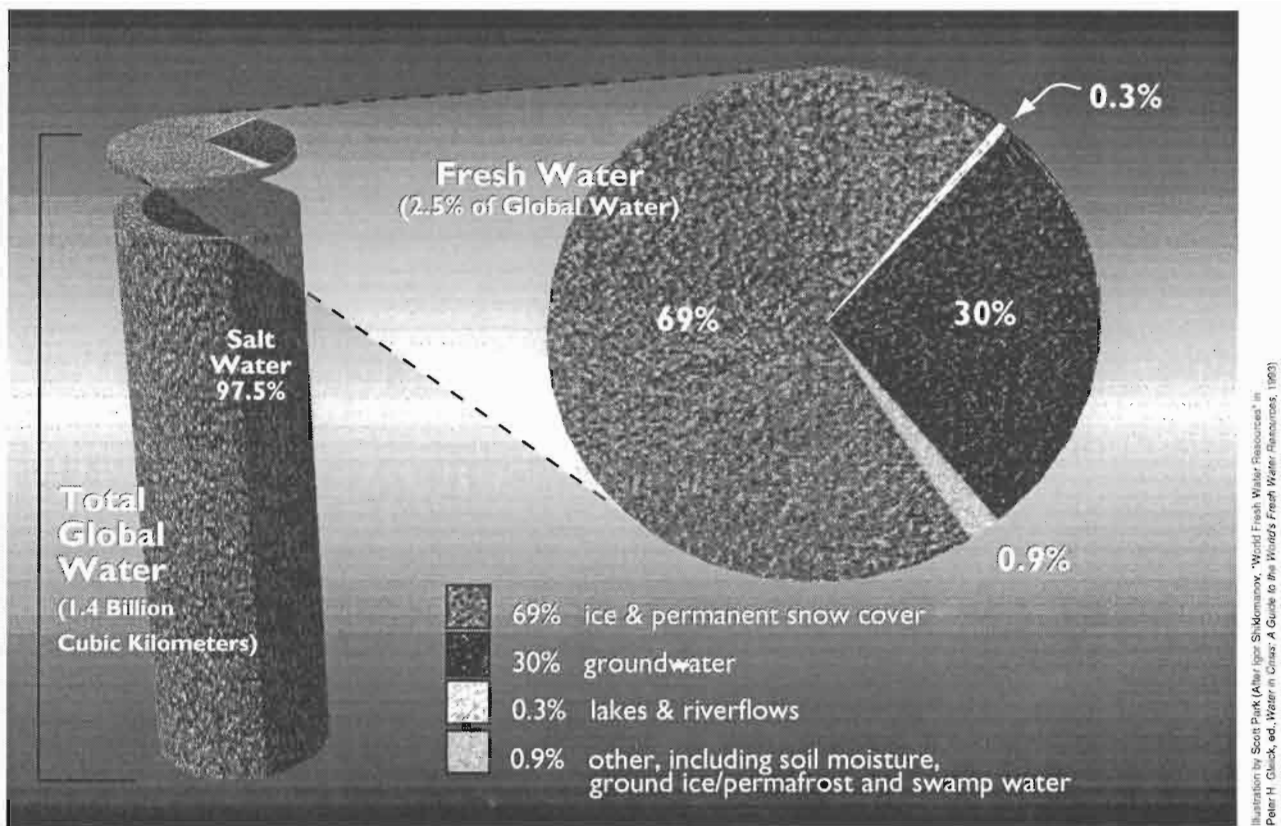
Résumé

Avec bien plus des trois quarts (84%) de l'ichtyofaune endémique de Madagascar située dans des habitats aquatiques très vulnérables, ces organismes sont très certainement parmi les vertébrés les plus menacés de la Grande Ile. Les poissons d'eaux douces y subissent une sévère atteinte notamment sous les effets conjugués de la déforestation très importante à Madagascar et des introductions successives d'un nombre impressionnant d'espèces étrangères à l'île. La déforestation galopante ainsi que l'introduction anarchique d'espèces de poissons ne feront très certainement qu'empirer la situation actuelle très précaire de l'ichtyofaune endémique de l'île. Si la tendance actuelle continue, beaucoup d'espèces auront disparu pour la fin du millénaire. Malgré leur valeur culturelle et économique indéniable, ainsi que leur remarquable intérêt en tant que groupes fondamentaux pour des études phylogénétiques et évolutives, les poissons endémiques de Madagascar restent méconnus. Les éléments de connaissance sur le nombre d'espèces présentes sur l'île, leur répartition et leur écologie, par exemple, sont beaucoup trop rudimentaires pour nous permettre de proposer une base de données intelligible servant à un programme de conservation aquatique. Face à cette rapide altération du patrimoine aquatique de Madagascar, il est urgent que les programmes de recherche actuellement en cours sur l'île soient financés. Un plan rationnel de protection et de conservation du patrimoine aquatique ne pourra être institué à Madagascar sans au préalable une révision taxinomique complète des poissons que l'île abrite.

"For a long time, the necessity for protection has been repeatedly and eloquently proclaimed: if it has become a leitmotiv in this work, it is because we cannot repeat ourselves too often on such a matter: there are so many deaf ears to the most pressing truth." (Millot, 1972: 751)

Estimates of vertebrate species numbers vary widely, but a recent survey (Groombridge, 1992) gives a global total of between 43,000-46,500 species. Of these, an estimated 22,000 are fish (this is almost certainly a significant underestimate as an average of about 230 fish species are being described annually), of which about 40% are freshwater species. This renders an approximate tally for freshwater fishes as comprising a remarkable 20-25% of global vertebrate biodiversity. There can be little doubt that as a group, they represent the most threatened of all vertebrate assemblages. To understand why these aquatic organisms are so vulnerable, and to better gauge

the enormity of the problem, a review of figure 1 helps lend an interesting perspective. As this figure illustrates, of the globe's approximately 1.4 billion cubic kilometers of water, a full 97.5% is ocean and only a very small percentage, 2.5%, is freshwater. Perhaps even more striking is the fact that of that 2.5% a mere 0.3% is available as freshwater habitat. *In other words, almost one quarter of all vertebrate biodiversity is concentrated into less than 0.01% of the planet's water.* This is a truly remarkable concentration of vertebrate biodiversity, but sadly it is also amongst the planet's most vulnerable. Freshwater aquatic resources have undergone severe deterioration on a global scale (Engelman & LeRoy, 1993), and as a result we are losing freshwater species at an unprecedented rate. Nowhere are these trends more starkly illustrated than in the region covered by this account, the threatened freshwater habitats of the *Grande Ile* of Madagascar.



(Note: Percentage figures do not add up to 100% due to rounding.)

Figure 1. The World's Water. - *L'eau dans le Monde.*

Study area

The Malagasy region has long been recognized as a biotic entity distinct from those of mainland Africa (Werger, 1978). The region comprises the major island groups associated with the, now largely submerged and fragmented, Mascarene Plateau (Fisher *et al.*, 1967). The region is comprised of the *Grande Ile* of Madagascar and its offshore islands, the volcanic Mascarenes and Comores, and the Granitic Seychelles, as well as all of the smaller islands and atolls bounded by these archipelagos (Fig. 2).

The geological history of the western Indian Ocean is extremely complex and we are far from a comprehensive understanding of the sequence and timing of events leading to its current configuration. Recent studies indicate that the motion of Madagascar relative to Africa was from a northerly position adjacent to Tanzania, Kenya, and southern Somalia (Embleton & McElhinney, 1975; Rabinowitz *et al.*, 1983), rather than from a more southerly position some 4 - 6° south of its present location (Flores, 1971; Green, 1972). According to Rabinowitz *et al.* (1983) Madagascar began its initial separation from Africa during the Jurassic quiet zone (± 165 mya), somewhat earlier than the initial rifting of South America and Africa, and ceased relative motion about 45 million years later (± 120 mya).

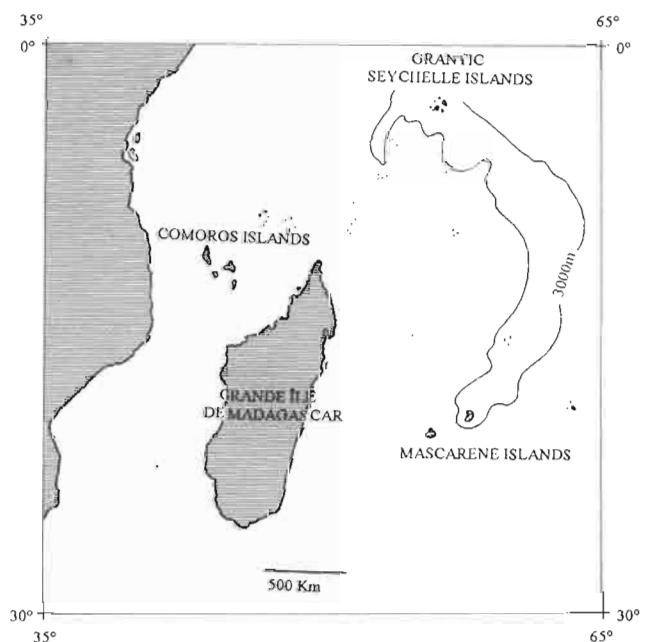


Figure 2. The Malagasy region; islands of the Western Indian Ocean. - *La région malgache ; les îles de l'Océan Indien.*

Probably associated with the activation of a new spreading ridge, India separated from Madagascar in the early Eocene (± 65 mya; Axelrod & Raven, 1978). The Seychelles-Mascarene Plateau is assumed to have moved in concert with India at this time, although supporting data for this model is currently lacking (Braithwaite, 1984). In any event, India continued a rapid passage northward, eventually colliding with the Asian landmass by the mid to late Eocene (McKenzie & Sclater, 1973). However the precise details of the western Indian Ocean separation scenario are finally resolved; there is strong paleomagnetic and physiographic evidence for a long period of separation of the *Grande Ile* from mainland Africa (beginning in the early Cretaceous), with a subsequent separation from India sometime in the middle to late Eocene. It should be noted however, that as in other Gondwanan regions (see e.g. Maisey, 1993), the rifting process was complex and protracted. The probabilities of post-rifting vicariance and dispersal resulting from secondary ephemeral geological or climatic events under these circumstances are high. For example, Tattersall (1982) cites two major periods of low sea-level, one around 90 mya, and another during the Maestrichtian (± 65 mya), when local colonization opportunities would have been greatly enhanced by the emergence of island chains and larger land masses. Most recently, during the height of the Pleistocene glaciation, sea levels in the western Indian Ocean dropped over 150 m, and again the opportunities for colonization were clearly enhanced (Peake, 1978).

The Grande Ile

Relief and vegetation

With a land area of 594,180 km², a north-south length of some 1600 km and a maximum width of 580 km, Madagascar is the planet's fourth largest island. However, unlike Greenland, New Guinea, and Borneo which were each connected to mainland landmasses during periods of low sea-level, the *Grande Ile* has remained separate from Africa for at least 150 my and from India for at least 60 my and, in this sense, represents the largest oceanic island on the globe. Today Madagascar is separated from the African continent by the Moçambique Channel, some 235 km wide at its narrowest point.

Because of its large size, diverse relief (see Battistini, 1972), geology (see Brenon, 1972), climate (see Donque, 1972) and vegetation (see Koechlin, 1972; Chauvet, 1972; Guillaumet, 1984), as well as its continental origin, Madagascar is in many respects best viewed as a microcontinent (Simpson, 1973). Physically it is characterized by an underlying asymmetry that determines many of its climatographic, hydrographic, and vegetational features (Jenkins, 1987). The main axis of the island extends in a NNW-SSW direction with a marked asymmetry around the central axis. Following Battistini (1972), the island's complex relief is briefly described here in terms of three large zones. An elevated

central plateau, a steep eastern escarpment and narrow strip-like coastal plain, and an extensive low-lying western sedimentary plain (Fig. 3a).

The elevated Precambrian basement of the central highlands has a jumbled relief with intruded volcanic massifs interspersed with the levelled-off remains of old crystalline erosion surfaces conserved in the form of rolling steps ("*tampoketsa*"). The mean elevation of the central plateau is around 1,300 m, with the highest peaks located on the volcanic Tsaratanana massif in the extreme north (Mt. Maromokotra, 2,876 m), the Andringitra massif in the southern central region (Pic Bobby, 2,658 m), and the Ankaratra massif in the center of the island (Tsiafajavona, 2,643 m). With the exception of a few remnant forests the high plateau is denuded and today is covered with vast secondary grasslands. Typical of the central highlands is the *tampoketsa* to the northeast of the capital city of Antananarivo. The entire region is floristically depauperate, and sports a flora of only 34 species (Jenkins, 1987) and is dominated by the single, low quality grass, *Aristida rufescens*, which grows in coarse, widely spaced tufts on the weathered, nutrient poor lateritic clays of the high plateau.

To the east the central plateau falls off sharply as a strongly eroded eastern escarpment that gives way to a narrow sedimentary coastal plain. The eastern coastal plain is traversed by numerous river drainages emerging from the eastern escarpment and is bordered by a series of lagoons that have been connected into the shallow, but navigable *Canal des Pangalanes*. The entire eastern region (including the floristically distinct Sambirino which forms a small forest enclave on the northwest coast) was once covered with dense humid forest. In the high rainfall zone along the coast and up to around 800 m characteristic primary lowland rain forest dominated, while at higher elevations, from 800 m to around 1300 m, moist montane forest dominated. Today much eastern humid forest has been replaced by a mosaic of cultivation, grassland and, where soil quality permits, secondary or degraded forest known locally as "*savoka*". In a recent study based on a careful review of aerial photographs and satellite image data, Green and Sussman (1990) estimate that of the original stand of around 11.2 million ha of eastern rain forest only 3.8 million ha remained in 1985. The main cause of the accelerated rate of deforestation in the eastern rain forest is slash-and-burn agriculture ("*tavy*"), mostly for dry land rice cultivation. Although *tavy* has been practiced for centuries, a steep population rise from 5.4 million in 1960 to 12 million by 1990, has placed an increasing pressure on the land. At current deforestation rates, little of Madagascar's forest cover will survive the millennium, and only that on the very steepest slopes will survive the next 35 years (Fig. 4).

In contrast with the precipitous fall from the Central Plateau to the east, the slope to the west is markedly less steep. The entire region is composed of numerous sedimentary beds and eroded plateaux that range in

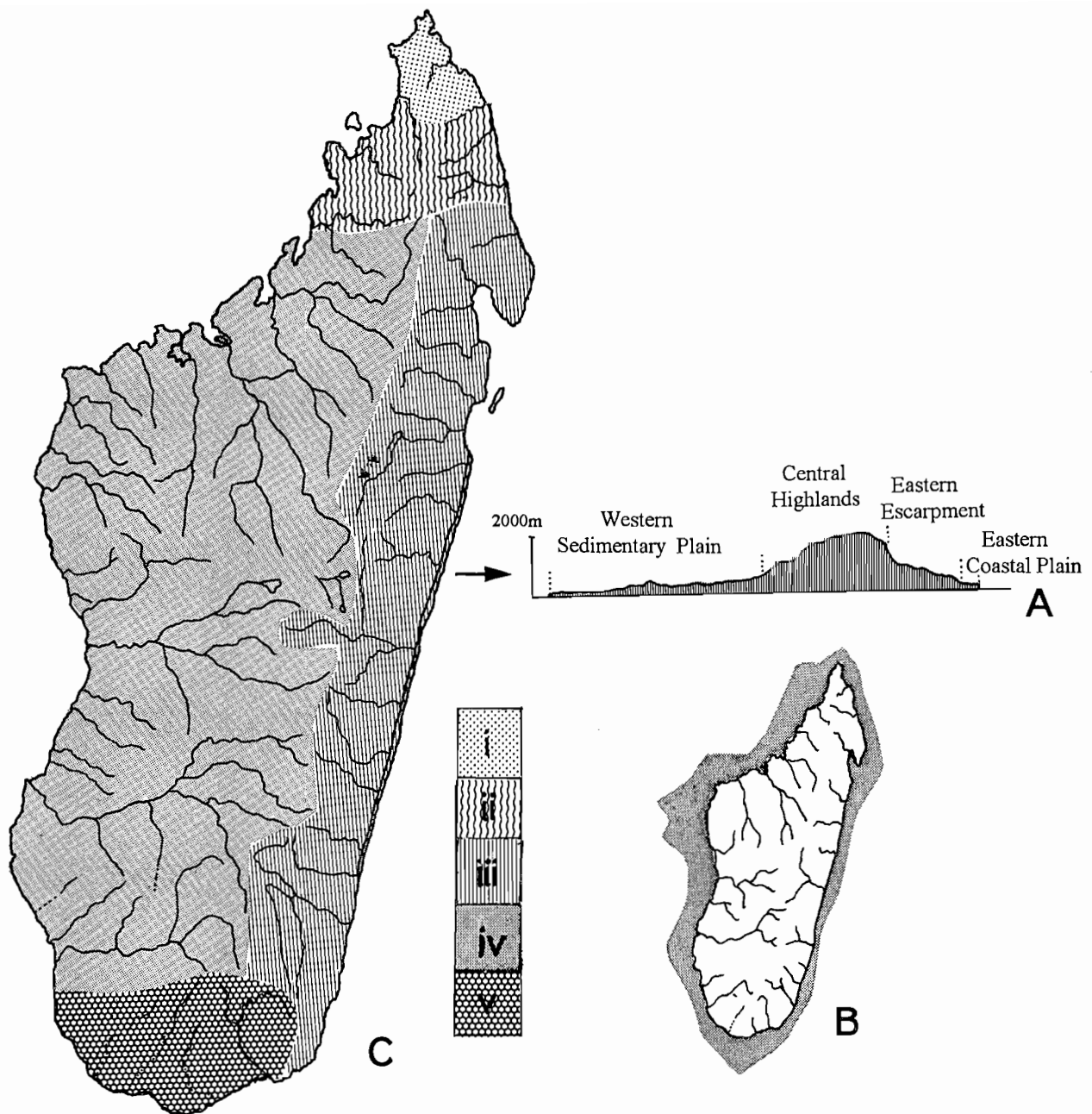
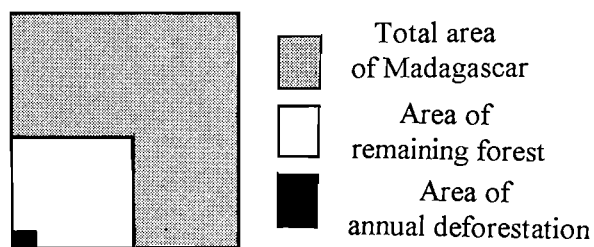


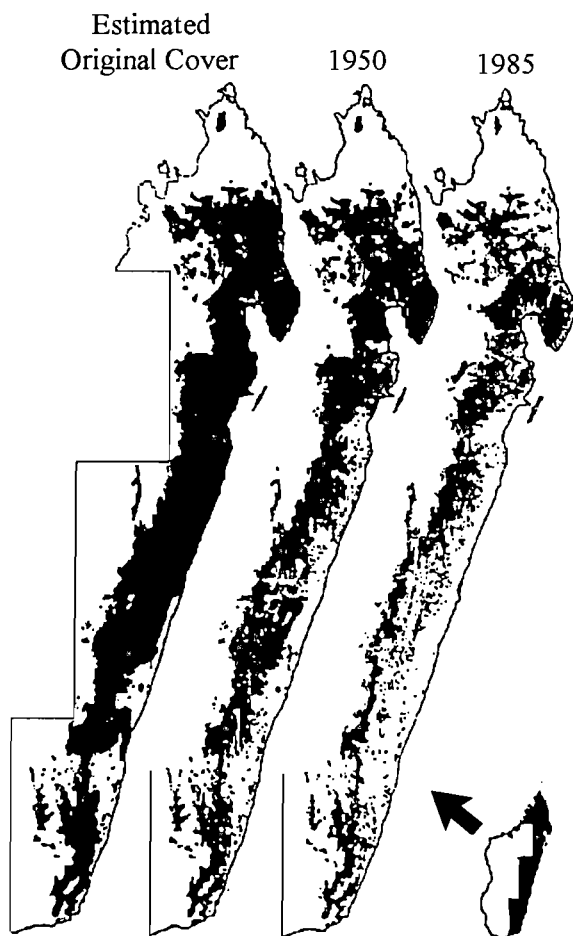
Figure 3. A. East-west profile at the level of Antananarivo (after Kiener & Richard-Vindard, 1972). B. Bathymetric chart, stippled borders 1000 m depth (after Kiener & Richard-Vindard, 1972). C. The main rivers of Madagascar (after Welcomme, 1972) with the hydrographic regions of Aldegheri (1972) indicated by numbers. - A. *Profile est-ouest de Madagascar au niveau d'Antananarivo (modifié d'après Kiener & Richard-Vindard, 1972)*. B. *Carte bathymétrique de l'île; les bords en pointillé indiquent la ligne des 1000 m de profondeur (modifié d'après Kiener & Richard-Vindard, 1972)*. C. *Les principaux bassins de Madagascar (d'après Welcomme, 1972); les régions hydrographiques d'Algheri (1972) sont numérotées.*

elevation from sea level to around 800 m. The sedimentary basins form a continuous zone some 30-200 km wide to the west of the Precambrian basement. In contrast to the raised central plateau and precipitous eastern escarpment, the western landscape is one of eroded plains and cuestas with extensive delta areas. While the sandstone cuestas of the south-west are frequently dissected by deep canyon formations, the limestone cuestas tend to be subjected to karst processes that lead to a peculiar, block-like topography. Most notable among these are the

needle-like "tsingy" of the Bemaraha and Ankarana karsts. In the shadow of the south east monsoon, the western region is drier and considerably less rich floristically than the east. Nonetheless the flora is large and varied with two main types of primary vegetation: dry deciduous forest and deciduous thicket forest (the so-called "spiny desert" of the southern domain). Sadly, as with the eastern humid forests, the dry deciduous forests of the west have almost entirely disappeared. More than 80% of the surface of western Madagascar



A TOTAL EXTENT OF MADAGASCAN FORESTS



B EXTENT OF EASTERN HUMID FORESTS

Figure 4. A. Graphic representation of the area of annual deforestation in relation to total island area, and area of remaining forest (after Groombridge, 1992). B. Reconstruction of the historical decline of the humid forests of eastern Madagascar (after Green & Sussman, 1990). - A. *Schéma indiquant l'aire de déforestation annuelle en rapport avec la surface totale de l'île, ainsi que la région forestière actuelle (d'après Groombridge, 1992).* B. *Reconstruction du déclin historique de la forêt humide à l'est de Madagascar (d'après Green & Sussman, 1990).*

is today covered with secondary grassland or wooded grassland (Jenkins, 1987). In the semi-arid south the deciduous thicket forests dominate. The fire and drought-resistance of the dominant Euphorbiaceae and the endemic Didiereaceae, combined with low human populations in the area has resulted in the spiny desert being among the least degraded of the island's primary vegetational types.

Hydrography

Slightly more than 1% of Madagascar's area is comprised of open inland waters (Kiener & Richard-Vindard, 1972), and Aldegheri (1972) provides a detailed review of the main hydrographic features of the *Grande Ile*. Considering only the river systems, Aldegheri (1972) divides the island into five main groups of basins (Fig. 3b, and below). Kiener (1963, 1965) and Kiener & Richard-Vindard (1972) provide considerable additional information on the limnology and disposition of the lakes, lagoons and extensive mangrove swamps of the island.

I. The slopes of *Mont d'Ambre*.

The volcanic massif of *Mont d'Ambre* in the extreme north is drained by numerous small torrents with narrow and elongate basins. Most river beds in this region are littered with blocks of basalt.

II. The Tsaratanana slopes.

The rugged volcanic Tsaratanana massif in the north is situated equidistant from the Indian Ocean and Moçambique Channel. Its rivers are characterized by extremely steep gradients in their upper reaches, levelling off to only a few m/km on the western and eastern coastal plains.

III. The Eastern slopes.

The hydrographic network of the eastern escarpment slopes is complex with a dense system of water courses that drain into the Indian Ocean. Most of the eastern rivers are comparatively short with accentuated profiles, often interspersed with rapids and falls of considerable potential for hydro-electric energy generation. Along the narrow coastal plain the rivers meander and ultimately supply a chain of lagoons separated from the Indian Ocean by a range of sand dunes and spits.

In the east and north-east of the island rainfall is high throughout the year and as a result water flow is abundant all year around.

IV. The Western sedimentary plain.

The western slopes make up almost 60% of the Island's total area, and the rivers of the western and north-western slopes drain into the Moçambique Channel. Aldegheri (1972) divides these into two groups. The first is comprised of the large rivers which flood widely over the Central Plateau. These show a marked change in gradient as they leave the crystalline bed-rock of the plateau and meander over the wide sedimentary plain

to the coast, often terminating in huge deltas with extensive mangrove development. The second group is comprised of the smaller coastal streams flowing in between the large basins of the west, and whose sources are on the western edge of the plateau.

Rainfall in the west is lower than in the east and the dry season is prolonged. As a result, low water tends to be very low in many western rivers, although those with catchments extending over the Central Plateau continue to flow throughout the year. Almost all of the smaller rivers are dry, at least in their lower reaches, from April-May until November.

V. The Southern plain.

The southern slopes experience a very marked dry season and an erratic wet season, and as a result few southern rivers carry water to the sea throughout the year. During the wet season violent storms can cause flash floods and Aldegheri (1972) records a spate on the River Menarandra in the Androy region where river level rose almost 3 m in less than 20 minutes. Such flood waters are usually followed by a rapid drying of the beds until there is no flow at all. Much of the south has no surface water whatsoever.

A feature of some considerable significance for understanding the distribution of the fishes of the *Grande Ile* has been stressed by Kiener (1963, 1965, 1966) and Kiener & Richard-Vindard (1972); this is the differential influence of tidal amplitude on the island's freshwaters. Because there is a marked east-west asymmetry in the coastal relief of the island, the tidal and chemical regimes of the two coasts differ markedly. As a broad generality it can be stated that the waters draining to the east from the crystalline Precambrian basement of the central plateau and eastern escarpment tend to be somewhat acidic and nutrient poor. The eastern continental shelf is narrow (Fig. 3b) and high-tide levels reach only to the region of about 0.5 m. As a result, there is an abrupt transition from the sea to the slightly acidic freshwaters of the eastern coastal region. In sharp contrast, over the great western plain the waters are neutral or slightly basic, are nutrient rich and tend to have a high calcium content from their passage over limestone karst regions. The continental shelf is wide (1000 m contour extends up to 150 km out to sea, Fig. 3b) and tidal amplitude commonly reaches 3 - 5 m. There is an extensive tidal penetration of salt water into the deltas of the large rivers with a gradual transition from seawater to freshwater along their courses. Such conditions are ideal for the development of mangrove communities, and the west and north-west coasts of the *Grande Ile* possess the largest and most floristically diverse mangrove communities in the western Indian Ocean (Kiener, 1965). In turn, these extensive mangrove areas serve as important reservoirs and nursery areas for many fish species. As Kiener (1963, 1965, 1966) further notes, the high calcium content of the western rivers further facilitates riverine penetration by numerous species of essentially marine origin. This combination of extensive tidal reach, rich

mangrove communities, and high calcium content of the western rivers can be seen in large part to account for the noteworthy dominance of marine (peripheral) elements in Madagascan freshwaters (Table I), and for the predominance of these euryhaline species in the large coastal drainages of the west coast of the island.

Diversity of Madagascan ichthyofauna

Taxonomic inventory

We have listed in table I a broad tally of those species which are native, but not restricted, to the *Grande Ile*. A review of this list illustrates what many authors have previously noted, *i.e.* when the large number of widespread, essentially marine taxa are removed from consideration, the continental waters of this huge island are relatively depauperate. However, when those species endemic to the island are considered (Table III), some interesting findings, and considerable cause for concern are revealed.

Firstly, it is evident that the great majority (84%) of endemic species are restricted to freshwater habitats, and that furthermore a full 61% of these are, or were, found exclusively in the rivers and streams of the eastern and north-eastern humid forests; precisely those areas that have undergone some of the most extensive deforestation (Fig. 4b). As the forests have disappeared, those freshwater endemics that have been unable to take refuge in downstream brackish areas have been regionally, and in cases of species with limited distributions, totally extirpated. Recent survey work is revealing that most of the species once reported as abundant in the region are now rare, and many are no longer to be found at all (Stiassny, 1990; Reinthal & Stiassny, 1992; De Rham, *in litt.*). A similar situation also pertains in the north-west of the island where, for example, members of a small radiation of the cichlid *Paretrophus*, once abundant in the lake and river systems of the region, are today drastically reduced in numbers and in range (Loiselle, 1993; De Rham *in litt.*).

Another finding of some concern is the fact that a full 28% of all endemics are known either only from type material, or from additional specimens collected in the type locality (Table III). Once again, the majority of these were collected from eastern forested localities, and their current status, or prognosis for their immediate future, is bleak.

Biogeographic history

Interestingly, long prior to an understanding of the mechanisms and timeframe of Gondwanan fragmentation, a number of early workers had proposed various scenarios of ancient land connections (Sauvage, 1891), ocean regressions with emergent island archipelagos (Günther, 1880; Pellegrin, 1933), and massive extinctions

Table I. List of species recorded from the freshwaters of Madagascar. Boldface indicates species endemic to Malagasy region. Species are categorized as euryhaline (E, found in fresh and/or brackish water) or freshwater (F, only found in freshwater). P indicates membership in a so-called peripheral family, and S indicates membership in a secondary freshwater family¹. - *Liste des espèces récoltées dans les eaux douces de Madagascar. Les noms en gras indiquent les espèces endémiques. Les espèces sont divisées en deux catégories: euryhalines (E, présentes en eaux douces et/ou en eaux saumâtres) et dulçaquicoles (F, présentes seulement en eaux douces). P indique une famille "périphérique"; S indique une famille "secondaire".*

<i>P Elops machnata</i> E	<i>P Kuhlia caudovittata</i> ⁷ E	<i>P Liza macrolepis</i> E
<i>P Megalops cyprinoides</i> E	<i>P Kuhlia taeniura</i> E	<i>P Mugil cephalus</i> E
<i>P Anguilla bicolor</i> E	<i>P Caranx ignobilis</i> E	<i>P Sphyaena africana</i> E
<i>P Anguilla marmorata</i> E	<i>P Caranx sexfasciatus</i> E	<i>P Sphyaena baracuda</i> E
<i>P Anguilla mossambica</i> E	<i>P Scomeroides commersonianus</i> E	<i>P Polynemus plebius</i> E
<i>P Pisodontophis bora</i> E	<i>P Scomberoides lysan</i> E	<i>P Polynemus sextarius</i> E
<i>P Albula vulpes</i> E	<i>P Scomberoides tol</i> E	<i>P Alticus monochrus</i> ¹⁴ E
<i>P Gilchristella aestuaria</i> E	<i>P Trachinotus baillonii</i> E	<i>P Istiblennius dussumieri</i> E
<i>P Pellona ditchela</i> E	<i>P Trachinotus blochii</i> E	<i>P Acentrogobius caninus</i> E
<i>P Sauvagella madagascariensis</i> F	<i>P Lutjanus argentimaculatus</i> E	<i>P Acentrogobius therezieni</i> F
<i>P Spratellomorpha bianalis</i> ² E	<i>P Lutjanus fulviflammus</i> E	<i>P Bathygobius fuscus</i> E
<i>P Chanos chanos</i> E	<i>P Lutjanus fulvus</i> E	<i>P Chonophorus aenofuscus</i> E
<i>P Batrachus grunniens</i> E	<i>P Leiognathus equula</i> E	<i>P Chonophorus macrorhynchus</i> F
<i>P Arius africanus</i> E	<i>P Gerres abbreviatus</i> E	<i>P Cotylopus acutipinnis</i> ¹⁵ E
<i>P Arius madagascariensis</i> E	<i>P Gerres acinaces</i> E	<i>P Croila mossambica</i> E
<i>P Galeichthys feliceps</i> ³ E	<i>P Gerres filamentosus</i> E	<i>P Glossogobius biocellatus</i> E
<i>P (?) Ancharius</i> ⁴ <i>brevibarbus</i> F	<i>P Gerres oyena</i> E	<i>P Glossogobius giurus</i> E
<i>P (?) Ancharius</i> <i>fuscus</i> F	<i>P Lethrinus harak</i> E	<i>P Gobiodon rivulatus</i> E
<i>P Plotosus lineatus</i> E	<i>P Plectorhincus schotaf</i> E	<i>P Gobius hypselosoma</i> ¹⁶ E
<i>P Teramulus kieneri</i> F	<i>P Pomadasys guoraca</i> E	<i>P Oligolepis acutipennis</i> E
<i>P Teramulus waterloti</i> F	<i>P Pomadasys hasta</i> E	<i>P Oxyurichthys tentacularis</i> E
<i>P Bedotia</i> ⁵ <i>madagascariensis</i> F	<i>P Pomadasys maculatus</i> E	<i>P Paragobiodon echinocephalus</i> E
<i>P Bedotia geayi</i> F	<i>P Pomadasys multimaculatus</i> E	<i>P Redigobius versicolor</i> ¹⁷ F
<i>P Bedotia longianalis</i> F	<i>P Pomadasys opercularis</i> E	<i>P Sicyopterus fasciatus</i> E
<i>P Bedotia tricolor</i> F	<i>P Acanthopagras berda</i> E	<i>P Sicyopterus lagocephalus</i> ¹⁸ E
<i>P Rheocles alaotrensis</i> F	<i>P Rhabdosargus sarba</i> E	<i>P Stenogobius genivittatus</i> E
<i>P Rheocles sikorae</i> F	<i>P Johnieops dussumieri</i> E	<i>P Taeniodes gracilis</i> E
<i>P Rheocles pellegrini</i> F	<i>P Otolithes ruber</i> E	<i>P Yongeichthys nebulosus</i> E
<i>P Rheocles wrightae</i> F	<i>P Sillago sihama</i> E	<i>P Gobitrichinotus arnouldi</i> E
<i>P Rheocles lateralis</i> F	<i>P Monodactylus argenteus</i> E	<i>P Butis butis</i> E
<i>S Pachypanchax omalonotus</i> F	<i>P Monodactylus falciformis</i> E	<i>P Eleotris fuscus</i> E
<i>S Pachypanchax sakaramyi</i> F	<i>P Drepane punctata</i> E	<i>P Eleotris pellegrini</i> E
<i>S Pachypanchax playfairii</i> ⁶ F	<i>P Scatophagus tetracanthus</i> E	<i>P Eleotris vomerodentata</i> E
<i>S Pantanodon madagascariensis</i> F	<i>S Paratilapia pollenii</i> F	<i>P Hypseleotris tohizonae</i> ¹⁹ E
<i>P Zenarchopterus dispar</i> E	<i>S Paratilapia bleekeri</i> ⁸ F	<i>P Ophiocara porocephala</i> E
<i>P Hippichthys spicifer</i> E	<i>S Ptychochromis oligacanthus</i> ⁹ E	<i>P Ophiocara macrolepidota</i> F
<i>P Hippichthys cyanospilus</i> E	<i>S Ptychochromoides betsileanus</i> F	<i>P Prionobutis koilomatodon</i> E
<i>P Microphis fluviatilis</i> E	<i>S Ptychochromoides n.sp.</i> ¹⁰ F	<i>P Ratsirakia legendrei</i> F
<i>P Microphis leiaspis</i> E	<i>S Oxylapia polli</i> F	<i>P Typhleotris madagascariensis</i> F
<i>P Microphis brachyurus millepunctatus</i> E	<i>S Paretroplus damii</i> F	<i>P Typhleotris pauliani</i> F
<i>P Ambassis gymnocephalus</i> E	<i>S Paretroplus kieneri</i> F	<i>P Periophthalmus koelreuteri africanus</i> E
<i>P Ambassis fontoyonti</i> F	<i>S Paretroplus maculatus</i> F	<i>P Pseudorhombus arsius</i> E
<i>P Ambassis natalensis</i> E	<i>S Paretroplus petiti</i> F	<i>P Synaptura orientalis</i> E
<i>P Ambassis urotaenia</i> E	<i>S Paretroplus polyactis</i> E	<i>P Cynoglossus durbanensis</i> E
<i>P Terapon jarbua</i> E	<i>S Paretroplus n.sp.</i> ¹¹ F	<i>P Paraplagusia bilineata</i> E
<i>P Mesopristes elongatus</i> F	<i>S Paretroplus (?) n.sp.</i> ¹² F	<i>P Arothron immaculatus</i> E
<i>P Kuhlia rupestris</i> E	<i>P Agonostomus telfairii</i> ¹³ F	

NOTES TO TABLE I

- ¹ The primary emphasis of this paper is with the freshwater ichthyofauna of the *Grande Ile*; however as Myers (1938, 1949) and others have stressed freshwater fishes, at least at the family level and above (Patterson, 1975), may be classified according to their observed present, and presumed historical, physiological salinity tolerances. Here we follow the simplified classification of Darlington (1957) who recognises three basic groupings; primary freshwater families (members live their entire lives in freshwater and have a physiological intolerance of salinity), secondary freshwater families (members are usually restricted to freshwaters but occasionally individuals, or species, may be found in coastal saltwater habitats), and peripheral families (these are essentially marine families that contain individuals, or species, that are sporadic or permanent freshwater residents). It is noteworthy that in Madagascar, as Poll (1957) and Kiener (1965, 1966) note, there is a far more extensive intrusion of marine (peripheral) elements into freshwater than is the case in African inland coastal waters. For a detailed account of these elements Kiener (1965) provides an excellent study of the biology, ecology and fisheries potential of the brackish water fishes of the *Grande Ile*. In that study he lists approximately 230 species as entering river mouths. Of these, an estimated 120 species are also encountered in lagunes and mangroves, and about 70 species extend into inland coastal drainages. The euryhaline species listed here are a revised list of those likely to be encountered in the often extensive tidal reaches of the large coastal drainages, particularly along the west of the island.
- ² It should be noted, however that Whitehead (1985) records *Spratellomorpha bianalis* from the entrance to Port Tudor, Mombasa, Kenya.
- ³ According to Taylor (1986) records of *Galeichthys feliceps* from Madagascar are dubious.
- ⁴ Since its description and original placement by Steindachner in 1881, the genus *Ancharius* has been considered to be an ariid. Recently, Mo (1991) reassigned the genus to the Mochokidae, and placed *Ancharius* as the basal sistergroup to the entire African assemblage. After wide-ranging study, De Pinna (1992) interprets the similarities between *Ancharius* and the Mochokidae as convergence, and finds the weight of evidence to support an alignment of *Ancharius* with the Ariidae. He argues for the placement of *Ancharius* as the basal sistergroup to the entire ariid lineage. Given the morphological peculiarity of this Madagascan endemic, and the current uncertainty regarding its phylogenetic placement, we concur with De Pinna (1992) who suggests that these are grounds for allocating it to a separate family; and this we do here.
- ⁵ Maugé (1986a) recognises only *Bedotia madagascariensis* and *B. geayi* as valid species. Our own field observations, and examination of type material, do not accord with this view. There is no doubt that the alpha-level taxonomy of the genus *Bedotia* is in need of thorough revision, but it is our impression that such a study will result in the recognition of many more species-level taxa than are currently named.
- ⁶ *Pachypanchax playfairii* is endemic to the Seychelles Islands (Praslin, Mahé, and Silhouette), but has been introduced into Zanzibar and coastal Tanzania. Reports of *P. playfairii* in Madagascar are dubious, but pending a thorough revision of the genus, little more may be said.
- ⁷ *Kuhlia caudovittata* is recorded from fresh and brackish waters of Madagascar and Mauritius.
- ⁸ A study justifying the resurrection of Sauvage's *Paratilapia bleekeri* is currently underway (see Loiselle & Stiassny, 1993).
- ⁹ Based on examination of all type material, Pellegrin (1904) placed Sauvage's *Ptychochromis grandidieri* and *P. madagascariensis* into synonymy with Bleeker's *oligacanthus*. Kiener (1963), and Kiener & Maugé (1966) discuss four geographic "races" of *Ptychochromis oligacanthus*. Investigation of the taxonomic and conservation status of these "races" is urgently needed. The Eastern "race" is maintaining quite healthy populations, particularly in brackish coastal areas (Reinthal & Stiassny, 1991), but De Rham (pers. comm.) has been unable to locate any of Kiener's colourful Mandritsara "race", and has found very few remaining specimens of the Northwestern "race". According to local fishermen, Joba (*Ptychochromis*) populations have been in decline since the introduction of tilapias into the region in the late 1950's.
- ¹⁰ A new species from the Nosivolo Tributary, Mangoro River is being described (see Stiassny, 1993).
- ¹¹ A new species from Lac Sarodrano in Northwest Madagascar is currently being described (see Nourissat, 1992, 1993 and De Rham, 1993).
- ¹² A new taxon from the Ambomboia River in Northwest Madagascar is currently being described (see Nourissat, 1992, 1993 and De Rham, 1993). Examination of representative material indicates that this is a fluviatile *Paretroplus*, probably most closely related to *Paretroplus kieneri* (Stiassny, pers. obs.).
- ¹³ *Agonostomus telfairii* is known from freshwaters of Madagascar, the Mascarenes and Comoros. Interestingly, from a biogeographic point of view, the one other *Agonostomus* species, *A. monticola* is found in the freshwaters central America.
- ¹⁴ This coastal marine species from Madagascar and Reunion is occasionally found in Madagascan river mouths.
- ¹⁵ This catadromous species occurs in the freshwaters of Reunion and Madagascar, but Maugé (1986b) feels that records from Madagascar are doubtful and need confirmation. Parenti is undertaking a taxonomic revision of the Indo-Pacific sicydiine gobioids, and her study should help clarify the biogeography of the group.
- ¹⁶ This species is recorded from fresh and brackish waters of Madagascar and the Mascarene Islands. Teugels *et al.* (1985) record the presence of *Gobius ocellaris* from Anjouan in the Comoros. However, as Maugé (1986b) considers *Gobius ocellaris* to be a synonym of *hypsosoma* the identity of this Comoros species is in question.
- ¹⁷ Recorded as present in tidal streams in Seychelles and Madagascar. However, Maugé (1986) questions records from Madagascar.
- ¹⁸ A catadromous species from Reunion and Mauritius, which is also recorded as infrequently present in the Comoros Islands (see Teugels *et al.*, 1985) and Madagascar.
- ¹⁹ Although Fourmanoir (1954) reports *Eleotris* (= *Hypseleotris*) *tohizonae* as being present on Grand Comoro, Teugels *et al.*, 1985 were not able to locate *tohizonae* on Grand Comoro nor on any of the other Comoro Islands. The occurrence of *Hypseleotris tohizonae* outside of Madagascar is in need of corroboration.

Table II. Representatives of the following families have been recorded from African, Malagasy, and Indian freshwaters. Families are grouped according to region of occurrence, with those endemic to the region in boldface. Otherwise all are native, but not restricted, to the regions listed. Spelling of family names follows Eschmeyer (1990). - *Familles récoltées dans les eaux douces de l'Afrique, de Madagascar et de l'Inde. Les familles ont été groupées d'après leur région d'origine, avec les endémiques en caractères gras. Les autres espèces sont autochtones, mais leur distribution n' est pas limitée aux régions citées. L'orthographe des noms de familles est celle adoptée par Eschmeyer (1990).*

Africa + Madagascar + India

ELOPIDAE
MEGALOPIDAE
ANGUILLIDAE
OPHICHTHYIDAE
CLUPEIDAE
CHANIDAE
ARIIDAE
PLOTOSIDAE
ATHERINIDAE
APLOCHEILIDAE
CYPRINODONTIDAE
HEMIRAMPHIDAE
SYNGNATHIDAE
AMBASSIDAE
TERAPONTIDAE
KUHLIIDAE
CARANGIDAE
LUTJANIDAE
GERREIDAE
SPARIDAE
SCIAENIDAE
EPHIPPIDAE
MONODACTYLIDAE
SCATOPHAGIDAE
CICHLIDAE
MUGILIDAE
POLYNEMIDAE
SPHYRAENIDAE
BLENNIIDAE
ELEOTRIDAE
GOBIIDAE
BOTHIDAE
SOLEIDAE
CYNOGLOSSIDAE
TETRAODONTIDAE

Africa + India

NOTOPTERIDAE
CYPRINIDAE
COBITIDAE
BAGRIDAE
SCHILBEIDAE
CLARIIDAE
SYNBRANCHIDAE
MASTACEMBELIDAE
CENTROPOMIDAE
NANDIDAE
ANABANTIDAE
CHANNIDAE

Africa

LEPIDOSIRENIDAE
POLYPTERIDAE
DENTICIPITIDAE
CONGOTHRISSIDAE
OSTEOGLOSSIDAE
PANTODONTIDAE
MORMYRIDAE
SALMONIDAE
GALAXIIDAE
KNERIIDAE
PHRACTOLAEMIDAE
CITHARINIDAE
ALESTIIDAE
HEPSETIDAE
AMPHILIIDAE
MALAPTERURIDAE
MOCHOKIDAE
GASTEROSTEIDAE

India

PSILORHYNCHIDAE
BALITORIDAE
SILURIDAE
PANGASIIDAE
AMBLYCIPITIDAE
SISORIDAE
HETEROPNEUSTIDAE
CHACIDAE
OLYRIDAE
HARPADONTIDAE
HORAICHTHYIDAE
ORYZIIDAE
BELONIDAE
CHAUDHURIIDAE
KURTIDAE
LOBOTIDAE
TOXOTIDAE
BELONTIIDAE

Madagascar

CERATODONTIDAE†
BEDOTIIDAE
KRAEMERIIDAE
ANCHARIIDAE

Table III. List of exclusively Madagascan fresh (F) and euryhaline (E) endemics. Families and genera endemic to the island are underlined. Those species with historical distributions limited to the eastern forests are indicated in boldface, and species known only from type localities are indicated with an asterisk. - *Liste des poissons d'eaux douces (F) et euryhalines (E) endémiques de Madagascar. Les familles et les genres endémiques de l'Ile sont soulignés. Les espèces à distribution historique limitée aux forêts à l'est de l'Ile sont indiquées en caractères gras. Les espèces connues seulement de la localité type sont indiquées avec un astérisque.*

CLUPEIDAE
F Sauvagella madagascariensis

ARIIDAE
E Arius madagascariensis

ANCHARIIDAE
F **Ancharius** brevibarbus
F Ancharius fuscus

ATHERINIDAE
F Teramulus kieneri
F **Teramulus** waterloti*

BEDOTIIDAE
F **Bedotia** madagascariensis*
F Bedotia geayi
F Bedotia longianalis
F Bedotia tricolor
F Rheocles alaotrensis
F Rheocles sikorae
F **Rheocles** pellegrini*
F **Rheocles** wrightae*
F **Rheocles** lateralis*

APLOCHEILIDAE
F Pachypanchax omalonotus
F **Pachypanchax** sakaramyi*

CYPRINODONTIDAE
F **Pantanodon** madagascariensis

AMBASSIIDAE
F **Ambassis** fontoynti

TERAPONTIDAE
F **Mesopristes** elongatus

CICHLIDAE
F Paratilapia polleni
F Paratilapia bleekeri
E Ptychochromis oligacanthus
F Ptychochromoides betsileanus
F **Ptychochromoides** n.sp.*
F **Oxylapia** polli
E **Paretroplus** polyactis
F Paretroplus damii
F Paretroplus kieneri
F Paretroplus maculatus
F Paretroplus petiti
F Paretroplus n.sp.*
F Paretroplus (?) n.sp.

GOBIIDAE
F Acentrogobius therezieni*
F **Chonophorus** macrorhynchus

KRAEMERIIDAE
E **Gobitrichinotus** arnouldi

ELEOTRIDAE
E Eleotris pellegrini
E **Eleotris** vomerodentata*
E **Hypseleotris** tohizonae
F **Ophiocara** macrolepidota
F **Ratsirakia** legendrei
F Typhleotris madagascariensis*
F Typhleotris pauliani*

NUMBER OF ENDEMIC FAMILIES: 2
NUMBER OF ENDEMIC GENERA: 13
NUMBER OF ENDEMIC SPECIES: 43

84% of endemic species are restricted to freshwater habitats. And 61% of these are restricted to the eastern forested regions.

28% of endemic species are known only from a type or, type series, or are known only from the type locality.

due to competition from colonizing marine faunas (Pellegrin, 1934) to explain the peculiarities of the Madagascan ichthyofauna. Most noteworthy among these features is the total absence of so-called primary freshwater fish groups and dominance of peripheral or marine groups in Madagascan freshwaters (Table I; Petit, 1930; Pellegrin, 1933; Kiener, 1963, 1965), a striking absence of a great many of the families currently represented in Africa and India (Table II; see also Sauvage, 1891; Boulenger, 1901; Pellegrin, 1933; Bertin, 1948), and a high level of endemism among those freshwater species that are present (Table III; Pellegrin, 1933, 1934; Kiener, 1966).

While there has been surprisingly little contemporary analysis of the origins of the Madagascan ichthyofauna (most groups are too poorly understood phylogenetically to enable rigorous biogeographical analysis), it is usually suggested that its composition and characteristics reflect the long period of isolation of the island (Bertin, 1948; Axelrod & Raven, 1978; Jenkins, 1987). While we do not intend here to discuss this issue in any great detail, it is interesting to note that implicit in the 'isolation model' is the notion that Madagascar never had members of those freshwater groups that are today so notably absent. In many ways this interpretation supports the general conclusions of Maisey (1993) and Lundberg (1993) that for the majority of freshwater fish groups with so-called Gondwanan distributions, there is little evidence that their current distributions can be explained by recourse to a single drift-related vicariance model. As Lundberg (1993) convincingly demonstrates, the common distributional patterns shared by South American and African freshwater groups result from a variety of different biogeographic processes operating at different times in earth history. In this regard the presence of the channid, anabantid, mastacembelid, clariid, schilbeid, and bagrid clades in both Africa and India (Fig. 5), but their absence from Madagascan freshwaters is particularly noteworthy. We agree with Lundberg (1993) that a predrift, early Cretaceous origin for these groups is improbable, and their absence in Madagascar (which separated from India long after Africa) seems only to further strengthen this assessment.

The absence of groups with apparently more ancient, pre-rift origins is less readily explained as a primary absence. The notopterids, for example, are today represented in Africa and India (Fig. 5) and the group seems to have been well established, at least in the eastern portions of western Gondwana since the Late Jurassic (the east Asian notopteroid, *Lycoptera*, is of Late Jurassic age). The absence of notopterids in Madagascar may therefore be secondary, and could best be explained by pre- or post-rift extinction on the *Grande Ile*. A similar claim may perhaps be made for the polypterids, a phylogenetically more ancient lineage currently restricted to Africa, but known from the late Cretaceous of Bolivia (Gayet & Meunier, 1983; Lundberg, 1993). Extinction, rather than primary absence, is certain in the case of the Dipnoi which were present on Madagascar, at least until

the lower Triassic. It should be stressed however, that the Madagascan *Paraceratodus*, was a marine ceratodontid (Patterson, 1975), and as yet there are no records of lepidosirenids from Madagascan freshwater deposits, although such might reasonably be expected given the proposed time of divergence of that lineage (Lundberg, 1993).

Turning now to the species that are represented in the freshwaters of the *Grande Ile*, a brief review of table I illustrates the dominance of physiologically euryhaline species over strictly freshwater taxa, as well as the numerical dominance of members of so-called peripheral families. Peripheral groups are traditionally viewed as probable marine dispersers, and their presence on the island is perhaps most readily explained by reference to their marine ancestry and retained physiological tolerance of salt water. However Lundberg (1993) makes an important point when he stresses that such taxa should only be discounted in intercontinental comparisons when it can be demonstrated that their closest relatives are resident marine taxa. Perhaps more interesting however, is the fact that not a single primary freshwater family is present on the island, and only three secondary freshwater families, the Cichlidae, the Aplocheilidae, and the Cyprinodontidae, are represented there.

While Stiassny (1991) proposed an early Cretaceous origin for the Cichlidae, that estimate was based on a strict rift-vicariance distribution model and is not at all supported by the actual fossil record for the family (Van Couvering, 1982; Casciotta & Arratia, 1993). Although the fossil record is necessarily fragmentary, and while "absence of evidence is not evidence of absence" (Maisey, 1993), a pre-rift origin for the Cichlidae, or for the cyprinodontiforms, is highly unlikely (Lundberg, 1993). The presence of these fishes on the *Grande Ile* seems best understood in terms of some type of post-rift dispersal. Whether that dispersal involved colonization across hypothetical land-bridges during periods of low sea-level, or whether the colonizing taxa were capable of crossing reduced marine barriers, remains an open question¹.

Phylogenetic considerations

Millot (1972) considers one of the most important general characteristics of the fauna of Madagascar to be the "abundance of archaic forms". And this is certainly the case for the Madagascan freshwater fishes. For a number of lineages where the phylogenetic intrarelationships have been investigated (e.g. Stiassny, 1990, 1991, 1993b; Mo, 1991; Harrison & Howes, 1991; De Pinna, 1992), the Madagascan representatives form the basal

¹ As the sistergroup relationship between the Madagascan *Paretroplus* clade and the Indian/Sri Lankan *Etroplus* clade is the only well-corroborated transcontinental pairing within the family Cichlidae (Stiassny, 1991) it would be interesting to put a minimum date on the biological divergence between these two etropline clades using some metric derived from the degree of gene sequence divergence.

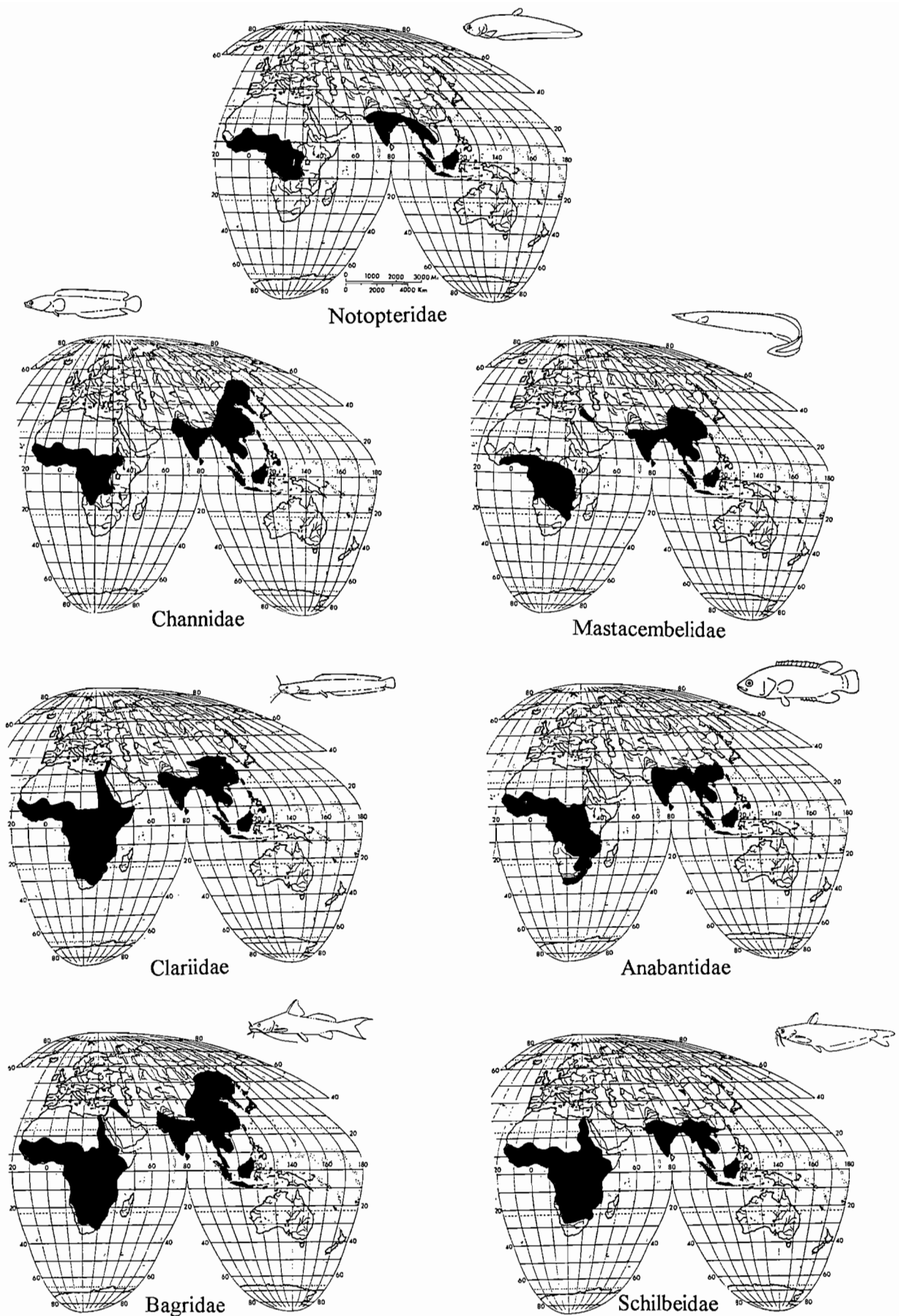


Figure 5. Geographical distribution maps for miscellaneous clades found in Africa and Asia but absent in Madagascar. Distribution maps are modified after Berra (1981). - *Cartes de distribution géographique de certaines familles de poissons d'eaux douces présentes en Afrique et en Asie, mais absentes à Madagascar. Les cartes sont modifiées d'après Berra (1981).*

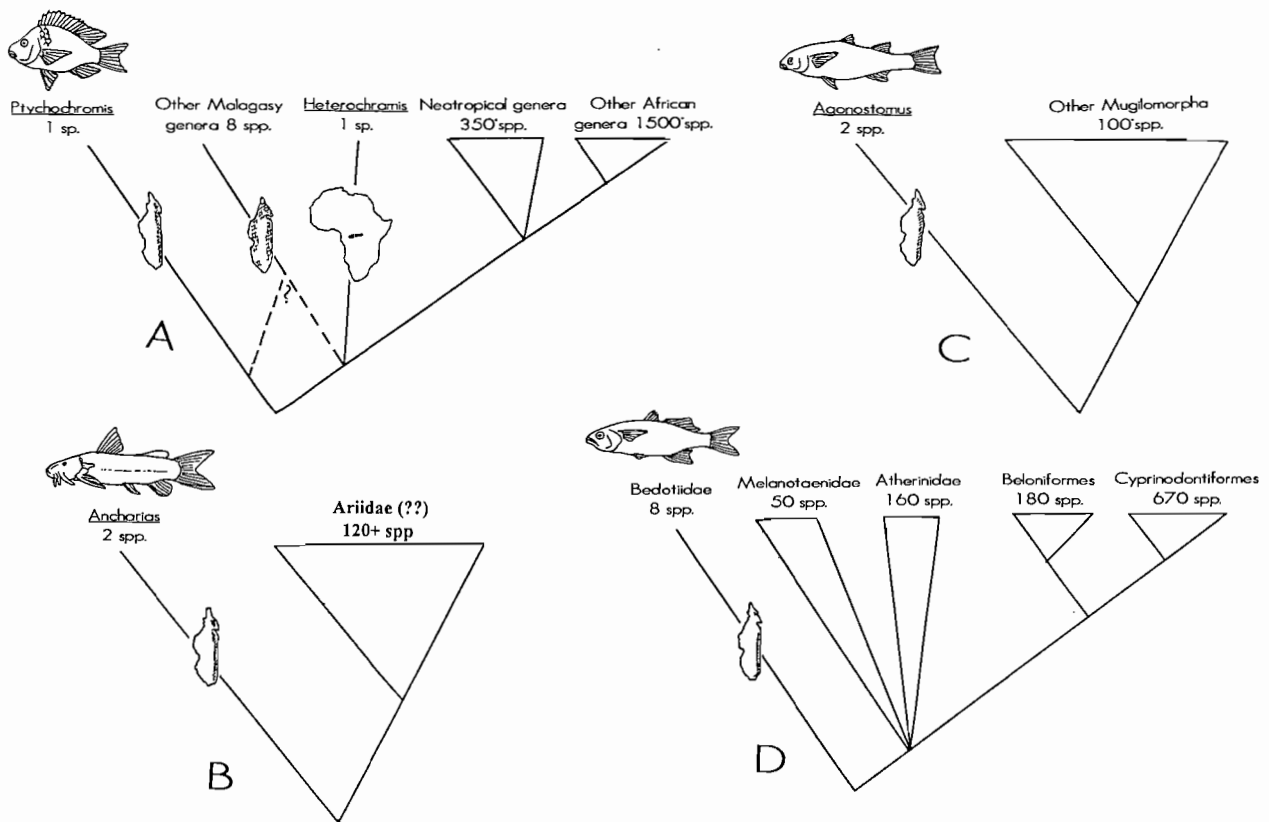


Figure 6. Phylogenetic position of the Madagascar Cichlidae (A), Ancharidae (B), Mugilidae (C), and Bedotiidae (D). Inset indicates their geographical distribution on the *Grande Ile* (modified after Stiassny, 1994; Stiassny & De Pinna, 1994). - *Position phylogénétique des Cichlidae (A), Ancharidae (B), Mugilidae (C) et Bedotiidae (D) de Madagascar. Leur distribution sur la Grande Ile est indiquée (modifié d'après Stiassny, 1994; Stiassny & De Pinna, 1994).*

sistergroups to their respective clades (Fig. 6). This repeated pattern is of some considerable interest, and is all the more intriguing in view of the probable independence of colonization of the *Grande Ile* by these different groups. In any event, as Stiassny (1992, 1994) and Stiassny & De Pinna (1994) have demonstrated, these basal lineages represent a major resource for phylogenetic and evolutionary studies. Clearly the loss of these species is not commensurate with the loss of "just another" of the numerous other members of their lineages (Stiassny & De Pinna, 1994). Phylogenetic data such as these can be used to strengthen arguments for broad regional conservation plans and here the eastern forests of Madagascar are recognized as an area harboring a concentration of basal taxa of considerable importance for conservation priority.

Current threats

Clearly a major factor contributing to the demise of the Madagascar freshwater ichthyofauna is the degradation of aquatic habitat as a result of regional deforestation and intrusive agricultural practice (Jenkins, 1987; Reinthal & Stiassny, 1992). This already dire situation is negatively impacted by the effect of introduced fish species on the native populations. The roster of introduc-

tions into Madagascar freshwaters is quite extraordinarily long (Table IV; see also Decary, 1950 for an interesting history of the early introductions). Beginning in 1857 with the introduction of the Goramy (*Osphronemus goramy*) and followed shortly thereafter in 1861 by the Goldfish (*Carassius auratus*) introduced by Jean Laborde "comme un amusement pour la Reine", the list has continued to grow steadily until the latest, and possibly the most destructive, addition of the voracious Asian snakehead (*Channa striata*) in the early 1970's (Raminosoa, 1987). The precise manner in which exotics act to displace the native species has yet to be fully established, however competition for food resources and nursery grounds, and predation are obvious mechanisms (Raminosoa, 1987; Jenkins, 1987; Reinthal & Stiassny, 1991). Several of the introduced species, in particular certain of the tilapiine cichlids, are of considerable economic importance and are by now widespread throughout the island. Interestingly, in the absence of exotic species, certain of the native species are able to tolerate quite significant degrees of deforestation (as long as some secondary cover remains). However, the combination of loss of forest cover and the presence of exotics seems to result in complete eradication of most native species (Reinthal & Stiassny, 1991; Loiselle, pers. comm.). A further compounding problem in large areas of the country is the spread of

Table IV. Species introduced into Madagascan freshwaters (if known, the date of introduction is given in parenthesis). This table is modified after Reinthal & Stiassny (1991). - *Espèces introduites dans les eaux douces Malgaches (la date d'introduction, si connue, est indiquée entre parenthèses). Ce tableau est modifié d'après Reinthal & Stiassny (1991).*

OSTEOGLOSSIDAE <i>Heterotis niloticus</i> (1963)	CENTRARCHIDAE <i>Micropterus salmoides</i> (1951) <i>Lepomis macrochirus</i> (1958)
ESOCIDAE <i>Esox lucius</i> (1959) failed to establish	CHANNIDAE <i>Channa striata</i> (1970's)
SALMONIDAE <i>Salmo gairdneri</i> (1922) <i>Salmo trutta fario</i> (1926) <i>Oncorhynchus tshawytscha</i> (1955) failed to establish	ANABANTIDAE <i>Ctenopoma ansorgii</i> ?
CYPRINIDAE <i>Carassius auratus</i> (1861) <i>Cyprinus carpio</i> (1914) <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (1951) failed to establish <i>Tanichthys albonubes</i> ? <i>Tinca tinca</i> (1926) failed to establish	BELONTIIDAE <i>Macropodus opercularis</i> ?
POECILIIDAE <i>Gambusia holbrooki</i> (1929) <i>Lebistes reticulatus</i> ? <i>Xiphophorus helleri</i> ? <i>Xiphophorus maculatus</i> ?	OSPHRONEMIDAE <i>Osphronemus goramy</i> (1857)
	CICHLIDAE <i>Oreochromis mossambicus</i> (1956) <i>Oreochromis niloticus</i> (1956) <i>Oreochromis macrochir</i> (1951) <i>Oreochromis spilurus niger</i> (1950) <i>Tilapia rendalli</i> (1950's) <i>Tilapia zillii</i> (1955) <i>Tilapia sparrmanii</i> ?

the introduced water hyacinth, *Eichhornia crassipes*. Water hyacinth populations have burgeoned in the past decade and by now are causing a major problem in many areas where their growth causes blockages and results in reduced waterflow. This reduced flow in turn results in increased siltation and all of the accompanying problems that accrue from that. Worth mention here also is another threat to the freshwater systems from an increase in aerial spraying of insecticide onto cotton fields. Large-scale commercial cotton production is widespread in certain regions in the northwest of the island and plans to extend cultivation to other areas are under consideration. The effects of pesticide run-off from the cotton fields into the surrounding aquatic ecosystems is certainly cause for concern (Loiselle, *in litt.*).

Despite a long history of work on the island's ichthyofauna (reviewed in Kiener, 1963) and Grandidier and Petit's (1932: 184) optimistic belief that "*Les Poissons d'eau douce malgache sont aujourd'hui bien connus*", we are still far from able to provide a definitive inventory of the fishes of the *Grande Ile*. This is partially because the full extent of species loss has yet to be documented, but is also because new species are being described. Recent work (e.g. Stiassny, 1990, 1993; Stiassny & Reinthal, 1992; Loiselle & Stiassny, 1993; Nourissat, 1992, 1993a; De Rham, 1993) has added, or in the case of *Paratilapia bleekeri*, resurrected from synonymy, six additional endemic species (see notes to Table I), and there

is every probability that more will be found if surveys continue.

Current knowledge is certainly insufficient to provide an effective database for the development of a comprehensive conservation program in Madagascan freshwaters. In the face of a rapid and extensive depletion of the island's freshwater resources it is imperative that ongoing survey programs are supported, and that a thorough taxonomic reappraisal of all Malagasy endemic genera is undertaken so that a rational plan for freshwater conservation can be effectively integrated into ongoing conservation programs on the island.

Conclusion

In the face of a profound crisis of biodiversity, biologists are confronted with the onerous task of allocating conservation priorities. Of course, there is no absolute biological criterion by which to judge the relative value of a given species or community against another, but surely by almost any accounting the endemic ichthyofauna of the *Grande Ile* of Madagascar represents a most precious component of our global heritage. It is also among the most severely threatened. In recognition of this particularly acute state of affairs the members of the PARADI conference voted to unanimously pass the following resolution, and with a restatement of this we will end our short summary:

Considering the severe threats endangering the survival of Madagascar's endemic ichthyofauna it is recommended that ongoing and future research initiatives be integrated into an international inventory and conservation program, in order to assist the Malagasy Government supported programs to conserve this important element of the island's biodiversity. (Final Session, PARADI Symposium, 20.11.1993, Senegal)

Acknowledgements

We thank the PARADI organizers for the all of the hard work that was needed to bring such an excellent initiative to fruition. Their efforts are greatly appreciated and we hope that our collaboration is a small example of the fruits of their hard labors. For the solicitation and encouragement of this contribution, as well as their diligent editorial oversight we are most grateful to Guy Teugels (MRAC) and Jean-François Guégan (ORS-TOM). Thanks also to Lois Roe and anonymous reviewers for their careful reading of an earlier version of this paper.

Many colleagues have contributed in countless ways to the development of this paper and the senior author is most particularly indebted to her friend and co-worker, Peter Reinthal, with whom she has spent innumerable happy days in Madagascan freshwaters. Thanks also to Paul Loiselle for many discussions on related topics, and from among the PARADI participants we are particularly grateful to Patrick De Rham who has so generously shared his insights and perspectives on Madagascan freshwaters. Finally, work in Madagascar would not have been so pleasurable (for MLJS) without the unstintingly generous help of Patricia Wright and all the staff at the Ranomafana National Park Project.

Last, but by no means least, we acknowledge the support of the National Science Foundation through their Biological Survey Grant DEB-9300996, and their Division of International Programs who so generously provided the wherewithal for our attendance at the PARADI Symposium (Grant N° INT-9318355 awarded to MLJS).

References

Aldegheri, M., 1972. Rivers and streams on Madagascar, pp. 261-310. In: Battistini, R. & G. Richard-Vindard (eds.) *Biogeography and Ecology in Madagascar. Monographiae Biologica*, 21, Junk, The Hague.

Axelrod, D.I. & P.H. Raven, 1978. Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa, pp. 77-131. In: Werger, M.J.A. (ed.) *Biogeography and Ecology of Southern Africa. Monographiae Biologica*, 31 (1), Junk, The Hague.

Battistini, R., 1972. Madagascar relief and main types of landscape, pp. 1-25. In: Battistini, R. & G. Richard-Vindard (eds.) *Biogeography and Ecology in Madagascar. Monographiae Biologica*, 21, Junk, The Hague.

Berra, T. M., 1981. *An atlas of distribution of the freshwater fish families of the world*. University of Nebraska Press, 197 p.

Bertin, L., 1948. Considerations sur les poissons d'eau douce de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Mad.*, A, I (2): 169-176.

Boulenger, G. A., 1901. *Les poissons du bassin du Congo*. Bruxelles, 532 p.

Braithwaite, C.J.R., 1984. Geology of the Seychelles. pp 17-38. In: Stoddart, D.R. (ed.) *Biogeography and Ecology of the Seychelles Islands. Monographiae Biologica*, 55, Junk, The Hague.

Brenon, P., 1972. The geology of Madagascar, pp. 27-86. In: Battistini, R. & G. Richard-Vindard (eds.) *Biogeography and Ecology in Madagascar. Monographiae Biologica*, 21, Junk, The Hague.

Casciotta, J. & G. Arratia, 1993. Tertiary cichlid fishes from Argentina and reassessment of the phylogeny of New World cichlids (Perciformes: Labroidei). *Kaupia*, 2: 195-240.

Chauvet, B., 1972. The forests of Madagascar. pp 191-199. In: Battistini, R. & G. Richard-Vindard (eds.) *Biogeography and Ecology in Madagascar. Monographiae Biologica*, 21, Junk, The Hague.

Darlington, P.J., 1957. *Zoogeography. The geographical distribution of animals*. Wiley, New York, 675 p.

Decary, R., 1950. La faune Malagache, son rôle dans les croyances et les usages indigènes. Payot, Paris, 236 p.

De Pinna, M.C.C., 1992. Higher-level phylogeny of Siluriformes, with a new classification of the Order (Teleostei, Ostariophysii). Ph.D. Thesis, City University, New York, 294 p.

De Rham, P., 1993. The new red cichlid from the Red Island. *Trop. Fish. Hob.*, 42 (2): 8-18.

Donque, G., 1972. The climatology of Madagascar. pp 87-144. In: Battistini, R. & G. Richard-Vindard (eds.) *Biogeography and Ecology in Madagascar. Monographiae Biologica*, 21, Junk, The Hague.

Engelman, R. & P. Leroy, 1993. *Sustaining Water: Population and the Future of Renewable Water Supplies*. Popln. Action Intl., Washington, 66 p.

Embleton, B.J.J. & M.W. McElhinny, 1975. The palaeoposition of Madagascar: Palaeomagnetic evidence from the Isalo group. *Earth and Planet. Sci. Letters*, 27: 329-341.

Eschmeyer, W.N., 1990. *Catalog of the genera of recent fishes*. Cal. Acad. Sci, San Francisco, 697 p.

Fisher, R.L., G.L. Johnson & B.C. Heezen, 1967. Mascarene Plateau, Western Indian Ocean. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 78: 1247-66.

Flores, G., 1971. Suggested origin of the Mozambique Channel. *Trans. Geol. Soc. Sth. Afr.*, 73: 1-16.

Fourmanoir, P., 1954. Ichthyologie et pêche aux Comores. *Mém. Inst. Sci. Mad.*, F, I: 1-316.

Gayet, M. & F.J. Meunier, 1983. Ecailles actuelles et fossiles d'Ostéoglossiformes (Pisces, Teleostei). *C.R. Acad. Sci. Paris*, D, 297: 867-870.

Grandidier, G. & G. Petit, 1932. *Zoologie de Madagascar*. Chapt. V. Les Poissons d'eau douce. 184-188. Edit. Géogr. Marit. et Coloniales, Paris.

Green, A.G., 1972. Sea floor spreading in the Mozambique Channel. *Nature (Phys. Sci.)*, 236:19-21/32.

Green, G. M. & R. W. Sussman, 1990. Deforestation history of the eastern rain forests of Madagascar from satellite images. *Science*, 248: 212-215.

Groombridge, B., 1992. *Global biodiversity. Status of the Earth's living resources*. World Conservation Monitoring Centre, Chapman Hall, London, 585 p.

Guillaumet, J.-L., 1984. The vegetation: an extraordinary diversity. pp. 27-54. In: Jolly, A., P. Oberle & T. Albignac (eds.) *Madagascar*. Pergamon Press, Oxford.

Günther, A., 1880. *Introduction to the study of fishes*. Adam & Charles Black, Edinburgh, 720 p.

Harrison, I. J. & G. J. Howes, 1991. The pharyngobranchial organ of mugilid fishes: its structure, variability, ontogeny, possible function and taxonomic utility. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Zool.*, 57: 111-132.

Jenkins, M.D., 1987. Madagascar, an environmental profile. IUCN, Gland, 374 p.

- Kiener, A., 1963. *Poissons, pêche et pisciculture à Madagascar*. Publ. C.T.F.T., Nogent sur Marne, 24, 244 p.
- Kiener, A., 1965. Contributions à l'étude écologique et biologique des eaux saumâtres malagaches. *Vie et Milieu*, C, 16 (2): 1013-1149.
- Kiener, A., 1966. Contribution à la biogéographie de quelques espèces ichthyologiques malagaches. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 373/4: 3-18.
- Kiener, A. & A. Maugé, 1966. Contribution à l'étude systématique et écologique des poissons Cichlidae endémique de Madagascar. *Mém. Mus. natn. Hist. Nat.*, 40 (2): 1-99.
- Kiener, A. & G. Richard-Vindard, 1972. Fishes of the continental waters of Madagascar, pp. 477-499. In: Battistini, R. & G. Richard-Vindard (eds.) *Biogeography and Ecology in Madagascar. Monographiae Biologica*, 21, Junk, The Hague.
- Koechlin, J., 1972. Flora and vegetation of Madagascar. pp 145-190. In: Battistini, R. & G. Richard-Vindard (eds.) *Biogeography and Ecology in Madagascar. Monographiae Biologica*, 21, Junk, The Hague.
- Loiselle, P.V., 1993. Madagascar update. *Aquatic Survival*, 2(3): 1-3.
- Loiselle, P.V. & M.L.J. Stiassny, 1993. How many Marakely? *Buntbarsche Bull.*, 157: 2-8.
- Lundberg, J.G., 1993. African-South American freshwater fish clades and continental drift: problems with a paradigm, pp. 156-199. In: Goldblatt, P. (ed.) *Biological relationships between Africa and South America*. Yale Univ. Press, New Haven.
- Maisey, J.G., 1993. Tectonics, the Santana lagerstätten, and the implications for late gondwanan biogeography. pp. 435-454. In: Goldblatt, P. (ed.) *Biological relationships between Africa and South America*. Yale Univ. Press, New Haven.
- Maugé, A., 1986a. Atherinidae. pp. 277-279. In: Daget, J., J.-P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.) CLOFFA 2 - *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISNB, Bruxelles, MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris.
- Maugé, A., 1986. Gobiidae. pp. 358-388. In: Daget, J., J.-P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.) CLOFFA 2 - *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISNB, Bruxelles, MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris.
- McKenzie, D.P. & J.G. Sclater, 1973. The evolution of the Indian Ocean. *Sci. Amer.*, 228: 62-72.
- Millot, J., 1972. In conclusion. pp 741-756. In: Battistini, R. & G. Richard-Vindard (eds.) *Biogeography and Ecology in Madagascar. Monographiae Biologica*, 21, Junk, The Hague.
- Mo, T., 1991. *Anatomy, relationships and systematics of the Bagriidae (Teleostei, Siluroidei) - with a hypothesis of siluroid phylogeny. Theses Zoologicae*, 17: 1-216.
- Myers, G.S., 1938. Fresh-water fishes and West Indian zoogeography. *Ann. Rep. Smithsonian Inst.*, 1937: 339-364.
- Myers, G.S., 1949. Salt-tolerance of fresh-water fish groups in relation to zoogeographical problems. *Bijdr. Dierk.*, 28: 315-322.
- Nourissat, J.-C., 1992. Madagascar. *Rev. fr. Cichlidoph.*, 118: 9-29.
- Nourissat, J.-C., 1993. Rediscovering Madagascar: a quest for new cichlids. *Cichlid News*: 6-11.
- Patterson, C., 1975. The distribution of Mesozoic freshwater fishes. pp 156-174. In: *Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque. Mém. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, n.s. (A) Zool. 88.
- Peake, J.F., 1978. The evolution of terrestrial faunas in the western Indian Ocean. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, B, 260: 581-610.
- Pellegrin, J., 1904. Contribution à l'étude anatomique, biologique, et taxonomique des poissons de la famille des Cichlidés. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, 16: 41-402.
- Pellegrin, J., 1933. Les poissons des eaux douces de Madagascar et des îles voisines. *Mém. Acad. malgache*, 14: 1-224.
- Pellegrin, J., 1934. La faune ichthyologique des eaux douces de Madagascar. *Ann. Soc. Nat. Zool.*, 27: 425-432.
- Petit, G., 1930. *L'industrie des pêches à Madagascar*, Sté. Edit. géogr. et Col, Paris, 392 p.
- Poll, M., 1957. Les genres des poissons d'eau douce de l'Afrique. *Annls. Mus. Roy. Congo Belge. Sci. Zool.*, 54: 1-91.
- Raminosoa, N.R., 1987. Écologie et biologie d'un poisson teleosteen: *Ophiocephalus striatus* (Bloch, 1793), introduit à Madagascar. Thesis, Université de Madagascar, 225 p.
- Reinthal, P.N. & M.L.J. Stiassny, 1991. The freshwater fishes of Madagascar: A study of an endangered fauna with recommendations for a conservation strategy. *Cons. Biol.*, 5 (2): 231-243.
- Rabinowitz, P.D., M.F. Coffin & D. Falvey, 1983. The separation of Madagascar and Africa. *Science*, 220: 67-69.
- Sauvage, H.-E. 1891. Les Chromidés des eaux douces de Madagascar. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 16: 190-197.
- Shiklomanov, I., 1993. World freshwater resources. In: Glieck, P.H. (ed.) *Water in Crisis: a guide to the world's fresh water resources*. Oxford University Press, New York, 504 p.
- Simpson, G.G., 1973. Microcontinent. *Science*, 180: 1163-1164.
- Stiassny, M.L.J., 1990. Notes on the anatomy and relationships of the bedotiid fishes of Madagascar, with a taxonomic revision of the genus *Rheocles*. *Amer. Mus. Novit.*, 2979: 1-33.
- Stiassny, M.L.J., 1991. Phylogenetic intrarelationships of the family Cichlidae: An overview. pp. 1-35. In: Keenleyside M.H.E. (ed.) *Cichlid Fishes: Behaviour, Ecology and Evolution*. Croom Helm, London.
- Stiassny, M.L.J., 1992. Phylogenetic analysis and the role of systematics in the biodiversity crisis, pp. 109-120. In: Eldredge, N. (ed.) *Systematics, Ecology and the Biodiversity Crisis*. Columbia University Press.
- Stiassny, M.L.J., 1993a. Cichlids are different. *Tropical Fish Hobbyist Magazine*, 47 (7): 84-98.
- Stiassny, M. L. J., 1993b. What are grey mullets? *Bull. Mar. Sci.*, 52(1): 197-219.
- Stiassny, M.L.J., 1994. Systematics and conservation. pp 64-66. In: Meffe G.K. & C. R. Carroll (eds.) *Principles of conservation biology*. Sinauer Associates.
- Stiassny, M.L.J. & P.N. Reinthal, 1992. Description of a new species of *Rheocles* (Atherinomorpha, Bedotiidae) from the Nosivolo Tributary, Mangoro river, eastern Malagasy Republic. *Am. Mus. Novit.*, 3031: 1-8.
- Stiassny, M.L.J. & M.C.C. De Pinna, 1994. Basal taxa and the role of cladistic patterns in the evaluation of conservation priorities: a view from freshwater. pp. 235-249. In: Forey, P.I., C.J. Humphreys & R.I. Vane-Wright (eds.) *Systematics and Conservation Evaluation*. Syst. Assoc. Spec. Vol. 50, Clarendon Press, Oxford.
- Tattersall, I., 1982. *The Primates of Madagascar*. Columbia Univ., New York, 382 p.
- Taylor, W.R., 1986. Ariidae. pp 153-159. In: Daget, J., J.-P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.) CLOFFA 2 - *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISNB, Bruxelles, MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris.
- Teugels, G.G., L.J.M. Janssens, J. Bogaert & M. Dumalin. 1985. Sur une collection de poissons de rivière des Comores. *Cybium*, 9(1): 41-56.
- Van Couvering, J.A.H., 1982. Fossil cichlid fishes of Africa. *Spec. Paps. Palaeont., Palaeont. Assn. Lond.*, 29: 1-103.
- Welcomme, R.L., 1972. *The inland waters of Africa*. FAO, Rome, 117 p.
- Werger, M.J.A., 1978. Biogeographical divisions of southern Africa. pp. 145-170. In: Werger, M.J.A. (ed.) *Biogeography and Ecology of Southern Africa. Monographiae Biologica*, 31(1), Junk, The Hague.
- Whitehead, P.J.P., 1985. Clupeoid Fishes of the World. Part 1. Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. *FAO Fisheries Synopsis*, 125, 7: 1-303.

A review of ichthyofaunal biodiversity in Southern African estuarine systems

Alan K. Whitfield

J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, Private Bag 1015, GRAHAMSTOWN 6140, South Africa

Summary

Southern African estuaries are highly variable and unpredictable aquatic environments. Estuarine systems on the subcontinent are dominated by marine migrants (large species) and estuarine spawners (small species). A total of 144 fish species are associated with Southern African estuaries. Fish species diversity declines between subtropical estuaries in the north-east (135 species) and cool temperate estuaries (25 species) in the south-west. The percentage endemism increases from 19% (26 species) in subtropical estuaries to 64% (16 species) in cool temperate estuaries. The fishes of Southern African estuaries have a low speciation potential due to dominance by marine eurytopes and inhibition of estuarine stenotopes by widely fluctuating estuarine environments.

Résumé

Les zones estuariennes du sud de l'Afrique sont variées et représentent des milieux aquatiques pour lesquels il est difficile de prédire la structuration spatio-temporelle. Ces systèmes sont dominés par des poissons marins migrateurs qui sont des espèces de grande taille, ou par des poissons venant se reproduire en estuaire et qui sont généralement des espèces de petite taille. Cent-quarante-quatre espèces de poissons sont rencontrées dans les estuaires au sud du continent africain. La diversité spécifique en poissons diminue lorsque l'on passe des estuaires sub-tropicaux du nord-est (135 espèces) aux estuaires tempérés et plus frais du sud-ouest (25 espèces). Inversement, le pourcentage d'espèces endémiques augmente de 19% (26 espèces) dans les estuaires sub-tropicaux à 64% (16 espèces) dans les estuaires tempérés. Les poissons de ces estuaires possèdent un faible potentiel de spéciation dû à la dominance exercée par les espèces eurytopes marines et à l'inhibition produite sur les espèces sténotopes estuariennes par des environnements très fluctuants.

Estuaries are regions where marine and freshwaters meet, where environmental gradients are marked and where exceptionally high levels of primary and secondary production are often recorded. These factors have a major influence on the numbers, variety and biomass of fishes that can live in these systems. In particular, the often abrupt changes in salinity, temperature, dissolved oxygen concentrations and turbidity levels place considerable physiological demands on fishes which utilize estuaries. However, those species which are broadly tolerant of the above variability are at an advantage over those fishes which cannot survive such fluctuations, since the former group are able to occupy a food-rich environment from which many potential competitors are excluded.

The ichthyofauna of estuaries throughout the world may be characterized by the numerical dominance of only a few species (Kennish, 1990). This observation gives rise to unresolved questions such as: (a) Why do so few species utilize estuaries compared to adjacent nearshore marine environments? and (b) Why has fish speciation in estuaries been less extensive when compared to other aquatic habitats? In attempting to answer the above questions we need to examine both the organism and its environment in more detail, and to place these in the context of modern evolutionary theory. In this review I also document the families and species associated with

Southern African estuaries (south of 26°S), with particular emphasis on the changes in ichthyofaunal composition between the different biogeographical provinces.

Study area

Southern African estuaries are highly unpredictable habitats (Table I) in which conditions such as salinity, temperature, turbidity, water currents and dissolved oxygen concentrations can fluctuate rapidly, both temporally and spatially (Whitfield, 1990). In addition, the estuaries of the region are variable in terms of size, shape, degree of marine/riverine influence and catchment characteristics (Reddering, 1988). Based on the above information, one could characterize estuaries as regions where environmental stress is pronounced and periods of stability are short-lived.

Climatic variations and sea-level fluctuations control the development and distribution of estuaries around the world. During highstands of sea level, estuaries are abundant and relatively large; during lowstands they are less abundant and small (Schubel & Hirschberg, 1978). During full glacial periods, declines in the productivity of estuaries has occurred due to their decreased area, reduced capacity for nutrient entrapment and decreased

Table I. Characteristics associated with predictable / unpredictable environments (*sensu* Bruton, 1989) and with Southern African estuarine systems (*sensu* Whitfield, 1990). Definitions: Inertia: the ability of the system to resist perturbations. Elasticity: the speed with which a system returns to its original state following perturbation. Amplitude: the magnitude of perturbations which act on a system and the degree of displacement from its previous state. Dynamic property: the variety and nature of forces operating within a system. Maturity: the degree to which a system approaches a climax state. Stability: the tendency of a system to remain near an equilibrium point or to return to it after a disturbance. - *Caractères associés aux environnements stables / instables (sensu Bruton, 1989) et aux estuaires du sud de l'Afrique (sensu Whitfield, 1990). Définitions: Inertie: la capacité du système à résister aux perturbations. Élasticité: la vitesse à laquelle un système reprend son état original après une perturbation. Amplitude: la magnitude de perturbations agissant sur un système et le degré de déformation depuis son état précédent. Particularité dynamique: variété et nature des forces opérant dans un système. Maturité: le degré auquel un système approche de son état final. Stabilité: la tendance d'un système à atteindre un point d'équilibre ou à y revenir après une perturbation.*

Characteristics of the environment	Predictable environment	Unpredictable environment	Southern African estuaries
Inertia	high	low	low
Elasticity	low	high	high
Amplitude	low	high	high
Dynamic property	fragile	robust	robust
Maturity	high	low	low
Stability	resistant	resilient	resilient

ability to dampen environmental perturbations (Stone *et al.*, 1978). In addition, the lifetimes of estuaries are usually limited to a few thousand years and, according to Schubel & Hirschberg (1978), these systems have been abundant during only 10-20% of the last million years. Thus, the lifetime of individual estuaries is relatively short (compared to rivers, lakes and oceans) when viewed in evolutionary terms, and in the geological sense they can be regarded as ephemeral features of the coast.

Miller (1990) has demonstrated that 17,000 years B.P. the sea level in Southern Africa was approximately 130 m below existing levels, and as recently as 5,000 years ago it was about 2 m above mean sea level. Consequently, present day estuarine systems probably bear little or no resemblance to systems in the past, although estuaries *per se* have existed on the subcontinent ever since rivers started flowing into the sea. An example of such a change can be seen in the evolution of Lake St Lucia, the largest estuarine system (310 km² in area) in Southern Africa. This coastal lake did not exist during the Eemian Interglacial (\pm 125,000 years B.P.) and the western arm of the lake was a marine embayment opening directly to the sea (van Heerden, 1976). The nearby Lake Sibaya has undergone an even more dramatic transformation during the last 10,000 years, and has altered from an estuarine system into a freshwater coastal lake, with concomitant changes in the aquatic fauna (Allanson *et al.*, 1966).

Blaber (1991) suggested that the boundaries between habitats need to be defined according to whether such divisions are relevant to the species living in these environments. He queries whether the movements of fishes from a rocky reef habitat in the sea to an adjacent soft bottom habitat, also in the sea, is not as great

a change as the movement of fishes from sea to estuary? Horizontal linkages between sea and estuary are common, but the physiological boundaries between fresh and salt water are almost as great for some fish species as between water and land (Blaber, 1991). Although the boundaries of individual estuaries fluctuate on both a spatial and temporal scale, we need to recognize that the freshwater/estuarine interface represents a completely different boundary to fishes than the estuarine/marine interface.

Diversity of fishes in Southern African estuaries

Fish communities

The structure of an estuarine fish community depends on both biotic and abiotic factors. Among the abiotic factors, salinity, temperature, turbidity and dissolved oxygen concentration strongly influence species composition, abundance and distribution in estuarine waters (Kennish, 1990). Zoogeography also plays a major role in determining which species are available for recruitment into a particular estuary (Blaber, 1981). In general, tropical and subtropical estuaries have a higher species diversity than temperate systems, due mainly to the richer ichthyofauna associated with rivers and marine habitats nearer the equator. Wallace & van der Elst (1975) have shown that there is a decline in fish diversity as one moves from subtropical Natal estuaries around the warm temperate Cape coast to the cool temperate Atlantic west coast (Fig. 1).

The timing and duration of the open mouth phase of estuaries along the Southern African coast also has a major influence on the diversity and abundance of fish

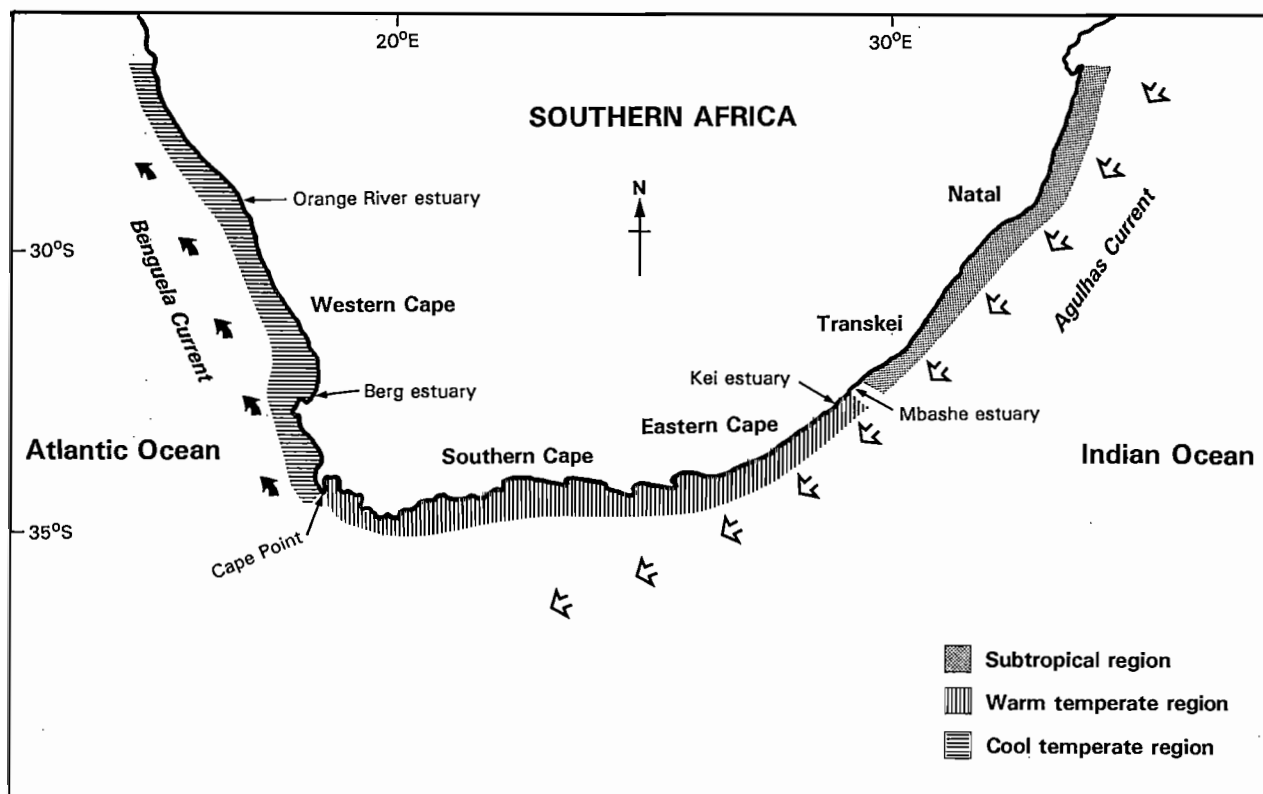


Figure 1. Map of Southern Africa showing the biogeographical regions mentioned in the text (after Whitfield, 1994b).
 - Carte du sud de l'Afrique indiquant les régions biogéographiques mentionnées dans le texte (d'après Whitfield, 1994b).

species in individual systems (Kok & Whitfield, 1986; Bennett, 1989). Permanently open estuaries usually have a higher species diversity than temporarily open systems (Whitfield & Kok, 1992). In addition, the presence of channel constrictions within an estuary can have a major negative impact on the distribution of fish species within a particular system (Hall *et al.*, 1987). Catchment size has been identified as an important factor governing both fish species diversity and abundance in Southern African estuaries (Marais, 1988), and Whitfield (1983) has drawn attention to the influence of estuary size on ichthyofaunal diversity. A factor frequently overlooked in the assessment of estuarine fish species diversity is habitat variation. Systems with a wide range of substrates and littoral plant growth normally have a higher species diversity than more uniform estuaries (Whitfield, 1983).

Although seasonal temperature changes do influence the fish community structure of Southern African estuaries, these changes are not nearly as marked as in temperate and boreal systems. Branch & Grindley (1979) documented an increase in warm-temperate fish species in the Mngazana estuary during winter, whereas many species of tropical origin appeared only in the summer. In high-latitude estuaries, marine fishes (largely juvenile forms) migrate into estuaries when the surface ice sheets melt and the water becomes warmer. Activity in these highly seasonal environments peaks in the summer but declines by late fall as many populations emigrate to the ocean, sparked by diminishing temperatures (Kennish,

1990). Water temperatures in Southern African estuaries seldom fall below 14°C in winter and are generally warmer than the adjacent ocean during summer (Day, 1981). During cold upwelling events on the Southern Cape coast (Schumann *et al.*, 1982), non-estuarine marine fishes have been known to take temporary refuge in warmer estuarine systems (Hanekom *et al.*, 1989).

Despite the physical instability of Southern African estuaries, the species composition of fish communities within these systems is relatively stable and the fishes have more or less predictable patterns of abundance and distribution (Day *et al.*, 1981). Moyle & Cech (1982) attribute this stability to four principal conditions, all of which apply to Southern African estuaries. These are: (1) the regular distribution of fish populations along environmental gradients of salinity, temperature etc., (2) seasonal movements of fishes into and out of estuaries, (3) the dominance of estuaries by relatively few species, and (4) the robust nature of food webs within estuaries. A fifth condition can be added to those above, namely the wide physiological and ecological tolerances of fish species utilising estuaries.

Although the fish communities in Southern African estuaries may be relatively stable, they are characterized by a low species diversity. Of the four Southern African and four Western Australian estuaries reviewed by Potter *et al.* (1990), all had less than 60 fish species from catch totals normally exceeding 60,000 specimens. A

similar conclusion was reached by Kennish (1990) who reviewed a large number of northern hemisphere studies and found that less than 100 species are usually recorded in these estuaries. In addition, less than half of the fishes recorded in both northern and southern hemisphere estuaries are usually abundant in these systems (e.g. Warburton, 1978; Potter *et al.*, 1990; Loneragan *et al.*, 1989; Yoklavich *et al.*, 1991).

Salinity fluctuations appear to be a major factor governing the diversity and abundance of fishes in estuaries. Yanez-Arañcibia (1978), working in Mexican estuarine lagoons, recorded major declines in fish densities, biomass and species diversity when salinities rose above 34 g kg⁻¹ or declined below 15 g kg⁻¹. Similarly, Wallace (1975a) and van der Elst *et al.* (1976) have shown that fish species diversity and abundance in the estuarine Lake St Lucia decline during hypersaline periods. Low salinities (< 3 g kg⁻¹), in combination with low temperatures, can have a similar devastating effect on the marine fish fauna of Lake St Lucia (Blaber & Whitfield, 1976).

According to Kennish (1990), the higher species diversity in the mouth region of estuaries is indicative of the osmotic and other problems many species experience as they progress up an estuary. Osmoregulatory stress may be part of the reason why <10% of marine and freshwater fish species from Southern Africa utilize estuaries to any significant extent, but the variable nature of these systems probably plays a greater role than has previously been acknowledged (Table II). In an unpredictable environment such as an estuary, only organisms that can tolerate wide perturbations are present, and the ecosystem tends to be simple but also more robust (Bruton, 1989). In contrast, a more predictable environment (e.g. a coral reef) may permit a relatively complex and delicately balanced ecosystem, with increased species diversity, to evolve (Margalef, 1968).

Reproductive modes of estuarine-associated fishes

The fishes inhabiting Southern African estuaries may be divided into two major groups according to their ability to breed within the estuarine environment. The first group is dominant and comprises mainly large euryhaline marine species which spawn at sea but make extensive use of estuaries during juvenile and/or adult life stages (Whitfield, 1990). The second group comprise mainly small species which spawn within the estuarine environment, although certain species may also breed at sea or in freshwater.

Early developmental modes of Southern African estuarine fishes fall into three main categories, viz. viviparity, ovoviviparity and oviparity. The viviparous (e.g. *Clinus superciliosus*, Clinidae) and ovoviviparous (e.g. *Syngnathus acus*, Syngnathidae) forms breed within the estuarine environment and have a relatively low fecundity (Whitfield, 1990). However, the young generally develop to a larger size prior to hatching and, on average, a high percentage of them survive. Because of their large size, the young of these fishes are less susceptible to predation and typically exert greater control in their movements and ability to capture prey organisms (Kennish, 1990).

In contrast, oviparous fishes (e.g. *Mugil cephalus*, Mugilidae), which are usually marine spawners, produce many more eggs which are unprotected and with limited yolk reserves. Survival is closely linked to the duration of the planktonic egg and/or larval interval (May, 1974). The dispersal ranges of these species greatly surpass those of the viviparous or ovoviviparous forms (Norcross & Shaw, 1984) as do their rates of mortality, especially during the embryo and larval stages (Houde, 1987). The number of planktonic eggs, embryos and larvae that perish as a result of currents transporting them to unfavourable environments is high (Kennish, 1990).

Table II. Community traits associated with predictable / unpredictable environments as presented by Bruton (1989), compared to the Southern African estuarine fish fauna reviewed by Whitfield (1990). - *Caractères des communautés associées aux environnements stables / instables (d'après Bruton, 1989), comparés à ceux de la faune estuarienne du sud de l'Afrique revues par Whitfield (1990).*

Traits of the organisms	Predictable environment	Unpredictable environment	Southern African estuaries
Species diversity	high	low	low
Breeding guilds	few	many	many
Species interdependence	high	low	low
Mutualisms	high	low	low
Rare species	common	uncommon	uncommon
Migratory species	uncommon	common	common
Sedentary species	common	uncommon	uncommon
Speciation rates	high	low	?low
Extinction rates	high	low	?low
Resource dependence	common	uncommon	uncommon
Niche overlaps	?narrow	?wide	?wide
Species saturation	high	low	low

However, the dispersal by ocean currents also decreases the probability that a localized biological perturbation will devastate an entire year class through direct effects on the species or its food. In addition, ichthyoplankton may be removed from areas of intense predation and spread over wide areas, thus increasing the survival of larvae (Kennish, 1990). Overall larval survival in Southern African waters is also enhanced by the protracted spawning period of most fish species, which ensures that only a proportion of the offspring are exposed to unfavourable marine or estuarine conditions at any one time (Wallace, 1975b).

Preliminary indications are that the reproductive specialization and precocial offspring of many estuarine spawners contrasts to the reproductive generalization of estuarine associated marine spawners, which produce large numbers of small pelagic eggs and altricial young. This is contrary to the hypothesis that estuaries (unpredictable environments) should favour altricial traits and that the marine inshore zone (a more predictable environment) should favour precocial traits (Whitfield, 1990). However, if the total ichthyofauna of Southern African estuaries is considered, then altricial species predominate. The fact that both altricial and precocial traits are well represented within the overall estuarine fish community suggests that the various taxa have adapted their life-history styles, in different ways, to ensure the utilization of abundant food resources available within these fluctuating systems. According to Bruton (1989), in an unpredictable environment there is a need for organisms to tolerate wide perturbations, and the ecosystem will be more simple but also more robust. This certainly applies to fishes inhabiting Southern African estuaries, e.g. the virtual disappearance of extensive aquatic macrophyte beds in a Southern Cape estuarine lake resulted in a change in species proportions within the ichthyofaunal community, but no significant decline in total biomass or number of taxa (Whitfield, 1986).

Miller *et al.* (1985) have suggested that the movement of fish larvae and juveniles from spawning areas to estuarine nursery areas should be considered from the perspective of costs and benefits. Benefits of estuaries include the abundance of food and favourable temperature regimes within these systems. Miller *et al.* (1985) emphasized that the costs of migration are difficult to assess and will have to be determined for each type of migratory behaviour. Despite the difficulty in assigning a value relating to predator avoidance in estuarine systems, the above authors concluded that juvenile fish which tolerate variable estuarine abiotic conditions benefit from this association. Benefits would presumably be greatest in those species which breed in estuaries and have eliminated the marine migratory phase from their life cycle. If an exclusively estuarine life cycle is advantageous from a bio-energetic viewpoint, why have so few Southern African fish species followed this evolutionary route? Since fish speciation is favoured by environmental stability (*sensu* Margalef, 1969), the answer may be found in the extreme variability of estuarine systems on both a spatial and temporal scale, i.e. the unpredictability of Southern African estuaries does not encourage speciation (Whitfield, 1994a).

Eurytopes and stenotopes

Most Southern African fish species in estuaries may be described as eurytopes, as first defined by Eldredge (1979). A eurytopic species has a broader habitat tolerance range relative to a stenotopic species (Vrba, 1980) and during its life-history a eurytope may live in a wide range of conditions, often moving readily from one habitat to another. Characteristically, eurytopes are mobile and frequently have a wide geographical distribution. In contrast, a stenotope is usually confined to a single habitat during its life-history and often has a restricted geographical distribution (Ribbink, 1994). The terms are used here in a broad sense, since the position

Table III. Some of the principal characteristics of eurytopes and stenotopes (*sensu* Ribbink, 1994) compared to those predominating in the estuarine and marine groups of fishes (*sensu* Whitfield, 1994) from Southern African estuaries. ¹A specialist *sensu lato*; usually common in a predictable and competitive environment (Balon, 1981). ²A generalist *sensu lato*; usually common in an unpredictable and harsh environment (Balon, 1981). - *Principaux caractères des espèces eurytopes et stenotopes (sensu Ribbink, 1994) comparés à ceux prédominant chez les poissons estuariens et marins (sensu Whitfield, 1994) du sud de l'Afrique.* ¹Un spécialiste *sensu lato*; en général abondant dans un milieu stable et compétitif (Balon, 1981); ²Un généraliste; en général abondant dans un milieu instable et dur.

Stenotopy	Estuarine spawners	Eurytopy	Marine spawners
Narrow habitat tolerance range	Narrow habitat tolerance range	Broad habitat tolerance range	Broad habitat tolerance range
Narrow distribution	Narrow distribution	Wide distribution	Wide distribution
Sedentary	Sedentary	Mobile	Mobile
Small body size	Small body size	Large body size	Large body size
Small populations	Small populations	Large populations	Large populations
Precocial ¹	Precocial ¹	Altricial ²	Altricial ²

of a species on a sliding scale from the eurytopic to the stenotopic extremes is not absolute. Between these extremes there are a variety of intermediate positions, each of which is closer to or further away from the extremes relative to other species. In this review, all species on the eurytopic part of the spectrum are classified as eurytopes and all species on the stenotopic side of the spectrum are called stenotopes.

Some of the features of eurytopes and stenotopes are compared to the characteristics of estuarine residents and marine estuarine-opportunist groups of fishes in Southern African estuaries (Table III). Based on this comparison it is apparent that the estuarine spawners, with the exceptions of the atherinid *Atherina breviceps* and the clupeid *Gilchristella aestuaria* (which exhibit mainly eurytopic features), are stenotopic and the marine spawners are eurytopic. Since marine migrants dominate the above estuarine systems, it can be concluded that eurytopy is the predominant life form in these systems, and that estuarine fish communities are both resilient and flexible (Whitfield, 1990). If one includes the two estuarine spawners (*viz.* *A. breviceps* and *G. aestuaria*), then the overwhelming number and biomass of fishes in Southern African estuaries are eurytopic. In this connection it is perhaps significant that the only freshwater fish species which utilizes these estuarine systems to any significant extent is the predominantly eurytopic cichlid *Oreochromis mossambicus* (Whitfield & Blaber, 1979). It is tempting to suggest that the possible extinction of the stenotopic pipefish *Syngnathus watermeyeri* from the Kariega estuary may be directly or indirectly a result of prolonged hypersaline conditions arising from a series of droughts and the artificial impoundment of the Kariega catchment rivers (Whitfield & Ter Morshuizen, 1992). In contrast, eurytopic marine estuarine-opportunists in the Kariega estuary were found to be abundant, despite the above hypersaline conditions (Ter Morshuizen & Whitfield, 1994).

The most essential adaptation by organisms entering estuaries is an adjustment to changes in salinity (Panikkar, 1960). A few Southern African freshwater teleosts have developed hypotonic regulation (*e.g.* *O. mossambicus*) but most species are incapable of this adaptation (Whitfield *et al.*, 1981). The absence of many freshwater fish species from the upper reaches of estuarine systems where salinities are usually $<15 \text{ g kg}^{-1}$ is difficult to explain, since these species are hyperosmotic within this salinity range (Whitfield & Blaber, 1976). Perhaps the erratic nature of river inflow into Southern African estuaries, which can result in hypersaline conditions developing in the upper reaches of certain systems (Whitfield & Bruton, 1989), effectively prevents freshwater species from establishing themselves in these areas. Also, increased predation within estuaries when compared to the riverine environment may play a role in preventing colonization of these systems by freshwater species. Apart from the anguillid eels, there are no large indigenous piscivorous fish predators in eastern, southern and western Cape rivers, whereas there is an abundance

of both small and large piscivorous fish species in the estuaries of these regions (Coetzee, 1982a; Smale & Kok, 1983).

Evidence suggests that teleosts originated in freshwater areas, from which colonization of the marine environment occurred (Macfarlane, 1923). Presumably these fishes would have passed through estuaries en route to the sea and some may have remained in this transitional zone to become the first estuarine residents. An alternative explanation is that estuarine fishes are examples of recent recolonization of estuaries by marine species (Panikkar, 1960), with few taxa having adapted their entire life cycle to the fluctuating conditions of the estuarine environment. This view is supported by the fact that even the most estuarine dependent of the marine species (*e.g.* the sparid *Rhabdosargus holubi* and the monodactylid *Monodactylus falciformis*) all spawn at sea, where abiotic conditions are more stable and predictable. The importance of salinity and temperature stability on embryo development of the marine estuarine-opportunist *Mugil cephalus* (Mugilidae) is indicated by the work of Walsh *et al.* (1991) which showed that the optimum yield of normal larvae was at 36 g kg^{-1} salinity and 25°C . The lower salinity tolerance limit of *M. cephalus* eggs was approximately 15 g kg^{-1} , a value which is frequently attained during moderate river flow conditions in Southern African estuaries. In addition, Sylvester *et al.* (1975) found that *M. cephalus* eggs were negatively buoyant in salinities below 30 g kg^{-1} , accumulating on the bottom and dying if aeration was inadequate. In contrast to the physiological sensitivity of *M. cephalus* egg and larval stages, early juveniles of this species in the eastern Cape are attracted to riverine environments (Bok, 1979) where salinities are usually $<0.5 \text{ g kg}^{-1}$ and temperatures show wide fluctuations. Even the catadromous freshwater mullet *Myxus capensis* (Mugilidae) is an obligate marine spawner, although the juvenile and adult life stages are spent in riverine or estuarine environments (Bok, 1979).

Successionary trends and fish speciation in estuaries

Estuaries differ from certain other inland aquatic ecosystems in that they show a weak successionary trend towards a more mature plant and animal community. In Lake Malawi, for example, the fish community is characterised by an increasing proportion of specialised forms with progressively stronger species interdependence (*sensu* Bruton, 1989). In contrast, the estuarine systems of Southern Africa are characterized by wide fluctuations in abiotic conditions, the constant re-organization of biological communities and homeostatic mechanisms, and the frequent resetting of the ecological succession to an earlier state (Whitfield & Bruton, 1989). Thus, the fish fauna of these estuaries is characterized by a relatively low species diversity, consisting mainly of migratory forms with weak interspecific connections (Table II). Although there are a relatively large number of breeding styles employed by the different groups of

fishes in Southern African estuaries, species saturation may be considered low when compared to the communities present in certain central African freshwater lakes or associated with Southern African coral reefs.

Vrba (1980) has suggested that the environment is the 'motor' of evolutionary change. Similarly, Ribbink (1994) has proposed that the environment plays a major role in the speciation process of African cichlids and it is possible that it performs a similar function in the fish communities of Southern African estuarine systems. Speciation in seasonally stable, uniform environments (e.g. large lakes) was shown by Bruton & Merron (1990) and Ribbink (1994) to be greater than that of seasonally unstable, heterogeneous environments (e.g. rivers). A number of authors (e.g. Rensch, 1959; Eldredge, 1979; Vrba, 1984) have suggested that diversification of stenotopes (specialists) is more rapid than that of eurytopes (generalists). Since Southern African estuaries are dominated by eurytopes, and these systems are one of the most unstable aquatic environments in the region, it is perhaps not surprising that they exhibit a very low species diversity. In addition, the few stenotopes occurring in estuaries are faced with major short and long-term environmental changes, which effectively reduces the potential for speciation. This is because adaptations developed by existing stenotopes in a particular estuarine system may be eliminated as a result of episodic (e.g. river flood cycle) or longer term fluctuations (e.g. rise in sea-level) in the environment.

A more detailed examination at the species level reveals that there are several stenotopic taxa (e.g. the syngnathids *Syngnathus watermeyeri* and *Hippocampus capensis* and the clinid *Clinus spatulatus*) which are restricted to less than five estuarine systems altogether, whereas most of the eurytopic species (e.g. the haemulid *Pomadasys commersonnii*, the mugilid *Liza dumerilii* and the carangid *Lichia amia*) occur in more than 50 estuarine systems. It is perhaps significant that the two eurytopic species within the estuarine spawners, *Atherina breviceps* and *Gilchristella aestuaria*, breed in both freshwater dominated and hypersaline systems (Day *et al.*, 1981) and are abundant in temperate and subtropical estuaries of the region (Potter *et al.*, 1990). Although a number of stenohaline marine fish species enter the mouth region of estuaries (Wallace, 1975b), these taxa make minimal use of this environment and are usually transient components of the estuarine ichthyofauna. Potter *et al.* (1990) referred to these species as marine stragglers. The poor numerical representation and transient nature of marine stragglers in Southern African estuaries can probably be attributed to their more stenotopic environmental requirements when compared to the marine-estuarine opportunists. For example, 20% of the fishes recorded in the Kosi estuary were restricted to a rocky outcrop near its mouth (Blaber, 1978), with both the species composition and abundance of individual taxa fluctuating according to changing biotic (e.g. fish movements) and abiotic (e.g. salinity regime) factors. The absence of these reef-associated species from the rest of the system sug-

gests that their presence in this estuary was dependent on the rocky outcrop.

The disappearance of euryhaline marine species from coastal lakes which have become isolated from the sea results in the opening up of these environments to speciation by freshwater and relic estuarine groups, yet very few fish species are found in these habitats. In the warm temperate Groenvlei for example, which has been isolated from the nearby Swartvlei estuary for < 5 000 years, the eurytopic *A. breviceps* and *G. aestuaria* were the only two indigenous fish species recorded from this system (Ratte & Ritchie, 1984). According to Ratte (1989) these two species are in the early stages of allopatric speciation. *A. breviceps* and *G. aestuaria* from Groenvlei are separated from their historic populations in the nearby Swartvlei estuarine system by a genetic distance of 0.1 and 0.05 respectively. Although these genetic differences have not yet reached the subspecies level of divergence, they were sufficiently different for Ratte (1989) to suggest that the populations of both species in Groenvlei should receive a priority conservation status. The lack of indigenous freshwater fishes from Groenvlei may be linked to the absence of any rivers entering this lake, together with the relatively low species diversity of freshwater fishes from the Southern Cape region (Skelton, 1986). Prior to the successful introduction of three exotic and one alien freshwater fish species into Groenvlei (Ratte & Ritchie, 1984), only a narrow component of the available resource spectrum in the lake was being fully utilized by the two indigenous fish species (Coetzee, 1982b).

Subtropical Lake Sibaya has a more diverse ichthyofauna (18 species) with five taxa having marine affinities (Bruton, 1980). According to Bruton (*op. cit.*) the most successful and abundant fishes in Lake Sibaya are those species with wide habitat and food tolerances, i.e. eurytopes. Although Lake Sibaya has a more predictable and stable aquatic environment when compared to estuarine systems, fluctuations in lake level, either as a result of seasonal or longterm changes in rainfall patterns, have a marked effect on the littoral fish community. At low lake levels the littoral terrace is a barren, harsh environment, inhabited mainly by the eurytopic *Oreochromis mossambicus* (Bowen & Allanson, 1982), whereas at higher lake levels the more diverse and stable marginal habitats harbour a variety of fishes (Bruton, 1980). It is important to note that Lake Sibaya has been classified as oligo-mesotrophic (Allanson, 1979) and this may have had a negative influence on fish species diversity, e.g. a shortage of prey fish would reduce the potential for exclusively piscivorous species to maintain viable populations. Lake Sibaya, like Groenvlei, is a relatively young system (Hobday, 1979) and it is unlikely that major speciation could have occurred within a period of < 10 000 years. However, one species *Silhouettea sibayi* (Gobiidae) is found only in Lake Sibaya and the nearby Kosi system (Hoese, 1991). This small (maximum length 40 mm) cryptic goby is present over barren sandy substrates but little is known about its biology or

ecological requirements (Bruton & Kok, 1980). Does the *S. sibayi* represent a relic estuarine species which has disappeared from other Southern African coastal systems, or did this fish evolve in Lake Sibaya itself? The presence of *S. sibayi* in the Kosi estuarine system (Hoese, 1991) indicates that the former suggestion is correct.

According to several authors (e.g. Eldredge, 1979; Vrba, 1984; Ribbink, 1994) a degree of environmental permanency is necessary for stenotopes to evolve and speciate. In systems which undergo major changes seasonally or over longer periods, eurytopes survive and speciation is rare. Estuaries do not exhibit the environmental permanency necessary for eurytopes to develop into stenotopes, and although some stenotopic species are found in estuarine systems these taxa are forced to become 'survivors' rather than 'increasers' (*sensu* Vrba, 1980). Thus the barriers to gene flow along estuarine and latitudinal gradients, together with intense natural selection (Levinton, 1980), have not resulted in widespread speciation as has occurred in other more stable (predictable) aquatic ecosystems.

The lack of speciation in Southern African coastal lakes, which exhibit a greater degree of environmental permanency and predictability than estuaries, can probably be attributed to three principal factors: (1) the recent history of these systems which only became isolated during the Holocene, (2) the eurytopy of the dominant freshwater and relict estuarine fish species, and (3) the lack of opportunities for additional founder species to colonise these systems. In addition, the relatively low species diversity of potential ichthyofaunal

colonists from the adjacent estuarine and freshwater systems has given rise to species poor communities. Preliminary information indicates that a similar pattern to that described above may apply to coastal lake and lagoonal systems in both the northern and southern hemispheres (Yanez-Arañcibia, 1985), but further research and collation of data is necessary before any conclusions can be reached.

Estuarine-associated fish species

A new estuarine association classification system for Southern African fishes, based on a version developed by Whitfield (1994b), is described in Table IV. It comprises five major categories with two divisions in Category I, three divisions in Category II and two divisions in Category V. Of the five major categories only divisions Ia and IIa are totally dependent on estuaries. Categories Ib, Iib, Iic and Vb represent species which are at least partially dependent on estuarine systems, a large proportion of which could be regarded as marine estuarine-opportunists. Category III comprises mainly stenohaline marine species which occur in low numbers in estuaries and have been sampled in at least three systems in a particular region. Category IV comprises mainly euryhaline freshwater species for which the degree of penetration into estuaries is determined primarily by salinity tolerance. It also includes a number of taxa with strong marine links (*i.e.* the families to which these freshwater species belong are marine in origin), but all these species are known to breed in inland freshwater systems and have not been recorded from the marine

Table IV. The five major categories of fishes which utilize Southern African estuaries (modified from Whitfield, 1994b). - *Les cinq principales catégories de poissons présentes dans les estuaires du sud de l'Afrique (modifié d'après Whitfield, 1994b).*

Categories	Description of categories
I	Estuarine species which breed in southern African estuaries. Further subdivided into: Ia. Resident species which have not been recorded spawning in the marine or freshwater environment. Ib. Resident species which also have marine or freshwater breeding populations.
II	Euryhaline marine species which usually breed at sea with the juveniles showing varying degrees of dependence on southern African estuaries. Further subdivided into: IIa. Juveniles dependant on estuaries as nursery areas. IIb. Juveniles occur mainly in estuaries, but are also found at sea. IIc. Juveniles occur in estuaries but are usually more abundant at sea.
III	Marine species which occur in estuaries in small numbers but are not dependent on these systems.
IV	Euryhaline freshwater species, whose penetration into estuaries is determined primarily by salinity tolerance. Includes some species which may breed in both freshwater and estuarine systems.
V	Catadromous species which use estuaries as transit routes between the marine and freshwater environments but may also occupy estuaries in certain regions. Further subdivided into: Va. Obligate catadromous species which require a freshwater phase in their development. Vb. Facultative catadromous species which do not require a freshwater phase in their development.

Table V. Fishes associated with Southern African estuaries, indicating their geographical range, geographical occurrence in estuaries on the subcontinent and the estuarine dependence category for each species (modified from Whitfield, 1994b). Family, species and common names primarily after Smith & Heemstra (1991) and Skelton (1993). ¹Geographical range: T = Tropical; S = Subtropical; W = Warm temperate; C = Cool temperate; * = Endemic to Southern Africa. ²Geographical distribution in Southern African estuaries: S = Subtropical; W = Warm temperate; C = Cool temperate. ³Estuarine dependence categories: For a description of the codes used, see Table IV. - *Les espèces de poissons des estuaires du sud de l'Afrique, leur aire de distribution géographique, leur occurrence dans les estuaires sur le sous-continent et la catégorie d'estuaires préférée pour chaque espèce (modifié d'après Whitfield, 1994b). L'attribution familiale et les noms scientifiques et vernaculaires des espèces suivent en général Smith & Heemstra (1991) et Skelton (1993). ¹Aire Géographique: T = Tropicale; S = Subtropicale; W = Chaud tempéré; C = Froid tempéré; * = endémique du sud de l'Afrique. ²Distribution géographique dans les estuaires du Sud de l'Afrique: S = Subtropicale; W = Chaud tempéré; C = Froid tempéré. ³Les codes utilisés pour les catégories d'estuaires sont expliqués dans le tableau IV.*

Family	Scientific name	Common name	Geographical Range ¹	Southern African estuaries ²	Estuarine dependence category ³
Ambassidae	<i>Ambassis gymnocephalus</i>	Bald glassy	T-W	S/W	Ib?
	<i>Ambassis natalensis</i>	Slender glassy	T-S	S	Ia?
	<i>Ambassis productus</i>	Longspine glassy	T-S	S	Ia?
Anguillidae	<i>Anguilla bengalensis labiata</i>	African mottled eel	T-S	S	Va
	<i>Anguilla bicolor bicolor</i>	Shortfin eel	T-W	S	Va
	<i>Anguilla marmorata</i>	Madagascar mottled eel	T-W	S	Va
	<i>Anguilla mossambica</i>	Longfin eel	T-W	S/W	Va
Ariidae	<i>Galeichthys feliceps</i>	White seacatfish	S-C (*)	S/W/C	IIB
Atherinidae	<i>Atherina breviceps</i>	Cape silverside	S-C (*)	S/W/C	Ib
	<i>Atherinomorus lacunosus</i>	Hardyhead silverside	T-S	S	Ib
Belonidae	<i>Strongylura leiura</i>	Yellowfin needlefish	T-S	S	IIC
Blenniidae	<i>Omobranchus woodi</i>	Kappie blenny	W (*)	W	Ia
Carangidae	<i>Caranx ignobilis</i>	Giant kingfish	T-W	S	IIC
	<i>Caranx melampygus</i>	Bluefin kingfish	T-S	S	IIC?
	<i>Caranx papuensis</i>	Brassy kingfish	T-W	S/W	IIC?
	<i>Caranx sem</i>	Blacktip kingfish	T-S	S	III
	<i>Caranx sexfasciatus</i>	Bigeye kingfish	T-W	S/W	IIB
	<i>Lichia amia</i>	Leervis	T-C	S/W/C	IIa
	<i>Scomberoides commersonianus</i>	Talang queenfish	T-W	S	III
	<i>Scomberoides lysan</i>	Doublespotted queenfish	T-S	S	IIB?
	<i>Scomberoides tol</i>	Needlescaled queenfish	T-S	S	III
	<i>Trachinotus africanus</i>	Southern pompano	T-S	S	III
Carcharhinidae	<i>Carcharhinus leucas</i>	Bull shark	T-W	S	IIC
Chanidae	<i>Chanos chanos</i>	Milkfish	T-W	S/W	IIC
Cichlidae	<i>Oreochromis mossambicus</i>	Mozambique tilapia	T-W	S/W/C	IV
	<i>Pseudocrenilabrus philander</i>	Southern mouthbrooder	T-S	S	IV
	<i>Tilapia rendalli</i>	Redbreast tilapia	T-S	S	IV
Clariidae	<i>Clarias gariepinus</i>	Sharptooth catfish	T-W	S	IV
Clinidae	<i>Clinus spatulatus</i>	Bot river klipfish	W (*)	W	Ia
	<i>Clinus superciliosus</i>	Super klipfish	W-C (*)	W/C	Ib
Clupeidae	<i>Gilchristella aestuaria</i>	Estuarine roundherring	S-C (*)	S/W/C	Ia
	<i>Hilsa keele</i>	Kelee shad	T-S	S	IIC
Dasyatidae	<i>Himantura uarnak</i>	Honeycomb stingray	T-W	S	III
Drepanidae	<i>Drepane longimanus</i>	Concertina-fish	T-W	S	III
Eleotridae	<i>Butis butis</i>	Duckbill sleeper	T-S	S	Ia?
	<i>Eleotris fusca</i>	Dusky sleeper	T-S	S	Ia?
	<i>Eleotris mauritianus</i>	Widehead sleeper	T-S	S	Ia?
	<i>Eleotris melanosoma</i>	Broadhead sleeper	T-S	S	Ia?
	<i>Hypseleotris dayi</i>	Golden sleeper	S (*)	S	IV
Elopidae	<i>Elops machnata</i>	Ladyfish	T-W	S/W	IIa
Engraulidae	<i>Engraulis japonicus</i>	Cape anchovy	W-C	W	III
	<i>Stolephorus holodon</i>	Thorny anchovy	T-W	S/W	IIC
	<i>Thryssa setirostris</i>	Longjaw glassnose	T-S	S	III
	<i>Thryssa vitirostris</i>	Orangemouth glassnose	T-W	S	IIa

Table V. Continued.

Family	Scientific name	Common name	Geographical Range ¹	Southern African estuaries ²	Estuarine dependence category ³
Gerreidae	<i>Gerres acinaces</i>	Smallscale pursemouth	T-W	S/W	I Ib
	<i>Gerres filamentosus</i>	Threadfin pursemouth	T-S	S	I Ib
	<i>Gerres oblongus</i>	Oblong pursemouth	T-S	S	III
	<i>Gerres oyena</i>	Slenderspine pursemouth	T-ab-S	S	I Ic
	<i>Gerres rappi</i>	Evenfin pursemouth	T-W (*)	S	I Ib
Gobiidae	<i>Awaous aeneofuscus</i>	Freshwater goby	T-S	S	I b?
	<i>Caffrogobius multifasciatus</i>	Prison goby	S-C (*)	S/W/C	I b
	<i>Caffrogobius natalensis</i>	Baldy	S-W (*)	S/W	I b
	<i>Caffrogobius nudiceps</i>	Barehead goby	W-C (*)	W/C	I b
	<i>Croilia mossambica</i>	Naked goby	T-S (*)	S	I b
	<i>Glossogobius biocellatus</i>	Sleepy goby	T-S	S	I a?
	<i>Glossogobius callidus</i>	River goby	T-W (*)	S/W	I b
	<i>Glossogobius giuris</i>	Tank goby	T-S (*)	S	I b
	<i>Oligolepis acutipennis</i>	Sharptail goby	T-W	S	I a?
	<i>Oligolepis keiensis</i>	Kei goby	T-W	S/W	I a?
	<i>Pandaka silvana</i>	Dwarf goby	T-W	S/W	I a?
	<i>Papillogobius melanobranchus</i>	Blackthroat goby	T-S	S	I b?
	<i>Papillogobius reichei</i>	Tropical sandgoby	T-S	S	I b?
	<i>Periophthalmus koelreuteri</i>	African mudhopper	T-S	S	I a
	<i>Periophthalmus sobrinus</i>	Bigfin mudhopper	T-S	S	I a
	<i>Psammogobius knysnaensis</i>	Knysna sandgoby	S-C (*)	S/W/C	I a?
	<i>Redigobius bikolanus</i>	Bigmouth goby	T-S	S	I a?
	<i>Redigobius dewaali</i>	Checked goby	S-W (*)	S/W	IV
	<i>Silhouettea sibayi</i>	Barebreast goby	S (*)	S	IV
	<i>Taenioides esquivel</i>	Bulldog eelgoby	T-S (*)	S	I b?
	<i>Taenioides jacksoni</i>	Bearded eelgoby	T-S (*)	S	I a?
	<i>Trypauchen microcephalus</i>	Comb goby	T-S	S	I b?
	<i>Yongeichthys nebulosus</i>	Shadow goby	T-S	S	I b?
Haemulidae	<i>Pomadasys commersonii</i>	Spotted grunter	T-W	S/W	II a
	<i>Pomadasys kaakan</i>	Javelin grunter	T-S	S	II c
	<i>Pomadasys multimaculatum</i>	Cock grunter	T-W	S	III
	<i>Pomadasys olivaceum</i>	Piggy	T-W	S/W	III
Hemiramphidae	<i>Hemiramphus far</i>	Spotted halfbeak	S-W	S/W	II c
	<i>Hyporhamphus capensis</i>	Cape halfbeak	S-W (*)	S/W	I a
Leiognathidae	<i>Leiognathus equula</i>	Slimy	T-S	S	II c
Lobotidae	<i>Lobotes surinamensis</i>	Tripletail	T-W	S	III
Lutjanidae	<i>Lutjanus argentimaculatus</i>	River snapper	T-W	S/W	II c
	<i>Lutjanus fulviflamma</i>	Dory snapper	T-W	S/W	II c
Megalopidae	<i>Megalops cyprinoides</i>	Oxeye tarpon	T-W	S	V b
Monacanthidae	<i>Stephanolepis auratus</i>	Porky	T-W	S/W	III
Monodactylidae	<i>Monodactylus argenteus</i>	Natal moony	T-W	S/W	II a
	<i>Monodactylus falciformis</i>	Cape moony	T-W	S/W	II a
Mugilidae	<i>Crenimugil crenilabis</i>	Fringelip mullet	T-W	S/W	II c
	<i>Liza alata</i>	Diamond mullet	T-S	S	II b
	<i>Liza dumerilii</i>	Groovy mullet	S-W	S/W	II b
	<i>Liza luciae</i>	St Lucia mullet	T-S	S	II b
	<i>Liza macrolepis</i>	Large-scale mullet	T-S	S	II a
	<i>Liza richardsonii</i>	Southern mullet	W-C (*)	W/C	II c
	<i>Liza tricuspidens</i>	Striped mullet	S-W (*)	S/W	II b
	<i>Mugil cephalus</i>	Flathead mullet	T-C	S/W/C	V b
	<i>Myxus capensis</i>	Freshwater mullet	S-W (*)	S/W	V b
	<i>Valamugil buchanani</i>	Bluetail mullet	T-W	S/W	II c
	<i>Valamugil cummesius</i>	Longarm mullet	T-S	S	II a
	<i>Valamugil robustus</i>	Robust mullet	T-S	S	II a
	<i>Valamugil seheli</i>	Bluespot mullet	T-S	S	II c
Muraenesocidae	<i>Muraenesox bagio</i>	Pike conger	T-W	S	III

Table V. Continued.

Family	Scientific name	Common name	Geographical Range ¹	Southern African estuaries ²	Estuarine dependence category ³
Muraenidae	<i>Thyrsoidea macrura</i>	Slender giant moray	T-S	S	III
Myliobatidae	<i>Myliobatis aquila</i>	Eagleray	S-C	S/W	III
Ophichthidae	<i>Ophisurus serpens</i>	Sand snake-eel	T-W	S/W/C	IIC
Paralichthyidae	<i>Pseudorhombus arsius</i>	Large-tooth flounder	T-W	S/W	III
Platycephalidae	<i>Platycephalus indicus</i>	Bartail flathead	T-W	S/W	IIC
Polynemidae	<i>Polydactylus sextarius</i>	Sixfinger threadfin	T-W	S	III
Pomatomidae	<i>Pomatomus saltatrix</i>	Elf	T-C	S/W/C	IIC
Pristidae	<i>Pristis pectinata</i>	Large-tooth sawfish	T-S	S	IIC
Rhinobatidae	<i>Rhinobatos annulatus</i>	Lesser guitarfish	T-W (*)	S/W/C	III
Sciaenidae	<i>Argyrosomus hololepidotus</i>	Kob	T-C	S/W/C	IIB
	<i>Johnius dussumieri</i>	Small kob	T-W	S	IIC
	<i>Otolithes ruber</i>	Snapper kob	T-S	S	III
Serranidae	<i>Epinephelus andersoni</i>	Catface rockcod	T-W	S/W	III
	<i>Epinephelus malabaricus</i>	Malabar rockcod	T-S	S	III
Siganidae	<i>Siganus sutor</i>	Whitespotted rabbitfish	T-W	S/W	III
Sillaginidae	<i>Sillago sihama</i>	Silver sillago	T-W	S	IIC
Soleidae	<i>Heteromycteris capensis</i>	Cape sole	S-C (*)	S/W/C	IIB
	<i>Solea bleekeri</i>	Blackhand sole	S-C (*)	S/W/C	IIB
Sparidae	<i>Acanthopagrus berda</i>	Riverbream	T-W	S/W	IIA
	<i>Crenidens crenidens</i>	Karanteen	T-S	S	III
	<i>Diplodus cervinus hottentotus</i>	Zebra	S-W (*)	S/W	III
	<i>Diplodus sargus capensis</i>	Blacktail	T-C (*)	S/W/C	IIC
	<i>Lithognathus lithognathus</i>	White steenbras	W-C (*)	S/W/C	IIA
	<i>Lithognathus mormyrus</i>	Sand steenbras	S-C	S/W	III
	<i>Rhabdosargus globiceps</i>	White stumpnose	W-C (*)	W/C	IIC
	<i>Rhabdosargus holubi</i>	Cape stumpnose	S-C (*)	S/W/C	IIA
	<i>Rhabdosargus sarba</i>	Natal stumpnose	T-W	S/W	IIA
	<i>Rhabdosargus thorpei</i>	Bigeye stumpnose	S (*)	S	IIB
	<i>Sarpa salpa</i>	Strepie	S-C	S/W/C	IIC
	<i>Spondylisoma emarginatum</i>	Steenjie	S-C (*)	S/W/C	III
Sphyrinaeidae	<i>Sphyrna barracuda</i>	Great barracuda	T-S	S	IIB?
	<i>Sphyrna jello</i>	Pickhandle barracuda	T-W	S	IIC?
Syngnathidae	<i>Hippichthys heptagonus</i>	Belly pipefish	T-S	S	Ib?
	<i>Hippichthys spicifer</i>	Bellybarred pipefish	T-W	S	Ib?
	<i>Hippocampus capensis</i>	Knysna seahorse	W (*)	W	Ia
	<i>Syngnathus acus</i>	Longsnout pipefish	S-C	S/W/C	Ib
	<i>Syngnathus watermeyer</i>	River pipefish	W (*)	W	Ia
Teraponidae	<i>Pelates quadrilineatus</i>	Trumpeter	T-S	S	IIC
	<i>Terapon jarbua</i>	Thornfish	T-W	S/W	IIA
Tetraodontidae	<i>Amblyrhynchotes honckenii</i>	Evileye blaasop	T-C	S/W/C	III
	<i>Arothron hispidus</i>	Whitespotted blaasop	T-W	S/W	III
	<i>Arothron immaculatus</i>	Blackedged blaasop	T-W	S/W	III
	<i>Chelonodon laticeps</i>	Bluespotted blaasop	T-S	S	III
Torpedinidae	<i>Torpedo fuscomaculata</i>	Blackspotted electric ray	T-W	S/W	IIC

environment. Finally, Category V includes obligate catadromous species which use estuaries as transit routes between marine and freshwater environments, and facultative catadromous species which also utilize estuaries as nursery areas. The two mugilid species in Category Vb may be regarded as estuarine dependent since they seldom occur in the rivers along large sections of the coast (e.g. Natal) but are abundant in the estuaries of these regions.

The list of indigenous fish species associated with Southern African estuaries is given in Table V. Out of a total of 144 species, 101 (70%) may be regarded as having a relatively strong association with estuaries on the subcontinent. In addition, 34 (24%) of the 144 taxa found in Southern African estuaries are endemic to the region. Endemic Southern African taxa are defined as those species which have only been recorded on the African continent and/or adjacent waters south of 20°S (Brown & Jarman, 1978).

Biogeographical considerations

Wallace *et al.* (1984) and Cyrus (1991) examined South African estuaries and their associated fish fauna as a single entity. However, very few species occur in all Southern African systems, with some taxa confined to a particular biogeographical region, or even to a few estuaries within that region. The following three sections provide an insight into the ichthyofaunal changes that occur between subtropical estuaries in the north-east and cool temperate systems in the south-west. Tropical estuaries (*i.e.* north of 26°S on the east coast) are not dealt with in this review because of a paucity of information from Mocimboa do Castelo.

Cool temperate estuaries

The cool temperate estuaries of the western Cape Province (Fig. 1) have a relatively low ichthyofaunal diversity and are dominated by only a few species (Millard & Scott, 1954). Several authors (*e.g.* Wallace & van der Elst, 1975; Day *et al.*, 1981; Whitfield *et al.*, 1989) have highlighted the southward decline in estuarine fish diversity from Natal around the Cape to the Atlantic west coast. The reason for the decline is linked to the subtraction of tropical and subtropical species (Blaber, 1981), which together comprise the bulk of the Southern African estuarine ichthyofauna. Only nine of the 25 species associated with cool temperate estuaries have distributions which extend into tropical waters, the remainder being confined to areas south of 26°S. A total of 21 species (84%) may be regarded as having a relatively strong association with estuaries in the region. As many as 16 (64%) of the 25 taxa found in western Cape estuaries are endemic to Southern Africa and this group includes all the dominant species found in these systems.

Marine water temperatures probably play a major role in the low fish species representation described above. There is a marked decline in the average summer and winter sea temperatures from Durban (24–19°C) southwards to Port Elizabeth (22–16°C) and Table Bay (18–13°C). As expected, lower temperatures are also found in estuaries as one moves in a south-westerly direction along the coast of Southern Africa (Day, 1981). The minimum winter water temperatures of 10–12°C recorded in cool temperate estuaries would probably be lethal for many of the warm water species found in subtropical and warm temperate systems. In addition, low winter temperatures in combination with low salinities can result in severe physiological stress, even to estuarine fish species (Whitfield *et al.*, 1981). Since low temperatures and salinities are frequently recorded in cool temperate estuaries, this combination probably limits the colonization of these systems by certain species, *e.g.* *Rhabdosargus holubi*, which is abundant in warm temperate and subtropical estuaries, is represented by 'stragglers' in cool temperate systems. Winter temperature and salinity combinations in cool temperate estuaries of the western Cape are at the edge of the tolerance limits for *R. holubi* (Blaber, 1973).

Warm temperate estuaries

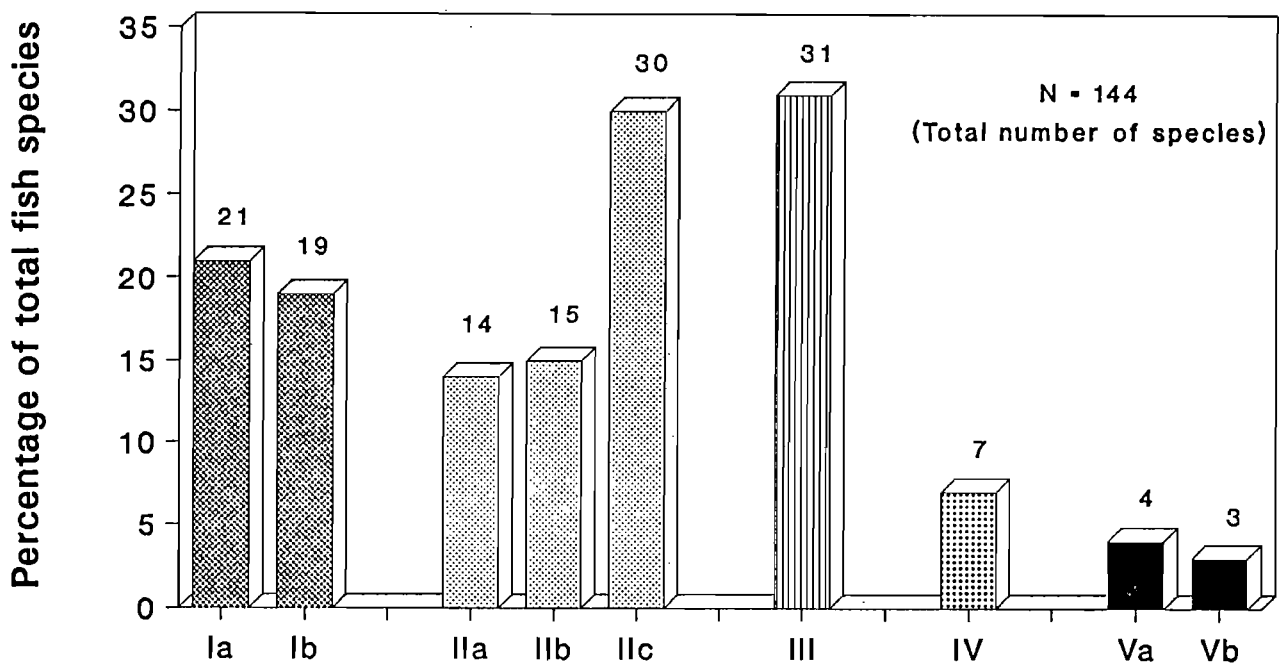
Estuaries in this region represent a transition zone between subtropical systems to the north-east and cool temperate systems to the west (Fig. 1). Most warm temperate estuaries contain species which are representative of all three biogeographic regions discussed in this chapter, as well as the tropical region. Of the 70 estuarine-associated species occurring in warm temperate estuaries, 27 (39%) are endemic to Southern African waters, with the remainder mainly having a distribution which extends into tropical areas north of 26°S on the African east coast. A total of 53 species (76%) may be regarded as having a relatively strong association with estuaries in the region.

Many of the tropical and subtropical species found in warm temperate estuaries are more common in the Southern Transkei and Eastern Cape during the summer months, and are usually rare in estuaries west of Algoa Bay (*e.g.* *Acanthopagrus berda*, Sparidae and *Caranx sexfasciatus*, Carangidae). In addition, a number of endemic fish species which are particularly abundant in some Southern Cape estuaries, reach the north-eastern limits of their distribution in the eastern Cape/Southern Transkei area (*e.g.* *Liza richardsonii* and *Rhabdosargus globiceps*). The north-eastern portion of the warm temperate region therefore represents an important subtraction zone in the distribution of both tropical and temperate fish species. *Anguilla mossambica* is the only anguillid eel which occurs in large numbers in the riverine and estuarine systems of the warm temperate region. However, a few stray specimens of *Anguilla marmorata* and *A. bicolor bicolor* have also been recorded in the rivers of the region (Bruton *et al.*, 1987).

During or shortly after strong easterly winds have been blowing along the Eastern and Southern Cape coast in summer, some unusual marine fish species may make an appearance in estuaries, *e.g.* large shoals of the sparids *Cheimereus nufar*, *Pachymetopon grande* and *Sparodon durbanensis* and the coracinio *Coracinus capensis*, have been recorded sheltering in the Storms River estuary during upwelling events on the Tsitsikamma coast (Hanekom *et al.*, 1989). These easterly winds set up water movements which result in the upwelling of cool (10–15°C) waters into the nearshore area (Schumann *et al.*, 1988) and are therefore indirectly responsible for essentially marine fishes sometimes seeking refuge in the warmer waters of adjacent estuaries. Such species are not regarded as being part of the typical estuarine ichthyofauna and are not included in this analysis.

Subtropical estuaries

The highest estuarine fish diversity on the subcontinent occurs in the subtropical region (Fig. 1). Altogether, 135 species are associated with these systems, of which 26 (19%) are endemic to Southern Africa. A total of 93 species (69%) may be regarded as having a relatively



Estuarine association categories

Figure 2. Percentage composition of the different categories of estuarine-associated fish species from Southern Africa. Values above each bar represent the total number of fish species in a particular category. For a description of the codes used, see Table IV. - *Composition en pourcentages des différentes catégories d'espèces de poissons associées aux estuaires du sud de l'Afrique. Les valeurs au-dessus de chaque barre représentent le nombre total d'espèces de poissons dans chaque catégorie. Une description des codes est donnée dans le tableau IV.*

strong association with estuaries in the subtropical region. More than 100 of the species have a distribution which extends into the tropics and illustrates the dominance of subtropical estuaries by species with tropical zoogeographical affinities (Blaber, 1981). Although upwelling of cool marine waters has been observed as far north as Port Edward on the Natal south coast (Schumann, 1987), this phenomenon is an infrequent event in the subtropical region.

Maximum summer temperatures in the estuaries of Southern Africa do not differ greatly and usually range between 24°C and 28°C. This suggests that high temperatures are not an important factor in limiting fish distribution, since temperate, subtropical and tropical species all live in estuaries which attain these levels. For example, the maximum recorded channel temperatures in the Berg estuary (western Cape) is 27°C and that in the Morrumbene estuary (Mocambique) is 28°C (Day, 1981). Minimum winter water temperatures in Natal estuaries are usually above 14°C (Begg, 1978) and are an important factor accounting for the relatively high fish species diversity in subtropical estuaries.

Southern African estuarine-association analysis

An analysis of the degree of estuarine dependence by the various categories of indigenous fishes in Southern African estuaries is given in Figure 2. Species that are

totally dependent on estuaries comprise 37 (26%) of the 144 estuarine-associated fish taxa. Estuarine species that breed in Southern African estuaries comprise 28% (40 species) of the ichthyofaunal diversity, with the dominant component being derived from those taxa that utilize estuarine systems as nurseries and/or foraging areas (61 species = 42% of total). The above taxa (101 species = 70% of total) are either completely or partially dependent on estuaries for their existence. It should be noted, however, that limited life-history information is available for several species (indicated by a ? in the estuarine dependence column of Table V), and that further research may lead to changes in the categorization of these particular taxa.

Altogether 50 families of fishes are associated with Southern African estuaries, of which 47 have a primarily marine origin, two are derived from freshwater environments, and one is represented by obligate catadromous species. In terms of species number, the Gobiidae (23 species), Mugilidae (13 species) and Sparidae (12 species) are the most diverse. Within the above families, 43% (10 species) of the Gobiidae, 58% (7 species) of the Sparidae and 23% (3 species) of the Mugilidae associated with estuaries are endemic to the region. Altogether 34 species (24% of all estuarine-associated taxa) are endemic to Southern African waters (Table V), which serves to reinforce the importance of conserving estuarine habitats on the subcontinent.

References

- Allanson, B.R., 1979. The phytoplankton and primary productivity of the lake. pp. 75-87. In: Allanson B.R. (ed.) *Lake Sibaya. Monographiae Biologicae* 36, Junk, The Hague.
- Allanson, B.R., B.J. Hill, R.E. Boltz & V. Schultz, 1966. An estuarine fauna in a freshwater lake in South Africa. *Nature*, 209: 532-533.
- Begg, G.W., 1978. *The estuaries of Natal*. Natal Town and Regional Planning Report. Vol. 41, 657 p.
- Bennett, B.A., 1989. A comparison of the fish communities in nearby permanently open, seasonally open and normally closed estuaries in the south-western Cape, South Africa. *S. Afr. J. mar. Sci.*, 8: 43-55.
- Balon, E.K., 1981. Saltatory processes and altricial to precocial forms in the ontogeny of fishes. *Amer. Zool.*, 21: 573-596.
- Blaber, S.J.M., 1973. Temperature and salinity tolerance of juvenile *Rhabdosargus holubi* [Steindachner (Teleostei: Sparidae)]. *J. Fish Biol.*, 5: 593-598.
- Blaber, S.J.M., 1978. Fishes of the Kosi system. *Lammergeyer*, 24: 28-41.
- Blaber, S.J.M., 1981. The zoogeographic affinities of estuarine fishes in south-east Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 77: 305-307.
- Blaber, S.J.M., 1991. Deep sea, estuarine and freshwater fishes: life history strategies and ecological boundaries. *Sth. Afr. J. aquat. Sci.*, 17: 2-11.
- Blaber, S.J.M. & A.K. Whitfield, 1976. Large scale mortality of fish at St Lucia. *S. Afr. J. Sci.*, 72: 218.
- 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: 97-102.
- Bowen, S.H. & B.R. Allanson, 1982. Behavioral and trophic plasticity of juvenile *Tilapia mossambica* in utilization of the unstable littoral habitat. *Env. Biol. Fish.*, 7: 357-362.
- Branch, G.M. & J.R. Grindley, 1979. Ecology of southern African estuaries. Part XI. Mngazana: a mangrove estuary in Transkei. *S. Afr. J. Zool.*, 14: 149-170.
- Brown, A.C. & N. Jarman, 1978. Coastal marine habitats. pp 1239-1277. In: Werger M.J.A. & A.C. Van Bruggen (eds.) *Biogeography and Ecology of Southern Africa*. Junk, The Hague.
- Bruton, M.N., 1980. An outline of the ecology of Lake Sibaya, with emphasis on the vertebrate communities. pp. 382-407. In: Bruton M.N. & K.H. Cooper (eds.) *Studies on the Ecology of Maputaland*. Rhodes University, Grahamstown.
- Bruton, M.N., 1989. The ecological significance of alternative life-history styles, pp. 503-553. In: Bruton M.N. (ed.) *Alternative Life-History Styles of Animals*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Bruton, M.N., A.H. Bok & M.T.T. Davies, 1987. Life history styles of diadromous fishes in inland waters of southern Africa. *Amer. Fish. Soc. Symp.*, 1: 104-121.
- Bruton, M.N. & H.M. Kok, 1980. The freshwater fishes of Maputaland. pp. 210-244. In: Bruton M.N. & K.H. Cooper (eds.) *Studies on the Ecology of Maputaland*. Rhodes University, Grahamstown.
- Bruton, M.N. & G.S. Merron, 1990. The proportion of different eco-ethological sections of reproductive guilds of fishes in some African inland waters. *Env. Biol. Fish.*, 28: 179-187.
- Coetzee, D.J., 1982a. Stomach content analysis of the leervis, *Lichia amia* (L.), from the Swartvlei system, southern Cape. *S. Afr. J. Zool.*, 17: 177-181.
- Coetzee, D.J. 1982b. Stomach content analyses of *Gilchristella aestuarii* and *Hepsetia breviceps* from the Swartvlei system and Groenvlei, southern Cape. *S. Afr. J. Zool.*, 17: 59-66.
- Cyrus, D.P. 1991. Fish conservation in South African estuaries: pressures, problems and prospects. *Sth. Afr. J. aquat. Sci.*, 17: 19-27.
- Day, J.H. 1981. Estuarine currents, salinities and temperatures. pp. 27-44. In: Day J.H. (ed.) *Estuarine Ecology with Particular Reference to Southern Africa*. Balkema, Cape Town.
- Day, J.H., S.J.M. Blaber & J.H. Wallace, 1981. Estuarine fishes. pp 197-221. In: Day J.H. (ed.) *Estuarine Ecology with Particular Reference to Southern Africa*. Balkema, Cape Town.
- Eldredge, N., 1979. Alternative approaches to evolutionary theory. *Bull. Carnegie Museum Nat. Hist.*, 13: 7-19.
- Hall, C.M., A.K. Whitfield & B.R. Allanson, 1987. Recruitment, diversity and the influence of constrictions on the distribution of fishes in the Wilderness lakes system, South Africa. *S. Afr. J. Zool.*, 22: 153-162.
- Hanekom, N., L. Hutchins, P.A. Joubert & P.C.N. Van der Byl, 1989. Sea temperature variations in the Tsitsikamma Coastal National Park, South Africa, with notes on the effect of cold conditions on some fish populations. *S. Afr. J. mar. Sci.*, 8: 145-153.
- Hobday, D.K., 1979. Geological evolution and geomorphology of the Zululand coastal plain. pp. 1-20. In: Allanson B.R. (ed.) *Lake Sibaya*. Junk, The Hague.
- Hoese, D.F., 1991. Family No. 240: Gobiidae. pp. 774-807. In: Smith M.M. & P.C. Heemstra (eds.) *Smiths' Sea Fishes*. Southern Book Publishers, Johannesburg.
- Houde, E.D., 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *Amer. Fish. Soc. Symp.*, 2: 17-29.
- Kennish, M.J., 1990. *Ecology of Estuaries, Volume 2, Biological Aspects*. CRC Press, Boca Raton. 391 p.
- Kok, H.M. & A.K. Whitfield, 1986. The influence of open and closed mouth phases on the marine fish fauna of the Swartvlei estuary. *S. Afr. J. Zool.*, 21: 309-315.
- Levinton, J.S., 1980. Genetic divergence in estuaries. pp 509-520. In: Kennedy V.S. (ed.) *Estuarine Perspectives*. Academic Press, New York.
- Loneragan, N.R., I.C. Pppter & R.C.J. Lenanton, 1989. Influence of site, season and year on contributions made by marine, estuarine, diadromous and freshwater species to the fish fauna of a temperate Australian estuary. *Mar. Biol.*, 103: 461-479.
- Macfarlane, J.M., 1923. *The evolution and distribution of fishes*. Macmillan, New York, 564 p.
- Marais, J.F.K., 1988. Some factors that influence fish abundance in South African estuaries. *S. Afr. J. mar. Sci.*, 6: 67-77.
- Margalef, R., 1968. *Perspectives in Ecological Theory*. University of Chicago Press, Chicago, 111 p.
- Margalef, R., 1969. Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22: 25-37.
- May, R.C., 1974. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. pp. 3-19. In: Blaxter J.H.S. (ed.) *The Early Life History of Fish*. Springer-Verlag, Berlin.
- Millard, N.A.H. & K.M.F. Scott, 1954. The ecology of South African estuaries. Part VI: Milnerton estuary and the Diep River, Cape. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, 34: 279-324.
- Miller, D.E., 1990. A southern African Late Quarternary sea-level curve. *S. Afr. J. Sci.*, 86: 456-458.
- Miller, J.M., L.B. Crowder & M.L. Moser, 1985. Migration and utilization of estuarine nurseries by juvenile fishes: an evolutionary perspective. *Contr. Mar. Sci.*, 27 (Suppl.): 338-352.
- Moyle, P.B. & J.J. Cech, 1982. *Fishes: An Introduction to Ichthyology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs. 593 p.
- Norcross, B.L. & R.F. Shaw, 1984. Oceanic and estuarine transport of fish eggs and larvae: a review. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 113: 153-165.
- Panikkar, N.K., 1960. Physiological aspects of adaptation to estuarine conditions. *Aust. Fish. Coun. Proc.*, 32: 168-175.
- Potter, I.C., L.E. Beckley, A.K. Whitfield & R.C.J. Lenanton, 1990. Comparisons between the roles played by estuaries in the life cycles of fishes in temperate Western Australia and southern Africa. *Env. Biol. Fish.*, 28: 143-178.
- Ratte, T., 1989. Population structure, production, growth, reproduction and the ecology of *Atherina breviceps* Valenciennes, 1935 (Pisces, Atherinidae) and *Gilchristella aestuaria* (Gilchrist, 1914), from two southern Cape coastal lakes. Ph.D. Thesis, University of Port Elizabeth, 319 p.
- Ratte, T. & G. Ritchie, 1984. Southern Cape lake created by glaciers. *Custos*, 13: 8-9.
- Reddering, J.S.V., 1988. Coastal and catchment basin controls on estuary morphology of the south-eastern Cape coast, South Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 84: 154-157.
- Rensch, B., 1959. *Evolution above the species level*. Methuen, London, 419 p.

- Ribbink, A.J., 1994. Biodiversity and speciation of freshwater fishes with particular reference to African cichlids. pp. 261-288. In: Giller P.S., A.G. Hildrew & D.G. Raffaelli (eds.) *Aquatic Ecology: Scale, Pattern and Process*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Schubel, J.R. & D.J. Hirschberg, 1978. Estuarine graveyards, climatic change, and the importance of the estuarine environment. pp. 285-303. In: Wiley M.L. (ed.) *Estuarine Interactions*. Academic Press, New York.
- Schumann, E.H., 1987. The coastal ocean off the east coast of South Africa. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, 46: 215-229.
- Schumann, E.H., L.A. Perrins & I.T. Hunter, 1982. Upwelling along the south coast of the Cape Province, South Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 78: 238-242.
- Schumann, E.H., Ross, G.J.B. & Goschen, W.S., 1988. Cold water events in Algoa Bay and along the Cape south coast, South Africa, in March/April 1987. *S. Afr. J. Sci.*, 84: 579-584.
- Skelton, P.H., 1986. Distribution patterns and biogeography of non-tropical southern African freshwater fishes. pp. 211-230. In: van Zinderen Bakker E.M., J.A. Coetzee & L. Scott (eds.) *Paleoecology of Africa and the Surrounding Islands*. Vol. 17. Balkema, Rotterdam.
- Skelton, P.H., 1993. *A Complete Guide to the Freshwater Fishes of Southern Africa*. Southern Book Publishers, Halfway House, 388 p.
- Smale, M.J. & H.M. Kok, 1983. The occurrence and feeding of *Pomatomus saltatrix* (elf) and *Lichia amia* (leervis) juveniles in two Cape south coast estuaries. *S. Afr. J. Zool.*, 18: 337-342.
- Smith, M.M. & P.C. Heemstra (eds.), 1991. *Smiths' Sea Fishes*. Southern Book Publishers, Johannesburg, 1048 p.
- Stone, J.H., J.W. Day, L.M. Bahr & R.A. Muller, 1978. The impact of possible climatic changes on estuarine ecosystems, pp. 305-322. In: Wiley M.L. (ed.) *Estuarine Interactions*. Academic Press, New York.
- Sylvester, J.R., C.E. Nash & C.R. Emberson, 1975. Salinity and oxygen tolerances of eggs and larvae of Hawaiian striped mullet, *Mugil cephalus* L. *J. Fish Biol.*, 7: 621-629.
- Ter Morshuizen, L.D. & Whitfield, A.K., 1994. The distribution of littoral fishes associated with eelgrass (*Zostera capensis*) beds in a southern African estuary with a reversed salinity gradient. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 14: 95-105.
- van der Elst, R.P., S.J.M. Blaber, J.H. Wallace & A.K. Whitfield, 1976. The fish fauna of Lake St Lucia under different salinity regimes. Appendix. pp. 1-20. In: Heydorn A.E.F. (ed.) *St Lucia Scientific Advisory Council Workshop Meeting*. Natal Parks, Game and Fish Preservation Board, Pietermaritzburg.
- Van Heerden, I.L., 1976. The geology of Lake St Lucia, and some aspects of its sedimentation. Paper No. 7. pp. 1-25. In: Heydorn A.E.F. (ed.) *St Lucia Scientific Advisory Council Workshop Meeting*. Natal Parks, Game and Fish Preservation Board, Pietermaritzburg.
- Vrba, E.S., 1980. Evolution, species and fossils: how does life evolve? *S. Afr. J. Sci.*, 76: 61-84.
- Vrba, E.S., 1984. What is species selection? *Syst. Zool.*, 33: 318-328.
- Wallace, J.H., 1975a. The estuarine fishes of the east coast of South Africa. Part I. Species composition and length distribution in the estuarine and marine environments. Part II. Seasonal abundance and migrations. *Invest. Rep. oceanogr. Res. Inst.*, 40: 1-72.
- Wallace, J.H., 1975b. The estuarine fishes of the east coast of South Africa. Part III. Reproduction. *Invest. Rep. oceanogr. Res. Inst.*, 41: 1-48.
- Wallace, J.H. & R.P. van der Elst, 1975. The estuarine fishes of the east coast of South Africa. Part IV. Occurrence of juveniles in estuaries. Part V. Ecology, estuarine dependence and status. *Invest. Rep. oceanogr. Res. Inst.*, 42: 1-63.
- Wallace, J.H., H.M. Kok, L.E. Beckley, B. Bennett, S.J.M. Blaber & A.K. Whitfield, 1984. South African estuaries and their importance to fishes. *S. Afr. J. Sci.*, 80: 203-207.
- Walsh, W.A., C. Swanson & C.-S. Lee, 1991. Combined effects of temperature and salinity on embryonic development and hatching of striped mullet, *Mugil cephalus*. *Aquaculture*, 97: 281-289.
- Warburton, K., 1978. Community structure, abundance and diversity of fish in a Mexican coastal lagoon system. *Est. coast. mar. Sci.*, 7: 497-519.
- Whitfield, A.K., 1983. Factors influencing the utilization of southern African estuaries by fishes. *S. Afr. J. Sci.*, 79: 362-365.
- Whitfield, A.K., 1986. Fish community structure response to major habitat changes within the littoral zone of an estuarine coastal lake. *Env. Biol. Fish.*, 17: 41-51.
- Whitfield, A.K., 1990. Life-history styles of fishes in South African estuaries. *Env. Biol. Fish.*, 28: 295-308.
- Whitfield, A.K., 1994a. Fish species diversity in southern African estuarine systems: an evolutionary perspective. *Env. Biol. Fish.*, 40: 37-48.
- Whitfield, A.K., 1994b. An estuary-association classification for the fishes of southern Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 90: 411-417.
- Whitfield, A.K., L.E. Beckley, B.A. Bennett, G.M. Branch, H.M. Kok, I.C. Pppter & R.P. van der Elst, 1989. Composition, species richness and similarity of ichthyofaunas in eelgrass *Zostera capensis* beds of southern Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 8: 251-259.
- Whitfield, A.K. & S.J.M. Blaber, 1976. The effects of temperature and salinity on *Tilapia rendalli* Boulenger 1896. *J. Fish Biol.*, 9: 99-104.
- Whitfield, A.K. & S.J.M. Blaber, 1979. The distribution of the freshwater cichlid *Sarotherodon mossambicus* in estuarine systems. *Env. Biol. Fish.*, 4: 77-81.
- Whitfield, A.K., S.J.M. Blaber & D.P. Cyrus, 1981. Salinity ranges of some southern African fish species occurring in estuaries. *S. Afr. J. Zool.*, 16: 151-155.
- Whitfield, A.K. & M.N. Bruton, 1989. Some biological implications of reduced fresh water inflow into eastern Cape estuaries: a preliminary assessment. *S. Afr. J. Sci.*, 85: 691-694.
- Whitfield, A.K. & H.M. Kok, 1992. Recruitment of juvenile marine fishes into permanently open and seasonally open estuarine systems on the southern coast of South Africa. *Ichthyol. Bull. Smith Inst. Ichthyol.*, 57: 1-39.
- Whitfield, A.K. & L.D. Ter Morshuizen, 1992. Is the river pipefish extinct? *Conserva*, 7: 21.
- Yanez-Arañcibia, A., 1978. Taxonomy, ecology and structure of fish communities in coastal lagoons with ephemeral inlets on the Pacific coast of Mexico. *Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, Publ. Esp.*, 2: 1-306.
- Yanez-Arañcibia, A. (ed.), 1985. *Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 653 p.
- Yoklavich, M.M., G.M. Cailliet, J.P. Barry, D.A. Ambrose & B.S. Antrim, 1991. Temporal and spatial patterns in abundance and diversity of fish assemblages in Elkhorn Slough, California. *Estuaries*, 14: 465-480.

Diversité des poissons des lagunes et des estuaires ouest-africains

Jean-Jacques Albaret¹ et Papa Samba Diouf

Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye, B.P. 2241, DAKAR, Sénégal

¹Chercheur ORSTOM

Résumé

Les milieux estuariens et lagunaires (MEL) sont très abondants le long du littoral de l'Afrique de l'Ouest. La diversité des situations écologiques est importante. La définition et les frontières tant physiques que biologiques des MEL demeurent imprécises. On y reconnaît cependant une certaine unité dans la composition des communautés de poissons. Celles-ci sont globalement riches et diversifiées. Cette richesse spécifique doit être reliée à la diversité des milieux et à un potentiel du peuplement considérable regroupant des espèces marines, continentales et estuariennes à large spectre biogéographique. Les espèces peuvent être regroupées dans 8 catégories écologiques dont 4 composées d'espèces largement euryhalines et eurybiotiques, constituant les éléments fondamentaux de l'ichtyofaune de l'ensemble des MEL d'Afrique de l'Ouest. Suivant le type de milieu considéré l'apport des groupes complémentaires, marins et continentaux, sera plus ou moins grand.

Les MEL abritent les formes juvéniles de nombreuses espèces côtières mais sont également le siège d'une importante activité de reproduction. L'euryhalinité de la plupart des espèces pendant la reproduction est remarquable, de même que la diversité des comportements et stratégies liés à la ponte. Les facteurs qui contrôlent la maturation et/ou la ponte varient suivant l'origine marine, continentale ou véritablement estuarienne des espèces, les principaux étant les pluies, la crue, la salinité, la température, les disponibilités trophiques.... Faible niveau de spécialisation, adaptabilité et opportunisme caractérisent les comportements alimentaires de la majeure partie des espèces dans les MEL.

L'Afrique de l'Ouest a connu ces dernières décennies une augmentation de la population qui a entraîné un accroissement des besoins alimentaires et par la même, une pression plus forte sur les écosystèmes en particulier les estuaires et les lagunes. Les sollicitations humaines multiples, les nuisances qu'elles engendrent aggravées par le déficit pluviométrique chronique que connaît la région sont à l'origine de profonds bouleversements dans la nature et la structure des peuplements de poissons et constituent les principales sources de menaces pour la diversité biologique des ces zones en Afrique de l'Ouest.

Summary

Estuaries and lagoons are very common along the West African coast. An important ecological diversity is found. Both the physical and biological definition and limits of estuaries and lagoons remain unprecise. However, a certain unity in the composition of fish communities can be recognized. The latter are generally rich and diversified. This species richness is related to the diversity in habitat and to the considerable potential of the populations including marine, continental and estuarine species with a broad biogeographical spectrum. The species can be grouped in 8 ecological categories, of which 4 are mainly composed of euryhaline and eurybiotic species, the basic elements of the ichthyofauna for estuaries and lagoons in West Africa. The influence of complementary, marine and continental groups depends on the type of habitat.

Estuaries and lagoons are the habitat of juveniles of numerous species but they are also used for reproduction. The euryhalinity of most of the species during the reproduction is remarkable, as is the diversity in behaviour and strategies related to reproduction. Factors controlling maturation and/or reproduction depend on the marine, continental or estuarine origin of the species; most important are rainfall, inondation, salinity, temperature, trophic conditions.... The limited specialisation, adaptability and opportunism characterize feeding behaviour of most of the species inhabiting estuaries and lagoons.

The last few decades, West Africa has seen an increase of its population, leading to an increasing demand for food and an increasing pressure on the ecosystems, in particular on estuaries and lagoons. Numerous human needs and their consequences together with the reduced rainfall are the main threats for biological diversity in these parts of West Africa.

La zone concernée

Le littoral ouest-africain – défini ici comme la région s'étendant de l'estuaire du fleuve Sénégal à celui du fleuve Niger – est particulièrement bien pourvu en milieux estuariens et lagunaires (Fig. 1A,B). On peut remarquer

que les systèmes d'estuaire dominant dans la partie septentrionale de la zone (Sénégal, Sine Saloum, Gambie, Casamance, multiples estuaires de la Guinée Bissau et de la Guinée) alors que les lagunes de toutes dimensions sont les plus nombreuses au sud (complexe lagunaire ivoirien, petites lagunes du Ghana, lagunes togolaises,

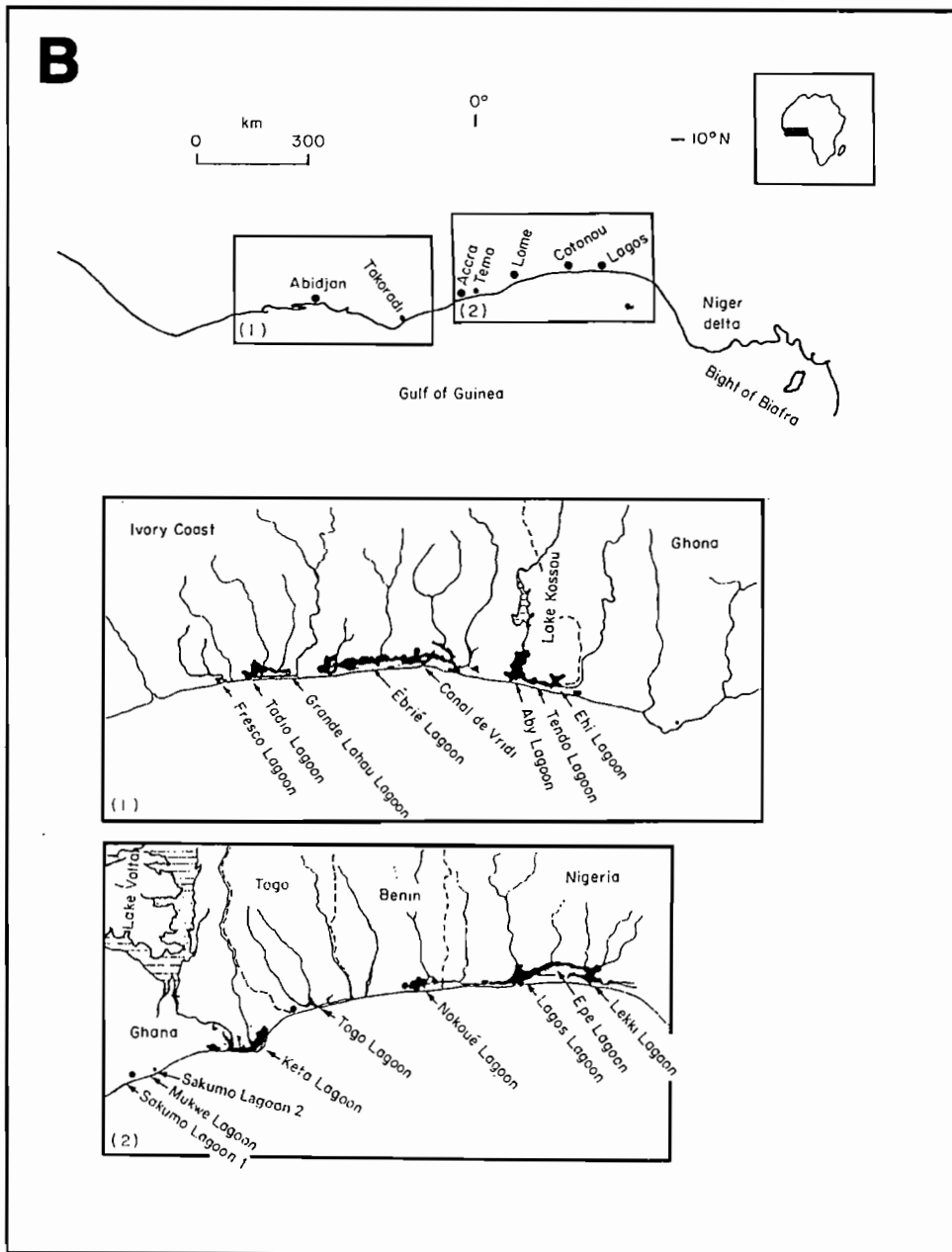
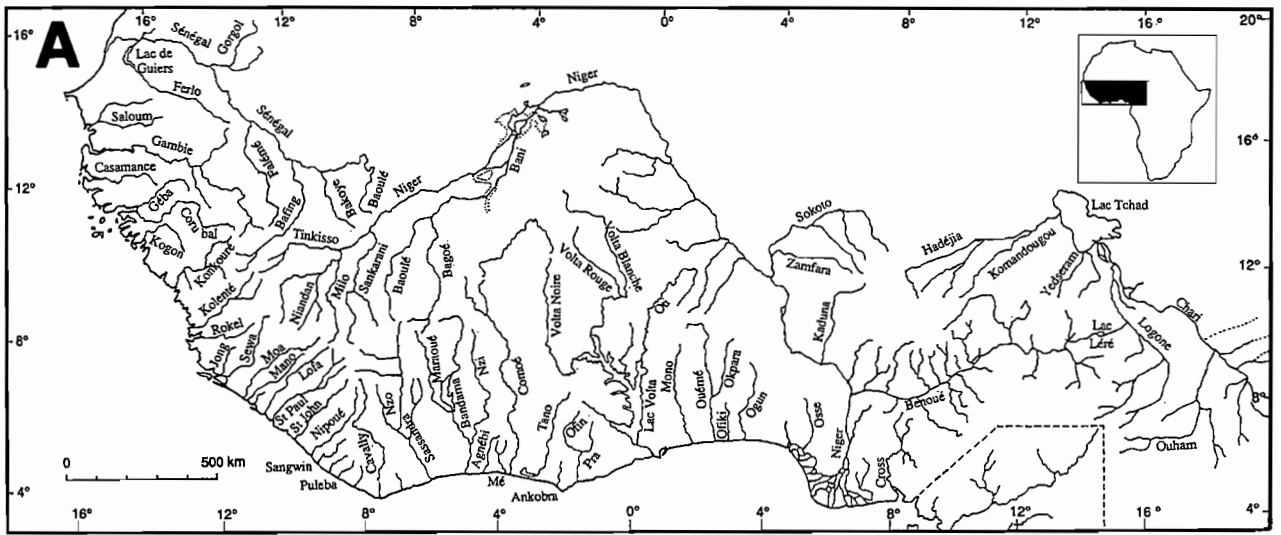


Figure 1. A. Carte de l'Afrique de l'Ouest. B. Zones lagunaires dans le Golfe de Guinée en Afrique de l'Ouest.
 - A. Map of West Africa. B. Lagoons in the Gulf of Guinea in West Africa.

bénoises et du Nigéria). La superficie totale couverte par ces zones, tant par les eaux libres que par la mangrove, est considérable (Fig. 1A, B) mais parfois difficile à estimer pour les deltas et les mangroves.

La diversité est extrême et il semble impossible de proposer une définition commune satisfaisante pour cet ensemble dont nous verrons que le point commun majeur est une certaine unité de peuplement. Cette diversité des milieux estuariens et lagunaires (MEL) est liée à (1) l'histoire géologique, (2) la taille et la morphologie, (3) la végétation et au climat, (4) l'importance et modalités des apports d'eau douce, (5) l'importance et aux modalités des apports d'eau de mer et (6) l'impact des activités humaines.

La variabilité spatio-temporelle de ces milieux, leur «diversité interne», est également en général très forte. Certains présentent une gamme de situations écologiques (biotopes, écotopes) si étendue qu'ils résument à eux seuls une part importante de la diversité des MEL d'Afrique de l'Ouest (cas de la lagune Ebrié, par exemple, Albaret, 1994).

Aperçu historique

Longtemps négligés, les milieux estuariens et lagunaires de la zone intertropicale sont actuellement l'objet d'un intérêt scientifique croissant lié, en grande partie, au développement des activités humaines dont ils sont le siège: pêche, aquaculture, tourisme, aménagements urbains et portuaires, barrages... De plus, leurs dimensions généralement réduites (par rapport aux étendues océaniques et aux grands bassins fluviaux), l'intensité des gradients physiques et biologiques, la fréquence et l'ampleur des variations hydro-climatiques en font des sites privilégiés pour l'application des méthodes et théories de l'écologie. L'ichtyologie, en raison de ses applications halieutiques et aquacoles, a été l'un des domaines les plus fréquemment abordés. Cependant il n'existe pas de véritable Histoire de l'ichtyologie estuarienne et lagunaire; elle figure, par bribes, dans celle des grands fleuves (Sénégal, Gambie, Comoé, Niger), et, dans une moindre mesure, dans celle de l'océanographie côtière.

Dans un premier temps, se sont développés des travaux de type exploratoire où figurent des éléments de systématique et d'inventaire de l'ichtyofaune saumâtre. Ainsi, Daget et Iltis (1965), rappellent que les premiers poissons récoltés en Côte d'Ivoire pour être envoyés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (France) provenaient de la lagune d'Assinie, aujourd'hui lagune Aby (Mission Scientifique de Chaper, voir Sauvage, 1882). Citons également la mission de Gruvel et la description du matériel rapporté faite par Pellegrin (1911, 1920), les travaux de Boulenger (1909-1916), ceux de Pellegrin (1923), de Svensson (1933), de Johnels (1954), de Daget (1960) et de Gras (1961). Finalement, l'ichtyofaune de certains milieux saumâtres a été décrite sous ses aspects systématiques et biogéographiques dans des

ouvrages de synthèse tel celui de Daget et Iltis (1965) consacré aux poissons des eaux douces et saumâtres de la Côte d'Ivoire et base de très nombreux travaux développés ultérieurement en ichtyologie. Une mise à jour récente concernant partiellement les poissons estuariens a été faite par Lévêque *et al.* (1990, 1992) dans un ouvrage en deux tomes intitulé «Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest».

Par la suite se sont développées de nombreuses recherches sur la biologie et parfois l'écologie d'espèces ou de groupes d'espèces d'intérêt économique (au Sénégal, en Gambie, en Côte d'Ivoire, au Ghana, au Nigéria, principalement). Les recherches, à vocation synécologique, sur les communautés de poissons sont d'une manière générale plus récentes et moins nombreuses (Albaret, 1987, Diouf, 1992 au Sénégal; Dorr *et al.* 1985, Gambie; Longhurst, 1957, Sierra Leone; Daget et Durand, 1968, Albaret, 1994, Albaret et Ecoutin, 1989, Côte d'Ivoire; Pauly, 1975, Ghana; Lae, 1992, Togo; Fagade et Olaniyan, 1973, 1974, Wright, 1986, Nigéria).

Pour différentes raisons que nous n'approfondirons pas ici mais qui tiennent 1) à la difficulté de définition et de délimitation dans l'espace et le temps des milieux estuariens et lagunaires (on ne sait trop ce que c'est, où cela commence, où cela finit et, de plus ceci varie sans cesse!) et 2) à l'organisation quasi générale des sciences aquatiques: l'océanographie biologique d'un côté, l'hydrobiologie continentale de l'autre, très peu d'études globales ou monographiques ont été consacrées à ces systèmes et les informations dont nous disposons sont, le plus souvent fragmentaires et éparées. Ainsi, en particulier, la nature et la structure des peuplements de poissons ainsi que le rôle de l'environnement physique et biologique sont-ils largement méconnus. Bien souvent, une information de base comme la composition faunistique n'est pas même disponible. Il en résulte une difficulté certaine à comparer la diversité biologique des estuaires et lagunes d'Afrique de l'Ouest et par la même à progresser dans la compréhension du fonctionnement de ces systèmes écologiques.

Etat actuel des connaissances

Richesse ou pauvreté des milieux estuariens et lagunaires?

Les milieux saumâtres ont la «réputation» d'être pauvres en espèces (Petit, 1954; Kiener, 1978; Day et Yanez-Arañcibia, 1985; Day *et al.*, 1989). Il est alors paradoxal de constater que, lorsqu'une estimation fiable de leur richesse spécifique existe, celle-ci est tout à fait comparable et parfois supérieure à celle d'autres milieux aquatiques ouest-africains de dimensions comparables (Tab.I). L'ambiguïté réside vraisemblablement dans l'absence d'un consensus sur la définition et les limites des MEL (déjà évoquée précédemment) mais aussi d'un manque de réflexion sur les critères de recensement des espèces qui les habitent. Doit-on prendre en compte l'ensemble des espèces observées ou bien opérer une sélection et dans

Tableau I. Richesse spécifique des milieux estuariens et lagunaires de l'Afrique de l'Ouest. - *Species richness in estuaries and lagoons in West Africa.*

Nom	Type	Localisation	Surface (km ²)	Richesse	Source
Ebrié	Système lagunaire	Côte d'Ivoire	566	153	Albaret, 1994
Abi	Lagune	Côte d'Ivoire	424	82	Charles Dominique (comm. pers.)
Fleuve Sénégal	Estuaire	Sénégal		111	Diouf <i>et al.</i> , 1991
Sine Saloum	«Estuaire»	Sénégal		95	Diouf, 1992
Casamance	«Estuaire»	Sénégal		85	Albaret, 1987
Gambie	Estuaire	Gambie		103	Dorr <i>et al.</i> , 1985
Rio Buba	Estuaire	Guinée Bissau		80	Kromer (comm. pers.)
Lagos Lagoon	Lagune	Nigéria		79	Fagade and Olanayan, 1974; Williams, 1962

ce cas suivant quelles modalités? Ceci pose la question de l'origine et de la nature des peuplements estuariens.

Origine de la diversité

La classification de l'ichtyocénose lagunaire proposée par Albaret (1994) permet de mieux appréhender l'origine et la nature des peuplements des milieux paraliques d'Afrique de l'Ouest (Fig. 2). Outre le degré d'euryhalinité, qui selon les cas est un critère primordial ou secondaire, les caractéristiques fondamentales du cycle bio-écologique de chaque espèce ont été prises en compte: répartition, lieu de reproduction, localisation et abondance des écophases... A partir d'un point central (les formes exclusivement estuariennes), les huit catégories créées se répartissent dans les deux directions marine et continentale.

Formes exclusivement estuariennes (E.): Espèces présentes exclusivement en milieu lagunaire ou estuarien où se déroule la totalité du cycle biologique. On y distingue schématiquement un groupe constitué de petites espèces sédentaires peu vulnérables aux engins de pêche (Bleniidae, Gobiidae, Eleotridae,...) et un groupe d'espèces de tailles moyennes où les Cichlidae sont fortement représentés (*Tylochromis jentinki*, *Sarotherodon melanothron*, *Tilapia guineensis*...)

Formes estuariennes d'origine marine (E.m.): Ce sont également des espèces caractéristiques de l'ensemble des milieux saumâtres de la région où ils constituent un groupe très important tant par le nombre des espèces qui le constituent que par leurs biomasses respectives. Il s'agit d'espèces d'origine marine parfaitement adaptées aux conditions estuariennes. La différence avec le groupe précédent réside dans la présence d'individus, d'une population ou d'une écophase en mer. La reproduction a lieu en estuaire mais peut également survenir dans le milieu marin pour certains. Les principaux représentants de cette catégorie se trouvent chez les Mugilidae (*Liza grandisquamis* et *L. falcipinnis*), les Haemulidae (*Pomadasy jubelini*, *P. peroteti*), les Clupeidae (*Ethmalosa fimbriata*,

les Carangidae (*Trachinotus teraia*), les Sciaenidae (*Pseudotolithus elongatus*)...

Formes estuariennes d'origine continentale (E.c.): Symétrique du précédent par rapport au type E. ce groupe est composé d'espèces d'origine continentale parfaitement adaptées aux milieux saumâtres où elles sont représentées par des populations abondantes et permanentes. La reproduction a lieu en estuaire ou en lagune mais est également possible dans les eaux douces des fleuves et des lacs où elles sont également présentes. Les représentants de ce groupe, moins fournis que son homologue marin, sont des Claroteidae (*Chrysichthys nigrodigitatus*, *C. maurus*, *C. auratus*), certains Clariidae (*Clarias ebriensis*) et Cichlidae (*Hemichromis fasciatus*). Comme pour le groupe précédent les relations entre «populations» estuariennes et extra-estuariennes sont mal connues.

Formes marines-estuariennes (M.E.): Avec ce groupe qui n'a pas de véritable équivalent continental prend fin la symétrie évoquée précédemment; la diversité et l'abondance des formes marines étant nettement supérieures à celles des formes continentales. Il se distingue du groupe E.m. (estuariennes d'origine marine) par l'absence de reproduction lagunaire. Il s'agit d'espèces marines ayant une large répartition spatio-temporelle dans les MEL, correspondant à des aptitudes osmorégulatrices poussées. Elles sont représentées par des populations permanentes et abondantes où les écophases juvéniles sont souvent dominantes voire exclusives: Elopidae (*Elops lacerta*), Carangidae (*Caranx hippos*, *C. senegallus*, *Chloroscombrus chrysurus*, *Trachinotus ovatus*, *Selene dorsalis*), Haemulidae (*Brachydeuterus auritus*), Mugilidae (*Mugil cephalus*), Lutjanidae (*Lutjanus goreensis*), Gerreidae (*Eucinostomus melanopterus*), Serranidae (*Epinephelus aeneus*)...

Les espèces de ces quatre groupes constituent les éléments fondamentaux de l'ichtyocénose de l'ensemble des milieux lagunaires et estuariens de l'Afrique de l'Ouest. Elles constituent la base même des peuplements par leur permanence, leur abondance (ou à défaut leur régularité), et le rôle essentiel qu'elles tiennent dans l'écologie et l'économie halieutique de ces écosystèmes. Les grou-

pes suivants sont constitués d'espèces souvent indifféremment qualifiées «complémentaires», «accessoires», «occasionnelles», «rares»... Leur nombre et leur diversité sont variables suivant le type, la taille, les caractéristiques hydroclimatiques du milieu considéré.

Formes marines accessoires (M.a.): Ce sont des espèces régulièrement capturées dans les MEL mais rarement très abondantes et dont la présence est limitée dans l'espace (à la zone sous influence directe de l'océan) et/ou dans le temps (la saison sèche en général). Ces espèces ne sont, pour la plupart, pas présentes à des salinités inférieures à 20. Les principaux représentants en sont: *Antennarius occidentalis* (Antennariidae), *Fodiator acutus* (Exocoetidae), *Lagocephalus laevigatus* (Tetraodontidae), *Pentaneurus quinquarius* (Polynemidae), *Sardinella aurita* (Clupeidae), *Trichiurus lepturus* (Trichiuridae)... Ce sont des formes littorales à qui une relative euryhalinité permet de pénétrer dans les MEL.

Formes marines occasionnelles (M.o.): Ce sont des espèces toujours très rares, voire exceptionnelles, et uniquement localisées à proximité immédiate de l'embouchure. Parmi ces «visiteurs» occasionnels figurent les espèces suivantes: *Boops boops* (Centracanthidae), *Cephalacanthus volitans* (Dactylopteridae), *Diodon maculatus* (Diodontidae), *Echeneis naucrates* (Echeineidae), *Fistularia villosa* (Fistulariidae), *Scarus hoefleri* (Scaridae), *Scorpaena spp.* (Scorpaenidae)...

La richesse spécifique, les abondances et la diversité des cycles biologiques sont nettement plus grandes sur l'axe marin du schéma (Fig. 2) que sur l'axe continental. Ainsi, l'équivalent du groupe M.E. n'existe pas et on ne distingue que deux catégories supplémentaires sur l'axe continental.

Formes continentales (C.): Sont essentiellement réunies dans cette catégorie des formes guinéennes indifférentes (au sens de Daget et Iltis, 1965) qu'une certaine tolérance aux basses salinités (moins de 5, en général) autorise à pénétrer en milieu saumâtre. Quelques unes, parmi les plus euryhalines, ont une large répartition dans les MEL lors de la crue (e.g. *Schilbe mandibularis*). D'autres, parfois en abondance notable (*Parailia pellucida*) restent cantonnées dans les secteurs oligohalins ou doux en permanence. Outre les Schilbeidae déjà cités, on note des Characidae (*Brycinus longipinnis*, *B. macrolepidotus*), certains Clariidae (*Clarias gariepinus*, *Heterobranchus isopterus*), ainsi qu'*Hepsetus odoe* (Hepsetidae), *Ctenopoma kingsleyae* (Anabantidae), *Polypterus endlicheri* (Polypteridae)...

Formes continentales occasionnelles (C.o.): Dans ce groupe, équivalent continental de la catégorie M.o., sont réunis des espèces dont la présence exceptionnelle en MEL est toujours limitée dans le temps (crue) et l'espace (partie haute des estuaires, débouché des fleuves dans les lagunes). La plupart restent localisées dans des eaux totalement douces (les Mormyridae *Marcusenius ussheri*, *M. furcidens* et *Petrocephalus bovei*) ou très légèrement

salées (les Characidae *Brycinus nurse* et *B. imberi*, les Cichlidae *Chromidotilapia guntheri* et *Hemichromis bimaculatus* et le Notopteridae *Papyrocranus afer*...).

Toutes ces catégories écologiques sont représentées au sein des peuplements de la lagune Ebrié, de l'estuaire du Sénégal, de l'estuaire de la Gambie, de l'estuaire du Niger largement ouverts à la fois sur les domaines marins et continentaux. Dans les estuaires sursalés du Sine-Saloum ou de la Casamance le «centre de gravité» du peuplement s'est déplacé vers le pôle marin et la composante continentale a totalement disparu ou presque (une ou deux espèces du groupe E.c. peuvent subsister). Dans le cas de certaines lagunes (lac Togo en période de fermeture, Lae, 1992) le déplacement a lieu en sens inverse et les catégories de l'axe des affinités marines sont absentes (M.o., M.a., M.E.) ou peu représentées (E.m.).

Caractéristiques biologiques générales

Les connaissances relativement développées sur la biologie et l'écologie d'un nombre important d'espèces fréquentant les MEL d'Afrique de l'Ouest permettent de dégager à grands traits les schémas (tendances générales et stratégies) biologiques notamment en ce qui concerne la reproduction et les régimes alimentaires.

La reproduction

Depuis le début des recherches sur les MEL, beaucoup de biologistes ont eu tendance à considérer ces milieux uniquement comme des lieux de transit, des «nourriceries» pour les stades juvéniles d'espèces exogènes, marines principalement; l'accomplissement du cycle biologique complet en eau saumâtre n'étant reconnu que pour quelques espèces dites sédentaires et accessoires, de petite taille, et bien souvent considérées comme de peu d'importance écologique ou économique. La rigueur et la haute variabilité de l'environnement, obstacles physiologiques présumés à la reproduction, sont les arguments le plus souvent avancés pour expliquer l'absence ou la faiblesse de l'activité génésique dans ces milieux. En fait, de récents résultats tendent à montrer que les lagunes et estuaires sont le lieu d'une intense activité de reproduction pour une gamme très large d'espèces. La maturation, ou la maturation puis la ponte, y sont réalisées par une cinquantaine d'espèces (Tab. II) débordant largement la catégorie des espèces estuariennes sédentaires. L'activité reproductrice est très étalée dans le temps et dans l'espace avec, cependant des périodes de moindre activité centrées sur la saison sèche ou la crue suivant l'affinité continentale ou marine des espèces. Schématiquement, les formes E.m. ont leur activité reproductrice maximale centrée sur la saison sèche, les formes E.c. sur la saison des pluies et la crue alors que les espèces du groupe E se reproduisent toute l'année sans période préférentielle clairement identifiée.

Les exigences environnementales, notamment en matière de salinité, sont généralement très faibles. L'eury-

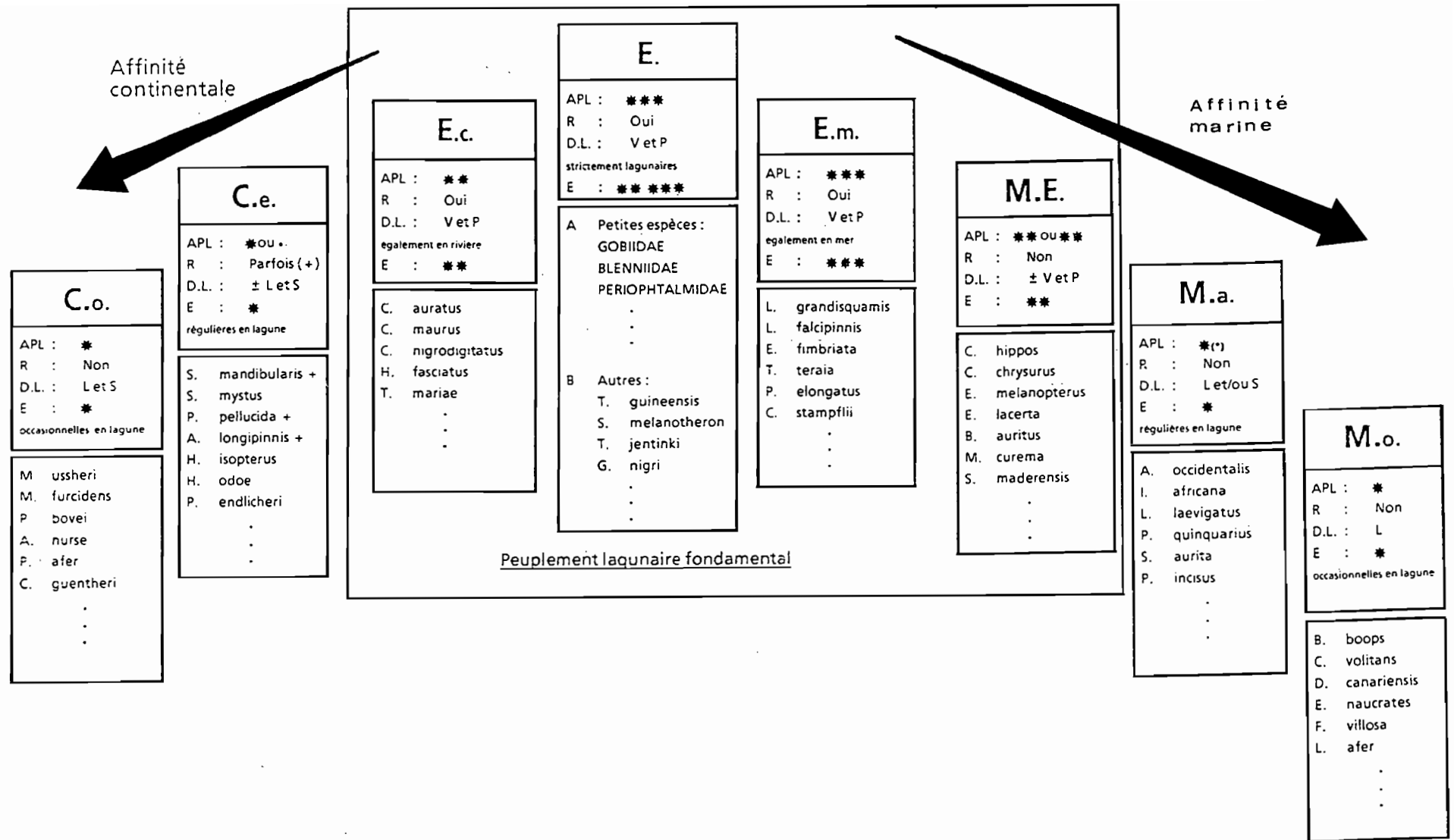


Figure 2. Différents catégories écologiques dans les communautés de poissons des estuaires et lagunes de l'Afrique de l'Ouest. **C.o.**: formes continentales occasionnelles; **C.e.**: formes continentales à affinité estuarienne; **E.c.**: formes estuariennes d'origine continentale; **E.**: formes estuariennes strictes; **E.m.**: formes estuariennes d'origine marine; **M.E.**: formes marines-estuariennes; **M.a.**: formes marines accessoires; **M.o.**: formes marines occasionnelles. **A.P.L.**: abondance des populations lagunaires rares (*), abondantes (**) ou très abondantes (***). **R.**: reproduction lagunaire. **D.L.**: distribution lagunaire vaste (V), limitée (L), saisonnière (S) ou permanente (P). **E.**: euryhalinité faible (*), forte (**) ou quasi-totale (***). - *Main ecological categories in the fish communities of estuaries and lagoons in West Africa. C.o.: occasional continental forms; C.e.: continental forms with estuarine affinities; E.c.: estuarine forms with continental origin; E.: strictly estuarine forms; E.m.: estuarine forms with marine origin; M.E.: marine-estuarine forms; M.a.: accessory marine forms; M.o.: occasional marine forms. A.P.L.: abundance of lagoon populations: rare (*), abundant (**) or very abundant (***). R: reproduction in lagoons. D.L.: distribution in lagoons: widespread (V), limited (L), seasonal (S) or permanent (P). E: euryhalinity: low (*), strong (**) or total (***).*

Tableau II. Liste des espèces ayant une activité sexuelle en milieu lagunaire. - *List of species showing reproduction behaviour in lagoons.*

Reproduction lagunaire	Maturation avancée lagunaire	Début de maturation lagunaire
<i>Brycinus longipinnis</i>	<i>Antemarius occidentalis</i>	<i>Brachydeuterus auritus</i>
<i>Aplocheilichthys spilauchen</i>	<i>Apogon imberbis</i>	<i>Drepane africana</i>
<i>Chrysichthys auratus</i>	<i>Chromidotilapia guentheri</i>	<i>Eucinostomus melanopterus</i>
<i>Chrysichthys maurus</i>	<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i>	<i>Galeoïdes decadactylus</i>
<i>Citarichthys stampflii</i>	<i>Dasyatis margarita</i>	<i>Marcusenius bruyerei</i>
<i>Cynoglossus senegalensis</i>	<i>Eleotris senegalensis</i>	<i>Plectorhynchus macrolepis</i>
<i>Eleotris daganensis</i>	<i>Fodiator acutus</i>	<i>Pomadasys incisus</i>
<i>Eleotris vittata</i>	<i>Hemiramphus balao</i>	<i>Sardinella maderensis</i>
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	<i>Heterobranchus isopterus</i>	<i>Scomberomorus tritor</i>
<i>Gerres nigri</i>	<i>Hyporamphus picarti</i>	<i>Sphyaena afra</i>
<i>Gobionellus occidentalis</i>	<i>Liza dumerili</i>	
<i>Hemichromis fasciatus</i>	<i>Mugil curema</i>	
<i>Liza falcipinnis</i>	<i>Petrocephalus bovei</i>	
<i>Liza grandisquamis</i>	<i>Pseudotolithus senegalensis</i>	
<i>Monodactylus sebae</i>	<i>Schilbe mystus</i>	
<i>Parailia pellucida</i>		
<i>Pellonula leonensis</i>		
<i>Pseudotolithus elongatus</i>		
<i>Pomadasys jubelini</i>		
<i>Porogobius schlegelii</i>		
<i>Sarotherodon melanotheron</i>		
<i>Schilbe mandibularis</i>		
<i>Strongylura senegalensis</i>		
<i>Tilapia guineensis</i>		
<i>Tilapia mariae</i>		
<i>Trachinotus teraia</i>		
<i>Trichiurus lepturus</i>		
<i>Tylochromis jentinki</i>		
<i>Yongeichthys occidentalis</i>		

halinité de la plupart des espèces au moment de la reproduction est remarquable.

La diversité des comportements (et des stratégies) de reproduction est élevée, de la dispersion dans le milieu d'œufs très nombreux mais avec peu de réserves vitellines (*Liza* spp., *Ethmalosa fimbriata*) jusqu'à la prise en charge vigilante des œufs (peu nombreux et bourrés de vitellus), des larves et des alevins par les parents qui pratiquent l'incubation buccale chez les *Arius*, *Sarotherodon* et *Tylochromis* en passant par toutes sortes de « solutions intermédiaires » : recherche de zones écologiquement favorables au développement des œufs et larves, pontes fixées et cachées dans des anfractuosités de rocher ou des bois creux (*Chrysichthys*), construction de nids dans le substrat et surveillance de la ponte et des jeunes (*Tilapia guineensis*).

Les facteurs abiotiques qui contrôlent la maturation et/ou la ponte sont nombreux et varient suivant les espèces, les principaux étant les pluies, la crue, l'étiage, la température, la salinité...

Les modalités de la reproduction ne sont pas figées et une espèce peut réagir en fonction des modifications profondes que son environnement peut subir. Ainsi, par exemple, Longhurst (1957) distingue chez l'ethmalose deux sortes de populations :

- les populations plus ou moins enclavées vivant dans des milieux ayant une ouverture restreinte sur la mer et caractérisées par une taille de première maturité (TM1) faible de 10 à 14 cm (lagune de Lagos, lagune Ebrié, lac Nokoué...);
- les populations estuariennes pour lesquelles la TM1 est de 16 à 18 cm (Sénégal, Gambie, Sierra Leone, Delta du Niger...). De même en baie de Biétrie, baie fortement polluée de la lagune Ebrié, Albaret et Charles-Dominique (1982) observent une diminution importante de la TM1 de cette espèce (8,1 cm pour les males, 8,4 cm pour les femelles contre 13 et 14 cm ailleurs en lagune Ebrié). Des observations similaires ont été faites chez *Sarotherodon melanotheron* en amont de la Casamance sursalée (Albaret, 1987), ou en élevage à forte densité (Legendre, 1992). De telles capacités de plasticité et d'adaptabilité constituent vraisemblablement un important facteur de résilience pour ces espèces.

L'alimentation et les réseaux trophiques

L'alimentation et les réseaux trophiques ont été particulièrement étudiés (Cadenat, 1954; Longhurst, 1957; Fagade et Olanyian, 1973; Albaret, 1994). L'ichtyofaune des MEL se caractérise par une forte proportion d'espèces prédatrices (voisine de 80% dans certains cas) dont la majorité n'est pas «spécialisée» (prédation mixte sur les mollusques, crustacés, poissons). Lorsqu'elle existe, la spécialisation se fait aux dépens soit des poissons (formes juvéniles, petites espèces, Clupeidae essentiellement) soit des mollusques bivalves. Les gros prédateurs ichtyophages ne sont pas très abondants (*Sphyraena*, *Polynemus*). Les crustacés, notamment les crevettes Peneidae et les Mysididae, constituent pour les poissons une source alimentaire capitale par leur abondance et leur régularité dans les contenus stomacaux de la quasi-totalité des prédateurs (surtout aux stades juvéniles). Les espèces microphages ne sont pas les plus nombreuses, 15 à 30% suivant les milieux, mais parmi leurs représentants se trouvent les formes les plus abondantes: les Clupeidae (sardinelles et ethmaloses), les Mugilidae (*Mugil* spp. et *Liza* spp.), les Cichlidae (tilapias). Les nombreuses études du régime alimentaire de l'ethmalose, sans doute l'espèce la plus commune des MEL de la côte ouest-africaine, ont montré l'opportunisme de cette espèce qui adapte son régime à la disponibilité en plancton du milieu en ingérant aussi bien les organismes du phytoplancton (préférentiellement semble-t-il, pour les adultes), que ceux du zooplancton ou même du microbenthos. Les Mugilidae (jusqu'à sept espèces dans certains milieux), formes essentiellement phytophages et détritivores, sont avec l'ethmalose et les tilapias (*Tilapia guineensis*, *Sarotherodon melanothron*) les principaux consommateurs primaires de l'ichtyofaune des MEL qui en compte fort peu en nombre d'espèces. Ces dernières représentent néanmoins une part très importante de la biomasse ichtyque (de 40 à 80% dans les estuaires et lagunes étudiés).

Il faut souligner l'importance de la voie détritique (détritus ----> bactéries ----> détritivores ----> carnivores) dans les réseaux trophiques des MEL, voie dont les crevettes sont fréquemment un maillon capital. On retiendra également la rareté des chaînes linéaires et des relations prédateur/proie exclusives ou seulement très déterminées. L'ensemble des espèces montre au contraire une faible spécialisation alimentaire, une forte adaptabilité voire un grand opportunisme trophique.

Structure des populations

On peut, par leurs structures en tailles, distinguer schématiquement trois types d'espèces dans les MEL:

- celles représentées par des populations, parfois très abondantes constituées uniquement, ou essentiellement, de formes juvéniles;
- celles représentées par des populations à structure plurimodale constituées de formes juvéniles, préadultes et de jeunes reproducteurs, les gros adultes étant rares ou absents dans les MEL;

– celles, enfin, dont les populations, également plurimodales, comprennent l'ensemble des phases du cycle biologique de l'espèce.

Organisation des communautés

Le recrutement des populations de poissons dans les MEL se fait à partir de trois origines distinctes: les formes juvéniles d'espèces marines et continentales qui pénètrent en estuaire ou en lagune à un stade plus ou moins avancé de leur développement d'une part et, d'autre part, les formes juvéniles des espèces qui s'y reproduisent obligatoirement, régulièrement ou occasionnellement. A partir de ces différentes sources de peuplement des communautés s'organisent en fonction des cycles bio-écologiques des espèces (en premier lieu de leurs aptitudes éco-physiologiques), de la capacité biotique du milieu (les disponibilités trophiques en particulier) et des relations interspécifiques.

Compte tenu de la grande diversité et de l'extrême variabilité des MEL de la côte ouest-africaine on y observe des degrés d'organisation et de stabilité très inégaux suivant l'écosystème, le secteur à l'intérieur de ce système et la saison considérés. Depuis des «peuplements» qui sont caractérisés par une richesse spécifique souvent élevée, un indice de diversité ou une équitabilité de valeurs très faibles correspondant à des peuplements juvéniles en constant renouvellement et à forte activité biologique (production, cycles vitaux, passage de l'énergie d'un niveau à un autre...). Ces types de peuplement à haut pouvoir de multiplication sont caractérisés par la dominance nette d'une ou d'un très petit nombre d'espèces (*Ethmalosa fimbriata*, *Sardinella maderensis*). Jusqu'à des peuplements présentant au contraire des valeurs élevées de l'indice diversité et d'équitabilité, une richesse souvent moindre et qui reflètent une plus grande stabilité environnementale et un degré plus élevé de maturité et de structuration des communautés en place.

Les menaces sur la biodiversité

Les milieux estuariens et lagunaires sont des foyers d'occupation humaine depuis des temps très reculés (dès la fin du Pléistocène) comme l'atteste en Afrique de l'Ouest la présence le long de certains estuaires, notamment au Sénégal, d'accumulations anthropiques de coquilles de mollusques (surtout *Anadara* et *Crassostrea*) appelés «kiökkenmööddinger» ou «sambaquis». Les plus anciens de ces amas coquilliers datent de 2.576 B.P. (Descamps *et al.*, 1974). De nos jours avec l'augmentation de la population, ces milieux sont l'objet de multiples sollicitations souvent contradictoires, voire incompatibles: pêche, aquaculture, transport, protection de la faune et de la flore, urbanisation, tourisme, exploitations diverses (bois de mangrove, sable, par exemple), aménagements hydro-agricoles, etc.

Si les activités humaines sont le plus souvent à l'origine de la détérioration des MEL, des évolutions ou des événements naturels peuvent également être la cause d'une érosion plus ou moins importante de la diversité biologique. En fait, bien souvent, les situations les plus délicates résultent de la combinaison des deux types de facteurs et de leur aggravation mutuelle. Ainsi, en Afrique de l'Ouest, le déficit pluviométrique chronique que connaît la zone sahélienne, se conjugue aux multiples interventions humaines pour modifier profondément les biocénoses des systèmes estuariens sans qu'il soit possible, dans l'état actuel de nos connaissances du moins, de préciser la part de «responsabilité» exacte des facteurs incriminés.

Il n'est pas envisageable de recenser et d'analyser ici toutes les situations critiques rencontrées dans la zone étudiée. En prenant pour référence quelques situations parmi les mieux connues (au Sénégal pour la partie sahélienne, la Côte d'Ivoire pour la partie «forestière») seront évoquées quelques exemples des menaces qui pèsent sur les MEL d'Afrique de l'Ouest et particulièrement sur la diversité des peuplements de poissons.

a. Les grands travaux ou grands aménagements

Leurs natures et leurs finalités sont multiples. Ils peuvent être localisés ou implantés directement dans les MEL (aménagements portuaires, digues routières, remblaiements, «polderisation», barrages anti-sel...) ou affecter la qualité, la quantité ou les modalités des apports hydriques provenant de l'océan ou des parties plus amont des fleuves et rivières qui les alimentent (ouvrages hydro-électriques ou hydro-agricoles, percement de canaux de mise en communication permanente avec l'océan, fermeture ou comblement de certaines passes).

– Aménagements hydro-agricoles et hydro-électriques

L'estuaire, et plus généralement ce qu'il est convenu d'appeler la basse vallée du fleuve Sénégal a été particulièrement touché par une série d'ouvrages et de travaux d'aménagement. Pour faire face au grave déséquilibre entre les ressources alimentaires et les besoins de la population du bassin du fleuve Sénégal, déséquilibre aggravé par la sécheresse et le taux de croissance démographique soutenu que connaissent les zones attenantes au fleuve, un programme d'aménagement comportant la construction de deux barrages a été mis en place (Anon., 1991).

Le barrage de Diama construit à une cinquantaine de kilomètres de l'embouchure a pour fonction d'arrêter la remontée de la langue salée, de créer une réserve d'eau qui permettra l'irrigation en double culture et enfin d'améliorer le remplissage des dépressions que constituent les lacs de Guiers, du R'kiz et de l'Aftout-es-Sahel (OMVS, 1979). Il a été mis en service en 1986.

Le barrage de Manantali construit sur un des affluents majeurs du fleuve Sénégal, le Bafing, se situe au Mali. Il est à quelque 1250 km de l'embouchure. Il a pour rôle de stocker les eaux de pluie en amont afin de réguler la crue du fleuve et de lâcher aux moments opportuns les quantités d'eau nécessaires à l'irrigation des périmètres de culture et au turbinage pour la production hydro-électrique. Il est fonctionnel depuis 1988.

Ces barrages ainsi que les nombreuses digues construites le long du lit principal du fleuve ont eu, entre autres, d'importants effets sur l'ichtyofaune. Le barrage de Diama constitue une barrière physique à la migration des poissons. Il a eu pour effet de réduire considérablement la zone estuarienne du fleuve Sénégal. D'environ 200 kilomètres de long avant l'édification de Diama, elle ne s'étend plus que sur 50 kilomètres. Il s'ensuit une importante perte d'habitat pour de nombreuses espèces notamment pour celles appartenant aux catégories estuariennes (E.), estuariennes d'origine marine (E.m.) et marines-estuariennes (M.E.). Ainsi, les principales familles touchées sont les Clupeidae, les Carangidae, les Gerreidae, les Monodactylidae, les Ariidae, les Mugilidae, les Haemulidae, les Dasyatidae, les Sciannidae, les Polynemidae...

Une comparaison de l'inventaire faunistique réalisé dans la zone située en aval de Diama (mais avant sa construction) et celui plus récent de Diouf *et al.* (1991) montre que, dans ses grandes lignes, la composition spécifique est restée relativement similaire dans cette partie du fleuve. Ceci s'explique certainement par le fait qu'en l'absence de perturbations liées à des lâchers d'eau douce de contre saison, les salinités de surface enregistrées restent du même ordre que dans le passé (Cecchi, 1992) contrairement à certaines prévisions (OMVS, 1980 a, b).

En amont par contre, du fait du barrage, les espèces estuariennes et marines ont pratiquement disparu (alors qu'elles remontaient pour certaines jusqu'à Dagana, à plus de 200 kilomètres de l'embouchure), laissant la place à des formes strictement dulçaquicoles.

Lors des ouvertures du barrage de Diama (très fréquentes au cours des années passées de 1986 à 1992 à cause d'exigences de gestion technique des barrages), des poissons d'eau douce passaient dans la partie aval et étaient piégés par la fermeture des vannes. On assistait alors à une intoxication haline de ces espèces provoquant de fortes mortalités de poissons.

Par ailleurs, la principale zone de reproduction des poissons euryhalins se situait avant l'édification des barrages, dans les endroits où la salinité était comprise entre 5 et 15‰, c'est-à-dire le plus souvent entre Debi et Rhonk (Reizer, 1988). Avec le barrage de Diama, cette zone n'est plus accessible pour les poissons euryhalins. D'où un déficit de recrutement pour les stocks de poissons du bas estuaire et de certains stocks marins dont la reproduction est liée à l'estuaire.

La régularisation interannuelle des crues grâce au barrage de Manantali entraînera une diminution des variations interannuelles de la biomasse de poisson, celle-ci dépendant étroitement du type de crue (Reizer, 1974). Du fait de l'évaporation dans la retenue de Manantali, le volume d'eau rendu à l'aval sera inférieur au volume naturel. Ce qui risque de réduire les potentialités halieutiques (Reizer, 1984).

Le barrage de Manantali a pour conséquence, entre autres, d'accélérer la décrue. Ceci n'affecte que très peu la reproduction car elle aura en principe le temps de se réaliser dans de telles conditions. Par contre, la croissance sera fortement réduite. Celle-ci dépendant de la disponibilité en nourriture exogène ou en éléments fertilisants, n'est importante que dans le lit majeur inondé. La situation, grave pour les adultes, l'est plus encore pour les alevins, car la durée de la submersion conditionne la survie de certaines espèces. L'accélération prévisible de la décrue doit dès lors être considérée comme défavorable (Reizer, 1984). Par ailleurs, Manantali empêche les limons charriés par le Bafing (pas moins de 530.000 tonnes) d'atteindre la partie située en aval du barrage. Ce facteur agit négativement sur la productivité des eaux (Engelard *et al.*, 1987).

L'utilisation massive d'engrais et de pesticides liée au rapide développement de l'agriculture dans le bassin du fleuve Sénégal est une source potentielle de pollution des eaux. Les informations relatives à cette pollution sont peu nombreuses. Toutefois, la prolifération de la végétation aquatique flottante à certains endroits, notamment dans la partie sud du lac de Guiers et le parc de Djoudj, pourrait en être un signe révélateur.

– Aménagements des communications avec l'océan

La gestion des passes (fréquence, durée, importance des ouvertures) est un aspect fondamental des lagunes de la Côte ouest-africaine. A partir de quelques exemples (lac Nokoué, lagune de Kéta, estuaire du fleuve Sénégal), Kapetsky (1981) analyse les conséquences halieutiques, souvent contradictoires, des aménagements réalisés dans chacun de ces cas en matière « d'ingénierie » hydraulique. De même, Lae (1992) analyse les effets des ouvertures du cordon lagunaire du lac Togo pratiquées en 1986 et 1989 sur les stocks de poissons et l'activité halieutique. Cependant, c'est en Côte d'Ivoire que les études de ce type ont été le plus développées (Albaret et Ecoutin, 1989; Amon Kothias *et al.*, 1991; Bard *et al.*, 1991; Guiral *et al.*, 1991; Koffi *et al.*, 1991; Sankare et Etien, 1991; etc.). Ainsi, l'histoire des travaux de mise en communication de la lagune Ebrié avec l'océan est un bon exemple des effets, parfois inattendus, des aménagements sur l'écologie et l'exploitation halieutique des MEL.

A l'origine la communication de la lagune avec l'océan se faisait, épisodiquement, sous l'influence de la crue du Comoé, par le grau de Grand Bassam. Le creusement, en 1950-1951, du canal de Vridi, communi-

cation permanente large de 300 m, a été à l'origine d'un changement radical des variations spatio-temporelles de l'hydro-climat de la lagune cause d'un bouleversement de la structure des peuplements (Durand et Skubich, 1982). Une grande partie de l'espace lagunaire prit alors un caractère nettement estuarien ouvert à de nombreux organismes marins. Une telle situation a été favorable aux stocks de poissons marins littoraux dont les juvéniles et les subadultes trouvent en lagune un milieu propice pour la croissance (Daget, 1974). Par contre, les espèces lagunaires oligohalines ont été nettement désavantagées et globalement, il semble que les pêcheurs ont considéré l'ouverture du canal de Vridi comme étant la première cause de détérioration de la pêche locale. Bien qu'aucune donnée véritablement fiable ne permette de la chiffrer avec précision, il semble que les zones voisines d'Abidjan, virent les rendements de la pêche subir une forte diminution (Daget, 1974) ainsi qu'en témoigne, par exemple, l'abandon quasi général des pêcheries fixes, nombreuses avant le creusement du canal (les captures étaient alors estimées à plus de 12 tonnes par mois), elles furent abandonnées en 1962 car les rendements étaient devenus trop faibles.

A la suite du percement du canal de Vridi, le grau de Grand Bassam, exutoire naturel de la lagune et du fleuve Comoé s'est progressivement colmaté (Varlet, 1978). En septembre 1987, le cordon dunaire séparant la lagune Ebrié de l'océan atlantique a été percé au niveau approximatif de l'emplacement de l'ancien Grau afin de tenter de limiter, voire d'éradiquer, la prolifération incontrôlée de la végétation aquatique à très fort potentiel de croissance, introduite accidentellement dans le milieu (*Salvinia molesta*, *Eichornia crassipes*).

Outre le double effet escompté sur la végétation flottante (évacuation directe des plantes d'une part et destruction par la remontée haline de celle demeurant en lagune d'autre part) la mise en communication directe avec l'océan d'une région qui, jusque-là, n'en subissait que les effets atténués a eu des conséquences sur l'écologie et l'exploitation halieutique de la zone concernée. En ce qui concerne les peuplements de poissons et l'exploitation halieutique Albaret et Ecoutin (1989) analysent les modifications survenues dans plusieurs régions lagunaires plus ou moins éloignées de l'ouverture artificielle. Ils montrent que de véritables bouleversements sont survenus dans la nature et la structure des peuplements dans la région située à proximité immédiate de la communication. La richesse spécifique a augmenté et, surtout, la proportion entre espèces estuariennes et espèces marines s'est inversée avec, après l'ouverture, 65% d'espèces marines. Par l'importance de la composante thalassique dans sa composition spécifique, ce peuplement paraît très proche de celui, échantillonné de la même manière dans la région du canal de Vridi. En outre, la zone de Grand Bassam est devenue un lieu de reproduction pour de nombreuses espèces appartenant à la catégorie des formes estuariennes d'origine marine (E.m.) telles que *Liza grandisquamis*, *Cynoglossus senegalensis*, *Gerres nigri*, *Citharichthys stampflii*...

Dans certains secteurs plus éloignés, des modifications sensibles sont également survenues avec, en particulier, une augmentation de l'importance de la composante marine au sein du peuplement alors que les espèces d'affinité continentale ont notablement régressé. C'est ainsi que l'ethmalose (*Ethmalosa fimbriata*, forme E.m.), fort rare auparavant dans ces secteurs oligohalins ou même totalement doux, devient très abondante après la réouverture du grau (jusque dans certains secteurs où elle n'avait jamais été capturée). De même des espèces telles *Liza falcipinnis* (forme E.m., jamais observée dans ces régions lagunaires), le capitaine *Polynemus quadrifilis* (forme Marine Estuarienne, M.E.), *Caranx hippos* (forme M.E.) sont devenues très abondantes. Inversement, les «mâchoirons» (*Chrysichthys maurus*, *C. nigrodigitatus*, *C. auratus*), autrefois espèces dominantes dans ce secteur lagunaire, sont devenus beaucoup plus rares. De la même façon, certaines espèces typiquement continentales autrefois très abondantes même en saison sèche (*Parailia pellucida*, *Schilbe mandibularis*, *S. mystus*) ne figurent plus dans les relevés; c'est également le cas de formes moins communes en milieu lagunaire comme *Brycinus longipinnis*, *B. macrolepidotus*, certains Mormyridae, etc...

Il n'est pas aisé, en l'état actuel des connaissances de préciser l'impact sur les activités halieutiques de cette évolution vers une «marinisation» des peuplements. Certaines observations ont semblé indiquer un regain d'intérêt pour la pêche dans les secteurs touchés par la réouverture du grau de Grand-Bassam. Regain d'intérêt que l'on peut lier au développement d'espèces comme l'ethmalose, mais aussi à celui d'espèces «nobles» à affinité marine comme les trachinotes (*Trachinotus teraia*), les capitaines (*Polynemus quadrifilis*), les pomadasys (*Pomadasys jubelini*), les mullets (*Liza* et *Mugil* spp.) etc.. Ce développement correspond à une extension de la zone écologiquement «favorable» à ces espèces (conditions halines notamment), mais on peut également souligner que la mise en communication avec l'océan a favorisé dans une large mesure la reproduction de ces espèces en élargissant notablement la zone propice à la maturation des gonades et à la ponte.

Le développement de ces espèces à affinité marine semble avoir compensé (en termes économiques du moins) la régression des formes continentales dont l'intérêt commercial était limité dans cette partie de la lagune par la petite taille des individus.

b. L'évolution du climat: les effets de la sécheresse

L'évolution climatique des trois dernières décennies a fortement perturbé les écosystèmes estuariens et lagunaires de l'Afrique de l'Ouest. Les cas les plus marquants sont sans doute ceux des estuaires hyperhalins de la Casamance et du Sine-Saloum au Sénégal.

Le bassin du Sine-Saloum depuis 1950 (Pages et Citeau, 1990) et celui de la Casamance depuis 1968

(Diouf *et al.*, 1986) connaissent un déficit pluviométrique persistant. A cela s'ajoutent une intense évaporation et une pente des fleuves qui est très faible. La conjonction de ces trois phénomènes a provoqué une augmentation considérable de la salinité. C'est ainsi que des salinités d'environ 170 et 120 ont été respectivement enregistrées en amont de la Casamance et du Sine Saloum en juillet 1986.

– Principales caractéristiques des peuplements

Les peuplements de poissons des estuaires hyperhalins de la Casamance et du Sine-Saloum sont dominés par les espèces marines et estuariennes à affinité marine (Seret, 1983; Albaret, 1987; Diouf, 1992). C'est ainsi que dans le Sine-Saloum, ces espèces contribuent pour 75% à la richesse spécifique globale et constituent 79% de la biomasse (Diouf, 1992).

Parallèlement, on assiste à une forte réduction des espèces continentales (Albaret, 1987; Pandaré et Capdeville, 1986). Les seules espèces continentales que l'on rencontre encore dans ces deux estuaires sont *Clarias anguillaris* et *Hemichromis fasciatus* pour la Casamance et *H. fasciatus* pour le Sine-Saloum.

Les espèces continentales étaient jadis abondantes dans ces estuaires, notamment en Casamance où Pellegrin (1904) notait la présence de Characinidae (famille aujourd'hui éclatée) appartenant aux genres *Sarcodaces* (= *Hepsetus*), *Alestes* (= *Alestes* + *Brycinus*), *Neoborus* (= *Ichthyoborus*), *Nannocharax* et de Cyprinidae (*Barbus* et *Labeo*). De même les pêcheurs affirment qu'en amont de la Casamance, des Mormyridae, des Claroteidae + Bagridae, des Citharinidae, des Malapteruridae, des Polypteridae étaient récemment (3 à 4 décennies) présents.

Certaines espèces marines ont également disparu des estuaires de la Casamance et du Sine-Saloum. C'est le cas en particulier du Poisson-scie (*Pristis* spp., Pristidae). Sa disparition est sans doute liée à l'augmentation de la salinité mais surtout à son extrême vulnérabilité aux filets de pêches. C'est d'ailleurs l'explication que donnent les pêcheurs pour justifier sa disparition.

L'abandon de toute la partie moyenne et supérieure de la Casamance par un grand nombre d'espèces peut être lié à l'action directe de l'augmentation de salinités et aux problèmes d'osmorégulation qui en résultent pour certaines d'entre elles. Lorsque l'émigration est impossible à cause de la progression du bouchon sursalé par exemple, des mortalités massives de poissons ont lieu (Albaret, 1987). On peut également incriminer pour certaines espèces plus euryhalines, la régression ou la disparition de milieux favorables à leur développement (reproduction, alimentation...). C'est le cas, en particulier, de nombreuses zones de mangroves et d'herbiers de bordures. Ainsi, par exemple, la présence de nombreux filets à trachinotes à l'abandon témoignent de l'abondance passée de *Trachinotus teraia* dans plusieurs sites

de pêche situés en amont de la Casamance. Or cette espèce est devenue fort rare (ou a même disparu) dans la plupart de ces localités. La raréfaction de cette espèce, très euryhaline, n'est pas due à l'action directe de l'augmentation de la salinité. Elle est plutôt due à la forte diminution de la malacofaune benthique dont elle se nourrit, malacofaune qui est très sensible à l'hyperhalinité (Albaret, 1987).

– Stratégies d'adaptation à la salinité

Les espèces (*S. melanotheron*, *L. falcipinnis*, *Tilapia guineensis*, *Elops lacerta* et *Ethmalosa fimbriata*) qui se maintiennent aux salinités très élevées des parties amont de la Casamance et du Saloum sont toutes à l'exception d'*Elops lacerta* des utilisatrices directes de la production primaires. Les tilapias, l'ethmalose, les mulets sont phytophages essentiellement et souvent également détritivores. Ils se caractérisent par leur opportunisme alimentaire qui se traduit par un spectre trophique large (Fagade, 1971 ; Albaret et Legendre, 1985). *Elops lacerta* qui se nourrit des juvéniles des espèces précédentes est pratiquement l'unique prédateur des zones amont de la Casamance et du Saloum où le réseau trophique se simplifie à l'extrême.

Les zones amont de la Casamance et du Saloum sont caractérisées par un environnement instable et rigoureux, des ressources trophiques fort abondantes pour certaines espèces, une prédation réduite et une compétition interspécifique faible (tilapias démersaux et territoriaux, ethmaloses pélagiques, les mulets semi-démersaux).

Ces caractéristiques du milieu favorisent la réalisation de stratégies apparentées au type -r (Barbault, 1976) qui interviennent en tant que facteurs essentiels de survie des populations et de structuration des peuplements. La sélection -r favoriserait l'optimisation de la vitesse de production... le problème étant d'exploiter aussi vite que possible des ressources aux fluctuations imprévisibles (Calow, 1977 cité par Barbault *et al.*, 1980).

Ces stratégies se traduisent dans la Casamance et le Saloum par une prolifération de certaines espèces, liée à un intense effort de reproduction dont quelques indicateurs sont un taux d'activité sexuel très élevé, une pululation d'alevins et une baisse de la taille moyenne de première maturité.

Références bibliographiques

Albaret, J.J., 1987. Les peuplements de poissons de la Casamance (Sénégal) en période de sécheresse. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 (3-4): 291-310.
 Albaret, J.J., 1994. Les poissons: biologie et peuplements. pp. 239-279. In: Durand, J.R., P. Dufour, D. Guiral & S.G. Zabi (eds.) *Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. 2. Les milieux saumâtres.*
 Albaret, J.J. & E. Charles-Dominique, 1982. Observation d'une maturation sexuelle exceptionnellement faible chez *Ethmalosa fimbriata* (S. Bowdich) dans une baie polluée de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Doc. Sci. C.R.O. Abidjan*, 13 (2): 23-31.

Albaret, J.J. & J.M. Ecoutin, 1989. Communication mer-lagune: impact d'une réouverture sur l'ichtyofaune de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 (1): 71-81.
 Albaret, J.J. & M. Legendre, 1985. Biologie et écologie des Mugilidae en Lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Intérêt potentiel pour l'aquaculture. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 (4): 281-303.
 Amon Kothias, J.B., D. Guiral, Y. Sankaré, N. Kaba & N. Etien. 1991. Suivi cartographique de l'expansion des macrophytes envahissant le système lagunaire Ebrié (Côte d'Ivoire). *J. Ivoir. Océanol.*, 1 (2): 11-24.
 Anon., 1991. *Plan Directeur de Développement intégré pour la rive gauche de la vallée du fleuve Sénégal. Synthèse du rapport final.* GERSAR/CACG, Tarbes, Euro Consult, Arnhem, Sir Alexander GIBB & Partners, Reading & SONED Afrique, Dakar, 32 p.
 Barbault, R., 1976. La notion de stratégie démographique en écologie. *Bull. Ecol.*, 7: 373-390
 Barbault, R., P. Blandin & J.A. Meyer, 1980. *Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives.* Maloine, Paris, 298 p.
 Bard, F.X., D. Guiral, J.B. Amon Kothias & P.K. Koffi. 1991. Synthèse des travaux effectués au CRO sur les végétations envahissantes flottantes (1985-1990). Propositions et recommandations. *J. Ivoir. Océanol.*, 1 (2): 1-8.
 Boulenger, G.A., 1909. Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum (Natural History) printed by the order of the Trustees. London, 1, 373 p.
 Boulenger, G.A., 1911. Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum (Natural History) printed by the order of the Trustees. London, 2, 529 p.
 Boulenger, G.A., 1915. Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum (Natural History) printed by the order of the Trustees. London, 3, 526 p.
 Boulenger, G.A., 1916. Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum (Natural History) printed by the order of the Trustees. London, 4, 392 p.
 Cadenat, J., 1954. Notes d'ichtyologie ouest-africaine. VII. Biologie. Régime alimentaire. *Bull. I.F.A.N.*, 16 (2): 564-583.
 Cecchi, P., 1992. Phytoplancton et conditions de milieu dans l'estuaire du fleuve Sénégal. Thèse de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier: 497 p. + annexes.
 Daget, J., 1960. Le faune ichtyologique du bassin de la Gambie. *Bull. I.F.A.N.*, XXII, A (2): 610-619.
 Daget, J., 1974. L'avenir incertain des grandes lagunes ouest-africaines. *Rev. Palais de la Découverte*, 3 (23): 16-34.
 Daget, J. & J.R. Durand, 1968. Etude du peuplement de poissons d'un milieu saumâtre poïkilohalin: la baie de Cocody en Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, II (2): 91-111.
 Daget, J. & A. Iltis, 1965. Poissons de Côte d'Ivoire. *Mém. I.F.A.N.*, 74: 1-385.
 Day, J.W., C.A.S. Hall, W.M. Kemp & A. Yanez-Arañcibia, 1989. *Estuarine Ecology.* Wiley & sons, 558 p.
 Day, Jr. J.W. & A. Yanez-Arañcibia, 1985. Coastal lagoons and estuaries as an environment for nekton. pp. 17-34. In: Yanez-Arañcibia, A. (ed.) *Fish Community ecology in estuaries and coastal lagoons.* Editorial Universitaria, Mexico.
 Descamps, C., G. Thilmans & Y. Thommeret, 1974. Données sur l'édification de l'amas coquiller de Dioroum Bou Mak, région du Saloum (Sénégal). *Bull. ASEQUA*, 41: 67-84.
 Diouf, P.S., 1987. Le zooplancton de l'estuaire de la Casamance en période de déficit pluviométrique. Thèse de Doctorat 3ème cycle, Université de Dakar: 142 p.
 Diouf, P.S., 1992. Biologie et structure des peuplements de poisson de l'estuaire du Sine Saloum. Rapport scientifique ORSTOM, Dakar, 24 p + annexes.
 Diouf, P.S., J. Pages & J.L. Saos, 1986. Géographie de l'estuaire de la Casamance. pp. 13-21. In: Le Reste, L., A. Fontana & A. Samba (eds.) *L'estuaire de la Casamance. Environnement, Pêche, socio-économie.* Actes du séminaire tenu à Ziguinchor du 19 au 24 juin 1986, Dakar.
 Diouf, P.S., M. Kebe, L. Le Reste, T. Bousso, H.D. Diadiou & A.B. Gaye, 1991. *Plan d'action forestier - Pêche et aquaculture continentales.* CRODT, FAO, Ministère du Développement et de l'hydraulique, vol. 1, 268 p.

- Dorr, J.A., P.J. Scheeberger, H.T. Tin & L.E. Flath, 1985. Studies on adult, juvenile and larval fishes of the Gambia river, West Africa, 1983-1984. GLMWC, University of Michigan, International Programs Report n° 11, 292 p.
- Durand, J.R. & M. Skubich, 1982. Les lagunes ivoiriennes. *Aquaculture*, 27: 211-250.
- Engelard, P., T. Ben Abdallah & collaborateurs, 1987. Enjeux de l'après barrage. ENDA / Ministère de la Coopération française, 632 p.
- Fagade, S.E., 1971. The food and feeding habits of *Tilapia* species in Lagos lagoon. *J. Fish Biol.*, 3: 151-156.
- Fagade, S.O. & C.I.O. Olaniyan, 1973. The food and feeding inter-relationship of the fishes of Lagos Lagoon. *J. Fish Biol.*, 5: 205-227.
- Fagade, S.O., & C.O. Olaniyan, 1974. Seasonal distribution of the fish fauna of the Lagos Lagoon. *Bull. I.F.A.N.*, 36, A (1): 244-252.
- Gras, R., 1961. Liste des espèces du bas Dahomey faisant partie de la collection du laboratoire d'hydrobiologie du service des eaux Forêts et Chasses du Dahomey. *Bull. I.F.A.N.*, 23, A (2): 572-586.
- Guiral, D., A.M. Kouassi & R. Arfi, 1991. Incidences de la modification de la circulation des eaux sur l'hydrochimie et le degré de contamination bactérienne d'un estuaire eutrophe tropical. *J. Ivoir. Océanol.*, 1 (2): 61-70.
- Johnels, A.G., 1954. Notes on fishes from the Gambia River. *Ark. f. Zool.*, 2, 6 (17): 327-411.
- Kapetsky, J.M., 1981. Pêche artisanale en lagunes côtières et estuaires: sa place dans le secteur des pêches; quelques réflexions sur son aménagement et son développement. COPACE/TECH/81/36, 32 p.
- Kiener, A., 1978. *Ecologie, physiologie et économie des eaux saumâtres*. Coll. Biologie des Milieux Marins. Masson, Paris, 220 p.
- Koffi, K.P., J. Abé & J.B. Amon Kothias, 1991. Contribution à l'étude des hydro-sédimentaires consécutives à la réouverture artificielle de l'embouchure du Comoé à Grand-Bassam. *J. Ivoir. Océanol.*, 1 (2): 47-60.
- Lae, R., 1992. Les pêcheries artisanales ouest-africaines: échantillonnage et dynamique de la ressource et de l'exploitation. *Coll. Etudes et Thèses, ORSTOM*: 1-200.
- Legendre, M., 1992. Potentialités aquacoles des Cichlidae (*Sarotherodon melanotheron*, *Tilapia guineensis*) et Clariidae (*Heterobranchius longifilis*) autochtones des lagunes ivoiriennes. *Coll. T.D.M., ORSTOM*, 89, 83 p. + annexes.
- Lévêque, C., D. Paugy & G.G. Teugels (eds.), 1990. *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest*. Vol.1. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris, Collection Faune Tropicale, 28: 1-384.
- Lévêque, C., D. Paugy & G.G. Teugels (eds.), 1992. *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest*. Vol.2. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris, Collection Faune Tropicale, 28: 385-902.
- Longhurst, A., 1957. The food of demersal fish of a west african estuary. *J. Anim. Ecol.*, 26: 369-387.
- OMVS, 1979. Fleuve Sénégal. OMVS, Dakar, 34 p.
- OMVS, 1980a. Evaluation des effets sur l'environnement d'aménagement prévus dans le bassin du fleuve Sénégal. Synthèse. Rapport final. Gannet Fleming, Corddry and Carpenter, Inc., Harrisburg Orgatec, Dakar, 227 p.
- OMVS, 1980b. Evaluation des effets sur l'environnement d'aménagement prévus dans le bassin du fleuve Sénégal. Plan d'action. Gannet Fleming, Corddry and Carpenter, Inc., Orgatec, 169 p.
- Pages, J. & J. Citeau, 1990. Rainfall and salinity of a sahelian estuary between 1927 and 1987. *J. Hydrol.*, 113: 325 - 341.
- Pandaré, D. & B. Capdeville, 1986. Faune ichthyologique de la Casamance. Rapport Fin EPEEC: 59-88.
- Pauly, D., 1975. On the ecology of a small West African lagoon. *Ber. Dt. Wiss. Kommn. Meeresforsch.*, 24: 46-62.
- Pellegrin, J., 1904. Characimides nouveaux de la Casamance. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris*, 10: 218 - 221.
- Pellegrin, J., 1911. Poissons de l'Afrique occidentale française. Mission Gruvel. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 36: 182-186.
- Pellegrin, J., 1920. Poissons des lagunes de la Côte d'Ivoire, description de deux espèces nouvelles. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 45: 115-121.
- Pellegrin, J., 1923. Les poissons des eaux douces de l'Afrique Occidentale (du Sénégal au Niger). Publs. Com. Etudes hist. Afr. occid. fr., Ed. Larose, Paris, 373 p.
- Petit, G., 1954. Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie et Milieu*, 4 (4): 569-604.
- 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. Thèse doctorale, Fondation Universitaire Luxembourgeoise, Arlon, 6 vol., 525 p.
- Reizer, C., 1984. Les pêches continentales du fleuve Sénégal. CISEFUL, 25 p.
- Reizer, C., 1988. Les pêches continentales du fleuve Sénégal-Environnement et impact des aménagements. *Ann. Mus. r. Afr. Centr.*, 254: 1-380.
- Sankaré, Y. & N. Etien, 1991. Analyse des effets de l'ouverture du chenal de Grand - Bassam (estuaire du fleuve Comoé, lagune Ebrié) sur la macrofaune benthique lagunaire. *J. Ivoir. Océanol.*, 1 (2): 81-90.
- Sauvage, H.E., 1882. Notice sur les poissons du territoire d'Assinie (Côte d'Or). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 7: 315-325.
- Seret, B., 1983. Faune ichthyologique du Bandiala et du Diomboss. pp 125-146. In: Atelier d'étude des mangroves au sud de l'estuaire du Saloum: Diomboss-Bandiala (Sénégal). Rapport Final.
- Svensson, G.S.O., 1933. Freshwater fishes from the Gambia. *Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl.*, 12 (3): 1-102.
- Varlet, F., 1978. Le régime de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Traits physiques essentiels. *Travaux et Documents de l'ORSTOM*, 83: 1-164.
- Williams, N.V., 1962. The seasonal distribution of the teleost fish fauna in Lagos harbour, creek and lagoon in relation to salt tolerance. M.Sc. Thesis, University College, North Wales, Bangor.
- Wright, J.M., 1986. The ecology of fish occurring in shallow water creeks of Nigerian mangrove swamp. *J. Fish Biol.*, 29: 431-441.

