

Nouvel examen des genres et sous-genres du complexe *Pseudotropheus-Melanochromis* du lac Malawi

(Pisces, Perciformes, Cichlidae)

par E. TREWAVAS c/o British Museum (Natural History)*

Résumé

Une nouvelle description de *Pseudotropheus williamsi* (Günther) est présentée. La reconnaissance des ressemblances dentaires entre *Ps. williamsi* et *Melanochromis melanopterus*, espèces-types de leurs genres respectifs, montre qu'une distinction générique fondée sur la denture ne peut pas être maintenue.

Les genres sont définis à nouveau, et un sous-genre nouveau est proposé pour *Pseudotropheus tropheops* et les espèces apparentées.

Pseudotropheus livingstonii (Boulenger) est décrit à nouveau, sur la présomption motivée que des spécimens du bras sud-est du lac Malawi sont conspécifiques du type, qui est un juvénile. Des espèces montrant la même livrée sont comparées.

INTRODUCTION

Le nom de genre *Pseudotropheus* a été proposé par Regan (1922 : 681), avec pour espèce-type *Chromis williamsi* Günther, 1894. Ce nom fut choisi en raison de la ressemblance entre les Poissons du lac Malawi, rapportés à ce genre, et *Tropheus moori*, du lac Tanganyika. La similitude était surtout marquée chez l'espèce *Pseudotropheus tropheops* Regan, et se manifestait, non seulement dans l'aspect général, mais aussi dans la denture des mâchoires. Ce caractère est illustré par la fig. 2 de Regan, qui montre les bandes transverses des dents de *Ps. tropheops* et de *Tropheus*, toutes deux flanquées d'une rangée de dents unicuspidées devenant plus grandes vers l'angle de la bouche.

Quand Trewavas (1935) proposa le genre *Melanochromis* (espèce-type *M. melanopterus*), elle le définit en opposant la denture des mâchoires et du pharynx de *Melanochromis* à celle de certaines espèces de *Pseudotropheus*, parmi lesquelles *Ps. tropheops* et *Ps. livingstonii*, sans tenir compte du fait que *Ps. williamsi*, l'espèce-type, ne présente pas un tel contraste. Par conséquent, si les deux genres doivent être retenus, il faut les définir sur d'autres caractères que ceux des dents.

Abstract

A new description is given of *Pseudotropheus williamsi* (Günther). Recognition of the dental resemblances between *Pseudotropheus williamsi* and *Melanochromis melanopterus*, type-species of their respective genera, shows that a generic distinction based on the dentition cannot be maintained.

The genera are redefined, and a new subgenus is proposed for *Pseudotropheus tropheops* and related species.

Pseudotropheus livingstonii (Boulenger) is described on the reasoned assumption that specimens from the South-east arm of the lake Malawi are conspecific with the holotype, a juvenile. Species showing the same pigment pattern are compared.

La nécessité d'une révision des espèces du complexe *Pseudotropheus-Melanochromis* a été ressentie par plusieurs auteurs, depuis Fryer (1956) jusqu'à Ribbink et al. (1983 : 200 - 201). Ces derniers ont mis à notre disposition tant de données sur la coloration et l'écologie des mbuna, que nous sommes beaucoup plus près d'être en mesure d'estimer la valeur des diverses approches. Comme Ribbink et al., je suis heureux de laisser à l'auteur très compétent qu'ils citent la tâche de faire une révision d'ensemble, mais quelques données sur les spécimens de musées, sur lesquels doivent être fondées les décisions nomenclaturales, peuvent être fournies opportunément comme corrections ou développements aux brèves considérations de Trewavas (1935) ; (les lecteurs comprendront bien pourquoi je cite l'auteur de cette époque là à la troisième personne).

L'objet de cette communication est, d'abord, de décrire à nouveau et de façon plus approfondie *Ps. williamsi*, de discuter ensuite les divisions génériques et sous-génériques, et de préciser la définition de *Ps. livingstonii*.

* Department of Zoology, Cromwell Road, London SW7 5BD, U.K.

Chromis williamsi Günther, 1894, *Proc. zool. Soc. Lond.* for 1893 : 624, pl. lvi C.

Tilapia williamsi ; Boulenger, 1899 : 132 ; idem. 1915 : 225, fig. 147.

Pseudotropheus williamsi (part) ; Regan, 1922 : 682 ; Ribbink et al., 1983 : 180 - 183, pl. 5 i, j (non population n° 4, pl. 6a).

Pseudotropheus williamsi ; Trewavas, 1935 : 73, 74 ; Fryer, 1959 : 262 ; Fryer & Iles, 1972 : 494 ; Mayland, 1982 : 186, fig. d'après Boulenger.

? *Pseudotropheus* «jacksoni» ; Staek, 1977 : 166, fig. 135.

? *Melanochromis* «lépidophage» ; Ribbink et al., 1983 : 204, pl. 9 h.

Holotype : mâle, 86 mm LS (nageoire caudale incomplète), pris dans le «Lake Nyasa» par le Rev. Joseph A. Williams, en 1891 ; inventaire BMNH 1893.1.17.6.

Joseph Williams était membre de l'«Universities Mission to Central Africa», établie à Likoma et Kotakota (Nkhota-kota), et le type fut probablement récolté près de l'une de ces localités. Joseph Williams se noya dans le lac, en 1895 (voir Ransford 1966 : 148).

Diagnostic

Membre du groupe de Cichlidés du Malawi, nommés mbunas par les riverains, et du complexe *Pseudotropheus-Melanochromis*, comme le montrent la petitesse des écailles de la nuque et de la poitrine, et les dents des mâchoires. Les dents forment une bande courbée antérieurement, celles de la rangée externe étant bicuspidées. La bande est flanquée latéralement d'une rangée unique de dents coniques parmi lesquelles 1 à 3 plus grandes vers l'angle de la bouche. Malheureusement, tous les spécimens du British Museum sont éviscérés, de sorte qu'un autre caractère des mbuna, c'est-à-dire la réduction de l'ovaire droit, n'a pas pu être observé.

Caractères spécifiques. Profil du museau rectiligne, formant un angle d'approximativement 45° avec l'horizontale. Bouche terminale. Dents des mâchoires en rangées dont le nombre s'accroît avec la taille du Poisson de 4 (à 60 mm LS) à 7 (à 135 mm LS) ; rangée externe de la mâchoire supérieure comptant 12-21 dents bicuspidées de chaque côté, de tailles décroissantes latéralement et se continuant en une rangée unique de dents unicuspidées dont 1 à 3 augmentent de taille vers l'angle de la bouche. Rangées internes de dents tricuspidées, mais la dernière rangée peut comprendre quelques petites dents dont les cuspidées accessoires sont minuscules ou absentes. Dents des os pharyngiens inférieurs avec une cuspidée proéminente et un épaulement distinct ; les dents sont peu serrées, celles de la rangée postérieure plus hautes que celles de la rangée la précédant immédiatement.

Nageoire pectorale courte, sa longueur 23,5-26,5 % de LS.

La livrée des Poissons conservés montre trois séries de taches noires, une médio-latérale, une dorso-latérale et une dorsale, les taches de cette dernière étant souvent confondues ; la série médio-latérale se termine sur la base de la nageoire caudale en une tache proéminente. Centre de la dorsale molle portant une tache noire irrégulière qui paraît être le prolongement d'une bande noire submarginale de la dorsale épineuse dans les populations qui possèdent une telle bande (voir l'holotype). Nageoires pelviennes et anale avec une bande submarginale noire et une marge externe blanche, plus marquées chez les mâles. Dans quelques populations, les bandes du corps sont masquées par les couleurs bleu et jaune iridescents du mâle mature.

Description

Fondée sur le type et six spécimens de 60,5-135 mm LS de Deep Bay, Vua et Nkhata Bay, Lac Malawi. Quelques individus plus petits de Deep Bay et Nkhata Bay sont utilisés pour certains caractères méristiques. Ils ont tous la même livrée caractéristique, mais celle-ci est en grande partie obscurcie chez le Poisson de 135 mm de Vua (sexe inconnu).

Cette description complète la diagnose et le tableau 1. Les proportions ne présentent aucun caractère discriminant par rapport à *Ps. livingstonii*, sauf la nageoire pectorale, qui est plus courte. La longueur du pédoncule caudal est approximativement égale à sa hauteur (0,9-1,2 fois). Les mâchoires sont égales à leur bord antérieur. Les rangées de dents restent assez régulières, de petites irrégularités étant indiquées dans le tab. 1 par des mentions telles que «4-5».

Branchiospines de la partie inférieure du premier arc (2-3) + 1 + (10-11). Chez le Poisson de 135 mm, les dents pharyngiennes sont solides et régulières, chacune avec une cuspidée proéminente et un épaulement taillé en biseau ; celles de la rangée postérieure sont les plus hautes, mais celles de la rangée précédente sont presque aussi hautes. Un Poisson de 107 mm LS a les deux dents latérales des deux rangées médianes, juste devant la rangée postérieure, aplaties par usage. Chaque rangée médiane compte 10-12 dents.

Écailles de la joue petites, en 4-5 séries irrégulières. Écailles de la série de la ligne latérale 30-33 ; entre l'origine de la dorsale et la ligne latérale 6-8 ; un même nombre entre les bases des nageoires pectorale et pelvienne. Pelviennes de quelques exemplaires de bonne taille (probablement mâles) prolongées jusqu'à une partie de l'anale épineuse. Nageoire caudale tronquée ou peu émarginée, écaillée chez les Poissons les plus grands. Vertèbres : 30 (14 + 16) ou 31 (14 + 17).

Taille. C'est un des plus grands *Pseudotropheus*, atteignant une longueur totale de 16,5 cm.

Viscères. Tous les spécimens sont éviscérés, mais les testicules subsistent chez l'un d'eux, et sont presque égaux.

Coloration. Voir ci-dessus (caractères spécifiques). Les trois séries de taches ou de bandes discontinues, sont caractéristiques des femelles et des immatures, et ne sont pas toujours masquées par les colorations nuptiales des mâles (Ribbink et al. 1983). Deux caractères, la bande longitudinale noire de la dorsale et la marge de la caudale dépourvue de mélanine (rouge, orange ou blanche dans ce cas) varient d'une population à l'autre, comme le constatent Ribbink et al. Si nous codons «A», la présence de la bande noire sur la dorsale et «a» son absence, «B» la présence d'une marge colorée (dépourvue de mélanine) sur la caudale et «b» son absence (mélanine s'étendant jusqu'à l'extrémité, comme dans la fig. 1), nous avons alors la répartition suivante : Ab = holotype ; populations du bras SE du lac ; Maingono, côte NE de l'île Likoma.

AB = Khuyu, côte O de Likoma ; îles Mbenji et Chisumulu. aB = îles Maleri ; population plus profonde (vers 8 m) sur les récifs près de Makanjila ; exemplaires BMNH de Vua, Deep Bay et Nkhata Bay.

ab = population peu profonde (vers 4 m) près des récifs de Makanjila.

Les mâles ont 1 à 6 taches ovales jaunes près du bord postérieur de la nageoire anale, dont au moins quelques-unes sont bordées d'une zone transparente. Chez les mâles des îles Maleri, la nageoire dorsale est orange-rouge ; dans les autres populations, sa couleur de fond est bleuâtre ou gris-bleu (Ribbink et al.).

Distribution. L'espèce est représentée dans les collections du BMNH par des spécimens de Deep Bay, Vua et Nkhata Bay. Ribbink et al. l'ont trouvée non seulement aux îles Likoma, Chisumula et Mbenji, mais aussi dans des localités méridionales, à savoir le bras SE du lac, à Makanjila, et les îles Maleri où elle est toujours rare ou peu commune.

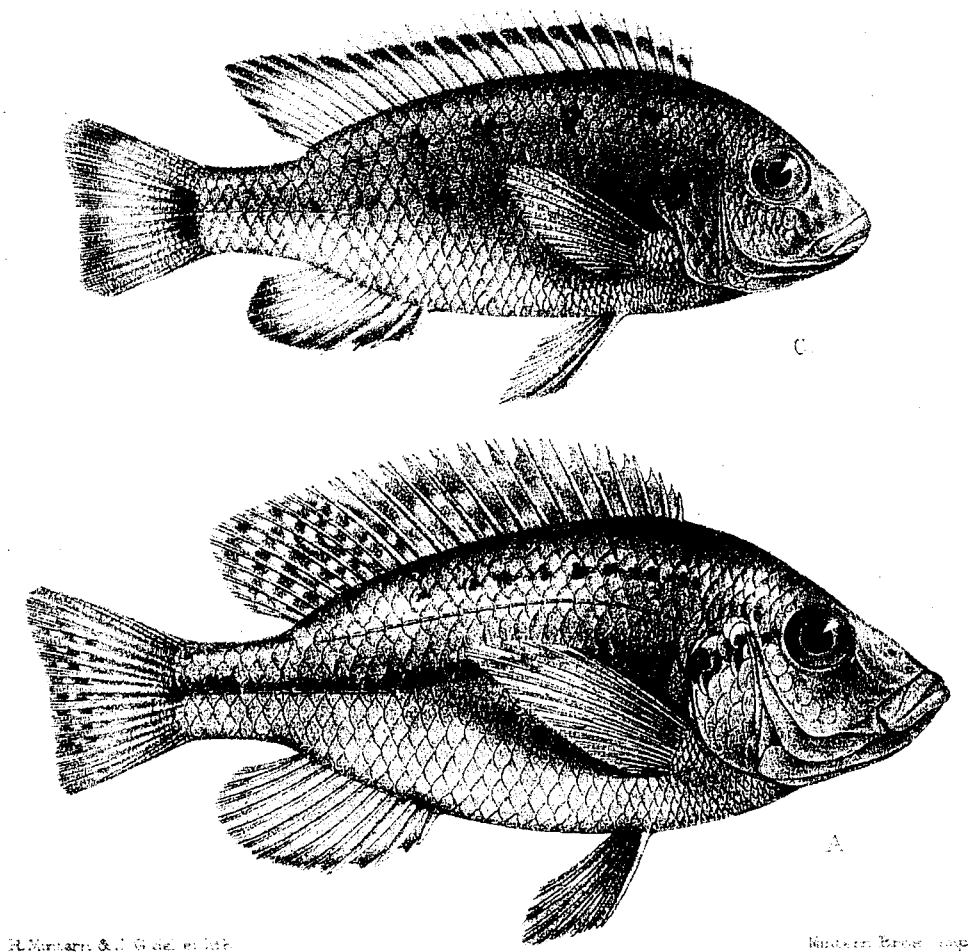


Fig. 1

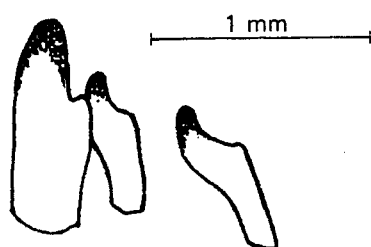


Fig. 1. - En haut (C), *Pseudotropheus williamsi*, holotype, LS 86 mm ; en bas (A), *Haplochromis kirkii* Günther ; tous deux de la pl. Ivi de Günther 1894. Quoique les patrons mélaniques du corps soient semblables chez les deux espèces, quelques caractères des «Mbunas» se révèlent chez *Ps. williamsi* ; ce sont : les très petites écailles sur la nuque, la poitrine et la joue ; les épines de la nageoire dorsale, plus courtes et plus nombreuses ; la bande noire submarginale de la dorsale.

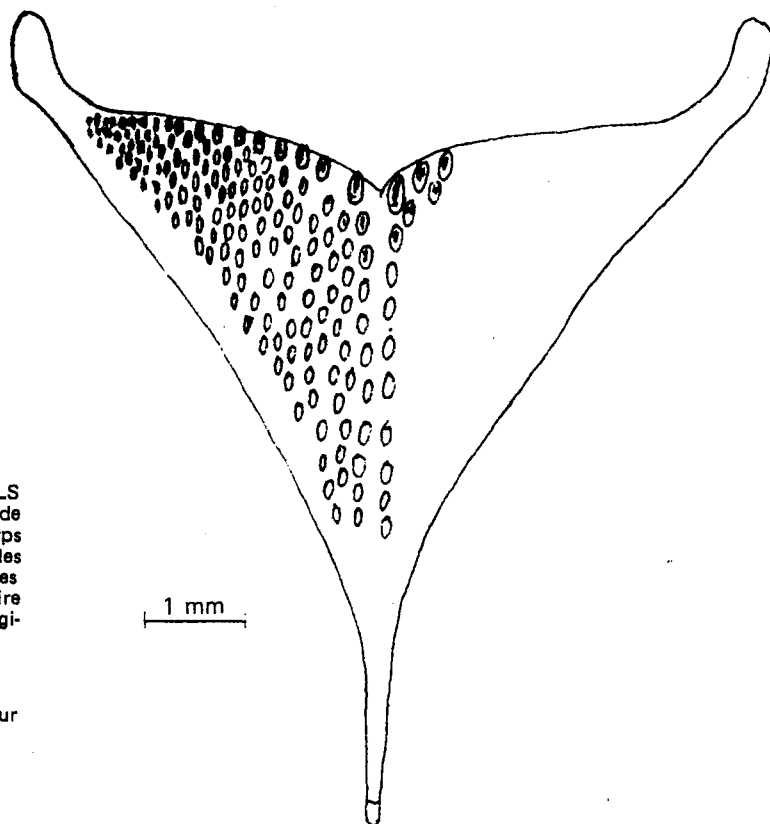


Fig. 2. - *Pseudotropheus williamsi*, holotype. Os pharyngien inférieur et trois dents postérieures de la série médiane gauche.

Fig. 2

Tableau 1

Proportions, denture et quelques caractères méristiques de *Pseudotropheus williamsi*

SL = longueur standard en mm. Dpth = hauteur du corps en % de SL et (nombre de fois dans LS) ; P = longueur de la pectorale en % de SL et (nombre de fois dans SL) ; Hd = longueur de la tête en % de SL et (nombre de fois dans LS). Les mensurations en % de la longueur de la tête (nombre de fois dans la longueur de la tête) sont données pour le museau (Sn) mesuré en ligne droite de l'œil au milieu de la lèvre supérieure ; diamètre de l'œil (E) ; hauteur du pré-orbitaire (Pr) ; espace interorbitaire (int) ; longueur de la mâchoire inférieure (L.j.). Le nombre de rangées de dents à chaque mâchoire (Rows) et le nombre de dents à la rangée la plus externe de la mâchoire supérieure (Outer) sont suivis par le nombre de branchiospines sur la portion ventrale du premier arc G.r.L.).

SL	60,5	69,5	69,7	81	86	107	135
% de SL							
Dpth	36,4 (2,9)	36,7 (2,7)	37,3 (2,7)	36,5 (2,7)	37,2 (2,7)	33,2 (3,0)	38,1 (2,6)
Hd	33,4 (3,0)	34,5 (2,9)	34,4 (2,9)	33,2 (3,0)	33,1 (3,0)	33,0 (3,0)	32,9 (3,0)
P	24,8 (4,0)	23,7 (4,3)	23,8 (4,2)	25,3 (3,9)	23,8 (4,2)	26,3 (3,8)	24,4 (4,1)
% de Hd							
Sn	40,6 (2,5)	39,6 (2,5)	37,9 (2,6)	39,2 (2,5)	40,3 (2,5)	42,5 (2,3)	42,7 (2,3)
E	27,7 (3,6)	26,3 (3,8)	25,4 (3,9)	25,9 (3,9)	25,3 (3,9)	26,9 (3,7)	19,5 (5,1)
Pr	22,3 (4,5)	22,0 (4,4)	21,6 (4,6)	22,6 (4,4)	23,8 (4,2)	25,5 (3,9)	24,9 (4,0)
Int	24,7 (4,0)	25,8 (3,8)	25,8 (3,8)	26,3 (3,8)	30,2 (3,3)	28,3 (3,5)	29,4 (3,4)
L.j.	35,6 (2,8)	35,4 (2,8)	35,4 (2,8)	37,0 (2,7)	37,9 (2,6)	36,8 (2,7)	37,3 (2,7)
Dents							
Outer	40	41	42	44	51	54	54
Rows	4/4	4-5/4	4-5/4-5	4/4	5/4-5	5/5-6	7/7
G.r.L.	11	11	10	11	10	10	11

Ecologie

Fryer (1959) et Fryer et Iles (1972) écrivent que *Ps. williamsi* fréquente des eaux tranquilles, entre les rochers, et que sa nourriture est mixte, comprenant des Insectes (nymphe d'Ephéméroptères) et des Algues racées à la surface des rochers. Ribbink et al. rapportent des habitudes alimentaires semblables. Ils ont rencontré l'espèce en eau peu profonde, jusqu'à 4 m, au dessus des récifs ou dans une zone intermédiaire de rochers mélangés à du sable, sans sédiments.

L'inclusion ici du *Melanochromis* «lépidophage» de Ribbink et al. est fondée sur le patron de coloration. Il a été trouvé dans une zone plus profonde que les autres, pas en dessous de 8 mètres cependant, là où les rochers viennent au contact du sable ; il s'est spécialisé dans un régime à base d'écailles de Cichlidés. Quoiqu'il appartienne probablement au groupe de *williamsi*, il pourrait s'avérer être une espèce distincte.

Pseudotropheus williamsi dans la littérature aquariophile

Les descriptions de *Ps. williamsi* destinées aux aquariophiles sont, pour la plupart, empruntées à Boulenger (1915) et à Trewavas (1935), mais il me semble probable que le Poisson décrit par Staeck (1977 : 166, fig. 135) comme *Ps. «jacksoni»* soit un mâle de cette espèce, ou au moins appartienne au groupe de *williamsi*. Sa riche coloration nuptiale, bleu et jaune irisés, ne masque pas complètement les séries longitudinales de taches, qui sont aussi mentionnées par Staeck dans sa description des couleurs in vivo. De telles taches ne sont pas évidentes dans la photographie de «jacksoni» à la p. 314 d'Axelrod et Burgess (1977). *Ps. «jacksoni»* est un nom commercial, non valide, et si ses caractères taxonomiques se trouvent être ceux de *Ps. williamsi*, c'est ce dernier nom qui devrait être retenu, au moins au niveau de la super-espèce.

Le Poisson dont la reproduction a été décrite par Hansen et Hansen (1976) n'est pas *Ps. williamsi*, mais une des espèces à barres verticales, du type *Ps. zebra*. L'illustration qui accompagne la description de *Ps. williamsi* par Neergard (1978 : 107) ne représente pas cette espèce, mais le *Ps. zebra* de Boulenger, 1915 (fig. 148, utilisée par erreur). Comme indiqué dans la synonymie, les Poissons fasciés de la population n° 4 de Ribbink et al. (1983 : 182, pl. 6a) doivent aussi être exclus.

Matériaux examinés dans la collection du British Museum (Natural History)

N° d'inventaire	LS(mm)	Localité	Collecteur
1893.1.17.6 (holotype)	86	«Nyasa»	J.A. Williams
1935.6.14.149-155 (12 exemplaires)	33-107	Deep Bay	C. Christy (1925)
1935.6.14.161	135	Vua	C. Christy (1925)
1965.10.25.20-26	36-63	Nkata Bay	G. Fryer (1957)
1971.9.13.39	81	Nkata Bay	G. Fryer (1957)

Affinités de *Ps. williamsi*

Parmi les espèces assignées autrefois à *Pseudotropheus*, le patron de coloration de *Ps. williamsi* est rare, les autres espèces étant caractérisées par des barres verticales foncées qui, même chez les espèces de couleur uniforme in vivo, sont souvent marquées faiblement sur les spécimens conservés. Des bandes longitudinales caractérisent l'espèce-type et d'autres espèces du genre *Melanochromis* ; ce fait, ainsi que la défaillance du critère dentaire, a conduit à inclure *Ps. auratus* (par exemple) dans le genre *Melanochromis*. Le dilemme a été discuté par Burgess (1976a) et par Ribbink et al. (1983 : 200-201).

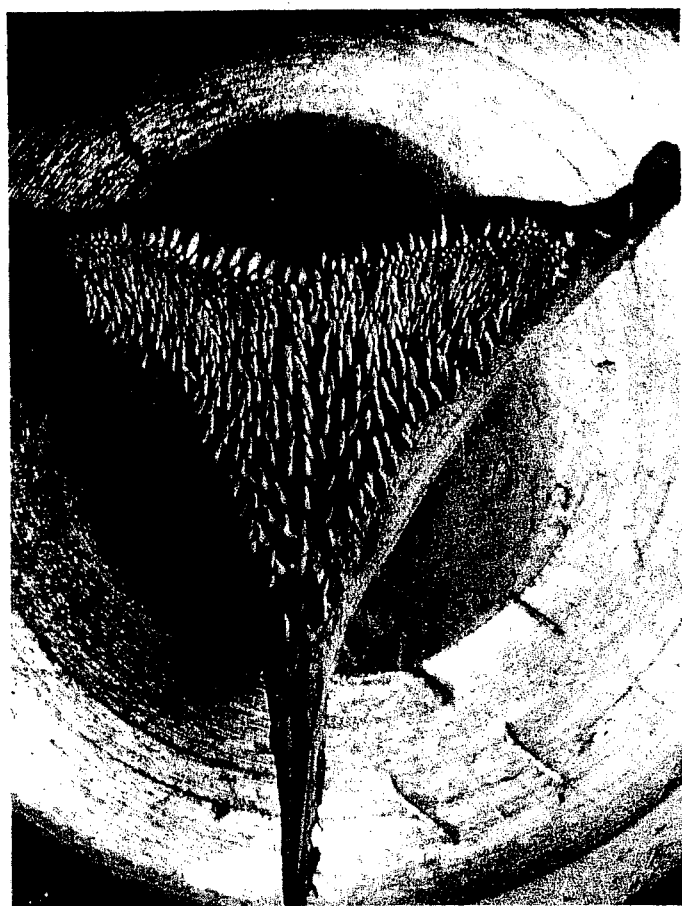
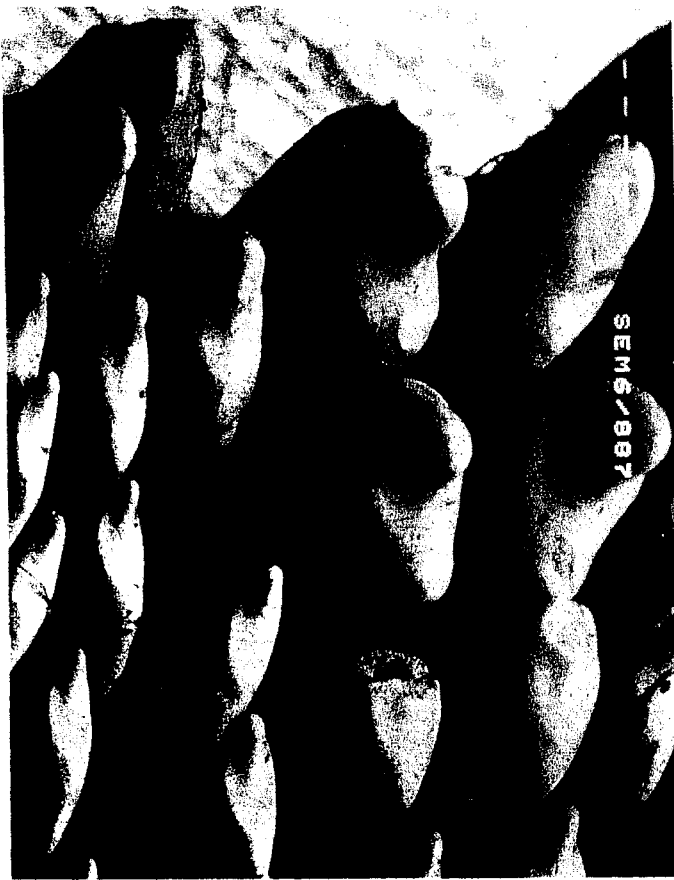
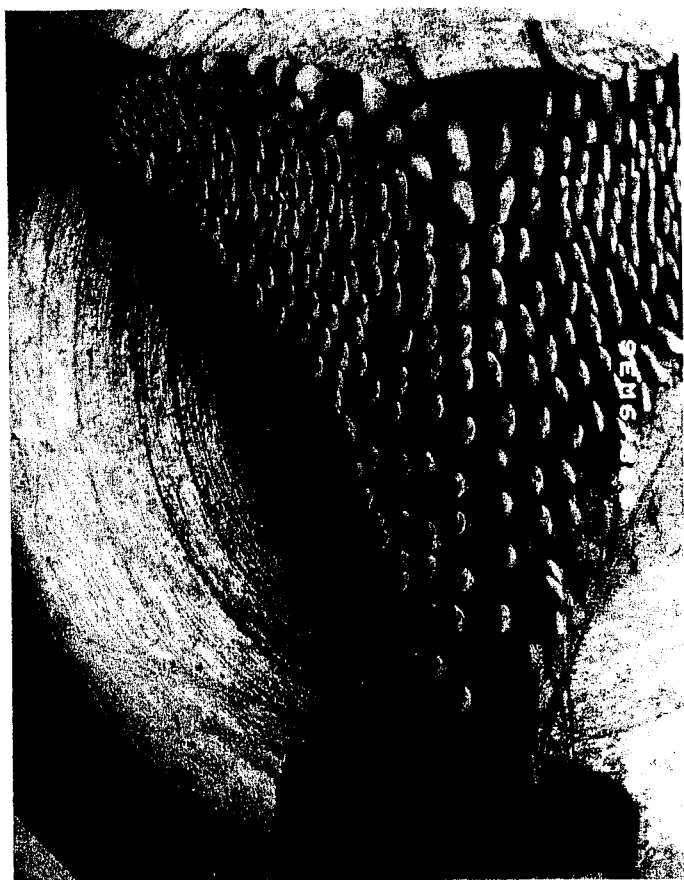


Fig. 3. - Os pharyngien inférieur de *Ps. williamsi* de 135 mm LS (en haut) et de *Ps. livingstonii* de 91 mm LS (en bas). A droite, quelques dents des os précédents y compris les postérieures des deux rangées médianes (microscope à balayage).

Le patron longitudinal de *Ps. williamsi* diffère cependant du patron bien connu de *Melanochromis*, non seulement par les taches de chaque série qui sont généralement discrètes, mais aussi par la forme de la série médio-latérale qui s'incurve légèrement vers le haut et en avant, parallèlement à la colonne vertébrale, tandis que la rayure de *Melanochromis* est rectiligne. Comparer, par exemple, la pl. 9h de Ribbink et al. avec la pl. 9i (comme mentionné plus haut, je considère le Poisson de la pl. 9h comme appartenant au groupe *williamsi* de *Pseudotropheus*). De plus, la bande médio-latérale des mâles de *Melanochromis* est généralement claire et irisée. La courbure dans le patron de *williamsi* est un caractère très commun chez les Cichlidés africains et se montre chez quelques Haplochromines du lac Malawi, par exemple chez «*Haplochromis*» *kirkii* et *Lethrinops lethrinus* (voir Boulenger 1915) ; elle peut même apparaître chez des individus effrayés d'espèces fasciées, comme *Ps. tropheops*.

Les régimes alimentaires des espèces de mbuna se révèlent plus variés que la denture spécialisée de beaucoup d'entre elles nous porterait à croire. Néanmoins, la plupart d'entre elles penchent vers quelque spécialisation pour laquelle leurs structures sont adaptées («Jack of all trades, master of one», comme l'a exprimé Liem (197-) en adaptant un proverbe anglais) (1). Les observations ont montré que *Ps. williamsi* est largement omnivore, prédateur d'insectes sans avoir les longues mâchoires et l'aspect prédateur de *M. melanopterus*, et racleur d'Algues sur les rochers sans la denture spécialisée et la bouche infère de *Pseudotropheus tropheops*. En fait, si nous voulions confectionner un ancêtre imaginaire pour ces deux espèces, il ressemblerait de près à *Ps. williamsi*, et pourrait bien posséder sa pigmentation, en la supposant dérivée de celle d'un Haplochromine généralisé.

LE PROBLEME DES GENRES

Le problème des genres a été discuté par plusieurs auteurs et un résumé de leurs opinions est donné par Ribbink et al. (1983 : 200-201), qui fournissent aussi les références. Les aquariophiles et les chercheurs du lac Malawi sont d'accord sur une conception de *Melanochromis* fondée sur le patron de coloration et qui comprend l'espèce-type, *M. melanopterus*, à l'aspect de prédateur (corps allongé, bouche grande et terminale, dents aiguës aux mâchoires et au pharynx), mais aussi *M. auratus* (bouche petite). Quoique la denture ne présente aucun contraste avec celle de *Ps. williamsi*, le fait qu'elle soit relativement grosse et généralisée chez toutes les espèces à bandes nous a permis de l'introduire dans la définition générique qui suit, dont l'essentiel de la première phrase est cité (en traduction) de l'aquariophile Mary Bailey (B.C.A. Newsletter n° 87, Nov. 1983).

Melanochromis Trewavas, 1935,
espèce-type *M. melanopterus* Trewavas

Un genre du lac Malawi du groupe des mbunas, comme défini par Trewavas (1935 : 71), caractérisé par un patron de rayures horizontales comprenant des bandes pâles, souvent irisées, sur un fond noir ou très sombre, et avec un comportement assez agressif, surtout envers tout Poisson qui possède le même patron caractéristique. Dents des mâchoires en bandes en forme de U ; celles des rangées externes bicuspidées, au moins chez les juvéniles et les femelles, mais prolongées de chaque côté par une rangée unique d'unicuspidées dont quelques-unes peuvent être plus grandes. Dents pharyngiennes solides, pas très serrées, d'un type généralisé.

Il est plus difficile de définir le genre *Pseudotropheus*, chez lequel le patron de coloration et la dentition sont tous deux diversifiés. Foerster et Meyer ont partiellement résolu cette difficulté en proposant un nouveau sous-genre (ce fascicule : p. 107), mais les limites de ce sous-genre ne sont pas encore claires, bien qu'il diffère de *Ps. williamsi* tant par la pigmentation que par la denture. L'action de ces auteurs restreint en fait le sous-genre nominatif de *Pseudotropheus* au seul *Ps. williamsi* et aux populations, espèces ou sous-espèces, qui lui sont apparentées et présentent son patron de pigmentation, au moins chez les femelles et les immatures.

Jusqu'à présent, le concept du genre *Pseudotropheus* a suivi la définition de Regan (1922), qui se fonde, non pas sur l'espèce-type, mais sur *Ps. tropheops* Regan. C'est même cette espèce qui est la plus différente de *Ps. williamsi* et qui diffère aussi sur des points importants de *Ps.* (n. subgen.) *greshakei*. Si *Ps. tropheops* doit rester dans le vaste genre *Pseudotropheus*, il requiert un nom sous-générique, et c'est ce que je propose ici.

Sous-genre *Tropheops* nov.

Espèce-type *Pseudotropheus tropheops* Regan
= *Ps. (Tropheops) tropheops*

Caractérisé par un patron mélanique de barres verticales dont 6-9 sous la nageoire dorsale ; une bouche assez petite, ventrale, la mâchoire inférieure plus courte que la supérieure à son bord antérieur. Profil du museau et de la région ethmo-vomérienne du crâne en pente rapide, courbé vers le bas. Dents des mâchoires en larges bandes transverses, les externes bicuspidées, sauf latéralement, où celles de la mâchoire supérieure sont unicuspidées, quelques-unes plus grandes (Regan 1922, fig. 2 ; Ribbink et al. 1983, fig. 7). Dents pharyngiennes fines et serrées.

Ce groupe est largement reconnu comme «the *tropheops* group» par les aquariophiles et les chercheurs du lac (voir Johnson 1978 : 61 ; Ribbink et al. 1983 : 167). La denture pharyngienne de l'espèce-type ressemble beaucoup à celle de *Ps. lombardoi* (fig. 5, en haut) par ses dents étroitement serrées, à cuspidées arrondies, celles de la rangée postérieure de l'os inférieur pas plus hautes que celles qui se trouvent devant elles. C'est une spécialisation qui est apparue à plusieurs reprises parmi les Cichlidés africains, non seulement chez des formes apparentées, telles que *Ps. zebra*, *Ps. fainzilberi* et *Petrotilapia*, mais aussi chez *Petrochromis* (lac Tanganyika) et chez l'espèce encore plus éloignée *Sarotherodon steinbachi*, du Cameroun (voir Trewavas 1983, fig. 29 A). Chez *Sarotherodon*, elle est associée à une petite bouche dont la mâchoire supérieure est utilisée pour se procurer de la nourriture en raclant le substrat.

En doublant le nom spécifique pour le nouveau sous-genre, j'espère faciliter aux non-spécialistes de la nomenclature un possible futur changement, du rang de sous-genre à celui de genre. En attendant, il n'est pas nécessaire d'utiliser le nom sous-générique pour désigner une espèce ; on se servira des binomes *Pseudotropheus tropheops*, *Pseudotropheus greshakei*, etc... De nouveaux travaux sur de nombreuses populations, formellement nommées ou non, sont nécessaires avant que les limites sous-génériques et génériques puissent être déterminées.

Le vaste genre *Pseudotropheus* est actuellement difficile à délimiter et toute définition n'est probablement que provisoire, dans l'attente de nouvelles analyses et subdivisions. C'est un genre du groupe des mbunas dont les dents externes des mâchoires sont bicuspidées, au moins chez les juvéniles et les femelles ; la dentition pharyngienne est variée et le patron de pigmentation, différent de celui de *Melanochromis*, est souvent composé de barres verticales sombres.

(1) Le proverbe anglais dit «Jack of all trades, master of none» («Celui qui est bon à toute besogne n'est bon à aucune») qui correspond à notre «Bon à tout, bon à rien». En jouant sur le mot «none» (aucun) qui devient «one» (un), Liem veut dire : «Bon à toute chose, excellent — ou maître — en une seule».

Pseudotropheus livingstonii (Boulenger)

Tilapia livingstonii Boulenger, 1899, *Proc. zool. Soc. Lond.* for 1899 : 134, pl. XI, fig. 2 ; *idem*, 1915 : 243, fig. 162.

Pseudotropheus williamsi (part, nec Günther) ; Regan, 1922 : 682.

Pseudotropheus livingstonii ; Trewavas, 1935 : 72, fig. 1 ; Bailey, 1983 : 3.

Pseudotropheus livingstonii (part) ; Ribbink et al., 1983 : 160.

Holotype : 58,5 mm LS (actuelle). Récolté pendant la «Zambezi Expedition» de David Livingstone en 1861, inv. BMNH 1863.11.12.22. Livingstone et ses compagnons, y compris le Dr John Kirk (comme naturaliste), ont exploré le lac Malawi du sud au nord, jusqu'à Nkata Bay. La localité où fut pris ce spécimen est inconnue.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE

Le profil est rectiligne, formant un angle d'approximativement 50° avec l'horizontale. Lèvres épaisses ; bouche terminale, un peu oblique ; mâchoires égales à leur bord antérieur ; maxillaire n'atteignant pas tout à fait la verticale du bord antérieur de l'œil.

Proportions : voir tableau 2, colonne de gauche. Les nageoires pectorales sont brisées. Les dents des mâchoires forment une bande courbe, modérément large, de cinq rangées assez régulières à la mâchoire supérieure et de 4-5 à l'inférieure (6, Boulenger) ; 44 dents à la rangée externe de la mâchoire supérieure, bicuspidées devant, plus petites et devenant unicuspidées latéralement, quelques-unes seulement un peu plus grandes vers l'angle de la bouche ; dents des rangées internes tricuspidées.

Branchiospines du premier arc 3 + 1 + 9.

Dents de l'os pharyngien inférieur petites et serrées, celles de la rangée postérieure à peine plus hautes que celles qui sont immédiatement devant elles ; 11 dans chaque série médiane.

Ecailles de la joue en 3-4 séries horizontales. Ecailles de la ligne latérale 32 ; entre ligne latérale et origine de la dorsale 5-6 ; très petites sur la nuque et la poitrine.

Nageoire dorsale XVII - 9, dernier rayon mou, court et simple. Anale III - 8.

La caudale est incomplète. Pédoncule caudal 1,3 fois aussi long que haut.

Coloration du Poisson conservé comme sur la fig. 2 de Boulenger, dessinée quand le pigment était moins fané qu'aujourd'hui ; six barres verticales larges et foncées, devenant plus étroites vers la région inférieure des flancs, cinq d'entre elles s'étendant sur la nageoire dorsale.

Ce petit Poisson, récolté il y a plus de 120 ans et décrit 26 années plus tard, est très difficile à identifier à d'autres. Le patron de coloration est peu commun parmi les mbunas, dont la plupart ont 7 barres foncées sous la nageoire dorsale.

Dans la littérature aquariophile, si l'on se sert bien du nom de *livingstonii*, la description ne donne aucun moyen de le distinguer de *Ps. lanisticola* Burgess, 1976 b. Avant la description de *Ps. lanisticola*, la photographie, par Axelrod du spécimen qui deviendra plus tard l'holotype de cette espèce, avait été utilisée par Jackson et Ribbink (1977 : 20) pour *Ps. livingstonii*. La même photographie illustre la description originale de *Ps. lanisticola* et paraît sous ce nom dans Axelrod et Burgess (1977 : 317).

Les spécimens de Nkata Bay rapportés à *Ps. livingstonii* par Fryer (1959) étaient mal identifiés, et ceux qu'il a envoyés au BMNH ont été déterminés plus tard comme *Ps. zebra* par M. Oliver (inédit). C'est à ce complexe qu'ils appartiennent de toute évidence.

Cette correction a été faite aussi par Ribbink et al. (1983). Ils placent *Ps. livingstonii*, comme espèce distincte, dans le complexe de *Ps. zebra*, mais ils ne sont évidemment pas sûrs de leur détermination, car ils écrivent, à propos de la population de l'île Likoma «superficially like *livingstonii*». De plus, leurs populations méridionales ne sont pas tout-à-fait uniformes. Leur illustration (pl. 1e) d'un individu de Monkey Bay, près d'une coquille de *Lanistes*, ressemble à *Ps. lanisticola*, espèce qu'ils jugent, à tort, synonyme de *Ps. livingstonii*, tandis qu'à l'extrémité sud-est du lac, les Poissons qu'ils assignent à *Ps. livingstonii* «appear larger, deeper bodied and a darker blue» (p. 160). Je suggère que ces Poissons du sud sont les véritables *Ps. livingstonii*.

Tableau 2
Proportions, denture et quelques caractères méristiques de *Pseudotropheus livingstonii*
Abréviations comme Tableau 1, sauf D = nageoire dorsale

SL	58,5	90,0	90,2	114	118	118	118
% de SL							
Dpth	36,75 (2,7)	39,4 (2,5)	39,9 (2,5)	39,0 (2,5)	36,4 (2,7)	38,5 (2,6)	37,8 (2,6)
Hd	33,3 (3,0)	31,3 (3,2)	31,0 (3,2)	32,3 (3,1)	34,3 (2,6)	32,2 (3,1)	32,7 (3,1)
P	—	31,1 (3,2)	33,3 (3,0)	33,2 (3,0)	33,1 (3,0)	32,6 (3,1)	30,5 (3,3)
% de Hd							
Sn	35,9 (2,8)	39,0 (2,6)	41,1 (2,4)	38,3 (2,6)	38,5 (2,6)	38,2 (2,6)	39,3 (2,5)
E	28,7 (3,5)	26,9 (3,7)	27,1 (3,7)	23,8 (4,2)	24,7 (4,0)	25,5 (3,9)	25,1 (4,0)
Pr	20,5 (4,9)	21,6 (4,6)	20,7 (4,8)	22,2 (4,5)	22,2 (4,5)	21,3 (4,7)	22,8 (4,4)
Int	25,6 (3,9)	26,9 (3,7)	26,8 (3,7)	25,2 (4,0)	28,4 (3,5)	28,9 (3,5)	26,2 (3,8)
L.j.	35,9 (2,8)	36,2 (2,8)	36,4 (2,7)	39,7 (2,5)	37,0 (2,7)	38,4 (2,6)	38,8 (2,6)
Dents							
Outer	44	37	39	44	56	42	44
Rows	5/4-5	4/4	4-5/4	3-4/3	4/4	3-4/3(+1)	3/3-4
G.r.L.	9	9	9	10	10	9	10
D	XVII 9	XVIII 8	XVII 9	XVII 9	XVIII 9	XVIII 9	XVII 9

C'est dans cette région de l'extrême sud-est que furent pris les spécimens de la collection Christy, déterminés par Trewavas (1935) comme *Ps. livingstonii*. Ils sont en deux lots, l'un de trois Poissons de ca. 90 mm LS (dont un disséqué), avec les six barres caractéristiques ; l'autre de quatre Poissons plus foncés, de 114-118 mm LS, sans barres visibles. Tous les sept sont éviscérés et la papille génitale elle-même est endommagée, mais il me semble que les spécimens barrés sont des femelles et les autres, sans barres et plus grands, des mâles. C'est à cette taille que Mary Bailey (1983 : 3) juge que les individus d'importation directe atteignent la maturité sexuelle.

Des données sur l'holotype et six spécimens de la collection Christy sont consignées dans le tableau 2. En tenant compte de l'allométrie de certaines proportions, on voit qu'ils sont tous en accord avec l'holotype. La denture des os pharyngiens ressemble à celle du type (fig. 3 en bas, et fig. 5 en bas et à droite) et les branchiospines sont au nombre de 9-10 sur la partie inférieure du premier arc (12-13 chez *Ps. lombardoi*). Ce que l'on ne peut mesurer chez le type, c'est la longueur des pectorales qui, pour les spécimens de Christy, est 30,5-33,2 % de LS, contre 22,2-28,6 chez *Ps. lombardoi* (Burgess).

C'est dans la denture des mâchoires que l'on rencontre quelques difficultés. Il y a moins de rangées que chez l'holotype et celles-ci sont moins régulières. Chez les Poissons de ca. 90 mm LS, les rangées internes comprennent des dents tricuspidées, dont la cuspidé centrale est de loin la plus longue, et un spécimen présente quelques unicuspidées dans la rangée la plus interne. Les Poissons plus foncés (♂ ?) ont une denture plus variable. Les dents bicuspidées externes sont pour la plupart déformées par l'usage. Les dents de la première rangée interne sont généralement des tricuspidées inégales, mais celles des deuxième ou troisième rangées sont unicuspidées.

Ces données suggèrent que chez les Poissons matures, surtout les mâles, les dents antérieures des mâchoires sont en nombre réduit et que beaucoup d'internes — ou toutes — sont remplacées par des unicuspidées.

Un phénomène semblable caractérise la denture de quelques espèces d'*Oreochromis*, dont les mâles matures remplacent leurs dents bi- ou tricuspidées par des unicuspidées, celles-ci étant moins nombreuses que les dents des femelles de même taille. Un autre exemple extrême est celui du Saumon.

La différence de taille entre l'holotype et le plus petit des spécimens présumés conspécifiques est considérable, mais si les changements dans la dentition sont admis, une définition nouvelle de l'espèce, fondée sur le type et les spécimens de Christy, peut être proposée.

Pseudotropheus livingstonii (Boulenger)

Cichlidé du Malawi du groupe des mbunas. Femelles et immatures avec six larges bandes verticales foncées sur le corps, n'atteignant pas la région ventrale, dont cinq s'étendent sur la nageoire dorsale. Mâchoires avec des rangées de dents courbées en avant ; une seule série d'unicuspidées à la partie latérale de la mâchoire supérieure, parmi lesquelles 1-3 plus grandes vers l'angle de la bouche. Dents externes antérieures bicuspidées ; 2-4 rangées internes, assez régulières et tricuspidées chez les jeunes, devenant moins régulières et avec des cuspidées accessoires minuscules ou absentes chez les adultes, les mâles surtout. Dents pharyngiennes fines et serrées postérieurement, celles de la rangée postérieure comprimées et un peu plus hautes que les autres ; 15-18 dents chez l'adulte (11 à 60 mm LS) dans chaque rangée longitudinale médiane. Branchiospines : 3 + (0-1) + (9-10) sur le premier arc. Pectorale : 30-33 % de LS. Caudale légèrement émarginée.

Dans la nature, la maturité sexuelle est probablement atteinte à 90 mm (♀) ou 115 mm (♂). C'est aussi l'opinion de Mary Bailey (1983).

Chez les adultes (♂ seulement ?), les nageoires dorsale et anale sont allongées jusqu'à la verticale des 2/3 environ de la longueur de la caudale ; les pelviennes, avec le bord externe noir bordé de blanc, prolongées par un filament jusqu'à l'origine de l'anale ; anale avec une large portion distale noire.

Connu du bras sud-est du lac. En 1925, année des récoltes de Christy, le niveau du lac était plus bas qu'à présent et il y avait une barre de sable au déversoir du lac dans la rivière Shiré. C'est près de cette barre que furent pris les spécimens de Christy (inv. BMNH 1935.6.14.128-134).

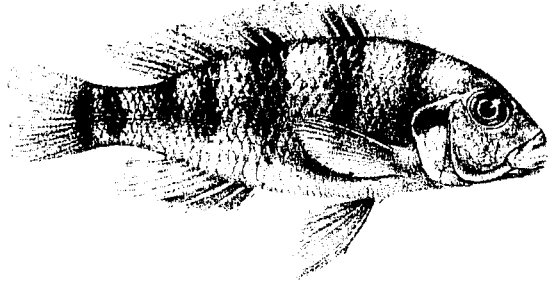


Fig. 4. - *Pseudotropheus livingstonii*, holotype, LS 60 mm, de Boulenger 1899, pl. XI fig. 2.

AFFINITÉS

Par la taille, la forme du museau et la dentition pharyngée, *Ps. livingstonii* ressemble à *Ps. greshakei* Meyer & Foerster (ce fascicule p. 107), mais chez cette dernière espèce, les lèvres sont plus épaisses, les dents internes des mâchoires plus irrégulières et moins nombreuses, et le remplacement par des unicuspidées est plus complet. Quoique le rapport du diamètre de l'œil montre des limites semblables, l'œil est plus petit chez les trois spécimens de *Ps. greshakei* que j'ai vus, par comparaison avec des *Ps. livingstonii* de la même taille. La largeur de l'espace interorbitaire est ca 34-35 % de la longueur de la tête chez *Ps. greshakei*, contre 25-29 % chez *Ps. livingstonii*. De plus, les barres sombres de *Ps. greshakei*, quand elles sont visibles, sont du type *Ps. zebra*, soit sept sous la nageoire dorsale (Meyer, commun. pers.).

Comparaison avec trois espèces possédant le patron caractéristique de *Ps. livingstonii* et aussi qui démontrent leur distinction spécifique.

1° *Ps. lanisticola* Burgess, 1976 b. Burgess comparait les types de cette espèce à celui de *Ps. livingstonii*, ce que j'ai fait, moi aussi, avec les deux paratypes du BMHN, de 53 et 55 mm LS. Ces petits Poissons atteignent évidemment la maturité sexuelle à une taille inférieure à celle des spécimens de Christy de *Ps. livingstonii*. L'espèce fut prise au chalut, un engin qui n'était pas utilisé dans le lac au temps de Livingstone et Christy, et elle préfère probablement des eaux plus profondes. Les dents des mâchoires forment deux rangées seulement, les externes solides et bicuspidées, les internes très peu nombreuses et irrégulièrement disposées. Les dents pharyngiennes (fig. 5, en bas, à gauche) sont moins nombreuses, plus fortes et écartées que chez *Ps. livingstonii*. Les filaments noirs à bords blancs des nageoires pelviennes s'étendent jusqu'aux premiers rayons mous de l'anale.

Je ne suis pas d'accord avec Ribbink et al. (1983 : 158) qui jugent que l'espèce est un synonyme de *Ps. livingstonii*.

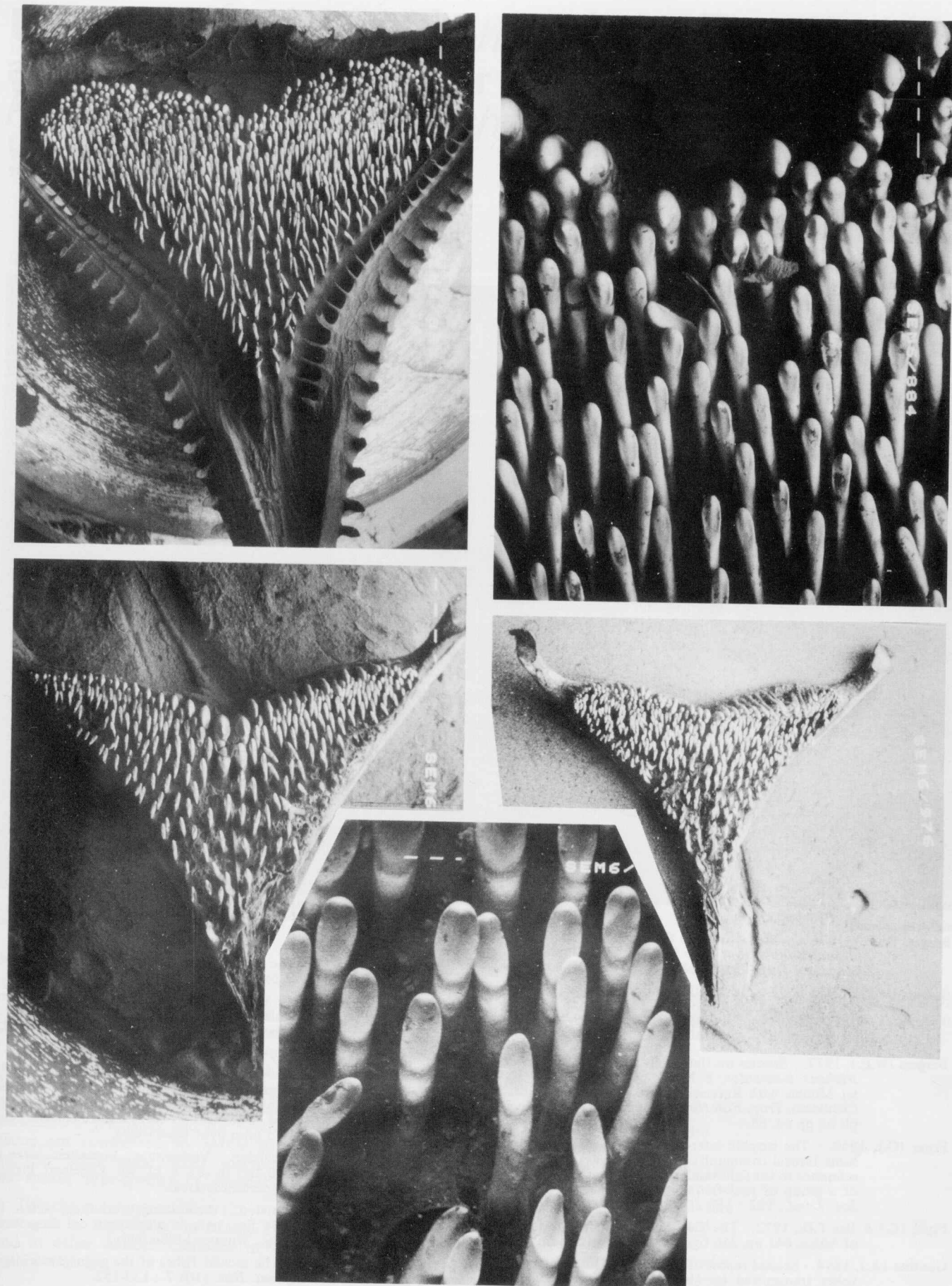


Fig. 5. - Os pharyngien inférieur de *Pseudotropheus lombardoi*, paratype de 87 mm LS (en haut à gauche) et quelques dents postérieures plus grossies (en haut à droite). Os pharyngiens de *Ps. lanisticola*, paratype de 55 mm SL (en bas à gauche) et de *Ps. livingstonii*, holotype de 60 mm LS (en bas à droite), et détail de quelques dents postérieures du dernier (au centre) (microscope à balayage).

2° *Ps. lombardoi* Burgess, 1977. Outre la couleur exceptionnelle (jaune) du mâle, cette espèce possède un type distinct de dentition pharyngienne (fig. 5, en haut), dans lequel les dents des rangées postérieures ont les couronnes arrondies et sont de même hauteur ; chaque rangée médiane comprend quinze dents pour un poisson de 85,5 mm LS. Il y a aussi plus de branchiospines (2-3) + 1 + (12-13) sur le premier arc. Les dents des mâchoires forment trois rangées et deviennent obtuses à mesure que le Poisson grandit. Chez un mâle de 85,5 mm LS, celles de la rangée interne sont unicuspidées. Les nageoires pectorales mesurent 22,2-28,6 % de la LS (Burgess).

Les nageoires pelviennes des paratypes du BMNH ne sont pas prolongées en filaments et n'ont pas les bords blanc et noir.

3° *Ps. crabro* (Ribbink et Lewis, 1982) possède aussi de fortes dents ; celles du pharynx sont solides et peu denses. La couleur de fond est jaune à gris-brun et les barres du corps, comme les régions sombres des nageoires, sont plus larges que chez les autres espèces possédant les six barres caractéristiques. La nourriture exceptionnelle de ce Poisson, qui dévore les parasites et les œufs de *Bagrus*, l'écarte de toutes les autres espèces. Son attribution au genre *Melanochromis* par les auteurs s'explique par le fait qu'ils ont suivi la définition erronée de Trewavas (1935).

Il est clair, par conséquent, que si nous prenons le patron mélanique basal de ces quatre espèces comme signe de leur étroite parenté, il nous faut assigner moins de signification phylogénétique à la denture. Nous voyons à la fois une diversité de la denture avec identité de la pigmentation basale, et une similitude de la denture (entre *Ps. livingstonii* et *Ps. greshakei*, et entre *Ps. lombardoi* et *Ps. zebra*) avec des patrons différents.

Sachant qu'un parallélisme de la denture est très répandu parmi les Cichlidés africains, j'incline à considérer que dans ce cas, le patron mélanique est le caractère le plus significatif pour la phylogénie, et à regarder les quatre espèces *Ps. livingstonii*, *Ps. lanisticola*, *Ps. lombardoi* et *Ps. crabro* comme constituant un groupe d'espèces étroitement apparentées.

Ce n'est pas nécessairement une règle universelle, comme le montre, par exemple, la variabilité du patron mélanique chez *Lethrinops variabilis* (Trewavas, 1931).

REMERCIEMENTS

Les critiques, plus ou moins explicites, des auteurs qui ont écrit sur les Cichlidés du Malawi, surtout G. Fryer, W.E. Burgess, P. Loiselle, D.S.C. Lewis et Mary Bailey, m'ont incité à revoir mon travail de 1935 sur les mbunas, et à corriger la définition qui leur a causé des difficultés. La publication par Ribbink et al. des résultats de leurs observations en plongée, en prémices du travail taxonomique que le Dr. Ribbink espère poursuivre, est une aide précieuse. De plus, j'ai eu le privilège d'une correspondance généreuse avec le Dr. Ribbink et le Dr. Lewis, ce qui aura pour résultat, je l'espère, de coordonner nos contributions respectives.

Le Dr. P.H. Greenwood a lu le manuscrit et m'a conseillé d'ajouter quelques paragraphes.

Le Dr. Digby S.C. Lewis m'a très aimablement permis de lire une version préliminaire de la première partie du travail qui paraîtra bientôt, sur une classification d'ensemble des mbunas. Je l'ai reçue après avoir écrit cet article. Ce n'est qu'en raison d'une certaine urgence que cette contribution anticipe en partie son œuvre.

J'ai le plaisir de remercier le Pr. B. Condé et le Dr. Géry pour la correction du texte français.

BIBLIOGRAPHIE

- Axelrod (H.R.) & W.E. Burgess, 1977. - African cichlids of Lakes Malawi and Tanganyika. Sixth edition. *T.F.H. pub.*. Neptune City, New Jersey, USA. 349 pp, numerous illustr.
- Bailey (M.), 1983. - Notes on the detrimental effects of in-breeding in Lake Malawi cichlids of the mbuna group. *Cichlidae* (Br. Cichlid Ass'n) 6 (1) : 2-5.
- Boulenger (G.A.), 1899. - A revision of the African and Syrian fishes of the family Cichlidae. Part II. *Proc. zool. Soc. Lond.* for 1899 : 98-143. pls XI, XII.
- Boulenger (G.A.), 1915. - Catalogue of African freshwater fishes. III. 526 pp, 351 figs.
- Burgess (W.E.), 1976 a. - Studies on the family Cichlidae. 3. A new *Melanochromis* from Lake Malawi, with comments on the genus. *Trop. Fish Hobby.* 24 (6) : 61-65, 4 col. pls.
- Burgess (W.E.), 1976 b. - Studies on the family Cichlidae. 6. A new Shell-dwelling Cichlid from Lake Malawi and its Inquiline Catfish. *Trop. Fish Hobby.* 25 (1) : 39-48, 10 col. pls, 2 figs.
- Burgess (W.E.), 1977. - Studies on the family Cichlidae : 8. *Pseudotropheus lombardoi*, a New Species of Lake Malawi Mbuna with Reversed Sexual coloration (Pisces : Cichlidae). *Trop. Fish Hobby.* 26 (2) : 63-67, incl. col. pls on pp 64, 65.
- Fryer (G.), 1959. - The trophic inter-relationships and ecology of some littoral communities of Lake Nyasa with special reference to the fishes and a discussion of the evolution of a group of rock-frequenting Cichlidae. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 132 : 153-281.
- Fryer (G.) & Iles T.D., 1972. - The Cichlid fishes of the Great Lakes of Africa. 641 pp, 350 figs, 9 pls. London & Edinburgh.
- Günther (A.), 1894. - Second report on the reptiles, batrachians and fishes transmitted by Mr. H.H. Johnston, CB, from British Central Africa. *Proc. zool. Soc. Lond.* for 1893 : 616-628, pls LIII-LVII.
- Hansen (J.) & P. Hansen, 1976. - Breeding *Pseudotropheus williamsi*, a Lake Malawi Mbuna. *Aquarist & Pondkeeper*, 40 (11) : 552-3.
- Jackson (P.B.N.) & A.J. Ribbink, 1975. - Mbuna (Rock-dwelling Cichlids of Lake Malawi, Africa). 128 pp, many illustr. *T.F.H. publ.*
- Johnson (D.H.), 1978. - Mbuna. Colorful Rock-dwelling Cichlid fishes of Lake Malawi. 84 pp. illustr. in col. & monochrome. *Pisces Publi. Corp.*, Norwalk CT, USA.
- Mayland (H.J.), 1978. - Cichliden und Fischzucht. 488 pp, many illustr. in col. & bl. wh. Landbuch-Verlag, GmbH, Hannover.
- Mayland (H.J.), 1982. - Der Malawi-See und seine Fische. 336 pp, many illustr. in col. & bl. wh. Landbuch-Verlag, GmbH, Hannover.
- Neergard (S.), 1978. - Mbuna-Cichliden. 128 pp, many illustr. in bl. wh., 4 col. pls. Kernen-Verlag, Stuttgart.
- Ransford (O.), 1966. - Livingstone's lake. x, 313 pp. London, Murray.
- Regan (C.T.), 1922. - The cichlid fishes of Lake Nyassa. *Proc. zool. Soc. Lond.* for 1921 : 675-727, pls II-VI.
- Ribbink (A.J.) & D.S.C. Lewis, 1982. - *Melanochromis crabro* sp. nov., a cichlid fish from Lake Malawi which feeds on ectoparasites and catfish eggs. *Netherlands J. Zool.*, 32 : 72-89.
- Ribbink (A.J.), B.A. Marsh, A.C. Marsh, A.C. Ribbink & B.J. Sharp, 1983. - A preliminary survey of the cichlid fishes of rocky habitats in Lake Malawi. *South afr. J. Zool.*, 18 : 147-308, incl. pls 1-12 (col.) and 13 (bl. wh.) and text-figs 1-75 (also publ. separately).
- Staek (W.), 1974. - Cichliden : Verbreitung, Verhalten Arten. I. 317 pp, 300 figs in col. & bl. wh. Engelbert Pfiem Verlag, Wuppertal-Elberfeld.
- Staek (W.), 1977. - Cichliden : Verbreitung, Verhalten, Arten. II. 196 pp, 224 figs, pour la plupart en col. Engelbert-Pfiem-Verlag, Wuppertal-Elberfeld.
- Trewavas (E.), 1931. - The cichlid fishes of the genus *Lethrinops*. *Ann. Mag. nat. Hist.* (10) 7 : 133-152.
- Trewavas (E.), 1935. - A synopsis of the cichlid fishes of Lake Nyasa. *Ann. Mag. nat. Hist.* (10) 16 : 65-118.
- Trewavas (E.), 1983. - Tilapia fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia*. 583 pp. 188 figs. British Museum (Natural History). Publ. n° 878.