

## RÉGIME ALIMENTAIRE DES *HAPLOCHROMIS* (TELEOSTEI : CICHLIDAE) DU LAC KIVU EN AFRIQUE

### I. RELATIONS TROPHIQUES INTERSPÉCIFIQUES

par

A. P. ULYEL\*, F. OLLEVIER\*, R. CEUSTERS\*  
et D. THIJIS VAN DEN AUDENAERDE\*\*

\*Laboratoire d'Ecologie et Aquaculture,  
Institut de Zoologie, Katholieke Universiteit Leuven (KUL),  
Naamsestraat 59, B-3000 Leuven (Belgique)

\*\*Musée Royal de l'Afrique Centrale, B-1980 Tervuren, (Belgique).

### RÉSUMÉ

La présente étude a porté sur l'analyse des contenus stomacaux de 456 échantillons d'*Haplochromis* représentant 10 espèces d'*Haplochromis* endémiques du lac Kivu. Il ressort de ces analyses que ces *Haplochromis* ne présentent pas de fortes interactions compétitives. Elles occupent dans le lac des niches écologiques nettement distinctes, excluant les regroupements de prédatons sur des proies fondamentales de leur régimes spécifiques.

Les rares pressions compétitives observées concernent des proies d'importance secondaire pour l'une ou l'autre espèce lors de l'exploitation partielle en commun d'une proie relativement abondante.

L'absence de compétition alimentaire chez les *Haplochromis* serait la conséquence de la radiation adaptative du régime des espèces adaptées à rechercher un type donné de nourriture. Elle pourrait aussi être la conséquence des adaptations liées à une compétition ancestrale.

*Mots clés* : Compétition interspécifique, relations trophiques, *Haplochromis*, Cichlidae, lac Kivu.

## Food and feeding habits of *Haplochromis* (Teleostei : Cichlidae) from lake Kivu in Africa

### I. Interspecific trophic relations

#### SUMMARY

The present study deals with the analysis of stomach contents of 456 *Haplochromis* belonging to 10 distinct species endemic to lake Kivu. It is shown that there is no marked food competition between *Haplochromis* species.

Each species occupies in the lake an ecological niche sufficiently distinct from others and competition for important preys is avoided. The exceptional cases in which competition for food was observed, concern some prey of minor importance suggesting a partial overlap of some *Haplochromis* species to prey on abundant prey items.

It may be concluded that absence of marked food competition among *Haplochromis* species, is a consequence of adaptative radiation which has resulted in a distinct feeding habit of the different species or the consequence of fixed adaptations probably due to passed competition.

*Key words* : Interspecific competition, trophic relations, *Haplochromis*, Cichlidae, lake Kivu.

#### INTRODUCTION

Les espèces du genre *Haplochromis* constituent l'un des groupes piscicoles les plus importants du lac Kivu. Bien que de nombreuses publications et autres ouvrages généraux aient été consacrés à leur systématique (COENEN *et al.*, 1984 ; SNOEKS, 1986 ; SNOEKS *et al.*, 1987), avec parfois quelques indications fragmentaires sur leurs régimes alimentaires (VERBEKE, 1957 ; MAHY, 1979), leurs relations alimentaires restent cependant très peu étudiées.

L'étude du régime alimentaire par analyse des contenus stomacaux permet de résoudre avant tout la question des ressources alimentaires de manière qualitative et quantitative, de comprendre si en milieu naturel, les différentes espèces d'un même groupe ont un régime individualisé ou non et de comparer les relations alimentaires existant entre les espèces étudiées. Ceci implique les notions de niche écologique, de spécialisation alimentaire ainsi que des compétitions interspécifiques qui en découlent. Tel est le but de la présente étude.

#### MATÉRIEL ET MÉTHODES DE TRAVAIL

##### Récolte des échantillons

Les poissons ont été capturés au lac Kivu à l'aide des filets maillants de 10, 12, 15, 20 et 25 mm de mailles posés entre 0 et 70 m de profondeur. 456 poissons de

longueur standard (LS) située entre 47 et 196 mm, représentant 10 espèces ont été analysés. Ce matériel provient de deux lots de capture. Le premier lot a été recolté au cours de la période d'août à octobre 1981 par la mission Murakoze I, tandis que le second lot a été pêché entre la période du 10 février au 15 mai 1987.

Afin d'arrêter le processus de digestion après capture, les poissons ont reçu immédiatement dans la cavité viscérale une injection de formaldéhyde 10 % et ont été fixés soit dans l'alcool 75 %, soit dans du formol 4 % pour les analyses ultérieures.

### Méthodes d'analyses de contenus stomacaux.

Les méthodes d'étude du régime alimentaire par analyse de contenus stomacaux ont déjà fait l'objet de multiples publications (HYNES, 1950 ; WINDEL, 1968 ; BERG, 1979 ; HYSLOP, 1980).

Nous avons adopté la méthode des « points » de HYNES (1950) qui est une combinaison des méthodes à la fois numériques et volumétriques ou pondérales. Elle consiste à attribuer à chaque proie dénombrée un certain nombre de points en fonction de son abondance et de sa taille. Le nombre total des points obtenus pour chaque item alimentaire est exprimé en pour-cents par rapport à l'ensemble des points obtenus pour toutes les proies.

### Traitements statistiques des données.

Les données chiffrées ont été traitées par les analyses de corrélations canoniques (CANCORR) ainsi que par les analyses canoniques discriminatoires (CANDISC) utilisant le système SAS (5<sup>e</sup> édition, 1985).

20 variables alimentaires et 10 variables espèces ont été retenues pour les analyses et seuls les estomacs représentant au moins 15 % du volume total de réplétion ( $V_{\text{Esto}} \geq 15$ ) ont été utilisés pour les tests de similarités et dissimilarités. Au cours de nos analyses, nous avons considéré les premières corrélations qui décrivent la plus grande partie de la variabilité totale, soit 84 %. Elles recouvrent respectivement 41 %, 28 % et 15 % ( $p < 0.0001$ ) et correspondent aux variables canoniques  $V_{C1}$ ,  $V_{C2}$  et  $V_C$  des tableaux 1 et 2.

Pour visualiser les résultats et différencier les groupes alimentaires, nous avons projeté sur les axes des variables canoniques « proies », les scores des observations individuelles de chaque espèce de même que les corrélations de variables « espèces » avec ces variables canoniques « proies » (Fig. 1).

Sur la figure 2, nous avons fait la projection des corrélations de variables « espèces » et « proies » avec les variables canoniques « proies » sur les axes des variables canoniques « proies » (Fig. 2). Ces « biplots » permettent de visualiser les relations entre « espèces » et « proies ».

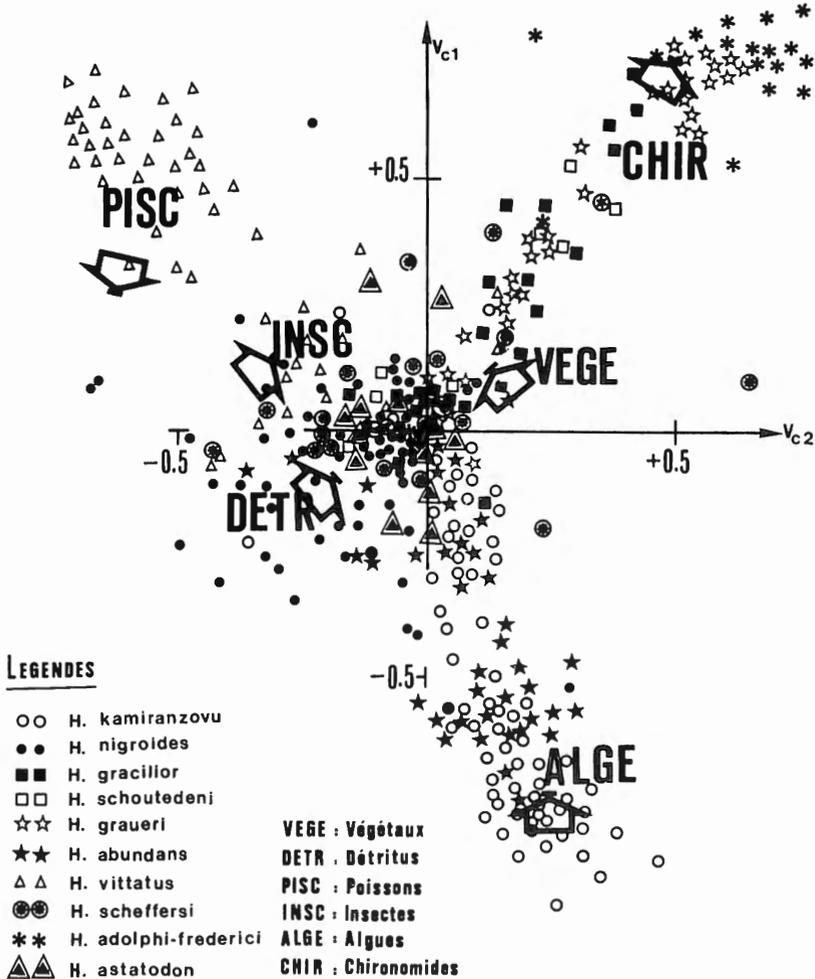


Fig. 1. — Représentation schématique des scores individuels des 10 espèces d'*Haplochromis* et valeurs de corrélations des variables « proies » avec leurs propres variables canoniques sur les axes des variables canoniques « proies ». Les flèches indiquent les positions exactes des variables canoniques « proies » ( $V_{c1}$ ,  $V_{c2}$ ).

Les relations alimentaires entre espèces ont été illustrées par représentation graphique dans un espace euclidien multidimensionnel des valeurs des 3 premiers axes canoniques  $CAN_1$ ,  $CAN_2$  et  $CAN_3$ , tandis que les probabilités ont été établies par les valeurs du F-test des Distances de Mahalanobis ( $p > D_{mah}$ ) (Fig. 3, tableau 4).

TABLEAU 1

*Corrélations canoniques entre les variables « proies » et leurs variables canoniques (Pr.P<sub>Can</sub>)*

<i>Catégories des proies</i>	Pr.P <sub>Can</sub>		
	V <sub>C1</sub>	V <sub>C2</sub>	V <sub>C3</sub>
Poissons (PISC)	0,23	-0,79	-0,37
Restes animaux (ANIM)	0,01	-0,12	0,22
Matières organiques (DETR)	-0,15	-0,20	0,31
Bacillariophycées (DIAT)	-0,13	0,04	0,09
Larves de chironomides (CHIR)	0,74	0,50	-0,30
Cladocères (CLAD)	-0,05	-0,02	0,39
Copépodes (COPE)	-0,19	0,02	0,20
Rotifères (ROTI)	-0,01	-0,02	0,19
Algues (ALGE)	-0,75	0,19	-0,51
Diptères (DIPT)	0,05	-0,02	0,35
Restes d'insectes (INSC)	0,15	-0,30	-0,12
Débris végétaux (VEGE)	0,13	0,12	0,06
Plécoptères (PLEC)	-0,02	-0,05	0,13
Ephéméroptères (EPHE)	-0,03	-0,05	0,16
Hyménoptères (HYMN)	0,05	0,01	0,17
Ostracodes (OSTR)	0,06	0,06	0,24
Sédiments (SEDI)	-0,02	0,14	-0,10
Nématodes (NEMA)	-0,12	0,03	0,11
Acanthocéphales (ACAN)	0,02	0,02	0,12
Acaris (ACAR)	0,04	-0,03	0,03

TABLEAU 2

*Corrélations canoniques entre les variables « espèces » et les variables canoniques « proies » (Esp.P<sub>Can</sub>)*

Catégories des proies	Esp.P <sub>Can</sub>		
	V <sub>C1</sub>	V <sub>C2</sub>	V <sub>C3</sub>
<i>H. « abundans » (ABUN)</i>	-0,34	0,07	-0,13
<i>H. adolphifrederici (ADOL)</i>	0,41	0,28	0,24
<i>H. astatodon (ASTA)</i>	0,01	<0,01	0,04
<i>H. gracilior (GRAC)</i>	0,15	0,06	0,19
<i>H. graueri (GRAU)</i>	0,33	0,24	-0,08
<i>H. kamiranzovu (KAMI)</i>	-0,47	0,13	-0,28
<i>H. murakoze (MURA)</i>	—	—	—
<i>H. nigroides (NIGR)</i>	-0,07	-0,17	0,31
<i>H. scheffersi (SCHE)</i>	0,07	-0,01	0,28
<i>H. schoutedeni (SCHO)</i>	0,11	0,07	0,05
<i>H. vittatus (VITT)</i>	0,24	-0,63	-0,26

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

### Caractérisation des groupes alimentaires.

Le tableau 3 donne les moyennes arithmétiques (M $\bar{E}$ ) calculées pour 20 catégories de proies importantes inventoriées dans les contenus stomacaux de 456 échantillons d'*Haplochromis* ainsi que les volumes moyens de proies par espèce. Leurs corrélations canoniques sont consignées dans les tableaux 1 et 2.

En observant ces valeurs, on peut reconnaître a priori 4 groupes alimentaires importants composés d'algues (M $\bar{E}$   $\pm$  SD = 16,63  $\pm$  27,42), de débris organiques (M $\bar{E}$  = 10,66  $\pm$  16,51), de larves de chironomides (M $\bar{E}$  = 9,53  $\pm$  20,85) et de poissons (M $\bar{E}$  = 4,27  $\pm$  18,35). Ces groupes sont suivis des items alimentaires qui bien qu'ayant des moyennes arithmétiques relativement élevées, montrent des corrélations avec leurs variables canoniques très faibles, proches de la valeur 0 (tableau 1). Ce sont les copépodes (MAE = 4,68  $\pm$  9,95), les Cladocères (MAE = 3,04  $\pm$  7,46), les diptères (MAE = 1,78  $\pm$  7,48)... Ils constituent le cinquième groupe alimentaire, celui des omnivores.

TABLEAU 3

*Proportions moyennes des proies inventoriées dans les estomacs de tous les individus analysés (MÆgI ± SD) comparées à celles des catégories de proies par espèce. Les valeurs de MÆ ≤ 0.1 ne sont pas reprises sur ce tableau.*

Espèces étudiées Nombre d'individus (N)		Volume moyen des proies (MÆ ≥ 0.1) par espèce analysée								
		ABUN (66)	GRAU (62)	GRAC (34)	SCHO (9)	KAMI (62)	NIGR (95)	ADOL (19)	SCHE (53)	ASTA (10)
Proies	MÆgI ± SD									
ALGE	16,63 ± 27,42	33,64				54,01	9,20	1,87	5,29	5,60
DETR	10,66 ± 16,51	14,74	1,41		7,33	4,13	17,04	2,71	33,19	8,96
CHIR	9,53 ± 20,84		34,77	14,18	24,83		13,72	61,08	6,98	
COPE	4,68 ± 9,95		3,20	3,63	3,42	6,59	8,63		3,66	
PISC	4,28 ± 18,35						4,03			49,04
CLAD	3,04 ± 7,46			6,48	4,26	3,36	5,73		4,06	
ANIM	2,93 ± 11,49			3,49			4,93		6,00	3,70
DIPT	1,78 ± 7,48			4,94			2,67		4,81	
SEDI	1,74 ± 6,66	4,64							1,93	5,83
DIAT	1,63 ± 5,60	4,72					1,17			2,26
INSC	1,36 ± 9,91									11,11
PONT	1,22 ± 7,63						1,69			
VEGE	0,84 ± 2,95								1,14	4,53
EPHE	0,57 ± 4,54						1,85			
OSTR	0,18 ± 0,72								0,63	

Les légendes sont identiques à celles des tableaux 1 et 2.

TABLEAU 4

*Matrices réciproques des valeurs des distances de Mahalanobis (matrice inférieure)  
et de coefficients des corrélations simples (matrice supérieure)  
entre les paires de 10 espèces d'Haplochromis pour 20 variables alimentaires.*

Espèces	ABUN	SCHO	ADOL	GRAU	KAMI	GRAC	NIGR	SCHE	ASTA	VITT
ABUN	—	-0,07	-0,10	-0,14	-0,08	-0,13	-0,24	-0,17	-0,07	-0,12
PAUC	2,98 **		-0,03	-0,05	-0,06	-0,04	-0,08	-0,06	-0,02	-0,04
ADOL	4,96	3,30		-0,07	-0,09	-0,07	-0,12	-0,08	-0,03	-0,06
GRAU	3,28	1,44	2,37		-0,13	-0,09	-0,17	-0,12	-0,05	-0,08
KAMI	1,62	3,51	5,30	3,72		-0,13	-0,23	-0,16	-0,07	-0,11
GRAC	2,86	1,80	4,05	2,17	3,38		-0,16	-0,11	-0,05	-0,08
NIGR	2,02	2,28	4,66	2,84	2,57	2,13		-0,21	-0,09	-0,15
SCHE	2,38	1,88	4,34	2,47	2,96	1,89	1,46		-0,06	-0,10
ASTA	2,58 **	2,97	4,45	3,33 **	3,66 **	3,21 **	2,49 **	2,69 **		-0,04
VITT	4,75	4,56	5,70	4,72	5,16	4,48	4,05	4,28	4,72	—

\*\* =  $P > 0,05$  (interactions compétitives positives). Les autres valeurs sont hautement positives ( $p \leq 0,001$ ).

### Relations alimentaires interspécifiques.

Les différentes analyses de corrélations effectuées entre les paires de 10 espèces d'*Haplochromis* spp. pour 20 catégories de proies, ainsi que les analyses canoniques discriminatoires (CANDISC) exprimées en termes de distances de Mahalanobis ( $D_{mah}$ ) reprises au tableau 4, permettent d'aboutir aux constatations suivantes :

- 1) les corrélations canoniques (CANCORR) entre espèces et proies distinguent nettement les groupes alimentaires c'est-à-dire les piscivores, les carnassiers entomophages, les détritiphages, les microphytophages et les omnivores.
- 2) les corrélations simples s'établissant entre les espèces sont en général faibles et négatives, et par conséquent les régimes alimentaires des différentes espèces sont distincts et diversifiés.
- 3) les analyses canoniques discriminatoires multivariées (CANDISC) montrent des valeurs de distances de Mahalanobis hautement significatives.
- 4) les chevauchements alimentaires entre certaines espèces ne concernent que quelques rares items alimentaires d'importance secondaire consommés par l'une ou l'autre espèce.

On observe que les régimes d'*H. schoutedeni* et *H. « abundans »* se recoupent ( $D_{mah} = 2,98$ ,  $p = 0,99$ ) pour certaines proies, bien que la première espèce soit entomophage à tendance omnivore, tandis que la seconde est phytophage. Ce phénomène s'expliquerait vraisemblablement par la variabilité individuelle à l'intérieur même des groupes et/ou par les différences qui existent entre les divers groupes comparés.

Il serait cependant hâtif de conclure à une compétition quelconque, en raison d'une part, du faible nombre des échantillons d'*H. schoutedeni* ( $n = 9$ ) utilisés pour les analyses et d'autre part, à cause de la prédation commune sur des proies secondaires aux régimes principaux, en l'occurrence les débris organiques et les microcrustacés du zooplancton et même le sédiment.

Quelques relations de compétitions alimentaires positives apparaissent également entre *Haplochromis astatodon* ( $n = 10$ ), au régime détritiphage, avec les espèces *H. « abundans »* ( $D_{mah} = 2,58$ ,  $p = 0,99$ ), *H. graueri* ( $D_{mah} = 3,33$ ,  $p = 0,38$ ), *H. nigroides* ( $D_{mah} = 2,49$ ,  $p = 0,99$ ), *H. kamiranzovu* ( $D_{mah} = 3,66$ ,  $p = 0,67$ ), *H. gracilior* ( $D_{mah} = 3,21$ ,  $p = 0,37$ ) et avec *H. scheffersi* ( $D_{mah} = 2,69$ ,  $p = 0,96$ ).

Les valeurs hautement positives ( $p \leq 0,001$ ) observées entre les espèces de régime identique, comme par exemple *H. adolphi frederici*, *H. graueri*, et *H. schoutedeni*, espèces au régime carnassier entomophage, s'expliquerait par l'ordre de grandeur qu'occupe chaque item dans les régimes individuels spécifiques. Les espèces se différencient nettement entre elles par leurs proies secondaires. Ces spécificités se rencontrent également chez les espèces omnivores *H. gracilior*, *H. nigroides* et *H. scheffersi* qui manifestent avec *H. astatodon* une compétition partielle.

Cela conduit en effet à la notion de « niche breadth » définie par CASWELL (1976) comme point de jonction de l'utilisation d'une ressource ou de ressources par deux ou plusieurs espèces, autrement dit la région d'un espace ou portion de niche

partagée par 2 ou plusieurs niches contigues. C'est un processus consistant en une « prédation équivalente », c'est-à-dire la recherche similaire par deux espèces de proies équivalentes à la fois dans leur niche écologique propre et dans un espace environnemental commun (HANSKI, 1981). C'est ainsi que l'on observe par exemple qu'*H. astatodon* partage les algues et les pellicules organiques avec *H. kamiranzovu* et *H. « abundans »*, de même qu'il partage les sédiments ainsi que les diatomées, des aliments qui représentent des volumes relativement importants dans le régime d'*H. « abundans »*. Pourtant les 3 espèces appartiennent à des groupes alimentaires différents.

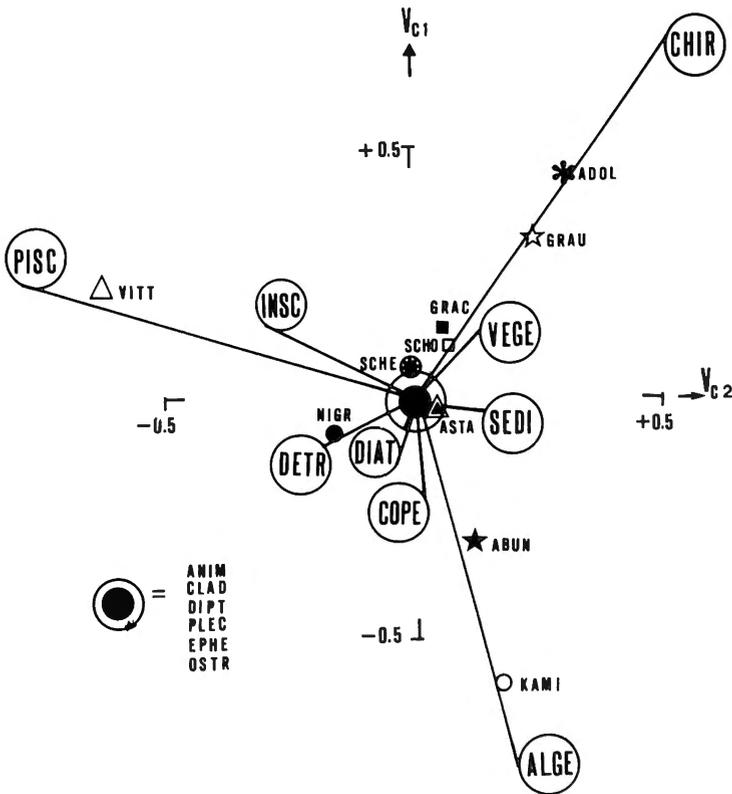


Fig. 2. — Représentation graphique des corrélations des variables « espèces » et des variables « proies » avec les variables canoniques « proies » ( $V_{C1}$ ,  $V_{C2}$ ).

Les espèces d'*Haplochromis* doivent donc s'être adaptées aux différents facteurs des conditions environnementales, avoir co-évolué de manière à occuper chacune une partie différente du site par « changement d'habitat » ou « habitat shift » (SCHOENER, 1974), où elles se sont retrouvées chacune le compétiteur supérieur (CONNEL, 1980).

Ainsi face à certains prédateurs comme *H. vittatus* par exemple, elles devraient tolérer la présence de celui-ci si la pression prédatrice est mineure, adapter leur physiologie, leur anatomie ou leur comportement de manière à riposter (coévolution) ou simplement occuper un environnement exempt de ce prédateur (THORP, 1986).

Toutefois, les mesures de la largeur des niches (niche breadth) au sens de COLWELL et FUTUYMA (1971) ainsi que du chevauchement des niches qui toutes deux dépendent de la distribution des individus par rapport au niveau des ressources des catégories écologiques, devraient être indépendantes de l'abondance relative des espèces et du nombre des états de ressources considérés. Elles devraient plutôt tenir compte des degrés de distinction des états des ressources vus par les organismes concernés eux-mêmes (COLWELL et FUTUYMA, 1971).

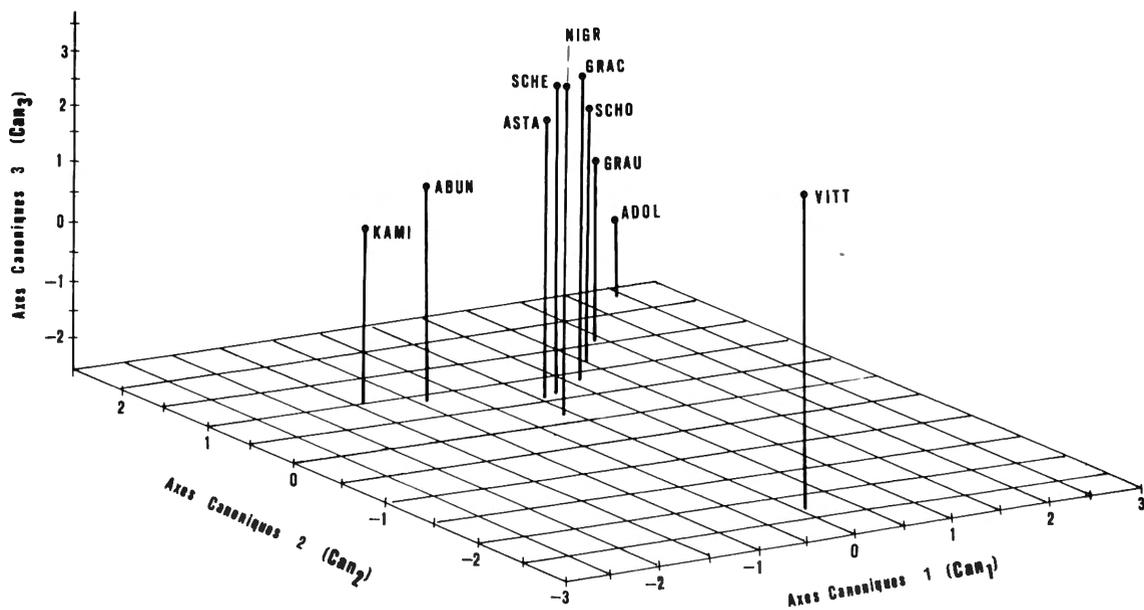


Fig. 3. — Séparation alimentaire des 10 espèces d'*Haplochromis* par la distance de Mahalanobis sur les 3 premiers axes canoniques alimentaires de 20 variables « proies ».

En définitive, bien que ni la présence, ni l'absence de chevauchement alimentaire ne soient une indication de la présence ou de l'absence d'une éventuelle compétition, nous pourrions interpréter nos résultats obtenus sur les *Haplochromis* d'après le terminologie de PIM (1980) comme étant une « compétition exploitative » modelée par deux ou plusieurs prédateurs qui partagent au moins une proie (PIMM, 1980). Elle permet en effet aux espèces en compétition partielle de coexister bien qu'elles soient l'objet des pressions multiples, faibles ou diffuses (MACARTHUR, 1972) dues à l'utilisation d'un même type d'aliment. Ce genre de ségrégation écologique pourrait aussi se produire naturellement selon différents axes comme le temps, les gradients de température (BARBAULT, 1983). Par ailleurs les valeurs positives montrant que la plupart des proies ne sont pas partagées pourraient être une indication des

adaptations résultant d'une compétition antérieure, passée ou en cours, que l'on ne saurait déterminer sur le terrain à défaut d'une réplique expérimentale en laboratoire des phénomènes naturels.

### CONCLUSIONS

Les analyses présentement effectuées nous permettent d'aboutir aux constatations suivantes :

- 1) les *Haplochromis* se répartissent entre 5 régimes alimentaires : Carnassiers piscivores, Carnassiers entomophages, Microphytophages, Omnivores et Détritivores ;
- 2) les *Haplochromis* occupent des niches écologiques distinctes. Ils exercent une prédation à des degrés différents sur des proies identiques. Ils sont un exemple de coexistence alimentaire où se chevauchent les niches écologiques sans interférences sur les individus en compétition ;
- 3) les relations compétitives alimentaires interspécifiques positives observées sont exercées sur des proies d'importance secondaire sans que les espèces ne soient nécessairement d'un même groupe alimentaire ;
- 4) deux espèces présentent des régimes relativement spécialisés : *Haplochromis vittatus* (piscivore), et *H. kamiranzovu* (microphytophage). Ceci indique une envergure ou un recouvrement de niches trophiques restreint de leurs espaces environnementaux vitaux respectifs (COLWELL et FUTUYMA, 1971).

### REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier très sincèrement Lieven Verheust et Luc Janssens pour leur aide au cours des récoltes du matériel au lac Kivu. Nous exprimons également nos remerciements aux services de bourses de l'Administration Générale de la Coopération au Développement (A.G.C.D.) ainsi qu'au Ministère Zaïrois de l'Enseignement Supérieur, Universitaire et à la Recherche Scientifique (E.S.U.R.S.) pour les aides financières. Cette recherche a également été subsidiée par la Fondation Nationale pour la Recherche Scientifique Belge, projet des Cichlides n° 2900584 N FKFO. Le travail de terrain au lac Kivu a été réalisé dans le cadre de la coopération scientifique entre le Musée Royal de l'Afrique Centrale (M.R.A.C.) à Tervuren et l'Institut National de la Recherche Scientifique (I.N.R.S.) à Butare, Rwanda.

### RÉFÉRENCES

- BARBAULT, R. (1983) — Les coactions interspécifiques, IN : *Ecologie générale*, Ed. Masson, Paris, 1983, 224 pp.
- BERG, J. (1979) — Discussion of investigating the food of fishes with reference to preliminary study of the prey of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae), *Mar. Biol.*, **50**, 263-273.

- CASWELL, H. (1976) — Community structure : A natural model analysis, *Ecological Monographs*, **46**, 327-354.
- COENEN, E., J. SNOECKS and D. THIJS VAN DEN AUDENAERDE (1984) — Description d'*Haplochromis murakoze* COENEN *et al.*, 1984 du lac Kivu, *Rev. Zool. afr.*, **98** (3), 660-669.
- COLWELL, R. K. and D. J. FUTUYMA (1971) — On the measurement of niche breadth and overlap., *Ecology*, vol., **52**, 567-576.
- CONNEL, J.H. (1980) — Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition pas, *Oikos*, **35**, 131-138.
- HANSKI, I. (1981) — Coexistence of competitors in patchy environment without predation, *Oikos*, **37**, 306-312.
- HYNES, H. B. N. (1950) — The food of freshwater Sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of method used in studies of the food of fishes, *J. Anim. Ecol.*, **19**, 35-58.
- HYSLOP, E. J. (1980) — Stomach contents analysis — a review of methods and their application, *J. Fish Biol.*, **17** (4), 411-429.
- MACARTHUR, R. H. (1972) — *Geographical ecology*. Harper and Row, New-York : 269 pp.
- MAHY, H. (1979) — Biologie et écologie du lac Kivu, *Etudes Rwandaises, Univ. Nat. Rwanda, Butare*, **12** (3), 108 pp.
- PIMM, S. L. (1980) — Food web design and the effect of species deletion, *Oikos*, **35**, 139-149.
- SCHOENER, T. W. (1974) — Competition and the form of habitat shift, *Theoret. Pop. Biol.*, **6**, 265-307.
- SNOECKS, J. (1986) — Some problems in taxonomic research of the haplochromine taxa from the lake Kivu, *Ann. Mus. Roy. Centr., Sc. Zool., Vol.*, **251**, 15-138.
- SNOECKS, J., D. THYS VAN DEN AUDENAERDE and L. DE VOS (1987) — Polymorphisme génétique des patrons de corolation et taxonomie des *Haplochromis* (Pisces, Cichlidae) du lac Kivu, *Rev. Zool. Afr.*, **101**, 293-295.
- THORP, J. H. (1986) — Two distinct roles for predators in freshwater assemblages, *Oikos*, **47**, 75-82.
- VERBEKE, J. (1957) — Le régime alimentaire des poissons du lac Kivu et l'exploitation des ressources naturelles du lac. Exploration Hydrobiologique des lacs Kivu, Edouard et Albert (1952-1954), *Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.*, **3** (2), 3-24.
- WINDELL, J. T. (1968) — Food analysis and rate digestion, IN : RICKER W. E. — *Methods for assessment of fishes production in freshwaters*. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburg : 197-203.