

ARTICLE ORIGINAL

Etude préliminaire du comportement d'hybridation de *Barbus barbus* (L.) et de *Barbus meridionalis* (Risso) en aquarium*

par

J. JEANDARME**, P. PONCIN** et P. BERREBI***

SUMMARY : Preliminary study of the behaviour of hybridization between *Barbus barbus* and *Barbus meridionalis* in aquarium

This paper reports the preliminary behavioural study of the hybridization between two species of barbels (*Barbus barbus* and *Barbus meridionalis*) maintained in aquarium, at a 23 °C temperature and under a 16L/8D photoperiod. Five experimental groups of different combinations of the two species were formed. Spawning was induced using carp pituitaries extracts (hypophysation). The evolution of various behaviours (activity, courtship, spawning,...), after hypophysation, is related, showing similar results in each group. Reproductive behaviour and spawnings attempts appeared after about 9 hours (220 hour-grade on average). The reproductive behaviour of the two species appeared to be similar and hybridizations were observed, showing that mating between the two species is not prevented by a complete behavioural barrier.

RESUME

Cet article synthétise les résultats préliminaires d'une étude comportementale de l'hybridation de deux espèces de barbeaux (*Barbus barbus* et *Barbus meridionalis*) maintenus en aquarium à une température de 23 °C et sous une photopériode de 16L/8N. Cinq lots expérimentaux conspécifiques et hétérospécifiques sont constitués. L'activité reproductrice des individus est induite par l'injection d'extraits hypophysaires de carpes (hypophysation). L'évolution, au cours du temps, des comportements est décrite. Elle est comparable pour chaque lot expérimental : les comportements reproducteurs et les pontes apparaissent après environ 9 heures (220 degrés-heure en moyenne). Le comportement reproducteur, semblable chez les deux espèces, les hybridations observées et les oeufs produits dans les différentes combinaisons montrent qu'il n'existe pas de barrière comportementale à l'hybridation des deux espèces.

* Manuscrit reçu le 18 décembre 1992 ; accepté le 1^{er} mars 1993.

** Université de Liège, Service d'Ethologie et de Psychologie animale (Prof. J.-Cl. RUWET), Laboratoire d'Ethologie des Poissons, 22, quai Van Beneden, B-4020 LIEGE, Belgique.

*** Université Montpellier II, Laboratoire Génôme et Populations (URA 1493 du CNRS), Place E. Bataillon, F-34095 MONTPELLIER, cedex 05, France.

INTRODUCTION

L'hybridation, qu'elle soit naturelle (BERREBI *et al.*, 1989 ; PAYNE *et al.*, 1972 ; SOLOMON et CHILD, 1978) ou artificielle (HICKLING, 1968 ; PHILIPPART et BERREBI, 1990) constitue un phénomène assez fréquent chez les poissons téléostéens. Chez les Cyprinidés du genre *Barbus*, des hybrides entre *Barbus barbatus* et *Barbus meridionalis* ont été découverts dans le sud de la France, dans la Lergue, un affluent de l'Hérault (BERREBI *et al.*, 1987 et 1989). Dans cette rivière, le barbeau méridional peuple la partie supérieure du fleuve tandis que le barbeau fluviatile occupe la majeure partie du cours d'eau sillonnant la plaine (photos 1 et 2). Entre ces deux sites, on rencontre une zone hybride longue de 5 kilomètres, où aucun des hybrides pêchés n'est de première génération (PHILIPPART et BERREBI, 1990).



Photo 1. Vue partielle de l'Aubaygue, petit affluent de l'Hérault (sud-est de la France), au mois de mai. Zone à barbeaux méridionaux *Barbus meridionalis* (photo E. BARAS).

Des hybridations artificielles, d'abord entre des femelles *Barbus barbatus* et des mâles méridionaux (PHILIPPART et BERREBI, 1990) puis entre des femelles méridionales et des mâles communs ont été réalisées à la pisciculture expérimentale de Tihange (Belgique). L'étude d'hybrides naturels ou artificiels a déjà fait l'objet de plusieurs travaux de nature morphologique, physiologique et génétique (BERREBI *et al.*, 1989 ; PHILIPPART et BERREBI, 1990 ; POUYAUD, 1990). Par contre, les aspects éthologiques ont, jusqu'à présent, été complètement négligés. Une approche comportementale s'avère pourtant essentielle pour connaître les possibilités actuelles d'hybridation de ces deux espèces. Le comportement reproducteur constitue, en effet, l'ultime étape par laquelle un croisement naturel peut se réaliser.



Photo 2. Vue partielle de l'Hérault (sud-est de la France), au mois de mai. Zone à barbeaux fluviaux *Barbus barbatus* (photo E. BARAS).

MATERIEL ET METHODES

Les recherches ont été menées au laboratoire d'Ethologie des poissons du Service d'Ethologie - Aquarium de Liège. Les barbeaux communs proviennent du Centre de Recherche (CÉRER) de Tihange (PHILIPPART *et al.*, 1989). Les barbeaux méridionaux ont été capturés en milieu naturel, dans l'Aubaygue, affluent de la Lergue (bassin de l'Hérault, France). La description morphologique (expl. : premier rayon de la nageoire dorsale denticulé chez *Barbus barbatus*) et génétique des espèces a déjà été réalisée en détails par plusieurs auteurs (BERREBI *et al.*, 1989 ; PHILIPPART et BERREBI, 1990 ; PIVNICKA et CERNY, 1987).

Nous avons constitué 5 lots expérimentaux de barbeaux :

Lot 1 : 1 femelle *Bb* (L=334 mm) x 4 mâles *Bb* (L=194 à 223 mm),

Lot 2 : 1 femelle *Bm* (L=206 mm) x 4 mâles *Bm* (L=96 à 108 mm),

Lot 3 : 1 femelle *Bb* (L=328 mm) x 4 mâles *Bm* (L=98 à 149 mm),

Lot 4 : 1 femelle *Bm* (L=201 mm) x 4 mâles *Bb* (L=207 à 231),

Lot 5 : 1 femelle *Bm* (L=207) x 2 mâles *Bb* (L=194-197) et 2 mâles *Bm* (L=112-115).

Les poissons étaient maintenus dans des aquariums proportionnels à leur taille (1000 l pour *B. barbatus* et 600 l pour *B. meridionalis*). Ils étaient nourris à satiété au moyen de larves de chironomides surgelées (vers de vase) ou d'asticots vivants. La température de l'eau était maintenue à 23 °C (± 1 °C) et la photopériode fixée à 16L/8N. Un courant d'eau était créé dans chaque aquarium (± 21 cm/sec au milieu des aquariums), au moyen d'une pompe. Chaque aquarium était muni d'un abris en PVC suspendu à 20 cm du fond (2.400 cm² pour *B.b.* et 1.200 pour *B.m.*). Le fond des aquariums était tapissé de gros gravier (± 5 mm de diamètre), indispensable pour l'expression des comportements reproducteurs (GOUGNARD *et al.*, 1987).

Les observations comportementales ont été enregistrées à l'aide d'une caméra et d'un magnéto-scope, commandés à partir d'un local adjacent au laboratoire.

Afin de stimuler l'activité reproductrice des poissons et d'induire la ponte, ils ont reçu une seule injection d'extrait hypophysaire de carpe (10 mg / kg de poissons) suivant la méthode décrite par KOURIL *et al.* (1988) chez *Barbus barbuis* et WOYNAROVICH et HORVATH (1981) chez *Cyprinus carpio*. Les femelles mûres étaient sélectionnées sur la base de critères morphologiques (papille génitale saillante, abdomen dilaté). Les mâles étaient tous spermiantes. Les injections étaient administrées dès l'aube. Les données étaient ensuite analysées en continu jusqu'à disparition totale des comportements reproducteurs.

RESULTATS

1. Evolution des comportements observés au cours du temps, après injection hormonale

L'évolution des comportements suit un schéma comparable dans chaque lot expérimental. A titre d'exemple, les **figures 1 et 2** représentent les principaux résultats du lot 1. Le repos sous l'abri, maximum au début des expériences, fait progressivement place aux activités de reproduction et aux tentatives de pontes après environ 9 heures (soit 207 degrés/heure pour le lot 1 et entre 168 et 322 degrés/heure pour les autres lots). Chez les mâles, l'augmentation d'activité est plus brutale et atteint des valeurs plus élevées que chez la femelle.

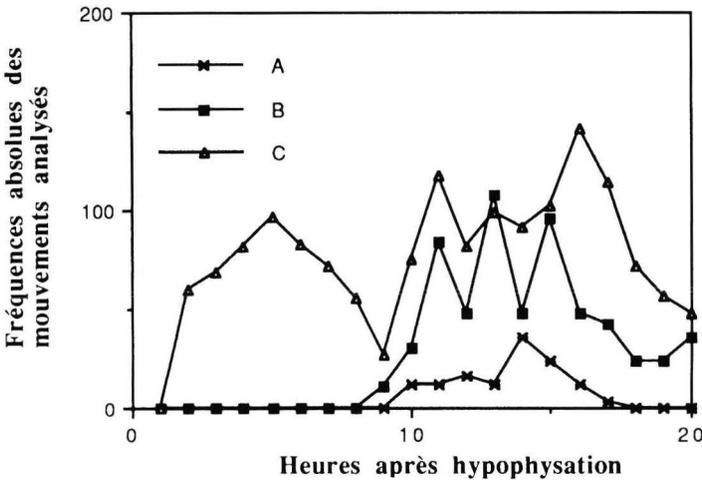


Fig. 1. Evolution des comportements analysés au cours du temps, après hypophysation chez une femelle *B. barbuis* accompagnée de 4 mâles (lot 1).
A : interactions mâles - femelle (nages communes) ; **B :** sorties d'abri de la femelle ; **C :** pontes.

Le pourcentage de temps pendant lequel mâles et femelles nagent ensemble s'accroît au cours de la période de ponte. Les sorties d'abri, plus nombreuses chez les mâles, atteignent un maximum à la fin de cette période. La fréquence des nages de front (voir plus loin pour description) entre mâles et entre mâles et femelle, évolue parallèlement à celle des pontes. Ces nages de front ne sont observées qu'au sein de l'espèce *Barbus barbuis*.

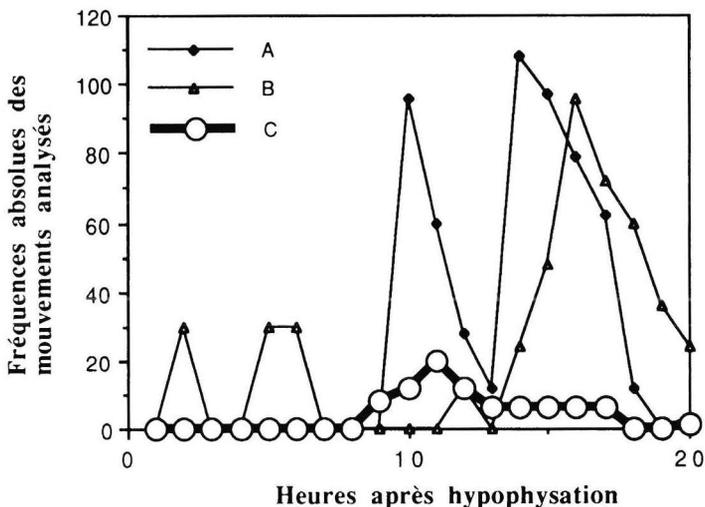


Fig. 2. Evolution des comportements analysés au cours du temps, après hypophysation chez une femelle *B. barbus* accompagnée de 4 mâles (lot 1).
A : nages de front mâle(s) x femelle ; **B** : nages de front entre mâles ; **C** : sorties d'abri des mâles.

2. Description des comportements d'hybridation des deux espèces

La description du comportement reproducteur des deux espèces correspond à celle déjà détaillée par Gougnard *et al.* (1987) chez *Barbus barbus*. La femelle, redressée, nageoires déployées, bouche ouverte et opercules écartés, agit sa papille génitale dans le gravier. Avec un comportement comparable, les mâles, accolés aux flancs de la femelle émettent leur sperme (**planches 1 et 2**). Les fréquences absolues de ponte des femelles non accompagnées ou accompagnées de 1, 2, 3 ou 4 mâles sont représentées sur le **figure 3**. Il apparaît clairement que les mâles et les femelles hétérospécifiques frayent ensemble. On ne note aussi qu'un nombre limité de frottements de la papille dans le gravier sont effectués, par une femelle, en l'absence de mâles bien que souvent, lorsque ceux-ci sont éloignés l'agitation de la femelle les incite à participer.

Le comportement de nages de front (décrit aussi pour la première fois chez le barbeau par GOUGNARD *et al.*, 1987) consiste en une nage rapide effectuée par deux individus placés côte à côte, la tête de l'un se maintenant au niveau de l'opercule de l'autre. Ce comportement s'observe aussi bien entre deux mâles qu'entre un mâle et une femelle (nages de front mixtes). Aucune nage de front ne fait intervenir des barbeaux méridionaux (lots 2 et 3). Parfois un mâle *Barbus barbus* peut initier une nage de front avec une femelle *B. meridionalis* sans que celle-ci réponde (lots 4 et 5).

La fréquence des nages de groupe des 5 poissons d'une expérience et des 4 mâles, pris séparément a été analysée. Il apparaît que les nages de groupe mixtes où entre mâles sont beaucoup plus fréquentes dans les lots constitués d'individus conspécifiques (lots 1 et 2).

Parfois, un mâle s'approche d'une femelle au repos et lui donne un série de « coups de tête » sous l'abdomen, l'obligeant à se déplacer (incitation à la ponte ?). Ce comportement ne se produit qu'en présence de mâles et femelles fluviatiles. Quelques interactions sont relevées entre femelle méridionale et mâles fluviatile.

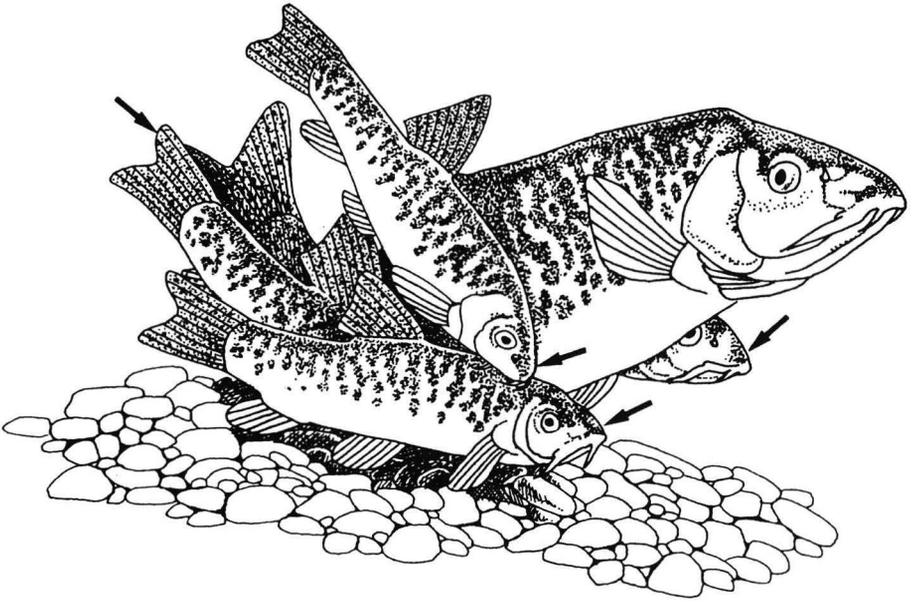


Planche 1. Dessin réalisé à partir d'une diapositive de qualité moyenne et illustrant le comportement reproducteur du barbeau méridional. Une femelle accompagnée de quatre mâles agite sa papille génitale dans le gravier (dessin A.-M. MASSIN). Les flèches indiquent la position des individus mâles.

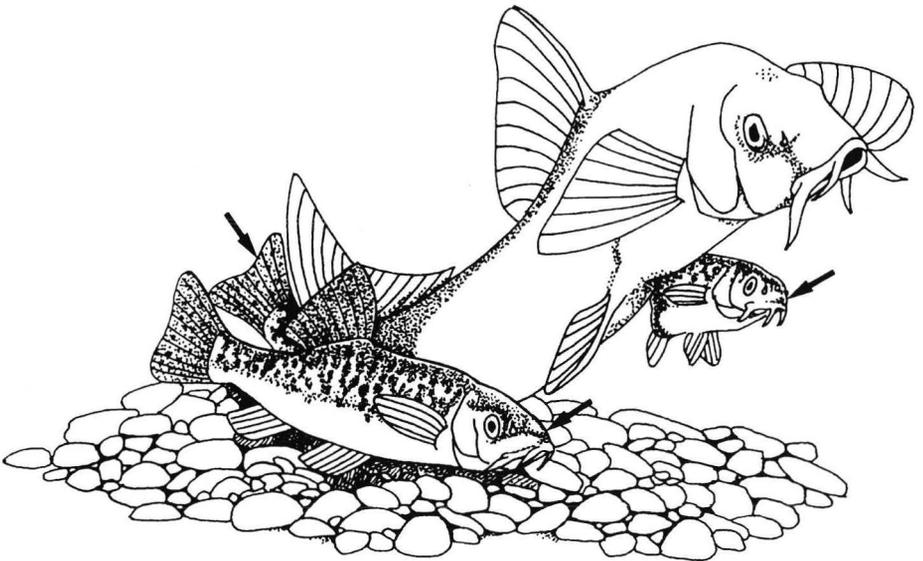


Planche 2. Dessin réalisé à partir d'une diapositive de qualité moyenne et illustrant le comportement d'hybridation d'une femelle *Barbus barbatus* et de trois mâles *Barbus meridionalis* (dessin A.-M. MASSIN). Les flèches indiquent la position des mâles méridionaux.

La **figure 4** permet de mettre en évidence les différences existant quant aux lieux de ponte des femelles fluviatiles et méridionales. Il apparaît que les premières pondent uniquement dans le gravier, alors que les secondes peuvent agiter leur papille dans le gravier, sur l'abri ou encore en pleine eau.

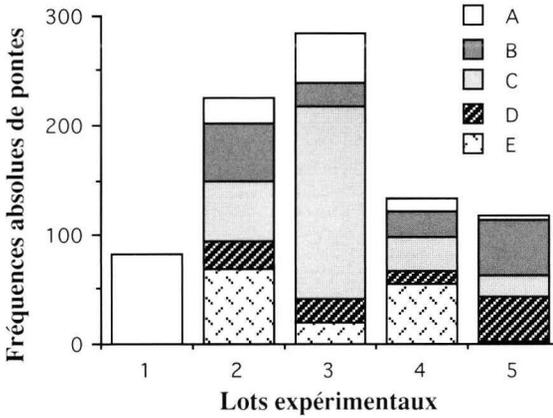


Fig. 3. Fréquences absolues de pontes des femelles *B. barbuis* et *B. meridionalis* dans les 5 lots expérimentaux. Participation des mâles : A = 4 ; B = 2 ; C = 3 ; D = 1 ; E = 0

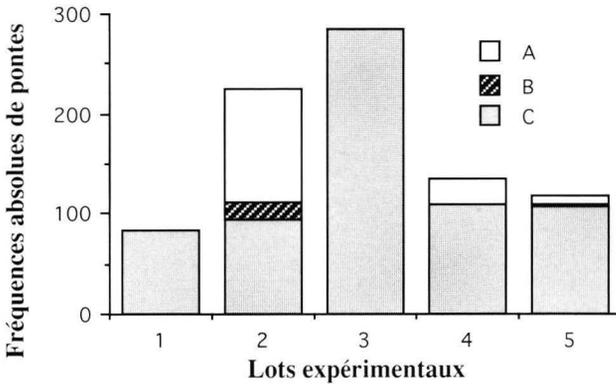


Fig. 4. Fréquences de pontes sur l'abri (A), en pleine eau (B) ou dans le gravier (C) des femelles *B. barbuis* et *B. meridionalis* dans les 5 lots expérimentaux.

DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

Nous avons montré que la réponse des femelles des deux espèces à l'induction hormonale de la ponte donne des résultats comparables à ceux obtenus par KOURIL *et al.* (1988) sur des barbeaux fluviatiles capturés en milieu naturel. L'ovulation des femelles semble toutefois plus rapide en aquarium, probablement à cause des températures plus élevées (23 °C en aquarium contre 15-16 °C en rivière).

L'apport le plus significatif de cette étude a été de mettre en évidence que dans les différentes combinaisons envisagées (lots 1 à 5), des hybridations entre les deux espèces de *Barbus* peuvent être observées. Ce résultat reste acquis malgré l'absence d'un 6^{ème} lot qui aurait été constitué d'une femelle *B. barbus*, de 2 mâles *B. meridionalis* et 2 mâles *B. barbus*. Le comportement reproducteur des deux espèces apparaît semblable si l'on excepte l'absence de nages de front chez *Barbus meridionalis*. Des oeufs ont été produits dans les différentes combinaisons expérimentales. Toutefois, le pourcentage élevé de mortalité, principalement causée par la prédation directe des géniteurs, ne nous a pas permis d'évaluer le succès des pontes et d'établir la paternité des larves. Une perturbation systématique des géniteurs après une tentative de frai aurait été nécessaire pour aborder ce problème. Ceci n'a pas été réalisé, la priorité étant donnée aux observations comportementales. Bien qu'aucune barrière éthologique ne semble empêcher les croisements entre les deux espèces, l'hybridation naturelle paraît inexistante à l'heure actuelle. Plusieurs barrières écologiques (situation spatiale des frayères, exigence en oxygène,...) et phénologiques (dates de pontes légèrement différentes) pourraient en être la cause. D'autre part, la présence d'une zone « hybride » (comme définie par BARTON et HEWITT, 1985) de quelques kilomètres de long constitue une barrière empêchant les deux espèces de se rencontrer directement, mais permettant éventuellement leur croisement avec des individus hybrides. La stabilité de cette zone qui agit comme un « bouclier » entre les deux espèces s'explique par l'opposition de deux forces antagonistes : un comportement de dispersion et une sélection contre les hybrides.

La description du comportement sexuel de *Barbus barbus*, obtenue après hypophysation des géniteurs, correspond parfaitement à celle précédemment établie par BARAS (1992), HANCOCK *et al.* (1976) et GOUGNARD *et al.* (1987) avec des barbeaux non hypophysés. Cette constatation permet certainement de minimiser l'influence du processus d'induction hormonale de la ponte, utilisé de manière semblable chez bon nombre d'espèces de cyprinidés (WOYNAROVICH et HORVATH, 1981).

Les femelles méridionales peuvent pondre dans le gravier comme le font les femelles fluviatiles mais aussi sur un abri ou en pleine eau. Ce comportement aurait pu être considéré comme une sur-stimulation aberrante si il avait aussi été observé chez *Barbus barbus* (la femelle déchargeant son trop-plein d'énergie à tout moment, n'importe où). Il semble plutôt refléter une plus grande souplesse de reproduction chez le barbeau méridional, les femelles pouvant pondre sur des substrats diversifiés. MAITLAND (1984) signale, par exemple, que *B. meridionalis* peut se reproduire sur de la végétation. Un tel comportement pourrait être interprété comme une adaptation à un milieu changeant. En effet, lorsque le débit de rivières comme l'Aubaygue diminue fortement au printemps ou en été, ce sont parfois les zones de gravier, propices au frai, qui s'assèchent. Le poisson serait alors contraint de pondre sur un substrat de substitution, voire en pleine eau.

Les nages de front semblent tout à fait inexistantes chez le barbeau méridional. Bien que ce comportement apparaisse souvent dans la séquence normale de ponte chez *B. Barbus*, il n'est nullement indispensable à la bonne réussite du frai. Il contribuerait plutôt à synchroniser les poissons (GOUGNARD *et al.*, 1987).

Le stimulus qui rapprocherait mâles et femelle hétérospécifiques ou conspécifiques lors du frai provient probablement des mouvements de la femelle quand elle émet ses ovules et de l'agitation de l'eau qui en résulte. L'observation du comportement reproducteur de *Barbus barbus* en milieu naturel renforce cette hypothèse (BARAS, 1992 ; HANCOCK *et al.*, 1976). En effet, lorsqu'une femelle accompagnée de quelques mâles (les autres restant aux alentours) remonte vers les frayères et qu'elle agite sa papille génitale dans le gravier, de nombreux mâles périphériques se précipitent pour participer au frai.

Cette étude préliminaire soulève de nombreuses questions et suppositions sur l'hybridation au sein du genre *Barbus*. D'autres aspects devront être envisagés et faire l'objet d'études complémentaires (essais de reproduction sans hypophysation, influence de l'agitation de la femelle sur le comportement des mâles,...).

REMERCIEMENTS

Cette étude a été menée avec l'appui financier du Fonds National de la Recherche Scientifique (FNRS) et de la Loterie Nationale (crédit n° 9.4584.91) et de la Commission Piscicole Provinciale de Liège du Fonds piscicole. Qu'ils en soient remerciés.

Les auteurs remercient aussi le Professeur J.-Cl. RUWET de son soutien, le Dr J. C. PHILIPPART et M. CASTELLI pour la fourniture des poissons ainsi que Ph. HUMBERS, J.-M. BERTHOLET, R. MARECHAL et W. FERARD pour leur aide technique.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARAS E., 1992 — Etude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.). *Cah. Ethol.*, **12** (2-3) : 125-442.
- BARTON N.H. & HEWITT G.M., 1985 — Analysis of hybrid zones. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **16** : 113--148.
- BERREBI P., LE BRUN N., RENAUD F. & LAMBERT A., 1987 — Hybridation inter-spécifique de deux Cyprinidae (genre *Barbus*). Conséquence sur la spécificité parasitaire de *D. gracile* (Monogenea). In : *Actes du colloque National du CNRS, « Biologie des Populations »* (I.A.S.B.S.E., Université Claude Bernard, ed.). Lyon, France, 699 pp.

- BERREBI P., CATTANEO-BERREBI G. et LE BRUN N., 1989 — Naturel hybridization of two species of tetraploid barbels : *Barbus meridionalis* and *Barbus barbus* (Pisces Cyprinidae) in Southern France : morphology and genetics. Table ronde internationale "Barbus". Faculté des sciences de Montpellier : 183-203.
- GOUGNARD I. PONCIN P., RUWET J.C. et PHILIPPART J.C., 1987 — Description et analyse du comportement de reproduction du barbeau *Barbus barbus* (L.) en aquarium. Influence du nombre de mâles courtisants sur les comportements observés. *Cah. Ethol. appl.*, **7** (3) : 293-302.
- HANCOCK R.S., JONES J.W. and SHAW R., 1976 — A preliminary report on the spawning behaviour and nature of the sexual selection in the barbel, *Barbus barbus* (L.). *J. Fish Biol.*, **9** (1) : 535-542.
- HICKLING C.F., 1968. Fish hybridization. *FAO Fish. Rep.*, **44** : 1-11.
- KOURIL J., FILLA V., SANDERA K., BARTH T., FLEGEL M., 1988 — Hormonally induced stripping of the female barbel (*Barbus barbus* L.) using carp pituitary and the LH - RH analog. *Buletin VURH Vodnany*, **3** : 18-25.
- MAITLAND P.S., 1984 — Le multiguide nature des poissons des lacs et rivières d'Europe en couleurs. Bordas, 255 p.
- PHILIPPART J.C. et BERREBI P., 1990 — Experimental hybridization of *Barbus barbus* and *Barbus meridionalis* : physiological, morphological and genetics aspects. *Aquatic Living Resources*, **3** (4) : 251-336.
- PHILIPPART J.C., MELARD C. et PONCIN P., 1989 — Intensive culture of the common barbel, *Barbus barbus* (L.) for restocking. In : *Aquaculture a Biotechnology in Progress* (De Pauw N., Jaspers E., Ackefors H. & Wilkind N., eds), pp. 483-491. Bredene, Belgium : European Aquaculture Society, Bredene.
- PIVNICKA K. et CERNY K., 1987 — « Poissons ». Gründ, 304 p.
- POUYAUD L., 1990. Ethologie, écologie et génétique de *Barbus meridionalis*, *Barbus barbus* et leurs hybrides sur la Lergue, affluent de l'Hérault. Rapport de stage effectué au laboratoire de l'Institut des Sciences de l'évolution à Montpellier, 39 p.
- SOLOMON D.J. and CHILD A.R., 1978 — identification of juvenile natural hybrids between Atlantic Salmon (*Salmon salar* L.) and trout (*Salmo trutta*). *J. Fish Biol.* **12** : 499-501.
- WOYNAROVICH E., HORVATH L., 1981 — La reproduction artificielle des poissons en eau chaude : manuel de vulgarisation. *FAO Doc. Tech. Pêches*, **201**, 191 p.