

COMMUNICATION ORALE

Hybridation des deux barbeaux français *Barbus barbus* x *Barbus meridionalis*

Etendue et signification du phénomène¹

par
P. BERREBI²

SUMMARY : Hybridization between French barbels *Barbus barbus* and *B. meridionalis*. Range and significance of the phenomenon.

During the period from 1983 to 1992, 10 diagnostic loci were scored in more than one thousand barbels in order to know the range and the evolutionary significance of the hybridization between two species of French barbels : *Barbus barbus* and *B. meridionalis*. The Hérault basin was intensively studied, due to the presence of the first known « tension zone » in fish. But evidence for a greater or lesser degree of hybridization were discovered in the Orb, Garonne and Rhône basins. Comparing the Spanish and Slovak hybridization cases, the evolutive future of the phenomenon is discussed.

RÉSUMÉ

Durant près de 10 années (de 1983 à 1992), plus d'un millier de barbeaux ont été analysés en France dans le but de connaître l'ampleur et la signification évolutive de l'hybridation des deux seules espèces de barbeaux français : *Barbus barbus* et *B. meridionalis*. Ces analyses ont porté sur 10 locus enzymatiques diagnostiques, c'est-à-dire n'ayant aucun allèle en commun entre ces espèces. Le bassin de l'Hérault a été le plus étudié du fait de la découverte de la seule « zone de tension » connue chez les poissons. Mais des traces plus ou moins importantes d'hybridation ont été découvertes dans les bassins de l'Orb, la Garonne, le Rhône. A la lumière des cas espagnol et slovaque d'hybridation, l'avenir évolutif du phénomène est discuté.

Introduction

Les deux espèces de barbeaux français, *Barbus barbus* et *B. meridionalis* s'hybrident en donnant des descendants fertiles. Il a été montré dans la Lergue, affluent de l'Hérault (sud de la France) qu'une population composée uniquement d'hybrides de diverses combinaisons était stabilisée entre la zone à barbeau méridional (généralement au dessus de 150 mètres d'altitude) et celle à barbeau commun (en dessous de 100 mètres et quasiment jusqu'à l'embouchure). La stabilité de cette population qui se

¹ Manuscrit reçu le 25 juin 1993 ; accepté le 8 juillet 1993.

² Laboratoire Génome et Populations (URA 1493 du CNRS), CC 063, Université Montpellier 2, place E. Bataillon, F-34095 MONTPELLIER Cedex 05, France.

reproduit est attribuée au phénomène de « zone de tension » qui est un équilibre complexe entre deux forces qui s'opposent : la contre-sélection des hybrides et la dispersion des hybrides et des formes parentales (CRESPIN & BERREBI, *Cah Ethol.*, **13** (2) : 203-206).

Si cette stabilité a bien été observée durant les 10 dernières années, on ignore tout de la stabilité à long terme. En particulier, le fait que *B. barbuis* ait disparu en tant qu'espèce pure dans l'Hérault (introgressé par 15 % de gènes de *B. meridionalis*) nous permet de supposer possible une homogénéisation future des deux espèces dans les bassins de sympatrie.

Par la compilation de la totalité des données obtenues, publiées ou non, sur cette hybridation par les généticiens de Montpellier, il est possible de proposer quelques hypothèses sur l'avenir de ces espèces dans le sud de la France.

Matériel et méthodes

Ce travail reprend les résultats génétiques obtenus sur l'hybridation des barbeaux depuis 1984. Les données sont obtenues par électrophorèse des protéines enzymatiques au niveau de 10 systèmes : AAT, AK, GDA, LDH, MDH, PGM, SOD, GPI, PT et 6PGDH. La méthode est détaillée dans BERREBI *et al.* (1993).

Un indice d'introgession « GI » a été calculé comme la proportion de gènes de *B. meridionalis* comptés dans un échantillon pour les 10 systèmes enzymatiques. Cette convention découle de l'observation que les populations d'altitude de *B. meridionalis* restaient pures alors que celles de *B. barbuis* étaient introgressées. De ce fait, un barbeau méridional pur sera conventionnellement considéré comme introgressé à 100 % tandis qu'un barbeau commun pur sera considéré comme introgressé à 0 %.

Tableau abrégé des 1065 barbeaux analysés entre mai 1983 et février 1992.

* = données non encore publiées ; ne = donnée non enregistrée.

1 = BERREBI (1984) ; 2 = BERREBI *et al.* (1988) ; 3 = LE BRUN (1988) ; 4 = PERSAT & BERREBI (1990) ; 5 = POUYAUD (1990) ; 6 = BERREBI (1991) ; 7 = CRESPIN (1992) ; 8 = LE BRUN *et al.* (1992) ; 9 = BERREBI *et al.* (1993) ; 10 = BERREBI (in prep.).

Table describing some of the 1065 barbels analysed from may 1983 to february 1992.

* = unpublished data ; ne = unrecorded data.

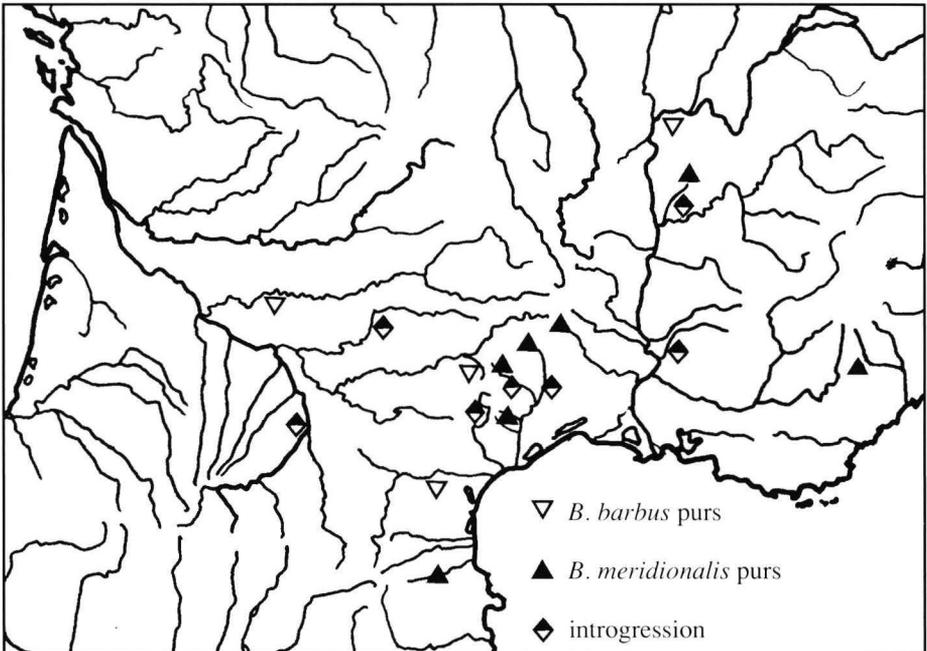
Date	Station	Rivière	Affluent de	Bassin	N	GI	Bibliogr.
mai 83	Terrades	Terrades	Gard	Rhône	36	100	1, 2, 4, 6
mai 83	Pradet	Pradet	Gard	Rhône	36	100	1, 2, 4, 6
mai 83	Rieutord	Rieutord	Hérault	Hérault	36	100	1, 2, 4, 6
juin 83	Amélie/Bains	Tech	Tech	Tech	36	100	1, 2, 4, 6
juin 83	ne	Estéron	Var	Var	36	100	1, 2, 4, 6
juin 84	St Fréchoux	Lergue	Hérault	Hérault	11	40	*
sept. 84	aval	Ouvèze	Rhône	Rhône	24	9	*
sept. 84	amont	Herbasse	Isère	Rhône	19	100	6
sept. 84	aval	Herbasse	Isère	Rhône	13	5	6, 9
nov. 84	Clermont/H	Dourbie	Hérault	Hérault	29	99	3, 6, 8
fév. 85	Bugey	Rhône	Rhône	Rhône	9	0	6, 9
fév. 85	ne	Boyne	Hérault	Hérault	7	100	3, 6, 8
mars 85	St Bauzille	Hérault	Hérault	Hérault	18	16	3, 8
mars 86	Canet	Lergue	Hérault	Hérault	23	16	3, 8
mai 86	St Fréchoux	Lergue	Hérault	Hérault	27	44	*
juil. 86	Le Touch	Louge	Garonne	Garonne	11	84	*
sept 86	Camars	Dourdou	Tarn	Garonne	7	0	*
juil. 87	ne	Margueritte	Lergue	Hérault	13	100	3, 6, 8
avr. 90	St Fréchoux	Lergue	Hérault	Hérault	109	34	5, 9
juin 90	Villemagne	Mare	Orb	Orb	31	9	*
juin 90	St Gervais	Mare	Orb	Orb	22	34	*
fév. 92	St Fréchoux	Lergue	Hérault	Hérault	40	33	7
fév. 92	Poujols	Lergue	Hérault	Hérault	17	100	7

Résultats

Les 1065 barbeaux des deux espèces ou hybrides analysés durant les dix dernières années à Montpellier ont fait l'objet du tableau récapitulatif simplifié. Ces données ont en partie été publiées et exploitées.

Discussion et conclusion

La figure présentée ici met à jour la carte française de l'hybridation. Selon PERSAT & BERREBI (1990), cette hybridation serait une conséquence des dernières glaciations, son âge n'excéderait donc pas 10000 ans. *B. meridionalis* est un très ancien habitant de l'Europe occidentale, alors que *B. barbus* est un immigrant récent.



Carte de l'hybridation en France. *Map of hybridization in France.*

Partout où ces migrations ont mis en parapatricie ces deux espèces (même bassin mais zones altitudinales différentes), une hybridation a été décelée : Rhône, Hérault, Orb. Le cas de la Garonne est plus complexe. L'hypothèse selon laquelle *B. barbus* y serait installé par la main de l'homme reste probable mais non démontrée. Par contre, *B. meridionalis* a été implanté il y a 10 à 15 ans dans le Tarn et surtout dans la Louge, petit affluent de la Garonne. Dans ce cours d'eau, la structure de l'hybridation est à définir et un échantillonnage détaillé a été fait en 1993. Cependant, l'analyse préliminaire de 1986 a permis d'y retrouver des allèles exclusifs du Tech (Pyrénées Orientales, refuge glaciaire probable) en particulier au locus *PGM-2**.

B. meridionalis s'hybride avec *B. haasi* en Catalogne (MACHORDOM *et al.*, 1990). Cette hybridation concerne un seul petit bassin : le Besos, où une migration, actuellement tarie, a mis en présence respectivement 89 % et 11 % de chaque espèce. L'échantillon du Besos est donc considéré comme un pool génétique ayant subi des sélections importantes depuis sa constitution.

B. meridionalis (ss. sp. *petenyi*) s'hybride avec *B. barbuis* en Slovaquie orientale (SLECHTOVA *et al.*, 1993). Contrairement au cas français, la zone de sympatrie des deux espèces est très importante, avec une faible polarité altitudinale. Malgré cette promiscuité, on trouve peu d'individus hybrides (entre 0 et 9 %). Une barrière à définir limite donc fortement l'introgression.

L'ensemble de ces données nous montre que, pour chaque cas, un processus différent empêche une homogénéisation totale des espèces : arrêt du flux migratoire en Espagne, une barrière à la reproduction encore inconnue en Slovaquie qui limite le nombre d'hybrides, pourtant fertiles (SLECHTOVA *et al.*, 1993), zone de tension en France. Ce constat est logique car si aucune barrière ne s'opposait à l'homogénéisation des deux composantes d'une hybridation, une troisième espèce synthétique serait apparue, ce qui est peut-être l'avenir du cas espagnol. De ces trois processus, celui de la zone de tension est le plus énigmatique. Bien qu'analysé depuis de nombreuses années de façon interdisciplinaire, il est encore difficile d'en prévoir l'évolution. L'existence d'une introgression d'environ 15 %, généralisée à tout l'Hérault, et l'extension de cette hybridation à tous les bassins de sympatrie des deux espèces, suggèrent cependant un processus qui aboutirait progressivement à une modification de *B. barbuis*, en l'enrichissant d'allèles compatibles. La zone de tension servirait alors de filtre, ne permettant qu'à des combinaisons avantageuses de passer en plaine et protégeant l'intégrité de *B. meridionalis*. Toutefois, l'intégrité de ce dernier ne résisterait pas à un nouvel épisode glaciaire avec formation de refuge et recolonisation, épisodes favorisant cette fois l'introgression en sens inverse.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie de leur aide indispensable tous les chercheurs cités en bibliographie ainsi que P. LIM et Y. SOUCHON.

BIBLIOGRAPHIE

- BERREBI P., LAMY G., CATTANEO-BERREBI G. & RENNO J. F. (1988). — Variabilité génétique de *Barbus meridionalis* RISSO (*Cyprinidae*) : une espèce tétraploïde quasi monomorphe. *Bull. Fr. de Pêche et de Piscic.*, **310** : 77-84.
- BERREBI P. (1991). — High frequencies of null alleles and functional diploidization in tetraploid *Barbus (sensu stricto) (Osteichthyes, Cyprinidae)*. Poster au Third Congress ESEB, Debrecen, Hungary, Septembre 1991.
- BERREBI P., CATTANEO-BERREBI G. & LE BRUN N. (1993). — Natural hybridization of two tetraploid barbel : *Barbus barbuis* and *B. meridionalis* (*Pisces Cyprinidae*) of southern France : morphology and genetics. *Biol. J. of the Linn. Soc.*, **48** : 319-333.
- BERREBI P. (in prep.). — The genetic structure of the hybrid zone between the barbels *Barbus barbuis* and *B. meridionalis* (*Osteichthyes, Cyprinidae*) : importance of the behavioural factor.
- CRESPIN L. (1992). — Structure génétique de la zone hybride *Barbus barbuis* x *B. meridionalis* (*Cyprinidae*) de la Lergue (Hérault). D.E.A., Univ. Montpellier 2, 20 p. + annexes.
- LE BRUN N. (1988). — Spécificité des relations hôtes-parasites : le modèle *Cyprinidae-Diplozoon*. Thèse Univ. Montpellier 2, 168 p.
- LE BRUN N., RENAUD F., BERREBI P. & LAMBERT A. (1992). — Hybrid zone and host-parasite relationships : Effect on the evolution of parasitic specificity. *Evolution*, **46** (1) : 56-61.
- MACHORDOM A., BERREBI P. & DOADRIO I., 1990. — Spanish barbel hybridization detected using enzymatic markers : *Barbus meridionalis* RISSO x *B. haasi* Mertens (*Osteichthyes, Cyprinidae*). *Aquat. Living Res.*, **3** (4) : 295-303.
- PERSAT H. & BERREBI P., 1990. — Relative ages of present populations of *Barbus barbuis* and *B. meridionalis* (*Cyprinidae*) in southern France : preliminary considerations. *Aquat. Living Res.*, **3** (4) : 253-263.
- POUYAUD L. (1990). — Ethologie, écologie et génétique de *Barbus barbuis*, *B. meridionalis* et leurs hybrides sur la Lergue, affluent de l'Hérault. D.E.A. Univ. Montpellier 2, 39 p. + annexes.
- SLECHTOVA V., V. SLECHTA et P. BERREBI (1993). — Diversité génétique du genre *Barbus* dans les rivières tchèque et slovaque : résultats préliminaires. *Cah. Ethol.*, **13** (2) : 207-210.