

COMMUNICATION ORALE

La migration dans la zone hybride à barbeaux de la Lergue¹

par

L. CRESPIN et P. BERREBI²

SUMMARY : Importance of the migration in the hybrid zone of barbels, *Barbus barbus* and *Barbus meridionalis*.

Since this year, the hybrid zone of the Lergue is studied by a survey of marking fishes and capture/recapture. The use of PIT-tags and modeling will be able to give estimations of migration rates. These parameters are important for understanding the dynamic of this hybrid zone.

RÉSUMÉ

La zone hybride de la Lergue entre le barbeau commun, *Barbus barbus*, et le barbeau méridional, *Barbus meridionalis* fait l'objet depuis cette année d'une étude de marquage et de capture/recapture des animaux. L'utilisation des PIT-tags et la modélisation devraient permettre d'obtenir des estimations du taux de migration. Ces taux jouent un rôle important dans la théorie des zones de tension, qui explique le fonctionnement des zones hybrides.

Introduction

Les zones hybrides sont considérées comme des laboratoires naturels dans lesquels on peut clairement appréhender les différentes interactions existant entre des génomes différents dans des populations naturelles (HEWITT, 1988). La zone hybride de la Lergue, un affluent de l'Hérault (France), est formée par deux espèces de barbeaux, le barbeau commun, *Barbus barbus* (LINNAEUS 1758) à l'aval et le barbeau méridional, *Barbus meridionalis* (RISSO 1826), à l'amont.

Matériel et méthodes

La rivière a été étudiée sur une longueur de 31 km. Neuf stations ont été échantillonnées. Ces stations sont distantes de deux à cinq kilomètres, cette distance étant la plus faible au centre de la zone hybride. Une trentaine de poissons ont été prélevés par site, par pêche électrique. Au total, deux cent cinquante et un poissons ont été récoltés. Ces poissons ont tous été analysés par électrophorèse des protéines enzymatiques sur gels d'amidon horizontaux, à dix locus diagnostiques entre les deux espèces. Les protocoles expérimentaux suivis sont ceux de BERREBI *et al.* (1993).

¹ Reçu le 25 juin 1993 ; accepté le 8 juillet 1993.

² Laboratoire Génome et Populations, CNRS URA 1493, Université Montpellier II, case 063, Place Eugène Bataillon, F-34095 MONTPELLIER Cedex 05, France.

Plusieurs paramètres génétiques ont ensuite été calculés sur la base des fréquences alléliques ainsi obtenues :

- * on a établi un taux d'introgression défini comme le pourcentage de gènes *meridionalis* présent dans un individu ou une population.
- * on a également recherché les déséquilibres de liaison grâce au logiciel LINKDIS (BLACK & KRAKSUR, 1985). Les déséquilibres de liaison sont des paramètres statistiques qui décrivent les associations alléliques entre plusieurs gènes à des locus différents.
- * on a effectué une analyse factorielle des correspondances sur la totalité de l'échantillonnage. Cette analyse a porté sur un tableau constitué de 251 individus (lignes) et de 18 allèles (colonnes). Les allèles rencontrés seulement chez le barbeau méridional sont dits *meridionalis* (M) ; ceux qui existent uniquement chez le barbeau commun sont qualifiés de *barbus* (B).

Résultats

Si l'on porte le taux d'introgression moyen en fonction de la distance à la confluence avec l'Hérault sur un graphique, on trouve un cline de fréquence, caractéristique des zones hybrides (fig. 1). Le fait que les clines obtenus pour des enzymes différentes soient superposables démontre d'une manière assez claire l'action de la sélection naturelle.

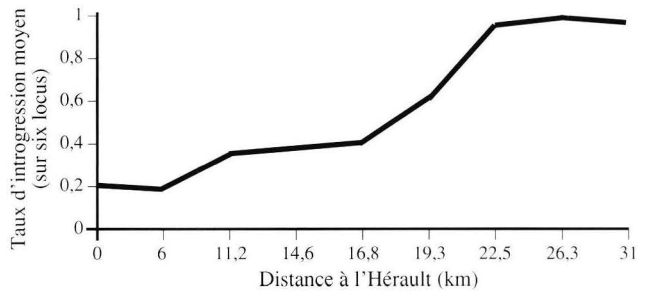


Fig. 1. Taux d'introgression moyen en fonction de la distance à l'Hérault
 Fig. 1. Mean introgression rate related to the distance of the station to Hérault river confluence.

AATM	MDHM LDHMPTM	GDAMPGDM LDHMPTM
PGDBGDAB LDHB PTB	MDHB	AATB

Le second résultat est la mise en évidence d'un fort déséquilibre de liaison. Le figure 2 démontre clairement l'existence de déséquilibres de liaison multilocus. En effet, deux groupes sont nettement déterminés : d'un côté sont rassemblés les marqueurs *barbus* tandis que de l'autre, on ne trouve que des marqueurs *meridionalis*. Les associations entre allèles à différents locus ne se font donc pas au hasard. Cette constatation reste d'ailleurs valable à l'échelle de chaque station (CRESPIN, 1992).

Fig. 2. A.F.C. sur la totalité de l'échantillonnage. 11 axes ont été générés.

% d'inertie: axe vertical : 65,88.
 axe horizontal : 10,91.

Allèles *Barbus* : PGDB, GDAB, LDHB, MDHB, PTB et AATB

Fig. 2. F.C.A. of the whole sample. With 11 axes, the inertia is of 65,88 % (vertical axis) and 10,91 (horizontal). The *Barbus barbus* alleles are those finished by the B letter.

Il faut noter l'absence d'individus F1, c'est-à-dire d'individus hétérozygotes à tous les locus. Les travaux génétiques précédents avaient d'ailleurs révélés la même chose. Sur plus de mille barbeaux analysés par la même technique depuis 1984, aucun F1 n'a été signalé ! Les génotypes obtenus sont un panel de combinaisons des deux types parentaux. Ceci signifie donc qu'il n'y a plus (ou très peu) de contact direct (au sens d'une reproduction) entre les deux espèces pures de barbeaux. La production d'hybrides F1 viables a été obtenue sans problème au laboratoire (PHILIPPART & BERREBI, 1990). Il n'y a donc pas d'incompatibilités éthologiques ou physiologiques au croisement des deux espèces. La zone hybride semble jouer un rôle de tampon entre les deux espèces pures.

Discussion

La zone de tension

Ces déséquilibres de liaison sont dus à l'afflux de combinaisons de gènes parentales (c'est-à-dire proche des combinaisons des espèces pures) dans la zone hybride à chaque événement de reproduction (CRESPIN, 1992). Cela revient à dire que les barbeaux qui se reproduisent entre eux sont relativement mélangés du point de vue génétique, à chaque station. A chaque événement de reproduction, on devrait observer l'arrivée de combinaisons de gènes parentales assez pures qui empêchent l'homogénéisation de la population (ici, un échantillon est considéré comme une population puisque que l'on dispose d'un cline de fréquence le long de la rivière) et recréent les déséquilibres de liaison. Or, qu'est-ce que cela signifie, non plus au niveau du gène (ou de l'association de gènes) mais à celui de l'individu ? L'idée est de pouvoir coupler le déplacement des gènes, virtuel, et celui de l'individu (l'ensemble des gènes), seul réel. On devrait donc observer des migrations de reproduction des individus qui devrait aboutir à des regroupements reproducteurs particuliers des génotypes hybrides et parentaux.

La structure génétique de la zone hybride de la Lergue s'explique donc surtout par la prise en compte d'un mélange (au moment de la formation des gamètes) des hybrides entre eux. Le meilleur modèle actuel pour expliquer ce fonctionnement est celui des zones de tension. La structure de la zone hybride serait maintenue par un équilibre dynamique entre la sélection naturelle qui agit sur les génotypes hybrides (par rapport aux valeurs parentales) et le taux de dispersion des génotypes (tant hybrides que parentaux).

Des mesures concernant l'« unfitness » des hybrides (qui est l'expression de la force de la sélection) ont été entreprises dans la zone hybride telles que la baisse de fertilité (PHILIPPART & BERREBI, 1990), la surconsommation en oxygène (POUYAUD, 1990) ou l'asymétrie et les anomalies morphologiques (DARIUS et BERREBI, 1993). Ces études n'ont pas mis clairement en évidence une valeur sélective des hybrides très faible. Remarquons que les travaux précédents n'ont porté que sur des adultes. Or, il est possible que la contre-sélection s'exerce à un stade de vie beaucoup plus précoce (œuf ? alevin ?).

Nous avons donc choisi de nous intéresser davantage à la deuxième composante de la dynamique des zones de tension, le taux de dispersion. Ce taux exprime la distance que va parcourir un individu pour se reproduire ; c'est, en fait un taux de migration reproductrice. Strictement, ce taux de dispersion est la variance de la distance entre parents et descendants (BARTON & HEWITT, 1985). Si on obtient un taux de dispersion faible, il suffira d'une sélection faible envers les hybrides pour expliquer la structure génétique de la zone hybride.

L'étude de marquage et de capture/recapture

L'étude de marquage et de capture/recapture entreprise depuis cette année dans la zone hybride de la Lergue va permettre une mesure directe du taux de dispersion. En effet, une étude de ce type fournit traditionnellement des estimateurs du taux de survie,

entre deux occasions de capture/recapture et du taux de capture des barbeaux, à chaque occasion de capture/recapture. En nous plaçant résolument dans un cadre plus large (le modèle multi-sites, généralisation du modèle de CORMACK-JOLLY-SEBERG (LEBRETON *et al.*, 1992) nous obtiendrons en plus des estimateurs des taux de migration entre les stations d'étude choisies.

Six fois par an (c'est-à-dire six occasions de capture/recapture), on réalise sur cinq sites différents de la zone hybride une campagne de pêche électrique. On effectue tout une série de manipulations sur chaque animal tant pour caractériser des paramètres morphologiques (poids, taille...) que génétiques (prélèvements de sang). On enregistre les poissons marqués et on marque ceux qui ne le sont pas encore. Chaque animal reçoit une marque individuelle ; nous avons choisi les *Passive Integrative Transponder*, du fait de l'innocuité qu'elles semblent présenter pour les animaux (PRENTICE *et al.*, 1990). Un PIT-tag est injecté ventralement, au moyen d'une seringue, dans la cavité générale du poisson. Celui-ci est alors relâché dans son milieu naturel.

On pourra ainsi obtenir des histoires de capture/recapture différentes pour chaque individu. Ces histoires de capture/recapture sont les données de base pour la modélisation. En faisant des hypothèses biologiques fortes (différences de migration suivant les groupes d'âge, le sexe, le taux d'introgression...) on construit une série de modèles. Ceux-ci sont alors comparés les uns aux autres par des tests statistiques [critère d'Akaïké et maximum de vraisemblance (LEBRETON *et al.*, 1992)] qui permettent de valider ou de rejeter ces hypothèses. Une des hypothèses les plus séduisantes du modèle barbeau est le fait que les hybrides semblent avoir un comportement de type parental suivant le pourcentage de gènes d'une des deux espèces qu'ils possèdent (POUYAUD, 1990). En d'autres termes, un hybride majoritairement *meridionalis* selon les marqueurs électrophorétiques choisirait un microhabitat de type *meridionalis*. L'étude de capture/recapture entreprise est tout à fait pertinente pour tester ce genre d'hypothèse.

Conclusion

L'estimation des taux de migration et du taux de dispersion est une première étape dans la compréhension du fonctionnement et de la structuration de la zone hybride de la Lergue. Il faudra déterminer ensuite concrètement, et probablement par des mesures très fines quelle est la part de l'unfitness hybride dans ce fonctionnement.

BIBLIOGRAPHIE

- BARTON N. H. & HEWITT G. M. (1985). — Analysis of hybrid zones. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **16** : 113-148.
- BERREBI P. & CATTANEO-BERREBI G. (1993 in press). — Natural hybridization of two species of tetraploid barbels : *Barbus meridionalis* and *Barbus barbus* (Osteichthyes, Cyprinidae) in southern France. *Biol. J. Linn. Soc.*, **48**.
- BLACK W. C. & KRAFSUR E. S. (1985). — *Linkdis*. Department of Entomology. Iowa state university.
- CRESPIN L. (1992). — Structure génétique de la zone hybride *Barbus barbus* x *Barbus meridionalis* (Cyprinidae) de la Lergue (Hérault). Mémoire de D.E.A. Univ. de Montpellier. 20 p.
- DARIUS H. et BERREBI P. (1993). — Asymétrie et anomalies morphologiques dans la zone hybride de la Lergue (sud de la France) : *Barbus barbus* x *Barbus meridionalis*. *Cah. Ethol.*, **13** (2) : 243-244.
- HEWITT G. M. (1988). — Hybrid zones - Natural laboratories for Evolutionary Studies. *Trends Ecol. Evol.*, **3** : 158-167.
- LEBRETON J. D., BURNHAM K. P., CLOBERT J. & ANDERSON D. R. (1992). — Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals : a unified approach with case studies. *Ecological monograph*, **62** : 67-118.
- PHILIPPART J. C. & BERREBI P. (1990). — Experimental hybridization of *Barbus barbus* and *Barbus meridionalis* : physiological, morphological and genetic aspects. *Aquat. Living Res.*, **3** (4) : 325-332.
- POUYAUD L. (1990). — Ethologie, écologie et génétique de *Barbus meridionalis*, *Barbus barbus* et leurs hybrides sur la Lergue, affluent de l'Hérault. Mémoire de D.E.A. Univ. de Montpellier. 39 p.
- PRENTICE E. F., FLAGG T. A., McCUTCHEON C. S., BRAXTOW D. F. & CROSS D.C. (1990). — Equipment, methods, and a automated data-entry station for PIT-tagging. *American Fisheries Society Symposium*, **7** : 335-340.