

COMMUNICATION ORALE

Le genre *Barbus* (sous-genres *Barbus* et *Labeobarbus*) au Maroc¹

Génétique et parasitologie

par S. El GHARBI², A. LAMBERT³ et P. BERREBI⁴

SUMMARY : The genus *Barbus* (subgenera *Barbus* and *Labeobarbus*) in Morocco. Genetics and parasitology.

Ten species belonging to the subgenus *Barbus* and four species belonging to the subgenus *Labeobarbus* have been identified by biosystematic and evolutionary studies, based on biochemical analysis, in the genus *Barbus* from Morocco. The evolutionary histories of the two subgenera are different : the subgenus *Barbus* probably of Asian origin and results from an allopatric radiation, while the subgenus *Labeobarbus* has strictly African distribution. The homogeneity of this group is supported by the phylogenetic closeness of the Moroccan species and the West-African *B. (L.) bynni occidentalis*, is proved to be of the West african origin. The study of their Monogenean parasites shows the existence of thirteen species belonging to the genus *Dactylogyrus*. Each subgenus has his own parasitological pool. The observed congruence between host and parasite phylogeny corroborates their parallel evolution. Biogeographical studies of the parasitic fauna of the genus *Barbus*, around the Mediterranean, indicate exchanges between Africa and the Iberian peninsula. The existence, in the latter region, of parasitic forms from Asia, that are absent from North Africa, underlines the enigma of the origin of Iberian *Barbus* species.

RÉSUMÉ

Les études biosystématique et évolutive des *Barbus* du Maroc, basées sur des analyses biochimiques, nous ont permis de mettre en évidence l'existence dans cette région, de dix espèces appartenant au sous-genre *Barbus* et quatre au sous-genre *Labeobarbus*. L'histoire évolutive de ces deux sous-genres serait différente : les *Labeobarbus* ont une distribution purement africaine, l'homogénéité de ce groupe est confortée par le rapprochement phylogénétique des espèces marocaines et l'espèce d'Afrique de l'Ouest : *B. (L.) bynni occidentalis* ; les espèces européennes et d'Afrique du Nord du sous-genre *Barbus* présentent de fortes affinités génétiques ; d'un point de vue évolutif, celles d'Afrique du Nord, résulteraient d'une radiation allopatrique à partir d'une origine asiatique probable. Treize espèces de *Dactylogyrus*, toutes nouvelles ont été décrites : chacun des deux sous-genres possède son propre peuplement parasitaire. Les phylogénies des hôtes et de leurs parasites sont globalement congruentes comme en situation d'évolution parallèle mais avec des cas de transferts parasitaires. La biogéographie des *Dactylogyrus* des *Barbus* de la région méditerranéenne révèle des échanges entre l'Afrique du Nord et la péninsule Ibérique. La présence dans cette dernière région, de formes de type asiatique absente en Afrique du Nord, repose le problème de l'origine des *Barbus* ibériques.

¹ Manuscrit reçu le 1^{er} juin 1993 ; accepté le 8 juillet 1993.

² Université Hassan II, Faculté des Sciences Aïn Chok, Laboratoire de Biologie et Ecologie Animale, Km 8 Route d'El Jadida, B.P. 5366, MAARIF, Casablanca, Maroc.

³ Laboratoire de Parasitologie Comparée, Unité associée C.N.R.S. (U.R.A. 698), Université Montpellier II. Place Eugène Bataillon, F-34095 MONTPELLIER Cedex 5, France.

⁴ Laboratoire Génome et Populations, Unité associée C.N.R.S. (U.R.A. 1493), Université Montpellier II. Place Eugène, F-34095 MONTPELLIER Cedex, France.

Introduction

Les théories sur les migrations du genre *Barbus* au niveau circum méditerranéen sont nombreuses et souvent contradictoires (ALMAÇA, 1976 ; BANARESCU, 1973 ; DOADRIO, 1990). La principale discordance concerne l'origine des faunes ibériques et celles d'Afrique du Nord. Jusqu'en 1990, la systématique des barbeaux ibériques, basée uniquement sur des caractères morphoanatomiques, présentait de nombreux points imprécis. MACHORDOM (1990) étudie leur structure génétique et définit sept espèces endémiques ; des analyses phylogénétiques, rapprochent ces espèces [à l'exception de *B. (B.) haasi*] de l'espèce marocaine *B. (B.) callensis*.

En ce qui concerne le genre *Barbus* d'Afrique du Nord, il a été de nombreuses fois remanié (BOULENGER, 1911 ; PELLEGRIN, 1921 ; ESTEVE, 1947 ; ALMAÇA, 1971 ; KARAMAN, 1971) sans qu'aucune révision ne puisse statuer de façon significative sur la position systématique des différentes populations qui le compose.

Dans ce travail, nous comparons les phylogénies hôte et parasite et nous discutons des interactions évolutives existant au sein de ce binôme biologique.

Résultats

1. Biosystématique et évolution des barbeaux d'Afrique du Nord

La détermination d'une espèce à partir de critères biochimiques (isoenzymes) permet de conclure sans ambiguïté à un isolement reproductif, si les populations sont en sympatrie (allèle diagnostique). Ainsi, dans le sous-genre *Labeobarbus*, nous avons défini quatre espèces génétiquement distinctes : *B. (L.) fritschii*, *B. (L.) reinii*, *B. (L.) harteti*, *B. (L.) paytonii*. Concernant le sous-genre *Barbus*, si des cas de sympatrie existent, la plupart des populations sont allopatriques. En utilisant, d'une part les allèles diagnostiques (pour les populations sympatriques) et, d'autre part l'application d'analyses factorielles des correspondances et de méthodes phylogénétiques, phénétiques et cladistiques (pour les populations allopatriques), dix espèces ont été retenues : *B. (B.) callensis* (Tunisie), *B. (B.) setivimensis*, *B. (B.) moulouyensis*, *B. (B.) nasus*, *B. (B.) magniatlantis*, *B. (B.) antinorii*, *B. (B.) issenensis*, *B. (B.) massaensis*, *B. (B.) labiosa*, *B. (B.) ksibi*. Ces neuf dernières espèces sont endémiques du Maroc. D'un point de vue évolutif, les *Labeobarbus* d'Afrique du Nord apparaissent comme un continuum des *Labeobarbus* d'Afrique de l'Ouest : les espèces marocaines *B. (L.) harteti*, *B. (L.) fritschii* et *B. (L.) paytonii* sont plus proches de l'espèce d'Afrique de l'Ouest [*B. (L.) bynni occidentalis*] qu'elles ne le sont de *B. (L.) reinii*, espèce endémique du Maroc. L'installation au Maroc de *B. (L.) reinii* serait plus ancienne (fig. 1) et l'invasion du Maroc par les *Labeobarbus* se serait faite par vagues successives. En ce qui concerne les espèces du sous-genre *Barbus*, l'espèce ibérique [*B. (B.) sclateri*] présente plus d'affinité avec les espèces européennes qu'avec les espèces d'Afrique du Nord. Au sein des populations d'Afrique du Nord, il existe une différenciation entre les espèces du versant nord de l'Atlas et celles du versant sud ; cette barrière physique (chaîne atlasique) en serait responsable (fig. 1).

2. Biosystématique et évolution des monogènes parasites

Au niveau systématique, quinze espèces de monogènes *Dactylogyridae*, toutes nouvelles ont été décrites, chez les *Barbus* d'Afrique du Nord (El GHARBI *et al.*, 1993). Ces espèces parasites sont spécifiques de leurs hôtes ; chaque sous-genre, possède son

propre pool parasitaire. L'analyse phylogénétique basée sur les structures sclérifiées (systèmes d'accrochage et reproducteur), a permis de mettre en évidence la valeur informative du système reproducteur (caractère non-adaptatif) par rapport au système d'accrochage (caractère adaptatif). Cette caractéristique du génitalia va nous permettre de considérer comme monophylétique des monogènes présentant des ressemblances anatomiques au niveau du système reproducteur et de définir alors des « types morphologiques ».

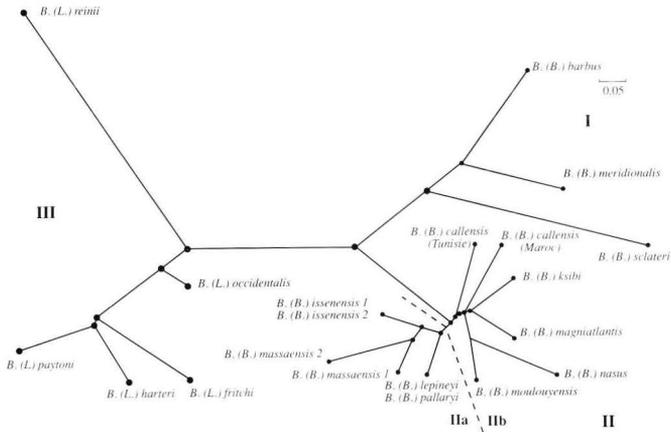


Fig. 1. Phénogramme représentant les relations entre les différentes populations analysées, obtenu avec le programme « FITCH » à partir de la matrice des distances génétiques de Nei (1972). I : populations européennes (sous-genre *Barbus*) ; II : populations d'Afrique du Nord (sous-genre *Barbus*) ; IIa : versant sud-atlasique ; IIb : versant nord-atlasique ; III : populations d'Afrique du Nord et de l'Ouest (sous-genre *Labeobarbus*).

Fig. 1. Phenogram obtained using the program « FITCH », based on a matrix of Nei genetic distances (1972). I : europeans populations (subgenus *Barbus*) ; II : North african populations (subgenus *Barbus*) ; IIa : South-atlasic face populations ; IIb : North-atlasic face populations ; III : North and West Africa populations (subgenus *Labeobarbus*).

3. Evolution du système hôte-parasite

L'étude comparative des phylogénies hôte et parasite montre globalement une évolution parallèle du système. Mais cette coïncidence est affectée par des phénomènes de capture liés à l'histoire paléogéographique du bassin méditerranéen : au Maroc, la présence d'espèces étroitement apparentées de part et d'autre de la chaîne atlasique plaide en faveur d'une migration sud-nord (inversion du sens du réseau hydrographique lors de la résurrection de la chaîne atlasique au Plio-villafranchien) avec isolement des espèces de la façade atlantique lors de l'orogénèse atlasique ; la présence dans la péninsule Ibérique de parasites de type africain apporte la preuve d'échanges de faunes directs entre l'Afrique et l'Europe au Messinien supérieur au niveau de l'arc Bético-Rifain (fig. 2).

Conclusions

Le sous-genre *Barbus* : A la question : y a-t-il eu une invasion de la péninsule Ibérique par des faunes africaines ? On peut répondre par l'affirmative. L'absence du type *varicorhini* en Europe du Nord avec une limite septentrionale au niveau des

Pyrénées à l'ouest et respectivement au niveau de la mer Noire, la chaîne de montagne du Caucase et la mer Caspienne à l'est, plaide en faveur d'une migration sud-nord. Ce résultat va dans le sens des observations de DOADRIO (1990). A la question : y a-t-il eu une invasion de la péninsule ibérique par des formes d'Europe du Nord ? Là encore, on peut répondre par l'affirmative. La présence de formes relictives de type eurasiatique dans la péninsule Ibérique, absentes en Afrique du Nord peut s'expliquer par une dispersion à travers l'Europe. La faune parasitaire semble avoir « conservé » la trace de la première lignée de *Barbus* qui envahit la péninsule Ibérique avant la formation de la chaîne pyrénéenne.

Le sous-genre *Labeobarbus* : Le rapprochement phylogénétique des espèces appartenant à ce sous-genre avec l'espèce d'Afrique de l'Ouest *B. (L.) bynni occidentalis* confirme leur origine africaine. La distribution géographique des monogènes spécifiques de ce sous-genre est un argument supplémentaire en faveur de cette hypothèse.

Fig. 2. Comparaison des phylogénies hôtes et parasites. I : espèces hôtes d'Afrique du Nord (sous-genre *Barbus*) ; Ia : barbeaux du versant nord-atlasique et leurs parasites associés (I'a) ; Ib : barbeaux du versant sud-atlasique et leurs parasites associés (I'b) ; II : barbeaux européens (sous-genre *Barbus*) et leurs parasites associés (II') ; III : barbeaux d'Afrique du Nord et de l'Ouest (sous-genre *Labeobarbus*) et leurs parasites associés (III').

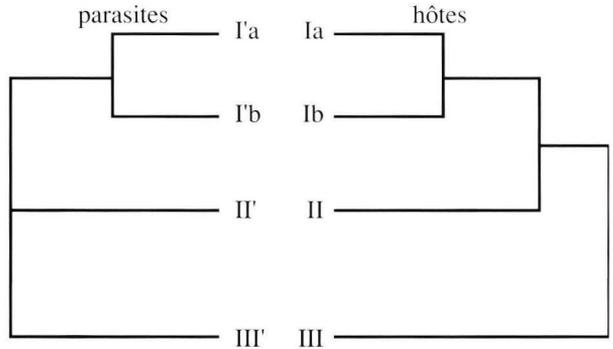


Fig. 2. Comparison of host and parasite phylogenies ; I : North-Africa host species (subgenus *Barbus*) ; Ia : North-atlasic host species and its associated parasites (I'a) ; Ib : South-atlasic host species and its associated parasites (I'b) ; II : europeans host species and its associated parasites (II') ; North and West Africa host species and its associated parasites (III').

REMERCIEMENTS

Ces recherches ont été menées grâce à l'appui financier de la Région Languedoc-Roussillon.

BIBLIOGRAPHIE

- ALMAÇA C. (1971). — Sur la collection de Barbeaux (genre et sous-genre *Barbus*) ibériques et nord-africains du Forschungsinstitut Senckenberg (Frankfurt a. m.). *Arquivos do Museu Bocage*, **3** : 1-5.
- ALMAÇA C. (1976). — La spéciation chez les *Cyprinidae* de la Péninsule Ibérique. *Revue et Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **40** : 399-411.
- BANARESCU P. (1973). — Origin and affinities of the freshwater fish fauna of Europe. *Ichthyologia*, **5** : 18.
- BOULENGER G. A. (1911). — *Catalogue of Fresh-Water Fishes of Africa in the British Museum*, London, t. **2**.
- DOADRIO I. (1990). — Phylogenetic relationships of the genus *Barbus*. *Aquatic Living Resources*, **3** (4) : 265-282.
- EL GHARBI S., BIRGI E. & LAMBERT A. (1993). — *Monogènes Dactylogyridae parasites de Cyprinidae du genre Barbus d'Afrique du Nord*. *Systematic Parasitology*.
- ESTEVE R. (1947). — Etude biométrique des barbeaux marocains. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, **19** : 265-270.
- KARAMAN M. (1971). — Süßwasserfische der Türkei. Revision der Barben Europas Vorderasiens und Nordafrikas. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, **67** : 175-264.
- MACHORDOM A. (1990). — Filogenia y Evolution del género *Barbus* en la Péninsula Ibérica mediante marcadores moleculares. Tesis de Doctorado Universidad Complutense de Madrid. 258 p.
- PELLEGRIN J. (1921). — Les poissons des eaux douces de l'Afrique du Nord Française Maroc, Algérie, Tunisie, Sahara. *Mémoires de la Société des Sciences Naturelles, Maroc*, **1** : 1-216.