

COMMUNICATION ORALE

Le comportement reproducteur et l'hybridation chez *Barbus barbatus* et *Barbus meridionalis*, en aquarium

Brève revue¹

par
P. PONCIN²

SUMMARY : The reproductive behaviour and hybridization of *Barbus barbatus* and *Barbus meridionalis*, in aquarium.

This paper reviews the main results on the reproductive behaviour of *B. barbatus* and *B. meridionalis* under controlled conditions in aquaria. The reproductive behaviour is described as well as the behavioural mechanisms of hybridization. The daily rhythms of activity are compared within the two species.

RÉSUMÉ

Cet article synthétise les résultats de 4 années d'étude du comportement de reproduction et de l'hybridation chez *Barbus barbatus* et *Barbus meridionalis*, en aquarium.

On y aborde successivement la description des parades sexuelles, la mise en évidence du comportement d'hybridation et la description des rythmes biologiques nycthémeraux.

Introduction

Les espèces européennes du genre *Barbus* ont fait l'objet de nombreuses études abordant les aspects démographiques morphologiques, systématiques, biogéographiques, ... de leur biologie (BERREBI, 1990). Par contre, peu de travaux sont entièrement consacrés aux comportements agonistique et reproducteur. La première recherche sur ce sujet, réalisée en Angleterre, décrit les stratégies de reproduction, en milieu naturel (HANCOCK *et al.*, 1976). Elle restera unique pendant une dizaine d'années. Il était donc opportun de développer ce type de sujet. Dans un premier temps, profitant de la mise au point de l'élevage contrôlé de l'espèce *Barbus barbatus* (L.) dans les eaux réchauffées du centre de recherche de Tihange (PHILIPPART *et al.*, 1989 ; PONCIN, 1988), GOUGNARD *et al.* (1987) commencèrent par décrire le comportement reproducteur du barbeau fluviatile en aquarium, s'attachant à mettre en évidence l'influence du nombre de mâles courtisans sur le succès des pontes. Les résultats encourageants de cette étude nous amenèrent à poursuivre les recherches en nous intéressant à une seconde espèce, *Barbus meridionalis* (RISSE). Ce choix a été déterminé par l'intérêt à mieux connaître cette dernière espèce ainsi que ses capacités d'hybridation avec *Barbus barbatus*. En

¹ Manuscrit reçu le 14 mai 1993 ; accepté le 8 juin 1993.

² Service d'Ethologie et de Psychologie animale (Prof. J.-Cl. RUWET). Laboratoire d'Ethologie des Poissons, quai Van Beneden, 22, B-4020 LIEGE, Belgique.

effet, on trouve des hybrides naturels dans le bassin de l'Hérault, dans le sud de la France (BERREBI *et al.*, 1987). C'est ainsi que le comportement d'hybridation et les rythmes biologiques des deux espèces ont été analysés en détails (JEANDARME *et al.*, 1992 ; LÉONARD, 1992 ; PONCIN *et al.*, sous presse). Cet article synthétise les principaux résultats, menées au Laboratoire d'Ethologie des Poissons de l'Université de Liège, depuis 1987.

Matériel et méthodes

Les barbeaux fluviatiles proviennent du Centre de Recherche (CERER) de Tihange où ils sont élevés en captivité (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).

Les poissons sont maintenus dans des aquariums de 600 à 1000 l. Ils sont nourris à satiété au moyen de larves de chironomides surgelées (vers de vase). La photopériode et la température sont manipulées, permettant le contrôle des cycles de reproduction, selon la méthode décrite chez *Barbus barbus* par PONCIN (1988). Un courant d'eau est créé dans chaque aquarium (± 21 cm/sec) au moyen d'une pompe. Chacun est muni d'un abri en PVC suspendu à 20 cm du fond qui est tapissé de gros graviers (± 5 mm de diamètre), indispensables pour l'expression des comportements reproducteurs.

Les observations comportementales sont enregistrées à l'aide d'une caméra et d'un magnétoscope, commandés à partir d'un local adjacent au laboratoire. De nuit, des spots infrarouges (longueur d'onde supérieure à 790 nm) et une caméra de surveillance permettent les observations.

Afin de stimuler et de synchroniser l'activité reproductrice des poissons et d'induire la ponte, on a parfois recours à une technique d'injection d'extraits hypophysaires de carpe suivant la méthode décrite par KOURIL *et al.* (1988). L'évolution des comportements au cours du temps a été détaillée par JEANDARME *et al.* (1992). Elle est comparable chez les deux espèces de *Barbus*. Les comportements reproducteurs apparaissent après environ 9 heures à 23 °C.

Description du comportement reproducteur

Les comportements reproducteurs de *B. barbus* et *B. meridionalis* sont fort semblables. Ils correspondent à la description détaillée réalisée par GOUGNARD *et al.* (1987) chez *B. barbus*. Lors d'une séquence comportementale classique, la femelle, accompagnée de plusieurs mâles (1 à 6-7) nage rapidement dans tout l'aquarium, quittant fréquemment l'abri qui lui sert de refuge. Mâles et femelles effectuent souvent des nages de front, qui consistent 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, qui s'observe aussi bien entre deux mâles qu'entre un mâle et une femelle (nages de front mixtes), n'est toutefois pas essentiel au bon déroulement d'une séquence comportementale. Il joue surtout un rôle de synchronisation. Il s'observe plus rarement chez *B. meridionalis*. Ensuite, la femelle, toujours accompagnée des mâles, se dirige vers le fond de l'aquarium pour y effectuer une « tentative de ponte ». Redressée, nageoires déployées, bouche projetée vers l'avant et opercules écartés, elle agite sa papille génitale dans le gravier. Avec un comportement comparable, les mâles, accolés aux flancs de la femelle, émettent leur sperme. Cette séquence peut se répéter jusqu'à 280 fois pendant une période de 10-11 heures de ponte. Chaque fois que la femelle agite sa papille génitale dans le gravier, on dénombre environ une cinquantaine d'oeufs émis dont la survie est estimée à 50 % (LELEU et PONCIN, en préparation). Il semble que l'agitation de la femelle constitue le principal stimulus incitant les mâles à participer à la ponte. Cette hypothèse, qui s'appuie sur des résultats obtenus sur le saumon par SATOU *et al.* (1991), est actuellement testée au moyen de leurres de formes différentes,

présentés immobiles ou en mouvement, aux poissons. Parallèlement, les capacités de perception visuelle des barbeaux sont étudiées au moyen de coupes histologiques.

L'évolution du comportement au cours des cycles de reproduction (une ponte tous les 8 jours en captivité ; PONCIN, 1988) ainsi que l'influence du nombre de mâles courtisants (3 ou 6 pour une femelle) ont aussi été décrites en détails par GOUGNARD *et al.* (1987) chez *B. barbus*. Entre deux pontes successives, les barbeaux présentent une activité agonistique. Ce n'est qu'un ou deux jours avant une première tentative de frai que l'on observe les premières nages de front. Le nombre de mâles courtisant affecte la séquence et la distribution de certains comportements.

Etude comportementale de l'hybridation

Des lots expérimentaux conspécifiques et hétérospécifiques de barbeaux fluviatiles et méridionaux ont été constitués en vue d'étudier les possibilités actuelles d'hybridation des deux espèces (JEANDARME *et al.*, 1992 ; PONCIN *et al.*, sous presse). L'activité reproductrice des individus est induite par l'injection d'extraits hypophysaires de carpes. Dans ces conditions, on observe de nombreuses hybridations et les oeufs produits dans les différentes combinaisons montrent qu'il n'existe pas de barrière comportementale à l'hybridation des deux espèces. Ces résultats complètent les données obtenues par reproduction artificielle (PHILIPPART et BERREBI, 1990) où des hybrides femelles féconds ont été obtenus. L'absence de découverte d'hybride de première génération dans le sud de la France indique que le croisement des deux espèces est actuellement inexistant, laissant supposer l'existence de barrières écologiques (situation spatiale des frayères, exigences en oxygène,...) et phénologiques (dates de pontes légèrement différentes). D'autre part, la présence d'une « zone hybride » (BERREBI *et al.*, 1987) de quelques kilomètres de long constitue une barrière empêchant les deux espèces de se rencontrer, mais permettant éventuellement leur croisement avec des individus hybrides.

Comparaison des rythmes biologiques nycthémeraux

Les rythmes nycthémeraux des deux espèces ont été décrits sous différentes conditions de photopériode et de température (LÉONARD, 1992, présent volume), à savoir :

- conditions post hivernales : 8L/16N ; 10-12 °C.
- conditions printanières : 12L/12N ; 14-15 °C.
- conditions estivales : 16L/8N ; 19-20 °C.

Les deux espèces sont essentiellement nocturnes en conditions post-hivernales. Il apparaît toutefois que les barbeaux méridionaux sont plus actifs et sortent plus souvent de leur abri que les fluviatiles. Chez les deux espèces, l'activité s'accroît lorsqu'on augmente la température et la photopériode. On voit alors apparaître une composante diurne. En conditions estivales, l'activité hors ou sous abris est proche de 100 % chez les deux espèces, mais on observe une nette différence dans l'occupation de l'abri (*B. meridionalis* sort plus souvent). Les différences observées reflètent probablement la disparité des habitats des deux espèces (rivière large chez *B. barbus* ; petits ruisseaux chez *B. meridionalis*). En ce qui concerne *B. barbus* en captivité, l'évolution du budget total d'activité en fonction de la température et de la photopériode corrobore les informations recueillies par BARAS (1992) en milieu naturel.

L'observation des rythmes nycthémeraux de ponte a permis de mettre en évidence qu'en l'absence de variation journalière de la température, la ponte des barbeaux peut se réaliser de jour comme de nuit. Dans le premier cas, on note une véritable inversion du cycle d'activité, qui de nocturne devient diurne. Ces observations sont aussi en parfait accord avec celles réalisées en rivière (BARAS, 1992).

Enfin, des recherches préliminaires sur l'influence de l'intensité lumineuse (> ou < 0,8 lux) sur les comportements laissent entrevoir un effet de cette dernière sur la fréquence de frai (LÉONARD, 1992).

Conclusions

Les recherches présentées brièvement dans cet article développent un aspect peu connu de la biologie des *Barbus* : le comportement reproducteur et les rythmes biologiques en conditions contrôlées. Elles complètent les travaux menés sur le terrain par radio-pistage (BARAS, 1992), en apportant des éléments de discussion nouveaux.

REMERCIEMENTS

Ces études ont été menées avec l'appui financier du Fonds National de la Recherche Scientifique (FNRS, crédit n° 9.4584.91) et de la Loterie Nationale, ainsi que de la Commission Piscicole Provinciale du Fonds Piscicole de Liège. Qu'ils en soient remerciés.

L'auteur remercie aussi le Professeur J.-Cl. RUWET, le Dr J. C. PHILIPPART et le Dr P. BERREBI pour leur soutien, Ph. HUMBERS, J. M. BERTHOLET, R. MARÉCHAL pour leur aide technique ainsi que les étudiants thésiciens ou stagiaires qui ont réalisé ou participé aux recherches : I. GOUGNARD, J. JEANDARME, L. LÉONARD et C. LELEU.

BIBLIOGRAPHIE

- 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.
- BERREBI P. (1990). — The « Barbus » model (*Cyprinidae*). A focus of multidisciplinary european interest. *Aquat. Living Resour.*, **3** (4), éditorial.
- 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.
- GOUGNARD I., PONCIN P., RUWET J.-Cl. 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) : 21-28.
- JEANDARME J., PONCIN P. et BERREBI P. (1992). — Etude préliminaire du comportement d'hybridation de *Barbus barbus* (L.) et *Barbus meridionalis* (Risso) en aquarium. *Cah. Ethol.*, **12** (4) : 519-528.
- KOURIL J. K. V., SANDERA K., BARTH T. & FLEGEL M. (1988). — Hormonally induced stripping of the female barbel (*Barbus barbus* L.) using carp pituitary and LH-RH analog. *Bul. VURH Vodnany*, **3** : 18-25.
- LÉONARD L. (1992). — Etude comparée des rythmes nyctéméraux de *Barbus barbus* (L.) et *Barbus meridionalis* (Risso). Influence de la température et de l'éclairement. Mémoire de licence en sc. zoologiques, Université de Liège, 60 pp.
- PHILIPPART J. C. & BERREBI P. (1990). — Experimental hybridization of *Barbus barbus* and *Barbus meridionalis* : physiological, morphological, and genetic aspects. *Aquat. Living Resour.*, **3** : 325-332.
- PHILIPPART J. C., MÉLARD C. & PONCIN P. (1989). — Intensive culture of the common barbel, *Barbus barbus* (L.) for restocking. In : *Aquaculture - a biotechnology in progress* (N. DE PAUW, E. JASPERS, H. ACKEFORS, N. WILKINS, eds), pp 483-491. European Aquaculture Society, Bredene, Belgium.
- PONCIN P. (1988). — Le contrôle environnemental et hormonal de la reproduction en captivité du barbeau et du chevaine. *Cah. Ethol. appl.*, **8** (2) : 173-336.
- PONCIN P., JEANDARME J. et BERREBI P. — A behavioural study of hybridization between *Barbus barbus* and *Barbus meridionalis*. *J. Fish Biol.*, sous presse.
- SATOU M., TAKEUCHI H. A., NISHII J., TANABE M., KITAMURA S., KUDO Y. & OKUMOTO N. (1991). — Inter-sexual vibrational communication during spawning behaviour in the himé salmon (landlocked red salmon, *Oncorhynchus nerka*). In : *Reproductive Physiology of Fish* (SCOTT A. P., SUMPTER J. P., KIME D. E. & ROLFE M. S., eds), pp. 185-187. Sheffield, U.K. : Published by Fish Symp 91.

INTRODUCTION

Le modèle « *Barbus* » (poisson cyprinidé)

Un maillon indispensable dans la recherche sur les poissons d'eau douce

Ces vingt dernières années, l'étude des poissons d'eau douce, en constant développement, a déjà abouti à l'élaboration de modèles biologiques performants chez quelques espèces, tant en ce qui concerne la conservation que l'élevage (DE PAUW & JOYCE, 1991). Toutefois, l'accent a le plus souvent été mis sur les recherches chez les salmonides (truites, saumons) (BAGLINIERE et MAISSE, 1991), les cyprinidés d'eau calme (carpes, carassins) (BILLARD *et al.*, 1978) et les gasterosteidés (WOOTTON, 1984). L'intérêt d'entreprendre des recherches sur les cyprinidés d'eau vive, et spécialement sur « le barbeau » (PHILIPPART, 1977), paraît donc évident si l'on souhaite compléter et étoffer les théories mises en place.

En 1989, une première table ronde « *Barbus* » s'est tenue à l'Université de Montpellier, en France. Le succès de ce colloque fut évident, le modèle barbeau focalisant l'intérêt de chercheurs d'horizons multiples (BERREBI, 1990). Depuis cette date, le bilan des recherches sur ce groupe de poissons n'avait plus été fait. Dans la ligne de la précédente réunion, nous avons décidé de continuer le débat en 1993, en centrant nos réflexions sur les problèmes éco-éthologiques, sans toutefois négliger les autres thèmes de recherche.

Cette deuxième Table Ronde « *Barbus* » s'est déroulée les 6, 7 et 8 juillet 1993, à Liège, en Belgique. Elle rassemblait une quarantaine de chercheurs d'horizons différents qui ont choisi les *Barbus* comme modèle d'études écologique, éthologique, génétique, biogéographique, biochimique, histologique, morphologique ou phylogénique. De nombreux pays y étaient représentés, appartenant à la CEE (Belgique, Espagne, France, Grèce, Italie, Pays-Bas, Portugal) ou extérieurs à celle-ci (Maroc, Républiques Tchèque et Slovaque, Russie, Tunisie, Zaïre). Cette approche pluridisciplinaire d'un genre de poisson, choisi comme modèle biologique, est la voie la plus efficace pour comprendre comment un animal fonctionne et survit dans son environnement. Le choix de Liège comme lieu d'une telle réunion n'est pas fortuit puisque depuis les années septante le Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture du Service d'Ethologie étudie le barbeau commun « *Barbus barbus* », aussi bien en milieu naturel qu'en conditions d'élevage (PHILIPPART, 1987).

Les différentes sessions scientifiques se sont succédé à un rythme soutenu, débouchant toujours sur des discussions fructueuses. On soulignera non seulement la qualité scientifique des communications et affiches/posters mais aussi la diversité des sujets présentés : de l'étude des populations de barbeaux ou de leur répartition géographique à l'étude des protéines musculaires ou des nucléoles présents

dans les ovocytes. Le débat ne s'est pas limité aux seuls « *Barbus* » car les travaux présentés ont suscité, par exemple, des réflexions d'ordre général sur les problèmes de spéciation et d'évolution.

La manifestation a aussi été agrémentée par quelques visites instructives. C'est ainsi que les participants ont été guidés au Musée de Zoologie et à l'Aquarium Dubuisson, sis à l'Institut de Zoologie. Ils ont également visité le Laboratoire d'Ethologie des Poissons où sont réalisées des recherches sur le comportement des *Barbus* et où les chercheurs sont occupés à mettre en place une « rivière artificielle ». Enfin, en guise de clôture, c'est la station aquacole de Tihange (Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture), instigateur des travaux liégeois sur le barbeau, et la Société Piscimeuse S.A., fleuron de la pisciculture wallonne (située en aval des recherches et qui en retire les fruits), qui ont fait l'objet d'une visite attentive.

Lors de la première Table Ronde « *Barbus* », la revue scientifique française « Ressources vivantes aquatiques / Aquatic Living Resources » avait consacré un volume spécial au colloque. Dans la droite ligne de cette réalisation, le présent numéro de la revue « Cahiers d'Ethologie » rassemble, sous forme de courts articles, la majorité des travaux présentés lors de la deuxième Table Ronde. Ces courts articles et notes feront pour certains l'objet d'une publication plus étoffée dans la revue « Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture », qui elle aussi publiera un numéro spécial *Barbus*.

Le succès du modèle *Barbus* semble donc indéniable, aux dires des participants qui d'ores et déjà ont exprimé le souhait de se revoir, dans deux ans, dans un pays Méditerranéen ou plus probablement en République Tchèque.

P. PONCIN, P. BERREBI, J. C. PHILIPPART & J.-Cl. RUWET
Juillet 1993

RÉFÉRENCES CITÉES

- BAGLINIERE J. L. & MAISSE G. (1991). — *La truite : biologie et écologie*. INRA Editions, Paris, 303 pp.
- BERREBI P (1990). — The « *Barbus* » model (*Cyprinidae*). A focus of multidisciplinary European interest. *Aquat. Living resourc.*, 3 (4) : 251-336.
- BILLARD R., BRETON B., FOSTIER A., JALABERT B. & WEIL C. (1978). — Endocrine control of the teleost reproductive cycle and its relation to external factors : Salmonid and Cyprinid models. In : *Comparative Endocrinology* (GAILLARD P. J. & BOER H. H., eds), pp. 37-48. Elsevier, North-Holland Biomedical Press.
- DE PAUW N. & JOYCE J. (1991). — (Compilers). Aquaculture and the Environment. *European Aquaculture Society Special Publication*, 14 : XVIII + 328 p.
- PHILIPPART J. C. (1977). — Contribution à l'hydrobiologie de l'Ourthe. Dynamique des populations et production de quatre espèces de poissons Cyprinidés : *Barbus barbus* (L.), *Leuciscus cephalus* (L.), *Chondrostoma nasus* (L.) et *Leuciscus leuciscus* (L.). Thèse de doctorat en sciences zoologiques. Université de Liège, 225 pp.
- PHILIPPART J. C. (1987). — Démographie, conservation et restauration du barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (LINNÉ) (*Teleostei. Cyprinidae*) dans la Meuse et ses affluents. Quinze années de recherches. *Annls. Soc. r. zool. belg.*, 117 (1) : 49-62.
- WOOTTON R. J. (1984). — *A functional biology of sticklebacks*. General Editor : P. CALOW. Croom Helm, London & Sydney, 261 pp.