

ETUDE SYNTHETIQUE DE LA SYSTEMATIQUE ET DE LA BIOGEOGRAPHIE DU GENRE *BARBUS* Cuvier, 1817 (POISSONS, CYPRINIDAE). CAS DES BARBEAUX TUNISIENS

Mohamed Mejdeddine KRAÏEM

Laboratoire d'Aquaculture - Institut National des Sciences et Technologie de la Mer – Salammbô

الملخص

بعد التطرق إلى الوصف التصنيفي وإثبات الأصل الآسيوي لسماك النيلي (*Barbus*)، تقدم هذه الدراسة الفرضيتين مبين كل منهما مسالك الانتشار لجنس *Barbus* بالمعنى المحدود، وذلك من غرب آسيا إلى غرب أوروبا وشمال إفريقيا. كما أنه رغم كثرة التنوع لهذا الجنس فإنه ممثل في البلاد التونسية بنوعين اثنين فقط: نوع "معي القالسة" (*Barbus callensis*) المتواجد بوفرة والمتنشر من شمال تونس إلى وسطها. ونوع "بني الصحراء" (*Barbus antinorii*) وجوده نادر ومقتصر على واحة واحدة في الجنوب التونسي.

RESUME

Après avoir décrit le statut taxonomique et précisé l'origine asiatique du genre *Barbus*, cette étude synthétique présente deux hypothèses décrivant les voies de dispersion de *Barbus* "sensu stricto", depuis l'Asie occidentale jusqu'à l'Europe de l'ouest et l'Afrique du Nord. Ce genre très diversifié, est représenté en Tunisie par deux espèces seulement : *Barbus callensis*, abondant et très répandu du nord au centre et *Barbus antinorii*, espèce désertique, rare et limitée à une oasis du sud tunisien.

Mots clés : Systématique, biogéographie, *Barbus*, Tunisie.

ABSTRACT

After recalling the taxonomic status and the Asian origin of the *Barbus* genus, this synthetic study presents two theses describing the dispersion ways of *Barbus* "sensu stricto", from Western Asia to the West of Europe and North Africa. This very diversified genus, is represented in Tunisia by only two species : *Barbus callensis*, abundant and largely spread from the North to the Centre of the country, and *Barbus antinorii*, a desert species, rare and limited to one southern oasis.

Key words : Systematic, biogeography, *Barbus*, Tunisia

INTRODUCTION

Le genre *Barbus* Cuvier, 1817 appartient à la famille des Cyprinidés qui est de beaucoup la mieux représentée dans les écosystèmes d'eau douce après les Cichlidés.

Ce genre présente une des plus grandes diversités spécifiques de la classe des Poissons, plus de 800 espèces (HOWES, 1987 ; DOADRIO, 1990). Sa répartition est très étendue sur les trois continents : Afrique, Europe et Asie. Le genre *Barbus* est absent en Amérique et en Australie. De ce fait, il constitue un matériel de choix pour une étude systématique et paléo-écologique. En effet, de nombreuses études et manifestations scientifiques ont été réalisées ces dernières années sur ce thème qui intéresse divers spécialistes du Barbeau à travers le monde.

La présente étude constitue une synthèse des travaux réalisés par les spécialistes du genre *Barbus* relatifs à sa systématique continuellement remaniée et sa biogéographie contestée.

SYSTEMATIQUE DU GENRE *BARBUS*

1.1 . Description du genre *Barbus*

Les poissons appartenant à ce genre sont généralement caractérisés par :

- un corps fusiforme, plus ou moins comprimé, recouvert d'écailles cycloïdes, dont le nombre et les stries radiales servent de critères de détermination systématique ;
- une bouche petite ou moyenne, plus ou moins protractile, avec deux lèvres de dimensions variables et munies chacune d'une paire de barbillons (d'où le nom de Barbeaux) ;
- une nageoire dorsale à dernier rayon simple osseux denticulé ou non, dont la forme et les dimensions servent à la diagnose des espèces ;
- des os pharyngiens bien développés et pourvus de dents : les dents pharyngiennes, dont le nombre et la forme constituent aussi un critère de diagnose systématique.

1.2. Problèmes systématiques

La systématique des Barbeaux (genre *Barbus*) présente encore actuellement de nombreuses zones d'ombre. Elle a été plusieurs fois remaniée (BOULENGER, 1905 et 1911 ; PELLEGRIN, 1921 et 1930 ; ROBERTS, 1975; ALMACA, 1971 et 1988 a) en raison de la grande complexité de ce groupe de Cyprinidés et de son hétérogénéité qui engendrent souvent des confusions.

En effet, les espèces du genre *Barbus*, comme beaucoup d'autres poissons d'eau douce, sont fréquemment composées de populations géographiques isolées. L'isolement géographique engendre avec le temps un degré variable de différenciation génotypique et phénotypique entre les populations. Ces isolats correspondent généralement aux systèmes hydrographiques limités par les montagnes et les mers. Comme nous ne savons pas si la circulation des gènes entre les populations est empêchée seulement par les barrières géographiques ou aussi par des mécanismes intrinsèques, la décision taxinomique est difficile.

D'autre part, plusieurs autres phénomènes sont de fréquentes sources de difficultés dans la taxinomie des Barbeaux : les variations locales dues au milieu (notion d'écotypes, races écologiques ; MAYR, 1969), la structure de la population et la plasticité phénotypique (isolats géographiques dispersés), accroissent la chance de différenciation respectivement des races écologiques et des écophénotypes (possibilité de polymorphisme). Les variations de la

croissance et l'hybridation naturelle constituent aussi d'autres causes de troubles non négligeables dans la taxinomie de *Barbus* (ALMACA, 1988 b).

Néanmoins, sur la base de niveaux de ploïdie et de caractères morphologiques externes, deux grands groupes sont généralement reconnus (BANARESCU, 1973 et 1978 ALMACA, 1976 et 1984 ; HOWES, 1987) :

a- les *Barbus sensu lato*, qui forment la majorité des *Barbus* avec plusieurs centaines d'espèces toutes diploïdes à 50 chromosomes (VASILEV, 1985 ; YU *et al.*, 1987). Ils sont répartis entre l'Asie (origine supposée du genre) et l'Afrique sub-saharienne, où ils sont qualifiés de "petits *Barbus*" pour leur petite taille qui dépasse rarement 10 cm par opposition aux polyploïdes de grande taille les "*grands Barbus*" mentionnés au paragraphe suivant (BOULENGER, 1911 ; DAGET et ILTIS 1965 ; BANISTER, 1973 et 1987). Cet ensemble est représenté essentiellement par le genre *Puntius* (RAB, 1981 ; HOWES, 1987).

b- les *Barbus sensu stricto*, qui constituent une minorité polyploïde répartie sur l'ancien monde (Afrique et Eur-Asie). Ils sont caractérisés par une grande taille qui peut dépasser, chez certaines espèces, 50 cm. On en distingue principalement deux sous-unités :

- Les TETRAPLOIDES

Ce sont les Barbeaux qui occupent l'Europe, l'Afrique du Nord et l'Asie occidentale méditerranéenne. Les caryotypes de la majorité des espèces qui constituent ce groupe ont été établis et comptent 100 chromosomes (WOLF *et al.*, 1969 ; VALENTA *et al.*, 1979 ; COLLARES-PEREIRA et MADEIRA, 1990 ; BERREBI *et al.*, 1990). Des études allozymiques semblent confirmer la tétraploïdie pour les espèces nord-africaines (BERREBI *et al.*, 1995). Pour des raisons d'ordre biogéographique et taxinomique, ALMACA (1990) limite ce groupe aux "*Barbus* Euro-Méditerranéens".

- Les HEXAPLOIDES

Les caryotypes à 150 chromosomes ont récemment été découverts chez certaines espèces de *Barbus* d'Afrique du Sud (OELLERMAN et SKELTON, 1990) et d'Ethiopie (KRYSANOV *et al.*, 1991). Ce groupe se répartit entre l'Asie et l'Afrique essentiellement au sud du Sahara. Quelques espèces se trouvent en Afrique du Nord, mais qui sont limitées au Maroc.

La présente étude est consacrée aux seuls *Barbus* tétraploïdes dont font partie les Barbeaux tunisiens.

ORIGINE ET BIOGEOGRAPHIE DU GENRE *BARBUS*

Les efforts actuels en recherches paléontologiques et paléogéographiques ont pu aider à élucider davantage l'origine, l'évolution et la biogéographie des poissons de ce genre. Ainsi, selon les hypothèses de DARLINGTON (1948 et 1957), BANARESCU (1973) ou ALMACA (1976), les poissons du genre *Barbus* "*sensu-stricto*" descendent d'un ancêtre est-asiatique. Ils se seraient dispersés par deux voies :

- une dispersion Asie-Europe, formant ce qui a été appelé "la branche sibérienne", et
- une dispersion Asie- Afrique constituant "la branche éthiopienne".

Du point de vue systématique, les espèces de la "branche sibérienne" sont classées dans le sous-genre *Barbus* CUVIER, 1817, tandis que les espèces de la "branche éthiopienne" sont classées dans le sous-genre *Labeobarbus* GUNTHER, 1874 (ce sont les *Barbus* hexaploïdes).

Une troisième branche, mal définie, est classée provisoirement dans le sous-genre *Luciobarbus* HECKEL, 1843 et concerne les espèces de l'Asie de l'ouest jusqu'au Moyen-Orient (DOADRIO, 1990).

Les hypothèses couramment acceptées sur l'origine des diverses espèces de Barbeaux de la "branche sibérienne" proposent une grande migration durant le tertiaire (entre l'Oligocène et le Pliocène) à travers le nord de l'Europe, avec des extensions au Moyen-Orient, dans les Balkans, en Italie et enfin dans la péninsule Ibérique (ALMACA, 1988 a). Cette lignée ibérique aurait permis, lors du Pontien (période géologique durant laquelle le détroit de Gibraltar était fermé, permettant aux faunes européenne et africaine de communiquer), la colonisation de l'Afrique du Nord dans le sens Maroc - Algérie - Tunisie, la richesse spécifique diminuant progressivement de l'ouest à l'est. Cette branche serait totalement indépendante de la "branche éthiopienne" qui, par un effet de tenaille, présente des espèces en Afrique Noire et au Maroc (Fig. 1).

L'hypothèse très récente de DOADRIO (1990) basée sur une étude ostéologique, indique que *Barbus* s. str. est constitué de deux sous-genres différents *Barbus* et *Luciobarbus*. Ce dernier se serait propagé d'Asie en Afrique puis en péninsule Ibérique en empruntant la voie sud-méditerranéenne : Moyen-Orient, Afrique du Nord et Espagne (Fig. 2). Ceci a été vérifié par l'étude des fossiles de l'ichtyofaune d'Afrique d'une part, dont le premier fossile du genre *Barbus* provient du Miocène supérieur de Tunisie (GREENWOOD, 1972 et 1974 ; ROBINSON et BLACK, 1974). D'autre part, en Espagne, le plus ancien fossile de *Barbus* apparaissait aussi au Miocène supérieur (DOADRIO et CASADO, 1989). Selon la morphologie des dents pharyngiennes, il a été classé dans le sous-genre *Luciobarbus*. La figure 3 montre les aires de répartition biogéographique des deux sous-genres *Barbus* et *Luciobarbus*, telles que présentées par DOADRIO (1990), ainsi que les aires sympatriques.

DIFFERENTES ESPECES DE *BARBUS* SENSU STRICTO

D'après l'étude de la biogéographie du genre *Barbus* s.str. nous avons relevé dans la littérature différentes classifications des espèces de *Barbus*. Nous en retenons ici deux qui nous semblent les mieux fondées ; celles de ALMACA (1990) et DOADRIO (1990).

1. Classification de ALMACA

Cet auteur a analysé la variabilité de 24 caractères taxinomiques afin d'établir un groupement d'après la ressemblance globale existant entre les différentes espèces de *Barbus* Euro-Méditerranéens (ALMACA, 1984).

A partir de cette approche, sept groupes ont pu être mis en évidence. Les caractères distinctifs de ces groupes sont essentiellement, le dernier rayon osseux de la nageoire dorsale, les branchiospines, la tête et la bouche, et les dents pharyngiennes (liste ci-après).

Groupe *bocagei*

Espèces Nord-africaines

- B. callensis* VALENCIENNES, 1842
- B. lepineyi* PELLEGRIN, 1939
- B. massaensis* PELLEGRIN, 1922
- B. moulouyensis* PELLEGRIN, 1924

Groupe *xanthopterus*

Espèces Ouest-asiatiques

- B. esocinus* (HECKEL, 1843)
- B. kersin* HECKEL, 1843
- B. scheich* (HECKEL, 1843)
- B. xanthopterus* (HECKEL, 1843)

Espèces ibériques

- B. bocagei* STEINDACHNER, 1865
B. graellsii STEINDACHNER, 1866
B. sclateri GUNTHER, 1868

Espèces Méditerranéennes

- B. albanicus* STEINDACHNER, 1870
B. graecus STEINDACHNER, 1896

Espèces Ouest-asiatiques

- B. barbatus* HECKEL, 1847
B. pectoralis HECKEL, 1843
B. perniciosus HECKEL, 1843

Espèces Aralo-caspiennes

- B. capito* (GULDENSTADT, 1773)

Groupe *cyclolepis*

Espèces centro-européennes

- B. barbatus* (LINNAEUS, 1758)

Espèces Méditerranéennes

- B. cyclolepis* (HECKEL, 1840)
B. meridionalis RISSO, 1826
B. plebejus VALENCIENNES, 1829

Espèces Ouest-asiatiques

- B. lacerta* HECKEL, 1843

Espèces Aralo-caspiennes

- B. brachycephalus* KESSLER, 1872

Groupe *microcephalus*

Espèces ibériques

- B. cominza* STEINDACHNER, 1865
B. microcephalus ALMACA, 1967
B. steindachneri ALMACA, 1967

Espèces Ouest-asiatiques

- B. mystaceus* (HECKEL, 1843)

Groupe *figuigensis*

Espèces Nord-africaines

- B. antinorii* BOULENGER, 1911
B. biscarensis BOULENGER, 1911
B. figuigensis (PELLEGRIN, 1913)

Groupe *magniatlantis*

Espèces Nord africaines

- B. magniatlantis* PELLEGRIN, 1911
B. nasus GUNTHER, 1874

Groupe *miliaris*

Espèces Ouest-asiatiques

- B. miliaris* FILIPPI, 1862

Espèces transcausiennes

- B. mursa* (GULDENSTADT, 1773)

2. Classification de DOADRIO

L'approche de cet auteur est basée sur l'analyse de 56 caractères ostéologiques qui montrent une variabilité interspécifique plus fine que les caractères morphologiques externes. Il s'agit plus spécialement des os du crâne et des dents pharyngiennes.

Pour cet auteur, *Barbus* s.str. est constitué de deux branches principales :

- La première représente le sous-genre *Barbus* et regroupe les espèces européennes et deux espèces nord-africaines, marocaines (*B. nasus* et *B. magniatlantis*), à dents arquées et tranchantes ;
- La deuxième caractérise le genre *Luciobarbus* et regroupe les espèces d'Asie Occidentale (Moyen-Orient et Russie), de l'Afrique du Nord et de la péninsule Ibérique, à dents arrondies en forme d'oignons.

Les espèces européennes de la première branche constituent deux groupes :

a) le premier comprend les espèces d'Europe Centrale (*B. barbatus*), d'Italie (*B. plebejus*), de Pologne (*B. petenyi*), de Bulgarie (*B. cyclolepis*) et du Caucase (*B. ciscaucasicus*), d'Ibérie (*B. haasi*).

b) le second regroupe une collection circum-méditerranéenne qui a connu une certaine expansion à travers l'Europe centrale par le biais du Danube et vit dans les cours d'eau des montagnes. Parmi ces espèces on cite : *B. meridionalis* (Sud Europe occidentale : sud-ouest de la France et nord de l'Espagne), *B. peloponnesius* (Grèce).

Les espèces de la deuxième branche constituent aussi deux groupes :

i) les espèces asiatiques : *B. longiceps*, *B. capito*, *B. brachycephalus* et *B. xanthopterus*.

b) les espèces ibériques et Nord-Africaines :

- espèces Ibériques :

B. bocagei, *B. graellsii*, *B. guiraonis*, *B. sclateri*, *B. microcephalus* et *B. comiza*.

- espèces Nord-Africaines :

B. callensis (Maroc, Algérie, Tunisie), *B. ksibi* (Maroc), *B. moulouyensis* (Maroc), *B. massaensis* (Maroc), *B. pallaryi* (Maroc), *B. biscarensis* (Algérie) et *B. antinorii* (Tunisie).

DESCRIPTION ET BIOGEOGRAPHIE DES BARBEAUX DE TUNISIE

1. Les espèces tunisiennes

Les taxinomistes qui se sont intéressés aux Barbeaux se sont basés sur les caractères morphologiques et méristiques de leur détermination (GUNTHER, 1874 ; BOULENGER, 1911; PELLEGRIN, 1939 ; ALMACA, 1972). En reprenant ces mêmes caractères pour déterminer les Barbeaux tunisiens, nous avons pu distinguer 2 espèces différentes : *Barbus callensis*, très répandu au nord et au centre et *Barbus antinorii*, espèce désertique, très peu fréquente et limitée à une oasis du sud tunisien où il forme une population relictive (KRAÏEM, 1983). C'est l'oasis de Bechri située dans le Nefzaoua au Chott El Jérid. La rareté de cette espèce ne permet pas son étude de façon approfondie.

Nous présentons, à titre comparatif, les deux espèces pour pouvoir mieux les distinguer.

2. Présentation de *Barbus callensis*

a) Position systématique

Par référence aux travaux pré-cités, le poisson considéré dans cette étude se situe systématiquement comme suit :

classe : Téléostéens

ordre : Cypriniformes

famille : Cyprinidés

genre : *Barbus* CUVIER, 1817

sous-genre : *Barbus* ou *Luciobarbus* (en se référant aux récents travaux de DOADRIO, 1990).

espèce : *Barbus callensis* VALENCIENNES, 1842

b) Description et caractéristiques

Barbus callensis est une espèce qui se rapprocherait de *B. barbus* européen, mais les formes sont plus effilées, le museau plus allongé, une dépression existe au-dessus du front, le corps est moins aplati ventralement. La couleur du corps est brun jaunâtre à éclat métallique, le ventre argenté, les jeunes sont souvent mouchetés de noir. Les écailles sont moyennes à stries divergentes, la ligne latérale est complète et compte 43 ± 3 écailles. La nageoire dorsale porte 4 rayons osseux simples, dont le dernier est épineux, plus ou moins fort et denticulé dans sa partie inférieure, et 8 rayons mous branchus. La bouche est infère et munie de deux lèvres charnues plus ou moins développées portant chacune une paire de barbillons. Les dents pharyngiennes sont réparties sur trois rangées : $4(5) + 3 + 2$. Le nombre de vertèbres est de 39 ± 2 . La longueur totale est de 25 à 30 cm en moyenne ; elle peut atteindre 70 cm.

b) Répartition géographique de *B. callensis*

Cette espèce est caractéristique de l'Afrique du Nord, elle est bien répandue dans les 3 pays maghrébins Maroc, Algérie et Tunisie. Elle se répartit du Nord jusqu'à une limite méridionale située au sud de l'Atlas. *B. callensis* doit son nom à la localité du type décrit pour la première fois. Ce spécimen provient en effet du lac de la Calle en Algérie. Au Maroc, *B. callensis* est présent aussi bien dans les cours d'eau de l'Atlantique que dans ceux du bassin méditerranéen. Cependant les populations de ces deux bassins présentent des différences assez significatives pour qu'on puisse distinguer 2 sous-espèces différentes (DOADRIO, 1990). En Algérie *B. callensis* est largement réparti, il peuple tous les oueds situés au nord de l'Atlas entre les frontières tunisienne à l'est et marocaine à l'ouest.

Comme nous l'avons déjà mentionné plus haut, *Barbus callensis* est très abondant et très répandu en Tunisie. En effet, cette espèce possède une large répartition géographique qui s'étend sur tout le nord et le centre-ouest du pays : du bassin de l'Ichkeul et Tabarka au Nord jusqu'à Kasserine vers le Sud, à la limite supérieure de la Tunisie aride (Fig. 4). Ce poisson se trouve dans la plupart des cours d'eau, accompagné par d'autres espèces, généralement *Pseudophoxinus*, mais il est toujours dominant ; c'est le cas de l'oued Mejerda et ses affluents, de l'oued Miliane, des oueds Joumine, Melah et Sejnane qui se jettent dans le lac Ichkeul et de l'oued Abid au Cap-Bon. Dans certains autres cours d'eau, *B. callensis* est le seul poisson présent, comme dans l'oued Nebhana au nord de Kairouan, l'oued Hatab dans la région de Kasserine et les oueds Zéroud et Merg Ellil au sud de Kairouan.

3. Présentation de *Barbus antinorii*

a) Position systématique

Ce poisson occupe la même position systématique que son voisin du nord, *B. callensis*.

classe : Téléostéens

ordre : Cypriniformes

famille : Cyprinidés

genre : *Barbus* CUVIER, 1817

sous-genre : *Barbus* ou *Luciobarbus* (en se référant aux récents travaux de DOADRIO, 1990).

espèce : *Barbus antinorii* BOULENGER, 1911

b) Description et caractéristiques

Cette étude a été réalisée sur dix individus qui ont été capturés après les nombreuses tentatives exposées au paragraphe suivant.

Barbus antinorii présente une forme effilée, un front et un museau arrondi. La couleur du corps est brunâtre et foncée au dessus, claire et blanchâtre sur les flancs et le ventre. Les écailles sont moyennes à stries divergentes, la ligne latérale est complète et compte 44 à 47 écailles. La nageoire dorsale présente un profil supérieur rectiligne ou peu convexe. Elle comporte 4, rarement 3, rayons osseux simples dont le dernier est épineux et denticulé dans sa partie inférieure et 7 rayons mous fourchus. Le rayon épineux est moins fort que chez *Barbus callensis* et ses denticulations sont moins nombreuses. Le premier rayon des pelviennes est situé en avant du premier rayon de la dorsale. La bouche est inférieure et munie de deux lèvres moyennes portant chacune une paire de barbillons fins. Les dents pharyngiennes sont réparties sur trois rangs et de formule : 4 (5) + 3 + 1 (2). Le nombre de vertèbres est de 39 ± 1 . La longueur totale relevée sur les différents spécimens examinés (tous femelles adultes) varie entre 12,4 cm et 16,5 cm.

Malgré de nombreuses ressemblances avec *B. callensis*, l'espèce *B. antinorii* présente des différences qui permettent de la distinguer nettement de sa voisine. Il s'agit essentiellement de la forme de la tête et du museau, de la coloration du corps, de la position avancée des nageoires pelviennes par rapport à la nageoire dorsale, de la forme de la nageoire dorsale, de son rayon épineux denticulé et du nombre de ses rayons mous, enfin de la taille adulte qui est beaucoup plus petite chez *B. antinorii*.

c) Répartition géographique et localisation actuelle de *B. antinorii*

Au cours de nos nombreuses prospections dans le sud tunisien, cette espèce n'a pu être capturée qu'une seule fois, lors de l'expédition que nous avons organisée en novembre 1989, avec la collaboration de l'équipe du Dr. DOADRIO du Muséum des Sciences Naturelles de Madrid. En effet, au cours de cette campagne, de nombreuses recherches ont été effectuées dans différents points d'eau de l'oasis de Nefzaoua, sur les bords est du Chott-el-Jérid, où l'espèce a été signalée pour la première fois par BOULENGER (1911) lors qu'il a décrit les échantillons déposés au Muséum de Gênes, puis par CALLOT (in : ALMACA, 1971).

Cette espèce a été alors retrouvée dans un puits situé dans l'oasis de Bechri à Fatnassa (Fig. 4), où la température de l'eau était de 23 °C. Ici, *B. antinorii* existe en sympatrie avec d'autres poissons : *Hemichromis bimaculatus*, *Haplochromis desfontainesi* et *Gambusia affinis*. Cependant, il ne représente qu'une très faible proportion ; en effet, sur de nombreux coups de filet réalisés en plongée pendant deux jours, seulement une dizaine d'individus ont pu être capturés. Depuis, ce poisson n'a pu être retrouvé malgré les nombreuses prospections effectuées jusqu'à l'automne 1997, dans la même région.

Les différentes espèces de poissons récoltées dans ce puits pourraient se trouver normalement dans ces eaux souterraines ; leur apparition dans les eaux superficielles serait due à la force des appels d'eau qui se produisent lors des sondages des puits, quand le forage arrive à la nappe artésienne. Ces sondages qui s'effectuaient depuis longtemps pour l'alimentation en eau des oasis, auraient fortement contribué à l'assèchement des ruisseaux de communication souterrains entre les différentes nappes ; ce qui traduit la rareté de l'espèce et sa menace par l'extinction.

Une attention urgente, de la part des biologistes et des autorités compétentes en matière de protection et de conservation du patrimoine naturel, doit être accordée à cette espèce avant son extinction totale et irréversible. Des pêches répétées de sauvetage de l'espèce pourraient être envisagées et des tentatives d'élevage et de repeuplement seraient à prévoir.

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

De cette étude nous pouvons retenir que la systématique des poissons du genre *Barbus* n'est pas définitivement élucidée, malgré les progrès enregistrés dans les domaines de la recherche paléontologique, paléogéographique et biométrique. Les difficultés rencontrées dans les études systématiques de ce genre sont dues à la grande diversité des formes qu'il présente dans les différents milieux.

Cependant, un fait semble avoir l'unanimité des auteurs, il s'agit de l'origine asiatique du genre *Barbus*. Concernant les voies de dispersion de *Barbus* s. str., les deux théories proposées par ALMACA d'une part et par DOADRIO d'autre part sont retenues du fait de leur argumentation bien fondée. Les deux auteurs sont par ailleurs d'accord sur l'origine des formes de la branche sibérienne allant jusqu'à la limite située entre la France et l'Espagne, séparant les espèces européennes et les espèces ibériques.

Pour ALMACA, ces espèces ibériques proviennent de *Barbus barbus* européen ; elles ont atteint la Péninsule Ibérique vraisemblablement vers la fin de l'Oligocène. Les populations appartenant à ce genre y ont subi des processus de spéciation qui menèrent à la formation d'une ichthyofaune riche en espèces et sous-espèces endémiques. Entre-temps, vers le Pontien, des populations de ce genre sont passées en Afrique du nord-ouest (Maroc), y formant à leur tour plusieurs espèces endémiques.

En ce qui concerne la spéciation, il est probable que la forme allopatrique a joué un rôle important, par colonisation de l'Ibérie à partir de la province centro-européenne et de l'Afrique du Nord à partir de l'Ibérie, puis par formation des endémiques ibériques et nord-africains. Les Pyrénées et la Méditerranée ont très probablement constitué des barrières efficaces pour l'isolement des *Barbus* ibériques.

D'autre part, les affinités européennes que présentent les actuels *Barbus* Nord-africains et qui ont été soulignées par de nombreux auteurs (BOULENGER, 1905 ; BERTIN, 1952 ; ALMACA, 1967, 1972, 1976, 1978 ; GREENWOOD, 1972 ...), les reconstructions paléogéographiques qui ne contredisent pas la possibilité d'une connexion continentale établie entre l'Ibérie et l'Afrique du Nord au cours du Messinien, et l'extinction en Afrique du Nord d'une ichthyofaune dulçaquicole Nilotique (GREENWOOD, 1972, 1974) pourraient être corrélées avec une immigration des *Barbus* ibériques.

Pour DOADRIO, le *Barbus* nord-africain provient du sous-genre ouest-asiatique *Luciobarbus* qui aurait emprunté la voie sud-méditerranéenne pour atteindre l'Afrique du Nord et passer en Péninsule Ibérique par le Maroc.

Il est vraisemblable que les conditions environnementales au cours du Miocène supérieur ont favorisé le sous-genre *Luciobarbus* qui semble tolérer les plans d'eau saumâtres. En effet, certains milieux où ce sous-genre vit actuellement, tels que le lac Ichkeul (KRAÏEM, 1986) pourraient ressembler aux petits lacs et aux cours fluviaux du bassin de la Méditerranée au cours du Messinien.

La présence de certains caractères de *Luciobarbus* chez quelques espèces de *Barbus* Ibériques développe davantage l'hypothèse du passage des Barbeaux Nord-africains en Péninsule Ibérique.

Nous constatons donc que pour les deux thèses la distribution du genre *Barbus* s. str. est liée à deux éléments géologiques essentiels : l'orogénèse alpine et la crise Messinienne qui correspond à un dessèchement et une désertification du bassin de la Méditerranée (ALBRECHT, 1983).

Il est difficile à l'heure actuelle de trancher en faveur de l'une de ces deux hypothèses qui insistent beaucoup sur les grandes ressemblances entre les ichthyofaunes Ibérique et Nord-africaine. Il faudrait pour cela que l'évolution paléogéographique soit mieux connue d'une part, et que les relations phylogénétiques à l'intérieur du genre *Barbus* soient mieux établies. Mais il ne faut pas oublier que les migrations n'ont pas forcément eu lieu dans un seul sens, et qu'il a pu y avoir dans le temps des allers-retours en fonction de l'orogénèse, du climat, des communications liées à la tectonique des plaques (LEVEQUE et GUEGAN, 1989). C'est ce qui explique la présence en même temps des formes de *Barbus* nord-africain en Ibérie (*B.*

bocagei, *B. sclateri*, *B. graellsii*) et des formes de *Barbus* européens au Maroc (*B. nasus* et *B. magniatlantis*).

Enfin, la large répartition biogéographique de *B. callensis* en Tunisie montre la grande capacité d'adaptation de cette espèce aux divers milieux qu'elle occupe. La délimitation vers le sud de cette aire biogéographique à la région de Kasserine est due sans doute à l'assèchement du réseau hydrographique situé au delà de cette limite causé par les contraintes climatiques et le phénomène progressif de la désertification. Ce phénomène aurait aussi contribué, avec le forage des puits artésiens, à la quasi-disparition de l'espèce *B. antinorii* des oasis du sud tunisien.

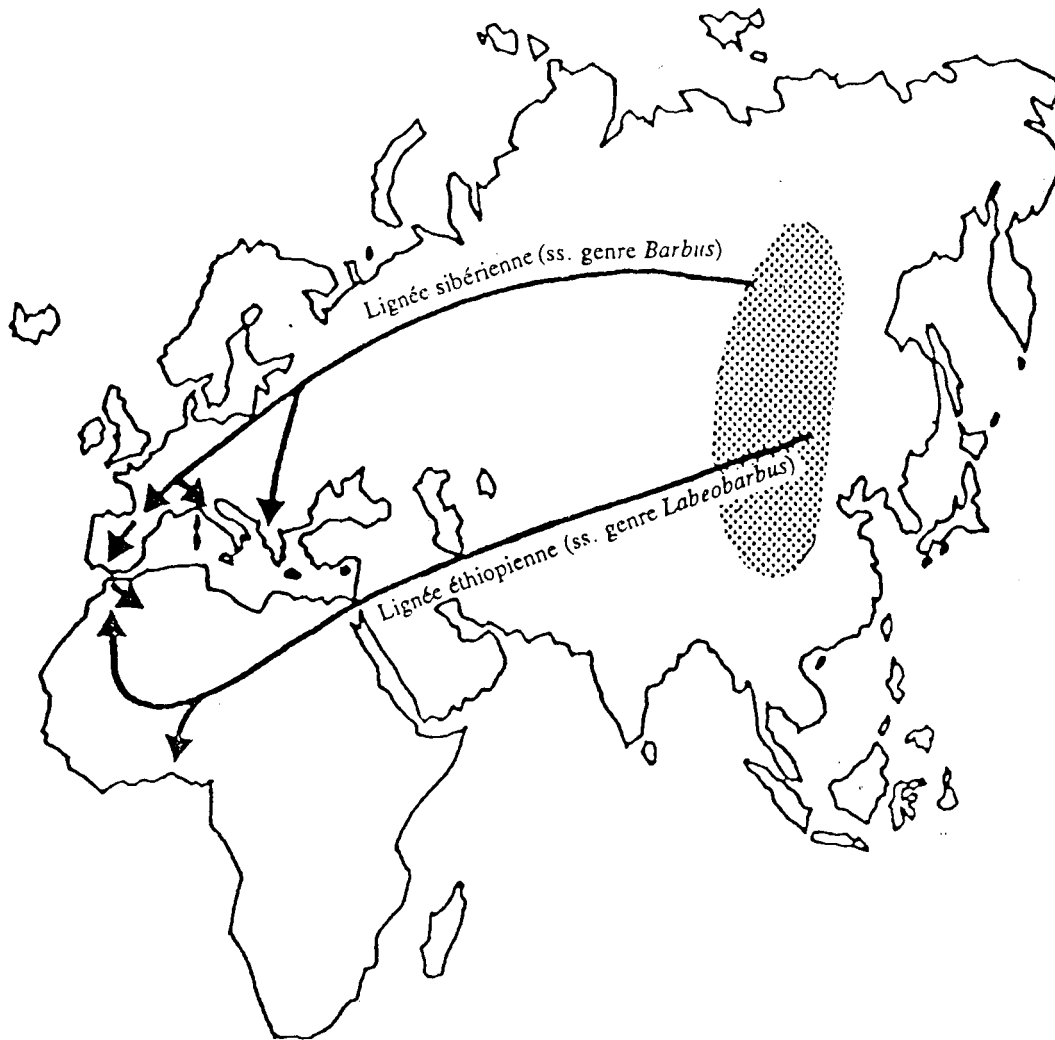


Fig.1 : Hypothèse classique (Darlington, Banarescu, Almaça) sur les grandes voies de colonisation du genre *Barbus* en Europe et en Afrique.

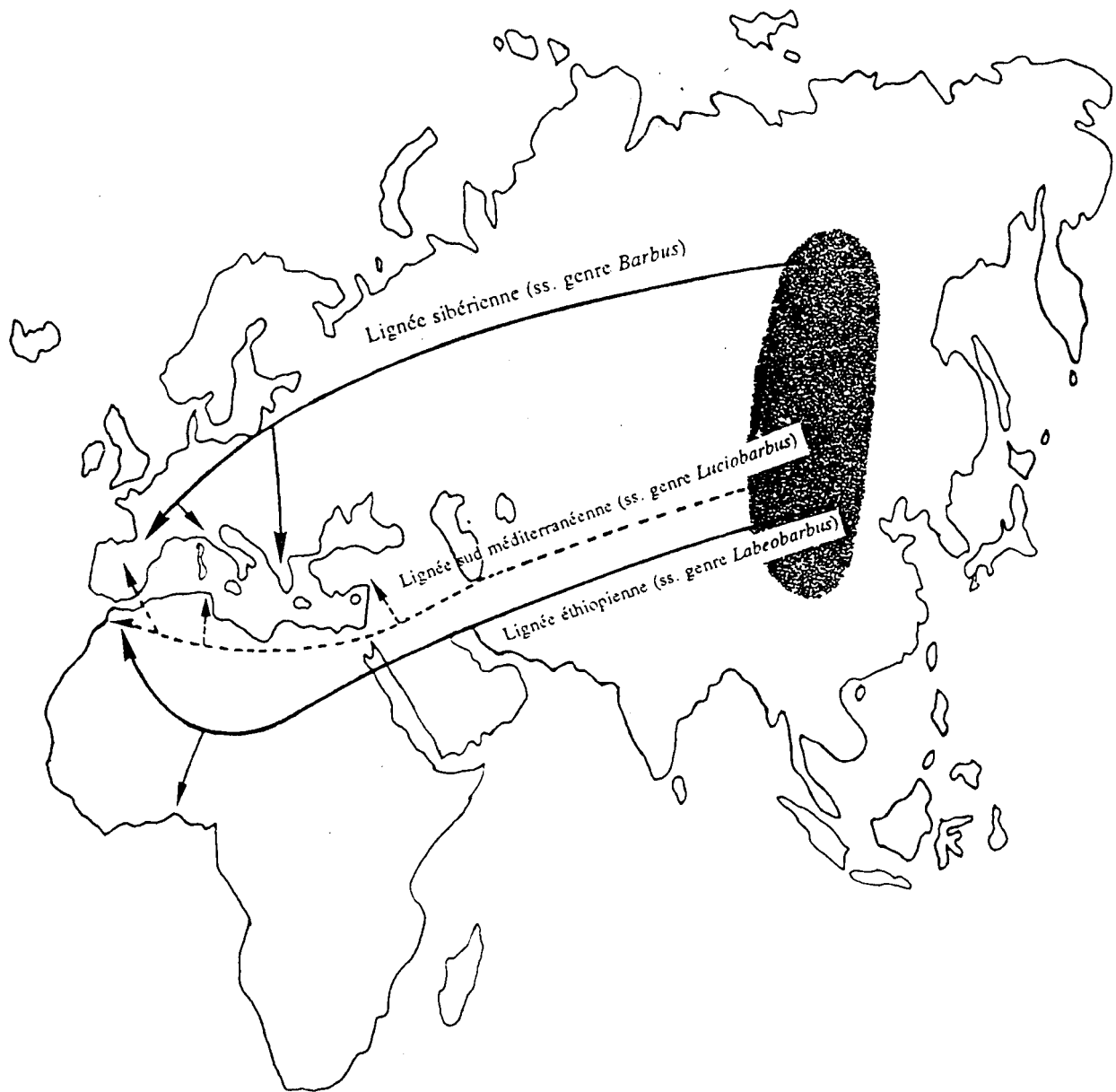


Fig.2 : Hypothèse alternative de Doadrio.

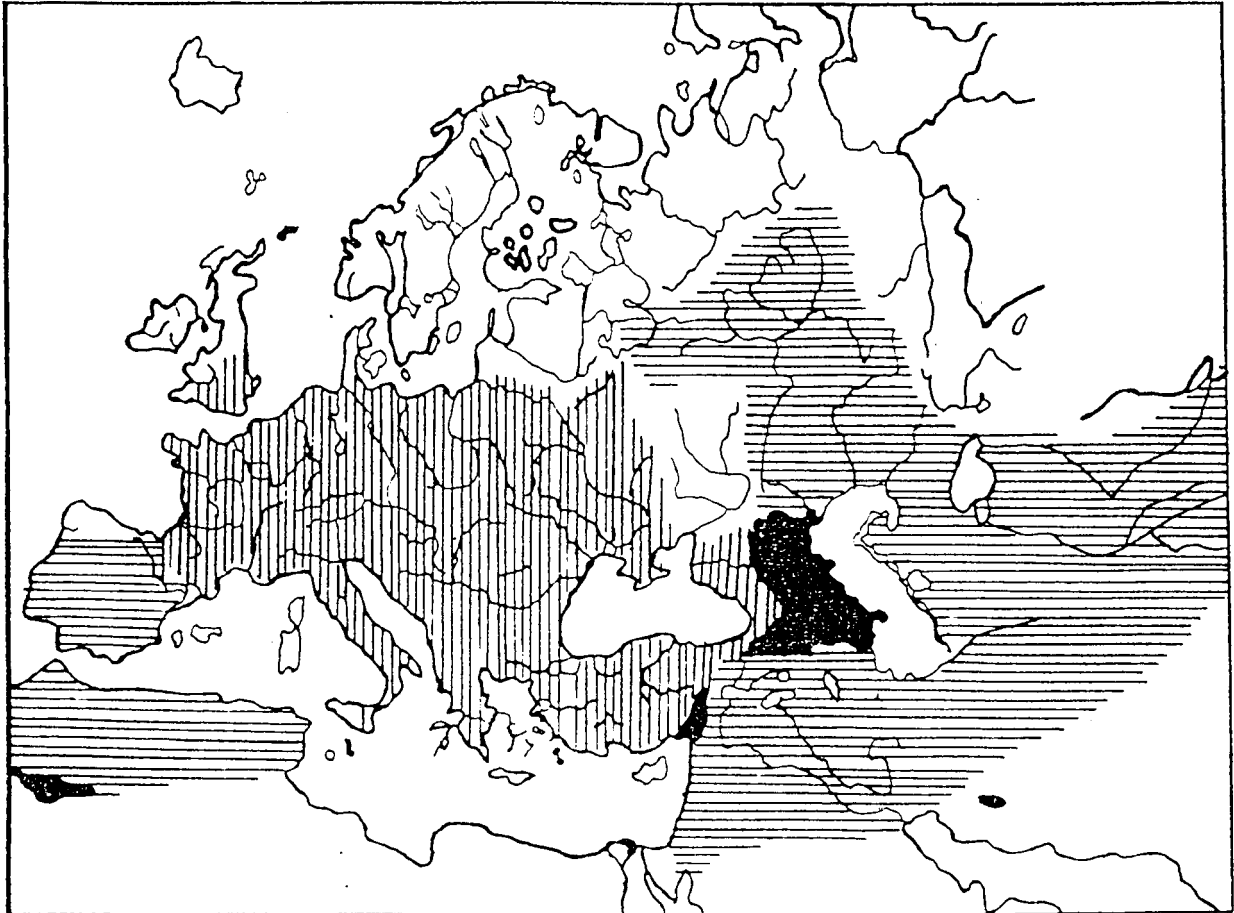


Fig 3 : Distribution actuelle des espèces du genre *Barbus* sensu stricto.
Hachures verticales : distribution des espèces du sous-genre *Barbus*.
Hachures horizontales : distribution des espèces du sous-genre *Luciobarbus*.
En noir : aire sympatrique. (d'après DOADRIO, 1990).

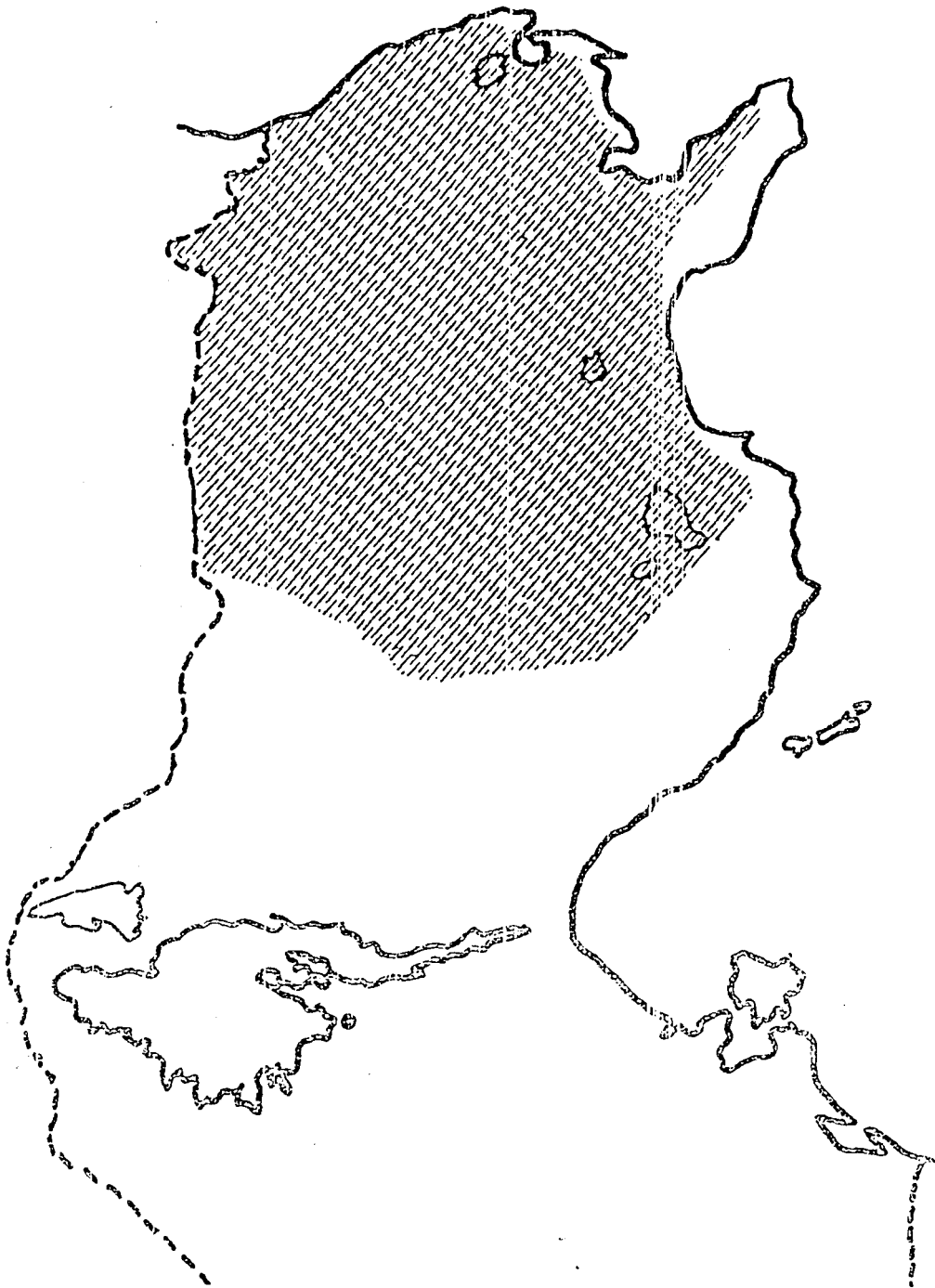


Fig. 4 : Répartition biogéographique du genre *Barbus* en Tunisie.

 *B. callensis* ;  *B. antinorii*

BIBLIOGRAPHIE

- ALBRECHT H., 1983. - Besiedlungsgeschichte und ursprüngliche holozäne Verbreitung der europäischen Flusskrebse. *Spixiana*, 6: 61-77.
- ALMACA C., 1967. - Estudo das populações portuguesas do Gén. *Barbus* Cuvier, 1817. *Rev. Fac. Cien. Lisboa*, 2ème série, C, 14, (2) : 151-400.
- ALMACA C., 1971. - Sur la spéciation des Barbeaux nord-africains. *Bull. Mus. natn. Hist.nat.* Paris, 2è série, 42, (5) : 853-856.
- ALMACA C., 1972. - Sur la systématique des Barbeaux (genre et sous-genre *Barbus*) de la Péninsule Ibérique et de l'Afrique du Nord. *Arq. Mus. Boc.*, 2ème série, 3, (10) : 319-346.
- ALMACA C., 1976. - La spéciation chez les Cyprinidae de la Péninsule Ibérique. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 40, (3-4) : 399-411.
- ALMACA C., 1978. - Spéciation et subséciation chez les Cyprinidae ibériques et nord-africains. *Bull. Off. Natn. Pêche*, Tunisie, 2, (1-2) : 23-30.
- ALMACA C., 1984. - Notes on some species of western Palearctic *Barbus* (Cyprinidae, Pisces). *Arq. Mus. Boc.* (Série C), 2, (1) : 1-76.
- ALMACA C., 1988a. - Remarks on the biogeography of Euro-Mediterranean *Barbus* (Cyprinidae, Pisces). *Bull. Ecol.*, 19, (2-3) : 159-162.
- ALMACA C., 1988b. - Fish and their environment in large European river ecosystems. Téjo and Guadiana. *Sci. Eau*, 7, (1) : 3-19.
- ALMACA C., 1990. - Neogene Circum-Mediterranean paleogeography and Euro-Mediterranean *Barbus* biogeography. *Arq. Mus. Boc.* 1, (41) : 585-611.
- BANARESCU P., 1973. - Origin and affinities of the freshwater fish fauna of Europe. *Ichthyologia*, 5, (1) : 1-8.
- BANARESCU P., 1977.- Position zoogéographique de l'ichtyofaune d'eau douce d'Asie occidentale. *Cybium*, 3 ème série, 2 : 35-55.
- BANISTER K.E., 1973. - A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of East and Central Africa. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist.* (zool.), 26, (1) : 1-148.
- BANISTER K.E., 1987. - The *Barbus perince* - *Barbus neglectus* problem and a review of certain Nilotic small *Barbus* species (Teleostei, Cypriniformes, Cyprinidae). *Bull. British Mus. Nat. Hist.* (zool.), 53 : 115-138.
- BERTIN L., 1952. - Ichtyogéographie de l'Afrique du Nord. *C.R., Soc. Biogéog.*, 242 : 79-82.
- BERREBI P., LEVEQUE C., CATTNEO-BERREBI G., ANGENSE J.F., GUEGAN J.F. & MACHORDOM A., 1990. - Diploid and tetraploid African *Barbus* (Osteichthyes, Cyprinidae) : on the coding of differential gene expression. *Aquatic Liv. Res.*, 3, (4) : 313-323.

- BOULENGER G.A., 1905.- The distribution of African freshwater fishes. *Nature*, 72, n° 1869 : 413-421.
- BOULENGER G.A., 1911. - Catalogue of freshwater fishes of Africa in the British Museum. British Museum, London, 529 p.
- COLLARES-PEREIRA M.J. & MADEIRA J.M., 1990. - Cytotaxonomic studies in Iberian Cyprinids. III. Karyology of *Barbus* Cuvier, 1817, with some reconsiderations on the karyological evolution of Cyprinidae. *Caryologia*, vol. 43, 1 : 17-26.
- DAGET J. & ILTIS A., 1965.- Poissons de Côte d'Ivoire (eaux douces et saumâtres). *Mémoire I.F.A.N.*, 74, 385 p.
- DARLINGTON P.J. 1948. - The geographical distribution of cold-blooded vertebrates. *Quart. Rev. Biol.*, 23 : 105-123.
- DARLINGTON P.J., 1957.- Zoogeography : the geographical distribution of animals. Wiley, New-york, 675 p.
- DOADRIO I., 1990.- Phylogenetic relationships and classification of west Palearctic species of the genus *Barbus*. *Aquat. Liv. Res.*, 3 : 265-282.
- DOADRIO I. & CASADO P., 1989. - Nota sobre la ictiofauna de los yacimientos de la cuenca de Guadix-Baza (Granada). In : Geología y Paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza. M.T. ALBERDI & F.P. BONADONNA (eds). 139-150.
- GREENWOOD P.H., 1972. - Fish fossils from the late Miocene of Tunisia. *Notes Serv. Geol.*, 37 : 41-72.
- GREENWOOD P.H., 1974. - Review of Cenozoic freshwater fish fauna in Africa. *Ann. Geol. Surv. Egypt.*, 4 : 211-232.
- GUNTHER A.G., 1874. - Notice of some new species of fishes from Morocco. *Ann. Mag. nat. Hist.* 4 (13) : 230-232.
- HOWES G.J., 1987. - The phylogenetic position of the Yugoslavian cyprinid fish genus *Aulopyge* Heckel, 1841, with an appraisal of the genus *Barbus* Cuvier and Cloquet, 1816, and subfamily Cyprinidae. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zoology series*, 52 (5) : 165-196.
- KRAIEM M. M., 1983. - Les poissons d'eau douce de Tunisie. Inventaire commenté et répartition géographique. *Bull. Inst. natnl scient. techn. Océanogr. Pêche Salammbô* 10 : 107-124.
- KRAIEM M. M., 1986. - Influence de la salinité sur la présence des barbeaux *Barbus callensis* Valenciennes, 1842 (Poissons, Cyprinidae) dans le lac Ichkeul (Tunisie septentrionale). *Bull. Inst. natnl scient. tech. Océanogr. Pêche, Salammbô*, 13 : 89-94 .
- KRAIEM M. M., 1994. - Systématique, Biogéographie et Bio-écologie de *Barbus callensis* Valenciennes, 1842 (Poissons, Cyprinidae) de Tunisie. Thèse Doc. Es Sci. Biol., Univ Tunis, 227 p.
- KRYSANOV E.Y., GOLUBTSOV A.S. & ALEXEEV S.S., 1991. - On karyotypes of some Cyprinid fishes from Ethiopia with comments on the differences between large and small african *Barbus* species. Comm. VII th. Internat. Ichthyol. Congress, Den Haag, 26-30.

- LEVEQUE C. & GUEGAN J.F., 1989. - Les grands *Barbus* (Teleostei, Cyprinidae) d'Afrique de l'Ouest. Comm. Table ronde "*Barbus*", Montpellier, 25-27 juillet 1989, 24 p.
- MAYR E., 1969. - Principles of systematic zoology. Mc Graw-Hill, New-York, 428 p.
- OELLERMANN L.K. & SKELTON P.H., 1990. - Hexaploidy in yellow fish species (*Barbus*, Pisces, Cyprinidae) from Southern Africa. *J. Fish Biol.*, 37 : 105-115.
- PELLEGRIN J., 1921. - Les poissons des eaux douces de l'Afrique du Nord Française : Maroc, Algérie, Tunisie, Sahara. *Mém. Soc. Sci. nat., Maroc*, 1, 2, 216 p.
- PELLEGRIN J., 1939. - Les Barbeaux de l'Afrique du Nord française : description d'une espèce nouvelle. *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc*, 19 (1), 10 P.
- RAB P., 1981. - Karyotypes of two barbels *Barbus bariloides* and *Barbus holotaenia*. *Folia Zoologica*, 30, (2) : 181-190.
- ROBERTS T.R., 1975.- Geographical distribution of African freshwater fishes. *Zool. J. Linn. Soc.*, 57 : 249-319.
- ROBINSON P. & BLACK C.C., 1974.- Vertebrate faunas from the Neogene of Tunisia. *Ann. Geol. Surv. Egypt*, 4 : 319-332.
- VALENTA M., RAB P., STRATIL A., KALAL L. & OLIVA O.; 1979. - Karyotypes, heterogeneity and polymorphism of proteins in the tetraploid species *Barbus meridionalis* and its hybrids with *Barbus barbus*. Proc. XVI th Inter. Conf. on Animal Blood Groups and Biochemical Polymorphism, Leningrad, IV : 204-214.
- VASILEV V.P., 1985. - Evolutionary karyology of fishes. Moscow, Nauka' Publishing House, 300 p.
- WOLF U., RITTER H., ATKIN N. & OHNO S., 1969. - Polyploidization in the family Cyprinidae, order Cypriniformes. I . DNA content and chromosome set in various species of Cyprinidae. *Humangenetik*, 7 : 240-244.
- YU X., ZHOU T., LI K., & ZHOU M., 1987. - On the karyosystematics of Cyprinid fishes and a summary of fish studies in China. *Genetica*, 72 : 225-236