



REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE POPULAIRE
MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
UNIVERSITE MOHAMED KHIDER –BISKRA–
FACULTE DES SCIENCES EXACTES ET DES SCIENCES DE LA NATURE ET DE LA VIE
DEPARTEMENT DES SCIENCES AGRONOMIQUES

Réf.

THESE

Présentée par

Amina BRAHIMI

Pour l'obtention du Diplôme de Doctorat

Discipline : Sciences agronomiques

THEME

**Morphologie comparée et phylogéographie
 des barbeaux endémiques du Maghreb,
 particulièrement en Algérie.**

Membres du jury:

Mr.	CHAFAA	Smail	M.C.A. Départ. Biologie, Univ. de Batna	Président
Mr.	TARAI	Nacer	Pr. Départ. Agronomie, Univ. de Biskra	Rapporteur
Mr.	LIBOIS	Roland	Pr. Départ. Biologie, Univ. de Liège (ULg)	Co-Rapporteur
Mr.	GAOUAR	S.B.Suheil	M.C.A. Départ. Biologie, Univ. de Tlemcen	Examineur
Mme.	BOUATROUS	Yamina	M.C.A. Départ. Biologie, Univ. de Biskra	Examinatrice
Mme.	DEGHNOUCHE	Kahramen	M.C.A. Départ. Agronomie, Univ. de Biskra	Examinatrice

Année universitaire : 2017-2018

À mes parents

À Airelle

Remerciements

« Il existe deux manières d'affronter un problème, soit on l'empêche d'approcher, soit on se laisse traverser par lui. La seconde n'est pas forcément la plus mauvaise... Juste, il faut penser différemment, si on réfléchit comme on en a l'habitude, on arrive à rien... »

Bernard Werber, Les fourmis (1998).

Cela résume bien mes aventures dans cette thèse ...

Voyager seule dans les terres difficiles !

Chercher des poissons dans le grand désert !

Quitter ma mère... quitter l'Algérie ...

Tout simplement, apprendre de vivre avec ma passion, autrement ...

Mon premier défi, c'était de trouver un directeur de thèse, que ce n'était pas facile de tout, pour moi ! En 2013, j'ai eu l'impression de me débattre dans de l'eau. Ça remue, mais ça n'avance pas... En 2013, je ne me serai jamais imaginé avoir **quatre encadreurs** ! Avoir vaincu ce défi me rend très fière...

Alors, j'aimerais, en tout premier lieu, remercier mon encadreur « académique », Nacer TARAÏ de m'avoir donné la chance de réaliser mon sujet de thèse et de bénéficier d'une grande liberté tout au long de ce travail.

Je manifeste aussi toute ma gratitude à mon encadreur « zoogéographique », Roland LIBOIS, de m'avoir trouvé dans l'oasis de Biskra et m'accorder sa confiance pour monter ce projet, de m'avoir ouvert les portes de son Unité de recherches zoogéographiques à l'Université de Liège, d'avoir financé mes études et de m'avoir adopté durant ces quatre années pour profiter de ses expériences et son savoir encyclopédique.

Ma plus grande reconnaissance va ensuite à mon encadreur « génétique », Arnaud HENRARD d'être toujours prêt à m'aider malgré toutes ses occupations et de m'avoir ouvert les portes de Musée de l'Afrique centrale à Tervuren. Sans sa participation, ce travail n'aurait jamais été le même.

Ce travail doit beaucoup à mon encadreur « taxinomique », Jörg FREYHOF, pour sa disponibilité, sa perfection, ces discussions enrichissantes et de m'avoir ouvert les portes de Musée d'Alexander Koenig à Bonn. Sans sa participation, mes deux espèces n'auraient jamais vu le jour.

Je suis également reconnaissante à Smail CHAFAA, Souheil GAOUAR, Yamina BOUATROUS et Kahremen DEGHNOCHE d'avoir accepté de faire partie du jury de cette thèse et d'avoir consacré du temps à l'examen et l'évaluation critique de ce travail.

Cette thèse n'aurait pu être menée à son terme sans le soutien actif, de mes proches, ami(e)s, collègues et collaborateurs qui m'ont accompagné sur mon parcours en Algérie, au Maroc, en Belgique, en France, en Allemagne et même au Bénin !

Ce travail de recherche a pu d'être effectué grâce au soutien de nombreux collaborateurs de Musée Royal de l'Afrique Centrale à Tervuren : Didier VAN DEN SPIEGEL de m'avoir ouvert les portes de Musée; Miguel PARRENT de s'occuper de ma collection de barbeaux; Jonathan BRECKO et Aurore MATHYS pour leur temps et les superbes photographies qu'ils m'ont fournies ; Rudy JOCQUE pour la discussion enrichissante sur les règles du code de nomenclature zoologique ; Emmanuel VREVEN pour résoudre le problème « Caraso » et pour ses qualités scientifiques et humaines.

J'exprime aussi toutes mes reconnaissances aux collaborateurs de Musée d'Alexander Koenig à Bonn: Sebastian HÜLLEN pour les illustrations et les photographies qu'il m'a fournis ; Güese SERKAN, pour le café matinal primordial pour démarrer ma journée « 200 barbeaux ! » ; Fabian HERDER, pour la discussion sur les barbeaux sahariens qui me fascinent!

Merci également à Kai BORKENHAGEN (Büsum) de m'avoir envoyé toutes ses séquences d'ADN de 'Carasobarbus'.

Je tiens à présenter mes sincères remerciements aux responsables et agents du contrôle, la maintenance et l'exploitation des infrastructures ANBT en Algérie, surtout Sabiha AGUENINI.

J'exprime aussi toutes mes reconnaissances à Benatia FATEH et Boubaker LABED, chargées de la recherche et des relations extérieures à l'Université de Biskra, de m'avoir aidé pour bénéficier des billets d'avion pour ma mission « Béchar », ainsi d'un stage à l'étranger.

Je tiens à manifester ma plus grande estime à Caroline NIEBERDING, pour m'avoir orienté dans mes recherches sur les barbeaux de Guir et prodigué de nombreux conseils.

Je suis également reconnaissante à Alain VANDERPOORTEN qui a accepté que j'effectue toutes les manipulations de génétique au sein de son laboratoire de génétique à Liège.

Mes sincères remerciements à Laurent GOHY de m'avoir accueillie pour l'extraction d'ADN et les séquençages ; Jairo PATINO et Clémence GERMAIN pour les discussions sur la phylogénie et réseau haplotypique.

Je tiens ainsi à remercier Victoria GRACE pour l'édition de l'anglais de mes articles.

Je réserve également une pensée cordiale à René ROSOUX d'avoir m'intégrer dans les programmes de recherches de Musée des sciences naturelles d'Orléans, sur le régime alimentaire de la Loutre en France.

Je remercie toutes les « filles » de l'Unité de recherches zoogéographiques avec qui j'ai partagé un peu de temps: Vinciane, Clotilde et Margaux.

Plus personnellement, je présente tous mes remerciements à Jean DOUCET et son épouse Irène avec qui j'ai eu l'opportunité de partager quelques moments de relâche !

Un cordial merci à mon « vrai » ami Toussaint LOUGBEGNON qui est malgré toutes les différences ne s'arrêtera jamais à prier « son dieu » pour moi et qui m'a énormément appris de prendre le temps, attendre et patienter...

Un merci « ministériel » à Barthelemy KASSA pour son accueil si chaleureux ainsi pour les robes béninoises.

Je veux également remercier toutes les personnes qui m'ont apporté leur amitié au cours de ma recherche « barbeaux ! ».

Au Maroc, mon deuxième pays où je garde toujours les excellents souvenirs de la famille AICHII, Aziz et sa Maman pour le « couscous, les tajines et le thé à la menthe »; Mohamed et Noredine KABILE, pêcheurs dans la mer de Nador, pour la couture et la réparation de mes éperviers !

En Algérie, mes reconnaissances éternelles à Abdelkrim BENCHASSANE d'Adrar de m'avoir adopté comme sa propre fille dans le grand désert et m'avoir accompagné « la nuit » pour pêcher les barbeaux dans les foggaras ; la famille KADJAM à Mascara de m'avoir accueillie au moment de ma mission « *Luciobarbus mascarensis* » ; la famille BOUJAMAA à Blida de m'avoir accueillie pour un diner en Ramadan, au moment de ma mission « *Luciobarbus chelifensis* » et la famille AGUENINI à Blida que j'ai passé avec eux, la 3^{ème} journée de la fête de l'Aïd au moment de ma mission « *Luciobarbus leptopogon* ».

Tant que la « douleur » fait partie de ma vie, je remercie donc mes ostéopathes NIJSKENS et DEROY qui ont fait de leur mieux pour maîtriser mes douleurs, pour que je puisse avancer dans la rédaction de ma thèse.

Dans les moments difficiles de 2013, ces sont bien sûr ma famille et mes amies qui, sans le savoir, me remontaient le moral...

A ce titre, je tiens à remercier Amina, Nouara et Khadija pour les moments de répit et les « recettes de l'Ouest » !

Merci à tous mes frères et toutes mes sœurs pour les pensées positives qu'ils m'avez envoyées durant tout ce temps, même à distance ! Surtout Bahi, Soussou, Souna et Foufou qui ont vécu ces années d'études avec moi, pas à pas, et qui m'ont accompagné toujours avec leur soutien constant.

Mes adorables nièces et neveux surtout Midou, dont ses petites blagues suffisent énormément à m'éclater de rire et effacer quelques soucis.

Un grand Merci à toi Mon père. Merci pour la confiance et Merci de me permettre poursuivre mes rêves...
Merci Baba.

Un grand Merci à une femme assez exceptionnelle, à toi Ma mère. Tu n'a jamais fait des études supérieures, ni des analyses d'ADN, ni tracer une carte géographique... mais cette thèse est autant la tienne que la mienne. Merci pour la force que tu m'as donné pour affronter tous les problèmes de 2013. Merci d'avoir partagé ta cuisine avec moi pour que je puisse monter mon petit laboratoire à la maison !! Merci pour ton amour... Merci pour tes sacrifices... Merci pour ta perfection dans notre éducation. Dans mon expatriation, tu as pu d'assurer toujours le rôle de mère et d'amie. Sans ton encouragement et tes prières, je n'arriverai jamais à achever cette thèse... *Merci Oumma.*

Un chaleureux Merci à toi Mon mari. Entre ton rôle de dirigeant et ton rôle de mari, tu as assuré toujours la confiance, l'amour, la tendresse, l'amitié et surtout la protection de la « gamine » en moi. Sans toi, je n'aurai jamais été la même ... *Merci Airelle.*

Enfin, avec l'angoisse d'avoir oublié quelqu'un...

Je remercie sincèrement tous ceux qui ont contribué, de proche ou de loin, à cette recherche.

Merci

Amina BRAHIMI

AVANT PROPOS

Ce travail s'intègre dans le cadre de l'obtention du titre de Docteur en Sciences agronomiques au sein de l'Université Mohammed Kheider de Biskra, Algérie. L'ensemble des travaux a été réalisé au sein de l'unité de recherches zoogéographiques à l'Université de Liège (ULg), Belgique.

Cette thèse n'aurait pu se réaliser sans le financement, les moyens et le matériel fournis par l'unité de recherches zoogéographiques qui a permis une prise en charge presque-globale de ces recherches.

Un autre support financier de l'Université de Biskra a permis la réalisation d'une mission sur le terrain dans la wilaya de Béchar ainsi qu'un stage en Belgique.

L'étude sur les populations méditerranéennes fait partie d'un projet FREDIE, soutenu par l'initiative conjointe de l'Association Leibniz pour la recherche et l'innovation (SAW) en Allemagne, auquel d'autres échantillons des collections du Muséum de Koenig (Bonn) ont été utilisés.

L'ensemble des études menées au cours de cette thèse a fait l'objet des publications scientifiques, publiées ou en cours de préparation.

Je suis devenue une collaboratrice scientifique à ULg. J'ai participé au congrès Européen de Zoologie (ULg). J'ai également réalisé une conférence à l'Ecole d'Aquaculture de la vallée de l'Ouémé (EAq) au campus de l'Université de Kétou (Bénin). J'ai également profité des différentes formations en Belgique, pour maîtriser du logiciel de gestion de références bibliographiques EndnoteX7 à l'ULg, une autre pour maîtriser des logiciels génétiques et phylogénétiques à l'UCL et une dernière pour maîtriser du logiciel cartographique QGIS et d'un récepteur GPS, à Gembloux (ULg).

Sommaire

Remerciements	I
Avant propos	VI
Sommaire	VII
Table des figures	XV
Table des tableaux	XXI
Résumé	XXIV
Abstract	XXV
ملخص	XXVI

Partie 1: Introduction générale

I. Introduction générale	2
I.1. Les barbeaux : endémisme et identification délicate	4
I.2. Historique des barbeaux du Maghreb	6
I.3. Génétique et phylogéographie	13
I.3.1. Définition de l'espèce	13
I.3.1.1. Le concept typologique de l'espèce	13
I.3.1.2. Le concept biologique de l'espèce (CBE)	13
I.3.1.3. Concept de la reconnaissance spécifique	15
I.3.1.4. Le concept phylogénétique de l'espèce (CPE)	15
I.3.1.5. Quelle définition choisir pour les poissons : CBE ou CPE ?	16
I.3.2. Comment établir l'appartenance à un lignage ?	17
I.3.3. Les marqueurs moléculaires	18
I.3.3.1. Le gène cytochrome b (cyt b)	20
I.3.3.2. Région non codante de l'ADN mitochondrial (D-loop)	20
I.3.4. L'apport de la génétique dans la taxinomie des poissons d'eau douce	21
I.3.5. La génétique dans la conservation des espèces	21
I.4. Problématiques d'étude & plan de la thèse	23

Partie 2:

Phylogéographie des barbeaux du Maghreb : Origine et évolution

II.1. Introduction	27
II.2. Matériel et Méthodes	29
II.2.1. Échantillonnage et sites d'étude	29
II.2.2. Analyses moléculaires	31
II.2.2.1. Extraction d'ADN, Amplification et Séquençage	31
II.2.2.2. Alignement et analyses phylogénétiques	40
II.2.2.3. Estimation de date de divergence	41
II.3. Résultats	43
II.3.1. Relations phylogénétiques	43
II.3.1.1. <i>Labeobarbus</i> et <i>Carasobarbus</i>	44
II.3.1.2. <i>Luciobarbus</i>	46
II.3.2. Structure des populations	53
II.3.3. Diversité et distance génétique	55
II. 3.3.1. <i>Carasobarbus fritschii</i> , <i>C. cf. fritschii</i> et <i>C. paytonii</i>	55
II. 3.3.2. <i>Luciobarbus biscarensis</i> et <i>L. amguidensis</i>	58
II. 3.3.3. <i>Luciobarbus ksibi</i> et <i>L. magniatlantis</i>	59
II. 3.3.4. <i>Luciobarbus labiosa</i> et <i>L. maghrebensis</i>	61
II. 3.3.5. <i>Luciobarbus massaensis</i> et <i>L. issenensis</i>	61
II.3.3.6. Lignées méditerranéennes en Afrique de Nord	61
II.4. Discussion	66
II.4.1. Comparaison du taux d'évolution de la D-loop et du cyt b	66
II.4.1.1. <i>Luciobarbus guercifensis</i> , <i>L. magniatlantis</i> , <i>L. nasus</i> , <i>L. zayanensis</i>	66
II.4.1.2. <i>Luciobarbus moulouyensis</i> et <i>L. yahyaouii</i>	67
II.4.1.3. <i>Luciobarbus labiosa</i>	68
II.4.1.4. <i>Luciobarbus rifensis</i>	69
II.4.1.5. <i>Luciobarbus ksibi</i>	69
II.4.1.6. <i>Luciobarbus massaensis</i>	70
II.4.1.7. Trois nouvelles espèces en Algérie	71
II.4.2. Les barbeaux du Maghreb : origine	71
II.4.3. <i>Carasobarbus</i> : populations différentes ou espèces différentes	72
II.4.4. <i>Labeobarbus</i> : disparition de l'espèce ?	73
II.4.5. <i>Luciobarbus</i> : radiation évolutive	74

Partie 3 : **Les lignées méditerranéennes :** **description de deux nouvelles espèces en Algérie.**

III.1. Introduction	80
III.2. Matériel et Méthodes	83
III.2.1. Analyses morphologiques	83
III.2.2. Analyses moléculaires	86
III.2.2.1. Extraction d'ADN, Amplification et Séquençage	86
III.2.2.2. Alignement des séquences et analyse phylogénétique	89
III.3. Résultats	90
III.3.1. Différences morphologiques entre les barbeaux méditerranéens	90
III.3.2. Deux espèces nouvelles en Algérie : évidence génétique	99
III.3.3. Description des espèces nouvelles	103
III.3.3.1. <i>Luciobarbus chelifensis</i> sp. nov.	103
III.3.3.1. <i>Luciobarbus mascarensis</i> sp. nov.	108
III.3.4. Clé de détermination des espèces méditerranéennes de <i>Luciobarbus</i>	114
III. 4 : Discussion : Distances génétiques et différences phénotypiques : deux phénomènes indépendants ?	117

Partie 4 : **Considérations biogéographiques et systématiques** **sur les espèces des barbeaux endémiques du Maghreb**

IV.1. Introduction	120
IV.2. Cadre d'étude et échantillonnage	121
IV.3. Résultats et Discussion	122

IV.3.1. Diversité spécifique et implications taxonomiques	122
IV.3.1.1. Espèces hexaploïdes	122
IV.3.1.1.1. Genre <i>Carasobarbus</i>	122
1) <i>Carasobarbus fritschii</i>	123
2) <i>Carasobarbus harterti</i>	126
IV.3.1.1.2. Genre <i>Labeobarbus</i>	129
3) <i>Labeobarbus reinii</i>	129
IV.3.1.2. Espèces tétraploïdes	131
IV.3.1.2.1. Genre <i>Luciobarbus</i>	131
4) <i>Luciobarbus antinorii</i>	132
5) <i>Luciobarbus biscarensis</i>	135
6) <i>Luciobarbus callensis</i>	138
7) <i>Luciobarbus chelifensis</i>	141
8) <i>Luciobarbus ksibi</i>	143
9) <i>Luciobarbus labiosa</i>	145
10) <i>Luciobarbus lepineyi</i>	148
11) <i>Luciobarbus leptopogon</i>	151
12) <i>Luciobarbus mascarensis</i>	154
13) <i>Luciobarbus massaensis</i>	156
14) <i>Luciobarbus pallaryi</i>	159
15) <i>Luciobarbus rabatensis</i>	162
16) <i>Luciobarbus rifensis</i>	164
17) <i>Luciobarbus setivimensis</i>	167
18) <i>Luciobarbus yahyaouii</i>	170
19) <i>Luciobarbus guercifensis</i>	173
20) <i>Luciobarbus magniatlantis</i>	176
21) <i>Luciobarbus nasus</i>	179
22) <i>Luciobarbus zayanensis</i>	180

Partie 5 :

Les lignées sahariennes: adaptation et évolution

V.1. Introduction	185
V.2. Matériel et méthodes	186
V.2.1. Echantillonnage et sites d'étude	186
V.2.2. Analyses moléculaires	188
V.2.2.1. Extraction d'ADN, amplification et séquençage	188
V.2.2.2. Alignement et analyse phylogénétique	190
V.2.2.3. Estimations de date de divergence	191

V.2.3. Analyse morphologique	192
V.2.3.1. Morphologie externe	192
V.2.3.2. Morphologie des pièces céphaliques	194
V.2.4. Analyse statistique	194
V.3. Résultats	197
V.3.1. Reconstruction phylogénétique et estimation de date de divergence	197
V.3.2. Structure des populations et diversités génétiques	200
V.3.3. Morphologie externe	203
V.3.4. Morphologie des pièces céphaliques	206
V.3.4.1. Dentaire	206
V.3.4.2. Prémaxillaire	206
V.3.4.3. Maxillaire	207
V.3.4.4. Os pharyngien	207
V.4. Discussion	210
V.4.1. Reconstruction phylogéographique et implications taxonomiques	210
V.4.2. Isolement génétique par distance géographique	211
V.4.3. Changements biologiques : adaptation écologique	212
V.4.4. <i>Luciobarbus pallaryi</i> : évolution d'une nouvelle lignée relique	214

Partie 6 : Conclusions générales & Perspectives

VI.1. Conclusions	217
VI.2. Perspectives et implications pour la protection des espèces	220
VI.2.1. Description d'une autre nouvelle espèce du barbeau dans l'est de l'Algérie ..	220
VI.2.2. <i>Luciobarbus callensis</i> en Tunisie	220
VI.2.3. <i>Carasobarbus</i> au Maroc	221
VI.2.4. Exploration des lignées cryptiques : cas de <i>L. callensis</i> et <i>L. rifensis</i> avec une étude ostéologique	221
VI.2.5. <i>Luciobarbus nasus</i> et <i>Labiobarbus reinii</i> : elles sont disparu ?	221
VI.2.6. Les barrages : conséquences sur les rivières et la faune aquatique	225
VI.2.7. Introduction des espèces exogènes : risques et menaces	226
Références bibliographiques	228
Publications	248

Table des Figures et Tableaux

Table des figures

Partie 1

Figure 1.1 —Les provinces ichthyologiques africaines établies par Robert (1975).....	3
Figure 1.2 —Localisation des gènes de l'ADN mitochondrial au sein de la plupart des Téléostéens d'après Papetti <i>et al.</i> (2007)	19

Partie 2

Figure 2.1 —Carte de répartition des échantillons de l'ADN utilisés.....	30
Figure 2.2 —Arbre phylogénétique obtenu par l'inférence bayésienne en probabilité postérieure (PP) calculé à partir du jeu de données de l'ADNmt (cyt b et D-loop).....	43
Figure 2.3 —Arbre phylogénétique obtenu par l'inférence bayésienne en probabilité postérieure (PP) calculé à partir du jeu de données de l'ADNmt (cyt b et D-loop) pour les <i>Labobarbus</i> et <i>Carasobarbus</i> du Maroc.	45
Figure 2.4 —Arbre phylogénétique obtenu par l'inférence bayésienne en probabilité postérieure (PP) calculé à partir du jeu de données de l'ADNmt (cyt b et D-loop) pour les lignées ibériques.	46
Figures 2.5 (a-c) —Arbre phylogénétique obtenu par l'inférence bayésienne en probabilité postérieure (PP) calculé à partir du jeu de données de l'ADNmt (cyt b et D-loop) pour les <i>Luciobarbus</i> de l'Afrique du Nord.	49
Figure 2.6 —Réseau haplotypique réalisé par la méthode de lien moyen (MJ. median-joining) sur la base de cyt b.	54
Figure 2.7a —Analyse de distributions « mismatch » observées (trait bleu) et simulées (pointillés rouge) des différences entre paires de séquences de ADNmt au sein des populations de <i>C. harterti</i> , <i>C. fritschii</i> et <i>C. cf. fritschii</i>	58
Figure 2.7b —Analyse de distributions « mismatch » observées (trait bleu) et simulées (pointillés rouge) des différences entre paires de séquences de ADNmt au sein des populations de <i>L. biscarensis</i> , <i>L. callensis</i> , <i>L. guercifensis</i> et <i>L. ksibi</i>	60
Figure 2.7c —Analyse de distributions « mismatch » observées (trait bleu) et simulées (pointillés rouge) des différences entre paires de séquences de ADNmt au sein des populations de <i>L. labiosa</i> , <i>L. lepineyi</i> , <i>L. leptopogon</i> et <i>L. magniatlantis</i>	63
Figure 2.7d —Analyse de distributions « mismatch » observées (trait bleu) et simulées (pointillés rouge) des différences entre paires de séquences de ADNmt au sein des populations de <i>L. massaensis</i> , <i>L. rabatensis</i> et <i>L. rifensis</i>	64
Figure 2.7e —Analyse de distributions « mismatch » observées (trait bleu) et simulées (pointillés rouge) des différences entre paires de séquences de ADNmt au sein des populations de <i>Luciobarbus sp. CH</i> , <i>Luciobarbus sp. M</i> , <i>Luciobarbus sp. X</i> , <i>L. setivimensis</i> , <i>L. yahyaouii</i> et <i>L. zayanensis</i>	65

Figure 2.8 —Arbre phylogénétique obtenu par l'inférence bayésienne en probabilité postérieure (PP) calculé à partir du jeu de données de l'ADNmt (cyt b) pour les <i>Luciobarbus</i> de l'Afrique du Nord.	78
--	----

Partie 3

Figure 3.1 —Localisation géographique des espèces de <i>Luciobarbus</i> examinées dans cette étude. .	82
Figure 3.2 —Arbre phylogénétique obtenu par la méthode bayésienne à partir du jeu de données de l'ADNmt (cyt b et D-loop) correspondent aux espèces: B: <i>L. biscarensis</i> ; C: <i>L. callensis</i> ; Ch: <i>L. chelifensis</i> ; L: <i>L. leptopogon</i> ; R: <i>L. rifensis</i> ; S: <i>L. setivimensis</i> ; Y: <i>L. yahyaouii</i>	102
Figure 3.3 — <i>Luciobarbus chelifensis</i> : <u>vue latérale</u> ; 1 : RMCA 2016-024-P-0010, holotype, 129 mm SL; 2 : RMCA 2016-024-P-0013, paratype, 126 mm SL; 3 : RMCA 2016-024-P-0015, paratype, 107 mm SL; 4 : RMCA 2016-024-P-0016, paratype, 102 mm SL; échelle = 30 mm.....	106
Figure 3.4 — <i>Luciobarbus chelifensis</i> : <u>vue dorsale</u> ; 1 : RMCA 2016-024-P-0010, holotype, 129 mm SL; 2 : RMCA 2016-024-P-0013, paratype, 126 mm SL; 3 : RMCA 2016-024-P-0015, paratype, 107 mm SL; 4 : RMCA 2016-024-P-0016, paratype, 102 mm SL; échelle : 1–4 = 30 mm. <u>Vue ventrale</u> de la tête ; 5 : RMCA 2016-024-P-0010, holotype, 129 mm SL; 6 : RMCA 2016-024-P-0013, paratype, 126 mm SL; 7 : RMCA 2016-024-P-0015, paratype, 107 mm SL; 8 : RMCA 2016-024-P-0016, paratype, 102 mm SL; échelle: 5–8 = 10 mm.	107
Figure 3.5 — <i>Luciobarbus mascarensis</i> : <u>vue latérale</u> ; 1 : RMCA 2016-024-P-0017, holotype, 129 mm SL; 2 : RMCA 2016-024-P-0021, paratype, 123 mm SL; 3 : RMCA 2016-024-P-0024, paratype, 120 mm SL; 4 : RMCA 2016-024-P-0025, paratype, 93 mm SL; Algérie: oued Taria nord de Meftah Sidi Boubekeur.	110
Figure 3.6 — <i>Luciobarbus mascarensis</i> , <u>vue dorsale</u> ; 1 : RMCA 2016-024-P-0017, holotype , 129 mm SL; 2 : RMCA 2016-024-P-0021, paratype, 123 mm SL; 3 : RMCA 2016-024-P-0024, paratype, 120 mm SL; 4 : RMCA 2016-024-P-0025, paratype, 93 mm SL; échelle : = 30 mm. <u>Vue ventrale</u> de la tête ; 5 : RMCA 2016-024-P-0017, holotype, 129 mm SL; 6 : RMCA 2016-024-P-0021, paratype, 123 mm SL; 7 : RMCA 2016-024-P-0024, paratype, 120 mm SL; 8 : RMCA 2016-024-P-0025, paratype, 93 mm SL; échelle = 10 mm.	111
Figure 3.7 —Espèces de <i>Luciobarbus</i> des bassins méditerranéens d'Afrique du nord. <i>Luciobarbus chelifensis</i> (matériel non préservé), 150 mm SL, Algérie, Chelif, oued Sly; <i>Luciobarbus mascarensis</i> , FSJF 3283, 121 mm SL, Algérie, Mascara, oued el Hammam.	114
Figure 3.8 —Espèces de <i>Luciobarbus</i> des bassins méditerranéens d'Afrique du nord. <i>Luciobarbus biscarensis</i> (matériel non préservé), 300 mm SL, Algérie, Biskra, oued El-Abiod à l'amont du barrage Foug-El-Ghreza; <i>Luciobarbus callensis</i> , FSJF 3017, 250 mm SL, Tunisie, l'aval du barrage Zouitina; <i>Luciobarbus guercifensis</i> , FSJF 3311, 140 mm SL, Maroc, Guefaït, oued Za.	115
Figure 3.9 —Espèces de <i>Luciobarbus</i> des bassins méditerranéens d'Afrique du nord. <i>Luciobarbus leptopogon</i> , FSJF 3284, 120 mm SL, Algérie, Blida, oued Hammam Melouane;	

<i>Luciobarbus rifensis</i> , FSJF 3335, 220 mm SL, Maroc, Chefchaouene, oued Laou;	
<i>Luciobarbus setivimensis</i> , FSJF 3292, 200 mm SL, Algérie, oued Remila du bassin de oued Soummam;	
<i>Luciobarbus yahyaouii</i> , FSJF 3313, 160 mm SL, Maroc, Guefaït, oued Za.	116

Partie 4

Figure 4.1 — <i>Carasobarbus fritschii</i> (Günther, 1874).....	124
Figure 4.2 —Répartition de <i>Carasobarbus fritschii</i>	125
Figure 4.3 —Milieu représentatif (oued Beht – Maroc)	126
Figure 4.4 — <i>Carasobarbus harterti</i> (Günther, 1901)	127
Figure 4.5 —Répartition de <i>Carasobarbus harterti</i>	128
Figure 4.6 —Milieu représentatif (Oum-er-Rbia - Maroc)	128
Figure 4.7 —Répartition de <i>Labeobarbus reinii</i>	130
Figure 4.8 — <i>Luciobarbus antinorii</i> (Boulenger, 1911)	133
Figure 4.9 —Répartition de <i>Luciobarbus antinorii</i>	134
Figure 4.10 —Milieu représentatif (chott El Rharsa- Tunisie)	134
Figure 4.11 — <i>Luciobarbus biscarensis</i> (Boulenger, 1911)	135
Figure 4.12 —Répartition de <i>Luciobarbus biscarensis</i>	137
Figure 4.13 —Milieu représentatif (o. El-Abiod - Algérie)	137
Figure 4.14 — <i>Luciobarbus callensis</i> (Valenciennes, 1842)	139
Figure 4.15 —Répartition de <i>Luciobarbus callensis</i>	140
Figure 4.16 —Milieu représentatif (o. Ghezala – Tunisie)	140
Figure 4.17 —Répartition de <i>Luciobarbus chelifensis</i>	142
Figure 4.18 —Milieu représentatif (Oued-Rhiou – Algérie)	142
Figure 4.19 — <i>Luciobarbus ksibi</i> (Boulenger, 1905)	143
Figure 4.20 —Répartition de <i>Luciobarbus ksibi</i>	144
Figure 4.21 —Milieu représentatif (o. Zate – Maroc)	144
Figure 4.22 — <i>Luciobarbus labiosa</i> (Pellegrin, 1920)	146
Figure 4.23 —Répartition de <i>Luciobarbus labiosa</i>	147

Figure 4.24 —Milieu représentatif (o. Larbaa – Maroc)	147
Figure 4.25 — <i>Luciobarbus lepineyi</i> (Pellegrin, 1939)	148
Figure 4.26 —Répartition de <i>Luciobarbus lepineyi</i>	149
Figure 4.27 —Milieu représentatif (Vallée de Roses – Maroc)	150
Figure 4.28 — <i>Luciobarbus leptopogon</i> (Schimper, 1834)	152
Figure 4.29 —Répartition de <i>Luciobarbus leptopogon</i>	153
Figure 4.30 —Milieu représentatif (o. Hamman-Melouane – Algérie)	153
Figure 4.31 —Répartition de <i>Luciobarbus mascarensis</i>	155
Figure 4.32 —Milieu représentatif (o. Taria – Algérie)	155
Figure 4.33 — <i>Luciobarbus massaensis</i> (Pellegrin, 1922)	156
Figure 4.34 —Répartition de <i>Luciobarbus massaensis</i>	158
Figure 4.35 —Milieu représentatif (o. Issene – Maroc)	158
Figure 4.36 — <i>Luciobarbus pallaryi</i> (Pellegrin, 1919)	159
Figure 4.37 —Répartition de <i>Luciobarbus pallaryi</i>	161
Figure 4.38 —Milieu représentatif (barrage de Djorf-Torba – Algérie)	161
Figure 4.39 — <i>Luciobarbus rabatensis</i> Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2015	162
Figure 4.40 —Répartition de <i>Luciobarbus rabatensis</i>	163
Figure 4.41 —Milieu représentatif (o. Grou – Maroc)	163
Figure 4.42 — <i>Luciobarbus rifensis</i> Doadrio, Casal-Lopez & Yahyaoui, 2015	164
Figure 4.43 —Répartition de <i>Luciobarbus rifensis</i>	166
Figure 4.44 —Milieu représentatif (o. Laou – Maroc)	166
Figure 4.45 — <i>Luciobarbus setivimensis</i> (Valenciennes, 1842)	168
Figure 4.46 —Répartition de <i>Luciobarbus setivimensis</i>	169
Figure 4.47 —Milieu représentatif (o. Boughzazene – Algérie)	169
Figure 4.48 — <i>Luciobarbus yahyaoui</i> Doadrio, Casal-Lopez & Perea, 2016	171
Figure 4.49 —Répartition de <i>Luciobarbus yahyaoui</i>	172
Figure 4.50 —Milieu représentatif (o. Moulouya – Maroc)	172
Figure 4.51 — <i>Luciobarbus guercifensis</i> Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2016	174

Figure 4.52 —Répartition de <i>Luciobarbus guercifensis</i>	175
Figure 4.53 —Milieu représentatif (o. Za – Maroc)	175
Figure 4.54 — <i>Luciobarbus magniatlantis</i> (Pellegrin, 1919)	177
Figure 4.55 —Répartition de <i>Luciobarbus magniatlantis</i>	178
Figure 4.56 —Milieu représentatif (o. N'fiss – Maroc)	178
Figure 4.57 —Répartition de <i>Luciobarbus nasus</i>	179
Figure 4.58 — <i>Luciobarbus zayanensis</i> Doadrio, Casal-Lopez & Yahyaoui, 2016	181
Figure 4.59 —Répartition de <i>Luciobarbus zayanensis</i>	182
Figure 4.60 —Milieu représentatif (o. Serrou – Maroc)	182

Partie 5

Figure 5.1 —Sites de pêche pour <i>Luciobarbus pallaryi</i> (Algérie).	187
Figure 5.2 —Mensurations effectuées sur les spécimens des barbeaux.	193
Figure 5.3 —Dentaire gauche étudié pour chaque spécimen.	195
Figure 5.4 —Prémaxillaire gauche étudié pour chaque spécimen.	195
Figure 5.5 —Maxillaire gauche étudié pour chaque spécimen.	196
Figure 5.6 —Os pharyngien gauche (trois rangées de dents) étudié pour chaque spécimen.	196
Figure 5.7 —Arbre phylogénétique obtenu par la méthode Maximum likelihood (ML) à partir du jeu de données de l'ADNmt (cyt b) sous le modèle TN93.	198
Figure 5.8 —Estimation des dates de divergence pour le <i>Luciobarbus pallaryi</i> avec le logiciel BEAST, sous l'inférence bayésienne en utilisant la méthode MCMC et le modèle de l'horloge relâchée. Les dates de divergences sont estimées en millions d'années.	199
Figure 5.9 —Réseau haplotypique réalisé par la méthode de lien moyen (MJ, median-joining) sur la base de cyt b et D-loop, pour les deux populations de <i>Luciobarbus pallaryi</i> échantillonnées.	200
Figure 5.10 —Analyse de distributions « mismatch » observées (trait plein) et simulées (pointillés) des différences entre paires de séquences de ADNmt au sein des deux populations de <i>L. pallaryi</i>	202
Figure 5.11 —A : deux spécimens de <i>Luciobarbus pallaryi pallaryi</i> dans une foggara (Touat, Adrar). B : distribution de l'eau d'une foggara vers l'oasis du Touat (Adrar).	204
Figure 5.12 —A : un individu de <i>Luciobarbus pallaryi figuigensis</i> . B : vue à l'aval du barrage Djorf-Torba.	204

Figure 5.13 —Quatre pièces céphaliques gauches de <i>Luciobarbus pallaryi</i>	208
--	-----

Partie 6

Figure 6.1 —Agriculteur et tracteur dans l'eau avec l'épandeur des pesticides.	222
Figure 6.2 —Egouts à Oujda sur l'oued Isly.	223
Figure 6.3 —Déversement de produits tensioactifs dans la rivière (Réghaia).	224
Figure 6.4 —Travaux dans le lit mineur de l'oued Hamman-Melouane.	224
Figure 6.5 —Barrage à l'aval (oued Issene).	225
Figure 6.6 —Nappe d'eau à l'amont du barrage de Ain-Zada (Kabylie).	226

Partie 2

Tableau 2.1 —Espèces, localités géographiques et n° d’accession GenBank	32
Tableau 2.2 —Indices de diversité et les paramètres démographiques de l’ADNmt pour les séquences de cyt b.	56
Tableau 2.3 —Distance génétique moyenne entre les espèces des barbeaux en Afrique du Nord, pour le cyt b.	57
Tableau 2.4 —Les distances génétiques moyennes entre les différentes populations de <i>Luciobarbus biscarensis</i> (Algérie) pour le cyt b. Toutes les estimations sont exprimées en %	59
Tableau 2.5 —Distances génétiques entre les espèces méditerranéennes du Maghreb. La distance moyenne entre les espèces pour la D-loop est donné ci-dessus le diagonale. La distance moyenne entre les espèces pour le cyt b est donné ci-dessous le diagonale. La distance moyenne au sein de chaque espèce est donnée en gras le long de diagonale (cyt b: à gauche; D-loop: droite).	62

Partie 3

Tableau 3.1 —Séquences d’ADNmt en provenance de Genbank. Espèces, localités et numéros d’accession GenBank sont indiqués.	88
Tableau 3.2 —Données morphométriques de <i>Luciobarbus chelifensis</i> (holotype RMCA 2016-024-P-0010; paratypes RMCA 2016-024-P-0011-0016, n = 6; spécimens non préservés, n = 19). Le holotype est inclus dans les calculs.	91
Tableau 3.3 —Données morphométriques de <i>Luciobarbus mascarensis</i> (holotype RMCA 2016-024-P-0017; paratypes RMCA 2016-024-P-0018-0026, n = 9; spécimens non préservés, n = 15). Le holotype est inclus dans les calculs.	92
Tableau 3.4 —Données morphométriques de <i>L. biscarensis</i> (FSJF 3286, n = 31; FSJF 3279, n = 9; spécimens non préservés, n = 24); <i>L. callensis</i> (FSJF 3014, n = 6; FSJF 3011, n = 4; FSJF 3017, n = 20; FSJF 3008, n = 9; spécimens non préservés, n = 21). ...	93
Tableau 3.5 —Données morphométriques de <i>L. leptopogon</i> (FSJF 3284, n = 9; RMCA-2016-024-P-0001-0009: n = 9; spécimens non préservés, n = 21); <i>L. rifensis</i> (FSJF 3335, n = 19).	94
Tableau 3.6 —Données morphométriques de <i>L. setivimensis</i> (FSJF 3289, n = 15; FSJF 3297, n = 13; FSJF 3292, n = 19; spécimens non préservés, n = 10); <i>L. yahyaouii</i> (FSJF 3331, n = 10; FSJF 3313, n = 19).	95

Tableau 3.7 —Fréquences des caractères méristiques pour les espèces de <i>Luciobarbus</i> examinées.	96
Tableau 3.8 —Fréquences du nombre des écailles sur la ligne latérale pour les espèces de <i>Luciobarbus</i> examinées.	96

Partie 5

Tableau 5.1 —Espèces, localités géographique et numéros d'accèsion GenBank.	189
Tableau 5.2 —Variables méristiques des barbeaux.	195
Tableau 5.3 —Test d'égalité des moyennes des rapports morphométriques de <i>Luciobarbus pallaryi</i>	205
Tableau 5.4 —Comparaison des données méristiques de <i>Luciobarbus pallaryi</i>	205
Tableau 5.5 —Comparaison des rapports ostéométriques de <i>Luciobarbus pallaryi</i>	209

Résumé

Abstract

ملخص

Résumé :

Dans le Maghreb, les communautés de poissons indigènes (non introduits) sont dominées par les cyprinidés, essentiellement par des espèces de barbeaux endémiques. Certains sont sympatriques et d'autres sont exclusifs dans des habitats particuliers comme les Foggaras en Algérie. Ces espèces présentent des enjeux de conservation importants. Malheureusement, elles restent mal connues, en raison des difficultés pour leur identification : inexactitudes et erreurs qui jouent sur la fiabilité dans les études écologiques et, par conséquent, sur la gestion et la conservation de ces espèces.

De ce fait, l'objectif principal de cette thèse est d'approfondir les connaissances fondamentales sur la diversité génétique et la structuration populationnelle, pour déterminer les ressources notamment par l'inventaire moléculaire des espèces et la cartographie de leur répartition. En outre, des considérations taxinomiques et systématiques ont été suggérées dans un contexte d'une approche multidisciplinaire, impliquant des données génétiques, morphologiques, ostéologiques, biologiques et écologiques.

Pour comprendre l'histoire évolutive des barbeaux en Afrique du Nord, les relations phylogénétiques ont été étudiées à l'aide de deux marqueurs mitochondriaux (cytochrome b et la D-loop) sur un ensemble de 242 séquences d'ADNmt. D'après nos résultats, 22 espèces valides vivent au Maghreb, dont 19 espèces appartiennent au genre *Luciobarbus* (tétraploïdes) contre 3 espèces (hexaploïdes) -exclusivement endémiques au Maroc- appartiennent au genre *Carasobarbus* (2 espèces) et *Labeobarbus* (une seule espèce). Cette grande diversité génétique au sein du genre *Luciobarbus* due probablement à une radiation marquée de plusieurs lignées après la crise messénienne ($\approx 5,5$ millions d'années).

En Algérie, la littérature scientifique sur les barbeaux, donne seulement cinq espèces : deux fréquentent les oueds sahariens (*Luciobarbus biscarensis* et *Luciobarbus pallaryi*) et trois vivent dans les oueds méditerranéens: *Luciobarbus callensis*, *Luciobarbus leptopogon* et *Luciobarbus setivimensis*. Cependant, grâce à l'analyse génétique et la révision systématique sur 518 spécimens de barbeaux du Maghreb, les résultats actuels montrent la présence de huit espèces dont six sont des lignées méditerranéennes allopatriques. Deux entre eux seront décrites pour la première fois au cours de cette thèse (*Luciobarbus chelifensis* nov. sp et *Luciobarbus mascarensis* nov. sp).

Dans les régions sahariennes, les analyses génétiques, morphologiques, ostéologiques et biologiques, nous ont permis d'aborder la question de la survie des populations des barbeaux dans les milieux extrêmes, d'une part, et l'évaluation du rôle majeur des glaciations du Quaternaire dans la structuration de l'espace géographique et l'évolution de la diversité génétique d'autre part, en retraçant l'histoire démographique des deux populations isolées appartenant à l'espèce *L. pallaryi* dans le bassin du Guir (Algérie).

Finalement, une synthèse des différents résultats a permis d'explorer la problématique de conservation des barbeaux endémiques au Maghreb en général et en Algérie en particulier.

Mots clés : Phylogéographie, Génétique, Morphologie, Barbeaux, Algérie, Maghreb.

Abstract:

In the Maghreb, local fish communities are dominated by cyprinids, especially endemic barbels fish. There are some sympatric and others exclusive in particular habitats such as the case of Foggaras in Algeria. Unfortunately, these species are not well known because of the difficulties and the lack of their identification owing to the lack of biological information, inaccuracies and errors in ecological studies and consequently errors in the management and conservation of these species.

Therefore, the main objective of this thesis is to deepen fundamental knowledge of this species “biology and genetic”, in order to determine its resources, in particular by inventorying and mapping on North African barbels, with taxonomic suggestions and systematic in a multi-disciplinary approach involving genetic, morphological, osteological, biological and ecological data.

To understand the evolutionary history of barbels in North Africa, phylogenetic relationships were studied using two mitochondrial markers (cytochrome b and D-loop) on a set of 242 mtDNA sequences. According to our results, 22 valid species of barbels live in the Maghreb, of which 19 species belong to the genus *Luciobarbus* (tetraploid) against 3 species (hexaploids). This last group is exclusively endemic of Morocco, including the genus *Carasobarbus* (2 species) and *Labeobarbus* (only one species). This great genetic diversity within the genus *Luciobarbus* is probably due to a marked radiation of several lines after the Messenian crisis ($\approx 5.5\text{My}$).

In Algeria, the scientific literature proves that there are five species of barbels : two are Saharans (*Luciobarbus biscarensis* and *Luciobarbus pallaryi*) and three are Mediterranean (*Luciobarbus setivimensis*, *Luciobarbus leptopogon* and *Luciobarbus callensis*). However, through genetic analysis and systematic review of 518 specimens, current results show the presence of 8 species in Algeria with six are allopatric Mediterranean lines. Two of which will be described for the first time (*Luciobarbus chelifensis* nov. sp and *Luciobarbus mascarensis* nov. sp).

In the Saharan regions, genetic, morphological, osteological and biological analyzes allowed us to discuss the survival of barbel populations in extreme environments on the one hand and the assessment of the major role of Quaternary glaciations in the structuring of the geographical space and the evolution of genetic diversity on the other hand, by tracing the demographic history of the species *Luciobarbus pallaryi* (Cyprinidae) (n = 52) in the Guir basin (Algeria).

Finally, a synthesis of the different results enabled us to explore the conservation problem of the endemic barbels species, in the Maghreb in general and in Algeria in particular.

Key words: Phylogeography, Genetics, Morphology, Barbel, Algeria, Maghreb.

ملخص

في المغرب العربي، تتميز المياه العذبة بهيمنة اسماك الكاربيات. هذه العائلة تتميز أساسا بطغيان الأنواع المحلية والتي تسمى: اسماك البني. هذه الأخيرة، بغضها يعيش معا في نفس الوسط البيئي وبعضها يعيش وحيدا معزولا في أوساط بيئية خاصة مثل الفقارة في صحراء الجزائر.

ان الهدف الرئيسي من هذه الاطروحة هو تعميق المعرفة الأساسية البيولوجية والوراثية لهذه الأسماك المحلية (سمك البني) وذلك من خلال تحديد مختلف الأنواع وحصر انتشارها الجغرافي في شمال افريقيا مع اقتراح تصنيفات جديدة مبنية على أساس دراسات معمقة في علم المورفولوجيا، علم الوراثة، علم البيولوجيا، علم الايكولوجيا وعلم الجغرافيا.

لفهم التطور الوراثي لأسماك البني المحلية في شمال افريقيا، تمت دراسة العلاقات الوراثية بين مختلف أنواعها باستخدام اثنين من الجينات الوراثية. من اجل هذه الدراسة تم استخدام 242 سلسة من الاحماض النووية الميتوكوندرية. نتائج هذه الدراسة وضحت تواجد 22 نوع من اسماك البني في المغرب العربي. هذه الأخيرة تنقسم الى نوعين: اسماك سداسية الصبغة الجينية (3 أنواع في المغرب الشقيق) واسماك رباعية الصبغة الجينية (19 نوع في المغرب العربي). هذا التنوع الجيني الكبير في هذه الأخيرة يعود الى تعرضها لإشعاع ملحوظ في العديد من السلالات بعد جفاف البحر الأبيض المتوسط خلال الازمة الميسينية منذ: 5,5 مليون سنة. اثبتت هذه الدراسة وجود 8 أنواع من اسماك البني في الجزائر من بينها نوعان تم اكتشافهما خلال هذه الاطروحة: السمك الشلبي (في واد الشلف) والسمك المعسكري (في اقصى غرب الجزائر).

كما سمحت لنا تحليلات علم المورفولوجيا، البيولوجية والوراثية بتحديد قدرة اسماك البني على البقاء ومقاومة الظروف البيئية القاسية في المناطق الصحراوية الجافة. أخيرا النتائج المتحصل عليها خلال هذه الاطروحة سمحت بطرح اشكالية الحفاظ على هذه الأسماك المحلة في المغرب العربي عموما وفي الجزائر بشكل خاص. الكلمات المفتاحية:

اسماك البني، علم الوراثة، علم المورفولوجيا، علم التصنيف، التوزيع الجغرافي، الجزائر، المغرب العربي.

Partie 1

Introduction générale

I. INTRODUCTION

Les événements stochastiques, tels que les changements climatiques et géologiques constituent les premiers facteurs déterminant de la répartition actuelle de la faune, particulièrement les poissons d'eau douce (Lévêque & Paugy, 2006). En effet, certaines espèces ont eu la possibilité de coloniser d'autres habitats par des interconnexions anciennes entre bassins hydrographiques (Sydenham, 1977 ; Bianco, 1990). Dans le cas contraire, l'isolement géographique de certains systèmes aquatiques a conduit à l'extinction d'espèces (Stiassny & Raminosa, 1994) ou a permis la différenciation des lignées génétiques par un effet fondateur, l'absence de flux de gènes ou la dérive génétique (Mayr, 1963 ; Harrison, 1993; Kirkpatrick & Barton, 1997).

L'étude de la répartition géographique des poissons des eaux douces africaines a suscité de nombreux travaux depuis XIX^{ème} siècle et au début du XX^{ème}. Ces espèces ne sont pas réparties de manière homogène. En effet, leur répartition dépend du climat, de la géologie et de l'histoire des systèmes aquatiques. De nombreux scientifiques se sont interrogés, d'une part, sur l'origine et les affinités de cette faune avec les ichthyofaunes présentes sur d'autres continents et, d'autre part, sur son histoire géologique (Doadrio, 1990 ; Machordom & Doadrio, 2001). Boulenger (1905) était le premier qui subdivise les eaux douces africaines en provinces ichthyologiques¹: subrégion nord-ouest, subrégion centrale-ouest, subrégion sud, subrégion est et Madagascar.

Roberts (1975) reprend ce travail en tachant d'en préciser la répartition des différentes familles et espèces de poissons en Afrique. En effet, les ichthyologues reconnaissent actuelle-

1 : Une province ichthyologique est une région définie par une faune de poissons, plus ou moins homogène. Les limites ne sont pas toujours très précises, mais elles correspondent, plus ou moins, aux frontières actuelles et historiques des principaux bassins hydrographiques qui constituent des voies naturelles qui permettent la dispersion des poissons.

ment l'existence de onze grandes provinces ichthyologiques (Fig. 1.1) dont la province du Maghreb étudiée dans cette thèse. Chacune de ces provinces, possède ses caractéristiques faunistiques propres ainsi hébergeant des peuplements endémiques caractéristiques (Lévêque, 1997 ; Stiassny *et al.*, 2007).



Figure 1.1— Les grandes provinces ichthyologiques de l'Afrique d'après Roberts (1975) in Formation FishBase et Taxinomie, RMCA, Tervuren . 1. Maghreb, 2. Montagnes et plateaux de l'Abyssinie, 3. Nilo-Soudan, 4. Haute-Guinée, 5. Basse-Guinée, 6. Congo, 7. Côte de l'est, 8. Zambèze, 9. Quanza, 10. Sud-Afrique, 11. Madagascar.

La province du Maghreb se situe entre les plaques tectoniques africaine et européenne. Elle héberge des familles à distribution tropicale tels que les Cichlidae et les Clariidae et d'autres holarctiques (Salmonidae, Cobitidae). Cette région aurait eu des connexions avec les faunes asiatiques et celles de la péninsule ibérique. Pour cette province, la faune piscicole continentale est très pauvre en terme de richesse spécifique, en comparaison avec l'Afrique subsaharienne. Toutefois, elle a une grande affinité avec la faune européenne (même région zoogéographique: le Paléarctique), plus que tropicale (Teugels, 1986 ; Doadrio, 1994).

Selon Doadrio (1994), on distingue en Afrique du Nord trois zones biogéographiques:

- ◇ la zone atlantique au nord-ouest, caractérisée par la présence des Cyprinidés hexaploïdes, tels *Carasobarbus*, *Labeobarbus* et des Cobitidés ;
- ◇ la zone méditerranéenne, caractérisée par les Cyprinidae : *Luciobarbus* et *Pseudophoxinus*, qui est absent du reste de l'Afrique ;
- ◇ la zone tropicale à l'est, y compris les puits artésiens du Sahara, où l'on rencontre des Cichlidés et des Clariidés (Teugels, 1986).

I.1. Les barbeaux: endémisme et identification délicate

En termes de diversité et de richesse spécifique, la composition de l'ichtyofaune de bassins hydrographiques nord-africains montre que la famille des Cyprinidés a une vaste répartition dominée essentiellement par des espèces de barbeaux endémiques. En comparaison avec la province centre-européenne, par exemple, la diversité comporte un nombre élevé des genres à distribution holarctique (*Salmo*, *Coregonus*, *Salvelinus*, *Esox*, *Lota*, *Cottus*,), d'autres à distribution paléarctique (*Phoxinus*, *Gobio*, *Barbatula*, *Cobitis*) ou entre Europe et Asie orientale (*Cyprinus*, *Carassius*, *Tinca*, *Leuciscus*, *Perca*) et une bonne part strictement européenne (*Abramis*, *Aspius*, *Blicca*, *Leucaspius*, *Sander*, ...) (Keith *et al.*, 2011).

Omis des poissons introduits récemment, les rivières au Maghreb accueillent une série de genres endémiques de la province méditerranéenne (*Aphanius*, *Luciobarbus*, *Salaria*), dominés par la présence des barbeaux alors que les autres cyprinidés sont presque absents : on y trouve seulement *Varicorhinus maroccanus* (endémiques de l'oued Oum er Rbia), *Pseudophoxinus cal-lensis* et *Pseudophoxinus punicus* (endémiques du nord de la Tunisie et de l'extrême nord-est de l'Algérie).

Le fort endémisme de cette faune ichtyologique autant que certaines populations d'es-

pèces à une aire de répartition moins étendue et d'autres, à vaste répartition mais occupant des systèmes et des bassins isolés pourraient en être la conséquence d'un long isolement géographique. En outre, la structure hydrographique des bassins est largement influencée par les conditions écologiques. Plusieurs auteurs ont suggéré que la composition des communautés ichthyologiques répond bien à des variables environnementales (Bianco, 1990 ; Hugueny *et al.*, 2010 ; Keith *et al.*, 2011).

De plus, le poids de l'histoire géologique et l'impact de la crise messénienne, il y a environ 5,5 Ma (Million d'années), font que les peuplements des barbeaux de l'Afrique du Nord, surtout les *Luciobarbus*, se sont trouvés considérablement diversifiés (Tsigenopoulos *et al.*, 2003). En effet, cette spéciation est due probablement d'une radiation rapide de plusieurs populations ou lignées descendant d'un ancêtre commun (Durand *et al.*, 2002). En outre, l'impact considérable des glaciations du Quaternaire a favorisé, probablement, la fragmentation des habitats (oueds) puis l'isolement de populations qui peuvent évoluer indépendamment pour devenir, plus tard, des espèces différentes. L'effet de ces variations climatiques sur la diversité génétique des espèces, a été très bien documenté en climat tempéré (Hewitt, 1999; Hewitt, 2000 ; Defontaine *et al.*, 2005), par contre, l'influence des glaciations du Quaternaire sur la diversité spécifique apparaît encore obscure dans les écosystèmes nord-africains.

Dans l'esprit du public maghrébin, les espèces des barbeaux sont toutes identifiées comme « le moustachu des oueds ». Etant donné que beaucoup d'entre eux sont très semblables morphologiquement et difficiles à différencier, les barbeaux seraient donc une affaire des spécialistes.

Contrairement aux espèces marocaines, les études sur les barbeaux en Algérie n'ont pas connu un grand essor. Des recherches ont été menées sur la répartition spatiale (Bouhadad, 1993) ou sur la dynamique des populations (Brahimi, 2011). Toutefois, les travaux menés sur la taxonomie sont encore très fragmentaires et les données disponibles sont souvent anciennes,

basées uniquement sur des critères de morphologie externe (Almaça, 1970a). De plus, la morphologie seule n'est pas toujours pertinente pour inférer à identifier les espèces d'une façon certaine. De ce fait, les taxinomistes doivent donc trouver des solutions afin d'éviter de mettre en synonymie des espèces distinctes.

I.2. Historique des barbeaux du Maghreb

Les barbeaux constituent le genre prédominant dans les eaux douces d'Afrique du Nord. Le nombre des espèces ou sous-espèces y est relativement considérable par rapport aux autres cyprinidés endémiques du Maghreb.

Les recherches sur ces espèces au Maghreb n'avait fait l'objet, que des inventaires, consacrés, la plupart du temps, à la description de nouvelles d'espèces (Boulenger, 1902, 1905, 1911 ; Pellegrin, 1913, 1919, 1922, 1924, 1934, 1939 ; Casal-López *et al.*, 2015 ; Doadrio *et al.*, 2016a et 2016b), beaucoup plus rarement à leur biogéographie ou à leur écologie.

C'est ainsi que les premiers explorateurs Schimper, Günther, Pellegrin et Boulenger dans le XIX^{ème} et XX^{ème} n'en distinguaient pas moins de 22 espèces et 4 variétés, répandues en Tunisie, en Algérie et au Maroc (Pellegrin, 1939).

Dans un premier travail, Schimper (1834) a signalé la présence d'une nouvelle espèce en Algérie : *Barbus leptopogon* Schimper, 1834 (Kottelat, 1984). Cette espèce est, jusqu'à présent, mal connue en Algérie. En effet, les populations de bassin de Chiffa (Algérie) sont identifiées comme *Barbus callensis* (Durand *et al.*, 2002) ou *Barbus sp.* 4 (Machordom & Doadrio, 2001 ; voir ci-dessous).

Un peu plus tard, Valenciennes (1842) a ajouté à cette liste, d'autres noms pour l'Algérie : *Barbus setivimensis* Valenciennes, 1842 dans la région de Sétif et *Barbus callensis* Valenciennes, 1842 dans la région de La Calle (El-Kala). Dans un autre travail consacré aux barbeaux

du Maroc, Günther (1874) a décrit 3 nouvelles espèces: *Barbus fritschii* Günther, 1874, *Barbus nasus* Günther, 1874 et *Barbus reinii* Günther, 1874.

Plus tard, le même auteur ajouta deux autres espèces: *Barbus rothschildi* Günther, 1901 et *Barbus harterti* Günther, 1901 dans le bassin du Oum-er-Rbia puis *Barbus riggenbachi* Günther, 1902.

En parallèle, Boulenger décrivait deux nouvelles espèces : *Capoeta atlantica* Boulenger, 1902 et *Capoeta waldoi* Boulenger, 1902. Il ajouta une autre espèce dans le bassin de Tensift : *Barbus ksibi* Boulenger, 1905.

En 1911, cet auteur décrivait trois autres espèces : *Barbus paytonii* Boulenger, 1911 dans le bassin de Oum-er-Rbia (Maroc), *Barbus biscarensis* Boulenger, 1911 dans la région de Biskra (Algérie) et *Barbus antinorii* Boulenger, 1911 dans l'oasis de Nefzana (Tunisie).

En 1913, Pellegrin signala une nouvelle variété de *B. callensis* : *B. callensis* var. *figuiguensis* dans l'oasis de Figuig (Maroc). Plus tard, en 1919, il signala *Barbus pallaryi* Pellegrin, 1919 dans l'oued Zousfana et *Barbus magniatlantis* Pellegrin, 1919 dans le bassin de Tensift (Maroc). Une année après, une autre variété signalée par cet auteur : *B. setivimensis* var. *labiosa* dans le bassin de Sebou à Fès.

En 1922, Pellegrin a aussi décrit deux espèces et une variété pêchés à Taroudant, dans l'oued Sous et dans deux de ses affluents (oued Aït el Hadj et l'oued Issene) : *Barbus massaensis* Pellegrin, 1922, *Barbus issenensis* Pellegrin, 1922 et *B. massaensis* var. *labiosa*.

En 1924, Pellegrin a décrit une nouvelle espèce au Maroc : *Barbus moulouyensis* Pellegrin, 1924 d'après un spécimen collecté sur oued el Haï, bassin de la Moulouya à Guéfaït. En 1930, il a séparé de cette espèce une variété *B. moulouyensis* var. *grandisquamata* d'après un spécimen recueilli dans le bassin de Tensift (Marrakech).

En 1934, le même auteur a signalé la présence d'une variété nouvelle : *amguidensis* du *B. biscarensis*, d'après des spécimens récoltés à Amguid (Sahara central).

En 1939, Pellegrin acheva ces travaux par la description d'une espèce et une variété nouvelles : *Barbus lepineyi* Pellegrin, 1939 de l'oued Noun et *Barbus moulouyensis* var. *bouramensis* de l'oued Ain Bouram. D'autre part, il a considéré la variété *B. callensis* var. *figuigensis* décrite en 1913 comme espèce distincte : *Barbus figuigensis* Pellegrin, 1939. De plus, après l'examen de matériel type des espèces *B. rothschildi* et *B. riggenbachi*, Pellegrin proposa de les considérer comme une seule espèce : *B. rothschildi*.

Les travaux de Boulenger (1911) et celui de Pellegrin (1921) constituent toujours des références importantes bien qu'ils soient devenus très incomplets avec le temps. Depuis cette époque, un certain nombre de modifications dans la systématique des barbeaux du Maghreb ont été apportées à la compréhension de la répartition biogéographique.

Sur la base d'une étude biométrique, Estève (1947), dressa une nouvelle mise à jour de la liste des barbeaux du Maghreb. En effet, cet auteur ne considéra que deux espèces bien distinctes : *B. nasus* et *B. callensis*. Pour la première espèce, l'auteur place *B. magniatlantis* en synonymie avec *B. nasus*. Ce groupe se distingue par des barbillons antérieurs situés à l'extrémité de museau. Par contre, dans la deuxième espèce, l'auteur rapporte toutes les espèces dont les barbillons antérieurs situés sur les côtés de museau : *B. setivimensis* et sa variété *labiosa*, *B. ksibi*, *B. antinorii*, *B. biscarensis*, *B. figuiguensis*, *B. pallaryi*, *B. massaensis* et sa variété *labiosa*, *B. issenensis*, *B. moulouyensis* et sa variété *grandisquamata*, *B. lepineyi*.

Plus tardivement, Almaça (1966, 1968, 1970a et 1970b) examina les barbeaux du Maghreb dans les collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, du Muséum National d'Histoire Naturelle de Genève et de l'Institut Scientifique Chérifien de Rabat. Sa révision taxinomique basée auparavant sur l'unique approche morphologique, n'a pas permis non

plus de statuer de façon définitive la position systématique des différentes populations de barbeaux.

En effet, Almaça (1968) maintient la classification de Pellegrin (1939), sauf pour quelques variétés sympatriques tels que les spécimens en provenance de l'oued Sebou au Maroc identifiées comme *B. callensis*, *B. setivimensis* et *B. setivimensis var. labiosa*.

En 1970a, cet auteur propose de placer *B. moulouyensis var. bouramensis* en synonymie de *B. moulouyensis* ; *B. biscarensis var. amguidensis* en synonymie de *B. biscarensis* et *B. massaensis var. labiosa* en synonymie de *B. massaensis*. Il suggère que les deux espèces *B. setivimensis* et *B. ksibi* devraient être considérées comme des synonymes de *B. callensis* Valenciennes. Il suggère également de rassembler les trois espèces décrites par Pellegrin (*B. figuiguensis*, *B. lepineyi* et *B. pallaryi*) et celle décrite par Boulenger (*B. antinorii*), toutes sous le nom de *B. antinorii*.

Dans un autre travail, Almaça (1970b) montre que les deux espèces *B. massaensis* et *B. issenensis* ne se distinguent que par des variations morphologiques mineures. En effet, la présence d'un étui corné à bord tranchant sur la lèvre inférieure de *B. issenensis* a fait penser que cette espèce appartient au genre *Varicorhinus*. Cependant, Almaça (1970b) insiste sur la nécessité d'une révision du genre *Varicorhinus* et en attendant que la validité de ce dernier serait admise, *B. issensis* gardera sa position taxinomique.

Contrairement à Estève (1947), Almaça (1970a) considère *B. magniatlantis* et *B. nasus* comme deux espèces différentes. Cependant, la révision taxinomique des barbeaux nord-africains réalisée par Almaça (1970a) ne permet pas de comprendre leur structure géographique. En effet, il inclut dans l'espèce *B. callensis*, trois formes géographiquement isolées et considérées par Boulenger (1911) et Pellegrin (1921, 1939) comme espèces distinctes: *B. ksibi* provenant des bassins atlantiques au Maroc, *B. setivimensis* de la Kabylie en Algérie et *B. callensis*

des bassins méditerranéens de l'extrême est en Algérie et Tunisie.

Dans son étude basée sur l'électrophorèse des protéines, Berrebi (1981) suggère que les deux espèces *B. fritschii* et *B. paytonii* pourraient être réduites en une seule espèce.

Leveque & Daget (1984) vont dans le même sens qu'Estève (1947) et Almaça (1970a). En fait, ils ont rangé sous le nom de *B. callensis* toutes les espèces et les variétés : *B. antinorii*; *B. biscarensis var. amguidensis*; *B. biscarensis*; *B. callensis var. figuigensis*; *B. callensis*; *B. ksibi*; *B. lepineyi*; *B. moulouyensis var. bouramensis*; *B. moulouyensis var. grandisquamata*; *B. moulouyensis*; *B. pallaryi*; *B. setivimensis var. labiosa*; *B. setivimensis*; *B. issenensis*; *B. massaensis var. labiosa*; *B. massaensis*).

Cependant, l'arrivée de la génétique (Doadrio, 1990, 1994, 1998 ; Berrebi, 1995 ; Gante 2011 ; Machordom & Doadrio 2001 ; Tsigenopoulos *et al.* 2003 ; Casal-Lopez *et al.* 2015 ; Doadrio *et al.*, 2016a, 2016b), a apporté des modifications taxonomiques majeures et clarifié la répartition de ces espèces. En effet, sur la base des études phylogénétiques, deux lignées différentes ont été distinguées au sein du genre *Barbus sensu stricto*: *Barbus* Daudin, 1805 et *Luciobarbus* Heckel, 1843 (Doadrio, 1990). Ce dernier genre inclus toutes les espèces ibériques, asiatiques et nord-africaines.

Berrebi (1995) dans son étude génétique basée sur des allozymes, a permis de séparer les barbeaux du Maghreb en deux grands groupes : tétraploïdes et hexaploïdes. Le premier comprend les espèces de sous-genre *Barbus* (actuellement le genre *Luciobarbus*) : *B. callensis*, *B. ksibi*, *B. lepineyi*, *B. magniatlantis*, *B. massaensis*, *B. moulouyensis*, *B. nasus*, *B. pallaryi*. Le second (hexaploïdes) comprend quatre espèces marocaines appartenant actuellement à deux genres *Labeobarbus* et *Carasobarbus*.: *C. (B.) fritschii*, *C. (B.) paytonii*, *C. (B.) harterti* et *L. (B.) reinii*.

Dans une étude d'électrophorèse des protéines consacrée au barbeaux sahariens, Doadrio

et al. (1998) ont cité huit espèces pour le Maghreb: *B. antinorii* endémique du désert tunisien, *B. biscarensis* endémique de Sahara oriental algérien, *B. massaensis* dans l'ouest du Maroc (bassin Massa, du Sous et Tamrhakht), *B. pallaryi* (bassin Zousfana et l'oasis de Figuig) et *B. lepineyi* (bassin Noun, Drâa et Ziz). Ces auteurs considèrent *B. issenensis* le "junior synonyme" de *B. massaensis* et *B. figuiguensis* est le "junior synonyme" de *B. pallaryi*.

Au même temps, Machordom *et al.* (1998) considèrent que l'espèce *B. setivimensis* endémique de l'Algérie et ils proposent d'élever les populations identifiées comme *B. setivimensis* var. *labiosa* au rang d'espèce : *B. labiosa*.

Un peu plus tard, un autre travail (Machordom et Doadrio, 2001) portant sur la phylogénie mitochondriale de divers groupes de barbeaux, notamment des espèces ibériques, caucasiennes, grecques et nord-africaines a été publié, en confirmant la monophylie de genre *Luciobarbus*, d'une part, et en déterminant l'origine ibérique pour l'espèce *Luciobarbus setivimensis* limitée à la Kabylie (Algérie), d'autre part. Ces auteurs ont également signalé la présence de quatre clades génétiques non déterminés sur le plan taxinomique (Algérie : *Barbus sp.1* et *Barbus sp.4* dans le bassin de Chiffa et Tifrit respectivement ; Maroc : *Barbus sp.2* dans l'oued Laou ; Tunisie : *Barbus sp.3* dans l'oued de Sarrath).

Une autres études phylogénétiques basée sur les séquences de l'ADN mitochondrial (Tsigenopoulos *et al.*, 2003) permet d'obtenir une datation des événements de spéciation des différentes lignées de *Luciobarbus* méditerranéennes. En fait, l'assèchement de la Méditerranée pendant la crise messénienne, il y a 5,5 Ma, est considéré comme facteur conducteur de leur diversification.

Plus tard, Tsigenopoulos *et al.*, (2010) montrent les origines asiatiques des espèces hexaploïdes du genre *Labeobarbus* de l'Afrique du Nord et Moyen-Orient. Les résultats de cette étude phylogénétique ont permis également de dater la séparation des clades du nord (Maroc)

au Miocène supérieur à environ 5,25 Ma.

Récemment, les études génétiques et morphologiques réalisées par un groupe de chercheurs espagnols (Casal-López *et al.*, 2015 ; Doadrio *et al.*, 2016a, 2016b) ont permis de décrire six nouvelles espèces du genre *Luciobarbus* au Maroc dont la validité d'une entre eux est douteuse :

1. *Luciobarbus rifensis* Doadrio, Casal-López & Yahyaoui 2015 dans le bassin de Laou (le groupe déjà identifié comme *Barbus sp. 2*, voir ci-dessus).
2. *Luciobarbus rabatensis* Doadria, Perea & Yahyaoui 2015 dans le bassin de Grou.
3. *Luciobarbus maghrebensis* Doadrio, Perea & Yahyaoui 2015 dans le bassin de Sebou. Cependant, cette espèce est le synonyme de *L. labiosa* (Eschmeyer *et al.*, 2017) et sa position taxinomique sera discutée dans cette thèse (voir partie 2 et 4).
4. *Luciobarbus guercifensis* Doadrio, Perea & Yahyaoui 2016 dans le bassin de Moulouya à Ghafoula.
5. *Luciobarbus zayanensis* Doadrio, Casal-López & Yahyaoui 2016 dans l'oued Chbouka, bassin d'Oum er Rbia à El-Herri.
6. *Luciobarbus yahyaouii* Doadrio, Casal-López & Perea 2016 dans le bassin de Moulouya à Ghafoula.

I.3. Génétique et phylogéographie

I.3.1. Définition de l'espèce

Dans le vocabulaire des biologistes et des naturalistes, un terme revient sans arrêt depuis quelques siècles, singulièrement depuis Linné et plus encore depuis Darwin, c'est celui de concept d'**espèce**. Bien que les espèces soient les unités fondamentales servant à la description et à l'analyse de la biodiversité, elles ne sont ni fixées une fois pour toutes, ni aisément définissables, contrairement à ce que l'on pourrait croire a priori. Il existe donc, depuis longtemps, de nombreuses interrogations sur ce qu'est une espèce, à vrai dire... La question n'est pas innocente et il n'est certainement pas facile d'y apporter une réponse tant les théoriciens s'affrontent sur le sujet et essaient de trouver une définition satisfaisante.

I.3.1.1. Le concept typologique de l'espèce

Du temps de Linné, les choses étaient relativement simples. On rattachait à la même espèce tous les individus qui ressemblaient à un spécimen-type (plus tard, appelé l'**holotype**) ayant servi à décrire avec le plus de précision possible, un animal ou une plante particulière. Les organismes qui s'éloignaient trop de cette description pouvaient être décrits eux-mêmes et constituaient une ou des espèces différentes.

C'est le concept typologique de l'espèce reposant sur une conception fixiste du monde vivant et sur le créationnisme (Linné, 1785). Avec la révolution darwinienne et les découvertes paléontologiques qui furent faites à la fin du XIX^{ème}, cette façon de voir allait être considérablement bouleversée (Darwin, 1859).

1.3.1.2. Le concept biologique de l'espèce (CBE)

Au cours du XX^{ème}, le concept qui fut le plus en faveur est celui de concept biologique de l'espèce (Mayr, 1942, 1963 ; Dobzhansky, 1951), mais il n'est pas le seul. Plus de vingt con-

cepts différents ont été discutés.

Suivant ce concept, une espèce est « *un groupe de populations naturelles au sein duquel les individus peuvent, réellement ou potentiellement, échanger du matériel génétique et qui sont reproductivement isolées d'autres groupes de populations naturelles* ».

Par **population**, on entend un ensemble d'individus qui partagent des caractéristiques morphologiques, comportementales, physiologiques... et qui se reproduisent **effectivement** entre eux. Des individus qui appartiennent à une même population occupent donc nécessairement le même espace géographique.

De toute évidence, dans la nature, ce n'est pas au niveau des espèces qu'agissent les processus de diversification, mais bien au niveau des populations (Deffontaine *et al.*, 2005 ; Hourlay *et al.* 2008 ; Perez *et al.*, 2013). Tant que ces dernières échangent régulièrement des gènes entre elles (par le truchement d'individus qui quittent leur population-souche et s'établissent dans une autre), il y aura du brassage génétique et des différenciations apparaîtront difficilement.

L'évolution peut toutefois se faire sentir, notamment à travers de pressions de sélection qui favoriseront plutôt telle combinaison d'allèles (ou tel phénotype) que telle autre (Danchin *et al.*, 2005). Il peut alors, avoir une transformation progressive et l'apparition, au bout d'un temps plus ou moins long, d'une « forme » qui atteindra le rang d'une espèce différente. En revanche, si, pour une raison ou pour une autre, le flux de gènes s'interrompt et qu'il n'est pas rétabli, une population va assez rapidement s'individualiser et diverger de l'ensemble initial au point de présenter des caractères distinctifs.

En dépit de la réalité objective que représente « l'espèce », sa délimitation est fréquemment problématique. En effet, le CBE a des limites évidentes car, en maintes circonstances, il

n'est pas opérationnel. Il ne rend aucunement compte de la dimension spatiale et temporelle de l'espèce. En outre, dans le cas d'organismes à reproduction asexuée, comment l'appliquer ?

I.3.1.3. Concept de reconnaissance spécifique ou 'Recognition species concept'

Le CBE est un concept basé sur l'isolement reproducteur. Cependant, Paterson (1985) estime, pour sa part, que les mécanismes d'isolement pré-copulatoires ne sont en fait pas des mécanismes dont la fonction est d'isoler des groupes mais bien des systèmes spécifiques de reconnaissance pour l'accouplement qui permettent que des partenaires se reconnaissent, en favorisant la synchronisation et la coordination dans l'espace et dans le temps des activités reproductrices. Ce n'est que secondairement que ces mécanismes peuvent produire un isolement. L'espèce est ici définie comme « *la population la plus large d'organismes qui ont en commun un même système de fertilisation ou de reconnaissance du partenaire* ». Ce concept implique que la spéciation résulte de modifications touchant ces systèmes.

I.3.1.4. Le concept phylogénétique de l'espèce (CPE).

Le concept phylogénétique de l'espèce (CPE) connaît plusieurs définitions. Selon Nelson & Platnick (1981) et Cracraft (1989), une espèce est considérée comme « *un groupe d'organismes distinct d'autres groupes et qui représente une lignée évolutive à travers laquelle on reconnaît une succession d'ancêtres et de descendants. Ce lignage évolue indépendamment d'autres lignages* ». D'autres (Rosen, 1979 et Donoghue, 1985, p.ex.) insistent sur la nécessité que « *l'espèce soit monophylétique dont tous les individus ont le même ancêtre commun* ».

Une espèce phylogénétique (phylopecies) sera constituée par le plus petit agrégat de populations différenciable par une combinaison de caractères (morphologiques, génétiques, comportementaux ou même écologiques) pour autant que ces derniers soient soumis à la sélection naturelle et ne soient pas uniquement adaptatifs. Ces états de caractères doivent être obser-

vables chez des individus comparables (ex. même sexe). L'accent n'est certes pas mis sur l'interfécondité

Ce concept rend sans doute mieux compte de la réalité spatio-temporelle de l'espèce et accorde une meilleure place au rôle indiscutable que jouent les populations dans les processus de différenciation. Cependant, sur le plan opérationnel, ce concept a ses limites. En effet, chez des organismes où le flux de gènes est faible, des populations allopatriques peuvent se différencier par l'état de certains caractères. Le problème est alors de savoir comment considérer l'importance de ces différences ? Une application stricte du CPE induira la reconnaissance à un niveau spécifique de petites populations qui apparaîtront monophylétiques par rapport à leurs proches voisines alors que le CBE les rapporterait incontestablement à la même espèce en raison du critère d'interfécondité. L'application du CPE conduit indiscutablement à augmenter le nombre d'espèces en provoquant ainsi la disparition de la notion de sous-espèce.

I.3.1.5. Quelle définition choisir pour les poissons : CBE ou CPE ?

Tous les concepts définissant l'espèce si sont appliqués de manière stricte, ne peuvent correspondre à certaines réalités observées dans la nature. L'évolution est en route, sous nos yeux, et des intermédiaires entre des situations tranchées existent bel et bien. Dans la pratique, les deux définitions CBE et CPE sont le plus souvent applicables chez les poissons d'eau douce. En effet, le premier concept parce que cette définition n'a aucun sens entre taxons géographiquement séparés (allopatrie), ce qui est le cas le plus fréquent chez les poissons habitant des bassins distincts. Le second concept parce que, utilisant des marqueurs biochimiques de plus en plus sophistiqués, nous en arriverons à décrire, pour une espèce biologique actuelle, quasiment autant d'espèces évolutives (Keith *et al.*, 2011).

Quelle que soit l'issue de ce débat théorique, la démarche qui s'avère la plus prometteuse est incontestablement celle qui consiste à retracer les étapes de l'histoire des espèces, à

suivre le devenir de leurs populations constitutives. Cela implique une démarche descriptive et une démarche interprétative et intégrative (Denys *et al.*, 2015). La description consiste à réaliser un inventaire des taxons et à en établir l'aire de répartition. Jadis, cet inventaire taxonomique se fondait essentiellement sur l'analyse morphologique. Actuellement, et de plus en plus, la description comprend l'examen de caractères morphologiques ainsi de caractères génétiques (Brahimi *et al.*, 2017). Cet examen doit idéalement se faire sur un nombre suffisant d'individus de préférence prélevés dans toute l'aire de répartition des taxons étudiés.

I.3.2. Comment établir l'appartenance à un lignage ?

C'est ce que la systématique évolutive tente de faire depuis longtemps mais jusqu'il y a peu, on ne disposait pas de moyens d'investigation qui permettaient d'étudier la diversité génétique à son niveau le plus fin. Or, il s'avère que les caractères morphologiques habituellement utilisés par le passé ne reflètent pas nécessairement les distances génétiques réelles entre entités comparées (Paugy & Lévêque, 2006). Il arrive en effet que de « espèces distinctes » présentent moins de différences morphologiques entre elles que des sous-espèces d'une même espèce.

Actuellement, l'étude de l'ADN mitochondrial ou l'ADN nucléaire permet, dorénavant, de déterminer des séquences nucléotidiques des organismes et donc détermination des caractères génétiques. La génétique des populations analyse la transmission de ces caractères entre les populations. L'étude des relations de parenté entre ces populations ou espèces étudiées pour reconstituer les événements de leur apparition fait l'objet de la phylogénie (Delsuc *et al.*, 2005). Ces résultats liés à la localisation et la répartition géographique des espèces font mentionner le terme phylogéographie dont il apparaît pour la première fois par Avise et ses collaborateurs (Avise *et al.*, 1987).

Pour rendre possible une pareille approche il fallait cependant disposer de marqueurs moléculaires particuliers.

I.3.3. Les marqueurs moléculaires

Le développement accéléré de la biologie moléculaire depuis ces quatre dernières décennies a ouvert la voie au choix de marqueurs génétiques. On peut distinguer quatre types de marqueurs qui constituent une source d'information essentielle en phylogéographie : les caryotypes² (Filippucci *et al.*, 1988a ; Gündüz *et al.*, 2001 ; Veyrunes, 2005 ; Libois *et al.*, 2012...), les allozymes³ (Filippucci *et al.*, 1988b ; Berrebi, 1995), ADN nucléaire⁴ (Demandt & Bergek, 2009 ; Gante, 2011 ; Geiger *et al.*, 2014) et ADN mitochondrial⁵ (ADNmt) (Avisé *et al.*, 1983).

Dans le cas des études « intra » et « inter » spécifiques, il est nécessaire de travailler à partir de séquences cibles qui doivent être suffisamment variables pour être informatives à ce niveau de spécificité, mais suffisamment conservées pour permettre les alignements et les comparaisons entre elles (Lévy-Hartmann, 2011).

Plusieurs caractéristiques de l'ADN mitochondrial en font un marqueur de choix pour décrire la diversité génétique des différentes espèces et pour déduire des phylogénies intraspécifiques (Libois *et al.*, 2001, Nieberding *et al.*, 2005, Deffontaine *et al.*, 2005, Hourlay *et al.*, 2008, Perez *et al.*, 2013) :

2 : Les caryotypes sont l'arrangement standard de l'ensemble des chromosomes.

3 : Les allozymes sont des enzymes codées par différents allèles d'un même gène.

4 : L'ADN nucléaire est localisé dans le noyau des cellules eucaryotes sous forme de chromosomes, il est hérité pour moitié du père et pour l'autre moitié de la mère. Il détermine le sexe des individus puisqu'il contient les chromosomes sexuels à l'exception de quelques cas: abeilles, termites, pucerons, etc...

5 : L'ADNmt est transmis par la mère, à l'exception de quelques cas rares, tels que les bivalves (Zouros *et al.* 1992), la mésange charbonnière *Parus major* (Kvist *et al.* 2003), la souris (Gyllesten *et al.* 1991) ou encore les Hominidés (en l'occurrence humain et chimpanzé *Pan paniscus* : Awadalla *et al.* 1999).

1. un génome circulaire de petite taille allant de 16 à 18 kb (environ 16500 pb chez les Téléostéens) et de structure simple relativement bien connue (Figure 1.2) ;
2. disponible en grandes quantités dans chaque cellule (1000 à 1 000 000 copies) et donc, facile à l'extraction ;
3. son état haploïde et son mode de transmission maternelle (à l'exception de quelque cas particuliers) garantissent l'absence de recombinaison, simplifient les analyses statistiques et permettront ainsi de retracer facilement l'histoire évolutive de cette lignée maternelle ;
4. le taux de mutation élevé par rapport à l'ADN nucléaire permet son utilisation comme marqueur de la diversité génétique des populations.

Pour toutes les raisons, nous avons choisi d'exploiter la variabilité génétique des séquences du gène cytochrome b (cyt b) et de la région de contrôle (D-loop) de l'ADNmt. Les portions des gènes étudiés sont indiquées par des flèches sur la Figure 1.2.

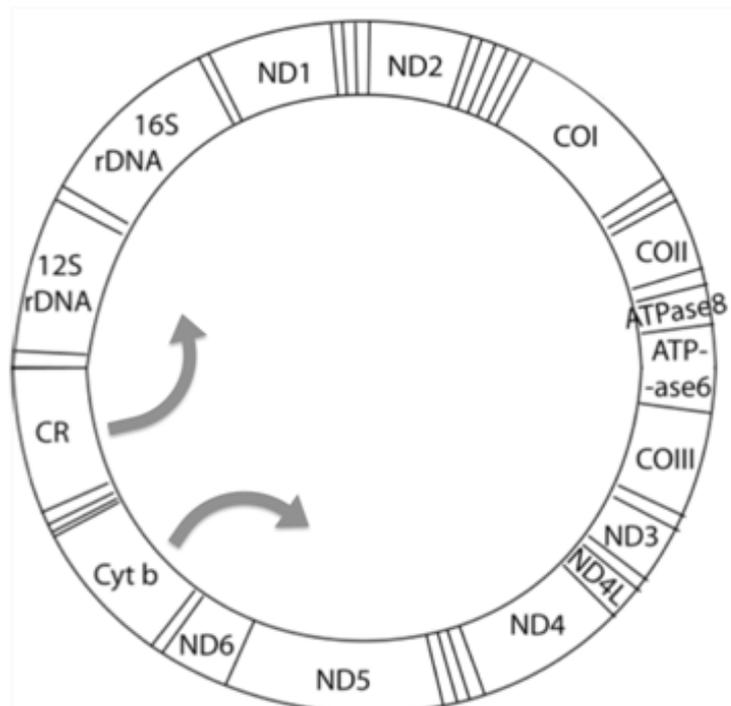


Figure 1.2 — Localisation des gènes de l'ADN mitochondrial au sein de la plupart des Téléostéens d'après Papetti *et al.* (2007).

I.3.3.1. Le gène cytochrome b (cyt b)

Le gène « cyt b » code la protéine, cytochrome b, qui joue un rôle clé dans le métabolisme énergétique des cellules. Le cytochrome b est l'un des principales composantes du complexe III de la chaîne respiratoire mitochondriale. Ce dernier exécute la phosphorylation oxydative, dans lequel l'oxygène et des sucres simples sont utilisés pour créer l'adénosine triphosphate (ATP), la source d'énergie primaire de la cellule. Au cours de ce processus, le cytochrome b est impliqué dans le transfert d'électrons à travers le complexe III.

L'utilisation de ce marqueur est largement recommandée dans les études systématiques des poissons pour résoudre les divergences interspécifiques ainsi dans des analyses phylogénétiques (Casal-López *et al.*, 2015; Doadrio *et al.*, 2016).

I.3.3.2. Région non codante de l'ADN mitochondrial (D-loop)

L'ADNmt contient une région non codante qui fait environ 1000 pb, appelée région de contrôle ou D-Loop (Displacement Loop). L'analyse porte en général sur les deux portions hypervariables (HV1 et HV2) de la D-loop (Coquoz & Taroni, 2006). Ce qui permet une étude assez fine au niveau de variation spécifique ou populationnelle. En contrepartie, l'alignement peut être délicat (Sbisa *et al.* 1997).

De ce fait, dans cette étude, on combinera conjointement deux marqueurs mitochondriaux, le premier réputé conservé (cyt b) pour travailler entre espèces différentes et le second est plus variable (D-loop) pour obtenir des informations au niveau populationnel. L'utilisation de ces deux aspects (conservation de cyt b et variabilité de D-loop) dans un même contexte, permet d'inférer les relations phylogénétiques à différents niveaux au sein des genres *Labeobarbus*, *Luciobarbus*, *Carasobarbus* (Cyprinidae).

I.3.4. L'apport de la génétique dans la taxinomie des poissons d'eau douce

L'arrivée de la génétique a révolutionné l'approche de la classification des barbeaux et a bouleversé la première systématique établie par Boulenger (1911) et Pellegrin (1921) sur l'ichtyofaune des eaux continentales en Afrique du Nord.

Cette discipline a permis la résolution des incertitudes taxonomiques. En effet, les nouvelles techniques moléculaires permettent de mettre en synonymie ce que l'on pense être des espèces différentes (le cas de *Carasobarbus fritschii* et *Carasobarbus paytonii* au Maroc) et de mettre en évidence des entités variées au sein des groupes dont les phénotypes sont très semblables (le cas de *Luciobarbus callensis* et *Luciobarbus rifensis*).

De même, l'utilisation de la génétique a permis de distinguer très finement les ensembles populationnels au sein de la même espèce (le cas des truites en France, Keith *et al.*, 2011).

La génétique est aussi un puissant outil pour estimer les dates de divergence des différentes espèces et de retracer leur histoire évolutive (Avisé, 2000).

I.3.5. La génétique dans la conservation des espèces

Les apports de la génétique à la connaissance, la protection et la gestion des espèces d'eau douce sont essentiels. Ils permettent de décrire ce qui n'est pas visible à l'œil nu mais qui constitue néanmoins une réalité indéniable (Keith *et al.*, 2011). Cette discipline trouve donc son utilité dans la détermination des espèces menacées d'extinction ou qui en a disparu avec l'analyse d'ADN des spécimens conservés dans les muséums ou à travers des fossiles pour but d'en déduire les processus historiques ayant mené à leur structuration génétique et géographique, étape indispensable à leur réhabilitation (Chassaing *et al.*, 2011).

I.4. Problématiques d'étude & plan de la thèse

L'objectif général de cette thèse est d'approfondir les connaissances fondamentales sur la diversité génétique, la structure des populations et l'évolution des barbeaux au Maghreb. Pour ce faire, une approche multidisciplinaire, impliquant des données génétiques, morphologiques externes, ostéologiques et biologiques, a été utilisée afin d'étudier les niveaux de divergence « intra » et « inter » spécifiques et d'apporter des nouveaux éléments de réflexion pour aborder la biogéographie historique et la systématique des barbeaux du Maghreb, particulièrement en Algérie.

Cet objectif a été atteint grâce au développement de différentes études qui font l'objet des publications présentées sous forme des parties. Ce manuscrit s'articule en 6 parties principales :

1. La première partie fait l'état des connaissances générales relatives au cadre de l'étude et au modèle biologique étudié.
2. La seconde partie comprend l'ensemble des analyses génétiques faites pour l'identification des entités, basé sur des marqueurs mitochondriaux (gène du cytochrome b « Cyt b » et la région de contrôle « D-loop »). L'objectif principal est de décrire les patrons phylogéographiques des différentes lignées atlantiques, méditerranéennes et sahariennes, d'une part, et de distinguer les ensembles populationnels pour en déterminer les espèces, notamment par l'inventaire moléculaire et la cartographie, d'autre part. Sur la base de cette description, l'histoire évolutive de chaque lignée est analysée pour mettre en évidence les scénarios évolutifs qui actualisaient la répartition géographique des barbeaux au Maghreb : *Carasobarbus*, *Labeobarbus* et *Luciobarbus*. Cette partie de la thèse fait l'objet d'un article en préparation « Genetic and morphological diversification of North African barbels (Cyprinidae). Amina BRAHIMI *et al.* ».

3. La troisième partie constitue une approche analytique et comparative basée sur des mesures morphologiques et génétiques pour objectif de décrire deux espèces nouvelles appartenant au genre *Luciobarbus* en Algérie, dans le contexte de mettre en place la biodiversité génétique des lignées méditerranéennes et de statuer sur leur taxonomie. Cette partie de la thèse a fait l'objet d'un article: « *Luciobarbus chelifensis* and *L. mascarensis*, two new species from Algeria (Teleostei: Cyprinidae). Amina BRAHIMI, Jörg FREYHOF, Arnaud HENRARD & Roland LIBOIS (2017). *Zootaxa*, 4277 (1): 32–50».

4. La quatrième partie de thèse est consacrée à une révision taxinomique intégrative de toutes les espèces des barbeaux du Maghreb (*Carasobarbus*, *Labeobarbus*, *Luciobarbus*) en reliant les résultats des analyses génétiques et morphologiques à la localisation géographique, afin d'apporter de nouveaux éléments de réflexion et surtout pour aborder la biogéographie historique et la systématique des espèces de barbeaux de l'Afrique du Nord en général et de l'Algérie en particulier. Cette partie constitue l'objet d'un article en préparation : « Taxonomic review of the genus *Carasobarbus* (Cyprinidae). Amina BRAHIMI, Emmanuel VREVEN, Arnaud HENRARD, Jörg FREYHOF & Roland LIBOIS ».

5. La cinquième partie aborde la question de la survie des populations sahariennes. On va plus loin dans l'analyse de l'histoire évolutive de ces lignées dans le bassin du Guir (Algérie) grâce à une approche comparative menée sur la base des caractères morphologiques, génétiques et biologiques, en comparant une situation insulaire (foggaras d'Adrar) avec une situation continentale (lac du Béchar), afin de reconstituer l'histoire de l'évolution récente des populations piscicoles dans les milieux extrêmes. Cette partie d'étude fournira des nouvelles idées sur la systématique intra-spécifique des barbeaux sahariens. Cette partie a fait l'objet d'un article publié : « Genetic and morphological consequences of Quaternary glaciations: A relic barbel lineage (*Luciobarbus pallaryi*, Cyprinidae) of Guir Basin (Algeria). Amina BRAHIMI, Nacer TARAI, Abdelkrim BEN-

HASSANE, Arnaud HENRARD, & Roland LIBOIS (2016). *C.R. Biologies*, 339: 83–98 ».

6. Finalement, la sixième partie fait une synthèse de ces études et discute les résultats obtenus, pour explorer la problématique de conservation des barbeaux en Afrique du Nord. En effet, ces espèces présentent des enjeux de conservation importants mais restent mal connues. Dans cette partie on dévoile les raisons de cette méconnaissance liées principalement à une identification erronée des espèces qui implique des inexactitudes et des erreurs sur les travaux réalisés en écologie et, par conséquent, sur la gestion et la conservation. On aborde donc les questions liées à l'importance de l'apport de la génétique pour la systématique afin d'adopter des statuts de protection et des mesures de conservation appropriées. On évoque également les questions liées à l'introduction d'espèces non natives, dans les bassins versants et les lacs des barrages, qui constituent la cause majeure d'extinction des espèces endémiques des poissons d'eau douce au Maghreb en général et, en Algérie, en particulier.

Partie 2

Phylogéographie des barbeaux du Maghreb: origine et évolution

Une partie de ces résultats font l'objet
d'un article en préparation :

Amina BRAHIMI, Arnaud HENRARD, Em-
manuel VREVEN, Jörg FREYHOF & Roland
LIBOIS

**Genetic and morphological diversi-
fication of north African barbels
(Teleostei: Cyprinidae).**

II.1. Introduction

Au cours de ces dernières années, l'étude des relations phylogénétiques a considérablement progressé grâce au développement de l'utilisation des marqueurs moléculaires. En fait, des différentes lignées peuvent être détectées, induisant la détermination des groupes génétiques bien différenciés et, par conséquent, permettant de proposer une nouvelle taxonomie basée sur l'histoire de l'évolution des populations (Avisé, 1994 et 2000 ; Deffontaine *et al.*, 2005 ; Ursenbacher, 2005).

En effet, sur la base des études phylogénétiques, deux lignées différentes ont été distinguées au sein du genre *Barbus* sensu stricto: *Barbus* Daudin, 1805 et *Luciobarbus* Heckel, 1843 (Doadrio, 1990). Des études moléculaires et morphologiques indiquent une profonde division entre ces deux sous-genres (Tsigenopoulos & Berrebi, 2000; Machordom & Doadrio, 2001) et suggèrent, par la suite, de les élever au rang du genre (Kottelat & Freyhof, 2007). Les espèces européennes sont incluses dans le genre *Barbus*. Par contre, le genre *Luciobarbus* se compose d'espèces ibériques, asiatiques et nord-africaines.

En ce qui concerne les barbeaux nord-africains ne sont devenus le sujet des recherches phylogéographiques que depuis les années 90' (Doadrio, 1990 ; Doadrio, 1994 ; Berrebi, 1995 ; Doadrio *et al.*, 1998 ; Tsigenopoulos & Berrebi, 2000 ; Machordom & Doadrio, 2001 ; Doadrio *et al.*, 2002). Les espèces tétraploïdes sont incluses dans le genre *Luciobarbus*, avec une aire plus étendue dans tout le Maghreb. Par contre, les formes hexaploïdes, incluses dans les genres *Labeobarbus* et *Carasobarbus*, sont endémiques du Maroc (Roberts, 1975 ; Berrebi, 1995 ; Tsigenopoulos *et al.*, 2010).

Le fort endémisme de cette faune ichthyologique autant que certaines populations d'espèces à une aire de répartition moins étendue et d'autres à vaste répartition mais occupant des systèmes et des bassins isolés pourraient en être la conséquence d'un long isolement géogra-

phique (Brahimi *et al.*, 2016). En outre, la structure hydrographique des bassins est largement influencée par les conditions écologiques. Plusieurs auteurs ont suggéré que la composition des communautés ichthyologiques répond bien à des variables environnementales (Keith *et al.*, 2011).

De plus, le poids de l'histoire géologique et l'impact de la crise messénienne, il y a environ 5,5 Ma (Million d'années), font que les peuplements des barbeaux de l'Afrique du Nord se sont trouvés considérablement diversifiés (Tsigenopoulos *et al.*, 2003). Cependant, l'impact considérable des glaciations du Quaternaire a favorisé la fragmentation des habitats (oueds) puis l'isolement de populations qui peuvent évoluer indépendamment pour devenir, plus tard, des espèces différentes.

Cette partie de l'étude a pour objectif d'évaluer le rôle majeur de l'assèchement de la Méditerranée, d'une part, et l'influence de cycles glaciaires associée à un changement climatique et environnemental sur la structuration de l'espace géographique et l'évolution de la diversité génétique des barbeaux du Maghreb, d'autre part. Elle vise plus précisément à s'interroger et répondre aux points suivants : l'endémisme des barbeaux du Maghreb, l'origine de la grande diversité de ces espèces, le mode de spéciation qui aurait permis d'y parvenir et les conditions dans lesquelles celle-ci aurait pu se produire.

II. 2. Matériel et Méthodes

II.2.1. Échantillonnage et sites d'étude

Afin d'évaluer la diversité génétique des barbeaux nord-africains, un total de 518 barbeaux a été collecté sur trois années (2013-2016). Ces échantillons proviennent de 67 sites, répartis sur trois zones biogéographiques au Maghreb : la zone méditerranéenne au nord, la zone atlantique au nord-ouest et à l'ouest et la zone saharienne, plus étendue (Fig. 2.1).

Pour assurer que l'échantillonnage soit le plus exhaustif possible, ces spécimens ont été collectés dans des différents type d'habitats (lac des barrage, oueds, foggaras,...), en utilisant des différentes techniques et engins de pêche: épervier, nasse, filets maillants,...

Cette échantillonnage a été complété par la consultation des barbeaux nord africains de la collection du musée Alexander Koenig de Bonn (Allemagne) (voir partie 3).

La structuration génétique des populations méditerranéennes a fait l'objet d'une étude publiée dans le journal « Zootaxa » (Brahimi *et al.*, 2017) (voir partie 3). De même, les données génétiques des populations sahariennes du bassin de Guir (n = 52) sont, par ailleurs, publiées dans le journal « Comptes Rendues Biologies » (Brahimi *et al.*, 2016) (voir partie 5). Ainsi, les échantillons recueillis dans deux bassins atlantiques : l'oued El-Mehl (Chichaouan – Haut Atlas) et l'oued Beth (Moyen Atlas) au Maroc, ont fait l'objet d'un article publié (Libois *et al.*, 2015) (voir partie : Publications).

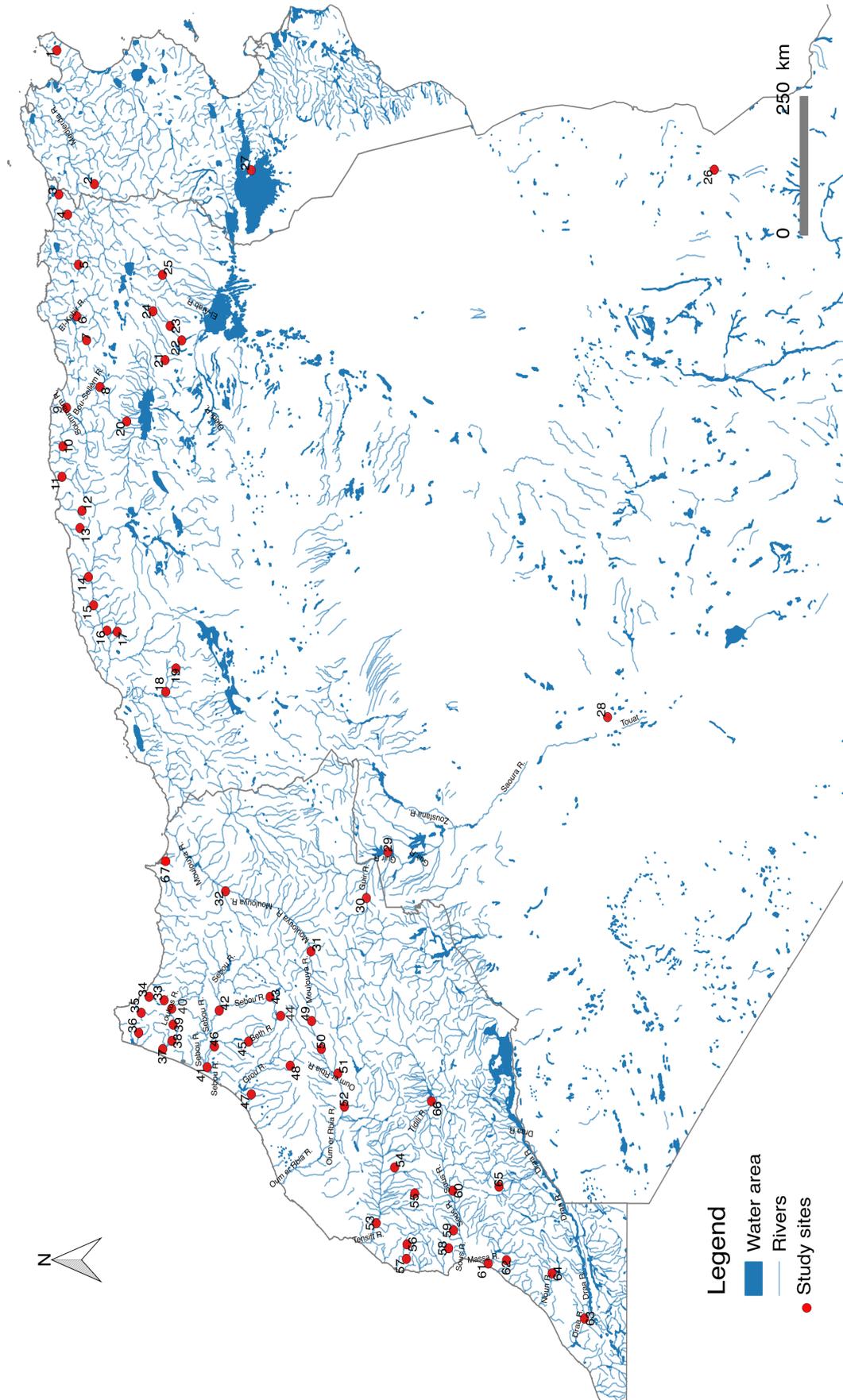


Figure 2.1 — Carte de répartition des échantillons de l'ADN utilisés

II.2.2. Analyses moléculaires

II.2.2.1. Extraction d'ADN, Amplification et Séquençage

L'ADN total a été extrait à partir d'environ 25 mg de tissu musculaire conservés dans l'alcool absolu à (4°C), à l'aide du kit "DNeasy® Tissue Kit" (Qiagen), en respectant le protocole fourni par le fabricant.

L'amplification en chaîne par polymérase (PCR) et le séquençage ont porté sur deux fragments de génome mitochondrial: une partie du cytochrome b (longueur 1140 bp) en utilisant les amorces GLUDG.L (5'TGACTTGAARAACCAAYCGTTG3') (Palumbi, 1996) et H16460 (5'CGAYCTTCGGATTAACAAGACCG3') (Perdices & Doadrio, 2001) et la région de contrôle "D-loop" (longueur 470 bp) en utilisant les amorces L15923 (5'TTAAAGCATCGGTCTTGTA3') (Iguchi *et al.* 1997) et H16500 (5'GCCCTGAAATAGGAACCAGA3') (Nishida *et al.*, 1998).

La PCR suit un cycle strict de réactions: dénaturation initiale de la matrice ADN (95°C) suivie de 30 cycles d'amplification comprenant trois étapes, dénaturation (95°C), hybridation des amorces (entre 45°C et 62°C) et élongation d'un nouveau brin ADN complémentaire (72°C), puis enfin une élongation finale (72°C).

Les produits finaux de la PCR ont été envoyés à la société MacroGen pour le séquençage dans les deux sens.

D'autres séquences d'ADNmt (n = 152) en provenance de Genbank ont également été inclus dans le jeu de données. *Barbus barbus* a été utilisé comme « out-group ». L'espèce, le code déterminant pour chaque spécimen, la localité géographique et le nombre d'accession GenBank ont été mentionnés dans le Tableau 2.1.

— TABLEAU 2.1 —
Espèces, localités géographiques et numéros d'accèsion GenBank

Nom valide	Espèce dans GenBank	N° éch.	Localité	N° acc. Gen-Bank
<i>L. albanicus</i>	<i>Luciobarbus albanicus</i>		Trichonis (rivière), Panetolio, Grèce	AY004723
<i>L. antinorii</i>	<i>Luciobarbus antinorii</i>		oued Bichri, Tunisie	AY004725
<i>L. antinorii</i>	<i>Luciobarbus antinorii</i>			AY015989
<i>L. antinorii</i>	<i>Luciobarbus antinorii</i>			AY015992
<i>L. biscarensis</i>	<i>Luciobarbus b. amguidensis</i>		o. Imirhou, Illizi, Algérie	AY004724
<i>L. biscarensis</i>	<i>Luciobarbus b. biscarensis</i>		o. El-Abiod, Arris, Algérie	AY004726
<i>L. biscarensis</i>	<i>Luciobarbus biscarensis</i>	F001	o. Loutaya, barrage Fontaine des Gazelles, Biskra, Algérie	KY828012
<i>L. biscarensis</i>	<i>Luciobarbus biscarensis</i>	F005		KY828013
<i>L. biscarensis</i>	<i>Luciobarbus biscarensis</i>	F006		KY828014
<i>L. biscarensis</i>	<i>Luciobarbus biscarensis</i>	E158	Barrage Foug-El-Gherza, Biskra, Algérie	KY828009
<i>L. biscarensis</i>	<i>Luciobarbus biscarensis</i>	E159		KY828010
<i>L. biscarensis</i>	<i>Luciobarbus biscarensis</i>	E160		KY828011
<i>L. biscarensis</i>	<i>Luciobarbus biscarensis</i>	Gh222	o. El-Abiod, Aris, Batna, Algérie	KY828009
<i>L. biscarensis</i>	<i>Luciobarbus biscarensis</i>	K033	o. El-Arab, Babar, Khenchela, Algérie	KY828016
<i>L. biscarensis</i>	<i>Luciobarbus biscarensis</i>	K035		KY828017
<i>L. biscarensis</i>	<i>Luciobarbus biscarensis</i>	K055		KY828018
<i>L. biscarensis</i>	<i>Luciobarbus biscarensis</i>	S161	o. Ksob, M'Sila, Algérie	KY828019
<i>L. biscarensis</i>	<i>Luciobarbus biscarensis</i>	S163		KY828020
<i>L. biscarensis</i>	<i>Luciobarbus biscarensis</i>	S164		KY828021
<i>L. bocagei</i>	<i>Luciobarbus bocagei</i>		Rio Jerte, Espagne	AF334065
<i>L. brachycephalus</i>	<i>Luciobarbus brachycephalus</i>		Terek (rivière), Russie	AF095603
<i>L. callensis</i>	<i>Luciobarbus callensis</i>		Barrage Ain Assel, El-Taref, Algérie	AF045974
<i>L. callensis</i>	<i>Luciobarbus callensis</i>	T031	o. Bou-Namoussa, bassin de Seybouse, El-Taref, Algérie	KY828028
<i>L. callensis</i>	<i>Luciobarbus callensis</i>	T032		KY828029
<i>L. callensis</i>	<i>Luciobarbus callensis</i>	C139		KY828022
<i>L. callensis</i>	<i>Luciobarbus callensis</i>	C142		KY828023
<i>L. callensis</i>	<i>Luciobarbus callensis</i>	C147		KY828024
<i>L. callensis</i>	<i>Luciobarbus callensis</i>	C151		KY828025
<i>L. callensis</i>	<i>Luciobarbus callensis</i>	C153		KY828026
<i>L. callensis</i>	<i>Luciobarbus callensis</i>	C155		KY828027
<i>L. capito</i>	<i>Luciobarbus capito</i>			Chine
<i>L. comizo</i>	<i>Luciobarbus comizo</i>		Rio Tajo, Espagne	AF334048

— **TABLEAU 2.1** —
Suite

Nom valide	Espèce dans GenBank	N° éch.	Localité	N° acc. Gen-Bank
<i>L. guercifensis</i>	<i>Luciobarbus guercifensis</i>		o. Moulouya, Ghafoula, Maroc	KU257526
<i>L. guercifensis</i>	<i>Luciobarbus guercifensis</i>			KU257525
<i>L. guercifensis</i>	<i>Luciobarbus guercifensis</i>			KU257527
<i>L. guercifensis</i>	<i>Luciobarbus guercifensis</i>			KU257528
<i>L. guiraonis</i>	<i>Luciobarbus guiraonis</i>		Rio Buyent, Espagne	AF045972
<i>L. graecus</i>	<i>Luciobarbus graecus</i>		Sperchios (rivière), Grèce	AF145941
<i>L. graellsii</i>	<i>Luciobarbus graellsii</i>		Rio Ebro, Espagne	JN049525
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>	MK192	o. El-Mahel, bassin du Tensift, Chichaoua	
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>	MK193		
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>	MK194		
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>	MK198		
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>	MK200		
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus magniatlantis</i>		Oum Er Rbia, El-Borj, Maroc	AY004734
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus magniatlantis</i>		o. Bounoual, El-Ksiba, Maroc	AY004747
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus magniatlantis</i>		o. Tensift, Maroc	AF145926
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>		o. Kasab, Essaouira, Maroc	AY004738
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>		o. Chbouka, bassin du l'Oum er Rbia, Maroc	KU257529
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>			KU257530
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>		o. Reraia, bassin de Tensift, Asni, Maroc	KT003956
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>			KT003957
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>			KT003958
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>			KT003959
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>			KT003960
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>		o. Kasab, Essaouira, Maroc	KT003951
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>			KT003952
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>			KT003953
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>			KT003954
<i>L. ksibi</i>	<i>Luciobarbus ksibi</i>			KT003955
<i>L. labiosa</i>	<i>Luciobarbus labiosa</i>	MB211	o. Beth, bassin du Sebou, Maroc	
<i>L. labiosa</i>	<i>Luciobarbus labiosa</i>	MB212		
<i>L. labiosa</i>	<i>Luciobarbus labiosa</i>	MB225		
<i>L. labiosa</i>	<i>Luciobarbus labiosa</i>	MB228		

— TABLEAU 2.1 —
Suite

Nom valide	Espèce dans GenBank	N° éch.	Localité	N° acc. Gen-Bank
<i>L. labiosa</i>	<i>Luciobarbus labiosa</i>	MB229	o. Beth, bassin du Sebou, Maroc	
<i>L. labiosa</i>	<i>Luciobarbus labiosa</i>		o. Sebou, Maroc	AY004733
<i>L. labiosa</i>	<i>Luciobarbus setivimensis</i>			AF145923
<i>L. labiosa</i>	<i>Luciobarbus maghrebensis</i>		o. Ifrane, bassin du Sebou, Ifrane, Maroc	KT003941
<i>L. labiosa</i>	<i>Luciobarbus maghrebensis</i>			KT003942
<i>L. labiosa</i>	<i>Luciobarbus maghrebensis</i>			KT003943
<i>L. labiosa</i>	<i>Luciobarbus maghrebensis</i>			KT003944
<i>L. labiosa</i>	<i>Luciobarbus maghrebensis</i>			KT003945
<i>L. lepineyi</i>	<i>Luciobarbus lepineyi</i>		o. Noun, Iguissel, Maroc	AY004739
<i>L. lepineyi</i>	<i>Luciobarbus lepineyi</i>			AF145929
<i>L. lepineyi</i>	<i>Luciobarbus lepineyi</i>		o. Tidili, Maroc	AY004746
<i>L. lepineyi</i>	<i>Luciobarbus pallaryi</i>		o. Draâ, Maroc	AF145927
<i>L. lepineyi</i>	<i>Luciobarbus lepineyi</i>			JF798261
<i>L. leptopogon</i>	<i>Luciobarbus sp.</i>		o. Chiffa, Algérie	KY457911
<i>L. leptopogon</i>	<i>Luciobarbus sp.</i>			KY457912
<i>L. leptopogon</i>	<i>Luciobarbus sp.</i>			KY457913
<i>L. leptopogon</i>	<i>Luciobarbus sp.</i>			KY457914
<i>L. leptopogon</i>	<i>Luciobarbus sp.</i>			AY004749
<i>L. leptopogon</i>	<i>Luciobarbus callensis</i>		barrage Keddara, Algérie	AF145931
<i>L. leptopogon</i>	<i>Luciobarbus leptopogon</i>	L093	o. Hammam Melouane, Blida, Algérie	KY828003
<i>L. leptopogon</i>	<i>Luciobarbus leptopogon</i>	L096		
<i>L. leptopogon</i>	<i>Luciobarbus leptopogon</i>	L099		KY828004
<i>L. leptopogon</i>	<i>Luciobarbus leptopogon</i>	L100		KY828005
<i>L. leptopogon</i>	<i>Luciobarbus leptopogon</i>	L102		KY828006
<i>L. leptopogon</i>	<i>Luciobarbus leptopogon</i>	L104		KY828007
<i>L. leptopogon</i>	<i>Luciobarbus leptopogon</i>	L105		KY828008
<i>L. magniatlantis</i>	<i>Luciobarbus magniatlantis</i>		o.N'fiss, bassin du Tensift, Maroc	KU257534
<i>L. magniatlantis</i>	<i>Luciobarbus magniatlantis</i>			KU257535
<i>L. magniatlantis</i>	<i>Luciobarbus magniatlantis</i>		o. Reraia, bassin de Tensift, Asni, Maroc	KU257536
<i>L. magniatlantis</i>	<i>Luciobarbus magniatlantis</i>			KU257537

— TABLEAU 2.1 —
Suite

Nom valide	Espèce dans GenBank	N° éch.	Localité	N° acc. Gen-Bank
<i>L. massaensis</i>	<i>Luciobarbus issenensis</i>		o. Issene, bassin de Souss, Maroc	AF145928
<i>L. massaensis</i>	<i>Luciobarbus massaensis</i>		o. Zag Mouzen, Taroudant, Maroc	AY004737
<i>L. massaensis</i>	<i>Luciobarbus massaensis</i>		o. Tamrhalcht, Oulma, Maroc	AY004740
<i>L. massaensis</i>	<i>Luciobarbus massaensis</i>		o. Assaka, Assaka, Maroc	AY004741
<i>L. massaensis</i>	<i>Luciobarbus massaensis</i>		o. Massa, Maroc	AF145930
<i>L. microcephalus</i>	<i>Luciobarbus microcephalus</i>		Rio Guadiana, Espagne	AF045971
<i>L. p. figuigensis</i>	<i>Luciobarbus pallaryi</i>		o. Guir, Maroc	AY004736
<i>L. p. figuigensis</i>	<i>Luciobarbus pallaryi</i>			AF145945
<i>L. p. figuigensis</i>	<i>Luciobarbus p. figuigensis</i>	B058	Barrage Djorf-Torba, bassin du Guir, Algérie	KU577513
<i>L. p. figuigensis</i>	<i>Luciobarbus p. figuigensis</i>	B065		KU577514
<i>L. p. figuigensis</i>	<i>Luciobarbus p. figuigensis</i>	B080		
<i>L. p. pallaryi</i>	<i>Luciobarbus p. pallaryi</i>	A111	Fouggaras, Touat oasis, Adrar, Algérie	KU577507
<i>L. p. pallaryi</i>	<i>Luciobarbus p. pallaryi</i>	A118		KU577508
<i>L. p. pallaryi</i>	<i>Luciobarbus p. pallaryi</i>	A119		KU577509
<i>L. rabatensis</i>	<i>Luciobarbus rabatensis</i>		o. Grou, Maroc	KT003946
<i>L. rabatensis</i>	<i>Luciobarbus rabatensis</i>			KT003947
<i>L. rabatensis</i>	<i>Luciobarbus rabatensis</i>			KT003948
<i>L. rabatensis</i>	<i>Luciobarbus rabatensis</i>			KT003949
<i>L. rabatensis</i>	<i>Luciobarbus rabatensis</i>			KT003950
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus labiosa</i>		o. Loukos, Maroc	JF798259
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus labiosa</i>		o. Hajera, Tetouan, Maroc	JF798260
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus rifensis</i>		o. Loukos, Tattoft, Maroc	KT003936
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus rifensis</i>			KT003937
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus rifensis</i>			KT003938
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus rifensis</i>			KT003939
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus rifensis</i>			KT003940
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus rifensis</i>			
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus rifensis</i>		o. Hachef, Dar Chaoui, Maroc	KT003931
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus rifensis</i>			KT003932
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus rifensis</i>			KT003933
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus rifensis</i>			KT003934
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus rifensis</i>			KT003935

— **TABLEAU 2.1** —
Suite

Nom valide	Espèce dans GenBank	N° éch.	Localité	N° acc. Gen-Bank
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus rifensis</i>		o. Laou, Dardara, Maroc	KT003926
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus rifensis</i>			KT003927
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus rifensis</i>			KT003928
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus rifensis</i>			KT003929
<i>L. rifensis</i>	<i>Luciobarbus rifensis</i>			KT003930
<i>L. rifensis</i>	<i>Barbus sp.</i>			AY004731
<i>L. sclateri</i>	<i>Luciobarbus sclateri</i>		Rio Benahavis, Guadalmina, Espagne	AF334078
<i>L. setivimensis</i>	<i>Luciobarbus setivimensis</i>		o. Soummam, Algérie	AY004748
<i>L. setivimensis</i>	<i>Luciobarbus setivimensis</i>		o. Aissi, Algérie	AY015991
<i>L. setivimensis</i>	<i>Luciobarbus setivimensis</i>			AY015992
<i>L. setivimensis</i>	<i>Luciobarbus setivimensis</i>	Z007	Barrage Ain Zada, Bourdj Bou Arreridj, Algérie	KY828052
<i>L. setivimensis</i>	<i>Luciobarbus setivimensis</i>	Z014		KY828053
<i>L. setivimensis</i>	<i>Luciobarbus setivimensis</i>	Z030		KY828054
<i>Luciobarbus sp.</i>	<i>Luciobarbus sp. X</i>	X016	Est de l'Algérie	
<i>Luciobarbus sp.</i>	<i>Luciobarbus sp. X</i>	X017		
<i>Luciobarbus sp.</i>	<i>Luciobarbus sp. X</i>	X018		
<i>Luciobarbus sp.</i>	<i>Luciobarbus sp. X</i>	X019		
<i>Luciobarbus sp.</i>	<i>Luciobarbus sp. X</i>	X021		
<i>Luciobarbus sp.</i>	<i>Luciobarbus sp. X</i>	X022		
<i>Luciobarbus sp.</i>	<i>Luciobarbus sp. X</i>	X026		
<i>Luciobarbus sp.</i>	<i>Luciobarbus sp. X</i>	X027		
<i>Luciobarbus sp.Ch</i>	<i>Luciobarbus chelifensis</i>	Ch081	o. Rhiou, bassin du Cheliff, Relizane, Algérie	KY828044
<i>Luciobarbus sp.Ch</i>	<i>Luciobarbus chelifensis</i>	Ch082		KY828045
<i>Luciobarbus sp.Ch</i>	<i>Luciobarbus chelifensis</i>	Ch083		KY828046
<i>Luciobarbus sp.Ch</i>	<i>Luciobarbus chelifensis</i>	Ch085	Barrage Gagar, bassin du Cheliff,	KY828047
<i>Luciobarbus sp.Ch</i>	<i>Luciobarbus chelifensis</i>	Ch090	Relizane, Algérie	KY828051
<i>Luciobarbus sp.Ch</i>	<i>Luciobarbus chelifensis</i>	Ch087	o. Sley, bassin du Cheliff, Chlef,	KY828049
<i>Luciobarbus sp.Ch</i>	<i>Luciobarbus chelifensis</i>	Ch088	Algérie	KY828050
<i>Luciobarbus sp.Ch</i>	<i>Luciobarbus chelifensis</i>	Ch086	Barrage Ghrib, bassin du Cheliff, Ain Defla, Algérie	KY828048

— TABLEAU 2.1 —
Suite

Nom valide	Espèce dans GenBank	N° éch.	Localité	N° acc. Gen-Bank
<i>Luciobarbus sp. M</i>	<i>Luciobarbus mascarensis</i>	M004	o. Taria, bassin du Tifrit, Mascara, Algérie	KY828030
<i>Luciobarbus sp. M</i>	<i>Luciobarbus mascarensis</i>	M005		KY828031
<i>Luciobarbus sp. M</i>	<i>Luciobarbus mascarensis</i>	M009		KY828032
<i>Luciobarbus sp. M</i>	<i>Luciobarbus mascarensis</i>	M010		KY828033
<i>Luciobarbus sp. M</i>	<i>Luciobarbus mascarensis</i>	M011		KY828034
<i>Luciobarbus sp. M</i>	<i>Luciobarbus mascarensis</i>	M014		KY828035
<i>Luciobarbus sp. M</i>	<i>Luciobarbus mascarensis</i>	M015		KY828036
<i>Luciobarbus sp. M</i>	<i>Luciobarbus mascarensis</i>	M016		KY828037
<i>Luciobarbus sp. M</i>	<i>Luciobarbus mascarensis</i>	M017		KY828038
<i>Luciobarbus sp. M</i>	<i>Luciobarbus mascarensis</i>	M020		KY828039
<i>Luciobarbus sp. M</i>	<i>Luciobarbus mascarensis</i>	M021		KY828040
<i>Luciobarbus sp. M</i>	<i>Luciobarbus mascarensis</i>	M022		KY828041
<i>Luciobarbus sp. M</i>	<i>Luciobarbus mascarensis</i>	M024		KY828042
<i>Luciobarbus sp. M</i>	<i>Luciobarbus mascarensis</i>	M025		KY828043
<i>Luciobarbus sp. M</i>	<i>Luciobarbus sp.</i>		o. Tifrit, Balloul, Saïda, Algérie	AY004743
<i>Luciobarbus sp.</i>	<i>Luciobarbus sp. T</i>		o. Sarrath, Djerissa, Tunisie	AY004732
<i>Luciobarbus sp.</i>	<i>Luciobarbus sp. T</i>		o. Abid, Cap Bon, Tunisie	AY004878
<i>L. xanthopterus</i>	<i>Luciobarbus xanthopterus</i>		Tigre, Diyarbakir, Turquie	AF145939
<i>L. yahyaouii</i>	<i>Luciobarbus moulouyensis</i>		o. Moulouya, Boumia, Maroc	AY004742
<i>L. yahyaouii</i>	<i>Luciobarbus moulouyensis</i>			AF145925
<i>L. yahyaouii</i>	<i>Luciobarbus yahyaouii</i>			KY457947
<i>L. yahyaouii</i>	<i>Luciobarbus yahyaouii</i>			KY457948
<i>L. yahyaouii</i>	<i>Luciobarbus yahyaouii</i>			KY457949
<i>L. yahyaouii</i>	<i>Luciobarbus yahyaouii</i>			KY457950
<i>L. yahyaouii</i>	<i>Luciobarbus yahyaouii</i>			KY457951
<i>L. zayanensis</i>	<i>Luciobarbus nasus</i>		Oum Er Rbia, El-Botj, Maroc	AY004744
<i>L. zayanensis</i>	<i>Luciobarbus nasus</i>			AF145924
<i>L. zayanensis</i>	<i>Luciobarbus zayanensis</i>			KU257531
<i>L. zayanensis</i>	<i>Luciobarbus zayanensis</i>			KU257532
<i>L. zayanensis</i>	<i>Luciobarbus zayanensis</i>			KU257533

— **TABLEAU 2.1** —
Suite

Nom valide	Espèce dans GenBank	N° éch.	Localité	N° acc. GenBank
<i>Carasobarbus (Maroc)</i>				
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>	MG167	o. El-Mahel, bassin du Tensift, Chichaoua	
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>	MG169		
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>	MG170		
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>	MG171		
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>	MG172		
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>	MG174		
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>	MG180		
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus paytonii</i>	MB210	o. Beth, bassin du Sebou	
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus paytonii</i>	MB215		
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus paytonii</i>	MB232		
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus paytonii</i>	MB233		
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus paytonii</i>		Oum-Er-Rbia	AF180854
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>		o. Kasab, Essaouira	AF287430
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>		o. Srou, entre Tighassaline et Khénifra	KU524966
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524967
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524968
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>		o. Derra près de Oulad Yaïch	KU524969
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524970
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524971
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>		Oum er Rbia	KU524972
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524973
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524974
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>		o. N'fiss près de Tameslouht	KU524978
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524979
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524980
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>		o. Igrounzar entre Ounara et El Ghazouane	KU524981
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524982
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524983

— TABLEAU 2.1 —
Suite et fin

Nom valide	Espèce dans GenBank	N° éch.	Localité	N° acc. Gen-Bank
<i>Carasobarbus (Maroc)</i>				
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>		o. Ksob, Essaouira	KU524984
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524985
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524986
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>		oued Za près de Guefait	KU524987
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524988
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524989
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>		oued Lahdar près de Taza	KU524990
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524991
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524992
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>		o. Ouergha entre Sidi Qacem et Ouazzane	KU524993
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524994
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524995
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>		o. Korifla en amont du barrage	KU524996
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524997
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU524998
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>		o. Iqem près de Skhirat	KU524999
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU525000
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU525001
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>		o. al Maleh en amont du barrage	KU525002
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>		o. Oum er Rbia près de Boulaouane	KU525003
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU525004
<i>C. fritschii</i>	<i>Carasobarbus fritschii</i>			KU525005
<i>C. harterti</i>	<i>Carasobarbus harterti</i>		o. Sebou	AF180855
<i>C. harterti</i>	<i>Carasobarbus harterti</i>		o. Oum er Rbia	KU524975
<i>C. harterti</i>	<i>Carasobarbus harterti</i>			KU524976
<i>C. harterti</i>	<i>Carasobarbus harterti</i>			KU524977
<i>Labeobarbus</i>				
<i>L. reinii</i>	<i>Labeobarbus reinii</i>		o. Tensift, Maroc	AF145946
Out-group samples (<i>Barbus</i>)				
<i>B. barbus</i>	<i>Barbus barbus</i>	B1	Méhaigne, Bassin de Meuse, Belgique	
<i>B. barbus</i>	<i>Barbus barbus</i>	B2		
<i>B. barbus</i>	<i>Barbus barbus</i>		Danube, Autriche	AB238965

II.2.2.2. Alignements et analyses phylogénétiques

Au total, 242 séquences d'ADNmt ont été retenues pour l'étude génétique. Les séquences ont été visualisées et éditées avec le logiciel SEQUENCHER v5.2.4 (Gene Codes Corporation, USA) puis comparées avec d'autres séquences de GenBank. Les séquences sont ensuite alignées grâce au programme MAFFT v.7 (Kato & Standley, 2013).

Afin d'améliorer le pouvoir résolutif des analyses, nous avons combiné les séquences du *cyt b* et de la D-loop de chaque individu, pour former une matrice de 1610 pb, à l'aide de logiciel seaview v.4.5.4 (Gouy *et al.*, 2010).

La matrice de concaténation a été analysée dans le programme PartitionFinder v.2 (Lanfear *et al.*, 2017) afin de sélectionner les meilleurs modèles d'évolution, par locus. L'ensemble de données d'alignement a ensuite été partitionné en fonction de la position du gène et du codon en quatre parties : 1^{er}, 2^{ème} et 3^{ème} codon pour le gène *cyt b* et la D-loop.

Nous avons ensuite réalisé des reconstructions d'arbres phylogénétiques. Les analyses du maximum likelihood (ML ; Felsenstein, 1981) ont été exécutées à l'aide du programme GARLI v2.1 (Bazinet *et al.*, 2014), en utilisant les modèles évolutifs : K80+I+G (Kimura 1980) pour 1^{er} codon, HKY+G (Hasegawa *et al.*, 1985) pour 2^{ème} codon et D-loop et GTR+G (Lanave *et al.*, 1984 ; Tavaré, 1986 ; Rodriguez *et al.*, 1990) pour le 3^{ème} codon de *cyt b*, suggérés par le programme PartitionFinder v.2 (Lanfear *et al.*, 2017).

La solidité des reconstructions phylogénétiques a été évaluée grâce à 1000 répliquats de bootstrap, obtenus avec quatre cycles indépendants de 250 répétitions chacun. Les valeurs bootstrap ont ensuite été résumées sur l'arbre optimal à l'aide de SumTree 4.0.0 (Sukumaran & Holder, 2015) (exécuté dans DendroPy 4.0.0, DendroPy 4.0.0, Sukumaran & Holder, 2010).

L'inférence bayésienne a été effectuée avec le programme MrBayes v3.2.5 (Ronquist *et al.*, 2012), également sous les modèles K80+I+G, HKY+G et GTR+G. Le modèle de substitu-

tion d'ADN approprié a été spécifié en utilisant les paramètres réglés comme suit : mchains = 4 ; lset nst = 2, rates = invgamma (pour 1^{er} codon de cyt b) ; lset nst = 2, rates = gamma (pour 2^{ème} codon de cyt b et D-loop) ; lset nst = 6, rates = gamma (pour 3^{ème} codon de cyt b); mcmc ngen = 10 000 000 ; sample freq = 1000, en autorisant le programme à converger vers la meilleure estimation des paramètres de ce modèle. Chacune des 4 chaînes de Markov, lancées simultanément selon la technique de Monte Carlo avec échantillonnage des chaînes tous les 1000 cycles. Les arbres ont été représentés à l'aide du programme Figtree v1.4.2 (Rambaut, 2009).

Nous avons également calculé des différents indices pour chaque population à l'aide du logiciel ARLEQUIN v3.1 (Excoffier *et al.*, 2005) : le nombre de sites polymorphes (S), le nombre d'haplotypes (h), la diversité haplotypique (Hd) et nucléotidique (π) (Nei, 1987 ; Tajima, 1993) et le coefficient de différenciation *Fst* (Weir & Cockerham, 1984). La divergence génétique « inter » et « intra » spécifiques (p-distances) a été calculée à l'aide du logiciel MEGA v6.0 (Tamura *et al.*, 2013).

Les tests de neutralité, D de Tajima (Tajima, 1989), Fu & Li (Fu & Li, 1993) et *Fs* de Fu (Fu, 1997) ont été calculés grâce au logiciel DNAsp 5.10. L'histoire démographique des populations échantillonnées a été explorée par une analyse graphique du nombre de différences nucléotidiques "mismatch distribution" (Rogers & Harpending 1992, Schneider & Excoffier 1999).

Un réseau d'haplotypes a été construit en utilisant la méthode de lien moyen (MJ, median-joining) (Bandelt *et al.* 1999) grâce au logiciel Network v4.6. (disponible sur : www.fluxus-technology.com).

II.2.2.3. Estimation de date de divergence

L'analyse portait sur 242 séquences de cyt b. Nous avons effectué l'estimation des dates

de divergence à l'aide d'un modèle appelé « horloge relâchée » qui n'exigeant pas un taux constant d'évolution, implémenté dans le programme BEAST v1.8.2 (Drummond *et al.*, 2012). La robustesse de l'arbre inféré a été testée par l'analyse de la probabilité bayésienne postérieure basé sur une itération des chaînes de Markov. Chacune des 4 chaînes de Markov, lancées simultanément selon la technique de Monte Carlo, a été générée à partir d'un arbre aléatoire et sur 2.10^6 générations avec échantillonnage des chaînes tous les 1000 cycles afin d'assurer l'indépendance des échantillons.

Les variations de taux de branchement sont modélisées suite à une distribution Log-Normal (Drummond *et al.*, 2006). En tenant compte des intervalles de crédibilité associés aux estimations d'âges de divergence, nous avons mis plusieurs points d'étalonnage sur la base de données d'horloge moléculaire rapportés par Zardoya & Doadrio (1999), Machordom & Doadrio (2001) et Tsigenopoulos *et al.* (2003) dans lequel la séparation des lignées de *Luciobarbus* de l'Afrique du Nord, la Grèce et du Caucase a été estimé à environ 3,8 Ma et la séparation entre *Luciobarbus* / *Barbus* était produite pendant le Miocène supérieur à ~ 8 Ma, en utilisant la crise de salinité messinienne (5,5 Ma) comme facteur conducteur de la spéciation des lignées ibériques *Luciobarbus*.

Le programme Tracer v1.6 (Rambaut *et al.*, 2014) a été utilisé pour tracer les scores de vraisemblance logarithmique en fonction du temps de génération pour évaluer la convergence de l'exécution et le « burn-in » nécessaire avant de reconstruire la topologie finale qui représente le consensus majoritaire à 50%.

Enfin, les arbres ont été résumés à l'aide du logiciel TreeAnnotator v1.8.2 (Drummond *et al.*, 2012) pour obtenir un arbre de crédibilité maximal du clade avec les temps estimés de divergence.

II.3. Résultats

II.3.1. Relations phylogénétiques

Les reconstructions phylogénétiques obtenues par la méthode bayésienne (BI) et l'analyse du Maximum Likelihood (ML) produisent des topologies similaires avec quelques différences dans les valeurs des nœuds qui correspondent aux probabilités postérieures et bootstrap des clades. La figure 2.2 montre l'arbre phylogénétique, obtenu par l'inférence bayésienne issu de l'analyse du *cyt b* et D-loop (1610 pb), en présentant également, le support des analyses de

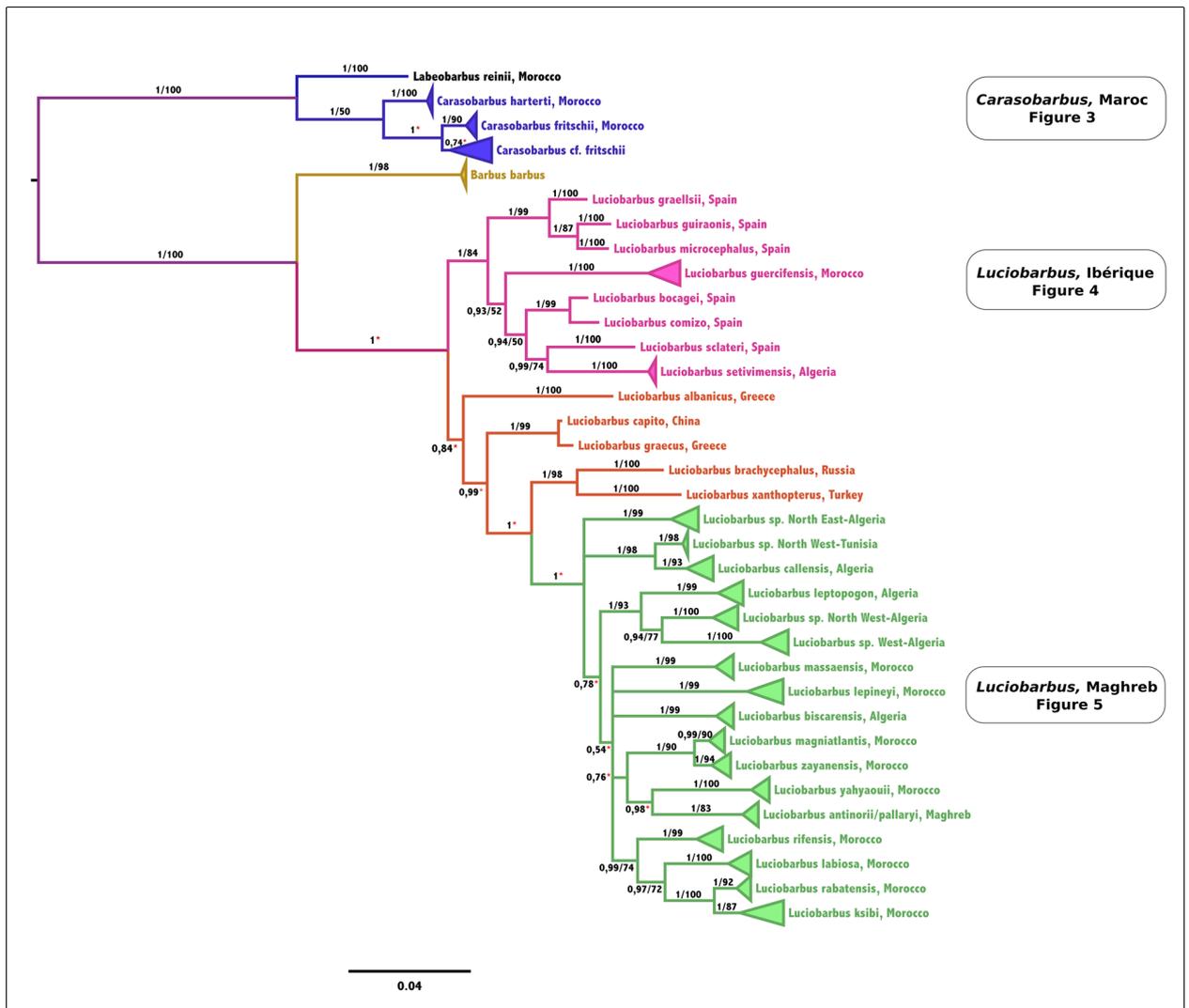


Figure 2.2 — Arbre phylogénétique obtenu par l'inférence bayésienne en probabilité postérieure (PP) calculé à partir du jeu de données de l'ADNmt (*cyt b* et D-loop). Les valeurs indiqués à droite des branches correspondent aux bootstrap (BT) et celles à gauche correspondent aux probabilités postérieures (PP). Les étoiles rouges indiquent les nœuds supportés avec de basses valeurs de BT (BT ≤ 50%).

ML.

L'arbre phylogénétique soutient fortement la monophylie des genres *Barbus*, *Luciobarbus* et *Carasobarbus* avec des valeurs de bootstrap et probabilités postérieures élevées.

En se focalise d'avantage sur les espèces *Carasobarbus*, *Labeobarbus* et *Luciobarbus* du Maghreb, on distingue :

II.3.1.1. *Labeobarbus* et *Carasobarbus*

Pour les barbeaux hexaploides, tous les taxons analysés en provenance du Maroc constituent un groupe monophylétique composé de deux genres : *Labeobarbus* et *Carasobarbus*.

Le premier genre est constitué uniquement par l'espèce *Labeobarbus reinii* qui forme un clade fortement soutenu (BT = 100 ; PP = 1) et qui semble être la lignée basale, à partir laquelle les autres espèces de *Carasobarbus* sont issus (Fig. 2.3).

Toutes les séquences d'ADN identifiées précédemment comme *Carasobarbus paytonii* (Lévêque & Daget 1984 ; Azeroual *et al.* 2000) sont regroupées avec celles de *Carasobarbus fritschii* pour former un seul clade fortement soutenu par l'analyse bayésienne (PP = 1) mais pas en analyse de ML (BT < 50). Cependant, ce clade se retrouve scindé en deux sous-clades, l'un formant le groupe sœur de *Carasobarbus harterti* et l'autre formant un groupe sœur de l'ensemble dont le rattachement de ce dernier n'est pas fixé avec une absolue certitude (PP = 0,74 ; BT < 50).

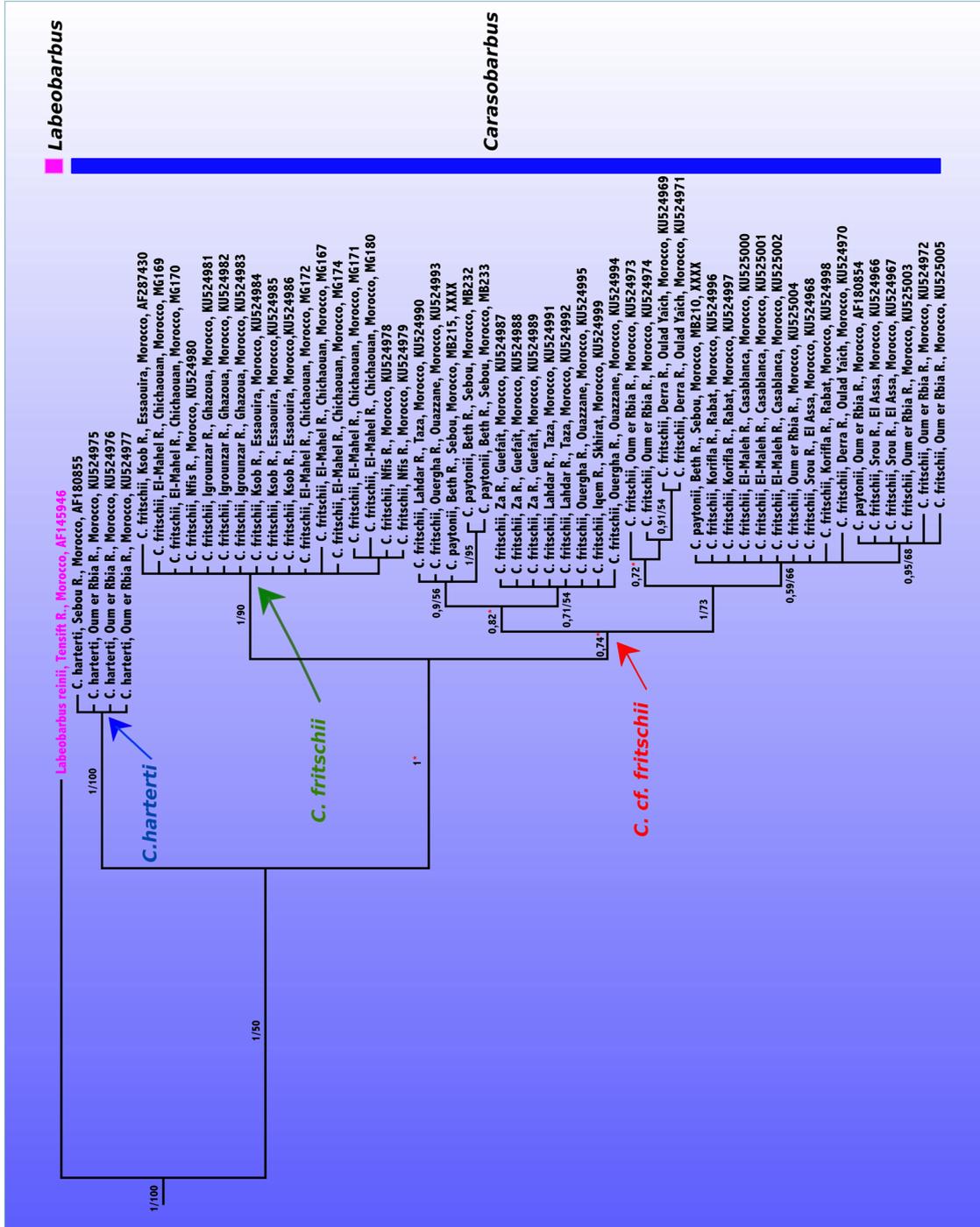


Figure 2.3 — Arbre phylogénétique obtenu par l'inférence bayésienne en probabilité postérieure (PP) calculé à partir du jeu de données de l'ADNmt (cyt b et D-loop) pour les *Labeobarbus* et *Carasobarbus* du Maroc. Les valeurs indiquées à droite des branches correspondent aux bootstrap (BT) et celles à gauche correspondent aux probabilités postérieures (PP). Les étoiles rouges indiquent les nœuds supportés avec de basses valeurs de BT (BT ≤ 50%).

II.3.1.2. *Luciobarbus*

Cet arbre phylogénétique soutient également la monophylie du genre *Luciobarbus* (Fig. 2.2). Il a également révélé une divergence génétique entre les différents clades dont tous les haplotypes sont spécifiques, avec une structuration géographique évidente dont laquelle on distingue:

1. Deux lignées ibériques nord-africaines monophylétiques correspondant aux individus de *Luciobarbus setivimensis*, provenant des bassins de la Kabylie (Algérie) et *Luciobarbus guercifensis* provenant du bassin de Moulouya (Maroc), fortement soutenue en analyse

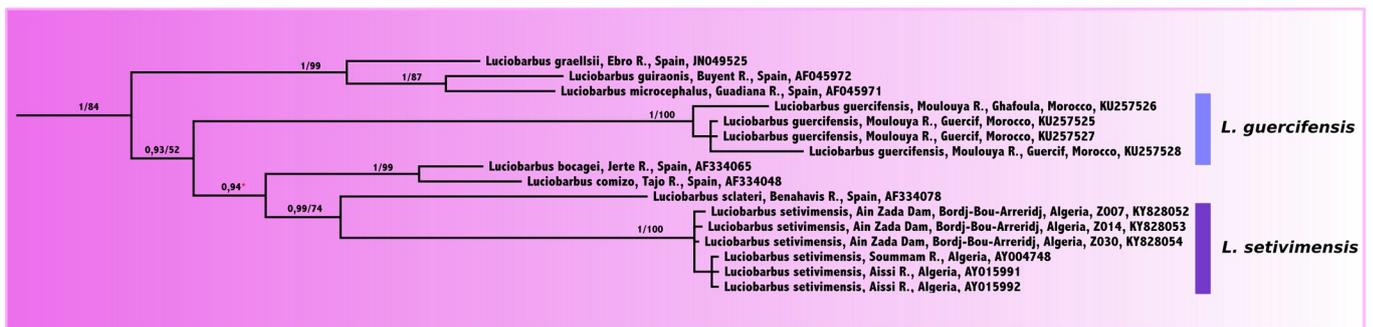


Figure 2.4 — Arbre phylogénétique obtenu par l'inférence bayésienne en probabilité postérieure (PP) calculé à partir du jeu de données de l'ADNmt (cyt b et D-loop) pour les lignées ibériques. Les valeurs indiquées à droite des branches correspondent aux bootstrap (BT) et celles à gauche correspondent aux probabilités postérieures (PP). Les étoiles rouges indiquent les nœuds supportés avec de basses valeurs de BT (BT ≤ 50%).

bayésienne et en Maximum Likelihood (PP : 1, BT :100) (Fig. 2.4).

2. Deux grands groupes de barbeaux comprennent tous les individus provenant des oueds de l'Atlas tellien (Algérie, Tunisie) qui coulent en direction du nord pour se jeter dans la mer Méditerranéenne (Fig. 2.5.a). Il s'agit de :

a) les échantillons de nord-est, correspondant à :

- un clade qui peut être subdivisé en deux sous-clades monophylétiques. L'un re-

groupant les individus de *Luciobarbus callensis* en provenance du bassin de l'oued Sybouse (est de l'Algérie) et de l'oued Medjerda (ouest de Tunisie) et l'autre présentant les spécimens des bassins de l'est de Tunisie (oued Abid) ;

- un clade regroupant tous les échantillons non identifiés génétiquement (*Luciobarbus* sp. X), en provenance de l'est de l'Algérie. Ce clade est bien supporté en analyse bayésienne et en Maximum Likelihood ((PP =1, BT=99);

b) un groupe monophylétique fortement soutenu (PP =1, BT= 91) contient les échantillons en provenance du nord-ouest de l'Algérie (depuis Alger jusqu'Oran) réparties sur trois clades :

- le premier correspond à tous les spécimens de *L. leptopogon* des bassins côtiers algérois, depuis l'oued Chiffa à l'ouest d'Alger, en passant de l'oued Hammam-Mélouane au centre jusqu'aux affluents de la basse Kabylie près de Boumerdès à l'est d'Alger ;
- le deuxième regroupe des individus non identifiés sur le plan génétique (*Luciobarbus* sp. Ch) provenant du bassin de Cheliff à l'ouest, depuis Aïn Defla à l'amont jusqu'à Mostaganem à l'estuaire ;
- et le dernier, y compris également tous les individus non identifiés génétiquement (*Luciobarbus* sp. M) en provenance de l'o. Taria et l'o. Tifrit du grand bassin de Macta à l'extrême ouest de l'Algérie.

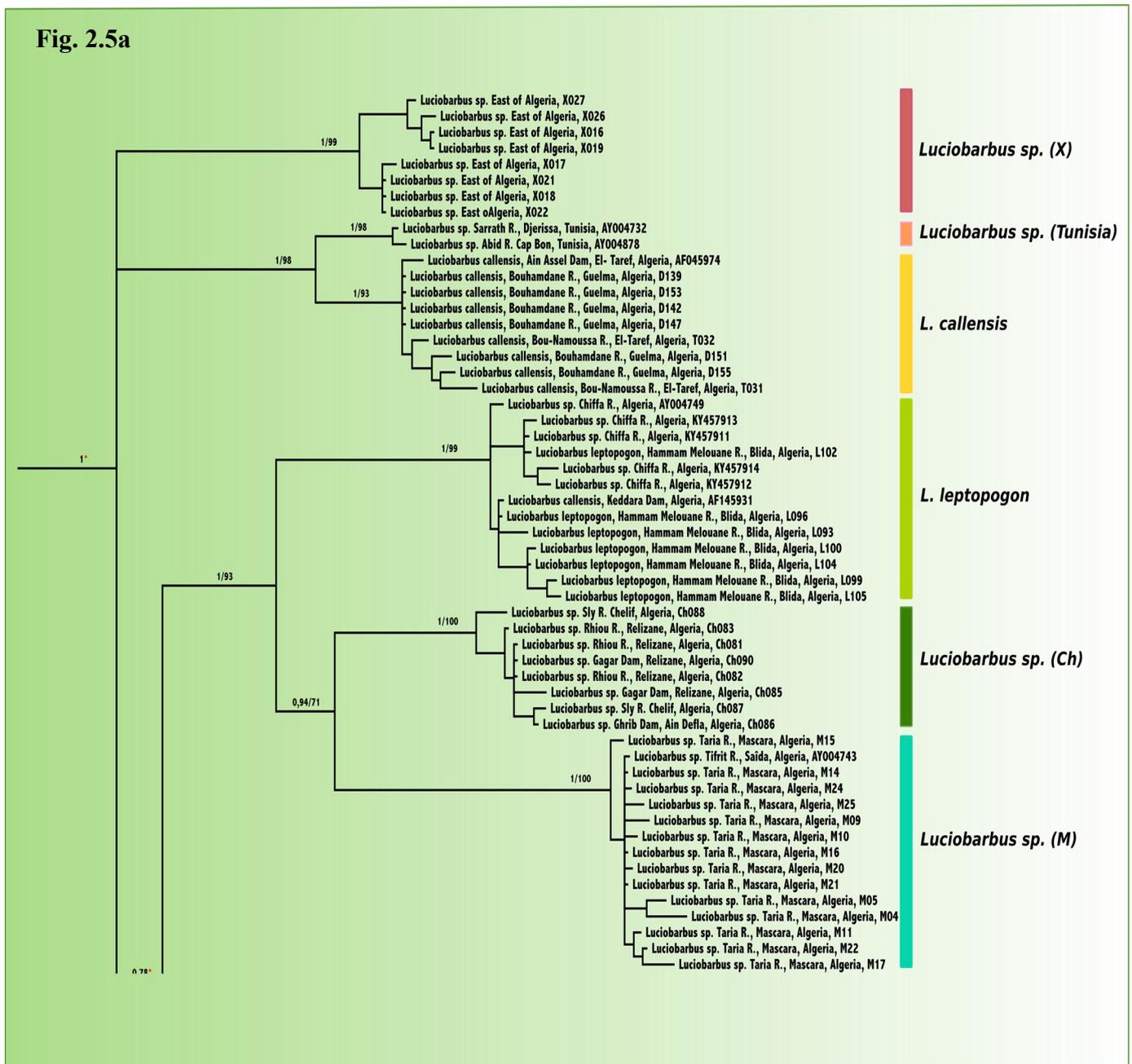
3. On distingue également (Fig. 2.5.b) :

a) un groupe polyphylétique fortement soutenu en analyse bayésienne (PP : 78, BT < 50), regroupe quatre clades bien distincts et fortement soutenus en analyse bayésienne et en Maximum Likelihood. Il s'agit de : (1) *Luciobarbus magna-*

tlantis du bassin de Tensift (Maroc) ; (2) *Luciobarbus zayanensis* et les séquences identifiées précédemment comme *Luciobarbus nasus* du bassin de Oumer-Rbia (GenBank accession number: AY004744, AF145924 ; Machordom & Doadrio, 2001 ; Tsigenopoulos *et al.*, 2003) ; (3) les échantillons de l'espèce *Luciobarbus yahyaouii* en provenance du bassin de Moulouya (Maroc) et les séquences d'ADN identifiées comme *Luciobarbus moulouyensis* (GenBank accession number: AY004742, AF145925 ; Machordom & Doadrio, 2001 ; Tsigenopoulos *et al.*, 2003) ; (4) *Luciobarbus pallaryi* (y compris toutes les populations identifiées récemment comme *Luciobarbus antinorii*, *Luciobarbus pallaryi* et *Luciobarbus figuigensis*).

- b) lignée saharienne correspond à l'espèce *Luciobarbus biscarensis* du Sahara oriental (sud-est de l'Algérie) dont toutes les populations provenant de M'Sila, Batna, Biskra, Khenchela et celles de Tassili sont regroupés au sein du même clade ;
 - c) deux clades atlanto-saharien, le premier inclus les individus de *Luciobarbus massaensis* et *L. issenensis* des bassins de Sous et Massa, le second clade comprend que les spécimens de *L. lepineyi* géographiquement limité aux oueds Noun, Drâa et Ziz (Maroc).
4. Un dernier groupe monophylétique (Fig. 2.5.c), limité au Rif, au Moyen-Atlas et au Haut-Atlas, comprend quatre clades différents : (1) au nord, un clade atlanto-méditerranéen, bien distinct, fortement soutenus en analyse bayésienne et en Maximum Likelihood (PP : 1, BT : 99), correspond à l'espèce *Luciobarbus riffsensis* des bassins de Laou et Loukos (Maroc) regroupée avec les séquences d'ADN identifiées précédemment comme *Luciobarbus labiosa* (GenBank accession number: JF798259, JF798260 ; Levin *et al.*, 2012) en provenance des mêmes bassins ; (2) un clade regroupe les échantillons de l'espèce *Luciobarbus*

labiosa avec la séquence identifié comme *Luciobarbus setivimensis* (GenBank accession number: AF145923 ; Tsigenopoulos *et al.*, 2003) et celles identifiées comme *Luciobarbus maghrebensis* du bassin de Sebou (GenBank accession number: KT003941-45 ; Casal-López *et al.*, 2015); (3) un clade présentant les spécimens de *Luciobarbus rabatensis* de l'oued Grou ; (4) un clade incluant les spécimens de *Luciobarbus ksibi* et les échantillons identifiés sur GenBank comme *L. magniatlantis* (GenBank accession number: AY004734, AY004747 ;



Machordom & Doadrio, 2001) en provenance des bassins de Tensift et d'Oum-

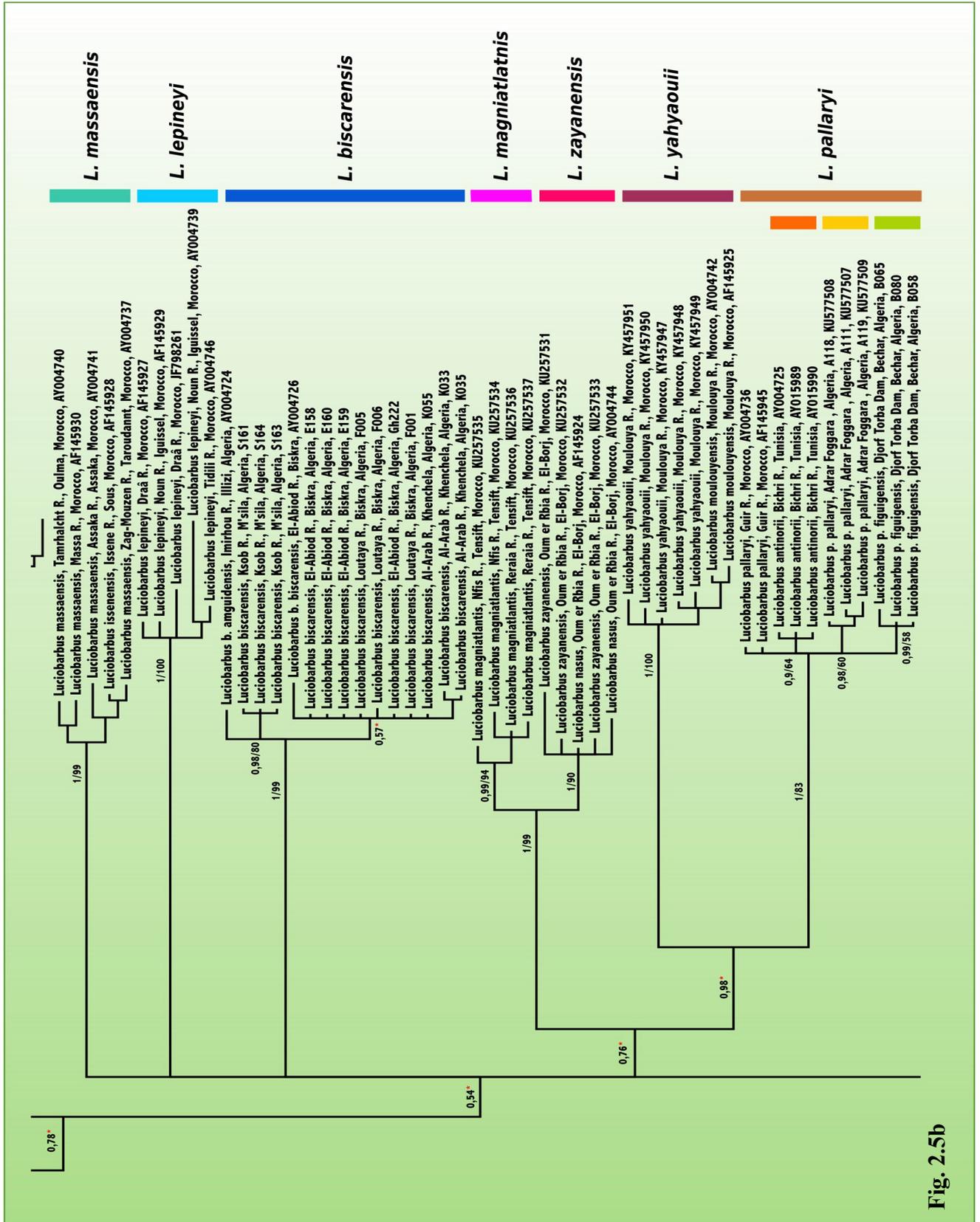


Fig. 2.5b

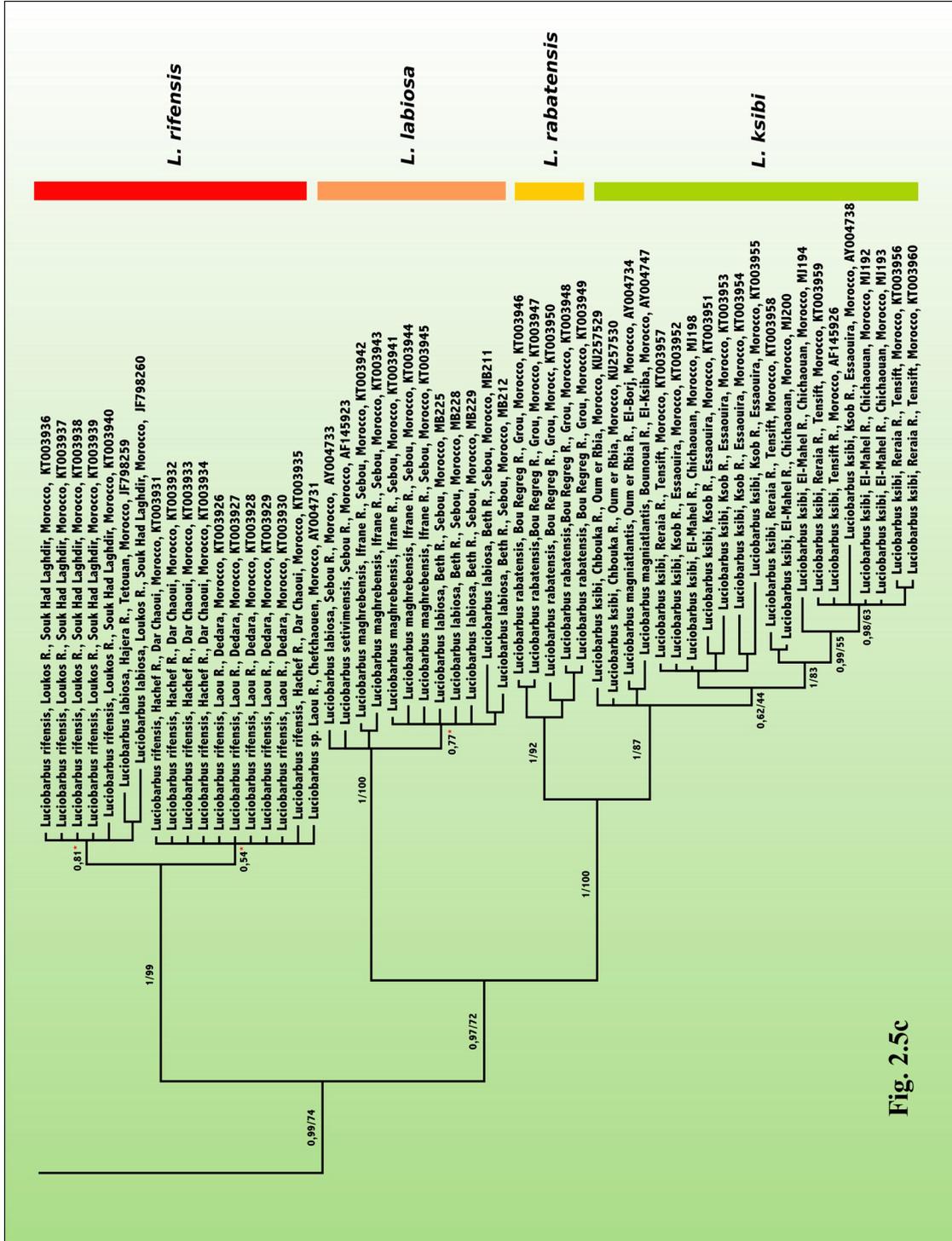


Fig. 2.5c

Figure 2.4 (a-c) — Arbre phylogénétique obtenu par l'inférence bayésienne en probabilité postérieure (PP) calculé à partir d'un jeu de données de l'ADNmt (cyt b et D-loop) pour les *Lucioobarbus* de l'Afrique du Nord. Les valeurs indiquées à droite des branches correspondent aux bootstraps (BT) et celles à gauche correspondant aux probabilités postérieures (PP). Les étoiles rouges indiquent les nœuds supportés avec de basses valeurs de BT (BT ≤ 50%).

Er-Rbia.

II.3.2. Structure des populations

Au total, 135 haplotypes différents ont été identifiés au sein des 242 séquences de cyt b en incluant les données de GenBank (Fig. 2.6), avec une forte différenciation entre les quatre genres : *Barbus*, *Carasobarbus*, *Labeobarbus* et *Luciobarbus*. En effet, aucun haplotype n'est commun entre eux.

Pour le Maghreb, la composition des lignées majeures (méditerranéennes, atlantiques et sahariennes) obtenue par le réseau haplotypique est identique à celle obtenue par les différents arbres phylogénétiques (ML et BI).

Le réseau haplotypique, comme l'arbre phylogénétique, permet de distinguer *Labeobarbus reinii* (H113) de tous les autres *Carasobarbus* du Maroc (H114-H135). Ces derniers (*Carasobarbus*) se distinguent en trois groupes correspondent à deux espèces principales : *C. harterti* (H114-H115) et *C. fritschii* (H116-H135).

Au sein de *Luciobarbus*, le tracé du réseau a également révélé une divergence génétique entre les différents clades dont tous les haplotypes sont spécifiques avec une structuration géographique évidente dans la plupart des cas.

Du côté atlantique, le réseau regroupe tous les haplotypes de *L. massaensis* (H71 à H74) et *L. issenensis* (H70) dans le même haplogroupe ; de même pour l'espèce *L. ksibi* (H1 à H15) avec les séquences identifiées comme *L. magniatlantis* (H3, H6) ; l'espèce *L. labiosa* (H24) avec *L. maghrebensis* (H19 à H23) et la séquence de *L. setivimensis* en provenance du Maroc (H25).

Du côté méditerranéen, l'espèce *L. rifensis* (H29 à H32) se regroupe avec les séquences identifiées en provenance du bassin de Loukos comme *L. labiosa* (H33-H34). *L. yahyaouii*

(H79 à H83) avec les séquences identifiées précédemment comme *L. moulouyensis* (H81 et H84) forment ensemble un haplogroupe bien séparé des autres haplogroupes méditerranéens identifiés en Algérie.

Les barbeaux correspondant à *Luciobarbus leptopogon* (H53 à H62) montrent un nombre important d'haplotypes : $h = 10$ sur 13 spécimens. Le réseau confirme également l'isolement des barbeaux du bassin de Chellif (clade Ch ; H66 à H69) de ceux du bassin de Macta (clade M). Cette dernière population, se caractérise par trois haplotypes (H63 à H65 ; $h = 3$ sur 15 spécimens) dont l'haplotype majoritaire (H63) est partagé par 13 spécimens, soit 86,67%.

Dans les oueds sahariens, les populations atlanto-sahariens de *L. lepineyi* (H89 à H93) forment un haplogroupe bien distinct. Les populations du Sahara oriental (*L. antinorii* ; H85) et celles de Sahara occidental (*L. pallaryi* et *L. figuigensis* ; H86 à H88) forment un seul haplogroupe. De même pour l'espèce *L. biscarensis*, tous les échantillons en provenance de M'Sila, Batna, Biskra et Khenchela (H76 à H78) et celles de *L. amguidensis* (Tassili) (H75) sont regroupés au sein de même haplogroupe.

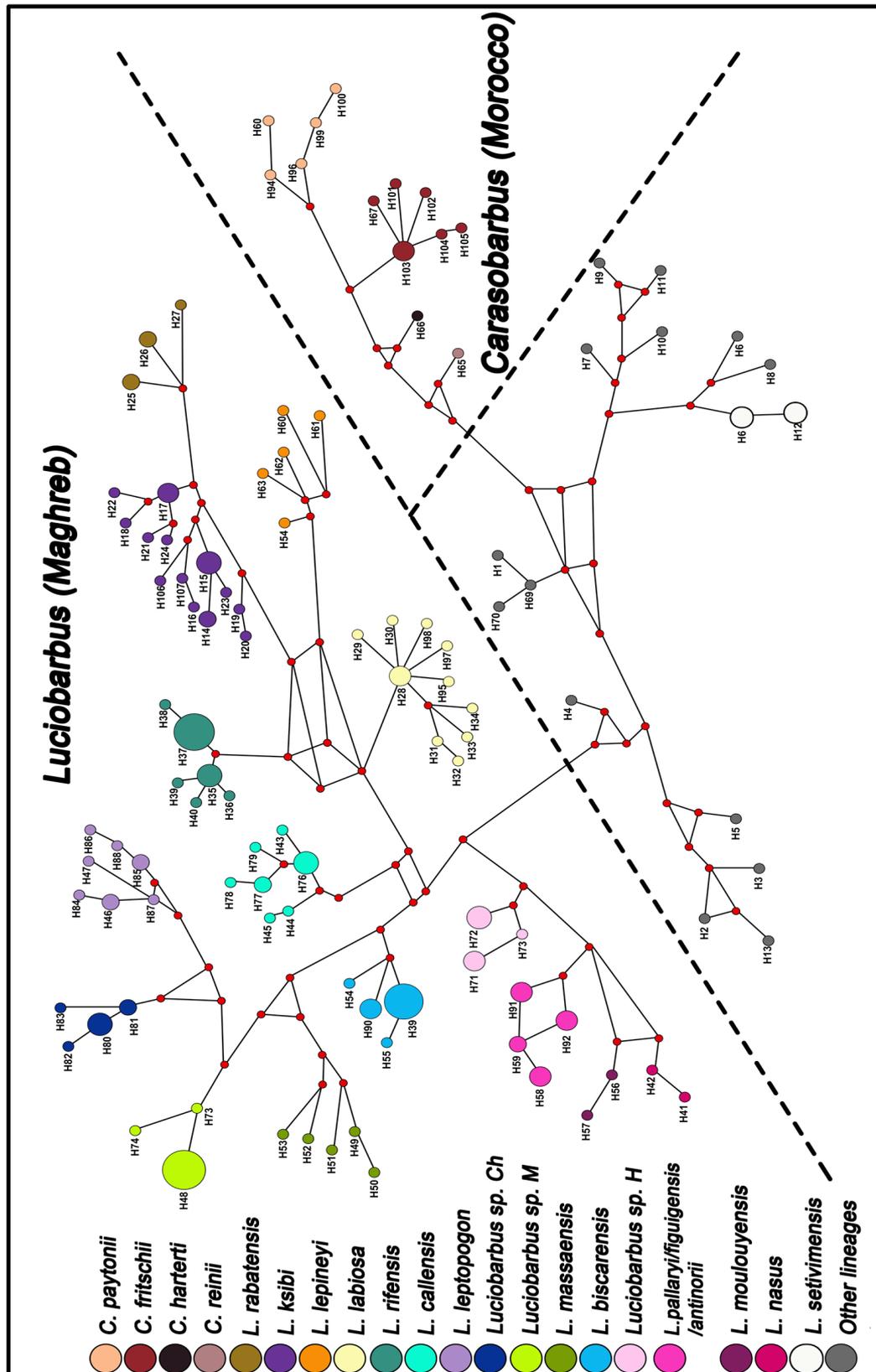


Figure 2.6 — Réseau haplotypique réalisé par la méthode de lien moyen (M). median-joining) sur la base de cyt b. Chaque cercle correspond à un haplotype. La taille du cercle est proportionnelle au nombre d'individus partageant cet haplotype. Le code de couleur fait référence aux espèces. Les petits points rouges indiquent les haplotypes hypothétiques (données manquantes dans le jeu d'échantillons et simulées dans l'analyse).

II.3.3. Diversité et distance génétique

Dans cette partie d'étude, nous concentrons sur les populations et les espèces des barbeaux mal définis et dont la classification est confuse.

II. 3.3.1. *Carasobarbus fritschii*, *C. cf. fritschii* et *C. paytonii*

D'après les résultats de l'analyse de distance génétique, les deux sous clades au sein de l'espèce *C. fritschii*, ont montré la plus grande diversité génétique pour les *Carasobarbus*. En effet, ces deux populations présentent une diversité nucléotidique ($\pi_{C. fritschii} = 0,0126 \pm 0,0066$; $\pi_{C. cf. fritschii} = 0,007056 \pm 0,0037$) et haplotypique ($Hd_{C. fritschii} = 0,7316 \pm 0,0925$; $Hd_{C. cf. fritschii} = 0,8883 \pm 0,0334$) significativement plus élevée que la population de *C. harterti* ($\pi = 0,0004 \pm 0,0005$; $Hd = 0,5 \pm 0,2652$) (Tab. 2.2 ; Fig. 2.7.a).

Cependant, la distance génétique (résultats non illustrés) entre ces deux sous-groupes (*C. fritschii* et *C. cf. fritschii*) est de l'ordre de 1,28 % pour le gène *cyt b*. Cette distance semble très faible en comparaison avec les autres espèces *C. harterti* et *L. reinii* du Maroc (Tab. 2.3). Ce qui démontre clairement que les différentes populations de *C. fritschii* sont génétiquement très proches.

—TABLEAU 2.2—

Indices de diversité et les paramètres démographiques de l'ADNmt pour les séquences de cyt b. N : nombre des séquences de cyt b ; H : nombre d'haplotypes distincts ; S : nombre de sites polymorphes ; Hd : diversité haplotypique (Nei 1987) ; π : diversité nucléotidique - Tajima 1983, Nei 1987) ; D de Tajima et FS de Fu : tests de neutralité réalisés sur les populations ; D de Tajima p-value $\leq 0,05$; FS de Fu p-value $\leq 0,02$).

Espèce	N	H	S	Hd \pm SD	$\pi \pm$ SD	Tajima's D	Tajima's D p-value	FS	FS p-value
<i>Luciobarbus</i>									
<i>L. biscarensis</i>	15	4	7	0,5429 +/- 0,1327	0,010210 +/- 0,005501	-1,21152	0,117	9,2426	0,999
<i>L. callensis</i>	9	5	9	0,8056 +/- 0,1196	0,024123 +/- 0,013265	-0,93473	0,185	6,52819	0,992
<i>L. guercifensis</i>	4	3	15	0,8333 +/- 0,2224	0,006667 +/- 0,004714	-0,84729	0,083	2,14949	0,797
<i>L. ksibi</i>	21	15	34	0,9524 +/- 0,0317	0,012872 +/- 0,006705	-1,3224	0,081	-0,94237	0,368
<i>L. labiosa</i>	12	10	10	0,9545 +/- 0,0569	0,018936 +/- 0,010130	-1,30925	0,09	0,34875	0,519
<i>L. lepineyi</i>	5	5	19	1,0000 +/- 0,1265	0,006933 +/- 0,004551	-1,06809	0,135	-0,67762	0,2
<i>L. leptopogon</i>	13	10	20	0,9615 +/- 0,0412	0,011373 +/- 0,006166	-0,94202	0,181	-0,22755	0,429
<i>L. magniatlantis</i>	4	3	5	0,8333 +/- 0,2224	0,002222 +/- 0,001789	-0,79684	0,168	0,4611	0,517
<i>L. massaensis</i>	5	5	11	1,0000 +/- 0,1265	0,004800 +/- 0,003253	0,16358	0,611	-1,22315	0,119
<i>L. pallaryi</i>	11	4	3	0,8182 +/- 0,0622	0,034909 +/- 0,018568	0,95183	0,826	14,27178	1
<i>L. rabatensis</i>	5	3	6	0,8000 +/- 0,1640	0,003022 +/- 0,002166	1,241	0,887	1,56869	0,769
<i>L. rifensis</i>	18	6	11	0,6667 +/- 0,1055	0,001871 +/- 0,001223	-1,24813	0,108	-0,32148	0,446
<i>L. setivimensis</i>	6	2	2	0,6000 +/- 0,1291	0,021867 +/- 0,012979	1,75324	0,989	1,1795	1
<i>L. yahyaouii</i>	7	6	8	0,9524 +/- 0,0955	0,002286 +/- 0,001592	-1,11631	0,163	-2,61289	0,017
<i>L. zayanensis</i>	5	5	11	1,0000 +/- 0,1265	0,004267 +/- 0,002928	-1,19955	0,049	-1,41093	0,088
<i>Luciobarbus 'Ch'</i>	8	4	5	0,7500 +/- 0,1391	0,008769 +/- 0,005124	-0,92337	0,216	4,12927	0,965
<i>Luciobarbus 'M'</i>	15	3	2	0,2571 +/- 0,1416	0,000694 +/- 0,000599	-1,00161	0,196	0,41436	0,556
<i>Luciobarbus sp.</i>	2	2	1	1,0000 +/- 0,5000	0,000889 +/- 0,001257	0	1	0	0,245
<i>Luciobarbus 'X'</i>	8	3	4	0,6786 +/- 0,1220	0,001968 +/- 0,001379	1,89918	0,981	1,80074	0,846
<i>Carasobarbus</i>									
<i>C. harterti</i>	4	2	1	0,5000 +/- 0,2652	0,000444 +/- 0,00055	-0,61237	0,385	0,17185	0,319
<i>C. fritschii</i>	20	7	44	0,7316 +/- 0,0925	0,012678 +/- 0,006627	-0,60366	0,32	700340	0,989
<i>C. cf. fritschii</i>	33	14	26	0,8883 +/- 0,0334	0,007094 +/- 0,003761	-0,68152	0,279	-0,04177	0,55

Espèce	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
<i>Luciobarbus</i>																									
1	<i>L. ksibi</i>																								
2	<i>L. rabatensis</i>	1,9																							
3	<i>L. labiosa</i>	4	3																						
4	<i>L. rifensis</i>	4,1	4,2	3,4																					
5	<i>L. zayanensis</i>	6,4	6,4	4,8	4,7																				
6	<i>L. magniatlantis</i>	6,1	6,1	4,6	4,4	1,2																			
7	<i>L. callensis</i>	6,1	5,8	5,1	5,1	4,7	4,8																		
8	<i>Luciobarbus sp. T</i>	6,1	6,1	4,9	4,9	4,6	4,4	1,7																	
9	<i>Luciobarbus sp. X</i>	5,7	5,5	4,7	4,8	4,8	4,7	4,3	4,5																
10	<i>L. leptopogon</i>	6,3	5,8	5,9	5,4	5,7	5,9	5,3	6	5,3															
11	<i>Luciobarbus sp. M</i>	6,3	6,2	5,6	4,9	5,2	4,8	4,6	4,3	4,6															
12	<i>Luciobarbus sp. Ch</i>	6,4	6,3	5,6	4,9	5,1	4,9	4,4	4,4	3,7	2,9														
13	<i>L. massaensis</i>	6,1	6,2	4,9	4,9	5,5	5,8	5,4	5,5	5,1	5,6	5,1													
14	<i>L. biscarenensis</i>	5,9	5,9	4,9	4,9	5,3	5,1	5,2	5,3	4,8	5,7	5,4	5,1	5,5											
15	<i>L. yahyaoui</i>	6,7	6,7	5,4	5,5	5,4	4,9	5,8	6	5,6	6,3	6,3	6	6,2											
16	<i>L. pallaryi</i>	6,1	6	5,1	5,3	5,5	5,3	5,7	5,4	5,8	6,4	6	5,9	5,7	5,3										
17	<i>L. leptineyi</i>	6,9	7,1	6,2	5,6	6,3	6,6	6,4	6,3	6,6	7,4	7	6,5	6,4	6,9	7,5									
18	<i>L. guereifensis</i>	9,5	9,6	8,4	8,1	8,7	8,4	8,5	8,6	8	9,1	9	9,2	8,7	8,8	7,7	8,4	9,5							
19	<i>Lignées ibérique</i>	9,1	9,1	7,6	7,7	7,8	7,7	7,7	7,3	7,2	8,5	8,4	8,4	8	8,1	7,9	7,9	8,7	6,9						
20	<i>L. setivimensis</i>	10,5	10	8,6	9	9,1	9	8,4	8,9	9,5	9,6	9,5	9,8	9,8	9,2	9,3	10	6,7	6,8						
21	<i>Barbus barbus</i>	11,3	11	10,3	9,6	11,1	11	10,7	10,7	10,8	11,3	11,2	10,1	11,2	10,8	11,4	10,3	10,4	10,2	9,9					
<i>Labeobarbus</i>																									
22	<i>L. reini</i>	16,8	16,6	15,6	15,4	15,8	15,7	16,3	15,9	15,5	16,6	16,2	17	15,6	16,4	16,4	16,1	17,7	16,2	15,4	15,5	1,5			
<i>Carasobarbus</i>																									
23	<i>C. harterti</i>	17,3	16,6	15,7	15,6	16,1	16,1	16,3	15,9	15,7	16,8	16,4	16,8	16,2	15,7	16,6	15,9	17	16,6	15,5	15,5	1,6	5,9		
24	<i>C. fritschii</i>	17,4	17,1	16,1	15,5	16,1	16	16,5	15,9	15,7	16,5	16,5	17,2	16,6	15,9	16,4	16,1	17,3	16,5	15,9	15,9	1,5	6,6	3,5	
25	<i>C. cf. fritschii</i>	17,5	17,1	16,1	15,5	16	15,9	16,5	16	15,9	16,6	16,4	17,1	16,6	15,9	16,3	15,9	17,3	16,1	15,7	15,7	1,5	6,8	3,4	1,2

—TABLEAU 2.3—

Distance génétique moyenne entre les espèces du barbeau en Afrique du Nord, pour le cyt b. Toutes les estimations sont exprimées en %.

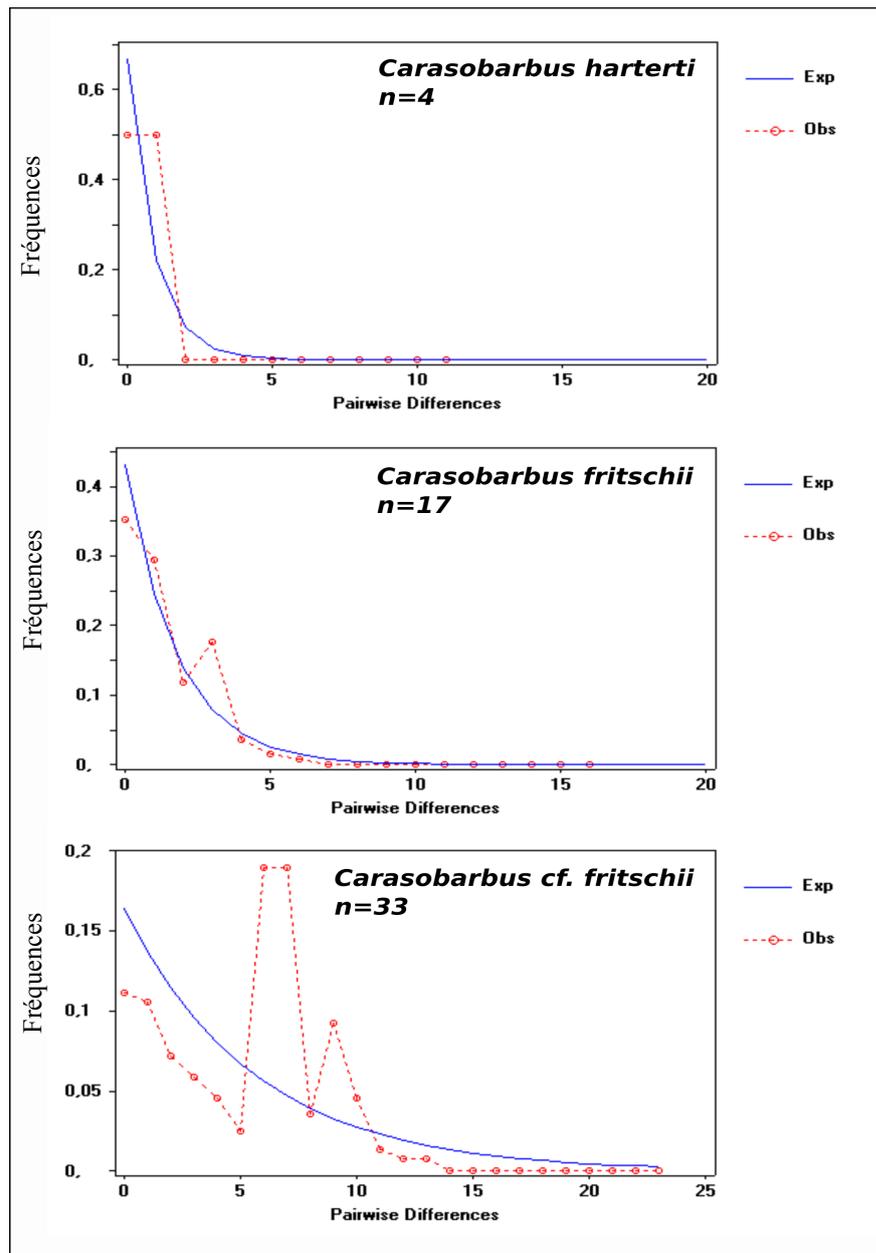


Figure. 2.7.a — Analyse de distributions « mismatch » observées (trait bleu) et simulées (pointillés rouge) des différences entre paires de séquences de ADNmt au sein des populations de *C. harterti*, *C. fritschii* et *C. cf. fritschii* ; n : nombre de séquences de cyt b analysées.

II. 3.3.2. *Luciobarbus biscarensis* et *L. amguidensis*

L'analyse de la diversité génétique (résultats non illustrés) ainsi que les distances génétiques (Tab. 2.4) s'accordent avec les résultats obtenus par l'analyse phylogénétique (Fig. 2.6), pour indiquer que toutes les populations de *L. biscarensis* (y'compris *L. amguidensis*) sont gé-

nétiqnement très proches, voire identiques. En effet, les distances calculées entre les différentes populations sont très faibles.

—TABLEAU 2.4—

Les distances génétiques moyennes entre les différentes populations de *Luciobarbus biscarensis* (Algérie), pour le cyt b. Toutes les estimations sont exprimées en \pm .

Population	1	2	3	4	5
<i>Luciobarbus biscarensis</i>					
1 <i>L. amguidensis</i> (o. Ihrir, Illizi)					
2 <i>L. biscarensis</i> (o. Ghofî, Batna)	0,63				
3 <i>L. biscarensis</i> (o. Abiod, Biskra)	0,32	0,32			
4 <i>L. biscarensis</i> (o. Loutaya, Biskra)	0,32	0,32	-		
5 <i>L. biscarensis</i> (o. Arab, Khenchela)	0,42	0,42	0,11	0,11	
6 <i>L. biscarensis</i> (o. Ksob, M'sila)	0,32	0,53	0,21	0,21	0,32

II.3.3.3. *Luciobarbus ksibi* et *L. magniatlantis*

La distance génétique calculée entre les trois populations de *L. ksibi* dans le bassin du Tensift (oued Kasab : Essaouira ; Asif el Mehl : l'est de Chichaoua ; Asif Reraïa : Asni) donne les mêmes valeurs ($d = 0,6\%$) qui sépare ces groupes des séquences d'ADN mal identifiées (GenBank accession number: AY004734, AY004747, identifiées comme *L. magniatlantis*). En revanche, l'espèce *L. magniatlantis* est une espèce bien connue, endémique du bassin de Tensift, présente une distance génétique de 6,1% par rapport à l'espèce *L. ksibi* (Tab. 2.3).

Le haut niveau de diversité génétique présent dans l'haplogroupe de *L. ksibi* ($Hd = 0,9415 \pm 0,0375$; $\pi = 0,0161 \pm 0,00836$) nous laisse penser que ces populations dans le nord-ouest de Haut-Atlas (Maroc) sujettes à une expansion (Fig. 2.7.b).

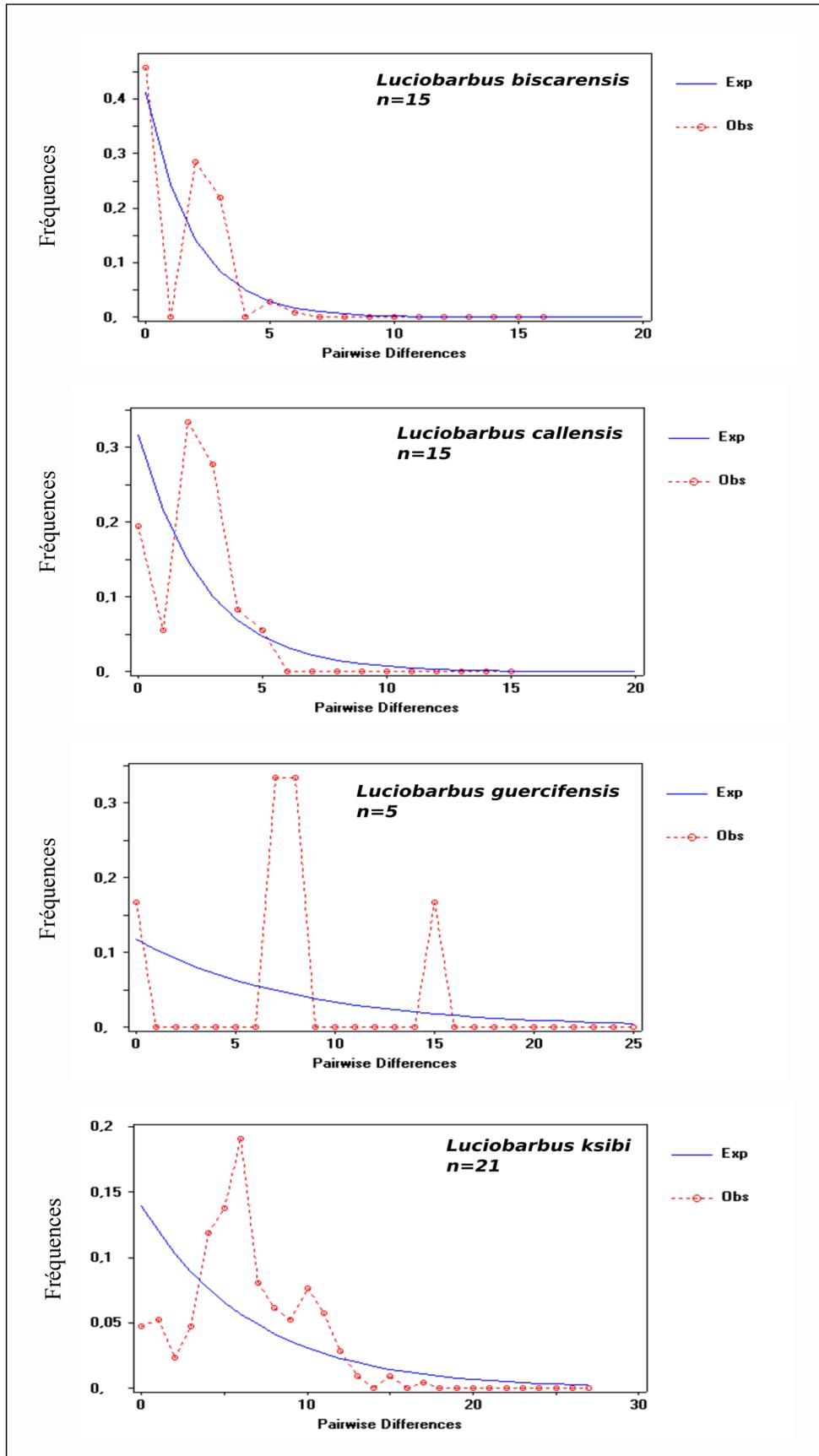


Figure 2.7.b — Analyse de distributions « mismatch » observées (trait bleu) et simulées (pointillés rouge) des différences entre paires de séquences de ADNmt au sein des populations de *L. biscarensis*, *L. callensis*, *L. guercifensis* et *L. ksibi*; n : nombre de séquences de cyt b analysées.

II. 3.3.4. *Luciobarbus labiosa*, *L. maghrebensis*, *L. rifensis* et *L. setivimensis*

Les résultats de l'analyse de distance (non illustrés) comme l'analyse de réseau haplotypique montre que les barbeaux récoltés du bassin de Loukos (Maroc) (GenBank accession number : JF798259) et ceux du bassin de Hajera, Tetouan, Maroc (GenBank accession number : JF798260) identifiés comme *L. labiosa*, correspondent bien à l'espèce *L. rifensis*.

Les mêmes analyses montrent que le barbeau en provenance de Sebou (Maroc) identifié comme *L. setivimensis* (GenBank accession number : AF145923) correspond bien à l'espèce *L. labiosa*. Cependant, l'espèce *L. setivimensis* est limitée à la Kabylie (Algérie).

Dans notre étude, l'analyse de distance comme les analyses précédentes (l'arbre phylogénétique et le réseau ne présente aucune différence entre les séquences d'ADN identifiée comme *L. maghrebensis* et celle de *L. labiosa* et les regroupent toutes dans le même clade.

II. 3.3.5. *Luciobarbus massaensis* et *L. issenensis*

La distance génétique calculée entre les séquences de cyt b de *L. massaensis* et *L. issenensis* montre une valeur très faible ($d = 0,4\%$) qui n'a pas permis de séparer entre leurs haplotypes.

II. 3.3.6. Lignées méditerranéennes en Afrique du Nord

Pour les clades méditerranéens, les résultats obtenus par le réseau haplotypique semblent cohérents avec les valeurs de diversité haplotypique (H_d) qui varient entre 0,2571 et 0,9615 dont l'espèce *L. leptopogon* montrant la valeur la plus élevée (Tab. 2.2). En outre, la diversité des nucléotides est plus élevée dans cet échantillon ($\pi = 0,0113 \pm 0,0061$) que les deux autres populations « *Luciobarbus sp. Ch* » et « *Luciobarbus sp. M* » ($\pi_{Ch} = 0,0087 \pm 0,0051$; $\pi_M = 0,0006 \pm 0,0005$).

Le groupe de *L. callensis* présente une diversité nucléotidique significativement plus éle-

vée par rapport à toutes les autres populations méditerranéennes ($\pi = 0,0241 \pm 0,0132$).

Au sein des clades méditerranéens, la divergence moyenne estimée par la *p*-distance s'avère relativement élevée pour les deux marqueurs moléculaires. Pour le *cyt b*, la divergence entre ces groupes est élevée (Tab. 2.3) avec un minimum de 2,93% qui sépare les séquences du clade « M » et le clade « Ch » et un maximum de 6,28% entre *L. yahyaouii* et *Luciobarbus* 'M'. Parallèlement, pour la D-loop, la distance génétique reste toujours élevée avec des valeurs comprises entre 7,40% et 12,36% (Tab. 2.5).

Ceci semble cohérent avec les valeurs élevées de *Fst* entre les cinq clades (Tab. 2.5) suggérant une différenciation génétique significative et un flux génique faible entre ces groupes ($p < 0,05$ pour tous les clades).

—**TABLEAU 2.5**—

Distances génétiques entre les espèces méditerranéennes du Maghreb. La distance moyenne entre les espèces pour la D-loop est donné ci-dessus le diagonale. La distance moyenne entre les espèces pour le *cyt b* est donné ci-dessous le diagonale. La distance moyenne au sein de chaque espèce est donnée en gras le long de diagonale (*cyt b*: à gauche; D-loop: droite). Toutes les estimations sont exprimées en %. Les étoiles en gras indiquent les valeurs de *FST* (ci-dessous) en diagonale sont significatives au seuil de 0,05.

Espèces	<i>L. setivimensis</i>	<i>L. callensis</i>	<i>L. sp.X</i>	<i>L. leptopogon</i>	<i>L. sp.Ch</i>	<i>L. sp.M</i>
<i>L. setivimensis</i>	0,06/0,20	12,1	10,9	11,01	11,5	11,91
<i>L. callensis</i>	8,91*	0,73/0,81	10,22	10,04	9,46	12,36
<i>Luciobarbus sp.X</i>	8,89*	4,37*	0,17/ 1,52	10,43	8,82	12,09
<i>L. leptopogon</i>	9,49*	5,43*	5,26*	0,44 / 0,17	7,4	8,74
<i>Luciobarbus sp.Ch</i>	9,57*	4,40*	4,45*	3,69*	0,16 / 0,72	10,22
<i>Luciobarbus sp.M</i>	9,65*	4,75*	4,28*	4,51*	2,94*	0,04 / 0,45
<i>L. moulouyensis</i>	9,19*	5,76*	5,62*	6,26*	6,27*	6,28*

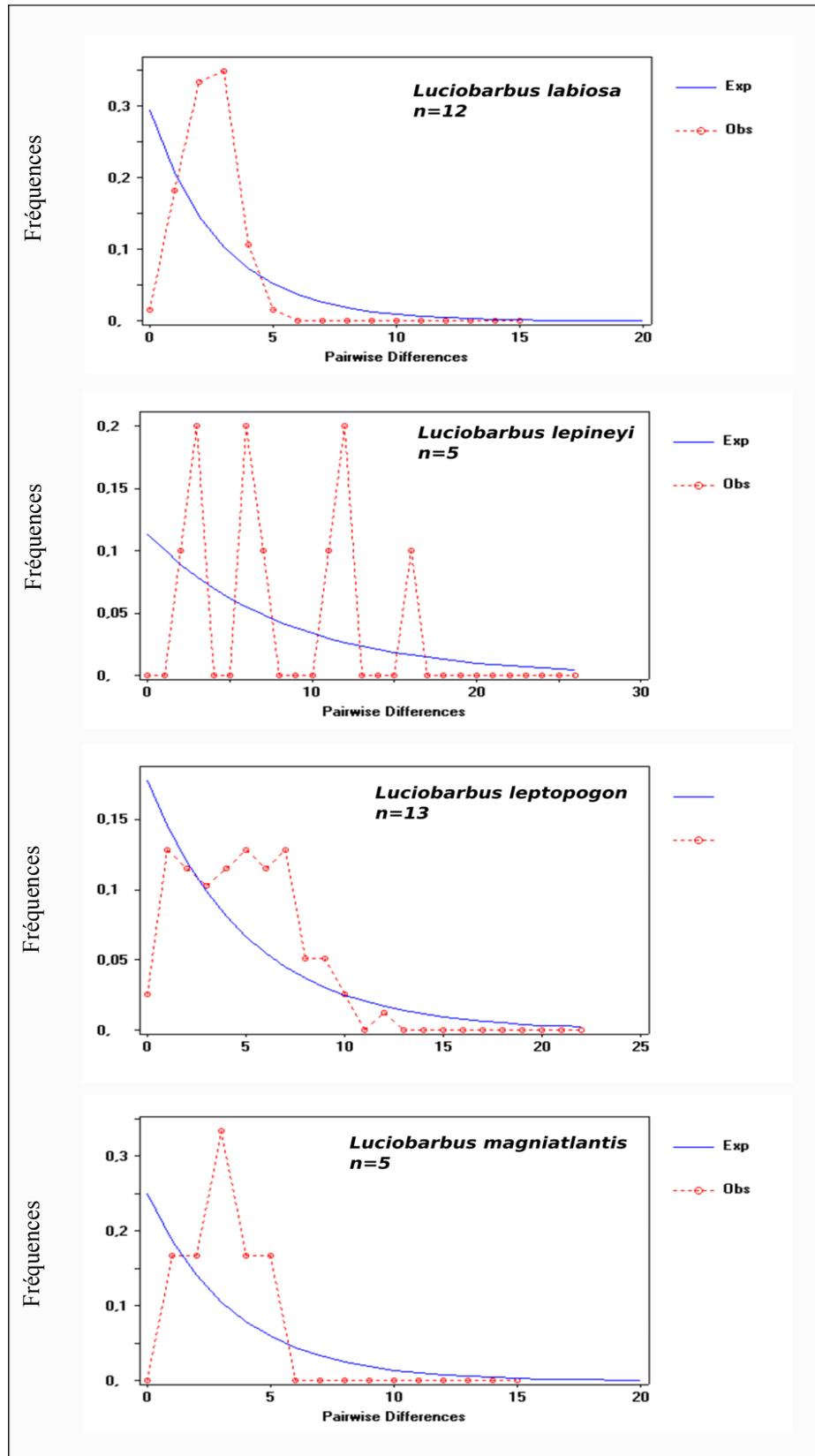


Figure. 2.7.c — Analyse de distributions « mismatch » observées (trait bleu) et simulées (pointillés rouge) des différences entre paires de séquences de ADNmt au sein des populations de *L. labiosa*, *L. lepineyi*, *L. leptopogon* et *L. magniatlantis* ; n : nombre de séquences de cyt b analysées.

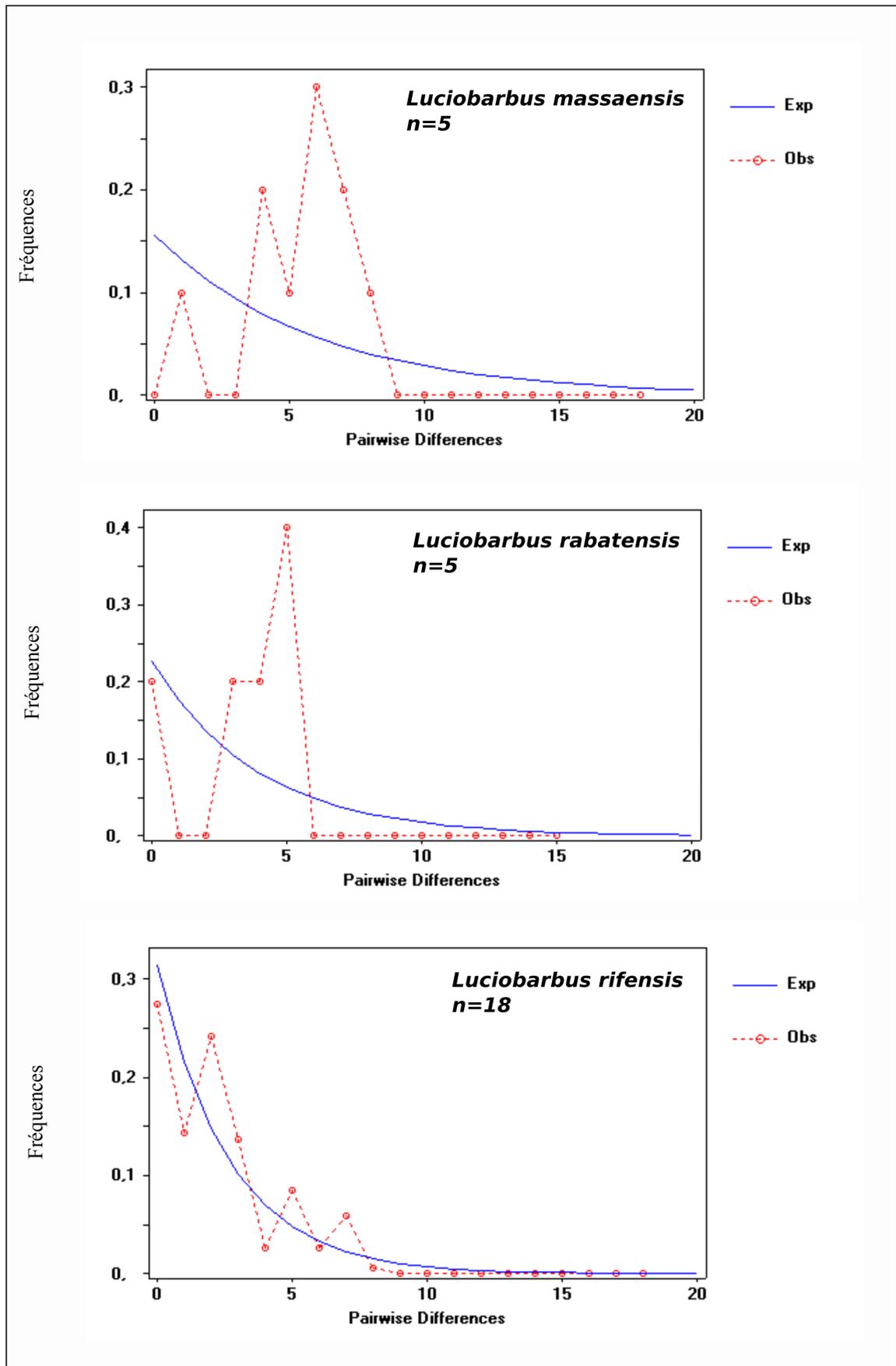


Figure. 2.7. d— Analyse de distributions « mismatch » observées (trait bleu) et simulées (pointillés rouge) des différences entre paires de séquences de ADNmt au sein des populations de *L. massaensis*, *L. rabatensis* et *L. rifensis* ; n : nombre de séquences de cyt b analysées.

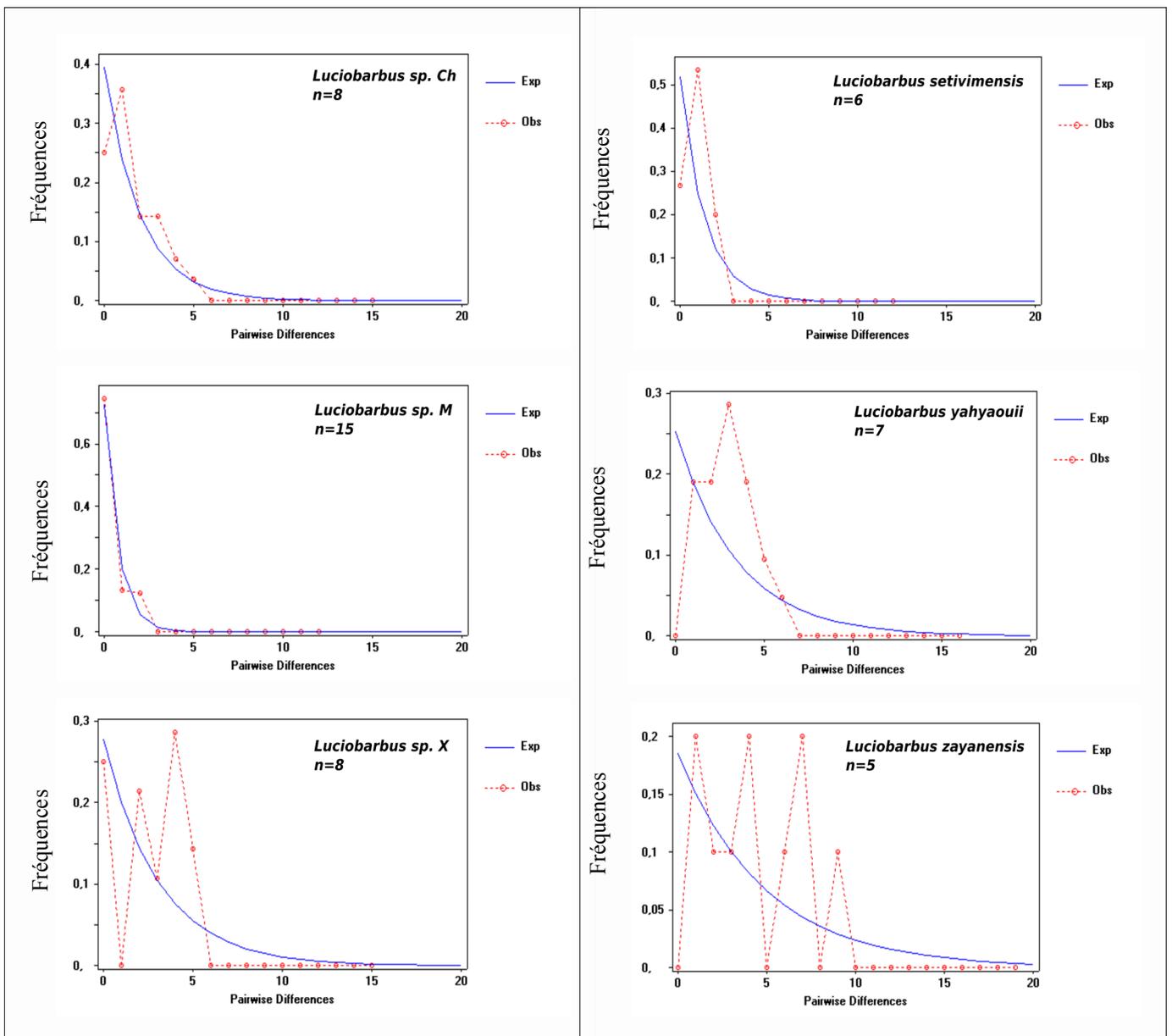


Figure 2.7.e — Analyse de distributions « mismatch » observées (trait bleu) et simulées (pointillés rouge) des différences entre paires de séquences de ADNmt au sein des populations de *Luciobarbus sp. CH*, *Luciobarbus sp. M*, *Luciobarbus sp. X*, *L. setivimensis*, *L. yahyaouii* et *L. zayanensis* ; n : nombre de séquences de cyt b analysées.

II.4. Discussion

II.4.1. Les barbeaux du Maghreb : identification conflictuelle

Dans cette partie d'étude, nous concentrons sur les populations et les espèces des barbeaux mal définis et dont la classification est confuse.

II.4.1.1. *Luciobarbus guercifensis*, *L. magniatlantis*, *L. nasus*, *L. zayanensis*

Au sein du genre *Luciobarbus* la position taxinomique de certaines espèces rhéophiles¹ au Maroc, avait un statut incertain. En effet, les différentes populations de trois bassins de Tensift, Moulouya et Oum er Rbia au Maroc, ont traditionnellement été assignées aux espèces *Luciobarbus nasus* (Günther, 1874) et *L. magniatlantis* (Pellegrin, 1919). Bien que certains auteurs considéraient *L. magniatlantis* comme synonyme junior de *L. nasus* (Estève, 1947 ; Lévêque & Daget, 1984).

Doadrio *et al.* (2016a), ont étudié ces trois populations, en utilisant une approche comparative des données moléculaires, morphométriques et ostéologiques, pour mettre en évidence la position systématique de chaque population étudiée. Leurs résultats ont clairement identifié chacune de ces populations comme une espèce distincte.

L'espèce *L. magniatlantis* est une espèce bien connue endémique du bassin de Tensift (voir partie 4). En revanche, les populations des bassins de Moulouya et de Oum er Rbia ne peuvent être affectées à aucune espèce précédemment décrite. Par conséquent, Doadrio *et al.* (2016a) les ont décrites comme deux nouvelles espèces rhéophiles appartenant au genre *Luciobarbus*.

¹ Une espèce **rhéophile** est un organisme aquatique vit dans les milieux où existe un courant important et des écoulements rapides.

Ils s'agissent de : *Luciobarbus guercifensis* Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2016 dans le bassin de Moulouya et *Luciobarbus zayanensis* Doadrio, Casal-López & Yahyaoui, 2016 dans le bassin de Oum-er-Rbia (voir partie 4).

Selon ces mêmes auteurs, *L. nasus* est une espèce endémique du bassin de Kasab (Essaouira, Maroc) qui n'a pas été retrouvé au cours ces dix dernières années. Il est donc possible qu'elle soit disparue ou, au moins, extrêmement rare. Par conséquent, les spécimens du bassin de Oum-er-Rbia identifiées, précédemment à tort, comme *L. nasus* (GenBank accession number: AY004744, AF145924 ; Machordom & Doadrio, 2001 ; Tsigenopoulos *et al.*, 2003), seront assignées à *L. zayanensis*, comme le montre notre arbre phylogénétique (Fig. 2.5.b).

II.4.1.2. *Luciobarbus moulouyensis* et *L. yahyaoui*

La taxonomie de *Barbus sensu lato* a été revue ces dernières années (Doadrio, 1990) et, en conséquence, certaines espèces en Afrique du Nord traditionnellement incluses dans ce genre ont été assignées aux genres *Luciobarbus* Heckel, 1843 (tétraploïdes) ou *Carasobarbus* Karaman, 1971 (hexaploïdes).

Plus tard, Doadrio *et al.* (2016b) ont étudié les différentes populations de bassin de Moulouya et ses affluents au Maroc, y compris de l'oued el Haï (bassin de Moulouya, Guefaït) où Pellegrin (1924) a décrit l'espèce *Barbus moulouyensis*.

Suite au séquençage du gène mitochondrial cyt b, l'espèce type, décrite à l'origine comme *Barbus moulouyensis* Pellegrin 1924, a été identifié comme un hexaploïde. De même, les données morphologiques et ostéologiques ont clairement montré que cette population appartient au genre *Carasobarbus* et non à *Luciobarbus* (Doadrio *et al.*, 2016b). De ce fait, selon Doadrio *et al.* (2016), cette espèce soit nommée *Carasobarbus moulouyensis*.

En outre, les populations tétraploïdes du genre *Luciobarbus* existent dans le bassin de Moulouya ne peuvent être affectées à aucune espèce précédemment décrite. Par conséquent, ces

chercheurs la décrivent comme une nouvelle espèce. Il s'agit de *Luciobarbus yahyaouii* Doadrio, Casal-López & Perea, 2016.

Par conséquent, les spécimens du bassin de Moulouya identifiées précédemment à tort comme *L. moulouyensis* (GenBank accession number: AY004742, AF145925 ; Machordom & Doadrio, 2001 ; Tsigenopoulos *et al.*, 2003) seront assignées à *L. yahyaouii*, comme le montre notre arbre phylogénétique (Fig. 2.5.b).

II.4.1.3. *Luciobarbus labiosa*

En 1920, Pellegrin décrivait une nouvelle variété de *B. setivimensis* appelé « *labiosa* » sur la base d'un lectotype et trois paralectotypes en provenance de bassin de Sebou à Fez (Maroc) (voir partie 4, Eschmeyer *et al.*, 2017).

Cependant, *B. setivimensis* (ou *L. setivimensis*) est une espèce bien connue qui a été décrit par Valenciennes (1842), à partir d'un holotype unique (un seul spécimen), en provenance de la rivière de Setif en Algérie (voir partie 4 ; Eschmeyer *et al.*, 2017). Notre étude phylogénétique s'accorde avec les résultats de Machodrom & Doadrio, (2001) sur le fait que l'espèce *L. setivimensis* correspond bien à une lignée ibérique, limitée aux bassins de la Kabylie (Algérie).

Etant donné que *Barbus setivimensis* var. *labiosa* a été publiée avant 1961 et que son auteur, Pellegrin, a expressément employé le terme « variété » ou « var. », selon l'article 45.6.1 du code de nomenclature zoologique², les barbeaux du bassin de Sebou (Maroc) devraient être attribués à un rang spécifique nommé *Luciobarbus labiosa* (Pellegrin, 1920).

² Selon l'Article 45.6.4. du Code International de Nomenclature Zoologique : Une espèce est subsppécifique si elle été publiée avant 1961, et que son auteur a expressément employé l'un des termes « variété » ou « forme » ou « leur équivalent ou abréviation dans une autre langue (y compris les termes « var », « forma », « v. » ou « f. »), à moins que son auteur ne lui ait expressément assigné un rang infra-subspécifique ou que le contenu du travail montre sans ambiguïté que le nom a été proposé pour une entité infra-subspécifique (auquel cas elle est infra-subspécifique).

Dans une étude récente, Casal-Lopez *et al.* (2015) ne s'accordent pas sur le fait que le barbeau dans le bassin de Sebou soit appelé *L. labiosa*. En raison de leur interprétation, mal-comprise, du l'article 45.6.4 du Code international de nomenclature zoologique, ils ont fourni un nouveau nom pour cette population : *Luciobarbus maghrebensis* Doadrio, Perea & Yahaoui 2015. Or, la révision phylogénétique (Brahimi *et al.*, papier en préparation) et systématique (partie 4), ainsi la révision taxinomique de Eschmeyer *et al.*, (2017) s'accordent sur le fait que *L. maghrebensis* Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2015 devrait être considérée comme un synonyme de *Luciobarbus labiosa* (Pellegrin, 1920) en fonction des priorités taxinomiques.

Par conséquent, les séquences d'ADN des barbeaux en provenance de bassin de Sebou (Maroc) identifiées comme *L. setivimensis* (GenBank accession number: AF145923 ; Tsigenopoulos *et al.*, 2003) et *L. maghrebensis* (GenBank accession number: KT003941, KT003942, KT003943, KT003944, KT003945 ; Casal-López *et al.*, 2015), doivent être assignées à l'espèce *L. labiosa*.

II.4.1.4. *Luciobarbus rifensis*

Certaines populations de *Luciobarbus*, des bassins du nord-ouest au Maroc (Rif et Tangérois), présentent une différenciation génétique élevée (Tab. 2.3). Ce qui corroborent à ceux obtenus par Casal-Lopez *et al.* (2015). Néanmoins, elles ne pouvaient être affectées à aucune espèce précédemment décrite. Par conséquent, Casal-López *et al.* (2015) les ont décrites comme une nouvelle espèce: *Luciobarbus rifensis* Doadrio, Casal-Lopez & Yahyaoui, 2015. Du ce fait, les séquences d'ADN (GenBank accession number : JF798259, JF798260 ; Levin *et al.*, 2012) identifiées comme *L. labiosa*, correspondent bien à l'espèce *L. rifensis*.

II.4.1.5. *Luciobarbus ksibi*

Luciobarbus ksibi et *L. magniatlantis* vivent en sympatrie, en occupant le même habitat dans le bassin de Tensift (obs. pers. ; Doadrio *et al.*, 2016a). Leur morphologie seule, permet de

les distinguer nettement l'une de l'autre : la position des barbillons par rapport au museau (voir partie 4).

Cependant, au manque des données précises sur la richesse spécifique des eaux douces au Maghreb et au manque d'informations détaillées sur les caractéristiques morphologiques pour chaque espèce, les chercheurs Machordom & Doadrio (2001) et Tsigenopoulos *et al.* (2003) ont identifié à tort les échantillons de *L. ksibi* comme *L. magniatlantis* (GenBank accession number: AY004734, AY004747, AF145926).

II.4.1.6. *Luciobarbus massaensis*

En 1922, Pellegrin a décrit deux espèces de barbeaux au Maroc. La première, *B. massaensis*, a été décrite sur la base de 6 spécimens recueillis dans l'oued Massa, 11 spécimens de oued Sous (Taroudant), 4 spécimens de oued Aït el Hadj et 2 spécimens de oued Issene et la seconde, *B. issenensis*, a été décrite sur la base de 2 spécimens en provenance de l'oued Issene, 3 de oued Sous (Taroudant) et 3 de l'oued Aït el Hadj.

Sur le plan morphologique, ces deux espèces ne se distinguent que par des variations morphologiques mineures et négligeables notamment la forme de la bouche qui est plus large à lèvres peu développées chez *B. issenensis* (Pellegrin, 1922 ; Almaça, 1968 et 1970). Cependant, le polymorphisme des lèvres est très répandu chez les *Luciobarbus* (obs. pers. ; Freyhof, comm. pers. 2017). De même, l'arbre phylogénétique (Fig. 2.5.b), le réseau haplotypique (Fig. 2.6) et la distance génétique ($d = 0,4\%$) n'ont pas permis de séparer entre eux.

Comme ces deux types vivent en sympatrie dans le bassin du Sous et ne présentent pas ni des différences morphologiques (obs. pers.) ni génétiques significatives (Freyhof, comm. pers. 2017), il est judicieux de les ranger ensemble sous le nom de *L. massaensis* (Pellegrin, 1922), en raison que *massaensis* était décrite en premier.

II.4.1.7. Trois nouvelles espèces en Algérie

Notre étude (génétique et morphologique) sur les populations méditerranéennes en Algérie, a permis de montrer la présence de trois nouvelles espèces appartenant au genre *Luciobarbus* dont deux seront décrites dans la partie 3 (*Luciobarbus chelifensis* Brahim, Freyhof, Henrard & Libois, 2017 et *Luciobarbus mascarensis* Brahim, Freyhof, Henrard & Libois, 2017) (Brahimi *et al.*, 2017). La troisième espèce (*Luciobarbus* sp. X) est en cours de description (Brahimi *et al.*, en préparation).

II.4.2. Les barbeaux du Maghreb : origine

Selon Yang *et al.* (2015), la sous-famille des *Cyprininae* est divisée en 11 tribus dont les genres *Labeobarbus* et *Carasobarbus* appartiennent à la tribu de *Torini* Karaman, 1971 et *Barbus* et *Luciobarbus* appartiennent à la tribu de *Barbini* Bleeker, 1859.

L'hypothèse la plus récente de Borkenhagen (2017) basée sur une étude phylogénétique, indique que les barbeaux de la tribu *Torini*, sont répandus en Afrique, au Moyen-Orient et en Asie (région Indo-malaise). En effet, les relations phylogénétiques entre la majorité de ces espèces sont analysées sur la base des marqueurs mitochondriaux (Cyt b, ND4), en confirmant l'origine asiatique de ces espèces (genres *Arabibarbus*, *Carasobarbus*, *Mesopotamichthys* et *Pterocapoeta*). Les grands barbeaux originaires de l'Asie du Sud (la région Indo-malaise) ont colonisé l'Afrique à travers le Moyen-Orient et par la suite, ils ont colonisé le Maroc deux fois indépendamment : d'abord à travers l'Afrique subsaharienne et en deuxième temps à travers le long de la marge sud de la mer Méditerranéenne.

Pour la tribu *Barbini*, plusieurs hypothèses ont été évoquées pour expliquer les liens et l'origine de ces espèces (Darlington, 1948 et 1957 ; Banarescu, 1973 ; Almaça, 1976). Les diverses espèces occidentales de *Barbus* proviennent d'un ancêtre de l'Asie orientale et a atteint la région euro-méditerranéenne par une voie sibérienne (Banarescu, 1973 ; Tsigenopoulos & Ber-

rebi, 2000). Cette migration a eu lieu pendant le Miocène inférieur-Oligocène supérieur, quand il y avait probablement une large connexion géographique et faunistique entre l'Europe et l'Asie (Tsigenopoulos & Berrebi, 2000).

Le genre *Barbus* est d'origine ancienne. Les premiers fossiles connus ont été trouvés dans le gisement de Steinheim en Europe centrale, signalés dans le Miocène moyen (11,5-13 Ma) (Quenstedt, 1852). Plus tard, des fossiles de *Luciobarbus* ont été trouvés dans la péninsule ibérique (6 Ma) (Doadrio & Casado, 1989).

Le genre *Luciobarbus* montre une répartition paléarctique. Sa divergence de genre *Barbus* a été estimée à ~ 8 Ma (Machordom & Doadrio, 2001) en formant des lignées géographiques définie comme suit: caucasienne, grecque occidentale et orientale, ibérique et nord-africaine dont la crise de salinité messénienne (5,5 Ma) est considéré comme facteur conducteur de leurs spéciations (Tsigenopoulos *et al.*, 2003). La péninsule ibérique avoir servi d'un pont terrestre entre les zones méditerranéennes du nord et celle du sud, ce qui explique la présence des espèces ibériques dans les montagnes de Kabylie (Algérie) et au Maroc.

II.4.3. *Carasobarbus*: populations différentes ou espèces différentes ?

Les relations phylogénétiques comme celles de réseau haplotypique ont, toutes, produit des cladogrammes similaires, distinguant deux sous clades à l'intérieur de l'espèce *C. fritschii*, très peu soutenus.

Nos résultats génétiques corroborent ceux obtenus sur la base d'électrophorèse des protéines (Berrebi, 1981) et qui permettent de distinguer facilement entre les populations de *L. reini* et *C. fritschii*, par contre l'étude des mêmes critères n'a pas permis de séparer les *C. fritschii* de *C. paytonii*.

Berrebi (1981) suggère que ces deux espèces (*C. fritschii* et *C. paytonii*) pourraient être réduites en une seule espèce. Bien que Libois *et al.* (2015) considéraient des échantillons de ces

taxa, issus du même prélèvement sur l'oued Beth (Maroc), comme deux groupes très proches mais avec une différenciation ostéologique.

Cependant, notre révision taxinomique (partie 4) sur des spécimens de *Carasobarbus* collectés au Maroc ainsi ceux de la collection de Musée de Bonn (Allemagne) montre qu'il est extrêmement difficile d'établir des critères morphologiques pour séparer entre les individus identifiés précédemment comme *C. paytonii* (Lévêque & Daget 1984 ; Azeroual *et al.* 2000) en provenance du bassin de Oum-er-Rbia, et d'autres identifiés tant que *C. fritschii* (Borkenhagen & Krupp 2013, Doadrio *et al.* 2016a, Mohamed *et al.* 2016, Borkenhagen 2017) en provenance des bassins de Moulouya, Sebou et Oum-er-Rbia.

De plus, il n'est pas judicieux de séparer les deux sous-clades de *C. fritschii* en deux espèces différentes, sur seulement le principe des dichotomies de l'arbre phylogénétique sans prendre en compte d'autres informations complémentaires.

Nous suggérons donc que *C. fritschii* subdivise en deux populations (*C. fritschii* et *C. cf. fritschii*) génétiquement et morphologiquement très proches dont la faible divergence résulte probablement de goulots d'étranglement récents, notamment liés aux derniers cycles glaciaires du Quaternaire (Fig. 2.8). Cependant, l'analyse de ces populations à l'aide de marqueurs nucléaires devrait être entreprise pour confirmer la séparation génétique.

II.4.4. *Labeobarbus*: disparition de l'espèce ?

Les relations phylogénétiques entre les espèces hexaploïdes marocaines du genre *Labeobarbus* et *Carasobarbus* sont en accord avec ceux décrits dans les études précédentes (Tsigenopoulos *et al.*, 2010). En effet, l'espèce *Labeobarbus reinii* forme un clade fortement soutenu (BT=100 ; PP=1) et semble être la lignée basale, à partir laquelle les autres espèces de *Carasobarbus* sont issues (Fig. 2.3). Tsigenopoulos *et al.* (2010), Berrebi *et al.* (2014) et Yang *et al.* (2015) indiquent que *Labeobarbus reinii* forme une lignée isolée à l'intérieur de la tribu *To-*

rini Karaman, 1971.

Selon De Graaf *et al.* (2007), *L. reinii* semble être assez proche du groupe (*Barbus*, *Luciobarbus* et *Messinobarbus*) mais il est encore plus proche de *Carasobarbus*. Borkenhagen (2017) montre que *L. reinii* semble être assez proche de *C. harterti* et *C. fritschii* mais il se différencie par une nageoire anale avec 5 rayons ramifiés (*vs.* 6). Selon cet auteur, la taxonomie de cette espèce nécessite une révision et la description d'un nouveau genre ne sera justifiée qu'après de compléter les résultats par d'autres études.

Cependant, *L. reinii* n'est présentée que par une seule séquence d'ADNmt (cyt b), en raison de l'indisponibilité des échantillons. Doadrio *et al.* (2016 b) comme Dr. J. Freyhof (comm. pers., 2017), signalent la rareté voire la disparition de cette espèce de son aire de répartition.

Labeobarbus reinii est une espèce endémique du bassin de Kasab (Essaouira, Maroc), un cours d'eau important où les effectifs étaient très abondants. Néanmoins, la pollution de l'eau (en particulier avec les déchets domestiques) et l'utilisation non durable de l'eau (en particulier pour l'irrigation) a entraîné une diminution de la population voire même sa disparition (reste à vérifier).

II.4.5. *Luciobarbus*: radiation évolutive

En combinant l'analyse de deux marqueurs mitochondriaux (cyt b et D-loop), nos résultats phylogénétiques démontrent également la monophylie du genre *Luciobarbus* comme le suggèrent Machordom & Doadrio (2001) (Fig. 2.2). Trois groupes monophylétiques fortement soutenus (PP = 1 ; BT = 100) ont été identifiés: un premier groupe rassemble les espèces de la péninsule ibérique ainsi que les individus de *L. setivimensis* limité aux bassins de la Kabylie (Algérie) et *L. guercifensis* limité au bassin de Moulouya (Maroc); un second groupe reprend les lignées balkaniques et caucasiennes; le dernier groupe inclus tous les individus du Maghreb

(Tunisie, Algérie et Maroc).

Les relations phylogénétiques entre ces trois groupes sont en accord avec la majorité des études précédentes (Machordom & Doadrio 2001 ; Tsigenopoulos *et al.*, 2003). Selon Doadrio (1994), la région nord africaine aurait eu des connexions avec les faunes asiatiques et avec la péninsule ibérique au cours du Cénozoïque³. La faune ichtyologique est différente de celle de l'Europe du nord et la présence de taxa africains proches de formes asiatiques, tel que *L. callensis*, pourrait suggérer une connexion asiatique au cours de la période de l'Oligocène ou du Miocène inférieur.

Les relations avec la péninsule ibérique seraient plus récentes et pourraient dater du Miocène supérieur, lorsque la Méditerranée s'est asséchée. Certaines espèces de la péninsule ibérique et de la Grèce sont, d'ailleurs, plus proches des espèces nord-africaines (*Luciobarbus callensis*) et asiatiques, sur le plan phylogénétique, que des *Barbus* européens du nord (Doadrio, 1990).

Nous concentrons sur les populations de *Luciobarbus* dans les bassins méditerranéens de l'Afrique du Nord. Les résultats de l'étude phylogénétique basée sur la divergence génétique de l'ADN mitochondrial (Machordom & Doadrio, 2001) ont montré la présence de deux lignées évolutives distinctes, correspondant, l'une aux individus qui proviennent des bassins de l'est et l'autre correspond aux barbeaux de l'ouest depuis les bassins côtiers algérois jusqu'au l'ouest de l'Algérie.

Nos résultats montrent que les lignées méditerranéennes en Algérie semblent allopatriques et endémiques des systèmes hydrographiques bien distincts, distribués le long de la côte

³Cénozoïque est la troisième ère géologique du Phanérozoïque et la plus récente sur l'échelle des temps géologiques. Débutant il y a 65 millions d'années après l'extinction du Crétacé, il est précédé par le Mésozoïque et se poursuit de nos jours.

depuis l'ouest de l'Algérie jusqu'à l'est de la Tunisie avec la description de trois nouvelles espèces en Algérie (Brahimi *et al.*, 2017; Brahimi *et al.*, en préparation).

Les lignées sahariennes ne semblent pas bien structurées spatialement (Fig. 2.2). Dans le bassin du Guir, deux sous espèces sont actuellement reconnues pour *L. pallaryi* (voir partie 5). Les variations climatiques du Quaternaire ont eu un impact considérable sur la fragmentation des oueds sahariens en Afrique du Nord ce qui induit un étranglement génétique majeur au sein des populations entraînant une isolation reproductrice complète (Brahimi *et al.*, 2016). Par contre, l'étude des mêmes marqueurs génétiques (cyt b et D-loop) de nombreuses populations sahariennes de *L. biscarensis* du bassin d'El-Hodna (nord-est), de l'Aurès (est) et du Tassili (sud) en Algérie, ne recèle aucune structuration géographique. En effet, il y n'a aucune corrélation entre la distance génétique et l'isolement géographique.

Toutefois, les relations phylogénétiques entre les différentes espèces du Maghreb ne sont pas bien résolues (Fig. 2.2). Ce manque de résolution suggère une radiation rapide de ces espèces dans un court laps de temps. Diverses études montrent que la crise messénienne (fin du Miocène) est l'évènement fondateur de cette diversification (Tsigenopoulos & Berrebi, 2000 ; Tsigenopoulos *et al.*, 2003) et l'assèchement de la Méditerranée étant supposé avoir facilité la dispersion des poissons d'un bassin à l'autre au stade Lago Mare (Bianco, 1990).

Plusieurs modèles d'évolution ont été établis pour les barbeaux du Maghreb, sur la base de l'application d'une horloge moléculaire, permettant d'estimer approximativement la divergence entre les différents clades (Tsigenopoulos *et al.*, 2003 ; Gante, 2011). La séparation la plus ancienne au sein des populations de *Luciobarbus* en Afrique du Nord est celle du clade atlanto-saharien de *L. lepineyi*, probablement durant le Pliocène, il y a environ 4,5 Ma. Ces analyses permettent aussi de suggérer que les phylogroupes méditerranéen et atlantique se seraient également séparés durant cette période (Fig. 2.8).

Sur le plan géologique, une communication a dû exister par la dépression nord-bétique entre la Méditerranée et l'Atlantique, pendant la plus grande partie du Miocène. Mais cette communication a dû se fermer à la fin du Vindobonien (Almaça, 1976). Cette fragmentation de l'espace serait associée à un changement climatique et environnemental majeur apparu pendant le Pliocène et ayant entraîné probablement la différenciation des populations et l'émergence plus tardive des différentes lignées méditerranéennes et atlantiques.

Chez les barbeaux du Maghreb sont le plus souvent organisées spatialement par bassin ou sous-bassins ; l'absence de différences entre deux bassins traduisent généralement le passage récent de l'un vers l'autre, le plus souvent par l'introduction volontaire ou non (Keith *et al.*, 2011). La présence plusieurs entités aux mêmes endroits (l'exemple de *C. fritschii*, *L. guercifensis* et *L. yahyaouii* dans le bassin de Moulouya) peut, en revanche, traduire une coexistence sur des bases écologiques nécessairement différentes ou, le plus souvent, un état transitoire traduisant la mise en contact récente de ces entités. C'est ainsi le meilleur moyen de repérer l'impact des manipulations humaines (Keith *et al.*, 2011).

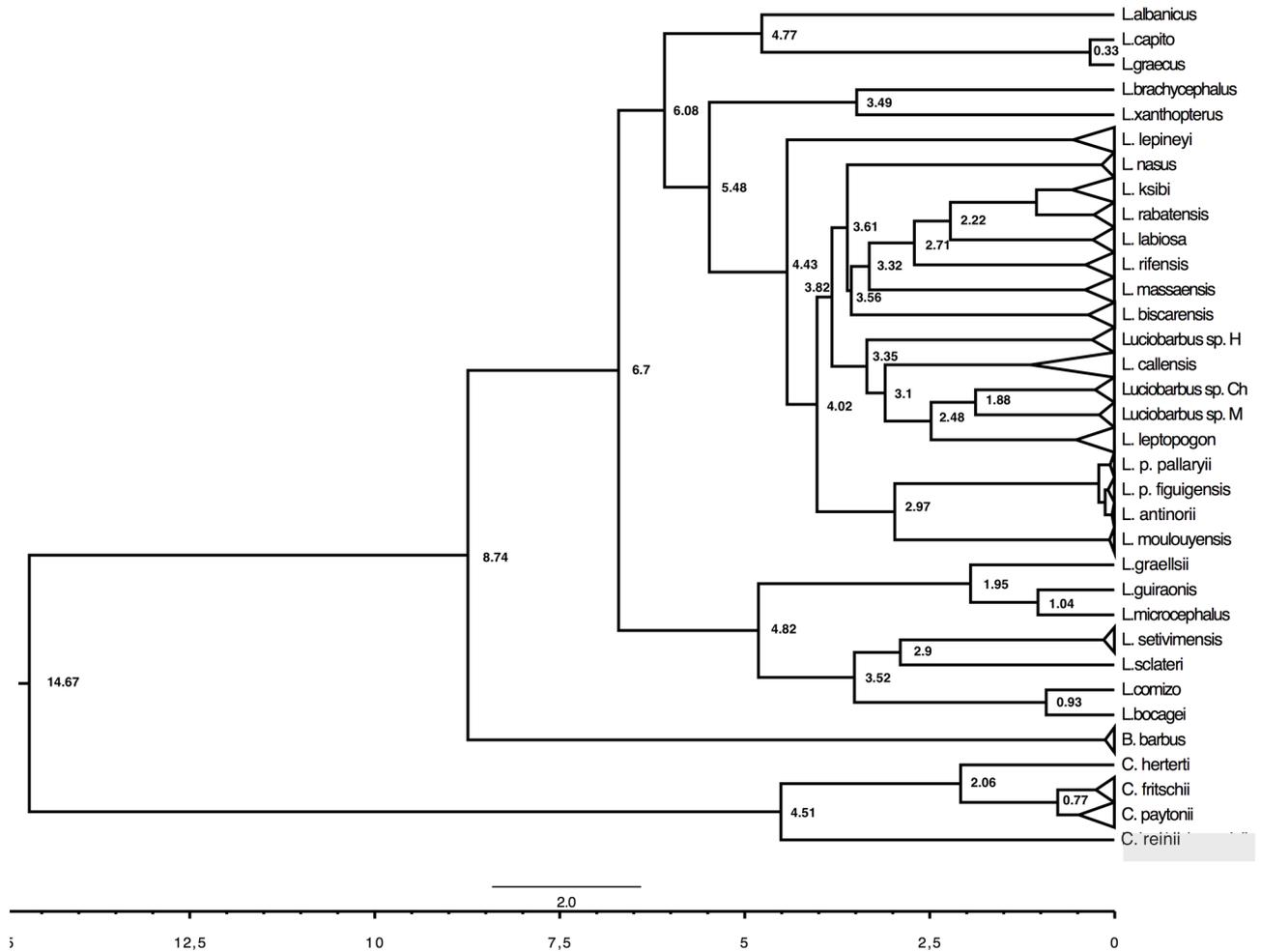


Figure 2.8 — Arbre phylogénétique obtenu par l'inférence bayésienne en probabilité postérieure (PP) calculé à partir du jeu de données de l'ADNmt (cyt b) pour les barbeaux de l'Afrique du Nord. Les valeurs indiquées à droite des branches correspondent aux bootstrap (BT) et celles à gauche correspondent aux probabilités postérieures (PP). Les étoiles rouges indiquent les nœuds supportés avec de basses valeurs de BT (BT ≤ 50%).

Partie 3

Les lignées méditerranéennes : description de deux nouvelles espèces en Algérie.

Les résultats de cette partie sont repris dans l'article :
Amina BRAHIMI, Jörg FREYHOF, Arnaud HENRARD & Roland LIBOIS
Luciobarbus chelifensis and *L. mascarensis*, two new species from Algeria (Teleostei: Cyprinidae).
Zootaxa (2017), 4277 (1) : 32-50.

III.1. Introduction

Le « hotspot » ou « point chaud » de la biodiversité du bassin méditerranéen est bien connu comme l'une des zones importantes à l'échelle mondiale. Il est, aujourd'hui, confirmé que la biodiversité des écosystèmes dulçaquicoles (cours d'eau, étangs, sources, zones humides et lacs), existante dans ce « hotspot », présente une richesse inhabituelle et abrite de nombreuses espèces endémiques, même si des lacunes importantes persistent encore en termes d'informations (Geiger *et al.*, 2014 ; Darwall *et al.*, 2015).

Cette connaissance partielle et le manque de données fiables relatives à la biodiversité du bassin méditerranéen demeurent un obstacle à la planification de la conservation. En effet, Myers *et al.* (2000) et Geiger *et al.* (2014) ont signalé la présence d'un nombre élevé de poissons d'eau douce (exemple des cyprinidés du genre *Luciobarbus*) potentiellement non décrits dans cette zone.

Dans le Maghreb, les barbeaux revêtent une réelle importance pour le genre *Luciobarbus*, dont toutes les espèces sont endémiques des rivières tunisiennes, algériennes et marocaines. La plupart de ces espèces ont été décrites au XIX^e siècle et au début du XX^e. En effet, l'ensemble des connaissances acquises sur cette faune a permis de réaliser une synthèse et une révision sur l'ensemble des barbeaux nord africains (Boulenger, 1911 ; Pellegrin, 1921; Almacà, 1970).

Au début du XXI^e siècle, l'analyse des séquences d'ADN (Machordom & Doadrio, 2001; Tsigenopoulos *et al.*, 2003, Geiger *et al.*, 2014, Brahim *et al.*, 2016) pour certaines espèces de *Luciobarbus* nord-africains, a mis en lumière la diversité de ce groupe de poissons. Les résultats de ces études ont révolutionné la systématique, en suggèrent que plusieurs *Luciobarbus* n'aient pas encore été décrits. Ce n'est que récemment que certains groupes d'espèces de *Luciobarbus* ont été revus et que des espèces nouvelles ont été décrites notamment : *L. guer-*

cifensis, *L. rabatensis*, *L. rifensis*, *L. yahyaouii* et *L. zayanensis* (Casal-Lopez *et al.*, 2015 ; Doadrio *et al.*, 2016a, 2016b).

Les études mentionnées ci-dessus, suggèrent que six espèces de *Luciobarbus* fréquentent les rivières nord-africaines qui s'écoulent vers la mer Méditerranéenne (Fig. 3.1): *L. rifensis* endémique du bassin de Laou et quelques rivières atlantiques du Rif occidental (Maroc) ; *L. yahyaouii*, et *L. guercifensis* décrites dans le bassin de la Moulouya et quelques petites rivières côtières adjacentes (Maroc) ; *L. leptopogon* fréquente les petites rivières dans les côtières algérois (Algérie) ; *L. setivimensis* endémiques des bassins de la Kabylie (Algérie) et *L. callensis*, une espèce bien répandue en Tunisie jusqu'à l'ouest de bassin du Kebir (est de l'Algérie).

Les résultats des études moléculaires (Tsigenopoulos *et al.*, 2003 ; Geiger *et al.*, 2014) indiquent qu'il pourrait y avoir une autre espèce nouvelle de *Luciobarbus*, non décrite, dans le bassin de Macta (Algérie). En outre, au cours de notre prospection sur les barbeaux du Maghreb, un nouveau clade (analyses génétiques) a été découvert dans le bassin de Cheliff (nord-ouest de l'Algérie).

Compte tenu que ces populations, endémiques des bassins du nord de l'Algérie, peuvent être différenciées sur la base de leurs caractéristiques morphologiques et génétiques, nous avons proposé que ces barbeaux soient considérés comme nouvelles espèces. Elles seront décrites dans ce chapitre: *Luciobarbus chelifensis nov. sp.* et *Luciobarbus mascarensis nov. sp.*

L'ensemble du matériel biologique de ces nouvelles espèces (holotypes et paratypes) est déposé au Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique (RMCA).

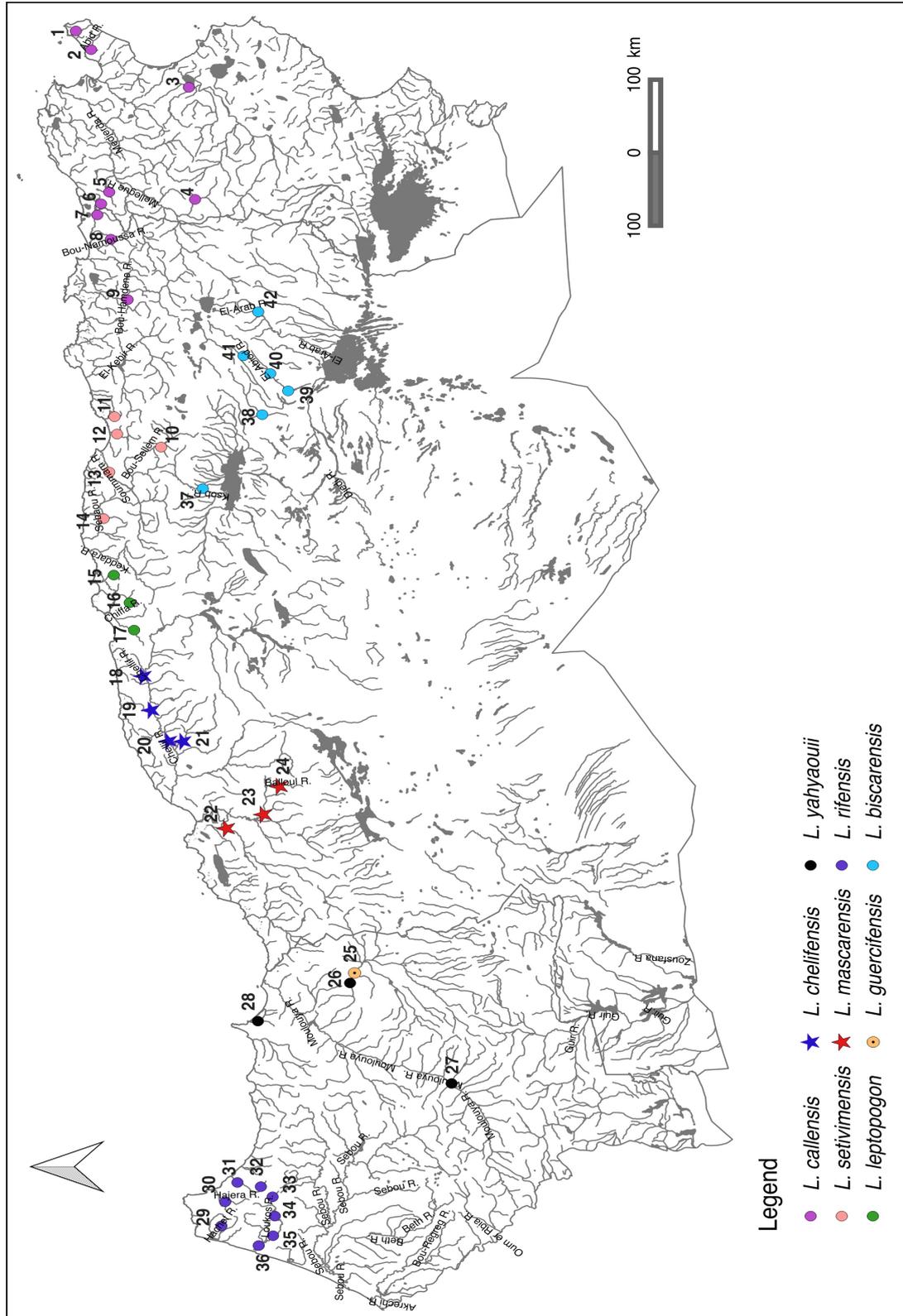


Figure 3.1— Localisation géographique des espèces de *Lucioibarbus* examinées dans cette étude.

III.2. Matériel et Méthodes

III.2.1. Analyses morphologiques

En 2016, un total de 49 barbeaux a été collecté dans deux bassins méditerranéens du nord-ouest algérien : 24 spécimens du bassin de Cheliff, sur trois points différents (Ain-Defla, Cheliff et Relizane) et 25 spécimens de l'oued Taria et de l'oued Tifrit du bassin de Macta à l'extrême ouest (Mascara).

La comparaison de ces spécimens avec d'autres espèces des barbeaux est nécessaire pour statuer sur leur taxonomie. En effet, cet échantillonnage a aussi été complété par une comparaison avec 85 spécimens que nous avons collecté en Algérie (voir matériel examiné non préservé) et la consultation de 183 spécimens types des espèces des barbeaux dans la collection du Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig (ZFMK) de Bonn (Allemagne). Tout le matériel biologique utilisé pour la comparaison est mentionné ci-dessous (voir collection de Bonn).

Après le prélèvement des échantillons de nageoire pectorale gauche pour l'analyse d'ADN, les poissons ont été fixés dans du formaldéhyde à 5% et stockés dans l'éthanol à 70%.

Pour chaque spécimen collecté sur le terrain ou consulté dans la collection du Muséum de Bonn, les mesures morphologiques et les comptages méristiques ont été effectuées sur le côté droit du poisson. Toutes les mesures ont été faites point par point, à l'aide d'un pied-à-coulisse électronique (0,1 mm), en suivant les directives de Kottelat & Freyhof (2007). Deux mesures ont été prises par des projections sur l'axe du corps: longueur pré-dorsale et longueur pré-pelvienne. La longueur standard (SL) est mesurée de la pointe du museau à l'extrémité postérieure du complexe hypurale. La longueur du pédoncule caudal est mesurée à partir de la base du dernier rayon anal à l'extrémité postérieure du complexe hypurale, à mi-hauteur de la base de la nageoire caudale.

Les premiers rayons non ramifiés des nageoires impaires (dorsale et anale) ont été comptés à l'aide de radiographies (modèle Faxitron 43855F, énergie des rayons X utilisée : 40 à 70 kV en fonction de la taille des spécimens). La position de l'origine de la nageoire dorsale par rapport à la pelvienne a été déterminée à partir des images de rayons X.

Pour les nageoires dorsale et anales, les deux derniers rayons ramifiés articulant sur le même ptérygiophore, sont comptés comme «1½». Le nombre des écailles sur la ligne latérale est compté sur le long de la ligne médiane depuis la première écaille jusqu'à la dernière sur l'extrémité postérieure du complexe hypurale. Les écailles sur la base de la nageoire caudale sont séparées par « + ».

L'holotype est inclus dans le calcul des intervalles, des moyennes et des SD.

Matériel examiné non préservé.

Luciobarbus biscarensis: 24 ind., 242–308 mm SL; Algérie: wilaya de Khenchela, oued el Arab près de Babar : 35,166°N, 7,021°E.

Luciobarbus callensis: 2 ind., 313–334 mm SL; Algérie: wilaya de El-Taref, oued Bou-Namoussa, bassin du Seybouse : 36,622°N, 8,058°E. — 19 ind., 205–292 mm SL; Algérie: wilaya de Guelma, oued Bouhamdane, bassin de Hammam Debagh : 36,468°N, 7,230°E.

Luciobarbus leptopogon: 21 ind., 82–175 mm SL; Algérie: wilaya de Blida, oued Hammam Melouane : 36,483°N, 3,041°E.

Luciobarbus setivimensis: 10 ind., 187–363 mm SL; Algérie: wilaya de Bordj-Bou-Arredj, barrage de Ain Zada, Ain Taghrout : 36,151°N, 5,159°E.

Collection de Muséum de Bonn (Allemagne).

Luciobarbus biscarensis: FSJF 3286, 31 ind., 69–190 mm SL; Algérie: wilaya de Biskra, oued el Abiod, à l'amont du barrage de Foum el Gherza : 34,896°N, 5,917°E. — FSJF 3279, 9 ind., 50–122 mm SL; Algérie: wilaya de Biskra, oued Loutaya près de Fontaine des Gazelles : 35,094°N, 5,586°E.

Luciobarbus callensis: FSJF 3014, 6 ind., 35–97 mm SL; Tunisie, oued el Abid à environ 2 km à l'ouest de Erritiba : 36,867°N, 10,725°E. — FSJF 3011, 4 ind., 36–94 mm SL; Tunisie: oued Ghezala, 1 km au sud de Fernana : 36,644°N, 8,699°E. — FSJF 3017, 20 ind., 60–210 mm SL; Tunisie: oued Kébir, à l'aval du barrage Zouitina, 36,732°N, 8,529°E. — FSJF 3008, 9 ind., 71–145 mm SL; Tunisie: oued Zahzah, 2 km au sud de Bechechema : 35,821°N, 10,159°E.

Luciobarbus leptopogon: FSJF 3284, 9 ind., 97–128 mm SL; Algérie: wilaya de Blida, oued Hammam Melouane : 36,489°N, 3,050°E. — RMCA-2016-024-P-0001-0009: 9 ind., 76–133 mm SL; Algérie: wilaya de Blida: oued Hammam Melouane : 36,483°N, 3,041°E.

Luciobarbus mascarensis: FSJF 3283, 4 ind., 74–123 mm SL; Algérie: wilaya de Mascara, oued Tifrit, 35,444°N 0,035°E.

Luciobarbus setivimensis: FSJF 3289, 15 ind., 66–156 mm SL; Algérie: wilaya de Béjaïa, oued Zitouna près de Tala Khaled : 36,634°N, 5,217°E. — FSJF 3297, 13 ind., 132–225 mm SL; Algérie: wilaya de Béjaïa, oued Boughzazene près de Boughzazene : 36,614°N, 5,362°E. — FSJF 3292, 19 ind., 66–156 mm SL; Algérie: wilaya de Béjaïa, oued Remi-la affluent de l'oued Soummam : 36,632°N, 4,747°E.

Luciobarbus yahyaouii: FSJF 3331, 10 ind., 75–166 mm SL; Maroc, Mar chica, petite rivière sur la route de Kariat Arkmane : 35,052°N, 2,877°O. — FSJF 3313, 19 ind., 67–

187 mm SL; Maroc: oued Za, près de Guefaït, bassin de la Moulouya : 34,227°N 2,392°O.

III.2.2. Analyses moléculaires

III.2.2.1. Extraction d'ADN, amplification et séquençage

Cinquante-trois spécimens appartenant à six espèces ont été retenus pour l'étude génétique (*L. biscarensis*, *L. callensis*, *L. chelifensis*, *L. leptopogon*, *L. mascarensis* et *L. setivimensis*). L'espèce, le code déterminant pour chaque spécimens, la localité (coordonnées géographiques) et le nombre d'accession GenBank ont été mentionnés ci-dessous (voir matériel utilisé pour l'analyse moléculaire).

L'ADN total a été extrait à partir d'un fragment de nageoire pectorale conservés dans l'alcool absolu à 4°C, à l'aide du kit "DNeasy® Tissue Kit" (Qiagen), en respectant le protocole fourni par le fabricant.

L'amplification par PCR et le séquençage ont porté sur deux fragments de génome mitochondrial: une partie du cytochrome b (longueur de paires de bases : 1140 bp) en utilisant les amorces GLUDG.L (5'TGACTTGAARAACCAAYCGTTG3') (Palumbi, 1996) et H16460 (5'CGAYCTTCGGATTAACAAGACCG3') (Perdices & Doadrio, 2001) et la région de contrôle "D-loop" (longueur 470 bp) en utilisant les amorces L15923 (5'TTAAAGCATCGGTCTTGTA3') (Iguchi *et al.*, 1997) et H16500 (5'GCCCTGAAATAGGAACCAGA3') (Nishida *et al.*, 1998). Les produits finaux de la PCR ont été envoyés à la société Macrogen pour le séquençage dans les deux sens.

D'autres échantillons des séquences d'ADN mitochondriales (n = 28) en provenance de Genbank ont également été inclus dans le jeu de données. *Barbus barbus* a été utilisé comme « out-group ». Les espèces (les noms valides des espèces et leur nom utilisés dans GenBank),

les localités et le nombre d'accession GenBank, ont été indiqués dans le tableau 3.1.

Matériel utilisé pour l'analyse moléculaire

Luciobarbus biscarensis: F01, F05, F06, Algérie: wilaya de Biskra, oued Loutaya près de Fontaine des Gazelles, 35,094°N 5,586°E (GenBank accession number: cyt b : KY828012, KY828013, KY828014 ; D-loop : KY828070, KY828071, KY828072). — E158, E159, E160, Gh222, Algérie: wilaya de Biskra, oued el Abiod, à l'amont du barrage Foum el Gherza, 34,868°N 5,926°E (GenBank accession number: cyt b : KY828009, KY828010, KY828011, KY828015 ; D-loop : KY828067, KY828068, KY828069, KY828073). — S161, S163, S164, Algérie: wilaya de M'Sila, oued Ksob, 35,840°N 4,572°E (GenBank accession number: cyt b : KY828019, KY828020, KY828021; D-loop : KY828064, KY828065, KY828066). — K33, K35, K55, Algérie: wilaya de Khenchela, oued El-Arab près de Babar, 35,166°N 7,021°E (GenBank accession number: cyt b : KY828016, KY828017, KY828018; D-loop : KY828061, KY828062, KY828063).

Luciobarbus callensis. T31, T32, Algérie: wilaya de El-Taref: oued Bou-Namoussa, bassin de Seybouse, 36,622°N 8,058°E (GenBank accession number: cyt b : KY828028, KY828029; D-loop : KY828074, KY828075) — D139, D142, D147, D151, D153, D155, Algérie: wilaya de Guelma: oued Bouhamdane, bassin de Hammam Debagh, 36,468°N 7,230°E (GenBan accession number: cyt b : KY828022, KY828023, KY828024, KY828025, KY828026, KY828027; D-loop : KY828076, KY828077, KY828078, KY828079, KY828080, KY828081)

Luciobarbus leptopogon. L93, L96, L99, L100, L102, L104, L105, Algérie: wilaya de Bli-da: oued Hammam Melouane, 36,483°N, 3,041°E (GenBank accession number: cyt b : KY828003, KY828004, KY828005, KY828006, KY828007, KY828008; D-loop : KY828055, KY828056, KY828057, KY828058, KY828059, KY828060)

Luciobarbus setivimensis. Z07, Z14, Z30, Algérie: wilaya de Bordj-Bou-Argeridj: barrage

Ain Zada près de Ain Taghrout, 36,151°N 5,159°E (GenBank accession number: cyt b :

KY828052, KY828053, KY828054 ; D-loop : KY828104, KY828105, KY828106)

Barbus barbus. B01, B02, Belgique: Méhaigne, bassin de la Meuse, 50,553°N 5,159°E.

— **TABLEAU 3.1** —

Séquences d'ADNmt en provenance de Genbank. Espèces, localités et numéros d'accèsion GenBank sont indiqués

Espèces	Localité	GenBank acc. N°.
<i>Luciobarbus biscarensis</i>	o. Abiod, Biskra, Algérie	AY004726
<i>Luciobarbus biscarensis</i>	o. Imirhou, Illizi, Algérie	AY004724
<i>Luciobarbus callensis</i>	o. Abid, Cap Bon, Tunisie	AY004878
<i>Luciobarbus callensis</i>	o. Sarrath, Djerissa, Tunisie	AY004732
<i>Luciobarbus callensis</i>	Réservoir de Ain Assel, El-Taref, Algérie	AF045974
<i>Luciobarbus leptopogon</i>	Réservoir de Keddara, Boumrdèse, Algérie	AF145931
<i>Luciobarbus leptopogon</i>	o. Chiffa, Blida, Algérie	AY004749
<i>Luciobarbus mascarensis</i>	o. Tifrit, Balloul, Algérie	AY004743
<i>Luciobarbus rifensis</i>	o. Laou, Derdara, Maroc	KT003926
<i>Luciobarbus rifensis</i>	o. Laou, Derdara, Maroc	KT003927
<i>Luciobarbus rifensis</i>	o. Laou, Derdara, Maroc	KT003928
<i>Luciobarbus rifensis</i>	o. Laou, Derdara, Maroc	KT003929
<i>Luciobarbus rifensis</i>	o. Laou, Derdara, Maroc	KT003930
<i>Luciobarbus rifensis</i>	o. Hachef, Dar Chaoui, Maroc	KT003931
<i>Luciobarbus rifensis</i>	o. Hachef, Dar Chaoui, Maroc	KT003932
<i>Luciobarbus rifensis</i>	o. Hachef, Dar Chaoui, Maroc	KT003933
<i>Luciobarbus rifensis</i>	o. Hachef, Dar Chaoui, Maroc	KT003934
<i>Luciobarbus rifensis</i>	o. Hachef, Dar Chaoui, Maroc	KT003935
<i>Luciobarbus rifensis</i>	o. Loukos, Souk Had Laghdir, Maroc	KT003936
<i>Luciobarbus rifensis</i>	o. Loukos, Souk Had Laghdir, Maroc	KT003937
<i>Luciobarbus rifensis</i>	o. Loukos, Souk Had Laghdir, Maroc	KT003938
<i>Luciobarbus rifensis</i>	o. Loukos, Souk Had Laghdir, Maroc	KT003939
<i>Luciobarbus rifensis</i>	o. Loukos, Souk Had Laghdir, Maroc	KT003940
<i>Luciobarbus setivimensis</i>	o. Soummam, Algérie	AY004748
<i>Luciobarbus setivimensis</i>	o. Aissi, Tizi Ouzou, Algérie	AY015991
<i>Luciobarbus setivimensis</i>	o. Aissi, Tizi Ouzou, Algérie	AY015992
<i>Luciobarbus yahyaouii</i>	o. Moulouya, Boumia, Maroc	AY004742
<i>Luciobarbus yahyaouii</i>	o. Moulouya, Maroc	AF145925
<i>Barbus barbus</i>	Bassin du Danube, Autriche	AB238965

III.2.2.2. Alignements des séquences et analyse phylogénétique

Les séquences ont été visualisées et éditées avec le logiciel SEQUENCHER v5.2.4 (Gene Codes Corporation, USA) puis comparées avec d'autres séquences de GenBank pour s'assurer d'éventuelles contaminations ou amplifications non désirées. Les séquences sont ensuite alignées grâce au programme MAFFT v.7 (Katoh & Standley, 2013).

Afin d'améliorer le pouvoir résolutif des analyses, nous avons combiné les séquences du cyt b et de la D-loop de chaque individu, pour former une matrice de 1610 pb, à l'aide de logiciel seaview v.4.5.4 (Gouy *et al.*, 2010).

La matrice de concaténation a été analysée dans le programme PartitionFinder v.2 (Lanfear *et al.*, 2017) afin de sélectionner les meilleurs modèles d'évolution, par locus. L'ensemble de données d'alignement a ensuite été partitionné en fonction de la position du gène et du codon en quatre parties : 1^{er}, 2^{ème} et 3^{ème} codon pour le gène cyt b et la D-loop.

Nous avons également réalisé des reconstructions d'arbres phylogénétiques en utilisant les séquences du cyt b et D-loop. Les analyses du maximum likelihood (ML ; Felsenstein, 1981) ont été exécuté à l'aide du programme GARLI v2.1 (Bazinet *et al.*, 2014), en utilisant les modèles évolutifs K80+G (Kimura 1980), F81+I (Felsenstein, 1981), GTR+G (Lanave *et al.*, 1984 ; Tavaré, 1986 ; Rodriguez *et al.*, 1990) et HKY+G (Hasegawa *et al.*, 1985) pour le 1^{er}, 2^{ème} et 3^{ème} codons de cyt b et la région de D-loop, respectivement, suggérés par le programme PartitionFinder v.2 (Lanfear *et al.*, 2017).

La solidité des reconstructions phylogénétiques a été évaluée grâce à 1000 répliquats de bootstrap, obtenus avec quatre cycles indépendants de 250 répétitions chacun. Les valeurs bootstrap ont ensuite été résumées sur l'arbre optimal à l'aide de SumTree 4.0.0 (Sukumaran & Holder, 2015) (exécuté dans DendroPy 4.0.0, DendroPy 4.0.0, Sukumaran & Holder, 2010).

L'inférence bayésienne a été effectuée avec le programme MrBayes v3.2.5 (Ronquist

et al., 2012), également sous les modèles K80+G, F81+I, GTR+G et HKY+G. Le modèle de substitution d'ADN approprié a été spécifié en utilisant les paramètres réglés comme suit : mchains = 4 ; lset nst = 2, rates = gamma (pour 1^{er} codon de cyt b et la région de D-loop) ; lset nst = 2, rates = propinv (pour 2^{ème} codon de cyt b) ; lset nst = 6, rates = gamma (pour 3^{ème} codon de cyt b) ; mcmc ngen = 10 000 000 ; sample freq = 1000, en autorisant le programme à converger vers la meilleure estimation des paramètres de ce modèle. Chacune des 4 chaînes de Markov, lancées simultanément selon la technique de Monte Carlo avec échantillonnage des chaînes tous les 1000 cycles. Les arbres ont été représentés à l'aide du programme Figtree v1.4.2 (Rambaut, 2009).

Nous avons également calculé les distances « inter » et « intra » spécifiques (p-distances) à l'aide du logiciel MEGA v6.0 (Tamura *et al.*, 2013).

III. 3. Résultats

III.3.1. Différences morphologiques entre les barbeaux méditerranéens

La comparaison suivante est principalement basée sur les mesures morphologiques (Tab. 3.2-3.6) et les comptages méristiques (Tab. 3.7 et 3.8) pour les spécimens de notre collection ainsi que ceux de la collection de muséum de Bonn (Allemagne).

Dans les textes qui suivent, les spécimens collectés dans le bassin de Chelif vont prendre le nom *Luciobarbus chelifensis* et ceux collectés dans le bassin de Macta seront nommés *Luciobarbus mascarensis*.

Les résultats des analyses de variance (ANOVA- XLSTAT) pour chaque variable morphologique, montrent que les spécimens des deux espèces nouvelles (*L. chelifensis* et *L. mascarensis*) se distinguent des autres espèces de *Luciobarbus* des bassins méditerranéens africains par une combinaison de caractères et, jamais, par un caractère unique.

— TABLEAU 3.2 —

Données morphométriques de *Luciobarbus chelifensis* (holotype RMCA 2016-024-P-0010; paratypes RMCA 2016-024-P-0011-0016, n = 6; spécimens non préservés, n = 19). L'holotype est inclus dans les calculs.

	holotype	holotype & paratypes		
		min - max	moy	SD
Longueur standard (mm)	128	102–296		
En % de la longueur standard				
Hauteur du corps	27,3	24,8–31,3	27,6	1,3
Longueur de la tête	24,3	22,4–26,4	24,2	1,2
Longueur pré-dorsale	52,3	49–54,2	51,6	1,1
Longueur pré-pelvienne	54,7	50,3–56	53,4	1,6
Longueur pré-anale	78,1	73,8–79,3	77,3	1,6
Longueur de la base de la nageoire dorsale	14,1	12,8–15,2	13,6	0,6
Longueur de la base de la nageoire anale	9,4	8,5–9,9	9	0,4
Longueur de la nageoire anale	18,2	17,6–18,5	18,1	0,3
Longueur de la nageoire pelvienne	15,6	14,1–16,2	15,2	0,6
Longueur de la nageoire pectorale	20,3	17,4–20,7	19	0,9
Longueur du pédoncule caudal	16,4	14,0–18,3	15,7	1,3
Hauteur du pédoncule caudal	12,2	11,2–12,7	11,9	0,5
Distance entre l'origine de nageoire dorsale et l'origine de la nageoire anale	35,2	32,9–38,3	35,6	1,3
Distance entre l'origine de nageoire pectorale et l'origine de la nageoire pelvienne	29,9	25,5–31,3	29,2	1,5
Distance entre l'origine de nageoire pelvienne et l'origine de la nageoire anale	23,4	20,6–27,6	23,9	1,2
En % de la longueur de la tête				
Longueur du museau	35,6	27–37	32,2	2,9
Diamètre de l'œil	15	14–18	16,3	1
Longueur post-orbitale	49,4	47–55	51,5	2,6
Distance inter-orbitale	36,7	36–40	37,9	0,8
Longueur de la nageoire pectorale	81,9	70–85	78,7	4,2
Hauteur du pédoncule caudal	49,1	46–52	49,2	1,2

— TABLEAU 3.3 —

Données morphométriques de *Luciobarbus mascarensis* (holotype RMCA 2016-024-P-0017; paratypes RMCA 2016-024-P-0018-0026, n = 9; spécimens non préservés, n = 15). L'holotype est inclus dans les calculs.

	holotype	holotype & paratypes		
		min - max	moy	SD
Longueur standard (mm)	126,1	63,5–185		
En % de la longueur standard				
Hauteur du corps	26,2	26,2–30,6	28,6	1,1
Longueur de la tête	25,8	24,4–28,0	26,1	0,8
Longueur pré-dorsale	54,7	52,5–58,3	54,6	1,4
Longueur pré-pelvienne	54,9	50,0–58,3	54,4	1,7
Longueur pré-anale	80,9	73,3–85,1	79,9	1,9
Longueur de la base de la nageoire dorsale	12,4	12,1–15,3	13,8	0,8
Longueur de la base de la nageoire anale	7,5	6,6–9,6	7,9	0,6
Longueur de la nageoire anale	19,7	19,1–21,7	20,1	0,7
Longueur de la nageoire pelvienne	16	14,3–19,4	15,8	1,2
Longueur de la nageoire pectorale	18,7	16,4–21,3	18,5	1,3
Longueur du pédoncule caudal	15,8	15,2–17,1	16,3	0,5
Hauteur du pédoncule caudal	11,8	11,8–13,3	12,6	0,4
Distance entre l'origine de nageoire dorsale et l'origine de la nageoire anale	34,9	32,8–38,1	34,9	1,3
Distance entre l'origine de nageoire pectorale et l'origine de la nageoire pelvienne	34,9	25,8–31,4	28,3	1,4
Distance entre l'origine de nageoire pelvienne et l'origine de la nageoire anale	27	24,1–28,2	25,6	1,2
En % de la longueur de la tête				
Longueur du museau	31,8	26–38	32,3	2,8
Diamètre de l'œil	21,3	15–28	21,8	2,7
Longueur post-orbitale	46,9	44–48	45,9	0,7
Distance inter-orbitale	39,7	36–40	38,8	0,8
Longueur de la nageoire pectorale	72,5	61–80	70,8	5,2
Hauteur du pédoncule caudal	45,8	46–53	48,5	1,2

— TABLEAU 3.4 —

Données morphométriques de *L. biscarensis* (FSJF 3286, n = 31; FSJF 3279, n = 9; spécimens non préservés, n = 24); *L. callensis* (FSJF 3014, n = 6; FSJF 3011, n = 4; FSJF 3017, n = 20; FSJF 3008, n = 9; spécimens non préservés, n = 21).

	<i>L. biscarensis</i>			<i>L. callensis</i>		
	min - max	moy	SD	min - max	moy	SD
Longueur standard (mm)	50–305			44–334		
En % de la longueur standard						
Hauteur du corps	21,1–28,8	25,3	2	22,0–30,9	26,5	2,3
Longueur de la tête	25,5–28,8	26,8	0,7	24,3–29,8	26,4	1,2
Longueur pré-dorsale	51,9–57,4	54,4	1,2	49,4–55,2	52	1,3
Longueur pré-pelvienne	50,0–56,5	54,3	1,4	50,6–56,9	53	1,3
Longueur pré-anale	73,0–81,2	77,2	1,9	73,5–81,4	77,1	1,7
Longueur de la base de la nageoire dorsale	11,3–15,4	13,3	1	12,1–15,8	13,9	0,9
Longueur de la base de la nageoire anale	6,0–8,6	7,5	0,5	6,5–8,4	7,3	0,5
Longueur de la nageoire anale	17,3–20,0	18,7	0,6	16,9–19,0	17,9	0,4
Longueur de la nageoire pelvienne	12,3–17,8	15,3	1,3	13,9–20,5	16,4	1,5
Longueur de la nageoire pectorale	16,1–21,2	18,3	1,1	17,7–23,1	20,4	1,2
Longueur du pédoncule caudal	16,5–19,3	17,6	0,7	15,1–20,5	17,3	0,9
Hauteur du pédoncule caudal	11,0–13,3	11,8	0,7	11,0–14,1	12,6	0,5
Distance entre l'origine de nageoire dorsale et l'origine de la nageoire anale	27,3–36,4	31,3	2	29,7–39,3	34,4	1,7
Distance entre l'origine de nageoire pectorale et l'origine de la nageoire pelvienne	21,8–30,2	27,4	1,6	22,5–29,3	26,6	1,4
Distance entre l'origine de nageoire pelvienne et l'origine de la nageoire anale	19,0–27,1	23	1,7	20,4–27,7	24,1	1,7
En % de la longueur de la tête						
Longueur du museau	30–39	34,5	2,2	24–41	33,8	4,8
Diamètre de l'œil	9–21	15,6	4	11–28	16,6	5
Longueur post-orbitale	44–53	49,9	2,7	44–50	47,6	1
Distance inter-orbitale	31–39	35,5	1,9	32–42	36,9	1,9
Longueur de la nageoire pectorale	61–78	68,2	4,1	69–84	77,2	3,3
Hauteur du pédoncule caudal	41–47	43,8	1,7	40–53	47,8	2,8

— TABLEAU 3.5 —

Données morphométriques de *L. leptopogon* (FSJF 3284, n = 9; RMCA-2016-024-P-0001-0009: n = 9; spécimens non préservés, n = 21) ; *L. rifensis* (FSJF 3335, n = 19).

	<i>L. leptopogon</i>			<i>L. rifensis</i>		
	min - max	moy	SD	min - max	moy	SD
Longueur standard (mm)	76–175			80–208		
En % de la longueur standard						
Hauteur du corps	20,2–27,0	24,4	2	25,5–32,6	29,3	1,8
Longueur de la tête	23,9–28,3	25,9	0,7	23,7–27,8	25,6	0,9
Longueur pré-dorsale	48,8–52,6	51,1	0,9	50,5–54,5	52,3	1,2
Longueur pré-pelvienne	51,1–57,1	54,1	1,4	50,5–56,4	53,1	1,6
Longueur pré-anale	73,6–81,6	78,1	2,2	74,6–81,8	76,9	1,6
Longueur de la base de la nageoire dorsale	13,9–15,8	14,6	0,6	12,1–14,9	13,4	0,9
Longueur de la base de la nageoire anale	6,8–10,2	8,4	1	6,7–8,2	7,3	0,5
Longueur de la nageoire anale	19,3–21,9	20,5	0,6	15,9–18,9	17,7	0,8
Longueur de la nageoire pelvienne	16,3–20,0	17,8	1,1	11,7–17,7	16,1	1,4
Longueur de la nageoire pectorale	17,9–22,9	20,2	1,3	17,2–20,6	19,4	0,9
Longueur du pédoncule caudal	15,0–19,5	17,3	1	16,1–19,6	17,8	1,2
Hauteur du pédoncule caudal	10,5–12,9	11,8	0,5	11,6–13,4	12,2	0,4
Distance entre l'origine de nageoire dorsale et l'origine de la nageoire anale	30,1–38,2	33,7	1,7	30,5–39,5	35,3	2,1
Distance entre l'origine de nageoire pectorale et l'origine de la nageoire pelvienne	25,6–31,2	28,2	1,6	25,1–32,4	27,5	1,8
Distance entre l'origine de nageoire pelvienne et l'origine de la nageoire anale	20,6–26,9	24	1,6	20,7–27	23,8	1,5
En % de la longueur de la tête						
Longueur du museau	29–34	32,1	1,2	26–40	32,5	4,1
Diamètre de l'œil	17–24	20,6	1,5	14–24	20,6	2,6
Longueur post-orbitale	45–50	47,4	0,9	42–51	47	2,4
Distance inter-orbitale	36–39	38	0,9	34–41	37,5	1,8
Longueur de la nageoire pectorale	63–90	78	5,7	66–84	75,9	4,1
Hauteur du pédoncule caudal	41–59	45,7	2,1	45–52	47,8	2,2

— TABLEAU 3.6 —

Données morphométriques de *L. setivimensis* (FSJF 3289, n = 15; FSJF 3297, n = 13; FSJF 3292, n = 19; spécimens non préservés, n = 10); *L. yahyaouii* (FSJF 3331, n = 10; FSJF 3313, n = 19).

	<i>L. setivimensis</i>			<i>L. yahyaouii</i>		
	min - max	moy	SD	min - max	moy	SD
Longueur standard (mm)	61–363			67–181		
En % de la longueur standard						
Hauteur du corps	21,0–31,5	26,6	2,5	24,5–32,1	28,3	1,9
Longueur de la tête	22,4–28,4	25	1,7	24,6–30,7	27	1,5
Longueur pré-dorsale	46,7–52,2	50,3	1,3	52,7–56,9	54	1,1
Longueur pré-pelvienne	48,4–54,8	51,7	1,4	52,7–57,0	54,5	1,2
Longueur pré-anale	73,3–79,5	76,1	1,6	75,4–80,6	77,2	1,3
Longueur de la base de la nageoire dorsale	11,5–16,3	14,1	1,1	12,9–15,2	13,9	0,6
Longueur de la base de la nageoire anale	6,4–9,4	8,3	0,7	7,8–9,0	8,5	0,3
Longueur de la nageoire anale	19,0–21,6	19,8	0,4	19,1–21,3	20,1	0,7
Longueur de la nageoire pelvienne	13,5–19,2	16,8	1,5	15,9–18,6	17,3	0,7
Longueur de la nageoire pectorale	16,8–22,3	19,7	1,2	18,4–21,3	19,9	0,7
Longueur du pédoncule caudal	14,4–18,4	17,1	0,8	16,1–19,4	17,5	0,8
Hauteur du pédoncule caudal	11,1–13,5	12,3	0,7	11,0–12,8	12,2	0,5
Distance entre l'origine de nageoire dorsale et l'origine de la nageoire anale	32,2–39,0	35,4	1,6	31,3–38,3	35,1	1,8
Distance entre l'origine de nageoire pectorale et l'origine de la nageoire pelvienne	22,1–30,4	26,7	1,8	24,0–30,8	27,6	1,5
Distance entre l'origine de nageoire pelvienne et l'origine de la nageoire anale	19,2–28,9	24,4	1,9	20,8–24,0	22,7	1
En % de la longueur de la tête						
Longueur du museau	27–38	32,9	2,6	28–37	32	2,1
Diamètre de l'œil	11–28	16,6	5	15–26	20,9	2,8
Longueur post-orbitale	45–50	47,6	1	45–50	47,1	1,5
Distance inter-orbitale	33–42	36,9	1,9	33–40	38	1,8
Longueur de la nageoire pectorale	69–84	77,2	3,3	65–79	74	3,6
Hauteur du pédoncule caudal	40–53	47,8	2,8	40–52	45,3	3,1

— TABLEAU 3.7—

Fréquences des caractères méristiques pour les espèces de *Luciobarbus* examinées.

Espèces	N	Rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale			N	Rayons ramifiés sur la nageoire dorsale			Rayons ramifiés sur la nageoire pelvienne	
		3	4	5		7½	8½	9½	7	8
<i>L. biscarensis</i>	26			26	64	5	59		22	42
<i>L. callensis</i>	34		19	4	60		60			60
<i>L. chelifensis</i>	15		15		26		26		2	24
<i>L. leptopogon</i>	18		18		39		39		1	38
<i>L. mascarensis</i>	15		13		29		29		5	24
<i>L. rifensis</i>	19		13	6	19		19			19
<i>L. setivimensis</i>	30	8	22		57		57		4	53
<i>L. yahyaouii</i>	19		1	18	29		27	2	4	25

— TABLEAU 3.8—

Fréquences du nombre des écailles sur la ligne latérale pour les espèces de *Luciobarbus* examinées.

Espèces	N	Nombres des écailles sur la ligne latérale										
		41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51
<i>L. biscarensis</i>	26									8	2	16
<i>L. callensis</i>	34			2	5	16	9	2				
<i>L. chelifensis</i>	15	4	9	2								
<i>L. leptopogon</i>	18	5	8	5								
<i>L. mascarensis</i>	15	14		1								
<i>L. rifensis</i>	19			10	6	3						
<i>L. setivimensis</i>	30			6	9	5	8	2				
<i>L. yahyaouii</i>	19		6	7	4	2						

Luciobarbus chelifensis se distingue de *L. biscarensis* en ayant 41-43 + 1-2 écailles sur la ligne latérale (vs. 49-51 + 1-2), 7½ rangées des écailles transversales supérieures (vs. 8½-9½), 4½-5½ rangées des écailles transversales inférieures (vs. 7½-8½), 4 rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale (vs. 5 rayons) (Tab. 3.7 et 3.8), l'origine de la nageoire dorsale située en avant de l'origine de la nageoire pelvienne (vs. nageoire dorsale située à l'arrière de la pelvienne), une base de nageoire anale plus large (8-10% SL vs. 6,0-8%), longueur de tête plus courte (22-26% SL vs. 26-29%), un pédoncule caudal plus large (hauteur du pédoncule caudal 46-52% HL vs. 41-47% pour *L. biscarensis*) (Tab. 3.2 et 3.4).

Luciobarbus chelifensis se distingue de *L. callensis* en ayant 41-43 + 1-2 échelles de ligne latérale (vs. 43-47 + 1-2), 4 rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale (vs. 4-5 rayons) (Tab. 3.7 et 3.8), une base de nageoire anale plus large (8-10% SL vs. 5-8%) (Tab. 3.2 et 3.4).

La nouvelle espèce se distingue de *L. leptopogon* par un diamètre d'œil plus petit (14-18% HL vs. 16-20%), une plus grande hauteur du corps à l'origine de la nageoire dorsale (25-31% SL vs. 20-27%), une longueur plus courte de la nageoire anale (17,5-18,5% SL vs. 19-22), une plus petite longueur de nageoire pelvienne (14-16% SL vs. 16-20%) et un dernier rayon dur non ramifié dentelé presque sur toute sa longueur (vs. un dernier rayon non ramifié dentelé à 2/3 de sa longueur) (Tab. 3.2 et 3.5).

Luciobarbus chelifensis se distingue de *L. rifensis* en ayant 41-43 + 1-2 écailles sur la ligne latérale (vs. 43-45 + 1-3), 4 rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale (vs. 4-5) (Tab. 3.7 et 3.8), une base de nageoire anale plus large (8-10% SL vs. 5-8%) (Tab. 3.2 et 3.5).

Luciobarbus chelifensis se distingue de *L. setivimensis* en ayant 41-43 + 1-2 écailles sur la ligne latérale (vs. 43-47 + 1-3), 4 rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale (vs. 3-4 rayons) (Tab. 3.7 et 3.8), un dernier rayon dur non ramifié dentelé presque sur toute sa longueur

(vs. un dernier rayon dur non ramifié dentelé à 2/3 de sa longueur), une nageoire anale courte (17,5-18,5% SL vs. 19-22%) et une distance inter-orbitale étroite (36-40% HL vs. 40-44%) (Tab. 3.2 et 3.6).

Luciobarbus chelifensis se distingue de *L. yahyaouii* en ayant 41-43 + 1-2 écailles sur la ligne latérale (vs. 42-45 + 1-2), 4 rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale (vs. 5 rayons) (Tab. 3.7 et 3.8), un dernier rayon dur non ramifié dentelé presque sur toute sa longueur (vs. un dernier rayon non ramifié dentelé à 2/3 de sa longueur), une nageoire anale courte (17,5-18,5% SL vs. 19-21), une nageoire pelvienne courte (14-16% SL vs. 16-19%) (Tab. 3.2 et 3.6).

Luciobarbus mascarensis se distingue de toutes les autres espèces de *Luciobarbus* examinées, à l'exception de *L. chelifensis* et *L. leptopogon*, en ayant généralement 41 + 1-2 écailles sur la ligne latérale (vs. 41-51 + 1-3) (Tab. 3.7).

Luciobarbus mascarensis se distingue de *L. biscarensis* en ayant habituellement 41 + 1-2 écailles sur la ligne latérale (vs. 49-51 + 1-2), 7½ rangées des écailles transversales supérieures (vs. 8½-9½), 4½-5½ rangées des écailles transversales inférieures (vs. 7½-8½), 4 rayons durs, non ramifiés sur la nageoire dorsale (vs. 5 rayons) (Tab. 3.7 et 3.8), l'origine de la nageoire dorsale située au même niveau ou avant l'origine de la nageoire pelvienne (vs. une nageoire dorsale située à l'arrière de la pelvienne), une nageoire anale longue (19-22% SL vs. 17-20%), un pédoncule caudal court (longueur du pédoncule caudal 15-17% SL vs. 16-19%) (Tab. 3.3 et 3.4).

Il se distingue de *L. callensis* en ayant habituellement 41 écailles sur la ligne latérale (vs. 43-47 + 1-3), 4 rayons durs, non ramifiés sur la nageoire dorsale (vs. 4-5 rayons) (Tab. 3.7 et 3.8), une nageoire anale courte (19-22% SL vs. 17-19%) (Tab. 3.3 et 3.4).

Cette nouvelle espèce se distingue de *L. chelifensis* en ayant une nageoire anale plus

importante (19-22% SL vs. 18-19%), un diamètre de l'œil plus gros (16-29% HL vs. 14-18%) (Tab. 3.2 et 3.3).

Luciobarbus mascarensis se distingue de *L. leptopogon* en ayant un corps plus haut (hauteur du corps à l'origine de la nageoire dorsale 26-31% SL vs. 20-27%) et un pédoncule caudal plus large (hauteur du pédoncule caudal 74-84% de sa longueur vs. 60-74%) (Tab. 3.3 et 3.5).

Il se distingue de *L. rifensis* en ayant 41 + 1-2 écailles sur la ligne latérale (vs. 43-45 + 1-3), 4 rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale (vs. 4-5 rayons) (Tab. 3.7 et 3.8), une nageoire anale longue (19-22% SL vs. 16-19%), une base de nageoire anale plus large (7-10% SL vs. 6-8%) et un pédoncule caudal plus large (hauteur du pédoncule caudal 74-84% de sa longueur vs. 60-78%) (Tab. 3.3 et 3.5).

Luciobarbus mascarensis se distingue de *L. setivimensis* en ayant habituellement 41 + 1-2 écailles sur la ligne latérale (vs. 43-47 + 1-3), 4 rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale (vs. 3-4 rayons) (Tab. 3.7 et 3.8) et une distance inter-orbitale étroite (36-40% HL vs. 40-44%) (Tab. 3.3 et 3.6).

Cette nouvelle espèce se distingue de *L. yahyaouii* en ayant habituellement 41 + 1-2 écailles sur la ligne latérale (vs. 42-45 + 1-2), 4 rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale (vs. 5 rayons) (Tab. 3.7 et 3.8), une plus grande distance entre l'origine de la nageoire pelvienne et celle de l'anale (24-28% SL vs. 21-24%) et un pédoncule caudal plus court (longueur du pédoncule caudal 15-17% SL vs. 16-19,4) (Tab. 3.3 et 3.6).

III.3.2. Deux espèces nouvelles en Algérie : évidence génétique

Les reconstructions phylogénétiques obtenues par la méthode bayésienne et l'analyse du « Maximum Likelihood » produisent des topologies similaires dans la formation des clades. Ce-

pendant, il y a quelques différences dans les valeurs des nœuds qui correspondent aux probabilités postérieures et bootstrap des clades en question.

L'arbre phylogénétique (Fig. 3.2) obtenu par l'inférence bayésienne issu de l'analyse du cyt b et D-loop (1610 pb) soutient la monophylie du genre *Luciobarbus*. Cet arbre a également révélé une divergence génétique entre les différents clades dont tous les haplotypes sont spécifiques, avec une structuration géographique évidente. En effet, on distingue :

1. La lignée ibérique, fortement soutenue en analyse bayésienne et en Maximum Likelihood (clade S ; PP : 1, BT :100) comprend uniquement les individus de *Luciobarbus setivimensis*, provenant des rivières de la Kabylie (Algérie).
2. Deux autres clades méditerranéens, bien distincts et fortement soutenus en analyse bayésienne et en Maximum Likelihood (clade Y, PP : 1, BT :100 ; clade R, PP : 1, BT :100) correspondant à *L. yahyaoui* du bassin de Moulouya (Maroc) et *L. rifiensis* du bassin de Laou et Loukos (Maroc), respectivement.
3. Deux grands groupes de barbeaux comprennent tous les individus provenant des oueds de l'Atlas tellien (Algérie, Tunisie) qui coulent en direction du nord pour se jeter dans la mer Méditerranéenne. Ils s'agissent de :
 - a) un clade C (PP : 1, BT:100) regroupant tous les individus de *Luciobarbus callensis* en provenance de nord-est et dans lequel un premier sous-clade sépare les individus du bassin de l'oued Sybouse (Algérie) et de l'oued Medjerda (Tunisie) de ceux en provenance de l'est de Tunisie (oued Abid) ;
 - b) les échantillons en provenance de nord-ouest (depuis Mostaganem jusqu'Alger) divisés en trois clades monophylétiques. Notons que ces trois clades (L, Ch et M) sont fortement soutenus (PP_L :1, BT_L:100 ; PP_{Ch} :1, BT_{Ch} :100. PP_M :1, BT_M :100) (Fig. 3.2) :

- le premier (clade L), inclus tous les spécimens de *L. leptopogon* endémiques des bassins côtiers algérois (oued Hammam Melouane, Blida) ;
 - le second (clade Ch), inclus tous les individus provenant du bassin de Cheliff à l'ouest d'Alger (de Aïn Defla à l'amont jusqu'à Mostaganem à l'estuaire). Ce nouveau clade sera décrit dans ce chapitre comme *L. chelifensis*;
 - le dernier clade M comprend tous les individus provenant de l'o. Taria et l'o. Tifrit (bassin de Macta, Mascara). Ce groupe de barbeaux sera décrit comme *L. mascarensis*.
4. Dans les oueds du Sahara oriental de l'Algérie, toutes les populations de *L. biscarensis* provenant de M'Sila, Batna, Biskra, Khenchela et celles de Tassili sont regroupés au sein du même clade « B ».

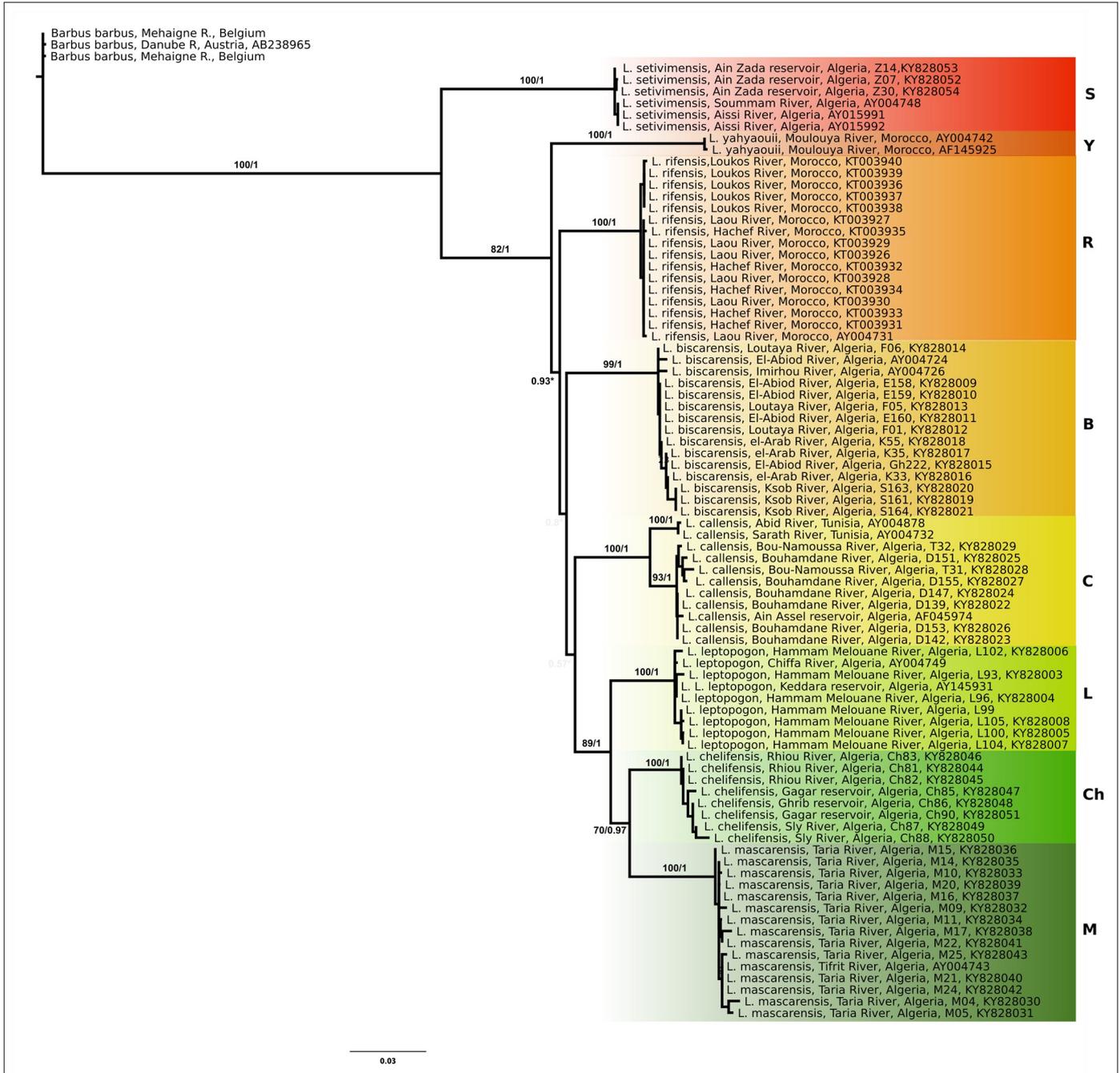


Figure 3.2— Arbre phylogénétique obtenu par la méthode bayésienne à partir du jeu de données de l'ADNmt (cyt b et D-loop). Les valeurs indiquées sur les branches correspondent aux valeurs de bootstrap en % (à gauche) et en probabilité postérieure bayésienne (PP) (à droite). Les lettres indiquées à droite de chaque clade correspondent aux espèces: **B**: *L. biscarensis*; **C**: *L. callensis*; **Ch**: *L. chelifensis*; **L**: *L. leptopogon*; **R**: *L. rifensis*; **S**: *L. setivimensis*; **Y**: *L. yahyaouii*.

III. 3.3. Description des espèces nouvelles

Comme les deux clades « Ch » et « M » sont bien distincts sur le plan génétique et morphologique, il était clair qu'il s'agit de deux espèces nouvelles. Elles sont donc décrites dans le texte ci-dessous.

III.3.3.1. *Luciobarbus chelifensis*, sp. nov. (Fig. 3.3, 3.4 et 3.7)

Holotype. RMCA 2016-024-P-0010, 128 mm SL; Algérie: wilaya Chelif, Oued Sly à l'ouest du village Ouled Ben Abdelkader, 36,027°N 1,266°E; Coll. A. Brahimi, 23 juin 2016.

Paratypes. RMCA 2016-024-P-0011-0016, 6 ind., 102–152 mm SL; mêmes données que l'holotype.

Matériel utilisé pour l'analyse moléculaire. RMCA DNA-2016-024-P-Ch81, RMCA DNA-2016-024-P-Ch82, RMCA DNA-2016-024-P-Ch83, Algérie: wilaya Relizane: oued Rhiou près du village Sidi Abed, 36,010°N 0,993°E (GenBank accession numbers: Cyt b: KY828044, KY828045, KY828046; D-loop: KY828098, KY828099, KY828100). — RMCA DNA-2016-024-P-Ch85, RMCA DNA-2016-024-P-Ch90, Algérie: wilaya Relizane: barrage Gagar près du village Ouled Taieb, 35,908°N 1,0086°E (GenBank accession numbers: Cyt b: KY828047, KY828051; D-loop: KY828101, KY828097). — RMCA DNA-2016-024-P-Ch87, RMCA DNA-2016-024-P-Ch88, Algérie: wilaya Chelif: oued Sly à l'ouest du village Ouled Ben Abdelkader, 36,027°N 1,266°E (GenBank accession numbers: Cyt b: KY828049, KY828050; D-loop: KY828103, KY828096). — RMCA DNA-2016-024-P-Ch86, Algérie: wilaya: Ain Defla.: barrage Ghrib sur l'oued Chorffa, 36,141°N 2,563°E (GenBank accession numbers: Cyt b: KY828048; D-loop: KY828102).

Description. Voir les figures 3.3, 3.4 et 3.7 pour l'apparence générale de l'espèce. Les données morphométriques sont indiquées dans le tableau 3.2 et les données méristiques sont mentionnées dans les tableaux 3.7 et 3.8.

Luciobarbus chelifensis est une espèce de taille moyenne avec une tête modérément longue. Corps plus profond à l'origine de la nageoire dorsale. Sa hauteur diminue continuellement vers la base de la nageoire caudale. La longueur du pédoncule caudal fait 1,2-1,5 fois de sa hauteur. Museau arrondi. Bouche inférieure. Origine de la nageoire dorsale située avant de l'origine de la nageoire pelvienne. L'origine de la nageoire anale située légèrement en arrière du milieu de la distance comprise entre les origines de la nageoire dorsale et la caudale. Nageoire anale n'atteignant pas la base de la nageoire caudale. Nageoire pectorale atteignant environ 60 à 75% de la distance comprise entre son origine et celle de la nageoire pelvienne. Nageoire pelvienne atteignant l'extrémité du dernier rayon de la nageoire dorsale lorsque cette dernière (dorsale) soit repliée. L'extrémité de la nageoire pelvienne atteignant approximativement l'anus. Nageoire dorsale avec profil droit ou légèrement convexe. Nageoires pectorales et anales avec profil convexes. Nageoire caudale fourchue avec des lobes arrondis et égaux. Nageoire dorsale avec 4 rayons durs non ramifiés et 8½ rayons ramifiés. Dernier rayon dur non ramifié dentelé presque sur toute sa longueur. Nageoire anale avec 3 rayons durs non ramifiés et 5½ ramifiés. Nageoire pectorale avec 15-18 rayons (mode 16). Nageoire pelvienne avec 7-8 rayons (mode 8). Ligne latérale continue avec 41-43 écailles sur toute sa longueur et 1-2 écailles supplémentaires sur la base de la nageoire caudale. 7½ rangées d'écailles transversales supérieures et 4½-5½ (mode 4½) rangées d'écailles transversales inférieures. Dents pharyngiennes en trois rangées: 4 + 3 + 2.

Coloration. Doré blanchâtre sur le ventre, doré à gris verdâtre sur le flanc et le dos, une bande sombre sur le long de la ligne latérale, les nageoires paires et la nageoire anale sont jaunâtre-orangé, les nageoires impaires (dorsale et caudale) sont grises.

Etymologie. *Luciobarbus chelifensis* est nommée « chelifensis » parce qu'elle prend le nom de son bassin ou elle vit (bassin de Chéelif, nord-ouest de l'Algérie). On propose comme un nom commun, anglais « Chelif barbel » et, en français, « le barbeau du Chelif ».

Répartition. *L. chelifensis* occupe les rivières du bassin versant de Chelif, situé à nord-ouest de l'Algérie et qui s'étend sur une distance d'environ 800 km. Ce bassin comprend toutes les rivières de l'Ouarsenis. Il commence par couler du sud (o. Touil ; 35,603°N, 1,876° E ; alt. 836 m) et du sud-ouest (o. Nahr-Ouassel ; 35,616°N, 1,841°E ; alt. 846 m) vers le nord (barrage Ghrib, Chéelif, Fdda et Sly) jusqu'au bas-Chelif dans la région de Relizane (oued Rhiou) pour enfin, se déverser dans la mer Méditerranée à Mostaganem (36,017°N, 0,287°E).

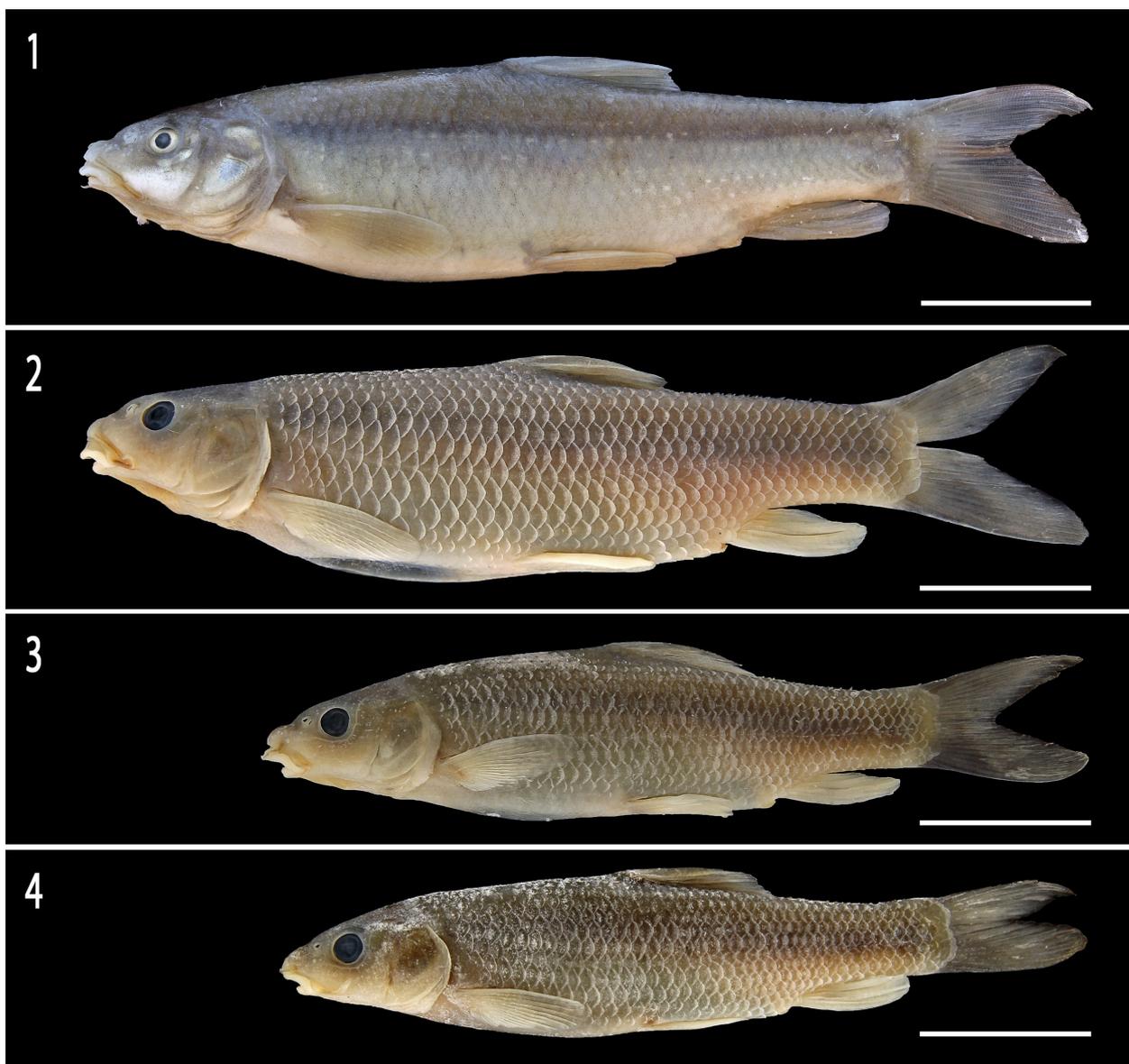


Figure 3.3— *Luciobarbus chelifensis*: vue latérale; 1 : RMCA 2016-024-P-0010, holotype, 129 mm SL; 2 : RMCA 2016-024-P-0013, paratype, 126 mm SL; 3 : RMCA 2016-024-P-0015, paratype, 107 mm SL; 4 : RMCA 2016-024-P-0016, paratype, 102 mm SL; échelle = 30 mm. Ces spécimens sont conservés dans l'éthanol après une fixation dans le formol.

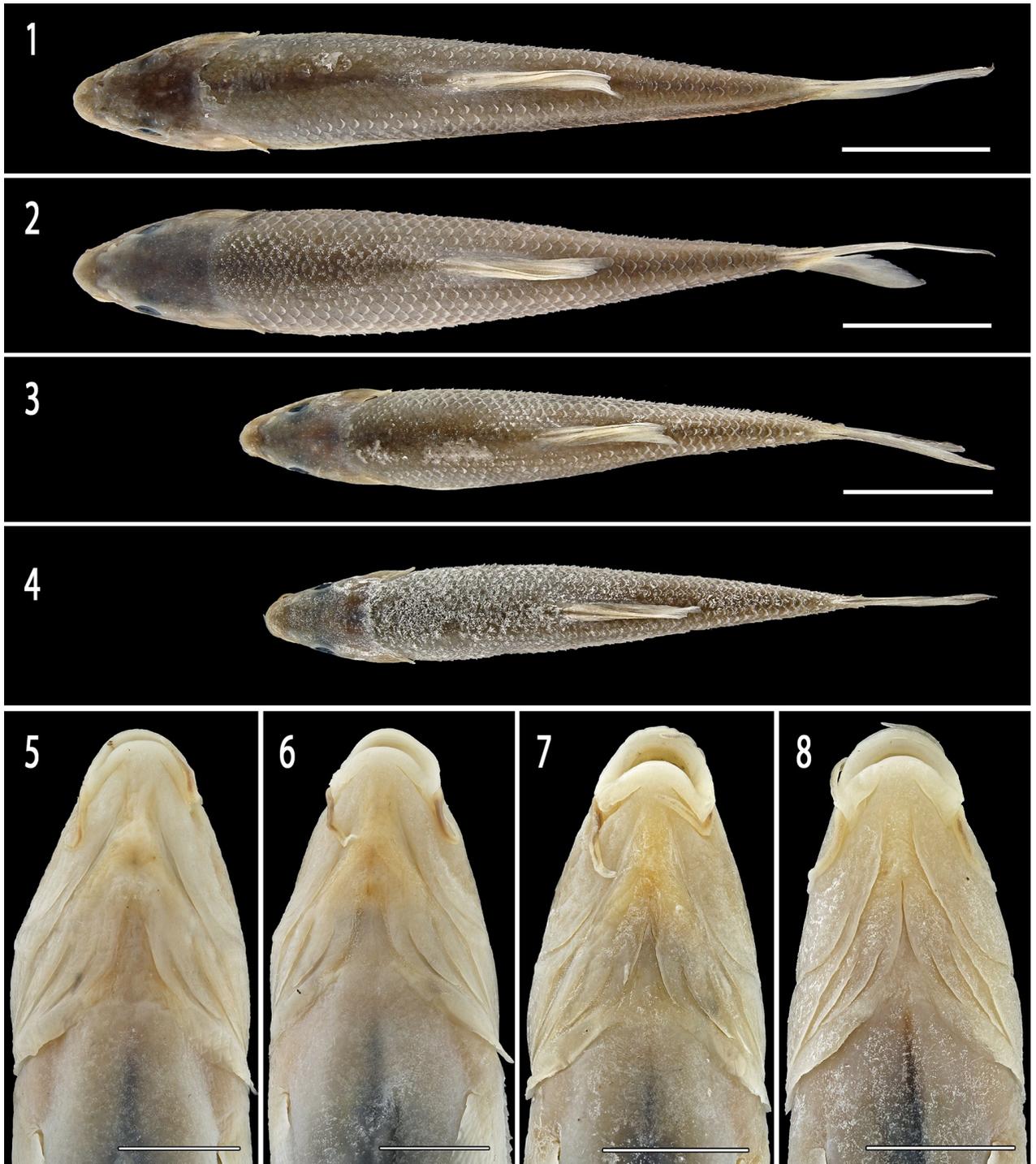


Figure 3.4— *Luciobarbus chelifensis* : vue dorsale ; 1 : RMCA 2016-024-P-0010, holotype, 129 mm SL; 2 : RMCA 2016-024-P-0013, paratype, 126 mm SL; 3 : RMCA 2016-024-P-0015, paratype, 107 mm SL; 4 : RMCA 2016-024-P-0016, paratype, 102 mm SL; échelle : 1–4 = 30 mm. Vue ventrale de la tête ; 5 : RMCA 2016-024-P-0010, holotype, 129 mm SL; 6 : RMCA 2016-024-P-0013, paratype, 126 mm SL; 7 : RMCA 2016-024-P-0015, paratype, 107 mm SL; 8 : RMCA 2016-024-P-0016, paratype, 102 mm SL; échelle: 5–8 = 10 mm. Ces spécimens sont conservés dans l'éthanol après une fixation dans le formol.

III.3.3.2. *Luciobarbus mascarensis*, sp. nov. (Fig. 3.5, 3.6 et 3.7)

Holotype. RMCA 2016-024-P-0017, 126,1 mm SL; Algérie: wilaya de Mascara : oued Taria nord de Meftah Sidi Boubekeur, 35,110°N, 0,067°E; A. Brahim, A. El-Najar & M. Kadjame, 1 mai 2016.

Paratypes. RMCA 2016-024-P-0018-0026, 9 ind., 66–188 mm SL; mêmes données que l'holotype.

Matériel utilisé pour l'analyse moléculaire. RMCA DNA-2016-024-P-M09-M22; Algérie: wilaya de Mascara, oued Taria au nord de Meftah Sidi Boubekeur, 35,110°N, 0,067°E (GenBank accession numbers: Cyt b: KY828030, KY828031, KY828032, KY828033, KY828034, KY828035, KY828036, KY828037, KY828038, KY828039, KY828040, KY828041, KY828042, KY828043; D-loop: KY828082, KY828083, KY828084, KY828085, KY828086, KY828087, KY828088, KY828089, KY828090, KY828091, KY828092, KY828093, KY828094, KY828095).

Description. Voir les figures 3.5, 3.6 et 3.7 pour l'aspect général du poisson. Les mesures morphométriques et les données méristiques sont consignées respectivement dans les tableaux 3.3, 3.7 et 3.8.

Espèce de taille moyenne, avec une tête modérément longue. De la vue dorsale, une discontinuité bien marquée entre la tête et le dos. La plus grande largeur du corps située entre les origines des nageoires pectorales et dorsale. La hauteur du corps diminue continuellement vers la base de la nageoire caudale. La longueur du pédoncule caudal fait 1,2-1,3 fois de sa hauteur. Museau arrondi. Bouche inférieure. Origine de la nageoire dorsale au même niveau légèrement avant l'origine de la nageoire pelvienne. L'origine de la nageoire anale située légèrement en arrière du milieu de la distance comprise entre les origines de la nageoire dorsale et la caudale. Nageoire anale atteignant la base de la nageoire caudale. Nageoire pectorale atteignant environ 59

à 77% de la distance comprise entre son origine et celle de la nageoire pelvienne. Nageoire pelvienne n'atteignant pas l'extrémité du dernier rayon de la nageoire dorsale lorsque cette dernière (dorsale) soit repliée. L'extrémité de la nageoire pelvienne atteignant approximativement l'anus. Nageoire dorsale avec profil droit ou légèrement convexe. Nageoires pectorales et anales avec profil convexes. Nageoire caudale fourchue avec des lobes arrondis et égaux. Nageoire dorsale avec 4 rayons durs non ramifiés et 8½ rayons ramifiés. Dernier rayon dur non ramifié dentelé à 2/3 de sa longueur. Nageoire anale avec 3 rayons durs non ramifiés et 5½ ramifiés. Nageoire pectorale avec 13-16 rayons (mode 15). Nageoire pelvienne avec 7-8 rayons (mode 8). Ligne latérale continue avec 41 (n = 14) et 43 (n = 1) écailles sur toute sa longueur et 1-2 écailles supplémentaires sur la base de la nageoire caudale. 7½ rangées d'écailles transversales supérieures et 4½-5½ (mode 5½) rangées d'écailles transversales inférieures. Dents pharyngiennes en trois rangées: 4 + 3 + 2.

Coloration. Corps brun jaunâtre, tête brune, les nageoires jaunâtres-orangés.

Etymologie. Ce barbeau a été trouvé dans région de Mascara, au nord-ouest de l'Algérie et son nom dérive de la ville proche. Le nom commun sera « le barbeau de Mascara » et, en anglais, « Mascara barbel ».

Répartition. *L. mascarensis* habite les rivières du grand bassin versant de la Macta, situé à nord-ouest de l'Algérie. Cette espèce occupe les eaux de l'o. Mebtouh en amont (35,520°N, 0,201°W) jusqu'aux l'oued Makerra en aval (35,173°N, 0,683°W ; alt. 494 m). Elle occupe également les eaux de l'oued El Hammam à l'est qui donne naissance à trois rivières, où se rejoignent les oueds Melrir (35,175°N, 0,145°W ; alt. 345 m), l'oued Hounet (formé par la confluence des oueds Sefioum et Berbour) (35,240°N, 0,091°W ; alt. 285 m) et l'oued Sahhouat (formé par la confluence des oueds Taria et Saïda) (35,117°N, 0,004°W ; alt. 437 m).



Figure 3.5— *Luciobarbus mascarensis*: vue latérale; 1 : RMCA 2016-024-P-0017, holotype, 129 mm SL; 2 : RMCA 2016-024-P-0021, paratype, 123 mm SL; 3 : RMCA 2016-024-P-0024, paratype, 120 mm SL; 4 : RMCA 2016-024-P-0025, paratype, 93 mm SL; Algérie: oued Taria nord de Meftah Sidi Boubekeur ; échelle = 30 mm. Ces spécimens sont conservés dans l'éthanol après une fixation dans le formol.

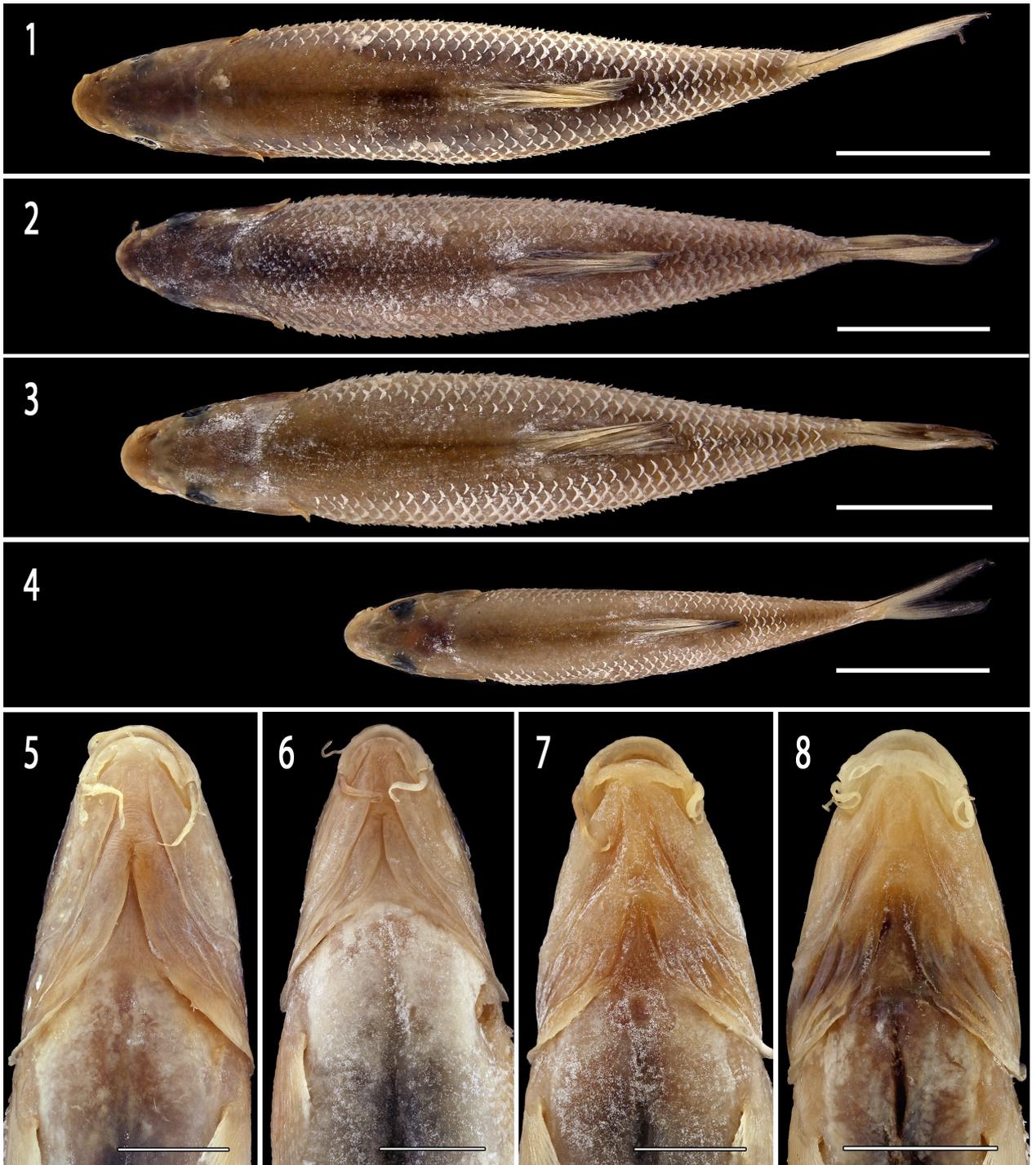


Figure 3.6— *Luciobarbus mascarensis*, vue dorsale ; 1 : RMCA 2016-024-P-0017, holotype, 129 mm SL; 2 : RMCA 2016-024-P-0021, paratype, 123 mm SL; 3 : RMCA 2016-024-P-0024, paratype, 120 mm SL; 4 : RMCA 2016-024-P-0025, paratype, 93 mm SL; échelle : = 30 mm. Vue ventrale de la tête ; 5 : RMCA 2016-024-P-0017, holotype, 129 mm SL; 6 : RMCA 2016-024-P-0021, paratype, 123 mm SL; 7 : RMCA 2016-024-P-0024, paratype, 120 mm SL; 8 : RMCA 2016-024-P-0025, paratype, 93 mm SL; échelle = 10 mm. Ces spécimens sont conservés dans l'éthanol après une fixation dans le formol.

III.3.4. Clé de détermination des espèces méditerranéennes de *Luciobarbus* au Maghreb

Finalement, nous proposons une clé de détermination : le genre *Luciobarbus* comprend, dans les rivières méditerranéennes nord-africaines, huit espèces dont deux sont décrites pour la première fois en Algérie. En réalité, l'identification de ces espèces à partir de leur morphologie n'est pas simple. En recoupant les informations obtenues avec l'ensemble des caractères morphologiques (Tab. 3.2-3.8), il est néanmoins possible, dans la plupart des cas, d'arriver à reconnaître l'espèce (Fig. 3.7-3.9).

1a - Bouche très infère, museau dépassant nettement la bouche, pourvu de quatre barbillons dont les deux barbillons antérieurs situés sur la pointe de museau.

.....*Luciobarbus guercifensis*

1b - Bouche infère ou plus ou moins infère, pourvu de quatre barbillons dont les deux barbillons antérieurs situés derrière le museau.

.....2

2a - Habituellement, 49-51+1-3 écailles sur la ligne latérale ; 7½-8½ rangées d'écailles transversales inférieures ; origine de la nageoire dorsale située en arrière de celle de la nageoire pelvienne.

.....*Luciobarbus biscarensis*

2b - Habituellement, 41-47+1-3 écailles sur la ligne latérale ; 4½-6½ rangées d'écailles transversales inférieures ; origine de la nageoire dorsale située au même niveau ou avant de celle de la nageoire pelvienne.

.....3

3a - Le dernier rayon, dur non ramifié de la nageoire dorsale est dentelé à 2/3 de sa longueur ; longueur de la nageoire anale 19-22% SL.

.....4

3b - Le dernier rayon, dur non ramifié de la nageoire dorsale est dentelé presque sur toute sa longueur ; longueur de la nageoire anale 16-19% SL.

.....7

4a - Longueur pré-dorsale : 46–52% SL.

.....5

4b - Longueur pré-dorsale : 52–58% SL.

.....6

5a - Distance inter-orbitale 36–39% HL; 41-43+1–2 écailles sur la ligne latérale

.....*Luciobarbus leptopogon*

5b - Distance inter-orbitale 40–44% HL; 43–47+1–3 écailles sur la ligne latérale.

.....*Luciobarbus setivimensis*

6a - Distance entre l'origine de la nageoire pelvienne et celle de la nageoire anale 21-24% SL; longueur du pédoncule caudal 1,3-1,5 de sa hauteur; habituellement 5 (très rarement 4) rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale

.....*Luciobarbus yahyaoui*

6b - Distance entre l'origine de la nageoire pelvienne et celle de la nageoire anale 24-29% SL; longueur de pédoncule caudal 1,2–1,3 de sa hauteur; 4 rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale

.....*Luciobarbus mascarensis*

7a - Longueur de la base de la nageoire anale 8-10% SL; 41-43+1-2 écailles sur la ligne latérale .

.....*Luciobarbus chelifensis*

7b - Longueur de la base de la nageoire anale 6-8% SL; 43-47+1-3 écailles sur la ligne latérale.

..... 8

8a - $x = [-(H/SL)*47,761]+[(PL/SL)*1834,507]+ [(PédH/SL)*5010,959]-496,387$

.....*Luciobarbus callensis*

8b - $x = [(H/SL)*62,138]+[(PL/SL)*1648,624]+[(PédH/SL)*4782,782]-462,939$

.....*Luciobarbus rifensis*



Figure 3.7— Espèces de *Luciobarbus* des bassins méditerranéens d’Afrique du nord. *Luciobarbus chelifensis* (matériel non préservé), 150 mm SL, Algérie, Chelif, oued Sly; *Luciobarbus mascarensis*, FSJF 76² 7, 565 mm SL, Algérie, Mascara, oued el Hammam.



Figure 3.8— Espèces de *Luciobarbus* des bassins méditerranéens d’Afrique du nord. *Luciobarbus biscarensis* (matériel non préservé), 300 mm SL, Algérie, Biskra, oued El-Abiod à l’amont du barrage Foum-El-Ghreza; *Luciobarbus callensis*, FSJF 3017, 250 mm SL, Tunisie, l’aval du barrage Zouitina; *Luciobarbus guercifensis*, FSJF 7755, 584 mm SL, Maroc, Guefaït, oued Za.



Figure 3.9— Espèces de *Luciobarbus* des bassins méditerranéens d'Afrique du nord. *Luciobarbus leptopogon*, FSJF 76² 8, 564 mm SL, Algérie, Blida, oued Hammam Melouane; *Luciobarbus rifensis*, FSJF 3335, 220 mm SL, Maroc, Chefchaouene, oued Laou; *Luciobarbus setivimensis*, FSJF 76³ 6, 644 mm SL, Algérie, oued Remila du bassin de oued Soummam; *Luciobarbus yahyaouii*, FSJF 3313, 160 mm SL, Maroc, Guefaït, oued Za.

III. 4. Discussion : Distances génétiques et différences phénotypiques : deux phénomènes indépendants ?

Les *Luciobarbus* endémiques des rivières marocaines, algériennes et tunisiennes n'ont pas encore livré tous leurs mystères, bien que des espèces nouvelles ont été récemment décrites (Casal-Lopez *et al.*, 2015 ; Doadrio *et al.*, 2016a, 2016b ; Brahimi *et al.*, 2017), des zones encore mal prospectées, particulièrement en Algérie, devraient nous révéler l'existence d'espèces non repérées ou de mettre en évidence des espèces cryptiques ou jumelles (Brahimi *et al.* papier en préparation).

L'utilisation des caractères morphologiques externes a ses limites dans les travaux de taxinomie. Néanmoins, à la fin du XX^{ème} siècle et au début du XXI^{ème} siècle, de nouvelles approches se sont développées, telles les techniques moléculaires, en systématique et en biologie de la conservation. Pour certaines espèces de barbeaux, l'inclusion de caractères moléculaires a facilité la révision taxinomique en augmentant le pouvoir de discrimination entre elles et donc de contribuer à la description des nouvelles espèces.

On peut citer ici, l'exemple de *L. callensis* des bassins du nord-est en Algérie et Tunisie et *L. rifensis* des bassins du nord-ouest au Maroc. En effet, ces deux groupes sont difficiles à discerner sur la base de leur morphologie, alors qu'ils le sont **facilement** à l'aide des marqueurs génétiques (Casal-Lopez *et al.*, 2015).

Cependant, les caractères moléculaires, notamment la distance génétique calculée entre groupes, doivent toutefois être analysée avec prudence car il n'y a pas un seuil de distinction bien fixe en fonction de la variabilité génétique présente dans chaque espèce pour prédire des différences biologiques significatives et pertinentes. Ainsi qu'il n'y a pas toujours une concordance entre la distance génétique et la divergence morphologique observée entre les espèces. En effet, pour certains poissons d'eau douce, cette approche (distance génétique) combinée à

d'autres informations (biologiques, écologiques, géographiques,...) a permis d'invalider ou mise en synonymie des groupes distincts morphologiquement dans le cas de faible distance génétique (le cas de l'épinoche *Gasterosteus gymnuris*, espèce invalide et synonyme de *Gasterosteus aculeatus* en Europe : Denys *et al.*, 2015). On en vient donc à parler **d'espèces cryptiques** (sœurs ou jumelles) et **d'espèce polytypique**.

D'un point de vue méthodologique, les analyses moléculaires, et plus particulièrement les analyses phylogénétiques, ne mettent en évidence que des lignées évolutives. Les arbres phylogénétiques devraient également être utilisés avec précaution, afin d'éviter de considérer à tort une « population » appartenir à la même espèce, faisant un clade légèrement différent comme espèce différente et la décrire comme espèce cryptique. Bien que, la validité d'une espèce n'est permise que s'il y a concordance avec d'autres informations tels que la morphologie, la biologie, l'écologie...(Kottelat & Freyhof, 2007 ; Denys *et al.*, 2015 ; Brahim *et al.*, 2017), ce qui justifier également notre choix de combiner plusieurs disciplines. Cependant, cela n'est pas si simple : les *Luciobarbus* nord-africains examinés, à l'exception de *L. guercifensis* et *L. bisca-rensis*, sont très proches morphologiquement et les mesures morphométriques chevauchent souvent. Des efforts considérables ont été déployés pour détecter quelques caractères morphologiques externes fiables, pour fournir la clé d'identification mentionnée ci-dessus.

Partie 4

Considérations biogéographiques
et systématiques
sur les espèces des barbeaux
endémiques au Maghreb

IV.1. Introduction

Au Maghreb, la systématique des espèces des barbeaux est particulièrement confuse. En effet, leur taxonomie a été très largement remaniée aux cours ces dernières années (Almaça, 1966, 1970, 1971; Berrebi, 1981 ; Doadrio *et al.*, 1998 ; Casal-Lopez *et al.*, 2015 ; Brahim *et al.*, 2016 ; Brahim *et al.*, 2017), sans qu'aucune révision ne puisse statuer de façon définitive la position systématique des différents populations (El Gharbi *et al.*, 1993).

La taxonomie actuelle des barbeaux du Maghreb est toujours basée sur la première systématique établie par Boulenger (1911) et Pellegrin (1921) sur l'ichtyofaune nord-africaine, basée sur des caractères morphologiques, seulement.

Cependant, l'arrivée de la génétique moléculaire (Machordom & Doadrio, 2001 ; Tsigonopoulos *et al.*, 2003 ; Gante, 2011 ; Casal-Lopez *et al.*, 2015 ; Doadrio *et al.*, (2016a, 2016b), Brahim *et al.*, 2016 ; Brahim *et al.*, 2017) a apporté des modifications taxonomiques majeures et clarifié la répartition de ces espèces.

Comme déjà évoqué précédemment, dans l'étude phylogénétique des barbeaux du Maghreb (Partie 2), le genre *Luciobarbus* montre une grande diversité spécifique en Afrique du Nord avec **22 espèces valides**, dont 15 espèces répandues au Maroc, 7 en Algérie et seulement 2 en Tunisie.

Les résultats basés sur la divergence génétique de l'ADN mitochondrial ont montré la présence de trois nouveaux clades génétiques proviennent de bassins méditerranéens en Algérie, dont deux espèces nouvelles ont fait l'objet d'une description taxonomique au cours de ce travail (Partie 3).

Dans ce chapitre, nous nous sommes intéressés à une révision basée sur les résultats des études génétiques et morphologiques, ainsi les données disponibles sur le catalogue en ligne

pour les poissons (Eschmayer *et al.*, 2017), en clarifiant la systématique et la répartition géographique des barbeaux au Maghreb.

IV.2. Cadre d'étude et échantillonnage

Afin de réaliser cette étude, un total de 518 barbeaux ont été collectés entre les années 2013 et 2016, en intégrant des échantillons provenant de la collection du Musée Alexander Koenig de Bonn (Allemagne).

En Tunisie, un total de 56 spécimens collectés sur quatre sites. Il s'agit de 21 spécimens de l'o. Abid (Cap Bon), 6 de l'o. Ghezala (Mejerda), 20 de l'o. Kébir (Zouitina) et 9 sur l'o. Zahzah (Zeroud).

En Algérie, un total de 212 spécimens ont été prélevés dans six bassins méditerranéens : 21 dans le bassin de Seybouse (El-Taref et Guelma), 15 dans les bassins de l'est, 60 de l'o. Hammam Melouane (Blida), 26 du bassin de Cheliff collectés sur trois points différents (Ain-Defla, Chelef et Relizane) et 29 de l'o. Taria et de l'o. Tifrit du grand bassin de Macta à l'extrême ouest (Mascara). D'autres spécimens ($n = 61$) ont été capturés dans les bassins de la Kabylie (o. Soummam et o. Boussalem).

Pour les barbeaux sahariens, un total de 157 spécimens ont été collectés en provenance de cinq sites: 19 spécimens du barrage Fontaine des Gazelles (Biskra), 31 du barrage Foum-El-Gherza (Biskra), 24 de l'o. El-Abiod (Batna), 24 de l'o. El-Arab (Khenchela), 7 de l'o. Ksob (M'Sila), 52 du bassin de Guir collectés sur deux points différents (barrage de Béchar et Foggaras d'Adrar). Ces derniers ont par ailleurs fait l'objet d'une étude plus détaillée (voir partie 5).

Au Maroc, des barbeaux ont été recueillis dans le versant méditerranéen de Moulouya (29 spécimens) et d'autres dans le versant atlantique ($n = 64$) : l'o. El-Mahel (Chichaoua – Haut Atlas) et l'o. Beth (Moyen Atlas). Les barbeaux de ce dernier site ont fait l'objet d'une étude

sur l'alimentation de la loutre (*Lutra lutra*) (Libois *et al.*, 2015) (voir partie: Publications).

Les sites d'échantillonnage sont indiqués sur les cartes de répartition des espèces (voir résultats et discussion).

IV.3. Résultats et Discussion

IV.3.1. Diversité spécifique et implications taxonomiques

Au cours de cette étude, 67 sites répartis sur 26 bassins au Maghreb ont été analysés (Fig. 2.1) révélant la présence de 22 espèces valides de barbeaux dont deux nouvelles espèces sont décrites pour la première fois en Algérie. La 23^{ème} espèce est en cours de description.

IV.3.1.1. Espèces hexaploïdes

Ce groupe est présenté par trois espèces appartenant aux genres *Carasobarbus* et *Labeobarbus*, limitées au Maroc (Roberts, 1975 ; Berrebi, 1995 ; Tsigenopoulos *et al.*, 2010). Elles vivent en sympatrie (Berrebi, 1981 ; Doadrio, 1994 ; Libois *et al.*, 2015 ; obs. pers.) : *C. fritschii* (Gunther, 1874) et *L. reinii* (Gunther, 1874) dans le bassin du Kasab (Tensift), *C. fritschii* et *C. harterti* (Gunther, 1901) dans le bassin de l'Oum-er-Rbia.

IV.3.1.1.1. Genre *Carasobarbus*

Nom valide actuel

Carasobarbus Karaman, 1971 (Bănărescu, 1997 ; Ekmekçi & Bănărescu, 1998 ; Borkenhagen *et al.*, 2011 ; Borkenhagen & Krupp, 2013 ; Jouladeh-Roudbar *et al.*, 2015 ; Yang *et al.*, 2015 ; Doadrio *et al.*, 2016a ; Mohamed *et al.*, 2016 ; Borkenhagen, 2017 ; Esmaili *et al.*, 2017 ; Eschmeyer *et al.*, 2017).

Diagnostic

Des cyprinidés de taille moyenne, nageoire dorsale avec un dernier rayon non ramifié ossifié et lisse (non denticulé), 9 à 10 rayons ramifiés sur la nageoire dorsale, 6 rayons ramifiées sur la nageoire anale, la ligne latérale avec 25 à 39 écailles; l'os pharyngien avec 3 rangées de dents : 2+3+5

Dans ce genre, on trouve les espèces suivantes, uniquement au Maroc :

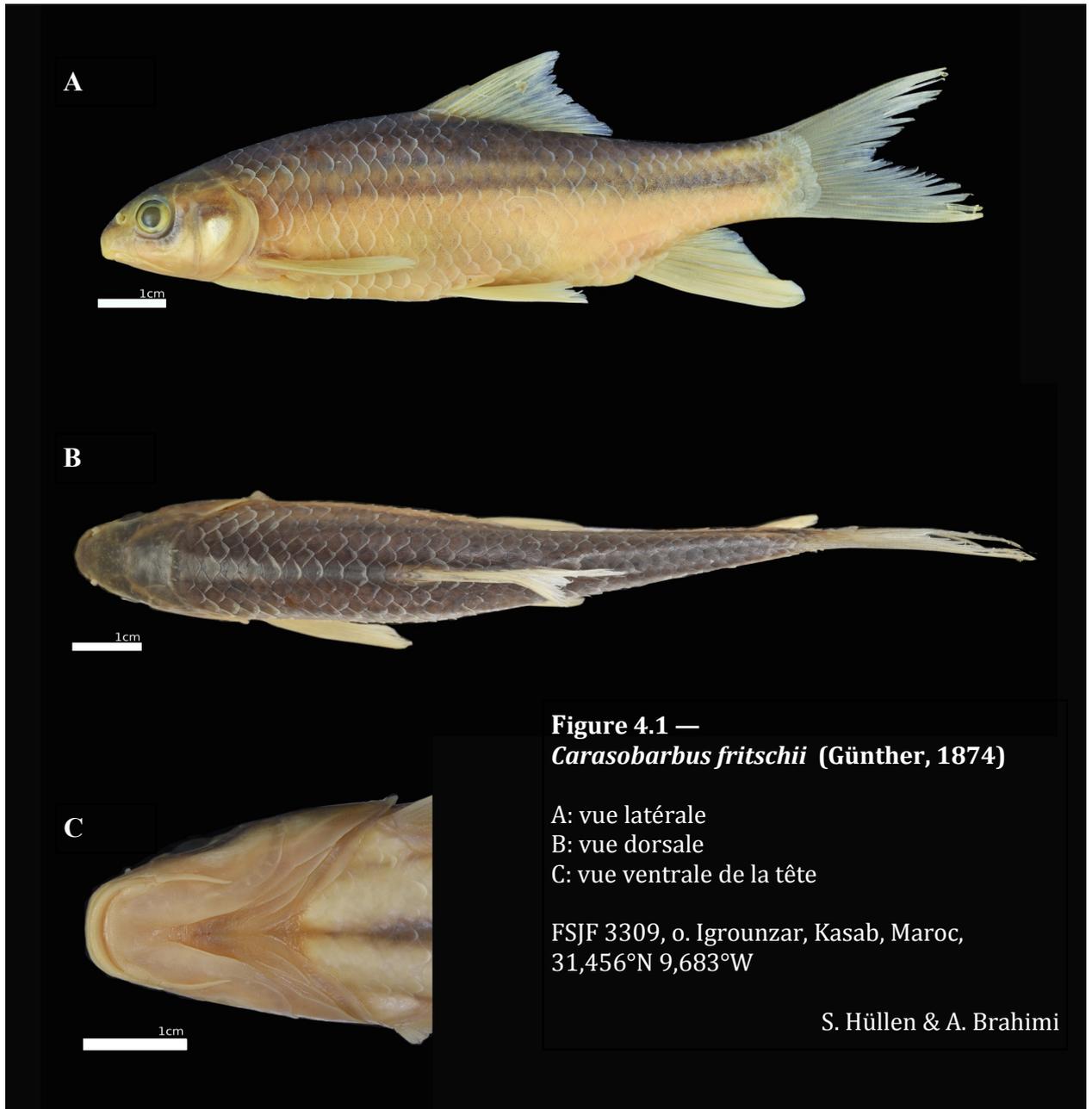
1) *Carasobarbus fritschii* (Fig. 4.1)

Nom valide actuel

Carasobarbus fritschii (Günther, 1874) (Borkenhagen & Krupp, 2013; Doadrio *et al.*, 2016a; Mohamed *et al.*, 2016; Borkenhagen, 2017; Eschmeyer *et al.*, 2017).

Synonyme

- *Barbus fritschii* Günther, 1874 (Lévêque & Daget, 1984 ; Azeroual *et al.*, 2000).
- *Barbus paytonii* Boulenger, 1911 (Lévêque & Daget, 1984 ; Borkenhagen & Krupp, 2013).
- *Barbus riggenbachi* Günther, 1902 (Lévêque & Daget, 1984).
- *Barbus rothschildi* Günther, 1901 (Borkenhagen & Krupp, 2013).
- *Capoeta atlantica* Boulenger, 1902 (Borkenhagen & Krupp, 2013; Vreven *et al.*, 2016).
- *Capoeta waldoi* Boulenger, 1902 (Borkenhagen & Krupp, 2013).
- *Labeobarbus fritschii* (Günther, 1874) (Tsigenopoulos *et al.*, 2010 ; Vreven *et al.*, 2016).



Materiel Type

- Syntypes de *Barbus fritschii*: BMNH 1874.1.30.27-31, 5 ind., oued Kasab, Maroc.
- Syntypes de *Barbus paytonii*: BMNH 1903.10.29.17-20, 4 ind., oued Oum-er-Rbia près de Mazagan (Al-Jadida), Maroc.
- Syntypes de *Barbus riggenbachi*: BMNH 1902.7.28.19, 1 ind., oued Talmest, Maroc.
- Syntypes de *Barbus riggenbachi*: BMNH 1902.7.28.20-21, 2 ind., oued Oum-er-Rbia,

Maroc.

- Syntypes *Barbus rothschildi*: BMNH 1901.7.26.6-7, 2 ind., oued Oum-er-Rbia, Maroc.
- Syntypes de *Capoeta atlantica*: BMNH 1902.1.4.18-19, 2 ind., oued N'fiss près de Tsigadir-el-hor, Haut-Atlas, Maroc.
- Syntypes of *Capoeta waldoi*: BMNH 1902.1.4.16-17, 2 ind., oued N'fiss près de Tsigadir-el-hor, Haut-Atlas, Maroc.

Répartition

Maroc : bassins du Tensift, Oum-er-Rbia, Bou-Regreg, Sebou, Moulouya (Fig. 4.2). Milieu représentatif (Fig. 4.3).

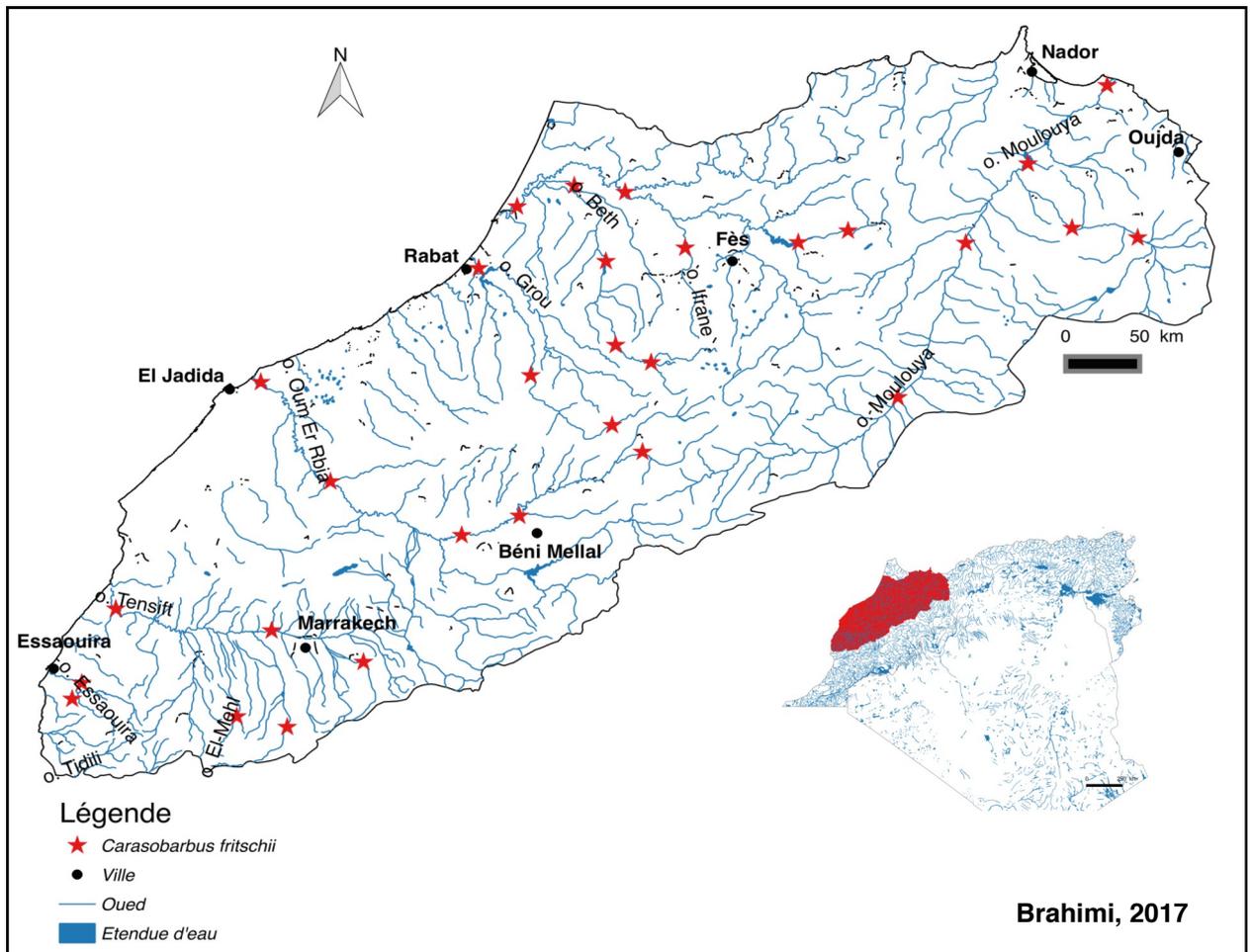
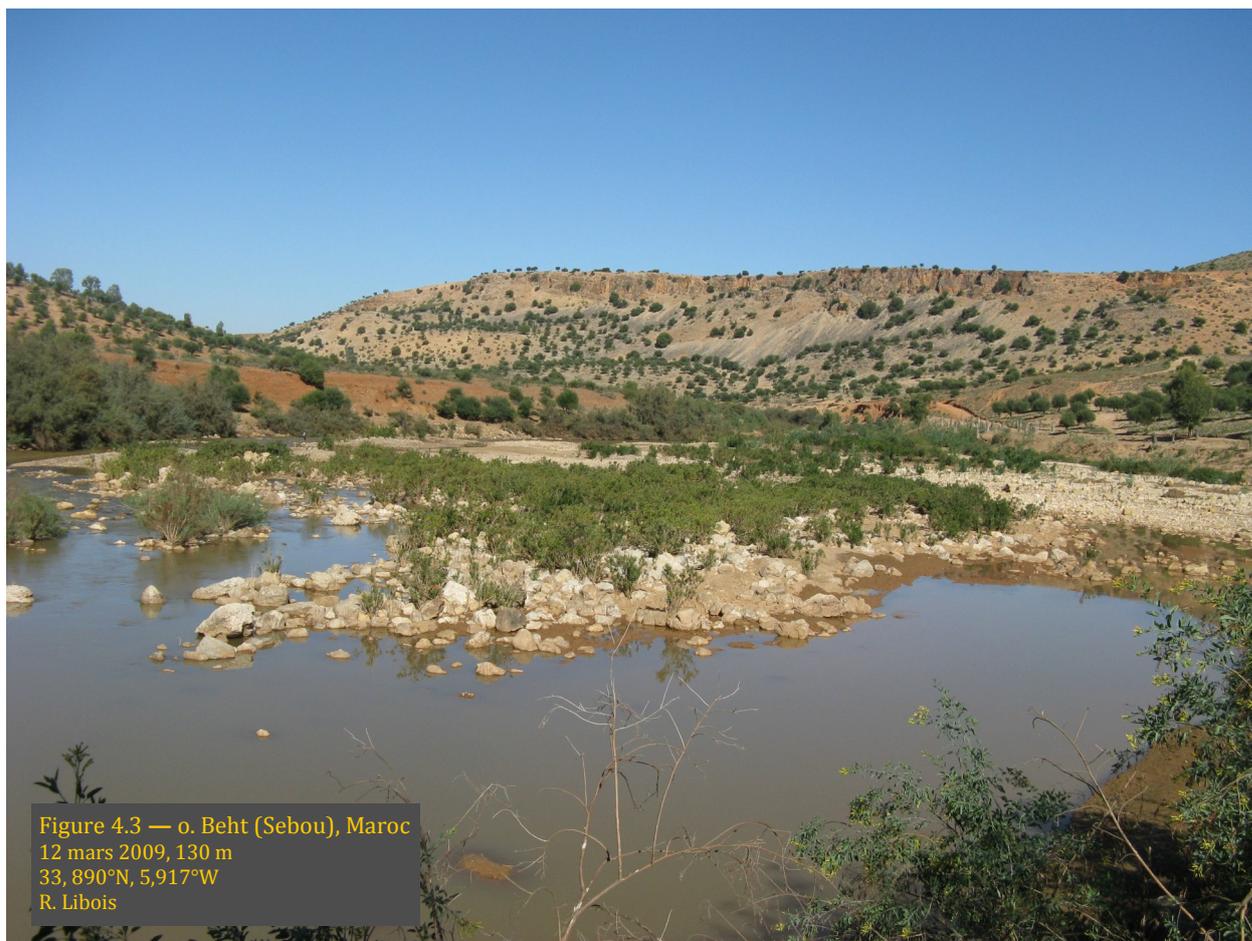


Figure 4.2 — Répartition géographique de *Carasobarbus fritschii*



2) ***Carasobarbus harterti*** (Fig. 4.4)

Nom valide actuel

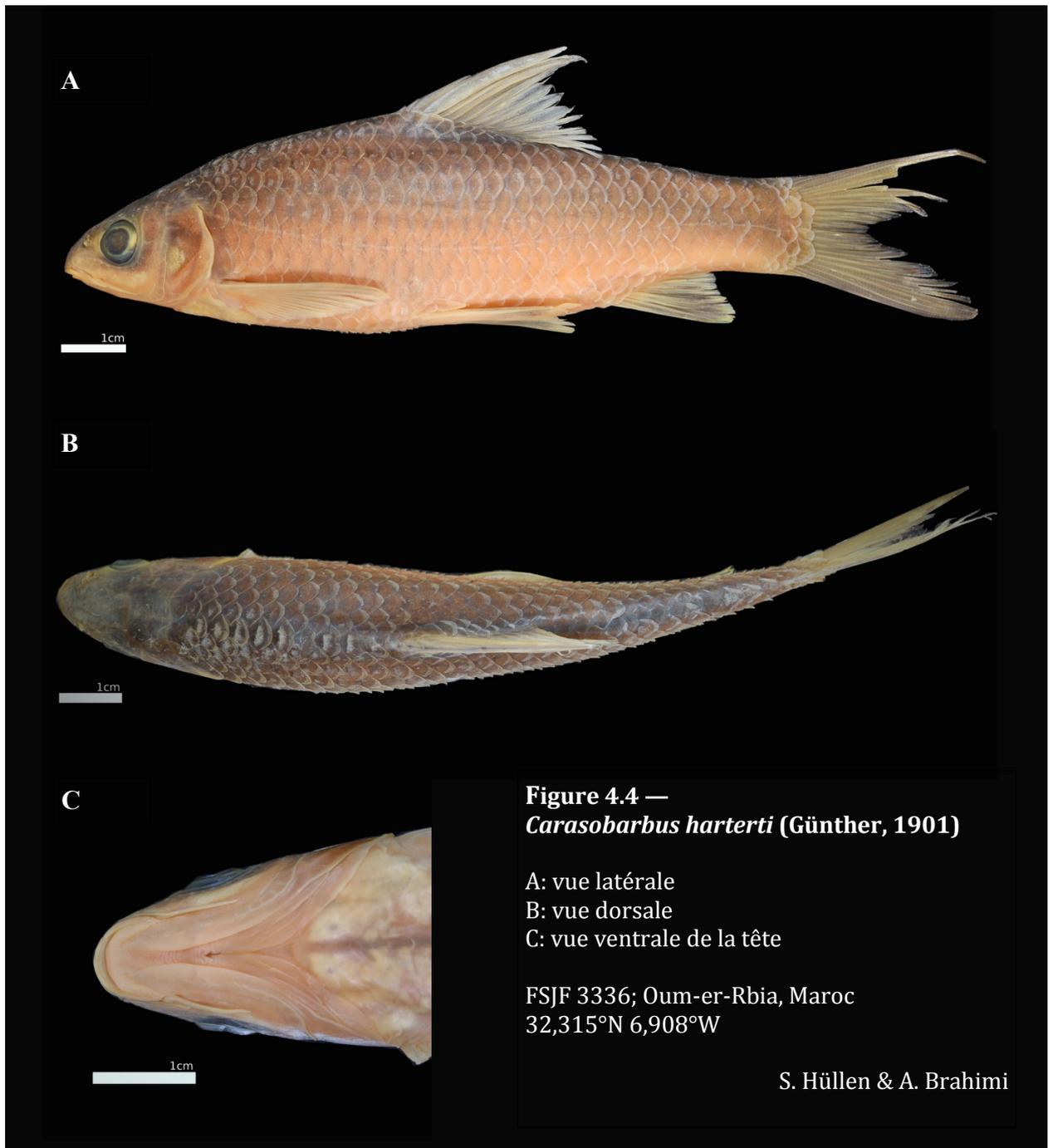
Carasobarbus harterti (Günther, 1901) (Borkenhagen & Krupp 2013, Doadrio *et al.*, 2016a, Mohamed *et al.*, 2016, Borkenhagen, 2017 ; Eschmeyer *et al.*, 2017).

Synonyme

- *Barbus harterti* Günther, 1901 (Azeroual *et al.*, 2000).
- *Labeobarbus harterti* (Günther, 1901) (Tsigenopoulos *et al.*, 2010 ; Vreven *et al.*, 2016).

Matériel Type

- Syntypes: BMNH 1901.7.26.4-5, 2 ind., oued Oum-er-Rbia, Maroc.



Répartition

Selon Borkenhagen & Krupp (2013), *Carasobarbus harterti* occupe les eaux des bassins o. Oum-er-Rbia et o. Tensift au Maroc (Fig. 4.5). Milieu représentatif (Fig. 4.6).

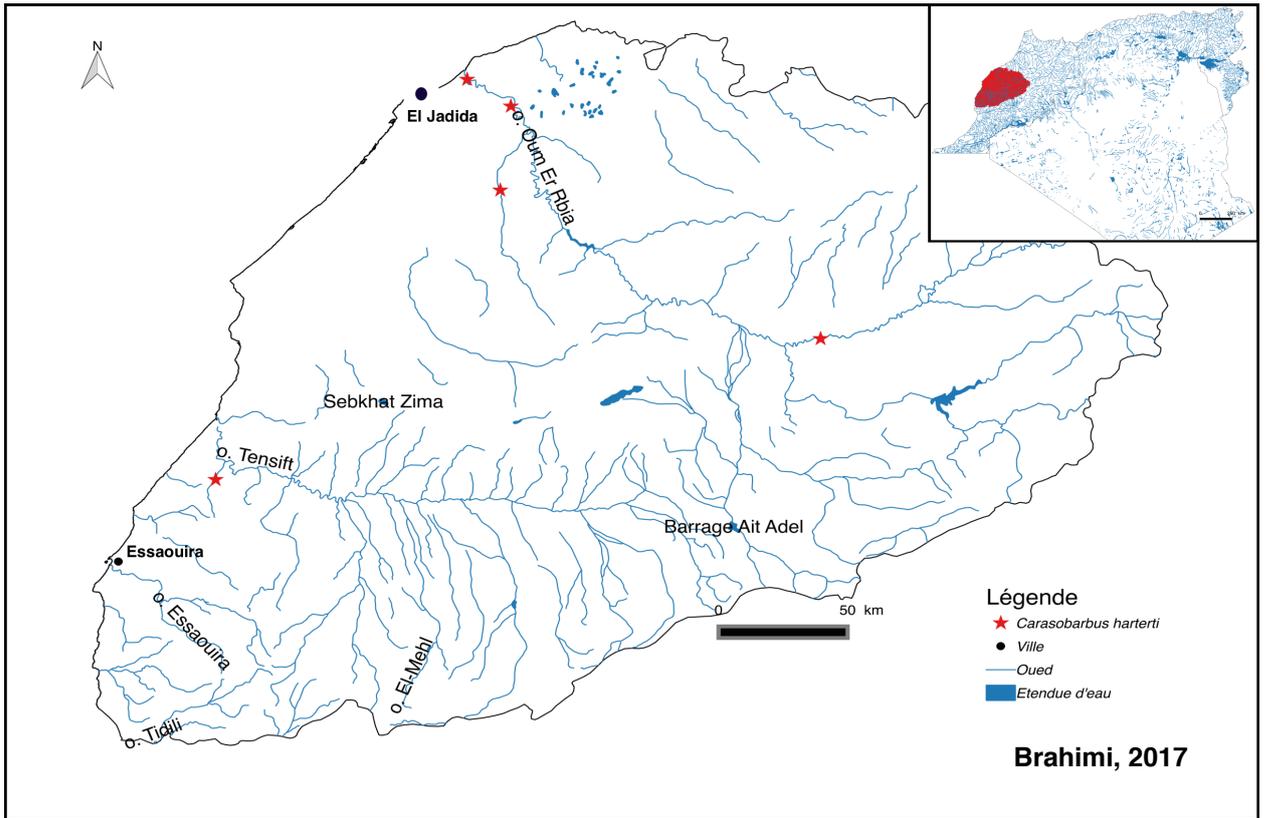


Figure 4.5 — Répartition géographique de *Carasobarbus harterti*



IV.3.1.1.2. Genre *Labeobarbus*

Nom valide actuel

Labeobarbus Rüppell, 1835 (Nagelkerke & Sibbing, 1997 ; Nagelkerke & Sibbing, 2000 ; De Weirdt *et al.*, 2007 ; De Graaf *et al.*, 2010 ; Tsigenopoulos *et al.*, 2010 ; Bamba *et al.*, 2011 ; Gante, 2011 ; Marshall, 2011 ; Yang *et al.*, 2015 ; Beshera *et al.*, 2016 ; Vreven *et al.*, 2016 ; Borkenhagen, 2017 ; Eschmeyer *et al.*, 2017).

Synonyme

Tor Gray, 1834 (Karaman, 1971).

Diagnostic

Ce genre se distingue de *Carasobarbus* par une nageoire anale dépourvue de 5 rayons ramifiées.

Une seule espèce représente ce genre:

3) *Labeobarbus reinii*

Nom valide actuel

Labeobarbus reinii (Günther, 1874) (Tsigenopoulos *et al.* 2010 ; Vreven *et al.*, 2016 ; Borkenhagen, 2017 ; Eschmeyer *et al.*, 2017).

Synonyme

- *Barbus reinii* Günther, 1874 (Lévêque & Daget, 1984, Azeroual *et al.*, 2000).

Materiel Type

- Syntypes: BMNH 1874.1.30.22-24, 3 ind., oued Kasab, Essaouira, Maroc.

Répartition

Maroc: seulement dans l'oued Kasab (Fig. 4.7).

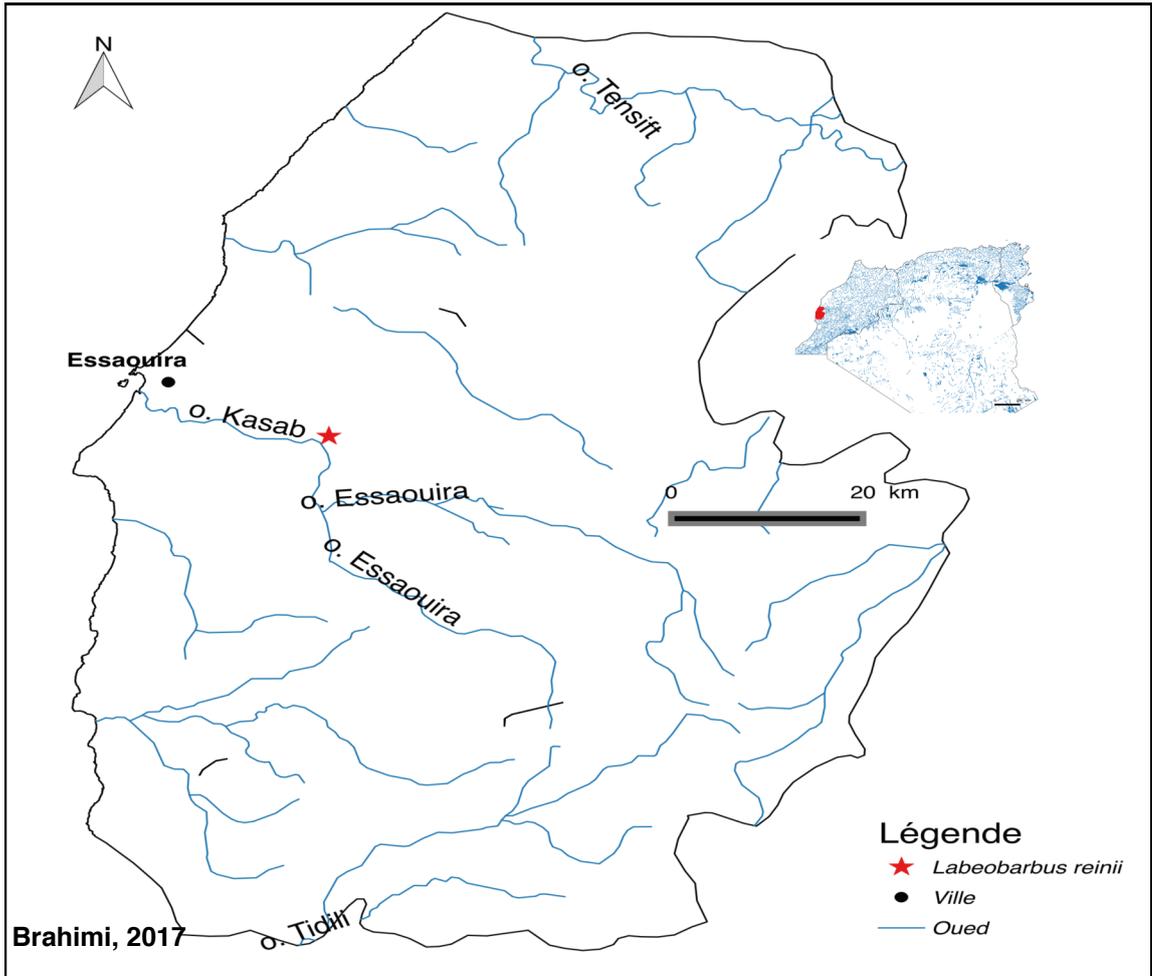


Figure 4.7 — Répartition géographique de *Labeobarbus reinii*

IV.3.1.2. Espèces tétraploïdes

Le genre *Luciobarbus* (tétraploïde) a une grande richesse spécifique avec des taxons dont la validité est douteuse (Almaça, 1970). Une nouvelle classification est basée sur les résultats des études moléculaires précédentes et actuelles (Gante, 2011 ; Casal-Lopez *et al.*, 2015 ; Brahim *et al.*, 2016 ; Brahim *et al.*, 2017). En effet, nous avons considéré 22 espèces valides de 26 décrites déjà pour l'Afrique du Nord.

IV.3.1.2.1. Genre *Luciobarbus*

Nom valide actuel

Luciobarbus Heckel, 1843 (Bogutskaya & Naseka, 2004 ; Kottelat & Freyhof, 2007 ; Turan *et al.*, 2008 et 2009 ; Gante, 2011 ; Levin *et al.*, 2012 ; Casal-Lopez *et al.*, 2015 ; Jouladeh-Roudbar *et al.*, 2015 ; Yang *et al.*, 2015 ; Doadrio *et al.*, 2016a ; Doadrio *et al.*, 2016b ; Esmaeili *et al.*, 2017 ; Eschmeyer *et al.*, 2017).

Synonyme

- *Barbus* Cuvier & Cloquet, 1816 (Karaman, 1971 ; Krupp & Schneider, 1989 ; Parin *et al.*, 2014).
- Sous-genre *Luciobarbus* (Doadrio, 1990 ; Bănărescu & Bogutskaya, 2003).

Diagnostic

Des cyprinidés pouvant atteindre une grande taille, nageoire dorsale avec un dernier rayon non ramifié ossifié et denticulé, 7 à 9 rayons ramifiés sur la nageoire dorsale, 5 rayons ramifiées sur la nageoire anale, la ligne latérale avec 41 à 51 écailles; l'os pharyngien avec 3 rangées de dents : 2+3+5.

Selon la position des barbillons sur le museau, on distingue deux grands groupes :

Espèce avec barbillons antérieurs sur les côtés de museau

4) *Luciobarbus antinorii* (Fig. 4.8).

Les travaux basés sur l'analyse de l'ADN mitochondrial suggèrent que ces derniers et les populations du Sahara de Tunisie (*L. antinorii*) sont phylgénétiqnement proches (Machordom & Doadrio, 2001 ; Brahimi *et al.*, 2016) et forment un seul haplogroupe (voir partie 2). En raison de manque des échantillons de *L. antinorii*, nous suggérons de conserver cette dernière comme espèce valide. Cependant, une étude génétique plus approfondie serait indispensable pour statuer ce cas.

Nom valide actuel

Luciobarbus antinorii (Boulenger, 1911) (Levin *et al.*, 2012 ; Eschmeyer *et al.*, 2017).

Synonyme

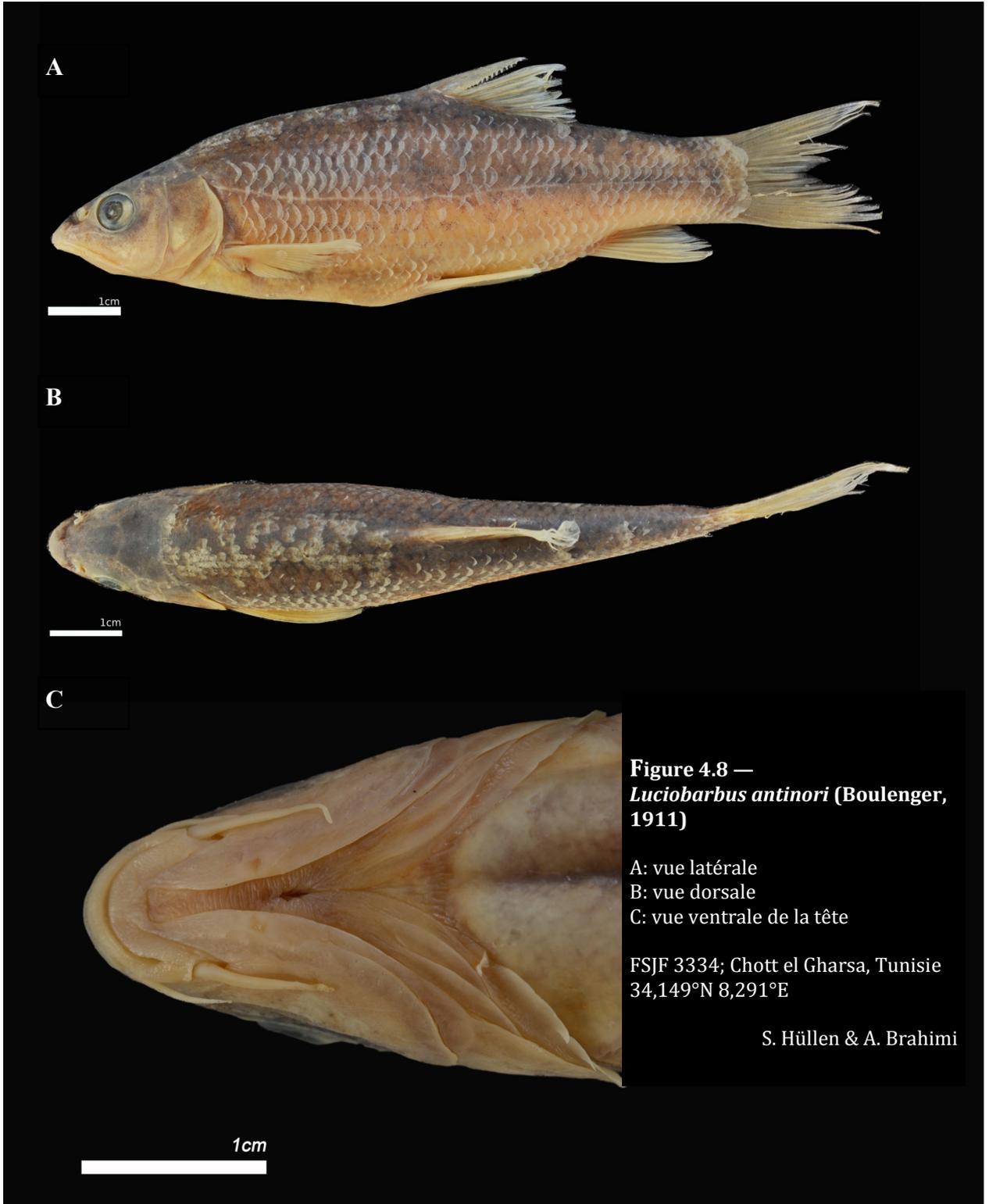
- *Barbus callensis* Valenciennes, 1842 (Lévêque & Daget, 1984).
- *Barbus antinorii* Boulenger, 1911 (Azeroual *et al.*, 2000)

Materiel Type

- Syntypes: BMNH 1908.10.19.7, 1 ind., oasis de Nefzana, Tunisie.

Répartition

Tunisie : seulement dans la région de Tozeur (chott El Djerid et chott El Rharsa (Fig. 4.9).
Milieu représentatif (Fig. 4.10).



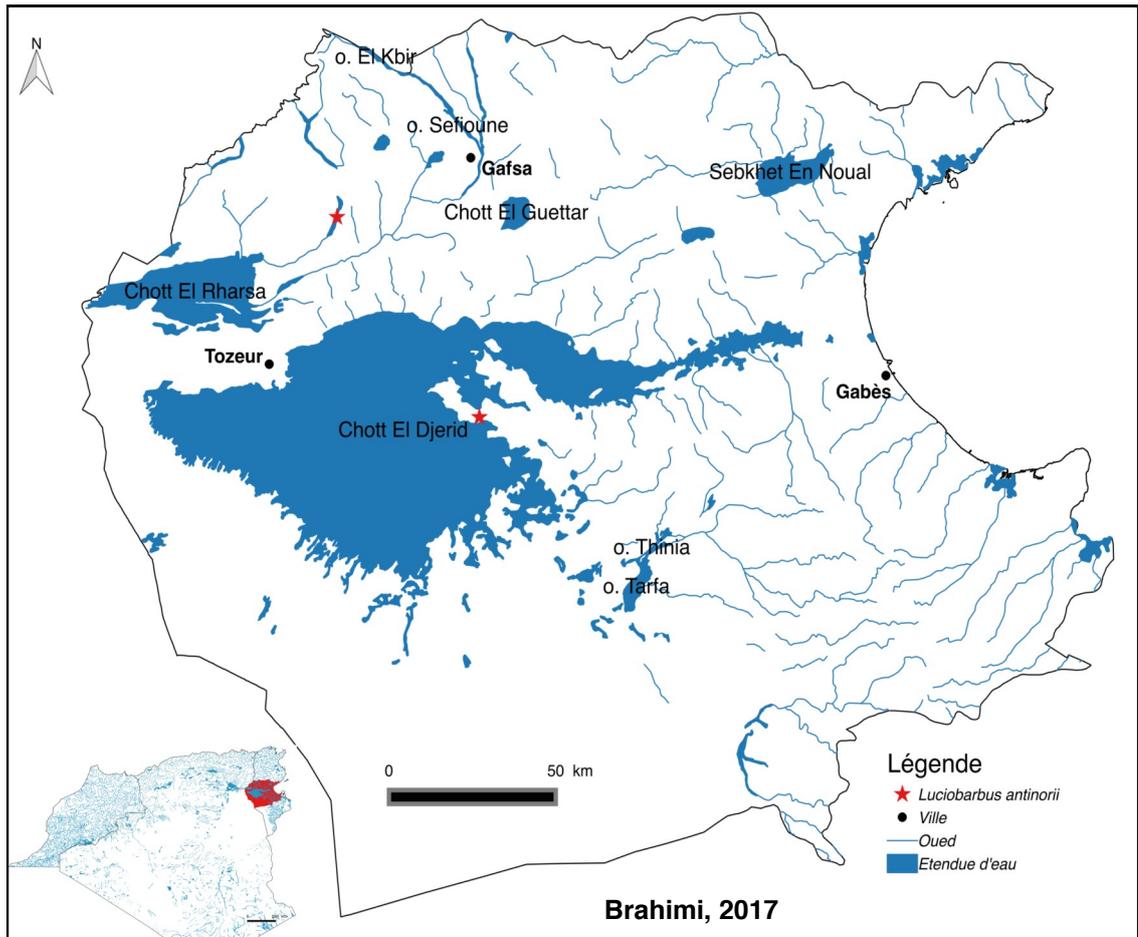


Figure 4.9 — Répartition géographique de *Luciobarbus antinorii*



5) *Luciobarbus biscarensis* (Fig. 4.11)

Le barbeau de Biskra présente une aire de répartition importante, mais discontinue depuis El-Hodna au nord-est jusqu'au Hoggar au sud. Cette dernière population été décrite en 1934 par Pellegrin comme une sous espèce appelée : *Barbus b. amguidensis*. Les analyses moléculaires montrent que toutes les populations de *L. biscarensis* (y compris *L. amguidensis*) sont génétiquement très proches (voir partie 2).



Nom valide actuel

Luciobarbus biscarensis (Boulenger, 1911) (Levin *et al.* 2012 ; Eschmeyer *et al.*, 2017).

Synonyme

- *Barbus biscarensis* Boulenger, 1911.
- *Barbus callensis* Valenciennes, 1842 (Estève, 1947 ; Lévêque & Daget, 1984).
- *Barbus biscarensis amguidensis* Pellegrin, 1934 (Levin *et al.*, 2012).
- *Barbus callensis biscarensis* (Estève, 1949).

Materiel Type

- Syntypes de *Barbus biscarensis* Boulenger, 1911 : BMNH 1856.9.2.148, 1 ind., Biskra, Algérie.
- Lectotype de *Barbus biscarensis amguidensis* Pellegrin, 1934: MNHN 1932-0034, 1 ind., Amguid (Sahara central), Algérie.
- Paralectotypes de *Barbus biscarensis amguidensis* Pellegrin, 1934: MNHN 1931-0101, 1932-0033, 1932-0035, 3 ind., Amguid (Sahara central), Algérie.

Diagnostic

Luciobarbus biscarensis se distingue par un nombre important d'écailles sur ligne latérale (49-51 + 1-2), 8½-9½ rangées des écailles transversales supérieures, 7½-8½ rangées des écailles transversales inférieures, 5 rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale, l'origine de la nageoire dorsale située à l'arrière de la pelvienne.

Répartition

Algérie : massif de l'Aurès (o. El Arab, o. El-Abiod et Fontaine des Gazelles), monts du Hodna (o. Ksob), Sahara central : Tassili des Azdjer (Fig. 4.12). Milieu représentatif (Fig. 4.13).

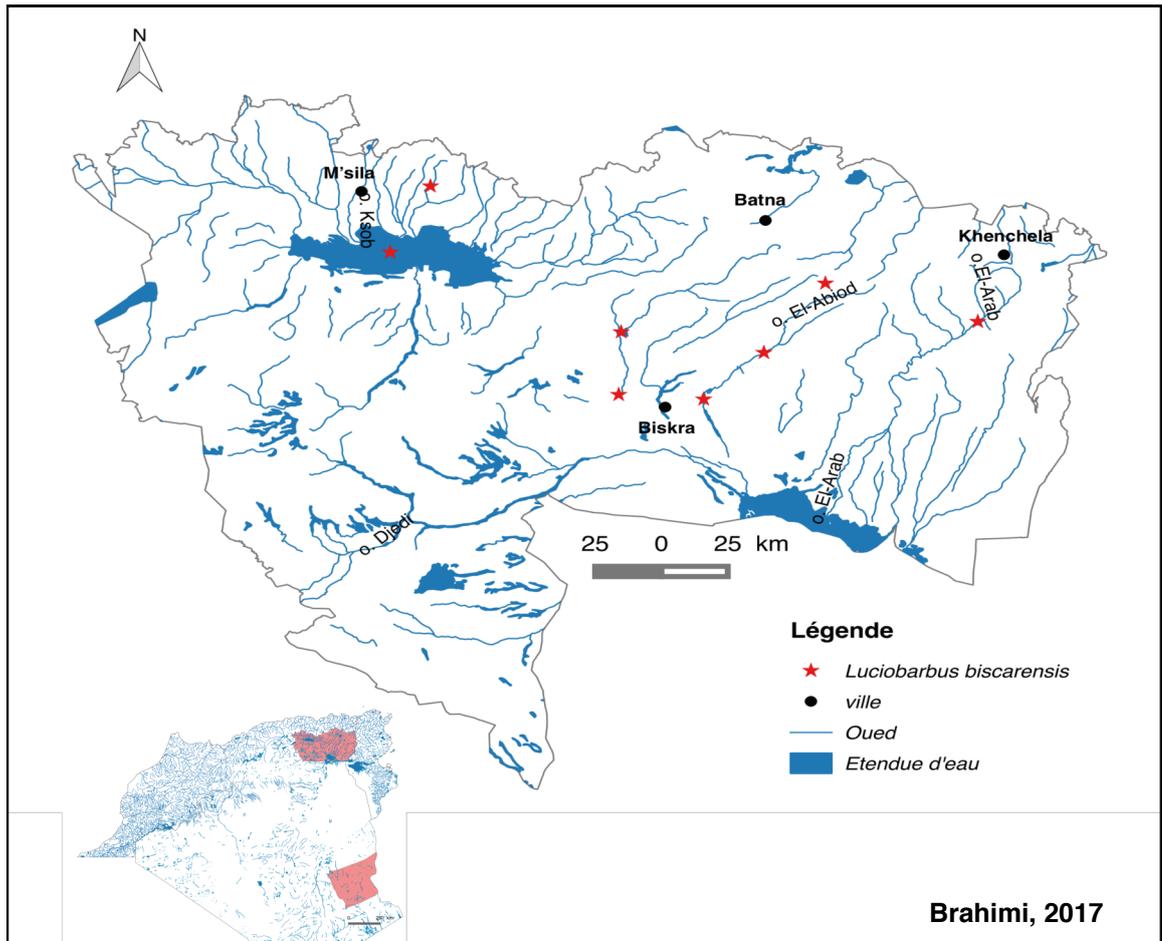


Figure 4.12 — Répartition géographique de *Luciobarbus biscarensis*



6) *Luciobarbus callensis* (Fig. 4.14)

Nom valide actuel

Luciobarbus callensis (Valenciennes, 1842) (Levin *et al.*, 2012 ; Eschmeyer *et al.*, 2017).

Synonyme

- *Barbus callensis* Valenciennes, 1842 (Lévêque & Daget 1984, Azeroual *et al.*, 2000).

Matériel Type

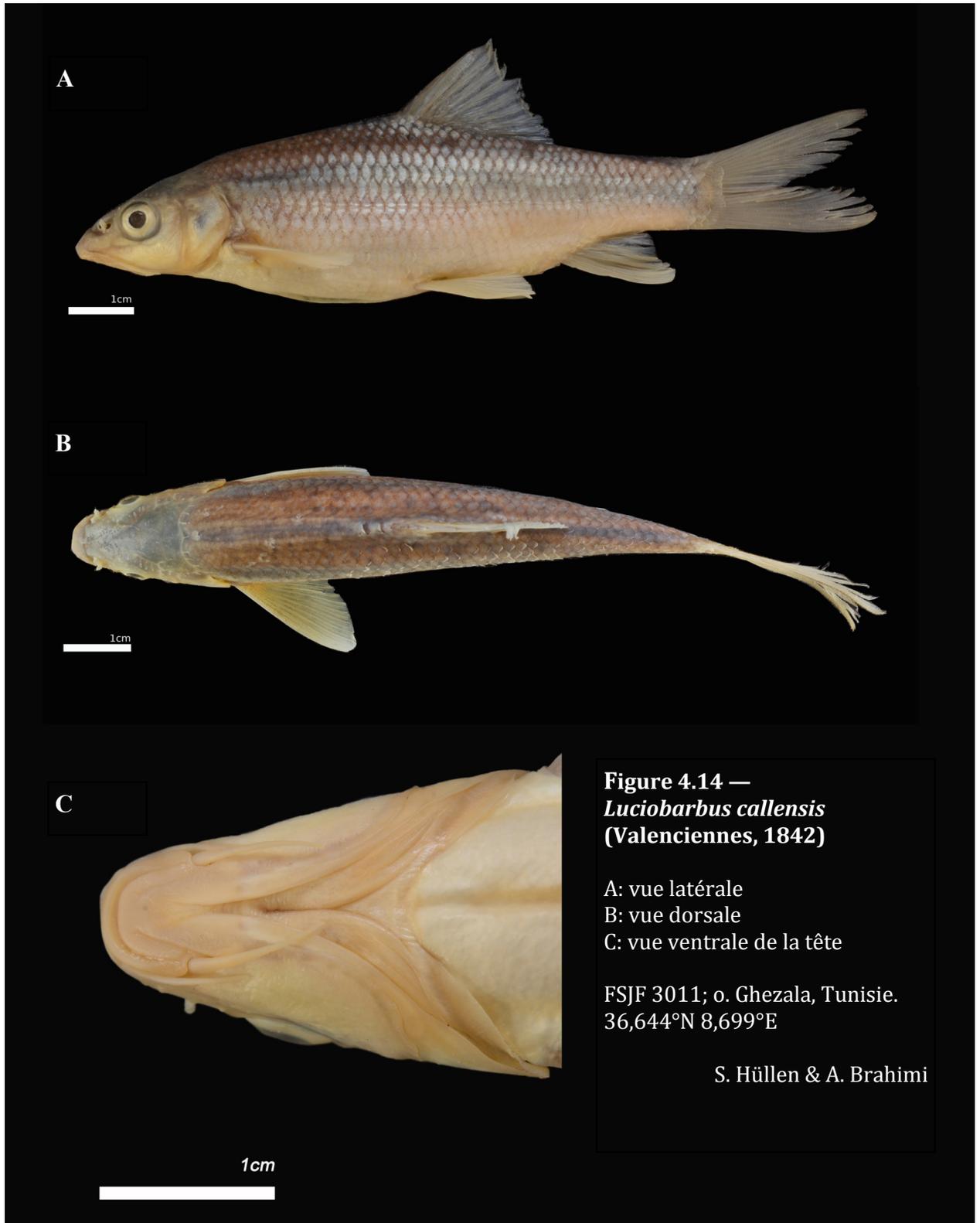
- Lectotype: MNHN 0000-0001, 1 ind., un lac près de la ville d'El Kala, Algérie.
- Paralectotypes: MNHN B-2584, 6 ind., même données que le lectotype.

Diagnostic

Luciobarbus callensis se distingue par un nombre d'écaillés sur la ligne latérale 43-47 + 1-2, l'origine de la nageoire dorsale située en avant de la pelvienne, 4-5 rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale, une base de nageoire anale étroite (5-8% SL).

Répartition

Tunisie du nord à partir de sud de Sousse, Kairouan et en Algérie seulement dans l'extrême nord-est (Fig. 4.15). Milieu représentatif (Fig. 4.16).



**Figure 4.14 —
Luciobarbus callensis
(Valenciennes, 1842)**

A: vue latérale
B: vue dorsale
C: vue ventrale de la tête

FSJF 3011; o. Ghezala, Tunisie.
36,644°N 8,699°E

S. Hüllen & A. Brahim

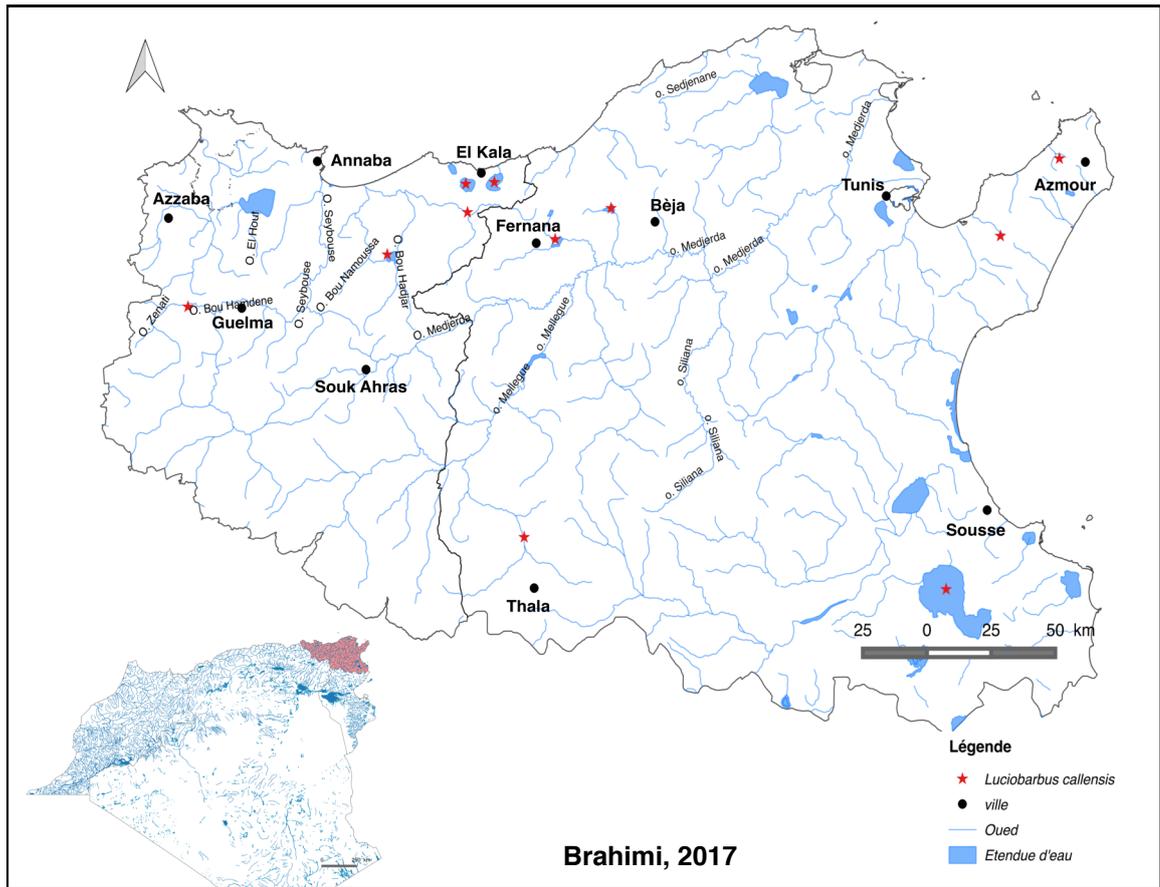


Figure 4.15 — Répartition géographique de *Luciobarbus callensis*.



Figure 4.16 — Fernana, oued Ghezala, Tunisie.
08 avril 2010, 232 m
36,64°N, 8,70°E
J. Freyhof

7) *Luciobarbus chelifensis* (Fig. 3.3 et 3.4).

Une nouvelle espèce méditerranéenne décrite en Algérie au cours de ce travail (voir partie 3).

Nom valide actuel

L. chelifensis Brahim, Freyhof, Henrard & Libois, 2017 (Brahimi *et al.*, 2017)

Matériel Type

- **Holotype:** RMCA 2016-024-P-0010 , oued Sly, Chelif, Algérie.
- **Paratypes :** RMCA 2016-024-P-0011-0016, 6 ind. ; mêmes données que l'holotype.

Diagnostic

Luciobarbus chelifensis se distingue des autres *Luciobarbus* en ayant 41-43 + 1-2 échelles de ligne latérale, l'origine de la nageoire dorsale située en avant de la pelvienne, 4 rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale, un dernier rayon dur non ramifié dentelé presque sur toute sa longueur, un diamètre d'œil plus petit (14-18% HL), une nageoire anale courte (17,5 -18,5% SL), une base de nageoire anale large (8-10% SL) une nageoire pelvienne courte (14-16% SL), une distance inter-orbitale étroite (36-40% HL).

Répartition

Algérie: *Luciobarbus chelifensis* occupe les rivières du bassin versant de Chelif, situé à nord-ouest de l'Algérie et qui s'étend sur une distance d'environ 800 km. Ce bassin comprend toutes les rivières de l'Ouarsenis. Il commence par couler du sud (o. Touil ; 35,603°N, 1,876° E alt. 836 m) et du sud-ouest (o. Nahr-Ouassel ; 35,616°N, 1,841°E ; alt. 846 m) vers le Nord (barrage Ghrib, Chelif, Fdda et Sly) jusqu'au bas-Chelif dans la région de Relizane (oued Rhiou) pour en fin, se déverser dans la Méditerranée à Mostaganem (36,017°N, 0,287°E) (Fig. 4.17). Milieu représentatif (Fig. 4.18).

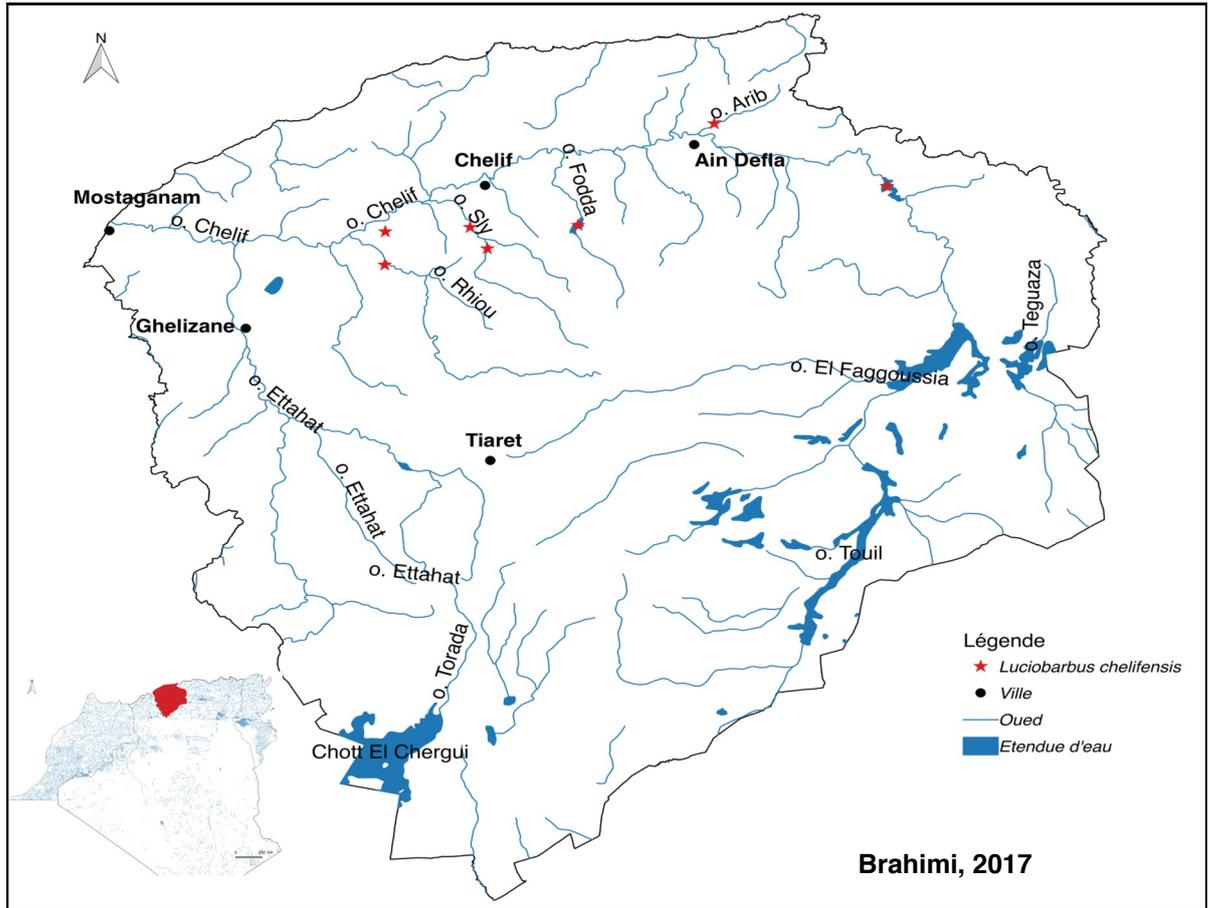


Figure 4.17 — Répartition géographique de *Luciobarbus chelifensis*



8) *Luciobarbus ksibi* (Fig. 4.19)

Nom valide actuel

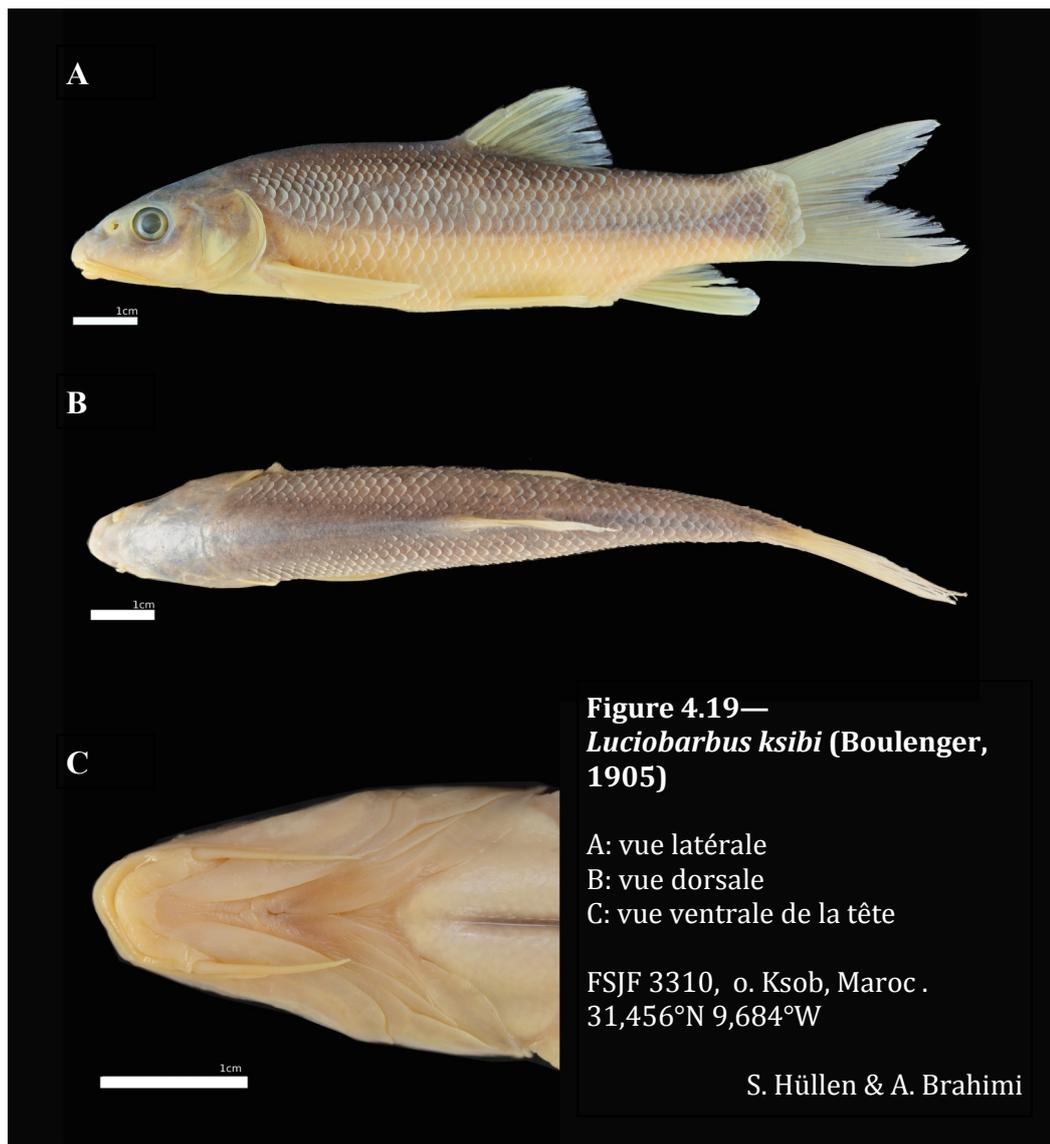
Luciobarbus ksibi (Boulenger, 1905) (Levin *et al.* 2012, Casal-Lopez *et al.*, 2015, Doadrio *et al.*, 2016a ; Doadrio *et al.*, 2016b ; Eschmeyer *et al.*, 2017).

Synonyme

- *Barbus callensis* Valenciennes, 1842 (Lévêque & Daget 1984).
- *Barbus ksibi* Boulenger, 1905 (Azeroual *et al.*, 2000).

Materiel Type

- Syntypes: BMNH 1905.11.28.46-53, 8 ind., o. Ksib, Maroc.



Répartition

Maroc : bassins de l'Oum-er-Rbia et du Tensift, oued Essaouira (Fig. 4.20). Milieu représentatif (Fig. 4.21).

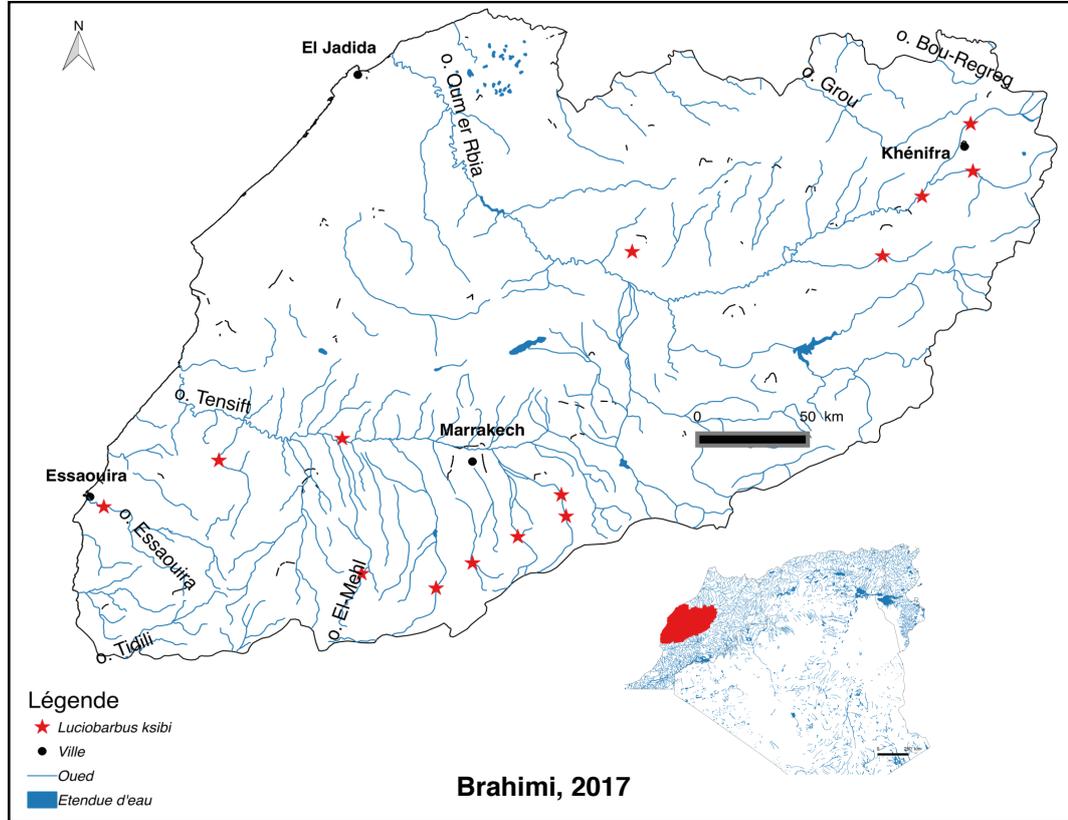


Figure 4.20 — Répartition géographique de *Luciobarbus ksibi*



9) *Luciobarbus labiosa* (Fig. 4.22).

Nom valide actuel

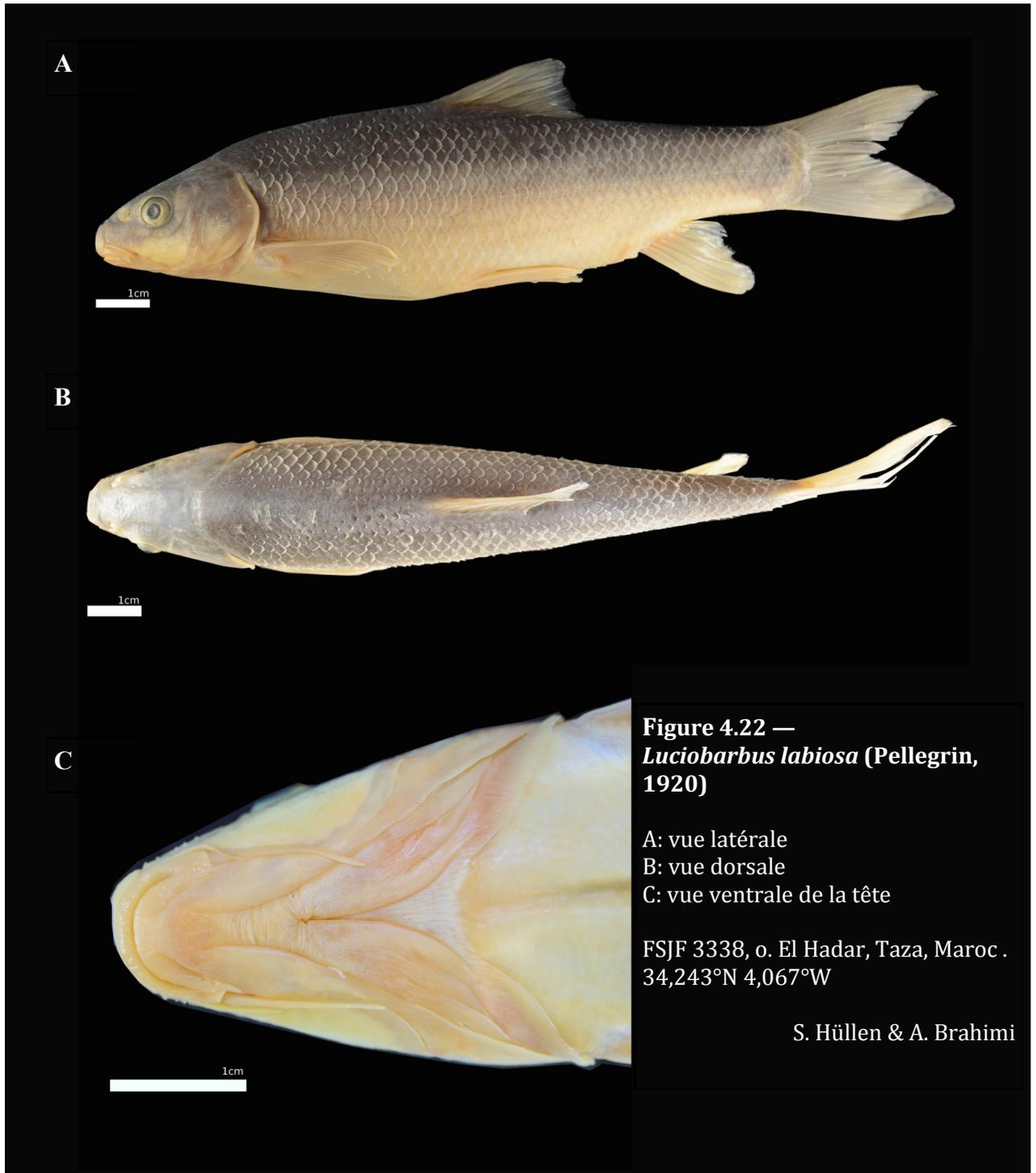
Luciobarbus labiosa (Pellegrin, 1920) (Levin *et al.*, 2012 ; Eschmeyer *et al.*, 2017).

Synonyme

- *Barbus callensis* Valenciennes, 1842 (Lévêque & Daget, 1984).
- *Barbus setivimensis* Valenciennes, 1842 (Almaça, 1969).
- *Barbus setivimensis var. labiosa* Pellegrin, 1920 (Eschmeyer *et al.*, 2017).
- *Luciobarbus maghrebensis* Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2015 (voir partie 2 ; Eschmeyer *et al.*, 2017).

Matériel Type

- Lectotype de *Barbus setivimensis var. labiosa* Pellegrin, 1920 : MNHN 1920-0215, 1 ind., oued Sebou, Fez, Maroc.
- Paralectotypes de *Barbus setivimensis var. labiosa* Pellegrin, 1920 : MNHN 1920-0212-0214, 3 ind., oued Sebou, Fez, Maroc.
- Holotype de *Luciobarbus maghrebensis* Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2015 : MNCN 279.718, 1 ind., oued Ifrane, bassin de Sebou, Maroc.
- Paratype de *Luciobarbus maghrebensis* Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2015 : MNCN 279.711-717, 279.719-729, 279.731, 279.733-744, 31 ind., oued Ifrane, bassin de Sebou, Maroc
- Lectotype de *Luciobarbus maghrebensis* Doadrio, Perea & Yahyaoui 2015 : MNCN 71.675-697: 23 ind, oued Tizguit, bassin de Sebou.



Répartition

Maroc : bassin de Sebou, au nord les montagnes du Rif, versant sud; le Moyen Atlas, versant atlantique; plaine du Rharb (fig. 4.23). Milieu représentatif (Fig. 4.24).

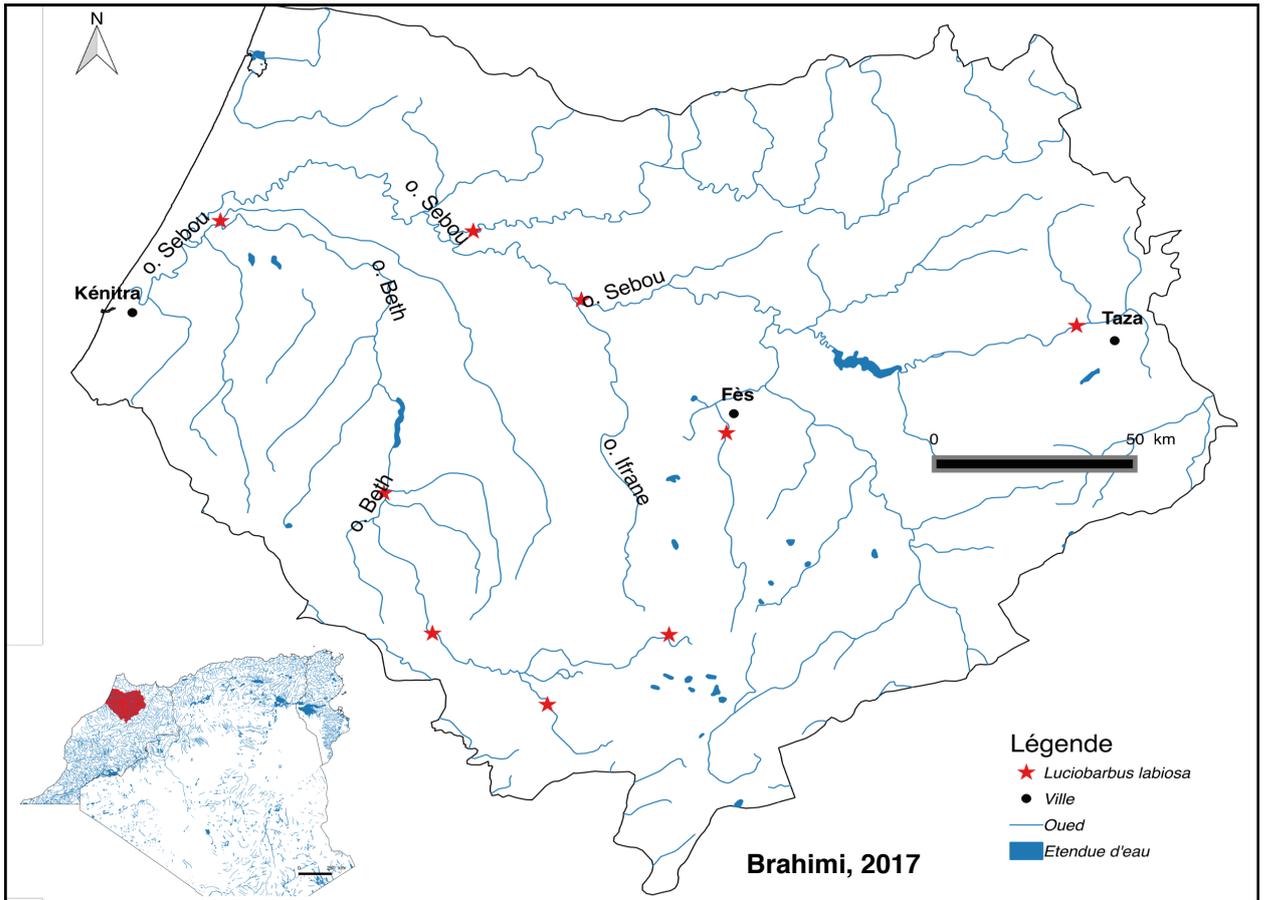


Figure 4.23 — Répartition géographique de *Luciobarbus labiosa*



10) *Luciobarbus lepineyi* (Fig. 4.25).

Nom valide actuel

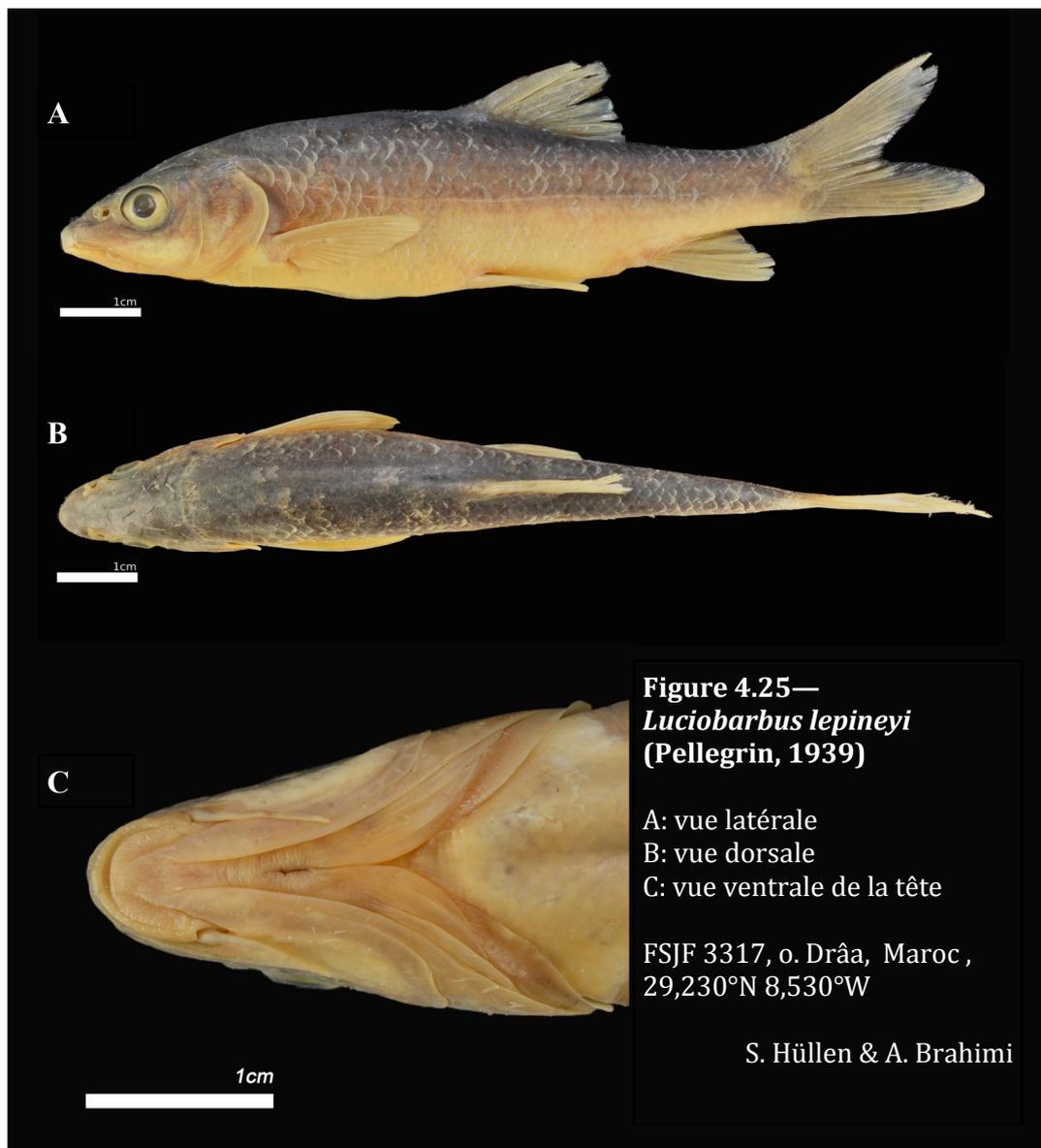
Luciobarbus lepineyi (Pellegrin, 1939) (Levin *et al.* 2012).

Synonyme

- *Barbus lepineyi* Pellegrin, 1939 (Almaça, 1969 ; Azeroual *et al.*, 2000).
- *Barbus callensis* Valenciennes, 1842 (Lévêque & Daget, 1984).

Materiel Type

- Holotype : MNHN 1938-0159, 1 ind., oued Noun, sud du Maroc.



Répartition

Maroc: bassin du Ziz, du Dadès - Drâa, de l'o. Noun (Fig. 4.26). Milieu représentatif (Fig. 4.27).

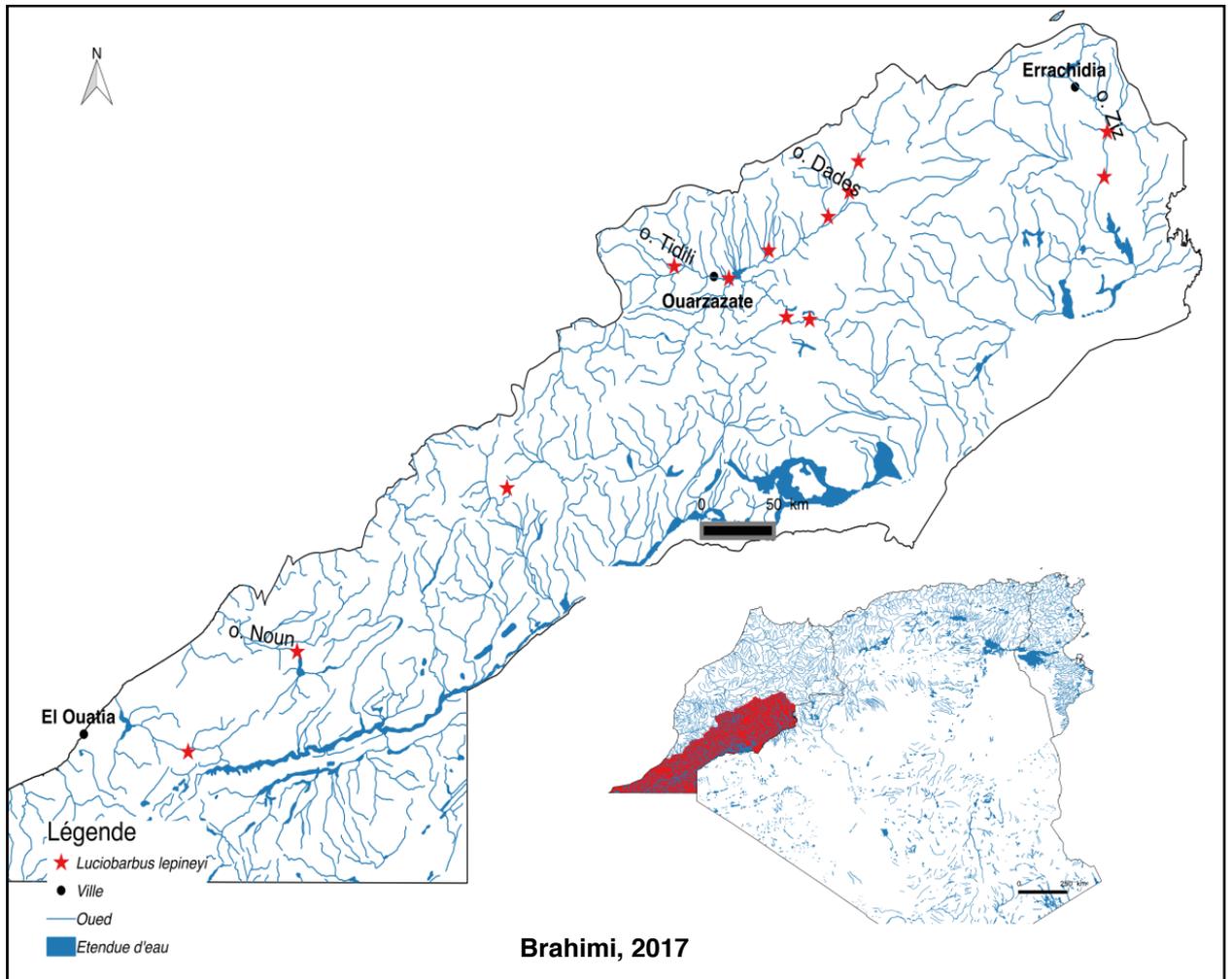


Figure 4.26 — Répartition géographique de *Luciobarbus lepineyi*



Figure 4.27—Vallée des
Roses, Maroc.
13 avril 2015, 1624 m
31, 398°N, 6,141°W
R. Libois & A. Brahimí

11) *Luciobarbus leptopogon* (Fig. 4.28)

Nom valide actuel

Luciobarbus leptopogon (Schimper, 1834)

Synonyme

- *Barbus leptopogon* Schimper, 1834 (Kottelat, 1984)

Materiel Type

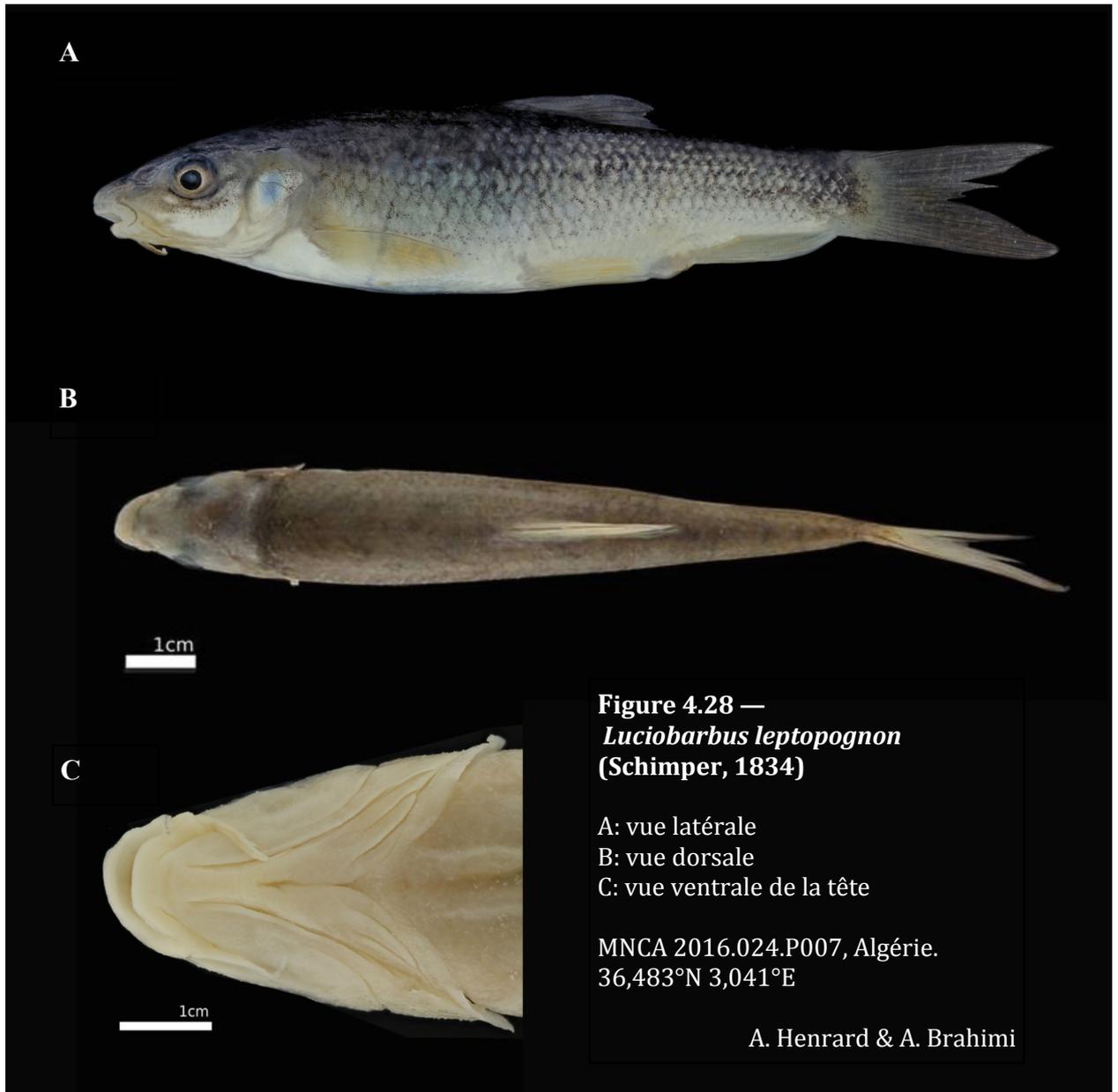
- Holotype : MHNN 1029, 1 ind., Wilaya d'Alger, Algérie.

Diagnostic

Luciobarbus leptopogon se distingue par une nageoire dorsale située en avant de la pelvienne, une nageoire anale longue (19-22% SL), une nageoire pelvienne longue (16-20% SL), un dernier rayon dur non ramifié dentelé à 2/3 de sa longueur, un pédoncule caudal étroit (hauteur du pédoncule caudal 60-74% de sa longueur).

Répartition

Algérie: *Luciobarbus leptopogon* est limité à la région d'Alger. A l'ouest, cette espèce occupe les eaux de l'oued Chiffa dont la source est située à Chréa (36,25°N, 2,89°E; alt. 1000 m) et son estuaire se situe entre Zéralda et Koléa (36,697°N, 2,803°E). Au centre, elle se trouve dans l'oued Hammam-Mélouane. Sa source est située entre les villages d'El-Mamdania et Ouled Brahim au sud de Chréa (36,284°N, 2,867°E; alt. 547 m). L'oued débouche sur l'anse d'Alger à Mohammadia (36,742°N, 3,132°E). Cette espèce occupe également les affluents qui arrosent la région de Larbâa (36,468°N, 3,303°E, alt. 914 m). Son aire s'étend jusqu'aux affluents de la basse Kabylie près de Boumerdès à l'est d'Alger (36,770°N, 3,418°E) (Fig. 4.29). Milieu représentatif (Fig. 4.30).



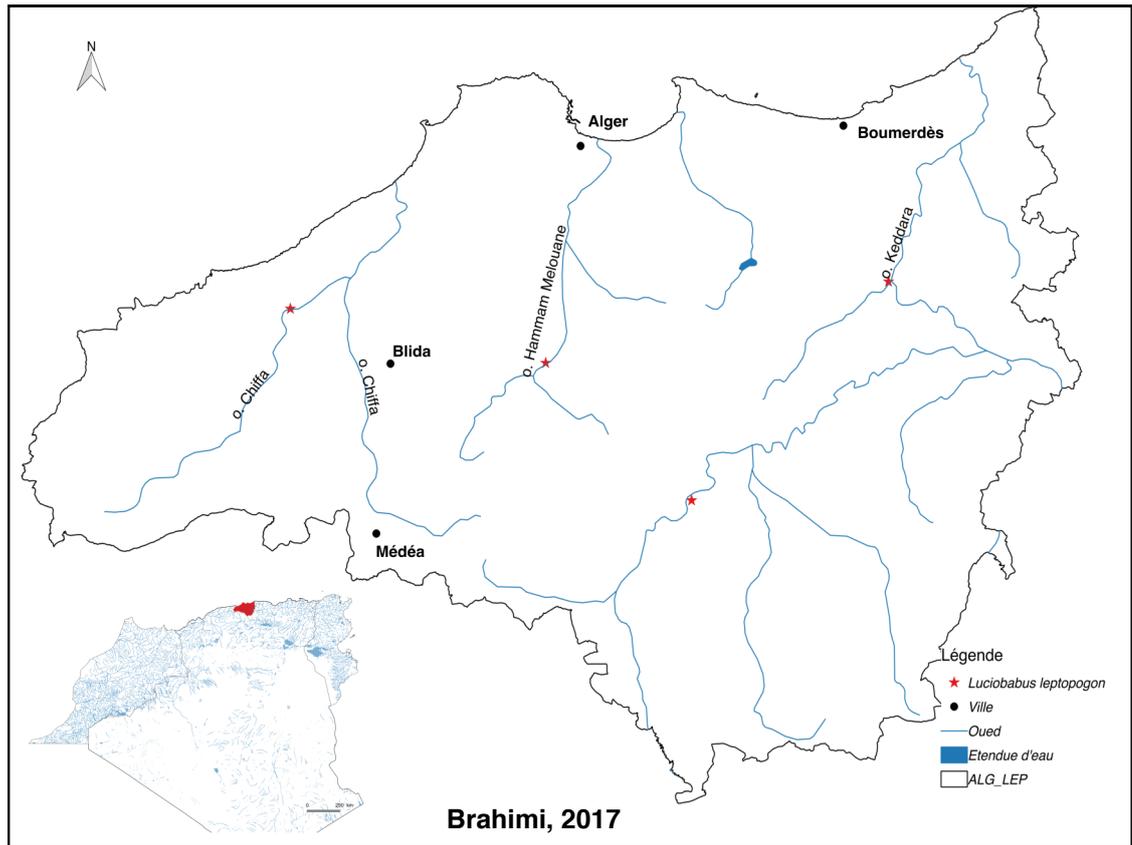


Figure 4.29— Répartition géographique de *Luciobarbus leptopogon*



12) *Luciobarbus mascarensis* (Fig. 3.5 et 3.6)

Une nouvelle espèce méditerranéenne décrite en Algérie au cours de ce travail (partie 3).

Nom valide actuel

L. mascarensis Brahimi, Freyhof, Henrard & Libois, 2017 (Brahimi *et al.*, 2017).

Materiel Type

- Holotype : RMCA 2016-024-P-0017, 1 ind., oued Taria, wilaya de Mascara, Algérie.
- Paratypes : RMCA 2016-024-P-0018-0026, 9 ind. ; mêmes données que l'holotype.

Diagnostic

Luciobarbus mascarensis se distingue des autres *Luciobarbus*, en ayant généralement 41 + 1-2 écailles sur la ligne latérale, l'origine de la nageoire dorsale située au même niveau ou avant l'origine de la nageoire pelvienne, 4 rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale, une nageoire anale longue (19 -22% SL), une base de nageoire anale large (7-10% SL), un pédoncule caudal court et large (longueur du pédoncule caudal 15-17% SL ; hauteur du pédoncule caudal 74-84% de sa longueur), un gros diamètre de l'œil (16-29% HL).

Répartition

Algérie: *Luciobarbus mascarensis* habite les rivières du grand bassin versant de la Macta, situé à nord-ouest de l'Algérie. Cette espèce occupe les eaux de l'o. Mebtouh en amont (35,520°N, 0,201°W) jusqu'aux l'oued Makerra en aval (35,173°N, 0,683°W ; alt. 494 m). Elle occupe également les eaux de l'oued El Hammam à l'est qui donne naissance à trois rivières, où se rejoignent les oueds Melrir (35,175°N, 0,145°W ; alt. 345 m), l'oued Hounet (formé par la confluence des oueds Sefioum et Berbour) (35,240°N, 0,091°W ; alt. 285 m) et l'oued Sahhouat (formé par la confluence des oueds Taria et Saïda) (35,117°N, 0,004°W ; alt. 437 m) (Fig. 4.31). Milieu représentatif (Fig. 4.32).

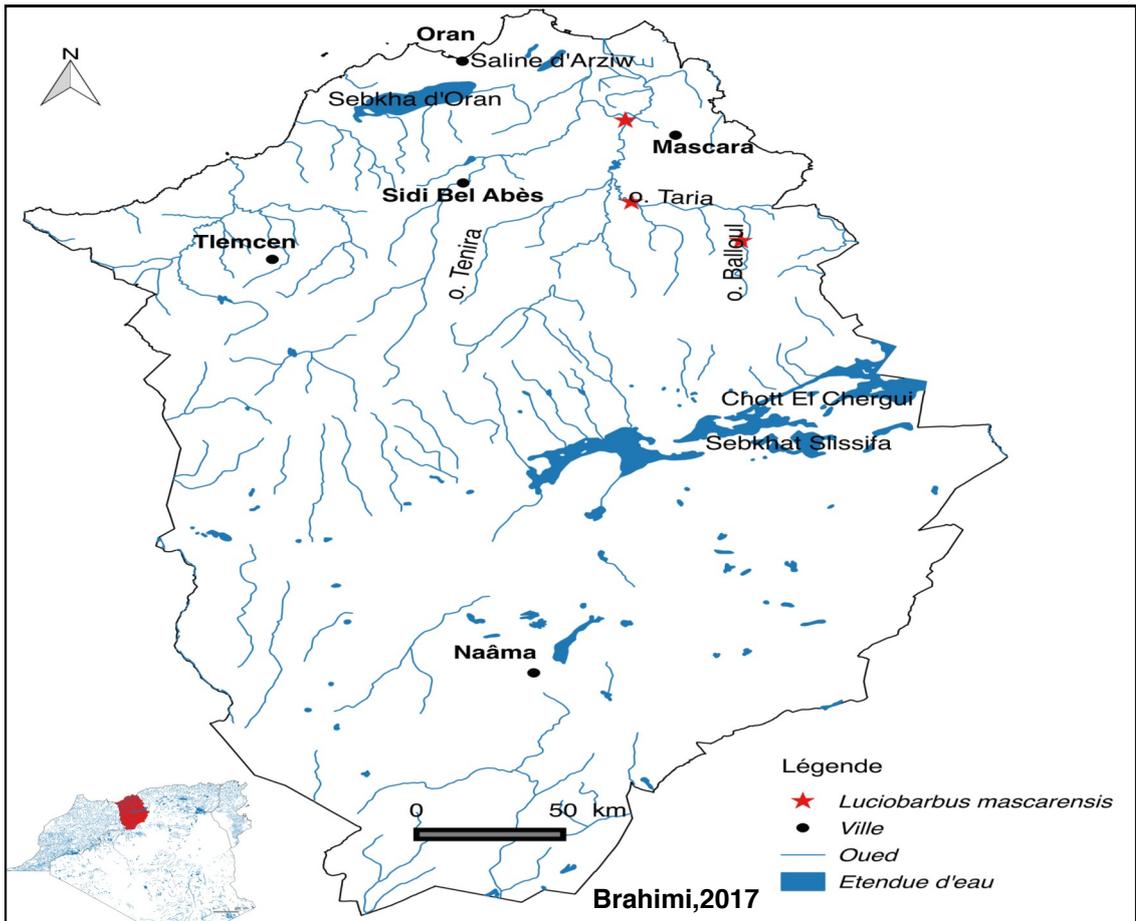


Figure 4.31 — Répartition géographique de *Luciobarbus mascarensis*



13) *Luciobarbus massaensis* (Fig. 4.33)

Nom valide actuel

Luciobarbus massaensis (Pellegrin, 1922) (Levin *et al.*, 2012) .

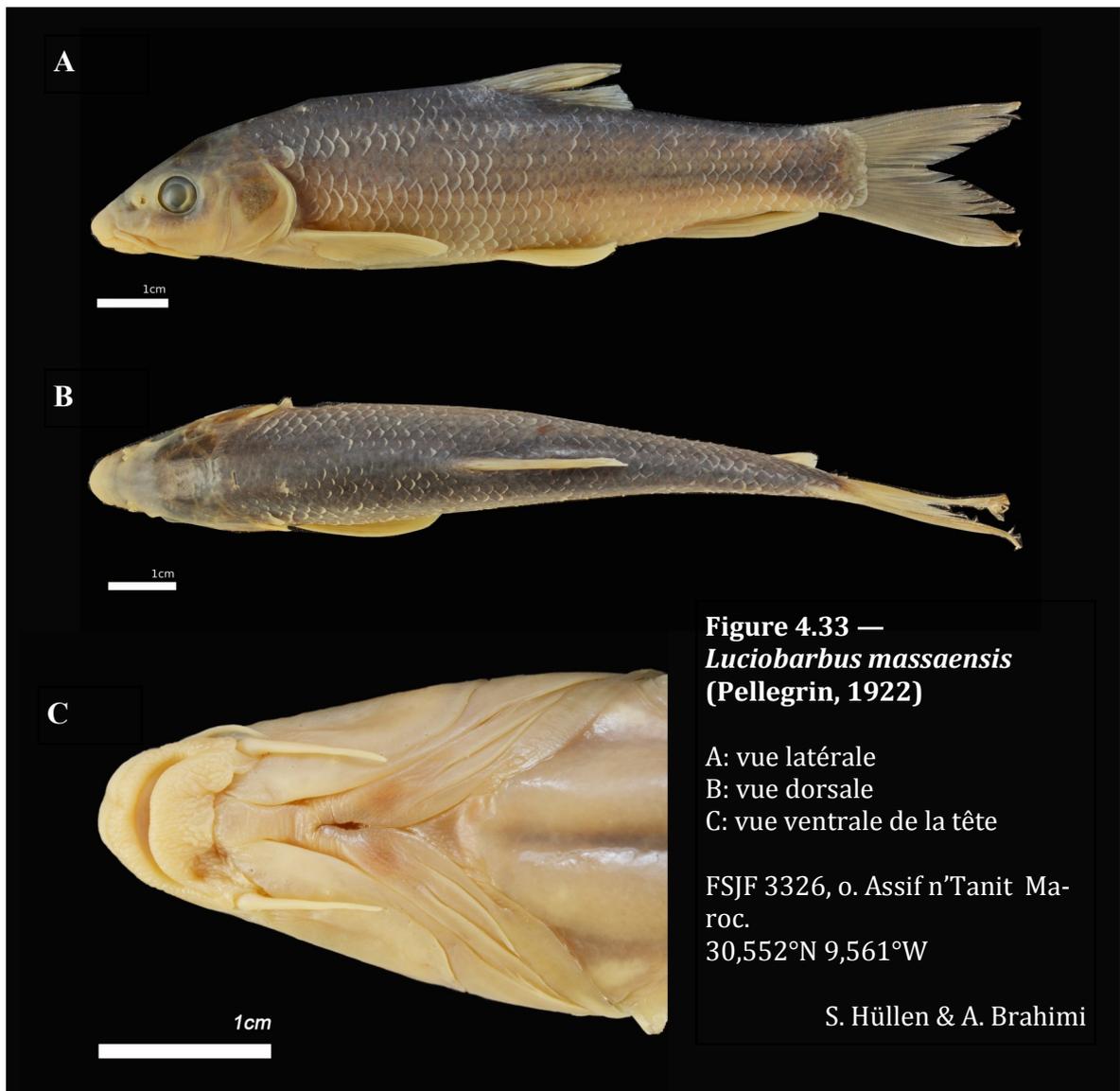
Synonyme

Barbus callensis Valenciennes, 1842 (Lévêque & Daget, 1984)

Barbus massaensis Pellegrin, 1922 (Azeroual *et al.*, 2000).

Barbus massaensis var. *labiosa* Pellegrin, 1922 (Almaça, 1969 ; Casal-Lopez *et al.*, 2015).

Barbus issenensis Pellegrin, 1922 (Brahimi *et al.*, en préparation).



Matériel Type

- Lectotype de *Barbus massaensis* Pellegrin, 1922: MNHN 1922-0044, 1 ind., oued Massa, Maroc.
- Paralectotypes de *Barbus massaensis* Pellegrin, 1922: MNHN 1922.0042-0043, 2 ind., oued Massa, Taroudant (o. Sous) et o. Aît el Hadj, Maroc.
- Lectotype de *Barbus issenensis* Pellegrin, 1922 : MNHN 1922-0057, 1 ind., oued Issene, Maroc.
- Paralectotypes de *Barbus issenensis* Pellegrin, 1922 : MNHN 1922-0055-0056, 2 ind., oued Issene, o. Aît el Hadj, Taroudant (o. Sous), Maroc.
- Lectotype de *Barbus massaensis* var. *labiosa* Pellegrin, 1922: MNHN 1922-0053, 1 ind., oued Massa, Maroc.
- Paralectotype de *Barbus massaensis* var. *labiosa* Pellegrin, 1922: MNHN 1922-0054, 1 ind., oued Massa, o. Aît el Hadj, Maroc.

Répartition

Maroc : bassins de Massa et du Sous (Fig. 4.34). Milieu représentatif (Fig. 4.35).

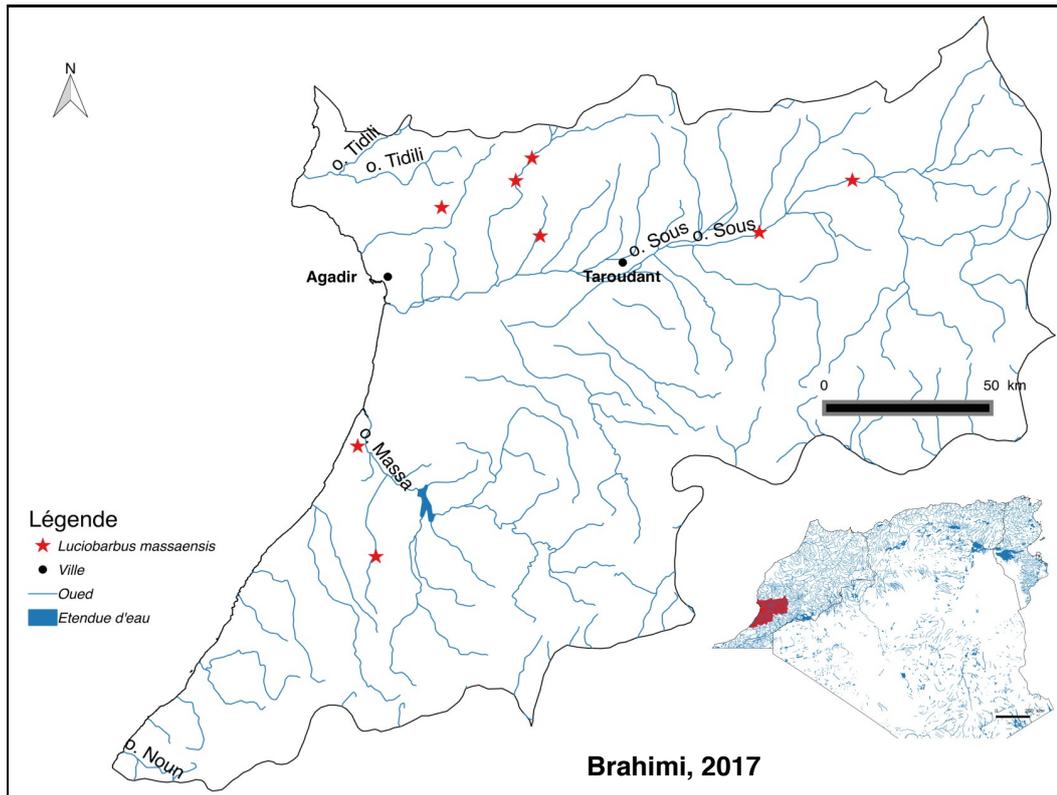


Figure 4.34— Répartition géographique de *Luciobarbus massaensis*

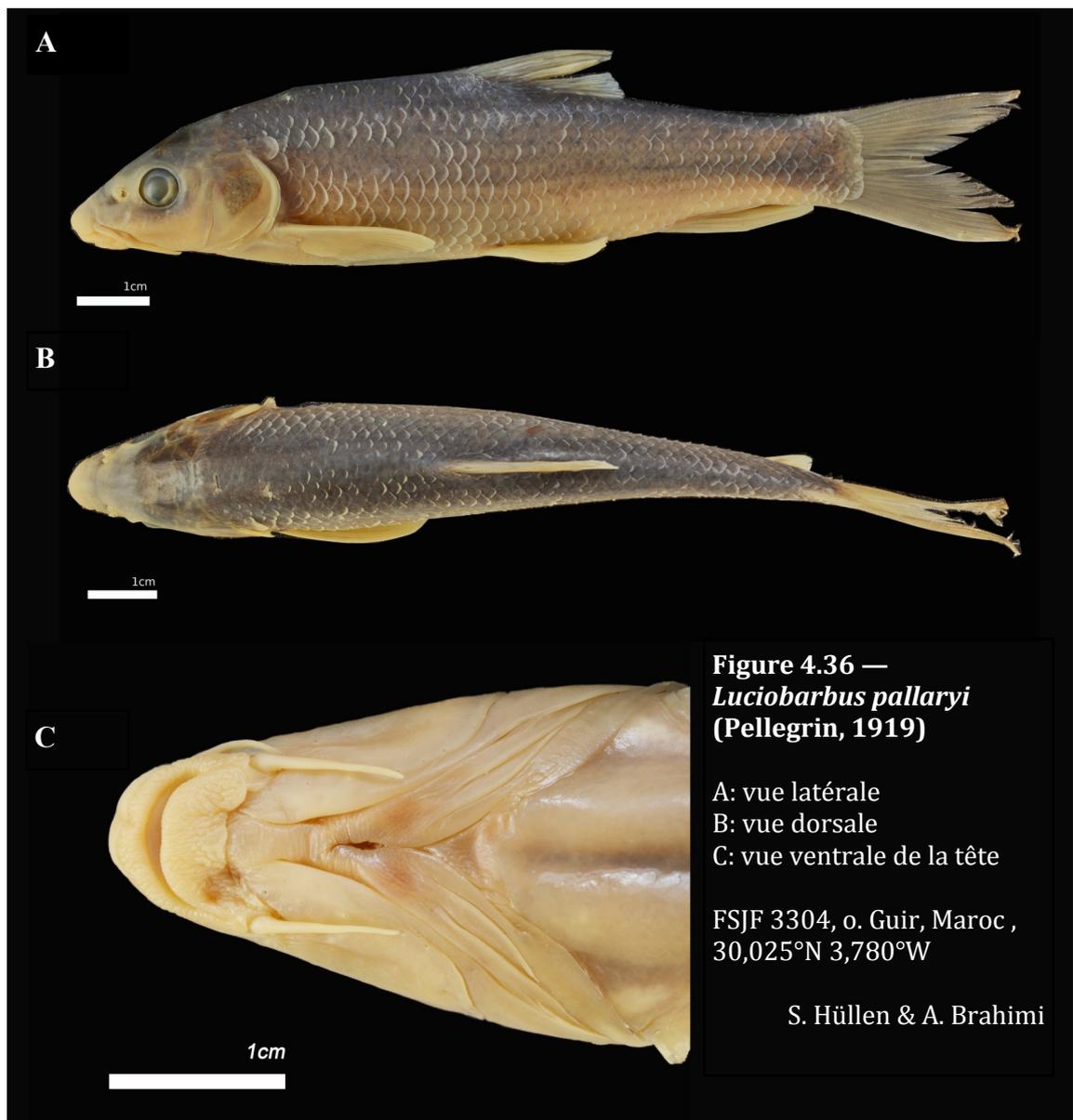


14) *Luciobarbus pallaryi* (Fig. 4.36)

Selon les travaux récents de Brahim *et al.* (2016) basés sur la combinaison des analyses génétiques, morphologiques et ostéologiques, les populations de *L. pallaryi* dans le bassin de Guir comprennent deux groupes génétiques, l'un, amont, *L. p. figuigensis* (Pellegrin, 1939) et l'autre, aval, *L. p. pallaryi* (Pellegrin, 1919)

Nom valide actuel

- Sous-espèce *Luciobarbus pallaryi figuigensis* (Pellegrin, 1913) (Brahimi *et al.*, 2016).
- Sous-espèce *Luciobarbus pallaryi pallaryi* (Pellegrin, 1919) (Brahimi *et al.*, 2016)



Synonyme

- *Barbus figuigensis* Pellegrin, 1913
- *Barbus pallaryi* Pellegrin, 1919

Materiel Type

- Lectotype de *Barbus figuigensis* Pellegrin, 1913: MNHN 1913-0140, 1 ind., oasis de Figuig, Maroc.
- Paralectotypes de *Barbus figuigensis* Pellegrin, 1913: MNHN 1913.0141-0142, 2 ind., oasis de Figuig, Maroc.
- Lectotype de *Barbus pallaryi* Pellegrin, 1919 : MNHN 1919-0430, 1 ind., oued Zousfana.
- Paralectotypes de *Barbus pallaryi* Pellegrin, 1919: MNHN 1919.0427-0429, 3 ind., oued Zousfana.

Répartition

Maroc et Algérie : bassin du Guir (Boudnib), du Zousfana (Figuig) et dans l'oasis d'A-drar (Fig. 4.37). Milieu représentatif (Fig. 4.38).

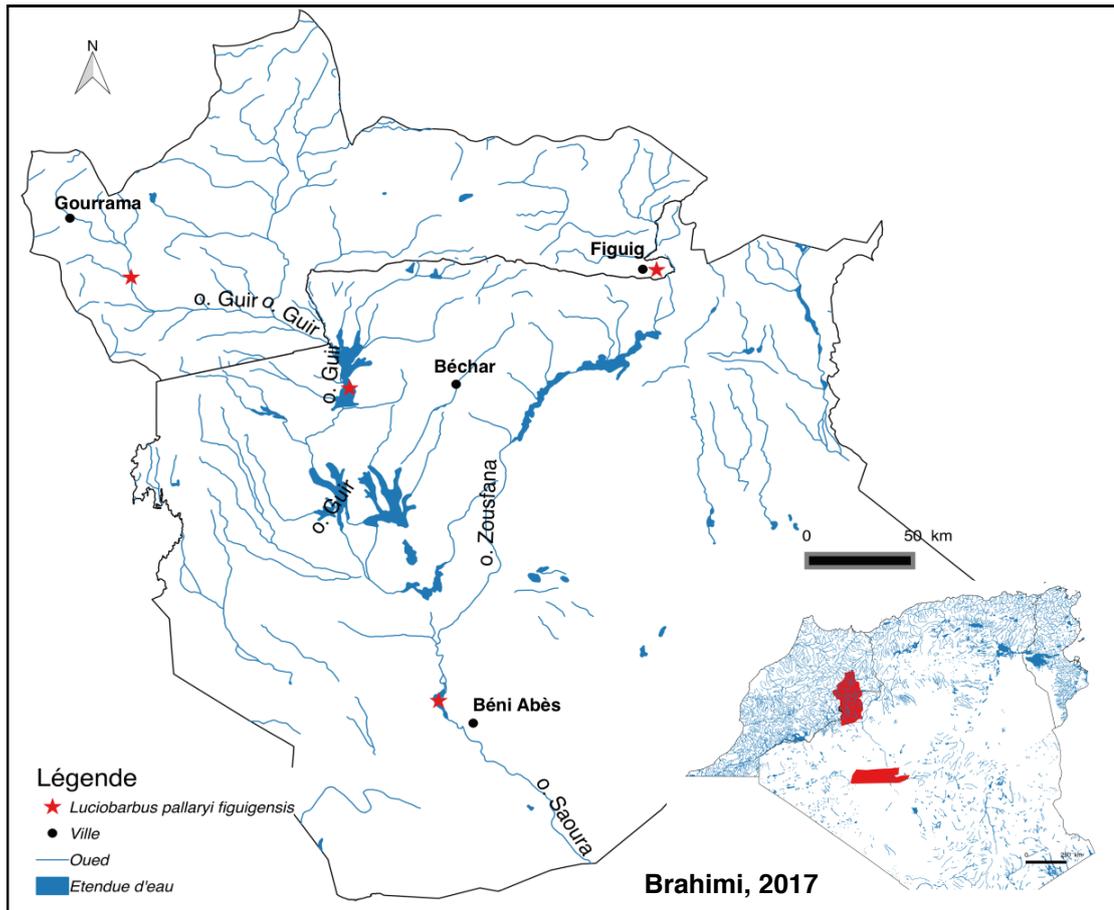


Figure 4.37— Répartition géographique de *Luciobarbus pallaryi*



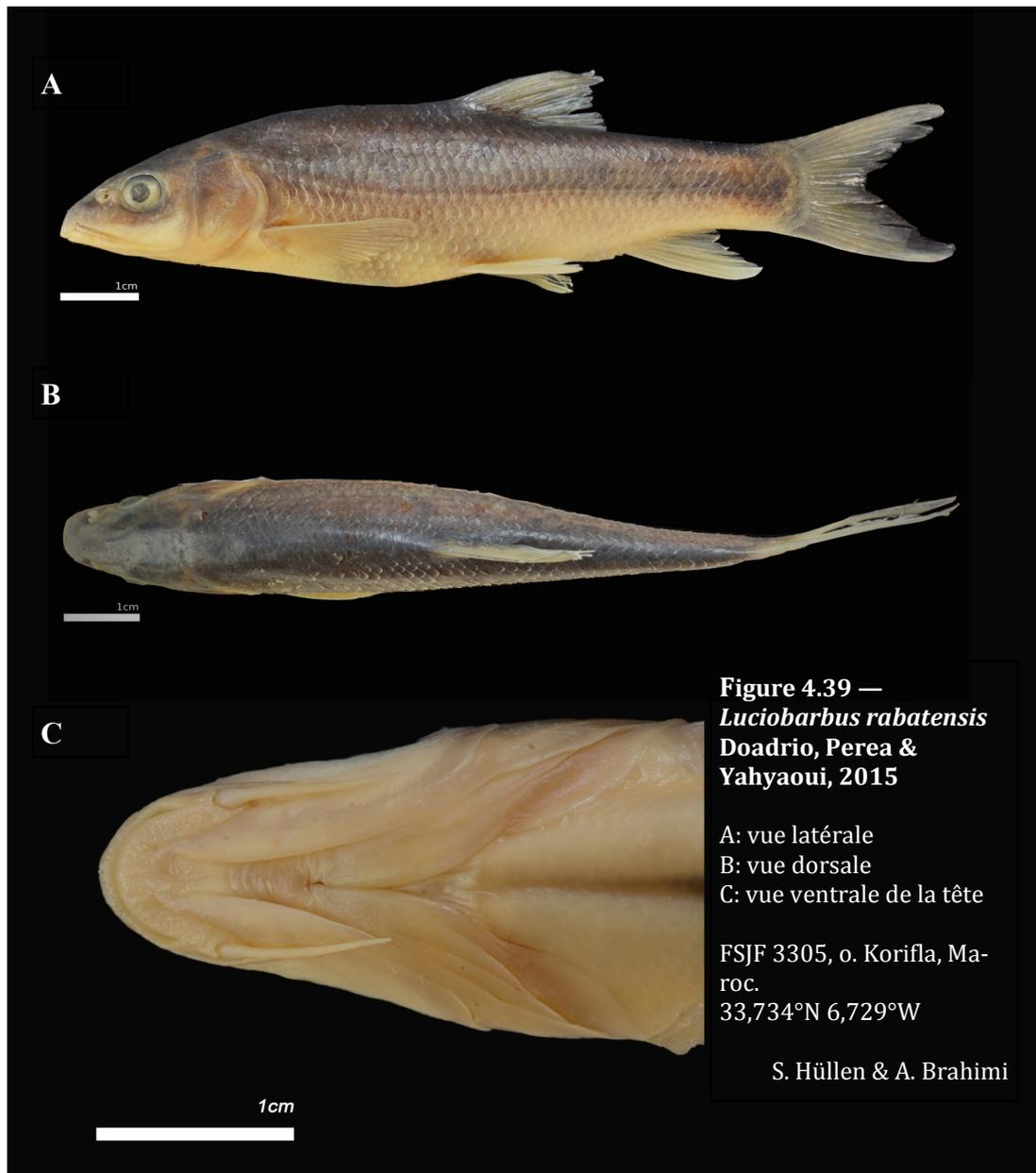
15) *L. rabatensis* (Fig. 4.39)

Nom valide actuel

Luciobarbus rabatensis Doadrio, Perea & Yahyaoui in Casal-Lopez, Perea, Yahyaoui & Doadrio, 2015.

Materiel Type

- Holotype: MNCN 71920, 1 ind., oued Grou, bassin du Bou Regreg, Sebt Ait Rahhou, Maroc.
- Paratypes: MNCN 71725-746, 71918-919, 71921-928; 32 ind., Maroc.



Répartition

Maroc: bassin de Bou Regreg (Rabat) (Fig. 4.40). Milieu représentatif (Fig. 4.41).

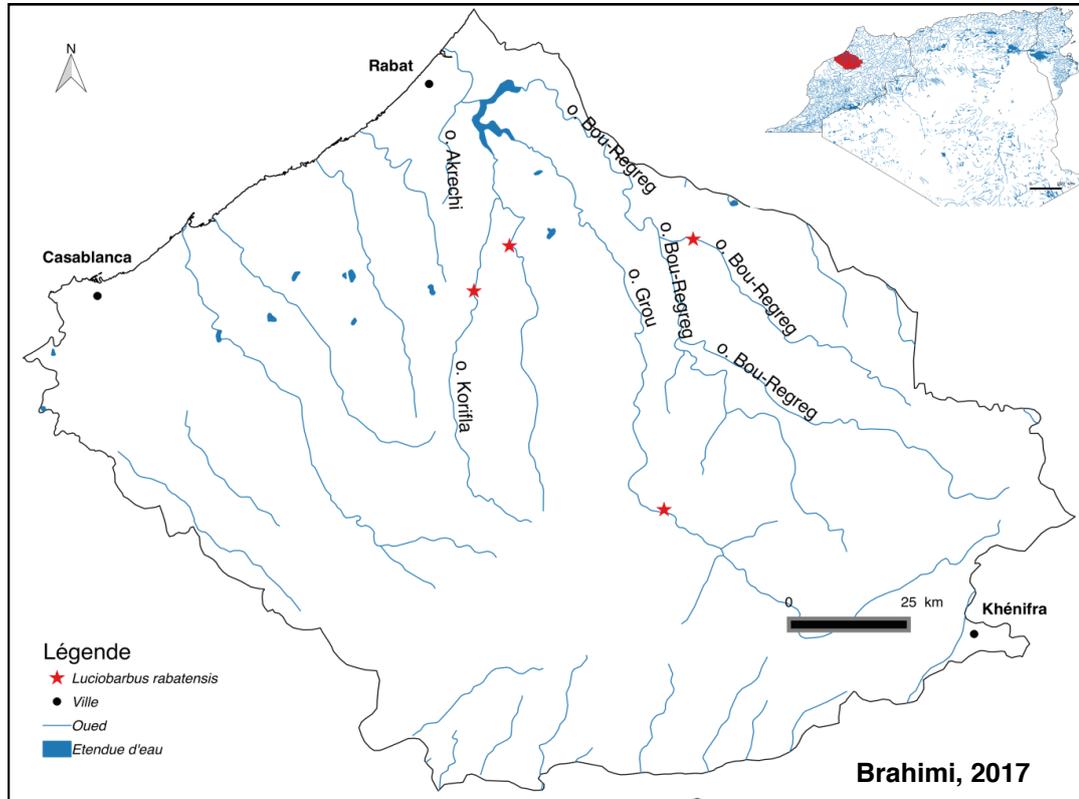


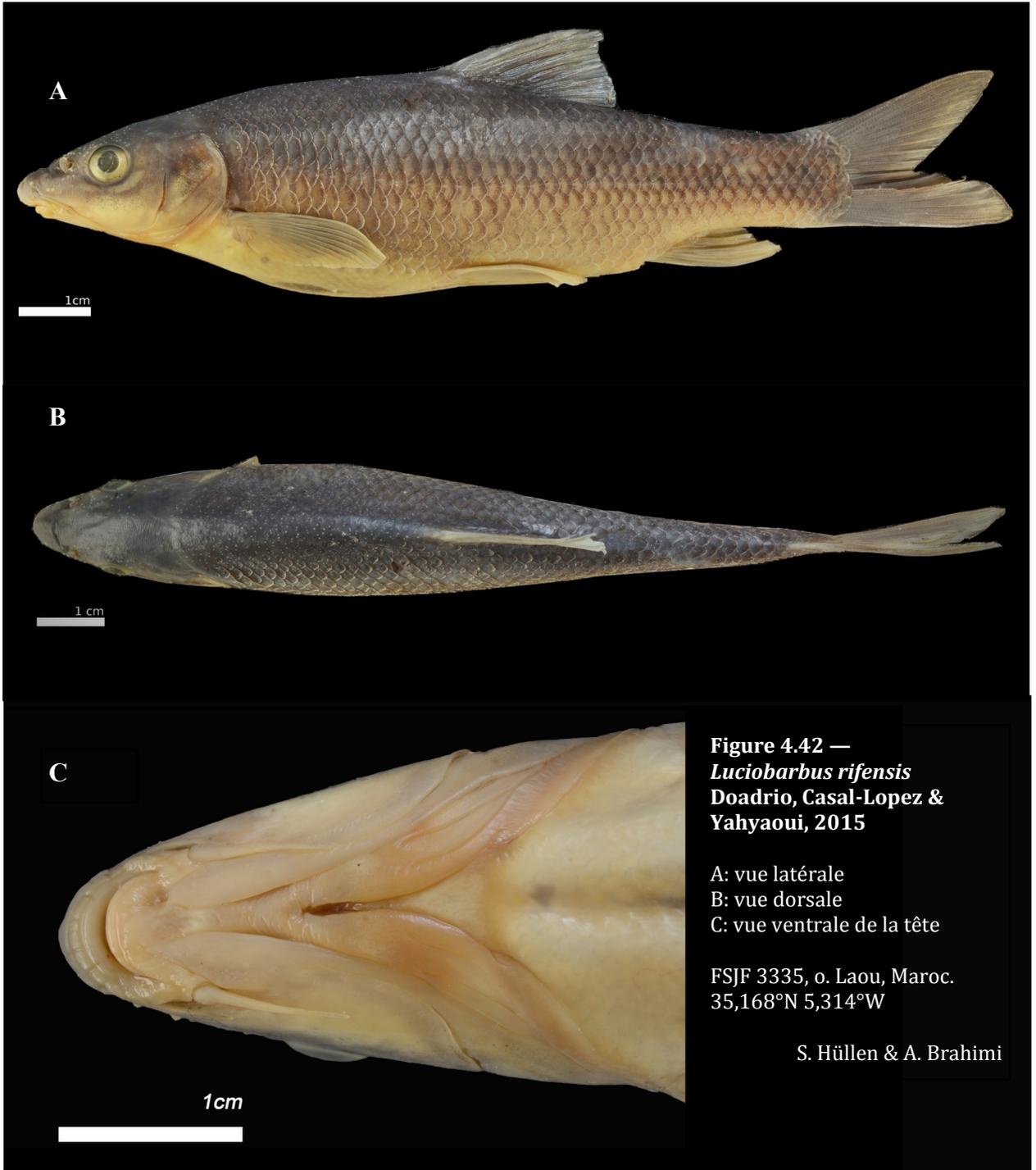
Figure 4.40— Répartition géographique de *Luciobarbus rabatensis*



16) *L. rifensis* (Fig. 4.42)

Nom valide actuel

L. rifensis Doadrio, Perea & Yahyaoui, in Casal-López, Perea, Yahyaoui & Doadrio, 2015 (Casal-López *et al.*, 2015 ; Doadrio *et al.* 2016b ; Brahimi *et al.*, 2017 ; Eschmeyer *et al.*, 2017).



Materiel Type

- Holotype: MNCN 290.642, 1 ind., oued Laou, bassin de Laou, Dardara, Chefchaouen, Maroc.
- Paratypes: MNCN 290.639-641, 290.643-652, 290.655, 290.657-663, 290.665-667, 24 ind., oued Laou, bassin du Laou, Dardara, Chefchaouen, Maroc.
- Paratypes: MNCN 284.939-940, 284.942-945, 284.947-948, 284.950-951, 284.953-964, 22 ind., oued Laou, bassin du Laou, Beni Ferten, Tétouan, Maroc.
- Paratypes : MNCN 280.162-163, 280.165, 280.168, 280.170, 280.172- 174, 280.176-181, 280.183, 280.185-186; 290.671-696, 43 ind., oued Loukos, bassin du Loukos, Souk Had, Laghdir, Chefchaouen, Maroc.
- Paratypes: MNCN 290.707-714, 290.716-722, 290.725-731, 22 ind., oued Hachef, bassin du Hachef, Dar Chaoui, Tétouan, Maroc.

Diagnostic

Luciobarbus rifensis se distingue en ayant 43-45 + 1-3 écailles sur la ligne latérale, l'origine de la nageoire dorsale située en avant de la pelvienne, 4-5 rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale, une nageoire anale courte (16-19% SL), une base de nageoire anale étroite (6-8% SL) et un pédoncule caudal étroit (hauteur du pédoncule caudal 60-78% de sa longueur).

Répartition

Maroc: Rif occidental, bassin du Loukos et oueds du tangérois (Fig. 4.43). Milieu représentatif (Fig. 4.44).

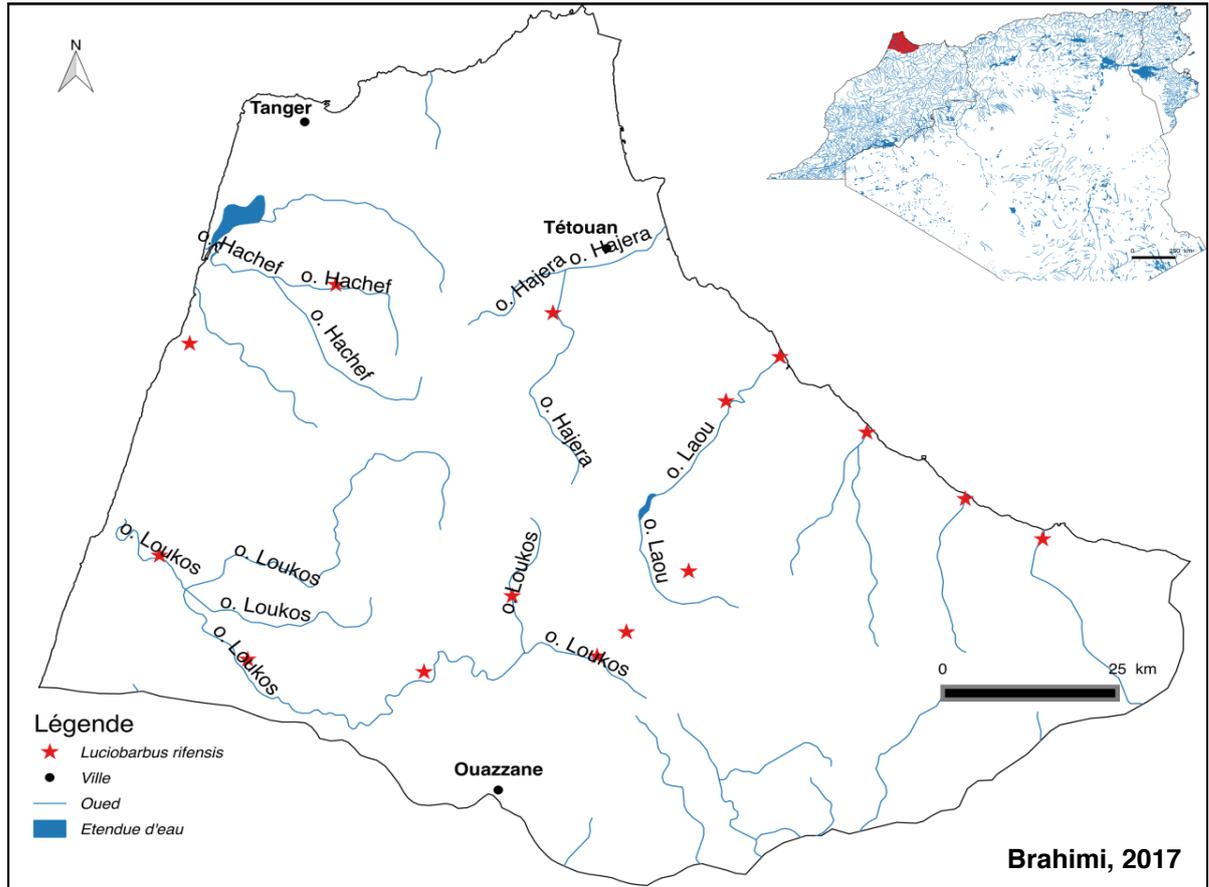


Figure 4.43— Répartition géographique de *Luciobarbus rifensis*



17) *L. setivimensis* (Fig. 4.45)

Nom valide actuel

Luciobarbus setivimensis (Valenciennes, 1842) (Levin *et al.*, 2012, Casal-Lopez *et al.*, 2015, Doadrio *et al.*, 2016a, Doadrio *et al.*, 2016b).

Synonyme

- *Barbus callensis* Valenciennes, 1842 (Lévêque & Daget, 1984).
- *Barbus setivimensis* Valenciennes *in* Cuvier & Valenciennes, 1842 (Almaça, 1969).

Matériel Type

- Holotype: MNHN 0000-1410, 1 ind., o. Setif, Algérie.

Diagnostic

Luciobarbus setivimensis, une lignée génétique d'origine ibérique qui se distingue en ayant 43-47 + 1-3 écailles sur la ligne latérale, l'origine de la nageoire dorsale située en avant de la pelvienne, 3-4 rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale, une nageoire anale longue (19-22% SL), un dernier rayon dur non ramifié dentelé à 2/3 de sa longueur, une distance inter-orbitale large (40-44% HL).

Répartition

Algérie: grande et petite Kabylie (Fig. 4.46). Milieu représentatif (Fig. 4.47).



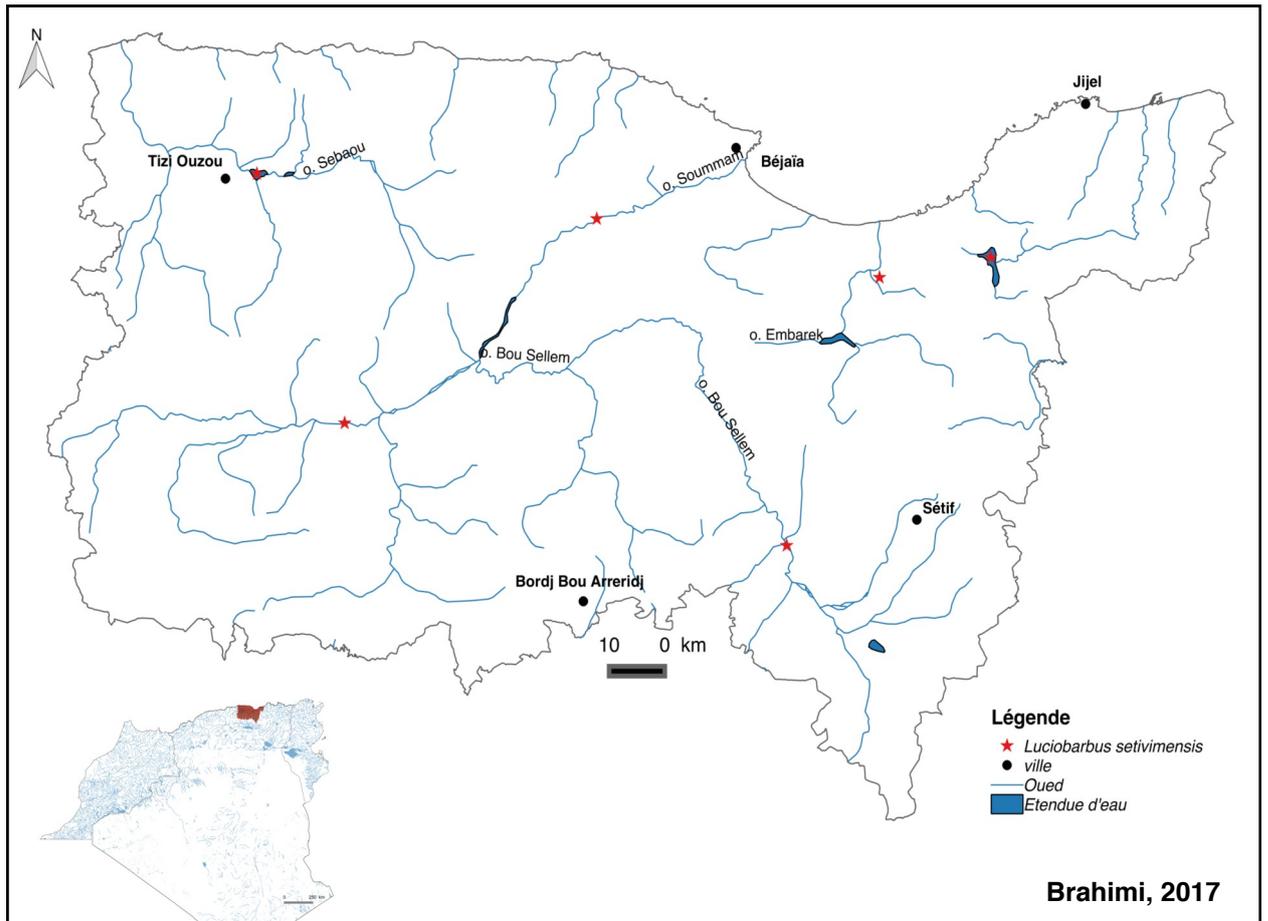


Figure 4.46— Répartition géographique de *Luciobarbus setivimensis*



18) *Luciobarbus yahyaouii* (Fig. 4.48)

Nom valide actuel

Luciobarbus yahyaouii Doadrio, Casal-López & Perea, 2016.

Synonyme

- *Barbus moulouyensis* Pellegrin, 1924
- *Luciobarbus moulouyensis* (Pellegrin, 1924)

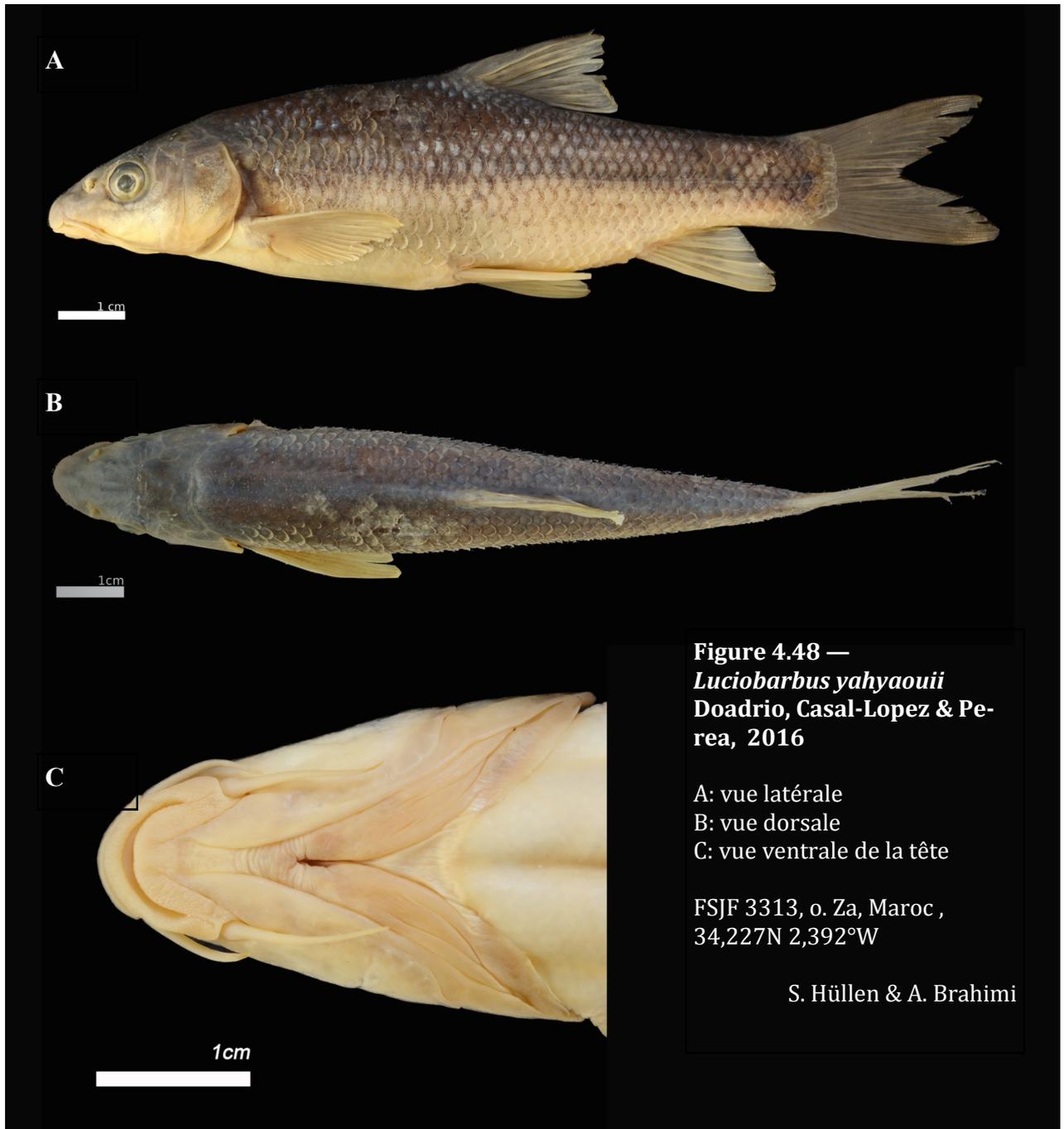
Matériel Type

- Holotype: MNCN-ICTIO 290.958, 1 ind., oued Moulouya, bassin de la Moulouya, Ghafoula, Maroc.
- Paratypes: MNCN-ICTIO 290.951-290.957, 290.959-290.961, 10 ind., oued Moulouya, bassin de la Moulouya, Ghafoula, Maroc.
- Paratypes: MNCN-ICTIO 290.864-290.878, 290.880-290.885, 290.887-290.991, 26 ind., oued Moulouya, bassin de la Moulouya, El Ksabi, Maroc.
- Paratypes: MNCN-ICTIO 290.995-290.997, 290.998-291.006: 12 ind., oued Moulouya, bassin de la Moulouya, Guercif, Maroc.
- Paratypes: MNCN-ICTIO 290.910-290.936, 27 ind., oued Zobzite, bassin de la Moulouya, Berkine, Maroc.
- Paratypes: MNCN-ICTIO 71606-71.611, 71.613-71.614, 8 ind., oued Za, bassin de la Moulouya, Guefait, Maroc.

Diagnostic

Luciobarbus yahyaouii se distingue en ayant 42-45+1-2 écailles sur la ligne latérale, 5 rayons durs non ramifiés sur la nageoire dorsale, un pédoncule caudal plus long (longueur du

pédoncule caudal 16-19,4% SL), un dernier rayon dur non ramifié dentelé à 2/3 de sa longueur, une nageoire anale longue (19-21% SL), une nageoire pelvienne longue (16-19% SL).



Répartition

Maroc: bassin de la Moulouya (Fig. 4.49). Milieu représentatif (Fig. 4.50).

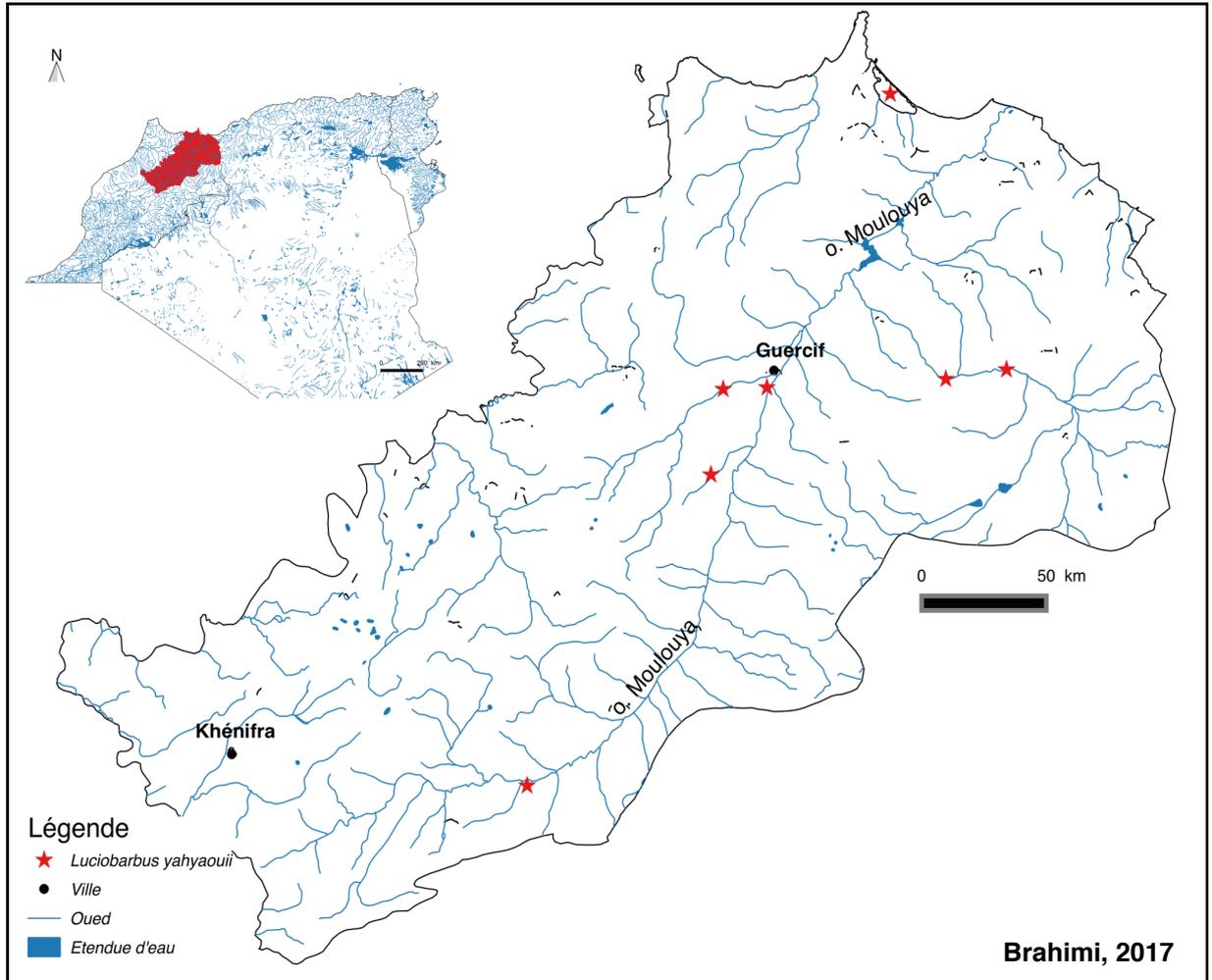


Figure 4.49— Répartition géographique de *Luciobarbus yahyaouii*



Espèce avec barbillons antérieurs à l'extrémité du museau

19) *L. guercifensis* (Fig.4.51).

Nom valide actuel

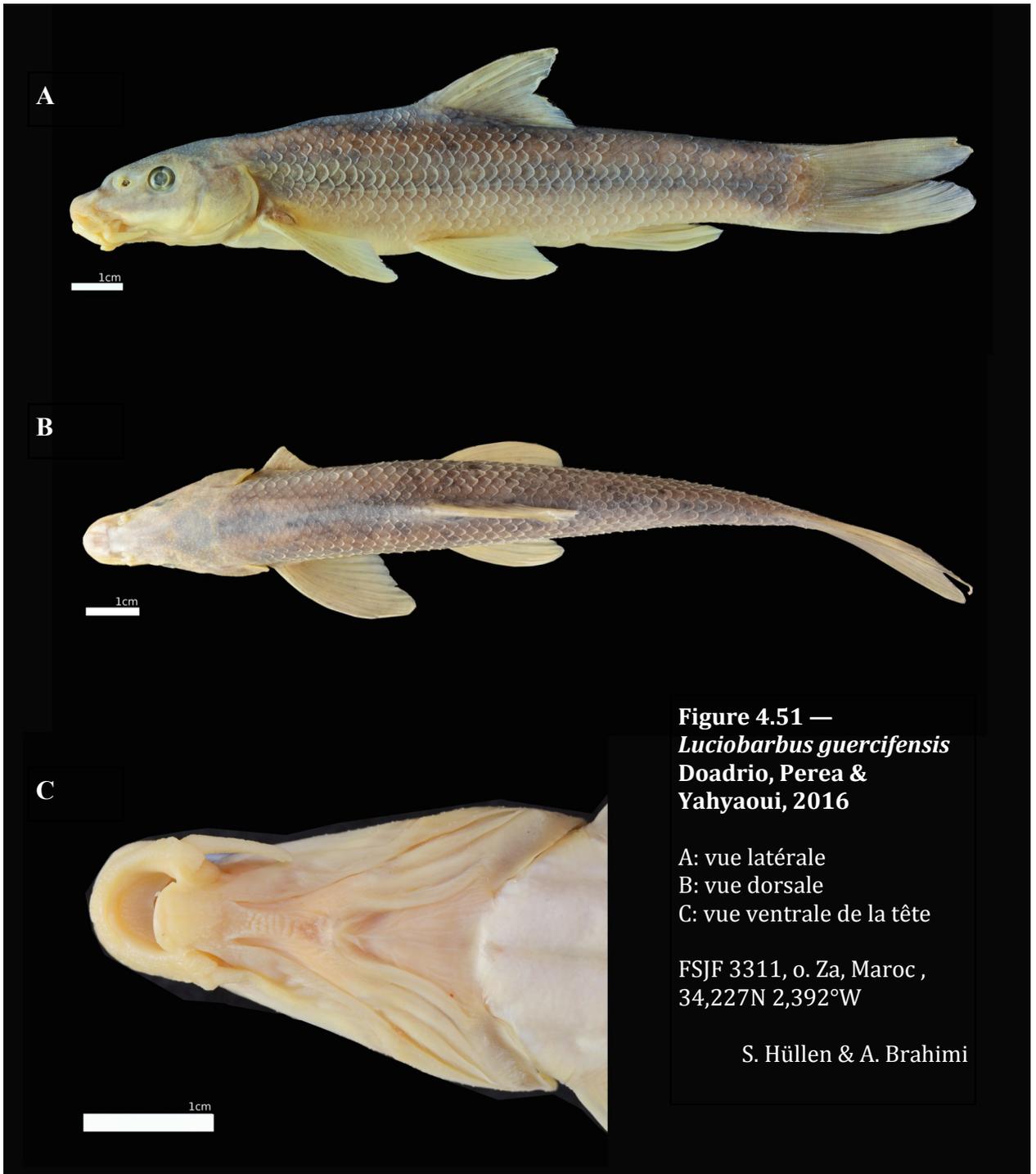
Luciobarbus guercifensis Doadrio, Perea & Yahyaoui, 2016 (Doadrio *et al.*, 2016a)

Materiel Type

- Holotype: MNCN 290835, oued Moulouya, bassin de la Moulouya, Ghafoula, Maroc.
- Paratypes: MNCN 286595-96, 2 ind., oued Melloulou, bassin de la Moulouya, Guercif, Maroc.
- Paratypes: MNCN 290831, 1 ind., oued Melloulou, bassin de la Moulouya, Guercif, Maroc.
- Paratypes: MNCN 290832, 1 ind., oued Moulouya, bassin de la Moulouya, Ghafoula, Maroc.
- Paratypes: MNCN 290833-290834, 290836-290840, 7 ind., oued Moulouya, bassin de la Moulouya, Ghafoula, Maroc.

Répartition

Maroc : bassin de la Moulouya (Fig.4.52). Milieu représentatif (Fig. 4.53).



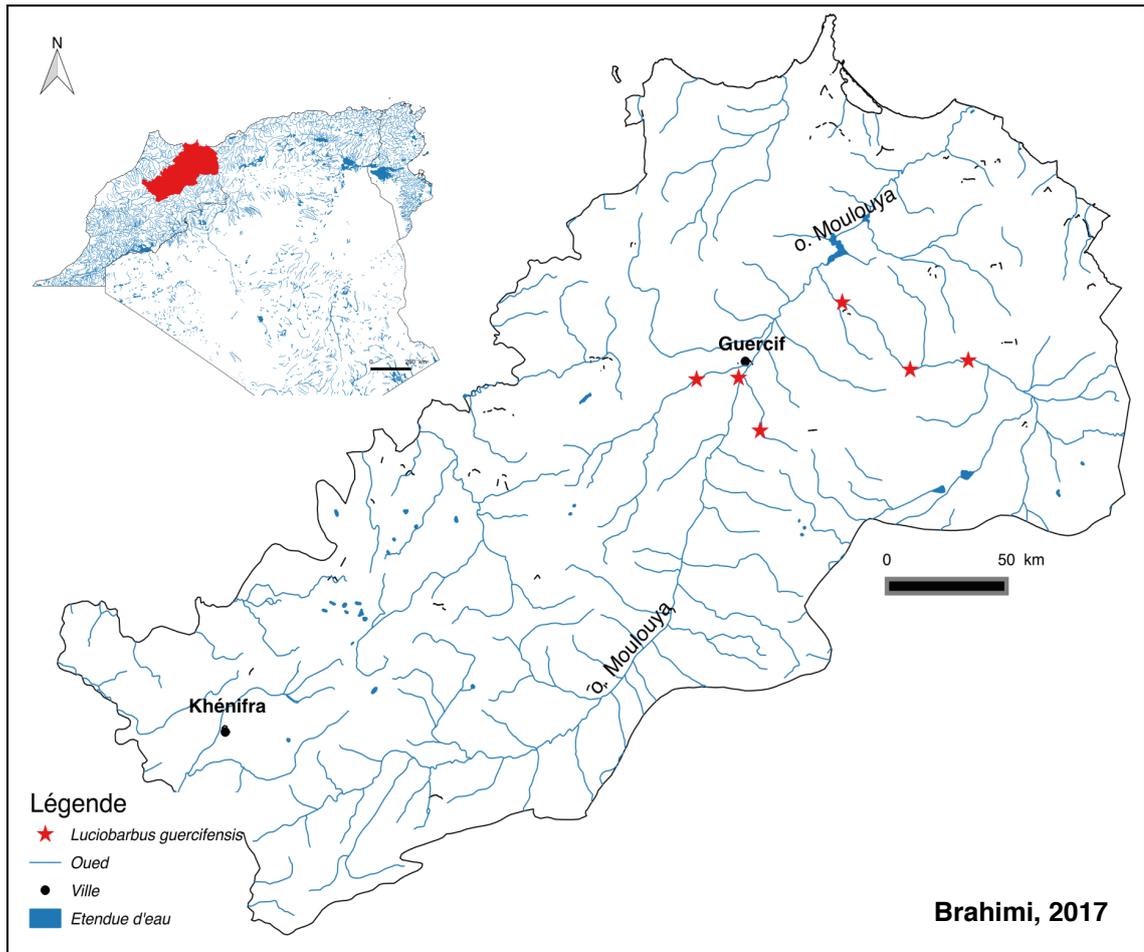


Figure 4.52— Répartition géographique de *Luciobarbus guercifensis*



20) *Luciobarbus magniatlantis* (Fig.4.54)

Nom valide actuel

Luciobarbus magniatlantis (Pellegrin, 1919) (Levin *et al.*, 2012, Casel-Lopez *et al.*, 2015, Doadrio *et al.*, 2016a) .

Synonyme

Barbus nasus Günther, 1874 (Lévêque & Daget, 1984).

Barbus magniatlantis Pellegrin, 1919 (Azeroual *et al.*, 2000).

Materiel Type

Lectotype: MNHN 1919-0431, 1 ind., bassin du Tensift, Maroc.

Paralectotypes: BMNH 1919.11.13.1, 1 ind., bassin du Tensift, Maroc.

Paralectotypes: MNHN 1919-0432-0437, 6 ind., bassin du Tensift, Maroc.

Paralectotypes: MNHN 1919-0438 à 0440, 3 ind., bassin du Tensift, Maroc.

Répartition

Maroc: bassin de Tensift, Haut-Atlas (Fig. 4.55). Milieu représentatif (Fig. 4.56).



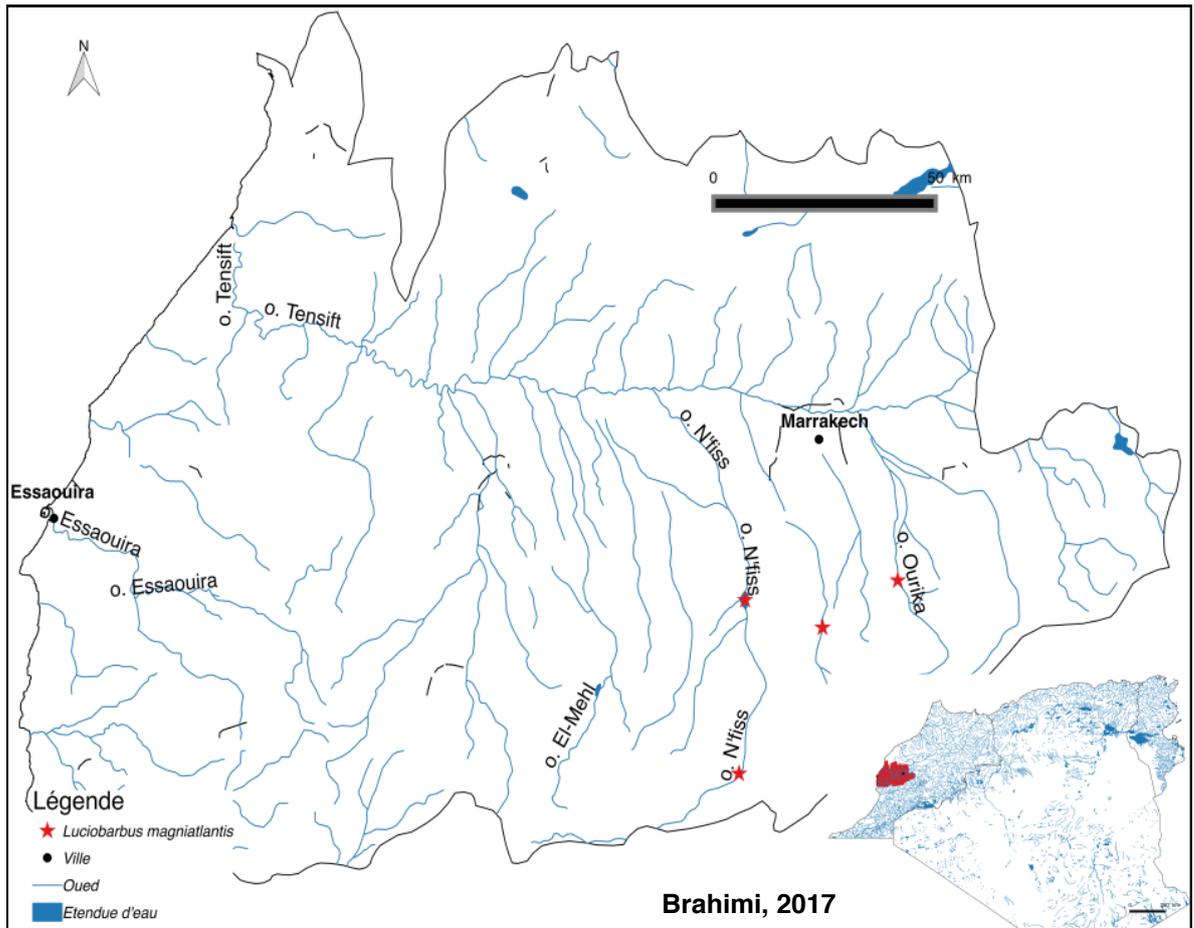


Figure 4.55— Répartition géographique de *Luciobarbus magniatlantis*



21) *L. nasus*

Nom valide actuel

Luciobarbus nasus (Günther 1874) (Levin *et al.*, 2012, Doadrio *et al.*, 2016a).

Synonyme

Barbus nasus Günther, 1874 (Lévêque & Daget, 1984, Azeroual *et al.*, 2000).

Matériel Type

Syntypes: BMNH 1874.1.30.25-26, 2 ind., oued du Kasab, Bassin de Tensift, Maroc.

Répartition

Maroc: seulement de l'oued Kasab (Fig. 4.57).

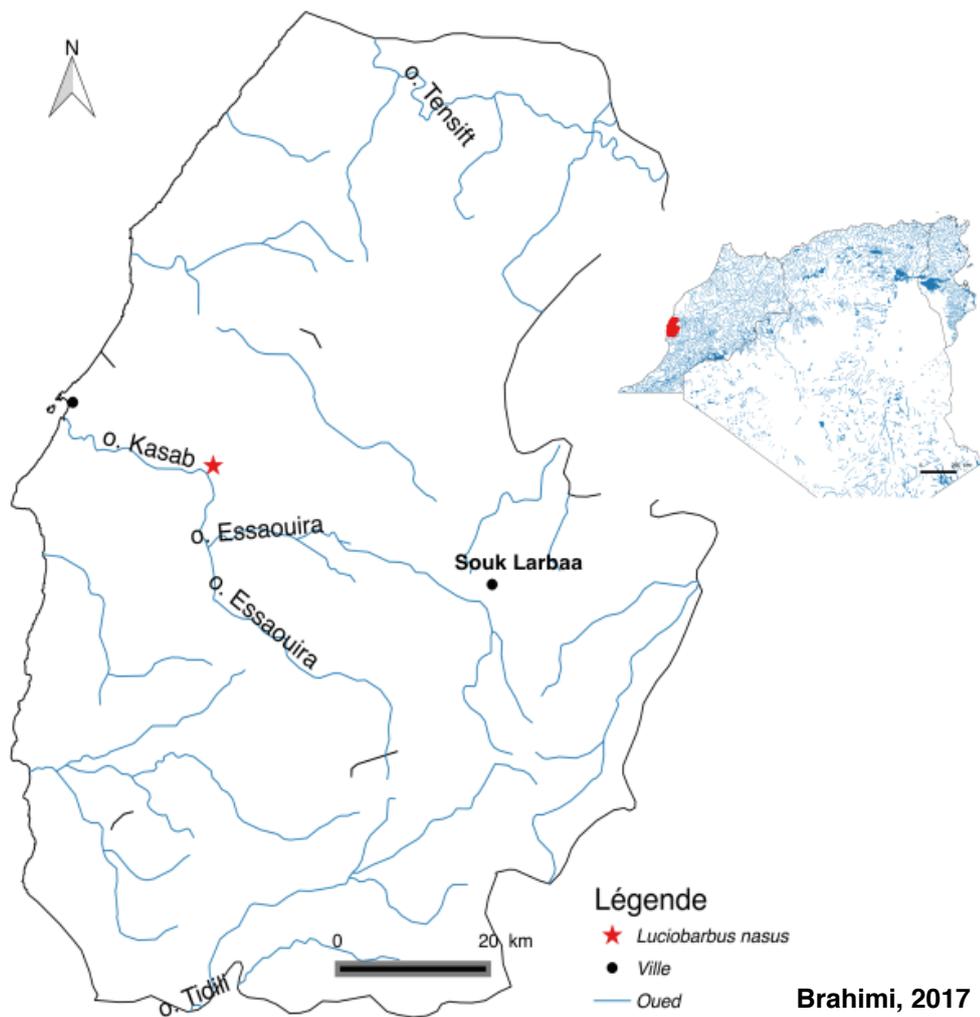


Figure 4.57— Répartition géographique de *Luciobarbus nasus*

22) *Luciobarbus zayanensis* (Fig. 4.58)

Nom valide actuel

Luciobarbus zayanensis Doadrio, Casal-López & Yahyaoui *in* Doadrio, Casal-López, Perea & Yahyaoui, 2016a .

Materiel Type

Holotype: MNCN 279706, oued Chbouka, bassin de l'Oum er Rbia, El Herri (Elhri), Maroc.

Paratype : MNCN 55094, 1 ind., oued Douna, bassin de l'Oum er Rbia, El Khemis, Maroc.

Paratypes : MNCN 208115-208116, 2 ind., oued Serrou, bassin de l'Oum er Rbia, El Herri, Maroc..

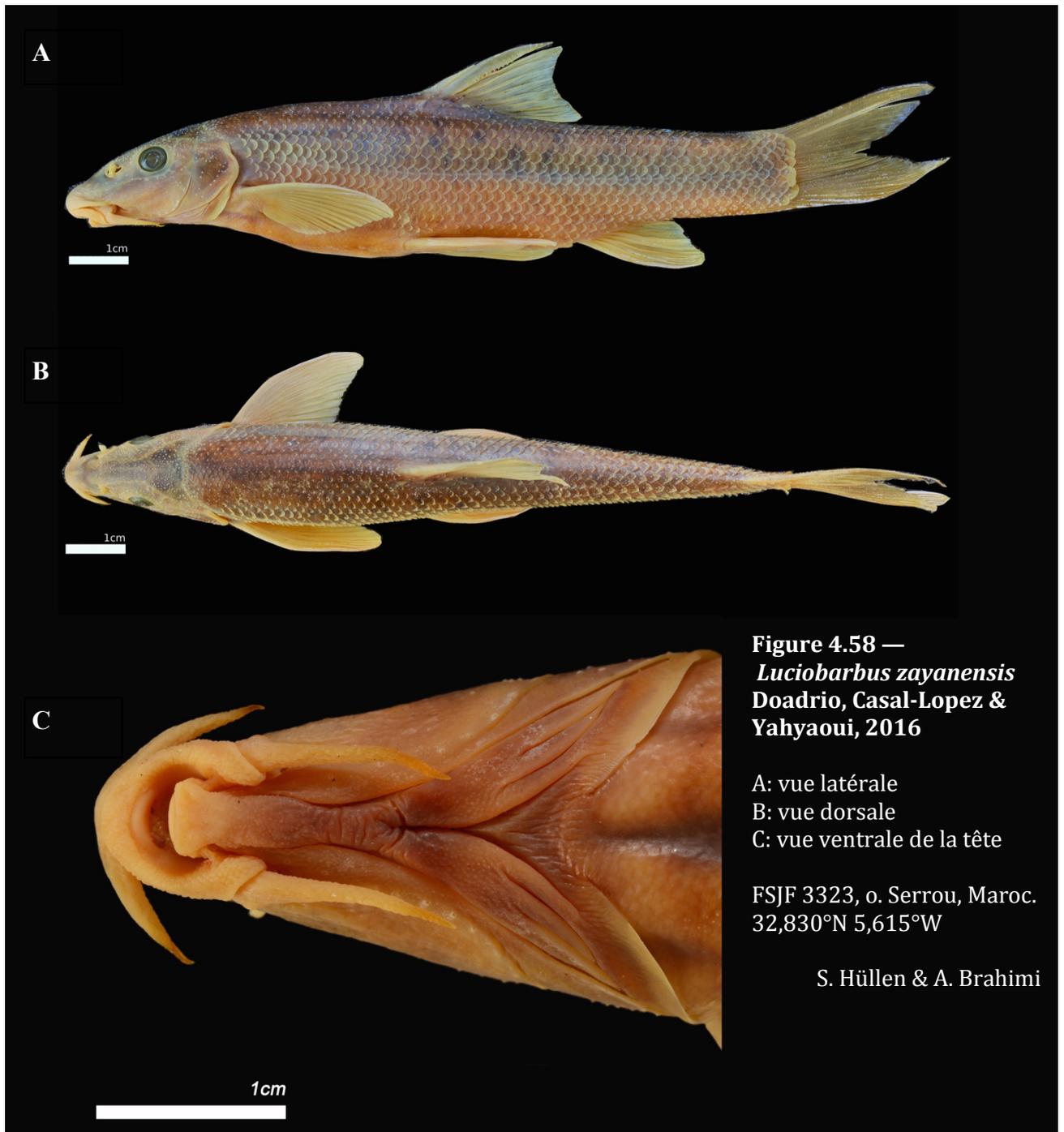
Paratypes : MNCN 54987-55000, 14 ind., oued Arbâa, bassin de l'Oum er Rbia, Ksiba, Maroc.

Paratypes: MNCN 208168-208169, MNCN 71972-71978, 9 ind., oued Oum er Rbia, El Borj, Maroc.

Paratypes : MNCN 279704-279705, MNCN 279707, MNCN 280083, MNCN 279695-279696, 6 ind., oued Chbouka, bassin de l'Oum er Rbia, El Herri (Elhri), Maroc.

Répartition

Maroc: bassin de l'Oum-er-Rbia (Fig. 4.59). Milieu représentatif (Fig. 4.60).



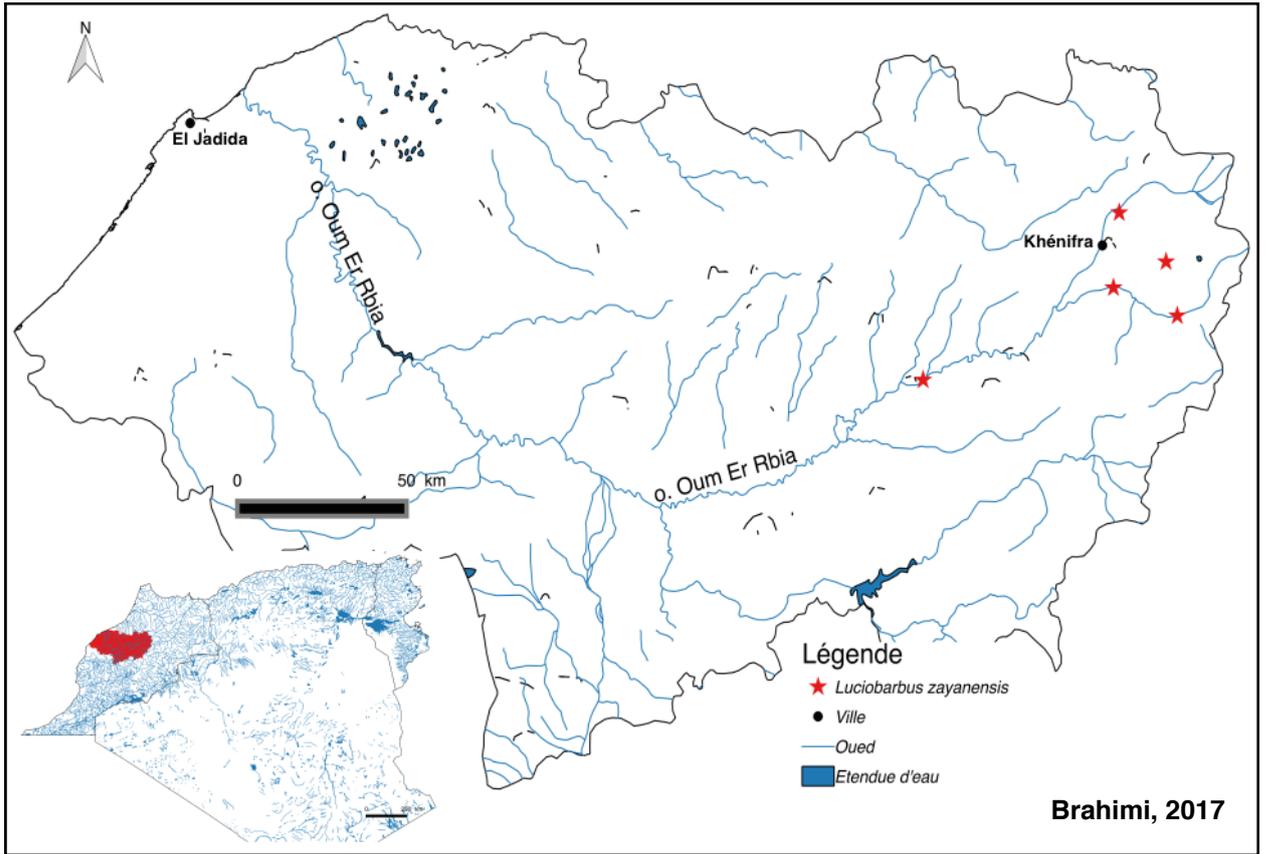


Figure 4.59— Répartition géographique de *Luciobarbus zayanensis*



En conclusion, certaines espèces de barbeaux vivent en sympatrie, notamment au Maroc:

- bassin de Sebou: *Carasobarbus fritschii* et *Luciobarbus labiosa*
- bassin de Bou-Regreg: *C. fritschii* et *L. rabatensis*
- bassin de la Moulouya: *C. fritschii*, *L. guercifensis* et *L. yahyaouii*
- bassin du Tensift : *C. fritschii*, *L. ksibi* et *L. magniatlantis*
- bassin de l'Oum-er-Rbia : *C. fritschii*, *C. harterti*, *L. ksibi* et *L. zayanensis*
- bassin côtier d'Essaouria : *C. fritschii*, *Labiobarbus reinii*, *L. ksibi* et *L. nasus*.

En outre, certaines espèces du genre *Luciobarbus* sont allopatriques :

Maroc:

- *L. lepineyi* : bassins de Noun, de Dadès-Drâa et de Ziz,
- *L. massaensis* : bassins de Massa et de Sous,
- *L. rifensis* : nord-ouest du Rif, oueds de Tangérois et bassin de Loukos,

Algérie :

- *L. pallaryi* : bassin du Guir et de Zousfana (Figuig) et l'oasis d'Adrar,
- *L. mascarensis*: région de Mascara (à l'est d'Oran),
- *L. chelifensis* : bassin de Chelif, entre Mostaganem et Médea,
- *L. leptopogon* : région d'Alger,
- *L. setivimensis* : grande et petite Kabylie,
- *L. biscarensis* : monts du Hodna, massif de l'Aurès et Tassili,

Tunisie:

- *L. callensis* : au nord de la Tunisie et l'extrême oriental de l'Algérie;
- *L. antorini* : chotts de la région de Tozeur (Tunisie).

Partie 5

Les lignées sahariennes: adaptation et évolution

Les résultats sont repris dans l'article :
Amina BRAHIMI, Nacer TARAI, Abdelkrim
BENHASSANE, Arnaud HENRARD & Ro-
land LIBOIS
**Genetic and morphological conse-
quences of Quaternary glaciations: a
relic barbel lineage (*Luciobarbus pal-
laryi*) of Guir basin (Algeria).**
C. R. Biologies (2016), 339: 83-98.

V.1. Introduction

Tout au long des derniers 2,5 millions d'années, suivant des fluctuations climatiques du Quaternaire (Alayne-Street, 1981), les espèces ont en effet subi de nombreuses contractions et expansions de leur aire de répartition (Haffer, 1969). Si l'effet de ces variations climatiques sur la diversité génétique des espèces a été très bien documenté en climat tempéré (Hewitt, 1999, 2000 ; Deffontaine *et al.*, 2005), l'influence des alternances répétées de cycle glaciaire/interglaciaire a eu lieu au cours du Quaternaire sur la diversité spécifique apparaît encore obscure dans les écosystèmes insulaires sahariens.

Dans le cadre d'études phylogéographiques, les barbeaux présentent un modèle intéressant par leur grande diversité génétique, leur écologie et leurs capacités d'adaptation. Si les barbeaux méditerranéens du nord ont été relativement bien étudiés dans cette optique (Howes, 1987 ; Berrebi *et al.*, 1988 ; Doadrio, 1990 ; Berrebi, 1995 ; Doadrio *et al.*, 1998 ; Tsigenopoulos & Berrebi, 2000 ; Machordom & Doadrio, 2001 ; Doadrio *et al.*, 2002), ils n'en vont pas de même dans les régions sahariennes du Maghreb.

Toutefois, certains barbeaux sahariens, constituent un groupe intéressant pour l'étude des patrons génétiques des populations (Doadrio *et al.*, 1998). En effet, les rivières sahariennes comme l'oued Ziz (Maroc), l'oued Guir (Maroc et Algérie) et l'oued Abiod (Algérie) constituent des espaces géographiques plus ou moins isolés : leurs eaux s'infiltrent et disparaissent dans le sable du Sahara.

Entre l'oued Guir qui descend du Haut-Atlas (Maroc) et son confluent avec la Zousfana, l'oued Saoura traverse le sud-ouest du Sahara occidental algérien et se dirige vers les oasis d'Adrar (Touat, Algérie). Cependant, la connexion entre l'amont et l'aval de l'oued Guir est interrompue et les peuplements piscicoles de ces habitats semblent s'éloignés les uns des autres d'environ 300 km. De ce fait, les populations de barbeaux dans la région d'Adrar, se retrouvent

déconnectées de ce système hydrographique et vivent alors dans des conditions d'insularité biogéographique.

Pour évaluer l'impact de ces périodes glaciaires sur l'évolution des barbeaux et pour mieux comprendre la structuration des différentes populations de *Luciobarbus pallaryi* du bassin du Guir, une approche comparative a été menée sur la base des caractères biologiques et génétiques. Plus précisément, cette étude vise à répondre à la question suivante: ***comment les oscillations climatiques du Quaternaire moyen ont-ils influencé la répartition de cette espèce?*** Les réponses à cette question fourniront une nouvelle idée sur la systématique intra-spécifique des barbeaux sahariens. En effet, cela revient à comparer une situation insulaire (foggaras¹ d'Adrar) avec une situation continentale (barrage de Djorf-Torba, Béchar), afin de reconstituer l'histoire de l'évolution récente des populations piscicoles dans les milieux extrêmes.

V.2. Matériel et méthodes

V.2.1. Échantillonnage et sites d'étude

En 2013, un total de 52 spécimens de *Luciobarbus pallaryi* ont été collectés dans le Sahara algérien. Deux sites ont été échantillonnés: le barrage Djorf-Torba (wilaya de Béchar) dont les eaux viennent du l'oued Guir, descendus du Haut-Atlas (région d'Errachidia, Maroc) (31,506°N 2,776°W) et les foggaras dans les oasis du Touat, au sud-ouest du Grand Erg Occidental (wilaya d'Adrar) (28,003°N 0,428°W). Ses deux sites sont indépendants et séparés d'environ 300 km (Fig. 5.1).

1 : Foggara signifie en arabe "Fakara" ou creuser. La foggara est une galerie souterraine légèrement inclinée qui draine l'eau de l'aquifère amont vers les terrains les plus secs situés en aval, en direction de la palmeraie. Au Sahara, la foggara a participé depuis plusieurs siècles au développement des oasis. Chaque oasis est constituée d'une foggara à l'amont, d'un ksar (village) au centre et d'une palmeraie à l'aval (Remini & Achour, 2008).

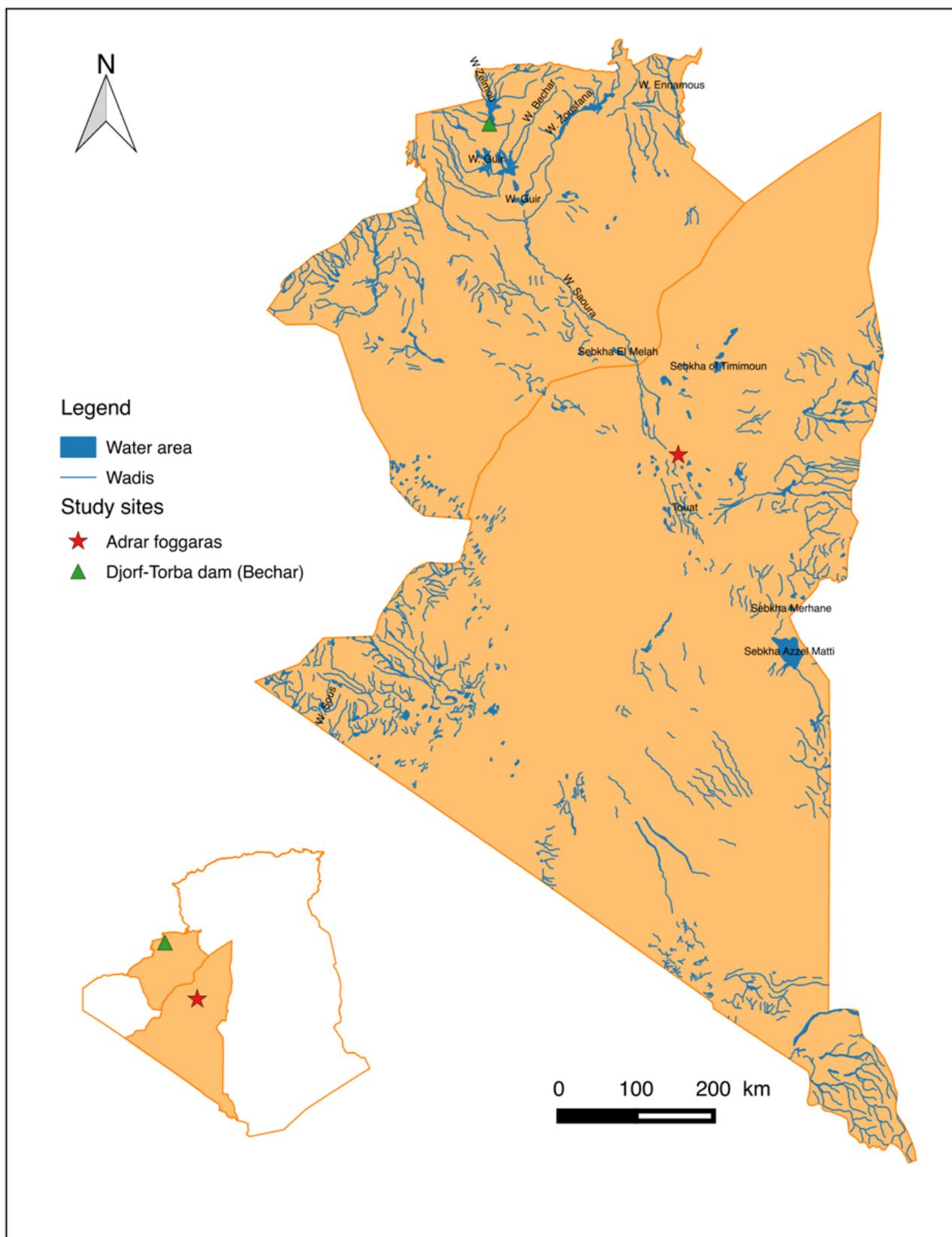


Figure 5.1 — Sites de pêche pour *Luciobarbus pallaryi* (Algérie). L'étoile rouge indique les foggaras d'Adrar dans le Grand Erg Occidental. Le triangle vert correspond au barrage Djorf-Torba de Béchar.

V.2.2. Analyses moléculaires

V.2.2.1. Extraction d'ADN, amplification et séquençage

Quarante trois spécimens de *L. pallaryi* ont été retenus pour l'étude génétique. L'ADN total a été extrait à partir d'environ 25 mg de tissu musculaire conservés dans l'alcool absolu à (-20°C), à l'aide du kit "DNeasy® Tissue Kit" (Qiagen), en respectant le protocole fourni par le fabricant.

L'amplification par PCR et le séquençage ont porté sur deux fragments de génome mitochondrial: une partie du cytochrome b (longueur 1116 bp) en utilisant les amorces GLUDG.L (5'TGACTTGAARAACCA YCGTTG3') (Palumbi, 1996) et H16460 (5'CGAYCTTCGGATTAACAAGACCG3') (Perdices & Doadrio, 2001) et la région de contrôle "D-loop" (longueur 470 bp) en utilisant les amorces L15923 (5'TTAAAGCATCGGTCTTGTA A3') (Iguchi *et al.* 1997) et H16500 (5'GCCCTGAAATAGGAACCAGA3') (Nishida *et al.* 1998). Les produits finaux de la PCR ont été envoyés à la société Macrogen pour le séquençage dans les deux sens.

D'autres échantillons des séquences mitochondriales (n = 27) en provenance de GenBank ont également été inclus dans le jeu de données. *Barbus barbatus* a été utilisé comme out-group. Les espèces (les noms valides des espèces et leur nom utilisés dans GenBank), les localités géographiques et le nombre d'accession GenBank, ont été indiqués dans le tableau 5.1.

— TABLEAU 5.1 —

Espèces, localités géographique et numéros d'accession GenBank: (*) N° d'access. GenBank pour Cytb (**) pour les séquences D-loop de cette étude; (a) Machordom & Doadrio (2001); (b) Tsigenopoulos *et al.*, (2003); (c) Dong *et al.*, (2013); (d) Levin *et al.*, (2012); (e) Doadrio *et al.*, (2002); (f) Saitoh *et al.*, (2006).

Valid name	Name used in Genbank	Locality	GenBank acc. N°.
<i>Luciobarbus antinorii</i>	<i>Luciobarbus antinorii</i>	o. Bichri, Tunisie	AY004725 (a)
<i>Luciobarbus antinorii</i>	<i>Luciobarbus antinorii</i>	o. Bichri, Tunisie	AY015989 (a)
<i>Luciobarbus antinorii</i>	<i>Luciobarbus antinorii</i>	o. Bichri, Tunisie	AY015992 (a)
<i>Luciobarbus biscarensis</i>	<i>Luciobarbus b. amguidensis</i>	o. Imirhou, Illizi, Algérie	AY004724 (a)
<i>Luciobarbus biscarensis</i>	<i>Luciobarbus b. biscarensis</i>	o. El-Abiod, Arris, Algérie	AY004726 (a)
<i>Luciobarbus capito</i>	<i>Luciobarbus capito</i>	Chine	NC020338 (c)
<i>Luciobarbus ksibi</i>	<i>Luciobarbus magniatlantis</i>	o. Tensift, Maroc	AF145926 (b)
<i>Luciobarbus lepineyi</i>	<i>Luciobarbus lepineyi</i>	o. Noun, Maroc	AY004739 (a)
<i>Luciobarbus lepineyi</i>	<i>Luciobarbus lepineyi</i>	o. Tidili, Maroc	AY004746 (a)
<i>Luciobarbus lepineyi</i>	<i>Luciobarbus lepineyi</i>	o. Noun, Maroc	AF145929 (a)
<i>Luciobarbus lepineyi</i>	<i>Luciobarbus lepineyi</i>	o. Drâa, Maroc	JF798261 (a)
<i>Luciobarbus leptopogon</i>	<i>Luciobarbus callensis</i>	Barrage Keddara, Algérie	AF145931 (b)
<i>Luciobarbus massaensis</i>	<i>Luciobarbus issenensis</i>	o. Issene, bassin du Souss, Maroc	AF145928 (b)
<i>Luciobarbus massaensis</i>	<i>Luciobarbus massaensis</i>	o. Zag Mouzen, Taroudant, Maroc	AY004737 (b)
<i>Luciobarbus massaensis</i>	<i>Luciobarbus massaensis</i>	o. Tamrhalcht, Oulma, Maroc	AY004740 (a)
<i>Luciobarbus massaensis</i>	<i>Luciobarbus massaensis</i>	o. Assaka, Assaka, Maroc	AY004741 (a)
<i>Luciobarbus massaensis</i>	<i>Luciobarbus massaensis</i>	o. Massa, Maroc	AF145930 (b)
<i>Luciobarbus p. figuigensis</i>	<i>Luciobarbus pallaryi</i>	o. Guir, Maroc	AY004736 (a)
<i>Luciobarbus p. figuigensis</i>	<i>Luciobarbus pallaryi</i>	o. Guir, Maroc	AF145945 (b)
<i>Luciobarbus p. figuigensis</i>	<i>Luciobarbus p. figuigensis</i>	Barrage Djorf-Torba, o. Guir, Béchar, Algérie	KU577513*, KU577515**
<i>Luciobarbus p. figuigensis</i>	<i>Luciobarbus p. figuigensis</i>	Barrage Djorf-Torba, o. Guir, Béchar, Algérie	KU577514*, KU577516**
<i>Luciobarbus p. pallaryi</i>	<i>Luciobarbus p. pallaryi</i>	Foggaras, Touat oasis, Adrar, Algérie	KU577507*, KU577510**
<i>Luciobarbus p. pallaryi</i>	<i>Luciobarbus p. pallaryi</i>	Foggaras, Touat oasis, Adrar, Algeria	KU577508*, KU577511**
<i>Luciobarbus p. pallaryi</i>	<i>Luciobarbus p. pallaryi</i>	Foggaras, Touat oasis, Adrar, Algeria	KU577509*, KU577512**
<i>Luciobarbus rifensis</i>	<i>Luciobarbus labiosa</i>	o. Hajera, Tétouan, Maroc	JF798260 (d)
<i>Luciobarbus sclateri</i>	<i>Luciobarbus sclateri</i>	Rio Benahavis, Guadalmina, Espagne	AF334078 (e)
<i>Luciobarbus setivimensis</i>	<i>Luciobarbus setivimensis</i>	o. Aissi, Algérie	AY015991 (a)
<i>Luciobarbus setivimensis</i>	<i>Luciobarbus setivimensis</i>	o. Aissi, Algérie	AY015992 (a)
<i>Luciobarbus yahyaouii</i>	<i>Luciobarbus moulouyensis</i>	o. Moulouya, Maroc	AF145925 (b)
Out-group			
<i>Barbus barbus</i>	<i>Barbus barbus</i>	Danube, Autriche	AB238965 (f)

V.2.2.2. Alignement et analyse phylogénétique

Les séquences ont été visualisées et éditées avec le logiciel SEQUENCHER v5.2.4 (Gene Codes Corporation, USA) puis comparées avec d'autres séquences de GenBank pour s'assurer d'éventuelle contaminations ou amplifications non désirées. Les séquences sont ensuite alignées grâce au programme MAFFT v7 (Kato & Standley, 2013). Afin d'améliorer le pouvoir résolutif des nos analyses, nous avons combiné les séquences du cyt b et de la D-loop de chaque individu, pour former une matrice de 1586pb.

Différents indices ont été calculés pour chaque population à l'aide du logiciel ARLEQUIN v3.1 (Excoffier *et al.*, 2005) : le nombre de sites polymorphes (S), le nombre d'haplotypes (h), la diversité haplotypique (Hd) et nucléotidique (π) (Nei, 1987 ; Tajima, 1993) et le coefficient de différenciation *Fst* (Weir & Cockerham 1984). La divergence génétique (d) « inter » et « intra » groupes a été calculée en utilisant le modèle K2P de Kimura (1980) inclus dans le logiciel MEGA v6.0 (Tamura *et al.*, 2013). Ensuite, le test de Student et le test de Mann-Whitney ont été utilisés pour comparer les différents variables entre les clades à l'aide de logiciel XLSTAT v2014.

Les tests de neutralité, D de Tajima (Tajima, 1989), Fu & Li (Fu & Li, 1993) et Fs de Fu (Fu, 1997) ont été calculés grâce au logiciel DNAsp 5.10. L'histoire démographique des populations échantillonnées a été explorée par une analyse graphique du nombre de différences nucléotidiques "mismatch distribution" (Rogers & Harpending 1992, Schneider & Excoffier 1999).

Un réseau d'haplotypes a été construit en utilisant la méthode de lien moyen (MJ, median-joining) (Bandelt *et al.* 1999) grâce au logiciel Network v4.6. (disponible sur : www.fluxus-technology.com).

Nous avons également réalisé des reconstructions d'arbres phylogénétiques en utilisant

les séquences du cyt b. Les analyses du maximum likelihood (ML ; Felsenstein, 1981) ont été effectuées à l'aide du programme GARLI v2.1 (Bazin *et al.*, 2014), en utilisant le modèle évolutif TN93 (Tamura & Nei, 1993) suggéré par le logiciel JMODELTEST (Darriba *et al.*, 2012). La solidité des reconstructions phylogénétiques a été évaluée grâce à 1000 répliqués de bootstraps, obtenus avec quatre cycles indépendants de 250 répétitions chacun. Les valeurs bootstrap ont ensuite été résumées sur le meilleur arbre ML à l'aide de SumTree 4.0.0 (exécuté dans DendroPy 4.0.0, DendroPy 4.0.0, Sukumaran & Holder, 2010).

L'inférence bayésienne a été effectuée avec le programme MrBayes v3.2.5 (Ronquist *et al.*, 2012), également sous le modèle TN93. Le modèle de substitution d'ADN approprié a été spécifié en utilisant les paramètres réglés comme suit : lset nst = 2 ; rates = invgamma ; mcmc ngen = 10 000 000; samplefreq = 1000 ; mchains = 4, en autorisant le programme à converger vers la meilleure estimation des paramètres de ce modèle. Chacune des 4 chaînes de Markov, lancées simultanément selon la technique de Monte Carlo avec échantillonnage des chaînes tous les 1000 cycles. Les arbres ont été représentés à l'aide du programme Figtree v1.4.2 (Rambaut, 2009).

V.2.2.3. Estimation de date de divergence

L'analyse portait sur 70 séquences nucléotidiques. Nous avons effectué l'estimation des dates de divergence à l'aide d'un modèle appelé « horloge relâchée » qui n'exigeant pas un taux constant d'évolution, implémenté dans le programme BEAST v1.8.2 (Drummond *et al.*, 2012). La robustesse de l'arbre inféré a été testée par l'analyse de la probabilité bayésienne postérieure basé sur une itération des chaînes de Markov. Chacune des 4 chaînes de Markov, lancées simultanément selon la technique de Monte Carlo, a été générée à partir d'un arbre aléatoire et sur 2.10^6 générations avec échantillonnage des chaînes tous les 1000 cycles afin d'assurer l'indépendance des échantillons.

Les variations de taux de branchement sont modélisées suite à une distribution log-normale (Drummond *et al.*, 2006). En tenant compte des intervalles de crédibilité associés aux estimations d'âges de divergence, nous avons mis plusieurs points d'étalonnage sur la base de données d'horloge moléculaire rapportés par Zardoya & Doadrio (1999), Machordom & Doadrio (2001) et Tsigenopoulos *et al.* (2003) dans lequel la séparation des lignées de *Luciobarbus* de l'Afrique du Nord, la Grèce et du Caucase a été estimé à environ 3,8 millions d'années (Ma) et la séparation entre *Luciobarbus* / *Barbus* était produite pendant le Miocène supérieur à ~ 8 Ma, en utilisant la crise de salinité messinienne (5,5 Ma) comme facteur conducteur de la spéciation des lignées ibériques *Luciobarbus*.

Le programme Tracer v1.6 (Rambaut *et al.*, 2014) a été utilisé pour tracer les scores de vraisemblance logarithmique en fonction du temps de génération pour évaluer la convergence de l'exécution et le « burn-in » nécessaire avant de reconstruire le consensus de la majorité de 50% des données. Enfin, les arbres ont été résumés à l'aide du logiciel TreeAnnotator v1.8.2 (Drummond *et al.*, 2012) pour obtenir un arbre de crédibilité maximal du clade avec les temps estimés de divergence.

V.2.3. Analyse morphologique

V.2.3.1. Morphologie externe

Pour chaque spécimen, 24 caractères morphologiques externes ont été décrits : 14 variables métriques (en mm) comme indiquées sur la figure 5.2 et dix variables méristiques, tels que le nombre des rayons mous et durs sur chaque nageoire et le nombre d'écailles sur la ligne latérale (Tableau 5.2). Les caractères morphologiques examinés sont choisis en se basant sur des travaux similaires (Goubier, 1975; Lévêque *et al.*, 1990 ; Stiassny *et al.*, 2007 ; Adepo-Gourène & Gourène, 2008 ; Turki *et al.*, 2009 ; Fagnon *et al.*, 2013 ; Vreven *et al.*, 2013).

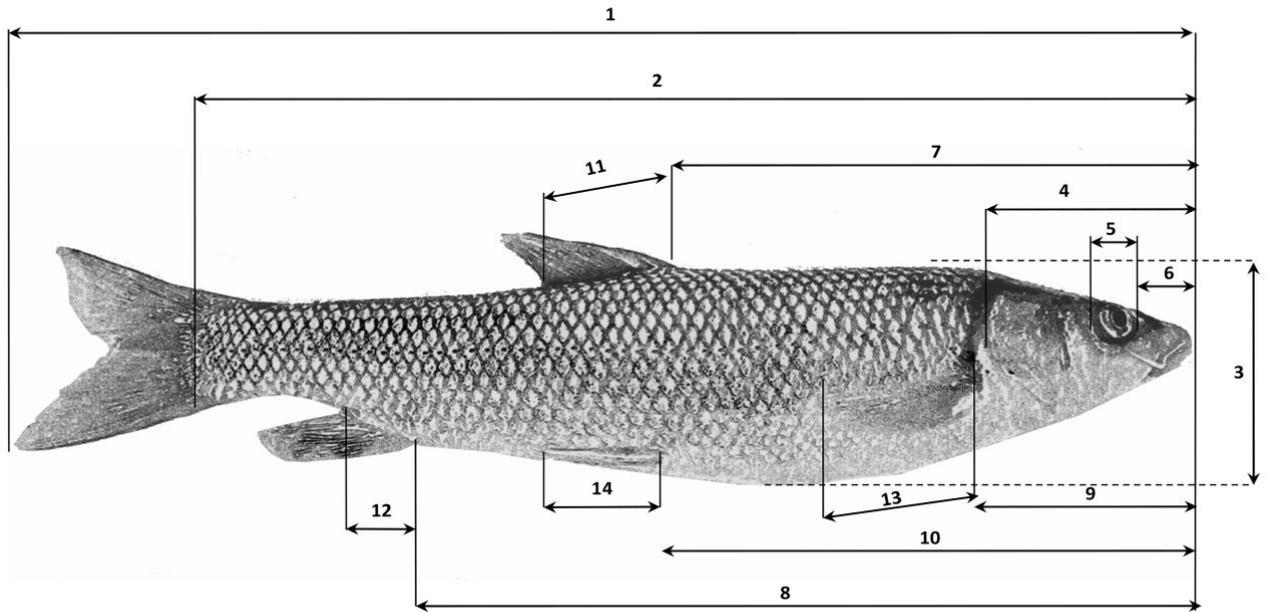


Figure 5.2 — Mensurations effectuées sur les spécimens des barbeaux ; les numéros d'ordre sur la figure représentent les caractères métriques étudiés: 1. Longueur totale (LT), 2. Longueur standard (LS), 3. Hauteur du corps (H), 4. Longueur de la tête (LTe), 5. Diamètre de l'œil (DO), 6. Longueur du museau (LM), 7. Longueur pré-dorsale (LPD), 8. Longueur pré-anale (LPA), 9. Longueur pré-pectorale (LPP), 10. Longueur pré-ventrale (LPV), 11. Longueur de base de la nageoire dorsale (LD), 12. Longueur de base de la nageoire anale (LA), 13. Longueur de la nageoire pectorale (LP), 14. Longueur de la nageoire ventrale (LV).

— **TABLEAU 5.2** —
Variables méristiques des barbeaux

Code	Variabes méristiques
C	Nombre des rayons sur la nageoire caudale
D dure	Nombre des rayons osseux sur la nageoire dorsale
D ramifié	Nombre des rayons mous sur la nageoire dorsale
A dure	Nombre des rayons osseux sur la nageoire anale
A ramifié	Nombre des rayons mous sur la nageoire anale
P dure	Nombre des rayons osseux sur la nageoire pectorale
P ramifié	Nombre des rayons mous sur la nageoire pectorale
V dure	Nombre des rayons osseux sur la nageoire ventrale
V ramifié	Nombre des rayons mous sur la nageoire ventrale
LL	Nombre des écailles sur la ligne latérale

V.2.3.2. Morphologie des pièces céphaliques

Les têtes des poissons ont été ébouillantées. Après une décomposition naturelle dans l'eau, les os sont séchés et conservés. Parmi les pièces céphaliques, on a choisi le dentaire (Fig. 5.3), le prémaxillaire (Fig. 5.4), le maxillaire (Fig. 5.5) et l'os pharyngien (Fig. 5.6).

La nomenclature recommandée par Mahnert & Gery (1977), Libois *et al.*, (1987) et Libois & Hallet-Libois (1988) a été utilisé pour décrire les os. Les mesures sont prises en se basant sur les travaux de Libois & Hallet-Libois (1988), à l'aide d'un pied à coulisse ou un microscope oculaire. Pour chaque pièce céphalique étudiée, les différences ostéologiques les plus significatives ont été notées. Les variables ostéométriques et les indices biométriques sont indiquées sur les figures 5.3, 5.4, 5.5, 5.6 et le tableau 5.3.

V.2.4. Analyse statistique

Les mesures morphologiques externes ainsi que les mesures ostéologiques exprimées en rapports (Tableau 5.3 et 5.5), ont été soumis à une analyse factorielle discriminante (AFD) (logiciel XLSTAT 2014), pour déterminer la contribution de chaque indice à la différenciation des deux populations étudiées.

L'analyse des variables méristiques consiste essentiellement à calculer les statistiques descriptives, à savoir : le mode (Tableau 5.4). Afin de comparer entre les deux populations étudiées, un test G (Sokal & Rohlf, 1981), a été réalisé pour chaque variable exprimée en fréquence d'occurrence.

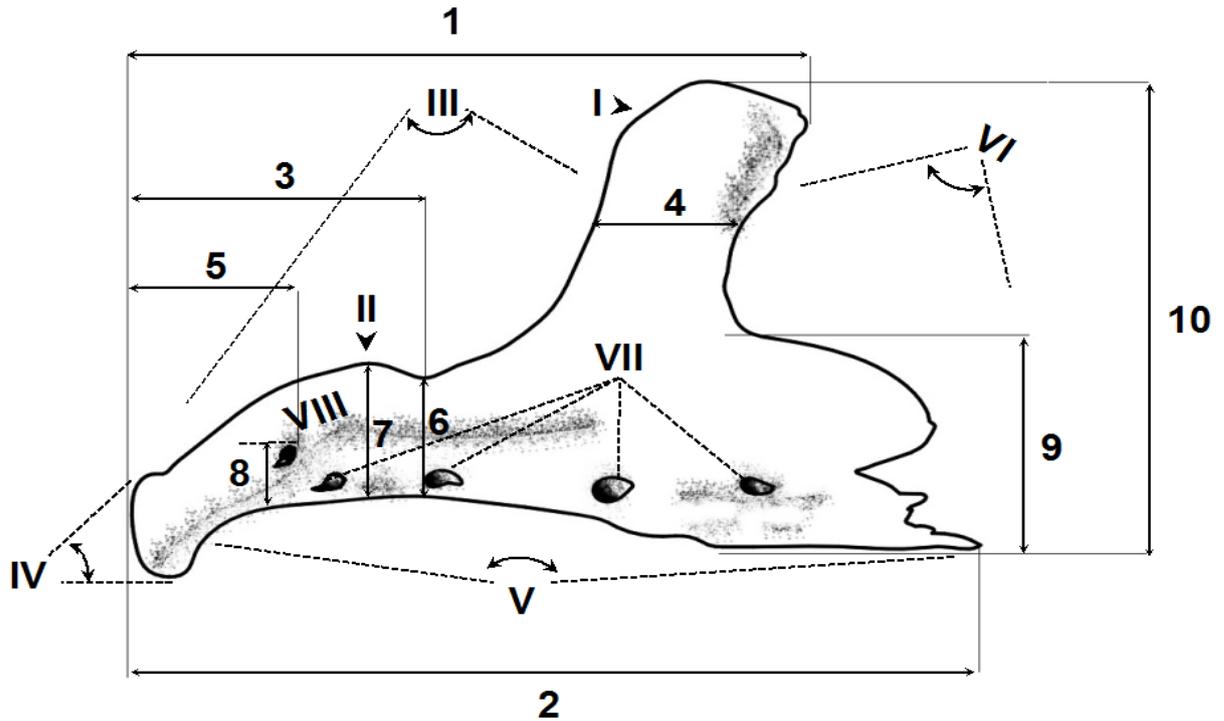


Figure 5.3 — Dentaire gauche étudié pour chaque spécimen. I. Apophyse aborale supérieure (a.a.s), II. Crête arrondie (c.a), III. Incisura anterior (i.a), IV. Marge antérieure (m.a), V. Marge inférieure (m.i), VI. Incisura posterior (i.p), VIII. Pores de la ligne latérale (P), VII. Foramen (f), 1. Distance maximale entre la marge antérieure et le bord postérieur de « a.a.s » (A), 2. Longueur totale (L), 3. Distance entre la marge antérieure et la base de « a.a.s » (Y), 4. Largeur de « a.a.s » (S), 5. Distance entre la marge antérieure et le bord postérieur du foramen (X), 6. Hauteur de la « c.a » à la base de « a.a.s » (c'), 7. Hauteur maximale de la « c.a » (C), 8. Distance entre la marge inférieure et le bord supérieur du foramen (x'), 9. Hauteur de l'apophyse aborale inférieure (H.a.a.i), 10. Hauteur maximale du dentaire (H).

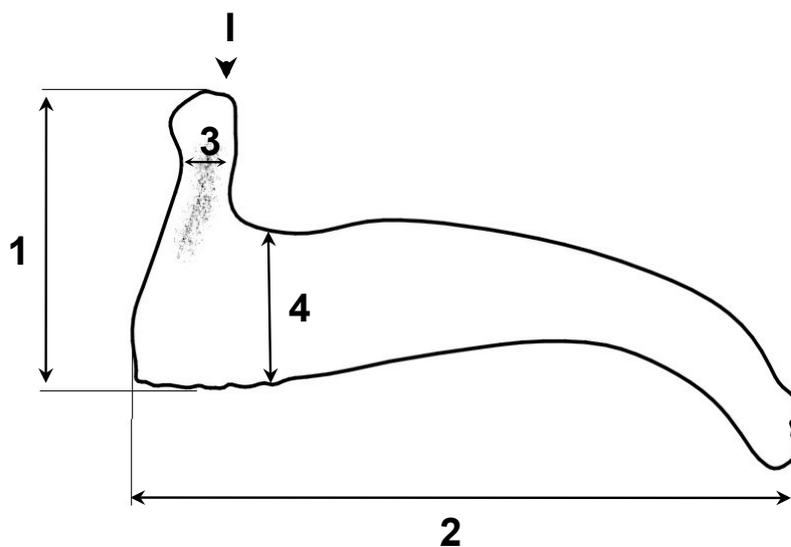


Figure 5.4 — Prémaxillaire gauche étudié pour chaque spécimen. I. Processus articularis supérieur (p.a.s), 1. Hauteur maximale (H), 2. Longueur totale (L), 3. Largeur de « p.a.s » (G), 4. Largeur maximale du corps du prémaxillaire (E).

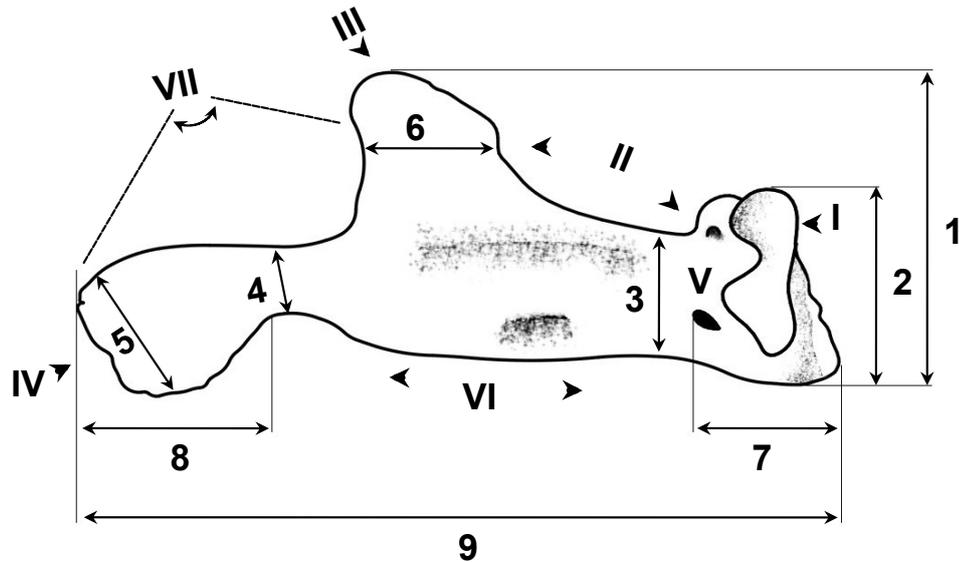


Figure 5.5 — Maxillaire gauche étudié pour chaque spécimen. I. Apophyse articulaire (a.a), III. Massif antérieur (m.a), III. Apophyse alvéolaire supérieure (a.a.s), IV. Apophyse postérieure (a.p), V. Foramen (f), VI. Marge inférieure (m.i), VIII. Marge postérieure (m.p), 1. Hauteur maximale du maxillaire (H), 2. Hauteur maximale du « m.a » (A), 3. Hauteur minimale du corps du maxillaire (E), 4. Largeur minimale du pédoncule de « a.p » (P), 5. Largeur maximale de « a.p » (G), 6. Largeur de « a.a.s » (S), 7. Distance entre la marge antérieure et le bord postérieur du foramen (f), 8. Longueur de l'a.p (L.a.p), 9. Longueur totale (L).

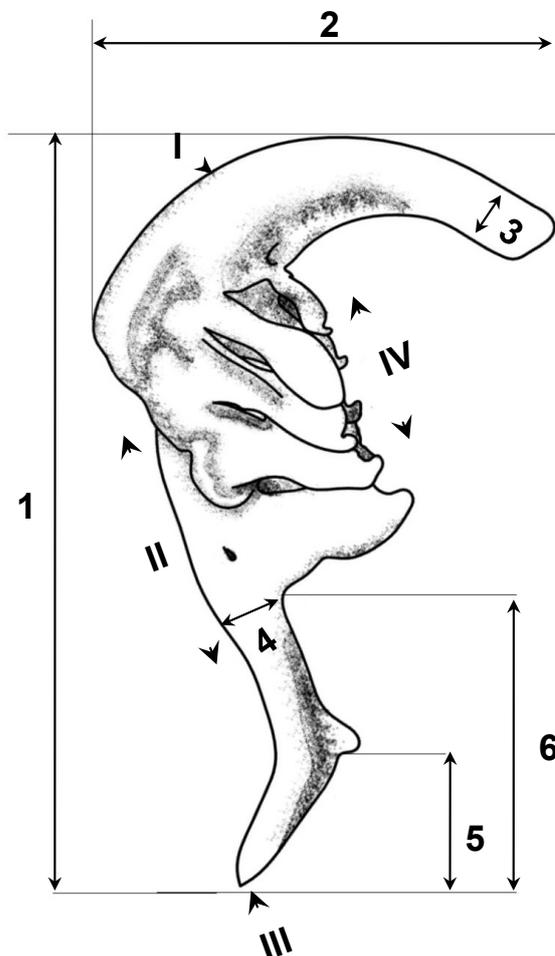


Figure 5.6 — Os pharyngien gauche (trois rangées de dents) étudié pour chaque spécimen. I. Corps de l'os (c.o), III. Marge postérieure (m.p), III. Apophyse postérieure (a.p), IV. Couronnes dentaires (c.d), 1. Longueur totale (L), 2. Hauteur maximale de l'os (A), 3. Diamètre supérieur (DS), 4. Diamètre postérieur (DP), 5. Longueur du pédoncule (L.p), 6. Longueur de l'a.p (L.a.p).

V.3. Résultats

V.3.1. Reconstruction phylogénétique et estimation de date de divergence

Les analyses phylogénétiques obtenus avec les méthodes probabilistes de Maximum Likelihood (non illustré) et la méthode bayésienne, sous le modèle évolutif TN93, ont produit des topologies identiques dans la distribution des clades mais avec des différences dans les valeurs des supports (Fig. 5.7). Ces résultats sont congruent avec ceux obtenus dans des études précédentes (Zardoya & Doadrio, 1999 ; Machordom & Doadrio, 2001 ; Tsigenopoulos *et al.*, 2003 ; Gante, 2011). En effet, pour les barbeaux nord-ouest africains, l'arbre phylogénétique montre une structuration génétique et géographique avec trois groupes majeurs:

- un premier correspond à l'espèce *Luciobarbus lepineyi* géographiquement limité aux oueds Noun Drâa et Ziz (Maroc) ;
- un deuxième reprend les individus de *Luciobarbus massaensis* issus des oueds Tamrhalcht et Assaka (bassin de l'oued Massa, Maroc) ;
- et un troisième qui comprend à la fois, la population de *Luciobarbus antinorii* du Chott El-Djerid localisée dans le sud de la Tunisie et tous les individus de *Luciobarbus pallaryi* localisées dans l'oued Zousfana avec nos échantillons du Béchar et d'Adrar (bassin de l'oued Guir (Maroc et Algérie)).

Pour ce troisième groupe, on peut distinguer :

- ◇ le sous-groupe tunisien comprenant que les individus de *L. antinorii* est fortement soutenu (PP : 0,92) ;
- ◇ le sous-groupe « Adrar » qui regroupe uniquement les spécimens des foggaras d'Adrar avec un nœud fortement soutenu par la probabilité postérieure bayésienne (PP : 1,00 ; BT : 100);

◇ et un dernier inclut les spécimens du lac Djorf-Torba (Béchar) qui se divisent en deux sous-clades (b1 et b2) très peu soutenus (PP : 0,78 ; 0,65 successivement) dont le premier « b1 » comprend les individus (B58, B61, B62, B64, B65, B80) et le second « b2 » reprend tous les autres spécimens du Béchar. Les deux individus de *L. pallaryi* (acc. N°: AY004736 ; AY004745) s’y retrouvent également attachés.

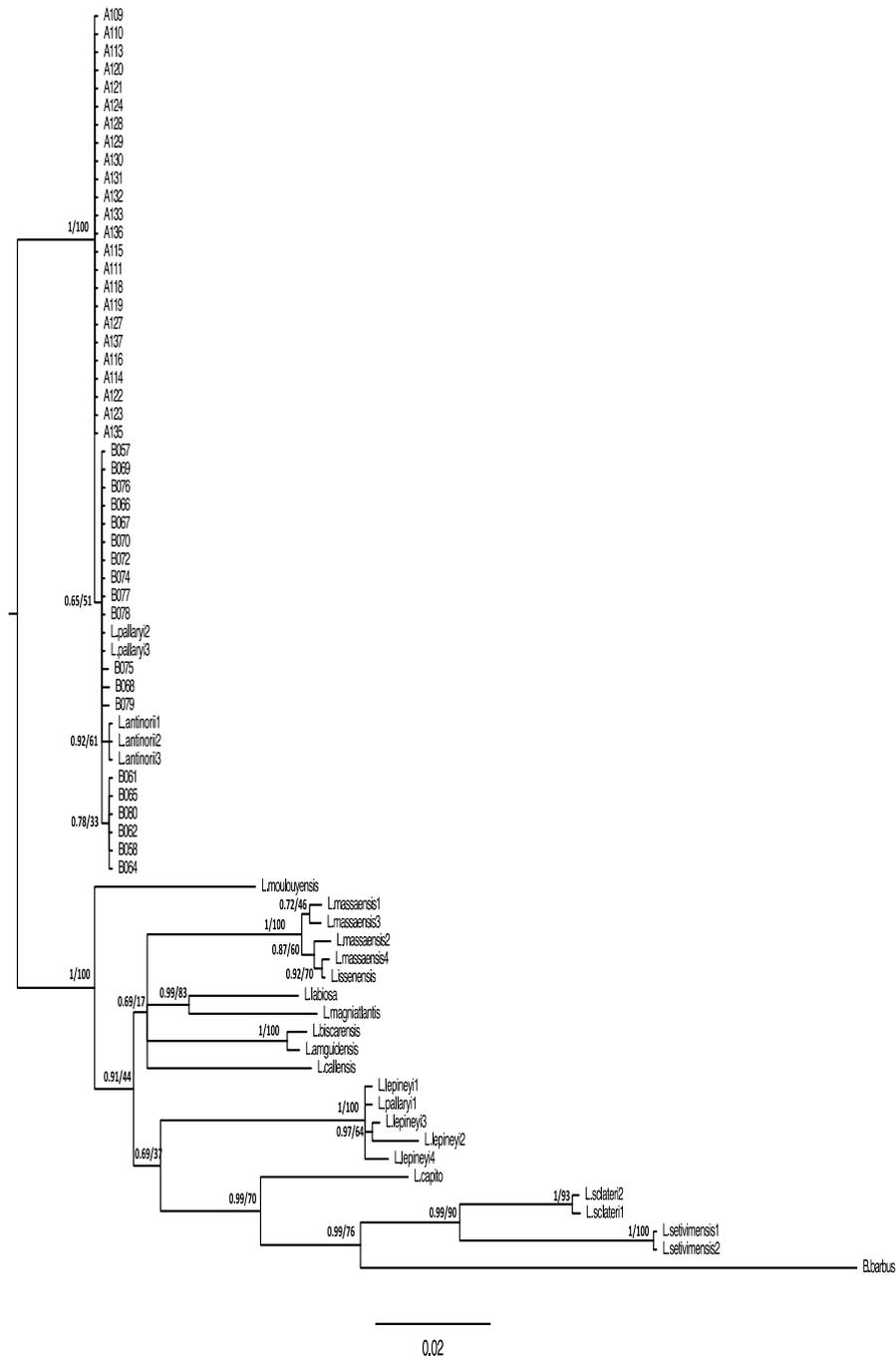


Figure 5.7 — Arbre phylogénétique obtenu par la méthode Maximum likelihood (ML) à partir du jeu de données de l’ADNmt (cyt b) sous le modèle TN93. Les valeurs indiquées sur les branches correspondent aux valeurs de bootstrap en % (à droite) et en probabilité postérieure bayésienne (PP) (à gauche).

En termes de patron phylogéographique et de différenciation des populations, l'horloge moléculaire estime que la séparation entre les deux groupes Béchar et Adrar s'est produite il y a environ 320.000 BP et la date de divergence pour le nœud correspondant aux sous-clades (b1/b2) a été estimée à 250.000 BP (Fig. 5.8).

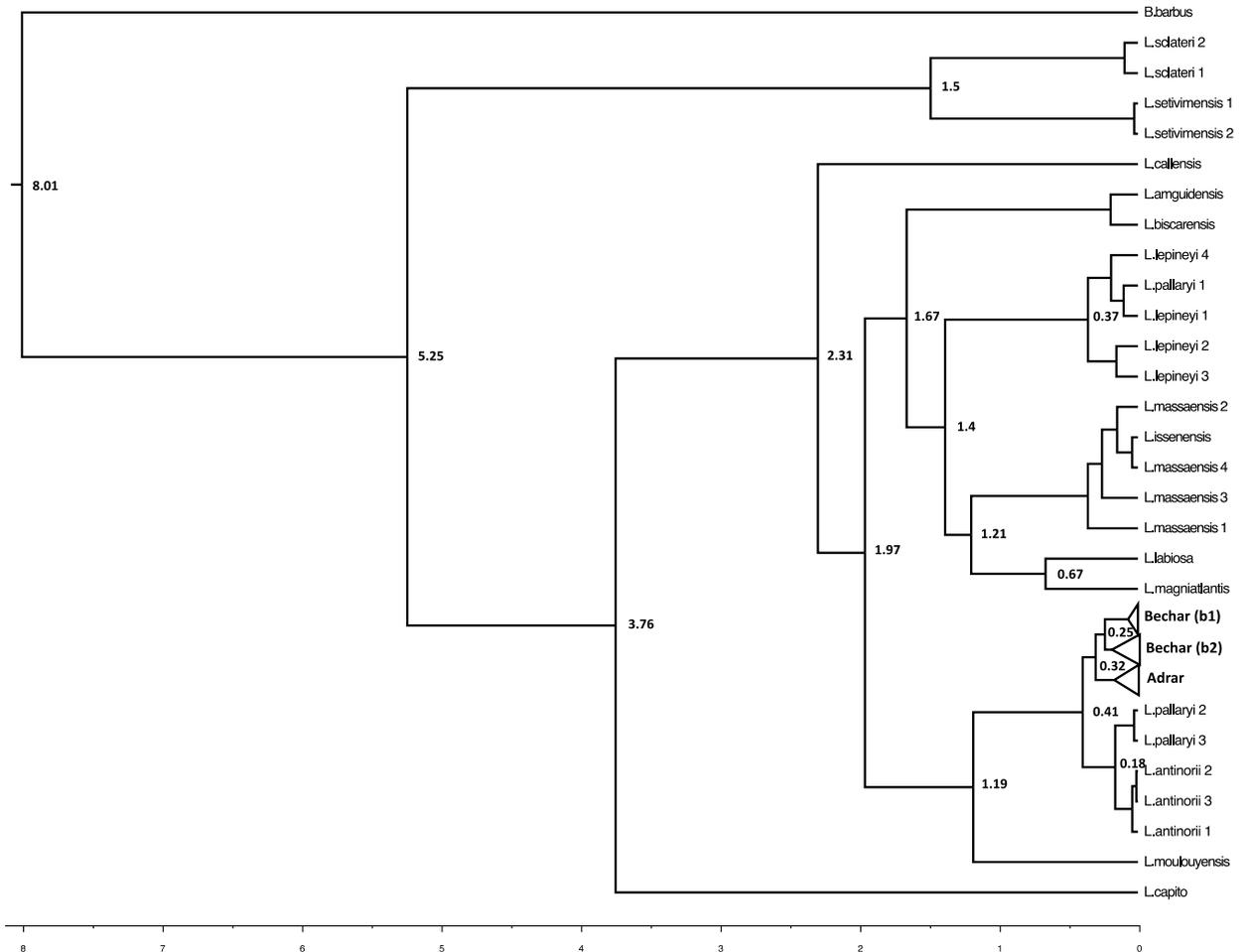


Figure 5.8 — Estimation des dates de divergence pour le *Luciobarbus pallaryi* avec le logiciel BEAST, sous l'inférence bayésienne en utilisant la méthode MCMC et le modèle de l'horloge relâchée. Les dates de divergences sont estimées en millions d'années.

V.3.2. Structure des populations et diversités génétiques

Un total de 17 haplotypes différents a été identifié au sein des 43 séquences de l'ADNmt de *L. pallaryi* analysées. La méthode de lien moyen (MJ, median-joining) (Fig. 5.9) montre également une forte différenciation entre «Adrar» et «Béchar». En effet, aucun haplotype n'est commun entre les deux clades. Quatre haplotypes caractérisant la population d'Adrar (h = 4 sur 24 spécimens), se distinguent par un seul pas mutationnel (différence par 1 pb) dont l'haplotype majoritaire A109 est partagé par 21 spécimens. En revanche, la population de Béchar montre un nombre important d'haplotypes (h = 13 sur 19 spécimens) divisés en deux groupes (b1) et (b2) séparés d'au moins par deux pas mutationnels.

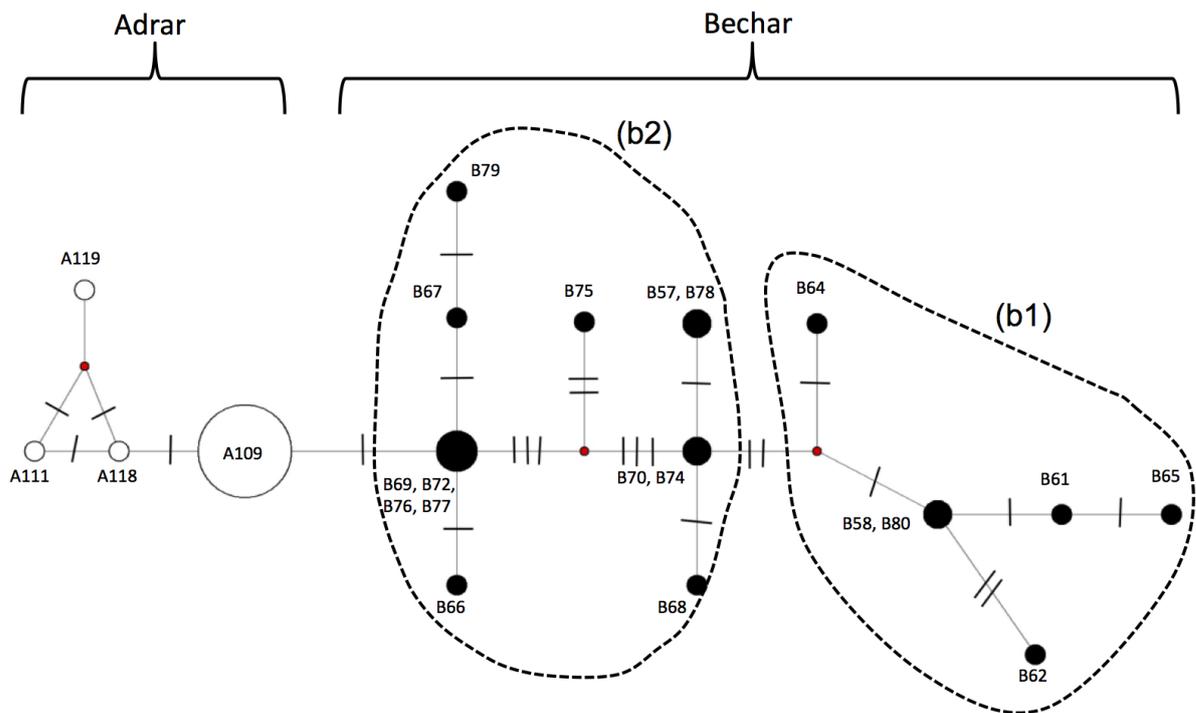


Figure 5.9 — Réseau haplotypique réalisé par la méthode de lien moyen (MJ, median-joining) sur la base de cyt b et D-loop, pour les deux populations de *Luciobarbus pallaryi* échantillonnées. Chaque cercle correspond à un haplotype. La taille du cercle est proportionnelle au nombre d'individus partageant cet haplotype. Le code de couleur fait référence à la position géographique des haplotypes : population d'Adrar (cercle blanc) ; population de Béchar (cercle noir). Les barres verticales transversales aux lignes indiquent le nombre de substitutions séparant deux haplotypes. Les petits points rouge foncé indiquent les haplotypes hypothétiques (données manquantes dans le jeu d'échantillons et simulées dans l'analyse).

Par conséquent, la diversité haplotypique (H_d) est supérieure pour Béchar ($H_d = 0,936 \pm 0,037$) par rapport à Adrar ($H_d = 0,239 \pm 0,113$). En outre, la diversité des nucléotides est plus élevée dans l'échantillon de Béchar ($\pi = 0,0038 \pm 0,0022$) que la population d'Adrar ($\pi = 0,0003 \pm 0,0003$).

En comparaison à d'autres espèces du genre *Barbus*, la diversité nucléotidique est assez faible au sein des populations d'Adrar et de Béchar. Les barbeaux d'Italie: *Barbus caninus* du bassin du Pô ($H_d = 0,617$; $\pi = 0,033$) et *B. tyberinus* du bassin du Tibre ($H_d = 0,831$; $\pi = 0,018$) montrent des valeurs beaucoup plus élevées (Buonerba, 2010).

La divergence intra-populationnelle est très faible pour les échantillons d'Adrar ($d = 0,47\%$) par rapport à ceux de Béchar ($d = 5,57\%$). En comparaison avec d'autres espèces de *Luciobarbus*, où la distance génétique est de l'ordre de 1,4% à 3,2% (Gante, 2009 ; Buonerba *et al.*, 2013), la divergence génétique moyenne qui sépare les séquences d'Adrar et de Béchar ($d = 6,46\%$; $p < 0,0001$) demeure très élevée suggérant une différenciation génétique importante ($F_{st} = 0,6$; $p < 0,05$). Ce qui traduit l'absence de tout échange génétique entre les localités éloignées géographiquement (environ de 300 km de distance).

L'analyse de « mismatch distribution » a montré une signature de population en expansion récente (distribution unimodale, Rogers & Harpending, 1992) pour le groupe « Adrar » (Fig. 5.10. A). En revanche, une distribution plus hétérogène caractérise le groupe « Béchar », suggérant une population plus ou moins stable (Fig. 5.10. B) sujette à une expansion. Le signal d'expansion est également confirmé par les valeurs négatives et significatives du F_s de F_u ($p \leq 0,05$), à l'opposé de D de Tajima, F_u & Li et le SSD qui sont non significatifs pour les deux lignées (Fig. 5.10).

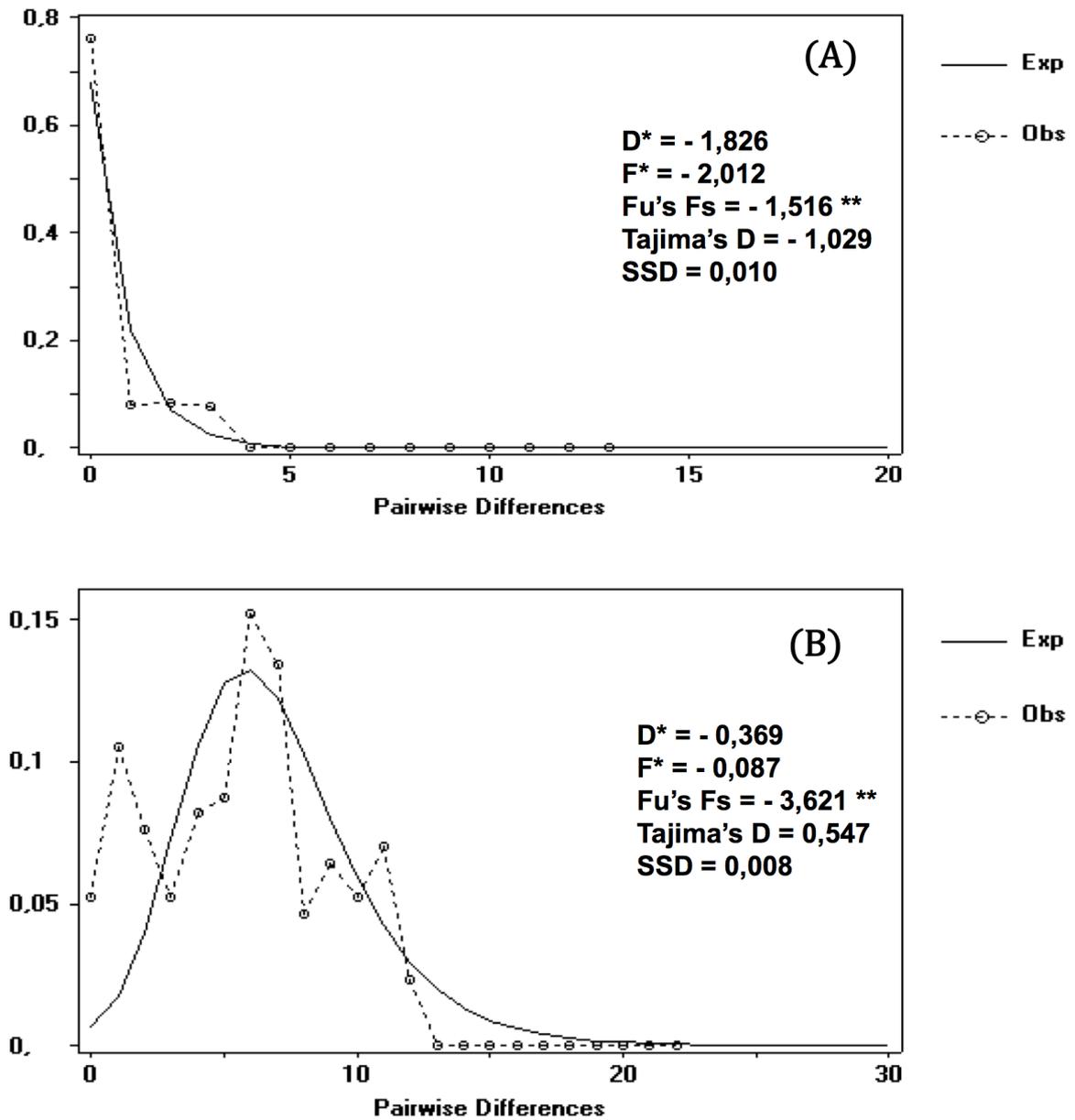


Figure 5.10 — Analyse de distributions « mismatch » observées (trait plein) et simulées (pointillés) des différences entre paires de séquences de ADNmt au sein des deux populations de *L. pallaryi*. A: Adrar; B: Béchar; **: $p < 0,05$.

V.3.3. Morphologie externe

Les caractères morphologiques externes permettent de séparer les populations étudiées. En effet, le barbeau dans la région de Touat d'Adrar décrit par Pellegrin (1919) comme *B. pal-laryi*, est semblable à nos observations (Fig. 5.11. A): poisson brun tacheté, longueur de tête d'un tiers de sa longueur standard ($L_{Te}/LS = 0,26$ à $0,27$), museau allongé ($LM/L_{Te} = 0,33$ à $0,36$), diamètre de l'œil 4 à 5 fois de la longueur de la tête ($DO/L_{Te} = 0,20$ à $0,25$), nageoires dorsale et ventrale situées au même niveau.

Le barbeau du barrage Djor-Torba (Béchar) (Fig. 5.12. A) correspond au signalement du *B. figuigensis* décrit par Pellegrin (1913, 1939) à Figuig dans l'oued Zousfana : la peau brunâtre en dessus et blanchâtre en dessous, longueur de la tête fait $0,27$ de sa taille, museau allongé ($LM/L_{Te} = 0,26$ à $0,37$), nageoire dorsale avec trois rayons osseux et 8 rayons ramifiés.

En outre, le barbeau dans les foggaras est beaucoup plus petit que celui du lac Djorf-Torba : la taille (LT) de premier est comprise entre 83 et 192 mm et, pour le second, comprise entre 130 et 413 mm. De même, le test de Fisher (variance) montre des différences hautement significatives pour les six premiers variables ($p < 0,0001$, Tableau 5.3) qui permettent une discrimination totale (100%) de deux groupes. Les indices LP/LS , L_{V}/LS , L_{Te}/L_{PP} et L_{Te}/LS , permettent également de bien les séparer avec un niveau d'assignation important (98,08% soit un cas sur 52).

Le test G a également montré des différences hautement significatives pour les variables méristiques ($p < 0,0001$; Tableau 5.4) à l'exception du nombre des écailles sur la ligne latérale et le nombre de rayons durs sur les nageoires dorsale et anales qui présentent des valeurs proches, voire identiques pour les deux populations.



Figure 5.11 — A : deux spécimens de *Luciobarbus pallaryi pallaryi* dans une foggara (Touat, Adrar). B : distribution de l'eau d'une foggara vers l'oasis du Touat (Adrar).



Figure 5.12 — A : un individu de *Luciobarbus pallaryi figuigensis*. B : vue à l'aval du barrage Djorf-Torba.

— TABLEAU 5.3 —

Test d'égalité des moyennes des rapports morphométriques de *Luciobarbus pallaryi*. N: effectifs; mm: millimètre; Moy: moyenne; σ : écart-type; F: test de Fisher.

Statistique	Adrar (N=30)		Béchar (N=22)		F obs	Probabilité
	Moy (mm)	σ	Moy (mm)	σ		
LP/LS	0,21	0,01	0,17	0,01	213,08	< 0,0001
LV/LS	0,18	0,01	0,14	0,01	172,24	< 0,0001
LTe/LPP	1,07	0,03	0,96	0,04	129,58	< 0,0001
LTe/LS	0,29	0,01	0,25	0,01	109,54	< 0,0001
DO/LTe	0,2	0,03	0,13	0,03	74,31	< 0,0001
H/LS	0,26	0,02	0,22	0,02	46,18	< 0,0001
LPD/LS	0,57	0,02	0,55	0,01	14,18	0,001
LPV/LS	0,54	0,02	0,53	0,03	5,26	0,026
LM/LTe	0,33	0,04	0,31	0,03	5,25	0,026

— TABLEAU 5.4 —

Comparaison des données méristiques de *Luciobarbus pallaryi*. N: effectifs ; Min: minimum ; Max: maximum ; ddl: degré de liberté ; NS: non significatif.

Variable	Adrar (N=30)			Béchar (N=22)			G test	ddl	Probabilité
	Min	Max	Mode	Min	Max	Mode			
C	16	22	21	22	25	24	61,29	2	p < 0,001
D ramifié	7	8	7	7	8	8	4,18	1	p < 0,05
A ramifié	5	5	5	5	6	6	28,72	1	p < 0,001
P dur	1	1	1	1	2	2	55,89	1	p < 0,001
P ramifié	14	18	16	14	16	15	14,1	2	p < 0,001
V dur	1	1	1	1	2	2	55,89	1	p < 0,001
V ramifié	8	8	8	5	8	8	20,6	2	p < 0,001
LL	43	43	43	41	47	43	3,55	1	NS

V.3.4. Morphologie des pièces céphaliques

De même, la morphologie de certaines pièces céphaliques permet de séparer les deux populations, notamment pour les rapports ostéométriques (Tableau 5.5) mais aussi par la forme des os (Fig. 5.13).

V.3.4.1. Dentaire

Chez le barbeau d'Adrar (Fig. 4.13 ; A, D), l'*incisura anterior* montre une crête arrondie à forte courbure avec une rupture au niveau du point « c' ». La marge antérieure apparaît rectiligne, légèrement bilobé. La marge inférieure est convexe dans sa partie antérieure, pourvue de 4 pores. En revanche pour celui de Béchar (Fig. 4.13; B, D), le bord de la crête est beaucoup plus adouci. La marge antérieure est nettement bilobée. La partie antérieure de l'os est fortement inclinée vers le bas. La marge inférieure est relativement droite, pourvue de 4 à 5 pores sur la ligne latérale.

L'AFD révèle que les neuf premiers rapports sont hautement significatifs ($p < 0,0001$; Tableau 5.5) et permettent une ségrégation totale de deux populations. De même, les trois rapports (A/L, Y/L, x'/L) seuls, permettent aux deux groupes de se distinguer à 98,08% d'individus bien classés. En effet, un seul individu est mal classé.

V.3.4.2. Prémaxillaire

L'ensemble de cinquante prémaxillaires gauches étudiés ont une forme similaire (Fig. 4.13; PMx). L'os est légèrement courbé, avec un *processus articularis* supérieur bien distinct. Les rapports G/H et G/L confirment qu'il existe une différence entre les barbeaux étudiés (Tableau 5.5) mais les caractéristiques du prémaxillaire est moins fiables pour séparer les spécimens d'Adrar de ceux de Béchar. En effet, l'AFD donne une classification à priori correcte à 86% soit 7 individus mal classés.

V.3.4.3. Maxillaire

En observant la forme, tous les maxillaires étudiés (Adrar et Béchar) présentent une apophyse aborale supérieure nettement détachée du corps du maxillaire avec un bord postérieur plutôt concave. La marge inférieure à bord régulier présente à l'arrière un sinus déterminant un pédoncule net à l'apophyse postérieure. L'apophyse articulaire faisant une saillie dont son prolongement se projetant au même niveau que sa partie supérieure (Fig. 4.13 ; Mx).

Toutefois, l'apophyse aborale supérieure et l'apophyse postérieure forment un angle de 90° d'environ, pour le barbeau d'Adrar tandis que pour celui de Béchar, cet angle est plus ouvert (~120°). Le bord antérieur de l'apophyse aborale supérieure est assez lisse avec une forte courbure pour le barbeau de Béchar tandis que pour celui d'Adrar, cette courbure est brisée, à un point d'inflexion dont lequel on peut mesurer la largeur « S » de l'apophyse aborale (Fig. 4.13; A, Mx).

L'AFD appliquée sur les cinq premiers rapports ($p < 0,0001$; Tableau 5.5), montre une discrimination importante avec un seul individu mal classé. Par ailleurs, on note que les deux variables « P/E » et « F/L » peuvent séparer nettement l'échantillon du lac Djorf-Torba de celui de foggaras d'Adrar à 98,08% (le même individu reste mal classé).

V.3.4.4. Os pharyngien

Tous les os pharyngiens sont falciformes dont la discrimination entre les deux groupes Adrar et Béchar est essentiellement basé sur la partie antérieure de l'os. Elle est arrondie bien arquée, pour le premier alors que le second démontre une partie antérieure plutôt rectiligne avec un apex pointu brusquement vers le haut. D'autres observations permettent de déterminer les deux os pharyngiens basés sur la branche postérieure de l'os qui est nettement étroite chez le barbeau d'Adrar et plus trapue chez celui de Béchar.

Tous les os pharyngiens étudiés contiennent 9 dents, implantées sur la face interne de l'os, en trois rangées avec une disposition stable (4-3-2). Les couronnes dentaires sont bien alignées, avec des bords lisses, se terminant par un crochet.

L'AFD appliquée sur les trois premières variables ($p < 0,0001$; Tableau 5.5) permet de distinguer les populations d'Adrar et de Béchar nettement l'une de l'autre avec une classification a priori correcte à 96,15% soit deux individus mal classés.

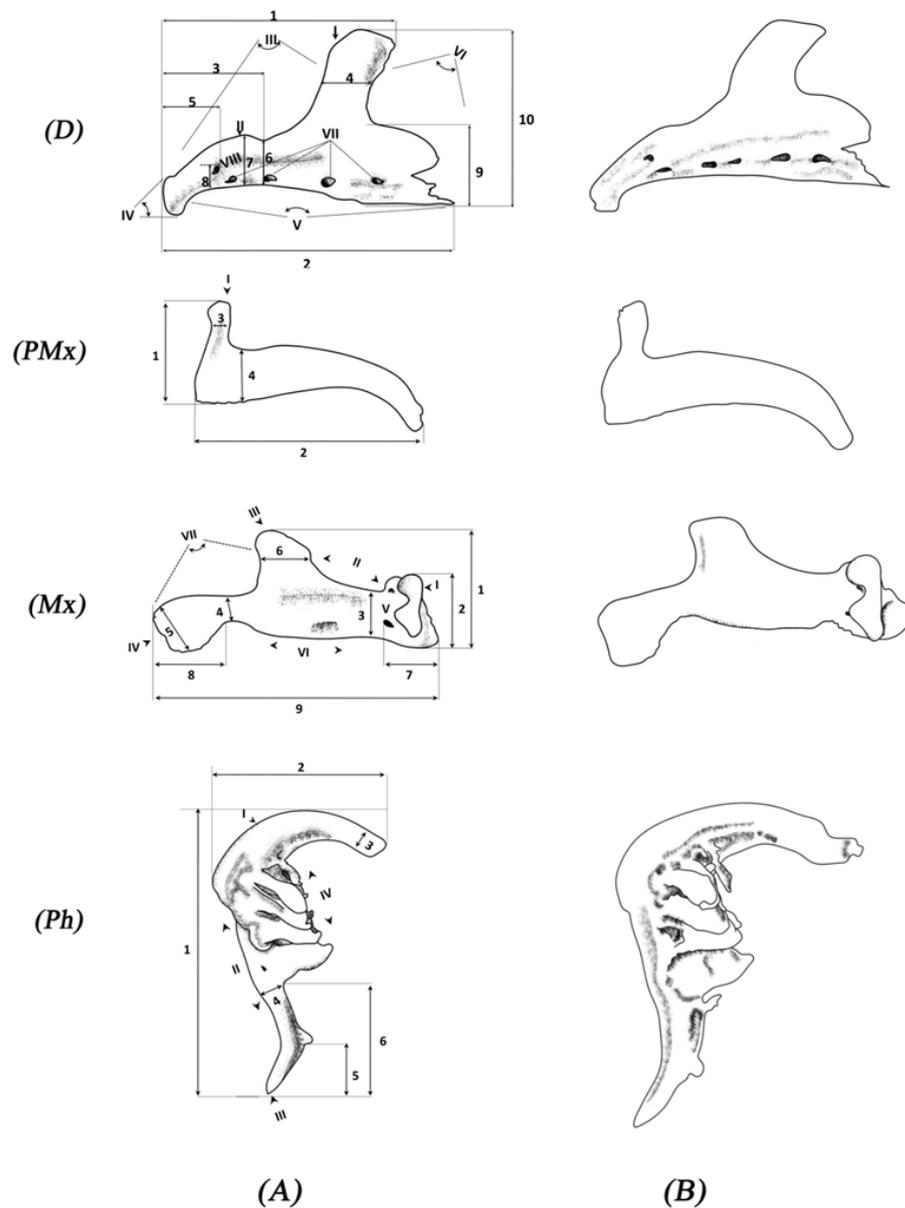


Figure 5.13 — Quatre pièces céphaliques gauches de *Luciobarbus pallaryi* : A) population d'Adrar ; B) population de Béchar. D : dentaire ; PMx : prémaxillaire ; Mx : maxillaire ; Ph : os pharyngien (trois rangées de dents).

— TABLEAU 5.5 —

Comparaison des rapports ostéométriques de *Luciobarbus pallaryi*. N: effectifs ; mm: milli-mètre ; Min: minimum ; Moy: moyenne ; Max: maximum ; σ : écart-type, F: test de Fisher.

Pièces céphaliques	Sites	Adrar (N = 30)				Béchar					Probabilité de F
	Statistiques	Min (mm)	Moy (mm)	Max (mm)	σ	N	Min (mm)	Moy (mm)	Max (mm)	σ	
Dentaire	A/L	0,72	0,86	1,01	0,07	21	0,8	0,9	1,01	0,06	< 0,0001
	Y/L	0,28	0,39	0,5	0,06	21	0,35	0,42	0,5	0,04	< 0,0001
	Haai/H	0,46	0,57	0,74	0,07	21	0,5	0,6	0,74	0,06	< 0,0001
	c'/H	0,23	0,31	0,42	0,05	21	0,24	0,33	0,42	0,04	< 0,0001
	C/H	0,26	0,34	0,42	0,05	21	0,26	0,35	0,42	0,05	< 0,0001
	x'/L	0,15	0,25	0,38	0,04	21	0,21	0,27	0,38	0,04	< 0,0001
	c'/L	0,13	0,18	0,25	0,03	21	0,13	0,19	0,25	0,02	< 0,0001
	Y/A	0,38	0,45	0,56	0,04	21	0,42	0,47	0,56	0,03	< 0,0001
	X/Y	0,17	0,24	0,43	0,06	21	0,17	0,22	0,27	0,03	< 0,0001
	Y/L	0,28	0,39	0,5	0,06	21	0,35	0,42	0,5	0,04	< 0,0001
	Laas/L	0,16	0,21	0,26	0,02	21	0,16	0,21	0,26	0,02	0,959
	Laai/L	0,56	0,62	0,7	0,03	21	0,56	0,62	0,68	0,03	0,244
	X/L	0,07	0,09	0,15	0,02	21	0,07	0,09	0,12	0,01	0,824
	H/L	0,53	0,59	0,65	0,03	21	0,53	0,59	0,65	0,04	0,372
Laai/H	0,95	1,06	1,2	0,06	21	0,95	1,05	1,15	0,05	0,8	
Prémaxillaire	G/H	0,15	0,2	0,26	0,03	20	0,17	0,26	0,32	0,04	< 0,0001
	G/L	0,07	0,1	0,13	0,01	20	0,1	0,13	0,16	0,02	< 0,0001
	H/L	0,41	0,48	0,55	0,03	20	0,45	0,52	0,59	0,04	0,001
	E/H	0,44	0,51	0,73	0,05	20	0,44	0,49	0,55	0,03	0,054
	E/L	0,23	0,25	0,3	0,02	20	0,21	0,25	0,3	0,02	0,304
Maxillaire	E/A	0,63	0,74	0,82	0,04	21	0,58	0,66	0,77	0,05	< 0,0001
	H/L	0,31	0,4	0,46	0,03	21	0,3	0,36	0,41	0,03	< 0,0001
	G/E	0,79	1,08	1,27	0,11	21	0,88	1,27	1,59	0,16	< 0,0001
	P/E	0,36	0,46	0,56	0,04	21	0,41	0,61	0,83	0,08	< 0,0001
	F/L	0,17	0,19	0,26	0,02	21	0,1	0,13	0,22	0,03	< 0,0001
	E/H	0,44	0,49	0,63	0,04	21	0,47	0,52	0,57	0,03	0,007
	E/L	0,16	0,19	0,23	0,01	21	0,15	0,19	0,23	0,02	0,062
	Lap/L	0,15	0,23	0,27	0,02	21	0,22	0,25	0,29	0,02	0,027
Os pharyngien	Lap/L	0,38	0,43	0,52	0,03	22	0,44	0,48	0,52	0,02	< 0,0001
	Lp/Lap	0,45	0,55	0,73	0,05	22	0,4	0,47	0,59	0,05	< 0,0001
	DS/L	0,07	0,09	0,13	0,01	22	0,09	0,11	0,13	0,01	< 0,0001
	A/L	0,6	0,65	0,8	0,04	22	0,57	0,65	0,73	0,04	0,5382
	DP/A	0,15	0,19	0,25	0,03	22	0,18	0,22	0,29	0,03	0,0002

V.4. Discussion

V.4.1. Reconstruction phylogéographique et implications taxonomiques

L'analyse phylogénétique menées sur le cytochrome b a permis de regrouper les lignées sahariennes de *L. antinorii*, *L. lepineyi* et *L. pallaryi* comme dans les études précédentes basées sur des allozymes (Doadrio *et al.*, 1998) ou sur le génome mitochondrial (Machordom & Doadrio, 2001). Cependant, nos résultats montrent que les barbeaux de la rivière Tidili (Drâa, Maroc) (N° d'accèsion : AF145927) décrites par Doadrio *et al.*, (1998) et Tsigenopoulos *et al.*, (2003) comme *L. pallaryi*, correspondent bien à *L. lepineyi*, confirmant les travaux de Machordom & Doadrio (2001).

Selon Doadrio *et al.*, (1998) la lignée de *L. antinorii*, qui vit dans le Sahara tunisien, est plus proche phylogénétiquement aux espèces du Sahara occidental ce qui explique son regroupement avec *L. pallaryi* dans le même clade (Fig. 4.7).

Par rapport aux précédents travaux sur la phylogéographie des barbeaux de l'Afrique du Nord (Doadrio *et al.*, 1998 ; Machordom & Doadrio, 2001 ; Tsigenopoulos *et al.*, 2003), une nouvelle lignée mitochondriale nommée « Adrar » est mis en évidence. La structure particulière d'une branche bien séparée sur l'arbre phylogénétique (Fig. 4.7), compte uniquement les individus d'Adrar, témoigne d'un éventuel étranglement génétique engendré par une petite population de *L. pallaryi* qui fut différenciée probablement durant la glaciation Saalienne (Quaternaire moyen), il y a environ 320.000 BP (95% HPD: 110.000 – 550.000 yr BP) (Fig. 4.8). Selon Avise (1994), les oscillations climatiques du Quaternaire ont joué un rôle majeur dans l'élaboration de la répartition géographique actuelle des espèces, y compris leur structure et diversité génétique.

V.4.2. Isolement génétique par distance géographique

L'analyse du réseau haplotypique (Fig. 4.9) montre une structuration géographique pour les deux populations: amont et aval du Guir dont le flux de gènes a été rompu dû à l'éloignement géographique d'environ 300 km, entraînant une isolation reproductive complète, ce qui expliquerait l'absence d'haplotypes communs entre les deux sites d'étude.

La présence de l'haplotype dominant (A109) suggère que la population actuelle d'Adrar pourrait descendre d'une seule femelle. Il est probable qu'une seule mutation (un seul événement mutationnel, en fait) a affecté l'ADNmt des porteurs de l'haplotype A109, donnant par conséquence naissance aux quelques autres haplotypes uniques (A111, A118 et A119). En outre, le nombre très faible d'haplotypes caractérisant cette population reflète les effets de l'isolement géographique (Avisé, 2000).

La mesure des diversités haplotypiques (H_d) et nucléotidiques (π) renseigne sur l'histoire démographique d'une population (Avisé 2000). La très faible diversité nucléotidique et la courbe de mismatch (Fig. 4.10) corroborent l'hypothèse selon laquelle la population d'Adrar a connu, à un moment de son histoire, de très petits effectifs. Dans une population donnée, lorsque la distribution «mismatch» est plus uniforme, les haplotypes sont en effet peu divergents (Simon-Bouhet *et al.*, 2006) ce qui peut indiquer une sélection ou l'effet des événements stochastiques dans l'histoire de la population (Avisé *et al.*, 1983) comme un effet fondateur ou un goulot d'étranglement suivi d'une expansion (D'Amato & Carvalho, 2005 ; Deffontaine, 2008).

En revanche, le nombre important d'haplotypes trouvé dans la population de Béchar, pourrait également traduire, à la fois, l'arrivée récente des individus issus de plusieurs lignées différentes qui se jettent dans l'amont du lac Djorf-Torba et l'impact non significatif de la pêche sur la variabilité génétique. En effet, les pêcheurs visent les gros poissons comme la carpe argentée (*Hypophthalmichthys molitrix*) et négligent les barbeaux (obs. pers.).

La valeur élevée de la diversité haplotypique combinée à une faible valeur de diversité nucléotidique conduit à l'obtention d'un grand nombre d'haplotypes uniques tendent à suggérer que la population de Béchar a subi d'un goulot d'étranglement passé, suivi d'une expansion rapide (Grant & Bowen, 1998). La statistique de Fu et la distribution en « mismatch » (Fig. 4.10, B) indiquent également cette expansion démographique (Fu, 1997). Selon Simon-Bouhet *et al.*, (2006), une distribution polymodale au sein de la population peut traduire le mélange de lignées évolutives divergentes.

V.4.3. Changements biologiques: adaptation écologique

Certains auteurs ont pu discriminer des espèces et des populations des poissons sur la base des indices biométriques (Lévêque *et al.*, 1990 ; Gourène & Teugels, 1993 ; Adepo-Gourène & Gourène, 2008 ; Fagnon *et al.*, 2013 ; Vreven *et al.*, 2013 ; Libois *et al.*, 2015). En revanche, pour certains cyprinidae, d'autres auteurs n'ont pas réussi de les distinguer morphologiquement (Almaça, 1966 et 1969 ; Boumaïza, 1994 ; Boumaïza & Ouignad, 1996). Selon Dynes *et al.*, (1999), les différences morphologiques entre les populations de la même espèce, seraient phénotypiques car elles sont liées aux conditions de milieu notamment le régime alimentaire (Dkhil-Abbes & Kraïem, 2011).

Donc, la morphologie seule n'est pas toujours pertinente pour inférer à identifier les espèces. Au titre d'exemple, les trois espèces de barbeaux qui avaient été décrites par Pellegrin (1913, 1919, 1939) dans les oasis de Figuig (Maroc), *Barbus pallaryi*, *B. lepineyi* et *B. figuigen-sis*, correspondraient selon Almaça (1970) à différents stades de croissance de la même espèce *B. antinorii* que Boulenger (1911) avait décrit dans les oasis de Fatnassa (Chott El-Djerid, Tunisie).

Face à ces difficultés taxonomiques (Almaça, 1994), l'étude génétique des populations des barbeaux (Berrebi, 1981; Doadrio, 1990 ; Berrebi, 1995, Doadrio *et al.*, 1998) devrait don-

ner des informations indispensables à la clarification de leur systématique et leurs variations évolutives. Les résultats obtenus par Doadrio *et al.*, (1998) et Machordom & Doadrio, (2001) ne correspondent pas aux propositions taxonomiques d'Almaça (1970). Selon Doadrio *et al.*, (1998) les similarités morphologiques entre les trois espèces (*B. antinorii*, *B. pallaryi* et *B. lepineyi*) traduisent une réponse adaptative aux conditions de milieux.

Dans cette étude, la grande différence génétique et morphologique sépare nettement les deux populations étudiées. En effet, les deux groupes peuvent être reconnus sur la base de leurs caractères méristiques et métriques notamment : la longueur pré-pectorale, la longueur de la tête, la longueur de la nageoire ventrale et de la pectorale. Les pièces osseuses essentiellement: dentaire, maxillaire et os pharyngiens, contribuent aussi à les séparer. De plus, les informations sur la taille à la maturité sexuelle présentent une variabilité géographique importante entre les spécimens du lac Djorf-Torba et ceux des foggaras d'Adrar. Ce dernier s'est mis à se reproduire dès le stade juvénile (les femelles ont déjà atteint la maturité sexuelle dès 83 mm ; obs. pers.). Ce phénomène de maturation précoce est connu sous le nom de néoténie (Schoch & Fröbisch, 2006). Il n'est pas donc question de stades de croissance comme le suggère Almaça (1970).

Dans un travail sur les barbeaux du réservoir Allal-El-Fassi (Maroc), Bouhbouh (2002) montre que les mâles de '*Barbus callensis*' (en fait : *Luciobarbus labiosa*) arrivent à la maturité sexuelle à partir de la taille de 154 mm et, les femelles, à partir de 168 mm. Quant aux femelles de *Barbus fritschii*, leur maturité sexuelle a été observée à partir de 133 mm. D'après cet auteur, les juvéniles n'ont été jamais matures.

La reproduction précoce de certaines espèces des poissons peut être reliée à une stratégie adaptative (physiologique et comportementale) développée afin de faire face au stress lié aux conditions de milieu (Albaret, 2006). C'est le cas de *Ethmalosa fimbriata* (Clupeidae) et *Sarotherodon melanotheron* (Cichlidae) qui vivent dans les estuaires saumâtres des fleuves Casamance et du Sine Saloum (Sénégal) en réduisant la taille de première maturité (Albaret &

Diouf, 1994). Des observations similaires ont été rapportées chez *Tilapia zillii* qui peut devenir mature en quelques mois à une taille de moins de 100 mm lorsqu'il se trouve dans des petits étangs (Fryer & Iles, 1972). Chez les femelles de *S. melanotheron* dans les bassins d'élevage parviennent aussi à la maturité à une taille très inférieure (140 mm) par rapport aux conditions naturelles (176 mm) (Legendre & Trebaol, 1996).

Les changements biologiques qu'elle subit la population de *L. pallaryi* d'Adrar sont probablement liés aux conditions écologiques des foggaras. La néoténie est une forme d'adaptation aux conditions contraignantes dans le Sahara occidental notamment la sécheresse, l'aridité du climat et la salinité assez élevée de la nappe. Ces constats amènent à admettre l'hypothèse selon laquelle les conditions écologiques d'habitats feraient que les barbeaux par conséquent adaptent leur comportement et leur phénotype.

V.4.4. *Luciobarbus pallaryi*: évolution d'une nouvelle lignée relique

Le monde souterrain des foggaras semble peu propice à la vie. Pourtant, les caractères écologiques et évolutifs liés à la structure insulaire de ces habitats particuliers dans le Sahara peuvent créer des lignées évoluant indépendamment (Nosil, 2009 ; Camargo *et al.*, 2010). Le barbeau, *Luciobarbus pallaryi*, a su y prospérer témoignant d'une étonnante adaptation tant par son comportement que son mode de reproduction.

Les traits phénotypiques et biologiques observés pour les barbeaux d'Adrar peuvent aussi être interprétés comme la conséquence de l'évolution passée face aux variations climatiques du Quaternaire moyen. Dans ce cas, il est possible que les conditions extrêmes, froides et arides, pendant la glaciation Saale-Riss ont pu être responsables d'une diminution drastique de la taille de la population d'Adrar, entraînant un étranglement génétique majeur et, par conséquent, une forte chute de la diversité génétique. Il est ensuite possible d'imaginer que des événements climatiques favorables, située à 250.000 ans BP d'environ, ont entraîné une expansion démogra-

phique de la population de *L. pallaryi* à l'amont du bassin du Guir.

Considérant que l'amont (Béchar) et l'aval (Adrar) du Guir sont des aires occupées disjointes et que les populations de *L. pallaryi* peuvent être différenciées sur la base de la morphologie externe, ostéologie, biologique et génétique, nous proposons que cette espèce soit distinguée au niveau taxonomique, au rang de sous-espèce : *Luciobarbus pallaryi pallaryi* (Pellegrin, 1919) dans les foggaras (Adrar) et *Luciobarbus pallaryi figuigensis* (Pellegrin, 1939) dans le bassin supérieur des oueds Guir et Zousfana en fonction des priorités taxonomiques.

Partie 6

Conclusions générales
&
Perspectives

VI.1. Conclusions

En Afrique du Nord, les barbeaux font un modèle intéressant dans le cadre des études phylogéographiques et taxinomiques: ils sont tous endémiques, présentant une grande diversité génétique (voir partie 2) et une vaste répartition géographique (voir partie 4), avec une capacité de survivre dans des milieux extrêmes (voir partie 5).

Les travaux anciens sur les barbeaux nord-africains se consacrèrent à la description de plusieurs nouvelles espèces mais sans faire les liens avec leur biogéographie (l'exemple de *Barbus massaensis* et *Barbus issenensis*, voir partie 2, voir aussi Pellegrin, 1922 ; Almaça, 1968 et 1970). De plus, les études moléculaires sur ces espèces, sont encore fragmentaires ou sans faire de liens avec la morphologie et seules quelques études très sommaires où spécifiques sont disponibles (Doadrio, 1990 ; Berrebi, 1995 ; Doadrio *et al.*, 1998 ; Machordom & Doadrio, 2001 ; Doadrio *et al.*, 2002; Casal-Lopez *et al.*, 2015 ; Brahimi *et al.*, 2016 ; Doadrio *et al.*, 2016a ; Doadrio *et al.*, 2016b ; Brahimi *et al.*, 2017).

Cette thèse a donc comme finalité de déchiffrer le puzzle des espèces des barbeaux du Maghreb : il s'agit d'une première révision systématique sur ces poissons en Afrique du Nord en utilisant les mêmes individus pour leur morphologie, leur ostéologie et leurs caractères génétiques. Pour ce faire, il était nécessaire d'avoir un échantillonnage important dans tous les grands bassins du Maghreb : 242 séquences de l'ADN mitochondrial (phylogénie) et 518 spécimens (morphologie et taxinomie).

D'après nos résultats, 22 espèces de barbeaux sont valides, dont 19 espèces appartiennent au genre *Luciobarbus* (tétraploïdes) contre trois espèces (hexaploïdes), exclusivement endémiques au Maroc, appartiennent au genre *Carasobarbus* (deux espèces) et *Labeobarbus* (une seule). Le genre *Luciobarbus* montre une grande diversité spécifique en Afrique du Nord due

probablement à une radiation marquée de plusieurs lignées après la crise messénienne.

L'analyse phylogéographique nous a montré la façon dont la diversité génétique est structurée dans les localités géographiques étudiées. Cette structure a été décrite sur la base des marqueurs d'ADN mitochondrial (cytochrome b et D-loop). En Algérie et en Tunisie, les différentes lignées de barbeaux sont allopatriques et endémiques des systèmes hydrographiques bien distincts, contrairement au Maroc où plusieurs espèces de barbeaux sont micro-sympatriques dans certains bassins (l'exemple de *C. fritschii*, *L. guercifensis* et *L. yahyaoui* dans le bassin de Moulouya).

Nos résultats des analyses génétiques combinées à la révision systématique et biogéographique ont permis d'invalider ou la mise en synonymie certaines espèces : *Carasobarbus paytonii* (Boulenger, 1911), *Luciobarbus issenensis* (Pellegrin, 1924) et *Luciobarbus maghrebensis* Doadrio, Perea & Yahyaoui in Casal-López, Perea, Yahyaoui & Doadrio 2015 (voir partie 2 et 4).

De plus, ces analyses ont permis la mise en évidence de trois nouveaux clades génétiques en Algérie dont deux nouvelles espèces ont été décrites au cours de cette thèse: *Luciobarbus chelifensis* Brahim, Freyhof, Henrard & Libois 2017 et *Luciobarbus mascarensis* Brahim, Freyhof, Henrard & Libois 2017 (voir partie 3).

Pour les *Carasobarbus* du Maroc, les relations phylogénétiques ont montré la présence de deux sous clades à l'intérieur de l'espèce *Carasobarbus fritschii*. Néanmoins, en absence des critères morphologiques différentiels et de données génétiques supplémentaires (ADNnc), il n'y a pas pour l'instant suffisamment d'éléments pour affirmer que *C. paytonii* est une espèce différente de *C. fritschii*. Il n'y a donc pour l'instant que deux espèces appartenant au genre *Carasobarbus*: *Carasobarbus fritschii* (Günther, 1874) et *Carasobarbus harterti* (Günther, 1901).

Labeobarbus reinii, endémique du bassin de Kasab (Essaouira, Maroc), n'est présentée

que par une seule séquence de cytochrome b. Cette espèce est réputée rare, voire disparue. Cependant, il est nécessaire de réaliser d'autres inventaires sur le terrain pour vérifier sa présence.

Au sein de genre *Luciobarbus*, la présence des lignées ibériques au Maghreb : *L. setivimensis* en Algérie et *L. guercifensis* au Maroc explique les connexions entre l'Afrique du Nord et la péninsule ibérique au cours du Miocène supérieur, lors de l'assèchement de la mer Méditerranée ($\approx 5,5$ millions d'années).

Notre étude sur les lignées méditerranéennes a mis en évidence que les analyses morphologiques seules ne sont pas toujours pertinentes pour identifier les espèces. C'est l'intégration de la génétique qui a facilité la révision taxinomique en augmentant le pouvoir de discrimination entre les espèces et donc de contribuer à statuer de façon définitive la position systématique des populations étudiées (voir partie 3 et 4).

L'exemple de *Luciobarbus callensis* dans les bassins du nord-est en Algérie et Tunisie et *Luciobarbus rifensis* dans les bassins du nord-ouest au Maroc, souligne la nécessité de la génétique pour distinguer entre les espèces cryptiques. En effet, ces sont deux espèces très proches morphologiquement avec une importante différenciation génétique (voir partie 3).

De plus, notre étude confirme qu'il n'y a pas toujours de concordance entre la distance génétique et la divergence morphologique. Les différences morphologiques ou biologiques pourraient être, aussi, la conséquence d'une adaptation environnementale. En effet, *Luciobarbus pallaryi*, a su y prospérer témoignant d'une étonnante adaptation tant par son comportement que son mode de reproduction (néoténie). Les traits phénotypiques et biologiques observés pour la population d'Adrar *L. p. pallaryi* peuvent aussi être interprétés comme conséquence de l'évolution passée face aux variations climatiques du Quaternaire moyen (voir partie 5).

VI.2. Perspectives et implications pour la protection des espèces

Ce travail de thèse représente la première étude multidisciplinaire (génétique, morphologique, ostéologique, ...) sur toutes les espèces de barbeaux en Afrique du Nord. Les résultats obtenus nous apportent de nouvelles interrogations et ouvrent les portes pour éventuels travaux futurs pour poursuivre l'intérêt du modèle « barbeau » en phylogéographie, biologie évolutive et en écologie.

Plusieurs perspectives s'ouvrent dans la continuité de ce travail. Quelques unes sont déjà en train d'être explorées en collaboration avec Dr. Arnaud HENRARD et Dr. Emmanuel VREVEN (Royal Museum for Central Africa, Tervuren, Belgium), Dr. Jörg FREYHOF (Leibniz-Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries (IGB), Berlin, Germany), Pr. Roland LIBOIS (Zoogeography Research Unit, Department of Biology, Ecology and Evolution, University of Liège). Ces perspectives seraient donc :

VI.2.1. Description d'une autre nouvelle espèce du barbeau dans l'est de l'Algérie

Il est important de souligner à nouveau que certaines zones et régions au Maghreb, particulièrement en Algérie, sont très mal inventoriées. En effet, les analyses phylogénétiques menées dans la deuxième partie de la thèse ainsi que la révision taxinomique basée sur la morphologie externe et l'ostéologie indiquent la présence d'une autre nouvelle espèce (*Luciobarbus* sp. X). Sa répartition est relativement restreinte confirmant l'isolement génétique et géographique de cette population. Cette perspective fait, actuellement, l'objet d'un article en préparation (Brahimi *et al.*).

VI.2.2. *Luciobarbus callensis* en Tunisie

Les analyses morphologiques (4^{ème} partie) sur les spécimens de la collection du musée de

Bonn (Allemagne), montrent une nette différenciation entre les échantillons du nord-ouest et ceux de nord-est. Les analyses phylogénétiques (2^{ème} partie) confirment une nette séparation entre ces deux groupes au sein de *L. callensis*. Afin d'affiner les résultats, de nouveaux spécimens devront être analysés sur le plan génétique, morphologique et ostéologique. De même que la comparaison avec des populations de l'extrême est de l'Algérie, semble être indispensable.

VI.2.3. *Carasobarbus* au Maroc

Notre étude phylogéographique mitochondriale (cyt b) n'a pas permis d'établir une structuration populationnelle pour l'espèce *C. fritschii*. Il serait utile d'obtenir plus de données avec d'autres marqueurs mitochondriaux (COI, D-loop,...) et des séquences de l'ADN nucléaire afin de compléter l'information. Dans ce cas, d'autres échantillons en provenance de tous les bassins du Maroc (oued Moulouya, o. Sebou, Oum-er-Rbia, o. Tensift,...), seront indispensables.

VI.2.4. Exploration des lignées cryptiques cas de *L. callensis* et *L. rifensis* avec une étude ostéologique

Les résultats de la révision taxinomique basés sur l'analyse morphologique externe pour les espèces *L. callensis* en provenance des bassins du nord-est (Algérie et Tunisie) et *L. rifensis* des bassins du nord-ouest (Maroc), ont montré que ces sont des **espèces cryptiques**.

L'analyse morphologique, des caractères métriques et méristiques, seule, n'a pas permis de séparer facilement ces deux espèces. En revanche, sur le plan génétique, elles sont bien différentes l'une de l'autre. Des analyses complémentaires devraient inclure des échantillons ostéologiques dans le but de déterminer des caractères morphologiques discriminants.

VI.2.5. *Luciobarbus nasus* et *Labiobarbus reinii*: elles sont disparu ?

Nos études phylogénétiques et systématiques posent de nouvelles questions et certains points qui ne sont pas encore élucidés sur les barbeaux en Afrique du Nord. En effet, le manque

des échantillons pour *Labeobarbus reinii* et *Luciobarbus nasus*, deux espèces endémiques du bassin du Kasab (Essaouira, Maroc), rend l'information sur les barbeaux du Maghreb incomplète.

On peut penser que les ponctions d'eau de surface et souterraine pour irriguer les cultures, la percolation des nappes avec des pesticides et des engrais chimiques, les eaux usées et les décharges au niveau des rivières sont des facteurs qui contribuent directement ou indirectement à l'extinction des espèces endémiques dans le Maghreb (Darwall *et al.*, 2011 ; obs. pers.).

En effet, les cultures font l'objet de traitement par divers produits phytosanitaires (engrais, pesticides,...) de manière massive et irrationnelle (Bouguenouch, 2012). La dégradation de la qualité des eaux due à ces substances chimiques est devenue un problème grave (Lemarchand *et al.*, 2011), d'autant plus la demande en eau pour l'irrigation des cultures a un impact considérable sur les débits des eaux courantes et entraîne l'assèchement progressif des rivières en période estivale (Fig. 6.1).



En outre, les grandes villes subissent une expansion démographique sans précédent. La demande en eau est trop importante et les eaux usées sont déversées dans les rivières, souvent sans traitement. De même, les décharges sont situées au bord des rivières. Par conséquent, les oueds deviennent de véritables égouts à ciel ouvert (l'exemple de oued Isly à Oujda et oued Sebou au Maroc, Fig. 6.2).

**Fig. 6.2 : Egouts sur o. Isly:
Oujda (Maroc)**
28/03/2012
34,715°N 1,919°W, 520 m
R. Libois



De plus, les papeteries, les usines agroalimentaires (cane à sucre, huileries), les boîtes pétrochimiques et chimiques déversent également leurs eaux usées dans les rivières (l'exemple de : aval du Sébou au Maroc et Réghaia près d'Alger, Fig. 6.3) (Bouguenouch *et al.*, 2012 ; obs. pers.).



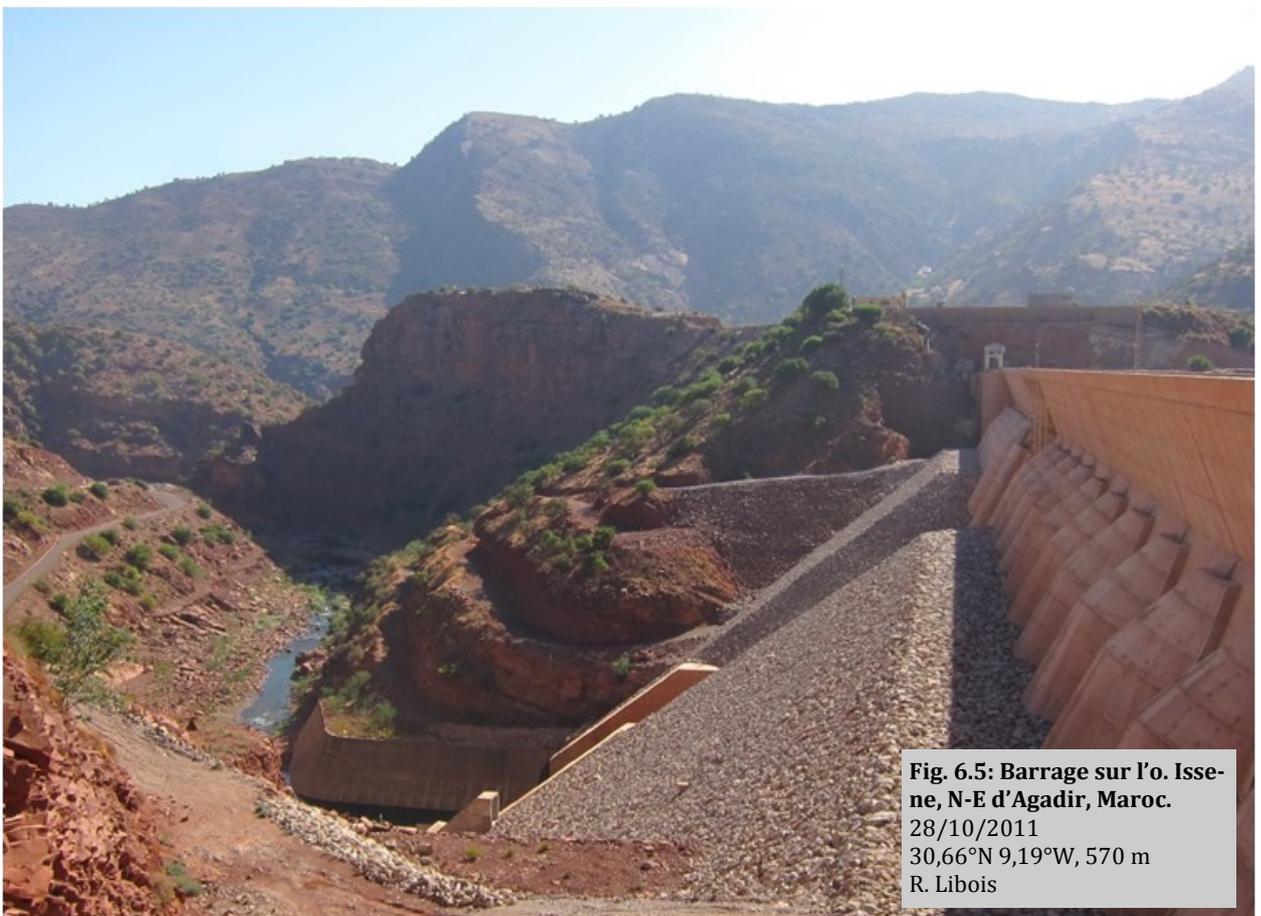
Un autre aspect est l'inconscience et le non-respect des ressources d'eau dans les pays du Maghreb : l'exemple typique des carrières et des sociétés d'exploitation de granulats qui extraient directement leurs matériaux dans le lit des cours d'eau (Fig. 6.4).



VI.2.6. Les barrages : conséquences sur les rivières et la faune aquatique

Dans le Maghreb, les projets de « développement », comme les barrages, entraînent des bouleversements environnementaux importants notamment sur le paysage, le régime de débit des cours d'eau et surtout sur l'ichtyofaune endémique qui est malheureusement mal connue. Le manque d'information sur la richesse et la productivité piscicole de ces espèces, au Maghreb, représente une grave lacune.

De plus, l'impact de ces projets sur les poissons d'eau douce autochtones est souvent flagrant. En effet, les incidences du barrage sur l'aval de la retenue sont importants : il interrompt le cours normal de la rivière, modifie le régime de crues naturelles, exacerbe l'érosion des rives en aval et donc il perturbe de la connectivité le long de l'oued (Fig. 6.5).



Ces effets ont comme conséquence majeure la diminution de la quantité d'eau voire l'assèchement de lit du bassin pendant une grande période de l'année (le cas du bassin du Tensift au Maroc et l'oued de Biskra en Algérie). Ce qui réduit considérablement les conditions de survie des poissons en aval.

En revanche, en amont du barrage, la rivière s'est transformée en lac artificiel profond (Fig. 6.6). Cependant, dans un climat méditerranéen aride, la chaleur induit des pertes considérables par l'évaporation des eaux stagnantes, d'une part, et cause l'eutrophisation globale du milieu aquatique, en ajoutant le dépôt de sédiments dans le réservoir, d'autre part, et donc la diminution de la biodiversité aquatique et de la qualité de l'eau.



Fig. 6.6 : Le lac du barrage Ain Zada, Algérie
 03/01/2013
 36, 153°N 5,151°E , 860 m
 A. Brahim

VI.2.7. Introduction des poissons exogènes : risques et menaces

Un empoisonnement massif des espèces allochtones, surtout dans les barrages (carpe *Cyprinus carpio* ; carpes chinoises *Ctenopharyngodon idella*, *Hypophthalmichthys nobilis*, *H.*

molitrix ; rotengle *Scardinius erythrophthalmus* ; tanche *Tinca tinca* ; vairon de Chine *Pseudorasbora parva*; brochet *Esox lucius* ; perche *Perca fluviatilis* ; perches-soleil *Lepomis gibbosus*, *L. macrochirus*, *L. microlophus* ; truite arc en ciel *Oncorhynchus mykiss*,...) a modifié totalement les ichtyocénoses originelles au profit de quelques espèces ubiquistes et très prolifiques (Kaiem, 1983, Azeroual *et al.*, 2000, Lounaci–Daoudi, 2012). Ces transformations profondes sont préjudiciables à la biodiversité et à l'originalité des milieux aquatiques de Maghreb.

Enfin, en futur, cette situation entraînera sans doute la disparition des espèces autochtones endémiques dans des pays où le facteur limitant majeur est l'eau. Une prise en compte urgente et durable des ressources en eau et des milieux aquatiques par les services publics s'impose de manière impérieuse.

Sans la mise en place de mesures de protection urgentes (prévention, réglementation, répression), au niveau des pouvoirs publics algériens, marocains et tunisiens, certaines espèces de barbeaux, déjà soumises à de fortes contraintes naturelles, finiront par se trouver en danger critique d'extinction (ex : *Luciobarbus antinori*, *L. letpopogon*, *L. mascarensis*, *L. nasus* et *Labeobarbus reinii*).

D'autres poissons endémiques du Maghreb (*Pseudophoxinus callensis* et *P. punicus* en Tunisie et en Algérie, loche marocaine – *Cobitis maroccanus*) risquent fort de rejoindre la liste des espèces en danger d'extinction ou disparues comme l'oryx algazelle (*Oryx dammah*), le guépard (*Acinonyx jubatus*), le léopard (*Panthera pardus*) ou le lion de l'Atlas (*P. leo*).

De ce fait, la protection et la gestion des habitats de ces espèces est aussi une priorité...

Références

bibliographiques

A

- Adepo-Gourène, B. & Gourène, G. (2008). Différenciation morphologique des populations naturelles d'une sous-espèce de tilapia *Sarotherodon melanotheron melanotheron* Rüppell, 1852 (Teleostei ; Cichlidae) de Côte d'Ivoire. *Sciences & Nature* **5** (1), 15-27.
- Alayne-Street, F. (1981). L'environnement à l'âge glaciaire. Pp. : 52-56, In Sherratt, A. (Ed.) *Encyclopédie d'archéologie*, Ed. du Fanal, Paris.
- Albaret, J.J. (2006). Les peuplements des estuaires et des lagunes. In Lévêque, C. & Paugy, D., (Eds). *Les poissons des eaux continentales africaines : diversité, écologie, utilisation par l'homme*. IRD éditions **564**, 355-379.
- Albaret, J.J. & Diouf, P.S. (1994). Diversité des poissons des lagunes et des estuaires ouest africains. In Teugels, G.G., Guegan, J.F. & Albaret, J.J., (Eds) : *Diversité biologique des poissons des eaux douces et saumâtres d'Afrique*. Synthèses géographiques. *Ann. Mus. r. Afr. centr. Zool. Tervuren* **275**, 165-177.
- Almaça, C. (1966). Sur la systématique des barbeaux marocains (Pisces, Cyprinidae, *Barbus*). *Arq. Mus. Boc.* **1** (7), 111-121.
- Almaça, C. (1968). Révision critique de quelques types de cyprinidés d'Europe et d'Afrique du Nord des collections de Muséum national d'histoire naturelle. *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris* **40**, 1116-1144.
- Almaça, C. (1970a). Sur les barbeaux (genre et sous-genre *Barbus* de l'Afrique du Nord). *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris* **42**, 141-158.
- Almaça, C. (1970b). Sur un cyprinidé nord-africain : *Barbus issenensis* ou *Varicorhinus issensis*. *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris* **42** (1), 159-160.
- Almaça, C. (1971). Sur la collection de barbeaux (genre et sous genre *Barbus*) ibériques et nord-africains du Forschungsinstitut Senckenberg (Frankfurt A. M). *Arq. Mus. Boc.* (série 2) **3** (21), 6 p.
- Almaça, C. (1976). La spéciation chez les cyprinidae de la Péninsule Ibérique. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches maritimes* **40** (3- 4), 399-411.
- Almaça, C. (1994). Studies on taxonomy, biogeography, and speciation in Euro-Mediterranean *Barbus* (*Barbus* s. s.). *Arq. Mus. Boc.* **2** (28), 455-462.
- Awise, J.C. (1994). *Molecular markers, natural history and evolution*. Chapman & Hall, New-York, USA, 511 p.
- Awise, J.C. (2000). *Phylogeography: The history and formation of species*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.

- Avise, J.C., Shapira, J.F., Daniel, S.W., Aquadro, C.F. & Lansman, R.A. (1983). Mitochondrial DNA differentiation during the speciation process in *Peromyscus*. *Mol. Biol. Evol.* **1**, 38-56.
- Avise, J.C., Arnold, J., Ball, R.M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J.E., Reeb, C.A. & Saunders, N.C. (1987). Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **18**, 489-522.
- Awadalla, P., Eyre-Walker, A. & Smith, J.M. (1999). Linkage disequilibrium and recombination in hominid mitochondrial DNA. *Science* **286**, 2524-2525.
- Azeroual, A., Crivelli, A. J., Yahyaoui, A. & Dakki, M. (2000). L'ichtyofaune des eaux continentales du Maroc. *Cybium* **24** (3), Suppl.: 17-22.

B

- Bamba, M., Vreven, E.J. & Snoeks, J. (2011). Description of *Barbus teugelsi* sp. nov. (Cypriniformes: Cyprinidae) from the Little Scarcies basin in Guinea, Africa. *Zootaxa* **2998**, 48-65.
- Bănărescu, P. M. (1973). Origin and affinities of the fresh-water fish fauna of Europe. *Ichthyologia* **5** (1), 1-8.
- Bănărescu, P. M. (1997). The status of some nominal genera of Eurasian Cyprinidae (Osteichthyes, Cypriniformes). *Revue Roumaine de Biologie, Série de Biologie Animale* **42** (1), 19-30.
- Bănărescu, P. M. & N. G. Bogutskaya (eds) (2003). *The freshwater fishes of Europe. Cyprinidae 2. Part II: Barbus*, v. 5/II.: I-x + 1-454 p.
- Bandelt, H.J., Forster, P. & Röhl, A. (1999). Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* **16**, 37-48.
- Bazinet, A.L., Zwickl, D.J. & Cummings, M.P. (2014). A gateway for phylogenetic analysis powered by grid computing featuring GARLI 2.0. *Systematic Biology* **63** (5), 812-818.
- Berrebi, P. (1981). Contribution à l'étude du sous genre *Labeobarbus* (genre *Barbus*, poissons Cyprinidés) au Maroc. *Bull. Inst. Sci. Rabat* **5**, 59-72.
- Berrebi, P. (1995). Speciation of the genus *Barbus* in the north Mediterranean basin: recent advances from biochemical genetics. *Biological Conservation* **72**, 237-249.
- Berrebi, P., Lamy, G., Cattaneo-Berrebi, G. & Renno, J.F. (1988). Variabilité génétique de *Barbus meridionalis* Risso (Cyrinidae): une espèce quasi monomorphe. *Bull. Fr. Pêche. Piscic.* **310**, 77-84.
- Berrebi, P., Chenuil, A., Kotlik, P., Machordom, A. & Tsigenopoulos, C.S. (2014). Disentangling the evolutionary history of the genus *Barbus sensu lato*, a twenty years adventure. Pp.: 29-55, In Alves, M.J., Cartaxana, A., Correia, A.M. & Lopes, L.F. (eds.) *Professor*

- Carlos Almaça (1934-2010). Estado da arte em áreas científicas que desenvolveu.* Museu Nacional de Historia Natural e da Ciências, Lisboa.
- Bertin, L. & Estève, R. (1948). *Catalogue des types de poissons du Muséum National d'Histoire Naturelle. 4e partie. Ostariophysaires (Cypriniformes).* Imp. Nationale, Paris. 4e partie: 1-117.
- Beshera, K. A., Harris, P.M. & Mayden, R.L. (2016). Novel evolutionary lineages in *Labeobarbus* (Cypriniformes; Cyprinidae) based on phylogenetic analyses of mtDNA sequences. *Zootaxa* **4093** (3), 363-381.
- Bianco, P.G. (1990). Potential role of the palaeohistory of the Mediterranean and Paratethys basins on the early dispersal of Euro-Mediterranean freshwater fishes. *Ichthyological Exploration of Freshwater* **1**, 167-184.
- Bogutskaya, N. G. & Naseka, A.M. (2004). *Catalogue of agnathans and fishes of fresh and brackish waters of Russia with comments on nomenclature and taxonomy.* Russian Academy of Sciences, Moscow, 389 p. [en russe]
- Borkenhagen, K. (2017). Molecular phylogeny of the tribe Torini Karaman, 1971 (Actinopterygii : Cypriniformes) from the Middle East and North Africa. *Zootaxa* **4236** (2), 291-301.
- Borkenhagen, K. & Krupp, F. (2013). Taxonomic revision of the genus *Carasobarbus* Karaman, 1971 (Actinopterygii, Cyprinidae). *ZooKeys* **339**, 1-53.
- Borkenhagen, K., Esmaili, H.R., Mohsenzadeh, S., Shahryari, F. & Gholamifard, A. (2011). The molecular systematics of the *Carasobarbus* species from Iran and adjacent areas, with comments on *Carasobarbus albus* (Heckel, 1843). *Environmental Biology of Fishes* **91**, 327-335.
- Bouguenouch, B., El Haouat, S. & Ziad, A. (2012). Stratégie nationale de l'eau. Résumés du 2^{ème} colloque international « Gestion et préservation des ressources en eau », Fac. des Sciences, Univ. Moulay Ismaïl, Meknès, 10-12 mai 2012, p. 6-7.
- Bouhadad, R. (1993). Distribution des espèces du genre *Barbus* en Algérie. *Cahiers d'Ethologie* **13** (2), 185-186.
- Bouhbouh, S. (2002). *Bio-écologie de Barbus callensis (Valencienne, 1842) et Barbus fritschii (Günther, 1874) au niveau du réservoir Allal El Fassi (Maroc).* Thèse PhD, sci, Fès, Maroc, 165 p.
- Boulenger, G. A. (1902). Description of two new cyprinid fishes from Morocco. *Annals and Magazine of Natural History (Series 7)* **9** (50), 124-125.
- Boulenger, G.A. (1905). Another new *Barbus* from Morocco. *Novitates Zoologicae* **12**, 505.
- Boulenger, G.A. (1911). Catalogue of the fresh water fish of Africa. *British Museum Natural History* **2**, 1-529.

- Boumaïza, M. (1994). *Recherches sur les eaux courantes de Tunisie : inventaire faunistique, écologie et biogéographie*. Thèse de Doctorat d'État, Faculté des Sciences, Tunis, Tunisie, 429 p.
- Boumaïza, M. & Quignard, J.P. (1996). Description comparative des deux espèces de *Pseudophoxinus* (Pisces, Cyprinidae) de la Tunisie. *Bull. Soc. Sci. Nat. Tunisie* **26**, 21-27.
- Brahimi, A. (2011). *Bio-écologie d'une population du Barbeau de Biskra, Barbus biscarensis (Cyprinidae) du barrage Foum-El-Gherza (Biskra) : Caractérisation habitat-population*. Mémoire de magister. Dép. Agronomie, Univ. de Biskra, 138 p.
- Brahimi, A., Tarai, N., Benhassane, A., Henrard, A. & Libois, R. (2016). Genetic and morphological consequences of Quaternary glaciations : a relic barbel lineage (*Luciobarbus pallaryi*) of the Guir basin (Algeria). *C.R. Biologies* **339**, 83-98.
- Brahimi, A., Freyhof, J., Henrard, A. & Libois, R. (2017). *Luciobarbus mascarensis* and *Luciobarbus chelifensis* (Cyprinidae): two new species in Algeria. *Zootaxa* **4277** (1), 32-50.
- Buonerba, L. (2010). *Phylogeography of Italian barbels (Cyprinidae, Barbus) inferred by mitochondrial and nuclear markers*. PhD Thesis, University of Insubria, Varese, Italy, 93 p.
- Buonerba, L., Pompei, L. & Lorenzoni, M. (2013). First record of Iberian barbel *Luciobarbus graellsii* (Steindachner, 1866) in the Tiber River (Central Italy). *BioInvasions Records* **2** (4), 297-301.

C

- Camargo, A., Sinervo, B. & Sites, J.W. (2010). Lizards as model organisms for linking phylogeographic and speciation studies. *Mol. Ecol.* **19**, 3250-3270.
- Casal-Lopez, M., Perea, S., Yahyaoui, A. & Doadrio, I. (2015). Taxonomic review of the genus *Luciobarbus* Heckel; 1843 (Actinopterygii, Cyprinidae) from northwestern Morocco with the description of three new species. *Graellsia* **71**, 1-24.
- Chassaing, O., Desse-Berset, N., Brosse, L., Piquès, G., Hänni, C. & Berrebi, P. (2011). Paleogeographic patterns of *A. sturio*. In : Williot, P., Rochard, E., Desse-Berset, N., Kirschbaum, F. & Gessner, J. eds. *Biology and conservation of the Atlantic European sturgeon Acipenser sturio* L. 1758. Springer.
- Chu, X.-L. & Chen, Y.-R. et al. (eds) (1989). *The fishes of Yunnan, China. Part 1 Cyprinidae*. Science Press, Beijing, China, 377 p.
- Coad, B. W. (1995). Freshwater fishes of Iran. *Acta scientiarum naturalium Academiae scientiarum Bohemicae - Brno* **29** (1), 1-64.
- Coquoz, R. & Taroni, F. (2006). *Preuve par l'ADN: La génétique au service de la justice*. PPUR presses polytechniques, Lausanne, 355 p.

Cracraft, J. (1989). Speciation and its ontology : the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. Pp. 28-59, in: Otte, D. & Endler, J.A. eds., *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Cuvier, G. & Valenciennes A. (1842). *Histoire naturelle des poissons. Tome seizième. Livre dix-huitième. Les Cyprinoïdes.* v. 16: 472 p.

D

D'Amato, M.E. & Carvalho, G.R. (2005). Population genetic structure and history of the long-tailed hake, *Macruronus magellanicus*, in the SW Atlantic as revealed by mtDNA RFLP analysis. *ICES Journal of Marine Science* **62**, 247-255.

Danchin, É., Giraldeau, L.A. & Cézilly, F. (2005). *Écologie comportementale*. Éditions Dunod, Collection Sciences SUP, Paris, 637 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, London.

Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R. & Posada, D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat. Methods* **9** (8), 772.

Darwall, W., Carrizo, S., Numa, C., Barrios, V., Freyhof, J. & Smith, K. (2015). *Les zones clés pour le biodiversité d'eau douce dans le hotspot du bassin méditerranéen. Un éclairage pour la conservation des espèces et la planification du développement dans les écosystèmes d'eau douce*. U.I.C.N. (Suisse), Cambridge (U.K.) & Malaga (Espagne), 86 p.

Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, London.

Deffontaine, V. (2008). *Histoire évolutive du campagnol roussâtre (Myodes (Clethrionomys) glareolus) en Eurasie*. Thèse Doct. Sciences, Université de Liège, Belgique, 189 p.

Deffontaine, V., Libois, R., Kotlik, P., Sommer, R., Nieberding, C., Paradis E., Searle J.B. & Michaux, J.R. (2005). Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). *Molecular Ecology* **14**, 1727-1739.

De Graaf, M., Megens, H.-J., Samallo, J. & Sibbing, F.A. (2007). Evolutionary origin of Lake Tana's (Ethiopia) small *Barbus* species: indications of rapid ecological divergence and speciation. *Anim. Biol.* **57** (1), 39-48. doi:10.1163/157075607780002069

De Graaf, M., Megens, H.-J., Samallo, J. & Sibbing, F.A. (2010). Preliminary insight into the age and origin of the *Labeobarbus* fish species flock from Lake Tana (Ethiopia) using

- the mtDNA cytochrome *b* gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **54** (2), 336-343.
- Demandt, M.H. & Bergek, S. (2009). Identification of cyprinid hybrids by using geometric morphometrics and microsatellites. *Journal of Applied Ichthyology* **25** (6), 695-701.
- Denys, G.P.J., Geiger, M.F., Persat, H., Keith, P. & Dettai, A. (2015). Invalidity of *Gasterosteus gymnurus* (Cuvier, 1829) (Actinopterygii, Gasterosteidae) according to integrative taxonomy. *Cybium* **39** (1), 37-45.
- De Weirdt, D., Getahun, A., Tshibwabwa, S. & Teugels, G.G. (2007). Cyprinidae. Pp.: 467-572, *In*: Stiassny, M.L.J., Teugels, G.G. & Hopkins, C.D. (Eds.) *The fresh and brackish water fishes of Lower Guinea, West-Central Africa* vol. 1. Collection Faune et Flore tropicales 42. Institut de Recherche pour le Développement, Paris, France, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France, et Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgium, 800 pp.
- Dkhil-Abbes, T. & Kraïem, M.M. (2011). Variabilité morphologique des populations du genre *Pseudophoxinus* dans les eaux douces tunisiennes. *Cybium* **35** (1), 33-38.
- Doadrio, I. (1990). Phylogenetic relationships and classification of west palaeartic species of the genus *Barbus* (Osteichthyes, Cyprinidae). *Aquat. Living Resources* **3**, 265-282.
- Doadrio, I. (1994). Freshwater fish fauna of North Africa and its biogeography. *Annals of the Royal Central African Museum (Zoology)* **275**, 21-34.
- Doadrio, I., Bouhadad, R. & Machordom, A. (1998). Genetic differentiation and biogeography in Saharan populations of the genus *Barbus* (Osteichthyes, Cyprinidae). *Folia Zool.* **47**, 7-20.
- Doadrio, I., Carmona J.A. & Machordom, A. (2002). Haplotype diversity and phylogenetic relationships among Iberian barbels (*Barbus*, Cyprinidae) reveal two evolutionary lineages. *Journal of Heredity* **93**, 140-147.
- Doadrio, I., Casal-López, M. & Perea, S. (2016b) Taxonomic remarks on *Barbus moulouyensis* Pellegrin, 1924 (Actinopterygii, Cyprinidae) with the description of a new species of *Luciobarbus* Heckel, 1843 from Morocco. *Graellsia* **72** (2), 1–24.
- Doadrio, I., Casal-López, L., Perea, S. & Yahyaoui, A. (2016a). Taxonomy of rheophilic *Luciobarbus* Heckel, 1842 (Actinopterygii, Cyprinidae) from Morocco with the description of two new species. *Graellsia* **72** (1), 1–17.
- Dobzhansky, T. (1951). *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New-York.
- Donoghue, M. J. (1985). A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *Bryologist* **82**, 172-181.
- Drummond, A., Ho, S., Phillips, M. & Rambaut, A. (2006). Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biol.* **4** (5), 88.

- Drummond, A.J., Suchard, M.A., Xie, D. & Rambaut, A. (2012). Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* **29**, 1969-1973.
- Dufresne, F., Bourget, E. & Bernatchez, L. (2002). Differential patterns of spatial divergence in microsatellite and allozyme alleles : further evidence for locus-specific selection in the acorn barnacle, *Semibalanus balanoides* ? *Molecular Ecology* **11**, 113–123.
- Durand, J.D., Tsigenopoulos, C.S., Ünlü, E. & Berrebi, P. (2002). Phylogeny and biogeography of the family Cyprinidae in the Middle East inferred from cytochrome *b* DNA – Evolutionary significance of this region. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **22**, 91–100.
- Dong, X.L., Xu, W., Wei, Y.Y. & Xu, Q.Y. (2013). The complete mitochondrial genome of *Barbus capito* (Cypriniformes, Cyprinidae). *Mitochondrial DNA* **24** (4), 326-327.
- Doukakis P., Birstein, V.J., Ruban, G.I. & DeSalle, R. (1999). Molecular genetic analysis among subspecies of two Eurasian sturgeon species, *Acipenser baerii* and *A. stellatus*. *Molecular Ecology* **8**, 117-127.
- Dynes, J., Magnan, P., Bernatchez, L. & Rodríguez, M.A. (1999). Genetic and morphological variations between two forms of lacustrine brook charr. *J. Fish. Biol.* **54**, 955-972.

E

- Ekmekçi, F. G. & Bănărescu, P.M. (1998). A revision of the generic position of *Barynotus* (*Systemus*) *verhoeffi*, and the validity of the genera *Carasobarbus*, *Kosswigobarbus* and *Mesopotamichthys* (Pisces, Cyprinidae). *Folia Zoologica* **47** (suppl. 1), 87-96.
- Eschmeyer, W. N., Fricke, R. & van der Laan, R. (eds). Catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed 07/2017. [This version was edited by Bill Eschmeyer.]
- Esmaili, H. R., Mehraban, H., Abbasi, K., Keivany, Y. & Coad, B.W. (2017). Review and updated checklist of freshwater fishes of Iran: taxonomy, distribution and conservation status. *Iranian Journal of Ichthyology* **4** (Suppl. 1), 1-114.
- Estève, R. (1947). Etude biométrique des Barbeaux marocains, *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, **19** (3), 853-856.
- Excoffier, L., Laval, G. & Schneider, S. (2005). Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* **1**, 47-50.

F

- Fagnon, S.M., Chikou, A., Youssao, I. & Laleye, P. (2013). Caractérisation morphologique des populations de *Sarotherodon melanotheron* (Pisces, Cichlidae) en eaux douces et saumâtres au Sud Bénin. *Int. J. Biol. Chem. Sci.* **7** (2), 619-630.
- Felsenstein, J. (1981). Evolutionary tree from DNA sequences : a maximum likelihood approach. *J. Mol. Evol.* **17**, 368-376.
- Filippucci, M.G., Civitelli, M.V. & Capanna, E. (1988a). Evolutionary genetics and systematics of the garden dormouse, *Eliomys* Wagner, 1840. 1- Karyotype divergence. *Boll. Zool.* **55**, 35-45.
- Filippucci, M.G., Rodino, E., Nevo, E. & Capanna, E. (1988b). Evolutionary genetics and systematics of the garden dormouse, *Eliomys* Wagner, 1840. 2- Allozyme diversity and differentiation of the chromosomal races. *Boll. Zool.* **55**, 47-54.
- Fryer, G. & Iles, T.D. (1972). *The cichlid fishes of the great lakes of Africa. Their biology and evolution*. Oliver & Boyd, Edinburgh, 641p.
- Fu, Y.X. (1997). Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* **147**, 915-925.
- Fu, Y.X. & Li, W.H. (1993). Statistical tests of neutrality of mutations. *Genetics* **133**, 693-709.

G

- Gante, H.F. (2009). *A role for introgressive hybridization in the evolution of freshwater fishes: the case-study of Iberian Barbus (Teleostei, Cyprinidae)*. PhD Thesis, Arizona State University, Phoenix, USA, 190 p.
- Gante, H.F. (2011). *Diversification of Circum-mediterranean barbels, changing diversity in changing environment*. Oscar Grillo (Ed.), ISBN: 978-953-307-796-3, *InTech*, 283-298.
- Gavrilets, S. & Hastings, A. (1996). Founder effect speciation: a theoretical reassessment. *The American Naturalist* **147** (3), 466-491.
- Geiger, M.F., Herder, F., Monaghan, M.T., Almada, V., Barbieri, R., Bariche, M., Berrebi, P., Bohlen, J., Casal-Lopez, M., Delmastro, G.B., Denys, G.P., Dettai, A., Doadrio, I., Kalojianni, E., Kärst, H., Kottelat, M., Kovačić, M., Laporte, M., Lorenzoni, M., Marčić, Z., Özuluğ, M., Perdices, A., Perea, S., Persat, H., Porcelotti, S., Puzzi, C., Robalo, J., Šanda, R., Schneider, M., Šlechtová, V., Stoumboudi, M., Walter, S., & Freyhof, J. (2014). Spatial heterogeneity in the Mediterranean biodiversity hotspot affects barcoding accuracy of its freshwater fishes. *Molecular Ecology Resources* **14**, 1210–1221. doi: 10.1111/1755-0998.12257.

- Goubier, J. (1975). *Biogéographie, biométrie et biologie du sandre*, *Lucioperca lucioperca (L.)*, *Osteichthyes, Percidé*. Thèse de Doctorat ès sciences, Univ. Claude Bernard-Lyon, 259 p.
- Gourène, G. & Teugels, G.G. (1993). Différenciation morphologique de souches des tilapias : *Oreochromis niloticus* et *O. aureus* (Teleostei ; Cichlidae) utilisées en pisciculture. *Cy-bium* **17** (4), 343-355.
- Gouy, M., Guindon, S. & Gascuel, O. (2010). SeaView Version 4: A multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Molecular Biology and Evolution*. **27**, 221–224. doi: 10.1093/molbev/msp259.
- Grant, W.S. & Bowen, B.W. (1998). Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *J. Hered.* **89**, 415-426.
- Gündüz, I., Auffray, J.C., Britton-Davidian, J., Catalan, J., Ganem, G., Ramalhinho, M.G., Mathias, M.L. & Searle, J.B. (2001). Molecular studies on the colonization of the Madeira archipelago by house mice. *Molecular Ecology* **10**, 2023–2029.
- Günther, A. (1874). Notice of some new species of fishes from Morocco. *Annals and Magazine of Natural History (Series 4)* **13** (75), 230-232.
- Günther, A. (1901). Second notice of new species of fishes from Morocco. *Novitates Zoologicae* **8**, 367-368.
- Gyllesten, U.B., Wharton, D., Josefsson, A. & Wilson, A.C. (1991). Paternal inheritance of mitochondrial DNA in mice. *Nature* **352**, 255-257.

H

- Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian forest birds. *Science* **165**, 131-137.
- Harrison, R. G. (1993). *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford University Press, New York, 374 p.
- Hasegawa, M., Kishino, H. & Yano, T. (1985). Dating of the human-ape split by a molecular clock by mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution* **22**, 160–174.
- Heckel, J. J. (1843). Ichthyologie [von Syrien]. Pp.: 990-1099, In: von Russeger J. (ed) : *Reisen in Europa, Asien und Africa, mit besonderer Rücksicht auf die naturwissenschaftlichen Verhältnisse der betreffenden Länder unternommen in den Jahren 1835 bis 1841*. E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung. Stuttgart.
- Hewitt, G.M. (1999). Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* **68**, 87-112.
- Hewitt, G.M. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* **405**, 907-913.

- Hourlay, F., Libois, R., D'Amico, F., Sara, M., O'Hallaran, J. & Michaux, J. (2008). Evidence of a highly complex phylogeographic structure on a specialist river bird species, the dipper (*Cinclus cinclus*). *Mol. Phylogen & Evolution* **49**, 435-444.
- Howes, G.J. (1987). The phylogenetic position of the Yugoslavian Cyprinid fish genus *Aulopyge* Heckel, 1841, with an appraisal of the genus *Barbus* Cuvier & Cloquet, 1816, and the subfamily Cyprinidae. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)* **52**, 165-196.
- Hugueny, B., Oberdorff, T. & Tedesco, P. (2010). Community ecology of river fishes : a large scale perspective. *American Fisheries Society Symposium* **73**, 34 p.

I

- Iguchi, K., Tanimura, Y. & Nishida, M. (1997). Sequence divergence in the mtDNA control region of amphidromous and landlocked forms of ayu. *Fish Sciences* **63**, 901-905.

J

- Jordan, D. S. (1919). The genera of fishes, part II, from Agassiz to Bleeker, 1833-1858, twenty-six years, with the accepted type of each. *A contribution to the stability of scientific nomenclature*. Leland Stanford Jr. University Publications, University Series No. **36**, 163-284.
- Jouladeh-Roudbar, A., Vatandoust, S., Eagderi, S., Jafari-Kenari, S. & Mousavi-Sabet, H. (2015). Freshwater fishes of Iran; an updated checklist. *AACL Bioflux* **8** (6), 855-909.

K

- Karaman, M. S. (1971). Süßwasserfische der Türkei. 8. Teil. Revision der Barben Europas, Vorderasiens und Nordafrikas. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut* **67**, 175-254
- Katoh, K. & Standley, D.M. (2013). MAFFT Multiple sequence alignment software Version 7: Improvements in performance and usability. *Mol. Biol. Evol.* **30** (4), 772-780.
- Keith, P., Persat, H., Feunteun, É. & Allardi, J. (2011). *Les poissons d'eau douce de France*. Biotope Editions & Muséum national d'Histoire naturelle, Mèze et Paris, 552 p.
- Kimura, M. (1980). Estimation of evolutionary distances between homologous nucleotide sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **78**, 454-458.
- Kirkpatrick, M. & Barton, N.H. (1997). Evolution of a species' range. *The American Naturalist* **150** (1), 1-23.
- Kottelat, M. (1984). Catalogue des types du Musée d'Historie Naturelle de Neuchâtel. I. Pisces.

Bulletin de la Societe Neuchâteloise des Sciences Naturelles **107**, 143-153.

- Kottelat, M. & Freyhof, J. (2007). *Handbook of European Freshwater Fishes*. Cornol, Suisse, xiv + 646 p.
- Kraïem, M.M. (1983). Les poissons d'eau douce de Tunisie: inventaire commenté et répartition géographique. *Bull. Inst. natn. scient. tech. océanogr. Pêche Salamnbô* **10**, 107-124.
- Krupp, F. & Schneider, W. (1989). The fishes of the Jordan River drainage basin and Azraq Oasis. *Fauna of Saudia Arabia* **10**, 347-416.
- Kvist, L., Martens, J., Nazarenko, A.A. & Orell, M. (2003). Paternal leakage of mitochondrial DNA in the Great Tit (*Parus major*). *Molecular Biology and Evolution* **20** (2), 243-247.

L

- Lanave, C., Preparata, G., Saccone, C. & Serio, G. (1984). A new method for calculating evolutionary substitution rates. *Journal of Molecular Evolution* **20**, 86-93.
- Lanfear R., Frandsen, P. B., Wright, A. M., Senfeld, T. & Calcott, B. (2017). PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution* **34**, 772-773. doi: 10.1093/molbev/msw260.
- Legendre, M. & Trebaol, L. (1996). Efficacité de l'incubation buccale et fréquence de ponte de *Sarotherodon melanotheron* (Rüppel, 1852) en milieu d'élevage (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). Pp.: 375-386, *In* Pullin, R.S.V., Lazard, J., Legendre, M., Amon Kotias, J.B. & Pauly, D. (Eds). *Le troisième symposium international sur le tilapia en aquaculture. ICLARM conf. Proc.* **41**, 630 p.
- Lemarchand, C., Rosoux, R. & Berny, P. (2011). Ecotoxicology of the Eurasian Otter (*Lutra lutra*) along Loire River (France) and predictable trends due to Global Change. *IUCN Otter specialist group. Bull.*, **28** (B), 5-14.
- Lévêque, C. (1997). *Biodiversity dynamics and conservation : the freshwater fish of tropical Africa*. Cambridge Univ. Press, 438 p.
- Lévêque, C. & Daget, J. (1984). Cyprinidae. Pp. : 217-342, *in* Daget, J., Gosse, J.P. & E. Thys van den Audenaerde, D.F.E. (Eds). *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. CLOFFA. ORSTOM Paris, MARC Tervuren, 410 p.
- Lévêque, C. & Paugy, D. (2006). *Les poissons des eaux continentales africaines Diversité, écologie, utilisation par l'homme*. IRD Editions. 573 p.
- Lévêque, C., Paugy, D. & Teugels, G.G. (1990). *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres d'Afrique de l'Ouest*. Musée royal de l'Afrique centrale, Tervuren, 385 p.
- Levin, B., Freyhof, J., Lajdner, Z., Perea, S., Abdoli, A., Gaffaroglu, M., Ozulug, M., Rubenyan, H.R., Salnikov, V.B. & Doadrio, I. (2012). Phylogenetic relationships of the algae

- scraping cyprinid genus *Capoeta* (Teleostei: Cyprinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **62**, 542-549.
- Lévy-Hartmann, L. (2011). *Identification génétique des populations ichtyques marines de *Beryx splendens* de la zone économique exclusive de la Nouvelle-Calédonie et comparatif à l'échelle interocéanique*, Thèse de doctorat, spécialité Biologie des organismes ; Université de la Nouvelle-Calédonie, 278 p.
- Libois, R.M. & Hallet-Libois, C. (1988). Eléments pour l'identification des restes crâniens des poissons dulçaquicoles de Belgique et du nord de la France. II. Cypriniformes. Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie. *Sér. A. n° 4. CRA-CNRS. Valbonne*, 24 p.
- Libois, R.M., Hallet-Libois, C. & Rosoux, R. (1987). Eléments pour l'identification des restes crâniens des poissons dulçaquicoles de Belgique et du nord de la France. I. Anguilliformes, Gastérostéiformes, Cyprinodontiformes, Perciformes. Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie. *Sér. A. n° 3. CRA-CNRS. Valbonne*, 15 p.
- Libois, R.M., Michaux, J.R., Ramalhinho, M.G., Maurois, C. & Sara, M. (2001). On the origin and systematics of the North African wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) populations. A comparative study of mtDNA restriction patterns. *Can. J. Zool.* **79**, 1503-1511.
- Libois, R., Ramalhinho, M.G. & Rosoux, R. (2012). Evidence for a differentiated chromosomal race north of classical south European refuge areas in the garden dormouse *Eliomys quercinus*. *Acta Theriologica* **57** (4), 313-320.
- Libois, R., Fareh, M., Brahimi, A. & Rosoux, R. (2015). Régime alimentaire et stratégie trophique saisonnière de la loutre d'Europe *Lutra lutra* dans le Moyen Atlas (Maroc). *Revue d'écologie (Terre & Vie)* **70**, 314-327.
- Linné, C. (1758). *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima reformata, Holmiæ, Impensis direct. Laurentii Salvii (Salvius publ.)
- Lomolino, M., Riddle, B. & Brown, J. (2006). *Biogeography*, 3rd ed. Sinauer Assoc., Sunderland, Massachusetts.
- Lounaci-Daoudi, D. (2012). Les poissons d'eau douce d'Algérie : inventaire et répartition. 3ème Congrès Franco-Maghrebin de Zoologie et d'Ichthyologie - Marrakech – Maroc 6 – 10 Novembre 2012, p. 4

M

- Machordom, A. & Doadrio, I. (2001). Evidence of a cenozoic Betic-Kabilian connection based on freshwater fish phylogeography (*Luciobarbus*, Cyprinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **18**, 252–263.
- Mahnert, V. & Gery, J. (1977). La mâchoire supérieure de certains *Barbus* (Pisces, Cypriniformes) africains. *Revue Suisse de Zoologie* **84**, 229-236.

- Marshall, B. (2011). The fishes of Zimbabwe and their biology. *Smithiana Monographs* **3**, 1-290.
- Mayr, E. (1942). *Systematics and the origin of species*. New York, Columbia University Press.
- Mayr, E. (1963). *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 812 p.
- Mohamed, A.-R. M., Abood, A.N. & Jawad, L.A. (2016). Presence of *Carasobarbus sublimus* (Coad & Najafpour, 1997) in the upper reaches of Shatt al-Arab River, Basrah, Iraq. *Zoology and Ecology* **27**, 30-34.
- Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., da Fonseca, G. & Kent, J. (2000). Biodiversity hot-spots for conservation priorities. *Nature* **403**, 853-858.

N

- Nagelkerke, L. A. J. & Sibbing, F.A. (1997). A revision of the large barbs (*Barbus* spp., Cyprinidae, Teleostei) of Lake Tana, Ethiopia, with a description of seven new species. Chapter 5. Pp. 105-170, *In*: Nagelkerke, L. A. J. (Ed.) *The barbs of Lake Tana*, Ethiopia, 1-296.
- Nagelkerke, L. A. J. & Sibbing, F.A. (2000). The large barbs (*Barbus* spp., Cyprinidae, Teleostei) of Lake Tana (Ethiopia), with a description of a new species, *Barbus osseensis*. *Netherlands Journal of Zoology* **50** (2), 179-214.
- Nei, M. (1987). *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.
- Nelson, G. & Platnick, N. (1981). *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Press, New York, USA.
- Nieberding, C., Libois, R., Morand, S., Douady, C. & Michaux, J.R. (2005). Phylogeography of a Nematode (*Heligmosomoides polygyrus*) in the Western palaeartic region: persistence of Northern cryptic populations during ice ages ? *Molecular Ecology* **14**, 765-779.
- Nishida, M., Ohkawa, T. & Iwata, H. (1998). Methods of analysis of genetic population structure with mitochondrial DNA markers. *Fish Genetics and Breeding Science* **26**, 81-100.
- Nosil, P. (2009). Adaptive population divergence in cryptic color-pattern following a reduction in gene flow. *Evolution* **63**, 1902-1912.
- Nwafili, S.A., Soyinka O.O. & Gao, T.X. (2012). Levels and patterns of genetic diversity in wild *Chrysichthys nigrodigitatus* in the Lagos Lagoon complex. *African Journal of Biotechnology* **11** (91), 15748-15754.

P

- Palumbi, S.R. (1996). Nucleic acids II: The polymerase chain reaction. *In* Hillis, D.M., Moritz, C. & Mable, B.K. (Eds.). *Molecular Systematics*, 2nd. Sinauer ed., Sunderland, MA.

- Papetti, C., Liò, P., Rüber, L., Patarnello, T. & Zardoya, R. (2007). Antarctic fish mitochondrial 420 genomes lack ND6 gene. *Journal of Molecular Evolution* **65**, 519-528.
- Parin, N. V., Evseenko, S.A. & Vasil'eva, E.D. (2014). *Fishes of Russian Seas: Annotated Catalogue*. KMK Scientific Press, Moscow v. 53: 733 p.
- Paterson, H.E.H. (1985). The recognition concept of species. Pp. 21-29, *In* Vra, E.S. (ed.) *Species and Speciation*, Transvaal Museum Monograph 4, Pretoria.
- Pellegrin, J. (1913). Sur une variété nouvelle du *Barbus callensis* C.V. provenant de l'oasis de Figuig (Maroc). *Bull. Soc. Zool. France* **38**, 119-124.
- Pellegrin, J. (1919). Cyprinidae : *Barbus pallaryi*. *Bull. Soc. Zool. France* **43**, 322-324.
- Pellegrin, J. (1919). Sur deux Cyprinidés nouveaux du Maroc appartenant au genre *Barbus*. *Bull. Soc. Zool. France* **44**, 321-325.
- Pellegrin, J. (1920). Poissons du Maroc recueillis par M. C. Alluaud. *Bulletin du Museum d'Histoire Naturelle, Paris* **26**, 612-613.
- Pellegrin, J. (1921). Les poissons des eaux douces de l'Afrique occidentale. *Comptes rendus de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences, Congrès de Strasbourg*: 633-638.
- Pellegrin, J. (1922). Poissons recueillis par M. C. Alluaud dans la région du Sous (Maroc). *Bulletin de la Société des sciences naturelles du Maroc* **2**, 103-106.
- Pellegrin, J. (1924). Batraciens et poissons du Maroc oriental recueillis par M. C. Alluaud. Description d'un barbeau nouveau. *Bulletin de la Société zoologique de France* **49**, 457-461.
- Pellegrin, J. (1930). Variété nouvelle de Barbeau du Maroc. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle (Série 2)* **2** (6), 623-624.
- Pellegrin, J. (1934). Reptiles, batraciens et poissons du Sahara central. *In* Seurat, L.G. Etudes zoologiques sur le Sahara central. *Mémoires de la Société d'Histoire naturelle de l'Afrique du Nord* **4** (3), 50-57.
- Pellegrin, J. (1939). Les barbeaux de l'Afrique du Nord française : description d'une espèce nouvelle. *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc* **19** (1), 1-10.
- Perdices, A. & Doadrio, I. (2001). The molecular systematics and biogeography of the European cobitids based on mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **19**, 468-478.
- Perez, G., Libois, R. & Nieberding, C. (2013). Phylogeography of the garden dormouse *Eliomys quercinus* in the Western Palearctic region. *J. Mammalogy* **94** (1), 202-217.
- Playfair, R. L. & Letourneux, A. (1871). Memoir on the hydrographical system and the fresh-water fish of Algeria. *Annals and Magazine of Natural History (Series 4)* **8** (48), 373-394.

Q

Quenstedt, F.A.V. (1852). *Handbuch der Petrefaktenkunde*, Ed .1 iv, 268p.

R

Rambaut, A. (2009). FigTree v1.4.2. Available from: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>

Rambaut, A., Suchard, M.A., Xie, D. & Drummond, A.J. (2014). Tracer v1.6, Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.

Remini, B. & Achour, B. (2008). Les foggaras du Grand Erg Occidental algérien. *Larhyss Journal* **7**, 21-37.

Roberts, T.R. (1975). Geographical distribution of African freshwater fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society* **57**, 249-319.

Rodriguez, F., Oliver, J.L., Marín, A. & Medina, J.R. (1990) The general stochastic model of nucleotide substitution. *Journal of Theoretical Biology* **142** (4), 485–501.

Rogers, A.R. & Harpending, H. (1992). Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Mol. Biol. Evol.* **9**, 552-569.

Ronquist, F., Teslenko, M., Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.P. (2012). MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large, model space. *Syst. Biol.* **61** (3), 539-542.

Rosen, D.E. (1979). Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: Revisionary studies and comparative geography. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **162**, 267-376.

Rüppell, W. P. E. S. (1835). Neuer Nachtrag von Beschreibungen und Abbildungen neuer Fische, im Nil entdeckt. *Museum Senckenbergianum: Abhandlungen aus dem Gebiete der beschreibenden Naturgeschichte, von Mitgliedern der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt am Main* **2** (1), 1-28.

S

Saitoh, K., Sado, T., Mayden, R.L., Hanzawa, N., Nakamura, K., Nishida, M. & Miya, M. (2006). Mitogenomic evolution and interrelationships of the Cypriniformes

- (Actinopterygii: Ostariophysii): the first evidence toward resolution of high-level relationships of the world's largest freshwater fish clade on 59 whole mitogenome sequences. *J. Mol. Ecol.* **63**, 826-841.
- Sbisà, E., Tanzariello, F., Reyes, A., Pesole, G. & Saccone, C. (1997). Mammalian mitochondrial D-loop region structural analysis: identification of new conserved sequences and their functional and evolutionary implications. *Gene*. **205** (1-2), 125-140.
- Schimper, W. (1834). Reise nach Algier in den Jahren 1831 und 1832, oder Beschreibung der Stadt Algier und ihrer nächsten Umgebungen, ... *Schriften des Württembergischen naturhistorischen Reisevereins, enthaltend Reisebeschreibungen und Mittheilungen aus der Natur- und Völkerkunde*, Stuttgart **1**, 1-215.
- Schoch, R.R. & Fröbisch, N.B. (2006). Metamorphosis and neoteny: alternative pathways in an extinct amphibian clade. *Evolution* **60** (7), 1467-1475.
- Schneider, S. & Excoffier, L. (1999). Estimation of demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: Application to human mitochondrial DNA. *Genetics* **152**, 1079-1089.
- Simon-Bouhet, B., Garcia-Meunier, P. & Viard, F. (2006). Multiple introductions promote range expansion of the mollusk *Cyclope neritea* (Nassariidae) in France: evidence from mitochondrial sequence data. *Molecular Ecology* **15**, 1699-1711.
- Sokal, R. & Rohlf, J. (1981). *Biometry*. 2nd ed., Freeman & Co., New-York, 859 p.
- Steinfartz, S., Veith, M. & Tautz, D. (2000). Mitochondrial sequence analysis of *Salamandra* taxa suggests old splits of major lineages and postglacial recolonizations of Central Europe from distinct source populations of *Salamandra salamandra*. *Molecular Ecology* **9**, 397-410.
- Stiassny, M.L.J. & Raminosa, N. (1994). The fishes of the inland waters of Madagascar. In: Teugels, G. G. et al. (eds.): Biological diversity in African fresh- and brackish-water fishes. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Série Sciences Zoologiques* **275**, 133-149.
- Stiassny, M.L.J., Teugels, G.G. & Hopkins, C.D. (2007). *Poissons d'eaux douces et saumâtres de basse Guinée, ouest de l'Afrique centrale*. IRD / Museum National d'Histoire Naturelle / MRAC, Paris et Tervueren, 805 p.
- Sukumaran, J. & Holder, M.T. (2010). DendroPy, a Python library for phylogenetic computing. *Bioinformatics* **26**, 1569-1571.
- Sukumaran, J. & Holder, M.T. (2015). SumTrees. Phylogenetic tree Summarization, 4.0.0 Available at <https://github.com/jeetsukumaran/DendroPy>.
- Sydenham, D.H.J. (1977). The qualitative composition and longitudinal zonation of the fish fauna of the River Ogun. *Rev. Zool. afr.* **91**, 974-996.

T

- Tajima, F. (1989). The effect of change in population size on DNA polymorphism. *Genetics* **123**, 597- 601.
- Tajima, F. (1993). Measurement of DNA polymorphism. Pp.: 37-39, In Takahata, N., & Clark, A.G. (Eds). *Mechanisms of molecular evolution*, Sinauer Associates. Inc., Sunderland, MA.
- Tamura, K. & Nei, M. (1993). Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Mol. Biol. Evol.* **10**, 512-526.
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A. & Kumar, S. (2013). Molecular Evolutionary Genetics Analysis: MEGA version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* **30**, 2725-2729.
- Tavaré, S. (1986). Some probabilistic and statistical problems in the analysis of DNA sequences. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences (American Mathematical Society)* **17**, 57–86.
- Terry, A., Bucciarelli, G. & Bernardi, G. (2000). Restricted gene flow and incipient speciation in disjunct Pacific Ocean and Sea of Cortez populations of a reef fish species, *Girella nigricans*. *Evolution* **54**, 652-659.
- Teugels, G. G. (1986). A systematic revision of the African species of the genus *Clarias* (Pisces; Clariidae). *Ann. Mus. R. Afr. Centr., Sci. Zool.* **247**, 1-199.
- Tortonese, E. (1961). Catalogo del tipi de pesci del Museo Civico di Storia Naturale di Genova (parte 1). *Annali del Museo Civico di Storia Naturale 'Giacomo Doria'* **72**, 179-191.
- Tsigenopoulos, C.S. & Berrebi, P. (2000). Molecular phylogeny of North Mediterranean freshwater barbs (genus *Barbus*: Cyprinidae) inferred from cytochrome b sequences: Biogeographic and systematic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **14**, 165-179.
- Tsigenopoulos, C.S., Durand, J.D., Ünlü, E. & Berrebi, P. (2003). Rapid radiation of the Mediterranean *Luciobarbus* species (Cyprinidae) after the Messinian salinity crisis of the Mediterranean Sea, inferred from mitochondrial phylogenetic analysis. *Biol. J. Linn. Soc.* **80**, 207-222.
- Tsigenopoulos, C.S., Kasapidis, P. & Berrebi, P. (2010). Phylogenetic relationships of hexaploid large-sized barbs (genus *Labeobarbus*, Cyprinidae) based on mtDNA data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **56**, 851–856.
- Turan, D., Ekmekçi, F.G., İlhan, A. & Engin, S. (2008). *Luciobarbus kottelati*, a new species of barbel (Teleostei: Cyprinidae) from the Büyük Menderes River, Turkey, with rediagnose of *L. lydianus*. *Zootaxa* **1824**, 35-44.
- Turan, D., Kottelat, M. & Ekmekçi, F.G. (2009). *Barbus niluferensis*, a new species of barbel

(Teleostei: Cyprinidae) from Nilüfer River, Turkey, with re-description of *B. oligolepis*. *Zootaxa* **1981**, 15-28.

Turki, O., M'hetli, M., Chriki, A. & Kraïem, M.M. (2009). Caractérisation et variation phénotypique et biologique des deux sexes du sandre *Sander lucioperca* (1758) (Teleosteen, Percidae) dans la retenue de barrage de nebhana (Tunisie centrale). *Bull. Inst. Nat. Sci. Tech. Mer de Salammbô* **36**, 75-85.

U

Ursenbacher, S. (2005). Phylogéographie des principales vipères européennes (*Vipera ammodytes*, *V. aspis* et *V. berus*), structuration génétique et multipaternité chez *Vipera berus*. Thèse de Doct. Université de Lausanne: 123 p.

V

Veyrunes, F. (2005). *Radiation évolutive des souris naines africaines, Nannomys (Rodentia, Muridae, Mus) : rôle des remaniements chromosomiques dans la spéciation et évolution des systèmes de déterminisme du sexe : approches phylogénétiques, cytogénétiques et cytogénomiques*. Thèse de doctorat en Biologie des populations et écologie, Montpellier 2.

Vreven, E., Zamba, A.I., Mamonekene, V. & Geerinckx, T. (2013). Description of *Notoglanidium pemetadi* new species (Siluriformes: Claroteidae) from the Kouilou-Niari River, Republic of the Congo. *Zootaxa* **3691** (1), 153-164.

Vreven, E. J., Musschoot, T. Snoeks, J. & Schliewen, U.K. (2016). The African hexaploid Torini (Cypriniformes: Cyprinidae): review of a tumultuous history. *Zoological Journal of the Linnean Society* **177** (2), 231-305.

W

Weir, B.S. & Cockerham, C.C. (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38**, 1358-1370.

Y

Yang, L., Sado, T., Hirt, M.V., Pasco-Viel, E., Arunachalam, M., Li, J., Wang, X., Freyhof, J., Saitoh, K., Simons, A. M., Miya, M., He, S. & Mayden, R.L. (2015). Phylogeny and polyploidy: resolving the classification of cyprinine fishes (Teleostei: Cypriniformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **85**, 97-116.

Yue, P.-Q. (ed.) (2000). *Fauna Sinica. Osteichthyes. Cypriniformes III*. Science Press. Beijing 661 p. [en chinois, résumé en anglais, clés pages 590-632].

Z

Zardoya, R. & Doadrio, I. (1999). Molecular evidence on the evolutionary and biogeographical patterns of European cyprinids. *Journal of Molecular Evolution* **49**, 227-237.

Zouros, E., Freeman, K.R., Ball, A.O. & Pogson, G.H. (1992). Direct evidence for extensive paternal mitochondrial DNA inheritance in the marine mussel *Mytilus*. *Nature* **359**, 412-414.

Publications

RÉGIME ALIMENTAIRE ET STRATÉGIE TROPHIQUE SAISONNIÈRE DE LA LOUTRE D'EUROPE, *LUTRA LUTRA*, DANS LE MOYEN ATLAS (MAROC)

Roland LIBOIS¹, Mostafa FAREH², Amina BRAHIMI^{1,3} & René ROSOUX⁴

¹ Laboratoire de Zoogéographie, ULg, Bâtiment B22, boulevard du rectorat, 27. B 4031 Sart Tilman, Belgique. E-mail: roland.libois@ulg.ac.be (correspondance)

² Laboratoire Environnement et Énergies Renouvelables, Département de Biologie, Faculté des Sciences, Université Ibn Tofail. 16000 Kénitra, Maroc. E-mail: farehmostafa@hotmail.com

³ Département des Sciences Agronomiques, Université Mohammed Kheider. 7000 Biskra, Algérie. E-mail: minagro005@yahoo.fr

⁴ Muséum des Sciences naturelles, 6 rue Marcel Proust. F-45000 Orléans, France. E-mail: rrosoux@ville-orleans.fr

SUMMARY.— *Diet and seasonal trophic strategy of the European Otter, Lutra lutra, in Middle Atlas, Morocco.*— To learn more about the adaptability and predation behaviour of the European Otter (*Lutra lutra*) in semi-arid regions, its diet has been studied in Wadi Beth, a typical river of Middle Atlas (Morocco), from its source areas (Azrou) to El Kansera hill reservoir dam. Fecal samples (spraints) were systematically collected from six locations during two annual cycles, a collection per season campaign. The study reveals that the otter's diet is classic (dominant fish), very typical and characteristic of aquatic ecosystems in arid Mediterranean climate, which is reflected in particular by the singular presence of prey like reptiles. Prey species richness totals more than 18 species. Moreover, the frequency of occurrence and relative abundance of taxa consumed were calculated from 2444 identified prey. Fish represent more than 75 % of the prey (relative abundance) with a very large predominance of 3 species of barbels. The anuran amphibians constitute 15 % of the prey. The rest is accounted for, according their respective importance, by insects, ophidians, a chelonian (*Mauremys leprosa*), birds, crustaceans and finally small mammals. Over time, the diet changed: in autumn 2010, cichlids, introduced into the river, appeared in the prey consumed. The proportion of prey types abruptly changed: perciforms, rare in spring and summer 2010 (less than 4 % of the prey) increased sevenfold in autumn 2010 (27 %) and then declined in the spring and more in summer 2011. In summer 2011, the proportion of barbels dropped, drastically offset by salmonids and, even more, by amphibians. In summer, the proportion of amphibians and ophidians becomes more important. Site variations are linked to local conditions: presence of ponds, nature of the bottom, slope, speed and flow of the water, etc. Finally, small-sized fish (salmonids and barbels) dominate the diet: 80 % are less than 10 cm.

RÉSUMÉ.— Afin de mieux connaître les capacités d'adaptation et le comportement de prédation de la Loutre d'Europe (*Lutra lutra*) dans les régions semi-arides, son régime alimentaire a été étudié dans l'oued Beth, rivière typique du Moyen Atlas et du Plateau Central (Maroc), depuis les zones de sources (Azrou) jusqu'à la retenue collinaire du barrage d'El Kansera. Des échantillons de fèces (épreintes) ont été récoltés méthodiquement dans six localités, sur deux cycles annuels, à raison d'une campagne de collecte par saison. L'étude révèle que le menu des loutres est classique (poissons dominants), très typé et caractéristique des écosystèmes aquatiques en climat méditerranéen sub-humide (en amont) et semi-aride (à l'aval), qui se traduit notamment par la présence singulière de proies comme les reptiles. La richesse spécifique en proies totalise plus de 18 taxons. Par ailleurs, les fréquences d'occurrence et les abondances relatives des taxons consommés ont été calculées à partir des 2444 proies identifiées. Les poissons constituent plus de 75 % des prises (abondance relative) avec une très large prédominance des barbeaux (3 espèces). Les amphibiens anoures constituent 15 % des proies. Le reste est représenté, selon l'importance, respectivement par des insectes, des ophidiens, l'Émyde lépreuse (*Mauremys leprosa*), des oiseaux, des crustacés et des petits mammifères. Au cours du temps, le régime alimentaire a été modifié : en automne 2010, des Cichlidés introduits dans la rivière, sont apparus dans les proies consommées. La proportion des types de proies a brusquement changé : les Perciformes, assez rares au printemps et en été 2010 (moins de 4 % des proies), ont été multipliés par sept en automne 2010 (27 %) puis ont diminué au printemps et plus encore en été 2011. En été 2011, la proportion des barbeaux a chuté drastiquement, compensée par des salmonidés et, plus encore, par des amphibiens. En été, la proportion des amphibiens et des ophidiens est plus importante. Les variations stationnelles sont fonction des conditions locales : présence d'étangs, pente, vitesse du cours, etc. Enfin, les poissons (salmonidés et barbeaux) de petite taille dominent le régime en nombre : 80 % sont de moins de 10 cm.

Au Maroc, la Loutre d'Europe (*Lutra lutra*) peuple une grande partie des systèmes hydrographiques du pays : en effet, elle se rencontre depuis le Tangérois, au nord jusqu'aux oueds sahariens dans le sud du pays (oued Guir, o. Ziz, o. Dadès, o. Drâa). De même, elle occupe des zones littorales atlantiques (o. Asif Âit Aneur (Tamri), o. Oum-er-Rbia, o. Bou-regreg, près de Rabat, la lagune Moulay Bousselham) et méditerranéennes (Tétouan, o. Ouringa, o. Moulouya) (Macdonald & Mason, 1984 ; Delibes *et al.*, 2012 ; Libois *et al.*, 2012) jusqu'à des lacs d'altitudes extrêmes situés à près de 2500 m, comme par exemple le lac d'Ifni (haut Atlas, 2295m / 31,03°N 7,88°W (Cusin, 2003)).

Principalement ichtyophage, la Loutre est placée au niveau le plus élevé des réseaux trophiques aquatiques. Dès lors, elle est très dépendante des rivières et des plans d'eau ; toutefois elle peut tolérer des variations hydrologiques importantes, pour autant que le niveau d'eau reste suffisant et que le milieu recèle encore des ressources alimentaires.

Depuis le début des années 80, en Europe tempérée, qu'il s'agisse de milieux aquatiques dulcicoles ou saumâtres, le régime alimentaire de la Loutre d'Europe a fait l'objet de nombreuses publications. Broyer & Erome (1982) et, par la suite, Mason & Macdonald (1986) et Kruuk (2006) ont synthétisé la plupart d'entre elles. Dans sa catégorie de prédateur semi-aquatique, la Loutre d'Europe s'est révélée relativement opportuniste et euryphage, se nourrissant principalement de poissons de différentes espèces et de divers animaux associés aux milieux aquatiques, comme les crustacés et les amphibiens. En France, Libois & Rosoux (1989) et Libois (1995, 1997) ont remarqué que la Loutre pêche rarement en pleine eau, qu'elle se nourrit surtout de poissons vivant sur le fond ou à proximité des berges. Par ailleurs, les analyses méthodiques de la taille et de la masse des poissons-proies ont mis en évidence qu'ils étaient souvent de petite taille (moins de 15 cm s'agissant des Cyprinidés, Centrarchidés et Percidés et moins de 30 cm pour l'Anguille). Ce fait avait été observé par Stephens (1957) et Fairley (1972) sans approfondir la question. Ultérieurement, d'autres auteurs ont alors étudié le phénomène : Webb (1975) pour les Épinoches (*Gasterosteus gymnurus*), les Loches (*Barbatula barbatula*), les Chabots (*Cottus perifretum*) et les Anguilles (*Anguilla anguilla*) ; Jenkins *et al.* (1979) et Jenkins & Harper (1980) pour les Brochets (*Esox lucius*), les Perches (*Perca fluviatilis*), les Anguilles et les Salmonidés. Chanin (1981) et Green *et al.* (1984) ont fait les mêmes constatations.

La Loutre est capable d'exploiter temporairement des sites marginaux où les proies abondent : les poissons dans les eaux stagnantes et les mares en chapelets qui subsistent dans le lit des cours temporaires (Clavero *et al.*, 2008), les amphibiens à l'époque du frai (Lizana & Perès Mellado, 1990 ; Weber, 1990) ou les crustacés invasifs dans les canaux et fossés aquatiques : le Crabe chinois (*Eriocheir sinensis*) (Weber, 2008) et l'Écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*) (Beja, 1996 ; Pedrosa & Santos-Reis, 2006 ; Roman, 2011), sans oublier les Salmonidés élevés dans certaines piscicultures intensives situées en marge des cours d'eau.

Dans les pays méditerranéens (Espagne et Italie), certains auteurs ont observé une diminution relative de la part des poissons dans le régime, par rapport aux données des zones tempérées. La prédation de la Loutre s'opère alors sur d'autres ressources : crustacés, insectes et amphibiens et ophidiens (Adrian & Delibes, 1987 ; Arca & Prigioni, 1987 ; Delibes & Adrian, 1987 ; Ruiz-Olmo & Palazon, 1997 ; Ruiz-Olmo *et al.*, 2001 ; Remonti *et al.*, 2008). Au Maghreb, deux études sur le régime alimentaire de la Loutre ont été réalisées : la première au Maroc (Broyer *et al.*, 1988) concerne 389 épreintes récoltées essentiellement dans les oueds sahariens (o. Drâa, o. Ziz, o. Guir, o. Moulouya), du Haut Atlas (o. Zate, o. N'fiss) et au cœur de Moyen Atlas (lac de Tislit et Asif Melloul, SE de Beni-Mellal). Ces données montrent des variations importantes des catégories de proies en fonction des saisons ou des localités. Mais, ce sont les poissons qui jouent un rôle majeur dans le régime. Cependant, l'analyse s'est limitée à l'identification des spécimens jusqu'au niveau des classes zoologiques (Poissons, Batraciens, etc.).

La seconde a été réalisée à l'extrême est de l'Algérie, dans la région d'El Kala, dans les lagunes côtières (lac Tonga, Mellah et Oubeira) et dans les reliefs proches (Ghalmi, 1997). Les biocénoses aquatiques algériennes sont bien différentes des marocaines mais la Loutre y prélève aussi beaucoup de poissons. Dans la lagune Mellah, les épreintes déposées, parfois en hauteur sur des grosses branches de *Tamarix* (*Tamarix* sp.), contenaient surtout des poissons marins ou côtiers (Ghalmi & Libois, obs. pers.). Ce mustélidé semi-aquatique, essentiellement ichtyophage, fait preuve de grandes facultés d'adaptation alimentaire et arrive à survivre dans des zones arides, alors que les ressources alimentaires sont limitées et que la faune piscicole est rare et vulnérable car soumise à des contraintes saisonnières très marquées.

Dans le cadre de l'allongement des périodes de sécheresse estivale et de l'augmentation de l'aridité climatique, il est probable que la population de loutres soit sévèrement fragilisée. Tout l'enjeu de cette étude a été de mettre en évidence les capacités adaptatives de l'espèce et ses stratégies prédatrices au cours des saisons, en fonction de la ressource alimentaire. Afin de déterminer la répartition géographique de la Loutre, nous avons sillonné la quasi-totalité des oueds du Maroc (Libois *et al.*, 2012). L'autre objectif était d'analyser le régime alimentaire de ce mammifère dans une rivière à régime contrasté, assez typique de la région du Moyen Atlas (Plateau Central): l'oued Beth. Elle passe d'abord dans la cédraie d'altitude, puis dans les prairies et enfin dans les matorrals (Ionesco & Sauvage, 1962). Elle ne subit pas de pollution importante de la part des agglomérations et reçoit très peu d'intrants chimiques sinon à l'aval, au niveau de Khémisset. La possibilité de pouvoir collecter des épreintes depuis la zone de sources (épirhithron), jusqu'à la plaine (mesopotamon) a aussi été un facteur de choix important.

MÉTHODES

Entre l'automne 2009 et l'été 2011, six campagnes de collecte d'épreintes ont été menées dans six sites répartis le long de l'oued Beth, depuis sa source près d'Azrou, à l'altitude de 1600 m (moyen Atlas, 33,465°N, 5,147°W) jusqu'à l'amont du barrage d'El Kansera (33,90°N, 5,92°W) (Tab. I). La rivière continue son cours jusqu'à El Mograne (34,41°N, 6,43°W), où elle rejoint l'oued Sebou. Le bassin du Beth est caractérisé par une faible pente, variant en moyenne entre 1 et 1,5 ‰ (El Asraoui & Ennaji, 2006). Le climat est de type méditerranéen sub-humide à l'amont (800 à 900 mm) et semi-aride dans la moyenne vallée du Beth (300 à 400 mm).

TABLEAU I

Récoltes des épreintes: coordonnées géographiques et protocole de suivi / Samples spraints, localities and survey

Sites	Localité	Latitude N	Longitude O	Altitude (m)	Nombre total d'épreintes	Nombre de visites
1	Azrou, pisciculture	33,465	5,147	1575	54	5 (pas visité en automne 2009)
2	Amghass, étangs	33,385	5,439	980	143	5 (pas visité en automne 2009)
3	Trois rivières, route R712	33,38 à 33,45	5,51 à 5,54	820	265	6
4	Al Walja	33,619	5,86	310	8	2
5	Confluence oued El Kell	33,82	5,93	150	159	6
6	Douar o. Beht	33,89	5,93	134	131	6

Parallèlement, différents barbeaux ont été capturés aux engins (env. 60 individus), mesurés et pesés sur place et sacrifiés pour obtenir les pièces céphaliques correspondantes et des fragments de tissus en vue d'étudier le génotype de l'ensemble de ces Cyprinidés.

Au laboratoire, l'analyse du contenu des épreintes (fèces) a consisté en l'identification des restes non digérés des différentes proies. Pour ce faire, une méthode standardisée de traitement des épreintes a été suivie (Libois *et al.*, 1987a). Les téléostéens ont été déterminés grâce à l'identification des pièces osseuses caractéristiques, en se basant sur des

collections de référence et des travaux antérieurs : Doucet (1969), Hallet (1977), Libois *et al.* (1987a, 1987b), Libois & Hallet-Libois (1988) et Delooz (1990). Cependant, la Truite commune, *Salmo trutta*, et la Truite arc-en-ciel, *Oncorhynchus mykiss*, ne peuvent pas être identifiées sur la base de pièces céphaliques. Les clés de Day (1966) et de Debrot *et al.* (1982) ont été utilisées pour l'identification des oiseaux et des mammifères. Enfin, des collections de référence ont été constituées pour les crustacés décapodes, les ophidiens, les tortues et les amphibiens.

TABLEAU II

Régression entre la longueur des pièces céphaliques et la longueur totale de deux espèces de barbeaux / Fish length and mass estimation from skull bones measurements

Longueur totale (cm)		<i>L. labiosa</i> n = 27			<i>L. fritschii</i> n = 29		
		min	max		min	max	
		5,5	21,8		6,0	14,5	
		x (mm)	a	r	x (mm)	a	r
Longueur (mm)	dentaire	1,902	-0,134	0,982	2,308	-1,206	0,964
	maxillaire	1,631	0,136	0,959	1,878	-0,170	0,979
	prémaxillaire	2,225	-0,566	0,958	1,987	0,348	0,962
	os pharyngien	1,393	-0,256	0,974	1,311	-0,112	0,993
		x (cm)			x (cm)		
log masse (g)		0,0968	0,1528	0,990	0,1211	-0,0435	0,989

Pour optimiser l'exploitation des données, trois méthodes ont été utilisées : l'occurrence relative, l'abondance relative et la biomasse relative comme le préconisent Libois *et al.* (1987a, 1991), Libois & Rosoux (1989, 1991), Libois (1995, 1997). La méthode s'est révélée pertinente et fiable, sauf pour certains mollusques. En effet, d'après une étude menée en 1968 par Erlinge, il s'est avéré que la presque totalité des poissons consommés par la loutre se retrouvent, à l'état de restes osseux, dans les épreintes : les os ne subissent aucune attaque chimique lors du transit intestinal (Libois *et al.*, 1991 ; Libois 1995). Pour l'estimation de la taille et de la biomasse des poissons, les pièces osseuses, ont été mesurées en se basant sur les travaux de Wise (1980) pour les vertèbres, Hallet-Libois (1985), Libois *et al.* (1987b), Libois & Hallet (1988) et Hajkova *et al.* (2003) pour les pièces céphaliques. En ce qui concerne les barbeaux, l'analyse génétique s'est intéressée à deux fragments de l'ADN mitochondrial : cytochrome b et la région de contrôle (D-loop), en comparant les séquences des individus analysés avec celles de GenBank. L'analyse a montré qu'il s'agissait de trois espèces distinctes : *Luciobarbus labiosa* (Pellegrin, 1920), *Labeobarbus fritschii* (Pellegrin, 1921) et *Labeobarbus paytoni* (Boulenger, 1911). Les correspondances entre génotype et pièces céphaliques des individus pêchés ont été réalisées de même que les équations de régressions morphologiques pour deux espèces de barbeaux (Tab. II). La consommation de certaines proies occasionnelles ou accidentelles nous a incités à les regrouper, en fonction de leur affinité taxinomique : la Carpe (*Cyprinus carpio*) et le Rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*) sont intégrés aux Cyprinidés et *Pelophylax saharicus* avec les autres batraciens. Les insectes, comme certains coléoptères, et les crustacés sont regroupés dans la catégorie « arthropodes ». Pour l'analyse des variations du régime par saison ou par site, nous avons aussi regroupé les Cichlidés, Cichlidé/ *Lepomis gibbosus*, *L. gibbosus* et Perciformes indéterminés dans un ensemble « Perciformes ». Quant aux batraciens, la masse a été estimée à 5, 10, 15 et 20 (g) suivant l'appréciation de la taille. Nous avons attribué 30 g à l'Émyde lépreuse (*Mauremys leprosa*) (les loutres ne prennent que les jeunes tortues et seulement une partie des chairs) et 100 g aux ophidiens et aux mammifères, 60 g aux oiseaux, 1 g aux petits crustacés et 2 g aux insectes.

Les éventuelles différences de distribution de fréquence et d'abondance (Tab. IV & V) ont été traitées avec le G-test (Goodness of fit test) (Sokal & Rohlf 1981).

RÉSULTATS

APERÇU GÉNÉRAL DU RÉGIME ALIMENTAIRE

Le tableau III regroupe l'ensemble des résultats obtenus durant toute la période d'étude et dans tous les sites concernés, que ce soit en termes d'occurrence, d'abondance ou de biomasses relatives. D'une manière générale, les Loutres d'Europe du Maroc montrent un régime « classique » et très diversifié : il se compose de poissons, d'amphibiens, de reptiles (ophidiens et chéloniens), d'oiseaux (au moins une Bergeronnette (*Motacilla flava* ou *M. cinerea*) et un rallidé),

de mammifères et d'arthropodes [notamment Décapodes, Isopodes, Amphipodes, Odonates (larves), Coléoptères (*Hydrophilus* sp., *Dysticidae*, *Carabidae*, etc.), Hétéroptères (spécialement *Gerris* sp., *Notonecta* sp., *Nepa* sp.), Orthoptères (*Acrididae* et *Gryllidae*)]. Les poissons sont, de loin, les proies principales : les barbeaux constituent une part essentielle dans l'alimentation de la Loutre. *Luciobarbus labiosa* prédomine dans les épreintes. *Labeobarbus fritschii* est moyennement représenté et *Labeobarbus paytoni* est rare. Parmi les cyprinidés, les barbeaux sont les plus réguliers et les plus abondants, ils représentent, à eux seuls, plus de 50 % des poissons tant en occurrence relative qu'en abondance relative ; ensuite, on trouve les salmonidés. Les proies autres que les poissons représentent un peu plus d'un quart (¼) en occurrence et un peu moins en abondance, avec une très large prédominance des batraciens qui atteignent 70 %. Les autres catégories sont peu fréquentes et irrégulières. L'ordre d'importance des proies est relativement similaire, que les résultats soient exprimés en occurrence ou en abondance relatives. Cependant, la contribution pondérale réelle des différents taxons montre des différences notables : les barbeaux, très nombreux, sont de petite taille tandis que les salmonidés, les serpents (Ophidia), l'Emyde lépreuse, les oiseaux et les mammifères sont de plus grande taille. Leur biomasse est donc plus importante qu'il n'apparaît au regard des tableaux ou des graphiques d'abondances ou d'occurrences.

TABLEAU III

Résultats globaux du régime de la Loutre sur l'oued Beth / Otter diet summary in the Beth river

Proies	Occurrences	% Occ	Abondances	% Ab	Biomasse (g)	% Biom
<i>Luciobarbus labiosa</i>	303	19,55	781	31,96	6611	20,49
<i>Labeobarbus fritschii</i>	146	9,42	258	10,55	1400	4,34
<i>Labeobarbus paytoni</i>	98	6,33	119	4,87	875	2,71
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	31	2	55	2,25	555	1,72
<i>Cyprinus carpio</i>	2	0,13	2	0,08	44	0,14
Cyprinidés	63	4,06	72	2,95	551	1,71
Cichlidés	50	3,23	102	4,17	618	1,92
Cichlidé/ <i>Lepomis gibbosus</i>	25	1,61	40	1,64	243	0,75
<i>Lepomis gibbosus</i>	3	0,19	3	0,12	18	0,06
Perciformes	51	3,29	55	2,25	333	1,03
Salmonidés	90	5,81	151	6,18	6165	19,11
Poissons ind.	215	13,87	264	10,8	2022	6,27
<i>Pelophylax saharicus</i>	55	3,55	58	2,38	965	2,99
Batraciens	273	17,61	322	13,17	4595	14,24
<i>Mauremys leprosa</i>	17	1,1	17	0,7	510	1,58
Reptiles (Ophidiens)	36	2,32	36	1,47	3600	11,16
Oiseaux	29	1,87	29	1,19	1740	5,39
Mammifères	13	0,84	13	0,53	1300	4,03
Crustacés	14	0,9	14	0,57	14	0,04
Insectes	36	2,32	53	2,17	102	0,32
Totaux	1550		2444		32261	

VARIATIONS SAISONNIÈRES

Vu que les deux premiers sites (1 et 2) n'ont pas été échantillonnés en automne 2009, cinq campagnes ont fait l'objet de l'étude des variations saisonnières. L'analyse de l'ensemble des épreintes récoltées (n= 760) a permis de calculer les fréquences d'occurrence (Tab. IV) et les abondances relatives (Tab. V) pour chaque catégorie alimentaire.

Le tableau IV reprend les données en fréquences d'occurrence pour chaque saison de l'étude. Le G test global est égal à 288,4 (ddl = 48, p << 0,001) ce qui montre une forte hétérogénéité saisonnière. Le Gtest_{ddl = 12}, varie suivant les saisons entre 22,04 et 91,56. Il est significatif pour le

printemps 2010 (printemps 2011) ($p < 0,05$) et hautement significatif pour les quatre autres campagnes ($p < 0,001$). On peut donc conclure que les cinq campagnes sont différentes les unes des autres. Pour les proies, le G test $_{ddl=4}$ varie entre 4,27 et 102,8. Il n'est pas significatif pour *L. paytoni*, les cyprinidés, les poissons indéterminés, l'Émyde lépreuse, les oiseaux, les mammifères et les arthropodes. En revanche, le G test est significatif pour les *L. labiosa* et *L. fritschii*, les perciformes, les salmonidés, les batraciens et les ophidiens. Le régime se révèle donc saisonnier.

TABLEAU IV

Régime alimentaire de la Loutre sur l'oued Beth: fréquences d'occurrence des proies par saison / Otter seasonal diet on the Beth river (occurrences nb)

	Print. 2010	Eté 2010	Aut. 2010	Print. 2011	Eté 2011	G test	Probabilité
<i>Luciobarbus labiosa</i>	48	48	52	53	25	14,35	$p < 0,01$
<i>Labeobarbus fritschii</i>	27	34	23	20	11	10,85	$p < 0,05$
<i>Labeobarbus paytoni</i>	18	15	10	17	10	4,27	NS
Cyprinidés	22	17	20	12	10	4,81	NS
Perciformes	6	6	69	29	18	102,82	$p < 0,001$
Salmonidés	43	7	10	13	17	35,97	$p < 0,001$
Poissons ind.	37	41	27	40	43	5,82	NS
Batraciens	65	75	26	40	92	46,55	$p < 0,001$
<i>Mauremys leprosa</i>	3			2	1	7,21	NS
Ophidiens		19	4	3	8	31,61	$p < 0,001$
Oiseaux	5	2	5	3	11	8,87	NS
Mammifères		2	4	2	1	6,27	NS
Arthropodes	11	12	13	2	10	8,86	NS
Totaux	285	278	263	236	257	288,36	$p < 0,001$

TABLEAU V

Régime alimentaire de la Loutre sur l'oued Beth: abondance des proies par saison / Otter seasonal diet on the Beth river (prey numbers)

	Print. 2010	Eté 2010	Aut. 2010	Print. 2011	Eté 2011	G test	Probabilité
<i>Luciobarbus labiosa</i>	119	93	137	102	34	46,15	$p < 0,001$
<i>Labeobarbus fritschii</i>	65	49	31	28	14	27,16	$p < 0,001$
<i>Labeobarbus paytoni</i>	26	17	13	20	11	7,42	NS
Cyprinidés	45	19	24	12	12	15,81	$p < 0,005$
Perciformes	7	14	123	35	20	169,66	$p < 0,001$
Salmonidés	58	27	18	14	34	29,71	$p < 0,001$
Poissons ind.	53	48	35	47	48	12,53	$p < 0,025$
Batraciens	71	82	34	40	117	90,94	$p < 0,001$
<i>Mauremys leprosa</i>	3			2	1	7,35	NS
Ophidiens		19	4	3	8	35,47	$p < 0,001$
Oiseaux	5	2	5	3	11	10,64	$p < 0,05$
Mammifères		2	4	2	1	6,06	NS
Arthropodes	12	16	24	2	10	16,14	$p < 0,005$
Totaux	464	388	452	310	321	459,5	$p < 0,001$

En abondance (Tab. V), les variations du régime sont encore plus accusées: le G test monte à 459,5 ($ddl = 48$) ($p < 0,001$). Le Gtest $_{ddl=12}$ varie suivant les saisons entre 36,75 et 161,84 ($p < 0,001$). Les cinq campagnes sont donc bien différentes les unes des autres. Pour les proies, le G test $_{ddl=4}$ varie entre 6,06 et 169,7. Il n'est pas significatif pour les seuls *L. paytoni*, chéloniens et

mammifères. Cependant, la proportion des autres barbeaux (surtout *L. labiosa*) a montré une diminution importante en été 2011 (Fig. 1). Ce phénomène d'appauvrissement brusque des barbeaux, dans l'oued Beht et ses affluents, a aussi été constaté par les pêcheurs locaux.

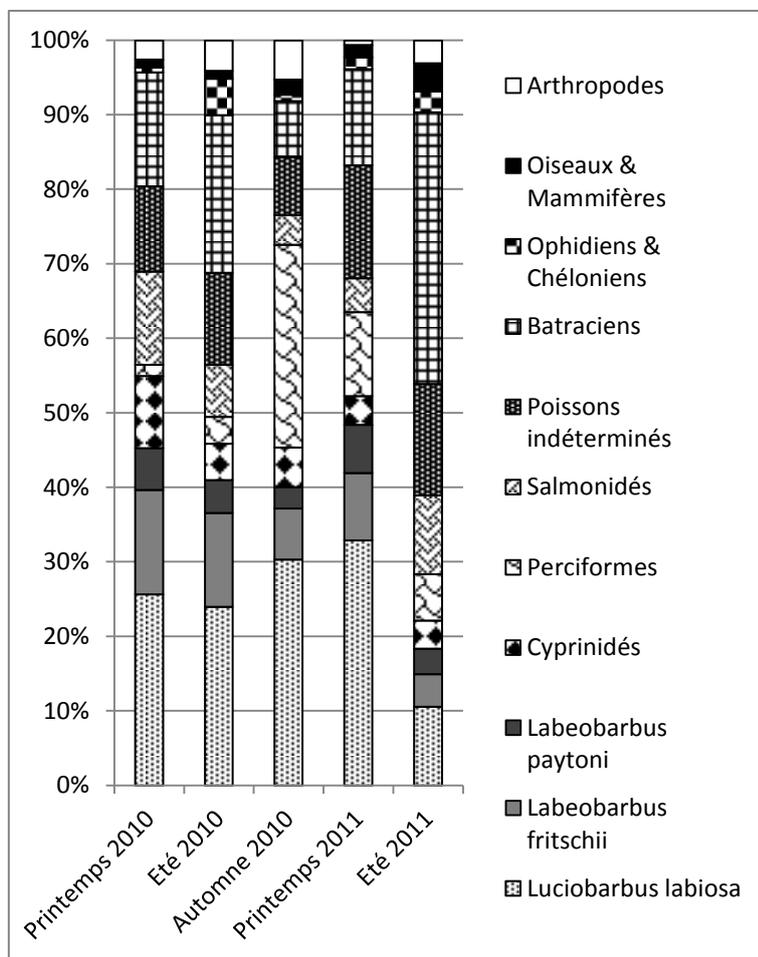


Figure 1.— Régime alimentaire de la Loutre sur l'oued Beth: abondance relative des proies par saison / Otter seasonal diet on the Beth river (relative prey numbers).

Il pourrait être dû aux crues catastrophiques que la rivière a connues au cours des mois de février 2009 et 2010. Ces inondations, sans égales depuis les années soixante, ont sans doute engendré le colmatage des frayères, arraché les herbiers aquatiques et détruit une grande partie des habitats rivulaires ; il est aussi probable que la modification du micro-relief du lit et le charriage des sables et argiles par les eaux de crues, accompagnés d'une très longue période de turbidité des eaux, aient eu un impact durable sur la reproduction des poissons de fond. Par ailleurs, on note une recrudescence des Perciformes en automne 2010; ce fait pourrait être expliqué par l'introduction récente d'un cichlidé dans le lac du barrage d'El Kansera. Il semble que ce poisson ait connu une croissance démographique importante, remarquée aussi par des pêcheurs, à tel point qu'il a complètement colonisé l'amont de l'oued. Pour les autres catégories de proies, on note une présence relativement importante des batraciens, ces derniers présentent des variations notables avec des maxima en été, période où les grenouilles se rassemblent autour des points d'eau et des

bras morts, avec un pic accusé en été 2011 (Tab. V, Fig. 1). La consommation des ophidiens a aussi lieu préférentiellement en été, période qui correspond à une forte présence des serpents semi-aquatiques (*Natrix maura*) et *Hemorrhois hippocrepis* sur les berges, ce qui les rend plus vulnérables à la prédation par la Loutre. Les oiseaux, les mammifères et les arthropodes présentent peu de variations, ce qui pourrait traduire une prédation accidentelle ou aléatoire par la Loutre.

VARIATIONS SPATIALES

Les tableaux VI et VII reprennent les données en occurrences et abondances pour tous les sites sauf la station 4 (Al Walja) qui n'a pas livré suffisamment d'éprouvettes.

TABLEAU VI

Régime alimentaire de la Loutre sur l'oued Beth: fréquences d'occurrence des proies par site / Otter local diet on the Beth river (occurrences nb)

	Site 1	Site 2	Site 3	Site 5	Site 6	G test	Probabilité
<i>Luciobarbus labiosa</i>		7	158	69	64	143,91	p < 0,001
<i>Labeobarbus fritschii</i>		3	61	49	32	70,42	p < 0,001
<i>Labeobarbus paytoni</i>		6	55	21	15	36,55	p < 0,001
<i>S. erythrophthalmus</i>		31	2			90,86	p < 0,001
Cyprinidés		7	27	14	14	14,27	p < 0,01
Perciformes		25	18	56	25	61,67	p < 0,001
Salmonidés	34	56				242,52	p < 0,001
Poissons ind.	18	49	80	36	30	5,40	NS
Batraciens	31	77	107	73	40	8,02	NS
<i>Mauremys leprosa</i>		1	10	4	2	7,07	NS
Ophidiens	2	1	9	11	13	17,45	p < 0,005
Oiseaux	6	14	4	3	2	22,66	p < 0,001
Mammifères		1	4	5	3	4,82	NS
Arthropodes	21	19	8	1		83,56	p < 0,001
Totaux	112	297	543	342	240	809,2	p << 0,001

TABLEAU VII

Régime alimentaire de la Loutre sur l'oued Beth: abondance des proies par site / Otter local diet on the Beth river (preys numbers)

	Site 1	Site 2	Site 3	Site 5	Site 6	G test	Probabilité
<i>Luciobarbus labiosa</i>		11	421	191	151	358,86	p < 0,001
<i>Labeobarbus fritschii</i>		4	80	112	60	135,76	p < 0,001
<i>Labeobarbus paytoni</i>		6	64	28	20	39,31	p < 0,001
<i>S. erythrophthalmus</i>		55	2			183,07	p < 0,001
Cyprinidés		7	31	14	19	17,51	p < 0,005
Perciformes		26	21	86	60	120,38	p < 0,001
Salmonidés	72	79				458,15	p < 0,001
Poissons ind.	20	66	97	48	32	17,05	p < 0,005
Batraciens	36	111	114	76	43	45,53	p < 0,001
<i>Mauremys leprosa</i>		1	10	4	2	6,35	NS
Ophidiens	2	1	9	11	13	14,57	p < 0,01
Oiseaux	6	14	4	3	2	26,59	p < 0,001
Mammifères		1	4	5	3	3,95	NS
Arthropodes	31	25	9	1		136,84	p < 0,001
Totaux	167	407	866	579	405	1593,9	p << 0,001

En termes de fréquence d'occurrence (Tab. VI), le G test global est égal à 809,2 (ddl = 52, p << 0,001) ce qui montre une forte hétérogénéité en fonction des sites dont le Gtest_{ddl = 13}, varie entre 78,6 et 256,9 (p << 0,001). Cependant, poissons indéterminés, batraciens, chéloniens et

mammifères ne sont pas significatifs. En abondance (Tab. VII), la variation du régime est encore plus accusée: le G test monte à 1593,9 (ddl = 52) ($p \ll 0,001$). Suivant les sites, le Gtest_{ddl = 12} varie entre 143,6 et 504,3 ($p \ll 0,001$) et pour les proies, le G test_{ddl = 4} varie entre 3,95 et 458,3 (truites). Il n'est pas significatif pour seulement l'Émyde et les mammifères.

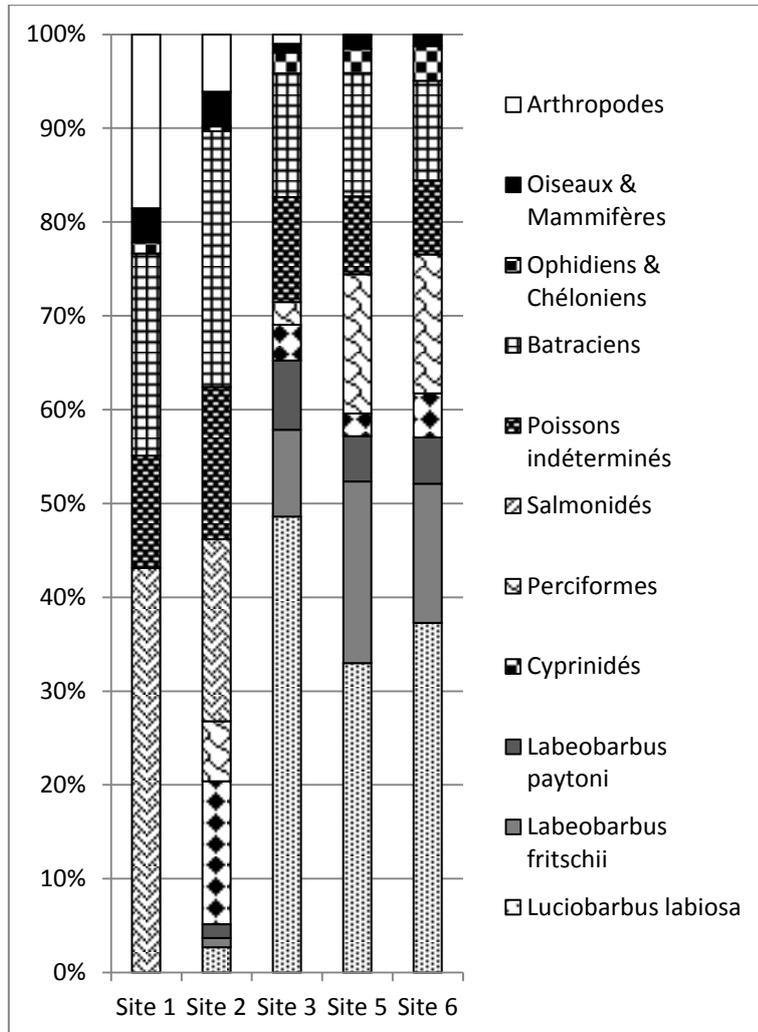


Figure 2.— Régime alimentaire de la Loutre sur l'oued Beth: abondance relative des proies par site / *Otter local diet on the Beth river (relative prey numbers)*.

Il est clairement visible que la Loutre capture des proies différentes suivant les sites étudiés (Fig. 2) : seuls les poissons indéterminés, les batraciens, l'émyde et les mammifères ne varient pas significativement (occurrences). Au niveau de la pisciculture d'Azrou (site 1, élevage intensif de salmonidés) où les eaux sont froides et bien oxygénées, la Loutre se nourrit essentiellement de truites. Dans les étangs d'Amghass (site 2), des lâchers de salmonidés allochtones (Truites arc-en-ciel) sont périodiquement pratiqués pour la pêche sportive. La Loutre les consomme ainsi que des rotengles, des perches-soleil et quelques barbeaux. À partir des trois rivières (site 3, Tab. I), et

jusqu'au Douar o. Beht (site 6), les eaux deviennent relativement eutrophes et les faciès lotiques sont de plus en plus rares. Les salmonidés ne sont plus présents ni dans la rivière ni dans les épreintes récoltées. Ce sont les barbeaux (div. sp.) et d'autres cyprinidés qui représentent la majorité des proies de la Loutre. Dans les sites 5 et 6, les Perciformes, notamment les cichlidés, sont assez communs, comme un autre barbeau : *L. fritschii*. Les ophidiens sont plus fréquents dans la partie aval de l'oued, particulièrement aux sites 5 et 6. En revanche, les oiseaux et les arthropodes sont plus habituels à l'amont.

TAILLE DES POISSONS

La distribution de fréquence des classes de taille a été étudiée pour les poissons les plus abondamment consommés par la Loutre : (salmonidés, *L. labiosa*, *L. fritschii*) (Fig. 3). La grosse majorité des *Luciobarbus* et *Labeobarbus* sont de petite taille : environ 90 % moins de 10 cm (*L. labiosa* : 87 % ; *L. fritschii* : 95 %). Au-delà de 15 cm, la proportion des *L. labiosa* est minime (1,5 %) et le *L. fritschii* n'est plus représenté. Dans les pêches, la longueur de cette dernière espèce n'a pas dépassé 14,5 cm. Pour les salmonidés, la distribution de la fréquence de la taille est assez homogène (Gtest_{ddl=7} égale à 12,94, NS), sauf certaines truites de plus de 20 cm, nettement moins fréquentes (Gtest partiel = 4,90 ; p < 0,05). Cette population de truites est allochtone et les renforcements pour la pêche sont fréquents : alevinage programmé, déversement en étang à taille standard, etc.

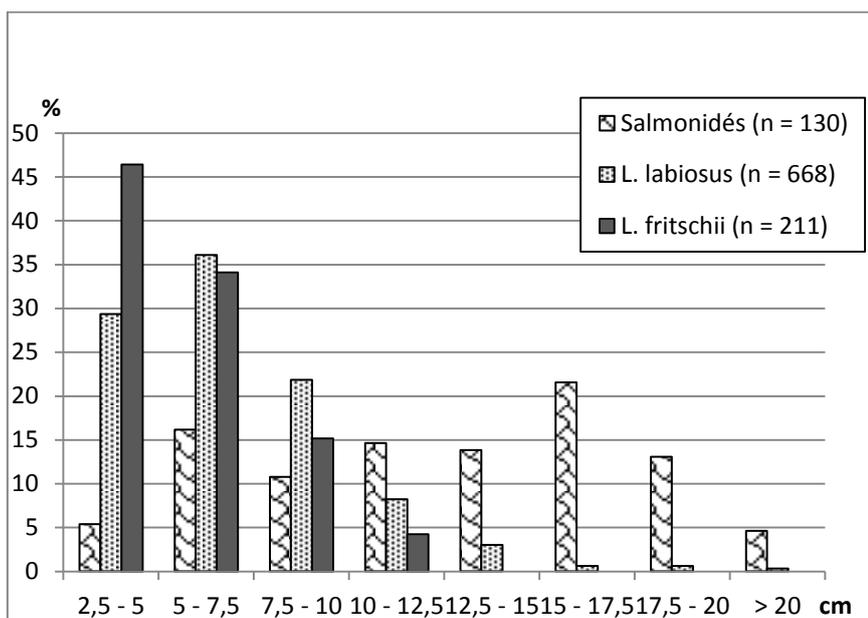


Figure 3.— Distribution des fréquences des tailles (LT) des Barbeaux et des Salmonidés dans les épreintes de la Loutre de l'oued Beth / Fish size frequency distribution of the barbels and salmonids in the otter's spraints.

DISCUSSION

Les travaux en zone méditerranéenne montrent que la composition du régime alimentaire de la Loutre est fonction des ressources offertes par le milieu lesquelles dépendent largement de

conditions climatiques très contrastées (Callejo *et al.*, 1979 ; Lopèz & Hernando, 1984 ; Adrian & Delibes, 1987 ; Callejo, 1988). En outre, la Loutre est plus euryphage dans les cours d'eau sous influence climatique méditerranéenne que dans les rivières d'Europe tempérée (Clavero *et al.*, 2003). En zone méditerranéenne, les variations du niveau des cours d'eau sont particulièrement accusées, avec des étiages sévères et des crues dévastatrices. Les ressources en poissons sont donc très variables. Au sud de l'Europe, Mason & Macdonald (1986), Adrian & Delibes (1987) et Ruiz-Olmo (1995) observent que la Loutre prend plus d'amphibiens, de reptiles et des insectes qu'au nord.

Dans l'oued Beht, d'importantes variations annuelles et saisonnières de l'occurrence et de l'abondance relatives des proies ont été observées. Cependant, le régime alimentaire est constitué essentiellement de poissons comme beaucoup d'auteurs l'ont constaté (synthèse dans Heptner & Naumov, 1974 ; Broyer & Erome, 1982 ; Bouchardy, 1986 ; Mason & Madonald, 1986 ; Clavero *et al.*, 2003 ; Kruuk, 2006 ; Larivière & Jennings, 2009) et particulièrement dans le Maghreb (Broyer *et al.*, 1988 ; Ghalmi, 1997). Toutefois, les ophidiens et les chéloniens caractérisent plutôt le régime « méditerranéen », plus éclectique et moins strictement piscivore.

Bien que la qualité mésologiques des biotopes aquatiques soit bien différente selon les tronçons, allant des eaux oligotrophes, (Azrou et étangs d'Amghass), à des eaux eutrophes en s'éloignant des autres localités vers l'aval, la Loutre fait preuve d'une importante plasticité écologique ainsi que d'une remarquable capacité adaptative, en fonction des divers habitats qui lui assurent une grande variété de proies en toutes saisons. Elle manifeste un comportement opportuniste important, du fait que l'ordre d'importance des proies est le même durant toutes les saisons, que les résultats soient exprimés en présence ou en abondance relatives, ce qui reste conforme aux conclusions des travaux similaires qui ont eu lieu en Europe du sud : Callejo-Rey *et al.* (1979), Lopèz & Hernando (1984), Adrian & Delibes (1987), Arca & Prigioni (1987), Delibes & Adrian (1987), Lizana & Pérez-Mellado (1990), Beja (1996), Ruiz-Olmo & Palazon (1997), Ruiz-Olmo *et al.* (2001), Clavero *et al.*, (2003), Pedroso & Santos-Reis (2006), Remonti *et al.*, (2008).

N'ayant pas une connaissance exhaustive de l'ichtyofaune de l'oued Beth, il paraît relativement difficile de savoir si la Loutre exerce une quelconque sélection sur ses proies. En tout état de cause, Kruuk & Moorhouse (1990) avaient montré que le régime de la Loutre diffère selon les habitats de leurs spécificités écologiques. Nous avons remarqué que chaque tronçon hydrographique de notre étude offre une biodiversité particulière et la Loutre adapte ses choix alimentaires en fonction des proies disponibles.

Toutefois, il est nécessaire de comparer les distributions de fréquence de la taille d'une espèce-proie dans l'alimentation du prédateur et dans le milieu (captures par pêche électrique, par des nasses, par filets dérivants ou dans les passes à poissons), ce qui a été fait, par exemple, dans le cadre de l'étude de la consommation des proies par la Loutre dans le Marais Poitevin: les distributions de fréquence de la taille des anguilles sont semblables entre le milieu et le régime alimentaire de la Loutre (Libois & Rosoux, 1989).

En revanche, nous ne disposons pas d'information sur les distributions de fréquence de taille des principales espèces-proies dans le milieu qui nous permettrait de conclure à un éventuel choix de la Loutre pour une classe de taille particulière. Cependant, nous avons remarqué que la plupart des poissons, spécialement pour les genres *Luciobarbus* et *Labeobarbus*, consommés par la Loutre sont de petite taille (inférieure à 10 cm). Plusieurs auteurs (Fairley, 1972 ; Webb, 1975 ; Jenkins & Harper, 1980 ; Jenkins *et al.*, 1979 ; Libois & Rosoux, 1989) ont trouvé également que la plupart des anguilles consommées par la Loutre étaient de petite taille et ne dépassaient guère 25 cm. En général, les études sur la consommation des proies par la loutre montrent que le nombre de poissons de petite taille est toujours prédominant (Jenkins & Harper, 1980 ; Green *et al.* 1984 ; Libois, 1995, 1997).

CONCLUSION

La présente étude a eu pour objet un des thèmes parmi les plus exploités dans l'écologie de la Loutre en Europe : le régime alimentaire. Elle vient enrichir les quelques rares études de ce type réalisées au Maghreb (Maroc et Algérie).

À partir de l'analyse d'un total de quelque 760 épreintes collectées sur le cours supérieur de l'oued Beth, nous avons pu caractériser l'alimentation générale de l'espèce dans un hydrosystème au régime très contrasté. Il s'est avéré que le régime alimentaire ressemble dans ses grands traits aux études semblables qui ont eu lieu en Europe méditerranéenne et en Algérie.

En effet, les loutres, qui vivent sur l'oued Beth présentent un régime alimentaire très varié, elles adaptent leur menu à la diversité et à l'abondance relative des proies vivant sur chaque site. Elles capturent et se nourrissent quasiment de tous les poissons qui vivent dans les différents milieux présents sur l'emprise de l'étude. Traditionnellement, les poissons occupent une place prépondérante dans le régime alimentaire, les barbeaux sont les principales proies consommées, suivies par les salmonidés. La Loutre complète son menu par des animaux liés aux milieux aquatiques et rivulaires, notamment, les batraciens, les reptiles représentés surtout par les ophidiens (Couleuvre vipérine, *Natrix maura*, Couleuvre fer à cheval, *Hemorrhois hippocrepsis*) mais aussi l'Émyde lépreuse, très abondante par endroits, les écrevisses et les insectes aquatiques sont aussi des proies régulières ; à l'occasion elle se nourrit aussi d'oiseaux et de petits mammifères.

Le régime alimentaire de cette espèce varie selon les années et les saisons et également en fonction des ressources locales (variations spatiales sur l'ensemble de la zone d'étude). En revanche, on n'a pas pu mettre en évidence une sélectivité de classe de taille précise faute d'un échantillonnage suffisant du peuplement piscicole. Cependant, nous avons pu mettre en évidence que la plupart des poissons consommés, principalement des *L. labiosa*, *L. fritchii* mais aussi des salmonidés, sont de petite taille.

Bien que la Loutre soit un prédateur spécialisé, elle manifeste une plasticité importante dans son comportement alimentaire et son régime ; elle adapte son menu en fonction des endroits et des saisons. Toutefois, dans un hydrosystème globalement pauvre en poissons (richesse spécifique) et en habitats, soumis à des étiages sévères auxquels il convient d'ajouter des pollutions récurrentes en aval des villes et villages (comme à Khémisset), la Loutre, sur les cours d'eau de Plateau Central et plus largement du Moyen Atlas, reste une espèce très vulnérable dont la conservation pourrait poser problème, à moyen terme.

REMERCIEMENTS

Cette publication résulte d'un programme de recherche financé par le Ministère de la communauté Wallonie Bruxelles (WB International), à travers des accords bilatéraux de coopération entre WBI et le Ministère de l'Enseignement supérieur (Rabat), l'Université de Liège (Belgique) et l'Université Ibn Tofaïl de Kénitra. Il a été réalisé dans le cadre d'un projet international intitulé « *Stratégie pour la gestion, la conservation et l'utilisation durable du milieu et de la biodiversité des zones Humides : devenir de la Loutre d'Europe (Lutra lutra) au Maroc septentrional dans le contexte de l'intensification agricole et des effets attendus du réchauffement climatique* ». Nous tenons à remercier le haut-commissaire aux Eaux et Forêts et à la lutte contre la désertification, pour nous avoir accordé l'autorisation de pêcher des barbeaux ainsi que le Professeur Najib Gmira pour nous avoir accueillis dans son laboratoire et avoir facilité les démarches administratives et l'accès aux sites d'études. Enfin, nous tenons aussi à exprimer nos remerciements au Muséum des Sciences Naturelles d'Orléans pour sa participation scientifique et technique aux missions de terrain et aux travaux de laboratoire, notamment ceux réalisés par Jean-David Chapelin-Viscardi, écoentomologue et correspondant scientifique du Muséum.

RÉFÉRENCES

ARCA, G. & PRIGIONI, C. (1987).— Food of the Otter on the Fiora River (Central Italy). *Acta Theriol.*, 32: 134-140.

- ADRIAN, I. & DELIBES, M. (1987).— Food habits of the Otter (*Lutra lutra*) in two habits of the Doñana National Park, SW Spain. *J. Zool., Lond.*, 212: 399-406.
- BEJA, P.R. (1996).— An analysis of otter *Lutra lutra* predation on introduced American crayfish *Procambarus clarkii* in Iberian streams. *J. Appl. Ecol.*, 33: 1156-1170.
- BOUCHARDY, C. (1986).— *La loutre*. Ed. Sang de la terre, Paris.
- BROYER, J., AULAGNIER, S. & DESTRE, R. (1988).— La loutre, *Lutra lutra angustifrons* Lataste, 1885 au Maroc. *Mammalia*, 52: 361-370.
- BROYER, J. & EROME, G. (1982).— Éléments d'écologie de la loutre *Lutra lutra* (L). Premières données bibliographiques. *Bièvre*, 4: 33-58.
- CALLEJO, A. (1988).— Le choix des proies par la loutre (*Lutra lutra*) dans le nord-ouest de l'Espagne, en rapport avec les facteurs de l'environnement. *Mammalia*, 52: 11-20.
- CALLEJO-REY, A., RIVERA, J.G., BAS-LOPEZ, S., SANCHEZ-CANALS, J.L. & DE CASTRO-LORENZO, A. (1979).— Primeros datos sobre la dieta de la Nutria, *Lutra lutra* (L.), en aguas continentales de Galicia. *Doñana Acta Vert.*, 6: 191-202.
- CHANIN, P. (1981).— The diet of the Otter and its relations with the feral Mink in two areas of Southwest England. *Acta Theriol.*, 26: 83-95.
- CLAVERO, M., PRENDA, J., BLANCO-GARRIDO, F. & DELIBES, M. (2008).— Hydrological stability and otter trophic diversity : a scale-insensitive pattern? *Can. J. Zool.*, 86: 1152-1158.
- CLAVERO, M., PRENDA, J. & DELIBES, M. (2003).— Trophic diversity of the otter (*Lutra lutra* L.) in temperate and Mediterranean freshwater habitats. *J. Biogeogr.*, 30: 761-769.
- CUSIN, F. (2003).— *Les grands mammifères du Maroc méridional (Haut Atlas, Anti Atlas et Sahara): distribution, écologie et conservation*. Thèse de doctorat (Écologie animale). Université de Montpellier II.
- DAY, M.D. (1966).— Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. *J. Zool., Lond.*, 148: 201-217.
- DEBROT, S., FIVAZ, G., MERMOD, C. & WEBER, J.M. (1982).— *Atlas des poils de mammifères d'Europe*. Fac. Sciences, Univ. de Neuchâtel.
- DELIBES, M. & ADRIAN, I. (1987).— Effects of crayfish introduction on otters, *Lutra lutra*, food in the Doñana National Park, S.W. Spain. *Biol. Conserv.*, 42: 153-159.
- DELIBES, M., CALZADA, J., CLAVERO, M., FERNANDES, N., GUTIERREZ-EXPOSITO, C., REVILLA, E. & ROMAN, J. (2012).— The near threatened Eurasian otter *Lutra lutra* in Morocco: no sign of recovery. *Oryx*, 46: 249-252.
- DELOOZ, E. (1990).— *Étude du régime alimentaire de la Loutre (Lutra lutra L.)*. Mémoire de licence en sciences zoologiques, Université de Liège.
- DOUCET, J. (1969).— Coup d'œil sur le régime alimentaire du Martin-pêcheur. *Aves*, 6: 90-99.
- EL ASRAOUI, F. & ENNAJI, D. (2006).— *Niveau de pollution dans le bas Beht et suivi par le système d'information géographique*. Mémoire. Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II.
- ERLINGE, S. (1968).— Food studies on captive otters (*Lutra lutra* L). *Oikos*, 19: 259-270.
- FAIRLEY, J.S. (1972).— Food of otters (*Lutra lutra*) Co. Galway, Ireland and notes on others aspects of their biology. *J. Zool. Lond.*, 166: 469-474.
- GHALMI, R. (1997).— *Étude préliminaire du régime alimentaire de la Loutre (Lutra lutra) dans le nord-est Algérien (parc naturel d'El Kala)*. D.E.S. Sciences naturelles appliquées et écodéveloppement. Université de Liège.
- GREEN, J., GREEN, R. & JEFFERIES, D.J. (1984).— A radiotracking survey of otters, *Lutra lutra*, on a Perthshire river system. *Lutra*, 27: 85-145.
- HAJKOVA, P., ROCHE, K. & KOCIAN, L. (2003).— On the use of diagnostic bones of brown trout *Salmo trutta* m. *fario*, grayling *Thymallus thymallus* and Carpathian sculpin *Cottus poecilopus* in otter *Lutra lutra* diet analysis. *Folia zool.*, 52: 389-398.
- HALLET, C. (1977).— Contribution à l'étude du régime alimentaire du Martin-pêcheur (*Alcedo atthis*) dans la vallée de la Lesse. *Aves*, 14: 128-144.
- HALLET-LIBOIS, C. (1985).— Modulation de la stratégie alimentaire d'un prédateur : écoéthologie de la prédation chez le Martin-pêcheur *Alcedo atthis* (L., 1758), en période de reproduction. *Cahiers Ethol.*, 5 (4) : 1-206.
- HEPTNER, V.G. & NAUMOV, N.P. (1974).— *Die Säugetiere der Sowjetunion. Band II*. Fischer Verlag, Iena.
- IONESCO, T. & SAUVAGE, C. (1963).— *Étages bioclimatiques. Atlas du Maroc, Notices explicatives, planche 6b*. Comité de Géographie du Maroc, Rabat.
- JENKINS, D. & HARPER, R.J. (1980).— Ecology of otters in Northern Scotland. II. Analyses of otter and mink faeces from Deeside (N.E. Scotland) in 1977-1978. *J. Anim. Ecol.*, 49: 737-754.
- JENKINS, D., WALKER, J.G.K. & MCCOWAN, D. (1979).— Analyses of otter (*Lutra lutra*) faeces from Deeside, NE Scotland. *J. Zool., Lond.*, 187: 235-244.

- KRUUK, H. (2006).— *Otters: ecology, behaviour and conservation*. Oxford University Press, New-York.
- KRUUK, H. & MOORHOUSE, A. (1990).— Seasonal and spatial differences in food selection by otters (*Lutra lutra*) in Shetland. *J. Zool., Lond.*, 221: 621-637.
- LARIVIÈRE, S. & JENNINGS, A.P. (2009).— Family Mustelidae (weasels and relatives). Pp 564-656 in: D.E. Wilson, & R.A. Mittermeier (eds). *Handbook of the Mammals of the world. Vol 1. Carnivores*. Lynx Edicions, Barcelona.
- LIBOIS, R.M. (1995).— Régime et tactique alimentaire de la Loutre (*Lutra lutra*) en France : synthèse. *Cahiers Ethol.*, 15: 251-274.
- LIBOIS, R.M. (1997).— Régime et tactique alimentaire de la Loutre (*Lutra lutra*) dans le Massif central. *Vie et Milieu*, 47: 33-45.
- LIBOIS, R.M. & HALLET-LIBOIS, C. (1988).— Éléments pour l'identification des restes crâniens des poissons dulçaquicoles de Belgique et du nord de la France. II. Cypriniformes. *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie*. Sér. A. n° 4. CRA-CNRS. Valbonne.
- LIBOIS, R.M., HALLET-LIBOIS, C. & LAFONTAINE, L. (1987a).— Le régime alimentaire de la Loutre (*Lutra lutra*) en Bretagne inférieure. *Rev. Ecol. (Terre & Vie)*, 42: 135-144.
- LIBOIS, R. M., HALLET-LIBOIS, C. & ROSOUX, R. (1987b).— Éléments pour l'identification des restes crâniens des poissons dulçaquicoles de Belgique et du nord de la France. I. Anguilliformes, Gastérostéiformes, Cyprinodontiformes, Perciformes. *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie*. Sér. A. n° 3. CRA-CNRS. Valbonne.
- LIBOIS, R.M. & ROSOUX, R. (1989).— Écologie de la Loutre (*Lutra lutra*) dans le Marais poitevin. I. Étude de la consommation d'anguilles (*Anguilla anguilla*). *Vie et Milieu*, 39: 191-197.
- LIBOIS, R.M. & ROSOUX, R. (1991).— Écologie de la Loutre (*Lutra lutra*) dans le Marais poitevin. II. Aperçu général du régime alimentaire. *Mammalia*, 55: 35-47.
- LIBOIS, R.M., ROSOUX, R. & DELOOZ, E. (1991).— Écologie de la Loutre (*Lutra lutra*) dans le Marais poitevin. III. Variation du régime et tactique alimentaire. *Cahiers Ethol.*, 11: 31-50.
- LIBOIS, R., ROSOUX, R. & FAREH, M. (2012).— Évolution de la répartition de la Loutre d'Europe (*Lutra lutra*) au Maroc. *Abstracts 2^{ème} Colloque International sur la Gestion et la Préservation des Ressources en Eau, Meknès 10-12 mai 2012*, p. 41.
- LIZANA M. & PÉREZ-MELLADO V. (1990).— Depredación por la nutria (*Lutra lutra*) del sapo de la Sierra de Gredos (*Bufo bufo gredosicola*). *Donāna Acta Vertebrata*, 17: 109-112.
- LOPÈZ, P. & HERNANDO, J.A. (1984).— Food habits of the Otter in the central Sierra Morena (Cordoba, Spain). *Acta Theriol.*, 29: 383-401.
- MACDONALD, S.M. & MASON, C.F. (1984).— Otters (*Lutra lutra*) in Morocco. *Oryx*, 18: 157-159.
- MASON, C.F. & MACDONALD, S.M. (1986).— *Otters: ecology and conservation*. Cambridge University Press.
- PEDROSO, N.M. & SANTOS-REIS, M. (2006).— Summer diet of European otters in large dams of South Portugal. *Hystrix*, 17: 117-128.
- REMONTI, L., PRIGIONI, C., BALESTRIERI, A., SGROSSO, S. & PRIORE, G. (2008).— Trophic flexibility of the otter (*Lutra lutra*) in southern Italy. *Mamm. Bio.*, 73: 293-302.
- ROMAN, J. (2011).— What do otters eat where there is no fish? *Mamm. Biol.*, 76: 237-239.
- RUIZ-OLMO, J. (1995).— The reptiles in the diet of the otter (*Lutra lutra* L. Carnivora, Mammalia) in Europe. *Scientia herpetologica*, 1: 259-264.
- RUIZ-OLMO, J., LOPEZ-MARTIN, J. M. & PALAZON, S. (2001).— The influence of fish abundance on the otter (*Lutra lutra*) populations in Iberian Mediterranean habitats. *J. Zool. (Lond.)*, 254: 325-336.
- RUIZ-OLMO, J. & PALAZON, S. (1997).— The diet of the European otter (*Lutra lutra* L., 1758) in Mediterranean freshwater habitats. *J. Wild. Res.*, 2: 171-181.
- SOKAL, R. & ROHLF, J. (1981).— *Biometry*. 2nd ed., Freeman & Co., New-York.
- STEPHENS, M.N. (1957).— *The Otter report*. London, Universities Federation for Animal Welfare.
- WEBB, J.B. (1975).— Food of the Otter (*Lutra lutra*) on the Somerset levels. *J. Zool., Lond.*, 117: 486-491.
- WEBER, A. (2008).— Predation of invasive species Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) by Eurasian otter (*Lutra lutra*) in the Drömling nature reserve, Saxony-Anhalt, Germany. *IUCN Otter Spec. Group Bull.*, 25: 104-107.
- WEBER, J.M. (1990).— Seasonal exploitation of amphibians by otters (*Lutra lutra*) in north-east Scotland. *J. Zool., Lond.*, 220: 641-651.
- WISE, M.H. (1980).— The use of fish vertebrae in scats for estimating prey size of otters and mink. *J. Zool., Lond.*, 192: 25-31.

Insight into the Dietary Habits of the Eurasian Otter, *Lutra lutra*, in the East of Algeria (El-Kala National Park)

Aperçu du régime alimentaire de la loutre d'Europe, Lutra lutra, dans l'est de l'Algérie (Parc national d'El-Kala)

Roland LIBOIS^{1,*}, Rachida GHALMI², Amina BRAHIMI^{1,3}

1. Labo de zoogéographie, ULG, Bâtiment B22, Chemin de la vallée, 4, 4000 Sart Tilman, Belgique

2. École nationale supérieure des sciences de la mer et de l'aménagement du littoral ; Campus universitaire de Dely-Ibrahim Bois des Cars, BP19, 16320 Alger, Algérie

3. Département des sciences agronomiques, Université Mohammed Kheider, 7000 Biskra, Algérie

* Corresponding author: roland.libois@ulg.ac.be

Received: 1 Avril, 2015; First decision: 20 October, 2015; Revised: 29 November, 2015; Accepted: 30 November, 2015

Abstract

In 1997, faeces samples (spraints) ($n = 175$) from the European otter (*Lutra lutra*) were taken in seven localities of the El-Kala region. This is a restricted eco-geographic complex in which freshwater hydrographical systems, comprising rivers, ponds and wet coastal zones (brackish lagoons, shipping channels), are highly interwoven. The frequency of occurrence and relative abundance of consumed taxons were calculated on the basis of 493 identified prey. Fish made up more than 88% of the otter's catch (relative abundance), with a strong predominance of *Pseudorasbora parva*, *Luciobarbus callensis* and undetermined Cyprinidae. Anuran amphibians made up 9% of the prey. The remainder were represented, in order of significance, by mullets, eels (*Anguilla anguilla*), bleaks (*Alburnus alburnus*), perciformes, gobies, insects, birds, crustaceans, etc. However, Cyprinidae, the eel and the barbel dominated in terms of ingested biomass. The otter's diet varies with local conditions: lagoons and channels have marine or migratory fish; rivers are dominated by barbels; ponds by Cyprinidae. Finally, small-sized

fish (topmouth gudgeon and barbel) dominated the diet in terms of numbers: 62% are smaller than 12.5 cm. The introduction of the topmouth gudgeon into the region could have catastrophic consequences for endemic fish, such as *Pseudophoxinus callensis*.

Résumé

En 1997, des échantillons de fèces (épreintes) ($n = 175$) de la loutre d'Europe (*Lutra lutra*) ont été récoltés dans sept localités dans la région d'El-Kala. C'est un complexe écogéographique restreint où les systèmes hydrographiques dulcicoles, constitués de rivières, d'étangs et de zones humides littorales (lagunes saumâtres, chenaux maritimes), sont assez imbriqués. Les fréquences d'occurrence et l'abondance relatives des taxons consommés ont été calculées à partir des 493 proies identifiées. Les poissons constituent plus de 88 % des prises (abondance relative) avec une très large prédominance de *Pseudorasbora parva*, *Luciobarbus callensis* et des cyprinidés indéterminés. Les amphibiens anoures constituent 9 % des proies. Le reste

Keywords: otter, diet, National Park El Kala, Algeria, *Pseudorasbora*.

Mots clés : loutre, régime alimentaire, Parc national d'El Kala, Algérie, *Pseudorasbora*.

est représenté, selon l'importance, respectivement par des mugilidés, des anguilles (*Anguilla anguilla*), l'ablette (*Alburnus alburnus*) des perciformes, des gobiidés, des insectes, des oiseaux, des crustacés... Cependant, les cyprinidés, l'anguille et le barbeau dominant pour la biomasse ingérée. Le régime alimentaire est fonction des conditions locales : les lagunes et chenaux avec des poissons marins ou amphihalins ; les rivières où dominent les barbeaux ; les étangs avec les cyprinidés. Enfin, les poissons de petite taille (*pseudorasbora* et barbeau) dominant le régime en nombre : 62 % font moins de 12,5 cm. L'introduction de *pseudorasbora* dans la région pourrait être catastrophique pour des poissons endémiques, comme *Pseudophoxinus callensis*.

Introduction

Since the beginning of the 1980's, whether it is related to fresh, brackish or marine waters, the diet of the Eurasian otter (*Lutra lutra* L.) has been described in numerous publications. Broyer & Erome (1982) and then Mason & Macdonald (1986) and Kruuk (2006) summarised the findings of most of these publications. In its category of specialised, semi-aquatic predators, the Eurasian otter has been shown to be relatively opportunistic and euryphagous, feeding mainly on fish, but also on various animals found in aquatic environments, such as cyclostomes, crustaceans and amphibians.

Only two studies have been published on the diet of otters in North Africa, on the basis of their spraints: the first of these was carried out in Morocco (Broyer *et al.* 1988) and deals with 389 droppings collected mainly in Saharan river wadis, and wadis of the High Atlas and Middle Atlas. This data is characterised by strong variations in the class of prey, depending on seasons and localities. Although fish traditionally play a major dietary role, the analysis made by these authors was limited to the identification of specimens up to the level of zoological classes (fish, amphibians, etc.). The second study was carried out in the Beth river wadi, which is a typical river of the Middle Atlas (Morocco) (Libois *et al.* 2015). It was based on 760 droppings, methodologically collected at six stations, over two annual cycles, derived from one collection campaign per season (2,442 identified prey). Fish made up more than 70% of the catches (relative abundance) with a very strong predominance of barbels (*Luciobarbus labiosa* [Pellegrin], *Labeobarbus fritschii* [Günther]

and *Labeobarbus paytoni* [Boulenger]). The remaining prey corresponded to (in decreasing order): anuran amphibians, insects, ophiurians, Mediterranean tortoises (*Mauremys leprosa* Schweigger), birds, crustaceans and small mammals. Over time, the otter's diet has evolved for various reasons, of both climatic and anthropogenic origins: major floods and their consequences profoundly modified the composition of the fish population and leading to the local extinction of the small barbels; then, in the autumn of 2010, fishermen introduced *Cichlidae* into the river. In addition, fish of small size dominated their diet in terms of numbers: 80% are less than 10 cm in size.

The present study deals with the dietary habits of the Eurasian otter, in the rivers and wet brackish zones of El-Kala in Algeria. It is proposed to provide an overview of the otter's choice of prey in a restricted eco-geographical complex, in which freshwater hydrographical systems, comprising rivers, ponds and wet coastal zones (brackish lagoons, shipping channels) are highly interwoven.

Study area

In the spring of 1997, in the region of El-Kala, a series of spraints was collected around the Mellah lagoon (860 ha; 36.9°N 8.34°E) (n = 18), the Oubeira (2,174 ha; 36.8°N 8.4°E) (n = 19) and Tonga (2,392 ha; 36.9°N 8.5°E) (n = 17) ponds, in the Messida channel (36.88°N 8.53°E) (n = 26), as well as in the El-Kébir (36.7°N 8.4°E) (n = 20), Bougous (36.66°N 8.39°E) (n = 74) and El-Areug (36.86°N 8.33°E) (n = 7) river wadis (Ghalmi 1997). The brackish Mellah lagoon collects the waters of a small number of rivers that flow directly into the sea, *via* a relatively narrow channel. The lagoon is lined with a coastal strip colonised by French Tamarisk (*Tamarix gallica* L.), where the otter leaves its droppings on large branches at a height of approximately 1.5 m above ground. The vegetation in the Oubeira pond is dominated by helophytes (*Phragmites australis* [Cav.]) and hydrophytes (*Potamogeton* sp. and *Myriophyllum* sp.). In order to restrict the development of aquatic plants, some species of fish have been introduced, grass carp in particular (*Aristichthys nobilis* [Richardson], *Ctenopharyngodon idella* [Valenciennes], *Hypophthalmichthys molitrix* [Valenciennes]). The Tonga pond is a vast *P. australis* and *Scirpus lacustris* L. reed bed, which is becoming

silted and communicates with the sea *via* the Messida channel, a backwater blocked by fallen trees, in which the banks are covered by a dense shrubby vegetation. The tailrace of the El-Kebir wadi, slightly downstream from the Mexena dam, is lined with dense riverside vegetation comprising ash (*Fraxinus angustifolia* Vahl), alder (*Alnus glutinosa* [L.]) and oleander (*Nerium oleander* L.). Its course and flow rate are highly irregular, with violent flooding in winter. Faecal matter was collected in a zone that is strongly disturbed by the dam site. The Bougous wadi, a tributary of the El-Kebir wadi, is a torrential river whose bed comprises large pebbles or rocky slabs. Its banks are covered by a degraded forest of cork oaks (*Quercus suber* L.) and zeen oaks (*Quercus canariensis* Willd.), accompanied by oleander (*N. oleander*) and tamarisk (*T. gallica* and *Tamarix africana* [Poir.]). The El-Areug wadi flows through a narrow ravine, with a width not exceeding one meter. This river, with its torrential regime, is situated in a highly degraded cork oak forest and feeds the Mellah lagoon.

Methods

In the laboratory, the analysis of the spraint contents involved the identification of undigested remains of various prey. For this, a standardised method for dropping treatment was followed (Libois *et al.* 1987a). Teleosts were determined through the recognition of characteristic bone fragments, using reference collections and previous studies: Libois *et al.* (1987a, b); Libois & Hallet-Libois (1988). Finally, reference collections were prepared for barbels from the El-Kala region, ophidians and amphibians. The feathers were identified by Dr. R. Rosoux, on the basis of the ornithological reference collection of the natural sciences museum in Orléans, France.

To optimise data processing, three methods were used: occurrence, abundance and relative biomass, in accordance with the recommendations of Libois *et al.* (1987a, 1991); Libois & Rosoux (1989, 1991) and Libois (1995, 1997). The characteristic bone fragments were methodically measured, and the size of the biomass of the consumed fish was thereafter estimated on the basis of the studies of Wise (1980) for vertebrae, and the studies of Libois & Hallet (1988) for cephalic fragments. In the case of amphibians, their

mass was estimated to be 10, 15, 20, 30 and 40 g, depending on the estimated size. We estimated the weighted mass of ophidians to be 100 g and that of birds, depending on the species: the respective values were consulted in the “Handbook of the birds of the world” (Anatidae: Carboneras 1992; Rallidae: Taylor 1996).

Results

A total of 493 prey are identified for a total of 294 occurrences (Tables 1, 2).

In general, the El-Kala otters have a “classical” diet with diversified prey: this can be broken down into fish, amphibians, reptiles, birds, arthropods and even molluscs. In terms of occurrence and abundance, fish are by far the main type of prey: barbels (*Luciobarbus callensis* [Valenciennes]), undetermined Cyprinidae and an introduced fish: the topmouth gudgeons (*Pseudorasbora parva* [Schlegel]). The biomass represented by the undetermined Cyprinidae, barbels and eels (*Anguilla anguilla* [L.]) make up two thirds of the prey found in the otter’s droppings (Figure 1).

The dietary intake is specific to the seven sites. Indeed, in the surroundings of the Mellah lagoon, mainly small mullets (< 225 mm), eels, and also other diadromous fish: gobies (*Gobiidae*), big-scale sand smelts (*Atherina boyeri* Risso) and some *Sparidae*. Near to the Oubeira pond, large *Cyprinidae* dominate, although the species could not be identified. On the other hand, on the Tonga pond, the dominant prey are *P. parva* and anuran amphibians.

In terms of biomass, birds predominate, with purple swamp hens (*Porphyrio porphyrio* [L.]) and two other rallidae, followed by eels (5 individuals more than 45 cm in length). The specific prey richness is greater in the Messida channel: 12 taxons were counted, including the *P. parva*, which makes up the main component of the food (70%). However, as a consequence of the small size of this invasive species, the corresponding food intake is low. The biomass is dominated by large eels, perciformes and mullets. As the channel feeds into the sea, marine prey (chitons, crustaceans, decapods) or diadromous fish (mulletts and perciformes) can be found there. In the rivers (El-Kebir and Bougous),

Table 1 – Prey occurrence of otter's spraints by locality in the El-Kala National Park

	Total	Mellah	Oubeira	Tonga	Messida	El Kebir	Bougous	El Areug
<i>Polyplacophora</i>	1				1			
Crustacea	3	1			1			1
Insecta	4			2	1			1
<i>Anguilla anguilla</i>	25	11		5	5			4
<i>Cyprinidae ind.</i>	57		15		2	12	26	2
<i>Alburnus alburnus</i>	7			1			5	1
<i>Carassius sp.</i>	3			1		2		
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	1	1						
<i>Cyprinus carpio</i>	1		1					
<i>Luciobarbus callensis</i>	70			1		8	59	2
<i>Pseudorasbora parva</i>	43		3	11	20		9	
<i>Atherina boyeri</i>	2	2						
<i>Gambusia sp.</i>	2	1		1				
Mugilidae	20	11		1	6			2
Perciformes	8	3	1		4			
Gobiidae	2	2						
Teleostei ind.	5	2	1		2			
Anoura	36	3	5	9	9	5	3	2
Ophidia	1		1					
Aves	3			2	1			
	294	37	27	34	52	27	102	15

Table 2 – Prey abundance of otter's spraints by locality in the El-Kala National Park

	Total	Mellah	Oubeira	Tonga	Messida	El Kebir	Bougous	El Areug
<i>Polyplacophora</i>	1				1			
Crustacea	3	1			1			1
Insecta	5			2	1			2
<i>Anguilla anguilla</i>	25	11		5	5			4
<i>Cyprinidae ind.</i>	65		16		2	14	30	3
<i>Alburnus alburnus</i>	12			1			9	2
<i>Carassius sp.</i>	3			1		2		
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	1	1						
<i>Cyprinus carpio</i>	1		1					
<i>Luciobarbus callensis</i>	112			1		10	99	2
<i>Pseudorasbora parva</i>	162		12	54	69		27	
<i>Atherina boyeri</i>	2	2						
<i>Gambusia sp.</i>	2	1		1				
Mugilidae	30	21		1	6			2
Perciformes	9	4	1		4			
Gobiidae	5	5						
Teleostei ind.	5	2	1		2			
Anoura	45	3	7	12	9	5	3	6
Ophidia	1		1					
Aves	4			3	1			
	493	51	39	81	101	31	168	22

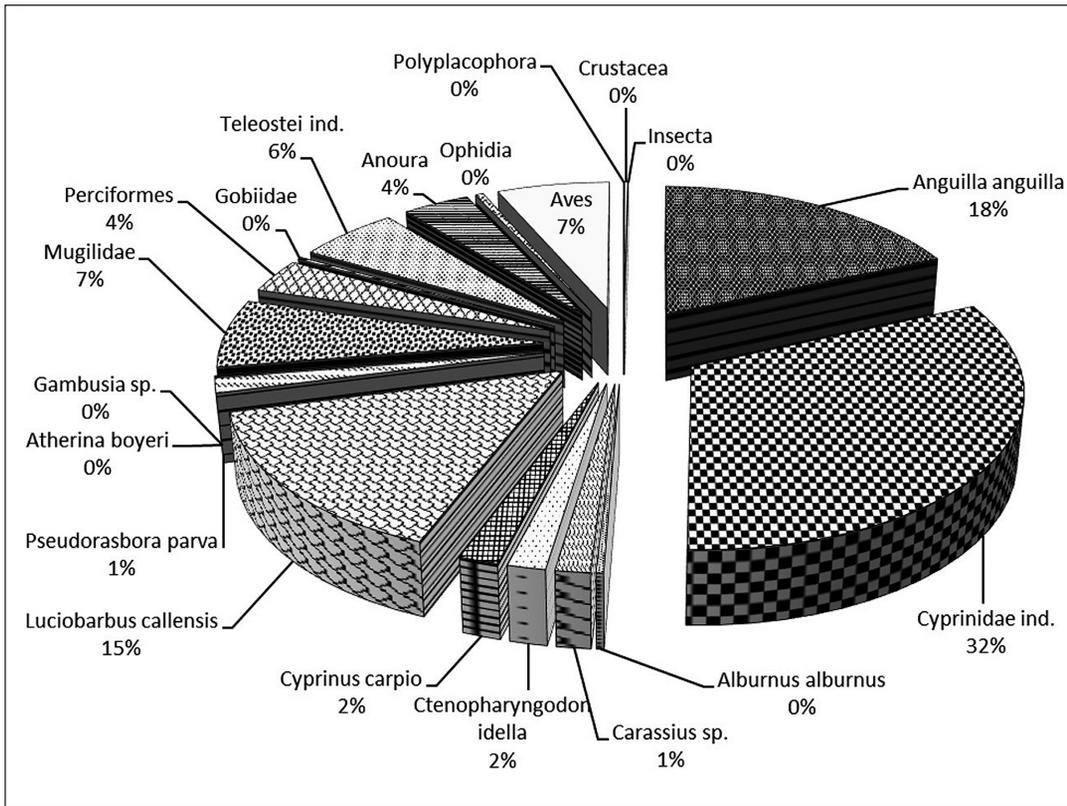


Figure 1 – Prey relative biomass of otter's spraints (El-Kala National Park) (21.5 kg).

barbels play a key role in the otters' diet. In the El-Areug wadi, close to the Mellah lagoon, the brackish waters receive prey, such as mullets from the marine environment, and prey such as barbels from the freshwater environment. The frequency distribution of size

classes has been studied for the fish that are most abundantly consumed by the otter: *L. callensis*, *P. parva*, *A. anguilla*, mullets and other *Cyprinidae* (Figure 2). A very high proportion of the fish are small in size: 62% are smaller than 125 mm.

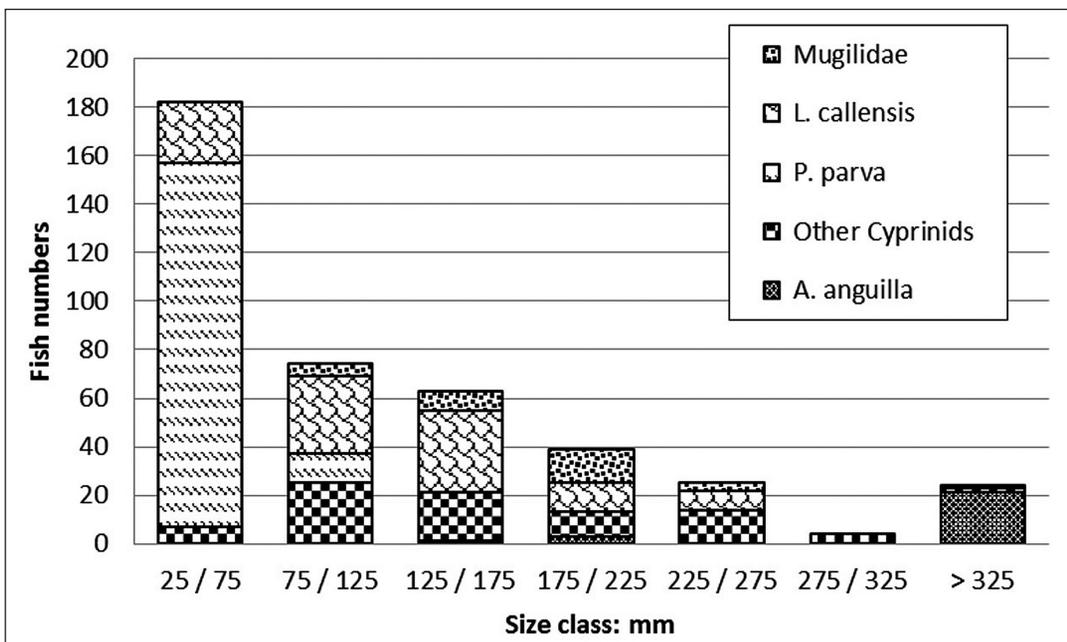


Figure 2 – Fish distribution size in the otter's spraints (El-Kala National Park).

Discussion

In the El-Kala region, the otter's diet basically resembles that found in studies carried out in Europe (Broyer & Erome 1982; Mason & Macdonald 1986; Libois 1995) and in Morocco (Broyer *et al.* 1988; Libois *et al.* 2015). In fact, it is made up essentially from fish, but also amphibians, reptiles, birds, mammals, crustaceans and insects, most of which are aquatic or semi-aquatic animals, or animals that are temporarily related to water in their biological cycle, as in the case of the artificial studies carried out by Heptner & Naumov 1974; Mason & Macdonald 1986; Libois 1995; Kruuk 2006.

Although aquatic habitats can be highly diverse, ranging from small rivers to ponds and lagoons, the otter demonstrates considerable trophic plasticity, as well as a remarkable adaptive capacity, depending on the various environments in which it lives, which provide a large variety of prey.

It demonstrates a clear pattern of opportunistic behaviour, since the proportions of prey classes remain the same, whether the results be expressed in terms of presence or relative abundance. This confirms the conclusions of similar studies carried out in Europe: Erlinge (1967); Fairley & Wilson (1972); Webb (1975); Callejo-Rey *et al.* (1979); Jenkins *et al.* (1979); Chanin (1981); Wise *et al.* (1981); Gormally & Fairley (1982); Green *et al.* (1984); Bouchardy (1986); Delibes & Adrian (1987); Libois *et al.* (1987a); Callejo (1988); Libois & Rosoux (1989); Libois (1995, 1997).

In the El-Kala region, we observed strong variations at different sites, like for example in Scotland (Kruuk & Moorhouse 1990) or in the French Massif Central (Libois 1997).

On the other hand, we are not able to draw clear conclusions concerning the otter's possible preference for one particular class of size. We have noticed that most of the fish it catches, barbels and *P. parva* in particular, are small in size (less than 10 cm), an observation that had already been made in other regions by various authors (Webb 1975: stickleback, *Gasterosteus gymnurus* [Cuvier], loach, *Barbatula barbatula* [L.], and sculpin, *Cottus gobio* L.; Jenkins & Harper 1980: pike, *Esox lucius* L. and perch, *Perca fluviatilis* L.; Jenkins *et al.* 1979: pike, perch, salmonidae; Chanin 1981; Green *et al.* 1984; Libois 1997; Libois *et al.* 2015: barbels, *Luciobarbus labiosa* and *Labeobarbus fritschii*). In

hydrosystems, small-sized fish generally dominate in terms of numbers. Nevertheless, it is necessary to compare the frequency distributions of the size of a prey-species in a predator's food intake and in its habitat (capture using electro-fishing, traps or fishways), which was not possible to implement in the context of the present study.

The introduction of *P. parva* appears to have had significant repercussions within the El-Kala fish community. Although *Pseudophoxinus callensis* (Guichenot) lives in the Oubeira pond (Paris: MNHN-16-2000-5725, det. Daget), its absence in the otter droppings could be indicative of competition between the two species, to the advantage of *P. parva*. The latter species is zooplanktivorous, but consumes the eggs and fry of other fish and at the international level it is thus considered to be noxious (Keith *et al.* 2011; Witkowski 2011). For the El-Kala region and the Kroumirie, where *Pseudophoxinus* are endemic, this poses a serious problem for the conservation of biodiversity.

Acknowledgement

We wish to thank Mr. K. Djefjel, Director of the El-Kala National Park, together with his entire team, and in particular Mr. K. Bouseintouh and A. Boukrabouza for their assistance in the field. Mr. René Rosoux, Scientific Director of the Orléans natural science Museum, provided us with the identification of feathers in spraints, and corrections to the first draft of this manuscript.

References

- Bouchardy C., 1986. *La loutre*. Sang de la terre, Paris. 174 p.
- Broyer J. & Erome G., 1982. Eléments d'écologie de la loutre *Lutra lutra* (L.). Premières données bibliographiques. *Bièvre* 4 : 33-58.
- Broyer J., Aulagnier S. & Destre R., 1988. La loutre, *Lutra lutra angustifrons* Lataste, 1885, Maroc. *Mammalia* 52: 361-370.
- Callejo A., 1988. Le choix des proies par la loutre (*Lutra lutra*) dans le nord-ouest de l'Espagne, en rapport avec les facteurs de l'environnement. *Mammalia* 52: 11-20.
- Callejo-Rey A., Rivera J.G., Bas-Lopez S., Sanchez-Canals J.L. & De Castro-Lorenzo A., 1979. Primeiros datos sobre la dieta de la Nutria, *Lutra lutra* (L.), en aguas continentales de Galicia. *Donãna Acta Vert.* 6: 191-202.

- Carboneras C., 1992. Family Anatidae. In: del Hoyo J., Elliott A. & Sargatal J. (eds.), *Handbook of the Birds of the world, vol. 1*. Lynx Edicions, Barcelona, 536-628.
- Chanin P., 1981. The diet of the Otter and its relations with the feral Mink in two areas of Southwest England. *Acta Theriol.* 26: 83-95.
- Delibes M. & Adrian I., 1987. Effects of crayfish introduction on otters, *Lutra lutra*, food in the Doñana National Park, SW. Spain. *Biol. Conserv.* 42: 153-159.
- Erlinge S., 1967. Food habits of the fish otter, *Lutra lutra*, in South Swedish habitats. *Viltrevy* 4: 371-443.
- Fairley J.S. & Wilson S.C., 1972. Autumn food of otter (*Lutra lutra*) on the Agiverry river, Co. Londonderry, Northern Ireland. *J. Zool.* 166: 468-469.
- Ghalmi R., 1997. *Étude préliminaire du régime alimentaire de la loutre (Lutra lutra) dans le nord-est algérien (Parc national d'El-Kala)*. DES Sciences Naturelles, Université de Liège, Liège. 57 + 13 p.
- Gormally M.J. & Fairley J.S., 1982. Food of otters, *Lutra lutra*, in freshwater lough and an adjacent brackish lough in the West of Ireland. *J. Zool.* 197: 313-321.
- Green J., Green R. & Jefferies D.J., 1984. A radiotracking survey of otters, *Lutra lutra*, on a Pertshire river system. *Lutra* 27: 85-145.
- Heptner V.G. & Naumov N.P., 1974. Die Säugetiere der Sowjetunion. Band II. *Fischer Verlag*, Iena. 1009 p.
- Jenkins D. & Harper R.J., 1980. Ecology of otters in Northern Scotland. II. Analyses of otter and mink faeces from Deeside (N.E. Scotland) in 1977-1978. *J. Anim. Ecol.* 49: 737-754.
- Jenkins D., Walker J.G.K. & Mccowan D., 1979. Analyses of otter (*Lutra lutra*) faeces from Deeside, NE Scotland. *J. Zool.* 187: 235-244.
- Keith P., Persat H., Feunteun E. & Allardi J., 2011. *Les poissons d'eau douce de France*. Biotope et Muséum national d'histoire naturelle, Mèze et Paris. 552 p.
- Kruuk H., 2006. *Otters: ecology, behaviour and conservation*. Oxford University Press, Oxford. 265 p.
- Kruuk H. & Moorhouse A., 1990. Seasonal and spatial differences in food selection by otters (*Lutra lutra*) in Shetland. *J. Zool.* 221: 621-637.
- Libois R.M., 1995. Régime et tactique alimentaire de la loutre (*Lutra lutra*) en France : synthèse. *Cahiers Ethol.* 15: 251-274.
- Libois R., 1997. Régime et tactique alimentaire de la loutre (*Lutra lutra*) dans le Massif central. *Vie et Milieu* 47: 33-45.
- Libois R.M. & Hallet-Libois C., 1988. Eléments pour l'identification des restes crâniens des poissons dulçaquicoles de Belgique et du nord de la France. II. Cypriniformes. Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie. *Sér. A. n° 4*. CRA-CNRS. Valbonne, 24 p.
- Libois, R.M. & Rosoux R., 1989. Écologie de la loutre (*Lutra lutra*) dans le marais poitevin. I. Étude de la consommation d'anguilles (*Anguilla anguilla*). *Vie et Milieu* 39: 191-197.
- Libois R.M. & Rosoux R., 1991. Ecologie de la loutre (*Lutra lutra*) dans le marais poitevin. II. Aperçu général du régime alimentaire. *Mammalia* 55: 35-47.
- Libois R.M., Hallet-Libois C. & Lafontaine L., 1987a. Le régime alimentaire de la loutre (*Lutra lutra*) en Bretagne inférieure. *Rev. Ecol. (Terre & Vie)* 42: 135-144.
- Libois R.M., Hallet-Libois C. & Rosoux R., 1987b. Eléments pour l'identification des restes crâniens des poissons dulçaquicoles de Belgique et du nord de la France. I. Anguilliformes, Gastérostéiformes, Cyprinodontiformes, Perciformes. Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie. *Sér. A. n° 3*. CRA-CNRS. Valbonne, 15 p.
- Libois R.M., Rosoux R. & Deloos E., 1991. Écologie de la loutre (*Lutra lutra*) dans le marais poitevin. III. Variation du régime et tactique alimentaire. *Cahiers Ethol.* 11: 31-50.
- Libois R., Fareh M., Brahimi A. & Rosoux R., 2015. Régime alimentaire et stratégie trophique saisonnière de la Loutre d'Europe, *Lutra lutra*, dans le moyen-Atlas (Maroc). *Rev. Ecol. (Terre & Vie)* 70: 314-327.
- Mason C.F. & Macdonald S.M., 1986. *Otters: ecology and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge. 236 p.
- Taylor P.B., 1996. Family Rallidae. In: del Hoyo J., A. Elliott A. & Sargatal J. (eds.), *Handbook of the Birds of the world, vol. 3*. Lynx Edicions, Barcelona: 108-209.
- Webb J.B., 1975. Food of the Otter (*Lutra lutra*) on the Somerset levels. *J. Zool.* 117: 486-491.
- Wise M.H., 1980. The use of fish vertebrae in scats for estimating prey size of otters and mink. *J. Zool.* 192: 25-31.
- Wise M.H., Linn I.J. & Kennedy C. R., 1981. A comparison of feeding biology of Mink, *Mustela vison* and Otter, *Lutra lutra*. *J. Zool.* 195: 181-213.
- Witkowski A. 2011: NOBANIS – Invasive alien species fact sheet – *Pseudorasbora parva*. – From: Online Database of the European Network on invasive alien species – NOBANIS www.nobanis.org. Date of access 1/2/2015.



ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

Comptes Rendus Biologies

www.sciencedirect.com



Evolution/Évolution

Genetic and morphological consequences of Quaternary glaciations: A relic barbel lineage (*Luciobarbus pallaryi*, Cyprinidae) of Guir Basin (Algeria)



Conséquences génétiques et morphologique des glaciations du Quaternaire : une lignée relique du barbeau (Luciobarbus pallaryi, Cyprinidae) dans le bassin du Guir (Algérie)

Amina Brahim ^{a,e,*}, Nacer Tarai ^a, Abdelkrim Benhassane ^b, Arnaud Henrard ^{c,d}, Roland Libois ^e

^a Department of Agronomy, University of Mohamed Kheider, 07000 Biskra, Algeria

^b Association de sauvegarde des Foggaras d'Amguid, 01000 Adrar, Algeria

^c Earth and life Institute, Biodiversity research Center, UCL-17. 07. 04, bâtiment Carnoy, Croix-du-Sud, 5, 1348 Louvain-la-Neuve, Belgium

^d Royal Museum for Central Africa, 3080 Tervuren, Belgium

^e Zoogeography Research Unit, Department of Biology, Ecology and Evolution, University of Liège, chemin de la vallée 4 (bâtiment B22), 4000 Sart Tilman, Belgium

ARTICLE INFO

Article history:

Received 2 November 2015

Accepted after revision 25 December 2015

Available online 10 February 2016

Keywords:

Luciobarbus pallaryi

Allopatric lineage

Saalian glaciation

Guir

Algeria

ABSTRACT

Climatic variations during the Quaternary period had a considerable impact on landscapes and habitat fragmentation (rivers) in North Africa. These historical events can have significant consequences on the genetic structure of the populations. Indeed, geographically separated and genetically isolated populations tend to differentiate themselves through time, eventually becoming distinct lineages, allowing new species to emerge in later generations. The aim of the present study is to use genetic and morphological techniques to evaluate the major role of the Saalian glaciation (Middle Quaternary) in the establishment of the geographic space and in the evolution of the intraspecific genetic diversity, by tracing the demographic history of barbels belonging to the *Luciobarbus pallaryi* (Cyprinidae) species in the Guir Basin (Algeria). In this context, two populations, from two distinct and isolated sites, were studied. Analysis of the cytochrome *b* (cyt *b*) mitochondrial markers and of the “D-loop” control region has shown that the “upstream” and “downstream” Guir populations are genetically differentiated. The molecular analyses suggest that the upstream population was disconnected from this hydrographic system during the Saalian glaciation period of the Quaternary. Subsequently, it was isolated in the foggaras underground waters in the Great Western Erg, at approximately 320 000 years BP, creating, through a bottleneck effect, a new allopatric lineage referred to as “Adrar”. Conversely, the high genetic diversity in the upstream Guir (Bechar) population suggests that the stock is globally in expansion. These barbels ($n = 52$) were also examined with meristic, morphometric, osteological, and biological features.

* Corresponding author. Department of Agronomy, University of Mohamed Kheider, 07000 Biskra, Algeria.
E-mail address: minagro005@yahoo.fr (A. Brahim).

These data also reveal a complete discrimination between the two populations, with a remarkable and distinctive behavioural adaptation for the Adrar specimens: neoteny.

© 2016 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

R É S U M É

Mots clés :

Luciobarbus pallaryi

Lignée allopatrique

Glaciation saaliennne

Guir

Algérie

Les variations climatiques du Quaternaire ont eu un impact considérable sur le paysage et la fragmentation des habitats (oueds) en Afrique du Nord. Ces événements historiques peuvent avoir eu des conséquences importantes sur la structure génétique des populations. En effet, les populations géographiquement séparées et isolées génétiquement tendent à se différencier, pour devenir des lignées distinctes et permettre, des générations plus tard, l'émergence d'espèces nouvelles. Cette étude vise à évaluer, par des méthodes génétiques et morphologiques, le rôle majeur de la glaciation saaliennne (Quaternaire moyen) dans la structuration de l'espace géographique et l'évolution de la diversité génétique intraspécifique, en retraçant l'histoire démographique des barbeaux appartenant à l'espèce *Luciobarbus pallaryi* (Cyprinidae) dans le bassin du Guir (Algérie). Deux populations ont été étudiées, provenant de deux sites isolés. L'analyse de marqueurs mitochondriaux cytochrome *b* (cyt *b*) et la région de contrôle « D-loop » a montré que les deux populations « amont » et « aval » du Guir sont différenciées génétiquement. Les analyses moléculaires suggèrent que la population de l'aval est déconnectée de ce système hydrographique durant la glaciation saaliennne du Quaternaire. Par la suite, elle s'est isolée dans les eaux souterraines des foggaras dans le grand Erg occidental, il y a environ 320 000 ans BP, pour former, sous l'effet d'un goulot d'étranglement, une nouvelle lignée allopatrique, nommée ici « Adrar ». Une forte diversité génétique chez la population de l'amont du Guir (Bechar) suggère, en revanche, un stock globalement en expansion. Ces barbeaux ($n=52$) ont également été examinés à l'aide de caractères méristiques, morphométriques, ostéologiques et biologiques. Ces données montrent également une discrimination totale entre les deux populations avec des adaptations comportementales adéquates très marquée pour les spécimens d'Adrar : la néoténie.

© 2016 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

1. Introduction

Stochastic events such as climatic change can lead to the differentiation of a genetic lineage through isolation, the absence of gene flow, genetic drift, or selective pressure [1,2]. Natural selection allows genetic traits favouring survival and reproduction of the species to become more frequent in the population [3], in such a way that the lineage can succeed to preserve itself in an isolated territory by means of population adaptation [4]. Another evolutionary factor allowing speciation is the founder effect [5], with which a very small number of individuals colonises a new environment. From this bottleneck, through successive generations, isolation and genetic drift allow a new species to be created [6].

In the context of phylo-geographical studies, barbels represent a highly interesting model, as a result of their huge genetic diversity, their ecology and their adaptability [7–14].

Within the *Barbus sensu stricto* group, two different lineages can be distinguished: *Barbus* Cuvier, 1817, and *Luciobarbus* Heckel, 1843. The fossils of the latter genus have been documented [9] and should allow one to estimate its rate of evolution and to calibrate the historical events having led to its genetic differentiation. Some data are already available, especially on the evolution of *Luciobarbus* during the Upper Miocene transgression (8–10 Myr) [9,15], and on the current geographic distribution following the Messinian salinity crisis (~5 Myr) [16]. Some

North African fishes belonging to this genus, such as Saharan barbels, represent an interesting group for studying the genetic patterns of populations [11]. Saharan rivers such as the Ziz wadi (Morocco), the Guir wadi (Morocco and Algeria), and the Abiod wadi (Algeria) are relatively isolated geographic areas: their water streams infiltrate and disappear into the sands of the Sahara.

Between the Guir wadi, which runs down from the High Atlas (Morocco) and its confluence with the Zousfana River, the Saoura wadi runs across the south-west of the Algerian western Sahara, and then flows towards the Adrar oasis (Touat, Algeria). However, the connection between the upstream and downstream sections of the Guir appears to be interrupted, and the fish populations of these habitats seem to have been separated from each other by a distance of approximately 300 km. As a consequence, the barbel populations in the Adrar region are disconnected from the original hydrographic system, and thus live under insular-type conditions.

The underground worlds of foggaras¹ seem barely suitable for life. Nevertheless, the ecological and evolutionary features associated with the insular structure of

¹ In Arabic, “foggara” means “to dig”. The foggara is a slightly inclined underground gallery draining water from the upstream aquifer, via drier terrain situated downstream towards the palm grove. In the Sahara, the foggara has contributed to the development of oases for many centuries. Each oasis comprises an upstream foggara, a ksar (village) in the centre, and a downstream palm grove.

these specific habitats in the Sahara can create lineages evolving independently [17,18]. There, the barbel, *Luciobarbus pallaryi*, has succeeded to prosper, providing evidence of remarkable adaptation, in terms of its behaviour and reproductive mode. This species began to reproduce during the juvenile phase (personal observation). This early maturation phenomenon is known as neoteny [19].

Over the last 2.5 million years, in accordance with climatic fluctuations of the Quaternary [20], the Earth's species have indeed been subjected to numerous contractions and expansions of their areas of distribution [21]. Although the influence of these climatic variations on the genetic diversity of species has been very well documented for the case of temperate climates [22–24], the influence of repeated, alternating glacial/interglacial cycles during the Quaternary, on the specific diversity of Saharan ecosystems, remains poorly understood.

In order to evaluate the impact of these glacial periods on the evolution of barbels, and to gain a better understanding of the structuration of *L. pallaryi* populations in the Guir Basin, a comparative approach was used, based on biological and genetic characteristics. More precisely, the aim of this study is to answer the following question: how did the climatic oscillations of the middle Quaternary influence the distribution of this species? The answers to this question should provide a new understanding of the intra-species taxonomy of Saharan barbels. In practice, this implies comparing an insular situation (foggaras) with a continental situation (lake), in order to reconstruct the history of the recent evolution of fish populations in extreme environments.

2. Material and methods

2.1. Samples and molecular protocols

In 2013, a total of 52 barbels were collected in the Algerian Sahara, sampled from the following two sites: the Djorf-Torba Lake (Bechar Province), whose waters are carried from the High Atlas by the Guir wadi (Errachidia region in Morocco: 31°31'426" N; 02°45'319" W), and the foggaras of the Touat oasis in the southeast of the Great Western Erg (Adrar Province: 28°00'167" N; 0°25'465" W). These two hydric sites are independent and separated by a distance of approximately 300 km (Fig. 1).

2.1.1. DNA extraction, amplification, and sequencing

In total, 43 specimens of barbel were sampled for the genetic study. Twenty-seven additional mitochondrial sequences were downloaded from Genbank (Table 1). Whole genomic DNA was extracted from ethanol-preserved muscle using a DNeasy[®] Tissue Kit (Qiagen), according to the manufacturer's protocol.

Polymerase chain reaction (PCR) amplification and sequencing were applied to two fragments of the mitochondrial genome: the cytochrome *b* (*cyt b*) and the D-loop control region. The *cyt b* gene was amplified using

>GluDG.L (5'TGACTTGAARAACCAACCGTTG3') [25] and H16460 (5'CGAYCTTCGGATTAACAAGACCG3') primers [26], while the D-loop was amplified using L15923 (5'TTAAAGCATCGGTCTGTAA3') and H16500 (5'GCCC-TGAAATAGGAACCAGA3') primers [27]. The PCR products were sent to Macrogen for sequencing in both directions. A total of 1586 bp obtained from the two loci was sequenced for *L. pallaryi* with the lengths of *cyt b* and D-loop being 1116 and 470 bp, respectively.

2.1.2. Alignments and phylogenetic analyses

The sequences were visualized and edited in SEQUENCHER v.5.2.4 (Gene Codes, USA) and then compared with other GenBank sequences in order to identify any undesirable contamination. The sequences were then aligned using MAFFT v.7 [28].

For each population, different indices were computed using ARLEQUIN v.3.1 [29]: the number of polymorphic sites (*S*), number of haplotypes (*h*), haplotype diversity (*H_d*), nucleotide diversity (π) [30,31], and pairwise *F_{ST}* values [32].

The genetic distance (*d*) between lineages was estimated using the Kimura two-parameter model [33] and then incorporated into MEGA v.6.0 [34]. Subsequently, the Student and Mann-Whitney tests were used to compare the different variables between clades using XLSTAT v.2014.

Tajima's *D* neutrality test [35], Fu and Li's test [36], and Fu's *F_s* test [37] were computed using DNAsp v.5.10. The demographic history of the sampled populations was inferred from pairwise mismatch distribution analysis [38,39]. A network of haplotypes was constructed using the median-joining method (MJ) [40] with the program Network v.4.6 (www.fluxus-technology.com).

We also reconstructed phylogenetic trees using the *cyt b* sequences. Maximum likelihood analyses [41] were implemented with GARLI v.2.1 [42] using the TN93 evolutionary model [43], as suggested for the data by JMODELTEST [44]. In total, 1000 bootstraps were obtained with four independent runs, each including 250 repetitions. The bootstrap values were then summarized on the best ML tree using SumTree [45] (run on DendroPy v.4.0.0; [46]).

The TN93 model was incorporated into Bayesian inference analysis, which was performed using four runs of Metropolis-coupled Markov Chain Monte Carlo (MCMC) sampling as implemented in the program MrBayes v.3.2.5 [47] using default model parameters as starting values. The following parameter settings were used: mchains = 4; lset nst = 2; rates = invgamma; mcmc ngen = 10,000,000; sample freq = 1000. The trees were represented using Figtree v.1.4.2 [48].

2.1.3. Divergence-time analysis

The analysis involved 70 nucleotide sequences. We estimated divergence times using a relaxed-clock model run with BEAST v.1.8.2 [49], which uses a Bayesian MCMC method. The MCMC chain was run for 10,000,000 generations, and its parameters were sampled every 1000 steps. The branch rates were drawn following an uncorrelated log-normal distribution and a coalescent one [50]. To implement the molecular clock, we set several calibration points based on the molecular clock data

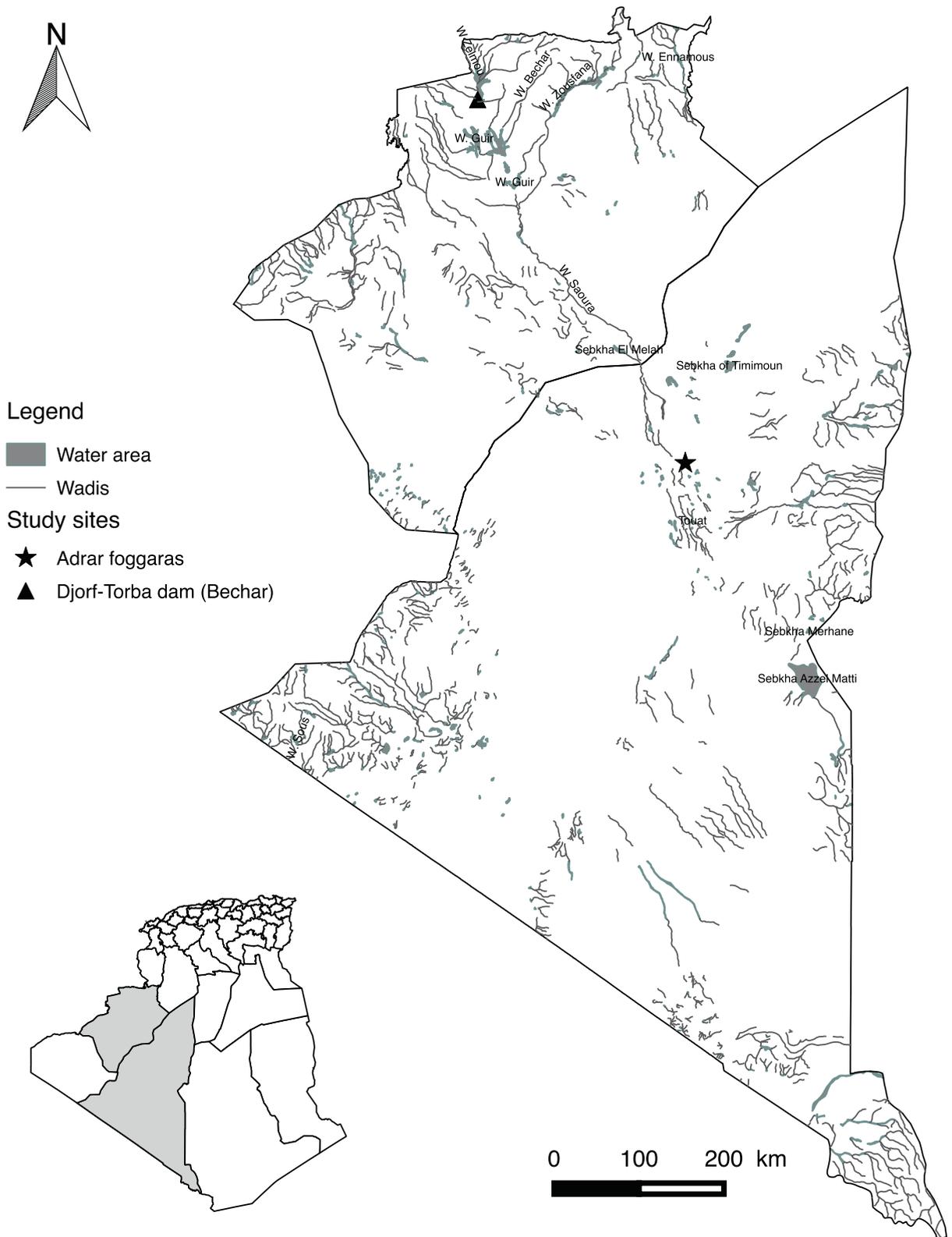


Fig. 1. Map of Algeria showing the sampling sites of the analyzed *Luciobarbus pallaryi* in the Great Western Erg (Bechar and Adrar provinces).

Table 1
Geographical locations, GenBank accession numbers and species abbreviations used in the molecular analyses.

Species	Locality	GenBank acc. no.	Abbreviations in Fig. 4, Fig. 5, and Fig. 6
<i>Barbus barbuis</i>	Danube R., Austria	AB238965	<i>B. barbuis</i>
<i>Luciobarbus sclateri</i>	Manzano R., Spain	AF334082	<i>B. sclateri</i> 1
	Segura, Spain	AF334083	<i>B. sclateri</i> 2
<i>Luciobarbus setivimensis</i>	Aissi R., Algeria	AY015991	<i>B. setivimensis</i> 1
		AY015992	<i>B. setivimensis</i> 2
<i>Luciobarbus capito</i>	China	NC020338	<i>L. Capito</i>
<i>Luciobarbus lepineyi</i>	Noun R., Morocco	AY004739	<i>L. lepineyi</i> 2
	Tidili R., Morocco	AY004746	<i>L. lepineyi</i> 3
	Noun R., Morocco	AF145929	<i>L. lepineyi</i> 1
	Draâ R., Morocco	JF798261	<i>L. lepineyi</i> 4
<i>Luciobarbus massaensis</i>	Massa R., Morocco	AF145930	<i>L. massaensis</i> 1
	Zag Mouzen R., Morocco	AY004737	<i>L. massaensis</i> 2
	Tamrhalcht R., Morocco	AY004740	<i>L. massaensis</i> 3
	Assaka R., Morocco	AY004741	<i>L. massaensis</i> 4
<i>Luciobarbus pallaryi</i>	Draâ R., Morocco	AF145927	<i>L. pallaryi</i> 1
	Guir R., Morocco	AY004736	<i>L. pallaryi</i> 2
		AY004745	<i>L. pallaryi</i> 3
	Guir R., Djorf-Torba lake, Algeria	KU577513 ^a	B57 to B080
		KU577514 ^a	
		KU577515 ^b	
		KU577516 ^b	
	Foggaras, Adrar, Algeria	KU577507 ^a	A109 to A137
		KU577508 ^a	
		KU577509 ^a	
		KU577510 ^b	
		KU577511 ^b	
		KU577512 ^b	
<i>Luciobarbus antinorii</i>	Bichri R., Tunisia	AY004725	<i>L. antinorii</i> 1
		AY015989	<i>L. antinorii</i> 2
		AY015990	<i>L. antinorii</i> 3
<i>Luciobarbus moulouyensis</i>	Moulouya River, Morocco	AF145925	<i>L. moulouyensis</i>
<i>Luciobarbus labiosa</i>	Hajera River, Morocco	JF798260	<i>L. labiosa</i>
<i>Luciobarbus issenensis</i>	Souss River, Morocco	AF145928	<i>L. issenensis</i>
<i>Luciobarbus magniatlantis</i>	Oum er-Rbia River, Morocco	AF145926	<i>L. magniatlantis</i>
<i>Luciobarbus callensis</i>	Kebir River, Algeria	AF145931	<i>L. callensis</i>
<i>Luciobarbus biscarensis</i>	El Abiod, Arris, Algeria	AY004726	<i>L. biscarensis</i>
<i>Luciobarbus amguidensis</i>	Imirhou River, Algeria	AY004724	<i>L. amguidensis</i>

^a GenBank accession number of Cytb sequences.

^b GenBank accession number of D-loop sequences.

reported by Zardoya and Doadrio [15], in which the separation between North African, Greek, and Caucasian *Luciobarbus* was estimated to have occurred approximately 3.8 million years before present (BP), while the separation between *Barbus/Luciobarbus* lineages was considered to have occurred through orogenesis, during the Late Miocene, at approximately 8 million BP. Tracer v.1.6 [51] was used to plot the log-likelihood scores against generation time and evaluate run convergence and the burn-in needed before reconstructing a 50% majority rule consensus. The effective sample sizes of all of the parameters of interest were greater than 200. Finally, the trees were summarized with TreeAnnotator v.1.8.2 [49] to obtain a maximum clade credibility tree for the estimation of divergence times.

2.2. Morphological analyses

2.2.1. External morphology

For each specimen, 24 external morphological characteristics were described: 14 metric variables (Fig. 2) and

10 meristic variables relating to the number of scales on the lateral line and the number of soft and spiny rays on each fin (Table 2). The morphological characteristics to be examined were selected on the basis of similar studies [52–58].

2.2.2. Morphology of the cephalic components

The fish heads were boiled, and following their natural decomposition in water, the bones were dried and preserved. From the cephalic components, we selected the dentary, premaxilla, maxilla, and pharyngeal bones.

The classification recommended by Libois et al. [59], Libois and Hallet-Libois [60], and Mahnert and Gery [61] was used to describe the bones. Measurements were taken based on Libois and Hallet-Libois' study [60] using a caliper and an eyepiece micrometer. For each cephalic part studied, the most significant osteological differences were noted. The osteometric variables and biometric indices are shown in Fig. 3 and Table 3.

The external morphological as well as the osteological measurements expressed as ratios (Tables 4 and 5)

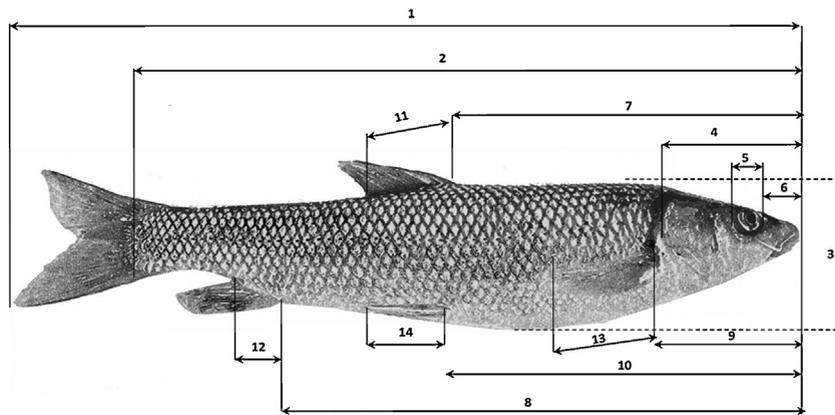


Fig. 2. Measurements made on the barbel specimens: the numbering in this figure indicates the studied metric characteristics: 1. Total length (TL). 2. Standard length (SL). 3. Body height (H). 4. Head length (HeL). 5. Eye diameter (ED). 6. Snout length (SnL). 7. Pre-dorsal length (PDL). 8. Pre-anal length (PAL). 9. Prepectoral length (PPL). 10. Pre-ventral length (PVL). 11. Dorsal fin base length (DL). 12. Anal fin base length (AL). 13. Pectoral fin base length (PL). 14. Ventral fin base length (VL).

Table 2

Listed meristic variables on barbels.

Code	Meristic variables
C	Number of rays on the caudal fin
D spiny	Number of spiny rays on the dorsal fin
D branched	Number of soft rays on the dorsal fin
A spiny	Number of spiny rays on the anal fin
A branched	Number of soft rays on the anal fin
P spiny	Number of spiny rays on the pectoral fin
P branched	Number of soft rays on the pectoral fin
V spiny	Number of spiny rays on the ventral fin
V branched	Number of soft rays on the ventral fin
LL	Number of scales on the lateral line

were studied using discriminant factorial analysis (DFA) (XLSTAT v.2014) to determine the contribution of each index to the differentiation of the two studied populations.

The analysis of meristic variables consists mainly in computing the descriptive statistics, i.e. the mode (Table 5). To compare the two populations, a G test [62] was conducted for each variable, expressed in the form of frequency of occurrence.

The external morphometry of the fish and cephalic parts is based on the study of form. The word “form” refers to both the size and the proportion of the different parts. The comparison of the different “forms” of the cephalic parts is based on the principle of the Procrustes superimposition, which allows all individuals to be considered in the same morphological species to remove the effects of position, size, and orientation [63].

3. Results

3.1. Phylogenetic reconstruction and divergence date estimation

Phylogenetic relationships between haplotypes based on the *cyt b* are shown in Fig. 4. The maximum likelihood and Bayesian trees reveal identical topologies. These

results are congruent with those obtained in previous studies [13,15,16,64,65].

For the sampled Northwest African barbels, the phylogenetic tree reveals a genetic and geographic structuration with three major groups:

- the first corresponds to the *L. lepineyi* species, geographically limited by the Noun and Drâa wadies (Morocco);
- the second includes the *L. massaensis* individuals originating from the Tamrhalcht and Assaka wadies (Massa wadi Basin, Morocco);
- the third includes both the *L. antinorii* population from Chott El-Djerid, located in Southern Tunisia, and all of the *L. pallaryi* individuals located in the Zousfana wadi, including our samples from Bechar and Adrar (Guir wadi Basin, Morocco and Algeria). In the case of this third group, one can distinguish the following: the Tunisian subgroup, including the *L. antinorii* individuals, is strongly supported by the posterior Bayesian probability (PP: 0.92); the “Adrar” subgroup including only Adrar foggaras specimens, with a node that is strongly supported (PP: 1.00; BT: 100); one final subgroup including specimens from the Djorf-Torba Lake (Bechar) can be divided into two subclades (b1 and b2) that are poorly supported (PP: 0.78 and 0.65, respectively), with b1 including the individuals B58, B61, B62, B64, B65, and B80 and b2 all other Bechar specimens. The two *L. pallaryi* individuals (acc. N°: AY004736; AY004745) are also associated with the latter.

In terms of the phylogeographic pattern and population differentiation, the molecular clock (Fig. 5) estimates the separation between the Bechar and Adrar groups as having occurred approximately at 320,000 BP, and the divergence date for the node corresponding to the subclades (b1/b2) was estimated to be 250,000 BP.

3.2. Population structure and genetic diversities

A total of 17 different haplotypes was identified within the 43 mtDNA sequences (1586 pb) of *L. pallaryi* analyzed.

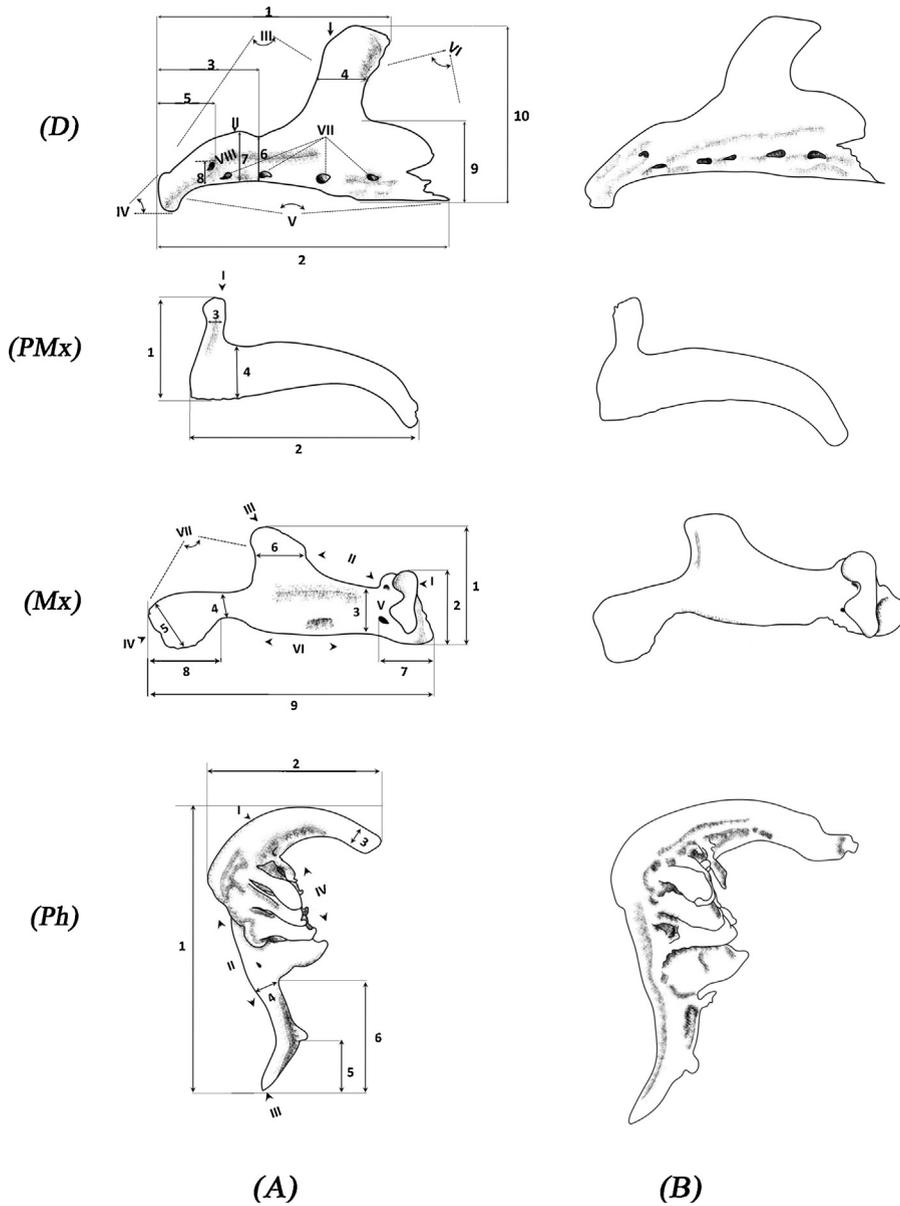


Fig. 3. Measured dimensions of the left bones of *Luciobarbus pallaryi*: a, Adrar population; b, Bechar population. D: dentary; PMx: premaxilla; Mx: maxilla; Ph: pharyngeal bones (three rows of teeth). D I. Superior aboral apophysis (a.a.s). II. Coronoid process (c.a). III. Incisura anterior (i.a). IV. Anterior margin (m.a). V. Lower margin (m.i). VI. Incisura posterior (i.p). VII. Orifice of the lateral line (P). VIII. Foramen (f). 1. Maximum distance between the anterior margin and the posterior edge of the superior aboral apophysis (A). 2. Total length (L). 3. Distance between the anterior margin and the base of the superior aboral apophysis (Y). 4. Width of the superior aboral apophysis (S). 5. Distance between the anterior margin and the posterior edge of the foramen (X). 6. Height of the coronoid process (c'). 7. Maximum height of the coronoid process (C). 8. Distance between the lower margin and the foramen (x'). 9. Height of the lower mastoid aboral (Haai). 10. Maximum dentary height (H). PMx I. Rostral apophysis (p.a.s). 1. Maximum height (H) 2. Total length (L). 3. Width of rostral apophysis (G). 4. Maximum width of premaxilla (E). Mx I. Articular process (a.a.). II. Anterior apophysis (m.a). III. Superior aboral apophysis (a.a.s). IV. Posterior apophysis (a.p). V. Foramen (f). VI. Lower margin (m.i). VII. Posterior margin (m.p). 1. Maximum height of the maxilla (H). 2. Maximum height of the anterior apophysis (A). 3. Minimum height of the maxilla (E). 4. Minimum width of the posterior apophysis (P). 5. Maximum width of the posterior apophysis (G). 6. Width of the superior aboral apophysis (S). 7. Distance between the anterior edge and the posterior edge of the foramen (f). 8. Length of the posterior apophysis (Lap). 9. Total length (L). Ph I. Pharyngeal arch (c.o). II. Posterior margin (m.p). III. Posterior apophysis (a.p). IV. Dentigerous plate (c.d). 1. Total length (L). 2. Maximum height (A). 3. Larger diameter (DS). 4. Posterior diameter (DP). 5. Peduncle length (L.p). 6. Length of the posterior apophysis (L.a.p).

Table 3
Comparison of osteometric ratios for *L. pallaryi*.

Bones	Sites	Adrar (N = 30)			Bechar						F Probability
		Min (mm)	Ave (mm)	Max (mm)	σ	N	Min (mm)	Ave (mm)	Max (mm)	σ	
Dentary	A/L	0.72	0.86	1.01	0.07	21	0.8	0.9	1.01	0.06	< 0.0001
	Y/L	0.28	0.39	0.5	0.06	21	0.35	0.42	0.5	0.04	< 0.0001
	Haai/H	0.46	0.57	0.74	0.07	21	0.5	0.6	0.74	0.06	< 0.0001
	c'/H	0.23	0.31	0.42	0.05	21	0.24	0.33	0.42	0.04	< 0.0001
	C/H	0.26	0.34	0.42	0.05	21	0.26	0.35	0.42	0.05	< 0.0001
	x'/L	0.15	0.25	0.38	0.04	21	0.21	0.27	0.38	0.04	< 0.0001
	c'/L	0.13	0.18	0.25	0.03	21	0.13	0.19	0.25	0.02	< 0.0001
	Y/A	0.38	0.45	0.56	0.04	21	0.42	0.47	0.56	0.03	< 0.0001
	X/Y	0.17	0.24	0.43	0.06	21	0.17	0.22	0.27	0.03	< 0.0001
	Y/L	0.28	0.39	0.5	0.06	21	0.35	0.42	0.5	0.04	< 0.0001
	Laas/L	0.16	0.21	0.26	0.02	21	0.16	0.21	0.26	0.02	0.959
	Laai/L	0.56	0.62	0.7	0.03	21	0.56	0.62	0.68	0.03	0.244
	X/L	0.07	0.09	0.15	0.02	21	0.07	0.09	0.12	0.01	0.824
	H/L	0.53	0.59	0.65	0.03	21	0.53	0.59	0.65	0.04	0.372
Laai/H	0.95	1.06	1.2	0.06	21	0.95	1.05	1.15	0.05	0.8	
Premaxilla	G/H	0.15	0.2	0.26	0.03	20	0.17	0.26	0.32	0.04	< 0.0001
	G/L	0.07	0.1	0.13	0.01	20	0.1	0.13	0.16	0.02	< 0.0001
	H/L	0.41	0.48	0.55	0.03	20	0.45	0.52	0.59	0.04	0.001
	E/H	0.44	0.51	0.73	0.05	20	0.44	0.49	0.55	0.03	0.054
	E/L	0.23	0.25	0.3	0.02	20	0.21	0.25	0.3	0.02	0.304
Maxilla	E/A	0.63	0.74	0.82	0.04	21	0.58	0.66	0.77	0.05	< 0.0001
	H/L	0.31	0.4	0.46	0.03	21	0.3	0.36	0.41	0.03	< 0.0001
	G/E	0.79	1.08	1.27	0.11	21	0.88	1.27	1.59	0.16	< 0.0001
	P/E	0.36	0.46	0.56	0.04	21	0.41	0.61	0.83	0.08	< 0.0001
	F/L	0.17	0.19	0.26	0.02	21	0.1	0.13	0.22	0.03	< 0.0001
	E/H	0.44	0.49	0.63	0.04	21	0.47	0.52	0.57	0.03	0.007
	E/L	0.16	0.19	0.23	0.01	21	0.15	0.19	0.23	0.02	0.062
	Lap/L	0.15	0.23	0.27	0.02	21	0.22	0.25	0.29	0.02	0.027
Pharyngeal bones	Lap/L	0.38	0.43	0.52	0.03	22	0.44	0.48	0.52	0.02	< 0.0001
	Lp/Lap	0.45	0.55	0.73	0.05	22	0.4	0.47	0.59	0.05	< 0.0001
	DS/L	0.07	0.09	0.13	0.01	22	0.09	0.11	0.13	0.01	< 0.0001
	A/L	0.6	0.65	0.8	0.04	22	0.57	0.65	0.73	0.04	0.5382
	DP/A	0.15	0.19	0.25	0.03	22	0.18	0.22	0.29	0.03	0.0002

N: number of individuals; mm: millimetre; Min: minimum; Ave: average; Max: maximum; σ : standard deviation; F: Fischer test.

Table 4
Equality test of the average morphometric ratios for *L. pallaryi*.

Statistics	Adrar (N = 30)		Bechar (N = 22)		F obs	Probability
	Ave (mm)	σ	Ave (mm)	σ		
PL/SL	0.21	0.01	0.17	0.01	213.08	< 0.0001
VL/SL	0.18	0.01	0.14	0.01	172.24	< 0.0001
HeL/PPL	1.07	0.03	0.96	0.04	129.58	< 0.0001
HeL/SL	0.29	0.01	0.25	0.01	109.54	< 0.0001
ED/HeL	0.20	0.03	0.13	0.03	74.31	< 0.0001
H/SL	0.26	0.02	0.22	0.02	46.18	< 0.0001
PDL/SL	0.57	0.02	0.55	0.01	14.18	0.001
PVL/SL	0.54	0.02	0.53	0.03	5.26	0.026
SnL/HeL	0.33	0.04	0.31	0.03	5.25	0.026
DL/SL	0.12	0.01	0.12	0.01	1.39	0.244
AL/SL	0.08	0.01	0.08	0.01	0.51	0.478
PAL/SL	0.81	0.08	0.80	0.03	0.08	0.779
PPL/PDL	0.47	0.03	0.47	0.02	0.01	0.926

N: number of individuals; mm: millimetre; Ave: average; σ : standard deviation; F: Fischer test.

The median-joining method (Fig. 6) also reveals a differentiation between the Adrar and Bechar populations. Indeed, none of the haplotypes is common to the two clades. Four haplotypes characterizing the Adrar population ($h = 4$ out of 24 specimens) are distinguished by a single mutational step

(1 pb difference), of which the predominant haplotype A109 is shared by 21 specimens. By contrast, the Bechar population has a high number of haplotypes ($h = 13$ out of 19 specimens) divided into two groups (b1) and (b2), separated by at least two mutational steps.

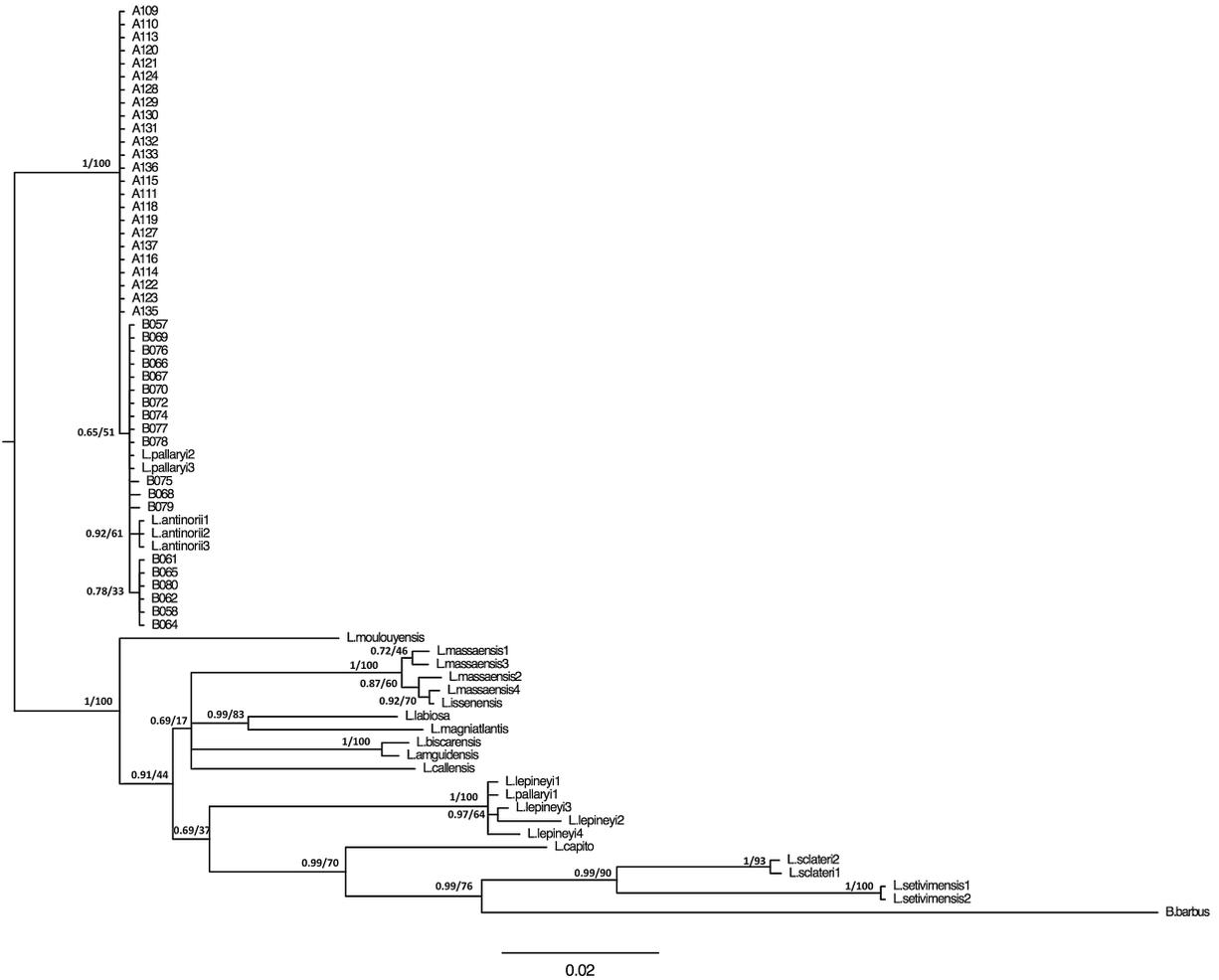


Fig. 4. Bayesian inference and maximum likelihood phylogenetic relationships of the species included in the study, using the TN93 model obtained with the *cyt b* gene. Support values are indicated at the node as follows: posterior probability values for Bayesian Inference/bootstrapped values (%) in the ML analyses.

Table 5
Comparison of meristic data from *L. pallaryi*.

Meristic Variable	Adrar (N = 30)			Bechar (N = 22)			G test	Ddl	Probability
	Min	Max	Mode	Min	Max	Mode			
C	16	22	21	22	25	24	61.29	2	P < 0.001
D branched	7	8	7	7	8	8	4.18	1	P < 0.05
A branched	5	5	5	5	6	6	28.72	1	P < 0.001
P spiny	1	1	1	1	2	2	55.89	1	P < 0.001
P branched	14	18	16	14	16	15	14.10	2	P < 0.001
V spiny	1	1	1	1	2	2	55.89	1	P < 0.001
V branched	8	8	8	5	8	8	20.60	2	P < 0.001
LL	43	43	43	41	47	43	3.55	1	NS

N: number of individuals; Min: minimum; Max: maximum; ddl: degrees of freedom; NS: non significant.

As a consequence, the haplotype diversity is greater for Bechar ($Hd = 0.936 \pm 0.037$) than for Adrar ($Hd = 0.239 \pm 0.113$) populations. In addition, the nucleotide diversity is higher in the Bechar sample ($\pi = 0.0038 \pm 0.0022$) than in the Adrar population ($\pi = 0.0003 \pm 0.0003$).

When compared with other species of the *Barbus* genus, nucleotide diversity is rather low within the Adrar and

Bechar populations. The Italian barbels, *Barbus caninus* found in the Po River Basin ($Hd = 0.617$; $\pi = 0.033$) and *B. tyberinus* from the Tiber River Basin ($Hd = 0.831$; $\pi = 0.018$), are characterized by much higher values [65].

The intra-population divergence is very low for the Adrar samples ($d = 0.47\%$) when compared to the Bechar samples ($d = 5.57\%$). When compared to other *Luciobarbus*

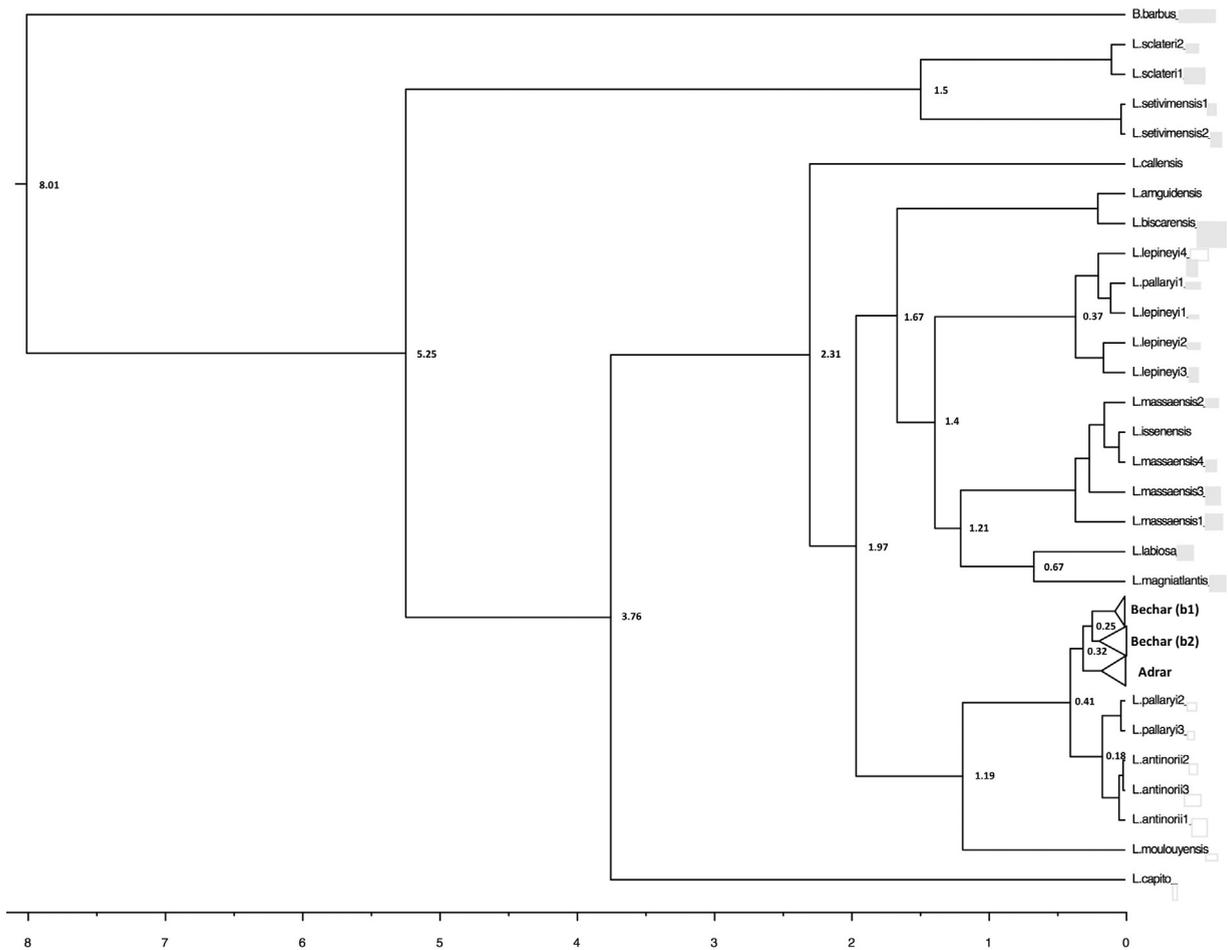


Fig. 5. Divergence times for *Luciobarbus* as estimated with BEAST, using a Bayesian MCMC method with an uncorrelated relaxed-clock model. The divergence times are indicated only for nodes supported by an *a posteriori* probability of > 0.5 . The divergence time corresponds to the median of the *a posteriori* probability distribution of the node's age, in millions of years.

species in which the genetic distance is between 1.4 and 3.2% [66,67], the mean genetic divergence separating the Adrar and Bechar sequences ($d = 6.46\%$; $P < 0.0001$) remains very high, suggesting a strong genetic differentiation ($F_{st} = 0.6$; $P < 0.05$). This results from the absence of any genetic exchange between geographically removed locations (distance equal to approximately 300 km).

The mismatch distribution analysis revealed the signature of a population in recent expansion (unimodal distribution; [38]) for the Adrar group (Fig. 7 A). However, a more heterogeneous distribution characterizes the Bechar group, suggesting a relatively stable population (Fig. 7 B). The expansion signal is also confirmed by the negative significant values of F_s and F_u ($P \leq 0.05$), contrary to the values of Tajima's D neutrality test, F_u and L_i 's test, and the sample standard deviation, which are non-significant for both lineages (Fig. 7).

3.3. External morphology

The external morphological characteristics make it possible to distinguish the studied populations. The

barbel in the Touat d'Adrar region, described by Pellegrin [68] as *B. pallaryi*, corresponds to our observations: a mottled brown fish, with head length equal to one-third of its standard length ($HL = 0.26$ to 0.27), an elongated snout ($SnL/HL = 0.33$ to 0.36), eye diameter one-fifth to one-quarter of the head length ($ED/HL = 0.20$ to 0.25), and dorsal and ventral fins located at the same position.

The barbel from the Djorf-Torba lake (Bechar) corresponds to the indications for *B. figuigensis* described by Pellegrin [69,70] at Figuig, in the basin of the Zousfana wadi: upper brownish and lower whitish skin, head length equal to 0.27 of its size, an elongated snout ($SnL/HL = 0.26$ to 0.37), and a dorsal fin with three spiny rays and eight branched rays.

Moreover, the foggaras barbel is much smaller than that from Djorf-Torba Lake: the size (TL) of the former ranges between 83 and 192 mm, whereas that of the latter ranges between 130 and 413 mm.

Similarly, the Fischer (variance) test shows highly significant differences for the first six variables ($P < 0.0001$, Table 4), which allow total discrimination

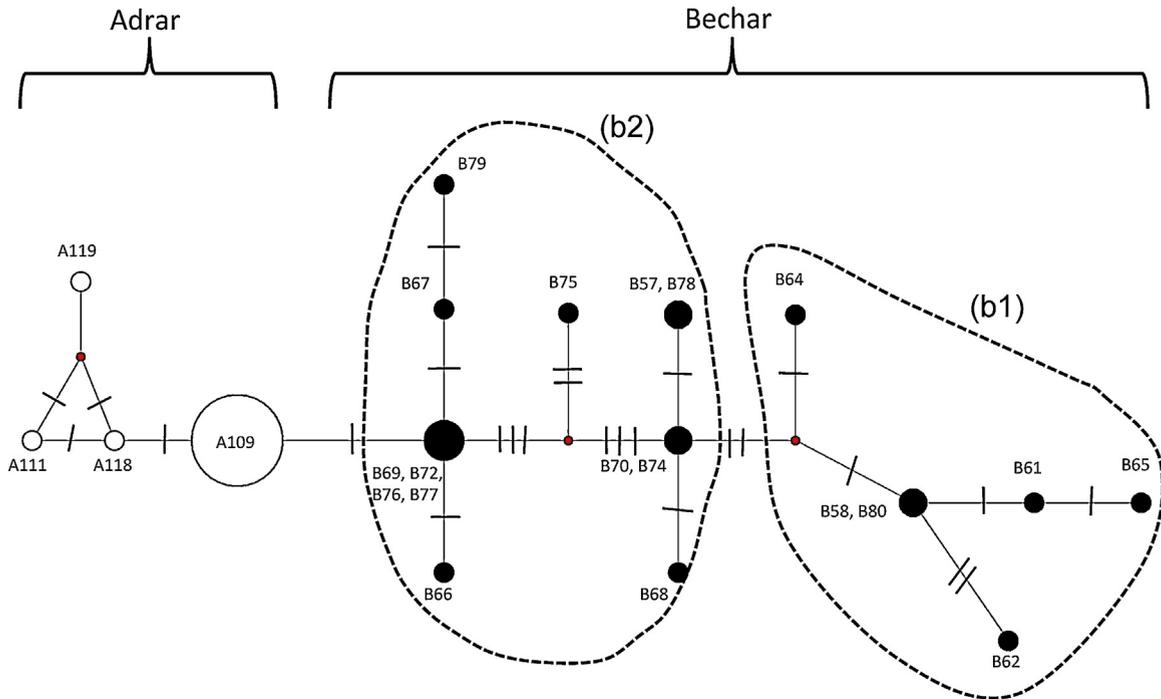


Fig. 6. Haplotype median-joining network of the *cyt b* and D-loop mtDNA markers. The size of the circles is proportional to the haplotype frequencies within the full dataset. The two clades are identified by different colours: Adrar (white circles); Bechar (black circles). The text close to the circles indicates the corresponding sampling names. The numbers of mutations between haplotypes are indicated by lines on the branches. The haplotypes that were not detected in the samples are represented by small red circles.

(100%) between the two groups. The indices, PL/SL, VL/SL, HeL/PPL, and HeL/SL, also make it possible to clearly separate them, with a significant allocation level (98.08%, or one case in 52). The G test also reveals highly significant differences for the meristic variables ($P < 0.0001$; Table 5), with the exception of the number of scales on the lateral line and the number of spiny rays on the dorsal and anal fins, which have similar if not identical values for both populations.

3.4. Morphology of the cephalic components

3.4.1. Dentary

In the case of the Adrar barbel (Fig. 3 A, D), the *incisura anterior* has a sharply rounded crest with a rupture at the level of point (c'). The anterior margin appears to be rectilinear and slightly bilobate. The lower margin is convex in its anterior portion and has four pores. However, in the case of the Bechar barbel (Fig. 3 B, D), the edge of the crest is considerably more rounded, and the anterior margin is visibly bilobate. The anterior portion of the bone is inclined sharply downwards. The lower margin is relatively straight and has four to five pores on its lateral line.

DFA reveals that the first nine ratios are highly significant ($P < 0.0001$; Table 3) and permit complete segregation between the two populations. Similarly, the three ratios (A/L, Y/L, x'/L) alone are sufficient to allow the two groups to be distinguished, with 98.8% of

individuals correctly classified (only one individual was incorrectly classified).

3.4.2. Premaxilla

All of the fifty studied left premaxilla have a similar shape (Fig. 3, PMx). The bone is slightly curved, with a distinct *processus articularis superior*. Although the ratios G/H and G/L confirm that there is a difference between the studied barbels (Table 3), the premaxilla characteristics less reliably distinguish between the Adrar and Bechar specimens. DFA leads to an *a priori* classification that is 86% correct, with a total of seven incorrectly classified individuals.

3.4.3. Maxilla

Through the observation of their shape (Fig. 3, Mx), all of the studied maxilla (Adrar and Bechar) have a superior apophysis; which is clearly detached from the body of the maxilla, with a generally concave rear edge. The lower smooth-edged margin has, at the rear, a sinus defining a clear peduncle at the rear apophysis. The articular apophysis has a protuberance, which is projected to the same level as its upper portion.

Despite these similarities, the superior aboral apophysis and rear apophysis form an approximately 90° angle in the case of the Adrar barbel, whereas, in the case of the Bechar, this angle is greater (~120°). The anterior edge of the superior aboral apophysis is rather smooth, with a strong curvature in the case of the Bechar, whereas in the case of the Adrar, this curve has a rupture at a point of

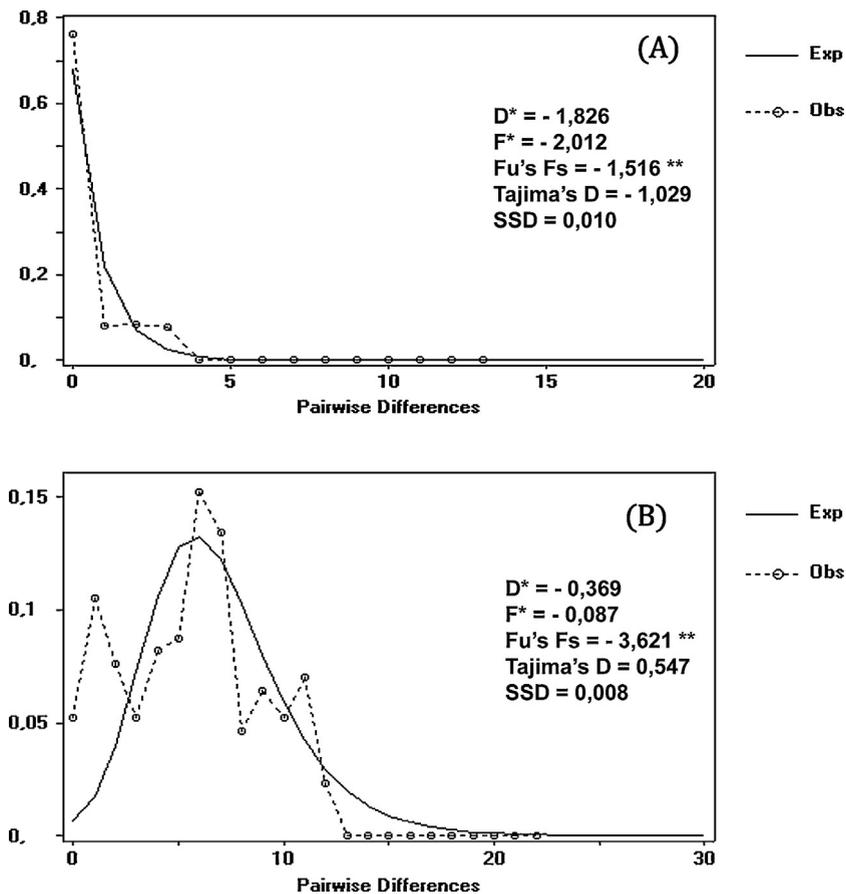


Fig. 7. Mismatch distribution analysis for mtDNA from two groups of *Luciobarbus pallaryi*. A: Adrar; B: Bechar; **: $P < 0.05$.

inflexion at which the width “S” of the aboral apophysis can be measured (Fig. 3A, Mx).

DFA applied to the first five ratios reveals significant discrimination, with just one incorrectly classified individual ($P < 0.0001$; Table 3). In addition, we note that both of the variables P/E and F/L can clearly distinguish between the Djorf-Torba Lake and Adrar foggaras samples, with a correct classification of 98.08% (the same individual remains incorrectly classified).

3.4.4. Pharyngeal bone

All of the pharyngeal bones are falciform, and discrimination between the Adrar and Bechar groups is mainly based on the anterior portion of the bone. This is round and well arched in the first group, whereas the second group has a relatively straight anterior portion, with an abruptly upward-pointing apex. Other observations allow the two pharyngeal bones to be distinguished based on the rear branch of the bone, which is quite narrow in the Adrar and stockier in the case of the Bechar.

All of the studied pharyngeal bones contain nine teeth, implanted on the interior side of the bone, in three rows with a stable arrangement (4-3-2). The dental crowns are well aligned with smooth edges, terminating in a hook.

When DFA is applied to the first three variables ($P < 0.0001$; Table 3), the Adrar and Bechar populations

can be clearly distinguished from each other, with an *a priori* 96.15% correct classification, i.e. two incorrectly classified individuals.

4. Discussion

The phylogenetic analyses conducted on *cyt b* make it possible to group the Saharan lineages of *L. antinorii*, *L. lepineyi*, and *L. pallaryi*, as in previous studies on allozymes [11] and the mitochondrial genome [13]. Whereas Doadrio et al. [11] and Tsigenopoulos et al. [16] suggest that specimens from the Tidili River (Ouarzazate, Drâa, Morocco) (accession number AF145927) correspond to *L. pallaryi* instead of *L. lepineyi*, our results (Figs. 4 and 5), show that this individual corresponds to *L. lepineyi*, thus confirming the findings of Machordom and Doadrio [13].

According to Doadrio et al. [11], the *L. antinorii* lineage, which lives in the Tunisian Sahara, is phylogenetically closer to the Western Sahara species, which explains its grouping with *L. pallaryi* in the same clade.

When compared to previous studies of the phylogenetics of barbels in North Africa [11,13,16], a new mitochondrial lineage referred to as “Adrar” is revealed and shown to have been differentiated probably during the Saalian glaciation period (Middle Quaternary) 320,000 BP (95% HPD: 110,000–550,000 years BP) (Fig. 5). It is possible that the extremely cold and arid conditions during the

Saale–Riss glaciation may have been responsible for a radical decrease in the size of the Adrar population, leading to a major genetic bottleneck and consequently a sharp decline in genetic diversity. It is thus possible to imagine that favorable climatic events approximately 250,000 BP led to the demographic expansion of the *L. pallaryi* population upstream of the Guir Basin.

According to Avise [71], the climatic oscillations of the Quaternary played a major role in elaborating the current geographic distribution of species, including that of their structure and genetic diversity.

Network analysis (Fig. 6) confirms the separation of these two populations, with a geographic structuration: upstream and downstream from the Guir, the gene flow of which was interrupted due to their geographic separation by approximately 300 km, leading to total reproductive isolation, thus explaining the absence of common haplotypes between the two study sites.

The presence of the dominant haplotype (A109) suggests that the current Adrar population could have descended from a single female. It is likely that only one mutation (indeed, one single mutational event) affected the mtDNA of the A109 haplotype carriers, thereby leading to the birth of a small number of other unique haplotypes (A111, A118, and A119). In addition, the very small number of haplotypes characterizing this population reflects the influence of geographic isolation [72].

Regarding the trees (Figs. 4 and 5), the particular structure of a well-separated branch, including the Adrar individuals alone, is evidence of a possible genetic bottleneck produced by a small *L. pallaryi* population, which became isolated in the underground waters of the foggaras and was subsequently able to subsist and evolve independently. The very low nucleotide diversity and mismatch curve confirm the hypothesis that the Adrar population had, at a certain time in its history, a very small number of individuals.

In a given population, when the mismatch distribution is more uniform, the haplotypes indeed have a small divergence [73], which can indicate selection or the influence of stochastic events in the population's history [74], such as a founder effect or the influence of a bottleneck, followed by an expansion [75,76].

However, the high number of haplotypes found in the Bechar population could also be evidence of the recent arrival of individuals from several different lineages into the upstream waters of the Djorf-Torba Lake, together with the non-significant impact of fishing on genetic variability. Fishermen try to catch large fish such as carp (*Hypophthalmichthys molitrix*), while neglecting the barbels (personal observation).

The measurement of haplotype and nucleotide diversities informs about the demographic history of a population [72]. The high value of haplotype diversity combined with the low value of nucleotide diversity leads to the presence of a large number of unique haplotypes, thus suggesting that the Bechar population was formerly subjected to a bottleneck followed by a rapid expansion [77]. The Fu statistic and mismatch distribution (Fig. 7 B) are also indicative of this demographic expansion [37]. According to Simon-Bouhet et al. [72], a polymodal distribution

within a population provides evidence of a mixture of diverging evolutionary lineages.

Morphological and osteological analyses confirm the separation of the Adrar and Bechar lineages (Tables 2, 4, and 5; Fig. 3). Both groups can be recognized on the basis of their meristic and metric characteristics, in particular: prepectoral length, head length, and ventral and pectoral fin lengths. The main bone components—dentary, maxilla, and pharyngeal bones—also contribute to the separation of these two lineages.

Some studies have discriminated between fish species and populations based on biometric indices [53,55,57, 58,78,79], while others have not been able to distinguish between cyprinidae in morphological terms [80–83]. According to Dynes et al. [84], morphological differences between populations of the same species could be phenotypical, since they are related to environmental conditions, especially diet [85].

Indeed, morphology alone is not always relevant in the identification of species. Confronted by these taxonomic difficulties [86], the genetic study of barbel populations [9,11,87,88] should provide indispensable information for the clarification of their systematics and evolutionary variations. As an example, the three barbel species described by Pellegrin [68–70] in the Figuig oases (Morocco)—*Barbus pallaryi*, *B. lepineyi*, and *B. figuigensis*—would, according to Almaça [89], correspond to different stages of growth within the same *B. antinorii* species described by Boulenger [90] in the Fatnassa oases (Chott El Jerid, Tunisia). Nevertheless, the results of Doadrio et al. [11] and Machordom and Doadrio [13] do not correspond to the taxonomic propositions of Almaça [89]. According to Doadrio et al. [11], the morphological similarities between the three species (*B. antinorii*, *B. pallaryi*, and *B. lepineyi*) are the consequence of an adaptive response to environmental conditions. It has been shown that the early reproduction of some species of fish can be related to an adaptive strategy (physiological and behavioral) to resist the stress associated with the environmental conditions [91]. Indeed, a reduced size at initial maturity linked to the environment was reported for *Ethmalosa fimbriata* (Clupeidae) and *Sarotherodon melanotheron* (Cichlidae) living in the brackish estuaries of the Casamance and Sine Saloum Rivers (Senegal) [92], *Tilapia zillii* in small ponds [93], and female *S. melanotheron* held in rearing ponds as compared to natural conditions [94].

In the Guir Basin, the morphological, osteological, and genetic characteristics make it possible to clearly distinguish between the two lineages of *L. pallaryi*, both upstream and downstream. In addition, the data concerning size and sexual maturity reveals considerable geographic variability between specimens captured upstream in the Djorf-Torba Lake and those fished in the downstream Adrar foggaras. The latter begin reproducing at a highly juvenile stage (females reach sexual maturity at 83 mm; personal observation). This is therefore not a matter of growth stages, as suggested by Almaça [89]. The biological changes affecting the *L. pallaryi* population of the Adrar are probably related to the ecological conditions of the foggaras. Neoteny is a form of adaption to the difficult conditions of the Western Sahara, in particular drought,

climatic aridity, and the relatively high salinity of the water table. These observations lead to the hypothesis that the ecological conditions of these habitats could cause the barbel to adapt its behavior and phenotype.

5. Conclusion

This study on the *L. pallaryi*, an endemic species of Northwest Africa, aimed to date any possible bottleneck and expansion events as detected through genetic techniques and to test the influence of climatic variations during the Middle Quaternary on the distribution of this species in the Guir Basin (Algeria). In this context, the present study has made it possible to contribute the following new elements:

- the presence of two populations within this species, which are highly differentiated by their genetic structure and geographic distribution upstream and downstream of the Guir Basin;
- the discovery of a new “Adrar” lineage that constitutes a highly interesting evolutionary model: on the one hand, its extreme geographic isolation allows it to be differentiated independently, while, on the other hand, this group of fish is probably the most threatened of the Saharan barbel species. In view of the fact that it lives in the underground waters (foggaras) of the Great Western Erg, these characteristics make it of particular interest for the study of evolutionary and ecologically adaptive processes;

Given that the upstream (Bechar) and downstream (Adrar) parts of the Guir are separate areas and that the *L. pallaryi* populations can be differentiated on the basis of their morphological, osteological, biological, and genetic characteristics, we propose that this species be distinguished at the taxonomic level as a subspecies: *Luciobarbus pallaryi pallaryi* (Pellegrin, 1919) in the (Adrar) foggaras and *Luciobarbus pallaryi figuigensis* (Pellegrin, 1939) in the upper basin of the Guir and Zousfana waddies, according to the taxonomic priorities.

Further studies on the genetics of Saharan barbel populations should include additional samples taken from other geographic regions, such as Tunisia and eastern Morocco, in order to gain an even more refined determination of its population structure.

Acknowledgements

We extend our sincere thanks to all of those who contributed to this research: Berraki Arezki, Director for the Control, Maintenance and Operation of the ANBT-Alger infrastructures; Sabiha Aguenini, environmental engineer, ANBT-Alger, Algeria; Benatia Fateh and Boubaker Labeled, in charge of postgraduate research and external relations at the University of Biskra, Algeria; Brahimi Souad, researcher at the University of Batna, Algeria; René Rosoux, Director of the Natural Sciences Museum of Orléans, France; Caroline Nieberding, Professor at the Catholic University of Louvain, Belgium. We are also grateful for the assistance provided by Alain Vanderpoorten, Jairo Patino, Laurent Gohy, and

Clémence Germain, researchers at Liège University, Belgium. Lastly, we would like to thank Victoria Grace (www.english-publications.com) for editing the manuscript.

This paper is publication BRC 351 of the Biodiversity Research Center (Université catholique de Louvain).

References

- [1] R.G. Harrison, Hybrid zones and the evolutionary process, Oxford University Press, New York, 1993, 374 p.
- [2] M. Kirkpatrick, N.H. Barton, Evolution of a species' range, *Am. Nat.* 150 (1997) 1–23.
- [3] F. Dufresne, E. Bourget, L. Bernatchez, Differential patterns of spatial divergence in microsatellite and allozyme alleles: further evidence for locus-specific selection in the acorn barnacle, *Semibalanus balanoides?* *Mol. Ecol.* 11 (2002) 113–123.
- [4] M. Lomolino, B. Riddle, J. Brown, *Biogeography*, 3rd ed, Sinauer Assoc., Sunderland, MA, USA, 2006.
- [5] E. Mayr, *Animal species and evolution*, Harvard University Press, Cambridge, MA, USA, 1963, 812 p.
- [6] S. Gavrilets, A. Hastings, Founder effect speciation: a theoretical reassessment, *Am. Nat.* 147 (1996) 466–491.
- [7] G.J. Howes, The phylogenetic position of the Yugoslavian Cyprinid fish genus *Aulopyge* Heckel, 1841, with an appraisal of the genus *Barbus* Cuvier & Cloquet, 1816, and the subfamily Cyprinidae, *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool.* 52 (1987) 165–196.
- [8] P. Berrebi, G. Lamy, G. Cattaneo-Berrebi, J.F. Renno, Variabilité génétique de *Barbus meridionalis* Risso (Cyprinidae) : une espèce quasi monomorphe, *Bull. Fr. Pêche. Piscic.* 310 (1988) 77–84.
- [9] I. Doadrio, Phylogenetic relationships and classification of west palaeartic species of the genus *Barbus* (Osteichthyes, Cyprinidae), *Aquat. Living Resour.* 3 (1990) 265–282.
- [10] P. Berrebi, Speciation of the genus *Barbus* in the north Mediterranean Basin: recent advances from biochemical genetics, *Biol. Conserv.* 72 (1995) 237–249.
- [11] I. Doadrio, R. Bouhadad, A. Machordom, Genetic differentiation and biogeography in Saharan populations of the genus *Barbus* (Osteichthyes, Cyprinidae), *Folia Zool.* 47 (1998) 7–20.
- [12] C.S. Tsigenopoulos, P. Berrebi, Molecular phylogeny of North Mediterranean freshwater barbs (genus *Barbus*: Cyprinidae) inferred from cytochrome *b* sequences: Biogeographic and systematic implications, *Mol. Phylogenet. Evol.* 14 (2000) 165–179.
- [13] A. Machordom, I. Doadrio, Evidence of a cenozoic Betic-Kabilian connection based on freshwater fish phylogeography (*Luciobarbus*, Cyprinidae), *Mol. Phylogenet. Evol.* 18 (2001) 252–263.
- [14] I. Doadrio, J.A. Carmona, A. Machordom, Haplotype diversity and phylogenetic relationships among Iberian barbels (*Barbus*, Cyprinidae) reveal two evolutionary lineages, *J. Hered.* 93 (2002) 140–147.
- [15] R. Zardoya, I. Doadrio, Molecular evidence on the evolutionary and biogeographical patterns of European cyprinids, *J. Mol. Evol.* 49 (1999) 227–237.
- [16] C.S. Tsigenopoulos, J.D. Durand, E. Ünlü, P. Berrebi, Rapid radiation of the Mediterranean *Luciobarbus* species (Cyprinidae) after the Messinian salinity crisis of the Mediterranean Sea, inferred from mitochondrial phylogenetic analysis, *Biol. J. Linn. Soc.* 80 (2003) 207–222.
- [17] P. Nosil, Adaptive population divergence in cryptic color-pattern following a reduction in gene flow, *Evolution* 63 (2009) 1902–1912.
- [18] A. Camargo, B. Sinervo, J.W. Sites, Lizards as model organisms for linking phylogeographic and speciation studies, *Mol. Ecol.* 19 (2010) 3250–3270.
- [19] R.R. Schoch, N.B. Fröbisch, Metamorphosis and neoteny: alternative pathways in an extinct amphibian clade, *Evolution* 60 (2006) 1467–1475.
- [20] F. Alayne-Street, L'environnement à l'âge glaciaire, in: A. Sherratt (Ed.), *Encyclopédie d'archéologie*, Éditions du Fanal, Paris, 1981, pp. 52–56.
- [21] J. Haffer, Speciation in Amazonian forest birds, *Science* 165 (1969) 131–137.
- [22] G.M. Hewitt, Post-glacial re-colonization of European biota, *Biol. J. Linn. Soc.* 68 (1999) 87–112.
- [23] G.M. Hewitt, The genetic legacy of the Quaternary ice ages, *Nature* 405 (2000) 907–913.
- [24] V. Deffontaine, R. Libois, P. Kotlik, R. Sommer, C. Nieberding, E. Paradis, J.B. Searle, J.R. Michaux, Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*), *Mol. Ecol.* 14 (2005) 1727–1739.

- [25] S.R. Palumbi, Nucleic acids II: The polymerase chain reaction, in: D.M. Hillis, C. Moritz, B.K. Mable (Eds.), *Molecular Systematics*, 2nd ed., Sinauer, Sunderland, MA, USA, 1996.
- [26] A. Perdices, I. Doadrio, The molecular systematics and biogeography of the European cobitids based on mitochondrial DNA sequences, *Mol. Phylogenet. Evol.* 19 (2001) 468–478.
- [27] S.A. Nwafili, O.O. Soyinka, T.X. Gao, Levels and patterns of genetic diversity in wild *Chrysichthys nigrodigitatus* in the Lagos Lagoon complex, *Afr. J. Biotechnol.* 11 (2012) 15748–15754.
- [28] K. Katoh, D.M. Standley, MAFFT Multiple sequence alignment Software Version 7: Improvements in performance and usability, *Mol. Biol. Evol.* 30 (2013) 772–780.
- [29] L. Excoffier, G. Laval, S. Schneider, Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis, *Evol. Bioinform. Online* 1 (2005) 47–50.
- [30] M. Nei, *Molecular Evolutionary Genetics*, Columbia University Press, New York, 1987.
- [31] F. Tajima, Measurement of DNA polymorphism, in: N. Takahata, A.G. Clark (Eds.), *Mechanisms of molecular evolution*, Sinauer Associates Inc., Sunderland, 1993, pp. 37–59.
- [32] B.S. Weir, C.C. Cockerham, Estimating F-statistics for the analysis of population structure, *Evolution* 38 (1984) 1358–1370.
- [33] M. Kimura, Estimation of evolutionary distances between homologous nucleotide sequences, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78 (1981) 454–458.
- [34] K. Tamura, G. Stecher, D. Peterson, A. Filipiński, S. Kumar, *Molecular Evolutionary Genetics Analysis: MEGA version 6.0*, *Mol. Biol. Evol.* 30 (2013) 2725–2729.
- [35] F. Tajima, The effect of change in population size on DNA polymorphism, *Genetics* 123 (1989) 597–601.
- [36] Y.X. Fu, W.H. Li, Statistical tests of neutrality of mutations, *Genetics* 133 (1993) 693–709.
- [37] Y.X. Fu, Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection, *Genetics* 147 (1997) 915–925.
- [38] A.R. Rogers, H. Harpending, Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences, *Mol. Biol. Evol.* 9 (1992) 552–569.
- [39] S. Schneider, L. Excoffier, Estimation of demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: Application to human mitochondrial DNA, *Genetics* 152 (1999) 1079–1089.
- [40] H.J. Bandelt, P. Forster, A. Röhl, Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies, *Mol. Biol. Evol.* 16 (1999) 37–48.
- [41] J. Felsenstein, Evolutionary tree from DNA sequences: a maximum likelihood approach, *J. Mol. Evol.* 17 (1981) 368–376.
- [42] A.L. Bazinet, D.J. Zwickl, M.P. Cummings, Agateway for phylogenetic analysis powered by grid computing featuring GARLI 2.0, *Syst. Biol.* 63 (2014) 812–818.
- [43] K. Tamura, M. Nei, Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees, *Mol. Biol. Evol.* 10 (1993) 512–526.
- [44] D. Darriba, G.L. Taboada, R. Doallo, D. Posada, jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing, *Nat. Methods* 9 (2012) 772.
- [45] J. Sukumaran, M.T. Holder, SumTrees: Phylogenetic tree Summarization. 4.0.0 (Jan 31 2015), 2015 <https://github.com/jeetsukumaran/DendroPy>.
- [46] J. Sukumaran, M.T. Holder, DendroPy: a Python library for phylogenetic computing, *Bioinformatics* 26 (2010) 1569–1571.
- [47] F. Ronquist, M. Teslenko, P. Mark, D.L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M.A. Suchard, J.P. Huelsenbeck, MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large, model space, *Syst. Biol.* 61 (2012) 539–542.
- [48] A. Rambaut, FigTree v1.4.2, 2009 <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.
- [49] A.J. Drummond, M.A. Suchard, D. Xie, A. Rambaut, Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7, *Mol. Biol. Evol.* 29 (2012) 1969–1973.
- [50] A. Drummond, S. Ho, M. Phillips, A. Rambaut, Relaxed phylogenetics and dating with confidence, *PLoS Biol.* 4 (2006) 88.
- [51] A. Rambaut, M.A. Suchard, D. Xie, A.J. Drummond, Tracer v1.6, 2014 <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- [52] J. Goubier, Biogéographie, biométrie et biologie du sandre, *Lucioperca lucioperca* (L.), Osteichthyan, Percidé, Univ. Claude-Bernard, Lyon, 1975, [thèse de doctorat ès sciences], 259 p.
- [53] C. Lévêque, D. Paugy, G.G. Teugels, Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres d'Afrique de l'Ouest, Musée royal de l'Afrique centrale, Tervuren, Belgium, 1990, 385 p.
- [54] M.L.J. Stiassny, G.G. Teugels, C.D. Hopkins, Poissons d'eaux douces et saumâtres de basse Guinée, ouest de l'Afrique centrale, IRD/Museum national d'histoire naturelle/MRAC, Paris & Brussels, 2007, 805 p.
- [55] B. Adepo-Gourène, G. Gourène, Différenciation morphologique des populations naturelles d'une sous-espèce de tilapia *Sarotherodon melanotheron melanotheron* Rüppell, 1852 (Teleostei; Cichlidae) de Côte d'Ivoire, *Sci. Nat.* 5 (2008) 15–27.
- [56] O. Turki, M. M'helti, A. Chriki, M.M. Kraïem, Caractérisation et variation phénotypique et biologique des deux sexes du sandre *Sander lucioperca* (1758) (teleosteen, percidae) dans la retenue de barrage de Nebhana (Tunisie centrale), *Bull. Inst. Nat. Sci. Tech. Mer Salammbô* 36 (2009) 75–85.
- [57] S.M. Fagnon, A. Chikou, I. Youssao, P. Laleye, Caractérisation morphologique des populations de *Sarotherodon melanotheron* (Pisces, Cichlidae) en eaux douces et saumâtres au Sud Bénin, *Int. J. Biol. Chem. Sci.* 7 (2013) 619–630.
- [58] A. Vrevene, I. Zamba, V. Mamonekene, T. Geerinckx, Description of *Notoglanidium pembedati* new species (Siluriformes: Claroteidae) from the Kouilou-Niari River, Republic of the Congo, *Zootaxa* 3691 (2013) 153–164.
- [59] R.M. Libois, C. Hallet-Libois, R. Rosoux, Éléments pour l'identification des restes crâniens des poissons dulçaquicoles de Belgique et du Nord de la France. I. Anguilliformes, Gastérostéiformes, Cyprinodontiformes, Perciformes. Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie. Sér. A. n° 3, CRA-CNRS, Valbonne, 1987, 15 p.
- [60] R.M. Libois, C. Hallet-Libois, Éléments pour l'identification des restes crâniens des poissons dulçaquicoles de Belgique et du Nord de la France. II. Cypriniformes. Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie. Sér. A. n° 4, CRA-CNRS, Valbonne, 1988, 24 p.
- [61] V. Mahnert, J. Gery, La mâchoire supérieure de certains *Barbus* (Pisces, Cypriniformes) africains, *Rev. Suisse Zool.* 84 (1977) 229–236.
- [62] R. Sokal, J. Rohlf, *Biometry*, 2nd ed., Freeman & Co, New York, 1981, 859 p.
- [63] T. Cucchi, M. Baylac, A. Evin, O. Bignon-Lau, J.-D. Vigne, Morphométrie géométrique et archéozoologie : Concepts, méthodes et applications, in: M. Balasse, J.-P. Brugal, Y. Dauphin, E.-M. Geigl, C. Oberlin, I. Reiche (Eds.), *Messages d'os – Archéométrie du squelette animal et humain*, Éditions des archives contemporaines, collection Sciences archéologiques, Paris, 2015, pp. 197–216.
- [64] H.F. Gante, Diversification of Circum-mediterranean barbels, changing diversity, in: O. Grillo, G. Venora (Eds.), *Changing Diversity in Changing Environment*, InTech, 2011, pp. 283–298. <http://dx.doi.org/10.5772/24639> (Available from: <http://www.intechopen.com/books/changing-diversity-in-changing-environment/diversification-of-circum-mediterranean-barbels>).
- [65] L. Buonerba, Phylogeography of Italian barbels (Cyprinidae, *Barbus*) inferred by mitochondrial and nuclear markers, University of Insubria, Varese, Italy, 2010, [PhD Thesis], 93 p.
- [66] L. Buonerba, L. Pompei, M. Lorenzoni, First record of Iberian barbel *Luciobarbus graellsii* (Steindachner, 1866) in the Tiber River (Central Italy), *BiolInvasions Rec* 2 (2013) 297–301.
- [67] H.F. Gante, A role for introgressive hybridization in the evolution of freshwater fishes: the case-study of Iberian *Barbus* (Teleostei, Cyprinidae), Arizona State University, Phoenix, 2009, PhD Thesis, 190 p.
- [68] J. Pellegrin, Cyprinidae: *Barbus pallaryi*, *Bull. Soc. Zool. France* 43 (1919) 322–324.
- [69] J. Pellegrin, Sur une variété nouvelle du *Barbus callensis* C.V. provenant de l'oasis de Figuig (Maroc), *Bull. Soc. Zool. France* 38 (1913) 119–124.
- [70] J. Pellegrin, Les barbeaux de l'Afrique du Nord française : description d'une espèce nouvelle, *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc* 19 (1939) 1–4.
- [71] J.C. Avise, *Molecular markers, natural history and evolution*, Chapman & Hall, New York, 1994, 511 p.
- [72] J.C. Avise, *Phylogeography: the history and formation of species*, Harvard Univ. Press, Cambridge, MA, USA, 2000.
- [73] B. Simon-Bouhet, P. Garcia-Meunier, F. Viard, Multiple introductions promote range expansion of the mollusk *Cyclope neritea* (Nassariidae) in France: Evidence from mitochondrial sequence data, *Mol. Ecol.* 15 (2006) 1699–1711.
- [74] J.C. Avise, J.F. Shapira, S.W. Daniel, C.F. Aquadro, R.A. Lansman, Mitochondrial DNA differentiation during the speciation process in *Peromyscus*, *Mol. Biol. Evol.* 1 (1983) 38–56.
- [75] M.E. D'Amato, G.R. Carvalho, Population genetic structure and history of the long-tailed hake, *Macrurus magellanicus*, in the SW Atlantic as revealed by mtDNA RFLP analysis, *ICES J. Mar. Sci.* 62 (2005) 247–255.
- [76] V. Delfontaine, Histoire évolutive du campagnol roussâtre (*Myodes (Clethrionomys) glareolus*) en Eurasie, Université de Liège, Belgium, 2008, [Thèse doct. sciences], 189 p.
- [77] W.S. Grant, B.W. Bowen, Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation, *J. Hered.* 89 (1998) 415–426.
- [78] G. Gourène, G.G. Teugels, Différenciation morphologique de souches des tilapias: *Oreochromis niloticus* et *O. aureus* (Teleostei ; Cichlidae) utilisées en pisciculture, *Cybiurn* 17 (1993) 343–355.

- [79] R. Libois, M. Fareh, A. Brahim, R. Rosoux, Régime alimentaire et stratégie trophique saisonnière de la loutre d'Europe, *Lutra lutra*, dans le Moyen Atlas (Maroc), *Rev. Écol. (Terre & Vie)* 70 (2015) 314–327.
- [80] C. Almaça, Sur la systématique des barbeaux marocains (Pisces, Cyprinidae, *Barbus*), *Arq. Mus. Boc.* 1 (7) (1966) 111–121.
- [81] C. Almaça, Révision critique de quelques types de cyprinidés d'Europe et d'Afrique du Nord des collections de Muséum national d'histoire naturelle, *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris* 40 (1969) 1116–1144.
- [82] M. Boumaïza, Recherches sur les eaux courantes de Tunisie : inventaire faunistique, écologie et biogéographie, Faculté des sciences, Tunis, 1994, [Thèse de doctorat d'État], 429 p.
- [83] M. Boumaïza, J.-P. Quignard, Description comparative des deux espèces de *Pseudophoxinus* (Pisces, Cyprinidae) de la Tunisie, *Bull. Soc. Sci. Nat. Tunisie* 26 (1996) 21–27.
- [84] J. Dynes, P. Magnan, L. Bernatchez, M.A. Rodríguez, Genetic and morphological variations between two forms of lacustrine brook charr, *J. Fish. Biol.* 54 (1999) 955–972.
- [85] T. Dkhil-Abbes, M.M. Kraïem, Variabilité morphologique des populations du genre *Pseudophoxinus* dans les eaux douces tunisiennes, *Cybiu* 35 (2011) 33–38.
- [86] C. Almaça, Studies on taxonomy, biogeography, and speciation in Euro-Mediterranean *Barbus* (*Barbus* s. s.), *Arq. Mus. Boc.* 2 (28) (1994) 455–462.
- [87] P. Berrebi, Contribution à l'étude du sous genre *Labeobarbus* (genre *Barbus*, poissons Cyprinidés) au Maroc, *Bull. Inst. Sci. Rabat* 5 (1981) 59–72.
- [88] P. Berrebi, Speciation of the genus *Barbus* in the north Mediterranean basin: recent advances from biochemical genetics, *Biol. Conserv.* 72 (1995) 237–249.
- [89] C. Almaça, Sur les barbeaux (genre et sous-genre *Barbus* de l'Afrique du Nord), *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris* 42 (1970) 141–158.
- [90] G.A. Boulenger, Catalogue of the fresh water fish of Africa, *Br. Museum Nat. Hist.* 2 (1911) 112–113.
- [91] J.-J. Albaret, Les peuplements des estuaires et des lagunes, IRD Éditions 564 (2006) 355–379.
- [92] J.-J. Albaret, P.S. Diouf, Diversité des poissons des lagunes et des estuaires ouest africains, *Ann. Mus. r. Afr. centr. Zool. Tervuren* 275 (1994) 165–177.
- [93] G. Fryer, T.D. Iles, The cichlid fishes of the great lakes of Africa. Their biology and evolution, Oliver & Boyd, Edinburgh, UK, 1972, 641 p.
- [94] M. Legendre, L. Trebaol, Efficacité de l'incubation buccale et fréquence de ponte de *Sarotherodon melanotheron* (Rüppel, 1852) en milieu d'élevage (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire), *ICLARM Conf. Proc.* 41 (1996) 375–386.



<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4277.1.3>

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:58DE9D03-DE8D-4FEF-84FE-46D353AFB347>

***Luciobarbus chelifensis* and *L. mascarensis*, two new species from Algeria (Teleostei: Cyprinidae)**

AMINA BRAHIMI^{1,5,6}, JÖRG FREYHOF², ARNAUD HENRARD^{3,4} & ROLAND LIBOIS⁵

¹Department of Agronomy, University of Mohamed Kheider, BP 145 RP, 07000 Biskra, Algeria. E-mail: minagro005@yahoo.fr

²Leibniz-Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries (IGB), Müggelseedamm 310, 12587 Berlin, Germany.

E-mail: j.freyhof@igb-berlin.de

³Earth and life Institute, Biodiversity research Center, UCL-17. 07. 04, Bâtiment Carnoy, Croix du Sud, 5, B-1348, Louvain-la-Neuve, Belgium. E-mail: arnaud.henrard@uclouvain.be

⁴Royal Museum for Central Africa, Leuvensesteenweg 13, 3080 Tervuren, Belgium.

⁵Zoogeography Research Unit, Department of Biology, Ecology and Evolution, University of Liège, Chemin de la vallée 4 (Bât. B22) 4000 Sart Tilman, Belgium. E-mail: roland.libois@ulg.ac.be

⁶Corresponding author. E-mail: minagro005@yahoo.fr

Abstract

Cyprinids of the genus *Luciobarbus* are the most abundant and widespread fishes in most freshwater ecosystems in the Maghreb. In the Mediterranean basin of Morocco, Algeria and Tunisia, all species of *Luciobarbus*—with exception of *L. guercifensis*—are superficially very similar and are distinguished mostly by minor morphometric characters. Molecular characters distinguish all species well and nine species are recognised from the area, two of them described here. *Luciobarbus chelifensis*, from the Chelif River drainage in Algeria, is distinguished by having 41–43+1–2 lateral line scales and a very short anal fin (18–19% SL). *Luciobarbus mascarensis*, from the Macta River drainage in Algeria, is distinguished by having usually 41+1–2 lateral line scales, a long anal-fin (19–22%) and a short caudal peduncle (15–17% SL). An identification key is given for all African Mediterranean *Luciobarbus* species except for *L. callensis* and *L. rifensis*, which could not be distinguished.

Key words: North Africa, Mediterranean biodiversity hotspot, Morphology, Cytochrome b, D-loop control region

Introduction

Incomplete knowledge of biodiversity remains a stumbling block for conservation planning and even occurs within globally important Biodiversity Hotspots (Geiger *et al.* 2014). The Mediterranean area is one of these globally important Biodiversity Hotspots (Myers *et al.* 2000) and Geiger *et al.* (2014) pointed on a high number of potentially undescribed freshwater fishes in that area, including cyprinid fishes of the genus *Luciobarbus* from the Maghreb. Barbels of the genus *Luciobarbus* are widespread and species-rich in the Maghreb countries Tunisia, Algeria and Morocco. Almost all species had been described in the 19th and early 20th century and the last comprehensive reviews were published by Pellegrin (1920, 1939). In the early 21st century, African *Luciobarbus* species had been involved in several molecular studies shedding some light to the diversity of this group of fishes (Machordom & Doadrio 2001, Tsigenopoulos *et al.* 2003, Geiger *et al.* 2014, Brahimi *et al.* 2016). The results of these studies suggested the occurrence of several undescribed *Luciobarbus* species in the Maghreb. Only very recently, some *Luciobarbus* species groups have been reviewed and new species have been described (Casal-Lopez *et al.* 2015, Doadrio *et al.* 2016a, 2016b).

The above-mentioned studies suggest that six *Luciobarbus* species (Fig. 2) occur in the African rivers flowing to the Mediterranean Sea: *L. rifensis* in the Mediterranean Laou River drainage and some Atlantic rivers in Morocco, *L. guercifensis* and *L. yahyaouii* in the Moulouya River drainage and some small adjacent coastal rivers in Morocco, *L. leptogon* in the small coastal rivers around Algiers in Algeria, *L. setivimensis* in the Soummam

River drainage and some small rivers in the Bay of Bedjaia in Algeria and *L. callensis* being widespread in Tunisia west to the Kebir River drainage in eastern Algeria. Furthermore, *L. biscariensis* (Fig. 2) is widespread in the Shott Melghir basin, El Hodna (Keddara) lake basin and the Chiffa River drainage, all being endorheic waters in Algeria. Results from molecular studies (Tsigenopoulos *et al.* 2003, Geiger *et al.* 2014) indicate, that there might be one additional, undescribed *Luciobarbus* species in the Algerian Macta River drainage. During our studies, we found another undescribed species in the Algerian Chelif River drainage, not detected by previous studies. It is the aim of this study to describe these two new species.

Material and methods

Morphology. After anaesthesia, fishes were fixed in 5% formaldehyde and stored in 70% ethanol or directly fixed in 99% ethanol. Measurements were made point-to-point, with a dial caliper and recorded to 0.1 mm. Two measurements were taken over projections to the body axis: pre-dorsal length and pre-pelvic length. Other methods for measurements and all counts follow Kottelat & Freyhof (2007). Standard length (SL) is measured from the tip of the snout to the posterior extremity of the hypural complex. The length of the caudal peduncle is measured from behind the base of the last anal-fin ray to the posterior extremity of the hypural complex, at mid-height of the caudal-fin base. The first unbranched dorsal and anal-fin rays are hidden in the skin and unbranched rays were counted from X-ray pictures. The position of the dorsal-fin origin was determined from x-ray pictures and not from preserved materials directly. The last two branched rays articulating on a single pterygiophore in the dorsal and anal fins are counted as "1½". Scales in lateral series are counted along the midlateral line from the first one to touch the shoulder girdle to the last scale at the posterior extremity of the hypural complex. The scales on the caudal-fin base are separated by +. The holotype is included in the calculation of ranges, means and SD.

Abbreviations used. SL, standard length; HL, lateral head length. Collection codes: FSJF, Fischsammlung J. Freyhof, Berlin; RMCA, Royal Museum for Central Africa, Tervuren; ZFMK, Zoologisches Forschungsmuseum A. Koenig, Bonn. Authors of species names are listed in Table 1.

TABLE 1. Species names mentioned in this study, and their authors.

<i>Barbus barbatus</i> Linnaeus, 1758
<i>Luciobarbus biscarensis</i> (Boulenger, 1911)
<i>Luciobarbus callensis</i> (Valenciennes, 1842)
<i>Luciobarbus guercifensis</i> Doadrio, Perea & Yahyaoui, in Doadrio, Casal-López, Perea & Yahyaoui, 2016
<i>Luciobarbus leptopogon</i> (Schimper, 1834)
<i>Luciobarbus setivimensis</i> (Valenciennes, 1842)
<i>Luciobarbus yahyaouii</i> Doadrio, Casal-López & Perea, 2016
<i>Luciobarbus rifensis</i> Doadrio, Casal-Lopez & Yahyaoui in Casal-Lopez, Perea, Yahyaoui & Doadrio, 2015

Molecular analysis. We were able to generate 53 new mitochondrial sequences (cyt b and D-loop) for eight *Luciobarbus* species (*L. biscarensis*, *L. callensis*, *L. chelifensis*, *L. leptopogon*, *L. mascarensis*, *L. rifensis*, *L. setivimensis* and *L. yahyaouii*). From NCBI Genbank, 28 additional mitochondrial sequences from African Mediterranean *Luciobarbus* species were downloaded (Table 2). *Barbus barbatus* was used as outgroup. Polymerase chain reaction (PCR) amplification and sequencing were applied to two fragments of the mitochondrial genome: cytochrome b (cyt b) and D-loop control region, amplified using GLUDG.L (Palumbi 1996) and H16460 primers (Perdices & Doadrio 2001) for cyt b, while the D-loop was amplified using L15923 (Iguchi *et al.* 1997) and H16500 primers (Nishida *et al.* 1998). Sequences for cyt b and D-loop were obtained with a length of 1140 bp and 470 bp respectively. All sequences were visualized and edited in SEQUENCHER v.5.2.4 (Gene Codes, USA) and then compared with other GenBank sequences in order to identify any undesirable contamination. The sequences were then aligned using MAFFT v.7 (Katoh & Standley 2013) with default parameters. Alignment refinement was performed using Gblocks v.0.90b available on the Gblocks Server in order to eliminate poorly aligned positions and divergent regions (Talavera & Castresana 2007). The sequences were concatenated into a single matrix in seaview v.4.5.4 (Gouy *et al.* 2010). All the analyses were performed on the combined mtDNA dataset (1610 bp).

The concatenated was analysed in PartitionFinder v.2 (Lanfear *et al.* 2017) in order to select the best models per locus. The alignment dataset was then partitioned by gene and codon position into four: cyt b (the codons are partitioned into 1st, 2nd and 3rd positions) and D-loop. Maximum likelihood analyses (Felsenstein 1981) were implemented with GARLI v.2.1 (Bazin *et al.* 2014) using the K80+G (Kimura 1980) F81+I (Felsenstein 1981), GTR+G (Lanave *et al.* 1984; Tavare 1986; Rodriguez *et al.* 1990) and HKY+G (Hasegawa *et al.* 1985) evolutionary models for cyt b 1st, 2nd and 3rd codons positions and D-loop, respectively, as suggested by PartitionFinder v.2 (Lanfear *et al.* 2017).

TABLE 2. Sequences from GenBank used in this study. Species, localities, the number of sequenced specimens and GenBank accession numbers (cyt b) are given.

Species	Locality	Coordinates	GenBank Nr.
<i>Luciobarbus biscarensis</i>	Abiod River, Biskra, Algeria		AY004726
<i>Luciobarbus biscarensis</i>	Illizi, Algeria		AY004724
<i>Luciobarbus callensis</i>	Abid River, Cap Bon, Tunisia	36.867286°N, 10.724574°E	AY004878
<i>Luciobarbus callensis</i>	Sarrath River, Djerissa, Tunisia	35.807531°N, 8.563658°E	AY004732
<i>Luciobarbus callensis</i>	Ain Assel reservoir, El-Taref, Algeria	36.747037°N, 8.400955°E	AF045974
<i>Luciobarbus leptopogon</i>	Keddara reservoir, Boumrdèse, Algeria	36.647275°N, 3.424412°E	AF145931
<i>Luciobarbus leptopogon</i>	Chiffa River, Blida, Algeria	36.445279°N, 2.756340°E	AY004749
<i>Luciobarbus mascarensis</i>	Tifrit River, Balloul, Algeria	34.987064°N, 0.408772°E	AY004743
<i>Luciobarbus rifensis</i>	Laou River, Derdara, Morocco		KT003926
<i>Luciobarbus rifensis</i>	Laou River, Derdara, Morocco		KT003927
<i>Luciobarbus rifensis</i>	Laou River, Derdara, Morocco		KT003928
<i>Luciobarbus rifensis</i>	Laou River, Derdara, Morocco		KT003929
<i>Luciobarbus rifensis</i>	Laou River, Derdara, Morocco		KT003930
<i>Luciobarbus rifensis</i>	Hachef River, Dar Chaoui, Morocco		KT003931
<i>Luciobarbus rifensis</i>	Hachef River, Dar Chaoui, Morocco		KT003932
<i>Luciobarbus rifensis</i>	Hachef River, Dar Chaoui, Morocco		KT003933
<i>Luciobarbus rifensis</i>	Hachef River, Dar Chaoui, Morocco		KT003934
<i>Luciobarbus rifensis</i>	Hachef River, Dar Chaoui, Morocco		KT003935
<i>Luciobarbus rifensis</i>	Loukos River, Souk Had Laghdir, Morocco		KT003936
<i>Luciobarbus rifensis</i>	Loukos River, Souk Had Laghdir, Morocco		KT003937
<i>Luciobarbus rifensis</i>	Loukos River, Souk Had Laghdir, Morocco		KT003938
<i>Luciobarbus rifensis</i>	Loukos River, Souk Had Laghdir, Morocco		KT003939
<i>Luciobarbus rifensis</i>	Loukos River, Souk Had Laghdir, Morocco		KT003940
<i>Luciobarbus setivimensis</i>	Soummam River, Algeria	36.632246°N, 4.74745°E	AY004748
<i>Luciobarbus setivimensis</i>	Aissi River, Tizi Ouzou, Algeria	36.668968° N, 4.124125°E	AY015991
<i>Luciobarbus setivimensis</i>	Aissi River, Tizi Ouzou, Algeria	36.668968° N, 4.124125°E	AY015992
<i>Luciobarbus yahyaouii</i>	Moulouya River, Boumia, Morocco	32.801789°N, 4.791778°W	AY004742
<i>Luciobarbus yahyaouii</i>	Moulouya River, Morocco	34.226706°N, 2.392343°W	AF145925
<i>Barbus barbatus</i>	Danube River, Austria		AB238965

In total, 1000 bootstraps (BT) were obtained in four independent runs, each including 250 repetitions. BT values were then summarized on the best maximum likelihood tree using SumTree (Sukumaran & Holder 2015) (run on DendroPy v.4.0.0; Sukumaran & Holder 2010). The K80+G, F81+I, GTR+G and HKY+G models were incorporated into Bayesian inference, which was performed using four runs of Metropolis-coupled Markov Chain Monte Carlo (MCMC) sampling as implemented in the MrBayes program v.3.2.5 (Ronquist *et al.* 2012), using default model parameters as starting values. The following parameter settings were used: mchains = 4; lset nst = 2, rates = gamma (for 1st cyt b codons and D-loop); lset nst = 2, rates = propinv (for 2nd cyt b codons); lset nst = 6, rates = gamma (for 3rd cyt b codons); mcmc ngen = 10,000,000; sample freq = 1,000. The trees were represented using Figtree v.1.4.2 (Rambaut 2009). The average uncorrected p-distances among African Mediterranean *Luciobarbus* species were calculated for the cyt b gene using MEGA v.6.0 (Tamura *et al.* 2013).

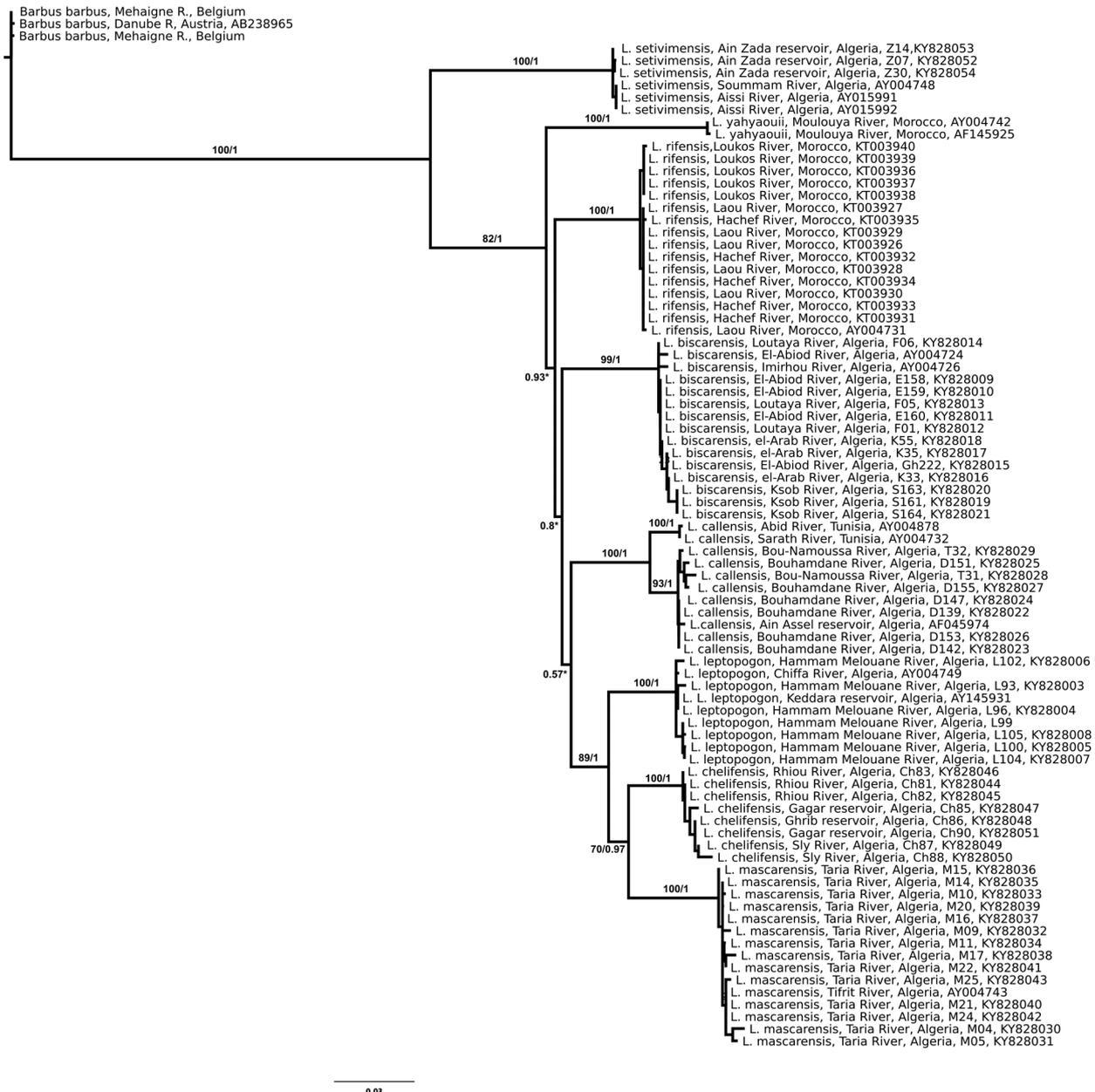


FIGURE 1. Phylogenetic relationships from NAmT (Cyt b and D-loop) of *Luciobarbus* species from the African Mediterranean basins, using Bayesian inference with posterior probability (PP); numbers left slash correspond to the bootstrap (BT) values.

Results

The Bayesian (BI) and the Maximum Likelihood (ML) analysis generated identical topologies in the clades recovered, but did differ in the support for the recovered groups. *Luciobarbus biscarensis*, *L. callensis*, *L. chelifensis*, *L. leptopogon*, *L. mascarensis*, *L. rifensis*, *L. setivimensis* and *L. yahyaouii* each correspond to one of the molecular groups in our analysis (Fig. 1). *Luciobarbus callensis* is separated into two groups, indicating, that an additional undescribed species might occur in the east of Algeria. Except for *L. setivimensis*, the largest molecular distance was found between *L. yahyaouii* and *L. chelifensis* ($d = 6.3\%$) and lowest differentiation between *L. mascarensis* and *L. chelifensis* ($d = 2.9\%$).

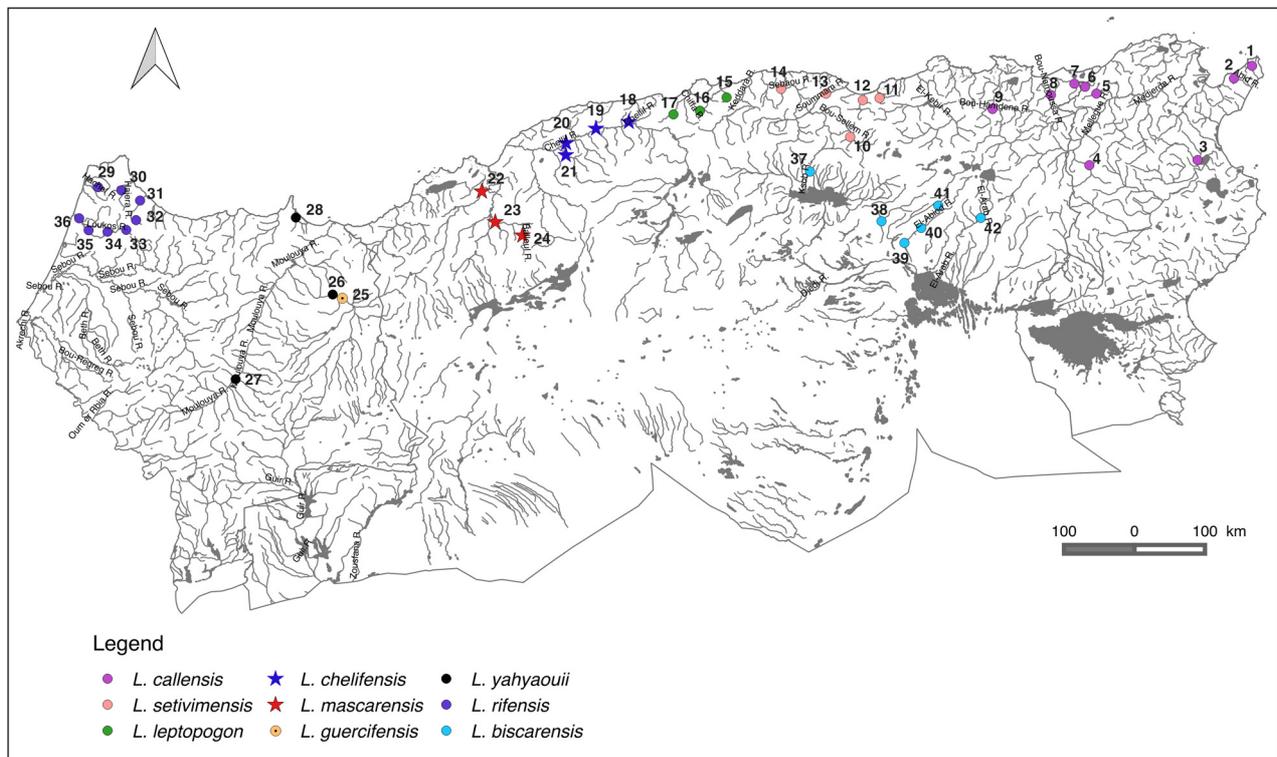


FIGURE 2. Records of *Luciobarbus* species examined in this study. Numbers correspond to materials examined listed below.

Key to species of *Luciobarbus* in the African Mediterranean and Sahara basins in Central Algeria and Tunisia

- 1a Barbels thick, rostral-barbel origin close to tip of snout. *L. guercifensis*
- 1b Barbels thin, rostral-barbel origin clearly behind tip of snout. 2
- 2a Usually 49–51+1–3 lateral line scales; 7½–8½ scale rows below lateral line; dorsal-fin origin behind of vertical of pelvic-fin origin. *L. biscarensis*
- 2b Usually 41–47+1–3 lateral line scales; 4½–6½ scale rows below lateral line; dorsal-fin origin in front or above vertical of pelvic-fin origin. 3
- 3a Last unbranched dorsal-fin ray serrated along 2/3 of its length; anal-fin length 19–22% SL. 4
- 3b Last unbranched dorsal-fin ray serrated along almost its entire length; anal-fin length 16–19% SL. 7
- 4a Predorsal length 46–52% SL. 5
- 4b Predorsal length 52–58% SL. 6
- 5a Interorbital distance 36–39% HL; 41–43+1–2 lateral line scales. *Luciobarbus leptopogon*
- 5b Interorbital distance 40–44% HL; 43–47+1–3 lateral line scales. *Luciobarbus setivimensis*
- 6a Distance between pelvic and anal-fin origins 21–24% SL; caudal peduncle 1.3–1.5 times longer than deep; usually 5, very rarely 4 unbranched dorsal-fin rays. *Luciobarbus yahyaouii*
- 6b Distance between pelvic and anal-fin origins 24–29% SL; caudal peduncle 1.2–1.3 times longer than deep; 4 unbranched dorsal-fin rays. *Luciobarbus mascarensis*
- 7a Anal-fin base length 8–10% SL; 41–43+1–2 lateral line scales. *Luciobarbus chelifensis*
- 7b Anal-fin base length 6–8% SL; 43–47+1–3 lateral line scales. *Luciobarbus callensis* / *Luciobarbus rifensis*

***Luciobarbus chelifensis*, new species**

(Figs. 3–5)

Holotype. RMCA 2016-024-P-0010, 128 mm SL; Algeria: Chelif prov.: Oued Sly west of Ouled Ben Abdelkader village, 36.026609°N 1.266014°E; A. Brahim, 23 Jun 2016.

Paratypes. RMCA 2016-024-P-0011-0016, 6, 102–152 mm SL; same data as holotype.

Material for molecular analyses. RMCA DNA-2016-024-P-Ch81, RMCA DNA-2016-024-P-Ch82, RMCA DNA-2016-024-P-Ch83, Algeria: Relizane prov.: Oued Rhiou at Sidi Abed village, 36.009889°N 0.992520°E (GenBank accession numbers: Cyt b: KY828044, KY828045, KY828046; D-loop: KY828098, KY828099, KY828100).—RMCA DNA-2016-024-P-Ch85, RMCA DNA-2016-024-P-Ch90, Algeria: Relizane prov.: Gagar Dam at Ouled Taieb village, 35.908391°N 1.008624°E (GenBank accession numbers: Cyt b: KY828047, KY828051; D-loop: KY828101, KY828097).—RMCA DNA-2016-024-P-Ch87, RMCA DNA-2016-024-P-Ch88, Algeria: Chelif prov.: Oued Sly west of Ouled Ben Abdelkader village, 36.026609°N 1.266014°E (GenBank accession numbers: Cyt b: KY828049, KY828050; D-loop: KY828103, KY828096).—RMCA DNA-2016-024-P-Ch86, Algeria: Ain Defla prov.: Ghrib reservoir at Oued Chorffa, 36.140553°N 2.563226°E (GenBank accession numbers: Cyt b: KY828048; D-loop: KY828102).



FIGURE 3. *Luciobarbus chelifensis*, **1**, RMCA 2016-024-P-0010, holotype (before preservation), 129 mm SL; **2**, RMCA 2016-024-P-0013, paratype, 126 mm SL; **3**, RMCA 2016-024-P-0015, paratype, 107 mm SL; **4**, RMCA 2016-024-P-0016, paratype, 102 mm SL; Algeria: Oued Sly west of Ouled Ben Abdelkader. Scale bars = 30 mm.

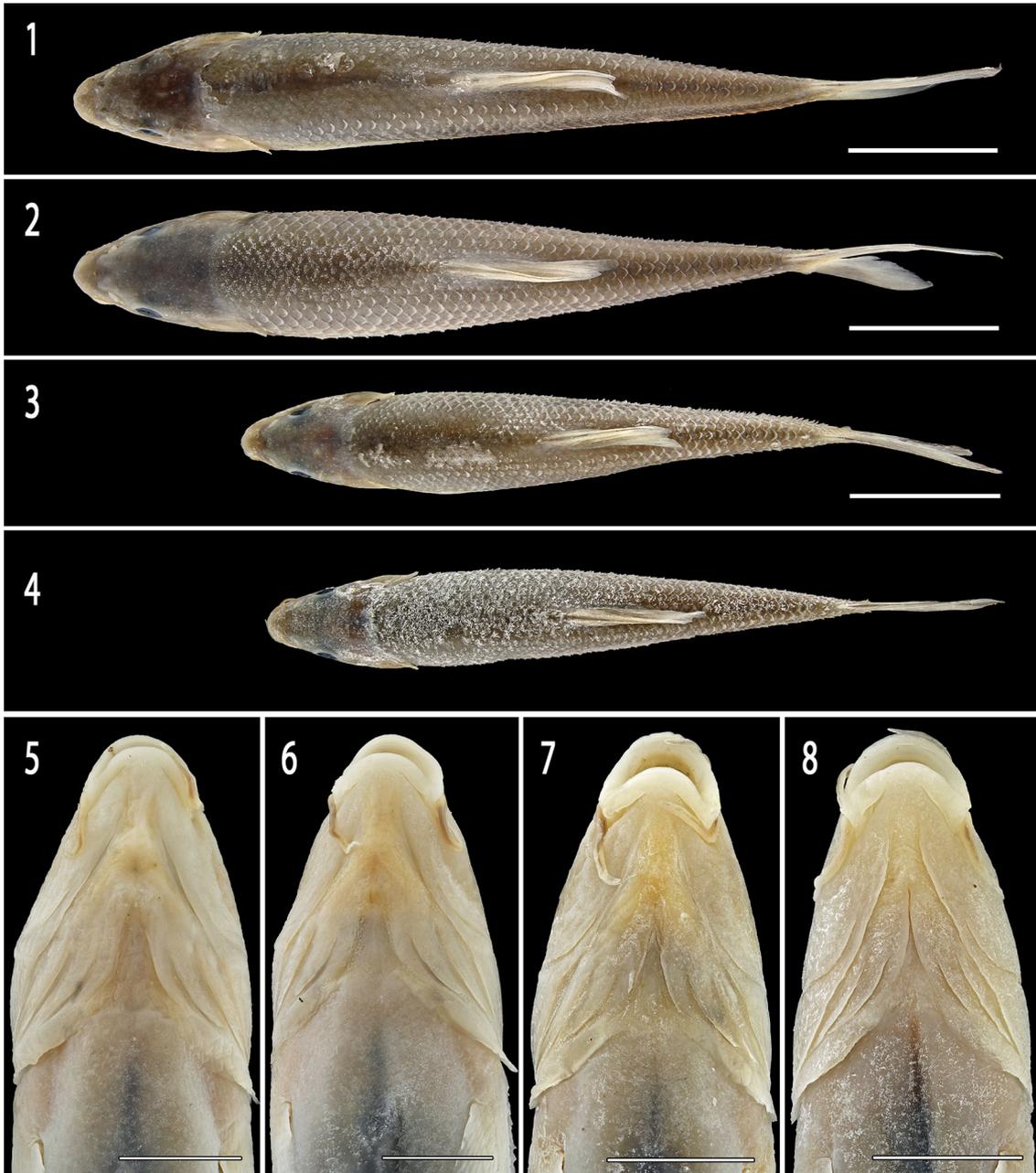


FIGURE 4. *Luciobarbus chelifensis*, **1+5**, RMCA 2016-024-P-0010, holotype, 129 mm SL; **2+6**, RMCA 2016-024-P-0013, paratype, 126 mm SL; **3+7**, RMCA 2016-024-P-0015, paratype, 107 mm SL; **4+8**, RMCA 2016-024-P-0016, paratype, 102 mm SL; Algeria: Oued Sly west of Ouled Ben Abdelkader. Scale bars: 1–4 = 30 mm; 5–8 = 10 mm.



FIGURE 5. *Luciobarbus chelifensis*, not preserved, about 150 mm SL; Algeria: Oued Sly west of Ouled Ben Abdelkader.

TABLE 3. Morphometric data of *L. chelifensis* (holotype RMCA 2016-024-P-0010; paratypes RMCA 2016-024-P-0011-0016, n=6; non-preserved individuals, n=19). The holotype is included in the calculation of ranges, means and SD.

	holotype	holotype & paratypes		
		range	mean	SD
Standard length (mm)	128	102–296		
In percent of standard length				
Body depth at dorsal-fin origin	27.3	24.8–31.3	27.6	1.3
Head length	24.3	22.4–26.4	24.2	1.2
Pre-dorsal length	52.3	49–54.2	51.6	1.1
Pre-pelvic length	54.7	50.3–56.0	53.4	1.6
Pre-anal length	78.1	73.8–79.3	77.3	1.6
Dorsal fin base length	14.1	12.8–15.2	13.6	0.6
Anal fin base length	9.4	8.5–9.9	9.0	0.4
Anal fin length	18.2	17.6–18.5	18.1	0.3
Pelvic fin length	15.6	14.1–16.2	15.2	0.6
Pectoral fin length	20.3	17.4–20.7	19.0	0.9
Caudal peduncle length	16.4	14.0–18.3	15.7	1.3
Caudal peduncle depth	12.2	11.2–12.7	11.9	0.5
Distance between dorsal and anal-fin origins	35.2	32.9–38.3	35.6	1.3
Distance between pectoral and pelvic-fin origins	29.9	25.5–31.3	29.2	1.5
Distance between pelvic and anal-fin origins	23.4	20.6–27.6	23.9	1.2
In percent of head length				
Snout length	35.6	27–37	32.2	2.9
Eye diameter	15.0	14–18	16.3	1.0
Post-orbital length	49.4	47–55	51.5	2.6
Interorbital distance	36.7	36–40	37.9	0.8
Pectoral-fin length	81.9	70–85	78.7	4.2
Caudal peduncle depth	49.1	46–52	49.2	1.2

Diagnosis. *Luciobarbus chelifensis* is distinguished from other *Luciobarbus* species from the African Mediterranean basins by a combination of characters, none of them unique. It is distinguished from all other species, except *L. leptopogon*, by having 41–43+1–2 lateral line scales (vs. 49–51+1–2 in *L. biscarensis*, 43–47+1–2 in *L. callensis*, 43 to 45+1–3 in *L. rifensis* and *L. setivimensis*, 42–45+1–2 in *L. yahyaouii*). The new species also has a very short anal fin (anal-fin length 18–19% SL vs. 19–22 in *L. leptopogon* and *L. setivimensis*, 19–21 in *L. yahyaouii*). *Luciobarbus chelifensis* is also distinguished from *L. leptopogon* by having a smaller eye (14–16% HL vs. 16–20), a greater body depth at the dorsal-fin origin (25–31% SL vs. 20–27), a shorter pelvic-fin length (14–16% SL vs. 16–20) and the last unbranched dorsal-fin ray being serrated along almost its entire length (vs. last unbranched dorsal-fin ray serrated along 2/3 of its length). It is further distinguished from *L. biscarensis* by having 4 unbranched dorsal-fin rays (vs. 5), 7½ scale rows between the lateral line and the dorsal-fin origin (vs. 8½–9½), 4½–5½ scale rows between the lateral line and the pelvic-fin origin (vs. 7½–8½) and the dorsal-fin origin being situated above the pelvic-fin origin (vs. behind). *Luciobarbus chelifensis* is further distinguished from *L. callensis* and *L. rifensis* by having a wider anal-fin base (8–10% SL vs. 5–8 in *L. callensis* and *L. rifensis*) and from *L. setivimensis* by the last unbranched ray being serrated along almost its entire length (vs. last unbranched ray serrated along 2/3 of its length) and having a narrower interorbital distance (36–40% HL vs. 40–44). The new species is also distinguished from *L. yahyaouii* by having always 4 unbranched dorsal-fin rays (vs. usually 5), the last unbranched dorsal-fin ray being serrated along almost its entire length (vs. serrated along 2/3 of its length) and having a shorter pelvic-fin length (14–16% SL vs. 16–19).

Description. See Figures 3–5 for general appearance. Morphometric data are given in Table 3 and meristic data are given in Table 5 and 6. A medium-sized species with a moderately long head. Body deepest at dorsal-fin origin or about midline between nape and dorsal-fin origin. Depth decreasing continuously towards caudal-fin base. Greatest body width in front of dorsal-fin base. Caudal peduncle compressed, 1.2–1.5 times longer than deep. Section of head roundish, flattened on ventral surface. Snout rounded. Mouth inferior. Dorsal-fin origin situated above pelvic-fin origin. Anal-fin origin slightly behind vertical of middle between dorsal and caudal-fin origins. Anal fin not reaching caudal-fin base. Pectoral fin reaching approximately 60–75% of distance from pectoral-fin origin to pelvic-fin origin. Pelvic fin reaching vertical of tip of last dorsal-fin ray when folded down. Pelvic fin reaching to a short distance in front of anus. Posterior dorsal-fin margin straight or slightly convex. Posterior pectoral and anal-fin margins convex. Caudal fin forked with rounded lobes of equal length. Largest known specimen 152 mm SL, but expected to grow much larger.

Dorsal fin with 4 unbranched and 8½ branched rays, last unbranched ray serrated along almost its entire length. Anal fin with 3 unbranched and 5½ branched rays. Pectoral-fin with 15–18 rays (mode 16) and pelvic fin with 7–8 (mode 8) rays. Lateral line with 41–43 scales on flank and 1–2 scales on caudal-fin base. Between dorsal-fin origin and lateral line 7½ scale rows and 4½–5½ (mode 4½) scale rows between pelvic-fin origin and lateral line. Pharyngeal teeth in three rows: 4+3+2.

Coloration. Whitish golden on belly, golden to greenish-grey on flank and back. A wide and indistinct bronze stripe along lateral line. Paired fins and anal fin yellowish or orange. Dorsal and caudal fins grey.

Etymology. *Luciobarbus chelifensis* is named for the Chelif River. A noun in genitive, indeclinable.

Distribution. *Luciobarbus chelifensis* was found in the Chelif River drainage in northwestern Algeria. See Figure 2 (18–21) for the distribution of African Mediterranean *Luciobarbus* species.

***Luciobarbus mascarensis*, new species**

(Figs. 6–8)

Holotype: RMCA 2016-024-P-0017, 126.1 mm SL; Algeria: Mascara prov.: Oued Taria north of Meftah Sidi Boubekeur, 35.109848°N, 0.0673°E; A. Brahimi, A. El-Najar & M. Kadjame, 1 May 2016.

Paratypes. RMCA 2016-024-P-0018-0026, 9, 66–188 mm SL; same data as holotype.—FSJF 3283, 4, 75–121 mm SL; Algeria: Oued el Hammam upriver of Hacine, 35.444265°N 0.035043°E.

Material for molecular analyses. RMCA DNA-2016-024-P-M09-M22; Algeria: Mascara prov.: Oued Taria north of Meftah Sidi Boubekeur, 35.109848°N, 0.0673°E (GenBank accession numbers: Cyt b: KY828030, KY828031, KY828032, KY828033, KY828034, KY828035, KY828036, KY828037, KY828038, KY828039, KY828040, KY828041, KY828042, KY828043; D-loop: KY828082, KY828083, KY828084, KY828085, KY828086, KY828087, KY828088, KY828089, KY828090, KY828091, KY828092, KY828093, KY828094, KY828095).

Diagnosis. *Luciobarbus mascarensis* is distinguished from other *Luciobarbus* species from the African Mediterranean basin except *L. chelifensis* and *L. leptopogon*, by having usually 41+1–2 lateral line scales (vs. 49–51+1–2 in *L. biscarensis*, 43–47+1–2 in *L. callensis*, 43–45+1–3 in *L. rifensis* and *L. setivimensis*, 42–45+1–2 in *L. yahyaouii*) (Table 6). Only *L. chelifensis* and *L. leptopogon* have regularly 41 lateral-line scales on the flank. *Luciobarbus mascarensis* is distinguished from *L. chelifensis* by having a longer anal-fin (19–22% SL vs. 18–19) and the dorsal fin serrated at 2/3 of its length (vs. serrated along almost its entire length) and from *L. leptopogon* by having a deeper body (body depth at dorsal-fin origin 26–31% SL vs. 20–27) and a wider caudal peduncle (caudal peduncle depth 74–84% caudal peduncle length vs. 60–74). *Luciobarbus mascarensis* is also distinguished from *L. biscarensis* by having 7½ scale rows between the lateral line and the dorsal-fin origin (vs. 8½–9½), 4½–5½ scale rows between the lateral line and the pelvic-fin origin (vs. 7½–8½), 4 unbranched dorsal-fin rays (vs. 5), the dorsal-fin origin situated in front or above the pelvic-fin origin (vs. behind), a longer anal-fin (19–22% SL vs. 17–20), a short caudal peduncle (caudal peduncle length 15–17% SL vs. 16–19). It is further distinguished from *L. callensis* and *L. rifensis* by having a longer anal-fin (19–22% SL vs. 17–19 in *L. callensis*, 16–19 in *L. rifensis*), a wider anal-fin base (7–10% SL vs. 6–8 in *L. rifensis*) and a wider caudal peduncle (caudal peduncle depth 74–84% caudal peduncle length vs. 60–78 in *L. rifensis*). *Luciobarbus mascarensis* is also distinguished from *L. setivimensis* by having a more narrow interorbital distance (36–40% HL vs. 40–44). The new species is also distinguished from *L.*

yahyaouii by having 4 unbranched dorsal-fin rays (vs. usually 5), a greater distance between the pelvic and anal-fin origins (24–28% SL vs. 21–24) and a shorter caudal peduncle (caudal peduncle length 15–17% SL vs. 16–19.4).



FIGURE 6. *Luciobarbus mascarensis*, **1**, RMCA 2016-024-P-0017, holotype (before preservation), 129 mm SL; **2**, RMCA 2016-024-P-0021, paratype, 123 mm SL; **3**, RMCA 2016-024-P-0024, paratype, 120 mm SL; **4**, RMCA 2016-024-P-0025, paratype, 93 mm SL; Algeria: Oued Taria north of Meftah Sidi Boubekeur. Scale bars = 30 mm.

TABLE 6. Frequencies of lateral-line scales on flank in *Luciobarbus* species examined for this study.

Species	N	Scales on the lateral line										
		41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51
<i>L. biscarensis</i>	26									8	2	16
<i>L. callensis</i>	34			2	5	16	9	2				
<i>L. chelifensis</i>	15	4	9	2								
<i>L. leptopogon</i>	18	5	8	5								
<i>L. mascarensis</i>	15	14		1								
<i>L. rifensis</i>	19			10	6	3						
<i>L. setivimensis</i>	30			6	9	5	8	2				
<i>L. yahyaouii</i>	19		6	7	4	2						

Description. See Figures 6–8 for general appearance. Morphometric data are given in Table 4 and meristic data are given in Table 5 and 6. Middle sized and stout species, with a moderately long head. Dorsal profile with a well-marked discontinuity between head and back. Body deepest at about midline between nape and dorsal-fin origin. Depth decreasing continuously towards caudal-fin base. Greatest body width between pectoral and dorsal-

fin origins. Caudal peduncle compressed, 1.2–1.3 times longer than its deep. Section of head roundish, flattened on ventral surface. Snout blunt. Mouth inferior. Dorsal-fin origin in front or almost above pelvic-fin origin. Anal-fin origin slightly behind vertical of middle between dorsal and caudal-fin origins. Anal fin reaching to caudal-fin base. Pectoral fin reaching approximately 59–77% of distance between pectoral-fin origin and pelvic-fin origin. Pelvic fin not reaching vertical of tip of last dorsal-fin ray when folded down. Pelvic fin reaching to a short distance in front of anus. Posterior dorsal-fin margin straight or slightly convex. Posterior pectoral-fin margin convex. Posterior anal-fin margin convex. Caudal fin forked with rounded lobes of equal size. Largest known specimen 140 mm SL, but expected to grow much larger.

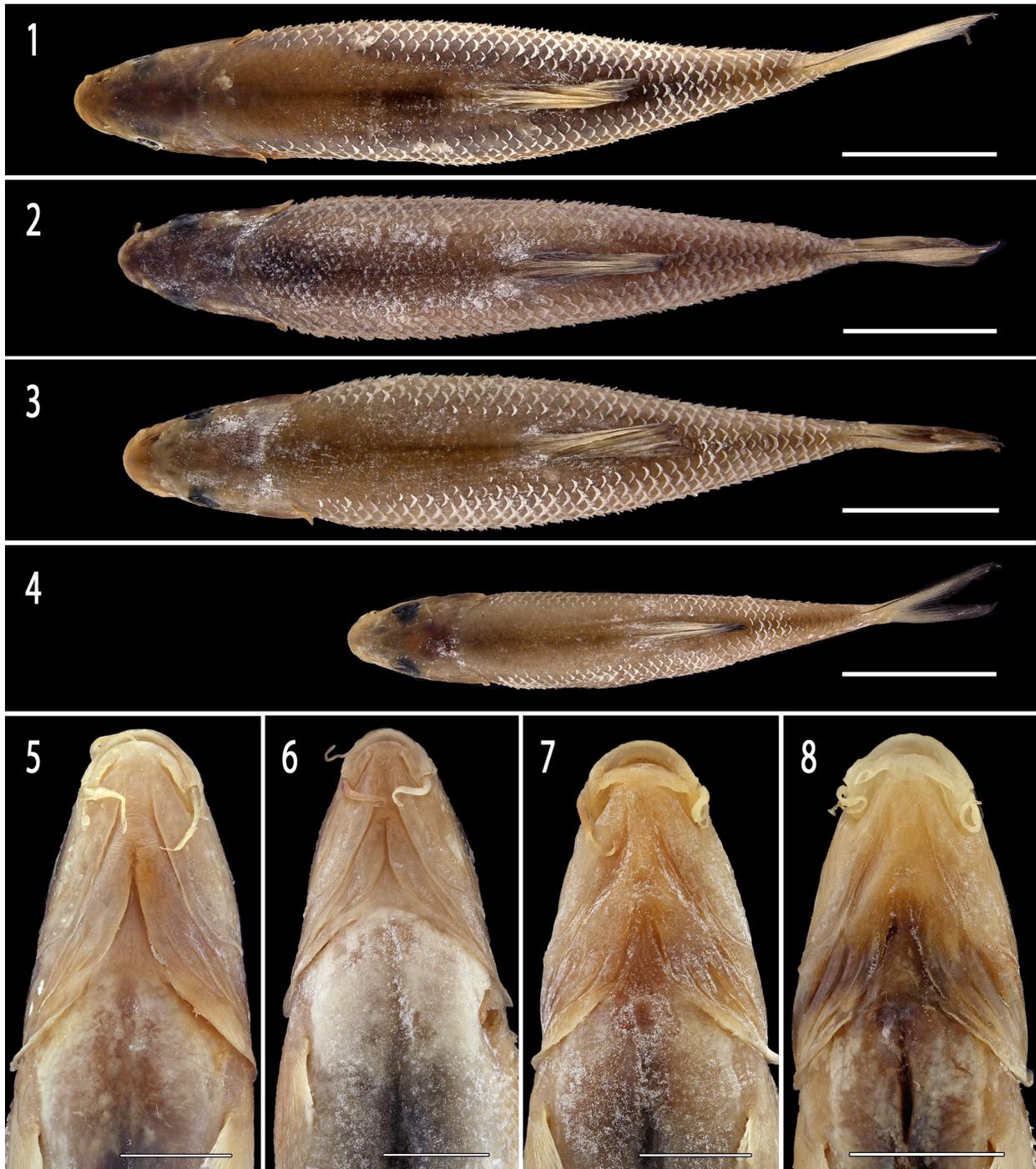


FIGURE 7. *Lucibarbus mascarensis*, **1+5**, RMCA 2016-024-P-0017, holotype (before preservation), 129 mm SL; **2+6**, RMCA 2016-024-P-0021, paratype, 123 mm SL; **3+7**, RMCA 2016-024-P-0024, paratype, 120 mm SL; **4+8**, RMCA 2016-024-P-0025, paratype, 93 mm SL; Algeria: Oued Taria north of Meftah Sidi Boubekeur. Scale bars: 1–4 = 30 mm; 5–8 = 10 mm.

TABLE 4. Morphometric data of *L. mascarensis* (holotype RMCA 2016-024-P-0017; paratypes RMCA 2016-024-P-0018-0026, n=9; non-preserved individuals, n=15). The holotype and paratypes are included in the calculation of ranges, means and SD.

	holotype	holotype & paratypes		
		range	mean	SD
Standard length (mm)	126.1	63.5–185		
In percent of standard length				
Body depth at dorsal-fin origin	26.2	26.2–30.6	28.6	1.1
Head length	25.8	24.4–28.0	26.1	0.8
Pre-dorsal length	54.7	52.5–58.3	54.6	1.4
Pre-pelvic length	54.9	50.0–58.3	54.4	1.7
Pre-anal length	80.9	73.3–85.1	79.9	1.9
Dorsal fin base length	12.4	12.1–15.3	13.8	0.8
Anal fin base length	7.5	6.6–9.6	7.9	0.6
Anal fin length	19.7	19.1–21.7	20.1	0.7
Pelvic fin length	16.0	14.3–19.4	15.8	1.2
Pectoral fin length	18.7	16.4–21.3	18.5	1.3
Caudal peduncle length	15.8	15.2–17.1	16.3	0.5
Caudal peduncle depth	11.8	11.8–13.3	12.6	0.4
Distance between dorsal and anal-fin origins	34.9	32.8–38.1	34.9	1.3
Distance between pectoral and pelvic-fin origins	34.9	25.8–31.4	28.3	1.4
Distance between pelvic and anal-fin origins	27.0	24.1–28.2	25.6	1.2
In percent of head length				
Snout length	31.8	26–38	32.3	2.8
Eye diameter	21.3	15–28	21.8	2.7
Post-orbital length	46.9	44–48	45.9	0.7
Interorbital distance	39.7	36–40	38.8	0.8
Pectoral-fin length	72.5	61–80	70.8	5.2
Caudal peduncle depth	45.8	46–53	48.5	1.2

TABLE 5. Frequencies of meristic characters: unbranched dorsal-fin rays and branched fin rays of *Luciobarbus* species examined for this study.

Species	N	unbranched dorsal-fin rays			N	branched dorsal-fin rays			branched pelvic-fin rays	
		3	4	5		7½	8½	9½	7	8
<i>L. biscarensis</i>	26			26	64	5	59		22	42
<i>L. callensis</i>	34		19	4	60		60			60
<i>L. chelifensis</i>	15		15		26		26		2	24
<i>L. leptopogon</i>	18		18		39		39		1	38
<i>L. mascarensis</i>	15		13		29		29		5	24
<i>L. rifensis</i>	19		13	6	19		19			19
<i>L. setivimensis</i>	30	8	22		57		57		4	53
<i>L. yahyaouii</i>	19		1	18	29		27	2	4	25

Dorsal fin with 4 unbranched and 8½ branched rays, last unbranched ray ossified and serrated at 2/3 of its length. Anal fin with 3 unbranched and 5½ branched rays. Pectoral-fin with 13–16 (mode 15) and pelvic fin with 7–8 (mode 8) rays. Lateral line with 41 (n=14) and 43 (n=1) scales on flank and 1–2 scales on caudal-fin base.

Between dorsal-fin origin and lateral line $7\frac{1}{2}$ scale rows and $4\frac{1}{2}$ – $5\frac{1}{2}$ (mode $5\frac{1}{2}$) scale rows between pelvic-fin origin and lateral line. Pharyngeal teeth in three rows: 4+3+2.

Coloration. Body yellowish brown in life and preserved individuals without colour pattern. Head plain brown, cheeks and ventral head and body whitish. Fins hyaline, usually with yellowish rays.

Etymology. *Luciobarbus mascarensis* is named for the Mascara region in western Algeria. A noun in genitive, indeclinable.

Distribution. *Luciobarbus mascarensis* was found in streams in the Macta River drainage in northwestern Algeria. See Figure 2 (22–24) for the distribution of African Mediterranean *Luciobarbus* species.



FIGURE 8. *Luciobarbus mascarensis*, FSJF 3283, 121 mm SL; Algeria: Oued el Hammam upriver of Hacine.

Discussion

While we made considerable efforts to detect external morphological characters usable to identify the different *Luciobarbus* species from the African Mediterranean basin, we found this exercise frustrating. Most species are very similar in their morphometric and meristic characters and almost all morphometric and meristic ranges overlap and larger overlaps are expected, if larger series of specimens would be examined. Only *L. guercifensis* and *L. biscarensis* are well distinguished from the other species. We found no character to distinguish *L. rifensis* from *L. callensis* and both might be real cryptic species. Casal-Lopez *et al.* (2015) and Doadrio *et al.* (2016a, 2016b) also found very few morphological characters to distinguish their new species and they base their diagnosis largely on molecular characters. With regard to the paucity of morphological characters, the inclusion of molecular genetic characters into standard taxonomic works in *Luciobarbus* is of great value.

The literature is full of studies, where molecular trees and morphological species do not fit together (see for example Astrin *et al.* 2012 and citations herein). Molecular characters, or more correctly molecular distances, must be handled with great care in taxonomy as there are no agreed molecular distances for species level delimitations. That means, that "little" or "great" molecular distances are not defined and there is no "species level distance". Naturally, the same is true for morphological characters, which need a certain experience in handling.

Many authors failed to find the so called "barcode-gap", especially if young and allopatric species are involved (see Geiger *et al.* 2014 for an example of freshwater fishes). While there is a trend to reject morphologically "well" distinguished species in the case of "little" molecular distances, the term cryptic species is misused to name molecular lineages as own species without appropriate morphological comparative studies. Great care has to be taken and we should allow certain molecular differences between populations of geographically widely distributed species occurring in obviously isolated populations. While this is not the place to discuss this topic in depth, we ask for great care not to describe each population making a slightly different clade in a phylogenetic tree as a different, cryptic, species. Such cases are within the greyzone between species and populations and need wise treatments. Recognising, usually young species which are morphologically "well" distinguished but show "little" molecular differences should not open the door to describe just all populations with little molecular differences, also those lacking morphological differences, as cryptic species.

TABLE 7. Morphometric data of *L. biscarensis* (FSJF 3286, n=31; FSJF 3279, n=9; non-preserved individuals, n=24); *L. callensis* (FSJF 3014, n=6; FSJF 3011, n=4; FSJF 3017, n=20; FSJF 3008, n=9; non-preserved individuals, n=21); *L. leptopogon* (FSJF 3284, n=9; RMCA-2016-024-P-0001-0009: n=9; non-preserved individuals, n=21).

	<i>L. biscarensis</i>			<i>L. callensis</i>			<i>L. leptopogon</i>		
	range	mean	SD	range	mean	SD	range	mean	SD
Standard length (mm)	50–305			44–334			76–175		
In percent of standard length									
Body depth at dorsal–fin origin	21.1–28.8	25.3	2.0	22.0–30.9	26.5	2.3	20.2–27.0	24.4	2.0
Head length	25.5–28.8	26.8	0.7	24.3–29.8	26.4	1.2	23.9–28.3	25.9	0.7
Pre–dorsal length	51.9–57.4	54.4	1.2	49.4–55.2	52.0	1.3	48.8–52.6	51.1	0.9
Pre–pelvic length	50.0–56.5	54.3	1.4	50.6–56.9	53.0	1.3	51.1–57.1	54.1	1.4
Pre–anal length	73.0–81.2	77.2	1.9	73.5–81.4	77.1	1.7	73.6–81.6	78.1	2.2
Dorsal fin base length	11.3–15.4	13.3	1.0	12.1–15.8	13.9	0.9	13.9–15.8	14.6	0.6
Anal fin base length	6.0–8.6	7.5	0.5	6.5–8.4	7.3	0.5	6.8–10.2	8.4	1.0
Anal fin length	17.3–20.0	18.7	0.6	16.9–19.0	17.9	0.4	19.3–21.9	20.5	0.6
Pelvic fin length	12.3–17.8	15.3	1.3	13.9–20.5	16.4	1.5	16.3–20.0	17.8	1.1
Pectoral fin length	16.1–21.2	18.3	1.1	17.7–23.1	20.4	1.2	17.9–22.9	20.2	1.3
Caudal peduncle length	16.5–19.3	17.6	0.7	15.1–20.5	17.3	0.9	15.0–19.5	17.3	1.0
Caudal peduncle depth	11.0–13.3	11.8	0.7	11.0–14.1	12.6	0.5	10.5–12.9	11.8	0.5
Distance between dorsal and anal–fin origins	27.3–36.4	31.3	2.0	29.7–39.3	34.4	1.7	30.1–38.2	33.7	1.7
Distance between pectoral and pelvic–fin origins	21.8–30.2	27.4	1.6	22.5–29.3	26.6	1.4	25.6–31.2	28.2	1.6
Distance between pelvic and anal–fin origins	19.0–27.1	23.0	1.7	20.4–27.7	24.1	1.7	20.6–26.9	24.0	1.6
In percent of head length									
Snout length	30–39	34.5	2.2	24–41	33.8	4.8	29–34	32.1	1.2
Eye diameter	9–21	15.6	4.0	11–28	16.6	5.0	17–24	20.6	1.5
Post–orbital length	44–53	49.9	2.7	44–50	47.6	1.0	45–50	47.4	0.9
Interorbital distance	31–39	35.5	1.9	32–42	36.9	1.9	36–39	38.0	0.9
Pectoral–fin length	61–78	68.2	4.1	69–84	77.2	3.3	63–90	78.0	5.7
Caudal peduncle depth	41–47	43.8	1.7	40–53	47.8	2.8	41–59	45.7	2.1

Comparative material

Numbers in brackets correspond to Figure 2.

Luciobarbus biscarensis: FSJF 3286, 31, 69–190 mm SL; Algeria: Biskra prov.: Oued el Abiod above damlake at Oued Lahbal, 34.896365°N 5.91696°E (40).—FSJF 3279, 9, 50–122 mm SL; Algeria: Biskra prov.: Oued Loutaya at Manbae, 35.094477°N 5.586152°E (38).

Luciobarbus callensis. FSJF 3014, 6, 35–97 mm SL; Tunisia: Oued el Abid about 2 km west of Erritiba, 36.867286°N 10.724574°E (2).—FSJF 3011, 4, 36–94 mm SL; Tunisia: Oued Ghezala 1 km south of Fernana, 36.643868°N 8.699214°E (5).—FSJF 3017, 20, 60–210 mm SL; Tunisia: Kébir River below Zouitina reservoir, 36.732208°N 8.529498°E (6).—FSJF 3008, 9, 71–145 mm SL; Tunisia: Oued Zahzah 2 km south of Bechechema, 35.821259°N 10.159296°E (3).

Luciobarbus leptopogon: FSJF 3284, 9, 97–128 mm SL; Algeria: stream Meliji at Hammam Melouane, 36.489275°N 3.050077°E (15).—RMCA-2016-024-P-0001-0009: 9, 76–133 mm SL; Algeria: Blida prov.: Oued Hammam Melouane, 36.4829°N, 3.0414°E (16).

Luciobarbus mascarensis: FSJF 3283, 4, 74–121 mm SL; Algeria: Oued el Hammam upriver of Hacine, 35.444265°N 0.035043°E (22).

Luciobarbus rifensis: FSJF 3335, 19, 80–208 mm SL; Morocco: Laou River near Chefchaouene, 35.168483°N 5.314508°W (31–32).

Luciobarbus setivimensis: FSJF 3289, 15, 66–156 mm SL; Algeria: Oued Zitouna at Tala Khaled, 36.634327°N 5.216879°E (12).—FSJF 3297, 13, 132–225 mm SL; Algeria: Oued Boughzazene at Boughzazene, 36.614407°N 5.361913°E (11).—FSJF 3292, 19, 66–156 mm SL; Algeria: Oued Remila at inflow into Oued Soummam, 36.632246°N 4.74745°E (13).

Luciobarbus yahyaouii: FSJF 3331, 10, 75–166 mm SL; Morocco, Mar chica, Small wadi on road to Kariat Arkmane, 35.052146°N -2.876565°W (28).—FSJF 3313, 19, 67–187 mm SL; Morocco: Oued Za near Guefait, Moulouya, 34.226706°N 2.392343°W (29).



FIGURE 9. *Luciobarbus* species from the African Mediterranean basin. From the top. *Luciobarbus biscariensis*, not preserved, 300 mm SL; Algeria: Oued El-Aboid above reservoir; *Luciobarbus callensis*, FSJF 3017, 250 mm SL; Tunisia: river below Zouitina reservoir; *Luciobarbus guercifensis*, FSJF 3311, 140 mm SL; Morocco: Oued Za near Guefait.



FIGURE 10. *Luciobarbus* species from the African Mediterranean basin. From the top. *Luciobarbus leptopogon*, FSJF 3284, 120 mm SL; Algeria: stream Meliji at Hammam Melouane; *Luciobarbus rifensis*, FSJF 3335, 220 mm SL; Morokko: Oued Laou near Chefchaouene; *Luciobarbus setivimensis*, FSJF 3292, 200 mm SL; Algeria: Oued Remila at inflow into Oued Soummam; *Luciobarbus yahyaouii*, FSJF 3313, 160 mm SL; Morocco: Oued Za near Guefaït.

Material used for molecular analyses

Luciobarbus biscarensis. F01, F05, F06, Algeria: Biskra prov.: Loutaya River at Manbae, 35.094477°N 5.586152°E (38) (GenBank accession number: cyt b: KY828012, KY828013, KY828014; D-loop: KY828070, KY828071, KY828072).—E158, E159, E160, Gh222, Algeria: Biskra prov.: Oued el Abiod above damlake at Oued Lahbal, 34.867736°N 5.926079°E (41) (GenBank accession number: cyt b: KY828009, KY828010, KY828011, KY828015; D-loop: KY828067, KY828068, KY828069, KY828073).—S161, S163, S164, Algeria: M°sila prov.: Ksob River, 35.840216°N 4.572089°E (37) (GenBank accession number: cyt b: KY828019, KY828020, KY828021; D-loop: KY828064, KY8280645, KY828066).—K33, K35, K55, Algeria: Khenchela prov.: El-Arab River at Babar, 35.166192°N 7.020921°E (42) (GenBank accession number: cyt b: KY828016, KY828017, KY828018; D-loop: KY828061, KY828062, KY828063).

Luciobarbus callensis. T31, T32, Algeria: El-Taref prov.: Oued Bou-Namoussa in Seybouse drainage, 36.621504°N 8.057990°E (8) (GenBank accession number: cyt b: KY828028, KY828029; D-loop: KY828074, KY828075).—D139, D142, D147, D151, D153, D155, Algeria: Guelma prov.: Oued Bouhamdane at Hammam Debagh drainage, 36.468478°N 7.229560°E (9) (GenBank accession number: cyt b: KY828022, KY828023, KY828024, KY828025, KY828026, KY828027; D-loop: KY828076, KY828077, KY828078, KY828079, KY828080, KY828081).

Luciobarbus leptopogon. L93, L96, L99, L100, L102, L104, L105, Algeria: Blida prov.: Oued Hammam Melouane, 36.4829°N, 3.0414°E (16) (GenBank accession number: KY828003

KY828004, KY828005, KY828006, KY828007, KY828008; D-loop: KY828055, KY828056, KY828057, KY828058, KY828059, KY828060).

Luciobarbus setivimensis. Z07, Z14, Z30, Algeria: Bordj-Bou-Arreidj prov.: Ain Zada Dam at Ain Taghrout, 36.151209°N 5.159443°E (10) (GenBank accession number: cyt b: KY828052, KY828053, KY828054; D-loop: KY828104, KY828105, KY828106).

Barbus barbatus. B01, B02, Belgium: Moha prov.: Mehaigne River, Meuse Basin, 50.5451°N 5.1164°E. River drainage.

Materials examined but not preserved.

Luciobarbus biscarensis: 24, 242–308 mm SL; Algeria: Khenchela prov.: Oued el Arab at Babar, 35.166192°N 7.020921°E (42).

Luciobarbus callensis: 2, 313–334 mm SL; Algeria: El-Taref prov.: Oued Bou-Namoussa in Seybouse drainage, 36.621504°N 8.057990°E (8).—19, 205–292 mm SL; Algeria: Guelma prov.: Oued Bouhamdane at Hammam Debagh drainage, 36.468478°N 7.229560°E (9).

Luciobarbus leptopogon: 21, 82–175 mm SL; Algeria: Blida prov.: Oued Hammam Melouane, 36.4829°N, 3.0414°E (16).

Luciobarbus setivimensis: 10, 187–363 mm SL; Algeria: Bordj-Bou-Arreidj prov.: Ain Zada Dam at Ain Taghrout, 36.151209°N 5.159443°E (10).

Acknowledgements

We thank all of those who contributed to this research: Nacer Tarai (Biskra University, Algeria), Mokhtar Kadjam (Director of Ouizert Dam, Mascara, Algeria), Abdelkader El-Najar, Fatah Boujamaa and Mourad Boujamaa (Algeria), Kai Borkenhagen (Büsum). We are also grateful for the assistance provided by Güse Serkan and Sebastian Hüllen (ZFMK). Emmanuel Vreven, Miguel Parrent, Jonathan Brecko and Aurore Mathys (RMCA) are thanked for their time and the pictures. We also thank Didier Van den Spiegel and Rudy Jocqué (RMCA) for their pertinent comments. Lastly, we thank Victoria Grace (www.english-publications.com) for editing the manuscript. This study was supported by the FREDIE project, supported by the Leibniz Association Joint Initiative for Research and Innovation (SAW). It is publication number BRC 390 of the Biodiversity Research Center, Université Catholique de Louvain, Belgium.

Literature cited

- Astrin, J.J., Stüben, P.E., Misof, B., Wägele, J.W., Ginnich, F., Raupach, M.J. & Ahrens, D. (2012) Exploring diversity in cryptorhynchine weevils (Coleoptera) using distance-, character- and tree-based species delineation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63, 1–14.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.11.018>
- Bazinet, A.L., Zwickl, D.J. & Cummings, M.P. (2014) Agateway for phylogenetic analysis powered by grid computing featuring GARLI 2.0. *Systematic Biology*, 63, 812–818.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syu031>
- Brahimi, A., Tarai, N., Benhassane, A., Henrard, A. & Libois, R. (2016) Genetic and morphological consequences of Quaternary glaciations. A relic barbel lineage (*Luciobarbus pallaryi*, Cyprinidae) of the Guir Basin (Algeria). *Comptes Rendus Biologie*, 339, 83–98.
<https://doi.org/10.1016/j.crvi.2015.12.003>
- Casal-Lopez, M., Perea, S., Yahyaoui, A. & Doadrio, I. (2015) Taxonomic review of the genus *Luciobarbus* Heckel, 1843 (Actinopterygii, Cyprinidae) from northwestern Morocco with the description of three new species. *Graellsia*, 71, 1–24
- Doadrio, I., Casal-López, L., Perea, S. & Yahyaoui, A. (2016b) Taxonomy of rheophilic *Luciobarbus* Heckel, 1842 (Actinopterygii, Cyprinidae) from Morocco with the description of two new species. *Graellsia*, 72, 1–17.
<https://doi.org/10.3989/graellsia.2015.v71.135>
- Doadrio, I., Casal-López, M. & Perea, S. (2016a) Taxonomic remarks on *Barbus moulouyensis* pellegrin, 1924 (Actinopterygii, Cyprinidae) with the description of a new species of *Luciobarbus* Heckel, 1843 from Morocco. *Graellsia*, 72, 1–24.
<https://doi.org/10.3989/graellsia.2016.v72.174>
- Felsenstein, J. (1981) Evolutionary tree from DNA sequences, a maximum likelihood approach, *Journal of Molecular Evolution*, 17, 368–376.
<https://doi.org/10.1007/BF01734359>
- Geiger, M.F., Herder, F., Monaghan, M.T., Almada, V., Barbieri, R., Bariche, M., Berrebi, P., Bohlen, J., Casal-Lopez, M., Delmastro, G.B., Denys, G.P., Dettai, A., Doadrio, I., Kalogianni, E., Kärst, H., Kottelat, M., Kovačić, M., Laporte, M., Lorenzoni, M., Marčić, Z., Özüluğ, M., Perdices, A., Perea, S., Persat, H., Porcelotti, S., Puzzi, C., Robalo, J., Šanda, R., Schneider, M., Šlechtová, V., Stoumboudi, M., Walter, S., Freyhof, J. (2014) Spatial heterogeneity in the Mediterranean Biodiversity Hotspot affects barcoding accuracy of its freshwater fishes. *Molecular Ecology Resources*, 14, 1210–1221.
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.12257>
- Gouy, M., Guindon, S. & Gascuel, O. (2010) SeaView Version 4: A Multiplatform Graphical User Interface for Sequence Alignment and Phylogenetic Tree Building. *Molecular Biology and Evolution*, 27, 221–224.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msp259>
- Hasegawa, M., Kishino, H. & Yano, T. (1985) Dating of the human-ape split by a molecular clock by mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution*, 22, 160–174.
<https://doi.org/10.1007/BF02101694>
- Iguchi, K., Tanimura, Y. & Nishida, M. (1997) Sequence divergence in the mtDNA control region of amphidromous and landlocked forms of ayu. *Fish Sciences*, 63, 901–905.
- Katoh, K. & Standley, D.M. (2013) MAFFT Multiple sequence alignment Software Version 7. Improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30, 772–780.
<https://doi.org/10.1093/molbev/mst010>
- Kimura, M. (1980) Estimation of evolutionary distances between homologous nucleotide sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 78, 454–458
<https://doi.org/10.1073/pnas.78.1.454>
- Lanave, C., Preparata, G., Saccone, C. & Serio, G. (1984) A new method for calculating evolutionary substitution rates, *Journal of Molecular Evolution*, 20, 86–93.
<https://doi.org/10.1007/BF02101990>
- Lanfear, R., Frandsen, P.B., Wright, A.M., Senfeld, T. & Calcott, B. (2017) PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 34, 772–773.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msw260>
- Machordom, A. & Doadrio, I. (2001) Evidence of a cenozoic Betic-Kabilian connection based on freshwater fish phylogeography (*Luciobarbus*, Cyprinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18, 252–263.
<https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0876>
- Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., da Fonseca, G. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
<https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nishida, M., Ohkawa, T. & Iwata, H. (1998) Methods of analysis of genetic population structure with mitochondrial DNA markers. *Fish Genetics and Breeding Science*, 26, 81–100.
- Palumbi, S.R. (1996) Nucleic acids II: The polymerase chain reaction. In: Hillis, D.M., Moritz, C. & Mable, B.K. (Eds.), *Molecular Systematic. 2nd Edition*. Sinauer, Sunderland, MA, pp. 5–247.

- Pellegrin, J. (1920) Poissons du Maroc recueillis par M. C. Alluaud. *Bulletin du Museum d'Histoire Naturelle, Paris*, 26, 612–613.
<https://doi.org/10.5962/bhl.part.1209>
- Pellegrin, J. (1939) Les barbeaux de l'Afrique du Nord française: description d'une espèce nouvelle. *Bulletin de la Société, des Sciences Naturelles du Maroc*, 19, 1–4.
- Perdices, A. & Doadrio, I. (2001) The molecular systematics and biogeography of the European cobitids based on mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19, 468–478.
<https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0900>
- Rambaut, A. (2009) FigTree v1.4.2. Available from: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/> (accessed 2 May 2017)
- Rodríguez, F., Oliver, J.L., Marín, A. & Medina, J.R. (1990) The general stochastic model of nucleotide substitution. *Journal of Theoretical Biology*, 142 (4), 485–501.
[https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(05\)80104-3](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(05)80104-3)
- Ronquist, F., Teslenko, M., Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.P. (2012) MrBayes 3.2. Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large, model space. *Systematic Biology*, 61, 539–542.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Sukumaran, J. & Holder, M.T. (2010) DendroPy, a Python library for phylogenetic computing. *Bioinformatics*, 26, 1569–1571.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq228>
- Sukumaran, J. & Holder, M.T. (2015) *SumTrees. Phylogenetic tree Summarization*, 4.0.0 Available from: <https://github.com/jeetsukumaran/DendroPy> (accessed 2 May 2017)
- Talavera, G. & Castresana, J. (2007) Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments. *Systematic Biology*, 56, 564–577.
<https://doi.org/10.1080/10635150701472164>
- Tavaré, S. (1986) Some probabilistic and statistical problems in the analysis of DNA sequences. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences (American Mathematical Society)*, 17, 57–86.
- Tsigenopoulos, C.S., Durand, J.D., Ünlü, E. & Berrebi, P. (2003) Rapid radiation of the Mediterranean *Luciobarbus* species (Cyprinidae) after the Messinian salinity crisis of the Mediterranean Sea, inferred from mitochondrial phylogenetic analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80, 207–222.
<https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00237.x>