

Quelle est la signification taxonomique d'un caractère morphologique particulier des chabots (Scorpaeniformes: Cottidae: *Cottus* sp.) du bassin versant de la Garonne ?

Pierre DEFONTAINES

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Bruno David,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Luc Abbadie (UPMC, Paris)
Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colembert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Vincent Boulet (Expert indépendant flore/végétation, Frugières-le-Pin)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Patrick De Wever (MNHN, Paris)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)
Isabelle Le Viol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Hauts-de-France, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Oliveriau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (PatriNat, Paris)
Laurent Tillon (ONF, Paris)
Julien Touroult (PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

Une des résurgences de la Cuge, affluent de l'Aveyron. C'est à l'aval de telles résurgences que se trouvent les meilleures densités d'un Chabot *Cottus* sp. d'un morphotype particulier. Crédit photo: Pierre Defontaines.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish*:

Adansonia, *Zoosystema*, *Anthropozoologica*, *European Journal of Taxonomy*, *Geodiversitas*, Cryptogamie sous-sections *Algologie*, *Bryologie*, *Mycologie*, *Comptes Rendus Palevol*.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2023
ISSN (électronique / *electronic*): 2553-8756

Quelle est la signification taxonomique d'un caractère morphologique particulier des chabots (Scorpaeniformes: Cottidae: *Cottus* sp.) du bassin versant de la Garonne ?

Pierre DEFONTAINES

7 rue François Cabrol, F-12000 Rodez (France)
pdefontaines12@yahoo.fr

Soumis le 14 décembre 2021 | Accepté le 11 novembre 2022 | Publié le 15 février 2023

Defontaines P. 2023. — Quelle est la signification taxonomique d'un caractère morphologique particulier des chabots (Scorpaeniformes: Cottidae: *Cottus* sp.) du bassin versant de la Garonne ? *Naturae* 2023 (2): 21-33. <https://doi.org/10.5852/naturae2023a2>

RÉSUMÉ

La taxonomie des chabots (*Cottus* spp.) du territoire français n'est pas définitivement fixée, les caractères morphologiques utilisés pour différencier les espèces étant souvent variables et ne correspondant pas toujours avec les variations moléculaires. C'est particulièrement vrai dans le bassin versant de la Garonne où plusieurs espèces sont répertoriées, mais avec beaucoup d'incertitude sur leur répartition et leur taxonomie. Un caractère particulier a été découvert chez certains chabots de ce bassin : ils ont trois rayons aux nageoires pelviennes, contre quatre rayons chez toutes les espèces européennes décrites aujourd'hui. Cet article étudie la répartition et l'écologie des Chabots de ce morphotype pour les comparer à celles des chabots du morphotype habituel à quatre rayons aux nageoires pelviennes. Les Chabots à trois rayons occupent essentiellement des rivières de basse altitude en terrain karstique. Leurs populations peuvent être réunies en un seul ensemble par l'aval du bassin-versant, ce qui suggère une origine géographique unique. Ceux à quatre rayons ne semblent pas inféodés à un habitat particulier et se trouvent fréquemment sur terrain cristallin ou magmatique dans des rivières prenant naissance en altitude. Ces différences biogéographiques et écologiques suggèrent que le caractère « trois rayons aux nageoires pelviennes » est un caractère permettant de définir une lignée phylogénétique particulière, possible nouvelle espèce. Des études morphologiques et génétiques sont nécessaires pour vérifier cette hypothèse. Si le Chabot à trois rayons est bien une nouvelle espèce, elle nécessiterait alors des niveaux de protection spécifiques compte tenu de ses faibles effectifs, du fractionnement de ses populations et des menaces auxquelles elle est confrontée.

MOTS CLÉS
Morphologie,
distribution,
préférences écologiques,
dérive génétique.

ABSTRACT

What is the taxonomic significance of a particular morphological character of sculpins (Scorpaeniformes: Cottidae: Cottus sp.) from the Garonne watershed?

The taxonomy of sculpins (*Cottus* spp.) on French territory is not definitively fixed, the morphological characters used to differentiate the species being often variable and not always corresponding with the molecular variations. This is particularly true in the Garonne watershed where several species are listed but with great uncertainty about their distribution and taxonomy. A particular feature has been discovered in some sculpins in this basin: they have pelvic fins with three rays compared to four rays in all European species described today. Sculpins bearing this character have been found in many rivers. This paper examines the distribution and ecology of sculpins of this morphotype to compare them to those of sculpins of the usual four-rayed morphotype. Those with three rays mainly occupy low-lying rivers in karstic terrain. Their populations may be united

KEY WORDS
Bullhead,
morphology,
distribution,
ecological preferences,
genetic drift.

into a single unit by the downstream of the watershed, suggesting a single geographical origin. Those with four rays do not seem to be restricted to a particular habitat and are frequently found on crystalline or magmatic terrain in rivers originating at high altitude. These biogeographical and ecological differences suggest that the character “pelvic fins with three rays” is a character allowing the definition of a particular phylogenetic lineage, possible new species. Morphological and genetic studies are needed to verify this hypothesis. If the 3-rayed sculpin is indeed a new species, then it would require specific levels of protection given its low numbers, the fragmentation of its populations and the threats it faces.

INTRODUCTION

TAXONOMIE DES CHABOTS *COTTUS* SPP. DU TERRITOIRE FRANÇAIS

Les chabots des grands bassins fluviaux de France, ont longtemps été considérés comme appartenant tous à la même espèce, *Cottus gobio* L., 1758, tandis qu’une espèce supplémentaire à la répartition très réduite, *C. petiti* Bacescu & Bacescu-Mester, 1964, occupait un petit fleuve côtier méditerranéen. Cependant la description de plusieurs espèces à partir de critères morphologiques a récemment fait évoluer la taxonomie du genre *Cottus*. Il compte maintenant neuf espèces décrites en France (Freyhof *et al.* 2005 ; Sideleva 2009). Trois d’entre elles sont répertoriées dans le bassin de la Garonne (incluant le sous-bassin de la Dordogne) : *C. duranii* Freyhof, Kottelat & Nolte, 2005 dans la partie amont des bassins de la Dordogne et du Lot, *C. hispaniolensis* Bacescu & Bacescu-Mester, 1964 dans la partie amont du bassin de la Garonne, dans sa partie pyrénéenne, et *C. perifretum* Freyhof, Kottelat & Nolte, 2005 ailleurs. Mais les limites de la répartition de chacune de ces espèces restent incertaines (Keith *et al.* 2011).

Les caractères morphologiques utilisés pour caractériser ces trois espèces sont souvent variables à l’intérieur d’une même population, comme entre différentes populations. Ils sont par ailleurs difficiles à associer avec les variations moléculaires observées. Cela incite à revoir la taxonomie des chabots en combinant morphologie, écologie et analyses moléculaires (Denys 2012). Ce travail de révision taxonomique toujours en cours a mis en évidence de nombreuses zones d’ombre, notamment dans le bassin de la Garonne comme, par exemple, la question de la validité de l’espèce *C. duranii* ou le possible lien de certains caractères morphologiques avec l’environnement ou l’âge des individus (Persat & Denys 2020).

Par ailleurs, Freyhof *et al.* (2005) ont signalé l’existence d’une population (dans l’Auvézère, affluent de l’Isle, affluent de la Dordogne) qui présente un caractère morphologique particulier : les individus qui la composent sont porteurs de trois rayons aux nageoires pelviennes. Ce caractère ne se rencontre que de manière tout à fait exceptionnelle dans les autres bassins versants chez les chabots européens : quelle que soit l’espèce à laquelle ils appartiennent, ils ont tous quatre rayons aux nageoires pelviennes (Fig. 1). Les auteurs ont assigné provisoirement les spécimens examinés à une espèce déjà

répertoriée, *C. duranii*, tout en considérant qu’ils pouvaient appartenir à une espèce non décrite et en notant que l’altitude de la station était nettement inférieure à l’altitude des autres stations de cette espèce.

Des observations personnelles dans ce même bassin ont montré qu’une grande partie des individus ne présente ni spicule, ni espace entre les deux nageoires dorsales, ni tâche sur les nageoires pelviennes, trois caractères morphologiques diagnostics attribués respectivement à *C. perifretum*, *C. duranii* ou *C. hispaniolensis*. L’appartenance de ces individus à l’une de ces trois espèces devient donc problématique, et se pose alors la question de l’identité spécifique de ces chabots.

De plus, des chabots ayant trois rayons aux nageoires pelviennes ont été découverts dans d’autres rivières du bassin de la Garonne, d’abord dans le sous-bassin de l’Aveyron puis dans d’autres ruisseaux de divers sous-bassins (Fig. 2) et là aussi, la question de leur identité spécifique se pose.

SÉDENTARITÉ ET FRAGMENTATION DES POPULATIONS

Cette région méridionale au climat relativement chaud est située à l’extrémité sud-occidentale de la répartition du genre *Cottus*, dont toutes les espèces sont cryophiles. Ainsi, les chabots ne fréquentent pas tous les cours d’eau mais uniquement les plus frais. Leur présence ou leurs meilleures densités sont liées à des températures estivales entre 12 et 17 °C (Legalle *et al.* 2005) ou ne dépassant pas 20 °C et se situant idéalement entre 14 et 16 °C (Zbinden *et al.* 2004). Leur répartition est donc très fragmentée et de nombreuses rivières ne sont pas occupées (Legalle *et al.* 2003, 2005) ; ces auteurs n’ont par exemple trouvé que 67 sites occupés pour 554 sites échantillonnés dans le bassin de la Garonne.

Les chabots *Cottus* spp. sont très sédentaires. Diverses études ont montré que leurs déplacements, qui peuvent aller exceptionnellement jusqu’à un peu plus d’un kilomètre, n’excèdent que rarement quelques centaines voire quelques dizaines de mètres (Downhower *et al.* 1990 ; Knaepkens *et al.* 2005 ; Kobler *et al.* 2012). Ces données de terrain ont été confirmées par une étude montrant des différenciations génétiques régulières et significatives, même à une petite échelle géographique (500 m), dans des cours d’eau où les habitats favorables sont distribués de manière quasi-continue (Hänfling & Weetman 2006). Cela s’explique par les faibles performances natatoires de ces espèces benthiques



FIG. 1. — Nageoires pelviennes avec quatre rayons chez des chabots *Cottus* spp. de divers bassins-versants : bassin de la Loire, Chateaufort-de-Randon (Lozère-48) (A) et Ménétreol/Sauldre (Cher-18) (B) ; bassin du Rhône, Saint-Etienne-Vallée-Française (Lozère-48) (C) ; versant méditerranéen, Navacelles (Hérault-34) (D) ; bassin de la Garonne, Tayac (Dordogne-24) (E) et Naussac (Aveyron-12) (F). Crédits photos : P. Defontaine.

(Egger *et al.* 2020). La dispersion est de plus freinée voire bloquée, notamment vers l'amont, par la fragmentation de l'habitat (Hänfling & Weetman 2006 ; Junker *et al.* 2012). Cette dernière est fréquemment d'origine anthropique (barrages, moulins, canalisation, etc.) mais peut aussi avoir une origine naturelle, cascades et forte déclivité des rivières ou barrages naturels formés par la précipitation de la calcite en terrain karstique. Elle peut aussi être la conséquence du régime thermique des eaux : on trouve des populations de chabots dans des ruisseaux aux eaux fraîches séparées les unes des autres par des portions de la rivière principale aux eaux trop chaudes une partie de l'année.

La sédentarité des chabots empêche les longs déplacements qui maintiendraient un flux de gènes d'une population à une autre. Ce schéma est celui qui est observé dans le bassin de l'Hérault, fleuve côtier méditerranéen dans lequel les chabots sont localisés à l'aval des principales résurgences et où ont été observées des différenciations moléculaires notables entre ces différentes populations (Epe *et al.* 1999). Ailleurs en Europe, les chabots *Cottus* spp. ont montré une struc-

turation géographique très forte (Englbrecht *et al.* 2000) liée à l'existence de zones refuges isolées lors des glaciations (Hänfling *et al.* 2002), les alternances climatiques glaciaire-interglaciaire ayant fait se succéder des phases de régression-isolement permettant la différenciation de nouveaux clades avec des phases d'expansion de ces clades (Kontula & Väinölä 2001 ; Volckaert *et al.* 2002).

La naissance de nouvelles lignées phylogénétiques est ainsi la conséquence de processus de dérive génétique favorisés par l'isolement des populations, l'évolution pouvant alors être très rapide (Lecointre 2009), en particulier chez les chabots pour lesquels le taux de mutation (vitesse de l'horloge moléculaire) semble particulièrement élevé (Volckaert *et al.* 2002), la sédentarité et la forte sélection de reproduction en faveur des mâles dominants accélérant la dérive génétique (Griffiths 2006 ; Keith *et al.* 2011). La question se pose alors de savoir si, de la même façon, ce morphotype à trois rayons correspond à une lignée phylogénétique particulière ou s'il s'agit d'une variation morphologique sans signification taxonomique. Ce travail propose une première approche de



FIG. 2. — Nageoires pelviennes avec trois rayons chez des chabots *Cottus* spp. de divers sous-bassins du bassin versant de la Garonne : **A**, Montels (Aveyron-12) ; **B**, Gaillac-d'Aveyron (Aveyron-12) ; **C**, Lapanouse (Aveyron-12) ; **D**, Chamboulive (Corrèze-19) ; **E**, Penne d'Agenais (Lot-et-Garonne-47) ; **F**, Saint-Denis-Catus (Lot-46). Crédits photos : P. Defontaines.

cette question par l'étude de la répartition et de l'écologie de ce morphotype, comparées à celles du morphotype à quatre rayons. Il devra être complété par des analyses moléculaires et des études morphologiques plus poussées pour répondre définitivement à la question. Cependant ce travail préliminaire montre que ces deux formes ont des répartitions nettement distinctes et des préférences écologiques différentes, ce qui amène à poser et à discuter l'hypothèse que le morphotype à trois rayons représente une lignée phylogénétique particulière, possible nouvelle espèce.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dans le but de cartographier la répartition des individus avec trois rayons aux nageoires pelviennes et celle des individus à quatre rayons, 136 cours d'eau répartis sur l'ensemble du bassin de la Garonne et de ses principaux sous-bassins (dont celui de la Dordogne) ont été prospectés entre juillet 2016 et août 2020.

Leur répartition étant très fragmentée, la recherche de ces poissons s'est appuyée sur les publications donnant des indications sur leur répartition (Destre 2000; Legalle *et al.* 2005; LPO Aveyron 2007) et sur les sites donnant des informations en ligne sur leur répartition consultés à plusieurs reprises à partir de 2017 (naiades.eaufrance.fr, dernière consultation le 10 août 2020; inpn.mnhn.fr, dernière consultation le 10 août 2020; faune-france.org, dernière consultation le 10 août 2020). Mais ils ont aussi été cherchés et parfois trouvés dans quelques secteurs qui paraissent *a priori* favorables et où ils n'avaient jamais été signalés.

La plupart des échantillonnages ont été réalisés en période d'été (été et automne). Au cours de cette période, les basses eaux facilitent la prospection et la capture des individus. De plus, cette période se place après la reproduction de l'espèce, ce qui minimise les risques de dérangements. Les chabots sont recherchés dans les zones de radier, sous les pierres, à l'aide d'une épuisette. Chaque individu capturé est placé dans un tube transparent rempli d'eau pour examen des deux nageoires pelviennes, à la loupe si nécessaire pour les individus de petite taille. Il est ensuite relâché sur place

TABEAU 1. — Répartition des différentes formes de chabots *Cottus* spp. d'après le nombre de rayons aux nageoires pelviennes, dans les différents sous-bassins du bassin versant de la Garonne.

		Nombre de rayons aux pelviennes						Nombre d'individus examinés
		4-4	4-3	3-3	3-2	2-2	4-0	
Sous-bassins	Localités	Nombre d'individus						
Isle	6	5 28 %	8 44 %	5 28 %	— —	— —	— —	18
Vézère	5	8 30 %	5 19 %	14 52 %	— —	— —	— —	27
Dordogne	10	36 78 %	5 11 %	5 11 %	— —	— —	— —	46
Garonne aval- Lot aval	7	1 4 %	8 30 %	17 63 %	— —	1 4 %	— —	27
Lot amont	14	38 78 %	7 14 %	3 6 %	1 2 %	— —	— —	49
Aveyron	7	— —	— —	36 100 %	— —	— —	— —	36
Tarn	4	18 75 %	1 4 %	4 17 %	— —	— —	1 4 %	24
Garonne amont	2	17 81 %	3 14 %	1 5 %	— —	— —	— —	21
Total bassin de la Garonne	55	123 50 %	37 15 %	85 34 %	1 0 %	1 0 %	1 0 %	248

immédiatement. L'examen morphologique se faisant sur le terrain, les caractères habituellement utilisés pour décrire ou différencier les espèces de chabots n'ont pas pu toujours être détaillés. Seul le nombre de rayons aux nageoires pelviennes l'a été de manière systématique. Ce sera donc le seul caractère analysé. Quelques individus ont toutefois été mesurés.

La répartition des différentes formes de chabots sera analysée sous-bassins par sous-bassins car, même si ponctuellement des contacts entre différentes populations peuvent se produire par la capture d'un ruisseau d'un bassin par un autre en tête de bassin (Keith *et al.* 2011) ou par l'intermédiaire du réseau karstique souterrain (Freyhof *et al.* 2005), l'essentiel de ces contacts se fait le long du réseau hydrographique dans un même bassin versant (ou a pu se faire au cours de périodes climatiquement favorables lors des alternances climatiques glaciaire-interglaciaire).

La répartition de ces espèces cryophiles dépendant du régime thermique des cours d'eau, elle sera également analysée en fonction de ce qui influe sur ce régime thermique, c'est-à-dire essentiellement l'altitude et la nature géologique du substrat dans lequel naît le cours d'eau ou sur lequel il s'écoule (Prenda *et al.* 1997) :

- sur terrain magmatique ou métamorphique, les eaux sont essentiellement des eaux de surface. Leur température peut varier fortement au cours des saisons. Les eaux fraîches dont ont besoin les chabots se trouvent surtout dans les cours d'eau prenant naissance en altitude ;

- sur terrain sédimentaire, les cours d'eau sont souvent issus d'eaux souterraines dont la température est constante au niveau des sources ou des résurgences. Les écarts saisonniers de température sont réduits et les températures fraîches nécessaires aux chabots peuvent se trouver à basse altitude.

RÉSULTATS

Deux cent quarante-huit chabots provenant de 55 localités ont été examinés (Tableau 1). Parmi eux, 85 et 123 individus avaient respectivement trois (34 %) et quatre (50 %) rayons aux deux nageoires pelviennes. 37 individus asymétriques (15 %), i.e. avec quatre rayons d'un côté et trois de l'autre, ont aussi été observés. Ces derniers ont été trouvés principalement dans des localités où les deux formes sont présentes en sympatrie et lorsqu'une seule de ces formes est présente, la deuxième se trouve souvent dans des localités proches. Des individus avec deux rayons à chaque nageoire, deux rayons d'un côté ou trois de l'autre (avec également une asymétrie des pectorales) voire avec une seule nageoire pelvienne (vraisemblablement par arrachement traumatique) ont également été observés. Mais les effectifs comptabilisés pour chacune de ces formes sont négligeables (< 0,5 % pour chacune des formes ; Tableau 1 ; Fig. 3) et ne seront pas pris en compte dans la suite de l'analyse.

RÉPARTITION

L'examen de la carte de la Figure 3 montre que les deux formes, à trois rayons ou à quatre rayons, sont toutes les deux répandues dans une grande partie des zones occupées par les chabots. Les deux formes sont parfois trouvées en sympatrie dans les mêmes localités mais de nombreuses localités n'hébergent que l'une de ces deux formes. Leur répartition n'est pas identique et l'une des deux formes est très majoritaire dans certains sous-bassins :

- la forme à quatre rayons domine largement dans le sous-bassin de la Dordogne, dans la partie amont de celui du Lot et dans celui du Tarn (respectivement : 36 individus sur 46 [78 %], 38 sur 49 [78 %] et 18 sur 24 [75 %]). Elle est

TABLEAU 2. — Répartition des différentes formes de Chabots *Cottus* spp. d'après le nombre de rayons aux nageoires pelviennes, en fonction de la nature géologique du substrat. Abréviations : % A, Nombre d'individus de cette forme sur ce terrain géologique / Nombre total d'individus de ce terrain géologique ; % B, Nombre d'individus de cette forme sur ce terrain géologique / Nombre total d'individus de cette forme.

		Nombre de rayons aux pelviennes							Nombre d'individus examinés
		4-4	4-3	3-3	3-2	2-2	4-0		
Géologie	Localités	Nombre d'individus							
Sédimentaire	Cénozoïque	10	19	10	16	0	1	0	46
	Crétacé	5	9	6	7	0	0	0	22
	Jurassique	27	53	10	55	1	0	1	120
	Total	42	81	26	78	1	1	1	188
	% A	—	43 %	14 %	42 %	—	—	—	100 %
	% B	—	66 %	70 %	92 %	—	—	—	76 %
Métamorphique et magmatique	Volcanique	3	10	0	0	0	0	0	10
	Métamorphique et plutonique	10	32	11	7	0	0	0	50
	Total	13	42	11	7	0	0	0	60
	% A	—	70 %	18 %	12 %	—	—	—	100 %
	% B	—	34 %	30 %	8 %	—	—	—	24 %
	Total	55	123	37	85	1	1	1	248

présente dans toutes les stations de ces portions de bassins. Elle domine également dans les Pyrénées (Garonne amont : 17 sur 21 [85 %]) mais les localités échantillonnées ne sont pas représentatives des cours d'eau de ce secteur ;

- la forme à trois rayons domine dans la partie aval des sous-bassins du Lot et de la Garonne qui sont en continuité (17 individus sur 27 [63 %]) et dans celui de la Vézère (14 sur 27 [52 %]). Elle est présente dans toutes les stations de ces portions de bassins. Elle est même l'unique forme présente dans le sous-bassin de l'Aveyron (36 [100 %]) ;

- les deux formes sont plus mélangées dans le sous-bassin de l'Isle où ce sont les individus asymétriques qui dominent.

INFLUENCE DE LA GÉOLOGIE

SUR LA RÉPARTITION DES MORPHOTYPES

Ce sont surtout les rivières coulant sur roches sédimentaires qui sont occupées par les chabots (42 localités sur 55 ; Tableau 2). La plupart de ces roches, celles du Jurassique, du Crétacé et une partie de celles du Cénozoïque, sont calcaires. Seuls les dépôts quaternaires des Sables des Landes font exception (trois localités).

Ces rivières sédimentaires sont occupées autant par des Chabots de la forme à trois rayons que par ceux de la forme à quatre rayons (respectivement 42 % et 43 % ; N = 188). Au contraire, les rivières coulant sur terrain magmatique ou métamorphique sont occupées essentiellement par des Chabots de la forme à quatre rayons (respectivement 12 % et 70 % ; N = 60). Le test du Chi deux utilisé pour tester le rapport entre le nombre de rayons (trois rayons, quatre rayons ou autre) et la géologie (substrat sédimentaire *vs* substrat non sédimentaire) montre que ces paramètres ne sont pas indépendants ($\chi^2 = 22,113$; ddl = 2 ; $p < 0,001$). La distribution de ces morphotypes (de l'un d'entre eux au moins) dépend donc de la nature du substrat. La plupart des Chabots à trois rayons sont ainsi trouvés sur des terrains sédimentaires (sédimentaire : 92 % ; magmatique ou métamorphique : 8 % ; N = 85).

DISCUSSION

La présence de trois rayons est tout à fait exceptionnelle dans les autres bassins fluviaux européens (Freyhof *et al.* 2005). Elle est fréquente ici. C'est une première constatation qui indique une différence notable avec les autres populations européennes. Les individus asymétriques ont quant à eux été trouvés dans des secteurs où les deux morphotypes sont en sympatrie ou présents dans des localités proches les unes des autres. Cela incite à penser que cette asymétrie est associée à un contact entre les deux formes.

La succession des diverses formes le long d'une rivière peut être illustrée par la situation dans le sous-bassin du Lot. L'amont de ce cours d'eau, ses principaux affluents (le Célé et la Truyère) et leurs tributaires sont occupés par la forme à quatre rayons. Aux deux extrémités de ce secteur se trouvent quelques localités qui abritent des individus des deux formes et/ou des individus asymétriques. À l'aval, ces localités sont situées au contact entre cette population et la population à trois rayons occupant l'aval de ce sous-bassin. À l'amont, la population à quatre rayons peut avoir reçu l'apport d'individus à trois rayons provenant du sous-bassin de l'Aveyron par le Trou du Souci [commune de Pierrefiche, département de l'Aveyron (12)] qui voit des eaux provenant de la Serre, affluent de l'Aveyron, s'écouler vers le Lot en période de fortes eaux (Defaut *et al.* 1990).

FRAGMENTATION DES POPULATIONS

L'existence de populations actuellement isolées les unes des autres dans le bassin de la Garonne a été confirmée lors de cette étude. Le Lot dans sa traversée des Causses du Quercy en est un bon exemple. Les cours d'eau sont peu nombreux sur le Causse car l'eau s'infiltre dans les calcaires du Jurassique (Michel 2008). Les ruisseaux y sont issus de résurgences. Les confluences sont généralement éloignées les unes des autres. Les chabots ne sont pas connus dans le cours du Lot, lui-

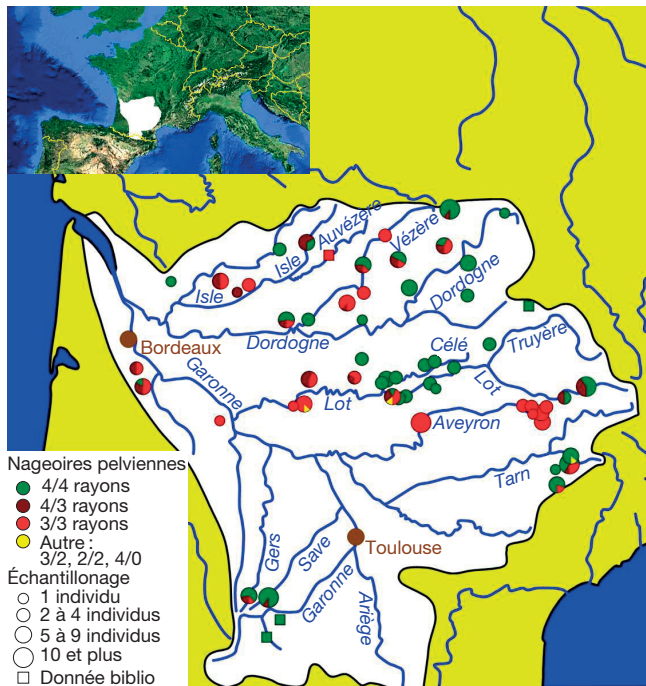


FIG. 3. — Proportion dans chaque localité échantillonnée du bassin versant de la Garonne, des différentes formes de chabots *Cottus* spp. d'après le nombre de rayons aux nageoires pelviennes. Données bibliographiques : Freyhof *et al.* 2005 ; Keith *et al.* 2011.

même en aval de Livinhac-le-Haut (12) (Legalle *et al.* 2005 ; naiades.eaufrance.fr, dernière consultation en août 2020). Ils ont été trouvés dans les affluents suivants (de l'amont vers l'aval) : la Diège, le Cerles, le Lantouy, le ruisseau de Calvignac, le Girou, le Célé et ses affluents, le Vert, la Briolance et le Boudouyssou, soit neuf populations isolées les unes des autres. Certaines sont de très petite taille.

CONTINUITÉ DE LA RÉPARTITION DE LA FORME À TROIS RAYONS

Les populations à trois rayons, isolées les unes des autres à cause de conditions écologiques (régime thermique) actuellement défavorables dans les grandes rivières, pourraient communiquer par l'aval du bassin-versant sans que ne s'intercale aucune population homogène de Chabots à quatre rayons (Fig. 4) ; cette continuité a probablement existé lors de conditions climatiques plus favorables au cours des alternances glaciaire-interglaciaire. On peut donc considérer qu'il n'existe qu'une seule population de Chabots à trois rayons. Ainsi on peut définir cinq populations. La population de Chabots à trois rayons occupe la partie aval du bassin de la Garonne et s'étend dans certaines rivières d'altitude modérée (Aveyron, Vézère). Elle isole quatre populations de Chabots à quatre rayons à l'amont de ce bassin, dans les sous-bassins de la Dordogne, du Lot (partie amont), du Tarn et de la Garonne (partie amont), sous-bassins qui possèdent tous des sources en altitude (altitude max > 1500 m). Ce type de répartition peut indiquer une origine géographique unique pour le caractère trois rayons et permet d'en déduire une première

hypothèse biogéographique : « à partir d'une population isolée (vraisemblablement à l'aval d'une résurgence à basse altitude) dans laquelle le caractère trois rayons est apparu, ce morphotype s'est étendu (à l'occasion de conditions plus favorables au cours des alternances glaciaire-interglaciaire) à l'ensemble de la partie aval du bassin de la Garonne ». Parfois il est allé jusqu'à se mêler avec des formes à quatre rayons qui, elles, auraient subsisté en altitude ou ponctuellement en d'autres secteurs sédimentaires. Puis les populations se sont de nouveau fragmentées au cours du réchauffement climatique de l'holocène.

PRÉFÉRENCE DE LA FORME À TROIS RAYONS POUR LES MILIEUX KARSTIQUES

Cela amène à scinder les chabots du bassin de la Garonne en deux ensembles, le premier dans la partie aval où domine le morphotype à trois rayons (72 individus à trois rayons sur 108 : 67 %) et le second dans la partie amont en regroupant les quatre sous-bassins où domine le morphotype à quatre rayons (109 individus à quatre rayons sur 140 : 78 %). Cela va permettre de tester les préférences géologiques de chacun de ces deux morphotypes en contournant la difficulté due à la corrélation négative de leurs distributions, le test effectué ci-avant ne permettant pas de différencier le rapport de chacun des morphotypes pris individuellement avec la géologie. Les tests porteront sur la liaison entre un morphotype et la géologie dans l'ensemble où ce morphotype est largement majoritaire. Le calcul de l'écart réduit sur la proportion des chabots d'un morphotype en fonction de la géologie (substrat sédimentaire *vs* substrat non sédimentaire) montre des résultats bien différents selon que l'on s'intéresse au morphotype à trois rayons dans la partie aval du bassin ($\epsilon = 5,406$; $p < 0,000001$) ou au morphotype à quatre rayons dans la partie amont ($\epsilon = 1,105$; $p > 0,05$). La distribution du morphotype à trois rayons est donc fortement corrélée à la présence de roches sédimentaires, alors que celle du morphotype à quatre rayons ne montre pas de liaison avec la nature du substrat.

La forme à trois rayons est donc trouvée surtout dans les cours d'eau sur substrat sédimentaire où le régime thermique est régulier avec des variations de températures limitées au cours de l'année. La forme à quatre rayons, plus ubiquiste et qui ne semble pas inféodée à un habitat particulier (à moins bien sûr qu'elle ne contienne plusieurs lignées, inféodées chacune à son propre habitat), est largement répandue sur terrain magmatique ou métamorphique où les différences saisonnières de température sont plus marquées. Des régimes thermiques différents (ainsi que les autres caractéristiques physico-chimiques des eaux influencées par la nature du substrat, telles que le pH ou la teneur en calcium) demandent des adaptations particulières de la part des chabots. La forme à trois rayons paraît plus sténotherme que la forme à quatre rayons. Cela peut avoir des conséquences, notamment, sur le mode de reproduction (Fox 1978 ; Bado-Nilles *et al.* 2015). Le Chabot du Lez *Cottus petiti*, par exemple, vivant en terrain karstique à l'aval d'une résurgence dans un milieu thermiquement stable, a la particularité d'avoir une reproduction très étalée sur l'année avec de multiples pontes de petite taille (Persat *et al.* 1996 ; Brun & Grivel 2015).

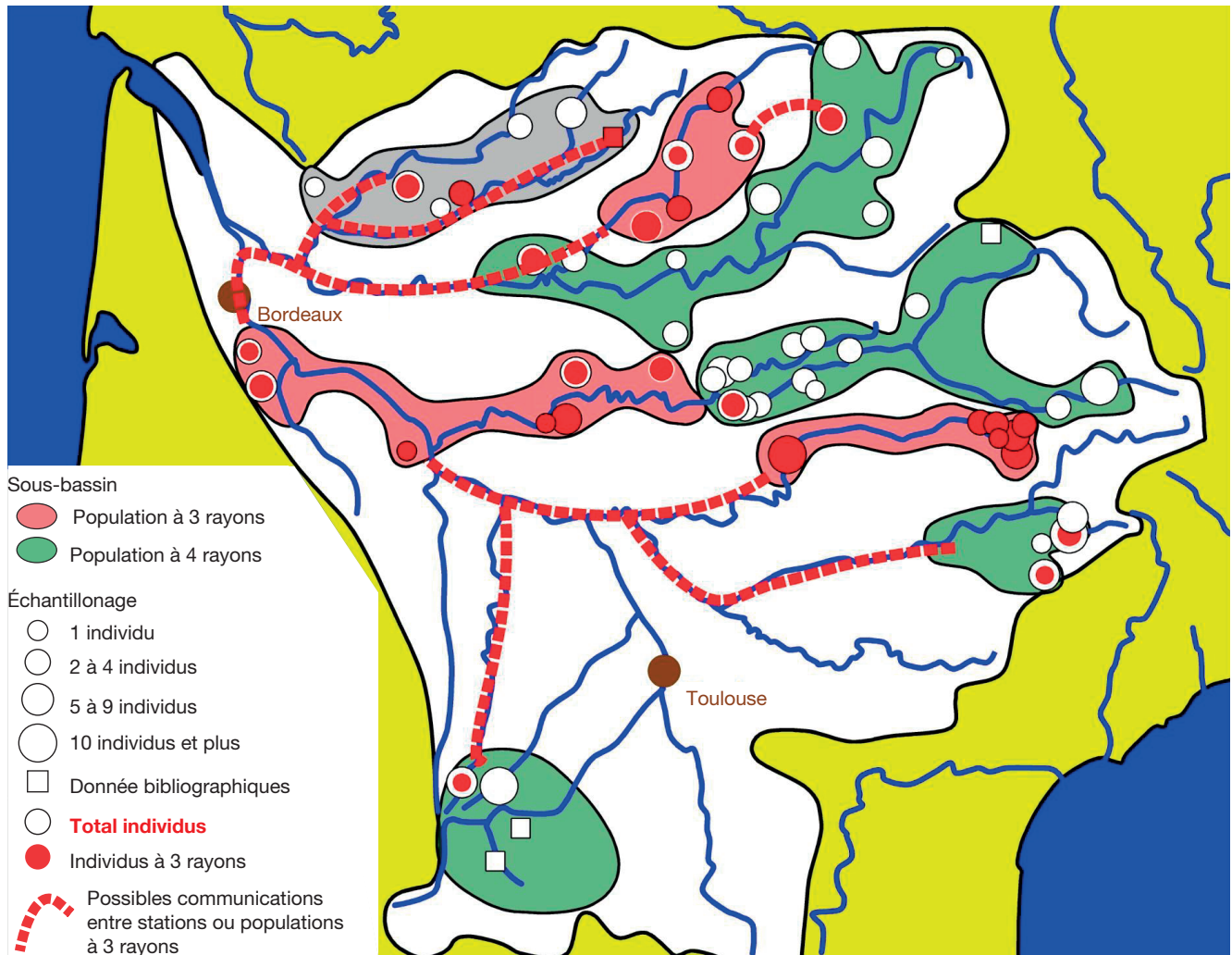


FIG. 4. — Localisations des différentes populations de chabots ; possibilités de contacts anciens entre les populations ou les stations du morphotype à trois rayons. Le secteur en grisé sur la carte recouvre un sous-bassin où il n'y a pas de morphotype dominant. Lorsque le nombre total d'individus et le nombre d'individus à trois rayons sont différents mais dans le même intervalle, le rond correspondant est cerclé d'un liseré blanc.

La forme à trois rayons se trouve essentiellement en terrain calcaire (19 localités, 73 individus). On la trouve cependant en petit nombre en terrain sédimentaire non karstique (trois localités, cinq individus) et en terrain métamorphique (quatre localités, sept individus).

Il a été signalé par ailleurs un effet direct du milieu sur l'expression de certains caractères morphologiques comme la présence ou la densité des spicules (Krejsa 1965 ; Denys 2012). Le milieu karstique (notamment la concentration en calcium) pourrait-il influencer le caractère morphologique étudié ici ? Outre que cela paraît peu probable pour ce type de caractère (nombre de rayons aux nageoires) le fait que l'on trouve ce même caractère sur différents types de substrat permet d'éliminer cette hypothèse, ce qui *a posteriori* est une bonne raison d'avoir retenu ce caractère pour l'analyse.

Dans le sous-bassin de l'Aveyron où cette forme est la seule connue, on trouve deux populations en terrain calcaire, notamment à l'aval de résurgences karstiques où les densités sont parfois très fortes (Guilmet 2020), l'une dans les Causses

du Quercy à l'ouest, l'autre dans les Avant-Causse et les Grands Causses à l'est. Elles sont séparées l'une de l'autre par un secteur où l'Aveyron coule sur terrain cristallin sur une soixantaine de kilomètres. La plus grande partie de ce secteur ne contient pas de chabots et si on peut en trouver très localement en amont de Villefranche-de-Rouergue, la densité y est toujours très faible (Guilmet 2020). Par ailleurs, les chabots sont absents des affluents de l'Aveyron coulant entièrement en terrain cristallin et notamment du Viaur, son principal affluent (Buffault 1904 ; Legalle *et al.* 2005 ; LPO Aveyron 2007). Cette forme à trois rayons montre donc dans ce sous-bassin une nette préférence pour les ruisseaux d'origine karstique. Notons que cette préférence pour les eaux calcaires n'est pas généralisée chez les chabots : *Cottus gobio* du nord de l'Italie par exemple évite les eaux les plus chargées en calcium où son état physiologique est altéré (Nocita *et al.* 2009). Une corrélation négative entre la taille des individus et la concentration en calcium y a été mesurée. Cet impact négatif des milieux calcaires pourrait expliquer les cas de



FIG. 5. — Un chabot (*Cottus* sp.) à trois rayons aux nageoires pelviennes (Monteils, Aveyron - 12). Les Chabots du sous-bassin de l'Aveyron ont fréquemment cette couleur marbrée. Crédit photo : P. Defontaine.

nanisme des populations héraultaises (Denys & Persat 2020). Dans le bassin de l'Aveyron au contraire, il ne semble pas y avoir d'effet négatif du calcium sur la croissance des chabots. Il y a été mesuré des individus de 96 mm (cette étude) et de 123 mm (LPO Aveyron 2007), soit une taille similaire à celle des chabots des autres populations françaises et nettement plus grande que les tailles maximales observée dans d'autres secteurs calcaires comme le Lez (64 mm ; Persat *et al.* 1996), l'Hérault (*circa* 80 mm ; Keith *et al.* 2011) ou dans le Nord de l'Italie (89 mm pour les femelles et 94 mm pour les mâles ; Nocita *et al.* 2009). Ce morphotype semble donc bien adapté à son environnement karstique et à une forte concentration en calcium (Fig. 5).

COMMENT EST APPARU LE MORPHOTYPE À TROIS RAYONS ?

Les trois rayons aux nageoires pelviennes sont donc un caractère original chez les chabots. Le morphotype qui le porte est adapté au milieu karstique, à la forte teneur en calcium et au régime thermique des cours d'eau dans lesquels il évolue. Sa répartition, d'un seul tenant, permet de postuler une origine unique et amène à s'interroger sur le mécanisme de l'apparition de ce caractère.

Les populations de chabots du bassin de la Garonne sont actuellement très fragmentées. De petites populations isolées les unes des autres ont très probablement déjà existé lors de précédentes périodes climatiques. Dans ce groupe d'espèces où l'évolution peut être rapide (Sherbakov 1999 ; Volckaert *et al.* 2002 ; Persat & Denys 2020), cela a pu favoriser la dérive génétique dans une de ces populations. L'apparition du caractère « trois rayons aux nageoires pelviennes » en serait la conséquence. Ce serait alors un caractère apomorphique qui différencierait une lignée phylogénétique particulière d'autres lignées ayant conservé le caractère plésiomorphique « quatre rayons aux nageoires pelviennes ». Les analyses biogéographique et écologique développées dans cette étude vont

dans le sens de cette hypothèse mais il faudra pour la valider qu'elle soit confirmée par des études morphologiques plus poussées (Freyhof *et al.* 2005), des études génétiques (Nolte *et al.* 2005 ; Denys 2012), voire des études éthologiques (le mode de reproduction des morphotypes à trois ou à quatre rayons est-il semblable ou différent ?) ou bioacoustiques. Le Chabot a en effet la particularité d'émettre des sons lors de la défense territoriale et de la reproduction (de basses fréquences, généralement entre 50 et 500 Hz), ce qui pourrait permettre de différencier les espèces (Ladich 1992 ; Colleye *et al.* 2013 ; Holt *et al.* 2020) comme cela a déjà été fait pour différencier des espèces cryptiques dans un autre genre de téléostéens (Parmentier *et al.* 2021) et comme cela se fait couramment pour les Oiseaux ou pour les Amphibiens (ex : Köhler *et al.* 2017).

CONCLUSION

Les différences de répartition et de préférendum écologique des différentes formes mises en évidence lors de cette étude incitent à avancer l'hypothèse que ces trois rayons aux nageoires pelviennes sont la caractéristique d'une lignée phylogénétique particulière parmi les chabots du bassin de la Garonne. Des analyses plus poussées, morphologiques et génétiques notamment, sont nécessaires pour confirmer ou infirmer cette hypothèse et pour préciser le niveau taxonomique de cette lignée. Si l'évolution de cette lignée est allée jusqu'à la différenciation spécifique, on disposera d'un caractère morphologique « évident » pour déterminer cette espèce sur le terrain. Ce n'est pas toujours le cas pour les autres espèces de chabots que l'on trouve sur le territoire français (Denys 2012).

Quoiqu'il en soit, il n'est pas inutile de se pencher dès à présent sur la préservation de cette forme à trois rayons, potentielle nouvelle espèce. Sa répartition très fragmentée l'expose à des

disparitions locales, d'autant que le réchauffement climatique aggravera ces risques (Dorts *et al.* 2012). La présence proche ou sympatrique de différentes formes (des individus à trois ou quatre rayons dans les mêmes localités ou dans le même secteur) a pu entraîner des introgressions dans de nombreuses populations et de ce fait, il se peut que les seules populations ayant conservé le patrimoine génétique originel soient celles du sous-bassin de l'Aveyron.

La population de chabots de la partie aval de l'Aveyron est suivie dans le cadre du site Natura 2000 « Vallée de l'Aveyron » (Guilmet 2020). Mais cette surveillance est partielle car d'une part elle ne concerne pas la partie amont de ce sous-bassin, d'autre part elle ne vise que la vallée de l'Aveyron *sensu stricto* et pas les affluents qui concentrent l'essentiel de la population. La valeur patrimoniale de cette population sur ce site est jugée faible, notamment parce qu'elle est considérée comme appartenant à l'espèce *C. perifretum* qui n'est pas menacée au niveau national. Les menaces sont pourtant définies comme fortes localement du fait du régime thermique estival et de l'altération de la qualité physico-chimique des eaux. Une menace supplémentaire vient de l'envahissement de la quasi-totalité du sous-bassin de l'Aveyron et d'une partie du bassin de la Garonne par l'écrevisse signal *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852), espèce allochtone qui ailleurs, a été jugée responsable du déclin de plusieurs populations de chabots allant parfois jusqu'à la disparition locale (Guan & Wiles 1997 ; Galib *et al.* 2020).

Tout cela souligne l'urgence de définir précisément le niveau taxonomique de cette forme à trois rayons aux nageoires pelviennes : lignée phylogénétique intraspécifique, espèce à part entière ou simple type morphologique ? Cela aura des conséquences majeures sur le niveau de protection à mettre en œuvre (Kottelat 1997).

Remerciements

Je remercie Philippe Geniez et Benjamin Adam qui ont bien voulu relire une première version de ce texte et qui ont donc participé à son amélioration. Ils m'avaient déjà aidé auparavant, le premier en me transmettant des données de terrain sur les chabots, le second en me fournissant des documents bibliographiques. Je remercie également Leslie Campourcy qui m'a informé des études menées sur le Chabot dans l'Aveyron en vue de sa protection et qui a obtenu de la DDT-Aveyron l'autorisation de m'en transmettre les résultats.

Je remercie les relecteurs, Anthony Acou et un relecteur anonyme qui par leurs remarques avisées m'ont permis de mieux exprimer les résultats de ce travail.

RÉFÉRENCES

- BADO-NILLES A., VILLERET M., GEFFARD A., PALLUEL O., BLANCHARD C., LE ROHIC C., BESSON S., PORCHER J.-M., MINIER C. & SANCHEZ W. 2015. — Recommendations to design environmental monitoring in the European bullhead, *Cottus* sp., based on reproductive cycle and immunomarker measurement. *Marine Pollution Bulletin* 95 (2): 576-581. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.12.055>
- BRUN J. & GRIVEL L. 2015. — *Natura 2000. Le Chabot du Lez* (Cottus petiti). *Monographie et perspective pour l'amélioration de la connaissance de l'espèce*. Ruralia, Syble ; Conseil départemental de l'Hérault, Montpellier, 41 p.
- BUFFAULT P. 1904. — *Essai sur les eaux et la pêche fluviale dans le département de l'Aveyron*. Imprimerie E. Carrère, Rodez, 159 p.
- COLLEYE O., OVIDIO M., SALMON A. & PARMENTIER E. 2013. — Contribution to the study of acoustic communication in two Belgian river bullheads (*Cottus rhenanus* and *C. perifretum*) with further insight into the sound-producing mechanism. *Frontiers in Zoology* 10: 71. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-10-71>
- DEFAUT B., BURG J. P., LEYRELOUP A. F., ROMNEY F., FUCHS Y., ALABOUVETTE B. & LEFAVRAIS-RAYMOND A. 1990. — *Carte géologique de la France. Notice explicative de la feuille Séverac-le-Château à 1/50 000*. Éditions du BRGM, Orléans, 59 p.
- DENYS G. 2012. — *Révision de la taxonomie ichthyologique en métropole*. Onema, MNHN, Paris, 139 p.
- DENYS G. & PERSAT H. 2020. — Le Chabot commun ou Chabot périalpin *Cottus gobio* Linnaeus, 1758, in KEITH P., POULET N., DENYS G., CHANGEUX T., FEUNTEUN E. & PERSAT H. (éds.), *Les poissons d'eau douce de France*. 2^e édition. Biotopie Éditions, Mèze ; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: 634-636
- DESTRE R. (éd.) 2000. — *Faune sauvage de Lozère, les Vertébrés*. ALEPE, Millau, 256 p.
- DORTS J., GRENOUILLET G., DOUXFILS J., MANDIKI S. N., MILLA S., SILVESTRE F. & KESTEMONT P. 2012. — Evidence that elevated water temperature affects the reproductive physiology of the European bullhead *Cottus gobio*. *Fish Physiology and Biochemistry* 38 (2): 389-99. <https://doi.org/10.1007/s10695-011-9515-y>
- DOWNHOWER J. F., LEJEUNE P., GAUDIN P. & BROWN L. 1990. — Movements of the Chabot (*Cottus gobio*) in a small stream. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 37: 119-126.
- EGGER B., WIEGLEB J., SEIDEL F., BURKHARDT-HOLM P. & HIRSCH P. E. 2020. — Comparative swimming performance and behaviour of three benthic fish species: the invasive round goby (*Neogobius melanostomus*), the native bullhead (*Cottus gobio*), and the native gudgeon (*Gobio gobio*). *Ecology of Freshwater Fish* 30 (3): 1-15. <https://doi.org/10.1111/eff.12592>
- ENGLBRECHT C. C., FREYHOF J., NOLTE A., RASSMANN K., SCHLIEWEN U. & TAUTZ D. 2000. — Phylogeography of the bullhead *Cottus gobio* (Pisces: Teleostei: Cottidae) suggests a pre-pleistocene origin of the major central European populations. *Molecular Ecology* 9 (6): 709-722. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.00912.x>
- EPPE R., PERSAT H., BEAUDOU D. & BERREBIS P. 1999. — Genetic variability in sculpin (genus *Cottus*) from southern France, with reference to the taxonomic status of an endemic species, *C. petiti*. *Heredity* 83: 533-540. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6885480>
- FOX P. J. 1978. — Preliminary observations on different reproduction strategies in the bullhead (*Cottus gobio* L.) in Northern and Southern England. *Journal of Fish Biology* 12: 5-11.
- FREYHOF J., KOTTELAT M. & NOLTE A. 2005. — Taxonomic diversity of European *Cottus* with description of eight new species (Teleostei: Cottidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 16 (2): 107-172.
- GALIB S. M., FINDLAY J. S. & LUCAS M. C. 2020. — Strong impacts of signal crayfish invasion on upland stream fish and invertebrate communities. *Freshwater Biology* 66 (2): 223-240. <https://doi.org/10.1111/fwb.13631>
- GUAN R. Z. & WILES P. R. 1997. — Ecological impact of introduced crayfish on benthic fishes in a British lowland river. *Conservation Biology* 11 (3): 641-647. <https://doi.org/10.1046/J.1523-1739.1997.96073.x>
- GRIFFITHS D. 2006. — Pattern and process in the ecological biogeography of European freshwater fish. *Journal of Animal Ecology* 75 (3): 734-751. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01094.x>

- GUILMET M. 2020. — Site Natura 2000 – FR 7301631 « Vallée de l'Aveyron » – Action C1.2 – Améliorer les connaissances sur les populations de Chabots. Suivis 2018-2019 dans le département de l'Aveyron. Fédération de l'Aveyron pour la Pêche et la Protection du Milieu aquatique, Rodez, 73 p. + annexes
- HÄNFLING B. & WEETMAN D. 2006. — Concordant genetic estimators of migration reveal anthropogenically enhanced source-sink population structure in the river sculpin, *Cottus gobio*. *Genetics* 173 (3): 1487-1501. <https://doi.org/10.1534/genetics.105.054296>
- HÄNFLING B., HELLEMANS B., VOLCKAERT F. A. M. & CARVALHO G. R. 2002. — Late glacial history of the cold-adapted freshwater fish *Cottus gobio*, revealed by microsatellites. *Molecular Ecology* 11 (9): 1717-1729. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01563.x>
- HOLT D. E., FRIEBERTSHAUSER R. J. & JOHNSTON C. E. 2020. — Sound production of the banded sculpin, *Cottus caroliniae*. *Environmental Biology of Fishes* 103: 299-311. <https://doi.org/10.1007/s10641-020-00964-x>
- JUNKER J., PETER A., WAGNER C. E., MWAICO S., GERMANN B., SEEHAUSSEN O. & KELLER I. 2012. — River fragmentation increases localized population genetic structure and enhances asymmetry of dispersal in bullhead (*Cottus gobio*). *Conservation Genetics* 13: 545-556. <https://doi.org/10.1007/s10592-011-0306-x>
- KEITH P., PERSAT H., FEUTEUN E. & ALLARDI J. (éds.) 2011. — *Les Poissons d'eau douce de France*. Biotopie, Metz; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 552 p.
- KNAEPKENS G., BAEKELANDT K. & EENS M. 2005. — Assessment of the movement behaviour of the bullhead (*Cottus gobio*), an endangered European freshwater fish. *Animal Biology* 55 (3): 219-226. <https://doi.org/10.1163/1570756054472845>
- KOBLE A., HUMBLET Y., GEUDENS K. & EENS M. 2012. — Period-dependent sex-biased movement in a polygamous stream fish (*Cottus perifretum* Freyhof, Kottelat & Nolte, 2005 – Actinopterygii, Cottidae) with male parental care. *Hydrobiologia* 693: 195-204. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1108-y>
- KÖHLER J., JANSSEN M., RODRIGUEZ A., KOK P. J. R., TOLEDO L. F., EMMERICH M., GLAW F., HADDAD C. F. B., RÖDEL M. O. & VENCES M. 2017. — The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods and recommendations for best practice. *Zootaxa* 4251 (1): 1-124. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4251.1.1>
- KONTULA T. & VÄINÖLÄ R. 2001. — Postglacial colonization of Northern Europe by distinct phylogeographic lineages of the bullhead, *Cottus gobio*. *Molecular Ecology* 10 (8): 1983-2002. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01328.x>
- KOTTELAT M. 1997. — European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation. *Biologia, Section Zoology* 52 suppl. 5: 271 p. <https://doi.org/10.5281/zenodo.1311773>
- KREJSA R. J. 1965. — *The Systematics of the Prickly Sculpin*, *Cottus asper*: an Investigation of Genetic and Non-Genetic Variation within a Polyploid Species. University of British Columbia, Vancouver, 125 p. <https://doi.org/10.14288/1.0105492>
- LPO AVEYRON 2007. — *Faune sauvage de l'Aveyron – Atlas des vertébrés*. Éditions du Rouergue, Rodez, 376 p.
- LADICH F. 1992. — Sound production by the river bullhead *Cottus gobio* L. (Cottidae, Teleostei). *Journal of Fish Biology* 35 (4): 531-538. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb03004.x>
- LECOINTRE G. 2009. — La spéciation, quelques études de cas, in LECOINTRE G. (éd.), *Guide critique de l'évolution*. Belin, Paris: 365-376.
- LEGALLE M., CEREGRINO R. & MASTRORILLO S. 2003. — Conservation des populations aquatiques menacées: exemple de l'Écrevisse à pattes blanches, du Chabot et de la Moule perlière sur le bassin du Célé. *Revue de l'Agence de l'Eau* 86: 10-16.
- LEGALLE M., SANTOUL F., FIGUEROA J., MASTRORILLO S. & CEREGRINO R. 2005. — Factors influencing the spatial distribution patterns of the bullhead (*Cottus gobio* L., Teleostei Cottidae): a multi-scale study. *Biodiversity and Conservation* 14: 1319-1334. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-9673-7>
- MICHEL F. 2008. — Le réseau hydrographique, in MICHEL F. (éd.), *Le tour de France d'un géologue*. Delachaux et Niestlé, BRGM éditions, Paris, Orléans: 12-13.
- NOCITA A., MASSOLO A., VANNIN M. & GANDOLFI G. 2009. — The influence of calcium concentration on the distribution of the river bullhead *Cottus gobio* L. (Teleostei, Cottidae). *Italian Journal of Zoology* 76 (4): 348-357. <https://doi.org/10.1080/11250000902806631>
- NOLTE A. W., FREYHOF J., STEMISHOR K. C. & TAUT D. 2005. — An invasive lineage of sculpins, *Cottus* sp. (Pisces, Teleostei) in the Rhine with new habitat adaptations has originated from hybridization between old phylogeographic groups. *Proceeding of the Royal Society B* 272 (1579): 2379-2387. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3231>
- PARMENTIER E., SCALBERT R., RAICK X., GACHE C., FRÉDÉRICH B., BERTUCCI F. & LECCHINI D. 2021. — First use of acoustic calls to distinguish cryptic members of a fish species complex. *Zoological Journal of the Linnean Society* 195 (3): 964-975. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlab056>
- PERSAT H. & DENYS G. 2020. — Ordre des Scorpaeniformes. Famille des Cottidae, in KEITH P., POULET N., DENYS G., CHANGEUX T., FEUNTEUN E., & PERSAT H. (éds.), *Les poissons d'eau douce de France*. 2^e édition. Biotopie Éditions, Metz; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: 632-633
- PERSAT H., BEAUDOU D. & FREYHOF J. 1996. — The sculpin of the Lez spring (South France), *Cottus petiti* (Bacescu and Bacescu-Mester, 1964), one of the most threatened fish in Europe, in KIRCHHOFFER A. & HEFTI D. (éds.), *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*. Birkhauser Verlag, Basel: 321-328. https://doi.org/10.1007/978-3-0348-9014-4_32
- PRENDA J., ARMITAGE P. D. & GRAYSTON A. 1997. — Habitat use by the fish assemblages of two chalk streams. *Journal of Fish Biology* 51 (1): 64-79. <http://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb02514.x>
- SHERBAKOV D. 1999. — Molecular phylogenetic studies on the origin of biodiversity in Lake Baikal. *Trends in Ecology and Evolution* 14 (3): 92-95. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01543-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01543-2)
- SIDELEVA V. G. 2009. — A new sculpin species *Cottus sabaudicus* sp. nova (Scorpaeniformes: Cottidae) from the Savoy district, France. *Journal of Ichthyology* 49 (3): 149-154. <https://doi.org/10.1134/S0032945209030011>
- VOLCKAERT F. A. M., HÄNFLING B., HELLEMANS B. & CARVALHO G. R. 2002. — Timing of the population dynamics of bullhead *Cottus gobio* (Teleostei: Cottidae) during the Pleistocene. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 930-944. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00469.x>
- ZBINDEN S., PILOTTO J. D. & DUROUVEVOZ V. 2004. — Biologie, menaces et protection du Chabot (*Cottus gobio*) en Suisse. *Informations concernant la pêche* 77: 3-73.

Soumis le 14 décembre 2021 ;
accepté le 13 novembre 2022 ;
publié le 15 février 2023.

ANNEXE

ANNEXE 1. — Localisation des sites d'échantillonnage et nombre de rayons aux nageoires pelviennes selon les localités. Abréviations : **Quatern.**, quaternaire ; **Volcan.**, volcanique.

Sous-bassin	Cours d'eau	Commune	Département	Géologie	Nombre de rayons aux pelviennes						Nombre total examiné
					4-4	4-3	3-3	3-2	2-2	4-0	
Isle	Lary	Cercoux	17	Éocène	1	–	–	–	–	–	1
	Côle	Condat-sur-Trincou	24	Crétacé	2	–	–	–	–	–	2
	Rizonne	St-Privas-des-Prés	24	Éocène	–	2	2	–	–	–	4
	Rizonne	Festalemps	24	Éocène	–	1	1	–	–	–	2
	Beauronne	Douzillac	24	Éocène	–	1	–	–	–	–	1
	Salembre	St-Germain-du-Salembre	24	Crétacé	–	–	2	–	–	–	2
	Isle	Nantheuil	24	Gneiss	2	4	–	–	–	–	6
Vézère	Coly	La Cassagne (Grande Prade)	24	Jurassique	–	–	1	–	–	–	1
	Source Coly	La Cassagne	24	Jurassique	–	1	7	–	–	–	8
	Couze	Chasteaux	19	Jurassique	–	–	2	–	–	–	2
	Corrèze	Naves	19	Gneiss	3	2	1	–	–	–	6
	Vézère	Voutezac	19	Gneiss	5	2	1	–	–	–	8
	Vézère	Chamboulive	19	Gneiss	–	–	2	–	–	–	2
Dordogne	Louyre	Sainte-Alvère	24	Crétacé	5	2	2	–	–	–	9
	Manaurie	Les-Eyzies-de-Tayac	24	Crétacé	2	–	–	–	–	–	2
	Borrèze	Souillac	46	Jurassique	1	–	–	–	–	–	1
	Céou	Saint-Chamarand	46	Jurassique	2	–	–	–	–	–	2
	Souvine	Forgès	19	Gneiss	5	–	–	–	–	–	5
	Vianon	Palisse	19	Gneiss	2	2	3	–	–	–	7
	Diège	Sornac	19	Migmatite	9	1	–	–	–	–	10
	Maronne	St-Martin-Valmèroux	15	Volcan.	4	–	–	–	–	–	4
	Sumène	Bassignac	15	Volcan.	5	–	–	–	–	–	5
Garonne- aval et Lot-aval	Dordogne	Saint-Sauves-d'Auvergne	63	Volcan.	1	–	–	–	–	–	1
	Gat Mort	Cabanac-et-Villagrains	33	Quatern.	–	1	1	–	–	–	2
	Hure	Saint-Symphorien	33	Quatern.	1	2	3	–	–	–	6
	Ourbise	Caubeyres	47	Quatern.	–	–	1	–	–	–	1
	Boudouyssou	Penne-d'Agenais	47	Oligocène	–	–	1	–	–	–	1
	Boudouyssou	Tournon-d'Agenais	47	Oligocène	–	–	6	–	1	–	7
	Briolance	Blanquefort-sur-Briolance	47	Crétacé	–	4	3	–	–	–	7
Lot-amont	Vert	St-Denis-Catus	46	Jurassique	–	1	2	–	–	–	3
	Girou	Cénevières	46	Jurassique	1	2	3	1	–	–	7
	Célé	Cabrerets (Marcenac)	46	Jurassique	2	–	–	–	–	–	2
	Célé	Cabrerets (La Pescalerie)	46	Jurassique	6	–	–	–	–	–	6
	Célé	Marcihac-sur-Célé	46	Jurassique	2	–	–	–	–	–	2
	Drauzou	Lissac-et-Mouret	46	Jurassique	2	–	–	–	–	–	2
	Bervezou	Linac	46	Schiste	2	–	–	–	–	–	2
	Ruisseau de Calvignac	Calvignac	46	Jurassique	3	–	–	–	–	–	3
	Lantouy	Salvagnac-Cajarc	12	Jurassique	4	–	–	–	–	–	4
	Cerles	Capdenac-Gare	12	Jurassique	4	–	–	–	–	–	4
	Diège	Naussac	12	Jurassique	1	–	–	–	–	–	1
	Auze	Grand-Vabre	12	Schiste	2	–	–	–	–	–	2
	Goul	Saint-Hippolyte	12	Schiste	2	–	–	–	–	–	2
	Urugne	La Canourgue	48	Jurassique	1	1	–	–	–	–	2
	Lot	Balsièges	48	Jurassique	6	4	–	–	–	–	10
Aveyron	Assou	Monteils	12	Jurassique	–	–	13	–	–	–	13
	Serre	St-Saturnin-de-Lenne	12	Jurassique	–	–	1	–	–	–	1
	Serre	Campagnac	12	Jurassique	–	–	1	–	–	–	1
	Cuge	Vimenet	12	Jurassique	–	–	3	–	–	–	3
	Aveyron	Gaillac-d'Aveyron	12	Jurassique	–	–	3	–	–	–	3
	Aveyron	Buzeins	12	Jurassique	–	–	1	–	–	–	1
	Tantayrou	Lapanouse	12	Jurassique	–	–	9	–	–	–	9
	Verlenque	Séverac-le-Château	12	Jurassique	–	–	5	–	–	–	5
Tarn	Sorgues	Fondamente (bourg)	12	Jurassique	2	–	–	–	–	–	2
	Sorgues	Fondamente (Labadie)	12	Jurassique	2	–	1	–	–	–	3
	Cernon	Lapanouse-de-Cernon	12	Jurassique	1	–	–	–	–	–	1
	Durzon	Nant (bourg)	12	Jurassique	6	–	–	–	–	1	7
	Source Durzon	Nant	12	Jurassique	7	1	3	–	–	–	11

ANNEXE 1. — Suite.

Sous-bassin	Cours d'eau	Commune	Département	Géologie	Nombre de rayons aux pelviennes						Nombre total examiné
					4-4	4-3	3-3	3-2	2-2	4-0	
					Nombre d'individus						
Garonne-amont	Gers Save	Monléon-Magnoac	65	Miocène	6	2	1	–	–	–	9
		Montmaurin	31	Miocène	11	1	–	–	–	–	12
Total bassin de la Garonne					123	37	85	1	1	1	248