

La population de *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) de la lagune de Mauguio, France Paramètres démographiques et croissance individuelle.

J.L. Bouchereau, J.P. Quignard, J.A. Tomasini, J.C. Joyeux et Ch. Capape

Laboratoire d'Ichthyologie et de Parasitologie Générale USTL

Place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 2.

Résumé : *Pomatoschistus minutus* de la lagune de Mauguio (golfe du Lion), est un petit gobie (LT max, 83 mm) annuel, qui effectue une migration génésique hivernale vers la mer. Deux générations sont présentes de fin janvier à mars-avril, et une seule, par la suite ; il y a donc renouvellement complet de la population en trois mois environ. Le sex-ratio est équilibré, sauf durant la période finale de migration où les mâles dominent. Un dimorphisme statural existe en faveur des mâles (excepté dans le cas de la masse des femelles mûres). La croissance, au cours des premiers mois de la vie, dans Mauguio, est égale ou inférieure à celles enregistrées dans l'Atlantique, mais au bout de 12 mois, les performances deviennent supérieures. La température est le principal facteur responsable des différences constatées entre l'Atlantique et la Méditerranée, dans l'écobiologie de l'espèce.

Abstract : *Pomatoschistus minutus* living in the lagoon of Mauguio (gulf of Lion), is a small (max TL, 83 mm) annual goby, who carries out a winter genesic migration toward the sea. Two generations are present from the end of January to March-April, and only one afterwards ; so, the whole of the population is renewed in about three months. The sex-ratio is in equilibrium except during the final period of migration when males are dominant. A statural dimorphism exists in favour of males (except for the case of mature females). During the first months of the gobies' life in Mauguio, growth is equal or inferior to those recorded in Atlantic, but performances after 12 months become greater. Temperature is the main responsible factor of the observed differences between the Atlantic and the Mediterranean about the eco-biology of this species.

INTRODUCTION

Le gobie buhotte, ou grande mougne, *Pomatoschistus minutus* est un petit Poisson (83 mm en Méditerranée, 95 mm en Atlantique), essentiellement littoral, commun dans l'Atlantique nord-est, de la Norvège au sud de l'Espagne, dans certains secteurs de la Méditerranée, golfes du Lion, de Gênes, et de l'Adriatique, golfe de Venise et le long des côtes ouest de la mer Noire. La distribution géographique précise de ce poisson est difficile à cerner car il a souvent été confondu avec d'autres espèces de gobies (Guitel, 1892 ; Swedmark, 1968, Fonds, 1968 ; Vaas *et al*, 1975 ; Vaas, 1979 ; Webb, 1980). *P. minutus* occupe les estuaires, les lagunes salées ainsi que la frange maritime littorale jusqu'à 20 mètres de profondeur, parfois même 100 m (Morawski, 1978), mais on peut considérer qu'il y a peut-être, là aussi, erreur de détermination. Le gobie buhotte ne séjourne généralement pas en permanence dans les lagunes et estuaires qu'il quitte au moment de la reproduction pour nidifier en mer. Des six espèces de gobies signalées dans la lagune de Mauguio (Quignard & Zaouali, 1980 et 1981 ; Quignard *et al*, 1984 ; Bourquard, 1985), *P. minutus* vient en seconde position pour l'abondance numérique derrière *P. microps*. Quoique non commercialisé, il y fait l'objet d'une pêche importante (Quignard *et al*, 1983), essentiellement de l'automne à l'hiver. Si les travaux consacrés à la biologie de *P. minutus* de

l'Atlantique sont nombreux, en Méditerranée seuls, Gourret (1897), Mathias et Dolique (1962), Hervé (1978), en France, Lo Bianco (1909), Ninni (1938), Cavinato (1952), Padoa (1953), en Italie et Vodianitzky et Kazanova (1954) en mer Noire, abordent certains points de la biologie de ce poisson.

Le travail que nous présentons traite de divers aspects de l'évolution chronologique de la structure de la population de *P. minutus* durant son écophase épibenthique lagunaire: mouvements migratoires, âge, sex-ratio, tailles, masses, croissances somatiques linéaire et massique. Dans chaque cas, nous comparons et discutons nos résultats avec ceux obtenus par d'autres auteurs.

MILIEU

La lagune de Mauguio (Fig. 1), située sur la côte méditerranéenne française du Languedoc a une surface de 3 166 hectares. Sa profondeur maximum est de 1,30 m (moyenne : 0,80 m). Elle est en relation avec la mer par un grau long de 1 050 m et d'environ 1,50 m de profondeur. Elle communique, de plus, avec le canal du Rhône à Sète et avec la lagune voisine de Pérols. La salinité varie entre 37 ‰ à l'entrée du grau et 10 ‰ ou moins, dans la zone nord-est, où se jettent plusieurs canaux et cours d'eau douce. Le fond est en général vaseux avec peu de cailloux et très peu de sable mais des valves de Lamellibranche, principalement *Cerastoderma glaucum*, sont parfois abondantes. Au nord-est, on note la présence discontinue d'herbiers de *Potamogeton pectinatus* et de *Chara baltica*, et sur la frange sud, on trouve *Gracilaria verrucosa* et encore quelques *Zostera noltii* et *Ruppia maritima*. Partout, abondent les algues vertes des genres *Ulva*, *Enteromorpha*, *Chaetomorpha* et *Ulvopsis*. Cette lagune, très eutrophe, est sujette de l'été au début de l'automne à des crises dystrophiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Entre septembre 1985 et mars 1989, 30 758 gobies buhotte, compris entre 24 et 83 mm de longueur totale, ont été étudiés, dont 15 649 mâles et 15 109 femelles. Ces gobies proviennent d'échantillonnages réalisés hebdomadairement aux Cabannes de Pérols (Fig. 1), un des principaux lieux de débarquement des pêches provenant de la lagune. Le type d'engin de pêche utilisé est la capéchade, sorte de grand verveux (Quignard & Farrugio, 1981) à maille de 4 à 10 mm, et pourvu d'une paradière. Ces filets sont calés de la berge aux plus grandes profondeurs de la lagune. Les spécimens de petite taille, 8-35 mm, ont été capturés, entre janvier et juin, lors de pêches expérimentales au filet bigouden, (Le Corre, 1981), vide de maille de 1 mm, $n = 381$; $9 \leq LT \leq 40$, et au chalut benthique à patin, (Joyeux *et al*, 1988), de trois mm de maille, $n = 336$; $15 \leq LT \leq 44$. Les pêches expérimentales (Fig. 2) mettent en évidence une certaine sélectivité de la capéchade (Fig. 3). En effet, la taille de première capture, par cet engin, est de 25 mm, alors que sont présents dans la lagune, des individus de tailles inférieures.

Tous les individus récoltés ont été sexés quand la taille dépassait 25 mm, mesurés et rangés mensuellement par classe de taille de 2 ou 4 mm. Lorsque cela était possible, un sous-échantillon d'au moins 10 individus de chaque sexe par classe de taille a été prélevé au hasard pour examen individuel. On a relevé, sur ces poissons, la longueur totale (LT) au millimètre inférieur, et sur certains, la longueur standard (Lst), la masse corporelle humide brute (Mb). Les tailles sont exprimées en millimètres et les masses en grammes, la précision étant de l'ordre du mm et du mg.

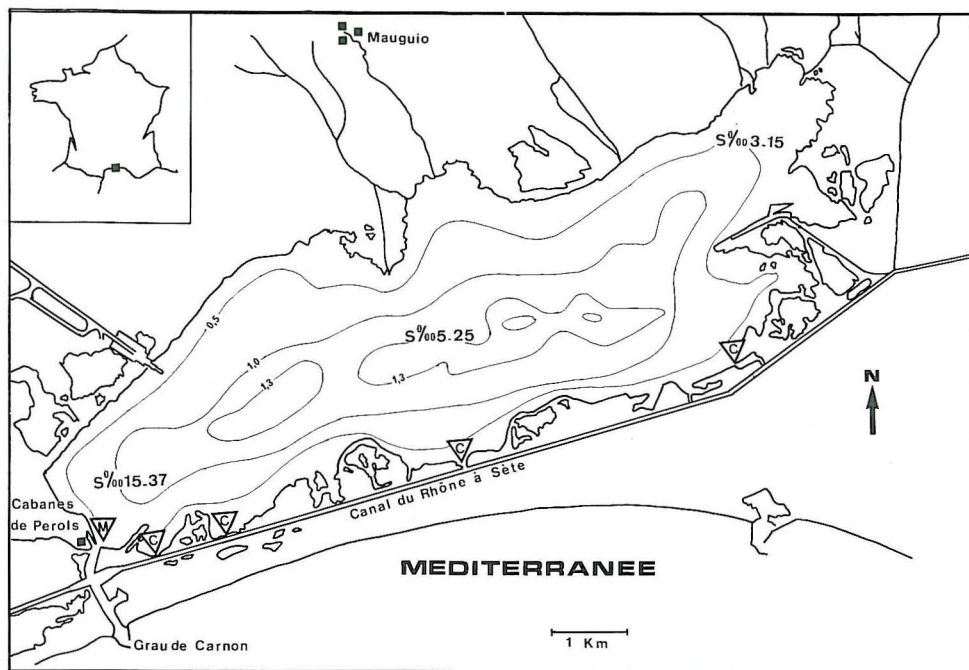


Fig. 1 : Lagune de Mauguio et situation géographique (C = communication avec le canal du Rhône à Sète ; M = communication avec la mer.

Les données recueillies ont permis de donner, après regroupement mensuel des échantillons et pour chacun des sexes, les distributions de fréquence des tailles, les relations longueur totale-longueur standard, masse-longueur, longueur-âge et masse-âge. A partir des tailles et des masses humides, on a calculé mensuellement les taux relatifs de croissance linéaire ($TL = (LT_x - LT_{x-1}) * 100 / LT_{x-1}$) et massique ($Tm = (Mbx - Mbx-1) * 100 / Mbx-1$) mensuels moyens, le facteur de condition brut ($Kb = Mb * 10^5 / LT^3$). Le sex-ratio ($Sr = (\sigma) / (\varphi)$) a été établi mensuellement et en fonction de la taille, les données de 1985 à 1989 étant regroupées en une année fictive.

Chaque fois que cela était nécessaire et possible, nous avons comparé les moyennes établies à l'aide du test "t" de Student (Dagnélie, 1975), et les valeurs du sex-ratio au moyen du test du khi carré.

Les relations entre les longueurs totales et standard sont les suivantes : $LT = 1,181 Lst + 0,518$ et $Lst = 0,836 LT + 0,133$, avec $n = 807$; $r = 0,994$; $24 \leq LT \leq 76$; $22 \leq Lst \leq 64$.

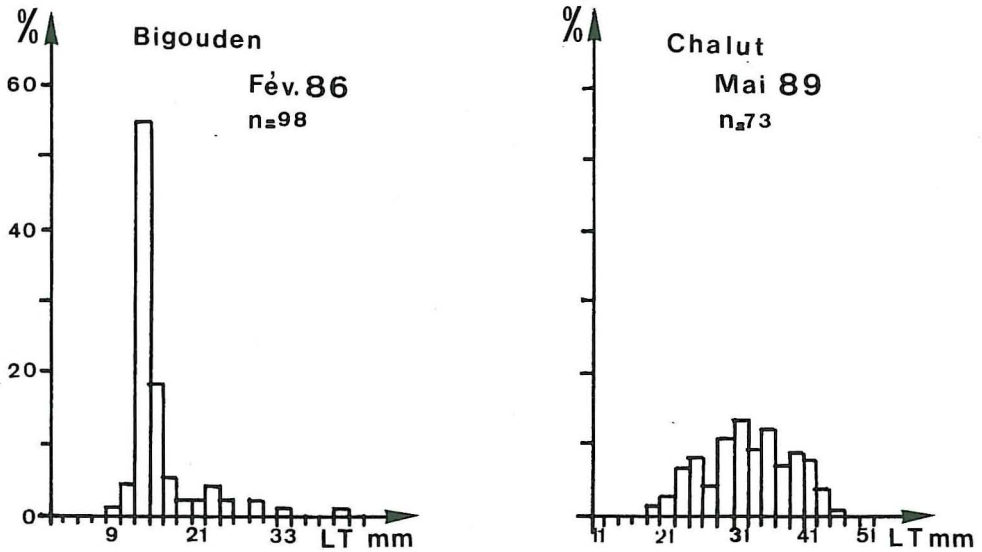


Fig. 2 : Histogrammes des fréquences de taille de *P. minutus* capturés avec deux filets expérimentaux : bigouden et chalut à patin.

RESULTATS ET DISCUSSIONS

MOUVEMENTS MIGRATOIRES

Les *P. minutus* de petite taille ($LT < 45$ mm), d'après les pêches professionnelles et expérimentales, apparaissent dans la lagune de Mauguio à partir de février mais surtout d'avril (Fig 2 et 3). Ces recrues (0+) venant de la mer sont issues de la dernière période de ponte qui a lieu de décembre à avril environ. Précédant de peu l'amorce de ce mouvement d'entrée, on note, à partir de novembre-décembre, la disparition progressive mais définitive de la lagune des individus pubères ($LT \geq 45$ mm) qui vont pondre et mourir en mer. Quelle que soit l'année, à partir de mai, seuls des juvéniles 0+, sont présents dans la lagune. Ce cycle migratoire qui coïncide parfaitement avec le cycle vital du poisson, peut être qualifié d'ontogénique. Il assure, entre l'hiver et le début du printemps, le renouvellement de l'ensemble de la population de *P. minutus* de la lagune de Mauguio. Ces mouvements d'émigration et d'immigration se reproduisent chaque année avec une grande régularité.

Il existe d'importantes différences entre les comportements migratoires des populations méditerranéennes et nord-atlantiques. Dans ce dernier secteur, une même population peut effectuer plusieurs migrations, de la côte vers le large, au cours d'une année. Ainsi, Swedmark (1957, 1958) et Fonds (1971, 1973) décrivent des migrations thermique hivernale et génésique verno-estivale, et Hesthagen (1975, 1977) y ajoute une migration thermique estivale. La population de la lagune de Mauguio est donc moins mobile que celles de l'Atlantique. En effet, malgré les températures élevées de l'été, la population de la lagune de Mauguio estive sur place. Le déplacement hivernal, qui conduit les individus pubères de la lagune vers la mer, est progénésique et non "thermique" comme c'est le cas dans les mers septentrionales. Pourtant, il est certain que la température joue un rôle dans le choix final du lieu de reproduction, la ponte et le développement des œufs se réalisant dans des limites thermiques relativement strictes (Vaas, 1979 ; Fonds, 1971, 1973 ; Fonds & Van Buurt, 1974).

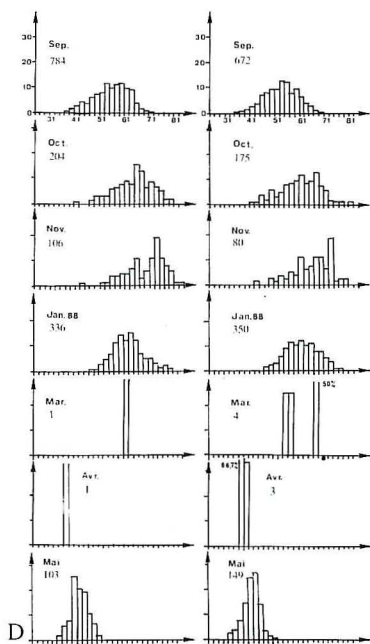
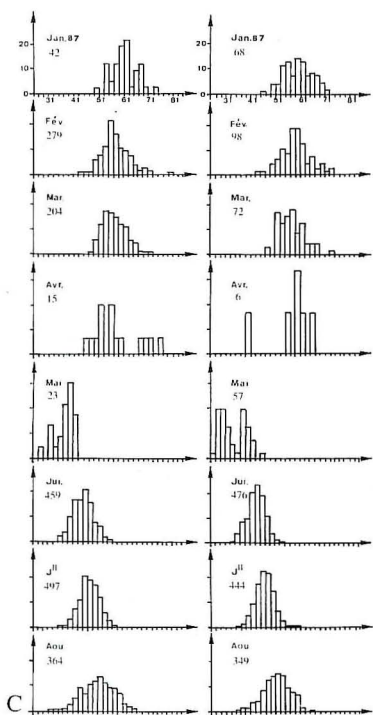
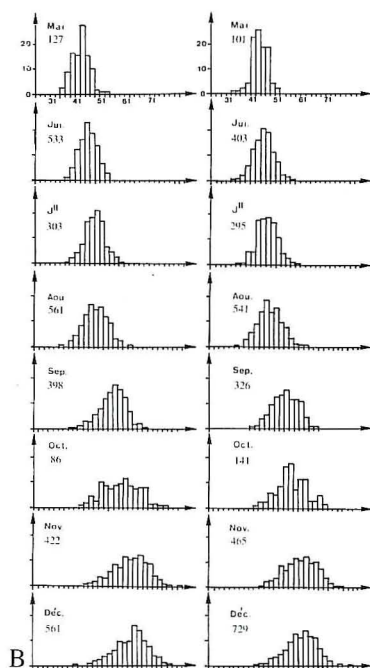
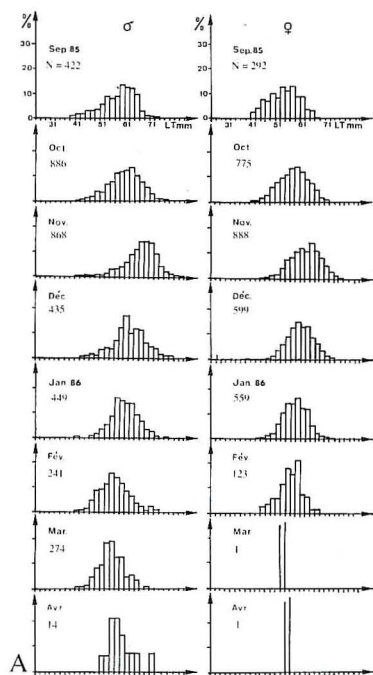
Quel que soit le secteur géographique, l'entrée de néonates 0+ dans les estuaires et les lagunes, est toujours due à une attraction trophique. Ce recrutement est plus précoce dans la lagune de Mauguio (fin janvier-février à mai-juin), que dans les estuaires ou les lagunes du nord de l'Europe (juin à août, Swedmark, 1958 ; Healey, 1971a ; Claridge *et al*, 1985 ; Doornbos & Twisk, 1987). Ce décalage temporel est à mettre en relation avec les saisons de ponte et donc la température.

AGE

D'après les mouvements migratoires, la période de ponte, la structure et l'évolution des histogrammes de fréquence des tailles (Fig. 3), une seule classe d'âge est présente dans la lagune de Mauguio, d'avril-mai à janvier, selon l'année. Les plus jeunes individus entrant dans la lagune sont âgés d'un à deux mois, la durée de vie pélagique étant d'un mois environ (Fonds & Veldhuis, 1973). Au moment de leur départ vers la mer, les plus vieux individus sont âgés de 15 à 16 mois au maximum. Tous les individus d'une classe d'âge meurent après leur premier cycle de reproduction puisque nous n'avons jamais retrouvé de grands spécimens après la ponte.

Entre janvier-février et mars-avril selon l'année, après les premières éclosions, deux générations de *P. minutus* sont présentes dans la lagune (Fig. 2 et 3), les pubères n'étant pas encore tous partis en mer et les néonates commençant à y pénétrer.

Dans l'Atlantique, au nord de la Bretagne, la pyramide des âges diffère de celle décrite pour Mauguio. En effet, une fraction des individus atlantiques peut dépasser 15 mois et même atteindre 20 à 23 mois (Swedmark, 1957 ; Shann, 1910 ; Fonds, 1971, 1973 ; Healey, 1971a ; Hesthagen, 1975, 1977 ; Claridge *et al*, 1985). Fonds (1973) estime que 3 à 4 % des individus d'une même classe d'âge initiale survivent à la première ponte et que 1 à 2 % atteignent une deuxième saison de ponte. Donc, dans ce secteur maritime, durant la saison de ponte, trois générations coexistent contre deux seulement dans le golfe du Lion et, entre deux saisons de ponte, deux générations sont présentes au nord de la Manche, et une dans la lagune de Mauguio.



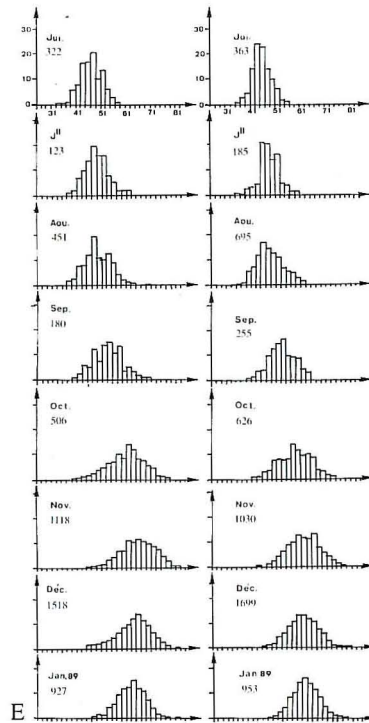


Fig. 3 : Histogrammes mensuels des fréquences de taille des mâles et des femelles de *P. minutus* capturés à la capéchade (septembre 1986-mars 1989). L'effectif mesuré est indiqué sous le mois.

La mort précoce des *P. minutus* de la région languedocienne est probablement à mettre en relation avec l'origine septentrionale de l'espèce qui supporterait mal les températures méditerranéennes. En effet, Liu et Walford (1970) ont montré que des températures élevées peuvent être à l'origine d'un vieillissement prématuré chez les Poissons. La relation température-vieillessement est également évoquée par Craig (1978) et Craig et Fletcher (1984). D'ailleurs, Creutzberg et Fonds (1971) ont observé que, sur les côtes hollandaises, la survie de *P. minutus* est meilleure les années froides.

Craig (1985), parmi de nombreux auteurs a montré qu'une croissance rapide et une maturité hâtive abrègent la longévité. Or, en Méditerranée les tailles maximales peuvent être atteintes en 8-12 mois contre 15-23 mois dans l'Atlantique septentrional ; de même, la maturation gonadique (RGS) est réalisée en 3 mois contre 5 mois (Healey, 1971b, Hesthagen, 1977). A ces efforts consentis sur un court laps de temps pour les croissances somatique et gonadique s'ajoutent ceux relatifs à la reproduction. De plus, la ponte en Méditerranée a lieu durant l'hiver, dans un milieu relativement pauvre, qui ne permet peut-être pas un apport énergétique suffisant pour satisfaire tous les besoins des géniteurs et non au printemps ou en été comme sur les côtes de la mer du Nord. Le déséquilibre énergétique ainsi créé participe certainement à l'affaiblissement des individus.

La présence quasi permanente d'une seule génération dans la lagune surpeuplée de Mauguio, en éliminant la compétition intraspécifique, peut être interprétée comme un facteur favorisant l'installation de la population annuelle de *P. minutus* dans cette lagune.

PROPORTION DES SEXES

L'évolution générale du sex-ratio (Sr), se reproduisant de façon identique d'une année à l'autre, nous avons regroupé les données sur une année fictive (Tab. I, Fig. 4). De la fin du recrutement (mai) au début de l'émigration (décembre) de l'unique classe d'âge présente dans Mauguio, la population de *P. minutus* a un sex-ratio, dans l'ensemble équilibré, (0,82 à 1,15 ; Sr moy = 1,01). La légère diminution du sex-ratio en décembre et janvier (Sr moy = 0,86 ; Tab. I, Fig. 5), indique un départ précoce des mâles vers les lieux de ponte, pour la recherche et l'occupation d'un territoire et la préparation du nid dans l'attente des femelles. De février à avril, alors que la majorité des individus a quitté la lagune, les spécimens pubères qui subsistent, de moins en moins nombreux, sont en majorité des mâles (Tab. I ; Sr = 2,45 ; Sr max = 5,95). La présence d'une population mâle relativement importante, entre février et avril, ne peut être expliquée par l'état physiologique des individus qui, d'après l'aspect de leur robe, sont mûrs. Ce déséquilibre peut être le résultat d'une mortalité supérieure des femelles gravides qui, en raison de leur embonpoint, sont plus facilement capturables que les mâles, en début de migration, tant par les filets que par les prédateurs.

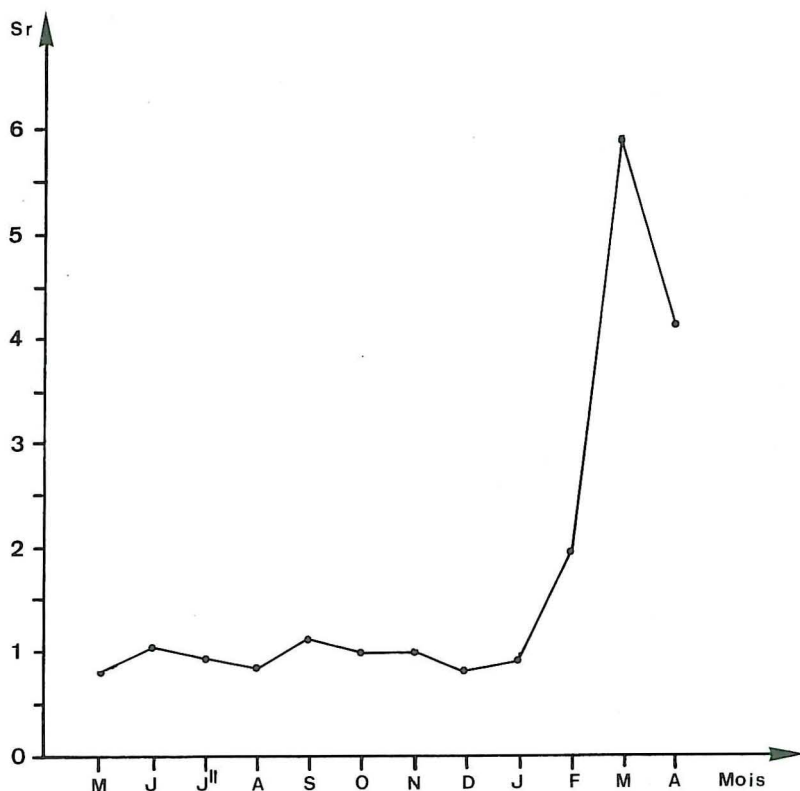


Fig. 4 : Évolution mensuelle du sex-ratio (Sr) sur une année fictive (septembre 1985-mars 1989).

Si l'on cumule les résultats obtenus, au niveau de chacun des échantillons, pour les périodes de pleine croissance (mai-novembre, Fig. 5a), prémigratoire (octobre-novembre, Fig. 5b), migratoire (décembre-janvier, Fig. 5c), et de fin de migration (février-avril, Fig. 5d), on note des variations du sex-ratio en fonction des classes de taille. De mai à novembre (Fig. 5a), il y a une masculinisation générale de la population, plus particulière-

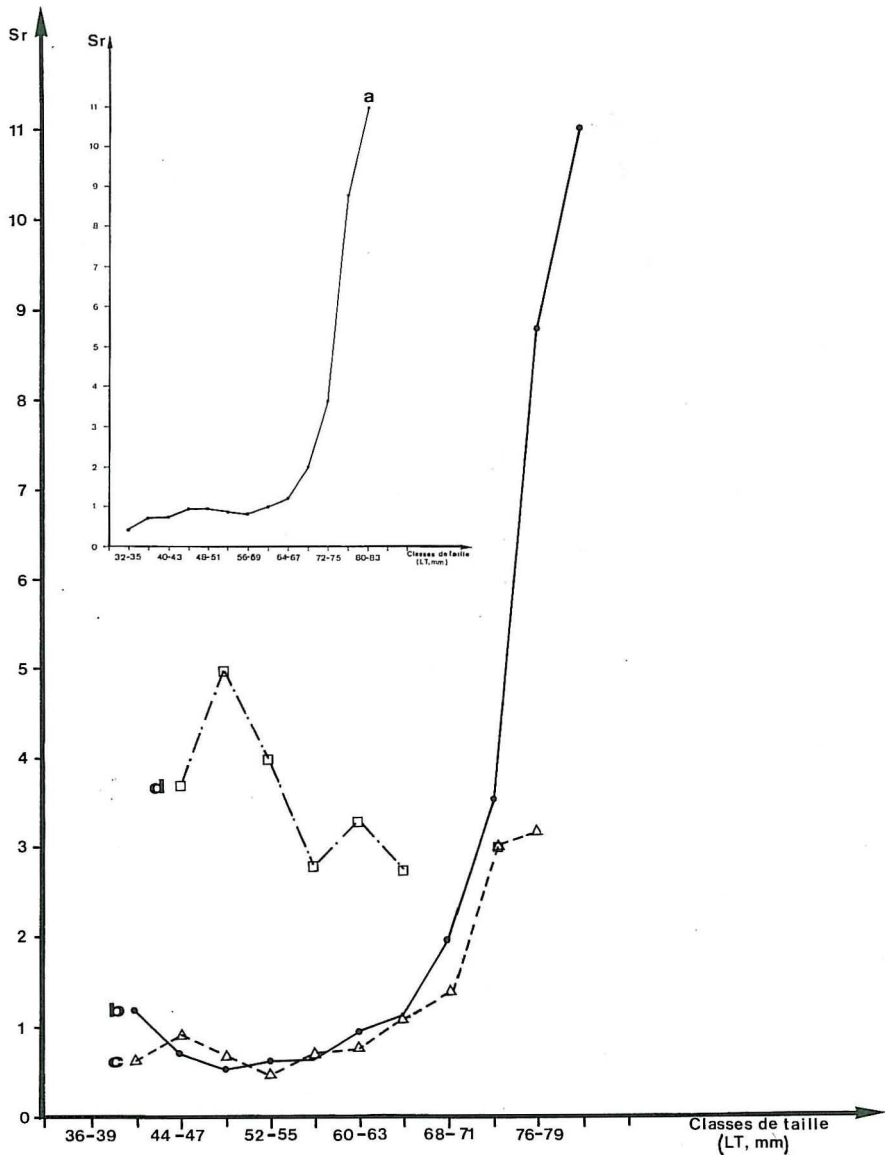


Fig. 5 : Évolution du sex-ratio (Sr) en fonction de la taille et suivant la période ; a) de croissance, mai à novembre ; b) prémigratoire, d'octobre à novembre ; c) migratoire, décembre à janvier ; d) de fin de migration, février à avril.

ment à partir de la classe 64 - 67 mm. Cette évolution est en grande partie due à une plus forte croissance des mâles (Tab. II, III et Fig. 5, 6). A la veille de l'émigration, en octobre-novembre (Fig. 5b), on retrouve le même phénomène de masculinisation qui est toujours explicable par la différence de croissance entre mâles et femelles. Il est difficile d'admettre d'autres hypothèses pour expliquer ce phénomène jusqu'en novembre, car les animaux observés mâles et femelles ont tous la même morphologie et le même comportement. Ultérieurement, en décembre-janvier (Fig. 5c), période de pleine migration, le sex-ratio global décroît, comme nous l'avons vu avec une diminution plus importante pour les poissons de grande taille (68-71 mm). Cette forte diminution est essentiellement engendrée par le départ vers la mer des grands mâles, ce qui explique la baisse globale précédemment évoquée. En fin de période migratoire, février à avril (Fig. 5d), quelle que soit la taille, on observe une masculinisation du sex-ratio. L'hypothèse, concernant le rôle de la prédation pour expliquer la modification du sex-ratio peut être à nouveau émise dans ce cas.

Un sex-ratio annuel équilibré comme nous venons de le décrire dans la lagune de Mauguio se retrouve sur toutes les côtes d'Europe du Nord (Swedmark, 1958 ; Healey, 1971 a et b ; Hesthagen, 1975 ; Fonds, 1971, 1973). Cependant la masculinisation de la population de *P. minutus*, en fin de période migratoire et en fonction de la taille, ne semble pas avoir été décrite dans ces secteurs atlantiques.

On peut opposer cette situation à celle mentionnée (Bouchereau *et al*, 1989a) pour *P. microps*, espèce affine et sympatrique, où quelle que soit la saison, les femelles dominent nettement. Cette différence trouve peut-être ses racines dans les situations écobiologiques de ces poissons au moment de la reproduction: l'un pondant en mer, l'autre en lagune. En effet, les risques de destruction des nids (Bouchereau *et al*, 1989b) de *P. minutus* en mer sont inférieurs à ceux encourus par les nids de *P. microps* en lagune. *P. minutus* mâle n'a donc pas besoin comme *P. microps* mâle d'un surnombre de femelles pour assurer le remplacement rapide des nids et donc le maintien du niveau reproductif de la population.

La dominance des femelles se retrouve chez un autre petit gobie *P. canestrinii* qui a la même éco-biologie (Gandolfi *et al*, 1981-82) que *P. microps*, alors que d'après Miller (1984), les espèces se reproduisant en mer ont, comme *P. minutus*, un sex-ratio généralement équilibré.

TAILLE ET CROISSANCE SOMATIQUE LINÉAIRE

Les tailles maximums observées dans la lagune de Mauguio sont de 81 mm pour les femelles et de 83 mm pour les mâles. Ce dimorphisme en faveur de ces derniers se retrouve au niveau des moyennes mensuelles calculées (Tab. II, III, Fig. 6), de mai à décembre, quelle que soit l'année d'échantillonnage envisagée. Une telle différence entre les sexes n'est pas signalée dans l'Atlantique (Hesthagen, 1975) où les maximums sont de 95 mm (Swedmark, 1957 ; Fonds, 1973).

De février à mars ou avril (Fig. 2 et 3), les histogrammes de fréquence de taille peuvent être bimodaux, par suite de la présence de deux générations. Puis, la structure de la population est plus homogène, les histogrammes, quoiqu'assez amples, sont unimodaux. L'unimo-

TABLEAU I

Sex-ratio mensuel (Sr et sex-ratio global (SR) pour les trois périodes du cycle vital lagunaire de *P. minutus* (A : croissance, B : migration, C : fin de migration) sur une année fictive (septembre 1985-mars 1989).

	MAI	JUIN	JUIL	AOUT	SEPT	OCT	NOV	DEC	JANV	FEV	MARS	AVRIL	TOTAL
♂	253	1 314	923	1 376	1 784	1 735	2 514	2 514	1 754	1 216	488	29	15 900
♀	307	1 242	894	1 585	1 545	1 717	2 463	3 027	1 930	617	82	7	15 416
Sr	0,82	1,06	0,94	0,86	1,15	1,01	1,02	0,83	0,91	1,97	5,95	4,14	1,03
SR				1,01 (A)				0,86 (B)			2,45 (C)		

TABLEAU II

Longueurs (LT) moyennes et extrêmes mensuelles, et écarts types (σ) des mâles de septembre 1985 à mars 1989.

P. minutus	♂	SEPT	OCT	NOV	DEC	JANV	FEV	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUIL	AOUT
1985/1986	n	422	886	868	435	449	241	274	14	127	533	303	551
	LT	57,21	59,98	65,53	62,43	60,16	56,19	55,06	58,43	44,28	45,45	48,02	48,84
	σ	6,83	6,18	6,33	6,34	5,13	5,84	4,76	5,23	3,39	3,52	3,90	4,55
	LT min	39	41	41	43	41	41	41	51	37	37	37	35
	LT max	73	77	83	79	77	73	69	71	55	55	59	63
1986/1987	n	398	141	422	561	42	279	204	15	23	459	497	364
	LT	56,10	59,40	63,17	63,57	60,24	56,90	56,37	57,13	36,74	44,05	46,75	50,41
	σ	4,98	7,22	6,67	6,29	5,13	5,19	4,56	9,24	3,82	3,94	3,93	6,09
	LT min	39	43	45	41	49	43	47	45	27	35	35	31
	LT max	69	77	83	79	73	77	71	75	41	55	57	65
1987/1988	n	784	204	106	-	336	-	1	1	103	322	123	451
	LT	54,63	64,10	68,74	-	62,09	-	61	37	43,06	46,34	48,07	48,62
	σ	6,78	7,19	7,57	-	5,88	-	-	-	3,43	4,18	4,60	5,34
	LT min	37	41	43	-	47	-	-	-	35	33	37	37
	LT max	71	79	83	-	79	-	-	-	51	57	61	69
1988/1989	n	180	506	1 118	1 518	927	696	9					
	LT	52,44	60,06	64,64	63,02	62,10	62,92	64,78					
	σ	5,84	7,03	6,76	6,77	5,47	5,82	3,77					
	LT min	39	39	45	43	47	47	59					
	LT max	69	77	81	81	81	81	71					

dalité résulte, comme nous l'avons vu, de la disparition totale des individus pubères qui migrent en mer pour pondre. Les modes secondaires peu marqués, que l'on observe parfois, peuvent être le reflet des mécanismes de mise en place des peuplements ichthyiques en lagune (Bourquard, 1985), de phénomènes temporaires de croissance différentielle, ou d'artefacts induits lors de la saisie des tailles.

A partir de mai, l'allure générale des histogrammes de fréquences des tailles ne se modifie pas ou peu, mais les paramètres les caractérisant évoluent dans le temps. Les moyennes et les valeurs modales, très voisines, augmentent jusqu'en novembre ou décembre (Fig. 3, 6), puis se stabilisent et diminuent. L'augmentation des tailles résulte uniquement de la croissance des 0+. Leur stabilisation et leur diminution ont deux causes possibles : une baisse du taux de croissance (Fig. 6, Tab. IV), et le départ vers la mer des grands individus mûrs (Fig. 5b, 5c), comme l'a montré l'étude du sex-ratio.

La situation sur les côtes atlantiques est différente. La survie des géniteurs maintient un fond de grands spécimens 1+. Ce stock permanent que l'on ne retrouve pas en Méditerranée confère aux populations atlantiques une certaine stabilité temporelle et amortit la dynamique de la progression des tailles des 0+ qui viennent se confondre dans ce stock (Healey,

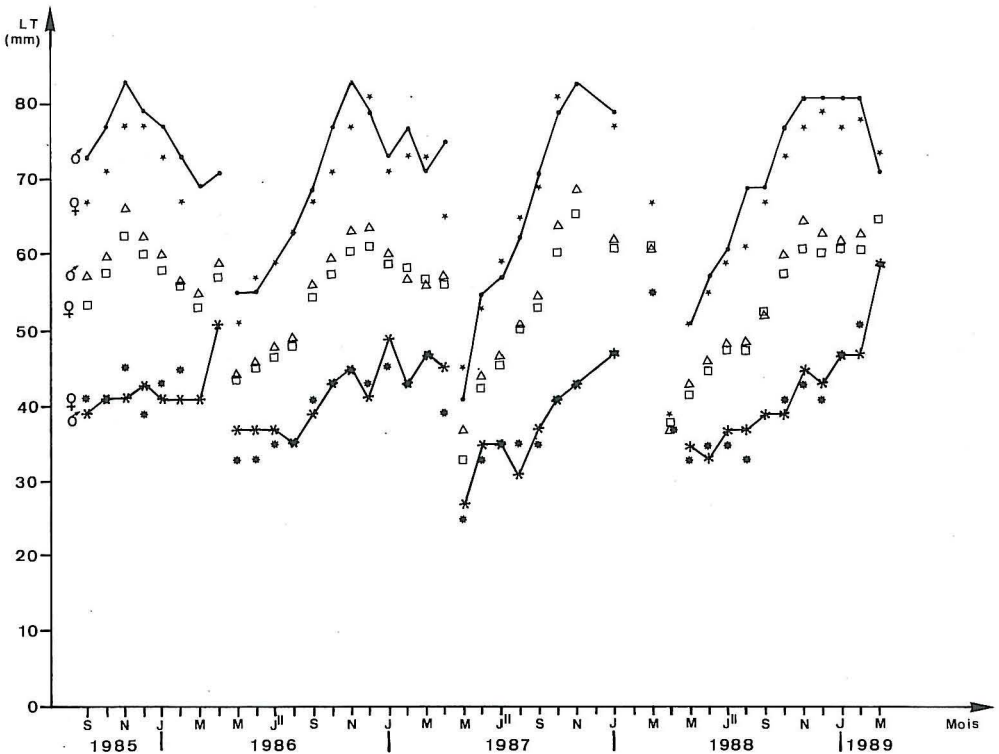


Fig. 6 : Évolution mensuelle des longueurs (LT) moyennes et extrêmes des mâles et des femelles de septembre 1985 à mars 1989.

TABLEAU IV

Taux relatifs de croissance linéaire mensuels (TI) et augmentation de taille (Δ LT) de mai à novembre selon le sexe et les classes d'âge 1986, 1987 et 1988.

		MAI/JUIN	JUIN/JUIL	JUIL/AOUT	AOUT/SEPT	SEPT/OCT	OCT/NOV	Δ LT
1986	♂	2,46	5,84	1,85	14,70	5,88	6,35	18,89
	♀	3,78	2,65	3,94	12,80	5,75	5,38	17,09
1987	♂	19,90	6,13	8,34	8,37	17,33	7,24	32,80
	♀	28,50	7,38	10,82	5,03	14,05	8,57	32,65
1988	♂	7,62	3,73	1,14	7,86	14,31	7,63	21,58
	♀	7,94	6,57	0,00	10,37	9,67	5,64	19,49

1971b ; Fonds, 1971 ; Claridge *et al*, 1985). On peut donc opposer la population de Mauguio, en continuelle évolution staturale, à la relative stabilité de celles occupant l'Atlantique, au Nord de la Manche. De ce fait, la place et le rôle de la population de Mauguio dans l'écosystème évoluent continuellement au cours du séjour lagunaire. L'exploitation du milieu (espace et ressource) par une classe de tailles est très temporaire, étant donné le fort taux de croissance. Par contre dans l'Atlantique, il y a exploitation permanente de certaines ressources par les grands individus 1+. De cette situation, il résulte, en Atlantique, une compétition intra et interspécifique plus forte qu'en Méditerranée.

Les croissances linéaires observées pour les années 1986, 1987 et 1988 sont présentées dans la figure 6 et les tableaux II et III. La figure 7 donne une image de la croissance linéaire moyenne (sexes séparés ou confondus) d'une population fictive obtenue par le cumul des données des 3 années d'étude. Les équations correspondantes ont été calculées et mentionnées dans le tableau VIII. D'après ces données, quel que soit le sexe, la progression des tailles, entre mai et décembre, n'est pas régulière (Fig. 6, Tab. IV). En plein été (juillet-août ou août-septembre), elle est ralentie. Cette faible croissance estivale est certainement à mettre en relation avec les affinités septentrionales de l'espèce. Dans l'Atlantique nord, Shann (1910), Swedmark (1957, 1958), Healey (1971b), Fonds (1973), Hesthagen (1975), Doornbos et Twisk (1987), ne signalent aucun ralentissement de croissance avant l'automne et décrivent même une croissance maximum entre juin et septembre. Les variations interannuelles de la croissance, dans Mauguio, reflètent la sensibilité de *P. minutus* au facteur température. Ainsi, l'année 1987, qui se caractérise par un minimum mensuel inférieur de 2°C à celui des autres années, se distingue par la présence, en mai, d'individus de petite taille et

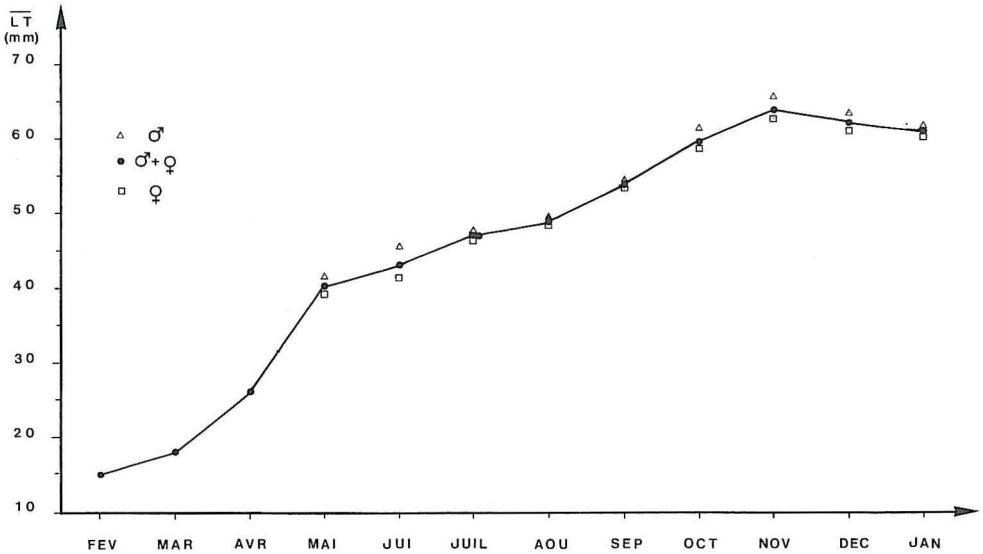


Fig. 7 : Courbes de croissance linéaire pour une population fictive de *P. minutus* (cumul des années 1986 à 1988, sexes séparés et confondus).

une croissance absolue globale nettement supérieure à celles de 1986 et de 1988 (Tab. II, III, IV, Fig. 3, 6).

Un autre point important est le fait que les mâles grandissent plus vite que les femelles et atteignent, au moment de la ponte, des tailles supérieures (Tab II, III, Fig. 6). L'avantage d'une telle situation est évidente (Cole, 1981) pour ces Poissons annuels, dont les mâles assurent le gardiennage des œufs. En Atlantique, aucun auteur ne signale l'existence d'une différence de croissance entre les sexes, et Hesthagen (1975) souligne même que le taux de croissance est semblable chez les mâles et chez les femelles.

Globalement, même si les tailles maximales sont supérieures en Atlantique, les performances de croissance sont meilleures dans Mauguio. En effet, les tailles maximales de *P. minutus*, sont atteintes, dans cette lagune, en 8 à 12 mois, alors qu'elles ne le sont qu'en 16 à 23 mois, dans l'Atlantique. Pourtant, le taux de croissance des 0+ de Mauguio, au début de la vie, est un peu inférieur à ceux enregistrés chez certaines populations vivant entre la Hollande et la Suède. En effet, en septembre, les tailles des individus méditerranéens et atlantiques sont sensiblement les mêmes (Méditerranée : 53-57 mm; Atlantique : 59 mm) alors que les uns sont âgés de 8 mois environ et les autres de 4 mois seulement (Swedmark, 1958 ; Fonds, 1973 ; Claridge *et al*, 1985; Doornboos & Twisk, 1987). Les paramètres de l'équation de Von Bertalanffy calculés, sexes confondus, avec nos données et celles de Doornbos et Twisk (1987), pour les 0+, traduisent bien cette situation (Tab. VIII). La valeur de la constante de croissance linéaire K dans la lagune de Mauguio est, en effet, nettement inférieure ($K = 0,14$) à celles enregistrées dans le lac de Grevelingen ($K = 0,44$ à $0,49$), alors que LT_{∞} est supérieur dans la lagune de Mauguio (81,3 mm) aux LT_{∞} obtenus dans le lac de Grevelingen (46,7 et 56,9 mm). Tandis que la croissance ralentit, et cesse même, dès l'automne dans l'Atlantique septentrional, elle se poursuit dans la lagune de Mauguio, au moins jusqu'en novembre-décembre, alors que débutent la maturation gonadique et la migration génésique vers la mer. A cette époque, les individus de Mauguio ont en moyenne, 61 à 64 mm, maximum 81-83 mm et 10-11 mois d'âge environ (Tab. II, III, Fig. 6), et ceux de l'atlantique, 45 à 57, parfois 62 mm et 6-7 mois environ. La croissance, dans l'Atlantique, ne reprend pas avant la ponte suivante (avril-mai) si bien que les géniteurs 0+ sont plus petits (Fonds, 1973 ; Claridge *et al*, 1985 ; Doornboos & Twisk, 1987) que ceux du golfe du Lion. Toutefois, en Atlantique, sur les côtes de Bretagne (Swedmark, 1957, 1958) et dans le fjord d'Oslo (Hesthagen, 1975, 1977), les conditions du milieu permettraient des croissances aussi performantes que celles enregistrées dans Mauguio. D'après Shann (1910) et Hesthagen (1975), la richesse trophique et la prédation expliqueraient, en grande partie, les divergences locales enregistrées. Enfin, si l'on considère les tailles des individus jusqu'en novembre seulement, mois où les tailles moyennes et individuelles sont maximums dans la lagune de Mauguio, LT_{∞} de l'équation de Von Bertalanffy est de 90,8 mm. Cette valeur calculée est très comparable à celles des tailles maximums enregistrées dans l'Atlantique (90-95 mm). Le calcul de LT_{∞} ayant été fait à partir d'un échantillon que l'on peut considérer comme hautement représentatif de la population de Mauguio, la similitude entre LT_{∞} et LT maximum indique peut-être pour *P. minutus* du golfe du Lion une potentialité de croissance supérieure à celle enregistrée dans la lagune de Mauguio ($LT_{\max} = 83$ mm).

MASSE ET CROISSANCE SOMATIQUE MASSIQUE

Les masses des individus de la population de *P. minutus* de Mauguio présentent une distribution et une évolution dans le temps, très semblables à celles décrites pour les tailles.

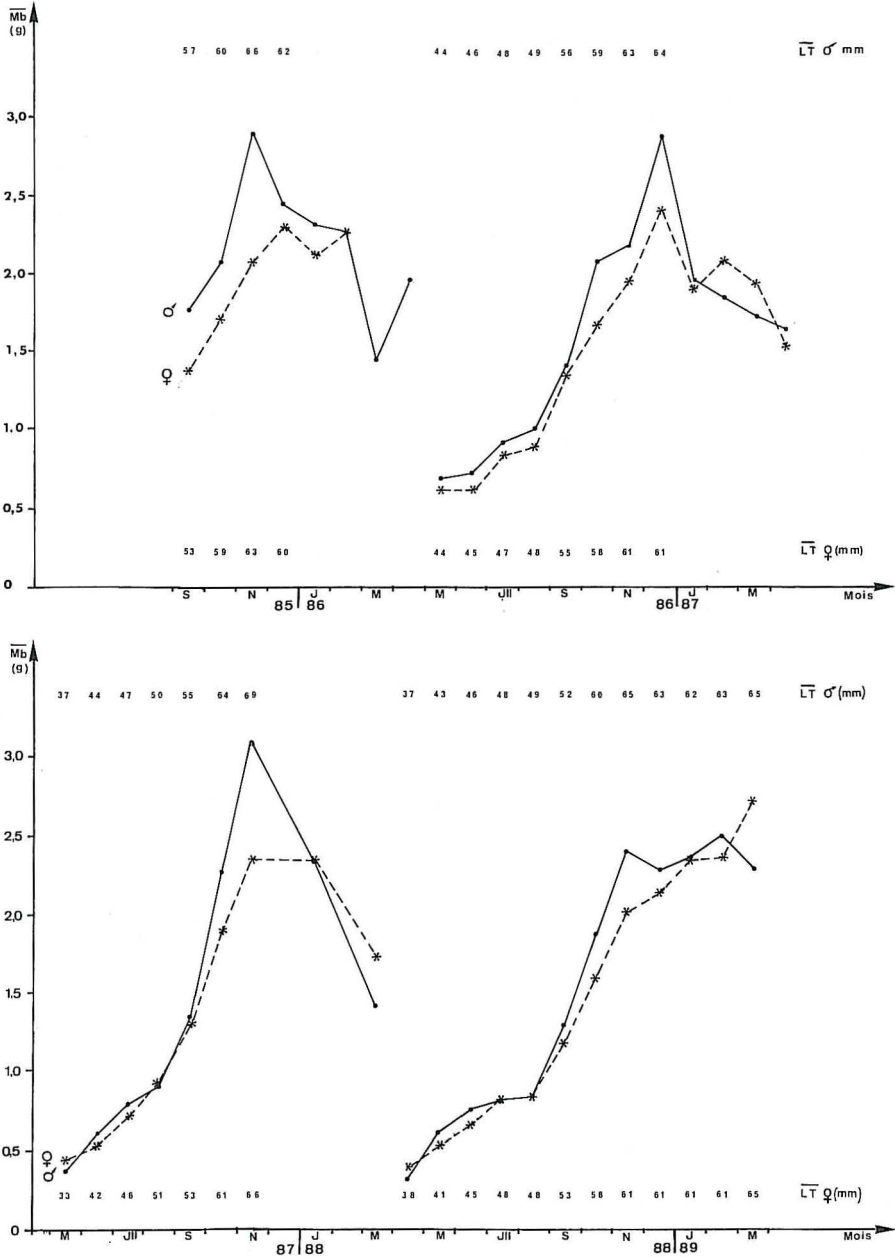


Fig. 8 : Évolution mensuelle des masses brutes (Mb) des mâles et des femelles de septembre 1985 à mars 1989 et des relations masses (Mb) - taille (LT) correspondantes.

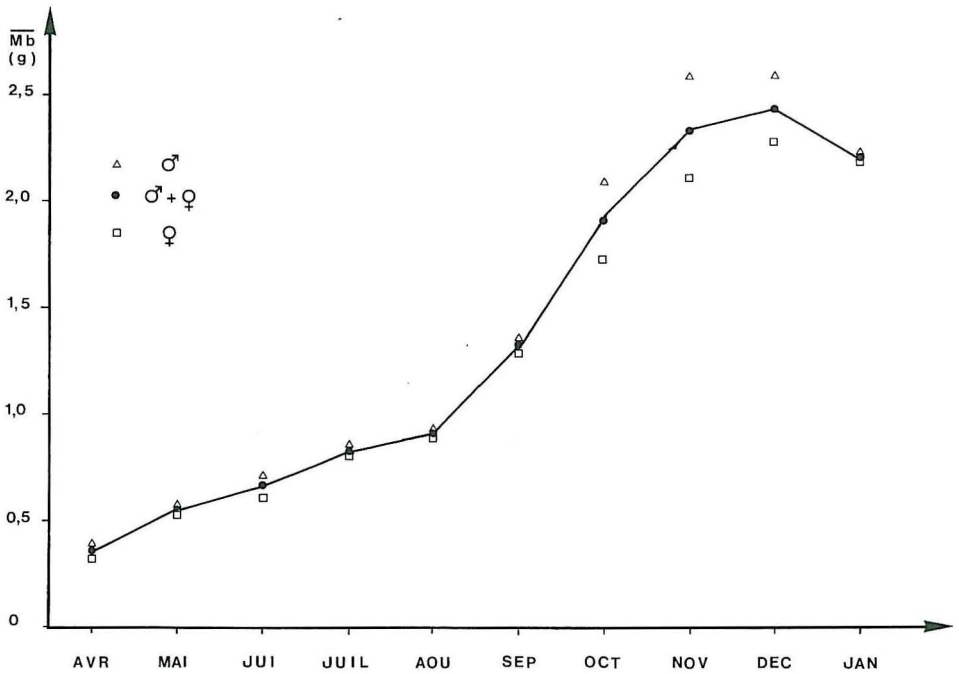


Fig. 9 : Courbes de croissance massique pour une population fictive de *P. minutus* (cumul des années 1986 à 1988, sexes séparés et confondus).

Les croissances massiques observées pour les années 1986, 1987 et 1988 sont présentées dans la figure 8 et les tableaux V et VI. La figure 9 donne une image de la croissance massique moyenne (sexes séparés et confondus) d'une population fictive obtenue par le cumul des données des 3 années d'étude. Les équations correspondantes ont été calculées et sont mentionnées dans le tableau VIII. Les moyennes des masses et du coefficient de condition brut Kb croissent (Fig. 8, 10, Tab. V, VI) lentement jusqu'en août-septembre, puis fortement jusqu'en novembre-décembre, selon l'année. A partir de cette date, excepté en 1989, la masse moyenne mensuelle diminue pour les mêmes raisons que celles évoquées pour les tailles. La population étant composée d'une seule classe d'âge, entre mai et décembre, période de croissance, il n'est pas possible de dissocier l'effet de la date, donc de l'âge des spécimens, de celui de la longueur. La figure 8 montre la chronologie de l'évolution des masses et les relations masse-taille correspondantes.

A taille constante ($46 \leq LT_{mm} \leq 51$), les masses comme la condition (Fig. 11) mettent en évidence une stagnation de la prise de masse taille VII et même un certain amaigrissement des individus, au moins en août, septembre 1986 et 1988. Ce phénomène est à mettre en parallèle avec le ralentissement de la croissance linéaire en été, que l'on a attribué aux fortes chaleurs estivales.

Dans Manguio, les mâles ont une croissance massique supérieure à celle des femelles (Tab. V, VI, Fig. 8 et Fig. 9). En moyenne, jusqu'en novembre-décembre, les mâles sont plus lourds que les femelles. Le phénomène tend, ensuite, à s'inverser chez les individus restés

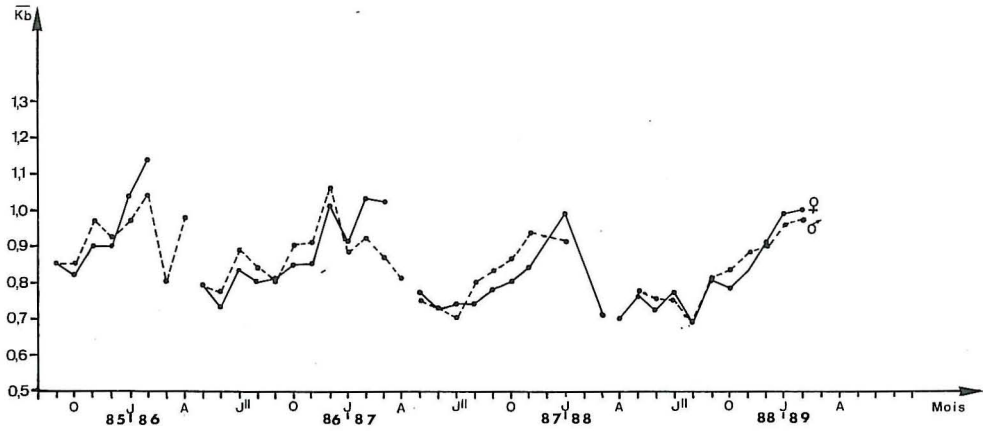


Fig. 10 : Évolution des coefficients de condition (Kb) des mâles et des femelles de septembre 1985 à mars 1989.

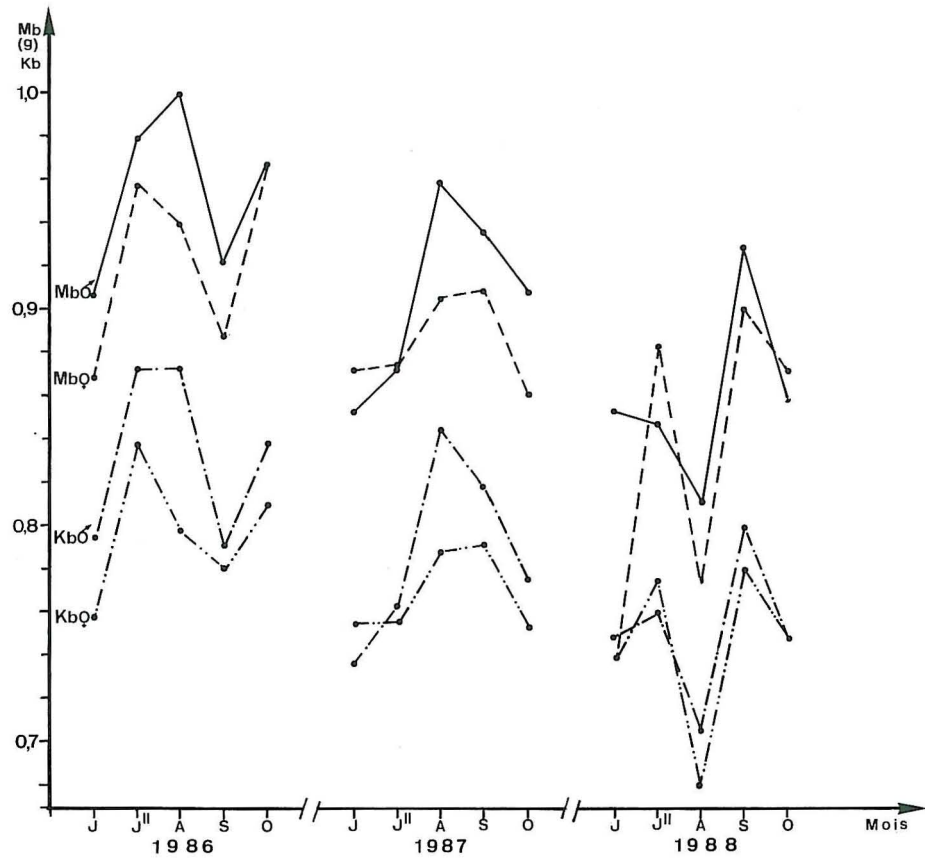


Fig. 11 : Évolution des masses brutes (Mb) et de la condition (Kb) des mâles et des femelles, à taille constante ($46 \leq LT \text{ mm} \leq 51$) entre juin et octobre 1986, 1987 et 1988.

TABLEAU V

Masses brutes (Mb) moyennes et extrêmes mensuelles, et écarts-types (σ) des mâles de septembre 1985 à mars 1989.

P. minutus	♂	SEPT	OCT	NOV	DEC	JANV	FEV	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUIL	AOUT
1985/1986	n	49	40	105	103	90	62	43	14	42	81	107	185
	Mb	1,77	2,07	2,89	2,44	2,31	2,27	1,45	1,96	0,69	0,74	0,92	1,00
	σ	0,61	0,55	1,00	0,93	0,78	0,98	0,47	0,64	0,22	0,26	0,31	0,36
	min	0,67	1,08	0,69	0,64	0,97	0,82	0,67	1,16	0,40	0,31	0,37	0,29
	max	3,16	2,96	4,98	4,30	4,32	4,11	2,40	3,72	1,37	1,40	1,60	1,87
1986/1987	n	60	59	122	188	35	107	61	15	21	75	100	77
	Mb	1,42	2,09	2,19	2,88	1,96	1,86	1,74	1,65	0,36	0,61	0,79	0,91
	σ	0,59	1,04	1,11	0,96	0,69	0,79	0,67	1,06	1,11	0,27	0,33	0,46
	min	0,38	0,71	0,63	0,95	0,91	0,71	0,84	0,68	0,14	0,28	0,27	0,20
	max	2,85	4,85	5,17	4,95	4,01	4,77	4,07	4,54	0,54	1,28	1,58	2,32
1987/1988	n	157	117	79	-	66	-	1	1	39	82	76	114
	Mb	1,36	2,28	3,10	-	-	-	2,34	1,42	0,32	0,62	0,76	0,85
	σ	0,73	0,98	1,18	-	1,02	-	-	-	0,20	0,28	0,33	0,43
	min	0,35	0,35	0,50	-	0,86	-	-	-	0,30	0,25	0,30	0,25
	max	3,59	4,89	5,74	-	4,53	-	-	-	1,03	1,47	1,67	2,77
1988/1989	n	68	142	159	224	141	238	9					
	Mb	1,30	1,88	2,41	2,29	2,37	2,51	2,30					
	σ	0,63	0,95	1,14	1,17	1,00	0,96	0,95					
	min	0,27	0,39	0,56	0,52	0,87	0,95	1,92					
	max	2,96	4,36	4,93	5,08	5,33	6,10	3,39					

TABLEAU VI

Masse brutes (Mb) moyennes et extrêmes mensuelles, et écarts-types (σ) des femelles de septembre 1985 à mars 1989.

P. minutus	♀	SEPT	OCT	NOV	DEC	JANV	FEV	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUIL	AOUT
1985/1986	n	51	40	166	69	122	73	1	1	44	83	87	100
	Mb	1,37	1,71	2,08	2,30	2,11	2,77	-	-	0,63			0,90
	σ	0,41	0,56	0,81	0,86	0,60	0,59	-	-	0,15	0,24	0,30	0,41
	min	0,55	0,88	0,78	0,92	0,60	1,45	-	-	0,50	0,26	0,36	0,27
	max	2,13	3,10	4,31	4,52	3,49	4,45	-	-	1,05	1,35	1,84	1,90
1986/1987	n	52	93	121	52	48	83	42	6	27	74	87	94
	Mb	1,35	1,66	1,95	2,42	1,89	2,09	1,94	1,54	0,45	0,53	0,72	0,93
	σ	0,48	0,68	0,85	0,86	0,65	0,75	0,48	0,65	0,12	0,21	0,27	0,40
	min	0,35	0,69	0,69	0,95	0,98	0,64	1,07	0,47	0,24	0,23	0,29	0,35
	max	2,30	3,43	3,88	4,48	3,44	4,60	2,87	2,50	0,68	1,04	1,50	1,85
1987/1988	n	148	100	57	-	70	-	4	2	41	75	81	120
	Mb	1,31	1,91	2,34	-	2,34	-	1,73	0,38	0,54	0,66	0,83	0,85
	σ	0,70	0,93	0,98	-	1,14	-	0,50	0,54	0,22	0,26	0,38	0,41
	min	0,26	0,50	0,64	-	0,77	-	1,08	0,38	0,19	0,29	0,38	0,25
	max	2,82	5,15	4,77	-	5,14	-	2,16	0,46	0,99	1,30	1,63	1,95
1988/1989	n	65	141	140	206	195	124	5					
	Mb	1,19	1,59	2,02	2,14	2,35	2,36	2,73					
	σ	0,52	0,77	0,92	0,99	0,87	0,73	0,57					
	min	0,40	0,47	0,63	0,62	0,90	1,20	2,00					
	max	2,44	4,01	4,15	4,75	4,45	4,83	3,47					

dans la lagune. Ceci est visible aussi bien au niveau des masses Mb (Tab. V, VI et VII) que du coefficient de condition Kb (Fig. 12). Les femelles, à taille égale ($56 \leq LT \text{ mm} \leq 65$), deviennent aussi ou même plus lourdes que les mâles, par suite du développement des ovaires (Fig. 12).

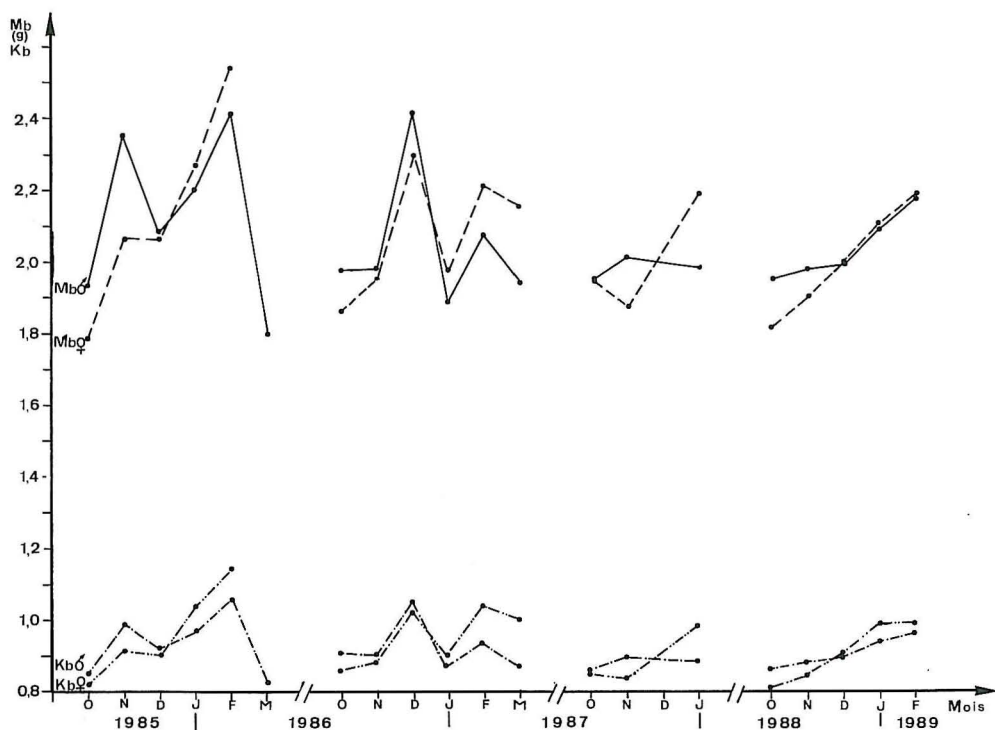


Fig. 12 : Évolution des masses brutes (Mb) et de la condition (Kb) des mâles et des femelles, à taille constante ($56 \leq LT \text{ mm} \leq 65$) entre novembre et mars 1985/86, 1986/87 et 1987/88.

Les performances massiques maximales, dans la lagune de Mauguio, sont nettement en faveur des mâles (mâles : Mb moy max : 3,10 g ; Mb max : 5J74 g ; femelles : Mb moy max : 2,73 g ; Mb max : 5,15 g). Cependant, les relations taille-masse des mâles et des femelles ne présentent statistiquement aucune différence ($Mb = 1,448 \cdot 10^{-6} LT^{3,438}$). Les courbes traduisant les relations masse-taille fournies par Doornbos et Twisk (1987), se confondent (Fig. 13) ou sont situées au-dessus de celles décrivant cette relation pour les individus de Mauguio. Pourtant, comme pour les tailles, durant le début de la vie, la croissance massique est plus faible dans Mauguio. Par exemple, 8 mois après la naissance, la masse moyenne d'un individu de Mauguio est comprise, selon l'année, entre 0,85 et 1,00 g, et celle d'un spécimen atlantique entre 1,8 et 2,3 g (Claridge *et al*, 1985), 0,78 et 1,74 g (Doornbos & Twisk, 1987), ce qui indique une meilleure croissance massique dans ce dernier secteur.

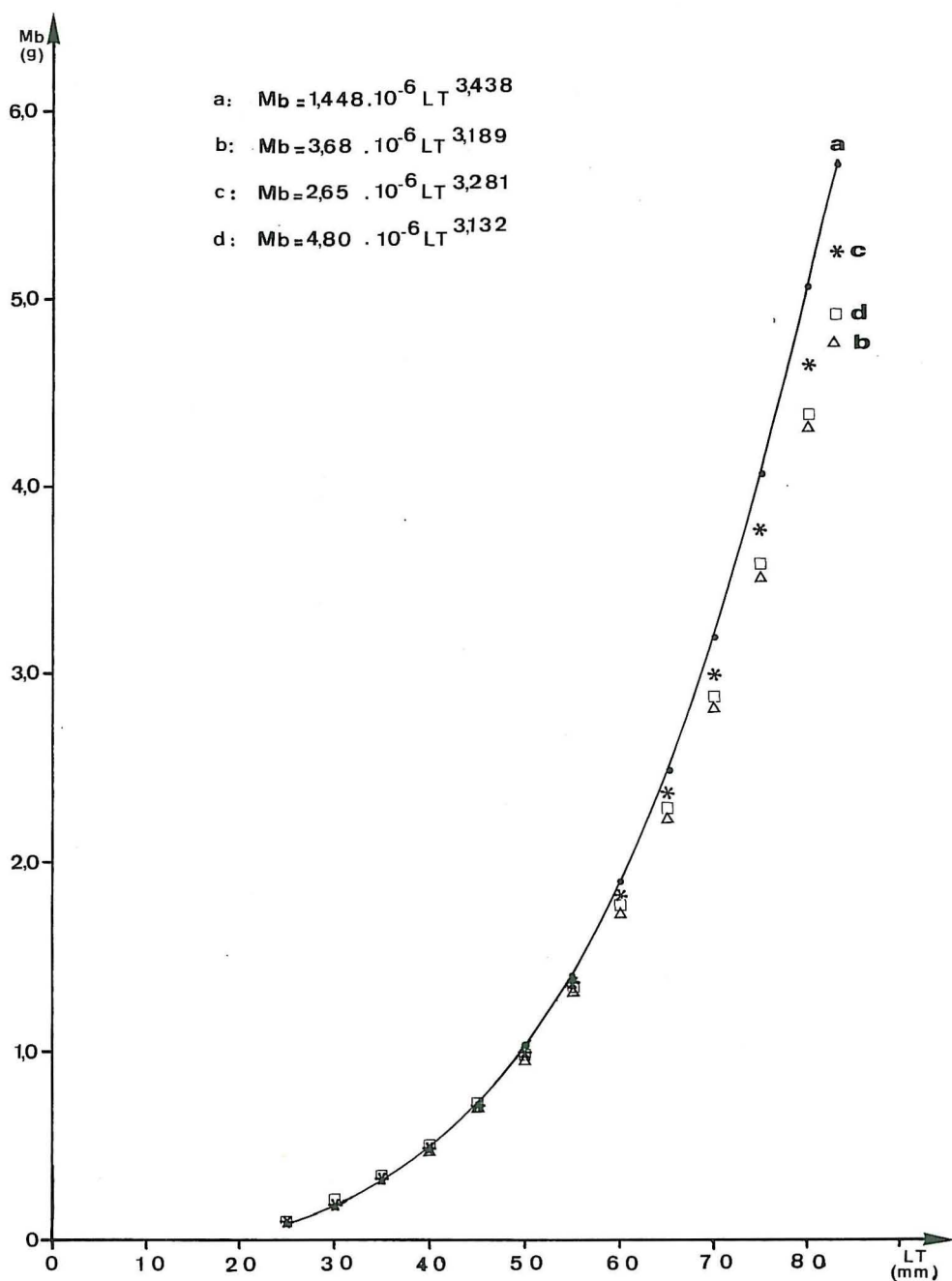


Fig. 13 : Relations masse-taille (sexes confondus) pour *P. minutus* : a) de Mauguio (mai à décembre, 1986, 1987 et 1988 réunis), b), c), d) du lac de Grevelingen (Hollande).

TABLEAU VII

Taux relatifs de croissance massique mensuels (Tm) et augmentation de masse (ΔMb) de mai à novembre selon le sexe et les classes d'âge 1986, 1987 et 1988.

		MAI/JUIN	JUIN/JUIL	JUIL/AOUT	AOUT/SEPT	SEPT/OCT	OCT/NOV	ΔMb
1986	♂	7,60	25,29	8,44	41,67	47,18	4,97	1,51
	♀	0,02	36,63	6,68	50,32	24,35	16,37	1,33
1987	♂	68,55	30,07	14,52	33,13	67,98	35,74	2,74
	♀	16,95	35,38	29,91	40,13	46,20	22,59	1,89
1988	♂	23,43	9,07	2,06	53,04	45,02	27,66	1,79
	♀	22,39	26,95	1,81	39,97	34,05	26,61	1,48

TABLEAU VIII

Paramètres des croissances linéaire et massique de *P. minutus* selon le modèle de Von Bertalanffy. * = valeurs calculées à partir des données relevées sur les graphiques de Doornbos & Twisk (1987).

	PRÉSENT TRAVAIL		DOORNBOS & TWISK (1987)				
	♂	♀	♂ ♀	♂ ♀	1980	♂ ♀	1981
LT _∞ (mm)	82,4	80,2	81,4	46,7	(46,7*)	56,9	(59,2*)
Mb _∞ (g)	5,7	5,1	5,4	0,78		1,74	
K	0,141	0,136	0,138	0,437*		0,496*	
to	-0,168	-0,262	-0,214	-2,182*		-1,242*	

CONCLUSION

Le sédentarisme suggéré par Doornbos et Twisk (1987) pour les Gobiidés méditerranéens ne se retrouve pas chez *P. minutus* du golfe du Lion. Ce petit Poisson (LT max, 83 mm) annuel accomplit son cycle vital en se déplaçant entre la mer (reproduction) et les lagunes ou les estuaires (alimentation, croissance) de ce secteur géographique. Il y a, chaque année en hiver, renouvellement complet de la population de la lagune de Mauguio: les adultes meurent en mer après la ponte tandis que les alevins occupent immédiatement cette lagune. La croissance linéaire et massique des mâles est légèrement supérieure à celles des femelles. Cependant, au moment de la pleine maturité sexuelle, celles-ci peuvent être plus lourdes. La croissance subit un léger ralentissement estival et s'accélère de l'automne jusqu'au début de l'hiver. Le sex-ratio de *P. minutus* est dans l'ensemble équilibré, ce qui peut être mis en relation avec les faibles probabilités de destruction des pontes en mer. Le déséquilibre numérique enregistré dans la lagune en faveur des mâles, en fin de période de migration vers la mer, est difficilement explicable.

Les différences avec les populations atlantiques au nord de la Bretagne portent sur tous les aspects biologiques évoqués dans ce travail: la longévité, les tailles maximums, la croissance et la nature des migrations. Dans ce secteur, les longévités 20 à 23 mois contre 12 mois et les tailles maximums, Lt=95 mm contre 83 mm, sont supérieures, mais celles-ci sont atteintes, en 10 mois environ en Méditerranée contre plus d'un an en Atlantique. Pourtant, durant les premiers mois qui suivent l'éclosion, la croissance, dans l'Atlantique, est souvent meilleure. A la migration génésique, commune aux deux secteurs, s'ajoutent pour les populations lagunaires et estuariennes atlantiques, des migrations thermiques. Dans tous les cas évoqués, les divergences observées sont le résultat de l'influence de la température. Remarquons, enfin, l'absence en Atlantique de dimorphisme sexuel au niveau de la croissance et des tailles maximums atteintes.

La structure et la position spatio-temporelle des populations de Mauguio et de l'Atlantique sont donc différentes. Ces différences sont le reflet de l'adaptation au milieu et ont des conséquences fondamentales dont il est souvent difficile d'appréhender la signification. La présence permanente d'un petit groupe de grands individus 1+ à 2, une taille maxi-

mun relativement importante et la possibilité d'effectuer des migrations hivernales, sont des éléments complémentaires qui permettent le maintien de populations de *P. minutus* dans les secteurs froids atlantiques. La forte croissance des individus méditerranéens 0+, au début et en plein hiver, a la même signification adaptative, mais elle ne protège pourtant peu ou pas la population des hivers rudes et précoces. Cette forte croissance automnale et hivernale méditerranéenne participe au succès reproductif de la population, les tailles maximales étant atteintes pour l'ensemble de l'unique génération juste avant la ponte. L'avantage d'une telle situation est incontestable, la fécondité et la capacité de gardiennage étant maximales dès le début de l'unique saison de ponte de ce poisson. Cette stratégie permet à la population méditerranéenne d'être plus, ou au moins, aussi performante que les populations atlantiques qui ont un stock constant de grands géniteurs de plus de 12 mois. La présence de deux générations d'adultes au moment de la ponte en Atlantique permet des croisements en retour qui assurent la transmission de caractères génétiques sélectionnés durant deux cycles vitaux. Cette possibilité n'existe pas en Méditerranée milieu peut-être moins contraignant pour l'espèce et nécessitant de ce fait des capacités d'adaptation moins strictes des individus. Enfin, les différences de tailles maximums de structure d'âge et de rotation des générations impliquent une utilisation différente de l'espace et de ses ressources, donc une place et un impact différents des populations atlantiques et méditerranéennes dans les écosystèmes.

BIBLIOGRAPHIE

- BOUCHEREAU, J.L., J.C. JOYEUX & J.P. QUIGNARD, 1989a. Structure de la population de *Pomatoschistus microps* (Kroyer, 1838) Poissons, Gobiidés, lagune de Mauguio (France). *Vie Milieu*, 39 (1) : 19-28.
- BOUCHEREAU, J.L., J.C. JOYEUX, J.A. TOMASINI & J.P. QUIGNARD, 1989b. La reproduction de *Pomatoschistus microps* (Kroyer, 1838) (Gobiidés) dans la lagune de Mauguio - France. *Bull. Ecol.*, 20 (3).
- BOURQUARD, C., 1985. Structure et mécanisme de mise en place, de maintien et d'évolution des peuplements ichthyiques lagunaires du golfe du Lion. *Thèse 3^e cycle, U.S.T.L. Montpellier*, 337 p.
- CAVINATO, P.G., 1952. Revisione dei gobioidi della laguna veneta : 157- 211.
- CLARIDGE, P.N., M.W. HARDISTY, P.C. POTTER & C.V. WILLIAMS, 1985. Abundance, life history and ligulosis in the gobies (Teleostei) in the inner Severn Estuary. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 65 (4) : 951-968.
- CRAIG, J.F., 1978. A note of ageing in fish with special reference to the perch *Perca fluviatilis* Verh. *Int. Theor. Angew. Limnol.*, 20 : 2060-2064.
- CRAIG J.F. & J.M. FLETCHER, 1984. Growth and mortality of zebra fish *Brachydanio rerio* (Hamilton Buchanan), maintained at two temperatures and on two diets. *J. Fish. Biol.* 25 : 43- 55.
- CRAIG, J.F., 1985. Aging in fish. *Can J. Zool.*, 63 : 1-8.
- CREUTZBERG, F. & M. FONDS, 1971. The seasonal variation in the distribution of some demersal fish species in the Dutch Wadden Sea. *Thalassia Yougoslavia*, 7 (1) : 13-23.
- COLE, K.S., 1981. Male reproductive behaviour and spawning success in a temperate zone goby, *Coryphopterus nicholsi*. *Can J. Zool.*, 60 : 2309-2316.
- DAGNELIE, P., 1975. Theories et Methodes Statistiques (Vol. 2). *Presse Agronomique de Gembloux*.
- DOORNBOS, G. et F. TWISK, 1987. Density, growth and annual food consumption of gobioid fish in the saline lake Grevelingen, the Netherlands. *Netherl. J. Sea Res.* 21 (1) : 45-74.
- FONDS, M., 1968. III^e Symposium européen de Biologie marine. Arcachon, 2-7 septembre 1968.
- FONDS, M., 1971. The seasonal abundance and vertebral variation of *Pomatoschistus minutus minutus* and *lozanoi* (Gobiidae) in the Dutch Wadden Sea. *Vie Milieu*, 22 (suppl.) : 393-408.
- FONDS, M., 1973. Sand gobies in the Dutch Wadden Sea (*Pomatoschistus*, Gobiidae, Pisces). *Netherl. J. Sea Res.*, 6 : 417-478.
- FONDS, M. & G. VAN BUURT, 1974. The influence of temperature and salinity on development and survival of goby eggs (Pisces, Gobiidae). *Hydrobiol. Bull.*, 8 (1/2) : 110-116.
- FONDS, M. & C. VELDHUIS, 1973. Oxygen consumption of different *Pomatoschistus* species (Pisces, Gobiidae) in relation to water temperature. *Netherl. J. Sea Res.*, 7 : 377-386.

- GANDOLFI, G., P. TORRICELLI & A. CAU, 1981-1982. Observations on the biology of the black-spotted Goby, *Pomatoschistus canestrinii* (Ninni). *Nova Thalassia*, 5 : 97-123.
- GUITEL, 1892. Observation sur les mœurs de *Gobius minutus*. *Arch. Zool. exp. gen.*, Série 2, 10 : 499-555.
- GOURRET, P., 1897. Les étangs saumâtres du Midi de la France et leurs pêcheries. *Ann., Mus. Hist. nat., Marseille, série zool.*, 5 (1) : 1-386.
- HEALEY, M.C., 1971a. The distribution and abundance of sand gobies, *Gobius minutus*, in the Ythan estuary. *J. zool., Res., Lond.*, 163 : 177-229.
- HEALEY, M.C., 1971b. Gonad development and fecundity in the sand goby, *Gobius minutus* Pallas. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 100 (3) : 520-526.
- HERVE, P., 1978. Ichthyofaune comparée de deux étangs littoraux du Roussillon : Canet-St-Nazaire et Salses-Leucate. *Thèse 3^e cycle, P. et M. Curie - Océano. biol.*, 253 p.
- HESTHAGEN, I.H., 1975. Seasonal occurrence and length variation in the sand goby *Pomatoschistus minutus* (Pallas), in the shore zone of inner Oslo fjord. *Norw. J. Zool.*, 23 : 235-242.
- HESTHAGEN, I.H., 1977. Migrations, breeding and growth in *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Pisces, Gobiidae) in Oslofjorden. *Sarsia*, 63 : 17-26.
- JOYEUX, J.C., P. CAMUS & J.L. BOUCHEREAU, 1988. Evaluation du peuplement ichthyique des Lavezzi. *Trav. sci. Parc nat. rég. nat. Corse, Fr.*, 17 : 1-45.
- LE CORRE, G., 1981. L'étang de Pierre Blanche. Genèse, Hydrologie, Alevinage, Inventaire ichthyique, Pêche. *D.E.A. Ecologie, Univ. Montpellier II, France* : 41 p.
- LIU, R.K. & R.L. WALFORD, 1970. Observations on the lifespans of several species of annual fishes and of the world's smallest fishes. *Exp., Geront.*, 5, pp 241-246.
- LO BIANCO, S., 1909. Notizie biologiche riguardante specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mitth. Zool. Sta. Neapel*, 19 : 515-763.
- MATHIAS, M.P. & J. DOLIQUE, 1962. Sur les Gobiidae du Bassin de Thau. *Naturalia monspel.*, 4 : 29-36.
- MILLER, P.J., 1984. The tokology of gobiid fishes. In : Fish reproduction strategies and tactics. G.W. POTTS and R.J. WOOTTON Ed. *Acad. Press* : 119-153.
- MORAWSKI, M.S., 1978. Winter feeding of the sand goby (*Pomatoschistus minutus* Pallas) in relation to the depth in Gdansk Bay. *Kieler Meeresforsch. (Sonders)*, 4 : 122-127.
- NINNI, E., 1938. I *Gobius* dei mari e della acque interne d'Italia. *Memorie R Com. talassogr. ital* 242 : 1-169.
- PADOA, E., 1953. Sottordine Gobiiformes. Famiglia Gobiidae in : Nova. Larve e stadi Giovanili di Teleostei. *Fauna Flora Golfo Napoli*, 38 : 648-678.
- QUIGNARD, J.P. & M. FARRUGIO, 1981. Les pêcheries fixes lagunaires : caractéristiques et possibilités. *La pêche maritime*, 1238 : 289-293.
- QUIGNARD, J.P. & J. ZAOUALI, 1980. Les lagunes périméditerranéennes. Bibliographie ichthyologique annotée. Première partie : les étangs français de Canet à Thau. *Bull. Off. Natn. Pêches Tunisie*, 4 (2) : 293-380.
- QUIGNARD, J.P. & J. ZAOUALI, 1981. Les lagunes périméditerranéennes. Bibliographie ichthyologique annotée. Deuxième partie : les étangs français d'Ingril à Porto-Vecchio. *Bull. Off. Natn. Pêches Tunisie*, 5 (1) : 41-96.
- QUIGNARD, J.P., R. MAN-WAI & R. VIANET, 1984. Les poissons de l'étang de Mauguio (Hérault, France) : inventaire, structure des peuplements, croissance et polymorphisme des tailles. *Vie Milieu*, 34 (4) : 173-183.
- QUIGNARD, J.P., C. MAZOYER-MAYERE, R. VIANET, R. MAN WAI & M.K. BENHARRAT, 1983. Un exemple d'exploitation lagunaire en Languedoc : l'étang de l'Or (Mauguio). Pêche et production halieutique. *Science et Pêche*, 336 : 3-23.
- SHANN, E.W., 1910. Some note on the life history and rate of growth in *Gobius minutus*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (8) 5 : 217-239.
- SWEDMARK, M., 1957. Variation de la croissance et dans la taille dans différentes populations du Téléostéen *Gobius minutus*. (Communication faite au Colloque de Biologie Marine à la Station Biologique de Roscoff, 1956). *L'Année Biologique*, 33 (3-4) : 163-170.
- SWEDMARK, M., 1958. Sur la variation géographique de *Gobius minutus* Pallas. I - biologie et croissance. *Archs Zool. exp. gén., Notes et Revues*, 95 (1) : 32-51.
- SWEDMARK, M., 1968. Sur la variation géographique de *Gobius minutus* Pallas. II Caractères morphologiques, chromatiques et numériques *Cah Biol mar*, 9 : 297-345.
- VAAŠ K.F., 1979. Studies on the fish fauna of an estuary in the S.W. Netherlands, before and after its change into the stagnant, saline, Lake Grevelingen. *Hydrobiol. Bull.*, 13 : 177-188.
- VAAŠ K.F., A.G. VLASBLOM & P. DEKOEIJER, 1975. Studies on the black goby (*Gobius niger*, Gobiidae, Pisces) in the Veerse Meer, S.W. Netherlands. *Netherl. J. Sea Res.*, 9 (9) : 56-68.
- VOĐIANITZK, W.A. & I.I. KAZANOVA, 1954. Opredelitel pelagicheski ikrino i licino rib Gernog Morea (Key for identification of the pelagic eggs and fish larvae in the Black Sea). Trudy vses nauchno-issled. *Inst. morsk. ryb. Khoz. Okeanogr.*, 28 : 240-327.
- WEBB, C.J., 1980. Systematics of the *Pomatoschistus minutus* complex Telostei : Gobiodei. *Philos. Trans. R. Soc., Lond. ser. B*, 291 : 201-241.