

Croissance et structure démographique de la population de *Gobius Niger* Linné, 1758 (poisson, téléostéen) dans une lagune nord-méditerranéenne.

J.-C. Joyeux, J.-L. Bouchereau et J.-A. Tomasini

Laboratoire d'ichthyologie, Dpt. d'aquaculture et d'halieutique,
Université de Montpellier II, des sciences et techniques, place E. Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 5

Résumé : La croissance de *Gobius niger* (8436 individus échantillonnés) dans la lagune de Mauguio est rapide : les individus âgés d'un an, capturés en mai, mesurent en moyenne de 64 à 72 mm (Lt) et sont sexuellement mûrs. Dès cet âge, les mâles sont plus grands que les femelles. Leurs longévité et taille maximales, quatre ans et 135 mm, sont nettement supérieures à celles observées chez les femelles : trois ans et 122 mm. Malgré la dépense énergétique nécessaire à la reproduction, surtout chez les femelles, la croissance est importante chez les 1+ entre mars-avril et septembre-octobre. Elle est plus réduite en conditions hivernales et chez les vieux animaux. Le sex ratio en période de repos sexuel de la population est déséquilibré en faveur des mâles (SR=1,39) ; ce phénomène s'accroît avec l'âge. C'est la deuxième reproduction des femelles 2+ qui, parce qu'elle induit une forte mortalité au cours de la ponte, est à l'origine de cette évolution. Il n'y a pas, auparavant, de mortalité différentielle entre les sexes. Le nombre d'actes reproductifs au cours d'une saison est très élevé ; il a été estimé à 8-13 gardes par mâle et 12-18 pontes par femelle.

Abstract : In brackish lagoon of Mauguio, on french mediterranean coast, 8486 *Gobius niger* were caught with a fixed fishing net. Growth is rapid : one year old fishes, caught in may, mesure 64 to 72 mm total length. At that time, they are sexually mature. As early as this age to death, males are longer than females and live more time : they reach a maximum age of four years for 135 mm length, only three years and 122 mm for females. In spite of high reproductive effort, particularly for females, growth is important for 1+ individuals between march-april to september-october, and lower during winter and for older animals. Population sex ratio is not equilibrated (S.R. = 1.39) and this phenomenon accentuates with age. Particularly, mortality is important for two years old females along the breeding season. Previously, no differential mortality has been noted. Number of reproductives acts during a spawning season is very numerous and is estimated as much 8-13 broodcares per males and 12-18 spawns per females.

INTRODUCTION

Le gobie noir, *Gobius niger* Linné, 1758, est un petit téléostéen dont la distribution géographique est très étendue (Miller, 1986) : il vit de la Norvège aux côtes atlantiques du Maroc, ainsi que sur l'ensemble du littoral de la Méditerranée et de la mer Noire. Il est fréquemment pêché en mer jusqu'à 75 mètres de profondeur, ainsi que dans les estuaires et les lagunes. Sa présence dans des biotopes aussi variés en font un cas à part parmi les gobies atlantoméditerranéens : en effet, aucune autre espèce de la région ne présente une telle plasticité écologique. L'euryvalence de ce poisson n'étant pas parfaite, il devrait présenter des particularités bioécologiques variables selon les conditions physico-chimiques et biotiques régnant dans les milieux qu'il fréquente. Les différentes populations montrent en effet une grande diversité reflétant l'éventail des possibilités offertes. Nous avons mis en évidence (Joyeux *et al.*, a et b ; sous presse) de telles différences, intéressant respectivement l'ali-

mentation (De Casabianca & Kiener, 1969 ; Mac Grath, 1974 ; Vaas *et al.*, 1975 ; Fabi & Froggia, 1983 ; Vesey & Lanford, 1985), et la reproduction (Ballard, 1969 ; Le Menn, 1974 ; Miller, 1984 ; Nash, 1984 ; Vesey & Langord, 1985). Celles-ci opposent deux entités biogéographiques distinctes : le milieu marin ouvert et les lagunes atlantiques d'une part, les lagunes méditerranéennes d'autre part.

Bien connues dans les zones côtières et lagunaires atlantiques, ainsi qu'en Adriatique, les caractéristiques démographiques de ce poisson sont inconnues en lagune méditerranéenne.

La connaissance de l'âge et donc de la croissance dans notre région est malaisée : les marques de croissance observées sur les otolithes ou les écailles de cette espèce sont peu nettes et les histogrammes de fréquence de taille sont difficilement interprétables. Ceci est en partie dû aux caractéristiques physico-chimiques du milieu, aux importantes possibilités alimentaires sur l'ensemble de l'année, et à l'étendue temporelle et à l'intensité de la reproduction. Pourtant, l'utilisation de l'analyse factorielle des correspondances nous a permis d'apprécier la longévité et la croissance de ce poisson dans la lagune de Mauguio où il est sédentaire. Par ailleurs, l'étude du sex ratio de cette espèce nidificatrice nous a permis de conforter l'hypothèse que nous avons formulée dans le travail consacré à la reproduction de *G. niger* dans la lagune, à savoir que ces poissons effectuent plus de deux actes reproductifs par saison de ponte.

MILIEU, MATÉRIEL ET MÉTHODE

Située sur la façade méditerranéenne française, la lagune de Mauguio, décrite à de nombreuses reprises (Quignard *et al.*, 1983 et 1984), présente une surface de 3 100 ha. Peu profonde, au maximum 1,30 m, elle est reliée à la mer par un chenal de 1 050 m de longueur. Le fond est de nature vaseuse à sablo-vaseuse. La salinité subit de grandes variations spatio-temporelles et fluctue entre 5 et 37 ‰. La température suit étroitement celle de l'air. La richesse en matière organique du milieu est importante et peut conduire à des crises dystrophiques.

Entre septembre 1985 et décembre 1989, 8486 *Gobius niger* ont été récoltés au cours de visites hebdomadaires effectuées lors des débarquements des pêches professionnelles. L'engin de capture est un filet fixe, la capéchade, sorte de grand verveux à mailles de 4 à 10 mm, qui ne capture que les animaux se déplaçant (Quignard et Farrugio, 1981). Toute la lagune est exploitée. La longueur totale (Lt) de ces individus a été mesurée au millimètre. Ceux-ci ont été sexés d'après la forme de la papille urogénitale. Le sexage est aisé, même pour les individus immatures d'une longueur généralement inférieure à 55 mm. Ceux-ci présentent néanmoins des différences intersexuelles moins nettes que les animaux en âge de se reproduire.

Les plus petits et plus grands individus pêchés mesuraient, pour les mâles et les femelles respectivement, 33 et 135 (Lt) d'une part, et 33 et 122 mm (Lt) d'autre part.

Structure d'âge et croissance

Afin de comprendre la structure de la population de *Gobius niger* et donc, en premier lieu de séparer les différentes classes d'âge, nous avons effectué une analyse factorielle des correspondances, ou AFC (Benzécri, 1973), d'après la méthode décrite par Do Chi (1977). Le traitement des données a été effectué au moyen du logiciel STAT-ITCF (Dervin, 1988). Cette analyse consiste à étudier l'évolution des échantillons (distribution des tailles) en fonction du temps (mois) à l'aide de l'analyse multidimensionnelle des données. En effet, les méthodes classiques (de Petersen, d'analyse de progression modale, de Harding, des maximums successifs, de Battacharya, etc.) se sont révélées inopérantes et la séparation des classes impossible du fait de leur imbrication, notamment chez les individus âgés dont la croissance est ralentie.

L'analyse factorielle des correspondances a pour but de décrire, en particulier sous forme graphique, le maximum de l'information contenu dans un tableau de données. C'est une double analyse en composantes principales, sur les lignes (i.e. les tailles) et les colonnes (i.e. les mois) utilisant non pas une distance euclidienne mais une distance du Khi-2 (Dervin, 1988).

Les échantillons mensuels initiaux n'ont pu être traités directement, le nombre d'individus étant très souvent nettement insuffisant et les AFC tentées ininterprétables. Pour pallier cette déficience, les mêmes mois des différentes années ont été cumulés. Nous supposons donc, *a priori*, que le gain d'information apporté par un tel cumul compense les pertes induites par les variations interannuelles de la structure de la population. Les tableaux de données correspondants sont fournis en annexe et indiquent, pour chaque sexe et chaque mois, le nombre d'individus par classe de taille de 4 mm. Seuls les centres de classe sont indiqués.

Pour chaque point, la contribution relative (= variance du point sur l'axe / variance de l'ensemble des points sur l'axe) à l'inertie expliquée pour l'axe considéré permet de juger de la représentativité du point dans la définition de l'axe (Dervin, 1988), son cosinus carré d'apprécier la qualité de sa représentation graphique et sa coordonnée de le situer. La contribution à l'axe du point est estimée en comparant sa contribution relative sur l'axe étudié à 8,3 (= 100/12) pour les mois, 3,7 (= 100/27) et 4,2 (= 100/24) pour les tailles respectives des mâles et des femelles. En effet, la somme de toutes les contributions relatives à un même axe vaut 100 et les contributions de tous les points seraient égales s'ils avaient contribué de la même façon à la constitution de l'axe. Donc, le fait que les contributions de certains points soient beaucoup plus fortes que d'autres, signifie que ces points "forts" sont les principaux constituants de l'axe.

Cinq axes factoriels ont été calculés. Seule la représentation graphique des deux premiers axes, les plus discriminants, a été conservée.

Malgré sa puissance, l'analyse factorielle des correspondances reste soumise en dernier ressort à l'interprétation humaine, difficile du fait de la multiplicité des axes et de la grande interdépendance des lignes et des colonnes.

Pour comparer nos résultats avec ceux des auteurs ayant utilisé la longueur standard Lst, nous avons calculé les relations Lt-Lst et Lst-Lt (sexes confondus) à partir de nos échantillons :

$$\begin{array}{llll} \text{Lt} = & 1,305. \text{Lst} - 1,391 & r = 0,994 & n = 250 \quad \text{validité : } 54 < \text{Lt} < 136 \\ \text{Lst} = & 0,757. \text{Lt} + 1,868 & & 42 < \text{Lst} < 104 \end{array}$$

Signalons que les études d'âge effectuées par Vaas *et al.* (1975), Fabi et Gianetti (1984), Nash (1984) et Vesey et Langford (1985) ont été réalisées par otolithométrie ou scalimétrie (avec ou sans rétrocalcul) et que seuls Vesey et Langford (1985) ont validé leurs résultats. Doornbos et Twisk (1987) ont, pour leur part, tenté de distinguer graphiquement les différentes classes d'âge à partir des histogrammes de fréquence de taille.

Proportion des sexes

L'engin de capture étant fixe et ne pêchant que les animaux se déplaçant, l'étude suivie de la proportion des sexes permet d'apprécier les différences intersexuelles de comportement au cours et hors période de reproduction et donc d'appréhender la stratégie reproductive de l'espèce. Cette proportion est exprimée par le sex ratio (SR = nombre de mâles rapporté au nombre de femelles) ou par le pourcentage d'un sexe par rapport au nombre total d'individus capturés (mâles plus femelles). Ces dernières valeurs sont alors données avec l'intervalle de confiance à 95 % qui leurs sont associées.

Estimation du nombre de gardes et de pontes

Les différences saisonnières du sex ratio peuvent permettre de quantifier les phases reproductives au cours d'une période de ponte. En effet, les mâles nidifiants sont très peu mobiles au cours de celle-ci.

En considérant que la capturabilité des mâles et des femelles est égale lorsque la population n'est pas en reproduction et donc que le SR interponte ("hivernal") est bien représentatif du SR réel chez *Gobius niger*, le sex ratio en période de ponte ("estival") peut permettre d'apprécier la proportion de mâles occupés à garder au nid, donc la fréquence des gardes et, par déduction, le nombre de pontes effectuées par les femelles. En effet, les processus éthologiques et comportementaux liés à la reproduction immobilisent très peu ces dernières, la ponte s'effectuant en moins d'une demi-heure (Ballard, 1969). Chez les mâles, au contraire, l'attente d'une partenaire près du nid, puis le gardiennage des oeufs jusqu'à l'éclosion, réduisent fortement leur rayon d'action durant six à sept jours (Joyeux *et al.*, b, sous presse).

Dans les calculs qui suivent, on considèrera que la capturabilité des femelles est constante au cours de l'année et donc que leur pêche estivale n'est pas influencée par le développement gonadique (embonpoint), qu'une femelle pond dans un seul nid et qu'un nid ne recueille des ovocytes ne provenant que d'une seule femelle.

Après avoir posé :

SRh = sex ratio "hivernal" = sex ratio "réel" ;

SRe = sex ratio "estival" ;

Pmh = pourcentage réel de mâles ("hiver") ;

Pfh = pourcentage réel de femelles ("hiver") ;

Pmo = pourcentage mâles occupés ("été") ;

Pfe = pourcentage de femelles ("été") = Pfh ;

on déduit que pour 100 individus en "été", on a :

Pfh femelles ;

(SRe * Pfh) mâles pêchés ;

(Pmh - (SRe * Pfh)) mâles occupés, c'est-à-dire non pêchés.

Le pourcentage de mâles occupés (Pmo) par rapport au nombre total de mâles est alors aisément déductible.

Le temps supposé d'immobilisation au nid étant connu expérimentalement (n jours) et un mois ayant 30 jours, $((30 * Pmo) / n)$ pour cent des mâles se reproduisent en un mois, soit une fois tous les $((100 * n) / Pmo)$ jours.

Par ailleurs, en x mois, un mâle se reproduit $((30 * x * pmo) / (100 * n))$ fois et une femelle $((30 * x * Pmo * SRh) / (100 * n))$.

RÉSULTATS

Structure d'âge et croissance

Mâles

Sur le plan décrit par les deux axes factoriels les plus discriminants déterminés par l'AFC (Fig. 1) et qui décrivent respectivement 51,8 et 19,5 % de la contribution à l'inertie totale, on peut distinguer plusieurs groupes de points-taille, qui traduisent l'existence simultanée de plusieurs cohortes.

L'étude des contributions relatives des points-taille et points-date sur ces deux axes (Fig. 2a et b) montre d'une part que les très petites (032-036), d'autre part les très grandes tailles (124-136) et quelques tailles intermédiaires (108) y sont très mal représentées. Il en est de même pour le mois de février. Il est donc nécessaire de se reporter à d'autres axes (Tabl. IA) pour expliciter ces points.

Les phases de forte croissance, de croissance ralentie (par l'âge ou les conditions climatiques), et de recrutement dans les pêches, sont déterminées par l'analyse des proximités entre points-taille, entre points-date et, avec beaucoup de précaution, entre points-date et points-taille.

Au cours de cette année fictive, on peut définir :

- une phase de croissance, attestée par la progression des points-taille parallèlement aux points-date, de la cohorte la plus importante numériquement : de mars/52-56 mm à août-septembre/88-100 mm.

- deux phases de ralentissement de croissance (effet des conditions climatiques) ou de croissance lente (effet de l'âge), illustrées par le resserrement des points-taille et intéressant respectivement les tailles 88 à 96 mm et 104 à 120 mm ;

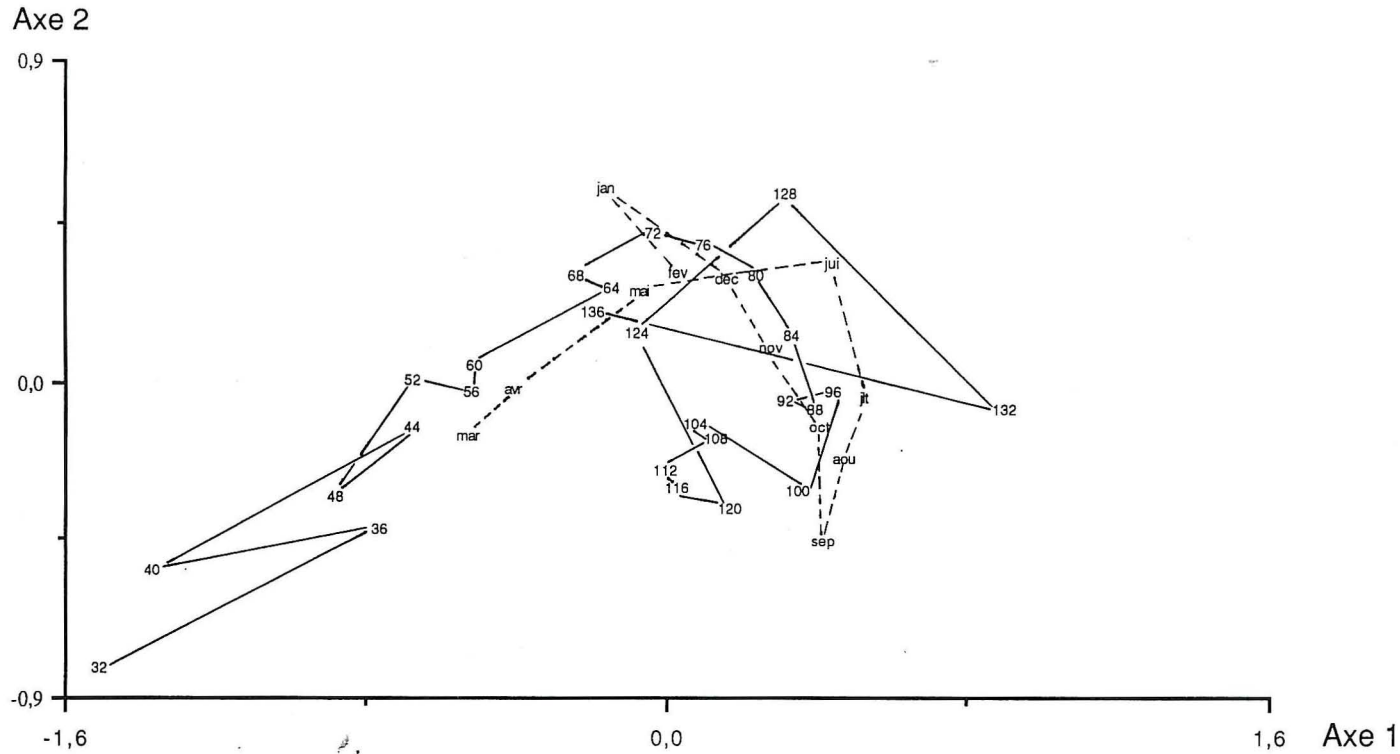


Fig. 1 : Représentation des points-taille et points-date dans l'espace défini par les deux premiers axes factoriels pour les mâles *Gobius niger*.

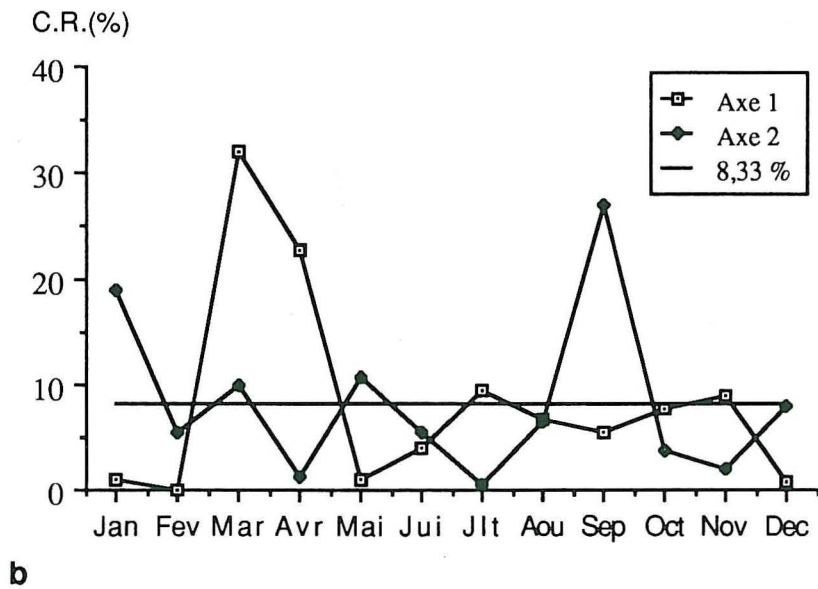
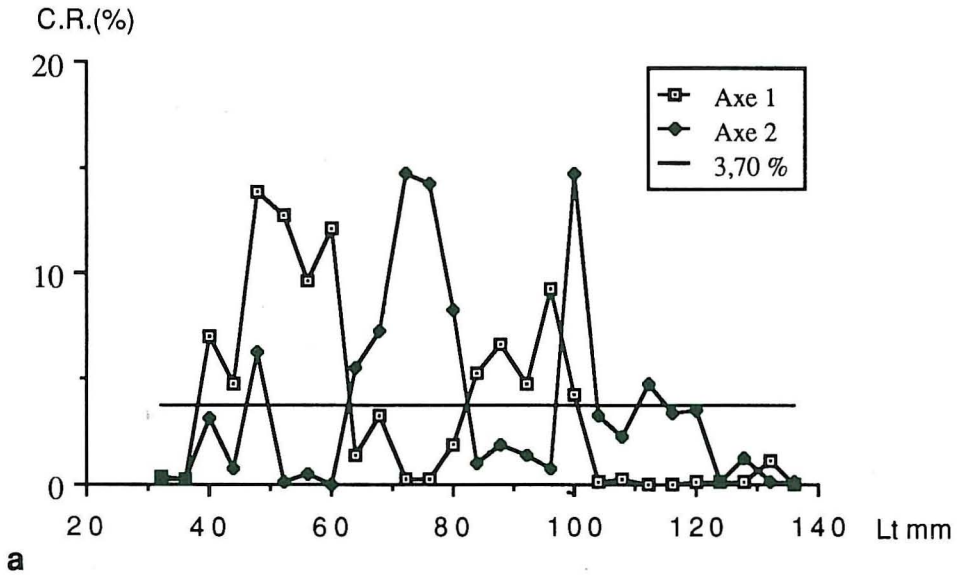


Fig. 2 : Contributions relatives des points sur les axes un et deux de l'AFC pour les mâles *Gobius niger*. a : points-taille ; b : points-date.

TABLEAU I

Contributions des axes à l'inertie totale C.I. (i.e. pourcentages expliqués) et oppositions d'après leurs coordonnées des points constitutifs (contributions relatives) et des points bien représentés graphiquement (cosinus carrés ($\leq 0,3$) ; en italique). A : mâles *Gobius niger* ; B : femelles *Gobius niger*. Entre parenthèses, meilleure contribution des points peu constitutifs.

Axes	C.I.	coordonnées positives		coordonnées négatives
1	51,8 %	jlt/août/oct./nov./84 à 100 / (132) <i>juin à août/oct./nov./80 à 100/132</i>	←-----→	mars/avr./40 à 60/68 <i>mars/avr./32/40 à 60/68</i>
2	19,5 %	jan./mai/(juin)/déc./64 à 80 <i>jan./mai/déc./64 à 80</i>	←-----→	mars/sept./40/48/100/112 à 120 <i>sept./100 à 120</i>
3	7,6 %	jan./fév./mars/sept./40/44/76/112 à 120/128	←-----→	avr./août/56/64/92/104
4	6,3 %	jan./mai/sept./déc./64/88/100/120	←-----→	fév./mars/jlt/nov./40/84/92/128/(136)
5	4,8 %	mars/mai/août/(32/36)/40/80/84/96	←-----→	fév./avr./64/68/104 à 116/(124)/128 <i>/(132/136)</i>

A

Axes	C.I.	coordonnées positives		coordonnées négatives
1	53,9 %	mars/avr./40 à 60 <i>mars/avr./40 à 60</i>	←-----→	jlt/août/sept./76 à 88 <i>juin à nov./76 à 88</i>
2	22,9 %	avr/sept/40/84 à 96 <i>sept/32/92/96</i>	←-----→	mai/juin/60 à 76 <i>fév./mai/64 à 72</i>
3	9,1 %	avr./oct./96/100	←-----→	mars/août/(32)/36 à 44/76/80
4	4,8 %	fév./nov./déc./60/84/88	←-----→	juin/96 à 104/124
5	2,8 %	mai/sept./36/60/96	←-----→	août/déc./56/76/108/112/120

B

- une phase de recrutement diffus dans les pêches pour les tailles 32 à 48 et, peut-être, de mortalité, de septembre à mars, représentée par un retour en arrière des points-date.

Ces phases permettent de déduire la présence des différentes cohortes, nettement distinguables sur le graphique (Fig. 1). Il est toutefois nécessaire de se reporter au tableau IA pour les points qui ne sont bien représentés que sur les axes 3, 4 ou 5.

On distingue donc :

- les individus 0+, dont les plus grands sont recrutés de juillet à novembre à des tailles de 32 à 48 mm. Les plus petits individus de la même cohorte sont recrutés au printemps, de février à avril-mai et sont donc des 1 + ;
- les individus 1 +, c'est-à-dire n'ayant passé qu'un hiver, en croissance rapide de mars (56 mm) à septembre-octobre (88-96 mm) ;
- les individus 2+ à croissance réduite, non liée aux points-date, de tailles voisines de 96 à 120 mm ;
- les individus 3+ (120 à 132 mm) dont on peut encore suivre la croissance très lente ;
- et les individus 4+ (136 mm), exceptionnels et qui disparaissent peu après l'hiver.

Notons le décalage de position entre les mois de janvier et février d'une part, et les mois de mars et avril d'autre part, en partie dû au cumul des données. En effet, 76 % des données des deux premiers mois proviennent des années 1988 et 1989, caractérisées par des hivers très doux, alors que pour mars et avril 85 % des individus furent pêchés en 1986 et 1987, postérieurement à des hivers normaux présentant, chacun, une période de froid intense avec gel partiel de la lagune.

Femelles

De même que chez les mâles, un certain nombre de points sont mal représentés sur les axes 1 et 2 (Fig. 3), qui décrivent respectivement 53,9 et 22,9 % de la variation totale. Pour apprécier correctement la position des tailles 32, 36, 100 à 124 et des mois de octobre à février (Fig. 4a et b), il faudra se reporter aux axes 3, 4 et 5 (Tabl. IB).

Sur le plan défini par les deux premiers axes, on peut suivre :

- une phase de croissance, de mars/52 mm à septembre/84-88 mm, qui n'est visible que pour une seule cohorte ;
- une phase de croissance lente, représentée par les points-taille 100 à 112 mm ;
- une phase de recrutement dans les pêches, de septembre à mars, d'animaux mesurant 32 à 48 mm.

Comme dans le cas des mâles, on peut distinguer plusieurs cohortes :

- les individus 0+ les plus grands, capturés en août-septembre et mesurant 32 à 48 mm ; la queue de la cohorte est pêchée entre mars et avril-mai à l'âge 1 + ;
- les individus 1+, en croissance rapide, de 52 mm en mars à 84-92 mm en septembre-octobre ;
- les individus 2+, à croissance ralentie, ayant 92 à 116 mm de longueur totale ;
- les individus 3+, rares et à croissance lente, ayant une longueur de 116 à 124 mm et qui disparaissent peu après leur troisième hiver.

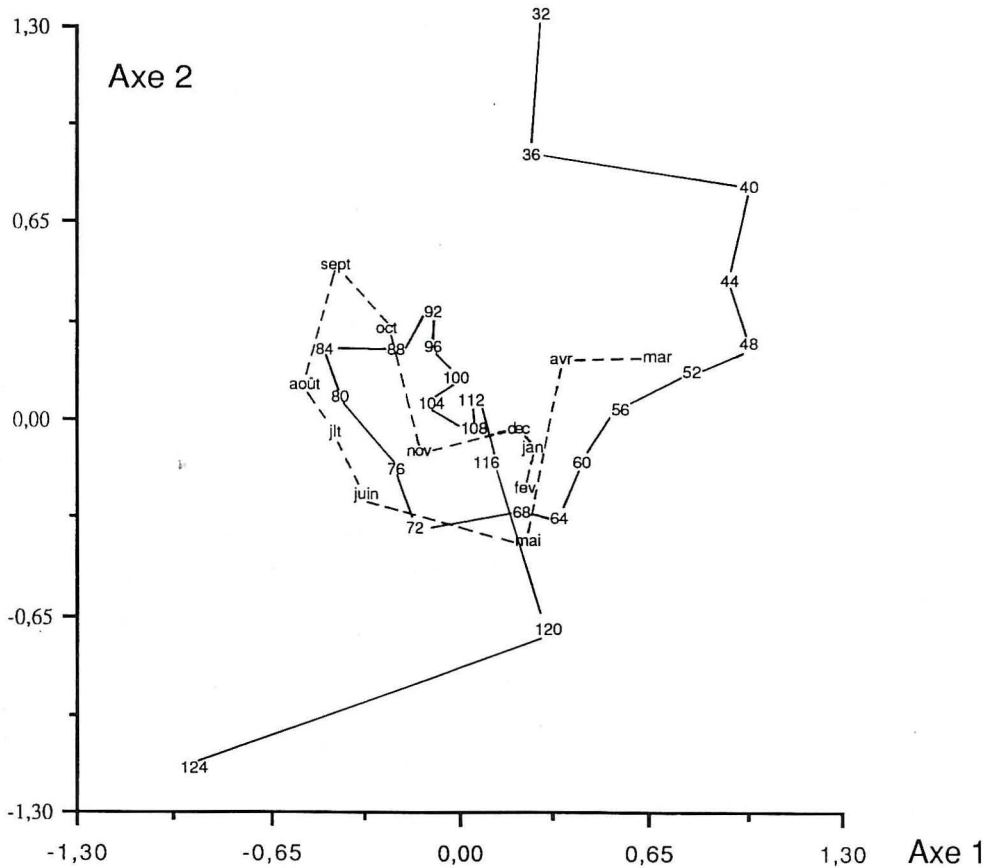


Fig. 3 : Représentation des points-taille et points-date dans l'espace défini par les deux premiers axes factoriels pour les femelles *Gobius niger*.

Notons, chez ces femelles, la fusion des cohortes 1+ et 2+ en fin de saison de reproduction, vraisemblablement due à une forte mortalité au cours de la ponte des 2+ qui induit une non-distinction du ralentissement de la croissance de la cohorte 1+. En effet, la distribution des 1+ en croissance rapide se fond dans la distribution des 2+ grandissant lentement et dont les représentants disparaissent progressivement.

Proportion des sexes

Calculé sur l'ensemble de la période d'étude, le sex ratio de la population de gobie noir de la lagune de Mauguio est voisin de 1 (SR = 0,981). Il n'est pas stable dans le temps et, comme pour *Pomatoschistus microps* (Bouchereau *et al.*, 1989 a), le nombre apparent de mâles diminue durant la période de reproduction, entre avril et septembre (Fig. 5a). A cette

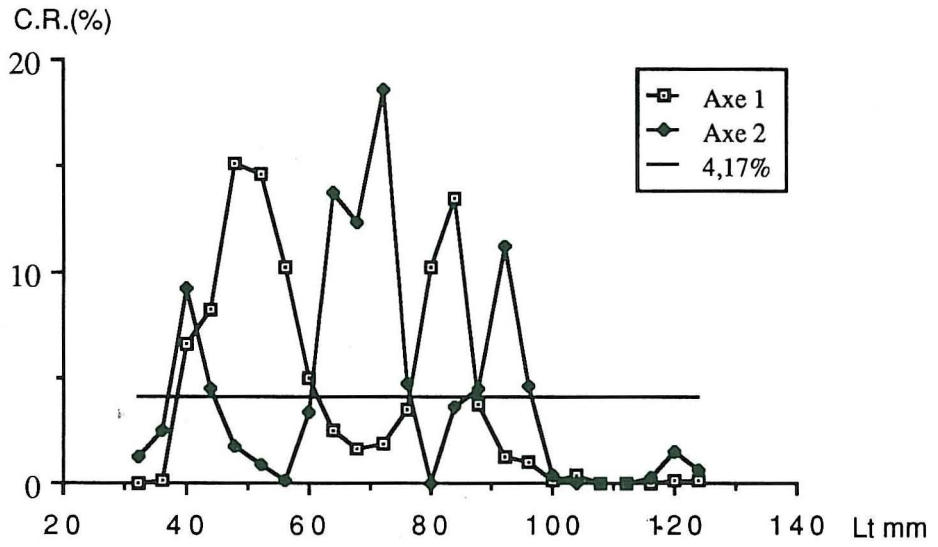
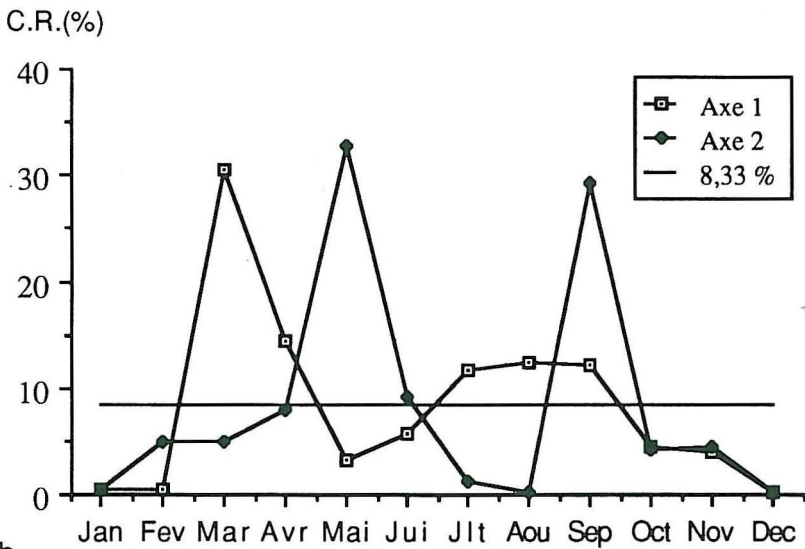
**a****b**

Fig. 4 : Contributions relatives des points sur les axes un et deux de l'AFC pour les femelles *Gobius niger*. a : points-taille ; b : points-date.

époque le sex ratio est de 0,72, avec des pourcentages de mâles et de femelles respectivement égaux à $42,0 \pm 1,7$ et $58,0 \pm 1,7$, alors qu'entre octobre et mars, période de repos sexuel, il est de 1,39 (mâles = $58,2 \pm 1,5$; femelles = $41,8 \pm 1,5$). Ces variations se retrouvent globalement tous les ans (Fig. 5b). Cette différence entre période "estivale" et "hivernale" est due à une diminution de la capturabilité des mâles. En effet, les individus nidi-fiants se déplacent peu (Miller, 1984). Le sex ratio interponte ("hivernal") semble donc être le meilleur estimateur du sex ratio réel de la population.

Bien qu'il soit impossible d'estimer avec sécurité l'effectif des différentes cohortes, la croissance assez semblable des mâles et des femelles, sauf pour les 3+ et 4+, nous permet de calculer des sex ratios en regroupant certaines classes de taille ne contenant, théoriquement, que des animaux de même âge.

Ainsi, calculé pour les O+ au cours de l'hiver, donc avant leur première saison de reproduction, le SR est de 1,37, soit un pourcentage de femelles de $42,2 \pm 3,5$ (janvier et février : classes 64 à 84 ; mars : 48 à 64 ; voir AFC). Il est de 1,55 après la première période de ponte (octobre à décembre ; classes 80 à 100), le pourcentage de femelles étant de $39,1 \pm 2,7$. Ces deux valeurs ne sont pas significativement différentes du pourcentage de femelles au cours de la période interponte ($41,8 \pm 1,5$ %) et l'hypothèse d'une plus forte mortalité des femelles 1+ par rapport aux mâles au cours de la première de saison de ponte doit être rejetée.

La rareté des femelles 3+ et l'absence des 4+ que nous avons soulignées précédemment sont donc à mettre au compte de la deuxième, et éventuellement troisième, période de reproduction. En effet, le pourcentage de femelles, calculé pour les classes 88 à 124 entre janvier et mars, donc avant la ponte, et qui concerne principalement des individus 2+, est de $41,2 \pm 4,4$. Il n'est pas statistiquement différent du pourcentage interponte (ou "hivernal") de femelles tel que nous l'avons estimé toutes classes d'âge confondues ($41,8 \pm 1,5$ %). En revanche, ce pourcentage de femelles n'est plus que de $29,9 \pm 5,4$ après la deuxième saison de ponte (classes 104-124 entre octobre et décembre), ce qui est significativement plus faible que le pourcentage "hivernal" ou que celui observé avant la deuxième reproduction.

Estimation du nombre de gardes et de pontes

En posant :

$$SRh = 1,39$$

$$SRe = 0,72$$

$$Pmh = 58,2$$

$$Pfh = 41,8$$

$$Pfe = Pfh = 41,8$$

on a pour 100 individus en "été" :

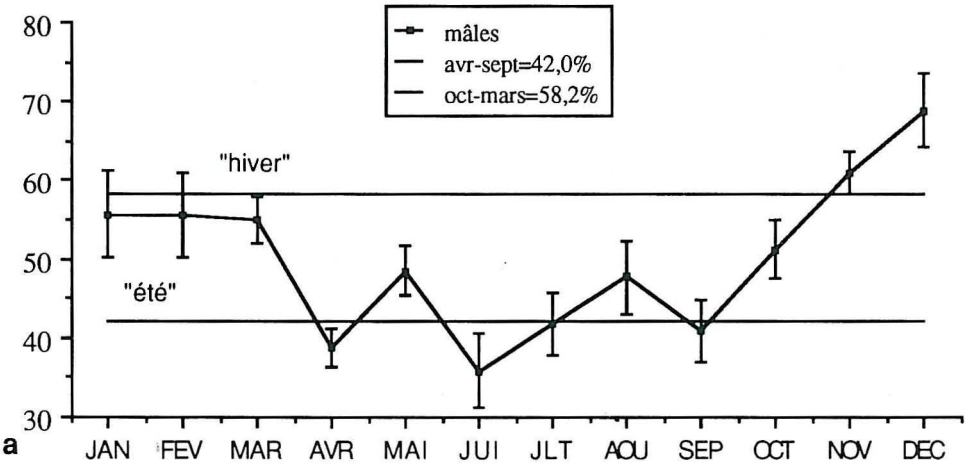
41,8 femelles

30,1 mâles pêchés

28,1 mâles occupés

D'où il découle que 48,3 % des mâles en moyenne sont occupés en période estivale.

pourcentage
de mâles



pourcentage
de mâles

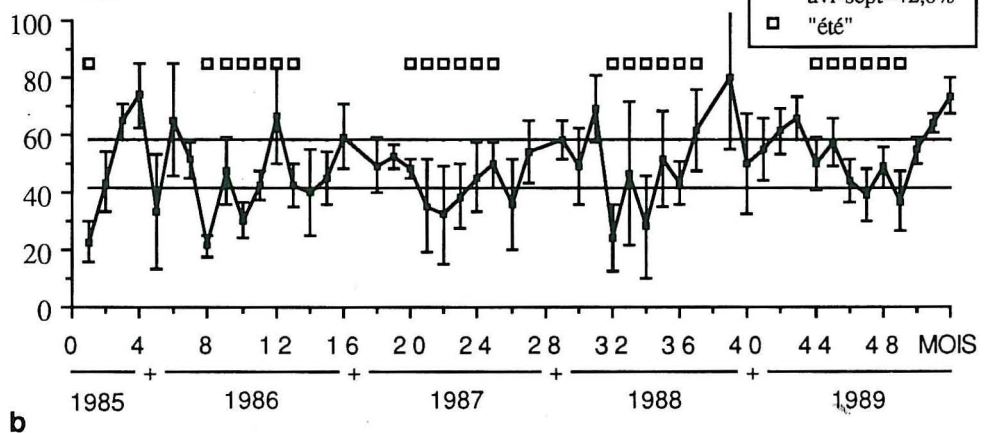


Fig. 5a : Évolution mensuelle (mois cumulés) du pourcentage de mâles *Gobius niger* dans les pêches (entre parenthèses : intervalle de confiance) ; b : évolution mensuelle, de septembre 1985 à décembre 1989, du pourcentage de mâles *Gobius niger* dans les pêches (entre parenthèses : intervalle de confiance).

Si l'on admet qu'un mâle est immobilisé près du nid durant les sept jours observés en élevage, on a 207 % des mâles en moyenne qui se reproduisent en un mois, soit 2,07 gardes/mois/mâle, c'est-à-dire qu'un mâle garde en moyenne une ponte tous les 14,5 jours.

Cependant, le temps de développement des embryons pourrait être plus long que celui observé en élevage, à des températures comprises entre 19 et 27°C et atteindre, par

exemple, 13 jours à 13°C (Ballard, 1969). Mais de telles conditions climatiques ne concernent que les mois d'avril 1986 et 1989 (CEMAGREF, 1989) et, d'après les données de cet auteur, la température moyenne enregistrée dans la lagune entre avril et septembre est de 20,9°C, ce qui correspond à un temps de développement moyen des embryons inférieur à sept jours (Ballard, 1969). En revanche, en aquarium, les rencontres intersexuelles sont sans doute plus aisées qu'en milieu naturel : il est possible que l'attente soit plus longue et le temps d'immobilisation plus important que celui envisagé. On peut donc estimer que le temps réel moyen d'immobilisation, dû à cette attente prolongée, pourrait être voisin de dix jours, ce qui induirait qu'un mâle garde une ponte tous les 20,7 jours.

D'après ces données, il est donc possible qu'un mâle, au cours d'une saison (entre avril et septembre, soit six mois) garde de huit (8,70) à treize (12,42) pontes.

Donc, compte tenu du sex ratio réel de la population on peut estimer qu'une femelle pond douze (12,09) à dix-huit (17,26) fois par saison.

DISCUSSION

Croissance et structure d'âge

Dans la lagune de Mauguio, l'augmentation de taille de *Gobius niger*, particulièrement chez les 1+, et la reproduction se font conjointement (Fig. 6). En effet, la saison de ponte débute en mars-avril pour s'achever en septembre-octobre. L'intensité et la simultanéité des deux phénomènes sur une aussi longue durée sont rendues possibles par la synergie entre une importante alimentation (Joyeux *et al.*, a, sous presse) et des températures extrêmement favorables, tant estivales (ponte) qu'hivernales (survie).

Les femelles *G. niger* de Mauguio grandissent légèrement moins vite et meurent plus jeunes que les mâles (Fig. 6). Ces différences de croissance et de longévité sont à mettre en relation avec la reproduction. En effet, si l'effort reproductif de ces poissons est intense pour les deux sexes, l'énergie ingérée est quantitativement plus importante chez les mâles que chez les femelles (Joyeux *et al.*, a et b, sous presse). En ce qui concerne celles qui sont âgées de deux ans, le nombre important de pontes, précédemment estimé à six ou huit par saison de reproduction (Joyeux *et al.*, b, sous presse), impose une forte demande énergétique. Associée à une prise alimentaire plus réduite et à un possible affaiblissement physiologique dû aux deux saisons de reproduction, elle impose une demande qui est mal satisfaite. Le déficit qui en résulte provoque, comme nous le verrons, une sénescence rapide des individus femelles 2+ au cours ou après leur deuxième saison de ponte.

Cependant, l'AFC indique que les individus plus jeunes montrent aussi une croissance différente selon le sexe : les femelles sont plus petites que les mâles avant même la première saison de reproduction, ce qui indique que la ponte n'est pas le seul facteur affectant leur croissance.

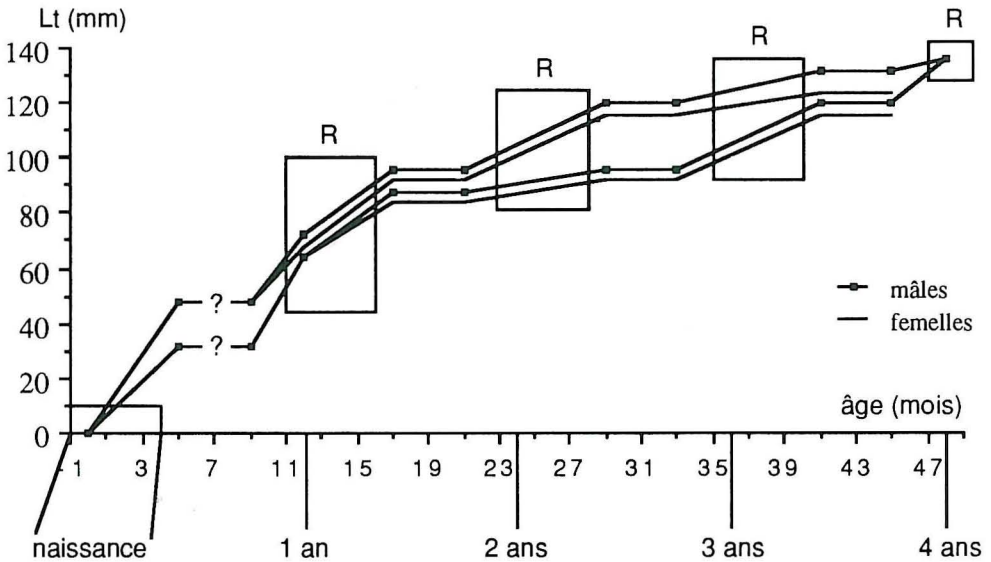


Fig. 6 : Représentation schématique de la croissance des mâles et des femelles *Gobius niger* (naissance arbitrairement fixée en mai). R = période de reproduction.

Ces différences intersexuelles dans la taille et l'âge ne se retrouvent pas dans toutes les études consacrées à *Gobius niger* (Tabl. II). Certains auteurs ne les signalent pas (Nash, 1984 ; Doornbos & Twisk, 1987) ou précisent que les croissances et les longévités sont équivalentes dans les deux sexes (Vesey & Langford, 1985) ; d'autres indiquent seulement une différence de taille en faveur des mâles (Vaas *et al.*, 1975). Seuls Fabi et Giannetti (1984), en Adriatique, observent conjointement les deux phénomènes. La plus grande longévité des mâles semble donc être une caractéristique méditerranéenne. Elle est à mettre en relation avec l'importance de l'effort reproductif consenti par les femelles dans ce secteur où la période de reproduction est très longue, environ six mois, et les pontes successives nombreuses, du moins dans la lagune de Mauguio (Joyeux *et al.*, b, sous presse).

Les croissances, quant à elles, sont très différentes selon la localisation géographique (Tabl. II). Sur un plan général, elles sont dans la lagune étudiée notablement supérieures à celles observées dans le secteur atlantique. Elles s'améliorent, pour les deux sexes, de façon inversement proportionnelle à la latitude, la prise de taille s'effectuant au cours des mois les plus chauds. Ainsi, les animaux méditerranéens atteignent-ils 62 à 77 mm Lt à un an ; ceux qui vivent en Manche ou dans le sud de la mer du Nord 50 à 55 mm Lt et les plus nordiques, sur les côtes sud de la Norvège, ne mesurent que 37 mm Lst, soit 44,4 mm Lt, à la fin de leur première année. En revanche, il n'y a pas de relation entre l'âge maximum atteint et la vitesse de croissance ou la latitude et celui-ci est compris entre trois et cinq ans pour les mâles et trois et quatre ans pour les femelles sur l'ensemble de l'aire de répartition. Cependant, le faible échantillonnage ($n = 533$) effectué par Vesey et Langford (1985), peut laisser admettre que les rares individus 4+ (0,589 % du nombre total d'individus dans nos

TABLEAU II

Croissance, longévité et différences intersexuelles chez *Gobius niger* dans diverses localités. En italique : femelles. ?? : voir texte.

Auteurs	0+	1 an	2 ans	3 ans	4 ans	5 ans	Différences
Vaas <i>et al.</i> (taille en mai ; Lt)		50-55	80-90	100-110	125-130	-	Mâles + grands
Fabi et Giannetti (moyenne par année d'âge ; Lt)	77/62	94/78	119/95	135/104	145/118	155/- et + vieux	Mâles + grands
Nash (taille à n ans)		Lst : 37 (Lt : 44,4)	59 (70,8)	72 (86,4)	80 (96,0)	78 (93,6)	Non signalées
Vesey et Langford (taille à n ans ; Lt)		54	78	110	-(??)	-	Aucune
Doornbos et Twisk (taille à n ans ; Lt)		50	80-85	110-125	-(??)	-	Non signalées
Présente étude (taille en mai ; Lt)		64-72 64-68					
(taille à l'arrêt de croissance ou croissance lente ; Lt)	32-48 ? 32-48 ?	88-96 84-92	96-120 92-116	120-132 116-124	136 -	- -	Mâles + grands et + vieux

propres échantillonnages) n'ont pas été capturés. A l'opposé, la distinction graphique des âges par lecture des histogrammes de fréquence des tailles par Doornbos et Twisk (1987) n'est pas forcément une méthode très performante pour les vieux animaux et il nous semble qu'au moins deux individus, de tailles comprises entre 125 et 130 mm en avril et juin pourraient parfaitement correspondre à un âge de quatre ans. Pour ces raisons, il est possible que l'âge maximum des mâles soit compris entre quatre et cinq ans sur l'ensemble des stations étudiées.

Le fait que les animaux atteignant l'âge le plus élevé, 5 ans, soient présents aux deux extrêmes de l'aire étudiée (Baltique et Adriatique) est difficilement interprétable. Ceci pourrait être dû à la faible activité reproductrice de ces poissons dans ces deux secteurs où ils ne semblent effectuer qu'un seul acte de ponte par an (Nash, 1984 ; Fabi & Giannetti, 1984). En effet il existe, en général, une relation inverse entre la survie, c'est-à-dire l'espérance de vie, et l'effort reproductif au cours de chaque saison de ponte (Williams, 1966).

Proportion des sexes

Le rapport numérique entre les sexes chez *G. niger* ($SR = 1,39$ en période de repos sexuel) est très différent de celui enregistré pour *Pomatoschistus microps* (Bouchereau *et al.*, 1989a), autre espèce de Gobiidé sédentaire dans la lagune et de celui de *Pomatoschistus minutus* (Bouchereau *et al.*, 1989 c), espèce qui se reproduit en mer après une longue phase trophique dans les lagunes. Chez *P. microps* et *P. minutus* en effet, on observe respectivement 1,89 et 0,99 femelles par mâle en période de repos sexuel. Or, ces trois animaux déploient des stratégies reproductives semblables (Bouchereau *et al.*, 1989b et 1990 ; Joyeux *et al.*, b, sous presse), dont les principales caractéristiques sont l'acquisition précoce de la maturité sexuelle (après le premier hiver de vie), un nombre de pontes successives important au cours de la saison de ponte et une fécondité relative par acte élevée. Cependant, *P. microps* et *P. minutus* ne participent qu'à une seule saison de reproduction après laquelle ils meurent.

En ce qui concerne les deux espèces se reproduisant dans la lagune, *P. microps* et *G. niger*, les différences que l'on constate pour les valeurs du sex ratio pourraient être mises en relation avec le nombre de sites de ponte disponibles d'une part, et les caractéristiques physiques de ceux-ci d'autre part. En effet, *P. microps* pond dans des valves de petits Lamellibranches, *Cerastoderma glaucum* essentiellement (Bouchereau *et al.*, a, travail en cours) et *G. niger* principalement sur des roches (Miller, 1986), biotope rare dans la lagune et dont la localisation est limitée aux enrochements artificiels des ports et canaux. Ainsi, le surnombre de femelles chez *P. microps* peut permettre un remplacement rapide des pontes détruites (Bouchereau *et al.*, 1989a), parallèlement à une optimisation des potentialités reproductives assurée par le choix de la femelle étant, *a priori*, la plus féconde, c'est-à-dire la plus grande. A l'opposé, chez *G. niger* le nombre de sites de nidification est un facteur limitant l'amplitude de la population si l'immigration d'individus provenant d'autres secteurs est réduite. Une utilisation optimale de ces emplacements est donc indispensable et est

TABLEAU III

Sex ratio observé des populations de *Gobius niger* issues de différentes localités. Entre parenthèses, techniques de pêche : 1 : chalut ; 2 : senne de plage.

Auteurs	Durée (mois) / Localité	Effectif	Sex ratio (mâles/femelles)
Vaas <i>et al.</i> (1)	37/Pays-Bas	3.234	0,97
Fabi et Giannetti (1)	13/Adriatique	692	1,90
Nash (2)	13/Norvège	325?	0,55 (repos sexuel = 1,04)
Vesey et Lanford (1)	13/Angleterre	533	texte (matures) = 2 ; Tabl = 0,5??
Doornbos et Twisk (1)	35/Pays-Bas	≥ 3.286	-
Présente étude	52/Languedoc	8.486	0,98 (repos sexuel = 1,39)

atteinte avec un surcroît de mâles. L'importance du succès reproducteur individuel d'un mâle dépend donc plus de la possession d'un site adéquat que des capacités génésiques, et donc de la taille, de la femelle dont les ovocytes seront fécondés.

Selon les études et les régions, le sex ratio de *G. niger* est compris entre 0,5 et 2,0 (Tabl. III). Cependant, sa valeur dans la lagune de Mauguio (1,39) n'est aisément comparable qu'avec celle donnée par Nash (1984), qui indique un SR en période de repos sexuel de 1,0, donc beaucoup plus faible. La prédominance des mâles semble toutefois importante en Adriatique (Fabi et Giannetti, 1984).

L'importante diminution de la proportion de femelles 2+ après leur deuxième reproduction est à mettre au compte d'une mortalité différentielle entre les sexes. Celle-ci trouve, du moins en partie, son origine dans la stratégie reproductrice qu'elles mettent en jeu. En effet, nous avons montré (Joyeux *et al.*, b, sous presse) que les 2+ investissent plus longtemps et plus tardivement que les 1+ dans la ponte, ce qui limite leurs possibilités de recouvrer une bonne condition puisque les éléments énergétiques sont utilisés pour la reproduction. Le fait que les femelles ingèrent, proportionnellement, moins de nourriture que les mâles, particulièrement au cours de la saison de ponte (Joyeux *et al.*, a, sous presse), accentue ce déséquilibre entre apports énergétiques et dépenses métaboliques.

Estimation du nombre de gardes et de pontes

Le nombre annuel de pontes estimé par femelle *Gobius niger* dans la lagune de Mauguio (12-18) est deux fois plus élevé que les évaluations données dans une étude précédente (Joyeux *et al.*, b, sous presse). Ceci pourrait provenir d'une surévaluation de la durée inter-ponte dans ce premier travail, due à une alimentation réduite en élevage (influence des facteurs proximaux : Guitel, 1892 et Munroe et Lotspeich, 1979), ou d'un trop important déficit numérique de femelles, induisant une attente plus longue que celle que nous avons envisagée dans cette étude. D'autre part, la présence de mâles voleurs de ponte (sneakers) (Joyeux *et al.*, b, sous presse) peut induire une surestimation du nombre de mâles capables de nidifier.

Dans tous les cas, un nombre de pontes élevé est confirmé pour cette espèce dans la lagune de Mauguio, contrairement à ce qui a été observé dans les zones atlantique (Le Menn, 1974 ; Vaas *et al.*, 1975) et adriatique (Fabi & Giannetti, 1984) où ces poissons n'effectuent qu'un à deux actes reproductifs par saison.

CONCLUSION

Si la croissance de *Gobius niger* est d'autant plus rapide que la latitude est faible, son espérance de vie varie très nettement selon le milieu dans lequel il vit : les âges maximums, cinq ans pour les mâles et quatre ou cinq ans pour les femelles, sont atteints en milieu marin en Baltique (Nash, 1984) et en Adriatique (Fabi & Giannetti, 1984), c'est-à-dire aux deux

extrêmes de l'aire étudiée. Dans les lagunes atlantiques (Vaas *et al.*, 1975 ; Doornbos et Twisk, 1987) ou méditerranéennes et les zones à affinités estuariennes (Vesey & Langford, 1985), les longévités sont plus faibles : trois ou quatre ans pour les deux sexes. Par contre, la supériorité numérique des mâles et leur plus grande longévité semblent être des caractéristiques méditerranéennes. Ces inégalités entre les sexes sont en partie liées à la différence de mortalité les affectant, mortalité qui est due, au moins dans notre région, à la longueur de la période de reproduction et au nombre important d'actes de ponte effectués par les femelles. En effet, si ce sex ratio est déjà en faveur des mâles avant la première reproduction, ce qui peut être mis en corrélation avec la stabilité du site de ponte, son accentuation après la deuxième reproduction est causée par la différence d'investissement reproductif selon le sexe et l'âge. D'importantes répercussions sur l'état physiologique des vieilles femelles sont induites par la ponte plus longue et plus tardive que celle des jeunes, ponte qui utilise en fin de saison les éléments énergétiques nécessaires au passage de l'hiver, alors que chez les mâles l'effort reproductif ne provoque pas, ou peu, d'effets létaux.

ANNEXE A

A - Nombre de mâles *Gobius niger* par classe de taille de 4 mm (mois cumulés).
Taille = Lt en mm = centre de classe (30 mm < 32 < 34 mm)

classe de taille	mois											
	J	F	M	A	M	J	Jt	At	S	O	N	D
32			1									
36			2								1	
40	1		15	5								
44	4	5	20	12	6		1		5	1	2	1
48	1	2	37	35	10			1	5	2	5	1
52	7	6	44	43	25	1	3	3	3	4	9	4
56	5	6	41	59	28		4	10	1	11	15	7
60	12	9	63	63	28	2	3	7	2	10	36	10
64	13	7	27	53	38	5	4	6	8	12	48	25
68	18	13	38	60	25	7	9	2	4	7	52	23
72	21	12	25	35	34	14	6	7	5	12	44	18
76	21	18	27	26	40	16	14	6	11	20	47	25
80	19	13	24	24	39	17	19	12	12	24	68	19
84	11	15	30	33	35	24	38	21	14	34	79	17
88	8	11	22	26	27	13	24	29	32	28	59	23
92	3	17	34	39	27	8	28	27	18	42	101	15
96	5	9	24	21	32	11	28	31	22	42	76	26
100	4	2	29	31	19	12	21	24	37	30	49	11
104	5	1	19	32	12	9	15	17	15	17	39	10
108	6	6	17	26	10	4	9	9	16	14	25	7
112	4	5	20	13	3	1	4	1	16	9	20	5
116		4	9	12	1	1	3		7	9	10	2
120		2	6	6	5	1	2	2	9	5	5	3
124	1	1	5	6		2	1		1	2	6	4
128		4		2		2	2				3	
132							2		1	1	4	1
136		1	1	1			1					1

ANNEXE B

B- Nombre de femelles *Gobius niger* par classe de taille de 4 mm (mois cumulés). Taille = Lt en mm = centre de classe (30 mm < 32 < 34 mm)

classe de taille	mois											
	J	F	M	A	M	J	Jt	At	S	O	N	D
32			1						1			
36			4		1				3	2		
40			23	17	1			1	5	1		
44	3	2	24	27	5				5	1	1	2
48	4	3	33	46	14				1	2	1	3
52	8	7	46	63	22	2	1	2	4	6	9	6
56	14	13	45	83	32	4	7	4	3	13	24	10
60	7	15	30	64	45	5	9		9	11	29	9
64	12	15	33	49	51	20	13	5	4	9	32	7
68	5	10	25	66	55	23	14	10	5	6	29	7
72	9	11	20	28	52	27	37	20	8	19	42	4
76	10	10	23	34	35	29	35	30	18	19	38	8
80	7	13	21	28	19	31	36	32	42	24	42	6
84	7	6	13	40	17	21	39	34	54	28	43	9
88	7	8	20	69	24	15	29	24	49	34	45	11
92	11	7	27	97	21	12	25	30	49	35	36	8
96	10	9	22	99	26	24	29	15	44	40	36	5
100	8	5	15	90	27	21	26	9	13	29	30	7
104	7	2	14	44	14	21	21	7	13	14	14	4
108	4	3	7	24	7	5	6	4	5	7	15	5
112	1		6	13	3	3	5	3	3	3	10	3
116			2	3	2	1	1	1		1	3	
120			1		2	1					1	2
124						1						

RÉFÉRENCES

- BALLARD, W.W., 1969. Normal embryonic stages of *Gobius niger* jozo. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 37 : 1-17.
- BENZÉCRI, J.P., 1973. L'analyse des données. T II. L'analyse des correspondances. Ed DUNOD, Paris : 619 p.
- BOUCHEREAU, J.-L., J.-C. JOYEUX & J.-P. QUIGNARD, 1989a. Structure de la population de *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838), Poissons, Gobiidés, dans la 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* (Krøyer, 1838) (Gobiidés) dans la lagune de Mauguio, France. *Bull. Ecol.*, 20 (3) : 193-202.
- BOUCHEREAU, J.-L., J.-P. QUIGNARD, J.-C. JOYEUX & J.-A. TOMASINI, 1989c. La population de *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) de la lagune de Mauguio, France. Paramètres démographiques et croissance individuelle. *Cah. Biol. mar.*, 30 : 487-514.
- BOUCHEREAU, J.-L., J.-P. QUIGNARD, J.-A. TOMASINI & J.-C. JOYEUX, 1990. Cycle sexuel, condition, fécondité et ponte de *Pomatoschistus minutus* (Poissons, Gobiidés) du Golfe du Lion, France. *Cybium*, 14 (3) : 251-267.
- BOUCHEREAU, J.-L., J.-A. TOMASINI, J.-P. QUIGNARD & J.-C. JOYEUX, a. La reproduction de *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) et de *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) (Pisces, Gobiidae) en Méditerranée (Languedoc). Nids, déterminisme du sédentarisme et de la migration.
- CEMAGREF, 1989. Suivi de la salinité et de l'état trophique de l'étang de l'or. Rapport de synthèse 1986-1988. Rapport pour le Service Maritime et de Navigation du Languedoc-Roussillon : 37 p.
- DE CASABIANCA, M. L. & A. KIENER, 1969. Gobiidés des étangs corses : systématique, écologie, régime alimentaire et position dans les chaînes trophiques. *Vie Milieu*, ser. A, 20 (3) : 611-634.

ANNEXE C

C- Sex ratio et proportion de mâles dans les échantillons de *Gobius niger* : nombre total d'individus (mâles + femelles) ; SR- sex ratio ; % m pourcentage de mâles et ic- intervalle de confiance du pourcentage.

	J	F	M	A	M	J	Jt	At	S	O	N	D
1985												
n									127	87	232	58
SR									0,296	0,776	1,829	2,867
% m									22,8	43,7	64,7	74,1
ic									7,3	10,4	6,2	11,2
1986												
n	21	23	260	535	730	194	352	30	176	40	114	74
SR	0,500	1,875	1,155	0,271	0,901	0,437	0,734	2,000	0,743	0,667	0,810	1,467
% m	33,3	65,2	51,5	21,3	47,4	30,4	42,3	66,7	42,6	40,0	44,7	59,5
ic	20,2	19,5	6,1	3,5	11,5	6,5	5,2	16,9	7,3	15,2	9,1	11,2
1987												
n	0	108	564	894	34	28	75	64	145	36	79	2
SR	-	0,964	1,104	0,943	0,545	0,474	0,630	0,829	0,986	0,565	1,194	-
% m	-	49,1	52,5	48,5	35,3	32,1	38,7	45,3	49,7	36,1	54,4	-
ic	-	9,4	4,1	3,2	16,1	17,3	11,0	12,2	8,1	15,7	11,0	-
1988												
n	204	53	61	53	15	25	35	167	47	2	10	32
SR	1,400	0,963	2,211	0,325	0,875	0,389	1,059	0,777	1,611	-	4,000	1,000
% m	58,3	49,1	68,9	24,5	46,7	28,0	51,4	43,7	61,7	-	80,0	50,0
ic	6,8	13,5	11,6	11,6	25,3	17,6	16,6	7,5	13,9	-	24,8	17,3
1989												
n	80	140	154	124	141	169	112	190	81	491	828	200
SR	1,222	1,593	1,906	1,000	1,350	0,779	0,647	0,959	0,588	1,212	1,797	2,774
% m	55,0	61,4	65,6	50,0	57,4	43,8	39,3	48,9	37,0	54,8	64,3	73,5
ic	10,9	8,1	7,5	8,8	8,2	7,5	9,1	7,1	10,5	4,4	3,3	6,1
1985/89												
n	305	324	1039	1606	920	416	574	451	576	656	1283	366
SR	1,259	1,250	1,257	0,634	0,941	0,558	0,719	0,911	0,689	1,050	1,637	2,211
% m	55,7	55,6	55,1	38,8	48,5	35,8	41,8	47,7	40,8	51,2	61,1	68,9
ic	5,6	5,4	3,0	2,4	3,2	4,6	4,0	4,6	4,0	3,8	2,7	4,7
été/hiver												
n		3943					4543				3943	
SR		1,393					0,724				1,393	
% m		58,0					42,0				58,0	
ic		1,5					1,7				1,5	
année												
n							8486					
SR							0,981					

DERVIN, C., 1988. Comment interpréter les résultats d'une analyse factorielle des correspondances. Institut Technique des Céréales et des Fourragères : 75 p.

DO-CHI, T., 1977. Détermination statistique de l'âge : quelques méthodes de décomposition d'un échantillon en composantes gaussiennes. *Océanis*, 3 (10) : 503-530.

DOORNBOS, G. & F. TWISK, 1987. Density, growth and annual food consumption of gobiid fish in the saline lake Grevelingen, the Netherlands. *Netherl. J. Sea Res.*, 21 (1) : 45-74.

FABI, G. & C. FROGLIA, 1983. Food and feeding of *Gobius niger* L. in the Central Adriatic Sea. *P.V.C.I.E.S.M.*, 28 (5) : 99-102.

FABI, G. & G. GIANNETTI, 1984 (1985). Growth parameters of the black goby (*Gobius niger* L.) in the Adriatic sea, based on otoliths reading. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 29 (8) : 87-90.

- GUITEL, F., 1892. Observations sur les mœurs de *Gobius minutus*. *Arch. Zool. exp. gen.*, ser. 2, 10 : 499-555.
- JOYEUX, J.-C., J.-A. TOMASINI & J.-L. BOUCHEREAU, a. Le régime alimentaire de *Gobius niger* Linné, 1758 (Poisson, Gobiidé) dans la lagune de Mauguio- France. *Ann. Sci. Nat.* (soumise).
- JOYEUX, J.-C., J.-L. BOUCHEREAU & J.-A. TOMASINI, b. Données concernant la reproduction de *Gobius niger* Linné 1758 (Pisces, Gobiidae) dans la lagune de Mauguio- France : rapports gonosomatiques, fécondités, ponte, oeufs et larves. *Vie Milieu*. (sous presse).
- LE MENN, F., 1974. Some aspects of vitellogenesis in a teleostean fish : *Gobius niger*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 62A : 495-500.
- MAC GRATH, D., 1974. Preliminary studies on the feeding of *Gobius niger* L. and *Gobius flavescens* (Fabricius) (Pisces, Gobiidae) in the Northern Baltic proper. *Contrib. Askö Labor.*, 4 : 1-25.
- MILLER, P.J., 1984. The tokology of gobiid fishes. In : "Fish reproduction : Strategies and tactics". G.W. POTTS & R.J. WOOTTON, Ed. London : Academic Press : 119-253.
- MILLER, P.J., 1986. Gobioidéi. In : "Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean". Vol. III, P.J.P. WHITEHEAD, M.L. BAUCHOT, J.-C. HUREAU, J. NIELSEN, E. TORTONESE, Ed., U.N.E.S.C.O. : 1019-1085.
- MUNROE, T.A. & R.A. LOTSPRECH, 1979. Some life history aspects of the seaboard goby (*Gobiosoma ginsburgi*) in Rhode Island. *Estuaries*, U.S.A., 2 (1) : 22-27.
- NASH, R.D.M., 1984. Aspects of the biology of the black goby *Gobius niger* L. in Oslofjorden, Norway. *Sarsia*, 69 : 55-61.
- QUIGNARD, J.-P. & H. FARRUGIO, 1981. Les pêcheries fixes lagunaires : caractéristiques et possibilités. *La pêche maritime*, 1238 : 289-393.
- QUIGNARD, J.-P., C. MAZOYER-MAYERE, R. VIANET, R. MAN-WAI & 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.
- 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) : 173-184.
- VAAAS, K.F., A.G. VLASBLOM & P. DE KOEIJER, 1975. Studies on the black goby (*Gobius niger*, Gobiidae, Pisces) in the Veerse Meer, SW Netherlands. *Netherl. J. Sea Res.*, 9 (9) : 56-68.
- VESEY, G. & T.E. LANGFORD, 1985. The biology of the black goby, *Gobius niger* L., in an English south-coast bay. *J. Fish Biol.*, 27 : 417-429.
- WILLIAMS, G.C., 1966. Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lock's principle. *Amer. Naturalist*, 100 : 687-692.