

SUR LA VARIATION GÉOGRAPHIQUE DE *Gobius minutus* PALLAS.

II. — CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES, CHROMATIQUES ET NUMÉRIQUES.

par

Martha Swedmark

Station biologique de Roscoff et Station zoologique de Kristineberg (1).

Résumé

La présente étude sur la variabilité de *Gobius minutus* montre la grande constance de l'espèce pour des caractères comme la disposition des papilles cutanées et la distribution du pigment et une variation locale et microgéographique, seulement dans l'intensité de la pigmentation. En ce qui concerne la taille, les modalités de la croissance, la durée de la vie, la maturation des gonades, la proportion des sexes, etc., l'espèce est plus variable et présente une variation géographique. Il en est de même pour les caractères numériques étudiés : nombre de vertèbres et de rayons de la seconde nageoire dorsale et de l'anale. Ces caractères semblent liés à une variation à l'intérieur de la population locale et à une variation géographique se traduisant par des gradients (clines) à l'intérieur de l'aire de répartition.

Des rapports existent entre les clines des caractères numériques, métriques et biologiques de *Gobius minutus* et les gradients écologiques, dans la zone tempérée. On les constate également entre la variation d'une population locale et les conditions du milieu. Ils permettent de conclure que la variation géographique est principalement due à l'influence du milieu. La divergence des moyennes des populations périphériques par rapport à celles des régions centrales a donc probablement une autre cause que la ségrégation raciale ; elle est plutôt déterminée par les facteurs écologiques extrêmes qui règnent aux limites d'extension géographique de l'espèce. Il apparaît ainsi que, ni la variabilité des caractères numériques, ni celle des autres caractères examinés, ne permettent une division de l'espèce *Gobius minutus* en sous-espèces, mais que les diverses populations représentent une seule forme de l'espèce dont la variation géographique, pourtant considérable, est de nature phénotypique.

SOMMAIRE

	PAGES
Introduction	298
Localités, matériel et méthodes	300
Caractères soumis à la variation :	
I. Caractères biologiques et métriques	302
II. Caractères morphologiques : les papilles cutanées	305
III. Caractères chromatiques : coloration, intensité et répartition du pigment	308

(1) Adresse actuelle : Kristinebergs Zoologiska Station - Fiskebäckskil (Suède)

IV. Caractères numériques :	
A. Variabilité à l'intérieur des populations locales	310
B. Variabilité dans l'aire de distribution	315
C. Comparaison des variabilités locale et régionale	321
Variabilité et milieu	322
Conclusion	326
Résumés	328
Index bibliographique	329
Tableaux I à X	331

INTRODUCTION

Gobius minutus est un Poisson Téléostéen de petite taille, commun sur les fonds sableux du littoral des côtes européennes. L'espèce est généralement considérée comme extrêmement variable, en partie parce qu'on l'a autrefois confondue avec *Gobius microps*. Ainsi, Heincke (1880) l'avait rapportée à cette dernière espèce qu'il estimait être une sous-espèce, précocement mûre, de *G. minutus*. Holt et Byrne (1901) partageaient cet avis. Mais Boulenger (1911), Fage (1917), Duncker (1928), Hass (1940) et, plus récemment, Lawacz (1965), ont démontré que *G. minutus* et *G. microps* sont deux espèces bien distinctes l'une de l'autre, quoique voisines.

Par contre, des ichtyologistes comme De Buen (1923), Duncker (1928) et Le Danois (1913), se basant sur les variations de taille, de coloration, de nombre des écailles et de disposition des papilles cutanées, ont distingué plusieurs variétés de *G. minutus*.

En outre, Johnsen (1936) et Hass (1937), qui ont étudié par des méthodes biométriques la variation géographique de quelques caractères quantitatifs dans diverses populations de l'Europe septentrionale, y ont constaté une certaine variabilité de l'espèce. Johnsen la considère comme un gradient des moyennes décroissantes du Nord au Sud, mais le graphique de Hass ne lui permet pas de conclure dans le même sens ; cependant, les deux auteurs sont d'accord sur la nature phénotypique de cette variation. Hass estime qu'elle ne dépasse pas les limites raciales de la forme principale, *G. minutus minutus*, créée par De Buen (1923) et qui est, selon lui, répandue dans l'Europe septentrionale jusqu'à la Manche.

De telles divergences, au sujet d'un animal si bien connu, m'ont amenée à penser qu'il ne serait pas inutile d'étudier plus en détail, à l'aide de caractères quantitatifs et qualitatifs observés sur un grand nombre d'individus, la variabilité de *G. minutus*, dans les diverses conditions de vie de son aire de répartition totale.

Dans ce but, de nombreuses récoltes de *G. minutus* ont été effectuées sur les côtes européennes et, particulièrement, en deux régions différentes : la côte septentrionale de la Bretagne et la côte occidentale de la Suède.

Dans une première partie de ce travail (Swedmark 1958), j'ai

exposé les résultats déjà obtenus par l'étude de la biologie et de la croissance de cette espèce à partir de deux populations examinées en détail, celle de Penpoull (côte septentrionale de la Bretagne) et celle du Gullmarfjord (côte occidentale de la Suède). Cette étude m'a permis de montrer que, chez *G. minutus* dont le cycle vital s'étend sur un an, il se produit, au cours de cette période, des fluctuations saisonnières dans l'effectif des populations, dans la proportion des sexes et dans la croissance. Les modifications qu'elles entraînent dans les deux populations sont semblables quant aux traits généraux, mais différentes dans le détail. En outre, elles sont considérablement plus marquées dans la population septentrionale que dans la population bretonne, témoignant ainsi d'une variation géographique étroitement liée aux conditions de milieu et aux changements saisonniers, différents d'une localité à l'autre.

Le présent travail résume les résultats de mes recherches ultérieures sur la variabilité de *G. minutus* quant aux caractères morphologiques comme la disposition des papilles cutanées ; numériques comme le nombre de vertèbres et de rayons des nageoires dorsale et anale ; chromatiques comme la coloration, l'intensité et la disposition du pigment. Je donne aussi quelques résultats complémentaires sur la biologie de *G. minutus*. La variabilité des caractères est également envisagée dans ses rapports avec les conditions du milieu.

Mes recherches ont été effectuées principalement au Laboratoire des Pêches maritimes à Lysekil (Suède) et à la Station biologique de Roscoff (France).

Je suis heureuse d'exprimer ici ma sincère reconnaissance à mon Directeur de recherches, M. le Professeur Georges Teissier, Directeur de la Station biologique de Roscoff, pour l'intérêt qu'il a constamment porté à mon travail, pour les conseils qu'il m'a prodigués et pour l'aide matérielle qu'il m'a permis d'obtenir. Je conserve un souvenir reconnaissant au Professeur Louis Fage qui m'a toujours encouragée. Je dois aussi beaucoup à l'ancien Directeur du Laboratoire des Pêches maritimes à Lysekil, le Docteur A.R. Molander, qui m'a généreusement accueillie et fait profiter des avantages de son Laboratoire. Mes vifs remerciements vont au Dr D.J. Crisp, Directeur de la Marine Biology Station à Menai Bridge, au Professeur H. Brattström, Directeur de la Station d'Espérend et au Professeur G. Petit, ancien Directeur du Laboratoire Arago à Banyuls, pour les précieuses facilités de travail et de récolte qui m'ont été offertes. Je tiens aussi à remercier le Docteur W. Harder pour le matériel qu'il m'a fait venir d'Helgoland et de l'Elbe et M. A. Percier qui en a récolté pour moi au voisinage de Biarritz. J'ai pu consulter, grâce à l'obligeance de Mme S. Johnsen, les données inédites de S. Johnsen. Je n'oublie pas non plus le personnel de la Station biologique de Roscoff et celui du Laboratoire de Lysekil qui m'ont rendu de nombreux services. Enfin, je remercie Mmes B. Caram et B. Kriznan de m'avoir aidée, l'une pour la traduction française, l'autre pour l'illustration de ce travail.

LOCALITÉS, MATÉRIEL ET MÉTHODES.

Les quelque 9.000 spécimens de *Gobius minutus*, qui constituent mon matériel d'étude, proviennent de 29 localités réparties le long des côtes européennes, comprises entre 60° et 42° de latitude Nord, comme

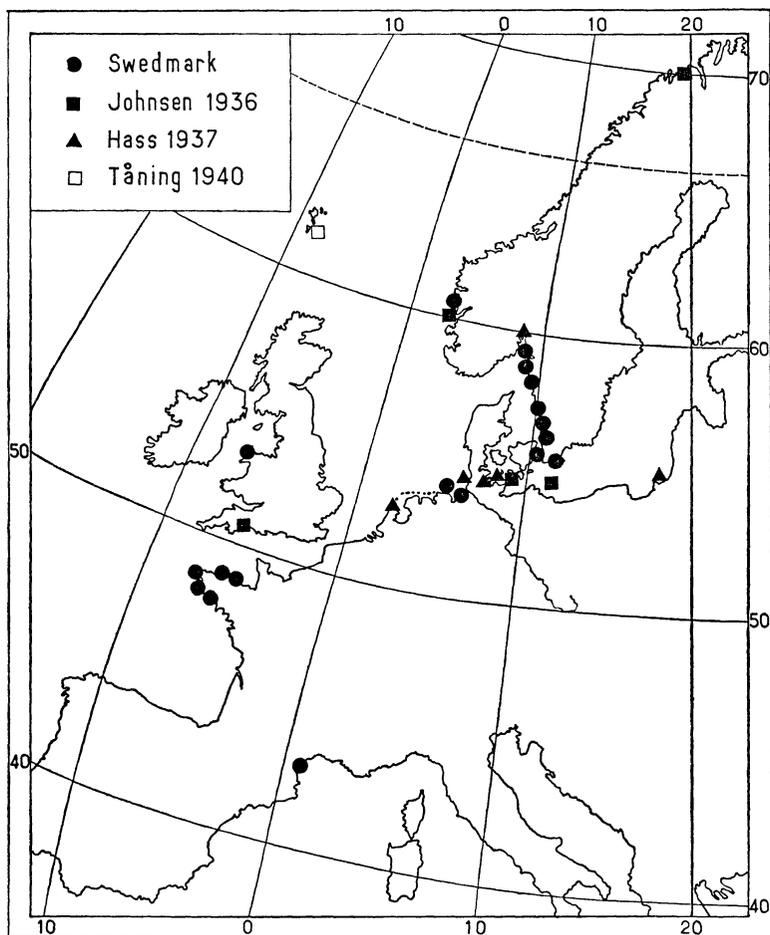


FIG. 1

Carte des côtes européennes, indiquant l'emplacement des stations à *Gobius minutus*, étudiées par les différents auteurs.

le montre le tableau I A, dans lequel elles sont classées par ordre décroissant de latitude. La plupart de ces localités sont marines, sauf sept d'entre elles qui sont saumâtres : celles de la Mer Baltique, de l'Öresund, de la Penzé et des étangs méditerranéens, l'eau étant considérée comme saumâtre entre 18 et 5 p. 1000. La figure 1 donne l'emplacement des 29 localités étudiées.

J'ai, la première, signalé la présence de *Gobius minutus* sur la côte méditerranéenne française où l'espèce est abondante dans les étangs languedociens saumâtres, mais je ne l'ai trouvé, ni sur le littoral de la région de Banyuls, ni sur celui de la région de Marseille.

Sur les côtes du Golfe de Gascogne, au voisinage d'Arcachon et de Biarritz, toute recherche de l'espèce a été vaine jusqu'ici. La côte est sans doute trop exposée pour *G. minutus* que Le Danois (1913) a cependant signalé une fois au large du golfe.

En général, mon matériel comporte un seul lot pour une localité particulière, mais l'étude de la variation à l'intérieur d'une population locale, telle qu'elle a été faite dans le Gullmarfjord et à Penpoull, a rendu nécessaire de fréquents prélèvements pendant plusieurs années. C'est ainsi que les récoltes du Gullmarfjord représentent 20 prélèvements répartis sur cinq ans et celles de Penpoull, neuf, répartis sur quatre ans, l'ensemble des deux localités comprenant environ 2.300 individus.

Pour compléter ce matériel personnel, j'ai également utilisé les résultats publiés par Johnsen (1936), Hass (1937) et Taaning (1940), pour 17 localités de la Mer du Nord, de la Baltique, des côtes norvégiennes et des Iles Féroé. La distribution de ces stations est donnée dans le tableau I B et la figure 1. De plus, j'ai tenu compte des travaux de De Buen (1923) et de Le Danois (1913). J'ai pu également disposer des données inédites de Johnsen, ce qui m'a permis d'en faire une analyse statistique et de comparer son matériel au mien. L'ensemble des récoltes se rapporte donc à la plus grande partie de l'aire de distribution de *G. minutus* : j'ai pu ainsi procéder à l'étude détaillée de la variation géographique de l'espèce.

En général, les récoltes ont été effectuées sur les fonds sableux, à l'aide d'un chalut de dimension réduite (d'après Johansen) ou avec une petite senne, tous deux à mailles serrées, permettant la capture de l'ensemble des individus de toutes tailles vivant dans une même localité. La pêche a été effectuée à une profondeur variant entre 0,2 à 5 m ; il faut préciser que, dans les mers à marée, *G. minutus* se trouve toujours au-dessous de la zone intercotidale. Exceptionnellement, des chalutages ont été effectués à 10 ou 20 m de fond. Les tableaux I A et I B indiquent la position géographique des localités, leur profondeur et la date des prélèvements. En principe, pour faciliter la comparaison, les récoltes sont faites à la même saison, fin de l'été ou automne, leur effectif étant plus grand à ce moment et permettant d'obtenir un échantillonnage complet.

Les observations sur la coloration ont porté, en majorité, sur du matériel frais. La distribution des papilles cutanées a été étudiée après traitement à l'acide chromique (Senzo 1911), méthode qui les rend saillantes et faciles à observer. En ce qui concerne les caractères numériques, les vertèbres ont été dénombrées après dissection. L'urostyle est compté comme une vertèbre unique. Etant donné le faible nombre (moins de 1 p. 100) d'individus pourvus de vertèbres complexes, il n'en a pas été tenu compte dans la présente étude. Le dernier rayon des nageoires dorsale et anale, toujours double, est considéré comme unique. Le premier rayon de ces deux nageoires, légèrement épineux, est inclus dans l'ensemble du nombre de rayons par nageoire. J'ai suivi ici la méthode de Johnsen et Taanig qui ont assimilé ce

premier rayon aux autres, ce que n'ont pas fait De Buen, Dunker et Hass. Par conséquent, en comparant les moyennes obtenues par l'analyse de mon matériel avec celles qu'avait trouvées Hass, j'ai chaque fois augmenté ces dernières d'une unité. Le nombre de rayons de la première dorsale a également été compté, mais, comme il varie peu — six, rarement cinq —, cette nageoire n'a pas été considérée dans l'analyse de la variabilité.

La longueur du corps, le sexe, les stades de maturation des gonades ont été déterminés par les techniques décrites dans la première partie de ce travail (Swedmark 1958). Les méthodes utilisées pour l'analyse statistique, sont empruntées à Simpson et Roe (1960) et à Snedecor (1956). La moyenne M, l'écart-type S et leurs erreurs-standard respectives ont été déterminés par les procédés habituels. La variation des populations a été étudiée par la méthode de la variance. On trouvera les données numériques dans les tableaux II à X.

CARACTÈRES SOUMIS A LA VARIATION.

I. Caractères biologiques et métriques.

Depuis la publication de la première partie de ces recherches, qui n'a porté, en principe, que sur deux populations locales, les lieux de récoltes ont été étendus à de nombreuses localités réparties sur l'ensemble de l'aire de distribution. Les renseignements complémentaires, ainsi obtenus, sur la biologie de *Gobius minutus*, contribuent à une meilleure connaissance de sa variation géographique et confirment, d'une manière générale, les conclusions déjà présentées (Swedmark 1958). C'est pourquoi, je résumerai brièvement ces données en y ajoutant les nouveaux résultats.

G. minutus est commun sur les fonds sableux peu profonds (0 à 50 m) où il mène une vie sédentaire et benthique, à l'exception d'une courte période pélagique larvaire qui assure la répartition horizontale de l'espèce. Les fluctuations dans l'effectif des populations locales sont considérables au cours de l'année et d'une année à l'autre. Saisonnières, elles indiquent, durant le premier été, une grande abondance, réduite en hiver et une moindre abondance l'été suivant, réduction normale d'effectif due au vieillissement et à la prédation.

Dans la population septentrionale du Gullmarfjord, ces fluctuations sont très accentuées, les jeunes effectuant une migration verticale vers les eaux profondes durant la période froide d'octobre à février. Ils ne remontent qu'au printemps pour frayer, mais en nombre restreint ; ce nombre augmente au cours de la période de reproduction, pour décroître quand le frai est terminé. Dans la population plus méridionale de Penpoull, beaucoup plus stationnaire, la migration verticale correspondante se limite à une disparition quasi totale en février exclusivement ; là également, la population augmente graduellement pendant la période de reproduction.

Des phénomènes analogues ont été observés plus récemment dans d'autres populations et il semble bien que l'effectif des populations

septentrionales décroisse, en règle générale, dès la saison de refroidissement des eaux superficielles.

Le cycle vital ne dure qu'une seule année, à la fin de laquelle a lieu la période de reproduction, suivie immédiatement de la mort des adultes. Il arrive cependant, dans la population de Gullmarfjord, qu'un nombre restreint d'individus restent vivants une seconde année.

Une telle prolongation du cycle vital a été constatée dans d'autres populations septentrionales : en effet, on trouve fréquemment, à l'automne, des individus de deuxième année dans les localités proches de Bergen, de Menai Straits ainsi que dans l'Elbe. Dans cette dernière station, les individus plus âgés sont même très fréquents. Par contre, il n'existe pas d'individus de plus d'un an dans les populations bretonnes et dans celles de l'étang de Sigean. Ces faits soulignent la tendance de l'espèce à une prolongation du cycle vital dans les régions septentrionales, tendance déjà signalée dans la première partie de mon travail (Tableau II).

La période de reproduction, qui commence en mars et s'étend jusqu'en juillet, semble présenter des limites analogues dans l'ensemble de l'aire de répartition, à l'exception des étangs méditerranéens où il y a de faibles indices d'un début plus précoce du frai.

En ce qui concerne la maturation des gonades, j'ai pu constater, en outre, que la gamétogenèse commence plus tôt dans les régions occidentales et méridionales que dans les régions orientales. Les premiers stades de maturation apparaissent en août-septembre chez les Poissons de Bergen, de l'Elbe, de Helgoland, de Menai Straits, de Penpoull et de Sigean. Mais, d'après mes observations du Gullmarfjord où la gamétogenèse s'accomplit pendant une période plus tardive et plus limitée, les populations Baltiques et celles de la côte occidentale de Suède ne montrent aucune maturation des gonades à cette saison. A Penpoull, dès janvier, on trouve des mâles mûrs ; toutefois, comme dans le Gullmarfjord, la reproduction n'a pas lieu avant le mois de mars.

L'analyse respective des populations de Penpoull et du Gullmarfjord indique une variation locale considérable, se manifestant par une modification continue de la proportion des sexes au cours du cycle vital. Parmi les jeunes, ce sont les mâles qui dominent, le taux de masculinité dépassant l'unité, ce qui est normal après la naissance. Au cours de la maturation des gonades, l'inverse se produit, les femelles dominent de plus en plus et le taux de masculinité décroît pour atteindre, à la fin de la période de reproduction sur des hauts fonds, un minimum de 0,1. Cette variation dans la proportion des sexes semble pourtant plus graduelle dans la population de Penpoull que dans celle du Gullmarfjord. Certaines observations suggèrent qu'elle serait en partie due au fait que les mâles, après le frai, quittent, avant de mourir, les eaux superficielles pour s'enfoncer dans la zone littorale. Le tableau II représente cette augmentation du taux de masculinité chez les adultes, en période de frai, en fonction de la profondeur (Falkenberg 1,5 et 10 m).

Ce même tableau indique aussi le taux de masculinité des diverses populations, calculé également à la fin de l'été ou au début de l'automne, époque marquant le début de la gamétogenèse dans la plupart d'entre elles. Il en ressort que le taux de masculinité est

généralement plus faible dans les populations septentrionales que dans les méridionales. C'est ainsi qu'à Espegrend, près de Bergen, il est de 0,4, dans le Gullmarfjord, de 0,7, à Helgoland et Menai Straits, de 0,8, dans les populations bretonnes, de 0,8 à 1,3 et de 2,3 dans l'étang de Sigean. Dans les stations suédoises, ce taux s'élève, à l'automne, de 0,6 à 1,1, du Nord au Sud, c'est-à-dire de Rossö (Skagerak) à Ystad (Baltique).

Ces résultats indiquent donc que la proportion des sexes varie géographiquement avec une augmentation du taux de masculinité du Nord au Sud. A l'exception de la Baltique, les régions septentrionales sont moins riches en mâles qu'en femelles. Une égalité numérique approximative des sexes s'observe dans les eaux bretonnes, tandis que les mâles dominent dans les populations plus méridionales. Il est donc vraisemblable que la proportion des sexes dépend de la température et que les variations observées sont dues aux conditions thermiques différentes. Le froid, dans les localités septentrionales, doit faire mourir plus de mâles que de femelles, même s'ils se trouvent presque à égalité au début de leur existence. Dans le sud, la température plus élevée fait périr moins de mâles et la proportion des sexes reste égale. Dans les étangs languedociens, la température très élevée semble avoir un effet contraire et fait mourir les femelles. Pourtant, il n'est pas exclu que l'effet de la basse salinité s'ajoute à celui de la température, puisque le taux de masculinité est élevé également dans les populations de la Baltique.

Il existe également une variation géographique de la taille : la longueur du *G. minutus* croît en fonction inverse de la latitude. La population de la Baltique constitue une exception, avec une taille moindre que dans les régions plus septentrionales. Cette variation, indiquée dans mon précédent travail, est encore plus évidente si on examine les données nouvelles présentées dans le tableau II. Elles indiquent que les valeurs moyennes de la taille, comparées à la même saison (premier automne), correspondent bien au gradient d'accroissement mis en évidence du Nord au Sud. Ainsi, à Bergen, la taille est minimum (47,34 mm), tandis qu'elle atteint un maximum chez les spécimens de la Manche (59,37 mm). Il est intéressant de noter que la taille ne continue pas d'augmenter au sud de Penpoull. En effet, tout en tenant compte des dates différentes de récoltes des lots, il ressort nettement que la taille est plus petite dans les populations des eaux méridionales de la Bretagne et des étangs languedociens. Pour les Poissons baltiques, de plus petite taille, le même tableau met en évidence la diminution continue de la longueur, le long de la côte occidentale de la Suède jusqu'à la Baltique, ce phénomène étant plus apparent chez les adultes.

Le tableau montre, en outre, qu'il existe généralement, dans la taille des jeunes, une différence sexuelle qui disparaît ensuite chez les adultes : les mâles sont plus longs que les femelles. Dans le Gullmarfjord, au mois d'août par exemple, les mâles mesurent 52,06 mm en moyenne et les femelles, 48,98 mm. Dans l'étang de Sigean, ces divergences sexuelles sont encore plus grandes et la longueur moyenne des mâles est alors de 65,3 mm en octobre, mais n'atteint que 60,2 mm chez les femelles du même âge, les longueurs maximums étant respectivement de 79 et 70 mm. Les différences de taille entre les sexes ont

été analysées statistiquement pour les populations du Gullmarfjord, de Penpoull et de Sigean, où elles sont significatives ($P = 0,01$). Il apparaît ainsi que les jeunes mâles grandissent plus vite que les femelles et atteignent également leur maturité sexuelle plus tôt qu'elles. Ils disparaissent aussi plus tôt des fonds de frai.

Les modalités de la croissance diffèrent également dans les deux populations de Penpoull et du Gullmarfjord. Tout en suivant une courbe en S, la croissance de la population méridionale est continue et s'étend sur le cycle vital entier, avec un certain ralentissement pendant la saison froide. Mais, dans les régions septentrionales, le rythme saisonnier de croissance est plus prononcé, avec deux périodes séparées par une phase de passivité hivernale. Selon Taaning (1940), le même phénomène qu'à Penpoull se présente aux Iles Féroé.

Les moyennes de longueur des diverses populations de *G. minutus*, dans la totalité de l'aire de distribution (Tableau II) montrent que les modalités de leur croissance correspondent bien, suivant leur position géographique le long d'un axe N.-S., soit à celles de la population du Gullmarfjord, soit à celle de Penpoull. On peut remarquer de plus que la croissance est plus lente dans la population baltique que dans celle du Gullmarfjord, plus septentrionale.

Les jeunes Poissons provenant de l'étang de La Palme, ont une taille très élevée par rapport à ceux de Penpoull (Tableau II), ce qui indique une croissance initiale plus rapide, ralentie ensuite dans la localité méridionale. Le phénomène peut aussi s'expliquer par un acheminement plus précoce du frai dans la station méditerranéenne que dans celles du Nord. Selon Fage (1914), ces mêmes phénomènes se produisent pour d'autres espèces de Poissons.

Mes recherches démontrent donc l'existence d'une variation géographique évidente. Il semble également que cette variation dépende des conditions écologiques de l'habitat. Les gradients régionaux et locaux de température, de salinité et de nutrition jouent également ici un rôle important qui sera étudié plus tard.

II. Caractères morphologiques : papilles cutanées (organes cyathiformes).

Les Gobiidés sont pourvus d'organes sensitifs cutanés qui comprennent, outre le système de pores réunis par des canaux muqueux, toute une série de petites papilles, généralement invisibles sans l'emploi de certains réactifs, distribuées sur l'ensemble du corps, tout particulièrement dans la région céphalique. Elles forment un ensemble de séries longitudinales et transversales dont la répartition constitue un caractère systématique constant pour chaque espèce, particulièrement favorable pour la classification des *Gobius* dont le type morphologique assez uniforme possède peu de caractères spécifiques.

En appliquant à la systématique des Gobiidés, une méthode basée sur la disposition des papilles cutanées, Sanzo (1911) a classé de nombreuses espèces méditerranéennes du genre *Gobius* sensu lato et en a distingué trois groupes. Fage (1914, 1915, 1918) étendait cette classification jusqu'aux espèces atlantiques. D'après lui, il existe 25 espèces européennes, réparties en quatre groupes. *Gobius minutus* est, dans ce système, le type d'un groupe qui comprend, entre autres,

les espèces voisines : *G. microps*, *G. pictus* et *G. elongatus*. La classification de Sanzo et de Fage a été adoptée par De Buen (1923, 1930) et par Iljin (1930). Ce dernier fait pourtant du groupe *G. minutus* un genre à part pour lequel il propose le nom de *Potamochistus*, déjà utilisé par Gill (1864). Etant donné l'état de confusion régnant sur la systématique et les descriptions anciennes de *Gobius minutus* avant

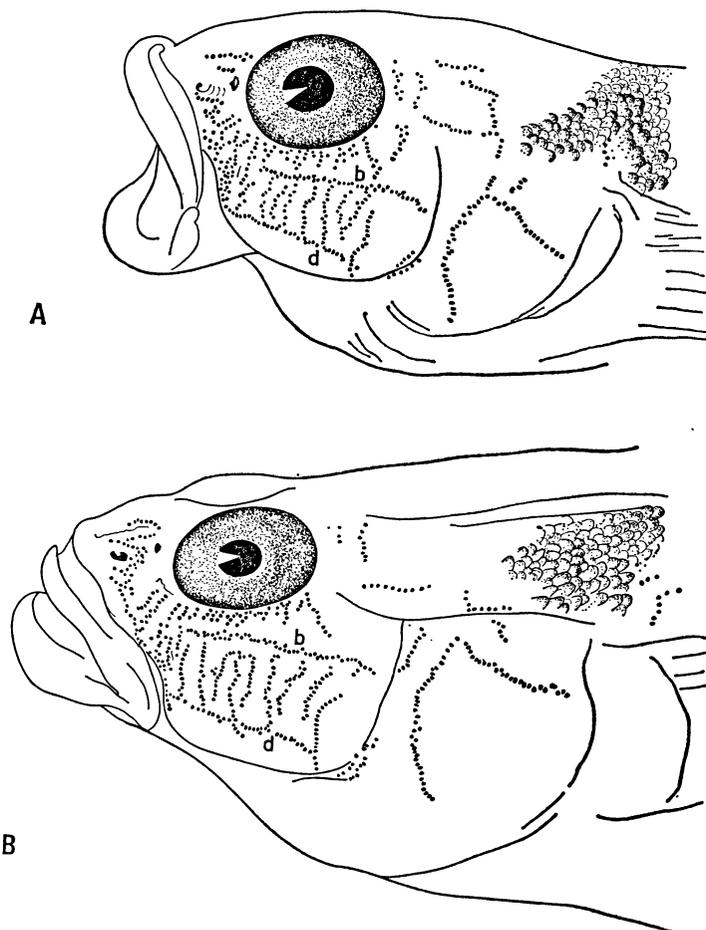


FIG. 2

Disposition et distribution des papilles cutanées sur la tête de deux *Gobius minutus* provenant de Penpoull.

A : individu de 53 mm. - B : individu de 60 mm - b : série infraorbitaire - d : série longitudinale.

Sanzo et Fage, j'ai conservé ici le nom de *Gobius minutus* en y appliquant la description de ces auteurs.

La disposition des organes cyathiformes de *Gobius minutus* a été décrite en détail par Fage (1914). Il me suffit d'indiquer ici, d'une façon générale, que c'est le grand nombre de séries sous-orbitaires, les transversales principalement, qui distingue l'espèce ; la figure 2 indique la disposition et la distribution générale des papilles cutanées, ainsi que quelques variations s'y rapportant. On voit que le nombre

de transversales varie de 8 à 12. Il n'en existe jamais plus de 6 chez les autres espèces. La variation dans la distribution des papilles cutanées sur la tête avait une importance particulière pour ce travail, c'est pourquoi j'ai examiné ce caractère pour un certain nombre d'individus, variable dans chaque localité. On constate à ce sujet, dans chaque population locale, une certaine variation individuelle de la taille des papilles et de leur nombre par rangée, ainsi que de la position et de l'orientation des rangées. Il semblerait que la taille des papilles et leur nombre par rangée doivent augmenter avec la taille du corps, leur disposition étant indépendante de cette dernière. Cela est valable également pour l'orientation des rangées longitudinales. Les papilles sont généralement disposées plus simplement chez les Poissons jeunes que chez les adultes. L'augmentation du nombre de papilles et la complication de leur disposition semblent donc liées à la différenciation lors de la croissance. La variation de 8 à 12 du nombre de transversales est cependant sans rapport avec la taille. L'extension des séries longitudinales peut se modifier dans une certaine mesure et les rangées sont souvent coupées par des transversales (les 2°, 4° ou 6° et, toujours, la dernière), comme le montre la figure 2. Iljin (1930) décrit également de telles variations, en comparant les deux côtés d'un même individu.

Une variation individuelle de même type a été constatée dans toutes les populations locales examinées. Ces phénomènes sont de moindre importance car ils modifient peu la disposition générale des papilles cutanées qui caractérise *G. minutus*. Il ne semble pas exister de différence entre les populations locales, mises à part des variations individuelles dans la disposition des papilles cutanées et celle-ci ne semble pas soumise à une variation géographique à l'intérieur de l'aire de distribution. C'est là un caractère taxonomique excellent, comme le pensaient déjà Sanzo et Fage. Iljin a confirmé également la constance de ce caractère dans les autres espèces de *Gobius*.

Partant de ces résultats et me basant sur la disposition des papilles cutanées, j'examinerai les sous-espèces créées, entre autres, par De Buen (1923). Il distingue quatre races : 1) *G. minutus minutus*, forme principale, trouvée sur le littoral des mers côtières, au Nord de la Manche ; 2) *G. minutus norvegicus*, localisé dans les eaux profondes de l'Europe du Nord ; 3) *G. minutus lozanoi* dont la description repose sur deux exemplaires de Santander, au Nord de l'Espagne ; 4) *G. minutus gracilis*, trouvé par De Buen en grandes quantités au voisinage de Malaga et qu'il nomme depuis 1930, *G. minutus elongatus*. Selon cet auteur, les deux sous-espèces espagnoles se distinguent de la forme principale surtout par leur taille plus petite, quelques détails dans la disposition des papilles cutanées et par une répartition particulière des écailles sur la nuque.

Comme il a été dit plus haut (p. 304), j'ai pu signaler l'existence, à l'intérieur de l'aire de répartition de *G. minutus*, d'une variation géographique de la taille. Elle se manifeste par une augmentation du nord au sud, avec un maximum dans la Manche ; mais, cet accroissement ne se poursuit pas au sud de la Manche où, au contraire, la taille diminue. Les chiffres de 47 et 57 mm, pour les individus de petite taille observés par De Buen dans la région de Malaga, récoltés en grand nombre au mois de décembre, s'accordent tout à fait avec les valeurs décroissantes obtenues dans les régions plus au sud que

la Manche. Mais, par contre, les deux individus de Santander ne permettent pas de considérer pour cette localité, qu'une moyenne de la taille est un argument valable dans la distinction d'une sous-espèce.

Les divergences dans la distribution des papilles cutanées entre les sous-espèces espagnoles et la forme principale de *G. minutus*, déjà signalées par De Buen, s'intègrent dans la variation individuelle normale trouvée par moi chez toutes les populations de *G. minutus* examinées. Par exemple, selon De Buen, chez *G. minutus lozanoi*, les papilles cutanées de la série infra-orbitaire b sont nombreuses, de 45 à 50 et trois rangées de transversales (la seconde, la quatrième et la dernière) croisent la longitudinale d, tandis que, chez *G. minutus gracilis*, où on ne trouve que 40 papilles dans la série b, seule la dernière transversale dépasse la rangée d.

En comparant cette description de De Buen avec mes propres observations sur la forme typique de Penpoull, je trouve 45 à 50 comme nombre normal de papilles de la série infra-orbitaire b chez les grands Poissons dépassant 60 mm, et moins de 40 chez les plus petits. Le nombre de transversales dépassant la longitudinale d varie également à Penpoull, seule la dernière croisant toujours d. Si on rappelle que les deux seuls individus de « *lozanoi* » étaient de grande taille — 68 et 72 mm, respectivement — tandis que la récolte de « *gracilis* » comprenait de petits animaux, il faut admettre que les différences constatées par De Buen sont dues aux écarts de taille et d'âge et ne sauraient être considérées comme le résultat d'une variation individuelle.

En ce qui concerne le troisième caractère retenu par De Buen dans la description de ses sous-espèces — la distribution des écailles sur la nuque — je pense que les différences observées entrent facilement dans la variation intérieure d'une population locale.

Pour ces raisons, les sous-espèces espagnoles, créées par De Buen, ne me paraissent pas valables, mais doivent être considérées comme des modifications locales de la forme principale. Cette forme aurait alors une distribution continue le long des côtes atlantiques européennes jusqu'à la côte méditerranéenne française.

La quatrième des sous-espèces de De Buen, *G. minutus norvegicus*, a été décrite par Colett (1902) sur un matériel des eaux très profondes des fjords norvégiens (280 m). Elle a été retrouvée depuis dans le Skagerak et la Mer l'Irlande (Dunker 1928). Lebour (1919) la signale à Plymouth, mais comme espèce sous le nom de *G. elongatus* (Canestrini), espèce existant aussi en Méditerranée.

En résumé, on peut donc dire que la disposition des papilles cutanées varie individuellement dans chaque population locale, mais qu'elle reste très constante à l'intérieur de l'aire de distribution de l'espèce. La stabilité de ce caractère interdit une fragmentation de l'espèce *G. minutus* en sous-espèces.

III. Caractères chromatiques : coloration, intensité et répartition du pigment.

La coloration de *G. minutus* est celle du substrat sableux sur lequel il vit. Le dos est plus sombre que le ventre, d'un blanc nacré. Sur les côtés, se dessine une rangée de cinq à sept grosses taches bleu-noir.

La première est située au-dessus de la première nageoire dorsale et la dernière, en forme de T, à la base de la caudale. De plus, le dos et la tête portent de nombreuses petites taches à mélanophores très serrés qui leur confèrent une teinte sombre. Partant de l'œil et passant par la bouche, s'étend une bande noire jusqu'au-dessous de la mâchoire inférieure. La première nageoire dorsale porte une grande macule bleuâtre, entre le cinquième et le sixième rayon. La seconde dorsale est traversée par plusieurs bandes, également bleuâtres.

Cette espèce, comme les autres espèces benthiques, présente un dichromatisme sexuel. Pendant la période de reproduction, le mâle est d'une teinte beaucoup plus sombre que la femelle, par suite d'une dilatation générale des mélanophores. Les grandes macules médianes s'étalent alors en formant des bandes transversales sur les flancs et les nageoires anale et ventrales noircissent entièrement. J'ai pu observer dès l'automne ce changement de coloration, en même temps que le début de maturation des gonades. La livrée mâle devient visible, bien que plus faiblement colorée, plus précocement (automne) dans les populations d'Helgoland, Penpoull et Sigean que dans celles de la côte occidentale de Suède (printemps).

On constate également une considérable variation individuelle de teinte à l'intérieur de chaque population locale examinée. C'est ainsi que le nombre de taches médianes varie de 5 à 7 ; leur intensité varie aussi, comme celle des bandes pigmentées des nageoires et de la bande orale. Chez certains individus, la macule de la première dorsale est doublée. De tels changements de coloration sont souvent irréguliers dans un même lot et sans relation apparente avec l'âge ou le sexe. On observe d'un individu à l'autre, dans toutes les populations étudiées, les mêmes différences chromatiques, sans rapport avec leur origine.

S'il n'existe pas de variation géographique dans la disposition du pigment, on constate cependant, en comparant des populations, une modification locale dans l'intensité de la coloration. Le fait est en rapport, sans doute, avec la nature du fond et la couleur du sable. Par exemple, les Poissons du Gullmarfjord et des côtes suédoises ont une livrée très claire comme ceux de Penpoull et de l'île Tudy, en Bretagne, et de Menai Straits, au Pays de Galles : ils vivent tous sur des fonds de sable clair et dur. Par contre, les animaux de la région voisine de Bergen, en Norvège, de la rade de Brest et de la Penzé en Bretagne, de l'étang de Sigean, sur la Méditerranée, qui vivent sur des fonds sombres de sable vaseux, sont fortement colorés. Et c'est au substrat rouge que les spécimens vivant sur les fonds autour d'Helgoland, doivent leurs chromatophores nettement rougeâtres. Il s'agit donc d'une variation chromatique écologique qui témoigne d'un état physiologique des chromatophores dont le mode de répartition et les contractions peuvent produire des changements de nuance considérables, déterminés principalement par la couleur des fonds dans chaque localité. Ces changements seraient dûs à une sorte de mimétisme, phénomène fréquent chez les Poissons benthiques. Cette interprétation est étayée sur les observations que j'ai faites sur *G. minutus* en aquarium.

Hass (1937) affirme qu'en comparant les populations de la Mer du Nord et de la Baltique, on trouve un rapport entre leur coloration

et la salinité du milieu et il considère que la pigmentation s'accroît à mesure que la salinité décroît. Je n'ai pas pu observer ce phénomène et mes échantillons baltiques ont à peu près la même intensité de couleur que ceux du Gullmarfjord ou de Penpoull où la salinité est considérablement plus élevée que dans la Baltique.

Dunker (1928) a remarqué que la bande orale manque parfois dans ses spécimens de la Mer du Nord, tandis qu'elle est toujours présente chez les individus de la Baltique. A cause de cette particularité, de la forte coloration et de la petite taille des Poissons examinés par lui dans la Baltique, il considère ces populations comme une forme locale de *G. minutus*. L'influence du substrat sur l'intensité de coloration m'amènent à penser que les observations de Duncker portent, en fait, sur un matériel récolté sur des fonds sombres et que les variations chromatiques constatées par lui sont uniquement locales.

De l'estuaire de la Penzé, près de Penpoull, Le Danois (1913) a décrit une variété de *G. minutus*, *G. minutus guiteli*, qui se distingue de la forme typique par sa forte coloration. Fage (1914) a déjà signalé que cette variété ne diffère de la forme typique que par la distribution de ses papilles cutanées et que les caractères distinctifs donnés par Le Danois sont de faible importance. J'ai constaté, en effet, que la description de *G. minutus guiteli* est conforme à celle d'un mâle typique en livrée de frai. Il n'y a donc plus de raison de maintenir la variété *G. minutus guiteli*.

IV. Caractères numériques.

Dans ce chapitre, j'étudierai la variabilité du nombre de vertèbres V, ainsi que celle du nombre de rayons de la seconde nageoire dorsale D_2 et de la nageoire anale A, dans deux populations locales, puis dans l'ensemble des populations. Je rappellerai ici que le nombre de vertèbres varie de 31 à 34, mais qu'on trouve rarement 31 vertèbres et que le nombre de 33 est le plus fréquent. Le nombre de rayons des deux nageoires varie de 10 à 13, y compris le premier rayon épineux. Pour la dorsale, on trouve le plus souvent 11 rayons, puis 12. Pour l'anale, c'est l'inverse. Ces nombres sont fixés précocement au cours du développement larvaire et restent ensuite constants pendant la vie de l'animal.

A. - VARIABILITÉ DES CARACTÈRES NUMÉRIQUES A L'INTÉRIEUR DES POPULATIONS LOCALES.

Le cycle vital de *Gobius minutus* ne durant qu'un an, la population locale se compose d'une seule classe d'âge, sauf pendant la courte période estivale où elle comprend deux classes successives. La variation annuelle de la population doit donc être considérée, en principe, comme égale à celle de la classe annuelle (Swedmark 1958). C'est pourquoi je traiterai ici de la variation par classe d'âge. Des deux populations étudiées, celle de Penpoull est représentée dans mon matériel par trois classes annuelles (1950 et 1955, comprenant plusieurs lots ; 1957, qui n'en compte qu'un). La population du Gullmarfjord comprend cinq classes annuelles (1946 à 1950, avec un nombre variable

de lots). Le tableau III donne l'effectif des classes dans les deux stations, la distribution des fréquences des caractères numériques et leurs paramètres pour chaque classe, ainsi que les paramètres globaux de chaque population. L'examen du tableau montre que, dans les deux populations étudiées, géographiquement bien distinctes, les paramètres des trois caractères varient parfois considérablement et souvent indépendamment. On constate aussi que les deux populations évoluent de manière assez différente.

Dans la population de Penpoull, la variation à l'intérieur de la classe apparaît comme limitée et reste constante d'une classe à l'autre avec une importance assez semblable pour chacune : elle correspond à l'étendue totale de la population. Ainsi, les moyennes globales pour V des deux classes de 1950 et 1955 sont très voisines : 33,01 et 32,98 respectivement. D_2 et A ont les mêmes valeurs pour les deux années : 11,40 et 11,63, avec des valeurs extrêmes à peu près égales pour chaque classe : 32,92 à 33,08 pour V ; 11,34 à 11,48 pour D_2 et 11,58 à 11,70 pour A. Il en est de même pour l'écart-type global pour les deux classes : 0,27 et 0,34 pour V ; 0,49 et 0,52 pour D_2 ; 0,49 et 0,51 pour A, au cours des deux années. Les valeurs extrêmes des lots sont 0,16 à 0,40 pour V ; 0,45 à 0,66 pour D_2 ; 0,47 à 0,59 pour A. Cette correspondance entre les paramètres des deux classes dont je possède plusieurs lots permet d'évaluer d'une manière satisfaisante les paramètres de la population entière de Penpoull où les moyennes sont alors les suivantes : 33,00 pour V ; 11,40 pour D_2 ; 11,63 pour A. Les écarts-types sont 0,28 (V) ; 0,51 (D_2) ; 0,51 (A).

Malgré la variation assez limitée pour chaque classe d'âge et sa constance d'une année à l'autre, l'analyse statistique de la variation révèle cependant qu'il existe, dans la population de Penpoull, des différences significatives et que celles-ci concernent V et non D_2 et A. L'analyse de la variance montre que la variabilité de V est due principalement à la variation à l'intérieur de chaque classe d'âge et se rapporte, soit aux jeunes Poissons (1950), soit aux adultes (1955), mais pas aux différences entre ces groupes. Elle est moins due à la variation individuelle et peu à la variation entre les classes. L'analyse montre, en outre, que D_2 et A ont des variations individuelles plus importantes que les variations factorielles. (Tableaux IV, A ; V, A ; VI A et VI B.)

L'analyse statistique confirme ainsi que la variation obtenue pour la classe d'âge est significative pour les vertèbres. Par contre, la variation des nageoires n'est pas assez grande pour avoir une importance. On voit aussi qu'il n'existe pas de différences entre les trois classes annuelles.

La population de Gullmarfjord se distingue de celle de Penpoull par une plus grande variabilité dans les classes et, surtout, entre les classes d'âge, avec une étendue totale dépassant largement celle de chaque classe. Ces résultats sont valables pour les trois caractères. Comme il ressort du tableau III, l'écart entre les moyennes globales des classes est souvent grand. Elles varient entre 32,94 et 33,05 pour V ; 11,37 et 11,51 pour D_2 ; 11,53 et 11,81 pour A, dans les classes de 1946 à 1950. Autour de ces moyennes globales, celles des lots sont réparties assez également pour V, mais très inégalement pour D_2 et A. Les valeurs extrêmes diffèrent davantage aussi d'une classe à l'autre,

avec une étendue de variation parfois grande, parfois très petite. Par exemple, pour V de 0,17 (32,83 à 33,00) dans la classe 1948 ; de 0,12 (32,99 à 33,11) pour la classe 1949 mais ne dépasse pas 0,03 et 0,01 respectivement, dans les classes 1946 et 1947. La marge de dispersion des moyennes dans la population est 32,83 à 33,11 pour V, aucune classe n'embrassant à elle seule l'intervalle total de 0,28 vertèbre. Les valeurs extrêmes pour D_2 sont 11,28 à 11,78 ; pour A, 11,53 à 11,90, aucune classe n'embrassant non plus ces étendues totales de 0,50 et 0,37 rayon respectivement. Les valeurs extrêmes sont, en général, fournies par les lots de Poissons adultes.

La dispersion des classes est également grande et l'écart-type global est 0,28 à 0,40 pour V, 0,49 à 0,58 pour D_2 et 0,47 à 0,60 pour A. Avec les valeurs extrêmes des lots, cette dispersion est encore plus grande, 0,12 à 0,54 pour V et 0,32 à 0,60 pour les deux nageoires. Pour la population totale de Gullmarfjord, les moyennes sont de 33,01 pour V, 11,46 pour D_2 et 11,74 pour A, l'écart-type étant 0,39, 0,53, 0,525, respectivement, pour les trois caractères.

Il ressort de l'analyse biométrique de la variation de la population du Gullmarfjord que chacun des trois caractères varie de façon significative. L'analyse de la variance montre que les différences importantes entre les valeurs de V sont principalement dues à la variation *au niveau des classes d'âge*. Toutefois, une telle variabilité n'existe que dans la classe de 1950 et ne se produit que chez les adultes. Par conséquent, une assez grande fraction de la variabilité est individuelle, les différences entre les classes annuelles n'y contribuant que pour une faible part. Pourtant, dans la série formée par les moyennes globales des diverses classes annuelles, sont significatives les différences entre les classes de 1948 et 1949 qui représentent les valeurs extrêmes de la variation (Tableaux IV, B et V, B).

L'analyse de la variance révèle des différences importantes *dans* la seule classe de 1949 pour D_2 et *entre* les classes de 1949 et 1950 pour D_2 et A. Les moyennes de D_2 et A dans ces deux classes constituent les valeurs extrêmes de la variation. Une grande partie de la variabilité est donc due ici, comme pour les vertèbres, à la variation individuelle des deux nageoires (Tableaux IV, B et V, B).

L'analyse biométrique confirme ainsi l'existence et l'importance de la variabilité de la population du Gullmarfjord ; elle indique, de même, que pour V et D_2 , elle a sa source principalement à l'intérieur de la classe d'âge. Pour A, sa variation n'est pas assez grande pour être significative, mais, étant donnée la corrélation existant entre D_2 et A (coefficient environ 0,50), on peut admettre que A varie comme D_2 . L'analyse montre aussi que, malgré l'écart considérable entre les classes, il n'y a pas de différences entre elles, sauf entre les classes limites.

L'analyse biométrique ayant démontré que la variabilité est réelle et significative dans les deux populations locales, il faut donc rechercher les causes. Les différences importantes trouvées dans chaque population ne sont pas forcément dues à son hétérogénéité car on peut supposer, en raison de la courte durée de la phase pélagique, que la dispersion horizontale de *G. minutus* est limitée et que les migrations entre populations locales voisines sont faibles. Il est donc très probable que la plupart des individus pêchés dans une station

se sont développés dans cette station ou dans ses abords immédiats. Restent toujours possibles les erreurs d'échantillonnage que, pourtant, j'ai limité au maximum par les méthodes de récoltes et d'examen. S'il est vraisemblable que la variation entre les classes d'âge s'explique par l'influence du milieu, il est possible que cette variation dans la classe d'âge soit due à des rapports entre les caractères numériques et le sexe, la taille et l'âge. Leur rôle serait dû aux caractéristiques biologiques valables pour l'espèce : fluctuations de l'effectif annuel, modifications dans la proportion des sexes au cours de la vie ou autres changements dus à l'âge. Il faut également tenir compte de l'influence du milieu.

Il s'avère cependant que ni dans la population de Penpoull, ni dans celle du Gullmarfjord, les fluctuations de la proportion des sexes n'ont d'influence sur la variabilité de la classe annuelle. Il n'a pas été possible non plus d'établir un rapport évident entre le nombre de vertèbres et la taille des individus. A Penpoull, les fluctuations de l'effectif des lots n'a pas plus d'influence ; par contre, celle de l'âge est visible.

La variation de la classe annuelle avec l'âge du mois de juin au mois d'août de l'année suivante dans les deux populations est illustrée par la figure 3. Elle met en évidence, à Penpoull, la régularité de la variation au cours du cycle vital pour les trois caractères, ainsi que la distribution égale des moyennes des lots, surtout pour D_2 et A, autour des moyennes globales des classes. Pour la classe de 1955, la plus représentative par son grand nombre de lots, il semble pourtant que l'étendue de la variation de V, seule significative, croît avec l'âge. Les moyennes de 1950, bien qu'en nombre restreint, correspondent bien à l'allure des courbes obtenues, ainsi que celles de 1957. Puisqu'il n'y a pas de corrélations entre V, d'une part et D_2 et A, d'autre part, les analogies entre les courbes pour les trois caractères pourraient s'expliquer par le fait qu'ils sont des caractères métamériques. Par contre, la corrélation existe entre les deux nageoires dont le coefficient est 0,50.

Pour le Gullmarfjord, si on commence par le facteur âge, on voit sur la figure 3 que la variation est irrégulière dans les classes annuelles et pas toujours analogue pour les trois caractères. Dans la classe de 1950 qui comprend un grand nombre de lots et dont la variation est significative, on trouve pour V une courbe qui varie assez régulièrement autour de la moyenne globale de la classe et indique que l'étendue de la variation augmente avec l'âge. Dans la classe de 1949 dont la variation est aussi importante, les courbes pour D_2 et A sont très irrégulières et l'augmentation de la variation avec l'âge est évidente. Les irrégularités de ces courbes de variation amènent à penser pourtant que d'autres facteurs que l'âge jouent aussi un rôle. En examinant l'influence de l'effectif des lots sur la variabilité, on constate que la variation des moyennes est due, en partie, à des fluctuations de cet effectif. Par exemple, dans les petits lots de moins de 20 individus, les moyennes des trois caractères ont souvent des valeurs extrêmes divergeant beaucoup de la moyenne globale de la classe. Les lots de Poissons adultes étant souvent peu importants, à cause des fluctuations de l'effectif au cours de la période de reproduction, les irrégularités de la courbe de variation pourraient très bien s'expliquer ainsi. En résumé, la forme régulière des courbes pour la population de Penpoull,

indique que la variation est, dans cette localité, surtout fonction de l'âge. Au contraire, la forme irrégulière de ces courbes pour le Gullmarfjord, montre que l'effectif des lots joue aussi un rôle. Nous

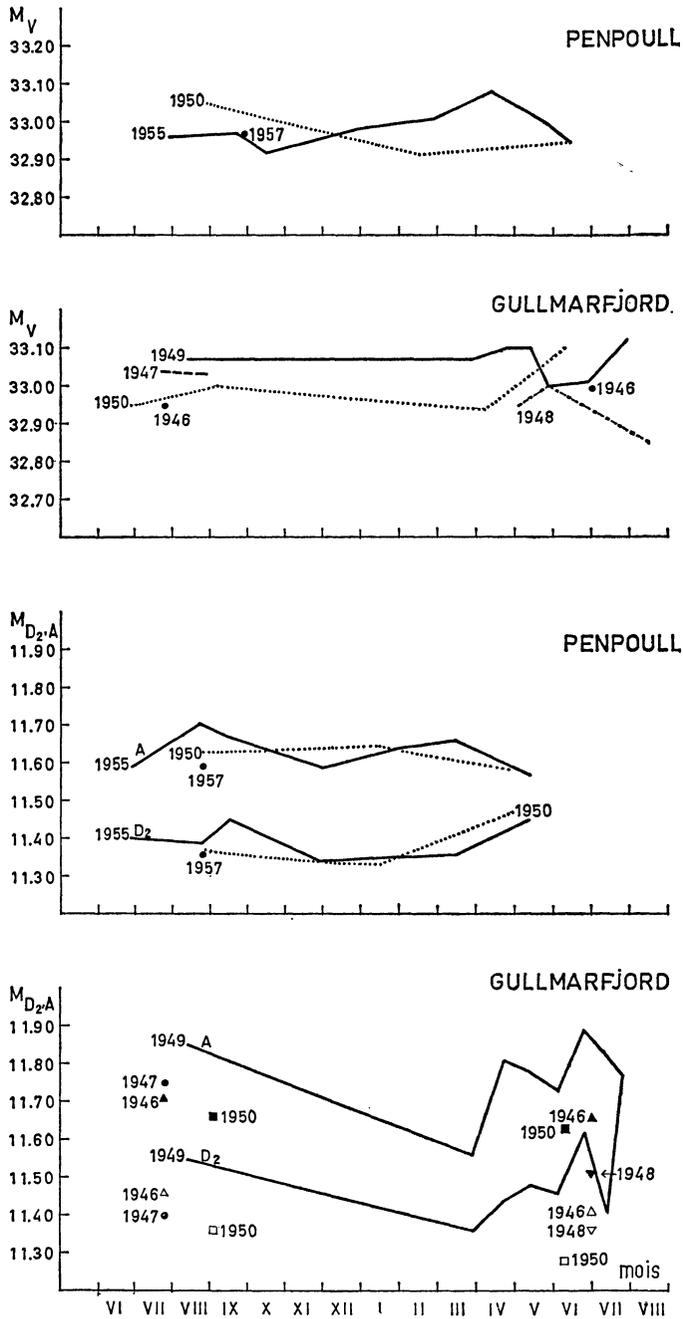


FIG. 3

Variation des moyennes des caractères numériques V, D₂ et A dans les classes d'âge des populations de Penpoull et du Gullmarfjord.

reviendrons plus tard (p. 322) sur l'influence du milieu sur la variation à l'intérieur d'une classe d'âge et d'une classe à l'autre.

L'examen du matériel provenant d'autres localités qui présentent également plusieurs classes, comme les côtes occidentales de Suède et Menai Straits, révèle parfois des différences probables dans une population (Menai Straits : $P = 0,05$ pour V) mais, parfois aussi, aucune différence (côtes suédoises).

Si les moyennes globales de V sont les mêmes à Penpoull et dans le Gullmarfjord, la différence de variabilité entre les deux populations est surtout apparente pour ce caractère dont l'écart-type est 0,28 à Penpoull et 0,39 dans le Gullmarfjord. Cela est également visible pour le coefficient de variation égal respectivement à 0,85 et 1,3 pour les deux populations. Quant à D_2 et A , leur variabilité se rapproche davantage, par exemple, l'écart-type global de D_2 est 0,51 à Penpoull et 0,53 dans le Gullmarfjord. Pour A , les valeurs correspondantes sont 0,51 et 0,52, même si l'étendue de la variation est plus grande dans le Gullmarfjord qu'à Penpoull. Les coefficients de variation concordent également, les valeurs de D_2 étant 4,5 à Penpoull et 4,6 dans le Gullmarfjord ; pour A , elles sont respectivement 4,3 et 4,1.

Il ressort de la comparaison des coefficients de variation, que le nombre de vertèbres est un caractère considérablement moins variable que le nombre de rayons des nageoires, leurs coefficients respectifs étant 0,85 (V), 4,5 (D_2) et 4,3 (A) à Penpoull et presque égaux dans le Gullmarfjord. La variation des vertèbres, quand elle est grande, est ainsi plus significative que celle des nageoires.

En conclusion, l'étude de la variabilité des caractères numériques dans les deux populations de Penpoull et du Gullmarfjord, nettement distinctes l'une de l'autre géographiquement, a mis en évidence une variation souvent considérable. A Penpoull, elle est limitée et constante d'une classe à l'autre, au Gullmarfjord, elle est plus grande et diffère d'une classe à l'autre. A Penpoull, elle est surtout fonction de l'âge, mais dans le Gullmarfjord, elle est, en outre, sous la dépendance des fluctuations de l'effectif au cours de l'année. En effet, les effectifs réduits montrent souvent une variabilité très irrégulière. L'analyse a montré, également, que les trois caractères ont une variabilité très différente, V étant beaucoup moins variable que D_2 et A . La variation de ces trois caractères sera comparée, dans un chapitre suivant, à la variabilité totale dans l'aire de répartition de *G. minutus*.

B. - VARIABILITÉ DES CARACTÈRES NUMÉRIQUES DANS L'AIRES DE DISTRIBUTION.

On considère généralement qu'un échantillon prélevé dans une population au moment de sa reproduction, est le plus représentatif de sa variation ; cela n'est pas vrai pour *G. minutus* dont l'effectif subit au cours de cette période certaines fluctuations. Quand les adultes reviennent au printemps pour frayer sur des hauts fonds, c'est d'abord en nombre restreint, ne représentant qu'une partie de la population, le reste arrivant peu à peu. A la fin de la période de reproduction,

les Poissons vides disparaissent graduellement aussi. Ainsi, c'est pendant une courte période, que la totalité des adultes se trouve simultanément dans une localité. Ce phénomène est particulièrement net dans le Gullmarfjord et vaut probablement pour toutes les populations septentrionales. Au contraire, quand les jeunes de l'année viennent à la vie benthique après une période larvaire pélagique, ils se trouvent *in pleno* à faible profondeur ; le matériel d'automne peut donc être considéré comme homogène pour le temps, l'âge et le sexe et, par conséquent, bien représentatif de la population locale. C'est pourquoi, dans la mesure du possible, j'ai effectué mes prélèvements en automne.

Les paramètres des caractères numériques de chaque population locale et de chaque groupe régional sont consignés dans le tableau VII. Le tableau VIII présente des données relatives aux populations de Johnsen, Hass et Taaning. La carte (Fig. 1) de la distribution de l'ensemble des localités dans l'aire de répartition, montre que la plupart d'entre elles se trouvent dans les régions centrales, limitées au sud par les côtes bretonnes, au nord par les côtes norvégiennes et à l'est, par la Baltique méridionale. Au-delà de ces régions, vers les limites de l'extension de l'espèce, se trouvent quelques localités du nord de la Norvège, des Iles Féroé et des étangs languedociens français. L'étude de la variation des caractères numériques dans les régions centrales permet d'abord de déduire facilement (Tableau VII A) que la variation de V, D_2 et A est assez limitée, surtout celle de V. Pour les populations de ces régions, les moyennes sont comprises dans les marges suivantes : pour V, 32,72 à 33,10 ; pour D_2 , 11,20 à 11,81 ; pour A, 11,45 à 11,97, l'étendue de la variation étant de 0,38 vertèbre, 0,61 et 0,52 rayon de D_2 et A, respectivement. Les populations baltiques présentent les moyennes les plus basses, tandis que les populations septentrionales des côtés ouest de la Suède et de la Norvège ont les plus élevées.

La dispersion de l'écart-type est également assez limitée dans les régions centrales : 0,26 à 0,52 pour les vertèbres ; 0,44 à 0,57 pour la dorsale et 0,32 à 0,60 pour l'anale. Le plus grand écart-type a été obtenu, pour les vertèbres, sur du matériel de la Baltique et de Bergen, le plus petit, sur du matériel breton. Les moyennes globales des régions centrales sont, pour V : 32,96 ; pour D_2 : 11,42 et pour A : 11,64. Les écarts-types correspondants sont : 0,40, 0,52 et 0,51 (Tableau VII, B).

Les deux populations des étangs méditerranéens, limite sud de l'aire de répartition, se distinguent par les moyennes assez élevées de D_2 et A : 11,67 et 11,70 pour D_2 ; 11,89 et 11,91 pour A. Elles sont un peu moins élevées que celles de la population de Bergen. Par contre, les moyennes vertébrales (32,93 et 32,84) entrent dans la marge caractéristique des régions centrales. Les écarts-types : 0,56 (V), 0,72 (D_2) et 0,51 (A) sont ici souvent élevés et se rangent dans la limite supérieure de la marge de variation obtenue dans les régions centrales, sauf pour D_2 qui la dépasse largement.

Le tableau VIII montre que les paramètres des populations de Johnsen et de Hass dans les régions centrales correspondent à mes résultats, malgré le temps considérable qui sépare nos observations, ce qui prouve la stabilité des populations. Dans quelques cas, les marges sont plus accentuées, comme, par exemple, dans la population

baltique de Schlei, baie fermée, près de Kiel, où les moyennes sont très basses : 32,67 pour V et 11,21 pour A. Une moyenne de V aussi basse a été également trouvée à den Helder, en Hollande. La population du fjord d'Oslo, au contraire, présente une moyenne de V plus élevée que celle de la côte suédoise voisine. Ainsi, les marges de variation des moyennes observées dans les régions centrales sont comprises entre 32,67 et 33,21 pour V ; entre 11,21 et 11,89 pour A. De même, les écarts-types trouvés par Johnsen et Hass correspondent généralement à ceux que j'ai obtenus. Seule, la population de la Baltique (Oderbank) montre des écarts plus grands.

Les deux localités les plus septentrionales, Tromsø, au nord de la Norvège et Suderoy, aux Féroé, présentent, pour les trois caractères en question, des moyennes qui dépassent les limites de variation valables dans les régions centrales. Selon Johnsen, la population de Tromsø a les moyennes suivantes : 33,89 (V), 11,96 (D_2), 12,15 (A). Pour les Féroé, Taaning donne les chiffres suivants : 34,09, 11,82, 12,14. Les écarts-types, par contre, sont pour les deux localités, ceux qu'on obtient pour les régions centrales : ceux de Tromsø, à la limite supérieure de la marge de variation, sauf pour D_2 , qui la dépasse et ceux des Iles Féroé, à la limite inférieure. Toutefois, les paramètres de Tromsø sont du même ordre que ceux de Bergen qui représentent les valeurs les plus élevées dans les régions centrales.

L'examen de toute l'aire de distribution avec la totalité du matériel, montre que la marge de variation des moyennes y est beaucoup plus grande que dans les régions centrales du fait que, dans les populations périphériques, elle atteint des valeurs extrêmes par rapport aux populations centrales où elle joue de façon plus serrée. Ainsi, pour V, elle va de 32,67 à 34,09, ce qui correspond à 1,4 vertèbre. Pour D_2 , elle est comprise entre 11,20 et 11,96 et équivaut à 0,76 rayon ; les valeurs correspondantes de A vont de 11,21 à 12,15, représentant 0,94 rayon. Ces populations périphériques sont celles qu'on trouve le plus au nord, mais aussi dans la Baltique. Pourtant, leurs écarts-types, même s'ils sont souvent élevés, ne dépassent généralement pas les marges de variation obtenues dans les régions centrales.

La variation à l'intérieur de l'aire de distribution dans son ensemble, a été soumise à une analyse de variance consignée dans le tableau IX. On y voit un effet régional marqué dans la variabilité de V, D_2 et A, mais également une action de l'influence locale. V est pourtant plus influencé par l'effet régional que D_2 et A, qui subissent, par contre, davantage l'action locale. On peut donc interpréter la variabilité de V dans les populations surtout comme une conséquence de la distribution régionale. Pour la variabilité des nageoires, la distribution locale devient plus importante ainsi que la variation individuelle, ce qui est particulièrement évident pour D_2 .

Si on limite l'analyse de la variance aux régions centrales, on obtient un résultat tout à fait différent. L'effet régional perd son importance jusqu'à disparaître, tandis que l'effet local grandit et devient la cause principale de la variabilité. Cela est démontré par une plus grande variance dans les populations locales que dans les populations régionales (Tableau IX, A et D). L'explication se trouve dans les faits déjà exposés à propos des marges de la variation : ce sont les populations périphériques qui causent la grande dispersion

des moyennes et des écarts-types et produisent, par conséquent, le plus fort effet régional. Dans les régions centrales, par contre, la dispersion limitée est la même à peu près pour tous les groupes de populations locales (Tableau VII, B). L'effet régional et l'effet local montrent ici une corrélation négative pour les trois caractères et, en particulier pour D_2 et A. Si l'on classe les moyennes des trois caractères suivant la position géographique des populations dans l'aire totale de distribution, on constate qu'elles forment des gradients caractéristiques, ou clines (Fig. 4) en décroissant continuellement du nord au sud. La diminution des clines n'est pas régulière, mais s'accélère de la limite septentrionale (Tromsö) à la Mer du Nord et à la Baltique où les moyennes sont les plus basses. Dans la Manche, au contraire, les moyennes s'accroissent. A partir des côtes méridionales bretonnes, la moyenne vertébrale décroît légèrement puis devient constante en allant plus au sud, vers les étangs méditerranéens, où les moyennes de D_2 et de A augmentent de nouveau pour atteindre les mêmes valeurs que sur les côtes norvégiennes. Ces traits généraux de la variation géographique ressortent également bien de l'examen des paramètres des groupes régionaux (Tableaux VII, B et VII, C). Les moyennes de la Mer d'Irlande s'accordent parfaitement avec ce gradient malgré sa position plus occidentale, tandis que la population des Féroé, située plus au nord-ouest, présente des moyennes très élevées, surtout pour V. Il est intéressant de souligner ici que les écarts-types sont soumis à une variation géographique en partie différente de celle des moyennes (Fig. 5). Ainsi, les écarts-types les plus élevés sont ceux des populations les plus septentrionales (Tromsö et Bergen) ; à partir de là, une diminution se produit vers le sud, les écarts les plus bas étant ceux des populations des côtes bretonnes. Ils augmentent de nouveau aux limites sud de l'aire de distribution, c'est-à-dire dans les étangs méditerranéens. La population des Iles Féroé est exceptionnelle, avec ses écarts-types assez bas malgré une position géographique très septentrionale. En outre, l'écart-type des vertèbres augmente continuellement le long de la côte occidentale suédoise jusqu'à la Baltique, pour y devenir aussi élevé qu'à Bergen. Cet accroissement existe aussi pour les nageoires mais il est moins évident.

L'analyse statistique de la variation (Tableaux IX et X) confirme que les gradients des trois caractères, surtout celui des vertèbres, sont valables de la limite nord aux régions centrales, mais, la variation à l'intérieur de ces dernières n'étant pas significative, la marche des gradients semble incertaine et plus soumise à la position locale.

L'étude détaillée de la région orientale, du Skagerak à la Baltique, a donné quelques résultats intéressants. Les gradients obtenus, particulièrement pour les vertèbres, diminuent de façon continue et régulière du nord à la Baltique (Tableau VII, A et VII, C). Les gradients de D_2 et A décroissent moins régulièrement, mais la variation est toutefois assez importante pour être significative pour les trois caractères (Tableaux IX, B et X). En examinant plus en détail ces trois gradients le long des côtes occidentales et méridionales de la Suède, où de nombreuses localités ont été étudiées, on trouve que les différences entre les moyennes de V varient en fonction de la distance et augmentent avec celle-ci. La comparaison des localités bretonnes nous fournit un autre exemple de ce fait : les gradients pour V,

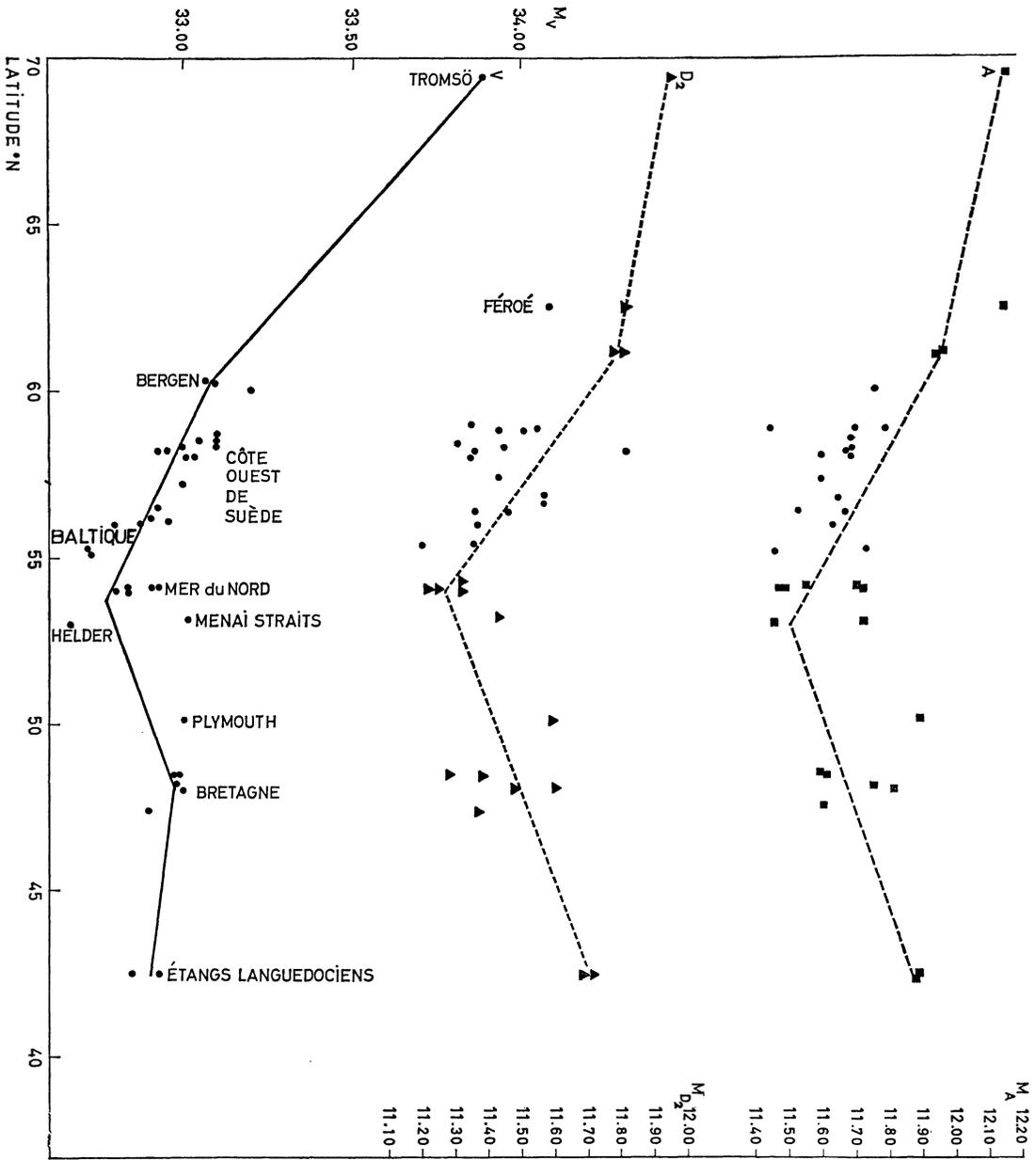


FIG. 4

Variation géographique des moyennes des caractères numériques V, D₂ et A dans l'aire de distribution de *Gobius minutus*.

dans toutes ces régions, peuvent être considérés comme vraiment continus, au sens que Huxley (1948) donne à ce terme.

Les gradients des moyennes de D₂ et A en Suède sont manifestement moins dépendants de la distance géographique : la différence entre deux localités voisines peut être tantôt petite, tantôt assez

grande pour être significative, ce qui témoigne de la grande variabilité de ces caractères et souligne l'importance de la position locale dans leur variation.

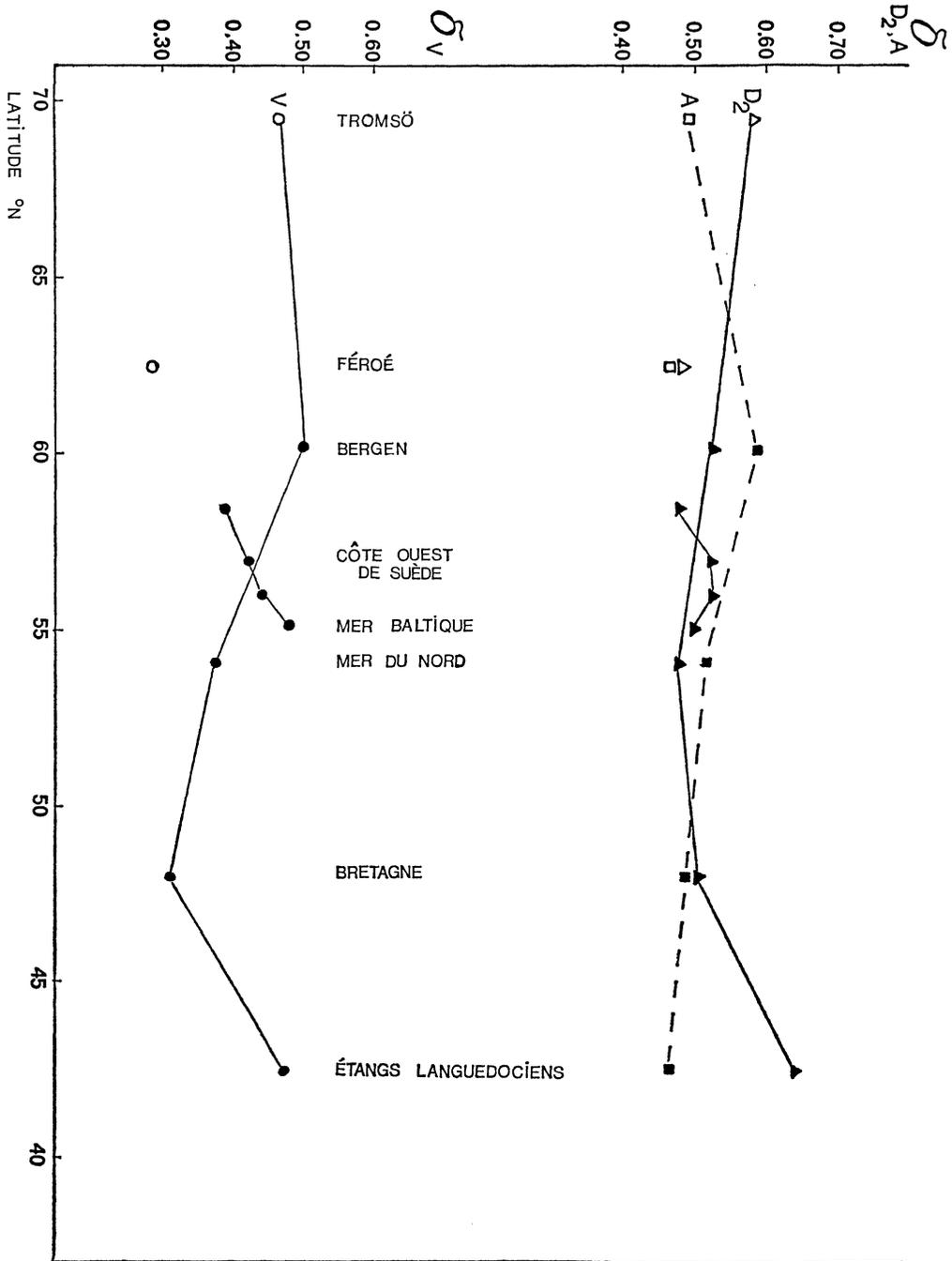


FIG. 5

Variation géographique des écarts-types des caractères numériques V, D₂ et A dans l'aire de distribution de *Gobius minutus*.

En comparant des populations d'une même région géographique, situées, soit au large, soit au voisinage des côtes, soit encore dans des fjords, on trouve une diminution des moyennes du large vers l'intérieur des fjords ; cependant, ces différences ne sont pas assez importantes pour être significatives. Ainsi, les populations d'Helgoland ont des moyennes un peu plus élevées que les populations côtières de l'embouchure de l'Elbe, dans la Mer du Nord. Les populations de l'entrée (Finsbo) et du fond (Bornö) du Gullmarfjord constituent un autre exemple de ce phénomène. Là encore les différences sont très peu importantes ($P = 0,02$). Une population profonde telle que celle de Laangesand (20 m) à l'embouchure du Gullmarfjord, semble également avoir des moyennes de V plus basses qu'une autre, voisine mais d'eau peu profonde. Cette tendance à la diminution des moyennes de la côte vers l'intérieur d'un fjord, s'observe aussi dans la population du Limfjord, au nord-ouest du Danemark, comparée avec des populations voisines de la Mer du Nord. C'est également vérifié pour la population de Schlei par rapport à celles de la Baltique occidentale (Hass 1937).

En résumé, il existe une variation géographique du nombre de vertèbres et de rayons des nageoires, la variabilité ayant des causes à la fois régionales et locales. Dans l'ensemble de l'aire de répartition, l'influence de la région est importante, surtout pour V, tandis que, dans les régions centrales, l'influence de la localité devient plus nette, particulièrement pour les nageoires.

De plus, la variation est en rapport avec la distribution géographique et s'exprime par des gradients de moyennes décroissants du nord au sud et du large vers la côte. Ils ne décroissent pas toujours régulièrement et ne sont pas toujours parallèles pour les trois caractères. Ils sont pourtant continus pour les régions où de nombreuses localités ont été étudiées. Ils le sont, sans doute aussi, dans toute l'aire de distribution. Quant aux écarts-types, ils sont bas dans les régions centrales mais augmentent dans les populations aux limites de cette aire de distribution.

C. - COMPARAISON ENTRE LA VARIABILITÉ LOCALE ET LA VARIABILITÉ RÉGIONALE DES CARACTÈRES NUMÉRIQUES.

Il résulte des chapitres précédents que la variation géographique de *G. minutus* est assez limitée pour les trois caractères V, D_2 et A, dans les régions centrales. Si nous ajoutons aux moyennes déjà données celles des populations périphériques, la marge de variation devient sensiblement plus grande : 32,67 à 34,09 pour V ; 11,20 à 11,96 pour D_2 ; 11,21 à 12,15 pour A, c'est-à-dire, 1,4 vertèbre, 0,76 et 0,94 rayon respectivement.

L'écart-type est assez limité également dans les régions centrales où il varie de 0,26 à 0,52 pour V, de 0,44 à 0,57 pour D_2 et de 0,32 à 0,60 pour A. Les valeurs maximums correspondent, la plupart du temps, aux populations périphériques. En outre, la variation à l'intérieur d'une population locale peut être souvent considérable. Dans la population de Penpoull, elle se maintient constante et limitée dans les classes annuelles qui ont toutes à peu près le même écart de

moyennes. Les marges sont ici de 32,92 à 33,08 pour V, de 11,34 à 11,48 pour D_2 et de 11,58 à 11,70 pour A (0,16 vertèbre ; 0,14 et 0,12 rayon respectivement). La population de Gullmarfjord est plus variable ; on trouve entre les classes d'âge une plus grande dispersion des moyennes, celles-ci étant de 32,83 à 33,11 (V), 11,26 à 11,78 (D_2) et de 11,57 à 11,90 (A) soit 0,26 vertèbre, 0,50 et 0,37 rayon. Ces conditions se reflètent dans la variation de l'écart-type, respectivement d'environ 0,28, 0,51 et 0,51 pour V, D_2 et A à Penpoull et de 0,39, 0,53 et 0,53 respectivement pour les trois caractères dans le Gullmarfjord.

En comparant, pour les trois caractères, les moyennes globales des populations centrales à celles des populations de Penpoull et du Gullmarfjord, on obtient, pour la population locale suédoise, une moitié environ de toute la variation régionale. Pour la population de Penpoull, la variation locale des trois caractères ne représente que le quart environ de la variation régionale. Les variations sont encore plus faibles quand on compare la variation totale de *G. minutus* à la variation locale de la population de Penpoull. Dans le Gullmarfjord, la fraction serait 1/5 pour V, mais 1/2 environ pour D_2 et A. Ainsi, par rapport à la variation régionale, les modifications de la variation locale des nageoires sont considérables tandis que celles des vertèbres sont faibles. Au point de vue taxonomique, le nombre de rayons des nageoires est donc plus variable que celui des vertèbres, la variation géographique étant plus significative pour ces dernières. Si l'on compare également la variation des écarts-types dans les régions centrales et dans les deux populations locales de Penpoull et du Gullmarfjord, on constate que la fraction de la variation globale est faible (1/4 pour V, 1/9 pour D_2 , 1/14 pour A) dans la première station tandis qu'elle atteint 1/2 environ dans la seconde, par rapport à la variation régionale pour les trois caractères.

Les deux populations locales sont donc bien représentatives de la variation à l'intérieur des régions centrales auxquelles elles appartiennent, la population de Penpoull en contenant une fraction plus limitée et plus centrée que celle du Gullmarfjord. Les différences entre toutes les populations locales des régions centrales, même lorsqu'elles sont significatives, ne dépassent pas celles qu'on obtient dans une seule classe d'âge ou entre plusieurs classes d'âge pour une seule population locale. Dans les deux cas, le fait pourrait s'expliquer par des conditions de milieu différentes.

Variabilité et milieu.

Au début de mon travail sur *G. minutus* (Swedmark 1958), j'ai constaté certaines différences biologiques entre les deux populations locales de Penpoull et du Gullmarfjord et des modalités de croissance distinctes. Elles correspondent étroitement aux fluctuations annuelles de la température dans ces localités éloignées l'une de l'autre. J'en ai conclu à une influence des facteurs du milieu sur la variation des caractères biologiques et métriques. Ce travail m'a montré, également, que les caractères numériques, aussi bien que la biologie et la taille du corps, varient considérablement dans l'aire de distribution et dépendent de la position géographique des localités. Il est donc logique de supposer que la variation géographique des caractères

numériques est aussi fonction des conditions particulières du milieu. J'ai étudié les deux facteurs écologiques principaux : la température et la salinité. Dans la zone tempérée des côtes européennes, entre 42° et 70° N, qui comprend l'aire de distribution de *G. minutus*, les facteurs écologiques dépendent de la latitude. Si la température augmente du nord au sud, la salinité diminue, avec des gradients du large jusqu'à la côte et aux eaux saumâtres : par exemple, elle décroît de 35 p. 1000 dans l'Atlantique à 15 à 7 p. 1000 dans la Baltique méridionale et

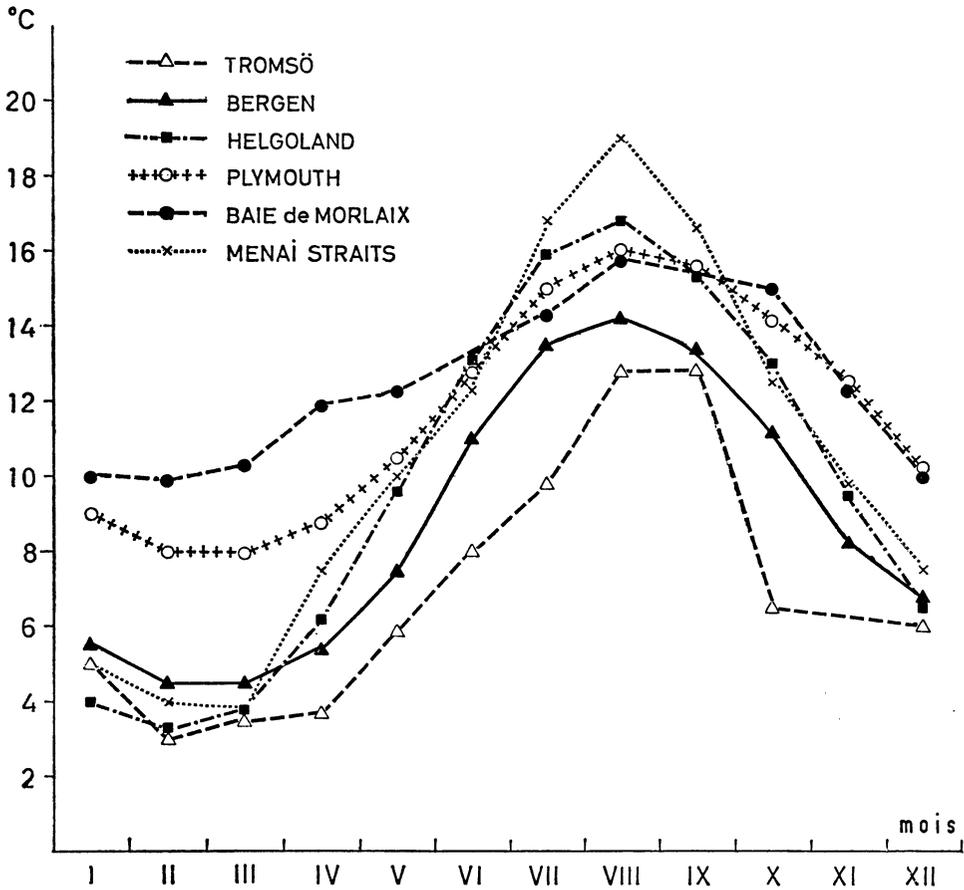


FIG. 6
Températures moyennes mensuelles pour quelques localités dans l'aire de distribution de *Gobius minutus*.

de 38 p. 1000 dans la Méditerranée à 15 p. 1000 environ dans les étangs. Ces gradients présentent cependant des irrégularités locales et sont influencés par des facteurs hydrographiques océaniques. Les températures d'hiver à Menai Straits et en Mer du Nord, par exemple, ne dépassent pas celles de Tromsø, tandis que les températures d'été y sont plus élevées que dans la Manche (Fig. 6). La température des étangs languedociens, très élevée l'été, est relativement basse l'hiver. En comparant les gradients écologiques de la zone tempérée avec les clines obtenus dans cette même zone, pour la variation des trois

caractères numériques, on constate, d'une manière générale, une corrélation évidente, tantôt positive, tantôt négative. Cette corrélation est parfois plus étroite avec la température qu'avec la salinité, ou inversement.

Ainsi, les clines de V , D_2 et A décroissent régulièrement du nord au sud, dans les régions septentrionales et centrales, c'est-à-dire en fonction inverse de la température. Ce rapport négatif entre la variation de ces caractères et la température est déjà connu pour d'autres espèces boréales comme le Hareng, la Morue, la Plie, etc. Plus au sud, cependant, dans les populations méridionales de Bretagne et des étangs méditerranéens, la variation de V n'a plus de rapport avec la température croissante et la moyenne, après un faible accroissement, reste à peu près constante. Au contraire, celle de D_2 et de A varie en raison directe de la température (Fig. 4).

Pourtant, le long des côtes occidentales et méridionales suédoises et jusqu'à la Baltique — partie orientale de l'aire de distribution — les pentes décroissantes des moyennes de V , D_2 et A correspondent bien à la diminution de salinité de 25 à 7 p. 1000 de ces régions où la température ne varie que peu. De même, les moyennes décroissantes sont bien en rapport, dans les régions correspondantes, avec la diminution de salinité du large vers le fond du fjord. Ce fait s'observe dans le Limfjord, comparé à la Mer du Nord, dans le Schlei, par rapport à la Baie de Kiel, dans le Gullmarfjord, de l'embouchure vers l'intérieur. Peut-être aussi les faibles moyennes obtenues pour les populations de l'embouchure de l'Elbe par rapport à celles d'Helgoland, celles de den Helder par rapport à celles de la Mer du Nord, sont-elles dues à la basse salinité des estuaires. Les clines de V , D_2 et A semblent donc être dépendantes de la salinité.

La taille du corps, qui augmente vers le sud avec un maximum dans la Manche et la température, qui croît dans le même sens, donnent pour les régions septentrionales et centrales, deux courbes de variation similaires. Dans les régions méridionales, au contraire, la température cesse d'agir car la taille n'augmente plus. D'autres facteurs du milieu, tels que l'abondance de nourriture y deviennent sans doute plus importants ; la maturation précoce des gonades, due à la chaleur, fait peut-être aussi cesser la croissance plus tôt. La décroissance continue du cline de la taille le long de la côte occidentale de Suède, avec un minimum dans la Baltique, indique que la diminution de salinité agit également. On retrouve de petits *G. minutus* dans d'autres localités saumâtres comme le Schlei et la Penzé. Tous les caractères biologiques de l'espèce soumis à une variation géographique, tels que la prolongation du cycle vital vers le nord, la précocité de la gamétogénèse et l'augmentation du taux de masculinité vers le sud, etc., sont la preuve de l'influence de la température. On peut donc dire que les clines des caractères numériques, métriques et biologiques, correspondent bien aux gradients des facteurs du milieu, dans l'aire de distribution.

Dans les deux populations locales de Penpoull et du Gullmarfjord, les fluctuations du milieu et la variation des caractères numériques sont en relation. Dans le Gullmarfjord, à climat plutôt continental, l'amplitude annuelle des changements de température est considérable, environ 18 °C, tandis qu'elle n'est que de 7 °C à Penpoull où le climat

est atlantique. La salinité, très variable dans le fjord (20 à 30 p. 1000), au cours de l'année, est à peu près constante (35 p. 1000) à Penpoull. Au cours de plusieurs années, les différences de température et de salinité sont considérablement plus grandes dans le Gullmarfjord qu'à Penpoull. Ainsi, l'écart le plus grand entre les moyennes mensuelles durant le même mois entre 1952 et 1958 est de 5,22 °C dans le fjord et 2,70 seulement à Penpoull. La salinité correspondante pour les deux localités passait de 12,2 p. 1000 à 0,59. A Penpoull, les conditions de milieu varient donc peu au cours de l'année et d'une année à l'autre, au contraire de ce qui se passe dans le Gullmarfjord. Ces différences écologiques se retrouvent dans la variation locale des caractères étudiés. En effet, cette variation qu'on peut observer dans une classe d'âge et d'une classe à l'autre dans la population septentrionale correspond bien aux grandes fluctuations de la température et de la salinité, dans l'année et d'une année à l'autre. A Penpoull, au contraire, la variation assez constante s'accorde bien avec les conditions écologiques plus stables et la faible variabilité d'une classe d'âge correspond aussi au cycle annuel peu marqué de la température et de la salinité.

L'ensemble de ces observations m'amène à conclure à un rapport certain entre la variation dans une population locale et les conditions du milieu. La variation dans une classe d'âge étant égale à celle de la population et étant fonction de l'âge, on peut, dans l'ensemble, l'expliquer par l'influence des facteurs du milieu, soit directe sur le développement avant la détermination des caractères numériques, soit indirecte, par l'intermédiaire de la sélection. Cette dernière devrait se manifester par une plus grande variabilité des jeunes Poissons. Mon matériel de Penpoull et du Gullmarfjord ne m'a pas permis, malgré son abondance, une telle interprétation : aucune classe d'âge ne montre de différence significative entre les moyennes vertébrales des jeunes et des adultes, bien que les valeurs soient parfois plus élevées pour ces derniers. Dans quelques classes d'âge, l'écart-type des jeunes dépasse celui des adultes (Penpoull 1950, V et Gullmarfjord 1946, V, Tableau VI) et ces différences sont significatives.

Dans la plupart des classes d'âge, il n'y a pas d'indices de sélection ; au contraire, la variance est souvent plus grande pour les adultes que pour les jeunes. C'est pourquoi il est improbable que la sélection agisse beaucoup sur la variation dans une population et il faut plutôt invoquer l'influence directe du milieu sur l'individu à un stade précoce du cycle vital. Cette interprétation est confirmée par des expériences sur d'autres espèces de Poissons, notamment de Taaning (1944), Lindsay (1954), Molander et Molander-Swedmark (1957). En faisant varier plus ou moins la température dans les bacs d'élevage, ils ont obtenu, à partir de couples connus, des descendants à moyennes inférieures ou supérieures, pour les vertèbres et les nageoires. La moyenne vertébrale grandit à des températures basses ou élevées, mais diminue à des températures intermédiaires. Au contraire, la moyenne des rayons des nageoires augmente en fonction de la température. Selon un dessin compliqué de Heuts (1949), la salinité et la température auraient une action couplée sur la variation. Il est très probable que les caractères numériques de *G. minutus* réagissent de manière analogue aux facteurs du milieu, mais je n'ai pas réussi à le montrer à cause des difficultés d'élevage de la larve nouvellement éclos, qui est de très petite taille (3 mm).

Au cours de la période de reproduction (mars à juillet), les conditions de milieu subissent des changements notables ; la température s'élève considérablement au printemps. Ces changements sont plus marqués dans le Gullmarfjord, où l'amplitude annuelle est grande et les fluctuations de salinité considérables, qu'à Penpoull. Ainsi, les premières larves écloses se développeraient dans des conditions thermiques et halines différentes de celles des larves tardives : c'est une explication vraisemblable à une grande part de la variation à l'intérieur d'une classe d'âge. Cette interprétation pourrait facilement s'étendre à la variation entre les classes d'âge, les conditions de milieu se modifiant d'une année à l'autre. Elle offre également une explication commode à la variation géographique de *G. minutus* en clines correspondant aux gradients écologiques. C'est ainsi que la variation assez limitée de V, D₂ et A, dans les régions centrales, serait en rapport avec les conditions moins variables du milieu, tandis que les paramètres souvent très élevés ou très bas dans les populations de limites d'extension de l'espèce, se rapporteraient aux conditions de milieu extrêmes qui y règnent. Dans ce sens intervient aussi le fait que les variances dans les populations extrêmes sont souvent élevées et non basses comme elles devraient l'être par le jeu de la sélection. On peut donc constater qu'il existe un rapport net, dans l'aire de distribution, entre les clines des caractères numériques, métriques et biologiques de *G. minutus* et les gradients écologiques. Il est parfois plus étroit avec les gradients de température que ceux de salinité et *vice versa*. Il en est de même, dans les deux populations locales pour la variation annuelle des caractères par rapport aux fluctuations écologiques. Cette influence prépondérante des facteurs du milieu devrait, en grande partie, s'exercer directement si l'on juge d'après des expériences faites sur d'autres espèces, mais il est impossible, dans les stations naturelles, de distinguer l'influence de chacun des facteurs du milieu. Il semble que l'effet régional de température soit plus net dans les régions à salinité peu variable que dans celles où elle varie. Inversement, dans les régions où la salinité change beaucoup, le Skagerak ou la Baltique, son rôle est prépondérant. Les salinités basses semblent toujours donner des moyennes peu élevées, aussi bien pour la taille que pour V, D₂ et A. Il est intéressant de signaler l'action exercée par les températures extrêmes. A la limite septentrionale de *G. minutus*, les basses températures ont une influence beaucoup plus grande sur sa variation que les températures élevées des régions de la limite sud. Dans ces dernières, les moyennes restent dans les marges de variation de la forme typique, tandis que dans les autres, elles les dépassent largement. Ce phénomène pourrait s'expliquer par le fait que l'espèce appartient à un genre fréquent dans les mers chaudes et que, de la sorte, *G. minutus* serait préadapté à des températures élevées.

CONCLUSIONS

Certains auteurs (De Buen 1923, Duncker 1928, Le Danois 1913) avaient considéré *G. minutus* comme une espèce très variable. D'où une division de l'espèce en plusieurs races ou variétés, d'après la couleur, les papilles cutanées ou la taille. La présente étude montre,

au contraire, que l'espèce est très constante pour ces caractères, mais plus variable pour la taille et les caractères numériques qui semblent liés à une variation géographique se traduisant par des gradients à l'intérieur de l'aire de répartition. Quant à l'intensité de la pigmentation, elle ne montre qu'une variation locale ou microgéographique. La faible variabilité dans la distribution des papilles cutanées et dans l'arrangement des chromatophores, observée dans des populations locales aussi bien que dans des populations d'extension régionale, ne justifient pas la subdivision de *G. minutus*. Cela vaut aussi pour la variation de l'intensité de la pigmentation qui ne dépend que des conditions différentes de luminosité du substrat et qui est ainsi sujette essentiellement à modification.

Chez *G. minutus*, comme chez d'autres Poissons, les modalités de croissance dépendent directement des conditions écologiques et de leurs fluctuations saisonnières (Swedmark 1958). Dans la partie boréale de l'aire de répartition, la taille varie, du nord au sud, suivant des gradients thermiques ou un gradient de salinité, ce qui indique que la variation de taille est due à des conditions de milieu et qu'elle est donc essentiellement phénotypique. Elle ne peut donc pas être considérée comme un caractère racial.

La variation géographique du nombre de vertèbres et de rayons des nageoires est importante lorsqu'on considère l'ensemble de l'aire de répartition. Elle est, cependant, limitée, si l'on exclut les populations extrêmes ou périphériques, où les moyennes sont parfois très élevées. A l'échelle régionale, c'est-à-dire dans les régions côtières de l'Atlantique et de la Mer du Nord, régions centrales de l'aire de répartition, les clines sont faibles et sujets à des modifications locales. Ces variations locales sont importantes, comparées à la variation totale de l'espèce et les clines n'ont qu'une faible importance. De ce fait, les populations locales correspondantes peuvent être envisagées comme appartenant à une même forme de *G. minutus*. Les moyennes obtenues et la variance assez limitée observée dans ces régions seraient typiques de cette forme et, par conséquent, de l'espèce elle-même.

La population de Penpoull est particulièrement représentative de la forme typique, ses paramètres peu variables, sa taille maximum et la stabilité de sa biologie indiquent des conditions de milieu optimales pour l'espèce. La population du Gullmarfjord a une variabilité plus grande, due, sans doute, à des conditions écologiques moins favorables. Dans les populations périphériques (nord de la Norvège, îles Féroé, Baltique, étangs méditerranéens), les moyennes généralement très élevées au nord et au sud, ou très basses dans la Baltique, valables pour les caractères numériques, indiqueraient l'existence de races périphériques de *G. minutus*, nées à la suite d'un isolement géographique aux limites d'extension de l'espèce. Toutefois, sauf peut-être aux Féroé, il est difficile d'invoquer un isolement géographique pour ces populations qui demeurent au contact des populations voisines, sur les fonds meubles continus des côtes européennes. De plus, l'écart-type, plus faible dans les régions centrales et augmentant régulièrement vers les limites d'extension, suggère que les paramètres extrêmes des populations périphériques sont plutôt dus aux conditions défavorables qu'à une ségrégation raciale d'origine géographique. Ces populations ne montrent d'ailleurs pas de bimodalité dans la courbe de fréquence de leurs caractères numériques et les moyennes de ces

caractères rentrent bien dans les clines continus de l'aire de distribution, correspondant ainsi aux gradients écologiques de la zone tempérée. Seule la population des Féroé est isolée par des mers profondes et a des moyennes plus élevées et des variances plus réduites que les autres populations périphériques. Cela pourrait rappeler une variabilité limitée par la sélection et l'isolement géographique. Pourtant, la population de Penpoull, typique pour l'espèce, a aussi une variabilité limitée, mais elle est vraisemblablement due aux conditions peu variables du milieu. Le cas des Féroé pourrait s'expliquer de même, car dans cette localité du plein Atlantique, on retrouve la même stabilité annuelle de la température et de la salinité. La création d'une race des Féroé n'est pas, à mon avis, suffisamment fondée.

Il est légitime de penser que la variation géographique des caractères numériques est surtout due à l'influence du milieu, variable dans la zone tempérée ; elle s'exercerait plutôt directement sur l'individu au cours de son développement, qu'indirectement par la sélection. Les moyennes divergentes trouvées dans les populations périphériques ont ainsi vraisemblablement, une autre cause que la ségrégation raciale et sont déterminées par les facteurs écologiques extrêmes qui règnent aux limites d'extension de l'espèce. Le fait que *G. minutus* peut supporter de larges variations écologiques, témoigne aussi en ce sens ; il doit également, en tant qu'espèce sédentaire, dépendre davantage des facteurs locaux du milieu.

Ni la variabilité des caractères numériques, ni celle des autres caractères examinés ne me semblent permettre une division de *Gobius minutus* en sous-espèces. Il faut alors admettre que les diverses populations appartiennent à une forme unique, sujette à une variation géographique, mais de nature phénotypique.

Summary

On the geographic variation of *Gobius minutus* Pallas. II. - Morphological chromatic and numerical characters.

The present study on the variability of *Gobius minutus*—a bony fish living in the littoral zone of European coastal waters—is based on a large material from many localities in the whole area of distribution. It shows that the species is very constant in respect of such characters as the disposition of the cutaneous papillae and coloration, and that the intensity of the pigment varies only locally or microgeographically. On the other hand, the species is more variable in respect of length of body and also in growth, the length of the life cycle, the inception of sexual maturity, and the proportions between the sexes. Geographical variation has been observed in all these features. The numerical characters also studied—the number of vertebrae and the number of fin rays in the second dorsal fin and the anal fin—are variable and show considerable variation in both the local population and in the distribution area as a whole, where the geographical variation is manifested in clines. In relation to the total variation, the local variation in the fin rays is great, but less great in the number of vertebrae.

Correlation has been demonstrated between the clines for the numerical, metric and biological characters of *Gobius minutus* and the ecological clines in the temperate zone. Similar correlation is found between the variation in the local population and the local environmental situation. This correlation implies that the geographical variation is mainly a consequence of the influence of the environment. The deviating means in the numerical characters typical of the peripheral populations in comparison with those found in the central regions are therefore probably not due to the occurrence of different races, but to the extreme ecological factors prevailing at the limits of the distribution area of the species. Thus, it seems as if neither the variability of the numerical features nor the variation observed in the other characters justifies the division of *Gobius minutus* into subspecies. In the various populations the species is represented by one and the same form, which, however, shows considerable geographical variation of a phenotypic nature.

Р е з ю м е

О географической вариации *Gobius minutus* Pallas. II. Морфологические, хроматические и номерные свойства.

Подлежащая работа о вариации *Gobius minutus*, рыбе, принадлежащей к т. н. костным рыбам и живущей в литоральной зоне европейских береговых вод, основана на обширном материале из многочисленных пунктов во всей полосе местонахождения. Этот труд доказывает, что данный вид очень константен в отношении таких качеств как диспозиция кожаных бугорков и расположение фигур окраски, и что интенсивность пигмента чередуется только в определенных местах или микрогеографически. Длина же этого вида чередуется так же как быстрота роста, а вид более вариабельный по отношению к длине тела, но и в отношении к росту, длины жизненного цикла, начала половой зрелости и пропорции между полами. Но всех этих свойствах констатирована географическая вариация. Так же изучены номерные свойства: количество позвонков и количество рыбьих игл во втором спинном плавнике и в плавнике хвоста чередуются и выказывают значительную вариацию, частью в местной популяции, частью в полосе местонахождения в целом, там, где географическая вариация находит свое выражение в клинах. В отношении к полной вариации, местная вариация плавниковых игл является большой, в то время, как она, при речи о позвонках, — менее значительна.

Показана также связь между номерными, метрическими и биологическими свойствами у *Gobius minutus* и экологическими градиентами в умеренной полосе. Аналогическая связь имеет место между вариацией у местной популяции и местными же обстоятельствами в среде. Эта корреляция показывает, что географическая вариация главным образом является следствием влияния окружающей среды. Уклоняющиеся средние в номерных свойствах, которые являются признаками периферических популяций в сравнении с теми, которые находятся в центральных полосах, зависят поэтому, по всей вероятности, не от существования разных пород, а от эстремистских, экологических условий, которые доминируют в границах распространения вида. Таким образом кажется, что ни номерные вариабилитеты свойств ни вариация, которая констатирована в остальных изученных свойствах, мотивировали бы подразделение *Gobius minutus* на породы. В различных популяциях вид представлен одной и той же формой, что однако указывает на значительную географическую вариацию фенотипической природы.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOULENGER, ED. G., 1911. — Remarks on two species of the genus *Gobius*. *Proc. Zool. Soc., London*, pp. 40.
- COLETT, R., 1902. — Meddelsor om Norges Fiske. I Aarene 1884-1901, I.
- DE BUEN, F., 1923. — *Gobius* de la Peninsula Iberica y Baleares. Groupes *lesueurii*, *colonianus*, *affinis* y *minutus*. *Mem. Inst. Esp. Ocean.*, III, pp. 122-266.
- DE BUEN, F., 1930. — Sur une collection de *Gobiidae* provenant du Maroc. Essai de synopsis des espèces de l'Europe. *Bull. Soc. Sc. nat. Maroc.*, X, pp. 120-147.
- DUNCKER, R., 1928. — Gobiformes, dans Grimpe et Wagler: *Tierw. der Nord- und Ostsee*, XII, pp. 121-148.
- FAGE, L., 1914. — Sur le *Gobius minutus* Pallas et quelques formes voisines. *Bull. Soc. zool. France*, XXXIX, pp. 299-314.
- FAGE, L., 1915a. — Sur quelques *Gobius* méditerranéens (*G. kneri* Stndr., *G. elongatus* Canestr., *G. niger* L.). *Bull. Soc. zool. France*, XL, pp. 164-175.
- FAGE, L., 1915b. — Remarques sur l'évolution des *Gobiidae*, accompagnées d'un synopsis des espèces européennes. *Arch. Zool. exp. gén.*, LV, N. et R., pp. 17-34.
- FAGE, L., 1918. — Report on the Danish Oceanographical Expeditions, 1908-1910, to the Mediterranean and Adjacent Seas. II, Shore Fishes. pp. 11-73.
- GILL, N.T., 1864. — Descriptions of the gobiid genera of the western coast of temperate North America. *Proc. Ac. Nat. Sc. Philad.*, 1863, pp. 262-267.

- HASS, G., 1937. — Variabilitätsstudien an *Gobius niger* L., *Gobius minutus* Pallas und *Cottus scorpius* L. *Kieler Meeresforsch.*, 1, pp. 279-321.
- HASS, G., 1940. — Ein Beitrag zur Trennung von *Gobius minutus* and *Gobius microps*. *Kieler Meeresforsch.*, Bd III. Hft. 1, pp. 252-257.
- HEINCKE, S., 1880. — Die Gobiidae und Syngnathidae des Ostsee nebst biologischen Bemerkungen. *Arch. Naturg.*, 46, pp. 301-354.
- HEUTS, M.J., 1947. — Experimental studies on adaptative evolution in *Gasterosteus aculeatus* L. *Evolution*, 1, pp. 89-102.
- HEUTS, M.J., 1949. — Racial divergence in fin ray variation patterns in *Gasterosteus aculeatus* L. *Journ. Genetics*, 49, pp. 183-191.
- HOLT, E.L.W. et BYRNE, L.W., 1903. — The British and Irish Gobies. *Ann. Rep. Sea Inland Fish. Ireland for 1901*, pp. 37-66.
- HUXLEY, J., 1948. — Evolution, the Modern Synthesis. London, 5 ed.
- ILJIN, B.S., 1930. — Le système des Gobiidés. *Inst. Esp. Ocean. Trab.*, 2, pp. 1-63.
- JOHNSEN, S., 1936. — On the variation of Fishes in Relation to Environment. *Bergens Mus. Årb.* 1936, Naturved. Rekke, 4, pp. 1-26.
- LAWACZ, W., 1965. — An analysis of variation in two populations of *Gobius microps* Kr. depending on the salinity of the habitat. *Ekol. Polska*, A, XIII, pp. 125-142.
- LEBOUR, M., 1919. — The young of the Gobiidae from the neighbourhood of Plymouth. *Journ. Mar. Ass. U.K.*, XII, pp. 48-80.
- LE DANOIS, E., 1913. — Contributions à l'étude systématique et biologique des Poissons de la Manche occidentale. *Ann. Inst. Océan. Monaco*, V, fs. 5.
- LINDSEY, C.C., 1954. — Temperature controlled meristic variation in the paradise fish *Macropodus opercularis* (L.). *Canadian Journ. Zool.*, 30, pp. 87-98.
- MOLANDER, A.R. et MOLANDER-SWEDMARK, M., 1957. — Experimental investigations on variation in plaice (*Pleuronectes platessa* Linné). *Inst. Mar. Res. Lysekil. Biol.* 7, pp. 1-44.
- SANZO, L., 1911. — Distribuzione delle papille cutanee e suo valore systematico nei Gobii. *Mitth. Zool. Stn. Neapel*, XX, pp. 249-328.
- SIMPSON, G.G. et ROE, A., 1960. — Quantitative Zoology. New York, London.
- SNEDECOR, G.W., 1959. — Statistical Methods. Iowa. 5^e ed.
- SWEDMARK, M., 1958. — Sur la variation géographique de *Gobius minutus* Pallas. I. - Biologie et croissance. *Arch. Zool. exp. gén.*, 95, N. et R., pp. 32-51.
- TAANING, V., 1940. — Island-Färö-omraadets Kutlinger (Gobiidae). *Vedensk. Medd. Dansk naturh. Foren.*, 104, pp. 267-282.
- TAANING, V., 1944. — Experiments on meristic and other characters in fishes. *Medd. Komm. Danmarks Fiskeri- og Havsunders.* XI, Fiskeri, pp. 1-66.

TABLEAU I A

Position géographique et profondeurs des localités étudiées par Swedmark,
avec les dates de récoltes.

Localité	Position	Profondeur en mètres	Date
<i>Norvège occidentale :</i> Près de la Station biologique d'Espesgrend (Bergen)	60°00' N 4°40' E	5	2.10.1959
<i>Mer du Nord :</i> Helgoland	54°13' N 7°20' E	35	8.10.1959
Elbe, près Cuxhaven	53°50' N 8°45' E		8.10.1959
Elbe, près Feuerschiff II et III	54°00' N 8°30' E	6-10	27.10.1958
<i>Mer d'Irlande :</i> Menai Straits	53°14' N 4°07' W	3	16.10.1956 ; 17.9.1957
<i>Côtes bretonnes :</i> Penpoull	48°45' N 4°00' W	1	30.8.1950 ; 15.1, 24.4.1951 ; 21.6, 20.8, 16.9, 30.11.1955 ; 30.1, 13.3, 11.5.1956 ; 26.8.1957
Penzé	48°40' N 4°00' W	1	27.8.1957
Pointe du Binde (rade de Brest)	48°20' N 4°20' W	0,5	26.8.1957
Morgat	48°15' N 4°30' W	1	28.8.1957
Ile Tudy	47°40' N 4°20' W	0,5	10.9.1957
<i>Etangs languedociens :</i> Sigean	43°05' N 3°00' E	3	30.10.1959
La Palme	42°55' N 3°00' E	0,2	7.5.1960
<i>Côte occidentale de la Suède :</i> Styrsö	58°55' N 11°10' E	1	25.7.1947
Kilesand	58°53' N 11°00' E	1	24.7.1946 ; 25.7.1947
Rossö	58°49' N 11°10' E	1	24.7.1946 ; 5.7 et 26.7.1947
Trossö	58°48' N 11°15' E	1	24.7.1946, 26.7.1947
Gullmarfjord (Laangesand)	58°15' N 11°20' E	22	31.7.1947
Gullmarfjord (Finsbo)	58°20' N 11°35' E	1	22.7.1946 ; 1.7, 22.7, 28.8.1947 ; 2.5, 31.5, 1.7, 13.8.1949 ; 29.3, 20.4, 11.5, 2.6, 26.6, 10.7, 27.7, 4.9.1950 ; 6.4, 11.6.1951
Gullmarfjord (Bornö)	58°25' N 11°40' E	1	22.7.1946 ; 28.7.1947
Ellös fjord	58°14' N 11°25' E	1	26.7.1946 ; 30.7.1947
Stigfjord	58°05' N 11°40' E	1	26.7.1946 ; 30.7.1947
Vendelsöfjord	57°25' N 12°10' E	1	1.10.1946 ; 1.8.1947

TABLEAU I A (Suite)

Localité	Position	Profondeur en mètres	Date
Falkenberg	56°50' N 12°30' E	1 : 5 : 10	2.10.1946 ; 17.7, 2.8.1947
Laholmsbukten	56°26' N 12°55' E	1 : 5 : 10	16.7 et 4.8.1947
Skälderviken	56°20' N 12°50' E	1	15.7.1947
<i>Öresund :</i>			
Råå	56°00' N 12°50' E	1	7.8.1947
Lommabukten	55°40' N 13°05' E	1	6.8.1947
<i>Baltique méridionale :</i>			
Ystad	55°20' N 13°50' E	2	20.7 et 21.9.1947
Örnahusen	55°15' N 14°20' E	1	22.9.1947

TABLEAU I B

Même étude pour des localités étudiées par d'autres auteurs.

Localité	Position	Profondeur en mètres	Date
<i>d'après Johnsen, 1936 :</i>			
Finsnes (Tromsø, Norvège)	69°00' N 19°00' E		19.7.1929
Herdla (Bergen, Norvège)	60°00' N 4°40' E		18.8.1926
Helgoland (Mer du Nord)	54°13' N 7°20' E	26	19.8.1932
Plymouth (Manche)	50°20' N 4°00' W		6.9.1935
Nord de Als (Baltique sud)	55°06' N 9°20' E		25.8.1931
Oderbank (Baltique sud)	54°21'3 N 14°24' E	8-11	20.4.1925
<i>d'après Hass, 1937 :</i>			
Oslofjord (Dröbak, Norvège)	60°00' N 10°10' E		8
Gullmarfjord (Skagerak)	58°20' N 11°35' E		10
Struer (Limfjord, Danemark)	56°30' N 8°35' E		9
Schlei : Gunneby	54°30' N 9°50' E		7
Schlei : Grosse Breite	54°20' N 9°40' E		7
Golfe de Kiel (Baltique)	54°20' N 10°10' E		7
Neukuhren (Baltique sud)	55°30' N 20°20' E		6
Büsum (Mer du Nord)	54°10' N 8°10' E		8
Helgoland (Mer du Nord)	54°13' N 7°20' E		9
den Helder (Mer du Nord)	53°00' N 4°40' E		10
<i>d'après Taaning, 1940 :</i>			
Suderoy (Iles Féroé)	61°30' N 6°50' W	1-10	5.8.1932

TABLEAU II
Tailles moyennes des groupes d'âge et des deux sexes et taux de masculinité des populations locales.

Localité	Date de récolte	Taille moyenne en mm		Taille moyenne en mm		♂♂ / ♀♀	
		jeunes	adultes	mâles	femelles	jeunes	adultes
Espgrend (Bergen)	2.10.1959	47,34 (32)		44,22 (9)	46,09 (23)	0,4	
	8.10.1959	50,71(144)		52,06 (68)	48,98 (93)	0,8	
	8.10.1959		76,47(109)	74,77 (43)	75,55 (33)		1,3
	27.10.1958	56,68 (25)					
Menai Straits	16.10.1956	57,50 (58)		58,91 (23)	58,00 (30)	0,8	
	17.09.1957	63,30(359)	72,93 (41)	62,71 (41)	61,56 (55)	0,8	
Penpoull	20.08.1957	59,37(322)		59,65 (46)	59,44 (52)	0,9	
Penzé	27.08.1957	48,49(274)		57,32 (34)	50,89 (63)	0,5	
Pointe du Binde	26.08.1957	48,38(305)		49,24 (58)	48,46 (41)	1,4	
Morgat	28.08.1957	49,13(312)		51,74 (53)	52,77 (47)	1,1	
Ile Tudy	10.09.1957	58,47 (86)		60,33 (49)	56,27 (37)	1,3	
Sigean	30.10.1959	63,84(135)		65,29 (96)	60,16 (38)	2,5	
La Palme	9.05.1960	31,08(120)					
Rossö	26.07.1947	39,49(201)	60,24 (46)			0,6	0,3
Gullmarfjord	22.07.1947	38,04(166)	59,35(127)			0,7	0,2
Falkenberg	1 m 1.08.1947	40,85(206)				1,2	
	1 m 15.07.1947		57,95(486)	58,33 (12)	58,29 (82)		0,13
	5 m 15.07.1947		54,41(288)	53,04 (56)	54,11 (56)		1,0
	10 m 15.07.1947		55,70(291)	57,35 (75)	56,50 (40)		1,9
Öresund	7.08.1947	40,08(500)					
	15.07.1947		55,02(110)				0,04
Baltique (Ystad)	21.07.1947		48,07 (28)				
	21.09.1947	44,37(297)				1,1	

L'effectif des lots est indiqué entre parenthèses.

TABLEAU III
Effectif des classes,
distribution des fréquences et paramètres des caractères numériques des classes d'âge
dans les populations de Penpoull et du Gullmarfjord.

A : VERTÈBRES

Classe d'âge	N	Fréquences			$M \pm S_M$	$S \pm S_S$	V
		32	33	34			
Penpoull							
1950-1957	920	50	822	38	$32\,997 \pm 0,009$	$0,28 \pm 0,007$	0,85
1950	249	8	231	10	$33,01 \pm 0,02$	$0,27 \pm 0,01$	0,82
1955	561	37	498	26	$32,98 \pm 0,01$	$0,34 \pm 0,01$	1,03
1957	100	5	93	2	$32,97 \pm 0,03$	$0,26 \pm 0,02$	0,80
Gullmarfjord							
1946-1950	1500	110	1278	112	$33,001 \pm 0,009$	$0,39 \pm 0,007$	1,30
1946	296	22	263	11	$32,96 \pm 0,02$	$0,33 \pm 0,01$	1,01
1947	234	12	205	17	$33,02 \pm 0,02$	$0,35 \pm 0,02$	1,06
1948	94	7	86	1	$32,94 \pm 0,08$	$0,28 \pm 0,06$	0,86
1949	493	27	414	52	$33,05 \pm 0,02$	$0,40 \pm 0,01$	1,21
1950	373	32	310	31	$33,00 \pm 0,02$	$0,38 \pm 0,01$	1,16

B : DORSALE

Classe d'âge	N	Fréquences				$M \pm S_M$	$S \pm S_S$	V
		10	11	12	13			
Penpoull								
1950-1957	909	8	534	365	2	$11,40 \pm 0,013$	$0,51 \pm 0,012$	4,5
1950	250		150	100		$11,40 \pm 0,03$	$0,49 \pm 0,02$	4,3
1955	559	8	320	230	1	$11,40 \pm 0,02$	$0,52 \pm 0,02$	4,5
1957	100		64	35	1	$11,37 \pm 0,05$	$0,55 \pm 0,02$	4,4
Gullmarfjord								
1946-1950	1089	11	580	490	8	$11,46 \pm 0,013$	$0,53 \pm 0,011$	4,6
1946	254	5	136	112	1	$11,43 \pm 0,03$	$0,53 \pm 0,02$	4,6
1947	94		55	39		$11,41 \pm 0,05$	$0,49 \pm 0,04$	4,3
1948	38	1	23	13	1	$11,37 \pm 0,09$	$0,58 \pm 0,07$	5,1
1949	501	1	247	248	5	$11,51 \pm 0,03$	$0,52 \pm 0,02$	4,7
1950	202	4	119	78	1	$11,38 \pm 0,04$	$0,52 \pm 0,02$	4,5

C : ANALE

Classe d'âge	N	Fréquences				$M \pm S_M$	$S \pm S_S$	V
		10	11	12	13			
Penpoull								
1950-1957	931	2	350	571	8	$11,63 \pm 0,016$	$0,51 \pm 0,012$	4,3
1950	273		102	170	1	$11,63 \pm 0,03$	$0,49 \pm 0,02$	4,2
1955	558	2	207	342	7	$11,63 \pm 0,02$	$0,51 \pm 0,02$	4,4
1957	100		41	59		$11,59 \pm 0,05$	$0,49 \pm 0,04$	4,2
Gullmarfjord								
1946-1950	1078	2	313	724	39	$11,74 \pm 0,016$	$0,52 \pm 0,011$	4,1
1946	246		75	169	2	$11,70 \pm 0,03$	$0,47 \pm 0,02$	4,0
1947	92		26	63	3	$11,75 \pm 0,05$	$0,50 \pm 0,04$	4,2
1948	38	1	17	19	1	$11,53 \pm 0,10$	$0,60 \pm 0,07$	4,4
1949	500		123	348	29	$11,81 \pm 0,02$	$0,52 \pm 0,02$	4,4
1950	202	1	72	125	4	$11,65 \pm 0,04$	$0,53 \pm 0,03$	4,5

TABLEAU IV
Résumé de l'analyse de la variance
dans les populations de Penpoull et du Gullmarfjord.

Variable	Source de Variation	Somme des carrés des écarts	Nombre de degrés de liberté	Estimation des variances	Rapport des variances	Nombre de la table de Snedecor	
						seuil 0,05	seuil 0,01
A. - Penpoull.							
vertèbres	Classes d'âge	0,12	2	0,06	} 0,23	19,36	99,34
	Echantillons	1,79	7	0,25			
	Individus	81,92	874	0,09			
seconde dor-sale	Classes d'âge	0,11	2	0,06	} 0,13	19,36	99,34
	Echantillons	3,05	7	0,44			
	Individus	358,24	875	0,41			
anale	Classes d'âge	0,30	2	0,15	} 0,94	19,36	99,34
	Echantillons	1,13	7	0,16			
	Individus	233,67	897	0,26			
B. - Gullmarfjord.							
vertèbres	Classes d'âge	205,47	4	51,37	} 0,26	5,86	14,20
	Echantillons	2.991,36	15	199,42			
	Individus	13.192,17	1.485	8,88			
seconde dor-sale	Classes d'âge	5,08	4	1,26	} 3,5	3,63	6,42
	Echantillons	2,94	9	0,33			
	Individus	168,71	1.074	0,16			
anale	Classes d'âge	6,18	4	1,55	} 6,6	3,63	6,42
	Echantillons	2,12	9	0,24			
	Individus	280,01	1.064	0,26			

TABLEAU V
Analyse de la variation dans les populations de Penpoull et du Gullmarfjord.
Validité des différences.

Classe d'âge	Vertèbres P	Seconde nageoire dorsale P	Nageoire anale P
A. - Penpoull.			
a) Dans les classes d'âge :			
1950	0.01	> 0.05	> 0.05
1955	0.01	> 0.05	> 0.05
b) Entre les classes d'âge :			
1950-1957	0.03	> 0.05	> 0.05
1950-1955	0.03	> 0.05	
1955-1957	0.05		
B. - Gullmarfjord.			
a) Dans les classes d'âge :			
1946	> 0.05	> 0.05	> 0.05
1947	> 0.05		
1948	> 0.05		
1949	0.05	0.01	0.025
1950	0.01	> 0.05	> 0.05
b) Entre les classes d'âge :			
1946-1947	0.03	> 0.05	> 0.05
1947-1948	0.03		
1948-1949	0.01		
1949-1950	0.10	0.025	0.01

TABLEAU VI A
Paramètres pour chaque groupe d'âge
dans les populations de Penpoull et du Gullmarfjord.

VERTÈBRES

Groupes d'âge	N	Fréquences			Moyennes	Ecart-type
		32	33	34		
Penpoull						
Jeunes 1950	170	7	154	9	33,01 ± 0,02	0,30 ± 0,02
Adultes 1950	79	1	77	1	33,00 ± 0,02	0,16 ± 0,01
Jeunes 1955	393	27	351	15	32,97 ± 0,02	0,33 ± 0,02
Adultes 1955	167	10	147	10	33,00 ± 0,03	0,35 ± 0,02
Gullmarfjord						
Jeunes 1946	170	16	147	7	32,95 ± 0,03	0,36 ± 0,02
Adultes 1946	126	6	116	4	32,98 ± 0,03	0,28 ± 0,02
Jeunes 1949	157	6	135	16	33,06 ± 0,03	0,37 ± 0,02
Adultes 1949	336	21	279	36	33,04 ± 0,02	0,41 ± 0,02
Jeunes 1950	244	27	200	17	32,96 ± 0,03	0,42 ± 0,02
Adultes 1950	129	5	110	14	33,07 ± 0,03	0,38 ± 0,02

TABLEAU VI B
Analyse de la variation dans les groupes d'âge quant aux vertèbres.
Validité des différences entre les jeunes et les adultes.

Groupes d'âge comparés	Moyennes p	Ecart-type p
Penpoull		
Jeunes-Adultes 1950	> 0,10	< 0,001
Jeunes-Adultes 1955	> 0,10	> 0,05
Gullmarfjord		
Jeunes-Adultes 1946	> 0,10	0,005
Jeunes-Adultes 1949	> 0,10	> 0,10
Jeunes-Adultes 1950	> 0,10	> 0,10

TABLEAU VII A

Effectif des lots, fréquences des variables et paramètres des caractères numériques pour l'ensemble des populations étudiées.

A : VERTÈBRES

Localités	N	Fréquences				Moyennes	Écart-s-type
		31	32	33	34		
<i>Norvège occidentale :</i>							
Espegrend (Bergen)	32		3	24	5	33,06 ± 0,09	0,50 ± 0,06
<i>Côtes suédoises occidentale et méridionale :</i>							
Styrsö	107		6	85	17	33,10 ± 0,04	0,45 ± 0,03
Kilesand	229		10	193	26	33,10 ± 0,03	0,39 ± 0,02
Rossö	462		25	387	50	33,05 ± 0,03	0,40 ± 0,01
Trossö	230		7	194	29	33,10 ± 0,03	0,38 ± 0,02
Gullmarfjord, Laangesand	77		6	70	1	32,93 ± 0,03	0,30 ± 0,02
Gullmarfjord, Finsbo	482		27	429	26	33,00 ± 0,02	0,33 ± 0,01
Gullmarfjord, Bornö	106		11	91	4	32,93 ± 0,04	0,37 ± 0,03
Ellösfjord	209		11	185	13	33,01 ± 0,02	0,34 ± 0,02
Stigfjord	105		8	85	12	33,04 ± 0,04	0,43 ± 0,03
Vendelsöfjord	227		21	186	20	33,00 ± 0,03	0,43 ± 0,02
Falkenberg, 1 m	234		23	201	10	32,94 ± 0,02	0,37 ± 0,02
Falkenberg (1-10 m)	441		50	372	19	32,93 ± 0,02	0,39 ± 0,01
Laholmsbuk, 1 m	235		29	195	11	32,92 ± 0,03	0,41 ± 0,02
Laholmsbuk (1-10 m)	480		68	393	19	32,90 ± 0,02	0,41 ± 0,01
Skälderviken	127		12	107	8	32,97 ± 0,04	0,40 ± 0,03
Råå (Öresund)	118		20	92	6	32,88 ± 0,04	0,45 ± 0,03
Lommabukt (Öresund)	120		29	87	4	32,80 ± 0,05	0,51 ± 0,08
Ystad (Baltique)	222		64	156	2	32,72 ± 0,03	0,47 ± 0,02
Örnahusen (Baltique)	59		19	36	2	32,73 ± 0,07	0,52 ± 0,05
<i>Mer du Nord :</i>							
Helgoland	100		11	86	3	32,92 ± 0,04	0,37 ± 0,03
Elbe près Cuxhaven	75		12	63		32,84 ± 0,04	0,37 ± 0,03
Elbe près Feuerschiff II et III	25		5	19	1	32,84 ± 0,09	0,46 ± 0,07
<i>Mer d'Irlande :</i>							
Menai Straits	158		7	142	9	33,01 ± 0,03	0,32 ± 0,018
<i>Côtes bretonnes :</i>							
Penpoull	100		5	93	2	32,97 ± 0,03	0,26 ± 0,02
Penzé	100		5	92	3	32,98 ± 0,03	0,28 ± 0,02
Pointe du Binde	100		7	89	4	32,97 ± 0,03	0,33 ± 0,02
Morgat	100		6	89	5	32,98 ± 0,04	0,37 ± 0,03
Ile Tudy	86		10	75	1	32,90 ± 0,04	0,35 ± 0,03
<i>Etangs languedociens :</i>							
Sigean	100		10	87	3	32,93 ± 0,04	0,35 ± 0,02
La Palme	120	2	24	85	9	32,84 ± 0,05	0,56 ± 0,04

TABLEAU VII A (Suite)

B : SECONDE DORSALE

Localités	N	Fréquences				Moyennes	Écart-type
		10	11	12	13		
<i>Norvège occidentale :</i>							
Espegrend (Bergen)	32		8	22	2	11,81 ± 0,09	0,53 ± 0,07
<i>Côtes suédoises occidentale et méridionale :</i>							
Styrsö	87		57	30		11,35 ± 0,05	0,48 ± 0,04
Kilesand	160		74	86		11,54 ± 0,04	0,48 ± 0,03
Rossö	385		216	167	2	11,44 ± 0,03	0,51 ± 0,02
Trossö	188		91	97		11,52 ± 0,04	0,50 ± 0,03
Gullmarfjord, Finsbo	478	3	263	212		11,44 ± 0,02	0,51 ± 0,02
Gullmarfjord, Bornö	67		46	21		11,31 ± 0,06	0,46 ± 0,04
Ellösfjord	194	2	118	74		11,37 ± 0,04	0,50 ± 0,03
Stigfjord	32		21	11		11,35 ± 0,09	0,48 ± 0,06
Vendelsöfjord	146	1	82	63		11,43 ± 0,04	0,51 ± 0,03
Falkenberg	149		63	85	1	11,58 ± 0,04	0,51 ± 0,03
Laholmsbukten	296	8	173	115		11,36 ± 0,03	0,53 ± 0,02
Skälderviken	129	2	66	61		11,46 ± 0,05	0,54 ± 0,03
Råå	82	4	44	34		11,37 ± 0,06	0,57 ± 0,05
Ystad (Baltique)	140	5	102	33		11,20 ± 0,04	0,48 ± 0,03
Örnahusen (Baltique)	28		18	10		11,36 ± 0,09	0,48 ± 0,06
<i>Mer du Nord :</i>							
Helgoland	100		68	32		11,32 ± 0,05	0,47 ± 0,03
Elbe, près de Cuxhaven	75	1	55	19		11,24 ± 0,05	0,46 ± 0,04
Elbe, près Feuerschiff II et III	25	1	15	9		11,32 ± 0,11	0,55 ± 0,08
<i>Mer d'Irlande :</i>							
Menai Straits	158		90	68		11,43 ± 0,04	0,50 ± 0,03
<i>Côtes bretonnes :</i>							
Penpoull	100		64	35	1	11,37 ± 0,05	0,50 ± 0,01
Penzé	100		73	27		11,27 ± 0,04	0,44 ± 0,03
Pointe du Binde	100	2	50	46	2	11,48 ± 0,05	0,57 ± 0,04
Morgat	100		40	60		11,60 ± 0,05	0,49 ± 0,04
Ile Tudy	86		55	31		11,36 ± 0,05	0,48 ± 0,04
<i>Etangs languedociens :</i>							
Sigean	135		51	78	6	11,67 ± 0,05	0,56 ± 0,03
La Palme	114	6	34	62	12	11,70 ± 0,07	0,72 ± 0,05

TABLEAU VII A (Suite)

C : ANALE

Localités	N	Fréquences				Moyennes	Écart-type
		10	11	12	13		
<i>Norvège occidentale :</i>							
Espgrend (Bergen)	32	1	3	24	4	11,97 ± 0,10	0,59 ± 0,07
<i>Côtes suédoises occidentale et méridionale :</i>							
Styrsö	86		47	39		11,45 ± 0,05	0,50 ± 0,04
Kilesand	158		35	123		11,78 ± 0,03	0,41 ± 0,03
Rossö	379		116	262	1	11,70 ± 0,02	0,32 ± 0,01
Trossö	189	2	55	130	2	11,70 ± 0,04	0,50 ± 0,26
Gullmarfjord, Finsbo	473	1	150	317	5	11,69 ± 0,02	0,49 ± 0,02
Gullmarfjord, Bornö	66		27	39		11,60 ± 0,06	0,49 ± 0,04
Ellösfjord	198	1	64	133		11,67 ± 0,04	0,49 ± 0,03
Stigfjord	32		10	22		11,69 ± 0,08	0,46 ± 0,06
Vendelsöfjord	146	2	54	90		11,60 ± 0,04	0,52 ± 0,03
Falkenberg	184	1	63	120		11,65 ± 0,04	0,49 ± 0,03
Laholmsbukten	289	3	129	157		11,53 ± 0,03	0,52 ± 0,02
Skälderviken	126		45	77	4	11,67 ± 0,05	0,58 ± 0,03
Råå	84		33	48	3	11,64 ± 0,06	0,55 ± 0,04
Ystad (Baltique)	140	2	71	67		11,46 ± 0,05	0,53 ± 0,03
Örnahusen (Baltique)	27		7	20		11,74 ± 0,08	0,44 ± 0,06
<i>Mer du Nord :</i>							
Helgoland	100		30	69	1	11,71 ± 0,05	0,48 ± 0,03
Elbe, près de Cuxhaven	75		40	35		11,47 ± 0,06	0,50 ± 0,04
Elbe, près Feuerschiff II et III	25		9	14	2	11,72 ± 0,12	0,60 ± 0,09
<i>Mer d'Irlande :</i>							
Menai Straits	158		47	108	3	11,72 ± 0,04	0,49 ± 0,03
<i>Côtes bretonnes :</i>							
Penpoull	100		41	59		11,59 ± 0,05	0,49 ± 0,04
Penzé	100		40	59	1	11,61 ± 0,06	0,57 ± 0,04
Pointe du Binde	100		28	69	3	11,75 ± 0,05	0,50 ± 0,04
Morgat	100		19	81		11,81 ± 0,04	0,39 ± 0,03
Ile Tudy	86		34	51	1	11,62 ± 0,05	0,51 ± 0,04
<i>Etangs languedociens :</i>							
Sigean	134		21	107	6	11,89 ± 0,04	0,44 ± 0,03
La Palme	113		20	83	10	11,91 ± 0,05	0,51 ± 0,03

TABLEAU VII B
Effectif des lots, fréquences des variables et paramètres des caractères numériques pour les groupes régionaux de populations.

A : VERTÈBRES

Groupes régionaux	N	Fréquences			Moyennes	Ecart-type	Coefficients de variation
		32	33	34			
Centraux et méridionaux	5365	551	4488	324	32,96 ± 0,006	0,40 ± 0,004	1,2
Centraux	5145	517	4316	312	32,96 ± 0,006	0,40 ± 0,004	1,2
Bergen	32	3	24	5	33,06 ± 0,09	0,50 ± 0,06	1,5
Mer du Nord	200	28	168	4	32,88 ± 0,03	0,38 ± 0,02	1,2
Côtes bretonnes	486	33	438	15	32,96 ± 0,01	0,31 ± 0,01	0,95
Etangs languedociens	220	34	172	12	32,88 ± 0,03	0,48 ± 0,02	1,5

B : SECONDE DORSALE

Groupes régionaux	N	Fréquences				Moyennes	Ecart-type	Coefficients de variation
		10	11	12	13			
Centraux et méridionaux	3688	35	2039	1588	26	11,44 ± 0,01	0,53 ± 0,006	4,5
Centraux	3439	29	1954	1448	8	11,42 ± 0,01	0,52 ± 0,006	4,5
Bergen	32		8	22	2	11,81 ± 0,09	0,53 ± 0,07	4,5
Mer du Nord	200	2	138	60		11,29 ± 0,03	0,48 ± 0,02	4,2
Côtes bretonnes	486	2	282	199	3	11,42 ± 0,02	0,51 ± 0,02	4,5
Etangs languedociens	249	6	85	140	18	11,68 ± 0,04	0,64 ± 0,03	5,5

C : ANALE

Groupes régionaux	N	Fréquences				Moyennes	Ecart-type	Coefficients de variation
		10	11	12	13			
Centraux et méridionaux	3584	13	1238	2303	30	11,66 ± 0,008	0,50 ± 0,006	4,3
Centraux	3353	2	1197	2113	30	11,64 ± 0,009	0,51 ± 0,006	4,3
Bergen	32	1	3	24	4	11,97 ± 0,10	0,59 ± 0,07	4,9
Mer du Nord	200		79	118	3	11,62 ± 0,04	0,52 ± 0,03	4,4
Côtes bretonnes	486		162	319	5	11,68 ± 0,02	0,49 ± 0,02	4,2
Etangs languedociens	247		41	190	16	11,90 ± 0,03	0,47 ± 0,02	4,0

TABLEAU VII C

Effectif des lots, fréquences des variables et paramètres des caractères numériques pour les groupes régionaux des côtes occidentale et méridionale de la Suède.

A : VERTÈBRES

Groupes régionaux	N	Fréquences			Moyennes	Ecart-type	Coefficients de variation
		32	33	34			
Bohuslän	1876	104	1593	179	33,04 ± 0,009	0,39 ± 0,006	1,2
Halland	1246	166	1020	60	32,92 ± 0,012	0,42 ± 0,008	1,3
Öresund	366	59	288	19	32,89 ± 0,023	0,44 ± 0,017	1,4
Baltique	285	84	195	5	32,72 ± 0,029	0,48 ± 0,020	1,5

B : SECONDE DORSALE

Groupes régionaux	N	Fréquences				Moyennes	Ecart-type	Coefficients de variation
		10	11	12	13			
Bohuslän	1591	5	886	692	2	11,46 ± 0,012	0,48 ± 0,008	4,2
Halland	630	10	346	272	2	11,42 ± 0,021	0,53 ± 0,015	4,6
Öresund	288	8	170	110		11,35 ± 0,031	0,53 ± 0,022	4,4
Baltique	197	5	133	59		11,27 ± 0,036	0,50 ± 0,025	4,4

C : ANALE

Groupes régionaux	N	Fréquences				Moyennes	Ecart-type	Coefficients de variation
		10	11	12	13			
Bohuslän	1581	4	504	1065	8	11,68 ± 0,012	0,48 ± 0,008	4,1
Halland	658	6	261	387	4	11,59 ± 0,020	0,52 ± 0,014	4,5
Öresund	210		78	125	7	11,66 ± 0,037	0,54 ± 0,026	4,6
Baltique	167	2	78	87		11,51 ± 0,040	0,52 ± 0,030	4,5

TABLEAU VIII

Effectif des lots, paramètres des diverses populations locales étudiées par Johnsen (1936), Hass (1937) et Taaning (1940).

Localités	N	vertèbres		seconde dorsale		anale	
		Moyennes	Écartstyp	Moyennes	Écartstyp	Moyennes	Écartstyp
A. Johnsen :							
<i>Norvège septentrionale :</i>							
Tromsø	120	33,89 ± 0,04	0,46	11,96 ± 0,05	0,58	12,15 ± 0,45	0,49
<i>Norvège occidentale :</i>							
Bergen	66	33,09 ± 0,04	0,38	11,79 ± 0,06	0,48	11,94 ± 0,07	0,55
<i>Mer du Nord :</i>							
Helgoland	50	32,94 ± 0,04	0,31	11,22 ± 0,08	0,54	11,54 ± 0,08	0,54
<i>Manche :</i>							
Plymouth	52	33,00 ± 0,05	0,34	11,58 ± 0,07	0,53	11,89 ± 0,06	0,42
<i>Baltique méridionale :</i>							
Als	50	32,88 ± 0,05	0,38	11,54 ± 0,08	0,51	11,70 ± 0,07	0,46
Oderbank	128	32,68 ± 0,05	0,55	11,32 ± 0,05	0,53	11,54 ± 0,05	0,55
B. Taaning :							
<i>Iles Féroé :</i>							
Suderoy	22	34,09 ± 0,06	0,29	11,82 ± 0,10	0,49	12,14 ± 0,10	0,47
C. Hass :							
<i>Norvège méridionale :</i>							
Oslofjord	63	33 21 ± 0,05				10,76 ± 0,06	
<i>Suède occidentale :</i>							
Gullmarfjord	120	32,96 ± 0,03				10,83 ± 0,04	
<i>Danemark septentrional :</i>							
Limfjord	154	32,75 ± 0,04				10,77 ± 0,04	
<i>Baltique occidentale :</i>							
Kielerbucht	210	32,88 ± 0,05				10,77 ± 0,04	
<i>Schlei :</i>							
1. Gunneby	104	32,69 ± 0,05				10,30 ± 0,06	
2. Grosse Breite	134	32,67 ± 0,05				10,21 ± 0,06	
<i>Baltique orientale</i>							
Neukuhren	105	32,81 ± 0,05				10,48 ± 0,05	
<i>Mer du Nord orientale :</i>							
Büsum	130	32,80 ± 0,04				10,48 ± 0,05	
<i>Mer du Nord méridionale :</i>							
den Helder	120	32,67 ± 0,05				10,45 ± 0,05	

TABLEAU IX

Tableau résumant l'analyse de la variance
dans les régions centrales de l'aire de répartition.

**A) Populations de Bergen, de Helgoland, de Menai Straits et de Bretagne
(données de Swedmark).**

Variable	Source de variation	Somme des carrés des écarts	Nombre de degrés de liberté	Estimation des variances	Rapport de variances	Nombres de la table de Snedecor	
						seuil 0,05	seuil 0,01
vertèbres	Régions	0,78	3	0,26	1,4 1,7	5,41 2,22	12,06 3,04
	Localités	0,95	5	0,19			
	Individus	83,67	767	0,11			
seconde dorsale	Régions	5,95	3	1,98	1,5 5,1	5,41 2,22	12,06 3,04
	Localités	6,43	5	1,29			
	Individus	191,14	767	0,25			
anale	Régions	2,16	3	0,72	0,9 12,6	9,01 2,22	28,24 3,04
	Localités	3,85	5	0,77			
	Individus	47,11	766	0,06			

**B) Populations des côtes occidentale et méridionale de la Suède
(données de Swedmark).**

Variable	Source de variation	Somme des carrés des écarts	Nombre de degrés de liberté	Estimation des variances	Rapport de variances	Nombres de la table de Snedecor	
						seuil 0,05	seuil 0,01
vertèbres	Régions	85,55	3	28,52	5,0 14,4	3,34 1,69	5,56 2,07
	Localités	78,85	14	5,63			
	Individus	1.633,54	4.175	0,39			
seconde dorsale	Régions	7,29	3	2,43	2,3 4,0	3,59 1,79	6,22 2,24
	Localités	11,23	11	1,02			
	Individus	661,84	2.546	0,26			
anale	Régions	6,75	3	2,25	2,2 4,0	3,59 1,79	6,22 2,24
	Localités	10,85	11	0,99			
	Individus	626,52	2.563	0,24			

C) Aire globale de répartition (données de Johnsen, Swedmark et Taaing).

Variable	Source de variation	Somme des carrés des écarts	Nombre de degrés de liberté	Estimation des variances	Rapport de variances	Nombres de la table de Snedecor	
						seuil 0,05	seuil 0,01
vertèbres	Régions	145,84	7	20,83	14,77 28,2	2,66 1,64	4,03 1,99
	Localités	22,55	16	1,41			
	Individus	163,14	3.171	0,05			
seconde dorsale	Régions	1.748,01	7	249,71	0,37 2.225,08	3,49 1,64	6,27 1,99
	Localités	10.929,65	16	683,10			
	Individus	922,02	3.002	0,31			
anale	Régions	55,64	7	7,95	6,04 5,29	2,70 1,66	6,14 2,03
	Localités	19,75	15	1,32			
	Individus	718,23	2.884	0,25			

D) Régions centrales de l'aire de répartition (données de Johnsen et Swedmark).

Variable	Source de variation	Somme des carrés des écarts	Nombre de degrés de liberté	Estimation des variances	Rapport de variances	Nombres de la table de Snedecor	
						seuil 00,5	seuil 0,01
vertèbres	Régions	11,19	5	2,24	1,4 51,0	2,96 1,69	4,69 2,07
	Localités	21,40	14	1,53			
	Individus	85,21	2.814	0,03			
seconde dorsale	Régions	1.526,56	5	305,31	0,39 2.168,50	4,64 1,69	9,77 2,07
	Localités	10.929,21	14	780,66			
	Individus	779,01	2.815	0,36			
anale	Régions	13,07	5	2,61	1,72 6,02	3,02 1,72	4,86 2,12
	Localités	19,72	13	1,52			
	Individus	630,00	2.500	0,25			

TABLEAU X

Analyse de la variance géographique. Validité des différences entre les populations.

A : côtes bretonnes et Menai Straits.

Localités comparées	vertèbres p	seconde dorsale p	anale p
Penpoull-Penzé	> 0.05	> 0.05	> 0.05
Penzé-Pointe du Binde	> 0.05	0.003	> 0.045
Pointe du Binde-Morgat	> 0.05	> 0.05	> 0.05
Morgat-Ile Tudy	> 0.05	< 0.001	0.003
Penpoull-Ile Tudy	> 0.05	—	—
Penpoull-Menai Straits	> 0.05	> 0.05	0.045
Penpoull-Plymouth	> 0.05	0.001	0.001
Morgat-Plymouth	> 0.05	> 0.05	> 0.05

B : côtes suédoises.

Localités comparées	vertèbres p	seconde dorsale p	anale p
Styrsö-Kilesand	> 0.05	0.005	0.001
Kilesand-Rossö	> 0.05	0.025	0.01-0.005
Rossö-Trossö	> 0.05	0.04	> 0.05
Gullmarfjord : Finsbo-Bornö	0.02	0.02	> 0.05
Gullmarfjord : Finsbo-Långesand	0.02	—	—
Gullmarfjord : Bornö-Ellösfjord	> 0.05	0.05	> 0.05
Ellösfjord-Stigfjord	> 0.05	> 0.05	> 0.05
Stigfjord-Vendelsöfjord	> 0.05	> 0.05	> 0.05
Vendelsöfjord-Falkenb. - 1 m	> 0.05	0.01	> 0.05
Falkenberg-Laholmsb. - 1 m	> 0.05	< 0.001	< 0.02
Laholmsb.-Skäldervik - 1 m	> 0.05	0.05	0.025
Skäldervik-Råå	> 0.05	0.025	> 0.05
Råå-Lommabukt	> 0.05		
Ystad-Örnahusen	> 0.05	> 0.05	0.01
Trossö-Gullmarfjord (Finsbo)	0.001	0.04	> 0.05
Råå-Ystad	0.001	0.02	0.03
Kilesand-Ystad	0.001	< 0.001	< 0.001