



HAL
open science

MODALITES DE LA REPRODUCTION DE GOBIUS NIGER (TELEOSTEI, GOBIIDAE) DANS UNE LAGUNE MÉDITERRANÉENNE

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

► **To cite this version:**

J.-C Joyeux, J.-A Tomasini, J.-L Bouchereau. MODALITES DE LA REPRODUCTION DE GOBIUS NIGER (TELEOSTEI, GOBIIDAE) DANS UNE LAGUNE MÉDITERRANÉENNE. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1992, pp.1-13. hal-03044220

HAL Id: hal-03044220

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03044220v1>

Submitted on 7 Dec 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

MODALITÉS DE LA REPRODUCTION DE *Gobius niger* (TELEOSTEI, GOBIIDAE) DANS UNE LAGUNE MÉDITERRANÉENNE

Reproductive cycle of Gobius niger (Teleostei, Gobiidae) in a Mediterranean Brackish Lagoon

J.-C. JOYEUX, J.-A. TOMASINI et J.-L. BOUCHEREAU

Laboratoire d'Ichthyologie, Département Biologie, évolution, environnement, Université de Montpellier II Sciences et Techniques du Languedoc, place E. Bataillon, case 102, 34 095 Montpellier cedex 5

GOBIIDAE
MÉDITERRANÉE
REPRODUCTION
PHOTOPÉRIODE
TEMPÉRATURE

RÉSUMÉ – Dans la lagune de Mauguio, sur les côtes méditerranéennes françaises, 5092 *Gobius niger* Linné, 1758 ont été échantillonnés entre septembre 1985 et décembre 1989. Tous les Poissons ont été sexés et mesurés. Chaque individu a été pesé de même que leur masse éviscérée, celles du foie et des gonades. En 1989, les masses sèches de l'animal éviscéré, du foie et des gonades ont été mesurées. Les rapports gonosomatiques et hépatosomatiques, humides et secs, ont été calculés, ainsi que les facteurs de condition. Les taux de matière sèche de la masse éviscérée, du foie et des gonades ont été estimés. Les moyennes ont été calculées pour chaque mois selon le sexe. Il apparaît que la lumière et la température interagissent sur le développement gonadique de *G. niger*. La reproduction est réalisée à des températures égales ou supérieures à 12 °C et à des photopériodes voisines ou supérieures à 12 heures. En fin de saison de ponte, la température semble être le facteur dominant pour le maintien d'une activité reproductrice. L'utilisation de réserves, essentiellement stockées dans le foie, au début et au cours de la reproduction, est importante, surtout chez les femelles. La condition, particulièrement faible au printemps, laisse suggérer une certaine mortalité à cette époque pour les deux sexes. On peut, par ailleurs, estimer qu'une femelle est apte à pondre lorsqu'elle présente un rapport gonosomatique supérieur ou égal à 18 pour cent.

GOBIIDAE
MEDITERRANEAN SEA
REPRODUCTION
PHOTOPERIOD
TEMPERATURE

ABSTRACT – In the brackish lagoon of Mauguio, on the French Mediterranean coast, 5092 *Gobius niger* Linné, 1758 were caught with trap-nets between September 1985 and December 1989. All fishes were sexed and measured. Each individual was weighed and carcass, liver and gonad mass were also determined. For 1989 samples, dry weights of carcass, liver and gonads were measured. Wet and dry gonosomatic and hepatosomatic indices, and condition factors were calculated. Rates of dry material for carcass, liver and gonads were estimated. At least, means were calculated for each sex and each month. It appears that light and temperature have a large influence on gonadal development of *G. niger*. This fish achieves reproduction when temperature is equal to or higher than 12 °C and day length at least 12 hours. During the last part of the breeding season, temperature seems to be the dominant factor in promoting reproductive activity. Utilization of energy reserves, stored predominantly in the liver, is important at the beginning or during the season of reproduction, particularly for females. The condition is very low in spring for both sexes and suggests some mortality at this period. Statistically, a female can spawn when her gonosomatic index exceeds 18 per cent.

INTRODUCTION

Si le cycle reproductif de nombreux Gobies est plus ou moins bien connu (Miller, 1984), peu d'auteurs se sont attachés à déterminer l'influence des facteurs climatiques, comme la température ou la photopériode, sur la reproduction de ces Poissons. Dans la région atlanto-méditerranéenne en particulier, la corrélation entre ces phénomènes n'a été étudiée que par Moiseyeva et Rudenko (1979). C'est à De Vlaming que l'on doit la plus grande contribution dans ce domaine (1971, 1972a, b, c, d) au sujet de la régulation du cycle sexuel du Gobiidé *Gillichthys mirabilis* des côtes nord-américaines du Pacifique. Cet auteur a principalement axé ses recherches sur l'influence de la température et de la photopériode sur la régulation de la reproduction, sans négliger les autres facteurs pouvant agir sur les phénomènes reproductifs. L'alimentation, l'utilisation de réserves ou l'âge de l'animal (Guitel, 1892; De Vlaming, 1971; Munroe et Lotspeich, 1979; Joyeux *et al.*, 1991 a, b) peuvent notamment jouer des rôles importants. Ces deux types de facteurs, abiotiques et biotiques, agissent en synergie et influent à tous les niveaux de la reproduction : âge de première maturité sexuelle, fécondité, date et durée de la période de ponte, nombre d'ovipositions par les femelles, etc.

Pour étudier ces aspects, nous avons utilisé comme modèle le Gobie noir *Gobius niger* Linné, 1758. C'est un Gobiidé pouvant atteindre 165 mm de longueur totale (Fabi et Giannetti, 1984) et l'âge de 5 ans (Fabi et Giannetti, 1984; Nash, 1984). Présent sur le littoral atlantique de la Norvège à la Mauritanie, il vit aussi sur les deux rives de la Méditerranée et en mer Noire (Miller, 1986). La reproduction de cette espèce a été étudiée, succinctement, en Atlantique par Le Menn (1974), Vaas *et al.* (1975), Nash (1984) et Vesey et Langford (1985) et en Méditerranée par Joyeux *et al.* (1991b et c), particulièrement en ce qui concerne la fécondité, le sex ratio et le nombre de pontes.

MILIEU, MATÉRIEL ET MÉTHODES

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

Entre septembre 1985 et décembre 1989, 5092 *G. niger*, 2441 mâles et 2651 femelles, ont été capturés dans la lagune de Mauguio. Les échantillonnages proviennent des débarquements des pêches professionnelles. Celles-ci sont effectuées à l'aide d'un filet fixe : la capéchade, sorte de grand verveux à maille de 4 à 10 mm (Bouchereau *et al.*, 1989).

Après avoir sexé tous les Poissons, la longueur totale (Lt) de chacun d'eux a été mesurée; l'individu entier (MP), les gonades (MG), le foie (MF) et l'animal éviscéré (MV) ont ensuite été pesés. Chez les mâles, les vésicules séminales ne sont pas prises en compte dans la masse des testicules. Les mesures sont précises au cg près entre septembre 1985 et décembre 1987, au mg près durant le reste de l'étude.

Au cours de l'année 1989, et consécutivement aux mesures précédentes, après avoir été dilacérés, les carcasses, foies et gonades de 1519 individus (835 ♂ et 684 ♀) ont été déshydratés en enceinte thermostatée à 70 °C jusqu'à masse constante. Les masses sèches de l'animal éviscéré (MVS), du foie sec (MFS) et des gonades sèches (MGS) ont été mesurées au mg.

A partir des masses humides, on a calculé les rapports gonosomatiques ($RGS=100.MG/(MP-MG)$) et hépatosomatiques ($RHS=100.MF/(MP-MF)$) individuels.

A partir des masses sèches, on a déterminé les taux de matière sèche de la masse éviscérée ($TC=100.MVS/MV$), du foie ($TF=100.MFS/MF$) et des gonades ($TG=100.MGS/MG$), les rapports gonosomatique sec ($RGSs=100.MGS/MVS$) et hépatosomatique sec ($RHSs=100.MFS/MVS$) de chaque individu.

Pour la détermination du facteur de condition individuel K, qui correspond au rapport de la masse réelle observée M_o d'un Poisson par la masse théorique M_t (M_o/M_t), plusieurs expressions sont habituellement employées : $K = M_o/\text{longueur}^3$ (Fulton, 1911; Bauchot et Bauchot, 1978), expression qui suppose que la croissance est allométrique; $K = M_o/\text{longueur}^b$; $K = M_o/a.\text{longueur}^b$ (Le Cren, 1951), les paramètres a et b étant tirés des relations longueur - masse. Mais chacune de ces méthodes présente des inconvénients, surtout si des comparaisons entre échantillons sont à faire : ignorance d'une croissance allométrique dans le cas du coefficient de Fulton, dépendance à l'égard de l'échantillonnage (nombre relatif de petits et grands animaux dans les échantillons, influence de l'importance numérique des échantillons lors du calcul de a et b), non prise en compte d'éventuelles modifications allométriques temporaires. Il nous a donc paru judicieux d'intégrer une correction éventuelle au calcul du coefficient de condition permettant de

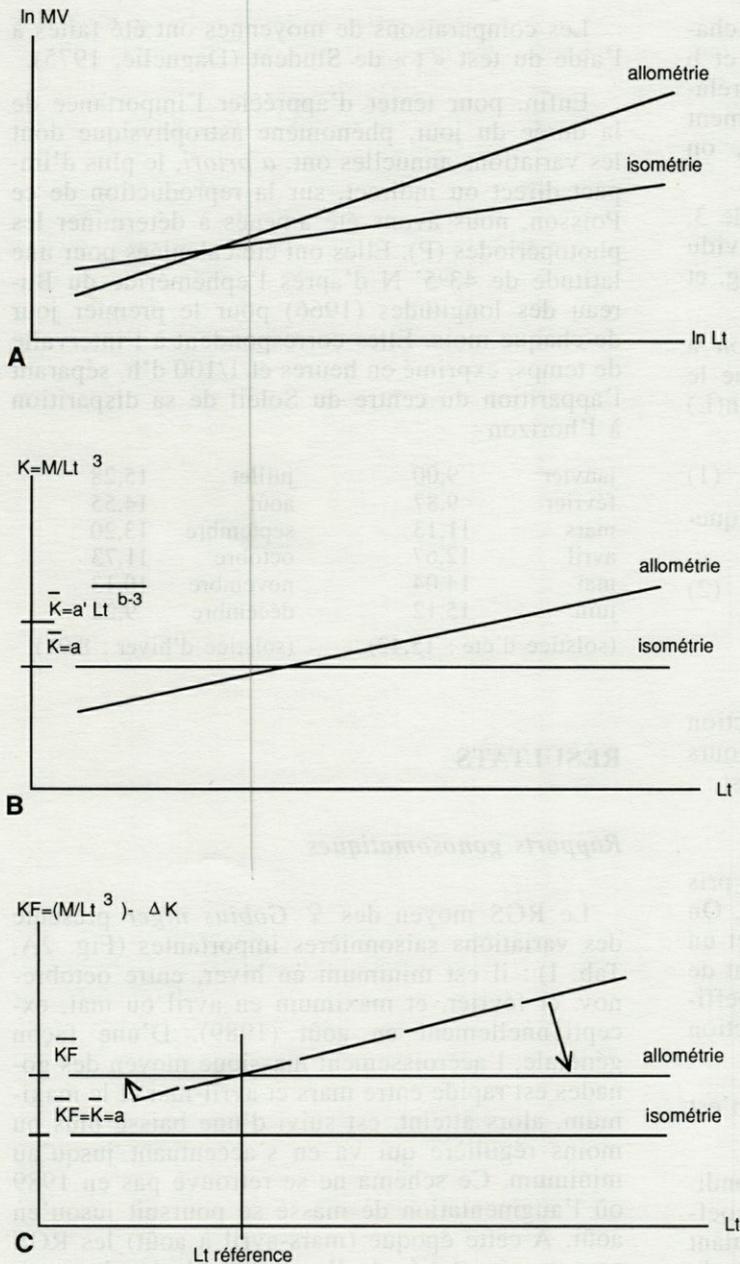


Fig. 1. - Représentation schématique des différentes étapes suivies dans l'élaboration du coefficient corrigé de condition. A, relations théoriquement observées entre la taille et la masse des individus pour des croissances iso- et allométriques; B, relations théoriquement attendues entre la taille et le coefficient de Fulton; C, relations théoriquement réalisées par la correction.

Schematic representation of the different stages for elaboration of corrected condition coefficient. A, relations theoretically observed between size and mass of individuals for iso- and allometric growth; B, relations theoretically considered between size and Fulton coefficient; C, relations theoretically realized by the correction.

supprimer la variation de K suivant la taille. Celle-ci consiste à horizontaliser la droite $K=f(Lt)$ par rapport à une référence constante, ce qui permet alors d'établir des comparaisons à taille égale (équivalente), même s'il y a très peu d'individus pour le sexe, le mois et la classe de taille considérée. Le raisonnement est le suivant : pour comparer des échantillons dont les distributions de taille et les degrés d'allométrie sont différents (Fig. 1A), et donc pour lesquels les droites $K=f(Lt)$, lorsque b est différent de 3, ne sont pas horizontales et donc que la condition moyenne K de l'échantillon dépend directement du nombre relatif de grands et de petits individus (Fig. 1B), il peut se révéler utile d'horizontaliser les droites par rapport à une longueur constante (Fig. 1C). On

pourra alors, quelle que soit l'importance de l'échantillon, la distribution des tailles à l'intérieur de celui-ci ou la valeur de b , comparer le K corrigé (KF) avec n'importe quel autre KF . Ceci revient à considérer tous les individus comme ayant la longueur de référence et à suivre l'évolution au cours du temps de KF pour une seule classe de taille. Evidemment, le choix de la longueur de référence n'est pas innocent et une autre longueur aurait fourni des résultats différents puisque le pivot n'est plus situé au même endroit. La référence que nous avons choisie, 70 mm Lt , nous a paru être celle qui apportait le plus d'information. Elle correspond, en effet, à une taille bien représentée chez les individus 1⁺ au cours de l'ensemble de leur première saison de ponte (Joyeux *et al.*, 1991 c).

Dans un premier temps, on détermine pour chaque mois et selon le sexe, les paramètres a et b de la relation taille-masse $MV=a.Lt^b$. La corrélation entre $\ln(MV)$ et $\ln(Lt)$ étant statistiquement significative, dans tous les cas traités ici, on compare b à 3.

Si b n'est pas significativement différent de 3, au seuil de 0,05, on utilise pour chaque individu la formule $K=MV.10^5/Lt^3=KF$ avec MV en mg, et Lt en mm (valeurs observées).

Si b est statistiquement différent de 3, on a théoriquement, c'est-à-dire en considérant que le coefficient de corrélation entre $\ln(M)$ et $\ln(L)$ égale 1 :

$$K=M.10^5/L^3, \text{ donc : } M=K.L^3/10^5 \quad (1)$$

de même, avec la régression on a théoriquement :

$$M=a.L^b=a.L^3.L^x \text{ avec } x=b-3 \quad (2)$$

d'où, d'après (1) et (2) :

$$K.L^3/10^5=a.L^3.L^x \text{ et } K=a.10^5.L^x$$

Donc, la variation théorique de K en fonction de la taille de l'individu (en considérant toujours que la corrélation entre $\ln(M)$ et $\ln(L)$ =1) est :

$$\Delta K=a.10^5.\Delta L^x=a.10^5.(L^x_{\text{individu}}-L^x_{\text{référence}})$$

Rappelons que, dans tous les cas, on a pris comme taille de référence ($L_{\text{référence}}$) 70 mm. On a donc, pour chaque individu, pour un mois et un sexe donné et connaissant a et x , le coefficient de condition final corrigé KF qui est égal au coefficient individuel de Fulton moins la correction théorique individuelle :

$KF=K-\Delta K=MV/Lt^3-\Delta K$ avec $\Delta K=0$ si b n'est pas différent de 3.

De même, on a calculé un coefficient de condition sec de la masse éviscérée (KVS) et un coefficient composite de condition (KFS) en cumulant les masses sèches de l'animal éviscéré (MVS), du foie (MFS) et des gonades (MGS). Comme précédemment, si les coefficients b des régressions entre masses et tailles ne sont pas statistiquement différents de 3 pour un mois et un sexe donnés, on utilise le coefficient tel quel. Sinon on effectue, comme précédemment, une correction.

Les valeurs moyennes de RGS, RHS, TC, TF, TG, RGSs, RHSs, KF, KVS et KFS ont été calculées pour chaque mois et chaque sexe à partir des valeurs individuelles. Le taux de matière sèche des gonades, TG, a par ailleurs, été mis en relation avec le rapport gonosomatique, RGS, chez les ♀ capturées entre mars et août 1989, mois au cours desquels les RGS ne présentent pas de variations en fonction de la taille de l'animal (Joyeux *et al.*, 1991b). La relation obtenue est de la forme :

$$RGS=0,6541.RGSs+0,156(r^2=0,891; n=391)(3)$$

Les comparaisons de moyennes ont été faites à l'aide du test « t » de Student (Dagnelie, 1975).

Enfin, pour tenter d'apprécier l'importance de la durée du jour, phénomène astrophysique dont les variations annuelles ont, *a priori*, le plus d'impact direct ou indirect, sur la reproduction de ce Poisson, nous avons été amenés à déterminer les photopériodes (P). Elles ont été calculées pour une latitude de 43°5' N d'après l'éphéméride du Bureau des longitudes (1966) pour le premier jour de chaque mois. Elles correspondent à l'intervalle de temps, exprimé en heures et 1/100 d'h, séparant l'apparition du centre du Soleil de sa disparition à l'horizon :

janvier	9,00	juillet	15,28
février	9,87	août	14,55
mars	11,13	septembre	13,20
avril	12,67	octobre	11,73
mai	14,04	novembre	10,13
juin	15,12	décembre	9,22
(solstice d'été : 15,42)		(solstice d'hiver : 8,97)	

RÉSULTATS

Rapports gonosomatiques

Le RGS moyen des ♀ *Gobius niger* présente des variations saisonnières importantes (Fig. 2A, Tab. I) : il est minimum en hiver, entre octobre-nov. et février, et maximum en avril ou mai, exceptionnellement en août (1989). D'une façon générale, l'accroissement massique moyen des gonades est rapide entre mars et avril-mai et le maximum, alors atteint, est suivi d'une baisse plus ou moins régulière qui va en s'accroissant jusqu'au minimum. Ce schéma ne se retrouve pas en 1989 où l'augmentation de masse se poursuit jusqu'en août. A cette époque (mars-avril à août) les RGS sont représentatifs de l'ensemble de la phase reproductrice de l'espèce dans la lagune. En effet, tous les individus capturés sont en reproduction et il n'y a pas de variation du RGS en fonction de la taille (Joyeux *et al.*, 1991b). De telles différences entre grands et petits animaux n'existent qu'en septembre et surtout octobre et sont dues, pour une faible part, au recrutement dans les pêches de rares individus 0⁺ (Joyeux *et al.*, 1991c) et, essentiellement, à l'arrêt précoce de la ponte des individus 1⁺ en fin de première reproduction (Joyeux *et al.*, 1991b).

Chez les ♀, la ponte est fractionnée (batch-spawning) et la baisse de RGS après le maximum printanier n'est pas indicatrice du début de l'activité de ponte mais de son accélération. La ponte peut commencer bien avant, mais le pourcentage de reproducteurs, la relative faiblesse de la masse ovocytaire évacuée à chaque fois et la

	J	F	M	A	M	J	Jt	At	S	O	N	D
1985												
n	-	-	-	-	-	-	-	-	22	29	149	43
RGSmax	-	-	-	-	-	-	-	-	1,41	1,07	2,96	1,09
RGSmoy	-	-	-	-	-	-	-	-	0,59	0,43	0,39	0,421
σ	-	-	-	-	-	-	-	-	0,37	0,25	0,33	0,23
n	-	-	-	-	-	-	-	-	84	37	83	15
RGSmax	-	-	-	-	-	-	-	-	13,74	17,1	4,97	1,78
RGSmoy	-	-	-	-	-	-	-	-	4,43	3,72	0,81	1,01
σ	-	-	-	-	-	-	-	-	4,80	4,80	0,57	0,36
1986												
n	7	15	143	124	205	32	105	20	51	15	30	30
RGSmax	3,74	0,88	4,07	5,15	4,35	3,08	4,05	1,53	1,19	0,80	1,08	0,89
RGSmoy	0,94	0,49	0,93	1,21	0,97	0,95	0,89	0,80	0,39	0,30	0,40	0,35
σ	1,24	0,21	0,67	0,67	0,76	0,51	0,68	0,32	0,28	0,24	0,21	0,20
n	14	9	114	397	221	92	158	10	56	23	33	29
RGSmax	3,71	1,66	3,67	26,46	28,64	22,94	24,87	15,91	23,02	1,37	1,88	1,33
RGSmoy	1,43	1,14	3,67	14,03	10,58	11,69	9,86	8,64	5,27	0,76	0,87	0,90
σ	0,75	0,51	4,06	6,73	7,30	6,02	5,81	5,39	5,60	0,29	0,38	0,26
1987												
n	-	30	36	30	10	9	30	28	30	14	27	-
RGSmax	-	0,94	1,25	2,31	2,51	2,14	1,98	6,52	1,41	0,81	0,71	-
RGSmoy	-	0,37	0,55	1,01	1,51	1,01	1,00	0,84	0,48	0,27	0,29	-
σ	-	0,23	0,30	0,38	0,54	0,55	0,40	0,35	0,39	0,20	0,24	-
n	-	29	30	30	17	19	30	30	30	22	28	-
RGSmax	-	2,94	6,95	29,55	25,75	23,28	26,88	25,65	19,75	21,90	1,83	-
RGSmoy	-	1,17	2,67	9,30	11,51	8,41	10,05	11,62	8,57	7,26	0,77	-
σ	-	0,62	1,62	7,30	6,77	6,59	6,81	6,42	6,03	7,50	0,49	-
1988												
n	76	26	36	13	7	7	18	23	20	-	8	16
RGSmax	2,00	1,13	3,00	2,14	4,56	2,54	1,72	1,53	1,08	-	0,55	0,82
RGSmoy	0,77	0,52	0,73	1,32	1,74	1,30	0,74	0,88	0,44	-	0,26	0,43
σ	0,39	0,29	0,56	0,45	1,28	0,52	0,35	0,28	0,32	-	0,22	0,22
n	51	27	19	39	8	18	17	29	29	-	-	16
RGSmax	3,65	3,06	15,18	29,20	25,56	23,63	25,70	20,70	20,38	-	-	1,31
RGSmoy	1,33	1,51	2,62	10,09	19,22	15,73	11,54	11,22	6,21	-	-	0,46
σ	0,71	0,50	3,25	8,32	4,38	7,12	7,28	5,46	6,69	-	-	0,38
1989												
n	44	48	101	63	82	74	44	93	28	104	163	83
RGSmax	1,02	1,39	2,13	4,72	4,10	2,80	2,11	2,57	1,49	1,47	1,42	3,81
RGSmoy	0,37	0,52	0,75	0,95	0,86	0,86	0,97	1,09	0,57	0,36	0,35	0,45
σ	0,30	0,33	0,34	0,82	0,66	0,55	0,47	0,51	0,44	0,24	0,22	0,45
n	36	38	52	62	58	91	70	97	42	95	76	40
RGSmax	2,60	10,53	27,74	26,07	33,72	27,66	28,38	29,08	25,08	21,42	8,90	5,01
RGSmoy	1,08	1,78	7,73	9,88	9,94	11,53	11,86	13,41	6,78	2,21	0,79	0,88
σ	0,71	2,16	8,39	7,43	7,00	7,12	7,26	7,97	7,88	4,37	1,04	0,94

Tabl. I. – Rapports gonosomatiques mensuels moyens et maximums chez les ♂ et les ♀ *Gobius niger* (n : nombre d'individus; RGSmoy : RGS moyen; RGSmax : RGS maximum, σ : écart-type. En italiques : ♀).

Monthly mean and maximum gonosomatic ratio (RGS) for ♂ and ♀ *Gobius niger* (RGSmoy : mean RGS; RGSmax : maximum RGS; σ : standard deviation. italics : ♀).

	J	F	M	A	M	J	Jt	At	S	O	N	D
1985												
RHSmoy	-	-	-	-	-	-	-	-	2,87	3,39	5,12	4,60
σ	-	-	-	-	-	-	-	-	1,74	1,82	1,26	1,13
RHSmoy	-	-	-	-	-	-	-	-	1,65	2,53	4,56	4,70
σ	-	-	-	-	-	-	-	-	0,50	1,02	1,13	1,86
1986												
RHSmoy	3,36	4,17	2,60	2,87	2,73	2,51	3,04	3,82	3,38	3,95	2,98	3,82
σ	1,48	1,02	1,16	1,30	1,11	0,90	0,96	1,35	1,49	1,19	1,27	1,61
RHSmoy	2,74	3,13	2,86	1,91	2,22	2,05	2,27	2,72	2,28	3,57	2,80	3,34
σ	1,05	1,38	1,02	0,81	1,00	0,67	0,88	1,11	1,49	1,63	0,97	1,34
1987												
RHSmoy	-	3,12	1,84	2,63	2,64	2,91	3,69	3,21	3,02	2,85	3,72	-
σ	-	1,32	0,83	1,07	0,77	1,04	1,04	1,19	1,03	1,02	1,27	-
RHSmoy	-	3,38	2,33	2,65	2,91	2,65	2,52	2,57	1,96	2,12	4,04	-
σ	-	0,88	0,91	0,97	0,80	1,25	1,08	1,09	0,56	1,22	1,66	-
1988												
RHSmoy	2,39	1,26	1,69	3,19	2,32	3,07	3,78	2,86	3,74	-	4,71	3,61
σ	0,83	0,61	0,70	0,88	0,88	0,43	1,46	0,71	1,26	-	0,99	1,49
RHSmoy	2,26	1,61	2,21	2,23	2,60	2,59	2,14	1,74	2,40	-	-	4,26
σ	0,65	0,95	0,88	0,85	1,29	0,81	0,76	0,95	1,09	-	-	0,38
1989												
RHSmoy	3,13	3,65	3,18	2,42	2,79	3,80	3,82	4,19	3,84	4,52	4,75	4,00
σ	0,30	0,33	0,34	0,82	0,66	0,55	0,47	0,51	0,44	0,24	0,22	0,45
RHSmoy	3,30	3,14	2,52	2,09	2,63	2,62	2,74	3,08	3,05	3,86	4,63	4,18
σ	1,49	1,42	2,00	1,23	1,20	1,53	1,25	1,45	1,63	1,63	1,31	1,24

Tabl. II. – Rapports hépatosomatiques moyens mensuels chez les ♂ et les ♀ *Gobius niger* (RHSmoy : RHS moyen; σ : écart-type. En italiques : ♀).

Monthly mean hepatosomatic ratio (RHS) for ♂ and ♀ *Gobius niger* (RHSmoy : mean RHS; σ : standard deviation. italics : ♀).

vitesse de rematuration empêchent la détection du phénomène. Ainsi, en 1989, la ponte a débuté dès mars pour quelques individus, l'ensemble de la population se reproduisant à partir d'avril (Joyeux *et al.*, 1991b). Elle s'est ensuite poursuivie jusqu'en septembre et même octobre pour les plus grands individus. L'extension temporelle de la période de reproduction au cours de cette année est parfaitement corrélée avec l'existence de

RGS individuels voisins ou supérieurs à 20 % : ces RGS indiquent une ponte imminente vu l'état d'hydratation des ovocytes des individus caractérisés par de tels RGS. Par comparaison avec les autres années (Tabl. I), on peut estimer que la reproduction s'effectue pour la majorité des individus de la population entre avril et septembre pour les années 1986 à 1989.

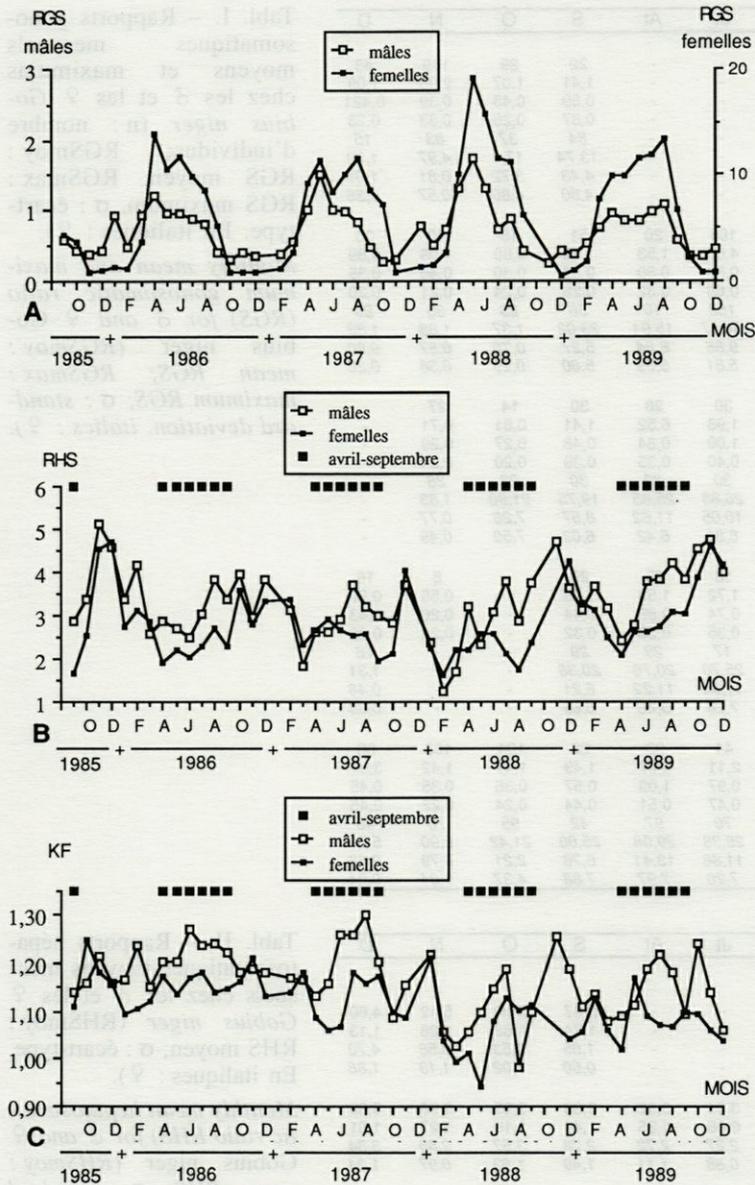


Fig. 2. - Evolution mensuelle des : A, rapports gonosomatiques (RGS); B, rapports hépatosomatiques (RHS) et C, des coefficients de condition corrigés (KF) moyens pour les mâles et les femelles *Gobius niger* (les carrés indiquent la période estivale : avril à septembre).
 Monthly changes in : A, mean gonosomatic ratio (RGS); B, hepatosomatic ratio (RHS) and C, corrected condition factor (KF) for male and female *Gobius niger* (squares indicate « summer » period : April to September).

La saison de reproduction dans la lagune s'étend donc de mars-avril à septembre-octobre.

D'une façon générale, le RGS des ♂ (Fig. 2A) suit le même schéma d'évolution dans le temps que celui des ♀ mais l'amplitude des variations est moindre que chez ces dernières et ses valeurs sont environ 10 fois plus faibles. Les RGS moyens maximums sont compris entre 1,09 et 1,74 % et sont caractéristiques des poissons ♂ nidificateurs chez lesquels il y a peu de perte spermatique lors de la fécondation (Lejeune, 1985).

Rapports hépatosomatiques

Chez les ♀, les variations annuelles du RHS moyen sont cycliques (Fig. 2B, Tab. II) et inversement corrélées aux variations du RGS moyen. Ainsi, les RHS sont importants entre les périodes

de ponte et faibles au cours de la saison de reproduction.

Le RHS des ♂ (Fig. 2B) évolue, lui aussi, inversement au RGS : il est important quand les gonades sont peu développées. Néanmoins, après une baisse brutale en début de saison de reproduction, il s'améliore au cours de la saison de reproduction. Durant celle-ci, il est toujours nettement supérieur à celui des ♀, contrairement à ce qu'observe De Vlaming (1971) chez *Gillichthys mirabilis* : les RHS sont beaucoup plus importants chez les ♀ que chez les ♂ en début de période de reproduction. Ils diminuent ensuite au cours de la saison de ponte pour les deux sexes.

Coefficient de condition

Tant chez les ♂ que chez les ♀, les variations du coefficient de condition de la carcasse, KF, sont

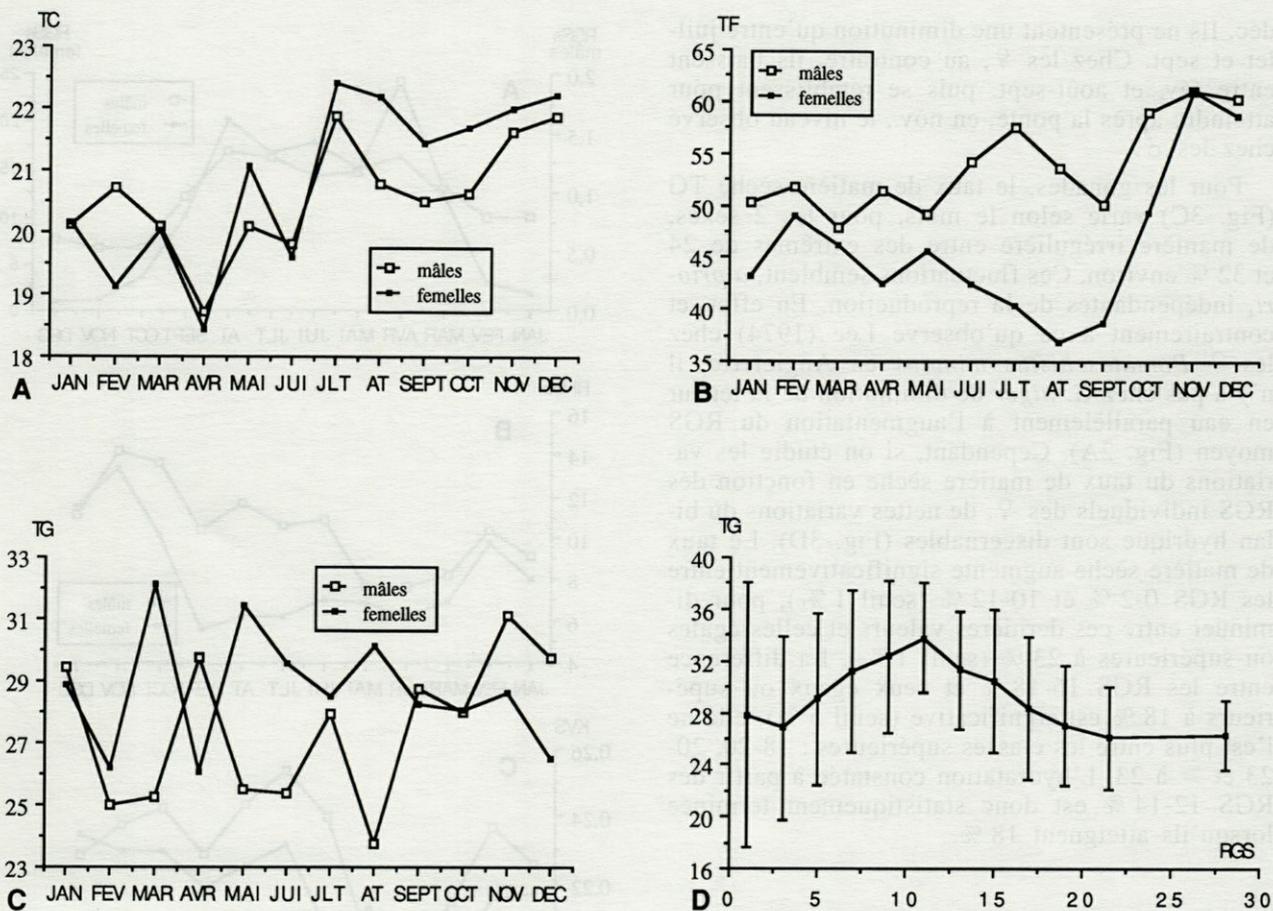


Fig. 3. - Evolutions mensuelles chez les mâles et les femelles *Gobijs niger* des taux moyens de matière sèche de : A, la carcasse (TC); B, du foie (TF); C, des gonades (TG) et D, évolution du taux de matière sèche des ovaires (TG) en fonction du RGS.

Monthly changes, for male and female *Gobijs niger*, in mean dry material rate of : A, carcass (TC); B, liver (TF); C, gonads (TG) and D, evolution of dry mater rate of ovaries (TG) according to RGS.

importantes (Fig. 2C). D'une façon générale, celui des ♂ est supérieur à celui des ♀. La condition de ces dernières, particulièrement faible avant et/ou au début de la saison de ponte, s'améliore au cours de celle-ci puis se dégrade durant les derniers mois de reproduction. Chez les ♂, les plus faibles conditions sont plus nettement à mettre en relation avec le début du développement testiculaire et avec la fin de la reproduction. En effet, le coefficient de condition, qui augmente au cours de celle-ci, subit une très forte baisse entre août et sept.-octobre en 1987, 1988 et 1989. Ce phénomène ne semble pas perdurer car les Poissons connaissent dans les 2 mois qui suivent la fin de la reproduction une amélioration particulièrement importante, quoique passagère, de la condition.

Pour les 2 sexes, malgré les fortes variations saisonnières enregistrées, il apparaît que la condition de *G. niger* diminue au cours des quatre années d'étude. Cette baisse de condition est particulièrement nette chez les ♀ pour lesquelles les maximums de l'année 1989 se situent au niveau des minimums de la période 1985/1986. Au

cours de ces 2 périodes l'amplitude des variations est relativement réduite, alors qu'elle est importante pour les années 1987 et 1988.

Taux de matière sèche

Les variations du taux de matière sèche de la masse éviscérée, du foie et des gonades (Fig. 3A, B et C) fluctuent de façon plus ou moins importante et montrent des différences intersexuelles variables.

La proportion de matière sèche de la masse éviscérée TC (Fig. 3A) fluctue de façon similaire chez les 2 sexes. Néanmoins, après l'importante augmentation constatée entre avril et juillet, les ♂ se caractérisent par un taux inférieur à celui des ♀.

Les évolutions des taux de matière sèche du foie (TF) présentent de nettes différences entre les 2 sexes (Fig. 3B). Chez les ♂, ils sont stables ou en augmentation de janv. à juillet et de sept. à

déc. Ils ne présentent une diminution qu'entre juillet et sept. Chez les ♀, au contraire, ils baissent entre fév. et août-sept. puis se rétablissent pour atteindre après la ponte, en nov., le niveau observé chez les ♂.

Pour les gonades, le taux de matière sèche TG (Fig. 3C) varie selon le mois, pour les 2 sexes, de manière irrégulière entre des extrêmes de 24 et 32 % environ. Ces fluctuations semblent, *a priori*, indépendantes de la reproduction. En effet, et contrairement à ce qu'observe Lee (1974) chez les ♀ *Pomatoschistus minutus* en Angleterre, il n'y a pas chez *G. niger* de diminution de la teneur en eau parallèlement à l'augmentation du RGS moyen (Fig. 2A). Cependant, si on étudie les variations du taux de matière sèche en fonction des RGS individuels des ♀, de nettes variations du bilan hydrique sont discernables (Fig. 3D). Le taux de matière sèche augmente significativement entre les RGS 0-2 % et 10-12 % (seuil 1 ‰), pour diminuer entre ces dernières valeurs et celles égales ou supérieures à 23 % (seuil 1 ‰). La différence entre les RGS 16-18 % et ceux égaux ou supérieurs à 18 % est significative (seuil 5 ‰), elle ne l'est plus entre les classes supérieures : 18-20, 20-23 et \geq à 23. L'hydratation constatée à partir des RGS 12-14 % est donc statistiquement terminée lorsqu'ils atteignent 18 %.

RGS et RHS secs-Coefficients de condition secs

Les rapports gonosomatiques (Fig. 4A) et hépatosomatiques secs (Fig. 4B), permettent de mieux appréhender l'effort reproductif de ces animaux. Dans le cas du Gobie noir, on observe que si les RGS humides et secs des ♀ présentent le même schéma d'évolution (Fig. 2A et 4A), il n'en va pas de même chez les ♂ (Fig. 2A et 4A) pour lesquels le maximum printanier, en avril, est nettement amplifié. Par ailleurs, la distribution de fréquences des RGSs (Fig. 5A) des ♀ capturées entre mars et août montre l'existence de 2 modes distincts, l'un pour les RGSs compris entre 0 et 6 %, l'autre pour ceux compris entre 21 et 27 %. Ils correspondent respectivement à des RGS (humides) de 0,2 à 4,1 % et de 13,9 à 17,8 %, valeurs calculées à l'aide de la relation 3.

Les rapports hépatosomatiques secs (Fig. 4B) mettent en évidence un « mauvais » état du foie limité dans le temps entre mars et mai chez les ♂, mauvais état qui persiste sans amélioration chez l'autre sexe jusqu'en sept. (Fig. 4B). A partir d'oct., les RHSs redeviennent importants et sont égaux pour les 2 sexes dès novembre.

Les variations du coefficient de condition sec de la masse éviscérée, KVS (Fig. 4C), montrent pour les 2 sexes la présence d'un minimum entre mars et mai, beaucoup plus accentué qu'avec les masses humides (Fig. 2C). Celui-ci est suivi d'un

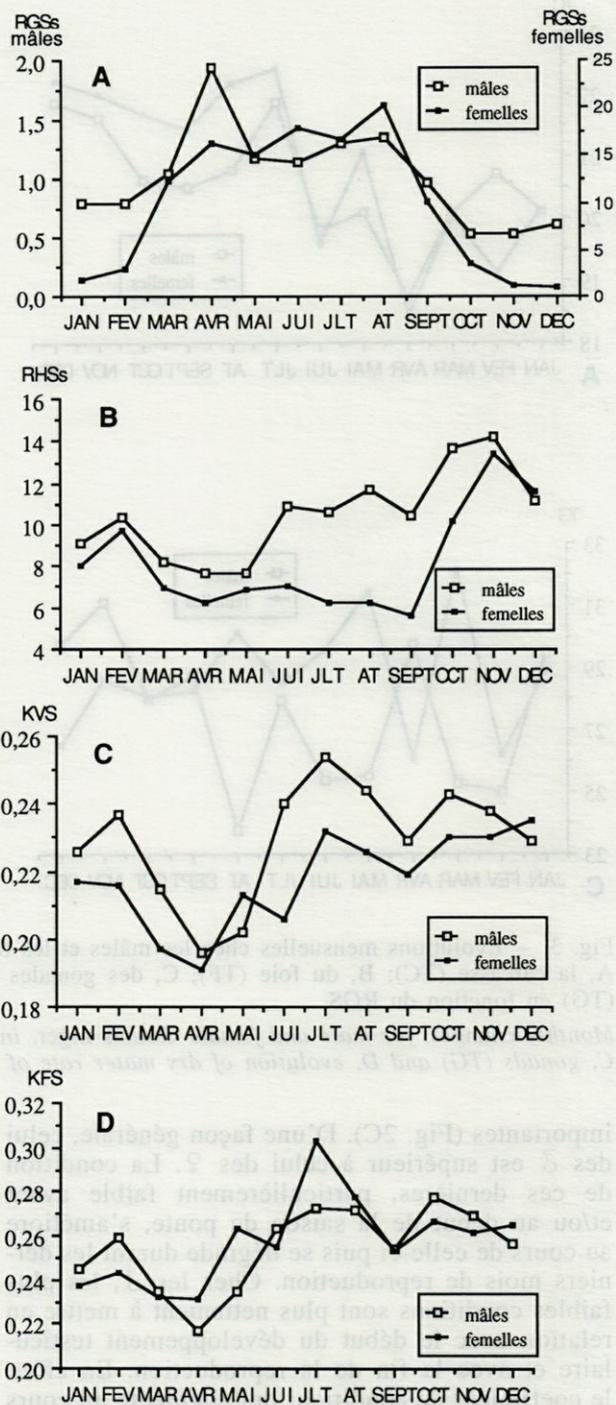


Fig. 4. - Evolution mensuelle chez les mâles et les femelles *Gobius niger* : A, des rapports gonosomatiques secs moyens (RGSs); B, des rapports hépatosomatiques secs moyens (RHSs); C, des coefficients moyens de conditions secs corrigés de la carcasse (KVS); D, des masses sèches cumulées de la carcasse, du foie et des gonades (KFS).

Monthly changes for male and female *Gobius niger* in : A, mean dry gonosomatic ratios (RGSs); B, dry hepatosomatic ratios; C, corrected condition factors of dry carcass (KVS); D, dry cumulated weight carcass, liver and gonad (KFS).

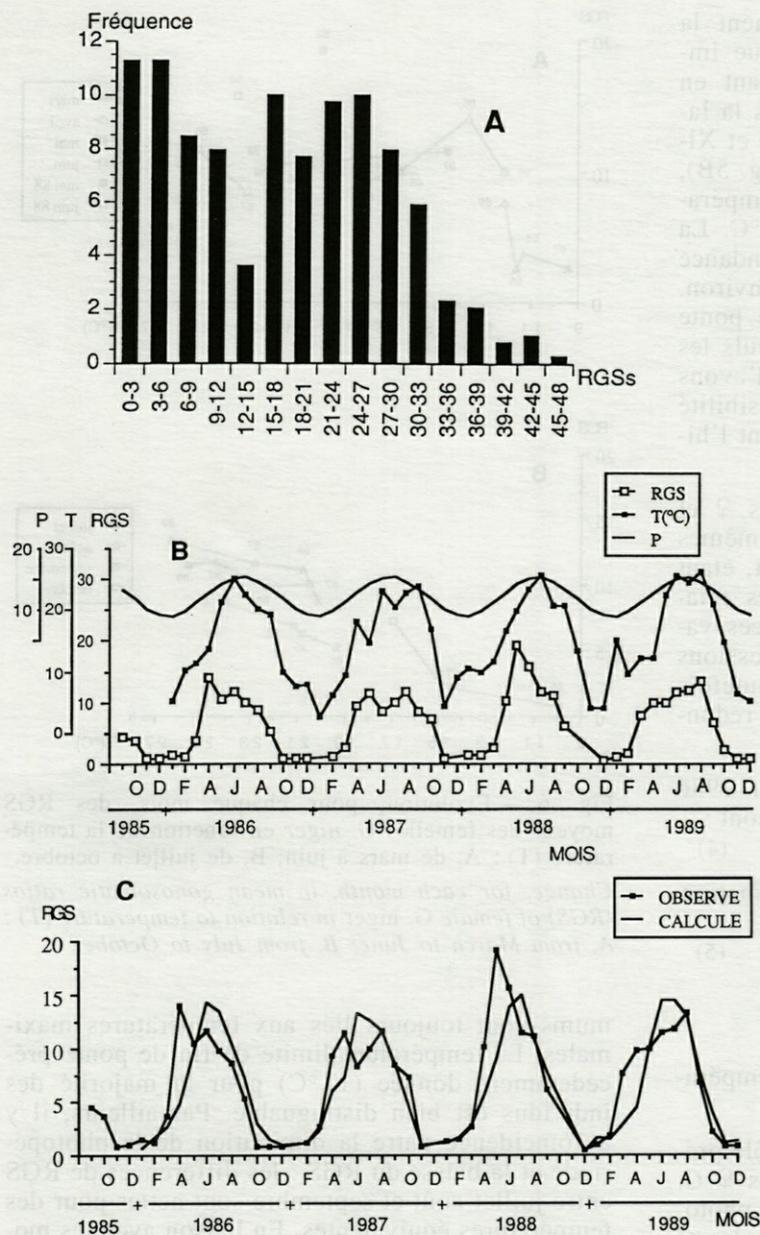


Fig. 5. — A, Distribution de fréquence des rapports gonosomatiques secs (RGSs) des femelles *G. niger* entre mars et août 1989. B, Evolutions mensuelles de la photopériode (P) et de la température dans la lagune de Manguio (T), et des rapports gonosomatiques moyens (RGS) des femelles *G. niger*. C, Evolution mensuelle du RGS moyen des femelles *G. niger* et du RGS calculé à l'aide de la relation: $RGS = LUM^{3,4291} \cdot T^{0,7728} \cdot 1,07 \cdot 10^4$.

A, Frequency distribution of dry gonosomatic ratios (RGSs) of female *G. niger* between March and August 1989. B, Monthly changes in photoperiod (P) and temperature in the lagoon of Manguio (T), and in gonosomatic ratios (RGS) of females *G. niger*. C, Monthly changes in mean RGS of females *G. niger* and calculated RGS from relation: $RGS = LUM^{3,4291} \cdot T^{0,7728} \cdot 1,07 \cdot 10^4$.

rétablissement plus ou moins rapide se poursuivant jusqu'en juillet. Ce coefficient est presque toujours plus faible chez les ♀ que chez les ♂. Son évolution chez ces derniers infirme l'importante dégradation observée en sept. pour les masses vides humides.

Comme le Gobie noir ne présente jamais de graisse mésentérique, quelle que soit la période, et que les teneurs en eau et en lipides du tractus digestif sont stables (si l'on admet que les résultats de Lee (1974) obtenus pour *P. minutus* sont applicables à *G. niger*), on peut supposer que la somme, pour chaque individu, des masses sèches de l'animal éviscéré, des gonades et du foie est le reflet de la condition des animaux malgré l'absence de tube digestif. Les valeurs et variations du KFS (Fig. 4D) sont similaires chez les ♂ et les ♀ et leurs évolutions sont semblables à celle

de la masse vide sèche (KVS). Les minimums sont atteints en mars et/ou en avril et les maximums en juillet et en octobre.

DISCUSSION

Chez *G. niger*, la période de reproduction s'étend de mars ou avril à sept. ou oct. (Fig. 2A et B). Elle coïncide avec la période s'étendant entre les équinoxes de printemps et d'automne, donc lorsque la durée du jour est voisine ou supérieure à 12 h.

Cependant, dans les autres secteurs géographiques étudiés (Le Menn, 1974; Vaas *et al.*, 1975; Nash, 1984; Vesey et Langford, 1985) la saison de reproduction ne couvre pas l'ensemble de cette période inter-équinoxiale et d'autres facteurs que

la lumière doivent être évoqués, notamment la température, qui joue un rôle physiologique important chez les poïkilothermes. En mettant en concordance les températures relevées dans la lagune de Mauguio (C.E.M.A.G.R.E.F., 1989 et Ximenez, comm. pers.) et les RGS des ♀ (Fig. 5B), on note que la ponte coïncide avec des températures de l'eau égales ou supérieures à 12 °C. La fin de celle-ci peut être mise en correspondance avec des températures inférieures à 17 °C environ. Cependant, il n'y a pas d'impossibilité de ponte en fin de saison entre 17 et 12 °C, mais seuls les grands animaux utilisent, comme nous l'avons montré (Joyeux *et al.*, 1991b), cette possibilité pour effectuer un dernier acte de ponte avant l'hiver.

Les relations entre les RGS moyens des ♀ et la durée du jour d'une part, et entre ces mêmes RGS moyens et la température d'autre part, étant statistiquement linéaires, de même que les relations entre les logarithmes népériens des ces valeurs, il est possible de calculer des régressions multiples entre ces variables, en prenant toutefois garde à ce que l'information ne soit pas redondante (régression progressive).

Pour la période s'étendant entre janvier 1986 et décembre 1989, les relations obtenues sont :

$$\text{RGS} = 1,9771 \cdot P^{-17,6598} \cdot T^{0,7410} \quad (4)$$

(la température n'apporte pas d'information supplémentaire)

$$\text{RGS} = P^{3,4291} \cdot T^{0,7728} \cdot 1,07 \cdot 10^4 \quad r^2 = 0,8342 \quad (5)$$

r^2 partiels	$T = 0,166$
	$P = 0,315$

avec P =photopériode (en heures) et T =température (en °C).

La photopériode semble donc jouer un rôle prépondérant sur le développement ovarien des ♀ *G. niger*. L'influence de la température sous photopériode constante, c'est-à-dire pour un mois donné de l'année, apparaît variable selon que celui-ci se situe en « début » ou en « fin » de ponte. Ainsi, au cours de la première moitié de la période de reproduction (Fig. 6A), entre mars et juin, l'importance de celle-ci n'est remarquable que pour des températures relativement peu élevées : le développement gonadique semble induit par la température seuil de 12 °C que nous avons déjà évoquée. Au delà, les variations du RGS ne peuvent être mises en corrélation avec l'évolution de la température et ceux-ci sont compris entre 8,4 et 14,0 %, compte non tenu des mois de mai et juin 1988 qui présentent des valeurs particulièrement élevées résultant vraisemblablement de l'échantillonnage. Au cours de la seconde moitié de la période de ponte, entre juillet et octobre (Fig. 6B), les RGS moyens montrent une nette évolution, plus ou moins linéaire, en fonction de la température pour un mois donné. Les maxi-

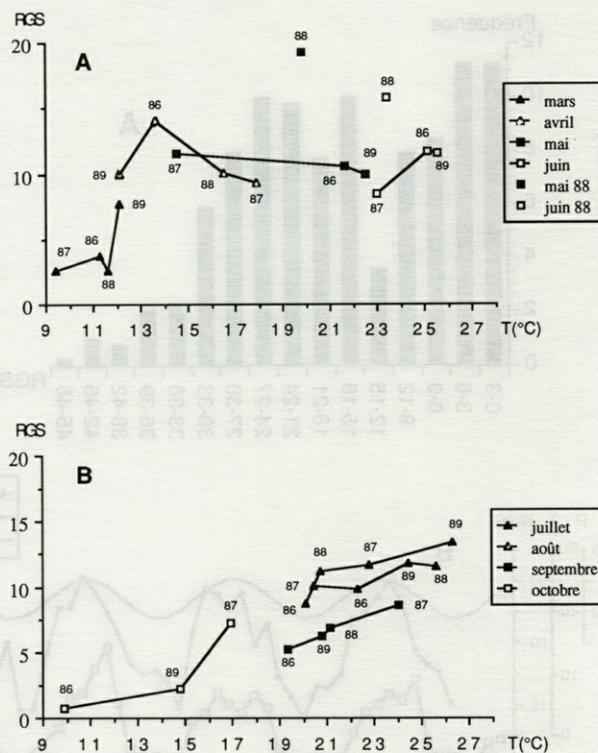


Fig. 6. — Evolution, pour chaque mois, des RGS moyens des femelles *G. niger* en fonction de la température (T): A, de mars à juin; B, de juillet à octobre.

Change, for each month, in mean gonosomatic ratios (RGS) of female *G. niger* in relation to temperature (T): A, from March to June; B, from July to October.

mums sont toujours liés aux températures maximales. La température limite de fin de ponte précédemment donnée (17 °C) pour la majorité des individus est bien distinguable. Par ailleurs, il y a coïncidence entre la diminution de la photopériode et la baisse du RGS : les différences de RGS entre juillet-août et septembre sont nettes pour des températures équivalentes. En liaison avec les modifications climatiques, divers autres phénomènes sont susceptibles de moduler les RGS moyens en fin de saison et pourraient partiellement en expliciter les variations. Parmi ceux-ci, une réduction de la fécondité par acte de ponte (Joyeux *et al.*, 1991b), liée à une éventuelle diminution de taille des ovocytes comme cela a été observé chez *Pomatoschistus microps* (Rogers, 1989), est susceptible de réduire le volume expulsé lors de l'oviposition et donc de réduire les variations massiques des ovaires. Conjointement les petites ♀ tendent, comme nous l'avons déjà signalé, à s'arrêter de pondre de façon plus précoce que les grandes et cette caractéristique pourrait être, *a priori*, d'autant moins marquée que la température est élevée. Le rôle croissant de la température à cette époque où la durée du jour diminue rapidement doit être souligné. Le fait que le RGS moyen maximum enregistré en octobre, qui correspond à

la température maximale pour ce mois, se situe à un niveau voisin ou supérieur à ceux de septembre, alors que la température est de 2 à 6 °C inférieure, indique en effet que les phénomènes précédemment invoqués sont d'autant plus marqués que la saison est avancée.

Ces observations coïncident tout à fait avec les remarques de De Vlaming (1972e) à propos de la régulation du cycle sexuel des Perciformes par l'interaction entre photopériode et température, les effets de chacun des deux facteurs variant avec la saison.

Il faut cependant noter que les observations de De Vlaming (1972 a, b, c, d), Mackay (1974) et Moiseyeva et Rudenko (1979) mettent en exergue une plus grande importance de la température que de la photopériode sur le développement gonadique et la reproduction de diverses espèces de *Gobioidés*. Chez les Poissons étudiés par ces auteurs, la température semble réguler seule la maturation et la ponte (Mackay, 1974; Moiseyeva et Rudenko, 1979) ou la régression gonadique (De Vlaming, 1972 a, b, c, d). Si aucun d'eux n'exclut une influence limitée de la photopériode, seul De Vlaming (1972d) lui attribue un effet favorable, mais pas indispensable, sur la recrudescence gonadique.

Les différences constatées entre les RGS observés et les RGS calculés à l'aide de la relation 5 (Fig. 5 C) semblent donc essentiellement dues au fait que les relations entre la masse des gonades et les conditions climatiques ne sont pas strictement linéaires mais que les deux paramètres agissent en synergie avec une importance variable de chacun. Cependant, le décalage constaté implique l'influence d'autres paramètres.

L'utilisation de métabolites stockés est un des paramètres qui peut expliquer ce décalage. En effet, chaque poussée germinale entraîne une consommation importante d'énergie qui est puisée, suivant les espèces, au niveau du foie et/ou des muscles (Bertin, 1958). Cette énergie est essentiellement stockée sous forme de lipides (Hoar, 1957), avant la pleine maturité. Des informations concernant de tels transferts peuvent être tirées des différents indices calculés à partir des masses sèches car, comme l'ont montré différents auteurs (Iles et Wood, 1965; Brett, 1971; Elliott, 1976), il y a une relation linéaire directe entre la teneur en eau (*i.e.* 1-teneur en matière sèche) et la teneur en lipides du corps, et particulièrement en ce qui concerne les gonades et le foie (Lee, 1974).

Les basses valeurs du RHSs et du KVS (Fig. 4 B, C), notamment en début de saison de ponte, montrent que les transferts du foie et des muscles vers les gonades sont particulièrement importants pour les 2 sexes au printemps. Chez les ♂, la période de ponte estivale ne montre pas de persistance de la mauvaise condition du foie : les RHS et RHSs (Fig. 2B et 4B) augmentent et

la teneur en matière sèche du foie est importante (Fig. 3B). A l'inverse, les ♀ présentent une diminution constante de la teneur en matière sèche du foie au cours de la saison de ponte (Fig. 3B) qui, conjuguée à un RHSs (Fig. 4B) restant très faible durant cette période, indique une utilisation constante des métabolites hépatiques, beaucoup plus importante que chez les ♂.

Par ailleurs, les faibles valeurs du KFS en mars et avril pour les 2 sexes (Fig. 4D), et notamment celui des ♂, montrent qu'il n'y a pas de des transferts entre les différents organes : ce coefficient devrait alors être stable dans le temps. L'accélération métabolique en début de saison due à l'élévation printanière de température et à la dépense énergétique nécessaire aux activités reproductrices n'est pas compensée par l'augmentation de l'activité trophique (Joyeux *et al.*, 1991a) à cette époque. Le très bas niveau atteint par le KFS indique une mauvaise condition en période de pré-ponte ou en début de ponte. Cette mauvaise condition pourrait induire, pour les 2 sexes, une certaine mortalité à cette époque, alors que celle intervenant durant ou après la ponte paraît affecter davantage les ♀ que les ♂ (Joyeux *et al.*, 1991c).

De la correspondance entre la fin de l'hydratation des ovocytes (Fig. 3D), pour une valeur de RGS de 18 %, et la borne supérieure de la 2^e classe modale (Fig. 5A) de la distribution de fréquence des RGSs (21-27 % soit RGS = 13,9-17,8 % d'après la relation 3), on peut en déduire qu'une ♀ *G. niger* est mûre et apte à pondre lorsqu'elle présente un RGS (humide) égal ou supérieur à 18 % ou un RGSs (sec) voisin ou supérieur à 27 %. Si l'on accepte l'hypothèse que le premier mode de la distribution de fréquence des RGSs correspond aux ♀ venant d'effectuer un acte de ponte, on peut alors considérer qu'une fois l'oviposition réalisée, la gonade représente moins de 4,1 % de la masse somatique humide de l'animal (RGSs ≤ 6 %). L'effort reproductif par acte de ponte équivaldrait donc, au minimum, à 16 % de la masse somatique humide et, par conséquent, il serait compris, par saison de reproduction, entre 96 et 128 % de la masse somatique pour six à huit phases de ponte (Joyeux *et al.*, 1991b).

CONCLUSION

Dans les lagunes languedociennes, la reproduction de toute la population de Gobies noirs est réalisée à des températures égales ou supérieures à 12 °C et pour une photopériode voisine ou supérieure à 12 heures. Les individus en fin de première saison de reproduction cessent de pondre lorsque la température de l'eau descend en dessous de 17 °C à l'équinoxe d'automne ou après celui-ci. L'interaction étroite entre ces deux

phénomènes physiques sur la maturation et la ponte n'explique pas, seule, le fait que si cette dernière débute aussi à des températures voisines de 12 °C dans la partie nord de l'aire de répartition (Vaas *et al.*, 1975; Nash, 1984), elle s'interrompt rapidement malgré la persistance ou l'amélioration des conditions climatiques. Dans ces régions, les variations du coefficient b de l'équation $\text{masse} = a \cdot \text{longueur}^b$ (Vaas *et al.*, 1975; Vesey et Langford, 1985) ou du coefficient de condition $K = MP/Lst^3$ (Nash, 1984) sont difficilement interprétables. D'après ces auteurs, les plus faibles valeurs de ces coefficients correspondent à l'ovulation et à la fin de la saison de ponte. Cet état physiologique relativement mauvais exige un arrêt précoce de la reproduction. Cette tactique minimise la mortalité liée à la ponte et permet la reconstitution des réserves énergétiques avant l'hiver : les chances de survie jusqu'au printemps en sont améliorées et les animaux ont suffisamment de réserves pour amorcer la maturation suivante. Dans la lagune de Mauguio, les conditions biotiques, notamment l'abondance de la nourriture, et climatiques moins rudes que dans ces secteurs septentrionaux permettent l'allongement de la période de reproduction, donc des dépenses énergétiques très importantes. Ces dernières sont compatibles avec une condition s'améliorant au cours de la saison et son maintien à un niveau élevé en début d'hiver.

BIBLIOGRAPHIE

- BAUCHOT R. & M.L. BAUCHOT, 1978. Coefficient de condition et indice pondéral chez les Téléostéens. *Cybiu* sér. 3, 4 : 3-16.
- BERTIN L., 1958. Appareil digestif. In : « Traité de zoologie ». P.P. Grasse Ed., Masson & Cie, Paris 13(2) : 1248-1302.
- BOUCHEREAU J.-L., J.-C. JOYEUX & J.-P. QUIGNARD, 1989. Structure de la population de *Pomatoschistus microps* (Kröyer, 1838), Poissons, Gobiidés, dans la lagune de Mauguio (France). *Vie Milieu* 39(1) : 19-28.
- BRETT J.R., 1971. Growth response of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) to different diets and planes of nutrition. *J. Fish. Res. Bd Can.* 28 : 1635-1643.
- BUREAU DES LONGITUDES 1966. Annuaire 1967. Ed. Gauthiers-Villars, Paris : 591 p + appendices.
- C.E.M.A.G.R.E.F., 1989. Suivi de la salinité et de l'état trophique de l'étang de l'or. Rapport de synthèse 1986-1988. Rapport pour le Service Maritime et de Navigation du Languedoc-Roussillon : 37 p.
- DAGNELIE P., 1975. Théories et méthodes statistiques. Presses agronomiques de Gembloux, A.S.B.L. : 463 p.
- DE VLAMING V.L., 1971. The effects of food deprivation and salinity changes on reproductive functions in the estuarine gobiid fish *Gillichthys mirabilis*. *Biol. Bull. biol. Lab., Woods Hole* 141 : 458-471.
- DE VLAMING V.L., 1972a. Reproductive cycling in the estuarine gobiid fish, *Gillichthys mirabilis*. *Copeia* 2 : 278-291.
- DE VLAMING V.L., 1972b. The role of endocrine system in temperature-controlled reproductive cycling in the estuarine gobiid fish, *Gillichthys mirabilis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 41(A) : 697-713.
- DE VLAMING V.L., 1972c. The effects of diurnal thermoperiod on reproductive function in the estuarine gobiid fish, *Gillichthys mirabilis* Cooper. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 9 : 155-164.
- DE VLAMING V.L., 1972d. The effects of temperature and photoperiod on reproductive cycling in the estuarine gobiid fish, *Gillichthys mirabilis*. *U.S. natn. oceanog. atmos. Admn.* 70 : 1137-1152.
- DE VLAMING V.L., 1972e. Environmental control of teleost reproductive cycles : a brief review. *J. Fish Biol.* 4 : 131-140.
- ELLIOTT J.M., 1976. Body composition of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to temperature and ration size. *J. Anim. Ecol.* 45 : 273-289.
- FABI G. & G. GIANETTI, 1984 (1985). Growth parameters of the black goby (*Gobius niger* L.) in the Adriatic sea, based on otoliths reading. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* 29 (8) : 87-90.
- FULTON T.W., 1911. The sovereignty of the sea. Edinburgh and London.
- GUITEL F., 1892. Observations sur les murs de *Gobius minutus*. *Arch. Zool. exp. gen.*, sér. 2, 10 : 499-555.
- HOAR W.S., 1957. The gonad and reproduction. In : « The physiology of fishes -I- Metabolism ». Brown M.E. Ed., Acad. Press Inc. : 447 p.
- ILES T.D. & R.J. WOOD, 1965. The fat-water relationship in North Sea herring (*Clupea harengus*), and its possible significance. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 45 : 353-366.
- JOYEUX J.-C., J.-A. TOMASINI & J.-L. BOUCHEREAU, 1991a. Le régime alimentaire de *Gobius niger* Linné, 1758 (Poisson, Gobiidé) dans la lagune de Mauguio - France. *Ann. Sci. nat.*, sér. 13 (12) : 57-69.
- JOYEUX J.-C., J.-L. BOUCHEREAU & J.-A. TOMASINI, 1991b. Données concernant la reproduction de *Gobius niger* Linné, 1758 (Pisces, Gobiidae) dans la lagune de Mauguio - France : RGS, fécondités, ponte, œufs et larves. *Vie Milieu* 41 (2/3) : 97-106.
- JOYEUX J.-C., J.-L. BOUCHEREAU & J.-A. TOMASINI, 1991c. Croissance et structure démographique de la population de *Gobius niger* Linné, 1757 (Poisson, Téléostéen) dans une lagune nord-méditerranéenne. *Cahiers. Biol. Mar.* 32 : 415-437.
- LE CREN E.D., 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.* 20 (2) : 201-219.
- LEE S.C., 1974. Biology of the sand goby *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Teleostei : Gobioidae) in the Plymouth area. Ph. D. thesis, Bristol.
- LEJEUNE P., 1985. Etude écoéthologique des comportements reproducteurs et sociaux des Labridés médi-

terranéens des genres *Symphodus* Rafinesque, 1810 et *Coris* Lacépède, 1802. *Cah. Ethol. appl.* **5** (2) : 208 p.

LE MENN F., 1974. Some aspects of vitellogenesis in a teleostean fish: *Gobius niger*. *Comp. Biochem. Physiol.* **62 A** : 495-500.

MACKAY N.J., 1974. The reproductive cycle in the fin-tail gudgeon, *Hypseleotris galii*. III- Environmental regulation of vitellogenesis. *Aust. J. Zool.* **22** : 449-456.

MILLER P.J., 1984. The tokology of gobiid fishes. In « Fish reproduction: Strategies and tactics ». G.W. Potts & R.J. Wootton Ed., London, Academic Press : 119 - 253.

MILLER P.J., 1986. Gobioidaei. In « Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean ». Vol. III, Whitehead P.J.P., Bauchot M.L., Hureau J.-C., Nielsen J., Tortonese E. Ed., U.N.E.S.C.O. : 1019 - 1085.

MOISEYEVA Y.B. & V.I. RUDENKO, 1979. The spawning of the round goby, *Gobius melanostomus*, under aquarium condition in winter. *J. Ichthyol.* **18** : 690-692.

MUNROE T.A. & R.A. LOTSPEICH, 1979. Some life history aspects of the seaboard goby (*Gobiosoma ginsburgi*) in Rhode Island. *Estuaries, U.S.A.*, **2** (1) : 22-27.

NASH R.D.M., 1984. Aspects of the biology of the black goby *Gobius niger* L. in Oslofjorden, Norway. *Sarsia* **69** : 55-61.

QUIGNARD J.-P., C. MAZOYER-MAYERE, R. VIANET, R. MAN-WAI & K. BENHARRAT, 1983. Un exemple d'exploitation lagunaire en Languedoc : l'étang de l'or (Mauguio). Pêche et production halieutique. *Science et pêche* **336** : 3-23.

QUIGNARD J.-P., R. MAN-WAI & R. VIANET, 1984. Les poissons de l'étang de Mauguio (Hérault, France) : inventaire, structure des peuplements, croissance et polymorphisme des tailles. *Vie Milieu* **34** (4) : 173-184.

ROGERS S.I., 1989. Seasonal variations in fecundity and egg size of the common goby, *Pomatoschistus microps*. *J. mar. biol.Ass. U.K.* **69** : 535-543.

VAAS K.F., A.G. VLASBLOM & P. DE KEEIJER, 1975. Studies on the black goby (*Gobius niger*, Gobiidae, Pisces) in the Veerse Meer, SW Netherlands. *Netherl. J. Sea Res.* **9** (9) : 56-68.

VESEY G. & T.E. LANGFORD, 1985. The biology of the black goby, *Gobius niger* L., in an English south-coast bay. *J. Fish Biol.* **27** : 417-429.

Reçu le 18 juillet 1991; received July 18, 1991

Accepté le 13 janvier 1992; accepted January 13, 1992