

## Étude de la croissance du mérour *Epinephelus guaza* (Linné, 1758) des côtes tunisiennes

Claude Chauvet

Laboratoire de Biologie Marine, Université de Perpignan, avenue de Villeneuve, 66025 Perpignan Cedex (France).

Reçu le 11 mai 1988, accepté le 15 septembre 1988.

---

Study of the growth of the grouper *Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1758) from the Tunisian coasts.

Chauvet C., *Aquat. Living Resour.*, 1988, 1, 277-288.

### Abstract

The growth of *Epinephelus guaza* was studied in the Sicilo-Tunisian channel area. The parameters of the von Bertalanffy growth equation are:  $L_{\infty} = 114.49$  cm;  $K = 0.0928$ ;  $t_0 = -0.7508$  year. The relationship between length and weight is  $\text{Log } W_t = 3.073 \text{ Log } L_t - 4.377$ . The growth curve has a significant inflexion in the 5th year, related to ovarian maturation. The sex reversal of this protogynous fish, at the population level, takes place between the 9th and 16th years with a maximum at 12 year. From the sex reversal age onwards there is an amplification of the individual length dispersion per each age so it should be impossible to retain growth parameters to distinguish the different populations. Qualitative and quantitative demographic analysis in relation to sexual development might be more significant.

**Keywords :** Fish, *Epinephelus guaza*, growth, Mediterranean sea, Tunisia.

### Résumé

L'étude de la croissance linéaire, rapportée au modèle particulier de von Bertalanffy, de l'espèce *Epinephelus guaza* échantillonnée dans le canal sicilo-tunisien donne :  $L_{\infty} = 114,49$  cm;  $K = 0,0928$ ;  $t_0 = -0,7508$  an, et la relation entre la taille et le poids :  $\text{Log } W_t = 3,073 \text{ Log } L_t - 4,377$ . Le taux de croissance présente un infléchissement significatif à l'âge de 5 ans qui traduit une réorientation de l'allocation énergétique du métabolisme vers une activité gonadique ovogénétique (maturité sexuelle). Ce poisson hermaphrodite protérogynne manifeste ensuite, à l'échelle de la population, une inversion sexuelle qui se produit entre 9 et 16 ans avec un maximum d'intensité à 12 ans. A partir de cette période d'inversion, la dispersion des tailles corporelles à l'intérieur de chaque classe d'âge s'amplifie au point qu'il devient probablement illusoire d'utiliser les paramètres de croissance comme critères d'identification des unités de population. Des critères issus de l'étude du développement sexuel et replacés dans des analyses démographiques qualitatives et quantitatives menées conjointement pourraient se révéler plus performants.

**Mots-clés :** Poisson, *Epinephelus guaza*, croissance, Méditerranée, Tunisie.

---

1950 in Tortonese, 1954). A la lecture des statistiques de captures (FAO) les plus fortes densités de ce mérour se rencontreraient sur les côtes nord et nord-ouest de l'Afrique, de la Tunisie au Sénégal. Par ailleurs, Tortonese (1954) puis Smith (1971) le signalent sur la

*Epinephelus guaza* se rencontre dans l'ensemble de la Méditerranée et mers annexes, exceptée la mer Noire (Tortonese, 1954 et 1967) et sa présence est signalée jusqu'en Manche d'une part (Wheeler *et al.*, 1975) et jusqu'en Afrique du Sud d'autre part (Smith,

côte est de l'Amérique du Sud, mais ces auteurs émettent des réserves sur l'exactitude des déterminations qui ne portent de plus que sur six spécimens.

La biologie des populations d'*E. guaza* est peu connue, sans doute en raison de la difficulté de l'investigation par échantillonnage. Bruslé (1985) donne une revue bibliographique exhaustive des travaux sur cette espèce jusqu'en 1983. L'étude de la dynamique des populations d'*Epinephelus guaza*, volontiers décrit comme un animal sédentaire et territorial, apparaît intéressante car susceptible de constituer un bon modèle d'étude des aires et limites de distribution et de délimitation des unités de population. Par ailleurs, un certain nombre de questions se posent. Pourquoi n'y a-t-il pas de petits mérous sur les côtes françaises métropolitaines? Quelle est l'origine des peuplements au nord du bassin occidental de la Méditerranée? Quelles sont les causes de la raréfaction des peuplements dans ces zones? Comment se fait-il que cette raréfaction s'accompagne d'une augmentation de la taille moyenne dans les populations de survivants?... L'étude de la croissance d'*E. guaza* s'inscrit dans ce cadre. Elle a été entreprise dans un double but; celui d'obtenir des données utilisables en biologie des pêches ainsi qu'en biologie des populations afin d'analyser les démographies locales et de tenter d'utiliser les paramètres de croissance comme critères de distinction entre d'éventuelles populations ou zones unitaires de reproduction. A ce titre, cette étude porte sur un échantillon prélevé dans une zone géographique restreinte.

La croissance linéaire de ce poisson fut successivement étudiée par Rafail *et al.* (1969), Chauvet (1981 a) et Bouain (1984). Le premier auteur a récolté 251 spécimens d'âges compris entre 1 et 7 ans, prélevés lors d'une campagne scientifique de pêche en mer du Levant. Le troisième travail porte sur 109 spécimens d'âges compris entre 1 et 19 ans, échantillonnés dans les ports de pêche de la côte orientale de la Tunisie. Notre précédent travail portait sur 107 exemplaires d'âges compris entre 1 et 36 ans, capturés principalement en pêche sous-marine sur les côtes nord et nord-est de la Tunisie. Il est ici repris et complété.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Bien qu'elles ne soient pas rares, les captures de mérous restent un événement non prévisible. Ce caractère aléatoire fait que la récolte de spécimens auprès des professionnels se prête mal à l'établissement d'un protocole d'échantillonnage. Notre matériel provient presque entièrement de captures effectuées à l'arbalète sous-marine (247 spécimens), un lot complémentaire de 23 individus porte sur des mesures réalisées *in situ* en plongée. L'ensemble de l'échantillonnage comporte donc 270 individus.

Le prélèvement des individus étudiés a été réalisé entre 1977 et 1987. Les tailles des 247 individus capturés à l'arbalète s'échelonnent de 29 à 118 cm et les lieux de capture se répartissent entre la pointe du cap Bon et le cap Serrat (Tunisie du nord). L'échantillon complémentaire réalisé en plongée provient du lac des

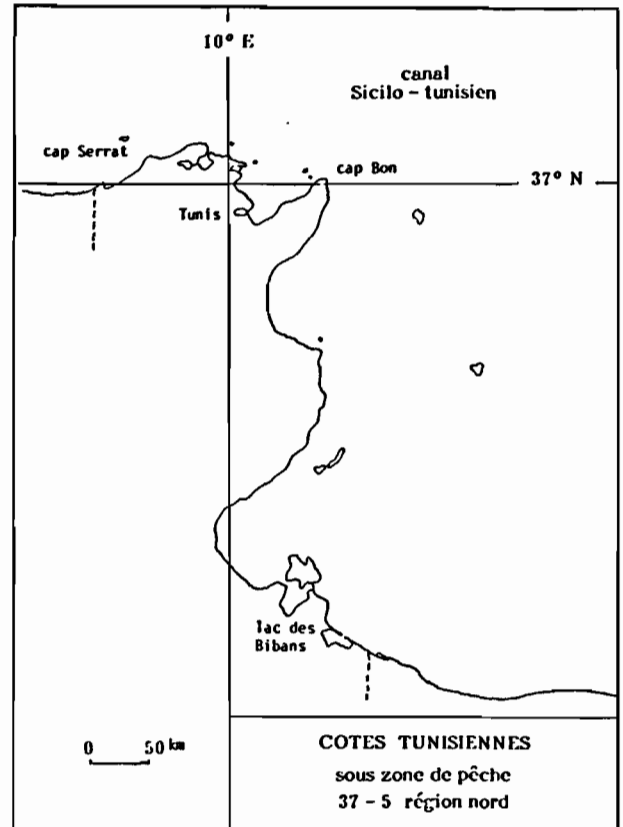


Figure 1. — Carte de la Tunisie.

Map of the coast of Tunisia.

Bibans dans le sud-est tunisien (fig. 1) et est composé d'individus dont les tailles varient de 11 à 15 cm. Ils ont été placés dans la classe d'âge 1, par analogie avec les tailles rétrocalculées de cette même classe d'âge à partir d'individus plus âgés. De plus, deux individus de LT 5,3 et 6,7 cm ont été achetés au marché de Bizerte en décembre 1979.

## Collecte des données

Chaque individu capturé est mesuré et pesé, les otolithes et quelques écailles (prises sous la nageoire pectorale) sont prélevés; le sexe et l'état de maturation des gonades sont identifiés à l'échelle macroscopique. Les écailles sont observées en lumière réfléchie après un dégraissage dans de l'eau de javel. Les otolithes sont brûlés puis observés dans un liquide réfringent (« burning » : Christensen, 1964; Fawell, 1973; Williams et Bedford *in* Bagenal, 1973). La lecture des otolithes sert à l'interprétation des écailles à partir desquelles sont réalisés les calculs. Les longueurs totales sont mesurées au millimètre près, gueule fermée.

### Traitement des données

Pour éliminer le biais introduit par la sélection éventuelle du mode de capture et pour avoir un nombre de données d'âge par classe de taille statistiquement utilisable, les couples de valeurs âge-longueur ont été rétrocalculées par la méthode de Lee (1920). La taille mathématique du poisson à l'apparition des écailles est obtenue par une régression  $L_t = f(e)$ ,  $e$  étant la taille de l'écaille. Pour Jones (1958) ce rétrocalcul minore les estimations de longueur. Ricker (1969 et 1980) nomme ce phénomène « *phénomène de Lee* » et explique, dans le deuxième ouvrage (p. 232), que les sélectivités naturelles ou artificielles (pêcheries) peuvent avoir des effets majorants ou minorants selon les cas. Le processus le plus important est artificiel et réside dans le fait que « *les grands membres d'une classe d'âge sont les premiers à devenir vulnérables à une pêche* ». Ce raisonnement laisse penser que le stock est fréquemment « *filtré* » par la pêche et que la part survivante (non capturée) en sort indemne. Nous pensons au contraire que les stocks (au moins ceux de mérout) sont d'effectif suffisamment important — par rapport aux techniques de pêche utilisées — pour que les poissons capturés aient eu peu de chance d'avoir précédemment échappé à la capture. Le rétrocalcul permet alors de gommer le biais sélectif qu'introduirait l'utilisation exclusive des tailles à la capture pour l'établissement de la courbe de croissance. En effet, les tailles rétrocalculées correspondent à des âges où l'animal n'a pas été sélectionné par l'engin de pêche.

Le rétrocalcul ne fut possible que jusqu'au 21<sup>e</sup> annulus compte tenu de la nature des écailles et des otolithes. Au-delà, les écailles sont calleuses et par ce fait illisibles. Les otolithes présentent des annuli qui bien que dénombrables ne permettent pas un rétrocalcul significatif. A partir de 12 ans, l'accroissement relatif de la taille corporelle décroît de façon linéaire (tableau 1 et figure 4). Les tailles moyennes des classes d'âge supérieures à 22 ans (23 individus) sont obtenues par l'extrapolation d'un ajustement des accroissements linéaires relatifs en fonction de l'âge  $t$  :

$$(L_{t+1} - L_t)/L_t = f(t)$$

### Traitement des couples de valeurs âge-longueur

Une représentation graphique des tailles moyennes obtenues pour chaque classe d'âge est présentée avec l'écart-type de chaque moyenne ainsi qu'une représentation graphique des accroissements absolus et relatifs. L'ensemble des données expérimentales est ensuite ajusté au modèle classique de von Bertalanffy (1938) afin d'obtenir une expression mathématique linéarisable dont on puisse calculer les limites de validité ainsi que les paramètres  $L_\infty$  et  $K$  :

#### Ajustement au modèle de von Bertalanffy

Les tailles rétrocalculées étant, du fait de la méthode, connues à intervalles de temps réguliers

(1 an) la méthode de Walford (1946) peut donc être appliquée. Cette méthode donne une première estimation des paramètres  $L_\infty$ ,  $K$  et  $t_0$  qui est, comme le font remarquer Vaughan et Kanciruk (1983), biaisée. Cependant, ce triplet de valeurs ainsi obtenu est conservé et sert de valeurs initiales à la méthode de calcul originale suivante, procédant par itérations successives, on recherche le triplet ( $L_\infty$ ,  $K$ ,  $t_0$ ) qui rend minimale la distance :

$$D = \sum (l_{oi} - l_{ci})^2 / l_{ci} \quad (1)$$

où  $l_{ci}$  est la longueur calculée à l'âge  $i$  et  $l_{oi}$  la moyenne calculée à partir des valeurs observées.

Cette somme des écarts quadratiques relatifs est une expression de type  $\chi^2$ . Elle est préférable à la somme des écarts algébriques

$$D = \sum (l_{ci} - l_{oi}) \quad (2)$$

où les valeurs de signes contraires se compensent et à celle des écarts quadratiques absolus

$$D = \sum (l_{ci} - l_{oi})^2 \quad (3)$$

où plus d'importance est donnée aux individus âgés, chez lesquels les écarts ( $l_{ci} - l_{oi}$ ) sont grands. Pour cette dernière raison, cette méthode (1) est préférée à celle de Tomlison et Abramson (1961) puis Tomlison (1971) qui utilisent une relation peu différente de la relation (3) :

$$S = 1/n \sum [l_i - L_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)})]^2$$

qu'ils rendent minimale en recherchant les valeurs  $L_\infty$ ,  $K$  et  $t_0$  qui en annulent chaque dérivée partielle. Cette méthode, comme celle de Rafail (1972b, 1973), a l'avantage de s'affranchir des contraintes d'intervalles de temps ce qui, dans le cas de valeurs rétrocalculées, n'offre pas un grand intérêt.

Chauvet (1986a) compare ces méthodes pour cinq espèces de muges, la daurade et le loup et ne trouve de différences qu'à la 2<sup>e</sup> décimale. Les méthodes graphiques de Walford et mathématiques de Tomlinson sont également comparées pour la croissance du thon rouge par Farrugio (1981) qui constate peu de différences.

Les méthodes rapides de résolution graphique ont fait perdre de vue le modèle originel de von Bertalanffy (1934). Ce modèle, applicable selon l'auteur, aux mammifères, poissons et lamellibranches, est, en fait, plus général :

$$W_t^D = W_\infty^D [1 - e^{-3KD(t-t_0)^b}]^b$$

où  $b$  est l'exposant de la relation  $W = aL^b$  et dans la mesure où  $b$  n'est pas significativement différent de 3 (cas d'allométrie), alors :

$$W_t = W_\infty [1 - e^{-KD(t-t_0)}]^{3/D}$$

Tableau 1. — Valeurs moyennes de la taille observée aux différents âges chez *E. guaza* ( $LT_{obs}$ ).  $LT_{min}$ ,  $LT_{max}$ : valeurs extrêmes observées.  $LT_{cal}$ : valeurs calculées à partir de l'ajustement linéaire des accroissements relatifs ( $dL/L$ ).

Observed mean lengths ( $LT_{obs}$ ) for the different ages of *E. guaza*.  $LT_{min}$ ,  $LT_{max}$ : extreme observed values.  $LT_{cal}$ : calculated values from a linear fitting of  $dL/L$ .

Ages	n	ncum.	$LT_{obs}$	$LT_{min}$	$LT_{max}$	$\sigma$	dL	dL/L	$LT_{cal}$
1	23	270	15,46	10,7	18,7	1,42	—	—	17,17
2	0	247	24,83	18,1	31,2	2,75	9,40	0,608	25,79
3	7	247	34,33	27,9	42,9	2,86	9,50	0,383	33,65
4	5	240	42,38	34,1	50,6	3,44	8,50	0,248	40,82
5	4	235	46,91	37,6	57,6	4,53	4,53	0,107	47,34
6	9	231	54,09	44,2	63,9	4,12	7,18	0,153	53,3
7	11	222	60,06	49,0	71,4	4,91	5,97	0,110	58,72
8	5	211	64,27	53,2	75,8	5,18	4,21	0,070	63,66
9	14	206	68,66	57,0	81,8	5,00	4,39	0,068	68,17
10	14	192	72,92	60,5	88,4	5,70	4,26	0,062	72,27
11	20	178	76,83	64,8	89,4	6,32	3,91	0,054	76,01
12	18	158	79,62	64,1	93,8	6,64	2,79	0,036	79,42
13	14	140	82,47	66,0	96,6	7,42	2,85	0,036	82,53
14	20	126	85,29	68,7	99,7	7,51	2,82	0,034	85,36
15	25	106	87,82	71,4	103,2	8,45	2,53	0,030	87,94
16	16	81	89,55	73,4	103,2	7,44	1,73	0,020	90,3
17	9	65	91,34	73,4	105,4	7,96	1,79	0,020	92,44
18	9	56	93,43	78,8	104,6	7,37	2,09	0,022	94,4
19	12	47	94,98	82,9	107,9	7,93	1,55	0,0166	96,18
20	1	35	96,71	84,4	108,8	7,35	1,73	0,018	97,8
21	11	34	98,23	86,9	108,9	5,95	1,52	0,016	99,28
22 (*)	23	23	104,25	88,1	118,0	8,30	—	—	→ voir tableau 2

et, dans ce cas

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-KD(t-t_0)}]^{1/D}$$

où D est un facteur de surface corporelle lié à un Index de Surface de Branchies « d » (en anglais GAI) par la relation :

$$D = 3(1-d)$$

On trouvera des développements et commentaires sur cette question dans Richards (1959), Chapman (1961), Pauly (1979 et 1981), Misra (1986).

Lorsque  $d=2/3$ , alors  $D=1$  et l'équation revient au cas classique d'utilisation du modèle de von Bertalanffy. Elle est, sous cette forme, sans doute pertinente pour les espèces de petite taille. Pauly (1981) fait une critique de cette utilisation particulière. Il souligne que la surface du corps doit être comprise en termes énergétiques et qu'une bonne acceptation de cette surface est de considérer celle des branchies. Pauly propose alors une relation entre l'index  $d'$  et  $W_{max}$  observé, obtenue à partir de 32 couples de valeurs tirées de la littérature :

$$d = 0,6742 + 0,03574 \log W_{max}$$

avec  $W_{max}$  en grammes.

Linéarisation et intervalle de confiance du modèle de croissance

La linéarisation du modèle permet de calculer l'intervalle de confiance et, au-delà, de tester l'appartenance au nuage de points de certains d'entre eux qui

semblent occuper une position aberrante. L'équation de von Bertalanffy linéarisée est :

$$\text{Log}((L_\infty - l_i)/L_\infty) = f(i)$$

où  $l_i$  est la taille de chaque individu d'âge  $i$ .

Le programme de calcul est établi à partir d'un aménagement de la théorie exposée dans Snedecor et Cochran (1971) et Dagnélie (1980).

Le modèle est une fonction affine de la forme  $y_i = ax_i + b + \beta_i$ , où  $\beta_i$  est un terme aléatoire associé aux caractéristiques de l'individu  $i$ ,  $y_i$  le logarithme de l'écart relatif, par rapport à  $L_\infty$ , de la longueur  $l_i$  de l'individu  $i$  ( $(L_\infty - l_i)/L_\infty$ ),  $x_i$  son âge.

On calculera :

- la moyenne des  $x_i$  :  $\bar{X}$  et celle des  $y_i$  :  $\bar{Y}$  ;
- l'espérance de  $a$  :

$$\hat{a} = \text{cov}(x, y) / \text{var}(x)$$

- l'espérance de  $b$

$$\hat{b} = \bar{Y} - \hat{a} \bar{X}$$

- le coefficient de détermination :

$$R^2 = [\text{cov}(x, y)]^2 / \text{var}(x) \cdot \text{var}(y)$$

- la variation résiduelle :

$$S_1 = (1 - R^2) \cdot \sum (y_i - \bar{Y})^2$$

- une estimation de la variance :

$$S_2 = S_1 / (n - 2)$$

où  $n$  est l'effectif de l'échantillon;

— la variance résiduelle de  $y_0$  correspondant à  $x_0$

$$S_3 = \sqrt{(S_1/(n-2)) \cdot (1 + 1/n + (x_0 - \bar{X})^2 / \sum (x_i - \bar{X})^2)}$$

— l'intervalle de confiance de  $y_0$  au seuil  $1 - \alpha$  est :

$$[y_0 + t_{\alpha} \cdot S_3, y_0 - t_{\alpha} \cdot S_3]$$

L'aménagement de la méthode de Snedecor et Cochran (1971) dans le cadre d'une application à l'ajustement linéaire en biologie permet de répondre à deux types de questions :

(1) L'individu  $p$  représenté par le point  $p(x_p, y_p)$  appartient-il à la population? doit-on en tenir compte pour les calculs d'ajustement? La régression sera alors établie sans tenir compte du point  $p$  et l'on déterminera, par la suite, le seuil de probabilité  $U$  correspondant à  $t_p$  lu dans la table de Student, tel que  $t_p = d/S_3$ , où  $d$  est la différence entre la valeur calculée  $y_c$  pour  $x_p$  et  $y_p$ .

(2) La famille de  $n$  points ayant pour barycentre  $P_0(X_0, Y_0)$  et une variance  $S_y$  associée à  $Y_0$ , appartient-elle à la population des familles de points  $P_i(x_{pi}, y_{pi})$  ayant  $P_i(X_i, Y_i)$  pour barycentre et servant à l'établissement de la régression? Alors,  $Y_0$  sera comparé à  $Y_c$  par le test classique de comparaison de moyenne dans le cas de populations de même effectif ayant des variances comparables [Dagnélie (1980), p. 23-29] :

$$t = d / \sqrt{(S_3 + S_y)/n}$$

[L'aménagement apporté à la méthode développée par Snedecor et Cochran (1971, p. 174-175) consiste à éliminer le facteur  $n$  de leur relation puisque leur question de départ est tout autre : *Quelle est la probabilité pour qu'un point quelconque du nuage n'appartienne pas au nuage?*].

### Traitement des couples de valeurs tailles-poids

La relation tailles-poids est établie à partir de 398 couples de données, dont 31 sur des individus de moins de 20 cm.

La relation liant le poids à la longueur corporelle est une expression de la forme :

$$W = a L^b$$

où  $W$  est le poids (grammes),  $L$  la longueur (longueur totale en centimètres),  $a$  un coefficient de même nature qu'une densité, dès lors que  $b$  n'est pas significativement différent de 3.

L'ajustement linéaire sera obtenu par deux voies statistiques différentes n'ayant pas la même signification et donc pas la même utilisation :

— un ajustement par la méthode des moindres carrés sur les écarts en  $y$  (ici  $\log W$ ). C'est alors une régression ( $W \rightarrow f(L)$ ), soit une fonction à finalité

prédictive permettant d'obtenir le poids moyen d'un individu connaissant précisément sa longueur;

— un ajustement par la méthode des moindres rectangles, c'est-à-dire la recherche des moindres produits des écarts en  $y$  et  $x$  (ici sur  $\log W$  et sur  $\log L$ ). C'est alors un axe majeur réduit ( $f(W) \leftrightarrow f(L)$ ). Cette relation, d'intérêt *descriptif*, constitue une meilleure description du nuage de points que la régression précédente et doit, à ce titre, être utilisée pour des comparaisons (entre sites, saisons ou auteurs).

## RÉSULTATS

### Relation tailles-poids

La relation *prédictive* de  $\log W$  en fonction de  $\log L$  est :

$$W = 1,384 \cdot 10^{-2} L^{3,051}$$

$W$  : poids éviscéré (g);  $L$  : longueur totale (cm).

L'expression linéarisée est :

$$\log W = 3,051 \log L - 4,280$$

avec pour variance sur  $\log L$  : 0,3256; variance sur  $\log W$  : 3,0753; covariance : 0,9934.

La relation *descriptive* des points tailles-poids est :

$$W = 1,256 \cdot 10^{-2} L^{3,073}$$

l'expression linéarisée est :

$$\log W = 3,073 \log L - 4,377$$

Cette expression a évidemment les mêmes variances, covariance et coefficient de corrélation que la précédente. La pente (3,073) ne diffère pas de 3 (allométrie) au seuil de 97,5%. Le coefficient de corrélation ( $r = 0,9960$ ) ne diffère pas de 1 au seuil de 99%.

### Croissance linéaire

Pour être interprétés, les résultats de la lecture des pièces osseuses doivent être situés dans le temps : par rapport à la période de ponte (naissance) et la fin de la vie larvaire (formation des écailles) d'une part et par rapport à l'époque de la formation des annuli périodiques d'autre part.

Les observations macroscopiques de gonades conjointement aux données microscopiques de Bruslé (1983), permettent de fixer la date d'émission des œufs d'*E. guaza* de la fin du mois de juillet jusqu'à la mi-août. Notons que nos observations de terrain indiquent que de 1977 à 1987 ces dates n'ont pas sensiblement varié. La vie larvaire de ce mérrou est mal connue (Barnabé, 1974). En revanche, chez *E. tauvina*, Hussain et Higuchi (1980) placent la fin de la vie pélagique vers l'âge de 2 mois. Par ailleurs, il est très difficile d'établir un graphe de l'allongement marginal de l'écaille, pour situer dans le temps la formation du

nouvel annulus car l'importance des effectifs échantillonnés mensuellement est trop faible. Toutefois, il paraît raisonnable de penser que les annuli se forment au mois de mai, car l'activité trophique des mérour s'intensifie de façon notable après les tempêtes d'avril. De plus, cette période est intermédiaire entre le mois d'avril correspondant à l'allongement marginal obtenu chez d'autres espèces sympatriques plus abondantes (muges : Farrugio, 1975; Chauvet, 1986a; daurade : Chauvet, 1986a; loup : Bouain, 1976; Chauvet, 1986a) et le mois de juin proposé par Bouain (1985) pour les *E. guaza* de la côte orientale tunisienne.

Compte tenu de ces données, nous fixerons le recrutement benthique à la fin septembre et la formation des annuli fin mai. [Toutefois, et à l'instar du travail de Farrugio (1981) sur la croissance du thon rouge, on peut montrer que des écarts de 4 mois pour les dates anniversaires servant de repères, n'entraînent pas de différences importantes dans le calcul des paramètres de croissance.]

La régression linéaire de la taille corporelle  $L_t$  en fonction du rayon  $e$  de l'écaïlle a pour équation :

$$L_t = 1,06e + 2,04$$

avec un coefficient de corrélation  $r = 0,9669$ ; une variance en  $L_t = 299,00$ ; sur un effectif  $n = 234$ .

L'ordonnée à l'origine (2,04 cm) correspond à la taille mathématique corporelle pour laquelle l'écaïlle est de dimension nulle. Cette taille sert à corriger les résultats du rétrocalcul (Lee, 1921).

Les résultats des lectures d'âge et de taille sont résumés dans le tableau 1. Les 14 dernières valeurs

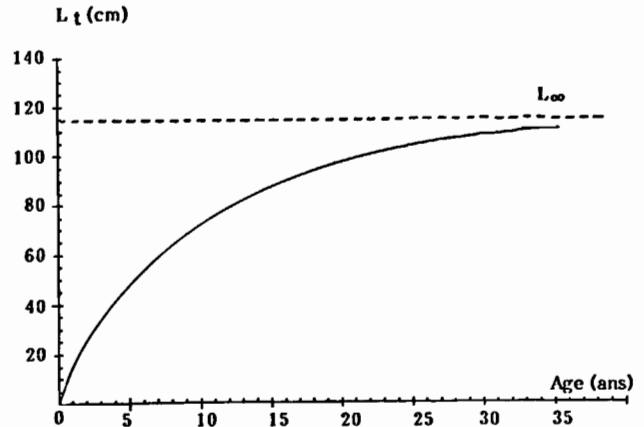


Figure 2. — Croissance théorique d'*Epinephelus guaza* selon le modèle particulier de von Bertalanffy.

Theoretical growth of *Epinephelus guaza* according to the von Bertalanffy particular model.

si ce point s'écarte significativement de l'alignement des autres :

— la linéarisation du modèle de von Bertalanffy, en excluant les 235 points d'abscisse 5 (tableau 1), donne :

$$y = -0,096x - 0,16$$

la valeur calculée pour l'âge 5 est  $y_c = -0,637$  associée à une variance  $S_3 = 6,97 \cdot 10^{-3}$ ;

la valeur moyenne observée à l'âge 5 est  $y_0 = -0,529$  associée à une variance  $S_y = 4,49 \cdot 10^{-3}$ .

Tableau 2. — Longueurs moyennes calculées (LT) pour les âges > à 22 ans d'*Epinephelus guaza*. Ces valeurs sont obtenues par extrapolation de l'ajustement linéaire sur les dix dernières valeurs de  $dL/L$  du tableau 1.

Mean calculated lengths (LT) for the ages > 22 years of *Epinephelus guaza*. These values are extrapolated from the linear fitting of the ten last values of  $dL/L$  of table 1.

Ages	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
$dL$ ext	1,47	1,41	1,32	1,25	1,16	1,07	0,98	0,89	0,80	0,69	0,60	0,49	0,41	0,29
LT ext	99,70	101,11	102,43	103,68	104,84	105,91	106,89	107,78	108,58	109,27	109,87	110,36	110,77	111,06

ext : valeur extrapolée.

figurant dans le tableau 2 ont été extrapolées à partir des dix dernières valeurs d'accroissements linéaires relatifs ( $dL/L$ , tableau 1).

La figure 2 présente la courbe de croissance ajustée au modèle de von Bertalanffy :  $L_t = L_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)}]$  selon la méthode décrite au paragraphe précédent :

$$L_t = 114,49 [1 - e^{-0,093(t+0,75)}]$$

La figure 3 présente l'évolution de l'accroissement ( $dI$ ) et la figure 4 celui de l'accroissement relatif  $dI/I$ . Ces deux courbes montrent un hiatus important à l'âge de 5 ans, cet âge correspondant à une phase particulière du développement du mérour. Le test de Snedecor et Cochran (1971) est appliqué pour savoir

Ce qui donne une valeur  $t = 15,52$ ; pour un degré de liberté de  $(235 - 2 = 233)$  au risque de 0,001, l'accroissement linéaire du mérour lors de sa 5<sup>e</sup> année de vie est significativement plus faible qu'il ne devrait être en regard du rythme d'accroissement linéaire présenté pendant le reste de sa vie.

Enfin, le tableau 3 donne les résultats des comparaisons (au risque  $\alpha = 95\%$ ) entre nos valeurs et celles obtenues par Rafail *et al.* (1969), ainsi que celles obtenues par Bouain (1984). De plus, on y trouvera en 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup> colonnes, les bornes (cm) de l'intervalle de confiance de la linéarisation de la courbe de croissance. On remarquera que cet intervalle est très

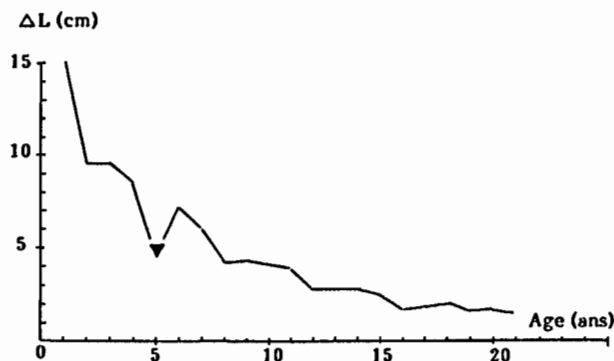


Figure 3. — Croissance d'*Epinephelus guaza* : évolution annuelle de l'accroissement linéaire absolu. Noter le décrochement statistiquement significatif à l'âge de 5 ans c'est-à-dire à l'âge de première maturité sexuelle.

Growth of *Epinephelus guaza*: evolution of the annual absolute linear increment. Notice the significant hiatus at 5 years old, the age of first sexual maturity.

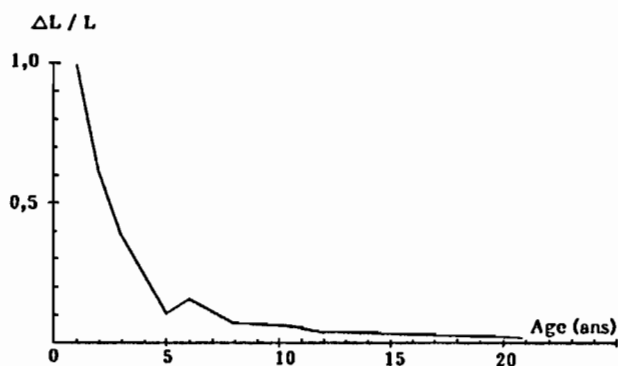


Figure 4. — Croissance d'*Epinephelus guaza* : évolution annuelle de l'accroissement linéaire relatif. Noter la linéarité de la courbe au-delà de 12 ans.

Growth of *Epinephelus guaza*: evolution of annual relative linear increment. Notice the linearity of the curve beyond 12 years of age.

large au niveau des jeunes classes d'âge et se resserre vers les âges de rang plus élevé.

## DISCUSSION

### L'âge

Les mérours ont une longévité importante; en Tunisie, le plus âgé des individus de notre échantillon avait 36 ans ( $L_t = 112$  cm). Bien qu'il ne fut pas possible, pour des raisons d'effectif, d'établir une réelle validation du choix des annuli de croissance, il est conjecturalement permis de penser que seule leur date d'apparition reste imprécise et non leur nombre annuel. Nos résultats sont d'ailleurs en accord avec plusieurs observations tangibles prises dans la littérature : 23 ans d'Ancona (1937), 23 ans : aquarium de

Salammbô, Bruslé et Prunus (1980), 24 ans : aquarium de Monaco, Percier (1962) et 50 ans Miraglia (1935). Dans le canal Sicilo-tunisien les individus âgés de plus de 21 ans ne sont pas rares et représentent 14% de nos captures. Six d'entre-eux dépassent 112 cm de longueur totale (avec une  $L_{max} = 118$  cm observée chez un individu âgé de 27 ans) et un poids éviscéré supérieur à 26 kg pour un poids maximal éviscéré de 29,5 kg et plein de 34 kg. Toutes ces valeurs particulières montrent déjà une variabilité considérable de la croissance individuelle.

### La croissance linéaire

*Epinephelus guaza* a un taux de croissance relativement peu élevé, du même ordre de grandeur que celui du thon rouge (*Thunnus thynnus*, Farrugio, 1981) et 5 fois plus faible que celui des poissons côtiers de la même aire géographique tels que *Sparus aurata*, *Dicentrarchus labrax*, *Liza* spp., *Chelon labrosus*, *Mugil cephalus* (Chauvet, 1986a).

Notre valeur de  $L_\infty$  ne s'accorde pas avec celles proposées par Rafail *et al.* (1969) et par Bouain (1985) qui sont respectivement de 80 et de 197,75 cm. Le taux de croissance ( $K = 0,093$ ) diverge également de celui calculé par ce dernier auteur ( $K = 0,025$ ) mais s'accorde mieux avec celui avancé par Rafail ( $K = 0,112$ ).

La longueur infinie (selon la relation particulière de von Bertalanffy = 114,49 cm) s'accorde avec les longueurs maximales observées qui sont comprises entre 112 et 118 cm. Ce fait permet d'admettre, en accord avec Taylor (1962) et Ricker (1975) que la pression de pêche, dans cette zone, modifie peu l'espérance de vie de la population locale. En d'autres termes,  $F$  (mortalité par pêche) est petit devant  $M$  (mortalité naturelle).

Il est classique de considérer les valeurs de  $L_\infty$  et de  $K$ , en termes biologiques, pour comparer les croissances. Des comparaisons entre espèces, populations, environnements, latitudes, ... sont des problèmes fréquents (Kingsley, 1979; Chauvet, 1981b, 1986; Merona, 1983; Misra, 1986; etc.). Il convient, toutefois, de s'interroger sur l'utilisation des paramètres de l'équation particulière de von Bertalanffy aux fins de caractériser une population et rappeler le caractère volontairement simplifié de cette relation qui a, très tôt, perdu son statut de « loi de croissance des systèmes organiques » pour ne plus devenir qu'un ajustement pragmatique utile pour les modèles halieutiques (Beverton et Holt, 1954; ...).

L'application du modèle généralisé de von Bertalanffy au mérrou donne, avec  $d = 0,836$  (valeur obtenue par la relation de Pauly) :

$$L_\infty = 108,73 \text{ cm} \quad \text{et} \quad K = 0,307$$

Le travail de Pauly est illustré par des résultats obtenus sur *Thunnus thynnus*. Cet auteur indique que le paramètre  $L_\infty = 505$  cm, obtenu par Sella (1929), à l'aide de l'équation particulière de von Bertalanffy ( $D = 1$ ) est largement surestimé, alors qu'en utilisant

Tableau 3. — Longueurs théoriques d'*Epinephelus guaza* ( $LT_{th}$ ) (modèle de von Bertalanffy).  $LT_{max}$ ,  $LT_{min}$ : bornes de l'intervalle de confiance.  $\sigma_{resid}^2$ : variances des résidus de l'ajustement linéarisé.  $t$ : paramètre de Student permettant la comparaison avec les LT données par Rafail *et al.* (1969) et Bouain (1984). \*: les valeurs moyennes de LT ne sont pas significativement différentes des  $LT_{th}$ .

Theoretical lengths of *Epinephelus guaza* ( $LT_{th}$ ) obtained with the von Bertalanffy growth curve.  $LT_{max}$ ,  $LT_{min}$ : confidence limits.  $\sigma_{resid}^2$ : residual variances of the linear fitting.  $t$ :  $t$ -distribution variable for the comparison of LT values, from Rafail *et al.* (1969) and Bouain (1984). \*: mean values of LT are not significantly different from the  $LT_{th}$  values.

Ages	Chauvet				Rafail <i>et al.</i>			Bouain		
	$LT_{obs}$	$LT_{th}$	$\sigma_{resid}^2$	$LT_{max}$	$LT_{min}$	LT	$t$	LT	$\sigma^2$	$t$
1	15,46	17,13	0,17525	32,06	0	17,06	*	11,79	0,60	—
2	24,83	25,93	0,17524	39,52	9,89	23,59	*	16,38	0,44	—
3	34,33	33,94	0,17522	46,30	19,36	28,35	*	20,86	0,61	—
4	42,38	41,23	0,17521	52,46	27,96	34,80	*	25,23	0,42	—
5	46,91	47,85	0,17521	58,07	35,79	39,97	*	29,49	0,77	—
6	54,09	53,88	0,17520	63,17	42,90	43,96	*	33,65	0,69	—
7	60,06	59,36	0,17520	67,81	49,38	47,54	—	37,70	0,83	—
8	64,27	64,34	0,17520	72,03	55,27			41,65	1,03	—
9	68,66	68,88	0,17520	75,87	60,62			45,51	0,97	—
10	72,92	73,00	0,17520	79,37	65,49			49,27	0,83	—
11	76,83	76,76	0,17521	82,54	69,92			52,94	0,56	—
12	79,62	80,17	0,17521	85,43	73,95			56,51	0,78	—
13	82,47	83,27	0,17522	88,06	77,62			60,00	0,96	—
14	85,29	86,10	0,17523	90,45	80,95			63,40	0,48	—
15	87,82	88,66	0,17525	92,62	83,98			66,72	0,60	—
16	89,55	91,00	0,17526	94,60	86,74			69,96	0,31	—
17	91,34	93,12	0,17528	96,40	89,25			73,11	0,32	—
18	93,43	95,05	0,17530	98,04	91,53			76,19	0,37	—
19	94,98	96,81	0,17532	99,52	93,61			79,19	0,36	—
20	96,71	98,41	0,17534	100,88	95,50					
21	98,23	99,87	0,17537	102,11	97,22					
$L_{\infty}$		114,49				80,00		197,79		
K		0,0928				0,112		0,025		
$T_0$		-0,751				-1,086		-1,459		

la relation généralisée (avec  $d=0,888$ ), la valeur ( $L_{\infty}=332$  cm), obtenue par Muir et Hughes (1969), est plus en accord avec les valeurs maximales observées chez cette espèce. Cependant, hormis les remarques de Taylor (1962) et Ricker (1975) que nous relevons précédemment, Farrugio (1981) fait une revue bibliographique exhaustive sur cette même espèce qui montre que les valeurs de  $L_{\infty}$  calculées avec la relation particulière, varient de 500 à 227 cm et que lui-même, en utilisant la même équation ( $D=1$ ) trouve, selon les méthodes de résolution de l'équation (graphique ou algébrique) et selon le mois de naissance choisi, des valeurs allant de 329 à 520 cm. Farrugio choisit la dernière valeur ( $L_{\infty}=520$  cm) avec l'argument selon lequel elle décrit, mieux que les autres, les valeurs observées dans la tranche d'âges de l'échantillonnage.

Compte tenu du fait que la valeur des paramètres de la courbe de croissance de von Bertalanffy est très sensible au nombre de groupes d'âge figurant dans l'échantillon et à l'importance relative des effectifs par groupe d'âge, s'attacher aux qualités pratiques de cette relation constitue une attitude raisonnable. Intéressante, l'approche énergétique reste malgré tout simpliste même en introduisant le facteur GAI. En effet, étant données les différences de mode de vie entre ces espèces, il est évident que l'énergie trophique n'est pas allouée de la même façon chez le thon et chez

le mérrou. A surfaces branchiales comparables, des poissons benthiques vivant au gîte, comme le mérrou, ne peuvent pas avoir un bilan métabolique identique à celui d'un grand pélagique très actif, comme le thon.

Toutefois, les comparaisons entre croissance sont indispensables. Elles devraient être faites par celles des surfaces de confiance des ajustements linéarisés (ex. Lasserre et Labourg, 1974) ou par celles, graphiquement plus élégantes, des ellipses de confiance (Dra-per et Smith, 1966) dont on peut trouver une application dans Conan (1978) et surtout dans Kimura (1980). Il est, cependant, rare de disposer de l'ensemble des données d'un auteur, et dans le cas présent, la moins mauvaise méthode consistera à comparer respectivement les valeurs moyennes des tailles de chaque classe d'âge par des tests classiques de comparaison de moyennes comme cela est possible avec les données de Bouain (1985) et par des tests de comparaison d'un nombre à une moyenne dans le cas des données de Rafail *et al.* (1969).

Suivant ces méthodes, nos résultats s'accordent avec ceux de Rafail *et al.* avec une légère divergence pour la 7<sup>e</sup> et dernière valeur. Cependant, pour cet âge, Rafail *et al.* ne disposent que de 6 individus. En revanche, un désaccord important apparaît entre nos valeurs et celles de Bouain (1985). La proximité des zones d'échantillonnage respectif ne permet pas d'imaginer, dans un premier temps, que la source de ces



écarts puisse être due à une croissance différentielle. Il est plus réaliste d'évoquer des différences de méthodologie d'échantillonnage et/ou d'interprétation des pièces osseuses.

Les études de croissance apparaissent donc comme difficilement comparables et constituent, prises isolément, de médiocres critères pour définir les unités de populations.

Dans cet ordre d'idée, l'index de croissance introduit par Pauly (1979) peut se révéler pratique dès lors que les méthodes de travail utilisées sont comparables. A l'instar de Galluci et Quinn (1979) qui utilisent le produit  $L_{\infty} \cdot K$ , Pauly utilise le produit  $W_{\infty} \cdot K$  pour établir un index P :

$$P = \log(W_{\infty} \cdot K)$$

où K est le taux de croissance annuel et  $W_{\infty}$  est exprimé en grammes.

La valeur de P chez *Epinephelus guaza* obtenue avec les résultats du présent travail est :

$$P = 3,39$$

alors qu'elle est égale à 3,50 avec les données de Bouain (1984) et 3,02 avec celles de Rafail *et al.* (1969). Afin de permettre au lecteur de relativiser ces écarts, signalons que  $P = 2,62$  pour la daurade *Sparus aurata* (calcul fait à partir des données de Chauvet, 1986a) et  $P = 4,80$  pour le thon rouge *Thunnus thynnus* (à partir des données de Farrugio, 1981).

#### La relation taille-poids

L'ajustement linéaire par les moindres rectangles de la relation  $W_i = a \cdot L_i^b$  donne une valeur du coefficient  $b = 3,073$  non significativement différente de 3 au seuil de 95% ( $2,98 < b < 3,16$ ).

D'autres auteurs ont établi cette relation chez ce mérrou : Rafail *et al.* (1969), Rafail (1972a) en mer du Levant; Franqueville et Fréon (1976) au Sénégal; Bruslé et Prunus (1980) en Tunisie septentrionale; Bouain (1980a, 1985) en Tunisie méridionale. Notre résultat s'accorde parfaitement (seuil de 95%) à celui de Bruslé et Prunus ( $b = 3,157$ ) et avec celui des autres auteurs au seuil de 99% seulement (respectivement  $b = 3,222$  et  $b = 3,224$ ). En revanche, la valeur  $b = 2,758$  proposée par Bouain s'écarte significativement de 3 même au seuil de 99,9%.

#### Le cycle biologique de l'espèce

Les événements majeurs du cycle vital du mérrou et en particulier la période de ponte et son cycle sexuel (hermaphrodite protérogyne : Smith, 1959; Atz, 1964; Bruslé et Bruslé, 1975), peuvent être mis en relation avec l'étude chronologique de la croissance qui vient d'être présentée. Dans cette même région la sexualité fut étudiée par Bruslé et Bruslé (1976) à l'échelle de la population et par Bruslé (1983) à l'échelle des organismes.

Vers la fin du mois de juillet *E. guaza* se rassemble pour frayer. Les observations en plongée de Barnabé

(1974) et les nôtres montrent que les mêmes sites sont, chaque année, utilisés pour la fraye (Chauvet, 1987). Une espèce très voisine de l'Indo-pacifique, *E. microdon*, se rassemble de même pour frayer en juin-juillet aux îles Touamotou dans le Pacifique central (Bachelier, 1986). Dans le canal Sicilo-tunisien, la ponte ne débute pas avant les derniers jours de juillet et l'on peut penser, par analogie avec *E. taurina* (Hussain et Higuchi, 1980) que le jeune mérrou commence sa vie benthique au mois de septembre suivant. La période d'immaturité juvénile s'étend jusqu'à l'âge de 5 ans. La maturité sexuelle est très exceptionnelle à 4 ans (soit  $< 40$  cm de  $L_t$ ) : Bruslé et Bruslé (1976) en citent 1 cas, Bouain (1980b) en cite 2 et nous en avons observé 2 également. Le hiatus de la courbe de croissance statistiquement significatif à l'âge de 5 ans témoigne probablement que, d'une façon relativement synchrone, l'ensemble de la population détourne, à cet âge, une partie de l'énergie de croissance au profit de l'activité ovogénétique. Un tel infléchissement du taux de croissance en rapport avec le développement sexuel ovarien n'est pas original. On le retrouve par exemple au moment de l'inversion sexuelle de l'hermaphrodite protandre *Sparus aurata* (Lemoalle *et al.*, 1984; Chauvet, 1986a). Pour ce mérrou des côtes tunisiennes, et tous les travaux convergent sur ce point, l'inversion sexuelle débute dans de rares cas à l'âge de 8 ans et le nombre d'inversions augmente considérablement à 9 ans pour atteindre un maximum à 12 ans. Dans notre échantillonnage, la femelle la plus âgée avait 16 ans. Ceci est en accord avec les résultats de Bouain (1980b) exprimés en taille :  $LT_{max}$  85 cm et avec ceux de Bruslé et Bruslé (1976) qui l'expriment en classes de poids :  $W = 15$  kg. Toutefois, ces derniers auteurs signalent, dans leur échantillonnage de 419 individus, quelque femelles plus âgées puisque 25 d'entre elles pesaient plus de 15 kg dont une de plus de 20 kg. Selon nos relations, cette dernière serait âgée de 18 à 26 ans.

#### CONCLUSION

La croissance de *Epinephelus guaza* est relativement lente, assez stéréotypée durant les 15 premières années, elle présente une forte variabilité individuelle plus tard, notamment après 22 ans.

Aussi, une étude de croissance (âge et ajustement sur le modèle de von Bertalanffy) se révèle-t-elle intéressante dans le cadre d'études biologiques et halieutiques mais ne permet pas, à elle seule, comme nous l'espérons, une identification satisfaisante des unités de population. Il semble que la prise en compte de la chronologie des événements sexuels en parallèle avec l'analyse des structures démographiques de populations, soit susceptible de fournir de meilleurs critères d'identification d'unité de population chez les espèces hermaphroditiques. En effet, les poissons hermaphrodites, comme cela fut déjà montré chez certains Sparidés (Alekscev, 1983; Chauvet, 1986b), présentent des taux

et des âges moyens d'inversion sexuelle propres à chaque aire géographique. Chauvet (1986b) a montré, chez *Sparus aurata*, une bonne adéquation entre ces caractéristiques populationnelles (taux et âge d'inversion) et le taux local de mortalité. Les populations semblent, indirectement, réajuster par des mécanismes de nature sociale, la fécondité totale du stock, en modifiant les sex ratio des différentes classes d'âge. (Une baisse de l'espérance de vie, correspondant à une baisse de la biomasse féconde chez ces animaux protandres, est compensée par un abaissement de l'âge moyen de l'inversion sexuelle. Ainsi, dans les populations de daurades, les pertes en femelles âgées du fait de la pression de pêche sont en partie compensées par une inversion sexuelle plus précoce.)

En France métropolitaine, c'est-à-dire à la bordure septentrionale de l'aire de distribution du mérrou, les enquêtes menées auprès des pêcheurs laissent penser à une inversion sexuelle très tardive; certains pêcheurs affirment même qu'ils n'ont jamais vu de mâle (revue APNEA, n° 8, 10). Il est donc permis de penser que des mécanismes comparables à ceux des Sparidés, chez le mérrou protérogyne, amèneraient un retard d'inversion sexuelle permettant le maintien d'un certain sex ratio nécessaire au déroulement des frayes.

Les dernières investigations menées sur cette espèce (rapport du Groupement d'Étude du Mérrou, anon., 1987) confortent l'idée que des études démographiques, à la fois qualitatives et quantitatives, menées conjointement sur des stocks de mérrou de différentes origines géographiques puissent être porteuses d'informations utiles pour l'étude de la dynamique des populations de cette espèce.

## RÉFÉRENCES

- Alekseev F. E., 1983. Hermaphroditism in Porgies (Perciformes, Sparidae): Sexual structure of the populations mechanism of its formation and evolution in scups *Pagrus pagrus*, *P. orphus*, *P. ehrenbergi*, *P. auriga*. *J. ichtyol.*, 23, 61-73.
- Ancona U. (D'), 1937. La croissance chez les animaux méditerranéens. Rapp. PV Réun. CIESM, 10, 163-224.
- Anonyme, 1979. Annuaire statistique des pêches, F.A.O., 48.
- , 1980. Annuaire statistique des pêches, F.A.O., 49.
- , 1983. Annales statistiques des produits de la pêche en Tunisie de 1979 à 1982. Commissariat Général à la pêche Minist. Agric. Tunis., 1 à 5.
- , 1987. Enquêtes auprès des pêcheurs. APNEA magazine, 8, APNEA SARL, Ramonville éd.
- , 1988. Rapport d'activité de l'année 1987. Rapport G.E.M., Parc Naturel de Port-Cros, Minist. de l'Environnement français, 44 p.
- Atz J. W., 1964. Intersexuality in fishes. In: Intersexuality in vertebrates including Man, C. N. Armstrong et A. J. Marshall Ed., Academic Press. NY, 145-232.
- Bachelier J., 1986. A l'heure du grand rassemblement. *Le monde de la mer*, 25.
- Bertalanffy L. (von), 1934. Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums. Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik, 131, 613-652 [Repris en français, In: Théorie générale des systèmes, Dunod, Paris, 176-190, (1968)].
- Beverton R. J. H., S. J. Holt, 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Minist. Agr. Fish. Food, 533 p.
- Bouain A., 1977. Contribution à l'étude morphologique, anatomique et biologique de *Dicentrarchus labrax* (Linné, 1758) et *Dicentrarchus punctatus* (Bloch, 1792) des côtes tunisiennes. Thèse dr. 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Tunis, 109 p.
- , 1980a. Relation taille poids et coefficients de condition des Mérours des côtes du sud tunisien. *Bull. Off. natl. Pêches*, 4, 145-153.
- , 1980b. Sexualité et cycle sexuel des Mérours des côtes du sud tunisien. *Bull. Off. natl. Pêches*, 4, 215-229.
- , 1984. Contribution à l'étude des Serranidés des côtes tunisiennes. Thèse dr. État, Univ. Tunis, 393 p.
- Barnabé G., 1974. La reproduction du Mérrou *Epinephelus guaza*: observations préliminaires de terrain. *Aquaculture*, 4, 363-367.
- Bruslé S., 1982. Contribution à la connaissance de la sexualité de poissons Téléostéens marins gonochoriques (Mugilidés) et hermaphrodites (Serranidés). Thèse dr. État, Univ. Perpignan, 360 p.
- Bruslé J., 1985. Exposé synoptique des données biologiques sur les mérours *Epinephelus aeneus* et *E. guaza* de l'Océan Atlantique et de la Méditerranée. FAO, Synopsis sur les pêches, 129, 64 p.
- Bruslé S., J. Bruslé, 1975. Ovarian and testicular intersexuality in two protogynous mediterranean groupers, *Epinephelus aeneus* and *E. guaza*, In: Intersexuality in the animal kingdom, R. Reinboth Ed., Springer-Verlag, Berlin, 222-227.
- , 1976. Contribution à l'étude de la reproduction de deux espèces de mérours *Epinephelus aeneus* (G. St-Hilaire, 1809) et *E. guaza* (Linné, 1758) des côtes de Tunisie. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 39, 313-320.
- Bruslé J., G. Prunus, 1980. Relations taille-poids chez les mérours méditerranéens *Epinephelus aeneus* (G. St-Hilaire, 1809) et *E. guaza* (Linné, 1758). *Cybium*, (3<sup>e</sup> sér.), 11, 15-21.
- Chapman D. G., 1961. Statistical problems in dynamics of exploited fisheries populations. Proc. 4th Berkeley Symp. Math. Stat. Probab. Contr. Biol. Probl. Med. Univ. Calif. Press Berkeley, CA 4, 153-168.
- Chauvet C., 1981a. Calcul par otolithométrie de la relation Lt âge d'*Epinephelus guaza* de la côte nord de la Tunisie. Rapp. PV Réun. CIESM, 27, 103-106.
- , 1981b. Comparaison de la croissance de huit populations méditerranéennes de la daurade *Sparus aurata*. Rapp. PV Réun. CIESM, 27, 107-108.
- , 1986a. Exploitation des poissons en milieu lagunaire méditerranéen. Dynamique du peuplement ichtyologique de la lagune de Tunis et des populations exploitées par des bordigues (Muges, Loups, Daurades). Thèse dr. État, Univ. Perpignan, 555 p.
- , 1986b. Des ontogénèses opportunistes peuvent-elles expliquer les scénarios sexuels hermaphrodites des Sparidés? Observations relatives à la Daurade *Sparus*

- aurata*. Coll. Nat. CNRS « Biologie des populations », Lyon, 4-6 sept., 609-617.
- , 1987. Croissance et sexualité du mérout : l'avis d'un scientifique. APNEA magazine, 10, APNEA SARL, Ramonville, éd., 8-12.
- Christensen J. M., 1964. Burning of otoliths, a technique for age determination of Soles and other fish. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 29, 73-81.
- Conan G., 1978. Life history, growth, production and biomass modelling of *Emerita analoga*, *Nephrops norvegicus*, and *Homarus vulgaris* (Crustacea, Decapoda). Doctor degree, Univ. California, 349 p.
- Dagnélie P., 1980. Théorie et méthodes statistiques, vol. 1 et 2. Les presses agronomiques de Gembloux, 378 p., 463 p.
- Draper N. R., H. Smith, 1966. Applied regression analysis. John Wiley and Sons, Inc., New York, London, Sydney, 407 p.
- Farrugio H., 1975. Les Muges de Tunisie. Répartition et pêche. Contribution à leur étude systématique et biologique. Thèse dr. 3<sup>e</sup> cycle, Montpellier, 210 p.
- , 1981. Exploitation et dynamique des populations de thon rouge *Thunnus thynnus* (L., 1758) atlanto méditerranéennes. Thèse dr. État, Univ. Montpellier, 325 p.
- Fawell J. K., 1973. The use of image analysis in the ageing of fish. In: Ageing of fish. Proceedings of an international symposium. 19-20 July, Univ. Reading England, T. B. Bagenal Ed., 103-107.
- Franqueville C., P. Freon, 1976. Relations poids longueurs des principales espèces de poissons marins du Sénégal. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanog. Dakar*, 60, 1-37.
- Gallucci V. F., T. J. Quinn, 1979. Reparameterizing, fitting and testing a simple growth model. *Trans. Am. Fish. Soc.* 108, 14-25.
- Hussain N. A., M. Higuchi, 1980. Larval rearing and development of the brown spotted grouper *Epinephelus tauvina* (Forsk.). *Aquaculture*, 19, 339-350.
- Jones R., 1958. Lee's phenomenon of « apparent change in growth rate », with particular reference to haddock and plaice. *Int. Comm. Northwest. Atl. Fish. Spec. Publ.*, 1, 229-242.
- Kimura D. K., 1980. Likelihood methods for the von Bertalanffy growth function. *Fish. Bull.*, 77, 765-776.
- Kingsley M. C. S., 1979. Fitting the von Bertalanffy growth equation to polar bear age weight data. *Can. J. Zool.*, 57, 1020-1025.
- Lasserre G., 1976. Dynamique des populations ichtyologiques lagunaires. Application à *Sparus aurata* L. Thèse dr. État, Univ. Montpellier, 306 p.
- Lasserre G., P. J. Labourg, 1974. Étude comparée de la croissance de la Daurade *Sparus aurata* L. 1758 des régions d'Arcachon et de Sète. *Vie Milieu*, 24, 357-364.
- Lee R. M., 1920. A review of the methods of age and growth determination in fishes by mean of scale. *Fish. Invest. London*, 2, 32 p.
- Lemoalle J., G. Vidy, J. Franc, 1984. Rapport d'étude sur la lagune d'El Biban. Rapp. ORSTOM Ministère de l'Agriculture Tunisien, 251 p.
- Merona B., 1983. Modèle d'estimation rapide de la croissance des poissons : Application aux poissons d'eau douce d'Afrique. *Hydrobiol. trop.*, 16, 103-113.
- Miraglia L., 1935. Nuevo sistema di osservazione di caccia subacquea. *Boll. Pesca Piscicol. Idrobiol.*, 11 p.
- Misra R. K., 1986. Fitting and Comparing Several Growth Curves of Generalized von Bertalanffy Type. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43, 1656-1659.
- Muir B. S., G. M. Hughes, 1969. Gill dimensions for tree species of tunny. *J. Exp. Biol.*, 51, 271-285.
- Pauly D., 1979. Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of von Bertalanffy's Growth Formula. *Ber. Inst. Meeresk.*, 63, 156 p.
- , 1981. Rhe relationships between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth. *Rep. mar. res.*, 28, H. 4, S, 251-282.
- Percier A., 1962. Espèces marines recommandables en raison de leur résistance. *Ann. Inst. océanogr. Monaco*, 1A, 1-6.
- Rafail S. Z., 1972a. A statistical study of length weight relationships of eight egyptians fishes. *Bull. Inst. océanogr. Fish. UAR*, 2, 135-156.
- , 1972b. Fitting a parabola to growth data of fishes and some applications to fisheries. *Mar. Biol.*, 15, 255-264.
- , 1973. A simple and precise method for fitting a von Bertalanffy growth curve. *Mar. Biol.*, 19, 354-358.
- Rafail S. Z., W. L. Daoud, M. M. Hilal, 1969. Long line mediterranean fisheries studies West of Alexandria. *Stud. Rev. Gen. Fish. Coun. Medit.*, 42, 1-16.
- Richards F. J., 1959. A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.*, 10, 290-300.
- Ricker W. E., 1969. Effects of size selective mortality and sampling bias on estimates of growth, mortality, production, and yield. *J. Fish. Res. Board Can.*, 26, 479-541.
- , 1980. Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 191 F, 409 p.
- Sella M., 1928. Biologia e pesca del tonno (*Thunnus thynnus* L.) Atti del convegno di Biologia marina applicata alla pesca. Messina, giugno.
- , 1929. Migrazioni e habitat del tonno (*Thunnus thynnus* L.) studiati col metodo degli ami, con osservazioni sull' accrescimento, sul regime delle tonnare ecc. *Rapp. Com. talass. Ital. Mem.*, 156, 24 p.
- Smith C. L., 1959. Hermaphroditism in some Serranid fishes from Bermuda. *Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Lett.*, 44, 111-190.
- , 1971. A revision of the american groupers: *Epinephelus* and allied genera. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, 146, 67-242.
- Snedecor G. W., W. G. Cochran, 1971. Méthodes statistiques, 6<sup>e</sup> éd., Assoc. Coord. Tech. Agric., 645 p.
- Taylor C. C., 1962. Growth equations with metabolic parameters. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 27, 270-286.
- Tomlison P. K., 1971. Growth in length program BCG3. In: computer programs for fish stock assessment. *FAO Fish.*, Tech. Pap., T101, 1-4.
- Tomlison P. K., N. J. Abramson, 1961. Fitting a von Bertalanffy growth curve by the least squares. *Calif. Fish. Game Fish. Bull.*, 116, 1-69.

- Tortonese E., 1954. Zoogeography of the Mediterranean sea perchs (Pisces Serranidae). Rapp. PV. Réun. CIESM, 12, 93-103.
- , 1967. Citeva note comparative prinive pestii diu Mediterranea si diu Marea Neagra. *Bull. Inst. Cerc. Piscic.*, 25, 37-54.
- , 1973. Serranidae. In: Clofnam vol. 1, J. C. Hureau et Th. Monod éd., UNESCO, Paris, 359 p.
- Vaughan D. S., P. Kanciruk, 1983. An ampirical comparison of estimation procedures for the von Bertalanffy growth equation. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 40, 211-219.
- Walford L. A., 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull.*, 90, 141-147.
- Wheeler A., R. W. Elacker, S. F. Pirie, 1975. Rare and little known fish in British seas in 1970 and 1971. *J. Fish. Biol.*, 7, 183-201.
- Williams T., B. C. Bedford, 1973. The use of otoliths for age determination Proceedings of an international symposium, 19-20 July. Univ. Reading England, T. B. Dagenal Ed., 114-123.