

L'élevage de masse des mérous dans le monde

Mass rearing of grouper worldwide

Gilbert Barnabé

Station méditerranéenne de l'environnement littoral
Laboratoire écologie-aquaculture, Université de Montpellier II - 1, quai de la Daurade, 34200 Sète, France
mel : barnabe@univ-montp2.fr

Mots clés : mérou, reproduction, élevage larvaire, grossissement.

Key-words: grouper, breeding, larval rearing, growth.

RÉSUMÉ

Barnabé G., 1999 - L'élevage de masse des mérous dans le monde. Mar. Life, 9 (1) : 3-7.

Sur les 159 espèces de mérou qui peuplent surtout les eaux marines chaudes, une quinzaine fait l'objet d'élevages ou d'essais d'élevage. C'est en Asie et dans le Pacifique (Australie), où la demande est très forte en mérous vivants à des prix très élevés pour la consommation, que ces élevages ont été entrepris, essentiellement à partir de juvéniles issus du milieu naturel. La raréfaction de ces juvéniles constitue une autre motivation pour l'aquaculture. L'obtention de la reproduction et de l'élevage larvaire en écloseries posent encore beaucoup de problèmes qui tiennent aux spécificités de la reproduction sexuelle et aux exigences des larves qui sont parmi les plus petites que l'on connaisse chez les poissons marins. Les techniques classiques d'élevage sont inutilisables. Malgré les nombreuses écloseries implantées (il y en a par exemple 300 à Taiwan), les productions sont fluctuantes (de l'ordre de quelques millions de juvéniles), et insuffisantes pour répondre à la demande. En conséquence, l'alevin de mérou de 2 à 3 cm vaut 1,2 € en Asie. La situation est analogue ailleurs et les méthodes sont loin d'être fiabilisées : les recherches se poursuivent activement, surtout dans les pays de cette zone. Les pré-grossissements des sujets d'écloserie et de ceux capturés en milieu naturel sont effectués en cages en mer ou en bassins à terre (dans les bassins d'élevage de crevettes *Penaeides*), ainsi que le grossissement : l'élevage dure de 12 à 15 mois et permet d'obtenir des animaux de 600 g à 1 kg en conditions tropicales. Cette phase de l'élevage peut encore être améliorée mais elle pose beaucoup moins de problèmes.

ABSTRACT

Barnabé G., 1999 - [Mass rearing of grouper worldwide]. Mar. Life, 9 (1) : 3-7.

Among the 159 species of grouper that inhabit mainly warm marine waters, about fifteen are reared or are currently being tested in rearing trials. It is in Asia and in the Pacific (Australia), where demand is very strong for live grouper at very high prices for restaurants, that this work has been undertaken, mainly from juveniles caught in natural waters. The scarcity of these juveniles constitutes another motivation for aquaculture. Successful breeding and larval rearing in hatcheries raises numerous problems linked to the particular nature of the sexual reproduction and constraints associated with the larvae that are among the smallest known for marine fish. Classic techniques of larval rearing are not feasible. Despite the numerous hatcheries existing (there are for example 300 in Taiwan), production rates are variable (of the order of some millions of juveniles), and insufficient to meet the demand. Correspondingly, the fingerling of grouper, 2 to 3 cm long, costs 1,2 € in Asia. The situation is analogous elsewhere and methods are far from reliable: research is still being actively pursued, especially in the countries of this zone. The pre-growth of fingerlings from hatcheries and of those caught in natural waters is undertaken in cages, in the sea or in ponds (ponds for *Penaeid* shrimps), as is the growth: rearing lasts 12 to 15 months and produces animals from 600 g to 1 kg in weight, in tropical conditions. This phase of rearing can again be improved but it is much less problematic.

MOTIVATIONS DE L'AQUACULTURE

Les mérous sont très largement répandus dans les eaux chaudes et tempérées de toutes les mers et océans, mais c'est en Asie que leur élevage est le plus avancé.

Cela tient d'abord à leur haute valeur commerciale pour la consommation avec, en particulier à Hongkong, Singapour et Taiwan, un marché demandeur de poissons vivants pour la restauration chinoise haut de gamme. Le mérou est un des poissons les plus chers de ces marchés : un poisson de deux kilos, préparé, peut coûter 230 €.

Les qualités organoleptiques des mérous ne sont pas les seules qui soient appréciées : en élevage, leur robustesse en milieu surpeuplé et leur croissance rapide à température élevée en font de bonnes espèces pour l'aquaculture. Mais c'est surtout l'insuffisance des apports de la pêche pour répondre à la forte demande du marché qui motive l'élevage. Malgré cette incitation, l'élevage des mérous qui concerne une douzaine d'espèces du genre *Epinephelus* est loin d'être entièrement maîtrisé à l'échelle de la production : la pénurie de sujets d'élevage est chronique car le contrôle de la reproduction et celui de l'élevage larvaire sont incomplets.

PÉNURIE DE SUJETS D'ÉLEVAGE

Les juvéniles destinés à être grossis sont donc pris, pour leur majorité, en milieu naturel à l'aide de cyanure, de nasses, d'épuisettes et de filets maillants, tout comme bien d'autres espèces de poissons de récifs destinées à l'aquariophilie. On estime ainsi que plusieurs centaines de tonnes de cyanure sont déversées annuellement sur les récifs du sud-est asiatique.

La Thaïlande exporte ses juvéniles sur Singapour, mais il y a aussi des élevages en cages à Hongkong, aux Philippines, en Malaisie, ... à partir de juvéniles capturés vivants. Les élevages sont souvent polyspécifiques mais les espèces principales sont *Epinephelus tauvina*, *E. fuscoguttatus* et *E. akaara*.

C'est donc dans le double but de limiter les pêches destructives sur les récifs et de répondre à la demande des marchés que de nombreux pays de cette zone encouragent l'aquaculture des mérous et de certains poissons de récif : l'économie vient au secours de l'écologie et les investissements dans la recherche et l'expérimentation sont élevés (14 millions de dollars australiens pour le programme Mérou en Australie, par exemple).

Tous les pays asiatiques sont concernés par cet élevage et un réseau de scientifiques s'est créé sur Internet en avril 1998 pour faciliter les échanges (adresse URL : < naca.fisheries.go.th/grouper/ > ; adresse e-mail : < naca@inet.co.th >). Ce site est très riche en informations diverses sur les mérous asiatiques et leur élevage. Un des premiers constats de ce groupe est que "les juvéniles sont en train de se raréfier lentement" en milieu naturel.

MAÎTRISE DE LA REPRODUCTION EN CAPTIVITÉ

C'est à Taiwan que l'aquaculture du mérou par maîtrise complète du cycle biologique est la plus avancée : 300 écloseries se consacrent à la reproduction ; nous présenterons la situation de l'élevage commercial dans cette île et un résumé des recherches en cours un peu partout dans le monde.

L'entretien des géniteurs et la ponte dans les fermes à Taiwan

Les reproducteurs sont maintenus en bassins de terre (300 m², 3 m de profondeur) à raison de 100 poissons environ par bassin. Le nombre de mâles dépasse celui des femelles car la production de sperme est faible alors que celle d'œufs peut être très importante. Les bassins sont alimentés en eau de mer par pompage et aérés par des roues à aube.

Des sous-produits de la pêche sont utilisés pour l'alimentation ; la variété de l'alimentation (espèces diverses) suffit à assurer les besoins et l'enrichissement, avec de l'huile de foie de morue ou tout autre additif, est inutile. Dans ces conditions, les mâles deviennent naturellement fluents et les femelles présentent un abdomen dilaté avec protubérance de la zone urogénitale. Les pontes sont naturelles et surviennent à la pleine et à la nouvelle lune, au début et en milieu de soirée. Tesson (1995) rapporte qu'il y aurait 30 000 géniteurs de mérous, toutes espèces confondues, à Taiwan.

L'obtention d'œufs de qualité étant plus facile chez *E. coioides* et *E. fuscoguttatus* que chez *E. mala-baricus*, les éleveurs se tournent vers ces espèces. A Taiwan, on laisse les poissons pondre en bassin et les œufs y sont fécondés tout aussi naturellement par les mâles ; ces œufs, hyponeustoniques, sont collectés au niveau de la surverse des bassins. La suite de l'élevage est réalisée dans d'autres fermes, chaque producteur étant spécialisé.

Recherches sur la reproduction en bassin et en cage

À Taiwan et au Japon, *E. malabaricus* et *E. akaara* font l'objet essentiel des recherches sur le contrôle de la reproduction et l'élevage larvaire.

Au Japon, à l'échelle expérimentale, les géniteurs sont maintenus en bassins ou en cages de quelques dizaines de mètres cubes à raison de 1 à 2 ind.m⁻³. La ponte spontanée débute à des températures de 20°C en juin et se poursuit tous les jours jusqu'en août-septembre à des températures de 27-28°C selon Fukuhara (1989).

La ponte peut s'étaler sur plusieurs mois, c'est ce qui a été constaté aux Philippines chez *E. coioides*. La ponte naturelle de cette espèce a aussi été observée en cage avec 5-10 parades sexuelles au coucher du soleil. D'autres espèces ont pondu naturellement en captivité, mais des pontes fécondées n'ont été constatées que chez *E. fuscoguttatus*.

(100%) et *E. summana* (71%). Les parades sexuelles (de 5 à 17) ont lieu au coucher du soleil et surviennent dans une période de trois jours avant ou après le dernier quartier de lune. En Australie, la ponte d'*E. fuscoguttatus* serait maîtrisée en captivité et un programme de recherches sur cinq à huit ans est consacré à l'élevage commercial des mérous.

Recherches sur l'inversion du sexe et l'induction de la ponte

Il s'agit de techniques qui sont encore expérimentales : les mérous étant hermaphrodites protérogyènes, les mâles sont de gros individus souvent agressifs ce qui rend leur manipulation difficile au moment de la reproduction (les mâles d'*E. malabaricus*, par exemple, pèsent de 15 à 25 kg contre 3,6 à 6,5 pour les femelles). L'inversion du sexe est réalisée par injection de 1 7- α -méthyl-testostérone (MT) ou de LHRH-a.

L'inversion a été réalisée par implantations, deux fois par mois, de 4 mg.kg⁻¹ de MT chez des femelles matures de *E. coioides* de 2,2 à 5,1 kg maintenues en cages. Les implantations sont plus efficaces que des injections bihebdomadaires de MT à 1 mg.kg⁻¹. Il n'y a pas de différence dans le pourcentage de fertilisation, le taux d'éclosion ou de survie larvaire entre ces mâles et les mâles naturels. Ces mâles deviennent fonctionnels sept à dix semaines après le traitement et la reproduction a été observée mais le pourcentage de fécondation dans le meilleur des cas a varié entre 16 et 44%, ce qui est beaucoup plus faible qu'avec les mâles naturels et exige une fécondation artificielle car ces mâles n'ont pas le comportement reproducteur habituel. La cryopréservation du sperme est aussi à l'étude, notamment au Japon, ainsi que d'autres recherches plus fondamentales sur l'isolation d'hormones gonadotropes, ...

L'induction de la ponte chez *E. malabaricus* est réalisée avec diverses hormones dont l'HCG à 500-1000 UI.kg⁻¹ et le LHRH-a à 10-50 μ g.kg⁻¹ (Kuo, 1995). L'augmentation de la température ou du débit de l'eau est aussi utilisée. Le cycle lunaire influence la reproduction et doit être pris en compte. On trouvera dans la synthèse de Tucker (1998, p. 243) une revue bien documentée des travaux publiés sur le sujet.

La fécondation est artificielle, après obtention des gamètes par pression abdominale, mais cette technique est moins efficace que de laisser la fécondation s'accomplir naturellement en bassin. En Floride, Tucker (1994) a induit la ponte de plusieurs espèces locales de mérous, mais il ne donne pas de détails sur la survie de la descendance.

ÉLEVAGE LARVAIRE

En ferme aquacole (Taiwan)

Les œufs sont placés dans des bassins de terre préparés pour favoriser le développement du zoo-plancton ou dans des bassins en béton (de 2 à 50 m³), maintenus à 27-28°C par chauffage. Il s'agit donc d'élevage en "eau verte" dont l'action favorable sur la

survie est soulignée par la plupart des auteurs. La stabilité de la température est un facteur clé de l'élevage larvaire. Les meilleures survies sont obtenues à des salinités variant entre 16 et 28. La charge d'élevage est de l'ordre de 20 œufs par litre. Ils éclosent en moins de 24 heures. De nombreux diffuseurs d'air maintiennent les eaux en convection lente et les aèrent.

Les larves (de 1,4 à 1,7 mm à l'éclosion suivant les espèces ; 2,4 mm au troisième jour après l'éclosion) sont nourries du 3^e au 7^e jours après l'éclosion (de J3 à J7) avec des trochophores de moule ou des œufs fécondés d'huître. Les huîtres *Crassostrea gigas* sont matures pratiquement toute l'année. Tesson (1995) rapporte la méthode utilisée pour la fécondation : elles sont achetées décoquillées au producteur. Les gamètes sont obtenus en dilacérant les gonades à la main dans un bain d'eau de mer au-dessus d'un filet de 100 μ m qui retient les grosses particules. On utilise une huître mâle pour dix femelles, et on laisse les œufs en contact avec le sperme 15 minutes environ en eau stagnante. Les œufs sont rincés en eau de mer sur un tamis à mailles de 25 μ m, placés dans un seau, avec une forte aération pendant 5 à 10 minutes, puis distribués aux larves à 10 heures et à 16 heures. La production d'œufs est de 100 millions pour 2,4 kg d'huîtres acquises, mais 0,6 kg sont inutilisées (mâles). La densité d'œufs d'huîtres fécondés varie entre 1 et 30.mL⁻¹.

A partir de J7 on introduit, après filtration, du zooplancton produit dans un étang ou un bassin spécial. On y trouve des copépodes de diverses espèces. Leur densité est maintenue à 0,1.mL⁻¹ au moins. Les nauplii d'artémias (densité 0,1.mL⁻¹ à 3,5.mL⁻¹) constituent la suite de la séquence alimentaire à partir de J16 et jusqu'à la fin de la phase éclosion (J45-J50), mais du poisson ou des fruits de mer broyés sont ajoutés à la ration à partir de J30 (de 5 à 120 g.m⁻³ de bassin).

Lorsque la densité des mérous en élevage passe de 20 000 larves.m⁻³ (à l'éclosion) à 500.m⁻³ (en sortie d'éclosion ; larves de 2 à 3 cm), le résultat peut être considéré comme bon : la survie ne dépasse généralement pas 1%. Lorsque la larve atteint cette taille, elle est vendue à un autre éleveur qui assure le prégrossissement.

Les stades critiques au cours de la vie larvaire se situent :

- à l'éclosion ;
- à la première prise de nourriture, J3-J4 ;
- à J8, lors du passage sur rotifères ;
- à J18-J20 : problème d'hyperdilatation de la vessie (taille 8 à 10 mm) ;
- à J30-J40, au moment de la métamorphose.

A Taiwan, la production de juvéniles, très fluctuante, atteint 20 millions d'alevins par an vendus à 1,2 € pièce, à une taille de 2 à 3 cm.

À l'échelle expérimentale

Divers types d'aliments ont été utilisés : des diatomées ont été observées dans le tube digestif puis

conseillées comme aliment ; sont-elles digérées ? Les œufs fécondés d'oursins et les rotifères traversant le tamis de 90 µm ont été préconisés mais les petits copépodes donnent une meilleure survie jusqu'à J10, les tintinnides sont aussi fréquemment rencontrés dans les contenus stomacaux. Toutes les larves consomment des copépodes à J4 tandis qu'il faut attendre J9 pour les rotifères. Une meilleure survie sur rotifères est constatée à des densités supérieures à 20.mL⁻¹. Les nauplii d'artémias sont utilisés ensuite.

Les bassins de grande taille améliorent la survie. L'immersion des larves dans des solutions à 0,01 ou 1 ppm de thyroxine ou de tri-iodo-thyronine accélère la métamorphose des larves.

Le constat est donc clair : l'élevage larvaire constitue un véritable goulot d'étranglement pour le développement de l'aquaculture des mérous. Malgré ces limitations, un manuel consacré à la reproduction et à l'élevage larvaire des mérous a été publié (Ruangpanit, 1993). Tucker (1998) note que la vie larvaire du mérou est plus longue que celle des autres espèces élevées.

PRÉGROSSISSEMENT ET GROSSISSEMENT

Prégrossissement commercial en bassins et en cages

Le prégrossissement dure de 20 à 30 jours (la longueur totale du poisson passe de 2-3 cm à 6,6 cm, soit 2 pouces chinois). Il est réalisé en bassins ou en cages. La présence d'abris permet d'augmenter la charge en poissons. A ce stade, les jeunes mérous sont nourris avec des poissons sans valeur commerciale, mais l'aliment sec composé (granulés) donnerait de meilleurs résultats. Le principal problème est le *white spot disease*, ou maladie des points blancs, provoquée par le protozoaire *Cryptocaryon irritans*.

Le taux de transformation de mérous est excellent sur aliment sec composé (granulés), il varie de 1,1 à 1,3. Un travail sur le sujet a été effectué sur *E. marginatus* à Barcelone (Castello-Orvay, Fernandez-Vilar, 1993).

Le grossissement se fait surtout en bassins de terre à Taiwan (bassins de 300 m² et 3 m de profondeur environ) ; 576 hectares étaient consacrés à la culture des mérous en 1995 (Tesson, 1995). Le poisson, récupéré à la senne, est transporté vivant aux revendeurs qui le commercialisent vivant. 10 à 20% des bassins à crevettes ont été reconvertis pour l'élevage des poissons. Taiwan produirait environ 2 000 tonnes (mais l'activité économique est mal évaluée et cet élevage sans doute sous-estimé).

A Singapour et à Hongkong le grossissement se fait surtout en cage, à la densité de 60 poissons par mètre cube. La mortalité est en général faible au cours de cette phase. La taille marchande est de 25-30 cm pour un poids allant de 0,6 à 1 kg, atteint en 1 an. A Singapour, les 84 fermes d'élevage en cage produisent 3 500 tonnes pour environ dix millions de

dollars ; les mérous constituent de 3 à 12% de ce total en poids, mais de 20 à 31% en valeur, soit trois millions de dollars. La production de mérous est en baisse par manque de juvéniles.

Une étude, réalisée à Hongkong, montre que le fait d'installer des abris dans les cages d'élevage a permis de faire passer la densité d'élevage de 60 poissons par mètre cube, soit 8,5 kg.m⁻³, à 156 poissons par mètre cube, soit 19,5 kg.m⁻³ ; en fournissant un abri d'un volume de 251 cm³ par poisson, on peut ainsi augmenter la production de 230% (Teng, Chua, 1979). Le prix du mérou en Thaïlande va de 5,6 \$ pour un poisson de 500 g, à 21,6 \$ pour un poisson de 1,3 kg. On trouvera une étude économique sur l'élevage en cages de l'une des espèces asiatiques dans le travail de Chua et Teng (1980).

En Australie, sur les 1 200 tonnes de mérous pêchés pour la consommation (1 100 supplémentaires sont pêchées pour le secteur aquariophile), environ 150 tonnes de mérous vivants sont expédiées par avion sur le marché de Hongkong.

Pour les espèces tropicales de mérous, l'abondance de juvéniles sur les platiers récifaux est parfois impressionnante (Letourneur *et al.*, 1998). Dans de telles conditions, les prélèvements en milieu naturel préviendraient les mortalités ultérieures que constatent ces auteurs. Les techniques de collecte existent, notamment le "filet de crête" proposé par Dufour (communication personnelle). Cette nouvelle alternative reste cependant réservée aux espèces récifales et doit faire les preuves de sa validité technique et économique.

CONCLUSION

Les Asiatiques, qui ont une longue expérience aquacole, une approche pragmatique des problèmes et un marché haut de gamme très demandeur et très rémunérateur, progressent très lentement dans la maîtrise de la reproduction des mérous et dans celle de leur élevage larvaire. Ces difficultés ne doivent pas cacher la réalité de la production en masse de juvéniles malgré une survie de l'ordre de 1% en cours d'élevage larvaire.

En Europe, l'approche de la reproduction par la collecte d'œufs pondus et fécondés naturellement dans une zone protégée telle que la Réserve des Medes, lève le premier problème celui de l'obtention des gamètes. Leur collecte en grande quantité doit maintenant être envisagée, ainsi que la protection et l'aménagement d'autres zones de reproduction. Les progrès enregistrés récemment dans l'induction de la reproduction en captivité ouvrent une autre voie : celle de la maîtrise du cycle biologique en captivité.

L'élevage larvaire pourrait aussi faire l'objet d'expérimentations diversifiées dans le cadre de programmes internationaux liés à la protection de la biodiversité. Un programme de cette nature trouverait parfaitement sa place dans les "Actions clés" retenues dans le 5^e Programme cadre de recherche et de développement de l'Union Européenne.

BIBLIOGRAPHIE

- Barnabé G., 1974 - La reproduction du mérou *Epinephelus gigas* : observations préliminaires de terrain. *Aquaculture*, **4** : 363-367.
- Castello-Orvay F., A. Fernandez-Vilar, 1993 - Effets de différents types d'alimentation sur la croissance du mérou (*Epinephelus guaza*, L. 1758) en captivité. In : *Production, environment and quality*. G. Barnabé, P. Kestemont (eds), Proceedings of a symposium, 25-27 mars 1992, at Bordeaux, France, Sp. Publ. eur. Aquacult. Soc., **18**, pp : 235-245.
- Chua T.E., S.K. Teng, 1980 - Economic production of estuary grouper, *Epinephelus salmoides* Maxwell, reared in floating net cages. *Aquaculture*, **20** : 187-228.
- Fukuhara O., 1989 - A review of the culture of grouper in Japan. *Bull. Nansei reg. Fish. Res. Lab.*, **22** : 47-57.
- Kuo C.M., 1995 - The Groupers. In : *World Animal Science*, C, 8; *Production of aquatic animals: Fishes*. C.E. Nash, A.J. Novotny (eds), Elsevier Science Publ., Amsterdam, pp : 305-317.
- Letourneur Y., P. Chabanet, L. Vigliola, M. Harmelin-Vivien, 1998 - Mass settlement and post-settlement mortality of *Epinephelus merra* (Pisces: Serranidae) on Reunion coral reefs. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **78** (1) : 307-319.
- Ruangpanit N., 1993 - *Technical manual for seed production of grouper* (*Epinephelus malabaricus*). National Institute of Coastal Aquaculture (NICA), Department of Fisheries, Ministry of Agriculture & Cooperatives, Thailand, 46 pp.
- Tesson O., 1995 - *Élevage du mérou à Taïwan*. Rapport de stage. ARDAM, Mèze, 38 pp + Annexes.
- Teng S.K., T.E. Chua, 1979 - Use of artificial hides to increase the stocking density and production of estuary grouper, *Ephinephelus salrnoides* Maxwell, reared in floating net cages. *Aquaculture*, **16** : 219-232.
- Tucker J.W., 1994 - Spawning by captive Serranid fishes: a review. *J. World Aquacult. Soc.*, **25** (3) : 345-359.
- Tucker J.W., 1998 - *Marine fish culture*. Kluwer Acad. Publ., Norwell, Massachussets, USA, 750 pp.

Reçu en décembre 1998 ; accepté en janvier 2000.
Received December 1998; accepted January 2000.

Preliminary contribution to the knowledge of the sensory development and apparatus of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834)

*Contribution préliminaire à la connaissance de l'équipement
et du développement sensoriels du mérou
Epinephelus marginatus (Lowe, 1834)*

Clara Boglione*, Claudio Selmo*, Monica Contegiacomo**, Maria Teresa Spedicato**, Stefano Cataudella*

*Lab. Exp. Ecol. & Aquac., Department of Biology, University of Tor Vergata,
Via della Ricerca Scientifica 430, 00133 Rome, Italy
e-mail: boglione@uniroma2.it

**COISPA Tecnologia & Ricerca, C.P. 62, 70042 Mola di Bari, Italy
e-mail: coispa@eostel.it

Key-words: dusky grouper, larval development, olfactory organ, neuromast.

Mots clés : mérou, développement larvaire, organe olfactif, neuromaste.

ABSTRACT

Boglione C., C. Selmo, M. Contegiacomo, M.T. Spedicato, S. Cataudella, 1999 - Preliminary contribution to the knowledge of the sensory development and apparatus of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834). Mar. Life, 9 (1) : 9-17.

This is a study on the sensory apparatus of the larval and juvenile dusky grouper. Preliminary information on grouper larvae feeding behaviour, an aspect previously lacking in the literature, was indirectly gathered. Scanning electron microscopy (SEM) investigations were carried out on experimental larvae obtained by hormone induced spawning and on one juvenile collected from the wild. In the experimental trials, larvae survived 42 days in 1996 and 51 in 1998. At hatching, 2 olfactory placodes and 7 neuromasts were differentiated. At days 3-4, eyes were pigmented, and 9-10 free neuromasts were differentiated on the head and 1-2 on the middle line of the trunk, on each side. The number of neuromasts slowly increased and at day 42, a maximum of 7 on the trunk, on each side, and 27 on the head were observed. Up to day 42 from hatching, the olfactory organ was still represented by two external pits. No taste buds were observed. The wild juvenile showed an olfactory rosette composed of 18 lamellae. The rostral region of the head showed a central chemoreceptive region and two lateral mechanoreceptive areas. Numerous taste buds were scattered on the rostral head, on the lips, the inner mouth and dorsal pharynx. The authors hypothesise that dusky grouper larvae identify food mainly by sight while juveniles can rely also on chemo-receptive inspection.

RÉSUMÉ

Boglione C., C. Selmo, M. Contegiacomo, M.T. Spedicato, S. Cataudella, 1999 - [Contribution préliminaire à la connaissance de l'équipement et du développement sensoriels du mérou *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834)]. Mar. Life, 9 (1) : 9-17.

Ce travail préliminaire a pour but d'enrichir, par rapport au manque de données de la littérature, les connaissances sur l'appareil sensoriel de la larve et du juvénile de mérou brun impliqué dans le comportement trophique. Des observations en microscopie électronique à balayage (MEB) ont été effectuées sur des larves expérimentales obtenues par induction hormonale de reproducteurs sauvages et sur un juvénile sauvage. Les élevages expérimentaux se sont achevés le 42^e jour en 1996 et le 51^e jour en 1998, par la mort des toutes les larves. A l'éclosion, la placode olfactive et sept neuromastes sont développés. A trois-quatre jours, les yeux sont pigmentés, neuf ou dix neuromastes libres sont différenciés sur la tête et un ou deux sur la ligne médiane du corps, de chaque côté. Le nombre de neuromastes augmente très peu : jusqu'au 42^e jour, on ne peut en observer que sept sur le corps, de chaque côté, et 27 sur la tête. Aucun bouton gustatif n'a été observé. Le juvénile sauvage montrait une rosette olfactive composée de 18 lamelles. La région rostrale de la tête montrait une région chémoréceptive centrale et deux mécanoréceptives latérales. De nombreux boutons gustatifs sont répandus sur la région rostrale de la tête, sur les lèvres, l'intérieur de la bouche et sur le pharynx dorsal. Les auteurs supposent que les larves de mérou peuvent localiser les proies surtout à la vue, pendant qu'elles demeurent dans la colonne d'eau, tandis que les juvéniles utilisent aussi le mécanisme de chémoréception.

INTRODUCTION

The artificial propagation of the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) is currently limited by a variety of constraints: the difficulty in broodstock management (proterogynous hermaphroditism with late sexual maturation); the lack of knowledge of the behaviour of larvae and juveniles; the relatively small size of grouper larvae. The first attempts at artificial reproduction allowed for a description of embryonic and early larval stages (Glamuzina *et al.*, 1998; Spedicato *et al.*, 1998, 1999a; Marino *et al.*, in press). Spartà (1935), Lo Bianco (1969), Zabala *et al.* (1997) and Dantart *et al.* (1999) provided some information on the development of wild *E. marginatus* eggs and larvae.

The scanty information on larval trophic ecology and the small size of the larval mouth (89 - 140 μ m on day 8 after hatching; Spedicato *et al.*, 1998, 1999a) still represent the main limit to standardising seed production. So this study focuses on the ontogenesis of chemical and mechanical receptors to provide a preliminary contribution to the study of larval feeding ecology.

MATERIAL AND METHODS

Two different egg depositions were induced by LHRH-a stimulated females and 1 sex-reversed male in 1996 (Spedicato *et al.*, 1999b, 1999c) and 1998 (Spedicato *et al.*, 1998). The rearing protocol follows Spedicato, Boglione (2000).

Larvae (1 - 5 specimens collected daily until day 51), and one wild juvenile (weight: 155 g; total length: 21 cm) were fixed in glutaraldehyde (2.5% in 0.1M phosphate buffer, pH 7.2), postfixed with tetroxide osmium, critical point dried and gold coated with AGAR Sputter Coating. Scanning electron microscopy (ZEISS DSM 950) observations were performed on the larvae (till day 42) and the wild juvenile.

RESULTS

The average total length (TL) of the newly hatched larvae was 2.03 mm (CV = 5.9%). The hatching rate in both trials was about 65% and severe mortality was recorded on days 6, 8 and 12 after hatching. In the 1996 experiment, only 1% of larvae survived after day 12, and none after day 42. In the 1998 production, only few larvae survived after day 30 and the last one died on day 51.

The main developmental stages until day 42 from hatching (1996 experimental trial) are summarised in figure 1, whilst the increment of free neuromasts is reported in table I.

SEM observations revealed the presence of free neuromasts (figure 2) in just-hatched larvae on the rostro-dorsal region (1 couple), and ventrally (1) and caudally (1) to the optic vesicle, on the trunk (1). Olfactory buds were differentiated at hatching (diameter: 8 μ m) and ciliated sensory cells, microvillate supporting cells and ciliated non-sensory cells were observed.

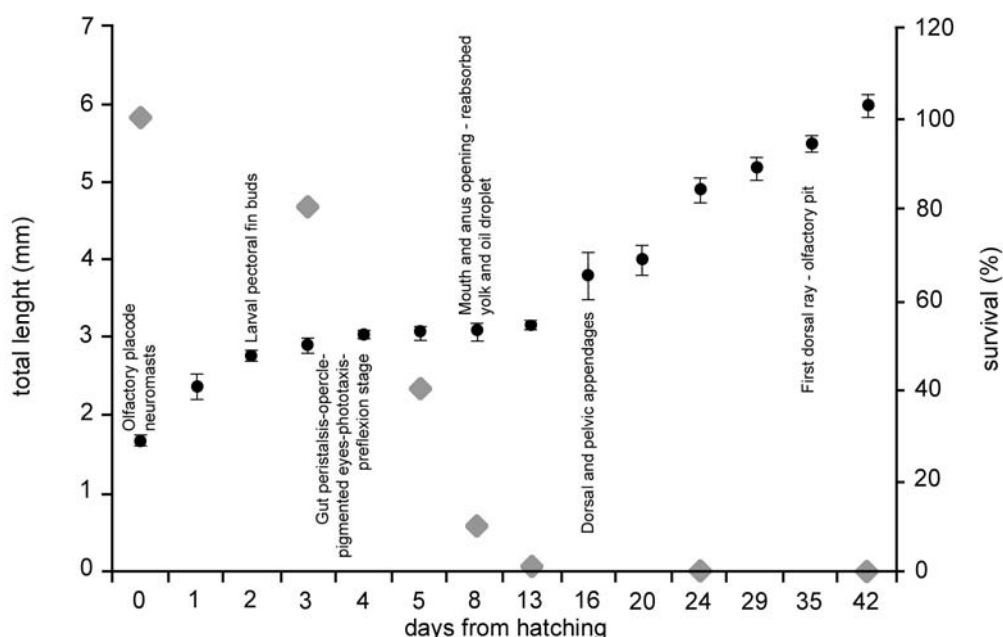


Figure 1 - Survival rate (%): ◆, total length (mm): ● and main developmental stages of dusky grouper larvae. Data referred to 1996 experimental reproduction.

Taux de survie (%) : ◆, longueur totale (mm) : ● et principaux stades de développement larvaire du mérou. Données issues de la reproduction expérimentale de 1996.

Table I - Number of free neuromasts observed in experimental dusky grouper larvae. Age: days from hatching; TL: total length (mm); rostro-dors.: rostro-dorsal region of the head; rostro-ventr.: rostro-ventral region of the head; orb.: orbital; trunk: trunk lateral line; (*): notochordal length (mm); (¹): numbers referred to left side of the body. / Nombre de neuromastes observés chez la larve de mérou brun. Age : en jours ; TL : longueur totale (mm) ; rostro-dors. : région rostro-dorsale de la tête ; rostro-ventr. : région rostro-ventrale de la tête ; orb. : orbital ; trunk : ligne latérale ; (*) : longueur notochordale (mm) ; (¹) : données correspondant au côté gauche du corps.

Age	n°obs.	TL	rostro-dors.	rostro-ventr.	antero-orb. ¹	retro-orb. ¹	supra-orb. ¹	sub-orb. ¹	trunk ¹
1	2	1.7-2.0	1x2	0	0-1	1	0	1	1
2	4	1.8-1.9	1x0/2	0	0	0-1	0-2	0-2	0-2
3	4	2.0	1x2	0	0-1	0	2	2	0-3
4	4	1.6-2.1	1x2	0	0-1	0	2	0-1	1-2
5	2	2.0	2x2	0	0	1	0	1	2
6	2	?	0	0	2	0	2	1	2
7	2	1.6	2x2	1	0-2	0	2-3	2	1
8	2	1.8	2x2	1x2	1-3	0	1-2	2	1
16	1	2.6	2x2	0	5	0	1	2	4
20	1	2.6 (*)	2x2	1x2	5	0	1	2	4
24	1	3.3	2x2	0	5	2	2	2	4
29	1	3.2	0	0	5	2	2	3	0
35	1	2.9	2x2	0	4	0	2	3	4
42	1	3.3	2x2	2x2	5	0	3	2-3	7

By days 3 and 4, eyes were pigmented and larvae preferred the shaded areas of the tank. The mouth was open in all the larvae by day 3.

Free lateral line neuromasts were mainly present on the lateral and dorsal sides of the head. During the larval development, their number slowly increased (table I), forming central clusters (rostro-dorsal and rostro-ventral ones) or bilateral lines (antero-orbital, retro-orbital, supra-orbital, sub-orbital).

Larvae which were more than 16 days old showed one elongated dorsal and two pelvic rays, with a melanophore patch on the upper part. At this stage surviving larvae showed very active predatory behaviour. Larvae utilise the elongated fin rays to perform vertical movements (by cephalad or caudad movements of the dorsal spine), or to change (left/right) swimming direction (ventral spines).

The olfactory organ elongated in a rostro-cau-

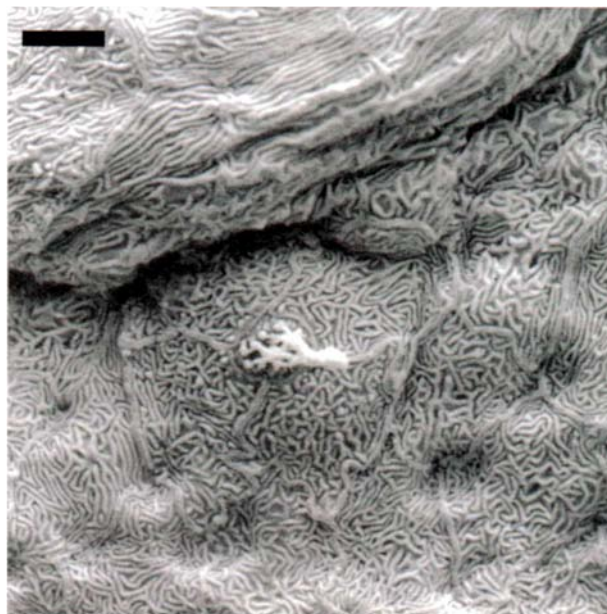


Figure 2 - Four day-old larva: sub-orbital free neuromast of the cephalic lateral line system. Bar = 10 µm. / Larve âgée de 4 jours : neuromaste libre de la ligne latérale céphalique situé dans la région sub-orbitaire. Barre = 10 µm.

dal direction (figure 3) assuming an oval shape (major diameter = 70 μm). The beginning of the deepening process of the olfactory placode (olfactory pit) was observed starting from day 35, but none of the experimental larvae showed the completion of the process. At day 42, the largest diameter of the olfactory organ was 83 μm .

At day 42, a maximum of 27 free neuromasts was found on the head and 7 on the middle line of each side of the trunk.

Neither outer nor inner taste buds were observed until day 42.

On day 51 the last larva (TL=14.7 mm) died. It still displayed elongated fin rays, a transparent body with a small melanophore placed in the middle part of the caudal peduncle and no scales. The flexion of the notochord had been attained, as well as dorsal, anal and pelvic fin formation. At this stage, the dorsal fin elongated ray constituted the second element of the dorsal fin and the pelvic ones the first rays of the pelvic fin. The anal fin had three thin spines, the second one being longer than the other ones. On the second, third and fourth dorsal, the first pelvic and the second anal elongated rays, many thin and sharp protuberances were lined up in 2-4 longitudinal rows. No sensorial cells were observed on elongated rays.

The wild juvenile showed two nares, the anterior one was tubular, with an epidermal flap (valve) (figure 4a). The olfactory organ was composed of 18 primary lamellae radiating from a central ridge (raphe, figure 4b), which arises rostro-caudally from the floor of the nasal cavity, to form a rosette-like pattern (type F, according to Yamamoto, 1982). With the exception of margins proximal to the raphe, each lamella was covered by the olfactory epithelium (figure 4c),

containing ciliated sensory cells, microvillate supporting cells, ciliated non-sensory cells and mucous cells (but no microvillate sensory cells; figure 4d).

On the head, on the rostral dorsal surface, a double row of lateral line pore canals delimited a central chemoreceptive region (with elevated taste buds) from bilateral mechano-receptive areas (figure 5). On the rostral ventral part, one centrally coupled row of lateral line pore canals extended laterally and caudad, along with the dentale profile. The area delimited by the frontal rows contained many scattered taste buds (figure 6). Free neuromasts without evident muco-polysaccharidic cupulae still persisted all around the nares (figure 7). In the mouth, many thin teeth were dispersed on pre-maxillar (figure 8a), dental (figure 8b), palatin and pharyngo-branchial organs, most of which were still covered by an epithelium (figure 8b). Taste buds were numerous, elevated and scattered among the teeth, tongue (figure 9, a and c), on the lips (figure 9a), the buccal floor and the pharyngo-branchial organ. They seemed to be at different differentiation stages (figure 9, a and b).

DISCUSSION

The two tentative artificial reproductions carried out in 1996 and 1998 did not result in the production of grouper juveniles and the precocious death of larvae at maximum at day 51 post hatching revealed inappropriate rearing conditions. Consequently, the possibility that the observations we carried out could be inherent to larvae in sub-optimal conditions should be considered. On the other hand, there is a total absence of information on the sensory equipment of

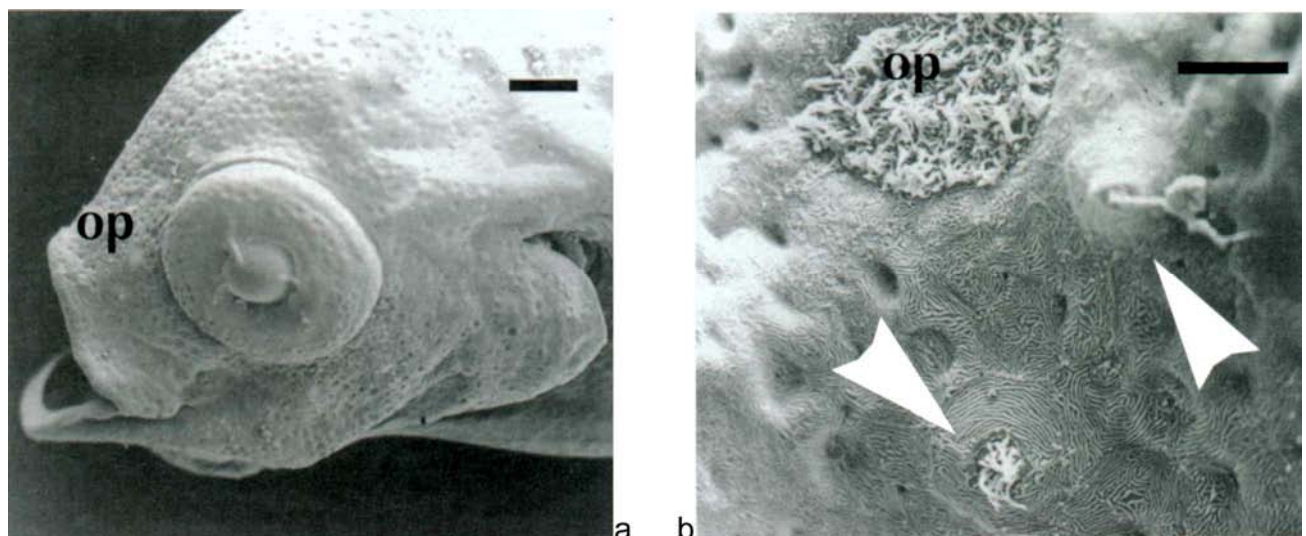


Figure 3 - Twenty four day-old larva. (a): head profile (op: olfactory placode). Bar = 100 μm . (b): particular of photo (a) magnifying the external olfactory organ (op). Arrows indicate two free neuromasts. Bar = 20 μm . / Larve âgée de 24 jours. (a) : silhouette céphalique (op = placode olfactive). Barre = 100 μm . (b) : détail de la photographie (a) montrant l'organe olfactif externe (op). Les flèches indiquent deux neuromastes libres. Barre = 20 μm .

this species. Further studies are therefore necessary to validate our observations.

Both experimental reproductions indicate a slow achievement of adult characteristics in dusky grouper larvae. On day 51 after hatching, larval dorsal and pelvic appendages still persisted, as well as the transparency of the body and the absence of scales. Also the wild individual showed an uncompleted arrangement of emerged teeth (if compared with the number in adult) and taste buds at different differentiation stages.

As regards the larval sensorial apparatus, it is

well known that lateral line organs (neuromasts) are involved in mechanoreception: in particular, canalised neuromasts perceive water accelerations while free neuromasts detect rheotaxis. As neuromasts did not canalise in the observed experimental larvae, these should be considered as being capable of detecting rheotaxis, but not water accelerations. Furthermore, larvae showed a quite high density of free neuromasts on the head, particularly in the rostro-dorsal area. According to Webb (1989), this may indicate an activity in the water column and not on the bottom.

Despite the absence of taste buds until day 42,

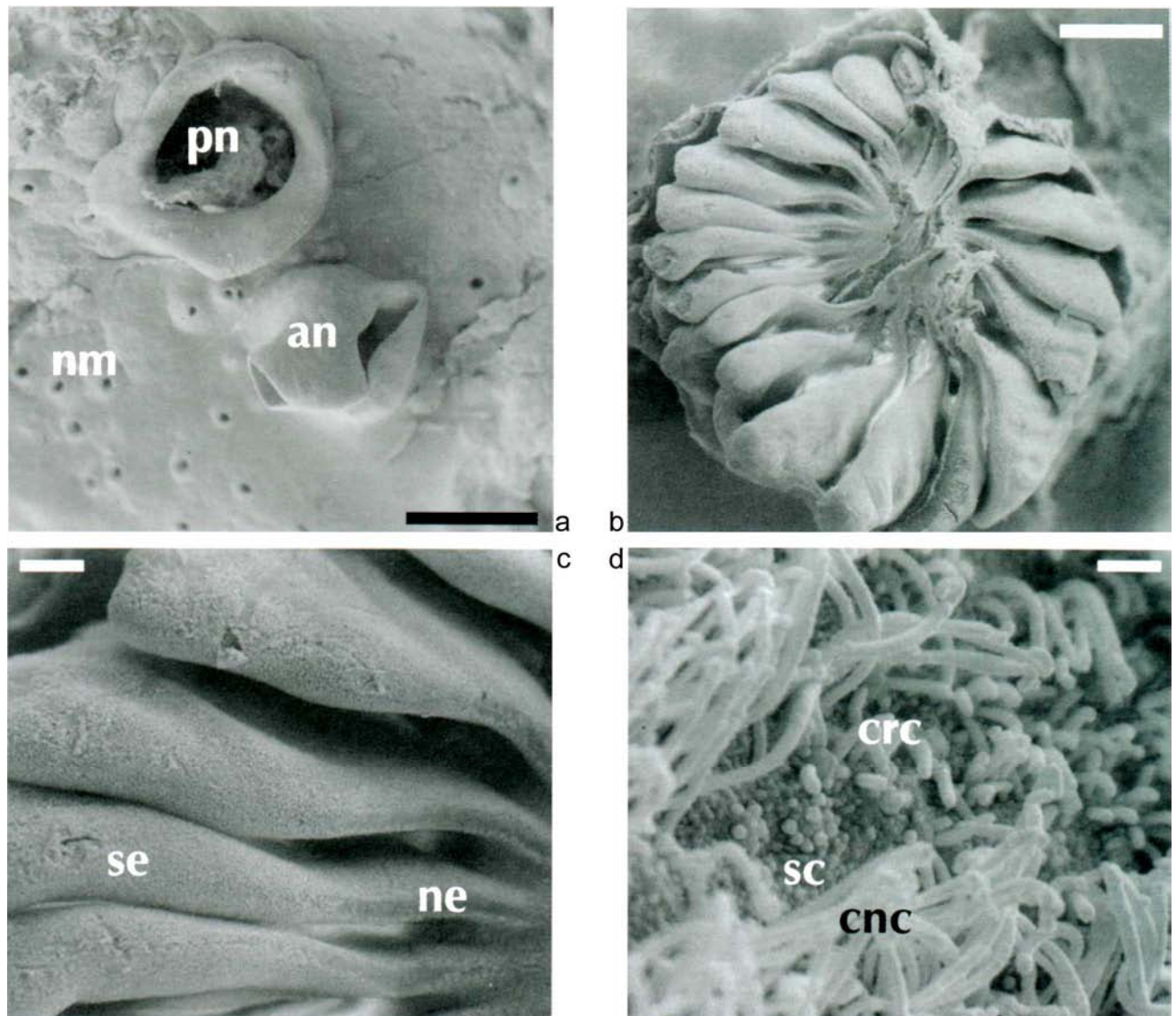


Figure 4 - Wild juvenile. (a): anterior (an) and posterior (pn) nares (nm: neuromast). Bar = 1 mm. (b): olfactory rosette. Bar = 500 μ m. (c): olfactory lamellae. The sensitive epithelium (se) covers the entire lamella with the exception of the dorsal margin, proximal to the raphe (ne). Bar = 100 μ m. (d): olfactory epithelium (crc: ciliated receptor cells; sc: supporting cell; cnc: ciliated non-sensory cell). Bar = 2 μ m. / *Juvenile sauvage. (a) : narines antérieure (an) et postérieure (pn) (nm : neuromaste). Barre = 1 mm. (b) : rosette olfactive. Barre = 500 μ m. (c) : lamelles olfactives. L'épithélium sensoriel (se) recouvre toute la lamelle, à l'exception du bord dorsal qui est proche du raphé (ne). Barre = 100 μ m. (d) : épithélium olfactif (crc: cellule ciliée réceptrice ; sc : cellule de soutien ; cnc : cellule ciliée non sensorielle). Barre = 2 μ m.*

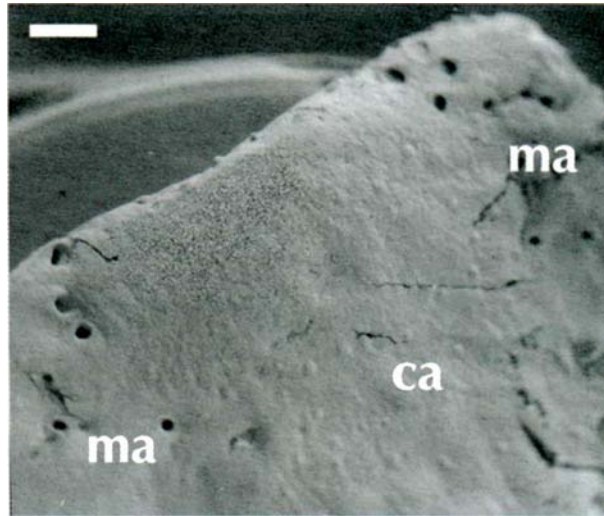


Figure 5 - Cephalic tegument of a wild juvenile: the rostro-dorsal region is divided by a coupled row of pore canals of the cephalic lateral line system in a central chemoreceptive area (ca), containing many elevated taste buds, and two lateral mechano-receptive areas (ma) with both free and pore-engaged neuromasts. Bar = 500 μ m.

Surface céphalique d'un juvénile sauvage : la région rostro-dorsale est partagée par une double ligne de canaux à pores de la ligne latérale céphalique, en une région centrale chémo-réceptrice (ca comprenant de nombreux boutons gustatifs élevés et deux régions latérales mécanoréceptrices (ma) avec neuromastes libres ou engagés dans les pores. Barre = 500 μ m.

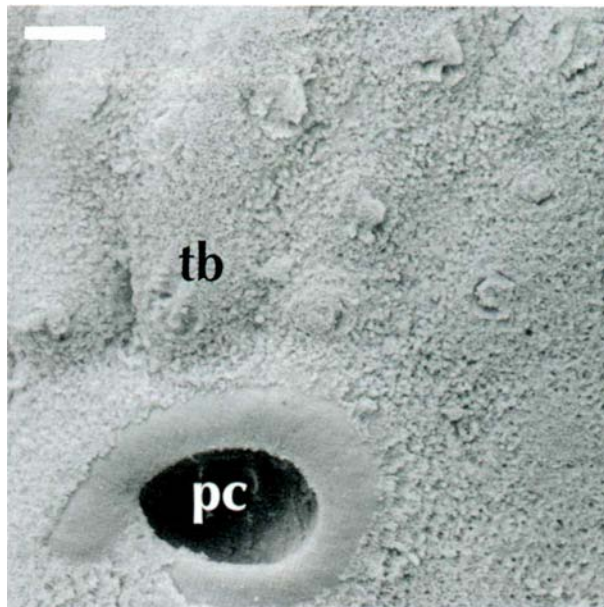


Figure 6 - Wild juvenile rostro-ventral region characterised by a central chemoreceptive area (tb: taste buds) and by lateral mechanoreceptive areas (pc: pore canal). Bar = 100 μ m. / Région rostro-ventrale d'un juvénile sauvage caractérisée par une zone centrale chémo-réceptrice (tb : bouton gustatif) et des zones latérales mécanoréceptrices (pc : canaux à pores). Barre = 100 μ m.

chemoreception could be effected in dusky grouper larvae by the olfactory organ and by free neuromasts. The latter are in fact capable of chemoreception, as some authors have indicated. According to Katsuki and Yanagisawa (1982), free neuromasts respond to various metallic ions in fish and tadpoles. Yamashita (1982) reported that whilst taste buds responded in *Pseudorasbora parva* to all four basic tastes, free neuromasts responded to acids and salt solutions. In

the wild dusky grouper juvenile, the olfactory organ is constituted by 18 primary lamellae, radiating in all directions from a raphe (F arrangement), with a continuous sensory epithelium except for the proximal dorsal margin of the lamella and with an extremely dense distribution of non-sensory cilia. In *E. septemfasciatus*, Yamamoto (1982) found 23 lamellae with the same F arrangement and density of non-sensory cilia but with a continuous distribution of

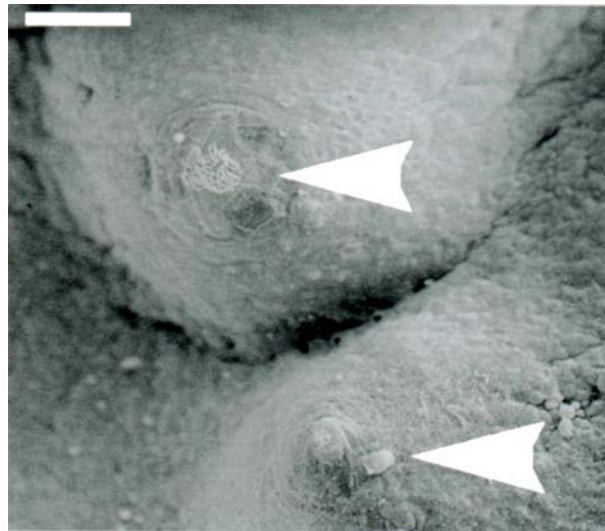


Figure 7 - Wild juvenile: neuromasts around (arrows) the nares are free (superficial), and placed on the apex of epidermal papillae. Bar = 50 μ m. / Juvénile sauvage : neuromastes (flèches) libres (superficiels) autour des narines, placés au sommet de papilles épidermiques. Barre = 50 μ m.

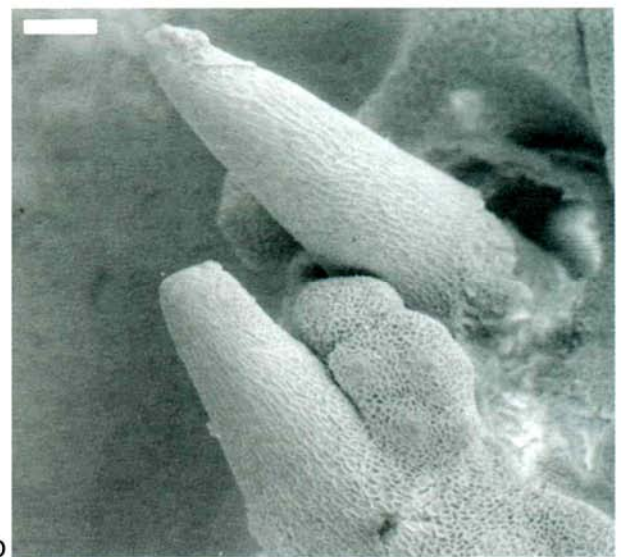
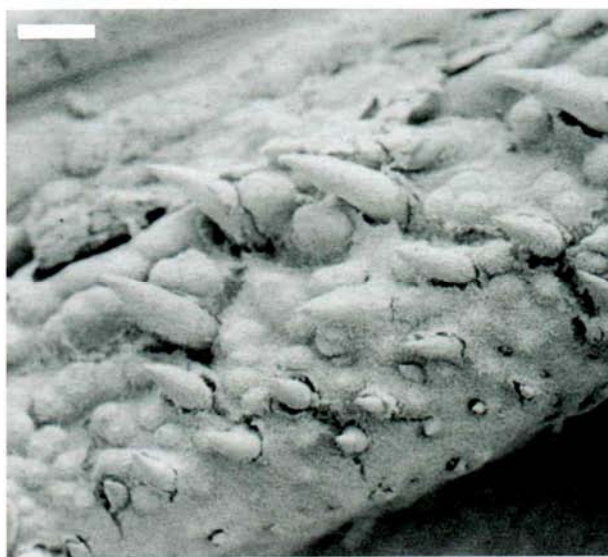


Figure 8 - Buccal cavity of the wild juvenile: teeth of different sizes are present on the pre-maxillar, dentale, palatin and pharyngo-branchial organ. (a): teeth on pre-maxillar. Bar = 200 μ m. (b): teeth on dentale still covered by epithelium. Bar = 100 μ m. Cavité bucale du juvénile sauvage : des dents de différente taille sont situées sur le prémaxillaire, le dentaire, le palatin et sur l'organe pharyngo-branchial. (a) : dents du prémaxillaire. Barre = 200 μ m. (b) : dents du dentaire souvent couvertes par l'épithélium. Barre = 100 μ m

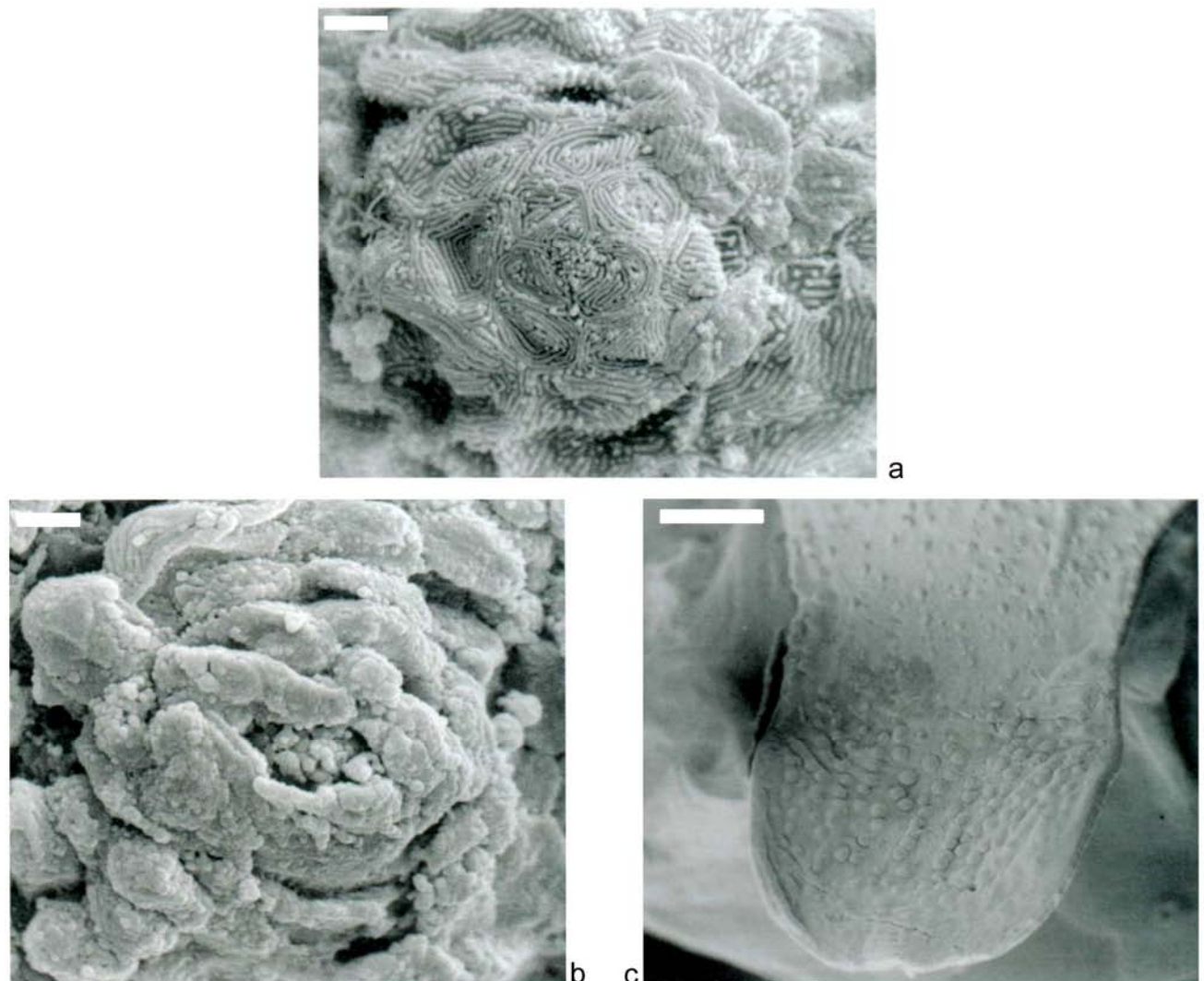


Figure 9 - Taste buds in wild juvenile. (a): taste bud of II Reutter' type (Reutter, 1973) observed on the tongue. Bar = 5 µm. (b): I type taste bud photographed on lower rim. Bar = 5 µm. (c): distribution of elevated taste buds on tongue (*copula ioidea*). Bar = 1 mm. / Bourgeons gustatifs chez le juvénile sauvage. (a) : papille gustative du deuxième type selon Reutter (1973) observée sur la langue. Barre = 5 µm. (b) : bourgeon gustatif du premier type selon Reutter photographié sur la lèvre inférieure. Barre 5 µm. (c) : distribution des papilles gustatives sur la langue (*copula ioidea*). Barre = 1 mm.

sensory epithelium except for the entire distal margin of the lamella. The difference in lamellae number was to be expected since their number and arrangement have been used as diagnostic features in the taxonomy of some teleostean groups (see Yamamoto, 1982, for a review). Some authors suggest there is a correlation between olfactory organ size or number of lamellae and the acuity of the olfactory sense (Pipping, 1927; Yamamoto, 1982). Considering this, the dusky grouper wild juvenile we observed showed quite a low number of lamellae compared to other species: in some Anguilliformes there are as many as 120 olfactory lamellae, for instance, and Salmonids present 5-10 secondary lamellae on each primary lamella. Adult sea bass (*Dicentrarchus labrax*) show 36 primary lamellae, each carrying secondary folds (Boglione *et al.*, 1988). As the number of lamellae in

the adult dusky grouper is unknown, other studies must be attempted to clarify if the low number we observed is the definitive one. According to Yamamoto (1982) and Yamamoto, Ueda (1978a-d), the olfactory ability is also related to the cellular composition of the olfactory epithelium. After analysing 80 different Teleosts, the authors suggested that fish with strong olfactory ability have continuous sensory areas with dense non-sensory cilia (as in the dusky grouper juvenile we observed), whilst fish believed to rely mainly on visual sense have dispersed sensory areas with no or sparse non-sensory cilia. So, on the basis of this indication, *E. marginatus* could rely mainly on its chemoreceptive ability for food detection during the juvenile period, owing to the continuous sensory epithelium in the olfactory organ, and the numerous taste buds and free neuromasts.

The larvae already showed light sensitivity from the 3rd - 4th day from hatching, therefore it would seem that there is a greater visual than olfactory capability in dusky grouper larvae. They use the dorsal and pelvic spines to change direction, and identify food items mainly by sight, selecting them principally by size (mechanoreceptors) and secondarily by chemoreceptors.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was funded by a grant from the Italian Ministry of Agricultural Policy (National Law 41/82).

BIBLIOGRAPHY

- Boglione C., S. Cataudella, F. Massa, D. Scorsini, G. Monaco, B. Bertolini, 1988 - Development of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) with particular regard to chemical and lateral line sense organs. *J. aquat. Products*, **2** (2): 163-174.
- Dantart L., P. Rovira, B. Hereu, A. Duda, 1999 - Early development of the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) from natural spawns. In : *Symposium international sur les Mérous de Méditerranée*. Proc. of a Symposium, 5-7 nov. 1998, at Ile des Embiez, France, Mém. Inst. Océanogr. P. Ricard, pp : 37-43.
- Glamuzina B., B. Skaramuca, N. Glavic, V. Kozul, J. Dulcic, M. Kraljevic, 1998 - Egg and early larval development of laboratory reared dusky grouper, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae). *Sci. mar.*, **62** (4) : 373-378.
- Katsuki Y., K. Yanagisawa, 1982 - Chemoreception in the lateral-line organ. In : *Chemoreception in fishes*. T.J. Hara (ed.), Developments in Aquaculture and Fisheries Science, **8**, Elsevier Scient. Publ. Company, Amsterdam, Oxford, New York, pp : 227-242.
- Lo Bianco S., 1969 - Eggs, larvae and juvenile stages of Teleostei. Translation of Fauna e flora del golfo di Napoli. 38. Monografia: uova, larve e stadi giovanili di Teleostei. Stazione Zoologica di Napoli (1956) Pts 1-2. Jerusalem, Israel Program for Scientific Translations, IPST No 511 5, 417 pp.
- Marino G., G. Maricchiuolo, E. Azzurro, A. Massari, A. Mandich, in press - Induced sex change of *Epinephelus marginatus*. In : *33rd International Symposium on new species for Mediterranean aquaculture*. 22-24 April 1998 at Alghero, Italy.
- Pipping M., 1927 - Ergazende beobachtungen uber der geruchssin der fische mit besonderer berucksichtigung seiner bedeutung fur das aufsuchen des futters. *Soc. Sci. Fenica, Commetat. Biol.*, **2** (9) : 1-10.
- Reutter K., 1973 - Typisierung der geschmacknospen von fischen. I. Morphologische und neurohistochemische untersuchungen an *Xiphophorus helleri*, Heckel (Poeciliidae, Cyprinodontiformes, Teleostei). *Z. zellforsch. mikrosk. Anat.*, **143** : 409-423.
- Spartà A., 1935 - Contributo alla conoscenza dello sviluppo nei Percidi. Uova ovariche mature di *Epinephelus guaza* (L.) e stadii post-embrionale e larvali di *E. alexandrinus* C.V. *Mem. R. Com. talassogr. ital.*, **224** : 1-15.
- Spedicato M.T., M. Contegiacomo, P. Carbonara, G. Lembo, C. Boglione, 1998 - Artificial reproduction of *Epinephelus marginatus* aimed at the development of restocking techniques. *Biol. mar. Mediterr.*, **5** (3) : 1248-1257.
- Spedicato M.T., M. Contegiacomo, C. Selmo, C. Boglione, 1999a - First observation on the development and morphology of *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) larvae obtained by induced spawning. In : *New species for Mediterranean aquaculture*. G. Enne, G.F. Greppi (eds), Proceedings of the 33rd International Symposium. 22-24 April 1998 at Alghero. Italy, Biofutur, Elsevier, pp : 401-406.
- Spedicato M.T., M. Contegiacomo, P. Carbonara, G. Lembo, 1999b - Induced sex-reversal in the dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834). In : *New species for Mediterranean aquaculture*. G. Enne, G.F. Greppi (eds), Proceedings of the 33rd International Symposium. 22-24 April 1998 at Alghero. Italy, Biofutur, Elsevier, pp : 389-393.
- Spedicato M.T., M. Contegiacomo, P. Carbonara, G. Lembo, 1999c - Ovarian maturation and spawning in *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) induced by hormone treatments. In : *New species for Mediterranean aquaculture*. G. Enne, G.F. Greppi (eds), Proceedings of the 33rd International Symposium. 22-24 April 1998 at Alghero. Italy, Biofutur, Elsevier, pp : 396-400.
- Spedicato M.T., C. Boglione, 2000 - Main constraints in the artificial propagation of *Epinephelus marginatus* Lowe, 1834: three year experimental trials on induced spawning and larval rearing. *Cah. Options Méditerr.*, **47** : 227-235.
- Webb J.F., 1989 - Gross morphology and evolution of the mechanoreceptive lateral-line system in teleost fishes. *Brain Behav. Evol.*, **33** : 34-53.
- Yamamoto M., 1982 - Comparative morphology of the peripheral olfactory organ in Teleosts. In : *Chemoreception in fishes*. T.J. Hara (ed.), Developments in Aquaculture and Fisheries Science, **8**, Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Oxford, New York, pp : 39-59.
- Yamamoto M., K. Ueda, 1978a - Comparative morphology of fish olfactory epithelium. II. Clupeiformes. *Bull. japan. Soc. scient. Fish.*, **44** : 855-859.
- Yamamoto M., K. Ueda, 1978b - Comparative morphology of fish olfactory epithelium. III. Cyprinoformes. *Bull. japan. Soc. scient. Fish.*, **44** : 1201-1206.
- Yamamoto M., K. Ueda, 1978c - Comparative morphology of fish olfactory epithelium. IV. Anguilliformes and Myctophiformes. *Bull. japan. Soc. scient. Fish.*, **44** : 1207-1212.
- Yamamoto M., K. Ueda, 1978d - Comparative morphology of fish olfactory epithelium. V. Gasterosteiformes, Channiformes and Synbranchiformes. *Bull. japan. Soc. scient. Fish.*, **44** : 1309-1314.
- Yamashita K., 1982 - Sensory cupulae found in prelarvae of red seabream *Pagrus major*. *Japan. J. Ichthyol.*, **29** (3) : 279-284.
- Zabala M., A. Garcia-Rubies, P. Louisy, E. Sala, 1997 - Spawning behaviour of the Mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) in the Medes Islands Marine Reserve (NW Mediterranean, Spain). *Sci. mar.*, **61** (1) : 65-77.

Received February 1998; accepted July 2000.
Reçu en février 1998 ; accepté en juillet 2000.

Suivi de la démographie et du comportement territorial des mâles de mérous bruns *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) du site du Pellu (Réserve naturelle des Bouches de Bonifacio, Corse, Méditerranée N.O.)

Demographic and male territorial behaviour monitoring of dusky grouper Epinephelus marginatus (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) from the Pellu site (Natural Reserve of the straits of Bonifacio, Corsica, N.W. Mediterranean)

Jean-Michel Culioli*, Jean-Pierre Quignard**

*Réserve naturelle des Bouches de Bonifacio, Parc marin international,
Office de l'Environnement de la Corse, Imm. Lancaster, bd Général Leclerc, 20000 Ajaccio, France
mel : culioli@oec.fr

**Laboratoire d'ichthyologie, Université Montpellier II, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier, France
mel : quignard@univ-montp2.fr

Mots clés : *Epinephelus*, réserve marine, identification individuelle, structure démographique, territorialité.

Key-words: *Epinephelus*, marine reserve, individual identification, demographic structure, territoriality.

RÉSUMÉ

Culioli J.-M., J.-P. Quignard, 1999 - Suivi de la démographie et du comportement territorial des mâles de mérous bruns *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) du site du Pellu (Réserve naturelle des Bouches de Bonifacio, Corse, Méditerranée N.O.). Mar. Life, 9 (2) : 3-9.

Dans la Réserve naturelle des Bouches de Bonifacio, la population d'*Epinephelus marginatus* du site du Pellu fait l'objet d'un suivi scientifique régulier depuis 1997. A chaque saison et essentiellement pendant toute la période de reproduction, les mérous du site sont filmés et leurs paramètres biologiques et éthologiques relevés. Les blessures sur les rayons mous des nageoires caudales et sur les rayons durs des nageoires dorsales, qui persistent au moins d'une année sur l'autre, ont permis d'identifier et de suivre certains individus. En été, le nombre de mérous sur le site a été estimé à 39 en 1997 et à 52 en 1998. Cet effectif est moins important pendant l'hiver. Entre les mois d'août 1997 et 1998, l'augmentation de près de 33% du nombre de mérous résulte d'un recrutement de jeunes individus. Les grands mâles territoriaux et quelques femelles bien identifiées étaient présents sur le site pendant la période de reproduction en 1997 et 1998. Les territoires des mâles territoriaux ont été délimités, leur superficie variant de 1 500 à 3 800 m².

ABSTRACT

Culioli J.-M., J.-P. Quignard, 1999 - [Demographic and male territorial behaviour monitoring of dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) from the Pellu site (Natural Reserve of the straits of Bonifacio, Corsica, N.W. Mediterranean)]. Mar. Life, 9 (2) : 3-9.

Since 1997, the *Epinephelus marginatus* population of the Pellu site has been regularly monitored within the Natural Reserve of the straits of Bonifacio. At each season and particularly during the reproduction period, dusky grouper were filmed and biological and ethological parameters were recorded. Wounds on caudal finrays and dorsal finrays persisted at least one year allowing the identification and the monitoring of some individuals. In summer, the number of dusky grouper was estimated on the area of Pellu at 39 in 1997 and at 52 in 1998. This total number was lower during winter. Between August 1997 and August 1998, the increase by 33% of dusky grouper total numbers was a consequence of recruitment of young individuals. Territorial large males and some of the females identified were present in 1997 and 1998 on the site during the reproduction period. Territorial male territories were delimited and their surface varied between 1,500 and 3,800 m².

INTRODUCTION

Dans les réserves marines de la Méditerranée nord-occidentale, les suivis scientifiques de populations de mérou brun, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) ont débuté en 1986 (Chauvet, Francour, 1989 ;

Chauvet et al., 1991 ; G.E.M., 1993, 1996 ; Zabala et al., 1997a, 1997b). La surveillance des effectifs sur des sites sélectionnés dans les espaces protégés a déjà apporté des compléments d'information en ce qui concerne la biologie, l'écologie et l'éthologie de l'espèce (Chauvet, Francour, 1989 ; Louisy, 1996 ; Zabala

et al., 1997a, 1997b). Dans la Réserve naturelle des Bouches de Bonifacio, le site du Pellu fait l'objet d'une importante fréquentation par les plongeurs depuis le début des années 1990 (Culioli, 1993). Compte-tenu des problèmes de gestion qu'entraîne cette surfréquentation, le gestionnaire de cette réserve a décidé de faire procéder à une étude fondamentale, indispensable pour la mise en oeuvre d'un suivi destiné à mesurer l'effet de l'anthropisation de ce site et son impact sur sa population de mérous. Nous présentons dans cet article les résultats préliminaires de cette étude en ce qui concerne les effectifs, la structure démographique, la reconnaissance des individus et la territorialité des grands mâles.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le site

Le site du Pellu est inclus dans la zone de protection renforcée du plateau des Lavezzi de la jeune Réserve naturelle des Bouches de Bonifacio (27 septembre 1999) qui est située dans le bassin nord-occidental de la Méditerranée, au sud de la Corse (figure 1). La Réserve naturelle des Bouches de Bonifacio protège 79 460 ha de domaine marin et terrestre, dont 13 363 ha en zone de protection renforcée et 1 130 ha en zone de non-prélèvement. Le périmètre de la zone de protection renforcée du plateau des Lavezzi était déjà classé en Réserve naturelle depuis 1982 et couvre une superficie de 5 483 ha sur le domaine

marin. Les profondeurs maximales n'excèdent que très rarement 70 m. La réglementation en vigueur dans la partie marine de la Réserve naturelle, et donc sur le site du Pellu depuis 1982, pouvait être résumée comme suit : la chasse sous-marine, les pollutions et autres dégradations physiques et chimiques du milieu étaient interdites et les pêches de loisir (palangres, lignes mortes) et professionnelle (filets et palangres) autorisées. Le renforcement des mesures de protection interdit depuis le 27 septembre 1999 l'usage des palangres et lignes mortes pour les pêcheurs plaisanciers et régit l'activité de pêche professionnelle. La production de mérous pour une année de pêche professionnelle dans la Réserve naturelle des îles Lavezzi avait atteint, en 1992-1993, 64 poissons dont 49 potentiellement adultes (Culioli, 1995).

Le Pellu fait partie des sites corses les plus fréquentés par les clubs de plongée. L'importance de la population de mérous bruns (*Epinephelus marginatus*) y résidant, explique cet attrait. La fréquentation estivale (mois de juillet et août) a été estimée, en 1997 et 1998, par le gestionnaire de la réserve à 6 500 plongées et sur l'ensemble de l'année, à environ 10 000.

Le substrat de ce secteur est constitué de gros amas de blocs rocheux granitiques s'étendant sur une surface d'environ 18 000 m², bordée de matériel détritique côtier et d'herbier peu dense de posidonies (figure 2). La profondeur varie entre 15 et 35 mètres. Les blocs rocheux du site peuvent être considérés comme un habitat convenable pour *Epinephelus marginatus*.

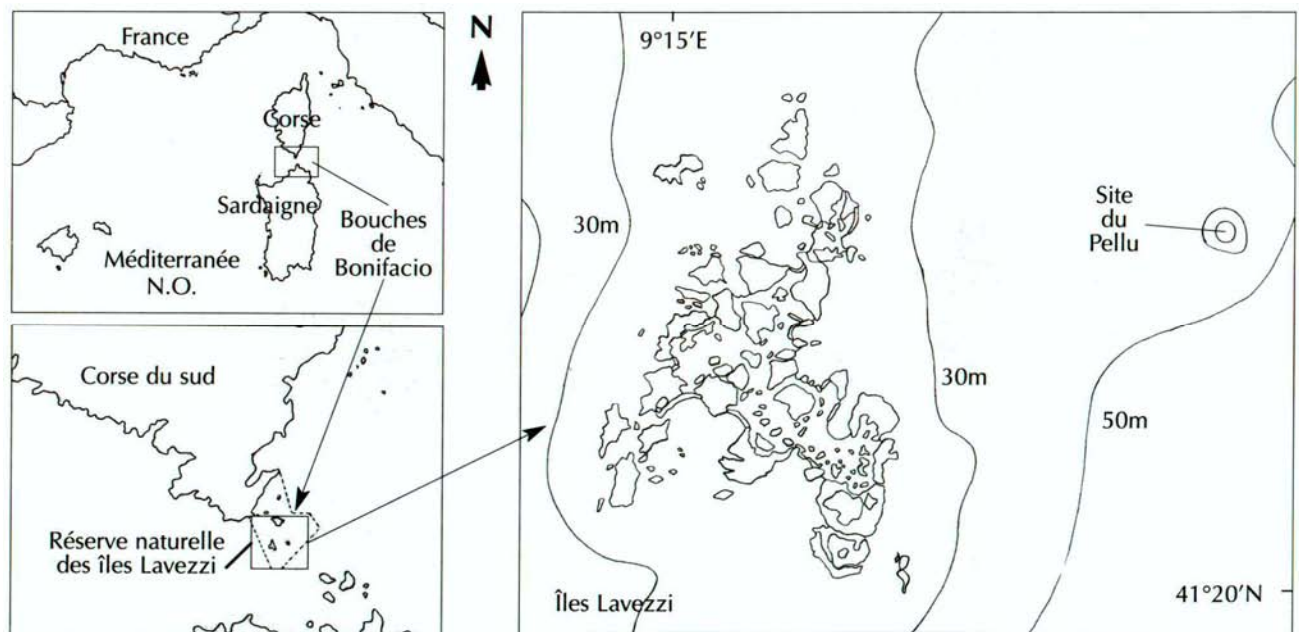


Figure 1 - Localisation du site du Pellu dans la Réserve naturelle des îles Lavezzi (Corse, Méditerranée N.O.). / Location of the Pellu site in the Natural Reserve of Lavezzi Islands (Corsica, Mediterranean N.W.).

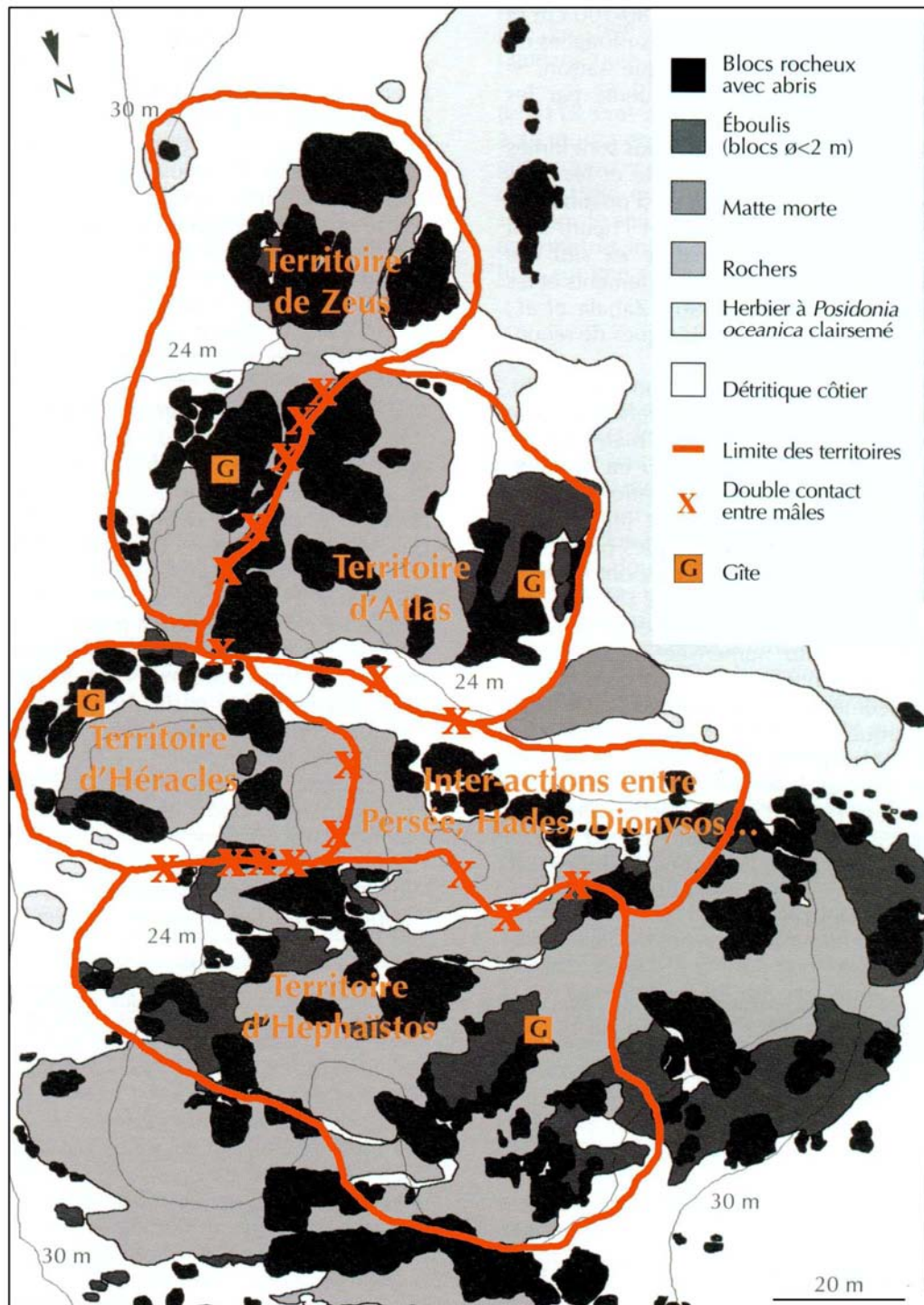


Figure 2 - Cartographie des territoires et des gîtes des 4 mérous mâles territoriaux (Zeus, Atlas, Hephaistos et Heracles) du site du Pellu. / Map of the territories and resting places of the 4 territorial dusky grouper Zeus, Atlas, Hephaistos and Heracles from the Pellu site.

Méthodes d'étude

Les dénombrements sont réalisés en scaphandre autonome à l'aide de scooters sous-marins. L'ensemble du site est visité et les mérous dénombrés sont répartis en cinq classes de taille : P : 0-40 cm ; M- : 40-60 cm ; M : 60-80 cm ; M+ : 80-100 cm et G : >100 cm (Zahala *et al.*, 1997b). Les plongées de dénombrement sont réalisées à chaque saison, si possible quand le site n'est pas fréquenté par les plongeurs.

Pendant la prospection, les mérous sont filmés ou photographiés, le plus près possible et les vues réalisées sous divers angles (de face et, si possible, de chaque côté). La position sur le site et l'heure sont notées pour chaque mérou. L'analyse *ex situ* des images a permis d'identifier les comportements et les patrons de coloration (Louisy, 1996 ; Zabala *et al.*, 1997b) et de rechercher d'éventuels signes de reconnaissance de chacun des individus.

La cartographie complète des fonds du Pellu, réalisée en mai 1998, a permis d'appréhender avec précision la surface des territoires des mâles par un positionnement cartographique *in situ* en fonction des déplacements observés. Les délimitations des territoires des mâles ont été réalisées de juin à août. Comme pour les oiseaux territoriaux, les points dits de «double contacts entre deux mâles» ont été également notés (Bibby *et al.*, 1992). Les surfaces des territoires ont été calculées sur la base de la cartographie du site du Pellu numérisée sur le format Canvas™ sur Macintosh (figure 2).

Les déplacements des grands mâles, identifiés d'après des marques «morphologiques» visibles sur le corps et les nageoires ont fait l'objet de 5 plongées spécifiques en 1997 et de 8 en 1998.

Depuis juin 1997, l'effort d'échantillonnage correspond à 45 plongées (soit plus de 20 heures d'immersion). Huit heures d'images vidéographiques ont été stockées en format 8 mm et Hi8 et environ 150 photographies ont été prises.

RÉSULTATS

Variations saisonnières des effectifs et de la structure démographique

Le nombre de mérous sur le site est maximum pendant la saison chaude, au moment de la reproduction, et il est minimum à la fin de l'hiver quand les eaux sont les plus froides (tableau I). Au cours des différentes saisons des deux années, le nombre d'individus d'une taille supérieure à 80 cm est resté relativement stable et a été compris entre 10 et 16 individus, alors que celui des plus petits individus a évolué notablement. Entre les mois d'août 1997 et 1998, on a noté une augmentation de près de 33% du nombre de mérous, essentiellement imputable à la présence d'individus ayant une taille inférieure à 80 cm. De plus, si seulement 8 individus d'une taille inférieure à 80 cm étaient présents en avril 1998, leur nombre a atteint 37 au mois d'août de la même année.

Territorialité des grands mâles

La connaissance de la territorialité nécessite que l'on puisse identifier chacun des individus afin de les suivre dans l'espace et dans le temps. Pour cela, nous avons recherché des mérous reconnaissables à la présence de «marques» corporelles fiables.

L'analyse des images vidéographiques et des photographies a permis d'identifier 15 mérous présents en 1997 et qui se sont révélés de nouveau présents sur le site en 1998. Quatre grands types de marques de reconnaissances ont été distinguées :

- les morphologies particulièrement remarquables (déformations morphologiques utilisées essentiellement pour deux femelles),
- les formes et la disposition des taches blanches périoculaires pour les individus disposant de taches particulièrement évidentes (deux mérous de 75 et 110 cm),
- les blessures cutanées. Celles-ci sont certainement imputables à des morsures causées lors d'interac-

Tableau I -Variations saisonnières de l'effectif total et de la structure démographique des mérous de juin 1997 à octobre 1998. / Seasonal variations of the total number and demographic structure of dusky grouper from June 1997 to October 1998.

	P	M-	M	M+	G	Total
Juin 1997	0	9	2	12	5	28
Juillet 1997	0	12	7	10	8	37
Août 1997	0	18	5	8	8	39
Octobre 1997	2	11	2	5	6	26
Avril 1998	0	4	4	6	5	19
Mai 1998	0	9	3	4	6	22
Juin 1998	2	12	6	8	6	34
Juillet 1998	3	19	10	7	8	47
Août 1998	3	24	10	6	9	52
Octobre 1998	2	10	7	6	6	31

tions agonistiques entre grands mâles. Ces marques présentes sur les flancs ont été identifiées pendant les mois de juin et juillet 1997 chez 4 mâles. L'inconvénient de ces marques réside dans la cicatrisation de la peau en un mois environ,

- les blessures sur les rayons mous des nageoires et sur les rayons durs de la nageoire dorsale. Ces blessures persistent au moins d'une année sur l'autre et ont permis le suivi de 11 mérous.

Entre la mi-juin et la fin du mois d'août, nous avons pu observer les comportements territoriaux de 6 mâles en 1997 et de 8 mâles en 1998. Le ratio entre les mâles présentant des comportements territoriaux et les autres mérous non-territoriaux peut être évalué à 1 : 5,5 en 1997 et en 1998. En excluant les mâles adoptant des comportements territoriaux agonistiques entre le 15 juin et le 15 juillet, mais qui ne défendent plus de territoire après cette date, les mâles non-territoriaux des classes de taille M+ et G (>80 cm), ainsi que les poissons immatures de la classe de taille P (<40 cm), ce ratio entre mâles territoriaux et les autres mérous, pendant toute la saison de reproduction, peut être évalué à 1 : 1,5 en 1997 et à 1 : 8,5 en 1998.

Les résultats présentés ici concernent les quatre mâles ayant manifesté un comportement territorial pendant toute une saison estivale. Ces individus ont été nommés : *Zeus*, *Hephaïstos*, *Atlas* et *Heracles* (figure 2). Les premiers signes de territorialité sont notés autour du 20 juin pour les années 1997 et 1998, avec l'apparition de la livrée à stries argentées et des déplacements constants sur l'ensemble de leur territoire. La dimension de ces déplacements se réduit et prend la forme de cercles concentriques à la fin du mois de juillet et pendant le mois d'août (1997 et 1998). Cette activité, fortement réduite à la fin du mois d'août, disparaît durant les premiers jours du mois de septembre pour *Zeus* et *Hephaïstos* en 1997 et pour les quatre mâles dominants en 1998.

Le territoire de *Zeus* (LT=120 cm) s'étend sur environ 2 800 m² au sud du site (figure 2). Il est intéressant de remarquer que les limites de son territoire n'ont pas changé entre les années 1997 et 1998. Son autorité territoriale semble incontestée puisque aucun contact agressif avec un autre mérou, ni aucune blessure sur sa peau n'ont été observés pendant les deux saisons de reproduction. Son gîte (abri protecteur dans un amas de roche) est situé au nord-est de son territoire.

L'activité territoriale d'*Hephaïstos* (LT=115 cm) s'exerce sur environ 3 800 m² au centre nord du site (figure 2). Les limites de son territoire sont restées stables entre 1997 et 1998 mais, contrairement à *Zeus*, ce mérou dépense beaucoup d'énergie à la défense de son vaste territoire. Son gîte est situé au centre de son territoire.

Le territoire d'*Atlas* (LT=115 cm), situé à l'ouest de celui de *Zeus*, couvre une surface d'environ 2 300 m² (figure 2). Ce mérou a dépensé beaucoup d'énergie en juin 1997, essentiellement sur les zones de contact avec le territoire d'*Heracles* et celui d'un

groupe de 3 autres mâles (*Hades*, *Persée* et *Dyonisos*) qui manifestaient des comportements agressifs avec des patrons de coloration mâles à stries argentées (figure 2). En juillet et août 1997, *Atlas* a disparu du site pour réapparaître en septembre de la même année près de son gîte. En 1998, son activité territoriale s'est maintenue pendant toute la saison de reproduction.

A la fin du mois de juin 1997, *Heracles* (LT=115 cm) a adopté un comportement territorial actif, puis a ensuite été régulièrement vu près de son gîte, adoptant un comportement très calme. Ce n'est qu'en 1998 qu'il a semblé prendre réellement possession de son territoire (figure 2) en présentant une activité très intense, durant la période de reproduction, sur une surface de seulement 1 500 m².

COMMENTAIRES

Le site du Pellu a commencé à être prospecté en plongée dès 1969 par un club de plongée allemand. Le patron de ce club de plongée (G. Hayer, communication personnelle) nous a appris qu'environ 25 mérous y étaient présents dans les années 80. Les individus avaient tous des poids supérieurs à 12-15 kg. Ces données corroborent celles recueillies par les premières missions du G.E.M. conduites en 1988 et 1989. Les plongeurs avaient alors dénombré sur le site une vingtaine d'individus de grande taille (Chauvet *et al.*, 1991). Il est donc intéressant de noter que le nombre de mérous a presque doublé sur le site depuis les années 1980. Cette augmentation est essentiellement imputable à la présence d'assez nombreuses petites femelles.

Les variations saisonnières du nombre de mérous et de la structure démographique paraissent comparables à celles observées par Zabala *et al.* (1997b) dans la Réserve marine des îles Medes (Espagne, Méditerranée nord-occidentale) en 1995-1996, avec notamment un nombre maximum de mérous en été et minimum en hiver.

Le statut sexuel des individus mesurant entre 60 et 80 cm étant incertain en Méditerranée nord-occidentale, nous considérerons comme la plupart des auteurs que les mérous de la classe de taille 40-60 cm sont, dans une large proportion, des femelles et que les individus d'une taille supérieure à 80 cm sont, en majorité, des mâles (Bruslé, Bruslé, 1976 ; Bruslé, 1985 ; Chauvet, 1988, 1991 ; Louisy, 1996 ; Zabala *et al.*, 1997a, 1997b). En 1998, nous avons dénombré un mâle territorial pour un minimum de 6 et un maximum de 9 femelles (étant donné le nombre d'individus de la classe de taille 60-80 cm). Le ratio entre les mâles territoriaux et les femelles adultes sur le site du Pellu est semblable à celui relevé en 1995 dans la Réserve marine des îles Medes (1:7) par Zabala *et al.* (1997b). De plus, la sex-ratio globale estimée en 1998 (1 mâle pour 1,6 à 2,3 femelles) est proche de celle donnée par Bruslé et Bruslé (1976) dans les populations tunisiennes avec

1 mâle pour 2 femelles. Ces résultats sont à considérer avec prudence et interdisent toute généralisation car l'inversion sexuelle chez *Epinephelus marginatus*, comme chez la plupart des espèces de mérou, peut varier dans le temps et dans l'espace en fonction de la taille et de la structure démographique de chaque population (Shapiro *et al.*, 1993, 1994 ; Zabala *et al.*, 1997b).

Une quinzaine de mérous n'a pas quitté le site du Pellu, entre les années 1997 et 1998, situation qui semble différente de celle décrite par Chauvet *et al.* (1991). Les 15 mérous marqués en 1988 par ces chercheurs ne furent pas retrouvés sur le site en 1989, ce qui laissait supposer que la quasi-totalité (sinon la totalité) du peuplement de ces zones aurait été renouvelée entre ces deux années. Actuellement, on note une certaine stabilité dans l'occupation du site par les mêmes individus au vu des clichés photographiques de Zeus et Hephæistos pris en 1996 près des mêmes gîtes que ceux qui les abritaient en 1998. De plus, selon G. Hayer, Zeus est arrivé et a occupé, en 1990, le territoire d'un gros mérou qu'il nourrissait depuis 1983 et qui avait disparu en 1989. Pour notre part, nous pouvons affirmer reconnaître Zeus sur ce territoire depuis cinq ans. Il est intéressant de noter que cinq femelles identifiées pendant la saison estivale de 1997 ont été de nouveau repérées sur le site durant l'été 1998. Le stock de femelles entre les saisons estivales 1997 et 1998 n'a donc pas été complètement renouvelé. Le faible effectif hivernal des femelles pourrait s'expliquer par des déplacements d'une partie de ce stock vers d'autres sites ou d'autres zones bathymétriques ou simplement par l'adoption d'un comportement hivernal plus cryptique que celui des grands individus mâles.

La prise en compte de marques «morphologiques» résultant de blessures, associées à d'autres caractères morphologiques (taille, allure générale), a permis l'établissement d'une fiche d'identité de quelques individus selon la même technique, non traumatisante, que celle couramment employée par les cétoлогов dans le suivi des dauphins (Shane, 1980 ; Scott *et al.*, 1990). Cette approche n'exclut cependant pas l'emploi d'autres moyens de reconnaissance comme l'identification de la forme et de la disposition de taches blanches péri-oculaires, bien que les marques morphologiques paraissent être plus fiables. En effet, comme le souligne Louisy (1996), les dessins clairs de la tête peuvent disparaître dans certains patrons de coloration, notamment dans le cas de ceux développés pendant des interactions sociales entre individus.

L'activité territoriale sur le site du Pellu semble être comparable à celle décrite dans la réserve marine des îles Medes par Zabala *et al.* (1997b). L'activité territoriale de Zeus et Hephæistos n'a pas semblé évoluer entre les deux années consécutives d'observations. La taille des territoires, qui est comprise selon les individus entre 1 500 et 2 800 m², semble être en relation avec l'ancienneté de l'activité territoriale. La dominance de Zeus sur son territoire ne

semble pas contestée. Dans le futur, le vaste territoire d'Hephæistos pourrait être réduit en raison de l'activité d'Heracles et surtout la mise en place probable, aux limites ouest, d'un nouveau territoire. En effet, comme nous l'avons déjà souligné, plusieurs mâles se disputent depuis deux ans, au début de la saison de reproduction (20 juin - 15 juillet), un territoire proche de la partie sommitale de la remontée rocheuse (-15 m), à la limite actuelle des territoires d'Hephæistos et d'Heracles.

La disparition d'Atlas durant la saison de ponte 1997 a été jugée inexplicable, aucune agression à son encontre n'ayant été observée et son territoire étant resté vacant durant cette période. En revanche, en 1998, il n'a pas déserté son territoire et a manifesté une intense activité durant toute la saison de reproduction. La même année, Heracles s'est, lui aussi, montré très actif. Des petites femelles ont souvent été observées au-dessus d'un pic rocheux, à mi-profondeur entre la surface et le fond, dans le territoire d'Atlas durant la saison de ponte 1998. L'arrivée, en 1998, de nombreuses femelles sur le site des territoires de Zeus et d'Hephæistos est susceptible d'avoir modifié le comportement territorial de ces deux mâles.

CONCLUSION

Un suivi scientifique régulier de la population de mérous (*Epinephelus marginatus*) du Pellu a été initié en 1997. Son contrôle fournit aux responsables de l'espace protégé des données à des fins de gestion du site. La cartographie des fonds réalisée permet de disposer d'un support utile à la compréhension de certains comportements des mérous. Plusieurs méthodes de reconnaissance individuelle des poissons ont été testées. Nous avons convenu d'identifier les mérous d'après les blessures observables sur les nageoires, celles-ci étant pérennes d'une année sur l'autre. Les moyens informatiques du Parc marin international des Bouches de Bonifacio permettent de prévoir le stockage d'un grand nombre d'images vidéographiques et photographiques et de mettre en oeuvre un traitement des données efficace en vue d'un suivi de l'évolution de la population.

Il a été également possible de calculer l'aire des différents territoires des mâles dominants sur ce site.

Les effectifs et la structure démographique des mérous sur le site du Pellu de la Réserve naturelle des Bouches de Bonifacio, montrent des modifications relativement rapides de ces paramètres entre deux années consécutives. Conjuguées aux suivis des territoires et des données éco-éthologiques, ces informations permettront de mieux comprendre l'évolution de cette population et d'appréhender ses conséquences sur le fonctionnement du peuplement de mérous (*Epinephelus marginatus*) dans ce secteur des Bouches de Bonifacio.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée grâce au support financier et technique de la Réserve naturelle des îles Cerbicales-Lavezzi et de l'Office de l'Environnement de la Corse.

Nous tenons à remercier P. Peschet, N. Robert, J.-P. Panzani et N. Negre pour leur aide sur le terrain, ainsi que J.A. Tomasini pour sa collaboration dans la rédaction de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

- Bibby C.J., D.B. Neil, D.A. Hill, 1992 - *Birds census techniques*. British Trust for Ornithology and Royal Society for the Protection of Birds Publications, Academic Press Limited, London, England, 257 pp.
- Bruslé J., 1985 - *Exposé synoptique des données biologiques sur les mérous Epinephelus aeneus (Geoffroy Saint Hilaire, 1809) et Epinephelus guaza (Linnaeus, 1758) de l'océan Atlantique et de la Méditerranée*. FAO, Synopsis sur les pêches, **129**, 64 pp.
- Bruslé J., S. Bruslé, 1976 - Contribution à l'étude de la reproduction de deux espèces de mérous, *E. aeneus* (G. Saint-Hilaire, 1809) et *E. guaza* (Linnaeus, 1758) des côtes de Tunisie. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **39** (3) : 313-320.
- Chauvet C., 1988 - Etude de la croissance du mérou *Epinephelus guaza* (Linné, 1758) des côtes tunisiennes. *Aquat. Living Resour.*, **1** (4) : 277-288.
- Chauvet C., 1991 - Statut d'*Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1758) et éléments de dynamique des populations méditerranéenne et atlantique. In : *Les espèces marines à protéger en Méditerranée*. C.F. Boudouresque, M. Avon, V. Gravez (eds), GIS Posidonie Publ., Marseille, pp : 255-275.
- Chauvet C., P. Francour, 1989 - Les mérous *Epinephelus guaza* du Parc National de Port-Cros (France) : Aspects socio-démographiques. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **114** (4) : 5-13.
- Chauvet C., G. Barnabé, J. Bayle Sempere, C.H. Bianconi, J.L. Binche, P. Francour, A. Garcia Rubies, J.G. Harmelin, R. Miniconi, A. Pais, P. Robert, 1991 - Recensement du mérou *Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1758) dans les réserves et parcs marins des côtes méditerranéennes françaises. In : *Les espèces marines à protéger en Méditerranée*. C.F. Boudouresque, M. Avon, V. Gravez (eds), GIS Posidonie Publ., Marseille, pp : 277-290.
- Culioli J.M., 1993 - Elaboration du plan de gestion d'un espace protégé terrestre et marin en Méditerranée nord occidentale : la Réserve naturelle des îles Lavezzi (France). In : *Pour qui la Méditerranée au 21^{ème} siècle ? Le système littoral Méditerranéen*, Actes de Colloque, Maison de l'Environnement de Montpellier (ed.), Montpellier, France, pp : 119-122.
- Culioli J.M., 1995 - La pêche professionnelle dans la Réserve Naturelle des Iles Lavezzi (Corse). Effort et productions. *Trav. sci. Parc nat. rég. Res. nat. Corse.*, **52** : 1-106.
- G.E.M., 1993 - *Inventaire des mérous du Parc National de Port-Cros : Campagne d'octobre 1993*, 11-15.10.1993. Rapport Groupe d'Etude du Mérou, 9 + 6 pp.
- G.E.M., 1996 - *Le mérou brun en Méditerranée*. Hyères, France, 27 pp.
- Louisy P., 1996 - Principaux patrons de coloration du mérou brun de Méditerranée *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces : Serranidae) en période d'activité reproductrice. *Rev. fr. Aquariol.*, **23** (1-2) : 21-32.
- Scott M.D., R.S Wells, A. Blair Irvine, B.R. Mate., 1990 - Tagging and marking on small Cetaceans. In *The Bottlenose Dolphin*. S. Leatherwood, R.R. Reeves (eds), Academic Press Inc, pp : 489-514.
- Shane S.H., 1980 - Occurrence, movements, and distribution of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus* in southern Texas. *Fish. Bull.*, **78** (3) : 593-601.
- Shapiro D.Y., Y. Sadovy, M.A. Mc Gehee, 1993 - Size, composition and spatial structure of the annual spawning aggregation of the red hind, *Epinephelus guttatus* (Pisces : Serranidae). *Copeia*, **1993**(2) : 399-406.
- Shapiro D.Y., G. Y. Garcia-Molinier, Y. Sadovy, 1994 - Social system of an inshore stock of the red hind grouper, *Epinephelus guttatus* (Pisces: Serranidae). *Environ. Biol. Fishes*, **41** : 415-422.
- Zabala M., A. Garcia-Rubies, P. Louisy, E. Sala, 1997a - Spawning behaviour of the Mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) in the Medes Islands Marine Reserve (NW Mediterranean, Spain). *Sci. mar.*, **61** (1) : 65-77.
- Zabala M., P. Louisy, A. Garcia-Rubies, V. Gracia, 1997b - Socio-behavioural context of reproduction in the Mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) in the Medes Islands Marine Reserve (NW Mediterranean, Spain). *Sci. mar.*, **61** (1) : 79-98.

Reçu en décembre 1998 ; accepté en avril 2000.

Received December 1998; accepted April 2000.

Préhistoire du mérrou

Prehistory of the grouper

Jean Desse, Nathalie Desse-Berset

Laboratoire d'archéozoologie, Centre de recherches archéologiques du CNRS
250, rue Albert Einstein, 06560 Valbonne, France
mel : desse@cra.cnrs.fr et berset@cra.cnrs.fr

Mots clés : mérrou (*Epinephelus*), préhistoire, archéoichthyologie, mer Méditerranée.

Key-words: grouper (*Epinephelus*), prehistory, archaeoichthyology, Mediterranean Sea.

RÉSUMÉ

Desse J., N. Desse-Berset, 1999 - Préhistoire du mérrou. Mar. Life, 9 (1) : 19-30.

Le mérrou est pêché par l'homme depuis plus de dix mille ans ; ses restes osseux sont bien représentés dans des gisements archéologiques côtiers méditerranéens, et ce dès le Pléistocène final. A partir d'exemples empruntés principalement aux analyses archéoichthyologiques effectuées à Chypre, en Tunisie, en Italie, en Corse, sur le littoral provençal et en Espagne, nos informations sur les mérrous de la Méditerranée avant l'histoire sont présentées et confrontées aux données actuelles de l'ichthyologie. Les points suivants seront plus particulièrement développés : (i) méthodes de l'archéoichthyologie (identification des éléments majeurs du squelette et niveau de diagnose taxonomique ; reconstitution de la taille des mérrous (longueur totale ou longueur standard) et de leur masse à partir des ossements ; comparaison entre les individus actuels et les mérrous de périodes antérieures aux surexploitations d'origine anthropique) ; (ii) le mérrou dans les sites préhistoriques méditerranéens (évaluation des populations ; ancienneté et évolution de cette pêche jusqu'aux périodes historiques).

ABSTRACT

Desse J., N. Desse-Berset, 1999 – [Prehistory of the grouper]. Mar. Life, 9 (1): 19-30.

The grouper has been caught by man for more than ten thousand years; its bone remains are well represented in some archaeological deposits on the Mediterranean coast, from the final Pleistocene. Using examples mainly borrowed from archaeo-ichthyological analyses carried out in Cyprus, Tunisia, Italy, Corsica, Spain and the Provence shoreline, our information about Mediterranean groupers prehistory are presented and compared with present-day ichthyological data. The following points will be specially developed: (i) archaeo-ichthyological methods (identification of major elements in the skeleton and level of taxonomic diagnosis; reconstruction of grouper size (total length or standard length) and weight from bones; comparison between present-day individuals and groupers from periods previous to overexploitation of anthropic origin; (ii) grouper in Mediterranean prehistoric sites (population estimation; age and evolution of grouper fishing down to historic periods).

INTRODUCTION

Pendant des milliers d'années, l'homme a pratiqué une pêche côtière, et, si l'usage d'embarcations ne laisse aucun doute dès la fin du Mésolithique, la navigation hauturière n'eut certainement pas des activités halieutiques comme objectif principal. En

effet, la pêche à pied ou près des côtes a représenté jusqu'à l'époque romaine l'essentiel de l'exploitation des ressources marines.

Il n'est donc pas étonnant que le mérrou ait très tôt joué un rôle important dans l'alimentation de nos ancêtres, et ce dans de larges zones de la planète, de l'océan Indien et du golfe arabo-persique à la Poly-

nésie, en passant par la Méditerranée qui nous retiendra ci-après tout particulièrement.

Les analyses archéoichthyologiques visent, avant tout, à fournir aux archéologues le plus de renseignements possible sur le rôle joué par les poissons dans la paléo-économie et le paléo-environnement des anciens habitants des sites étudiés. Pour y parvenir, les archéoichthyologues ont mis en oeuvre des procédures, souvent inédites, pour exploiter les ossements retrouvés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Identifier, déterminer : qu'est-ce qu'un mérou ?

Pour les ichthyologues, tous les mérous relèvent d'un groupe dont les représentants sont aisément identifiables par observation de caractères scopiques,

bien décrits dans les manuels généralistes (Smith, Heemstra, 1986 ; Heemstra, Randall, 1993 ; Nelson, 1994). En clair, sorti de l'eau et tenu par la queue, un Epinepheliné ne pose pas de problèmes de discrimination spécifique insurmontables.

Les critères de discrimination spécifique utilisés sur le vivant relèvent tous d'arguments fugaces (taches, couleurs, forme de la caudale, longueur de la pectorale), et aucun d'entre eux ne concerne l'os.

Le problème est tout autre en archéozoologie. Sauf en d'exceptionnelles occasions où des poissons sont préservés entiers pour le séchage ou la salaison, les restes osseux mis au jour dans les sites archéologiques sont déconnectés du squelette et généralement fragmentés. Il faut alors procéder en deux étapes : tout d'abord déterminer anatomiquement les fragments osseux récupérés, puis, en second lieu, tenter de leur conférer un niveau taxonomique précis.

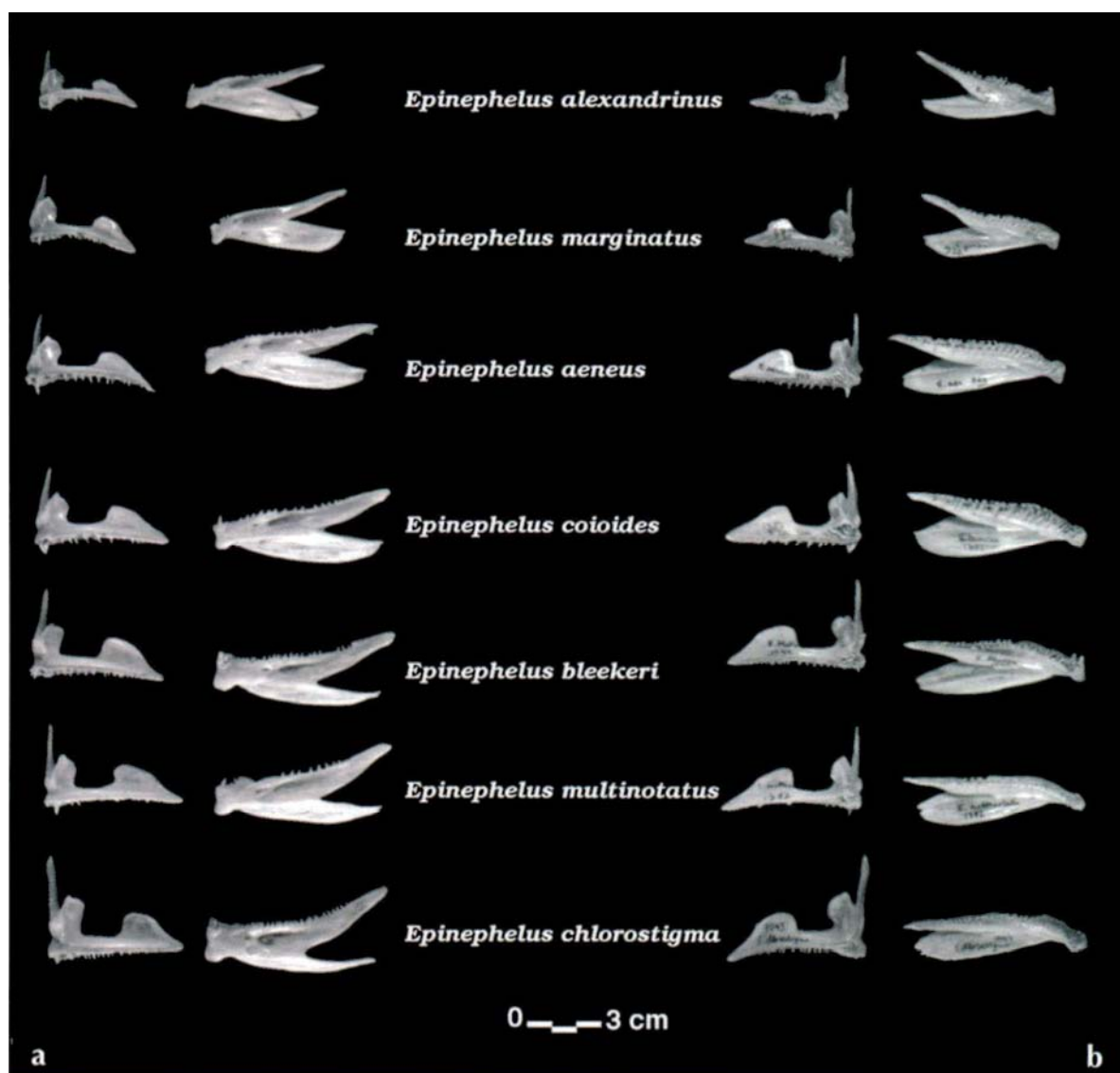


Figure 1 - Premaxillaires et dentaires de divers mérous de Méditerranée et du golfe arabo-persique (a : Norma lateralis – b : Norma medialis). / Premaxillaries and dentaries of grouper from the Mediterranean Sea and Arabo-Persian Gulf (a: Norma lateralis - b: Norma medialis).

Il est possible de parvenir à une détermination atteignant le niveau spécifique lorsque des traits discriminants pertinents existent sur les os. Toutefois, dans le cas des *Epinephelinae*, l'examen des squelettes de la centaine de spécimens actuels de notre

collection provenant de Méditerranée mais aussi du golfe Arabo-Persique, de l'océan Indien et du Pacifique, ne nous a pas permis de mettre en évidence des critères de discrimination spécifique sûrs (figure 1).

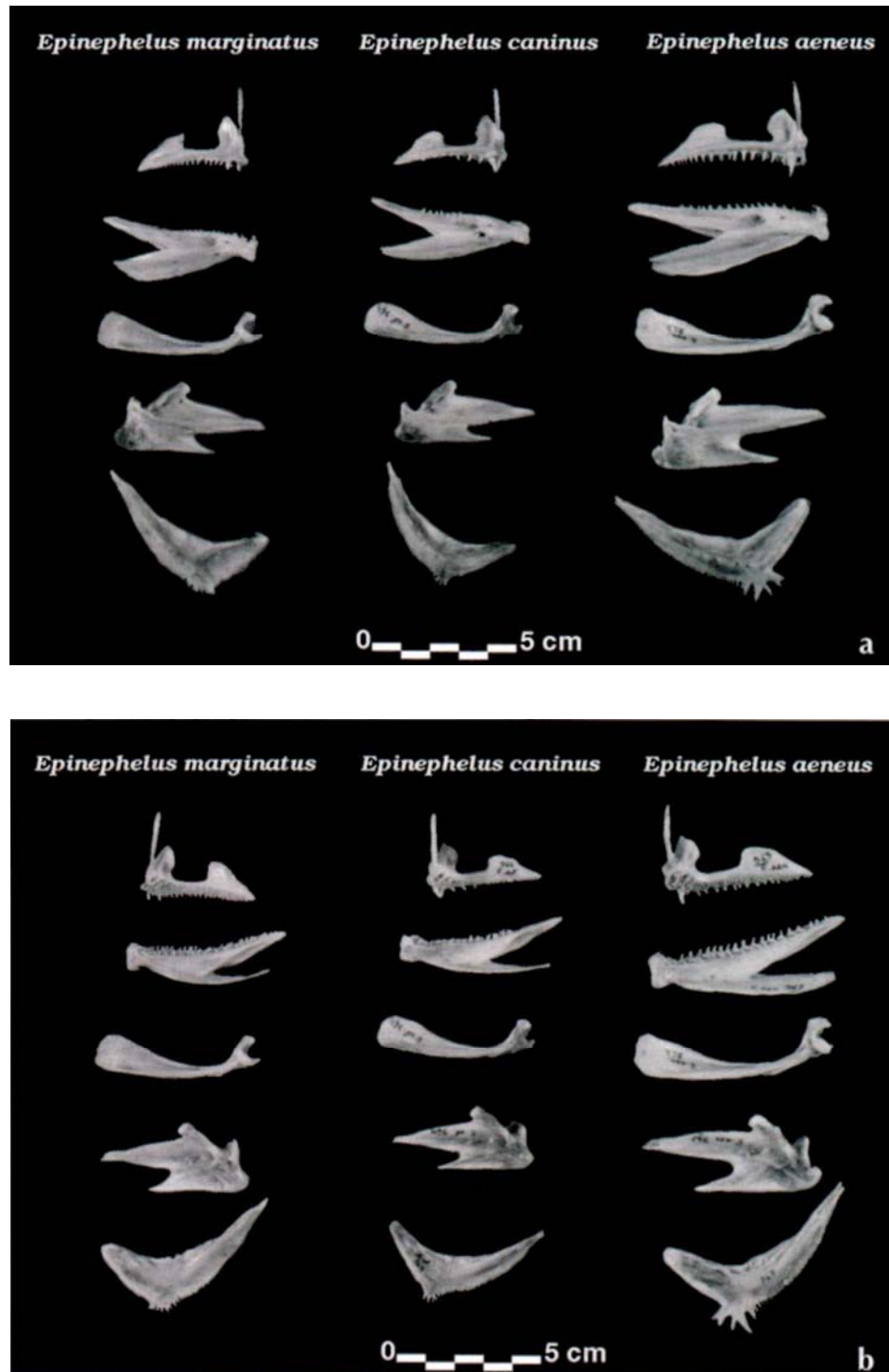


Figure 2 - Prémaxillaires, dentaires, maxillaires, articulaires et préopercules de trois espèces méditerranéennes (*Epinephelus marginatus*, *E. caninus* et *E. aeneus*) (a : Norma lateralis – b : Norma medialis). / Premaxillaries, dentaries, maxillaries, angulars and preopercles of three Mediterranean grouper (*Epinephelus marginatus*, *E. caninus* and *E. aeneus*) a: Norma lateralis - b: Norma medialis).

La morphologie externe des vertèbres (ossements les plus fréquents), ainsi que leurs images radiographiques sont identiques.

Quant aux os crâniens, certains traits, comme par exemple les dents caniniformes fortes de *E. caninus*, ont évidemment été relevés, mais le matériel d'étude a subi les attaques du temps et de phénomènes physico-chimiques ; les dents sont tombées des dentaires et des prémaxillaires, et ces os eux-mêmes sont cassés et usés (figure 2).

La position de certains forams sur le dentaire, placés en oblique chez *E. marginatus* et verticalement chez les autres, constitue l'un des rares indices de discrimination entre le mérrou noir et les autres espèces méditerranéennes (figures 2, 3 et 8).

Le préopercule présente des denticules légèrement différents selon les espèces (figure 2), mais ils sont le plus souvent cassés.

En l'état actuel de nos connaissances, l'identification des ossements de mérrou ne peut donc généralement dépasser le seuil générique ; elle donne cependant accès à de multiples informations de grande utilité pour l'interprétation des restes issus de sites archéologiques.

Ces résultats découlent avant tout des applications de l'ostéométrie mises au point dans les rares laboratoires d'archéoichthyologie qui se consacrent à l'analyse des restes de poissons des gisements préhistoriques, protohistoriques ou historiques et au rôle de la pêche dans les sociétés humaines.

Reconstituer les tailles et les poids

Depuis bientôt vingt ans, le Laboratoire d'archéozoologie du Centre de recherches archéologiques met en oeuvre des procédures de reconstitution des tailles et des poids des spécimens à partir des éléments majeurs de leurs squelettes. Les modèles, établis sur des séries actuelles, sont opérationnels à l'échelle de la préhistoire ou, tout au moins, à celle de la préhistoire de la pêche, c'est-à-dire depuis environ 140 000 ans.

La relation entre la longueur totale ou la longueur standard d'un poisson et sa masse est banale en ichthyologie. Celle qui existe entre les mesures des

divers éléments constituant le squelette et la longueur totale (LT), standard (Ls) ou la masse (m) est toutefois relativement méconnue, fort logiquement, dans la mesure où il n'est absolument pas nécessaire à un spécialiste des pêches de passer par l'intermédiaire de mesures des squelettes pour obtenir la taille ou la masse d'un poisson.

Cette étape est en revanche absolument indispensable en archéozoologie. La plupart des mesures des os des poissons se sont avérées remarquablement corrélées à la taille et à la masse des spécimens, comme nous pouvons le vérifier dans le cas qui nous préoccupe, celui des mérrou.

Comme nous le faisons systématiquement pour chaque étude, nous avons collecté plusieurs échantillons de mérrou (si possible 31 individus par espèce), de taille, poids, date et lieu de capture connus, afin de réaliser nos modèles ostéométriques.

Notre travail a tout d'abord porté sur le mérrou noir (*Epinephelus marginatus*), pour analyser les ossements de mérrou des sites méditerranéens (notamment les gisements du Néolithique ancien de Chypre). Parallèlement, nous avons constitué un second référentiel consacré au mérrou le mieux représenté dans le golfe arabo-persique (*Epinephelus coioides*), où plusieurs missions archéologiques françaises exploitent des gisements côtiers riches en vestiges osseux de poissons.

Dans l'un et l'autre cas, nous constatons que toutes les droites de régression sont utilisables pour reconstituer les tailles et les masses à partir des os isolés et que les coefficients de détermination (r^2) sont généralement supérieurs à 0,95. Il en est ainsi entre :

- deux mesures d'un même os ;
- les mesures des os et la longueur totale (LT) ou standard (Ls) ;
- deux mesures de deux os distincts du squelette ;
- la mesure d'un os et le poids du spécimen (avec naturellement de moins bonnes corrélations).

Comme nous l'avons précédemment indiqué, il est rarement possible de distinguer les différentes espèces d'*Epinephelinae* par la morphologie de leur squelette. Il est alors intéressant de vérifier si la métrique permet une quelconque discrimination



Figure 3 - Position particulière (oblique) des forams sur le dentaire de *E. marginatus* comparée à celle des autres mérrou méditerranéens. / Particular (oblique) position of mental foramina on *E. marginatus*' dentary compared with that of other Mediterranean grouper.

Or, le traitement simultané des données métriques de ces deux taxons (*E. marginatus* et *E. coioides*) montre que les droites de régression entre les mesures des os et la taille des poissons de ces deux espèces se superposent (figure 4).

Cette expérience, étendue à d'autres espèces de la sous-famille, a confirmé ces résultats (Desse, Desse-Berset, 1996a, 1996b). En conséquence, si les mesures ne permettent en rien de discriminer les divers taxons de mérous, ce qui est en effet regrettable dans une stricte perspective paléontologique, ces résultats offrent de grands avantages pour l'archéozoologie. En effet, si les mêmes formules de rétrocalculs permettent la reconstitution des tailles et des masses pour tous les mérous actuels de Méditerranée et du golfe arabo-persique, nous disposons d'un instrument de reconstitution des tailles et des masses valable pour tous les mérous subfossiles de cette zone. Nous pouvons alors, sans passer par une incertaine épreuve d'identification taxonomique, obtenir les renseignements réellement les plus utiles pour l'interprétation des ossements des sites archéologiques, c'est-à-dire être à même de répondre aux questions suivantes, toujours posées en archéologie : quels poissons figurent dans le site, quels sont leur taille, leur masse, leur nombre, comment peuvent-ils avoir été capturés, et quel rôle joue la pêche dans l'économie alimentaire des anciens habitants de ce site ?

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Toutes les espèces marines dont nous avons mesuré les squelettes nous ont jusqu'alors fourni des résultats univoques pour ce qui relève de l'homogénéité entre les données ostéométriques des référentiels modernes et des ossements fossiles.

Pour en juger, nous superposons les mêmes mesures relevées sur des os fossiles de bonne robustesse (os généralement les mieux représentés dans les sites) et également, en raison de leur nombre, des mesures prises sur les corps vertébraux, à celles qui sont prises sur le référentiel moderne (figure 5).

A l'échelle chronologique de la préhistoire, tous les mérous étudiés fournissent, soit entre les éléments de leur squelette, soit entre leurs os et la longueur totale (ou la longueur standard) des poissons, des droites de régression ayant les mêmes formules. Hors pathologie, les différentes tailles observables, à un âge donné, en particulier en fonction de conditions trophiques plus ou moins favorables, se traduisent concrètement par une position plus ou moins haute sur la droite de régression associant mesures d'os et taille des spécimens, mais sans écart notable en dehors de cette droite.

Mieux encore, l'origine géographique des spécimens ne semble pas perturber l'harmonie de nos droites de régression.

Les mesures des mérous provenant de Méditerranée orientale ou occidentale, de l'île de Bahrein, de Ras al-Khaimah au débouché du golfe arabo-per-

sique, de la mer d'Oman, de l'océan Indien, ainsi que de Polynésie, se placent parfaitement sur les mêmes droites de régression.

Là encore, si des différences existent entre les individus de multiples provenances, elles ne se traduisent que par des déplacements plus ou moins grands vers le haut ou le bas des droites de régression (figure 6).

Existe-t-il alors des différences ostéologiques ou ostéométriques au sein des *Epinephelinae* ? Là encore, les résultats obtenus sont inattendus. La palé-

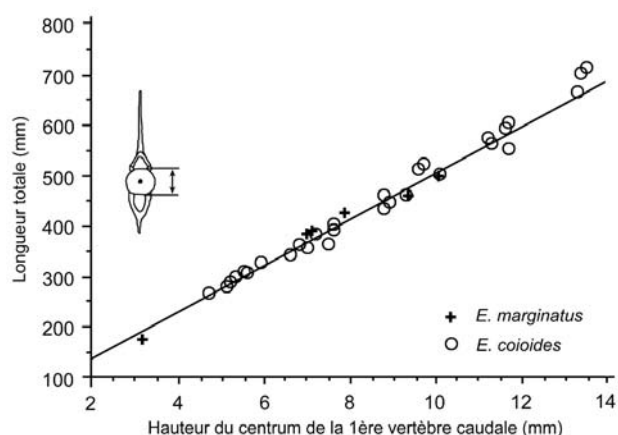


Figure 4 - Relation entre la hauteur de la première vertèbre caudale et la longueur totale d'un mérou méditerranéen (*Epinephelus marginatus*) et d'un mérou du golfe arabo-persique (*Epinephelus coioides*) : les droites de régression de ces deux espèces se superposent. / Relation between the height of the first caudal vertebra and the total length for a Mediterranean grouper (*Epinephelus marginatus*) and a grouper from the Arabo-Persian Gulf (*Epinephelus coioides*): the regression lines for the two species are superimposed.

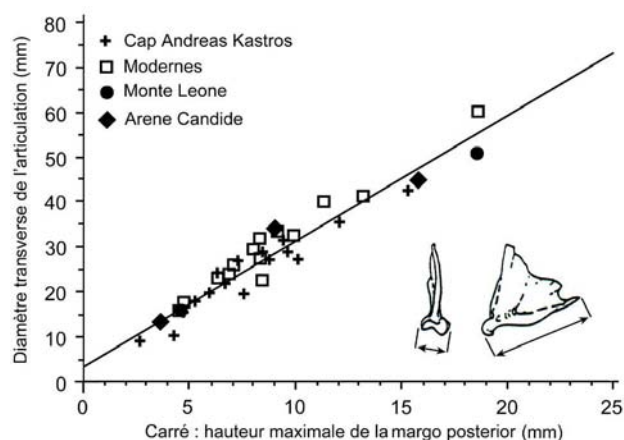


Figure 5 - Homogénéité chronologique : relation entre les mesures prises sur les carrés de mérous de toutes périodes. Chronological homogeneity: relation between the measurements taken on the quadrates of grouper from all periods.

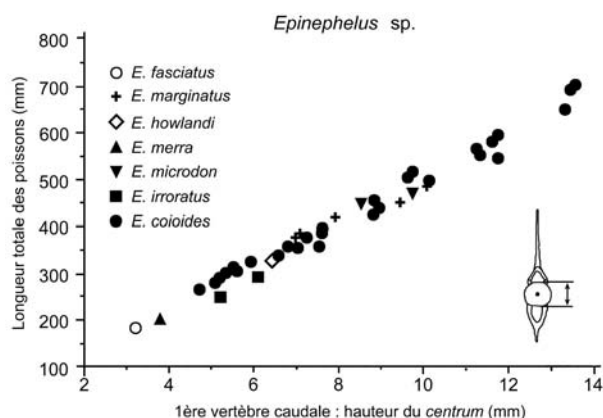


Figure 6 - Homogénéité géographique : relation entre les mesures prises sur des vertèbres et la longueur totale des mérous appartenant à des espèces provenant de Méditerranée, du golfe arabo-persique, de l'océan Indien et du Pacifique. On constate que cette relation est constante pour toutes les espèces du genre *Epinephelus*. / Geographical homogeneity: relation between the measurements taken on vertebra and the total length of grouper belonging to species from the Mediterranean, Arabo-Persian Gulf, Indian Ocean and Pacific. We observe that this relation is constant for all species in genus *Epinephelus*.

ontologie nous inspire naturellement des *a priori* de discrimination découlant directement de la spéciation. Mais là où nous nous attendions enfin à mettre en évidence de franches différences, nous avons vu, à nouveau, les mesures relevées sur tous les mérous du genre *Epinephelus*, puis sur ceux qui appartiennent à d'autres genres de la sous-famille des Epinephelinae de notre collection de référence (une centaine de spécimens), se ranger systématiquement sur les mêmes droites de régression (Desse, Desse-Berset, 1996a, 1996b).

Ce dernier résultat, trop fixiste -et cependant bien concret-, ne peut être évacué sans explication.

D'une part, les Epinephelinae constituent peut-être une entité jeune encore sur le plan paléontologique, disposition qui expliquerait les faibles différences de leur morphologie interne.

Soumis par ailleurs à de très comparables pressions du milieu, et susceptibles, en cas de modifications de ce dernier, de migrer aisément, soit en gagnant en bathymétrie, soit en s'implantant vers de nouveaux territoires, les mérous n'ont probablement pas été placés en situation d'isolat géographique strict, ce qui aurait entraîné de sévères dérives génétiques.

Ce dernier point sort toutefois totalement du strict domaine de compétence des archéozoologues et mériterait assurément d'autres approches, en particulier celle de la génétique.

Pour notre propre discipline, retenons surtout les dispositions pratiques du squelette des Epinephelinae, qui nous permettent d'exploiter par une méthode unique les données ostéométriques de l'en-

semble de nos mérous sub-fossiles, des atolls polynésiens du Pacifique à la Méditerranée.

PRÉSENCE DU MEROU DANS LES SITES PRÉ-HISTORIQUES MÉDITERRANÉENS ET ÉVALUATION DES POPULATIONS ; ANCIENNETÉ ET ÉVOLUTION DE LEUR PÊCHE JUSQU'ÀUX PÉRIODES HISTORIQUES

Un bon nombre de sites archéologiques ont livré des restes osseux de poissons en divers endroits de la Méditerranée (figure 7 ; de a à f) ; ils s'échelonnent du Paléolithique au Moyen Age. Grâce aux progrès des techniques de fouilles, notamment le recours au tamisage des sédiments, et aux méthodes mises au point dans notre jeune discipline, il nous est possible d'établir les tableaux fauniques de chacun de ces sites.

L'histoire du peuplement ichthyologique de la Méditerranée peut ainsi être peu à peu mieux cernée, grâce aux découvertes archéologiques et aux bilans fauniques effectués.

Avant la fin du Paléolithique, les gisements préhistoriques qui ont livré des restes de poissons sont rares. L'un des plus anciens (puisqu'il appartient au Paléolithique inférieur), est le gisement niçois du Lazaret, attribué à l'Acheuléen (vieux d'environ 140 000 ans). Le tableau faunique de ce site est riche, puisqu'il comprend une dizaine de taxons, toujours présents de nos jours en Méditerranée (Gadidés, Sparidés, rougets, sardines, plies, raies, ainsi que truites et anguilles).

Il fournit également une information négative significative, à savoir l'absence de mérous. Cette absence s'additionne à la faiblesse numérique des Sparidés (7%) et à l'abondance des Gadidés (50%) ; nous les interprétons comme des indices d'une température plus froide (Desse, Desse-Berset, 1998a ; Desse, Desse-Berset, à paraître).

En l'état actuel de nos connaissances, le mérou trouvé dans le contexte archéologique le plus ancien, et attesté par des restes osseux, serait celui de la grotte Cosquer, découvert dans le puits terminal en 1992 (matériel confié aux auteurs par J. Courtin). Les restes crâniens et vertébraux permettent de l'attribuer à un unique individu de très grande taille (90 cm de longueur totale) (figure 7d).

La présence de ces restes assez haut dans la grotte est surprenante : leur interprétation comme dépôt naturel est plausible, mais doit être compatible avec des mouvements d'eau susceptibles d'entraîner le corps d'un mérou de cette taille jusqu'au lieu de la découverte, situé à 250 m de l'entrée, et dans une obscurité totale. Les témoignages des chasseurs sous-marins semblent indiquer que les mérous restent dans les zones de sorties des grottes ou cavités sous-marines et ne se trouvent pas dans les zones privées de lumière.

La grotte Cosquer a connu deux phases d'occupation : l'une, vers 27 500 BP (phase 1 : Gravettien) ; l'autre, vers 19 200/18 500 BP (phase 2 : Solutréen) (Collina-Girard, 1998). Les restes osseux de ce

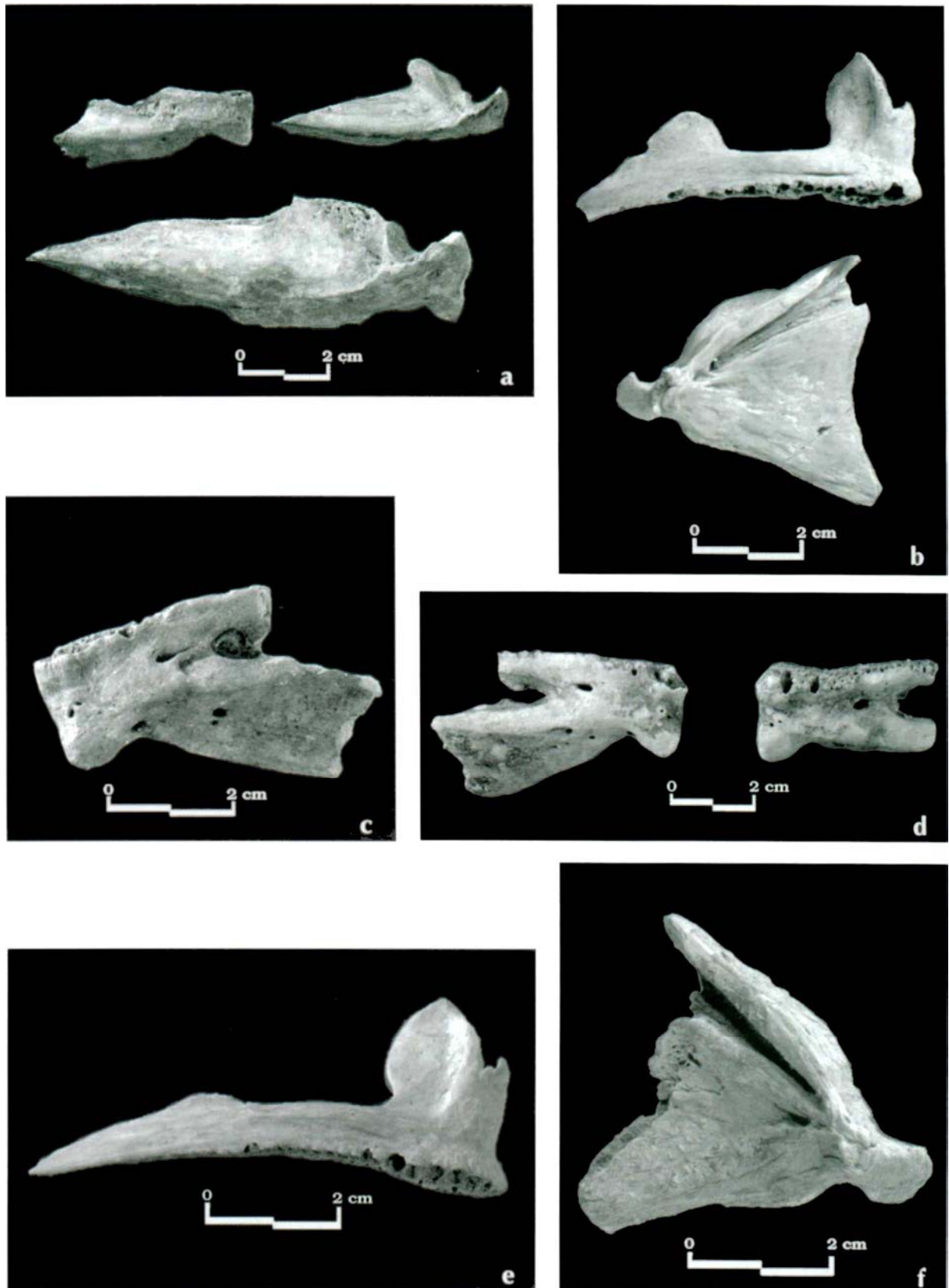


Figure 7 - Os de mérou provenant de sites archéologiques. a : Arène Candide (Italie) ; b : Monte Leone (Corse) ; c : Abri de la Figue (Corse) ; d : Grotte Cosquer (France) ; e : Ilot de Zembra (Tunisie) ; f : Carry-le-Rouet (France). / Bones of grouper from archaeological sites. a : Arène Candide (Italy) ; b : Monte Leone (Corsica) ; c : Abri de la Figue (Corsica) ; d : Grotte cosquer (France) ; e : Ilot de Zembra (Tunisia) ; f : Carry-le-Rouet (France).

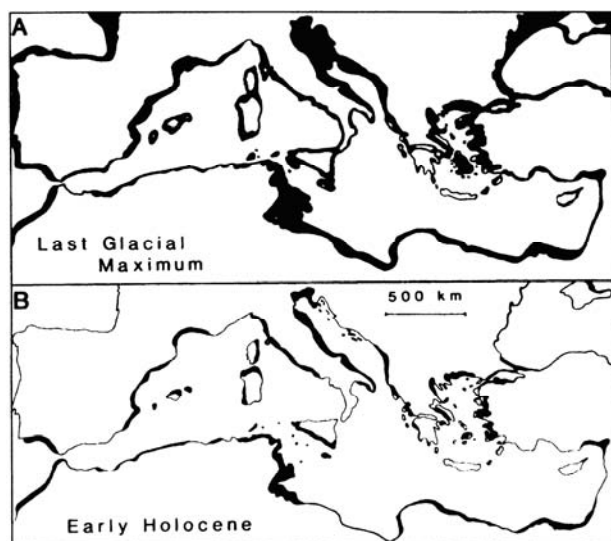


Figure 8 - Paléogéographie des côtes de la Méditerranée au Quaternaire récent (en noir, terres émergées lors des régressions marines). A : niveau marin de -120 m au dernier maximum glaciaire vers 18 000 BP ; b : niveau marin de -35 m atteint lors de la remontée rapide de la mer vers 9 000 BP. (D'après van Andel, 1989 ; repris dans Vigne, Desse-Berset, 1995). / *Late Quaternary coastal palaeogeography of the Mediterranean (land exposed during lowstand in black). a: -120 m downfall sea level during the last glacial maximum (c. 18,000 BP); b: sea level at -35 m at end of rapid post-glacial sea level rise (c. 9000 BP).* (From van Andel, 1989; reprinted in Vigne, Desse-Berset, 1995).

mérou sont très probablement plus récents, mais seule une datation, au C^{14} par exemple, pourra préciser son ancienneté.

La grotte était hors d'eau lors de ses occupations préhistoriques, antérieures à la fin de la dernière grande glaciation (qui se situe vers 18 000 BP), et le niveau marin est remonté par la suite pour atteindre une transgression maximale vers 8 000 BP (Van Andel, 1989 ; Vigne, Desse-Berset, 1995 ; figure 8).

Ces phénomènes climatiques ont inévitablement joué un rôle considérable vis-à-vis des faunes terrestres et marines. A la fin du Mésolithique et au Néolithique ancien, on constate une exploitation importante des ressources marines, qui se manifeste sur les sites par la présence de nombreux restes osseux de poissons et de coquillages.

On peut dès lors observer une consommation fréquente du mérou en de nombreux points de la Méditerranée, allant de l'Espagne à Chypre.

En Espagne, le site de Nerja, près de Malaga, a déjà fait l'objet de plusieurs études, non exhaustives, des faunes (Boessneck, von den Driesch, 1980 ; Morales *et al.*, 1994 ; Rodrigo Garcia, 1994), et nos collègues espagnols y travaillent encore actuellement (Rodrigo Garcia, communication personnelle ; Rodriguez, Pellicer Catalan, 1995) ; dans cette grotte, où plusieurs sondages ont été effectués, des restes de mérous apparaissent dès la fin du Paléolithique

supérieur. Cependant, dans les niveaux épipaléolithiques, ils sont très faiblement représentés (1,9%) par rapport aux Sparidés, dominants avec 87,6%.

En revanche, dès le Néolithique, ils atteignent 38,7% des taxons déterminés (les Sparidés étant toujours les plus nombreux avec 54%) et jusqu'à 51,4% (transition Néolithique-Chalcolithique). Il s'agit d'une population de toutes tailles, et comprenant des individus de 70-80 cm de LT et davantage (Boessneck, von den Driesch, 1980 ; Morales *et al.*, 1994).

Un autre site espagnol, la Cova de les Cendres, situé à Teulada près d'Alicante, a fourni un pourcentage de mérous encore plus important, puisqu'il atteint 80% des restes déterminés au Néolithique ; ceux-ci appartiennent à des individus moyens à grands (Rodrigo Garcia, communication personnelle).

À l'autre extrémité de la Méditerranée, à Chypre, deux importants gisements du Néolithique ancien donnent des informations de premier ordre sur l'exploitation des ressources marines : ce sont cap Andreas Kastros et Khirokitia, l'un directement en bord de mer, le second à l'intérieur des terres.

Cap Andreas Kastros est situé sur une côte rocheuse, et une partie du site a dû disparaître sous l'eau. Le niveau de la mer était en effet plus bas lors de l'occupation du site, il y a 8 000 ans. En comparaison avec les autres faunes, le poisson y représente l'essentiel des ressources alimentaires : 6 000 restes y ont été mis au jour. Sur ce site, qui correspond aux premières installations humaines permanentes sur l'île, l'homme a trouvé une côte qui n'avait encore jamais été exploitée. Le tableau faunique y est varié, puisqu'il comprend 22 taxons. Deux groupes s'en

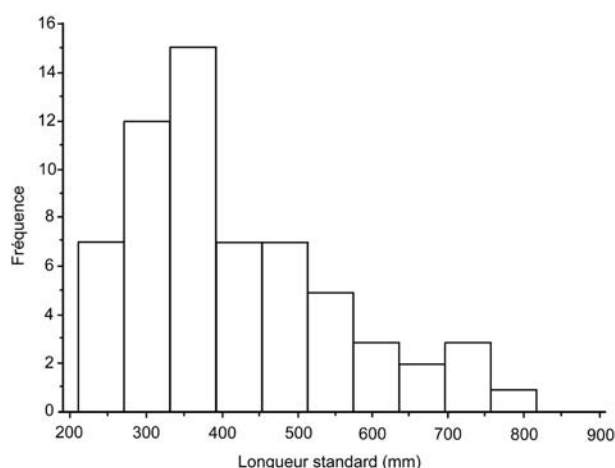


Figure 9 - *Epinephelus* sp., histogramme de fréquence des longueurs totales pour les spécimens de cap Andreas Kastros (Chypre). Les longueurs standards ont été calculées d'après la hauteur maximale de la symphyse (M1) des dentaires. / *Epinephelus* sp., standard length frequency histogram for specimens from Cape Andreas Kastros (Cyprus) The standard lengths were calculated from the maximum height of the dentary symphysis (M1) of the dentaries.

détachent notoirement et ont fait l'objet d'une pêche systématique et sélective : ce sont les thonines et les mérours. Ces derniers atteignent 29% et correspondent à des individus de toutes les classes d'âge, y compris de très grands spécimens, ainsi que l'on peut le voir sur les diagrammes de relation de taille prises sur certains os, comme le dentaire ou le prémaxillaire (figure 9 ; Desse, Desse-Berset, 1994a, 1994b).

L'autre site, Khirokitia, est actuellement situé à cinq kilomètres à vol d'oiseau de la côte. Les zones de pêche se trouvaient à environ deux heures de marche, si l'on emprunte le lit du cours d'eau qui longeait le site. Les anciens habitants ne rapportaient chez eux que des poissons entiers, sélectionnés, de taille moyenne à grande. Le tableau faunique est limité, et les vestiges se rapportent tous à des individus dont la longueur totale est supérieure à 30 cm, toutes espèces confondues. On peut donc supposer une sélection sur les lieux de capture, les petits spécimens n'étant pas transportés sur le site.

Le mérour est le premier taxon par ordre d'importance, avec 44,4% des restes. Quelques os (carré, vertèbre) permettent de dire que les poissons capturés atteignaient 80 cm de longueur totale.

Ces poissons sont néanmoins en faible nombre comparés aux mammifères et montrent que la pêche jouait simplement un rôle d'appoint alimentaire (Desse, Desse-Berset, 1989).

Les gisements côtiers de la Méditerranée méridionale et centrale sont également nombreux à témoigner de la présence du mérour au Néolithique et du goût que l'homme avait pour ce poisson.

L'abri du Scorpion, dans l'îlot de Zembra, en Tunisie, a été occupé dès le Néolithique ancien. Le mérour y tient une place de choix puisqu'il représente 36,6% des restes déterminés. Grâce à nos calculs de reconstitution de taille, plus de la moitié des os appartiennent à des individus de 80 à 90 cm de longueur totale pour un poids de 8 à 9 kg (figure 7e). Les plus petits font 40 à 50 cm pour un poids de 1 à 2 kg. Un seul est inférieur en taille et mesure 35 cm (Desse, Desse-Berset, 1998b ; Desse-Berset, à paraître).

Non loin de là, en Sicile, un autre site, étudié par A. Tagliacozzo (1993), la grotta del Uzzo, est également à retenir : le mérour, faiblement attesté au Mésolithique (vers 8 570 ± 90 BP), va connaître une exploitation extraordinaire dans la phase de transition Mésolithique-Néolithique (86%), puis au cours du Néolithique (80%, voire jusqu'à 94% au Néolithique II). Là également, toutes les classes d'âge sont représentées.

Dans cette zone de la Méditerranée centrale, sur l'île de Pantelleria, citons encore un gisement plus récent, Mursia, village de l'Âge du Bronze. Les mérours y atteignent 69,9% des restes déterminés et ont été pêchés tout au long de l'année (Wilkens, 1986).

Au nord de l'Italie, dans le golfe de Gênes, le site des Arene Candide livre également, en plus faible nombre, des restes de mérour, qui représentent au

Néolithique ancien 16,8% et au Néolithique moyen 7,7% des os déterminés. Leurs tailles sont variées : elles vont de 30 cm à 90 cm de longueur totale pour des poids allant de 400 g à une quinzaine de kilos (figure 7a). Les vertèbres analysées par la méthode des profils rachidiens globaux (Desse *et al.*, 1989) permettent de reconstituer des tailles de 82, 85 et 92 cm. Les reconstitutions des tailles à partir des os crâniens donnent une moyenne de 74 cm de LT, le plus grand atteignant 90 cm ; un seul spécimen a une longueur totale plus faible avec une longueur de 30 cm (Desse-Berset, Desse, 1999).

La plupart des mérours de ce site atteignent des tailles peu communes de nos jours et témoignent encore une fois de la richesse halieutique au Néolithique.

En Corse, sur les sites préneolithiques témoignant des premières occupations de l'île, comme Monte Leone (vers la fin du IX^e-début du VIII^e millénaires BC), le mérour est déjà présent. L'étude, actuellement en cours, ne permet pas d'en préciser le pourcentage définitif ; nous pouvons cependant déjà affirmer que ce taxon était peu représenté, mais que certains mérours de Monte Leone atteignaient de fortes tailles (figure 7b) : plus d'un mètre pour un poids de 19 kg, d'après l'os carré. D'autres individus correspondent à des poissons de 65 cm et de 3 kg (Desse-Berset, 1995).

Sur un autre site corse un peu plus récent, puisqu'il appartient au Néolithique moyen (VI^e millénaire BC), dans la région de Bonifacio, l'abri de la Figue fournit 18% de mérours, souvent de grande taille (figure 7c).

La côte languedocienne abrite plusieurs sites du Néolithique ancien, qui ont livré de très nombreux restes de poissons, traduisant là aussi l'importance du rôle de la pêche préhistorique. Cependant, sur plusieurs de ces sites, nous constatons l'absence du mérour.

Elle peut parfois se justifier par un environnement naturel lagunaire, qui ne correspond pas au biotope du mérour. C'est le cas pour les sites de Leucate (Desse, Desse, 1984) et de Châteauneuf-les-Martigues (Desse, 1987), dans lesquels aucun reste de mérour n'a été retrouvé.

Dans deux autres sites préhistoriques de la région, Carry-le-Rouet et cap Ragnon, dont l'environnement est rocheux, des restes de mérours ont été retrouvés dans les niveaux du Néolithique ancien cardial. Ces restes sont en faible nombre, mais ils appartiennent à des spécimens de très fortes tailles : à cap Ragnon, un prémaxillaire partiellement cassé dépasse 8,5 cm de longueur (Ledoux, Granier, 1980) ; quant à Carry-le-Rouet, qui a connu une occupation anthropique dès le Paléolithique supérieur et a livré plusieurs centaines d'ossements de poissons, un seul os appartient au mérour : il s'agit d'un carré de grande taille (figure 7f).

En Grèce, dans la mer Egée, la faune de Franchti n'atteste que de très rares restes de mérours au Mésolithique final (Rose, 1995). En Crète, au Néo

lithique, les restes de mérous sont rares et de petite taille (Rose, 1995). Ils sont en revanche nombreux à Tiryns (en Argolide), à l'époque du Bronze, où ils atteignent 62% des os déterminés (Von den Driesch, Boessneck, 1990).

Citons encore quelques sites dans lesquels la rareté, voire l'absence, de mérou nous surprend, et mérite d'être signalée :

- en Italie du sud (dans la région de Ban), le site néolithique ancien de Scamuso ne livre aucun reste de mérou malgré un tableau faunique varié (Desse-Berset, 1997) ;
- pour des périodes beaucoup plus récentes, à Santa Maria, dans les îles Lavezzi, l'occupation entre le XIV^e et le XVII^e siècles n'a livré que deux restes de mérous sur 5 000 os de poissons (il s'agit de deux vertèbres de petite taille) (Desse-Berset, Desse, 1994).

CONCLUSION

Pour achever cette étude consacrée au rôle du mérou dans la pêche préhistorique, on peut déduire de nos propos que les Néolithiques ont exploité les ressources marines au voisinage de leur habitat et qu'ils ont pu pêcher depuis les côtes. En effet, aucune des espèces présentes dans les tableaux fauniques des sites évoqués ne nécessite le recours à des embarcations. Ces espèces, pêchées tout au long de l'année, étaient certainement plus abondantes à l'époque que de nos jours, en raison de l'absence de phénomènes de surpêche (Desse,

Desse-Berset, 1993). Les engins de pêche mis au jour sont peu nombreux ; des hameçons ont été retrouvés sur plusieurs des sites évoqués et laissent supposer l'usage de lignes. D'autres moyens existaient sans doute, comme les filets ou les nasses, qui sont attestés dans des sites en milieu humide (tourbières), mais ils n'ont pas été conservés dans les gisements cités.

Les analyses effectuées sur les restes osseux de poissons permettent d'apporter les conclusions suivantes (figure 10) :

- dès la fin du Mésolithique et surtout au Néolithique ancien et moyen, le mérou tient une place importante dans les gisements situés entre le 35^e et le 40^e parallèles ;
- dans des sites du sud de l'Espagne, de Tunisie, de Sicile et de Chypre, et sur certains sites corses et italiens, le genre *Epinephelus* est attesté par des individus de toutes tailles, ce qui peut être interprété comme l'image d'une population équilibrée, jouissant des conditions naturelles indispensables à sa reproduction. La température de l'eau et l'absence de surpêche ont probablement permis la lente et complexe maturation sexuelle du mérou. Rappelons en effet que le mérou noir (*Epinephelus marginatus*), le plus répandu en Méditerranée, est un hermaphrodite protérogyne, qui devient mâle lorsqu'il mesure environ 80 cm de longueur totale, et qu'il est âgé de 14 à 17 ans ; alors seulement il peut se reproduire. Quant aux femelles, elles atteignent une maturité sexuelle à l'âge de 5 ans (informations du Groupe d'étude sur le mérou) ;

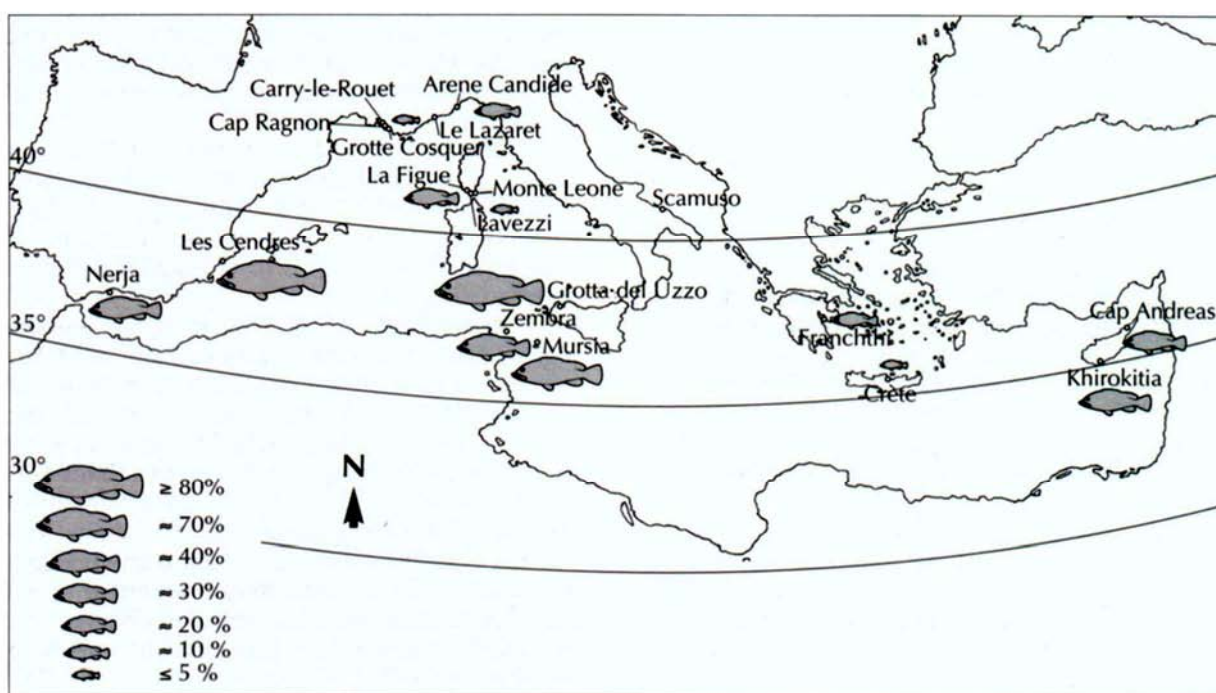


Figure 10 - Carte de répartition du mérou dans les gisements archéologiques cités. / Grouper distribution map in the archaeological sites mentioned.

- dans les sites de la côte de Provence et du Languedoc, où les restes osseux de poissons sont nombreux, le mérou est très faiblement représenté, et il ne l'est que par des restes de très forte taille provenant de gros spécimens. Pour les périodes plus récentes, de la Protohistoire au Moyen Age, sur les côtes françaises incluant la Corse, les sites étudiés à ce jour témoignent de la quasi-absence du mérou ;
- l'absence de mérours de taille petite et moyenne et la présence de quelques restes de fortes dimensions (appartenant donc à de grands mérours mâles) laisseraient supposer que les conditions nécessaires à leur reproduction n'étaient pas alors réunies dans la partie nord de la Méditerranée.

Les analyses anchéichthyologiques permettent d'apporter des éléments à l'histoire -et la préhistoire- du mérou. La poursuite des fouilles archéologiques dans d'autres zones de la Méditerranée compléteront sans doute ce premier bilan et l'affineront, grâce à de nouvelles données sur la présence et l'importance du mérou dès la fin du Paléolithique.

REMERCIEMENTS

Nous remercions sincèrement Carmen G. Rodriguez Santana et Maria J. Rodrigo Garcia pour les données inédites qu'elles nous ont aimablement communiquées sur les sites espagnols de Cueva de Nenja et de Les Cendres. Tous nos remerciements également à Jacqueline Gaudy pour les traductions en anglais et à Catherine Cade pour le traitement sur ordinateur des illustrations de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

- Boessneck J., A. von den Driesch, 1980 - Tierknochenfunde aus vier südspanischen Höhlen. *Stud Tierknochenfunde Iber. Halbinsel*, 7 : 1-82.
- Collina-Girard J., 1998 - Localisation sous-marine et art paléolithique : la grotte Cosquer (Marseille, France). In : *Archeologia subacquea come opera l'archeologo storie dalle acque*. VIII Ciclo di Lezioni sulla Ricerca applicata in Archeologia Certosa di Pontignano (Siena), 9-15 Dicembre 1996, pp : 167-182.
- Desse J., 1987 - La pêche : son rôle dans l'économie des premières sociétés néolithiques en Méditerranée occidentale. In : *Premières Communautés Paysannes en Méditerranée occidentale*. Colloque international du CNRS, Montpellier, 1983, Paris, pp : 281-285.
- Desse J., G. Desse, 1984 - Analyse de l'ichthyofaune du gisement cardial de Leucate (Aude). In : *Leucate-Corrège, habitat noyé du Néolithique cardial*. J. Guilaine, A. Freises, R. Montjardin (eds), Centre d'Anthropologie des Sociétés Rurales, Toulouse, pp : 221-228.
- Desse J., N. Desse-Berset, 1989 - Les poissons de Khirokitia. In : *Fouilles récentes à Khirokitia (Chypre) 1983-1986*. A. Le Brun (ed.), Mémoire n° 81, Editions Recherche sur les Civilisations, Paris, pp : 223-233.
- Desse J., N. Desse-Berset, M. Rocheteau, 1989 - Les profils rachidiens globaux : Reconstitution de la taille des poissons et appréciation du nombre minimal d'individus à partir des pièces rachidiennes. *Rev. Paléobiol.*, 8 (1) : 89-94.
- Desse J., N. Desse-Berset, 1993 - Pêche et surpêche en Méditerranée : le témoignage des os. In : *Exploitation des animaux sauvages à travers le temps*. XIII^e Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes. IV^e Colloque international de l'Homme et l'Animal, Société de recherche interdisciplinaire. Ed. APDCA, Juan-les-Pins, pp : 327-339.
- Desse J., N. Desse-Berset, 1994a - Stratégies de pêche au VIII^e millénaire : Les poissons de Cap Andreas Kastros (Chypre). In : *Fouilles récentes à Khirokitia*, 3. A. Le Brun (ed.), Editions Recherche sur les Civilisations, Paris, pp : 335-360.
- Desse J., N. Desse-Berset, 1994b - Osteometry and Fishing Strategies in Cap Andreas Kastros, Cyprus (8th millennium BP). In : *Fish Exploitation in the Past*. Proceedings of the 7th Meeting of the ICAZ Fish Remains Working Group, sept. 1993, at Louvain, Annls Mus. r. Afr. cent., 274, pp : 69-79.
- Desse J., N. Desse-Berset, 1996a - Archaeozoology of groupers (*Epinephelinae*). Identification, osteometry and keys to interpretation. In : *Fish and Archaeological Record*. A. Morales (ed.), 8th Meeting of the ICAZ Fish Remains Working Group, Madrid, octobre 1995, *Archaeofauna*, 5, pp : 121-127.
- Desse J., N. Desse-Berset, 1996b - On the boundaries of osteometry applied to fish. In : *Fish and Archaeological Record*. A. Morales (ed.), 8th Meeting of the ICAZ Fish Remains Working Group, octobre 1995, at Madrid, *Archaeofauna*, 5, pp : 171-179.
- Desse J., N. Desse-Berset, 1998a - La Méditerranée avant Ulysse : les données de l'archéo-ichthyologie. In : *Navigation, échanges et environnement en Méditerranée*, Actes du Colloque scientifique, 11-12 avril 1996, à Montpellier, France, pp : 77-86.
- Desse J., N. Desse-Berset, 1998b - Sans queue ni tête ? Reconstitution de la taille et du poids des poissons à partir des restes osseux issus de sites archéologiques. In : *L'homme préhistorique et la mer*, G. Camps (ed.), 120^e Congrès national des Sociétés historiques et scientifiques, octobre 1995, at Aix-en-Provence, pp : 366-376.
- Desse J., N. Desse-Berset, (à paraître) - Les poissons du Lazaret (Alpes-Maritimes). In : *Monographie de la grotte du Lazaret (Alpes-Maritimes, Paléolithique inférieur)*, Volume III, La faune. H. de Lumley (ed.)
- Desse-Berset N., 1995 - Le site préneolithique de Monte Leone (Bonifacio, Corse) : les poissons. Rapport préliminaire sur la campagne de 1995, pp : 76-80.
- Desse-Berset N., 1997 - Le rôle de la pêche à Scamuso (Italie). In : *Scamuso : Per la storia delle comunità umane tra il VI ed il III Millennio nel Basso Adriatico*. F. Biancofiore, D. Coppola (eds), Dipartimento di Storia dell'Università di Roma "Tor Vergata", Rome, pp : 235-243.
- Desse-Berset N., (à paraître) - Poissons et rôle de la pêche au Néolithique dans l'île de Zembra (Tunisie).
- Desse-Berset N., J. Desse, 1994 - Les Poissons. In : *L'île Lavezzi, hommes, animaux, archéologie et marginalité (Bonifacio, Corse, XIII^e-XX^e siècles)*. J. D. Vigne (ed.), Monographie du CRA, 13, Ed. du CNRS, Paris, pp : 165-174.

- Desse-Berset N., J. Desse, 1999 - Les poissons des Arene Candide (Italie). In : *Il Neolitico de la Grotta del'Arene Candide*. S. Tine (ed.), Gênes, pp : 26-38.
- Heemstra P.C., J.E. Randall, 1993 - *Groupers of the world (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae). An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rockcod, hind, coral grouper and lyretail species known to date*. FAO Fisheries Synopsis, **16** (125), 382 pp.
- Ledoux J.C., J. Granier, 1980 - Faune marine. 1. Poissons. In : *La grotte du Cap Ragnon, commune du Rove (Bouches-du-Rhône)*. Bull. Soc. Et. Sci. nat. Vaucluse, 1970-1972, pp : 137-153.
- Morales A., E. Rosello, J.M. Canas, 1994 - Cueva de Nerja (prov. Malaga) : a close look at a twelve thousand year ichthyofaunal sequence from southern Spain. In : *Fish Exploitation in the Past*. Proceedings of the 7th Meeting of the ICAZ Fish Remains Working Group, sept. 1993, at Louvain, *Annls Mus. r. Afr. cent.*, **274**, pp : 253-262.
- Nelson J.S., 1994 - *Fishes of the World. 3rd edition*. John Wiley & Sons Inc., New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, 624 pp.
- Rodrigo Garcia M.J., 1994 - Remains of *Melanogrammus aeglefinus* (Linnaeus, 1758) in the Pleistocene-Holocene passage of the cave of Nerja (Malaga, Spain). In : *Archaeo-Ichthyological Studies*. 6th Meeting of the ICAZ Fish Remains Working Group. Ossa, 51, pp : 348-351.
- Rodriguez C.G., M. Pellicer Catalan, 1995 - Fishers of the Cave of Nerja: from hunter-gatherers to producers. In : *Fish and Archaeological Record*. 8th Meeting of the ICAZ Fish Remains Working Group, octobre 1995, at Madrid, Oral communication.
- Rose M.J., 1995 - *With line and glittering bronze hook: Fishing in the Aegean Bronze Age*. UMI Dissertation Services, Ann Arbor, Michigan, 594 pp.
- Smith M.M., P.C. Heemstra (eds), 1986 - *Smiths' Sea Fishes*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Londres, Paris, Tokyo, 1067 pp.
- Tagliacozzo A., 1993 - *Archeozoologia della Grotta dell'Uzzo, Sicilia. Da un'economia di caccia ad un'economia di pesca ed allevamento*. Supplemento al Bulletino di Paletnologia Italiana, Roma, nuova serie II, **84**, 278 pp.
- Van Andel T.H., 1989 - Late Quaternary Sea-Level Changes and Archaeology. *Antiquity*, **63** : 733-745.
- Vigne J.D., N. Desse-Berset, 1995 - The exploitation of animal resources in the Mediterranean islands during the Preneolithic : the example of Corsica. In : *Man and Sea in the Mesolithic*. A. Fischer (ed.), Proceedings of the International Symposium, june 1993, at Kalundborg, Danemark, Oxbow Monograph, **53**, pp : 309-318.
- Von den Driesch A., J. Boessneck, 1990 - Die Tierresten von der mykenischen Burg Tiryns bei Nauplion, Pelopones. In : *Sonderdruck aus Tiryns Forschungen und Berichte, XI*. Kilian (ed.), Mainz am Rhein, pp : 87-164.
- Wilkens B., 1986 - L'ittiofauna del villaggio dell'età del Bronzo di Mursia (Pantelleria). Nota preliminare. *Atti Soc. tosc. Sci. nat., Mem., Serie A*, **93** : 315-327.

Reçu en décembre 1998; accepté en janvier 2000. Received December 1998; accepted January 2000.

Phylogeographie moléculaire du mérrou brun de Méditerranée occidentale (*Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834), Teleostei, Serranidae)

*Molecular phylogeography of Western Mediterranean dusky grouper
(Epinephelus marginatus (Lowe, 1834), Teleostei, Serranidae)*

Éric Faure*, André Gilles*, Anne Miquelis*, Mohamed Hichem Kara**, Jean-Pierre Quignard***

*UPRES 2202 Biodiversité, Hydrobiologie, ICB, Université de Provence, case 31,
Place Victor Hugo, 13331 Marseille cedex 3, France
mel : e_faure@hotmail.com

**Département sciences de la mer, Université d'Annaba,
BP 230, Oued Kouba, 23002 Annaba, Algérie
mel : kara_hichem@yahoo.com

***Laboratoire d'ichtyologie. Université Montpellier II,
case 102, Place E. Bataillon, 34095 Montpellier cedex, France
mel : quignard@univ-montp2.fr

Mots clés : cytochrome *b*, Serranidae, *Epinephelus marginatus*, mérrou, mer Méditerranée.

Key-words: cytochrome *b*, Serranidae, *Epinephelus marginatus*, grouper, Mediterranean Sea.

RÉSUMÉ

Faure E., A. Gilles, A. Miquelis, M.H. Kara, J.-P. Quignard, 1999 - Phylogéographie moléculaire du mérrou brun de Méditerranée occidentale (*Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834), Teleostei, Serranidae). Mar. Life, 9 (1) : 31-35.

Les relations phylogéniques intraspécifiques entre vingt-neuf individus d'*Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) provenant de la Méditerranée occidentale (Algérie, France, Tunisie) ont été étudiées. Une portion du gène codant le cytochrome *b* a été séquencée (353 paires de bases) et 64 bases se sont révélées être phylogénétiquement informatives. Les arbres phylogénétiques obtenus (méthodes de parcimonie et de distance) montrent que les séquences de mérrou se séparent en deux groupes. L'un, nommé groupe A, contient une partie des mérours algériens et l'autre, nommé groupe B, comprend tous les mérours français et tunisiens, ainsi que des mérours algériens. Pour expliquer ces résultats, plusieurs hypothèses peuvent être formulées : présence en Algérie d'une espèce cryptique, ou d'hybrides ou d'individus issus d'une "population" atlantique. Dans le futur, une analyse phylogénétique plus détaillée pourrait s'avérer être utile dans le choix des décisions à prendre pour protéger le mérrou brun.

ABSTRACT

Faure E., A. Gilles, A. Miquelis, M.H. Kara, J.-P. Quignard, 1999 – [Molecular phylogeography of Western Mediterranean dusky grouper (*Epinephelus marginatus* (Lowe 1834), Teleostei, Serranidae)]. Mar. Life, 9 (1) : 31-35.

The intraspecific phylogenetic relations between twenty-nine individuals of *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) originating in the Western Mediterranean (Algeria, France, Tunisia) have been studied. A portion of the gene coding the cytochrome *b* has been sequenced (353 base pairs) and 64 bases were phylogenetically informative. The phylogenetic trees obtained (using parsimony and distance methods) show that the grouper sequences fall into two groups. One, referred to as Group A, contains part of the Algerian grouper sample, and the other, Group B, includes all the French and Tunisian grouper as well as some Algerian grouper. Several hypotheses might be proposed to explain these results: the occurrence in Algeria of a cryptic species, or of hybrids or individuals originating in an Atlantic population. In the future, a more detailed phylogenetic analysis would be helpful as an aid to decision making with regard to the protection of the dusky grouper.

INTRODUCTION

Le mérou brun (*Epinephelus marginatus*) est l'une des sept espèces de mérous dénombrées en Méditerranée. Présent sur toutes les côtes de cette mer, il est absent en mer Noire (Tortonese, 1986 ; Fischer *et al.*, 1987 ; Heemstra, 1991 ; Heemstra, Randall, 1993 ; Heemstra, Golani, 1993). En Atlantique, ce Serranidé est signalé au nord jusqu'aux îles britanniques, au sud jusqu'en Afrique du Sud et à l'ouest, jusqu'aux côtes brésiliennes (Heemstra, 1991 ; Heemstra, Randall, 1993). Les plus fortes densités de mérou brun se situent sur les côtes nord et nord-ouest de l'Afrique, de la Tunisie au Sénégal (Chauvet, 1987 ; Chauvet, Francour, 1989). Réputé sédentaire et territorial, *E. marginatus* affectionne les fonds rocheux littoraux riches en abris.

Jusqu'à ces dernières années, le mérou brun ne semblait pas se reproduire sur les côtes nord de la Méditerranée occidentale mais plus au sud (en dessous de 41°5' N), en particulier sur les côtes d'Afrique du Nord. Les côtes nord-africaines sont d'ailleurs considérées comme les "pépinières" probables de cette espèce pour la Méditerranée. Toutefois, depuis quelques années la présence sur le littoral méditerranéen français de juvéniles pesant environ dix grammes semble indiquer que l'aire de reproduction de l'espèce se serait étendue vers le nord (Harmelin, Robert, 1992 ; Lelong, 1993 ; Zabala

et al., 1997a, 1997b). Ces observations récentes sont encourageantes car, *a contrario*, divers facteurs participent fortement à la diminution des effectifs. Ces derniers éléments, associés au fait que le développement sexuel est de type hermaphrodite successif protérogyne et que la maturité sexuelle est tardive (Chauvet, 1987), contribuent à faire d'*Epinephelus marginatus* une espèce à risque sur le plan des effectifs. Cette espèce est d'ailleurs classée comme vulnérable dans l'inventaire de la faune menacée en France (Maurin, 1994). Aujourd'hui, le mérou bénéficie officiellement d'un statut légal de protection dans certains pays riverains de la Méditerranée. En France, par exemple, le mérou brun fait l'objet d'un moratoire interdisant la pêche sous-marine sur l'ensemble du littoral méditerranéen jusqu'au 31 décembre 2002 ; en Tunisie il en est de même depuis 1994.

Notre travail s'inscrit dans le cadre des recherches menées par le Groupe d'étude du mérou (GEM) et l'utilisation de marqueurs moléculaires a pour but d'essayer de répondre aux questions suivantes :

- Quelle est l'origine des mérous présents sur les côtes de la Méditerranée nord occidentale?
- Existe-t-il une ou plusieurs population(s) en Méditerranée occidentale?
- Peut-on détecter les cheminements migratoires de ce poisson ?

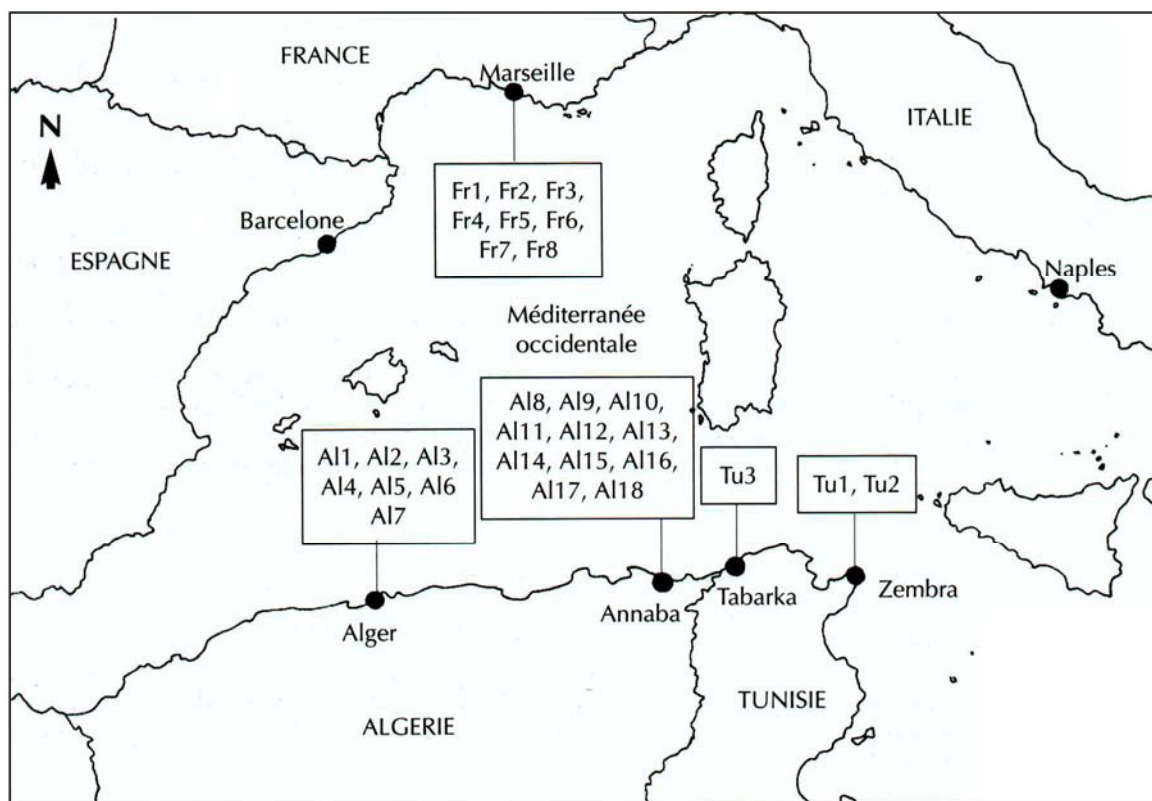


Figure 1 - Localisation géographique des divers sites de prélèvement de mérou brun en Méditerranée occidentale. / Collection locations for dusky grouper of the Western Mediterranean Sea.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Récolte des échantillons et techniques d'amplification de l'ADN

L'analyse a été effectuée sur 29 mérous bruns provenant des côtes françaises (région marseillaise, de la Côte Bleue à Sanary : Fr1 à Fr8), des côtes algériennes (Alger : Al1 à Al7 ; et Annaba : Al8 à Al18) et des côtes tunisiennes (Zembra : Tu1 et Tu2 ; et Tabarka : Tu3) (figure 1). Sur ces mérous identifiés par les collecteurs, des morceaux de nageoires caudales d'environ 1 cm² ont été prélevés et conservés dans de l'alcool éthylique à 70-90%. A partir des morceaux de nageoires, l'ADN total a été extrait par la méthode de Taberlet, Bouvet (1991), puis une portion d'environ 430 pb du gène codant le cytochrome b a été amplifiée par les techniques classiques de PCR en utilisant les amorces New-for : 5'-AGCCTACGAAAAACCCACCC-3' et 34-Rev : 5'-AAACTGCAGCCCCTCAGATGATATTTGTCCTCA-3' (Cantatore *et al.*, 1994). Lors des cycles d'amplification, le volume du mélange réactionnel était de 50 L. Le protocole utilisé lors des réactions d'amplification est le suivant : 50 ng d'ADN total ; 0,2 mM de chaque amorce ; 2,0 U HiTaq Taq polymérase (Bioprobe, France) ; 0,2 mM de chaque dNTP ; 5 mL du tampon de réaction Bioprobe (France). Les paramètres d'amplification étaient : 2 min à 92°C, 5 cycles (15 s à 92°C ; 45 s à 48°C ; 1,5 min à 72°C), 30 cycles (15 s à 92°C ; 45 s à 52°C ; 1,5 min à 72°C), et 8 min à 72°C. La séquence nucléotidique a été déterminée à l'aide d'un séquenceur automatique (Genome Express, Grenoble, France).

Analyses phylogénétiques

Les séquences d'ADN ont été alignées grâce au programme Clustal W (Thompson *et al.*, 1994), puis vérifiées visuellement. Les séquences et l'alignement sont disponibles sur demande, voir aussi l'article de Gilles *et al.*, 1999. Deux méthodes d'analyses phylogénétiques ont été utilisées, une méthode de parcimonie (Swofford, 1993) et une de distance (Neighbour joining (NJ) (Saitou, Nei, 1987) (programme MUST ; Philippe, 1993)). La solidité de chaque noeud a été testée par bootstrapping. Plusieurs groupes extérieurs ont été testés sans qu'un changement significatif de topologie ne soit observé. En absence d'un membre de la même famille, la séquence d'un Carangidae, *Trachurus trachurus*, a été utilisée dans toutes nos analyses comme groupe extérieur (numéro d'accession GenBank : X81568).

RÉSULTATS

Lors des analyses phylogéographiques, 29 séquences de cyt b de mérou brun ont été alignées avec la séquence homologue d'un Carangidae (*Trachurus trachurus*). Ce dernier a été utilisé comme groupe extérieur car des essais préliminaires ont montré qu'il s'agissait d'une des séquences publiées dans GenBank parmi les plus proches de celles des

mérous bruns. L'alignement des séquences comprend 353 nucléotides alignés, dont 115 sont variables et 64 informatifs. Dans cet alignement, 56 substitutions uniques ont été observées, 34 d'entre elles sont des transitions, et 22 des transversions ; aucune saturation n'a été observée au niveau des transitions et des transversions prises séparément et ceci pour chaque position au sein des codons (Gilles *et al.*, 1999). Deux méthodes d'analyse phylogénétique ont été utilisées, chacune avec ou sans bootstrapping. Une matrice non pondérée a été utilisée lors des analyses en parcimonie. L'arbre le plus parcimonieux ainsi obtenu a la même topologie que l'arbre "bootstrappé" réalisé par la méthode du neighbour joining (NJ) sur une distance de Jukes et Cantor (figure 2A). L'arbre "bootstrappé" obtenu avec la méthode du maximum parcimonie (MP) est montré dans la figure 2B.

Les deux analyses mettent en évidence une bifurcation au sein des séquences de mérou brun de Méditerranée occidentale. Les valeurs de bootstrap supportent fortement cette séparation en un groupe nommé A, contenant des mérous algériens (100% NJ et 100% MP) et en un autre appelé B, contenant les mérous français, tunisiens et des mérous algériens (95% NJ et 99% MP). Au sein du groupe B, les multifurcations dans les analyses en NJ ou MP mettent en évidence les difficultés de positionnement des mérous français et tunisiens. De plus, dans l'arbre en NJ "bootstrappé", à l'inverse de celui en MP, les populations française et tunisienne ne sont pas différenciées. Dans l'arbre en MP (figure 2B), une séquence de mérous français se positionne avec les mérous tunisiens. Lors des analyses, les mérous algériens du groupe B constituent toujours un groupe monophylétique supporté par de fortes valeurs de bootstrap (87% NJ et 97% MP). De plus, les longueurs de branches sont similaires pour les deux groupes A et B (24 à 41 / 26 à 45) suggérant des taux d'évolution équivalents (figure 2B).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les analyses phylogénétiques suggèrent une très grande diversité génétique au sein des mérous bruns de Méditerranée occidentale. Plusieurs hypothèses pourraient expliquer ces résultats.

Premièrement, nous pourrions être en présence d'une espèce cryptique en Algérie. Sur les côtes algériennes, deux espèces putatives vivraient en sympatrie et ne présenteraient pas de différences morphologiques apparentes. D'autre part, en Algérie, des représentants des groupes A et B sont trouvés dans les eaux d'Annaba et d'Alger. Pour les groupes A et B, le nombre de sites variables pour chaque position des codons a été calculé ; pour la première, deuxième et troisième, il est respectivement de 15 sites (4,24%), 10 sites (2,83%) et 53 sites (15,01%), ces valeurs correspondent aux valeurs supérieures observées entre deux individus appartenant à deux espèces bien séparées de téléostéens (Johns, Avise, 1998). Il est

aussi possible que le groupe B constitue un pool de mérours strictement méditerranéens, tandis que les mérours du groupe A seraient issus d'une population atlantique. L'analyse de séquences de mérours de l'Atlantique, qui est en cours, devrait apporter des éléments de réponse.

L'absence de barrière géographique entre les deux groupes laisse supposer que d'autres hypothèses sont envisageables. Par exemple, il est impossible d'exclure la présence d'hybrides puisqu'expérimentalement il a été montré que l'hybridation était possible (Rumbold, Snedaker, 1997). Des phénomènes d'introggression ne sont peut-être pas impossibles dans le milieu naturel. Parmi les espèces de mérours présentes en Méditerranée, trois coexistent sur les côtes algériennes avec le mérour brun (*E. cos-tae* ou badèche ; *E. aeneus* ou mérour blanc ; et *E.*

caninus ou mérour gris). Les travaux de Tortonese (1986) et de Bruslé (1985) ont montré que les périodes de frai du mérour brun et de la badèche ne sont pas exactement identiques bien que ces deux espèces soient sympatriques. De plus, sur les côtes algériennes, le mérour blanc (Derbal, Kara, 1996) et le mérour gris, qui sont très rares, n'ont pas les mêmes biotopes que le mérour brun. En Algérie, le mérour brun coexisterait avec le mérour d'Haïfa (*E. haifensis*) (Heemstra, Randall, 1993) mais leurs biotopes sont relativement distincts (Tortonese, 1986 ; Heemstra, Randall, 1993). Soulignons qu'*Epinephelus marginatus* a été longtemps confondu avec le mérour d'Haïfa (*E. haifensis*) sous l'appellation d'*E. guaza*.

L'analyse du groupe B suggère que les mérours tunisiens et français sont plus proches entre eux que des mérours algériens du même groupe. De plus, une

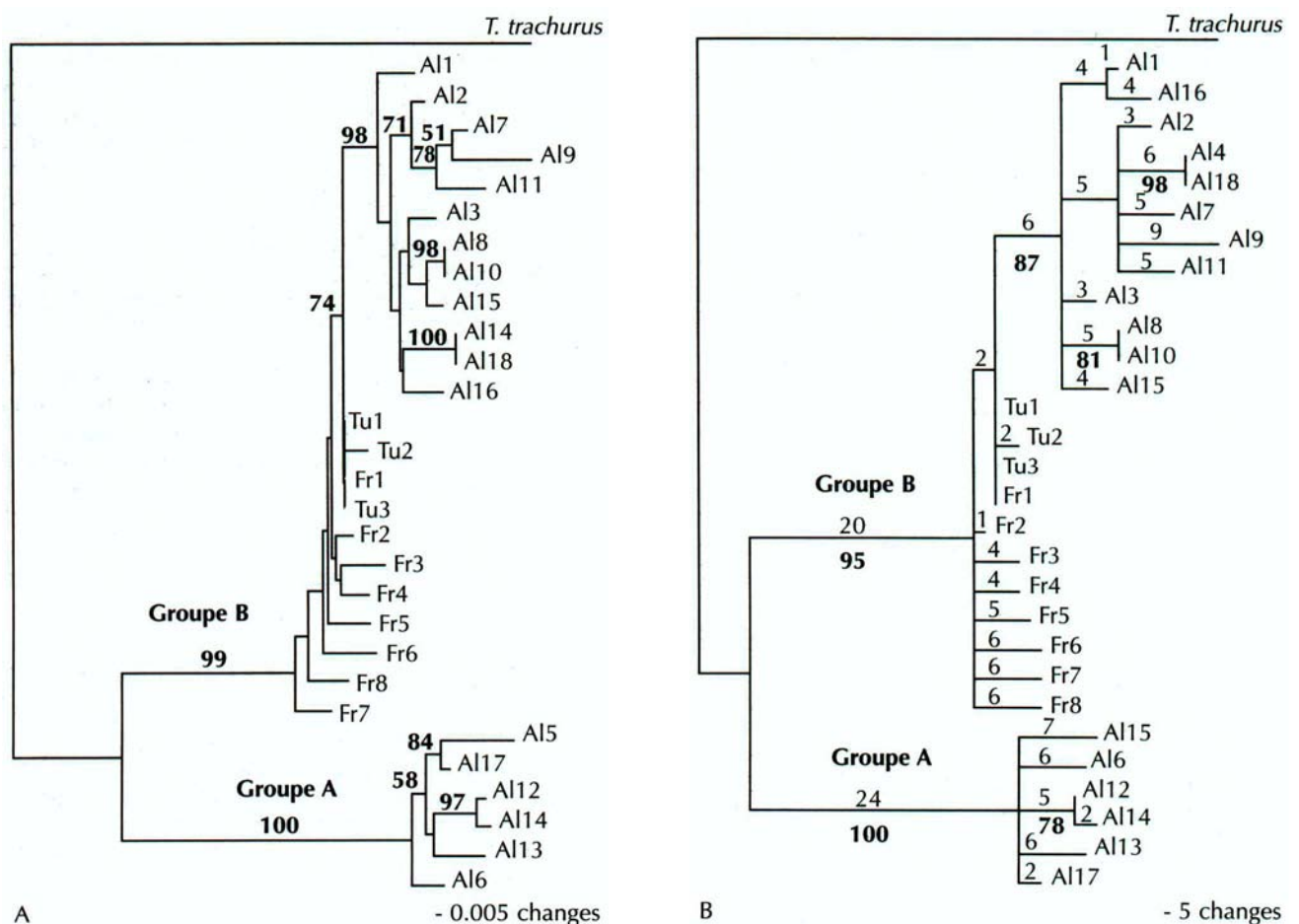


Figure 2 - Relations phylogénétiques au sein des mérours bruns de Méditerranée occidentale. Les analyses de bootstrap ont été réalisées sur 1 000 réitérations avec *T. trachurus* comme groupe extérieur. A : arbre "bootstrappé" réalisé avec une méthode de distance (NJ) sur une matrice basée sur le modèle de Jukes et Cantor. Les valeurs de bootstrap sont indiquées au-dessus des branches. B : consensus strict de 1 000 arbres équiparsimonieux, le nombre de pas est de 211, l'index de cohérence (CI) varie de 0,699 à 0,706 et l'index de rétention (RI) varie de 0,834 à 0,840. Une matrice non pondérée a été utilisée lors des analyses en parcimonie. Le nombre de pas est indiqué au dessus des branches et les valeurs de bootstrap en dessous et en gras. / Phylogeographical relationships within dusky grouper from Western Mediterranean Sea. Bootstrap analyses carried out with 1,000 iterations with *T. trachurus* as an outgroup. A: Neighbor Joining on a matrix of the Jukes and Cantor model. (bootstrap proportion on the top). B: Strict consensus of 1,000 equiparsimonious trees of 211 steps with a consistency index (CI) from 0.699 to 0.706 and a retention index (RI) from 0.834 to 0.840, using an Unweighted Maximum Parsimony (number of steps on the top of the branches and bootstrap proportion at the bottom in bold).

séquence de mérour français présente de fortes homologues avec celles des mérour tunisiens. Ces résultats sont en accord avec le travail d'Oliver (1992) qui a montré que la parasitofaune branchiale des mérour tunisiens présente des affinités avec celle des individus des côtes françaises. D'autre part, dans les arbres phylogénétiques montrés dans la figure 2, les mérour français sont à la partie basale du groupe B. Étant donné que nous n'avons pas de juvéniles dans notre échantillonnage et que, jusqu'à ces dernières années, il n'y avait pas de reproduction sur les côtes françaises, on aurait pu s'attendre à trouver les mérour français (Provence) en position apicale. Ce résultat suggérerait qu'une population existe depuis longtemps sur les côtes françaises, ce qui reste à confirmer.

Afin d'essayer de répondre aux questions soulevées par cette étude, nous allons d'une part, analyser des mérour bruns de l'Atlantique pour vérifier l'hypothèse de l'origine atlantique du groupe A. D'autre part, afin de confirmer ou d'infirmer les hypothèses d'une colonisation des régions septentrionales par des mérour originaires du sud, des analyses d'individus de Corse, Sardaigne, Sicile, Baléares et des côtes continentales italiennes et espagnoles seront réalisées. De plus, il est nécessaire d'étudier d'autres espèces d'*Epinephelus* afin de détecter d'éventuels hybrides.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements vont au GEM et à Nausicaà qui ont partiellement financé cette étude, ainsi qu'à Mme K. Boubezari et MM. F. Bachet, A. El Hili, A. Marc qui nous ont fourni des échantillons.

BIBLIOGRAPHIE

- Bruslé J., 1985 - *Exposé synoptique des données biologiques sur les mérour Epinephelus aeneus (Geoffroy Saint Hilaire, 1809) et Epinephelus guaza (Linnaeus, 1758) de l'océan Atlantique et de la Méditerranée*. FAO, Synopsis sur les pêches, **129**, 64 pp.
- Cantatore P., M. Roberti, G. Pesole, A. Ludovico, F. Milella, M.N. Gadaleta, C. Saccone, 1994 - Evolutionary analysis of cytochrome b sequences in some Perciformes: evidence for a slower rate of evolution than in mammals. *J. mol. Evol.*, **39** (6) : 589-597.
- Chauvet C., 1987 - Croissance et sexualité du mérour : l'avis d'un scientifique. *Apnea*, **10** : 8-9.
- Chauvet C., P. Francour, 1989 - Les mérour *Epinephelus guaza* du Parc National de Port-Cros (France) : Aspects socio-démographiques. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **114** (4) : 5-13.
- Derbal F., M.H. Kara, 1996 - Alimentation estivale du mérour, *Epinephelus marginatus* (Serranidae), des côtes est algériennes. *Cybium*, **20** (3) : 295-301.
- Fischer W., M.L. Bauchot, M. Schneider, (eds), 1987 - *Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. (Révision 1). Méditerranée et mer Noire. Zone de pêche 37*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Vol. II Vertébrés, pp : 760-1529.
- Gilles A., A. Miquelis, J.P. Quignard, E. Faure, 1999 - Phylogéographie moléculaire du mérour brun de Méditerranée occidentale (*Epinephelus marginatus*). *C. r. Acad. Sci., Paris*, **322** (12) : 799-810.
- Harmelin J.G., P. Robert, 1992 - Mérour brun. Ses origines, sa vie, sa protection. *Océanorama*, **18** : 3-7.
- Heemstra P.C., 1991 - A taxonomic revision of the eastern atlantic groupers (Pisces : Serranidae). *Bolm Mus. munic. Funchal*, **43** (226) : 5-71.
- Heemstra P.C., D. Golani, 1993 - Clarification of the Indo-pacific groupers (Pisces, Serranidae) in the Mediterranean sea. *Israël J. Zool.*, **39** (4) : 381-390.
- Heemstra P.C., J.E. Randall, 1993 - *Groupers of the world (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae). An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rockcod, hind, coral grouper and lyretail species known to date*. FAO Fisheries Synopsis, **16** (125), 382 pp.
- Johns G.C., J.C. Avise, 1998 - A comparative summary of genetic distances in the vertebrates from the mitochondrial cytochrome b gene. *Mol. Biol. Evol.*, **15** (11) : 1481-1490.
- Lelong P., 1993 - Présence de juvéniles du mérour brun (*Epinephelus guaza*) sur le littoral méditerranéen français. In : *Qualité du milieu marin - Indicateurs biologiques et physicochimiques*. C.F. Boudouresque, M. Avon, C. Pergent-Martini (eds), GIS Posidonie Publ., Marseille, pp : 237-242.
- Maurin H., 1994 - *Inventaire de la faune menacée de France*. Nathan, Paris, 287 pp.
- Oliver G., 1992 - Ectoparasites branchiaux du mérour *Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Serranidae) des côtes de Corse (Méditerranée occidentale). *Trav. sci. Parc nat. rég. Rés. nat. Corse*, **37** : 101-112.
- Phillipe H., 1993 - Must: a computer package of management utilities for sequences and trees. *Nuc. Acids Res.*, **21** : 5264-5272.
- Rumbold D.G., S.C. Snedaker, 1997 - Evaluation of bioassays to monitor surface microlayer toxicity in tropical marine waters. *Archs environ. Contamin. Toxicol.*, **32** : 135-140.
- Saitou N., M. Nei, 1987 - The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.*, **4** : 406-425.
- Swofford D.L., 1993 - Phylogenetic analysis using parsimony (PAUP), version 3.1.1. Illinois Natural History Survey, Champaign.
- Taberlet P., J.A. Bouvet, 1991 - Single plucked feather as a source of DNA for bird genetic studies. *Auk*, **108** : 58.
- Tortonese E., 1986 - Serranidae. In : *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. Vol. II*. P.J.P. Whitehead, M.L. Bauchot, J.C. Hureau, J. Nielsen, E. Tortonese (eds), UNESCO, Paris, pp : 780-792.
- Zabala M., A. Garcia-Rubies, P. Louisy, E. Sala, 1997a - Spawning behaviour of the Mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) in the Medes Islands Marine Reserve (NW Mediterranean, Spain). *Sci. mar.*, **61** (1) : 65-77.
- Zabala M., P. Louisy, A. Garcia-Rubies, V. Gracia, 1997b - Socio-behavioural context of reproduction in the Mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) in the Medes Islands Marine Reserve (NW Mediterranean, Spain). *Sci. mar.*, **61** (1) : 79-98.

Reçu en novembre 1999 ; accepté en janvier 2000.
Received November 1999; accepted January 2000.

L'arrivée progressive de jeunes mérours (*Epinephelus marginatus*) en Méditerranée nord-occidentale

*The progressive arrival of young grouper (Epinephelus marginatus)
in the North-Western Mediterranean Sea*

Patrice Francour*, Anne Ganteaume**

*Laboratoire d'Environnement marin littoral, Faculté des sciences,
Université de Nice-Sophia Antipolis, Parc Valrose, 06108 Nice cedex 02, France
mel : francour@unice.fr

**Atelier Bleu du Cap de l'Aigle, Parc du Mugel, 13600 La Ciotat, France
mel : anne.ganteaume@caramail.com

Mots clés : mérours, Méditerranée, migration, sex-ratio, croissance, répartition bathymétrique.

Key-words: grouper, Mediterranean, migration, sex-ratio, growth, bathymetric distribution.

RÉSUMÉ

Francour P., A. Ganteaume, 1999 - L'arrivée progressive de jeunes mérours (*Epinephelus marginatus*) en Méditerranée nord-occidentale. Mar. Life, 9 (1) : 37-45.

Depuis quelques années, des jeunes individus d'*Epinephelus marginatus* ont été observés le long du littoral méditerranéen français. Nous avons réuni dans ce travail, pour la Méditerranée nord-occidentale, le plus grand nombre possible d'observations, essentiellement non publiées, de mérours de moins de 40 cm de longueur totale. Les plus petits mérours ($LT \leq 10$ cm) ont été recensés uniquement à moins de 15 m de fond. Leur microhabitat est constitué de fonds rocheux, galets et petits éboulis. En grandissant, les mérours peuvent gagner des zones plus profondes. La relation âge-taille a été précisée pour les individus de moins de 10 cm : 2-3 cm à 1 mois, 5-7 cm à 10 mois et 10 cm à 1 an. L'analyse des données nous a permis de suivre chronologiquement et de retracer le processus d'arrivée de ces individus en Méditerranée nord-occidentale au cours de ces dernières années. De 1986 à 1990, des mérours de 30 à 40 cm (LT) ont été signalés en Corse et sur les côtes varoises. A partir de 1990, des mérours mesurant moins de 10 cm ont été observés en Corse, puis à partir de 1992, sur les côtes varoises. Le recrutement ne semble pas avoir lieu tous les ans. En fonction des résultats et du modèle proposé, le statut actuel d'*Epinephelus marginatus* le long des côtes françaises est discuté.

ABSTRACT

Francour P., A. Ganteaume, 1999 - [(The progressive arrival of young grouper (*Epinephelus marginatus*) in the North-Western Mediterranean Sea]. Mar. Life, 9 (1) : 37-45.

For several years, young dusky grouper, *Epinephelus marginatus*, have been observed along the French Mediterranean coasts. In the present work, we have collected as many observations as possible concerning grouper whose total length is less than 40 cm throughout the North-Western Mediterranean. The smallest grouper ($TL \leq 10$ cm) have been observed only in shallow waters less than 15 m depth. Their microhabitat is formed by shallow rocky areas and small boulders. As they grow, they inhabit deeper waters. The smallest grouper have been aged: 2-3 cm (TL) at 1 month, 5-7 cm at 10 months and 10 cm at 1 year. This data analysis has enabled us to track the progressive arrival of the smallest grouper in the North-Western Mediterranean during the past few years. From 1986 to 1990, 30-40 cm length grouper have been reported in Corsica and along the coasts of Var. After 1990, grouper of less than 10 cm have been observed in Corsica, and after 1992, along the Var coasts. Recruitment does not occur each year. According to the proposed model, we update and discuss the current status of *Epinephelus marginatus* along the French Mediterranean coasts.

INTRODUCTION

Depuis plus d'une dizaine d'années, un nombre croissant de mérous (*Epinephelus marginatus* Lowe, 1834) a été régulièrement observé et signalé le long des côtes méditerranéennes françaises, avec une proportion de plus en plus importante d'individus d'une longueur totale égale ou inférieure à 40 cm (Francour, Finelli, 1991 ; Harmelin, Robert, 1992 ; Lelong, 1993 ; Francour, 1998). A la fin des années 80, des mérous de 30 à 40 centimètres ont été observés le long des côtes varoises, en particulier dans le parc national de Port-Cros (Francour, Harmelin, 1988 ; Chauvet *et al.*, 1991) et en Corse, dans la réserve naturelle de Scandola (Miniconi *et al.*, 1990). Par la suite, des mérous d'une dizaine de centimètres de longueur totale ont été signalés en Corse à partir de 1990 (Francour, Finelli, 1991), puis sur la côte varoise quelques années après (Lelong, 1993).

Les informations disponibles concernant ces individus de petite taille n'ont pas encore été synthétisées et ont juste été mentionnées sous forme d'observations ou de signalisations isolées (Francour, Finelli, 1991 ; Lelong, 1993). Ce travail se propose donc de

rassembler le maximum d'observations et de les synthétiser pour répondre aux questions suivantes : (i) l'arrivée de mérous de petite taille (moins de 10 cm LT) le long des côtes méditerranéennes françaises est-elle régulière dans le temps ou dans l'espace ? (ii) est-il possible de préciser les raisons de ces nouvelles observations ? et (iii) quel peut être l'impact de ce recrutement sur les populations en place ?

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude réunit le plus grand nombre d'observations et de signalisations de mérous, de taille inférieure à 40 cm LT, en Méditerranée nord-occidentale, depuis 1986, année des premières observations de tels mérous sur les côtes méditerranéennes françaises. Ces observations et signalisations ont été effectuées par les membres du Groupe d'étude du mérou (GEM) ou par d'autres scientifiques français ou étrangers. Des enquêtes ont également été diffusées auprès des plongeurs sous-marins et des apnéistes par l'intermédiaire de la Commission biologie de la Fédération française d'études et de sports sous-marins et de divers clubs de plongée (tableau I).

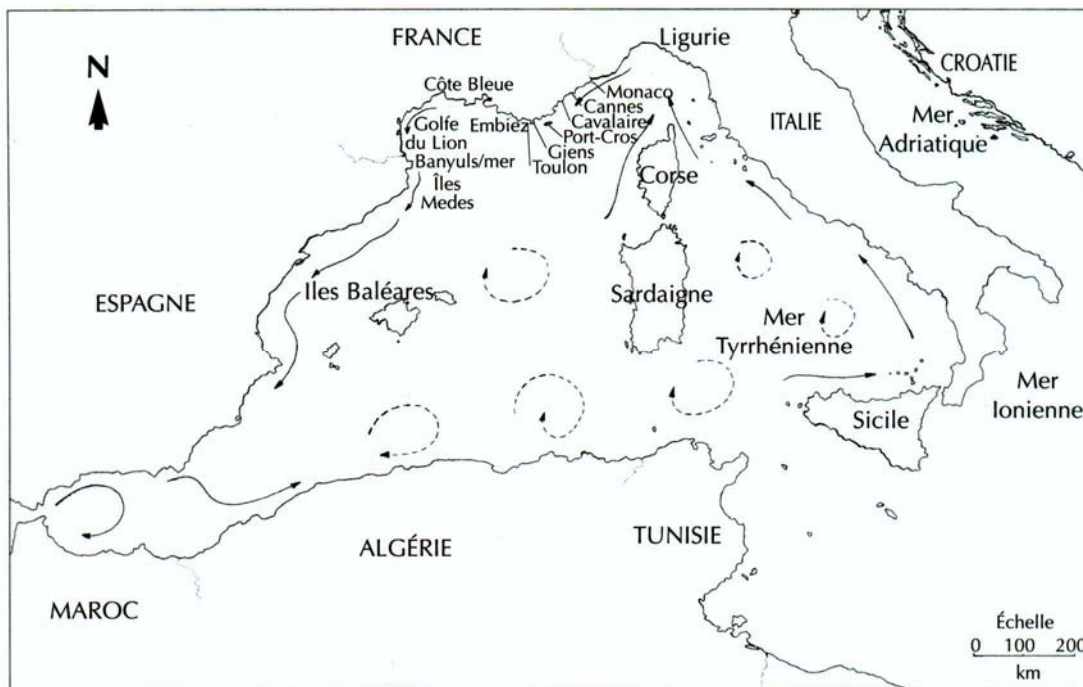


Figure 1 - Localisation en Méditerranée occidentale de la zone couverte lors de cette synthèse des observations et signalisations de mérous, *Epinephelus marginatus*, mesurant moins de 40 centimètres de longueur totale. Les principaux courants de surface sont également indiqués (traits pleins : courants permanents (courant liguro-provençal) ; traits pointillés : courants saisonniers ; simplifié d'après Millot, 1987). Localisation in Western Mediterranean Sea of areas where young grouper data (*Epinephelus marginatus*, less than 40 cm in total length) were collected. The main surface currents are indicated (line: permanent current, i.e. liguro-provençal current; broken line: seasonal currents; modified from Millot, 1987).

Tableau I - Formulaire de l'enquête diffusée auprès des plongeurs sous-marins et des apnéistes pour recueillir les signalisations d'*Epinephelus marginatus* mesurant moins de 40 centimètres de longueur totale. / Inquiry distributed to SCUBA divers and free divers to gather data on small *Epinephelus marginatus* (less than 40 cm in length).

Patrice FRANCOUR
Laboratoire Environnement Marin Littoral
Faculté des Sciences, Université Nice-Sophia Antipolis
06108 Nice cedex 2

Utiliser 1 fiche par observation
(1 observation = 1 fiche = 1 mérou)

Nom, Prénom	
Date de l'observation	Profondeur (m)
Lieu	
	(éviter les noms locaux, nous devons pouvoir retrouver vos indications sur une carte marine)

Taille de l'individu observé (cocher une case)	0 - 5 cm		20 - 30 cm	
	5 - 10 cm		30 - 40 cm	
	10 - 20 cm			

Comportement du petit mérou et Devenir		
Dans l'eau : Plongée Apnée (rayer les mentions inutiles)	Immobile, à l'abri	trou, faille, surplomb
	à l'extérieur, près d'un abri	OUI - NON
	à l'extérieur, loin d'un abri	OUI - NON
	Craintif	OUI - NON
	Confiant	OUI - NON
Individu pêché	par un professionnel	filet, palangre, autre
	par un amateur	OUI - NON
	maintenu en aquarium	si oui, combien de temps ? :

Dans le même secteur, des mérous adultes (≥ 50 -60 cm) sont-ils présents ?			OUI - NON
si OUI,	très peu	OUI - NON	
	commun	OUI - NON	
	nombreux	OUI - NON	

Vos remarques	

Lors d'une observation *in situ*, il n'est pas toujours possible d'évaluer précisément la taille du mérou. Dans les informations recueillies oralement ou par le biais de l'enquête, des classes de taille de 5 centimètres ont donc été utilisées. Parfois, l'imprécision était plus importante et la taille n'a été donnée qu'à 10 cm près. L'imprécision de certaines données représente donc un biais qui a limité certaines conclusions.

Cette synthèse couvre en Méditerranée occidentale principalement la Corse, le littoral des Alpes-Maritimes, du Var, des Bouches-du-Rhône et des Pyrénées-Orientales ; des informations complémentaires, plus fragmentaires, ont également été obtenues pour l'Espagne, l'Algérie, la Tunisie, l'Italie et la Croatie (figure 1).

RÉSULTATS

Les données et résultats présentés ici reposent sur l'analyse de plus de 150 observations de mérous de moins de 40 centimètres de longueur totale effectuées entre 1986 et août 1998. Seule la première partie des enquêtes diffusées (tableau I) a été régulièrement remplie. Les informations demandées dans la deuxième partie ont rarement été fournies convenablement. Elles ne seront donc pas analysées ici.

Répartition des classes de taille en fonction de la profondeur

Pour analyser les relations éventuelles entre la profondeur et la taille des jeunes mérous, les individus recensés ont été regroupés en huit classes de taille de 0 à 40 cm (figure 2). Les plus petits individus ($LT \leq 25$ cm) ne dépassent que rarement une profondeur de 15 m alors que les plus grands ($25 < LT \leq 40$ cm) se rencontrent jusqu'à une profondeur de 30 m ou plus. Il faut toutefois remarquer qu'à faible

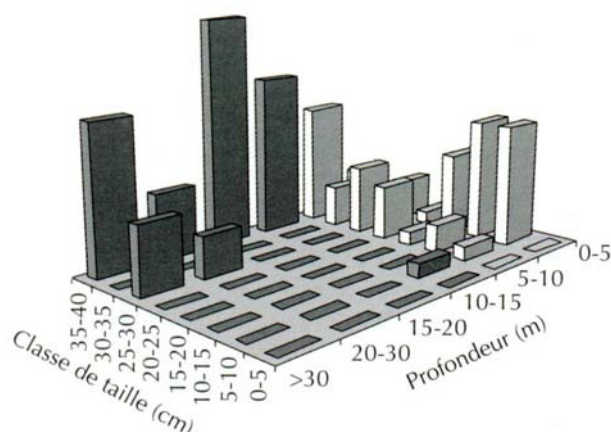


Figure 2 - Fréquence relative d'abondance des différentes classes de taille d'*Epinephelus marginatus* ($0 < \text{longueur totale, } LT \leq 40$ cm) en fonction de la tranche bathymétrique considérée (indiquée en mètres). / Abundance relative frequency of *Epinephelus marginatus* ($0 < \text{total length, } LT \leq 40$ cm) according to depth and size.

profondeur (moins de 15 m de fond), toutes les classes de taille ($LT \leq 40$ cm) ont été signalées. Quand le biotope occupé par le petit mérou a été précisé, il s'agissait le plus souvent de zones de galets littoraux ou de petits éboulis.

Estimation de la période de recrutement et de l'âge des jeunes mérous

La figure 3 a été réalisée en ne prenant en considération que les observations de mérous de moins de 10 centimètres de longueur totale. Au Brus (Var), des mérous de très petite taille (2 à 3 cm) ont été observés sur une courte période (septembre-octobre). Dans d'autres secteurs, des individus de plus grande taille (classe 5-10 cm) ont été signalés dès le mois de juin dans quelques cas, mais surtout à partir de juillet et août (figure 3). En supposant que la ponte des œufs a lieu à la fin du mois d'août (Zabala *et al.*, 1997a), il est donc possible de penser que les plus petits *E. marginatus* signalés ici seraient âgés d'environ un mois alors que les plus gros seraient nés l'été d'avant et auraient donc entre 10 et 12 mois.

Fréquence d'observation par année et par secteur géographique

Même si les informations ne concernant pas les côtes méditerranéennes françaises sont fragmentaires et incomplètes, il semble que la présence de mérous de petite taille ($LT \leq 20$ cm) soit un phénomène normal et régulier dans le sud de l'Espagne (J. Mas, communication personnelle ; Barnabé, 1974 ; Grange, 1991) et le long des côtes nord-africaines (C. Chauvet, R. Semroud et D. Soltan, communication

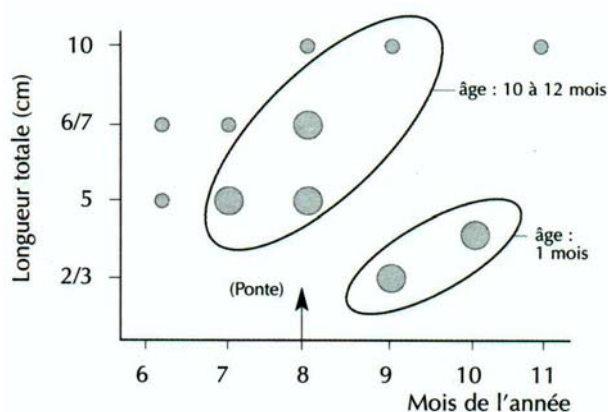


Figure 3 - Âge probable (en mois) des plus jeunes *Epinephelus marginatus* observés en fonction du mois de l'année et de leur taille (longueur totale en centimètre). La période de ponte est indiquée. Rond de faible diamètre : moins de 5 signalisations ; rond de plus grand diamètre : plus de 5 signalisations. / Likely age (in months) of the youngest observed *Epinephelus marginatus* according to the date of observation and the total length. The spawning period is indicated. Small circle: less than 5 observations; large circle: more than 5 observations.

Tableau II - Synthèse des observations d'individus d'*Epinephelus marginatus* mesurant moins de 40 centimètres de longueur totale, signalés entre 1986 et août 1998 le long des côtes méditerranéennes françaises. Pour chaque case, les tailles minimale et maximale des individus signalés sont indiquées. Quand plusieurs individus de petite taille (longueur totale minimale ≤ 10 cm) ont été signalés dans la même région la même année, la case est marquée en grisé. / *Synthesis of young Epinephelus marginatus (total length < 40 cm) observations collected between 1966 and August 1998 along the French Mediterranean coasts. For each cell, minimum and maximum size are indicated. A grey cell means that several small groupers (total length ≤ 10 cm) have been observed.*

	Sud Corse	Nord Corse	Ligurie	Monaco Cannes	Cavalaire	Port-Cros	Giens Est	Giens Ouest	Toulon	Embiez	Côte Bleue	Golfe du Lion	Banyuls
86-87						30-40							
88		40-40				40-40				44-44			
89						40-40							5-10
90	7-16	7-40				8-40		30-40				20-30	
91		5-17			30-40	30-40			4-4			20-30	
92		10-25		15-15	30-40	20-40	30-40			2-40	40-42	20-30	15-40
93		20-35				10-40		10-10		11-13	36-40		25-40
94					30-40	30-40				22-22			30-40
95		30-40			30-40	30-40		30-40	30-40				
96		5-10	15-20		30-40	5-40							
97	5-10	30-40	15-30	10-15	20-30	10-40	20-30	20-40	30-40	35-35			
98		35-40	15-20						20-30	5-10			

personnelle). En Sardaigne, la signalisation de petits individus d'*E. marginatus* (15 à 20 cm) a été exceptionnelle jusqu'en 1989 (Russino *et al.*, 1991). Pour le sud de l'Italie et l'Adriatique (Croatie), la présence de mérous de petite taille ($LT \leq 25$ cm) a été rapportée pour les dernières années (1995 à maintenant), mais trop peu d'informations ont été réunies pour les années antérieures afin de préciser le statut des peuplements d'*E. marginatus* dans ces zones.

Pour les côtes méditerranéennes françaises, nous avons indiqué dans le tableau II les tailles maximales et minimales, mesurées ou estimées, des mérous observés entre 1986 et 1998. Les informations ont été classées, par zones allant du sud vers le nord, puis, de l'est vers l'ouest, c'est-à-dire dans le sens du courant liguro-provençal (figure 1). Nous avons également différencié, pour une année et un secteur donné, les observations de nombreux individus de petite taille (cases grisées) des autres observations isolées d'un seul ou de très peu d'individus de petite taille.

En France, les premiers mérous d'une taille d'environ 40 cm (LT) ont été observés à partir de 1986 sur les côtes varoises (Parc national de Port-Cros). Les premiers mérous de moins de 10 centimètres de longueur totale ont ensuite été observés en 1989 à Banyuls (un seul individu) et en 1990 dans le sud de la Corse (nombreuses signalisations). Beaucoup de petits mérous ont été signalés en Corse (nord et sud) entre 1990 et 1992, puis ensuite à nouveau en 1996. En 1992-1993, plusieurs signalisations ont été

rapportées pour les côtes varoises : Port-Cros, les Embiez principalement. Puis en 1996-1997, de nouvelles observations de mérous de petite taille ont été faites dans les eaux de la Principauté de Monaco et de Port-Cros.

Il existe également un certain nombre d'observations isolées d'un ou deux individus de petite taille, dans d'autres secteurs ou pour d'autres années. Même si la pression d'observation dans ces secteurs n'a pas été aussi importante, le caractère isolé de ces signalisations est assez probable. Il est donc difficile d'en dégager un schéma général.

DISCUSSION

La synthèse des données nous a permis de préciser quelques points de l'écologie et de la biologie des jeunes mérous et de dégager un certain nombre d'informations permettant de mieux comprendre la dynamique de l'arrivée des jeunes mérous en Méditerranée nord-occidentale.

Tout d'abord, il semble exister une relation assez nette entre la taille des petits mérous et la profondeur. Les plus jeunes mérous ($LT \leq 20-25$ cm) ont été préférentiellement observés dans la zone superficielle, à moins de 10 m de profondeur. Les plus petits des individus signalés ($LT \leq 5$ cm) ont été observés encore moins profondément. La zone superficielle (0 à 15 m de profondeur) peut également abriter des mérous de taille supérieure (jusqu'à 40 cm LT, limite supérieure de taille considérée ici). Les zones peu profondes de galets ou de petits éboulis ro-

Tableau III - Calcul par extrapolation de la taille (longueur totale en centimètres) d'*Epinephelus marginatus* âgés de 6, 10 et 12 mois ; données extraites de la littérature et de la présente étude. *Extrapolation of young Epinephelus marginatus (6, 10 and 12 months old) size from literature data and from the present study.*

Auteur(s)	Région	Âge (mois)	Taille (cm)
Kara, Derbal (1995)	Algérie Est	6	14.0
		10	17.4
		12	19.0
Ghafir, Guerrab (1992) in Kara, Derbal (1995)	Algérie Ouest	6	20.3
		10	24.0
		12	25.7
Chauvet (1981)	Tunisie Nord	6	6.3
		10	9.7
		12	11.4
Bouain (1984)	Tunisie Sud	6	7.6
		10	8.8
		12	9.5
Rafaïl <i>et al.</i> (1969)	Egypte	6	12.8
		10	15.2
		12	16.4
Présente synthèse	France	6	2 à 3
		10	5 à 7
		12	10

cheux correspondraient au micro-habitat préférentiel des jeunes *E. marginatus*. Aucune observation de jeunes *E. marginatus* n'a été rapportée pour les herbiers de phanérogames littoraux comme le mentionnent certains auteurs (voir les références citées par Bruslé, 1985).

Les données présentées ici confirment donc la présence de mérous de petite taille dans la zone superficielle littorale (Azevedo *et al.*, 1995 ; Derbal, Kara, 1995), c'est-à-dire dans la zone la plus soumise aux pressions anthropiques telles que pollution, dérangements ou pêche amateur. Les données concernant les mérous de très petite taille ne sont pas encore suffisantes pour juger si le recrutement d'*E. marginatus* ne peut se faire que si le substrat offre le ou les micro-habitats recherchés, ou bien si celui-ci peut se faire sur n'importe quel substrat. Toutefois, il semble certain que le succès du recrutement d'*E. marginatus* en Méditerranée nord-occidentale, même s'il est étroitement lié aux stocks d'adultes reproducteurs, est fortement tributaire de l'état des zones littorales rocheuses et de la présence de zones d'éboulis peu exploitées par l'homme (pêche, aménagements littoraux).

Les relations âge-taille disponibles dans la littérature pour *E. marginatus* concernent principalement les individus de grande taille (Rafaïl *et al.*, 1969 ;

Chauvet, 1981 ; Bouain, 1984 ; Kara, Derbal, 1995). En supposant une ponte des oeufs au mois d'août (Bruslé, 1985 ; Zabala *et al.*, 1997a), les données réunies dans cette synthèse permettent de proposer une taille moyenne de 2 à 3 centimètres (LT) pour un âge de 1 mois, 5 à 7 centimètres à 10 mois et environ 10 centimètres à 1 an. Battiato (1983) signale des captures de jeunes exemplaires d'*E. marginatus* entre les mois d'octobre et de décembre, mesurant entre 7,5 et 10 cm (LT). Selon cet auteur, les oeufs ont été pondus au mois d'août de l'année précédente ; les données de taille qu'il rapporte sont donc en accord avec nos données. En extrapolant les équations âge-taille trouvées dans la littérature (tableau III), les âges proposés ici sont en accord avec les données de Tunisie (Chauvet, 1981 ; Bouain, 1984). Toutefois, la température est connue pour influencer fortement la vitesse de croissance des jeunes poissons. Les différences de température enregistrées entre le nord et le sud de la Méditerranée peuvent entraîner des vitesses différentes de croissance des jeunes *E. marginatus*. Les mérous de 10 centimètres de longueur totale observés en Méditerranée nord-occidentale pourraient donc être âgés de plus d'un an.

En France, les zones où ont été observés en abondance des petits mérous (LT ≤ 10 cm) ont été chronologiquement le sud de la Corse (1989-1990), le

nord de la Corse (1990-1992), puis les côtes varoises (1992-1993). Tout se passe donc comme s'il y avait un déplacement des zones de recrutement vers le nord et l'ouest, dans le sens du courant liguro-provençal. En Corse, comme sur les côtes varoises, les observations de mérous de moins de 10 centimètres de longueur totale ont été précédées de signalisations de mérous de 30 à 40 cm (LT) au cours des années antérieures. Des expériences de marquage *in situ*, réalisées dans le Parc national de Port-Cros, ont montré que les mérous de taille moyenne (40 à 50 cm LT) changeaient plus fréquemment d'abris et de territoire que les mérous de plus grande taille (Chauvet, Francour, 1989). Les observations rapportées ici laissent donc penser à un déplacement progressif des mérous de taille moyenne, du sud vers le nord, puis vers l'ouest et confirmeraient l'hypothèse du déplacement saltatoire émise par Chauvet et Francour (1989). Toutefois, il faut souligner que l'hypothèse d'un déplacement sud-nord, dans le sens du courant liguro-provençal ne permet pas d'expliquer toutes les observations de mérous rapportées ici. En effet, il est possible que les observations réalisées à Banyuls-sur-mer dès 1989 ou ensuite dans le golfe du Lion soient à relier avec l'existence d'une population importante d'*E. marginatus* dans le nord de l'Espagne (tableau II). Le déplacement des mérous de taille moyenne aurait alors pu se produire dans le sens contraire du courant liguro-provençal.

L'hypothèse d'un échange entre les populations sud et nord méditerranéennes a été également confirmée par une étude génétique de mérous capturés dans ces différentes zones. Une forte similitude a été mise en évidence entre les individus tunisiens et les individus des côtes françaises (Gilles *et al.*, à paraître). De plus, l'étude des ectoparasites branchiaux de mérous de ces différentes zones géographiques corrobore également cette hypothèse (Oliver, 1992). Cet auteur avait également supposé que les mérous présents à l'est des côtes méditerranéennes françaises puissent être arrivés par déplacement dans le sens contraire du courant liguro-provençal.

La comparaison des parasites de mérous et l'étude de la génétique de ces poissons laissent penser que les échanges entre les peuplements tunisiens et ceux du nord de la Méditerranée ont été assez réguliers, ou du moins qu'ils ont déjà eu lieu par le passé et non pas uniquement à une époque récente. Si l'arrivée des mérous de taille moyenne a pour origine un déplacement saltatoire depuis le sud, il convient donc de se demander pourquoi de tels individus de 30 à 40 cm LT n'ont pas été observés avant 1986 le long des côtes méditerranéennes françaises. Une plus faible pression d'échantillonnage (observations *in situ* ou captures) avant 1986 pourrait expliquer que de telles observations n'aient pas été faites. Cependant, dans des secteurs comme les aires marines protégées (Parc national de Port-Cros, Réserve naturelle de Scandola), la pression d'observation sur la faune et la flore a été identique avant et après cette date et les premières

observations d'*E. marginatus* de 40 cm environ semblent bien dater de 1986-1987. Cette hypothèse ne saurait donc être retenue. En revanche, un événement exceptionnel dans le sud de la Méditerranée pourrait avoir déclenché ou provoqué ces déplacements saltatoires. Bien que non quantifiées, des observations *in situ* ont montré un recrutement massif d'*E. marginatus* le long des côtes tunisiennes en 1982-1983 (C. Chauvet, communication personnelle). Ce très fort recrutement a pu entraîner une saturation des habitats disponibles pour les jeunes mérous et leur déplacement, vers le nord, à la recherche de nouveaux territoires. De tels épisodes de très fort recrutement ont pu ainsi se produire par le passé entraînant des échanges, réguliers mais non permanents, entre les populations sud et nord méditerranéennes.

Les données disponibles antérieures à 1985-1990 sur la structure démographique des peuplements d'*E. marginatus* le long des côtes françaises montraient que les peuplements étaient surtout constitués d'individus de grande taille (Chauvet *et al.*, 1991), majoritairement des mâles (Bruslé, 1985 ; Chauvet, 1991). La modification de la structure démographique des peuplements d'*E. marginatus* au cours des dernières années a été confirmée par les inventaires réalisés par le GEM dans les espaces marins protégés (Port-Cros, Scandola) ou non (La Ciotat, Monaco). L'installation des mérous de taille moyenne en Corse et le long des côtes varoises a donc probablement modifié la sex-ratio précédemment en faveur des mâles. Les observations actuelles du comportement reproducteur d'*E. marginatus* en Méditerranée occidentale (Louisy, 1996 ; Zabala *et al.*, 1997b) montrent clairement que la reproduction ne peut avoir lieu que si le nombre de mérous femelles, par rapport aux mâles, est assez important dans un secteur donné. Comme pour d'autres animaux vivant en groupe, la sex-ratio est l'un des facteurs de contrôle du comportement reproducteur des mérous (voir, par exemple, Shapiro *et al.*, 1994). La modification progressive de la sex-ratio des peuplements d'*E. marginatus* en Méditerranée occidentale a donc probablement contribué à la mise en place de ce comportement reproducteur.

Outre cette composante démographique, deux autres facteurs peuvent avoir contribué à la reproduction actuelle d'*E. marginatus* en Méditerranée nord-occidentale : (i) la protection partielle dont cette espèce fait l'objet (moratoire contre la chasse sous-marine du mérou pris en 1993 et reconduit pour 5 ans en 1997) et (ii) le réchauffement des eaux de la Méditerranée nord-occidentale (Francour *et al.*, 1994). Il ne semble pas possible d'attribuer la responsabilité du succès du recrutement actuel d'*E. marginatus* en Méditerranée nord-occidentale à un seul de ces trois facteurs. Par contre, il est probable que si l'un des deux premiers (modification de la sex-ratio et protection) n'avait pas été réalisé, aucun recrutement n'aurait été rapporté.

À la lumière des résultats présentés ici, le

recrutement d'*E. marginatus* ne semble pas avoir lieu tous les ans en Méditerranée nord-occidentale, tout comme la reproduction (Zabala *et al.*, 1997a). Un fort recrutement a été observé à proximité de l'île des Embiez en 1992 et 1993 puis en 1998 seulement, soit 4 ans après. En Corse, dans la Réserve naturelle de Scandola, un premier recrutement important a été noté en 1990 et 1991, puis à nouveau en 1996, encore 4 ans après. La très petite taille des individus observés dans chaque cas laisse penser que la reproduction a effectivement eu lieu dans une zone géographique peu éloignée. De plus, la pression d'observation a été constante au fil des années dans ces deux régions. En conséquence, les aléas d'un transport planctonique des larves ou un problème d'échantillonnage ne suffisent probablement pas à expliquer l'absence constatée de recrutement chaque année. Toutefois, les données disponibles ne permettent pas de savoir si l'absence d'un rythme annuel de recrutement est dû aux conditions environnementales et/ou démographiques présentes ou s'il s'agit d'un phénomène normal pour la Méditerranée nord-occidentale.

En conclusion, il semble que les possibilités actuelles de reproduction et de recrutement d'*E. marginatus* en Méditerranée nord-occidentale aient été la résultante de deux ou trois facteurs : (i) la modification de la sex-ratio en faveur des femelles, (ii) la protection partielle de l'espèce, et (iii) le réchauffement des eaux. Même si le recrutement et la reproduction sont maintenant clairement attestés en Méditerranée nord-occidentale, la durée de vie importante de cette espèce (plus de 30 ans), l'âge de changement de sexe (entre 10 et 15 ans) et l'irrégularité de son recrutement rendent encore incertaine la poursuite de l'extension des peuplements d'*E. marginatus* dans ce bassin.

REMERCIEMENTS

Cette synthèse des observations de petits mérours le long des côtes méditerranéennes n'aurait jamais pu être menée à bien sans le concours de nombreuses personnes appartenant ou non au Groupe d'étude du mérour. Il ne nous est pas possible de toutes les citer ici, mais nous remercions tout particulièrement Simona Bussotti, Dounia Soltan, Frédéric Bachet, Chaude Chauvet, Paolo Guidetti, Patrick Lelong, Julio Mas, Alain Ponchon et Michel Tillman.

BIBLIOGRAPHIE

- Azevedo J.M.N., J.B. Rodrigues, M. Mendizabal, L.M. Arruda, 1995 - Study of a sample of dusky groupers, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834), caught in a tide pool at Lajes do Pico, Azores. *Bolm Mus. munic. Funchal*, Suppl. **4** : 55-64.
- Barnabé G., 1974 - La reproduction du mérour *Epinephelus gigas* : observations préliminaires de terrain. *Aquaculture*, **4** : 363-367.
- Battiatto A., 1983 - Osservazioni su alcuni stadi giovanili di cernie dei generi *Epinephelus* e *Mycteroperca* (Osteichthyes - Serranidae) catturate lungo la nuova scogliera sud del porto di Catania. *Thalassia Salent.*, **12-13** : 3-15.
- Bouain A., 1984 - *Moronidés et Serranidés (Poissons Téléostéens) du golfe de Gabès. Ecobiologie et halieutique*. Thèse Doc. Etat, Univ. Tunis, 393 pp.
- Bruslé J., 1985 - *Exposé synoptique des données biologiques sur les mérours Epinephelus aeneus (Geoffroy Saint Hilaire, 1809) et Epinephelus guaza (Linnaeus, 1758) de l'océan Atlantique et de la Méditerranée*. FAO, Synopsis sur les pêches, **129**, 64 pp.
- Chauvet C., 1981 - Calcul par otolithométrie de la relation Long.T - âge d'*Epinephelus guaza* (L. 1758) de la côte nord de la Tunisie. *Rapp. P.-v. Réunion. CIESM*, **27** (5) : 103-106.
- Chauvet C., 1991 - Statut d'*Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1758) et éléments de dynamique des populations méditerranéenne et atlantique. In : *Les espèces marines à protéger en Méditerranée*. C.F. Boudouresque, M. Avon, V. Gravez (eds), GIS Posidonie Publ., Marseille, pp : 255-275.
- Chauvet C., P. Francour, 1989 - Les mérours *Epinephelus guaza* du Parc National de Port-Cros (France) : Aspects socio-démographiques. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **114** (4) : 5-13.
- Chauvet C., G. Barnabé, J. Bayle Sempere, C.H. Bianconi, J.L. Binche, P. Francour, A. Garcia Rubies, J.G. Harmelin, R. Miniconi, A. Pais, P. Robert, 1991 - Recensement du mérour *Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1758) dans les réserves et parcs marins des côtes méditerranéennes françaises. In : *Les espèces marines à protéger en Méditerranée*. C.F. Boudouresque, M. Avon, V. Gravez (eds), GIS Posidonie Publ., Marseille, pp : 277-290.
- Derbal F., M.H. Kara, 1995 - Habitat et comportement du mérour *Epinephelus marginatus* dans la région d'Annaba (Algérie). *Cah. Biol. mar.*, **36** (1) : 29-32.
- Francour P., 1998 - *Inventaire de la faune ichthyologique de la Principauté de Monaco*. Ministère d'Etat de la Principauté de Monaco, Service Environnement, 38 pp.
- Francour R., J.G. Harmelin, 1988 - Inventaire de la faune ichthyologique marine de Port-Cros. *Sci. Rep. Port-Cros natl Park*, **14** : 65-79.
- Francour P., F. Finelli, 1991 - Complément à l'inventaire des poissons marins de la réserve de Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale). *Trav. sci. Parc nat. rég. Rés. nat. Corse*, **31** : 35-53.
- Francour P., C.F. Boudouresque, J.G. Harmelin, M.L. Harmelin-Vivien, J.P. Quignard, 1994 - Are the Mediterranean waters becoming warmer ? Information from biological indicators. *Mar. Pollut. Bull.*, **28** (9) : 523-526.
- Gilles A., A. Miquelis, J.P. Quignard, E. Faure, (à paraître) - Intraspecific variation of the nucleotide sequence of the cytochrome b gene in the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*, Pisces, Perciformes, Serranidae, Lowe, 1834).
- Grange R., J. Grange, 1991 - Enquête sur les lieux de reproduction du mérour (*Epinephelus guaza*) en Méditerranée occidentale. In : *Les espèces marines à protéger en Méditerranée*. C.F. Boudouresque, M. Avon, V. Gravez (eds), GIS Posidonie Publ., Marseille, pp : 299-302.
- Harmelin J.G., P. Robert, 1992 - Mérour brun. Ses origines, sa vie, sa protection. *Océanorama*, **18** : 3-7.

- Kara M.H., F. Derbal, 1995 - Morphométrie, croissance et mortalité du mérou *Epinephelus marginatus* (Serranidae) des côtes de l'est algérien. *Cah. Biol. mar.*, **36** (3) : 229-237.
- Lelong P., 1993 - Présence de juvéniles du mérou brun (*Epinephelus guaza*) sur le littoral méditerranéen français. In : *Qualité du milieu marin – Indicateurs biologiques et physicochimiques*. C.F. Boudouresque, M. Avon, C. Pergent-Martini (eds), GIS Posidonie Publ., Marseille, pp : 237-242.
- Louisy P., 1996 - Principaux patrons de coloration du mérou brun de Méditerranée *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces : Serranidae) en période d'activité reproductrice. *Rev. fr. Aquariol.*, **23** (1-2) : 21-32.
- Millot C., 1987 - Circulation in the western Mediterranean Sea. *Oceanologica Acta*, **10** : 143-149.
- Miniconi R., P. Francour, C.H. Bianconi, 1990 - Inventaire de la faune ichtyologique de la réserve naturelle de Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale). *Cybiu*, **14** : 77-89.
- Oliver G., 1992 - Ectoparasites branchiaux du mérou *Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Serranidae) des côtes de Corse (Méditerranée occidentale). *Trav. sci. Parc nat. rég. Rés. nat. Corse*, **37** : 101-112.
- Rafaël S.Z., W.L. Daoud, M.M. Hilal, 1969 - Long line Mediterranean fisheries studies west of Alexandria. *Stud. Rev. gen. Fish. Counc. Mediterr.*, **42** : 3-16.
- Russino G.A., L.A. Chessa, G.F. Russo, L. Mazzella, 1991 - New record of *Epinephelus* spp. (Osteichthyes, Serranidae), on the coast of Alghero (N.W. Sardinia – Italia). In : *Les espèces marines à protéger en Méditerranée*. C.F. Boudouresque, M. Avon, V. Gravez (eds), GIS Posidonie Publ., Marseille, pp : 291-298.
- Shapiro D.Y., G. Y. Garcia-Molinier, Y. Sadovy, 1994 - Social system of an inshore stock of the red hind grouper, *Epinephelus guttatus* (Pisces: Serranidae). *Environ. Biol. Fishes*, **41** : 415-422.
- Zabala M., A. Garcia-Rubies, P. Louisy, E. Sala, 1997a - Spawning behaviour of the Mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) in the Medes Islands Marine Reserve (NW Mediterranean, Spain). *Sci. mar.*, **61** (1) : 65-77.
- Zabala, M., P. Louisy, A. Garcia-Rubies, V. Gracia, 1997b - Socio-behavioural context of reproduction in the Mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) in the Medes Islands Marine Reserve (NW Mediterranean, Spain). *Sci. mar.*, **61** (1) : 79-98.

Reçu en janvier 1999 ; accepté en février 2000.
Received January 1999; accepted February 2000.

A review on habitat, diet and growth of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834)

*Bilan des connaissances sur l'habitat, l'alimentation et la croissance du mérou brun,
Epinephelus marginatus (Lowe, 1834)*

Jean-Georges Harmelin, Mireille Harmelin-Vivien

Centre d'Océanologie de Marseille, CNRS UMR 6540, Université de la Méditerranée, Station Marine d'Endoume,
13007 Marseille, France - e-mail : jharmelin@com.univ-mrs.fr

Key-words: dusky grouper, *Epinephelus marginatus*, ecology, biology.

Mots clés : mérou brun, *Epinephelus marginatus*, écologie, biologie.

ABSTRACT

Harmelin J.-G., M. Harmelin-Vivien, 1999 - A review on habitat, diet and growth of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834). Mar. Life, 9 (2) : 11-20.

The dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) inhabits almost exclusively coastal rocky bottoms (mostly <50 m depth). The preferred habitat of adults is characterized by large boulders which provide shelters for aggregating during the warm season, often in shallow waters in unfished areas. Juveniles occur within a narrower depth range (<15 m) and often display cryptic behaviour during the first year. Site fidelity is generally marked for old males and low for young females. Seasonal migrations involving a large part of the population seem to occur, as suggested by an apparent decrease in abundance in winter. However, there is no data on the habitats used during winter. Food categories used by *E. marginatus* change with the size of individuals. Juvenile dusky grouper consume first small crustaceans (amphipods, isopods, shrimps), and then essentially crabs. Individuals ranging from 20 cm to 60 cm TL feed equally on crabs and fish, and occasionally on molluscs when >30 cm TL. Preys of larger dusky grouper (>60 cm TL) are in order of importance cephalopods and fish. Size-weight relationships are known from 11 samples of different geographic origin (2 Atlantic and 9 Mediterranean sites). For a given individual size, the weight can double according to the site considered or the method used. Similarly, growth appears to have a marked site variability. The lowest growth rate has been recorded in Southern Tunisia and the highest rate in Western Algeria. The estimated age of the largest studied individuals (34 kg) was 36 yrs. However, *E. marginatus* is likely to live much longer as indicated by fished individuals weighing more than 50 kg. Special attention should be paid to the youngest stages for which ecological and biological data are scarce.

RÉSUMÉ

Harmelin J.-G., M. Harmelin-Vivien, 1999 - [Bilan des connaissances sur l'habitat, l'alimentation et la croissance du mérou brun, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834)]. Mar. Life, 9 (2) : 11-20.

Le mérou brun (*Epinephelus marginatus*) fréquente presque exclusivement les fonds rocheux côtiers (<50 m), souvent à faible profondeur quand il n'est pas pêché. Les zones de gros blocs sont l'habitat préféré des adultes, de nombreux abris leur permettant de se rassembler pendant la période chaude. Les juvéniles vivent dans les 15 premiers mètres et semblent très cryptiques au cours de leur première année. La fidélité aux sites est grande pour les vieux mâles et généralement faible pour les jeunes femelles. Pour une grande partie de la population, il semble y avoir des mouvements saisonniers, mais l'habitat hivernal est mal connu. Le régime alimentaire de *E. marginatus* évolue avec sa taille. Les petits mérous consomment d'abord de petits crustacés (isopodes, amphipodes, crevettes), puis surtout des crabes. Entre 20 et 60 cm LT, ils se nourrissent à parts égales de crabes et de poissons, les mollusques n'apparaissant que dans le régime des individus de plus de 30 cm. Les plus gros mérous (>60 cm LT) capturent préférentiellement des mollusques céphalopodes puis des poissons. La relation taille-poids est connue dans 11 sites (2 en Atlantique, 9 en Méditerranée). Selon le site et la méthode employée (poids total ou éviscéré), le poids peut aller du simple au double pour un mérou de même taille. De la même façon, la croissance varie fortement d'un site à l'autre. La croissance la plus faible a été enregistrée chez des individus du sud tunisien et la plus forte dans l'ouest algérien. L'âge des plus gros individus étudiés (34 kg) a été estimé à 36 ans. Il est probable que *E. marginatus* puisse vivre beaucoup plus longtemps puisque des individus de plus de 50 kg ont été capturés. Une attention particulière doit être maintenant portée aux plus jeunes stades pour lesquels il n'existe que très peu de données.

INTRODUCTION

The dusky grouper, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1854) is one of the seven species of grouper recorded in the Mediterranean sea, which include two lessepsian migrants, *E. coioides* and *E. malabaricus* (Golani, 1996). *Epinephelus marginatus* has long been mistaken in the literature for the Haifa grouper, *E. haifensis* Ben-Tuvia, 1953 (Heemstra, 1991), under the names *E. guaza* or *E. gigas* (Bauchot, Pras, 1980; Bauchot, 1987). The geographical range of the dusky grouper includes the Mediterranean, the Eastern Atlantic from the Southern coasts of the British Isles to South Africa, and part of the coasts of Brazil (Heemstra, Randall, 1993). *Epinephelus marginatus*, like all grouper, is a protogynous hermaphrodite species. The first sexual maturity occurs at 5 yrs and sex reversal between 9 and 12 yrs (Chauvet, 1988; Heemstra, Randall, 1993). Since the first review on the biology of the dusky grouper written by Bruslé (1985), research on this fish species has developed in several Mediterranean countries, particularly thanks to the impetus given by the GEM (*Groupe d'Etude du Mérou*) founded in 1986. The present review was presented at the First International Symposium on the Mediterranean grouper (Embiez, France, 5-7/11/98) with the aim of identifying the major gaps concerning the habitat, feeding behaviour and growth of the dusky grouper.

HABITAT

General features and sources of temporal variability

The dusky grouper is a necto-benthic species chiefly associated with coastal rocky bottoms and presenting a clear preference for shelter-rich sites. As for many fishes of the coastal zone, its depth range increases with age, first limited to the shallower waters of the infralittoral zone and afterwards extending across the whole continental shelf. The temporal variability of habitat frequentation is induced by three main types of factors: (i) ontogenetic changes, (ii) periodic movements, (iii) intraspecific interactions.

Ontogenetic changes

There is an age-related habitat shift, which is determined by the necessity of fulfilling several requirements: (i) a better match between habitat and fish size, (ii) the availability of food resources specific to the different age phases, (iii) the search for partners for constituting reproductive aggregations (Chauvet, Francour, 1989; Zabala *et al.*, 1997). The latter case concerns chiefly young females whose site fidelity appears to be limited.

The habitat of 0⁺ juveniles (on average < 13 cm TL, see below) is only known from very few records. Shallow waters (upper infralittoral) and the occurrence of small cavities allowing cryptic sheltering appear to be constant features of this habitat. However, by contrast with juveniles of other species

of the same general assemblage of coastal rocky bottoms, the habitat range of 0⁺ dusky grouper is not limited to a narrow depth range. They have been collected in tide pools at Pico, Azores (Azevedo *et al.*, 1995) and in the shallowest part (0-1 m depth) of rocky creeks of the Lavezzi Islands, Corsica (Bouchereau *et al.*, 1992; Bouchereau, Lam Hoaï, 1997), and of Brusc, Var, France (P. Lelong, personal communication). Juveniles of 3 to 10 cm TL were recorded in shallow-water *Zostera* and *Cymodocea* meadows at Castiglione, Algeria (Dieuzeide, Goëau-Brissonnière, 1951). However, 0⁺ juveniles were also collected deeper, a 2 cm long individual at 15 m depth in a cave near Toulon (Var, France) Lelong, 1993; Louisy, 1996: figure 3), and a 1.5 cm individual in a *Posidonia* bed off Brusc at 10 m depth (P. Lelong, personal communication). Juveniles occurred in large numbers in 1990 in oyster-spat collectors (rolls of wire mesh) deployed at 12 m and 20 m depth on a sandy bottom at Maresme, near Barcelona (F.X. Llauro, personal communication).

The habitat of young individuals older than one year (13 to 40 cm TL) is also located in the upper infralittoral, generally at depths shallower than 15 m, as attested by several authors (e.g. Grange, Grange, 1991; Russino *et al.*, 1991; GEM, 1993; Coll *et al.*, 1995; Derbal, Kara, 1995; La Mesa, Vacchi, 1999; Vacchi *et al.*, 1999). Dusky grouper of this size may also be found in tide pools (Azores: Azevedo *et al.*, 1995; Provence: Louisy, 1996: figure 4). The preferred habitat comprises rocks covered with photophylic algae and providing cavities, like masses of medium-sized blocks and boulders.

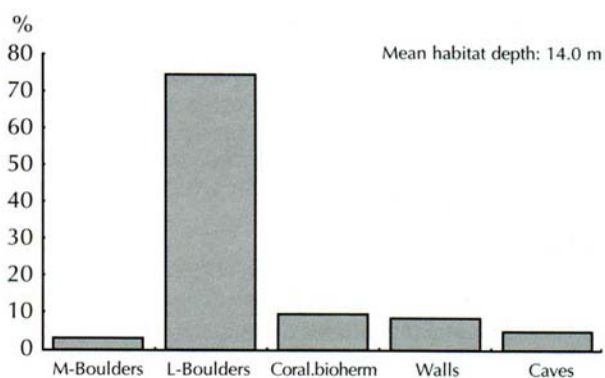


Figure 1 - Habitat distribution of *Epinephelus marginatus* at Medes Islands. Percentage of occurrence calculated on 75 specimens of 72.7 cm TL mean size (from Garcia i Rubies, Zabala i Limousin, 1993). M-Boulders: medium-sized blocks; L-Boulders: large-sized blocks; Coral.: coralligenous bioherm. / *Habitat d'Epinephelus marginatus aux îles Medes. Pourcentage calculé sur 75 spécimens de taille moyenne = 72,7 cm TL (données de Garcia i Rubies, Zabala i Limousin, 1993). M-Boulders : blocs rocheux de taille moyenne ; L-Boulders : blocs rocheux de grande taille ; Coral. : fonds coralligènes ; Walls : tombants ; Caves : grottes.*

Adult dusky grouper have a much broader depth distribution, which ranges from the vicinity of the surface to the shelf break (250 m in Sicily and Calabria: Bolognari *et al.*, 1971; Bruslé, 1985). However, their frequency decreases considerably beneath 50 m depth. The preferred habitat consists in rocky bottoms with complex topography and offering numerous cryptic shelters, e.g. small caves and tunnels, crevices, cavities underneath blocks (Neill, 1967; Chauvet, 1991; Harmelin, Robert, 1992; Garcia i Rubies, Zabala i Limousin, 1993; Derbal, Kara, 1995). Around Medes Islands most dusky grouper (74.5%) dwell in areas with large boulders (Garcia i Rubies, Zabala i Limousin, 1993) while the rest of the population is associated with coralligenous bioherm, walls with steep slope, caves and tunnels, and medium-sized blocks (figure 1). The dusky grouper are scarcer when rocky bottoms and *Posidonia* patches are mixed (Derbal, Kara, 1995) and their frequency becomes very low when *Posidonia* beds are dominant (Bou-Ain *et al.*, 1983).

Because of the shallow-water distribution of the small- and medium-sized individuals, there is a positive relationship between the mean size of individuals and the depth at which they are encountered. This general trend is stronger in fished sites, particularly when impacted by spearfishing. Spearfishing tends to exclude adult individuals from shallow-water bottoms (Derbal, Kara, 1995; Coll *et al.*, 1999). In marine protected areas where protection has been effective for a long time, as in the national park of Port-Cros, France (founded in 1963), large grouper (90-110 cm TL) may be observed in shallow sites (< 15 m depth) when shelters are available (GEM, 1993, 1996; Harmelin, 1999). Recovering such natural behaviour patterns takes several years. It was not observed in the national park of Cabrera, Spain

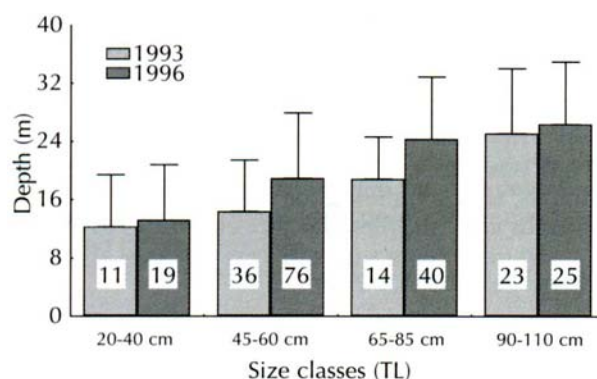


Figure 2 - Changes in depth distribution patterns of the various size classes of *Epinephelus marginatus* at Port-Cros between 1993 and 1996. Mean depth + standard deviation. Numerals within histograms: number of individuals observed. / Modification de la distribution bathymétrique des différentes classes de taille d'*Epinephelus marginatus* à Port-Cros entre 1993 et 1996. Profondeur moyenne + déviation standard. Le nombre d'individus observés est indiqué dans les barres de l'histogramme.

after two years of protection (Coll *et al.*, 1995). In both the marine reserve of Medes Islands (Garcia-Rubies, Zabala, 1997, 1999) and the national park of Port-Cros (GEM, 1996; Harmelin, 1999), medium-sized individuals (i.e. mostly potentially reproductive females) have increased markedly in number since the late 90s and tend to spread into deep waters. A clear increase in the average habitat depth of small-medium (45-60 cm) and medium-large (65-85 cm) individuals was observed at Port-Cros between October 1993 and October 1996 (GEM, 1996), whereas no change was recorded for the smallest (20-40 cm) and the largest (90-110 cm) size classes (figure 2). This new pattern is assumed to result from the combined effects of protection and a general increase in the population dynamics of *E. marginatus* in the Northern parts of the Western Mediterranean, which entails reproduction events never recorded before (Lelong, 1993; Francour *et al.*, 1994; Zabala *et al.*, 1997; Harmelin, 1999).

Periodic habitat changes

Periodic movements of individuals comprise seasonal and daily habitat changes. These two types of cyclic movements are poorly documented, especially changes of habitat during winter. Population abundance in sites located at 0-50 m depth is maximum during the warm season and drops in winter (e.g. Bruslé, 1985; Chauvet, Francour, 1989; Chauvet *et al.*, 1991; Garcia i Rubies, Zabala i Limousin, 1993; Zabala *et al.*, 1997). These seasonal fluctuations in abundance, which mainly involve medium-sized individuals, may correspond to two types of behavioural relationships with the habitat (Zabala *et al.*, 1997): (i) wintering on the spot within cryptic shelters that lead the fish to be inaccessible to visual census; (ii) migration towards other sites, which can be located in deep water. Neither of these hypotheses is supported by direct observation. At Madeira, dusky grouper apparently reside permanently all year round at the same site (Waschkewitz, Wirtz, 1990). By contrast, in the same area some individuals of a group of *E. costae* (= *E. alexandrinus*) migrate seasonally. The departure and return to the same site of one of these individuals, easily identified by its xanthistic colour pattern, have been recorded during 8 consecutive years. In this case, reproduction seems to be the inducing factor as suggested by the timing of migration (summer) (Waschkewitz, Wirtz, 1990). The diel variability of habitat frequentation by the dusky grouper is also poorly known. This fish has been rarely observed at night but some information about its feeding behaviour indicates that it is mostly active during daytime and at dusk, but can also occasionally feed at night (see below). Therefore, it is likely that there is no noticeable nycthemeral habitat shift.

Movements induced by intraspecific interactions

The occurrence of large numbers of individuals coexisting closely in particular sites is commonly observed in unfished areas. These aggrega-

tions imply either neutral relationships between individuals or precise habitat sharing and territorial behaviour. Both patterns are observed among dusky grouper. Tracking experiments using hydroacoustic telemetry on medium-sized dusky grouper of Ustica Island, Italy (Lembo *et al.*, 1999) have demonstrated that these fishes displayed a marked site fidelity over several months. Territoriality is particularly evident for large dusky grouper, although several individuals may shelter in the same cavity, particularly between reproduction periods (Zabala *et al.*, 1997). Observations over several years in protected areas attest that some old individuals identified by particular scars or head spot design (Lelong, 1999) present a long-term sedentarity in their territory. The surface area of these territories can reach several thousand square meters for old males (Culioli, Quignard, 1999), which defend them actively and display agonistic behaviour against intruders (Neill, 1967; Chauvet, Francour, 1989; Zabala *et al.*, 1997). Site displacement of males, attested by marking experiments (Chauvet, Francour, 1989; Chauvet *et al.*, 1991), is likely to result from change in the dominance hierarchy between males, as suggested by *in situ* observations of aggressive behaviour among males of a structured group (Chauvet, Francour, 1989; Port-Cros; unpublished observations by A. Garcia-Rubies at Medes Islands).

These natural patterns of habitat sharing and site displacements are obviously disrupted by human interference, especially spearfishing, which is a major determinant of changes in behaviour patterns among dusky grouper and other target-species (Harmelin *et al.*, 1995; La Mesa, Vacchi, 1999).

FEEDING BEHAVIOUR

The dusky grouper is a carnivorous fish which feeds essentially on crustaceans, fish, and molluscs (Cadenat, 1954; Neill, 1967; Bouain, 1984; Smale, 1986). The most detailed information was given by Azevedo *et al.* (1995): 71 young individuals (47 with food items; 4-36 cm TL) from a tide pool of Pico, Azores Islands; Derbal, Kara (1996): 68 individuals (35 with food items; 16-98 cm TL) from Eastern Algeria; Barreiros, Santos (1998): 57 individuals (35 with food items; 60-138 cm TL) from Terceira, Azores islands.

Diet variability with individual size

As in most carnivorous fishes, the diet of *E. marginatus* changes with the size of individuals. Indications of this size-related change are given by the stomach content analysis of young Azorean individuals made by Azevedo *et al.* (1995). The diet of 0⁺ specimens (4-7 cm TL) was dominated by crustaceans, both in number (amphipods, isopods and cumaceans) and in weight (shrimps and crabs). Polychaetes were occasional prey of these juveniles. In specimens of the size class 13-25 cm TL (1⁺/2⁺), crabs were clearly the dominant prey, both in number and in weight (N = 53.2%, W = 69.1%) and fishes, captured by about 30% of the specimens, now

reached the second rank (N = 19.4%, W = 22.8%). Fish species identified in stomach contents were: *Tripterygion delaisi*, *Thalassoma pavo*, *Gobius pagannellus*, *Chelon labrosus*, and smaller individuals of *E. marginatus*. Shrimps also held an important place in the diet of dusky grouper of this size class, whereas polychaetes, bivalves, gastropods and small crustaceans were only occasionally preyed upon. The only medium-sized specimen collected (36 cm TL) had fed on fish and crabs.

The same size-related diet shift was found for larger individuals from Eastern Algeria by Derbal, Kara (1996). Dusky grouper of 16-30 cm TL had ingested mostly fish (69.8% of prey weight), crabs (23.4% W), and more occasionally shrimps (1.6% W). However, crabs were the most frequent (present in 62.5% of stomachs) and numerous prey (N = 41.7%). Individuals of size class 30-60 cm TL had fed equally on fish (33.6% W), crabs (33.0% W), and molluscs (31.5% W). Crabs were still the most frequent and the most numerous prey while some isopods were occasionally ingested. The diet of individuals of 60-100 cm TL was dominated by molluscs (72.6% W) while fish and crabs decreased markedly in importance (respectively 18.8% and 6.5% W). In consequence of digestion, only one fish species has been identified (*Chromis chromis*). Crabs were represented by four brachyuran genera (*Scyllarides*, *Parthenope*, *Maja*, *Cancer*) and molluscs by two species (*Octopus vulgaris*, *Haliotis tuberculata*). The fragments of *Posidonia* and algae found in stomach contents had probably been accidentally ingested with animal prey. A similar feeding behaviour pattern was documented by Barreiros, Santos (1998) at Terceira, Azores Islands, who observed a size-related shift in food preferences. Fish were the dominant food of smaller individuals (60-90 cm TL), followed by molluscs (*Octopus vulgaris*) and crustaceans (*Scyllarides latus*, *Scyllarus arctus*). Larger individuals (90-138 cm TL) clearly preferred *Octopus vulgaris* to fish and crustaceans. According to Barreiros, Santos (1998), empty *Haliotis* shells in stomach contents may have been swallowed with *Octopus*.

Therefore, the diet of the dusky grouper comprises essentially (i) small crustaceans (amphipods, isopods, shrimps) during the first year (< 12 cm TL), (ii) crabs and fish when size ranges from 13 to 60 cm TL, and (iii) molluscs (chiefly cephalopods) and fish, when size exceeds 60 cm TL.

Feeding periodicity

All data on the feeding of *Epinephelus marginatus* correspond to fishes captured during daytime. Thus, it is impossible to infer any conclusion from those data about actual feeding rhythm. According to Neill (1967), the dusky grouper would appear to feed all day long, while Abel (1959, 1962) thinks that it is mainly active at crepuscular periods. Ghafir, Guerrab (1992) have observed that trophic activity peaked between 5 h and 13 h. The occurrence of *Haliotis* among prey items (Cadenat, 1954; Neill, 1967;

Table I - Length-weight relationships and parameters of the Von Bertalanffy growth curve equation (L_{∞} , K , t_0) in the dusky grouper, *Epinephelus marginatus*. N= number of fish studied; W= total weight of fish; *W= eviscerated weight; TL= total length; ST= standard length; R= correlation coefficient of the length-weight relationship. / Relation taille poids et paramètres de l'équation de la courbe de croissance de Von Bertalanffy (L_{∞} , K , t_0) pour le mérou brun, *Epinephelus marginatus*. N = nombre de poissons étudiés ; W = poids total du poisson ; *W = poids éviscéré ; TL = longueur totale ; ST = longueur standard ; R = coefficient de corrélation de la relation taille-poids

Sites and authors	N	Length-weight relationship ($W=aL^b$)	R	Age range (years)	Size range (cm)	L_{∞}	K	t_0
SENEGAL (Franqueville, Fréon, 1976)	35	$W=0.00748TL^{3.221}$	0.999	?	35 - 103	?	?	?
AZORES (Azevedo <i>et al.</i> , 1995)	175	$W=0.0139TL^{3.065}$	0.998	0 ⁺ - 4	4 - 36	?	?	?
W. ALGERIA (Chalabi <i>et al.</i> , 1992)	60	$W=0.0243TL^{2.971}$	?	1 - 8	25 - 90	177.43	0.073	-1.24
E. ALGERIA (Kara, Derbal, 1995)	33	$W=0.0081TL^{3.014}$	0.996	1 - 7	18 - 75	78.53	0.160	-0.73
N. TUNISIA (Bruslé, Prunus, 1980)	167	$*W=0.00783TL^{3.157}$	0.975	?	20 - 120?	?	?	?
NE. TUNISIA (Chauvet, 1988)	270	$*W=0.01256TL^{3.073}$	0.996	3 - 36	29 - 118	114.49	0.093	-0.75
S. TUNISIA (Bouain, 1984)	109	$*W=0.0195TL^{2.91}$	?	1 - 19	18 - 95	197.79	0.025	-1.45
EGYPT (Rafail <i>et al.</i> , 1969)	251	$W=0.00692TL^{3.222}$	?	1 - 7	20 - 80	80.00	0.112	-1.08
S. ITALY (Spedicato, Lembo, 1996)	96	$W=0.019046TL^{2.972}$	0.989	?	?	?	?	?
S. CORSICA – Lavezzi (Bouchereau <i>et al.</i> , 1999)	22	$W=0.125TL^{2.60}$	0.949	1 - 14	20 - 120	135.91	0.079	-0.80
BARCELONA (Castello-Orvay <i>et al.</i> , 1992)	190	$W1=0.079SL^{2.553}$	0.948	0 ⁺	5 - 11	?	?	?
		$W2=0.046SL^{2.816}$	0.976	0 ⁺	5 - 11			
		$W3=0.0285SL^{2.988}$	0.992	0 ⁺	5 - 11			

Ghafir, Guerrab, 1992; Derbal, Kara, 1996) may indicate that the dusky grouper feeds at least partially during crepuscular periods or at night as this gastropod is nocturnally active and remains cryptic during daytime.

With regard to the occurrence of seasonal variability in trophic activity, Chauvet (1991) indicates a peak in autumn, but without specifying the corresponding field data. Besides, the diet described by Derbal, Kara (1996) deals only with individuals captured during summer.

Thus, at present, there is no reliable data offering a basis for depicting precisely the nycthemeral and seasonal feeding rhythms of the dusky grouper.

GROWTH

The data presently available on size-weight relationships and on growth of *E. marginatus* are compiled in table I. These data are quite heterogeneous as the numbers of individuals considered, the types of measurement performed (total vs. standard length, total vs. eviscerated weight), as well as the size ranges taken into account are different or not known. The available size-weight relationships came

from 11 sites, two in the Atlantic and 9 in the Mediterranean. According to these data growth apparently varies tremendously between sites: the weight corresponding to a particular size can double from one site to another (figure 3). However, as the size-weight relationship varies markedly in the course of the life cycle and according to the environmental conditions, the season, and the individual physiological state, this parameter cannot be considered for comparing different populations.

In most studies, the age of individuals has been determined from the counting of annuli on scales collected beneath the pectoral fins. According to Bouain (1986) and Chauvet (1988) these rings are formed in June. The age determination combining the study of both scales and sagitta (the largest otolith) after burning has only been performed by Chauvet (1981, 1988). The parameters of the von Bertalanffy's growth equation (L , K , and t_0) have been calculated for samples from six Mediterranean sites (table I). The between-site differences observed for these parameters may result essentially from sampling bias. Calculations from samples lacking in large-sized individuals underestimate strongly the value of L , which otherwise has no real biological significance. Thus,

according to the available data the size of an individual dusky grouper at a given age can double from one site to another (figure 4). The lowest linear growth has been recorded for individuals from Southern Tunisia (Bouain, 1984) and from Egypt (Rafaïl *et al.*, 1969) while the highest growth rate has been observed for dusky grouper from Western Algeria (Chalabi *et al.*, 1992). Specimens from Southern Corsica also

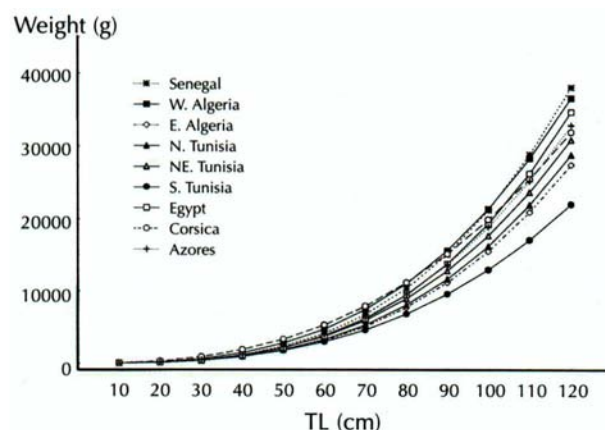


Figure 3 - Length-weight relationships in the dusky grouper *Epinephelus marginatus* according to different geographic locations. Data from Franqueville, Fréon, 1976 (Senegal); Chalabi *et al.*, 1992 (W. Algeria); Kara, Derbal, 1995 (E. Algeria); Bruslé, Prunus, 1980 (N. Tunisia); Chauvet, 1988 (NE. Tunisia); Bouain, 1984 (S. Tunisia); Rafaïl *et al.*, 1969 (Egypt); Bouchereau *et al.*, 1999 (Corsica); and Azevedo *et al.*, 1995 (Azores). / Relation taille-poids du mérrou brun, *Epinephelus marginatus* dans différentes zones géographiques. Données de Franqueville, Fréon, 1976 (Sénégal); Chalabi *et al.*, 1992 (W Algérie); Kara, Derbal, 1995 (E. Algérie); Bruslé, Prunus, 1980 (N. Tunisie); Chauvet, 1988 (NE. Tunisie); Bouain, 1984 (S. Tunisie); Rafaïl *et al.*, 1969 (Egypte); Bouchereau *et al.*, 1999 (Corse); et Azevedo *et al.*, 1995 (Açores).

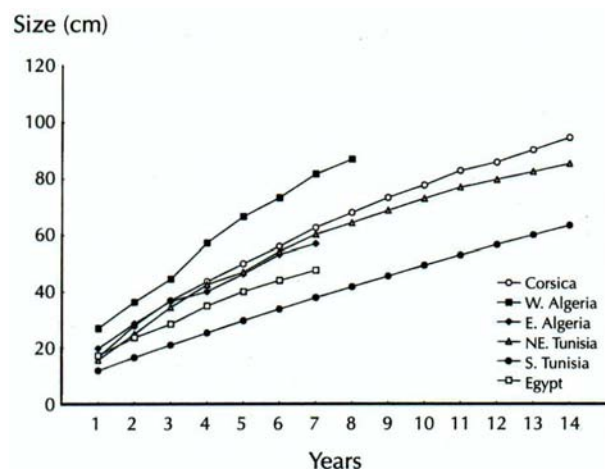


Figure 4 - Growth curve of *Epinephelus marginatus* in different regions of the Mediterranean Sea. Sources of data: see figure 3. / Courbe de croissance d'*Epinephelus marginatus* dans différentes régions de la Méditerranée. Sources des données : voir figure 3.

present a high linear growth rate (Bouchereau *et al.*, 1999), which exceeds slightly those of individuals from the Sicilian Strait (Chauvet, 1988) and from Eastern Algeria (Kara, Derbal, 1995).

The growth rate of *E. marginatus* is particularly high during the first year and decreases markedly thereafter. The average absolute increase of size (dTL, in cm) as a function of age has been calculated from five curves available for *E. marginatus* (figure 5). The growth rate decreases in average from 8 cm.yr⁻¹ to 4 cm.yr⁻¹ between the 2nd to the 10th year. At 25 years, the growth rate would be only 1 cm.yr⁻¹ (Chauvet, 1988). A decrease in growth has been recorded at five years old (age of first sexual maturity) by Chauvet (1988) for grouper in Tunisia. However, this phenomenon has not been observed in the other sites (Rafaïl *et al.*, 1969; Bouain, 1984; Chalabi *et al.*, 1992; Kara, Derbal, 1995). The age of the largest studied dusky grouper (118 cm TL, total weight = 34 kg, Tunisia) has been estimated as 36 years by Chauvet (1988). The heavier weight reached by some individuals (e.g. 54 kg for a specimen fished at Vis Island, Croatia, documentation from Komiza fisheries) suggests that the potential age the dusky grouper can reach is very great (>60 yrs?).

The wide range of variation observed for individuals younger than 8 yrs (cf. standard deviations: figure 5) reflect between-sites differences but also the high variability of individual size at a given age, as noticed by Bruslé (1985). Sizes ranging from 13 to 20 cm TL were found for individuals of class 1⁺ by Azevedo *et al.* (1995), and from 18 to 25 cm TL for those of class 2⁺. The mean size backcalculated for a one-year old individual (figure 5) is particularly overestimated as indicated by the few actual measurements available in the literature. According to Bouain's estimates (1984) in Tunisia, aquaculture

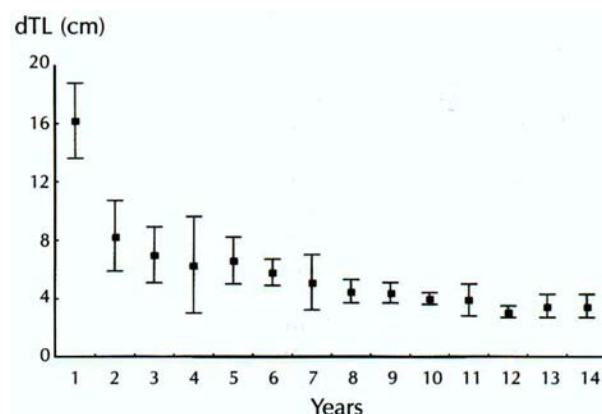


Figure 5 - Mean absolute increase in size (mean dTL in cm $\pm$ standard deviation) in *Epinephelus marginatus* during the first 14 years of life (calculated from the growth curves of figure 4, excepted W. Africa). / Accroissement moyen de la taille d'*Epinephelus marginatus* (dTL moyen en cm $\pm$ déviation standard) au cours des 14 premières années de vie (calculé à partir des courbes de croissance de la figure 4, exceptées celles d'Afrique de l'Ouest).

experiments of juveniles performed at Barcelona by Castello-Orvay *et al.* (1992), and ageing of young specimens collected in Azores Islands by Azevedo *et al.* (1995), the mean size of *E. marginatus* at one year would be around 11 cm SL (= 13 cm TL).

DISCUSSION AND PERSPECTIVES

Habitat

The precise characteristics of the habitat of juvenile dusky grouper are still poorly known. A better knowledge of the depth at which settlement occurs and of the physical and biotic characteristics of the nursery sites should make it possible to estimate the variability in time and space of recruitment intensity. Concerning the habitat of juveniles, issues of major interest for the management of the dusky grouper populations are: (i) Does the geographical distribution of settlement sites present any relationship with the location of adult aggregations? Precise knowledge of the duration of the pelagic larval stage and of the coastal circulation would be necessary to answer this question. ii) What anthropogenic perturbations particularly act on post-settlement mortality? Among these perturbations, one has to take into account habitat modifications induced by pollution and its secondary effects, particularly on macrophyte cover, but also the impact of line fishing on juveniles. (iii) Is it possible to enhance the recruitment intensity through habitat management, e.g. specifically designed artificial reefs? The discovery in the Barcelona region of many juveniles of *E. marginatus* in immersed structures designed for collecting oyster spat may provide useful indications on the feasibility of such management measures. In Virgin islands, Beets, Hixon (1994) have noted a higher recruitment success for Nassau grouper (*E. striatus*) on small artificial reefs than on natural substrates.

An unresolved question concerning the habitat ecology of subadults and females is their site fidelity. Is site fidelity dependent on the distance between nursery areas and localities where males aggregate? The marked differences in population abundance and structure between warm and cold season raise the problem of the location of part of the population in winter. Does it correspond to a vertical migration towards deep-water sites poorly accessible to direct observation? Or do grouper stay on the spot permanently hidden in holes? This cryptic behaviour and apparent decline in abundance have been observed in winter among fish on rocky bottoms in the Northern Adriatic (Kotrschal, Reynolds, 1982) and in summer in Provence when wind-induced upwellings cause abrupt temperature drops (unpublished personal observations). Periodic observations of the behaviour of a significant number of individuals during the period preceding the minimum in water temperature should be informative. The use of hydroacoustic tracking could produce results if migration is not too sudden, but would be inefficient if the grouper stay hidden beneath rocks.

Feeding

The available data on the feeding behaviour of *E. marginatus* indicate that the dominant food categories consist in small crustaceans for juveniles, crabs and fish for medium-sized individuals, and in cephalopod mollusks and fish for large grouper. A similar ontogenetic shift has been observed in several species of tropical grouper (Harmelin-Vivien, Bouchon, 1976; Brulé, Rodriguez Canche, 1993; Brulé *et al.*, 1994). However, as the diet of the dusky grouper has been documented only from few specimens, there is no information on its regional variability and on the daily and seasonal feeding rhythms. All studies on the feeding habits of this grouper were performed on specimens collected during daytime. Some prey found in stomach contents suggest that the dusky grouper feeds at least partially during crepuscular periods or at night. On the coral reefs of Madagascar, most grouper species feed in the daytime as well as at night on the same food categories (Harmelin-Vivien, Bouchon, 1976) with only changes in their relative proportions: fish are the most frequent prey during the day, and crabs and cephalopods at night. Other authors have observed a peak in feeding activity at crepuscular periods in other tropical grouper species (Parrish, 1987; Sluka, Sullivan, 1996). Therefore, the feeding behaviour of the dusky grouper needs to be better documented.

Growth

The growth of *E. marginatus* has been studied only in some Mediterranean sites, mainly along the coast of Algeria (Chalabi *et al.*, 1992; Kara, Derbal, 1995; of Tunisia (Brulé, Prunus, 1980; Bouain, 1984; Chauvet, 1988), and Egypt (Rafaël *et al.*, 1969). Only one recent study deals with individuals from Northern Mediterranean (Corsica: Bouchereau *et al.*, 1999). Several aspects concerning the growth of *E. marginatus* remain poorly documented. There is a particular need for reliable information on size-age relationships within the whole size range of this species. The time of formation of annuli and the reliability of their reading remain uncertain. The possibility of determining the age of individuals from otoliths, at least for younger specimens, has not been fully evaluated. Moreover, the ageing of large dusky grouper is problematic, as for every long-lived species (Crabtree, 1998). It would be interesting to know whether the technique of otolith weight could be used for determining the age structure of the dusky grouper populations as was done for the Australian coral trout, *Plectropomus leopardus* (Russ *et al.*, 1998). The growth rate of *E. marginatus* during its larval stage and the first years of its benthic life is unknown, as is the duration of the planktonic larval stage.

Some results on the growth rate of this species from different regions are conflicting and it is not clear whether the differences observed result from study protocols or reflect actual geographical differences (e.g. differences in productivity, or in prey availability). Thus, it would be useful to perform a

more thorough assessment of links that may exist between geography and growth rate. This study should encompass comparisons between northern and southern populations in the western and eastern basins of the Mediterranean, western and eastern populations along the coasts of Maghreb, and in the eastern Atlantic, between populations from West Africa and those from South Africa.

In conclusion, despite the fact that the dusky grouper is an emblematic species in the Mediterranean, where it has been fished since pre-historic times (Desse, Desse-Berset, 1999), many aspects of its biology and ecology remain poorly known, particularly concerning larvae and juveniles. A better knowledge of this species should help towards understanding the changes observed in the northern populations over the past decade (Chauvet, Francour, 1989; Harmelin, Robert, 1992; Francour et al., 1994; Zabala et al., 1997).

BIBLIOGRAPHY

- Abel E.F., 1959 - Zur Kenntnis der Beziehungen der Fische zu Höhlen im Mittelmeer. Ergebnisse der österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952. XIV. *Publ. Staz. zool. Napoli*, **30** : 519-528.
- Abel E.F., 1962 - Freiwasserbeobachtungen an Fischen im Golf von Neapel als Beiträge zur Kenntnis ihrer Ökologie und ihres Verhaltens. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **47** : 219-290.
- Azevedo J.M.N., J.B. Rodrigues, M. Mendizabal, L.M. Arruda, 1995 - Study of a sample of dusky groupers, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834), caught in a tide pool at Lajes do Pico, Azores. *Bolm Mus. munic. Funchal*, Suppl. **4** : 55-64.
- Barreiros J.P., R.S. Santos, 1998 - Notes on the food habits and predatory behaviour of the dusky grouper, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces: Serranidae) in the Azores. *Arquipelago*, **16A** : 29-35.
- Bauchot M.L., 1987 - Poissons Osseux. In : *Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. (Révision 1). Méditerranée et mer Noire. Zone de pêche 37*. W. Fischer, M.L. Bauchot, M. Schneider (eds), Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Vol. II Vertébrés, pp : 891-1422.
- Bauchot M.L., A. Pras, 1980 - *Guide des Poissons Marins d'Europe*. Delachaux & Niestlé, Lausanne-Paris, 427 pp.
- Beets J., M.A. Hixon, 1994 - Distribution, persistence, and growth of groupers (Pisces: Serranidae) on artificial and natural patch reefs in the Virgin Islands. *Bull. mar. Sci.*, **55** (2-3) : 470-483.
- Bolognari A., G. Buta, G. Cavallero, 1971 - Risultati delle pescate effettuate nel quadriennio 1967-70 nei mari della Calabria meridionale e della Sicilia orientale. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, **26** (1-2) : 21-42.
- Bouain A., 1984 - *Moronidés et Serranidés (Poissons Téléostéens) du golfe de Gabès. Ecobiologie et halieutique*. Thèse Doc. Etat, Univ. Tunis, 393 pp.
- Bouain A., 1986 - Croissance linéaire des mérours du golfe de Gabès (Tunisie). *Cybiurn*, **10** : 299-302.
- Bou-Ain A., Y. Siau, J.P. Quignard, 1983 - Les mérours des côtes sud-est de la Tunisie. Première partie : Systématique et écobiologie. *Pêche marit.*, **62** (1262) : 276-280.
- Bouchereau J.L., J.A. Tomasini, C. Russ, J.Y. Jouvenel, 1992 - Etudes qualitative et quantitative de l'ichthyofaune de l'infralittoral des îles Lavezzi entre zéro et un mètre (octobre 1990 et mai 1991). *Trav. sci. Parc nat. rég. Rés. nat. Corse*, **39** : 13-28.
- Bouchereau J.L., T. Lam Hoaï, 1997 - The ichthyofauna of the Lavezzi Islands (Corsica, France) at depths between 0 and 1 m : inventory, quantitative evaluation and recolonisation after experimental destruction. *Oceanol. Stud.*, **2-3** : 191-207.
- Bouchereau J.L., P. Body, C. Chauvet, 1999 - Growth of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Linnaeus, 1758) (Teleostei, Serranidae) in the Marine Natural Reserve of Lavezzi Islands, Corsica, France. *Sci. mar.*, **63** (1) : 71-77.
- Brulé T., L.G. Rodriguez Canche, 1993 - Food habits of juvenile red groupers, *Epinephelus morio* (Valenciennes, 1828) from Campeche Bank, Yucatan, Mexico. *Bull. mar. Sci.*, **52** : 772-779.
- Brulé T., D. Ordaz, M. Sanchez Crespo, C. Deniel, 1994 - Seasonal and diel changes in diet composition of juvenile red grouper (*Epinephelus morio*) from Campeche Bank. *Bull. mar. Sci.*, **55** : 255-262.
- Bruslé J., 1985 - *Exposé synoptique des données biologiques sur les mérours Epinephelus aeneus (Geoffroy Saint Hilaire, 1809) et Epinephelus guaza (Linnaeus, 1758) de l'océan Atlantique et de la Méditerranée*. FAO, Synopsis sur les pêches, **129**, 64 pp.
- Bruslé J., C. Prunus, 1980 - Relation taille-poids chez les mérours méditerranéens *Epinephelus aeneus* et *Epinephelus guaza*. *Cybiurn*, **4** (4) : 15-21.
- Cadenat J., 1954 - Notes d'ichtyologie ouest-africaine. 7. Biologie-Régime alimentaire. *Bull. Inst. fondam. Afr. noire*, **16** : 564-584.
- Castello-Orvay F., A. Fernandez-Vilar, F. Llauro, R. Vinas, 1992 - Effect of different types of food on growth in captive grouper (*Epinephelus guaza* L.). *Mar. Life*, **2** (1) : 57-62.
- Chalabi A., S.M. Ghafir, K. Guerrab, 1992 - Croissance du mérour *Epinephelus guaza* L. des côtes de l'ouest Algérien. *Rapp. P.-v. Réun. CIESM*, **33** : 289.
- Chauvet C., 1981 - Calcul par otolithométrie de la relation Long.T - âge d'*Epinephelus guaza* (L. 1758) de la côte nord de la Tunisie. *Rapp. P.-v. Réun. CIESM*, **27** (5) : 103-106.
- Chauvet C., 1988 - Etude de la croissance du mérour *Epinephelus guaza* (Linné, 1758) des côtes tunisiennes. *Aquat. Living Resour.*, **1** (4) : 277-288.
- Chauvet C., 1991 - Statut d'*Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1758) et éléments de dynamique des populations méditerranéenne et atlantique. In : *Les espèces marines à protéger en Méditerranée*. C.F. Boudouresque, M. Avon, V. Gravez (eds), GIS Posidonie Publ., Marseille, pp : 255-275.
- Chauvet C., P. Francour, 1989 - Les mérours *Epinephelus guaza* du Parc National de Port-Cros (France) : Aspects socio-démographiques. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **114** (4) : 5-13.
- Chauvet C., G. Barnabé, J. Bayle Sempere, C.H. Bianconi, J.L. Binche, P. Francour, A. Garcia Rubies, J.G. Harmelin, R. Miniconi, A. Pais, P. Robert, 1991 - Recensement du mérour *Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1758) dans les réserves et parcs marins des côtes méditerranéennes françaises. In : *Les espèces marines à protéger en Méditerranée*. C.F. Boudouresque, M. Avon, V. Gravez (eds), GIS Posidonie Publ., Marseille, pp : 277-290.

- Coll J., O. Reñones, J. Moranta, B. Morales-Nin, 1995 - Base study for monitoring the reserve effects in the Cabrera national park, Balearic Islands. An indicator species example: *Epinephelus guaza* (L.). *Rapp. P.-v. Réun. CIESM*, **34** : 240.
- Coll J., A. Garcia-Rubies, J. Moranta, S. Stefanni, B. Morales-Nin, 1999 - Sport-fishing prohibition effects on the population structure of *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) in the Cabrera Archipelago National Park (Mallorca, W. Mediterranean) (Abstract). In : *Symposium international sur les Mérous de Méditerranée*. Proc. of a Symposium, 5-7 nov. 1998, at Ile des Embiez, France, Mém. Inst. Océanogr. P. Ricard, pp : 188.
- Crabtree R.E., 1998 - Two examples of difficult-to-age fish from Florida waters : how good are the ages and how biased are the growth parameter estimates ? 2nd International Symposium on Fish Otolith Research and Application, 20-25 June 1998, at Bergen, Abstract, pp : 78.
- Culioli J.-M., J.-P. Quignard, 1999 - Suivi de la démographie et du comportement territorial des mâles de mérous bruns *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) du site du Pellu (Réserve naturelle des Bouches de Bonifacio, Corse, Méditerranée N.O.). *Mar. Life*, **9** (2) : 3-9.
- Derbal F., M.H. Kara, 1995 - Habitat et comportement du mérou *Epinephelus marginatus* dans la région d'Annaba (Algérie). *Cah. Biol. mar.*, **36** (1) : 29-32.
- Derbal F., M.H. Kara, 1996 - Alimentation estivale du mérou, *Epinephelus marginatus* (Serranidae), des côtes est algériennes. *Cybium*, **20** (3) : 295-301.
- Desse J., N. Desse-Berset, 1999 - Préhistoire du mérou. *Mar. Life*, **9** (1) : 19-30.
- Dieuzeide R., W. Goëau-Brissonnière, 1951 - Les prairies de Zostères marines et de Cymodocées ("mattes") aux environs d'Alger. *Bull. Stn. Aquic. Pêche Castiglione*, **3** (1) : 9-53.
- Francour P., C.F. Boudouresque, J.G. Harmelin, M.L. Harmelin-Vivien, J.P. Quignard, 1994 - Are the Mediterranean waters becoming warmer ? Information from biological indicators. *Mar. Pollut. Bull.*, **28** (9) : 523-526.
- Franqueville C., P. Fréon, 1976 - *Relations poids-longueur des principales espèces de poissons marins au Sénégal*. Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye. Doc. Scient., **60** : 37 pp.
- Garcia i Rubies A., M. Zabala i Limousin, 1993 - Seguiment de la població de meros (*Epinephelus guaza*) i d'altres espècies de peixos vulnerables de les illes Medes. Exercici 1993. In : *Seguiment temporal de la reserva marina de les illes Medes. Informe anual (Any 1993)*. Informe tècnic per a la Direcció General de Pesca Marítima, Departament d'Agricultura Ramaderia i Pesca, Generalitat de Catalunya, 17 pp.
- Garcia-Rubies A., M. Zabala, 1997 - Seguiment de la població de meros (*Epinephelus marginatus*) i d'altres espècies vulnerables de les illes Medes i la costa Veïna parcialment protegida. In : *Seguiment temporal de la reserva marina de les illes Medes. Informe anual (Any 1997)*. Informe tècnic per a la Direcció General de Medi Natural, Departament d'Agricultura Ramaderia i Pesca, Generalitat de Catalunya, pp : 49-72.
- Garcia-Rubies A., M. Zabala, 1999 - The Medes Islands Marine Reserve (NW Spain) : a long term study of a *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) population (1991-1997) (Abstract). In : *Symposium international sur les Mérous de Méditerranée*. Proc. of a Symposium, 5-7 nov. 1998, at Ile des Embiez, France, Mém. Inst. Océanogr. P. Ricard, pp : 190.
- G.E.M., 1993 - *Inventaire des mérous du Parc National de Port-Cros : Campagne d'octobre 1993*, 11-15.10.1993. Rapport Groupe d'Etude du Mérou, 9 + 6 pp.
- G.E.M., 1996 - *Le mérou brun en Méditerranée*. Hyères, France, 27 pp.
- Ghafir S.M., K. Guerrab, 1992 - *Le mérou Epinephelus guaza* (L., 1758) des côtes de l'ouest algérien : éléments d'écologie et de biologie. Mémoire de fin d'études, I.S.M.A.L. (Alger), Spécialité Halieutique, 108 pp.
- Golani D. 1996 - The marine ichthyofauna of the Eastern Levant - History, inventory and characterization. *Israel J. Zool.*, **42** : 15-55.
- Grange R., J. Grange, 1991 - Enquête sur les lieux de reproduction du mérou (*Epinephelus guaza*) en Méditerranée occidentale. In : *Les espèces marines à protéger en Méditerranée*. , C.F. Boudouresque, M. Avon, V. Gravez (eds), GIS Posidonie Publ., Marseille, pp : 299-302.
- Harmelin J.G., 1999 - Visual assessment of indicator fish species in Mediterranean marine protected areas. *Naturalista sicil.*, **23** (Suppl.) : 83-104.
- Harmelin J.G., P. Robert, 1992 - Mérou brun. Ses origines, sa vie, sa protection. *Océanorama*, **18** : 3-7.
- Harmelin J.G., F. Bachet, F. Garcia, 1995 - Mediterranean marine reserves : Fish indices as tests of protection efficiency. *P.S.Z.N.I : Mar. Ecol.*, **16** (3) : 233-250.
- Harmelin-Vivien M.L., C. Bouchon, 1976 - Feeding behaviour of some carnivorous fishes (Serranidae and Scorpaenidae) from Tuléar (Madagascar). *Mar. Biol.*, **37** : 329-340.
- Heemstra P.C., 1991 - A taxonomic revision of the eastern atlantic groupers (Pisces : Serranidae). *Bolm Mus. munic. Funchal*, **43** (226) : 5-71.
- Heemstra P.C., J.E. Randall, 1993 - *Groupers of the world (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae). An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rockcod, hind, coral grouper and lyretail species known to date*. FAO Fisheries Synopsis, **16** (125), 382 pp.
- Kara M.H., F. Derbal, 1995 - Morphométrie, croissance et mortalité du mérou *Epinephelus marginatus* (Serranidae) des côtes de l'est algérien. *Cah. Biol. mar.*, **36** (3) : 229-237.
- Kotrschal K., W.W. Reynolds, 1982 - Behavioral ecology of northern Adriatic reef fishes in relation to seasonal temperature regimes. *Contrib. mar. Sci.*, **25** : 99-106.
- La Mesa G., M. Vacchi, 1999 - An analysis of the coastal fish assemblage of the Ustica Island marine reserve (Mediterranean Sea). *P.S.Z.N.I : Mar. Ecol.*, **20** (2) : 147-165.
- Lelong P., 1993 - Présence de juvéniles du mérou brun (*Epinephelus guaza*) sur le littoral méditerranéen français. In : *Qualité du milieu marin - Indicateurs biologiques et physicochimiques*. C.F. Boudouresque, M. Avon, C. Pergent-Martini (eds), GIS Posidonie Publ., Marseille, pp : 237-242.

- Lelong P., 1999 - Identification individuelle du mérou brun *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) par les taches céphaliques. *Mar. Life*, **9** (2) : 29-35.
- Lembo G., I.A. Fleming, F. Økland, P. Carbonara, M.T. Spedicato, 1999 - Site fidelity of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) studied by acoustic telemetry. *Mar. Life*, **9** (2) : 37-43.
- Louisy P., 1996 - Principaux patrons de coloration du mérou brun de Méditerranée *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces : Serranidae) en période d'activité reproductrice. *Rev. fr. Aquariol.*, **23** (1-2) : 21-32.
- Neill S.R.St.J., 1967 - Observations on the behaviour of the grouper species *Epinephelus guaza* and *E. alexandrinus* (Serranidae). In : *Underwater Association Report 1966-67*. J.N. Lythgoe, J.D. Woods (eds), Publ. The Underwater Association of Malta, T.G.W. Industrial & Research Promotions Ltd., Carshalton, England, pp : 101-106.
- Parrish J.D., 1987 - The trophic biology of snappers and groupers. In : *Tropical Snappers and Groupers : Biology and Fisheries Management*. J.J. Polovina, S. Ralston (eds), Westview Press, Boulder, Colorado, pp : 405-463.
- Rafaël S.Z., W.L. Daoud, M.M. Hilal, 1969 - Long line Mediterranean fisheries studies west of Alexandria. *Stud. Rev. gen. Fish. Coun. Mediterr.*, **42** : 3-16.
- Russ G., C.L. Dong, S. Slade, 1998 - *The use of otolith weight to predict age structure of coral trout (Plectropomus leopardus) populations on the Great Barrier Reef, Australia*. 2nd International Symposium on Fish Otolith Research and Application, 20-25 June 1998, at Bergen, Abstract, pp : 80.
- Russino G.A., L.A. Chessa, G.F. Russo, L. Mazzella, 1991 - New record of *Epinephelus* spp. (Osteichthyes, Serranidae), on the coast of Alghero (N.W. Sardinia - Italia). In : *Les espèces marines à protéger en Méditerranée*. C.F. Boudouresque, M. Avon, V. Gravez (eds), GIS Posidonie Publ., Marseille, pp : 291-298.
- Sluka R., K.M. Sullivan, 1996 - Daily activity patterns of groupers in the Exuma Cays land and sea park, central Bahamas. *Bahamas J. Sci.*, **3** (2) : 17-22.
- Smale M.J., 1986 - The feeding biology of four predatory reef fishes off the south-eastern Cape coast, South Africa. *S. Afr. J. Zool.*, **21** (2) : 111-130.
- Spedicato M.T., G. Lembo, 1996 - Formazione di uno stock di riproduttori di *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) : risultati preliminari. *Biol. mar. Mediterr.*, **3** (1) : 430-431.
- Vacchi M., G. La Mesa, M.G. Finoia, P. Guidetti, S. Bussotti, 1999 - Protection measures and juveniles of dusky grouper, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae), in the Marine Reserve of Ustica Island (Italy, Mediterranean Sea). *Mar. Life*, **9** (2) : 63-70.
- Waschkewitz R., P. Wirtz, 1990 - Annual migration and return to the same site by an individual grouper, *Epinephelus alexandrinus* (Pisces, Serranidae). *J. Fish Biol.*, **36** (5) : 781-782.
- Zabala, M., P. Louisy, A. Garcia-Rubies, V. Gracia, 1997 - Socio-behavioural context of reproduction in the Mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) in the Medes Islands Marine Reserve (NW Mediterranean, Spain). *Sci. mar.*, **61** (1) : 79-98.

Received December 1998; accepted January 2000.

Reçu en décembre 1998 ; accepté en janvier 2000.

Données biologiques sur le mérou *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) des côtes algériennes

Biological data on the dusky grouper Epinephelus marginatus (Lowe, 1834) on the Algerian coasts

Mohamed Hichem Kara*, Farid Derbal**

*Université d'Annaba, ISN, Département de Biologie marine - BP 230 Oued Kouba, 23 003 Annaba, Algérie
mel : kara_hichem@yahoo.com

**Centre universitaire de Plongée sous-marine d'Annaba (CUPA) - BP 153 La Ménadia, 23 002 Annaba, Algérie

Mots clés : mérou, biologie, écologie, dynamique, Méditerranée, Algérie.

Key-words: grouper, biology, ecology, dynamic, Mediterranean Sea, Algeria.

RÉSUMÉ

Kara M.H., F. Derbal, 1999 - Données biologiques sur le mérou *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) des côtes algériennes. Mar. Life, 9 (2) : 21-27.

Une étude du mérou *Epinephelus marginatus* a été réalisée dans l'est algérien au cours des étés 1993 et 1994. Une synthèse des connaissances concernant la biologie de cette espèce sur les côtes algériennes est présentée. Plusieurs individus ont été observés à des profondeurs de -6 à -35 m. Leur répartition bathymétrique est positivement corrélée à leur taille. Les mérous de toutes les catégories de taille fréquentent les fonds rocheux recouverts ou non d'herbiers de posidonies. Leur gîte typique est représenté par une grotte, une faille ou un éboulis. La presque totalité des mérous est rencontrée en dehors des gîtes. L'alimentation est composée de poissons, de crustacés brachyours, de mollusques céphalopodes et gastéropodes, qui ont été classés par ordre décroissant d'importance. Le régime alimentaire évolue au cours de la croissance. Le taux de croissance linéaire est élevé durant la première année ($18,9 \text{ cm.an}^{-1}$), puis chute brutalement et se maintient autour d'une moyenne de $7,5 \text{ cm.an}^{-1}$ entre 2 et 4 ans et $4,4 \text{ cm.an}^{-1}$ entre 5 et 7 ans. Parallèlement, l'accroissement pondéral présente des taux de plus en plus importants, mais se stabilise à partir de la cinquième année autour d'une moyenne annuelle de 500 g. L'évolution du poids des gonades en fonction de la taille des individus montre que la première maturité sexuelle est acquise vers 57 cm de longueur totale, soit à un âge de 7 ans. Les coefficients de mortalité naturelle et par pêche sont égaux, respectivement, à 0,16 et 1,19. Le taux d'exploitation ($E=0,88$) dépasse la valeur optimale de 0,5, ce qui indique un déséquilibre dynamique de la population.

ABSTRACT

Kara M.H., F. Derbal, 1999 - [Biological data on the dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) on the Algerian coasts]. Mar. Life, 9 (2) : 21-27.

During the summers of 1993 and 1994 a study on the dusky grouper *Epinephelus marginatus* was carried out in Eastern Algeria. From our results and from available bibliographical data, we present a review of the knowledge on the biology of this species on the Algerian coasts. *E. marginatus* inhabits depths from 6 to 35 m. Their bathymetrical range is positively correlated with their size. They colonise particularly caves and rocky breaks. Most of them are observed outside their shelter. Fishes, crustaceans and then molluscs and cephalopods, in decreasing order of importance, are the favourite prey. A change in food composition is observed according to the fish's size. Linear growth is rapid during the four first years of life, while higher rates of ponderal growth are recorded from the fourth year. The development of the gonadal weight in accordance to the size of the grouper shows that the first sexual maturity occurs at 57 cm total length. The natural mortality ($M=0.16$) and mortality by fishing ($F=1.19$) coefficients are relatively high. The rate of exploitation ($E=0.88$) indicates an unbalanced dynamic.

INTRODUCTION

Le mérou brun *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) représente l'une des 159 espèces de mérous inventoriées dans le monde (Heemstra, Randall, 1993). Coexistant avec 6 autres mérous dans les eaux méditerranéennes (Bauchot, 1987), cette espèce a été longtemps confondue avec *E. haifensis*, sous l'appellation d'*E. guaza* ou *E. gigas* (Bauchot, Pras, 1980 ; Tortonese, 1986 ; Bauchot, 1987). Heemstra (1991) les a séparées en utilisant des critères morphologiques et chromatiques.

E. marginatus fréquente essentiellement la Méditerranée (à l'exception de la mer Noire), mais vit aussi en Atlantique, autour des Açores, de Madère et des Canaries (Heemstra, Randall, 1993). Cette espèce s'étend également vers le nord jusqu'en Manche, vers le sud jusqu'en Afrique du Sud et vers l'ouest, sur les côtes de l'Amérique du Sud. Il s'agit donc d'une espèce atlanto-méditerranéenne et amphiatlantique (Tortonese, 1967 ; Smith, 1971).

Sur les côtes algériennes, cette espèce co-existe avec trois autres *Epinephelus*. Elle est sympatrique d'*E. costae* ou badèche, mais ne partage pas les mêmes biotopes qu'*E. aeneus* et *E. caninus* qui sont assez rares. Dans son inventaire des poissons de la pêche d'Alger, Lalami (1971) signale aussi la présence du cernier commun, *Polyprion americanus*. L'exploitation professionnelle d'*E. marginatus* est peu importante, en raison du caractère sportif et artisanal de son mode de capture : arbalète, palangre de fond, filets maillants fixes. La taille moyenne des individus commercialisés dépasse en général 50 cm et les échantillons de plus de 1 mètre sont très rares. Néanmoins, compte tenu du nombre croissant d'amateurs qui pratiquent la vente illicite, la pression de pêche augmente de façon alarmante sans sélection de taille ; cette situation est favorisée par une disponibilité et une diversité de plus en plus grandes des équipements de pêche sous-marine.

L'état des connaissances actuelles sur des aspects divers de la biologie et de la dynamique du mérou *E. marginatus* des côtes algériennes est présenté. Cette synthèse nous semble nécessaire car

l'espèce en question est menacée dans plusieurs régions du nord de la Méditerranée (Maurin, 1994), où la reproduction ne semble pas être courante. En revanche, le littoral nord-africain serait une pépinière d'où les juvéniles arriveraient par des cheminements saltatoires (Chauvet, Francour, 1989). Faure *et al.* (1999) montrent que les mérous des côtes algériennes se répartissent en deux groupes génétiquement différenciés, dont l'un est identique aux individus provenant du golfe du Lion. Cependant, ils n'affirment pas l'origine maghrébine de ces derniers.

Morphométrie

L'étude morphologique est réalisée sur le littoral est, dans la région d'Annaba (8°15'E, 36°68'N et 7°16'E, 36°38'N) (Kara, Derbal, 1995). Quatre caractères métriques ont été étudiés chez 44 individus de longueur totale comprise entre 16,1 et 67 cm : la longueur standard (Ls), la longueur céphalique (Lc), la longueur de la nageoire dorsale (Ld) et le diamètre de l'orbite (Do). Toutes ces dimensions sont significativement corrélées à la longueur totale (LT) et aussi à la longueur céphalique pour le dernier caractère (tableau I). Leur croissance est isométrique sauf pour le diamètre de l'oeil qui présente une allométrie minorante, indiquant une croissance moins rapide que LT et Lc. Il est contenu 6,4 fois, chez les jeunes individus (23,2 < LT < 42,8 cm), et 7,2 fois, chez les plus grands (45,7 < LT < 49,2 cm), dans la longueur céphalique. La tête est comprise 2,9 fois dans la longueur totale, tandis que la nageoire dorsale y est comprise 2,2 fois.

Cinq caractères méristiques sont considérés : le nombre de branchiospines sur le premier arc branchial gauche, le nombre d'épines de la nageoire dorsale et de la nageoire anale et le nombre de rayons mous de la nageoire anale. Le premier caractère est le plus dispersé (de 17 à 25 ; mode = 23), alors que les deux suivants sont constants (respectivement 11 et 3). Le nombre de rayons mous de la nageoire anale est un caractère distinctif des espèces *marginatus* et *haifensis* et permet de confirmer l'appartenance de tous les individus examinés au premier taxon avec 8 rayons.

Tableau I - Relations d'allométrie et corrélation entre différents caractères morphométriques et les longueurs totale et céphalique chez *E. marginatus* de la côte est algérienne. / Allometric relationships and correlation between some morphometric characters and the total length and cephalic length of *E. marginatus* from Eastern coast of Algeria.

Axe majeur réduit	Relation d'allométrie	r	b = 1 ?	Valeurs limites (cm)
Lst = 1,008 LT - 0,086	Lst = 0,821 LT ^{1,008}	0,961	+	16,1 < LT ≤ 67 13,1 < Lst ≤ 55,3
Lc = 1,000 LT - 0,462	Lc = 0,345 LT ^{1,000}	0,956	+	16,1 < LT ≤ 67 5,9 < Lc ≤ 25
Ld = 0,983 LT - 0,312	Ld = 0,487 LT ^{0,983}	0,953	+	16,1 < LT ≤ 67 6,8 < Ld ≤ 27
Do = 0,788 LT - 0,727	Do = 0,187 LT ^{0,788}	0,897	-	16,1 < LT ≤ 67 1,1 < Do ≤ 3
Do = 0,788 Lc - 0,363	Do = 0,433 Lc ^{0,788}	0,941	-	5,9 < Lc ≤ 25 1,1 < Do ≤ 3

Tableau II - Répartition bathymétrique des quatre classes de taille d'*E. marginatus* des côtes de l'est algérien.
Depth distribution of the four size-classes of E. marginatus from the Eastern coasts of Algeria

Catégories de taille (cm)	Fréquence (%)	Profondeur (m)	
		moyenne	extrêmes
Petits (LT<30)	27,3	10 ± 4,1	6 - 20
Moyens 30<LT<50)	41	19,5 ± 6,1	6 - 30
Grands (50<LT<80)	25	20,7 ± 5,1	13 - 30
Très grands (LT>80)	6,7	22	22

Tableau III - Nombre d'individus observés en fonction de leur situation (d : distance par rapport au gîte) et par type de gîte chez les différentes catégories de taille d'*E. marginatus* des côtes de l'est algérien. / *Number of individuals of E. marginatus in the different size-classes according to their position from shelter (d) and to the shelter type.*

Catégories de taille (cm)	Type de gîte			Situation		
	grotte	faille	éboulis	caché	exposé d<0,5m	très exposé d>0,5m
Petits (LT<30)	1	3	1	-	3	9
Moyens 30<LT<50)	1	5	1	4	9	5
Grands (50<LT<80)	5	-	-	2	3	6
Très grands (LT>80)	3	-	-	-	1	2

Tableau IV - Mobilité et comportement d'*E. marginatus* des côtes de l'est algérien en fonction de leur taille.
Variability of the mobility and behaviour of E. marginatus from the Eastern coasts of Algeria in function of the individual length

Catégories de taille (cm)	Mobilité (%)		Comportement (%)			
	positive	négative	Indifférence	attrance	fuite lente	fuite rapide
Petits (LT<30)	66,7	33,3	41,7	25	25	8,3
Moyens 30<LT<50)	50	50	27,8	0	61,1	11,1
Grands (50<LT<80)	36,4	63,6	45,4	0	45,4	9,1
Très grands (LT>80)	66,7	33,3	33,3	0	66,7	0

Habitat et comportement

Les prospections menées à l'ouest du golfe d'Annaba (Derbal, Kara, 1995), de jour et en plongée sous-marine, ont permis d'observer plusieurs individus à des profondeurs de -6 à -35m, profondeur maximale des fonds accidentés de la région. La répartition des effectifs selon les classes de taille montre une dominance des individus de taille moyenne (30<LT<50 cm) à la profondeur moyenne de 20 m (tableau II). Les juvéniles (LT<30 cm) fréquentent généralement les petits fonds (10 ± 4,1 m), alors que les grands spécimens (LT>80 cm), moins nombreux, se rencontrent au-delà de -20 m. Une telle répartition bathymétrique est positivement corrélée à la taille des individus ($r=0,90$; $P<0,01$).

Les mérous de toutes les catégories de taille fréquentent les fonds rocheux recouverts ou non (majorité) d'herbiers de *Posidonia oceanica*. Les fonds sablonneux, nus ou tapissés de macrophytes, ne semblent pas être fréquentés. Le gîte typique est représenté par une grotte, une faille ou un éboulis. Le

premier type héberge surtout les grands et les très grands échantillons, alors que les deux autres sont surtout occupés par les individus petits et moyens les failles étant les plus fréquentées (tableau III). Des observations, effectuées en été-automne, montrent un comportement territorial où la presque totalité des mérous sont rencontrés en dehors de leur gîte. Les individus très exposés, qui d'ailleurs ne s'enfuient pas vers un gîte proche à la vue du plongeur, sont considérés comme errants et seraient à la recherche de nourriture.

L'activité natatoire du poisson avant qu'elle ne soit modifiée par l'arrivée du plongeur a été essentiellement prise en considération. Plus de la moitié des poissons que nous avons observés (55%) sont constamment en mouvement (tableau IV). L'analyse de leur comportement à la vue du plongeur montre une certaine neutralité. La fuite rapide ne concerne que 10% des poissons observés, alors que la curiosité est propre aux juvéniles qui s'approchent jusqu'à 50 cm de l'observateur.

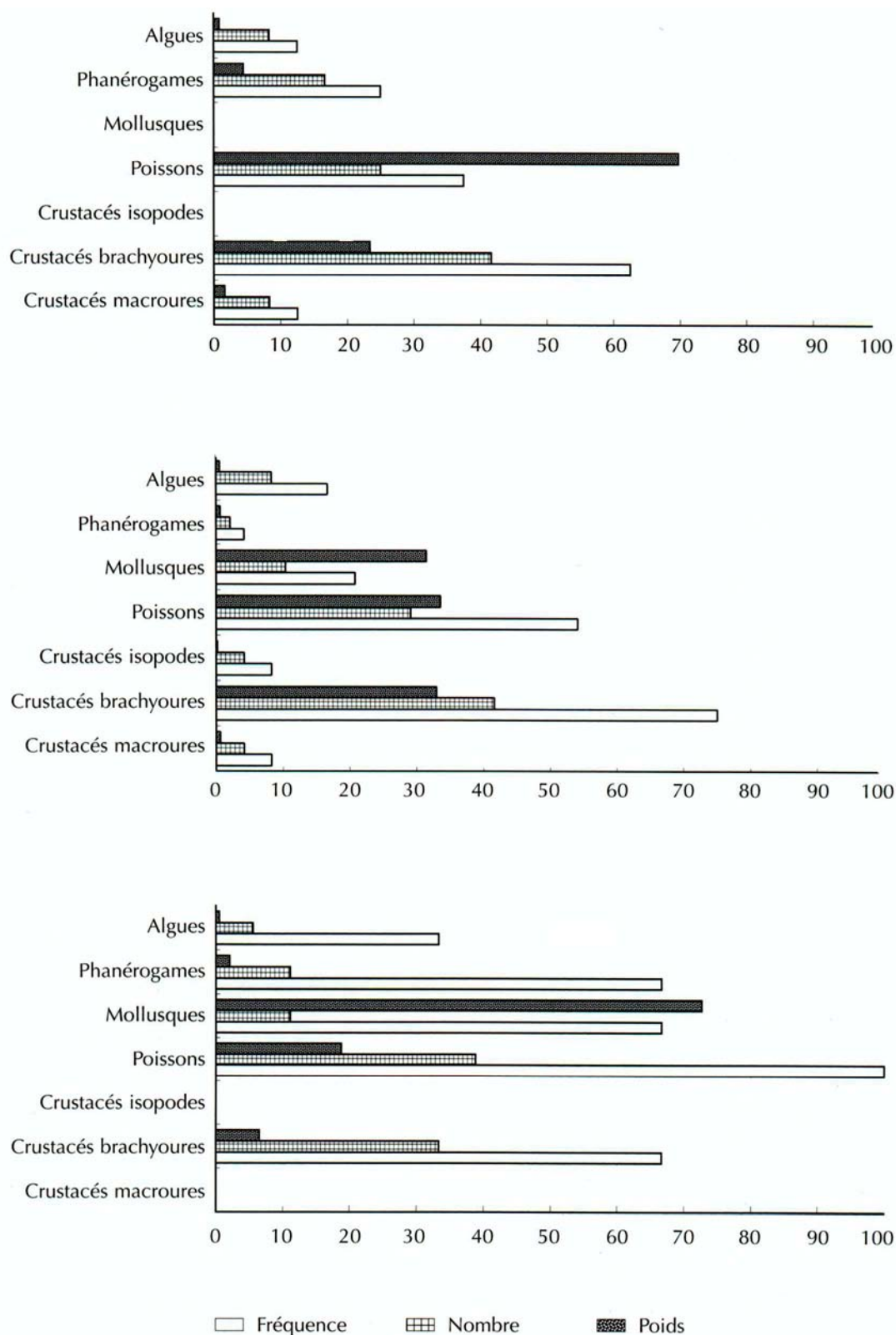


Figure 1 - Fréquence, pourcentage en nombre et pourcentage en poids des proies ingérées en fonction des différentes catégories de taille d'*E. marginatus* des côtes de l'est algérien. De haut en bas : petits (LT < 30 cm), moyens (30 < LT < 60 cm), grands (LT > 60 cm). / Frequency, number and weight of prey ingested related to the different categories of size of *E. marginatus* from Eastern Algeria.

Alimentation

Le régime alimentaire de 68 mérous capturés dans le golfe d'Annaba et à l'ouest de ce dernier, jusqu'à une profondeur de 30 m, a été étudié en période estivale (Derbal, Kara, 1996). Le coefficient moyen de vacuité stomacale est de 46,3%, ce qui est proche de la valeur obtenue par Ghafir et Guerrab (1992) sur les côtes ouest de l'Algérie (42,1%). Les crustacés brachyours représentés par *Parthenope* sp., *Portunus* sp., *Carcinus* sp. et *Maja squinado* constituent les proies les plus nombreuses (Cn = 46,1%) comme l'ont constaté Ghafir et Guerrab (1992) (Cn=38%). Les poissons, proies également préférentielles, sont moins fréquents (F=54,2%) que les crustacés (F=85,7%) mais représentent un pourcentage en poids supérieur. Ils sont constitués de *Chromis chromis* et d'espèces indéterminées. Le pourcentage en poids des mollusques céphalopodes (*Octopus vulgaris*) et gastéropodes (*Haliotis tuberculata lamellosa*) (Cp=55,3%) est nettement supérieur à celui des poissons (Cp=26,08), mais ils viennent en dernier rang parmi les proies préférentielles, sauf chez les plus gros individus. En effet, les mollusques sont absents dans l'estomac des petits mérous, mais présents dans celui des moyens et des gros individus. Chez ces derniers, le pourcentage en poids des mollusques est deux fois plus important (Cp=72,6%) que chez les individus moyens (Cp=31,4%).

Globalement, le spectre alimentaire d'*E. marginatus* semble s'étendre progressivement aux mollusques céphalopodes avec l'augmentation de la taille (figure 1). La présence de la phanérogame

Posidonia oceanica et d'algues chlorophycées dans le contenu stomacal des individus de tailles petites et moyennes doit être considérée comme accidentelle.

Elle s'expliquerait par le caractère vorace du prédateur qui les ingère involontairement lors de la capture de proies benthiques, en particulier des crustacés brachyours qui recherchent les substrats rocheux recouverts de végétation. Concernant le rythme alimentaire nycthéméral, Ghafir, Guerrab (1992) indiquent une activité trophique optimale le matin (entre 5 et 13 h) avec une préférence pour les mollusques (F=45,4%) puis les crustacés (F=36,3%) et les poissons (F=18,8%). Cette activité trophique diurne est confirmée par Neill (1967), tandis qu'Abel (1962) constate un pic crépusculaire.

Sexualité

Le développement important des gonades, observé au cours des mois de juillet et août, montre qu'*E. marginatus* se reproduit en été dans la région d'Annaba. Le rapport gonado-somatique moyen est plus élevé chez les femelles (2,67%) que chez les mâles (0,28%). Ces derniers présentent généralement des testicules noirâtres par endroits. L'évolution du poids des gonades en fonction de la longueur totale (figure 2) permet de situer la taille à la première maturité sexuelle vers 57 cm, correspondant à un âge de 7 ans. La plus grande femelle pêchée mesure 72 cm, alors que la taille du plus petit mâle est de 79,5 cm. Ces limites donnent une idée approximative de la taille des poissons à l'inversion sexuelle.

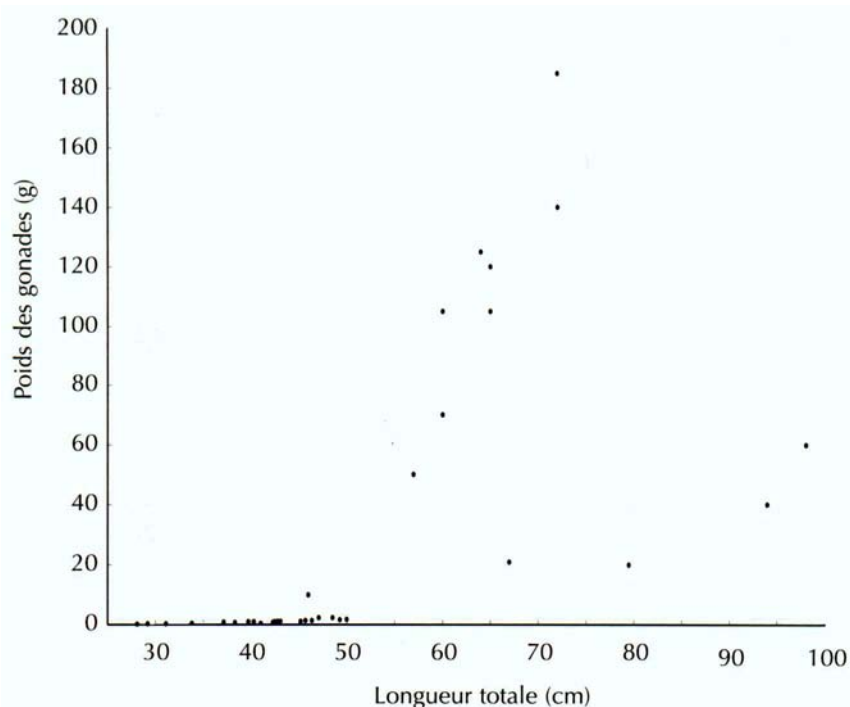


Figure 2 - Évolution du poids des gonades d'*E. marginatus* en fonction de la longueur totale des individus pêchés en période de reproduction dans la région d'Annaba. Weight variation in function of the size for *E. marginatus* in the Annaba region during the reproduction period.

Croissance

La croissance des mérous âgés de 1 à 7 ans est étudiée dans l'est algérien à partir du rétrocalcul des tailles individuelles lors du dépôt de chaque anneau d'arrêt de croissance sur les écailles. Les longueurs observées sont approuvées par le modèle théorique de Von Bertalanffy (1938) : $LT = 78,53 (1 - e^{-0,16 (t+0,73)})$ (figure 3). Le taux de croissance linéaire est élevé durant la première année (18,9 cm), puis chute brutalement et se maintient autour d'une moyenne de $7,5 \text{ cm.an}^{-1}$ entre 2 et 4 ans. A la fin de cette période, la taille représente environ 54% de la longueur maximale potentielle (L_{∞}) estimée à 78,5 cm. Entre 5 et 7 ans, le taux d'accroissement linéaire moyen est de $4,4 \text{ cm. an}^{-1}$. Ce ralentissement coïncide avec l'acquisition de la première maturité sexuelle atteinte vers 57 cm. En revanche, les meilleurs taux de croissance pondérale sont enregistrés à partir de la quatrième année, mais le gain de poids annuel reste constant (environ 500 g) au cours de la sixième et de la septième années.

Jusqu'à l'âge de 7 ans, *E. marginatus* croît nettement moins vite à l'est qu'à l'ouest des côtes algériennes où le modèle de Von Bertalanffy s'écrit : $LT = 177,43 (1 - e^{-0,073 (t+1,24)})$ (figure 3). En effet, à l'âge de deux ans les individus de l'est ont la taille de ceux d'un an à l'ouest. Cette différence est infirmée par l'indice P de Galluci, Quinn (1979) et qui est égal à 1,09 dans les deux régions. En revanche, un gradient de croissance positif d'est en ouest est mis en évidence en considérant l'ensemble du littoral nord-africain (Kara, Derbal, 1995) : le développement le plus lent de cette espèce a été observé à Alexandrie en Egypte (Rafail et al., 1969), alors qu'un développement exceptionnel de l'espèce est trouvé à Ghazaouet, dans l'ouest algérien (Chalabi et al., 1992). Les localités intermédiaires présentent une croissance moyenne. Si les températures sont peu

variables entre ces différents secteurs, seule la disponibilité alimentaire ou alors l'existence de populations distinctes pourrait expliquer ces différences.

Les expressions mathématiques de la relation entre le poids et la taille montrent une croissance isométrique à l'ouest exprimée par l'équation $P = 2,43.10^{-5} LT^{2,97}$ (Chalabi et al., 1992) et allométrique majorante à l'est décrite par l'expression $P = 0,81.10^{-2} LT^{3,14}$ (Kara, Derbal, 1995). Ces données montrent qu'à taille égale, les mérous de l'est sont plus lourds.

Mortalités

Les données sur les mortalités du mérou brun sont rares, malgré son exploitation intensive dans plusieurs pays (Afrique du Sud, Italie, Tunisie, Espagne, Malte, Portugal...). En Algérie, nous ne disposons pas d'informations précises sur l'effort de pêche et les captures et pouvons seulement constater que la pêche aux mérous se pratique surtout en période estivale, de juillet à septembre, de manière artisanale et sportive. Le coefficient de mortalité naturelle calculé à l'est est égal à 0,16 (Kara, Derbal, 1995), valeur qui semble élevée pour un poisson carnivore situé au sommet de la chaîne trophique. Cependant, il faut remarquer l'existence de mortalités inexpliquées concernant des individus trouvés flottants à la surface de l'eau, sans aucune blessure apparente, phénomène constaté dans des régions éloignées les unes des autres (Skikda, Chétaibi, Annaba, El Kala) et qui ne peut donc pas être expliqué par une pollution locale, d'autant plus que d'autres secteurs géographiques éloignés, comme Malte, ont connu la même situation (Chauvet, 1991). En outre, les effets de la détérioration de la qualité des eaux ne peuvent pas concerner un seul taxon et épargner les autres. Nous supposons donc qu'un parasite spécifique à *E. marginatus* serait à l'origine

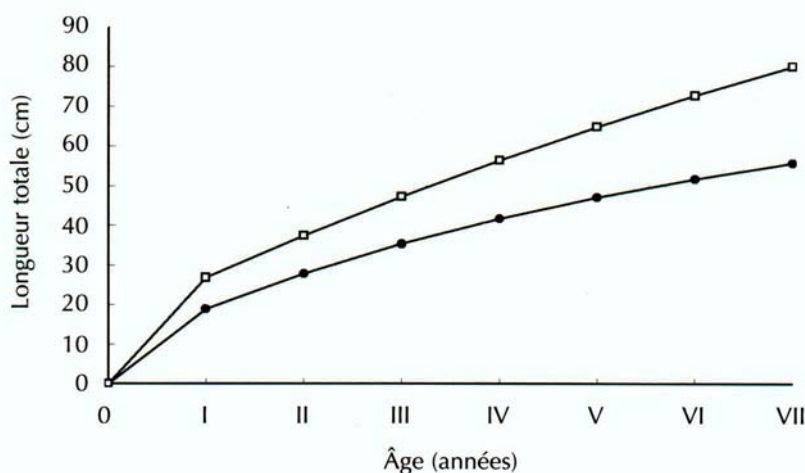


Figure 3-Croissance linéaire théorique du mérou *E. marginatus* à l'est (● : Kara, Derbal, 1995) et à l'ouest (□ : Chalabi et al., 1992) des côtes algériennes. / Theoretical linear growth of *E. marginatus* at the East (●: Kara, Derbal, 1995) and at the West (□: Chalabi et al., 1992) of Algerian coasts.

de cette mortalité. D'ailleurs, une situation similaire a été signalée à l'ouest des côtes libyennes où un Nématode du genre *Phylometra* en était la cause (Southgate, 1986). La mortalité par pêche ($F=1,19$) est, elle aussi, importante compte tenu du fait que l'espèce n'est pas ciblée par la pêche professionnelle. Le taux d'exploitation (E) est égal à 0,88 et dépasse la valeur optimale de 0,5 (Pauly, 1985), ce qui traduit un déséquilibre dynamique caractérisé par un recrutement ne parvenant pas à compenser la mortalité par pêche. En effet, l'échantillon examiné provient d'une zone exploitée intensivement par les pêches sportive et artisanale.

BIBLIOGRAPHY

- Abel E.F., 1959 - Zur Kenntnis der Beziehungen der Fische zu Höhlen im Mittelmeer. Ergebnisse der österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952. XIV. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, Suppl. **30** : 519-528.
- Bauchot M.L., 1987 - Poissons Osseux. In : *Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. (Révision 1). Méditerranée et mer Noire. Zone de pêche 37*. W. Fischer, M.L. Bauchot, M. Schneider (eds), Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Vol. II Vertébrés, pp : 891-1422.
- Bauchot M.L., A. Pras, 1980 - *Guide des Poissons Marins d'Europe*. Delachaux & Niestlé, Lausanne-Paris, 427 pp.
- Bertalanffy L. Von, 1938 - A quantitative theory of organic growth. *Human. Biol.*, **10** : 181-213.
- Chalabi A., S.M. Ghafir, K. Guerrab, 1992 - Croissance du mérou *Epinephelus guaza* L. des côtes de l'ouest Algérien. *Rapp. P.-v. Réunion. CIESM*, **33** : 289.
- Chauvet C., 1991 - Statut d'*Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1758) et éléments de dynamique des populations méditerranéenne et atlantique. In : *Les espèces marines à protéger en Méditerranée*. C.F. Boudouresque, M. Avon, V. Gravez (eds), GIS Posidonie Publ., Marseille, pp : 255-275.
- Chauvet C., P. Francour, 1989 - Les mérous *Epinephelus guaza* du Parc National de Port-Cros (France) : Aspects socio-démographiques. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **114** (4) : 5-13.
- Derbal F., M.H. Kara, 1995 - Habitat et comportement du mérou *Epinephelus marginatus* dans la région d'Annaba (Algérie). *Cah. Biol. mar.*, **36** (1) : 29-32.
- Derbal F., M.H. Kara, 1996 - Alimentation estivale du mérou, *Epinephelus marginatus* (Serranidae), des côtes est algériennes. *Cybium*, **20** (3) : 295-301.
- Faure E., A. Gilles, A. Miquelis, M.H. Kara, J.-P. Quignard, 1999 - Phylogéographie moléculaire du mérou brun de Méditerranée occidentale (*Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834), Teleostei, Serranidae). *Mar. Life*, **9** (1) : 31-35.
- Ghafir S.M., K. Guerrab, 1992 - Le mérou *Epinephelus guaza* (L., 1758) des côtes de l'ouest algérien : éléments d'écologie et de biologie. Mémoire de fin d'études, I.S.M.A.L. (Alger), Spécialité Halieutique, 108 pp.
- Guallucci V.F., T.J. Quinn, 1979 - Reparameterizing, fitting and testing a simple growth model. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **108** : 14-25.
- Heemstra P.C., 1991 - A taxonomic revision of the eastern atlantic groupers (Pisces : Serranidae). *Bolm Mus. munic. Funchal*, **43** (226) : 5-71.
- Heemstra P.C., J.E. Randall, 1993 - *Groupers of the world (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae). An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rockcod, hind, coral grouper and lyretail species known to date*. FAO Fisheries Synopsis, **16** (125), 382 pp.
- Kara M.H., F. Derbal, 1995 - Morphométrie, croissance et mortalité du mérou *Epinephelus marginatus* (Serranidae) des côtes de l'est algérien. *Cah. Biol. mar.*, **36** (3) : 229-237.
- Lalami Y., 1971 - Contribution à l'étude systématique, biologique, écologique et statistique des poissons de la pêcherie d'Alger. *Pelagos*, **3** (4) : 1-150.
- Maurin H., 1994 - *Inventaire de la faune menacée de France*. Nathan, Paris, 287 pp.
- Neill S.R.St.J., 1967 - Observations on the behaviour of the grouper species *Epinephelus guaza* and *E. alexandrinus* (Serranidae). In : *Underwater Association Report 1966-67*. J.N. Lythgoe, J.D. Woods (eds), Publ. The Underwater Association of Malta, T.G.W. Industrial & Research Promotions Ltd., Carshalton, England, pp : 101-106.
- Pauly D., 1985 - *Quelques méthodes simples pour l'estimation des stocks des poissons tropicaux*. FAO Doc. Tech. Pêches, **234**, 56pp.
- Rafaël S.Z., W.L. Daoud, M.M. Hilal, 1969 - Long line Mediterranean fisheries studies west of Alexandria. *Stud. Rev. gen. Fish. Counc. Mediterr.*, **42** : 3-16.
- Smith C.L., 1975 - The évolution of hermaphroditism in fishes. In : *Intersexuality in the Animal Kingdom*. R. Reinboth (ed.), Springer-Verlag, Berlin and New York, pp : 293-310.
- Southgate P.J., 1986 - *Investigation into mortalities of grouper spp. of the Libyan coast*. Rapport FAO, Mission Oct. 1985, 7pp.
- Tortonese E., 1967 - Citeva note comparative privind pectii din Mediteranea ci din Marea Neagra. *Bull. Inst. Cerc. piscic.*, **26** (4) : 37-54.
- Tortonese E., 1986 - Serranidae. In : *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. Vol. II*. P.J.P. Whitehead, M.L. Bauchot, J.C. Hureau, J. Nielsen, E. Tortonese (eds), UNESCO, Paris, pp : 780-792.

Reçu en janvier 1999 ; accepté en mars 2000.

Received January 1999; accepted March 2000.