

Synthèse des observations sur l'activité reproductrice du mérrou brun *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) en Méditerranée nord-occidentale

*Review of present knowledge on the reproductive activity
of the dusky grouper Epinephelus marginatus (Lowe, 1834)
in the North-Western Mediterranean*

Patrick Louisy*, Jean-Michel Culioli**

*46, rue des Escais - 34300 Agde, France - mel : patrick.louisy@wanadoo.fr

**Réserve naturelle des îles Cerbicale et Lavezzi, Parc marin international des Bouches de Bonifacio,
Office de l'environnement de la Corse, Avenue Général Leclerc - 20000 Ajaccio, France
mel : culioli@oec.fr

Mots clés : mérrou brun, Méditerranée, reproduction, comportement, ponte.

Key-words: dusky grouper, Mediterranean, reproduction, behaviour, spawning.

RÉSUMÉ

Louisy P., J.-M. Culioli, 1999 - Synthèse des observations sur l'activité reproductrice du mérrou brun *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) en Méditerranée nord-occidentale. Mar. Life, 9 (1) : 47-57.

Ce travail fait le point sur les observations réalisées à ce jour en Méditerranée nord-occidentale concernant les activités reproductrices du mérrou brun de Méditerranée *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834). Il s'appuie en particulier sur les connaissances acquises par les membres du Groupe d'étude du mérrou (GEM) dans diverses aires marines protégées (îles Medes, Cerbère-Banyuls, Port-Cros, îles Lavezzi). Les sites de reproduction connus se rencontrent principalement dans les aires protégées et possèdent des caractéristiques topographiques communes. Les mérroux adultes s'y rassemblent en été pour une période de deux à quatre mois durant laquelle se met en place une organisation sociale spécifique, marquée en particulier par la territorialité des grands mâles, la multiplication des interactions sociales et l'apparition de patrons de coloration qui ne se manifestent pas à d'autres périodes. Aboutissement de cette phase préparatoire, les pontes se déroulent le soir, pendant quelques jours consécutifs. La libération des gamètes fait suite à une rapide montée en pleine eau d'un mâle territorial et d'une femelle. Sont également abordées diverses questions telles que les critères permettant de présumer l'existence d'une activité reproductrice sur un site, les facteurs affectant le succès reproducteur, l'évolution démographique et l'impact des activités humaines. De cette discussion découlent des suggestions concernant les axes de recherche scientifique et la gestion des espaces protégés.

ABSTRACT

Louisy P., J.-M. Culioli, 1999 - [Review of present knowledge on the reproductive activity of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) in the North-Western Mediterranean]. Mar. Life, 9 (1) : 47-57.

This work reviews observations made to date on the reproductive activities of the Mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) in the North-Western Mediterranean Sea. It relies particularly on results obtained by members of the Group for the study of groupers (GEM: Groupe d'étude du mérrou) in various marine protected areas (Medes Islands, Cerbère-Banyuls, Port-Cros National Park, Lavezzi Islands). Reproduction sites known to date are mainly encountered in protected areas, and share specific topographic features. Adult grouper gather there in summer for a 2 to 4 month period, long enough to allow the establishment of a specific social organization: territoriality of large males, increase of social interactions and appearance of colour patterns observed only during this reproductive gathering. Following this preparatory phase, spawning takes place on a few consecutive evenings. Gametes are emitted in open water after a vertical rush involving a territorial male and a single female. The article discusses various questions such as the criteria justifying the assumption that there is reproductive activity in a given place, factors affecting reproductive success, possible evolution of demography and human impact. From this discussion follow suggestions concerning further scientific research and management of marine protected areas.

INTRODUCTION

Nous présentons ici un travail de synthèse réalisé à la demande du Groupe d'étude du mérrou (GEM : BP 230 - 83140 Six-Fours-les-Plages, France) et destiné à faire le point sur l'état actuel des connaissances relatives à la reproduction du mérrou brun *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (anciennement *E. guaza* : voir Heemstra, 1991 ; Bailly, 1999) dans la région nord-occidentale de la Méditerranée (figure 1). Nous nous intéressons essentiellement aux observations *in situ* concernant l'activité reproductrice dans ses aspects écologiques et comportementaux ; les aspects anatomiques et histologiques de la sexualité de cette espèce ayant été étudiés depuis longtemps (voir, par exemple, Bruslé, Bruslé, 1976 ; Bouain, Siau, 1983 ; Bruslé, 1985 ; Chauvet, 1991).

Cet article prend en compte les travaux déjà publiés à ce sujet (en particulier Louisy, 1996 ; Zabala *et al.*, 1997a, 1997b), mais s'appuie aussi sur des observations inédites des auteurs et sur les informations recueillies auprès de différents partenaires, pour la plupart membres du GEM : Mikel Zabala et son équipe (Université de Barcelone, Réserve marine des îles Medes ; voir aussi Hereu *et al.*, 1999), Jean-Louis Binche et Véronique Mathieu-Tissot (Réserve marine

de Cerbère-Banyuls ; voir aussi Mathieu-Tissot, 1999), Philippe Robert et Michel Tillman (Parc national de Port-Cros), Corinne Pelaprat (Stareso, pointe de la Revellata ; voir aussi Pelaprat, 1999) et Georges Antoni (photographe sous-marin, îles Lavezzi).

Enfin, dans un souci de clarification, voici la signification que nous attribuons à quelques termes utilisés dans cet article

- activité reproductrice : ensemble des activités liées à l'approche ou au déroulement de la reproduction, y compris hors des interactions sexuelles (territorialité des mâles par exemple) ;
- activité sexuelle : interactions spécifiques entre mâle(s) et femelle(s) ;
- activité de ponte : interactions sexuelles aboutissant à l'émission des gamètes.

LOCALISATION DE L'ACTIVITÉ REPRODUCTRICE

Sites

Aires protégées

Réserve marine des îles Medes (Zabala *et al.*, 1997a, 1997b ; Dantart *et al.*, 1997 ; M. Zabala, communication personnelle ; P. Louisy, observation personnelle)

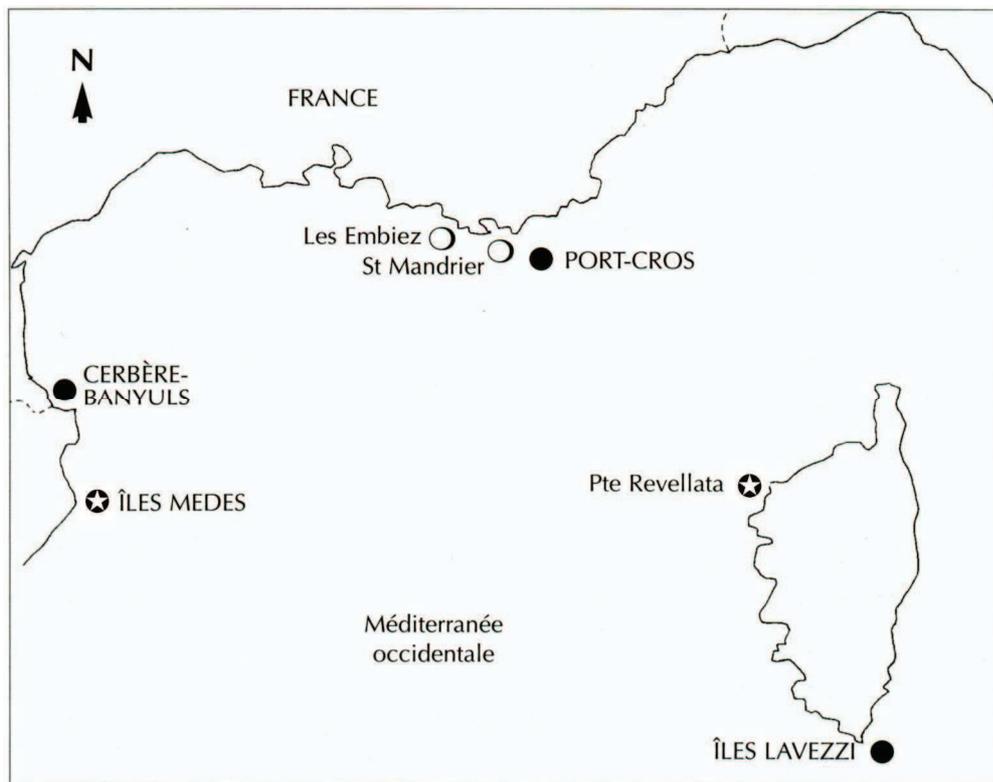


Figure 1 - Principaux sites connus ou suspectés de reproduction du mérrou brun en Méditerranée nord-occidentale. ○ : activité reproductrice possible ; ● : activité sexuelle observée ; ★ : pontes effectives observées ; majuscules : aires protégées ; minuscules : aires non protégées. / Main known or suspected reproductive sites of the dusky grouper in the north-western Mediterranean Sea. ○ : possible reproductive activity ; ● : sexual activity observed ; ★ : effective spawns observed ; capital letters : protected areas ; lower case letters : non protected areas.

- Pontes effectives observées en 1996, 1997, 1998.
- Plus de 120 mérous (été 1996) ; au moins 13 mâles territoriaux présentant une activité reproductrice.
- Plusieurs zones de rassemblement, dont l'une regroupe 65 individus.

Réserve marine de Cerbère-Banyuls (Louisy, 1996 ; Mathieu-Tissot, 1999 ; J.-L. Binche, communication personnelle ; P. Louisy, observation personnelle)

- Rassemblements reproducteurs observés depuis 1994. Incertitude concernant les pontes.
- Environ 50 mérous sur le sec de Rédérés (été 1998) ; au moins 5 mâles en activité reproductrice.
- Au moins un autre groupe reproducteur (1 mâle, 7-10 femelles) près du cap Rédérés.

Parc national de Port-Cros (Charbonnel, 1996 ; GEM, 1996 ; P. Robert et M. Tillman, communication personnelle)

- Activités reproductrices identifiées depuis 1995. Incertitude concernant les pontes.
- Environ 160 mérous (octobre 1996) ; 5 mâles montrant une activité reproductrice.
- 3 zones où les individus se rassemblent de façon spécifique : Gabinière (45-60 ind.), pointe de la Croix (15-20 ind.), pointe du Vaisseau (15-20 ind.).

Réserve marine des îles Lavezzi (J.-M. Culioli, observation personnelle)

- Activités reproductrices identifiées depuis 1996. Pontes non observées mais très probables.
- Nombre de mérous estimé à plus de 200 (sur les zones recensées durant l'été 1998) ; plus de 35 grands mâles.
- 5 zones de rassemblement recensées : le Pellu (maximum 52 ind.), Est Lavezzi (9 ind.), Ouest Lavezzi (40 ind.), Tour Lavezzi 1 (environ 50 ind.), Tour Lavezzi 2 (environ 50 ind.).

Aires non protégées

Pointe de la Revellata (Pelaprat, 1999 et communication personnelle)

- Activité reproductrice identifiée depuis 1997 ; ponte observée en 1998.
- 16-18 mérous (été 1998) ; 1 mâle territorial en activité reproductrice ; présence de juvéniles dans la zone.

Île des Embiez (La plate aux mérous, - 30 m), (P. Lelong et V. Mathieu-Tissot, communication personnelle)

- Activité reproductrice possible (présence d'une quinzaine d'individus en été), mais non contrôlée (peu ou pas de plongées en fin d'après-midi).

Saint-Mandrier (site des Deux-Frères, - 27 m) (d'après les observations de Fabrice Remond, Centre de plongée de Saint-Mandrier)

- Doublement de la population en mai-juin (10-11 ind.), puis retour à la "normale" (5 ind.) en juillet ou en août. L'éventuelle signification reproductrice de ce rassemblement reste à contrôler.

Caractéristiques des sites

Profondeur

Les mâles établissent un territoire entre 15 et 35 m de profondeur (Medes : 15-30 m ; Cerbère-Banyuls : 13-20 m ; Revellata : 20-25 m (influence humaine) ; Lavezzi : 20-35 m).

Les femelles séjournent en général moins profondément : parties les moins profondes des zones occupées par les mâles et au-dessus, soit 5 à 20 m le plus souvent.

Thermocline

Les territoires des mâles se situent en général sous la thermocline (située entre 15 et 25 m dans la plupart des observations), à des températures de 17 à 20°C.

Les femelles restent le plus souvent au-dessus de la thermocline, et remontent lorsque la couche d'eau froide se rapproche de la surface (tendance moins nette chez les jeunes femelles).

Topographie

Les rassemblements reproducteurs s'observent dans des zones exposées, offrant le plus souvent des repères visuels. Les principales zones de rassemblement sont situées dans les secteurs les plus "saillants" de la côte: pointes, secs (hauts fonds rocheux), promontoires. Elles sont en général bien exposées aux courants : plutôt sur la face orientée vers le large autour des secs (Rédérés à Cerbère-Banyuls) ou des îles (Medes, Gabinière à Port-Cros) ; plutôt sur le bord d'une "marche" proéminente le long d'un tombant (Lavezzi ouest).

Les mâles établissent leur territoire en fonction d'éléments topographiques remarquables (bloc rocheux, promontoire, ...) ; les activités sexuelles sont ensuite concentrées autour de ces repères.

Selon les cas, les mâles établissent leur territoire reproducteur autour de leur gîte permanent tout au long de l'année (Port-Cros, le Pellu aux Lavezzi), ou bien ils "déménagent" vers une zone d'activité reproductrice éloignée de leur gîte habituel (Rédérés à Cerbère-Banyuls, Medes). Il y a en revanche toujours plus de femelles que d'abris susceptibles de leur convenir.

FACTEURS DÉTERMINANT LA PÉRIODE D'ACTIVITÉ REPRODUCTRICE

Température

Les mérous se rassemblent en été, période la plus chaude : Medes : 23-24,5°C ; Revellata : 23-25°C ; Lavezzi : 23-26°C ; Port-Cros : 21-23°C ; Cerbère-Banyuls : 21-24°C (températures au-dessus de la thermocline; sur les deux derniers sites, il est possible que des températures de 21-22°C soient insuffisantes pour permettre des pontes effectives).

Il semble que la stratification thermique puisse jouer un rôle dans l'apparition des pontes : aux îles Medes, "fausses-pontes" et pontes apparaissent lorsque la différence de température entre 10 et 40 m

Tableau I - Observations de pontes et activités sexuelles du mérour brun en divers sites de Méditerranée nord-occidentale. ○ : pleine lune ; ● : lune "noire" (nouvelle lune); cellules grisées : pas de donnée. / *Observations of spawns and sexual activities of the dusky grouper in various places of the north-western Mediterranean Sea. ○ : full moon; ● : new moon; grey cells: no data.*

Cycle lunaire	Été 1995		Été 1996		Été 1997		Été 1998		
	Juillet	Août	Juillet	Août	Juillet	Août	Juillet	Août	
	○	●	○	●	○	●	○	●	
	12/07	27/07	01/07	15/07	04/07	20/07	09/07	23/07	
		10/08		30/07		03/08		08/08	
		26/08		15/08		18/08		22/08	
Cerbère-Banyuls		07/08 parades sexuelles		14-18/08 parades sexuelles				16-21/07 parades sexuelles	03/09 parades sexuelles
		21/08 parades sexuelles							
	NB : observations discontinues		NB : observations discontinues				NB : observations discontinues		
Iles Medes				16-21/08 PONTES		2-6/08 PONTES		Début 08 PONTES	18/08 PONTES
						15-20/08 PONTES			
Port-Cros						4-9/08 forte activité sexuelle	~15-25/07 forte activité sexuelle	~15-25/08 forte activité sexuelle	
Iles Lavezzi						~1-8/08 forte activité sexuelle	~20-27/07 forte activité sexuelle		
Pointe Revellata						26/08 activité sexuelle		2-4/08 PONTES	

atteint 6 à 8°C (Dantart *et al.*, 1997 ; Hereu *et al.*, 1999). Cependant, Pelaprat (1999) a observé une ponte à la pointe de la Revellata en l'absence de toute stratification thermique (température homogène de 24,3°C jusqu'au fond, situé à 25-27 m).

Enfin, une chute de température peut inhiber temporairement, ou interrompre totalement l'activité reproductrice. A Cerbère-Banyuls, en août 1996, une forte tramontane (vent du nord) a entraîné une remontée de la thermocline (eau à 17,8-19°C à partir de 10-13 m), provoquant d'abord une remontée des mérour au-dessus de leurs zones habituelles de rassemblement (phénomène particulièrement sensible chez les femelles), puis leur dispersion au bout de 3 jours (P. Louisy, observation personnelle). Une situation équivalente a été rencontrée durant le mois d'août 1998 (V. Mathieu-Tissot, communication personnelle).

Cycle lunaire

La première observation de pontes de mérour brun aux îles Medes (Zabala *et al.*, 1997a, 1997b), ainsi que les observations d'activité territoriale et sexuelle des grands mâles aux îles Lavezzi (J.-M. Culioli, observation personnelle) laissaient supposer une relation étroite avec le cycle lunaire (en l'occurrence au moment de la nouvelle lune ou "lune noire") (tableau I). Mais les informations obtenues en d'autres lieux ne permettent pas de confirmer ces conclusions. Le suivi réalisé aux îles Medes durant

trois années consécutives (Hereu *et al.*, 1999 ; M. Zabala, communication personnelle) a en fait montré que la date de ponte par rapport au cycle lunaire change chaque année ; de plus, durant les étés 1997 et 1998, deux périodes de ponte s'y sont succédées, à chaque fois à deux semaines d'intervalle exactement.

Il est donc difficile de mettre en évidence une influence du cycle lunaire sur la synchronisation des pontes, même si cette hypothèse est logique au regard des connaissances sur d'autres espèces de mérour (Colin, 1992 ; Shapiro *et al.*, 1993 ; Sadovy *et al.*, 1994 ; Samoily, Squire, 1994). Il apparaît en fait que la composante saisonnière (dans laquelle le facteur température joue sans doute un rôle majeur) est nettement dominante, du moins dans les parties les plus septentrionales de la Méditerranée, où les saisons sont les plus contrastées. Ainsi, les pontes se dérouleraient simplement à la période où les eaux sont les plus chaudes. Le faible nombre d'observations effectives de pontes (uniquement aux îles Medes et à la pointe de la Revellata en Corse) ne permet cependant pas de dépasser aujourd'hui le stade de l'hypothèse. Les informations publiées sur la maturation des gonades (Bruslé, 1985 ; Chauvet, 1991), portant principalement sur des populations de Méditerranée méridionale, confirment que les pontes ont lieu en été, sans permettre de juger d'une éventuelle incidence lunaire ; aucune observation *in situ* de

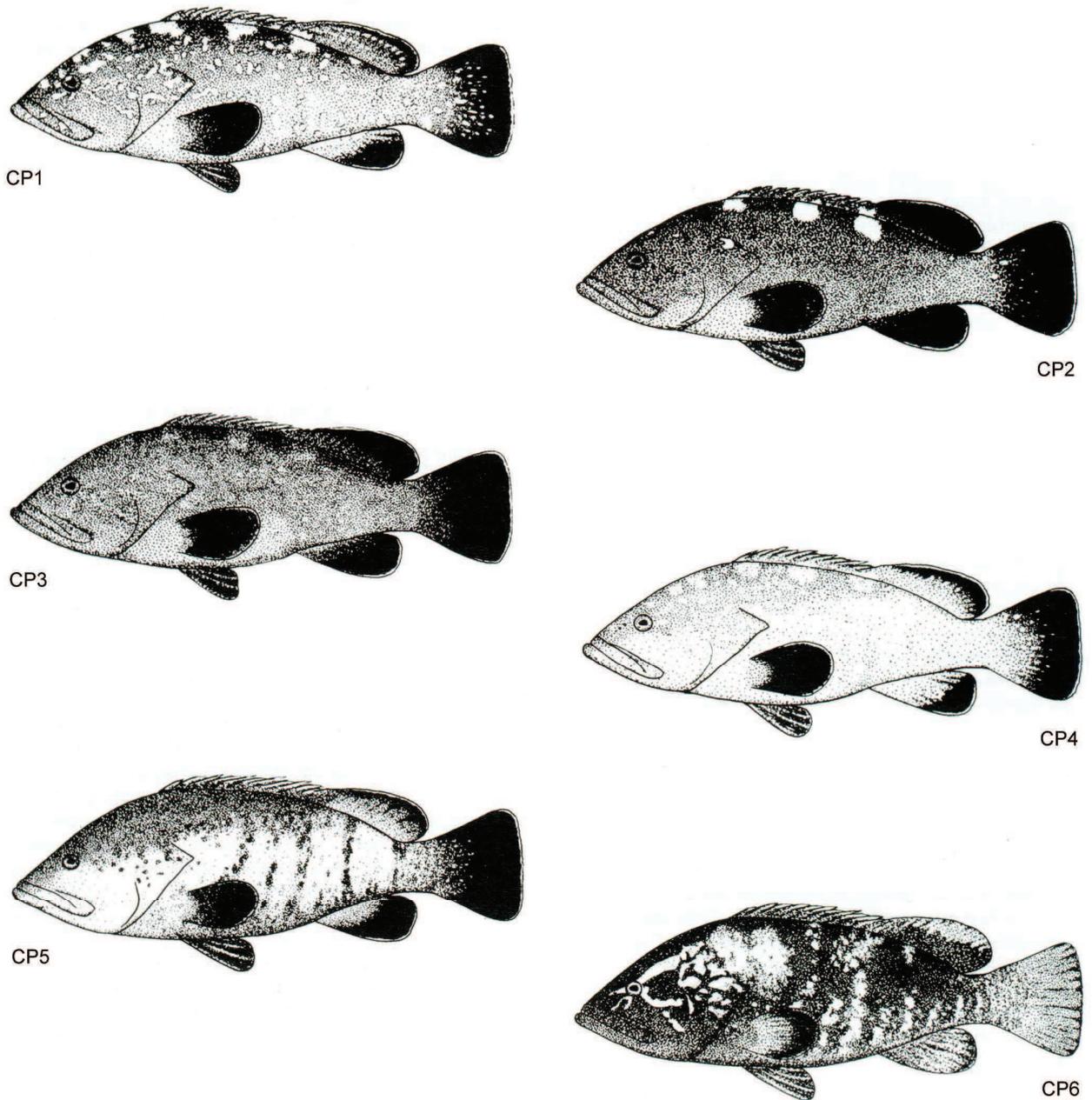


Figure 2 - Principaux patrons de coloration (colour patterns ou livrées) du mérou brun *Epinephelus marginatus* (d'après Louisy, 1996). CP 1 : livrée marbrée standard ; CP 2 : livrée sombre à trois taches ; CP 3 : livrée sombre uniforme ; CP 4 : livrée claire ; CP 5 : livrée claire à stries sombres ; CP 6 : livrée à stries argentées. / Main colour patterns of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* (after Louisy, 1996). CP 1: standard mottled colour pattern; CP2: dark with three blotches colour pattern; CP 3: uniformly dark colour pattern; CP 4: light colour pattern; CP 5: dark streaked light colour pattern; CP 6: silver streaked colour pattern.

ponte, ni même d'activité reproductrice, n'a par ailleurs été publiée concernant ces régions où le recrutement de juvéniles est pourtant très important.

MODALITÉS DE LA REPRODUCTION

Livrées ou patrons de coloration

Les patrons de coloration (ou livrées, ou colour patterns en anglais) sont des combinaisons de dessins et de marques colorées spécifiques (figure 2), pouvant avoir un rôle de communication et répondant le plus souvent à une motivation précise. Chez le mérou brun, différents patrons de coloration sont susceptibles de se manifester au cours de la période de reproduction ; les principaux ont été décrits par Louisy (1996) et repris par Zabala *et al.* (1997b). Ces patrons de coloration ne sont en aucun cas permanents et peuvent apparaître ou disparaître très rapidement (une fraction de seconde); ils sont en principe liés à une activité ou à une motivation et disparaissent avec elle.

- La livrée marbrée standard (patron de coloration 1 ou CP 1) est le patron de coloration de base normalement présenté par l'espèce. Elle est fortement contrastée chez le mérou posé au fond.
- La livrée sombre à trois taches (CP 2) est liée à une motivation agressive. Elle apparaît chez un individu qui en attaque un autre, mais permet aussi de déceler un certain niveau de "colère" chez un mérou qui ne manifeste pas pour autant un mouvement d'agression.
- La livrée sombre uniforme (CP 3) est probablement liée dans une certaine mesure à l'agressivité, mais sa signification exacte n'a pas encore été établie.

Si ces trois patrons de coloration peuvent être observés toute l'année (quoique les CP 2 et 3 soient plus fréquents lors des rassemblements estivaux, qui induisent de nombreuses interactions sociales), les patrons de coloration suivants n'ont été observés qu'en été, lors de rassemblements reproducteurs.

- La livrée claire (CP 4) ne se rencontre que chez des adultes de tailles petite ou moyenne (40 à 60-75 cm, c'est-à-dire essentiellement des femelles), principalement lors de déplacements en pleine eau (1 à 10 m du fond).
- La livrée claire à stries sombres (CP 5) s'observe surtout chez des individus de taille moyenne (50-75 cm), en majorité des femelles, bien que des petits mâles puissent sans doute la présenter. Ce patron de coloration apparaît en particulier chez des individus stationnant en pleine eau, le plus souvent réunis en petit groupe ; il peut aussi se manifester fugacement chez le perdant d'une interaction agressive.
- La livrée à stries argentées (CP 6) caractérise les grands mâles dominants, territoriaux, en activité reproductrice, qui l'arborent parfois pendant plusieurs heures sans discontinuer. Ce patron de coloration est d'autant plus marqué -et facile à identifier- que la motivation, agressive ou sexuelle, est forte; il est donc particulièrement brillant lors des parades.

La chronologie d'apparition des différents patrons de coloration liés à l'activité reproductrice au cours de l'été a été étudiée aux îles Medes (Zabala *et al.*, 1997b ; P. Louisy, observation personnelle). La livrée claire (CP 4) et la livrée à stries argentées (CP 6) apparaissent d'abord (premières manifestations à partir de mi-juin) ; la livrée claire à stries sombres (CP 5) se voit principalement dans le mois qui précède les pontes. Après les pontes, ces trois patrons de coloration disparaissent très vite. Les mâles ne reviennent pas directement à la livrée marbrée standard, et prennent souvent une coloration grisâtre assez terne ; ils gardent dans une certaine mesure la capacité d'arbore le CP 6 qui apparaît encore sporadiquement chez certains, au gré de leurs motivations agressives ou territoriales, jusqu'en septembre ou octobre.

Organisation sociale

Rassemblement reproducteur

En Méditerranée nord-occidentale, la reproduction des mérous bruns est liée à leur concentration estivale dans certains sites. Il s'agit d'un rassemblement progressif, établissant des structures sociales sur le long terme (2 à 4 mois); dans les zones considérées, la densité augmente de 5 à 12 fois par rapport à la population hivernale. Ce n'est donc pas une "agrégation de reproduction" telle que décrite chez divers mérous tropicaux (Colin *et al.*, 1987; Shapiro *et al.*, 1993, ou Sadovy *et al.*, 1994, par exemple), qui se rassemblent en très grand nombre pendant quelques jours seulement (voir la discussion à ce sujet dans Zabala *et al.*, 1997b)

Structure démographique de la population

Quelques mâles, beaucoup de femelles

Le mérou brun est une espèce hermaphrodite protogyne. Les données sur le comportement reproducteur (Zabala *et al.*, 1997b) concordent avec les études histologiques (Bruslé, Bruslé, 1976 ; Bouain, Siau, 1983 ; Chauvet, 1991) pour situer la première maturité sexuelle, en tant que femelle, à une taille de l'ordre de 40 cm (LT), correspondant à un âge de 5 ans. L'inversion sexuelle se réalise (en moins d'un an, c'est-à-dire entre deux saisons de reproduction) à une taille totale comprise entre 70 et 90 cm (Bruslé, Bruslé, 1976 ; Chauvet, 1991 ; Gracia, 1996), bien que cet intervalle soit probablement beaucoup plus étroit à l'échelle d'une population reproductrice donnée (Zabala *et al.*, 1997b).

En tout état de cause, il convient d'être particulièrement prudent dans l'attribution d'un sexe à un individu observé en plongée, en particulier pour les tailles de 70 à 90 cm. L'expérience montre cependant que l'on peut déterminer de façon quasi certaine le sexe de 8 à 9 mérous sur 10 au sein d'un rassemblement reproducteur (selon des critères de taille ou de patron de coloration, voir Zabala *et al.*, 1997b : § Size, colour patterns and sex), ce qui permet d'accorder une certaine fiabilité aux résultats qui suivent.

Selon les sites, les grands mâles territoriaux ne constituent que 10 à 17% de la population d'un rassemblement reproducteur. Les petites femelles (40 à 55-60 cm LT) représentent 45 à 60%, les grosses femelles (de taille variable selon les sites, voir plus loin) 10 à 25% ; s'y ajoutent quelques gros individus de sexe indéterminé. On ne rencontre pas ou très peu de juvéniles (< 40 cm) dans les zones où se concentrent les adultes, au moins en période estivale.

Les données sur les sex-ratios estimées dans différents rassemblements reproducteurs ne semblent pas s'éloigner notablement de celles qui ont été formellement établies aux îles Medes (Zabala *et al.*, 1997b), où la sex-ratio "efficace" est de l'ordre de 1 grand mâle territorial pour 7 femelles adultes (auxquelles s'ajoutent un, ou au maximum deux mâles non territoriaux qui semblent en général ne pas prendre part à la reproduction).

Unité de reproduction minimale

Une ponte a été observée à la pointe de la Revellata (Pelaprat, 1999) dans un rassemblement constitué d'un mâle et 8-9 femelles. A Cerbère-Banyuls, un mâle isolé en CP 6 a été observé au cap Rédéris accompagné de 7-10 femelles (P. Louisy, observation personnelle, et V. Mathieu-Tissot, communication personnelle). Dans l'état actuel de nos observations, on peut donc estimer que la population minimale permettant la reproduction est d'un mâle et 7-8 femelles adultes (ce qui correspond d'ailleurs à la sex-ratio moyenne observée dans les rassemblements reproducteurs).

Des tailles différentes selon les localités

La taille des "grands mâles" territoriaux (reconnaissables à leur livrée argentée CP 6) est variable selon les sites : de 80-90 cm LT (Cerbère-Banyuls, Revellata) à 100-115 cm LT (Medes, Port-Cros, Lavezzi). Ces différences sont sans doute à mettre en relation avec l'ancienneté des populations sédentaires. De grands adultes ont toujours été observés aux Medes, à Port-Cros et aux Lavezzi, et leur présence semble susceptible d'inhiber l'inversion sexuelle des femelles les plus grosses. A Cerbère-Banyuls et à la Revellata, en revanche, il n'y avait plus de mérous sédentaires jusqu'à ce que des populations se reconstituent au cours de la dernière décennie, ce qui a peut-être permis l'établissement de mâles plus petits et une inversion sexuelle à une taille inférieure. Ainsi, les femelles atteindraient une taille nettement plus grande aux Medes (ponte observée chez une femelle de 75 cm LT) ou aux Lavezzi qu'à Cerbère-Banyuls.

Évolution temporelle des comportements

Pour l'essentiel, les données concernant la chronologie des activités reproductrices du mérou brun ont été obtenues aux îles Medes (Zabala *et al.*, 1997a, 1997b ; Hereu *et al.*, 1999 ; P. Louisy, observation personnelle). Elles illustrent donc une situation particulière; quelques observations sur d'autres sites permettent de les corroborer ou de les moduler,

mais restent souvent insuffisantes pour leur accorder une valeur générale.

Des apparitions échelonnées

Certains mérous demeurent toute l'année dans les zones où se déroulent les rassemblements reproducteurs, mais une majorité apparaît à la fin du printemps, parfois à partir de mi-mai (Medes, Port-Cros), et jusqu'à fin juin ou début juillet. Les grands mâles arrivent d'abord, puis les femelles ; en général, les plus petites sont les plus tardives (mais cela ne semble pas être le cas aux Lavezzi). Des conditions météorologiques défavorables peuvent retarder le rassemblement (parfois après la mi-juillet à Cerbère-Banyuls).

Structuration spatiale

Les premières apparitions de la livrée à stries argentées (CP 6) coïncident avec le début de l'activité territoriale des mâles. Les interactions entre mâles sont alors nombreuses et violentes, pendant une période qui s'étend de mi-juin à début ou mi-juillet (Medes, Lavezzi). Cette phase leur permet d'affirmer leur suprématie sur des territoires plus ou moins vastes : 40 à 100 m de long aux îles Medes ; 1 500 à 3 800 m² aux îles Lavezzi (Culioli, Quignard, 1999). Les territoires ainsi établis sont le principal élément de structuration spatiale du rassemblement reproducteur, pour les mâles mais aussi pour les femelles qui se positionnent relativement aux mâles et aux zones qu'ils occupent.

Par la suite, les mâles "patrouillent" en permanence dans leur territoire, avec des incursions dans les zones proches où se trouvent les femelles, ce comportement se prolongeant jusqu'à quelques jours avant les pontes. Au début, les interactions avec les femelles sont brutales et se terminent par la fuite de ces dernières, puis les parades des mâles se font moins agressives et les femelles ne s'esquivent plus : on peut penser qu'avec le temps et les confrontations répétées, une reconnaissance mutuelle s'établit.

Changements comportementaux précédant la ponte

Dans les quelques jours précédant le pic d'activité sexuelle (pontes), les mâles sont moins actifs : ils se déplacent un peu moins frénétiquement, et restreignent le soir leur activité de "patrouille" à un petit secteur de leur territoire, généralement près d'un point remarquable (rocher, promontoire, ...). Leur activité de "visite" des femelles des alentours se réduit également.

A la même période, les femelles tendent à se regrouper de façon plus ou moins lâche, principalement en fin de journée ; elles stationnent alors en pleine eau face au courant, le plus souvent entre 2 et 5 m au-dessus du fond (Cerbère-Banyuls, Medes, ...). Elles présentent fréquemment le CP 4 clair ou le CP 5 clair à stries sombres (c'est dans ces conditions que le CP 5 apparaît le plus souvent). Il semble que ces regroupements apparaissent avant que les mâles ne modifient leur comportement de "patrouille".

Occurrence des pontes

Toutes les pontes observées (Medes, Revellata) ont eu lieu le soir, principalement dans la demi-heure qui précède le coucher du soleil. Les relations sociales se modifient alors fortement par rapport à celles qui prévalaient quelques jours plus tôt. Le mâle ne recherche plus les femelles ; ce sont elles qui viennent au sein de son territoire, et plus précisément dans sa zone de "patrouille restreinte". Les pontes s'échelonnent sur plusieurs soirées consécutives, mais il est fréquent qu'un mâle très actif un soir ne se reproduise pas le lendemain.

En 1997 et 1998, un nouveau cycle comportemental (avec retour à la phase précédente : territorialité des mâles, regroupements des femelles, ...) s'est enclenché aux îles Medes (Hereu *et al.*, 1999), aboutissant à de nouvelles pontes deux semaines après les premières.

Désagrégation

Dans les jours qui suivent les dernières pontes, les femelles retrouvent un comportement plus erratique et solitaire. Les mâles restent quelque temps sur leur territoire, mais leur activité se réduit considérablement. Petit à petit, l'ensemble de la structure spatiale et sociale du rassemblement se désagrège, sans que l'on puisse préciser ni le début, ni la fin du processus. De mauvaises conditions météorologiques (fort refroidissement des eaux, tempête, ...) peuvent précipiter les événements.

Parade de ponte

Le processus de ponte du mérou brun a été observé et décrit en détail aux îles Medes par Zabala *et al.* (1997a, figure 4). La séquence peut se résumer en trois phases principales :

- phase 1 (approche) : la femelle (en livrée standard CP 1) est généralement posée sur le fond. Le mâle (en CP 6) approche par l'arrière, et parade au-dessus d'elle, avec des battements de queue ritualisés ;
- phase 2 (montée en spirale) : la femelle entame alors une montée en pleine eau, la parade du mâle entraînant un mouvement en spirale. Souvent, après 6 à 8 m de remontée en spirale, les partenaires se séparent et regagnent le fond ("fausse remontée" ou "fausse ponte"). Le mâle peut alors parader à nouveau, face à la même femelle ou à une autre ;
- phase 3 (montée finale et ponte) : après la phase de lente ascension en spirale, la montée s'accélère brutalement sur quelques mètres, et l'émission simultanée des gamètes a lieu au sommet de cette ascension. Il faut souvent plusieurs "fausses remontées" avant d'aboutir à une ponte effective. Aux îles Medes, les oeufs à peine pondus subissent une prédation frénétique par des bancs d'oblades (*Oblada melanura*, Sparidé).

Ces observations semblent corroborées par celles de Pelaprat (1999), mais il n'est pas exclu que le comportement de ponte diffère plus ou moins notablement de ce schéma dans des conditions climatiques, topographiques ou sociales différentes.

DISCUSSION

Quand peut-on parler d'activité reproductrice ?

De l'ensemble des observations résumées ici, on peut retenir quelques critères qui permettent de présumer une activité reproductrice, ou du moins un contexte favorable à l'activité reproductrice.

Livrées caractéristiques

Au même titre que les parades ou la "patrouille", la livrée à stries argentées (CP 6) fait partie intégrante du comportement territorial et sexuel des grands mâles ; elle est, à elle seule, signe d'activité reproductrice. La livrée claire à stries sombres (CP 5) reste quant à elle d'une interprétation délicate, mais n'apparaît que lors d'un rassemblement reproducteur ; il semble qu'il en va de même pour la livrée claire (CP 4).

Ainsi, dans la pratique, on peut considérer que l'observation de CP 6 et CP 5 sur un même site indique qu'il y a activité reproductrice (sans pour autant garantir que cette activité aboutira à des pontes effectives).

Une certaine stabilité sociale

La reproduction est l'aboutissement d'un processus long (établissement de territoires, interactions répétées entre mâles et femelles, ...) qui repose sur une certaine structure démographique (sex-ratio de l'ordre d'un mâle territorial pour 7 à 9 individus non territoriaux, dont 7 à 8 femelles). Selon les observations réalisées à ce jour, il n'y a pas de reproduction sans organisation sociale stable dans le temps, avec une forte proportion de femelles.

Quel succès reproducteur en Méditerranée nord-occidentale ?

Si une reproduction effective du mérou brun a été observée en Méditerranée nord-occidentale (îles Medes, pointe de la Revellata), il apparaît que le résultat de ces pontes en terme de recrutement de juvéniles est bien faible (Francour, Ganteaume, 1999), pour plusieurs raisons.

Peu de pontes effectives

Aux îles Medes, pour une population de quelque 120 mérous adultes qui a fait l'objet d'un important effort de recherche en période de ponte (Hereu *et al.*, 1999), seules quelques dizaines de pontes effectives ont été observées au cours d'un été (pas plus de 3 à 5 pour un mâle donné au cours d'une soirée, sachant que les mâles ne se reproduisent pas plus d'un soir sur deux ou trois pendant les deux périodes de pontes de 5 à 7 jours).

Une forte prédation sur les oeufs

Toujours aux îles Medes, une très forte prédation des oeufs par des oblades a été observée de façon systématique (Zabala *et al.*, 1997a ; Hereu *et al.*, 1999). Sur une ponte observée, Pelaprat (communication personnelle) n'a en revanche pas remar-

qué de semblable frénésie prédatrice à la pointe de la Revallata. Cependant, que cette prédation par les oblades soit un artefact lié à la très forte densité de poissons dans une réserve ou un phénomène plus large, il n'en reste pas moins qu'elle est susceptible d'affecter très notablement le succès reproducteur des mérours se reproduisant dans les espaces protégés (ce qui est sans doute le cas général en Méditerranée nord-occidentale).

De probables problèmes de survie larvaire

En Méditerranée nord-occidentale, et en particulier sur les côtes françaises, de brusques refroidissements de l'eau (dus aux coups de vent de nord, mistral ou tramontane) se produisent souvent très tôt dans l'automne (parfois même avant fin septembre). Or, les données concernant l'élevage larvaire du mérour brun en conditions artificielles (Boglione *et al.*, 1999 ; Marino *et al.*, 1999 ; Dantart *et al.*, 1999) permettent de penser que la phase larvaire planctonique dure nettement plus d'un mois, et probablement près de deux mois. Dans ces conditions, les larves nées durant le mois d'août se trouvent confrontées à des conditions hydrologiques difficiles (chutes de température, courants de surface vers le large) avant même d'avoir atteint la phase critique du recrutement dans les petits fonds côtiers. Il n'est donc pas étonnant que le recrutement de tout jeunes mérours (classe d'âge 0+) sur les côtes françaises soit un phénomène aléatoire et rarement observé (Francour, Ganteaume, 1999).

Ces considérations nous mènent à la conclusion que, malgré des signes de reproduction observés depuis quelques années, la population de mérours bruns de Méditerranée nord-occidentale semble incapable d'assurer son propre recrutement. Il en a d'ailleurs probablement été de même depuis fort longtemps dans le passé, comme l'atteste la rareté des ossements de mérours (par ailleurs uniquement de grande taille) dans divers sites archéologiques des côtes méditerranéennes françaises riches en restes de poissons marins (Desse, Desse-Berset, 1999). Ces conclusions appuient l'hypothèse d'un recrutement de "juvéniles" (1 à 4 ans) ou de jeunes adultes provenant de zones de reproduction plus méridionales.

Quelle évolution pour les structures démographiques ?

Sur tous les sites étudiés en Méditerranée nord-occidentale, on rencontre de plus en plus de mérours de petite taille, ce qui correspond à une augmentation de la proportion de femelles. Avec un tel afflux de jeunes adultes, verra-t-on les grosses femelles s'inverser en mâles ? Cela paraît possible, compte tenu de l'augmentation du nombre de mâles territoriaux observée en différents endroits. Aux îles Medes, on comptait 19 mâles territoriaux en 1998 contre 13 en 1996 (Garcia-Rubies, Zabala, 1999). Sur le sec de Rédéris, dans la réserve de Cerbère-Banyuls, ce nombre est passé de 2 en 1995 à 5 en 1998 (P. Louisy, observation personnelle ; V. Mathieu-Tissot, communication personnelle). Sur le site du

Pellu, aux îles Lavezzi, il y avait 4 mâles territoriaux en 1998 contre 2 en 1997, tandis que le nombre de jeunes femelles augmentait de 33% (Culioli, Quignard, 1999).

Que peut-il maintenant se passer si les mâles se trouvent en surnombre par rapport à la capacité d'accueil d'un site (nombre de territoires potentiels) ? Certains coloniseront certainement de nouveaux secteurs rocheux (ainsi, un mâle observé depuis 1997 en CP 6 au cap Rédéris à Cerbère-Banyuls provient probablement de la population du sec de Rédéris situé à 200 mètres de là), mais il est possible que d'autres restent sur le même site, acquérant alors un statut social différent des mâles territoriaux. J.-M. Culioli a ainsi vu une fois en août 1998, sur le site du Pellu (Lavezzi, un "petit" mâle (moins de 1 m LT) menant une intense activité de parade envers des femelles sur une zone chevauchant le territoire de deux mâles plus grands, eux-mêmes en parade, sans être agressé par ces derniers. Peut-on assimiler le statut particulier de ce mâle à celui de "mâle satellite" décrit chez d'autres poissons comme les crénilabres (genre *Symphodus*, Labridé; Michel *et al.*, 1987) ? Cette observation ponctuelle, qui n'est certainement pas concluante en elle-même, ouvre des perspectives éthologiques intéressantes.

Impact des activités humaines

Il ne s'agit pas ici de traiter de la surexploitation manifeste dont ont souffert les populations de mérour brun de Méditerranée nord-occidentale par diverses méthodes de pêche, mais de l'incidence éventuelle des activités humaines sur la reproduction proprement dite.

Incidence de la pêche sur les zones de reproduction

Diverses études réalisées sur des agrégations reproductrices de mérours des Caraïbes (Colin, 1992) ou de la Grande Barrière australienne (Samoily, Squire, 1994) ont traité de l'incidence dramatique que peut avoir une pêche sélective sur les sites de reproduction.

Le risque est probablement moins grave pour le mérour brun de Méditerranée, dont les rassemblements sont moins denses et répartis sur un plus grand nombre de sites. Ainsi, des populations reproductrices font traditionnellement l'objet d'une pêche saisonnière sélective (sur des sites spécifiques dont la connaissance se transmet de père en fils) sur les îles de Lampedusa et Linosa dans le détroit siculo-tunisien (G. Marino, E. Azzurro, communication personnelle) ; les conséquences ne semblent pas désastreuses, car dans cette région méridionale de la Méditerranée, le succès reproducteur est important, comme l'atteste un fort recrutement de juvéniles.

Une pêche sélective de même type serait en revanche catastrophique si elle s'appliquait aux très faibles populations de Méditerranée nord-occidentale. Dans la réserve des îles Lavezzi, par exemple, il est certain qu'un effort de pêche supplémentaire de la part des palangriers professionnels (captures par

unité d'effort de l'ordre de 2 mérous par 1 000 hameçons et par jour) pourrait avoir de graves conséquences sur les populations reproductrices de l'espèce (Culioli, 1995).

Incidence des plongeurs sur les rassemblements reproducteurs

Les observations réalisées sur différents sites, protégés ou non, apportent des éclairages variés sur les conséquences de la fréquentation par les plongeurs d'un lieu de rassemblement des mérous :

- Revellata, été 1998 (C. Pelaprat, communication personnelle) : distribués entre 8 et 15 mètres de profondeur en juin, tous les mérous descendent au-delà de 20 m après l'apparition des hordes de plongeurs du mois de juillet (pêcheurs et chasseurs sous-marins fréquentent également le site) ;
- Port-Cros (P. Robert, communication personnelle) : il n'est pas rare que des plongeurs "pourchassent" les mérous dans l'espoir de mieux les approcher, perturbant ainsi notablement leur comportement social ou territorial et empêchant même les interactions et parades reproductrices pour quelques cas observés le soir ;
- Lavezzi (J.-M. Culioli, communication personnelle) : la poursuite des mérous par les plongeurs est également fréquente. En une occasion où un phare sous-marin a été allumé le soir, alors que mérous mâles et femelles présentaient de nombreuses interactions, les poissons ont immédiatement rejoint des abris, et n'ont repris leur activité que deux à trois minutes après l'extinction de la lampe
- la présence d'un grand nombre de plongeurs aux îles Medes (450 par jour) n'empêche pas les mérous de s'y reproduire, mais il faut noter que la plongée y est interdite après le coucher du soleil (dans la pratique, tous les bateaux de plongée sont rentrés au port avant la tombée de la nuit).

Il semble donc que l'incidence des plongeurs sur le comportement reproducteur des mérous puisse être importante, et il est même probable que quelques plongeurs munis de lampes suffisent à inhiber totalement les parades sexuelles et les pontes. Ces observations ponctuelles ou "qualitatives" demandent à être confirmées, mais devraient néanmoins conduire les gestionnaires des espaces marins protégés à envisager le contrôle ou l'interdiction de la plongée en fin de journée sur les sites de rassemblement reproducteur à la période où des pontes pourraient intervenir (de mi-juillet à fin août environ).

Considérations sur les perspectives de recherche

En dehors de l'important travail réalisé depuis plusieurs années aux îles Medes, le comportement reproducteur et l'organisation sociale liée à la reproduction d'*Epinephelus marginatus* n'ont fait l'objet que d'observations relativement partielles, ponctuelles ou peu précises.

Parmi les points méritant l'attention, nous pouvons citer les aspects comportementaux de la repro-

duction, l'incidence des plongeurs sur le succès reproducteur ou l'approfondissement de l'étude du développement larvaire. Mais il nous semble surtout important, si l'on se place du point de vue d'une gestion raisonnée de cette espèce, d'obtenir d'abord des données plus complètes sur l'ensemble des lieux où la reproduction peut être suspectée (en particulier dans les espaces protégés), pour rechercher les phénomènes communs à tous les sites. Notons par ailleurs que nous manquons totalement d'observations pour les régions méridionales de la Méditerranée ; il serait souhaitable que des travaux soient engagés dans ce sens le long des côtes d'Afrique du Nord et du sud de l'Italie.

Il est évidemment souhaitable de coordonner les observations et échantillonnages menés par les chercheurs sur les différents sites, rôle que pourrait assumer le Groupe d'étude du mérou (GEM). Nous préconisons une certaine standardisation des relevés de paramètres hydro-climatiques lors des observations (températures en surface et sous la thermocline, profondeur de la thermocline, courant, ...), et proposons d'organiser le suivi des sites potentiels de reproduction selon deux niveaux d'observation :

-à partir de la mi-juin, suivi régulier de la démographie, de l'apparition des patrons de coloration spécifiques (CP 4, 5 et 6) et de la territorialité des mâles, en s'attachant plus particulièrement à des observations en fin d'après-midi ;

-entre le 15 juillet et le 15-25 août, de fréquentes plongées supplémentaires en fin de journée (entre une heure avant et une demi-heure après l'heure officielle de coucher du soleil) devraient permettre de repérer les pontes éventuelles.

Ce n'est que par la comparaison de données précises sur plusieurs sites, dans des régions différentes de la Méditerranée, que l'on pourra déterminer les facteurs susceptibles de déclencher ou de permettre la ponte d'*Epinephelus marginatus*. Il s'agit en effet d'une information primordiale pour répondre à la question cruciale : dans quelles régions de Méditerranée le recrutement des jeunes mérous bruns est-il assuré par la reproduction de la population locale (les préoccupations des scientifiques doivent alors se poser en terme de gestion des stocks), et dans quelles régions le succès reproducteur est-il insuffisant pour permettre ce recrutement, imposant alors de raisonner en terme de protection des populations ?

BIBLIOGRAPHIE

- Bailly N., 1999 - Current state of the "grouper" phylogeny and classification : Some thoughts on nomenclature instability (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 : 187.
- Boglion C., C. Selmo, M. Contegiaco, 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.

- Bouain A., Y. Siau, 1983 - Observations on the female reproductive cycle and fecundity of three species of groupers (*Epinephelus*) from the Southeast Tunisian seashores. *Mar. Biol.*, **73** (2) : 211-220.
- 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.
- Charbonnel E., 1996 - *Note sur les parades nuptiales des mérous (Epinephelus marginatus) de la Gabinière (Parc National de Port-Cros) observées les 19, 20 et 22 juin 1996.* Note interne, G.E.M. / GIS Posidonie, 8 pp.
- 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.
- Colin P.L., 1992 - Reproduction of the Nassau grouper *Epinephelus striatus* (Pisces : Serranidae) and its relationship to environmental conditions. *Environ. Biol. Fishes*, **34** (4) : 357-377.
- Colin P.L., D.Y. Shapiro, D. Weiler, 1987 - Aspects of the reproduction of two groupers, *Epinephelus guttatus* and *E. striatus* in West Indies. *Bull. mar. Sci.*, **40** (2) : 220-230.
- 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.
- 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.
- Dantart L., A. Garcia-Rubies, K. Garrabou, B. Hereu, M. Mari, J. Pascual, A. Sabates, M. Zabala, 1997 - Reproduccio del mero *Epinephelus marginatus* a les illes Medes durant l'estiu 1997. In : *Seguiment temporal de la reserva marina de les illes Medes*, informe anual, any 1997, Universitat de Barcelona, pp : 73-85.
- 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.
- Desse J., N. Desse-Berset, 1999 - Préhistoire du mérou. *Mar. Life*, **9** (1) : 19-30.
- Francour P., A. Ganteaume, 1999 - L'arrivée progressive de jeunes mérous (*Epinephelus marginatus*) en Méditerranée nord-occidentale. *Mar. Life*, **9** (1) : 37-45.
- 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., 1996 - *Le mérou brun en Méditerranée.* Hyères, France, 27 pp.
- Gracia V., 1996 - *Estudio de la biología y posibilidades de cultivo de diversas especies del género Epinephelus.* Thesis Doctoral unpublished. Universitat de Barcelona, 279 pp.
- Heemstra P.C., 1991 - A taxonomic revision of the eastern atlantic groupers (Pisces : Serranidae). *Bolm Mus. munic. Funchal*, **43** (226) : 5-71.
- Hereu B., L. Dantart, D. Diez, M. Mari, J. Pascual, M. Zabala, 1999 - Aspects on the spawning activity of the dusky grouper *E. marginatus* in the Medes Islands marine reserve (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 : 191.
- 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.
- Marino G., E. Azzurro, C. Boglione, A. Massari, A. Mandich, 1999 - Induced spawning and first larval rearing in *Epinephelus marginatus*. 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 : 139-142.
- Mathieu-Tissot V., 1999 - Suivi saisonnier (printemps-été) de la population de mérous bruns *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) de la Réserve naturelle marine de Cerbère-Banyuls-sur-Mer. *Mar. Life*, **9** (2) : 55-62.
- Michel C., P. Lejeune, J. Voss, 1987 - Biologie et comportement des Labridés européens. *Rev. fr. Aquariol.*, **14** : 1-80.
- Pelaprat C., 1999 - Observations on the spawning behaviour of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) in the North of Corsica (France). *Mar. Life*, **9** (1) : 59-65.
- Sadovy Y., P.L. Colin, M.L. Domeier, 1994 - Aggregation and spawning in the tiger grouper *Mycteroperca tigris* (Pisces, Serranidae). *Copeia*, **1994** (2) : 511-516.
- Samoilys M.A., L.C. Squire, 1994 - Preliminary observations on the spawning behaviour of coral trout *Plectropomus leopardus* (Pisces, Serranidae), on the great Barrier Reef. *Bull. mar. Sci.*, **54** (1) : 332-342.
- 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.
- 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.