

## Croissance du merlu de la région du golfe de Tunis

par

Mahmoud BOUHLAL\* et Mohamed Hédi KTARI\*\*

### RESUME

L'étude de la croissance du merlu (*Merluccius merluccius mediterraneus*) de la région du golfe de Tunis, a été réalisée, d'une part, par la méthode directe (détermination de l'âge à partir d'otolithes entiers ou de coupes d'otolithes après polissage et brûlage) et, d'autre part, par la méthode indirecte (détermination des modes successifs dans les distributions des tailles des apports en merlu des bateaux de pêche).

L'utilisation de ces techniques nous a permis de constater que le merlu de cette région a une croissance rapide au début de sa vie et une réduction de cette croissance par la suite avec l'augmentation de l'âge. Par ailleurs, les femelles ont un rythme de croissance plus rapide que les mâles, la différence entre les deux rythmes, faible au début de la vie, augmente avec l'âge.

### ABSTRACT

Our study of the growth of Hake (*Merluccius merluccius mediterraneus*) in the Gulf of Tunis region was made using both the direct method (determination of age from whole otoliths, or from cut sections of otoliths after polishing and burning), and the indirect system (determination of successive modal sizes from size distributions of hake caught by fishing boats).

By these methods we have established that Hake in this region grow rapidly at the beginning of life, and then the growth rate slackens with the increase in age. The females also have a faster rate of growth than males; the difference between the two rhythms is small at the start of life and increases with age.

(\*) Institut national scientifique et technique d'océanographie et de pêche, Salammbô, Tunisie.

(\*\*) Laboratoire de biologie animale, Faculté des sciences, Campus universitaire, Tunis - Le Belvédère, Tunisie.

La production de merlu (*Merluccius merluccius* L.) s'est élevée en 1973 à 123 700 tonnes, ce qui représente 0,26 % de la production mondiale en poisson. Cette production se répartit ainsi : 108 700 tonnes (88 %) provenant de l'Atlantique nord-est (depuis la Norvège jusqu'au Maroc) et 15 000 tonnes (12 %) provenant de la mer Méditerranée (FAO, 1973).

La Tunisie a produit au cours de cette même année, 500 tonnes de merlu, soit 0,4 % de la production mondiale et 3,3 % de la production méditerranéenne. Sur ce tonnage, 225 tonnes, soit presque la moitié de la production (45 %), ont été pêchées dans le golfe de Tunis. Le merlu occupe donc une place importante dans la production nationale.

Nous avons déjà abordé (Bouhlal, 1973) la répartition géographique de cette espèce ainsi que certains aspects de sa biologie (reproduction et répartition bathymétrique). Dans le présent travail nous allons étudier la croissance linéaire du merlu de la région du golfe de Tunis.

La connaissance de l'âge est indispensable pour établir les lois de croissance linéaire et pondérale. Dans la détermination de l'âge du merlu, nous avons suivi la méthode directe qui consiste à connaître l'âge d'un individu à partir d'un marquage naturel sur l'otolithe ou l'écaille et la méthode indirecte qui donne statistiquement l'âge moyen d'un ensemble d'individus regroupés autour d'un mode correspondant à une taille donnée.

## 1. METHODE DIRECTE

Plusieurs biologistes ont étudié l'âge du merlu en utilisant les méthodes de lecture à partir des écailles ou des otolithes avec, dans certains cas, une comparaison des deux méthodes. Parmi ces auteurs nous pouvons citer : Belloc (1923, 1929) qui a utilisé les écailles; Birtwistle et Lewis (1924) qui ont étudié les otolithes et les écailles en concluant que ces dernières sont très difficiles à lire; Letaconnoux (1947, 1951) ainsi que Bagenal (1954) qui ont effectué

la lecture de l'âge à partir des otolithes; Maurin (1954) qui a qualifié la lecture de l'âge à partir des écailles de difficile et celle à partir des otolithes de facile dans 80 % des cas; Matta (1955, 1956) qui a constaté que les tentatives faites pour établir l'âge du merlu en se servant de l'interprétation des signes produits sur les écailles par les changements de saison sont très décourageantes et qui a préféré utiliser les otolithes qui offrent la possibilité d'une interprétation plus facile et meilleure; Ghirardelli (1959) qui a signalé que la lecture de l'âge sur le merlu présente des difficultés remarquables et que l'examen des otolithes est préférable à celui des écailles; Kutaygil (1967), Figueras (1955, 1967) ainsi que Zupanovic (1968) qui ont étudié l'âge du merlu à partir des otolithes et enfin Dupont (1972) qui a présenté une étude critique de la valeur de la méthode otolithométrique pour le merlu méditerranéen. Nous constatons, à partir de la documentation nombreuse concernant la détermination de l'âge du merlu, que l'utilisation des écailles est difficile à cause de leur uniformité; par contre celle des otolithes est plus facile étant donné l'hétérogénéité de leur structure.

## 1.1. DÉTERMINATION DE L'ÂGE A PARTIR DES OTOLITHES

Pour la détermination de l'âge nous choisissons l'otolithe *sagitta* à cause de sa taille par rapport à celle des autres otolithes *asteriscus* et *lapillus*.

Pour extraire cet otolithe nous pratiquons, en travers de la tête et légèrement en arrière des yeux, une entaille transversale, un peu oblique et assez profonde dans le crâne pour permettre son ouverture. Les otolithes enlevés sont alors lavés puis conservés à sec dans des sachets numérotés.

Pour l'étude des otolithes nous avons essayé des techniques différentes d'observation et de mensuration, soit de l'otolithe entier, soit après polissage et élimination de la face interne, soit après réalisation de coupe transversale.

### 1.1.1. OBSERVATION DE L'OTOLITHE ENTIER (planche 1)

L'otolithe est placé dans une coupelle en verre noire, remplie d'un liquide (alcool à 10 %, xylène ou eau) et éclairé avec une

lumière réfléchi. Il peut également être placé dans une coupelle en verre, transparente avec une lumière transmise. Cette technique nous a donné de bons résultats pour les otolithes relativement minces et transparents, c'est-à-dire ceux appartenant à des individus de taille inférieure à 18 cm. Chez les merlus de plus grande taille, la *sagitta* est opaque et il est difficile de distinguer tous les anneaux qui la composent; nous l'avons alors usée par la face interne sur un papier de verre très fin, et nous l'avons observée de la même manière que précédemment à l'aide d'une lumière réfléchi ou transmise. La structure centrale apparaît alors nettement dans 40 % des cas. En lumière réfléchi, nous observons des couches concentriques formées d'anneaux blancs et opaques alternant avec d'autres anneaux bruns et transparents. La bordure marginale peut être opaque ou transparente alors que la zone centrale, ou nucléus est toujours opaque. En lumière transmise le faisceau lumineux traverse les anneaux transparents qui apparaissent alors clairs et ne peut traverser les anneaux opaques qui deviennent de couleur sombre. La combinaison de ces deux modes d'éclairage est donc indispensable pour une bonne lecture de l'âge à partir des otolithes entiers. Cependant cette technique n'est valable que pour 40 % des individus de taille supérieure à 18 cm, ce qui nous oblige à utiliser une autre technique de préparation (coupe avec polissage et brûlage) pour dévoiler les structures opaques des otolithes.

### 1.1.2. OBSERVATION DE LA COUPE D'OTOLITHE (planche 2)

#### *Préparation de la coupe*

Plusieurs chercheurs ayant trouvé des difficultés dans la détermination de l'âge à cause de l'opacité des otolithes ont recouru aux coupes; ils ont pratiqué des coupes longitudinales, transversales ou diagonales. Parmi ces auteurs nous pouvons citer : Saetersdal (1953), Christensen (1964), Troadec (1966), Figueras (1967), Wiedman-Smith (1968) et Williams et Bedford (1973). Pour le merlu, la coupe transversale est la plus facile à obtenir. Elle se réalise en plaçant l'otolithe sur un papier buvard avec la face convexe en haut et en sectionnant à l'aide de la pointe d'un scalpel au milieu de la cauda et tout près du nucléus. Pour les otolithes durs, provenant d'individus de taille supérieure à 35 cm, une incision doit

être faite sur toute la largeur de l'otolithe avant d'appliquer la pointe du scalpel au centre. Il est toujours nécessaire que la coupe passe par le centre du nucléus pour que les dimensions réelles de ce dernier et celles des anneaux qui le suivent apparaissent à leur grandeur véritable.

### *Polissage de la coupe*

La coupe est polie sur un papier de verre très fin pour obtenir une surface bien plane, ce qui permet la mensuration des couches concentriques autour du centre de l'otolithe; cependant, la coupe non polie donnant parfois une image plus claire des anneaux, l'application des deux techniques avec la paire d'otolithes permet de choisir la meilleure.

### *Technique de brûlage*

Nous avons remarqué que l'otolithe brûlé entier s'effrite au moment de la coupe ou du polissage; par contre, la coupe polie reste intacte après le brûlage. Nous avons alors réalisé sur les coupes, et après polissage, un brûlage sur une flamme de lampe à alcool avec des mouvements de va-et-vient rapides afin d'uniformiser le brûlage sur toute la surface de la coupe. Ce brûlage est arrêté au moment du passage de la couleur de l'otolithe du blanc au jaune rougeâtre.

Nous avons noté que le temps de brûlage nécessaire augmente avec la taille de l'otolithe et par suite avec celle du poisson. Nous donnons ci-après les temps moyens nécessaires pour brûler correctement les coupes d'otolithe en fonction des tailles de poisson :

Taille du poisson (cm) .. .. .	15	20	25	30	35	40	45	50
Durée de brûlage de la coupe d'otolithe (en secondes) .. .. .	2	3	5	8	12	15	17	18

### *Montage et observation.*

Pour l'observation de la coupe d'otolithe que nous maintenons enfoncée dans une boule de pâte à modeler et sur la surface de

laquelle nous déposons une goutte de xylène pour éclaircir sa section, nous utilisons une lumière incidente moyennement forte à partir d'une source lumineuse disposée de façon inclinée, de telle manière que la section de l'otolithe reste maintenue dans une zone de pénombre. Nous distinguons alors deux sortes d'anneaux dont les uns apparaissent rougeâtres (ce sont ceux qui correspondent sur l'otolithe entier aux anneaux opaques et blancs en lumière réfléchie, sombres en lumière transmise) et les autres bruns (ce sont ceux qui correspondent aux anneaux transparents en lumière réfléchie et clairs en lumière transmise).

Nous schématisons les diverses étapes de cette technique de la manière suivante :

*Coupe d'otolithe*

*Polissage sur un papier de verre*

*Brûlage sur lampe à alcool*

*Eclaircissement de la section au xylène*

*Eclairage par lumière réfléchie*

1.1.3. INTERPRÉTATION DE LA FORMATION DES ANNEAUX

*Relation longueur du poisson/longueur ou largeur de l'otolithe*

Nous avons calculé les relations entre la longueur de l'otolithe et la longueur du poisson ainsi que la largeur de l'otolithe par rapport à la longueur du poisson.

L'équation de régression liant la longueur de l'otolithe à celle du poisson (fig. 1a) est linéaire avec une forte corrélation ( $r$ ); elle s'écrit :

$$\begin{aligned} \text{Longeur de l'otolithe en mm} &= 0,048 \text{ longueur du poisson en mm} + 0,38 \\ r &= + 0,99 \end{aligned}$$

L'équation liant la largeur de l'otolithe à la longueur du poisson (fig. 1b) est aussi linéaire, mais présente une corrélation ( $r$ ) moins forte :

$$\begin{aligned} \text{Largeur de l'otolithe en mm} &= 0,017 \text{ longueur du poisson en mm} + 0,6 \\ r &= + 0,72 \end{aligned}$$

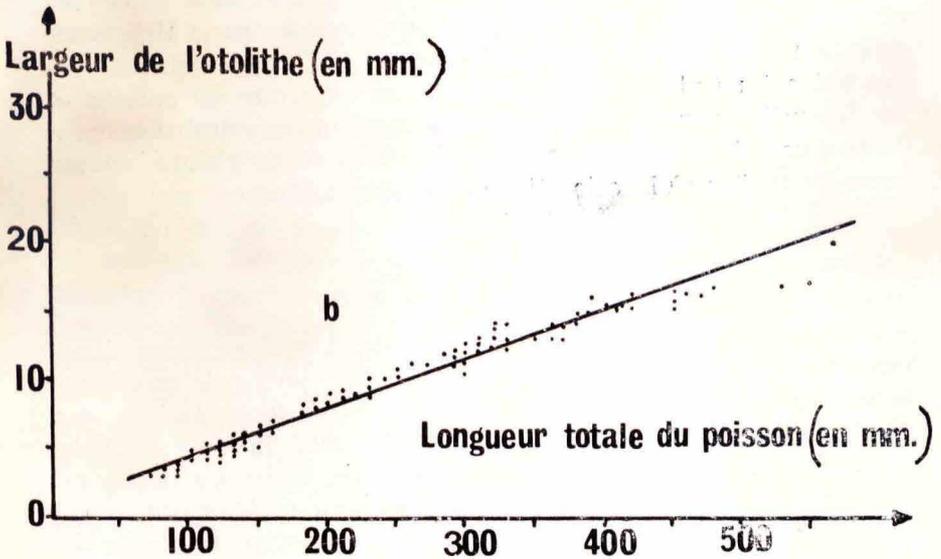
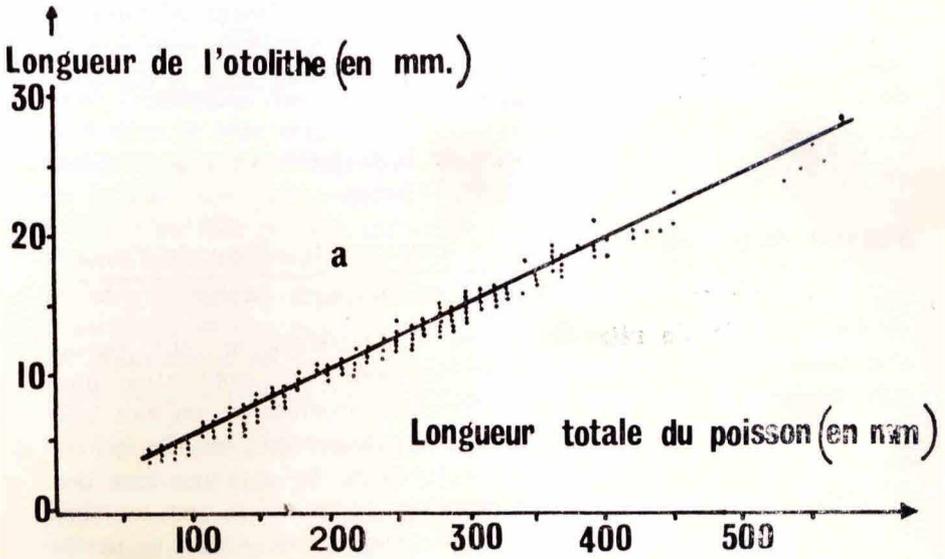


FIG. 1. — Droites de régression reliant la longueur totale du poisson à : (a) la longueur de l'otolithe; (b) la largeur de l'otolithe.

Ainsi il y a une corrélation entre la longueur du poisson et la longueur ou la largeur de l'otolithe. La première équation nous permet de calculer la longueur du poisson connaissant le diamètre de l'anneau déposé sur l'otolithe entier. La deuxième nous permet aussi de déterminer la longueur du poisson connaissant le diamètre de l'anneau sur une coupe d'otolithe.

En effet par une simple règle de trois nous avons la longueur du poisson au moment du dépôt de l'anneau :

$$\frac{\text{longueur du poisson à la capture} \times \text{longueur ou largeur de l'anneau}}{\text{longueur ou largeur de l'otolithe à la capture}}$$

La méthode de rétro-calcul ou *back-calculation* qui paraît s'appliquer facilement sur les écailles, est d'une application plus difficile sur les otolithes. Les difficultés proviennent du fait que la coupe de l'otolithe doit passer rigoureusement par le centre du nucléus d'une part, et que, d'autre part, les mensurations des différents anneaux doivent être précises, ce qui n'est pas toujours possible lorsque les limites entre les anneaux ne sont pas nettes à cause d'un changement progressif de la coloration entre les anneaux. Pour remédier à ces difficultés nous avons utilisé beaucoup de matériel afin d'avoir suffisamment de coupes valables, polies suivant un plan constant passant par le centre du nucléus et sur lesquelles nous avons effectué les mensurations des anneaux à l'aide d'un micromètre, en prenant le diamètre de chaque anneau entre les limites où la coloration est la plus uniforme.

#### *Lecture de la zone centrale de l'otolithe*

Sur la coupe d'otolithe, après polissage et brûlage, nous observons, autour du centre de l'otolithe, une zone opaque de croissance active qui constitue le nucléus. Les dimensions de ce nucléus sont d'autant plus importantes que la période entre la date de naissance de l'individu et la première époque de croissance lente, est plus étendue. Le nucléus correspond à l'aire centrale qui a été définie par Wiedeman-Smith (1968) comme caractéristique des individus du groupe d'âge 0.

Cette zone centrale présente un nombre variable (2 à 6) de couches opaques séparées par des anneaux transparents très minces. Pannella (1973) a étudié les modalités de formation de ces couches à l'aide du microscope électronique. Il a trouvé que la

partie centrale de l'otolithe est caractérisée par la présence d'un groupement de plusieurs zones étroites formées semi-mensuellement, mensuellement ou même bi-mensuellement. Il a constaté également que ces couches sont formées sous l'influence de la lune. Ainsi l'ensemble des anneaux de faible épaisseur que nous observons dans la zone centrale de l'otolithe de merlu ne constitue qu'un seul anneau annuel correspondant au groupe d'âge 0. L'influence de la lune sur la formation du nucléus chez les jeunes merlus, provient du fait que ces individus vivent au début dans les couches superficielles de l'eau. En effet, Belloc (1929), étudiant le développement du merlu, depuis l'œuf jusqu'à l'adulte, constate que c'est à partir de 38 mm que les alevins abandonnent la vie pélagique et se rapprochent du fond. Pour notre part le plus petit merlu que nous avons étudié (6 cm de longueur) a été capturé au chalut.

Le diamètre du nucléus nous renseigne donc sur la date de naissance du poisson. Nous avons trouvé, pour les individus nés en hiver, une zone centrale large de  $2,914 \text{ mm} \pm 0,25$  ( $n = 179$  otolithes) et pour ceux nés en été, une largeur de  $1,625 \pm 0,15$  ( $n = 30$  individus). Ces individus auront respectivement à la fin de décembre de la même année de naissance 17 cm et 10 cm de taille.

#### *Lecture des anneaux suivants*

Sur une coupe transversale nous pouvons déterminer les anneaux qui suivent la zone centrale et qui constituent en principe des anneaux annuels. Toutefois nous remarquons, chez quelques individus, l'apparition d'un dédoublement, aussi bien des anneaux opaques que des anneaux transparents, qui permet la formation à partir de chaque anneau de deux anneaux moins importants séparés d'un intervalle mince. Ce phénomène qui a été aussi constaté par Dupont (1972) semble dû, soit à un mauvais départ de la croissance active, soit à un rétablissement momentané, pendant la période de croissance lente, des conditions favorables de croissance active.

Pour les premières années de vie de l'espèce, nous avons remarqué que chez les individus se reproduisant en hiver, principale période de reproduction qui coïncide avec la période de croissance lente, il y a formation sur l'otolithe d'une zone moins large que chez les individus se reproduisant au printemps. En effet, chez ces derniers (femelle de taille supérieure à 40 cm et mâle de longueur

supérieure à 35 cm) la période de croissance lente est plus importante (saison hivernale et période de reproduction printanière). Pour les individus se reproduisant en été, nous observons sur les coupes d'otolithes la formation d'anneau double : un correspondant à une première période de croissance active allant de février à juin, et un pour une deuxième période de croissance active allant d'août à fin octobre.

A partir de la cinquième année les anneaux de croissance deviennent plus étroits et apparaissent sur une coupe sous la forme de fines stries noirâtres se détachant sur une surface brune.

Nous avons effectué les mensurations des diamètres des différents anneaux annuels observés sur une coupe d'otolithe (un anneau annuel est égal à la somme de l'anneau de croissance active et de celui de croissance lente). Nous présentons ci-après les résultats obtenus :

Numéro de l'anneau	Diamètre moyen (en mm)	Effectif étudié
1 <sup>er</sup>	2,815	209
2 <sup>e</sup>	3,940	191
3 <sup>e</sup>	4,840	126
4 <sup>e</sup>	5,740	84
5 <sup>e</sup>	6,415	36
6 <sup>e</sup>	7,090	21
7 <sup>e</sup>	7,540	14
8 <sup>e</sup>	7,900	5
9 <sup>e</sup>	8,260	4
10 <sup>e</sup>	8,530	2
11 <sup>e</sup>	8,665	1

#### *Mode de formation des anneaux*

Dans le but de préciser la périodicité de la formation des anneaux sur l'otolithe, nous avons étudié d'une manière régulière la nature et l'importance de la bordure périphérique de l'otolithe. Cette bordure apparaît opaque ou transparente sur l'otolithe entier, rougeâtre ou brune sur les coupes après brûlage. Généralement la zone opaque commence à se déposer à partir du mois de

février aux extrémités antérieures et postérieures et devient complète, sur tout le contour de l'otolithe, à la fin du mois d'octobre.

Cette périodicité dans la formation des anneaux de croissance active et lente (opaque et transparent) sur l'otolithe n'est pas régulière le long de la vie du poisson; elle dépend de l'époque de reproduction de l'individu et de son âge. Nous avons constaté chez le merlu se reproduisant en été, la formation sur la bordure de l'otolithe, d'une première zone opaque au cours des mois février à juin, et une deuxième zone opaque moins importante que la première pendant les mois de septembre à octobre. En dehors de ces deux périodes de croissance active il y a aussi formation de deux anneaux de croissance lente (transparents) sur la bordure marginale de l'otolithe.

Pour les individus se reproduisant en hiver, la zone de croissance rapide se forme complètement sur la bordure périphérique de l'otolithe au cours de la période de février à octobre, alors que pendant les mois de novembre, décembre et janvier se dépose une zone transparente due à une croissance lente du poisson.

Enfin, pour les individus se reproduisant au printemps, la zone opaque commence à se déposer à partir du début de mai pour se former complètement à la fin de septembre, la période d'octobre à avril constitue alors une période de croissance lente qui se manifeste sur la bordure de l'otolithe par la présence d'une importante zone transparente.

L'irrégularité dans la périodicité de formation des zones de croissance sur l'otolithe et l'importance relative de ces zones varient avec l'âge chez le merlu. Chez les plus âgés nous avons remarqué un retard de 1 à 2 mois dans la déposition des anneaux opaques par rapport aux plus jeunes merlus. Ainsi la zone opaque correspondant à la croissance active se forme, chez ce groupe d'individus âgés, pendant une période de 5 à 6 mois (allant de mai à septembre) alors que pendant le reste de l'année il y a formation d'une zone transparente de croissance lente.

En conclusion le dépôt opaque s'effectue généralement à partir de février jusqu'à la fin du mois d'octobre chez les jeunes individus et ceux se reproduisant en hiver. Il se réalise, par contre, pendant la période allant de fin avril à fin septembre chez les plus grands (femelles de taille supérieure à 40 cm et mâles de taille supérieure à 35 cm) et ceux se reproduisant au printemps; enfin pour le merlu se reproduisant en été l'anneau opaque se divise

en deux anneaux d'inégale importance, séparés par une zone de croissance lente, apparaissant respectivement pendant les périodes février-juin et septembre-octobre.

Nous schématisons cette périodicité de la formation des zones opaques dans la figure 2.



FIG. 2. — Périodicité dans la formation des zones de croissance du merlu du golfe de Tunis : (a) jeune merlu immature et jeune adulte se reproduisant en hiver; (b) grand merlu femelle de taille supérieure à 40 cm et mâle de taille supérieure à 35 cm, et grand merlu adulte se reproduisant au printemps; (c) merlu se reproduisant en été.

Saetersdal (1953) a présenté une comparaison des périodes de formation d'anneaux d'accroissement chez plusieurs espèces. Nous reproduisons cette comparaison à laquelle nous avons ajouté *Agonus cataphractus* étudié par Le Gall (1969) (fig. 3).



FIG. 3. — Périodicité dans la formation des zones de croissance des différentes espèces de poissons [d'après Saetersdal (1953) et Le Gall (1969)].

Nous constatons que d'après Hickling (1933) le merlu du nord-est de l'Atlantique présente une périodicité régulière dans la formation des anneaux opaques et transparents. Pendant la période de décembre à juillet il y a « croissance active » et pendant la période d'août à novembre il y a « croissance lente ». Ces décalages entre nos résultats et ceux de Hickling sont certainement dus aux conditions des milieux (température, salinité, nourriture) différentes dans les deux régions étudiées.

## DISCUSSION

La périodicité de la formation des anneaux de l'otolithe reflète un changement important dans le milieu où vit le poisson. Un grand nombre d'auteurs ont essayé de relier la formation des marques sur les écailles, les otolithes ou les structures osseuses avec l'action d'un ou plusieurs facteurs externes du milieu sur la biologie du poisson et par là sur la croissance. Parmi ces auteurs on peut citer : Reibisch (1899), Maier (1908), Graham (1928), D'Ancona (1937), Heldt (1943), Dannevig (1956) et Iris (1960). Le synchronisme de la formation des anneaux est dû à l'influence de facteurs externes, lesquels en atteignant un niveau optimal, déclenchent la croissance de l'individu. Ainsi Saetersdal (1953) et Dannevig (1956) lient la formation des zones de croissance à l'augmentation de la température avec toutefois un décalage dans le dépôt des zones opaques par rapport aux périodes optimales de température. Heldt (1943), Brown (1957), Paloheimo et Dickie (1966) étudient aussi les relations entre la croissance et les facteurs externes, ils pensent que la nourriture est le principal facteur externe agissant sur la formation des anneaux.

Quant aux facteurs internes, selon Rollefson (1933) et Nikolskij (1969) la maturation des produits sexuels est le facteur principal agissant sur la croissance.

Dans la région du golfe de Tunis, la température commence à augmenter à partir du mois de février pour atteindre, au mois d'août, un maximum à partir duquel, elle diminue jusqu'au mois de février.

Pour le facteur température nous avons constaté que le merlu adulte se concentre principalement pendant l'été, l'automne et

l'hiver dans les profondeurs supérieures à 100 m, les plus grands se tenant d'autant plus au large qu'ils sont plus âgés. Dans ces profondeurs l'amplitude des variations saisonnières de température est faible. C'est seulement au printemps, que la température, tout en étant encore faible, commence à augmenter.

Il y a donc une concordance apparente entre la période d'élévation de la température et la formation des anneaux sur l'otolithe; cependant nous pouvons dire que l'action de ce facteur sur la formation des anneaux n'est pas importante étant donné que l'amplitude de ses variations est faible. Par contre, pour les jeunes merlus qui se tiennent généralement dans les profondeurs où l'amplitude des variations saisonnières de température est importante, il y a concordance entre l'élévation de la température et la formation des anneaux sur l'otolithe avec une action évidente de ce facteur température sur la périodicité des anneaux.

En ce qui concerne l'alimentation, le merlu est un grand carnassier; il se nourrit d'espèces animales de taille inférieure à la sienne, qui cohabitent avec lui. Pourtant le facteur de condition (Kc), subit des variations saisonnières. En effet, il est peu important en hiver; augmente au début du printemps pour atteindre son maximum à la fin de cette saison; il diminue par la suite en été et s'améliore légèrement en automne.

Ce facteur de condition est donc faible en hiver, période qui correspond à la formation sur l'otolithe d'un anneau de croissance lente; il est en augmentation, à partir de cette saison ce qui correspond à la formation sur l'otolithe d'un anneau de croissance active. Il y a donc concordance entre la formation des anneaux sur l'otolithe et les variations du facteur de condition.

Cependant cette action de la nourriture sur la formation des anneaux ne semble pas être la seule à agir sur la croissance du merlu. En effet, il y a aussi les facteurs internes parmi lesquels la reproduction est le plus connu, comme ayant une action sur la croissance du poisson. Ainsi l'hiver, principale période de reproduction, coïncide avec la formation sur l'otolithe d'un anneau de croissance lente. Pour les individus se reproduisant en été, nous avons constaté la formation sur l'otolithe durant une année de deux anneaux de « croissance active » et deux anneaux de « croissance lente ». Parmi ces deux derniers le premier est hivernal et est dû aux facteurs : température basse et coefficient de condition fai-

ble; le deuxième anneau est estival et est dû aux facteurs : reproduction et coefficient de condition faible. Ainsi la périodicité dans la formation des anneaux est soumise à l'action combinée des trois facteurs : température, coefficient de condition et reproduction.

#### 1.1.4. RÉSULTATS ET ÉTABLISSEMENT DES CLÉS AGE-LONGUEUR

L'époque de ponte du merlu s'étale sur presque toute l'année; toutefois l'hiver constitue la principale saison de ponte, l'été étant secondaire. Les individus nés en janvier ont une taille de 17 cm au 31 décembre, alors que ceux nés en août ont 10 cm à la fin de l'année. Pour pallier à ces différences de taille, dues à l'étalement de la ponte, nous avons adopté la méthode proposée par Williams et Bedford (1973) qui consiste à utiliser le 1er janvier comme date de naissance de tous les individus (bien que cette date ne soit pas toujours la date véritable de la naissance pour certains poissons). Ainsi les individus nés au cours de la même année appartiennent au même groupe d'âge qui indique un nombre intégral d'années.

Pour l'établissement d'une clé âge-longueur nous allons prendre comme exemple les merlus capturés au cours de la sortie du 2 au 3 juillet 1971. Ce lot de merlu comprend 261 individus regroupés en classes de taille de 2 cm et répartis en 8 classes d'âge d'une année (tableau 1).

En considérant le 1er janvier comme date théorique de naissance du merlu, les individus nés en janvier 1971 et capturés en juillet de la même année sont âgés de 6 mois, leur taille moyenne est de 11,55 cm; leur nombre (54, soit 21 % du total) est relativement faible par rapport à celui des individus nés en 1970, ce qui est dû au fait qu'une grande partie des merlus dont la taille est inférieure à 11 cm échappe encore au chalut.

Les individus nés en 1970 qui ont une taille moyenne, au moment de la capture, de 20,15 cm, sont bien représentés dans les prises du chalut (97 individus, soit 37 % du lot étudié). A partir de cette taille le nombre d'individus capturés diminue avec l'augmentation de l'âge; le minimum est atteint avec un seul individu de 52 cm de taille appartenant au groupe d'âge VII. Cet âge cor-

TABLEAU 1

Clé âge - longueur du merlu échantillonné les 2-3 juillet 1971  
(les sexes sont regroupés)

Groupes d'âge  Taille en cm	0	I	II	III	IV	V	VI	VII	Total
	nés en 1971	nés en 1970	nés en 1969	nés en 1968	nés en 1967	nés en 1966	nés en 1965	nés en 1964	
8	5								5
10	19								19
12	17								17
14	9	7							16
16	4	10	1						15
18		16	—						16
20		21	1						22
22		25	2						27
24		12	3						15
26		5	8	1					14
28		1	15	2					18
30			12	1					13
32			5	2	2				9
34				5	1				6
36				8	—				8
38				7	2				9
40				3	5				8
42					7	1			8
44					4	4			8
46						3	1		4
48						1	1		2
50							1		1
52								1	1
Moyenne . .	11,55	20,15	27,65	35,17	40,19	44,89	48,0	52,0	
Fréquence ..	54	97	47	29	21	9	3	1	261
% . . . . .	21	37	18	11	08	03	01	0,4	100

respond à une date de naissance approximative fixée au 1er janvier 1964.

## 1.2. LECTURE DE L'ÂGE A PARTIR DES ÉCAILLES

Le merlu possède une peau fine dépourvue d'écailles sauf entre la ligne latérale et les nageoires pectorales. Ces écailles sont petites et transparentes; elles présentent une succession uniforme de stries concentriques.

Afin de pouvoir comparer nos résultats avec ceux de Belloc (1929) qui a étudié la croissance du merlu provenant des côtes tunisiennes à partir des écailles, nous avons vainement cherché à utiliser ce matériel pour la détermination de l'âge; l'uniformité de la formation des stries sur les écailles a rendu impossible toute lecture précise de l'âge. Pourtant les écailles prélevées au-dessus de la nageoire pectorale et ailleurs ont été préparées et étudiées suivant la méthode décrite par Belloc (1929) et suivant celles décrites par Vibert et Lagler (1961), Ghéno et Le Guen (1968), Holden et Raitt (1974). Les résultats ont été toujours négatifs ou insuffisants; en effet, nous n'avons pas pu déceler les structures laissant prévoir l'âge du poisson, et même, si dans certains cas, elles semblent exister, elles ne sont pas uniformes sur tout le contour de l'écaille. Les résultats négatifs de Heldt (1952) et Matta (1956) sur ce même matériel confirment ces difficultés.

## 2. MÉTHODE INDIRECTE — MÉTHODE DE PETERSEN

Cette méthode décrite par Petersen (1892) consiste à rechercher les modes successifs dans la distribution des tailles. Elle est applicable chaque fois que la ponte est groupée en une ou plusieurs périodes relativement courtes ou que la fréquence des pontes présente un ou plusieurs maximums bien nets chaque année. Ce dernier cas s'applique au merlu qui présente une ponte principale en hiver et une secondaire en été (avec toutefois une saison préférentielle au printemps pour les individus de grande taille). D'après Graham (1928), c'est Maier (1908) qui a été le premier à appliquer cette méthode sur l'espèce *Pleuronectes platessa*. Sur le merlu méditerranéen elle a été utilisée principalement par Figueras (1967), Zupanovic (1968) et Pichot (1973).

## 2.1. DISTRIBUTION DES TAILLES : ÉCHANTILLONNAGE

Nous avons procédé au cours des années 1970 à 1974, à un échantillonnage biologique du merlu débarqué par les chalutiers de commerce dans le port de La Goulette et provenant de la région nord-est et du golfe de Tunis. Nous avons mesuré au total 15 982 merlus au cours des différents mois dans ce port. Les distributions des tailles et leurs fréquences (fig. 4) sont, dans tous les cas, polymodales. Nous avons pu définir les différents modes et décomposer cette répartition en une série de distributions unimodales grâce à la méthode des maximums successifs démontrée par Ghéno et Le Guen (1968). Quatre modes apparaissent alors plus ou moins distinctement et d'une manière irrégulière selon les mois; nous remarquons aussi l'absence dans ces distributions, des individus de taille supérieure à 39 cm qui peuplent les profondeurs supérieures à 200 m (non exploitées par les chalutiers de commerce).

Pendant les mois de mars, avril et mai, les proportions entre les différentes tailles sont perturbées, ce qui est dû, soit à une disparition d'une catégorie déterminée de taille des zones de pêche, soit à un recrutement dans les lieux d'une nouvelle catégorie.

## 2.2. ANALYSE DES RÉSULTATS

Les jeunes merlus qui commencent à être capturés en juin, par les chalutiers du port de La Goulette se regroupent autour d'un mode correspondant à 11 cm environ (fig. 4); ce mode devient plus important à partir du mois de juillet (taille de 12 cm). En suivant l'évolution de ce mode dans le temps nous constatons qu'il atteint 17 cm en décembre de la même année. Nous remarquons aussi la présence d'un deuxième mode, autour de la taille de 21 cm, dans les prises de merlu débarquées en juillet; ces individus formeront au mois de décembre qui suit le mode de 26 cm. Nous observons aussi, dans les prises de juillet, un troisième mode à la taille de 29,5 cm; les individus formant ce dernier mode auront 33,5 cm de longueur en décembre. Un quatrième mode, qui n'est pas représenté dans les captures de juillet, existe, mais en quantité relativement faible par rapport aux autres modes, pendant certains mois; nous trouvons par exemple ce mode à la taille de 39 cm pendant le mois de janvier.

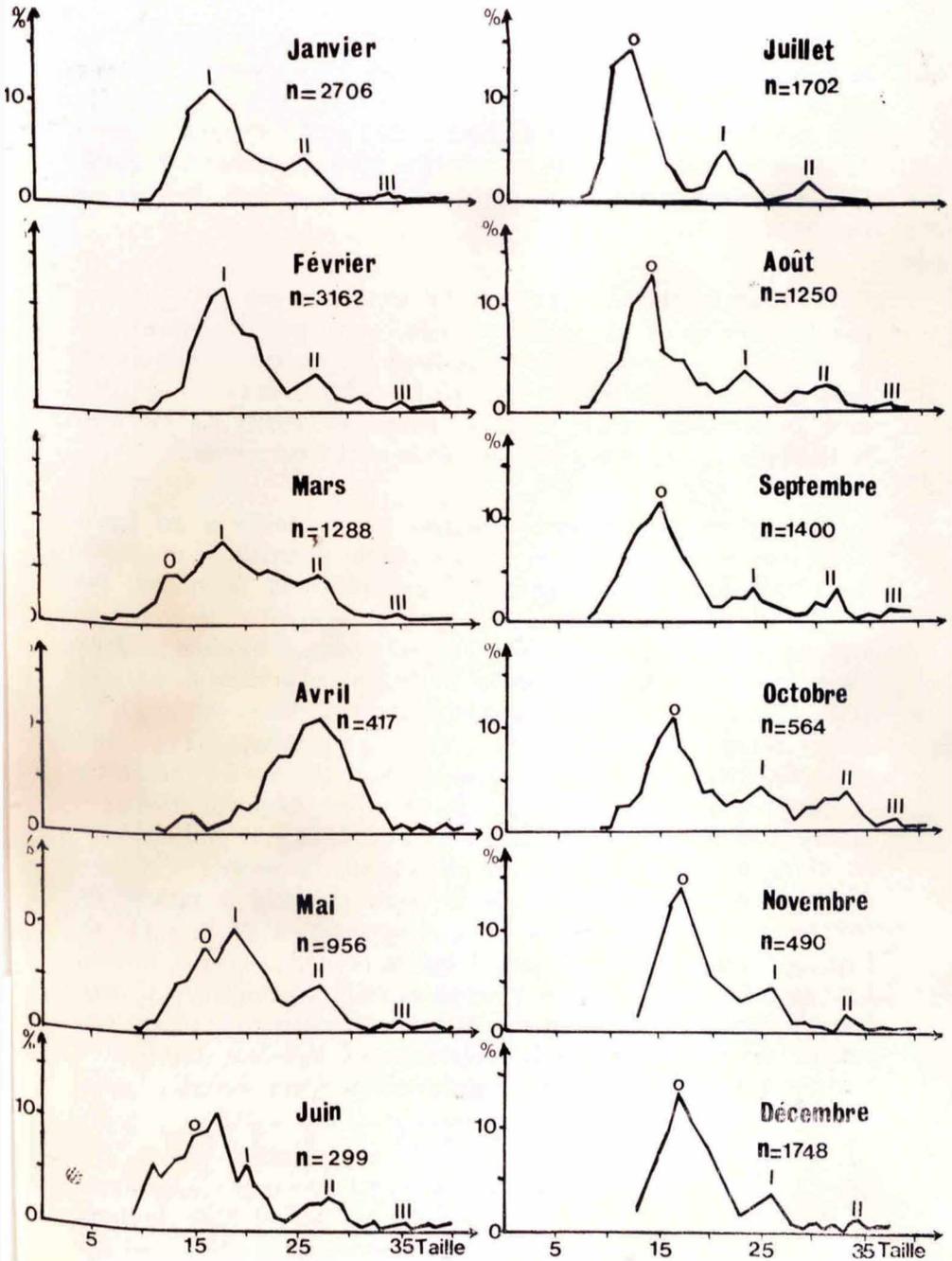


FIG. 4. — Histogrammes mensuels, longueur — fréquence du merlu débarqué dans le port de La Goulette.

Ainsi à partir de cette évolution mensuelle des tailles du merlu débarqué nous constatons que les plus jeunes merlus capturés en décembre, se regroupent autour de la taille de 17 cm; ces mêmes individus atteignent en décembre de l'année d'après, la taille de 26 cm et en décembre de la troisième année la taille de 33,5 cm; à la quatrième année, il est probable qu'ils auront 39 cm de longueur.

Si nous considérons que la taille de 17 cm est celle atteinte par le merlu dans sa première année, nous pouvons déterminer le rythme de croissance annuel pendant les quatre premières années de vie de cette espèce (fig. 5); ce rythme sera : 17 cm pendant la première année, 9 cm la deuxième année, 7,5 cm pour la troisième année et 5,5 cm durant la quatrième année.

Le rythme de croissance mensuel et saisonnier a pu également être déterminé d'après l'étude de la distribution mensuelle des tailles. Les individus âgés d'un an présentent un rythme saisonnier variable de croissance en longueur; en effet, si nous considérons que la naissance a lieu en hiver, nous constatons que les jeunes merlus atteignent la taille de 11 cm au printemps suivant; ils atteindront 14 cm en août (augmentation de 3 cm en été) et 17 cm en novembre (augmentation de 3 cm en automne). Les individus âgés de 2 ans ont une augmentation saisonnière différente, en effet, en hiver l'augmentation de taille est de 1 cm (février : 18 cm), elle est aussi au printemps de 1 cm (mai : 19 cm), de 4 cm en été (août : 23 cm) et de 3 cm en automne (novembre : 26 cm). Au cours de la troisième année le merlu présente le rythme de croissance saisonnier suivant : une augmentation de la taille de 1 cm en hiver (février : 27 cm), 1 cm au printemps (mai : 28 cm), 3 cm en été (août : 31 cm) et 2 cm en automne (novembre : 33 cm). Pour la quatrième année il est difficile de suivre le rythme saisonnier de croissance, car la présence des individus formant le quatrième mode se manifeste seulement pendant certains mois.

En conclusion, l'étude indirecte de la croissance par la méthode de Petersen montre que cette espèce a une croissance rapide au début de sa vie; cette croissance diminue quand l'âge du poisson augmente. Elle se manifeste principalement en été et en automne, par contre elle est relativement faible pendant l'hiver et le printemps.

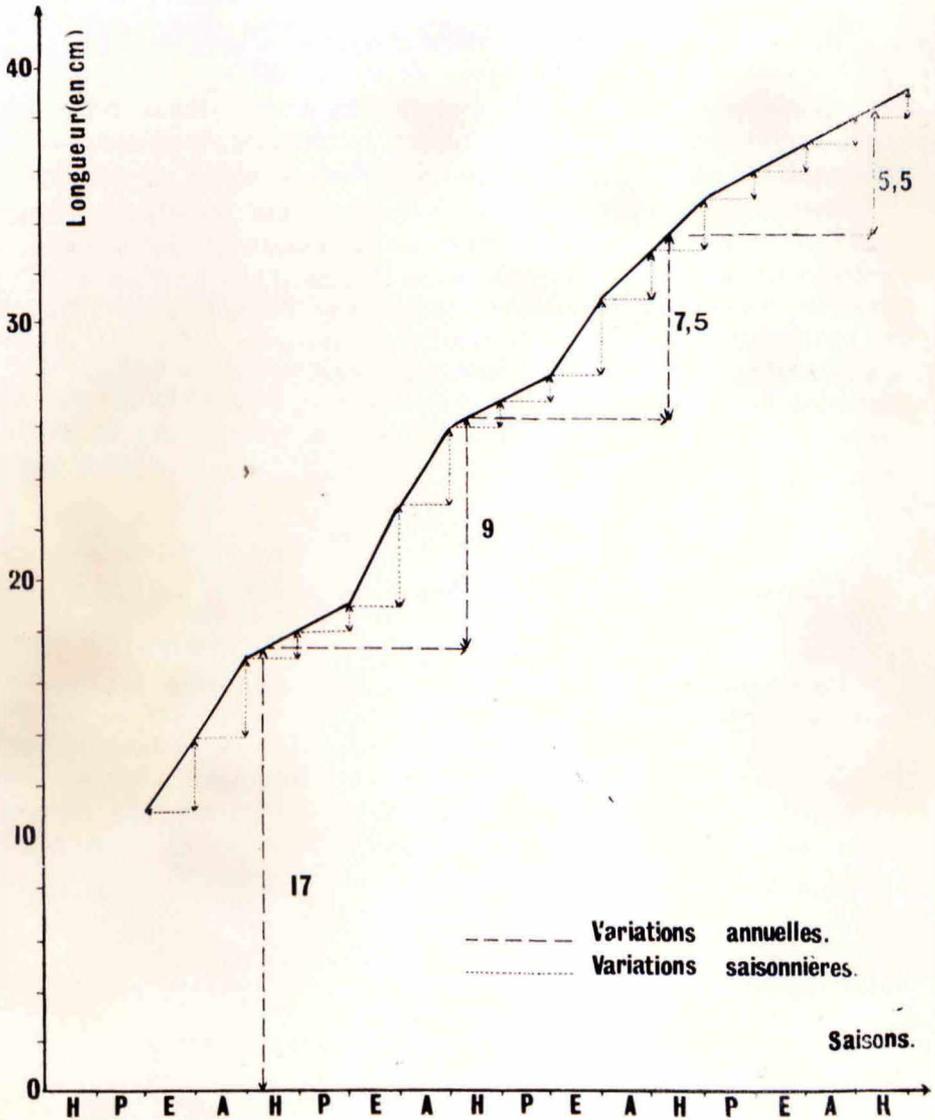


FIG. 5. — Variations du rythme de croissance au cours des quatre premières années de vie du merlu.

### 3. COMPARAISON DES RÉSULTATS OBTENUS PAR L'OTOLITHOMÉTRIE ET PAR LA MÉTHODE DE PETERSEN

Nous avons comparé les tailles moyennes déterminées par la méthode otolithométrique à partir de la clé âge-longueur établie sur un échantillon de merlus capturés les 2 et 3 juillet 1971, à celles correspondantes déterminées par la méthode de distribution des tailles pour le mois de juillet de la même année au port de La Goulette. Les distributions des individus dans les deux méthodes sont normales du moins pour les spécimens de petite taille correspondant au premier mode et au groupe d'âge 0; il est alors possible d'appliquer la méthode décrite par Lamotte (1967) dans la comparaison des deux moyennes. Cette méthode consiste à calculer, les variations standard des deux moyennes  $m_1$  et  $m_2$  par la méthode des moindres carrés :

$$S^2_{m_1} = \frac{(x - m_1)^2}{n_1 (n_1 - 1)} \quad \text{et} \quad S^2_{m_2} = \frac{(x - m_2)^2}{n_2 (n_2 - 1)}$$

L'erreur standard de la différence des moyennes est égale :

$$Sd = \sqrt{S^2_{m_1} + S^2_{m_2}}$$

Le rapport de la différence des moyennes à son erreur standard nous donne le  $t$  observé :

$$t = \frac{m_1 - m_2}{Sd}$$

Pour le groupe d'âge 0 et le premier mode, cette valeur ( $t$ ) observée est très supérieure au seuil correspondant pour un degré de sécurité de 95 %, ce qui prouve que les deux échantillons analysés par les deux méthodes proviennent de la même population.

Nous pouvons alors faire correspondre le groupe d'âge 0 (déterminé par la méthode otolithométrique), au premier mode (déterminé par la méthode de Petersen), ce qui permet les autres correspondances entre le deuxième mode et le groupe d'âge I, le troisième mode et le groupe d'âge II, et éventuellement le quatrième mode et le groupe d'âge III.

En conclusion nous pouvons noter que les différentes techniques, appliquées antérieurement par de nombreux auteurs pour la

lecture de l'âge de merlu, montrent les difficultés qu'on rencontre pour la détermination de l'âge de cette espèce. Aussi avons-nous combiné la méthode directe avec l'utilisation des otolithes entiers et en coupe et la méthode indirecte utilisant des statistiques de capture.

Ces méthodes nous ont permis de déterminer l'âge des individus de cette espèce et d'établir des clés âge-longueur pour l'ensemble du merlu sans distinction de sexe, pour les femelles, et pour les mâles.

#### 4. CROISSANCE PROPREMENT DITE

Pour définir la croissance du merlu durant toute sa vie ainsi que son rythme annuel de croissance, il faut déterminer les paramètres de croissance qui lient l'âge du poisson à sa longueur ou à son poids.

##### 4.1. CLÉ AGE-LONGUEUR POUR L'ENSEMBLE DU MERLU

Il existe beaucoup de méthodes qui permettent d'obtenir, à partir des lectures sur les écailles, les otolithes ou les structures osseuses (vertèbres), les accroissements annuels nécessaires au calcul des paramètres de l'équation de Von Bertalanffy. La méthode par rétro-calcul ou back-calculation a été utilisée par Dahl (1909, 1911) et Lea (1910, 1911) sur les écailles; sur les otolithes nous pouvons citer les études sur le merlu de Bagenal (1954) et Reay (1972). Ainsi, connaissant la longueur du poisson à la capture, le diamètre de la coupe d'otolithe et celui des différents anneaux composant l'otolithe, nous pouvons en déduire par simple règle de trois les longueurs du poisson correspondant aux divers anneaux. Avec cette méthode nous avons également pu établir les clés âge-longueur de l'ensemble des merlus sans distinction de sexe (tableau 2), des femelles et des mâles séparés.

Pour évaluer l'accroissement saisonnier d'une classe d'âge au sein d'une année, nous avons aussi utilisé les distributions mensuelles des tailles des apports commerciaux du port de La Goulette depuis 1970 jusqu'à 1974.

Ces méthodes de distribution de tailles, de détermination d'âge à partir des otolithes et l'attribution d'une date de naissance com-

TABLEAU 2

Clé âge - longueur du merlu échantillonné en 1971  
(les sexes sont regroupés) (n = 1 455)

Taille en cm	Groupes d'âge									Total
	0	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
8	16									16
10	28									28
12	37									37
14	45	6								51
16	62	12	2							76
18	70	13	1							84
20	41	36	8							85
22	10	60	9	1						80
24		84	7	1						92
26		78	12	3						93
28		44	41	8	1					94
30		8	80	13	2					103
32			75	16	1					92
34			64	25	2					91
36			17	42	4	1				63
38				55	5	6				61
40				11	23	8				40
42					46	13	2			54
44					27	41	6			42
46						23	15	3		47
48							20	8		41
50							7	17		28
52								10	13	24
54								2	8	23
56										10
Moyenne . .	15,45	23,65	30,46	36,10	41,10	45,38	49,00	52,00	54,7	
Fréquence ..	309	341	316	175	111	92	50	40	21	1 455

mune pour l'ensemble des individus formant un groupe d'âge, permettent de tracer la vie de la population de merlu, mais elles ne permettent d'envisager isolément, ni la croissance spécifique de chacune des classes d'âge représentées, ni l'influence du milieu pour une saison particulière. Aussi présentons-nous la croissance de toute la population évoluant normalement dans le temps, sans tenir compte des cas particuliers.

#### 4.2. COURBES DE CROISSANCE DE L'ENSEMBLE DE MERLU SANS DISTINCTION DE SEXE

Pour déterminer les fonctions de croissance  $L = f(t)$  (longueur en fonction du temps) ou  $t = g(l)$  (âge en fonction de la taille) nous nous sommes basés sur les échantillons d'otolithes ( $n = 1\ 455$ ) collectés pendant l'année 1971. Nous avons pu classer ces individus en neuf classes d'âge, étant donné que les individus nés pendant la même année appartiennent au même groupe d'âge. Les tailles moyennes des différentes classes d'âge sont calculées pour établir la clé âge-longueur; c'est à partir de cette clé que nous avons pu établir la courbe de croissance suivant la méthode des moindres carrés et déterminer les paramètres  $L_{\infty}$ ,  $k$  et  $t_{\sigma}$ . Pour l'ensemble des individus, sans distinction de sexe, les paramètres de l'équation de croissance sont :  $L_{\infty} = 69,5$  cm et  $k = 0,176$  (fig. 6a); le temps  $t_{\sigma}$  qui correspond au temps nécessaire pour ramener la taille du poisson à la longueur  $l = 0$  pour  $t = 0$  a été déterminé graphiquement en portant en abscisse le temps et en ordonnée  $\text{Log}(L_{\infty} - lt)$  (fig. 6b)

Le point d'ordonnée  $\text{Log } L_{\infty}$  a pour abscisse  $t = (t_{\sigma}) = -0,60$  année. Les paramètres de l'équation de Von Bertalanffy étant ainsi déterminés, cette équation s'écrit :

$$lt = 69,5 [1 - e^{-0,176 (+ 0,60)}]$$

L'équation donnant l'âge de l'individu connaissant sa longueur peut s'écrire (fig. 7) :

$$t = t_{\sigma} - \frac{1}{k} \text{Log} \frac{(L_{\infty} - lt)}{L_{\infty}}$$

$$t = -0,60 - \frac{1}{0,176} \text{Log} \frac{(69,5 - lt)}{69,5}$$

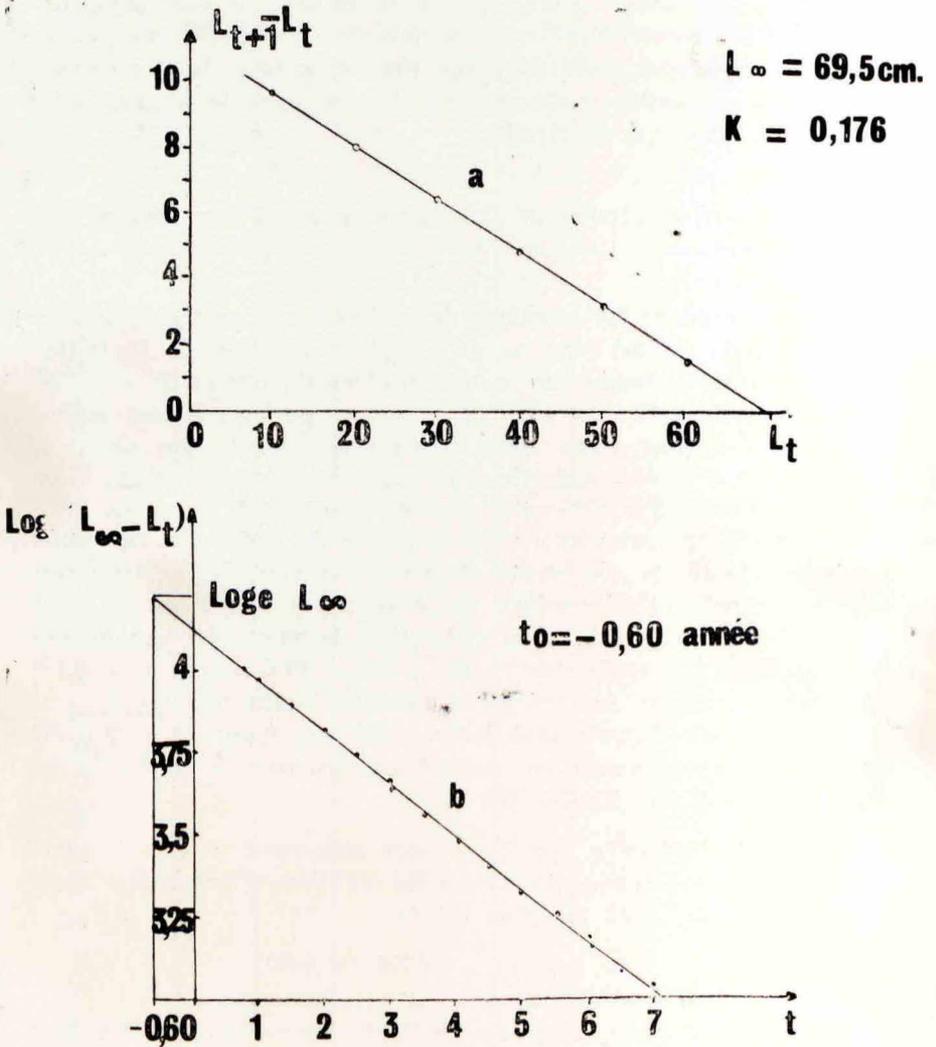


FIG. 6. — Estimation graphique des param\u00e8tres de la courbe de croissance de Von Bertalanffy (1938) pour l'ensemble des merlus sans distinction de sexe : (a) estimation des param\u00e8tres  $L_\infty$  et  $k$ ; (b) estimation du param\u00e8tre  $t_0$ .

4.3. COMPARAISON DE LA CROISSANCE CHEZ LES MALES ET CHEZ LES FEMELLES

Les données de croissance se rapportent aux groupes d'âge compris entre 1 an et 6 ans. Nous avons alors calculé la taille moyenne pour chaque année et déterminé les paramètres de croissance en longueur chez les femelles et chez les mâles. Le tableau 3 nous indique pour un même âge, la différence entre les tailles des individus des deux sexes; cette différence est faible pour les jeunes individus âgés de moins de 3 ans, à partir de cet âge elle augmente pour atteindre 4,60 cm à la sixième année. La plus grande femelle capturée dans la région du golfe de Tunis a 60 cm, soit l'âge de 11 ans et le plus grand mâle 45 cm, soit l'âge de 7 ans.

TABLEAU 3

**Comparaison des tailles moyennes pour une même classe d'âge entre les femelles et les mâles pour 333 femelles et 312 mâles**

Age en années	Femelles		Mâles		Δ 1	Erreur Standard	t
	Taille moyenne	Effectif	Taille moyenne	Effectif			
1	17,40	42	17,10	30	0,30	0,16	1,9
2	24,12	128	23,50	131	0,62	0,13	4,8
3	32,05	83	29,20	82	2,85	0,34	8,4
4	37,50	59	34,80	49	2,70	0,36	7,5
5	42,00	13	38,65	13	3,35	0,40	8,4
6	46,10	8	41,50	7	4,60	0,63	7,3

Les paramètres des courbes de croissance des femelles et des mâles figurent ci-après :

E = Ensemble des individus;	F = Femelles;	M = Mâles
Nombre de couples = n (classes d'âge-longueur)	E = 9 F = 6 M = 6	
Coefficients angulaires — $(1 - e^{-k})$	E = -0,1615 F = -0,1448 M = -0,173	
Ecarts types $\sigma_x$ $\sigma_y$	$\sigma_x$ $\sigma_y$ E = 11,8    1,91 F = 9,27    1,59 M = 7,94    1,47	
Sécurité des coefficients de régression et de corrélation, P, r, b	P            r            b E -22,5    -0,997    +11,225 F -12,4    -0,84     +10,589 M -10,9    -0,93     +10,258	
Equations de régression	E $y = -0,1615 x + 11,225$ F $y = -0,1448 x + 10,589$ M $y = -0,173 x + 10,258$	
Paramètres de croissance $L_\infty$ , k, $t_\sigma$	$L_\infty$ k $t_\sigma$ E 69,5 cm    0,176      -0,60 an F 73 cm      0,156      -0,80 an M 59,3 cm    0,19       -0,85 an	
Equations de croissance	E $lt = 69,5 (1 - e^{-0,176 (t+0,60)})$ F $lt = 73 (1 - e^{-0,156 (t+0,8)})$ M $lt = 59,3 (1 - e^{-0,19 (t+0,85)})$	

Ainsi pour les femelles nous avons trouvé  $L_\infty = 73$  cm,  $k = 0,156$  et  $t_\sigma = -0,8$  année; par contre pour les mâles, ces paramètres sont :  $L_\infty = 59,3$  cm,  $k = 0,19$  et  $t_\sigma = -0,85$  année. L'allure des deux courbes de croissance chez les mâles et chez les femelles montre que les femelles (fig. 7) ont donc une croissance plus importante que les mâles; cette différence ne se manifeste d'une manière significative qu'à partir de la troisième année avec une valeur de 2,85 cm pour atteindre 13,7 cm à l'âge maximum théorique.

#### 4.4. DISCUSSION

##### *Croissance du merlu atlantique*

L'importance du merlu dans les apports des chalutiers pêchant dans l'Atlantique a déterminé l'étude de la biologie de ce poisson,

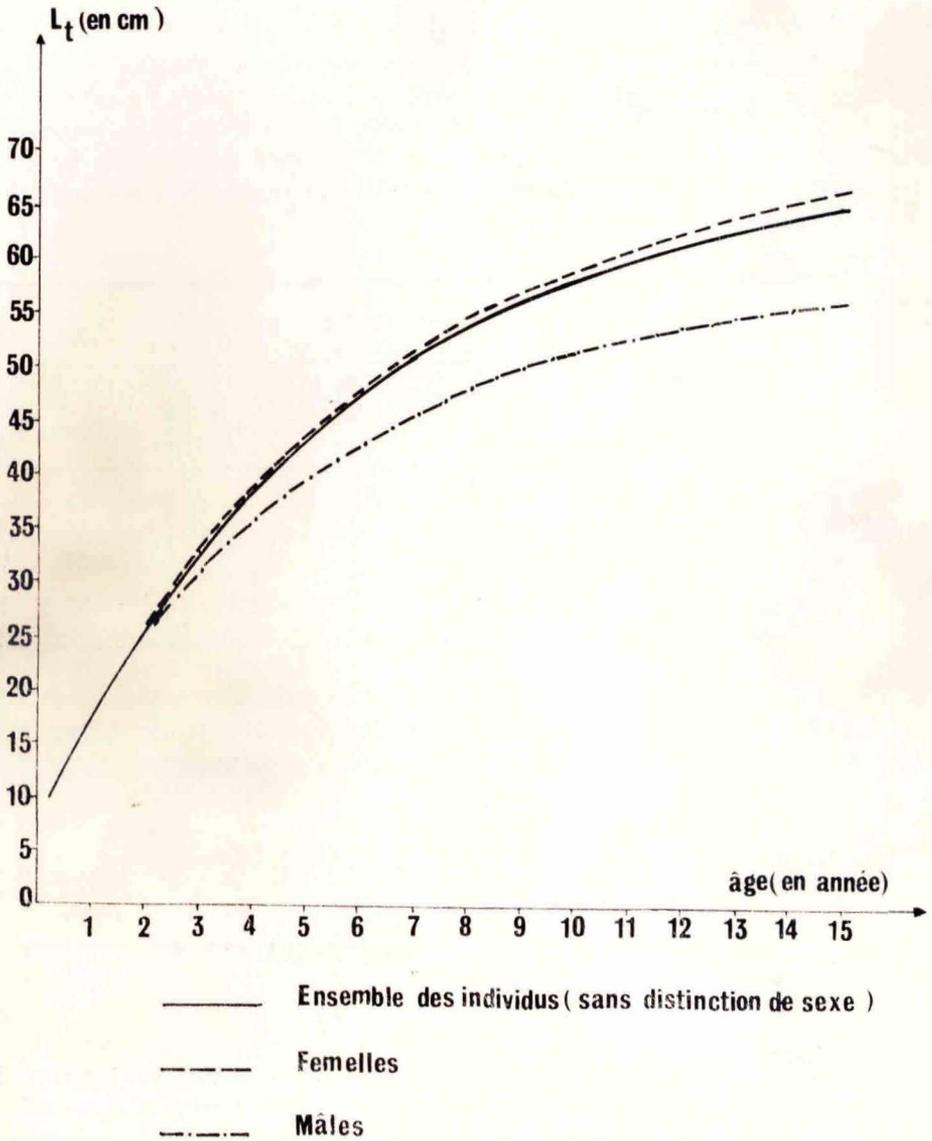


FIG. 7. — Courbes de croissance linéaire du merlu.

et en particulier de sa croissance, par plusieurs chercheurs. Ainsi Birtwistle et Lewis (1924) ont établi la clé âge-longueur suivante du merlu pêché dans la région de Man à l'est de l'Irlande :

Age (en années) .. . . . . .	1	2	3	4	5
Longueur (en cm) .. . . . . .	20,3	37,5	54,0	72,5	64,6

Belloc (1929) a présenté une étude comparative de la croissance de cette espèce peuplant les eaux atlantiques marocaines, le golfe de Gascogne, l'Irlande et la mer Méditerranée. Ses résultats longueur-âge figurent ci-après :

Age (en années)	Longueur (en cm) du merlu			
	du Maroc	du golfe de Gascogne	de l'Irlande	de la Méditerranée
3	35	31	—	14
8	78	71	65	30
13	87	82	75	36

Hickling (1933), étudiant la croissance de *Merluccius merluccius* provenant du sud-ouest d'Irlande et du sud-ouest de l'Ecosse, a établi les relations âge-longueur pour les deux populations.

Sud-Ouest de l'Irlande :

Groupes d'âge	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
Taille en cm	20,9	25,6	34,6	42,1	50,9	59,8	67,9	74,1	81,2	86,6	82,9	97,0

Sud-Ouest de l'Ecosse :

Groupes d'âge	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Taille en cm	19,6	25,4	35,1	43,2	51,4	63,4	68,0	72,9

Bagenal (1954), continuant l'étude de la croissance du merlu au nord-ouest de l'Ecosse détermine l'âge de cette espèce en fonction de la longueur :

Groupes d'âge	0	I	II	III	IV
Taille en cm	13,5	32,7	51,8	66,5	76,0

Enfin dans les eaux atlantiques marocaines, Maurin (1954) dresse un tableau reliant l'âge à la taille moyenne du merlu de cette région :

Groupes d'âge	0	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Taille en cm	10	13/14	20	30/31	36	46	59	71	81	—

A part Birtwistle et Lewis (1924) et Belloc (1929), qui ont déterminé l'âge du merlu à partir des écailles, tous les autres auteurs ont utilisé les otolithes. Nous constatons, à partir de la comparaison de ces clés âge-longueur, la diversité des résultats.

Nous remarquons que la croissance du merlu est plus importante au sud qu'au nord de l'Atlantique, et qu'elle est d'autant plus faible que la latitude augmente. Cependant les résultats de Maurin (1954) montrent, que le merlu du Maroc (Atlantique sud) présente un rythme de croissance inférieur, tout au moins au début de la vie de l'espèce, à celui des individus de la mer d'Irlande (Atlantique nord); c'est seulement à partir du groupe d'âge VI que ce rythme augmente dans la région sud et dépasse celui des individus du même groupe d'âge de la région nord.

#### *Croissance du merlu méditerranéen.*

La figure 8 représente les courbes de croissance du merlu établies par des chercheurs étudiant la biologie de cette espèce en Méditerranée.

Belloc (1929), qui détermine l'âge à partir des écailles du merlu provenant des eaux tunisiennes, conclut que le merlu méditerranéen est une espèce naine (36 cm pour un individu âgé de 13 ans) relativement au merlu de l'Atlantique (80 cm pour un individu âgé aussi de 13 ans). Figueras (1955) trouve un rythme de croissance du merlu de Castellon (Espagne), supérieur à celui trouvé par Belloc dans les eaux tunisiennes (36 cm pour un individu du groupe d'âge IX). Quant aux résultats de Matta (1956) sur le merlu des

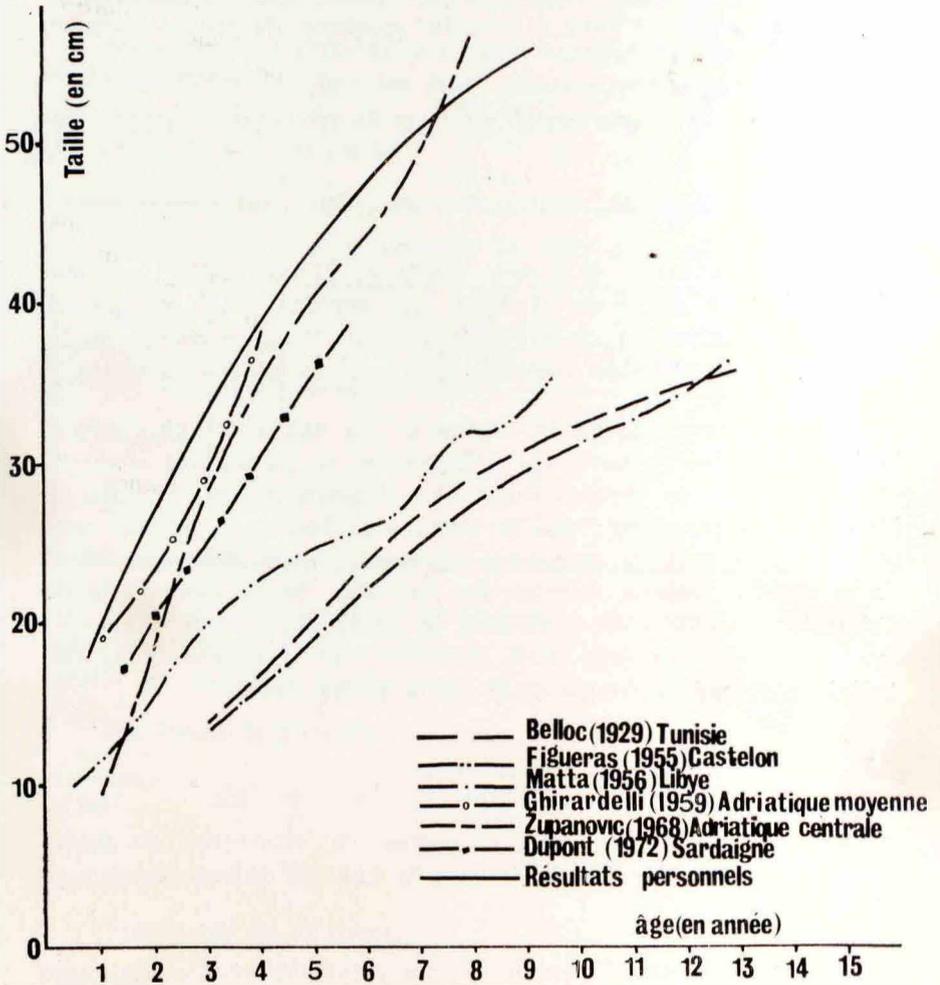


FIG. 8. — Courbes de croissance du merlu méditerranéen (ensemble des individus sans distinction de sexe). Comparaison des résultats des différents auteurs.

eaux libyennes, ils concordent avec ceux obtenus par Belloc sur le merlu tunisien avec cependant une légère différence de 2 cm pour les individus âgés de 8 ans (28 cm au lieu de 30 cm). Ghirardelli (1959) et Zupanovic (1968), étudiant la croissance de cette espèce dans l'Adriatique centrale trouvent un taux de croissance plus important que ceux déterminés par Belloc, Figueras et Matta. Enfin Dupont (1972) trouve, pour les merlus provenant des eaux de Sardaigne, une croissance se rapprochant beaucoup plus de celles établies par Zupanovic et Ghirardelli que de celles établies par les autres biologistes.

La courbe de croissance que nous avons déterminée pour le merlu de la région du golfe de Tunis diffère sensiblement de celles de Belloc, Figueras et Matta. Elle se rapproche de celle du merlu de l'Adriatique centrale. Cependant, Ghirardelli (1959) n'a étudié que les individus de taille inférieure à 38 cm qui sont âgés de 4 ans, alors que Zupanovic (1968) a déterminé les âges des individus compris entre 9 et 57 cm. Nous avons constaté que, pendant les deux premières années, la croissance du merlu du golfe de Tunis est légèrement supérieure à celle du merlu de l'Adriatique centrale et, qu'à partir de la troisième année, cette croissance devient égale dans les deux milieux.

En comparant les taux de croissance du merlu de l'Atlantique et de celui de la mer Méditerranée, pendant les premières années de vie, nous constatons qu'en Méditerranée le taux de croissance du merlu est égal ou même parfois supérieur à celui du merlu de l'Atlantique; à partir de la cinquième, ou au plus tard de la sixième année, ce taux de croissance devient sensiblement plus important en Atlantique (les grands spécimens dépassent 100 cm) qu'en Méditerranée et en particulier dans la région du golfe de Tunis (le plus grand individu capturé avait une taille de 60 cm).

La croissance est variable durant la vie de l'espèce; pour le merlu du golfe de Tunis la première année correspond à un taux de croissance de 17 cm, alors qu'à la neuvième année ce taux de croissance annuel n'est que de 2,7 cm. Belloc (1929) trouve que le merlu a une croissance rapide pendant les huit premières années et beaucoup moins après cet âge. Birtwistle et Lewis (1924) ainsi que Bagenal (1954) constatent que le taux de croissance du merlu est important au début de la vie de l'espèce et se réduit progressivement quand l'âge augmente. Hickling (1933) trouve un rythme de croissance annuel variable d'une année à une autre avec une diminution importante à partir de la septième année. Quant au

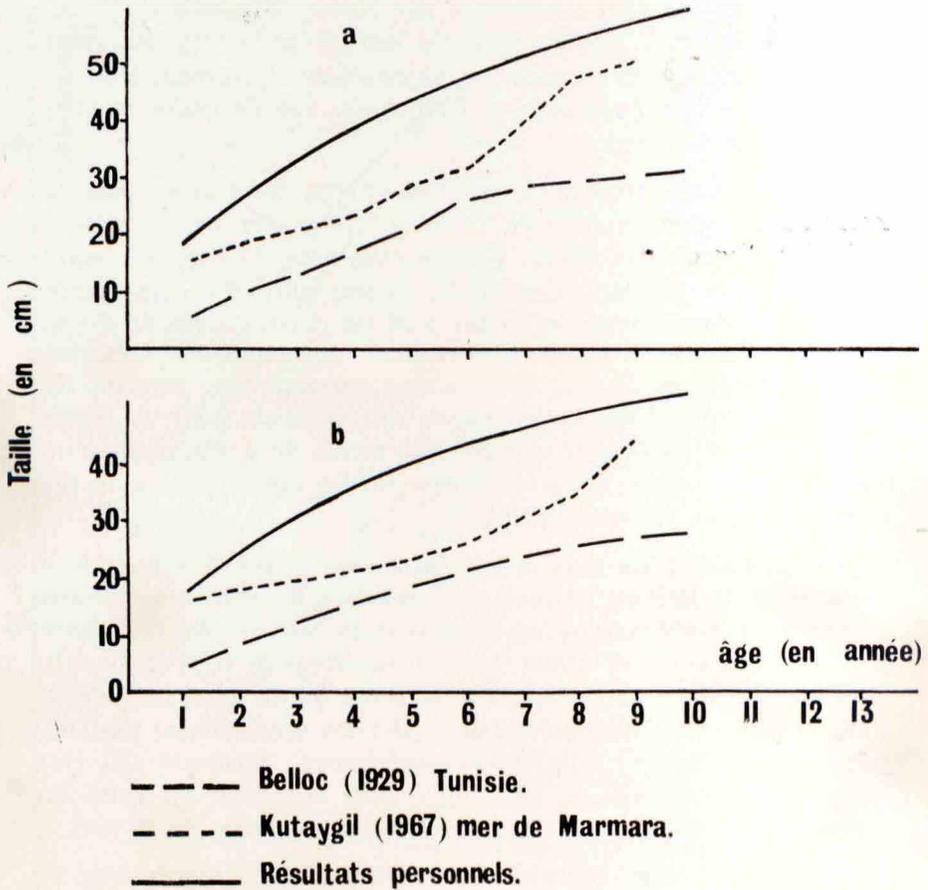


FIG. 9. — Courbes de croissance du merlu méditerranéen. Comparaison des résultats des différents auteurs pour : (a) les femelles; (b) les mâles.

merlu des côtes marocaines, Maurin (1954) montre que la croissance annuelle est faible au début de la vie, mais devient importante à partir de la sixième année (le taux maximal de croissance est atteint à la sixième année). Figueras (1955), Ghirardelli (1959), Zupanovic (1968) et Dupont (1972) trouvent un rythme de croissance annuel important au début de la vie de l'espèce et une réduction de ce rythme avec l'avance en âge; cependant Zupanovic (1968) pense que ce rythme s'améliore légèrement à partir de la sixième année.

Ainsi la croissance annuelle du merlu est importante au début de la vie de l'espèce et, en général, il y a réduction de cette croissance avec l'augmentation de l'âge. Cependant, le rythme de croissance chez les femelles (fig. 9a) n'est pas le même que chez les mâles (fig. 9b). En effet, les femelles ont une croissance plus rapide que celle des mâles; la différence qui apparaît à partir de la première année, est d'abord faible ( $\Delta l = 0,30$  cm), puis elle augmente par la suite pour devenir à la sixième année de 4,6 cm. Belloc (1929) et Kutaygil (1967) ont étudié séparément la croissance des merlus des deux sexes. Le premier auteur signale que chez le merlu de Tunisie la femelle croît un peu plus rapidement que le mâle avec une différence de 1 cm au début de la vie de l'espèce et de 3 cm à la dixième année. Par contre Kutaygil (1967) détermine, chez le merlu de la mer Noire, une grande différence dans la croissance entre les deux sexes; en effet, la femelle, à partir de la quatrième année, croît beaucoup plus rapidement que le mâle; la différence est de 5 cm à la cinquième année, de 12 cm à la huitième année et seulement de 6,5 cm à la neuvième année.

Nous avons trouvé, aussi bien pour les femelles que pour les mâles de merlu du golfe de Tunis, une croissance supérieure à celle déterminée par Belloc (1929) pour le merlu tunisien. Cette différence dans les résultats est probablement due aux différentes structures utilisées (écaille ou otolithe) pour la détermination de l'âge.

#### 4.5. CONCLUSION

Les courbes de croissance montrent que le merlu provenant de la région du golfe de Tunis a une croissance rapide qui est d'une part, supérieure à celle du merlu des côtes espagnoles, de la Sardaigne et des côtes libyennes et, d'autre part, égale à celle du merlu de l'Adriatique centrale. Elle est cependant inférieure à celle du merlu de l'Atlantique.

BIBLIOGRAPHIE

- BAGENAL T.B. (1954). — Growth rate of the hake, *Merluccius merluccius* L. in the Clyde and other scottish sea areas. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 33 (1) : 69-95.
- BELLOC G. (1923). — Note sur la croissance du merlu, variations ethniques et sexuelles. *Rapp. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 31 : 34-43.
- BELLOC G. (1929). — Etude monographique du merlu *Merluccius merluccius* L. (Ire partie). *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, 2 (2) : 153-199.
- BIRTWISTLE W. et LEWIS H.M (1924). — Hake investigations. *Rep. Lancash. Sea Fish. Lab.*, 33 : 36-56.
- BOUHLAL M. (1973). — Le merlu des côtes nord de la Tunisie : étude économique et biologique (reproduction et répartition bathymétrique). *Bull. Inst. Océanogr. Pêche, Salammbô*, 2 (4) : 579-603.
- BROWN M.E. (1957). — Experimental studies on growth in *The physiology of fishes* : 361-400. New-York : Academic Press.
- CHRISTENSEN J.M. (1964). — Burring of otoliths, a technique for age determination of soles and other fish. *J. Cons. perm. int. Expl. Mer*, 29 (1) : 73-81.
- DAHL K. (1909). — The assessment of age and growth in fish. *Int. Rev. Hydrobiol. Hydrogr.*, 2 (4-5) : 758-769.
- D'ANCONA U. (1937). — La croissance chez les animaux méditerranéens. *Rapp. Comm. int. Expl. Mer Médit.*, 10 : 173-224.
- DANNEVIG A. (1956). — The influence of temperature on the formation of zones in scales and otoliths of young cod. *Rep. Norw. Fish. mar. Invest.*, 11 (7) : 16 p.
- DUPONT E. (1972). — La valeur de la méthode otolithométrique pour la détermination de l'âge du merlu (*Merluccius merluccius*, Pisces, Gadidae) en Méditerranée. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 48 (1) : 15 p.
- FAO (1973). — Annuaire statistique des pêches. Captures et quantités débarquées, 36.
- FIGUERAS A. (1955). — Datos sobre la edad y crecimiento de la pescadilla (*Merluccius merluccius* L.) de Levante (sector de Catellon) determinados por medio de los otolitos. *Inv. Pesq.*, 1 : 73-86.
- FIGUERAS A. (1967). — Age et croissance du merlu (*Merluccius merluccius* L.) de la Méditerranée occidentale (Costa Brava, nord-est de l'Espagne). *Déb. Doc. techn Cons. gén. Pêches Médit.*, 8 : 161-171.
- GHENO H. et LE GUEN J.C. (1967). — Détermination de l'âge et croissance de *Sardinella eba* (Val.) dans la région de Pointe-Noire. *Cah. ORSTOM Océanogr.*, 6 (2) : 69-82.

- GHIRARDELLI E. (1959). — Contribution à la connaissance de la biologie du merlu (*Merluccius merluccius* L.) en moyenne Adriatique. *Déb. Doc. techn. Cons. gén. Pêches Méd.*, 5 : 489-494.
- GRAHAM M. (1928). — Studies of age determination in fish. 2. A Survey of the literature. *Fish. Inv.*, ser. 2, 11 (3) : 50 p.
- HELDT H. (1943). — Etudes sur le thon, la daurade et les muges. *Broch. Sta. océanogr. Salammbô*, 1 : 43 p.
- HICKLING C.F. (1933). — The natural history of the hake. 4. Age determination and the growth rate. *Fish. Inv.*, ser. 2, 13 : 120 p.
- HOLDEN M.J. et RAITT D.F.S. (1974). — Manuel de science halieutique. 2<sup>e</sup> partie. Méthodes de recherches sur les ressources et leur application. *Doc. tech. FAO Pêches*, 115, rév. 1 : 223 p.
- IRIS T. (1960). — The growth of the fish otolith. *J. Fac. Fish. Anim. Husband. Hiroshima Univ.*, 3 : 203-221.
- KUTAYGIL N. (1967). — Analyse préliminaire de l'âge de *Mullus barbatus* L. et *Merluccius merluccius* L. dans la mer de Marmara et de quelques poissons pélagiques de Turquie. *Déb. Doc. techn. Cons. gén. Pêches Médit.*, 8 : 361-383.
- LAMOTTE M. (1967). — *Initiation aux méthodes statistiques en biologie*. Paris, Masson. 144 p.
- LEA E. (1911). — A study on the growth of herrings. *Publ. Circ. Cons. int. Explor. Mer*, 61 : 35-57.
- LE GALL S. (1969). — Croissance d'un poisson téléostéen, l'*Agonus cataphactus* (Linné). Rapports avec le cycle sexuel et le cycle de l'activité thyroïdienne. *Vie et milieu (A)*, 20 : 153-234.
- LETACONNOUX R. (1951). — Considérations sur l'exploitation du stock de merlu depuis 1937. *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, 16 (1-4) : 72-89.
- MAIER A.N. (1908). — Beitrag zur Altersbestimmung der fische. 1. Allgemeine. Die Altersbestimmung nach der otolithen bei scholle und kabeljau Helgoland N.F., 8 (5).
- MATTA F. (1955). — Il merluzzo del Mediterraneo. Nota 2. *Boll. Pesca. Pisc. Idrobiol.*, 9 (1), (1954) : 5-29.
- MATTA F. (1956). — L'accrescimento del Merluzzo del Mediterraneo. *Boll. Pesca. Pisc. Idrobiol.*, 11 (1) : 31-36.
- MAURIN C. (1954). — Les merlus du Maroc et leur pêche. *Bull. Inst. pêches marit. Maroc*, 2 : 7-65.
- NIKOLSKII G.V. (1969). — *Theory of fish population dynamics as the biological background for rational exploitation and management of fishery resources*. Edinburgh : Oliver & Boyd. 323 p.

- PALOHEIMO J.E. and DICKIE L.M. (1966). — Food and growth of fishes. 3. Relations among food, body size and growth efficiency. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 23 (8) : 1209-1248.
- PANNELLA G. (1973). — Otolith growth patterns : an aid in age determination in temperate and tropical fishes in *the proceedings of an international symposium of the ageing of fish* : 28-29. Surrey : Unwin Brothers Ltd.
- PETERSEN C.G.J. (1892). — Papers on the biology of flat fishes. *Rep. Dan. bio. Sta.*, 4 : 390 p.
- PICHOT P. (1973). — Le merlu de Libye. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 21 (10) : 757-759.
- REAY P.J. (1972). — The seasonal pattern of otolith growth and its application to back calculation studies in *Ammodytes tobianus* L. *J. Cons. perm. int. Expl. Mer*, 34 (3) : 485-504.
- REIBICH J. (1899). — Über die Eizahl *Pleuronectes platessa* und die Alterbestimmung dieser form aus den otolithen. *Wiss. Meerestunters.*, 4 : 233-248.
- ROLLEFSEN G. (1933). — The otoliths of the cod. Preliminary report. *Rep. Norw. Fish. mar. Invest.*, 4 (3) : 14 p.
- SAETERSDAL G.S. (1953). — The haddock in Norwegian waters. 2. Methods in age and growth investigations. *Rep. Norw. Fish. mar. Invest.*, 10 (9) : 51 p.
- TROADEC J.P. (1971). — Biologie et dynamique d'un Scianidae ouest-africain *Pseudotolithus senegalensis* (V.) *Doc. scient. Centre Rech. océanogr. Abidjan*, 2 (3) : 225. p
- VIBERT R. et LAGLER K.F. (1961). — *Pêches continentales. Biologie et aménagement*. Paris : Dunod. 720 p.
- WIEDEMAN-SMITH S. (1968). — Otolith age reading by means of surface structure examination. *J. Cons. perm. int. Expl. Mer*, 32 (2) : 270-277.
- WILLIAMS T. and BEDFORD B.C. (1973). — The use of otoliths for age determination in *the proceedings of an international symposium of the Ageing of fishes* : 114-123. Surrey : Unwin Brothers Ltd.
- ZUPANOVIC S. (1968). — Study of hake (*Merluccius merluccius* L.). Biology and population dynamics in the central Adriatic. *Stud. Rev. gen. Fish. Coun. Médit.*, 32 : 24 p.

PLANCHE N° 1

Photographies et schémas d'otolithes entiers de merlu après meulage de la face interne de celui-ci. (Lot = Longueur de l'otolithe; Lp = Longueur du poisson).

- a) Lot = 3,2 mm; Lp = 6 cm.
- b — c) Lot = 7,2 mm; Lp = 15 cm. : b) âge = 2 ans +, la zone centrale est de faible dimension; c) âge = 1 an —, la zone centrale est importante.
- d) Lot = 9 mm; Lp = 19 cm; âge = 1 an —. Les anneaux minces transparents qu'on voit sur le côté dorsal ne constituent pas des anneaux annuels.
- e) Lot = 10 mm; Lp = 20 cm; âge = 2 ans +. L'ensemble des deux anneaux de la partie centrale forment un seul anneau annuel dédoublé.
- f) Lot = 11 mm; Lp = 23 cm; âge = 2 ans —. A part quelques anneaux secondaires dans la zone centrale, on voit sur la partie dorsale un anneau annuel.
- g) Lot = 12 mm; Lp = 25 cm; âge = 4 ans —. La zone centrale est de faible dimension; la 3<sup>e</sup> zone opaque est moins importante que les 2<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> anneaux opaques.
- h) Lot = 13 mm; Lp = 27 cm; âge = 3 ans. On observe deux anneaux transparents, importants, avec un 3<sup>e</sup> moins important sur la partie marginale.
- i) Lot = 13,2 mm; Lp = 27 cm; âge = 4 ans —. 3 anneaux annuels apparaissent peu distincts; un 4<sup>e</sup> anneau transparent commence à apparaître sur le bord périphérique de l'otolithe.
- j) Lot = 14 mm; Lp = 29 cm; âge = 3 ans. C'est un poisson qui vient d'entamer sa 4<sup>e</sup> année.
- k) Lot = 15,0 mm; Lp = 30 cm; âge = 4 ans. Seulement 4 anneaux sont annuels, les autres ne le sont pas.
- l) Lot = 16,0 mm; Lp = 34 cm; âge = 4 ans +. Il apparaît distinctement 2 anneaux complets; sur le côté dorsal on distingue difficilement 2 autres anneaux annuels complets.
- m) Lot = 17,0 mm; Lp = 35 cm; âge = 3 ans +. On distingue nettement un anneau au milieu de l'otolithe et beaucoup moins les deux autres qui forment la partie périphérique.
- n) Lot = 18,5 mm; Lp = 36 cm; âge = 4 ans —. 3 anneaux annuels apparaissent nettement sur l'otolithe, 1 autre formant la zone centrale l'est beaucoup moins.

- o) Lot = 19 mm; Lp = 39 cm; âge = 4 ans —. Dédoublement du 1er anneau, 2 autres anneaux annuels apparaissent à la bordure périphérique de l'otolithe.
- p) Lot = 19,5 mm; Lp = 41 cm. Seuls les anneaux formant la partie périphérique sont visibles; la constitution de la zone centrale est opaque.
- q) Lot = 20,0 mm; Lp = 43 cm. Seuls les anneaux constituant la partie centrale sont visibles, le reste de l'otolithe est opaque.
- r) Lot = 22,0 mm; Lp = 47 cm. La structure de l'otolithe formant les parties centrale et marginale est visible, alors que la partie qui suit la zone centrale est opaque.

## PLANCHE N° 2

Photographies et schémas de coupes transversales d'otolithes. D = Dimension de la section; Lp = Longueur du poisson.

- a) D = 3 mm; Lp = 19 cm; âge = 16 mois. Dédoublement du 1er anneau formant la zone centrale.
- b) D = 5,3 mm; Lp = 23 cm; âge = 53 mois. Dédoublement du 3<sup>e</sup> anneau, ceci est dû à une ponte estivale.
- c) D = 6,8 mm; Lp = 37 cm; âge = 59 mois. La zone centrale a une largeur très faible; ce qui indique que le poisson est né en été, le 3<sup>e</sup> anneau est dédoublé suite à une ponte estivale à l'âge de 25 mois.
- d) D = 7,2 mm; Lp = 45 cm; âge = 72 mois. La 1<sup>re</sup> zone opaque est peu large; la 2<sup>e</sup> est très importante, contenant plusieurs anneaux transparents minces; la 3<sup>e</sup> est moins importante que la 2<sup>e</sup>; la 4<sup>e</sup> zone opaque est aussi importante que la précédente; la 5<sup>e</sup> zone opaque est un peu plus importante que la 4<sup>e</sup>; la 6<sup>e</sup> zone opaque est aussi importante que la précédente et la bordure marginale est transparente.
- e) D = 8,2 mm; Lp = 57 cm; âge = 116 mois. La zone centrale de l'otolithe est opaque, elle est formée d'une série de stries minces. La 2<sup>e</sup> zone opaque est importante; la 3<sup>e</sup> est moins que la 2<sup>e</sup> zone. Les 4<sup>e</sup>, 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup> anneaux opaques sont moins tranchés que les autres. Aux 7<sup>e</sup>, 8<sup>e</sup> et 9<sup>e</sup> anneaux de croissance, on observe moins de dépôt de matière organique que pour les anneaux précédents.

