

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA REPRODUCTION DE DEUX ESPECES DE MEROUS

E. AENEUS G. SAINT-HILAIRE, 1809 (LINNE, 1758) et *E. GUAZA* DES COTES DE TUNISIE

par J. BRUSLE et S. BRUSLE

Introduction.

Epinephelus aeneus (Mérrou blanc) et *Ep. guaza* (Mérrou rouge), Poissons Téléostéens Perciformes de la famille des Serranidés, fréquentent les zones côtières des régions atlanto-tropicales et méditerranéennes. Leur pêche présente un certain intérêt économique, tant du point de vue quantitatif (979 tonnes en 1969, 757 t en 1970, 877 t en 1971 et 627 t en 1972 d'après le Service des statistiques de la Direction des Pêches de Tunisie) que qualitatif, leur chair étant très appréciée ; ainsi, « ils permettent, en Tunisie, les revenus les plus élevés avec les crevettes, les pageaux et les rougets » (EL GHOUL, 1971, p. 118).

En raison du caractère très fragmentaire des connaissances relatives à la biologie de ces Poissons, il nous a semblé intéressant de chercher à analyser les modalités de l'évolution sexuelle et à préciser la période de ponte.

Distribution géographique et pêche.

La Tunisie occupe une situation privilégiée du point de vue zoogéographique, à la limite des bassins occidental et oriental de la Méditerranée. Sa plate-forme continentale présente une grande extension dans la région orientale. Ainsi, l'isobathe 200 m n'est atteint qu'à 250 km des côtes dans le golfe de Gabès. De plus, le courant atlantique ne se faisant pas sentir dans cette zone, la faune possède des caractères qui l'apparentent à celle des régions chaudes (BEN OTHMAN, 1971) à affinités tropicales (POSTEL, 1956 a et b).

Epinephelus aeneus est mentionné dans la faune tunisienne par CADENAT (1935) et par DAVIDSON (1963). Cette espèce se rencontre sur les côtes septentrionales (BEN MUSTAPHA, 1966 ; AZOUZ, 1971), au niveau de la Galite et des Esquerquis (ANONYME, 1970), dans le golfe de Tunis et autour de Zembra (BOURGOIS et FARINA, 1961 ; FODERA, 1964), dans le golfe d'Hammamet (GRUVEL, 1926) et surtout dans celui de Gabès (POSTEL, 1956 a et b ; BEN OTHMAN, 1971). Dans la région sud-est

des îles Kerkennah, selon KTARI-CHAKROUN et AZOUZ (1971, p. 33) « sa présence dans le chalut laisse supposer qu'il existe en quantité variable mais importante » (AZOUZ, 1971, évalue le Rh. maximum à 70 kg).

Epinephelus guaza a été récolté sur la côte de Madhia (LE DANOIS, 1925), sur le haut fond de Kurba dans le golfe d'Hammamet (PRUVOST, 1921), dans le golfe de Tunis et au voisinage de Zembra (BOURGOIS et FARINA, 1961 ; FODERA, 1964) et surtout dans le golfe de Gabès (SEURAT,

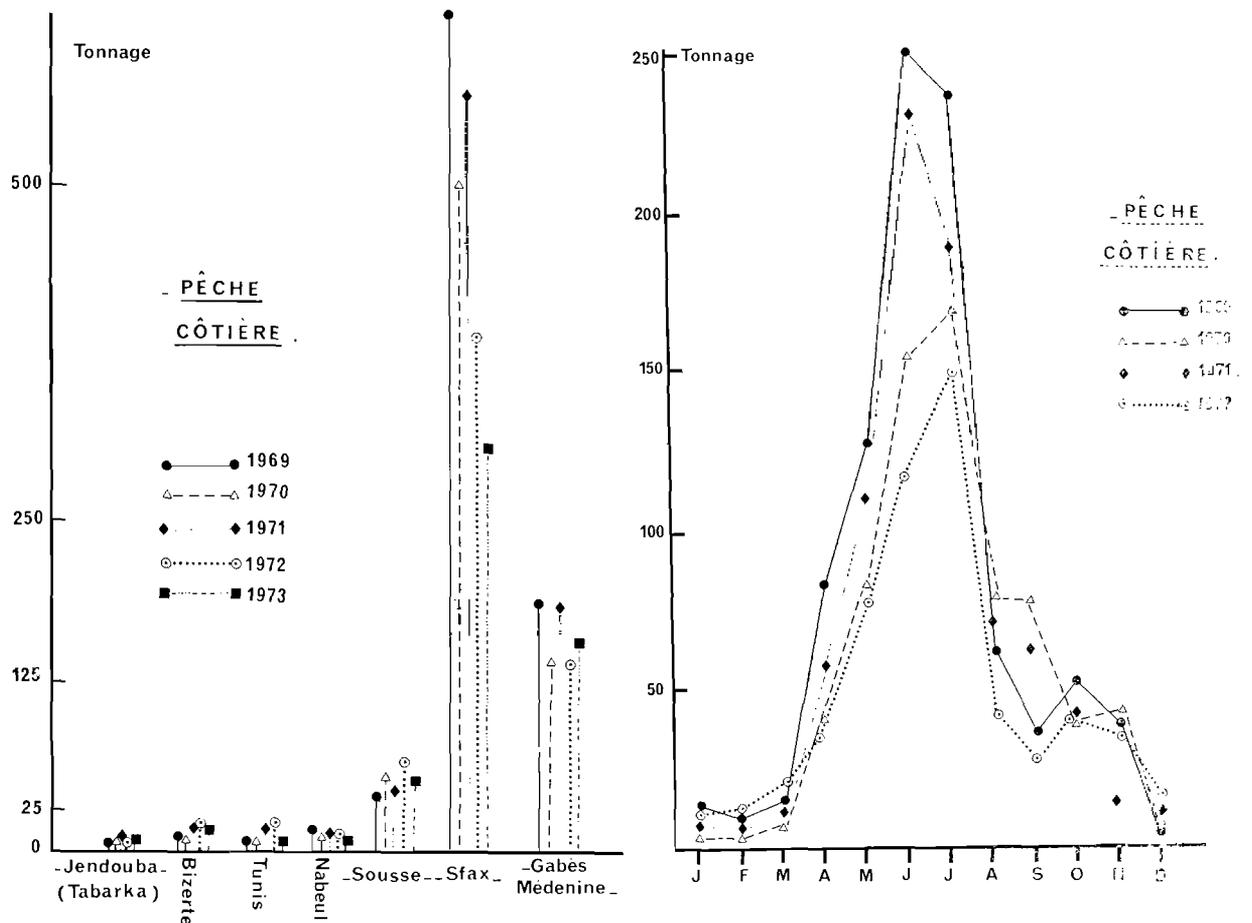


FIG. 1 et 2. — Production de la pêche côtière : à gauche : par ports, de 1969 à 1973, à droite : par mois, de 1969 à 1972.

1934, 1935 et 1938 ; campagne de l' « Akademik Knipovich » : ANONYME, 1969 ; BEN OTHMAN, 1971). Sa présence a été mentionnée sur les côtes septentrionales (Tabarka, Bizerte) et orientales (Hammamet, Sousse, Sfax, Gabès et Zarzis) au cours des croisières du « Violante », de « La Perche », de l' « Orvet », du « Pourquoi-Pas » (VINCIGUERRA, 1883 ; ANONYME, 1923 ; CHARCOT, 1924). La pêche sur la côte nord (BEN MUSTAPHA, 1966) est surtout pratiquée sur les bancs des Esquerquis et de La Galite (ANONYME, 1970).

La pêche côtière (palangres, filets) donne les meilleurs rendements dans le golfe de Gabès (fig. 1), en saison estivale (fig. 2). Ainsi, la production annuelle dans le port de Sfax varie de 300 t (1973) à 600 t (1969).

La pêche au chalut, quoique non négligeable, notamment au sud-est des îles Kerkennah (KARRI-CHAKROUN et AZOUC, 1971), assure seulement 40 à 70 t par an.

La production totale en Mérous (60 % d'*Ep. guaza*, 30 % d'*Ep. aeneus*, 10 % d'*Ep. caninus*, selon DAVIDSON, 1963), dans le cadre d'une pêche générale de 25 000 à 35 000 tonnes annuelles (ANONYME, 1971), a diminué régulièrement au cours de ces dernières années, passant de 980 t en 1969 à 600 t en 1972 (statistiques de la Direction des Pêches). Cette baisse semble révéler, pour ces deux espèces, et compte tenu d'un effort de pêche accru, une tendance à la surexploitation, précédemment signalée par ailleurs par POSTEL (1956 c) et par AZOUC (1971) et que confirme la rareté des exemplaires de poids supérieur à 15 kg, chez *Ep. aeneus* surtout.

Sexes Classes de Poids	Nombre d'exemplaires	♀ j		♀ : ♀♀		♂		♂ : ♀(♂), ♂(♀)	
		Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%
I : 0 à 1 kg	22	22	100	0	—	0	—	0	—
II : 1,1 à 3 kg	18	5	27,7	12	66,6	1	5,5	0	—
III : 3,1 à 6 kg	57	0	—	51	89,4	6	10,5	0	—
IV : 6,1 à 9 kg	102	0	—	79	77,4	18	17,6	5	4,9
V : 9,1 à 12 kg	105	0	—	60	57,1	41	39	4	3,8
VI : 12,1 à 15 kg	53	0	—	25	47,1	27	50,9	1	1,8
VII : 15,1 à 25 kg	62	0	—	25	40,3	28	45,1	9	14,5
Total	419	Femelles : 280 = 66,8 %				Mâles : 139 = 33,1 %			

Sexes Classes de Poids	Nombre d'exemplaires	♀ j		♀ : ♀♀		♂		♂ : ♀(♂), ♂(♀)	
		Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%
I : 0 à 1 kg	10	10	100	0	—	0	—	0	—
II : 1,1 à 3 kg	20	8	40	12	60	0	—	0	—
III : 3,1 à 6 kg	306	0	—	277	90,5	19	6,2	10	3,2
IV : 6,1 à 9 kg	377	0	—	254	67,3	95	25,1	28	7,4
V : 9,1 à 12 kg	242	0	—	98	40,4	128	52,8	16	6,6
VI : 12,1 à 15 kg	65	0	—	19	29,2	44	67,7	2	3
VII : 15 à 25 kg	14	0	—	5	(35,7)	8	(57,1)	1	(7,1)
Total	1034	Femelles : 683 = 66 %				Mâles : 351 = 33,9 %			

FIG. 3 et 4. — Répartition en 7 classes de poids et par sexes ; en haut : *Epinephelus guaza*, en bas : *Ep. aeneus*.

Sexualité et reproduction.

Les Mérous sont systématiquement éviscérés à bord des palangriers et des chalutiers pendant la période estivale, les ovaires matures étant alors commercialisés séparément. Ils ne le sont qu'occasionnellement le reste de l'année, les gonades demeurant généralement en place au plafond de la cavité viscérale. Il est facile de prélever, puis de peser et de fixer (Bouin-Hollande) ces glandes génitales qui sont des *ovotestis* sans localisations ovarienne et testiculaire distinctes. Les références de taille (LS-LT) et de poids (W) sont consignées en vue de l'établissement du rapport gonosomatique (RGS).

Les observations histologiques ont porté sur les gonades de 419 *Ep. guaza* et de 1 034 *Ep. aeneus*, le poids de ces Poissons variant de 0,125 à 25 kg. Une répartition arbitraire en 7 classes de poids (fig. 3, 4, 5 et 6) est effectuée, et les états génitaux correspondants permettent de distinguer 3 catégories.

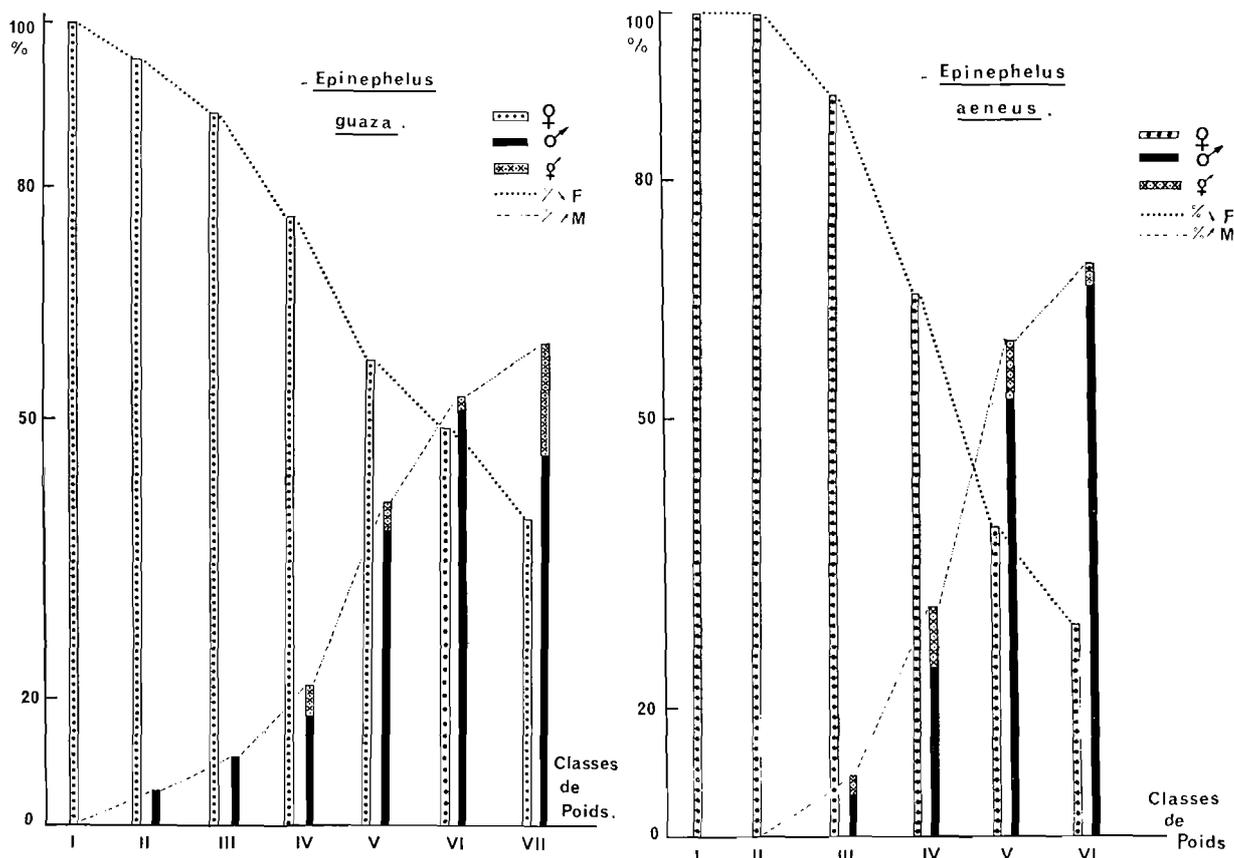


Fig. 5 et 6. — Diagramme de répartition, par sexes, dans les 7 classes de poids. A gauche : *Ep. guaza*, à droite : *Ep. aeneus*; (pour cette dernière espèce, la 7^e classe a été volontairement omise en raison du nombre réduit d'exemplaires).

a) Individus de poids inférieur à 3 kg.

Leurs gonades sont toutes de petite taille et constituées de lamelles ovariennes contenant des ovogonies, des ovocytes jeunes, préméiotiques et prévitellogénétiques (diamètre moyen : 60 μ m). Ces ovocytes ne participent pas au cycle saisonnier de maturation mais traduisent de fortes potentialités ovogénétiques. Ces poissons sont des *fémmelles jeunes immatures* (♀ j ; ou ♀ quand se manifeste un début d'auxocytose). Le rapport gonosomatique ou RGS (fig. 7 et 8) demeure faible et les variations de sa moyenne ne présentent aucune signification physiologique dans le cadre d'un cycle saisonnier.

b) Individus de poids compris entre 3 et 9 kg.

Les exemplaires des classes de poids III et IV sont les plus nombreux (159 *Ep. guaza* et 633 *Ep. aeneus*). Les femelles sont nettement dominantes (81 % et même 89,4 % dans la classe V chez l'un, 90,5 % de 3 à 6 kg et 67 % de 6 à 9 kg chez l'autre). Leurs ovaires ne renferment que des

ovocytes préméiotiques et prévitellogénétiques au cours de l'automne et de l'hiver (repos sexuel). Ils manifestent une activité ovogénétique importante (♀♀ : auxocytose puis vitellogenèse) à la fin du printemps et au début de l'été avec de nombreux ovocytes vitellogénétiques submatures (diamètre : 750 μm) à partir des mois de juin et juillet. Les valeurs moyennes du RGS, assez faibles durant l'automne et l'hiver, s'élèvent à partir du mois de mai, atteignent leur maximum en été peu avant la ponte puis diminuent rapidement dès le début du mois de septembre. La maturité ovarienne ne devient générale, dans les deux espèces, qu'à partir de 5kg, bien que certains rares exemplaires puissent manifester une activité fonctionnelle plus précoce (*Ep. guaza* : 2 submatures de 3 kg ; *Ep. aeneus* : 1 de 4 kg).

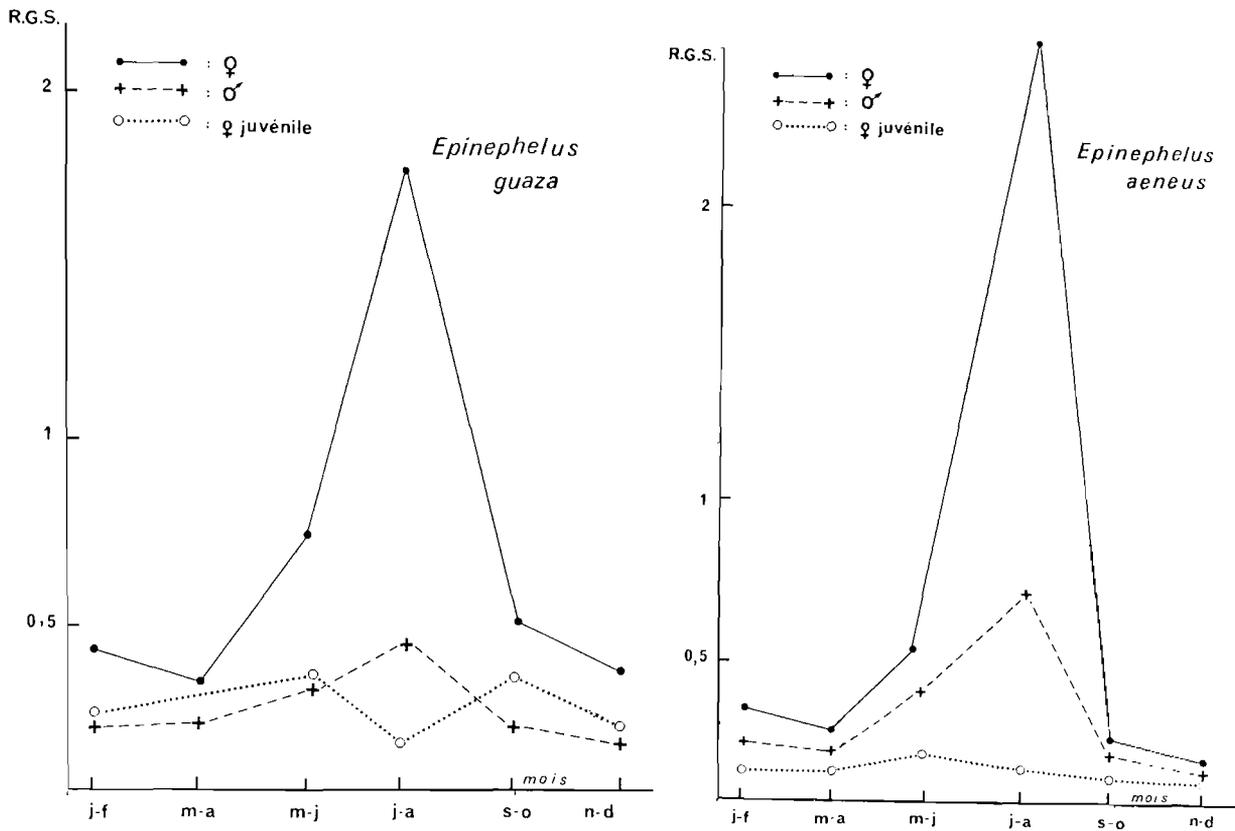


FIG. 7 et 8. — Rapport gonosomatique (RGS), par sexes. A gauche : *Ep. guaza*, à droite : *Ep. aeneus*.

On rencontre aussi, dans les classes III et IV, un certain nombre de mâles fonctionnels ; leurs testicules sont constitués de cystes disposés en acini. Assez exceptionnels chez les plus jeunes individus (*Ep. guaza* : 7 exemplaires de moins de 6 kg dont 1 de 3 kg ; *Ep. aeneus* : 12 exemplaires de moins de 6 kg), les mâles deviennent progressivement plus fréquents à partir de 6 kg, demeurant toutefois minoritaires dans la population. Leur RGS est caractérisé par des valeurs faibles et par des variations saisonnières d'amplitude réduite qui révèlent une activité spermatogénétique continue, les cystes contenant du sperme en toute saison.

c) Individus de poids supérieur à 9 kg.

On rencontre encore des femelles fonctionnelles dans les classes de poids V, VI et VII (*Ep. guaza* : 110 sur 220 ; *Ep. aeneus* : 122 sur 321), mais leur nombre diminue régulièrement à mesure

que l'on s'adresse à des poissons de poids de plus en plus élevé (classe V : 57,1 % et 40,4 % ; classe VI : 47,1 % et 29,2 %). Ces femelles participent à la ponte en juillet et en août.

Les autres exemplaires sont des mâles fonctionnels qui présentent en toute saison une active spermatogenèse. Leur nombre, qui augmente dans les plus grandes classes de poids, est inversement proportionnel à celui des femelles, témoignant ainsi d'une *inversion* sexuelle. Cependant, cette inversion n'intéresse pas la totalité de la population puisque des femelles se rencontrent encore dans la classe VII, surtout chez *Ep. guaza* (25 exemplaires de poids supérieur à 15 kg).

Des cas d'*intersexualité ovarienne* (♀ ♂) : cystes séminifères dispersés parmi les ovocytes prévitellogénétiques dans des lamelles ovariennes) et des cas d'*intersexualité testiculaire* (♂ ♀) : ovocytes prévitellogénétiques présents parmi les cystes spermatogénétiques) s'observent dans les classes IV, V et VI avec des fréquences variables liées à la labilité de l'inversion du sexe.

Discussion.

Epinephelus guaza et *Ep. aeneus* manifestent tous deux un *hermaphrodisme protérogyn*e : tous les jeunes sont des femelles, non fonctionnelles au-dessous de 3 à 5 kg. La première activité de la gonade est l'ovogenèse qui se traduit, au printemps, par une augmentation rapide du RGS corrélative d'une auxocytose ovocytaire et d'une vitellogenèse. La *ponte* débute en juillet sur les côtes de Tunisie ; elle est également estivale dans les autres régions de la Méditerranée (RAFFAELE, 1888 ; LO BIANCO, 1931-33 ; MIRAGLIA, 1935 ; SPARTA, 1935 ; DIEUZEIDE et coll., 1953 ; ST-NEILL, 1967 ; LALAMI, 1971).

Les mâles fonctionnels se rencontrent chez les plus grands exemplaires, surtout lorsqu'ils présentent des poids supérieurs à 10 kg. Les femelles ont donc subi une inversion sexuelle qui est étalée dans le temps puisqu'elle concerne des poissons dont les poids se situent de 5 à 20 kg. Cette inversion ne semble pas obligatoire, des exemplaires de poids supérieur à 20 kg, chez *Ep. guaza* surtout, étant demeurés des femelles. La transformation du sexe s'établit progressivement au cours du repos sexuel hivernal séparant deux périodes d'activité génitale, ovogénétique d'abord, spermatogénétique ensuite. Son caractère *labile* a été précédemment remarqué chez diverses autres espèces de Mèrous par VAN OORDT (1933), par NAVARRO et coll., (1943) et sa variabilité a été confirmée par SMITH (1959) et par MOE (1969), certaines femelles étant plus grandes que les mâles.

L'hermaphrodisme protérogyn de *Ep. guaza* et d'*Ep. aeneus*, décrit pour la première fois dans ce travail, ressemble à celui observé chez *Ep. pachycentrum*, *Ep. merra* et *Ep. sexfasciatus* par VAN OORDT (1933), chez *Ep. guttatus*, *Ep. adsensionis* et *Ep. striatus* par SMITH (1959, 1965 et 1971), chez *Ep. chlorostigma* par REINBOTH (1968) et chez *Ep. morio* par MOE (1969). Il est également comparable à celui décelé chez les autres Epinephelidés : *Polyprion cernium* (KIRINCIC et LEPETIC, 1955), *Mycteroperca*, *Cephalopholis* et *Petrometropon* (Mc ERLEAN et SMITH, 1964 ; SMITH, 1959 et 1965).

La protérogynie apparaît donc générale chez tous les Mèrous (ATZ, 1964 ; BREDER et ROSEN, 1966 ; REINBOTH, 1967, 1968 et 1970), justifiant l'affirmation de SMITH (1959, p. 117) : « all members of the Epinephelinae so far studied seem to be proterogynous ».

La période d'inversion sexuelle est fréquemment caractérisée par des cas d'*intersexualité* : intersexualité testiculaire (2,6 % chez *Ep. guaza*, 3,3 % chez *Ep. aeneus*) et intersexualité ovarienne (1,9 % chez le premier, 2,1 % chez le second). Ils semblent constituer deux étapes, deux stades de transition entre la différenciation ovarienne primitive et la différenciation testiculaire définitive. Leur signification, dans le cadre des modalités d'expression des potentialités intragonadiques, ont été considérées d'une façon générale chez les Serranidés par REINBOTH (1967, 1968 et 1970) et chez les Mèrous *Ep. guaza* et *Ep. aeneus* par BRUSLE (J.) et BRUSLE (S.) (1974).

Conclusion.

Cette première étude de deux espèces de Mèrous méditerranéens apporte confirmation du caractère protérogyne de l'hermaphroditisme des Epinephelidés. Il serait souhaitable de pouvoir l'étendre à d'autres secteurs de la Méditerranée et de la compléter par des données relatives à la croissance, à l'âge et à l'écophysiologie de ces Poissons si longtemps négligés.

CENTRE UNIVERSITAIRE
Laboratoire de biologie marine
(66) PERPIGNAN.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1923. — Etude des fonds de pêche des côtes tunisiennes. Résultat des recherches effectuées au cours des croisières de « La Perche » en 1920, de « L'Orvet » en 1921-22, du « Pourquoi-Pas » en 1923 et de différents chalutiers. — *Dir. gén. Trav. publ.*, Imp. GUÉNARD et FRANCHI, Tunis, 42 p.
- 1969. — Report on the sea-going group fellowship study Tour on biology and oceanography on board « Akademik Knipovich », the mediterranean cruise 1 nov.-3 dec. 1968. — *F.A.O., Fish. Rep., U.N.D.P.*, n° TA 2738, 63 p.
- 1970. — Les ressources vivantes des eaux profondes de la Méditerranée occidentale et leur exploitation. — *Stud. Rev. gen. Fish. Counc. Médit.*, **44**, 38 p.
- 1971. — Evolution favorable de la pêche en Tunisie conforme aux perspectives décennales de développement (1962-1971). — *Pêche marit.*, **1122**, p. 749-753.
- ATZ (J.-W.), 1964. — Intersexuality in Fishes: 145-232, dans: Intersexuality in Vertebrates including Man, ARMSTRONG (C.-N.) et MARSHALL (A.-J.). — *Acad. Press, N.Y.*, 479 p.
- AZOUZ (A.), 1971. — Etude des biocoenoses benthiques et de la faune ichthyologique des fonds chalutables de la Tunisie: régions N et SE. — Thèse Doct. Etat. Caen, C.N.R.S., Ao 6472, 243 p.
- BEN MUSTAPHA (A.), 1966. — Présentation d'une carte de pêche pour les côtes nord de la Tunisie. — *Bull., Inst. nat. sci. techn. Océanogr. Pêche Salammbô*, **1**, p. 21-36.
- BEN OTHMAN (S.), 1971. — Etude préliminaire sur l'ichthyologie du Sud tunisien. — *Comm. int. Explor. sci. Mer Médit., Rapp. et P.V.*, **20**, p. 443-444.
- BOURGOIS (F.) et FARINA (L.), 1961. — Rapport au gouvernement de la Tunisie concernant les essais de chalutage au large des côtes tunisiennes. — *F.A.O., Fish. Rep., E.P.T.A.*, n° 1410, 31 p.
- BREDER (C.-M.) et ROSEN (D.-E.), 1966. — Modes of reproduction in fishes. — *Bull. amer. Mus. nat. Hist.*, 941 p.
- BRUSLE (J.) et BRUSLE (S.), 1975. — Ovarian and testicular intersexuality in two protogynous mediterranean groupers, *Epinephelus aeneus* and *Epinephelus guaza*, in Intersexuality in the animal kingdom, R. REINBOTH ed., Springer Verlag Berlin (p. 222-227).
- CADENAT (J.), 1935. — Les Serranidés de la côte occidentale d'Afrique (du cap Sparte au cap Vert). — *Rcv. Trav. Off. Pêches marit.*, **8**, p. 377-422.
- CHARCOT (J.-B.), 1924. — Rapport préliminaire sur la campagne du « Pourquoi-Pas » en 1923. — *Ann. Hydrogr.*, Impr. nat., Paris, 91 p.
- DAVIDSON (A.), 1963. — Seafish of Tunisia and the central Mediterranean. — *Brit. Chamb. Comm., Tunis*, 130 p.
- DIEUZEIDE (R.), NOVELLA (M.) et ROLAND (J.), 1953. — Catalogue des Poissons des côtes algériennes. II. Osteoptérygiens. — *Bull. Sta. aquic. Pêche Castigl.*, **5**, p. 11-258.
- EL GHOU, 1971. — Commercialisation du poisson frais et congelé dans certains pays méditerranéens: Tunisie, 111-118. — *Stud. Rev. gen. Fish. Counc. Méditerr.*, **50**, 137 p.
- FODERA (V.), 1964. — Rapport au gouvernement de la Tunisie sur la prospection systématique des fonds de pêche au large des côtes tunisiennes. — *F.A.O., Fish. Rep., E.P.T.A.*, n° 1836, 57 p.
- GRUVEL (A.), 1926. — Les pêches maritimes en Algérie. — *Bull. Sta. aquic. Pêche Castigl.*, **2**, p. 1-164.
- KIRINCIC (J.) et LEPETIC (V.), 1955. — Recherches sur l'ichthyobenthos dans les profondeurs de l'Adriatique méridionale et possibilité d'exploitation au moyen de palangres. — *Acta adriat.*, **7**, p. 3-113.

- KTARI-CHAKROUN (F.) et AZOUZ (A.), 1971. — Les fonds chalutables de la région S.E. de la Tunisie (golfe de Gabès). — *Bull. Inst. nat. sci. techn. Océanogr. Pêche Salammbô*, **2**, p. 5-47.
- LALAMI (Y.), 1971. — Contribution à l'étude systématique, biologique, écologique et statistique des Poissons de la pêcherie d'Alger. — *Pelagos, Alger*, **3** (4), p. 1-150.
- LE DANOIS (E.), 1925. — Recherches sur les fonds chalutables des côtes de Tunisie (croisière du chalutier « Tanche » en 1924). — *Ann., Inst. nat. sci. techn. Océanogr. Pêche Salammbô*, **1**, p. 1-56.
- LO BIANCO (S.), 1931-33. — Eggs, larvae and juvenile stages of Teleostei, in: Fauna and flora of the Bay of Naples. — *Staz. zool. Napoli, monogr.*, **38**, 417 p.
- MAC ERLEAN (A.-J.) et SMITH (C.-L.), 1964. — The age of sexual succession in the protogynous hermaphrodite *Myceteroperca microlepis*. — *Trans. amer. Fish. Soc.*, **93** (3), p. 301-302.
- MIRAGLIA (L.), 1935. — Nuovo sistema di osservazione e di caccia subacquea. — *Boll. Pesca Pisc. Idrobiol.*, **11**, p. 255-316.
- MOE (M.-A.), 1969. — Biology of the Red-Grouper *Epinephelus morio* (Val.) from the eastern Gulf of Mexico. — *Florida Dept. nat. Res. St-Petersb. ser.* 10, p. 1-95.
- NAVARRO (F.-P.), LOZANO (P.), NAVAZ (J.-M.), OTERO (E.) et SAINZ-PARDO (J.), 1943. — La pesca de arrastre en los fondos del Cabo Blanco y del Banco Arguin (Africa sahariana). — *Trab. Inst. esp. Oceanogr.*, **18**, p. 7-225.
- POSTEL (E.), 1956 a. — Les affinités tropicales de la faune ichthyologique du golfe de Gabès. — *Bull., Inst. nat. sci. techn. Océanogr. Pêche Salammbô*, **53**, p. 64-68.
- 1956 b. — Données biométriques sur quelques Scombridés tunisiens. — *Ibid.*, **53**, p. 50-63.
- 1956 c. — La pêche maritime en Tunisie. — *Pêche marit.*, **938**, p. 193-198.
- PRUVOST (G.), 1921. — Rapport sur la campagne de pêche de « L'Orvet » dans les eaux tunisiennes (août-sept. 1921). — *Notes Mem Off. Sci. Tech. Pêches marit.*, **8**, 12 p.
- RAFFAELE (F.), 1888. — Le uova galleggianti e le larve di Teleostei nel Golfo di Napoli. — *Mitt. zool. Stat. Neapel*, **8**, p. 1-84.
- REINBOTH (R.), 1967. — Protogynie bei *Chelidoperca hirundinacea* (Serranidae.) Ein Diskussionsbeitrag zur Stammesgeschichte amphisexueller Fische. — *Annot. zool. jap.*, **40**, p. 181-186.
- 1968. — Zum Problem der amphisexuellen Fische. — *Zool. Anz.*, suppl. 31, p. 316-325.
- 1970. — Intersexuality in Fishes. — *Mem. Soc. Endocr.*, **18**, p. 515-543.
- SAINT-NEILL (J.-R.), 1967. — Observations on the behaviour of the Grouper Species *Ep. guaza* and *Ep. alexandrinus* (Serranidae). — *Undermat. Ass. Rep.*, 1966-1967, p. 101-106.
- SEURAT (L.-G.), 1934. — Formations littorales et estuaires de la Syrte mineure (golfe de Gabès). — *Bull., Inst. nat. sci. techn. Océanogr. Pêche Salammbô*, **32**, p. 7-65.
- 1935. — Le « pain de mer » des pêcheurs de Djerba et des Kerkennah (*Geodia cydonium*: Spongiaire Tetractinellide). — *Bull. Stat. aquaculture Pêche Castiglione*, **1**, p. 89-102.
- 1938. — La pêche dans les archipels de la Syrte mineure (golfe de Gabès). — *Comm. int. Explor. sci. Mer Médit., Rapp. et P.V.*, **11**, p. 117-128.
- SMITH (C.-L.), 1959. — Hermaphroditism in some Serranid fishes from Bermuda. — *Pap. Michigan Acad. sci. Arts Letters*, **44**, p. 111-119.
- 1965. — The pattern of sexuality and the classification of Serranid fishes. — *Novitates*, **2207**, p. 1-20.
- 1971. — A revision of the american groupers: *Epinephalus* and allied genera. — *Bull. amer. Mus. nat. Hist.*, **146**, p. 67-242.
- SPARTA (A.), 1935. — Contributo alla conoscenza dello sviluppo nei Percidi. Uova ovariche mature di *Epinephelus guaza* L. e stadi postembrionali e larvi di *Ep. alexandrinus* C.V. — *Rend. Comit. talassogr. ital.*, **224**, p. 1-13.
- VAN OORDT (G.-J.), 1933. — Zur Sexualität der Gattung *Epinephelus* (Serranidae, Teleostei). — *Zettschr. mikr. Anat. Forsch.*, **33**, p. 525-533.
- VINCIGUERRA (D.), 1883. — Risultati ittologici delle crociere del « Violante ». — *Ann. Mus. civ. Stor. nat., Genova*, **18**, p. 465-490.