



**CHAPITRE 2.1.7 :
MAKAIRE BLANC**

AUTEUR : J. HOOLIGAN

**DERNIÈRE MISE À JOUR :
14 JANVIER 2013**

2.1.7 Description du makaire blanc (WHM)

1. Noms

1.a. Classification et taxonomie

Nom de l'espèce : *Tetrapturus albidus* (Poey 1860)

Synonymes : *Kajikia albida* (Poey, 1860)

Code espèce ICCAT : WHM

Noms ICCAT : Makaire blanc (français), White Marlin (anglais), Aguja blanca (espagnol)

Nakamura (1985) a classé le makaire blanc comme suit :

- Embranchement : Chordés
- Sous-embranchement : Vertébrés
- Super-classe : Gnathostomes
- Classe : Ostéichthyens
- Sous-classe : Actinoptérygiens
- Ordre : Perciformes
- Sous-ordre : Xiphiidae
- Famille : Istiophoridés

1.b. Noms communs

La liste des noms vernaculaires utilisés selon l'ICCAT et la Fishbase (www.fishbase.org) est présentée ci-dessous. Cette liste n'est pas exhaustive et certaines variantes locales pourraient ne pas y être incluses.

Îles des Açores : Espadim branco

Barbade : White marlin

Bénin : Ajètè, Adjètè

Brésil : Agulhão, Agulhão branco, Marlim branco

Canada : White Marlin, Makaire blanc

Cap-Vert : Espadim-branco do Atlântico

Chine : 白色四鳍旗鱼 (Bái sè sì chí chí-yú)

Côte d'Ivoire : Espadon

Cuba : Aguja blanca

Danemark : Hvid marlin

République dominicaine : Aguja blanca

Finlande : Valkomarliini

France : Makaire blanc

Allemagne : Weißer Marlin

Grèce : Marlinos Atlantikou

Italie : Marlin bianco, Agguhia pilligrina

Japon : Nishimakajiki

Corée : Bag-sae-chi

Martinique : Varé, Makaire blanc

Mexique : Marlin blanco

Maroc : Espadon

Namibie : Weißer Marlin
Antilles néerlandaises : Balau salmou, Balau kora
Norvège : Hvit spydfisk
Portugal : Marlim-branco, Espadarte-branco
Porto Rico : White marlin
Roumanie : Marlin alb
Fédération de Russie : марлин белый, Belyi marlin
Sénégal : Marlin blanc
Afrique du Sud : White marlin, Wit marlin
Espagne : Aguja blanca, Marlin blanco
Trinité-et-Tobago : White marlin
Uruguay : Marlin blanco
Royaume-Uni : Atlantic white marlin
États-Unis : White marlin, Skilligalee
Venezuela : Aguja blanca, Palagar

2. Identification

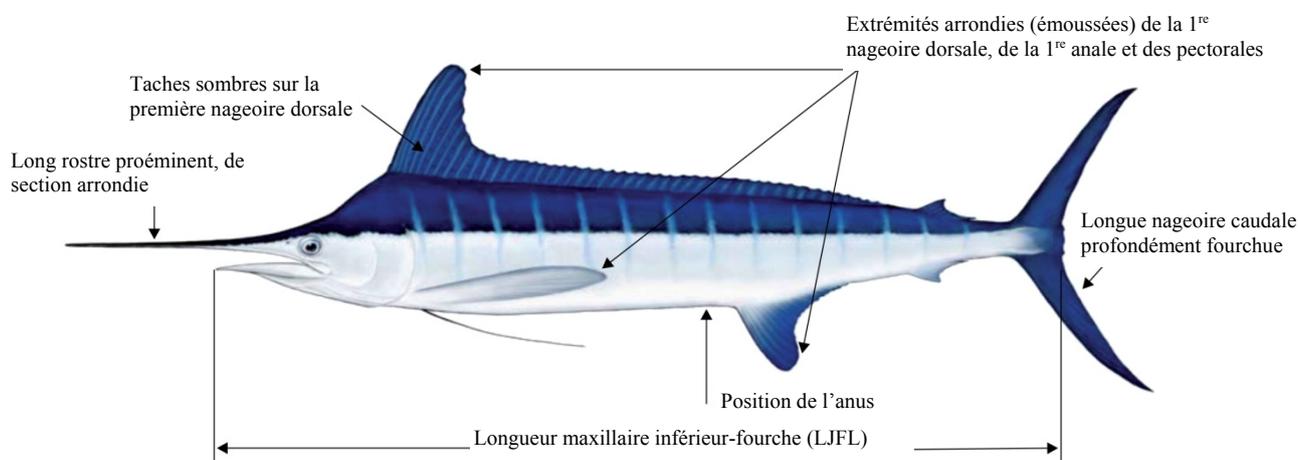


Figure 1. Dessin d'un makaire blanc de l'Atlantique adulte par Les Gallagher (Les Gallagher : fishpics), agrémenté des caractéristiques prédominantes.

Caractéristiques de *Tetrapturus albidus* (voir Figure 1)

Les analyses phylogénétiques ayant recours à l'ADN mitochondrial et nucléaire ont fait apparaître que le makaire blanc (**Figure 1**) ne s'apparentent pas étroitement aux *Tetrapturus spp.*, ce qui répond à la suggestion émanant de Collette et al. (2006) selon laquelle il serait opportun de revoir la nomenclature du makaire blanc et de le classer comme *Kajikia albida*, le synonyme qui est actuellement utilisé.

Nakamura (1985) a fait état d'une taille maximale du makaire blanc de 280 cm de longueur totale et de plus de 82 kg, ce qui le classe dans la catégorie des istiophoridés de taille moyenne. Goodyear et al. (2003) a consulté les registres de l'ICCAT des tailles des prises de makaire blanc et a fait état de tailles ordinaires oscillant entre 150 et 180 cm de longueur maxillaire inférieure - fourche (LJFL).

En ce qui concerne l'âge, Die et Drew (2008) ont fait état d'âges allant jusqu'à 13 ans sur la base d'analyses d'épine anale de plus de 270 échantillons de makaire blanc prélevés dans l'Atlantique Ouest. La plupart des poissons avaient toutefois entre 3 et 8 ans. La durée maximale avérée passée en liberté d'un makaire blanc récupéré portant une marque s'élève à plus de 15 ans (Orbesen et al., 2008 ; Ortiz et al., 2003).

Caractéristiques externes

- La première nageoire dorsale est constituée de 38 à 46 rayons, la seconde nageoire dorsale de 5 à 6 rayons, la première nageoire anale de 12 à 17 rayons, la seconde nageoire anale de 5 à 6 rayons, la nageoire pectorale de 18 à 21 rayons, la nageoire pelvienne de 2 rayons. Présence de 7 rayons branchiostèges, de 12 vertèbres précaudales et de 12 vertèbres caudales. Aucune lamelle branchiale. Les mâchoires et les palatinats sont munis de petites dents très pointues chez l'adulte.
- Le corps est allongé et comprimé.
- Mâchoire supérieure prolongée par un long rostre solide, de section arrondie.
- Première nageoire dorsale longue dont la hauteur du lobe antérieur est pratiquement égale à la hauteur du corps, avant de diminuer fortement vers la queue.
- Extrémités arrondies ou émoussées de la première nageoire dorsale, de la première anale et des pectorales.
- Les nageoires pelviennes et les nageoires pectorales ont à peu près la même longueur.
- Longue nageoire caudale profondément fourchue.
- Pédoncule caudal muni de quilles doubles de chaque côté ; échancrure caudale sur la surface dorsale et ventrale.
- Ligne latérale simple et visible, arquée au-dessus de la nageoire pectorale et droite jusqu'à la queue.
- L'orifice anal est situé à proximité de la naissance antérieure de la première anale, généralement à une distance inférieure à la moitié de la hauteur de la première nageoire anale.
- Écailles mi-latérales, allongées et pointues, se terminant par 1-2 épines (**Figure 2**).

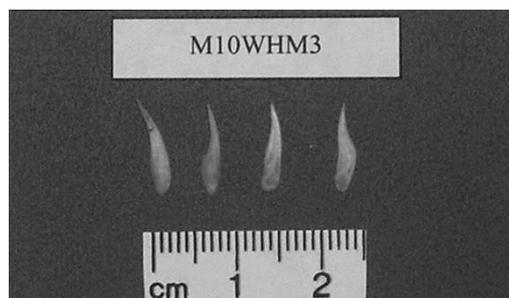


Figure 2. Exemples d'écailles mi-latérales de makaire blanc.

Coloration

- Bleu foncé sur le dos, brun-blanc argenté sur le flanc et blanc argenté sur le ventre. Ne présente normalement pas de raies latérales, même si des barres verticales foncées de couleur blanche sont parfois observées.
- Membrane de la première nageoire dorsale bleu-noir avec de petits points foncés, disparaissant généralement après la mort. Les autres nageoires sont brunes à bleues/noires.

Caractéristiques internes

- Gonades symétriques.
- Présence d'une vessie natatoire constituée de nombreuses petites cavités en forme de bulles.

Caractéristiques externes des larves de makaire blanc

- Pas d'observation de larves en membrane vitelline.
- Sur la base de la morphologie, les larves < 100 mm (longueur standard) de makaire blanc sont très difficiles à distinguer de celles des autres istiophoridés de la même taille. Néanmoins, la différenciation des larves d'espèces d'istiophoridés < 100 mm (longueur standard) peut être réalisée au moyen d'outils génétiques (Luthy et al., 2005).

Identification erronée

La morphologie du makaire blanc est très similaire à celle du makaire épée, ce qui donne souvent lieu à une mauvaise identification, le makaire épée étant identifié comme makaire blanc (Arocha et Beerkircher, 2012). L'identification définitive est obtenue au moyen d'outils génétiques (Shivji et al., 2006). Néanmoins, une observation attentive permet de distinguer des différences morphologiques subtiles, telles que :

- L'ouverture anale du makaire blanc est plus proche de l'origine antérieure de la première nageoire anale que dans le cas du makaire épée et du makaire bécune.
- Par rapport au makaire épée, les écailles mi-latérales du makaire blanc sont généralement plus rigides et comportent moins d'épines (1-2 par rapport à 2-3). De plus, l'extrémité antérieure des écailles mi-latérales est plus large et plus arrondie que celle du makaire épée.
- Les rayons branchiostèges du makaire blanc (**Figure 3**) ne s'étendent pas autant vers l'arrière que dans le cas du makaire épée (Beerkircher et Serafy, 2011).



Figure 3. Comparaison des longueurs des rayons branchiostèges (flèches noires) du makaire blanc (en haut) et du makaire épée (en bas) par rapport au bord postérieur de l'opercule (flèches rouges). (Crédit photo: Meredith Jones).

3. Études de la population et biologie

3.a. Préférences en matière d'habitat

Les registres de capture indiquent que la distribution géographique du makaire blanc s'étend entre environ 45°N à 45°S dans l'océan Atlantique, et quelques spécimens ont été localisés en mer Méditerranée. Ils préfèrent généralement évoluer dans des eaux > 100 mètres de profondeur et dont les températures de surface dépassent 22 °C. Le makaire blanc habite dans les fronts océaniques et à proximité des escarpements raides, des canyons sous-marins et d'autres caractéristiques à la recherche de proies (Nakamura, 1985). Les caractéristiques physiologiques et les préférences en matière d'habitat du makaire blanc et d'autres istiophoridés sont moins bien connues que celles des thonidés, principalement en raison de la difficulté d'étudier ces animaux dans un laboratoire. C'est pourquoi une grande quantité des informations provient des études réalisées in situ au moyen de technologies de marquage électronique.

Ses préférences en matière de **températures**, déterminées sur la base des informations obtenues par les marques archives pop-up reliées à des satellites (PSAT) apposées pendant de courtes durées (moins de 40 jours) (Horodysky et al., 2007 ; Prince et al., 2005) donnent à penser que le makaire blanc passe la majeure partie de son temps dans la zone épipélagique, où la température de l'eau varie entre 24 et 29°C. Les recherches les plus récentes (Hoolihan et al., 2012) réalisées sur la base de déploiements plus longs (allant jusqu'à 150 jours) ont fait apparaître que le makaire blanc évolue dans des températures oscillant entre 7,8 et 29,6 °C. Toutefois, une analyse du temps passé à une température spécifique, par rapport à la température de surface, a montré que les mêmes poissons passaient 97,2 % des périodes d'obscurité et 80,3 % des périodes de clarté dans les eaux de

surface. Par conséquent, même s'ils sont capables de réaliser des plongées plus profondes de courte durée, probablement pour y chercher de la nourriture, ils préfèrent rester dans les eaux les plus chaudes possible (c'est-à-dire à la température à la surface de la mer). En général, les istiophoridés n'explorent pas les eaux ayant une température de ~ 8 °C inférieure à celle de la surface de la mer (Goodyear et al., 2008 ; Hoolihan et al., 2011 ; Hoolihan et al., 2012), ce qui est probablement une adaptation aux seuils de température cardiaque limitant les excursions prolongées dans des eaux plus froides (Brill et al., 1999).

Les distributions de la **profondeur** obtenues au moyen des données PSAT indiquent que le makaire blanc passe la plupart de son temps dans les eaux chaudes à proximité de la surface (à < 25 m de profondeur) dans le nord-ouest de l'Atlantique (Horodysky et al., 2007 ; Prince et al., 2005). Ces données ont indiqué de fréquentes plongées de courte durée à plus de 300 m de profondeur, même si la plupart des plongées avaient une profondeur de 100 à 200 m. Horodysky (2007) a décrit deux types de comportement de plongée. Le premier consiste en une immersion de courte durée en V, se caractérisant par des descentes profondes de 6 à 83 minutes pendant lesquelles le poisson passe moins de 10 minutes à la profondeur maximale. Le second comportement est une plongée en forme de U, caractéristique des spécimens confinés à une gamme de profondeur spécifique (± 30 m) pendant une période prolongée (13-1140 min).

Les besoins en **oxygène dissous** des istiophoridés sont mal connus, notamment en raison de la difficulté de maintenir ces animaux dans un environnement de laboratoire. Toutefois, l'utilisation de l'habitat, reposant sur des données de marquage électronique (Prince et Goodyear, 2006 ; Prince et al., 2010) donne à penser que les istiophoridés sont limités par un besoin de concentration minimale d'oxygène dissous d'environ $3,5 \text{ mL L}^{-1}$, semblable au besoin de consommation élevée d'oxygène et des indices métaboliques associés typiques des thonidés tropicaux (Brill, 1996). Des études indiquent que les istiophoridés présents dans la zone de minimum d'oxygène de l'Atlantique tropical Est (Prince et al., 2010) se limitent à une couche étroite à la surface de l'océan contenant un niveau adéquat d'oxygène. Cela augmente en revanche leur probabilité d'être capturé par des engins de pêche de surface.

3.b. Croissance

Le makaire blanc peut atteindre 280 cm de longueur totale et présente un dimorphisme sexuel de la croissance, les femelles atteignant une taille maximale plus grande que les mâles (Mather et al., 1972 ; Nakamura, 1985). Des travaux préliminaires ont révélé un rapport significatif entre la longueur maxillaire inférieur - fourche (LJFL) et la taille des rayons et le comptage des anneaux des otolithes et des épines des nageoires dorsales du makaire blanc (Prince et al., 1984). Plus récemment, Drew et al. (2006) ainsi que Die et Drew (2008) ont décrit une périodicité annuelle de la formation des anneaux des épines des nageoires anales. L'âge estimé de ces poissons oscillait entre 1 et 13 ans, même si la plupart avait entre 3 et 8 ans. Ces âges assignés coïncidaient avec un sous-ensemble de poissons échantillonnés ayant fait l'objet de marquage-recapture. Les données de marquage-recapture donnent à penser que le makaire blanc peut vivre jusqu'à 15 ans et plus (Orbesen et al., 2008 ; Ortiz et al., 2003).

3.c. Relation taille-poids

L'ICCAT a appliqué au makaire blanc les relations longueur-poids spécifiques au sexe développées par Prince et Lee (1989) jusqu'en 1992. Après cette date, Prager et al. (1995) ont utilisé les données révisées pour développer de nouvelles conversions taille-poids et poids-taille, ainsi que de nouvelles équations pour estimer la LJFL sur la base de plusieurs mesures de longueur (**Tableau 1**).

Tableau 1. Équations utilisées actuellement par l'ICCAT pour convertir la LJFL en poids vif (RWT, kg) du makaire blanc.

Équation	N	Sexe	Taille LJFL (cm)
$RWT = 1,9556 \times 10^{-5} LJFL^{2.7487}$	1719	Mâle	96,0 - 195,5
$RWT = 3,9045 \times 10^{-6} LJFL^{3.0694}$	3149	Femelle	91,4 - 205,0
$RWT = 5,2068 \times 10^{-6} LJFL^{3.0120}$	4868	Sexes combinés	91,4 - 205,0

3.d. Maturité

Ueyanagi et al. (1970) estimaient que le makaire blanc atteignait sa maturité sexuelle à environ 130 cm de longueur cavité oculaire-fourche (153,2 cm LJFL), en se fondant sur des échantillons obtenus dans l'Atlantique Sud-Ouest. Ensuite, de Sylva et Breder (1997) ont postulé que la maturité sexuelle se produisait lorsque les femelles atteignaient 130 cm de longueur cavité oculaire-fourche (153,2 cm LJFL) ou environ 20 kg. Arocha et Marcano (2006) ont estimé que 50 % des femelles de makaire blanc étaient matures (L50) à 189,9 cm de LJFL, selon l'évaluation macroscopique et microscopique d'échantillons de gonades prélevés entre 5° N et 25° N. De plus, Oliveira et al. (2007) ont estimé que la taille de première maturité sexuelle (L50) des mâles se situe à 139 cm de LJFL et à 149 cm de LJFL pour les femelles, sur la base d'échantillons recueillis dans l'Atlantique équatorial occidental (entre 5°N et 5°S). Plus récemment, Arocha et Bárrios (2009) ont déterminé que la L50 des femelles se situait à 160,46 cm de LJFL, sur la base de 1.389 échantillons recueillis dans l'Atlantique central occidental. Les estimations disponibles de la maturité sexuelle des makaires blancs sont présentées dans le **Tableau 2**.

Tableau 2. Estimations disponibles de la taille au moment d'atteindre la maturité sexuelle (L50) du makaire blanc de l'Atlantique.

Taille au moment d'atteindre la maturité sexuelle (L ₅₀)	Référence
189,9 cm LJFL, femelles	Arocha et Marcano (2006)
149,0 cm LJFL, femelles	Oliveira et al. (2007)
139,0 cm LJFL, mâles	Oliveira et al. (2007)
160,4 cm LJFL, femelles	Arocha et Bárrios (2009)

3.e. Ratio des sexes

Selon de Sylva et Davis (1963), il n'était pas escompté que le ratio des sexes mâle:femelle du makaire blanc soit 1:1. Baglin (1979) a fait état d'observations analogues. Ces deux études, réalisées dans le nord-ouest de l'Atlantique, ont fait apparaître une différence spatiale et saisonnière de la tendance du ratio des sexes et ont indiqué que les femelles étaient plus nombreuses pendant les périodes où le ratio ne correspondait pas à 1:1. Arocha (2006) a décrit une tendance saisonnière entre trimestre du ratio des sexes par taille des femelles de makaire blanc échantillonnés dans la mer des Caraïbes (5° N - 25° N). Dans la mer des Caraïbes, la proportion de femelles augmentait avec la taille en passant de 20 % à 150 cm de LJFL à plus de 60 % dans les tailles > 180 cm de LJFL pendant tous les trimestres excepté le deuxième où la proportion de femelles ayant une LJFL comprise entre 150 et 200 cm était d'environ 40-50 %. Du côté atlantique, au nord de l'île de la Barbade, la proportion de femelles était d'environ 40 % dans les tailles comprises entre 140 et 170 cm de LJFL. Tandis qu'au sud de cette île, la proportion de femelles était proche de 50 % pour les tailles comprises entre 130 et 170 cm de LJFL. De façon générale, la proportion de femelles s'élevait au fur et à mesure qu'augmentait la taille jusqu'à une taille (> 200 cm de LJFL) qui ne comprend pas de mâles.

3.f. Reproduction et premiers stades du cycle vital

Le makaire blanc, comme les autres istiophoridés, ne présente pas de dimorphisme sexuel apparent dans sa coloration ou ses caractéristiques morphologiques externes.

Ponte

Les makaires blancs sont des géniteurs à pontes multiples qui déversent des lots d'ovocytes hydratés, lors de différents actes de ponte (de Sylva et Breder, 1997).

Les zones de frai avérées du makaire blanc se trouvent essentiellement dans la zone tropicale occidentale des deux hémisphères, principalement aux mêmes endroits en haute mer que sa gamme normale de distribution. Dans l'Atlantique Nord, des activités de frai ont été signalées au large de la côte est de la Floride (États-Unis), dans le Windward Passage et au nord de Porto Rico (Baglin, 1979). Des concentrations saisonnières de géniteurs ont été observées au nord-est de Hispaniola et Porto Rico (Arocha et Bárrios, 2009 ; Arocha et Marcano, 2006) et au large de la côte est d'Hispaniola (Prince et al., 2005). Des activités de frai ont également été constatées dans l'Atlantique équatorial (5°N-5°S) au large du nord-est du Brésil (Oliveira et al., 2007) et dans l'Atlantique Sud au large du sud du Brésil (Arfelli et al., 1986 ; Ueyanagi et al., 1970).

Le makaire blanc de l'Atlantique fraie durant le printemps-été austral et boréal. Dans l'Atlantique Nord, la reproduction survient d'avril à juillet, les activités de frai atteignant leur apogée aux alentours d'avril-mai (Arocha et Bárrios, 2009). Dans l'Atlantique équatorial (5°N-5°S), le frai a lieu en mai-juin et, dans l'Atlantique Sud, la reproduction survient de décembre à mars.

Œufs et larves

Oliveira et al. (2007) ont estimé que la fécondité par acte de ponte oscillait entre 771.000 et 877.000 ovocytes par femelle. Plus récemment, Arocha et Bárrios (2009) ont estimé que le nombre d'ovocytes entièrement hydratés oscillait entre 190.000 et 596.000 par femelle de makaire blanc mesurant entre 152 et 172 cm de LJFL avec un intervalle moyen de 1,5 jour entre chaque acte de ponte.

Les œufs du makaire blanc sont pélagiques, sphériques et transparents ; les ovocytes entièrement hydratés ont un diamètre moyen de 1,108 mm (1,000-1,700 mm, n=26) et contiennent un globule huileux mesurant en moyenne 0,330 mm de diamètre (Arocha et Bárrios, 2009). Le vitellus n'est pas homogène (de Sylva et Breder, 1997).

Recrutement

Les informations sur les premiers stades du cycle vital des istiophoridés sont très lacunaires. On assume que la période larvaire est courte chez le makaire blanc de l'Atlantique compte tenu de la croissance rapide observée pendant cette période (Prince et al. 1991 ; Lucy 2004).

Luthy (2004) a utilisé des filets à ichtyoplancton et à neuston pour capturer des larves de makaire blanc de 4,4 à 14,3 mm de LS dans le détroit de Floride. Les post-larves, >100 mm de LS, sont prises de façon occasionnelle dans des épuisettes à l'aide d'un éclairage nocturne dans des bancs de sargasses (de Sylva, 1963) et sont également extraites des contenus des estomacs des thonidés et d'autres istiophoridés.

Les jeunes (immatures) makaires blancs n'apparaissent dans les prises que lorsqu'ils atteignent environ 50 cm de LJFL. À partir de ce stade, il est plus facile de connaître leurs déplacements migratoires en observant les pêcheries et les expériences de marquage.

3.g. Migrations

La majorité des informations sur les mouvements du makaire blanc proviennent des programmes d'apposition-récupération de marques conventionnelles principalement dans le nord-ouest de l'Atlantique. La **Figure 4** présente les emplacements de l'effort de marquage, les récupérations de marques et les vecteurs de déplacement (Anon., 2012) et affiche quelques mouvements transatlantiques ; par contre, aucun mouvement transéquatorial ou transocéanique n'a été observé. Le déplacement en ligne droite le plus long enregistré de l'un de ces poissons s'élevait à 6.517 km parcourus en 474 jours suivant l'apposition de la marque (Ortiz et al., 2003).

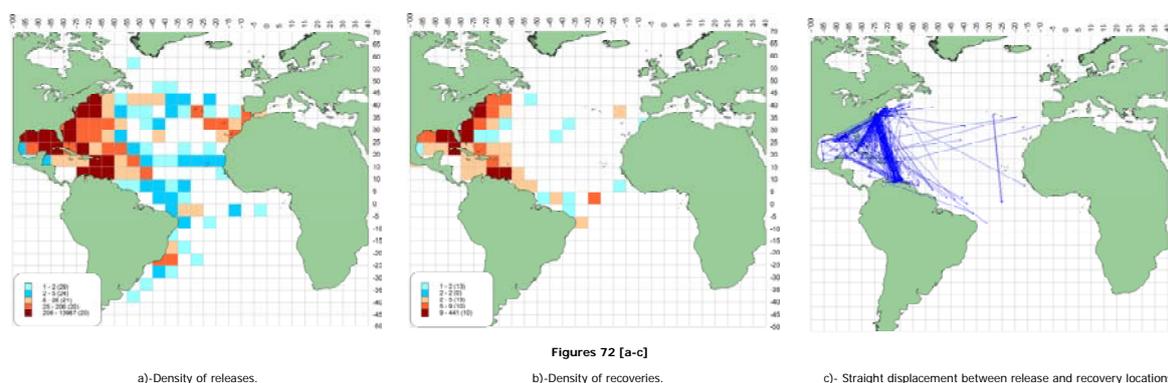


Figure 4. Appositions et récupérations de marques de makaire blanc.

3.h. Régime alimentaire

Le makaire blanc est un prédateur supérieur qui s'attaque de façon opportuniste aux bancs de poissons volants, de thonidés mineurs, de coryphènes et de calmars. Dans le sud de la mer des Caraïbes, son régime alimentaire se constitue principalement du calmar *Illex coindetti*, suivi de *Sardinella aurita* et de *Dactylopterus volitans* (Garcia de los Salmones et al., 1989). Dans le nord-est des États-Unis, ses principales proies sont la shadine ronde (*Etrumeus teres*) et le calmar totam (*Doryteuthis pealeii*), ainsi que le *D. volitans* (de Sylva et Davis, 1963). Les autres proies de cette espèce sont les poissons lunes, les tétraodontidés, les castagnoles, les escoliers serpents et les crevettes rouges des profondeurs.

Dans l'Atlantique Nord et tropical, environ 57 % du régime alimentaire de cette espèce était composé de poissons, le reste se constituant principalement de céphalopodes (42 %). Les espèces des familles des Bramidés suivies des Gempylidés représentaient plus de 75 % de ces poissons (Satoh et al., 2004).

Dans l'Atlantique équatorial occidental, la principale proie du makaire blanc est la castagnole (*Brama brama*) et l'encornet oiseau (*Ornithoteuthis antillarum*) (Júnior et al., 2004) ainsi que le grondin volant (*Dactylopterus volitans*) (Pinheiro et al., 2010). La variété et la présence constante de restes de proie ont amené certains auteurs à suggérer que l'espace réservé à la masse viscérale (et la dimension de l'estomac) est réduit à cause de la grande masse musculaire de cette espèce et de ses taux métaboliques élevés, ce qui l'oblige à se nourrir constamment. Ceci expliquerait la présence régulière de morceaux de proie dans son estomac ainsi que l'apport constant d'énergie facilitant les déplacements (Júnior et al., 2004).

3.i. Physiologie

Le makaire blanc, comme les thonidés et les autres istiophoridés, a des adaptations anatomiques et physiologiques lui permettant de nager de façon continue, et une endothermie crânienne (cerveau et yeux) qui lui facilite la prédation à différentes profondeurs. Il est muni d'un organe thermogène situé en-dessous du cerveau et près des yeux, qui produit et maintient des températures élevées dans la région crânienne (Block, 1986). Cet organe, plus connu sous le nom de « radiateur du cerveau », facilite les plongées profondes des istiophoridés en assurant leurs fonctions oculaires et physiques à de faibles températures. Des recherches sur la vision du makaire bleu (*Makaira nigricans*) indiquent que leurs yeux sont spécialement adaptés à la faible luminosité qu'ils rencontrent durant leurs immersions (Fritsches et al., 2003; Kröger et al., 2009).

En ce qui concerne la vitesse de nage, les données disponibles proviennent de l'analyse des distances minimales parcourues en ligne droite qui ont été calculées à partir des données des PSAT concernant le makaire blanc adulte (Horodysky et al., 2007). Les déplacements moyens ont été estimés à une vitesse comprise entre 7,8 et 14,2 milles marins/jour (0,3-0,4 milles marins/heure) à partir du point de remise à l'eau. Les estimations de la vitesse des déplacements verticaux, calculées sur la base des données des marques-archives pop-up reliées par satellite à haute résolution, indiquaient que le makaire blanc descend à une vitesse moyenne de 0,02-1,40 m s⁻¹ et remonte à une vitesse oscillant entre 0,02 et 1,85 m s⁻¹ (Hoolihan et al., 2009).

3.j. Comportement

Le makaire blanc ne forme pas de bancs. Il s'agit d'une espèce généralement solitaire, même s'il est notoire qu'ils forment parfois des petits groupes. Les recherches menées sur le comportement des istiophoridés n'ont donné lieu qu'à de lents progrès compte tenu de la difficulté de conserver ces espèces en captivité et de l'absence d'une technologie de localisation qui pourrait être utilisée aux fins d'un suivi à long terme (Holland 2003). Ceci étant, les données issues des marques traditionnelles et des PSAT, les informations biologiques sur les lieux et la saison de ponte ainsi que les informations relatives aux habitudes trophiques peuvent contribuer à identifier des schémas comportementaux en matière de reproduction.

Les zones situées au nord-est d'Hispaniola et de Porto Rico concentrent les poissons en état de frai à la fin du printemps et au début de l'été (Prince et al., 2005). La collecte de larves dans les zones de ponte et le long des itinéraires menant vers ou partant des zones de frai (déroit de Floride) permet d'étayer le comportement reproducteur des adultes associés au frai dans l'Atlantique centre-ouest. Ceci dit, on ne sait pas grand-chose du comportement reproducteur dans d'autres zones de l'Atlantique.

Des études menées avec des marques PSAT ont permis d'obtenir certaines informations sur le comportement vertical du makaire blanc de l'Atlantique (Hoolihan et al., 2012 ; Horodysky et al., 2007, voir le point 3.a « Préférence en matière d'habitat »).

3.k. Mortalité naturelle

On ne dispose d'aucune estimation fiable des taux de mortalité naturelle. Les données de marquage sont insuffisantes pour cet effort. L'estimation de M à partir des paramètres de croissance est limitée car ces derniers n'ont pas été estimés. La mortalité naturelle fondée sur l'estimation de longévité serait de 0,15 à 0,30. Par contre, les estimations des adultes en fonction de la taille du corps, de leur comportement et de leur physiologie semblent indiquer des valeurs relativement faibles (Anon. 1994, 1998). Mather et al. (1972) ont estimé, à partir de données de récupération de marques sur des poissons au nord de 32° N entre 1961 et 1965, que la mortalité instantanée totale était de 0,32 (erreur type 0,17).

3.l. Facteurs de conversion

Les bases de données et les analyses de l'ICCAT utilisent une série de formules pour convertir différents types de mesures. Le **Tableau 3** présente les relations dans le cas du makaire blanc de l'Atlantique (voir également le point 3.c « Relation taille-poids »).

Tableau 3. Facteurs de conversion de longueur et poids pour le makaire blanc

Équation	Sexe	N	Gamme de taille (cm)	Référence
$LJFL = 5.923 + TL \times 0.731$	Femelle	51	190-245	
$LJFL = 18.664 + TL \times 0.667$	Mâle	65	130-235	
$LJFL = -0.720 + TL \times 0.760$	Sexes combinés	127	130-280	
$LJFL = 96.462 + PAL \times 1.231$	Femelle	105	40-66	
$LJFL = 103.501 + PAL \times 1.100$	Mâle	123	40-85	
$LJFL = 108.000 + PAL \times 1.000$	Sexes combinés	272	35-85	
$LJFL = 9.400 + PFL \times 1.280$	Femelle	188	92-145	
$LJFL = 26.000 + PFL \times 1.133$	Mâle	172	80-180	
$LJFL = 13.572 + PFL \times 1.242$	Sexes combinés	424	80-180	Prager et al. (1995)
$LJFL = 48.834 + PDL \times 1.278$	Femelle	127	72-115	
$LJFL = 53.316 + PDL \times 1.211$	Mâle	121	68-110	
$LJFL = 39.250 + PDL \times 1.375$	Sexes combinés	294	65-115	
$LJFL = 14.743 + EOFL \times 1.061$	Femelle	65	128-165	
$LJFL = 9.581 + EOFL \times 1.097$	Mâle	30	115-160	
$LJFL = 15.444 + EOFL \times 1.056$	Sexes combinés	102	115-165	
$LJFL = 29.184 + DFL \times 1.053$	Femelle	75	115-150	
$LJFL = 14.539 + DFL \times 1.154$	Mâle	47	105-150	
$LJFL = 13.834 + DFL \times 1.167$	Sexes combinés	129	105-150	
$DWT = 1.20 \times RWT$	Sexes combinés	-	-	Manuel ICCAT 1990

TL : longueur totale ; PAL : longueur pectorale-anale ; PFL : longueur pectorale-fourche ; PDL : longueur pectorale-seconde dorsale ; EOFL : longueur cavité oculaire-fourche ; DFL : longueur dorsale-fourche ; DWT : poids manipulé.

4. Distribution et exploitation

4.a. Distribution géographique

Le makaire blanc est largement représenté dans les eaux subtropicales et tropicales de l'océan Atlantique et, de façon occasionnelle, dans les eaux tempérées de l'Atlantique et de la Méditerranée. Son aire de répartition est comprise entre 55° N et 45° S, mais il est moins abondant dans les eaux de l'Atlantique centre-est et centre-sud.

Les adultes (> 150 cm de LJFL) peuplent les eaux tempérées, subtropicales et tropicales, tandis que les juvéniles (< 100 cm de LJFL) sont observés dans les eaux tropicales. Dans l'Atlantique, les plus grandes classes de taille (> 200 cm de LJFL) sont généralement associées à des masses d'eau plus froide, tandis que les individus plus petits préfèrent évoluer dans des strates plus chaudes.

Distribution dans l'océan Atlantique : dans l'Atlantique Ouest, d'importantes concentrations de makaire blanc sont présentes sur la côte nord-est des États-Unis, dans le golfe du Mexique, dans le nord et l'est de la mer des Caraïbes, dans la zone équatoriale occidentale et le long de la côte brésilienne jusqu'à la côte uruguayenne. Dans le nord-est de l'Atlantique, les registres de prises accessoires palangrières donnent à penser qu'il existe des concentrations à proximité du Portugal, de l'Espagne et du Sahara occidental (García-Cortés et al., 2011).

4.b. Populations/structure du stock

À l'origine, l'ICCAT avait établi deux stocks du makaire blanc de l'Atlantique séparés à 5° de latitude N. Cette délimitation était fondée sur la distribution des prises, sur le déplacement saisonnier des zones de ponte au nord et au sud de 5° N et sur le fait qu'aucun poisson marqué au nord de 5° N n'avait été recapturé au sud de cette latitude. Néanmoins, les comparaisons génétiques utilisant des marqueurs mitochondriaux et nucléaires des échantillons prélevés au nord et au sud de 5° N n'ont révélé aucune hétérogénéité significative (Graves et McDowell, 2001 ; Graves et McDowell, 2006). C'est pourquoi l'ICCAT reconnaît l'existence d'un stock unique de cette espèce dans tout l'Atlantique (Anon., 2001).

4.c. Description des pêcheries : prise et effort

Le makaire blanc et d'autres espèces d'istiophoridés sont principalement ciblés par les pêcheries récréatives dans les pays développés. Certaines pêcheries artisanales locales exploitent le makaire blanc, principalement pour la consommation locale et parfois dans le cadre d'un commerce régional (Arocha, 2006 ; N'goran et al., 2001). Dans les îles des Caraïbes et au Venezuela, les principaux engins utilisés pour capturer le makaire blanc sont les filets maillants dérivants de surface et les palangres de surface attachées aux DCP (Arocha, 2006 ; Reynal et al., 2006). Il existe également des pêcheries artisanales visant les istiophoridés au large de la côte occidentale de l'Afrique, surtout dans le golfe de Guinée, qui utilisent des filets maillants dérivants pour capturer du makaire blanc de l'Atlantique. Ceci dit, le makaire bleu et le voilier sont les principales espèces d'istiophoridés capturées dans le golfe de Guinée, tandis que le makaire blanc est plus habituel dans les prises palangrières artisanales des pêcheries des Caraïbes et du Venezuela (Arocha, 2006 ; Arocha et al., 2006). L'effort de la pêche sportive et récréative se concentre sur la côte est des États-Unis, autour des îles des Caraïbes et au large de la côte du Venezuela et du Brésil. Dans l'Atlantique oriental, les pêcheries récréatives sont principalement situées au large de la côte africaine occidentale, des îles Canaries et des Açores (Harvey, 2002). Bien qu'il n'existe pas de pêcheries commerciales ciblant le makaire blanc, cette espèce est capturée, comme tous les istiophoridés, de façon accidentelle par les palangriers ciblant les thonidés et l'espadon dans l'océan Atlantique.

Les prises de makaire blanc se concentrent principalement dans les zones tropicales (**Figure 5**), le long de la côte brésilienne, au large des îles des Caraïbes et de la côte est des États-Unis (Anon., 2011a). Les prises accessoires de makaire blanc des flottilles palangrières ciblant les thonidés représentent en moyenne 90 % de la prise totale estimée (Anon., 2006a). La prise totale de makaire blanc s'est accrue rapidement lors de l'introduction de la palangre en 1956 et a atteint la valeur maximale de 4.900 t en 1965 avant de retomber par la suite (**Figure 6**). Au début des années 1970, les prises s'élevaient à 2.500 t environ et ont poursuivi leur tendance à la baisse et sont tombées à 975 t en 1978 (Anon., 2012).

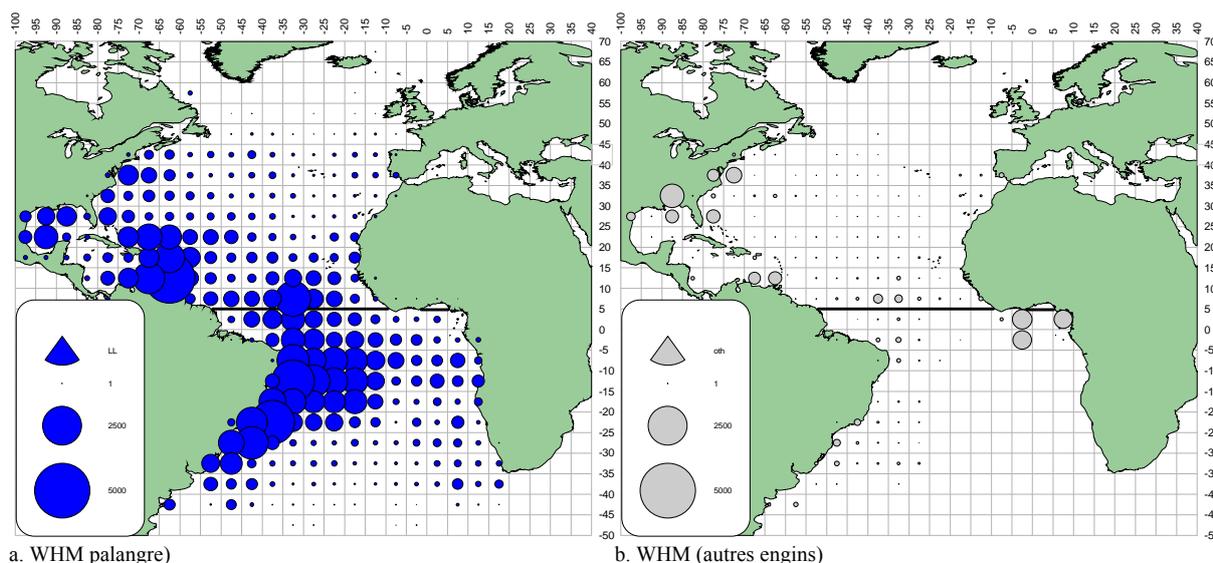


Figure 5. Distribution géographique des makaires blancs en tonnes capturés a) à la palangre et b) au moyen d'autres engins pour la période 1960-2009.

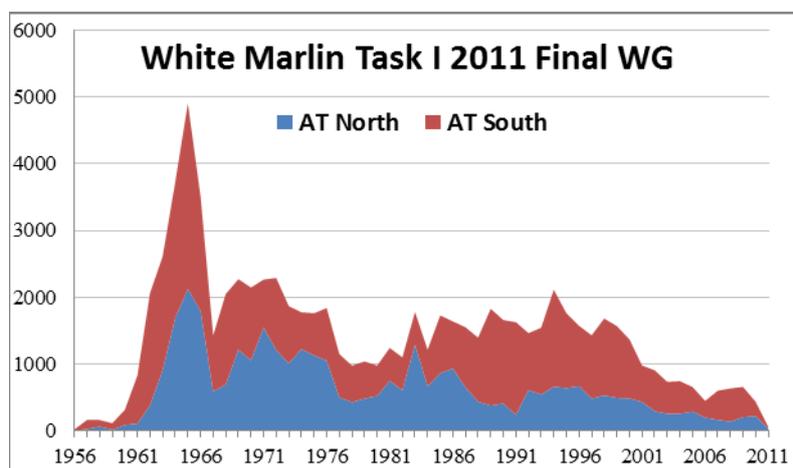


Figure 6. Prise totale de makaire blanc (rejets morts y compris), de l'Atlantique Nord et de l'Atlantique Sud pour la période 1956-2010.

Elles ont ensuite oscillé entre 1.000 et 1.500 t jusqu'en 1993. En 1994, les prises se sont relevées à 1.900 t, puis sont retombées sous la barre des 1.000 t (**Figure 6**). Comme pour toutes les espèces de prise accessoire, les estimations des captures de makaire blanc obtenues par les pêcheries palangrières sont incertaines. Et c'est d'autant plus vrai ces dernières années à cause des réglementations de gestion qui exigent la remise à l'eau ou le rejet de tous les makaires blancs capturés et à cause de la faible couverture par des observateurs pour surveiller les rejets (Anon. 2006b). Les prises des pêcheries sportives et récréatives ont atteint en moyenne 100 t au milieu des années 70, puis sont tombées sous les 10 t, en partie à cause des réglementations et des pratiques de capture et remise à l'eau appliquées dans cette pêcherie. Les captures de makaire blanc se sont réparties pratiquement à part égal entre le nord et le sud de l'Atlantique jusqu'au milieu des années 80 où les prises de l'Atlantique Nord ont commencé à diminuer plus rapidement.

4.d. Prise par taille

On ne dispose d'aucune estimation de la prise par âge pour le makaire blanc. La taille moyenne du poisson capturé est de 155-165 cm de LJFL avec le 95-centile de 120 à 220 cm de LJFL ; 50 % de la prise se situe entre 150 et 165 cm de LJFL. Moins de 1 % du makaire blanc mesuré dépasse les 300 cm, et ces mesures de longueur peuvent être le résultat d'un autre type de mesure de longueur (c.-à-d., longueur totale), ou à une identification erronée avec le makaire bleu. La **Figure 7** illustre la stabilité relative de la prise par taille du makaire blanc capturé dans les principales pêcheries combinées ayant opéré dans l'Atlantique pendant la dernière décennie (Anon., 2011b).

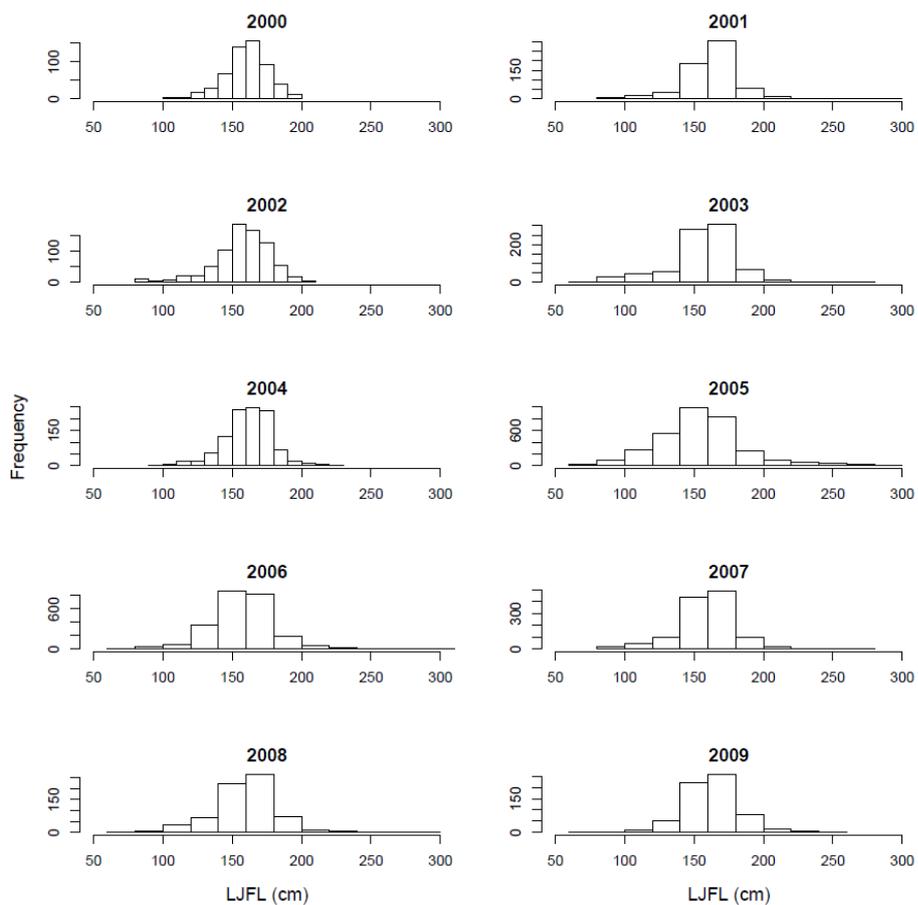


Figure 7. Histogrammes des fréquences de taille (cm LJFL) du makaire blanc combinés pour toutes les pêcheries pour la période 2000-2009.

5. Bibliographie

- Anon. 2001. Report of the Fourth ICCAT Billfish Workshop. Col.Vol.Sci.Pap. ICCAT. Madrid, 53: 1-130.
- Anon. 2006a. Report of the Data Preparatory Meeting for the 2006 Billfish Assessment (Natal-RN, Brazil). ICCAT Col. Vol. Sci. Pap., 59: 1-123.
- Anon. 2006b. Report of the 2006 ICCAT Billfish Stock Assessment (Madrid, Spain). ICCAT Col. Vol. Sci. Pap., 60: 1431-1546.
- Anon. 2011a. Statistical Bulletin. ICCAT, Madrid. Vol 40 40. 156 pp.
- Anon. 2011b. Report of the 2011 Blue Marlin Stock Assessment and White Marlin Data Preparatory Meeting. 25-29 April 2011, Madrid, Spain. ICCAT. 71 pp.
- Anon. 2012. Report of the 2012 White Marlin Stock Assessment Meeting. ICCAT. Madrid, Spain. ICCAT. 79 pp.
- Arfelli, C. A., De Amorim, A. F. and Galhardo-Amado, J. C. 1986. Analysis of *Tetrapturus albidus* Poey (1861), caught off South and southeast of Brazil (1971-1984). ICCAT Col. Vol. Sci. Pap., 25: 202-217.
- Arocha, F. 2006. Los peces de la familia Istiophoridae capturados por las flotas de Venezuela: Aspectos biológicos, pesquerías y gestión pesquera. Trabajo de ascenso para profesor asociado presentado en la Universidad de Oriente, 141 p.
- Arocha, F. and Bárrrios, A. 2009. Sex ratios, spawning seasonality, sexual maturity, and fecundity of white marlin (*Tetrapturus albidus*) from the western central Atlantic. Fisheries Research, 95: 98-111.
- Arocha, F. and Beerkircher, L. 2012. Guide for the identification of Atlantic istiophorids. ICCAT, Madrid, Spain. 4pp.
- Arocha, F., Larez, A., Marcano, J., Barrios, A., Gutierrez, X., Debrot, D. and Ortiz, M. 2006. Standardized catch rates for white marlin (*Tetrapturus albidus*) from the Venezuelan artisanal pelagic longline fishery off the Caribbean Sea and adjacent areas: period 1992-2003. ICCAT Col. Vol. Sci. Pap., 59: 315-322.
- Arocha, F. and Marcano, L. 2006. Life history characteristics of *Makaira nigricans*, *Tetrapturus albidus*, and *Istiophorus albicans* from the eastern Caribbean Sea and adjacent waters. pp. 587-597. In The Fourth World Fisheries Congress: Reconciling Fisheries and Conservation. 2-6 May 2004. Vancouver, B.C., Canada. Ed. by J. NIELSEN, J. DODSON, K. FRIEDLAND, T. HAMON, N. HUGHES, J. MUSICK and E. VERSPOOR. Amer. Fish. Soc. Symp. 49. Bethesda, Maryland.
- Baglin, R. E. 1979. Sex composition, length-weight relationship, and reproduction of the white marlin, *Tetrapturus albidus*, in the western North Atlantic Ocean. Fishery Bulletin, 76: 919-926.
- Beerkircher, L. R. and Serafy, J. E. 2011. Using head measurements to distinguish white marlin *Kajikia albida* from roundscale spearfish *Tetrapturus georgii* in the western North Atlantic. Bulletin of Marine Science, 87: 147-153.
- Block, B. A. 1986. Structure of the brain and eye heater tissue in marlins, sailfish, and spearfishes. Journal of Morphology, 190: 169-189.
- Brill, R. W. 1996. Selective advantages conferred by the high performance physiology of tunas, billfishes, and dolphin fish. In Symposium on Metabolism and Physiology of High Performance Fish, at American Fisheries Society Conference, Vancouver, BC (Canada), July 1994.
- Brill, R. W., Block, B. A., Boggs, C. H., Bigelow, K. A., Freund, E. V. and Marcinek, D. J. 1999. Horizontal movements and depth distribution of large adult yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) near the Hawaiian Islands, recorded using ultrasonic telemetry: implications for the physiological ecology of pelagic fishes. Marine Biology, 133: 395-408.

- Collette, B. B., Mcdowell, J. R. and Graves, J. E. 2006. Phylogeny of recent billfishes (Xiphiidae). *Bulletin of Marine Science*, 79: 455-468.
- Die, D. J. and Drew, K. 2008. An Atlantic-wide study of age and growth of Atlantic marlins. *In Proceedings from the Atlantic Billfish Research Program Symposium*, pp. 67-84. Ed. by D. DONALSON. Gulf States Marine Fisheries Commission, Galveston, Texas.
- Drew, K., Die, D. J. and Arocha, F. 2006. Current efforts to develop an age and growth model of blue marlin (*Makaira nigricans*) and white marlin (*Tetrapturus albidus*). *ICCAT Col. Vol. Sci. Pap.*, 59: 274-281.
- Fritsches, K. A., Marshall, N. J. and Warrant, E. J. 2003. Retinal specializations in the blue marlin: eyes designed for sensitivity to low light levels. *Marine and Freshwater Research*, 54: 333-341.
- García-Cortés, B., Ramos-Cartelle, A. and Mejuto, J. 2011. Observations of the white marlin (*Tetrapturus albidus*) carried out on board of the Spanish surface longline fleet targeting swordfish from 1993-2010. *ICCAT Col. Vol. Sci. Pap.*, SCRS/2011/035: 14.
- García De Los Salmones, R., Infante, O. and Alio, J. J. 1989. Reproduccion y alimentacion de los peces de pico, *Istiophorus albicans*, *Tetrapturus albidus* y *Makaira nigricans*, en la costa central de Venezuela. *ICCAT Col. Vol. Sci. Pap.*, 30: 436-439.
- Goodyear, C. P., Arocha, F. and Prince, E. D. 2003. Size composition of the white marlin catch. *ICCAT Col. Vol. Sci. Pap.*, 55: 603-612.
- Goodyear, C. P., Luo, J., Prince, E. D., Hoolihan, J. P., Snodgrass, D., Orbesen, E. S. and Serafy, J. E. 2008. Vertical habitat use of Atlantic blue marlin (*Makaira nigricans*): interaction with pelagic longline gear. *Marine Ecology - Progress Series*, 365: 233-245.
- Graves, J. E. and Mcdowell, J. R. 2001. A genetic perspective on the stock structures of blue marlin and white marlin in the Atlantic Ocean. *ICCAT Col. Vol. Sci. Pap.*, 53: 180-187.
- Graves, J. E. and Mcdowell, J. R. 2006. Genetic analysis of white marlin (*Tetrapturus albidus*) stock structure. *Bulletin of Marine Science*, 79: 469-482.
- Harvey, G. 2002. *Portraits from the Deep*, World Publications. 208 pp, Winter Park, FL, (United States).
- Hoolihan, J. P., Luo, J., Goodyear, C. P., Orbesen, E. S. and Prince, E. D. 2011. Vertical habitat use of sailfin (*Istiophorus platypterus*) in the Atlantic and eastern Pacific, derived from pop-up satellite archival tag data. *Fisheries Oceanography*, 20: 192-205.
- Hoolihan, J. P., Luo, J. and Prince, E. D. 2012. Preliminary analysis of time spent at temperature relative to the surface temperature for white marlin monitored with pop-up satellite archival tags. *ICCAT Col. Vol. Sci. Pap.*, 68: 1585-1589.
- Hoolihan, J. P., Luo, J., Richardson, D. E., Snodgrass, D., Orbesen, E. S. and Prince, E. D. 2009. Vertical movement rate estimates for Atlantic istiophorid billfishes derived from high resolution pop-up satellite archival data. *Bulletin of Marine Science*, 83: 257-264.
- Horodysky, A. Z., Kerstetter, D. W., Latour, R. J. and Graves, J. E. 2007. Habitat utilization and vertical movements of white marlin (*Tetrapturus albidus*) released from commercial and recreational fishing gears in the western North Atlantic Ocean: inferences from short duration pop-up archival satellite tags. *Fisheries Oceanography*, 16: 240-256.
- Júnior, T. V., Vooren, C. M. and Lessa, R. P. 2004. Feeding habits of four species of Istiophoridae (Pisces: Perciformes) from northeastern Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 70: 293-304.
- Kröger, R. H. H., Fritsches, K. A. and Warrant, E. J. 2009. Lens optical properties in the eyes of large marine predatory teleosts. *Journal of Comparative Physiology A*, 195: 175-182.

- Luthy, S. A. (2004) Billfish larvae of the Straits of Florida. PhD, Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami, 112pp.
- Luthy, S. A., Cowen, R. K., Serafy, J. E. and McDowell, J. R. 2005. Toward identification of larval sailfish (*Istiophorus platypterus*), white marlin (*Tetrapturus albidus*), and blue marlin (*Makaira nigricans*) in the western North Atlantic Ocean. Fishery Bulletin, 103: 588-600.
- Mather, F. J., Jones, A. C. and Beardsley, G. L. 1972. Migration and distribution of white marlin and blue marlin in the Atlantic Ocean. Fishery Bulletin, 70: 283-298.
- N'goran, Y. N., Amon-Kothias, J. B. and Bard, F. X. 2001. Captures d'Istiophorides (voilier *Istiophorus albicans*, marlin bleu *Makaira nigricans*, marlin blanc *Tetrapturus albidus*) et effort de pêche des filets maillants dérivants operant en Côte d'Ivoire. ICCAT Col. Vol. Sci. Pap., 53: 272-280.
- Nakamura, I. 1985. Billfishes of the World: an annotated and illustrated catalogue of marlins, sailfishes, spearfishes and swordfishes known to date. FAO Species Catalogue, Vol. 5. . FAO fisheries synopsis. Rome, 125: 66pp.
- Oliveira, I. M., Hazin, F., Travassos, P., Pinheiro, P. and Hazin, H. G. 2007. Preliminary results on the reproductive biology of the white marlin, *Tetrapturus albidus* Poey 1960, in the western equatorial Atlantic Ocean. ICCAT Col. Vol. Sci. Pap., 60: 1738-1745.
- Orbesen, E. S., Hoolihan, J. P., Serafy, J. E., Snodgrass, D., Peel, E. M. and Prince, E. D. 2008. Transboundary movement of Atlantic istiophorid billfishes among international and U.S. domestic management areas inferred from mark-recapture studies. Marine Fisheries Review, 70: 14-23.
- Ortiz, M., Prince, E. D., Serafy, J. E., Holts, D. B., Davy, K. B., Pepperell, J. G., Lowry, M. B. and Holdsworth, J. C. 2003. Global overview of the major constituent-based billfish tagging programs and their results since 1954. Marine and Freshwater Research, 54: 489-507.
- Pinheiro, P., Júnior, T. V., Hazin, G. H. V., Travassos, P., Tolotti, M. T. and Barbosa, T. M. 2010. Diet of the white marlin (*Tetrapturus albidus*) from the southwestern equatorial Atlantic Ocean. ICCAT Col. Vol. Sci. Pap., 65: 1843-1850.
- Prager, M. H., Prince, E. D. and Lee, D. W. 1995. Empirical length and weight conversion equations for blue marlin, white marlin, and sailfish from the North Atlantic Ocean. Bulletin of Marine Science, 56: 201-210.
- Prince, E. D., Cowen, R. K., Orbesen, E. S., Luthy, S. A., Llopiz, J. K., Richardson, D. E. and Serafy, J. E. 2005. Movements and spawning of white marlin (*Tetrapturus albidus*) and blue marlin (*Makaira nigricans*) off Punta Cana, Dominican Republic. Fishery Bulletin, 103: 659-669.
- Prince, E. D. and Goodyear, C. P. 2006. Hypoxia-based habitat compression of tropical pelagic fishes. Fisheries Oceanography, 15: 451-464.
- Prince, E. D. and Lee, D. W. 1989. Development of length regressions for Atlantic Istiophoridae. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas. Col. Vol. Sci. Pap., 30: 364-374.
- Prince, E. D., Lee, D. W., Wilson, C. A. and Dean, J. M. 1984. Progress in estimating age of blue marlin, *Makaira nigricans*, and white marlin, *Tetrapturus albidus*, from the western Atlantic Ocean, Caribbean Sea, and Gulf of Mexico. ICCAT Col. Vol. Sci. Pap., 20: 435-447.
- Prince, E. D., Lee, D. W., Zweifel, J. R. and Brothers, E. B. 1991. Estimating age and growth of young Atlantic blue marlin *Makaira nigricans* from otolith microstructure. 107Fishery Bulletin, 89: 441-460.
- Prince, E. D., Luo, J., Goodyear, C. P., Hoolihan, J. P., Snodgrass, D., Orbesen, E. S., Serafy, J. E., Ortiz, M. and Schirripa, M. J. 2010. Ocean scale hypoxia-based habitat compression of Atlantic istiophorid billfishes. Fisheries Oceanography, 19: 448-462.

- Reynal, L., Monthieux, A., Chantrel, J., Lagin, A., Roivoalen, J. J. and Norbert, M.-H. 2006. Premiers elements sur la biologie et la pêche du marlin bleu (*Makaira nigricans*) autour des DCP ancrés en Martinique. ICCAT Col. Vol. Sci. Pap., 59: 303-314.
- Satoh, K., Yokawa, K., Saito, H., Matsunaga, H., Okamoto, H. and Uozumi, Y. 2004. Preliminary stomach contents analysis of pelagic fish collected by Shoyo-Maru 2002 research cruise in the Atlantic Ocean. ICCAT Col. Vol. Sci. Pap., 56: 1096-1114.
- Shivji, M. S., Magnussen, J. E., Beerkircher, L. R., Hinteregger, G., Lee, D. W., Serafy, J. E. and Prince, E. D. 2006. Validity, identification, and distribution of the roundscale spearfish, *Tetrapturus georgii* (Teleostei: Istiophoridae): Morphological and molecular evidence. Bulletin of Marine Science, 79: 483-491.
- de Sylva, D. P. 1963. Postlarva of the white marlin, *Tetrapturus albidus*, from the Florida current off the Carolinas. Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean, 13: 123-132.
- de Sylva, D. P. and Breder, P. R. 1997. Reproduction, gonad histology, and spawning cycles of North Atlantic billfishes (Istiophoridae). Bulletin of Marine Science, 60: 668-697.
- de Sylva, D. P. and Davis, W. P. 1963. White marlin, *Tetrapturus albidus*, in the Middle Atlantic Bight, with observations on the hydrography of the fishing grounds. Copeia, 1963: 81-99.
- Ueyanagi, S., Kikawa, S., Uto, M. and Nishikawa, Y. 1970. Distribution, Spawning, and Relative Abundance of Billfishes in the Atlantic Ocean. Bull. Far Seas Fish. Res. Lab, 3: 15-55.