CHAPITRE 2.1.5 : THON ROUGE DE L'ATLANTIQUE	AUTEUR : J.-M. FROMENTIN	DERNIÈRE MISE À JOUR : 14 nov. 2006

2.1.5 Description du thon rouge de l'Atlantique (BFT)

1. Noms

1.a. Classification et taxonomie

Nom de l'espèce : *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758)
Code espèce ICCAT : BFT
Noms ICCAT : Thon rouge de l'Atlantique (français), Atlantic Bluefin tuna (anglais), Atún rojo del Atlántico (espagnol)

Selon Collette *et al*. (2001), le thon rouge est classé comme suit :

- Embranchement : Chordés
- Sous-embranchement : Vertébrés
- Super-classe : Gnathostomes
- Classe : Ostéichthyens
- Sous-classe : Actinoptérygiens
- Ordre : Perciformes
- Sous-ordre : Scombroïdes
- Famille : Scombridés
- Tribu : Thunnini

1.b. Noms communs

La liste des noms vernaculaires selon l'ICCAT et la Fishbase (www.fishbase.org) est présentée ci-dessous. Cette liste n'est pas exhaustive et certains noms locaux pourraient ne pas y être inclus.

Afrique du Sud : Bluefin tuna, Blouvin-tuna
Albanie : Toni
Allemagne : Atlantischer Thunfisch, Roter Thun, Thunfisch
Angola : Atum, Rabilha
Argentine : Atún aleta azul, Atún rojo
Brésil : Albacora-azul, Atum, Atum-azul, Atum verdadeiro, Rabilo
Bulgarie : Ton
Canada : Bluefin tuna, Thon rouge, Squid hound
Cap-Vert : Atuarro, Atum-azul, Atum-de-direito, Atum-de-revés, Atum-rabil, Atum-rabilho, Rabão
Chili : Atún cimarrón, Atún de aleta azul
Chine : Cá chan, Thu
Colombie : Atún, Atún de aleta azul
Corée : Cham-da-raeng-i
Croatie : Tuna plava, Tunj
Cuba : Atún aleta azul
Danemark : Almindelig Tun, Atlantisk tun, Blåfinnet tun(fisk), Tun(fisk)
Égypte : Tunna
Espagne : Atún, Atún rojo, Golfàs, Tonyina
Etats-Unis : Bluefin tuna
Finlande : Tonnikala
France : Thon rouge, Ton France, Auhopu

Grèce : Τόνος, Όρκυνος, Κόπανος, Ορτσίνι, Μαγιάτικο, Γλουπέας, Γοφός, Tónnos, Tonos
Îles Féroé : Tunfiskur
Îles Marshall : Boebo
Irlande : An tuinnín, Bluefin tuna
Islande : Túnfiskur
Israël : Tunna kehula
Italie : Tonno, Ton, Tonne, Tunnu, Tunina, Tunnachiula, Barilaro, Franzillottu
Japon : Kuromaguro
Liban : T'oûn ah'mar
Malte : Tonn, Tonnu, Tunnagg
Maroc : Thone
Mexique : Atún aleta azul
Norvège : Thunfisk, Makrellshørje, Sjorje
Oman : Tunna
Pays-Bas : Tonijn
Pérou : Atún de aleta azul
Pologne : Ton, Tunczyk blekitnopletwy
Portugal : Atum, Atum rabil, Atum-rabilho, Mochama
Rép. dominicaine : Atun
Roumanie : Ton, Ton rosu
Royaume-Uni : Northern bluefin tuna, Bluefin tunny
Russie : Siniy, Krasnyj/Sineperyj/Sinij/Solsheglazyj/Zoludoj/Vostochnyj tunets
Sénégal : Waxandor
Serbie-Monténégro : tuna
Suède : Tonfisk, Röd tonfisk, Makrillstörje
Taïpei chinois : Hay we
Tunisie : Toun ahmar
Turquie : Orkinos, Orkinoz baligi, Ton baligi
Ukraine : Obyknovennyi tunets
Uruguay : Atún rojo, Aleta azul

2. Identification

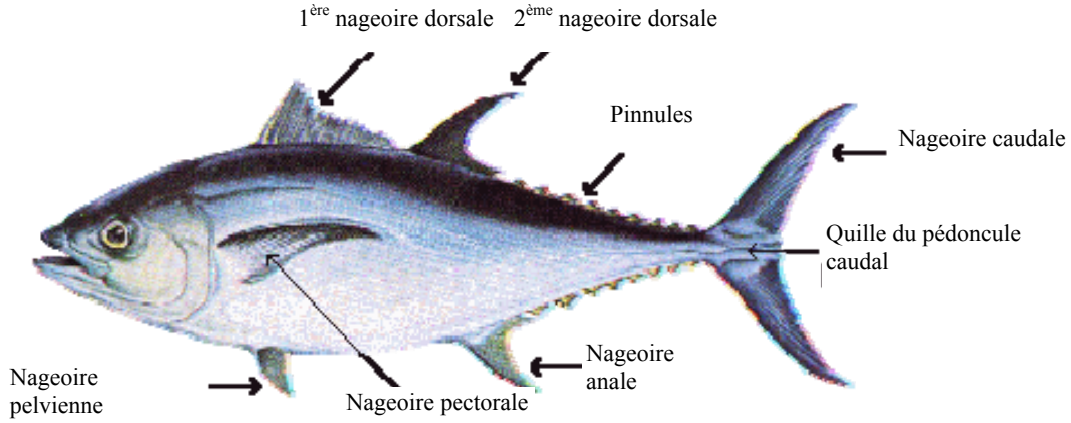


Figure 1. Dessin d'un thon rouge. Source : Système mondial d'information sur les pêches de la FAO, (http://www.fao.org/figis/servlet/static?dom=root&xml=speciesgroup/data/tunalike.xml)

Le thon rouge (BFT) est la plus grande espèce de thonidés. Il possède un corps allongé et fusiforme, plus robuste à l'avant. Sa taille maximale peut dépasser 4 m de long. Son poids maximal officiel est de 726 kg, mais plusieurs pêcheries opérant dans l'Atlantique Ouest et en Méditerranée ont signalé des poids allant jusqu'à 900 kg (Mather *et al*. 1995).

Le corps du thon rouge présente sa hauteur maximale à proximité du milieu de la première nageoire dorsale. Son dos est bleu foncé, tandis que ses flancs inférieurs et son ventre sont blanc argenté avec des rayures transversales incolores alternant avec des rangées de points incolores. Le thon rouge présente 39 vertèbres, 12 à 14 épines dorsales et 13 à 15 rayons mous dorsaux. La première nageoire dorsale est jaune ou bleuâtre ; la seconde nageoire dorsale, qui est plus haute que la première, est brun-rougeâtre. La nageoire anale et les pinnules sont d'un jaune-brun et bordés de noir ; la quille caudale médiane est noire chez les adultes. Le thon rouge possède des vessies natatoires et ses nageoires pectorales sont très courtes, représentant moins de 80 % de la longueur de la tête.

3. Aire de répartition

3.a. Habitat

Le thon rouge évolue dans l'écosystème pélagique de tout l'Atlantique Nord et de ses mers adjacentes, principalement de la Méditerranée (**Figure 2**). C'est l'espèce de thonidés qui possède la plus grande aire de répartition et le seul poisson pélagique qui vit en permanence dans les eaux tempérées de l'Atlantique (Bard *et al.* 1998 ; Fromentin et Fonteneau 2001). Les informations issues des marques-archives et des suivis ont confirmé que le thon rouge peut supporter des températures froides (jusqu'à 3 °C) et chaudes (jusqu'à 30 °C), tout en maintenant stable la température interne du corps (ex. Block *et al*. 2001).

On estimait, jusqu'il y a peu, que le thon rouge peuplait principalement les eaux superficielles et subsuperficielles des zones côtières et de haute mer, mais les informations obtenues à travers les marques-archives et la télémétrie ultrasonique ont montré que les thons rouges juvéniles et adultes plongent souvent à des profondeurs de 500 à 1 000 m (ex. Brill *et al*. 2001 ; Lutcavage *et al*. 2000).

On a constaté un comportement semblable chez le thon rouge du Sud, le thon obèse et l'espadon, qui est généralement associé à la recherche de nourriture dans des couches dispersantes profondes et/ou à des contraintes physiologiques visant à refroidir la température corporelle (Gunn et Block 2001 ; Musyl *et al*. 2003). C'est pour cette raison que l'habitat du thon rouge, comme celui des autres thonidés et des istiophoridés, doit être décrit en trois dimensions (Brill et Lutcavage 2001).

On a estimé traditionnellement que la distribution et les déplacements du thon rouge dans l'espace étaient subordonnés à des préférences pour certaines plages et certains gradients de température, semblables à ceux des autres espèces de thonidés (Inagake *et al*. 2001 ; Laurs *et al*. 1984 ; Lehodey *et al*. 1997).

Des travaux récents semblent converger vers le fait que le thon rouge juvénile et adulte fréquente et se regroupe le long des fronts océaniques (Humston *et al*. 2000 ; Royer *et al*. 2004). Il est probable que cette association est également liée à la recherche de nourriture, le thon rouge s'alimentant dans les abondantes concentrations de proies vertébrées et invertébrées qui peuplent ces zones.

Les types de fronts océaniques connus pour être souvent visités par le thon rouge sont les zones de remontée d'eau, comme les côtes occidentales du Maroc et du Portugal, et les structures océanographiques à méso-échelle associées à la circulation générale de l'Atlantique Nord et des mers adjacentes (Bard *et al*. 1998 ; Boustany *et al*. 2001 ; Farrugio 1981 ; Mather *et al*. 1995 ; Wilson *et al*. 2005). Il semble néanmoins que l'habitat du thon rouge soit plus complexe que ce que pourrait expliquer ces seules caractéristiques océaniques et qu'il reste encore beaucoup de choses à apprendre à ce sujet (Royer *et al*. 2004 ; Schick *et al*. 2004).

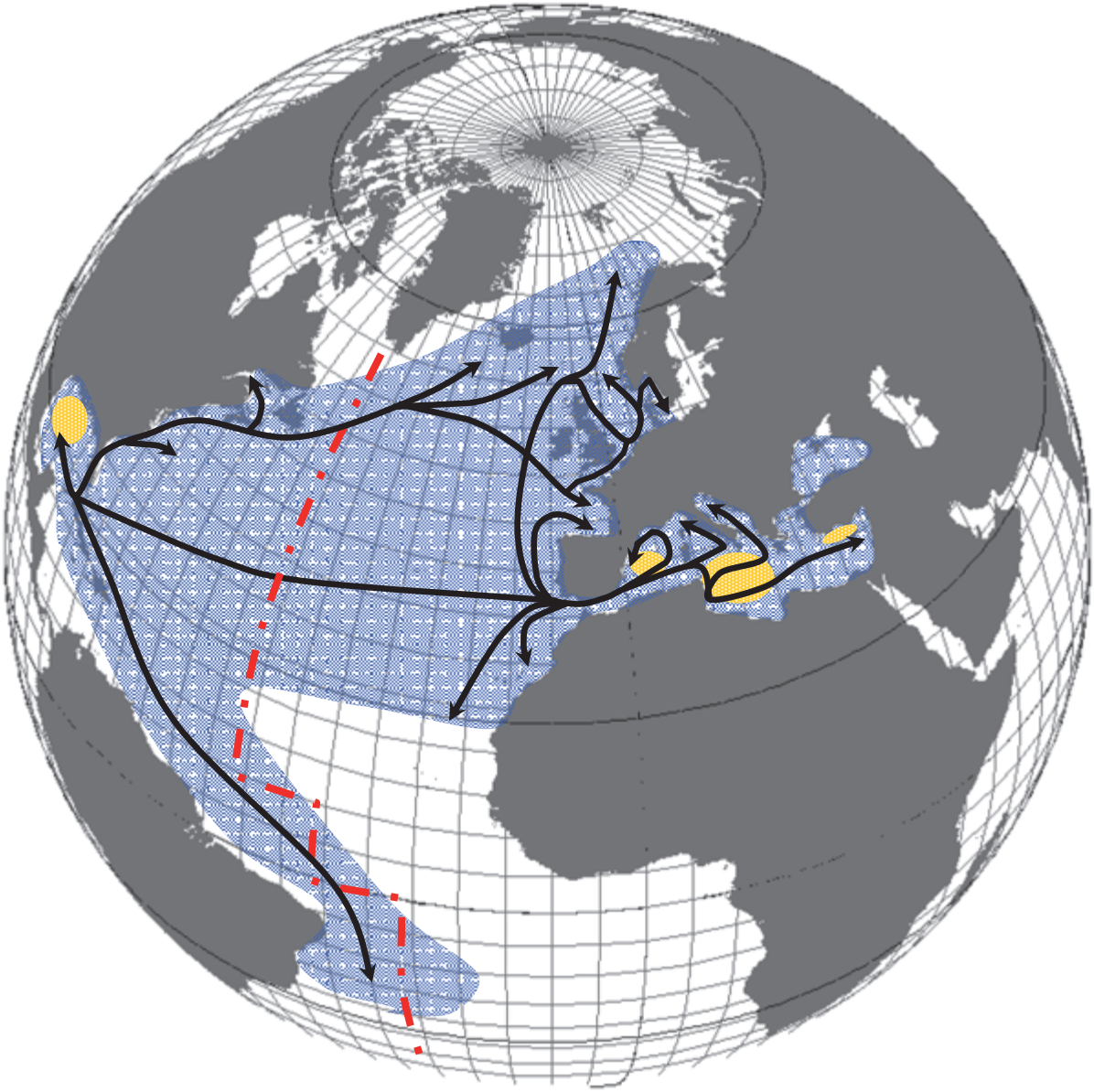


Figure 2. Carte montrant l'aire de répartition du thon rouge (bleu), les principales routes migratoires (flèches noires) et les principaux lieux de ponte (zones jaunes) résultant de données des pêcheries actuelles et historiques ainsi que d'informations relatives au marquage traditionnel et électronique. La ligne discontinue verticale représente la délimitation des stocks entre les deux unités actuelles de gestion de l'ICCAT (modifiée d'après Fromentin & Powers 2005).

3.b. Migration

Les migrations du thon rouge dans la mer Méditerranée ont été décrites il y a des siècles par les philosophes grecs et latins, en particulier par Aristote (IVe S. avant J.-C.) et Pline l'Ancien (Ier S. après J.-C.). L'existence d'une connexion migratoire entre les océans fut évoquée pour la première fois par Cetti (1777), qui suggérait que le thon rouge venant de l'Atlantique Nord se rendait en Méditerranée pour frayer au large de la Sicile, puis repartait en suivant le même itinéraire.

Cette hypothèse fut étayée plus tard par Pavesi (1889), qui considérait, à partir des observations réalisées par les pêcheries à la madrague, que la mer Méditerranée présentait un stock de thon rouge distinct de celui de l'Atlantique Nord. Cette hypothèse, connue comme l'« hypothèse autochtone », prédomina pendant plusieurs décennies et fut acceptée par différents auteurs comme de Buen (1925) et Roule (1917).

Elle finit par être mise en doute lorsque certains hameçons utilisés dans l'Atlantique Nord furent retrouvés sur des poissons capturés en Méditerranée (Heldt 1929 ; Sella 1929). La migration entre la Méditerranée et l'Atlantique Nord fut acceptée de façon définitive dans les années 60 et 70 en se fondant sur une longue série de recaptures de marques conventionnelles et a été reconfirmée depuis lors par de nombreuses observations (ex. Mather *et al*. 1995, **Figures 2** et **3**).

Ces schémas de migration ont conduit à l'hypothèse d'un comportement de *homing* (retour au lieu de naissance), ce qui signifie que le thon rouge migre dans des zones spécifiques et bien définies pour frayer (Cury 1994 ; Fromentin et Powers 2005). Une hypothèse qui est soutenue par des expériences récentes de marquage électronique qui ont révélé l'existence d'une fidélité au lieu de frai à la fois en Méditerranée et dans le Golfe du Mexique (Block *et al*. 2005).

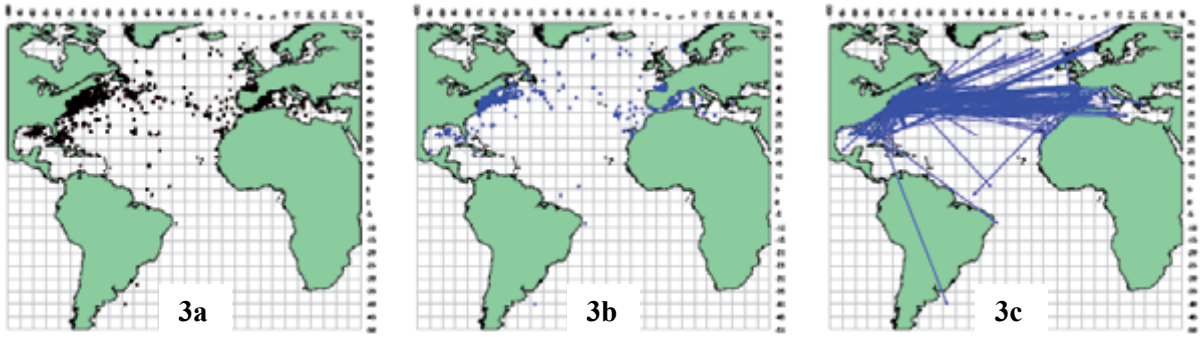


Figure 3. Résumé des marquages et récupérations de marques conventionnelles provenant de la base de données ICCAT (Source : Bulletin statistique ICCAT Vol. 35). 3a : distribution des marquages, 3b : distribution des récupérations et 3c: trajectoires directes entre les marquages et les récupérations.

Si les migrations trophiques existant dans la mer Méditerranée et l'Atlantique Nord sont fort peu connues, des résultats issus du marquage électronique ont indiqué que les schémas de migration et de déplacement du thon rouge varient considérablement selon les individus, les années et les zones (Block *et al*. 2001 ; de Metrio *et al*. 2002 ; Lutcavage *et al*. 1999).

L'apparition et la disparition de pêcheries suggèrent également que les importants changements qui affectent la dynamique spatiale du thon rouge peuvent également avoir des causes environnementales (Marsac 1999 ; Ravier et Fromentin 2004). Après avoir examiné la composition par taille des prises de thon rouge des pêcheries norvégiennes et allemandes, Tiews (1978) a postulé que l'effondrement qu'a connu ces pêcheries en 1963 a été provoqué par l'absence de thons migrants matures dans la zone nord. D'une façon similaire, le phénomène d'apparition et disparition du thon rouge au large des côtes brésiliennes dans les années 1960 est probablement dû aux changements observés dans l'aire de répartition et/ou dans la migration du thon rouge (Fromentin et Powers 2005).

3.c. Structure de la population

La compréhension du comportement migratoire du thon rouge est essentielle pour la gestion étant donné que la variabilité spatiale permet de définir les unités de gestion, les stocks et les délimitations. Pour l'instant, l'ICCAT administre le stock de thon rouge en deux unités spatiales séparées par le méridien 45° W (**Figure 2**). Cette délimitation a été établie à l'origine pour des raisons de facilité de gestion (voir Anon. 2002a), mais elle a été récemment critiquée dès lors que des données de marquage électronique ont permis d'observer des taux de migration transatlantique supérieurs à ce qu'on avait soupçonné au départ.

Ainsi, si Block *et al*. (2005) revendiquent toujours l'existence de deux zones de ponte distinctes pour les stocks de l'Atlantique Est et Ouest, ces auteurs ont également postulé un chevauchement significatif de la distribution de cette espèce dans les lieux trophiques de l'Atlantique Nord, hypothèse qui avait déjà été avancée par le passé par d'autres auteurs tels que Tiews (1963) ou Mater *et al*. (1995).

Le marquage électronique a amélioré de façon considérable nos connaissances de la dynamique spatiale du thon rouge, mais n'a pas permis de dévoiler le lieu de naissance du poisson migrateur, une information cruciale pour comprendre sa structure populationnelle. Les signatures chimiques dans les structures osseuses (surtout les

otolithes) se sont avérées très utiles pour distinguer les zones présumées de nourricerie du thon rouge de l'Atlantique Ouest et de la Méditerranée (Rooker et Secor 2004 ; Rooker *et al*. 2003 ; Rooker *et al*. 2002).

L'hypothèse évoquant une structure génétique des stocks dans les populations de thon rouge a également été examinée en utilisant différents marqueurs génétiques (Carlsson *et al*. 2004 ; Ely *et al*. 2002 ; Pujolar et Pla 2000 ; Viñas *et al*. 2003). Bien que les résultats suscitent quelques controverses, des études complètes menées plus récemment (Carlsson *et al*. 2004 ; 2006) tendent à confirmer l'hypothèse d'une structure populationnelle complexe comprenant notamment des différences génétiques au sein de la mer Méditerranée et de l'Atlantique centre-nord.

Ces résultats, ajoutés aux informations issues de l'histoire des pêcheries de thon rouge, ont amené Fromentin et Powers (2005) à postuler que le thon rouge peut être considéré comme une métapopulation, c'est-à-dire comme une série de populations locales discontinues occupant des habitats favorables dispersés, qui ont leur propre dynamique (et migration), mais avec une certaine influence démographique provenant d'autres populations locales provoquée par la dispersion. Cette hypothèse pourrait fournir un meilleur cadre pour exprimer la concomitance du comportement de *homing* avec la présence de la colonisation et de l'extinction dans certaines zones (ex. au Brésil et en mer du Nord).

4. Biologie

4.a. Maturité

Plusieurs études réalisées par le passé ont montré que le thon rouge atteint sa maturité à 110-120 cm (25-30 kg) dans l'Atlantique Est et en mer Méditerranée, c'est-à-dire vers l'âge de 4 ans (selon la courbe de croissance de l'Est et de la Méditerranée, voir **Tableau 1** et **Figure 4**). Les poissons frayant dans le Golfe du Mexique ont toujours une taille supérieure à 190 cm, ce qui correspondrait à un âge de 8 ans (selon la courbe de croissance de l'Ouest, **Tableau 1** et **Figure 4**). Cette différence d'âge à maturité entre le thon rouge de l'Atlantique Ouest et de la Méditerranée a été utilisée comme argument de poids pour évoquer la séparation en deux stocks. Des espèces voisines, comme le thon rouge du Pacifique (*Thunnus orientalis*) et le thon rouge du Sud (*Thunnus maccoyii*), atteignent leur maturité aussi tard que le thon rouge de l'Atlantique Ouest (à partir de 8 à 12 ans selon les auteurs, (Caton 1991 ; Schaefer 2001).

Tableau 1. Âge, taille et poids à maturité pour le thon rouge de l'Atlantique Est et de la Méditerranée et pour le thon rouge de l'Atlantique Ouest.

	Atlantique Est & mer Méditerranée	*Atlantique Ouest*	*Références*
Premier âge et taille à maturité	Âge 3 100 cm / 20kg	Âge 5 140 cm / 45kg	Mather *et al*. 1995
50 % maturité	Âge 4 115 cm / 30kg	Âge 8 190 cm / 120kg	Mather *et al*. 1995 Anon. 1997
100 % maturité	Âge 5 135 cm / 50kg	Âge 10+ 220 cm / 175kg	Mather *et al*. 1995 Diaz & Turner 2007

Des progrès ont été réalisés récemment dans la détermination de la maturité en mesurant les concentrations d'hormones dans le sang (Susca *et al*. 2001). Ces nouvelles techniques ont confirmé la taille précoce à maturité (vers 120 cm) de la femelle de thon rouge dans la mer Méditerranée (Anon. 2003b). Des études plus récentes menées dans l'Atlantique Ouest tendent à montrer un âge encore plus tardif à maturité, soit entre 10 et 12 ans (Diaz et Turner 2007).

Après plusieurs décennies d'études, l'âge à maturité reste incertain pour le thon rouge, en particulier dans l'Atlantique Ouest (selon les auteurs, la maturité de 50 % des individus varie entre l'âge 5 et l'âge 12). Il est donc nécessaire de poursuivre les études scientifiques en utilisant, par exemple, le même protocole d'échantillonnage et la même méthodologie des deux côtés de l'Atlantique (Fromentin et Powers 2005).

4.b. Sex-ratio

La proportion de mâles est supérieure dans les échantillons prélevés dans les prises d'individus de grande taille, ce qui pourrait être dû à une mortalité naturelle plus élevée ou à une croissance plus faible chez les femelles

(Anon. 1997). Une étude récente menée par de la Serna *et al*. (2003) a signalé que ces différences peuvent varier selon les engins et les zones (par ex. entre le détroit de Gibraltar et la Méditerranée occidentale), ce qui n'empêche que les auteurs ont retrouvé de façon systématique environ 80 % de mâles parmi les poissons de plus de 250 cm. Par contre, Hattour (2003) a observé une proportion égale ou supérieure de femelles (selon l'année) pour toutes les classes d'âge dans les prises des senneurs opérant dans la Méditerranée centrale.

4.c. Frai et reproduction

Comme toutes les espèces de thonidés, le thon rouge est ovipare et itéropare (Schaefer 2001). Il présente un développement asynchrone des ovocytes et est un géniteur à ponte fractionnée (la fréquence de ponte est estimée à 1-2 jours en Méditerranée, Medina *et al*. 2002). La production d'œufs dépend de l'âge (ou de la taille) : une femelle de 5 ans produit en moyenne cinq millions d'œufs (de ~ 1 mm), tandis qu'une femelle de 15-20 ans peut porter jusqu'à 45 millions d'œufs (Rodriguez-Roda 1967).

La fécondité moyenne a été estimée récemment à travers la quantification stéréologique à près de 93 ovocytes/g de masse corporelle pour le thon rouge de l'Atlantique Est (Farley et Davis 1998 ; Medina *et al*. 2002 ; ce qui est comparable à la valeur obtenue pour d'autres thonidés, Schaefer 2001). Il est généralement admis que le thon rouge fraie chaque année, mais les expériences de marquage électronique, tout comme les expériences menées en captivité, suggèrent que les individus pourraient ne frayer que tous les deux ou trois ans (Lutcavage *et al*. 1999).

Il est généralement admis que le frai du thon rouge se produit dans les eaux chaudes (> 24 °C) de certains lieux spécifiques et restreints (à proximité des îles Baléares, de la Sicile, de Malte, de Chypre et dans certains secteurs du Golfe du Mexique, **Figure 2**) et une seule fois par an en mai-juin (Karakulak *et al*. 2004 ; Mather *et al*. 1995 ; Nishikawa *et al*. 1985 ; Schaefer 2001).

Contrairement aux thonidés tropicaux, le thon rouge se reproduit dans un cadre spatio-temporel limité (Fromentin et Fonteneau 2001). Ceci dit, d'autres lieux de ponte tels que la baie ibéro-marocaine et la mer Noire, ont également été cités par le passé (ex. Picinetti et Piccinetti Manfrin 1993).

Le thon rouge fraie lorsqu'il atteint des endroits spécifiques (Mather *et al*. 1995 ; Rodriguez-Roda 1964). Medina *et al*. (2002) ont montré que le temps qui sépare l'apparition du poisson migrateur dans le détroit de Gibraltar et la ponte dans la région des Baléares est court et ne dépasse pas quelques semaines. Ce développement gonadique rapide peut être lié à la hausse de température de l'eau. La ponte est fertilisée directement dans la colonne d'eau et la ponte se produit sans soin parental après une période d'incubation de 2 jours.

4.d. Recrutement

Les larves de poisson (environ 3-4 mm) sont typiquement pélagiques et présentent un sac vitellin ainsi qu'une forme corporelle relativement peu développée. Le sac vitellin est absorbé en quelques jours. On ne sait pas grand-chose des effets de la structure par âge sur le stock reproducteur, de la condition des géniteurs, de la viabilité des recrues, mais des études récentes menées sur les poissons de fond ou des rochers ont montré que ce rapport peut être crucial pour les espèces de poisson qui ont une grande longévité (Berkeley *et al*. 2004 ; Birkeland et Dayton 2005 ; Cardinale et Arrhenius 2000 ; Marteinsdottir et Begg 2002).

On a postulé que l'indice de l'oscillation nord-atlantique (NAO) pourrait affecter le succès du recrutement de thon rouge dans l'Atlantique Est, une hypothèse qui n'a pas pu être confirmée par les analyses statistiques réalisées ultérieurement (Anon. 2002b). L'identification des principales forces abiotiques et biotiques qui régissent le recrutement du thon rouge reste donc inconnue. Le degré de complexité de la structure populationnelle d'une part (Fromentin et Powers 2005) et l'impact potentiel des changements environnementaux sur le comportement migratoire d'autre part (Ravier et Fromentin 2004) pourraient affecter de façon considérable la stratégie de reproduction et le recrutement du thon rouge.

4.e. Régime alimentaire

Comme le font un grand nombre de poissons marins, les larves de thon rouge se nourrissent principalement de petit zooplancton, surtout des copépodes et des nauplii de copépodes (Uotani *et al*. 1990). Comme la plupart des prédateurs, les juvéniles et adultes de thon rouge sont des chasseurs opportunistes. Chase (2002) a cité la présence de plus de 20 espèces de poisson et d'environ 10 espèces d'invertébrés dans l'estomac du thon rouge. Son régime alimentaire peut également comprendre des méduses et des salpes, ainsi que des espèces démersales et sessiles telles que les poulpes, les crabes et les éponges. En général, les juvéniles s'alimentent surtout de

crustacés, de poissons et de céphalopodes, tandis que les adultes se nourrissent principalement de poisson, surtout de hareng, anchois, lançons, sardine, sprat, tassergal et maquereau (Eggleston et Bochenek 1990 ; Ortiz de Zarate et Cort 1986).

Le contenu de l'estomac du thon rouge présente cependant la prédominance d'une ou de deux espèces proies telles que le hareng et le lançon dans l'Atlantique Ouest ou l'anchois dans l'Atlantique Est et la Méditerranée. Aucune relation claire n'a pu être établie entre les tailles des proies et du thon rouge ; le thon rouge de petite et de grande taille présente le même spectre de proie par taille. Ceci dit, Chase (2002) a signalé que les proies les plus grandes (de plus de 40 cm) ne sont consommées que par les thons rouges géants (> 230 cm).

4.f. Croissance

La procédure de détermination de l'âge du thon rouge s'est fondée principalement sur le comptage des marques dans les structures osseuses, même si l'on a également réalisé quelques études sur les données de fréquence de taille et sur la recapture de marques. Quoi qu'il en soit, le rapport entre l'âge et la taille reste incertain, surtout en ce qui concerne les individus les plus âgés (> 8 ans).

Le comptage des anneaux sur les otolithes, des épines, des vertèbres et des écailles est en effet entravé par plusieurs sources d'erreur telles que la coalescence ou la disparition des premières marques ou, inversement, le marquage multiple dû aux modes de migration (voir Compean-Jimenez et Bard 1980 ; Compean-Jimenez et Bard 1983 ; Cort 1991 ; Farrugio 1981 ; Mather *et al*. 1995).

La ventilation des données de fréquence de taille du thon rouge par classe d'âge devient difficile pour les individus de plus de 5 ans étant donné que ces cohortes sont de plus en plus difficiles à distinguer (Fromentin 2003).

Les courbes de croissance basées sur la recapture des marques qui sont utilisées pour déterminer l'âge des poissons ne s'avèrent pas plus efficaces chez les individus de plus de 200 cm (~10 ans). Cette limitation est due au peu d'observations disponibles et à la haute variabilité que présente la croissance dans ces classes de taille (Turner *et al*. 1991).

Il existe par conséquent une variation considérable dans les équations de von Bertalanffy qui ont été estimées par différents auteurs (**Tableau 2**). Ainsi, l'âge estimé pour un individu ayant une taille de 1 et 2 m sera respectivement de 3 et 6 ans.

Tableau 2. Paramètres des équations de von Bertalanffy tels qu'ils sont estimés pour différentes zones et selon différentes techniques ou méthodologies par divers auteurs (cette liste n'est pas exhaustive et inclut des études fondées sur de grandes tailles d'échantillons).

Sources	Zone	Méthodologie	L∞	k	to
Sella (1929)	Méditerranée	Vertèbres	499.68	0.044	-2.114
Westmann & Gilbert (1941)	Atlantique Ouest	Écailles	197.94	0.196	-0.778
Mather & Schuck (1960)	Atlantique Ouest	Vertèbres	437.46	0.055	-1.489
Rodriguez Roda (1964,1969)	Atlantique Est	Vertèbres	355.84	0.090	-0.890
Caddy & al. (1976) mâles	Atlantique Ouest	Otolithe	286.64	0.134	0.328
Caddy & al. (1976) femelles	Atlantique Ouest	Otolithe	277.31	0.116	0.800
Farrugio (1981)	Méditerranée	Vertèbres	351.13	0.080	-1.087
Cort (1991)	Atlantique Est	Épines	318.85	0.093	-0.970
Turner et Restrepo (1994)	Atlantique Ouest	Recapture de marques	382.00	0.079	-0.707

L'application de technologies plus sophistiquées telles que les microscopes électroniques utilisés pour examiner les anneaux sur des structures osseuses ou le marquage électronique pour obtenir des informations spatio-temporelles précises peut permettre de faire la distinction entre une erreur d'observation et une erreur de traitement. Les approches innovatrices de modélisation telles que le modèle de croissance développé par

Evenson *et al*. (2004), qui intègre des données provenant des trois principales sources (fréquence de taille, recapture de marques et structures osseuses) dans le même cadre d'estimation, pourraient et devraient être appliquées au thon rouge.

La croissance des juvéniles est rapide pour un poisson téléostéen (environ 30 cm/an), mais légèrement plus lente que celle d'autres thonidés et istiophoridés (Fromentin et Fonteneau 2001). Les poissons nés en juin mesurent environ 30-40 cm et pèsent environ 1 kg en octobre. Un an plus tard, ils atteignent près de 4 kg et 60 cm (Mather *et al*. 1995).

La croissance en longueur tend à être plus faible chez les adultes que chez les juvéniles, tandis que la croissance en poids augmente (**Figure 4**). C'est pour cette raison que les juvéniles sont relativement minces, tandis que les adultes sont plus gros et plus grands. En moyenne, un thon rouge atteint près de 200 cm et 150 kg à l'âge de 10 ans et environ 300 cm et 400 kg à 20 ans.

Des poissons de 685 kg ont été signalés dans les prises des madragues italiennes, tandis qu'un individu de 427 cm et 726 kg a été capturé dans le Golfe du Maine (Bigelow et Schroeder 1953 ; Sara 1969).

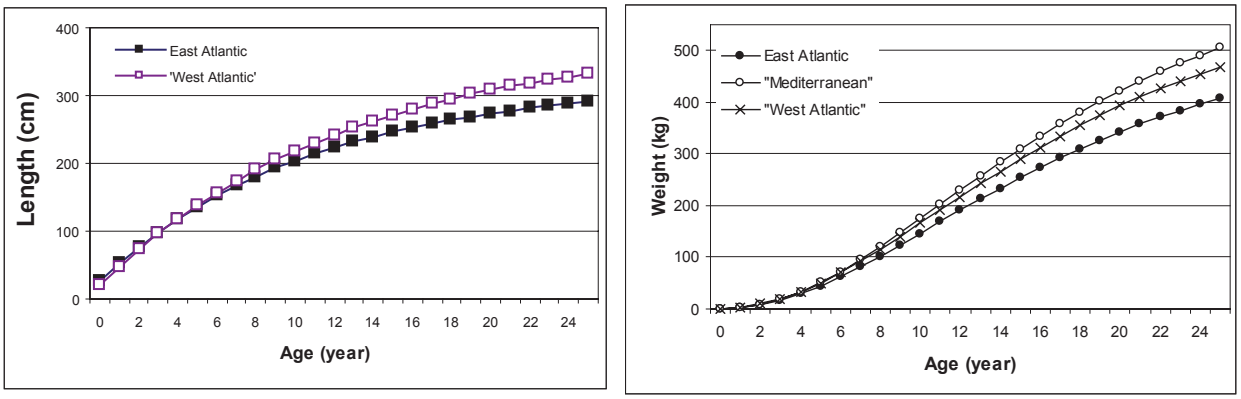


Figure 4. Courbes de taille (tableau de gauche) et de poids (tableau de droite) pour l'Atlantique Est, la Méditerranée et l'Atlantique Ouest (voir **Tableaux 1** et **2**).

Certaines études suggèrent également que les mâles grandissent plus vite que les femelles et sont proportionnellement plus abondants dans les prises d'individus de plus de 250 cm (voir plus haut). Des différences ont été observées entre l'Atlantique Ouest, l'Atlantique Est et la Méditerranée (**Figure 4**), mais on a également constaté quelques disparités dans les nombreuses relations taille-poids signalées à l'intérieur de chaque zone. Les actuelles équations L-W de l'ICCAT pour l'Atlantique Est et la Méditerranéenne sont peu documentées (**Tableau 3**).

Tableau 3. Relation taille-poids de l'ICCAT pour le thon rouge de l'Atlantique Est, de la Méditerranée et de l'Atlantique Ouest.

Sources	Zone	Équation
Anon. 1984	Atlantique Est	$W=2.95.10^{-5}*FL^{2.899}$
Anon. 1984	Méditerranée	$W=1.96.10^{-5}*FL^{3.009}$
Parrack et Phares (1979)	Atlantique Ouest	$W=2.861.10^{-5}*FL^{2.929}$

Les schémas de croissance saisonnière ont été mieux documentés. Ainsi, les juvéniles et les adultes grandissent rapidement en été et au début de l'automne (jusqu'à 10 % par mois), tandis que leur croissance est négligeable en hiver (Labelle *et al*. 1997 ; Mather *et al*. 1995 ; Tiews 1957). Par ailleurs, on a également décrit des variations significatives, d'une année sur l'autre et par décennie, dans le poids par âge des juvéniles dans la mer Méditerranée occidentale (Fromentin 2003).

4.g. Mortalité naturelle

Comme c'est le cas pour de nombreuses populations de poisson, les taux de mortalité naturelle (M) du thon rouge sont mal connus. Ceci dit, il est généralement admis que : (i) les poissons à forte longévité, comme le thon rouge, présentent une M plus faible et moins variable que les poissons à courte longévité, (ii) les M sont plus élevées durant les stades juvéniles qu'à partir de l'âge adulte (hormis la sénescence), et (iii) les M varient également en fonction de la densité de la population, de la taille, du sexe, de la prédation et de l'environnement (ex. Vetter 1987).

Sachant que le thon rouge est un poisson grand migrateur et pélagique, on s'attend à ce que la compétition et le cannibalisme provoqués par les limitations d'aliments et/ou d'habitats soient moins marqués que chez les poissons de fond. La prédation est le fait principalement des grands requins pélagiques et des baleines tueuses comme on a pu l'observer à l'entrée du détroit de Gibraltar pendant la migration génétique du thon (Nortarbartolo di Sciara 1987). Le marquage du thon rouge du Sud (*Thunnus maccoyii*) tend à confirmer que la M est plus élevée chez les juvéniles (entre 0,49 et 0,24) que chez les adultes (autour de 0,1).

Faute d'estimations directes et cohérentes de M pour le thon rouge, on utilise d'habitude le vecteur de mortalité naturelle du thon rouge du Sud pour évaluer le stock de l'Atlantique Est et de la Méditerranée, tandis qu'on postule une M constante de 0,14 pour le thon rouge de l'Atlantique Ouest (Anon. 1999 ; Anon. 2003a). Ces deux solutions étant insatisfaisantes, il est indispensable de réaliser des expériences de marquage et des modélisations afin d'approfondir cette question.

4.h. Caractères du cycle biologique

Tableau 4. Caractères du cycle biologique des 10 thonidés et espèces voisines sélectionnés tels qu'ils figurent dans la littérature (de Fromentin et Fonteneau 2001).

Espèces	Durée du frai (mois/an)	Taille à maturité (cm)	Poids à maturité (kg)	Âge à maturité (an)	Taille max. (cm)	Poids max. (kg)	Âge max. (an)	Croissance juvénile (%L.yr^{-1})
Listao	12	45	1.7	1,5	75	23	4,5	40
Thonine	12	42	-	1,5	85	12	6	32,9
Albacore	6	105	25	2,8	170	176	7,5	22,1
Thon obèse	3	115	31	3,5	180	225	6	18,3
Voilier	2	130	16	3	255	-	18	17
Makaire blanc	4	130	20	3	260	-	15	16,7
Germon (Atlant. Nord)	3	90	15	4,5	120	80	9,5	16,7
Espadon (Atlant. Nord)	3	175	70	5	290	650	17	12,1
Thon rouge (Atlantique Est)	1,5	115	27,5	4,5	295	685	20	8,7
Thon rouge du Sud	2	130	43	8	200	320	19	8,1

Il existe donc un contraste clair et net entre les caractères du cycle biologique du thon rouge et de celui des autres espèces, en particulier des thonidés tropicaux (**Tableau 4**). Ces derniers se caractérisent en effet par une croissance rapide, une maturité précoce, une ponte continue, une taille maximale limitée, une courte durée de vie et une distribution limitée aux eaux chaudes, tandis que le thon rouge présente traditionnellement les caractéristiques opposées et semblables aux espèces des eaux froides, c'est-à-dire une croissance lente, une maturité tardive, une saison de ponte plus courte, une taille plus grande et une durée de vie plus longue (Fromentin et Fonteneau 2001). Ces caractéristiques du cycle biologique rendent par conséquent le thon rouge plus vulnérable à l'exploitation que les thonidés tropicaux étant donné que le taux de croissance de sa population est plus faible.

5. Pêcheries

5.a. Histoire ancienne des pêcheries

Des fouilles archéologiques ont démontré que le thon rouge est pêché dans la Méditerranée depuis le VII[e] siècle avant J.-C. (Desse et Desse-Berset 1994). Les Phéniciens d'abord, puis les Romains établirent des centaines de pêcheries distinctes ciblant les thons, la bonite et les sardines (ainsi que des usines de salage) dans la Méditerranée occidentale (Doumenge 1998 ; Farrugio 1981 ; Mather *et al*. 1995). À cette époque, les pêcheurs utilisaient principalement des lignes à main et différents types de senne, notamment les sennes de plage.

Captures historiques de thon rouge dans les pêcheries de madrague de l'Atlantique Est et de la Méditerranée.

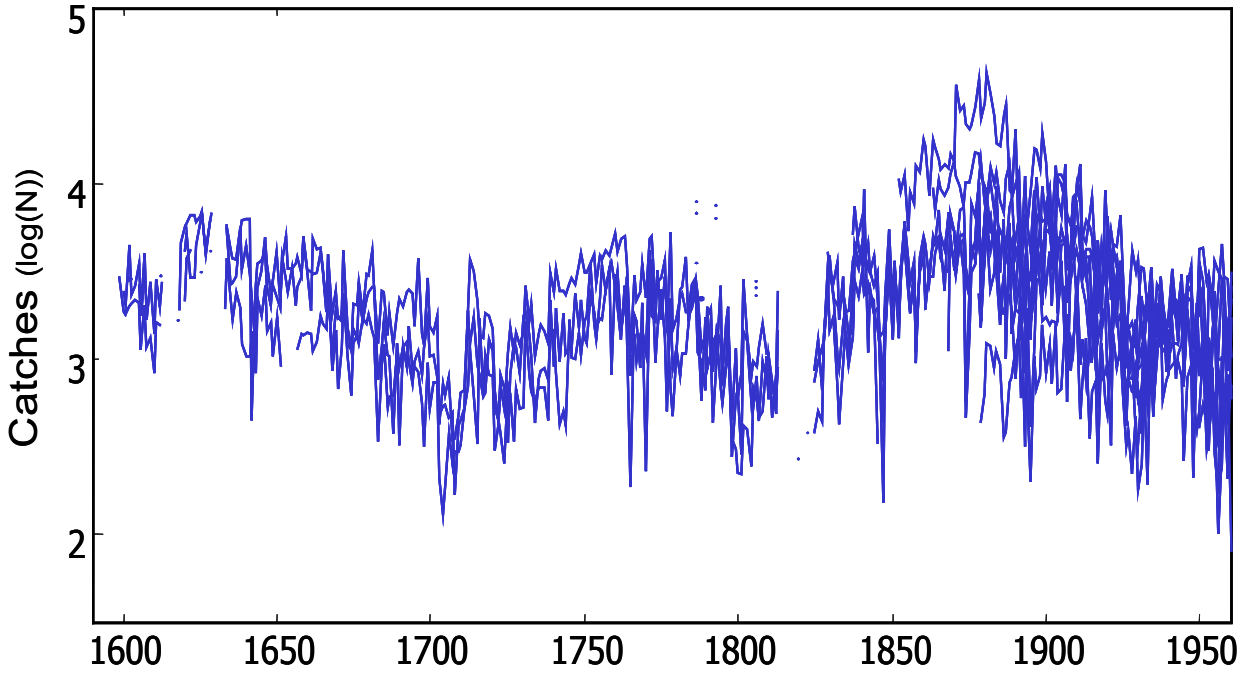


Figure 5. Longues séries temporelles (entre 80 et 360 ans) des prises de thon rouge obtenues par 8 madragues calées au Portugal, en Sardaigne, en Sicile et en Tunisie entre 1599 et 1960 (les prises sont exprimées en nombre log. de poissons pris dans une année donnée).

L'exploitation du thon rouge resta active au Moyen-âge et les sennes de plage commencèrent progressivement à être remplacées par des madragues à partir du XVI[e] siècle (Doumenge 1998 ; Ravier et Fromentin 2001) (**Figure 5**). Utilisées dans toute la Méditerranée et dans le détroit de Gibraltar, les madragues et les sennes de plages représentèrent la première pêcherie industrielle dans cette région. Ces pêcheries requéraient une utilisation importante de main d'œuvre aux fins de la pêche et de la mise en conserve ainsi que des investissements financiers considérables (Berthelot 1988 ; Doumenge 2000 ; Pavesi 1889).

Des informations historiques provenant d'archives nationales et privées, de bibliothèques scientifiques et de différents laboratoires méditerranéens ont été collationnées puis analysés en utilisant le programme scientifique européen STROMBOLI. Il résulte de ces informations que les productions des madragues ont fluctué entre 7 000 et 30 000 tonnes par an, en obtenant une moyenne d'environ 15 000 tonnes par an (Ravier et Fromentin 2002). Ces estimations ont confirmé l'intensité de l'exploitation du thon rouge qui fut pratiquée par les anciennes pêcheries à la madrague citées plus haut par les historiens.

Les prises des madragues ont présenté une importante fluctuation périodique durant une période de 100-120 ans (**Figure 5**, voir également Ravier et Fromentin 2001). Étant donné que ces fluctuations à long-terme se produisaient de façon synchronisée entre des zones situées dans la Méditerranée occidentale et à proximité de l'Atlantique du Nord (sur une distance d'environ 2 500 km), on avait postulé que ce pseudo-cycle reflétait des variations de l'abondance du thon rouge pénétrant dans la Méditerranée chaque année pour s'y reproduire.

Dans une analyse ultérieure, Ravier et Fromentin (2004) ont montré que ces variations à long-terme des prises des madragues étaient inversement liées à la température et pouvaient, par conséquent, être dues aux changements des schémas migratoires des géniteurs de thon rouge provoqués par les modifications des conditions océanographiques.

5.b. Histoire récente des pêcheries

Les madragues ont subi peu de modifications jusqu'au début du XXe siècle, époque à partir de laquelle il est possible que l'augmentation du trafic côtier, du bruit et de la pollution côtière ait contribué à réduire l'efficacité de ces engins (Addis *et al*. 1997 ; Ravier et Fromentin 2001). Avant cela, la pêche au thon rouge se déroulait principalement en Méditerranée et dans la baie ibéro-marocaine. Son expansion commença progressivement au cours du XIXe siècle.

Une pêcherie de ligne à main ciblant les juvéniles de thon rouge et de germon de l'Atlantique Nord se développa dans le Golfe de Gascogne au milieu du XIXe siècle (et est encore opérationnelle, bien qu'elle soit composée aujourd'hui principalement de canneurs, Bard 1981). Le thon rouge était capturé de façon occasionnelle, depuis les années 1930, en mer du Nord, dans la mer de Norvège et dans le Kattegat par des pêcheries de ligne et hameçon puis, plus tard, par des senneurs (Meyer-Waarden 1959).

Ces flottilles nordiques ont connu une expansion rapide et ont vu leurs productions dépasser celles des madragues traditionnelles dans les années 1950 (jusqu'à 16 000 tonnes/an, **Figures 6** et **7**). Leurs prises se constituaient principalement de thons rouges de grandes tailles qui migrent vers le nord en été pour s'alimenter de poissons pélagiques tels que le hareng et le sprat (Hamre *et al*. 1968 ; Pusineri *et al*. 2002). La flottille norvégienne, qui a obtenu près de 80 % du total des prises nordiques, est la seule qui a survécu à l'effondrement provoqué en 1963 probablement par la variation des schémas migratoires (Tiews 1978).

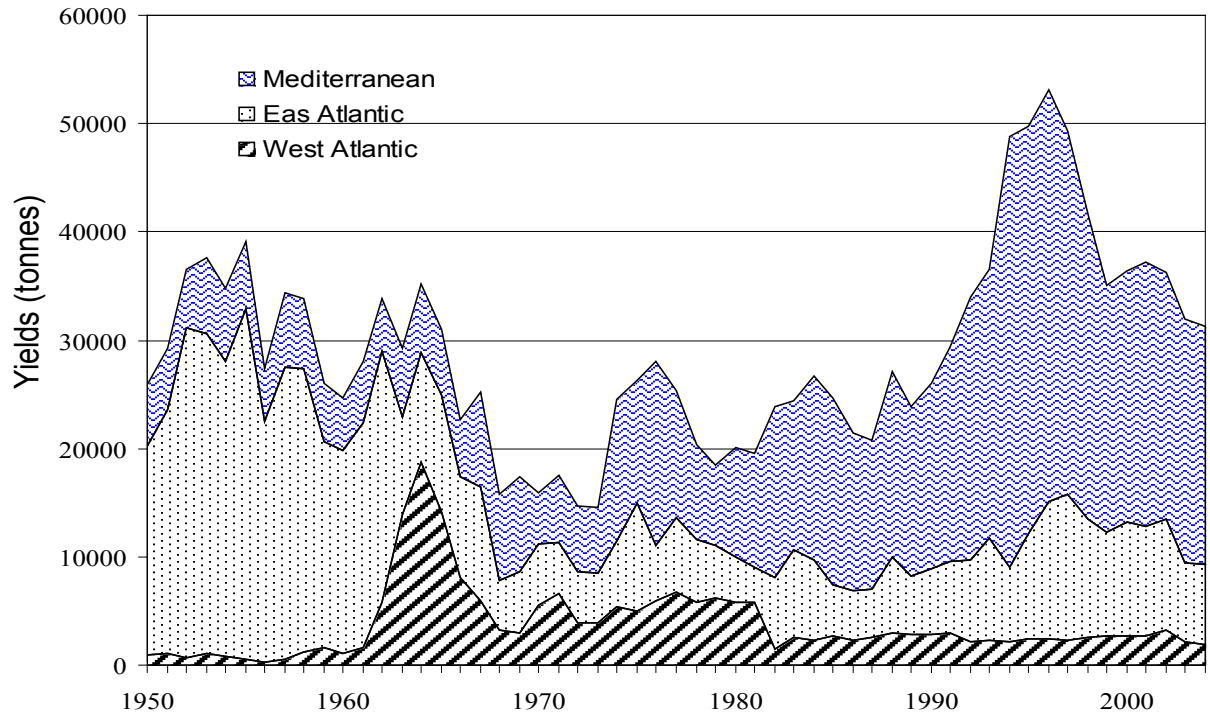
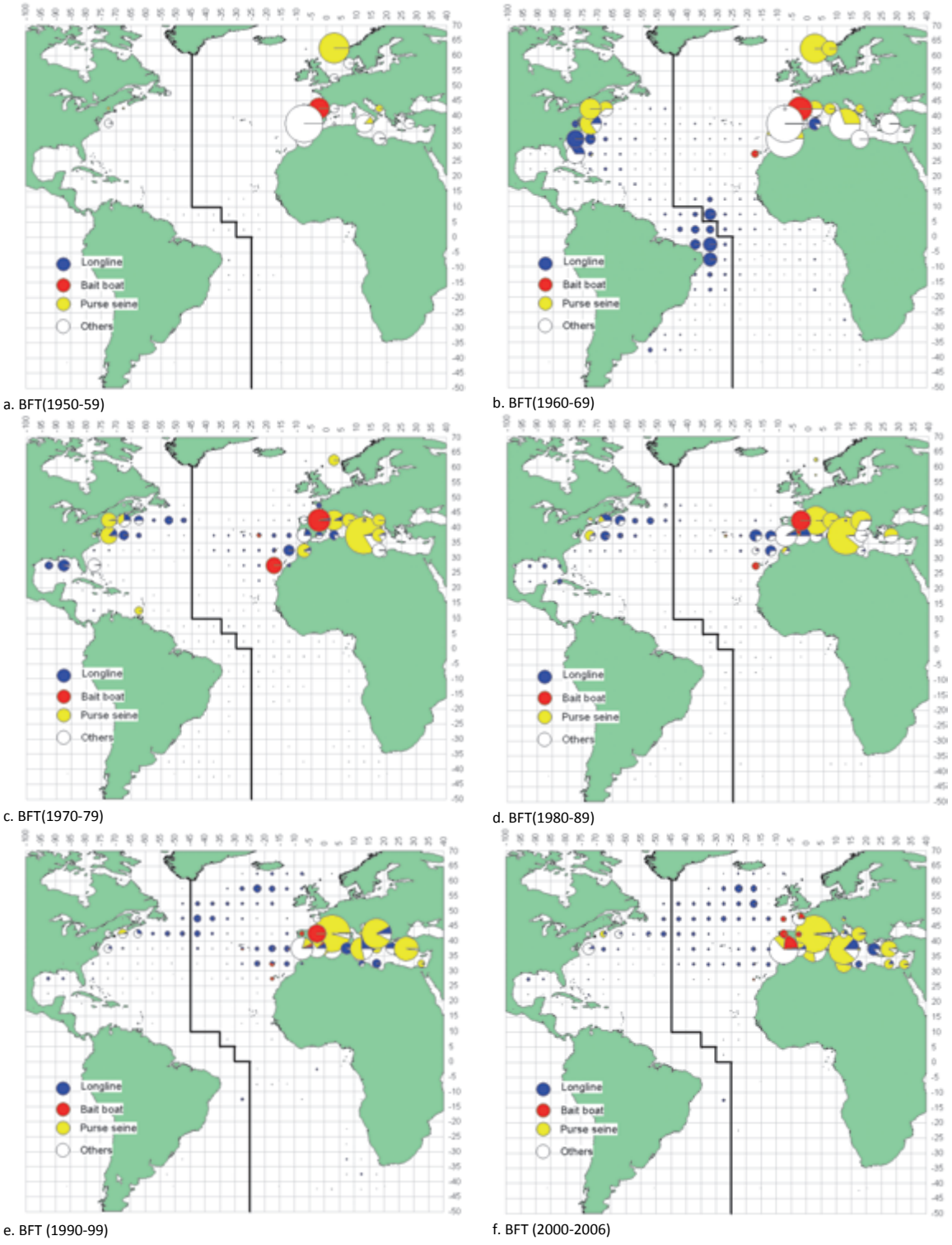


Figure 6. Prises de thon rouge déclarées (en tonnes) au Secrétariat ICCAT par principale zone. (Source : Anon. 2007).

Des pêcheries sont également apparues dans les années 1960 le long de la plate-forme continentale de l'Atlantique occidental, notamment entre le Cap Hatteras et Terre-Neuve (Mather *et al*. 1995). Des senneurs ont mené dans les années 1950 et 1960 des pêcheries ciblant les juvéniles qui se sont étendues vers le nord jusqu'au Cap Cod et jusqu'au Maine (**Figure 7**).

En outre, de petites pêcheries ciblant de gros poissons ont été établies avec des lignes à main, des madragues, des harpons et des cannes et moulinets. Ceci dit, les marchés des gros poissons n'ont pas connu le développement correspondant et la demande de ces poissons était faible. La pêche à la palangre pratiquée dans les eaux océaniques de l'Atlantique Ouest a également été développée dans les années 1960, principalement par le Japon. Les palangriers visaient surtout les poissons de taille moyenne, mais exploitaient également les concentrations de gros poissons qu'ils pouvaient rencontrer, comme ce fut le cas au large des côtes brésiliennes de 1962 à 1967. Dans les années 1970, ces pêcheries se déplacèrent vers le Golfe du Mexique pour cibler des poissons de grande taille.

La fin des années 1960 et le début des années 1970 ont constitué une période de transition pour les pêcheries de thon rouge opérant dans l'Atlantique et en Méditerranée. Les débarquements ont diminué par rapport aux décennies antérieures (environ 12 000 tonnes/an, **Figure 6**), du fait de la baisse d'activité des madragues et des flottilles nordiques dans l'Atlantique Est et de la réduction des prises de juvéniles obtenues par les senneurs dans l'Atlantique Ouest. En outre, pendant cette période, les flottilles de senneurs et de canneurs ont progressivement remplacé les pêcheries traditionnelles de la Méditerranée et de l'Atlantique Est (**Figure 7**).



a. BFT(1950-59)

b. BFT(1960-69)

c. BFT(1970-79)

d. BFT(1980-89)

e. BFT (1990-99)

f. BFT (2000-2006)

Figure 7. Total des prises de thon rouge par décennie, par carré de 5°x5° et par principal engin (Source : Bulletin statistique de l'ICCAT Vol. 37)

Le développement du marché japonais du sushi-sashimi dans les années 1980 est le fait le plus marquant des dernières décennies dans la mesure où il a considérablement accru la rentabilité de l'exploitation du thon rouge (Fromentin et Ravier 2005 ; Porch 2005). Cette situation a provoqué une augmentation brutale de l'efficacité et de la capacité des pêcheries établies dans les années 1980 et 1990, surtout chez les senneurs.

En outre, de nouvelles technologies de stockage (telles que les navires transporteurs équipés de capacités de congélation) et, plus récemment, des systèmes de mise en cages (pour maintenir et engraisser les poissons) ont été récemment introduits et ont modifié de façon considérable les stratégies et l'efficacité de la pêche. Ces conditions rentables (la valeur d'un poisson mis en cage double celle d'un poisson congelé de haute qualité) ont également suscité un développement rapide de nouvelles flottilles puissantes, en particulier dans les pays méditerranéens.

Les lieux de pêche pouvant faire l'objet d'une exploitation économique se sont étendus par conséquent à la fois dans l'Atlantique Nord et dans la Méditerranée (**Figure 7**). La mer Méditerranée est un exemple parfait de cette évolution. Alors que la plupart des pêcheries traditionnelles visant le thon rouge opéraient dans des zones spécifiques le long des côtes jusqu'au milieu des années 1980 (par ex. dans le Golfe du Lion et dans les mers Ligure, Ionienne et Adriatique), ces pêcheries se sont rapidement étendues dans l'ensemble du bassin occidental à la fin des années 1980 et au début des années 1990 et, plus récemment, dans les bassins central et oriental, de sorte que le thon rouge est aujourd'hui exploité dans toute la mer Méditerranée pour la première fois de son histoire millénaire.

L'expansion que connurent les flottilles palangrières du Japon dans les années 1990 dans l'Atlantique centre-nord, principalement le long du Gulf Stream, était également une nouveauté (**Figure 7**). La redistribution de toutes les pêcheries provoqua une augmentation rapide des productions à partir des années 1980, surtout dans la mer Méditerranée (**Figure 6**). Les prises obtenues dans l'Atlantique Est et en Méditerranée atteignirent un pic historique de plus de 50 000 tonnes au milieu des années 1990.

Les réductions qu'a connues par la suite le volume des débarquements peuvent être contestées dès lors qu'il est possible que les prises aient été sous-déclarées après la mise en œuvre d'un TAC (Fromentin 2003 ; Anon. 2005). Les dernières estimations du SCRS ont indiqué que les prises obtenues durant la dernière décennie ont probablement tourné autour des 50 000 tonnes pour l'Atlantique Est et la Méditerranée (Anon. 2007). Les prises de l'Atlantique Ouest n'ont pas connu de variations importantes depuis 1982 du fait de l'imposition de quotas de gestion (la fourchette pour cette période s'étend de 2 100 à 3 000 tonnes, **Figure 6**).

L'expansion dans l'espace d'un nombre important de pêcheries, ajoutée aux nouveaux résultats du marquage électronique qui ont révélé un déplacement plus important que prévu des grands thons rouges de l'Atlantique Ouest vers l'Atlantique Est et la Méditerranée, a remis en cause la validité du méridien 45 ºW comme limite de gestion (ex. Block *et al*. 2001 ; Lutcavage *et al*. 2001). Par ailleurs, on a développé d'autres méthodes qui tiennent compte du déplacement, notamment des modèles de déplacement et de mélange centrés sur la diffusion ou le chevauchement (Porch *et al*. 2001 ; Powers et Cramer 1996). On examine également pour l'instant des modèles opérationnels qui intègrent le réalisme biologique dans des procédures robustes de gestion (ex. Kell *et al*. 2003 ; Powers et Porch 2004) afin de résoudre cette question.

5.c. Principales réglementations de gestion

En 1981, la Commission avait établi un « niveau de surveillance scientifique » pour le stock de l'Atlantique Ouest, c'est-à-dire, un TAC qui avait été négocié au sein de la Commission. L'objectif de cette mesure était de fixer un niveau suffisamment bas pour amorcer le rétablissement du stock. En 1998, l'ICCAT adopta un programme de rétablissement pour l'Atlantique Ouest prévoyant que la biomasse des adultes, en présence d'une production maximale équilibrée, devait être atteinte en 2018 avec une probabilité égale ou supérieure à 50 %. Ce programme prévoit que le TAC pour ce stock devrait se situer à 2 500 tonnes (+/- 200 tonnes selon l'avis ultérieur du SCRS).

La Commission fixa la même année un quota de 32 000 tonnes pour le stock de l'Atlantique Est et de la Méditerranée pour 1999 (29 500 tonnes en 2000 et 2001). En 2002, elle recommanda que les prises de thon rouge ne dépassent pas 32 000 tonnes pour la période 2003-2006.

En outre, une limite de taille de 6,4 kg (âge 2) avait été établie en 1975 pour tout l'Atlantique. En 2004, cette limite fut portée respectivement à 10 kg et à 30 kg pour la Méditerranée et l'Atlantique Ouest. L'écart entre les tailles minimales existant pour les deux bords de l'Atlantique s'explique par la différence d'âge à maturité entre les stocks Ouest et Est ainsi que par les différentes natures de ces pêcheries.

6. Bibliographie

ADDIS, P., A. Cau, M. A. Davini, E. Secci and G. Scibaldi. 1997. Collection of tuna data catches by trap-nets in Sardinia: historical (1825-1980) and recent catches (1992-1995). Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 46: 132-139.

ARISTOTE. IV B.C., Histoire des animaux. Chapitre 13. Les migrations des poissons. Paris, Gallimard - folio essais.

BARD, F. X. 1981. Le thon germon *Thunnus alalunga* (Bonaterre 1788) de l'océan atlantique. Thèse de Doctorat d'Etat thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris 6, Paris.

BARD, F. X., P. Bach and E. Josse. 1998. Habitat et écophysiologie des thons : Quoi de neuf depuis 15 ans? Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT,50: 319-342.

BERKELEY, S. A., C. Chapman and S. M. Sogard. 2004. Maternal age as a determinant of larval growth and survival in a marine fish, Sebastes melanops. Ecology 85: 1258-1264.

BERTHELOT, S. 1988, Etude sur les pêches maritimes dans la Méditerranée et l'océan. Grenoble, Jean-Pierre Debbane éditeur.

BIGELOW, H. B. and W. C. Schroeder. 1953. Fishes in the Gulf of Maine. Fisheries Bulletin and Wildlife Service 53: 1-577.

BIRKELAND, C. and P. K. Dayton. 2005. The importance in fishery management of leaving the big ones. Trends in Ecology & Evolution 20: 356-358.

BLOCK, B. A., H. Dewar, S. B. Blackwell, T. D. Williams, E. D. Prince, C. J. Farwell, A. Boustany *et al.* 2001. Migratory Movements, Depth Preferences, and Thermal Biology of Atlantic Bluefin Tuna. Science 293: 1310-1314.

BLOCK, B. A., S. L. H. Teo, A. Walli, A. Boustany, M. J. Stokesbury, C. J. Farwell, K. C. Weng et al. 2005. Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. Nature 434:11211127.

BOUSTANY, A. M., D. J. Marcinek, J. Keen, H. Dewar and B. A. Block. 2001. Movements and temperature preferences of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) off North Carolina: A comparison of acoustic, archival and pop-up satellite tags, Pages 89-108 in Sibert, J. R. and J. L. Nielsen, eds. Electronic tagging and tracking in marine fisheries. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers.

BRILL, R. W. and M. E. Lutcavage. 2001. Understanding environmental influences on movements and depth distributions of tunas and billfishes can significantly improve population assessments. American Fisheries Society Symposium 25: 179-198.

BRILL, R. W., M. E. Lutcavage, G. Metzger, P. G. Bushnell, M. Arendt, J. Lucy, C. Watson et al. 2001. Horizontal and vertical movements of juvenile bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in relation to oceanographic conditions of the western North Atlantic, determined with ultrasonic telemetry. Fishery Bulletin 100: 155-167.

CARDINALE, M. and F. Arrhenius. 2000. The relationship between stock and recruitment: are the assumptions valid? Marine Ecology Progress Series 196: 305-309.

CARLSSON, J., J. R. McDowell, J. E. L. Carlsson, D. Olafsdottir and J. E. Graves. 2006. Genetic heterogeneity of Atlantic bluefin tuna caught in the eastern North Atlantic Ocean south of Iceland. ICES Journal of Marine Science 63: 1111-1117.

CARLSSON, J., J. R. McDowell, P. Diaz-Jaimes, J. E. L. Carlsson, S. B. Boles, J. R. Gold and J. E. Graves. 2004. Microsatellite and mitochondrial DNA analyses of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus*) population structure in the Mediterranean Sea. Molecular Ecology 13: 3345-3356.

CATON, A. E. 1991, Review of aspects of southern bluefin tuna biology, population and fisheries. Deriso, R. B. and W. H. Bayliff, eds. World meeting on stock assessment of bluefin tunas: strengths and weaknesses Special Report 7: 181-350.

CETTI, F. 1777, Storia naturale della Sardegna. Sassari., Piattoli.

CHASE, B. C. 2002. Differences in diet of Atlantic tuna (*Thunnus thynnus*) at five seasonal feeding grounds of the New England continental shelf. Fishery Bulletin 100: 168-180.

COLETTE, B. B., C. Reeb and B. A. Block. 2001. Systematics of the tunas and mackerels (scombridae), Pages 1-33 in Block, B. A. and E. D. Stevens, eds. Tuna. Physiology, ecology, and evolution. San Diego, Academic Press.

COMPEAN-JIMENEZ, G. and F. X. Bard. 1980. Age and growth of East Atlantic bluefin tuna as determined by reading of fin rays cross section. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 9: 547-552.

COMPEAN-JIMENEZ, G. and F. X. Bard. 1983. Growth increments on dorsal spines of eastern Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) and their possible relation to migration patterns, Pages 77-86, NOAA Technical Report. Miami, National Marine Fisheries Service.

CORT, J. L. 1991. Age and growth of the bluefin tuna *Thunnus thynnus* (L.) of the Northeast Atlantic. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT,35: 213-230.

CURY, P. 1994. Obstinate nature: An ecology of individuals. Thoughts on reproductive behaviour and biodiversity. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 51: 1664-1673.

DE BUEN, F. 1925. Biologia del atun (*Orcynnus Thynnus L.*). Resultado Campañas Realizadas por Acuerdos Internacionales bajo la Direccion del Prof. de Buen, Pages 1-118. Madrid, Ministerio de Marina-Direccion General de Pesca.

DE LA SERNA, J. M., J. M. Ortiz de Urbina and E. Alot. 2003. Analysis of sex-ratio by length-class for bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the western Mediterranean and eastern Atlantic. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 55: 166-170.

DE METRIO, G., G. P. Arnold, B. A. Block, J. M. de la Serna, M. Deflorio, M. Cataldo, C. Yannopoulos et al. 2002. Behaviour of post-spawning Atlantic bluefin tuna tagged with pop-up satellite tags in the Mediterranean and eastern Atlantic. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 54: 415-424.

DESSE, J. and N. Desse-Berset. 1994. Stratégies de pêche au 8ème millénaire : les poissons de Cap Andreas Kastros (Chypre), Pages 335-360 in Le Brun, A., ed. Fouilles récentes à Khirokitia. Paris, Editions Recherche sur Civilisations.

DIAZ, G. and Turner S. 2007. Size frequency distribution and age estimation of BFT in the Gulf of Mexico during the spawning season. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, (in press).

DOUMENGE, F. 1998. L'histoire des pêches thonières. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 50: 753-803.

DOUMENGE, F. 2000. La pêche en Méditerranée, Pages 42 pp. Palavas-Les-Flots (France), Centre d'Etudes et de Rencontres Méditerranéennes (CERM).

EGGLESTON, D. B. and E. A. Bochenek. 1990. Stomach contents and parasite infestation of school bluefin tuna *Thunnus thynnus* collected from the Middle Atlantic Bight, Virginia. Fisheries Bulletin 88: 389-395.

ELY, B., D. S. Stoner, J. M. Dean, J. R. Alvarado Bremer, S. Chow, S. Tsuji, T. Ito *et al.* 2002. Genetic analyses of Atlantic northern bluefin tuna captured in the northwest Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 54: 372-376.

EVENSON, J. P., G. M. Laslett and T. Polacheck. 2004. An integrated model for growth incorporating tag-recapture, length-frequency and direct ageing data. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 61: 292-306.

FARLEY, J. H. and T. L. O. Davis. 1998. Reproductive dynamics of southern bluefin tuna, *Thunnus maccoyii*. Fishery Bulletin 96: 223-236.

FARRUGIO, H. 1981. Exploitation et dynamique des populations de thon rouge, *Thunnus thynnus* (Linné 1758), Atlanto-Méditérranéennes. Doctorat d'Etat thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.

FROMENTIN, J.-M. 2003. Why uncertainty in the management of the East Atlantic Bluefin tuna has constantly increased in the past few years. Scientia Marina 67: 51-62.

FROMENTIN, J.-M. and A. Fonteneau. 2001. Fishing effects and life history traits: a case-study comparing tropical versus temperate tunas. Fisheries Research 53: 133-150.

FROMENTIN, J.-M. and J. E. Powers. 2005. Atlantic bluefin tuna: population dynamics, ecology, fisheries and management. Fish and Fisheries 6: 281-306.

FROMENTIN, J.-M. and C. Ravier. 2005. The East Atlantic and Mediterranean bluefin tuna stock: looking for sustainability in a context of large uncertainties and strong political pressures. Bulletin of Marine Science 76: 353-362.

GUNN, J. and B. A. Block. 2001. Advances in acoustic, archival, and satellite tagging of tunas, Pages 167-224 in Block, B. A. and E. D. Stevens, eds. Tuna. Physiology, ecology, and evolution. San Diego, Academic Press.

HAMRE, J., F. Lozano, J. Rodriguez-Roda and K. Tiews. 1968. Report from the bluefin tuna working group, Pages 27p. Copenhagen, Conseil Permanent international pour l'Exploration de la Mer.

HATTOUR, A. 2003. Analyse du sex ratio par classe de taille du thon rouge (*Thunnus thynnus*) capturé par les senneurs tunisiens. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 55: 232-237.

HELDT, M. H. 1929. Le thon rouge et sa peche. Rapport et Procès-verbaux des Réunions de la Commission internationale de l'Exploration Scientifique de Mer Méditerranée 4: 97-112.

HUMSTON, R., J. S. Ault, M. Lutcavage and D. B. Olson. 2000. Schooling and migration of large pelagic fishes relative to environmental cues. Fisheries Oceanography 9: 136-146.

ICCAT. 1984. Report of the bluefin tuna workshop, Japan September 1983. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 19:1-282.

ICCAT. 1997. 1996 SCRS Detailed Report on Bluefin Tuna. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 46: 1-301.

ICCAT. 1999. 1998 SCRS Detailed Report on Bluefin Tuna. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 49: 1-191.

ICCAT. 2002a. ICCAT Workshop on Bluefin Tuna Mixing. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 54: 261-352.

ICCAT. 2002b. Report of the ICCAT Workshop on environment and tuna recruitment (Madrid, Spain, May 7-12, 2001). Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 54: 895-952.

ICCAT. 2003a. Report of the 2002 Atlantic Bluefin Tuna Stock Assessment Session. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 55: 710-937.

ICCAT. 2003b. Report of the Sixth GFCM-ICCAT Meeting on Stocks of Large Pelagic Fishes in the Mediterranean. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 55: 1-84.

ICCAT. 2005. Report of the 2004 data exploratory meeting for the East Atlantic and Mediterranean bluefin tuna. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 58: 662-699.

ICCAT. 2007. Report of the 2006 Atlantic Bluefin Tuna Stock Assessment Session. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 64: 652-880.

ICCAT. 2008. Statistical Bulletin Vol. 37. 194 pp.

INAGAKE, D., H. Yamada, K. Segawa, M. Okazaki, A. Nitta and T. Itoh. 2001. Migration of young bluefin tuna, *Thunnus orientalis* Temminck et Schlegel, through archival tagging experiments and its relation with oceanographic conditions in the Western North Pacific. Bulletin of Natural Resource Institut of the Far Seas Fisheries 38: 53-81.

KARAKULAK, S., I. Oray, A. Corriero, A. Aprea, D. Spedicato, D. Zubani, N. Santamaria et al. 2004. First information on the reproductive biology of the bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the eastern Mediterranean. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 56: 1158-1162.

KELL, L. T., D. Die, V. Restrepo, J.-M. Fromentin, V. Ortiz de Zarate and P. Pallares. 2003. An evaluation of management strategies for Atlantic tuna stocks. Scientia Marina 67: 53-370.

LABELLE, M., T. Hoch, B. Liorzou and J. L. Bigot. 1997. Indices of bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus*) abundance derived from sale records of French purse seine catches in the Mediterranean Sea. Aquatic Living Resources 10: 329-342.

LAURS, R. M., P. C. Fiedler and D. R. Montgomery. 1984. Albacore tuna catch distributions relative to environmental features observed from satellites. Deep Sea Research 31: 1085-1099.

LEHODEY, P., M. Bertignac, J. Hampton, A. Lewis and J. Picaut. 1997. El Nino Southern Oscillation and tuna in the western Pacific. Nature 389: 715-718.

LUTCAVAGE, M., R. W. Brill, G. B. Skomal, B. C. Chase and P. W. Howey. 1999. Results of pop-up satellite tagging of spawning size class fish in the Gulf of Maine: do North Atlantic bluefin tuna spawn in the mid-Atlantic? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 56: 173-177.

LUTCAVAGE, M. E., R. W. Brill, G. B. Skomal, B. C. Chase, J. L. Goldstein and J. Tutein. 2000. Tracking adult North Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the northwestern Atlantic using ultrasonic telemetry. Marine Biology 137: 347-358.

LUTCAVAGE, M. E., Brill, R. W., Porter, J. M. *et al.* (2001) Summary of the pop-up satellite tagging of giant bluefin tuna in the joint US-Canada program, Gulf of Maine and Canadian Atlantic. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 52: 759-770.

MARSAC, F. 1999. Changements hydroclimatiques observés dans l'Atlantique depuis les années 50 et impacts sur quelques stocks de thons et leur exploitation. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 49: 346-370.

MARTEINSDOTTIR, G. and G. A. Begg. 2002. Essential relationships incorporating the influence of age, size and condition on variables required for estimation of reproductive potential in Atlantic cod Gadus morhua. Marine Ecology Progress Series 235: 235-256.

MATHER, F. J., J. M. Mason Jr and A. Jones. 1995. Historical document: life history and fisheries of Atlantic bluefin tuna, Pages 165 pp. Miami, NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-370.

MEDINA, A., F. J. Abascal, C. Megina and A. García. 2002. Stereological assessment of the reproductive status of female Atlantic northern bluefin tuna during migration to Mediterranean spawning grounds through the Strait of Gibraltar. Journal of Fish Biology 60: 203-217.

MEYER-WAARDEN, P. F. 1959. Relation between the tuna populations of the Atlantic, Mediterranean and North Seas. Proceedings of the general Fisheries Council of the Mediterranean 5: 197-202.

MUSYL, M. K., R. W. Brill, C. H. Boggs, D. S. Curran, T. K. Kazama and M. P. Seki. 2003. Vertical movements of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) associated with islands, buoys, and seamounts near the main Hawaiian Islands from archival tagging data. Fisheries Oceanography 12: 152-169.

NISHIKAWA, Y., M. Honma, S. Ueyanagi and S. Kikawa. 1985. Average distribution of larvae of oceanic species of scombroid species, 1956 - 1981. Far Seas Fisheries Research Laboratory Serie S 12:99 pp.

NORTARBARTOLO DI SCIARA, G. 1987. Killer whale, Orcinus orca, in the Mediterranean Sea. Marine Mammal Science 3: 356-360.

ORTIZ DE ZARATE, V. and J. L. Cort. 1986. Stomach contents study of immature bluefin tuna in the Bay of Biscay. ICES-CM H: 26:10 pp.

PARRACK, M. and P. Phares (1979) Aspects of the growth of Atlantic bluefin tuna determined from markrecapture data. ICCAT Collective Volume of Scientific Papers, 8: 356-366.

PAVESI, P. 1889, L'industria del tonno. Roma, Relatione alla commissione reale per le tonnare, Ministero di Agricultura, Industria e Commercio.

PICINETTI, C. and G. Piccinetti Manfrin. 1993. Distribution des larves de thonidés en Mediterranée. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 40: 164-172.

PLINE, l. a. Ith A.C., Histoire Naturelle. Livre IX. Paris, Les Belles Lettres.

PORCH, C. E. 2005. The sustainability of Western Atlantic bluefin tuna: A warm blooded fish in a hot blooded fishery. Bulletin of Marine Science 76: 363-384.

PORCH, C. E., S. C. Turner and J. E. Powers. 2001. Virtual population analyses of Atlantic bluefin tuna with alternative models of transatlantic migration: 1970-1997. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 52: 1022-1045.

POWERS, J. E. and J. Cramer. 1996. An exploration of the nature of Atlantic bluefin tuna mixing. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 45: 173-181.

POWERS, J. E. and Porch, C. E. (2004). Approaches to developing management procedures which incorporate mixing. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 56: 1144-1152.

PUJOLAR, J. M. and C. Pla. 2000. Genetic differentiation between north-west Atlantic and Mediterranean samples of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) using isozyme analysis. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 51: 882 - 891.

PUSINERI, C., C. Ravier and J.-M. Fromentin. 2002. Retrospective analysis of the bluefin tuna Nordic fisheries data. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 54: 517-526.

RAVIER, C. and J.-M. Fromentin. 2001. Long-term fluctuations in the Eastern Atlantic and Mediterranean bluefin tuna population. ICES Journal of Marine Science 58: 1299-1317.

RAVIER, C. and J.-M. Fromentin. 2002. Eastern Atlantic bluefin tuna: what we learnt from historical time-series of trap catches. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 54: 507-516.

RAVIER, C. and J.-M. Fromentin. 2004. Are the long-term fluctuations in Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) population related to environmental changes? Fisheries Oceanography 13: 145-160.

RODRIGUEZ-RODA, J. 1964. Biologia del Atun, *Thunnus thynnus* (L.), de la costa sudatlantica de Espana. Investigacion Pesqua 25: 33-146.

RODRIGUEZ-RODA, J. 1967. Fecundidad del atun, *Thunnus thynnus* (L.), de la costa sudatlantica de España. Investigacion pesquera 31: 35-52.

ROOKER, J. R. and D. H. Secor. 2004. Stock structure and mixing of Atlantic bluefin tuna: Evidence from stable d13C and d18O isotopes in otoltihs. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 56: 1115-1120.

ROOKER, J. R., D. H. Secor, V. S. Zdanowicz, G. De Metrio and L. Orsi-Relini. 2003. Identification of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) stocks from putative nurseries using otolith chemistry. Fisheries Oceanography 12: 75-84.

ROOKER, J. R., D. H. Secor, V. S. Zdanowicz, G. De Metrio, L. Orsi Relini, M. Deflorio, G. Palandri *et al.* 2002. Otolith elemental fingerprints of Atlantic bluefin tuna from Eastern and Western nurseries. Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT.

ROULE, L. 1917. Etude sur les aires de ponte et les déplacements périodiques du thon (*Orcynus thunnus L.*) dans la Méditerranée occidentale. Annales de l'Institut Océanographique 7: 1-26.

ROYER, F., J.-M. Fromentin and P. Gaspar. 2004. The association between bluefin tuna schools and oceanic features in the Western Mediterranean Sea. Marine Ecology Progress Series 269: 249-263.

SARA, R. 1969. La pesca del tonno in Tirreno nel 1969. Bollettino di Pesca, Piscicultura e Idrobiologia, Roma 24: 217-243.

SCHAEFER, K. M. 2001. Reproductive biology of tunas, Pages 225-270 in Block, B. A. and E. D. Stevens, eds. Tuna. Physiology, ecology, and evolution. San Diego, Academic Press.

SCHICK, R. S., J. Goldstein and M. E. Lutcavage. 2004. Bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) distribution in relation to sea surface temperature fronts in the Gulf of Maine (1994-96). Fisheries Oceanography 13: 225-238.

SELLA, M. 1929. Migrazioni e habitat del tonno (*Thunnus thynnus, L.*) studiati col metodo degli ami, con osservazioni su l'accrescimento, sul regime delle tonnare ecc. Memoria R. Comitato Talassografico Italiano Memoria 156:511-542.

SUSCA, V., A. Corriero, M. Deflorio, C. R. Bridges and G. De Metrio. 2001. New results on the reproductive biology of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Mediterranean. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 52:7 45-751.

TIEWS, K. 1957. Biologische untersuchungen am roten thun (*Thunnus thynnus* L.) in der Nordsee. Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Komission Fur Meeresfsorschung, Stuggart 14: 192-220.

TIEWS, K. 1963. An attempt to estimate the rate of transatlantic exchange of large bluefin tuna from German tuna catches by means of the feeding condition factor K. Int. Counc. Explor. Sea. Ann. Biol. 19: 183-184.

TIEWS, K. 1978. On the disapperance of bluefin tuna in the North Sea and its ecological implications for herring and mackerel. Rapport et Procès-verbaux des Réunions du Conseil international de l'Exploration de la Mer 172: 301-309.

TURNER, S. C., V. R. Restrepo and A. M. Eklund. 1991. A review of the growth rate of West Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus*. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 35: 271-293.

TURNER, S. C. and V. R. Restrepo. 1994. A review of the growth rate of West Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, estimated from marked and recaptured fish. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 42: 170-172.

UOTANI, I., T. Saito, K. Hiranuma and Y. Nishikawa. 1990. Feeding habit of bluefin tuna *Thunnus thynnus* larvae in the western North Pacific Ocean. Bulletin of the Japanese Society of Science and Fisheries 56: 713-717.

VETTER, E. F. 1987. Estimation of natural mortality in fish stocks: a review. Fisheries Bulletin 86:25-43.

VIÑAS, J., C. Pla, M. El Tawil, A. Hattour, A. F. Farrugia and J. M. de la Serna. 2003. Mitochondrial genetic characterization of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) from three Mediterranean (Libya, Malta, Tunisia); and one Atlantic locations (Gulf of Cadiz). Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 55:1282-1288.

WILSON, S. G., M. E. Lutcavage, R. W. Brill, M. P. Genovese, A. B. Cooper and A. W. Everly. 2005. Movements of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the northwestern Atlantic Ocean recorded by pop-up satellite archival tags. Marine Biology 146:409-423.