



<b>CHAPITRE 2.1.6 :</b> <b>MAKAIRE BLEU</b>	<b>AUTEURS :</b> <b>F. AROCHA et M. ORTIZ</b>	<b>DERNIÈRE MISE À JOUR :</b> <b>4 sept. 2006</b>
--	--	--

## 2.1.6 Description du makaire bleu (BUM)

### 1. Noms

#### 1.a. Classification et taxonomie

**Nom de l'espèce :** *Makaira nigricans* (Lacepède 1802)

**Synonymes :** aucun

**Code espèce ICCAT :** BUM

**Noms ICCAT :** Makaïre bleu (français), Blue marlin (anglais), Aguja azul (espagnol)

Selon Nakamura (1985), le makaïre bleu est classé comme suit :

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

#### 1.b. Noms communs

La liste des noms vernaculaires selon l'ICCAT et la Fishbase ([www.fishbase.org](http://www.fishbase.org)) est présentée ci-dessous. Les noms suivis d'un astérisque (\*) correspondent à des noms standard nationaux fournis selon une étude menée par l'ICCAT. Cette liste n'est pas exhaustive et certains noms locaux pourraient ne pas y être inclus.

**Afrique du Sud :** Blou marlin\*

**Allemagne :** Blauer Marlin

**Antilles néerlandaises :** Balau blanku

**Barbade :** Marlin

**Bénin :** Ajètè, Adjètè

**Brésil :** Agulhão preto\*, Agulhão, Marlim-azul

**Canada :** Makaïre bleu \*

**Cap-Vert :** Espadim-azul, Espadarte, Blue marlin

**Chine :** 大西洋藍槍魚

**Corée :** Nog-sae-chi

**Côte d'Ivoire :** Espadon\*

**Cuba :** Aguja casta, Abanico, Voladora

**Danemark :** Atlantisk blå marlin

**Espagne :** Marlin azul\*

**États-Unis :** Atlantic blue marlin\*

**Finlande :** Sinimarliini

**France :** Makaïre bleu\*

**Îles des Açores :** Espadim azul

**Italie :** Marlin azzurro, Marlin blu

**Japon** : Nishikurokajiki\*  
**Martinique** : Makaïre bleu, Varé  
**Maroc** : Espadon\*  
**Mexique** : Marlin azul\*  
**Namibie** : Blou marlyn  
**Norvège** : Blå marlin  
**Porto Rico** : Blue marlin  
**Portugal** : Espadim-azul\*, Espadarte-sombra  
**République dominicaine** : Aguja azul, Marlin azul  
**Roumanie** : Marlin albastru  
**Royaume-Uni** : Atlantic blue marlin\*  
**Trinité-et-Tobago** : Maman-balatre, Blue marlin  
**Uruguay** : Marlin azul\*  
**Venezuela** : Aguja azul\*, Marlin azul

## 2. Identification



**Figure 1.** Dessin d'un makaïre bleu de l'Atlantique adulte par Les Gallagher (Les Gallagher : fishpics).

### Caractéristiques de *Makaira nigricans* (voir Figure 1 et Figure 2)

Le makaïre bleu de l'Atlantique est une des plus grandes espèces d'istiophoridés. La taille maximale de cette espèce - 910 kg et 450 cm - a été signalée par Robins et Ray (1986). Les tailles habituelles qui sont observées dans l'Atlantique nord-ouest vont de 180 à 300 cm de longueur maxillaire inférieur-fourche (LJFL) (Goodyear et Arocha 2001).

En ce qui concerne l'âge, Hill *et al.* (1989) ont estimé des âges maximums de 27 ans pour les femelles et de 18 ans pour les mâles en utilisant des sections d'épines de nageoire anale du makaïre bleu du Pacifique capturé au large de Hawaï. Des expériences de marquage ont indiqué que la période la plus longue que le makaïre bleu a passé entre le marquage et la récupération est de 11 ans (Ortiz *et al.* 2003).

### Externes :

- Corps allongé et peu comprimé, couvert d'écailles très denses se terminant par une ou deux longues pointes aiguës.
- Maxillaire supérieur prolongé par un long rostre solide, de section arrondie.
- Profile de la tête (front) très raide entre la région préorbitale et l'origine de la première nageoire dorsale.
- Première nageoire dorsale longue mais peu élevée à l'arrière ; partie antérieure plus basse que la hauteur du corps.
- Nageoires pelviennes plus courtes que les nageoires pectorales.

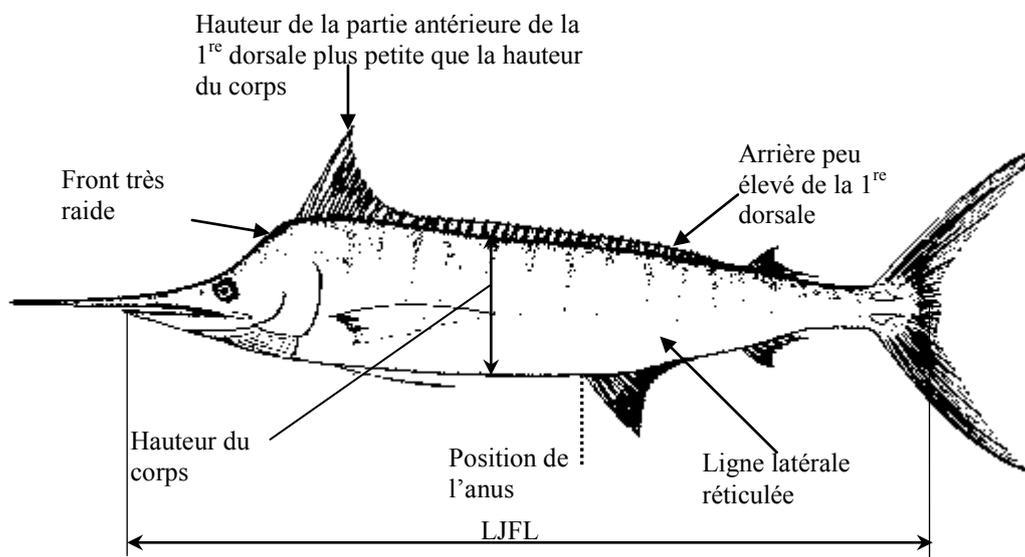
- Pédoncule caudal muni de quilles doubles de chaque côté ; échancrure caudale sur la surface dorsale et ventrale.
- Deux nageoires anales séparées, la première ayant 13-15 rayons et la seconde 6-7 rayons.
- Épines dorsales : 41-43 rayons dans la première nageoire, 6-7 rayons dans la seconde.
- Ligne latérale réticulée, évidente chez les jeunes individus, foncée chez les adultes.
- Anus situé près de l'origine antérieure de la première nageoire anale.
- Vertèbres : 11 précaudales et 13 caudales.
- Absence de branchiospine ; maxillaires et palatins présentant de petites dents chez les adultes.

#### Coloration :

- Dos bleu foncé, flancs brun chocolat et ventre blanc argenté ; plusieurs rangées de lignes verticales sur les flancs composées de points ronds de couleur bleu pâle.
- Membrane de la première nageoire dorsale bleu-noir et sans taches, autres nageoires brun-noir.

#### Internes :

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



**Figure 2.** Synthèse des principales caractéristiques de *Makaira nigricans* (image de la FAO).

#### Caractéristiques externes des larves de makaire bleu de l'Atlantique

- Pas d'observation de larves pourvues d'un sac vitellin.
- Les plus petites larves connues de makaire bleu de l'Atlantique ont 2,9 mm de LS (Sponaugle *et al.* 2005). Le corps est petit et profond, le museau est court et les yeux sont grands. On observe la présence de grandes épines au-dessus des yeux et de grandes épines préoperculaires. La pigmentation comprend un nombre indéterminé de chromatophores de formes diverses sur le maxillaire inférieur (leur position peut contribuer à différencier le makaire bleu de l'Atlantique des autres espèces d'istiophoridés [Luthy *et al.* 2005]), ainsi que sur la surface dorsale de la boîte crânienne. La pigmentation se développe avec la croissance des larves. La tête est grande et représente environ 40 % de la longueur standard. Les dents sont grandes et en forme de défense.
- Larves > 20 mm LS : on n'observe pas d'allongement du museau ; la nageoire dorsale se développe en forme de voile, les épines préoperculaires raccourcissent et disparaissent, les fourches caudales et les nageoires pelviennes grandissent. La pigmentation se développe sur la partie antérieure des nageoires dorsales et à 3 endroits de la base de la nageoire (Gehringer 1956 ; Bartlett et Haedrich 1968).
- Juvéniles (> 200 mm de LS) : pas de trace de rostre supérieur, les dents en forme de crocs disparaissent, le diamètre des yeux se réduit, les épines de la tête raccourcissent et disparaissent avec la croissance, la

première nageoire dorsale conserve sa forme de voile, les nageoires pelviennes restent longues et étroites, la ligne latérale réticulée devient visible (Caldwell 1962 ; Luckhurst *et al.* 2006).

### 3. Biologie et études de la population

#### 3.a. Préférences en matière d'habitat

Le makaire bleu de l'Atlantique est une espèce océanique, épipelagique, qui peuple les eaux bleues de la haute mer ayant une température de surface de 22-31 °C. Dans l'océan Atlantique, on trouve d'habitude les adultes dans l'isotherme 24 °C des eaux tropicales. Ceci dit, les préférences en matière d'habitat des istiophoridés sont nettement moins connues que celles des thonidés, ce qui est dû notamment à la difficulté de conserver cette espèce en captivité. Ceci explique que la plupart des informations obtenues récemment proviennent de la technologie moderne des marques électroniques.

Les préférences de **température** du makaire bleu de l'Atlantique ont été examinées récemment à partir de séries temporelles analysées en vue de déterminer les habitats à court terme (< 40 jours) en utilisant des marques-archives pop-up à transmission par satellite et des marques acoustiques et pop-up reliées à des satellites (PAT, PSAT) (Graves *et al.* 2000 ; Kerstetter *et al.* 2003 ; Saito *et al.* 2004). Les résultats ont suggéré que le makaire bleu de l'Atlantique s'associe à la zone épipelagique et passe plus de 80 % de son temps dans de l'eau dont la température oscille entre 26 et 31 °C. On a cependant signalé que le makaire bleu de l'Atlantique fait souvent des immersions de courte durée qui lui permettent de traverser des eaux ayant une température de 14 °C inférieure à celle de la surface de la mer comme le reflètent les immersions observées dans l'étude de l'Atlantique équatorial (29°C [Saito *et al.* 2006]). Une autre étude, qui a utilisé des marques-archives pop-up à transmission par satellite à court et long terme (7-90 jours), a déployé 79 PSAT dans différents secteurs de l'Atlantique entre 2002 et 2004 (Goodyear *et al.* 2006). Les résultats de cette étude ont montré que le makaire bleu de l'Atlantique préfère une température moyenne de 17,4 °C, même si un individu marqué a été observé à une température minimale de 9 °C. D'autres études suggèrent que la préférence thermique de cette espèce semble correspondre aux eaux les plus chaudes disponibles en plein océan et on a émis l'hypothèse que la température la plus basse acceptable pour le makaire bleu de l'Atlantique tourne autour de 15 °C (Saito *et al.* 2006), ce qui coïncide avec la distribution bimodale de la CPUE du makaire bleu dans l'Atlantique, qui présente un pic à 15 °C et un autre à 30 °C, température la plus élevée à laquelle le makaire bleu de l'Atlantique a été capturé (Goodyear 2003).

La distribution de la **profondeur**, obtenue à l'aide des données fournies par les PAT et les PSAT, a indiqué que le makaire bleu de l'Atlantique passe la plupart de son temps dans des eaux chaudes proches de la surface (< 25 m) dans l'Atlantique sud-ouest et équatorial (Kerstetter *et al.* 2003 ; Saito *et al.* 2004). Les résultats des études des PAT et PSAT ont montré que cette espèce effectue souvent des plongées verticales de courte durée depuis la surface jusqu'à des profondeurs > 300 m. Ceci dit, la plupart de ces descentes se situent entre 100 et 200 m. L'étude de Goodyear *et al.* (2006) a montré que le makaire bleu de l'Atlantique réalise souvent des immersions profondes de courte durée sous les 800 m et que la profondeur moyenne des plongées, estimée à partir de 48 poissons marqués, était de 318,6 m, tout en sachant que la plupart de celles-ci se situaient entre 200 et 300 m.

Les exigences d'**oxygène dissous** pour les makaires sont très peu connues. Ceci étant, Prince et Goodyear (2006) ont postulé que la concentration minimale d'oxygène pour les istiophoridés se situe à 3,5 ml/l, ce qui correspond au seuil hypoxique de ces espèces. Leur postulat était soutenu en partie par les mesures de la consommation d'oxygène chez les voiliers juvéniles qui indiquaient que cette espèce possédait la haute consommation d'oxygène et les taux de métabolisme associés qui sont propres aux thonidés tropicaux (Idrisi *et al.* 2002 ; Brill 1996).

#### 3.b. Croissance

Des travaux préliminaires ont été réalisés pour examiner les pièces dures (otolithes et épines dorsales) du makaire bleu de l'Atlantique dans le but de les utiliser dans des études de l'âge et de la croissance ; ces recherches ont révélé un rapport significatif entre d'une part la taille et, d'autre part, le comptage des rayons et des anneaux des pièces dures examinées (Prince *et al.* 1984). Les larves grandissent de façon exponentielle à un taux journalier de croissance instantané de 0,086-0,125, mais les taux de croissance étaient spécifiques de l'habitat (Sponaugle *et al.* 2005). L'analyse de comptages journaliers des anneaux sur des otolithes de juvéniles a montré que le makaire bleu de l'Atlantique atteint 24 cm de LJFL en environ 40 jours et près de 190 cm de LJFL en 500 jours (Prince *et al.*, 1991). L'utilisation de sections d'épines de nageoire anale du makaire bleu du Pacifique provenant des eaux de Hawaï (Hill *et al.* 1989) a permis d'estimer que le makaire bleu du Pacifique

atteint l'âge de 27 ans pour les femelles et de 18 ans pour les mâles, bien que cette technique de détermination de l'âge n'ait pas été validée. Ceci dit, on a entrepris récemment des études sur la périodicité de la formation des anneaux chez les makaires aux fins de validation de l'âge (Drew *et al.* 2005). Le makaire bleu de l'Atlantique peut atteindre 450 cm de LT et présente un dimorphisme sexuel de la croissance, les femelles devenant plus grandes que les mâles (Robins et Ray 1986 ; Wilson *et al.* 1991). La croissance somatique du mâle ralentit vers 100 kg de poids vif (Wilson *et al.* 1991), les mâles ne dépassant pas 150 kg, tandis que les femelles peuvent atteindre 910 kg. Des techniques de détermination de l'âge à partir des pièces dures permettent d'attribuer une longévité de 27 ans au makaire bleu de l'Atlantique (Hill *et al.* 1989). La période maximale écoulée entre le marquage et la récupération qui ait été enregistrée pour le makaire bleu de l'Atlantique est de 11 ans (Ortiz *et al.* 2003). L'ICCAT n'a adopté aucun modèle de croissance pour le makaire bleu de l'Atlantique.

### 3.c. Relation taille-poids

L'ICCAT a adopté jusqu'en 1992 les relations taille-poids spécifiques du sexe qu'avaient développées Prince et Lee (1989) et qui se fondaient sur un poisson mâle entre 147,3 et 246,0 cm de LJFL et sur un poisson femelle entre 149,8 et 331,5 cm de LJFL. Ensuite, lors du Deuxième Atelier sur les Istiophoridés (Anon. 1994), Prager *et al.* (1994, 1995) ont examiné les données existantes sur la taille et sur le poids pour élaborer de nouvelles équations destinées aux conversions taille-poids et poids-taille, et ont créé une nouvelle série d'équations pour estimer la LJFL à partir de plusieurs mesures de la taille. Les nouvelles relations taille-poids adoptées par l'Atelier ICCAT sur les Istiophoridés pour le stock de makaire bleu de l'Atlantique sont indiquées dans le **Tableau 1**.

**Tableau 1.** Différentes relations taille-poids utilisées actuellement par l'ICCAT pour le makaire bleu de l'Atlantique.

Équation	Référence	N	Sexe	Taille LJFL (cm)
$RWT = 2.4682 \times 10^{-6} LJFL^{3.2243}$	Prager <i>et al.</i> (1995)	1978	Mâle	23.0-378.5
$RWT = 1.9034 \times 10^{-6} LJFL^{3.2842}$		3267	Femelle	23.0-277.0
$RWT = 1.1955 \times 10^{-6} LJFL^{3.3663}$		5245	Sexes combinés	23.0-378.5

### 3.d. Maturité

On constate, de façon générale, qu'il existe très peu d'études exhaustives sur la maturité sexuelle du makaire bleu de l'Atlantique. Erdman (1968) estimait que le makaire bleu de l'Atlantique atteignait sa maturité sexuelle à environ 45 kg (180 cm de LJFL), en se fondant sur des échantillons obtenus au large de Porto Rico et des îles Vierges. Ensuite, de Sylva et Breder (1997) ont postulé que la maturité sexuelle se produisait lorsque les femelles atteignaient 120 kg (237,9 cm de LJFL). Récemment, Arocha et Marcano (2006) ont estimé que 50 % des femelles étaient matures à 256,43 cm de LJFL selon l'évaluation macroscopique et microscopique d'échantillons de gonades prélevés entre 5° N et 25° N. Les différentes estimations de maturité sexuelle pour le stock de makaire bleu de l'Atlantique sont indiquées dans le **Tableau 2**.

**Tableau 2.** Différentes estimations de maturité sexuelle disponibles pour le stock de makaire bleu de l'Atlantique.

Maturité	Référence
50 % des femelles sont matures à 256,43 cm LJFL	Arocha et Marcano (2006)
Première maturité des femelles à 180 cm LJFL	Erdman (1968)
Première maturité des femelles à 237,9 cm LJFL	de Sylva et Breder (1997)

### 3.e. Sex-ratio

D'après Erdman (1968), le sex-ratio moyen (mâle/femelle) obtenu à partir de 328 poissons pris au large de Porto Rico et des îles Vierges était de 4:1. On a cependant observé que le sex-ratio subissait une variation mensuelle entre les mois de juillet et septembre. En effet, de juillet à août, le sex-ratio femelle/mâle ne différait pas de la valeur 1:1 attendue, mais en septembre, ce ratio glissait vers la valeur 4,5:1.

Dans une étude récente sur la biologie des istiophoridés dans l'Atlantique centre-occidental (5° N - 25° N), le sex-ratio par taille du makaire bleu de l'Atlantique (n = 7 776) présentait un schéma saisonnier selon les

différents trimestres (Arocha 2006). Dans la mer des Caraïbes, pendant les deuxième, troisième et quatrième trimestres, la proportion de femelles augmentait avec la taille en passant de 20 % à 170 cm de LJFL à plus de 75 % dans les tailles > 250 cm de LJFL. Pendant le premier trimestre, la proportion de femelles augmentait jusqu'à 40 % dans les tailles < 200 cm de LJFL. Du côté atlantique, au nord de l'île de la Barbade, la proportion de femelles était inférieure à 20 % dans les tailles comprises entre 160 et 200 cm de LJFL. Tandis qu'au sud de cette île, la proportion de femelles était d'environ 50 % pour les tailles comprises entre 150 et 200 cm de LJFL. De façon générale, la proportion de femelles s'élève au fur et à mesure qu'augmente la taille jusqu'à une taille (> 275 cm de LJFL) qui ne comprend que très peu de femelles.

Dans l'Atlantique Sud, le sex-ratio estimé (mâle/femelle) à partir de 43 individus était de 1,15:1, (Amorim *et al.* 1998).

Ces études menées dans l'Atlantique Ouest ont révélé que le makaire bleu de l'Atlantique présente un sex-ratio marqué par un schéma différentiel dans l'espace et dans le temps ; elles ont également montré que, les mois où le sex-ratio était différent du ratio 1:1 attendu, les mâles prédominaient davantage dans les tailles < 200 cm de LJFL. Il faut cependant souligner que la question du sex-ratio n'a jamais été abordée de façon formelle dans aucun des Ateliers ICCAT sur les Istiophoridés.

### ***3.f. Reproduction et premiers stades du cycle vital***

A l'instar des autres istiophoridés, le makaire bleu de l'Atlantique ne présente pas de dimorphisme sexuel apparent qui impliquerait un patron de couleur ou des caractères morphologiques externes.

#### *Ponte*

Les makaires bleus sont des géniteurs à pontes multiples qui déversent des lots d'ovocytes hydratés, lors de différents actes de ponte (de Sylva et Breder 1997), le plus souvent directement dans la mer où ils seront fertilisés.

La ponte se produit grosso modo dans les environnements qu'ils habitent d'habitude en haute mer. Les lieux de ponte du makaire bleu dans l'Atlantique se situent principalement dans les zones tropicales occidentales des deux hémisphères.

Les lieux de ponte dans l'Atlantique sont mal connus. Dans l'Atlantique Nord, on trouve des femelles en état de frai et des larves dans le détroit de Floride (États-Unis), à Porto Rico, aux Bahamas, en Jamaïque et aux Bermudes (Erdman 1968 ; Caldwell 1962 ; Serafy *et al.* 2003 ; Luthy 2004 ; Luckhurst *et al.* 2006). Des femelles en état de frai ont été observées au large de Porto Rico et, plus récemment, aux Bermudes. La collecte de larves a permis de déduire l'existence de lieux de ponte dans le détroit de Floride et à Exuma Sound (Bahamas), tandis que la capture de juvéniles indique la présence de lieux de ponte au large de la Jamaïque et des Bermudes. Dans l'Atlantique équatorial (5° N-5° S), la ponte a lieu dans les eaux du nord-est du Brésil (Travassos *et al.* 2006). Dans l'Atlantique Sud, le frai révélé par la présence de femelles actives sur le plan de la reproduction et par la collecte de larves se produit au large de la côte sud du Brésil entre 10-30° S (Ueyanagi *et al.* 1970 ; Amorim *et al.* 1998).

Le makaire bleu de l'Atlantique fraie durant le printemps-été austral et l'été boréal. Dans l'Atlantique Nord, les actes de ponte se déroulent de mai à octobre et semblent connaître leur apogée autour des mois de juin-juillet. Dans l'Atlantique équatorial (7° N-20° S), la ponte semble se produire entre les mois de juin et d'août ; et dans l'Atlantique Sud, les actes de ponte ont lieu entre les mois de novembre et avril.

#### *Œufs et larves*

La fécondité par acte de ponte des femelles ayant une LJFL comprise entre 227 et 290 cm a été estimée à 3 600 960 – 6 769 060 ovocytes par femelle (Travassos *et al.* 2006).

Les œufs sont pélagiques, sphériques et transparents ; les ovocytes hydratés ont entre 0,9-1,8 mm de diamètre et contiennent un globule huileux mesurant environ 0,30 mm de diamètre (Travassos *et al.* 2006 ; Luckhurst *et al.* 2006). Le vitellus n'est pas homogène (de Sylva et Breder 1997).

On n'a pas observé de larves pourvues d'un sac vitellin, mais celles-ci pourraient avoir une LT d'environ 2 mm. Les plus petites larves connues de makaire bleu de l'Atlantique ont un LT de 2,9 mm et ont été prises au large du détroit de Floride (Sponaugle *et al.* 2005).

#### Recrutement

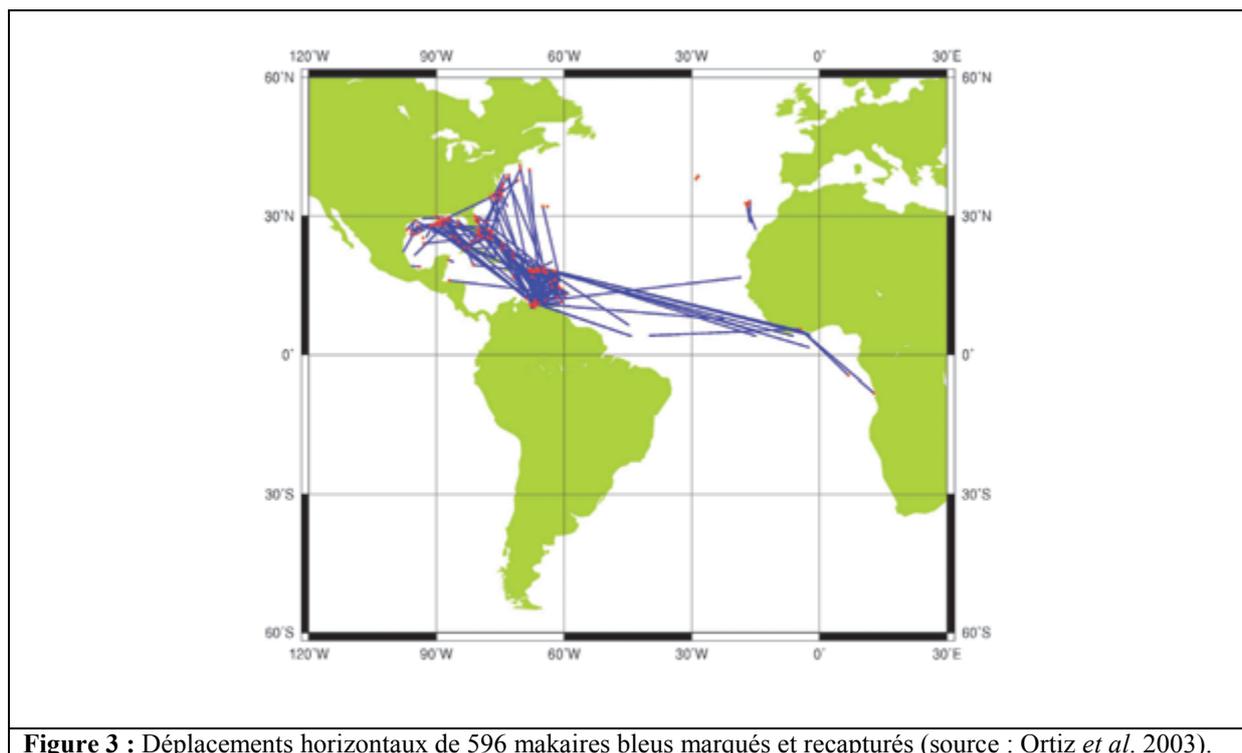
On dispose de très peu d'informations sur les premiers stades du cycle vital des istiophoridés. On assume que la période larvaire est courte chez le makaire bleu de l'Atlantique compte tenu de la croissance rapide observée pendant cette période (Sponaugle *et al.* 2005).

Les larves de makaire bleu de l'Atlantique de 2,9 à 22,6 mm de LS sont prises par des filets à neuston (Serafy *et al.* 2003 ; Luthy 2004 ; Sponaugle *et al.* 2005). Les juvéniles > 200 mm de LS sont rares et pris de façon occasionnelle dans des épuisettes à l'aide d'un éclairage nocturne (Luckhurst *et al.* 2006), et dans les contenus des estomacs des thonidés et d'autres istiophoridés.

Les jeunes (immatures) makaires bleus 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

Le makaire bleu de l'Atlantique effectue de longs déplacements dans l'Atlantique comme l'indique le vecteur de marquage-récupération des poissons marqués puis recapturés (**Figure 3**). La plupart de ces poissons révèlent des déplacements transéquatoriaux et interocéaniques depuis l'Atlantique vers l'océan Indien (Ortiz *et al.* 2003). Ceci dit, les routes migratoires du makaire bleu de l'Atlantique restent assez floues.



L'Atlantique nord-ouest est l'endroit où l'on a marqué et recapturé le plus de makaires bleus. Des déplacements significatifs ont été observés entre le milieu de la côte atlantique des États-Unis et le Golfe du Mexique jusqu'aux eaux vénézuéliennes. De façon générale, la plupart des recaptures des poissons marqués se sont produites dans la même zone générale où ils avaient été remis à l'eau (Porto Rico, îles Vierges, La Guaira-Venezuela). Le nombre réduit de déplacements transatlantiques et transéquatoriaux représente environ 5 % des recaptures documentées de makaire bleu de l'Atlantique. La plus longue distance a été parcourue par un makaire bleu de l'Atlantique marqué et remis à l'eau au Delaware (États-Unis) dans l'Atlantique nord-ouest et recapturé

au large de l'île Maurice dans l'océan Indien. Ce poisson avait parcouru une distance de 14 893 km lors d'une traversée de 1 108 jours (Ortiz *et al.* 2003).

On a émis l'hypothèse selon laquelle la concentration de makaire bleu de l'Atlantique dans le sud de la mer des Caraïbes représente des poissons qui se déplacent, après le frai, vers des lieux trophiques pour reprendre des forces. Cette hypothèse est étayée par les trajectoires décrites par les poissons marqués qui ont été recapturés au nord du Venezuela et par la haute proportion d'estomacs contenant des aliments chez des individus qui ne montrent aucun signe d'activité de reproduction (Arocha et Marcano 2006).

On a réalisé très peu d'expériences de marquage dans l'Atlantique Sud, ce qui explique le peu d'informations disponibles sur les schémas migratoires du makaire bleu de l'Atlantique dans cette zone.

### **3.h. Régime alimentaire**

Les makaires bleus sont des prédateurs situés au sommet de la chaîne alimentaire qui se nourrissent près de la surface et dans des eaux plus profondes que les autres istiophoridés. Ils chassent de façon opportuniste dans des bancs de poissons volants, de petits thonidés, de coryphènes et de calmars. Dans le sud de la mer des Caraïbes, le régime alimentaire du makaire bleu de l'Atlantique se constitue principalement du calmar *Illex coindetti*, suivi de *Sardinella aurita*, et de *Dactylopterus volitans* (Garcia de los Salmones *et al.* 1989). Dans les eaux des Bahamas, de Porto Rico et du Golfe du Mexique, les principales proies de cette espèce sont des coryphènes (*Coryphaena*) de toutes les dimensions, des auxides (*Auxis*), et des poissons des grands fonds comme le *Pseudoscopelus* (Nakamura 1985). Les autres proies comprennent des scombridés (dont le thon obèse d'environ 50 kg), des escoliers serpents et des octopodes.

Dans l'Atlantique Nord et tropical, environ 85 % du régime alimentaire de cette espèce était composé de poissons, le reste se constituant principalement de céphalopodes. Les espèces des familles des Gempylidés suivies des Scombridés représentaient environ 66 % de ces poissons, tandis que le reste était formé par des espèces des familles des Exocoétidés et des Alepisauridés (Satoh *et al.* 2004).

Dans l'Atlantique ouest-équatorial, les principales espèces proies du makaire bleu de l'Atlantique sont la castagnole, *Brama brama*, l'escolier serpent, *Gempylus serpens*, et le *Dactylopterus volitans*. Parmi les céphalopodes, l'encornet oiseau *Ornithoteuthis antillarum* est la proie la plus importante suivie de l'encornet volant *Omastrephes bartrami* et de l'octopode *Tremoctopus violaceus* (Junior *et al.* 2004).

### **3.i. Physiologie**

Les istiophoridés, comme les thonidés, possèdent des adaptations anatomiques et physiologiques permettant une nage continue et une endothermie crânienne (cerveau et yeux) qui facilite leur alimentation à différentes profondeurs. Le makaire bleu de l'Atlantique, comme les autres istiophoridés, possède un organe thermogénique situé sous le cerveau et à proximité des yeux qui génère et maintient des températures élevées dans la région crânienne (Block 1986). Cet organe thermogénique ou « chauffeur de cerveau » facilite les plongées profondes des makaires en assurant leurs fonctions oculaires et physiques à basses températures.

En outre, des recherches menées récemment sur la vision des makaires bleus indiquent que leurs yeux sont spécialement adaptés à la faible luminosité qu'ils rencontrent durant leurs immersions (Fritsches *et al.* 2003).

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 bleu de l'Atlantique adulte (Graves *et al.* 2002 ; Kerstetter *et al.* 2003). Les déplacements moyens ont été estimés à une vitesse comprise entre 0,73 et 0,95 milles marins/heure à partir du point de remise à l'eau.

### **3.j. Comportement**

Suivant l'exemple de tous les makaires, le makaire bleu de l'Atlantique ne forme pas de bancs et passe pour une espèce rare et solitaire.

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'une surveillance 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 patrons comportementaux en matière de reproduction.

Les zones de ponte (les lieux de ponte sont très flous) dans le nord de la mer des Caraïbes (Porto Rico et île Vierges) et aux Bahamas semblent concentrer en été des poissons en état de frai qui abandonnent les aires trophiques de la côte nord-est des États-Unis, du Golfe du Mexique et du sud de la mer des Caraïbes pour se rendre dans les eaux chaudes de cette zone ; après le frai, ces poissons retournent vers les aires trophiques. La collecte de larves et de juvéniles à proximité des zones de ponte et le long des itinéraires menant vers ou partant des zones de frai (Bahamas, Jamaïque) 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 PAT et PSAT ont permis d'obtenir certaines informations sur le comportement vertical du makaire bleu de l'Atlantique (Goodyear 2003 ; Goodyear *et al.* 2006 ; Kerstetter *et al.* 2003 ; Saito *et al.* 2004, voir le point « Préférences en matière d'habitat »).

### **3.k. Mortalité naturelle**

On ne dispose d'aucune estimation fiable des taux de mortalité. 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, mais elle ne refléterait que la mortalité totale, à moins qu'aucune pêche ne soit pratiquée. 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).

Goodyear et Prager (2001) ont obtenu dans leur étude une estimation de  $Z = 0,36/\text{an}$  à partir du travail de Wilson *et al.* (1991) qui, ajoutée aux estimations de  $F$  des modèles de production excédentaire provenant de l'évaluation ICCAT du stock de makaire bleu de l'Atlantique donnant une moyenne de 0,31/an, a donné une estimation de  $M = 0,05/\text{an}$ . Ceci dit, les estimations des valeurs absolues de  $F$  à partir des modèles de production excédentaire sont souvent très imprécises (Prager 1994) et les auteurs ont estimé, pour des raisons biologiques, que cette valeur était irréaliste et beaucoup trop élevée.

### **3.l. Coefficients 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 bleu de l'Atlantique (voir également le point « Relation taille-poids »).

**Tableau 3.** Facteurs de conversion pour le makaire bleu de l'Atlantique (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).

Équation	Sexe	N	Gamme de taille (cm)	Référence
$LJFL = -3.563 + TL \times 0.784$	Femelle	69	250-490	Prager <i>et al.</i> (1995)
$LJFL = 19.182 + TL \times 0.691$	Mâle	153	200-330	
$LJFL = 2.000 + TL \times 0.763$	Sexes combinés	258	30-500	
$LJFL = 19.464 + PAL \times 2.707$	Femelle	123	34-120	
$LJFL = 93.600 + PAL \times 1.600$	Mâle	249	35-90	
$LJFL = 61.656 + PAL \times 2.156$	Sexes combinés	453	30-120	
$LJFL = 9.725 + PFL \times 1.252$	Femelle	243	80-270	
$LJFL = 14.651 + PFL \times 1.209$	Mâle	387	100-220	
$LJFL = 7.696 + PFL \times 1.261$	Sexes combinés	732	65-280	
$LJFL = 17.419 + PDL \times 1.726$	Femelle	140	85-190	
$LJFL = 36.500 + PDL \times 1.500$	Mâle	276	66-150	
$LJFL = 9.836 + PDL \times 1.772$	Sexes combinés	482	60-190	
$LJFL = 10.000 + EOFL \times 1.091$	Femelle	113	130-300	
$LJFL = 9.095 + EOFL \times 1.095$	Mâle	104	135-210	
$LJFL = 8.887 + EOFL \times 1.096$	Sexes combinés	250	120-300	
$LJFL = 10.254 + DFL \times 1.198$	Femelle	115	125-280	
$LJFL = 4.302 + DFL \times 1.231$	Mâle	125	115-200	
$LJFL = 7.152 + DFL \times 1.212$	Sexes combinés	271	100-280	
$DWT = 1.20 \times RWT$	Sexes combinés	-	-	Manuel ICCAT 1990

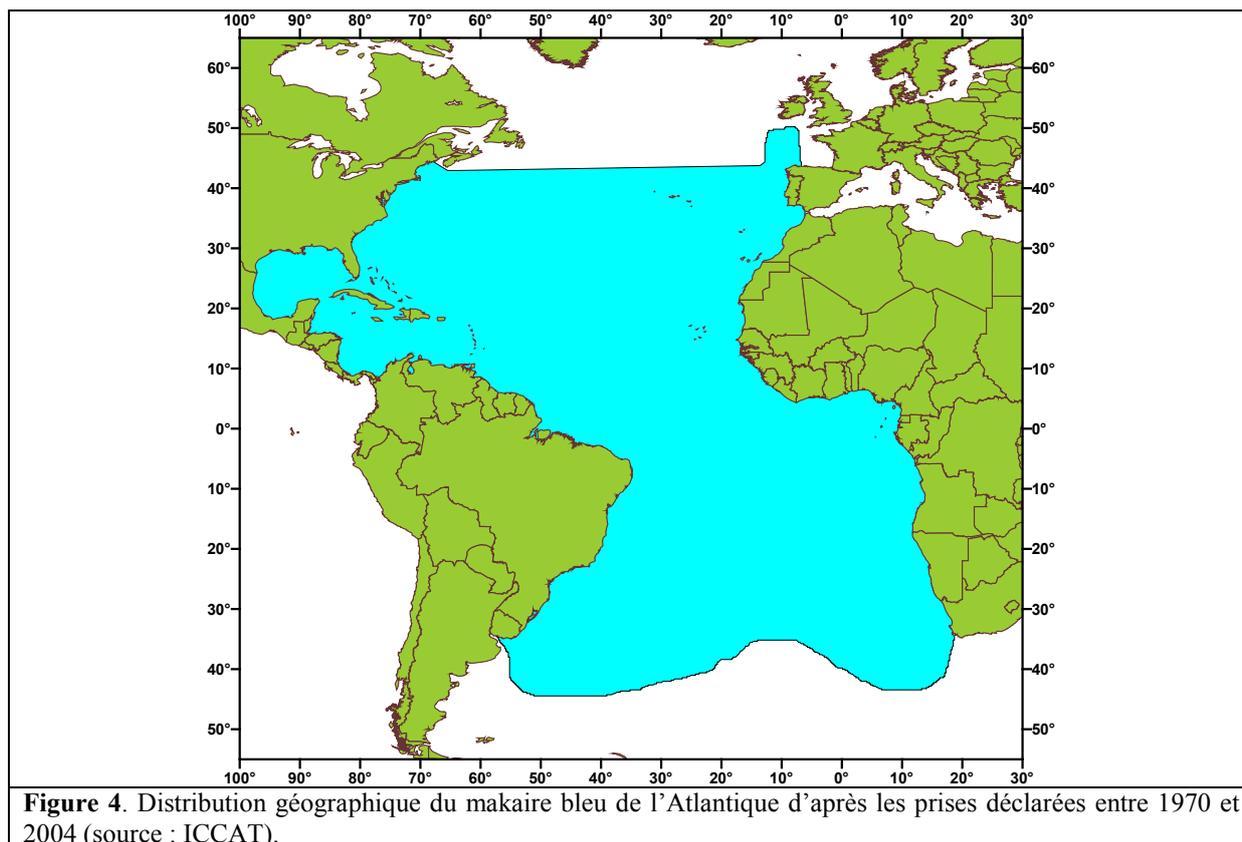
#### 4. Distribution et exploitation

##### 4.a. Distribution géographique

Le makaire bleu de l'Atlantique est largement représenté dans les eaux subtropicales et tropicales de l'océan Atlantique et, de façon occasionnelle, dans les eaux tempérées de l'Atlantique. Son aire de répartition est comprise entre 50° N et 45° S, mais il est moins abondant dans les eaux de l'Atlantique centre-est et centre-sud (**Figure 4**).

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) peuvent être associées à des masses d'eau plus froide, tandis que les individus plus petits tendent à évoluer dans des strates plus chaudes.

Dans l'Atlantique Ouest, d'importantes concentrations de makaire bleu de l'Atlantique sont présentes sur la côte sud-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'au parallèle 30° S. Dans l'Atlantique Est, on observe d'importantes concentrations de cette espèce dans le Golfe de Guinée et ses zones adjacentes ainsi que dans l'Atlantique équatorial.



#### 4.b. Populations/Structure du stock

On considère l'existence d'un stock de gestion dans l'océan Atlantique.

À l'origine, l'ICCAT avait établi deux stocks 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.

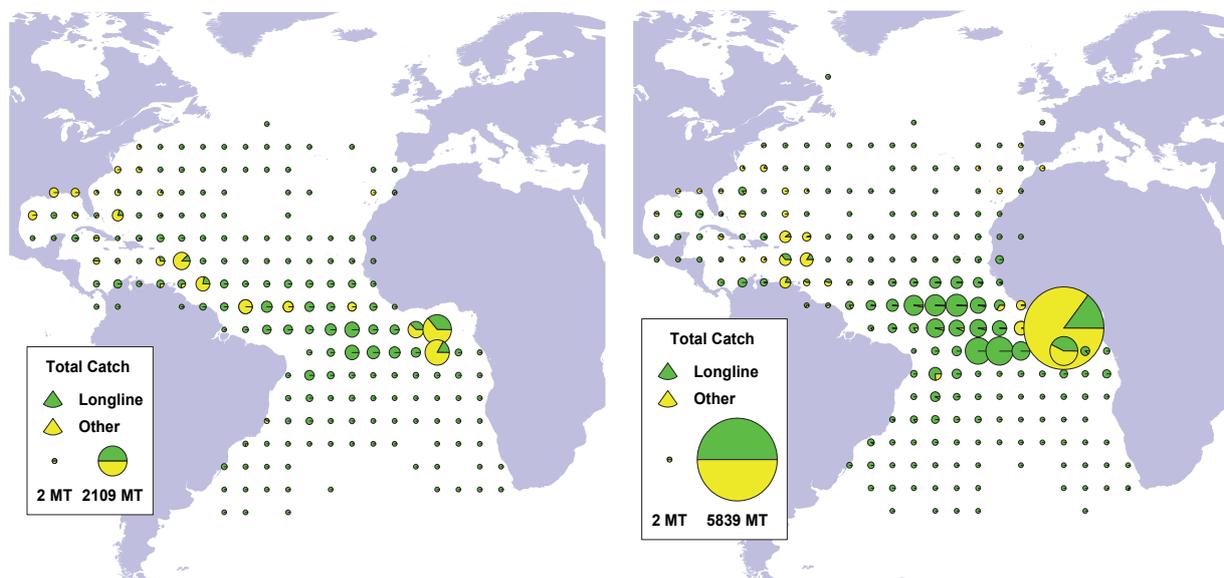
Ces dernières années, des analyses génétiques détaillées utilisant des marqueurs mitochondriaux et nucléaires n'ont montré aucune évidence de structure génétique des stocks dans l'Atlantique et les analyses des échantillons prélevés au nord et au sud de 5° N n'ont révélé aucune hétérogénéité significative (Graves et McDowell 2003). C'est pour cette raison que l'ICCAT considère actuellement l'existence d'un vaste stock atlantique pour le makaïre bleu de l'Atlantique (Anon. 2001).

#### 4.c. Description des pêcheries : captures et effort

Les istiophoridés sont principalement ciblés par les pêcheries sportives et récréatives dans le monde entier, le makaïre bleu de l'Atlantique représentant un des prix les plus convoités. Il existe cependant quelques pêcheries locales et artisanales qui ciblent le makaïre bleu de l'Atlantique, en particulier au large de la côte africaine occidentale, des îles des Caraïbes et des régions côtières de l'Amérique centrale et du Sud. Bien qu'il n'existe pas de pêcheries commerciales importantes visant cette espèce, les istiophoridés (dont le makaïre bleu de l'Atlantique) sont capturés comme prise accessoire par les palangriers et les senneurs ciblant les thonidés dans l'océan Atlantique.

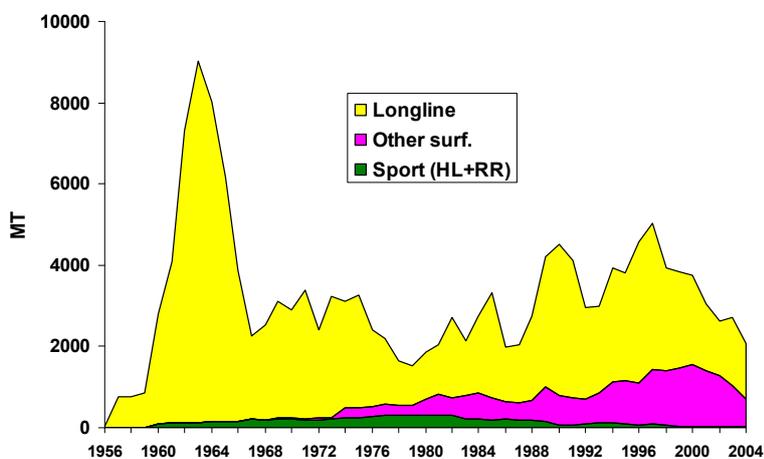
Les prises de makaïre bleu de l'Atlantique se concentrent principalement dans les zones tropicales (**Figure 5**). Les prises accessoires de makaïre bleu de l'Atlantique obtenues par les flottilles palangrières thonières représentent en moyenne 80 % de la prise totale estimée (Anon. 2006a). Les prises accessoires des senneurs proviennent surtout du Golfe de Guinée. Les pêcheries artisanales et locales utilisent essentiellement des filets maillants dérivants (Arocha 2006), mais on constate que des palangres de surface attachées à des bouées amarrées sont utilisées depuis quelques années comme dispositifs de concentration de poisson (DCP) dans certaines îles des Caraïbes (Reynal *et al.* 2006). Les pêcheries sportives et récréatives se concentrent sur la côte

est-atlantique des États-Unis et autour des îles des Caraïbes. En Amérique du Sud, on observe des pêcheries sportives au large du Venezuela et du Brésil. Dans l'Atlantique Est, les principales pêcheries récréatives ciblant le makaire bleu de l'Atlantique opèrent à Madère et à proximité des îles du Cap-Vert (Harvey 2002).



**Figure 5.** Répartition des prises de makaire bleu dans l'océan Atlantique entre 1980 et 1989 (gauche) et entre 1990 et 1999 (droit), ventilées par engins de pêche principaux, palangre et autres.

La prise totale de makaire bleu de l'Atlantique s'est accrue rapidement lors de l'apparition des flottilles palangrières en 1956 et a obtenu les volumes les plus élevés au début des années 1960 avec des prises estimées à plus de 9 000 t en 1963.



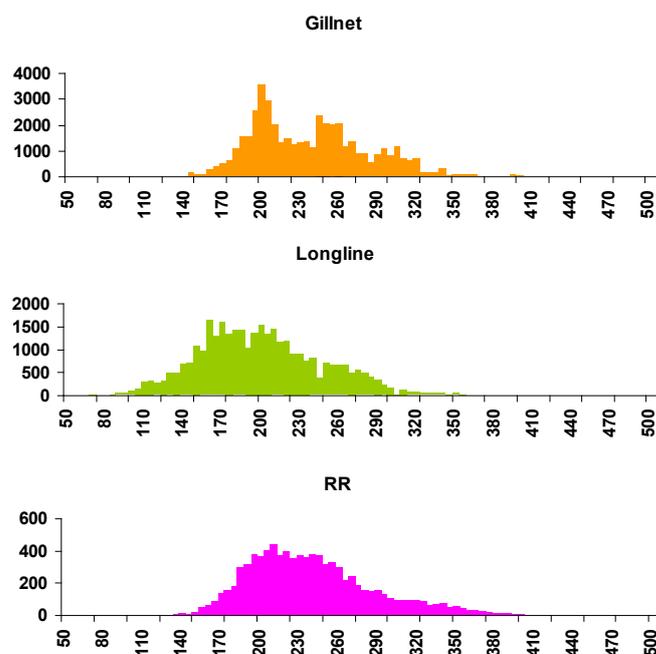
**Figure 6.** Estimation de la prise totale de makaire bleu par principal engin pour la période 1956 – 2004.

En 1967, les prises sont retombées sous les 3 000 t et ont stagné entre 2 000 et 3 000 t jusqu'à la fin des années 1980. En 1995-97, les prises se sont élevées à 5 000 t, puis sont retombées à environ 2 500 t (Figure 6). Sachant que les makaires ne sont pas une espèce cible, les estimations des prises de makaire bleu de l'Atlantique obtenues par les flottilles palangrières sont floues et probablement sous-estimées (Anon. 2006a). En outre, suite aux réglementations de gestion adoptées ces dernières années, la plupart des prises accessoires de makaire bleu de l'Atlantique sont remises à l'eau ou rejetées en mer (Anon. 2006b). Cette pratique, combinée avec la faible couverture par des observateurs, rend

encore plus difficile l'obtention d'estimations fiables des prises d'istiophoridés. Les captures des pêcheries artisanales côtières, qui utilisent essentiellement des filets maillants, ont augmenté ces dernières années, mais il se peut qu'il s'agisse d'une déclaration plus précise plutôt que d'une augmentation de la capture, en particulier dans le cas de la côte africaine occidentale et des îles des Caraïbes (N'goran *et al.* 2001 ; Arocha 2006). Les prises des pêcheries sportives ont baissé de 300 t au début des années 1980 à moins de 50 t en 2000. Cette diminution est due en partie au fait que les pêcheries récréatives se sont mises à pratiquer les activités prédominantes de prise et remise à l'eau. Les captures de makaire bleu de l'Atlantique se sont réparties pratiquement à part égal entre le nord et le sud de l'Atlantique jusqu'aux années 1990, époque où les prises se sont accrues dans l'Atlantique Sud de sorte à représenter jusqu'à 70 % de la capture totale (Anon. 2006a).

#### 4.d. Prise par taille

On ne dispose d'aucune estimation de la prise par âge pour le makaira bleu de l'Atlantique. Les distributions par taille (en LJFL) de la prise par principal engin montrent que les pêcheries palangrières prennent des makaires bleus plus petits (de 115 à 295 cm, percentile 95 %, avec une moyenne de 195 cm) que les pêcheries récréatives (de 165 à 355 cm, percentile 95 %, avec une moyenne de 235 cm) et que les pêcheries aux filets maillants (de 170 à 325 cm, percentile 95 %, avec une moyenne de 235 cm) (**Figure 7**). Ceci dit, l'échantillon de taille obtenu par les filets maillants est limité à quelques années (1997-1999). Pour les pêcheries palangrières, la taille moyenne des makaires bleus capturés a diminué avec les années en passant de 210 cm (années 1970) à 190 cm dans les années 1990.



**Figure 7.** Distribution des fréquences de taille (cm LJFL) du makaira bleu par principal engin.

## 5. Bibliographie

- ANON. 1994. Report of the Second ICCAT Billfish Workshop. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 41: 587.
- ANON. 1998. Report of the Third ICCAT Billfish Workshop. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 47: 352.
- ANON. 2001. Report of the Fourth ICCAT Billfish Workshop. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 53: 375.
- ANON. 2006. Report of the Data Preparatory Meeting for the 2006 Billfish Assessment (Natal-RN), Brazil. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 59: 1-123.
- ANON. 2006b. Report of the 2006 ICCAT Billfish Stock Assessment. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 60(5): 1431-1546 (2007).
- AMORIM, A.F., C.A. Arfeli, J. N. Antero-Silva, L. Fagundes, F. E. S.Costa, R. Assumpção. 1998. Blue marlin (*Makaira nigricans*) and White marlin (*Tetrapturus albidus*) Caught off the Brazilian Coast. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 47: 163-184.
- 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 L. Marciano. 2006. Life history characteristics of *Makaira nigricans*, *Tetrapturus albidus*, and *Istiophorus albicans* from the eastern Caribbean Sea and adjacent waters. Pgs. 587-597 In J. Nielsen, J.

- Dodson, K. Friedland, T. Hamon, N. Hughes, J. Musick and E. Verspoor, Eds. Proceedings of the Fourth World Fisheries Congress: Reconciling Fisheries with Conservation. Amer. Fish. Soc. Symp. 49, Bethesda, Maryland.
- BARTLETT, M.R. and R.L. Haedrich. 1968. Nueston nets and South Atlantic larval blue marlin (*Makaira nigricans*). Copeia 1968: 469-474.
- BLOCK, B.A. 1986. Structure of the brain and eye heater tissue in marlins, sailfish, spearfish. J. Morphol., 190: 169-189.
- BRILL, R.W. 1996. Selective advantages conferred by the high performance physiology of tunas, billfishes, and dolphin fish. Comp. Biochem. Physiol., 113: 3-15.
- CALDWELL, D.K. 1962. Postlarvae of the blue marlin, *Makaira nigricans*, from off Jamaica. Los Angeles Contributions in Science, Number 53: 1-11.
- DE SYLVA, D. and P.R. Breder. 1997. Reproduction, gonad histology, and spawning cycles of north Atlantic billfishes (*Istiophoridae*). Bull. Mar. Sci., 60(3): 668-697.
- DREW, K., D.J. Die and F. Arocha. 2005. Current efforts to develop an age and growth model of blue marlin (*Makaira nigricans*) and white marlin (*Tetrapturus albidus*). Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 59(1): 274-281.
- ERDMAN, D.S. 1968. Spawning cycle, sex ration, and weights of blue marlin off Puerto Rico and the Virgin Islands. Trans. Am. Fish. Soc. 97(2): 131-137.
- FRITSCHES, K.A., N.J. Marshall and E.J. Warrant. 2003. Retinal specializations in the blue marlin: eyes designed for sensitivity for low light levels. Mar. Freshwater Res., 54: 333-341.
- GARCIA DE LOS SALMONES, R., O. Infante and J.J. Alio. 1989. Reproducción y alimentación del pez vela, de la aguja blanca y de la aguja azul en la region central de Venezuela. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 30: 436-439.
- GEHRINGER, J.W. 1956. Observations of the development of the Atlantic sailfish *Istiophorus americanus* (Cuvier), with notes of an unidentified species of istiophorid. Fish. Bull. 57: 139-171.
- GRAVES, J.E., B.E. Luckhurst and E.D. Prince. 2002. An evaluation of pop-up satellite tags for estimating postrelease survival of blue marlin (*Makaira nigricans*) from recreational fishery. Fish Bull. 100: 134-142.
- GRAVES, J.E. and J.R. McDowell. 2003. Stock structure of the world's istiophorid billfishes: a genetic perspective. Mar. Freshwater Res., 54: 287-298.
- GOODYEAR, C.P. 2003. Spatio-temporal distribution of longline catch per unit effort, sea surface temperature and Atlantic marlin. Mar. Freshwater Res., 54(4) 409-417.
- GOODYEAR, C.P. and F. Arocha. 2001. Size composition of blue and white marlin taken in selected fisheries in the western North Atlantic. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 53: 249-257.
- GOODYEAR, C.P., and M.H. Prager. 2001. Fitting surplus-production models with missing catch data using ASPIC: evaluation with simulated data on Atlantic blue marlin. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 53: 146-163.
- GOODYEAR, C.P., Luo, J., Prince, E.D., Serafy, J. E. 2006. Temperature-depth habitat utilization of blue marlin monitored with PSAT tags in the context of simulation modeling of pelagic longline CPUE. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 59: 224-237.
- HARVEY, G. 2002. Portraits from the deep. World Publications, Winter Park FL (USA). 208 pp.
- HILL, K.T., C.M. Cailliet, and R. L. Radtke. 1989. A comparative analysis of growth zones in four calcified structures of Pacific blue marlin, *Makaira nigricans*. Fish Bull. 87: 829-843.
- HOLLAND, K. 2003. A perspective on billfish biological research and recommendations for the future. Mar. Freshwater Res., 54: 343-348.
- HORODYSKY, A.Z., D. Kerstetter, R.J. Latour and J.E. Graves. 2005. 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 satellites tags (PSATs). SCRS/2005/034.
- IDRISI, N., T. Capo, S. Luthy and J. Seraphy. 2002. Behaviour, oxygen consumption and survival of stressed juvenile sailfish (*Istiophorus platypterus*) in captivity. Mar. fresh. Behav. Physical. 36: 51-57.

- JUNIOR, T.V., C.M. Vooren and R.P. Lessa. 2004. Feeding habits of four species of Istiophoridae (Pisces: Perciformes) from northeastern Brazil. *Environ. Biol. Fish.* 70: 293-304.
- KERSTETTER, D.W., B.E. Luckhurst, E. D. Prince and J.E. Graves. 2003. Use of pop-up satellite archival tags to demonstrate survival of blue marlin (*Makaira nigricans*) released from pelagic longline gear. *Fish. Bull.* 101: 939-948.
- LUCKHURST B.E., E.D. Prince, D.G. Snodgrass, E. B. Brothers and J. K. Llopiz. 2006. Evidence of blue marlin (*Makaira nigricans*) spawning in Bermuda waters and elevated mercury levels in large specimens. *Bull. Mar. Sci.* 79: 691-704.
- LUTHY, S.A. 2004. Billfish larvae of the Straits of Florida. PhD Thesis presented at the University of Miami, 112 p.
- LUTHY, S.A., R.K. Cowen, J.E. Serafy and J.R. McDowell. 2005. Toward identification of larval sailfish (*Istiophorus platypterus*), white marlin (*Tetrapturus albidus*), and blue marlin (*Makaira nigricans*) in the western North Atlantic Ocean. *Fish. Bull.* 103: 588-600.
- MATHER, F.J., A.C. Jones and G.L. Beardsley. 1972. Migration and distribution of white marlin and blue marlin in the Atlantic Ocean. *Fish. Bull.* 70: 283-298.
- NAKAMURA, I. 1985. An annotated and illustrated catalogue of marine sailfishes, spearfishes and swordfishes known to date. FAO Species Catalogue Vol.5. Billfishes of the World. FAO Fish. Synop. No.125: 65pp.
- N'GORAN, Y.N., J.B. Amon-Kothias, y F.X. Bard. 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. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 53: 272-280.
- ORTIZ, M., E.D. Prince, J.E. Serafy, D.B. Holts, K.B. Dary, J.G. Pepperell, M.B. Lowry and J.C. Holdsworth. 2003. Global overview of the major constituent-based billfish tagging programs and their results since 1954. *Mar. Freshwater Res.*, 54: 489-507.
- PRAGER, M.H. 1994. A suite of extensions to a nonequilibrium surplus-production model. *Fish. Bull.*, 92: 374-389.
- PRAGER M.H., D.W. Lee and E.D. Prince. 1994. Length and weight conversion equations for Atlantic blue marlin, white marlin, and sailfish from the North Atlantic. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 41: 325-330.
- PRAGER M.H., D.W. Lee and E.D. Prince. 1995. Empirical length and weight conversion equations for blue marlin, white marlin, and sailfish from the North Atlantic. *Bull. Mar. Sci.*, 56: 201-210.
- PRINCE, E.D. and D.W. Lee. 1989. Development of length regressions for Atlantic Istiophoridae. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 30: 364-374.
- PRINCE, E.D., D.W. Lee, C.A. Wilson and J.M. Dean. 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. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 20: 435-447.
- PRINCE, E.D., D.W. Lee, J.R. Zweifel and E. B. Brothers. 1991. Estimating age and growth of young Atlantic Blue Marlin *Makaira nigricans* from otolith microstructure. *Fish. Bull.* 89: 441-459.
- PRINCE, E., R. Cowen, E. Orbesen, S. Luthy, J. Llopiz, D. Richardson and J. Serafy. 2005. Movement and spawning of white marlin (*Tetrapturus albidus*) and blue marlin (*Makaira nigricans*) off Punta Cana, Dominican Republic. *Fish. Bull.* 103: 659-669.
- PRINCE, E.D. and C.P. Goodyear. 2006. Hypoxia-based habitat compression of tropical pelagic fish. *Fish. Oceanogr.*, doi:10.1111/j.1365-2419.2006.oehold999.x.
- REYNALD, L., A. Monthieux, J. Chantrel, A. Lagin, J.J. Rivoalen and M.H. Norbert. 2006. Premiers elements sur la biologie et la peche du marlin bleu (*Makaira nigricans*) autour des DCP ancrés en Martinique. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 59: 303-314.
- ROBINS, C.R. and G.C. Ray. 1986. A Field Guide to Atlantic Coast Fishes of North America. Houghton Mifflin: Boston.
- SAITO, H., Y. Takeuchi and K. Yokawa. 2004. Vertical distribution of Atlantic blue marlin obtained from pop-up archival tags in the tropical Atlantic Ocean. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 56: 201-211.

- SATO, K., K. Yokawa, H. Saito, H. Matsunaga, H. Okamoto, Y. Uozumi. 2004. Preliminary stomach contents analysis of pelagic fish collected by Shoyo-Maru 2002 research cruise in the Atlantic Ocean. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 56: 1096-1114.
- SPONAUGLE, S., K.L. denit, S.A. Luthy, J. E. Serafy. 2005. Growth variation in larval *Makaira nigricans*. J. Fish Biol., 66:822-835.
- TRAVASSOS, P, C. Martins, P. Pinheiro, F. Hazin. 2006. Preliminary results on reproductive biology of blue marlin, *Makaira nigricans* (Lacépède, 1803) in the tropical West Atlantic Ocean. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 60(5): 1636-1642.
- UEYANAGI, S., S. Kikawa, M. Uto and Y. Nishikawa. 1970. Distribution, spawning, and relative abundance of billfishes in the Atlantic Ocean. Bull. Far. Seas Fisheries Research Laboratory 3: 15-45.
- WILSON, C.A., J.M. Dean, E.D. Prince, and D.W. Lee. 1991. An examination of sexual dimorphism in Atlantic and Pacific blue marlin using body weight, sagittae weight, and age estimates. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 151: 209-225.