

REPRODUCTION DU THON A NAGEOIRES NOIRES (*THUNNUS ATLANTICUS*) AUTOUR DES DCP ANCRÉS DE LA MARTINIQUE

Cédric Pau^{1,2}, Christian Fauvel³, Freddy Arocha⁴ and Lionel Reynal¹

SUMMARY

The reproduction of Thunnus atlanticus was studied in Martinique on 486 samples caught during 40 trips between 28 February 2013 and 25 June 2014. The gonads were photographed and their stages of maturity were determined. Reproduction has been described by sex ratio, gonadosomatic indexes (GSI), variations in maturity by size, and catch periods and times. Over the course of the study the sex ratio is 1.7♂ per 1 ♀, varying during the year. The sizes at first maturity (LF50) are 46 cm for females and 45 cm for males. The reproductive period falls between March and August with a peak in June. Female gonads reach maximum development at the beginning of the spawning season. Males reach advanced maturity across the spawning period while females are repeat and intermittent spawners. Adults appear to leave Martinique outside of the spawning season unlike juveniles that remain there for the first year.

RÉSUMÉ

La reproduction de Thunnus atlanticus a été étudiée en Martinique sur 486 échantillons capturés lors de 40 sorties entre le 28 février 2013 et le 25 juin 2014. Les gonades ont été photographiées et leurs stades de maturité déterminés. La reproduction a été décrite avec le sex-ratio, les indices gonado-somatiques (GSI), les variations de maturité suivant les tailles, les périodes et les heures de capture. Sur la durée de l'étude le sex-ratio est 1,7♂ pour 1 ♀, variant au cours de l'année. Les tailles de première maturité (LF50) sont de 46 cm pour les femelles et 45 cm pour les mâles. La période de reproduction se situe entre mars et août avec un pic en juin. Les gonades femelles ont un développement maximal au début de la saison de reproduction. Les mâles sont en maturation avancée sur l'ensemble de la période de reproduction alors que les femelles accomplissent des pontes multiples et ponctuelles. Les adultes semblent quitter la Martinique en dehors de la saison de reproduction contrairement aux juvéniles qui y restent la première année.

RESUMEN

Se estudió la reproducción del Thunnus atlanticus en las aguas de Martinica, en 486 muestras recogidas en 40 mareas entre el 28 de febrero de 2013 y el 25 de junio de 2014. Se fotografiaron las gónadas y se determinaron sus fases de madurez. Se describió la reproducción con la ratio de sexos, los índices gonadosomáticos (GSI), las variaciones de madurez en función de la talla y los periodos y horas de captura. Durante el estudio, la ratio de sexos fue de 1,7♂ frente a 1 ♀, con variaciones a lo largo del año. Las tallas de primera madurez (LF50) eran 46 cm para las hembras y 45 cm para los machos. El periodo de reproducción se sitúa entre marzo y agosto con un pico en junio. Las gónadas de las hembras tienen un desarrollo máximo al comienzo de la temporada de reproducción. Los machos presentan un estado de maduración avanzado durante el conjunto del periodo de reproducción mientras que las hembras realizan desoves múltiples y puntuales. Parece que los adultos abandonan las aguas de Martinica fuera de la temporada de reproducción, a diferencia de los juveniles que se quedan durante el primer año.

KEYWORDS

*Thunnus atlanticus, Martinique, Breeding season, Sex ratio,
Sexual maturity, photographic analysis*

¹ IFREMER, UR Biodivenv, route de Pointe Fort, 97231 Le Robert, Martinique.

² Impact Mer SARL, 90 rue Professeur Garcin, Didier, 97200 Fort de France, Martinique. Email : cedric.pau@wanadoo.fr

³ IFREMER, laboratoire Recherches aquacoles, chemin de Maguelone, 34250 Palavas-les-Flots, France.

⁴ Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela.

1 Introduction

Le thon à nageoires noires (*Thunnus atlanticus*) est une espèce de thonidés mineurs localisées dans l'Atlantique ouest, couvrant la zone 31 de l'organisation des nations unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) entre l'île de Martha's Vineyard au Massachusetts au nord et Rio de Janeiro au Brésil au sud (Zavala-Camin *et al.*, 1991 ; Figueiredo et Meneses, 2000), plutôt en zone côtière (Colette et Nauen, 1983 ; Maguire *et al.*, 2006). Bezerra *et al.* (2011) signalent également sa présence dans les captures des pêcheurs près de l'archipel de Saint Pierre et Saint Paul.

Peu étudié du fait de sa faible importance économique, il constitue une ressource d'importance croissante pour les pêcheries artisanales. Seize pays exploitent le thon à nageoires noires. Entre 2003 et 2010 il ressort, sur la base des déclarations statistiques officielles, que la pêche de cette espèce se fait essentiellement dans l'Atlantique centre ouest avec en moyenne 1775 tonnes débarquées. Depuis le début des années 1990, on observe une tendance à l'augmentation des débarquements de thon à nageoires noires due aux captures réalisées autour des Dispositifs de Concentration de Poissons ancrés (DCP) dans les petites Antilles (CRFM, 2012).

Compte tenu de l'intérêt grandissant porté à la ressource de thon à nageoires noires, il apparaît souhaitable de développer des connaissances sur sa biologie et en particulier sur sa reproduction afin d'améliorer la gestion de cette espèce.

Des travaux de détermination de la taille de première maturité du thon à nageoires noires ont été effectués à Cuba (Valle-Gomez, 1992), en Colombie (Castro *et al.*, 2007) et au Brésil (Freire *et al.*, 2005, Vieira *et al.*, 2005b, Bezerra *et al.*, 2013).

Le thon à nageoires noires se reproduit lorsque la température de surface atteint 27° C (Juarez et Frias, 1986). Plusieurs études ont cherché à identifier les saisons de reproduction à Cuba (Carles, 1971), au Brésil (Freire *et al.*, 2005, Vieira *et al.*, 2005b, Bezerra *et al.*, 2013) et aux Etats-Unis (Idyll et De Sylva, 1963, Juarez, 1978, Richardson *et al.*, 2010) en se basant sur différents critères de maturité ou environnementaux.

Des variations du sex-ratio chez cette espèce ont aussi été montrées selon différentes études au Brésil (Freire *et al.*, 2005, Vieira *et al.*, 2005b, Bezerra *et al.*, 2013).

Les critères utilisés pour différencier les stades de maturité des grands pélagiques ne sont pas adaptés à l'étude de la maturité de *Thunnus atlanticus*.

Ce travail a pour objet l'étude de la reproduction du thon à nageoires noires autour de la Martinique (île des petites Antilles) afin de mieux décrire le cycle de cette espèce et ses migrations.

2 Matériel et methods

2.1 Mesures en mer

L'étude s'est déroulée du 28 février 2013 au 25 juin 2014. Un total de 40 sorties en mer a été effectué pour récolter 486 thons à nageoires noires. Le suivi couvre l'ensemble des mois à l'exception de celui d'octobre 2013. Les techniques de pêches utilisées ont été le jigging, les lignes de traîne et les palangres verticales dérivantes. Les captures ont eu lieu entre 5 heures et 19 heures.

Les zones d'études ont été les DCP situés principalement sur la façade Atlantique de la Martinique (**Figure 1**). Sur la durée de l'étude 13 DCP ont été exploités. Des individus ont été échantillonnés en complément sur 3 hauts fonds.

Les campagnes en mer ont été réalisées à bord d'embarcations de pêche traditionnelle (yoles). A chaque thon à nageoires noires capturé, les informations suivantes ont été notées : engin, date et heure, profondeur et lieu de pêche. Les échantillons ont été éviscérés ne conservant que les gonades dans l'abdomen, avant d'être placés au frais dans une glacière contenant de la glace pilée.

2.2 Mesures à terre et en laboratoire

Au débarquement, les longueurs courbes fourche (LF) (précision au centimètre inférieur) ont été relevées à l'aide d'un mètre ruban et les poids vidés à l'aide d'une balance ou d'un peson électronique (précision à 10 grammes). Puis chaque paire de gonades a été prélevée et conditionnée dans un sachet individuel avant d'être placée au frais.

En laboratoire, les gonades ont été préparées pour être photographiées, moins de 24h après le prélèvement. Les gonades ont été dissociées et le tissu conjonctif enlevé. Elles ont ensuite été lavées et disposées sur une feuille blanche plastifiée sur laquelle était placée une échelle de taille (réglette de 10 cm). Des photographies ont ensuite été réalisées dans des conditions standardisées : même lieu, mêmes conditions d'éclairage, même orientation des flashes et de l'appareil photographique. Pour chaque paire de gonades le poids a été relevé (précision : 0.1 gramme).

Les gonades mâles ont ensuite été coupées transversalement à l'aide d'un scalpel, une pression a alors été exercée sur la zone sectionnée, puis une deuxième sur la longueur du testicule. La présence ou l'absence de sperme a été relevée.

Une gonade femelle de chaque paire a été fendue longitudinalement au scalpel afin de pouvoir observer la présence ou non d'ovocytes visibles (structure interne granuleuse). Lorsqu'il y a eu observation d'ovocytes, un tronçon a été débité sur la deuxième gonade et a été placé dans un flacon contenant du liquide RCL2 pour fixer et éclaircir les cellules. Le flacon a ensuite été agité énergiquement afin de décrocher les ovules libres des tissus. A l'aide d'une pipette, les ovules ont été récupérés et placés sous une loupe binoculaire pour observation. Pour chaque ovaire, le stade de maturité a été déterminé à partir du groupe d'ovocytes les plus avancés (Arocha et Barrios, 2009). Un ovule avec un noyau ayant migrés vers la périphérie et des gouttelettes lipidiques apparentes est au stade de pré-ovulation. Il indique une ponte imminente ou très récente (Hunter et Macewicz, 1985). Après la période de ponte, les ovules restant dans les ovaires dégénèrent, ils perdent alors leur structure interne (Bagenal, 1978 ; Hunter et Macewicz, 1985, Kjesbu *et al.*, 1991). Lors de cette dernière phase le recours au microscope s'est avérée nécessaire afin d'observer les ovules en atresie.

2.3 Analyse d'image

Un des objectifs de l'étude était de différencier les stades avancés de maturité femelle (stades non différenciables à l'œil nu) à partir des photographies de gonades afin d'observer des éventuelles variations en fonction des périodes de reproduction. Pour cela, 294 photographies de gonades (soit 147 femelles) ont été traitées à l'aide du logiciel ImageJ, utilisé comme logiciel Open Source pour le traitement d'image en biologie et en médecine (Chandez et Montarou, 2010), pour obtenir l'aire de chaque gonade ainsi que leurs plus grandes longueur et largeur.

3 Tests statistiques utilisés

La normalité des données a été vérifiée par le test de Shapiro-Wilk. Lorsque la distribution des données suivait une loi normale et que la taille des échantillons était grande ($n > 30$), les hypothèses statistiques ont été testées à l'aide de tests paramétriques. Des analyses de variance (ANOVA) ont été utilisées pour tester la valeur de l'indice gonado-somatique chez les mâles et chez les femelles et la valeur du rapport "aire gonade/plus grande longueur" selon le stade de maturité des individus (facteur explicatif). Dans les cas où l'analyse démontre une différence significative, l'ANOVA ne permet pas de savoir directement quel échantillon diffère d'un autre. Pour cela, un test de comparaisons multiples (test "Honestly Significant Difference (HSD)" de Tukey) a été réalisé à la suite des ANOVA. Par ailleurs, la relation entre le poids des gonades et le poids des individus a été établie par une régression linéaire. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du langage de programmation R (version 2.11).

4 Résultats

4.1 Tailles de première maturité

Les tailles des individus capturés dans cette étude sont comprises entre 28 cm et 76 cm de LF (**Figure 2.**). La classe de taille la plus représentée est comprise entre 46 et 55 cm de LF (49% des individus). Les mêmes tailles de capture ont été obtenues autour des DCP et sur les hauts fonds. Les individus capturés de sexe non différencié avaient tous une taille égale ou inférieure à 41 cm de LF. Dans cette étude, les individus possédant des gonades au stade de maturité n°3 ou supérieur sont considérés comme matures. La taille de première maturité (LF50) est

représentée par la classe de taille à laquelle 50% des individus sont matures. Les tailles de premières maturités trouvées dans cette étude sont par sexe : LF50 ♀ = 46 cm et LF50 ♂ = 45 cm. (**Figure 3**) Les plus petits individus mâle et femelle capturés matures avaient une taille de 41 cm de LF.

4.2 Sex ratio

Cette étude a mis en évidence que les captures de mâles sont plus fréquentes que les captures de femelles. Le sex-ratio calculé pendant la durée de l'étude sur l'ensemble des échantillons est de 1,7 (1,7♂ : 1 ♀).

On note une variation du sex-ratio au cours des mois de février, mars et avril. Sur un échantillon de 101 poissons, les femelles deviennent majoritaires et le sex-ratio calculé pour cette période est de 0,9 (1♂ : 1,1 ♀).

4.3 Création d'une échelle de maturité adaptée à *Thunnus atlanticus*

La différenciation des stades de maturité des gonades de grands pélagiques utilisée par la CICTA est actuellement basée sur des critères visuels macroscopiques (Jolley, 1977). Chez le thon à nageoires noires ces critères ne permettent pas de différencier convenablement les stades matures, ni sur leur morphologie externe, ni sur leur morphologie interne (notamment pour les stades 3,4 et 5 des gonades femelles). Une échelle de maturité adaptée a donc été affinée en s'appuyant sur des critères microscopiques basés sur l'observation des ovules à la loupe binoculaire (**Table 1**).

Chez les mâles, les stades de maturité se caractérisent par la présence ou l'absence de sperme, d'une part et par la forme de la section de la gonade, d'autre part. Pour les premiers stades, la gonade est en forme de ruban présentant une section plate alors que chez les stades en maturation ou matures la section est triangulaire. Aux stades précoces (phase de spermatogénèse), les testicules ne présentent pas de sperme (stades 1 et 2) ou du moins il ne s'écoule pas au niveau de la section. Pour les stades 3, il faut presser la gonade sur toute la longueur pour voir apparaître du sperme. Du sperme s'écoule au niveau de la section ou par une simple pression chez les individus matures en période de reproduction active (stade 4). Chez un individu en stade post-reproduction (stade 5), les gonades sont légèrement flasques et moins gonflées, mais ce critère reste difficilement observable. Au niveau de la section, très peu ou pas du tout de sperme ne s'écoule, il est remplacé par un liquide transparent ou rougeâtre.

Chez les femelles, une section longitudinale de la gonade ne suffit pas à différencier les stades de maturité les plus avancés, mais elle permet d'écarter les premiers stades immatures (1 et 2) pour lesquels les ovules ne sont pas visibles à l'œil nu (pas de structure granuleuse dans la gonade). Pour différencier les stades 3, 4 et 5, il est nécessaire d'observer sous une loupe binoculaire la morphologie des ovules libres ou s'étant détachés (**Figure 4**). Si le noyau se trouve en position centrale (a), on est encore à un stade de vitellogénèse (stade 3 ou inférieur), si le noyau a migré vers la périphérie de l'ovule et que l'on aperçoit des gouttelettes lipidiques (b), on est en présence d'une femelle mature (stade 4). Au stade 5, les ovules perdent leur structure interne (c) et sont en phase d'atrésie.

4.4 Variation des proportions de stade de maturité

4.4.1 Variations saisonnières

La proportion des stades de maturité des individus capturés dans cette étude fluctue au cours de l'année. Les individus non matures (stades non différenciés, 1 et 2) ont été capturés en proportions plus importantes aux mois de février et mars 2013 et surtout entre les mois de novembre 2013 et avril 2014 (**Figure 5**).

Les femelles en phase de reproduction (stade 3 et 4) ont été capturées principalement entre mars et août 2013 et en juin 2014 (en mai 2014 un seul individu femelle a été capturé). Les plus grandes proportions de femelles matures sont atteintes avec le stade de maturité n°3. Entre janvier et avril 2014 très peu de femelles matures ont été capturées. Les femelles avec des gonades en atrésie (stade 5) ont été observées principalement entre les mois de septembre et décembre 2013 (**Figure 6a**).

Les mâles en stade de reproduction active (stade 4) sont observés tous les mois échantillonnés, mais les plus grandes proportions ont été capturées entre juin et août 2013 ainsi qu'en juin 2014. On observe très peu de stades 3 chez les mâles. Il apparaît 2 périodes où les mâles sont en atrésie (stade 5) : une première entre avril-mai et juillet puis une autre entre novembre et janvier (en notant que le mois d'octobre n'a pas été échantillonné) (**Figure 6b**).

4.4.2 Variations journalières

On observe une variation dans la proportion de stades matures des femelles capturées suivant l'heure de la journée (**Figure 7a**). Les proportions les plus importantes de femelles capturées en stades 4 se retrouvent en fin de journée (14h-17h). Les femelles en stade 3 ont été majoritairement capturées le matin (5h-13h). Les femelles en stade 5 ont été capturées entre 5 et 11 h du matin.

Les proportions de mâles aux différents stades de maturité ne montrent pas de variations significatives suivant les heures de capture (**Figure 7b**).

4.5 Indice gonado-somatique

La relation entre le poids de la paire de gonades et le poids de l'individu est obtenue avec une régression linéaire ($R^2=0.7055$; p value $< 0,0001$) (**Figure 8**). L'Indice Gonado Somatique (GSI) augmente donc linéairement avec le poids de l'individu.

Les GSI des thons à nageoires noires échantillonnés varient au cours de l'année (**Figure 9**). Ainsi on note des diminutions de leurs valeurs moyennes en février-mars 2013 et de novembre 2013 à avril 2014. Cela marque une période de repos sexuel. Elle est moins marquée chez les mâles que chez les femelles. Pour les 2 années, les mois de mai présentent les GSI moyens les plus élevés et donc le pic de maturation.

Les GSI diffèrent entre les stades de maturité chez les mâles (ANOVA; $F(4,231)=26,2$; $p<0,0001$) et chez les femelles (ANOVA; $F(4,142)=64,6$; $p<0,0001$) (**Figure 10**). A l'aide du test de comparaison multiple de Tukey, on a comparé les GSI 2 à 2. Chez les mâles, seuls les GSI entre les stades 5 et 3 (p value $<0,99$) ne présentent pas de différence significative. La comparaison avec le stade 2 n'a pas pu être effectuée car il n'y a qu'un seul individu à ce stade de maturité. Chez les femelles, seuls les GSI des stades 1 et 2 (p value $<0,55$) ne présentent pas de différence.

Les indices gonado-somatiques augmentent avec le stade de maturité pour atteindre un maximum au stade de reproduction active (stade 4) avant de diminuer en période de post-reproduction (stade 5). Les GSI moyens chez les femelles sont supérieurs à ceux des mâles quel que soit le stade de maturité des gonades.

4.6 Différentiation des stades de maturité femelles par traitement d'image

Afin de pouvoir différencier macroscopiquement les stades de maturité des gonades femelles par photographie, on a comparé les rapports moyens de la surface de la gonade en fonction de sa plus grande longueur, pour chaque gonade et pour chaque stade de maturité (**Figure 11**). Ce rapport est différent suivant les stades de maturité (ANOVA; $F(4,281)=149,0$; $p<0,0001$). Le test de comparaisons multiples de Tukey a mis en évidence des différences significatives entre tous les stades. Il apparaît que plus la gonade devient mature, plus le rapport moyen augmente pour atteindre une valeur pic à 2,06 au stade 4. On observe une diminution de la valeur du rapport au stade 5. Il y a donc au cours de la maturation une augmentation de la surface de la gonade calculée par photographie, par rapport à sa longueur.

L'évolution de ce rapport au cours de l'étude, effectué sur 211 femelles matures (stades 3,4 et 5) montre une tendance à diminuer en dehors des périodes de reproduction (**Figure 12**). Ainsi les valeurs moyennes les plus faibles se retrouvent aux mois de novembre et décembre 2013 et au mois de février 2014. Les mois de mai 2013 et 2014 présentent les valeurs les plus hautes. Aucune femelle mature n'a été capturée en janvier et avril 2014, et le mois d'octobre 2013 n'a pas été échantillonné.

5 Discussion

5.1 Tailles et âges des individus reproducteurs

Les individus capturés ont permis de déterminer les tailles de première maturité (LF50) à 45 cm de LF pour les mâles et à 46 cm de LF pour les femelles. Les travaux existants sur la taille de première reproduction du thon à nageoires noires indiquent que la longueur à la fourche à laquelle 50 % des individus sont matures est de 39 cm à Cuba (Valle-Gomez, 1992) et de 40 cm à San Andres (Colombie) (Castro *et al.*, 2007). Au Brésil elle a été observée à 52 cm pour les mâles à Baía Formosa (Freire *et al.*, 2005), 51 cm pour les femelles à Rio Grande do Norte (Vieira *et al.*, 2005b), 55 cm pour les mâles et 48 cm pour les femelles à l'Archipel de Saint Pierre et Saint Paul (Bezerra *et al.*, 2013).

Si en Martinique, les tailles de première maturité sont proches entre le sexe mâle et le sexe femelle, cela ne semble pas être le cas au Brésil où les femelles atteignent leur maturité sexuelle avant les mâles. Ceci implique que les individus présents en Martinique sont en âge de se reproduire dès leur deuxième année de vie si l'on se réfère à leur courbe de croissance (Doray *et al.*, 2004). En Martinique, les individus de sexe indifférencié ou non matures sont âgés de moins d'un an. La principale cohorte de thons à nageoires noires capturée durant l'étude est composée d'individus de 46 à 55 cm de LF âgés de plus d'un an.

5.2 Période de reproduction

L'échelle de maturité mise au point pour *Thunnus atlanticus* permet de différencier 5 stades de maturité. L'analyse de ces derniers a permis de déterminer la période à laquelle la reproduction semble être la plus active. Elle serait située entre mars et août avec un maximum d'activité à partir de juin pour l'année 2013. En 2014, le début, bien marqué, de la reproduction a lieu en juin. Cette période de ponte est conforme à celles déterminées au Sud-Est des Etats-Unis entre avril et novembre (Idyll et De Sylva, 1963 ; Juarez, 1978) avec un pic aux mois de juin et juillet (Richardson *et al.*, 2010), à Cuba entre avril et juillet (Olvera Limas *et al.*, 1988 ; Pereiro Abreu et Frias Fonseca, 2010) et à Porto Rico et les Iles Vierges avec un pic entre mai et août (Hare *et al.*, 2001). Au Brésil, les pontes sont décalées et observées entre décembre et mars (Vieira *et al.*, 2005b ; Bezerra *et al.*, 2013). Il est possible qu'il y ait 2 populations de thons à nageoires noires, celle du Brésil se reproduisant de façon différenciée de celle du Nord (entre la Martinique et les Etats-Unis).

5.3 Evolution des stades de maturité

Les juvéniles ont été capturés en plus forte proportion après la période de reproduction. Leurs captures ont débuté en novembre soit environ 6 mois après le début de la saison de reproduction. Il est probable que ces jeunes individus soient issus de ces pontes et qu'ils aient alors atteint une taille suffisamment importante pour pouvoir être capturés à l'hameçon, les juvéniles étant concentrés en surface près des DCP (Doray, 2006).

Pour les individus mâles matures, il apparaît que très peu d'entre eux ont été capturés en stade 3 et un grand nombre en stade 4, même en dehors de la période de reproduction définie comme la plus active. Cela suggère que les gonades mâles ne restent que peu de temps en stade 3, qui semble être un stade de transition rapide vers le stade 4. Le maintien de la maturité en stade 4 sur une longue période peut s'expliquer par une forte demande reproductive des femelles actives, d'une part et parce qu'il permet d'augmenter le succès de la reproduction de l'espèce (Bezerra *et al.*, 2013), d'autre part. Les testicules trouvés en stade d'atrésie marquent la fin de l'activité reproductrice de l'individu. Deux périodes sont marquées par la présence de ces stades 5, une entre novembre 2013 et janvier 2014 qui arrive à la suite de la saison de reproduction active. Étonnamment une autre période d'atrésie a été observée entre juin et août 2014 quand les femelles sont encore fécondes.

Le stade le plus représenté chez les femelles matures capturées est le stade 3. Ces captures sont concentrées pendant la période de reproduction active. Cela implique que les femelles matures se maintiennent au stade 3 et qu'elles passent en stade 4 pendant des périodes ponctuelles. Les femelles en stade 4 ont été capturées en deuxième partie de journée (à partir de 14h) et très peu le matin. Il est donc probable que les femelles en stade 3 évoluent en stade 4 au cours de l'après-midi et émettent leurs gamètes la nuit. La ponte ayant eu lieu, les gonades régressent en stade 3 le lendemain matin. La ponte ne durerait alors pas plus que quelques heures. Les pontes multiples sont pratiquées par beaucoup de poissons tropicaux (Wootton, 1991 ; Hazin, 1993 ; Goldstein *et al.*, 2007 ; Chen *et al.*, 2010), minimisant ainsi le risque d'une expulsion unique en cas de changement brutal des conditions environnementales (Ditty *et al.*, 1994). Bezerra *et al.* (2013) avaient déjà noté cette caractéristique chez le thon à nageoires noires. A la fin de cette période, les ovocytes matures restants vont rentrer dans un stade d'atrésie et dégénérer. Les femelles en stade 5 ont été capturées principalement entre septembre et novembre 2013, soit plus précocement que les mâles. Il est probable que les gonades de ces femelles vont alors régresser vers un stade 2. Chez les femelles capturées en stade 2, 39% avaient une taille supérieure à celle de première maturité donc s'étaient potentiellement reproduites au moins une fois. Ce retour vers un stade 2 est défini par Brown-Peterson *et al.* (2011) comme un stade de régénération. Néanmoins le peu de captures d'individu à ce stade de maturité ne permet pas de l'affirmer dans cette étude.

5.4 Variation du poids des gonades avec le stade de maturité

Chez les poissons, les Indices Gonado-Somatique (GSI) ou Gonadique (GI) donnent une idée du stade de développement des gonades et donc des périodes d'activités reproductrices (Hinton 1997 ; Stequert *et al.*, 2001 ; Freire *et al.*, 2005 ; Arocha *et al.*, 2007 ; Poisson et Fauvel, 2009 ; Bezerra *et al.*, 2013 ; Lira dos Santos *et al.*, 2014). Dans cette étude, le poids des gonades augmente avec les stades de maturité. Le poids maximal des gonades

est atteint pour un individu donné au stade de reproduction le plus actif (stade 4). Cette observation a déjà été faite au Brésil pour le thon à nageoires noires où les plus hautes valeurs des indices de maturation des gonades se retrouvent pendant les périodes majeures d'activité sexuelle (Bezerra *et al.*, 2013). Après la ponte, les valeurs des GSI diminuent significativement chez les femelles, les gonades montrent donc une perte de poids. De plus, les valeurs des GSI croissent avec la taille des individus, cela implique que plus un individu est grand, plus sa fécondité est importante. Les GSI calculés indiquent une diminution de la maturité chez les individus capturés sur les périodes de février et avril 2013 et surtout entre novembre 2013 et avril 2014. Cette diminution s'explique par une baisse voire un arrêt de l'activité reproductrice.

5.5 Variation du volume des gonades avec le stade de maturité : analyse photographique.

Il existe des échelles de maturité basées sur des photographies de gonades (Mackie et Lewis, 2001 ; Tomkiewicz *et al.*, 2002), mais peu d'études se sont basées sur l'analyse de ces photographies pour caractériser la reproduction. Chez les femelles de thon à nageoires noires, le rapport moyen entre l'aire de la gonade et sa plus grande longueur indique que pour une même longueur, la gonade augmente sa surface tout au long de son développement. Ainsi pour une taille donnée, une gonade au stade 4 aura une surface plus importante qu'au stade 3. Une diminution de la surface apparaît au stade 5.

Les valeurs les plus hautes de ce rapport se retrouvent aux mois de mai des 2 années, c'est-à-dire juste avant les pics de reproduction déterminés au mois de juin. C'est donc à cette période que les femelles matures ont les plus grosses gonades. En dehors de la saison de reproduction (novembre, décembre 2013 et février 2014), on obtient les valeurs minimales, c'est-à-dire que les gonades des femelles matures ont une surface plus faible. On peut supposer que la reproduction étant passée, les gonades dégénèrent (atrésie) pour revenir à un stade de maturité plus précoce, probablement un stade de maturité n°2. Il serait par conséquent envisageable de créer un indice basé sur l'évolution des surfaces des gonades femelles afin de déterminer les périodes de reproduction de *Thunnus atlanticus*. Le résultat étant comparable à celui obtenu avec l'indice gonado-somatique, cette méthode permettrait de réaliser les mesures à bord des navires en s'affranchissant de l'utilisation de balances de précision, difficiles à mettre en œuvre dans de telles conditions, ou encore d'éviter l'observation contraignante des gonades sous loupe binoculaire, en laboratoire.

5.6 Migration en dehors de la période de reproduction

Les captures de thons à nageoires noires ont été irrégulières durant cette étude. Les mois de pics de reproduction ont présenté un grand nombre de captures. L'étude de Doray *et al.* (2004) indiquait une fréquence moindre des thons à nageoires noires de tailles comprises entre 35 à 48 cm de LF en Martinique. Ces derniers ont pu être pêchés lors de cette étude, et en proportions plus importantes en dehors de la saison de reproduction (de décembre 2013 à avril 2014). A cette même période les captures d'individus matures étaient devenues rares. Une hypothèse possible pourrait être une migration, probablement alimentaire, des individus adultes en dehors de la période de reproduction. Ils quitteraient alors pour la majorité les eaux de la Martinique vers les mois de septembre/octobre pour ne revenir qu'au début de la période de reproduction (mai-juin). Les juvéniles se développeraient quant à eux dans les eaux martiniquaises jusqu'à leur première reproduction. Plusieurs hypothèses existent déjà sur le comportement migratoire de *Thunnus atlanticus* (Luckhurst *et al.* 2001). A Saint Vincent et les Grenadines Singh-Renton et Renton (2007) ont supposé, à l'aide de marquage et de recapture, un comportement migratoire chez les thons à nageoires noires de la côte Atlantique induit par les conditions océaniques instables. Aux Bermudes les thons à nageoires noires quitteraient leur zone de nourrissage au cours du premier trimestre quand la température de l'eau diminue (saison fraîche) pour se diriger vers une zone où les eaux chaudes sont plus propices à la reproduction (Juarez et Frias, 1986 ; Luckhurst *et al.*, 2001). Au Venezuela, Arocha *et al.* (2012) ont montré d'après les captures par unité d'effort estimées, une migration des individus qui se situeraient proches de la côte en début d'année et se déplaçant vers le large au mois de septembre. L'importante diversité génétique, aussi bien intra-régionale qu'interrégionale, entre les populations de *Thunnus atlanticus* du Golfe du Mexique et du nord-ouest Atlantique souligne là aussi un comportement migratoire (Saxton, 2009).

5.7 Variation du sex-ratio

Le sex-ratio déterminé sur l'ensemble de la période d'étude (1,7♂ : 1 ♀) montre une prédominance des captures du sexe mâle. Ces observations sont semblables à celles des études précédentes au Brésil (Freire *et al.*, 2005 ; Vieira *et al.*, 2005a ; Bezerra *et al.*, 2013) et à Cuba (Baéz-Hidalgo et Bécquert, 1994). Des variations du sex-ratio sont observées entre février et avril, les femelles deviennent alors légèrement majoritaires (1♂ : 1,1 ♀), soit juste avant la période de reproduction la plus active. Une variation de ce type a déjà été observée dans l'archipel de Saint Pierre et Saint Paul au Nord Est du Brésil (Bezerra *et al.*, 2013). En période de pontes les femelles sont

moins capturées que les mâles. Cette diminution du taux de femelles pourrait être expliquée par le fait que les femelles soient fortement sollicitées physiquement et énergétiquement pendant la reproduction (Itano, 2000 ; Aristizabal, 2007 ; Alonso-Fernandez and Saborido-Rey, 2012 ; Zudaire *et al.*, 2014), notamment pour la fabrication des ovocytes (Schaefer, 1998 ; Johnson, 2009) augmentant ainsi leur mortalité naturelle ou leur prédation (Stearns, 1992 ; Wootton, 1998, Grande *et al.*, 2014). Le sex ratio s'équilibre aussi pour les thons à nageoires noires capturés sur les hauts fonds (1,2 ♂ : 1 ♀). La donnée collectée sur ces zones n'a eu lieu qu'à une période donnée : entre juin et août 2013 (72% des captures) et mars 2014 et regroupe 63 échantillons. La majorité a donc été capturée en période de reproduction pourtant l'équilibre mâles/femelles semble moins perturbé qu'autour des DCP. Il est possible qu'il y ait une différence du comportement alimentaire des individus lorsqu'ils évoluent autour des DCP ou sur les hauts fonds.

6 Conclusion

Cette étude a apportée des éléments nouveaux améliorant la compréhension des mécanismes de la reproduction du thon à nageoires noires en Martinique.

La période de reproduction a pu être déterminée entre mars et août avec un pic d'activité à partir du mois de juin. La variation dans les proportions de capture des juvéniles au cours de l'année suggère que les plus jeunes individus capturés proviennent du recrutement de l'année. Ils resteraient alors leur première année dans les eaux martiniquaise. Après la reproduction, il est probable que les individus adultes effectuent une migration d'ordre trophique en dehors des eaux martiniquaises, ne revenant que l'année suivante. Une analyse génétique des populations permettrait de valider cette hypothèse.

Il semble très probable que pendant la période de reproduction les femelles pondent plusieurs fois. Les ovules s'hydratent (stade 4) en fin de journée pour être expulsés la nuit quelques heures plus tard. Le lendemain, les gonades régressent en stade de vitellogénèse avancée (stade 3). Les mâles restent en phase de reproduction active (stade 4) sur l'ensemble de la période.

L'analyse des GSI a permis de mettre en évidence l'augmentation du poids des gonades avec la maturité. En phase de post-reproduction (atrésie), les ovocytes et les spermatozoïdes restant dégénèrent et les gonades régressent vers des maturités plus précoces. Si les gonades femelles semblent revenir vers un stade de vitellogénèse précoce (stade 2), les gonades mâles régressent vers un stade de vitellogénèse avancée (stade 3).

Cette étude a testé l'analyse d'image pour développer une évaluation objective de la maturité ovarienne basée sur la croissance allométrique des gonades pendant l'oogénèse. Ce test s'étant avéré fructueux pour le thon à nageoires noires, il semblerait possible à l'avenir de pouvoir identifier les femelles matures avec les photographies des gonades et ainsi donc de déterminer les périodes de reproduction.

Il serait intéressant de compléter cette étude en analysant les paramètres environnementaux pouvant influencer la reproduction de cette espèce. De même, établir une comparaison entre les individus capturés autour des DCP et sur les hauts fonds pourrait mettre en évidence une éventuelle variation dans les comportements reproducteurs des individus suivant les lieux fréquentés.

Étant donné que les populations de thons à nageoires noires ne se reproduisent pas au même moment au Brésil et au nord de la zone de distribution (entre la Martinique et les États-Unis), deux hypothèses principales peuvent être étudiées. Les variations saisonnières des facteurs environnementaux peuvent avoir un impact important sur la physiologie de la reproduction des espèces, bien que les variations de la photopériode et de la température ne soient pas tellement importantes dans les régions tropicales. La seconde hypothèse serait que les deux populations sont génétiquement différentes. Une analyse génétique de la population est nécessaire pour confirmer ou non cette hypothèse.

Remerciements

Cette étude portée par IFREMER a été cofinancée par le FEDER dans le cadre du programme INTERREG Caraïbes IV. Le bureau d'étude IMPACT MER a été partenaire de ce projet. Les auteurs voudraient remercier les patrons pêcheurs de la Martinique, en particulier Messieurs Maxime Despointes et Jérôme Segrettier, sans qui l'échantillonnage en mer n'aurait pas pu être ce qu'il a été. Un grand merci à Madame Charlotte Dromard pour son aide dans les traitements statistiques. Merci aussi à tous les volontaires qui ont donnés de leur temps et de leur énergie ponctuellement au cours de cette étude et pour la rédaction de ce document.

Références

- Alonso-Fernandez A., Saborido-Rey F., 2012, Relationship between energy allocation and reproductive strategy in *Trisopterus luscus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 416-417, pp. 8–16.
- Aristizabal E.O., 2007, Energy investment in the annual reproduction cycle of female red porgy, *Pagrus pagrus* (L.) *Mar. Biol.*, 152 (3) (2007), pp. 713–724.
- Arocha F., Lee D. W., 1995, The spawning of swordfish from the Northwest Atlantic. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas, Collective Volumes of Scientific Papers 44, 179–186.
- Arocha F., Bárrios A., Lee D. W., 2007, Spatial-temporal distribution, sex ratio at size and gonad index of white marlin (*Tetrapturus albidus*) and longbill spearfish (*Tetrapturus pfluegeri*) in the western central Atlantic during the period of 2002-2005. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 60(5), 1746-1756.
- Arocha F., Bárrios A., 2009, Sex ratios, spawning seasonality, sexual maturity, and fecundity of white marlin (*Tetrapturus albidus*) from the western central Atlantic. *Fisheries Research*, 95(1), 98-111.
- Arocha F., Barrios A., Marcano J., Gutierrez X., 2012, Blackfin tuna (*Thunnus atlanticus*) in the Venezuelan fisheries. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 68(3): 1253-1260.
- Baez-Hidalgo M., Bécquer U., 1994, Fecundidade del bonito *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus) y la albacora *Thunnus atlanticus* (Lesson) en Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 15: 218-222.
- Bagenal T.B., 1978, Aspects of fish fecundity. In : *Ecology of freshwater fish production* S.D. Gerking (ed.) Third edition. FBA, Windermere Lab., Ambleside, UK. p. 75-101.
- Bezerra N.P.A., Travassos P., Hazin F.H.V., Viana D. de L., Macena B.C.L., 2011, Occurrence of blackfin tuna *Thunnus atlanticus*, Lesson 1931 (Scombridae) in Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Brazil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 6(1),68-70.
- Bezerra N. P. A., Fernandes C.A.F., Albuquerque F.V., Pedrosa V., Hazin F., Travassos P., 2013, Reproduction of blackfin tuna *Thunnus atlanticus* (Perciformes: Scombridae) in Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Equatorial Atlantic, Brazil. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744)* Vol. 61 (3): 1327-1339.
- Brown-Peterson N.J., Wyanski D.M., Saborido-Rey F., Macewicz B.J., Lowerre-Barbieri S.K., 2011, A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Mar. Coast. Fish.* 3: 52-70.
- Carles C.A., 1971, Características biológico-pesqueras del bonito (*Katsuwonus pelamis*) y la albacora (*Thunnus atlanticus*) en la costa nororiental de Cuba. *Contr. Centr. Invest. Pesq. Cuba*, (32),11-48.
- Castro E., H. Bent, C. Ballesteros, Prada M., 2007, Large pelagics in the southern section of the seaflower marine protected area, San Andres archipelago, Colombia: a fishery in expansion. *Gulf and Caribbean Research* Vol 19(2), 131–139.
- Chandez F., Montarou G., 2010, Analyse avec le logiciel ImageJ d'un lot d'images en microscopie par immunofluorescence de cellules de fibroblastes irradiées en X à l'E.S.R.F. 71 p.
- Chen K.S., Crone P.R., Hsu C., 2010, Reproductive biology of albacore *Thunnus alalunga*. *J. Fish. Biol.* 77: 119-136.
- Colette B., Nauen C., 1983, FAO species catalogue Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue tunas, mackerels, bonitos and related species known to date. FAO Fish Synop. 2: 85.
- CRFM 2012, Report of Eighth Annual Scientific Meeting – Kingstown, St. Vincent and the Grenadines, 20 - 30 June 2012. CRFM Fishery Report. Volume 1. 150p.
- Ditty J., Shaw R., Grimes C., Cope J., 1994, Larval development, distribution, and abundance of common dolphin, *Coryphaena hippurus*, and pompano dolphin *C. equiselis* (Fam. Coryphaenidae), in the northern Gulf of Mexico *Fish. Bull.*, 92,275–291.

- Doray M., Stéquent B., Taquet M., 2004, Age and growth of blackfin tuna (*Thunnus atlanticus*) caught under moored fish aggregating devices, around Martinique Island. *Aquatic Living Resources* 17, 13–18.
- Doray M., 2006, L'agrégation de thons de sub-surface au sein du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique : étude hiérarchique par méthodes acoustiques, optiques et halieutiques. Thèse ENSA, Rennes, France, 423 p.
- Figueiredo J.L., Menezes N.A., 2000, Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. VI. Teleostei (5). Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo. Brazil. 116 p.
- FishStatJ, 2011, FAO Fisheries and Aquaculture Department, Statistics and Information Service FishStatJ: Universal software for fishery statistical time series. Copyright 2011.
- Freire K.M.F., Lessa R., Lins-Oliveira J.E., 2005, Fishery and biology of blackfin tuna *Thunnus atlanticus* off Northeastern Brazil. *Gulf Caribb. Res.* 17: 15-24.
- Goldstein J., Heppell S., Cooper A., Brault S., Lutcavage M., 2007, Reproductive status and body condition of Atlantic bluefin tuna in the Gulf of Maine, 2000-2002. *Mar. Biol.* 151: 2063-2075.
- Grande M., Murua H., Zudaire I., Goñi N., Bodin N., 2014, Reproductive timing and reproductive capacity of the Skipjack Tuna (*Katsuwonus pelamis*) in the western Indian Ocean. *Fisheries Research*, 156, 14-22.
- Hare J.A., Hoss D.E., Powell A.B., Konieczna M., Peters D.S., Cummings S.R., Robbins R.E., 2001, Larval distribution and abundance of the family Scombridae and Scombrobracidae in the vicinity of Puerto Rico and the Virgin Islands. *Bulletin of the Sea Fisheries Institute* 153(2):13-30.
- Hazin F. H., 1993, Fisheries-oceanographical study on tunas, billfishes and sharks in the southwestern equatorial Atlantic Ocean. University of Fisheries, Tokyo, 286.
- Hinton M.G., Taylor R.G., Murphy M.D., 1997, Use of gonad indices to estimate the status of reproductive activity of female swordfish, *Xiphias gladius*: A validated classification method. *Fish. Bull.* 95, 80-84.
- Hunter J.R., Macewicz B.J., 1985, Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. In : An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish : Application to the Northern anchovy, *Engraulis mordax*. R. Lasker (ed.) U.S. Dep. Comm., NOAA Tech. Rep., 36, 79-93.
- Hunter J. R., Macewicz, B. J., Sibert, J. R., 1986, The spawning frequency of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, from the South Pacific. *Fishery Bulletin*, 84(4), 895-903.
- Idyll C.P., De Sylva D., 1963, Synopsis of biological data on the blackfin tuna *Thunnus atlanticus* (Lesson) 1830 (Western Atlantic). FAO Fisheries Biology Synopsis 68:761–770.
- Itano D. G., 2000, The reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in Hawaiian waters and the western tropical Pacific Ocean: Project summary SOEST 00-01, JIMAR Contribution 00-328.
- Johnson R.B., 2009, Lipid deposition in oocytes of Teleost fish during secondary oocyte Growth *Rev. Fish Sci.*, 17, pp. 78–89.
- Jolley J.W., 1977, The biology and fishery of Atlantic sailfish *Istiophorus platypterus*, from south-east Florida. Florida Marine Research Publication 28, 31 p.
- Juarez M., Frías P., 1986, Distribución de las larvas de bonito (*Kastuwonus pelamis*) y falsa albacora (*Thunnus atlanticus*) (Pisces: Scombridae) en la zona económica de Cuba. Actas de la conferencia ICCAT sobre el Programa del Año Internacional del Listado. Madrid, 533 p.
- Juarez A., 1978, Distribucion de las larvas de la Familia Scombridae en aguas adyacentes a las Bahamas. *Rev. Cub. Inv. Pesq.* 3(4).

- Kjesbu O.S., Klungsoyr J., Kryvi H., Witthames P.R. and Greer Walker M., 1991, Fecundity, atresia, and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate body composition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48, 2333-2343.
- Lira Dos Santos A. C., Marielle Coutinho I., De Lima Viana D., Gomes Do Rego M., Siqueira Lima Branco I., Hissa Vieira Hazin F., Vasconcelos De Oliveira P. G., 2014, Reproductive biology of dolphinfish, *Coryphaena hippurus* (Actinopterygii: Coryphaenidae), in Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Brazil. *Scientia Marina*, 78(3), 363-369.
- Luckhurst B. E., Trott T., Manuel S., 2001, Landings, seasonality, catch per unit effort and tag-recapture results of yellowfin tuna and blackfin tuna at Bermuda. *American Fisheries Society Symposium*, 25, 225– 234.
- Mackie M., Lewis, P., 2001, Assessment of gonad staging systems and other methods used in the study of the reproductive biology of narrow-barred Spanish mackerel, *Scomberomorus commerson*, in Western Australia. Department of Fisheries, Government of Western Australia.
- Maguire J., Sissenwine M., Csirke J., Grainger R., Garcia S., 2006, The state of world highly migratory, straddling and other high seas fishery resources and associated species. *FAO Fish. Tech. Pap.* 495: 84.
- Medina A., Abascal, F. J., Megina, C., Garcia, A., 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(1), 203-217.
- Nikaido H., Miyabe, N., Ueyanagi, S., 1991, Spawning time and frequency of bigeye tuna, *Thunnus obesus*. *Bulletin-National Research Institute of Far Seas Fisheries* (Japan).
- Olvera Limas R., Cerecedo E. J.L. , Compéan G.A., 1988, Distribucion de larvas de tunidos en el golfo de Mexico y mar Caribe; abundancia y biomasa de tres especies en la zona economica exclusiva. *Ciencia Pesquera. Inst. Nal. de la Pesca. Sria. de Pesca. México.* (6): 103-118.
- Pereiro Abreu Y., Frías Fonseca M., 2010, Abundancia de larvas de peces de las familias Carangidae y Thunnidae, al sur de Cuba en 2005. *Comportamiento de la temperatura superficial del mar.*
- Richardson D.E., Llopiz J.K., Guigand C.M., Cowen R.K., 2010, Larval assemblages of large and medium sized pelagic species in the Straits of Florida. *Prog. Oceanogr.* 86:8–20.
- Saxton B. L., 2009, Historical demography and genetic population structure of the Blackfin tuna (*Thunnus atlanticus*) from the Northwest Atlantic Ocean and the Gulf of Mexico. Thesis submitted to the Office of Graduate Studies of Texas A&M University in partial fulfillment of the requirements for the degree of Master of Science.
- Schaefer K. M., 1998, Reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the eastern Pacific Ocean. *IATTC Bull.*, 21: 201–272.
- Singh-Renton S., Renton J., 2007, CFRAMP's large pelagic fish tagging programme. *Gulf and Caribbean Research* 19(2):99–102.
- Stearns S.C., 1992, *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, New York.
- Stéquert B., Rodriguez J. N., Cuisset B., Le Menn F., 2001, Gonadosomatic index and seasonal variations of plasma sex steroids in skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) and yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) from the western Indian Ocean. *Aquatic Living Resources*, 14(05), 313-318.
- Tomkiewicz J., Tybjerg L., Holm N., Hansen A., Broberg C., Hansen E., 2002. Manual to determine gonadal maturity of Baltic cod. *DFU rapport 116-02*, Charlottenlund: Danish Institute for Fisheries Research. 49 p.
- Valle Gomez S.V., 1992, Caracterizacion de los cardumenes de Listado (*Katsuwonus pelamis*) y Atun aleta negra (*Thunnus atlanticus*) en aguas de Cuba. *Centro de Investigaciones Pesqueras, Ministerio de la Industria Pesquera. Col.Vol.Sci.Pap. ICCAT*, 39 (1) : 12-26.

- Vieira K. R., Lins Oliveira J.E., Barbalho M.C., Aldatz J.P., 2005a, Aspects of the dynamic population of blackfin tuna (*Thunnus atlanticus* – lesson, 1831) caught in the northeast Brazil. Collective Volume of Scientific Papers, ICCAT, 58(5): 1623-1628.
- Vieira K. R., Lins Oliveira J.E., Barbalho M.C., Garcia Jr. J., 2005b, Reproductive characteristics of blackfin tuna *Thunnus atlanticus* (Lesson, 1831), in Northeast Brazil. Collective Volume of Scientific Papers, ICCAT, 58(5): 1629-1634.
- Wootton R.J., 1991, Ecology of teleosts fishes. Chapman and Hall, London, England.
- Wootton R.J., 1998, Ecology of Teleost Fishes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Zavala-Camin L.A., Grassi R.T.B., Seckendorff R.W., Tiago G.G., 1991, Ocorrência de recursos pesqueiros epipelágicos na posição 22°11' S - 39°55' W, Brasil. B. Inst. Pesca 18: 13-21.
- Zudaire I., Murua H., Grande M., Pernet F., Bodin N., 2014, Accumulation and mobilization of lipids in relation to reproduction of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the Western Indian Ocean. Fisheries Research.

Table 1. Proposed maturity scale for blackfin tuna.

| | | Male | Female |
|---------------|---------|--|--|
| Immature | Stage I | Gonads with small-ribbon shape, determination of sex to the naked eye is not possible. | |
| | Stage 1 | Testes are thin and flattened, with ribbon shape, determination of sex to the naked eye is possible. | Gonads are thin and elongated, determination of sex to the naked eye is possible. |
| | Stage 2 | Enlarged testes, triangular cross section, no milt in the central canal. | Enlarged gonads, no central cavity (never been in vitellogenesis stage), ovum not visible to the naked eye. |
| In maturation | Stage 3 | Milt flows when testicle is striped in length. | Enlarged gonads, central cavity (lumen of ovary), ovum are visible to the naked eye, dislodging or not from the lining. When ovum are free, they reach the vitellogenesis stage, with nucleus in central position. |
| Mature | Stage 4 | Milt flows only in applying a pressure on the testicle. | Presence of free ovum in the lumen of ovary. Ovum are in a pre-clutch stage, with migration of nucleus to the rim and appearance of lipid droplets. |
| Post spawning | Stage 5 | Testes are lightly flabby, little or no milt in the central canal. | Ovary contains ovum in degradation, with possible regression of the ovary mass. |

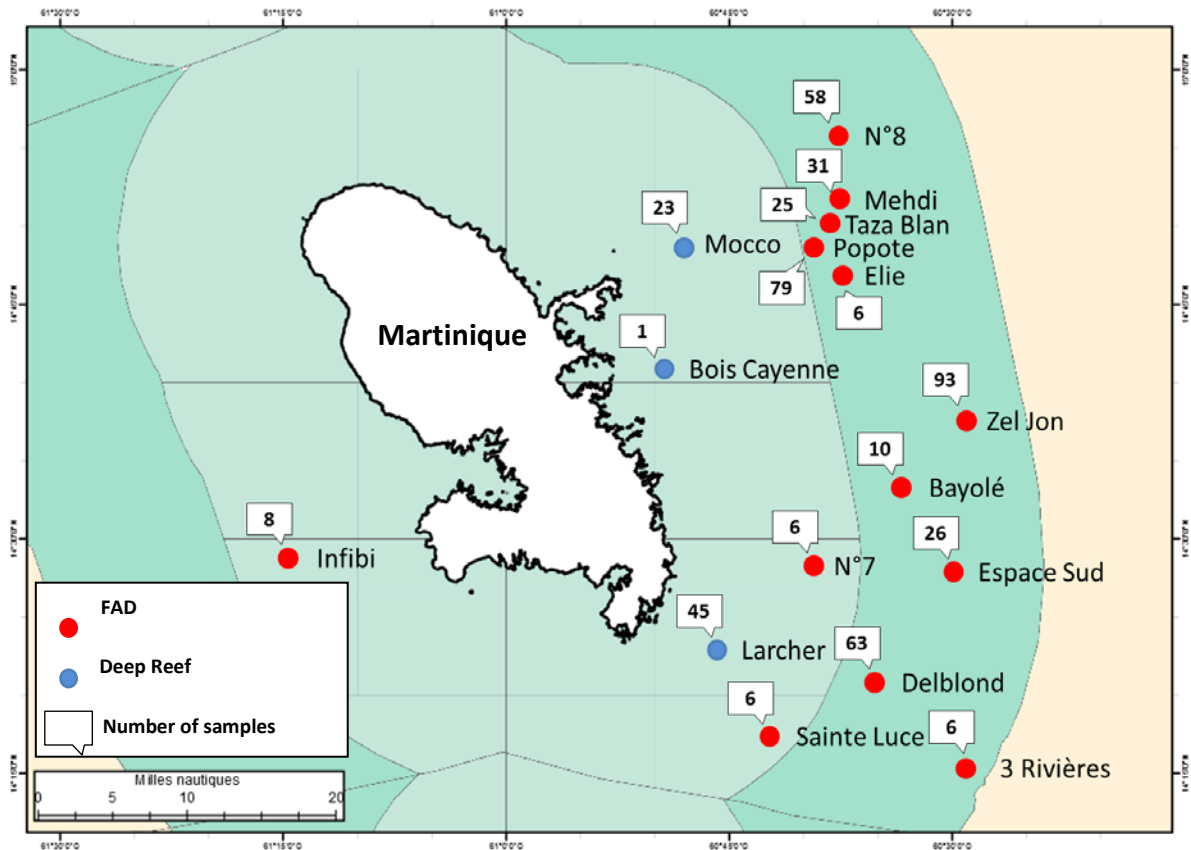


Figure 1. Locations of FADs (red) and deep reefs (blue), and the number of samples made by site.

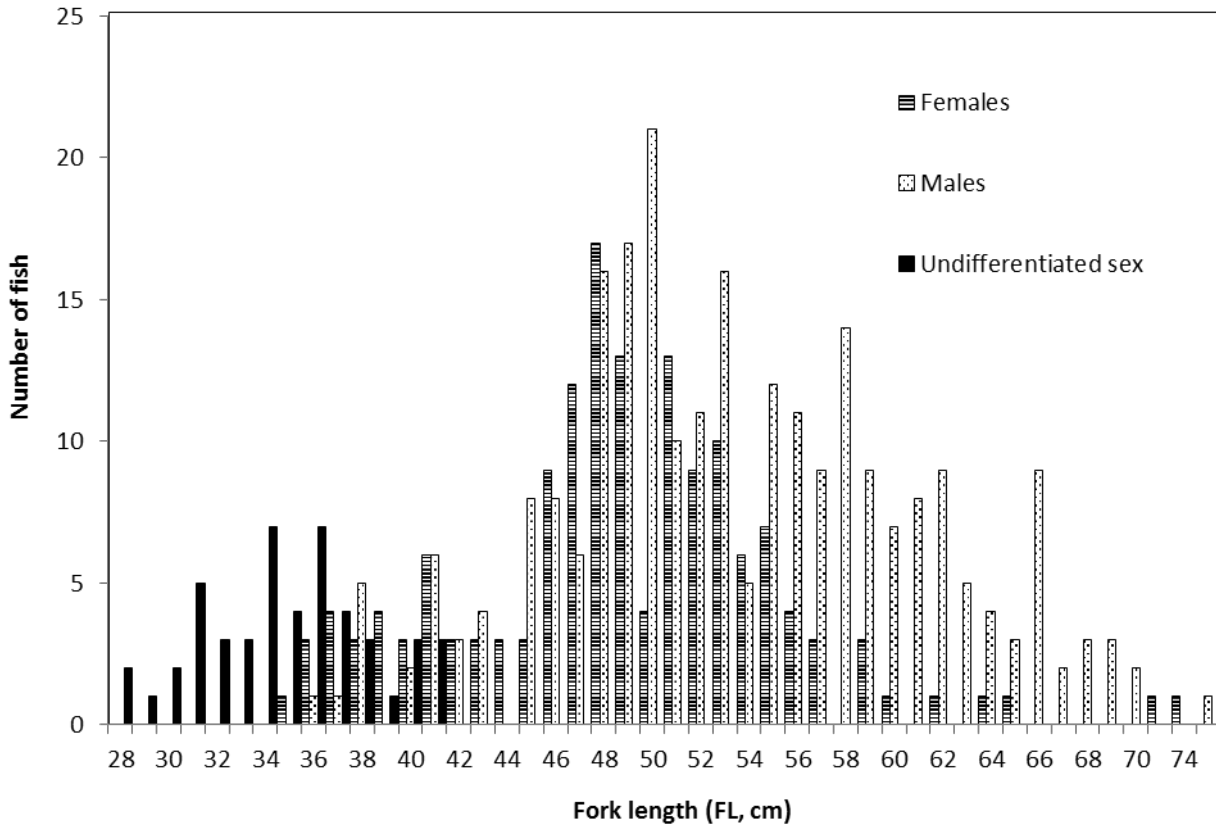


Figure 2. Size frequency distribution of blackfin tunas caught during the study.

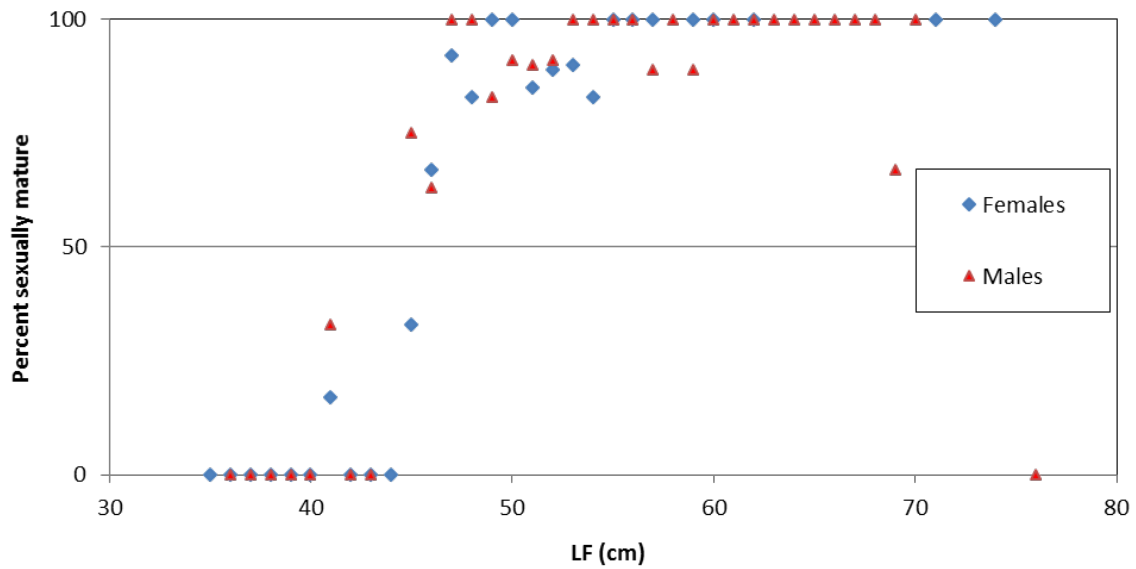


Figure 3. Percentage of mature individuals based on fork length (cm). The symbols represent the average proportions of mature individuals by size class of 1 cm FL.

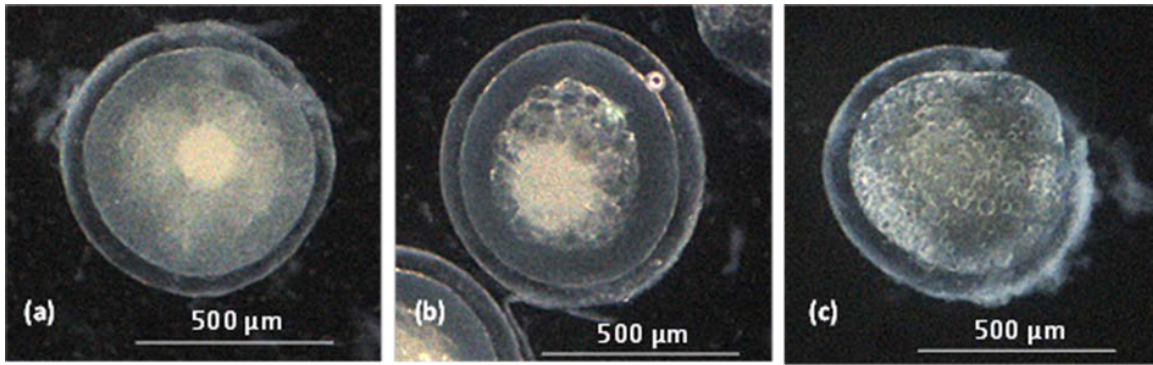


Figure 4. Blackfin tuna ovum at stages: advanced vitellogenesis with the nucleus in central position (a), pre-ovulation with the nucleus having migrated to the ovum periphery and the presence of lipid droplets (b) and atresia stage with a disorganized and degenerated internal structure (c).

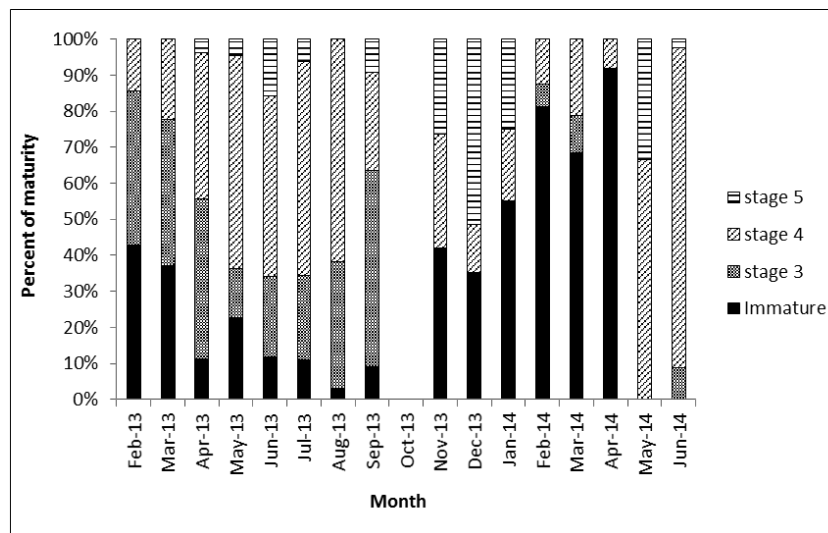


Figure 5. Proportions of immature and mature individuals according to maturity stages captured for each month of the study. The month of October 2013 was not sampled.

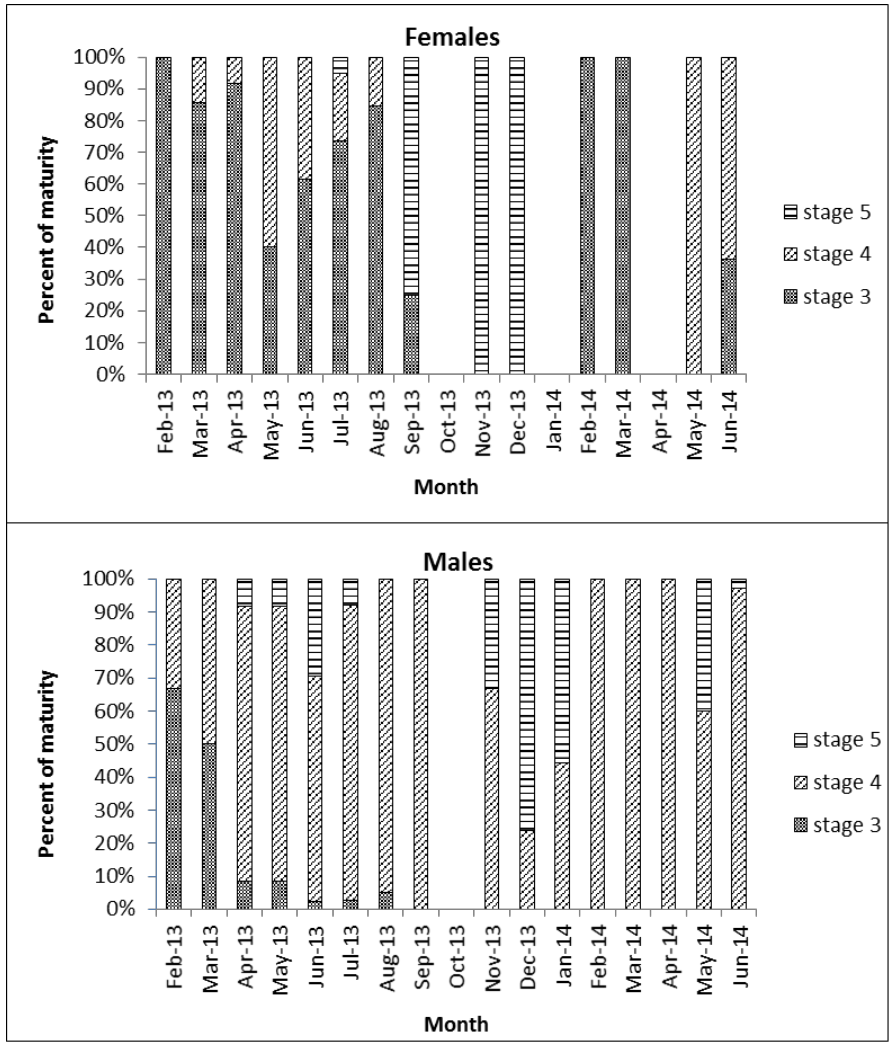


Figure 6. Proportions of mature individuals according to their stage of maturation for each month of study for females (a) and males (b).

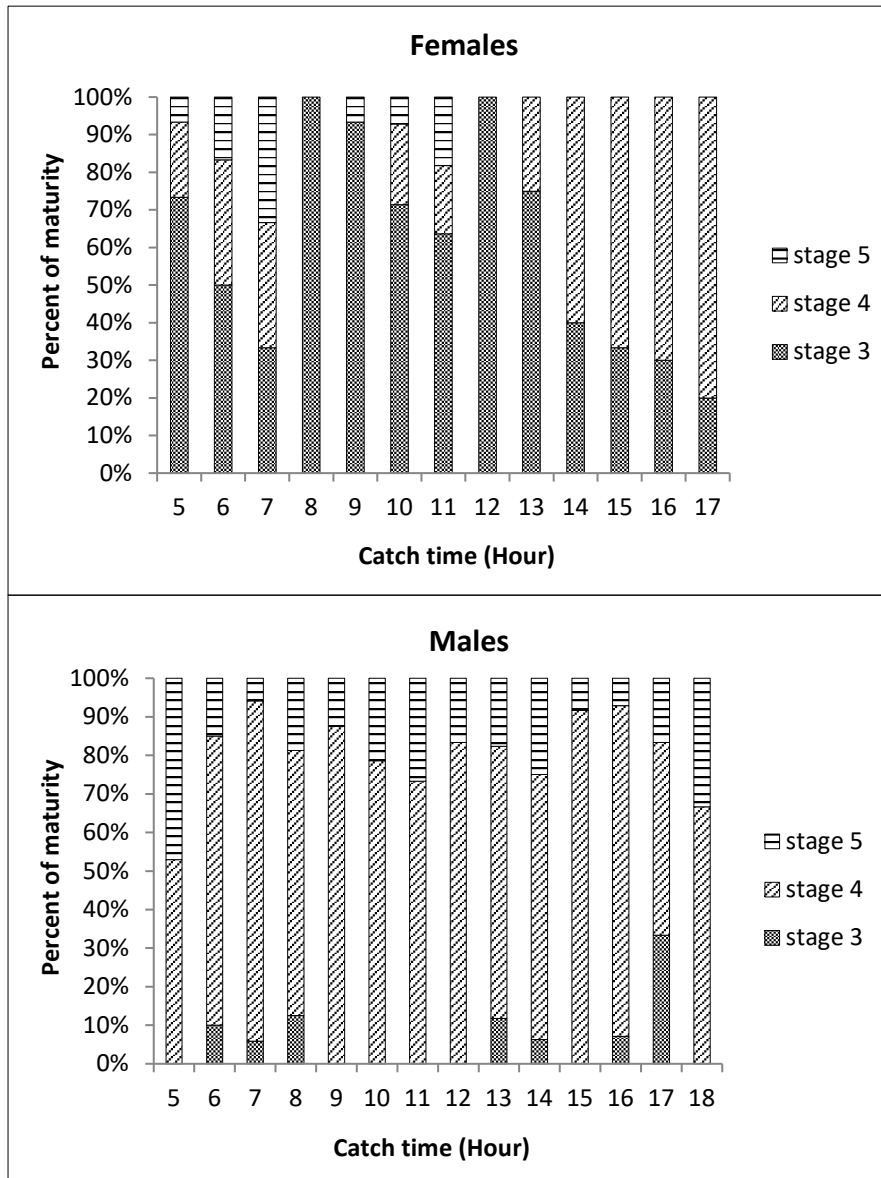


Figure 7. Proportions of mature individuals according to their stage of maturation and the catch time for females (a) and the male (b).

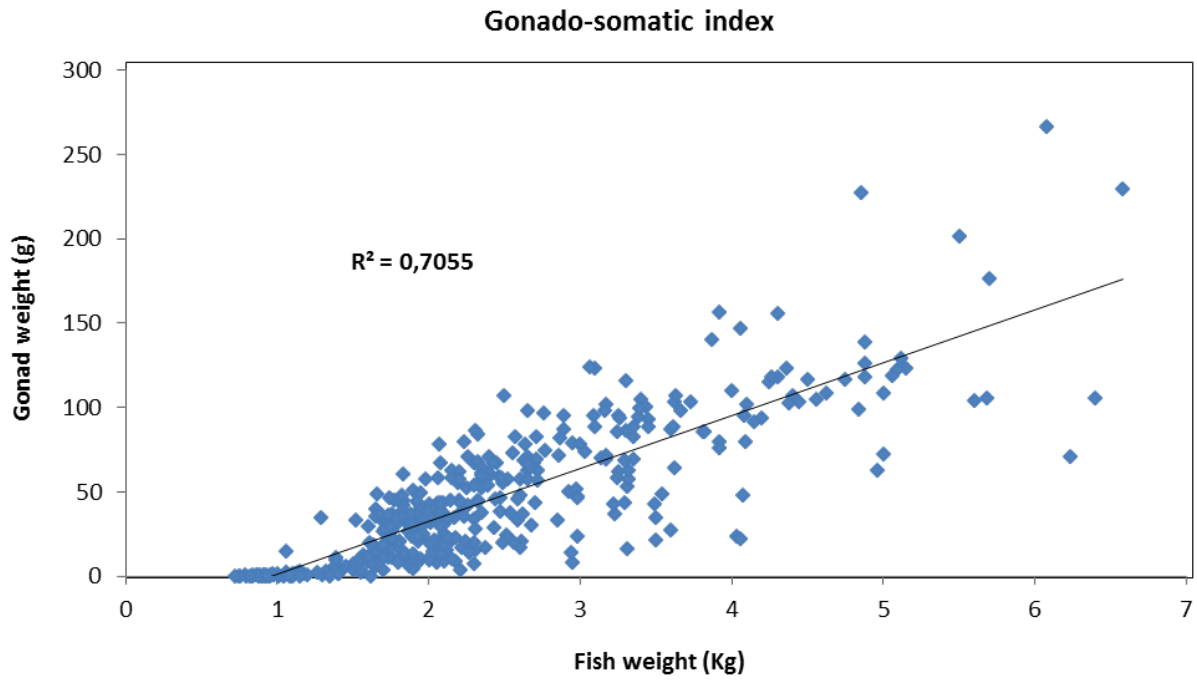


Figure 8. Gonadal-somatic index variation according to the weight of individuals.

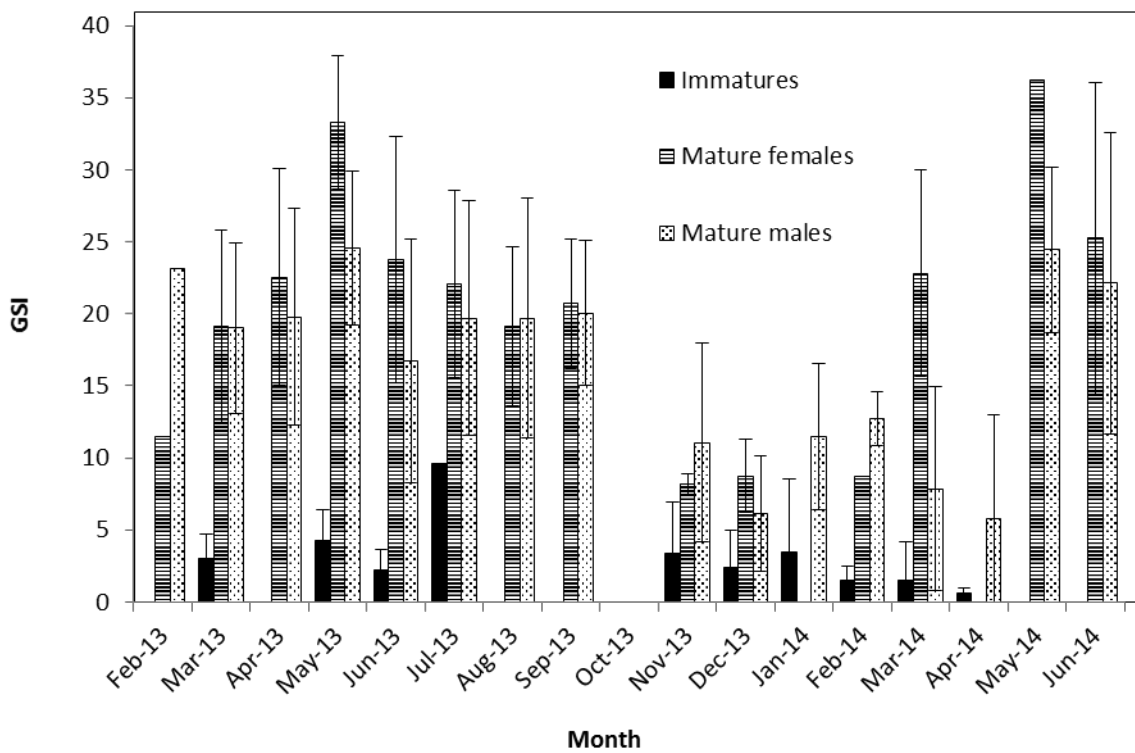


Figure 9. Variation of average gonadal-somatic index and standard deviations (vertical bars) by sex, according to the months of the study.

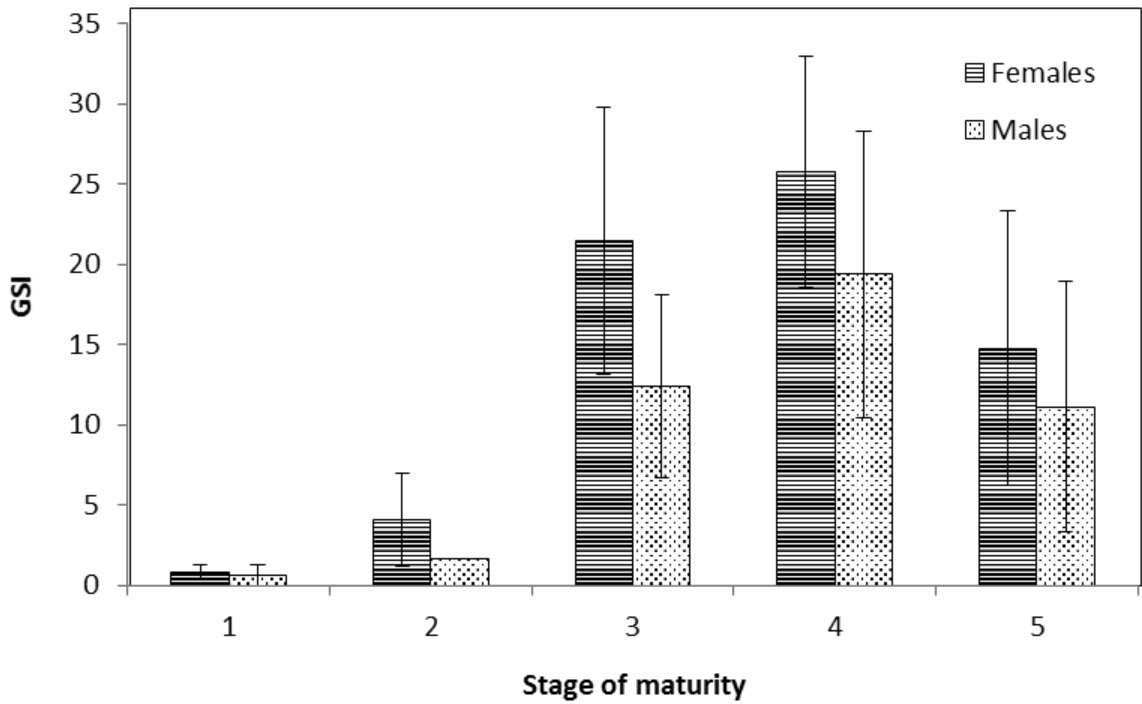


Figure 10. Variation of average gonadal-somatic index and standard deviations (vertical bars) according to maturity stages.

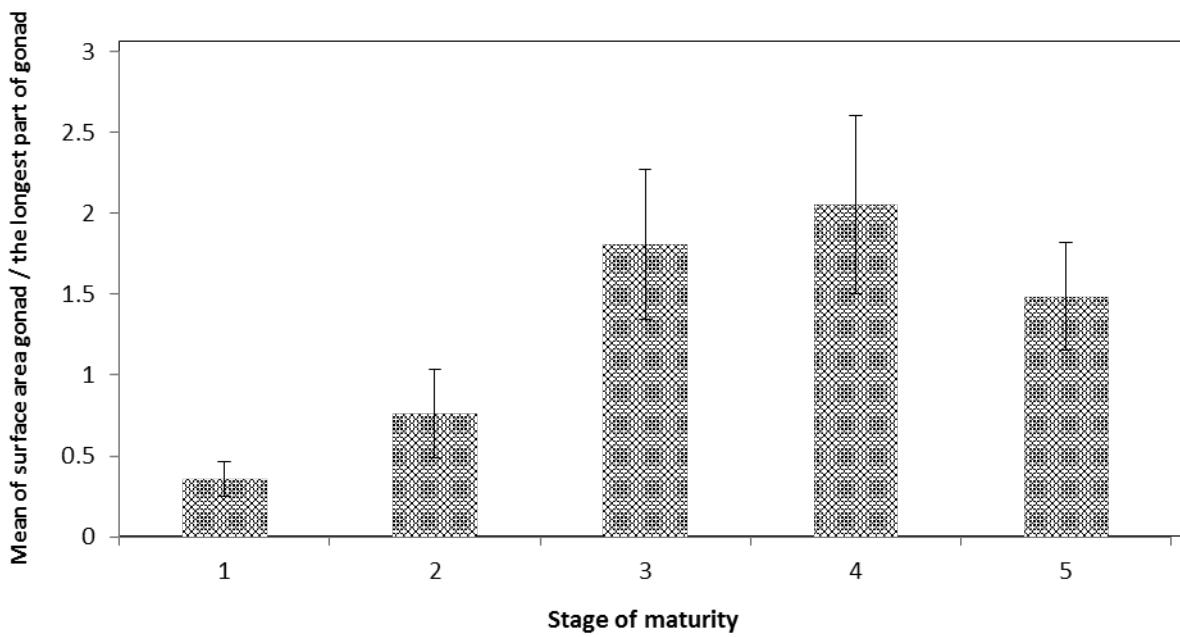


Figure 11. Variation of the average ratio between the surface area and the greater length of the female gonads according to maturity stages. Vertical bars represent standard deviations.

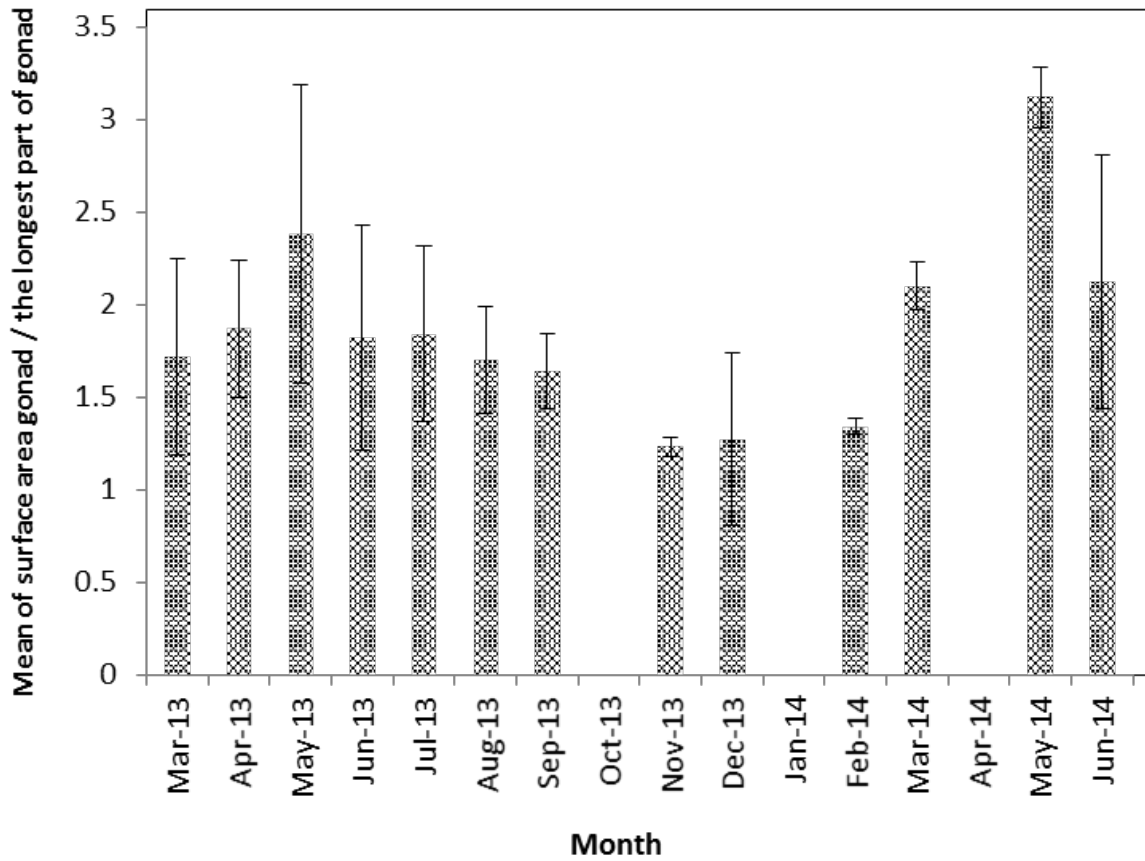


Figure 12. Variation of the average ratio between the surface and the greater length of the female gonads according to the months of the study. Vertical bars represent standard deviations.