

 ICCAT CICTA CICA	Manual de ICCAT COMISIÓN INTERNACIONAL PARA LA CONSERVACIÓN DEL ATÚN ATLÁNTICO	
CAPITULO 2.1.5: ATÚN ROJO DEL ATLÁNTICO	AUTOR: J. M. FROMENTIN	ÚLTIMA ACTUALIZACIÓN: 14 nov. 2006

2.1.5 Descripción del atún rojo del Atlántico (BFT)

1. Nombre

1.a. Clasificación y taxonomía

Nombre de la especie: *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758)

Código de especies ICCAT: BFT

Denominaciones ICCAT: Atún rojo del Atlántico (español), Thon rouge de l'Atlantique (francés), Atlantic bluefin tuna (inglés).

Según Collette *et al.* (2001), el atún rojo se clasifica de la siguiente manera:

- Phylum: Chordata
- Subphylum: Vertebrata
- Superclase: Gnathostomata
- Clase: Osteichthyes
- Subclase: Actinopterygii
- Orden: Perciformes
- Suborden: Scombroidei
- Familia: Scombridae
- Tribe: Thunnini

1.b. Nombres comunes

Lista de nombres vernáculos de acuerdo con ICCAT y Fishbase (www.fishbase.org). La lista no es exhaustiva, y podrían no estar incluidas algunas denominaciones locales.

Albania: Toni

Alemania: Atlantischer Thunfisch, Roter Thun, Thunfisch

Angola: Atum, Rabilha

Argentina: Atún aleta azul, Atún rojo

Brasil: Albacora-azul, Atum, Atum-azul, Atum verdadeiro, Rabilo

Bulgaria: Ton

Cabo Verde: Atuarro, Atum-azul, Atum-de-direito, Atum-de-revés, Atum-rabil, Atum-rabilho, Rabão

Canadá: Bluefin tuna, Thon rouge, Squid hound

Chile: Atún cimarrón, Atún de aleta azul

China: Cá chan, Thu

Colombia: Atún, Atún de aleta azul

Corea: Cham-da-raeng-i

Croacia: Tuna plava, Tunj

Cuba: Atún aleta azul

Dinamarca: Almindelig Tun, Atlantisk tun, Blåfinnet tun(fisk), Tun(fisk)

Egipto: Tunna

España: Atún, Atún rojo, Golfàs, Tonyina

Estados Unidos: Bluefin tuna

Faroe (Islas): Tunfiskur

Finlandia: Tonnikala

Francia: Thon rouge, Ton France, Auhopu

Grecia: Τόνος, Όρκυνος, Κόπανος, Ορτσίνι, Μαγιάτικο, Γλουπέας, Γοφός, Τόννος, Τonos

Islandia: Túnfiskur

Irlanda: An tuinnín, Bluefin tuna
Israel: Tunna kehula
Italia: Tonno, Ton, Tonne, Tunnu, Tunina, Tunnachiula, Barilaro, Franzillottu
Japón: Kuromaguro
Líbano: T'oûn ah'mar
Malta: Tonn, Tonnu, Tunnagg
Marshall (Islas): Boebo
México: Atún aleta azul
Marruecos: Thone
Noruega: Thunfisk, Makrellshørje, Sjørje
Omán: Tunna
Países Bajos: Tonijn
Perú: Atún de aleta azul
Polonia: Ton, Tunczyk blekitnoplewy
Portugal: Atum, Atum rabil, Atum-rabilho, Mochama
Rumania: Ton, Ton rosu
Rusia: Siniy, Krasnyj/Sineperyj/Sinij/Solsheglazyj/Zoludoj/Vostochnyj tunets
Senegal: Waxandor
SerbiaMontenegro: Tuna
Sudáfrica: Bluefin tuna, Blouvin-tuna
Suecia: Tonfisk, Röd tonfisk, Makrillstörje
Túnez: Toun ahmar
Turquía: Orkinos, Orkinoz baligi, Ton baligi
Reino Unido: Northern bluefin tuna, Bluefin tunny
Rep. Dominicana: Atun
Tapei Chino: Hay we
Ucrania: Obyknovennyi tunets
Uruguay: Atún rojo, Aleta azul

2. Identificación

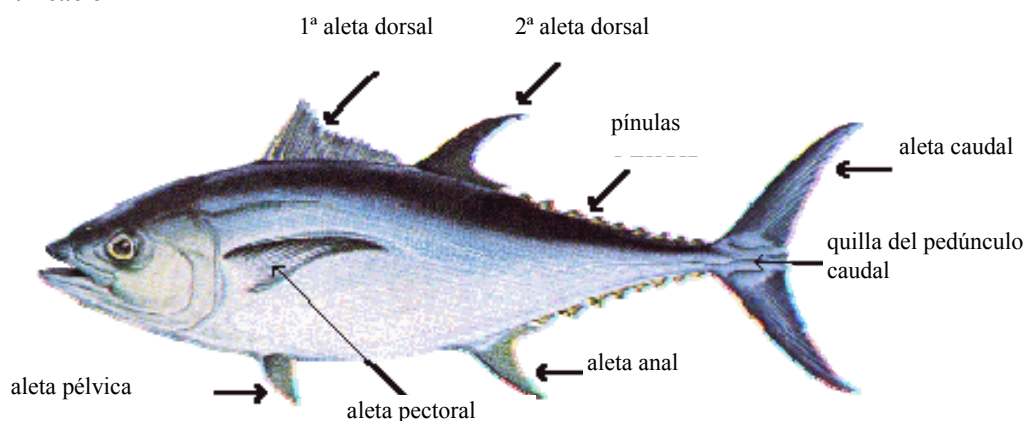


Figura 1. Dibujo de un atún rojo atlántico. Fuente: Fisheries Global Information System, de la FAO. (<http://www.fao.org/figis/servlet/static?dom=root&xml=speciesgroup/data/tunalike.xml>).

El atún rojo atlántico (BFT) es la especie de mayor tamaño entre los túnidos. Posee un cuerpo alargado, fusiforme, con una parte delantera más robusta. Su longitud máxima puede superar los 4 metros. Su peso máximo oficial es de 726 kg, pero en diversas pesquerías del Atlántico oeste y mar Mediterráneo se han comunicado pesos de hasta 900 kg. (Mather *et al.* 1995).

El dorso es azul oscuro, mientras que las zonas laterales inferiores y el estómago presentan un tono blanco plateado, y líneas transversales incoloras que se alternan con líneas de puntos incoloros. El atún rojo posee 39 vértebras, de 12 a 14 espinas en la aleta dorsal, y de 13 a 15 radios de la aleta. La primera aleta dorsal es de color amarillo o azulado y la altura de la segunda aleta dorsal, que sobresale más que la primera, presenta un tono marrón-rojizo. La aleta caudal y las pínulas son de color amarillo-gris, contorneadas de negro; la quilla caudal

mediana es negra en los adultos. Se observan vejigas natatorias y las aletas pectorales son muy cortas, inferiores al 80% de la longitud de la cabeza.

3. Distribución espacial

3.a. Hábitat

El atún rojo atlántico habita el ecosistema pelágico de la totalidad del Atlántico norte y sus mares adyacentes, principalmente el mar Mediterráneo (**Figura 2**). Entre los túnidos, el atún rojo posee la distribución geográfica más amplia, y es el único gran pez pelágico que vive de forma permanente en aguas templadas del Atlántico (Bard *et al.* 1998; Fromentin y Fonteneau 2001). La información sobre marcas-archivo y actividades de seguimiento confirmó que el atún rojo puede resistir tanto temperaturas frías (hasta 3°C) como cálidas (hasta 30°C), y mantener al mismo tiempo la temperatura interna del cuerpo (Block *et al.* 2001).

Hasta hace poco se aplicaba la hipótesis de que el atún rojo ocupaba principalmente las aguas superficiales y subsuperficiales de las zonas costeras y alta mar, pero las marcas-archivo y la telemetría por ultrasonidos han revelado que, tanto los juveniles como los adultos de atún rojo, descienden con frecuencia a profundidades de 500 m a 1000 m (Brill *et al.* 2001; Lutcavage *et al.* 2000).

Se ha informado de que el atún rojo del sur, patudo y pez espada presentan comportamientos similares, que se asocian en general a la búsqueda de alimento en estratos dispersos profundos y/o a la necesidad de refrescar la temperatura corporal (Gunn and Block 2001; Musyl *et al.* 2003) por este motivo, el hábitat del atún rojo, así como los de otros túnidos y marlines, necesita describirse en tres dimensiones (Brill y Lutcavage 2001).

Tradicionalmente, existe una hipótesis de que la distribución espacial y los desplazamientos de atún rojo se rigen por rangos y gradientes de temperatura preferenciales, de forma similar a las otras especies de túnidos (Inagake *et al.* 2001; Laurs *et al.* 1984; Lehodey *et al.* 1997).

Trabajos recientes parecen converger en la opinión de que los ejemplares juveniles y adultos de atún rojo forman con frecuencia agregaciones a lo largo de los frentes oceánicos (Humston *et al.* 2000; Royer *et al.* 2004). Es probable que esta asociación también esté relacionada con la alimentación. El atún rojo se alimenta de las abundantes concentraciones de presas vertebradas e invertebradas de estas zonas.

Los tipos de frentes oceánicos que se sabe son visitados con frecuencia por el atún rojo son las zonas de afloramientos, como las de las costas occidentales de Marruecos y Portugal, y estructuras oceanográficas a media escala asociadas de la circulación general del Atlántico norte y mares adyacentes (Bard *et al.* 1998; Boustany *et al.* 2001; Farrugio 1981; Mather *et al.* 1995; Wilson *et al.* 2005). A pesar de este acuerdo general, el hábitat del atún rojo parece revestir mayor complejidad de lo que podría explicarse mediante esta peculiaridad por sí misma, y aún falta mucho por aprender (Royer *et al.* 2004; Schick *et al.* 2004).

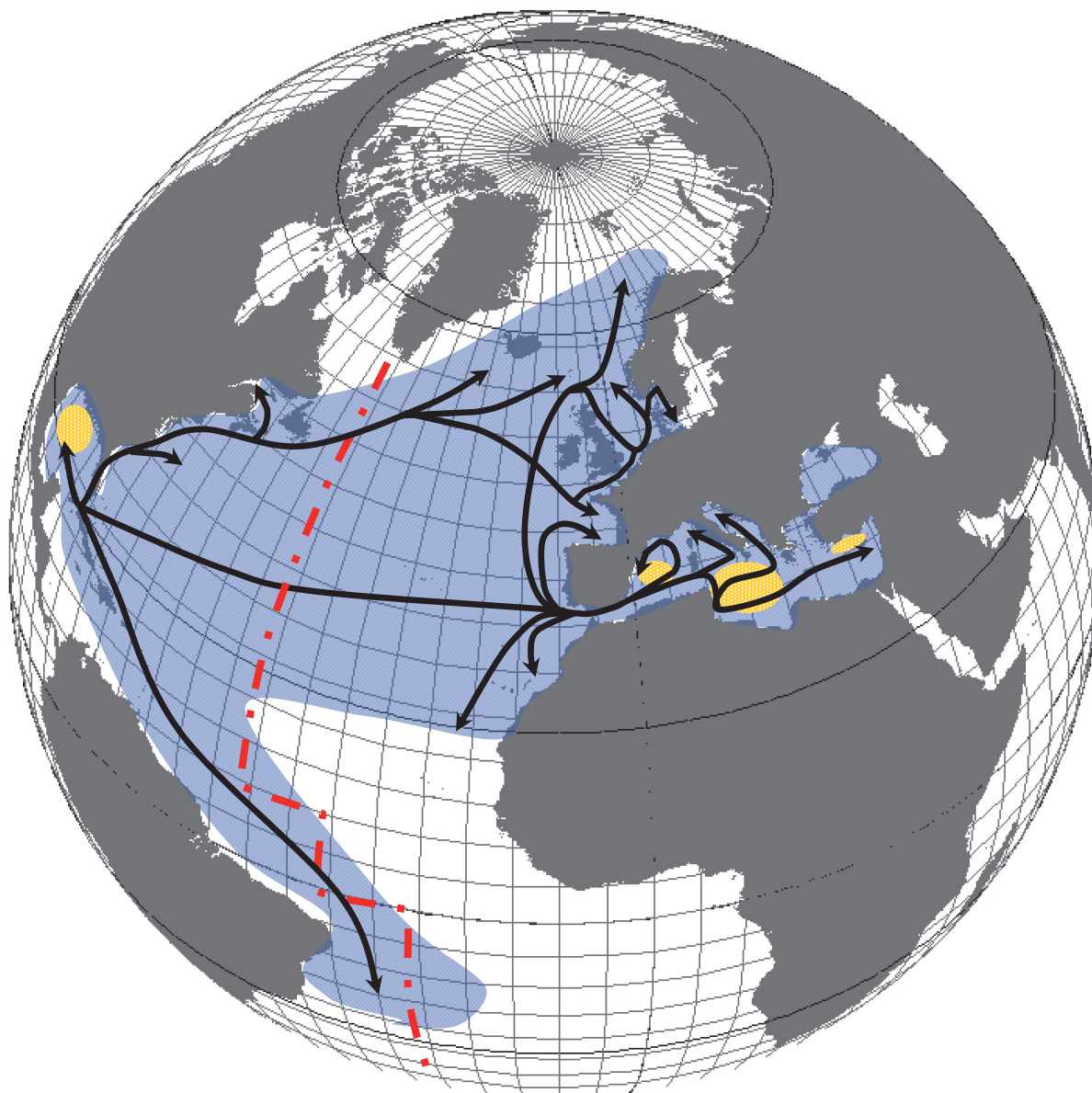


Figura 2. Mapa de la distribución espacial del atún rojo atlántico (en azul), principales rutas migratorias (flechas negras) y principales zonas de desove (en amarillo) que se deducen de los datos de pesquerías históricas y actuales, así como de la información sobre marcado tradicional y electrónico. La línea de rayas verticales representa la delimitación del stock entre las dos unidades de ordenación actuales de ICCAT (modificadas después por Fromentin y Powers 2005).

3.b. Migraciones

Las migraciones del atún rojo en el Mar Mediterráneo fueron descritas hace mucho tiempo por los antiguos filósofos griegos y latinos, particularmente Aristóteles (IV A.C.) y Plinio el Viejo (I A.C.). Cetti (1777) fue quien mencionó por vez primera la conexión migratoria entre océanos, y quien sugirió que el atún rojo entraba en el Mediterráneo desde el Atlántico norte para desovar en torno a Sicilia, y regresaba después siguiendo las mismas rutas.

Esta hipótesis fue posteriormente discutida por Pavesi (1889) quien postulaba que, a partir de las observaciones de las pesquerías de almadraba, el mar Mediterráneo tiene un stock de atún rojo separado del Atlántico norte. Esta hipótesis, conocida como “native hypothesis” fue la idea dominante durante muchas décadas, siendo aceptada por numerosos autores (por ejemplo, de Buen (1925), y Roule (1917)).

Finalmente fue cuestionada cuando algunos de los anzuelos empleados en el Atlántico norte fueron hallados en peces capturados en el Mediterráneo (Heldt 1929; Sella 1929). Durante las décadas de los años 60 y los 70 se aceptaron definitivamente las migraciones entre el Mediterráneo y el Atlántico norte, basándose en una amplia serie de recuperaciones de marcas tradicionales, y este hecho ha sido nuevamente confirmado mediante numerosas observaciones realizadas desde entonces (por ejemplo Mather *et al.* 1995, **Figuras 2 y 3**).

Estos esquemas migratorios han llevado a la hipótesis de un comportamiento que les hace “regresar a casa”, es decir, el atún rojo migra para desovar en áreas específicas y bien definidas (Cura 1994; Fromentin y Powers 2005). Una hipótesis que respalda el reciente experimento de marcado electrónico, que muestra la fidelidad al lugar de desove, tanto en el mar Mediterráneo como en el Golfo de México (Block *et al.* 2005).

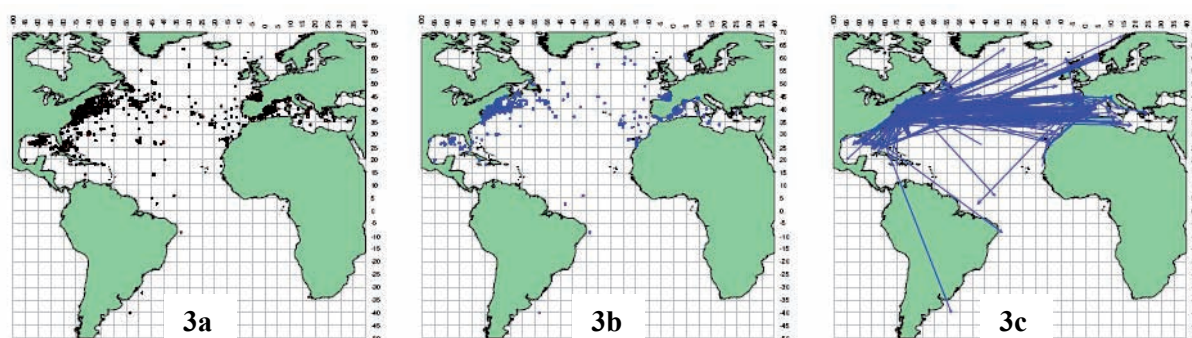


Figura 3. Resumen de la colocación de marcas convencionales y de su recuperación, obtenido de la base de datos de ICCAT (Fuente: Boletín Estadístico ICCAT, Vol. 35). 3a: distribución de las liberaciones, 3b: distribución de las recuperaciones; y 3c: trayectorias directas entre liberaciones y recuperaciones.

Poco se sabe acerca de las migraciones en busca de alimento en el ámbito del Mediterráneo y en el Atlántico norte, pero los resultados obtenidos del marcado electrónico indicaban que los esquemas de migración y de desplazamiento del atún rojo variaban considerablemente entre individuos, años y zonas. (Block *et al.* 2001; de Metrio *et al.* 2002; Lutcavage *et al.* 1999).

La aparición y desaparición de pesquerías anteriores también sugería que los importantes cambios en la dinámica espacial del atún rojo podrían ser consecuencia del medio ambiente (Marsac 1999; Ravier y Fromentin 2004). Tras el examen de la composición por tallas en las capturas de atún rojo de las pesquerías noruegas y alemanas, Tiews (1978) postuló que el fracaso súbito de estas pesquerías en 1963 era la consecuencia de una ausencia en la migración de túnidos maduros en la zona norte. De manera similar, es probable que la súbita aparición/desaparición de atún rojo frente a las costas de Brasil durante los años 60 fuera consecuencia de cambios en la distribución espacial y/o migración del atún rojo (Fromentin y Powers 2005).

3.c. Estructura de la población

Es crucial llegar comprender el comportamiento migratorio del atún rojo con vistas a su ordenación, ya que la variabilidad espacial regula la definición de las unidades de gestión, stocks y límites regionales. Actualmente, ICCAT gestiona el atún rojo como dos stocks, y el límite regional entre las dos unidades espaciales se encuentra en el meridiano 45°W (**Figura 2**). Originalmente se estableció esta delimitación por conveniencias de ordenación (véase Anón. 2002a), pero recientemente ha sido puesta en tela de juicio, ya que mediante marcado electrónico se han detectado tasas más altas de migraciones trasatlánticas de las que se habían sospechado.

Por ejemplo, si Block *et al.* (2005) aún apoyaban la existencia de dos áreas de desove separadas entre los stocks Este y Oeste del Atlántico, esos mismos autores también defendían la existencia de una importante distribución solapada en las áreas tróficas del Atlántico norte; una hipótesis ya planteada por diversos autores anteriores, tales como Tiews (1963) o Mater *et al.* (1995).

El marcado electrónico ha mejorado de forma considerable nuestra comprensión sobre la dinámica espacial del atún rojo, pero no facilita el lugar de nacimiento de los peces que migran, información clave para comprender la estructura de la población. La identificación química en estructuras duras (en particular, otolitos) ha mostrado ser útil a la hora de distinguir entre las zonas de cría putativas de atún rojo del Atlántico oeste y del Mediterráneo (Rooker y Secor 2004; Rooker *et al.* 2003; Rooker *et al.* 2002).

Asimismo, se ha investigado la hipótesis de una estructura genética del stock en las poblaciones de atún rojo, empleando varios marcadores genéticos (Carlsson *et al.* 2004; Ely *et al.* 2002; Pujolar y Pla 2000; Viñas *et al.* 2003). Aunque en cierto sentido los resultados siguen siendo controvertidos, estudios más recientes y extensos (Carlsson *et al.* 2004; 2006) tienden a apoyar la hipótesis de una estructura de población compleja con, por ejemplo, diferencias genéticas en el ámbito del mar Mediterráneo y Atlántico norte central.

Estos resultados junto con las enseñanzas que se desprenden de la historia de las pesquerías de atún rojo, conducen a Fromentin y a Powers (2005) a postular que el atún rojo del Atlántico podría observarse como una metapoblación, es decir, una recopilación de poblaciones locales separadas que ocuparían hábitats adecuados, diversos y desiguales, y que exhiben su propia dinámica (incluyendo migración), pero con un cierto grado de influencia demográfica de otras poblaciones locales, mediante la dispersión. Tal hipótesis podría aportar un contexto mejor para explicar la concomitancia de comportamiento de “regreso a casa” con la ocurrencia de la colonización y extinción en algunas áreas (es decir, Brasil y el Mar del Norte).

4. Biología

4.a. Madurez

Diversos estudios anteriores mostraban que el atún rojo del Atlántico madura al alcanzar 110-120 cm (25-30 kg) en el Atlántico este y el mar Mediterráneo, en torno a los 4 años de edad (según la curva de crecimiento del Atlántico este y el Mediterráneo, véase la **Tabla 1** y **Figura 4**). La talla de los peces que desovan en el Golfo de México superaba siempre los 190 cm, lo que correspondería a unos 8 años de edad (según la curva de crecimiento para el oeste, **Tabla 1** y **Figura 4**). Esta disparidad por clases de edad entre el atún rojo del Atlántico oeste y el del Mediterráneo, en torno a los 4 años de edad, se utilizó como el argumento principal para efectuar la división entre dos poblaciones. Las especies relacionadas, como el atún rojo del Pacífico (*Thunnus orientalis*) y el atún rojo del sur (*Thunnus maccoyii*), parecen alcanzar la madurez tan tardíamente como el atún rojo del Atlántico oeste (entre 8 y 12 años, dependiendo de los autores (Caton, 1991; Schaefer, 2001).

Tabla 1. Edad, talla y peso a la edad de madurez para el atún rojo del Atlántico este y Mediterráneo y atún rojo del Atlántico oeste.

	<i>Atlántico este y Mar Mediterráneo</i>	<i>Atlántico oeste</i>	<i>Referencias</i>
Primera edad y talla de madurez	Edad 3 100 cm / 20kg	Edad 5 140cm / 45kg	Mather <i>et al.</i> 1995
50% madurez	Edad 4 115 cm / 30kg	Edad 8 190cm / 120kg	Mather <i>et al.</i> 1995 Anón. 1997
100% madurez	Edad 5 135 cm / 50kg	Edad 10+ 220cm / 175kg	Mather <i>et al.</i> 1995 Diaz & Turner 2007

Se han realizado progresos recientes en la determinación de la madurez, mediante la medición de las concentraciones de hormona en sangre (Susca *et al.* 2001). Estas nuevas técnicas han confirmado la temprana talla por clases de madurez (en torno a 120 cm) para la hembra de atún rojo del mar Mediterráneo (Anón. 2003b). Estudios muy recientes sobre el Atlántico oeste tienden a abogar por una madurez por clases de edad aún más tardía, es decir, entre 10 y 12 años (Diaz y Turner, 2007).

Tras numerosas décadas de estudio, la madurez por clases de edad sigue siendo incierta en cuanto respecta al atún rojo atlántico, en particular para el Atlántico oeste (dependiendo de los autores, el 50% de la madurez varía entre la edad 5 y la edad 12). Por tanto, es preciso realizar investigaciones ulteriores aplicando, por ejemplo, el mismo protocolo de muestreo y la misma metodología a ambos lados del Atlántico (Fromentin y Powers, 2005).

4.b. Sex-ratio

La proporción de machos parece ser superior en las muestras de capturas de grandes individuos, lo que podría deberse a una mortalidad natural superior, o a un menor crecimiento de las hembras (Anón. 1997). Un estudio reciente realizado por De la Serna *et al.* (2003) indicaba que tales diferencias podrían variar entre artes y zonas (por ejemplo, entre el Estrecho de Gibraltar y el Mediterráneo occidental), pero en todos los casos los autores hallaron en torno a un 80% de machos entre los peces superiores a 250cm. En contraste, Hattour (2003) halló una

proporción superior o igual (dependiendo del año) de hembras para todas las clases de edad en las capturas de los cerqueros que operan en el Mediterráneo central.

4.c. Desove y reproducción

El atún rojo es ovíparo e iteróparo, como todas las especies de túnidos (Schaefer, 2001). Posee un desarrollo de oocitos asíncrono, y es un desovador modal múltiple (su frecuencia de desove se estima en 1-2 días en el Mediterráneo, Medina *et al.* 2002). La producción de huevos depende de la edad o de la talla: una hembra de 5 años produce una media de cinco millones de huevos (de ~1 mm), mientras que una hembra de 15-20 años puede llevar hasta 45 millones de huevos (Rodríguez-Roda, 1967).

Recientemente la fecundidad media se calculó, a partir de una cuantificación estereológica, en torno a 93 oocitos/g de masa corporal para el atún rojo del Atlántico este (Farley y Davis 1998; Medina *et al.* 2002; comparable a la hallada para otros túnidos; Schaefer, 2001). En general, se asume que el atún rojo desova todos los años, pero los experimentos de marcado electrónico, como los experimentos realizados en cautividad, sugieren que el desove individual podría tener lugar sólo una vez cada dos o tres años (Lutcavage *et al.*, 1999).

Hay un acuerdo general en cuanto a que el desove del atún rojo se produce en aguas cálidas ($> 24^{\circ}\text{C}$) en zonas específicas y restringidas (en torno a las Islas Baleares, Sicilia, Malta, Chipre y algunas áreas en el Golfo de México, **Figura 2**) y se produce una única vez al año en mayo-junio (Karakulak *et al.*, 2004; Mather *et al.*, 1995; Nishikawa *et al.*, 1985; Schaefer, 2001).

En contraste con los túnidos tropicales, el atún rojo se reproduce en el contexto de una pequeña ventana espacio-temporal (Fromentin y Fonteneau, 2001). No obstante, con anterioridad se habían citado otras zonas de desove, como la ensenada Ibero-marroquí y el Mar Negro (e.g. Picinetti y Picinetti Manfrin, 1993).

El atún rojo desova al alcanzar lugares específicos (Mather *et al.* 1995; Rodríguez-Roda, 1964). Medina *et al.* (2002) mostró que el período de tiempo que separa la ocurrencia de peces migratorios en el Estrecho de Gibraltar, y el desove en la zona de Baleares es corto, y no excede de unas pocas semanas. Este rápido desarrollo gonadal posiblemente esté relacionado con un incremento de la temperatura del agua. La fertilización de los huevos se produce directamente en la columna de agua, y la eclosión se produce sin cuidados parentales, tras un período de incubación de 2 días.

4.d. Reclutamiento

Las larvas de los peces (en torno a 3-4 mm) son típicamente pelágicas, con saco vitelino y forma corporal relativamente poco desarrollada. El saco vitelino es absorbido en pocos días. Poco se sabe sobre los efectos de la estructura por edad sobre el stock reproductor, así como sobre la condición de los reproductores, y sobre la viabilidad de la descendencia, pero recientes estudios sobre peces demersales o peces escorpión han demostrado que tal relación podría ser crucial para especies de peces con prolongado ciclo vital (Berkeley *et al.* 2004; Birkely y Dayton 2005; Cardinale y Arrhenius 2000; Marteinsdottir y Begg 2002).

Se sugirió que la Oscilación del Atlántico Norte (NAO) podría afectar al éxito en el reclutamiento de atún rojo en el Atlántico este, pero análisis estadísticos posteriores no confirmaron tal hipótesis (Anón. 2002b). Por tanto, la identificación de las principales fuerzas abióticas y bióticas que controlan el reclutamiento del atún rojo sigue siendo desconocida. El grado de complejidad de la estructura de la población por una parte (Fromentin y Powers, 2005) y el impacto potencial de los cambios medioambientales en el comportamiento migratorio por otra, (Ravier y Fromentin, 2004) podrían afectar gravemente al éxito de la estrategia reproductiva y al reclutamiento del atún rojo.

4.e. Dieta

Como muchos peces marinos, las larvas de atún rojo parecen alimentarse primordialmente de zooplancton de pequeño tamaño, principalmente copépodos y copepoda nauplii (Uotani *et al.* 1990). Como la mayoría de los predadores, los juveniles y adultos de atún rojo se alimentan de manera oportunista. Chase (2002) enumeraba más de 20 especies de peces y alrededor de 10 especies de invertebrados encontrados en los estómagos de los atunes rojos. La dieta puede también incluir medusas y salpas, así como especies demersales y sesiles, tales como pulpos, cangrejos y esponjas. En general, los juveniles se alimentan más de crustáceos, peces y cefalópodos, mientras que los adultos se nutren principalmente de peces, en su mayor parte de arenques, anchoas, lanzones, sardinas, espadines, anjovas y caballa (Eggleston y Bochenek 1990; Ortiz de Zarate y Cort 1986).

En los contenidos estomacales se observa, no obstante, el predominio de una o dos especies-presa, como la caballa atlántica y lanzones en el Atlántico oeste, o anchoa en el Atlántico este y el Mediterráneo. No se ha demostrado la existencia de una relación clara entre la longitud de la presa y el tamaño del atún rojo; tanto los ejemplares pequeños como grandes de atún rojo presentan espectros similares de tamaño de la presa. Sin embargo, Chase (2002) observó que las presas de mayor tamaño (superiores a 40 cm) sólo eran consumidas por atún rojo gigante > 230 cm.

4.f. Crecimiento

El procedimiento seguido para la determinación de la edad de atún rojo se ha basado principalmente en el recuento de marcas en estructuras duras, pero unos pocos estudios se basaban también en datos de frecuencia de tallas y de marcado-recaptura. Aún así, las relaciones de tallas por clases de edad siguen siendo inciertas, especialmente en cuanto se refiere a individuos de mayor edad (>8 años).

El recuento de anillos en otolitos, espinas, vértebras y escamas sufre una verdadera falta de credibilidad achacable a varias fuentes de error, tales como la coalescencia, o desaparición de las primeras marcas o, a la inversa, las múltiples marcas debidas a los esquemas migratorios (véase Compeán-Jiménez y Bard 1980; Compeán-Jiménez y Bard 1983; Cort 1991; Farrugio 1981; Mather *et al.* 1995).

Descomponer los datos de talla-frecuencia de atún rojo, y convertirlos en datos por clases de edad se convierte en una tarea difícil con respecto a los peces de edad superior a 5 años, ya que las cohortes tienden a convertirse en indistinguibles (Fromentin 2003).

Las curvas de crecimiento basadas en marcado-recaptura, empleadas para la determinación de la edad, tampoco son útiles para peces superiores a los 200 cm (~10 años). Esto se debe a la escasez de observaciones y a la alta variabilidad en crecimiento con respecto a estas tallas (Turner *et al.* 1991).

En consecuencia, existe una variación considerable entre las ecuaciones de von Bertalanffy, estimadas por varios autores (**Tabla 2**). La estimación de la edad para un pez de 1 m y 2 m de longitud oscila entre 3 y 6 años, respectivamente.

Tabla 2. Parámetros de ecuaciones de von Bertalanffy, tal como han sido estimadas por varios autores, diversas áreas y técnicas o metodologías (esta lista no es exhaustiva e incluye estudios basados en muestras de gran tamaño)

Fuentes	Área	Metodología	L_{∞}	k	t_0
Sella (1929)	Mediterránea	Vértebras	499.68	0.044	-2.114
Westmann & Gilbert (1941)	Atl. Oeste	Escamas	197.94	0.196	-0.778
Mather & Schuck (1960)	Atl. Oeste	Vértebras	437.46	0.055	-1.489
Rodríguez Roda (1964,1969)	Atl. Este	Vértebras	355.84	0.090	-0.890
Caddy & al (1976) males	Atl. Oeste	Otolitos	286.64	0.134	0.328
Caddy & al (1976) femelles	Atl. Oeste	Otolitos	277.31	0.116	0.800
Farrugio (1981)	Mediterránea	Vértebras	351.13	0.080	-1.087
Cort (1991)	Atl. Este	Espina dorsal	318.85	0.093	-0.970
Turner y Restrepo (1994)	Atl. Oeste	Marcado-recaptura	382.00	0.079	-0.707

La aplicación de tecnologías más avanzadas, como el microscopio electrónico, que se emplea para investigar los anillos de las estructuras duras, o el marcado electrónico para obtener información espacial y temporal precisa, podría ayudar a distinguir entre un error de observación y un error de proceso. Enfoques de modelación innovadores, tales como el modelo de crecimiento desarrollado por Evenson *et al.* (2004), que integra datos de las tres fuentes clave (talla-frecuencia, marcado-recaptura y estructuras duras) en el contexto de la misma estimación, podrían y deberían ser aplicados al atún rojo.

El crecimiento de los especímenes juveniles es rápido en un pez teleósteo (unos 30 cm año), pero algo más lento que en otras especies de túnidos y marlines (Fromentin y Fonteneau 2001). Los peces nacidos en junio miden unos 30-40 cm de longitud y pesan en torno a 1 kg en octubre. Después de un año, los peces alcanzan unos 4 kg y 60 cm de talla (Mather *et al.* 1995).

El aumento de talla tiende a ser inferior en los adultos en relación con los juveniles, pero el crecimiento incrementa el peso. (**Figura 4**). Por tanto, los juveniles son relativamente delgados, mientras que los adultos son más gruesos y de mayor tamaño. De promedio, un ejemplar de atún rojo tiene unos 200 cm y 150 kg a la edad de 10 años, y alcanza alrededor de 300 cm de longitud y unos 400 kg de peso a los 20 años.

Se ha informado sobre la presencia de peces de 685 kg en las capturas con almadraba de Italia, y se capturó un individuo de 427 cm y 726 kg en el Golfo de Maine (Bigelow y Schroeder 1953; Sara 1969).

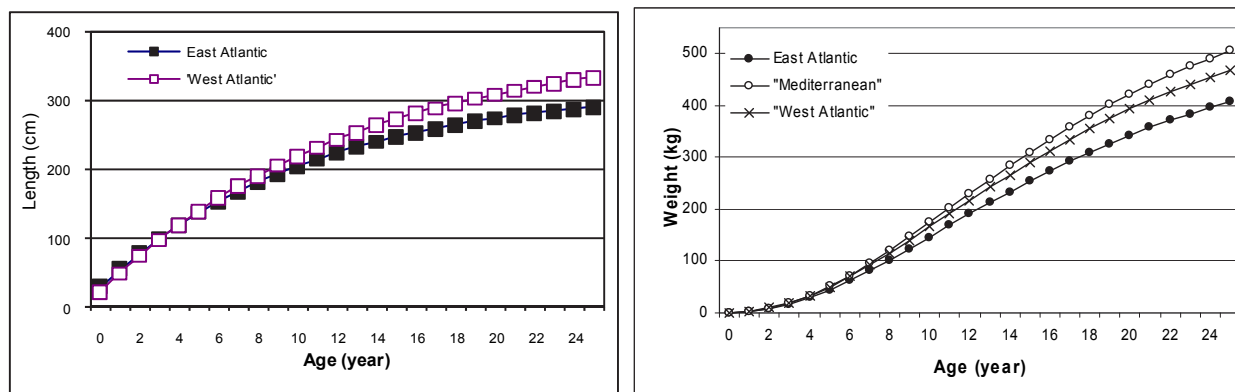


Figura 4. Curvas de talla (recuadro izquierdo), y peso (recuadro derecho), para el Atlántico este, Mediterráneo y Atlántico oeste (ver **Tablas 1 y 2**).

Algunos estudios sugieren asimismo que los machos crecen más y con mayor rapidez que las hembras y que, proporcionalmente, son más frecuentes en las capturas de individuos superiores a 250 cm (véase más arriba). Se han observado algunas diferencias entre el Atlántico oeste, Atlántico este y el mar Mediterráneo (**Figura 4**), pero también surgen disparidades entre las diversas relaciones talla-peso comunicadas para cada zona. Las actuales ecuaciones ICCAT L-W para el Atlántico este y Mediterráneo están poco documentadas (**Tabla 3**).

Tabla 3. Relación talla-peso ICCAT para el atún rojo del Atlántico este, Mediterráneo y Atlántico oeste.

Fuente	Área	Ecuación
Anón. 1984	Atlántico este	$W=2.95 \cdot 10^{-5} \cdot FL^{2.899}$
Anón. 1984	Mediterráneo	$W=1.96 \cdot 10^{-5} \cdot FL^{3.009}$
Parrack y Phares (1979)	Atlántico oeste	$W=2.861 \cdot 10^{-5} \cdot FL^{2.929}$

Están mejor documentados los esquemas de crecimiento estacionales. Tanto los juveniles como los adultos crecen con rapidez durante el verano y principios de otoño (hasta un 10% al mes), mientras que el crecimiento es insignificante en invierno (Labelle *et al.* 1997; Mather *et al.* 1995; Tiews 1957). Además, también se han descrito importantes variaciones entre años y entre décadas en el peso por clases de edad de juveniles en el mar Mediterráneo oeste (Fromentin 2003).

4.g. Mortalidad natural

Como ocurre en muchas poblaciones de peces, las tasas de mortalidad natural (M) son muy poco conocidas en cuanto al atún rojo se refiere. Sin embargo, en general se acuerda que: (i) los peces con amplio ciclo vital, como el atún rojo, poseen una tasa de mortalidad natural (M) inferior y menos variable que los peces de ciclo vital corto, (ii) las M son superiores durante las etapas juveniles que durante el comienzo de la edad adulta (obviando el envejecimiento) y (iii) las M también varían con la densidad de la población, talla, sexo, predación y medio ambiente (e.g. Vetter, 1987).

Dado que el atún rojo es una especie pelágica y altamente migratoria, se espera que la competencia y el canibalismo debido a causas tróficas y/o limitaciones de hábitat sean menores que en el caso de los peces demersales. Aparentemente, la conducta predatoria proviene de los grandes tiburones pelágicos y ballenas asesinas, como se ha descrito en la entrada al Estrecho de Gibraltar durante la migración del atún rojo para desovar (Nortarbartolo di Sciara, 1987). Las actividades de marcado de atún rojo del sur (*Thunnus maccoyii*) tienden a confirmar que M es más alta para los juveniles (entre 0,49 y 0,24) en comparación con la de los adultos (aproximadamente 0,1).

En general, en ausencia de estimaciones directas y consistentes de M para el atún rojo atlántico, se utiliza el vector de mortalidad natural del atún rojo del sur para la evaluación de stock del Atlántico este y del Mediterráneo, considerando que se asume una M constante de 0,14 para el atún rojo del Atlántico oeste (Anón. 1999; Anón. 2003a). Sin embargo, ninguna de las dos soluciones es satisfactoria, y es necesario realizar experimentos de marcado y modelación para avanzar en este tema.

4.h. Características del ciclo vital

Tabla 4. Características del ciclo vital de los 10 túnidos y especies afines seleccionados, según se recoge en la literatura (de Fromentin y Fonteneau 2001).

Especie	Duración desove (mes/año)	Talla a la madurez (cm)	Peso a la madurez (kg)	Edad a la madurez (año)	Talla max. (cm)	Peso max. (kg)	Edad max. (año)	Crecim. juveniles (%L.yr ⁻¹)
Listado	12	45	1,7	1,5	75	23	4,5	40
Bacoreta	12	42	-	1,5	85	12	6	32,9
Rabil	6	105	25	2,8	170	176	7,5	22,1
Patudo	3	115	31	3,5	180	225	6	18,3
Pez vela Atl.	2	130	16	3	255	-	18	17
Aguja blanca Atl.	4	130	20	3	260	-	15	16,7
Atún blanco (Atl. Norte)	3	90	15	4,5	120	80	9,5	16,7
Pez espada (Atl. Norte)	3	175	70	5	290	650	17	12,1
Atún rojo (Atlántico este)	1,5	115	27,5	4,5	295	685	20	8,7
Atún rojo del Sur	2	130	43	8	200	320	19	8,1

Hay por tanto un claro contraste entre las características del ciclo vital del atún rojo y los de otras especies de túnidos, especialmente los tropicales (**Tabla 4**). Estos últimos se caracterizan por un crecimiento rápido, una temprana edad de madurez, desove continuado, talla máxima limitada, duración vital breve y distribución restringida a las aguas cálidas, mientras que el atún rojo exhibe típicamente características opuestas similares a las de las especies de aguas frías, es decir, crecimiento más lento, madurez a una edad más tardía, temporada de desove más corta, mayor tamaño y ciclo vital más amplio (Fromentin y Fonteneau, 2001). Por tanto, estas características del ciclo vital convierten al atún rojo en más vulnerable a la explotación que los túnidos tropicales, ya que la tasa de crecimiento de su población es más lenta.

5. Pesquerías

5.a. Historia de las pesquerías en la antigüedad

Las excavaciones arqueológicas han mostrado que la pesca del atún rojo ha venido produciéndose en el Mediterráneo desde el séptimo milenio A.C. (Desse y Desse-Berset, 1994). En torno a 100 pesquerías distintas que perseguían túnidos, bonito y sardinas (junto con plantas de salazones) fueron establecidas por los fenicios, y más tarde por los romanos en torno al mar Mediterráneo occidental (Doumenge, 1998; Farrugio 1981; Mather *et al.* 1995). En aquel tiempo, los pescadores utilizaban principalmente liñas de mano y diversas variedades de cerco, particularmente cercos de playa.

Capturas históricas de atún rojo en las pesquerías de almadraba en el Atlántico este y Mediterráneo

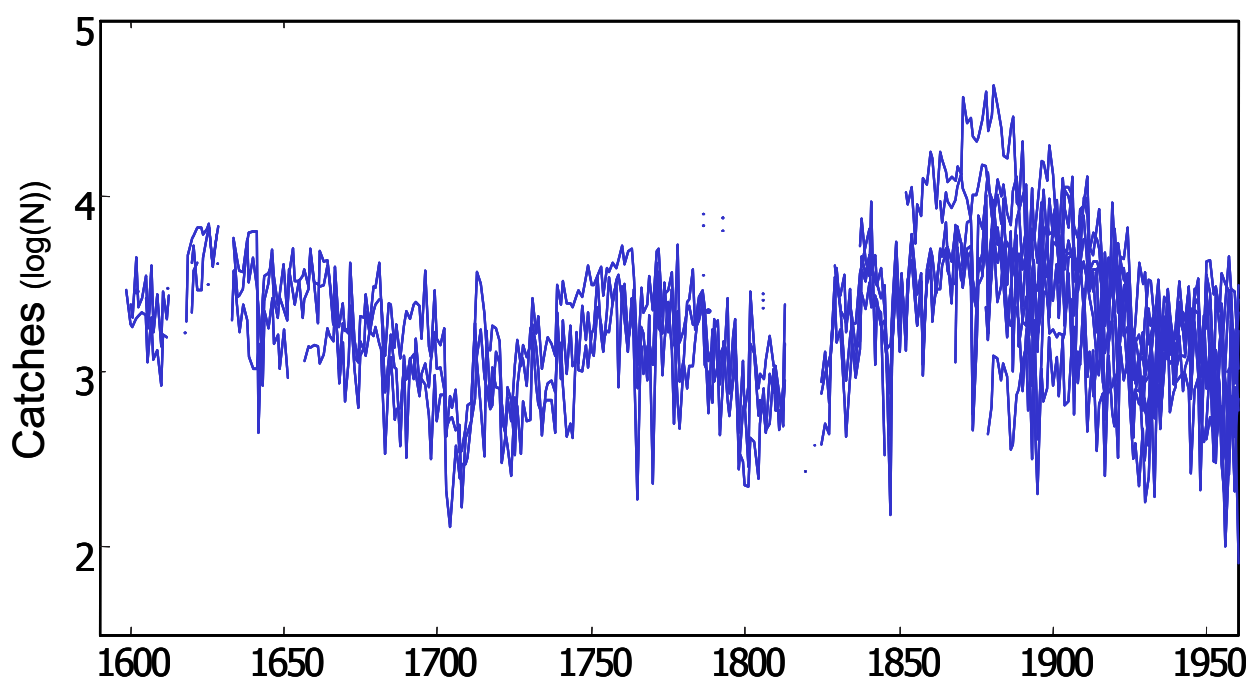


Figura 5. Series temporales de larga duración (entre 80 y 360 años de antigüedad) de las capturas de atún rojo de 8 almadrabas situadas en Portugal, Cerdeña, Sicilia y Túnez, entre 1599 y 1960 (las capturas vienen expresadas en el número logarítmico de los peces capturados durante un año dado).

La explotación del atún rojo permanece activa durante la Edad Media, y desde el siglo XVI los cercos de playa van siendo progresivamente reemplazados por almadrabas (Doumenge 1998; Ravier y Fromentin 2001) (**Figura 5**). Las almadrabas y los cercos de playa se utilizaron en todo el Mediterráneo y el Estrecho de Gibraltar, y constituyeron la primera pesquería industrial en esta zona. Estas pesquerías comprendían un importante empleo de mano de obra para la pesca y la conservación, y una importante inversión de capital (Berthelot 1988; Doumenge 2000; Pavesi 1889).

Se ha procedido a recolectar información histórica de archivos nacionales y privados, bibliotecas científicas y de varios laboratorios mediterráneos, que ha sido posteriormente analizada a través del programa científico europeo STROMBOLI. Parece que los rendimientos de las almadrabas fluctuaban entre 7.000 y 30.000 toneladas/año, con un rango medio de unas 15.000 toneladas/año (Ravier y Fromentin, 2002). Estas estimaciones conformaron la intensidad de la explotación de atún rojo con las antiguas pesquerías de almadraba anteriormente citadas por los historiadores.

Posteriormente, las capturas con almadraba mostraron una fluctuación periódica dominante de 100-120 años (**Figura 5**, Ravier y Fromentin 2001). Dado que estas fluctuaciones a largo plazo eran sincrónicas con otras áreas del Mediterráneo oeste y Atlántico norte próximo (a lo largo de una distancia aproximada de unos 2.500 km), se dio por sentado que este seudociclo reflejaba las variaciones en la abundancia de atún rojo que entraba en el Mediterráneo cada año para desovar.

En un análisis subsiguiente, Ravier y Fromentin (2004) mostraron que estas variaciones a largo plazo en las capturas de almadraba estaban inversamente relacionadas con las temperaturas y podrían, por tanto, ser la consecuencia de variaciones en los esquemas migratorios de los reproductores de atún rojo, en respuesta a las modificaciones en las condiciones oceanográficas.

5.b. Historia reciente de las pesquerías

Las almadrabas sufrieron algunas modificaciones técnicas hasta comienzos del siglo XX, pero el incremento del tráfico, ruido y polución costeros podrían haber contribuido a una reducción en la eficacia de la almadraba al inicio del siglo XX (Addis *et al.* 1997; Ravier y Fromentin, 2001). Hasta ese momento, la captura de atún rojo

tenía lugar principalmente en el mar Mediterráneo y en la ensenada ibero-marroquí, pero la explotación se amplió de forma progresiva durante el siglo XIX.

En el Golfo de Vizcaya, mediado el siglo XIX, surgió una pesquería de liña de mano que perseguía juveniles de atún rojo y atún blanco del Atlántico norte (que aún se encuentra activa, pero que en la actualidad se compone principalmente de barcos de cebo, Bard 1981). Ocasionalmente, también se capturaba atún rojo en el mar del Norte, Mar de Noruega y Kattegat desde los años 30, mediante liña de mano y, posteriormente, con cerco (Meyer-Waarden 1959).

Estas flotas nórdicas crecieron con gran rapidez, de tal forma que sus rendimientos excedieron a los de las pesquerías de almadraba tradicionales durante los años 50 (hasta 16.000 toneladas/año, **Figuras 6 y 7**). Sus capturas se componían principalmente de grandes ejemplares de atún rojo que migraban hacia el norte en verano para alimentarse de peces pelágicos, como arenques y sardinetas (Hamre *et al.* 1968; Pusineri *et al.* 2002). La flota noruega, que obtuvo en torno a un 80% de la captura total nórdica, era la única que permanecía activa tras el súbito colapso sufrido en 1963, debido posiblemente a variaciones en los esquemas migratorios (Tiews 1978).

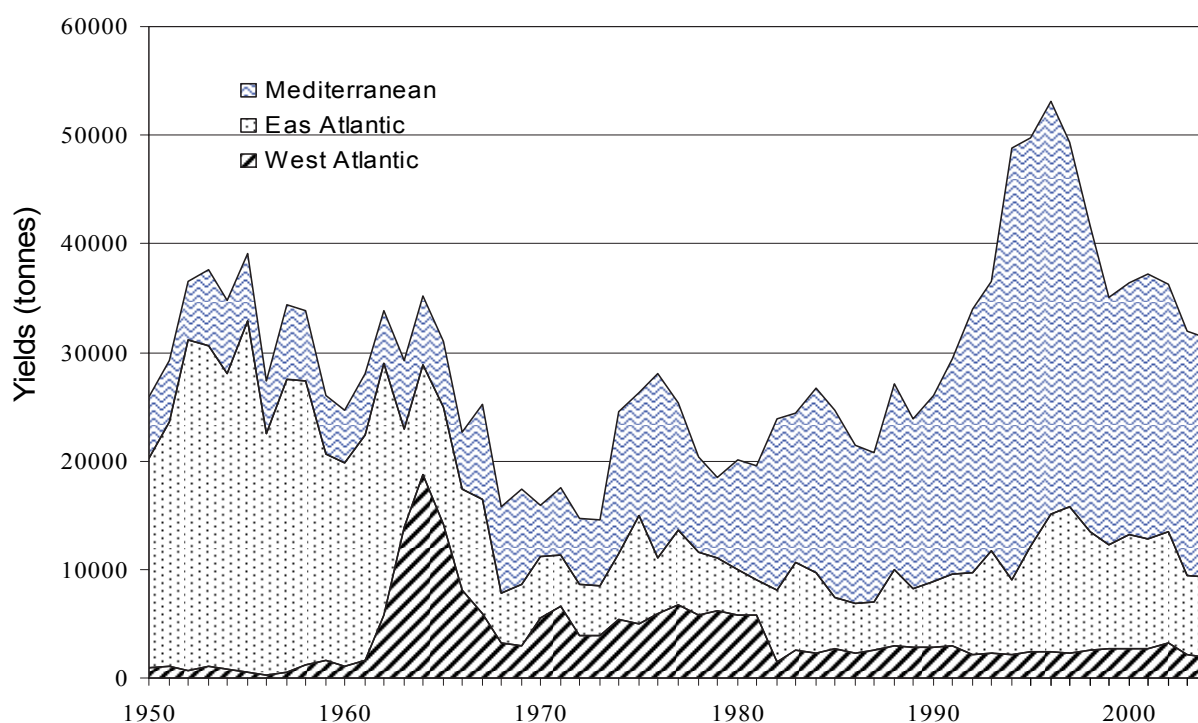


Figura 6. Capturas de atún rojo comunicadas (en toneladas) a la Secretaría de ICCAT, por áreas principales, (Fuente: Anón. 2007).

Durante los años 60, también emergieron pesquerías a lo largo del borde de la plataforma continental del Atlántico oeste, especialmente entre el Cabo Hatteras y Terranova (Mather *et al.* 1995). Las pesquerías dirigidas a los juveniles fueron llevadas a cabo por cerqueros, que se extendían al norte de Cabo Cod y Maine en los años 1950 y 60 (**Figura 7**).

Adicionalmente, se llevaron a cabo pequeñas pesquerías de liña de mano, almadraba, arpón, y caña y carrete, que perseguían grandes peces. No obstante, los mercados para grandes peces no se encontraban totalmente desarrollados, y su demanda era escasa. Asimismo, en los años 60 se desarrolló la pesca con palangre en aguas oceánicas del Atlántico oeste, principalmente por parte de Japón. Los palangreros dirigían sus esfuerzos en primer lugar hacia peces de tamaño medio, pero, si las encontraban, también explotaban concentraciones de peces de gran talla, por ejemplo, frente a la costa de Brasil entre 1962 y 1967. Durante los años 70, estas pesquerías se trasladaron al Golfo de México para perseguir peces grandes.

El fin de la década de 1960 y comienzos de 1970 constituyó un período transitorio para las pesquerías de atún rojo, tanto en el Atlántico como en el Mediterráneo. Los desembarques fueron inferiores a los de décadas anteriores (en torno a 12.000 toneladas/año, **Figura 6**), a causa de la actividad menguante de las almadrabas y de

las flotas nórdicas en el Atlántico este, y a una reducción en las capturas de cerco de juveniles en el Atlántico oeste. También durante ese periodo, las flotas de cerco y palangre reemplazaron progresivamente a las pesquerías tradicionales del Mediterráneo y Atlántico este (**Figura 7**).

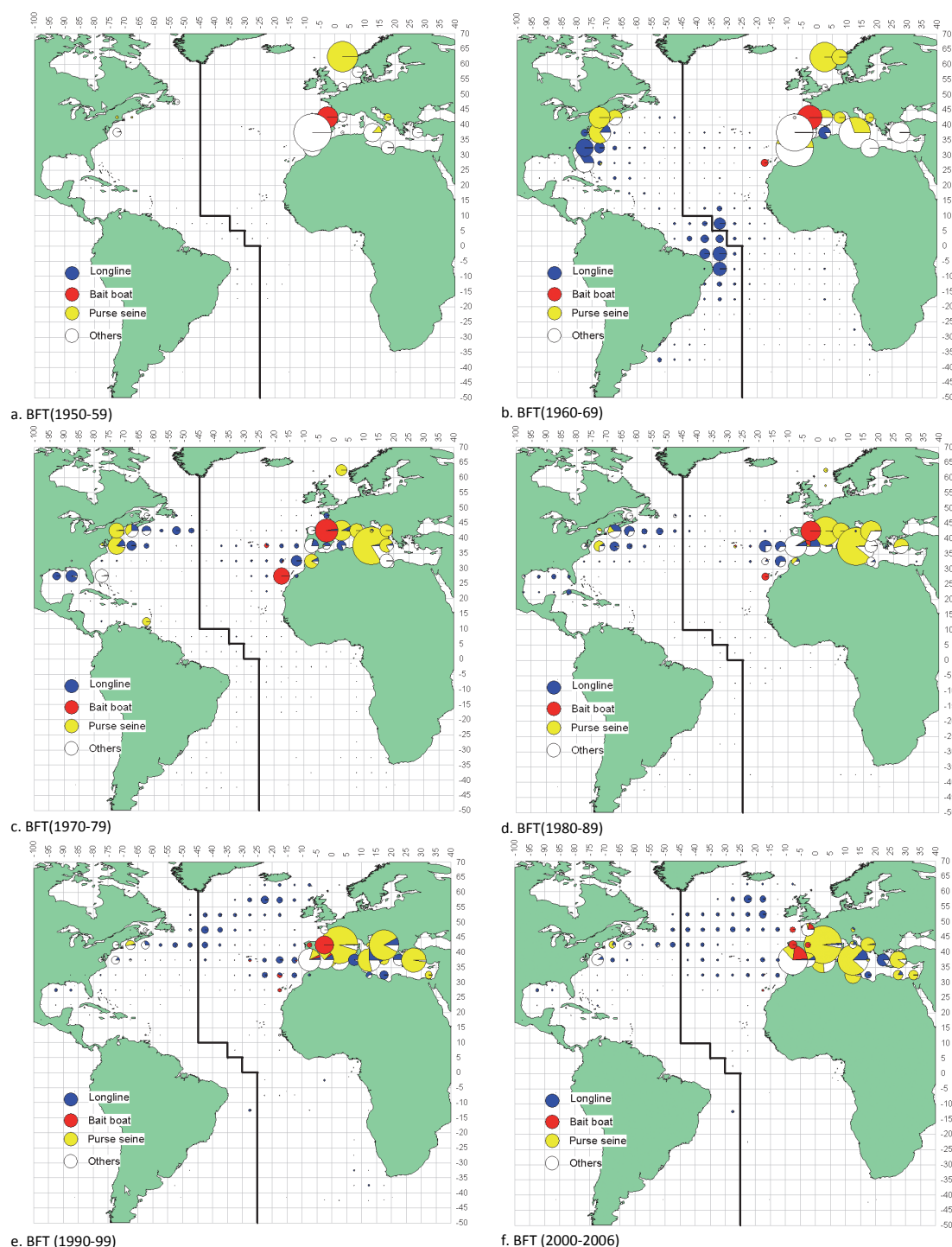


Figura 7. Capturas totales de atún rojo por décadas, cuadrículas de 5°x5°, y arte principal (Fuente: Boletín Estadístico ICCAT, Vol. 37).

El desarrollo del mercado japonés de sushi/sashimi durante los años 80 constituyó el acontecimiento más notable de las décadas recientes, ya que convirtió la explotación de atún rojo en una actividad mucho más provechosa que antes (Fromentin y Ravier 2005; Porch 2005). En consecuencia, se produjo un fuerte incremento en la eficacia y capacidad de las pesquerías establecidas durante la década de los 80 y 90, en particular por los cerqueros.

Además, la introducción de nuevas tecnologías de almacenamiento (tales como grandes buques congeladores) y, más recientemente, sistemas de introducción en jaulas (para mantener y engordar peces) ha modificado en gran medida las estrategias y la eficacia pesquera. Estas ventajosas condiciones (el valor de un pez introducido en jaula es aproximadamente el doble que el de un pez congelado de gran calidad) también sirvieron de estímulo para el rápido desarrollo de nuevas y potentes flotas, especialmente en los países mediterráneos.

En consecuencia, las zonas de pesca económicamente disponibles para su explotación se ampliaron tanto en el Atlántico norte como en el Mediterráneo (**Figura 7**). El mar Mediterráneo es un ejemplo típico. Mientras las pesquerías tradicionales del atún rojo del Atlántico operaban principalmente a lo largo de zonas específicas de las costas hasta mediados de la década de los 80 (por ejemplo, en el Golfo de Lyon, los mares de Liguria, Jónico y Adriático) las pesquerías se extendieron con rapidez por todas las cuencas occidentales a finales de los años 80 y principios de los años 90 y, más recientemente, a las cuencas central y oriental, de manera que en la actualidad el atún rojo se explota en todo el mar Mediterráneo por primera vez en su larga historia milenaria de actividades pesqueras.

La expansión de las flotas palangreras de Japón en el Atlántico central norte, principalmente a lo largo del curso de la Corriente del Golfo durante los años 90, también constituyó una nueva característica (**Figura 7**). La redistribución de todas las pesquerías se tradujo en rápidos incrementos en el rendimiento desde los años 80, especialmente en el mar Mediterráneo (**Figura 6**). Las capturas en el Atlántico este y el Mediterráneo alcanzaron un máximo histórico que superaba las 50.000 toneladas durante mediados de los años 90.

Las subsiguientes reducciones en la magnitud de los desembarques son cuestionables, dado que podría haberse producido una situación de falta de información tras la implementación de un TAC (Fromentin 2003; Anón. 2005). Las últimas estimaciones del SCRS indicaban que durante la última década, las capturas probablemente habían permanecido en torno a las 50.000 toneladas para el Atlántico este y el Mediterráneo (Anón. 2007). Las capturas en el Atlántico oeste no han variado mucho desde 1982, debido a la implantación de cuotas de ordenación (el rango durante este período se sitúa entre 2.100 y 3.000 toneladas, **Figura 6**).

La expansión espacial de numerosas pesquerías, junto con los nuevos resultados obtenidos a partir del marcado electrónico, que demostraron movimientos más importantes de grandes atunes rojos del Atlántico desde el Oeste hacia el Este del Atlántico y Mediterráneo de lo que anteriormente se había pensado, han cuestionado nuevamente la validez del meridiano 45°W como límite idóneo de ordenación (por ejemplo, Block *et al.* 2001; Lut cavage *et al.* 2001). Se han desarrollado métodos de evaluación alternativos que incorporan el factor desplazamiento; en particular, los modelos de desplazamientos y mezcla centrados en la difusión o en los solapamiento (Porch *et al.* 2001; Powers y Cramer 1996), y se están investigando modelos operativos, es decir, modelos que integran el realismo biológico con sólidos procedimientos de ordenación para abordar este tema (por ejemplo, Kell *et al.* 2003; Powers y Porch 2004).

5.c. Principales regulaciones de ordenación

En 1981, la Comisión estableció un “nivel de seguimiento científico” para el stock del Atlántico oeste, es decir, un TAC (Total Admisible de Capturas), que permitiera iniciar la recuperación. En 1998, ICCAT adoptó, además, un programa de recuperación para el Atlántico oeste, según el cual la biomasa de adultos a un rendimiento máximo sostenible deberá alcanzarse hacia el año 2018, con una probabilidad del 50% o más. El programa establece que el TAC para este stock debería situarse en 2.500 toneladas (+/- 200 toneladas dependiendo del futuro asesoramiento del SCRS).

Durante ese mismo año, la Comisión estableció asimismo una cuota de 32.000 toneladas para el stock del Atlántico este y el Mediterráneo en 1999 (29.500 toneladas en 2000 y 2001). En 2002, se recomendó que las capturas de atún rojo no deberían exceder las 32.000 toneladas durante el período 2003-2006.

Además, ha estado en vigor desde 1975 un límite de talla de 6,4 kg (es decir, edad 2) para el conjunto del Atlántico. En 2004 este límite se elevó a 10 kg y 30 kg para el mar Mediterráneo y el Atlántico oeste, respectivamente. La discrepancia entre las tallas mínimas y entre los márgenes del océano se producen debido a la disparidad de la edad de madurez entre los stocks Este y Oeste, así como a diferencias en las pesquerías.

6. Bibliografia

- ADDIS, P., A. Cau, M. A. Davini, E. Secci and G. Scibaldi. 1997. Collection of tuna data catches by trap-nets in Sardinia: historical (1825-1980) and recent catches (1992-1995). Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 46: 132-139.
- ARISTOTE. IV B.C., Histoire des animaux. Chapitre 13. Les migrations des poissons. Paris, Gallimard - folio essais.
- BARD, F. X. 1981. Le thon germon *Thunnus alalunga* (Bonaterre 1788) de l'océan atlantique. Thèse de Doctorat d'Etat thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris 6, Paris.
- BARD, F. X., P. Bach and E. Josse. 1998. Habitat et écophysiologie des thons : Quoi de neuf depuis 15 ans? Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 50: 319-342.
- BERKELEY, S. A., C. Chapman and S. M. Sogard. 2004. Maternal age as a determinant of larval growth and survival in a marine fish, *Sebastes melanops*. Ecology 85: 1258-1264.
- BERTHELOT, S. 1988, Etude sur les pêches maritimes dans la Méditerranée et l'océan. Grenoble, Jean-Pierre Debbane éditeur.
- BIGELOW, H. B. and W. C. Schroeder. 1953. Fishes in the Gulf of Maine. Fisheries Bulletin and Wildlife Service 53: 1-577.
- BIRKELAND, C. and P. K. Dayton. 2005. The importance in fishery management of leaving the big ones. Trends in Ecology & Evolution 20: 356-358.
- BLOCK, B. A., H. Dewar, S. B. Blackwell, T. D. Williams, E. D. Prince, C. J. Farwell, A. Boustany *et al.* 2001. Migratory Movements, Depth Preferences, and Thermal Biology of Atlantic Bluefin Tuna. Science 293: 1310-1314.
- BLOCK, B. A., S. L. H. Teo, A. Walli, A. Boustany, M. J. Stokesbury, C. J. Farwell, K. C. Weng *et al.* 2005. Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. Nature 434:1121-1127.
- BOUSTANY, A. M., D. J. Marcinek, J. Keen, H. Dewar and B. A. Block. 2001. Movements and temperature preferences of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) off North Carolina: A comparison of acoustic, archival and pop-up satellite tags, Pages 89-108 in Sibert, J. R. and J. L. Nielsen, eds. Electronic tagging and tracking in marine fisheries. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers.
- BRILL, R. W. and M. E. Lutcavage. 2001. Understanding environmental influences on movements and depth distributions of tunas and billfishes can significantly improve population assessments. American Fisheries Society Symposium 25: 179-198.
- BRILL, R. W., M. E. Lutcavage, G. Metzger, P. G. Bushnell, M. Arendt, J. Lucy, C. Watson *et al.* 2001. Horizontal and vertical movements of juvenile bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in relation to oceanographic conditions of the western North Atlantic, determined with ultrasonic telemetry. Fishery Bulletin 100: 155-167.
- CARDINALE, M. and F. Arrhenius. 2000. The relationship between stock and recruitment: are the assumptions valid? Marine Ecology Progress Series 196: 305-309.
- CARLSSON, J., J. R. McDowell, J. E. L. Carlsson, D. Olafsdottir and J. E. Graves. 2006. Genetic heterogeneity of Atlantic bluefin tuna caught in the eastern North Atlantic Ocean south of Iceland. ICES Journal of Marine Science 63: 1111-1117.
- CARLSSON, J., J. R. McDowell, P. Diaz-Jaimes, J. E. L. Carlsson, S. B. Boles, J. R. Gold and J. E. Graves. 2004. Microsatellite and mitochondrial DNA analyses of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus*) population structure in the Mediterranean Sea. Molecular Ecology 13: 3345-3356.
- CATON, A. E. 1991, Review of aspects of southern bluefin tuna biology, population and fisheries. Deriso, R. B. and W. H. Bayliff, eds. World meeting on stock assessment of bluefin tunas: strengths and weaknesses Special Report 7: 181-350.
- CETTI, F. 1777, Storia naturale della Sardegna. Sassari., Piattoli.
- CHASE, B. C. 2002. Differences in diet of Atlantic tuna (*Thunnus thynnus*) at five seasonal feeding grounds of the New England continental shelf. Fishery Bulletin 100: 168-180.

- COLETTE, B. B., C. Reeb and B. A. Block. 2001. Systematics of the tunas and mackerels (scombridae), Pages 1-33 in Block, B. A. and E. D. Stevens, eds. Tuna. Physiology, ecology, and evolution. San Diego, Academic Press.
- COMPEAN-JIMENEZ, G. and F. X. Bard. 1980. Age and growth of East Atlantic bluefin tuna as determined by reading of fin rays cross section. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 9: 547-552.
- COMPEAN-JIMENEZ, G. and F. X. Bard. 1983. Growth increments on dorsal spines of eastern Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) and their possible relation to migration patterns, Pages 77-86, NOAA Technical Report. Miami, National Marine Fisheries Service.
- CORT, J. L. 1991. Age and growth of the bluefin tuna *Thunnus thynnus* (L.) of the Northeast Atlantic. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 35: 213-230.
- CURY, P. 1994. Obstinate nature: An ecology of individuals. Thoughts on reproductive behaviour and biodiversity. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 51: 1664-1673.
- DE BUEN, F. 1925. Biología del atun (*Orcynnus Thynnus* L.). Resultado Campañas Realizadas por Acuerdos Internacionales bajo la Direccion del Prof. de Buen, Pages 1-118. Madrid, Ministerio de Marina-Direccion General de Pesca.
- DE LA SERNA, J. M., J. M. Ortiz de Urbina and E. Alot. 2003. Analysis of sex-ratio by length-class for bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the western Mediterranean and eastern Atlantic. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 55: 166-170.
- DE METRIO, G., G. P. Arnold, B. A. Block, J. M. de la Serna, M. Deflorio, M. Cataldo, C. Yannopoulos et al. 2002. Behaviour of post-spawning Atlantic bluefin tuna tagged with pop-up satellite tags in the Mediterranean and eastern Atlantic. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 54: 415-424.
- DESSE, J. and N. Desse-Berset. 1994. Stratégies de pêche au 8ème millénaire : les poissons de Cap Andreas Kastros (Chypre), Pages 335-360 in Le Brun, A., ed. Fouilles récentes à Khirokitia. Paris, Editions Recherche sur Civilisations.
- DIAZ, G. and Turner S. 2007. Size frequency distribution and age estimation of BFT in the Gulf of Mexico during the spawning season. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, (in press).
- DOUMENGE, F. 1998. L'histoire des pêches thonières. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 50: 753-803.
- DOUMENGE, F. 2000. La pêche en Méditerranée, Pages 42 pp. Palavas-Les-Flots (France), Centre d'Etudes et de Rencontres Méditerranéennes (CERM).
- EGGLESTON, D. B. and E. A. Bochenek. 1990. Stomach contents and parasite infestation of school bluefin tuna *Thunnus thynnus* collected from the Middle Atlantic Bight, Virginia. Fisheries Bulletin 88: 389-395.
- ELY, B., D. S. Stoner, J. M. Dean, J. R. Alvarado Bremer, S. Chow, S. Tsuji, T. Ito *et al.* 2002. Genetic analyses of Atlantic northern bluefin tuna captured in the northwest Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea. Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT, 54: 372-376.
- EVENSON, J. P., G. M. Laslett and T. Polacheck. 2004. An integrated model for growth incorporating tag-recapture, length-frequency and direct ageing data. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 61: 292-306.
- FARLEY, J. H. and T. L. O. Davis. 1998. Reproductive dynamics of southern bluefin tuna, *Thunnus maccoyii*. Fishery Bulletin 96: 223-236.
- FARRUGIO, H. 1981. Exploitation et dynamique des populations de thon rouge, *Thunnus thynnus* (Linné 1758), Atlanto-Méditerranéennes. Doctorat d'Etat thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- FROMENTIN, J.-M. 2003. Why uncertainty in the management of the East Atlantic Bluefin tuna has constantly increased in the past few years. Scientia Marina 67: 51-62.
- FROMENTIN, J.-M. and A. Fonteneau. 2001. Fishing effects and life history traits: a case-study comparing tropical versus temperate tunas. Fisheries Research 53: 133-150.
- FROMENTIN, J.-M. and J. E. Powers. 2005. Atlantic bluefin tuna: population dynamics, ecology, fisheries and management. Fish and Fisheries 6: 281-306.

- FROMENTIN, J.-M. and C. Ravier. 2005. The East Atlantic and Mediterranean bluefin tuna stock: looking for sustainability in a context of large uncertainties and strong political pressures. *Bulletin of Marine Science* 76: 353-362.
- GUNN, J. and B. A. Block. 2001. Advances in acoustic, archival, and satellite tagging of tunas, Pages 167-224 in Block, B. A. and E. D. Stevens, eds. *Tuna. Physiology, ecology, and evolution*. San Diego, Academic Press.
- HAMRE, J., F. Lozano, J. Rodriguez-Roda and K. Tiews. 1968. Report from the bluefin tuna working group, Pages 27p. Copenhagen, Conseil Permanent international pour l'Exploration de la Mer.
- HATTOUR, A. 2003. Analyse du sex ratio par classe de taille du thon rouge (*Thunnus thynnus*) capturé par les senneurs tunisiens. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 55: 232-237.
- HELDT, M. H. 1929. Le thon rouge et sa pêche. Rapport et Procès-verbaux des Réunions de la Commission internationale de l'Exploration Scientifique de Mer Méditerranée 4: 97-112.
- HUMSTON, R., J. S. Ault, M. Lutcavage and D. B. Olson. 2000. Schooling and migration of large pelagic fishes relative to environmental cues. *Fisheries Oceanography* 9: 136-146.
- ICCAT. 1984. Report of the bluefin tuna workshop, Japan September 1983. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 19:1-282.
- ICCAT. 1997. 1996 SCRS Detailed Report on Bluefin Tuna. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 46: 1-301.
- ICCAT. 1999. 1998 SCRS Detailed Report on Bluefin Tuna. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 49: 1-191.
- ICCAT. 2002a. ICCAT Workshop on Bluefin Tuna Mixing. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 54: 261-352.
- ICCAT. 2002b. Report of the ICCAT Workshop on environment and tuna recruitment (Madrid, Spain, May 7-12, 2001). *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 54: 895-952.
- ICCAT. 2003a. Report of the 2002 Atlantic Bluefin Tuna Stock Assessment Session. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 55: 710-937.
- ICCAT. 2003b. Report of the Sixth GFCM-ICCAT Meeting on Stocks of Large Pelagic Fishes in the Mediterranean. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 55: 1-84.
- ICCAT. 2005. Report of the 2004 data exploratory meeting for the East Atlantic and Mediterranean bluefin tuna. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 58: 662-699.
- ICCAT. 2007. Report of the 2006 Atlantic Bluefin Tuna Stock Assessment Session. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 64: 652-880.
- ICCAT. 2008. Statistical Bulletin Vol. 37. 194 pp.
- INAGAKE, D., H. Yamada, K. Segawa, M. Okazaki, A. Nitta and T. Itoh. 2001. Migration of young bluefin tuna, *Thunnus orientalis* Temminck et Schlegel, through archival tagging experiments and its relation with oceanographic conditions in the Western North Pacific. *Bulletin of Natural Resource Institut of the Far Seas Fisheries* 38: 53-81.
- KARAKULAK, S., I. Oray, A. Corriero, A. Aprea, D. Spedicato, D. Zubani, N. Santamaria et al. 2004. First information on the reproductive biology of the bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the eastern Mediterranean. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 56: 1158-1162.
- KELL, L. T., D. Die, V. Restrepo, J.-M. Fromentin, V. Ortiz de Zarate and P. Pallares. 2003. An evaluation of management strategies for Atlantic tuna stocks. *Scientia Marina* 67: 53-370.
- LABELLE, M., T. Hoch, B. Liorzou and J. L. Bigot. 1997. Indices of bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus*) abundance derived from sale records of French purse seine catches in the Mediterranean Sea. *Aquatic Living Resources* 10: 329-342.
- LAURS, R. M., P. C. Fiedler and D. R. Montgomery. 1984. Albacore tuna catch distributions relative to environmental features observed from satellites. *Deep Sea Research* 31: 1085-1099.
- LEHODEY, P., M. Bertignac, J. Hampton, A. Lewis and J. Picaut. 1997. El Nino Southern Oscillation and tuna in the western Pacific. *Nature* 389: 715-718.
- LUTCAGE, M., R. W. Brill, G. B. Skomal, B. C. Chase and P. W. Howey. 1999. Results of pop-up satellite tagging of spawning size class fish in the Gulf of Maine: do North Atlantic bluefin tuna spawn in the mid-Atlantic? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 56: 173-177.

- LUTCAVAGE, M. E., R. W. Brill, G. B. Skomal, B. C. Chase, J. L. Goldstein and J. Tutein. 2000. Tracking adult North Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the northwestern Atlantic using ultrasonic telemetry. *Marine Biology* 137: 347-358.
- LUTCAVAGE, M. E., Brill, R. W., Porter, J. M. *et al.* (2001) Summary of the pop-up satellite tagging of giant bluefin tuna in the joint US-Canada program, Gulf of Maine and Canadian Atlantic. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 52: 759-770.
- MARSAC, F. 1999. Changements hydroclimatiques observés dans l'Atlantique depuis les années 50 et impacts sur quelques stocks de thons et leur exploitation. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 49: 346-370.
- MARTEINSDOTTIR, G. and G. A. Begg. 2002. Essential relationships incorporating the influence of age, size and condition on variables required for estimation of reproductive potential in Atlantic cod *Gadus morhua*. *Marine Ecology Progress Series* 235: 235-256.
- MATHER, F. J., J. M. Mason Jr and A. Jones. 1995. Historical document: life history and fisheries of Atlantic bluefin tuna, Pages 165 pp. Miami, NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-370.
- MEDINA, A., F. J. Abascal, C. Megina and A. García. 2002. Stereological assessment of the reproductive status of female Atlantic northern bluefin tuna during migration to Mediterranean spawning grounds through the Strait of Gibraltar. *Journal of Fish Biology* 60: 203-217.
- MEYER-WAARDEN, P. F. 1959. Relation between the tuna populations of the Atlantic, Mediterranean and North Seas. *Proceedings of the general Fisheries Council of the Mediterranean* 5: 197-202.
- MUSYL, M. K., R. W. Brill, C. H. Boggs, D. S. Curran, T. K. Kazama and M. P. Seki. 2003. Vertical movements of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) associated with islands, buoys, and seamounts near the main Hawaiian Islands from archival tagging data. *Fisheries Oceanography* 12: 152-169.
- NISHIKAWA, Y., M. Honma, S. Ueyanagi and S. Kikawa. 1985. Average distribution of larvae of oceanic species of scombroid species, 1956 - 1981. *Far Seas Fisheries Research Laboratory Serie S* 12:99 pp.
- NORTARBARTOLO DI SCIARA, G. 1987. Killer whale, *Orcinus orca*, in the Mediterranean Sea. *Marine Mammal Science* 3: 356-360.
- ORTIZ DE ZARATE, V. and J. L. Cort. 1986. Stomach contents study of immature bluefin tuna in the Bay of Biscay. *ICES-CM H*: 26:10 pp.
- PARRACK, M. and P. Phares (1979) Aspects of the growth of Atlantic bluefin tuna determined from markrecapture data. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers*, 8: 356-366.
- PAVESI, P. 1889, L'industria del tonno. Roma, Relatione alla commissione reale per le tonnare, Ministero di Agricoltura, Industria e Commercio.
- PICINETTI, C. and G. Piccinetti Manfrin. 1993. Distribution des larves de thonidés en Méditerranée. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 40: 164-172.
- PLINE, I. a. Ith A.C., *Histoire Naturelle*. Livre IX. Paris, Les Belles Lettres.
- PORCH, C. E. 2005. The sustainability of Western Atlantic bluefin tuna: A warm blooded fish in a hot blooded fishery. *Bulletin of Marine Science* 76: 363-384.
- PORCH, C. E., S. C. Turner and J. E. Powers. 2001. Virtual population analyses of Atlantic bluefin tuna with alternative models of transatlantic migration: 1970-1997. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 52: 1022-1045.
- POWERS, J. E. and J. Cramer. 1996. An exploration of the nature of Atlantic bluefin tuna mixing. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 45: 173-181.
- POWERS, J. E. and Porch, C. E. (2004). Approaches to developing management procedures which incorporate mixing. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 56: 1144-1152.
- PUJOLAR, J. M. and C. Pla. 2000. Genetic differentiation between north-west Atlantic and Mediterranean samples of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) using isozyme analysis. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 51: 882 - 891.
- PUSINERI, C., C. Ravier and J.-M. Fromentin. 2002. Retrospective analysis of the bluefin tuna Nordic fisheries data. *Collect. Vol. Sci. Pap, ICCAT*, 54: 517-526.
- RAVIER, C. and J.-M. Fromentin. 2001. Long-term fluctuations in the Eastern Atlantic and Mediterranean bluefin tuna population. *ICES Journal of Marine Science* 58: 1299-1317.

- RAVIER, C. and J.-M. Fromentin. 2002. Eastern Atlantic bluefin tuna: what we learnt from historical time-series of trap catches. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 54: 507-516.
- RAVIER, C. and J.-M. Fromentin. 2004. Are the long-term fluctuations in Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) population related to environmental changes? Fisheries Oceanography 13: 145-160.
- RODRIGUEZ-RODA, J. 1964. Biología del Atun, *Thunnus thynnus* (L.), de la costa sudatlantica de España. Investigacion Pesqua 25: 33-146.
- RODRIGUEZ-RODA, J. 1967. Fecundidad del atun, *Thunnus thynnus* (L.), de la costa sudatlantica de España. Investigacion pesquera 31: 35-52.
- ROOKER, J. R. and D. H. Secor. 2004. Stock structure and mixing of Atlantic bluefin tuna: Evidence from stable d13C and d18O isotopes in otoliths. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 56: 1115-1120.
- ROOKER, J. R., D. H. Secor, V. S. Zdanowicz, G. De Metrio and L. Orsi-Relini. 2003. Identification of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) stocks from putative nurseries using otolith chemistry. Fisheries Oceanography 12: 75-84.
- ROOKER, J. R., D. H. Secor, V. S. Zdanowicz, G. De Metrio, L. Orsi Relini, M. Deflorio, G. Palandri *et al.* 2002. Otolith elemental fingerprints of Atlantic bluefin tuna from Eastern and Western nurseries. Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT.
- ROULE, L. 1917. Etude sur les aires de ponte et les déplacements périodiques du thon (*Orcynus thynnus* L.) dans la Méditerranée occidentale. Annales de l'Institut Océanographique 7: 1-26.
- ROYER, F., J.-M. Fromentin and P. Gaspar. 2004. The association between bluefin tuna schools and oceanic features in the Western Mediterranean Sea. Marine Ecology Progress Series 269: 249-263.
- SARA, R. 1969. La pesca del tonno in Tirreno nel 1969. Bollettino di Pesca, Piscicoltura e Idrobiologia, Roma 24: 217-243.
- SCHAEFER, K. M. 2001. Reproductive biology of tunas, Pages 225-270 in Block, B. A. and E. D. Stevens, eds. Tuna. Physiology, ecology, and evolution. San Diego, Academic Press.
- SCHICK, R. S., J. Goldstein and M. E. Lutcavage. 2004. Bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) distribution in relation to sea surface temperature fronts in the Gulf of Maine (1994-96). Fisheries Oceanography 13: 225-238.
- SELLA, M. 1929. Migrazioni e habitat del tonno (*Thunnus thynnus*, L.) studiati col metodo degli ami, con osservazioni su l'accrescimento, sul regime delle tonnare ecc. Memoria R. Comitato Talassografico Italiano Memoria 156:511-542.
- SUSCA, V., A. Corriero, M. Deflorio, C. R. Bridges and G. De Metrio. 2001. New results on the reproductive biology of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Mediterranean. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 52:7 45-751.
- TIEWS, K. 1957. Biologische untersuchungen am roten thun (*Thunnus thynnus* L.) in der Nordsee. Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission Fur Meeresforschung, Stuttgart 14: 192-220.
- TIEWS, K. 1963. An attempt to estimate the rate of transatlantic exchange of large bluefin tuna from German tuna catches by means of the feeding condition factor K. Int. Coun. Explor. Sea. Ann. Biol. 19: 183-184.
- TIEWS, K. 1978. On the disappearance of bluefin tuna in the North Sea and its ecological implications for herring and mackerel. Rapport et Procès-verbaux des Réunions du Conseil international de l'Exploration de la Mer 172: 301-309.
- TURNER, S. C., V. R. Restrepo and A. M. Eklund. 1991. A review of the growth rate of West Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus*. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 35: 271-293.
- TURNER, S. C. and V. R. Restrepo. 1994. A review of the growth rate of West Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, estimated from marked and recaptured fish. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 42: 170-172.
- UOTANI, I., T. Saito, K. Hiranuma and Y. Nishikawa. 1990. Feeding habit of bluefin tuna *Thunnus thynnus* larvae in the western North Pacific Ocean. Bulletin of the Japanese Society of Science and Fisheries 56: 713-717.
- VETTER, E. F. 1987. Estimation of natural mortality in fish stocks: a review. Fisheries Bulletin 86:25-43.
- VIÑAS, J., C. Pla, M. El Tawil, A. Hattour, A. F. Farrugia and J. M. de la Serna. 2003. Mitochondrial genetic characterization of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) from three Mediterranean (Libya, Malta, Tunisia); and one Atlantic locations (Gulf of Cadiz). Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 55:1282-1288.

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