



热带中西太平洋大眼金枪鱼的繁殖生物学特性

张健^{1,2,3,4}, 刘文俊¹, 王佚兮¹, 王啸⁵, 石建高⁶, 叶旭昌^{1,2,3,4*}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 上海海洋大学, 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;

3. 上海海洋大学, 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306;

4. 上海海洋大学, 农业农村部大洋渔业开发重点实验室, 上海 201306;

5. 上海开创远洋渔业有限公司, 上海 200082;

6. 中国水产科学研究院东海水产研究所, 上海 200090)

摘要: 利用漂流金枪鱼延绳钓作业方式, 于2018年5月—2019年3月对热带中西太平洋海域(WCPO, 2°03'~11°17'S, 163°14'~173°35'E)的大眼金枪鱼进行了取样, 对其中886尾进行了繁殖生物学测定。使用广义线性模型(GLM)和多元有序Logistic回归模型, 结合圆形统计方法, 分析个体叉长等生物因素、渔获水深和月度等时空因素对繁殖生物学参数的影响。结果显示, 雄性和雌性平均叉长分别为(132.2±19.1) cm和(125.4±16.8) cm。取样群体中, 雌雄比为0.54±0.74, 且叉长与雌雄比具有负相关($r=-0.263$, $P=0.016$), 叉长大于140 cm后, 雄性占主导。GLM模型结果显示, 性腺指数(GSI)与叉长之间存在显著的二次方关系, 即个体GSI随着叉长增加, 当雄性和雌性叉长分别达到130~140 cm和140~150 cm后, GSI随叉长下降。基于圆形统计发现, 月度对个体GSI具有显著影响, 其中雄性GSI上半年较下半年高(正弦显著, $P<0.001$), 而雌性GSI年末和年初高于年中(余弦显著, $P=0.021$)。有序多元Logistic模型结果显示, 性腺成熟度随叉长显著增加($P<0.001$), 雄性性腺成熟度在5—7月较高(余弦显著, $P=0.004$)。此外, 栖息水层对雄性个体的性腺成熟度具有显著的影响(正相关, $P<0.001$)。雄性和雌性个体50%性成熟叉长分别为(96.13±1.24) cm和(104.93±2.60) cm。研究结果可为更好地了解热带WCPO大眼金枪鱼的繁殖生物学特征、科学养护热带WCPO大眼金枪鱼资源提供参考。

关键词: 大眼金枪鱼; 繁殖生物学; 圆形统计; 多元有序Logistic模型; 热带中西太平洋
中图分类号: S 932.4 **文献标志码:** A

作为高度洄游的大洋性中上层鱼类, 大眼金枪鱼(*Thunnus obesus*)广泛分布于大西洋、印度洋和太平洋的热带、亚热带以及温带海域^[1], 是大洋性渔业的重要捕捞对象。当前中西太平洋(Western and Central Pacific Ocean, WCPO)大眼金枪鱼年渔获量约15万t, 占太平洋海域总产量的60%^[2], 该种群被认为长期处于过度捕捞状态, 是

中西太平洋渔业管理委员会(Western and Central Pacific Fisheries Commission, WCPFC)等金枪鱼区域性渔业管理组织(tuna Regional Fisheries Management Organization, tRFMO)的重点养护与管理的目标种群之一^[3]。在过去的数十年中, WCPFC等组织通过采纳并实施基于生态系统的渔业管理措施(Ecosystem-based Fisheries Management, EBFM)降

收稿日期: 2021-10-29 修回日期: 2022-03-19

资助项目: 国家自然科学基金(31001138); 国家重点研发计划(2020YFD0900803)

第一作者: 张健(照片), 从事生态型渔业研究, E-mail: j-zhang@shou.edu.cn

通信作者: 叶旭昌, 从事生态型渔业研究, E-mail: xcye@shou.edu.cn



低渔业对种群资源和生态系统的影响^[4-6]。最近的资源评估结果显示, WCPO 大眼金枪鱼资源的开发状态不再处于过度捕捞状态^[7], 但这一变化是由对大眼金枪鱼生物学理解的变化所引起, 而不是管理改革的结果^[8]。

种群生产力是渔业可持续管理的支柱^[9], 种群的繁殖、生长和死亡等生物学是决定种群再生能力的最重要因素之一。对金枪鱼种群生物学的精确了解是进行资源合理评估、制定合理的种群开发策略和负责任渔业管理的关键^[10]。虽然从 20 世纪 80 年代开始, 国内外学者已对不同海域大眼金枪鱼的繁殖生物学特性开展了系列研究, 内容涉及性比^[11]、性腺发育^[12-13]、繁殖季节^[14-15]、性成熟叉长^[16]、产卵场时空分布^[17-18]、繁殖力^[13, 19-20]以及繁殖频率^[17, 21]等, 但相比黄鳍金枪鱼 (*T. albacares*) 等, 大眼金枪鱼在繁殖生物学方面可用的科学信息仍然非常有限^[10]。此外, 金枪鱼产卵行为和繁殖模式等受环境温度等因素影响, 大眼金枪鱼的产卵活动主要发生在热带赤道海域且全年连续进行^[21], 并认为东太平洋 (Eastern Pacific Ocean, EPO) 是最大繁殖潜力海域, 而有关热带 WCPO 大眼金枪鱼繁殖生物学信息仍待补充, 支撑 EBFM 措施实施的科学信息仍然有限^[22-23]。

本研究以 2018 年 5 月—2019 年 3 月热带 WCPO 金枪鱼延绳钓渔船捕获的大眼金枪鱼生物学数据, 分析渔获群体性比、性腺指数、性成熟等级等繁殖生物学特性, 并探究其与月度、水深

等时空因素之间的关系, 为今后深入了解热带 WCPO 大眼金枪鱼繁殖生物学特性及其时空变动规律, 进一步开展大眼金枪鱼的生物学、种群结构和资源评估等研究提供参考, 为养护和合理利用该资源提供依据。

1 材料与方法

1.1 调查渔船及渔具

海上调查渔船为上海蒂尔远洋渔业有限公司的“沪渔 927”超低温金枪鱼延绳钓渔船, 该船全长 49.9 m, 总吨位 560 t。

对大眼金枪鱼的采样符合 WCPFC 等组织对渔具和渔法的管理要求。使用漂流延绳钓进行作业, 干线间距 1200 m, 干线间隔 40 m 钩挂支线 (两浮标间共 29 条支线), 浮标绳长 35.0 m, 支线长 25.0 m。使用鲐 (*Pneumatophorus japonicus*) 和沙丁鱼 (*Sardina* spp.) 作为诱饵。调查船投钩时船速保持 7.5 kn 左右, 干线投绳速度约 6.0 m/s。

1.2 调查时间和范围

从 2018 年 5 月—2019 年 3 月, 对热带 WCPO 公海海域 (2°03'~11°17'S, 163°14'~173°35'E, 开展了为期 267 d (有效采样天数 244 d) 的连续作业, 每日投钩的数量为 (2684±290) 钩, 投钩时间为每日 4—11 时, 起钩时间为 12 时至翌日 3 时 (图 1)。

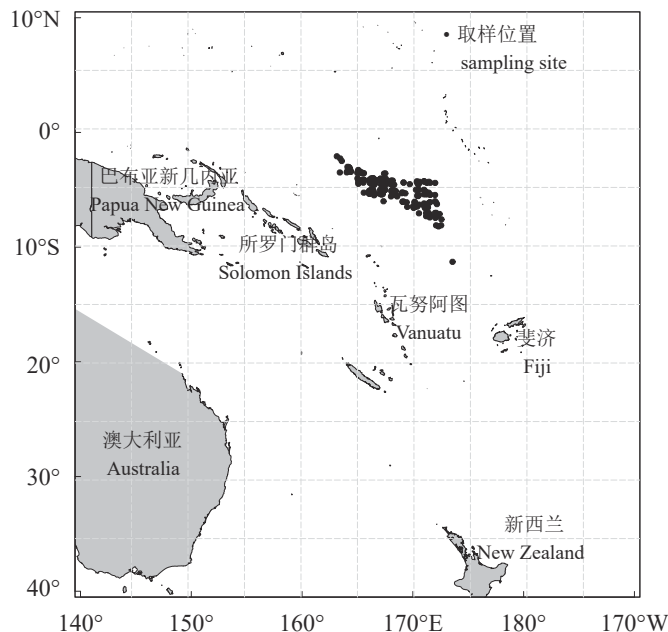


图 1 数据采集作业位置

Fig. 1 The locations of sampling sites

作业过程, 在干线的 29 条支线中的第 1 (最浅)、5、11 和 15 (最深) 支线的钩钩位置钩挂温深仪 (型号: DST centi-TD), 对钩钩作业深度和温度进行实测。基于悬链线理论、结合钩钩实测水深估算其他各支线钩钩的作业深度。由于钩钩深度随浸泡时间发生变化, 本研究中采用钩钩完沉降后整个浸泡时间内的平均水深作为渔获水深。

1.3 生物学指标及分析

生物学参数测定 对调查渔船所捕获的大眼金枪鱼全部取样, 并逐尾进行观察和测量, 记录生物种类、捕获时间、浮标号、钩位、渔获活跃程度等信息, 并测量性别、体重 (去鳃、去尾和去内脏后)、叉长、性腺重量和性腺成熟度等级等个体生物学信息, 其中性腺成熟度判定依据参考《海洋调查规范》^[24], 分为 6 级, 即 0~5 级。

按 10 cm 为一个叉长组统计大眼金枪鱼各叉长组渔获数量 (雌性 N_f 与雄性 N_m), 并使用雌雄比 k 作为性比指标:

$$k = \frac{N_f}{N_m} \times 100\% \quad (1)$$

称重个体性腺重量, 并计算个体性腺指数 (GSI, 即性腺重量占体重的比例, 是衡量鱼类性腺成熟度的指标之一)^[15, 25]:

$$\text{GSI} = \text{GW}/\text{FL}^3 \times 10^4 \quad (2)$$

式中, GW 为性腺湿重 (g), FL 为叉长 (cm)。

对于不同性别的取样大眼金枪鱼, 将性腺成熟等级呈 3 级及以上的个体记为成熟^[21, 24]。使用 Logistic 曲线表示个体达到性成熟的概率 P_L (二项分布)^[26]:

$$P_L = \exp(a+b \cdot \text{FL}) / [1 + \exp(a+b \cdot \text{FL})] \quad (3)$$

式中, a 和 b 为 Logistic 曲线参数。50% 性成熟叉长 FL_{50} (即个体有 50% 概率达到性成熟对应的叉长) 公式为:

$$\text{FL}_{50} = -a/b \quad (4)$$

利用广义线性模型 (GLM, logit 分布) 拟合 Logistic 曲线获得曲线参数 a 和 b , 结合 Delta 方法估算 FL_{50} 标准差, 使用 R 语言 “lme4” 包的 glmer 函数实现 GLM 模型拟合。

与相关因素的关系 使用 GLM 探索 GSI 和生物因素与时空因素的关系, 由于月度对生物

学的影响具有周期循环变化特性, 采用圆形统计方法^[27-28]对月度进行量化, 建立模型如下:

$$\ln(\text{GSI} + 1) \sim \alpha_0 + \alpha_1 \cdot \text{FL} + \alpha_2 \cdot \text{FL}^2 + \alpha_3 \cdot \sin(\omega t) + \alpha_4 \cdot \cos(\omega t) \quad (5)$$

式中, α_0 表示模型截距, α_1 和 α_2 表示叉长和叉长平方的回归系数; $\alpha_3 \cdot \sin(\omega t) + \alpha_4 \cdot \cos(\omega t)$ 表示月度对 GSI 的周期影响, 其中 t 表示月份, ω 表示角频率, 且

$$\omega = 2\pi/12 \quad (6)$$

性成熟等级是通过目视方法鉴定获得, 属于典型的有序分类变量, 因此采用多元有序 Logistic 回归模型^[29]分析不同时空因素、生物因素对性成熟等级的影响, 建立回归模型如下:

$$\text{logit}[P(Y \leq i)] \sim \beta_{0j} + \beta_1 \cdot \text{FL} + \beta_2 \cdot D + \beta_3 \cdot \sin(\omega t) + \beta_4 \cdot \cos(\omega t) \quad (7)$$

式中, Y 表示取样个体的成熟度等级; i 表示响应变量类别个数; β_{0j} 表示模型截距, 且 $j=i-1$; β_1 、 β_2 分别表示叉长 (FL) 和渔获水深 (D) 的回归系数; $\beta_3 \cdot \sin(\omega t) + \beta_4 \cdot \cos(\omega t)$ 表示月度对响应变量的周期影响。

使用 R 语言中 “lme4” 包的 glmer 函数实现 GLM 模型 (公式 5) 的拟合, 使用 “MASS” 包的 polr 函数实现多元有序 Logistic 模型 (公式 7) 的拟合。

2 结果

海上调查共获得大眼金枪鱼样本 1040 尾, 进行繁殖生物学参数测定的 886 尾大眼金枪鱼中, 雄性 569 尾、雌性 308 尾、无法鉴定性别 9 尾。

2.1 叉长分布及与体重的关系

取样的大眼金枪鱼群体中, 雄性叉长范围为 81~195 cm, 平均叉长 (132.2±19.1) cm, 优势叉长范围 110~160 cm; 雌性个体叉长范围为 81~180 cm, 平均叉长 (125.4±16.8) cm, 优势叉长范围 110~140 cm, 不同性别群体的叉长分布如图 2 所示。 t 检验结果表明, 雄性大眼金枪鱼与雌雄大眼金枪鱼的叉长均值存在显著差异 ($P < 0.05$)。

不同性别的个体叉长与加工重量的分布如图 3 所示, 雄性和雌性个体叉长 (FL) 与加工重量 (W) 的关系分别为 $W = 4.028 \times 10^{-5} \text{FL}^{2.805}$ ($R^2 = 0.946$) 和 $W = 5.612 \times 10^{-5} \text{FL}^{2.733}$ ($R^2 = 0.930$)。协方差分析 (ANCOVA) 检验结果表明, 雌雄个体间叉长和体重关系存在

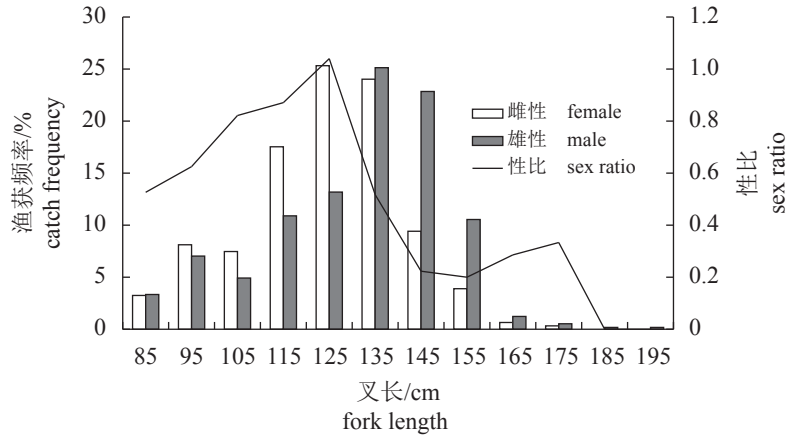


图2 大眼金枪鱼的叉长分布频率和性比

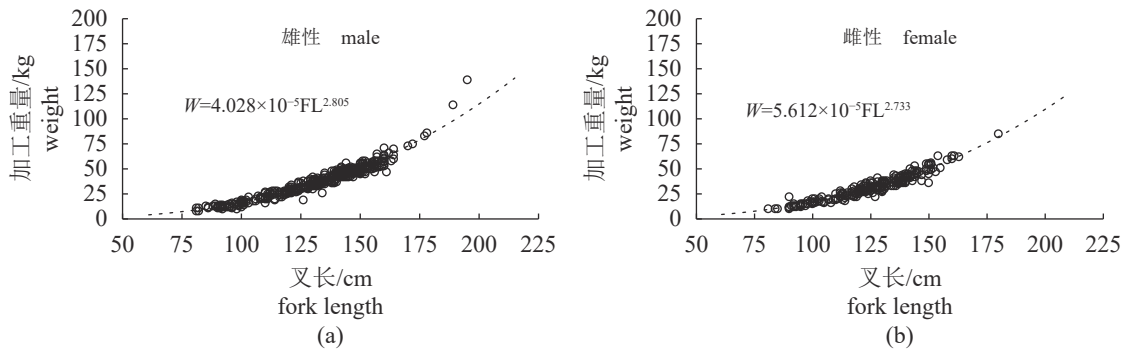
Fig. 2 Fork length frequency and sex ratio of sampled *T. obesus*

图3 大眼金枪鱼叉长与加工重量的关系

Fig. 3 Relationship between fork length and processed weight of *T. obesus*

显著差异 ($P < 0.01$)。

2.2 性比

对于能鉴定出性别的大眼金枪鱼群体, 雌雄比为 0.54 ± 0.74 (图2), 且雌雄占比相同的假设 ($H_0: k=1$) 不能被接受 (独立样本 t 检验, $P < 0.001$)。从性比随叉长的分布来看, 100~130 cm 叉长组中雌雄比接近 1; 当叉长大于 140 cm 时, 雌雄比随叉长迅速下降, 表示叉长大于 140 cm 时, 雄性占渔获群体主导。皮尔逊相关性分析结果表明, 个体叉长对性比具有极显著影响 ($r = -0.263$, $P = 0.016$); 月度对性比的影响不显著 ($P = 0.877$)。

2.3 性腺发育

性腺指数与性腺成熟度 本次调查捕获的大眼金枪鱼雄性个体 GSI 范围为雄性 0.05~3.10 (1.02 ± 0.52)、雌性 0.19~7.87 (2.61 ± 1.81) (图4-a, b), GSI 总体上呈中间 (叉长 110~150 cm) 较大的趋势 (图4-c, d)。

利用 GLM 模型拟合叉长和月份等因素对不

同性别的大眼金枪鱼 GSI 的影响 (公式 5), 结果表明, 不同性别个体的 GSI 存在显著差异, 即雌性 GSI 显著大于雄性 (表1)。GSI 与叉长之间具有显著的 2 次方关系 (图4-a, b 中曲线, 叉长平方的拟合 P 值 < 0.001), 即 GSI 在一定发育阶段随叉长迅速增加, 但当个体生长到一定阶段 (雄性叉长 130~140 cm、雌性叉长 140~150 cm) 后 GSI 出现明显下降趋势, 表明个体在这一阶段处于已排卵 (或排精) 的生殖阶段。雄性大眼金枪鱼 GSI 与月度的正弦 (sin) 存在显著的线性关系, 这表明上半年雄性 GSI 较下半年高 (图4-c 曲线); 雌性 GSI 与月度的余弦 (cos) 存在显著的线性关系, 表明年末和年初时个体 GSI 较年中高 (图4-d 曲线)。

性腺成熟度 大眼金枪鱼个体的高性腺成熟度占比随着叉长逐渐增加 (图5-a, b)。虽然性腺成熟度随月份的分布 (雄性: 图5-c 和雌性图5-d) 趋势不明显, 但可以看出, 雄性在 10—12 月时性腺成熟度较其他月份低, 而雌性个体在 7—12 月时性腺成熟度较高的趋势较为明显。从性腺成熟

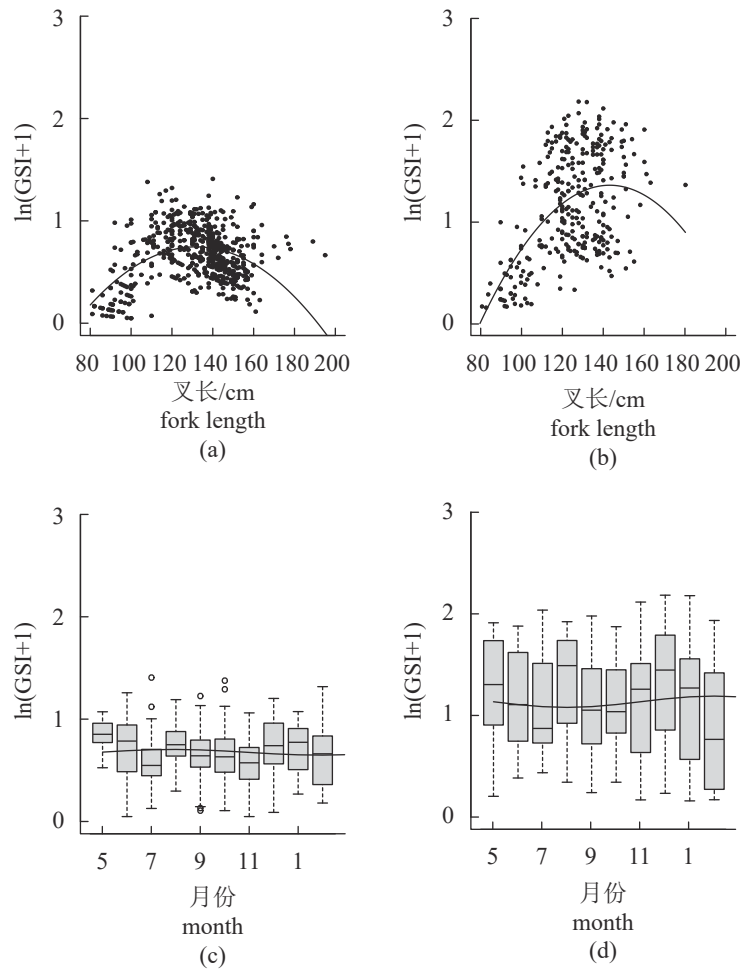


图 4 GSI 随叉长和月度的关系

(a) 雄性, 叉长; (b) 雌性, 叉长; (c) 雄性, 月度; (d) 雌性, 月度。

Fig. 4 Distribution of GSI for fork length and month

(a) male, fork length; (b) female, fork length; (c) male, month; (d) female, month

表 1 GSI 与生物、时空因素关系的 GLM 拟合结果

Tab. 1 Outputs of GLM fitting for GSI with biological and temporal factors

	回归系数 coefficients	期望值 estimate	标准误 SE	t值 t value	P值 P value	
雄性 male	截距 intercept α_0	-3.114	0.3109	-10.02	<0.001	
	叉长 FL α_1	0.5867	0.0494	11.866	<0.001	
	叉长平方 FL ² α_2	-0.0221	0.0019	-11.403	<0.001	
	月度 month	sin α_3	0.0720	0.0186	3.874	<0.001
		cos α_4	0.0046	0.0137	0.335	0.738
雌性 female	截距 intercept α_0	-6.1992	0.9700	-6.391	<0.001	
	叉长 FL α_1	1.0649	0.1588	6.705	<0.001	
	叉长平方 FL ² α_2	-0.0373	0.0064	-5.795	<0.001	
	月度 month	sin α_3	0.0817	0.0471	1.737	0.084
		cos α_4	0.0770	0.0333	2.314	0.021

度随渔获水深的分布来看, 雄性个体的性成熟等级随着渔获水深的增加有所增加(图 5-e), 但雌性

群体未出现这一趋势(图 5-f)。

使用多元有序 Logistic 回归分析性腺成熟度

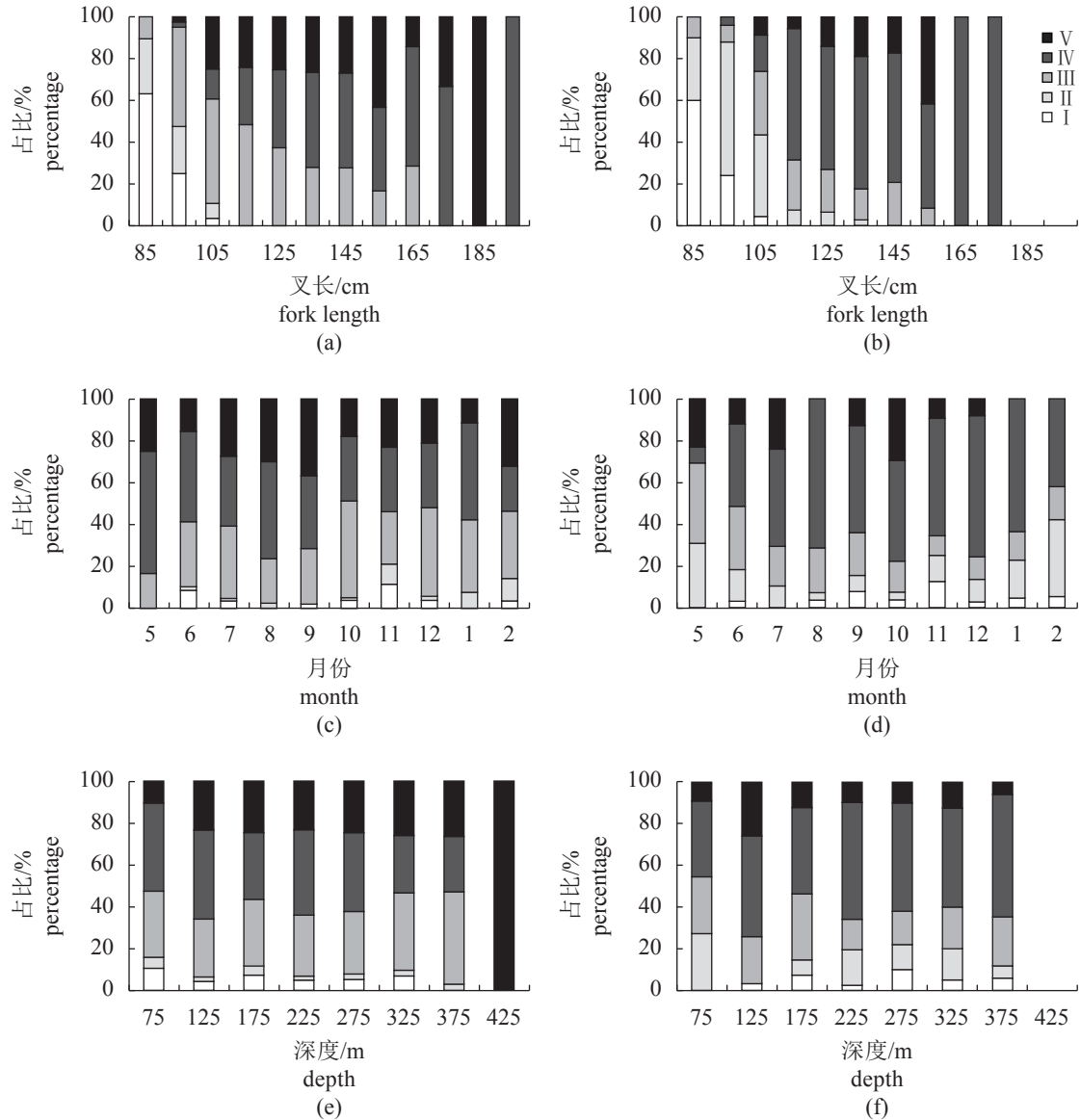


图5 不同性别的大眼金枪鱼性腺成熟度分布

(a) 雄性, 叉长; (b) 雌性, 叉长; (c) 雄性, 月份; (d) 雌性, 月份; (e) 雄性, 渔获水深; (f) 雌性, 渔获水深。

Fig. 5 Distribution of maturity grades of *T. obesus*

(a) male, fork length; (b) female, fork length; (c) male, month; (d) female month; (e) male, depth; (f) female, depth.

与上述几个因子之间的关系(公式7), 结果表明, 雄雌大眼金枪鱼性腺成熟度随着叉长显著增加 ($P < 0.001$) (表2)。雄性性腺成熟度随着渔获水深显著增加 ($P < 0.001$), 但渔获水深对雌性性腺成熟度的影响不显著 ($P = 0.195$)。月度对雄性个体的性腺成熟度具有显著影响(余弦, $P = 0.004$), 且回归系数 β_4 为负值, 表明热带WCPO雄性大眼金枪鱼性腺成熟度可能在5—7月相对较高。

2.4 性成熟叉长

使用GLM模型分析不同性别的大眼金枪鱼性成熟比例与叉长的关系, 获得性成熟曲线

(Logistic曲线), 根据拟合结果, 50%性成熟叉长(FL_{50})分别为雄性(96.13 ± 1.24) cm和雌性(104.93 ± 2.60) cm (图6)。

3 讨论

金枪鱼个体生长受海域地理位置^[30]、海洋生产力空间和时间的变化、食物供应的丰度^[31]等因素影响, 基于延绳钓获得的群体还受到渔具及对饵料的选择性等作业因素影响^[32-33], 此次调查所获热带中西太平洋大眼金枪鱼群体, 雄性叉长范围总体上与西太平洋^[13]、南太平洋^[34]延绳钓渔获

表 2 性成熟等级与影响因素的多元有序 Logistic 模型拟合结果

		回归系数 coefficients		期望值 estimate	标准误 SE	<i>t</i> 值 <i>t</i> value	<i>P</i> 值 <i>P</i> value
雄性 male	截距 intercept, β_0	I II		5.8740	0.7809	7.523	<0.001
		II III		6.5028	0.7948	8.182	<0.001
		III IV		9.3033	0.8806	10.564	<0.001
		IV V		11.2100	0.9171	12.223	<0.001
	叉长 FL, β_1		0.0680	0.0061	11.220	<0.001	
	渔获水深 D , β_2		0.3501	0.1154	3.033	<0.001	
	月度 month	$\sin \beta_3$	0.1017	0.1759	0.578	0.282	
	$\cos \beta_4$	-0.3522	0.1339	-2.631	0.004		
雌性 female	截距 intercept, β_0	I II		7.0057	1.1519	6.082	<0.001
		II III		8.7785	1.2085	7.264	<0.001
		III IV		10.4298	1.2751	8.180	<0.001
		IV V		13.6516	1.3833	9.869	<0.001
	叉长 FL, β_1		0.0905	0.0098	9.235	<0.001	
	渔获水深 D , β_2		-0.1419	0.1650	-0.860	0.195	
	月度 month	$\sin \beta_3$	-0.1668	0.2424	-0.688	0.246	
	$\cos \beta_4$	0.1337	0.1898	0.705	0.241		

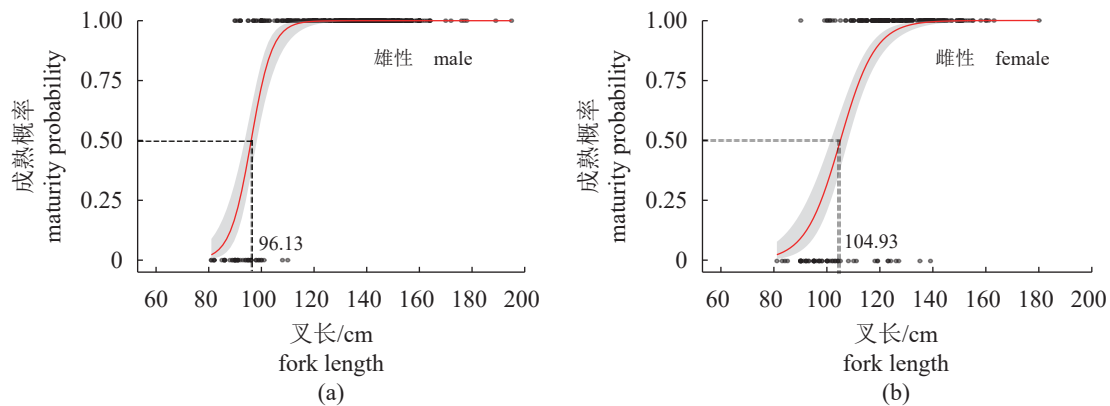


图 6 大眼金枪鱼成熟曲线

Fig. 6 Maturity curve of *T. obesus*

群体基本一致, 略低于东太平洋^[12, 35]渔获群体。金枪鱼种群性比与地理、季节与繁殖活动息息相关^[13], 大多数金枪鱼种类都存在雄性占比随个体尺寸增加的现象^[11, 13-14]。此次调查发现, 大眼金枪鱼叉长对雌雄比具有显著负相关关系 ($r=-0.263$, $P=0.016$), 当个体叉长大于 140 cm 时, 雄性个体逐渐占渔获群体主导, 这一现象在西印度洋^[14]、东印度洋^[36]、西太平洋^[13, 18]、东太平洋^[11]和北太平洋^[37]的相关研究中也提及。Kume 等^[11]将这一现象归因于不同性别的个体自然死亡率和生长之间的性别差异以及对延绳钓的可捕性和易捕性差异等, 而 Sun 等^[13]和 Schaefer^[10]则认为主要是

因为性别间自然死亡率差异所引起, Schaefer 等^[21]认为大眼金枪鱼种群中可能存在雄性比例较高或者成熟雌性存在时雄性比例较高的独立群体, 以及雌雄个体在垂直分布行为上存在差异引起渔获群体性比差异。虽然引起大眼金枪鱼群体性比差异的原因尚不明确, 但资源评估时应考虑种群结构和性比差异, 忽略性别差异的模型可能会对评估结果带来偏差^[38]。

性腺指数和成熟度等级是估计鱼类种群繁殖能力和模式的重要参数^[12]。叉长较大的鱼种通常具备长势良好的性腺^[39], 在性腺成熟过程中, 性腺生长速率大于叉长生长速率^[40-41], 进而导致性

腺指数随叉长的增长而增加。陈丽雯等^[42]和翟天晨等^[34]在南太平洋、管卫兵等^[43]在东太平洋对金枪鱼生殖特性的研究中发现了个体 GSI 随叉长增大呈增大的趋势, 但大多使用定性的方法描述二者之间的关系。此次研究基于 GLM 模型, 首次使用 2 次方关系拟合 GSI 与叉长之间的关系(结果具有显著性), 表明中西太平洋大眼金枪鱼个体发育过程中 GSI 先随叉长快速增加, 到达一定叉长后 GSI 明显下降, 这也间接表明雄性 130~140 cm 和雌性 140~150 cm 叉长范围为产卵活跃群体, 而当群体产卵活动结束后, 性腺进入了新一轮的发育循环。

鱼类的性腺成熟度是典型的有序分类生物学指标, 如何将此类指标(包括个体胃饱含度等)作为预测变量或响应变量进行分析, 一直是生物统计中的一个难题。Yuen^[19]在赤道太平洋、Farley 等^[44]在中西太平洋、Schaefer 等^[21]在中东太平洋对大眼金枪鱼的性腺发育的研究中, 将大眼金枪鱼的性腺成熟度作为分类变量, 分析成熟度等级和个体发育、时间的关系, 但这种方法只考虑了不同性腺成熟度等级之间的差异, 而忽略了性腺成熟度等级之间有序特性。此次热带 WCPO 大眼金枪鱼繁殖生物学特性分析中, 首次采用多元有序 Logistic 回归模型定量分析个体性腺成熟度与相关因素之间的关系, 可为今后此类分类变量的处理和分析提供技术借鉴。

多元有序 Logistic 回归分析表明, 大眼金枪鱼随着个体发育、叉长增加, 高性腺成熟度等级所占比例也随之增大, 这与 Matsumoto 等^[45]和陈锦淘等^[46]在大西洋、翟天晨等^[34]在南太平洋的相关研究结论相一致。产生这一现象的原因可能是海域食物环境丰富^[47], 使金枪鱼进入正的脂质平衡, 为个体生长提供正面支持, 较大个体的能量储存促进了新陈代谢与其性腺的发育^[48], 以往研究也发现了摄食活动与金枪鱼的繁殖活动存在正相关关系^[49]。

WCPO 作为稳定的栖息地, 为大眼金枪鱼提供了良好的繁殖环境, 雌性群体呈现出全年产卵的繁殖模式^[10]。WCPO 较高的水域温度和相对稳定的海洋环境使得金枪鱼独立于季节进行繁殖^[49]。大眼金枪鱼因具有不确定的繁殖力、或受季风天气影响, 而产生季节性多次繁殖活动。Hisada^[50]认为, 特定的海洋温度是导致金枪鱼繁殖和性成熟的关键因素, 而 24 °C 等温线的移动使其适宜

繁殖的栖息范围扩大, 生殖节律表现出季度高峰^[13]。Sun 等^[13]在西太平洋、Farley 等^[44]在中西太平洋、Zhu 等^[12]在中东太平洋分析了季节或月度对金枪鱼繁殖生物学的影响, 发现大眼金枪鱼的性成熟等级随月度变化特征明显, 但这些方法忽略了季度或月度作为变量本身存在的连续性和周期性。

圆形统计方法作为一种优于分类方差分析的统计技术, 能更准确地对海洋物种的生殖周期进行预测^[51]。基于圆形统计发现, 月度对大眼金枪鱼的 GSI 具有显著的影响, 雄性个体 GSI 上半年较高(图 4-c), 雌性个体年末和年初较高(图 4-d)。雄性 GSI 的月度变化趋势与 Zhu 等^[12]在中东太平洋的结果相一致, 但与 Nootmorn^[15]在东印度洋中的发现差异较大。雌性 GSI 的月度变化趋势与 Zhu 等^[12]在中东太平洋、翟天晨^[52]在南太平洋的研究结果相类似, 有别于 Sun 等^[13, 20]在西太平洋的发现。此外, 对于不同性别的性腺成熟等级, 研究结果反映出月度对雄性个体的成熟等级具有显著影响(余弦, $P=0.004$)。大眼金枪鱼的产卵活动分布于大西洋、印度洋和太平洋的整个赤道海域, 且具有全年分批次产卵等繁殖模式, 但此项研究中, 月度对 GSI 和性腺成熟度具有显著影响这一发现表明, 热带 WCPO 特定种群雌雄群体之间可能存在发育繁殖高峰不同步, 具有相对独立的季节性繁殖模式。雄性大眼金枪鱼在东印度洋 12—1 月和 6 月^[15]、在中东太平洋 3—11 月^[12]繁殖相对活跃, 雌性在赤道太平洋 4—9 月^[12]、西太平洋 2—9 月^[13, 20]、印度洋 5—12 月^[53]繁殖活动相对活跃, 也从侧面支撑了这一发现。

由于此次调查未能覆盖全年, 为更好地掌握热带中西太平洋大眼金枪鱼群体的繁殖季节, 将来的研究应延长作业时间。对于目测性腺所导致的误差, 未来应结合组织学检查, 提高辨别其所处时期的精确度^[54]。

大眼金枪鱼的垂直分布习性和栖息深度与个体大小有关^[55], 说明个体的繁殖生物学特性可能与栖息水层存在一定的关系。有序多元 Logistic 回归结果表明, 水深对雄性个体性腺成熟度等级具有显著影响(正相关, 回归系数 $\beta_2=0.3501$, $P<0.001$)。Hisada^[50]在热带中东太平洋地区的研究中也发现了类似的规律, 并认为表层水温高于 24 °C 的海域, 性成熟的大眼金枪鱼多栖息于大于 50 m 水深范围, 且成熟程度随着水深增加而增加。不同发育阶段的大眼金枪鱼的垂直分布机制

尚不明确, 一种可能的原因是大眼金枪鱼的眼睛含有视网膜绒膜, 其较好的视力和对低温、较大温差及低溶解氧含量的高耐受性使大眼金枪鱼能够在更大的深度范围内觅食^[55], 良好的摄食环境增加鱼体脂肪储备, 促进性腺发育^[56]。

Schaefer^[57]认为, 作为金枪鱼重要的生活史参数, 50%性成熟叉长(FL₅₀)较首次性成熟叉长等更适合作为群体性成熟指标, 而非定量方法评估金枪鱼首次性成熟尺寸会对结果产生误导^[40]。对于热带WCPO大眼金枪鱼, 此次调查结果显示, 雄性FL₅₀为(96.13±1.24)cm, 略小于雌性[FL₅₀为(104.93±2.60)cm], 类似的差异在西太平洋^[16, 58]和印度洋^[15, 59]海域也有体现。其他金枪鱼生长和发育研究中发现, 雄性比雌性更早达到性成熟, 潜在的优点在于能够提高种群繁殖成功率^[10, 15]。此外, 雄性大眼金枪鱼的性成熟曲线较雌性更为陡峭, 以25%和75%性成熟叉长之间的距离(FL₇₅-FL₂₅)作为指标, 雄性为(8.79±2.20)cm, 而雌性为(14.55±3.27)cm, 表明同一群体中雄性性腺发育在时间上较雌性可能更为集中, 生长和性腺发育趋势更加一致。Zhu等^[59]在对印度洋、大西洋的研究结果中也有所体现。目前资源评估中主要采用雌性金枪鱼的繁殖生物学参数, 未来应收集更多雄性性成熟数据, 为WCPO的大眼金枪鱼种群研究提供技术支持。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] Collette B B, Reeb C, Block B A. Systematics of the tunas and mackerels (Scombridae)[J]. *Fish Physiology*, 2001, 19: 1-33.
- [2] Western and Central Pacific Fisheries Commission. Tuna fishery yearbook 2019[R]. Pohnpei: WCPFC, 2020.
- [3] Post V, Squires D. Managing bigeye tuna in the western and central Pacific Ocean[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2020, 7: 619.
- [4] Americas M. Review of ecosystem-bycatch issues for the western and central Pacific region[R]. Tampa: WCPFC, 2002.
- [5] Morato T, Hoyle S D, Allain V, et al. Tuna longline fishing around west and central Pacific seamounts[J]. *PLoS One*, 2010, 5(12): e14453.
- [6] Juan-Jordá M J, Murua H, Arribabalaga H, et al. Report card on ecosystem-based fisheries management in tuna regional fisheries management organizations[J]. *Fish and Fisheries*, 2018, 19(2): 321-339.
- [7] Ducharme-Barth N, Vincent M, Hampton J, et al. Stock assessment of bigeye tuna in the western and central Pacific Ocean WCPFC-SC16-2020/SA-WP-03[R/OL]. (2020-08-14) [2021-06-06]. <https://meetings.wcpfc.int/node/11693>.
- [8] Ovando D, Libecap G D, Millage K D, et al. Coasean approaches to address overfishing: bigeye tuna conservation in the western and central Pacific Ocean[J]. *Marine Resource Economics*, 2021, 36(1): 91-109.
- [9] Morgan M J, Murua H, Kraus G, et al. The evaluation of reference points and stock productivity in the context of alternative indices of stock reproductive potential[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2009, 66(3): 404-414.
- [10] Schaefer K M. Reproductive biology of tunas[J]. *Fish Physiology*, 2001, 19: 225-270.
- [11] Kume S, Joseph J. Size composition, growth and sexual maturity of bigeye tuna, *Thunnus obesus* (Lowe), from the Japanese long-line fishery in the eastern Pacific Ocean[J]. *Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin*, 1966, 11(2): 45-100.
- [12] Zhu G P, Dai X J, Xu L X, et al. Reproductive biology of bigeye tuna, *Thunnus obesus*, (Scombridae) in the eastern and central tropical Pacific Ocean[J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2010, 88(3): 253-260.
- [13] Sun C L, Yeh S Z, Chang Y J, et al. Reproductive biology of female bigeye tuna *Thunnus obesus* in the western Pacific Ocean[J]. *Journal of Fish Biology*, 2013, 83(2): 250-271.
- [14] Zudaire I, Chassot E, Murua H, et al. Sex-ratio, size at maturity, spawning period and fecundity of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the western Indian Ocean[C]//Proceedings of the 18th IOTC Tropical Tuna Working Party. Victoria: IOTC, 2016: 1-21.
- [15] Nootmorn P. Reproductive biology of bigeye tuna in the eastern Indian Ocean[C]//IOTC Proceedings. Victoria: IOTC, 2004: 1-5.
- [16] Farley J H, Clear N P, Leroy B, et al. Age, growth and preliminary estimates of maturity of bigeye tuna, *Thunnus obesus*, in the Australian region[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2006, 57(7): 713-724.
- [17] Kikawa S. Studies on the spawning activity of the Pacific tunas, *Parathunnus mebachi* and *Neothunnus macropterus*, by the gonad index examination[J]. Occasional Report of the Nankai Regional Fisheries Research Laboratory, 1962, 1: 43-56.
- [18] Nikaido H, Miyabe N, Ueyanagi S. Spawning time and frequency of bigeye tuna, *Thunnus obesus*[J]. *Bulletin National Research Institute of Far Seas Fisheries*, 1995,

- 28: 47-73.
- [19] Yuen H S H. Maturity and fecundity of bigeye tuna in the Pacific[R]. Washington: US, Fish and Wildlife Service, 1955.
- [20] Sun C L, Chu S L, Yeh S Z. The reproductive biology of female bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the western Pacific WCPFC-SC2-2006/BI WP-1 [R/OL]. (2006-07-25) [2021-06-06]. <https://meetings.wcpfc.int/node/6305>.
- [21] Schaefer K M, Fuller D W, Miyabe N. Reproductive biology of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the eastern and central Pacific Ocean[J]. Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin, 2005, 23: 1-31.
- [22] Zhu J F, Dai X J, Chen Y. Species composition and diversity of pelagic fishes based on a longline fishery catch in the north Pacific Ocean[J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2011, 29(2): 261-269.
- [23] Wang J Q, Gao X D, Xu L L, *et al.* Biodiversity in the bycatch community of Chinese tuna longline fisheries in the Pacific Ocean[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 24: e01276.
- [24] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. 海洋调查规范 第 6 部分: 海洋生物调查: GB/T 12763.6-2007 [S]. 北京: 中国标准出版社, 2008: 83.
- General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration of the People's Republic of China. Specifications for oceanographic survey—Part 6: Marine biological survey: GB/T 12763.6-2007 [S]. Beijing: Standards Press of China, 2008: 83.
- [25] Miyabe N. Recent sex ratio data of the bigeye tuna caught by the Japanese long line fishery in the Atlantic[J]. *Collective Volumes of Scientific Papers ICCAT*, 2003, 55(5): 2028-2039.
- [26] Ashida H, Gosho T, Watanabe K, *et al.* Reproductive traits and seasonal variations in the spawning activity of female albacore, *Thunnus alalunga*, in the subtropical western north Pacific Ocean[J]. *Journal of Sea Research*, 2020, 160-161: 101902.
- [27] Lowry M, Williams D, Metti Y. Lunar landings—Relationship between lunar phase and catch rates for an Australian gamefish-tournament fishery[J]. *Fisheries Research*, 2007, 88(1-3): 15-23.
- [28] Batschelet E. Circular statistics in biology[M]. London: Academic Press, 1981: 371.
- [29] 高歌, 张明芝. 多分类有序反应变量 Logistic 回归及其应用[J]. *同济大学学报*, 2003, 31(10): 1237-1241.
- Gao G, Zhang M Z. Polytomous Logistic regression for ordinal response and its application[J]. *Journal of Tongji University*, 2003, 31(10): 1237-1241 (in Chinese).
- [30] Williams A J, Farley J H, Hoyle S D, *et al.* Spatial and sex-specific variation in growth of albacore tuna (*Thunnus alalunga*) across the south Pacific Ocean[J]. *PLoS One*, 2012, 7(6): e39318.
- [31] Weatherley A H, Gill H S, Casselman J M. Biology of fish growth[M]. London: Academic Press, 1987: 443.
- [32] Gilman E, Chaloupka M, Musyl M. Effects of pelagic longline hook size on species- and size-selectivity and survival[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2018, 28(2): 417-433.
- [33] Gilman E, Chaloupka M, Bach P, *et al.* Effect of pelagic longline bait type on species selectivity: a global synthesis of evidence[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2020, 30(3): 535-551.
- [34] 翟天晨, 戴小杰, 朱江峰, 等. 南太平洋雌性大眼金枪鱼性腺成熟等级研究[J]. *南方水产科学*, 2016, 12(1): 102-110.
- Zhai T C, Dai X J, Zhu J F, *et al.* Gonad maturity stage of female bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the southern Pacific Ocean[J]. *South China Fisheries Science*, 2016, 12(1): 102-110 (in Chinese).
- [35] 李鹏飞, 臧迎亮, 虞聪达. 东太平洋公海大眼金枪鱼生物学特性的初步研究[J]. *中国水运(下半月)*, 2016, 16(7): 134-136, 321.
- Li P F, Zang Y L, Yu C D. Preliminary study on the biology of bigeye tuna in the high seas of the eastern Pacific Ocean[J]. *China Water Transport*, 2016, 16(7): 134-136, 321 (in Chinese).
- [36] Anrose A, Kar A B. Some aspects of the biology of bigeye tuna (*Thunnus obesus*, Lowe 1839) in Andaman and Nicobar waters IOTC-2010-WPTT-41[R/OL]. (2013-01-01) [2021-06-06]. <https://iotc.org/sites/default/files/documents/proceedings/2010/wptt/IOTC-2010-WPTT-41.pdf>.
- [37] Kume S. Ecological studies on bigeye tuna-V. A critical review on distribution, size composition and stock structure of bigeye tuna in the north Pacific Ocean (north of 16 N)[J]. *Bulletin Far Seas Fisheries Research Laboratory*, 1969, 1: 57-75.
- [38] Tsai W P, Liu K M, Punt A E, *et al.* Assessing the potential biases of ignoring sexual dimorphism and mating mechanism in using a single-sex demographic model: the shortfin mako shark as a case study[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2015, 72(3): 793-803.
- [39] Maartens L, Booth A J. Aspects of the reproductive biology of monkfish *Lophius vomerinus* off Namibia[J]. *African Journal of Marine Science*, 2005, 27(1): 325-329.
- [40] Devlaming V, Grossman G, Chapman F. On the use of the gonosomatic index[J]. *Comparative Biochemistry*

- and Physiology-Part A: Physiology, 1982, 73(1): 31-39.
- [41] Hunter J R, Goldberg S R. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*[J]. Fishery Bulletin, 1980, 77(3): 641-652.
- [42] 陈丽雯, 戴小杰, 朱江峰, 等. 热带太平洋雌性黄鳍金枪鱼繁殖生物学研究[J]. 上海海洋大学学报, 2016, 25(2): 237-245.
- Chen L W, Dai X J, Zhu J F, et al. Reproductive biology of female yellowfin tuna (*Thunnus albacores*) in the tropical Pacific Ocean[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2016, 25(2): 237-245 (in Chinese).
- [43] 管卫兵, 王修国, 戴小杰. 东太平洋雄性大眼金枪鱼生殖特征研究[J]. 海洋湖沼通报, 2011(4): 90-99.
- Guan W B, Wang X G, Dai X J. Study on the reproductive characteristics of male big eye tuna (*Thunnus obesus*) from the east Pacific Ocean[J]. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2011(4): 90-99 (in Chinese).
- [44] Farley J, Eveson P, Krusic-Golub K, et al. Project 35: Age, growth and maturity of bigeye tuna in the western and central Pacific Ocean[R]. Rarotonga: WCPFC, 2017.
- [45] Matsumoto T, Miyabe N. Preliminary report on the maturity and spawning of bigeye tuna *Thunnus obesus* in the central Atlantic Ocean[J]. *Collective Volume of Scientific Papers ICCAT*, 2002, 54(1): 246-260.
- [46] 陈锦淘, 朱国平, 张恩迪, 等. 大西洋中部大眼金枪鱼生物学特性的研究[J]. 大连水产学院学报, 2009, 24(1): 87-91.
- Chen J T, Zhu G P, Zhang E D, et al. Biological characteristics of bigeye tuna *Thunnus obesus* in the central Atlantic Ocean[J]. *Journal of Dalian Fisheries University*, 2009, 24(1): 87-91 (in Chinese).
- [47] Moteki M, Arai M, Tsuchiya K, et al. Composition of piscine prey in the diet of large pelagic fish in the eastern tropical Pacific Ocean[J]. *Fisheries Science*, 2001, 67(6): 1063-1074.
- [48] Golet W J, Cooper A B, Campbell R, et al. Decline in condition of northern bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Gulf of Maine[J]. *Fishery Bulletin*, 2007, 105(3): 390-396.
- [49] Itano D G. The reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in Hawaiian waters and the western tropical Pacific Ocean: Project summary[R/OL]. (2020-01-01) [2021-06-06]. http://www.soest.hawaii.edu/pfrp/biology/itano/itano_yft.pdf.
- [50] Hisada K. Relationship between water temperature and maturity status of bigeye tuna caught by longline in the central and eastern tropical Pacific Ocean[J]. *Bulletin Far Seas Fisheries Research Laboratory*, 1979, 17: 159-175.
- [51] Debruyne A M H, Meeuwig J J. Detecting lunar cycles in marine ecology: periodic regression versus categorical ANOVA[J]. *Marine Ecology - Progress Series*, 2001, 214: 307-310.
- [52] 翟天晨. 南太平洋雌性大眼金枪鱼繁殖生物学研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2015.
- Zhai T C. Reproductive biology of female bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in southern Pacific Ocean[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2015 (in Chinese).
- [53] 叶振江, 王艳君, 高天翔. 印度洋东部金枪鱼延绳钓渔业研究—大眼金枪鱼(*Thunnus obesus*)的生物学特征[J]. 青岛海洋大学学报, 2003, 33(3): 343-348.
- Ye Z J, Wang Y J, Gao T X. Study on tuna longline fishery in the eastern Indian Ocean: the biology of *Thunnus obesus* captured[J]. *Journal of Ocean University of Qingdao*, 2003, 33(3): 343-348 (in Chinese).
- [54] Zudaire I, Murua H, Grande M, et al. Fecundity regulation strategy of the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the western Indian Ocean[J]. *Fisheries Research*, 2013, 138: 80-88.
- [55] Matsumoto T, Kitagawa T, Kimura S. Considerations on diving patterns of bigeye tuna *Thunnus obesus* based on archival tag data[J]. *Fisheries Science*, 2013, 79(1): 39-46.
- [56] Medina A, Abascal F J, Megina C, et al. Stereological assessment of the reproductive status of female Atlantic northern bluefin tuna during migration to Mediterranean spawning grounds through the Strait of Gibraltar[J]. *Journal of Fish Biology*, 2002, 60(1): 203-217.
- [57] Schaefer K M. Reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the eastern Pacific Ocean[J]. *Inter-American Tropical Tuna Commission*, 1998, 21(5): 201-272.
- [58] Farley J H, Clear N P, Leroy B, et al. Age and growth of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) from the eastern and western AFZ[C]/IOTC Working Party on Tropical Tunas. Hobart: CSIRO Div. of Marine Research, 2004.
- [59] Zhu G P, Dai X J, Song L M, et al. Size at sexual maturity of bigeye tuna *Thunnus obesus* (Perciformes: Scombridae) in the tropical waters: a comparative analysis[J]. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2011, 11(1): 149-156.

Reproductive biology of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the tropical western and central Pacific Ocean

ZHANG Jian^{1,2,3,4}, LIU Wenjun¹, WANG Yixi¹, WANG Xiao⁵, SHI Jiagao⁶, YE Xuchang^{1,2,3,4*}

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. National Engineering Research Centre for Oceanic Fisheries, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

4. Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

5. Shanghai Kai Chuang Deep Sea Fisheries Co., Ltd., Shanghai 200082, China;

6. East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 200090, China)

Abstract: Understanding the reproductive biology of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) and quantifying size-specific parameters provides the means for accurately predicting the effects of fishing on the reproductive potential of stock and the basis for improving the assessment and management of bigeye tuna stocks. In this paper, a total number of 886 *T. obesus* were sampled by pelagic longline fishing in the tropical western and central Pacific Ocean (WCPO, 2°3'-11°17'S, 163°14'-173°35'E) from May 2018 to March 2019 and then their reproductive biology was investigated. The effect of biological factors, such as individual fork length, and temporal and spatial factors, such as fishing depth and month, on the reproductive traits of *T. obesus* was assessed by a generalized linear model (GLM) and polytomous logistic regression for the ordinal response model, combined with the circular statistics method. The results showed that the mean fork lengths of male and female *T. obesus* were (132.2±19.1) cm and (125.4±16.8) cm, respectively. The sex ratio (female: male) of sampled *T. obesus* was (0.54±0.74), and a significant negative correlation between fork length and sex ratio was detected ($r=-0.263$ $P=0.016$). Males would dominate the sample group when the fork length is greater than 140cm. The output of the GLM fit showed that there was a significant quadratic relationship between gonadosomatic index (GSI) and fork length ($P<0.001$), which means GSIs of *T. obesus* increased with fork length, peaked at a certain fork length (130-140 cm for males and 140-150 cm for females, respectively) and then decreased with fork length. Based on circular statistics, a significant effect of fishing months on GSIs was also detected. It is found that the GSIs of males in the first half of the year are higher than those in the second half (sine significant, $P<0.001$), while GSIs of females at the end and beginning of the year are higher than those at the middle of the year (cosine significant, $P=0.021$). The output of the ordered multivariate logistic model fit indicated that gonad maturity stages increased significantly with fork length ($P<0.001$) and gonad maturity stages of male *T. obesus* were relatively higher during May and July (cosine significant, $P=0.004$). In addition, fishing depth has a significant effect on the maturity stage of males (positive correlation, $P<0.001$). Fork lengths at 50% sexual maturity were (96.13±1.24) cm and (104.93±2.60) cm for males and females, respectively. The findings in this paper reduce uncertainty in current stock assessment models, which will ultimately assist the fishery in becoming sustainable for future generations and will contribute to scientific conservation and sustainable yield of this species.

Key words: *Thunnus obesus*; reproductive biology; circular statistics; polytomous logistic regression for the ordinal response; tropical western and central Pacific Ocean

Corresponding author: YE Xuchang. E-mail: xcye@shou.edu.cn

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (31001138); National Key Research and Development Program of China (2020YFD0900803)