

臺灣 沿近海
鬼頭刀
漁業及族群特徵
Fisheries and Population Characteristics of
Dolphinfish off Taiwan

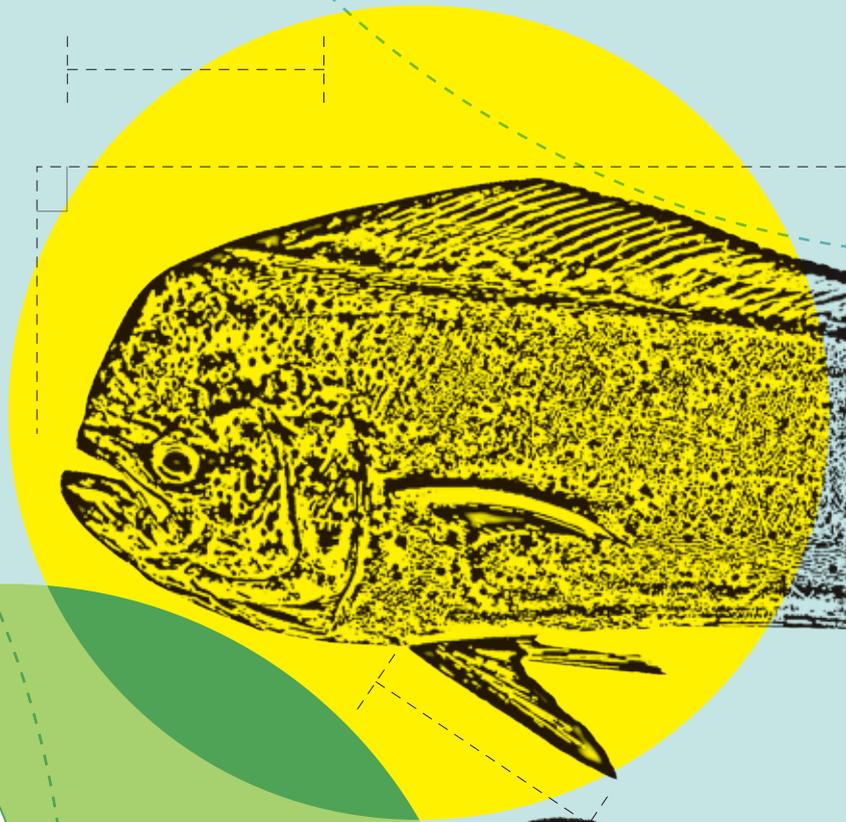


Fisheries and Population Characteristics of Dolphinfish off Taiwan

臺灣
沿近海

鬼頭刀

漁業及族群特徵



主 編：林憲忠、王勝平、江偉全、何源興

行政院農業委員會水產試驗所
Fisheries Research Institute, COA
中華民國一一一年十二月
December 2022

序

鬼頭刀 (*Coryphaena hippurus*) 亦稱鱈魚，為臺灣沿近海重要經濟魚種之一，也是臺灣東部及西南沿岸家計型漁業 (artisanal fisheries) 重要漁獲對象。臺灣近10年 (2012 – 2021年) 來鬼頭刀年平均漁獲量約1萬公噸，產值約80億元。鬼頭刀以冷凍魚排樣態出口，過去10年之年均出口量約4千公噸，美國市場佔80%。近年來環保意識抬頭，國際消費市場對於可永續利用及負責任之海洋漁撈水產品的需求日益增加，且為達到穩定供應及海洋資源保護間取得平衡，因此具永續生態漁業認證之漁獲物是當前趨勢。

目前國際上永續水產品的認證以海洋管理委員會 (Marine Stewardship Council, MSC) 為主要的推動者。世界自然基金會 (World Wildlife Fund, WWF) 依據MSC之認證規範，另外公布一套漁業改進計畫 (Fishery Improvement Project, FIP) 的指導方針，以建立多方利害關係者之結構方法，達永續漁業的目標，並利用市場力量來激勵並促成改變。FIP的目的是針對目前尚未能符合MSC的漁業，進行可靠的改進，使該漁業之漁產品能保持進入市場銷售。

臺灣自2014年由臺東縣新港區漁會及產業界之利益相關者開始建立新港鬼頭刀漁業改進計畫 (Hsin-Kang Mahi-Mahi Fishery Improvement Project)，根據FIP規範進行可靠的改進，並在政府單位的輔導下持續發展，於2015年以Taiwan Hsin-Kang mahi-mahi-longline正式登錄於FisheryProgress.org網站，為臺灣首項執行漁業改進之魚種，其後宜蘭縣蘇澳區漁會及屏東縣東港區漁會亦於2017年加入此鬼頭刀FIP之行列。



本所東部海洋生物研究中心座落於臺東縣成功鎮，緊臨鬼頭刀重要漁獲基地-新港漁港，自2003年起即與國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學學系、國立高雄科技大學漁業生產與管理系、日本長崎大學環東海資源研究中心及北海道大學水產科學研究所共同執行鬼頭刀國際合作型漁業科學研究計畫，已收集大量有關鬼頭刀漁獲組成、漁業動態及生物學等資料，並自2021年起進行人工繁殖試驗準備工作。

本特刊內容除了介紹鬼頭刀之基礎形態特徵等生物學概述，以及回顧目前世界有關鬼頭刀漁業發展趨勢，更涵蓋近年來針對臺灣鬼頭刀族群動態解析之相關研究，包括：鬼頭刀漁業動態解析、生物學之生殖與攝食生態、人工繁殖技術及移動行為等，雖然本刊已有部分章節結果發表至 Fisheries Science 及 Sustainability 等國際期刊及本所水產研究與水試專訊，但針對鬼頭刀之資料仍持續進行收集、彙整與更新，使本刊內容更臻於完善。本刊不僅提供鬼頭刀之重要漁業科學訊息，並建立完整族群特徵之基礎資料，作為有關資源評估、保護及管理策略等科學參考依據，並持續提供FIP所需之科研佐證，以達鬼頭刀資源永續利用之目標。

行政院農業委員會水產試驗所
所長

陳君如

謹識

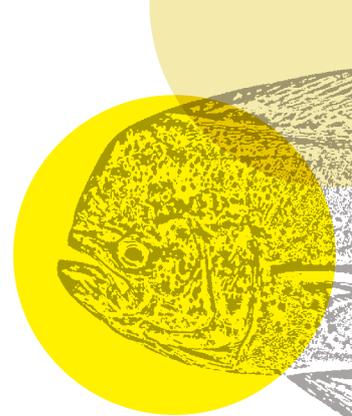
中華民國一十一年十二月



目次 Contents

緒論：黃金魚種—鬼頭刀	1
林憲忠、王勝平、江偉全、何源興	
全球鬼頭刀之漁業開發與資源現況	7
王勝平、許雯淇、林治瑜、江偉全	
臺灣東部海域鬼頭刀漁業概況與漁場動態解析	19
林憲忠、王勝平、江偉全、何源興	
臺灣東部海域鬼頭刀攝食生態研究	41
蔡富元、江偉全、陳朝清、張慕璿、張芸甄、何源興	
西北太平洋鬼頭刀移動行為特徵解析	61
林憲忠、江偉全、王勝平、河邊玲、米山河良	
臺灣東部海域鬼頭刀生殖生物學研究	87
劉祐瑜、許紅虹、江偉全、王勝平、蔡富元	
鬼頭刀精液凍存最適條件試驗	117
邱俊豪、蔡惠萍、何源興	
鬼頭刀人工繁殖試驗研究	129
鄭明忠、吳瑞賢、邱俊豪、劉祐瑜、何源興	
謝辭	139
林憲忠、王勝平、江偉全、何源興	





緒論：黃金魚種—鬼頭刀

林憲忠¹、王勝平²、江偉全¹、何源興¹

¹ 行政院農業委員會水產試驗所東部海洋生物研究中心

² 國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學學系

鬼頭刀英文名為 dolphinfish，在夏威夷稱 mahi-mahi，表示壯碩之意，因體色以黃色為主，因此西班牙語則以黃金之意思 dorado 稱之。鬼頭刀因喜愛追逐飛魚為食，在臺灣俗名稱為飛烏虎，亦有鰹魚、鯧鯪、萬引等其他俗稱。分類學上屬於條鰭魚綱 (Actinopterygii) 新鰭亞綱 (Neopterygii) 鱸目 (Perciformes) 鱸亞目 (Percoidei) 鰹科 (Coryphaenidae) 鰹屬 (*Coryphaena*) (Nelson, 2006)。全世界計有 1 屬 2 種，分別為鬼頭刀 (*Coryphaena hippurus*，英文名

稱 common dolphinfish) 及棘鬼頭刀 (*C. equiselis*，英文名稱 pompano dolphinfish)。兩種體色相似，可根據形態特徵區分，鬼頭刀 (圖 1) 體呈鐮刀型、胸鰭長接近頭長、舌面齒呈橢圓形分布。棘鬼頭刀 (圖 2) 之體背部及腹部較呈弧形、胸鰭較短，長度僅為頭長之 1/2、舌面齒呈梯形區塊分布 (Schuck, 1951; Palko et al., 1982)。沿近海常見為鬼頭刀，棘鬼頭刀則分布在大洋海域。

鬼頭刀為雌雄雙型性 (sexual dimorphism) 之物種，主要表現於額頭部形狀，雌魚前額

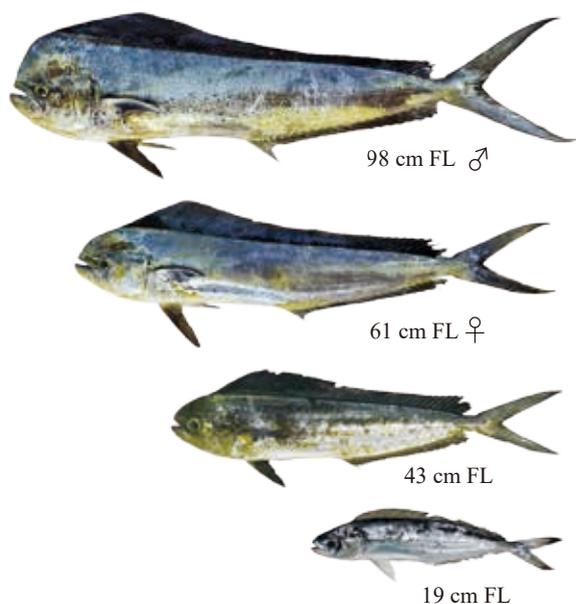


圖 1 鬼頭刀(*C. hippurus*)

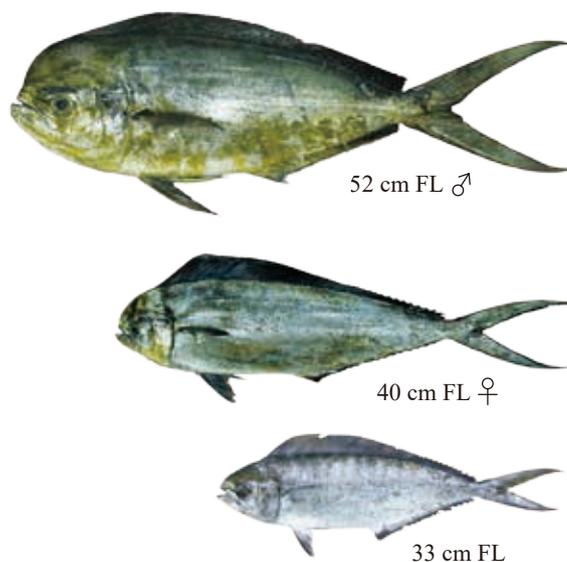


圖 2 棘鬼頭刀(*C. equiselis*)

緩和流線型，雄魚額頭陡峭（圖 3），並隨成長而增加，成魚之雄魚前額幾乎呈現方形 (Beardsley, 1967)。當體長達 40 cm 時，雌雄間前額呈明顯差異，是作為鬼頭刀成魚辨別性別之依據 (Massutí and Morales-Nin, 1997)。目前世界記錄最大體型為全長 210 cm，體重達 40 kg (Froese and Pauly, 2021)。鬼頭刀亦為一再再生性相當高之水產資源，各年齡的成長速度相當快，不到 1 歲即達成熟階段 (Rivera and Appeldoorn, 2000)，最大年齡僅達 4 歲，主要漁獲對象以 1 或 2 歲魚居多，佔 95% 以上 (Beardsley, 1967)。

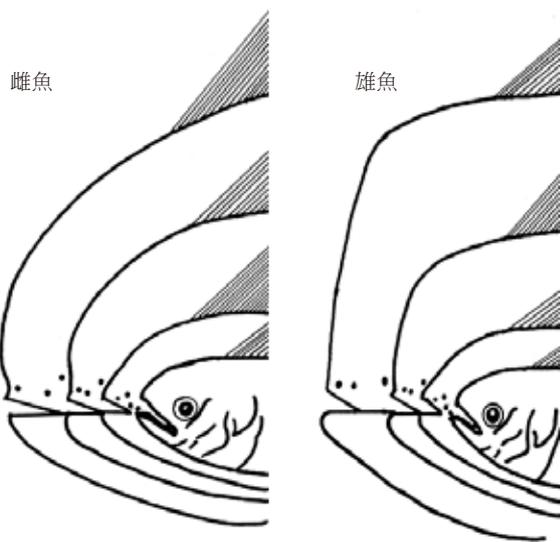


圖 3 雌魚前額緩和流線型，雄魚額頭陡峭(圖片來源:江等,2005;修自 Massutí and Morales-Nin, 1997)

鬼頭刀廣泛分布於世界溫帶及亞熱帶海域，涵蓋了 46°N 至 38°S 之間海域 (Norton, 1999)，延伸至加拿大新斯科舍省 (Nova Scotia)，但很少出現在緯度高於 41°N (Palko et al., 1982)，主要出現於沿近海表層暖水域活動，亦屬於高度跨界洄游性魚種，經常大量成群洄游至不同海域 (Alejo-Plata

et al., 2011; Farrell et al., 2014)。

大西洋鬼頭刀主要分布於比斯開灣 (Bay of Biscay)、墨西哥灣 (Gulf of Mexico)、加勒比海 (Caribbean Sea)、包括地中海至西班牙海岸附近的巴利阿里群島 (Balearic Islands) 及馬德拉群島 (Madeira Islands) 至非洲南端海域均有分布 (Beardsley, 1967; Oxenford and Hunte, 1986)。

太平洋海域鬼頭刀由澳洲塔斯曼海 (Tasman Sea) 分布至北緯 46°N 海域之間均有鬼頭刀漁獲出現 (Vladykov and McKenzie, 1935; Shcherbachev, 1973)。東太平洋海域，鬼頭刀主要發現於俄勒岡州 (Oregon)、加利福尼亞州 (California)、加拉帕戈斯群島 (Galapagos Islands)、秘魯 (Peru) 以及巴拿馬灣 (Panama Bay) (Shcherbachev, 1973)。西北太平洋之鬼頭刀由菲律賓群島周圍沿著巴丹群島、臺灣東部至日本北部海域均有漁獲分布 (圖 4)，其中以臺灣與日本之黑潮水域資源最為豐富 (Sakamoto and Kojima, 1999)。

鬼頭刀其生活史中會多次進入同一漁場或海域，使鬼頭刀族群結構相當複雜



圖 4 在東海岸捕獲的鬼頭刀英姿



(Leonart et al., 1999; Rivera and Appeldoorn, 2000)。目前的研究顯示，墨西哥沿岸與夏威夷海域之鬼頭刀具有顯著的遺傳差異 (Rocha-Olivares et al., 2006)。中太平洋東部海域之鬼頭刀則為單一系群 (Díaz-Jaimes et al., 2006; Tripp-Valdez et al., 2010)。Díaz-Jaimes et al. (2010) 研究指出，印度太平洋、東大西洋及地中海等三海域間鬼頭刀親緣地理具有明顯差異。Merten et al. (2015) 利用粒線體 NADH (ND1) 分析，中西大西洋海域鬼頭刀族群分化低。Maroso et al. (2016) 該研究與其他於地中海樣本相比，表示靠近直布羅陀海峽 (Strait of Gibraltar) 具有微弱的遺傳分化，並推論可能與大西洋個體的混入有關。

Chang et al. (2013) 利用世界所有地區所提供估計范氏成長參數之文獻，並且以成長參數和表現指數為基礎來回顧可能的系群結構和可靠的估計成長，結果顯示鬼頭刀在全球至少有五個系群存在，三個在大西洋及兩個在太平洋，且表示西北太平洋臺灣和日本是來自同一系群之推論。就目前太平洋海域之臺灣周邊海域的族群遺傳結構為同一族群，且與關島及夏威夷屬不同族群，而臺灣 (東港、蘇澳及新港)、日本海域 (鹿兒島及長崎)、厄瓜多及西北太平洋、北太平洋中部、南太平洋海域所採集樣本之基因序列分析顯示，臺灣與日本鹿兒島海域之樣本與北太平洋中部具有顯著差異，太平洋鬼頭刀之遺傳族群結構呈現複雜多分群現象 (王等，2021)。

臺灣沿近海漁業近年來漁獲鬼頭刀之

產量約佔總漁獲產量之 7–10% 左右，且呈現逐年增加的趨勢。鬼頭刀漁獲主要以外銷為主，其中以外銷至美國市場為大宗，佔臺灣鬼頭刀出口量 80% 以上，產值高達約新臺幣 20 億元，堪稱黃金魚種。近年來國際消費市場對於可永續利用及負責任之海洋漁撈水產品的需求日益增加，且為達到穩定供應及海洋資源保護間取得平衡，因此具永續生態漁業認證之漁獲物是當前趨勢，主要利用市場獎勵來激勵漁業經營達生態標章之標準 (Ponte, 2012; Packer et al., 2020)。

永續水產品的認證以海洋管理委員會 (Marine Stewardship Council, MSC) 為目前最有名的推動者，然而由於許多漁業尚未能符合 MSC 之標準，因此世界自然基金會 (World Wildlife Fund, WWF) 依據 MSC 之認證規範公布一套漁業改進計畫 (Fishery improvement project, FIP) 的指導方針，建立多方利害關係者的結構方法，主要解決漁業對環境之衝擊，並利用市場力量來激勵改變。FIP 的目的是針對目前不符合永續標準的漁業進行可靠的改進 (Bush et al., 2013; Stoll et al., 2020)，使該漁業之漁產品能流通進入市場，雖然 WWF 已有 FIP 一套完整的標準程序，但是亦有其他非政府組織以各自的標準程序發展 FIP。然而加入 FIP 之漁業須符合改進之標準列表，以便可信及符合市場標準。

永續漁業夥伴 (Sustainable Fisheries Partnership, SFP) 檢視太平洋海域鬼頭刀之漁業與資源狀況指出，目前該物種於太平洋海域之資源處於良好狀態，然而太平洋鬼頭

刀資源狀態仍存在著高度不確定性 (Gilman et al., 2013; Chang et al., 2019)。目前太平洋鬼頭刀漁業已有國家進行漁業管理，且有少數國家參與執行漁業改進計畫，而臺灣於中西太平洋延繩釣漁業則被列入需要參與執行 FIP 國家之一 (Gilman et al., 2013)。

目前執行鬼頭刀 FIP 之國家包括哥斯達黎加遠洋延繩釣漁業 (Costa Rica large pelagics longline)、東太平洋大洋性延繩釣漁業 (Eastern Pacific large pelagics longline)、印度洋鮪類及大洋性延繩釣漁業 (Indian Ocean tuna and large pelagics longline)、祕魯鬼頭刀延繩釣漁業 (Peru mahi-mahi longline)、厄瓜多鬼頭刀延繩釣漁業 (Ecuador mahi-mahi longline)。臺灣自 2014 年由臺東縣新港區漁會及產業界之利益相關者開始建立新港鬼頭刀 FIP，於 2015 年正式登錄 FisheryProgress.org 網站，為臺灣首項執行漁業改進之魚種 (Fishery Progress, 2021)，而宜蘭縣蘇澳區漁會及屏東縣東港區漁會亦於 2017 年加入此 FIP 之行列 (林，2021)。

隨著科技發展及漁撈技術的進步，漁業資源過度採捕，使資源日漸枯竭之現象逐漸受到重視。近年來對於各種漁業如何進行漁業資源管理是全球性之主要議題 (Garcia, 2000)。鬼頭刀為臺灣東部重要的經濟魚種之一，然而，鬼頭刀漁業多為沿岸小型漁船家計型漁業 (artisanal fisheries) 經營為主，無須填寫或提交漁撈日誌等相關訊息，因此長期缺乏漁業及漁獲物種之時空分布相關訊息，以提供作為資源評估所需之重要依據，造成目前對於鬼頭刀之資源時空分布

與動態方面之研究相當闕如。近年來，雖有發表移動行為 (Lin et al., 2019, 2020)、攝食生態 (蔡等，2016) 及漁業調查 (林等，2019, 2022) 等相關研究結果，但仍然缺乏有關臺灣東部鬼頭刀漁業動態及鬼頭刀族群特徵等相關完整資訊。

水產試驗所東部海洋生物研究中心長期收集有關臺灣東部海域鬼頭刀漁業相關訊息，整理有關鬼頭刀漁業概況與發展、漁業動態、生殖生物學、生態學及移動行為等相關資訊，並與國立臺灣海洋大學、國立高雄科技大學及日本長崎大學進行相關研究 (圖 5)。根據研究成果提供科學參考及管理策略外，並作為未來漁業資源管理重要科學基礎之依據及提供 FIP 所需之科學佐證，使鬼頭刀漁業資源能朝永續利用發展之目標。



圖 5 日本長崎大學 Seishiro Furukawa 博士與本中心同仁於臺灣東部海域進行鬼頭刀海上實驗



參考文獻

- 王勝平、江偉全、馬慧珊、魯謹萍、林憲忠 (2021) 臺灣鬼頭刀漁業資源動態分析與評估—為漁業管理建立基礎。漁業推廣, 417: 26-29。
- 江偉全、林富家、許紅虹、陳文義、蘇偉成 (2005) 台灣東部海域鬼頭刀雌雄異型及性比。水試專訊, 10: 11-15。
- 林憲忠 (2021) 西北太平洋鬼頭刀棲地偏好及移動行為。國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學學系博士論文, 132 pp。
- 林憲忠、王勝平、江偉全、何源興 (2022) 臺東新港鬼頭刀延繩釣漁業。水試專訊, 77: 1-6。
- 林憲忠、王勝平、江偉全、蔡富元、許紅虹、張景淳、何源興 (2019) 臺灣東部新港海域鬼頭刀延繩釣漁業漁獲組成及作業漁場分布。水產研究, 27: 13-31。
- Alejo-Plata, C., P. Díaz-Jaimes and I. H. Salgado-Ugarte (2011) Sex ratios, size at sexual maturity, and spawning seasonality of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) captured in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. Fish. Res., 110: 207-216.
- Beardsley, Jr, G. L. (1967) Age, growth and reproduction of the dolphin, *Coryphaena hippurus*, in the Straits of Florida. Copeia, 1967: 441-451.
- Bush, S. R., H. Toonen, P. Oosterveer and A. P. J. Mol (2013) The 'devils triangle' of MSC certification: Balancing credibility, accessibility and continuous improvement. Mar. Policy, 37: 288-293.
- Chang, S. K., G. DiNardo, J. Farley, J. Brodziak and Z. L. Yuan (2013) Possible stock structure of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in Taiwan coastal waters and globally based on reviews of growth parameters. Fish. Res., 147: 127-136.
- Chang, S. K., T. L. Yuan, S. P. Wang, Y. J. Chang and G. DiNardo (2019) Deriving a statistically reliable abundance index from landings data: An application to the Taiwanese coastal dolphinfish fishery with a multispecies feature. Trans. Am. Fish. Soc., 148: 106-122.
- Díaz-Jaimes, P., M. Uribe-Alcocer, A. Rocha-Olivares, F. J. Garcia-de-Leon, P. Nortmoon and J. D. Durand (2010) Global phylogeography of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*): The influence of large effective population size and recent dispersal on the divergence of a marine pelagic cosmopolitan species. Mol. Phylogenetics Evol., 57: 1209-1218.
- Díaz-Jaimes, P., M. Uribe-Alcocer, S. Ortega-García and J. D. Durand (2006) Spatial and temporal mitochondrial DNA genetic homogeneity of dolphinfish populations (*Coryphaena hippurus*) in the eastern central Pacific. Fish. Res., 80: 333-338.
- Farrell, E. R., A. M. Boustany, P. N. Halpin and D. L. Hammond (2014) Dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) distribution in relation to biophysical ocean conditions in the northwest Atlantic. Fish. Res., 151: 177-190.
- Fishery Progress (2021) FIP Directory. Taiwan Hsin-Kang mahi-mahi-longline. Available online at: <https://fisheryprogress.org/fip-profile/taiwan-hsin-kang-mahi-mahi-longline>. (accessed March 26, 2021).
- Froese, R. and D. Pauly (Eds) (2021) FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (02/2021).
- Garcia, S. M. (2000) The FAO definition of sustainable development and the Code of Conduct for Responsible Fisheries: an analysis of the related principles, criteria and indicators. Mar. Freshw. Res., 51: 535-541.
- Gilman, E., P. Veiga, B. Spear, C. Schmidt and P. Sousa (2013) SFP global sustainability overview of Pacific Ocean fisheries that supply mahi mahi. Sustainable Fisheries Partnership Foundation.
- Lin, S. J., M. K. Musyl, S. P. Wang, N. J. Su, W. C. Chiang, C. P. Lu, K. Tone, C. Y. Wu, A. Sasaki, I. Nakamura, K. Komeyama and R. Kawabe (2019) Movement behaviour of released wild and farm-raised dolphinfish *Coryphaena hippurus* tracked by pop-up satellite archival tags. Fish. Sci., 85: 779-790.
- Lin, S. J., W. C. Chiang, M. K. Musyl, S. P. Wang, N. J. Su, Q. X. Chang, Y. S. Ho, I. Nakamura, C. T. Tseng and R. Kawabe (2020) Movements and habitat use of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the East China Sea. Sustainability, 12: 5793.
- Lleonart, J., B. Morales-Nin, E. Massutí, S. Deudero and O. Reñones (1999) Population dynamics and fishery of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the western Mediterranean. Sci. Mar., 63: 447-457.
- Maroso, F., R. Franch, G. D. Rovere, M. Arculeo and L. Bargelloni (2016) RAD SNP markers as a tool for conservation of dolphinfish *Coryphaena hippurus* in the Mediterranean Sea: Identification of subtle genetic structure and assessment of populations sex-ratios. Mar. Genom., 28: 57-62.
- Massutí, E. and B. Morales-Nin (1997) Reproductive biology of dolphin-fish (*Coryphaena hippurus* L.) off the island of Majorca (western Mediterranean). Fish. Res., 30: 57-65.

- Merten, W. B., N. V. Schizas, M. T. Craig, R. S. Appeldoorn and D. L. Hammond (2015) Genetic structure and dispersal capabilities of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the western central Atlantic. *Fish. Bull.*, 113: 419-429.
- Merten, W., R. Appeldoorn, R. Rivera and D. Hammond (2014) Diel vertical movements of adult male dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the western central Atlantic as determined by use of pop-up satellite archival transmitters. *Mar. Biol.*, 161: 1823-1834.
- Nelson, J. S. (2006) *Fishes of the world*, 4th Ed. John Wiley and Sons, New York.
- Norton, J. G. (1999) Apparent habitat extensions of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in response to climate transients in the California Current. *Sci. Mar.*, 63: 239-260.
- Oxenford, H. and W. Hunte (1986) Preliminary investigation of the stock structure of the dolphin, *Coryphaena hippurus*, in the western central Atlantic. *Fish. Bull.*, 84: 451-460.
- Oxenford, H. and W. Hunte (1999) Feeding habits of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Caribbean. *Sci. Mar.*, 63: 303-315.
- Packer, H., J. Schmidt and M. Bailey (2020) Social networks and seafood sustainability governance: Exploring the relationship between social capital and the performance of fishery improvement projects. *People Nat.*, 2: 797-810.
- Palko, B. J., G. L. Beardsley and W. J. Richards (1982) Synopsis of biological data on dolphin-fishes, *Coryphaena hippurus* Linnaeus and *Coryphaena equiselis* Linnaeus. FAO Fisheries Synopsis.
- Ponte, S. (2012) The marine stewardship council (MSC) and the making of market for 'sustainable fish'. *J. Agrar. Change*, 12: 300-315.
- Rivera, G. A. and R. S. Appeldoorn (2000) Age and growth of dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, off Puerto Rico. *Fish. Bull.*, 98: 345-352.
- Rocha-Olivares, A., M. Bobadilla-Jiménez, S. Ortega-García, N. Saavedra-Sotelo and J. R. Sandoval-Castillo (2006) Mitochondrial variability of dolphinfish *Coryphaena hippurus* populations in the Pacific Ocean. *Cienc. Mar.*, 32: 569-578.
- Sakamoto, R. and S. Kojima (1999) Review of dolphinfish biological and fishing data in Japanese waters. *Sci. Mar.*, 63: 375-385.
- Schuck H. A. (1951) Notes on the Dolphin (*Coryphaena hippurus*) in North Carolina Waters. *Copeia*, 1951: 35-39.
- Shcherbachev, Y. N. (1973) The biology and distribution of the dolphins (Pisces, Coryphaenidae). *Ichthyology*, 13: 182-191.
- Stoll, J. S., M. Bailey and M. Jonell (2020) Alternative pathways to sustainable seafood. *Conserv. Lett.*, 13: e12683.
- Tripp-Valdez, M. A., F. J. García de León, S. Ortega-García, D. Lluch-Cota, J. López-Martínez and P. Cruz (2010) Population genetic structure of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the Gulf of California, using microsatellite loci. *Fish. Res.*, 105: 172-177.
- Vladykov, V. D. and R. A. McKenzie (1935) The marine fishes of Nova Scotia. *Proceedings of the Nova Scotian Institute of Science*, 19: 17-113.



全球鬼頭刀之漁業開發與資源現況

王勝平¹、許雯淇¹、林治瑜¹、江偉全²

¹ 國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學學系

² 行政院農業委員會水產試驗所東部海洋生物研究中心

摘要

本文透過聯合國糧農組織產量統計資料與相關文獻檢視全球鬼頭刀之漁業利用趨勢與漁業型態，並回顧各水域鬼頭刀資源動態與評估分析之結果。全球鬼頭刀在各漁業國的開發利用下於各洋區之產量皆於 1990 年代開始大幅增長，然而除了印度洋之外，近年來其他洋區鬼頭刀產量皆開始呈現減少的趨勢。根據各水域鬼頭刀之資源分析結果，大多數水域鬼頭刀資源目前應仍屬適度利用的狀態，但在未定的族群結構與漁獲資訊缺口的情形下，目前資源評估結果存在著高度的不確定性。未來除了改善漁業統計資料蒐集系統外，同時也應持續進行鬼頭刀之生物生態相關研究，追蹤鬼頭刀族群對於氣候與環境變遷之反應，以期能更正確地掌握鬼頭刀之資源動態。

一、前言

鬼頭刀 (*Coryphaena hippurus*) 為高度洄游性魚種，廣泛分布於全球之副熱帶與熱帶水域，為三大洋各海洋漁業所捕撈之經濟魚種 (Palko et al., 1982; Collette et al., 2011; Moltó et al., 2020)。根據聯合國糧農組織 (Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO) 產量統計資料 (FAO, 2022)，近年來產量約在 10–12.5 萬公噸之間，其中以祕魯、臺灣、厄瓜多、巴西、巴基斯坦與日本等國之歷史產量最高。在 1990 年之前，臺灣、日本、巴西與巴基斯坦的鬼頭刀產量為大宗，約佔全球鬼頭刀產量之 90%，其後祕魯與厄瓜多的鬼頭刀開始有漁獲記錄且產量大幅增加，現今已佔

全球 50–60% 的鬼頭刀產量，顯示全球漁業鬼頭刀捕撈歷史的變遷 (圖 1)。

鬼頭刀在不同國家或水域由多種漁業類型所利用，包括延繩釣、圍網、曳繩釣、手釣、流刺網等漁業，鬼頭刀漁獲除了來自於商業性漁業外，同時也是許多家計型漁業 (artisanal fisheries) 與海釣休閒漁業的重要目標魚種 (Palko et al., 1982; Collette et al., 2011)。鬼頭刀漁獲除了生產地消費外，亦是許多國家重要的出口漁產品，而美國則為全球最大的鬼頭刀漁產品進口國，許多中南美洲國家皆為主要鬼頭刀漁產品出口國，包括祕魯、厄瓜多、巴拿馬及哥斯大黎加，臺灣亦是美國除了祕魯與厄瓜多之外最主要的鬼頭刀進口來源 (Veiga et al., 2018)。

臺灣的鬼頭刀產量於全球具有舉足輕

重的地位，於 2000 年之前產量一直佔全球鬼頭刀產量第 2 位左右，1980 年代更達全球鬼頭刀產量之 25% 以上，雖然隨著近年來中南美洲鬼頭刀漁獲量的大幅增加，臺灣的鬼頭刀產量佔全球之比例逐年減少，但仍屬全球第 3–5 位之鬼頭刀生產國（圖 1）。於 2000 年之前，臺灣的鬼頭刀產量主要來自於沿近海漁業，約佔全國鬼頭刀產量之 80–90% 以上，然而近年來沿近漁業之鬼頭刀漁獲量明顯減少，遠洋漁業之鬼頭刀漁獲量則大幅增加，遠洋漁業之鬼頭刀產量已超越沿近海漁業（圖 2），而臺灣的鬼頭刀漁獲主要是以出口美國為主，約佔臺灣的鬼頭刀出口量 80% 以上（行政院農業委員會漁業署，2022）。

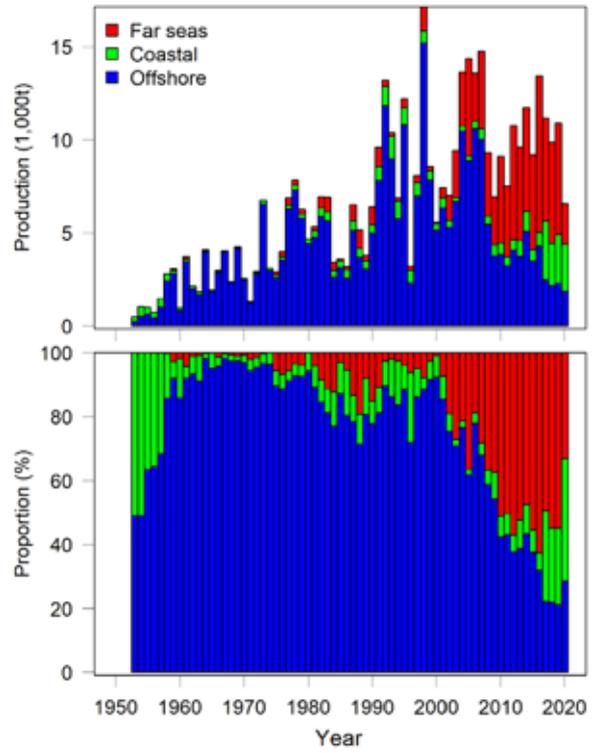


圖 2 臺灣各漁業之鬼頭刀產量與相對比例

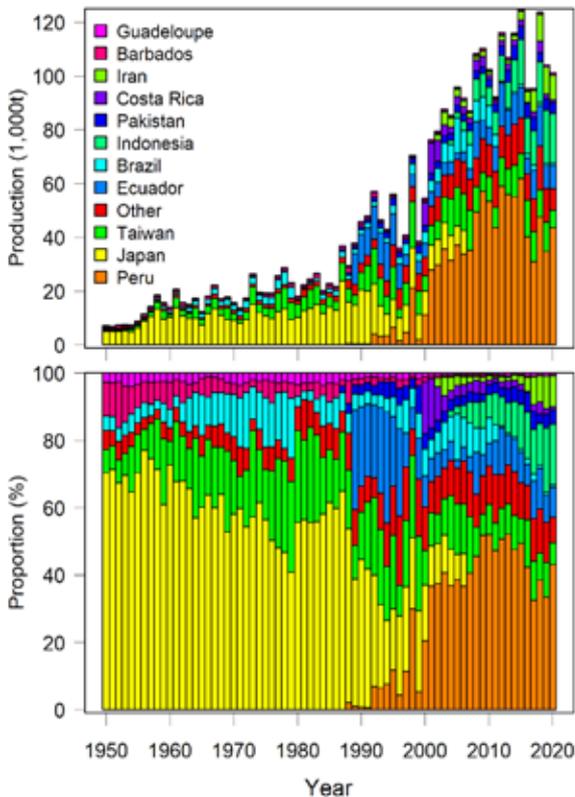


圖 1 全球各主要漁業國之鬼頭刀產量與相對比例

由於鬼頭刀具有生活史短、成長快、性成熟早及高生產力之生物特性，一般認為鬼頭刀資源並未因漁業的開發利用而有立即的重大威脅 (Collette et al., 2011; Gilman et al., 2013)，在國際自然保護聯盟 (International Union for Conservation of Nature, IUCN) 之瀕危物種紅色名錄 (IUCN Red List categories) 中，鬼頭刀屬於無危 (least concern, LC) 之級別 (Collette et al., 2011)。然而近年來全球鬼頭刀漁獲的大幅增加、漁具漁法的改變與發展以及環境條件的改變，有部分水域鬼頭刀產量已開始呈現減少的趨勢，因此有必要針對鬼頭刀資源進行更深入的全球性規模之分析。

本文旨在透過 FAO 產量統計資料與相關文獻檢視全球鬼頭刀之漁業利用趨勢與



漁業型態，並回顧各水域鬼頭刀資源動態與評估分析之結果，以期能持續掌握鬼頭刀資源之變動趨勢，並作為臺灣後續持續針對鬼頭刀資源研究與漁業管理之參考。

二、全球漁業利用概況

根據 FAO 產量統計資料 (FAO, 2022)，於 1980 年代末期之前的鬼頭刀產量大約維持在 2 萬公噸左右，其後不僅是太平洋產量開始持續大幅增加，印度洋產量亦有顯著提升，近年來全球鬼頭刀產量已達 10–12 萬公噸。鬼頭刀產量最主要來自於太平洋，歷年來約佔全球鬼頭刀產量 70–80%，其次為大西洋海域，然而近年印度洋鬼頭刀產量的大幅增加已明顯超越大西洋海域，而地中海鬼頭刀產量相對較少 (圖 3)。

(一) 太平洋

在 1990 年之前，鬼頭刀產量約在 2 萬公噸以下，主要是以西北太平洋海域鬼頭刀產量為最大宗，其後東南太平洋海域鬼頭刀產量開始持續大幅增加，近年來太平洋鬼頭刀產量已達 7 萬公噸以上，更於 2010 年代初期達歷史最高之 10 萬公噸。雖然至 2000 年代末期前，西北太平洋海域鬼頭刀產量仍維持在 1.5–2.5 萬公噸，但所佔的比例已明顯不及東南太平洋海域，近年來東南太平洋海域鬼頭刀產量約佔太平洋鬼頭刀產量之 70% 左右 (圖 4)。

1. 西北太平洋

西北太平洋海域鬼頭刀主要由日本與臺灣所漁獲，其他國家之產量則相當稀少，

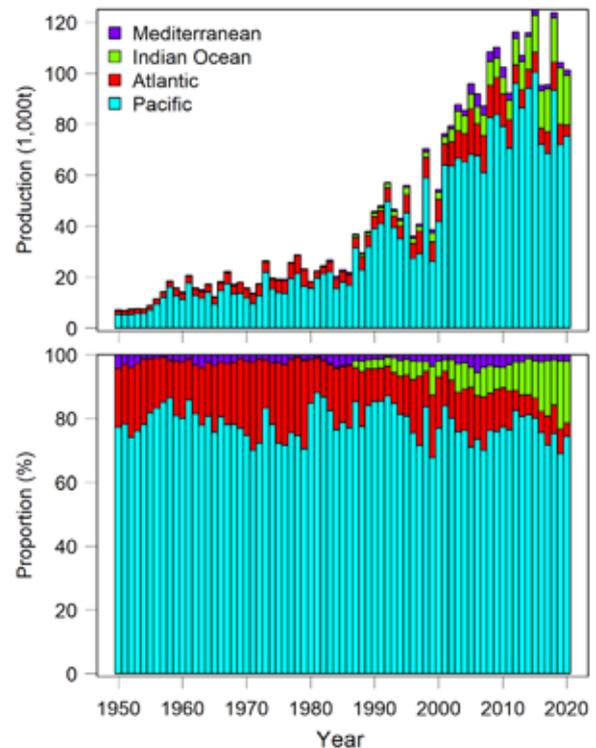


圖 3 全球各洋區鬼頭刀產量與相對比例

早期又以日本的鬼頭刀產量較多，且約維持在 1–2 萬公噸之間，自 1990 年代初期開始日本產量明顯減少，但仍約有 8 千公噸以上，臺灣的鬼頭刀產量則於同時期大幅增加至 8 千公噸以上並高於日本。於 2000 年代中期之前，西北太平洋海域鬼頭刀產量約在 1.5–3.0 萬公噸間變動，然而自 2007 年開始，日本將鬼頭刀與其他魚種合併記錄，因此已無法於 FAO 或日本公開的資料中取得鬼頭刀產量資訊，因此也造成對於西北太平洋海域鬼頭刀產量趨勢分析的誤導與重大不確定性。

日本的鬼頭刀於全國鄰近水域皆有漁獲，其中又以九州東南部的宮崎縣的產量為最多，主要是由鰹竿釣及定置網所漁獲，其次為圍網漁業，再者為延繩釣及其他釣漁業

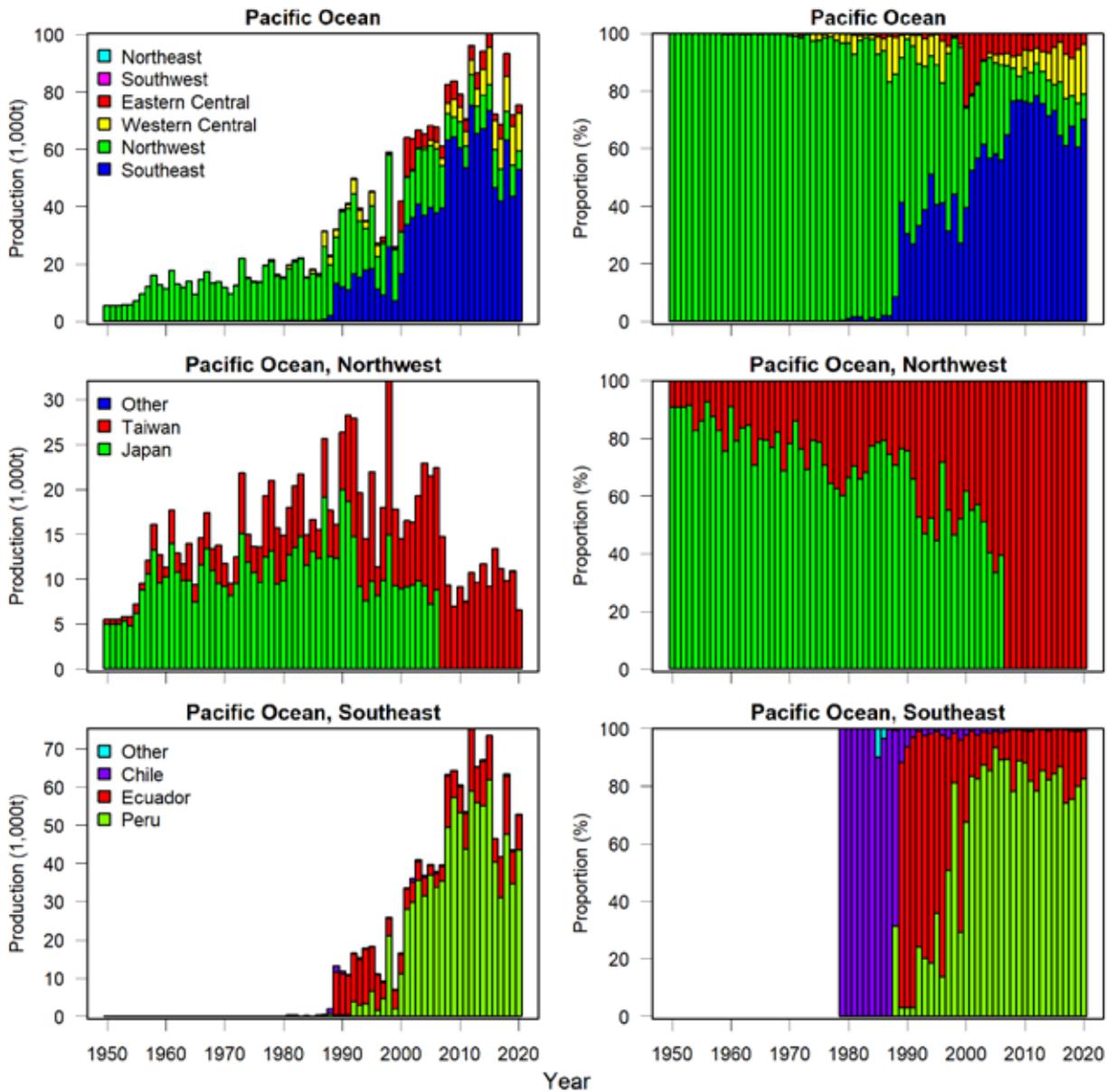


圖 4 太平洋各水域以及鬼頭刀主要漁獲水域與漁業國之鬼頭刀產量與相對比例

等，然而於宮崎縣則是由鰹竿釣漁業之產量為大宗，少部分由延繩釣、圍網及曳繩釣所漁獲 (Sakamoto and Kojima, 1999)。日本以鬼頭刀為漁獲對象的圍網漁業 (シイラ漬け漁業, siira-zuke fishery) 是以數根至數十根的竹子網綁製成的漂流物藉以吸引鬼頭

刀聚集以進行捕撈，漂流物上方會立一樹木作為標記，而下方則以繩索網綁固定。

臺灣沿近海域鬼頭刀最主要來自於以鬼頭刀為目標魚種的鬼頭刀延繩釣漁業，近年來約佔沿近海鬼頭刀產量之 80% 以上，其次為鮪延繩釣之混獲，亦有部分為曳繩



釣、定置網與流刺網漁業所漁獲，其中臺灣東部海域鬼頭刀之歷年平均產量約佔全國鬼頭刀產量之 70% 左右，然而近年來由於沿近海域鬼頭刀產量的大幅減少，東部海域產量所佔比例已明顯減少（行政院農業委員會漁業署，2022）。

2. 東南太平洋

於 2000 年之前，東南太平洋海域鬼頭刀主要由厄瓜多所漁獲，其後祕魯產量大幅增加且一舉達 3–6 萬公噸之間，近年來東南太平洋海域鬼頭刀產量約在 5–7 萬多公噸間變動，其中祕魯的鬼頭刀產量約佔東太平洋鬼頭刀產量之 80% 左右，而其他國家之產量則相當稀少。

東南太平洋海域鬼頭刀漁獲最主要來自於祕魯和厄瓜多之家計型漁業，作業型態最主要為表層延繩釣，而表層刺網則為替代之作業漁法，此外亦有少部分鬼頭刀為圍網漁業的混獲 (Patterson and Martinez, 1991; Lasso and Zapata, 1999; Hunter, 2013; Aires-da-Silva et al., 2014)。

(二) 大西洋

大西洋鬼頭刀產量主要來自於中西與西南大西洋海域，於 2010 年之前皆佔全大西洋鬼頭刀產量之 95% 以上，產量亦呈現逐年增加的趨勢，自早期的 1 千多公噸增加至 2005 年達歷年最高之 1 萬 8 千公噸，其後西南大西洋海域鬼頭刀產量大幅減少，中西大西洋海域鬼頭刀產量亦於 2010 年開始逐年減少，除了 2018 年之外，近年來大西洋鬼頭刀產量約在 4–8 千多公噸之間 (圖 5)。

1. 中西大西洋

加勒比海海域國家為中西大西洋海域鬼頭刀主要生產國，1980 年末期之前主要由巴貝多、瓜地洛普及法屬馬丁尼克的鬼頭刀約佔中西大西洋海域鬼頭刀產量之 90% 以上，然而巴貝多產量逐年減少，馬丁尼克產量亦於 1990 年開始大幅減少，其後美國、委內瑞拉、法國、多明尼加、聖露西亞及其他國產量的增加成為現今中西大西洋海域鬼頭刀的主要生產國，產量並於 2010 年代初期達歷史最高之 5–6.5 千公噸，然而近年來產量呈現逐年大幅減少的趨勢。

家計型與小規模漁業為此海域國家或地區的主要的漁業型態，作業方式是以尋找聚集於漂流物的鬼頭刀與中表層魚種，多數是以曳繩釣及延繩釣進行作業，委內瑞拉則另有刺網作業，而遠洋漁業國之延繩釣、圍網與竿釣大型商業性漁業的擴展亦增加該水域的漁獲產量，此外休閒漁業也是另一項鬼頭刀產量的重要來源 (Arocha et al., 1999; Mahon, 1999; Arocha et al., 2021)。

2. 西南大西洋

巴西為此海域最主要的鬼頭刀生產國，其他國家之產量則相當稀少。1980 年代末期之前產量呈現逐年增加的趨勢，但在 1990 年左右產量大幅減少，其後又逐年增加並於 2005 年達歷史最高之 1.3 萬多公噸，於 2010 後則又再度大幅減少，近年來產量僅約在 0.7–1.5 千公噸之間，而此水域鬼頭刀之產量似乎存在週期性的變動趨勢。家計型漁業為巴西鬼頭刀漁獲的主要來源，作業型態則為表層性釣漁業 (Nóbrega et al., 2015)。

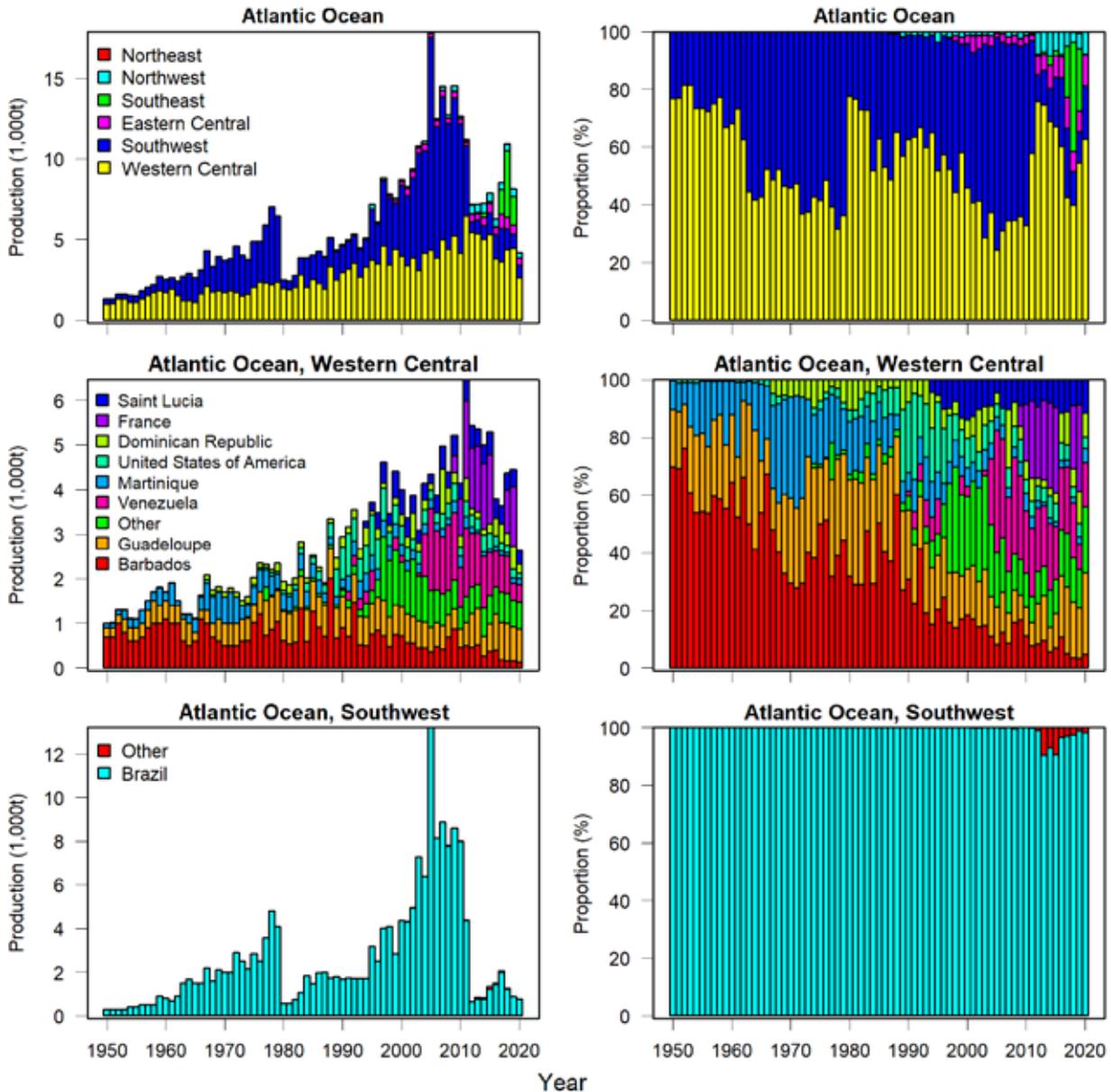


圖 5 大西洋各水域以及鬼頭刀主要漁獲水域與漁業國之鬼頭刀產量與相對比例

(三) 印度洋

西印度洋海域為鬼頭刀產量的主要來源，雖然於 2000 年期間產量略有減少，但長期產量呈現逐年增加的趨勢，近幾年已達歷年最高的 1.3—1.4 萬多公噸，2000 年代初期東印度洋始有較大量的鬼頭刀產量記錄，約佔印度洋鬼頭刀產量之 40% (圖 6)。

1. 西印度洋

自 1980 年代末期巴基斯坦成為西印度洋主要鬼頭刀產量來源，且產量呈現逐年增加的趨勢，近年來產量約 5 千公噸。伊朗則自 2002 年始有鬼頭刀產量記錄，並於 2015 年後產量大幅增加，近幾年已達 1 萬公噸左右，約佔西印度洋鬼頭刀產量之 70% 以上。

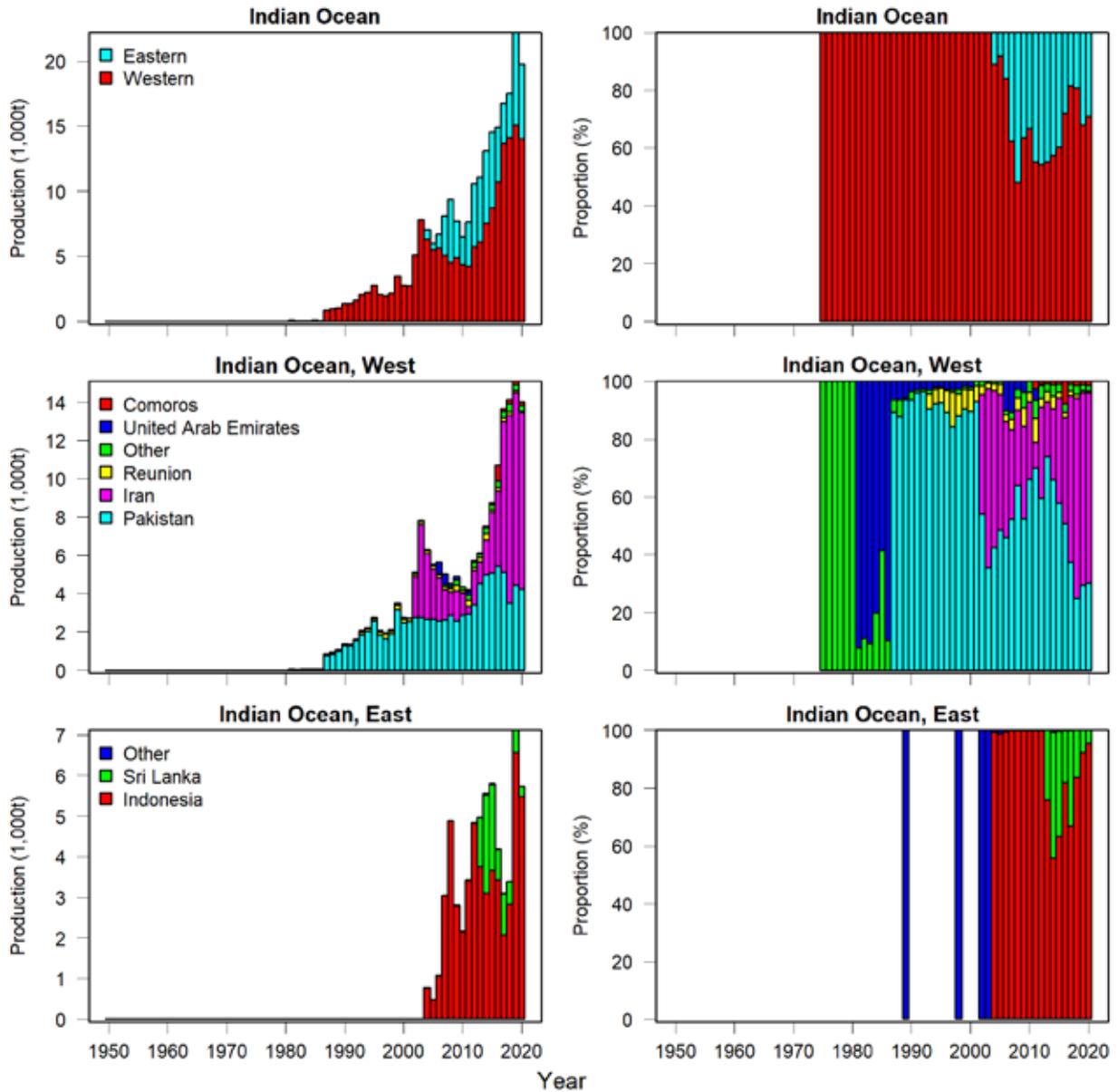


圖 6 印度洋各水域以及鬼頭刀主要漁獲水域與漁業國之鬼頭刀產量與相對比例

巴基斯坦之漁業主要由小型與家計型漁業所組成，其中刺網為最普遍捕撈鮪類及類鮪類之漁業，然而由於刺網漁業之鬼頭刀魚價偏低，而手釣漁業之鬼頭刀魚價相對較高，因此現今刺網船主會僱用船員於非其他漁業活動期間進行手釣作業以捕撈鬼頭刀 (Moazzam, 2021)。伊朗之漁業主要由刺網

漁業所組成，其次為曳繩釣，再者為家計型延繩釣漁業，亦有少數商業型圍網漁業，刺網漁業漁獲量約佔總漁業量之 93%，而家計型延繩釣漁業之鬼頭刀漁獲量並不多，推論鬼頭刀應主要記錄於刺網漁業之其他魚種 (Iran, 2021)。

2. 東印度洋

自 2004 年東印度洋開始有較多的鬼頭刀記錄，近年產量約在 3–7 千公噸間變動，印尼為主要的生產國，約佔東印度洋鬼頭刀產量之 60% 以上，其次則為斯里蘭卡。

印尼之漁業主要由延繩釣漁業組成，其次為圍網漁業，根據漁業別漁獲量以及觀察員與港口調查記錄，鬼頭刀應主要來自延繩釣漁業 (Indonesia, 2021)。斯里蘭卡之漁業組成主要為延繩釣漁業，其次為多重漁具之混合型漁業，再者為刺網與小型圍網 (purse seine ring net)，然而並無鬼頭刀之漁業別漁獲量資訊 (Hewapathirana, et al., 2021)。

(四) 地中海

於 1980 年代初期之前，鬼頭刀產量主要來自於馬爾他，其後突尼西亞的鬼頭刀產量逐年增加，直至 2000 年代中期之前此兩個國家為地中海鬼頭刀之主要生產國，產量也從早期的數百公噸增加至 1 千多公噸，其後義大利、西班牙與利比亞等國始有鬼頭刀產量記錄，尤其是義大利的鬼頭刀產量大幅增加，於 2006 年達歷史最高之 5 千公噸，然而隨後各國產量皆呈現減少之趨勢，近年地中海與黑海鬼頭刀產量僅約在 2 千公噸左右 (圖 7)。

馬爾他、突尼西亞、義大利等多數地中海域國家皆是以圍網漁業捕撈鬼頭刀，並透過人工集魚器 (fish aggregating device, FAD) 聚集魚群以進行捕撈，此外亦陸續有改進 FAD 之相關研究與試驗以增加漁獲效率 (D'Anna et al., 1999; Deudero et al., 1999; Potoschi et al., 1999; Vella, 1999; Zaouali and Missaoui, 1999; Moltó et al., 2020)。

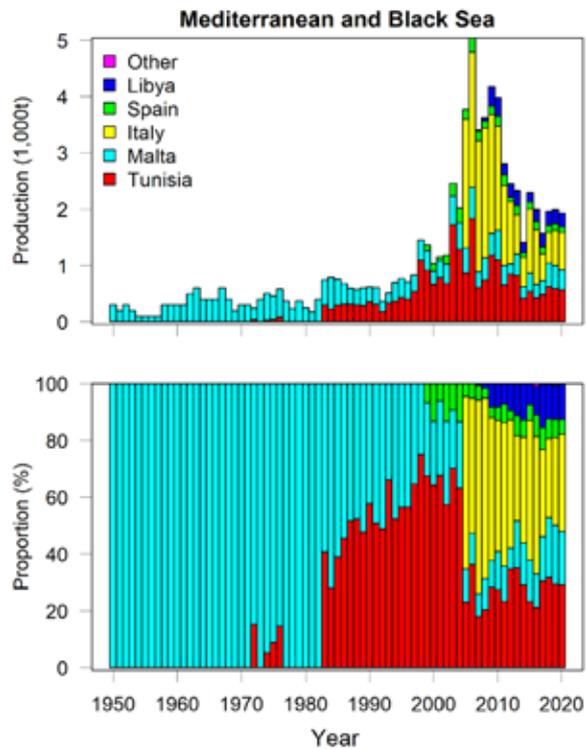


圖 7 地中海各水域以及鬼頭刀主要漁獲水域與漁業國鬼頭刀之產量與相對比例

三、全球鬼頭刀資源動態與評估分析

(一) 太平洋

王 (2021) 針對西北太平洋鬼頭刀進行資源評估，所有情境之分析結果皆顯示，目前西北太平洋鬼頭刀應無過度利用 (overfishing) 及過漁 (overfished)，但親魚量可能已接近於最大持續生產量 (maximum sustainable yield, MSY) 參考點水準，然而相對資源量指標於 2007 年後大致上是呈現減少的趨勢。

在東太平洋海域方面，Patterson and Martinez (1991) 分析厄瓜多海域鬼頭刀資



源之漁業利用率，結果指出該海域鬼頭刀漁業可能有過度利用的情形。Guzman et al. (2015) 針對太平洋巴拿水域鬼頭刀進行相對資源豐度指標以及死亡率與殘存率等相關估計，提供該水域族群動態之參考指標。Aires-da-Silva et al. (2016) 針對東南太平洋鬼頭刀進行探索性的資評估分析，然而由於資料有限，阻礙資源評估的進行，並未提出資源和漁業狀態之分析結果，而 Valero et al. (2016) 亦同時進行管理策略評估 (management strategy evaluation, MSE) 中的探索性分析。Roa-Ureta et al. (2021) 亦針對東南太平洋鬼頭刀進行資評估分析，結果指出該海域鬼頭刀資源目前是以可持續的方式進行漁業利用。

然而，Kindong et al. (2020) 之分析呈現了與目前西北及東南太平洋鬼頭刀資源評估不同的結果，其指出中太平洋海域的鬼頭刀資源承受很大的漁獲壓力且生物量已大幅枯竭。

(二) 大西洋

Mahon and Oxenford (1999) 針對加勒比海鬼頭刀進行預警性的資源評估，鑑於鬼頭刀的漁獲量變動趨勢，需要對該魚種於中西大西洋採取預防性管理方法，此外基於鬼頭刀的洄游性和共享性，需要採用區域方法進行評估和管理。Kleisner (2008) 及 Lynch et al. (2018) 研究指出，自 1990 年起西大西洋鬼頭刀資源豐度呈現明顯的減少趨勢。Kindong et al. (2020) 之分析則指出，大西洋鬼頭刀並沒有受到漁業壓力，且具有健康的生物量和穩定的資源狀態。

(三) 印度洋

Benjamin and Kurup (2012) 估計印度西南水域鬼頭刀之漁業開發率，結果指出該水域鬼頭刀並未充分利用，尚有增加努力量的空間以提高鬼頭刀漁獲水準。Zhang et al. (2019)、Baset et al. (2020) 與 Zhang et al. (2021) 針對巴基斯坦沿近海水域鬼頭刀估計 MSY、總容許漁獲量 (total allowable catch, TAC) 並分析漁業利用率，分析結果皆指出近年來該水域之鬼頭刀漁獲量已超過 MSY 而處於過度利用狀態，必須控制巴基斯坦水域的努力量和漁獲量。

(四) 地中海

Moltó et al. (2022) 針對地中海鬼頭刀進行資源評估，結果指出鬼頭刀之漁業開發率僅於盛漁期間略微超過 40%，而其他月份漁業開發率則相當低，因此該海域鬼頭刀資源之漁獲水準在可持續範圍內，並提供地中海鬼頭刀資源管理的第一個參考點估計值。

四、未來展望

全球鬼頭刀在各漁業國的開發利用下於各洋區之產量皆於 1990 年代開始大幅增長，並於 2000—2010 年達歷史高峰，然而除了印度洋之外，近年來其他洋區鬼頭刀產量皆開始呈現減少的趨勢，是否因長期的漁業壓力而反映出資源量的減少，仍需要更為全面的資源評估分析。

雖然目前對於鬼頭刀的系群結構尚未有明確之定論，陸續亦有許多研究依據可能

的系群區分或是針對特定水域進行鬼頭刀之族群動態或是資源評估分析，然而各大區域性漁業管理組織目前皆尚未針對其管轄水域之鬼頭刀資源進行正式的資源評估分析。此外，鬼頭刀為高度洄游性魚種，必須確認各水域鬼頭刀的系群結構才能正確地評估漁業利用對於資源狀態的影響，否則可能僅是藉由片斷的資訊而作出偏誤的推論。

漁獲量統計資料的完整性與正確性為進行資源動態與評估分析最為重要的基礎資訊，然而在各洋區許多國家或漁業皆存在著未記錄或未報告鬼頭刀漁獲量，或是將鬼頭刀與其他物種合併記錄而無法區分魚種別漁獲量的情形 (Mahon, 1999; Kleisner et al., 2013; Merten et al., 2022)，此漁獲量資訊的缺口進而導致無法正確地反映出鬼頭刀資源量的變動趨勢 (Kleisner et al., 2013)，因此目前各項資源評估結果皆仍存

在高度的不確定性，必須更為保守的看待。除了漁獲量之外，努力量與漁獲體型等資料亦是進行漁業與資源動態分析與資源評估的重要資訊，因此如何改善及加強鬼頭刀漁業統計資料的蒐集將會是未來精進資源評估分析的第一要務。

生物與生態相關資訊亦是族群動態與評估分析之重要依據，過去於各洋區已陸續有許多鬼頭刀生物生態特性之相關研究，包括洄游分布與棲地環境偏好、初期生物生態與加入量、攝食生態、年齡與成長、生殖生物學與性成熟等項目 (Moltó et al., 2020)。鬼頭刀為短生活史之物種，一般認為短生活史的物種其生物與生態特性更容易受到氣候與環境變遷而產生變化，因此持續進行鬼頭刀生物性樣本資料的收集以及生物生態相關研究，亦是未來減少資源評估不確定性的重要工作項目。





參考文獻

- 王勝平 (2021) 鬼頭刀漁業資源評估研究。行政院農業委員會 110 年度科技計畫期末研究報告。
- 行政院農業委員會漁業署 (2022) 漁業統計年報。
https://www.fa.gov.tw/list.php?theme=FS_AR&subtheme=
- Aires-da-Silva, A., C. E. Lennert-Cody, M. N. Maunder, M. Román-Verdesoto, C. Minte-Vera, N. W. Vogel, J. Martínez-Ortiz, J. M. Carvajal, P. X. Guerrero and F. Sondheimer (2014) Preliminary results from IATTC collaborative research activities on dorado in the eastern Pacific Ocean and future research plan. Document SAC-05-11b. Fifth Meeting, Scientific Advisory Committee, Inter-American Tropical Tuna Commission.
- Aires-da-Silva, A., J. L. Valero, M. N. Maunder, C. Minte-Vera, C. Lennert-Cody, M. H. Román, J. Martínez-Ortiz, E. J. Torrejón-Magallanes and M. N. Carranza (2016) Exploratory stock assessment of dorado (*Coryphaena hippurus*) in the southeastern Pacific Ocean. Document SAC-07-06(i). Seventh Meeting, Scientific Advisory Committee, Inter-American Tropical Tuna Commission.
- Arocha, F., L. A. Marcano, A. Larez, D. Altuve and J. Alió (1999) The fishery, demographic size structure and oocyte development of dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, in Venezuela and adjacent waters. *Sci. Mar.*, 63: 401-409.
- Arocha, F., X. Gutierrez and E. Evaristo (2021) Revised and updated catches of the common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) from Venezuelan fisheries. ICCAT Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 77(10): 1-4.
- Baset, A., T. M. Haneef, A. Waris, B. Liao, A.M. Memon, E. Karim and M. Ismail (2020) Maximum sustainable yield of dolphinfish, *Coryphaena hippurus* (Linnaeus, 1758) fishery in Pakistan. *J. Anim. Sci. Res.*, 4: 1-5.
- Benjamin, D. and B. M. Kurup (2012) Stock assessment of dolphinfish, *Coryphaena hippurus* (Linnaeus, 1758) off southwest coast of India. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 54: 95-99.
- Collette, B., A. Acero, A. F. Amorim, A. Boustany, C. Canales Ramirez, G. Cardenas, K. E. Carpenter, de Oliveira Leite Jr., N., Di Natale, A., Fox, W., F. L. Fredou, J. Graves, F. H. Viera Hazin, M. Juan Jorda, C. Minte Vera, N. Miyabe, R. Montano Cruz, R. Nelson, H. Oxenford, K. Schaefer, R. Serra, C. Sun, R. P. Teixeira Lessa, P. E. Pires Ferreira Travassos, Y. Uozumi and E. Yanez (2011) *Coryphaena hippurus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T154712A4614989.
- D'Anna, G., F. Badalamenti and S. Riggio (1999) Traditional and experimental floating fish aggregating devices in the Gulf of Castellammare (NW Sicily): results from catches and visual observations. *Sci. Mar.*, 63: 209-218.
- Deudero, S., P. Merella, B. Morales-Nin, E. Massutí and F. Alemany (1999) Fish communities associated with FADs. *Sci. Mar.*, 63: 199-207.
- FAO (2022) Fishery and Aquaculture Statistics. Global capture production 1950-2020 (FishStatJ). In: FAO Fisheries and Aquaculture Division [online]. Rome.
- Gilman, E., P. Veiga, B. Spear, C. Schmidt and P. Sousa (2013) SFP global sustainability overview of Pacific Ocean fisheries that supply Mahi Mahi. Sustainable Fisheries Partnership Foundation.
- Guzman, H. M., E. Díaz-Ferguson, A. J. Vega and Y. Robles (2015) Assessment of the dolphinfish *Coryphaena hippurus* (Perciformes: Coryphaenidae) fishery in Pacific Panama. *Rev. Biol. Trop.*, 63: 705-716.
- Hewapathirana, H. P. K., N. D. P. Gunawardane and M. M. Ariyaratne (2020) Sri Lanka national report to the Scientific Committee of the Indian Ocean Tuna Commission, 2020. IOTC-2021-SC24-NR24.
- Hunter, J. (2013) Mahi mahi, *Coryphaena hippurus*: Costa Rica, Ecuador and Peru. Seafood Watch, Monterey Bay Aquarium.
- Indonesia (2021) Indonesia National Report to the Scientific Committee of The Indian Ocean Tuna Commission, 2021. IOTC-2021-SC24-NR09.
- Iran (2021) Iran (Islamic Republic of) National Report to the Scientific Committee of the Indian Ocean Tuna Commission, 2021. IOTC-2021-SC24-NR10
- Kindong, R., C. Gao, N. A. Pandong, Q. Ma, S. Tian, F. Wu and O. Sarr (2020) Stock status assessments of five small pelagic species in the Atlantic and Pacific Oceans using the length-based Bayesian estimation (LBB) Method. *Front. Mar. Sci.*, 7: 592082.
- Kleisner, K. M. (2008) A spatio-temporal analysis of dolphinfish; *Coryphaena hippurus*, abundance in the western Atlantic: implications for stock assessment of a data-limited pelagic resource. University of Miami, Miami, FL, USA.
- Kleisner, K., D. Zeller, R. Froese and R. Pauly (2013) Using global catch data for inferences on the world's marine fisheries. *Fish Fish.*, 14: 293-311.

- Lasso, J. and L. Zapata (1999) Fisheries and biology of *Coryphaena hippurus* (Pisces: Coryphaenidae) in the Pacific coast of Colombia and Panama. *Sci. Mar.*, 63: 387-399.
- Lynch, P. D., K. W. Shertzer, E. Cortés and R. J. Latour (2018) Abundance trends of highly migratory species in the Atlantic Ocean: accounting for water temperature profiles. *ICES J. Mar. Sci.*, 75: 1427-1438.
- Mahon, R. (1999) Dolphinfish fisheries in the Caribbean region. *Sci. Mar.*, 63: 411-420.
- Mahon, R. and H. A. Oxenford (1999) Precautionary assessment and management of dolphinfish in the Caribbean. *Sci. Mar.*, 63: 429-438.
- Merten, W., R. Appeldoorn, A. Grove, A. Aguilar-Perera, R. Arocha and R. Rivera (2022) Condition of the international fisheries, catch and effort trends, and fishery data gaps for dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) from 1950 to 2018 in the Western Central Atlantic Ocean. *Mar. Policy*, 143: 105189.
- Moazzam, M. (2021) Subsurface gillnetting: What motivated fishermen to Change. IOTC-2021-WPEB17(AS)-20.
- Moltó, V., I. A. Catalán, A. Ospina-Álvarez, P. Hernández and R. H. Roa-Ureta (2022) A multiannual five-fleet generalized depletion model for the stock assessment of the Mediterranean dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) fishery. *ICES J. Mar. Sci.*, 79: 1481-1496.
- Moltó, V., P. Hernández, M. Sinopoli, A. Besbes-Benseddik, R. Besbes, A. Mariani, M. Gambin, R. Alemany, B. Morales-Nin, A. M. Grau, J. A. Camiñas, J. C. Báez, M. Vasconcellos, M. Ceriola and I. A. Catalán (2020) A global review on the biology of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) and its fishery in the Mediterranean Sea: advances in the last two decades. *Rev. Fish. Sci. Aqua.*, 28: 376-420.
- Nóbrega, M. F., P. G. Kinas, R. Lessa and E. Ferrandis (2015) Spatial and temporal variation in artisanal catches of dolphinfish *Coryphaena hippurus* off north-eastern Brazil. *J. Fish Biol.*, 86: 785-804.
- Palko, B. J., G. L. Beardsley and W. J. Richards (1982) Synopsis of the biological data on dolphin-fishes, *Coryphaena hippurus* Linnaeus and *Coryphaena equiselis* Linnaeus. NOAA Tech. Rep. NMFS Circ., 443.
- Patterson, K. R. and J. Martínez (1991) Exploitation of the dolphin fish *Coryphaena hippurus* L. off Ecuador: analysis by length-based virtual population analysis. *Fishbyte*, 9: 21-23.
- Potoschi, A., L. Cannizzaro, A. Milazzo, M. Scalisi and G. Bono (1999) Sicilian dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) fishery. *Sci. Mar.*, 63: 439-445.
- Roa-Ureta, R. H., G. R. Amancio, P. M. Abanto, I. G. Izquierdo, A. A. N. Sior, E. Elías and M. Peralta (2021) Stock assessment of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the south-east Pacific Ocean. Document SAC-13 INF-O. Thirteenth Meeting, Scientific Advisory Committee, Inter-American Tropical Tuna Commission.
- Sakamoto, R. and S. Kojima (1999) Review of dolphinfish biological and fishing data in Japanese waters. *Sci. Mar.*, 63: 375-385.
- Valero, J. L., A. Aires-da-Silva, M. N. Maunder, C. Minte-Vera, J. Martínez-Ortiz, E. J. Torrejón-Magallanes and M. N. Carranza (2016) Exploratory management strategy evaluation (MSE) of dorado (*Coryphaena hippurus*) in the southeastern Pacific Ocean. Document SAC-07-06a(ii). Seventh Meeting, Scientific Advisory Committee, Inter-American Tropical Tuna Commission.
- Veiga, P., A. Morgan, T. Escarabay and E. Alonso-Población (2018) Mahi-mahi: Target 75 Sector Update and main sustainability challenges. Sustainable Fisheries Partnership.
- Vella, A. (1999) Dolphinfish fishery around the Maltese Islands. *Sci. Mar.*, 63: 465-467.
- Werten, W., R. Appeldoorn, A. Grove, A. Aguilar-Perera, F. Arocha and R. Rivera (2022) Condition of the international fisheries, catch and effort trends, and fishery data gaps for dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) from 1950 to 2018 in the Western Central Atlantic Ocean. *Mar. Policy*, 143: 105189.
- Zaouali, J. and H. Missaoui (1999) Small-scale Tunisian fishery for dolphinfish. *Sci. Mar.*, 63: 469-472.
- Zhang, K., P. Geng, D. Shi, Y. Xu, P. Sher Khan and Z. Chen (2019) Assessment of allowable catches and exploitation state of marine fishery resources in Pakistani coastal waters. *S. China Fish. Sci.*, 15: 1-8.
- Zhang, K., P. Geng, P. Sher Khan, K. H. Memon and Z. Chen (2021) Maximum sustainable yield and development status of 24 commercial marine fish groups from Pakistani waters. *Pakistan J. Zool.*, 53: 183-190.



臺灣東部海域鬼頭刀漁業概況與 漁場動態解析

林憲忠¹、王勝平²、江偉全¹、何源興¹

¹ 行政院農業委員會水產試驗所東部海洋生物研究中心

² 國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學學系

摘要

鬼頭刀雖然一年四季皆有漁獲存在，但主要盛漁期分別為 4–6 月及 10–12 月，兩漁期之產量分別佔全年鬼頭刀產量之 53 及 30%。為了解析鬼頭刀漁業之漁場動態及漁獲組成，本研究根據漁船漁獲魚種組成，以多變量集群進行分析，依主要漁獲進行漁業別篩選，結果顯示共分成 8 集群，其中 1 集群漁獲鬼頭刀比例高達 80%，因而判定為鬼頭刀延繩釣漁業，再依據篩選出之漁船後再配上船位資料，解析鬼頭刀延繩釣漁場季節動態，結果顯示鬼頭刀延繩釣漁業作業漁場具有明顯的月別變動，當主盛漁期時（4–6 月）資源豐度、努力量及漁獲率重心分布於新港南方水域，而次盛漁期（10–12 月）時其重心分布於新港以北之海域。根據鬼頭刀漁獲體型組成顯示具有季節性差異，1–3 月體長主要集中於 60–75 cm，4–6 月體長主要集中於 85–105 cm，且 6 月開始至 8 月皆有 60 cm 小型魚加入，9–10 月集中於 70–80 cm，11–12 月體長集中於 55–90 cm，然而在性別方面雄魚體型較大於雌魚。鬼頭刀延繩釣漁獲組成顯示，月別混獲率介於 8.4–35.6% 之間，其中 5–9 月及 10 月至翌年 4 月主要混獲雨傘旗魚及正鱈。鬼頭刀延繩釣主要以目標漁獲鬼頭刀為主佔 82.2%，其他魚種之混獲率僅佔 17.8%，屬於低混獲之漁業。

一、前言

臺灣東部海域各區段分別具有礫石、岩礁及珊瑚礁之不同生態系；向外海延伸之大陸棚斜坡坡度非常陡峭，在離岸不遠處即為大洋區，水深可達數千公尺，其上層有黑潮 (Kuroshio Current) 主軸緊鄰沿岸向北流過 (Tang et al., 2000; Lee et al., 2001)，大洋高度洄游性魚類 (highly migratory species) 廣泛棲息分布於此海域，進行產卵或索餌等活動，使本海域成為臺灣經濟海域內重要的洄游性魚類作業漁場之一。根據 1953–

2021 年漁業統計年報資料顯示 (行政院農業委員會漁業署, 2021)，鬼頭刀漁業發展大致上可分為三個不同的階段，分別為 1953–1973 年，鬼頭刀產量於 5,000 公噸以下，處於初期開發階段，1974–1991 年，產量介於 1,000–6,900 公噸之間波動，呈開發階段且穩定增加趨勢，其後自 1992 年開始呈現高漁獲量之階段，處於充分開發期 (陳等, 1999)，由於該期間漁船數量增加及遠洋漁獲量加入，造成漁獲量變動大 (Chang et al., 2013, 2019)，自 1998 年的 17,000 多公噸下降至 2000 年約 5,500 多公

噸，其後 2010—2020 年漁獲量在 7,500—12,000 公噸之間波動，然 2021 年鬼頭刀漁獲量下降至 3,000 多公噸 (圖 1)。

臺灣沿近海漁業近年來漁獲鬼頭刀之漁獲量約佔總漁獲產量之 7—10% 左右，且呈現逐年增加的趨勢。根據 2001—2021 年漁業統計年報沿近海鬼頭刀漁獲量介於

4,400—12,000 公噸，產值介於 1 億 6 千餘萬元至 6 億餘萬元，而東部之宜蘭、花蓮及臺東之鬼頭刀漁獲量佔沿近海鬼頭刀漁獲量之 38—76%，產量介於 3,700—11,000 公噸，可見東部為鬼頭刀重要之產地 (圖 2)。

近年來 (2001—2021 年)，臺灣東部海域鬼頭刀漁獲量顯示，以宜蘭縣最高為 1,765

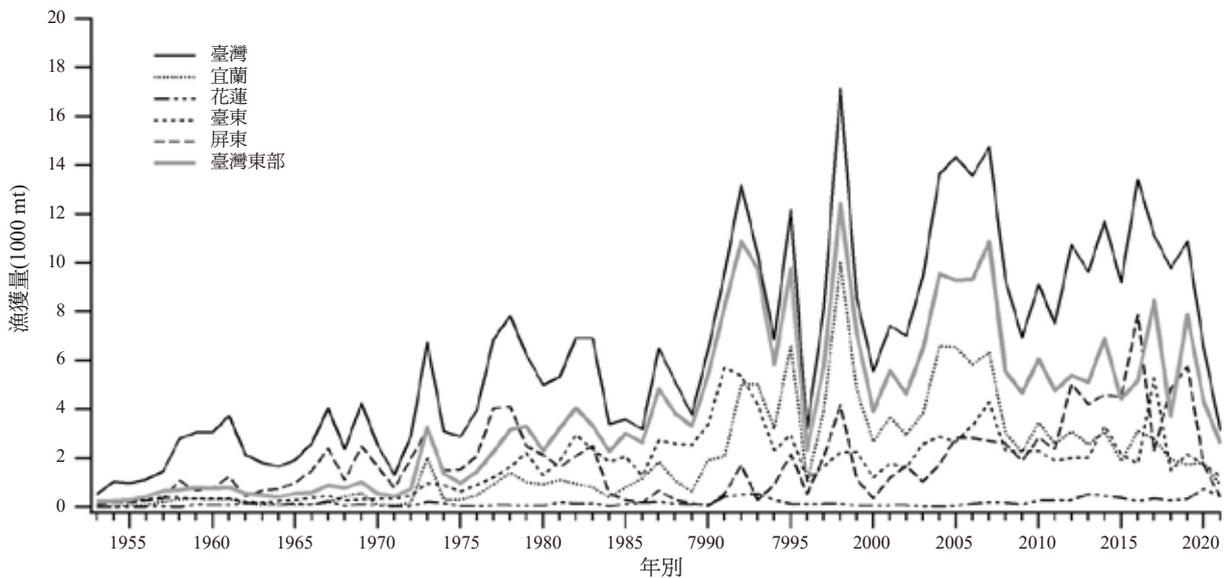


圖 1 1953-2021 年臺灣、臺灣東部及宜蘭、花蓮、臺東、屏東等產地鬼頭刀漁獲量之年間變動(資料來源：漁業統計年報)

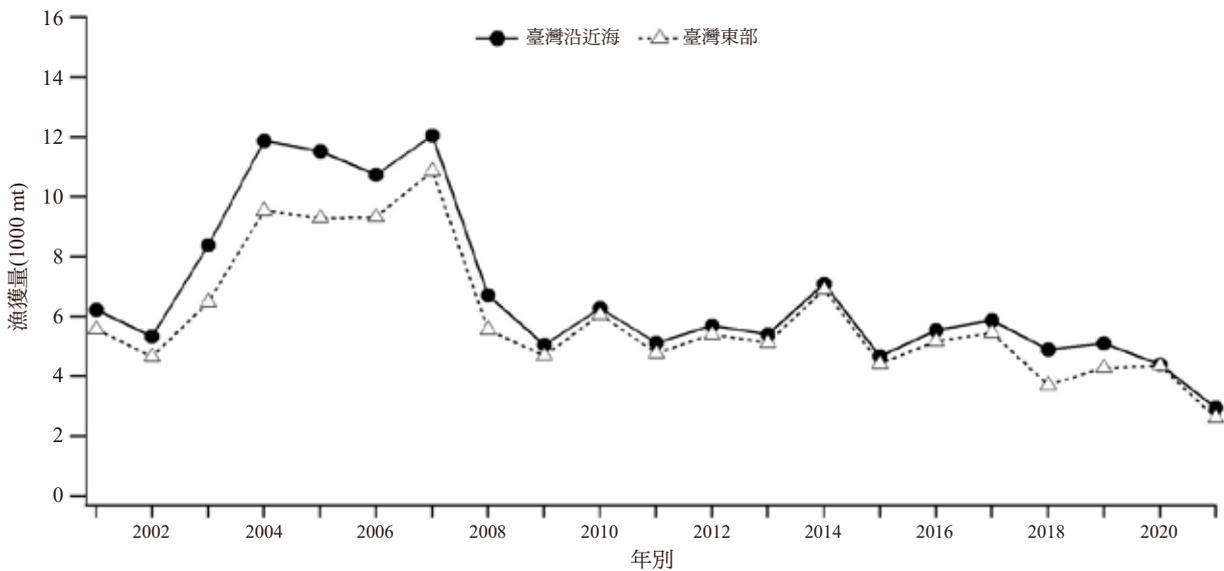


圖 2 2001-2021 年臺灣沿近海與臺灣東部鬼頭刀漁獲量(資料來源：漁產品全球資訊網)



—6,621 公噸 (年平均 3,470 公噸)，其次臺東縣為 1,502—4,304 公噸 (年平均 2,353 公噸)，花蓮縣最低為 27—743 公噸 (年平均 259 公噸)。

雖然東部海域鬼頭刀漁獲量以宜蘭縣最高，但根據 2010—2021 年單一鬼頭刀漁獲量佔各縣市魚市場總漁獲比例顯示，宜蘭縣鬼頭刀漁獲量僅佔魚市場總漁獲之 3.8%，主要以臺東縣最高，平均佔臺東縣魚市場總漁獲量之 35%，花蓮縣鬼頭刀漁獲量佔 4.3% (圖 3)。臺東縣主要漁獲港口為新港漁港，根據新港區漁會漁獲月報表統計，2001—2021 年鬼頭刀漁獲佔整個市場

漁獲比例 35—55% (圖 4)。2001—2007 年鬼頭刀年漁獲量為 1,500—3,700 公噸間變動，呈逐年上升，隔年則大幅下降至 2,000 公噸左右，之後漁獲量逐年下降至 2021 年的 1,100—1,600 公噸 (圖 5)。

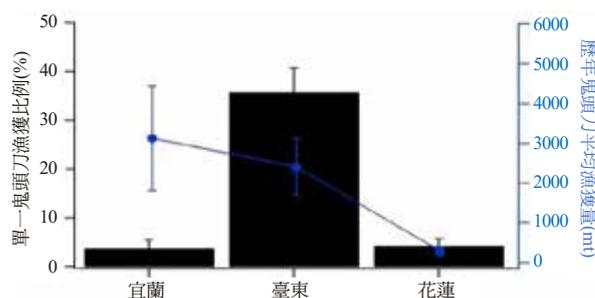


圖 3 宜蘭、臺東、花蓮單一鬼頭刀漁獲比例(黑色直條)及歷年鬼頭刀平均漁獲量(藍色線；平均±標準差)(資料來源：漁業統計年報)

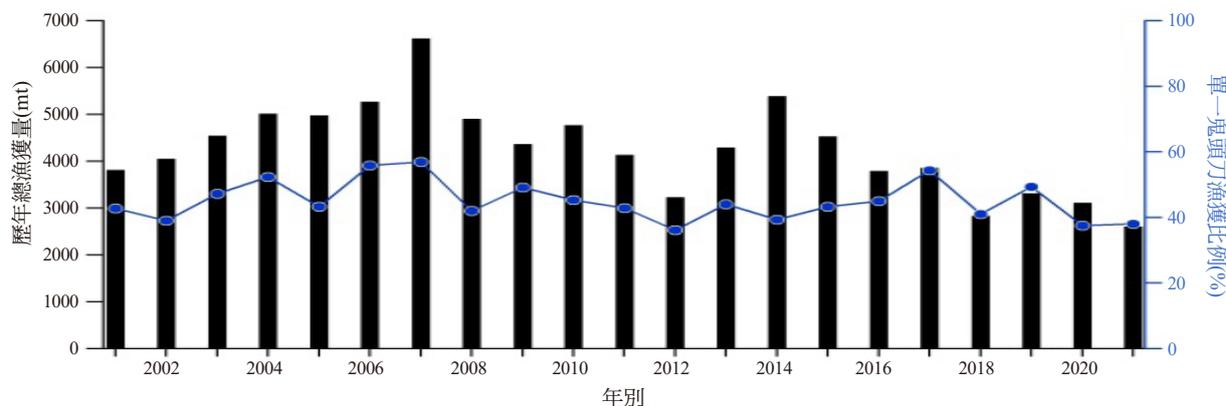


圖 4 新港魚市場歷年總漁獲量(黑色直條)及單一鬼頭刀漁獲比例(藍色趨勢線)(資料來源：漁產品全球資訊網)

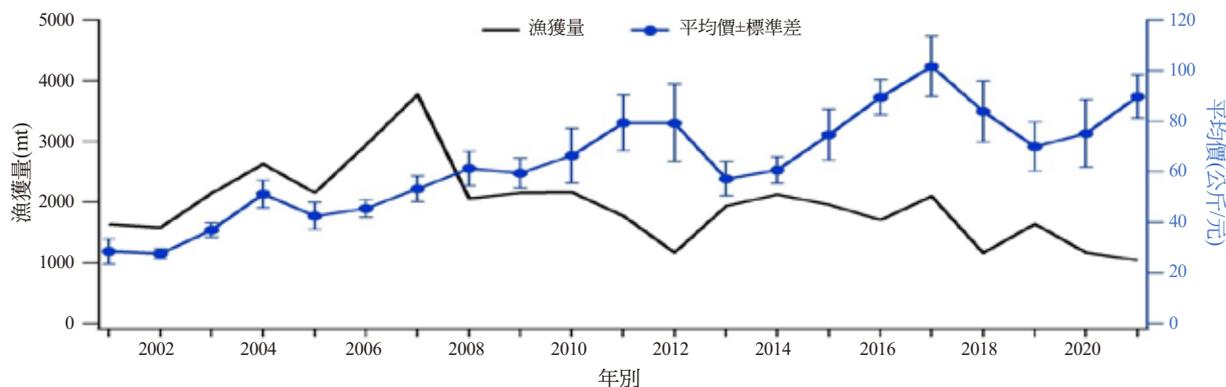


圖 5 新港魚市場鬼頭刀漁獲量(黑色趨勢線)及平均價(藍色趨勢線；平均±標準差)之歷年變動趨勢(資料來源：漁產品全球資訊網)

2001－2007 年鬼頭刀每公斤平均價 27.6－53 元，2008－2012 年平均價上升至 61.3－79.4 元，2013－2014 年分別下降至 57.2 及 60.7 元，而 2015－2021 年，平均價每公斤 70－100 元左右 (圖 5)。東部海域鬼頭刀漁獲雖終年皆有漁獲存在，但有兩個盛漁期，分別為 4－6 月及 10－12 月 (圖 6)，盛漁期之鬼頭刀產量分別佔全年鬼頭刀產量的 53 及 30%。

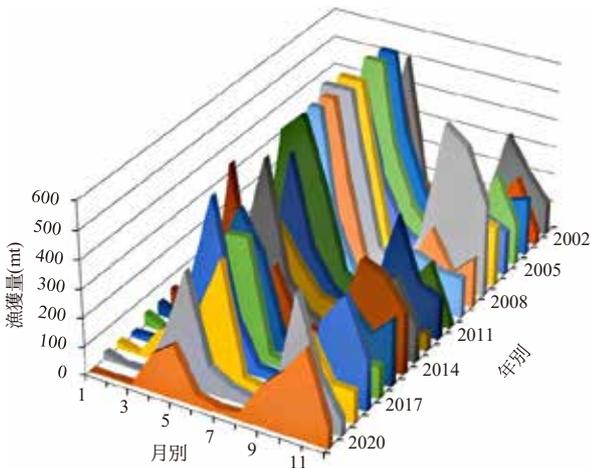


圖 6 臺灣東部新港海域歷年各月別鬼頭刀漁獲量 (資料來源：漁產品全球資訊網)

臺灣沿近海海域漁獲鬼頭刀之漁業分別有浮延繩釣 (pelagic longline fishery)、其他延繩釣 (other longline fishery)、曳繩釣漁業 (trolling line fishery)，定置網 (set net) 及流刺網 (drift net)，其中主要以浮延繩釣漁業漁獲為主，漁獲鬼頭刀比例佔總漁業之 50% 以上，甚至達 80%，其他漁業中，以其他延繩釣及曳繩釣漁業漁獲鬼頭刀之比例較網具類高，表示鬼頭刀漁獲主要以釣漁具之型態漁獲為主 (圖 7)。由於鬼頭刀漁獲季節分明，因此在臺灣鬼頭刀漁業大多為兼營性漁業為主，但在主要漁季時則會以漁獲

鬼頭刀為專營漁法，稱之為鬼頭刀延繩釣漁業 (林等，2019)。

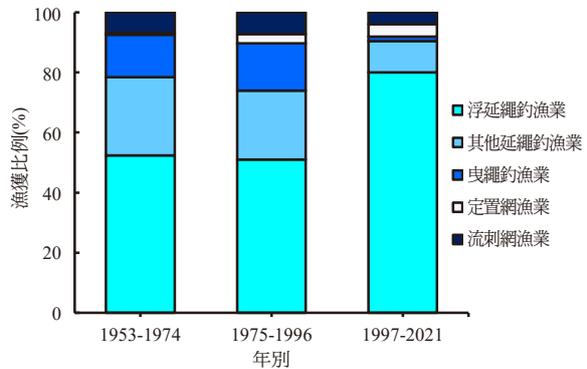


圖 7 臺灣沿近海之浮延繩釣漁業、其他延繩釣漁業、曳繩釣漁業、定置網漁業及流刺網漁業等漁業漁獲鬼頭刀之漁獲比例(資料來源：漁業統計年報)

鬼頭刀延繩釣具結構主要由幹繩 (main line)、支繩 (branch line)、浮球 (buoy)、浮標繩 (float line)、釣鉤 (hook) 組成；其漁撈設備，包括揚繩機 (line hauler)、自動識別系統 (automatic identification system, AIS)、浮標旗 (float flag)、幹支繩收容器 (俗稱「緞籃」、「籃」) 等。鬼頭刀延繩釣是由有許多單位所組成，一個單位為兩浮球之間，稱為一筐 (basket；俗稱「肚」)，結附 6 或 7 條支繩，每條支繩間距 (hook spacing) 約為 20 m，每筐幹繩總長約 140 m、支繩長約 6.8 m、浮標繩長約 7.9 m、浮標旗長約 4.5 m、塑膠浮球直徑約 5.5 吋，另外當地鬼頭刀延繩釣具會再於浮球下方結附一條約長 0.8－1 m 之浮球下支繩鉤，釣鉤尺寸約 2 吋 (圖 8)。作業使用之餌料分別有虱目魚 (活餌)、魷魚 (分為整尾以及切片)、秋刀魚、鯖魚及肉鯧等為主，由於前兩者成本較高及裝載活餌空間有限，因此

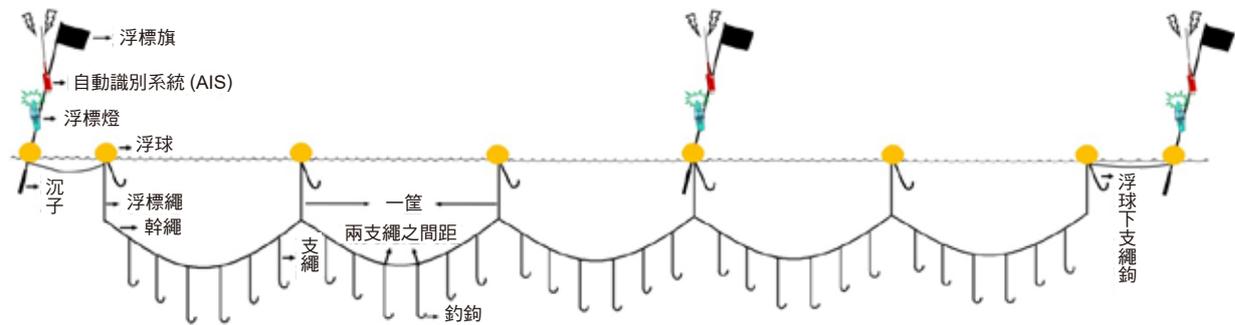


圖 8 鬼頭刀延繩釣漁具結構示意圖(上) (林等, 2022); 釣獲鬼頭刀(下)

將會參雜成本較低之秋刀魚、鯖魚及肉鯧等餌料進行作業。出海作業時，各漁船出港時以無線電話機與其他漁船聯繫，協調各漁船所預定投繩的位置及時間，即所謂的排班。為了避免釣具相互糾纏，船與船之間的距離約 1.5–2 浬 (依作業船隻多寡而定，船多距離短，船少距離寬)。當各漁船都排定好投繩位置後，各船將於同一時間在船尾進行投繩，首先將延繩釣先端之浮標旗、AIS 投入 (圖 9A)，再依序投入浮球、幹繩及支繩 (圖 9B)，投放約 3–10 筐不等時再結附浮標旗與自動識別系統，以此類推，投繩時間

由午夜至清晨 (圖 9C)。投繩完畢後，於投畢位置附近漂流守旗，靜候約 1–2 小時後於船艏右舷開始進行揚繩作業，揚繩作業由最後投畢之釣具開始揚繩 (圖 9D)。投放鉤數依漁船噸位有所差異，一般幹支繩收容器 (籃) 為 30–40 筐，以每筐 7 鉤換算 1 籃約為 210–280 鉤。膠筏每次作業大約投放 1–2 籃 (為當天返港作業)，漁船之 CT1 (5 噸以上未滿 10 噸) 與 CT2 (0 噸以上未滿 20 噸) 每次作業投放 3–5 籃 (每航次作業天數包含當天返港至 3 天左右)，而 CT3 (20 噸以上未滿 50 噸) 以上漁船每次作業投放

5—15 籃不等 (每航次作業天數約在 3—7 天)。漁獲物於船上以生鮮冰藏 (碎冰加入海水) 方式為主, 當捕獲漁獲去除魚鉤後, 將漁獲放入甲板上之水冰艙裡 (圖 9E)。

進港卸魚時, 首先將鬼頭刀漁獲依據重量分為: 未達 3 kg 以下之小型魚、達 3 kg 至未達 5 kg 之中型魚、大於 (含) 5 kg 以上之大型魚, 進行分類, 且三種體型的漁獲價位皆不同, 大型魚魚價較高, 小型魚魚價最低。經過磅後, 由魚市場拍賣員將漁獲貼上船名及重量, 再進行公開拍賣 (圖 9F)。

隨著科技發展及漁撈技術的進步, 漁業資源過度採捕之議題日漸受到重視, 尤其是沿近海域更是備受矚目。沿近海為世界生產力最高的生態系統海域, 由於漁撈技術精進、船舶及續航力增加, 因此沿近海域之生態系統面臨嚴重的挑戰。環境的變動將會影響物種分布, 然而瞭解物種的分布對生態、保育及資源管理是至關重要的一環 (Austin, 2007)。漁業資源永續利用及發展, 需如何進行完善的資源評估與管理策略是目前全球性之主要議題 (Garcia, 2000)。過去十幾年間, 許多科學家提出以生態系統為基礎的海洋利用管理方式 (Misund, 2006), 其中海洋空間規劃在海洋環境中是有效的實施生態系統管理的方法之一 (Douve, 2008)。

海洋空間規劃通常主要是以作業漁場為中心, 因此首先需要確定掌握漁船在海上漁業活動的漁場動態, 但經常因缺乏漁場空間分布之資料, 因此無法有效的掌握漁場分布狀況。為了掌握監控各漁業作業漁場之調查, 以往主要以觀察員及漁撈日誌資料進行

推估, 雖然觀察員可收集大部分之作業資料, 但取得資料之作業漁場覆蓋率受到經費、人力成本及數量等因素之限制 (Fowler, 2008; Mullaney and Dawe, 2009)。漁撈日誌資料雖然可以減省經費及人力, 但由於漁民可能會考慮自身利益之相關因素, 而使填寫漁獲量、漁場位置及努力量等資料與實際資料有所差異, 因此在準確度方面相對粗糙 (Engelhard, 2005; Fowler, 2008)。

現今各國普遍採用船舶監控系統 (vessel monitoring systems, VMS) 用以準確的監控漁船動態, 結合漁獲資料探討各漁業漁場資源豐度之時空變動, 提供有效的漁場管理之重要資訊 (Marrsa et al., 2002; Fonseca et al., 2008; Pedersen et al., 2009; Lee et al., 2010)。然而我國首創之漁船監控系統 (voyage data recorder, VDR) 主要是為了有效的管理漁船用油, 規定沿近海小型漁船必須安裝, 以便船主申請漁業補助用油核配之依據 (張, 2010)。雖然 VDR 無法即時傳送船位資料, 但可在漁船進港加油時回傳船位資料, 並以三分鐘一筆的間隔記錄資料, 近年來國內陸續運用 VDR 進行漁船作業位置之分布範圍及季節性漁場轉換之動態 (張, 2010; 林, 2012; 陳, 2014)。

為了瞭解臺灣東部海域鬼頭刀延繩釣作業漁獲組成及季節性漁船作業漁場動態, 本研究利用作業漁船漁獲資料, 依主要漁獲魚種組成透過統計之多變量分析 (multivariate analysis) 方法歸類出各漁船之目標魚種之作業型態, 篩選出鬼頭刀延繩釣漁業之後, 再與 VDR 之船位動態進行配



圖 9 鬼頭刀延繩釣漁業作業流程(林等，2022)
(A)鬼頭刀延繩釣漁船；(B)鉤餌作業；(C)投繩作業；(D)揚繩作業；(E)漁獲鬼頭刀及冰藏作業；(F)鬼頭刀漁獲卸魚分類作業及市場拍賣

對，解析東部海域鬼頭刀延繩釣漁業作業漁場季節變動及分布。

二、材料與方法

(一) 資料收集

自 2003—2021 年按月於臺東新港魚市場進行鬼頭刀體長 (fork length, 尾叉長) 測量及記錄，並以 5.0 cm 之間距進行體長頻度分析，解析鬼頭刀體長年間與月間之組成及變動趨勢。

由漁業署提供臺灣東部 2015—2017 年裝有 VDR 之延繩釣漁船動態資料，資料包括漁船編號、經緯度、船速及時間等相關資料。漁獲資料為沿近海港口查報員所記錄之資料，其內容包括漁船編號、作業日期、作業漁法及魚種別漁獲量等相關基本資料。根據 2017—2021 年於魚市場同時記錄鬼頭刀延繩釣樣本船作業航次所漁獲之物種組成，進行混獲比例及年間、月別間之變動分析。

(二) 漁業別辨識

考量沿近海港口查報員所記錄之鬼頭刀漁獲混雜著由鮪延繩釣及雜魚延繩釣所組成之漁業別資訊，為更確切的區分各漁船之目標魚種作業型態，依據 2010—2018 年沿近海漁業查報員所累計各漁船之年別、月別、航次別之漁獲魚種組成資料，利用主要漁獲魚種組成以多變量集群分析法 (cluster analysis) 進行分群，以判別目標魚種作業種類，後續再篩選出鬼頭刀延繩釣漁業之資料進行鬼頭刀延繩釣漁場與鬼頭刀

資源豐度時空動態。集群分析是以 R 之 kmeans 及 hclust 函數進行計算 (The R Foundation for Statistical Computing Platform, 2019)。由於航次別作業漁獲資料之筆數相當龐大，而採用 He et al. (1997) 所提出之兩階段集群分析方法以避免在以漁獲資訊計算航次別資訊大量點間距離矩陣 (distance matrix) 之困難。

1. 非階層式集群分析法 (non-hierarchical cluster analysis) 之 K 組平均法 (K-means)：

將原始作業報表資料依各漁船航次別之漁獲魚種組成比例區分為 k 個集群以考量混合不同魚種之作業情況 (將 n 個主要漁獲魚種任取 2 個魚種之排列數)，之後再將原始作業報表資料之漁獲魚種組成進行彙整以取得 k 個集群之平均漁獲魚種組成比例。

2. 階層式集群分析法 (hierarchical cluster analysis)：

根據 k 個集群之平均漁獲魚種組成比例以歐式距離法 (Euclidean distance) 計算資料之點間距離，並採用配合華式最小變異 (Ward minimum variance method) 之群間連結法進行分群。

本研究所採用之兩集群分析分別是以 R 之 kmeans 及 hclust 函數進行計算 (The R Foundation for Statistical Computing Platform, 2019)，上述所得之分群結果再依據漁船名及年月日時間資訊與原始作業報表資料配對整合，以獲得各漁船航次別目標魚種作業型態之歸類分群。

(三) 漁場重心分析



由集群分析結果篩選出以鬼頭刀為目標魚種作業型態之延繩釣漁業資料配對 VDR 漁船動態資料以獲得鬼頭刀漁業漁船的作業位置，再依據查報員所記錄之漁獲量及努力量以 $0.1 \times 0.1^\circ$ 網格累積之小時數及漁獲量，即可得知鬼頭刀漁業作業位置之漁獲量及努力量，進一步計算作業漁場、鬼頭刀漁獲與資源相對豐度之分布重心。

1. 作業漁場分布重心 (effort gravity, EG) :

$$EG = \left(\frac{\sum_k E_k Lon_k}{\sum_k E_k}, \frac{\sum_k E_k Lat_k}{\sum_k E_k} \right)$$

E_k : 鬼頭刀延繩釣於第 k 個空間網格之努力量(小時數)； Lon_k : 為鬼頭刀延繩釣在第 k 個空間網格之經度； Lat_k : 為鬼頭刀延繩釣在第 k 個空間網格之緯度

2. 漁獲分布重心 (catch gravity, CG) :

$$CG = \left(\frac{\sum_k C_k Lon_k}{\sum_k C_k}, \frac{\sum_k C_k Lat_k}{\sum_k C_k} \right)$$

C_k : 為鬼頭刀延繩釣於第 k 個空間網格之漁獲量 (kg)； Lon_k : 為鬼頭刀延繩釣在第 k 個空間網格之經度； Lat_k : 為鬼頭刀延繩釣在第 k 個空間網格之緯度

3. 資源相對豐度分布重心 (abundance gravity, AG) :

$$AG = \left(\frac{\sum_k CR_k Lon_k}{\sum_k CR_k}, \frac{\sum_k CR_k Lat_k}{\sum_k CR_k} \right)$$

CR_k : 於第 k 個空間網格之鬼頭刀漁獲率(公斤/小時數)； Lon_k : 為鬼頭刀延繩釣在第 k 個空間網格之經度； Lat_k : 為鬼頭刀延繩

釣在第 k 個空間網格之緯度

然而上述方式所計算之作業漁場、漁獲及資源相對豐度之分布重心皆為空間上的一個坐標點，然探究各重比分布位置之範圍，本研究亦採用 QGIS (Quantum GIS 3.18, qgis.org/en/site/) 針對鬼頭刀延繩釣作業漁場之漁獲量、努力量及漁獲率進行空間密度之估計，以推估鬼頭刀延繩釣月別及作業漁場之漁獲量、努力量及漁獲率之熱點分布。

三、結果

(一) 漁業別之判別與篩選

新港區漁會較為重要的漁獲魚種約為 13 種，約佔 92.4%，其他物種比例皆不到 1% 且總量僅約為 7.6%，故其他魚種之漁獲量累計一類為其他，因此共計區分為 14 類。根據上述之主要漁獲魚種分別針對新港區漁會之漁獲拍賣資料進行集群分析，首先非階層式集群分析法之 K 組平均法 (K-means) 將原始拍賣作業資料考量混合不同魚種之作業情況區分 182 集群，之後再將 K-means 法區分 182 群所得各群之平均漁獲魚種組成以階層式集群分析法進行分群。有關階層式集群數的選擇是根據集群分析法群間變異大且群內變異小的基礎理論進行判斷 (elbow method)，本研究是以某一集群數能使群間的相對變異與群內相對變異達 50–60% 以上作為判斷標準。

新港區漁會拍賣資料之集群分析選取 8 個集群數 (圖 10)，而各集群之歷年漁獲魚種組成如圖 11 所示，由集群分析及漁獲

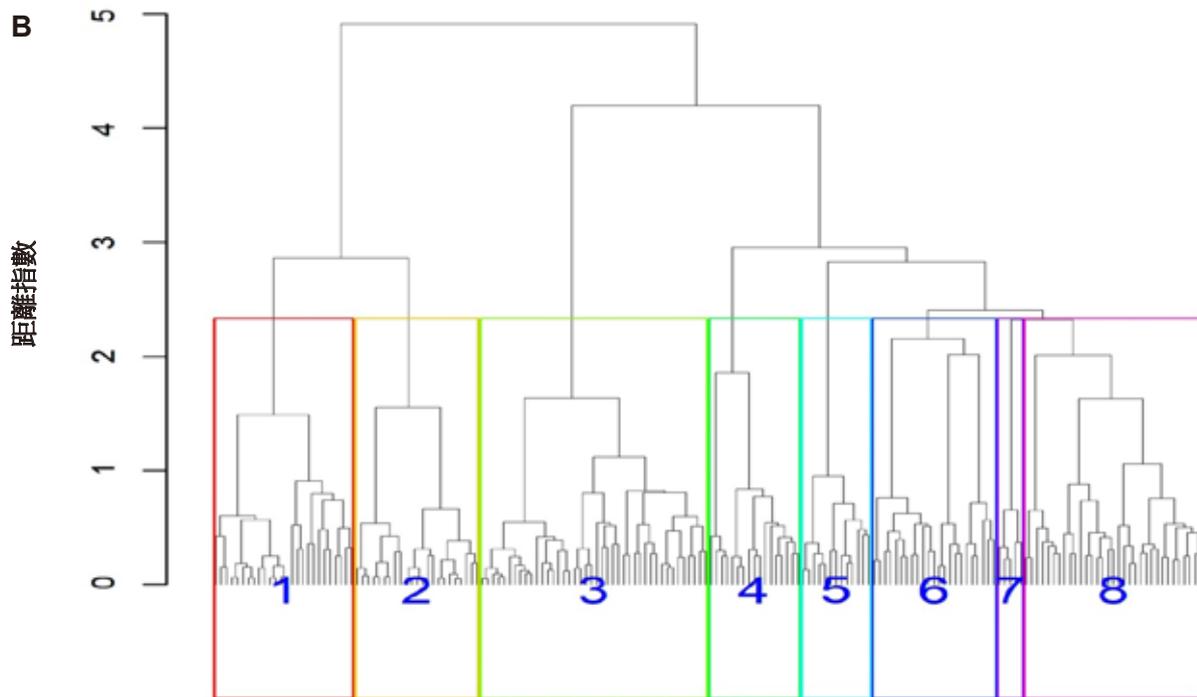
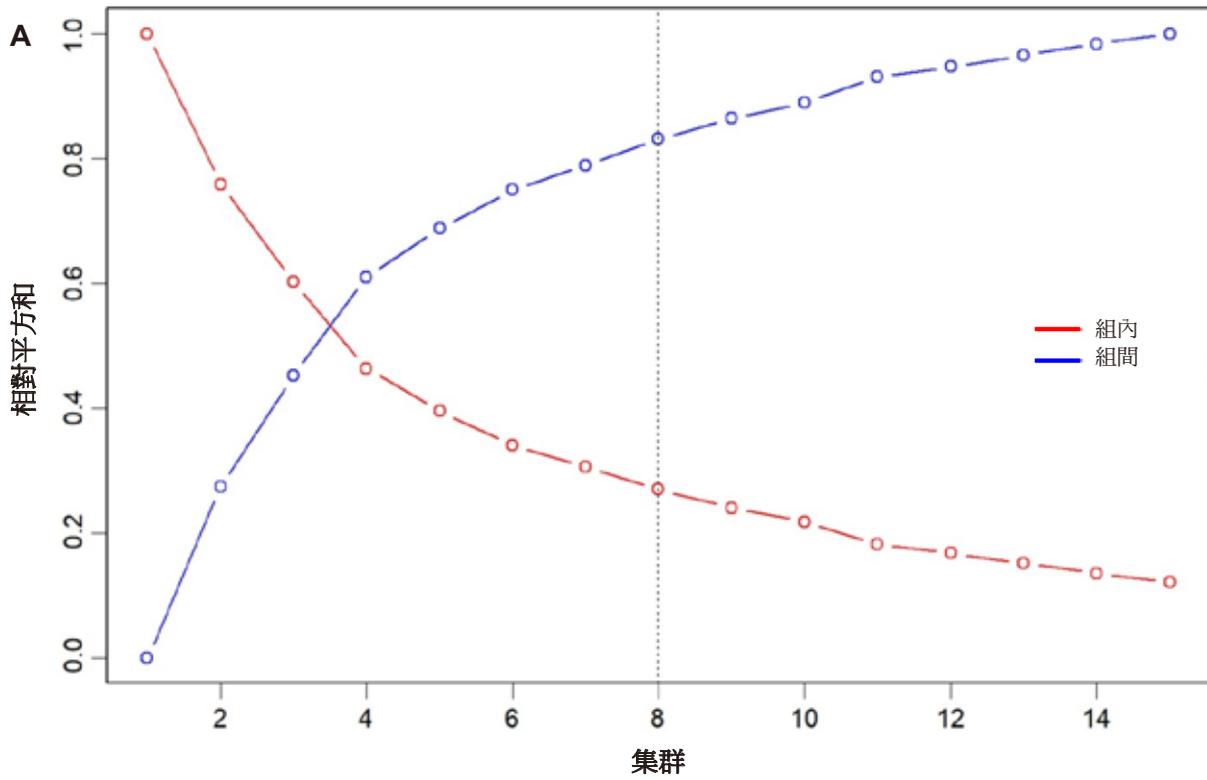


圖 10 根據臺灣東部海域主要漁獲魚種組成進行集群分析(A)及樹狀圖(B)，由集群分析選取 8 個集群數，進行漁業別辨識

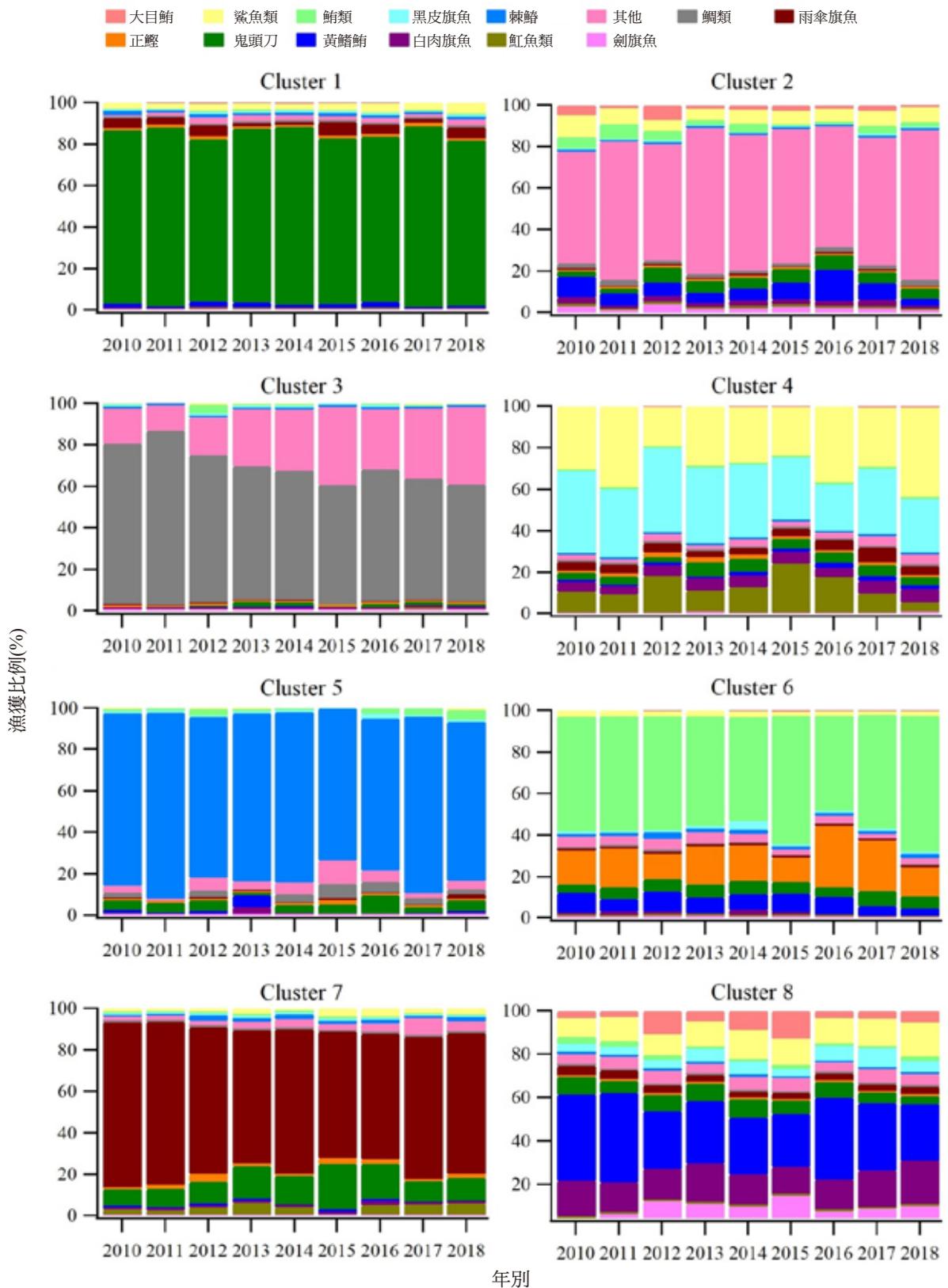


圖 11 主要漁獲組成之集群分析

魚種組成之百分比結果可明顯針對各漁業作業種類進行漁業別辨識：Cluster 1 主要以鬼頭刀漁獲所組成，亦有少許之雨傘旗魚，因此由漁獲組成判別為鬼頭刀延繩釣漁業。Cluster 2 主要漁獲為其他魚種漁獲為主，亦有少許鬼頭刀及黃鰭鮪等，因此判別為雜魚延繩釣漁業。Cluster 3 漁獲組成中幾乎以其他魚類及鯛類為主，因此可判別為一支釣漁業。Cluster 4 主要以白肉旗魚、大鯊及魷類等所漁獲組成，因此該漁獲組成判別為大目流刺網漁業。Cluster 5 主要漁獲為棘鰭所組成，亦有少部分其他及鬼頭刀漁獲，因此可判別為曳繩釣漁業。Cluster 6 主要漁獲組成幾乎為小串仔及正鰹等組成，根據魚市場記錄小串仔為小型鮪類，該漁業主要於人工浮魚礁附近以曳繩釣漁法捕獲為主。Cluster 7 主要漁獲雨傘旗魚，因此可判別為流刺網漁業。Cluster 8 漁獲組成中主要為黃鰭鮪、黑皮旗魚及大鯊類，亦有許多大目鮪、劍旗魚及白肉旗魚等組成，因此該漁業將可判別為鮪延繩釣漁業。

各集群所漁獲鬼頭刀之漁獲比例顯示，其中有一集群 (Cluster 1) 之鬼頭刀漁獲量為最多，其他集群之鬼頭刀則非常少。因此，本研究篩選出 Cluster 1 (鬼頭刀延繩釣漁業) 之資料進行後續各項分析。

(二) 作業漁場重心與熱點分布

鬼頭刀延繩釣各月別作業漁場之漁獲量、努力量及漁獲率之重心分布顯示，具有明顯的月別變動 (圖 12-14)，3-6 月漁獲量重心主要於緯度 23°N 以南之水域，其餘月別較集中於 22.8-23.2°N 且較靠近沿

岸。由整體重心分布顯示，3 月開始重心於新港及綠島附近，之後 4-5 月重心開始向南移動，其中漁獲率重心分布最南，表示主盛漁期期間高漁獲率於南方水域，接著 6 月重心開始往北至新港海域附近，之後其餘月別的作業漁場重心分布於北方水域。

由於月別重心於空間上為一個座標點，因此本研究再計算月別作業海域漁獲量、努力量及漁獲率熱點分布。漁獲量熱點分布顯示 1-2 月間僅有稀少漁獲量分布於新港沿岸，自 3 月漁獲量熱點開始往南分布，直到 4-5 月期間，漁獲量熱點分布於低緯度之南方海域，之後漁獲量熱點開始向北移動，直至 10-12 月高漁獲量熱點主要分布於 22°N 以北之海域 (圖 12)。

努力量月別變動顯示，1-3 月間主要於新港與綠島海域之間有較高之努力量，尤其是 3 月，高努力量主要分布於緯度 22.5°N 附近及 20.5-21°N 海域，並維持至 5 月期間，之後作業高努力量則又回到新港海域附近，7-12 月期間高努力量幾乎分布在 23-23.5°N 之間 (圖 13)。

漁獲率方面，月別高熱點區分布呈明顯變動，1-2 月漁獲率較低，分布於緯度 23°N 以北為主，直至 3 月漁獲率開始增高，且主要分布於 21.5-23.5°N 之間，4-5 月較高漁獲率熱點分布於 23°N 以南海域，且較偏向外洋水域，6 月開始，高漁獲率分布於新港外海，7-9 月期間，主要於 22°N 以上海域作業且漁獲率低，10-12 月期間，高漁獲率熱點主要分布於 22.5°N 以北之海域 (圖 14)。

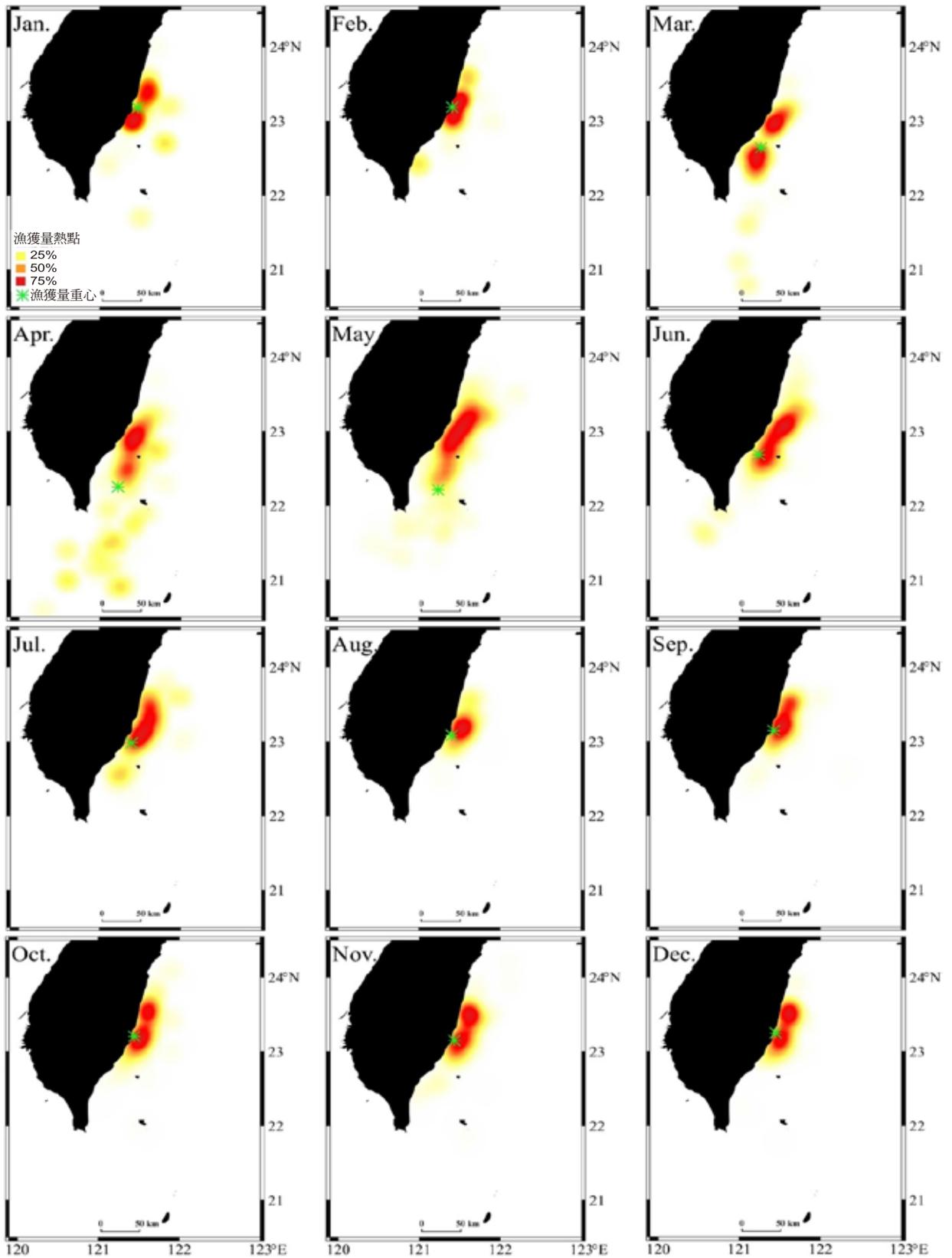


圖 12 臺灣東部海域鬼頭刀延繩釣漁獲鬼頭刀漁獲重心與漁獲量熱點分布之月別變動

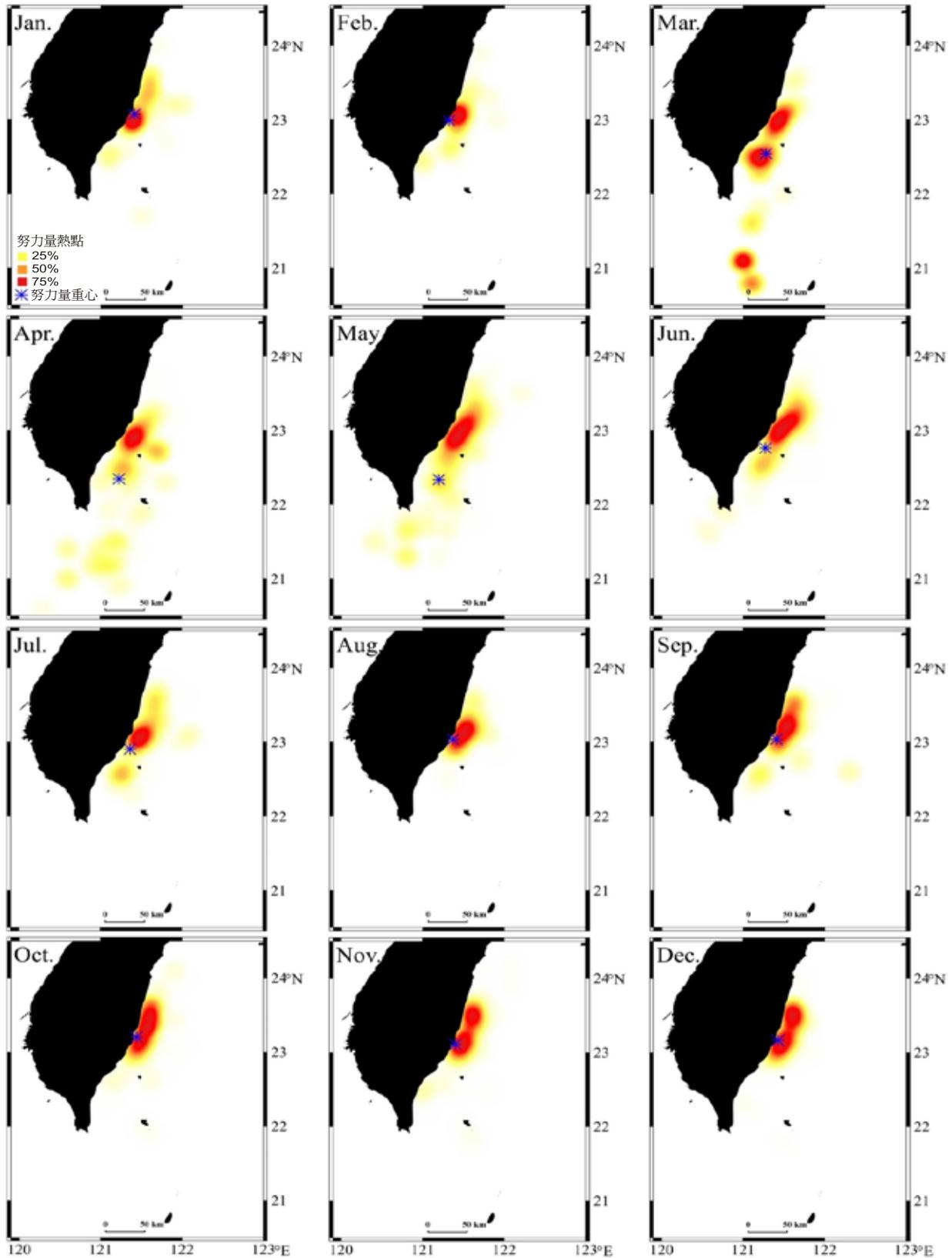


圖 13 臺灣東部海域鬼頭刀延繩釣作業海域努力量重心與努力量熱點分布之月別變動

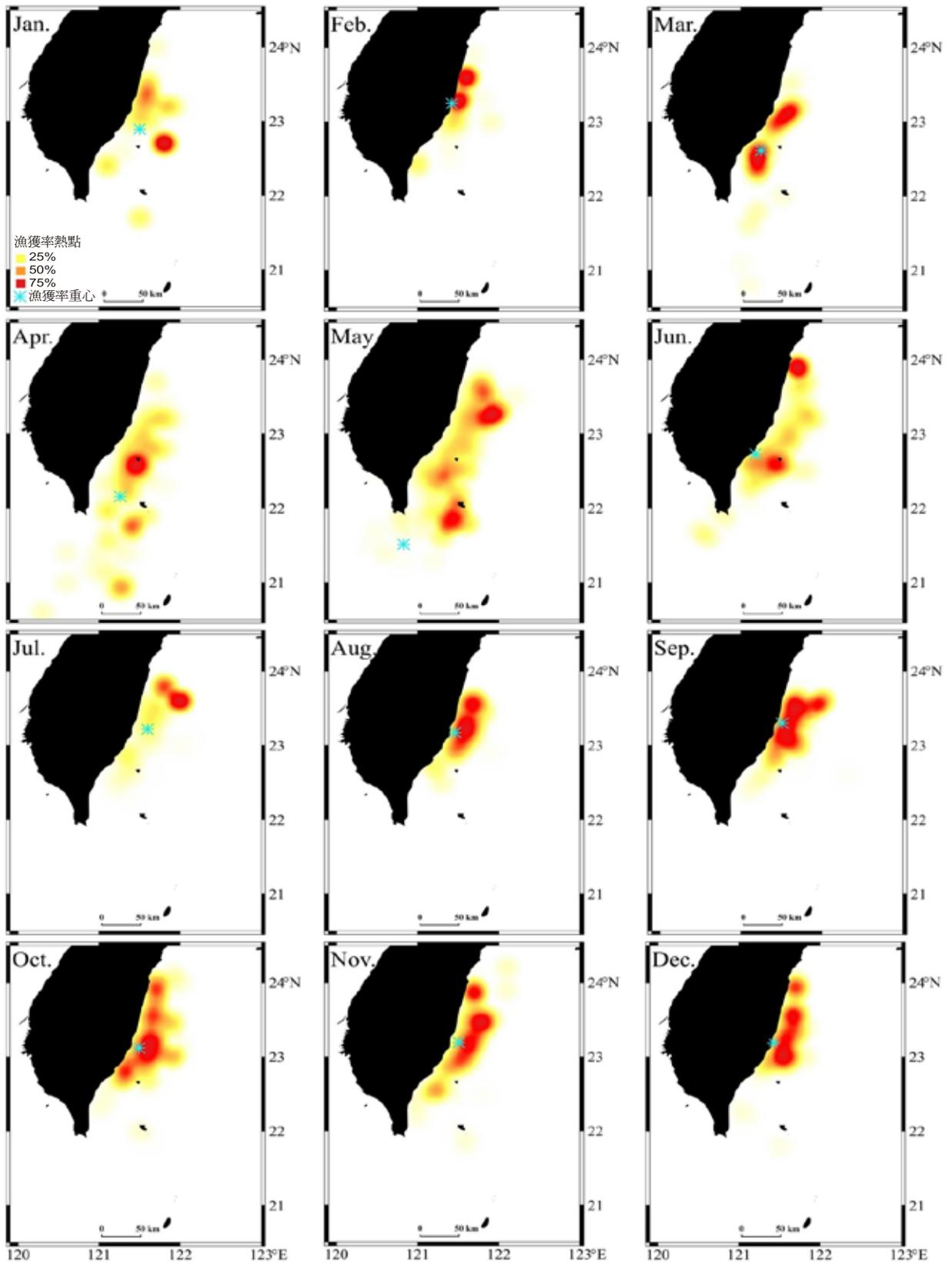


圖 14 臺灣東部海域鬼頭刀延繩釣漁獲鬼頭刀漁獲率重心與漁獲率熱點分布之月別變動

(三) 漁獲組成

根據收集 2017–2021 年鬼頭刀延繩釣樣本船漁獲資料顯示，歷年鬼頭刀延繩釣漁獲主要以鬼頭刀為主，漁獲比例佔 78.9–84.9% 間，混獲比例僅佔 15.1–21.1% 間。主要混獲物種包括正鰹、雨傘旗魚、水鯊、鮪類、其他、鯊魚類、其他鯛類、旗魚類、土魷鱈、翻車魚、鰻及魷魚類等。年間混獲比例顯示，主要較高混獲率分別為正鰹、雨傘旗魚及水鯊 (圖 15)。

月別混獲分析顯示，各月別間具有季節性之差異，自 10 月至翌年 4 月，混獲正鰹比例較高，5–9 月主要混獲雨傘旗魚為主，各月別亦有混獲水鯊之漁獲，然在 3–7 月期間混獲率較高，鮪類則在 12 月至翌年 2 月期間，其他魚種各月間雖有漁獲但比例甚少 (圖 16)。根據漁獲組成比例分析顯示，根據 2017–2021 年鬼頭刀延繩釣漁業漁獲鬼頭刀漁獲率最高達 82.2%，整體混獲率僅達 17.8%，月別混獲比例顯示各月別混獲率介於 8.4–35.6%，其中在 5–7 月混獲率最高介於 23–35.6% 之間及 10–11 月混獲率最低，分別為 8.4% 及 9.1%。

本研究根據 2003–2021 年於新港海域所漁獲之鬼頭刀體長資料進行分析，根據鬼頭刀之月別體長頻度顯示，整體鬼頭刀漁獲體長主要集中於 55–105 cm。雌雄間體長頻度顯示，雌魚主要集中於 60–80 cm，雄魚則集中於 75–100 cm，雄魚明顯較大於雌魚 (圖 17)。

鬼頭刀月別體長分布顯示 1–5 月時，雌魚之體長分布有逐漸增大的趨勢，平均體

長由 1 月的 67.3 cm 增加至 5 月的 89.5 cm，6 月仍有平均體長約 84.7 cm 之峰值，但同時也出現體長約在 60 cm 的小型魚，7–8 月集中於 60 cm 的分布更明顯，並於 9–10 月體長分布又逐漸增加，而至 11–12 月則再次又出現 60 cm 左右的峰值 (圖 17)。雄性鬼頭刀月別體長分布及變動與雌魚具有相同之趨勢，1–6 月間體長分布有逐漸增大的趨勢，同樣於 7–8 月間明顯有 60 cm 左右的小型魚開始大量出現，並於其中體長分布又逐漸增大，但於 11–12 月間小型魚再次大量出現的情形則較不明顯。

四、討論

鬼頭刀在臺灣雖終年皆有漁獲，但盛漁期分別為 4–6 月及 10–12 月，可分為夏季群及冬季群，根據分析顯示夏季為主要盛漁期且漁獲體長較大，冬季為次盛漁期漁獲體長較小。根據陳等 (2006) 及吳 (2010) 研究顯示，雌雄鬼頭刀 1 歲魚體長分別為 63 及 77 cm，依體長頻度顯示，臺灣東部海域全年皆有 1 歲魚的出現，而 1 歲魚加入峰度主要發生在 6–8 月以及 11 月至翌年 2 月，因此推論臺灣東部鬼頭刀資源可能於年間存在著兩個加入群之現象。根據鄭 (2006) 研究顯示，鬼頭刀雌、雄分別可分離出 4 個與 3 個年級群，且每年均有兩個加入群，加入的高峰期出現於在 6 月和 10 月，此與大西洋海域鬼頭刀同樣存在至少兩個加入群的情形類似 (Massuti and Morales-Nin, 1995)。

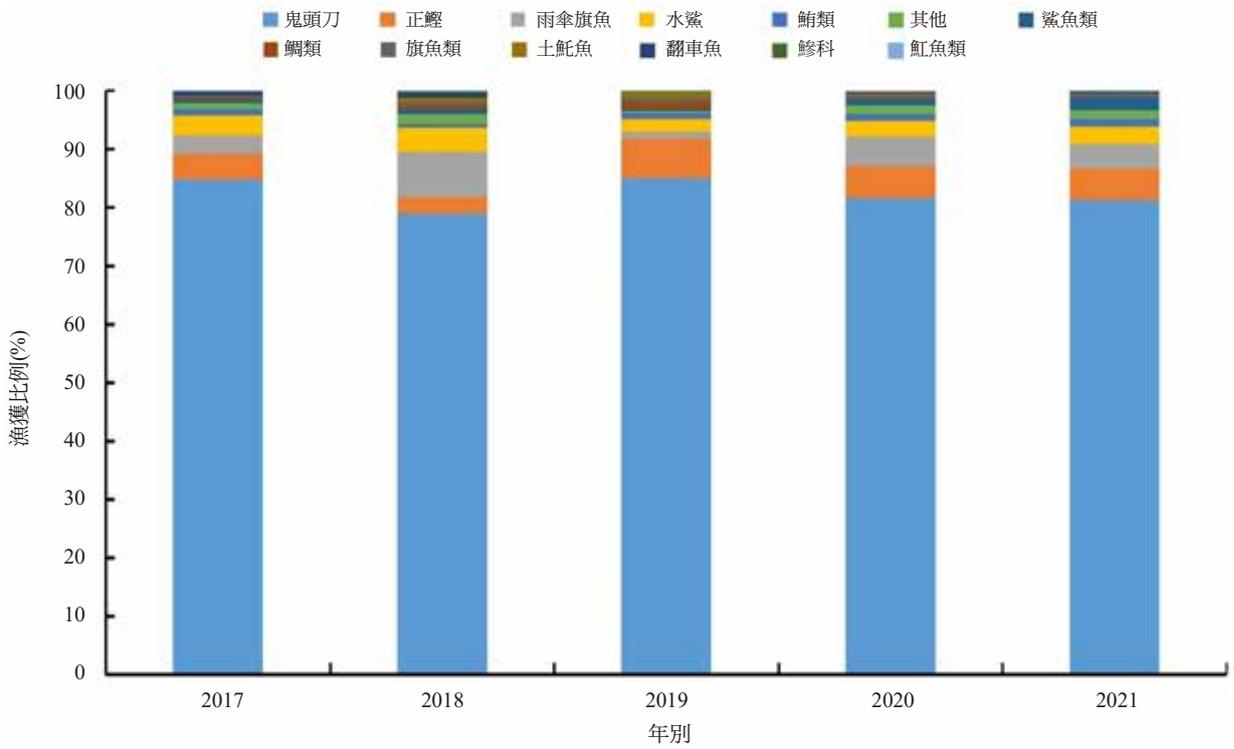


圖 15 臺灣東部鬼頭刀延繩釣歷年漁獲組成

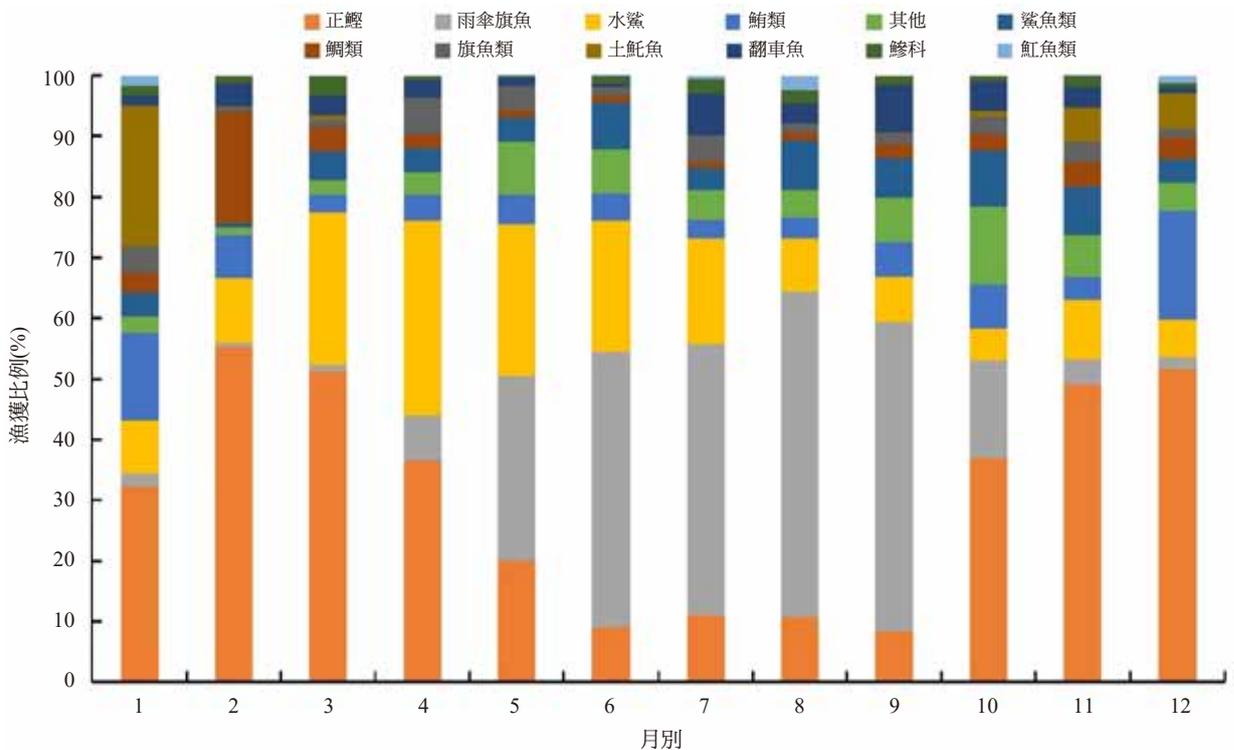


圖 16 臺灣東部鬼頭刀延繩釣混獲物種比例之月別變動

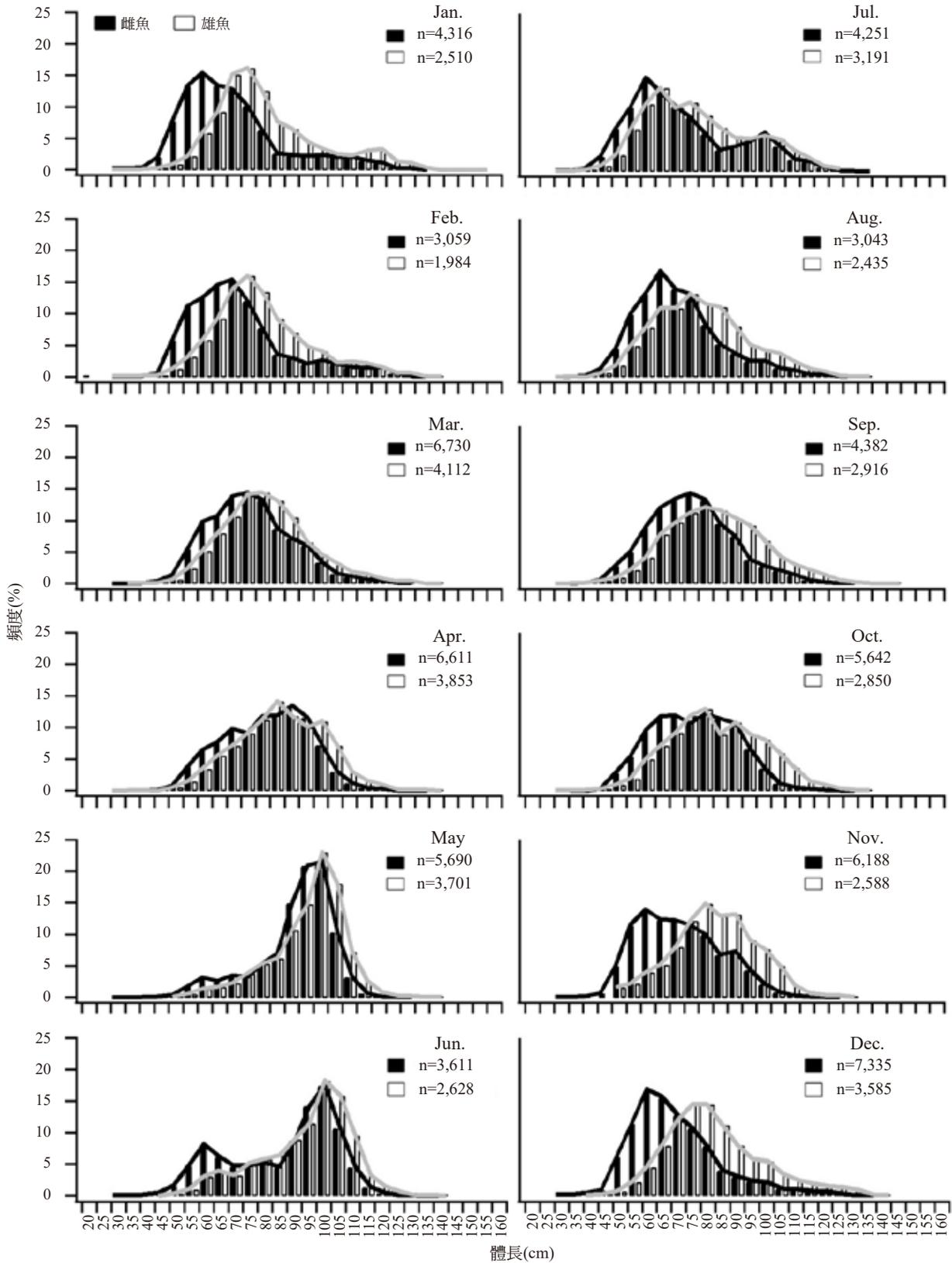


圖 17 2003-2021 年臺灣東部新港海域鬼頭刀漁獲雌魚及雄魚體長頻度組成分布之月別變動



根據 Wu et al. (2001) 研究顯示，鬼頭刀產卵為 2–8 月，且高峰為 2–3 月期間，且 12 月至翌年 3 月及 6–7 月皆有發現卵徑大於 1.0 mm 的樣本，表示該季節之雌性鬼頭刀有達成熟階段，此結果或許也能用以解釋臺灣東部海域鬼頭刀年間可能具有兩個加入群之推論，再根據劉 (2018) 研究顯示，臺灣東部海域為鬼頭刀主要產卵場之一，終年皆有產卵活動，且生殖期為 3–7 月。

綜合 Wu et al. (2001) 及劉 (2018) 研究顯示，臺灣東部鬼頭刀生殖期分別為 2–8 及 3–7 月，主要產卵高峰為 2–3 月 (Wu et al., 2001)，經由 5 個月期間小魚於 6–8 月加入漁場，然 11 月至翌年 2 月之加入群或許為由日本向南移動之群體，因為根據日本九州西部的東海北部鬼頭刀生殖研究顯示 (Furukawa et al., 2012)，生殖高峰為 6–8 月期間，因此推論冬季之加入群或許由日本向南移動之鬼頭刀群體，且於 11 月開始加入漁場。

根據體長資料顯示，1 歲魚主要漁獲期間為冬季，夏季主要漁獲 2 歲魚以上之漁獲，冬季時所漁獲之鬼頭刀為 1 歲魚開始捕獲至隔年，因此 4–6 月期間所捕獲之鬼頭刀幾乎為 2 歲魚。根據 Sakamoto and Kojima (1999) 指出，日本沿海 10–12 月鬼頭刀漁獲漁場涵蓋整個臺灣東北部向南延伸之海域，因此臺灣東部冬季之鬼頭刀漁獲有可能包含日本向南洄游的魚群。雖然王 (1979) 指出臺灣近海的鬼頭刀主要有南北兩群，然真正的原因仍需未來進行標識研究來釐清。臺灣東部之黑潮海域具有理想的覓食條

件以及豐富的獵物資源 (Hsieh et al., 2007; Sassa et al., 2008)，例如飛魚 (Chang et al., 2012)、日本鯷及魷魚 (Wang et al., 2008)，同時亦 4–7 月為該海域之飛魚盛漁期 (Wu et al., 2001)，因此鬼頭刀於夏季的大量出現於東部海域可能為索餌及產卵洄游。然而，兩個小型魚峰群的出現也可能僅為鬼頭刀單獨索餌或產卵洄游所導致之現象。

鬼頭刀延繩釣漁業作業動態分析顯示，夏季漁期鬼頭刀延繩釣作業海域較向南移動，冬季漁期則向北移動。由本研究所預測鬼頭刀之漁場分布與表層水溫關係來看，3 月時黑潮水流強勢，將暖水由臺灣東南部逐漸北上推進 (Lu and Lee, 2014)，此時海面水溫 (SST) 介於 26–28°C，然而自 6 月水溫持續高達 30°C 時，此時的棲地不適合鬼頭刀棲息，自 9 月水溫開始下降至 12 月介於 26–29°C 時為鬼頭刀適合的棲息條件。黃 (2014) 研究顯示，臺灣東部鬼頭刀延繩釣漁船作業位置主要分布於 26–29°C，並表示資源豐度與 SST 有密切之關係，而作業位置與資源豐度皆與葉綠素濃度 (chlorophyll concentration, CHL) 之間沒有顯著關係。雖然鬼頭刀於臺灣東部終年雖有漁獲，但漁期分別為 4–6 月及 10–12 月，然而該兩盛漁期作業海域具有明顯不同。由上述之推論表示，鬼頭刀延繩釣漁場季節分布差異與 SST 具有明顯關係存在 (林，2021)。

雖然當 4–6 月盛漁期時，無論是作業漁場之漁獲量、努力量及漁獲率的漁場重心及熱點分布皆會向南分布，依資源豐度分布

來看，雖然具有明顯的月別變動趨勢，但是高資源豐度區主要仍分布於臺東沿岸附近海域，這可能是由於大多數鬼頭刀延繩釣屬於較小型之家計型漁業經營為主，因此當盛漁期時即使南方海域的資源豐度較高，但小型漁船有續航力或裝載等條件的限制，僅有少數較大型漁船（CT-3 以上）至南方海域作業（林，2021）。

五、結論與建議

臺灣東部鬼頭刀漁獲主要由鬼頭刀延繩釣魚法作業為主，其作業漁場具有明顯的月別變動，主要於兩個盛漁期變動較明顯，自 3 月開始漁場自於新港開始向較南方水域移動，4-5 月期間漁場與豐度重心較分布於綠島南方海域，6 月時漁場與豐度之重心逐漸往北移動至新港附近海域，之後其餘月別的作業漁場重心分布於新港較北方海域，表示主盛漁期時資源豐度、努力量及漁獲率重心分布於新港南方水域，而次盛漁期時其重心分布較於新港以北之海域。

鬼頭刀雌雄間的月別體長組成具有季節性變動，夏季魚群體長較大於冬季魚群，同時在 7-8 月及 11-12 月期間具有 60 cm 以下的小型魚開始加入，推算臺灣東部鬼頭刀具有 2 個加入群之情形。分析鬼頭刀延繩釣漁獲組成顯示，漁獲目標魚種鬼頭刀比例高達 82.2%，其他混獲比例僅佔 17.8%，高混獲率之月別分別為 5-9 月及 10 月至翌年 4 月，主要混獲魚種為分別為雨傘旗魚及正鰹，由整體混獲比率顯示，鬼頭刀延繩釣屬

於低混獲漁法之一。

鬼頭刀漁業多為小型家計型漁業經營為主，因此相關漁業填報資料相當缺乏，應加強收集漁業依賴之資料，建立長時間完整的資料庫，且應將鬼頭刀延繩釣漁業獨立進行漁獲填報與查報，建立完整的漁獲資料，將有助於提供未來鬼頭刀資源評估之基礎參考依據。由於多年來漁撈技術的改變，使漁撈能力與漁業資源豐度之間存在高度的不確定性，或許會對資源狀態評估分析造成偏誤的風險存在。除了藉由漁獲統計資料進行分析外，亦可以考慮其他的生物學因素，包括體型結構的變動、生活史特徵的改變或物種間的相互作用，進一步的優化分析過程與架構，以期能針對鬼頭刀資源動態與漁業影響提供更為確切的資訊。





參考文獻

- 王健雄 (1979) 台灣近海與沿岸的鬼頭刀漁業。台灣水產學會刊, 31: 171-188。
- 行政院農業委員會漁業署 (2020) 行政院農業委員會漁業署。https://www.fa.gov.tw/cht/Publications/FishYear/index.aspx
- 吳常瑛 (2010) 以整合模式進行臺灣東部海域鬼頭刀資源評估之研究。國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學學系碩士論文, 107 pp。
- 林容雅 (2012) 應用船位系統資料探究台灣東部海域鮪延繩釣之漁場分佈特性。國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學學系碩士論文, 67 pp。
- 林憲忠 (2021) 西北太平洋鬼頭刀棲地偏好及移動行為。國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學學系博士論文, 132 pp。
- 林憲忠、王勝平、江偉全、何源興 (2022) 臺東新港鬼頭刀延繩釣漁業。水試專訊, 77: 1-6。
- 林憲忠、王勝平、江偉全、蔡富元、許紅虹、張景淳、何源興 (2019) 臺灣東部新港海域鬼頭刀延繩釣漁業漁獲組成及作業漁場分布。水產研究, 27: 13-31。
- 張瑩玲 (2010) 應用船位系統資料探討台灣西南海域火誘網漁業之漁場分佈特性。國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學學系碩士論文, 69 pp。
- 陳文義、江偉全、許紅虹、許儷玉、蘇偉成 (1999) 台灣東部海域鬼頭刀漁獲量變動趨勢與成長參數之研究。水產研究, 7: 1-9。
- 陳冠宇 (2014) 台灣東部延繩釣漁業活動之時空配置分析。國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學學系碩士論文, 56 pp。
- 陳郁凱、陳文義、江偉全、林富家、許紅虹、蘇偉成 (2006) 以多體長頻度分析法(MULTIFAN)估計臺灣東部海域鬼頭刀之年齡、成長及死亡率。水產研究, 14: 37-48。
- 黃詩涵 (2014) 颱風前後臺灣東部海域鬼頭刀延繩釣漁況之時空變動。國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學學系碩士論文, 52 pp。
- 劉祐瑜 (2018) 臺灣東部海域鬼頭刀生殖生物學研究。國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學學系碩士論文, 105 pp。
- 鄭羽超 (2006) 臺灣東部海域鬼頭刀年齡與成長及死亡率之估計。國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學學系碩士論文, 64 pp。
- Austin, M. (2007) Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. Ecol. Modell., 200: 1-19.
- Chang, S. K., C. W. Chang and E. Ame (2012) Species composition and distribution of the dominant flyingfishes (Exocoetidae) associated with the Kuroshio Current, South China Sea. Raffles Bull. Zool., 60: 539-550.
- Chang, S. K., T. L. Yuan, S. P. Wang, Y. J. Chang and G. DiNardo (2019) Deriving a statistically reliable abundance index from landings data: An application to the Taiwanese coastal dolphinfish fishery with a multispecies feature. Trans. Am. Fish. Soc., 148: 106-122.
- Chang, S. K., Y. C. Yang and N. Iwasaki (2013) Whether to employ trade controls or fisheries management to conserve precious corals (Coralliidae) in the Northern Pacific Ocean. Mar. Policy, 39: 144-153.
- Douve, F. (2008) The importance of marine spatial planning in advancing ecosystem-based sea use management. Mar. Policy, 32: 762-771.
- Engelhard, G. H. (2005) Catalogue of Defra historical catch and effort charts: six decades of detailed spatial statistics for British fisheries. Sci. Ser. Tech. Rep. Cefas, 128: 42.
- Fonseca, T., A. Campos, M. Afonso-Dias, P. Fonseca and J. Pereira (2008) Trawling for cephalopods off the Portuguese coast-Fleet dynamics and landings composition. Fish. Res., 92: 180-188.
- Fowler, C. (2008) Maximizing biodiversity, information and sustainability. Biodivers. Conserv., 17: 841-855.
- Furukawa, S., S. Ohshimo, S. Tomoe, T. Shiraiishi, N. Nakatsuka and R. Kawabe (2012) Age, growth, and reproductive characteristics of dolphinfish *Coryphaena hippurus* in the waters off west Kyushu, northern East China Sea. Fish. Sci., 78: 1153-1162.
- Garcia, S. M. (2000) The FAO definition of sustainable development and the Code of Conduct for Responsible Fisheries: an analysis of the related principles, criteria and indicators. Mar. Freshw. Res., 51: 535-541.
- He, X., K. A. Bigelow and C. H. Boggs (1997) Cluster analysis of longline sets and fishing strategies within the Hawaii-based fishery. Fish. Res., 31: 147-158.
- Hsieh, H. Y., W. T. Lo, D. C. Liu, P. H. Hsu and W. C. Su (2007) Winter spatial distribution of fish larvae assemblages relative to the hydrography of the waters surrounding Taiwan. Environ. Biol. Fishes, 78: 333-346.
- Kojima, S. (1961) Studies of fishing conditions of dolphin, *Coryphaena hippurus*, in the western region of the Sea of Japan. III. On food contents of dolphin. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish., 27: 625-629.
- Lee, J., A. B. South and S. Jennings (2010) Developing reliable, repeatable, and accessible

- methods to provide high-resolution estimates of fishing-effort distributions from vessel monitoring system (VMS) data. *ICES J. Mar. Sci.*, 67: 1260-1271.
- Lee, T. N., W. E. Johns, C. T. Liu, D. Zhang, R. Zantopp and Y. Yang (2001) Mean transport and seasonal cycle of the Kuroshio east of Taiwan with comparison to the Florida Current. *J. Geophys. Res.*, 106: 22143-22158.
- Lu, H. J. and H. L. Lee (2014) Changes in the fish species composition in the coastal zones of the Kuroshio Current and China Coastal Current during periods of climate change: Observations from the set-net fishery (1993-2011). *Fish. Res.*, 155: 103-113.
- Marrsa, S. J., I. D. Tuckb, R. J. A. Atkinsona, T. D. I. Stevenson and C. Hallb (2002) Position data loggers and logbooks as tools in fisheries research: results of a pilot study and some recommendations. *Fish. Res.*, 58: 109-117.
- Massutí, E. and B. Morales-Nin (1995) Seasonality and reproduction of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the western Mediterranean. *Sci. Mar.*, 59: 357-364.
- Misund, O. (2006) Ecosystem-based management: definition and international principles. Bergen, Norway: Institute of Marine Research.
- Mullowney, D. R. and E. G. Dawe (2009) Development of performance indices for the Newfoundland and Labrador snow crab (*Chionoecetes opilio*) fishery using data from a vessel monitoring system. *Fish. Res.*, 100: 248-254.
- Pedersen, S. A., H. O. Fock and A. F. Sell (2009) Mapping fisheries in the German exclusive economic zone with special reference to offshore Natura 2000 sites. *Mar. Policy*, 33: 571-590.
- Sakamoto, R. and S. Kojima (1999) Review of dolphinfish biological and fishing data in Japanese waters. *Sci. Mar.*, 63: 375-385.
- Sassa, C., Y. Tsukamoto, K. Nishiuchi and Y. Konishi (2008) Spawning ground and larval transport processes of jack mackerel *Trachurus japonicus* in the shelf-break region of the southern East China Sea. *Cont. Shelf Res.*, 28: 2574-2583.
- Tang, T. Y., J. H. Tai and Y. J. Yang (2000) The flow pattern north of Taiwan and migration of the Kuroshio. *Cont. Shelf Res.*, 20: 349-371.
- Wang, K. Y., C. H. Liao and K. T. Lee (2008) Population and maturation dynamics of the swordtip squid (*Photololigo edulis*) in the southern East China Sea. *Fish. Res.*, 90: 178-186.
- Wu, C. C., W. C. Su and T. Kawasaki (2001) Reproductive biology of the dolphin fish *Coryphaena hippurus* on the east coast of Taiwan. *Fish. Sci.*, 67: 784-793.



臺灣東部海域鬼頭刀攝食生態研究

蔡富元¹、江偉全¹、陳朝清²、張綦璿¹、張芸甄³、何源興¹

¹ 行政院農業委員會水產試驗所東部海洋生物研究中心

² 國立高雄科技大學漁業生產與管理系

³ 行政院農業委員會水產試驗所海洋漁業組

摘要

本研究自 2012 年 10 月至 2013 年 12 月，按月於臺東縣新港魚市場採集鬼頭刀胃內含物樣本 (n = 375) 及肌肉樣本 (n = 149)，樣本尾叉長範圍為 47.3–142 cm，體重範圍為 1–23 kg，進行胃內含物分析及氮碳穩定同位素分析。餌料生物之相對重要性指數 (relative importance index, IRI) 顯示，最重要之餌料生物以玉筋魚科 (Ammodytidae) IRI 255.53 為最高，其次為飛魚科 (Exocoetidae) 為 231.99、眼眶魚 (*Mene maculata*) 為 192.7，頭足類魷科 (Ommastrephidae) 為 166.76，其他頭足類皆為東部海域常見的物種。這些結果顯示鬼頭刀為機會攝食者，主要攝食幾種常見的大洋性魚類。尾叉長 60 cm 以上鬼頭刀胃內含物組成有明顯變化且季節間具有顯著差異。由穩定同位素分析結果顯示，臺灣東部海域鬼頭刀 $\delta^{15}\text{N}$ 值介於 8.6–15‰，平均值為 12.1‰ (± 1.5)； $\delta^{13}\text{C}$ 值介於 -19.1–-15.5‰，平均值為 -17.1‰ (± 0.72)。體長小於 60 cm 與大於 60 cm 之鬼頭刀， $\delta^{15}\text{N}$ 及 $\delta^{13}\text{C}$ 值有明顯差異。營養位階則有隨著體長的增加而有上升的趨勢，體長組別小於 60 cm 平均營養位階為 4.2 (± 0.63)，大於 60 cm 平均營養位階為 4.4 (± 0.65)。這些結果顯示鬼頭刀在臺灣東部大洋生態系中具有廣闊的營養位階 (3.98–5.65)，且依體型的不同具有不同的食階區位。貝氏混合模型分析結果發現，臺灣東部海域鬼頭刀在個體發育階段攝食生態有顯著變化，穩定同位素值隨體型成長而增加，顯示臺灣東部海域鬼頭刀會因體型的增加而造成攝食習性改變。

一、前言

掠食性魚類經由食物鏈從上而下的控制，影響魚類群聚結構，以及它們也可能經由營養位階的途徑，控制整個生態系統結構 (Frank et al., 2005)。若要有效的管理魚類資源，由漁業生態系管理原則 (Ecosystem Approach to Fisheries, EAF) 建議，應理解生態系統的結構和功能 (例如掠食者與餌料的關係)，包括物種的組成及其在生態系

統中的功能 (Garcia et al., 2003)，而解析食物鏈生態關聯最傳統的方式為經由檢視掠食者胃內含物組成 (stomach content analysis, SCA) (Hyslop, 1980)。因此，解析掠食性魚類和餌料之間相互關係是研究生態系統功能的先決條件，掠食性動物胃內含物分析，可以顯示餌料的傳達訊息，因此被廣泛地被利用在攝食生態研究 (Pedersen, 2000; Floeter and Temming, 2002; Rindorf, 2003)。

近年來，許多食性的研究進一步利用穩

定同位素含量的變化，來分析生物的餌料生物來源以及營養位階的變化 (Peterson et al., 1985; Peterson and Fry, 1987)。在地球形成之初穩定同位素的比例已經大致上固定 (Clayton, 2003)。具有相同質子數但中子數不同的原子稱之為同位素，質子與中子有穩定結合，在自然界中不衰變、不具有放射性的核種，現存有 283 種穩定同位素，約佔已知同位素的 9% (Clayton, 2003; Fry, 2006)。同一元素的穩定同位素之間因為電子數相同，彼此沒有明顯化學特性上的差異，但是因為質量以及鍵結上些微之差異，導致同一元素與其它元素在化學以及物理反應上速率不同 (Bigeleisen and Mayer, 1947; Urey, 1947; Bigeleisen and Wolfsberg, 1958)，這種速率上的差別即為所稱的同位素分餾作用 (fractionation) (Fry, 2006)，穩定同位素的研究即建立在同位素分餾作用，產生同位素組成改變的些微差異上 (Fontugne and Duplessy, 1981)。

穩定同位素像是自然的染劑，可以提供追蹤與瞭解元素循環的方法。生物的穩定同位素組成受到攝食情況的影響，食性的轉變會造成穩定同位素組成的變化，穩定同位素組成反映過去一段時間範圍內生物組織的生長、餌料在體內轉換的情況以及生物吸收利用有機物成分的狀況，進而顯示食性長時間的變化 (Hobson, 1999)，根據以往研究發現魚類的肌肉組織主要能夠反映過去幾個月攝食狀況 (Suzuki et al., 2005)。隨著食物鏈的傳遞，不同營養位階的生物穩定同位素組成會有所關連。穩定碳同位素提供基礎

生產力來源的記錄 (Fry, 2006)，這種記錄藉由食物鏈的傳遞到達食物網的頂層生物。穩定氮同位素隨著營養位階上升而增加，每一營養位階可以增加約 2.5–3.5‰，故穩定氮同位素之量測可以用來預估生物的營養位階，利用穩定氮同位素測量營養位階同時包含海域基礎的穩定同位素以及不同掠食者與被捕食者之間分餾係數的資訊 (Post, 2002)。本研究主要目的為針對臺灣鬼頭刀進行胃內含物及氮碳穩定同位素分析，探討臺灣東部海域鬼頭刀之食階動態，並進一步探討鬼頭刀於不同季節的攝食狀況與食性改變，以瞭解鬼頭刀胃內含物組成與環境餌料生物食物位階之關聯性。

二、材料與方法

(一) 樣本採集

本研究自 2012 年 10 月至 2013 年 12 月間，按月於臺東新港魚市場針對新港籍延繩釣作業船筏於近海所捕獲之鬼頭刀隨機進行樣本採集 (圖 1)。樣本攜回研究室後，進行尾叉長 (單位：0.1 cm) 及體重 (單位：0.1 kg) 測量，解剖魚體將胃囊取出存放於 10% 福馬林溶液固定及保存並採集魚體背部白色肌肉組織 10 g，存放於研究室 -80°C 冰藏。

(二) 樣本處理

1. 胃內含物

將浸泡在 10% 福馬林之胃囊取出，置於水槽中流水 24 小時後，解剖胃囊取出胃內含物，以解剖顯微鏡觀察胃內含物組成。

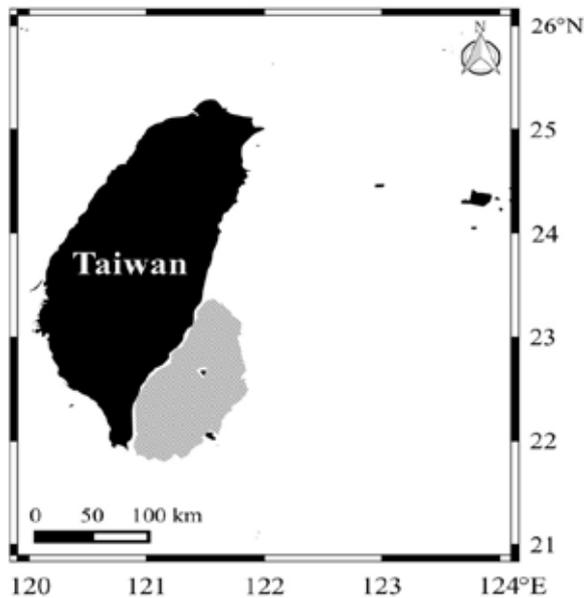


圖 1 臺灣東部海域沿岸鬼頭刀漁業漁撈作業海域

2. 肌肉樣本

將放置於冷凍環境下的肌肉樣本以剪刀去除較外層肌肉與紅肉部位，以 3 ml 10% 的鹽酸進行表面去除無機碳酸鹽的處理至無泡沫產生，再以 3 ml 二次去離子水清洗後放入 1.5 ml 微量離心管 (Eppendorf) 中，以冷凍乾燥機進行樣本的乾燥約 3 天，將乾燥後的樣本以錫杯 (5 × 9 mm) 進行包裝以利後續元素分析儀以及穩定同位素質譜儀的分析 (Teece and Fogel, 2004)。取出冷凍乾燥後之樣本，在秤量紙上每一份樣本量測 0.3–0.5 mg 之間的粉末量包裝於錫杯中，以金屬鑷子將錫杯壓至扁平以利樣本的燃燒以及防止空氣進入，因為空氣中含有氮氣，可能會對 $\delta^{15}\text{N}$ 的分析產生影響，再將包裝好的錫杯編號，送至元素分析儀以及穩定同位素質譜儀分析。

(三) 樣本分析

本研究使用 on-line C-N analyzer coupled

與 Delta XP isotope ratio mass spectrometer 儀器，委託美國夏威夷大學進行分析。分析過程藉由元素分析儀將樣本高溫燃燒產生氣體，經由層析管柱分離氣體 CO_2 與 N_2 ，再經由連續流進採樣界面 (ConFlo IV 或 ConFlo III) 送進穩定同位素質譜測定穩定同位素。氮碳穩定同位素分析結果以 δ 值表示，以下所述公式進行計算：

$$\delta X = (R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1) \times 1000$$

X 為 ^{15}N 或 ^{13}C ，R 為各元素重同位素與輕同位素的比值 ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 或 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) (Peterson and Fry, 1987)，標準物質分別為大氣中的 N_2 (g) 以及白堊紀的海洋化石 (*Belemnite americana*) (Vienna Pee Dee Belemnite, VPDB)， N_2 (g) 在大氣中大量且均質，平均多次分析的數據後，以 N_2 (g) 的數據作為樣本氮同位素測定的標準，VPDB 在 1980 年代已經用盡，目前則以其他碳酸鈣的礦物替代，自然界中同位素分餾作用相當微量，以千分比 (‰) 為單位表示之。

自然界中同位素含量稀少，容易受操作過程以及儀器分析誤差而對結果有所影響，難以直接測量到準確的同位素之含量，因此在穩定同位素分析上使用標準品，比較樣本與標準品之間的比值 (Gröning, 2004)，穩定同位素以輕重同位素間含量的比值與該同位素標準品之差值表示。

樣本 C:N 比代表組織中脂肪含量之高低，C:N 比小於 3.5 者脂肪含量低 (Post, 2002)，若 C:N 比大於 3.5 者依據黑鮪肌肉組織所得之公式校正 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (Logan et al., 2008)：

$$\Delta^{13}C = 6.699 - \left(\frac{20.754}{\text{bulk } C:N}\right) \text{ 與}$$

$$\delta^{13}C_{\text{lipid-free}} = \delta^{13}C_{\text{bulk}} + \Delta^{13}C$$

1. 影響攝食生態之因子

瞭解不同的鬼頭刀體型大小之食性變化，將鬼頭刀樣本依體長大小分 < 59.9 cm、60–79.9 cm、80–99.9 cm、> 100 cm 等四組。並探討季節性變化 (吳, 2012)。

2. 定量分析

採用胃內容物飽食指數分析法 (stomach content weight index, SCWI) (Hyslop, 1980) :

$$SCWI = \frac{\text{stomach content weight (g)}}{\text{body weight (g)}} \times 100$$

stomach content weight 為胃內含物重量 (g) ; body weight 為魚體重量 (g) 。 SCWI 值 0 視為空胃，大於 0 且小於等於 2.5 為小胃，大於 2.5 且小於等於 4.0 為中胃，大於 4 則為滿胃。

3. 定性分析

由於單一種胃內含物組成分析方法容易誤解各餌料生物之重要性，因此本研究利用三種指標性係數以降低單一指標可能造成之誤差 (Hyslop, 1980)。

(1) 出現率法 (occurrence method) (Hyslop, 1980)

計算各類餌料生物種類 (food item) 出現頻度的百分率 (mean frequency of occurrence, %FO) :

$$\%FO = \frac{\text{number of stomachs containing prey } i}{\text{total number of stomachs containing prey}} \times 100$$

number of stomachs containing prey i 為攝食 i 種餌料之總個體 ; total number of stomachs

containing prey 為胃內含物分析之總個體數，不含空胃的數量。

(2) 豐度法 (numerical method) (Hyslop, 1980)

計算所攝食各類餌料生物種類之豐度百分率 (numerical abundance, %N)。

$$\%N = \frac{\text{number of prey } i}{\text{total number of prey}} \times 100$$

number of prey i 為胃內含物中 i 種餌料之數目 ; total number of prey 為胃內含物中所有餌料種類數目。

(3) 重量法 (gravimetric method) (Hyslop, 1980)

計算所攝食各類餌料生物種類之重量百分率 (weight importance, %W)。

$$W\% = \frac{\text{weight of prey } i}{\text{total weight of all prey}} \times 100$$

weight of prey i 為攝食 i 種餌料之重量 ; total weight of all prey 為胃內含物總重量。

4. 相對重要指數 (index of relative importance, IRI)

根據前述所得之三個指標值，再計算 IRI 值 : $IRI = (W\% + N\%) \times FO\%$

IRI > 100 定義為主要餌料生物種類，以強調其主要餌料生物種類來源 (Pinkas, 1971; Clark, 1985)。

5. 多變量分析

所有樣本皆先扣除空胃及無法鑑定的種類、食糜和無機碎屑個體，再進行多變量統計分析 (PRIMER v.5) (Clarke and Gorley, 2001)。



(1) 相似度分析 (analysis of similarities, ANOSIM)

利用 one-way ANOSIM 來檢測食性在性別、不同體長、季節間是否有顯著差異。

(2) 非計量多度空間尺度分析圖 (Nonmetric Multidimensional Scaling, MDS)

利用非計量 MDS 來表現在不同體長組別及季節餌料生物之相對重要性指數，相對排序之空間構面。

(3) 群集分析 (cluster analysis)

群集的目的是依據資料間的相似度將樣本分成幾群互相沒有交集的群組。本研究根據鬼頭刀各月別餌料生物之相對重要性百分比指標以 Bray-Curtis similarity index 求出相似性三角矩陣後，利用群集分析之分層分群法 (hierarchical clustering procedure) 進行演算，再以 UPGMA (unweighted pair-group method using arithmetic average) (Sneath and Sokal, 1973) 繪製群集分析的樹狀圖以進行類群分析。

6. 主成分分析 (principal component analysis, PCA)

根據季節餌料生物 IRI 資料矩陣，以主成分分析解構各種餌料生物間之相對權重。

7. 克-瓦二氏單因子等級變異數分析

(Kruskal-Wallis test)

K-W 檢定用來檢定多組獨立母體分配是否相同的檢定方法，此種檢定方法不必對母體做常態分配或變異數相等的假設。本研究利用統計軟體 SPSS 2.0 進行資料的統計運算，以克-瓦二氏單因子等級變異數分析法進行分析。

(1) 穩定同位素體長關係

分析採集自不同體長間鬼頭刀是否有差異，顯著水準 $\alpha = 0.05$ 。分為 < 59.9 cm、 $60 - 79.9$ cm、 $80 - 99.9$ cm、 > 100 cm，共四組，瞭解穩定同位素是否會受到鬼頭刀體長的影響。

(2) 穩定同位素與性別關係

分析鬼頭刀之性別與穩定同位素是否有差異，顯著水準 $\alpha = 0.05$ 。瞭解穩定同位素是否會受到鬼頭刀性別的影響。

(3) 體長與穩定同位素關係

利用線性迴歸方式 (linear regression) 分析瞭解鬼頭刀氮碳穩定同位素組成關係。

8. 營養位階分析

過去利用生物攝食狀況來推估營養位階，想要得知生物的營養位階，先對其餌料生物的組成與餌料生物的營養位階有所瞭解，過去研究營養位階以下述公式計算之：

$TP = 1 + \text{mean trophic of the food items}$
不同的餌料生物則以體重進行權重平均。

本研究則利用肌肉組織樣本的 $\delta^{15}N$ 值來推估臺灣東部海域不同生物之營養位階的差別，關係式如下 (Post, 2002)：

$$TP = \lambda + \frac{\delta^{15}N_{\text{secondary consumer}} - \delta^{15}N_{\text{base}}}{4n}$$

TP (trophic position) 為營養位階，本研究中為鬼頭刀與餌料生物的營養位階， λ 為參考生物的營養位階，在本研究是以臺灣東部海域草食性貝類黑鐘螺 (*Chlorostoma argyrostoma argyrostoma*) 的營養位階，假定營養位階為 2， $\delta^{15}N_{\text{secondary consumer}}$ 為鬼頭刀與餌料生物的穩定氮同位素， $\delta^{15}N_{\text{base}}$ 為

參考生物的穩定氮同位素，在本研究中黑鐘螺穩定氮同位素為 6.24‰， Δ_n (分餾係數) 為每個營養位階增加的穩定氮同位素，假定為 2.4‰ (Caut et al., 2009; Tsai et al., 2015)。

9. 貝氏同位素混合模型

為瞭解餌料對掠食者攝食的潛在貢獻，本研究建構同位素貝氏混合模型 (SIAR) (Parnell et al. 2010) 進行估算，SIAR 模型基於掠食者及潛在餌料的 $\delta^{13}C$ 及 $\delta^{15}N$ 值估計每種餌料在掠食者攝食中的潛在貢獻，混合模型亦可藉由額外訊息，例如胃內容物分析來加強對餌料潛在貢獻的訊息 (Layman et al., 2007; Varela et al., 2017)，估算方法如下：

$$\delta^{13}C_{consumer} = f_x\delta^{13}C_x + f_y\delta^{13}C_y + f_z\delta^{13}C_z$$

$$\delta^{15}N_{consumer} = f_x\delta^{15}N_x + f_y\delta^{15}N_y + f_z\delta^{15}N_z$$

$$f_x + f_y + f_z = 1$$

f_x 、 f_y 、 f_z 為分別代表餌料生物 x、y、z 之百分比。營養鑑別因子使用來自西太平洋黑鮪 (*Thunnus orientalis*) 的研究參數計算，其中 $\delta^{13}C = 1.1 \pm 0.5\text{‰}$ 和 $\delta^{15}N = 1.9 \pm 0.5\text{‰}$ (Caut et al., 2009)。

三、結果

(一) 胃內含物組成

本研究自 2012 年 10 月至 2013 年 12 月總計於臺東新港魚市場採集 375 尾鬼頭刀樣本，其中雌魚 215 尾，雄魚 160 尾，樣本之體長 (FL) 分布主要介於 48 – 142 cm，體重分布主要介於 1.5 – 8 kg (表 1)。

表 1 臺灣東部海域鬼頭刀採樣表

年別	月別	FL (cm)			空胃率(%)
		n	平均	體長範圍	
2012	10	27	82.1±12.8	59.6-106	22.2
	11	28	74.1±19.7	48.5-142	53.6
	12	12	91.1±14.4	72.5-115.5	66.7
2013	1	32	73.4±14.2	47.3-102	50
	2	25	83.1±22.4	51-127	40
	3	29	86.1±12.7	52-111.5	58.6
	4	23	80.4±17.8	52.5-108.5	43.5
	5	24	83.7±12.2	63-102	37.5
	6	17	96.8±16.2	58.6-118	17.6
	7	33	90.3±11.9	73.2-117	24.2
	8	39	74.7±12.7	62.2-95.5	38.5
	9	36	76.1±14.4	49.5-95.5	41.7
	10	23	80.4±12.6	55-101.5	43.5
	11	8	87.4±11.9	74.5-111	37.5
	12	19	85.5±16.8	67-127	36.8
合計		375	83.0±14.8	47.3-142	40.8

空胃率為 40.5%，小胃為 54.1%，中胃為 3.5%，滿胃為 1.9% (圖 2)。根據體長別之胃內容物飽食指數，各體長組別之樣本主要還是集中在空胃以及小胃，而中胃及滿胃則零星的分散在各體長級距中，並未隨著體長的增加而有增加或減少的趨勢 (圖 3)。鬼頭刀胃內容物組成總計分成 30 類，魚類 22 種，軟體動物 4 種，甲殼類 3 種 (表 2)。將餌料生物以游泳能力與類型分類成 6 種單元，分為：(1)甲殼類 (Crustacean)；(2)仔

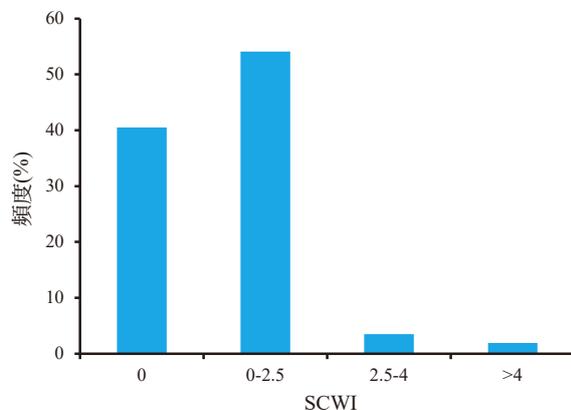


圖 2 臺灣東部海域鬼頭刀之胃內含物飽食指數 (SCWI) 之相對頻度

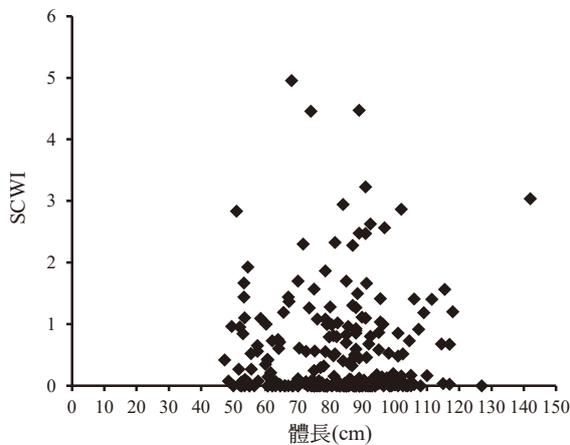


圖 3 臺灣東部海域鬼頭刀體長與胃內含物飽食指數(SCWI)散布圖

稚魚 (Fish larvae)；(3)近岸魚類 (Inshore fish)；(4)軟體動物 (Molluscs)；(5)表層洄游性魚類 (Pelagic fish)；(6)其他類 (Other)。本研究以前五大類作進一步分析。

出現率 (%FO) 以頭足類 魷科 (Ommastrephidae) 10.71% 為最高，其次洋鬚唇飛魚屬 (*Cheilopogon* spp.) 為 10.12%，六斑齒二魷 (*Diodon holocanthus*) 為 9.52% 位居第三。以豐度百分比 (%N) 表示，則以玉筋魚屬 (*Ammodytes* spp.) 31.52% 最高，其次為仔稚魚 16.35%，六斑二齒魷為 8.06% 位居第三。以重量百分比 (%W) 表示，則以洋鬚唇飛魚屬 18.66% 最高，其次為眼眶魚 17.32%，扁花鰹 (*Auxis thazard thazard*) 為 12.1% 位居第三。IRI 表示，則以玉筋魚屬 255.53 最高，其次為洋鬚唇飛魚屬 231.99，眼眶魚為 192.7 位居第三 (表 2)。

(二) 性別

雌魚餌料之出現率 (%FO) 以表層洄游性魚類出現率為最高 46.74%，其次為近

岸魚類 25%，軟體動物 18.48% 則居第三，而仔稚魚及甲殼類各分別為 8.7% 以及 11.96%。雄魚以表層洄游性魚類出現率為最高 50%，其次為近岸魚類 21.43%，軟體動物則居第三 18.57%，而仔稚魚及甲殼類各分別為 1.43% 以及 11.43% (表 3)。雌魚餌料出現豐度百分比 (%N) 以表層洄游性魚類所佔的 43.28% 居首位，仔稚魚為 27.31% 居於第二位，近岸魚類為 11.76% 第三，而軟體動物及甲殼類各分別為 7.98% 以及 9.66%。雄魚以表層洄游性魚類所佔的 59.32% 居首位，近岸魚類為 22.03% 居於第二位，而甲殼類為 8.47% 第三，而軟體動物及仔稚魚各分別為 7.91% 以及 2.26% (表 3)。雌魚餌料生物重量百分比 (%W) 以表層洄游性魚類 69.64% 為最高，其次為近岸魚類 15%，而軟體動物、仔稚魚、甲殼類共佔 15.36%。雄魚以表層洄游性魚類 69.44% 為最高，其次為近岸魚類 14.8%，而軟體動物為 12.68%、仔稚魚為 0.04%、甲殼類為 3.07% (表 3)。

雌魚餌料生物 IRI 以表層洄游性魚類為 5277.57 最高，近岸魚類 669.22 居次，軟體動物 350.89 第三，仔稚魚為 242.42，甲殼類為 160.7。雄魚以表層洄游性魚類為 6438.22 最高，近岸魚類 789.2 居次，軟體動物 382.4 第三，仔稚魚為 3.24，甲殼類為 131.95 (表 3) 將所有鬼頭刀樣本合併計算後，利用 one-way ANOSIM 檢定餌料生物 IRI 之性別差異，結果顯示雌雄魚間無顯著差異 (檢定統計量 R 值為 0.167， p 值 < 5%)。

表 2 臺灣東部海域鬼頭刀胃內含物組成

物	種	FO%	N%	W%	IRI
Echinoderms					
	Scyphozoa	0.60	0.24	0.07	0.18
Crustaceans					
	Crab	7.14	5.45	3.19	61.68
	Shrimp	3.57	2.84	0.09	10.46
	Zoea	1.79	2.13	0.02	3.84
Cephalopoda					
	Ommastrephidae	10.71	4.27	11.30	166.76
	Loliginidae				
	<i>Loligo chinensis</i>	5.36	2.61	1.83	23.79
	Octopodidae	1.79	0.71	0.34	1.88
	Argonautidae				
	<i>Argonauta</i> spp.	1.19	0.47	0.09	0.67
	Fish larva	5.36	16.35	0.19	88.63
Teleostei					
	Engraulidae				
	<i>Encrasicholina</i> spp.	0.60	0.24	0.01	0.15
	Bregmacerotidae				
	<i>Bregmaceros</i> spp.	2.38	0.95	0.03	2.33
	Exocoetidae				
	<i>Cheilopogon</i> spp.	10.12	4.27	18.66	231.99
	Belonidae				
	<i>Ablennes hians</i>	1.79	0.71	4.29	8.93
	Trachichthyidae	2.38	0.95	2.31	7.75
	Polymixiidae				
	<i>Polymixia</i> spp.	0.60	0.24	0.09	0.20
	Fistulariidae				
	<i>Fistularia</i> spp.	1.19	0.47	0.06	0.64
	Triglidae	4.17	1.90	1.77	15.27
	Carangidae				
	<i>Carangoides</i> spp.	2.38	0.95	3.64	10.92
	<i>Decapterus</i> spp.	4.17	1.90	0.21	8.75
	Menidae				
	<i>Mene maculata</i>	8.93	4.27	17.32	192.70
	Ammodytidae				
	<i>Ammodytes</i> spp.	7.74	31.52	1.51	255.53
	Bramidae	0.60	0.24	0.02	0.15
	Ammodytidae				
	<i>Ariomma</i> spp.	2.38	0.95	0.33	3.05
	Gempylidae	1.79	0.71	0.41	2.00
	Lactariidae				
	<i>Auxis thazard thazard</i>	1.79	0.71	12.10	22.87
	Nomeidae				
	<i>Cubiceps</i> spp.	1.19	0.71	0.22	1.11
	Balistidae	3.57	2.13	2.71	17.28
	Monacanthidae	1.19	0.47	0.11	0.70
	Tetraodontidae				
	<i>Lagocephalus</i> spp.	3.57	2.61	10.21	45.78
	Diodontidae				
	<i>Diodon holocanthus</i>	9.52	8.06	6.89	142.35



表 3 臺灣東部海域鬼頭刀雌雄別胃內含物組成

物 種	雌 魚				雄 魚			
	%FO	%W	%N	IRI	%FO	%W	%N	IRI
表層洄游性魚類	46.74	69.64	43.28	5277.57	50.00	69.44	59.32	6438.22
軟體動物	18.48	11.01	7.98	350.89	18.57	12.68	7.91	382.40
近岸魚類	25.00	15.00	11.76	669.22	21.43	14.80	22.03	789.20
仔稚魚	8.70	0.57	27.31	242.42	1.43	0.01	2.26	3.24
甲殼動物	11.96	3.78	9.66	160.79	11.43	3.07	8.47	131.95

(三) 季節性餌料變化

將所有鬼頭刀樣本合併計算後，利用 one-way ANOSIM 檢定餌料生物 IRI 之季節性差異，結果顯示季節性有顯著差異（檢定統計量 R 值為 0.367， p 值 $< 5\%$ ），個別季節間的比較顯示，春季與冬季、夏季間的 R 值皆大於 0.5，但未達統計的顯著水平 ($p = 10\%$)，表示冬季與其他季節之 IRI 雖有重疊但能清楚區別（表 4）。分析各季節別間相似特性，結果顯示冬季及夏季餌料生物之 IRI 具有高度之相似性 (54.94% similarity level)，春季與其它組別有明顯差異性（圖 4）。選取二維空間構面表現在不同季節餌料生物之 IRI 之相對關係 (stress = 0)，顯示夏季及冬季餌料生物之 IRI 指標十分接近，而於春季餌料生物之 IRI 指標變異程度相當

大，且與夏季、秋季及冬季餌料生物之 IRI 指標明顯不同（圖 4）。根據各餌料生物之 IRI 利用主成分分析不同季節各餌料生物之影響程度，結果顯示第 1 及第 2 主成分之特徵值 (eigenvalue) 大於 1，且選取此 2 個主成分之變異解釋程度可達 75.3%（表 5），及詳列各主成分中各種餌料生物之線性組合權重。根據此 3 個主成分得點 (principal component score) 以二維空間散布圖呈現各季節餌料生物 IRI 之異同，結果顯示春冬兩季主成分得點之分布較為接近，而春季主成分得點之散布程度相當大（圖 5），其中春季胃內含物皆以洋鬚唇飛魚屬、角魚科、玉筋魚屬最高，由於春季中攝食之餌料生物差異甚大，因而也使得春季與其他三季餌料生物之 IRI 具有明顯差異。

表 4 各季節鬼頭刀餌料生物之 one-way ANOSIM 分析結果

組 別	R Statistic	p-value
Global test	0.367	0.038
Pairwise test		
冬季 vs. 春季	0.519	0.1
冬季 vs. 夏季	0	0.5
冬季 vs. 秋季	0.444	0.1
春季 vs. 夏季	0.704	0.1
春季 vs. 秋季	0.407	0.2
夏季 vs. 秋季	0.074	0.5

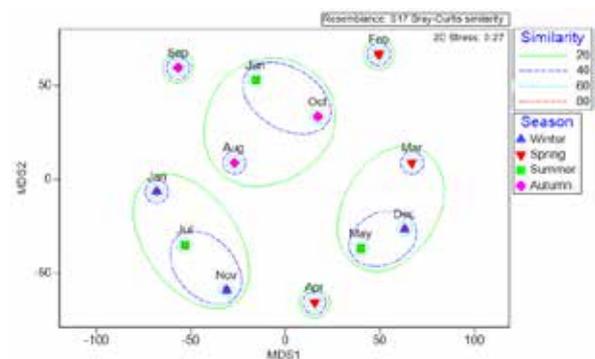


圖 4 臺灣東部海域鬼頭刀各季節別相對重要性指標之二維空間構面圖(stress 為壓力係數)

表 5 鬼頭刀各餌料生物之相對重要性指標於第 1 主成分(PC1)、第 2 主成分(PC2)之權重(即特徵向量係數)

餌料	PC1	PC2
Scyphozoa	-0.268	-0.095
Crap	0.099	-0.263
Shrimp	0.043	0.29
Zoea	0.13	-0.248
Ommastrephidae	-0.225	0.122
<i>Loligo chinensis</i>	-0.051	0.259
Octopodidae	-0.249	-0.151
<i>Argonauta</i> spp.	-0.188	-0.039
Fish larva	-0.008	0.25
<i>Encrasicholina</i> spp.	0.152	-0.232
<i>Bregmaceros</i> spp.	-0.253	-0.141
<i>Cheilopogon</i> spp.	0.096	0.087
<i>Ablennes hians</i>	0.145	0.042
Trachichthyidae	0.003	0.247
<i>Polymixia</i> spp.	0.152	-0.232
<i>Fistularia</i> spp.	-0.268	-0.095
Triglidae	0.105	0.072
<i>Carangoides</i> spp.	-0.261	-0.085
<i>Decapterus</i> spp.	0.045	-0.302
<i>Mene maculata</i>	-0.283	-0.025
<i>Ammodytes</i> spp.	0.114	0.084
Bramidae	-0.268	-0.095
<i>Ariomma</i> spp.	-0.264	-0.112
Gempylidae	0.162	-0.149
<i>Auxis thazard thazard</i>	0.224	-0.102
<i>Cubiceps</i> spp.	0.2	-0.042
Balistidae	-0.28	-0.055
Monacanthidae	-0.041	-0.286
<i>Lagocephalus</i> spp.	-0.039	0.309
<i>Diodon holocanthus</i>	0.152	-0.232
Eigenvalues (λ)	12.35	10.24
Variation (%)	41.2	34.1

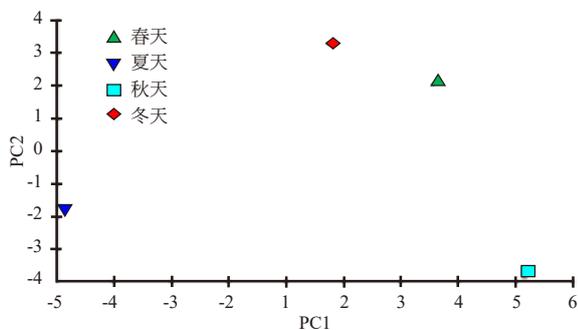


圖 5 臺灣東部海域鬼頭刀各餌料生物之相對重要性指標於第 1 主成分(PC1)與第 2 主成分(PC2)之主成分得點散布圖

(四) 體長別

根據餌料生物 IRI 之群集分析法來分析各體長別間相似特性，60–79.9 cm 及 80–99.9 cm 的餌料組別最為相近 (62.61% similarity level)，而體長小於 59.9 cm 組別之鬼頭刀與其它組別有明顯差異性 (圖 6)。根據體長組別餌料生物 IRI 之 MDS 分析，本研究選取二維空間構面表現在不同體長組別餌料生物之 IRI 相對關係 (stress = 0)，體長組別 60–79.9 cm 與 80–99.9 cm 之餌料生物 IRI 指標相當接近，而 FL 大於 60 cm 以上三個體長組別之餌料生物 IRI 指標則與 FL 小於 60 cm 以下之餌料生物 IRI 指標具有明顯差異，其中小於 60 cm 體長組別之餌料生物 IRI 指標差異更是明顯 (圖 7)。

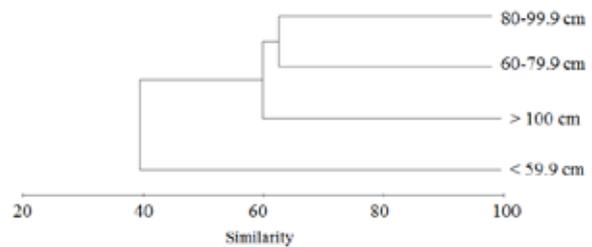


圖 6 臺灣東部海域鬼頭刀體長別餌料生物相對重要性指標之群集分析樹狀圖

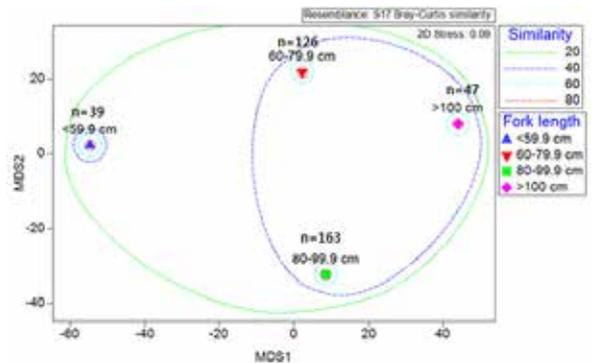


圖 7 臺灣東部海域鬼頭刀各體長組別之相對重要性指標二維空間構面圖(stress 為壓力係數)



根據上述結果發現當樣本體長達 60 cm 後，其胃內含物組成具有明顯變化，因此本研究亦嘗試將鬼頭刀所有樣本依體長分為小於 60 cm 與大於 60 cm 兩個群體進行分析。體長小於 60 cm 之鬼頭刀餌料出現豐度百分比 (%N) 以表層大洋性魚類所佔的 57.5% 居首位，仔稚魚 32.6% 居於第二位，其餘之軟體動物、近岸魚類與甲殼類共佔 9.9%。餌料生物重量百分比 (%W) 分析結果以表層大洋性魚類 62% 為最高，其次為近岸魚類 33.5%，仔稚魚 3% 居第三，軟體動物及甲殼類分別各佔 1% 與 0.5% (圖 8)。體長大於 60 cm 之鬼頭刀餌料出現豐度百分比 (%N) 以表層大洋性魚類所佔的 43.5% 居首位，近岸魚類 25.7% 居於第二位，而甲殼類 13.9% 為第三，軟體動物佔 12.7%，仔稚魚佔 4.2%。餌料生物重量百分比 (%W) 以表層大洋性魚類 70.3% 為最

高，其次為近岸魚類 14.2%，軟體動物 11.9% 居第三，甲殼類佔 3.5%，仔稚魚佔 0.08% (圖 8)。將樣本依體長 60 cm 區分之兩個組別，雖然 one-way ANOSIM 檢定結果指出兩個組別 IRI 之差異未達顯著水準 ($p > 5\%$)，但檢定統計量 R 值高達 0.778，顯示兩體長組別 IRI 雖有重疊但能清楚區別。

(五) 穩定同位素分析

本研究總共採集了 149 尾鬼頭刀肌肉樣本進行穩定同位素分析，樣本體長範圍為 46.5–142 cm (mean = 80.7 cm, SD = 16.97 cm)，體重範圍為 0.9–23 kg (mean = 4.7 kg, SD = 3.0 kg)， $\delta^{15}\text{N}$ 值介於 8.6–15‰，平均值為 12.1‰ (± 1.5)； $\delta^{13}\text{C}$ 值介於 -19.1–-15.5‰，平均值為 -17.1‰ (± 0.72)。 $\delta^{15}\text{N}$ 值與 $\delta^{13}\text{C}$ 值之間有隨著 $\delta^{15}\text{N}$ 值上升， $\delta^{13}\text{C}$ 值逐漸上升的趨勢 ($R^2 = 0.2064$) (圖 9)。

本研究鬼頭刀樣本 $\delta^{15}\text{N}$ 值與 FL 的關係

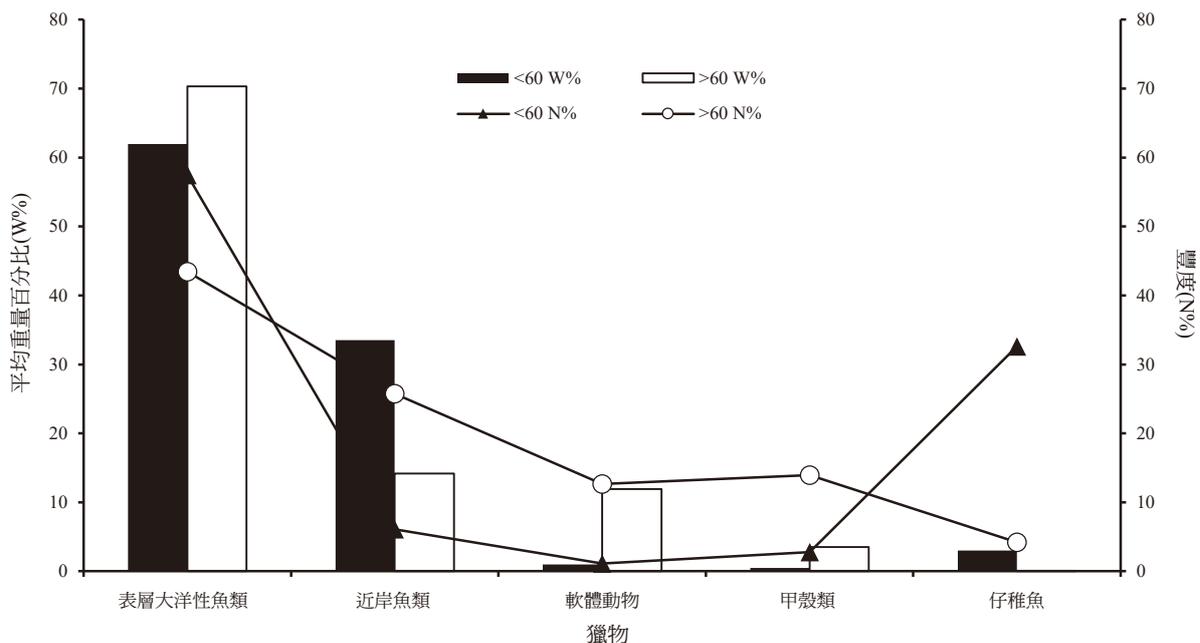


圖 8 臺灣東部海域鬼頭刀各體長餌料生物組成之相對重要性比較

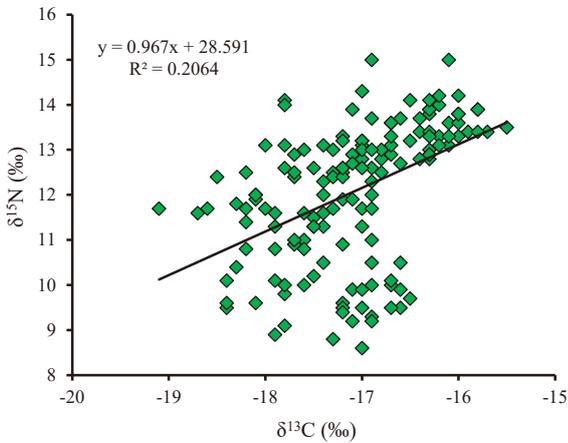


圖 9 臺灣東部海域鬼頭刀穩定同位素氮碳關係

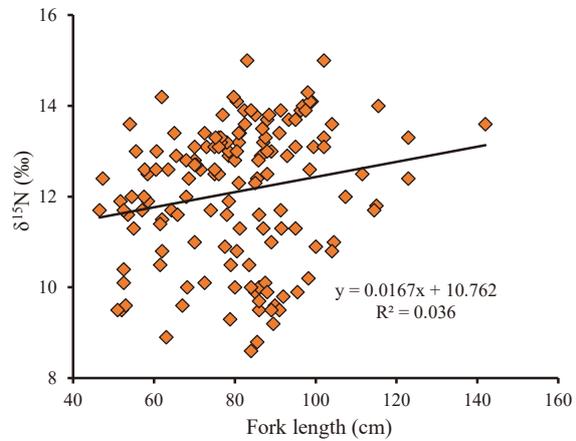


圖 10 臺灣東部海域鬼頭刀穩定同位素氮與體長之關係

如圖 10 所示，呈現不顯著 ($y = 0.0167x + 10.762$, $R^2 = 0.036$)； $\delta^{13}\text{C}$ 值與 FL 之間的關係如圖 11 所示，亦呈現不顯著 ($y = 0.0027x - 17.316$, $R^2 = 0.004$)。本研究蒐集胃內容物樣本分析彙整有 2 尾藍圓鯪 (*Decapterus maruadsi*) $\delta^{15}\text{N}$ 值 (mean = 9.2‰, SD = 0.5)， $\delta^{13}\text{C}$ 值 (mean = -19‰, SD = 0.2)、0.2)，2 尾眼眶魚 $\delta^{15}\text{N}$ 值 (mean = 9.3‰, SD = 0.2)， $\delta^{13}\text{C}$ 值 (mean = -18.6‰, SD = 0.2)、5 尾飛魚科 (Exocoetidae) $\delta^{15}\text{N}$ 值 (mean = 10.4‰, SD = 0.1)， $\delta^{13}\text{C}$ 值 (mean = -17.7‰, SD = 0.2)、5 尾鯆科 (Clupeidae) $\delta^{15}\text{N}$ 值 (mean = 9.4‰, SD = 0.3)， $\delta^{13}\text{C}$ 值 (mean = -18.5‰, SD = 0.2)、11 尾頭足類 (Cephalopoda) $\delta^{15}\text{N}$ 值 (mean = 8.5‰, SD = 1.3)， $\delta^{13}\text{C}$ 值 (mean = -18.4‰, SD = 0.9)、5 尾無斑圓鯪 (*Decapterus kurroides*) $\delta^{15}\text{N}$ 值 (mean = 10.6‰, SD = 0.2)， $\delta^{13}\text{C}$ 值 (mean = -17.3‰, SD = 0.3)、4 尾鯖科 (Scombridae) $\delta^{15}\text{N}$ 值 (mean = 10.7‰, SD = 0.4)， $\delta^{13}\text{C}$ 值 (mean = -17.1‰, SD = 0.1)、5 尾四齒魷科

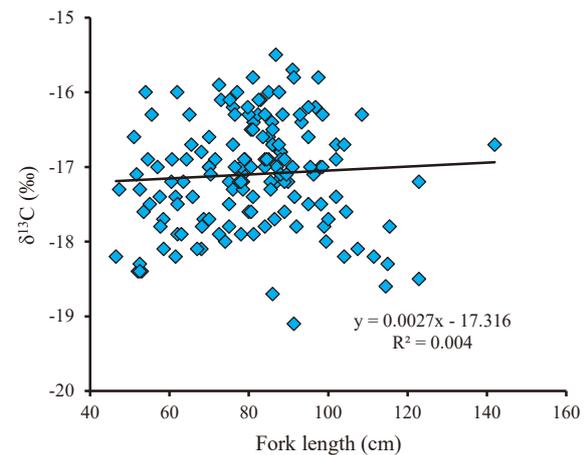


圖 11 臺灣東部海域鬼頭刀穩定同位素碳與體長之關係

(Tetraodontidae) $\delta^{15}\text{N}$ 值 (mean = 8.19‰, SD = 0.8)， $\delta^{13}\text{C}$ 值 (mean = -18.1‰, SD = 0.4) (表 6)。

1. 體長等級

本研究體長 < 60 cm (Class I) 之鬼頭刀樣本為 19 尾， $\delta^{15}\text{N}$ 值介於 9.5–13.6‰，平均值為 11.53‰ (± 1.12)； $\delta^{13}\text{C}$ 值介於 -18.4–-16‰，平均值為 -17.49‰ (± 0.72) (表 7)。體長 > 60 cm (Class II) 之鬼頭刀樣本為 130 尾， $\delta^{15}\text{N}$ 值介於 8.2–15‰，平



均值為 12.13‰ (± 1.57); $\delta^{13}\text{C}$ 值介於 -19.1 - -15.5‰, 平均值為 -17.04‰ (± 0.71)。體長 (Class I) 與 (Class II) 鬼頭刀間 $\delta^{15}\text{N}$ 值具顯著差異 (K-W = 4.189, $p < 0.05$), $\delta^{13}\text{C}$ 值在 (Class I) 與 (Class II) 鬼頭刀間亦具顯著差異 (K-W = 6.401, $p < 0.05$)。

2. 營養位階

本研究 149 尾鬼頭刀肌肉樣本, 平均營養位階為 4.4 (± 0.64) (表 7), 其中, 雌魚平均營養位階為 4.39 (± 0.64), 雄魚平均營養位階為 4.46 (± 0.63)。體長 > 60 cm 之鬼頭刀平均營養位階為 4.46 (± 0.65), 體長 < 60 cm 之鬼頭刀平均營養位階為 4.20 (± 0.63)。

表 6 臺灣東部海域鬼頭刀餌料氮與碳穩定同位素組成

Prey sample	n	Mean $\delta^{15}\text{N}$	Mean $\delta^{13}\text{C}$	Reference
<i>Decapterus maruadsi</i>	2	9.2 (±0.5)	-19 (±0.2)	This study
<i>Mene maculata</i>	2	9.3 (±0.2)	-18.6 (±0.2)	This study
Exocoetidae	5	10.4 (±0.1)	-17.7 (±0.2)	Weng et al., 2015
Clupeidae	5	9.4 (±0.3)	-18.5 (±0.2)	Chang et al., 2022
Cephalopoda	11	8.5 (±1.3)	-18.4 (±0.9)	Chang et al., 2022
<i>Decapterus kurroides</i>	5	10.6 (±0.2)	-17.3 (±0.3)	Chang et al., 2022
Scombridae	4	10.7 (±0.4)	-17.1 (±0.1)	Chang et al., 2022
Tetraodontidae	5	8.19 (±0.8)	-18.1 (±0.4)	Tasi et al., 2014

表 7 臺灣東部海域鬼頭刀氮與碳穩定同位素組成

Category	n	Fork length (cm)				Weight (kg)											
		Min	Max	Mean	SD	Min	Max	Mean	SD								
Sex	149																
Males	69	51	142	82.49	17.95	1.4	8.6	5.31	3.63								
Females	80	46.5	115	79.27	16.05	0.9	11	4.32	2.31								
Size																	
< 60 cm	19	46.5	58.5	53.72	3.34	0.9	6.8	1.71	1.25								
> 60 cm	130	60	142	84.71	14.33	1.1	23	5.22	2.95								
Category	n	C:N				$\delta^{15}\text{N}$ (‰)				$\delta^{13}\text{C}$ (‰)				Trophic level			
		Min	Max	Mean	SD	Min	Max	Mean	SD	Min	Max	Mean	SD	Min	Max	Mean	SD
Sex	149																
Males	69	3.14	3.6	3.28	0.09	8.6	14.2	12.15	1.49	-19.1	-15.5	-17.13	0.74	2.98	5.32	4.46	0.63
Females	80	3.16	3.88	3.27	0.11	8.9	15	11.98	1.58	-18.7	-15.8	-17.07	0.71	3.11	5.65	4.39	0.64
Size																	
< 60 cm	19	3.18	3.51	3.28	0.08	9.5	13.6	11.53	1.12	-18.4	-16	-17.49	0.72	3.36	5.07	4.20	0.63
> 60 cm	130	3.14	3.88	3.27	0.09	8.2	15	12.13	1.57	-19.1	-15.5	-17.04	0.71	2.98	5.65	4.46	0.65

3. 貝氏同位素混合模型

估算臺灣東部海域鬼頭刀 Class I 攝食組成結果以藍圓鯧最多 95.6%，其次為眼眶魚 1.7%，第三為鯧科 0.9%。估算 Class II 攝食組成結果以鯧科 33% 最多，其次為眼眶魚 32.8%，第三為藍圓鯧 30.3% (表 8、圖 12)。

四、討論

(一) 攝食習性

由本研究結果顯示鬼頭刀胃內含物組成包括多種表層大洋性魚類、軟體動物、近岸魚類、仔稚魚及甲殼類等，屬高階掠食者之一，於臺灣東部海域大洋生態系中佔重要之生態區位。由 Oxenford and Hunte (1999) 研究指出，加勒比東部海域之鬼頭刀攝食對象廣泛，但主要以表層大洋性魚類為主，特別是飛角魚科 (Dactylopteridae) 與飛魚科魚類為最重要之餌料生物；Tripp-Valdez et

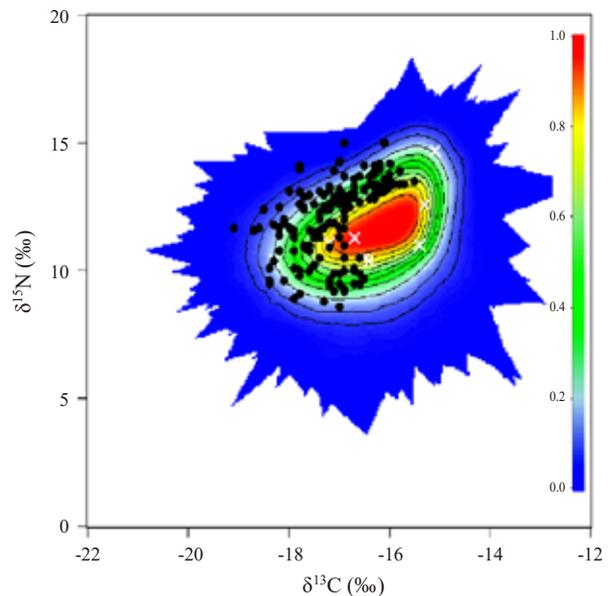


圖 12 臺灣東部海域鬼頭刀及餌料生物穩定同位素氮碳值。鬼頭刀穩定同位素氮碳值(黑色點)及餌料生物穩定同位素氮碳值平均(白色叉型)，漸層顏色代表餌料生物穩定同位素之同位空間中所佔的比例

al. (2010) 則指出墨西哥加利福尼亞灣之鬼頭刀胃內含物組成主要包含甲殼類 (加洲螳螂蝦幼體 *Hemisquilla californiensis*)、表層大洋性魚類及頭足類。

表 8 臺灣東部海域鬼頭刀與環境餌料生物之貝氏混合模型分析

Prey sample	Class I < 60cm, n = 19			Class II > 60cm, n = 130		
	Mean	5%	95%	Mean	5%	95%
Cephalopoda	0.5	0	2.4	0.2	0	0.5
Clupeidae	0.9	0	3.1	33	0	100
<i>Decapterus maruadsi</i>	95.6	72.2	100	30.3	0	98.4
<i>Decapterus kurroides</i>	0.2	0	1.3	0.4	0	3.2
Exocoetidae	0.3	0	1.1	0.6	0	2.5
<i>Mene maculata</i>	1.7	0	8.2	32.8	0	100
Scombridae	0.2	0	0.7	2.6	0	17
Tetraodontidae	0.5	0	1.9	0.1	0	0.7



吳等 (2006) 研究指出，臺灣東部海域之鬼頭刀主要餌料生物為日本銀帶鯆 (*Spratelloides gracilis*)、日本鯧 (*Carassius cuvieri*) 及飛魚屬 (*Cypselurus* spp.) 等表層洄游性魚類，與本研究結果有明顯差異，此現象顯示鬼頭刀為機會主義攝食者，捕食棲息海域中數量豐富及容易捕食之餌料生物，而餌料生物組成經常因不同海域有所差異。

環境的改變將會影響許多動物的行為移動及覓食行為 (Sih and Christensen, 2001)，餌料生物的利用通常會與捕食者的型態、覓食的時間、餌料生物的多寡和餌料生物豐度的季節改變有關 (Karpouzi and Stergiou, 2003)。此外，環境餌料生物所能提供的能量多寡、餌料生物的大小與適口性等亦可能影響掠食者的攝食習性 (Nieland, 1980; Hart and Ison, 1991; Stergiou and Fourtouni, 1991)。本研究中鬼頭刀餌料生物組成以玉筋魚為最重要餌料生物，其他主要餌料生物魚種為飛魚、眼眶魚，而頭足類動物也經常發現。由此可知，臺灣東部海域鬼頭刀主要攝食小型大洋性魚類及大型漂浮物下之魚類與頭足類。

(二) 體長等級別食性差異

Olson and Galvan-Magana (2002) 研究太平洋東部海域之鬼頭刀攝食生態，發現鬼頭刀隨著體長的增加其食性有顯著性差異，而隨著魚體之成長，營養需求亦增加，轉而需要攝食頭足類、魚類等營養較高的餌料。Tripp-Valdez et al., (2010) 在墨西哥加利福尼亞灣之鬼頭刀食性研究顯示，鬼頭刀隨體長增加，攝食甲殼類有逐漸減少的趨

勢，而攝食更多的頭足類。吳等 (2006) 在臺灣東部海域鬼頭刀之食性研究顯示，不同體長組別之鬼頭刀食性無顯著差異，在任何體長階段，其餌料生物均以魚類為主要攝食對象，其次為軟體動物。Graham et al., (2007) 在夏威夷黃鰭鮪在攝食行為的快速轉變研究顯示，45–50cm FL 之黃鰭鮪有明顯食性轉變的現象，從主要攝食甲殼類動物幼蟲而轉變為攝食深海真蝦和硬骨魚類。

魚類之成長發育過程，其攝食習性亦會隨之改變 (Gibson and Ezzi, 1987)，體長增加各器官亦隨之發育，口徑增大，鰓耙構造和間距亦改變 (Delbeek and Willams, 1988)。此外掠食者的體型大小與餌料生物間亦有密切關係 (Schoener, 1970)，魚類隨成長而改變餌料選擇的目的，除為達到成熟體長外，也為了能夠攝取更多的能量，使成長更為快速及降低被掠食者捕食的機率 (Brown, 1985)。而本研究以四種體長別樣本的角度來觀察，可以發現鬼頭刀體長等級 < 60 cm 與 > 60 cm 兩類群擁有不同之攝食型態。< 60 cm 鬼頭刀之個體攝食較多的仔稚魚，較少捕食軟體動物，但隨著體長的增加，攝食仔稚魚的數量有逐漸下降的趨勢，而攝食軟體動物則有升高的趨勢。

(三) 體長別穩定同位素氮與碳差異 碳同位素

$\delta^{13}\text{C}$ 值的差異顯示出不同體長大小之鬼頭刀餌料生物組成、攝食海域以及個體對碳同位素利用的程度，在本研究中由於 $\delta^{13}\text{C}$ 值與體長的關係較低，這可能是因為體型較大的鬼頭刀攝食的 $\delta^{13}\text{C}$ 值較低的餌料生物

或是體型較大的鬼頭刀由於游泳能力的增加，而移動至 $\delta^{13}\text{C}$ 值較低的海域，也有可能是在該海域停留較長時間，而在該期間食性轉變所導致。

本研究中體長 $< 60\text{ cm}$ 之鬼頭刀， $\delta^{13}\text{C}$ 值顯示的範圍較狹小，由此可推斷小型鬼頭刀移動能力較低，而 $> 60\text{ cm}$ 之鬼頭刀具有較佳的移動能力。穩定同位素碳可表明初級生產者和同位素的原始來源，也可幫助認定在時間和空間尺度的攝食變化，這些變化可能與季節的不同及反映浮游植物的豐度有所關聯 (Michener and Kaufman, 2007)。體長組別 $< 60\text{ cm}$ 與 $> 60\text{ cm}$ 之 $\delta^{15}\text{N}$ 值則有明顯的轉變，顯示在同樣物種間體長較大的個體生長情況較佳攝食能力較強，一般認為其 $\delta^{15}\text{N}$ 值會較體長小的個體要來得高 (Revill et al., 2009)。掠食者的體型越大狩獵成功機率越高，進而攝食體型較大的餌料及更多種類的餌料 (Sakamoto and Kojima, 1999)，鬼頭刀隨著體型增大營養需求也越大，攝食營養位階較高的魚類及頭足類。

在穩定同位素分析中魚類具有很高的 $\delta^{15}\text{N}$ 值，若在該物種的餌料生物組成中，攝食魚類的比例較高或攝食其他 $\delta^{15}\text{N}$ 值較高的物種，如頭足類 (Yunkai et al., 2014)，其 $\delta^{15}\text{N}$ 值會越高 (Bulman et al., 2001)。這種 $\delta^{15}\text{N}$ 長期累積的變化，可能是由於生理的變化或者是同位素在不同體型類別的組織轉換率變化所導致 (Hesslein et al., 1993; Macavoy et al., 2001)。加勒比東部海域的鬼頭刀以飛角魚科、飛魚科為主要餌料生物，其隨著體型增加而食性亦會改變 (Oxenford

and Hunte, 1999)，在本研究胃內含物分析中，體長組別 $< 60\text{ cm}$ 之鬼頭刀，攝食較多的仔稚魚，僅捕食少量軟體動物，而體長組別 $> 60\text{ cm}$ 之鬼頭刀，攝食仔稚魚的數量有逐漸減少的趨勢，轉而攝食更多的軟體動物。在墨西哥加利福尼亞灣的鬼頭刀主要餌料生物為長鰭鱗 (*Hemiramphus saltator*)，其體型越大攝食甲殼類亦呈現減少的趨勢，而攝食頭足類動物則有上升的趨勢 (Tripp-Valdez et al., 2010)，隨著體長的增加而轉變食性的現象造成體長組別間 $\delta^{15}\text{N}$ 值差異的原因。

本研究利用穩定同位素分析探討臺灣東部海域鬼頭刀攝食生態與營養位階之關係，結果顯示鬼頭刀體長等級別與 $\delta^{15}\text{N}$ 及 $\delta^{13}\text{C}$ 值之間有顯著關係，鬼頭刀體長的增加會顯著的影響 $\delta^{15}\text{N}$ 值，甚至比 $\delta^{13}\text{C}$ 值更為明顯，這也表明在不同體型組別之鬼頭刀攝食及營養位階的轉變。在魚類生活史階段，攝食行為會有明顯的變化，特別是隨著體型的日益增長游泳能力增加，更有利於捕食各式餌料生物，由本研究穩定同位素 $\delta^{15}\text{N}$ 及 $\delta^{13}\text{C}$ 分析結果，可解析鬼頭刀食物位階動態，提供建構東部海洋生態系結構之重要參數資料。

(四) 季節別食性比較

本研究鬼頭刀胃內含物分析結果顯示，春季之食性與夏、秋、冬三季有顯著性差異。春季之鬼頭刀樣本主要是以表層大洋性魚類，玉筋魚、飛魚為主要捕食對象，其次為角魚科魚類與攝取少量的軟體動物、近岸魚類、仔稚魚與甲殼類。吳等 (2006) 指



出，臺灣東部海域不只是鬼頭刀產卵場之一亦是索餌海域，鬼頭刀餌料生物有明顯之季節性變動，春季主要攝食花蓮小沙丁魚 (*Sardinella hualiensis*)、日本鯷、燈籠魚屬 (*Diaphus* spp.) 及日本銀帶鯷，夏季攝食飛魚屬、刺河豚屬 (*Diodon* spp.) 及箱河豚屬 (*Ostracion* spp.)，秋季攝食仔稚魚、刺河豚及臺灣鎖管 (*Loligo chinensis*)，冬季攝食日本鯷、仔稚魚及鰻苗。餌料生物組成與本研究結果具明顯差異，顯示目前臺灣東部海域餌料生物組成具有顯著時間變異性。

Woottom (1984) 指出，欲研究攝食習性之季節性變化，不但要瞭解研究期間之餌料生物背景資料，最好要有長期累積之資料以便於瞭解其變化之週期。本研究樣本採集期間僅一年多，且穩定同位素分析樣本數不足以進行季節性分析比較，未來仍需累積更多季節性樣本，以解析季節性之餌料組成因子或族群移動之差異。

(五) 營養位階與貝氏同位素混合模型分析

本研究之鬼頭刀 $\delta^{15}\text{N}$ 值介於 8.2–15‰ (12.1 ± 1.5)； $\delta^{13}\text{C}$ 值介於 -19.1–-15.5‰ (17.1 ± 0.72)，trophic level 為 2.98–5.69 (4.4 ± 0.64)；而體長 < 60 cm (Class I) 之鬼頭刀 trophic level 介於 3.36–5.07 (4.20 ± 0.63)；體長 > 60 cm (Class II) 之鬼頭刀 trophic level 介於 2.98–5.65 (4.46 ± 0.65)。穩定同位素值在生態系中隨著營養位階增加而上升，且隨著體長增加而營養位階及 $\delta^{15}\text{N}$ 值亦皆增加。

氮穩定同位素數據闡明在許多魚類的

營養位階及體型大小和年齡相關的變化非常有用。在該海域的營養位階，很大程度上是由生物的體型大小來確定。魚類群聚生態中營養位階的高低，取決於生物體的體型大小來決定，在最小與最大體型組別中，觀察到氮同位素的明顯差異，可能代表餌料生物間營養位階的差異。

由碳穩定同位素數據顯示，鬼頭刀之 $\delta^{13}\text{C}$ 值與餌料間差異範圍較大，顯示在不同海域的掠食者與餌料利用不同的食物來源，或是來自不同的海域，其初級生產者的不同所導致 (圖 13)。

本研究運用 R 軟體 SIAR Bayesian mixing model (Parnell et al., 2010) 程式來估算鬼頭刀的攝食組成。貝氏混合模型根據餌料來源、營養位階之間同位素數值的差異、混合同位素的特徵，可用來推估多種餌料來源貢獻的機率分布 (Chang et al., 2019, 2022)。貝氏混合模型結果顯示，對於鬼頭刀營養位階動態貢獻度高的物種有表層大洋性魚類、頭足類、近岸魚類等，代表鬼頭刀攝食的餌料生物多樣性高，並非只單一攝食硬骨魚類等動物。這些研究結果表明臺灣東部海域鬼頭刀隨著體長的增加其食性有顯著性差異，隨著魚體成長，營養需求亦增加，而造成攝食習慣改變。

本研究結果顯示穩定同位素可以用來估計鬼頭刀的營養位階，有助於長期監測營養位階動態，並將可探討漁業開發利用和氣候變遷對生態系統及高階掠食者之族群動態 (Logan et al., 2011)。研究結果也為生態系結構提供基礎參數，穩定同位素並可解析

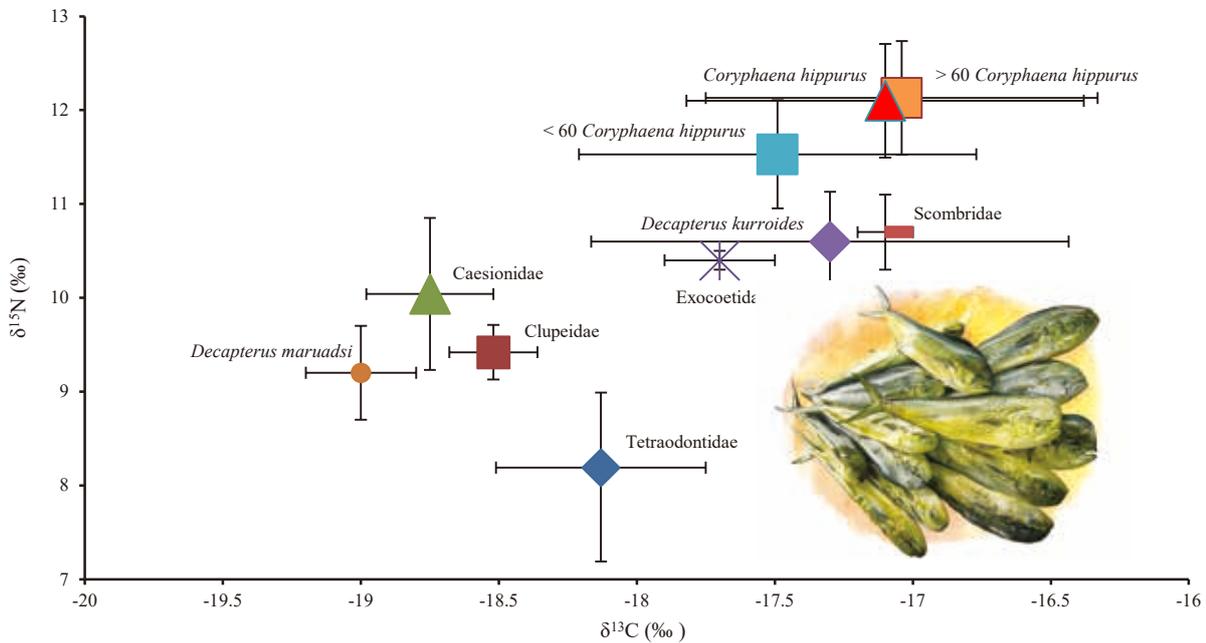


圖 13 臺灣東部海域鬼頭刀與餌料穩定同位素組成

棲息海域和隨時間及空間尺度變化之棲地移動模式。

五、結論與建議

臺灣東部海域鬼頭刀胃內含物主要以大洋性魚類、頭足類為主，而其餘的甲殼類及仔稚魚對攝食習性的影響較小，攝食習性的轉變主要與環境海域可捕食之餌料有關。各體長間所攝食的組合皆有明顯的不同，體長 60 cm 以下較小型的鬼頭刀主要攝食近海魚類的玉筋魚，而體長 60 cm 以上較大體型的鬼頭刀攝食目標轉變為大洋性魚類的飛魚，因而對於大洋性大型魚類及頭足類有明顯增加。各季節中主要的攝食目標皆有所不同，春季主要攝食的對象為玉筋魚，夏季轉變為眼眶魚，秋季為六斑二齒魷，冬季則以仔稚魚為主要的攝食目標，表示東部海域鬼

頭刀攝食目標具有季節性的轉換。

鬼頭刀在臺灣東部大洋生態性屬於中高位階之掠食者，相較於鮪類的營養位階並沒有太大的差異，但與旗魚類的營養位階相比發現旗魚類的營養位階比鬼頭刀高出一個位階，且從過去旗魚類的攝食組成結果中發現，鬼頭刀為旗魚類攝食目標之一，因此更能證明營養位階的差異性與體型的大小有明顯的相關性，各體長大小依移動能力所攝食的目標會有所轉變。

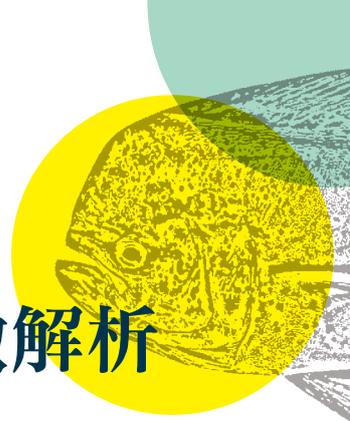
本研究主要利用沿岸鬼頭刀延繩釣漁業釣獲之鬼頭刀樣本，體型皆大於 40 cm，未來若增加小型鬼頭刀樣本（體長 40 cm 以下）採集，將可獲得更多鬼頭刀生活史階段的生態訊息。未來進一步研究亦建議著重於海洋中上層生態系統的其他大洋性魚類，包括鮪魚，旗魚，鯊魚及其餌料生物，將是建構海洋食物網之重要科學依據。



參考文獻

- 吳春基、林俊辰、蘇偉成 (2006) 臺灣東部海域產鬼頭刀之食性研究。水產研究, 14 (1): 13-27。
- Bigeleisen, J. and M. G. Mayer (1947) Calculation of equilibrium constants for isotopic exchange reactions. *J. Chem. Phys.*, 15: 261-267.
- Bigeleisen, J. and M. Wolfsberg (1958) Theoretical and experimental aspects of isotope effects in chemical kinetics. *Advances in Chemical Physics*, 1: 15-76.
- Brown, J. A. (1985) The adaptive significance of behavioural ontogeny in some centrarchid fishes. *Environ. Biol. Fishes.*, 13(1): 25-34.
- Bulman, C., F. Althaus, X. He, N. J. Bax and A. Williams (2001) Diets and trophic guilds of demersal fishes of the south-eastern Australian shelf. *Mar. Freshw. Res.*, 52: 537-548.
- Caut, S., E. Angulo and F. Courchamp (2009) Variation in discrimination factors ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *J Appl Ecol.*, 46: 443-453.
- Chang, C. T., W. C. Chiang, Y. C. Chang, M. K. Musyl, C. L. Sun, D. J. Madigan, A. B. Carlisle, H. H. Hsu, Q. X. Chang, N. J. Su, Y. S. Ho and C. T. Tseng (2019) Stable isotope analysis reveals ontogenetic feeding shifts in Pacific blue marlin (*Makaira nigricans*) off eastern Taiwan. *Journal of J. Fish Biol.*, 94(6): 958-965.
- Chang, Y. C., W. C. Chiang, D. J. Madigan, F. Y. Tsai, C. L. Chiang, H. H. Hsu, S. M. Lin, M. Y. Zhuang, C. T. Sun, L. C. Chen and S. P. Wang (2022) Trophic Dynamics and Feeding Ecology of Skipjack Tuna (*Katsuwonus pelamis*) off Eastern and Western Taiwan. *Molecules*, 27(3): 1073.
- Clark, M. R. (1985) The food and feeding of seven fish species from the Campbell Plateau, New Zealand. *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.*, 19(3): 339-363.
- Clarke, K. R. and R. N. Gorley (2001) PRIMER v5: user manual/tutorial. In: PRIMER-E, Ltd, Plymouth.
- Clayton, D. (2003) Handbook of isotopes in the cosmos: Hydrogen to gallium. Cambridge University Press, 91 pp.
- Delbeek, J. and D. Williams (1988) Feeding selectivity of four species of sympatric stickleback in brackish-water habitats in eastern Canada. *Journal of J. Fish Biol.*, 32(1): 41-62.
- Floeter, J. and A. Temming (2002) Explaining diet composition of North Sea cod (*Gadus morhua*): prey size preference vs. prey availability. *Canadian Journal of J Fish Aquat Sci.*, 60: 140-150.
- Fontugne, M. R. and J. C. Duplessy (1981) Organic-carbon isotopic fractionation by marine plankton in the temperature-range-1 to 31-degrees C. *Oceanologica Acta*, 4(1): 85-90.
- Frank, K. T., B. Petrie, J. S. Choi and W. C. Leggett (2005) Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Sci.*, 308(5728): 1621-1623.
- Fry, B. (2006) Stable isotope ecology. Springer New York, 308 pp.
- Garcia, S. M., A. Zerbi, C. Aliaume, T. Do Chi and G. Lasserre (2003) The ecosystem approach to fisheries. Issues, terminology, principles, institutional foundations, implementation and outlook. FAO fisheries Report, 443: 71.
- Gibson, R. and I. Ezzi (1987) Feeding relationships of a demersal fish assemblage on the west coast of Scotland. *J. Fish Biol.*, 31(1): 55-69.
- Graham, B. S., D. Grubbs, K. Holland and B. N. Popp (2007) A rapid ontogenetic shift in the diet of juvenile yellowfin tuna from Hawaii. *Mar. Biol.*, 150(4): 647-658.
- Gröning, M. (2004) International stable isotope reference materials. *Handbook of Stable Isotope Analytical Techniques*, 1: 874-906.
- Hart, P. J. B. and S. Ison (1991) The influence of prey size and abundance, and individual phenotype on prey choice by the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *L. J. Fish Biol.*, 38(3): 359-372.
- Hesslein, R. H., K. Hallard and P. Ramlal (1993) Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50(10): 2071-2076.
- Hobson, K. A. (1999) Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia*, 120(3): 314-326.
- Hyslop, E. (1980) Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *J. Fish Biol.*, 17(4): 411-429.
- Karpouzi, V. and K. Stergiou (2003) The relationships between mouth size and shape and body length for 18 species of marine fishes and their trophic implications. *J. Fish Biol.*, 62(6): 1353-1365.
- Layman, C. A., D. A. Arrington, C. G. Montaña and D. M. Post (2007) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?

- Ecology, 88(1): 42-48.
- Logan, J. M., E. Rodríguez-Marín, N. Goni, S. Barreiro, H. Arrizabalaga, W. Golet and M. Lutcavage (2011) Diet of young Atlantic bluefin tuna *Thunnus thynnus* in eastern and western Atlantic foraging grounds. *Mar. Biol.*, 158: 73-85.
- Logan, J. M., T. D. Jardine, T. J. Miller, S. E. Bunn, R. A. Cunjak and M. E. Lutcavage (2008) Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses: comparison of chemical extraction and modelling methods. *J Anim Ecol.*, 77(4): 838-846.
- Macavoy, S. E., S. A., Macko and G. C. Garman (2001) Isotopic turnover in aquatic predators: quantifying the exploitation of migratory prey. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58: 923-932.
- Michener, R. H. and L. Kaufman (2007) Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update. *Stable isotopes in ecology and environmental science*.
- Nieland, H. (1980) Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behavior of cephalopods and fish predators. *Journal of Zoology*, 174: 149-167.
- Olson, R. J. and F. Galva'n-Magan~a (2002) Food habits and consumption rates of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Pacific Ocean. *Fish. Bull.*, (Wash. D. C.), 100(2): 279-298.
- Oxenford, H. A. and W. Hunte (1999) Feeding habits of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Caribbean. *Sci. Mar.*, 63(3-4): 317-325.
- Parnell, A. C., R. Inger, S. Bearhop and A. L. Jackson (2010) Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PloS one*, 5(3): e9672.
- Pedersen, J. (2000) Food consumption and daily feeding periodicity: comparison between pelagic and demersal whiting in the North Sea. *J. Fish Biol.*, 57(2): 402-416.
- Peterson, B. J. and B. Fry (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 18: 293-320.
- Peterson, B. J., R. W. Howarth and R. H. Garritt (1985) Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. *Sci.*, 227(4692): 1361-1363.
- Pinkas, L. (1971) Food habits study. *Fish. Bull.* (Wash, D. C.), 152: 5-10.
- Post, D. M. (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3): 703-718.
- Revill, A. T., J. W. Young and M. Lansdell (2009) Stable isotopic evidence for trophic groupings and bio-regionalization of predators and their prey in oceanic waters off eastern Australia. *Mar. Biol.*, 156(6): 1241-1253.
- Rindorf, A. (2003) Diel feeding pattern of whiting in the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 249: 265-276.
- Sakamoto, R. and S. Kojima (1999) Review of dolphinfish biological and fishing data in Japanese waters. *J. Mar. Sci.*, 63: 375-385.
- Schoener, T. W. (1970) Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 51(3): 408-418.
- Sih, A. and B. Christensen (2001) Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Anim Behav*, 61(2): 379-390.
- Sneath, P. H. A. and R. R. Sokal (1973) Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification.
- Stergiou, K. and H. Fourtouni (1991) Food habits, ontogenetic diet shift and selectivity in *Zeus faber* Linnaeus, 1758. *J. Fish Biol.*, 39(4):589-603.
- Suzuki, K. W., A. Kasai, K. Nakayama and M. Tanaka (2005) Differential isotopic enrichment and half-life among tissues in Japanese temperate bass (*Lateolabrax japonicus*) juveniles: implications for analyzing migration. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 62(3): 671-678.
- Teece, M. A. and M. L. Fogel (2004) Preparation of ecological and biochemical samples for isotope analysis. *Handbook of stable isotope analytical techniques*, 177-202.
- Tripp-Valdez, A., F. Galván-Magaña and S. Ortega-García (2010) Feeding habits of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the southeastern Gulf of California, Mexico. *J. Appl. Ichthyol.*, 26(4): 578-582.
- Tsai, C. N., W. C. Chiang, C. L. Sun, K. T. Shao, S. Y. Chen and S. Z. Yeh (2015) Stomach content and stable isotope analysis of sailfish (*Istiophorus platypterus*) diet in eastern Taiwan waters. *Fish. Res.*, 166: 39-46.
- Urey, H. C. (1947) The thermodynamic properties of isotopic substances. *J. Chem. Soc.*, 1974: 562-581.
- Varela, J. L., K. M. Intriagoa, J. C. Flores and C. R. Lucas-Pilozo (2017) Feeding habits of juvenile yellowfin tuna *Thunnus albacares* in Ecuadorian waters assessed from stomach content and stable isotope analysis. *Fish. Res.*, 194: 89-98.
- Wootton, R. J. (1984) A functional biology of sticklebacks. Univ of California Press, 52 pp.
- Yaukai, L., Y. Gong, X. Chen, X. Dai and J. Zhu (2014) Trophic ecology of sharks in the mid-east Pacific ocean inferred from stable isotopes. *J. Ocean Univ. China*, 13(2): 278-282.



西北太平洋鬼頭刀移動行為特徵解析

林憲忠¹、江偉全¹、王勝平²、河邊玲³、米山河良⁴

¹ 行政院農業委員會水產試驗所東部海洋生物研究中心

² 國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學學系

³ 日本長崎大學環東海資源研究中心

⁴ 日本北海道大學水產科學研究所

摘要

為瞭解鬼頭刀棲息環境與行為偏好，本研究利用彈脫型衛星標識器 (pop-up satellite archival tag, PSAT) 共標識 10 尾鬼頭刀，記錄 5–30 天的棲息深度與溫度及移動行為資料，根據標識位置至標識器彈脫位置之水平直線移動距離介於 28–296 km。臺灣東南部海域所標識之鬼頭刀夏季期間主要向北移動，冬季則向南移動之現象，日本鹿兒島海灣標識之鬼頭刀，主要向南移動至海灣邊及海灣口附近且主要於海灣內活動，日本長崎北部所標識之鬼頭刀主要向北移動，水平移動棲息之海面水溫 (SST) 主要於 20°C 以上。各海域所標識之鬼頭刀皆具有明顯的晝夜垂直移動模式，但主要棲息於 100 m 以淺的表層暖水域活動。鬼頭刀下潛深度與模式會隨著一天不同時段而有所變化，主要於夜間棲息深度最深且持續時間長及下潛模式變化大。黎明與黃昏期間為鬼頭刀棲息深度變化之轉換時間，雖然夜間棲息深度較白天廣泛，但鬼頭刀仍棲息於混合層內活動，雖然鬼頭刀偏好棲息於溫熱水域，而在不同海域之鬼頭刀所棲息之溫度有所差異，且下潛深度受到溫度梯度之限制，移動分布受到棲息溫度與 SST 之間差異在 6°C 以內的限制。

一、前言

移動生態學是一個急速發展的研究議題，其主要是描述生物移動的生理機制、洄游路徑、移動模式及棲地環境偏好，其目的在透過各種生態和進化過程中來理解物種移動的原因、機制及時空尺度的變化 (Nathan, 2008; Hussey et al., 2015)。透過動物的移動行為、生理和環境資料進行整合，徹底的理解有關移動的原因及分布範圍，並可重新擬定如何管理個體、族群及整個生態

系統空間利用的管理方針等 (Block et al., 2011; Hussey et al., 2015)。由於觀察魚類在自然界中的移動行為、棲地偏好及洄游模式之相關資訊不易取得 (Block et al., 2001)，阻礙了理解有關移動的相關信息，近年來不斷的發展小型化的電子設備，提供有關自然界動物在空間和時間上移動的詳細信息及棲地環境，為海洋生態系統空間管理奠定基礎 (Block et al., 1998; Block et al., 2011)。

早期透過捕獲有價值水生生物之地點和時間的變化是預測生物量及移動的唯一

方式，這些方法記錄了單純的移動尺度、模式和分布，但僅提供標識位置及再捕獲位置，沒有提供每日詳細的行為資料及移動路徑 (Kelly, 1995)。隨著電子式紀錄器技術的發展，提升解析大洋性魚類生活史的探索，並逐漸發展到適合結附於許多不同形態物種的紀錄器，其記錄移動位置、棲息深度與溫度等精細時間序列資料，明確的解析物種的活動範圍及棲地偏好 (Dingle and Drake, 2007; Hussey et al., 2015)，亦透過解析物種的水平與垂直移動模式及分布範圍，從而確定產卵場等重要資訊 (Block et al., 2005; Bowler and Benton, 2005)。

1950 年超音波遙感技術 (acoustic telemetry technology) 的發展，該技術提供了物種詳細的垂直與水平移動資料，雖然超音波遙感技術能記錄精細尺度的移動資訊，但觀察的時間受到人力、天氣因素及電池壽命所限制 (Klimley et al., 1988; Brill et al., 2002)，仍無法記錄解析度更高的電子式標識器資訊，而時至 1990 年發展了紀錄型標識器 (archival tag) 和彈脫型衛星標識器 (pop-up satellite archival tag, PSAT)，該標識器為內建電子儲存裝置，利用手術技術植入或錨定裝置結附於海洋動物體內及體表，其可記錄棲息深度、溫度、光照度 (推算地理位置) 等重要訊息，然而兩種標識器不同的地方則是，紀錄型標識器標識後必須再捕獲方能取回標識器而獲得資料，而 PSAT 所記錄之資料是透過衛星系統傳送 (標識器無須取回) 提供漁業獨立資料 (Arnold and Dewar, 2001; Musyl et al., 2011)。因此 PSAT

非常適合用來研究大洋性高度洄游魚種，收集海洋掠食者的移動行為資料，提供資源評估所需之重要資訊及漁業保護及管理策略之參考依據 (Brill and Lutcavage, 2001; Pollock et al., 2004; Bigelow and Maunder, 2007; Block et al., 2011; Sippel et al., 2015; Allen and Singh, 2016; Fraser et al., 2018)。

Kojima (1965) 及 Rose and Hassler (1968) 分別於太平洋與佛羅里達州利用傳統標籤標識鬼頭刀，根據標識與再捕獲位置推估其移動方向，記錄了移動和分布範圍，但僅記錄標識位置及再捕獲位置。Taquet et al. (2007) 利用超音波遙感技術檢視印度洋鬼頭刀於集魚裝置 (fish aggregating devices, FAD) 的移動行為特徵及棲地利用，發現鬼頭刀於開放水域 FAD 附近中棲息約 15.3 天，而大部分的時間主要棲息於表層 35 m 以淺之水域，且主要隨著漂流物，短暫停留於 FAD，這種現象或許與覓食巡游有關。Girard et al. (2007) 利用超音波遙感技術觀察 FAD 附近鬼頭刀之移動變化及重回 FAD 的返回能力。Hernández-Tlapale et al. (2015) 於墨西哥拉巴斯灣 (La Paz Bay)，利用超音波遙感技術記錄 6 尾鬼頭刀時間長達 48 小時以上的移動行為資料，結果顯示鬼頭刀白天期間棲息於 10 m 以淺之表層，夜間棲息深度較廣泛 (最深達 73 m)，並指出環境水溫及海底深度是主要影響鬼頭刀移動行為之環境因素。Whitney et al. (2016) 以超音波遙感技術於 FAD 進行鬼頭刀行為研究顯示，晝夜棲息深度具有明顯差異，夜間移動範圍較白天廣



泛，且下潛深度主要受到溫度梯度之限制。Furukawa et al. (2011) 利用加速度紀錄器配置於東海北部鬼頭刀行為特徵，發現鬼頭刀主要棲息於溫躍層之上的 20°C 水域中，棲息深度範圍從 50.1–95.1 m，下潛深度與等溫層之間存在顯著的正相關。Furukawa et al. (2015) 使用植入式紀錄型標識器，記錄 2 尾鬼頭刀腹腔溫度 (24.4 及 $26.7 \pm 0.7^\circ\text{C}$) 與環境溫度 (24.4 ± 0.8 及 $26.6 \pm 0.9^\circ\text{C}$) 相似，並說明鬼頭刀屬於典型的變溫魚類 (ectothermic fish)。

Merten et al. (2014a, 2014b) 利用 PSAT 解析大西洋鬼頭刀移動與行為特徵，結果顯示鬼頭刀的移動速率與方向將會受到海流及地貌影響，夜間棲息深度較白天廣泛，而白天主要棲息於 10 m 以淺之水層，黃昏與黎明期間呈 U 型（下潛深度超過 10 m 以深且在較深深度一段時間後上升至表層）及 V 型（下潛到 10 m 以深的深度後急速上升至表層）的移動模式，夜間棲息深度呈 W 複雜型（下潛至 10 m 以深的深度接著上下垂直移動直到上升至淺於 10 m）的垂直移動模式，推測黎明及黃昏或許是餌料生物的垂直移動時間，鬼頭刀為了優化覓食策略，則隨著餌料垂直移動來減少覓食時所消耗的能量。Perle et al. (2020) 使用 PSAT 解析東太平洋兩個不同區域鬼頭刀之移動行為，結果表示兩區域之等溫層深度不同，因此兩區域之鬼頭刀棲息深度與溫度有所差異。Schlenker et al. (2021) 利用 PSAT 所記錄之行為資料，解析鬼頭刀可能的產卵行為，顯示鬼頭刀產卵期間大多發生於夜間及

新月期間，其棲息深度與非產卵期有所差異，溫度介於 27.5–30°C 之間。

漁業資源開發、利用、評估及管理，必須先瞭解該魚種之行為特徵，之後進行魚類棲地模式研究來取得棲地參數，以提供單位努力漁獲量之標準化 (Su et al., 2008, 2015)，來準確的進行資源評估分析。鬼頭刀為高度開發率之商業重要魚種之一，雖然鬼頭刀在太平洋資源狀態處於良好狀態，但仍存在著高度的不確定性 (Gilman et al., 2013; Chang et al., 2019)。Furukawa et al. (2011) 於日本東海首次利用電子標識紀錄器進行鬼頭刀垂直移動解析，指出鬼頭刀游泳行為與垂直溫度結構有關。雖然如此，尚未有西北太平洋鬼頭刀水平和垂直移動詳細的描述。然而許多的研究已運用 PSAT 獲得漁業獨立資料 (Block et al., 2011; Musyl et al., 2011; Carvalho et al., 2015)。為了提供永續漁業管理之目的，本章節主要利用電子標識紀錄器，解析鬼頭刀水平移動及垂直移動之行為特徵，探索臺灣東部海域鬼頭刀的季節性移動行為特徵、分布及溫度區位。

二、材料與方法

(一) 標識器與錨定裝置

本研究使用 Microwave Telemetry (MT, Columbia, Maryland, USA) 所生產之 PSAT 型號為 X-tag 及 HR X-tag。標體長度 12 cm，最大直徑 3.2 cm，天線長度 18.5 cm，重量 40 g，感應器元件運作溫度範圍為 -4 – 40°C （傳輸至 Argos 系統誤差為 0.176°C ，

標識器記錄誤差為 0.04°C)，深度範圍 0—1,250 m (傳輸至 Argos 系統誤差為 5.4 m，標識器誤差為 1.27 m)，其外型為紡錘型 (低流體阻力設計)、重量輕 (實驗對象多樣化)。X-tag 及 HR X-tag 設定彈脫時間分別為 240 天與 30 天 (圖 1)。

PSAT 連結繫繩 (Tether) 採用碳纖 (fluorocarbon) 線 (或稱氟碳線) 作為連結 PSAT 與錨定裝置之繫繩 (圖 1)。碳纖線是以尼龍線為主要原料，線性較硬且不易變質，具耐磨性、結節強度強及不易受水流下切水影響之特性。本研究所使用之碳纖線長度為 15—20 cm，拉力強度可達 120 kg。為了防止鏢頭在植入魚體位置後不斷的絞扯，並使魚體肌肉內鬆動造成脫落，因此使用單培林轉環 (Sampco, size 5, Division of Rome Specialty Co., Inc.) 做連結以為對應。其直徑與碳纖線互相匹配，將該轉環裝置於繫繩中間以減緩水阻力所產生的轉矩與扭力，並採用 Dr. Michael Domerir 所設計之傘型 (umbrella) 鏢頭，作為植入魚體之錨定，再將鏢頭與前述裝置之繫繩連接，完成 PSAT 與鏢頭之設置 (圖 1)。

PSAT 標識魚體前，鏢頭及繫繩用酒精棉片消毒並塗抹外用抗生素 (bacitracin-neomycin ointment)，以預防標識位置肌肉組織潰爛造成 PSAT 脫落。標識時，首先觀察漁獲健康狀況 (活動力) 及吃餌部位，再將魚拉至船舷後以撈網將魚帶至甲板上，為使魚平靜將使用濕毛巾蓋上魚眼並以軟水管插入魚嘴裡，注入新鮮海水，同時測量尾叉長後將 PSAT 繫繩植入魚體背鰭基部 (圖

2)，植入深度須超過魚體寬的一半以上，使鏢頭能在魚體背鰭下棘 (interneural bones) 和脊椎上棘 (neural spine) 之間位置 (Musyl and Mcnaughton, 2007)，以減少脫落機會，標識完成後將魚放回水裡，整個標識及放流過程限制在 2 分鐘內完成。

(二) 標識器彈脫機制

PSAT 標識器無須取回，透過 Argos 衛星系統傳送資料。因此 PSAT 尾端處設有自動釋放裝置 (電解分離連接環；electrolytic breakaway bin)，彈脫機制之條件包括：(1) 到達初始設定的日期 (X-tag 記錄天數長達 240 天，HR X-tag 記錄時間達 30 天)；(2) 保持恆定深度 (當 PSAT 感應深度變化在 ± 3 m 時將視為恆定深度 (恆壓)；(3) 下潛深度超過 1,250 m 長達 15 分鐘等。當 PSAT 達到其一條件時，釋放裝置的環狀針腳 (bin) 便會發出熱能，溶斷 (腐蝕) 解放連接 PSAT 之間的繫繩，使標識器從魚體脫離上浮至海面。

(三) 資料傳輸與分析

標識器脫落後經由 Argos 衛星數據處理中心接收訊號後，會自動傳送衛星訊號至使用者，使用者也可以自行從 Argos 網站下載資料。但因回傳之資料數據格式研究人員無法讀取，所以必須回傳標識日期、標識位置與標識器序號等相關訊息給予程式人員，經程式人員解譯後，再回傳原始資料給予研究人員。

水平移動路徑將利用 KFSST 模式 (Kalman filter state-space model, KFSST) 進行解析。由 KFSST 結合統計軟體 "R"，



圖 1 彈脫型衛星標識器(Microwave Telemetry 公司所生產 PSAT 型號為 X-tag)的各項裝置：(1)天線；(2)浮力與壓力感應器；(3)熱敏電阻感應器；(4)電解分離連接環；(5)磁鐵，移除後即進入開機狀態；(6)光照度感應器；(7)單培林轉環；(8)碳纖線；(9)傘型鏢頭



圖 2 彈脫型衛星標識器標識於鬼頭刀魚體(該標識器為 Wildlife Computers 公司所生產 PSAT 型號為 MiniPAT)

對地理定位的錯誤與對應參數提供最有可能的移動路徑 (most probable track, MPT) 之估算 (Lam et al., 2008, 2010)。KFSST 是由卡爾曼濾波模式 (Kalman filter, KF) 與 PSAT 所收集之海面水溫 (SST) 進行比較及校正。

PSAT 標識器所記錄之資料需從 MPT 當天之地理位置，在 U.S. Naval Observatino (UNSO, <http://aa.usno.navy.mil/>) 查詢當地之日出及日落時間，區分出白天及夜晚的時

間區段。晝夜別棲息深度與溫度資料區分後，以 Kolmogorov-Smirnov one sample 檢定環境溫度 (晝夜組合) 與深度資料 (晝夜組合) 進行常態分布分析，然而所有的數據皆顯示為非常態分布 ($p < 0.01$)，因此使用無母數 Mann-Whitney-Wilcoxon 檢定白天與夜間棲息深度與溫度中位數的差異檢定 (Zar, 2010)，之後將晝夜垂直棲息深度及溫度資料，分別以 5 m 及 1°C 間距範圍進行頻度分析。

三、結果

(一) 移動路徑

總計記錄 10 尾鬼頭刀樣本，涵蓋臺灣東南部海域 ($n=4$)、日本鹿兒島海灣 ($n=2$)，共標放 3 尾鬼頭刀，其中 1 尾沒有資料回傳，故僅分析 2 尾行為資料) 及日本長崎北部海域 ($n=4$)。記錄時間 (days-at-liberty) 為 5–30 天，標識後鬼頭刀水平直線移動距離 (標識位置至標識器彈脫位置) 介於 28–296 km。臺灣東南部海域標識 4 尾鬼頭刀，夏季主要向北移動，冬季則向南移動，移動距離平均為 244.5 km (164–296 km, 平均 16.3 km/天)，記錄洄游移動範圍在 121–124°E 與 20–25°N 之間。其中 3 尾 (#132762、#157954 及 #034331) 分別於 2014/4/17、2016/5/19 及 2017/7/14 標識，並分別經歷了 15、8 及 30 天標識器由魚體脫落，由標識位置與標識彈脫位置顯示，該 3 尾鬼頭刀主要向北移動，移動水平直線距離達 164、237、281 km (平均 15.8、20.5、9.4 km/天)。臺灣東南部標識之鬼頭刀其中 1 尾 (#157963) 於 2016/10/17 標識，經歷 7 天後標識器由魚體脫落，水平移動直線距離達 296 km (平均 42.3 km/天)，標識後向南移動至菲律賓附近海域 (圖 3)。

根據最有可能的移動路徑與 SST 配圖顯示，#132762 標識後，主要隨著 SST 26°C 等溫線由臺灣東部海域向北移動至日本與那國島附近海域。#157954 該標識器型號為 HR X-tag，沒有記錄地理位置資料。#034331 該尾鬼頭刀標識後，沿著臺灣東部沿岸直接

向北移動至東海，經歷之 SST 為 29–30°C。#157963 標識後向南移動至菲律賓附近海域，經歷海域之 SST 為 28°C (圖 4)。

日本鹿兒島海灣標識之鬼頭刀，主要向南移動至海灣邊及海灣口附近且於海灣內活動，移動距離平均為 37 km (範圍 28–46 km, 平均 1.5 km/天)。#163106：2016/11/09 標識於日本鹿兒島海灣海域，經歷 20 天後標識器脫落，經由 MPT 推算之路徑顯示，標識後沒有長距離的水平移動，主要都在海灣內活動，然在接近鹿兒島海灣口附近標識器由魚體脫落 (圖 3)，移動水平直線距離為 46 km (平均 2.3 km/天)。根據最有可能的移動路徑與 SST 之關係顯示，經歷之路徑主要棲息於 23°C 之 SST (圖 4)。#157958：2016/11/09 標識於日本鹿兒島海灣海域，經歷 30 天後標識器由魚體脫落。該標識器型號為 HR X-tag，沒有記錄路徑資料。由標識位置與彈脫位置之直線為 28 km (平均 0.9 km/天)，主要在海灣內活動 (圖 3)。

於日本長崎北部生月島定置漁場標識之鬼頭刀主要向北移動，僅有 1 尾向西移動，但僅記錄 5 天，整體移動距離平均 111.8 km (範圍 63–204 km, 平均 6.6 km/天)，移動海域涵蓋了整個東海，範圍為 128–140°E 與 33–35°N 之間海域 (圖 3)。其中 3 尾 (#64585、#64587 及 #45912；標識器型號為 HR X-tag，沒有記錄路徑資料) 分別經歷 21、12、30 天，水平直線移動距離分別為 83 km (平均 9.6 km/天)、97 km (平均 8 km/天) 及 204 km (平均 6.8 km/天)。根據 MPT 顯示該 2 尾 (#64585 及 #64587) 鬼頭刀標

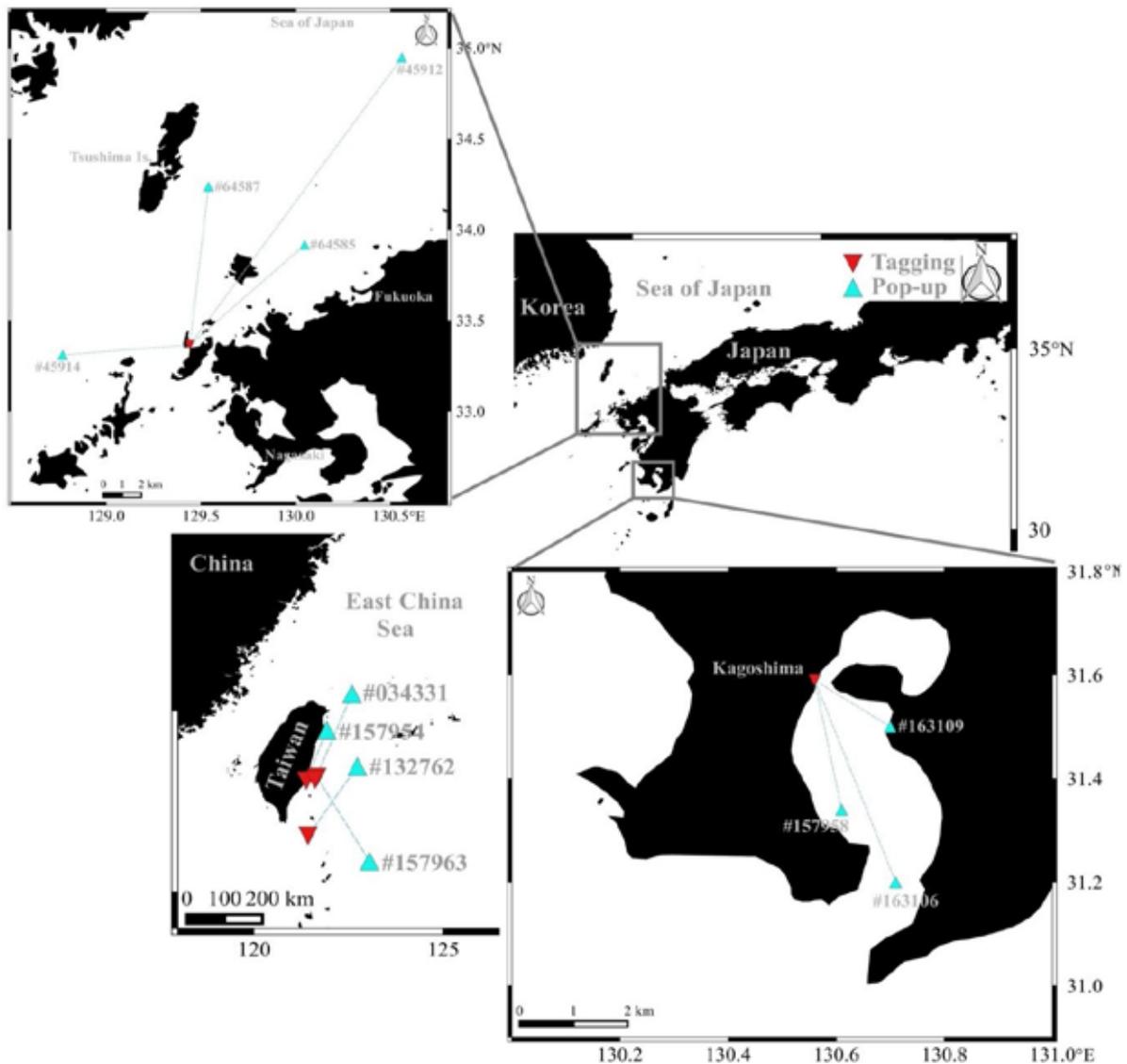


圖 3 PSAT 標識於臺灣(Taiwan)東南部海域、鹿兒島(Kagoshima)海灣及日本長崎北部海域之鬼頭刀魚體，標識海域位置及彈脫位置(紅色倒三角形為標識位置(Tagging)，虛線為直線移動方向，藍色三角形為彈脫位置(Pop-up))

識後向岸邊靠近，之後向北移動，移動路徑隨著 20–21°C 等溫線向北移動 (圖 4)。於日本長崎北部生月島定置漁場標識之其中 1 尾 (#45914) 於 2018/11/01 標識，記錄 5 天的行為資料。該標識器型號為 HR X-tag，沒有記錄路徑資料。由標識位置至彈脫位置顯示，該鬼頭刀標識後向西移動於 2018/11/05 脫落，直線移動距離 63 km (平

均 12.6 km/天) (圖 3)。

(二) 棲息深度與溫度

PSAT 標識於魚體之記錄時間為 5–30 天，於臺灣東南部海域、日本鹿兒島海灣及長崎北部海域分別總計記錄 60、50 及 68 天之鬼頭刀棲息深度及溫度資料。由每個體時間序列資料顯示，鬼頭刀晝夜間垂直棲息深度分布似乎有差異之現象 (圖 5)。

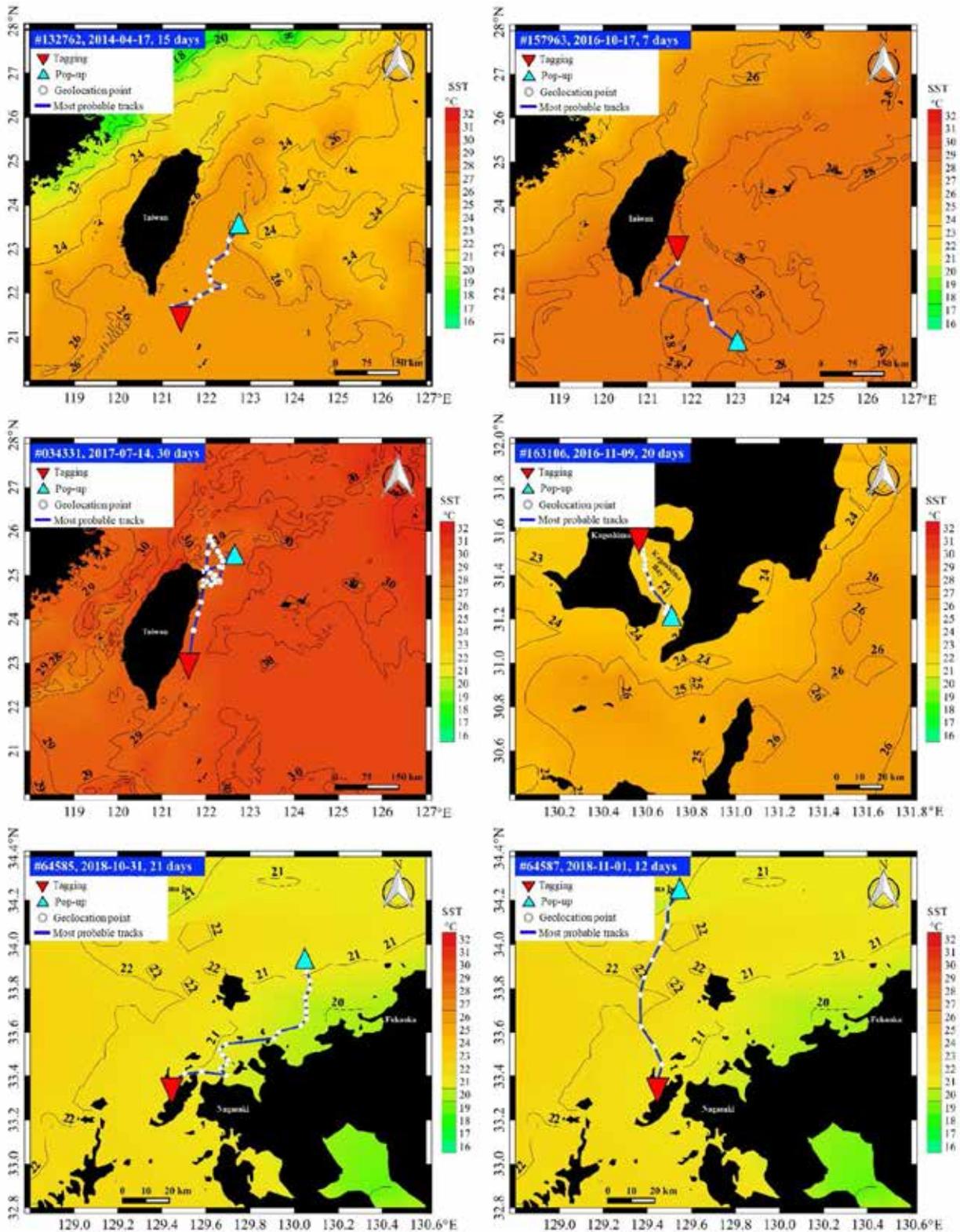


圖 4 記錄於臺灣(Taiwan)、鹿兒島海灣(Kagoshima Bay)及長崎北部(Nagasaki)海域標識鬼頭刀之位置(Tagging)、標識器彈脫位置(Pop-up)、地理位置(Geolocation point)及最有可能的移動路徑(Most probable tracks)與海面水溫(SST)

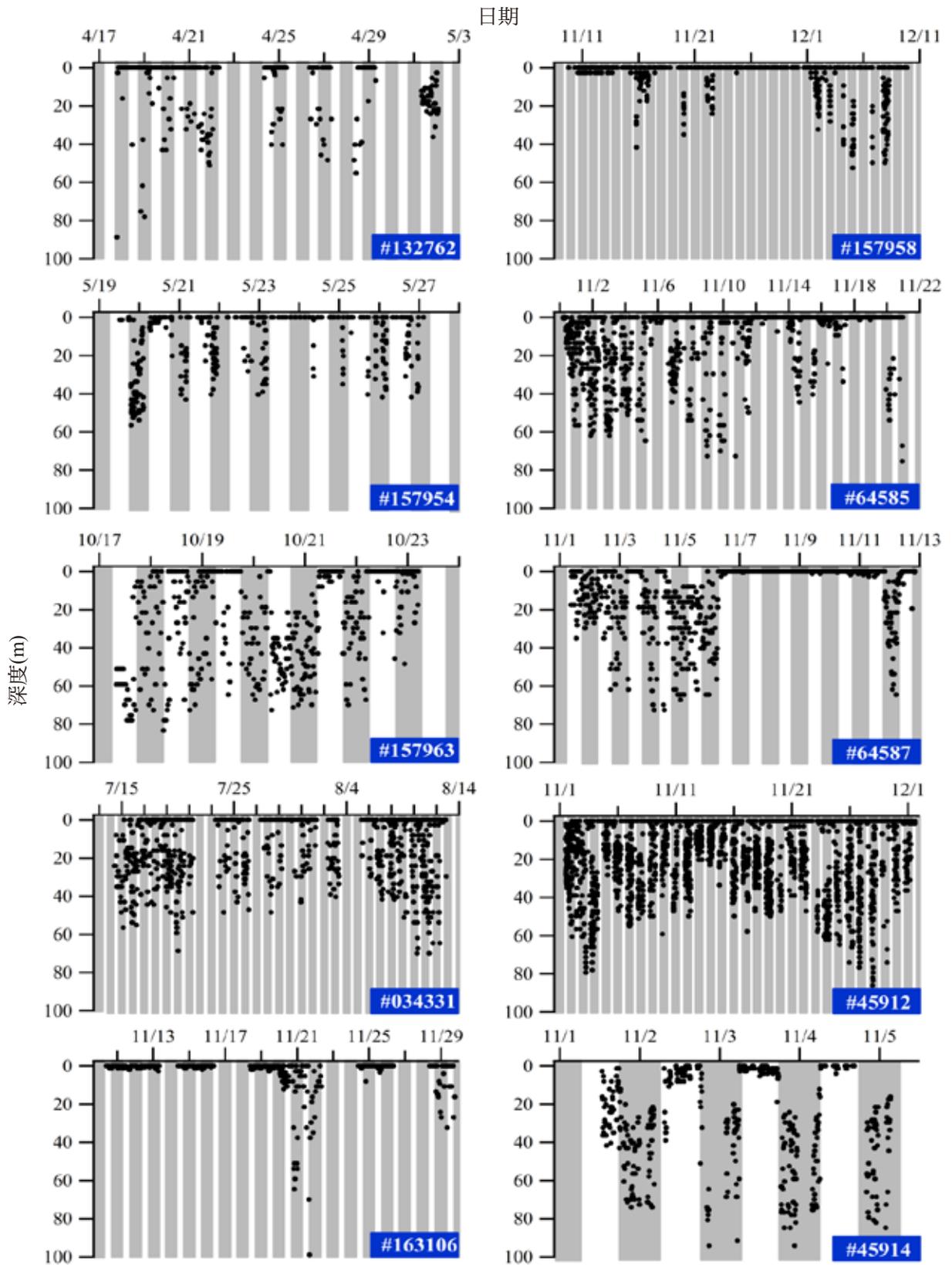


圖 5 記錄鬼頭刀時間序列之垂直棲息深度(灰色區塊為夜間)

根據鬼頭刀晝夜間棲息深度與溫度之中位數檢定具達顯著差異 ($p < 0.05$)，表示夜間棲息深度較白天廣泛。匯集各別海域鬼頭刀棲息深度與溫度之棲地利用顯示，臺灣東南部海域白天棲息深度主要於 10 m 以淺，夜間較廣泛分布至 40 m，棲息溫度介於 27–30°C，鹿兒島海灣之鬼頭刀主要棲息於表層 10 m 之水層，棲息溫度介於 20–25°C。長崎北部海域之鬼頭刀顯示，白天棲息深度主要於 10 m 以淺，夜間棲息深度較廣泛至水深 40 m，棲息溫度介於 19–24°C (圖 6、7)。根據三海域所標識鬼頭刀之垂直棲息深度與溫度之棲地利用資料顯示，鬼頭刀主要棲息於表水層 (100 m 以淺)，溫度棲息於 20°C 以上之水層 (圖 8)。

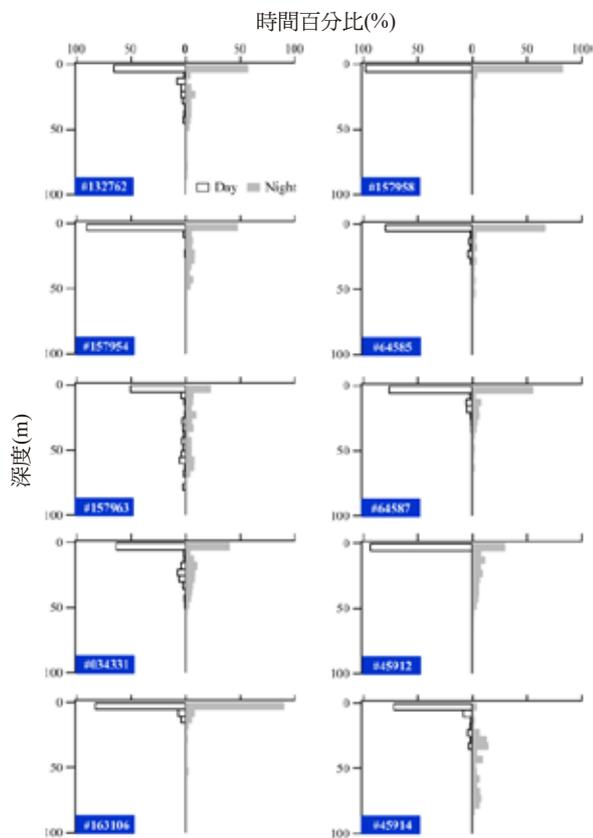


圖 6 鬼頭刀白天與夜間棲息深度之時間百分比

鬼頭刀晝夜棲息深度顯示，移動深度範圍夜間較白天廣泛。本研究將時間序列彙整為 24 小時且區分黎明 (05:00–05:59)、白天 (06:00–16:59)、黃昏 (17:00–17:59) 及夜間 (18:00–04:59) 四個不同期間所棲息深度之變化顯示，各期間棲息深度均有明顯變化，表示夜間棲息於較深深度，黎明開始上升至表層直到黃昏後逐漸下潛並維持在較深深度至下一個黎明才又上升至表層，鬼頭刀垂直棲息深度的熱點幾乎分布於表層 10 m (圖 9)。

鬼頭刀經常出現短暫下潛移動模式，這種模式能推論生物移動行為可能之策略，由觀測垂直下潛移動模式可分為表層、V 型及 W 型下潛模式。鬼頭刀表層下潛模式發生

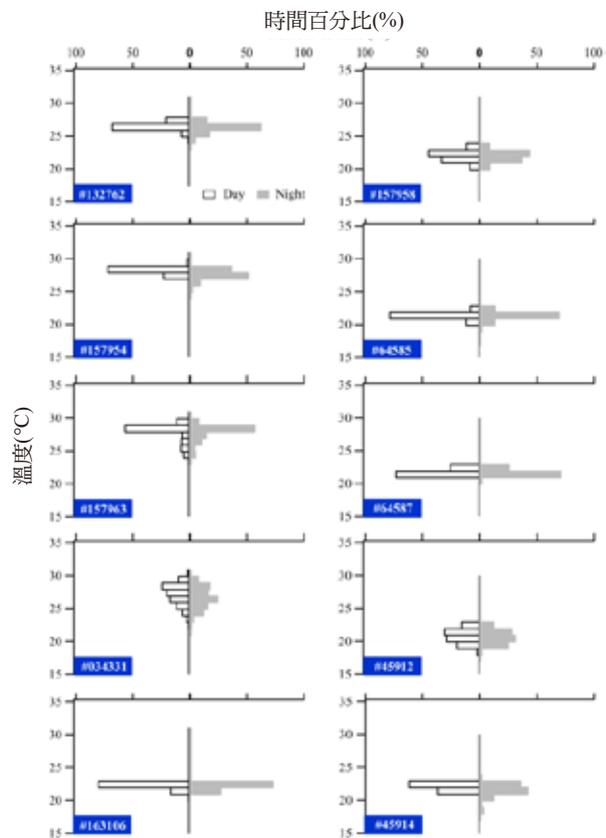


圖 7 鬼頭刀白天與夜間棲息溫度之時間百分比

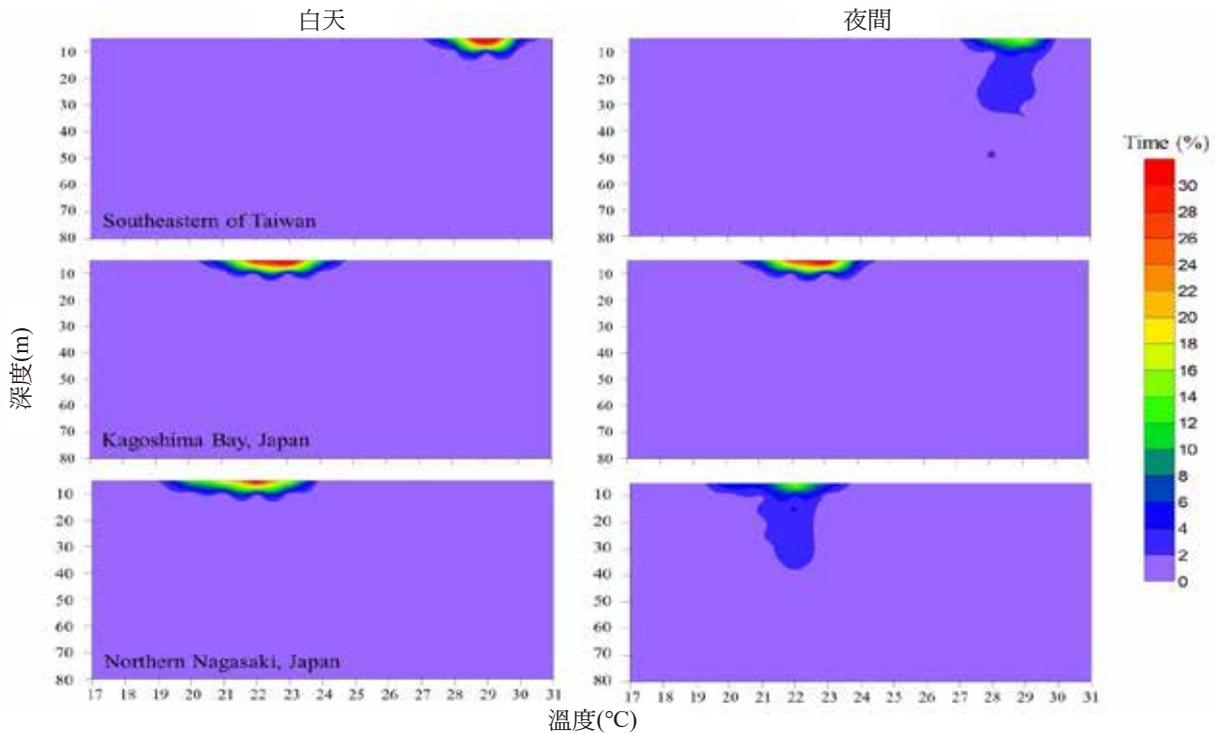


圖 8 記錄臺灣東南部(Southeastern of Taiwan)、日本鹿兒島海灣(Kagoshima Bay, Japan)及日本長崎北部(Northern Nagasaki, Japan)海域鬼頭刀晝夜棲息溫度與深度之垂直分布

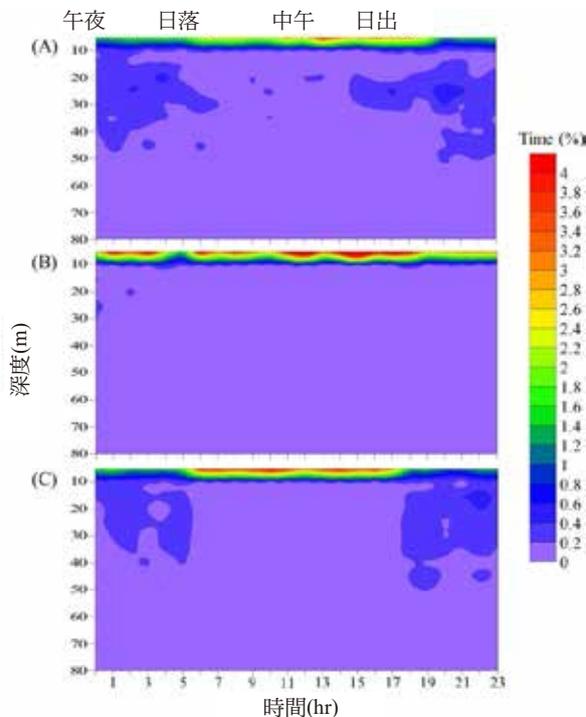


圖 9 PSAT 記錄臺灣東南部(A)、日本鹿兒島海灣(B)及日本長崎北部海域(C)鬼頭刀日週期之日出、中午、日落及午夜垂直移動變化動態

於黎明、白天及黃昏期間，而 V 及 W 型的下潛模式則發生於夜間，整體來說，鬼頭刀夜間棲息於較深深度，黎明時持續上升至表層，因此主要以表層及 V 型下潛模式移動為主，白天期間主要表層下潛模式移動棲息於表層，當黃昏時鬼頭刀持續由表層下潛至較深深度，因此表層下潛及 V 型下潛模式較頻繁，由該下潛模式反映出鬼頭刀晝夜期間垂直移動模式有所差異。雖然 V 及 W 型的下潛移動垂直範圍大，但主要還是於混合層內活動 (圖 10)。

(三) 溫度偏好

由鬼頭刀移動經歷之深度－溫度剖面資料顯示，臺灣東南部海域鬼頭刀 (#157954、#157963 及 #034331) 主要棲息於 100 m 以淺，溫度高於 20°C 以上，且由溫鹽深儀

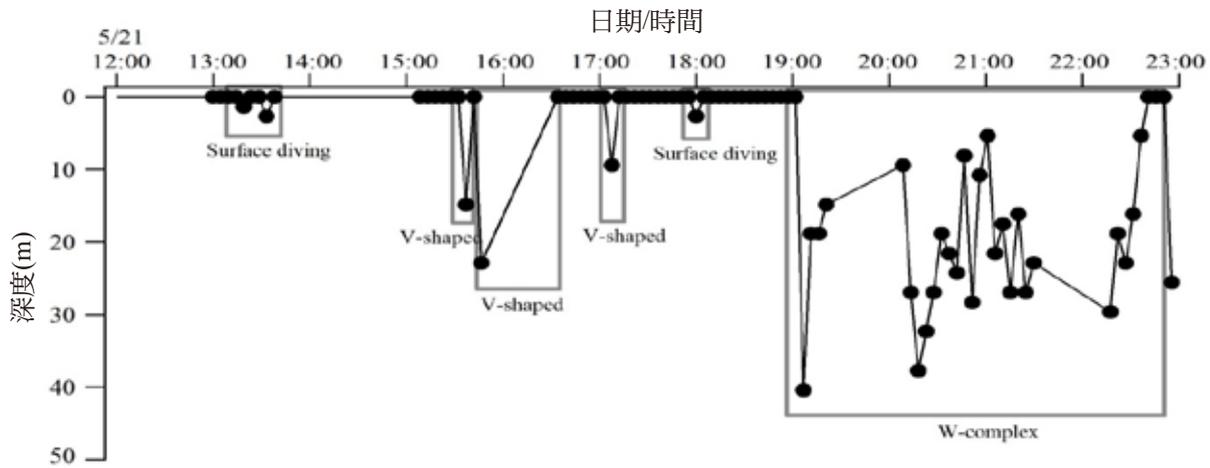


圖 10 鬼頭刀(#157954)晝夜垂直移動的樣式：表層移動模式(Surface diving)；V型下潛模式(V-shapcd)；W型複雜下潛移動模式(W-complex)

(conductivity temperature depth, CTD) 所測之該海域垂直溫深資料顯示，該海域之混合層幾乎在 80 m 以淺 (圖 11)。

日本鹿兒島海灣 (#157958) 及日本長崎北部海域 (#64585、#64587、#45912 及 #45914) 之溫度－深度剖面顯示，兩海域垂直溫度結構至 100 m 幾乎為混合層。由溫度－深度剖面顯示鬼頭刀主要在混合層內活動 (圖 11)，且棲息深度的變化似乎受到混合層深度之限制。經由鬼頭刀棲息溫度與 SST 溫差之日夜時間序列分析顯示，日夜間鬼頭刀下潛深度會經歷不同的水溫環境。

臺灣東南部海域#132762 白天下潛水溫與 SST 溫差在 $\leq 3^{\circ}\text{C}$ 範圍，累積百分比達 100%，夜間下潛溫度變化則 $\leq 4^{\circ}\text{C}$ 範圍，累積百分比達 100%；#157954 白天下潛水溫與 SST 溫差在 $\leq 3^{\circ}\text{C}$ 範圍，累積百分比達 100%，夜間下潛溫度變化則 $\leq 4^{\circ}\text{C}$ 範圍，累積百分比達 100%；#157963 白天與夜間下潛水溫與 SST 溫差在 $\leq 6^{\circ}\text{C}$ 範圍，累積百分比達 100%；#034331 白天與夜間下潛水溫

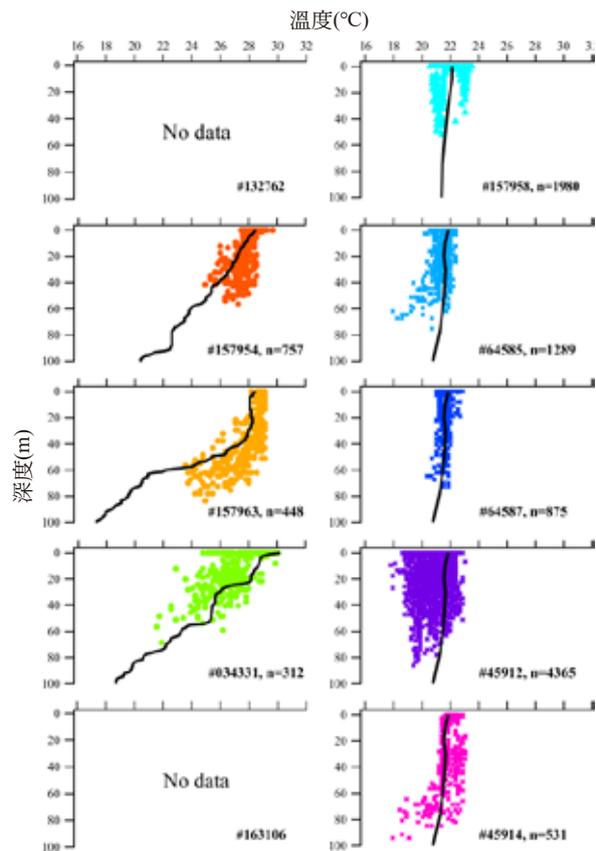


圖 11 鬼頭刀棲息溫度與深度關係剖面圖 #157954、#157963 及#034331(臺灣東南部海域)黑色實線為 CTD 測量之垂直溫度結構。#157958(日本鹿兒島海灣)，#64585、#64587、#45912 及#45914(長崎北部海域)黑色實線代表 APDRC (Asia-Pacific Data Research Center, <http://apdrcc.soest.hawaii.edu/>) 的垂直溫深剖面圖



與 SST 溫差在 $\leq 8^{\circ}\text{C}$ 範圍，累積百分比達 99% 以上，該海域之鬼頭刀下潛溫度與 SST 溫差幾乎限制在 6°C (有 90% 的移動溫度限制在 6°C 之內) (表 1)。

日本鹿兒島海灣之鬼頭刀 #163106，白天下潛水溫與 SST 溫差在 $\leq 5^{\circ}\text{C}$ 範圍，累積

百分比達 100%，夜間下潛溫度變化則 $\leq 2^{\circ}\text{C}$ 範圍，累積百分比達 100%；#157958 白天下潛水溫與 SST 溫差在 $\leq 1^{\circ}\text{C}$ 範圍，累積百分比達 100%，夜間下潛溫度變化則 $\leq 2^{\circ}\text{C}$ 範圍，累積百分比達 100%。該海域之鬼頭刀下潛溫度與 SST 溫差限制在 2°C (表 1)。

表 1 彈脫型衛星標識器(PSAT)記錄鬼頭刀白天與夜間移動棲息環境溫度與 SST 相差累積百分比

PSAT#	時間	ΔSST								
		0	-1	-2	-3	-4	-5	-6	-7	-8
132762	白天	21.2	90.6	98.8	100					
	夜間	9.9	80.1	93.1	99.6	100				
157954	白天	20.0	89.4	98.4	100					
	夜間	20.5	82.7	92.9	99.0	100				
157963	白天	15.8	69.6	76.5	84.2	91.5	97.2	100		
	夜間	11.2	64.4	76.8	89.6	94.4	98.8	100		
034331	白天	3.3	7.4	15.5	24.0	45.1	67.9	90.1	96.8	99.3
	夜間	1.6	6.2	20.9	37.6	56.2	77.9	90.3	97.7	99.5
163106	白天	32.2	98.0	98.0	99.3	99.3	100			
	夜間	4.4	99.5	100						
157958	白天	34.4	100							
	夜間	15.3	99.9	100						
64585	白天	16.5	97.7	100						
	夜間	18.6	91.0	98.7	99.4	100				
64587	白天	21.7	89.4	100						
	夜間	15.5	87.6	99.0	100					
45912	白天	22.2	93.0	99.4	100					
	夜間	12.9	84.5	97.5	99.5	99.8	100			
45914	白天	31.9	100							
	夜間	15.7	76.8	89.3	95.7	99.3	100			
Summary	白天	20.9	81.9	87.1	88.5	90.8	93.8	97.7	99.6	100
	夜間	13.1	80.7	91.1	94.6	96.6	98.4	99.3	99.8	100

日本長崎北部海域之鬼頭刀#64585 白天下潛水溫與 SST 溫差在 $\leq 2^{\circ}\text{C}$ 範圍，累積百分比達 100%，夜間下潛溫度變化則 $\leq 4^{\circ}\text{C}$ 範圍，累積百分比達 100%；#64587 白天下潛水溫與 SST 溫差在 $\leq -2^{\circ}\text{C}$ 範圍，累積百分比達 100%，夜間下潛溫度變化則 $\leq 3^{\circ}\text{C}$ 範圍，累積百分比達 100%；#45912 白天下潛水溫與 SST 溫差在 $\leq 3^{\circ}\text{C}$ 範圍累積百分比達 100%，夜間下潛溫度變化則 $\leq 5^{\circ}\text{C}$ 範圍，累積百分比達 100%；#45914 白天下潛水溫與 SST 溫差在 $\leq 1^{\circ}\text{C}$ 範圍，累積百分比達 100% 以上，夜間下潛溫度變化則 $\leq 5^{\circ}\text{C}$ 範圍，累積百分比達 100% (表 1)。

由 10 尾鬼頭刀的下潛棲息溫度顯示，下潛溫度範圍有所限制，經由溫度變化資料來看，鬼頭刀下潛溫度與 SST 溫差幾乎限制在 6°C (有 90% 的移動溫度限制在 6°C 之暖水) (表 1)。日本海域之鬼頭刀 (鹿兒島海灣及長崎北部海域) 下潛溫度與 SST 溫差幾乎限制在 3°C (有 95% 的移動溫度限制在 3°C)。以晝夜別整體來看，白天下潛溫

度與 SST 溫差平均限制於 $3.2 \pm 1.9^{\circ}\text{C}$ ，夜間下潛溫度與 SST 溫差平均限制於 $4.1 \pm 1.4^{\circ}\text{C}$ 。

本研究之鬼頭刀棲息溫度與不同區域鬼頭刀棲息溫度顯示，鬼頭刀可以經歷溫度變化廣泛，且主要棲息於暖水域 (表 2)。由於本研究於西北太平洋不同海域進行標識，因此利用集群分析不同海域之鬼頭刀熱棲息是否有所差異，結果顯示，不同海域之鬼頭刀白天與夜間棲息溫度有明顯不同之趨勢 (圖 12)，棲息溫度的凝合度與樹狀圖之間的相關性分別高達 0.965 及 0.936 的解釋能力，明顯表示鬼頭刀於不同海域之溫度棲位 (thermal niche) 之區隔現象。



表 2 彙整先前研究與本研究所記錄鬼頭刀棲息溫度範圍

電子設備型	地點	n	長度 (cm)	記錄時間 (days)	最大深度 (m)	溫度 ($^{\circ}\text{C}$)	參考文獻
PSAT	臺灣東南部	4	99-113	7-30	40-89	21-30	This study
PSAT	日本鹿兒島海灣	2	81-84	20-30	24-99	18-24	This study
PSAT	日本長崎北部	4	94-102	5-30	59-94	18-23	This study
PSAT	大西洋中西部	6	98-120	4-30	74-256	16-30	Merten et al., 2014a
Archival tag	臺灣東南部	2	54-73	3-9	54-63	19-28	Furukawa et al., 2015
Acceleration data-logger	東海北部	8	67-90	3-47*	53-95	19-28	Furukawa et al., 2011

註：* 為小時

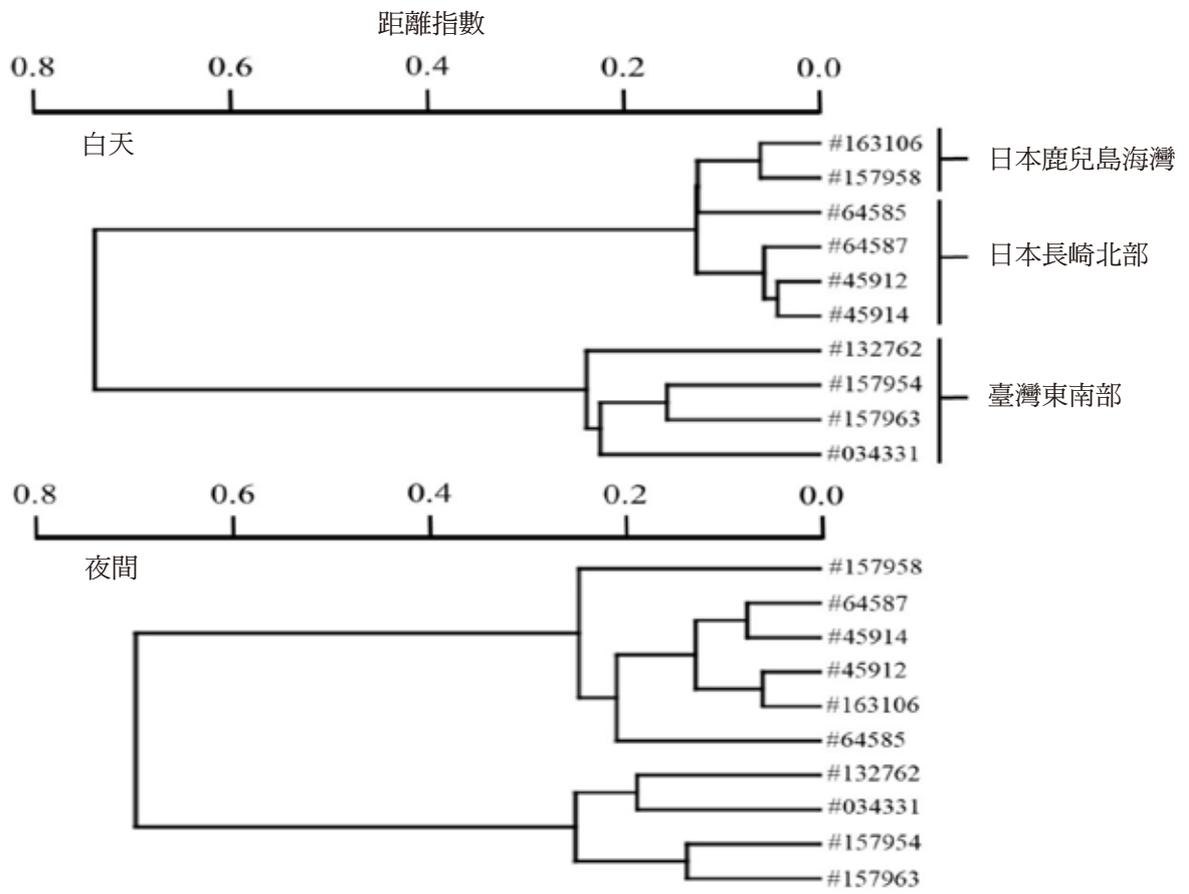
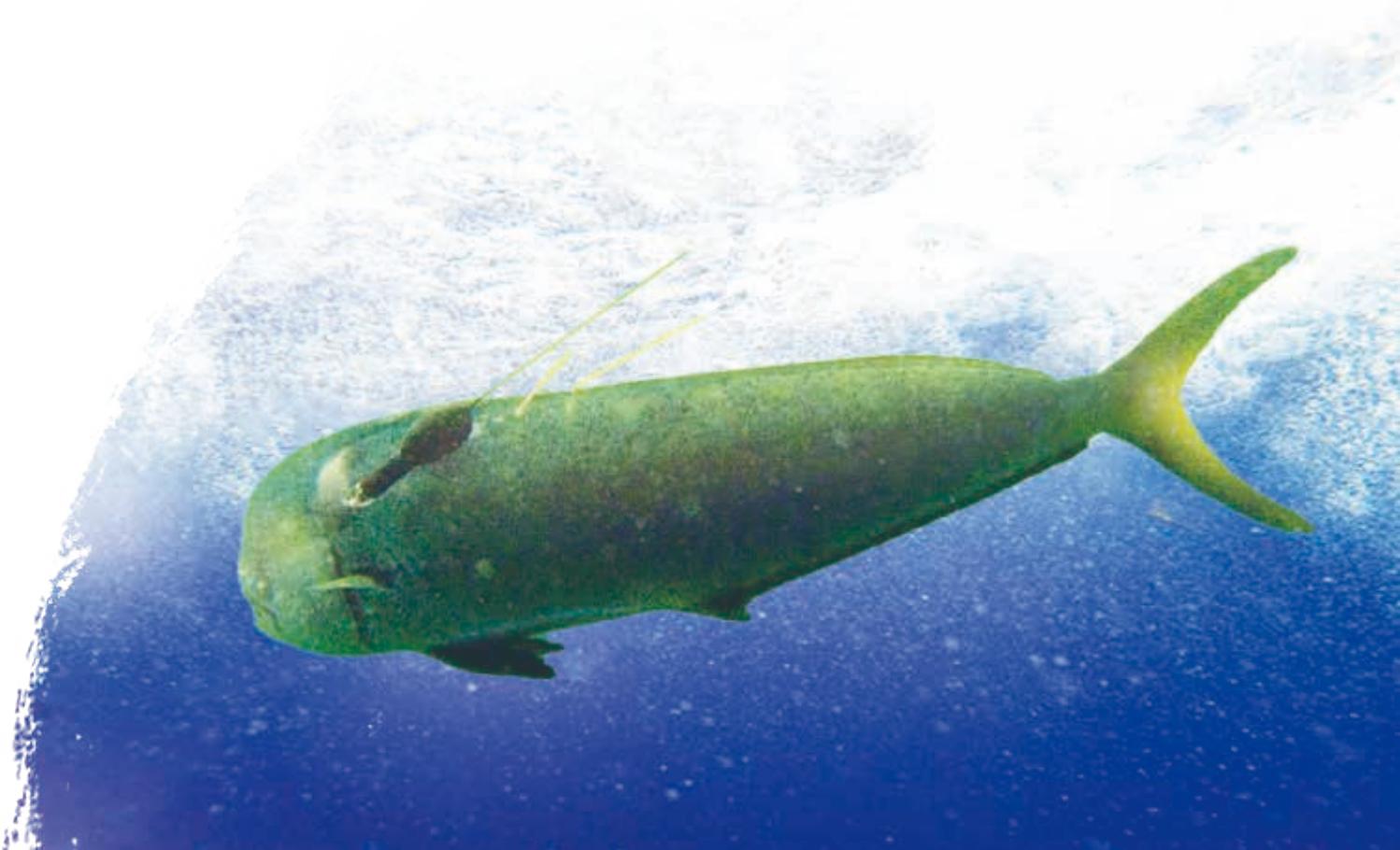


圖 12 臺灣東南部、日本鹿兒島海灣及日本長崎北部海域鬼頭刀晝夜棲息溫度之分群樹狀圖



四、討論

(一) 水平移動

夏季鬼頭刀由臺灣東南部向北移動，冬季則向南移動；鹿兒島海灣標識之鬼頭刀向南移動至海灣口附近，且主要在海灣內活動；日本長崎北部海域標識之鬼頭刀主要向北移動。本研究記錄鬼頭刀之棲息 SST 顯示，臺灣東南部夏季 SST 平均介於 26–28°C，冬季 26–29°C；鹿兒島海灣 SST 平均介於 20–23°C，日本長崎北部海域 SST 介於 20–21°C。Martínez-Rincón et al. (2009) 指出，墨西哥鮪圍網漁業 80% 的鬼頭刀漁獲於水溫 25–28°C 之間捕獲。Zúñiga-Flores et al. (2008) 研究顯示墨西哥加利福尼亞海灣漁獲鬼頭刀之水溫主要介於 28–30°C。Zúñiga-Flores et al. (2011) 研究指出鬼頭刀季節性的出現與 SST 有緊密的關聯。中西大西洋之鬼頭刀棲息環境水溫為 > 20°C (Merten et al., 2014a)。Salvadeo et al. (2020) 於東太平洋研究指出，鬼頭刀棲地偏好 SST 介於 24–28°C，且具有季節性的水平移動，並表示溫度棲位、表面水流、表層溶氧及餌料的可用性為影響移動之可能因素。

氣候變遷將影響生物多樣性 (Parmesan and Yohe, 2003; Root et al., 2003)，因為許多生物之生理和熱敏感有所不同。Lluch-Belda et al. (2009) 表示，加利福尼亞海域，水溫呈現變暖趨勢，然而許多研究顯示，這種趨勢或許會維持下去，因此預測許多熱帶物種將會向極地擴張分布 (Salvadeo et al.,

2010; González-Cuéllar et al., 2013; Booth et al., 2018; Fernández-Rivera Melo et al., 2015)。Norton (1999) 提出，由於鬼頭刀偏好溫水之趨勢，在加州海域鬼頭刀的分布範圍可能會向北擴展之趨勢。Salvadeo et al. (2020) 運用生態區位模式預測東太平洋沿岸之 SST，預測之 SST 將隨緯度增高而變暖，且預測之溫度比過去歷史平均溫度上升 1.44–2.03°C，並推測未來鬼頭刀會隨著暖水向北移動。

餌料生物的可用性及其生理需求將會影響移動行為模式。Okada (2002) 指出日本南部太平洋海域之鬼頭刀於 7–8 月產卵，Mito (1960) 認為日本九州鬼頭刀產卵期為 5 月下旬至 8 月下旬，而 Kojima (1965) 於日本海域不同月份捕獲鬼頭刀之體型推論日本南部及西部海域為鬼頭刀的產卵場，並表示 10 月期間大型魚開始出現。Furukawa et al. (2012) 指出，東海北部鬼頭刀產卵期為 6–8 月期間，由這些結果顯示，日本周邊海域鬼頭刀產卵期幾乎都在夏季期間。Wang (1979) 指出臺灣東部之鬼頭刀每年有兩個產卵期，分別於 4 及 9 月期間，Wu et al. (2001) 研究顯示臺灣東部鬼頭刀 2–8 月為生殖期。黑潮海域在鬼頭刀加入期間提供理想的覓食條件以及豐富的餌料資源，例如：飛魚 (*Exocoetidae* sp.)、日本鯷魚 (*Engraulis japonicas*) 及魷魚 (Chang et al., 2012; Hsieh et al., 2007; Sassa et al., 2008; Wang et al., 2008)。

(二) 棲所偏好

由鬼頭刀移動經歷之深度–溫度剖面



資料顯示，鬼頭刀明顯偏好棲息於表層水域暖水域活動，本研究結果與先前研究之結果一致 (Furukawa et al., 2011, 2015; Merten et al., 2014a, 2014b)，表示鬼頭刀幾乎在 100 m 以淺之水層內活動，雖然鬼頭刀偏好於表層，但偶爾會進行深潛移動，目前記錄最深的深度達 262 m (Perle et al., 2020)。

垂直移動為魚類廣泛的移動行為，其將會受到生理耐受性或環境條件之變化而改變移動行為為特徵。溫躍層季節性的位置改變和低溶氧的區域可能是影響許多大洋性魚類垂直棲地利用的因素之一 (Prince et al., 2010; Stramma et al., 2012; Furukawa et al., 2014; Coffey et al., 2020)。溫躍層的分層現象，使餌料聚集，因此許多掠食性物種棲息於該水層中有效的利用餌料資源獲取最大的能量 (Gray, 2003; Crocker et al., 2006; Teo et al., 2009)。Furukawa et al. (2014) 研究指出，太平洋黑鮪 (*Thunnus orientalis*) 會間歇性的垂直移動至溫躍層進行覓食，而鬼頭刀垂直深度則取決於混合層，表示該兩物種於同一海域之生態區位有所差異。

環境因子將會影響大洋性物種移動模式或棲地的改變，如大西洋東部熱帶區之雨傘旗魚 (*Istiophorus platypterus*) 及黑皮旗魚 (*Makaira nigricans*) 垂直移動之深度、位置和範圍將受到低溶氧區域的影響，限制了棲地範圍 (Prince et al., 2010)，然而在同一區域之鬼頭刀垂直移動也發現與雨傘旗魚和黑皮旗魚受到低溶氧之影響 (Prince et al., 2010; Merten et al., 2014a)。Farrell et al. (2014) 及 Marín-Enríquez and Muhlia-Melo

(2018) 研究指出，鬼頭刀的出現與低葉綠素濃度有關。

鬼頭刀白天期間依賴於表層，當海面出現漂浮物或大型藻類時鬼頭刀更加依賴表層水域，主要原因是為了增加覓食的效率，因為許多小型魚偏好棲息於海面漂浮物，當作避敵棲所，因此造就了鬼頭刀於漂浮物下覓食 (Dagorn et al. 1995; Fréon and Dagorn, 2000; Farrell et al., 2014)。大型齒鯨，例如：偽虎鯨，曾有追逐鬼頭刀之紀錄 (Merten et al., 2014a) 以及大型旗魚胃內含物分析亦有發現鬼頭刀 (Pimenta et al., 2001) 之紀錄，因此另一種假設，較大型鬼頭刀棲息於海面漂浮物下方亦有助於減少掠食者的攻擊，因為陽光照射漂浮物會產生影子，使被誤認為大型掠食者 (Merten et al., 2014a)。然而有關鬼頭刀之行為對於海面漂浮物的記錄仍相當缺乏，若要精確瞭解移動與海面漂浮物之關係，需要更進一步的調查。

月相週期是影響許多中上層硬骨及軟骨魚類的分布因素 (West and Stevens, 2001; Schaefer and Fuller, 2002; Musyl et al., 2003, 2011; Abascal et al., 2015)。由 CPUE 與月相週期之相關研究顯示，月相週期與漁獲紅肉旗魚 (*Tetrapterus audax*) 之 CPUE 無顯著相關 (Lowry et al., 2007; Ortega-Garcia et al., 2008)，鋸峰齒鯊 (*Prionace glauca*)、灰鯖鯊 (*Isurus oxyrinchus*)、鬼頭刀及黃鰭鮪 (*Thunnus albacares*) 漁獲率雖然與月相週期有顯著關係，但是相關性較低 (Lowry et al., 2007)。立翅旗魚 (*Makaira indica*) 漁獲率與月相週期具有顯著的相關性，且於上弦

月和下弦月時漁獲量較其他期間高，主要是與潮汐的變化和海灣流水的動向有關 (Campbell et al., 2003; Lowry et al., 2007)。Lowry et al. (2007) 分析釣魚比賽所漁獲鬼頭刀之 CPUE 與月相之關係顯示，白天漁獲鬼頭刀與月相之間存在顯著的關係，且當滿月的漁獲率較其他期間低。

Horodysky et al. (2007) 研究表示在月光明亮的夜晚，立翅旗魚表現出複雜性的下潛行為。大目鮪 (*Thunnus obesus*) 夜間棲息深度顯示，當滿月時下潛深度較深，新月時棲息深度較淺，於上下弦月時為深淺移動之轉換期間 (Musyl et al., 2003)。Campbell et al. (2003) 指出，魚類隨著月相週期改變水平或垂直移動行為，或許是受到區域的環境、潮汐或流向的變化影響。鬼頭刀白天棲息深度及垂直分布範圍也會受到月相週期的影響，這可能表明為夜間覓食成功或失敗的結果將會轉至白天進行覓食的策略。

(三) 晝夜移動行為

晝夜垂直移動行為的改變，主要是反映生物可利用程度及避敵或生理因素。垂直追蹤餌料生物之移動行為已被認為是許多中上層魚類於自然環境中的覓食策略 (Musyl et al., 2003; Sims et al., 2005; Weng et al., 2007; Furukawa et al., 2011, 2014; Saunders et al., 2011; Gleiss et al., 2013)。Schlenker et al. (2021) 研究表示，鬼頭刀於新月期間之夜間及較溫暖的 SST 等條件下產卵，當於某些夜間呈現棲息深度偏移及高活動力行為可能為鬼頭刀追尾行為或產卵事件。

最佳覓食理論推測，餌料的行為將會間

接的影響掠食者的垂直移動位置，主要是為了優化覓食效率及減少尋找餌料時的能量消耗 (Sih and Christensen, 2001)。垂直追蹤餌料生物之移動行為已被認為是許多中上層魚類於自然環境中的覓食策略 (Musyl et al., 2003; Sims et al., 2005; Weng et al., 2007; Furukawa et al., 2011, 2014; Saunders et al., 2011; Gleiss et al., 2013)。

曙暮光期間 (黎明及黃昏) 為鬼頭刀晝夜棲息深度之轉換期間，這主要為日出或日落期間，餌料將會聚集進行垂直移動，因此許多物種將隨著這些餌料而改變垂直移動模式及深度 (Gleiss et al., 2013)，例如：鯨鯊 (*Rhincodon typus*) 在日落時則改變垂直移動及棲息深度 (Gleiss et al., 2013)，象鯊 (*Cetorhinus maximus*) (Sims et al., 2005)，鼠鯊 (*Lamna nasus*) (Saunders et al., 2011)，深海狐鯊 (*Alopias superciliosus*) (Weng and Block, 2004)，食人鯊 (*Carcharodon carcharias*) (Weng et al., 2007) 及大目鮪 (Marchal and Lebourges-Dhaussy, 1996; Yatsu et al., 1999; Musyl et al., 2003) 等研究都有表明晝夜垂直移動與餌料垂直移動或與深海散射層 (deep scattering layer, DSL) 的餌料晝夜移動有關，因此晝夜垂直移動模式的改變，可能解釋為垂直跟蹤餌料優化覓食效應是許多大洋魚種首選的覓食策略，目的為減少尋找餌料所消耗之能量而達到覓食之目的 (Furukawa et al., 2011, 2014; Gleiss et al., 2013)。

鬼頭刀主要是視覺掠食性物種，且主要在白天覓食 (Massuti et al., 1998)。



Shcherbachev (1973) 鬼頭刀胃內含物分析發現有部分消化的飛魚 (*Cheilopogon* sp.)、燈籠魚類 (*Myctophidae* sp.) 及頭足綱 (Cephalopoda)，表示鬼頭刀晝夜間皆有覓食行為。目前研究顯示鬼頭刀白天主要棲息於表水層，然許多攝食生態研究發現，鬼頭刀白天主要以硬骨魚類為食 (Massuti et al., 1998; Oxenford and Hunte, 1999)。Olson and Galván-Magaña (2002) 研究表示鬼頭刀在夜間覓食，且主要以飛魚、頭足類、鬼頭刀、棘鱸 (*Acanthocybium solandri*) 及蛇鯖類 (*Gempylidae* sp.) 等物種為食。Rothschild (1964) 描述中太平洋鬼頭刀在夜間主要以飛魚及燈籠魚科為覓食對象，而 Massuti et al. (1998) 研究發現日出時鬼頭刀胃內含物幾乎一半以上為中層餌料，包括頭足類、銀斧魚屬 (*Argyropelecus*)、蝨魚屬 (*Chauliodus*) 及魴蜥魚科 (Paralepididae)。

鬼頭刀夜間棲息深度較白天廣泛，與許多大洋掠食性物種如鋸峰齒鯊、黑皮旗魚、劍旗魚及立翅旗魚等白天棲息深度較夜間廣泛之行為相反 (Carey et al., 1990; Kraus and Rooker, 2007; Musyl et al., 2011; Abascal et al., 2015; Chiang et al., 2015)，這或許反映出另一種可能的解釋，為鬼頭刀為了避免大型掠食魚種的攻擊，因此棲息深度與這些掠食性物種相反，因此物種的晝夜垂直移動行為主要是為了覓食或避敵之策略，或是鬼頭刀白天覓食，夜間活動力降低來減少能量消耗 (Musyl et al., 2003; Horodysky et al., 2007; Lin et al., 2019, 2020)。

鬼頭刀晝夜垂直移動的樣式在各其間

均有差異，這種現象可能為覓食動態而反映出的變化。表層移動模式，主要是以表層餌料為食的覓食模式或與海面漂浮物有關 (Farrell et al., 2014)。V 型下潛模式是下潛貫穿水流，而不是接近表面連續水平游泳來減少阻力 (Williams and Kooyman, 1985)。W 型複雜下潛移動模式則是廣泛的垂直移動，將會增加遇到餌料的機會或是改變移動方向來避免掠食者的反應，而不會增加直線巡遊的距離 (Thompson et al., 1991; Horodysky et al., 2007)。

(四) 溫度區位

許多海洋魚類的分布和豐度往往受海洋條件的影響，特別是水溫為影響每個個體之生理限制及代謝機制之過程之因素之一 (Wildhaber and Crowder, 1990, 1991, 1995; Krause et al., 1998; Hochachka and Somero, 2002)。海水溫度隨著深度的變化影響大洋物種的分布，因為每種物種對熱的適應有所不同 (Hochachka and Somero, 2002; Galli et al., 2009; Krebs, 2009)。Furukawa et al. (2014) 表示太平洋黑鮪與鬼頭刀兩物種之生理限制有所不同，因此於同一海域之棲息深度與溫度有所差異。

不同海域之鬼頭刀所棲息之溫度範圍有所不同，例如：東海鬼頭刀棲息溫度範圍介於 16.8–28.4°C 之間 (Furukawa et al., 2011)，中西大西洋之鬼頭刀棲息溫度介於 16–30°C (Merten et al., 2014a)，東太平洋之加利福尼亞西海岸 (west coasts of Baja California Peninsula) 與墨西哥瓦哈卡 (Oaxaca, Mexico) 之鬼頭刀棲息溫度分別

為 11.7–30°C 及 12.5–32°C (Salvadeo et al., 2020)。本研究於臺灣東南部海域、日本鹿兒島海灣及日本長崎北部所記錄之鬼頭刀棲息溫度範圍分別介於 21.4–30.1°C、17.9–23.6°C 及 17.8–23.1°C。彙整先前研究與本研究，鬼頭刀棲息溫度範圍均甚廣泛 (16–30.1°C) (表 2)，亦可稱為廣溫 (eurythermal) 性魚種 (Merten et al., 2014a)，雖然如此，鬼頭刀主要偏好溫熱水域，且移動範圍及方向改變將與暖水具有明顯相關 (Norton, 1999; Salvadeo et al., 2020)。雖然鬼頭刀偏好溫熱水域，但是不同海域之鬼頭刀所棲息之溫度有水溫差異，表示各海域間之不同時空背景下，鬼頭刀具有不同之熱慣性 (thermal inertia) 特性。

鬼頭刀垂直移動似乎受到溫度梯度之限制，本研究及先前研究 (Furukawa et al., 2011; Merten et al., 2014a) 顯示，鬼頭刀移動深度主要限制與 SST 溫差之 6°C 以內，並與立翅旗魚、雨傘旗魚及黑皮旗魚相似 (Pepperell and Davis, 1999; Kraus and Rooker, 2007; Chiang et al., 2011, 2013, 2015)。而劍旗魚與大目鮪之研究表示，棲息深度之溫度與 SST 分別相差 8.7–17.6°C 與 6–15°C (Sepulveda et al., 2010)。臺灣東南部與日本海域所標識之鬼頭刀移動深度主要限制分別與 SST 溫差 6°C 及 3°C 以內，表示臺灣東南部海域 SST 較高則鬼頭刀移動溫度梯度限制較廣泛，日本海與 SST 較低則移動棲息溫度梯度範圍較窄。

魚類的吸熱特性是為了快速成長及進行新陳代謝之生理需求，而另一種假設為高

度洄游魚類的變溫 (heterothermy) 特性 (Carey, 1982; Carey et al., 1984; Brill, 1994, 1996; Stevens et al., 2000; Katz, 2002)。然而並非所有大洋性魚類一致，與其他物種相比之下，例如：太平洋黑鮪及劍旗魚已經進化具有獨特的生理機制及適應型態，透過血管逆流熱交換系統和大腦來保留熱能並代謝維持體內溫度使該物種能下潛至更深冷水域進行覓食或巡游 (Carey, 1982; Carey et al., 1984; Kitagawa et al., 2000)。根據鬼頭刀幼魚的採集及生殖腺分析表明，鬼頭刀於熱帶及亞熱帶海域產卵高峰分別於早春及夏季和秋季期間，表示鬼頭刀產卵與溫度有關 (Gibbs and Collette, 1959; Beardsley, 1967; Oxenford, 1999)。海洋中表層環境特徵為餌料生物呈不規則的分布，因此許多中上層魚類，例如：鬼頭刀為了提高成長率及快速找到繁殖機會，因此在生理限制因素進行廣泛的垂直及水平移動，以達到所需之溫度及溶氧的需求 (Brill, 1994, 1996)。

Furukawa et al. (2015) 研究表示，鬼頭刀屬於典型的外溫性魚類 (ectothermic fish)。雖然鬼頭刀棲息溫度範圍廣泛，但是由於缺乏生理及型態機制 (Wegner et al., 2010)，使得無法忍受較低水溫，因此鬼頭刀主要在混合層之溫暖水域中活動 (Furukawa et al., 2011, 2014; Merten et al., 2014a)。Heuer et al. (2021) 於實驗室中針對不同溫度下鬼頭刀的代謝率及游泳速度進行生理實驗，發現鬼頭刀於水溫 28°C 時具有最大代謝範圍及游泳速度，當水溫達 32°C 時死亡率增加且代謝範圍及游泳速度相對降低。



五、結論與建議

本研究解析西北太平洋鬼頭刀族群水平與垂直移動行為與特性，透過國際合作與日本長崎大學及鹿兒島水族館進行鬼頭刀標識放流試驗，根據 PSAT 記錄鬼頭刀之移動行為顯示，臺灣東部海域之鬼頭刀夏季期間主要向北移動，冬季則向南移動之現象，日本鹿兒島海灣標識放流之鬼頭刀，主要向南移動至海灣邊及海灣口附近且主要於海灣內活動，日本長崎北部所標放之鬼頭刀主要向北移動。各海域所記錄之鬼頭刀具有明顯的晝夜垂直移動模式，然而有 50% 以上的時間主要棲息於 50 m 以淺之表層水域，鬼頭刀下潛深度與模式會隨著一天不同的時段而有所變化，主要於夜間棲息深度最深且持續時間長及下潛模式變化大，直到黎明期間開始往表層移動，雖然夜間棲息深度較白天廣泛，但主要仍於混合層內活動，且下潛深度受到溫度梯度之限制，移動分布受到

棲息溫度與 SST 之間差異在 6°C 以內的限制。

電子式標識放流試驗研究是現代普遍用以彌補在進行資源評估時所缺乏的漁業獨立的資訊，因此應持續性的執行鬼頭刀標識放流研究，解析不同海域、體型或年齡的移動行為差異、洄游路徑、死亡率及成長率等與生物及生態特性相關之重要資訊。氣候變遷將影響全球漁業與資源動態，因此仍須持續的關注並研究氣候變遷對鬼頭刀影響程度。

此外，鬼頭刀屬於高度性洄游魚種，環境與漁業對資源動態的影響並非侷限於特定水域，亦無法透過單一國家之漁業及調查獲得完整充份的分析結果。因此，未來應持續與西北太平洋鄰近國家進行國際合作之研究計畫，建立西北太平洋鬼頭刀資源動態解析所需的基礎資訊與研究架構，作為未來擬定漁業管理參考之科學依據以促進鬼頭刀資源之永續利用。



參考文獻

- Abascal, F. J., J. Mejuto, M. Quintans, B. García-Cortés and A. Ramos-Cartelle (2015) Tracking of the broadbill swordfish, *Xiphias gladius*, in the central and eastern North Atlantic. *Fish. Res.*, 162: 20-28.
- Allen, A. M. and N. J. Singh (2016) Linking movement ecology with wildlife management and conservation. *Front. Ecol. Evol.*, 3: 1-13.
- Arnold, G. and H. Dewar (2001) Electronic tags in marine fisheries research: a 30-year perspective. In: Sibert, J. R., and J. L. Nielsen (Eds.), *Electronic tagging and tracking in marine fisheries reviews: methods and technologies in fish biology and fisheries*. Kluwer Academic Press, Dordrecht, 7-64.
- Beardsley, Jr, G. L. (1967) Age, growth and reproduction of the dolphin, *Coryphaena hippurus*, in the Straits of Florida. *Copeia*, 1967: 441-451.
- Bigelow, K. A. and M. N. Maunder (2007) Does habitat or depth influence catch rates of pelagic species? *Can. Fish. Aquat. Sci.*, 64: 1581-1594.
- Block, B. A., H. Dewar, C. Farwell and E. D. Prince (1998) A new satellite technology for tracking the movements of Atlantic bluefin tuna. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 95: 9384-9389.
- Block, B. A., H. Dewar, S. Blackwell, T. Williams, E. Prince, C. Farwell, A. Boustany, S. Teo, A. Seitz, A. Walli and D. Fudge (2001) Migratory movements, depth preferences, and thermal biology of Atlantic bluefin tuna. *Science*, 293: 1310-1314.
- Block, B. A., I. D. Jonsen, S. J. Jorgensen, A. J. Winship, S. A. Shaffer, S. J. Bograd, E. L. Hazen, D. G. Foley, G. A. Breed, A. L. Harrison, J. E. Ganong, A. Swithenbank, M. Castleton, H. Dewar, B. R. Mate, G. L. Shillinger, K. M. Schaefer, S. R. Benson, M. J. Weise, R. W. Henry and D. P. Costa (2011) Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature*, 475: 86-90.
- Block, B. A., S. L. H. Teo, A. Walli, A. Boustany, M. J. W. Stokesbury, C. J. Farwell, K. C. Weng, H. Dewar and T. D. Williams (2005) Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. *Nature*, 434: 1121-1127.
- Booth, D. D. F., D. Kobayashi, O. Luiz and Y. Nakamura (2018) Tropical marine fishes and fisheries and climate change, In: Phillips, B. F. and M. Pérez-Ramírez (Eds.), *Climate Change Impacts on Fisheries and Aquaculture: A Global Analysis*, vol II. Wiley, Hoboken, 875-896.
- Bowler, D. E. and T. G. Benton (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behavior to spatial dynamics. *Biol. Rev.*, 80: 205-225.
- Brill, R. W. (1994) A review of temperature and oxygen tolerance studies of tunas pertinent to fisheries oceanography, movement models and stock assessments. *Fish. Oceanogr.*, 3: 204-216.
- Brill, R. W. (1996) Selective advantages conferred by the high performance physiology of tunas, billfishes, and dolphin fish. *Comp. Biochem. Physiol. Part A: Physiol.*, 113: 3-15.
- Brill, R. W. and M. Lutcavage (2001) Understanding environmental influences on movements and depth distributions of tunas and billfishes can significantly improve population assessments. *Am. Fish. Soc. Symp.*, 25: 179-198.
- Brill, R., M. Arendt, J. Lucy, C. Watson, M. Lutcavage, D. Foley, G. Metzger and P. Bushnell (2002) Horizontal and vertical movements of juvenile bluefin tuna (*Thunnus thynnus*), in relation to oceanographic conditions of the western North Atlantic, determined with ultrasonic telemetry. *Fish. Bull.*, 2: 155-167.
- Campbell, R., J. G. Pepperell and T. Davis (2003) Use of charter boat data to infer the annual availability of black marlin, *Makaira indica*, to the recreational fishery off Cairns, Australia. *Mar. Freshw. Res.*, 54: 447-457.
- Carey, F. G. (1982) A brain heater in swordfish. *Science*, 216: 1327-1329.
- Carey, F. G., J. V. Scharold and A. J. Kalmijn (1990) Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. *Mar. Biol.*, 106: 329-342.
- Carey, F. G., J. W. Kanwisher and E. D. Stevens (1984) Bluefin tuna warm their viscera during digestion. *J. Exp. Biol.*, 109: 1-20.
- Chang S. K., C. W. Chang and E. Ame (2012) Species composition and distribution of the dominant flyingfishes (Exocoetidae) associated with the Kuroshio Current, South China Sea. *Raffles Bull. Zool.*, 60: 539-550.
- Chang, S. K., T. L. Yuan, S. P. Wang, Y. J. Chang and G. DiNardo (2019) Deriving a statistically reliable abundance index from landings data: An application to the Taiwanese coastal dolphin fishery with a multispecies feature. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 148: 106-122.
- Chiang, W. C., M. K. Musyl, C. L. Sun, S. Y. Chen, W. Y. Chen, D. C. Liu, W. C. Su, S. Z. Yeh, S. C. Fu and T. L. Huang (2011) Vertical and horizontal movements of sailfish (*Istiophorus platypterus*) near Taiwan determined using pop-up satellite tags. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 397: 129-135.
- Chiang, W. C., M. K. Muyl, C. L. Sun, G. DiNardo, H. M. Hung, H. C. Lin, S. C. Chen, S. Z. Yeh, W. Y. Chen and C. L. Kuo (2015) Seasonal movements and diving behaviour of black marlin (*Istiompax indica*) in the northwestern Pacific Ocean. *Fish. Res.*, 166: 92-102.



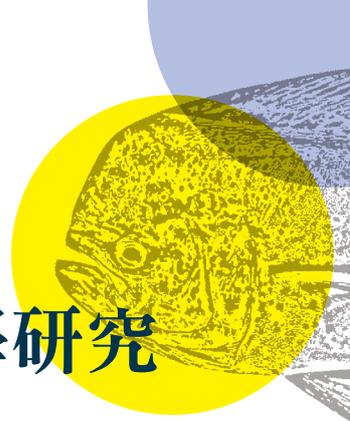
- Chiang, W. C., R. Kawabe, M. K. Musyl, C. L. Sun, H. M. Hung, H. C. Lin, S. Watanabe, S. Furukawa, W. Y. Chen, Y. K. Chen and D. C. Liu (2013) Diel oscillations in sailfish vertical movement behavior in the East China Sea. *J. Mar. Sci. Technol.*, 21: 267-273.
- Coffey, D. M., M. A. Royer, C. G. Meyer and K. N. Holland (2020) Diel patterns in swimming behavior of a vertically migration deepwater shark, the bluntnose sixgill (*Hexanchus griseus*). *PLoS ONE*, 15: e0228253.
- Crocker, D. E., D. P. Costa, B. J. Le Boeuf, P. M. Webb and D. S. Houser (2006) Impact of El Niño on the foraging behavior of female northern elephant seals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 309: 1-10.
- Dagorn, L., J. M. Stretta and M. Petit (1995) Tropical tuna associated with floating objects: a simulation study of the meeting point hypothesis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56: 984-993.
- Dingle, H. and V. A. Drake (2007) What is migration? *Bioscience*, 57: 113-121.
- Farrell, E. R., A. M. Boustany, P. N. Halpin and D. L. Hammond (2014) Dolphinfin (*Coryphaena hippurus*) distribution in relation to biophysical ocean conditions in the northwest Atlantic. *Fish. Res.*, 151: 177-190.
- Fernández-Rivera Melo, F. J., H. Reyes-Bonilla and L. Campos-Dávila (2015) Extension of range of *Lutjanus inermis* (Peters, 1896) (Perciformes: Lutjanidae) to the central region of the Gulf of California, Mexico. *J. Appl. Ichthyol.*, 31: 541-543.
- Fraser, K. C., K. T. A. Davies, C. M. Davy, A. T. Ford, D. T. T. Flockhart and E. G. Martins (2018) Tracking the conservation promise of movement ecology. *Front. Ecol. Evol.*, 6: 1-8.
- Fréon, P. and L. Dagorn (2000) Review of fish associative behaviour: toward a generalisation of the meeting point hypothesis. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 10: 183-207.
- Furukawa, S., R. Kawabe, S. Ohshimo, K. Fujioka, G. N. Nishihara, Y. Tsuda, T. Aoshima and H. Kanehara (2011) Vertical movement of dolphinfin *Coryphaena hippurus* as recorded by acceleration data-loggers in the northern East China Sea. *Environ. Biol. Fishes*, 92: 89-99.
- Furukawa, S., S. Ohshimo, S. Tomoe, T. Shiraishi, N. Nakatsuka and R. Kawabe (2012) Age, growth, and reproductive characteristics of dolphinfin *Coryphaena hippurus* in the waters off west Kyushu, northern East China Sea. *Fish. Sci.*, 78: 1153-1162.
- Furukawa, S., W. C. Chiang, S. Watanabe, H. M. Hung, H. C. Lin, H. M. Yeh, S. P. Wang, K. Tone and R. Kawabe (2015) The first record of peritoneal cavity temperature in free-swimming dolphinfin *Coryphaena hippurus* by using archival tags, on the east coast of Taiwan. *Aquac. Mar. Biol.*, 2: 1-7.
- Furukawa, S., Y. Tsuda, G. N. Nishihara, K. Fujioka, S. Ohshimo, S. Tomoe, N. Nakatsuka, H. Kimura, T. Aoshima, H. Kanehara, T. Kitagawa, W. C. Chiang, H. Nakata and R. Kawabe (2014) Vertical movements of Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) and dolphinfin (*Coryphaena hippurus*) relative to the thermocline in the northern East China Sea. *Fish. Res.*, 149: 86-91.
- Galli, G. L., H. A. Shiels and R. W. Brill (2009) Temperature sensitivity of cardiac function in pelagic fishes with different vertical mobilities: yellowfin tuna (*Thunnus albacares*), bigeye tuna (*Thunnus obesus*), mahimahi (*Coryphaena hippurus*), and swordfish (*Xiphias gladius*). *Physiol. Biochem. Zool.*, 82: 280-290.
- Gibbs, Jr R. H. and B. B. Collette (1959) On the identification, distribution, and biology of the dolphin, *Coryphaena hippurus* and *C. equiselis*. *Bull. Mar. Sci.*, 9: 117-152.
- Gilman, E., P. Veiga, B. Spear, C. Schmidt and P. Sousa (2013) SFP global sustainability overview of Pacific Ocean fisheries that supply mahi mahi. Sustainable Fisheries Partnership Foundation.
- Girard, C., L. Dagorn, M. Taquet, R. Aumeeruddy, C. Peignon and S. Benhamou (2007) Homing abilities of dolphinfin (*Coryphaena hippurus*) displaced from fish aggregating devices (FADs) determined using ultrasonic telemetry. *Aquat. Living Resour.*, 20: 313-321.
- Gleiss, A. C., S. Wright, N. Liebsch, R. P. Wilson and B. Norman (2013) Contrasting diel patterns in vertical movement and locomotor activity of whale sharks at ningaloo reef. *Mar. Biol.*, 160: 2981-2992.
- González-Cuéllar, O. T., H. Reyes-Bonilla, M. Fourriere and M. Rojo (2013) Range extensions of four species of parrotfishes (Scaridae) in the northern Gulf of California. *Cybium Internat. J. Ichthyol.*, 37: 223-226.
- Gray, C. A. (2003) Variability in thermocline depth and strength, and relationships with vertical distributions of fish larvae and mesozooplankton in dynamic coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 247: 211-244.
- Hernández-Tlapale, C., J. T. Ketchum, E. Marin-Enríquez and A. Muhlia-Melo (2015) Horizontal and vertical movements of the common dolphinfin (*Coryphaena hippurus*) in La Paz Bay, Mexico. *Cienc. Mar.*, 41: 283-295.
- Heuer, R. M., J. D. Stieglitz, C. Pasparakis, I. C. Enochs, D. D. Benetti and M. Grosell (2021) The effects of temperature acclimation on swimming performance in the pelagic Mahi-mahi (*Coryphaena hippurus*). Available online at: <https://arxiv.org/abs/2102.07743> (accessed April 02, 2021).
- Hochachka, P. W. and G. N. Somero (2002) Biochemical adaptation: Mechanism and process in physiological evolution. Oxford University Press,

- New York.
- Horodysky, A. Z., D. W. Kerstetter, R. J. Latour and J. E. Graves (2007) Habitat utilization and vertical movements of white marlin (*Tetrapturus albidus*) released from commercial and recreational fishing gears in the western North Atlantic Ocean: inferences from short duration pop-up archival satellite tags. *Fish. Oceanogr.*, 16: 240-256.
- Hsieh, H. Y., W. T. Lo, D. C. Liu, P. H. Hsu and W. C. Su (2007) Winter spatial distribution of fish larvae assemblages relative to the hydrography of the waters surrounding Taiwan. *Environ. Biol. Fishes*, 78: 333-346.
- Hussey, N. E., S. T. Kessel, K. Aarestrup, S. J. Cooks, P. D. Cowley, A. T. Fisk, R. G. Harcourt, K. N. Holland, S. J. Iverson, J. F. Kocik, J. E. M. Flemming and F. G. Whoriskey (2015) Aquatic animal telemetry: A panoramic window into the underwater world. *Science*, 348(6240): 1255642.
- Katz, S. L. (2002) Design of heterothermic muscle in fish. *J. Exp. Biol.*, 205: 2251-2266.
- Kelly, R. L. (1995) The foraging spectrum: diversity in hunter-gatherer lifeways. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Kitagawa, T., H. Nakata, S. Kimura, T. Itoh, S. Tsuji and A. Nitta (2000) Effect of ambient temperature on the vertical distribution and movement of Pacific bluefin tuna *Thunnus thynnus orientalis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 206: 251-260.
- Klimley, A. P., S. B. Butler, D. R. Nelson and A. T. Stull (1988) Diel movements of scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini* griffith and smith, to and from a seamount in the Gulf of California. *J. Fish Biol.*, 33: 751-761.
- Kojima, S. (1965) Studies on fishing conditions of the dolphin, *Coryphaena hippurus*, in the western regions of the Sea of Japan-X. School of dolphins accompanying various kinds of flotages. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 31: 573-578.
- Kraus, R. T. and J. R. Rooker (2007) Patterns of vertical habitat use by Atlantic blue marlin (*Makaira nigricans*) in the Gulf of Mexico. *Gulf Caribb. Res.*, 19: 89-97.
- Krause, J., G. Staaks and T. Mehner (1998) Habitat choice in shoals of roach as a function of water temperature and feeding rate. *J. Fish Biol.*, 53: 377-386.
- Krebs, C. J. (2009) *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*, 6th Ed. Benjamin-Cummings, California.
- Lam, C. H., A. Nielsen and J. R. Sibert (2008) Improving light and temperature based geolocation by unscented Kalman filtering. *Fish. Sci.*, 91: 15-25.
- Lam, C. H., A. Nielsen and J. R. Sibert (2010) Incorporating sea-surface temperature to the light-based geolocation model TrackIt. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 419: 71-84.
- Lin, S. J., M. K. Musyl, S. P. Wang, N. J. Su, W. C. Chiang, C. P. Lu, K. Tone, C. Y. Wu, A. Sasaki, I. Nakamura, K. Komeyama and R. Kawabe (2019) Movement behaviour of released wild and farm-raised dolphinfish *Coryphaena hippurus* tracked by pop-up satellite archival tags. *Fish. Sci.*, 85: 779-790.
- Lin, S. J., W. C. Chiang, M. K. Musyl, S. P. Wang, N. J. Su, Q. X. Chang, Y. S. Ho, I. Nakamura, C. T. Tseng and R. Kawabe (2020) Movements and habitat use of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the East China Sea. *Sustainability*, 12: 5793.
- Lluch-Belda, D., P. Del Monte Luna and S. E. Lluch-Cota (2009) 20th century variability of the Gulf of California SST. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Investig.*, 50: 147-154.
- Lowry, M., D. Williams and Y. Metti (2007) Lunar landings-Relationship between lunar phase and catch rates for an Australian gamefish-tournament fishery. *Fish. Res.*, 88: 15-23.
- Marchal, E. and A. Lebourges-Dhaussy (1996) Acoustic evidence for unusual diel behaviour of mesopelagic fish (*Vinciguerria nimbaria*) exploited by tuna. *ICES J. Mar. Sci.*, 53: 443-447.
- Marín-Enríquez, E. and A. Muhlia-Melo (2018) Environmental and spatial preferences of dolphinfish (*Coryphaena* spp.) in the eastern Pacific Ocean off the coast of Mexico. *Fish. Bull.*, 116: 9-20.
- Martínez-Rincón, R. O., S. Ortega-García and J. G. Vava-Rodríguez (2009) Incidental catch of dolphinfish (*Coryphaena* spp.) reported by the Mexican tuna purse seiners in the eastern Pacific Ocean. *Fish. Res.*, 96: 296-302.
- Massutí, E., S. Deudero, P. Sanchez and B. Morales-Nin (1998) Diet and Feeding of dolphin (*Coryphaena hippurus*) in western Mediterranean waters. *Bull. Mar. Sci.*, 63: 329-341.
- Merten, W., R. Appeldoorn and D. Hammond (2014b) Movements of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) along the U.S. east coast as determined through mark and recapture data. *Fish. Res.*, 151: 114-121.
- Merten, W., R. Appeldoorn, R. Rivera and D. Hammond (2014a) Diel vertical movements of adult male dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the western central Atlantic as determined by use of pop-up satellite archival transmitters. *Mar. Biol.*, 161: 1823-1834.
- Mito, S. (1960) Egg development and hatched larvae of the common dolphin-fish *Coryphaena hippurus* Linné. *Bull. Jpn Soc. Sci. Fish.*, 26: 223-226.
- Musyl, M. K. and L. M. Mcnaughton (2007) Report on pop-up satellite archival tag (PSAT) operations, conducted on sailfish, *Istiophorus platypterus*, by Research Scientists of the Fisheries Research Institute, Eastern Marine Biology Research Center,



- and Institute of Oceanography, College of Science, National Taiwan University, 6-7 June 2007, Chengkong, Taiwan Accessed 17 March, 2018.
- 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. *Fish. Oceanogr.*, 12: 152-169.
- Musyl, M. K., R. W. Brill, D. S. Curran, N. M. Fragoso, L. M. McNaughton, A. Nielsen, B. S. Kikkawa and C. D. Moyes (2011) Postrelease survival, vertical and horizontal movements, and thermal habitats of five species of pelagic sharks in the central Pacific Ocean. *Fish. Bull.*, 109: 341-368.
- Nathan, R. (2008) An emerging movement ecology paradigm. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 105: 19050-19051.
- Norton, J. G. (1999) Apparent habitat extensions of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in response to climate transients in the California Current. *Sci. Mar.*, 63: 239-260.
- Okada, Y. (2002) *Fishes of Japan*. Tokai University Press, Tokyo.
- Olson, R. J. and F. Galván-Magaña (2002) Food habits and consumption rates of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Pacific Ocean. *Fish. Bull.*, 100: 279-298.
- Ortega-Garcia, S., G. Ponce-Diaz, R. O'Hara and J. Merila (2008) The relative importance of lunar phase and environmental conditions on striped marlin (*Tetrapturus audax*) catches in sport fishing. *Fish. Res.*, 93: 190-194.
- Oxenford, H. and W. Hunte (1999) Feeding habits of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Caribbean. *Sci. Mar.*, 63: 303-315.
- Parmesan, C. and G. Yohe (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37-42.
- Pepperell, J. G. and T. L. O. Davis (1999) Post-release behavior of black marlin, *Makaira indica*, caught off the Great Barrier Reef with sportfishing gear. *Mar. Biol.*, 135: 369-380.
- Perle, C. R., S. Snyder, W. Merten, M. Simmons, J. Dacey, R. Rodriguez-Sanchez, J. O'Sullivan and S. Ortega-Garcia (2020) Dolphinfish movement in the eastern Pacific Ocean of Mexico using conventional and electronic tags. *Anim. Biotelem.*, 8: 1-15.
- Pimenta, E. G., F. R. Marques, G. S. Lima and A. F. Amorim (2001) Marlin project: tag-and-release, biometrics and stomach content of billfish in Cabo Frio City, Rio de Janeiro, Brazil. *ICCAT Column Volume Scientific Papers*, 53: 371-375.
- Pollock, K. H., H. Jiang and J. E. Hightower (2004) Combining telemetry and fisheries tagging models to estimate fishing and natural mortality rates. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 133: 639-648.
- Prince, E. D., J. Luo, C. P. Goodyear and J. P. Hoolihan (2010) Ocean scale hypoxia-based habitat compression of Atlantic istiophorid billfishes. *Fish. Oceanogr.*, 19: 448-462.
- Root, T. L., J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig and J. A. Pounds (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421: 57-60.
- Rose, C. D. and W. W. Hassler (1968) Age and growth of the dolphin, *Coryphaena hippurus* (Linnaeus), in North Carolina Waters. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 97: 271-276.
- Rothschild, B. J. (1964) Observations on dolphins (*Coryphaena* spp.) in the central Pacific Ocean. *Copeia*, 445-447.
- Salvadeo, C., D. Lluch-Belda, A. Gómez-Gallardo, J. Urbán-Ramírez and C. MacLeod (2010) Climate change and a poleward shift in the distribution of the Pacific white-sided dolphin in the northeastern Pacific. *Endanger. Species Res.*, 11: 13-19.
- Salvadeo, C., D. M. Auliz-Ortiz, D. Petatán-Ramírez, H. Reyes-Bonilla, A. Ivanova-Bonchera and E. Juárez-León (2020) Potential poleward distribution shift of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) along the southern California Current system. *Environ. Biol. Fishes*, 103: 973-984.
- Sassa, C., Y. Tsukamoto, K. Nishiuchi and Y. Konishi (2008) Spawning ground and larval transport processes of jack mackerel *Trachurus japonicus* in the shelf-break region of the southern East China Sea. *Cont. Shelf Res.*, 28: 2574-2583.
- Saunders, R. A., F. Royer and M. W. Clarke (2011) Winter migration and diving behavior of porbeagle shark, *Lamna nasus*, in the northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.*, 68: 166-174.
- Schaefer, K. M. and D. W. Fuller (2002) Movements, behavior, and habitat selection of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the eastern equatorial Pacific, ascertained through archival tags. *Fish. Bull.*, 100: 765-788.
- Schlenker, L. S., R. Faillettaz, J. D. Stieglitz, C. H. Lam, R. H. Hoenig, G. K. Cox, R. M. Heuer, C. Pasparakis, D. D. Benetti, C. B. Paris and M. Grosell (2021) Remote predictions of Mahi-Mahi (*Coryphaena hippurus*) spawning in the open ocean using summarized accelerometry data. *Front. Mar. Sci.*, 8: 626082.
- Sepulveda, C. A., A. Knight, N. Nasby-Lucas and M. L. Domeier (2010) Fine-scale movement of the swordfish *Xiphias gladius* in the Southern California Bight. *Fish. Oceanogr.*, 19: 279-289.
- Shcherbachev, Y. N. (1973) The biology and distribution of the dolphins (Pisces, Coryphaenidae). *Ichthyol.*, 13: 182-191.
- Sih, A. and B. Christensen (2001) Optimal diet

- theory: when does it work, and when and why does it fail? *Anim. Behav.*, 61: 379-390.
- Sims, D. W., E. J. Southall, G. A. Tarling and J. D. Metcalfe (2005) Habitat-specific normal and reverse diel vertical migration in the planktonfeeding basking shark. *Anim. Ecol.*, 74: 755-761.
- Sippel, T., J. P. Eveson, B. Galuardi, C. Lam, S. Hoyle, M. Maunder, P. Kleiber, F. Carvalho, V. Tsontos, S. L. H. Teo, A. Aries-de-Silva and S. Nicol (2015) Using movement data from electronic tags in fisheries stock assessment: A review of models, technology and experimental design. *Fish. Res.*, 163: 152-160.
- Stevens, E. D., J. W. Kanwisher and F. G. Carey (2000) Muscle temperature in free-swimming giant Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus* L.). *Therm. Biol.*, 25: 419-42.
- Stramma, L., E. D. Prince, S. Schmidtko, J. Luo, J. P. Hoolihan, M. Visbeck, D. W. R. Wallace, P. Brandt and A. Kortzinger (2012) Expansion of oxygen minimum zones may reduce available habitat for tropical pelagic fishes. *Nat. Clim. Chang.*, 2: 33-37.
- Su, N. J., C. H. Sun, A. E. Punt and S. Z. Yeh (2008) Environmental and spatial effects on the distribution of blue marlin (*Makaira nigricans*) as inferred from data for longline fisheries in the Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.*, 17: 432-445.
- Su, N. J., C. H. Sun, A. E. Punt, S. Z. Yeh and G. DiNardo (2015) Environmental influences on seasonal movement patterns and regional fidelity of striped marlin *Kajikia audax* in the Pacific Ocean. *Fish. Res.*, 166: 59-66.
- Taquet, M., L. Dagorn, J. C. Gaertner, C. Girard, R. Aumerruddy, G. Sancho and D. Itano (2007) Behavior of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) around drifting FADs as observed from automated acoustic receivers. *Aquat. Living Resour.*, 20: 323-330.
- Teo, S. L. H., R. M. Kudela, A. Rais, C. Perle, D. P. Costa and B. A. Block (2009) Estimating chlorophyll profiles from electronic tags deployed on pelagic animals. *Aquat. Biol.*, 5: 195-207.
- Thompson, D., P. S. Hammond, K. S. Nicholas and M. A. Fedak (1991) Movements, diving and foraging behaviour of grey seals (*Halichoerus grypus*). *Zool.*, 224: 223-232.
- Wang, C. H. (1979) A study of population dynamics of dolphin fish (*Coryphaena hippurus*) in waters adjacent to eastern Taiwan. *Acta Oceanographica Taiwannica*, 10: 233-251.
- Wang, K. Y., C. H. Liao and K. T. Lee (2008) Population and maturation dynamics of the swordtip squid (*Photololigo edulis*) in the southern East China Sea. *Fish. Res.*, 90: 178-186.
- Wegner, N. C., C. A. Sepulveda, K. B. Bull and J. B. Graham (2010) Gill morphometrics in relation to gas transfer and ram ventilation in high-energy demand teleosts: scombrids and billfishes. *J. Morphol.*, 271: 36-49.
- Weng, K. C. and B. A. Block (2004) Diel vertical migration of the bigeye thresher shark (*Alopias superciliosus*), a species possessing orbital retina mirabilia. *Fish. Bull.*, 102: 221-229.
- Weng, K. C., A. M. Boustany, P. Pyle, S. C. Anderson, A. Brown and B. A. Block (2007) Migration and habitat of white sharks (*Carcharodon carcharias*) in the eastern Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, 152: 877-894.
- West, G. J. and J. D. Stevens (2001) Archival tagging of school shark, *Galeorhinus galeus*, in Australia: initial results. *Environ. Biol. Fishes*, 60: 283-298.
- Whitney, N. M., M. Taquet, R. W. Brill, C. Girard, G. D. Schwieterman, L. Dagorn and K. N. Holland (2016) Swimming depth of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) associated and unassociated with fish aggregating devices. *Fish. Bull.*, 114: 426-434.
- Wildhaber, M. L. and L. B. Crowder (1990) Testing a bioenergetics-based habitat choice model: bluegill (*Lepomis macrochirus*) responses to food availability and temperature. *Can. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 1664-1671.
- Wildhaber, M. L. and L. B. Crowder (1991) Mechanisms of patch choice by bluegills foraging in a variable environment. *Copeia*, 445-460.
- Wildhaber, M. L. and L. B. Crowder (1995) Bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) foraging behavior under temporally varying food conditions. *Copeia*, 891-899.
- Williams, T. M. and G. L. Kooyman (1985) Swimming performance and hydrodynamic characteristics of harbor seals *Phoca vitulina*. *Physiol. Zool.*, 58: 576-589.
- Wu, C. C., W. C. Su and T. Kawasaki (2001) Reproductive biology of the dolphin fish *Coryphaena hippurus* on the east coast of Taiwan. *Fish. Sci.*, 67: 784-793.
- Yatsu, A., K. Yamanaka and C. Yamashiro (1999) Tracking experiments of the jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, with an ultrasonic telemetry system in the Eastern Pacific Ocean. *Bull. Natl. Res. Inst. Far Seas Fish.*, 36: 55-60.
- Zar, J. H. (2010) *Biostatistical Analysis*. 5rd. Ed. Prentice Hall, Upper Saddle river, New Jersey.
- Zúñiga-Flores, M. S., S. Ortega-García and A. Klett-Trauslen (2008) Interannual and seasonal variation of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) catch rates in the southern Gulf of California, Mexico. *Fish. Res.*, 94: 13-17.
- Zúñiga-Flores, M. S., S. Ortega-García, M. D. C. Rodríguez-Jaramillo and J. López-Martínez (2011) Reproductive dynamics of the common dolphinfish *Coryphaena hippurus* in the southern Gulf of California. *Mar. Biol. Res.*, 7: 677-689.



臺灣東部海域鬼頭刀生殖生物學研究

劉祐瑜¹、許紅虹¹、江偉全¹、王勝平²、蔡富元¹

¹ 行政院農業委員會水產試驗所東部海洋生物研究中心

² 國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學學系

摘要

本研究自 2016 年 1 月至 2022 年 5 月間，於宜蘭縣南方澳魚市場與臺東縣新港魚市場採集鬼頭刀生物性樣本，進行臺灣東部海域鬼頭刀之生殖生物學研究。總計採集 577 尾鬼頭刀樣本（雄魚 265 尾，雌魚 312 尾），樣本尾叉長範圍為 40.4–139.5 cm，體重介於 0.6–22.5 kg。並根據 2006–2021 年自新港魚市場量測之 37,783 尾樣本（雌魚 24,257 尾，雄魚 13,526 尾）進行性比（雌魚比例）分析，總性比為 0.63，經卡方檢定性比與 0.5 具有顯著差異。各月別性比皆具有顯著差異，且雌魚比例較高，體長小於 100 cm 以下各組距性比均有顯著差異；體長大於 100 cm 以上，僅有 110–115 cm、115–120 cm、120–125 cm 以及 125–130 cm 組距間有顯著差異（雄魚較多）；而體長大於 140 cm 則均為雄魚。根據生殖腺成熟指數及生殖腺發育階段屬於產卵期之比例於 3–7 月間數值相對較高，故推論臺灣東部海域鬼頭刀終年產卵，3–8 月為生殖高峰。經由觀察組織切片及卵徑頻度分析結果顯示，鬼頭刀生殖腺卵細胞發育屬於非同步成熟（asynchronous）的物種，雌魚最小性成熟個體為 46.0 cm，雄魚為 47.2 cm；雌魚 50% 性成熟體長為 52.0 cm，雄魚為 55.8 cm。以產卵後濾泡法估算生殖期間具有生殖活動的雌魚之產卵比例為 0.75，產卵頻率為 1.33 天一次。利用水卵法估算雌魚單次孕卵數為 87,000–473,960 粒，平均為 196,446 粒，而相對孕卵數為每公克體重 7.4–66.1 粒，平均為每公克 37.5 粒。

一、前言

生殖生物學研究可以瞭解一個系群的族群動態以及該族群在漁業開發狀態下的回復力，完整周全的族群生殖潛能評估，能做為提供該區域族群管理策略擬定之科學依據 (Grande et al., 2012, 2014; Zudaire et al., 2013a, 2013b; Medina, 2020)。除了透過瞭解的親魚量狀態之外，生殖潛能指標亦是重要的參考，因為指標當中的基本生殖特徵

的變動，往往會影響其族群的生產力。這些特徵參數包括性比、族群內雌魚的年齡與體長結構、卵粒的發育過程、孕卵數、肝重指數、肥滿度（有關其體內能量運用）及該物種的生活史 (Grande et al., 2012, 2014; Zudaire et al., 2013a, 2013b; Schaefer and Fuller, 2019, 2022)。魚群生理情況的改變會影響其族群生產力 (Marshall et al., 1999, 2000)，並可能對加入造成負面影響 (Rideout and Tomkiewicz, 2011)，而為評估物種在漁業狀

態下的恢復力就得先評估其生殖潛能。這當中不僅止於估計親魚生物量，更要解析生殖參數的變動和潛在因果機制。因此，將在其生殖週期中生殖參數的變動加以整合應用至評估跟管理是必要的。

關於生殖生物學研究，早期僅利用肉眼或顯微鏡觀察其外部形態來判定成熟的狀態，或運用測量卵徑以及計算各個型態指標等來瞭解其生殖特徵，未以組織學方法觀察生殖細胞之發育週期，如此可能造成性成熟的誤判，或有失其精確性。這對於估算孕卵數 (fecundity) 與產卵頻率 (spawning frequency) 更無法做進一步之研究 (Hunter et al., 1992; Ganas, 2012; Okochi et al., 2016)。隨著組織學方法廣泛利用在海洋魚類研究上，組織學技術為判斷魚類性成熟最準確之方法 (Okochi et al., 2016)。透過觀察組織切片能瞭解生殖腺發育型式，而魚種生殖策略與其生殖腺性成熟調節模式有關，孕卵數估計方式是更必須根據魚種生殖策略和孕卵型式 (Armstrong and Witthames, 2012; Grande et al., 2012; Kjesbu, 2009; Korta, 2010; Zudaire et al., 2013a; Okochi et al., 2016)。

Massutí and Morales-Nin (1997) 曾探討地中海西部海域的鬼頭刀其體長頻度分布、性比，也透過各項型態生理指標及生殖腺外觀來推測生殖期和生殖腺發育的過程，並估算 50% 性成熟體長以及推估孕卵數；Potoschi et al. (1999) 解析地中海中西部海域的四個地點之小型鬼頭刀 (20–60 cm) 的性比和體長組成，並用生理指標型態來分析生殖腺發育過程中體內能量的利

用，並以 6–7 月所採集的樣本，進行組織學分析方式探討生殖腺性成熟發育的過程。Gatt et al. (2015) 解析地中海馬爾他的鬼頭刀年齡成長及生殖生物學，樣本來自人工集魚器 (fish aggregating devices, FAD) 所捕獲的鬼頭刀。Saroj et al. (2018) 和 Assana et al. (2021) 研究印度洋阿拉伯海的索拉斯特拉及卡納塔克州沿岸海域的鬼頭刀基礎生殖生物學，研究內容涵蓋性比、生殖腺性成熟外觀判定、生殖高峰季節及孕卵數等。

運用生殖腺組織學方式進行鬼頭刀生殖生物學解析，包括 Zúñiga-Flores et al. (2011) 利用海水表面溫度，結合組織切片之生殖腺成熟階段，探討墨西哥及南加州鬼頭刀之成熟與產卵活動；Alejo-Plata et al. (2011) 探究墨西哥特萬特佩克海域生殖生物學特徵，並利用型態指標探討鬼頭刀生殖時體內能量運用；Furukawa et al. (2012) 探究東海鬼頭刀年齡成長並以組織學分析方式，並配合生殖腺指數 (GSI) 等指標解析生殖季。Solano et al. (2015) 在秘魯鬼頭刀漁業報告中，除了用組織學切片瞭解卵粒發育情況外，也探討不同緯度 (4–10°S) 與孕卵數之間的關係。大西洋則有 Dos Santos et al. (2014) 則研究巴西之赤道大西洋島嶼周圍海域的鬼頭刀生殖生物學，指出該研究的地理位置和氣候模式 (間熱帶輻合區) 有顯著相關，因其介於南北半球之間、也在非洲和美洲大陸之間，而鬼頭刀又是高度洄游魚種，瞭解該海域鬼頭刀之生殖特性和食性極為重要；在北非地中海國家突尼西亞沿岸的海域有 Benseddik et al. (2015, 2019)，



該研究與上述 Gatt et al. (2015) 相同之處為有使用 FAD 所捕獲的樣本，並且 FAD 的樣本佔了 90% 以上，除了基礎生殖生物學，亦用型態指標探討鬼頭刀生殖時體內能量運用。在上述各組織學研究結果顯示，鬼頭刀之產卵型式為非同步成熟 (asynchronous) 且為多次產卵 (multiple-spawners) 之魚種。

國內關於鬼頭刀生殖生物學研究僅有 Wu et al. (2001) 其利用生殖腺指數、卵徑及生殖腺外觀判斷性成熟與推估臺灣東部鬼頭刀生殖季節及估算 50% 性成熟體長，並以加入型態生理指標探討生殖能量運用；吳等 (2006) 結合 Wu et al. (2001) 研究結果進行探討，並解析臺灣東部海域鬼頭刀之族群特徵；莊 (2007) 使用型態生理指標探討臺灣東北部海域生殖時體內能量運用，也透過性比、生殖腺指數推估生殖季節，另外也使用卵徑測量等方式估算孕卵數，有關國內鬼頭刀生殖生物學研究，均未應用組織學探討。因此，本研究加入組織學方式，解析臺灣東部海域鬼頭刀之生殖腺成熟發育過程、性成熟體長、生殖季節、孕卵數估算等，所得之研究成果除了可瞭解臺灣東部海域鬼頭刀族群生殖生物特徵之外，亦可提供資源評估模式建構其重要參數，及未來鬼頭刀系群資源管理策略擬定之重要科學依據。

二、材料與方法

(一) 樣本採集與測量

本研究於 2006 年 1 月至 2021 年 12 月

期間，按月至臺東縣新港魚市場進行鬼頭刀樣本採集與尾叉長 (fork length, FL) 量測並記錄其性別。另外於宜蘭縣南方澳魚市場及臺東縣成功鎮新港魚市場進行鬼頭刀生殖腺樣本採集 (圖 1)，其中南方澳魚市場採樣時間為 2016 年 4 月至 2017 年 4 月，新港魚市場為 2016 年 1 月至 2019 年 12 月，測量記錄包括尾叉長 (精確至 0.1 cm)、體重 (round weight, RW) (精確至 0.1 g)。並將樣本攜回研究室，取出生殖腺觀察記錄外部型態後，以電子天秤量測生殖腺重 (精確至 0.01 g)，再切取部分的生殖腺，以 10% 中性福馬林溶液進行組織固定及保存。

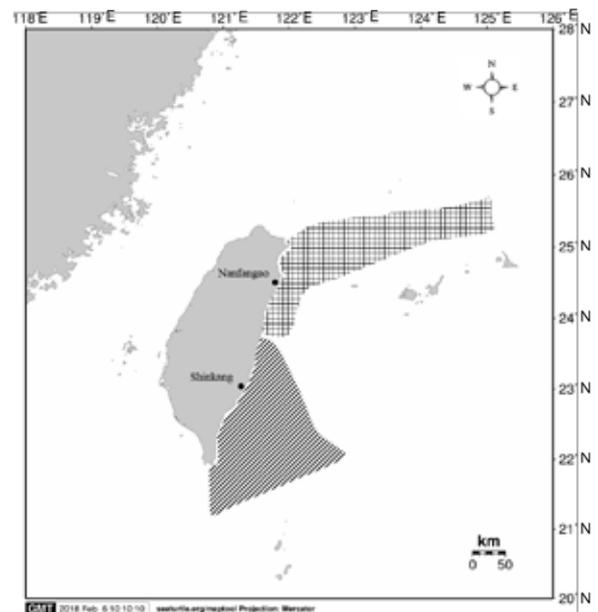


圖 1 本研究鬼頭刀樣本採樣地(臺東縣新港魚市場及宜蘭縣南方澳魚市場及新港籍漁船(斜線區)及蘇澳籍鬼頭刀延繩釣漁船(網狀區)作業海域

(二) 組織學分析

切取浸泡於 10% 中性福馬林固定之生殖腺樣本 (約 1 cm³)，並放置包埋盒以流水清洗 12–24 小時以去除殘留之固定液，再

經脫水 (dehydration)、清洗 (clearing)、浸潤 (infiltration) 包埋 (embedding) 切片 (sectioning) 後，再使用蘇木精 (hematoxylin) 和伊紅 (eosin-B) 染色 (staining)，最後接著封蓋 (mounting) 做成永久組織切片標本以利觀察。組織切片製作程序參考 Sheehan and Hrapchak (1973) 及 Bancroft et al. (1996) 之方法。

由卵巢組織切片觀察卵細胞生成過程 (oogenesis) (Wallace and Selman, 1981 1990; Alejo-Plata et al., 2011)，參考前人之研究對於卵巢發育成熟階段之定義 (Alejo-Plata et al., 2011; Furukawa et al., 2012; Okochi et al., 2016; Zúñiga-Flores et al., 2011)，以卵巢樣本最成熟階段卵細胞發育或退化情形及卵巢外部型態，將卵巢成熟情形區分為六個階段：(1)未成熟期 (immature stage)；(2)發育期 (developing stage)；(3)成熟期 (ripening stage)；(4)產卵期 (spawning stage)；(5)產後期 (spawned stage)；(6)休眠期 (resting stage)。當卵巢成熟階段達到第(3)期或以上之個體，屬於達“性成熟” (sexually mature) 之樣本；成熟階段第(3) – (5)期屬於生殖活躍期 (reproductively active)；成熟階段第(1) – (2)期及第(6)期則屬於生殖休止時期 (reproductively inactive)。

利用精巢的組織切片觀察精細胞發育過程 (spermatogenesis) (Grier and Taylor 1998; Zúñiga-Flores et al., 2011)，並參考先前的研究 (Alejo-Plata et al., 2011; Zúñiga-Flores et al., 2011; Furukawa et al.,

2012; Kayaba et al., 2015) 及精巢外部型態，將成熟過程分為五個階段：(1)未成熟期 (immature stage)；(2)發育期 (developing stage)；(3)成熟期 (maturing stage)；(4)完熟期 (ripe stage)；(5)休眠期 (resting stage)。當精巢達成熟期以上，表示此魚已達性成熟，當精巢達成熟期或完熟期，表示此魚在生殖活躍期。

(三) 資料分析

1. 性比

分析 2006 年 1 月至 2021 年 12 月量測鬼頭刀之性比 (雌魚佔雄雌總數的百分比) 資料，以月別及體長別進行解析，並以卡方檢定 (chi-square test) 性比是否為 1 : 1 (亦即雌魚比例是否為 0.5)，在體長別變化上是以 5 cm 為間距進行檢定 (Schaefer, 1987)。

2. 生殖腺成熟指數

生殖腺成熟指數 (gonadosomatic index, GSI) 計算公式如下 (Alejo-Plata et al., 2011)：

$$GSI = \frac{GW}{RW} \times 100$$

GSI 為生殖腺成熟指數；GW 表示生殖腺重 (gonad weight) (g)；RW 表示魚體全重 (g)。

3. 肝重指數

肝重指數 (hepatosomatic index, HSI) 為儲存能量指標，可作為判斷生殖期之指標。其公式如下：

$$HSI = \frac{LW}{RW} \times 100$$

HSI 為肝重指數；LW 表示肝臟重 (g)；RW 表示魚體全重 (g)。



4. 肥滿度

為了瞭解鬼頭刀在生殖季節與非生殖季節的能量變化情況，本研究以肥滿度作為型態指標，其公式如下 (Dutil and Lambert, 2000; Silva et al., 2013)：

$$CF = \frac{(RW - GW)}{FL^3} \times 100$$

CF 為肥滿度；RW 表示魚體全重 (g)；GW 表示生殖腺全重 (g)；FL 表示尾叉長 (cm)。

5. 50% 性成熟體長

經由生殖腺組織切片判斷樣本是否達性成熟，並以泛線性模式 (general liner model, GLM) 推估魚群達性成熟與否以及與尾叉長之關係，假設誤差為二項分配 (binomial distribution)，並利用最小平均方法估計參數，泛線性模式公式如下：

$$M = a + b * FL + \varepsilon$$

M 表示是否成熟 (0 為未成熟，1 為成熟)；FL 為尾叉長 (cm)；a 及 b 為參數； ε 為誤差項 (屬於二項式分布)。

而體長別之成熟機率 (P) 可進一步利用下式邏輯曲線進行推算：

$$P = \frac{\exp(a + b * FL)}{1 + \exp(a + b * FL)}$$

6. 產卵頻率

本研究估算產卵間隔採用 Hunter and Macewicz (1985) 所提出之排卵後濾泡法 (postovulatory follicle method)，利用組織切片觀察雌魚之排卵後濾泡 (POF) 之退化過程，計算卵巢內含排卵後濾泡 (出現至退化約 24 小時) 之雌魚數量，以推算整個族群雌魚一日內有產卵活動個體之比例。鮪類

於水溫高於 24°C 產卵時，其排卵後濾泡達完全退化消失約需 24 小時 (Hunter et al., 1986; McPherson, 1991; Nikaido et al., 1991; Schaefer, 1996)。水溫為影響排卵後濾泡退化吸收速率的主要因子，隨溫度升高而加速退化 (Fitzhugh, 1995; West, 1990)。鬼頭刀與鮪類生活水域相似 (Zúñiga-Flores et al., 2011)，因此本研究假設鬼頭刀的排卵後濾泡，達完全消失所需時間同樣約為 24 小時。

判別排卵後濾泡之退化過程，則依據 Hunter and Goldberg (1980)、Goldberg et al. (1984)、Hunter and Macewicz (1985)、Hunter et al. (1986)、Nikaido et al. (1991) 及 Schaefer (1996) 的描述，觀察排卵後濾泡的外層莢膜細胞層 (thecal layer) 及內層顆粒細胞層 (granulosa layer)，利用兩層細胞層之退化情形，判別當日是否有排卵行為。將產卵後濾泡外層莢膜細胞層及內層顆粒細胞層之退化情形區分為三個時期：(I) 初期產卵後濾泡；(II) 中期產卵後濾泡；(III) 晚期產卵後濾泡。最後以卵巢內含排卵後濾泡之雌魚佔所有成熟雌魚之比例為產卵比率 (spawning fraction)，其倒數值即為產卵間隔 (Hunter and Goldberg, 1980; McPherson, 1991; Schaefer, 1996; Farley and Davis, 1998)。

7. 孕卵數

對於多次產卵之魚種而言，未成熟卵細胞在產卵期會陸續成熟發育，故其總孕卵數無法正確估算，只能估算每一次產卵所產出的卵數。依據 Hunter et al. (1992) 對單次產卵數 (batch fecundity) 之定義為：每次產卵活動可排出之水質卵數量，通常為計數卵巢

內水質卵之數量。故可利用卵巢內所孕育之水卵數進行估算，亦稱為水卵法 (hydrated oocyte method) (Hunter et al., 1985)。

本研究由組織切片觀察，選含水卵且無早期產卵後濾泡之樣本 (Hunter et al., 1992; Schaefer, 1998)，秤取卵巢組織樣本 0.05 g (精確至 0.01 g)，計數其中所含水卵數，重複進行 3 次計數，估算其平均值為代表。以重量法 (gravimetric method) 估算樣本之單次產卵數，其計算式為 (Hunter et al., 1985)：

$$BF = GW \times \frac{n}{w}$$

BF 為單次產卵數；GW 為生殖腺重 (g)；n 為小樣本之水卵數；w 為 0.05 g 組織重。

三、結果

(一) 性比

自 2006–2021 年止，鬼頭刀體長測量

樣本總計 37,883 尾 (雌性 24,257 尾、雄性 13,526 尾)，總性比與 1:1 有顯著差異 ($p < 0.05$)，雌魚和雄魚各佔 64% 及 36% (表 1)，雌魚總樣本數高於雄魚，以卡方檢定顯示總性比具顯著差異 ($\chi^2 = 3,047.8$, $p < 0.01$)。年別性比卡方檢定結果顯示，不具有同質性 ($\chi^2 = 437.02$, $p < 0.01$)，除了 2010 年和 2012 年無顯著差異外 ($p > 0.05$)，其餘檢定結果顯示雌雄性比均有顯著差異 ($p < 0.05$)。其中 2010 年雌雄性比接近 0.5，其餘年均大於 0.5 (表 2)。以卡方檢定歷年之 1–12 月 (2006–2021 年之各月分雌雄樣本數總和) 的月別性比是否與 1:1 有顯著差異，結果顯示不具有同質性 ($\chi^2 = 583.19$, $p < 0.01$)，除了 8 月性比為 0.51，其他月份性比均明顯大於 0.5 (表 1)。

體長別性比資料以 5 cm 為間距共分成 24 個組別 (表 3)，經卡方檢定結果顯示各組間性比不具有同質性 ($\chi^2 = 1,587.3$, $p < 0.01$)。體長在 100 cm 以上的各組別中，均

表 1 鬼頭刀月別間性比卡方檢定(χ^2)

月 別	雌 魚	雄 魚	性比(%)	χ^2	p	自由度
1	1,347	729	0.65	183.97	** < 0.01	1
2	1,185	711	0.63	118.50	** < 0.01	1
3	2,608	1,539	0.63	275.56	** < 0.01	1
4	2,755	1,593	0.63	310.54	** < 0.01	1
5	2,288	1,591	0.59	125.24	** < 0.01	1
6	1,614	1,032	0.61	128.01	** < 0.01	1
7	1,136	912	0.55	24.50	** < 0.01	1
8	924	882	0.51	0.98	0.323	1
9	1,544	912	0.63	162.63	** < 0.01	1
10	1,801	948	0.66	264.68	** < 0.01	1
11	4,096	1,404	0.74	1317.61	** < 0.01	1
12	2,959	1,273	0.70	671.69	** < 0.01	1
總 和	24,257	13,526	0.64	3,047.8	** < 0.01	1
月別性比				583.19	** < 0.01	11

* : 5% ; ** : 1%

表 2 鬼頭刀年別性比卡方檢定(χ^2)

年 別	雌 魚	雄 魚	性比(%)	χ^2	<i>p</i>	自由度
2006	2,423	1,746	0.58	109.94	** < 0.01	1
2007	928	398	0.70	211.84	** < 0.01	1
2008	3,776	1,703	0.69	784.33	** < 0.01	1
2009	727	356	0.67	127.09	** < 0.01	1
2010	1,540	1,548	0.50	0.02	0.89	1
2011	3,797	2,019	0.65	543.55	** < 0.01	1
2012	36	22	0.62	3.38	0.07	1
2013	2,103	1,133	0.65	290.80	** < 0.01	1
2014	178	138	0.56	5.06	* < 0.05	1
2015	417	233	0.64	52.09	** < 0.01	1
2016	2,492	1,589	0.61	199.81	** < 0.01	1
2017	538	403	0.57	19.37	** < 0.01	1
2018	281	159	0.64	33.83	** < 0.01	1
2019	958	509	0.65	137.42	** < 0.01	1
2020	1,411	860	0.62	133.69	** < 0.01	1
2021	622	353	0.64	74.22	** < 0.01	1
總 和	22,227	13,169	0.63	2,317.98	** < 0.01	1
年別性比				437.02	** < 0.01	11

* : 5% ; ** : 1%

表 3 鬼頭刀體長別性比卡方檢定(χ^2)

尾叉長(cm)	雌 魚	雄 魚	性比(%)	χ^2	<i>p</i>	自由度
< 40	20	71	0.78	28.58	** < 0.01	1
40-45	34	127	0.79	53.72	** < 0.01	1
45-50	144	745	0.84	406.3	** < 0.01	1
50-55	371	1,790	0.83	931.77	** < 0.01	1
55-60	681	2,443	0.78	993.80	** < 0.01	1
60-65	990	2,313	0.70	529.92	** < 0.01	1
65-70	1,185	2,258	0.66	334.40	** < 0.01	1
70-75	1,569	2,480	0.61	204.97	** < 0.01	1
75-80	1,458	2,001	0.58	85.24	** < 0.01	1
80-85	1,293	1,670	0.56	47.97	** < 0.01	1
85-90	1,154	1,608	0.58	74.63	** < 0.01	1
90-95	1,052	1,406	0.57	50.98	** < 0.01	1
95-100	1,095	1,225	0.53	7.28	* < 0.05	1
100-105	794	794	0.50	0	1	1
105-110	437	407	0.48	1.07	0.30	1
110-115	201	126	0.39	17.20	** < 0.01	1
115-120	103	76	0.42	4.07	* < 0.05	1
120-125	51	33	0.39	3.86	* < 0.05	1
125-130	29	12	0.29	7.05	** < 0.01	1
130-135	17	8	0.32	3.24	0.072	1
135-140	4	2	0.33	0.67	0.414	1
140-145	3	0	0	3.00	0.083	1
145-150	1	0	0	1.00	0.317	1
150-155	3	0	0	3.00	0.083	1
總 和	12,689	21,595	0.63	2,313.5	** < 0.01	1
體長別性比				1,587.3	** < 0.01	23

* : 5% ; ** : 1%

為雄魚的數量較多，但僅在體長 110–115 cm、115–120 cm、120–125 cm 和 125–130 cm 的組別中檢定結果顯示雌雄性比有顯著差異 ($p < 0.05$) (表 3)，當體長在 140 cm 以上時，全部為雄魚；體長在 100 cm 以下時以雌魚數量為多數，各組距檢定結果顯示雌雄性比有顯著差異 ($p < 0.05$)。

(二) 性成熟

1. 卵細胞生成 (oogenesis)

利用組織學及解剖學觀察卵細胞發育過程中之不同型態，依其特徵將卵細胞分為六個時期。

(1) 染色質核仁卵細胞 (chromatin-nucleolar oocytes, CN) (圖 2A)：

由卵母細胞 (primitive oogonia, POG) 位於卵巢皺褶層 (ovigerous fold) 之基質 (stroma) 中開始發育而成，具有較大的細胞核與環繞著細胞核之細胞質薄層，核仁散布於細胞核中清楚可見，細胞質為強嗜鹼性，被蘇木精濃染成深紫色。卵徑大小為 29–93 μm 。

(2) 周邊核仁卵細胞 (perinucleolar oocytes, PN) (圖 2B)：

卵細胞體積逐漸增大，可分為早期周邊核仁卵細胞與晚期周邊核仁卵細胞，細胞質在蘇木精濃染下仍呈深紫色。早期卵細胞較小為 52–113 μm ，具大型細胞核且周邊有少許核仁；晚期卵細胞較大約為 92–171 μm ，細胞核亦加大且周邊有多個核仁出現，隨著卵細胞體積增大，細胞核相對細胞質比例 (nucleus-to-cytoplasm ratio) 明顯降低。

(3) 卵黃生成前卵細胞 (previtellogenic

oocytes, PV) (圖 2C)：

此階段之細胞卵黃生成作用開始，細胞質中出現小囊泡，經對比染色呈空胞狀且數量與大小逐漸增加，油球數量逐漸增加將會佔滿細胞質內部或於卵細胞中間形成不連續區間，在細胞質內側形成油球環。細胞核呈卵圓形且在其周圍散布少許核仁，卵細胞透明層外之輻射帶 (zona radiata) 清晰可見，卵細胞呈淡藍色，卵細胞大小為 150–384 μm 。

(4) 卵黃生成卵細胞 (vitellogenic oocytes, VT) (圖 2D)：

卵細胞中卵黃顆粒開始出現，卵細胞體積急速增加，卵黃顆粒堆積成卵黃球。卵細胞可進一步區分為兩期：初期卵黃球期 (early yolked stage, EYS)，卵黃球之大小與數量急速增加，散布在整個細胞質且包圍細胞核，此時期細胞核仍呈不規則狀，卵細胞大小為 357–630 μm ；後期卵黃球期 (advanced yolked stage, AYS) 卵黃球大小與數量達最高，細胞質為卵黃球所佔滿，呈強嗜酸性被伊紅染成鮮紅色，細胞核仍為不規則狀，向放射層移動，核仁消失，放射層變薄，卵細胞大小為 479–806 μm 。

(5) 移動核卵細胞 (migratory nucleus oocyte, MN) (圖 2E)：

此階段細胞內所有的油滴 (lipid droplet, ld) 將融合成單一大油球 (oil droplet, od)，細胞核內由中央位置逐漸往動物極 (animal pole) 方向移動，到達後核膜崩解，染色後呈紫紅色 (動物極：精孔 (micropyle) 位置，精子進入之處)，卵細胞大小為 600–1,133 μm 。

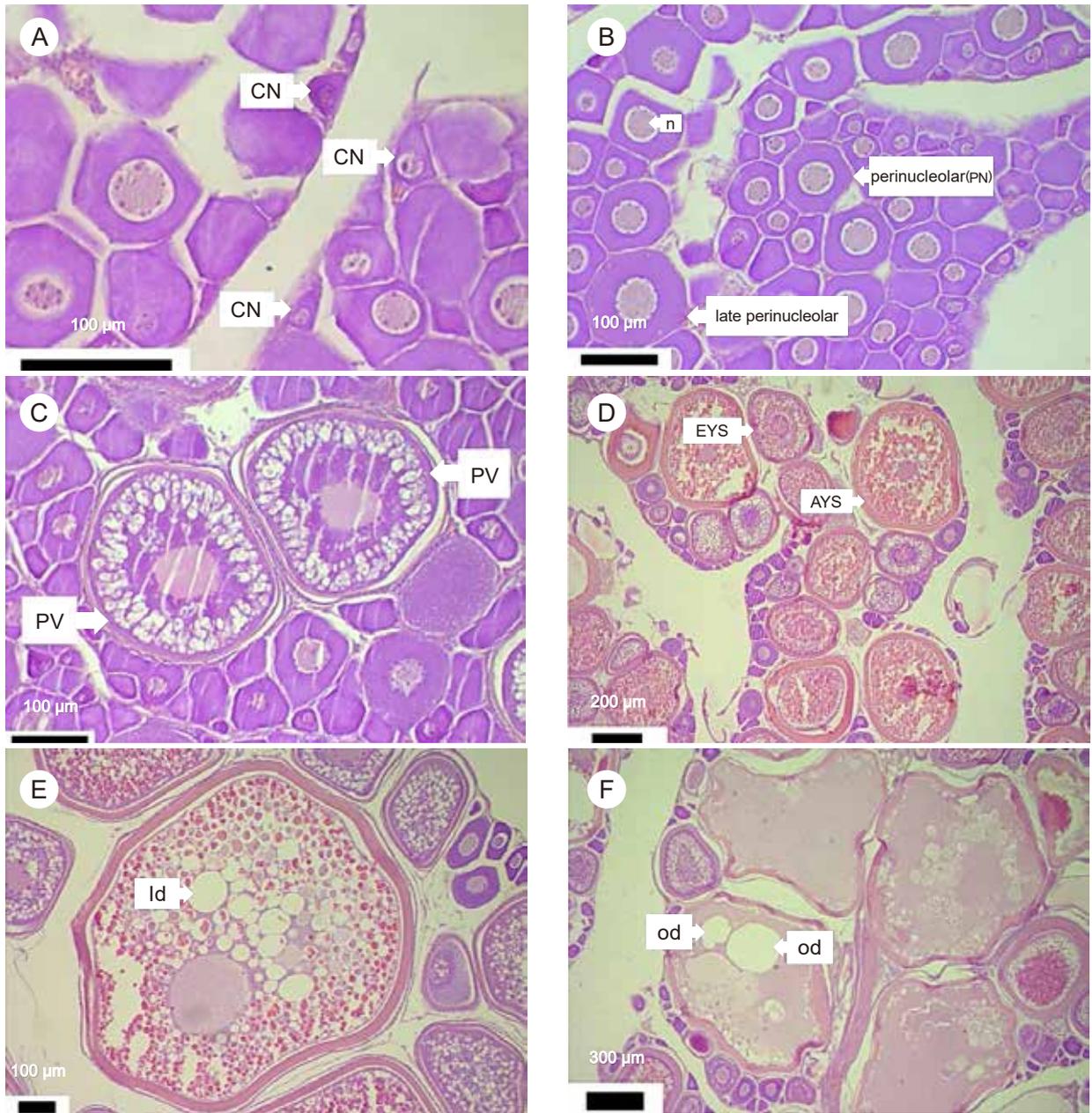


圖 2 各階段卵細胞發育

A：染色質核仁卵細胞(CN)；B：周邊核仁卵細胞(PN)(n=細胞核)；C：卵黃生成前卵細胞(PV)；D：卵黃生成卵細胞(VT)、初期卵黃球期(EYS)、後期卵黃球期(AYS)；E：移動核卵細胞(ld=油滴)；F：水卵(od=油球)

(6) 水卵 (hydrated oocytes, HY) (圖 2F)：

當卵細胞完全發育後，卵黃發生就會停止，最後經歷吸水作用和適當賀爾蒙刺激後排卵。在此過程中卵細胞稱為水卵又分早期

和晚期水卵細胞。早期水卵細胞：卵黃球結合形成卵黃塊 (yolk plate)，油滴亦融合成大油球。晚期水卵細胞：由於水合作用，卵黃塊完全聚合形成卵黃團 (yolk mass)，此

時卵細胞吸水膨脹約一倍大。水卵已經完全成熟即將排出，卵細胞輻射層變成絨毛膜。在切片組織下卵細胞呈不規則或皺縮狀，卵細胞大小達 743 – 1583 μm 。

2. 卵細胞退化期

季節性產卵的雌魚於生殖季節中，卵巢內成熟的卵細胞會因生殖季節的結束或雌魚面臨生殖活動所需消耗的能量不足以及環境劇烈變動而有退化的情形 (Grande et al., 2012)，這些剩餘的成熟卵細胞會停止發育並被卵巢吸收。退化細胞的出現也可以用來判斷此魚為未成熟或是已達性成熟但非生殖活躍期的個體。以下將卵細胞退化過程分為二階段：(1) α 期退化細胞 (alpha stage atresia)：卵細胞在此時期因卵黃生成作用停止，卵黃球與油滴因發生在吸收作用而成溶解狀，核仁消失，卵細胞不規則狀。(2) β 期退化細胞 (beta stage atresia)：此階段因卵細胞的再吸收作用完全，黃球與油滴完全消失，因此細胞體積萎縮得更小，且細胞內會出現許多空泡 (intracellular vacuoles)，形成多個空腔結構。

3. 精子生成 (spermatogenesis)

觀察精巢組織切片，依其特徵將精巢內生殖細胞分為 4 個時期：(1) 精原細胞 (spermatogonia, SG) (圖 3A)：由原始生殖細胞經過有絲分裂而形成，為所有發育階段之精細胞中體積最大者，除具有較大的細胞核，並有明顯的核仁，精原細胞經過多次有絲分裂數量增加，呈嗜鹼性可被染為藍紫色。(2) 精母細胞 (spermatocytes, SC) (圖 3A)：由精原細胞再次有絲分裂形成，於小

葉周邊的包囊內 (cysts) 群聚出現，染色後顏色濃淡參雜。(3) 精細胞 (spermatids, ST) (圖 3B)：由精母細胞經兩次減數分裂而形成精細胞，其大小比精母細胞還小，但仍以群體狀出現。此時細胞已穿越包囊出現在葉腔中 (lumen)，體積明顯減小許多。細胞呈強嗜鹼性，染色後呈深藍色。(4) 精子 (spermatozoa, SZ) (圖 3B)：由精細胞經過變態後形成構造複雜的精子，為發育過程中直徑最小者，呈強嗜鹼性被染為一團灰藍色。

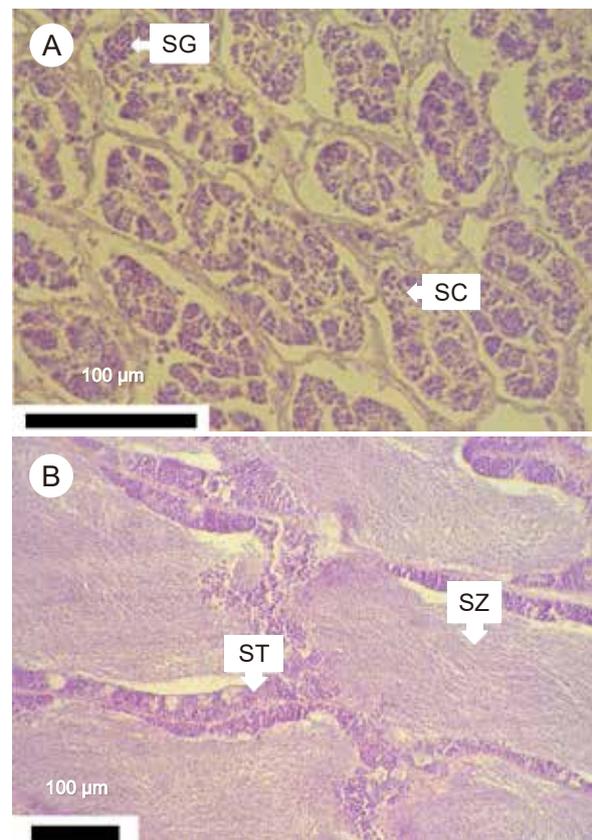


圖 3 各階段精細胞發育

A：精原細胞(SG)、精母細胞(SC)；B：精細胞(ST)、精子(SZ)

4. 生殖腺成熟階段

(1) 卵巢：

依據組織切片觀察卵巢中最成熟卵細胞



之發育、退化情形及卵徑變化並結合外部型態，將卵巢成熟過程分為六個階段（表 4）。

A. 未成熟期 (immature stage) (圖 4A)：

本期卵巢為結實富彈性，外觀為暗紅或暗橘及亮橘色，呈流線型平滑狀。縱切卵巢僅可見微小的裂縫狀中央空腔及基質，無法直接觀察到卵粒。此期之卵細胞包括卵原母細胞、染色質核仁卵細胞 (chromatin nucleus oocyte) 及周邊核仁卵細胞 (perinucleolus oocyte)，沒有出現退化細胞 (atretic oocyte)。由組織切片觀察，卵細胞被蘇木精染成深藍色。GSI 為 0.16–0.66；MAGO 卵巢重為 2.64–9.98 g；MAGO 卵徑大小為 78–153 μm 。

B. 發育期 (developing stage) (圖 4B)：

卵巢為結實或輕微鬆軟之流線狀，較前一期增大許多，外觀為橘色偏些許黃色，呈平滑狀。縱切卵巢明顯可見裂縫狀中央空腔及基質，仍無法觀察到卵粒。此期較少見卵原母細胞，主要為卵黃生成前卵細胞及部分些許染色質核仁卵細胞和周邊核仁卵細胞組成。偶爾發現退化細胞存在。GSI 為 0.10–2.13；卵巢重為 9.17–40.40 g；MAGO 卵徑大小為 271–359 μm 。

C. 成熟期 (maturing stage) (圖 4C)：

卵巢較為結實膨大，外觀為膚色近黃或橘色，表面有血管化 (vascularization) 現象，不若前兩期平滑。縱切卵巢明顯可見卵巢皺褶層及基質，目視可觀察到微小卵粒。此階段為卵黃生成開始，卵巢內主要為卵黃卵細胞 (VT) 及少許卵黃生成前卵細胞及周邊核仁卵細胞。偶爾可發現退化細胞。卵黃顆粒被伊紅染成紅色。GSI 為 0.23–5.2；卵

巢重為 43.42–160.49 g；MAGO 卵徑大小為 473–644 μm 。

D. 產卵期 (spawning stage) (圖 4D)：

卵巢更為結實膨大，外觀為橘黃或略帶淡紅色，表面明顯有血管化現象及部分突起，外膜呈現半透明狀。縱切卵巢明顯可見攜卵摺層上卵黃卵粒。發展至完全成熟期 (ripe stage)，卵巢體積膨脹至最大，此時外膜極薄可直視內部卵粒，且容易破裂流出水卵。此期卵細胞發育進入最後階段，卵細胞主要為各時期卵黃卵細胞、水卵及部分周邊核仁卵細胞和少量的排卵後濾泡。GSI 為 3.4–12.3；卵巢重為 47.63–852.96 g；MAGO 卵徑大小為 716–975 μm 。

E. 產完卵期 (spawned stage) (圖 4E)：

本期卵巢體積變化較大。產卵後卵巢體積減小且鬆軟，外觀為暗膚色且有部分充血現象 (bloodshot)，外膜轉為厚硬。縱切卵巢可見攜卵摺層鬆散，可用眼睛觀察到卵黃卵細胞與部分未排出之水卵。組織切片可觀察到此期有大量排卵後濾泡細胞存在。此外此期可發現較多前卵黃卵細胞，顯示多次產卵魚種於生殖季節會有新卵黃卵細胞之補充。GSI 為 0.5–6.8；卵巢重為 22.97–720.48 g；MAGO 卵徑大小為 428–757 μm 。

F. 休止期 (rest stage) (圖 4F)：

生殖腺彈性變差，剖面切開裏頭組織鬆散。此階段可以觀察到大量 α 退化細胞及 β 退化細胞，由於卵黃生成作用停止，因此沒有卵黃生成卵細胞階段以上的細胞出現。GSI 為 0.15–2.05；卵巢重為 9.98–96.51 g；MAGO 卵徑大小為 59–404 μm 。

表 4 鬼頭刀卵巢各發育成熟階段之表格(主要參考：Alejo-Plata et al., 2011)

階段	成熟度分類	宏 觀 描 述	微 觀 描 述	GSI
I	未成熟期 (immature)	外觀呈亮橘、暗橘、或暗紅色。卵粒及血管不明顯，不易觀察。	主要為多且密集的 chromatin-nucleolar oocytes (CN)、perinucleolar oocytes (PN) 和 early perinucleolar oocytes 組成。卵粒直徑均小於 0.2 mm。	0.16-0.66 0.47±0.20
II	發育期 (developing)	外觀呈橘色、卵巢較上一期結實。肉眼可看到微小卵粒及較細的血管。	主要為 previtellogenic oocytes (PV) (0.2-0.4 mm) 組成及些許數量的 perinucleolar oocytes (PN)、late perinucleolar oocytes。有時會出現少量的退化細胞。	0.10-2.13 0.58±0.48
III	成熟期 (mature)	外觀呈亮黃色(為主)或橘色，目視即可看到大卵粒，血管也較發育期粗。	以 vitellogenic oocytes (early yolked stage and advanced yolked stage，其直徑介於 0.4-1.0 mm) 為主，尚還有一些 perinucleolar oocytes (PN) 和 previtellogenic oocytes (PV)。亦有出現少許的退化細胞。	0.23-5.23 1.28±1.23
IV	產卵期 (spawning)	外觀為橙色或黃色，從卵巢壁即可見水卵或其他大型卵粒。卵巢表面有大血管。	以 migratory nucleus oocytes (MN) (1.0-1.2 mm)、hydrated oocytes (HY) (>1.3 mm) 為主，尚還有 vitellogenic oocytes (VT) 及極少量的 post-ovulatory follicles (POF)、perinucleolar oocytes (PN) 和 previtellogenic oocytes (PV) 出現。	3.4-12.3 4.65±2.71
V	產完卵期 (spawned)	外觀呈暗紅色且較無光澤，卵巢較 II 至 IV 期鬆弛。目視可見的卵粒數量也較 III、IV 期少。	大量出現 post-ovulatory follicles (POF) 及殘存少量 hydrated oocytes (HY) 和 vitellogenic oocytes (VT)。另外 previtellogenic oocytes (PV) 和 perinucleolar oocytes (PN) 則漸漸增加。退化細胞數量明顯較 II、III 多。	0.5-6.8 3.32±1.67
VI	休止期 (rest)	卵巢完全地鬆弛，體積變小且表面尚有細微的血管。	以 perinucleolar oocytes (PN) 或 chromatin-nucleolar oocytes (CN) 為主。有大量的退化細胞及一定數量的 previtellogenic oocytes (PV)。	0.15-2.05 1.01±0.53

(2) 精巢：

根據精巢組織切片，觀察精巢內精子生成過程及精子相對數量，將精巢成熟過程分為五個階段。

A. 未成熟期 (immature stage) (圖 5A)：

生殖腺細長且體積甚小，外觀透明顏色深紅帶橘色，有時無法以生殖腺外觀判斷性別，需透過組織切片之協助。此階段可以觀察到精原細胞存在於許多圓形小葉中。GSI

為 0.09—0.30；精巢重為 2.97—18.73 g。

B. 發育期 (developing stage) (圖 5B)：

生殖腺體積變大，顏色灰白。此階段可由組織切片觀察到小葉開始變化，葉狀結構出現，葉腔生成，精子生成作用開始，小葉葉壁有許多包囊，內含精原細胞、精母細胞、精細胞及少數精子，但精子尚未出現在葉腔及輸精管。GSI 為 0.10—0.68；精巢重為 1.77—57.23 g。

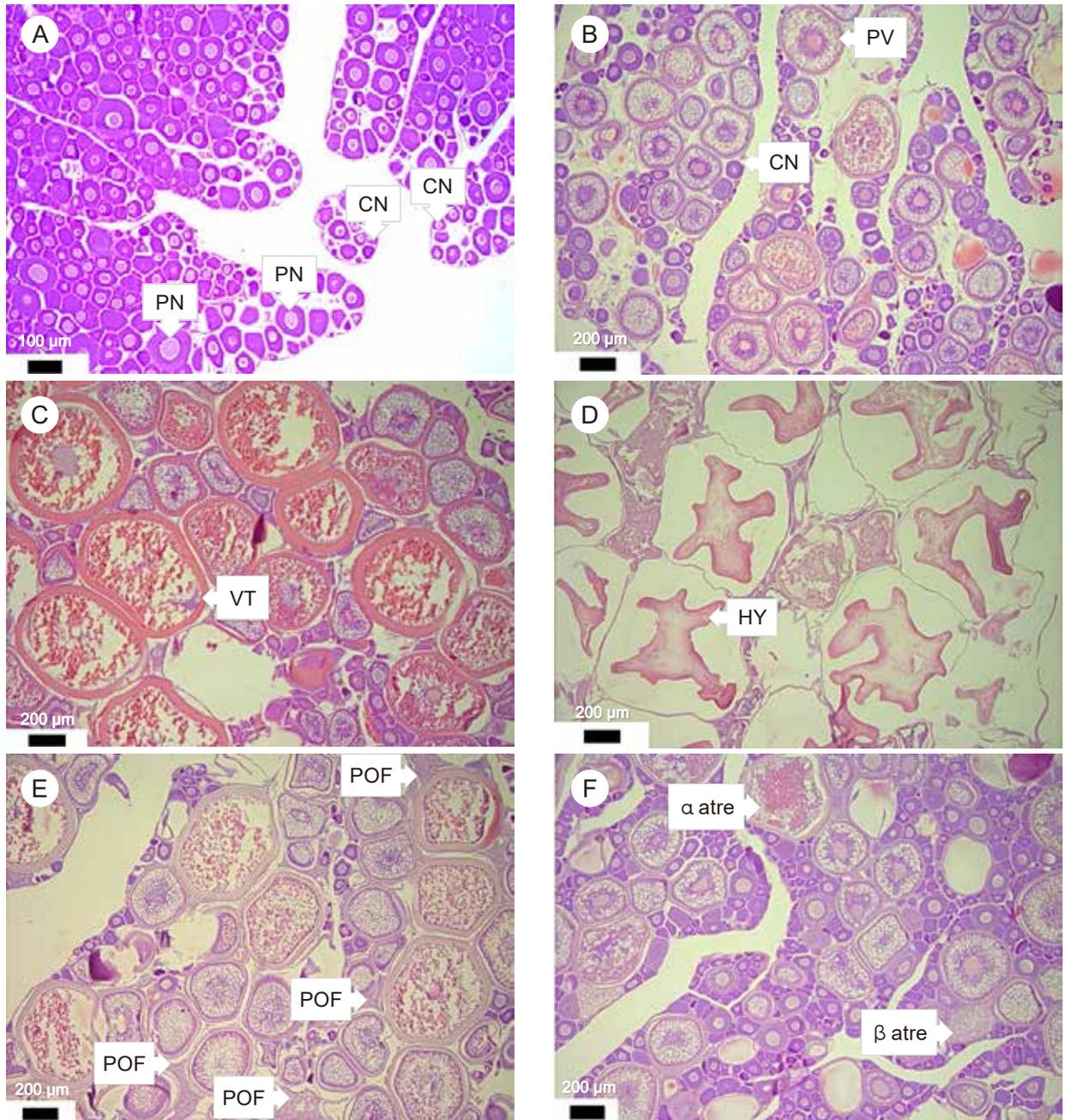


圖 4 生殖腺各成熟階段之組織切片圖

A(未成熟期)：由染色質核仁卵細胞和周邊核仁卵細胞構成；B(發育期)：卵黃生成前卵細胞大量出現；C(成熟期)：以各期卵黃生成細胞為主；D(產卵期)：大量的水卵以及移動核卵細胞；E(產完卵期)：可發現排卵後濾泡；F(休止期)：大量的退化細胞；CN = 染色質核仁卵細胞；PN = 周邊核仁卵細胞；PV = 卵黃生成前卵細胞；VT = 卵黃生成卵細胞；HY = 水卵；POF = 排卵後濾泡； α atre = α 退化細胞； β atre = β 退化細胞

C. 成熟期 (mature stage) (圖 5C)：
生殖腺明顯膨脹飽滿，顏色乳白。葉狀結構變大，葉壁組織變薄，包囊破裂，葉腔

充滿精細胞及精子，部分游入輸精管，生殖上皮結構呈連續狀 (continue germinal epithelium)。GSI 為 0.18—1.07；精巢重為

7.39–76.24 g。

D. 完熟期 (ripe stage) (圖 5D)：

生殖腺體積膨脹至最大，充滿雄魚體腔，外觀有裂片顏色乳白，切開可輕易擠壓出乳白色精液。此時精子布滿葉腔與輸精管，生殖上皮結構呈不連續狀 (discontinuous germinal epithelium)。GSI 為 0.42–1.20；

精巢重為 7.01–96.34 g。

E. 休止期 (resting stage) (圖 5E)：

生殖腺不飽滿，切開後組織內鬆軟無彈性。葉腔和輸精管內有殘留的精細胞和精子，但數量減少，包囊出現，內有精原細胞、精母細胞，小葉形狀不規則。GSI 為 0.02–1.06；精巢重為 1–109.25 g。

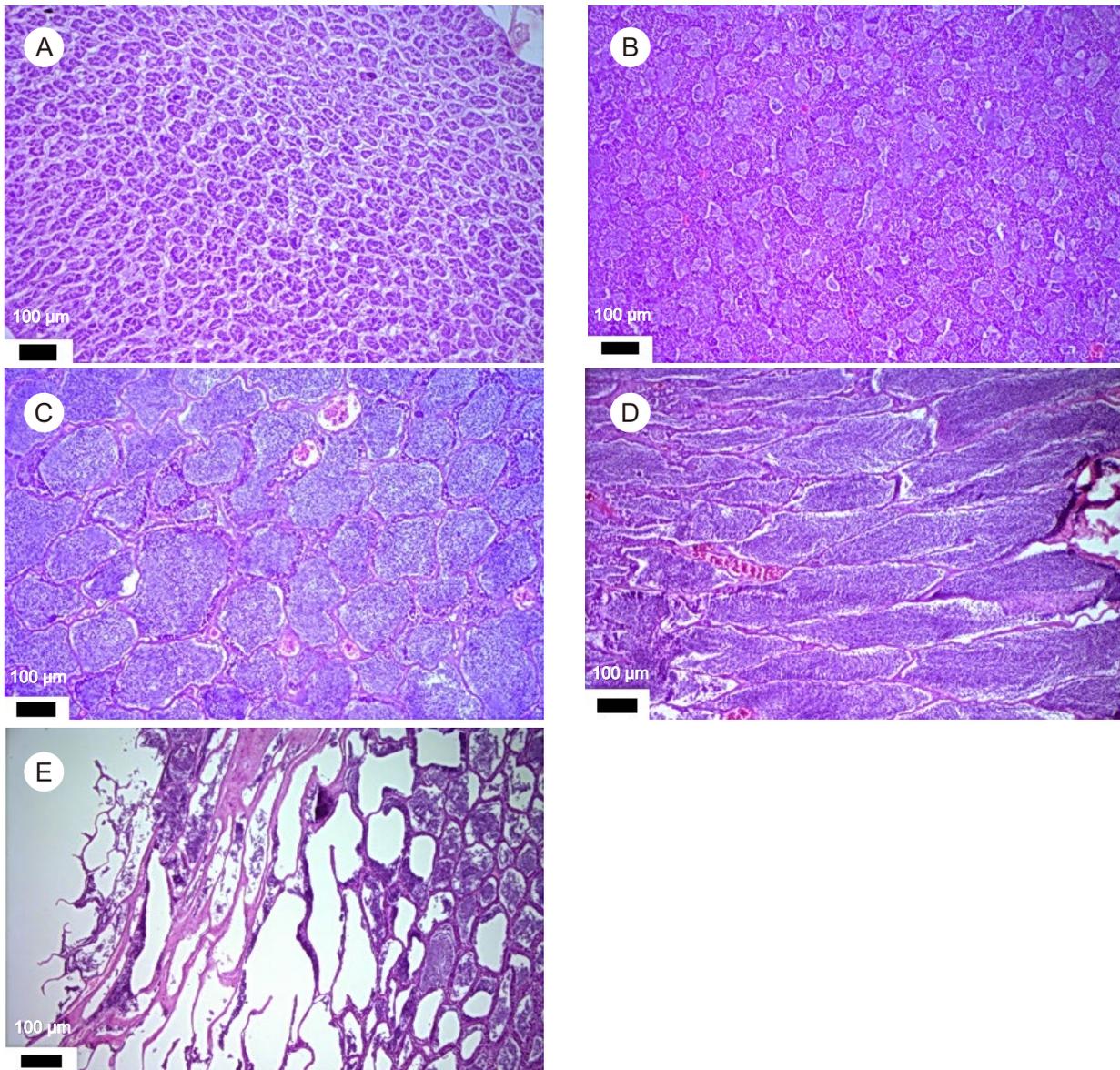


圖 5 精巢各成熟階段之組織切片圖

A(未成熟期)：僅有精原細胞；B(發育期)：精母細胞和精細胞大量出現；C(成熟期)：葉腔與輸精管開始出現精子；D(完熟期)：葉腔與輸精管充滿精子；E(休止期)：些許殘留精子



5. 產卵型式之判斷

由組織切片觀察得知，鬼頭刀卵巢中卵細胞發育是不同步的，不同階段的卵細胞同時存在於卵巢中，在最成熟階段卵巢之卵徑頻度分布圖觀察，發現有兩個離峰存在，最成熟的那群卵細胞明顯被區隔出來，顯示在生殖期卵巢內的卵細胞會持續發育成熟，各階段的卵細胞同時出現並沒有主要的一群，

屬於非同步成熟產卵時期會多次排卵。另外透過各期卵細胞卵徑分布圖觀察（圖 6），第一級發育卵細胞（周邊核仁卵細胞及染色質核仁卵細胞）和第二級發育卵細胞（卵黃生成前卵細胞以上的卵細胞）並沒有任何明顯間隔，也發現連續性的卵徑分布存在於每個階期，這是年孕卵數不固定魚種的特徵之一。

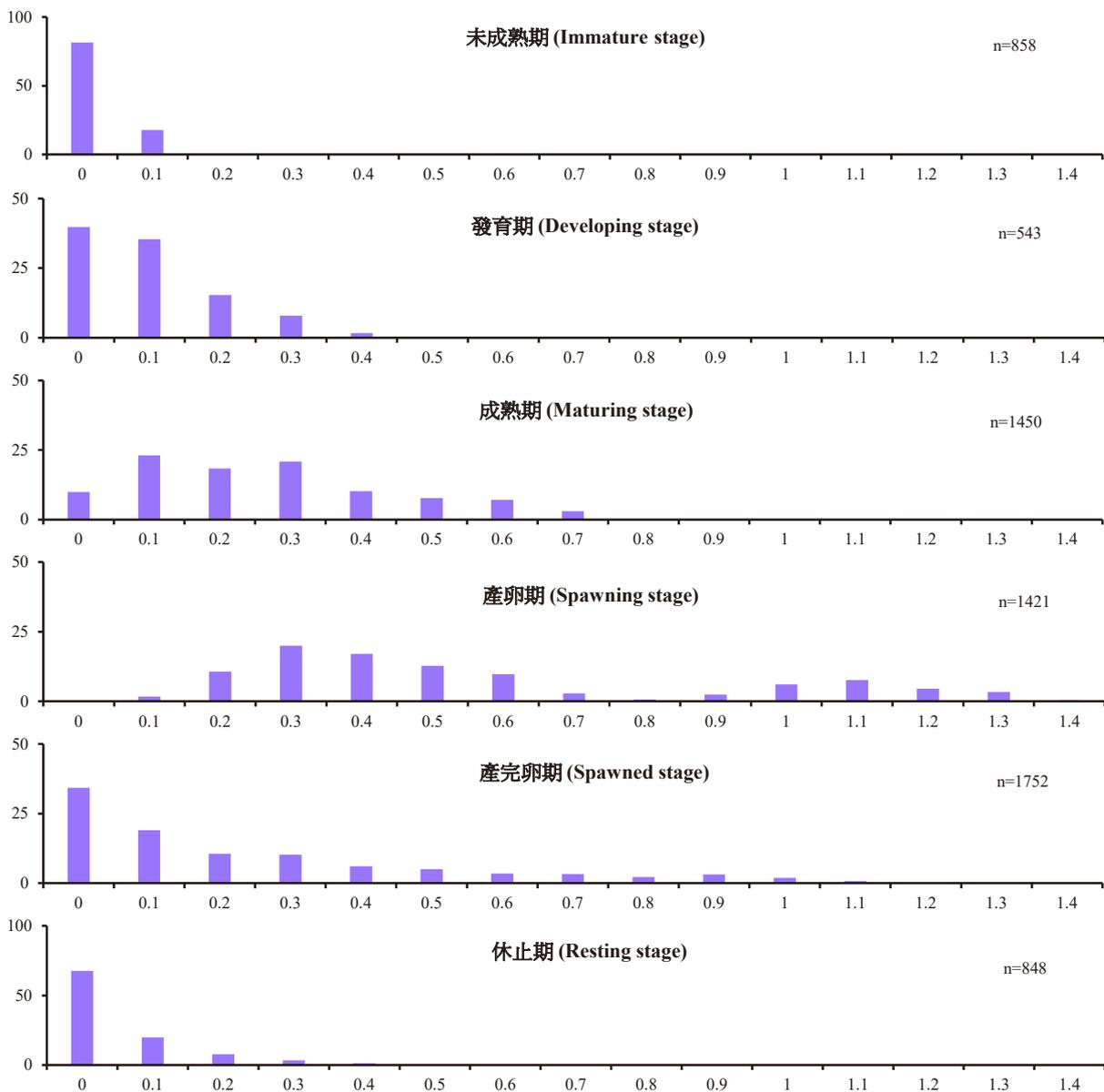


圖 6 生殖腺各成熟階段之卵徑頻度分布圖

(三) 生殖季節

1. 生殖腺成熟度指數 (GSI) 月別變化

將兩個採樣地區的雌魚樣本合併分析後所得到之平均 GSI 值月別變化如圖 7，平均月別 GSI 值最低和最高分別為 12 月和 4 月，範圍從 2.24 到 4.48。有兩個高蜂值在 4 月和 7 月 (GSI = 4.36)。從 2 月 (GSI = 2.96) 開始上升至 4 月最高峰 (GSI = 4.48)，4 月過後開始下降至 6 月 (GSI = 3.72)，之後為第二個高峰期 7 月 (GSI = 4.36)，後續則緩降至最低值 12 月 (GSI = 2.24)。

雄魚平均 GSI 變化趨勢如圖 7 所示，介於 0.4-0.6，變化範圍較雌魚小，平均月別 GSI 最低和最高分別在 12 月和 4 月，數值分別為 0.40 和 0.62。雄性月別 GSI 從 2 月 (GSI = 0.46) 開始漸漸上升到最高點 4 月 (GSI = 0.62)，之後緩降至 12 月最低點。

2. 平均卵徑之月別變化

卵巢內相對最成熟卵細胞的平均卵徑與生殖腺成熟指數兩者呈對數迴歸關係，關係式如下：

$$y = 0.2348 \ln(\text{GSI}) + 0.3728, r^2 = 0.6135$$

平均卵徑會隨著 GSI 增加而變大，因此可以推測兩者的月變化趨勢相似。由平均卵徑的月變化趨勢可以發現 (圖 8)，平均值從 1 月的 492.3 μm ，上升至 4 月達到高峰值 758.5 μm ，5 月開始下降至 8 月的 504.6 μm ，9 月和 10 月均回升至 636.7 μm 和 604.8 μm ，11 月又降至全年最低點 442.4 μm ，12 月緩緩回升至 534.4 μm 。透過觀察平均卵徑之月別變化與生殖腺成熟階段之月別變化圖之間的關係，可看出在平均卵徑之月別

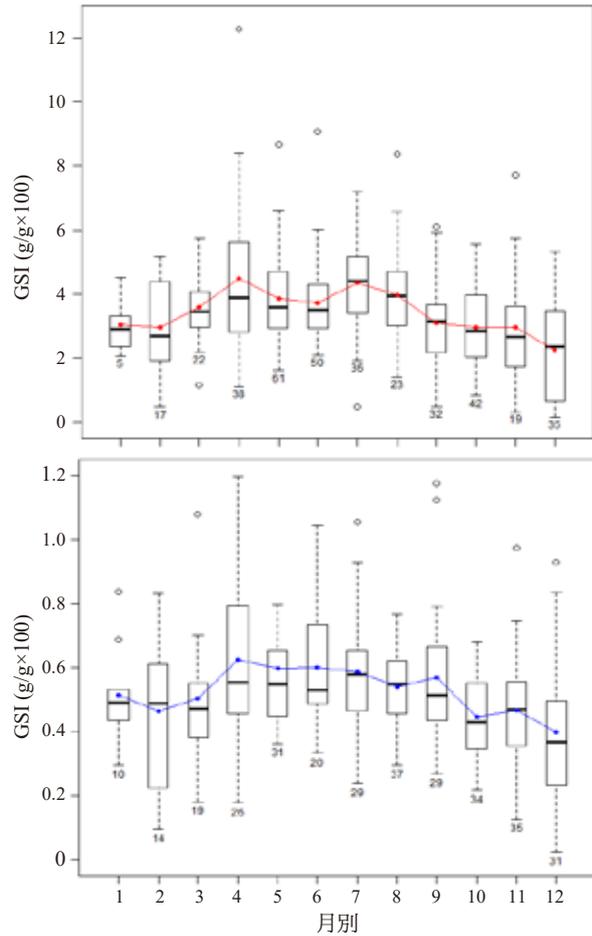


圖 7 生殖腺指數(GSI)月別變化(上圖：雌性；下圖：雄性)，盒鬚圖下方數字為該月份樣本數，紅、藍色折線圖為該月份樣本之平均值

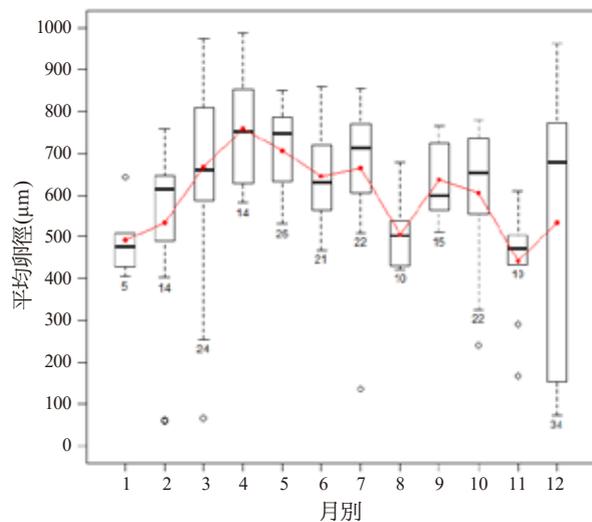


圖 8 卵徑月別變化。盒鬚圖下方數字為該月份樣本數，紅折線圖為該月份樣本之平均值



變化值較低或下降的月份，能發現較高比例的未成熟期、發育期及休止期。此外，藉由邏輯曲線和最大概似法估計分析得到，當雌魚平均卵徑達 389 μm 時，有 50% 的機率雌魚處於生殖活躍期，而平均卵徑達 463 μm 時，有 95% 的機率雌魚處於生殖活躍期。

3. 生殖腺成熟階段月別變化

各月別間卵巢的成熟階段比例如圖 9 所示，未成熟期之樣本出現在 2 月 (12.5%)、7 月 (3%) 及 12 月 (20%)，以 12 月的比例較高，其餘月份均未出現未成熟期的樣本。發育期則出現在 9 月 (7%)、10 月 (3%) 和 12 月 (6%)，以 9 月的比例較高。成熟期的樣本僅 3 個月份未出現 (1、4、11 月)，其中以 7 月 (29%) 的比例最高。產卵期從 2

–12 月均有出現，除了 1 月沒有以外。其中以 4 月 (25%) 比例最高，6 月 (2.1%) 比例最低。產完卵期全年均有出現，除了 10 月 (33%)，各月比例均大於 50%。休止期部分，僅 4 個月份沒出現 (2、4、5、7 月)，月別最低值出現在 6 月 (6.5%)。

各月間的精巢成熟階段組成比例結果如圖 9 所示，未成熟期出現在 1 月 (11%) 及 2 月 (14%)。發育期除了 1、4、8 及 10 月以外，其餘月份都有出現。成熟期全年皆有出現，以 3 及 6 月最高，比例均為 78%。除了 6 月以外，其餘月份均有出現完熟期，最高值出現在 4 月 (36%)。休止期除了 3 月以外，各月份都有出現，而 10、11、12 月則有較高的比例。

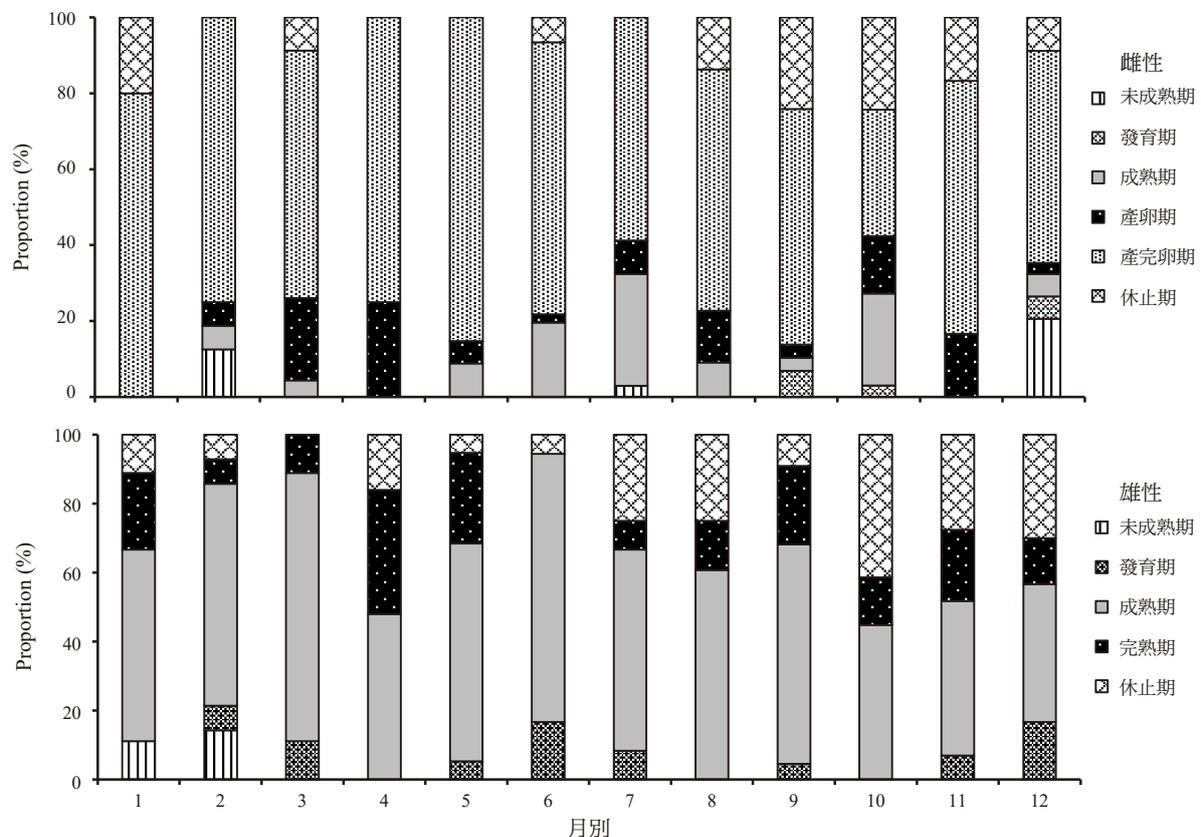


圖 9 生殖腺成熟階段月別變動

4. 肝重指數月別變化

在肝重指數方面，雌魚最高點在 8 月，數值為 1.88，而整年的肝重指數數值變動介於 1-2。雄魚方面則沒有太大的起伏，僅在 2 月 (HIS = 0.83) 有稍稍下降 (圖 10)。

5. 肥滿度月別變化

在肥滿度方面，雌雄魚變動均不大，兩者數值變動均介於 0.7-0.9，並且兩性別的肥滿度之月別變動趨勢頗為一致 (圖 11)。

6. 生殖季節之判斷

根據 GSI 月別變化、生殖腺成熟階段

月變化、平均卵徑月變化之結果，3-7 月的 GSI 值趨勢相對於其他月份是較高的，平均卵徑月別變動同樣也發現 3-7 月相對高於其他月份。最後根據生殖腺成熟階段月變化之結果，各月份均有產過卵，且數值都大於 50% 以上；在產卵期方面，除了 1 月未出現以外，其他月份均有；在休止期方面，3-7 月期間的比例相對也較少。綜合上述結果推斷，鬼頭刀為終年產卵，高峰期為 3-7 月，而東部海域是鬼頭刀產卵場之一。

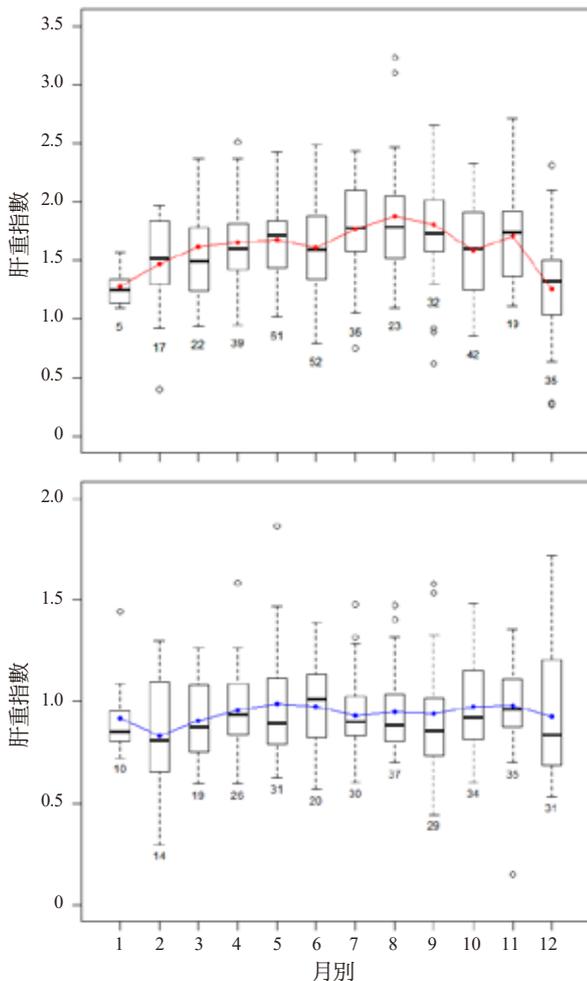


圖 10 肝重指數月別變動(上圖：雌性；下圖：雄性)。盒鬚圖下方數字為該月份樣本數，紅、藍色折線圖為該月份樣本之平均值

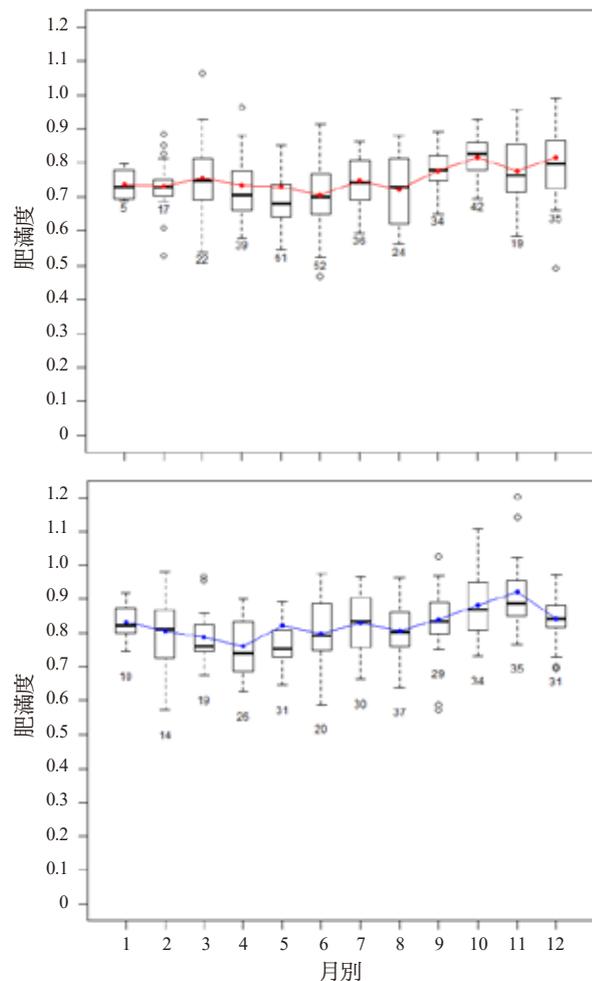


圖 11 肥滿度月別變動(上圖：雌性；下圖：雄性)。盒鬚圖下方數字為該月份樣本數，紅、藍色折線圖為該月份樣本之平均值



(四) 性成熟體長

本研究以組織切片的結果來判定鬼頭刀是否達到性成熟，並以邏輯曲線求得雌雄性成熟比率 (P) 與體長 (FL) 關係式，結果如下 (圖 12)：

$$\text{雌魚 (n = 312)} \quad \hat{P} = \frac{e^{-11.45+0.22FL}}{1+e^{-11.45+0.22FL}}$$

$$\text{雄魚 (n = 265)} \quad \hat{P} = \frac{e^{-15.11+0.27FL}}{1+e^{-15.11+0.27FL}}$$

當雌魚體長達 52.0 cm 時，有 50% 的機率個體達成性成熟，而當體長達 65.4 cm 時，有 95% 的機率個體達成性成熟；雄魚

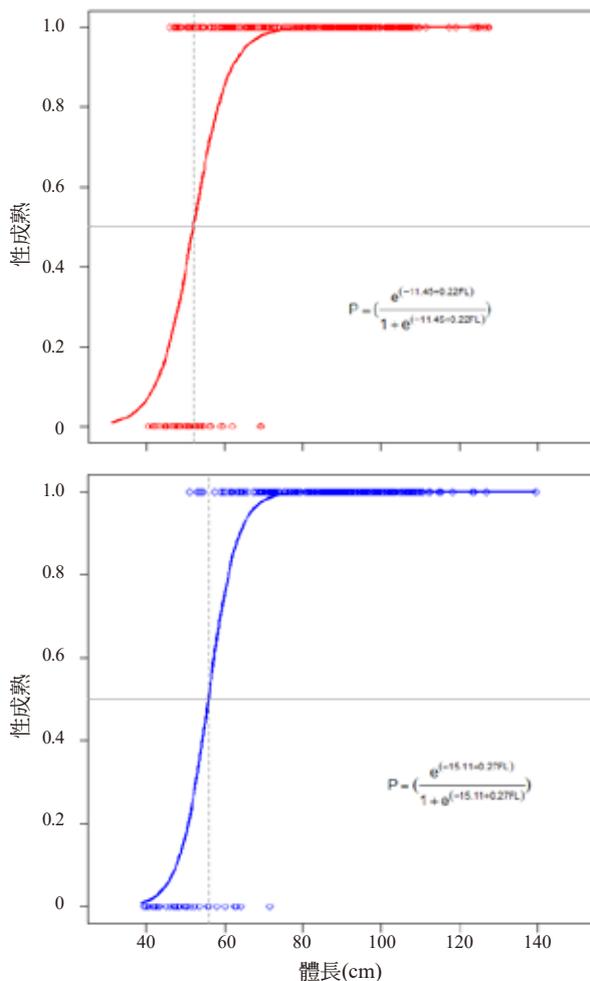


圖 12 鬼頭刀 50% 性成熟體長。上圖雌性： $L_{50} = 51.99$ cm， $L_{95} = 65.36$ cm；下圖雄性： $L_{50} = 55.79$ cm， $L_{95} = 66.66$ cm

體長達 55.8 cm 時，有 50% 的機率個體達性成熟，而當體長達 66.66 cm 時，有 95% 的機率個體達性成熟。另外本研究也透過組織切片觀察，得到採集樣本中雌性鬼頭刀最小性成熟個體體長為 46.0 cm，雄性鬼頭刀最小性成熟個體體長為 47.2 cm。

(五) 產卵頻率

估計雌魚產卵間隔主要以產卵後濾泡是否出現為推估基準，但產卵後濾泡會隨著時間而退化，依其退化程度分為三期，分別描述其特徵如下 (Hunter et al., 1986)：

1. 初期產卵後濾泡 (圖 13A)

剛排卵後濾泡細胞沒有明顯退化特徵，外層之莢膜細胞層為細絲形狀呈現不規則環狀，內層之顆粒細胞層存在明顯的細胞核，排列較規則，但仍呈現不規則狀。

2. 中期產卵後濾泡 (圖 13B)

排卵後經一段時間，濾泡細胞有明顯退化特徵，外層之莢膜細胞層變得較厚，內層之顆粒細胞層細胞核凝聚，濾泡細胞皺縮變得較小，其不規則狀不若前期。

3. 晚期產卵後濾泡 (圖 13C)

此時濾泡細胞退化吸收進入最後階段，內層之顆粒細胞層吸收殆盡，只有少許存在於外層之莢膜細胞層。濾泡細胞皺縮變得很小且狹長。藉由觀察每尾雌魚的卵巢組織切片，記錄產卵濾泡的有無來推算產卵間隔。以雌魚的總數計算的產卵比例為 0.64，即為每 1.55 天排卵一次；若以總數計算生殖季節的產卵比例為 0.71，即 1.4 天排卵一次。以達性成熟階段之雌魚的總數計算之產卵比例為 0.68，即每 1.48 天排卵一次；以

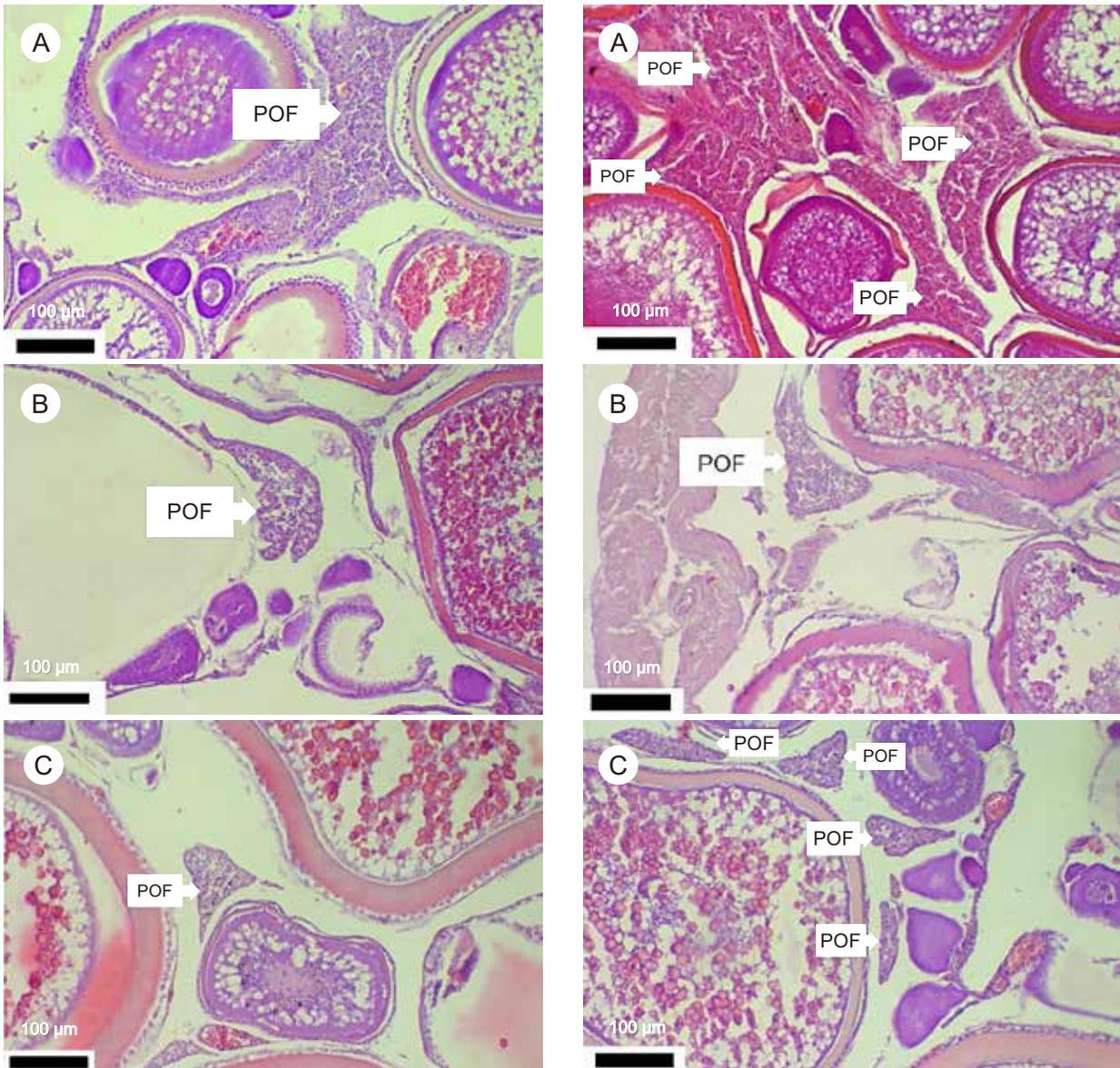


圖 13 鬼頭刀產卵後濾泡(postovulatory follicle, POF)退化階段：早期(A)；中期(B)；晚期(C)

達性成熟階段之雌魚的總數計算生殖季節的產卵比例為 0.72，即每 1.39 天排卵一次。以處於產卵活動條件下之雌魚樣本總數計算產卵比例結果為 0.75，即為每 1.33 天排卵一次；當處於產卵活動條件下之雌魚樣本總數計算生殖季節的產卵比例結果為 0.74，即 1.35 天排卵一次 (表 3)。

(六) 孕卵數

本研究共採集 312 尾雌魚生殖腺樣本，其中符合具有水卵且無早期產卵後濾泡之生殖腺樣本總計 10 尾。依據水卵法推算，每對卵巢的單次孕卵數為 8.7—47.4 萬顆卵粒，體長 54.5—99.2 cm，平均單次孕卵數為 19.6 萬顆。分析單次孕卵數與體長關係 (圖 14)，以指數迴歸表示，所得迴歸式如下：

$$BF = 0.0063FL^{2.31}, n = 10, r^2 = 0.292$$

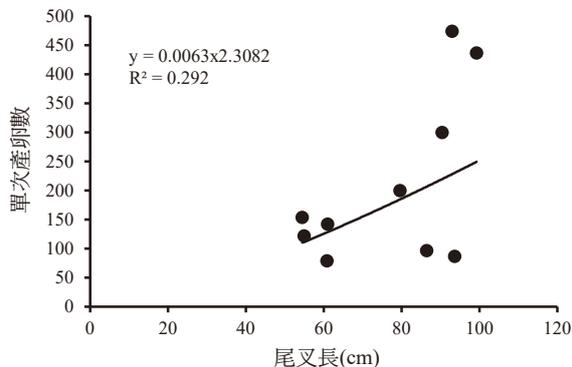


圖 14 尾叉長與單次產卵數之關係

四、討論

(一) 樣本體型組成與性比

本研究在 100–105 cm 組距中性比為 0.5 ($\chi^2 = 0, p = 1$), 為所有組距中性比為 1:1 者。而在體長 < 100 cm 的各組距中, 各組距數量皆為雌魚大於雄魚; 反之體長 > 105 cm 的各組距中, 雄魚數量皆大於雌魚。綜觀本實驗所有鬼頭刀樣本組成 (性比為 0.64), 在體長小於 100 cm 有極大比例的雌魚, 隨著體長上升各組距中雌魚比例逐漸下降, 體長大於 140 cm 則皆為雄魚。相較於 Alejo-Plata et al. (2011) 在特萬特佩克海域的研究指出, 小於 50 cm 雌魚佔了約 70%, 雌魚在 55–100 cm 比例約佔 65%, 超過 100 cm 以上時, 雌魚數量有明顯減少, 而在 120 cm 以上時, 雄魚佔了極高的比例; Zúñiga-Flores et al. (2011) 解析南加州灣海域的鬼頭刀, 小於 90 cm 以下雌魚數量遠高過雄魚 ($\chi^2 = 214.09, p < 0.05$); 在 90 cm 以上時, 則是雄魚數量多於雌魚 ($\chi^2 = 185.72, p < 0.05$)。Wu et al. (2001)、Alejo-Plata et al. (2011)、Zúñiga-Flores et al. (2011)、Dos

Santos et al. (2014)、Guzman et al. (2015) 皆指出, 體型小之鬼頭刀以雌魚比例佔大多數, 大體型個體則以雄魚居多。

Olson and Galván-Magaña (2002) 指出, 當魚類體型增長, 生理能量消耗和需求都會上升。Rose and Hassler (1974) 指出, 雌雄比率在體型上之差異, 可能為大小體型之鬼頭刀有不同的群聚和覓食模式, 在初期成長過程中, 雄魚成長速率較快體重也較重, 比雌魚更早游離其族群集中區域和作業漁場, 導致有這樣的區別 (Besbes Benseddik et al., 2019)。而蔡等 (2016) 指出, 鬼頭刀體型大於 60 cm 以上胃內含物組成會有明顯變化, 開始攝食游泳能力強的餌料, 故雄性鬼頭刀花較多的時間游離漂流物去獵食表層性洄游魚類和更大體型的餌料; 而攝食洄游 (trophic migration) 亦會造成性比不同 (Besbes Benseddik et al., 2019); 另一方面, 雌魚和幼魚更傾向於聚集在漂流物周圍, 因此較容易被捕獲 (Oxenford, 1985; Besbes Benseddik et al., 2019); 體長性別比差異也可能來自漁具的選擇性 (Gatt et al., 2015), 所以各地區研究收集的樣本雌雄比, 可能因各地漁具漁法而有所差異。

Palko et al. (1982) 指出, 雌雄鬼頭刀具有不同的群集及洄游型式, 這也是影響性別體長頻度結果的原因之一。Wu et al. (2001) 與莊 (2007) 之體長性別頻度分布與本研究相近, 體長大於 100 cm, 均以雄魚為絕大多數; 體長小於 100 cm 的各組距中, 雄魚皆多於雌魚, 在總性比方面三者研究性比範圍 0.63–0.65, 這樣的比較結果顯

示臺灣東部海域鬼頭刀年別雌雄組成沒有太大變動。Kojima (1966) 指出，鬼頭刀性比會隨著季節而改變，初期以雌魚居多，隨後雌雄魚樣本數逐漸接近，而此時也正是當年的產卵高峰時期。

Alejo-Plata et al. (2011) 在生殖季高峰期，雄性鬼頭刀數量會遠多於雌性鬼頭刀；Zúñiga-Flores et al. (2011) 研究中也發現在 GSI 高峰時性比接近 1:1。Wu et al. (2001)、莊 (2007) 及本研究結果亦皆顯示，臺灣東部海域鬼頭刀性比具有季節性變化，在生殖高峰期中，月別性比稍有下降之趨勢，盛漁期初期 (4-6 月) 雌魚比例也較高。有些表層魚類中雄性個體會傾向於聚集成生殖群 (Hunter and Macewicz, 1985)，鬼頭刀雌雄性比受到洄游遷徙、產卵及其他生殖行為影響，有些表層魚類中雄性個體會傾向於聚集成生殖群 (Hunter and Macewicz, 1985)。而 Assana et al. (2021) 及 Saroj et al. (2018) 研究也顯示，鬼頭刀性比在生殖高峰時期，其月別性比和其他月份有明顯不同。

Stieglitz et al. (2017) 在鬼頭刀繁養殖研究中發現，雄性鬼頭刀如公牛般 (bull) 的攻擊性，會攻擊其他雄性鬼頭刀 (亦會攻擊其他魚種)，故在繁殖時將 3-10 尾雌性與 1 尾雄性配置在養殖池，但經常誤放雄性性徵不明顯的雄魚，而造成其被該池中具主導地位的雄魚攻擊受傷死亡；在野生鬼頭刀族群中，這類多數性徵不明顯的雄魚能否成功生殖目前尚未明瞭。像鬼頭刀雄魚這樣另類的生殖模式，在其他物種中也經常被發現 (Taborsky, 2001)。Stieglitz et al., (2017) 指

出，野生大型雄性鬼頭刀會有妻妾群 (一雄多雌)；但在中小型鬼頭刀中，其魚群會由多尾性成熟的雌性及雄性組成，此種分組方式有利於中小型鬼頭刀融入魚群，而這樣多尾性徵不明顯的雄性跟多尾雌性所組成的生殖群型式，常在築巢生殖的魚種發現。

(二) 生殖季節

根據 GSI 月別變化、生殖腺成熟階段月變化之結果、平均卵徑月變化之結果，3 到 7 月的 GSI 值趨勢相對於其他月份是較高的，平均卵徑月別變動同樣也發現 3-7 月相對高於其他月份。最後根據生殖腺成熟階段月變化之結果，各月份均有產完卵期，且數值都大於 50% 以上。在產卵期方面，除了 1 月未出現以外，其他月份均有，以及在 3-7 月生殖腺發育階段屬於休止期的比例極少。綜合上述：(1)高 GSI 數值；(2)雌魚即將有排卵現象 (含有水卵)；(3)卵巢內含有剩餘水卵以及大量的產卵後濾泡等三種方式判斷臺灣東部海域鬼頭刀屬終年產卵，並且在 3-7 月為生殖高峰，而東部海域是鬼頭刀產卵場之一。

這樣的產卵季節模式也在 Assana et al. (2021) 及 Saroj et al. (2018) 研究中發現，兩者皆為數個月之生殖高峰季及有全年產卵活動的現象，此現象較常會出現在熱帶水域的研究中。鬼頭刀為多次產卵的物種，且在熱帶水域有終年產卵現象 (Massuti and Morales-Nin, 1997; Assana et al., 2021)，多次產卵通常為熱帶和副熱帶魚種的生殖策略，這種方式能夠較佳地利用有利的環境讓仔魚生存和未來族群的加入 (Massuti and



Morales-Nin, 1997); 而副熱帶及溫帶水域生殖現象通常發生在海水變溫暖的時期 (Gatt et al., 2015), 臺灣位於熱帶及副熱帶交接處, 加上東部海域終年有暖流黑潮流經, 故全年皆有適合鬼頭刀產卵之水溫。

而過去研究也 (Wu et al., 2001) 曾指出, 臺灣東部海域鬼頭刀在 2–8 月生殖季間亦即是適逢 4–7 月飛魚期, 並推測夏季出現的東部海域鬼頭刀亦是索餌洄游及產卵洄游 (吳等, 2006), 飛魚也是鬼頭刀夏季重要的餌料 (吳等, 2006; 蔡等, 2016)。而根據水文資料顯示, 3 月黑潮水流勢力增強、北方冷水消退, 溫暖的海水逐漸由南往北至臺灣東部、東北部海域, 海水溫度提高至 24°C 以上 (Lu and Lee, 2014), 可以推測鬼頭刀的洄游與黑潮增強有密切相關, 且與生殖活動有密切關係。Zúñiga-Flores et al. (2011) 研究也指出鬼頭刀季節性出現與海水表面溫度有緊密的關聯。產卵高峰期的海水平均溫度變化在攝氏 24–26°C 左右。而 25–30°C 是溫暖水域多次產卵魚種 (鬼頭刀) 的最適水溫。

在 Besbes Benseddik et al., (2019) 在一整年的研究中發現鬼頭刀成魚在海水表面溫度 18°C (5 月) 即開始出現, 而較年輕之鬼頭刀則在 24–26°C (7 月, 飼育場) 會大量出現, 當水溫降至 18–20°C (秋天) 時則會離去; 已有數個研究指出鬼頭刀適合產卵水溫為 21–25°C (Besbes Benseddik et al., 2019), 在該研究中, 生殖季出現在 5–9 月, 月別水溫依序為 5 月 19.3°C、6 月 22.1°C、7 月 25.4°C、8 及 9 月為 26.7°C。

Farell et al. (2014) 指出, 由鬼頭刀標識放流研究指出鬼頭刀季節性出現主要受到海水表面溫度、海水葉綠素- α 濃度影響, 其他因素還有馬尾藻 (*Sargassum* spp.) 豐度變動以及漂浮物。此外, 在圈養鬼頭刀的研究 Stieglitz et al., (2017) 中也指出在正常環境下, 健康的鬼頭刀在水溫 26–27°C 即能規律產卵 (雌性間隔 1 天產卵; 雄性每天夜晚皆可排精), 該研究結果顯示鬼頭刀產卵水溫為 19–31°C, 產卵平均溫度為 26.7°C。並且, 若在 RAS (室內循環水養殖) 系統內, 水溫整年保持 26–27°C, 即可讓鬼頭刀終年產卵。

(三) 生理型態指標與能量應用

利用肥滿度及肝重指數與生殖腺指數之間的變動趨勢來瞭解生殖季節期間之能量利用, 根據 Stephens et al. (2009) 的研究, 生物在生殖活動時的能量消耗策略可以分為兩種, 分別為 capital breeding 及 income breeding, 前者會選擇先將攝食所得到的能量儲存起來, 並於生殖季節時轉換用於生殖活動上, 而後者則是生殖活動所需的能量是由近期所攝入的食物提供。McPherson et al. (2010) 指出, 肥滿度大小通常代表魚體儲存能量的程度。

本研究雌雄兩性別鬼頭刀肥滿度變動趨勢相當一致且數值變動範圍不大 (僅在 0.7–0.9 之間), 整體來看肥滿度變動與其是否生殖季無明顯關聯。在 1987–1988 年臺灣東部新港地區主要魚類資源調查研究中其肥滿度變動: 雌魚為 0.75–0.86、雄魚為 0.77–0.95, 變動範圍皆不大; Wu et al. (2001)

東部海域研究結果雌雄兩性別數值變動範圍：雌魚 0.7–0.8、雄魚 0.8–0.9；莊 (2007) 的研究結果中幅度變動也不明顯 (雄魚 0.8–0.9、雌魚 0.7–0.8)。

在本研究結果中雌雄兩性鬼頭刀在非生殖季期間 (8–12 月) 時，肥滿度值有些許上升，到了生殖季 (4–7 月) 肥滿度值較非生殖季期間微微下降；1997–1998 東部新港地區研究調查顯示，鬼頭刀生殖期為 4–6 月，且肥滿度皆由 2 月開始微降至 6 月及 7 月，與本研究結果類似；而 Wu et al. (2001) 之結果則是雌雄兩性在生殖季中其肥滿度較非生殖季些微地升高；莊 (2007) 之結果為雄魚在生殖季中肥滿度為微幅上升，生殖季過後稍稍降低，雌魚變動則與是否生殖季無明顯關聯。造成各研究結果變動趨勢不一致的原因可能為部分月別採樣不足或是採樣誤差造成，其他原因還有像是海洋環境變動或生物體內調節機制影響等。Wu et al. (2001) 與 Besbes Benseddik et al., (2019) 也表示，鬼頭刀肥滿度變動與生殖季沒有明顯關聯，原因為鬼頭刀是貪食的物種。另外，吳等 (2006) 指出，在 4–8 月盛產卵期時，雌雄魚均需大量食物維持一定體能，不過雌魚在生殖季中攝餌率稍有下降之趨勢。故推測其可能為密集生殖行為造成的，加上雌魚生殖活動的能量較雄魚高，故肥滿度值通常較雄魚略低。

肝重指數方面，雌魚方面肝重指數在生殖季較低，非生殖季明顯較較高，推測在生殖活動時，推測生殖能量部分由肝臟提供；雄魚肝重指數變動則不明顯 (圖 10)；雄魚

肝重指數結果與莊 (2007) 之研究結果相似，雌魚則相反。根據吳等 (2006) 鬼頭刀食性研究指出，在 4–8 月生殖期間，雌雄魚均需有大量食物維持體能，雄魚體型較大較重，游動能量也大，故攝食量也較雌魚大，亟需透過大量攝食維持身體各項機能，使其給人較為貪食 (“voracious” 多數文獻使用此單字) 之印象，這也是雄魚在肝重指數及肥滿度中變動趨勢不明顯的原因。這樣的現象亦出現在 Besbes Benseddik et al., (2019) 的研究中，其指出鬼頭刀在生殖期，其食慾未下降，並且肝重指數還升高；雖然鬼頭刀生殖也會應用到肝的能量，但這樣的結果並不代表用到體內儲存的能量。

Alejo-Plata et al. (2011) 研究指出，特萬特佩克的雌性鬼頭刀肥滿度與鬼頭刀生殖遷徙有關 (外海到近岸)，高肥滿度之魚從外海到近岸密集生殖行為之後體重減少肥滿度下降，並返回外海時是肥滿度低值的狀態，而非生殖季會洄游至外海攝食恢復到高肥滿度；在觀察肝重指數方面，則和生殖腺指數走勢無任何關聯，並指出鬼頭刀是貪食的物種，藉由大量攝食獲取能量，所以體內能量的轉換顯示較不明顯。Zúñiga-Flores et al. (2011) 研究中也指出該研究雌雄鬼頭刀肥滿度均沒有任何變動，藉由大量攝食來維持所需能量，鮮少用到體內儲存的能量，該研究觀察到在洄遊過程可能導致肥滿度有所變動。

鬼頭刀養殖研究中，雄性鬼頭刀成長速度也較雌魚快，其指出若營養供應足夠，雌性鬼頭刀更願意將能量用作產卵 (每隔一天



產一次卵)，並且每次產卵釋出約自身 5% 體重 (Stieglitz et al., 2017)，此研究透過精密測量及監測每日所餵食飼料重與魚類生理及行為之關係，透過投入池中全部鬼頭刀生物量 5% 重的飼料，觀察並確保每個鬼頭刀食用均等量的飼料，僅有極少次數餵食是飼料未食用完畢。Stieglitz et al. (2017) 認為在研究中雄性的生長速度明顯快於雌性，亦即同年紀的雄性與雌性相比體型較大。

(四) 性成熟體型

本研究利用組織學方式判定性成熟並估計 50% 性成熟體長，雌性鬼頭刀為 52.3 cm；雄性鬼頭刀為 55.9 cm。下列研究為採用卵巢外部型態觀察、卵徑測量和生殖腺成熟指數分析等方式判斷性成熟，Wu et al. (2001) 指出，臺灣東部海域鬼頭刀 50% 性成熟體長為 51 cm。相對於臺灣緯度較高且緯度均相近的海域有北卡羅萊納 Schwenke et al. (2008) 50% 性成熟體長雌魚是 45.8 cm、雄魚 47.6 cm；Massutí and Morales-Nin (1997) 50% 性成熟體長雌魚是 54.5 cm、雄魚 61.8 cm；Gatt et al. (2015) 50% 性成熟體長雌魚是 62.6 cm、雄魚 58.9 cm；Saroj et al. (2018) 50% 性成熟體長雌魚是 59.3 cm；Assana et al. (2021) 50% 性成熟體長雌雄魚均為 47.5 cm。

有關組織學的生殖研究，Alejo-Plata et al. (2011) 50% 性成熟體長雌魚是 50.6 cm、雄魚 48.4 cm；Zúñiga-Flores et al. (2011) 50% 性成熟體長雌魚是 77.0 cm、雄魚 92.0 cm；Dos Santos et al. (2014) 50% 性成熟體長雌魚是 68.6 cm、雄魚 70.7 cm；Besbes

Benseddik et al. (2015, 2019) 50% 性成熟體長雌魚是 53.5 cm、雄魚 60.50 cm。四者研究海域緯度範圍從赤道到溫帶（溫帶地中海型氣候）依序為 Dos Santos et al. (2014)、Alejo-Plata et al. (2011)、Zúñiga-Flores et al. (2011)、Besbes Benseddik et al. (2019)。

若研究僅採用卵巢外部型態觀察、卵徑測量和生殖腺成熟指數分析等方式，無法完全準確的判斷成熟狀態 (West, 1990)，因為卵巢內卵細胞發育是連續性的，單從 GSI 值或卵徑判斷 (GSI 與平均卵徑的走勢幾乎一樣)，容易將產完卵後的雌魚當成未成熟，而造成誤判低估。而 Schaefer (1987) 指出，性成熟體長之差異可能因採樣海域不同，海洋環境因子影響所造成（如水溫及餌料），或生長速率不同；性成熟體長還有其他原因造成如估算方法不同、性成熟判斷依據不同、樣本體長範圍不同或採樣的時期和漁獲的方式、遺傳變異等 (Zúñiga-Flores et al., 2011; Besbes Benseddik et al., 2019; Assana et al., 2021)。

(五) 產卵頻率

年孕卵數不固定之魚種無法以水卵法估算，因為有水卵的樣本數通常不多（甚至幾乎沒有），而估算高度洄游物種之產卵間隔會傾向於使用產卵後濾泡法估計產卵間隔（表 5）。在水卵法方面，Kurita et al. (2011) 研究結果顯示，水卵存在於卵巢內時間會隨著水溫提高呈指數型下降，且加上目前無法得知水卵存在於鬼頭刀卵巢的實際時間，水卵法需考慮水卵在魚卵巢中之停留時間，若高於 24 小時可能導致產卵頻率

表 5 採用排卵後濾泡法(postovulatory follicle method)推估之鬼頭刀產卵頻率

月 別	雌 魚			成熟雌魚			產 卵			
	n	n with POFs	spawning fraction	n	n with POFs	spawning fraction	n	n with POFs	spawning fraction	spawning frequency (day)
1	5	4	0.80	5	4	0.80	4	4	1.00	1.00
2	16	12	0.75	14	12	0.86	14	12	0.86	1.17
3	23	15	0.65	23	15	0.65	21	15	0.71	1.40
4	24	18	0.75	24	18	0.75	24	18	0.75	1.33
5	34	29	0.85	34	29	0.85	34	29	0.85	1.17
6	46	33	0.72	46	33	0.72	43	33	0.76	1.30
7	34	20	0.59	33	20	0.61	33	20	0.61	1.65
8	22	14	0.64	22	14	0.64	19	14	0.74	1.36
9	29	18	0.62	27	18	0.67	20	18	0.90	1.11
10	33	11	0.33	32	11	0.34	24	11	0.46	2.18
11	12	8	0.67	12	8	0.67	10	8	0.80	1.25
12	34	19	0.56	25	19	0.76	22	19	0.86	1.16
總 和	312	201	0.64	297	201	0.68	268	201	0.75	1.33
spawning season	161	115	0.71	160	115	0.72	155	115	0.74	1.35

之高估，若低 24 小時則可能低估產卵間隔 (Schaefer, 1987)。水卵停留在卵巢時間很短、捕獲時間與產卵時間不一致，大部分魚類產卵都在夜間、生殖時魚群聚集的海域和捕撈作業的海域不同 (Hunter and Macewicz, 1985; Lowerre-Barbieri et al., 2011b)。

Alejo-Plata et al. (2011) 利用水卵法估算產卵間隔為 2 天，其值可能為高估。本研究採用產卵後濾泡方式來推估鬼頭刀產卵間隔較為合適。先前研究指出，產卵後濾泡的退化時間會隨著水溫增加而加速退化 (Fitzhugh, 1995)，根據其他魚類研究熱帶海域之鮪類及鱈類在高於 24°C 之水域產卵時，其產卵後濾泡達退化消失約為 24 小時 (Hunter et al., 1986; McPherson, 1991; Schaefer, 1996)，先前研究也顯示鬼頭刀產卵水溫高於 24°C (Zúñiga-Flores et al., 2011)，因此可以推測，若雌魚卵巢中出現產卵後濾泡，則表示這一天之內有排卵現象。

鬼頭刀生殖季節中約每 1.35 天產一次卵，與大多數鮪類和旗魚的產卵間隔 (1–2 天) 結果相似，顯示多次產卵的洄游魚種其產卵行為多為時間長而且密集。雖然以生殖季節估算有產卵活動條件下之值較以總數估算有產卵活動條件的值高 (1.35 > 1.33)，但這應該是部分月份採樣不足，些微影響樣本代表性，但整體而言，不影響鬼頭刀為終年產卵，且 3–7 月為生殖季之結果。

同樣類似結果也在 Stieglitz et al., (2017) 研究中發現，若養殖之野生鬼頭刀種魚營養供應足夠且環境及條件適合，雌性鬼頭刀每間隔一天產一次卵；而雄性鬼頭刀可以每天晚上連續排精，與本研究結果接近。該實驗是在能夠控制所有變因之環境下操作觀察的結果，相較於在野外透過漁業採集之樣本而得的結果，在比較實驗結果意義上會有所不同，但透過不同實驗觀察及佐證，可以在瞭解鬼頭刀生物及生理特性有極大的幫助，而



瞭解物種生物及生理特性能夠減少資源評估中的不確定性，提升評估結果的精確性。

(六) 孕卵數估算

本研究中單次孕卵數和尾叉長間呈顯著相關，除了雌魚體型大小（年齡）以及所蒐集的樣本數對孕卵數估算結果有影響外 (Besbes Benseddik et al., 2019)，外在環境因子如地理環境、餌料豐度、水溫、族群密度也會間接造成物種雌魚孕卵數差異；其他因子像是估算孕卵數的方式等 (Lambert, 2008; Olin et al., 2012; Assana et al., 2021)。通常單次孕卵數會隨著體長、體重或生殖腺重量呈指數或線性增加 (Hunter et al., 1985; Hunter et al., 1992)。過去研究中 Massutí and Morales-Nin (1997)、Wu et al. (2001) 和莊 (2007) 三者採用卵徑頻度分布來推估孕卵數，容易把未達到最成熟階段的卵黃化卵細胞一併計算，而造成高估性成熟體型。

採用組織切片判定並用水卵法估算之研究有 Alejo-Plata et al. (2011) 墨西哥灣海域，共 216 尾雌魚樣本，尾叉長介於 49–129 cm，單次孕卵數則是 45,022–1,930,245 粒，平均為 466,410 粒，單次孕卵數與尾叉長呈現高度相關；Zúñiga-Flores et al. (2011) 加州南灣海域，估算樣本的尾數為 24 尾，單次孕卵數為 33,022–730,555 粒，平均則為 279,383 粒，估算孕卵數之樣本尾叉長則為 61–114 cm，單次孕卵數和尾叉長呈現中度相關；Besbes Benseddik et al. (2015, 2019) 的研究顯示孕卵數和參數（體重、生殖腺重、體長）呈現高度相關。多數研究也顯示孕卵數會隨體重和體長增加，這樣的現

象在上述研究結果中頗為一致。未來應持續廣泛地收集具有水卵及無早期產卵後濾泡兩項條件的鬼頭刀生殖腺樣本，使此部分之結果更具代表性。

五、結論與建議

本研究總計測量鬼頭刀樣本雌魚 24,257 尾、雄魚 13,526 尾，雌魚和雄魚各佔 64% 及 36%，雌魚總樣本數高於雄魚，體長在 100 cm 以下，以雌魚數量為多數，體長 100 cm 以上，雄魚比例逐漸上升。根據生殖腺成熟指數、平均卵徑與生殖腺成熟階段之月別變動分析，顯示臺灣東部海域鬼頭刀產卵期為 3–7 月，雌魚最小性成熟體長為 46.0 cm，雄魚為 47.2 cm，雌魚 50% 性成熟體長為 51.99 cm，雄魚為 55.79 cm。以產卵後濾泡法估算產卵間隔為 1.33 天。利用水卵法估算雌魚單次孕卵數為 87,000–473,960 粒，平均為 196,446 粒，而相對孕卵數為每公克體重 7.4–66.1 粒，平均為每公克 37.5 粒。

根據本研究之結果推論臺灣東部海域為鬼頭刀主要產卵場之一，終年皆有產卵活動，生殖腺指數高峰為 4–6 月，且生殖期為 3–8 月，而鬼頭刀的盛漁期在 4–6 月及 10–12 月。為達鬼頭刀資源永續利用之目標，對於生殖季節之漁獲體型與漁獲量應密切監測，並考量相關的漁獲控管策略，並且與太平洋共享鬼頭刀資源的國家（日本、南美洲國家等）共同執行鬼頭刀相關之國際合作研究計畫，以瞭解太平洋鬼頭刀族群動態與資源開發利用現況。

參考文獻

- 吳春基、林俊辰、蘇偉成 (2006) 臺灣東部海域產鬼頭刀之食性研究。水產研究, 14(1): 13-27 pp。
- 吳春基、劉燈城 (1989) 臺灣東部新港地區主要魚類資源調查研究-漁獲量、體長組成、肥滿度及體長與體重之關係。臺灣省水產試驗所專刊, 65 pp。
- 莊立在 (2007) 臺灣東北部海域鬼頭刀(*Coryphaena hippurus*)之季節性出現與魚群結構分析。國立臺灣海洋大學碩士論文, 102-107。
- 蔡富元、江偉全、陳朝清、Daniel J. Madigan、何源興 (2016) 臺灣東部海域鬼頭刀攝食生態。水產研究, 24(2): 11-24。
- Alejo-Plata, C., P. Díaz-Jaimes and I. H. Salgado-Ugarte (2011) Sex ratios, size at sexual maturity, and spawning seasonality of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) captured in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. Fish. Res., 110(1): 207-216.
- Armstrong, M. J. and P. R. Witthames (2012) Developments in understanding of fecundity of fish stocks in relation to egg production methods for estimating spawning stock biomass. Fish. Res., 117: 35-47.
- Assana, K., M. Rajesh and K. M. Rajesh (2021) Reproductive traits in dolphinfish *Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758 along the coastal waters of Karnataka, south-eastern Arabian Sea. Indian J. Fish., 68(1): 19-26.
- Bancroft, J., A. Stevens and D. Turner (1996) Theory and practice of histological techniques 4th Ed Churchill Living Stone, New York Edinburgh. Madrid, San Francisco, 766 pp.
- Benseddik, A. B., R. Besbes, H. Missaoui, S. E. Najai and O. Jarboui (2019) Reproductive dynamics and fecundity of *Coryphaena hippurus* (Linnaeus, 1758) in the Eastern Tunisian coast (Central Mediterranean). Current trends in fisheries and aquaculture, 1.
- Benseddik, A. B., R. Besbes, S. E. Najai, O. Jarboui and R. Mrabet (2015) Cycle reproductif et gamétogenèse de la dorade coryphene *Coryphaena hippurus* (Coryphaenidae) des eaux tunisiennes. Cybium, 39(1): 47-58.
- Dos Santos, A. C. L., I. M. Coutinho, D. D. L. Viana, M. G. Do Rego, I. S. L. Branco, F. H. V. Hazin and P. G. V. De Oliveira (2014) Reproductive biology of dolphinfish, *Coryphaena hippurus* (Actinopterygii: Coryphaenidae), in Saint Peter and Saint Paul Archipelago. Brazil. Sci. Mar., 78(3): 363-369.
- Dutil, J. D. and Y. Lambert (2000) Natural mortality from poor condition in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Canadian J. Fish. Aquat. Sci., 57(4): 826-836.
- Farley, J. H. and T. L. O. Davis (1998) Reproductive dynamics of southern bluefin tuna, *Thunnus maccoyii*. Fish. Bull., 96(2): 223-236.
- Fitzhugh, G. R. (1995) Temperature influence on postovulatory follicle degeneration in Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*. Fish. Bull., 93(3): 568-572.
- Furukawa, S., S. Ohshimo, S. Tomoe, T. Shiraiishi, N. Nakatsuka and R. Kawabe (2012) Age, growth, and reproductive characteristics of dolphinfish *Coryphaena hippurus* in the waters off west Kyushu, northern East China Sea. Fish. Sci., 78(6): 1153-1162.
- Ganias, K. (2012) Thirty years of using the postovulatory follicles method: overview, problems and alternatives. Fish. Res., 117: 63-74.
- Gatt, M., M. Dimech and P. J. Schembri (2015) Age, growth and reproduction of *Coryphaena Hippurus* (Linnaeus, 1758) in Maltese waters, central Mediterranean. Mediterr. Mar. Sci., 16(2): 334-345.
- Goldberg, S. R., V. H. Alarcon and J. Alheit (1984) Postovulatory follicle histology of the Pacific sardine, *Sardinops sagax*, from Peru. Fish. Bull., 82(2): 443-445.
- Grande, M., H. Murua, I. Zudaire and M. Korta (2012) Oocyte development and fecundity type of the skipjack, *Katsuwonus pelamis*, in the Western Indian Ocean. J. Sea Res., 73: 117-125.
- Grande, M., H. Murua, I. Zudaire, N. Goni and N. Bodin (2014) Reproductive timing and reproductive capacity of the Skipjack Tuna (*Katsuwonus pelamis*) in the western Indian Ocean. Fish. Res., 156: 14-22.
- Grier, H. J. and R. G. Taylor (1998) Testicular maturation and regression in the common snook. J. Fish Biol., 53(3): 521-542.
- Guzman, H. M., E. Díaz-Ferguson, A. J. Vega and Y. A. Robles (2015) Assessment of the dolphinfish *Coryphaena hippurus* (Perciformes: Coryphaenidae) fishery in Pacific Panama. Rev. biol. Trop., 63(3): 705-716.
- Hunter, J. R. and B. J. Macewicz (1985) Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. NOAA Technical Report NMFS, 36: 79-94.
- Hunter, J. R. and S. R. Goldberg (1980) Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull., 77(3): 641-652.
- Hunter, J. R., B. J. Macewicz and J. R. Sibert (1986)



- The spawning frequency of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, from the South Pacific. Fish. Bull., 84(4): 895-903.
- Hunter, J. R., B. J. Macewicz, N. C. Lo and C. Kimbrell (1992) Fecundity, spawning, and maturity of female Dover sole *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. Fish. Bull., 90(1): 101-128.
- Hunter, J. R., N. C. Lo and R. J. Leong (1985) Batch fecundity in multiple spawning fishes. NOAA Technical Report NMFS, 36: 67-78.
- Kayaba, T., T. Wada, O. Murakami, S. Sawaguchi and R. Kawabe (2015) A new method for identifying the male spawning period of fish using sperm duct volume as an index. Fish. Res., 170: 199-204.
- Kjesbu, O. S., T. Jakobsen, M. J. Fogarty, B. A. Megrey and E. Moksness (2009) Applied fish reproductive biology: contribution of individual reproductive potential to recruitment and fisheries management. Fish reproductive biology: implications for assessment and management, 293-332.
- Kojima, S. (1966) Fishery biology of the common dolphin, *Coryphaena hippurus* L., inhabiting the Pacific Ocean. Bull. Shimane Pref. Fish. Exp. Stn., 1: 1-108.
- Korta, M., R. Domínguez-Petit, H. Murua and F. Saborido-Rey (2010) Regional variability in reproductive traits of European hake *Merluccius merluccius* L. populations. Fish. Res., 104(1-3): 64-72.
- Kurita, Y., Y. Fujinami and M. Amano (2011) The effect of temperature on the duration of spawning markers: migratory-nucleus and hydrated oocytes and postovulatory follicles in the multiple-batch spawner Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). Fish. Bull., 109(1): 79-89.
- Lambert, Y. (2008) Why should we closely monitor fecundity in marine fish populations. Journal of Northwest Atlantic Fish. Sci., 41: 93-106.
- Lowerre-Barbieri, S. K., K. Ganas, F. Saborido-Rey, H. Murua and J. R. Hunter (2011b) Reproductive timing in marine fishes: variability, temporal scales, and methods. Mar. Coast. Fish., 3(1): 71-91.
- Lu, H. J. and H. L. Lee (2014) Changes in the fish species composition in the coastal zones of the Kuroshio Current and China Coastal Current during periods of climate change: Observations from the set-net fishery (1993-2011). Fish. Res., 155: 103-113.
- Marshall, C. T., N. A. Yaragina, B. Ádlandsvik and A. V. Dolgov (2000) Reconstructing the stock-recruit relationship for Northeast Arctic cod using a bioenergetic index of reproductive potential. Canadian J. Fish. Aquat. Sci., 57(12): 2433-2442.
- Marshall, C. T., N. A. Yaragina, Y. Lambert and O. S. Kjesbu (1999) Total lipid energy as a proxy for total egg production by fish stocks. Nature, 402(6759): 288-290.
- Massutí, E. and B. Morales-Nin (1997) Reproductive biology of dolphin-fish (*Coryphaena hippurus* L.) off the island of Majorca (western Mediterranean). Fish. Res., 30(1-2): 57-65.
- McPherson, G. R. (1991) Reproductive biology of yellowfin tuna in the eastern Australian fishing zone, with special reference to the north-western Coral Sea. Mar. Freshwater Res., 42(5): 465-477.
- McPherson, L. R., A. Slotte, C. Kvamme, S. Meier and C. T. Marshall (2010) Inconsistencies in measurement of fish condition: a comparison of four indices of fat reserves for Atlantic herring (*Clupea harengus*). ICES J. Mar. Sci., 68(1): 52-60.
- Medina, A. (2020) Reproduction of Atlantic bluefin tuna. Fish. Fish., 21(6): 1109-1119.
- Nikaido, H., N. Miyabe and S. Ueyanagi (1991) Spawning time and frequency of bigeye tuna, *Thunnus obesus*. Bull. Natl. Res. Inst. Fish., 28: 47-73.
- Okochi, Y., O. Abe, S. Tanaka, Y. Ishihara and A. Shimizu (2016) Reproductive biology of female Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis*, in the Sea of Japan. Fish. Res., 174: 30-39.
- Olin, M., J. Jutila, H. Lehtonen, M. Vinni, J. Ruuhijärvi, S. Estlander and J. Lappalainen (2012) Importance of maternal size on the reproductive success of perch, *Perca fluviatilis*, in small forest lakes: implications for fisheries management. Fish. Manag. Ecol., 19(5): 363-374.
- Olson, R. J. and F. Galván-Magaña (2002) Food habits and consumption rates of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Pacific Ocean. Fish. Bull., 100(2): 279-298.
- Oxenford, H. (1985) Biology of the dolphin *Coryphaena hippurus* and its implications for the Barbadian fishery (Doctoral dissertation). 366 pp.
- Palko, B. J., G. L. Beardsley and W. J. Richards (1982) Synopsis of the biological data on dolphin-fishes, *Coryphaena hippurus* Linnaeus and *Coryphaena equiselis* Linnaeus. NOAA Technical Report, NMFS (443), 28 pp.
- Potoschi, A., O. Renones and L. Cannizzaro (1999) Sexual development, maturity and reproduction of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the western and central Mediterranean. Sci. Mar., 63(3-4): 367-372.
- Rideout, R. M. and J. Tomkiewicz (2011) Skipped

- spawning in fishes: more common than you might think. *Mar. Coast. Fish.*, 3(1): 176-189.
- Rose, C. D. and W. W. Hassler (1974) Food habits and sex ratios of dolphin *Coryphaena hippurus* captured in the western Atlantic Ocean off Hatteras, North Carolina. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 103(1): 94-100.
- Saroj, J., K. Mohammed Koya, K. L. Mathew and P. Tehseen (2018) Reproductive biology and feeding habits of the common dolphinfish *Coryphaena hippurus* (Linnaeus, 1758) off Saurashtra coast, India. *Indian J. Fish.*, 65(4): 44-49.
- Schaefer, K. M. (1987) Reproductive biology of black skipjack, *Euthynnus lineatus*, an eastern Pacific tuna. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. Bull.*, 19(2): 169-260.
- Schaefer, K. M. (1998) Reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the eastern Pacific Ocean. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. Bull.*, 21: 205-221.
- Schaefer, K. M. and D. W. Fuller (2019) Spatiotemporal variability in the reproductive dynamics of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) in the eastern Pacific Ocean. *Fish. Res.*, 209: 1-13.
- Schaefer, K. M. and D. W. Fuller (2022) Spatiotemporal variability in the reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the eastern Pacific Ocean. *Fish. Res.*, 248: 106225.
- Schaefer, K. M. (1996) Spawning time, frequency, and batch fecundity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, near Clipperton Atoll in the eastern Pacific Ocean. *Fish. Bull.*, 94(1): 98-112.
- Schwenke, K. L. and J. A. Buckel (2008) Age, growth, and reproduction of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) caught off the coast of North Carolina. *Fish. Bull.*, 106(1): 82-92.
- Sheehan, D. C. and B. B. Hrapchak (1973) Theory and practice of histotechnology. The C. V. Mosby Comp. Toronto, London.
- Silva, F. F., A. Slotte, A. Johannessen, J. Kennedy and O. S. Kjesbu (2013) Strategies for partition between body growth and reproductive investment in migratory and stationary populations of spring-spawning Atlantic herring (*Clupea harengus* L.). *Fish. Res.*, 138: 71-79.
- Solano Sare, A., Á. Tresierra Aguilar, V. García, C. Goicochea Vigo, V. Blaskovic'Huayta, B. Buitrón Díaz and G. Chacón Nieto (2015) Biología y pesquería del perico o dorado *Coryphaena hippurus*, febrero 2010.
- Stephens, P. A., I. L. Boyd, J. M. McNamara and A. I. Houston (2009) Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology*, 90(8): 2057-2067.
- Stieglitz, J. D., R. H. Hoenig, S. Kloeblen, C. E. Tudela, M. Grosell and D. D. Benetti (2017) Capture, transport, prophylaxis, acclimation, and continuous spawning of Mahi-mahi (*Coryphaena hippurus*) in captivity. *Aquaculture*, 479: 1-6.
- Taborsky, M. (2001) The evolution of bourgeois, parasitic, and cooperative reproductive behaviors in fishes. *J. Hered.*, 92(2): 100-110.
- Wallace, R. A. and K. Selman (1981) Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. *Am. zool.*, 21(2): 325-343.
- West, G. (1990) Methods of assessing ovarian development in fishes: a review. *Mar. Freshwater Res.*, 41(2): 199-222.
- Wu, C. C., W. C. Su and T. Kawasaki (2001) Reproductive biology of the dolphin fish *Corphaena hippurus* on the east coast of Taiwan. *Fish. Sci.*, 67(5): 784-793.
- Zudaire, I., H. Murua, M. Grande and N. Bodin (2013b) Reproductive potential of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the western Indian Ocean. *Fish. Bull.*, 111(3): 252-264.
- Zudaire, I., H. Murua, M. Grande, M. Korta, H. Arrizabalaga, J. J. Areso and A. Delgado-Molina (2013a) Fecundity regulation strategy of the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the Western Indian Ocean. *Fish. Res.*, 138: 80-88.
- Zúñiga-Flores, M. S., S. Ortega-García, M. D. C. Rodríguez-Jaramillo and J. López-Martínez (2011) Reproductive dynamics of the common dolphinfish *Coryphaena hippurus* in the southern Gulf of California. *Mar. Biol. Res.*, 7(7): 677-689.



鬼頭刀精液凍存最適條件試驗

邱俊豪¹、蔡惠萍²、何源興¹

¹ 行政院農業委員會水產試驗所東部海洋生物研究中心

² 行政院農業委員會水產試驗所企劃資訊組

摘要

鬼頭刀是臺灣東部海域主要之漁獲大洋性魚種，由於尚未建立其種原細胞保存之技術，又近年來漁獲量資源開發監測及永續漁業意識抬頭，種原細胞之保存更顯重要。本研究主要探討鬼頭刀精液冷凍技術，並測試解凍後精子品質之影響因子。將精液與稀釋劑 Hank's solution 於 1:3 稀釋比例下冷凍保存效果最佳，其次為 1:5 再者 1:1，但在 1:1 至 1:10 稀釋比例下各組精子活力無顯著差異，超出此比例則比例越高其保存效果越差。抗凍劑係以四種不同濃度 (5、10、15 及 20%) 並以四種試劑進行試驗，包含甲醇 (methanol, MeOH)、甘油 (glycerol, GLY)、二甲基亞砜 (dimethyl sulfoxide, DMSO) 及丙二醇 (propylene glycol, PG)，結果以 10% DMSO 效果最佳，其次為 10% PG，再者為 15% DMSO。依六種不同冷凍程序 (立即置入液態氮中保存或階段式降溫) 探討降溫對凍精品質之影響，發現鬼頭刀精液應以階段式降溫保存效果最好，直接將樣本投入於液態氮之鬼頭刀精液均無法活化。最後，研究結果顯示，鬼頭刀精液品質與魚隻新鮮度及生殖腺指數 (gonadosomatic index, GSI) 有關，且精液採取部位與精液品質無顯著關係，雖採取於精巢前段之精液品質雖稍高於中、後段，但三者間無顯著差異，故可任意選取採樣部位。

一、前言

為使漁業資源得以永續利用，設立漁業資源保護區及降低漁獲努力量為亟須面對之問題，積極增裕漁業資源亦為可行方式。其中除了魚苗放流外，種原細胞之保存也是方法之一。精子的保存可進一步發展遺傳研究和保存受威脅或瀕危物種之遺傳基因 (Shaliutina et al., 2013; Aguilar-Juárez et al., 2014; Contreras et al., 2017)。第一篇魚類精細胞活力研究最早是由 Gee 於 1916 年發

表，之後各相關研究相繼發表，而魚類的精液冷凍研究自 Blaxter (1953) 對鯪魚的報告發表後，則有了漸進式增加 (Liu et al., 2012)。以石斑魚精液冷凍為例，已有大量研究報告產出，在針對不同物種其最適合之稀釋劑、抗凍劑、精液與稀釋劑比例及降溫方法等研究 (Gwo, 1993; Cabrita et al., 2009; He et al., 2011; Fan et al., 2013; 蔡, 2022)，發現研究結果因實驗條件而有所不同，故不同魚種精液所使用之冷凍保存方式亦須調整。精液保存有數種重要功能，其

一，維持一個可控且能持續提供的配子以達到穩定的魚苗；其二，解決因人工授精而保留親魚之需要；其三，實現性轉變雄魚精液之體外成熟；其四，將配子從養殖場運往其他場域進行受精與孵化；其五，進行診斷以避免疾病之垂直感染；其六，做為庫存配子以利用於雌雄魚間不同步之性成熟；最後為進行研究以保護對雜交及對遺傳選擇計畫有用之遺傳物質，並對有興趣之品系進行冷凍保存等 (Pablo et al., 2019)。

魚類精液的品質除受到實驗因子影響外，對象本身的狀態也是其中一個因子，例如水溫因子 (Migaud et al., 2013)，飲食需求 (Izquierdo et al., 2001)，例如多元不飽和脂肪酸 (polyunsaturated fatty acids)、高度不飽和脂肪酸、維生素等。期許未來應用品質良好之冷凍鬼頭刀精液隨船出海，進行捕撈時並對雌性進行腹部擠壓取卵執行人工授精，將受精卵攜回試驗場所或育苗場進行研究及養殖，不僅減少對海洋資源的依賴 (努力量) 亦是精液冷凍技術所能發揮的一大功能。

鬼頭刀具有成長率快 (Hagood et al., 1981; Benetti et al., 1995) 及較長之繁殖期 (Hagood et al., 1981) 等優勢，係為一具潛力之養殖物種，目前國際上只有夏威夷較具有鬼頭刀養殖之代表性，臺灣若能應用地緣、氣候等優勢以發展鬼頭刀養殖，利用品牌之包裝及宣傳，發展有別於野捕風味之市場，將可帶動臺灣水產之知名度。本研究利用鬼頭刀精液之長期保存，期能保存當下鬼頭刀之遺傳基因並在未來有人工繁殖需求

時有種原細胞之提供。精液凍存技術已廣泛應用於各魚類，如鮭科 (Kutluyer et al., 2014; Nynca et al., 2016)、鰻科 (Tanaka, 2002; Herranz-Jusdado et al., 2018) 等，大洋性魚類太平洋黑鮪 (*Thunnus orientalis*) 亦曾進行精液冷凍試驗 (Gwo et al., 2005)。其應用除長期保存種原細胞外，還可用於人工繁殖，例如石斑魚先雌後雄特性、種間雜交到其繁殖期不同步影響下 (如 *Epinephelus fuscoguttatus* × *E. lanceolatus*)，需要長時間的養殖才有雄性種魚及對應適當繁殖期之需求；體積大不易操作且在運輸中容易受到緊迫、碰撞受傷，嚴重者可能死亡而造成嚴重損失，另近年政府推動淨零排放政策，精液冷凍運輸除其體積小又攜帶方便，可以減少種魚運輸中造成之碳排放。鬼頭刀目前無精液凍存之研究發表，故本研究將探討以冷凍保存鬼頭刀精細胞之最適條件，期能藉由凍存精細胞來達到精液長期保存之效果。

二、材料與方法

(一) 精液之收集及凍前、解凍後鏡檢

本試驗於 2021 年 4 月至 2022 年 5 月在本所東部海洋生物研究中心進行。鬼頭刀樣本取自臺東縣成功鎮三仙台定置漁場及新港魚市場兩處，攜回研究室進行體長及體重測量，解剖後取出生殖腺秤重，並計算生殖腺成熟指數 (gonadosomatic index, GSI)，計算式如下：

$$GSI = \frac{GW}{RW} \times 100$$



GSI 為生殖腺成熟指數；GW 表示生殖腺重 (gonad weight)(g)；RW 表示魚體全重(g)。

挑選精巢進行秤重及記錄，並以 Hank's solution 清洗並用吸水紙吸取表面液體後開始取精，以拇指擠壓的方式將精液收集於離心瓶中，盡量避免血液及其他液體的流入。收集之鬼頭刀精液以 Advanced® Instruments Inc. Model 3320 Micro-Osmometer 測量其滲透壓。

取乾淨的 1.5 ml 離心瓶，加入 500 μ l 海水及 50 μ l 精液進行精子活化，以微量吸管均勻混合後取 50 μ l 活化精子進行鏡檢，快速運動的精子紀錄為活精子。精子活力 = 活動精子數/全部精子數 \times 100%，以活力約 60% 之新鮮精液進行冷凍保存最適條件測試。

於液態氮桶中取出已冷凍保存鬼頭刀精液之麥管，浸泡於 26–30°C 水中，俟冷凍精液解凍後倒入 1.5 ml 離心瓶中，取 50 μ l 解凍精液與 500 μ l 海水均勻混合並開始計時其活動時間後，於顯微鏡進行觀測紀錄。利用計數器計算區域內活動中精子以及所有之精子數。

(二) 精液凍存試驗

1. 精液取樣部位

精巢以長度分為前 (front)、中 (middle) 及後 (back) 三段，接近生殖孔者設為後

段，以手術剪刀將精巢進行分段後採精。精液以 Hank's solution 1:3 之比例稀釋，再以 10% 二甲基亞砜 (dimethyl sulfoxide, DMSO) 作為抗凍劑製備預凍精液，採階段性降溫法降溫，先置放於 4°C、10 分鐘，另取保麗龍盒 (24.5 \times 29.5 \times 19.5 cm) 倒入液態氮並放入試管架及保麗龍厚片，後將麥管置於保麗龍厚片上使距離液態氮表面 3–6 cm 處 (約 -70–-90°C) 以利用液態氮蒸氣預冷 20 分鐘，再移置試管架之液態氮表面 20 分鐘，結束後投入液態氮中保存。

2. Hank's solution 比例試驗

將收集到之鬼頭刀精液以 Hank's solution (表 1) 作為稀釋劑，依 1:1、1:3、1:5、1:10、1:20、1:50、1:100 及 1:200 等不同比例稀釋後，再以 10% DMSO 作為抗凍劑製備預凍精液，以 500 μ l 麥管吸取 400 μ l 預凍精液後，再以 4°C、10 分鐘，液態氮表面上 3–6 cm 處 20 分鐘，液態氮表面 20 分鐘進行階段式降溫，最後投入液態氮中保存。

3. 抗凍劑試驗

精液以 Hank's solution 1:3 之比例稀釋，分別以四種不同抗凍劑：甲醇 (methanol, MeOH)、甘油 (glycerol, GLY)、DMSO 及丙二醇 (propylene glycol, PG)，在四種濃度 5、10、15 及 20% 下進行凍存試驗，降溫方式係以 500 μ l 麥管吸取 400 μ l

表 1 Hank's solution 之稀釋劑溶液配方

NaCl (g/L)	KCl (g/L)	CaCl ₂ (g/L)	MgSO ₄ · 7H ₂ O (g/L)	Na ₂ HPO ₄ · 7H ₂ O (g/L)	NH ₂ PO ₄ (g/L)	NaHCO ₃ (g/L)	Glucose (g/L)
8.00	0.40	0.14	0.20	0.06	0.03	0.17	1.00

預凍精液後，先置放於 4°C、10 分鐘，液態氮表面上 3–6 cm 處 20 分鐘，液態氮表面 20 分鐘，結束後投入液態氮中保存。

4. 降溫法試驗

精液以 Hank's solution 1:3 之比例稀釋，再以 10% DMSO 作為抗凍劑製備預凍精液，以六種不同降溫方式進行降溫，Treatment A (TA) 為 4°C、10 分鐘，液態氮表面上 3–6 cm 處 20 分鐘，液態氮表面 20 分鐘，最後投入液態氮中保存；TB 為 4°C、10 分鐘，最後投入液態氮中保存；TC 為 4°C、10 分鐘，-20°C、10 分鐘，液態氮表面上 3–6 cm 處 20 分鐘，液態氮表面 20 分鐘，最後投入液態氮中保存；TD 為液態氮表面上 3–6 cm 處 20 分鐘，液態氮表面 20 分鐘，最後投入液態氮中保存；TE 為液態氮表面 20 分鐘，最後投入液態氮中保存；TF 為逕直投入液態氮中保存。

5. 統計分析方法

數值以平均值 \pm S.D. 表示，以單因子變異數分析 (one-way analysis of variance, ANOVA) 統計分析，並以 Turkey HSD 進行事後檢定，測試各組間是否有顯著差異。所有試驗使用顯著水準為 $p < 0.05$ 。

三、結果

(一) 精液之收集

本試驗所用之雄性鬼頭刀共計 46 尾，尾差長為 82.9 ± 13.2 cm，重量 5.1 ± 2.4 kg，精巢重 31.0 ± 11.8 g，平均 GSI = 0.61。實驗發現，GSI 越高其精液取得可能性越高

且品質較優；GSI 越高其精巢重量越重取得之精子量越多。採集於三仙台定置漁場之鬼頭刀精液其品質較新港魚市場延繩釣優。鬼頭刀精液滲透壓為 450.67 ± 4.16 mOsm/kg。

(二) 精液凍存試驗

1. 精液取樣部位

圖 1 所示為不同採樣部位與鬼頭刀精液品質之關係。對照組 CF、CM 及 CB 分別為 $64.25 \pm 4.36\%$ 、 $64.145 \pm 3.32\%$ 及 $58.746 \pm 5.34\%$ ，處理組 TF、TM 及 TB 為 $50.892 \pm 4.73\%$ 、 $48.075 \pm 6.77\%$ 及 $45.57 \pm 5.60\%$ 。對照組間無顯著差異 ($p > 0.05$) 但皆顯著高於處理組 ($p < 0.05$)，而處理組間無顯著差異 ($p > 0.05$)。

2. Hank's solution 比例試驗

以 Hank's solution 在 1:1–1:200 稀釋下結果如圖 2 所示，對照組之精子活力為 $61.57 \pm 9.57\%$ 顯著高於處理組 ($p < 0.05$)，處理組依 1:1、1:3、1:5、1:10、1:20、1:50、1:100 及 1:200 之精子活力分別為 $45.89 \pm 6.94\%$ 、 $47.31 \pm 3.35\%$ 、 $46.61 \pm 5.48\%$ 、 $44.78 \pm 5.98\%$ 、 $30.05 \pm 7.46\%$ 、 $21.89 \pm 5.59\%$ 、 $19.78 \pm 5.25\%$ 及 $2.31 \pm 2.78\%$ ，處理組中又以 1:1–1:10 之效果最佳且之間無顯著差異 ($p > 0.05$)，稀釋比例達 1:20 以上則激活率顯著降低，尤其 1:200 之保存效果最差。

3. 抗凍劑試驗

圖 3 所示為四種抗凍劑在四種不同濃度下，對鬼頭刀精液凍存效果之關係。對照組精子激活率 $76.58 \pm 4.56\%$ 高於各處理組，除了 DMSO 10% 組外皆有顯著性差異



($p < 0.05$), 而四種抗凍劑皆有抗凍保存之效果。MeOH 於 5%、10%、15% 及 20% 濃度下精子激活率分別為 $4.29 \pm 0.64\%$ 、 $21.74 \pm 3.56\%$ 、 $12.49 \pm 12.49\%$ 及 $4.57 \pm 1.08\%$ ，GLY 組分別為 $44.38 \pm 5.20\%$ 、 $41.39 \pm 4.23\%$ 、 $12.46 \pm 1.22\%$ 及 $28.31 \pm 6.95\%$ ，PG 組為 $18.04 \pm 5.22\%$ 、 $51.58 \pm 2.42\%$ 、 $48.55 \pm 4.07\%$ 及 $46.49 \pm 4.55\%$ ，DMSO 組為

$38.45 \pm 2.62\%$ 、 $66.43 \pm 3.12\%$ 、 $50.17 \pm 2.74\%$ 及 $38.56 \pm 1.92\%$ 。

4. 降溫法試驗

圖 4 所示為不同降溫方式，對鬼頭刀精液凍存之影響關係。對照組精子激活率以 $61.86 \pm 6.63\%$ 高於各處理組，處理組之激活率依照 A-F 分別為 $46.81 \pm 4.48\%$ 、 0% 、 $47.26 \pm 4.60\%$ 、 $38.60 \pm 1.59\%$ 、 $31.19 \pm$

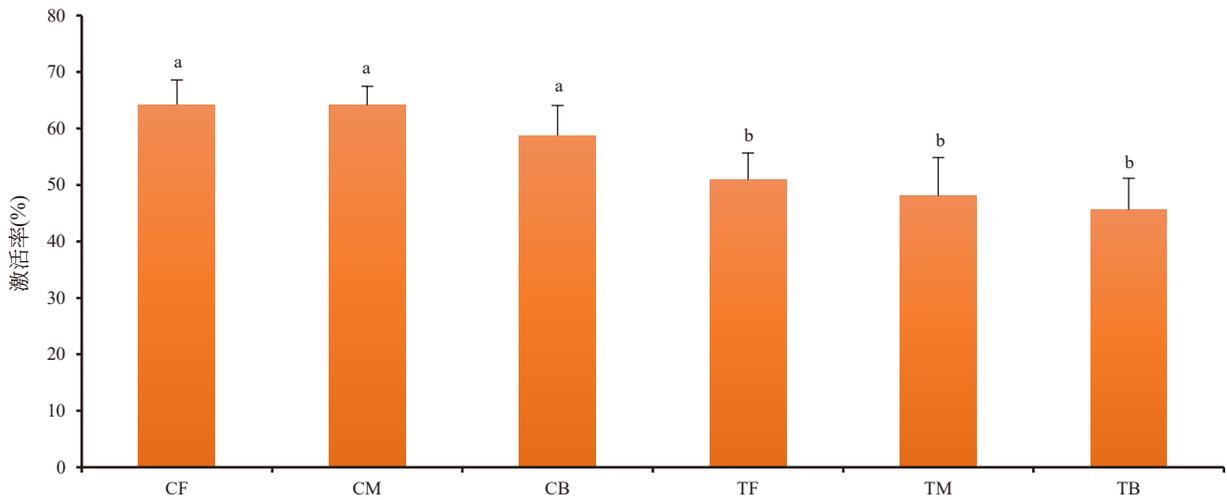


圖 1 取得於鬼頭刀精巢三個不同部位之精液，以 Hank's solution 1:3 稀釋並在含有 10% DMSO 下以階段性降溫後之凍存結果(平均值+S.D.)。不同字母間表示組間有顯著差異 ($p < 0.05$)

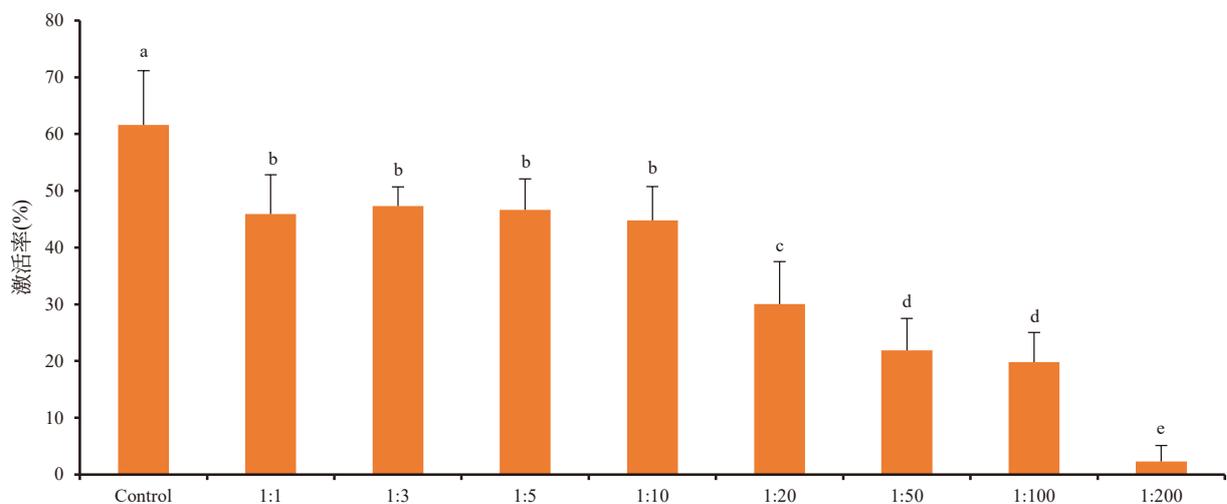


圖 2 鬼頭刀精液以含 10% DMSO 之 Hank's solution 依不同稀釋比例下，以階段性降溫後之凍存結果(平均值+S.D.)。不同字母間表示組間有顯著差異 ($p < 0.05$)

4.89% 及 0%。凍存精液之品質以階段式降溫法為佳，TA 和 TC 兩者間無顯著差異 ($p > 0.05$)，以液態氮之蒸氣進行降溫也是可行的，如 TD 及 TE 也有 30% 以上解凍後之

激活率且在事後檢定發現 TD 與 TA、TC 之間無顯著差異 ($p < 0.05$)，而從 4°C 或室溫 (TB、TF) 下逕直投入於液態氮保存是不可行的。

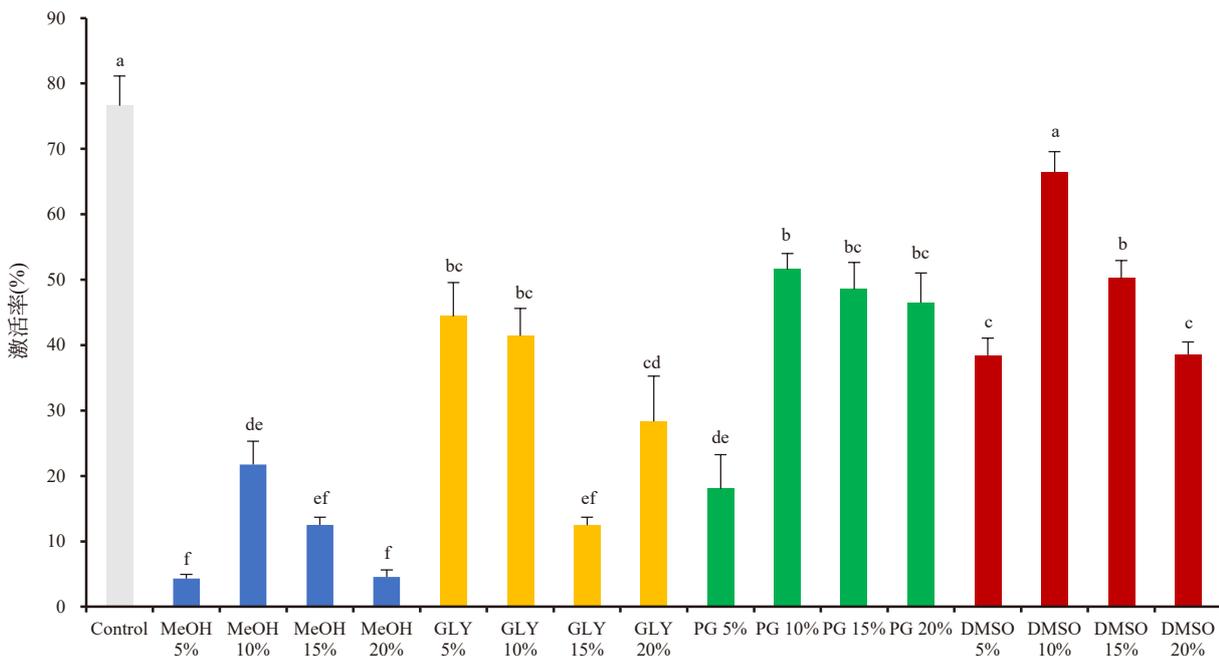


圖3 鬼頭刀精液以 Hank's solution 1:3 稀釋下，在四種抗凍劑及四種濃度下，以階段性降溫後之凍存結果(平均值+S.D.)。不同字母間表示組間有顯著差異 ($p < 0.05$)

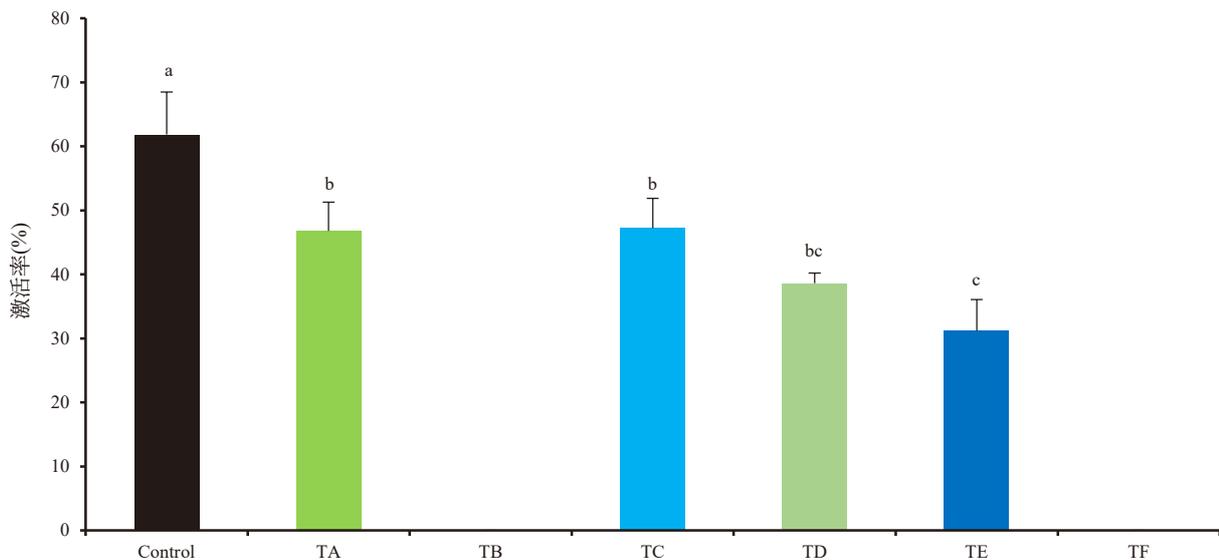


圖4 鬼頭刀精液以 Hank's solution 1:3 稀釋並在含有 10% DMSO 下，以六種不同降溫處理後之凍存結果(平均值+S.D.)。不同字母間表示組間有顯著差異 ($p < 0.05$)



四、討論

(一) 精液之收集

一般而言，魚類精子是以不活化形式存在於精巢中 (Morisawa and Suzuki, 1980)，精子的活力受滲透壓、離子、pH 及溫度等影響，但滲透壓在大部分的研究中認為是主要原因 (Cosson, 2004; Alavi and Cosson, 2005; Alavi and Cosson, 2006)。現今精液冷凍多儲存於液態氮內，因可達到 -196°C 而大幅降低細胞活性供長期保存，但其問題在於冰晶形成 (crystal formation) 而破壞細胞結構，導致細胞死亡，因此相關研究正不斷地研究與精進。

精液的品質受諸多因子影響，例如：物種、年齡和產季週期、儲存溫度、光照、氣壓與氣體交換、抗生素添加物、抗氧化劑添加物、稀釋劑特性 (成分、pH 等)、稀釋比例及其他。本試驗期間採集得到的魚隻，其精液品質皆有差異性，有研究指出產卵季的採集期會影響精子質量，在繁殖季中期之精子產量及活力較初期與末期高 (Shangguan and Crim, 1999)，GSI 及精巢重量高不一定精液質量高，但品質及取得量一般都較高，非繁殖季在漁獲上取得較不易外，精液質量較差亦如文獻所述。

依據精液採集部位之結果推論，若於野外採集活體鬼頭刀，以擠壓腹部非犧牲式取得精液，應不受到擠壓部位而影響精液取得之品質，擠取精液時須小心外部因素，如尿液及體液的滲入或處理時間過久等，都將影響精液品質 (Dreanno et al., 1998)。本試驗

會先將精巢以 Hank's solution 清洗外圍能避免尿液、海水及體液的參雜，但擠壓過程中仍不易避免血液之滲入。

(二) 稀釋劑試驗

為了延長精子儲存時間並避免功能惡化，魚類精液將稀釋於等滲透壓水溶液或稀釋劑中，而此環境之化學成分及物理環境相似於精巢中。稀釋劑提供了精子適當之滲透壓濃度與 pH、必需營養、稀釋精子濃度、抗凍劑載體介質及保護精子受到冷或熱之休克傷害等功能以延長精子壽命 (Chao, 1996; Muchlisin, 2004; Yang et al., 2016)。稀釋劑與抗凍劑的比例是魚類精子成功冷凍保存的主要限制 (Chao, 1996)。本研究使用魚類精液凍存常用之 Hank's solution 做為稀釋劑 (Wayman et al., 1997; Fuhong et al., 2011)，鬼頭刀精液在稀釋比例 1:1 – 1:10 效果佳且無顯著差異 ($p > 0.05$)，在比例增加下發現凍存效果下降，這種現象在 Mariana et al. (2018) 對大西洋白姑魚 (*Argyrosomus regius*) 結果相似，在各稀釋處理組中發現 1:19 稀釋比例較 1:4 及 1:9 差，但在 Magdy et al. (2021) 對歐洲海鱸 (*Dicentrarchus labrax*) 之結果則相反，其報告指出稀釋比例 1:2、1:4、1:10 及 1:20 中 1:20 效果最好且有顯著差異 ($p < 0.05$)，針對大西洋鱈 (*Gadus morhua*)、黑線鱈 (*Melanogrammus aeglefinus*) 及美洲胡瓜魚 (*Osmerus mordax*) 在 1:3 稀釋比例下的精液質量優於 1:1、1:2、1:5 及 1:10 (DeGraaf and Berlinsky, 2004a, b)。

(三) 抗凍劑試驗

抗凍劑藉由減少水與晶體結構之結合、建構均勻晶體及電解質之結合，因這些特徵使凝固點降低，故能維持精子的品質 (Linhart et al., 2009)。魚類精液冷凍所用抗凍劑分兩種族群，其一為滲透性組，有 MeOH、GLY、DMSO 及 PG 等，DMSO 因為有快速滲透及可和精子磷脂層相互作用之特性，因此最常作為使用 (Suquet et al., 2000; Gwo, 2011)；其二為無滲透性組，有葡萄糖、蔗糖、果糖及蛋黃等。偶有實驗以滲透性組再添加葡萄糖、胺基酸或蛋黃等額外營養以供精子活力之保持 (Rurangwa et al., 2001; Aramli et al., 2015; Nynca et al., 2016)。本研究以 MeOH、GLY、DMSO 及 PG 為抗凍劑，再依 5、10、15、20% 四種濃度下冷凍保存精液，其中以 DMSO 10% 做為鬼頭刀精液抗凍劑之表現最好。魚種不同，適用的抗凍劑種類及濃度也不同，如花鱸屬 (*Poecilia latipinna*；*Poecilia reticulata*) 是以甘油 20% 進行精液凍存 (Huang et al., 2009)、溪紅點鮭 (*Salvelinus fortinalis*) 是用 9% 甲醇 (Nynca et al., 2016) 及丁鱈 (*Tinca tinca*) 則用 5% DMSO (Lujic et al., 2017)，據 Victor and Asturiano (2019) 整理，一般抗凍劑使用濃度介於 5–15% 之間。更高濃度的抗凍劑可提供更好的細胞防禦，但也必須考慮其毒性 (例如誘導細胞凋亡) 影響 (Stoss, 1983)，因相同水平之抗凍劑可能會使未凍結的細胞致死 (Chao, 1996)。

(四) 降溫法試驗

精液冷凍之研究報告中發現，許多物種

其精液經解凍後，品質較新鮮精液低，如尖齒鬍鯰 (*Clarias gariepinus*) (Rurangwa et al., 2001)、白鱈 (*Psephurus gladius*) (Aramli et al., 2015) 及鮭科 (salmonidae) 魚類 (Nynca et al., 2016)。近年來石斑魚多採用液態氮蒸氣降溫作為冷凍方法 (He et al., 2011; Lim and Le, 2013)，蔡等 (2016) 則是以二段式降溫法進行赤鯮 (*Doederleinia berycoides*) 精液降溫，而本研究發現鬼頭刀精液無法直接與液態氮接觸，從 4°C 或室溫下逕直投入於液態氮保存是不可行的，可能因溫度變化太大致冰晶損傷細胞而精子失去活性 (Chao and Liao, 2001)。

由於精子本質或某些物種之精子脆弱物質以致冷凍保存難以執行，因此冷藏是最常用的方式 (Shaliutina et al., 2013; Trigo et al., 2015)。在水產養殖中，短期精液保存是一種保護配子的一種替代方式，允許精液可以在低溫下保持授精力數小時、數天甚至是幾週 (Pablo et al., 2019)，其中從 0–4°C 是最常用於精液儲存的溫度，因為水生動物具有耐冷休克 (cold shock)，且當低於 6°C 相較其更高溫者，能更有效地降低精子新陳代謝及抑制細菌生長 (Rurangwa et al., 2004; Bobe and labbe, 2009)。不同物種其精液保存能力亦不同，以海水魚為例，銀花鱸魚 (*Morone saxatilis*) 於未稀釋下可冷藏 6–7 日 (Jenkins-Keeran and Woods, 2002)、有稀釋下之智利油南極魚 (*Eleginops maclovinus*) 可保存 7–10 日 (Ulloa-Rodríguez et al., 2018)，大西洋鱈及黑線鱈於 38 天後其精液仍有激活之紀錄 (DeGraaf and Berlinsky,



2004a, b)。未來將持續研究鬼頭刀精液保存的應用，除了凍存外，亦能應用於低溫冷藏。

五、結論與建議

鬼頭刀精液取得不會受到精巢的位置而有影響，故腹部擠壓不會導致精液品質之改變。鬼頭刀精液之保存，以 Hank's solution 作為稀釋劑有良好之效果，且發現適宜低稀釋倍率，建議使用 1:1 – 1:10 之稀釋倍率，另 Hank's solution 可於常溫保存，在使用上較為方便。本研究建議使用 10% DMSO

進行臺灣東部海域鬼頭刀精液保存，且鬼頭刀精子耐冷休克能力較弱，在降溫方面應使用多階段降溫方式，避免精細胞之凋亡。冷藏保存雖為養殖現場最常使用之方式之一但保存期限短，精液以凍存作為長期保存，不僅可避免雄雌性成熟期程不一外，其使用方式只要回溫後亦同冷藏。未來將持續針對臺灣東部大洋性魚類精液保存進行研究，建立一套精液保存之檢驗模式。高品質之凍存精液不僅應用於魚類遺傳基因精子庫，亦可藉由人工繁殖結合養殖以進行人工生態放流、養殖技術物種開發等，增裕漁業資源及提高養殖競爭力。



參考文獻

- 蔡惠萍、吳允暉、何源興、張錦宜 (2016) 臺灣東部海域赤鯮精液冷凍保存技術之初步探討。水試專訊, 55: 12-15。
- 蔡惠萍、邱沛盛、陳重元、蔡政汶、何源興 (2022) 石斑魚精液冷凍保存及其雜交育種應用研究。水試專訊, 77: 34-39。
- Aguilar-Juárez, M., G. Ruiz-Campos and G. Paniagua-Chávez (2014) Cold storage of the sperm of the endemic trout *Oncorhynchus mykiss nelsoni*: a strategy for short-term germplasm conservation of endemic species. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(1): 294-300.
- Alavi, S. M. H and J. Cosson (2005) Sperm motility in fishes. I. Effects of temperature and pH: a review. *Cell Biol. Int.*, 29(2): 101-10.
- Alavi, S. M. H and J. Cosson (2006) Sperm motility in fishes. II. Effects of ions and osmolality: a review. *Cell Biol. Int.*, 30(1): 1-14.
- Aramli, M. S., K. Golshahi, R. M. Nazari, S. Aramli and A. Banan (2015) Effectiveness of glucose-methanol extender for cryopreservation of *Huso huso* spermatozoa. *Anim. Reprod. Sci.*, 162: 37-42.
- Benetti, D. D., E. S. Iversen and A. C. Ostrowski (1995) Growth rates of captive dolphin, *Coryphaena hippurus*, in Hawaii. *Fish. Bull.* (Wash. D. C.), 93(1): 152-157.
- Blaxter, J. H. S. (1953) Sperm storage and cross fertilization of spring and autumn spawning herring. *Nature*, 172: 1189-1190.
- Bobe, J. and C. Labbe (2009) Chilled storage of sperm and eggs. In: Cabrita, E., V. Robles, P. Herráez (eds.) *Methods in Reproductive Aquaculture: Marine and Freshwater Species*, pp. 219-235. CRC Press, Boca Raton, London, NY.
- Cabrita, E., S. Engrola, L. E. C. Conceição, P. Pousão-Ferreira and M. T. Dinis (2009) Successful cryopreservation of sperm from sex-reversed dusky grouper, *Epinephelus marginatus*. *Aquaculture*, 287(1-2): 152-157.
- Chao, N. H. (1996) Cryopreservation of finfish and shellfish sperms. *J. Taiwan Fish. Res.*, 4(2): 157-170.
- Chao, N. H. and I. C. Liao (2001) Cryopreservation on finfish and shellfish gametes and embryos. *Aquaculture*, 197: 161-189.
- Contreras, P., P. Ulloa, O. Merino, I. Valdebenito, E. Figueroa, J. Fariás and J. Risopatrón (2017) Effect of short-term storage on sperm function in Patagonian blenny (*Eleginops maclovinus*) sperm. *Aquaculture*, 481: 58-63.
- Cosson, J. (2004) The ionic and osmotic factors controlling motility of fish spermatozoa. *Aquac. Int.*, 12: 69-85.
- DeGraaf, J. D. and D. L. Berlinsky (2004a) Cryogenic and refrigerated storage of Atlantic cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) spermatozoa. *Aquaculture*, 234: 527-540.
- DeGraaf, J. D. and D. L. Berlinsky (2004b) Cryogenic and refrigerated storage of rainbow smelt *Osmerus mordax* spermatozoa. *J. World Aquac. Soc.*, 35: 209-216.
- Dreanno, C., M. Suquet, E. Desbruyères, J. Cosson, H. L. Delliou and R. Billard (1998) Effect of urine on semen quality in turbot (*Psetta maxima*). *Aquaculture*, 169: 247-262.
- Fan, B., X. C. Liu, Z. N. Meng, B. H. Tan, L. Wang, H. F. Zhang, Y. Zhang, Y. X. Wang and H. R. Lin (2013) Cryopreservation of giant grouper *Epinephelus lanceolatus* (Bloch, 1790) sperm. *J. Appl. Ichthyol.*, 30(2): 334-339.
- Fuhong, D., P. L. Santosh, L. Jun, L. Jilin, R. Melissa and E. M. Joyce (2011) Cryopreservation of sperm from Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*, L.) for commercial application. *Cryobiology*, 63(1): 56-60.
- Gee, W. (1916) Effects of acute alcoholization on the germ cells of *Fundulus heteroclitus*. *The Biol. Bull.*, 31: 379-406.
- Gwo, H. H., T. S. Weng, L. S. Fan and Y. H. Lee (2005) Development of cryopreservation procedures for semen of Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*). *Aquac.*, 249: 205-211.
- Gwo, J. C. (1993) Cryopreservation of black grouper (*Epinephelus malabaricus*). *Theriogenology*, 39: 1331-1342.
- Gwo, J. C. (2011) Cryopreservation of sperm of some marine fishes. In: TR Tiersch, CC Green (eds) *Cryopreservation in Aquatic Species*, 2nd edn, World Aquacul. Soc., Baton Rouge. Louisiana., 459-481.
- Hagood, R. W., G. N. Rothwelly, M. Swafford and M. Tosaki (1981) Preliminary report on the aquacultural development of the dolphin fish, *Coryphaena hippurus* (Linnaeus). *J. World Aquac. Soc.*, 12: 135-139.
- He, Q., G. Lu, K. Che, E. Zhao, Q. Fang, H. Wang, J. Liu, C. Huang and Q. Dong (2011) Sperm cryopreservation of the endangered red spotted grouper, *Epinephelus akaara*, with a special



- emphasis on membrane lipids. *Aquaculture*, 318(1-2): 185-190.
- Herranz-Jusado, J. G., E. Kasa, T. Kollár, V. Gallego, D. S. Peñaranda, C. Rozenfeld, L. Pérez, Á. Horváth and J. F. Asturiano (2018) Handling and treatment of male european eels (*Anguilla anguilla*) for hormonal maturation and sperm cryopreservation. *J. Vis. Exp.*, 131: e56835.
- Huang, C., C. Sun, X. Su, X. Zhao, M. Miao, Y. Liu and Q. Dong (2009) Sperm cryopreservation in guppies and black mollies. A generalized freezing protocol for livebearers in Poeciliidae. *Cryobiology*, 59: 351-356.
- Izquierdo, M. S., H. Fernández-Palacios and A. G. J. Tacon (2001) Effect of broodstock nutrition on reproductive performance of fish. *Aquaculture*, 197: 25-42.
- Jenkins-Keeran, K. and L. C. Woods (2002) An evaluation of extenders for the short-term storage of striped bass milt. *N. Am. J. Aquac.*, 64: 248-256.
- Kutluyer, F., M. Kayima, F. Öğretmen, S. Büyükleblebici and P. B. Tuncerd (2014) Cryopreservation of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* spermatozoa: Effects of extender supplemented with different antioxidants on sperm motility, velocity and fertility. *Cryobiology*, 69: 462-466.
- Lim, H. K. and M. H. Le (2013) Evaluation of extenders and cryoprotectants on motility and morphology of longtooth grouper (*Epinephelus bruneus*) sperm. *Theriogenology*, 79(5): 867-871.
- Linhart, O. H. R., J. Cosson, S. B. Noveiri and A. Alipour (2009) 5th International Symposium on Sturgeon, Workshop on sturgeon sperm cryopreservation, 16, Ramsar, Iran.
- Liu, Q. H., Z. Z. Xiao, S. H. Wu, D.Y. Ma, Y. S. Xiao and J. Li (2012) Marine fish sperm cryopreservation and quality evaluation in sperm structure and function. In *Current Frontiers in Cryopreservation*, IntechOpen.
- Lujčić, J., G. Bernáth, Z. Marinović, R. Nataša, N. Radojković, V. Simić, M. Ćirković, B. Urbányi and Á. Horváth (2017) Fertilizing capacity and motility of tench *Tinca tinca* (L., 1758) sperm following cryopreservation. *Aquac. Res.*, 48: 102-110.
- Magdy, R. B., M. R. Zaher, M. H. Hany, E. E. Mohamed, A. A. Mohamed and M. A. Kareem (2011) Effect of extenders, cryoprotectants, and freezing methods on sperm quality and fertilisation rate of the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Egypt. J. Aquat. Biol. Fish.*, 25(2): 63-74.
- Mariana, S., S. Florbel, M. Márcio and B. José (2018) Evaluation of different extenders for the cold storage of meagre (*Argyrosomus regius*) semen. *Aquac. Res.*, 49(8): 2723-2731.
- Migaud, H., G. Bell, E. Cabrita, B. Mcandrew, A. Davie, J. Bobe, M. P. Herráez and M. Carrillo (2013) Gamete quality and broodstock management in temperate fish. *Reviews in Aquac.*, 5: S194-S223.
- Morisawa, M. and K. Suzuki (1980) Osmolality and potassium ion: their roles in initiation of sperm motility in teleosts. *Science*, 210: 1145-1147.
- Muchlisin, Z. A., R. Hashim and A. S. C. Chong (2004) Preliminary study on the cryopreservation of tropical bagrid catfish (*Mystus nemurus*) spermatozoa; the effect of extender and cryoprotectant on the motility after short-term storage. *Theriogenology*, 62: 25-34.
- Nynca, J., S. Judyka, E. Lisezewska, S. Dobosz, J. Grudniewska and K. Arai (2016) Utility of different sugar extenders for cryopreservation and post-thaw of sperm Salmonidae species. *Aquaculture*, 464: 340-348.
- Pablo, C., D. Kelly, U. R. Patricio, M. Osvaldo, F. Elias, G. F. Jorge, V. Iván and R. Jennie (2019) Effects of short-term storage on sperm function in fish semen: a review. *Aquaculture*, 12(3): 1373-1389.
- Rurangwa, E., D. E. Kime, F. Ollevier and J. P. Nash (2004) The measurement of sperm motility and factors affecting sperm quality in cultured fish. *Aquaculture*, 234: 1-28.
- Rurangwa, E., F. A. M. Volckaert, G. Huyskens, D. E. Kime and F. Ollevier (2001) Quality control of refrigerated and cryopreserved semen using computer-assisted sperm analysis (CASA), viable staining and standardized fertilization in Africa catfish (*Clarias garuepinus*). *Theriogenology*, 55: 751-769.
- Shaliutina, A., M. Hulak, I. Gazo, P. Linhartova and O. Linhart (2013) Effect of short-term storage on quality parameters, DNA integrity, and oxidative stress in Russian (*Acipenser gueldenstaedtii*) and Siberian (*Acipenser baerii*) sturgeon sperm. *Anim. Reprod. Sci.*, 139: 127-135.
- Shangguan, B. and L. W. Crim (1999) Seasonal variations in sperm production and sperm quality in male winter founder, *Pleuronectes americanus*: the effects of hypophysectomy, pituitary replacement therapy, and GnRHa treatment. *Mar. Bio.*, 134: 19-27.
- Stoss, J. (1983) Fish gamete preservation and spermatozoan physiology. in: *Fish physio. IX B*, New York Academic Press, United States of America, 305-350.

- Suquet, M. C. Dreanno, C. Fauvel, J. Cosson and R. Billard (2000) Cryopreservation of sperm in marine fish. *Aquac. Res.*, 31: 231-243.
- Tanaka, S. (2002) Long-term cryopreservation of sperm of Japanese eel. *J. Fish Bio.*, 60: 139-146.
- Tian, Y., J. Jiang, N. Wang, W. Qi, J. Zhaim, B. Li Y. Liang, Y. Chen, C. Yang and S. Chen (2015) Sperm of the giant grouper: cryopreservation, physiological and morphological analysis and application in hybridizations with red-spotted grouper. *J. Reprod. Dev.*, 61(4): 333-339.
- Trigo, P., O. Merino, E. Figueroa, I. Valdebenito, R. Sánchez and J. Risopatrón (2015) Effect of short-term semen storage in salmon (*Oncorhynchus mykiss*) on sperm functional parameters evaluated by flow cytometry. *Andrologia*, 47: 407-411.
- Ulloa-Rodríguez, P., P. Contreras, K. Dumorné, M. Lee-Estevez, R. Díaz, E. Figueroa, I. Valdebenito, J. Risopatrón and J. G. Farías (2018) Patagonian blenny (*Eleginops maclovinus*) spermatozoa quality after storage at 4°C in Cortland medium. *Anim. Reprod. Sci.*, 197: 117-125.
- Victor, G. and J. F. Asturiano (2019) Fish sperm motility assessment as a tool for aquaculture research: a historical approach. *Rev. Aquac.*, 11: 697-724.
- Wayman, W. R., R. G. Thomas and T. R. Tiersch (1997) Refrigerated storage and cryopreservation of black drum (*Pogonias cromis*) spermatozoa. *Theriogenology*, 47(8): 1519-1529.
- Yang, H., J. Daly, C. Carmichael, J. Matthews, Z. M. Varga and T. Tiersch (2016) A procedure-spanning analysis of plasma membrane integrity for assessment of cell viability in sperm cryopreservation of zebrafish *Danio rerio*. *Zebrafish*, 13(2): 144-151.



鬼頭刀人工繁殖試驗研究

鄭明忠、吳瑞賢、邱俊豪、劉祐瑜、何源興
行政院農業委員會水產試驗所東部海洋生物研究中心

摘要

本研究為增裕未來漁業資源之需求，開始致力於鬼頭刀人工繁殖試驗研究。試驗發現鬼頭刀受精卵為浮性透明卵，平均卵徑為 1.55 ± 0.04 mm (Mean \pm S.D.)，內具單一油球，油球平均直徑為 0.31 ± 0.02 mm。在水溫 $23.5 \pm 1^\circ\text{C}$ 、鹽度 32 psu 下，受精卵約 54 小時孵化，剛孵化時仔魚平均全長為 5.07 ± 0.05 mm，第 3 日齡仔魚平均全長為 5.46 ± 0.12 mm，可投餵 100–120 μm 的輪蟲作為初期開口餌料。第 6 日齡之仔魚全長為 5.81 ± 0.62 mm 此時仔魚活動力增強可兼投橈足類幼生，第 10 日齡平均全長為 6.63 ± 0.60 mm，此時仔魚攝食能力增強，可混投橈足類成蟲，同時餌料生物之提供需注意各種餌料必須重疊使用。第 30 日齡全長為 33.00 ± 2.44 mm，此時仔魚可以完全接受人工配合飼料。第 45 日齡幼魚平均全長為 50.70 ± 5.02 mm，此時仔魚之體色及斑紋已與成魚一致。

一、前言

鬼頭刀廣泛分布於全球各大洋之熱帶及亞熱帶區海域，臺灣各地海域及離島均有產，尤以東部海域較多 (邵，2022)。臺灣鬼頭刀捕獲量位居全球第四位，主要由沿近海漁業之延繩釣、曳繩釣及定置網漁法所捕獲而來，盛漁期為 4–5 月及 10–11 月間，其中國內將近九成漁獲以外銷美國為主，為臺灣賺進不少外匯 (徐，2019)。

鬼頭刀目前仍以海洋捕撈為主，伴隨全球海洋資源捕撈壓力與日俱增，鬼頭刀需求也大幅增加，造成鬼頭刀資源量及體型皆有略減及小型化之趨勢，使得鬼頭刀永續利用議題受各國重視。因此本研究主要目的在於開發鬼頭刀增裕技術，建立鬼頭刀人工繁

殖、育苗技術及基礎資料，瞭解不同階段仔稚魚最適餌料生物，並掌握鬼頭刀繁養殖關鍵技術與國際最新鬼頭刀育苗技術，以提供未來進行鬼頭刀培育增殖及其他洄游性魚類育苗之參考。

二、材料與方法

(一) 種魚收集與自然產卵

本研究自 2021 年 10 月開始進行種魚收集，種魚來源經由漁民以延繩釣及曳繩釣方式捕獲。種魚數量為 12 尾，飼育於本所 150 噸水槽，體長為 40–60 cm，體重為 3–4 kg，每日以生鮮餌料如魷魚、秋刀魚及鯉魚等生餌混合投餵。養殖水源為天然海水經沉澱後以馬達抽入種魚池備用，採流水式每日

調控換水量為總水量 1/5，水溫維持在 $25 \pm 2^\circ\text{C}$ ，鹽度為 32–33 psu。生殖期觀察種魚產卵前及追尾行為，並記錄生殖行為模式。

(二) 受精卵與胚胎發育

種魚於培育池中可自然產卵，發現種魚產卵後開始於溢水口架設 80 網目之浮游生物網收集受精卵，期間準備 300 L FRP 桶（內徑直徑 90 cm，高度 50 cm）注入天然海水（鹽度為 32 psu），將受精卵以 32 網目抄網中除去大型雜質後，並收集通過網目之卵粒置入桶中，利用水瓢帶動水流產生渦流，以靜置法讓未受精之死卵及小型雜物沉於桶底，期間受精卵會浮於水中、上層，以 80 目浮游生物網收集表層受精卵後，將受精與未受精卵分別收集秤重，以瞭解種魚之產卵量及受精率，再將受精卵移至 500 L FRP 桶中，採流水打氣方式孵化。過程中採樣受精卵至凹槽玻片上，使用立體顯微鏡，測量 50 顆受精卵之卵徑及油球徑，定時採集受精卵在光學顯微鏡下拍攝受精卵胚胎發育之過程，並記錄時間、水溫與胚胎發育之關係，直至受精卵完全孵化。

(三) 仔魚形態變化與形質測量

取一批次受精卵置入 1.8 噸之 FRP 室內培育槽（內徑為 $200 \times 120 \times 80$ cm），控制溫度為 $25 \pm 0.5^\circ\text{C}$ ，受精卵保持在鹽度 32 psu 中孵化。仔魚孵化後 60 小時內開始投餵輪蟲 (*Brachionus plicatilis*)，作為魚苗開口餌料生物，輪蟲投餵期間（1–10 天）仔魚培育採止水式，以滴流方式添加擬球藻 (*Nannochloropsis oculata*) 穩定水質，水中透明度維持在 50–80 cm，第 6 日以後開始

混投小型橈足類 (Copepods) 與輪蟲，每日更換海水 200–300 L，第 12 日開始投餵滋養豐年蝦 (*Artemia* spp.) 無節幼蟲，第 24 日後給予微粒浮性飼料馴餌，每日下午抽底一次。試驗期間每日採樣 6 尾仔魚，以立體顯微鏡拍攝仔稚魚之鰭部、體態與體色等成長過程之外形變化，並利用生物解剖顯微鏡搭配數位影像測量分析軟體 (NIS-Elements D 2.30, Nikon)，進行全長 (total length, TL)、標準體長 (standard length, SL)、頭長 (head length, HL)、吻長 (snout length, SnL)、眼徑 (eye diameter, ED)、口徑 (mouth gape, MG)、肛門前長 (preanal length, PAL)、體高 (body depth at pectoral-fin base, BDP) 等各部位形質測量 (Betti et al., 2009; Pena and Dumas et al., 2009)，測量結束後將標本固定於 75% 酒精中，以利後續研究進行。

三、結果

(一) 種魚收集與自然產卵

本研究種魚來源為委請漁民於臺東綠島周邊海域以延繩釣及曳繩釣方式捕獲，釣獲後以不觸碰魚體方式剪除子線，並將鬼頭刀置入有造流及增氧設備之活魚艙中蓄養（圖 1A），待船筏進港後施以 5 ppm 丁香酚麻醉劑（圖 1B）使種魚穩定，魚體麻醉後以蝦母袋載運至中心培育池中（圖 1C）。種魚蓄養於 150 噸 R.C. 結構硬式水槽（直徑為 10 m，並調控水位達深度為 180–200 cm）（圖 1D），並以遮陽網遮陰以減少藻類在



圖 1 種魚釣獲及載運流程

A：鬼頭刀於外海釣獲後以不觸碰魚體方式剪除子線，並將種魚置入有造流及增氧設備之活魚艙中蓄養；
 B：運抵至港口後施以 5 ppm 丁香酚麻醉劑穩定魚體；C：魚體麻醉後以蝦母袋載運至中心培育池中；D：
 種魚由袋投放至 150 噸 R.C.結構水泥池中蓄養

池中繁生，池壁裝設打氣氣牆可避免種魚太貼近池壁洄游（圖 2）。



圖 2 種魚池為 150 噸硬式水泥池並以遮陽網遮陰減少藻類在池中繁生，池壁裝設 90 cm 間距之氣牆可避免種魚太貼近池壁洄游

部分種魚於置入種魚池第 2 日可對投入生鮮餌料敏感，透過生餌如魷魚、秋刀魚 (*Cololabis saira*) 及正鰹 (*Katsuwonus pelamis*) (圖 3) 等切成適口大小，於上午及傍晚兩時段餵食馴餌，可誘引開口進食。待鬼頭刀種魚對環境適應後，並習慣每日定時之投飼訓練，約 1 週後即可接受餌料並於 10 日後種魚全數皆可進食。馴餌過程中種魚也會接受石斑魚粒狀飼料，最佳粒徑為 2 – 2.2 cm，粒徑太大搶食並不熱烈。

鬼頭刀雄魚的頭部會有明顯隆起像斧頭一樣的特徵 (圖 4)，雌性頭部則相對圓潤，可以由外表分辨其性別，出現繁殖行為時可發現雌魚腹部明顯膨大，2022 年 4 月中旬發現種魚初次自行產卵，觀察到 10 次生殖行為，從 17:30 開始至凌晨 2:00 皆有產卵，每日產卵量約為 50 – 506 g，平均受精率約為 61.6%，平均孵化率約為 55%。

(二) 受精卵與胚胎發育

鬼頭刀受精卵為球形、分離之浮性卵，



圖 3 鬼頭刀餌料準備

A：新鮮的正鰹進行解凍作業；B：進行去皮、去骨等分切作業；C：將分切後的正鰹肉塊成適口大小後進行秤重以瞭解每日投餵量



圖 4 鬼頭刀雄魚頭部有像斧頭一樣隆起



平均卵徑為 1.55 ± 0.04 mm (Mean \pm S.D.)；內含一顆平均直徑為 0.31 ± 0.02 mm 油球，於顯微鏡觀察受精卵其胚體及油球有金黃色及透明卵二種顏色 (圖 5)，初步觀察其胚體不同顏色對仔魚孵化並無影響。受精卵之胚胎發育過程如表 1 及圖 6 所示，在水溫介於 $23.5 \pm 1^\circ\text{C}$ ，鹽度於 32 psu 下，受精後 35 分鐘胚胎發育為 2 細胞期；受精後 50 分鐘胚胎發育為 4 細胞期 (圖 6A)；1 小時 20 分鐘為 8 細胞期；2 小時為 32 細胞期 (圖 6B)；2 小時 50 分鐘為 64 細胞期 (圖 6C)；5 小時 30 分鐘為桑葚期 (Morula stage) (圖 6D)；15 小時 30 分鐘囊胚形成期 (圖 6E)；21 小時囊胚覆蓋卵黃 1/2 且脊索形成 (圖 6F)；24 小時後囊胚覆蓋全卵黃，眼胞形成且出現 7 體節 (圖 6G)；26 小時胚體出現 12 體節，胚體眼部晶體形成 (圖 6H)；44 小時後可發現心搏次數達 160 次/分鐘胚體出現色素胞，體液循環清晰可見 (圖 6I)；孵化前 5 小時的仔魚，可發現鰓蓋擺動 (圖 6J)；54 小時後仔魚大量突破卵膜 (圖 6K)；54 小時 30 分鐘後仔魚孵化，剛孵化的仔魚



圖 5 於顯微鏡觀察鬼頭刀受精卵胚體及油球有金黃色及透明卵二種顏色

全長為 5.07 ± 0.05 mm (圖 6L)。研究發現當水溫升高至 $26 \pm 1^\circ\text{C}$ 則縮短為 48 小時 20 分鐘孵化，孵化時間與水溫呈負相關。

(三) 仔魚成長及形態變化

鬼頭刀仔魚形態變化過程如圖 7 所示，初孵化仔魚平均體長為 5.07 ± 0.05 mm，魚體呈透明並分布色素點於軀幹部，卵黃囊直徑為 0.72 mm (圖 7A)，此時仔魚具懸浮於水槽中上層，魚苗對環境敏感具趨光性，可添加微藻控制透明度在 80 cm 左右，以利穩定水質及仔魚，但此趨光特性會隨著仔魚成長而降低；觀察 3 日齡仔魚全長為 5.26 ± 0.12 mm，卵黃囊消失殆盡，可明顯發現開口及消化道暢通，仔魚開始尋找可吞食的生物餌料，此時開始投餵體型介於 100–120 μm 的輪蟲完成仔魚攝餌 (圖 7B)；5 日齡仔魚全長為 5.46 ± 0.11 mm；6 日齡之仔魚全長為 5.81 ± 0.62 mm 此時仔魚活動力增強，對外物接近反應靈敏，且開始會在培育槽角落處群聚，開始混投小型橈足類 (圖 7C)；10 日齡之仔魚全長達 6.63 ± 0.16 mm 部分仔魚可發現頭部及體肌節處出現色素沉澱，此時可以開始提供大型橈足類 (圖 7D)；第 12 日開始投餵滋養豐年蝦無節幼蟲；16 日齡仔魚體軀幹部黑色素擴散體色變深，全長為 10.19 ± 1.19 mm 可接受 200 μm 的橈足類成蟲 (圖 7E)。培育至 24 日齡全長為 22.0 ± 2.22 mm (圖 7F)，出現數條橫紋由背鰭向下延伸至軀幹，開始嘗試以人工微粒飼料馴餌，30 日齡全長為 33.00 ± 2.44 mm (圖 7G) 可完全接受人工飼料且外觀與成魚一致。

表 1 鬼頭刀受精卵胚胎發育

胚胎發育過程	不同水溫下胚胎發育時間	
	23.5±1°C	26±1°C
受精卵徑 1.55±0.04 mm; 油球徑 0.31±0.02 mm (Mean ± S.D.)	00:00	00:00
2 細胞期	00:35	00:30
8 細胞期	01:20	01:25
32 細胞期	02:00	02:00
64 細胞期	02:50	02:30
桑椹期	05:30	04:10
囊胚形成期	15:30	10:50
囊胚覆蓋卵黃 1/2, 脊索形成	21:00	12:30
囊胚覆蓋全卵黃, 眼胞形成且出現 7 體節	24:00	14:30
卵黃及胚體上出現色素胞	30:00	19:30
胚體眼部晶體形成, 尾部出現扭動	39:00	32:00
記錄心搏次數達 160 次/分鐘	44:00	36:00
孵化前 5-8 小時, 胚體鰓蓋偶而擺動	49:00	40:00
剛孵化的仔魚全長為 5.07±0.05 mm	54:30	48:20

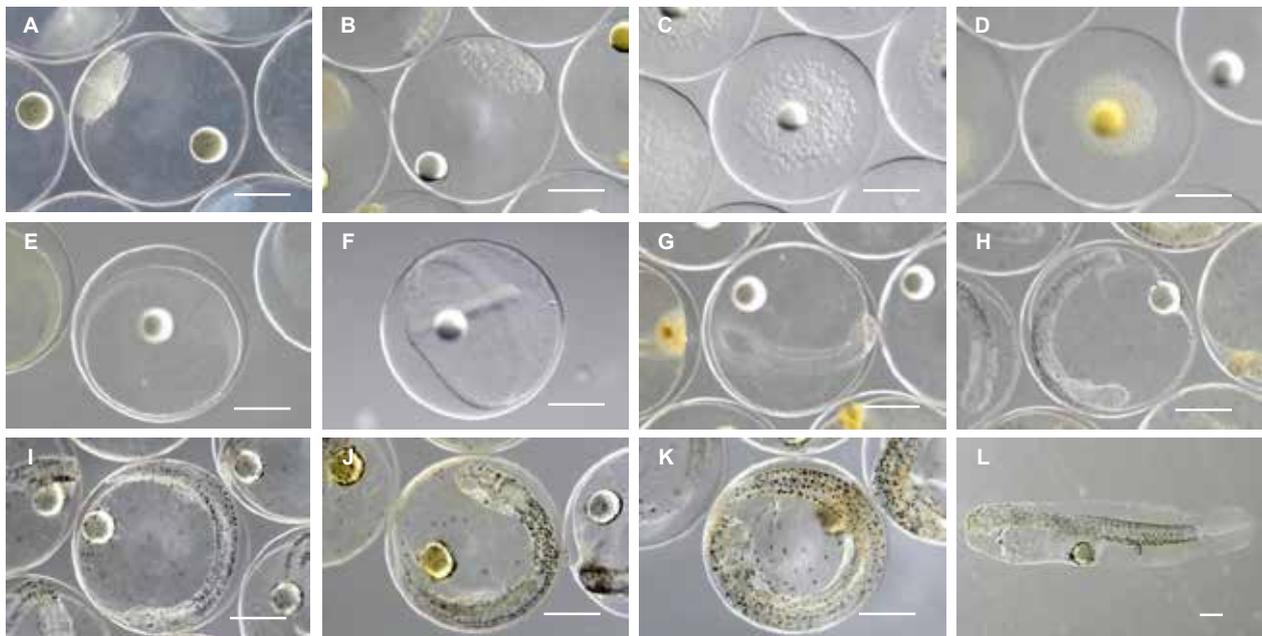


圖 6 鬼頭刀胚胎發育

A: 4 細胞期; B: 32 細胞期; C: 64 細胞期; D: 桑椹期; E: 原腸胚期; F: 囊胚覆蓋卵黃 1/2, 脊索形成; G: 囊胚覆蓋全卵黃, 眼胞形成且出現 7 體節; H: 胚體出現 12 體節, 胚體眼部晶體形成; I: 記錄心搏次數達 160 次/分鐘; J: 孵化前 5 小時, 鰓蓋偶而擺動; K: 仔魚突破卵膜; L: 剛孵化的仔魚全長為 5.07±0.05 mm (比例尺=0.5 mm)

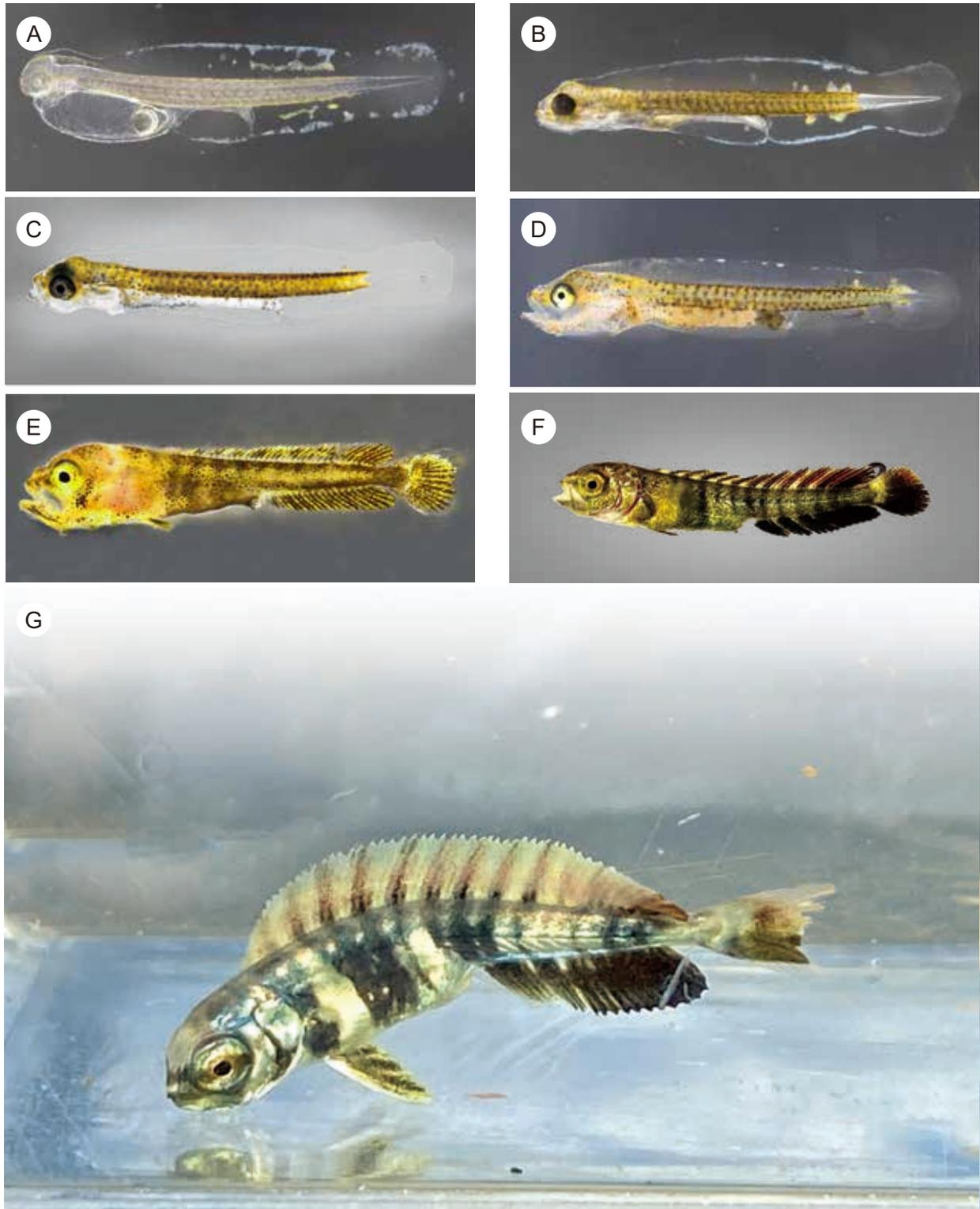


圖 7 鬼頭刀仔稚魚成長及形態變化

A：孵化後第 1 天全長為 5.07 ± 0.05 mm；B：孵化後第 3 天全長為 5.26 ± 0.12 mm；C：孵化後第 5 天全長為 5.46 ± 0.11 mm；D：孵化後第 10 天全長為 6.63 ± 0.16 mm；E：孵化後第 16 天全長為 10.19 ± 1.19 mm；F：孵化後第 24 天全長為 22.0 ± 2.22 mm；G：孵化後第 30 天全長為 33.0 ± 2.44 mm

四、討論

國內外皆有鬼頭刀種魚培育、產卵和繁殖相關的研究。國內文獻目前有張等 (2008) 針對鬼頭刀種魚培育及自然產卵習性研究，研究指出至海上撈捕 2–3.5 cm 鬼頭刀稚魚，至中心圈養培育至種魚的養成方式，紀錄有許多種魚運抵後管理相關操作，如圈養時的水質調控、馴餌、圈養後鬼頭刀之習性、疾病相關等。美國夏威夷大學研究團隊自 1980 年起開始致力於鬼頭刀養殖技術研究，由調控種魚性成熟、自然產卵、仔魚培育、魚苗生產至育成技術著手，目前發表有 Hagood (1981)、Kraul (1989)、Kraul (1992)、Kraul (1993)、Kloebler et al. (2017) 及 Wang et al. (2019) 研究鬼頭刀的生殖及生理機能等。

目前本研究發現鬼頭刀是具有性別二型性之魚種，可以由外表分辨其性別，蓄養過程中發現雄魚地域性強，優勢雄魚會有攻擊及排斥其他雄魚現象，導致相對弱勢雄魚會有跳池或受傷而導致死亡之情形發生，最終池中僅會留存 1 尾雄魚，因此在種魚管理上必須多加注意。鬼頭刀是屬於多次產卵型魚類，Stieglitz et al. (2017) 研究發現雌性鬼頭刀種魚全年可在種魚蓄養槽中產卵。每次產卵時每隻雌魚可產卵 15,000–30,000 顆。達性成熟雌性個體生長速度會減緩，因為它們每次產卵都會產出約體重 5% 之卵量。本研究發現鬼頭刀種魚經過肥育 2 個月後開始出現生殖行為，雄魚會在傍晚開始有追尾之行為，會同時與 2–3 尾雌魚追逐，

偶而會有跳躍之現象，雌魚會在黃昏至夜間開始產卵，一般是在發現水中有卵粒後即架設集卵網進行收卵工作，並會持續收集受精卵至隔日早上為止。

本研究中種魚來源經由延繩釣捕獲移入陸上養殖池後，當天仍有 70% 活存率，數日後所有鬼頭刀體表皮膚鱗片開始脫落且潮紅出血，隨後體表出現 30% 以上的潰瘍面積，活存率降至 10%，推測為釣獲過程解鉤時以手部觸摸體表所致。後續改良以手不直接觸碰魚體方式解鉤，並減少使用撈網避免磨擦，此舉可降低鱗片脫落現象並提高活存率至 60%。

鬼頭刀受精卵平均卵徑為 1.55 ± 0.04 mm；比較無齒鱈受精卵卵徑為 0.91 ± 0.06 mm (何等, 2011)、短鰭黃鱸鰱之卵徑 1.00–1.05 mm (何等, 2005)、紅甘鱈之卵徑 1.033–1.146 mm (林等, 1997)、青甘鱈 (*S. quinqueradiata*) 卵徑 1.18–1.34 mm (呂, 1992a) 及金邊鱈 (*S. lalandi*) 卵徑 1.27–1.50 mm (呂, 1992b) 等鱈科魚類來的大，每次收獲受精卵量視魚體大小每次約可達 8–50 萬粒。以族群生態學上的生殖策略 (reproductive strategies) 分為以量取勝 (r-selection) 與以質取勝 (k-selection) 兩個主要的趨勢而言 (MacArthur and Wilson, 1967)，鬼頭刀為大洋性魚類以高卵數生殖特性屬於以量取勝 (r-selection) 的生殖策略，與雀鯛科魚類比較 (陳等, 2003；李, 2006；何等, 2007a；何等, 2007b；鄭等, 2008)，牠們受精卵孵化時間大多較短，卵量也大的多，大量生殖模式使下一代有更好



的隨機生存機會，這種傳播卵的方式有學者稱之為「散卵式」(egg-scattering) (李，2006)，而這種散播模式，可以讓自己的後代得以傳播更廣、更遠以減少競爭。

本研究發現產卵水溫 $23.5 \pm 1^\circ\text{C}$ 時，受精卵於 54 小時 30 分鐘後孵化，水溫提升至 $26 \pm 1^\circ\text{C}$ 則時間縮減為 48 小時 20 分鐘孵化，孵化時間與水溫呈負相關。Makoto Soichi (1978) 於日本千葉縣水族館觀察鬼頭刀生殖行為發現受精卵於水溫 $24 - 25^\circ\text{C}$ ，胚體於 59 小時後孵化，比本研究觀察孵化時間來的晚。Perrichon et al. (2019) 則觀察到於水溫 26°C 時胚體孵化時間為 41 - 45 小時，相較於本研究 $26 \pm 1^\circ\text{C}$ 的試驗組來的早孵化。鬼頭刀仔稚魚快速的成長對其生存有相當重要的意義，攝食及避敵的能力增加可增強對環境之適應及增加自己活存的機會，試驗中觀察鬼頭刀仔魚的開口口徑發現會在孵化第 10 - 12 日齡後增大至 4 倍，如此可更快改變捕食餌料之大小及種類，以使個體成長更快速，故在育苗期間餌料之更換是相當需要謹慎之重點。

鬼頭刀仔魚孵化約 60 小時後開口攝食，於 70 小時後可見胃內容物有輪蟲碎片，而比較雀鯛科魚類會行護卵魚種胚胎發育時間更長，如眼斑海葵魚仔魚孵化後 8 小時發現胃內有輪蟲存在 (何等，2007a)；鞍斑海葵魚在孵化後 18 小時後發現胃內存在輪蟲 (陳等，2003) 及藍刻齒雀鯛孵化後 12 小時胃內發現纖毛蟲 (鄭等，2008) 等的開口攝食時間不同。鬼頭刀仔魚培育至第 10 日齡後開始改投橈足類可順利進食，文

獻指出以橈足類作為幼魚餌料，橈足類自身的營養可提供幼魚大量長鏈高度不飽和脂肪酸 (HUFA) 使完成稚魚階段 (Watanabe et al., 1978)。Faillettaz et al. (2020) 指出，當仔魚餌料以輪蟲和豐年蝦無節幼體投餵時，它們的 HUFA 含量太低，導致長時期餵食鬼頭刀仔魚會出現大量死亡現象，特別是當仔魚處於緊迫條件時 (高放養密度、疾病、寒冷、變態過程等)，Faillettaz et al. (2020) 試驗改使用橈足類後對鬼頭刀仔魚活存可提升至 65%。因此本研究於仔魚初期餌料及攝餌階段的橈足類補充，皆會以市售之滋養液及微藻進行滋養後餵食以提高仔魚活存率至 60%。

五、結論與建議

鬼頭刀繁養殖技術之建立可提供量產種苗供應市場需求，鬼頭刀成長快速，在培育池中可自然產卵，種魚在人為環境的影響下，可利用調控產卵方式，達到全年生產鬼頭刀種苗的目標。本研究針對鬼頭刀生殖習性及育苗條件建立，並將其繁養殖相關技術最佳化，提供業者商業量產，減少對鬼頭刀野生族群之依賴，以達到永續海洋資源的目標。目前所遇到的瓶頸是受精率及仔稚魚活存率偏低問題，已嘗試進行不同繁殖參數調整，期待未來逐步解決問題，以完成鬼頭刀商業化繁養殖流程。

參考文獻

- 何源興 (2007) 眼斑海葵魚之人工繁殖與育苗。國立台東大學生命科學研究所碩士論文, 86 pp。
- 何源興、陳文義、施勝中、彭仁君、張文炳 (2007) 眼斑海葵魚之生殖行為及育苗研究。水產研究, 15(2): 43-58。
- 何源興、陳哲明、陳文義 (2005) 短鰭黃臘鯪的人工誘導產卵及其初期發育。水產研究, 13(2): 25-32。
- 何源興、鄭明忠、江玉瑛、張文炳、陳文義 (2011) 無齒鯪 *Gnathanodon speciosus* 的初期發育及育苗研究。水產研究, 19(2): 45-54。
- 呂明毅 (1992a) 紅甘鯪的種苗生產基礎研究-卵發育與仔稚魚的形態變化。養魚世界月刊, 5: 85-90。
- 呂明毅 (1992b) 金邊鯪的種苗生產基礎研究-成熟促進卵發育與仔稚魚的形態變化。養魚世界月刊, 4: 99-109。
- 李承錄 (2006) 有趣的珊瑚礁魚類繁衍行為。自然保育季刊, 55: 47-53。
- 林金榮、涂嘉猷、陳春暉 (1997) 紅甘鯪種魚的池中馴育及誘導產卵試驗。水產研究, 5(1): 71-79。
- 邵廣昭 (2022) 臺灣魚類資料庫, 網路電子版 <http://fishdb.sinica.edu.tw> (2022-8-9)。
- 徐承培 (2019) 台灣鬼頭刀被美國 Fish Choice 列為「應避免食用」魚種? 不公平但如何面對? 環境資訊中心網路電子報 <https://e-info.org.tw/node/219447> (2019-8-8)。
- 張賜玲、鄭明忠、廖紹文、劉世傑、李彥宏、陳紫嫻 (2008) 鬼頭刀的種魚培育及自然產卵習性。水試專訊, 22: 9-12。
- 陳哲明、何源興、陳文義 (2003) 鞍斑海葵魚之生殖行為及育苗研究。水產研究, 11: 29-38。
- 維基百科 (2022) Mahi-mahi. In Wikipedia, The Free Encyclopedia. Retrieved 08:21, August 9, 2022, from <https://en.wikipedia.org/w/index.php?title=Mahi-mahi&oldid=1092863632>
- 鄭明忠、何源興、江玉瑛、施勝中、陳文義、張文炳 (2008) 藍刻齒雀鯛之人工繁殖。水產研究, 16(2): 67-79。
- Betti, P., L. Machinandiarena and M. D. Ehrlich (2009) Larval development of Argentine hake *Merluccius hubbsi*. J. Fish Biol., 74: 234-249.
- Faillietaz, R., E. Johnson, P. Dahlmann, A. Syunkova, J. Stieglitz, D. Benetti, M. Grosell and C. B. Paris (2020) Ontogeny of Orientation during the Early Life History of the Pelagic Teleost Mahi-Mahi, *Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758. Oceans, 1(4): 237-250.
- Hagood, R. W., G. N. Rothwelly, M. Swafford and M. Tosaki (1981) Preliminary report on the aquacultural development of the dolphin fish, *Coryphaena hippurus* (Linnaeus). J. World Maricul. Soc., 12(1): 135-139.
- Kloeblen, S., J. D. Stieglitz, J. A. Suarez, M. Grosell and D. D. Benetti (2017) Characterizing egg quality and larval performance from captive mahi-mahi *Coryphaena hippurus* (Linnaeus, 1758) spawns over time. Aquac. Res., 49(1): 282-293.
- Kraul, S. (1989) Review and current status of the aquaculture potential for the mahimahi, *Coryphaena hippurus*. In Advances in Tropical Aquaculture, Workshop at Tahiti, French Polynesia, 20 Feb-4 Mar.
- Kraul, S., A. Nelson, K. Brittain, H. Ako and A. Ogasawara (1992) Evaluation of live feeds for larval and postlarval mahimahi *Coryphaena hippurus*. J. World Aquac. Soc., 23(4): 299-306.
- Kraul, S., K. Brittain, R. Cantrell, T. Nagao, A. Ogasawara, H. Ako and H. Kitagawa (1993) Nutritional factors affecting stress resistance in the larval mahimahi *Coryphaena hippurus*. J. World Aquac. Soc., 24(2): 186-193.
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson (1967) The theory of island biogeography. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Pena, R. and S. Dumas (2009) Development and allometric growth patterns during early larval stages of the spotted sand bass *Paralabrax maculatofasciatus* (Percoidei: Serranidae). Scientia Marina, 73: 183-189.
- Perrichon, P., J. D. Stieglitz, E. G. Xu, J. T. Magnuson, C. Pasparakis, E. M. Mager, Y. Wang, D. Schlenk, D. D. Benetti, A. P. Roberts, M. Grosell and W. W. Burggren (2019) Mahi-mahi (*Coryphaena hippurus*) life development: morphological, physiological, behavioral and molecular phenotypes. Dev. Dyn., 248(5): 337-350.
- Soichi, M. (1978) Spawning behavior of the dolphin, *Coryphaena hippurus*, in the aquarium and its eggs and larvae. Jpn. J. Ichthy., 24(4): 290-294.
- Stieglitz, J. D., R. H. Hoenig, S. Kloeblen, C. E. Tudela, M. Grosell and D. D. Benetti (2017) Capture, transport, prophylaxis, acclimation, and continuous spawning of mahi-mahi (*Coryphaena hippurus*) in captivity. Aquaculture, 479: 1-6.
- Wang, Y., C. Pasparakis, E. M. Mager, J. D. Stieglitz, D. D. Benetti and M. Grosell (2019) Ontogeny of urea and ammonia transporters in mahi-mahi (*Coryphaena hippurus*) early life stages. Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol., 229: 18-24.
- Watanabe, T., C. Kitajima, T. Arakawa, K. Fukusho and S. Fujita (1978) Nutritional quality of rotifer *Brachionus plicatilis* as a living feed from the viewpoint of essential fatty acids for fish. Nippon Suisan Gakkaishi, 44: 1109-1114 (in Japanese).



謝辭

本專刊係由行政院農業委員會水產試驗所 (科技計畫編號：102農科-11.2.2-水-A1(3)、103農科-11.2.1-水-A1(7)、104農科-11.2.1-水-A1(2)、105農科-11.2.2-水-A1、106農科-10.2.2-水-A1(5)、107農科-9.2.2-水-A1(2)、108農科-9.2.2-水-A1(6)、109農科-9.2.3-水-A1(2)、110農科-6.1.2-水-A2(2)、111農科-6.4.2-水-A3(5)、111農科-6.5.1-水-A1)、漁業署 (科技計畫編號：104農科-11.2.2-漁-F3、105農科-11.2.2-漁-F1(5)、106農科-10.2.3-漁-F1(1)、107農科-9.2.2-漁-F1(2)、108農科-9.2.3-漁-F1(2)、109農科-9.2.3-漁-F1(5)、110農科-6.1.2-漁-F1(3)、111農科-6.4.2-漁-F1(3))、科技部專題研究計畫 (MOST 106-2611-M-056-001) 及日本學術振興會 (16H05795(R.K.)) 等計畫項下支助。

調查與研究期間感謝臺東縣新港地區從事鬼頭刀延繩釣作業陳益禕船長 (船名：新長發1號)、李泰榮船長 (船名：成漁1號)、蘇智文船長 (船名：益興68號)、陳永德船長 (漁船：新漁發323)、張再興與盧旻易船長 (船名：明德號)、蔡龍保船長 (漁船：順益1號)、李文貴船長 (漁船：裕興號)、李志盛船長 (尚順6號) 及蘇志偉船長 (漁船：龍旺號) 等以及船員們協助標識放流海上試驗研究工作並提供活魚樣本及作業資訊與經驗分享。

魚市場調查與生物樣本採集及養殖場飼養工作感謝研究中心同仁陳宗文先生、

蔡龍泉先生、董家宏先生、李任棋先生、陳正發先生、范氏碧小姐及江玉瑛小姐等的協助。並承蒙前水產試驗所東部海洋生物研究中心陳文義主任鼓勵及提供寶貴建議、臺東縣新港區漁會提供漁獲統計資料、中華民國對外漁業合作發展協會及財團法人臺灣海洋保育與漁業永續基金會對於鬼頭刀計畫執行的協助與支持。

感謝前中央研究院生物多樣性研究中心標本館林沛立典藏經理協助鬼頭刀胃內含物魚類鑑定、港口查報員周先音小姐協助魚市場調查工作、美國史丹福大學 Daniel J. Madigan 博士協助穩定同位素分析技術與模式解析、日本長崎大學 Itsumi Nakamura 助理教授、Seishiro Furukawa 博士、Kazuki Tone 博士及鹿兒島水族館 Akira Sasaki 課長與同仁等協助海上鬼頭刀標識放流工作以及夏威夷 Michael Musyl 博士指導衛星標識器資料分析技術，謹此一併敬致謝忱。

最後感謝海委會國家海洋研究院海洋生態及保育研究中心張至維主任及國立高雄科技大學漁業生產與管理研究所蔡文沛教授兼系主任百忙之中撥冗對本專刊進行審閱及給予建議，使本專刊更加完善。

林憲忠、王勝平、江偉全、何源興

111.10.27

國家圖書館出版品預行編目 (CIP) 資料

臺灣沿近海鬼頭刀漁業及族群特徵 = Fisheries and population characteristics of dolphinfish off Taiwan / 林憲忠, 王勝平, 江偉全, 何源興, 許雯淇, 林治瑜, 蔡富元, 陳朝清, 張碁璿, 張芸甄, 劉祐瑜, 許紅虹, 邱俊豪, 蔡惠萍, 鄭明忠, 吳瑞賢, 河邊玲, 米山河良著. -- 基隆市: 行政院農業委員會水產試驗所, 民111.12
面; 公分
ISBN 978-626-7110-27-0 (平裝)
1.CST: 魚類 2.CST: 水產資源 3.CST: 臺灣
438.11 111018228

臺灣 沿近海 鬼頭刀 漁業及族群特徵

Fisheries and Population Characteristics of Dolphinfish off Taiwan

發行人：陳君如

編輯委員：張錦宜、曾振德、蔡惠萍、葉信明、曾福生、蔡慧君

主編：林憲忠、王勝平、江偉全、何源興

著者：林憲忠、王勝平、江偉全、何源興、許雯淇、林治瑜、蔡富元、陳朝清、張碁璿、張芸甄、劉祐瑜、許紅虹、邱俊豪、蔡惠萍、鄭明忠、吳瑞賢、河邊玲、米山河良

校稿：蔡文沛、張至維

責任編輯：林憲忠、王勝平、江偉全

編輯：李周陵

出版者：行政院農業委員會水產試驗所

地址：基隆市中正區 202008 和一路 199 號

電話：(02)24622101

傳真：(02)24629388

網址：<https://www.tfrin.gov.tw>

設計印刷：群鋒企業有限公司

電話：(02)22262055

定價：新臺幣 280 元

出版日期：一一一年十二月

展售處：

1. 五南文化廣場臺中總店 臺中市中山路 6 號 (04)22260330

2. 國家書店 臺北市松江路 209 號 1 樓 (02)25180207

<https://www.govbooks.com.tw>



01749

26-7110-27-0

所有權，非經本所同意，不得重製、數位化或轉載。





ISBN 9786267110270

00280



9 786267 110270