

宜蘭灣海域花腹鯖生殖生物學研究

陳瑞谷^{1*}・黃鼎傑²

¹ 農業部水產試驗所澎湖漁業生物研究中心

² 農業部水產試驗所海洋漁業組

摘 要

花腹鯖 (*Scomber australasicus*) 是臺灣鯖鯵漁業中最重要的魚種。本研究分析 2020~2023 年間取得鯖魚成魚生殖生物學參數，從生殖腺指數與繁殖活躍度的月別變化，推論花腹鯖應以 3 月/4 月為主要繁殖期，且繁殖活躍度越高的花腹鯖族群，其雌魚占比會越低。相較於一支釣，夜間作業之扒網捕到的花腹鯖雌魚有較高比例為繁殖活躍個體，且僅在夜間能捕抓到呈水卵雌魚。推論花腹鯖應屬夜間產卵魚種，當夜產卵個體會脫離非產卵群，上浮至表水層產卵，形成以雄魚為主的產卵群。魚卵生產模式的參數取得方法與實用性可加深瞭解目標魚種生殖生物學特色，並對經營管理提供建議。

關鍵詞：鯖魚、生殖生物學、魚卵生產模式

前 言

花腹鯖 (*Scomber australasicus*) 是臺灣重要經濟魚種，在 2017 - 2022 年間之漁業統計總捕獲量在 42,700 - 64,100 mt 之間 (占總漁獲量 4.1 - 6.5%) (漁業署, 2018-2023)，名列前 10 大主要魚種。臺灣主要以扒網來捕抓花腹鯖，每年捕獲之花腹鯖有 87-99% 由扒網貢獻，其他漁法如定置網、拖網、棒受網、刺網、延繩釣、一支釣與曳繩釣捕獲量都遠低於扒網。白腹鯖 (*S. japonicus*) 漁獲量在 2017 - 2021 年亦位列前 20 名中，捕獲量在 13,000 - 20,400 mt 之間，與花腹鯖重量比在 21 - 46% 之間 (漁業署, 2018-2023)。花腹鯖的全球產量不高，卻是臺灣鯖鯵漁業中最重要的魚種 (Sinaga *et al.*, 2021)。

生殖生物學參數可用於推估特定魚種繁殖潛能，從而了解族群量與補充量關係如何受繁殖潛能變動影響，作為目標魚種經營管理的重要參考指標 (Morgan, 2008, 2018)。例如食物來源與水溫會造成孕卵數出現年間變動，且越大的魚能產下

越多的卵 (Morgan, 2008, 2018)；當目標魚種存在性別差異的漁獲死亡率時，了解性比的時空變化會是校正繁殖潛能必須考量的 (Morgan, 2018)；卵巢產卵後濾泡組織會收縮再吸收而形成產後濾泡 (postovulatory follicles, POF)，常用於計算產卵比例。但不同魚種或不同水溫會影響 POF 再吸收所需的時間 (Ahlstrom and Moser, 1980)，需以人工催產方式推斷雌魚是幾天前產卵的。

了解小型洄游魚種的生殖生物學特徵，才能套用魚卵生產模式來推估其產卵群資源量。魚卵生產模式是重要的漁業資源推估方法 (Jakobsen *et al.*, 2016)，可提供非漁業依賴 (fishery-independent) 的估計生物量 (Jennings *et al.*, 2001)。花腹鯖屬於產卵量不固定的魚種 (Rogers *et al.*, 2009)，可用日魚卵生產模式來推估花腹鯖產卵群現存量 (Ward *et al.*, 2009)。

陳等 (2022) 在 2020 - 2023 年間嘗試運用日魚卵生產模式，進行宜蘭灣花腹鯖產卵親魚群現存量的科學評估，主要目標在臺灣海域實地評估日魚卵生產模式可行性，以便用於推估經濟性表層洄游魚種產卵群資源量。評估過程必須取得 4 個日魚卵生產模式所需生殖生物參數，即花腹鯖之雌魚平均重量、批次孕卵數、產卵比例與性比，同時在主要繁殖期至海上進行魚卵調查。本研究

*通訊作者 / 澎湖縣馬公市壽裡里 266 號; TEL: (06) 995-3416 轉 127; FAX: (06) 995-3058; E-mail: rgchen@mail.tfrin.gov.tw

統整 2020 – 2023 年期間花腹鯖成魚生殖生物學研究成果，推論花腹鯖產卵生態特性，期待能有助於鯖魚資源經營管理與永續利用。

材料與方法

一、樣本來源

鯖魚成魚樣本為 2020 – 2023 年 1 – 5 月分批向南方澳漁民購買，或自行使用船隻至蘇澳外海釣獲。主要來自扒網漁法 (Taiwanese seines)，其次為一支釣 (angling except trolling line)，其餘延繩釣 (long line)、定置網 (set net)、白帶魚一支釣 (hairtail jig) 混獲與曳繩釣 (trolling line) 來源較少且不穩定 (Table 1)。前述漁法當中扒網與白帶魚一支釣為夜間作業，延繩釣為曙光前作業，定置網樣本來自石城與梗枋為當日清晨回港漁獲，一支釣與曳繩釣則為白天所釣獲。

成魚樣本皆低溫下攜回實驗室。花腹鯖與白腹鯖鑑定參考 Collette and Nauen (1983) 所述，以花腹鯖之第一背鰭硬棘數 10 – 13 支 (大部分 11 支)，白腹鯖之第一背鰭硬棘數 9 – 10 支 (大都為 9 支)，花腹鯖之第一、第二背鰭間距較白腹鯖寬為主要辨識特徵。輔助特徵為花腹鯖較白腹鯖狹長且腹部有花紋，白腹鯖內臟可見大量寄生蟲的情形較花腹鯖常發生。量測全魚濕重、尾叉長、性別與生殖腺重，並依 Rogers *et al.* (2009) 所述判斷成熟階段。取下呈水卵狀態的一葉卵巢浸泡 10% 福馬林溶液後計算孕卵數，或取下卵巢正中央一塊浸泡 10% 中性福馬林固定，續以石蠟包埋後切片並以 Hematoxylin & Eosin 染色，以觀察是否有 POF 特徵出現。

二、生殖學參數

(一) 體長、體重與性比

本研究所稱體長為上顎尾叉長，所稱體重為全魚濕重。

雌魚平均重量 (W) 為加權平均，公式為： $W = \sum(W_i \times n_i) / N$ ； W_i ：第 i 批樣本平均重量、 n_i ：第 i 批雌魚數量、 N ：總雌魚數量。

雌魚去卵巢重 (ovary eviscerated weight)、雄魚平均重量或兩性別平均體長，同樣依上述方法

計算加權平均。

本研究所稱性比有二，其一為雌魚占比 (female ratio)，為該批次雌魚尾數佔全部魚隻尾數比值；其二為雌魚總重量比 (female weight ratio, 下稱 R) 為批次雌魚總重量佔全部魚隻重量的比值。

(二) 孕卵數

依 Lasker (1985) 方法計算。自福馬林保存之左葉或右葉卵巢分上中下三部位，各取下約 0.1 g 樣本，以甘油打散後在顯微鏡下計數水卵數量 (應在 100 顆左右)。將三部位所得平均水卵數量除以實際重量回推單位卵巢重量孕卵數 (oocyte/g ovary)，乘以該魚卵巢重量回推出個體孕卵數 (oocyte/fish)。使用線性迴歸取得當年度各尾魚個體孕卵數與其去卵巢重之關係式後，再帶入當年度所有雌魚加權平均去卵巢重，以求出當年度花腹鯖之批次孕卵數。

(三) 繁殖活躍度與產卵比例

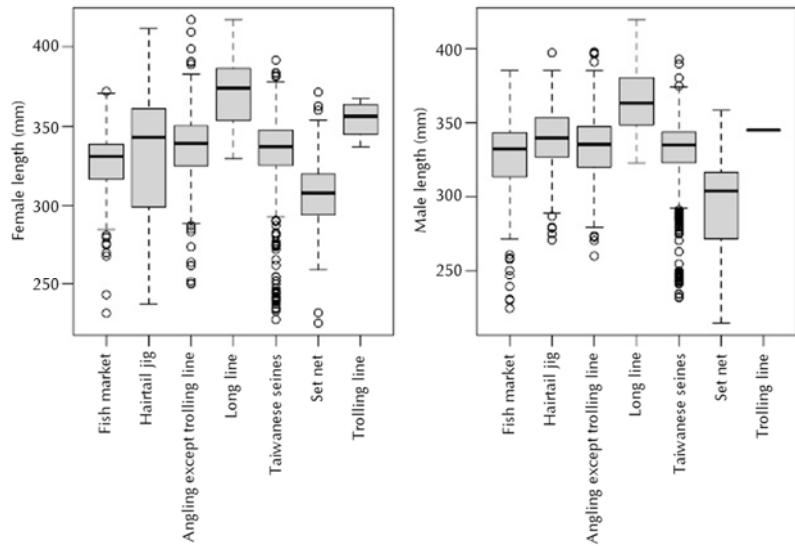
本研究所稱生殖腺指數 (gonadosomatic index, GSI) 為性腺重除以全魚濕重。

參考 Lasker (1985) 所述，將卵巢呈現水卵狀態 (hydrated ovary) 雌魚視為當日產卵個體，其數量除以該批樣本雌魚總數即為該批樣本之水卵雌魚比例；將出現產後濾泡 (POF) 的雌魚數除以該批樣本總雌魚數即為可見 POF 雌魚比例；產卵比例 (spawning fraction, S) 則依 Rogers *et al.* (2009) 考量 POF 會在卵巢內存在超過 24 小時，需將前述 POF 比例除以 2 始為當日產卵比例 (S)；產卵頻率 (spawning frequency) 則為當日產卵比例之倒數 ($1/S$)，係指雌魚平均幾天會產卵一次。

本研究將雌魚卵巢呈水卵狀態或出現 POF 者皆視為繁殖活躍個體。將所有繁殖活躍個體加總數量除以該批次雌魚總尾數，定義為繁殖活躍指數 (breeding index)。進行分析時以歷年曾見 POF 出現之最低平均雌性 GSI 為閾值，當該批雌魚平均 GSI < 2.7 時即汰除該批樣本，以免尚未進入產卵循環。同時剔除雌魚數量未達 3 尾者，以避免採樣過度偏差。

進行繁殖活躍指數與性比相關分析時同樣依照前述方式進行資料刪減。

Fig. 1 Box and whisker plots of individual fork lengths for female and male *Scomber australasicus* caught by different fishing gear from January to May 2020-2023. The horizontal line shows the median. The bottom and top of the box show the 25th and 75th percentiles, respectively. The vertical dashed lines show the whiskers. More points than whiskers were classified as outliers.



三、信賴區間

本研究之數據整理及統計分析使用 R 軟體 (version 3.4.2, R Core Team, 2020)。數據進行變異數分析 (ANOVA) 前以 Shapiro-Wilk test 檢驗數值分布是否符合常態性假說，以顯著水準 $p < 0.01$ 視為不符合常態分布前提；以 Fligner-Killeen test 檢驗各組別數值均質性，並以 $p < 0.01$ 視為不符合均質性假說。若經數值轉換仍無法符合上述假設時，則改用無母數分析法或 bootstrap method。

不同漁法之繁殖活躍個體數量比較使用卡方檢定 (Chi-squared test, χ^2)，以顯著水準 $p < 0.05$ 視為兩樣本間比例顯著不同。性比檢定亦同。

使用成對樣本均值差異 t 檢定 (paired t -test)，來確認左 / 右兩葉卵巢之單位卵巢重量孕卵數是否存在差異，以顯著水準 $p < 0.05$ 視為左 / 右葉間孕卵數顯著不同；同一葉卵巢上 / 中 / 下三部位單位重量孕卵數差異使用變方分析 (block ANOVA)，以顯著水準 $p < 0.05$ 視為三部位間卵數顯著不同。

使用無母數分析法時先使用 Kruskal-Wallis 檢定 (K-W test) 確認多組中位數是否相同，以顯著水準 $p < 0.05$ 視為群體間出現顯著不相等者，接著再以 Wilcoxon 排序和檢定 (Wilcoxon rank sum test) 進行組間兩兩比較，同樣以顯著水準 $p < 0.05$ 視為兩群體出現顯著不相等。

使用 bootstrap method 時以 95% 顯著水準作為兩群體間具有顯著差異 (CI: 2.5%, 97.5%)。體

長、體重、去卵巢重與雌魚總重量比皆使用加權平均，進行 2,000 次重複抽樣，公式範例如下：

$R = \Sigma(R_i \times n_i) / N$ ，此 $R_i = F_i / (F_i + M_i)$ ； F_i ：第 i 批雌魚總重、 M_i ：第 i 批雄魚總重、 n_i 為第 i 批樣本雌雄總尾數、 N 則為該年總尾數。

繁殖活躍參數同樣使用汰除後樣本進行 2000 次重複抽樣加權平均。當年度批次孕卵數是以 2000 次重複抽樣方式，重建線性迴歸式，再求出當年度批次孕卵。

結 果

一、鯖魚種類與體型差異

自 2020 - 2023 年四年期間計取得 3,637 尾鯖魚樣本，包括 3,313 尾花腹鯖與 324 尾白腹鯖。花腹鯖雄魚最大體長 419.4 mm (體重 1,072.2 g) 與最小體長 224.1 mm (體重 124.4 g)；花腹鯖雌魚最大體長 417.0 mm (體重 941.0 g)，最小體長 225.1 mm (體重 116.9 g)。不同年間各漁法取得之花腹鯖雌 / 雄魚平均體長、體重與數量請參見 Table 1 與 Fig. 1。鯖魚樣本 61.7% 來自扒網，其次 16.9% 來自一支釣。

扒網是宜蘭灣主要捕抓鯖魚漁法，蘇澳外海亦有穩定的魚群可供一支釣或延繩釣作業，這三種漁法樣本都可在南方澳漁港取得。石城一帶定置網在 2023 年 1 - 4 月持續捕抓到鯖魚，但 2020 - 2022 年間魚群未靠岸僅取得 1 尾白腹鯖樣本。夜間白帶魚

Table 1 Basic information of *Scomber australasicus* caught using different fishing gear from January to May 2020-2023

Gear	S.a.						Total	Number of S.a. and S.j.	S.j. (%)
	Female			Male					
	Number	Wet weight (g)	Fork length (mm)	Number	Wet weight (g)	Fork length (mm)			
2023									
Taiwanese seine	163	448.0	323.6	187	457.9	325.6	350	368	4.9
Angling except trolling line	129	504.0	335.8	154	497.1	331.4	283	287	1.4
Setnet	73	376.7	310.3	49	380.0	311.5	122	173	29.5
Longline	112	734.2	373.5	80	703.6	365.7	192	192	0
Fishmarket	6	253.1	274.5	9	169.8	245.4	15	20	25.0
Sum/Ave	483	512.9	336.5	479	497.9	331.5	962	1040	7.5
2022									
Taiwanese seine	134	467.2	327.4	366	447.1	322.8	500	559	10.6
Angling except trolling line	42	476.7	324.0	60	471.8	323.9	102	141	27.7
Hairtail jig	28	485.4	335.8	33	500.6	340.0	61	142	57.0
Set net	0	—	—	0	—	—	0	1	100
Trolling line	1	620.0	360.0	0.0	—	—	1	1	0
Fishmarket	64	474.7	329.4	92	506.5	334.1	156	173	9.8
Sum/Ave	269	504.8	335.3	551	481.5	330.2	820	1017	19.4
2021									
Taiwanese seine	265	563.1	344.4	372	558.0	342.5	637	642	0.8
Angling except trolling line	25	563.1	346.2	25	555.0	342.6	50	71	29.6
Trolling line	3	557.8	352.3	1	579.8	345.1	4	4	0
Sum/Ave	293	563.0	344.6	398	557.9	341.7	691	717	3.6
2020									
Taiwanese seine	331	519.6	338.9	342	519.0	337.7	673	675	0.3
Angling except trolling line	40	549.7	343.9	65	558.5	343.5	105	126	16.7
Long line	28	631.2	364.2	34	605.8	360.1	62	62	0
Sum/Ave	399	566.8	349.0	441	561.1	347.1	840	863	2.7

S.a.: *Scomber australasicus*; S.j.: *Scomber japonicus*

一支釣偶爾可以混獲鯖魚，曳繩釣則僅能在東澳灣外抓到花腹鯖。

鯖魚資源以花腹鯖為主 (91.1% 尾數)，白腹鯖主要來自於一支釣、白帶魚一支釣混獲與定置網捕抓，其出現比例皆小於 10%，白腹鯖數量在 2022 年較多係因取得白帶魚一支釣混獲樣本，且同年 3 月在南方澳取得扒網捕獲全為小體型白腹鯖。於蘇澳外海作業之一支釣（包括本研究自行捕抓）在 2020 – 2022 年間，白腹鯖所占比例依序為 17%、30% 與 28%，在 2023 年卻驟減至 1.4%。

不同漁法取得花腹鯖體長範圍如 Fig. 1 所示，

經 K-W 檢定具有顯著差異 ($p < 0.001$)。當中以延繩釣取得花腹鯖體長最大，在雌魚/雄魚體長皆顯著大於其他漁法 (Wilcoxon test, $p < 0.001$)，但與曳繩釣取得體型相近 (Wilcoxon test, $p = 0.09$)；定置網取得花腹鯖體長最小，皆顯著小於其他漁法 (Wilcoxon test, $p < 0.001$)；扒網與一支釣取得花腹鯖體長間無顯著差異 (Wilcoxon test, $p > 0.1$)；白帶魚一支釣混獲之花腹鯖雌魚體長與扒網或一支釣間無顯著差異 (Wilcoxon test, $p > 0.1$)，但雄魚體長大於扒網取得樣本 (Wilcoxon test, $p < 0.05$)。

以扒網取得花腹鯖雌/雄兩性別體重在

2020/2021 兩年較大，在 2022/2023 兩年較小 (Fig. 2)。經檢定有顯著差異 (ANOVA, 雌性 $p=0.02$ ；雄性 $p<0.01$)。雌魚在 2021 年取得樣本顯著大於 2022/2023 年間 (t -test, $p<0.01$)，其餘年間未達顯著水準；雄魚在 2020 年間樣本體重顯著大於 2022/2023 年間 (t -test, $p<0.05$)，且 2021 年取得樣本亦顯著大於 2022/2023 年間 (t -test, $p<0.01$)，雄魚在 2020 年體重則略小於 2021 年樣本 (t -test, $p=0.053$)。

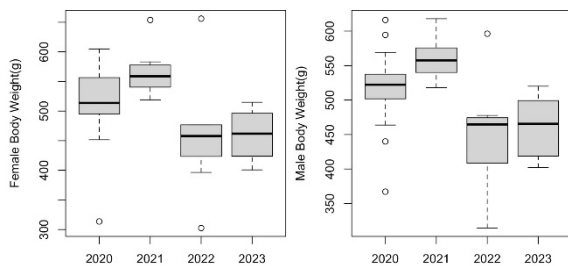


Fig. 2 Box and whisker plots of batch body weight for female and male *Scomber australasicus* caught by Taiwanese seines from January to May 2020-2023.

二、性比

花腹鯖在 2020 - 2023 年間雌魚佔比平均值為 0.47，雌魚總重量比 (R) 平均值亦為 0.47。經檢定顯示 2022 年雌魚佔比與雌魚總重量比顯著悖離雌雄比例均等假設 (χ^2 test, $p<0.01$)，該年雌魚佔比平均值為 0.37 (範圍: 0.13 - 0.74)，R 值平均為 0.37 (範圍: 0.11 - 0.77)。其餘各年雌/雄比例並未有顯著差異 (χ^2 test, $p>0.1$)。雌魚佔比與雌魚總重量比經迴歸分析呈顯著線性相關 ($p<0.001$, $\text{adj}R^2=0.987$)，斜率為 0.983，故後續分析所稱性比皆僅呈現雌魚總重量比。

花腹鯖性比在每年 1 - 4 月會在 0.11 - 0.89 間變動，當雌魚繁殖活躍度低時雌雄比接近相等，隨著該群雌魚繁殖活躍度變高，雌魚所佔比例 (R) 會顯著下降 (Fig. 3)，此斜率為 -0.177 顯著不為 0 ($p<0.01$, $\text{adj}R^2=0.142$)；在 Fig. 3 中繁殖活躍指數為 0 的 8 個樣本點其 GSI 為 3.13 - 7.34，皆高於曾發現 POF 出現之最低 GSI (2.7)，可確認已進入繁殖週期。若移除此 8 個樣本點，重繪所得之斜率為 -0.165 仍同樣顯著不為 0 ($p=0.03$, $\text{adj}R^2=0.101$)。應可推論在繁殖期時，準備產卵或剛產卵的花腹鯖群體中會是以雄魚為主。

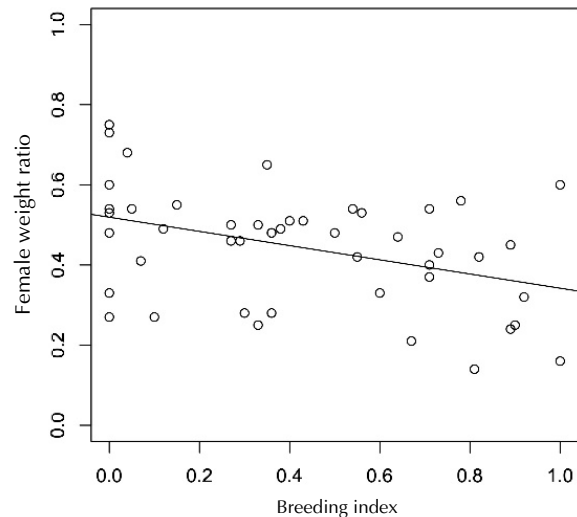


Fig. 3 The female weight ratio of *Scomber australasicus* from January to April significantly decreased as the breeding index increased ($p=0.009$, slope = -0.177, adjusted $R^2=0.142$).

三、孕卵數

分析花腹鯖左右卵巢單位重量孕卵數並無顯著差異 (paired t -test, $n=8$, $p=0.66$)，同一葉卵巢上/中/下三部位單位重量孕卵數亦無顯著差異 (block ANOVA, $n=8$, $p=0.65$)。在 2020 - 2022 年間花腹鯖平均單位卵巢重量孕卵數為 1102 oocyte/g ovary，三年平均值依序為 1148, 1016, 1182 oocyte/g ovary 沒有年間差異 (ANOVA, $p=0.103$)；三年之雌魚單位平均去卵巢重孕卵數依序為 102、162、147 (oocyte/g ovary eviscerated weight)。

以線性迴歸找出個體孕卵數 (y) 與去卵巢重 (x) 間關係如 Fig. 4 所示，迴歸關係式則分別為 $y(2020)=311.1x-98387$ ($\text{adj}R^2=0.415$, $p=0.05$)； $y(2021)=287.3x-67858$ ($\text{adj}R^2=0.178$, $p<0.01$)； $y(2022)=69.4x+31816$ ($\text{adj}R^2=0.143$, $p=0.02$)。經 ANCOVA 檢定發現這三年間斜率有顯著差異，當中 2021 年與 2022 年斜率顯著不同 ($p=0.022$)，但 2020 年與 2021 或 2022 年間斜率無顯著差異 ($p=0.831$ 或 0.144)。故 2022 年不同體型雌魚批次排放總卵數差異較小，而 2020/2021 年之大體型雌魚單一批次可以排放更多的卵。

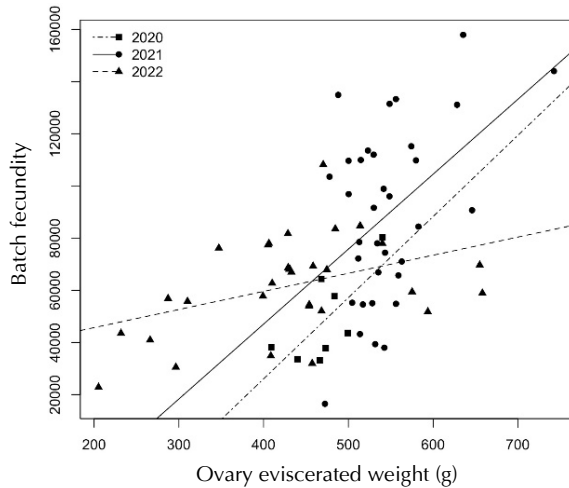


Fig. 4 Relationship between the ovary weight and batch fecundity in female *Scomber australasicus* caught off the northeastern coast of Taiwan.

四、繁殖活躍度與產卵比例

花腹鯖雌魚卵巢在 1 月開始發育，至 2、3 月達到高峰，4 月開始下降，至 5 月卵巢已經大幅萎縮 (Fig. 5a)。為瞭解雌魚卵巢中出現 POF 的個體比例，本研究在 2021–2023 年分別製備 174、198、346 片切片，2020 年間因尚在建立組織切片製備能力，切片品質偏低在此不列入分析。出現 POF 個體比例在 1 月尚很低，自 2 月開始上升，至 3 月/4 月達最高，而 5 月驟降 (Fig. 5b)。呈水卵雌魚在 1 月 14 批樣本有 1 批有水卵雌魚出現；2 月 10 批中有 1 批；3 月 41 批有 10 批；4 月 23 批有 6 批；5 月 5 批皆無。花腹鯖繁殖活躍度同樣自 1 月開始上升，至 4 月達最高後在 5 月隨著卵巢萎縮出現驟降情形 (Fig. 5c)。從 Fig. 5d 中可看出水卵個體比例高峰是出現在 3 月/4 月。

不同漁法取得花腹鯖繁殖活躍雌魚數如 Table 2 所示。在 236 尾出現 POF 雌魚有 61% 是來自扒網漁法 (143 尾)；在 88 尾水卵雌魚中，有 78% (69 尾) 是扒網捕抓到，一支釣未曾捕獲。從白帶魚夜間一支釣與延繩釣皆可釣獲花腹鯖水卵雌魚，證明呈水卵的花腹鯖仍會有進食行為。自扒網取得 351 尾雌魚中有 52% 屬於繁殖活躍個體，除一支釣與定置網漁獲之雌魚繁殖活躍指數低於三成外，與扒網同樣是夜間作業之白帶魚一支釣混獲與延繩釣，皆有三成以上個體屬於繁殖活躍狀態。出現 POF 雌魚或呈水卵雌魚比例在不同漁法間皆有顯

著差異 ($\chi^2, p < 0.001$)，加總所得繁殖活躍指數在不同漁法間亦是顯著不同 ($\chi^2, p < 0.001$)。為避免年間差異，僅比較三年皆有樣本之扒網與一支釣，發現出現 POF 雌魚比例或呈水卵雌魚比例在兩漁法間皆有顯著差異 ($\chi^2, p < 0.001$)，繁殖活躍指數在兩漁法間亦是顯著不同 ($\chi^2, p < 0.001$)，顯示夜間作業之扒網有顯著較高機會捕抓到繁殖活躍個體。

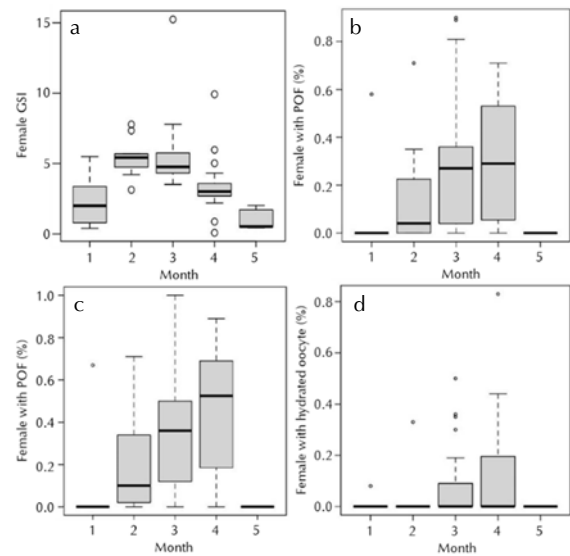


Fig. 5 Four reproduction index of female *Scomber australasicus* from January to May during 2020–2023. GSI: gonadosomatic index (ovary weight/body weight); POF: postovulatory follicles.

五、歷年生殖特徵比較

以 bootstrap method 綜觀不同漁法取得花腹鯖年間差異，結果如 Table 3 所示。花腹鯖雌魚/雄魚尾叉長都是 2022 年最小，與 2020 或 2021 年達顯著差異；在雌魚濕重與去卵巢重方面，亦是 2022 年最小，且與 2020 或 2021 年顯著差異；雌魚總重量比在 2022 年顯著偏離兩性均等，且與 2023 年顯著差異；當日產卵比例在 2021–2023 年間未有顯著差異，以 2022 年較高，換算之三年平均產卵頻率為 4.1–7.1 天；繁殖活躍指數同樣在 2021–2023 年間未達顯著差異，亦以 2022 年較高；批次孕卵數則以 2021 年最高，且與 2020 或 2022 皆達顯著差異。整體說來，2022 年出現雌/雄魚體型顯著變小，等重大型雌魚孕卵數偏低，前兩者共同導致該年批次孕卵數偏低，性比也顯著偏離雌/雄相

Table 2 The result of the proportion homogeneity test of reproductively active female *Scomber australasicus* caught by different fishing gears from Jan to Apr during 2021-2023

Gear	Hairtail jig	Angling except trolling line	Long line	Fish market	Taiwanese seines	Set net	Total	χ^2	<i>p</i>
Females with POFs	9	33	39	9	143	3	236	34.3	<0.001
%	0.36	0.22	0.35	0.14	0.35	0.11			
Females with hydrated oocyte	1	0	2	16	69	0	88	65.5	<0.001
%	0.04	0	0.02	0.25	0.17	0			
Breeding females	10	33	41	25	212	3	324	81.5	<0.001
Breeding index	0.40	0.22	0.37	0.39	0.52	0.11			
Total	25	149	110	64	351	27	726		

POF means postovulatory follicles

Table 3 Bootstrapping results of reproductive traits for *Scomber australasicus* from January to May during 2020-2023

Year	CI (%)	Female fork length (mm)	Male fork length (mm)	Female wet weight (g)	Ovary eviscerated weight (g)	Female weight ratio	Spawning fraction	Breeding index	Batch fecundity (oocyte/fish)
2020	2.5	336.9	336.6	510.2	490.4	0.426	–	–	41,920
	50.0	340.6	340.5	527.9	508.4	0.472	–	–	59,029
	97.5	344.6	344.6	546.1	527.5	0.525	–	–	71,741
2021	2.5	341.3	339.9	545.3	521.7	0.354	0.083	0.325	72,977
	50.0	344.0	342.8	558.4	531.5	0.424	0.150	0.472	84,945
	97.5	347.7	345.9	579.6	545.1	0.501	0.237	0.693	96,099
2022	2.5	319.0	318.3	430.1	409.2	0.252	0.152	0.460	56,455
	50.0	327.9	326.2	468.5	445.7	0.332	0.245	0.636	62,802
	97.5	334.8	333.2	504.8	477.1	0.430	0.325	0.757	69,673
2023	2.5	325.8	324.8	461.4	445.8	0.453	0.084	0.203	–
	50.0	334.2	333.3	506.3	485.7	0.502	0.140	0.335	–
	97.5	344.0	342.8	560.0	535.7	0.549	0.200	0.475	–

CI: 95% confidence interval

等現象，這可能與該年度採獲樣本有較高的繁殖活躍度有關。

討 論

一、鯖魚種類與體型差異

白腹鯖在 1996 – 2001 年臺灣漁獲量極低 (蕭, 2010)；至 2001 – 2013 年間比例在 15 – 40% 間波動 (張, 2014)；在 2008 – 2020 年間白腹鯖佔 20 – 50% 鯖總產量 (Sinaga, 2023)。另依據漁業署歷

年漁獲統計年報，白腹鯖/花腹鯖產量重量比在 2017 – 2021 年約在 21 – 46% 間。本研究發現白腹鯖占比在不同漁法間差異大，若單就固定在蘇澳外海作業之一支釣漁獲來看，白腹鯖在 2020 – 2022 年間數量比例在 17 – 30% 之間，但在 2023 年驟降至 1.4%，但同年定置網中白腹鯖約佔 30%。花腹鯖與白腹鯖的棲地變化對於未來臺灣鯖魚捕獲量的影響可能需要預防性的了解。

本研究在 2022/2023 年間取得之花腹鯖，無論是扒網漁法 (Fig. 2) 或是綜合所有漁法 (Table 3)，都出現 2022 年花腹鯖魚隻體型顯著較小現象。

而 Sinaga (2023) 分析 2017 – 2021 年間宜蘭灣扒網漁船捕獲之花腹鯖，則發現成熟體型在 2021 年最低，並認為這可能是臺灣東北海域近年鯖鱈漁業過漁的徵兆。從前述兩研究結果皆顯示花腹鯖體型在近年可能有變小現象，應持續追蹤以永續利用鯖魚資源。

二、性比

張 (2014) 發現自扒網取得白腹鯖樣本在 3 月/4 月繁殖期是以雄魚較多，且顯著悖離兩性均等假設，繁殖期過後變成雌魚比例較高現象。大西洋鯖在產卵場會是雄魚佔比較高，但從魚市場所獲則是雌魚佔比 ($R = 0.61$) 較高 (Lockwood *et al.*, 1981)。大西洋鱈 (*Gadus morhua*) 因雄魚有領域行為，故產卵海域雄魚較多，深海區改以產完卵的雌魚為主 (Morgan and Trippel, 1996)。本研究已確認花腹鯖出現繁殖活性越高，雄魚比例越高現象 (Fig. 3)，意即花腹鯖產卵群會與非產卵群分開結群，而有不同比例的性別組成。這個現象應與在夜間呈水卵的祕魯鯷 (*Engraulis ringens*) 待產雌魚會吸引雄魚圍靠，從而形成以雄魚為主的產卵群，因此雌性佔比會隨著產卵活性越高而下降 (Alheit *et al.*, 1984) 類似。陳等 (2021) 推測宜蘭灣花腹鯖應是夜間產卵魚種，考量扒網等夜間作業漁法有更高的機會捕抓到繁殖活躍個體 (Table 2)，推論以扒網取得樣本應較不適合推定花腹鯖族群性別比例。

三、孕卵數

全球三大鯖魚種類中，大西洋鯖 (Dos Santos Schmidt *et al.*, 2021)、花腹鯖 (Rogers *et al.*, 2009) 與白腹鯖 (Dickerson *et al.*, 1992) 都已確認為產卵量無法預期魚種 (indeterminate spawner)，因此批次孕卵數是唯一有用的孕卵數評估方法 (Lasker, 1985)，再乘上雌魚產卵期共產下幾批卵才是年度總產卵量。產卵次數受繁殖環境、食物豐寡與其他因子影響。如白腹鯖老大魚產後恢復快，其產卵間隔可比初次產卵者短 (Dickerson *et al.*, 1992)；食物可及性可用來解釋大西洋鱈孕卵數的年間變動 (Kraus *et al.*, 2002) 等。Lasker (1985) 指出美洲鯷 *Engraulis mordax* 在 1951 – 1984 年間批次孕卵數

有顯著年間差異。本研究發現花腹鯖之批次孕卵數與雌魚體重關係在 2022 年之斜率顯著小於 2021 年 (Fig. 4)，表示等重之較大體型花腹鯖雌魚 (>500 g) 批次排卵量在 2022 年將少於 2021 年，建議以日魚卵生產模式推估資源量時應每年重新估算孕卵數。

四、繁殖活躍度與產卵比例

產卵比例 (S) 是日魚卵生產模式中最難估計的參數 (Stratoudakis *et al.*, 2006)。產後濾泡的再吸收速率必須用當地水溫做校正 (Lasker, 1985; Shiraishi *et al.*, 2009)。例如將 *E. mordax* 與 *Sardinops sagax* 蓄養在水溫 13 – 19°C 進行人工催生，產後濾泡在排卵後超過 28 小時就已經不易辨識，48 小時後因腔室特徵萎縮變小而不易見 (Lasker, 1985)。白腹鯖在水溫 19 – 20°C 催生後 48 小時其 POF 剩下 24 小時前的 1/3 (Dickerson *et al.*, 1992; Shiraishi *et al.*, 2009)。蓄養在水溫 23 – 24°C 之正鯷，催生後 24 小時 POF 退化程度已類似 *E. mordax* 催生後 48 小時 (Hunter *et al.*, 1986)。東澳洲海域黃鰭鮪 (*Thunnus albacares*) 產後 24 小時即無法辨識 POF (McPherson, 1991)。後續針對熱帶海域鯖科魚種產卵比例多沿用 McPherson (1991) 所述，例如東方齒鯖 (*Sarda orientalis*) 即認為 POF 一日後即無法辨識 (黃, 2015)，康氏馬加鰺 (*Scomberomorus commerson*) 亦同 (Weng *et al.*, 2020)。

過往 (陳等, 2021; Sinaga *et al.*, 2021) 認為花腹鯖 POF 再吸收應需兩日，皆參考 Ward *et al.* (2009) 依蓄養在 20°C 水溫之白腹鯖 (Dickerson *et al.*, 1992) 所推測。因臺灣海域花腹鯖產卵場表水溫約在 23 – 28°C (Sinaga *et al.*, 2021)，產後濾泡再吸收速度應與前述熱帶鮪類較接近。推論臺灣週邊海域花腹鯖 POF 退化速度極可能未達 48 小時，應將可辨識 POF 之雌魚視為 24 小時內產卵個體，以避免因 POF 退化縮小不易切片觀察導致的誤差。在未能以人工繁殖確認 POF 再吸收歷程前，應以較保守的態度去使用產卵比例，在使用日魚卵生產模式推估產卵親魚量時，亦應考量 POF 可能在一日後即難以辨識。

扒網捕抓鯖魚海域在蘇澳外海與一支釣重疊，兩漁法作業最大時差約 12 小時。故無論花腹鯖 POF 再吸收需 48 小時或是更短之 24 小時，理

論上在產卵後一日內抓到，兩漁法應有相近的繁殖活躍個體比例。因扒網與一支釣樣本三年皆有，且同為 3 - 4 月間之樣本，應可排除年間差異或個體未達繁殖週期所致。但從 Table 2 中花腹鯖雌魚出現 POF 或水卵的比例卻有顯著差異，在日間作業的一支釣抓到繁殖活躍個體的比例，比夜間作業的扒網低很多。推論其一是夜間準備產卵的繁殖活躍個體獨立結群，其二前述產卵群要重新混入非繁殖活躍的覓食群需要一點時間，其三是 POF 在產後很快萎縮，可能在 12 小時後已相當難辨識。後續應以中層拖網再次確認本研究所見漁法差異是否與日夜間繁殖活躍度不同有關。

許多大洋洄游性近岸產卵魚種，會產下維持在混合層中，具正浮力不會下沉的魚卵 (Sundby and Kristiansen, 2015)，以隨洋流輸送至哺育場。大西洋鯖 (Coombs, 1981; Lockwood *et al.*, 1981) 與白腹鯖 (Jung *et al.*, 2013) 皆有此產卵特性。Chen and Huang (2024) 發現宜蘭灣花腹鯖魚卵分布可以表水鹽度、溫度與密度來解釋，顯示花腹鯖亦是產下上浮性魚卵。這類大洋性魚種多有夜間產卵習性 (Walsh and Johnstone, 1992)，如白腹鯖認為是午夜以前 (Yamada *et al.*, 1998; Shiraishi *et al.*, 2009)，高峰應是 22:00 (Dickerson *et al.*, 1992)；澳洲從魚卵發生歷程推估花腹鯖產卵高峰是在 00:00 (Ward *et al.*, 2015)；陳等 (2022) 亦從魚卵發生回推宜蘭灣花腹鯖產卵高峰應是在 20:00 - 22:00，本研究僅夜間作業漁法捕抓到呈水卵雌魚 (Table 2) 等。此外，箱網養殖的白腹鯖曾觀察到排卵前會上浮至水表 (Tsuda *et al.*, 2014)。從這些研究或可推論，宜蘭灣花腹鯖雌魚在夜間準備產卵時應會上浮至混合層以淺，才能把卵產在適合仔稚魚存活的海流中。當產卵群較易形成大且密結的魚群，產卵群會更容易被圍網作為目標而捕獲 (Lasker, 1985)。本研究已確認扒網漁法捕抓到繁殖活躍個體 (或水卵雌魚) 比例顯著高於其他漁法，並曾取得整批雌魚全呈水卵狀態，或整批雌魚全為水卵或出現 POF 特徵 (Fig. 3)，應可推論花腹鯖是會形成獨立的產卵群，且會上浮而易被扒網捕抓到。後續應要加速了解花腹鯖產卵群是否有較高的漁獲死亡率，並進行預防性的政策保護。

魚卵生產模式必須針對目標魚種，進行高強度且密集的生殖生物學與生殖生態學研究 (Dickey-Collas *et al.*, 2012)。藉此模式完整且詳盡

的參數取得及估算方法，足以提供監測族群豐度變化、繁殖潛能與生態系變動等所需科學見解，並深入對於目標魚種有關非漁業依賴各方面的認識。本研究取得生殖生物學成果，應可助於臺灣沿近海漁業資源管理與永續利用，期能逐步提升魚卵生產模式估算資源量的可用度。

參考文獻

- 張雅雯 (2014) 臺灣東北部海域白腹鯖年齡成長與生殖生物學之研究. 國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學系 碩士論文, 96 pp.
- 陳瑞谷, 黃鼎傑, 王友慈 (2022) 臺灣近海花腹鯖產卵親魚量之試算. 水產研究, 30 (1): 1-13.
- 黃鈞淳 (2015) 臺灣東部海域齒鯨之生殖生物學研究. 國立臺灣大學理學院海洋研究所 碩士論文, 112 pp.
- 漁業署 (2018-2023) 中華民國臺閩地區漁業統計年報 (2017-2022). 農業部漁業署.
- 蕭韻穎 (2010) 漁業與環境變動對東北海域花腹鯖成熟體長影響之研究. 國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學系 碩士論文, 97 pp.
- Ahlstrom, E. H. and G. H. Moser (1980) Characters useful in identification of pelagic marine fish eggs. CalCOFI Rep. XXI: 121-131.
- Alheit, J., V. H. Alarcon and B. J. Macewicz (1984) Spawning frequency and sex ratio in the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*. CalCOFI Rep., Vol. XXV, 43-52.
- Chen, R. G. and T. C. Huang (2024) Relationship of *Scomber australasicus* eggs distribution with the hydrological variables. Ocean Sciences Conference, 23-25 Apr. 2024, Hsinchu, Taiwan, p265.
- Collette, B. B. and C. E. Nauen (1983) An annotated and Illustrated Catalogue of Tunas, Mackerels, Bonitos and Related Species Known to Date (FAO Species Catalogue, Vol. 2. Scombrids of the World). FAO Fish. Synop. 125, Vol. 2, 137 pp.
- Coombs, S. H. (1981) A density-gradient column for determining the specific gravity of fish eggs, with particular reference to eggs of the mackerel *Scomber scombrus*. Mar. Biol., 63: 101-106.
- Dickerson, T., B. Macewicz and J. Hunter (1992) Spawning frequency and batch fecundity of chub mackerel, *Scomber japonicus*, during 1985. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 33: 130-140.

- Dickey-Collas, M., S. Somarakis, P. R. Witthames, C. J. G. van Damme, A. Uriarte, N. C. H. Lo and M. Bernal (2012) Where do egg production methods for estimating fish biomass go from here? *Fish. Res.*, 117-118: 6-11.
- Dos Santos Schmidt, T. C., A. Thorsen, A. Slotte, L. Nøttestad and O. S. Kjesbu (2021) First thorough assessment of de novo oocyte recruitment in a teleost serial spawner, the Northeast Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) case. *Sci. Rep.*, 11: 21795.
- FAO (2022) The State of World Fisheries and Aquaculture 2022. Towards Blue Transformation. FAO, Rome.
- Hunter, J. and S. Goldberg (1980) Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.*, 77: 641-652.
- Hunter, J. R., B. E. Macewicz and J. Sibert (1986) The spawning frequency of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, from the south Pacific. *Fish. Bull.*, 84: 895-903.
- Jakobsen, T., M. J. Fogarty, B. A. Megrey and E. Moksness (2016) Fish Reproductive Biology: Implications for Assessment and Management (2nd ed.). Wiley-Blackwell, USA, 488 pp.
- Jennings, S., M. J. Kaiser and J. D. Reynolds (2001) Marine Fisheries Ecology. Wiley-Blackwell, USA, 432 pp.
- Jung, K. M., S. K. Kang, H. K. Cha and K. Choi. (2013). Buoyancy and vertical distribution of mackerel *Scomber japonicus* eggs in Korean Waters. *Kor. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46(6), 957-965.
- Kraus, G., J. Tomkiewicz and F. W. Köster (2002) Egg production of Baltic cod (*Gadus morhua*) in relation to variable sex ratio, maturity, and fecundity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59: 1908-1920.
- Lasker, R. (1985) An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to northern anchovy, *Engraulis mordax*. NOAA Tec. Rep. NMFS 36. California, USA.
- Lockwood, S. J., J. H. Nichols and W. A. Dawson (1981) The estimation of a mackerel (*Scomber scombrus* L.) spawning stock size by plankton survey. *J. Plankton Res.*, 3: 217-233.
- McPherson, G. (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: 465.
- Morgan, M. J. (2008) Integrating reproductive biology into scientific advice for fisheries management. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 41: 37-51.
- Morgan, M. J. (2018) Understanding biology to improve advice for fisheries management. *ICES J. Mar. Sci.*, 75: 923-931.
- Neira, F. J. and J. P. Keane (2008) Ichthyoplankton-based spawning dynamics of blue mackerel (*Scomber australasicus*) in south-eastern Australia: links to the East Australian Current. *Fish. Oceano.*, 17: 281-298.
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rogers, P. J., T. M. Ward, L. J. McLeay, M. Lowry, R. J. Saunders and D. Williams (2009) Reproductive biology of blue mackerel, *Scomber australasicus*, off southern and eastern Australia: suitability of the daily egg production method for stock assessment. *Mar. Fresh. Res.*, 60: 187-202.
- Sassa, C. and Y. Tsukamoto (2010) Distribution and growth of *Scomber japonicus* and *S. australasicus* larvae in the southern East China Sea in response to oceanographic conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 419: 185-199.
- Shiraishi, T., S. Ketkar, Y. Kato, M. Nyuji, A. Yamaguchi and M. Matsuyama (2009) Spawning frequency of the Tsushima Current subpopulation of chub mackerel *Scomber japonicus* off Kyushu, Japan. *Fish. Sci.*, 75: 649-655.
- Sinaga, S. (2023) A study of reproductive biology and spatial-temporal distribution of blue mackerel (*Scomber australasicus*) spawning in the waters off Northeastern Taiwan. PhD Thesis, National Taiwan Ocean Univ., 107 pp.
- Sinaga, S., H. J. Lu and J. R. Lin (2021) Mackerel (*Scomber australasicus*) reproduction in northeastern Taiwan. *JMSE*, 9:1341.
- Stratoudakis, Y., M. Bernal, K. Ganas and A. Uriarte (2006) The daily egg production method: recent advances, current applications and future challenges. *Fis. Fish.*, 7: 35-57.
- Sundby, S. and T. Kristiansen (2015) The principles of buoyancy in marine fish eggs and their vertical distributions across the world oceans. *PLOS ONE*, 10: 1-23.
- Tsuda, Y., S. Yamamoto, H. Yamaguchi, T. Ohnishi, W. Sakamoto and O. Murata (2014) Vertical movement of spawning cultured chub mackerel (*Scomber japonicus*) in a net-cage. *Aquaculture*, 422-423: 136-140.
- Walsh, M. and A. D. F. Johnstone (1992) Spawning

- behaviour and diel periodicity of egg production in captive Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* L. J. Fish Biol., 40: 939-950.
- Ward, T. M., P. J. Rogers, L. J. McLeay and R. McGarvey (2009) Evaluating the use of the Daily Egg Production Method for stock assessment of blue mackerel, *Scomber australasicus*. Mar. Fresh. Res., 60: 112.
- Ward, T. M., G. Grammer, A. Ivey, J. Carroll, J. Keane, J. Stewart and L. Litherland (2015) Egg distribution, reproductive parameters and spawning biomass of Blue Mackerel, Australian Sardine and Tailor off the east coast during late winter and early spring. FRDC Project No 2014/033.
- Weng, J. S., S. F. Yu, Y. S. Lo, J. C. Shiao, M. A. Lee, K. M. Liu, H. H. Huang and Y. C. Wang (2020) Reproductive biology of the narrow-barred Spanish mackerel (*Scomberomorus commerson*) in the central Taiwan Strait, western Pacific. Deep Sea Res. Part II: Top. Stud. Oceanogr., 175: 104755.
- Yamada, T., I. Aoki and I. Mitani (1998) Spawning time, spawning frequency and fecundity of Japanese chub mackerel, *Scomber japonicus* in the waters around the Izu Islands, Japan. Fish. Res., 38: 83-89.

Reproductive Biology of Blue Mackerel (*Scomber australasicus*) off Yilan Bay, Northeastern Taiwan

Ruei-Gu Chen^{1*} and Ting-Chieh Huang²

¹Penghu Fishery Research Center, Fisheries Research Institute

²Marine Fisheries Division, Fisheries Research Institute

ABSTRACT

The blue mackerel (*Scomber australasicus*) is the most important species supporting Taiwan's mackerel fisheries. This study provides the reproductive biology parameters of adult mackerel caught from 2020 to 2023. Based on monthly changes in the gonadosomatic and breeding indexes, we deduced that the main spawning period for blue mackerel is from March to April. The proportion of female blue mackerel in a school decreases as their reproductive state progresses. Actively spawning females are caught more often by Taiwanese seines at night than by hook and line during the daytime. Here, all fish with ovaries containing hydrated oocytes were collected at nighttime. These results suggest that blue mackerel is a night-spawning species. Fish that breed at night move to the water surface and release gametes away from non-mating schools, resulting in a male-dominated school. These findings enhance our understanding of reproductive biology in target fish populations and will help manage these fisheries.

Key words: mackerel, spawning biology, egg production method

*Correspondence: No. 266 Shili, Magong City, Penghu County, Taiwan. TEL: (06) 995-3416 ext. 127; FAX: (06) 995-3058; E-mail: rgchen@mail.tfrin.gov.tw