

行政院國家科學委員會補助專題研究計畫 ☒ 成果報告
☐ 期中進度報告

北太平洋黑鮪資源之年級群分析研究(3/3)

計畫類別：☒ 個別型計畫 ☐ 整合型計畫

計畫編號：NSC 91-2313-B-002-284

執行期間：91 年 8 月 1 日至 92 年 7 月 31 日

計畫主持人：許建宗 教授

共同主持人：

計畫參與人員：黃向文、吳繼倫、葉裕民、陳國書、李卉華

成果報告類型(依經費核定清單規定繳交)：☐ 精簡報告 ☒ 完整報告

本成果報告包括以下應繳交之附件：

☐ 赴國外出差或研習心得報告一份

☐ 赴大陸地區出差或研習心得報告一份

☐ 出席國際學術會議心得報告及發表之論文各一份

☐ 國際合作研究計畫國外研究報告書一份

處理方式：☒ 除產學合作研究計畫、提升產業技術及人才培育研究計畫、列管計畫及下列情形者外，得立即公開查詢

☐ 涉及專利或其他智慧財產權，☐ 一年 ☐ 二年後可公開查詢

執行單位：國立台灣大學海洋研究所

中 華 民 國 九 十 二 年 十 月 十 日

目 錄

內 容	頁 次
中文摘要	V
英文摘要	VII
1. 緒言	1
1.1 生物特性	1
1.2 太平洋黑鮪漁業	1
1.2.1. 西太平洋	2
1.2.2. 東太平洋	3
1.3 太平洋黑鮪研究概況	3
2. 材料與方法	6
2.1. 年齡與成長研究	6
2.1.1 黑鮪體重測定資料	6
2.1.2 近海鮪釣漁業漁獲統計資料	6
2.1.3 鱗片的採集及處理	6
2.1.4 測量軸的選取	6
2.1.5 年輪的判定	6
2.1.6 鱗片輪紋判定與輪徑的測定	6
2.1.7 輪紋形成時的估算尾叉長	6
2.1.8 成長方程式的推估	7
2.2 生殖生態研究	7
2.2.1 蒐集資料和卵巢樣本	7
2.2.2 資料和卵巢樣本分析方法	8
2.2.2.1 產卵期	8
2.2.2.2 性比	8
2.2.2.3 產卵群體長和體重之分佈	8
2.2.2.4 肥滿度	8
2.2.2.5 卵細胞發育時期	8
2.2.2.5.1 分類方法	8
2.2.2.5.2 卵巢之取樣部位	8
2.2.2.5.3 卵徑測量方法	9
2.2.2.6 卵巢成熟狀態	9
2.2.2.6.1 分類卵巢成熟狀態	9
2.2.2.6.2 生殖腺成熟度指數	9
2.2.2.6.3 最成熟群卵細胞平均卵徑	9
2.2.2.6.4 產卵頻率	9
2.2.2.7 孕卵數	10

2.2.2.7.1 檢定最成熟群卵細胞之均勻分佈	10
2.2.2.7.2 單次孕卵數	10
2.2.2.7.3 相對孕卵數	10
2.3 資源動態研究	10
2.3.1 模式建構	11
2.3.2 基本設定	11
2.3.3 單位加入生產量模式	12
2.3.3.1 Beverton and Holt 單位加入生產量模式	12
2.3.3.2 年齡群化單位加入生產量模式	12
2.3.4 產卵群量-加入群模式	13
2.3.4.1 Ricker 基本模式	13
2.3.4.2 Ricker 參數化模式	14
2.3.4.3 Beverton and Holt 參數化模式	15
2.3.5 生產量模式	15
2.3.6 敏感度分析	16
2.3.7 生物參數	16
2.3.7.1 成長參數	16
2.3.7.2 成熟率	17
2.3.7.3 自然死亡率	17
2.3.7.4 年齡群選擇	17
2.3.7.5 原始產卵群量估算	17
2.3.7.6 其他參數設定	17
3. 結果	18
3.1 年齡與成長研究	18
3.1.1 黑鮪年齡形質鱗片的選定	18
3.1.2 鱗片半徑（鱗徑）與尾叉長的關係	18
3.1.3 輪紋形成期	18
3.1.4 輪紋形成時的逆算尾叉長與成長方程式的估算	19
3.1.5 黑鮪體重的年別變動	19
3.2 生殖生態研究	19
3.2.1 產卵期	19
3.2.2 性比	19
3.2.3 產卵群體長和體重之分佈	20
3.2.4 肥滿度	20
3.2.5 卵細胞發育時期	20
3.2.6 卵巢成熟狀態	20
3.2.7 孕卵數	21
3.3 資源動態研究	21

3.3.1 單位加入生產量及單位加入產卵群量	21
3.3.1.1 利用台灣成長參數	21
3.3.1.2.利用日本成長參數	21
3.3.2 產卵群量-加入群曲線	22
3.3.2.1 Ricker 基本模式	22
3.3.2.2 Ricker 參數化模式	22
3.3.2.3 Beverton and Holt 參數化模式	22
3.3.3 生產量推估	23
3.3.3.1 Ricker 基本模式	23
3.3.3.2 Ricker 參數化模式	23
3.3.3.3 Beverton and Holt 參數化模式	24
3.3.4 敏感度分析	25
3.3.5 綜合	25
4. 討論	25
4.1. 生殖生態研究	25
4.2 資源動態研究	28
4.2.1 單位加入生產量	28
4.2.2 產卵群量-加入群模式	28
4.2.3 參數選擇之探討	30
4.2.3 原始資源量與最大持續生產量之探討	31
4.3 未來研究方向	31
5 結論	32
6. 管理建議	32
7. 謝辭	33
8. 參考文獻	34
9. 自我評估	44
10. 圖	45
11. 表	98
12. 黑鮪鱗片照片	114
13. 附錄一 - 北太平洋黑鮪各年度體長(尾差長)頻度分布	115
14. 附錄二：Demographic analysis for bluefin tuna, <i>Thunnus orientalis</i> , in the North Pacific Ocean by Yu-Min Yeh and Chien-Chung Hsu	119

中文摘要

2001年5月至6月間，至東港、蘇澳等魚市場採集228尾北太平洋西南海域產黑魷 (*Thunnus thynnus*) 左側第二背鰭下方至側線部位的鱗片進行輪紋判讀，其中僅有133尾體長分布為204~255 cm的黑魷鱗片可以判讀。鱗片經鏡檢結果，顯示輪紋剛已形成。基於黑魷鱗片輪紋一年形成一紋前提，推估樣本魚的年齡分布為8~13齡。尾叉長(FL)和鱗片半徑的線性關係不顯著，惟隨著鱗片輪紋數增加，魚體呈現增長。以鱗片為年齡形質推估太平洋黑魷產卵群的成長方程式為： $FL_t = 366.681x[1 - e^{-0.086x(t+0.926)}]$ 。體長與體重(去內臟)的關係為 $W_t = 2.3508x10^{-5} FL^{2.9342}$ 。

由1999年5至6月在產卵海域作業的東港魷延繩釣漁船蒐集到黑魷卵巢。觀測卵巢和卵細胞外觀為基礎，探討北太平洋西南海域產黑魷 (*Thunnus thynnus*) 之生殖生物學。黑魷在臺灣東南方和菲律賓東北方海域之高豐度期為4月下旬至6月中旬。產卵群(172-252 cm) 性比經由卡方檢定與1:1並無顯著差異。由漁獲物中觀測產卵群體長和體重之分佈，結果發現1999年在臺灣和菲律賓海域之黑魷產卵群幾乎皆是大型魚(99%尾叉長>190 cm)，而位於產卵群體長和除去內臟重頻率分佈中心且數量佔50%之組成分別為208-219 cm和161-194 kg，觀測到產卵群最小尾叉長為165 cm。以11對含有水卵之卵巢估算雌魚單次孕卵數，單次孕卵數(BF)和尾叉長(FL)之間有線性相關，關係式為： $BF = (4.3952 \times 10^5)FL - 7.58 \times 10^7$ ($r^2 = 0.793$, $p < 0.01$)。平均相對孕卵數為每克除去內臟重($\pm 95\%$ CI) 含有89(± 18.3)粒卵。

再利用台灣及日本兩組成長參數為基本資料，以Beverton and Holt(1957)以及年齡群化模式估計單位加入生產量(yield per recruit)以及單位加入產卵群量(spawner per recruit)，並以此為基礎，估計Beverton and Holt(1957)以及Ricker(1954)兩種產卵群量-加入群模式(spawner-recruit models)曲線，進而連結前述兩種模式，得到平衡生產量，以估算太平洋黑魷的最大持續生產量(MSY)、達最大持續漁獲生產量之漁獲死亡率(F_{MSY})、 $F_{0.1}$ 、 F_{max} 等生物參考點。

利用Beverton and Holt單位加入生產量以及年齡群化單位加入生產量得到的 $F_{0.1}$ 居於0.100及0.187之間， F_{max} 居於0.142至0.336。利用Ricker產卵群量-加入群模式得到生產量曲線呈對稱形式，MSY值居於9,483-24,563公噸， MSY/S_0 居於6.3%-16.4%之間。 F_{MSY} 為0.103-0.322， $F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$ (開發率)居於29.2%-56.3%之間。 F_{crash} 為0.199-0.629， F_{crash}/F_{MSY} 居於1.932-1.953之間。利用Beverton and Holt的產卵群量-加入群參數化模式得到生產量曲線為非對稱型式，MSY為5,676-11,589公噸， MSY/S_0 約在3.8%-7.7%之間。 F_{MSY} 為0.075-0.249， $F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$ (開發率)居於23.1%-49.9%之間。 F_{crash} 為0.180-1.025， F_{crash}/F_{MSY} 值居於2.400-4.116。

結果顯示，由於Ricker以及Beverton and Holt產卵群量-加入群模式本身的特質，利用Ricker產卵群量-加入群模式得到的MSY及 F_{MSY} 值均較Beverton and Holt產卵群量-加入群模式高。而Beverton and Holt模式的 F_{crash} 則較高，顯示Beverton and Holt模

式所得到的較為保守而穩定。本模式僅利用黑鮪之成長參數以及推估原始資源量以推導最大持續生產量等生物參考點，建議之最大持續生產量介於 5,676-24,563 公噸之間。目前太平洋黑鮪近十年平均年產量為 17,937 公噸，顯示近期應尚無過漁的現象，惟近兩年漁獲量的增加值得關注。由於本模式所利用參數較少，也顯示必須加強系群-加入群關係以及相關生物參數之了解，以降低本模式的不確定性。

關鍵詞： 太平洋黑鮪、年齡、成長、生殖生物學、水卵、單次孕卵數、Ricker 氏系群加入模式、Beverton 和 Holt 氏系群加入模式、單位加入生產量模式、年齡群話模式、生物參考點、最大持續生產量、生產曲線

Abstract

The investigation of ageing and growth parameters and reproductive biology of bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, from the southwestern North Pacific has been pursued based on scales and macroscopic and microscopic examination of ovaries and oocytes, respectively. The scales from 228 fish were sampled as ageing character. Only the scales sampled from 133 fish ranged from 204 to 255 cm were readable. Under the assumption that one ring formed in each year, the corresponding age was from 8 to 13 year old. No significant linear relationship was found between fork length and scale radius. However, the more rings appeared in scale, the bigger was fish. The von Bertalanffy growth formula was $FL_t = 366.681x[1 - e^{-0.086x(t+0.926)}]$, derived from the ageing results. The relationship between fork length and gutted weight is $W_t = 2.3508x10^{-5} FL^{2.9342}$.

Ovaries were collected from fish caught by longline vessels fishing on the spawning ground during May and June, 1999. The results are: (1) abundant northern bluefin tuna occurred in the southeastern waters off Taiwan and northeastern waters off Philippines during late April and middle June; (2) sex ratio of spawning stock (172-252 cm) was 1:1; (3) the spawning stock included almost giant fish (99% fish > 190 cm), and a few medium fish; (4) the length and gutted weight of about 50% fish were located at 208-219 cm and 161-194 kg, respectively; (5) the minimum length of spawning stock found in the landings was 165 cm; (6) The batch fecundity was estimated based on 11 ovaries with hydrated oocytes, then a linear relationship between batch fecundity (BF) and fork length (FL) was derived as: $BF = (4.3952 \times 10^5)FL - 7.58 \times 10^7$ ($r^2 = 0.793$, $p < 0.01$); (7) The mean relative batch fecundity ($\pm 95\%$ CI) was 89 (± 18.3) oocytes per gram of gutted weight.

The annual catch of North Pacific bluefin tuna fluctuated between 20 and 30 thousands metric tons since 1952. In Taiwan, the catch of small-scale longline fisheries increased in recent years. It was difficult to standardize the fishing efforts since it was a multi-gears fishery. Meanwhile, we could not get enough fisheries data since we was not the major fishing countries. The object of this study is to estimate the biological reference points for conservation of North Pacific bluefin tuna under a data-limited situation.

The aim of this research, which bridge those models included yield per recruit models and spawner-recruit models, is to estimate the equilibrium production curve of North Pacific bluefin tuna. Beverton and Holt model (1957) and age-structured model were used to estimate the yield per recruit and spawner per recruit. Some shape parameters were used to estimate the Ricker (1954) and Beverton and Holt (1957) spawner-recruit models. Those biological reference points such as maximum sustainable yield (MSY), fishing mortality for MSY (F_{MSY}), $F_{0.1}$ and F_{max} were estimated from these models. We also analyzed the management-related quantities in relative terms (e.g. MSY/S_0).

Using the Beverton and Holt and age-structured yield per recruit models, we found that the $F_{0.1}$ and F_{max} were between 0.100 to 0.187 and 0.142 and 0.336, respectively. In the case of Ricker Spawner-recruit models, the production curves were symmetric as functions of F . MSY ranged from 9,483 to 24,563 MT, and the values were about 6.3% to 16.4% of S_0 . F_{MSY} ranged from 0.103 to 0.322. The exploitation rate ranged from 29.2% to 56.3%. The

fishing mortality at collapse (F_{crash}) fluctuated between 0.199 and 0.629, and they were about 1.932 to 1.953 times of F_{MSY} . In the case of Beverton and Holt Spawner-recruit models; the production curves were asymmetric as functions of F . MSY ranged from 5,676 to 11,589 MT, and the values were around 3.8% to 7.7% of S_0 . F_{MSY} ranged from 0.075-0.249. The exploitation rate ranged from 23.1% to 49.9%. The fishing mortality at collapse (F_{crash}) fluctuated between 0.180 and 1.025, and they were about 2.400 to 4.116 times of F_{MSY} .

It showed that MSY and F_{MSY} would be higher in Ricker models than in Beverton and Holt model. And the F_{crash} of Beverton and Holt model was higher because of the stability of Beverton and Holt model. The MSY and other biological reference points were estimated only by growth parameters and unexploited spawning stock biomass. The recommended maximum sustainable yield ranged from 5,676 to 24,563 metric tons. The average annual catch for the last 10 years was 17,937 MT. It seemed the resource was under reasonable utilization in the status quo. But it noticed that the catch of these two years were increased. Since the parameters used in this models were limited, it is important to clarify the stock-recruit relationship and related biological parameters for the sensitivity of uncertainty.

Keywords: Pacific Bluefin tuna, Age, Growth, reproductive biology, hydrated oocyte, batch fecundity, Ricker stock recruitment model; Beverton and Holt stock recruitment model, Yield per recruit model, Age structured model; Biological reference points, Maximum sustainable yield; Production curve

1. 緒言

1.1 生物特性

黑鮪(Bluefin tuna, *Thunnus* sp.)為鯖(*Scombridae*)科，鮪屬(*Thunnus*)，魚體粗壯，其背部呈青黑色，腹部銀灰色，口大，胸鰭短，第二背鰭高於第一背鰭，一般商業體長約為 200 公分，歷史紀錄之最大體長為 384 公分，最重體重為 679 公斤，是鮪類中最大的一種(Collette and Nauen, 1983)。黑鮪(Fig. 1)分為兩種，包括北半球的北方黑鮪(*Thunnus thynnus*)以及南半球的南方黑鮪(*Thunnus maccoyii*)。其中北方黑鮪可分為大西洋的 *T. thynnus thynnus* (Linnaeus) 以及太平洋的 *T. thynnus orientalis* (Temminck and Schlegel) (Gibbs and Collette, 1967)兩個亞種，分類上，最近又有新的提議，以大西洋黑鮪為 *T. thynnus*，太平洋黑鮪為 *T. orientalis* (ISC 2000)。大西洋黑鮪在管理上又分為兩個系群，一為西大西洋系群，一為東大西洋以及地中海系群，本研究標的為太平洋北方黑鮪。早期將太平洋黑鮪視為一個系群，近年來部份生殖生物學的研究以及標示放流的研究顯示可能在日本海以及西南太平洋有兩個產卵場、洄游路徑亦有待確認(Anon., 1999)，所以是否應分成兩個系群分析尚有待查考，本研究仍將太平洋黑鮪視為一個族群。

黑鮪為跨界且高度洄游的表層性魚種，可行橫越海洋之洄游 (Mather, 1960; Orange and Fink, 1963; Clemens, 1969; Mather, 1980; Cort and Rey, 1985; Clay, 1991; Bayliff, 1993)。黑鮪成魚分佈十分廣泛，溫帶及熱帶海域皆有其蹤跡，但分佈仍以北半球為主。而未成熟魚則主要分佈於北半球溫帶海域，包括太平洋、大西洋和地中海等海域(Nakamura, 1938; Blackburn, 1965; Nakamura and Warashina, 1965; Shingu *et al.*, 1974; Collette and Nauen, 1983)。對於溫度的忍受範圍大，可生存在水溫 5°C 到 29°C 水域。Block *et al.* (1998) 經由標識放流結果發現中大型 (>61 kg) 西大西洋黑鮪冬末和初春棲息水溫的範圍為 6-24°C。太平洋黑鮪初期生長十分快速，5 至 6 月孵化的仔魚，8 至 9 月時體長已達 20-30 cm (Yabe *et al.*, 1966)。Kumai (1998) 推算養殖之太平洋黑鮪一歲魚約 5~10 kg，6 歲魚平均可達到 100 kg。僅在生殖期間會靠近沿岸水域，通常會成群洄游，有時會與長鰭鮪、黃鰭鮪、正鰹成群(Collette and Nauen, 1983)。

黑鮪為多次產卵魚種(multiple spawner)，約在四到五歲成熟，一尾重約 270 到 300 公斤的雌魚每次產卵期約可產卵千萬(Collette and Nauen, 1983)。太平洋黑鮪的產卵場從日本的南邊延伸至菲律賓的北邊，產卵期約在四月到六月，會受到不同水域水溫影響，成魚在四月到七月等春夏之間洄游至西太平洋的菲律賓東北方水域、台灣東部水域、琉球群島、日本九州南方海域及日本海產卵(Deriso and Bayliff, 1991)。卵及幼魚會被黑潮向北帶回日本水域，而部分零歲及一歲的幼魚會離開日本海，向東游至北美洲西岸，棲息在加州及墨西哥外海域，部分魚群在長至四歲後會在六月到九月間從加州海岸向北洄游回日本海產卵。至於日本海的魚群會在秋天向南洄游，並停留在日本西部及北部水域直到冬天(Bayliff, 1994)。

1.2 太平洋黑鮪漁業

全球有二十五個國家在九個漁區捕捉黑鮪，總年產量平均約在 40,000 公噸，1950-2000 年的全球漁獲量如 Fig. 2，東大西洋產量最高，平均年漁獲量約為二萬五千餘公噸，太平洋次之，平均約在一萬五千公噸間，西大西洋最低，平均約 3,500 公噸。主

要漁法包括延繩釣、圍網、曳繩釣、巾著網、竿釣、刺網及定置網等 (Collette and Nauen, 1983), 漁獲國家包括日本、法國、西班牙、義大利、摩洛哥、突尼西亞、台灣、土耳其、美國、墨西哥、加拿大等等。

太平洋黑鮪的漁獲國家較為單純, 包括在西大西洋作業的日本、台灣、韓國以及在東大西洋作業的美國、墨西哥。從 1952 迄今之各國年漁獲量趨勢如 Fig. 3, 年漁獲量平均約為 20,000 公噸(Anon. 2002), 近十年有減少的趨勢。其中西太平洋漁獲量約佔 84%, 由於日本人對於黑鮪的特殊喜好, 所以日本漁業歷史最久且漁獲比例最高, 我國次之, 韓國最低。至於東太平洋則以美國以及墨西哥為主。我國在 1990 年太平洋黑鮪的產量僅有 189 公噸, 但呈現逐年增加趨勢, 於 1999 年的產量創歷史高量達 3,089 公噸, 已超過美國而僅次日本, 目前亦維持在 2,500 公噸 (Fig. 3), 產值則由 1990 年約 2 千 6 百萬元增加到 2000 年的 7 億 6 千 2 百萬元。在在顯示我國近海鮪延繩釣黑鮪漁業的重要性。而屏東縣東港、宜蘭縣蘇澳為最主要的生產魚市場; 此外, 近年台東縣成功亦有少量生產。

太平洋黑鮪主要漁業國、漁區及漁季摘要如 Table 1 及以下之說明:

1.2.1. 西太平洋

(1) 日本

日本自 1952 年開始利用圍網、延繩釣、曳繩釣、竿釣以及定置網等漁法捕撈黑鮪。年漁獲量從 8,000 到 30,000 公噸不等, 在九十年代漁獲量約在 8,000 到 22,000 公噸之間, 其漁獲年齡組成超過 80% 都是零到二歲魚, 1991 年的低齡魚比例更曾超過 95%(Takahashi and Yamada, 2002¹), 以下概述相關漁業作業概況 (Yamada and Yamazaki, 2002²):

沿岸圍網漁業 (coastal purse seine fishery) 的漁獲量占日本年漁獲量的 70%, 年產量約 5,000 到 8,000 公噸, 圍網作業分為兩種型態, 其一在日本東部的太平洋水域作業, 約在每年六月及八月間捕撈幼魚及成魚。另一種則是在日本海作業, 在夏季(七到八月)捕捉成魚, 春季(四到六月)捕撈幼魚, 漁獲量變動幅度大。

延繩釣漁業 (longline fishery) 作業水域包括日本沿岸以及公海, 每年漁獲量約在 300 到 1,400 公噸, 漁季在四月末到六月初, 主要漁場在宮古島(Miyako)西南邊、石垣島(Ishigaki)東南邊以及西表島(Irimote)北邊, 該地區約有 12 艘鮪釣船作業, 年產量少於 20 公噸。

曳繩釣 (troll fishery) 是沿岸小型漁船作業, 作業漁期在十一月到三月以及七到九月, 捕撈零歲的幼魚(約 20 到 30 公分), 年產量約 1,000 到 3,000 公噸, 漁獲物除供地區性食用外, 也供作水族館以及水產養殖用。

竿釣漁業 (pole and line fishery) 在每年六到十二月意外捕獲黑鮪, 漁獲量變動大, 從 100 到 400 公噸都有, 漁獲物主要為四歲以下的幼魚。

¹ Takahashi, M. and H. Yamada. 2002. Estimation of Pacific bluefin tuna catch at age by fishery for Japanese fisheries in the north Pacific. ISC BFT-WG/02/DOC13. personal communication.

² Yamada, H. and Y. Yamazaki. 2002. The outline of Japanese offshore purse seine fishery in the Sea of Japan. ISC BET-WG/02/. personal communication.

定置網漁業 (setnet fishery)在不同季節所捕撈到的魚體大小不同，五到七月捕撈向北洄游的魚群，十到十一月則捕撈南游的魚群，年漁獲量少於 500 公噸，雖然過去曾捕撈到大型黑鮪，但近年來多以零及一歲的幼魚為主。

流網漁業 (gillnet fishery)僅在每年的三到四月在日本沿岸地區捕撈小魚，近年漁獲量僅約 100 公噸左右，漁獲組成多為未成熟魚。

(2)台灣

台灣黑鮪漁業屬沿岸小型延繩釣漁業，在台灣東部水域進行季節性作業，漁季為四月到六月在 1980 年初期，我國年產量不超過 200 公噸，自從 1991 年後，鑑於該魚種的高經濟價值以及業者較能掌握漁撈季節與方法，年漁獲量遽增，並在 1999 年增加到 3,000 公噸(Fig. 3)，超越美國成為第二大漁獲國家，佔總漁獲量比例從 1%提升到 13%左右。卸魚港口主要為蘇澳以及東港，漁獲量半數為地區使用，半數輸日。作業漁船噸數約在 50 船噸左右，每次航程約七到九天，1999 年的 CPUE 為每千鈎 1.3 尾 (Hsu and Liu, 2000)。惟近兩年漁獲量又有下降之趨勢。

(3)韓國

黑鮪為韓國鯖魚圍網的意外漁獲，每年一月到八月份在濟州島(Cheju)以及津島(Tsushima)附近被捕獲。其中一月份在濟州島附近作業，二、三月份會延伸到韓國東南水域，四到五月在濟州島以及津島間，並在六月及七月向南移到濟州島南邊。捕獲魚體大小約在 30-80 公分，約為零歲到一歲左右。年漁獲量最高約在 1,000 公噸左右(Anon., 2000)，作業船數約有 30 餘艘圍網船以及 4 艘拖網船(Anon., 2002)。

1.2.2. 東太平洋

東太平洋黑鮪漁場約在北緯二十三度到北緯三十四度三十分之間，向北延伸至阿拉斯加，漁業國家為美國及墨西哥，主要漁法為圍網，漁期為五到十月；其次還有美國娛樂漁業、墨西哥流刺網，在加州以及夏威夷捕撈劍旗魚及大目鮪的延繩釣全年均可意外捕獲黑鮪(Bayliff, 1994)。

(1)美國

美國圍網之黑鮪年捕獲量從 250 公噸到 4,900 公噸，約有 75%的漁獲是在南加州及墨西哥沿岸由小型圍網船所捕撈，這些漁船在夏季及秋季專門捕撈黑鮪，至於其他漁業所捕獲的黑鮪均為意外捕獲(Anon., 2000)。

(2)墨西哥

墨西哥圍網的主要作業漁區在西海岸，漁季在六到十月份，多數漁獲物重約 5 到 60 公斤，平均為 20 公斤，年漁獲量在 1980 年代穩定於 100 到 700 公噸，1989 年之後較不穩定，從 0 到 3,700 公噸都有(Anon., 2000)。

1.3 太平洋黑鮪研究概況

太平洋黑鮪的成長研究由日本所進行的黑鮪標識放流回收樣品估得。放流的標識黑鮪多為一年魚齡(尾叉長 49~54 cm)，於放流最長經歷 3~4 年後(尾叉長約為 140 cm)再捕。因此，標識放流所得仍僅限於瞭解黑鮪在未成熟期的成長狀態。至於 Yukinawa and Yabuta (1976) 以鱗片年齡形質所進行的太平洋黑鮪年齡成長研究中，標本魚係經由曳繩

釣、竿釣所漁獲，尾叉長主要分布於 50~70 cm，而最大尾叉長亦僅達 192 cm。因此，仍無探討太平洋黑鮪在達成熟期的成長狀況的研究報告。本研究採集我國近海鮪延繩釣漁船所捕獲的太平洋黑鮪產卵群鱗片進行輪紋判讀，所得有關太平洋黑鮪成熟魚部分的年齡與成長關係輔以 Yukinawa and Yabuta (1976) 所探討的太平洋黑鮪在未達成熟狀態的年齡成長關係，將能完整描述太平洋黑鮪在整個生活史的成長資訊。

再則，黑鮪是多次產卵魚種 (multiple spawner) (Baglin, 1982; Kumai, 1998)，目前已知太平洋、大西洋和地中海皆有黑鮪產卵場 (Richards, 1976; Collette and Nauen, 1983; Bayliff, 1991; Clay, 1991)。而太平洋黑鮪之產卵場為琉球群島經臺灣東方海域至菲律賓東北方海域、九州島南方海域以及日本海 (Yamanaka and staff, 1963; Yabe *et al.*, 1966; Okiyama, 1974; Tanaka, 1999)。太平洋黑鮪成魚會在春夏季期間洄游到日本至菲律賓之間的主要產卵海域產卵 (Yabe *et al.*, 1966; Deriso and Bayliff, 1991)，而成為臺灣近海鮪延繩釣漁船的漁獲對象。

有關太平洋黑鮪生殖生物學之研究有：Nakamura (1938) 報導產卵場、產卵期、性比以及觀察生殖腺發育情形。Yamanaka and staff (1963) 報導產卵期、產卵海域、性比及孕卵數。Hirota *et al.* (1976) 和 Harada (1980) 指出達成熟之可能年齡。而 Yabe *et al.* (1966) 調查仔稚魚分佈與觀察魚體性腺成熟度指數，指出產卵期及產卵海域，而 Nishikawa *et al.* (1985) 調查仔稚魚的時空分佈，推測產卵期與產卵海域。Bell (1963) 和 Foreman and Ishizuka (1990) 曾報導東太平洋黑鮪的性比。Kumai (1998) 研究太平洋黑鮪之繁殖與養育，指出太平洋黑鮪受精卵平均卵徑為 0.989 ± 0.017 mm，有一個 0.249 ± 0.017 mm 的油滴，是無色透明的分離浮性卵，24°C 下受精卵約 35 小時完成孵化，初孵化的仔魚全長為 2.83 ± 0.13 mm。Tanaka (1999) 由組織學方法探討產卵季節及單次孕卵數。早期的報告年代已隔甚久且在孕卵數方面所提供的訊息並不完整，而 Tanaka (1999) 的研究則是著重於日本附近海域，且大部份樣本魚體體型比臺灣和菲律賓海域所漁獲的太平洋黑鮪產卵群小，因此對於此單價高的魚種，仍需再作詳細的生殖生物學研究，以提供資源變動評估與管理時可用的參數。因此，本研究主要的第二個目的為探討太平洋黑鮪產卵期、性比、成熟體長和孕卵數等生殖生物學特性。

從 1950 年代開始，Yamanaka (1958) 進行黑鮪漁獲體長組成研究，之後日本以及美國學者對此種魚類開始進行研究，包括黑鮪的成長、標誌放流等等 (Yamanaka and staff, 1963; Yukinawa and Yabuta, 1967; Yamanaka, 1982; Bayliff, 1980)。近年來，Bayliff (1994) 和 Foreman (1996) 對於黑鮪生活史及成長也有相當詳盡的說明。前述研究以日本遠洋水產研究所在西太平洋的研究以及美洲熱帶鮪類委員會 (Inter-American Tropical Tuna Commission, IATTC)、北太平洋臨時科學委員會 (Interim Scientific Commission, ISC)、美國西南漁業中心在東太平洋的研究為主，各單位間並定期召開聯合會議討論北太平洋黑鮪資源評估。近年來，由於台灣利用本資源狀況增加，開始針對台灣黑鮪漁業進行包括成長方程式 (Hsu *et al.*, 2000)、黑鮪生殖生物學 (Chen, 2000) 以及漁業概況調查 (Hsu and Liu, 2000) 等等的研究，並參與前述組織之研討會議共同討論本資源利用狀況，例如北太平洋臨時科學委員會 (ISC) 之研討會。

在漁業利用研究方面，由於黑鮪偏好 17°C 至 23°C 的水溫 (Bell, 1963)，所以美國圍網黑鮪漁業漁期主要在每年五到十月，Bayliff (1996) 所估計的 CPUE 顯示 1980 到 1990

年代，該地區的黑鮪漁業努力量以及漁獲量均有下降趨勢。Watters (2002)分析太平洋黑鮪延繩釣漁業的單位努力生產量(catch per unit effort, CPUE)，顯示在 1950-1960 年代，延繩釣的 CPUE 較高，但在 1960 年代後期開始下降，1970 年代的 CPUE 相對較為穩定，在 1980 年代再度遽降，1990 年代略有上升。此研究略能反映黑鮪的資源量，惟本資源利用漁業種類較多，仍需要其他漁業的資料以更全面性的了解資源利用狀況。

在系群評估方面，Yamada 及 Uozumi 針對本系群進行年級群分析(virtual population analysis, VPA)及單位加入生產量等研究(Anon., 2000)，由於努力量標準化等漁業資料的問題，尚未得到圓滿的答案，Yamada(2003)甫完成的年級群分析顯示本資源母族群數量以及加入群數量變動幅度很大，產卵母族群在近十年似有回復的趨勢。

對於太平洋黑鮪這種經濟價值高的資源，身為資源利用國之一，應對資源狀況有適當的了解俾進行管理及監控。然而，我國漁獲量所佔比例低，相對我國所擁有漁業資料有限的情況下，如何能以適當的角度切入管理，需要加以探討。

早期，需要較長時間序列資料，經由較詳盡的資源評估，方提出管理建議。近年來，由於人類糧食需求，漁業資源被利用的速度增加，依據聯合國糧農組織 2002 年的報告(FAO, 2002)，顯示全球約有 25% 的漁業資源為中度開發，47% 為完全開發，或說已達 MSY 水準，18% 已有過度開發的現象，剩餘有 10% 已有明顯枯竭的狀況。聯合國在 1995 年提出的責任制漁業行為規約(The Code of Conduct on Responsible Fisheries, FAO, 1995c)以及高度洄游魚種保育管理協定(Agreement for The Implementation of The Provisions of The United Nations Convention on The Law of The Sea of 10 December 1982, Relating to The Conservation and Management of Straddling Fish Stocks and Highly Migratory Fish Stocks, New York, August 1995)等，都提出「預警制」(precautionary approach)的做法(FAO, 1995a; FAO, 1995b; FAO, 1995d)，認為在漁業資源資訊不足的情況下，仍應致力從有限的資料中提供適度的管理建議，以及早進行管理，再藉由管理建議以及實際漁業狀況互相調整，以保育並管理資源，也使得生物參考點(biological reference point, BRP)被廣為運用。

生物參考點主要是指如“漁獲死亡率”等可作為漁業管理的具體數字，俾使得漁業資源得以免於過漁的危機。一般對於生物參考點分為兩類，包括目標型參考點(target reference point)以及限制型參考點(limited reference point)。前者指可作為管理目標的數值，例如最大持續生產量(MSY)，後者則為希望避免達到的管理點，例如 F_{max} 等等。依據生物參考點的內容，又可分為生產量以及漁獲死亡率兩類，前者如最大持續生產量(MSY)，漁獲死亡率之參考點則包括 F_{MSY} 、 $F_{0.1}$ 、 F_{max} 等等(Caddy and Mahon, 1995; Caddy, 1998; Quinn and Deriso, 1999)。是故，如何廣泛結合各項能夠求得的生物參考點，並綜合提出管理建議，便是漁業管理者的重要目標，也是各項資源研究的重點之一。

由於近年來大西洋以及太平洋黑鮪的努力量驟增，又出現減產的現象，引起漁業界的關注，我國自從數年前開始於屏東推廣東港黑鮪季之後，相對增加北太平洋黑鮪的捕獲量，然而目前我國所擁有之漁業努力量資料極為有限，加以我國漁獲量佔總產量比例不高，在此情況下僅利用台灣的努力量資料進行傳統漁業模式研究有其資料上的限制。本研究希望在漁獲努力量資料不充分的情況下，能掌握有限的生物參數，例如由我國人

研究的黑鮪成長及生殖相關參數，至於漁業參數方面，則嘗試利用短時間的生物量評估或預測資料，加上適當的模式建構與整合，能夠初步推估該系群可能的資源狀況，作為基本的概觀，並進而綜合可取得的他國漁業資訊，與本研究之結果相呼應，以驗證本研究模式之可行性，最後，經由本研究結果提出適當的生物參考點，以作為未來預警制管理的參考。

2. 材料與方法

2.1. 年齡與成長研究

2.1.1 黑鮪體重測定資料

本研究所使用 1996 年至 2002 年的黑鮪體重（經去內臟）測定資料，係由我國近海鮪延繩釣漁船於東港和南方澳魚市場進行黑鮪拍賣時，過磅的記錄。

2.1.2 近海鮪釣漁業漁獲統計資料

本研究中所使用的各項有關台灣近海鮪釣漁業漁獲統計資料係引用中華民國 79 年至 89 年的中華民國台灣地區漁業年報。

2.1.3 鱗片的採集及處理

本研究於 2001 年 5 月至 6 月間，至東港、蘇澳等魚市場採集我國近海鮪延繩釣漁船於菲律賓東北海域及我國東部海域所漁獲的黑鮪計 228 尾，其左側第二背鰭下方至側線部位的鱗片約 15 片，以供魚齡查定使用（Yukinawa and Yabuta, 1976）。標本魚除採鱗外，同時紀錄尾叉長及體重（已經去鰓及去肚）。

採得的鱗片使用沙拉脫浸泡 4~5 小時後，以手指指尖來回搓磨，去除附著其上的油脂與雜質。各魚的鱗片依序置放於吸水紙，經一夜陰乾除濕後選擇外觀完整且近似鱗片夾於兩載玻片間並予以編號保存。

2.1.4 測量軸的選取

魚鱗分為覆蓋區(overlapped region)及游離區 (free region)；覆蓋區部分埋藏於真皮 (dermis)，鱗上的輪紋清晰明顯為進行鱗片紋徑測量選擇部位而游離區被覆一層薄的真皮及表皮(epidermis)組織裸露於體表，紋路呈現不規則而不適宜鱗片紋徑測定 (Sire, 1986)。鱗上的測量軸則選取經過輪心約成 45 度夾角的最長輪徑。

2.1.5 年輪的判定

黑鮪的鱗片屬於圓鱗(cycloid scale)，鱗片上的生長線呈同心圓排列。由生長線的斷續、密集及癒合 (convergent) 情形作為年輪的判定依據(Plate 1)(Yang *et al.*, 1969; Suzuki, 1974)。

2.1.6 鱗片輪紋判定與輪徑的測定

將完成的鱗片至於 Nikon SMZ-U 型解剖顯微鏡下，使用透射光照明。調整反射光鏡，使輪紋影像呈現較大反差狀態下，經顯微攝影並沖洗成相片判讀。

輪紋研判時，直接在相片上加註測量軸及各輪紋距，鱗片放大倍率依據實物與成相大小計算。最後，計有體長分布為 204~255 cm 的 133 尾黑鮪鱗片可供量測，可判讀達 58%。

2.1.7 輪紋形成時的估算尾叉長

首先，計算樣本魚各輪紋形成時的估算尾叉長，以下式表示：

$$Ln = \frac{L \times r_n}{R}$$

Ln : 第 n 輪紋形成時的估算尾叉長；

L : 尾叉長；

R : 鱗片半徑；

之後，計算各輪紋群尾叉長的平均值，即為輪紋形成時的估算尾叉長。

$$\bar{L}_n = \sum \frac{L_n}{i}$$

i = 各輪紋群的樣本數；

2.1.8 成長方程式的推估

von Bertalanffy 成長方程式 (Bertalanffy, 1938)，式中三個參數可直接套用於如 Beverton and Holt Model (Beverton and Holt 1957) 等資源解析模式中，因此系群的成長多用此方程式表示：

$$l(t) = l_{\infty} \times (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

式中， $l(t)$: 年齡為 t 時的體長； l_{∞} : 極限體長； k : 成長係數； t_0 : 體長為 0 時的理論年齡；成長方程式中 l_{∞} 、 k 參數可直接以 Ford-Walford 定差圖法求出 (Gulland, 1969)。其解法乃求得 $l_{(t+1)}$ 對 $l_{(t)}$ 直線迴歸的斜率即為 e^{-k} 。 $l_{(t+1)}$ 對 $l_{(t)}$ 直線迴歸與 45 度線的切點即為 l_{∞} 。當 l_{∞} 、 k 求出後， t_0 可由 von Bertalanffy 成長方程式估得：

$$t_0 = \frac{\ln\left(1 - \frac{l_t}{l_{\infty}}\right)}{K} + t$$

再分別代入各 t (即 $t=1, 2, 3, 4, 5, \dots, n$)，求其 t_0 。最後，取各 t_0 的平均值，作為成長方程式的 t_0 。即 $\bar{t}_0 = \frac{\sum t_0}{n}$ 。

2.2 生殖生態研究

2.2.1 蒐集資料和卵巢樣本

以東港漁港為黑鮪卵巢樣本之採集地。臺灣近海所漁獲的黑鮪為成魚，因黑鮪體溫高且魚體碩大，高價之腹部肉不容易保鮮，為了確保魚體腹部肉質鮮美，漁民在釣獲黑鮪後，即在海面上將內臟清除並塞入碎冰保鮮，故無法在上岸的魚體中取得卵巢樣本。本研究於 1999 年 5 月及 6 月，委託當地從事釣捕黑鮪的漁民蒐集卵巢，並在海面上將魚體標識，以作為上岸後卵巢和魚體配對之依據。本研究所委託之標本船共有 7 艘，總數共自東港鮪延繩釣漁船取得 124 對太平洋黑鮪卵巢。

標本船進港後，訪問船長相關的漁獲資料，包括有作業位置、漁獲雌雄尾數和總釣數等，並取得標本船早期 (4 月) 的漁獲資料。標本船作業位置如 Fig. 4 所示。1999 年 4 月至 6 月，本研究採樣海域經由衛星影像所估計之海水月平均表面溫度約為 26~29°C (Fig. 5)。上岸後的黑鮪，紀錄其編號，再以 3 m 長之鋼尺測量尾叉長 (精確至 cm)，並紀錄由魚市場工作人員所量測之魚體除去內臟重 (gutted weight, GW；除去內臟，而鰓、鰭和尾部保持完整；精確至 kg)。在船上漁民即把卵巢 (Fig. 6) 自魚體中取出，冷凍或是冰藏之。卵巢上岸後，將卵巢退冰，除去多餘水份和周圍的脂肪體 (fat body) 後，再

以電子秤 (A&D, FA-6000) 秤重，紀錄卵巢左葉和右葉的重量 (精確至 g)。以解剖刀割取左和右葉卵巢前 (anterior)、中 (middle) 和後 (posterior) 六個部位為子樣品 (Fig. 7)，保存於 10% 海水福馬林中 (Cuellar *et al.*, 1996)。Fig. 8 為雌魚樣本尾叉長頻率分佈圖。1999 年 3 月至 7 月雇用二名工讀生，測量約 90% 東港上岸黑鮪的尾叉長 (cm)，以瞭解北太平洋西南海域黑鮪產卵群體型大小之分佈。黑鮪漁期結束後 (7 月) 蒐集魚市場有關黑鮪漁獲量的統計資料。

2.2.2 資料和卵巢樣本分析方法

2.2.2.1 產卵期

因為要取得臺灣近海黑鮪漁獲季節早期及晚期的卵巢樣本十分困難，故無法以卵巢成熟度方式估計產卵期。本研究是依據東港區漁會鮪旗魚拍賣市場最近三年 (1997-1999) 每日上岸黑鮪尾數之分佈情形，並配合標本船之豐度指標 (單位努力量，尾數/鈎數) 以及標本船作業天數的範圍，將月別時間區分為三期：上旬 (early, 1-10)、中旬 (middle, 11-20) 和下旬 (Late, 21-30 or 31)，分析黑鮪在臺灣東南方和菲律賓東北方海域之高豐度期，並以高豐度期估計黑鮪在此海域之主要產卵期。

2.2.2.2 性比

性比是以雌魚佔雌雄總數之比例為代表。本研究假設延繩釣漁具釣獲黑鮪雌魚和雄魚的機率相等，並以標本船每航次之漁獲物為一次獨立的取樣，首先以 χ^2 檢定 (chi-square test) 每航次漁獲物的性比是否來自同一母體，若是每航次的取樣皆是來自同一母體，則將所有漁獲物混合，再計算性比，若是來自不同母體，則先求每一次取樣的性比，再求所有取樣的性比平均值。最後以 χ^2 檢定此性比與 0.5 是否有顯著差異。

2.2.2.3 產卵群體長和體重之分佈

因東港近海鮪延繩釣漁船在臺灣和菲律賓海域所釣獲的黑鮪是產卵群，基本上並不能蒐集到未成熟的卵巢，所以無法估計達 50% 成熟體長。本研究假設產卵季節期間，產卵海域所釣獲的黑鮪皆是成熟魚，再經由量測東港鮪旗魚拍賣市場上岸黑鮪的尾叉長，觀察臺灣和菲律賓海域黑鮪產卵群體長之分佈情形與達成熟之最小體長。

2.2.2.4 肥滿度

肥滿度 (condition factor) 是魚體重量相對於魚體長度之值，可以用來衡量魚體的肥瘦程度，計算公式為：

$$CF = \frac{GW}{FL^3} \times 10^5$$

式中，CF：肥滿度；GW：雌魚除去內臟重(kg)；FL：尾叉長(cm)。

2.2.2.5 卵細胞發育時期

2.2.2.5.1 分類方法

本研究由解剖顯微鏡 (Nikon Model E2) 觀察卵細胞之大小與外觀，初步將卵細胞分為三個發育時期 (Hilge, 1977; Morse, 1980)：

- (1) 未卵黃化卵細胞 (unfolled oocytes): 卵細胞甚小，且呈透明狀。
- (2) 卵黃化卵細胞 (yolked oocytes): 卵細胞呈淡黃色或橙黃色，不透明。
- (3) 成熟卵 (ripe oocytes) 或水卵期 (hydrated oocytes): 卵細胞卵徑因引進液體的作用 (hydration) 而特別大 (Fulton, 1898; Wallace and Selman, 1981)，白色略透明，或是透明狀。

2.2.2.5.2 卵巢之取樣部位

由於黑鮪成熟卵巢體積相當大，本研究中卵巢樣本最重者達 19 kg，要計數與測量整個

卵巢的卵細胞，是十分費時的。為了取樣方便，將左右葉卵巢劃分為前 (anterior)、中 (middle) 和後 (posterior) 三個部位，再細分每一部位為外圍 (outer layer)、中層 (mid-layer) 和近腔 (center) 三層，總共將卵巢分為 18 個部位 (Uchiyama and Shomura, 1974) (Fig. 7)。

2.2.2.5.3 卵徑測量方法

以電子天平 (Mettler, AE-200) 自 18 個部位各量取 0.15g 的卵巢組織 (精確至 0.001g)。將卵巢組織樣本置於培養皿中，並加入一些 33% 甘油 (glycerol)，約 10~20 分鐘後，以挑針將卵細胞自卵巢結締組織中分離出來 (Hunter *et al.*, 1985; Schaefer, 1987; Ramon and Bailey, 1996)，再用滴管吸取分離的卵細胞，滴放在凹槽載玻片上，將載玻片置於 40X 具有 micrometer (1 eyepiece unit = 18μm) 的解剖顯微鏡 (Nikon Model E2) 下，觀察卵細胞外觀並測量外形完整且為非退化的卵細胞 (atresia) 卵徑 (oocyte diameter)，以隨機方向 (random orientation) 測量圓形卵細胞之直徑，對於非圓形之卵細胞，則以長徑和短徑的平均值估計卵徑 (Liu and Su, 1972; Ruelle, 1977)。由於分離卵徑小於 0.2 mm 且互相連接的卵細胞十分困難，易造成部份卵細胞毀損，而且量測卵徑過程中易忽略掉這些細小的卵細胞，會導致低估這些卵細胞的數目，所以本研究作卵徑頻率分佈圖只使用卵徑 0.2 mm 以上之卵細胞。

2.2.2.6 卵巢成熟狀態

2.2.2.6.1 分類卵巢成熟狀態

本研究參考 Baglin (1976, 1982) 分類西大西洋黑鮪卵巢成熟狀態之部分方法判別太平洋黑鮪卵巢的成熟狀態。主要分類依據為卵巢內卵細胞的大小與外觀，以及卵巢外觀。卵巢成熟狀態之分類依據如下：

- (1) 未成熟 (Immature)：卵巢薄而呈中空管狀，具有細小的透明卵。
- (2) 成熟中 (Maturing)：卵巢柔軟，具一些不透明卵。
- (3) 成熟 (Mature)：卵巢十分結實，大量充滿不透明卵。
- (4) 即將產卵 (Ripe)：卵巢內具大型透明卵，最大卵徑大於 1 mm。
- (5) 產完卵 (Spent)：卵巢柔軟和中空，通常卵巢外部血管擴大呈充血狀態，內有少數殘留的大型卵細胞 (Rivas, 1954; West, 1990)。

2.2.2.6.2 生殖腺成熟度指數

雌魚生殖腺成熟度指數 (gonadosomatic index) 是卵巢大小相對於魚體大小之值，可以用來衡量魚體的成熟度，計算公式如下：

$$GSI = \frac{OW}{FL^3} \times 10^4 \quad (\text{Yabe } et al., 1966)$$

式中，GSI：生殖腺成熟度指數；OW：卵巢重(g)；FL：尾叉長(cm)。

2.2.2.6.3 最成熟群卵細胞平均卵徑

Schaefer (1987) 發現最成熟群卵細胞平均卵徑 (MDMAGO) 可作為卵巢活動力之指標。本研究計算所有雌魚之 MDMAGO 方式為：自左或右葉卵巢中部之中層部位 (Fig. 7) 取約 1g 卵巢組織，將卵巢組織置放於裝有 33% 甘油的培養皿上，將卵細胞分離後，以解剖顯微鏡隨機量測 30 顆最成熟群卵細胞卵徑，並計算 MDMAGO，將每尾雌魚 MDMAGO 和雌魚 GSI 值 (取整數) 作圖，觀察 MDMAGO 是否和 GSI 值有關。

2.2.2.6.4 產卵頻率

因為本研究所蒐集到的卵巢，幾乎都是經過冷凍的，Itano (Cited from Ramon and Bartoo, 1997) 指出經冷凍過的魚類卵巢並不適合作組織學研究，而觀測卵巢內排卵後濾泡 (postovulatory follicles) 退化之情形，則需要作組織切片 (Hunter and Goldberg,

1980; Hunter and Macewicz, 1985; Hunter *et al.*, 1986), 故本研究不作太平洋黑鮪產卵頻率之分析。

2.2.2.7 孕卵數

2.2.2.7.1 檢定成熟卵巢內最成熟群卵細胞之均勻分佈

(1) 成熟卵巢各部位最成熟群卵細胞平均卵徑之同質性檢定

本研究為了方便估算單次孕卵數 (batch fecundity), 必需決定卵巢取樣時之代表部位。隨機選取一對最成熟群卵細胞 (MAGO) 為水卵期之卵巢, 以電子天平 (Mettler, AE-200) 自卵巢 18 個部位 (Fig. 7) 各量取 0.03g 的卵巢組織 (精確至 0.001g), 重覆取樣四次。將 18 個部位各量測得之 4 組卵徑資料, 作卵徑頻率分佈圖, 選取最成熟之卵徑峰, 計算此卵徑峰內所有卵細胞之平均卵徑, 每採樣部位各有 4 個 MDMAGO 數據。本研究假設自每部位之取樣皆為獨立的, 並以摺疊設計統計分析法 (nested design) 檢定各個部位 MDMAGO 之分佈是否一致。檢定結果為前、中、後部位以及外層、中層、近腔部位 MDMAGO 之分佈有差異 (Table 2)。但是經合併所有樣本之卵徑資料, 作卵徑頻率分佈圖 (Fig. 9), 發現所有樣本最成熟群卵細胞卵徑皆在同一卵徑峰內。故各部位最成熟群卵細胞之平均卵徑雖有統計上差異, 但是每部位最成熟群卵細胞之發育時期並沒有很大的差異, 可能由於卵細胞在吸水時期 (hydration) 卵徑變化比較大的緣故。

(2) 成熟卵巢各部位最成熟群卵細胞卵數之同質性檢定

分別計算每部位中四次取樣之最成熟群卵細胞卵數, 以摺疊設計統計分析法 (nested design) 檢定各部位中 MAGO 數目之分佈是否一致。分析結果發現成熟卵巢 MAGO 卵數在各個部位中之分佈並沒有顯著差異 (Table 3)。最後以左或右葉卵巢中部之中層部位作為估計雌魚單次孕卵數之代表樣本。

2.2.2.7.2 單次孕卵數

Hunter *et al.* (1992) 曾歸納 7 種有關孕卵數之名詞定義 (附錄一)。而單次孕卵數 (batch fecundity) 是指魚種單次產卵行為所產出的水卵數。Hunter *et al.* (1985) 指出估計多次產卵魚種單次孕卵數的方法主要有兩種: (1) 水卵法 (the hydrated oocyte method); 和 (2) 卵徑頻率分佈法 (oocyte size-frequency method)。

由於卵細胞引進液體的作用 (hydration), 會使卵細胞體積脹大, 此時期之卵細胞卵徑和其它時期的卵徑會有明顯區隔, 而且卵細胞外觀呈白色或透明狀, 因此很容易辨識水卵。本研究以含有水卵之卵巢, 並配合卵徑頻率分佈, 估計雌魚單次孕卵數。以此方法可以減少卵細胞成熟過程中因退化而再吸收的現象以及非水卵期之各期卵細胞之卵徑可能重疊所造成的誤差, 以重量法 (gravimetric method) (Chang *et al.*, 1972; Hunter *et al.*, 1992) 估計每尾雌魚之單次孕卵數, 公式如下:

$$BF = \left(\frac{N_h}{W_s} \right) \times W_o$$

式中, BF: 雌魚之單次孕卵數; N_h : 樣本中水卵之卵數; W_s : 樣本重(g); 和 W_o : 卵巢全重(g)。

2.2.2.7.3 相對孕卵數

以魚體除去內臟重計算相對孕卵數 (relative batch fecundity), 相對孕卵數之計算方式如下:

$$RBF = \frac{BF}{GW}$$

式中, RBF 或是 RF: 相對孕卵數; BF: 單次孕卵數; GW: 魚體除去內臟重(g)。

2.3 資源動態研究

2.3.1 模式建構

常被用來估算生物參考點(BRP)包括三類模式：(1)系群-加入群模式(stock-recruit models)、(2)動態模式(dynamic pool models)，以及(3)生產量模式(production models) (Sissenwine and Shepherd, 1987)。

其中系群-加入群模式可以協助了解親群-加入群的互動關係，作為管理參考，該關係可透過產卵群生物量與加入群數量求取 α 、 β 等參數。然而，主要的問題在於產卵群及加入群的時間序列資料取得不易(Sissenwine and Shepherd, 1987)。

至於動態模式中，單位加入生產量模式(yield per recruit, YPR)常被作為漁業管理之基本模式，因為該模式僅經由魚類的生物成長參數，即可提供 $F_{0.1}$ 、 F_{max} 等生物參考點資訊，其中 $F_{0.1}$ 為單位加入生產量曲線上斜率為起始斜率 10% 的 F 值，能在較低努力量的情況下獲得接近 F_{max} 的漁獲量，頗具管理價值，也被廣泛運用(Deriso, 1987; Leaman, 1993; Sissenwine and Shepherd, 1987)。

至於生產量模式可以在平衡或非平衡狀態下可求得 MSY 、 F_{MSY} (能夠獲得最大生產量之漁獲死亡率)等生物參考點，至於推估方式可以透過實際的漁獲量及漁獲努力量資料，或者結合系群-加入群模式以及動態模式，便可推導生產量曲線(Quinn and Deriso, 1999; Sissenwine and Shepherd, 1987)。

是故，本研究希望透過單位加入生產量模式，和系群-加入群模式的關係，推估合理的漁獲死亡率，以及利用系群-加入群參數化的方式，估算系群-加入群模式的參數值，使得僅需要短時間序列的資料，甚至僅有一年的生物量資料的情況下，推算平衡狀態下的最大持續生產量(Cubillos, 1994; Cubillos *et al.*, 2002)。本研究模式建構說明如下：

2.3.2 基本設定

假設 $\bar{B}$ 為某年內的平均生物量， F 為漁獲死亡率(fishing mortality)，某年的漁獲量(Yield, Y)可寫為

$$Y = F\bar{B} \quad (2-1)$$

將兩邊同時除以加入量(recruitment，以 R 表示)可得到

$$\frac{Y}{R} = F \frac{\bar{B}}{R} \quad \text{亦即} \quad \frac{\bar{B}}{R} = \left(\frac{1}{F} \right) \frac{Y}{R} \quad (2-2)$$

則單位加入生產量($\frac{\bar{B}}{R}$)與年度單位加入平均生物量($\frac{Y}{R}$)呈以漁獲死亡率倒數之比例關係。又假設每年產卵群生物量(spawner biomass, S)為平均生物量(biomass)的部分(假設其比例為 μ)，則

$$S = \mu\bar{B}$$
$$\frac{S}{R} = \mu \left(\frac{1}{F} \right) \frac{Y}{R} \quad (2-3)$$

μ 值會受到自然死亡率及漁獲死亡率影響，可透過成熟率以及自然死亡率等資料估計產卵群在全系群中所佔的比例。

(2-3)式右邊為單位加入生產量(yield per recruit，以下用 YPR 表示)，可利用 Beverton and Holt 單位加入生產量模式(Beverton and Holt, 1957)以及年齡群化單位加入生產量模

式兩種方式計算，(2-3)式左邊為產卵群-加入群(spawner-recruit)的基本模式，常使用的模式如 Ricker 模式以及 Beverton and Holt 模式。本研究即利用前述兩種模式的連結，推估平衡狀態下的最大持續生產量。

2.3.3 單位加入生產量模式(yield per recruit models)

2.3.3.1 Beverton and Holt 單位加入生產量模式

Beverton and Holt 單位加入生產量模式(Beverton and Holt, 1957)為長期平衡狀態之系群的穩定狀態(steady-state)模式，也就是指所有年齡群所面臨的自然死亡率以及漁獲死亡率均為定值，也可稱為刀切型漁具選擇率(knife-edge selectivity)(King, 1995)。由於單位加入群生產量指系群的仔魚經由成長後再回到漁場被漁業所利用的狀況，所以與加入群本身較無關，主要與生物特性有關。用 Gulland(1969)的方法可表示如下，

$$\frac{Y}{R} = F \left[e^{-M(t_c - t_r)} W_{\infty} \left(\frac{1}{Z} - \frac{3e^{-K(t_c - t_0)}}{Z + K} + \frac{3e^{-2K(t_c - t_0)}}{Z + 2K} - \frac{3e^{-3K(t_c - t_0)}}{Z + 3K} \right) \right] \quad (2-4)$$

上式之 W_{∞} ：極限體重(asymptotic weight)； K ：成長係數(growth constant)； t_0 ：初始年齡(age at curve origin)；以上三者為 von Bertalanffy 成長方程式之成長參數； t_c ：初捕年齡(age at first capture)； t_r ：初次加入魚群年齡(age at first recruitment)； Z ：全死亡率(total mortality)； M ：自然死亡率(natural mortality)； F ：漁獲死亡率(fishing mortality)。

從單位加入生產量進而可推算單位加入產卵群量(spawner per recruit，以下簡稱 SPR)：

(1)在無漁撈行為，即當 $F=0$ 時，參考 Sparre *et al.*(1989)的方式，將單位加入原始產卵群生物量(virgin spawner biomass per recruit)， $\left(\frac{S}{R}\right)_v$ ，設為：

$$\left(\frac{S}{R}\right)_v = \mu e^{-M(t_c - t_r)} W_{\infty} \left(\frac{1}{Z} - \frac{3e^{-K(t_c - t_0)}}{Z + K} + \frac{3e^{-2K(t_c - t_0)}}{Z + 2K} - \frac{3e^{-3K(t_c - t_0)}}{Z + 3K} \right) \quad (2-5)$$

(2)若給定 t_r 以及 F 值，則可利用 Beverton & Holt 單位加入生產量模式計算單位加入產卵群生物量 $\left(\frac{S}{R}\right)$ 為：

$$\frac{S}{R} = \left(\frac{\mu}{F}\right) * e^{-M(t_c - t_r)} W_{\infty} \left(\frac{1}{Z} - \frac{3e^{-K(t_c - t_0)}}{Z + K} + \frac{3e^{-2K(t_c - t_0)}}{Z + 2K} - \frac{3e^{-3K(t_c - t_0)}}{Z + 3K} \right) \quad (2-6)$$

2.3.3.2 年齡群化單位加入生產量模式

前述的 Beverton and Holt 單位加入生產量模式視為理想的穩定狀態，實際上，在自然環境中的不同年齡群所面臨的漁獲死亡率會因為環境因素以及漁具選擇率等因素而異，考量到年齡別的自然死亡率及漁獲死亡率差異，擬再深入探究系群之年齡組成，依據 Hilborn and Walters(1992)、Punt(1994)及 Restrepo and Legault(1998)等的方式，將平衡下的年齡結構假設為：

$$N_a = R \quad \text{當 } a=a_r \quad (2-7)$$

$$N_a = N_{a-1} e^{-(v_{a-1}F+M)} \quad \text{當 } a=a_{r+1}, \dots, a_{m-1} \quad (2-8)$$

$$N_a = \frac{N_{a-1} e^{-(v_{a-1}F+M)}}{1 - e^{-(v_a F+M)}} \quad \text{當 } a=a_m \quad (2-9)$$

上式之 N_a : a 年齡群的魚群數量； a_r : 加入群之加入年齡； a_m : 最大年齡群(plus group)之年齡； V_a : 年齡別漁具選擇函數(age-specific selectivity function)。

根據此原則，可將單位加入生產量以及單位加入產卵群量表示如下(Cubillos *et al.*, 2002)：

$$YPR = \sum_{a_r}^{a_m} w_{a+0.5} v_a F N_a \frac{1 - e^{-(v_a F+M)}}{v_a F + M} \quad (2-10)$$

$$SPR = \sum_{a_r}^{a_m} w_a m_a N_a e^{-(v_a F+M)T_s} \quad (2-11)$$

式中， $w_{a+0.5}$: 年齡 a 的魚群在當年年中的個體重量； m_a : 成熟率；和 T_s : 為產卵群在一年中產卵的時間比，以分數表示。

2.3.4 產卵群量-加入群模式(spawner-recruit models)

本研究採用 Ricker 以及 Beverton and Holt 兩種產卵群量-加入群模式推估相關參數：

2.3.4.1 Ricker 基本模式

Ricker 產卵群量-加入群模式(Ricker, 1954; 1975)基本設定為：

$$R = \alpha S e^{-\beta S} \quad (2-12)$$

R 為加入群， S 為產卵群生物量， α 為非密度相關指數(density independent mortality)， β 則為密度相關指數(density dependent mortality)，Ricker 模式認為加入群應與起始的族群量有關(stock-dependent)，前式經轉換可得到：

$$\frac{S}{R} = \frac{e^{\beta S}}{\alpha} \quad (2-13)$$

是故， α 、 β 與最大加入群 $R_{\max}$ 以及最大加入群時的產卵群生物量 $S_{R\max}$ 之間的關係如下：

$$R_{\max} = \frac{\alpha}{\beta e} \quad (2-14)$$

$$S_{R\max} = \frac{1}{\beta} \quad (2-15)$$

故可得到

$$\hat{\alpha} = \left(\frac{S_{R\max}}{R_{\max}} \right)^{-1} e \quad (2-16)$$

$$\hat{\beta} = \frac{\ln(\hat{\alpha}\hat{S}/R_c)}{S_c} \quad (2-17)$$

S_c 為年平均產卵群生物量(annual average spawner biomass), R_c 為平均加入群。然而, 對於許多漁業資訊不足的資源而言, 由於欠缺產卵群量及加入群的時間序列資料, 很難由實際資料推估 α 、 β , 故用以下方法推導(Cubillos, 1994; 參考 Fig.10),

1. 從(2-16)知 α 可透過 $\left(\frac{S_{R_{\max}}}{R_{\max}}\right)$ 求得, 至於 $\left(\frac{S_{R_{\max}}}{R_{\max}}\right)$ 可從單位加入產卵群生物量曲線 (2-6)

推估。

2. F 的合理值: 單位加入生產量曲線反映了漁獲死亡率與單位加入生產量的關係, 在此假設實際上的漁獲死亡率應介於 $F_{0.1}$ 與 $F_{\max}$ 之間, 因為 F 應大於 $F_{0.1}$, 方具有漁業基本規模, 而且 F 應不超過 $F_{\max}$, 否則會有過漁的危機。

3. 所以, 在單位加入產卵群生物量曲線上, 合理的 $\left(\frac{S_{R_{\max}}}{R_{\max}}\right)$ 值應位於 $F_{\max}$ 及 $F_{0.1}$ 所對應的

$\left(\frac{S}{R}\right)$ 附近, 以 $\left(\frac{S}{R}\right)_{F=0.1}$ 為下限, 以大於 $\left(\frac{Y}{R}\right)_{F=F_{\max}}$ 的某一點為上限的一組數值。故連接

$\left(\frac{S}{R_v}\right)$ 與 $\left(\frac{S}{R}\right)_{F=F_{\max}}$, 延長該直線交橫軸於 $\frac{S}{R}=0$ 的點, 將該點稱為 F_{up} , F_{up} 應為 F 的上

限值, 倘漁獲死亡率超過 F_{up} , 資源可能有枯竭的危險。

4. 是故, 在 $\frac{S}{R}$ 曲線上, 以 $F=F_{0.1}$ 以及 $F=F_{up}$ 兩個點的中點作為 $\left(\frac{S_{R_{\max}}}{R_{\max}}\right)$ 的理論值以估算 α 。

5. 當得到 α 後, 可利用 α 、 S_c 和 $\hat{S}/R_c$ 之觀測值計算 β 。由於 S_c 和 R_c 不清楚的狀況下, 故

以原始產卵群量(S_0)來取代之 S_c , 利用 S_0/R_0 (亦即 $SPR_{F=0}$)(Cubillos, 1994)取代 $\hat{S}/R_c$,

將(2-17)式轉化為:

$$\hat{\beta} = \frac{\ln(\hat{\alpha}S_0/R_0)}{S_0} \quad (2-18)$$

經由前述方法求出 α 、 β , 可推得 Ricker 產卵群量-加入群模式曲線。

2.3.4.2 Ricker 參數化模式

除了前述的方式外, 可以適度引入參數來求取 α 、 β (Cubillos *et al.*, 2002), 設定參數 τ 與 Ricker 模式中的 $\frac{R_{\max}}{S_{R_{\max}}}$ 關係如下:

$$\left(\frac{R_{\max}}{S_{R\max}}\right)^{-1} = \tau SPR_{F=0} \quad (2-19)$$

參考(2-16)及(2-17)，可將 α 及 β 轉化為以下形式：

$$\alpha = \frac{\exp(1)}{\tau SPR_{F=0}} \quad (2-20)$$

$$\beta = \frac{\ln\left(\frac{\exp(1)}{\tau}\right)}{S_0} \quad (2-21)$$

其中 $SPR_{F=0}$ 為未開發的產卵群生物量(亦即當 $F=0$ 時之單位加入產卵群重量)，所以只要有 $SPR_{F=0}$ 以及原始產卵群生物量 S_0 便能求得 α 及 β ，本模式中 R_0/S_0 與 $R_{\max}/S_{R\max}$ 的關係可參考 Fig. 11。

2.3.4.3 Beverton and Holt 參數化模式

Beverton and Holt 產卵群量-加入群模式表示如下：

$$R = \frac{S}{\alpha' + \beta' S} \quad (2-22)$$

與 Ricker 模式不同的地方在於 Beverton and Holt 認為加入群應與密度有關(density-dependent)，該模式之參數 α' 與 β' 同樣不易估計，所以 Francis(1992)、Restrepo and Legault(1998) 將之再參數化，引入陡度(steeptness, h)的概念，將陡度視為原始資源量降為 20%時的原始加入群量 (Fig. 12)，即當 $S = \frac{S_0}{5}$ ， $R = hR_0$ 。故 α' 、 β' 可估計為：

$$\alpha' = \frac{(1-h)SPR_{F=0}}{4h} \quad (2-23)$$

$$\beta' = \frac{(5h-1)SPR_{F=0}}{4hS_0} = \frac{5h-1}{4hR_0} \quad (2-24)$$

由於利用實際資料估算產卵群量-加入群關係有資料上的限制，利用 τ 以及 h 參數化方法較便於估算。至於原始資源量(S_0)是本模式的主要漁業資訊。

2.3.5 生產量模式(production models)

經由前述步驟求出單位加入生產量、單位加入產卵群生物量以及產卵群量-加入群模式的參數後，可由以下步驟求得平衡生產量曲線：

(1)平衡下的產卵群生物量(S_e)可用下二種方式計算：

$$\text{Ricker 基本及參數化模式} \quad S_e = \frac{\ln(\alpha SPR)}{\beta} \quad (2-25)$$

$$\text{Beverton and Holt 參數化模式} \quad S_e = \frac{SPR - \alpha'}{\beta'} \quad (2-26)$$

此產卵群生物量(S_e)均為以漁獲死亡率為函數之曲線。

(2)利用平衡下產卵群量，乘上產卵群量-加入群模式相關參數可求出以漁獲死亡率為函

數的加入群(R)。

(3)再由加入群乘上單位加入生產量可以算出平衡產量(Y_e)：

$$Y_e = YPR * R \quad (2-27)$$

此 Y_e 值係為漁獲死亡率之函數，由此曲線可求出最大持續生產量(MSY)以及最大持續生產量之漁獲死亡率(F_{MSY})。

2.3.6 敏感度分析(sensitivity analysis)

由於本模式較為單純，不需引用過多的漁業性資料，所以單一參數的變動對於最終的 MSY 估算影響可能很大。因此，本研究共使用七種模組(case)，包括 Ricker 基本模式、Ricker 參數化模式(τ 分設為 0.2、0.4、0.6)以及 Beverton and Holt 參數化模式(h 分設為 0.5、0.7、0.9)，以計算 MSY、 $F_{0.1}$ 、 F_{MSY} 、 F_{max} 等生物參考點，為了解各參數之影響敏感度，並計算 MSY/S_0 、 S_{MSY}/S_0 、 F_{crash}/F_{MSY} 、 $F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$ 等相對值之變動百分比，以探討各參數之敏感度。

2.3.7 生物參數

2.3.7.1 成長參數

太平洋黑魷現有的 von Bertalanffy 成長方程式有三式如下：

(1) Yukinawa and Yabuta(1967)

$$L_t = 320.5(1 - e^{-0.1035(t+0.7033)}) \quad (3-1)$$

$L_\infty = 320.5$ cm, $K = 0.1035$, $t_0 = -0.7033$ 。

(2) Anon. (1986)

$$L_t = 703.6(1 - e^{-0.0343(t+1.107)}) \quad (3-2)$$

$L_\infty = 703.6$ cm, $K = 0.0343$, $t_0 = -1.107$ ，其 L_∞ 明顯較大。

(3) Wu and Hsu(2002)³

$$L_t = 366.81(1 - e^{-0.086(t+0.926)}) \quad (3-3)$$

$L_\infty = 366.81$ cm, $K = 0.086$, $t_0 = -0.926$ 。

前述的三個成長方程式趨勢雷同(Fig. 13)，Yukinawa and Yabuta(1967)係由黑魷標誌放流中取得，放流之黑魷多為一歲(尾叉長 50 公分)，再捕年齡約為三到四歲(尾叉長約 140 公分)，故多以低齡魚為主。Anon. (1986)成長方程式的 L_∞ 相對較大，當換算為 W_∞ 時，所得到之 W_∞ 超過千公斤，與事實恐有差異。Wu and Hsu(2002)的研究係利用台灣近海延繩釣漁船所捕獲的產卵年齡群進行研究，利用鱗片判斷年齡，求得之體長方程式在六歲以前之結果與(1)式大致相符，惟在七歲之後本式估計的尾叉長較長。

其次，為尋求 W_∞ ，須利用體長體重關係式，目前已知的體長體重關係式有三：

(1) Ishizuka (1989)

$$PW1 = (4.073 * 10^{-5}) * L^{2.8344} \quad (3-4)$$

(2) Anon. (1995)

$$PW2 = (1.982 * 10^{-5}) * L^{2.9677} \quad (3-5)$$

(3) Hsu *et al.* (2000)

³ 國科會 91 年度研究計畫，personal communication

$$PW3=(2.3058*10^{-5})*L^{2.9342} \quad (3-6)$$

上述 PW 重量為去內臟的重量，此三種模式在低年齡時之結果相近(Fig. 14)，其中 Hsu *et al.* (2002)採樣樣本包含高齡魚採樣數較多。

本研究擬將前述之成長方程式以及體長體重方程式分為兩組進行估算，以(3-1)、(3-4)兩式為日本科學家研究結果，以及(3-3)、(3-6)兩式為台灣科學家研究結果。利用這兩組所求得之極限體重分別為 515.74 公斤、771.62 公斤，綜合前兩者之體長體重成長關係如 Fig. 15。

2.3.7.2 成熟率

依據 Bayliff(1994)，Yorita(1981) 及 Ishihara(1994)，黑鮪從四歲開始成熟，其成熟率約為 0.2，五歲魚便已完全成熟，所以五歲以及以上之成熟率均以 1 計算。

有關產卵期時間比，參考 Bayliff(1994) 以及 Chen(2000)，太平洋黑鮪之產卵期在一年約有三個月(四到六月)，故將 T_s 值設為 0.25。

2.3.7.3 自然死亡率

依據 Bayliff *et al.* (1991) 及 Takeuchi and Takahashi(2002)研究，認為黑鮪這類熱帶鮪類的幼魚死亡率偏高，本研究參考 Yamada(2003)，將 0 歲魚的自然死亡率以 1.6 計算，1 歲魚為 0.8，2 歲魚為 0.4，三歲及以上的自然死亡率以 0.25 估計。至於 Beverton and Holt 模式，則由於模式本身的限制，一律以 0.25 估計之。

2.3.7.4 年齡群選擇

各種漁業對於太平洋黑鮪利用的年齡群不同(Table 1)，目前商業漁獲大小最大範圍約在十一歲左右(Hsu and Liu, 2000)，歷史紀錄則為 384 公分(Collette and Nauen, 1983)，換算年齡達二十歲以上，本研究以二十歲作為最大年齡群(plus group)估算年齡群化單位加入生產量及單位加入產卵群量。

有關 t_c 及 t_r 部分， t_r 均設為 0 歲。另為探討不同漁獲年齡(t_c)對於最大持續生產量之影響，將 t_c 分設定為 0、1 及 2 歲。

有關年齡別漁具選擇率(fishing selectivity-at-age)之公式如(3-7)，為配合 t_c 之變化，故將各組計算之 $a_{50\%}$ 設定為該設定之 t_c 加上 1 歲， δ 則設為 1，最後再與實際狀況相比較。

$$v_a = \left[1 + \exp \left\{ - \frac{a - a_{50\%}}{\delta} \right\} \right]^{-1} \quad (3-7)$$

2.3.7.5 原始產卵群量估算

對於原始產卵群量之估計，本研究參考 Yamada(2003)年級群分析估算的歷史最高產卵群生物量，設為 150,000 公噸。

有關 μ 的設定，依據各設定狀況的自然死亡率以及漁獲死亡率，估計產卵數生物量與全族群生物量的比例估計之。

2.3.7.6 其他參數設定

有關 τ 及 h 之設定，本研究將 τ 設定為 0.2、0.4 及 0.6， h 設定為 0.5、0.7、0.9。

綜合前述資料，各參數列如 Table 4，年齡別資料如 Table 5，各漁獲死亡率別之 μ 值如 Table 6，以上諸表均分列台灣以及日本之生物參數，分以 Taiwan 以及 Japan 代表之，

各模組之參數設定如 Table 7。

3. 結果

3.1 年齡與成長研究

3.1.1 黑鮪年齡形質鱗片的選定

在進行系群資源評估時，年齡與成長研究所得的生物參數是建立資源動態解析模式所不可或缺 (Beverton and Holt, 1957)。而常用的鮪類年齡形質包括了：耳石、鱗片、硬棘與脊椎骨(Casselman,1983)，這些年齡形質，在取得及有效性上，彼此間互有優劣。其中，耳石的體積非常小，尖端易斷裂而不易獲得完整標本，而在輪紋辨識上仍須經過環氧樹脂包埋及切割，方能觀察，手續非常繁瑣(Beamish and McFarlane,1983)；鱗片雖易取得但再生鱗比例偏高，外觀變異極大，而在識別高齡魚的年齡時亦常發生低估現象(吳等, 1989; Huang *et al.*,1990)，硬棘雖然亦具有取得容易的優點，但在高齡魚時，棘心維管束化造成中心點無法辨識及初紋的喪失(González-Garcés and Fariña-perez,1983)，此外，其偽輪亦常發生，影響輪紋識別的正確性(González-Garcés and Fariña-perez,1983)；脊椎骨在取得上常需選用整尾魚並經蒸煮剔肉及浸泡氫氧化鉀(KOH)溶液以去油後，脊椎骨須再經晾乾及慢速切割機切割後，方能觀察，處理手續也是非常繁瑣 (Casselman,1983;Lee *et al.*,1983)。鑑於本研究所使用的黑鮪，係由台灣鮪延繩釣漁船所漁獲，多外銷日本作為生魚片原料；而魚體外觀完整與否對售價影響甚具，因此不易取得其耳石、硬棘與脊椎骨僅取其鱗片作為年齡形質之用。

在年齡與成長研究中，所使用的年齡形質若具有：(1) 輪紋數能反映成長即輪紋數愈多體長愈大；(2) 年齡形質各輪群組的輪紋相對位置一致，且各輪群組的輪紋分布呈現相離，則該年齡形質為可用於年齡判讀(Tan, *et al.*, 1965；Lai & Liu, 1974)。由本研究黑鮪各輪群組的尾叉長頻度分布，顯示隨著鱗片輪紋數增加，尾叉長亦有增長的趨勢(Fig. 16)。此外；黑鮪鱗片中具有相同輪群 (r_i) 的各輪紋之相對位置一致，而在不同輪群 (r_i) 中的各輪紋徑組成分布亦呈現分離現象，經由上述結果，可推斷黑鮪鱗片為有效年齡形質。但是隨著魚齡增加，輪群數在 7 紋以上時，各輪紋徑組成分布間的相對位置差異已不甚明顯(Fig. 17)，黑鮪鱗片的輪紋可讀率隨著體長增加而有降低趨勢 (Yukinawa and Yabuta,1976)。

3.1.2 鱗片半徑（鱗徑）與尾叉長的關係

鮪類的體長與鱗徑的關係與取樣體長的分布大小有關。當樣本體長全距小時，體長與鱗徑的相關性可能不顯著；惟在加大取樣樣本魚的體長分布範圍及增加樣本數時，則二者即呈現顯著的相關 (楊等,1970)。在本研究中，黑鮪體長與鱗徑並無明顯相關(Fig. 18)，可能原因為 133 尾樣本魚的體長分布僅於 204~255 cm 間，採樣樣本並未包含尚未成熟的魚體。而 Yukinawa and Yabuta (1976)在黑鮪體長與鱗徑關係的研究中，所使用的鱗片可分為 50~70 cm、100~130 cm、150~200 cm 三群，雖然三群間的體長與鱗徑關係不明顯，但當三群視為一群觀之，體長與鱗徑呈現顯著線性關係。

3.1.3 輪紋形成期

經由顯微鏡觀察結果，顯示於 2001 年 5 月至 6 月間所採樣的鱗片其外緣的輪紋剛

已生成(Plate 1)，而 Yukinawa and Yabuta (1976) 以鱗片年齡形質所進行的太平洋黑鮪年齡成長研究中，經由鱗片的邊緣成長率 (marginal increment) 的月別變化證實黑鮪的輪紋一年形成一紋，形成期為每年四月。

3.1.4 輪紋形成時的逆算尾叉長與成長方程式的估算

在本研究中，體長分布於 204~255 cm 的 133 尾黑鮪鱗片經判讀結果，輪紋數 8~13，推估樣本魚的年齡為 8~13 齡。不過，在鱗心外緣約 0.4 mm 位置有一明顯輪紋，依據體長與鱗徑關係，所估算的尾叉長僅為 29.36 cm，遠小於其他研究結果所估計的尾叉長約於 50 cm (Aikawa and kato, 1938; Yokota *et al.*, 1961; Bell 1963; Yukinawa and Yabuta, 1967; Schultze and Collins, 1977)。因此，此輪紋可能是黑鮪仔稚魚在攝食行為上餌料由小型生物改變成大型生物所造成，而此輪紋可視為“稚魚紋”(Calander, 1974)。

Table 1. 為鱗片輪紋代入體長與鱗徑關係，所估算的輪紋形成時的逆算尾叉長。

逆算尾叉長 $L_{(t)}$ 、 $L_{(t+1)}$ 所估算的線性回歸式為：

$$l_{(t+1)} = 30.217 + 0.918 \times l_{(t)} \quad (\text{Fig. 19})$$

回歸係數 0.918 經自然對數轉換並取負值估得成長係數 k 為 0.0860；而逆算尾叉長 $l_{(t)}$ 、 $l_{(t+1)}$ 所估算的線性式與 45° 分角線的交點即為極限尾叉長 (L_{∞}) 366.681 cm (Walford, 1946)，最後將成長係數與極限尾叉長代入成長方程式並估得年齡為 0 時的理論體長 t_0 為 -0.926。Fig. 20 為本研究與 Yukinawa and Yabuta (1967) 所估得的太平洋黑鮪成長曲線。整體而言，兩曲線相互吻合；僅在 7 齡以後本研究所估計的黑鮪尾叉長較大。

3.1.5 黑鮪體重的年別變動

Appendix Fig. 1 為 1996 年至 2002 年間，南方澳魚市場年別合併後的黑鮪體重組成分布圖。顯示黑鮪，體重（去內臟）組成呈單峰分布，分布範圍在 60~410 公斤間，而主要分布在 80~300 Kg 間，此體重範圍相當於尾叉長 160~270 cm。除 1997 年因黑鮪體重樣本數過小，而不具代表性外，顯示南方澳籍鮪延繩釣漁船所漁獲的黑鮪體型年間差異顯著，漁獲體型呈現逐年增加的趨勢。各年間，以 1996 年所捕獲的黑鮪最小，平均體重為 156.9 kg，相當於 9 齡魚；以 2000 年及 2001 年捕獲的體型最大，平均體重分別為 182.8 kg 及 189.1 kg，相當於 10~11 歲魚齡。

3.2 生殖生態研究

3.2.1 產卵期

1997-1999 年東港漁港黑鮪漁期為 4 月至 7 月，主要漁獲期為 4 月下旬至 6 月中旬，而 4 月中旬、6 月下旬以及 7 月的漁獲量都相當少 (Fig. 21)。1997 年漁獲高峰期在 5 月下旬，而 1998 和 1999 皆有兩個明顯的漁獲高峰期，1998 年漁獲的高峰期在 5 月中旬和 6 月上旬，1999 年漁獲高峰期則是比 1998 年稍為提早，在 5 月上旬以及 5 月下旬至 6 月上旬。本研究標本船每航次作業天數範圍為 2-12 天，主要作業天數範圍為 6-8 天 (Fig. 22)。而標本船之 CPUE 變動趨勢與漁獲期相似，高豐度期為 4 月下旬至 6 月中旬，4 月下旬以前及 6 月中旬以後，作業的航次皆相當少，而 CPUE 值以 5 月上旬及 5 月下旬較高 (Fig. 23)。綜合以上分析結果，本研究發現臺灣和菲律賓海域黑鮪之主要漁期為 4 月下旬至 6 月中旬，而標本船所估計之採樣海域黑鮪高豐度期也為 4 月下旬至 6 月中旬與主要漁期一致。

3.2.2 性比

本研究樣本為產卵群，由 17 個航次所釣獲之雌雄尾數共 241 尾，其中有 123 尾是

雌魚，雌雄尾叉長範圍為 172-252 cm。由 χ^2 檢定的結果顯示每航次漁獲物之性比是來自相同母體 ($\chi^2 = 13.68$, $df = 16$, $p > 0.05$) (Table 8)，所以估算性比方式為將所有漁獲物混合，再計算性比，結果為雌魚比例是 0.51，標準差為 0.03，再以 χ^2 檢定此性比與 0.5 並無顯著差異 ($\chi^2 = 0.104$, $p > 0.05$)。

3.2.3 產卵群體長和體重之分佈

經由分析 1999 年東港鮪旗魚拍賣市場約 90% ($n = 10,067$) 上岸黑鮪尾叉長之頻率分佈 (Fig. 24, Table 9)。東港鮪延繩釣漁船在產卵海域所釣獲的黑鮪產卵群尾叉長分佈情形如下：最小尾叉長為 165 cm，第一四分位數 (L_{Q1}) 為 208 cm，中位數 (median) 為 213 cm，第三四分位數 (L_{Q3}) 為 219 cm，最大尾叉長為 281 cm，眾數 (mode) 為 211 cm，其中 99% 以上之尾叉長大於 190 cm。本研究並分析高達 99% ($n = 11,186$) 東港上岸黑鮪魚體除去內臟重資料 (Fig. 25)，而魚體除去內臟重頻率分佈情形如下：最小重量為 72 kg，第一四分位數 (W_{Q1}) 為 161 kg，中位數為 176 kg，第三四分位數 (W_{Q3}) 為 194 kg，最大值為 395 kg，眾數為 172 kg。

3.2.4 肥滿度

Fig. 26 表現採樣期間雌黑鮪肥滿度變化，雌魚平均肥滿度隨產卵期延伸而逐漸下降。五月上旬及五月中旬平均肥滿度為 1.97 ± 0.11 ，但至 6 月中旬平均肥滿度已降至 1.80 ± 0.11 。

3.2.5 卵細胞發育時期

經由解剖顯微鏡觀察太平洋黑鮪成熟卵巢卵細胞外觀，並配合分析卵徑頻率分佈，結果發現未卵黃化的卵細胞卵徑幾乎皆在 $126\mu\text{m}$ 以下，卵徑頻率分佈在 $342\mu\text{m}$ 和 $522\mu\text{m}$ 各有一小區隔 (Fig. 27)，而卵徑介於 $540\mu\text{m} \sim 612\mu\text{m}$ 之間的卵細胞，中心或是周圍部位已明顯有開始變白或透明之現象，而在卵徑達 $630\mu\text{m}$ 時已發現有些卵細胞具有單一大型油滴 (oil droplet)，顯示卵細胞已將進入吸水階段 (hydration) (McPherson, 1991)。綜合以上觀測卵細胞外觀以及分析卵徑分佈之結果，本研究歸納太平洋黑鮪卵細胞發育時期如下 (Fig. 28)：

1. 未卵黃化卵細胞 (unfolked oocytes)：卵細胞甚小且呈透明狀，卵徑 $\leq 126\mu\text{m}$ 。
2. 卵黃化卵細胞 (yolked oocytes)：包括下列三個時期。
 - 2-1. 初期卵黃化卵細胞 (early yolked oocytes)：卵細胞呈黃色，不透明，卵徑 $< 342\mu\text{m}$ 。
 - 2-2. 卵黃球晚期卵細胞 (Advanced yolked oocytes)：卵細胞呈黃色或是橙黃色，不透明，卵徑介於 $342 \sim 576\mu\text{m}$ 之間
 - 2-3. 卵黃球晚期進入水卵期前之過渡時期 (transitional stage)：卵細胞外觀開始呈現白色或略透明，卵徑介於 $540\mu\text{m} \sim 684\mu\text{m}$ 之間。
3. 水卵期或是成熟卵 (hydrated oocytes or ripe oocytes)：卵細胞外觀已呈白色或是透明狀，具有一個直徑約 $250\mu\text{m}$ 的圓形油滴 (oil droplet)，卵徑介於 $630\mu\text{m} \sim 1080\mu\text{m}$ 。

3.2.6 卵巢成熟狀態

本研究發現最成熟群卵細胞 (MAGO) 為水卵期的卵巢中，同時具有各種不同時期的卵細胞 (Fig. 27)，且未卵黃化卵細胞和初期卵黃化卵細胞之卵徑並沒有明顯之區隔，顯示太平洋黑鮪卵細胞的發育過程是屬於非同步型 (asynchronous pattern) (Wallace and Selman, 1981)，且年孕卵數並不明確 (indeterminate annual fecundity)。所有卵巢樣本重量皆在 1.7 kg 以上，最重者達 19.4 kg (Fig. 29)，GSI 值皆大於 2.1，最大值為 18.7。樣本中並未發現未成熟的卵巢。GSI 值最大的卵巢，最成熟群卵細胞為水卵期 (hydrated oocytes)，MDMAGO 為 $946\mu\text{m}$ ，最大卵徑為 1.08 mm (Fig. 27)。Fig. 30 為雌魚樣本性腺

成熟度指數隨產卵期變化之圖，採樣期間 GSI 平均值皆大於 5，GSI 平均值以 5 月中旬、6 月上旬及 6 月中旬較大，變異也比較大，而 5 月上旬及 5 月下旬 GSI 平均值較小，變異也比較小。Fig. 31 為採樣期間平均 MDMAGO 之變化情形，平均 MDMAGO 皆維持在 540 μ m 左右，在 5 月中旬以及 6 月上旬至 6 月中旬變異較大，和 GSI 值變異情形相似。而 Fig. 32 是 MDMAGO 和 GSI 之關係圖，MDMAGO 隨 GSI 增大而有增大的趨勢 ($Y = 22.52X + 396.21$, $r^2 = 0.54$)，顯示 GSI 值和最成熟群卵細胞大小有關。

本研究共蒐集到 11 對最成熟群卵細胞為水卵期之卵巢。由顯微鏡觀測結果顯示採樣期間大部份卵巢樣本皆具有卵黃球晚期卵細胞，只有少數幾對鑑定為產完卵 (spent) 之卵巢。Fig. 33 為發現水卵卵巢與產完卵卵巢之海域。產完卵的卵巢 MDMAGO 介於 306~342 μ m (Fig. 32)，出現於 5 月中旬及 6 月上旬，和 GSI 平均值之高變異期一致，而採樣期間大部份卵巢之 MDMAGO 皆在 450 μ m 以上。Fig. 34 為採樣期間，具水卵雌魚比例隨產卵期變化之圖。具水卵雌魚比例在 5 月中旬及 6 月上旬最高和高生殖腺成熟度指數 (GSI) 期一致 (Fig. 30, Fig. 34)，而且和產完卵雌魚出現的時期一致，但似乎和 CPUE 之變動相反 (Fig. 23)。5 月上旬雌魚的樣本數很少 (7 尾)，並未發現具有水卵之雌魚。

3.2.7 孕卵數

總數共檢驗 11 對具有水卵之卵巢，雌魚 (尾叉長：194-228cm) 之單次孕卵數介於 5,800,000 - 25,200,000 粒卵之間。單次孕卵數和尾叉長之關係式如下：

$$BF = (4.3952 \times 10^5) FL - 7.58 \times 10^7 \quad (r^2 = 0.793, n = 11) \quad (\text{Fig. 35})$$

單次孕卵數和雌魚除去內臟重之關係式如下：

$$BF = (1.2277 \times 10^5) GW - 5.4552 \times 10^6 \quad (r^2 = 0.506, n = 11) \quad (\text{Fig. 36})$$

11 尾雌魚之相對孕卵數範圍介於 40-122 粒卵，平均相對孕卵數和 95% 信賴區間為每克雌魚除去內臟重含有 89 (± 18.3) 粒卵。

3.3 資源動態研究

3.3.1 單位加入生產量及單位加入產卵群量

3.3.1.1 利用台灣成長參數

依據台灣之成長參數估得之單位加入生產量及單位加入產卵群量如 Fig. 37。其單位加入生產量屬於有上限值(maximum)的形式。當 $t_c = 0 \sim 2$ 時，以 Beverton and Holt 模式所估得之 $F_{0.1}$ 分別為 0.100、0.117、0.150， F_{max} 為 0.142、0.178、0.232。以年齡群化模式所估得之 $F_{0.1}$ 則分別為 0.139、0.170、0.187， F_{max} 為 0.222、0.256、0.310。

有關單位加入產卵群量部分，利用 Beverton and Holt 模式之 $SPR_{F=0}$ 在 170 公斤左右，至於利用年齡群化模式所求得之 $SPR_{F=0}$ 較低，約在 20 公斤左右。

3.3.1.2. 利用日本成長參數

依據日本之成長參數估得之單位加入生產量及單位加入產卵群量如 Fig. 38。當 $t_c = 0 \sim 2$ 時，其中以 Beverton and Holt 模式所估得之 $F_{0.1}$ 為 0.101、0.117、0.140， F_{max} 為 0.144、0.182、0.214。以年齡群化模式所估得之 $F_{0.1}$ 為 0.146、0.160、0.183， F_{max} 為 0.235、0.275、0.336。

有關單位加入產卵群量部分，利用 Beverton and Holt 模式之 $SPR_{F=0}$ 在 150 公斤左右，至於利用年齡群化模式所求得之 $SPR_{F=0}$ 在 20 公斤左右。

以上結果顯示，以台灣以及日本兩組生物參數所得結果極為接近；年齡群化單位加

入生產量所估得之相關漁獲死亡率參考點略高於 Beverton and Holt 單位加入生產量模式之相關漁獲死亡率。而在相同漁獲死亡率下，Beverton and Holt 的單位加入生產量以及單位加入產卵群量絕對值比年齡群化模式為高，主要因為 Beverton and Holt 模式的自然死亡率設定均為 0.25，而年齡群單位加入生產量模式中死亡率則視年齡而定，零歲魚死亡率為 1.6，一歲魚為 0.8，二歲魚死亡率為 0.4，使得初期數量下降很快，導致單位加入生產量以及單位加入產卵群量值均較低。

至於 t_c 值對於 YPR、SPR 之影響， t_c 與相關漁獲死亡率成正相關，因為當 t_c 增加時，所能捕撈的尾數雖然降低，但單位體重增加，所以生產量以及 $F_{0.1}$ 與 F_{max} 均隨之提高。

至於 % SPR (SPR / SPR_{F=0}) 方面，兩模式的 % SPR 隨 F 增加而下降的趨勢相近，在 $F_{0.1}$ 時 %SPR 均為 33% 左右，當 F 增加至 F_{max} 附近，%SPR 均降至 20% 左右。

3.3.2 產卵群量-加入群曲線

3.3.2.1 Ricker 基本模式

利用台灣及日本兩組生物參數以及兩種單位加入生產量曲線得到 Ricker 基本模式的產卵群量-加入群曲線分如 Fig. 39 及 Fig. 40。當 t_c 為 0-2 所得到之產卵群量-加入群曲線相近，特別是在年齡群化單位加入生產量所計算的結果幾近相同。

至於利用台灣以及日本之生物參數所得到的兩組產卵群量-加入群曲線，台灣資料所求得之加入群數量略低於日本資料計算結果，惟相當接近。

兩種單位加入生產量模式中，由於單位加入生產量及單位加入產卵群量的差距，使得其加入群量差異相當大，以產卵群量為 150,000 公噸為例，Beverton and Holt 單位加入生產群量所估得之加入群約在 100 萬尾左右，而以年齡群化單位加入生產群量所估得之加入群量則近 800 萬尾。

3.3.2.2 Ricker 參數化模式

利用台灣及日本兩組生物參數所得到的 Ricker 參數化模式的產卵群量-加入群曲線分如 Fig. 41 及 Fig. 42，與 Ricker 基本模式相仿的，該曲線不因為 t_c 的變化而有顯著差異。

至於利用台灣以及日本之生物參數所得到的兩組產卵群量-加入群曲線，兩者所得結果相近。

三種模組在原始產卵群量(150,000 公噸處)有交叉的現象。 τ 值最小(0.2)的 Case 1 在產卵群量低時，加入群量最高，隨著產卵群量增加超過 150,000 公噸時，其加入群下降亦最明顯。Beverton and Holt 單位加入生產量所估得的最高加入群量約 160 萬尾，以年齡群化單位加入生產量模式所求得之 Case 1 加入群量最高時約有 1500 萬尾。

3.3.2.3 Beverton and Holt 參數化模式

利用台灣及日本兩組生物參數所得到的 Beverton and Holt 參數化模式的產卵群量-加入群曲線分如 Fig. 43 及 Fig. 44，為漸進線形式。該曲線不因為 t_c 變化而有所變動。

至於利用台灣以及日本之生物參數所得到的兩組產卵群量-加入群曲線之間的差異並不大。

三種模組在原始產卵群量(150,000 公噸處)有交叉的現象。 h 值最小(0.5)的 Case 4 達到最高加入群的速度最慢，隨著產卵群量增加超過 15 萬公噸時，其加入群則仍有微幅成長。利用年齡群化單位加入生產量得到的最高加入群量約 800 萬尾，其加入群量遠

高於 Beverton and Holt 單位加入生產量模式所得到的產卵群量-加入群(最高僅約 80 萬尾)。

3.3.3 生產量推估

3.3.3.1 Ricker 基本模式

(1).利用台灣成長參數

依據 $t_c=0\sim 2$, 利用 Beverton and Holt 單位加入生產量所估得的生產量曲線如圖 4-9, 詳細結果如 Table 10。其 MSY 值為 12,734、15,807、19,834 公噸, S_{MSY} 為 61,446、59,506、56,366 公噸, F_{MSY} 為 0.140、0.173、0.221, F_{crash} 則為 0.261、0.322、0.415。

依據 $t_c=0\sim 2$, 利用年齡群化單位加入生產量所估得的生產量曲線如 Fig. 45。 MSY 為 19,807、21,270、22,058 公噸, S_{MSY} 為 57,467、57,526、58,001 公噸, F_{MSY} 為 0.210、0.246、0.291, F_{crash} 則為 0.379、0.460、0.578, 比 Beverton and Holt 單位加入生產量曲線所得 MSY 略高。

綜上所述, MSY/S_0 在 8.5%-14.7%之間, S_{MSY}/S_0 在 37.6%-41.0%, F_{crash}/F_{MSY} 為 1.805-1.986 之間, $F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$ (開發率)為 0.359-0.538。

(2).利用日本成長參數

依據 $t_c=0\sim 2$, 利用 Beverton and Holt 單位加入生產量所估得的生產量曲線如圖 4-10, 詳細結果如 Table 11。推估的 MSY 為 13,947、16,983、19,889 公噸, S_{MSY} 為 61,264、58,652、56,904 公噸, F_{MSY} 為 0.150、0.184、0.219, F_{crash} 則為 0.276、0.339、0.412。

依據 $t_c=0\sim 2$, 利用年齡群化單位加入生產量所估得的生產量曲線如 Fig. 46, 推估之 MSY 為 21,296、22,300、23,397 公噸, S_{MSY} 為 56,770、57,047、57,442 公噸, F_{MSY} 為 0.221、0.254、0.306, F_{crash} 則為 0.395、0.470、0.602, 比 Beverton and Holt 單位加入生產量曲線所得 MSY 略高。

綜上所述, MSY/S_0 在 9.3%-15.6%之間, S_{MSY}/S_0 在 37.8%-40.8%, F_{crash}/F_{MSY} 為 1.787-1.967 之間, $F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$ 為 0.375-0.550。

3.3.3.2 Ricker 參數化模式

(1).利用台灣成長參數

以 $t_c=0\sim 2$ 之生產量曲線如 Fig.47, 均接近對稱形式, 結果如 Table 12, 利用 Beverton and Holt 單位加入生產量模式之生產量較低, 居於 6,748-19,161 公噸之間, F_{MSY} 居於 0.076-0.216 之間。利用年齡群化單位加入生產量略高, 居於 9,483-23,125 公噸之間, F_{MSY} 則居於 0.103-0.310 之間。

在 t_c 方面, 當 t_c 值增加, MSY 、 F_{MSY} 隨之增加, 當 $t_c=0$ 時, MSY 為 6748-20473 公噸之間, F_{MSY} 則居於 0.076-0.217 之間。當 t_c 增加至 2 歲, MSY 為 8,617-23,125 公噸之間, F_{MSY} 居於 0.099-0.310 之間。

對於三種不同模組之比較, τ 與 MSY 以及 F_{MSY} 均成負相關, 在低產卵群量時會有最高加入群的 Case 1 估得的 MSY 值最高, 以 $t_c=0$, 採用年齡群化單位加入生產量為例, 從 Case 1 到 Case 3 之 MSY 為 20,473、12,940、9,483 公噸, F_{MSY} 則為 0.217、0.140、0.103。

(2).利用日本成長參數

以 $t_c=0\sim 2$ 之生產量曲線圖如 Fig. 48，均接近對稱形式，結果如 Table 13。由表 4-2 各項結果可知，利用 Beverton and Holt 單位加入生產量模式之生產量較低，居於 7,282-20,561 公噸之間， F_{MSY} 居於 0.080-0.226 之間。利用年齡化單位加入生產量略高，居於 9,954-24,563 公噸之間， F_{MSY} 則居於 0.107-0.322 之間。

在 t_c 影響方面，當 t_c 值增加， MSY 、 F_{MSY} 值隨之增加，當 $t_c=0$ 時， MSY 為 7,282-21,672 之間， F_{MSY} 居於 0.080-0.224 間，當 t_c 增加至 2 歲，則 MSY 為 9,339-24,563 之間， F_{MSY} 則居於 0.104-0.322 之間。

對於三種不同模組之比較， τ 與 MSY 以及 F_{MSY} 均成負相關，在低產卵群量時會有最高加入群的 Case 1 估得的 MSY 值最高，以 $t_c=0$ ，採用年齡群化單位加入生產量為例，從 Case 1 到 Case 3 之 MSY 為 21,672、13,625、9,954 公噸， F_{MSY} 為 0.224、0.144、0.107。

綜上所述，以日本生物參數所得 MSY 結果較台灣生物參數來得略高；而 MSY/S_0 以及開發率會隨 τ 增加而下降，隨 t_c 增加而增加。

3.3.3.3 Beverton and Holt 參數化模式

(1).利用台灣成長參數

以 $t_c=0\sim 2$ 之生產量曲線圖如 Fig. 49，該生產量為非對稱形式，結果如 Table 14。利用 Beverton and Holt 單位加入生產量模式之生產量較低，居於 4,027-8,994 公噸之間， F_{MSY} 居於 0.056-0.173 之間。利用年齡群化單位加入生產量略高，居於 5,676-10,955 公噸之間， F_{MSY} 居於 0.075-0.233 之間。

當 t_c 值增加， MSY 值隨之增加，當 $t_c=0$ 時， MSY 為 4,027-9,621 公噸之間， F_{MSY} 居於 0.056-0.170 之間。當 t_c 增加至 2 歲， MSY 為 5,075-10,955 公噸之間， F_{MSY} 居於 0.072-0.233 之間。

對於三種不同模組之比較， h 與 MSY 以及 F_{MSY} 均成正相關，以最快增加到最高加入群的 Case 6 估得的 MSY 值最高，以 $t_c=0$ ，採用年齡群化單位加入生產量為例，從 Case 4 至 Case 6 之 MSY 為 5,676、7,825、9,621 公噸， F_{MSY} 為 0.075、0.116、0.170。

(2).利用日本成長參數

以 $t_c=0\sim 2$ 之生產量曲線圖如 Fig. 50，結果如 Table 15，利用 Beverton and Holt 單位加入生產量模式之生產量較低，居於 4,395-9,670 公噸之間， F_{MSY} 居於 0.058-0.180 之間。利用年齡化單位加入生產量略高，居於 5,944-11,589 公噸之間， F_{MSY} 居於 0.078-0.249 之間。

當 t_c 值增加， MSY 值隨之增加，當 $t_c=0$ 時， MSY 為 4,395-10,217 公噸之間， F_{MSY} 居於 0.058-0.178 之間。當 t_c 增加至 2 歲，則 MSY 為 5,546-11,589 公噸之間， F_{MSY} 居於 0.075-0.249 間。

對於三種不同模組之比較， h 與 MSY 以及 F_{MSY} 均成正相關，以最快增加到最高加入群的 Case 6 估得的 MSY 值最高，以 $t_c=0$ ，採用年齡群化單位加入生產量為例，從 Case 4 到 Case 6 之 MSY 為 5,944、8,225、10,217 公噸， F_{MSY} 為 0.078、0.121、0.178。

綜上所述，以日本生物參數以及台灣生物參數結果相近，而 MSY/S_0 以及開發率與

h 及 t_c 成正相關。

3.3.4 敏感度分析

在本模式中，有三項參數係採假設方式，包括原始產卵群量(S_0)、參數 τ 及 h ，為了解這幾個參數的影響，選取 $t_c=0$ ，台灣生物資料、年齡群化單位加入生產量，作成 τ 、 h 、 S_0 的關係變動圖如 Fig. 51、Fig. 52、Fig. 53 以及 Table 16，以了解這幾個參數對於 MSY 的影響。

在 τ 以及 h 固定時，當 S_0 增加， MSY 、 S_{MSY} 均隨 S_0 增加而增加， MSY/S_0 、 S_{MSY}/S_0 比例固定， F_{MSY} 則相同。

在 S_0 固定時， τ 與 MSY 、 F_{MSY} 為負相關，當 τ 增加時， MSY 、 F_{MSY} 隨之下降，惟減少幅度會隨 τ 增加而趨緩。

在 S_0 固定時， h 與 MSY 、 F_{MSY} 為正相關，當 h 增加時， MSY 、 F_{MSY} 隨之增加。

3.3.5 綜合

綜合以上結果可知，

- (1)由於自然死亡率設定的差異，Beverton and Holt 模式所得到的單位加入生產量比年齡群化單位加入生產量模式的結果為高，估得之 MSY 則較低。
- (2)應用 Ricker 產卵群量-加入群模式所得到的 MSY 比 Beverton and Holt 產卵群量-加入群模式的結果為高。
- (3)利用台灣以及日本兩組生物參數的結果，台灣資料所得到的單位加入生產量略高， MSY 值則以日本資料所得到者為高，惟差異不大。
- (4)當 t_c 值增加， MSY 以及 F_{MSY} 均會上升。
- (5)在 Ricker 參數化模式中， τ 與 MSY 、 F_{MSY} 呈負相關。
- (6)在 Beverton and Holt 參數化模式中， h 與 MSY 、 F_{MSY} 呈正相關。

4. 討論

4.1. 生殖生態研究

本研究採樣海域位置主要是沿著東經 122 度分佈，正位於黑潮上或是黑潮附近，顯示太平洋黑鮪產卵群會洄游於黑潮附近。本研究樣本中有十分接近於即將要排卵 (running ripe) 的卵巢 ($GSI = 18.7$)，以及一些含有水卵的卵巢，這些具有水卵的雌魚，在短時間內即可能產卵，且在採樣期間也發現產完卵的雌魚，顯示太平洋黑鮪在採樣海域確實有產卵行為。Yabe *et al.* (1966) 發現太平洋黑鮪仔稚魚之分佈和黑潮有密切關係，仔稚魚出現位置與黑潮和黑潮回流一致，分佈範圍在北緯 20 度以北，東經 120 度至 150 度，有自西南向東北傾斜的趨勢，但是東經 135 度以西之海域仔稚魚密度較高。Tan and Chen (1975) 調查臺灣海域仔稚魚之分佈時，也指出黑鮪仔稚魚有沿著黑潮分佈的特性。Chiu and Chen (1995) 則發現臺灣西南海域也有黑鮪之仔稚魚。仔稚魚之來源可能是菲律賓東北方海域所產下的卵經由黑潮支流運送至臺灣西南方海域，也可能是黑鮪在巴士海峽西方或是南海北部有產卵行為。

本研究依據漁期與採樣海域之高豐度期結果，推測黑鮪在臺灣東南方和菲律賓東北方海域的主要產卵期為 4 月下旬至 6 月中旬。採樣海域在 5 月中旬及 6 月上旬即發現產完卵之雌魚，且產完卵雌魚之比例並未隨產卵期延伸而增加，推測產完卵的黑鮪並不會在產卵海域停留太久。除了少數幾對產完卵的卵巢外，採樣期間幾乎所有卵巢樣本皆具

有卵黃球晚期卵細胞，平均MDMGO在採樣期間皆維持在530 μ m以上。Kumai (1984) 發現養殖的Japanese parrot fish (*Oplegnathus fasciatus*) 卵黃球期之卵細胞約7小時即可發育成熟，而9~10小時後即可行產卵行為。McPherson (1991) 則推測黃鰭魷可能在24小時內完成卵細胞最後成熟階段（第二、三卵黃球期成熟至水卵期）。Yamada *et al.* (1998) 認為具有移動核期卵細胞的白腹魷 (*Scomber japonicus*)，在24小時內會有產卵行為。所以太平洋黑魷卵黃球晚期及移動核期之卵細胞有可能會在24小時內成熟並且產出體外，顯示採樣期間在採樣海域皆存在有可行產卵活動之雌魚。

Yabe *et al.* (1966) 發現太平洋黑魷生殖腺成熟度指數 (GSI) 之高峰期為4月下旬至6月中旬，與本研究推論之主要產卵期一致，Yabe *et al.* (1966) 同時也發現太平洋黑魷仔稚魚出現的高峰期在5月上旬至6月下旬。Chiu and Chen (1995) 進行臺灣海域之仔稚魚調查，指出黑魷仔稚魚出現的月份為3-8月，而發現稚魚最多的月份為6和8月，此結果比本研究推論之主要產卵期為長，可能太平洋黑魷產卵期會因年別不同而略有差異。Chang *et al.* (1972) 曾提到魚類的成熟受水溫的影響很大，較高的水溫可使魚類提早成熟與產卵。Tan and Chen (1975) 調查臺灣海域魷類仔稚魚之分佈時，發現黑魷仔稚魚豐度以5月最高，而出現海域之水溫和鹽度相當窄，水溫大約在27°C左右，鹽度為34-35‰。McPherson (1991) 發現水溫達26°C時在珊瑚海 (Coral Sea) 的黃鰭魷 (*Thunnus thynnus*) 才會產卵。而Tanaka (1999) 則是6月下旬至8月下旬在日本海曾發現具有水卵或是排卵後濾泡的黑魷，顯示黑魷在日本海的產卵期較臺灣和菲律賓海域之產卵期為晚，水溫可能是重要的影響因子。在臺灣和菲律賓海域產卵後的黑魷可能有部份魚會洄游到日本海，並且有產卵行為。本研究所判定之產完卵的雌魚，可能會在一段較長的時間後，但是仍在產卵季節期間，即可再行產卵，因為這些雌魚的產卵間隔可能比較長，而導致誤判為產完卵之雌魚。

經統計檢定 ($\chi^2 = 0.104$, $df = 1$, $p > 0.05$) 臺灣東南方和菲律賓東北方海域之黑魷產卵群性比為1:1 (172-252cm, $n = 241$)。Nakamura (1938) 發現臺灣海域所釣獲的黑魷雌雄性比為36:46，也和1:1並無顯著差異 ($\chi^2 = 1.22$, $df = 1$, $p > 0.05$)。

Maguire and Hurlbut (1984, cited from Cort and Liorzou, 1991) 發現西大西洋黑魷尾叉長小於242 cm時，雌魚數目比例比雄魚大，但大於242 cm時，則是雄魚數目較多。Clay *et al.* (1985) 指出西大西洋黑魷尾叉長大於230cm時，雄魚數目多於雌魚，但年齡大於29歲時，則是雌魚數目比例較大，並推測雄魚生長速率可能較雌魚快，且死亡率比雌魚高。Nagai (1985) 則認為大西洋黑魷雄魚多於雌魚之尾叉長範圍為262cm以上。而本研究中只有兩尾樣本尾叉長大於242 cm，皆為雄魚，推測太平洋黑魷可能和西大西洋黑魷有相似的情形，在某一體長以上，雄魚比例會比雌魚高，但這仍須作進一步的研究。

由Rivas (1979) 分類大西洋黑魷體型之尾叉長標準 (giant fish > 180 cm)，本研究樣本魚體幾乎皆是大型魚 (99% fish > 180 cm)，只有一尾雌魚尾叉長172cm屬於中型魚 (median fish)，而且分析高達約90%上岸黑魷之尾叉長分佈情形，結果發現99%以上之上岸黑魷體型 (> 190 cm) 屬於大型魚，顯示在臺灣東南方和菲律賓東北方海域的黑魷產卵群幾乎皆是大型魚，只有極少數的中型魚。

雖然Yukinawa and Yabuta (1967) 曾提到他們所發表的太平洋黑魷年齡與成長之方程式比較適用於小型魚，但是因為目前尚無法找到太平洋黑魷適用的年齡與成長方程式，所以本研究仍以Yukinawa and Yabuta (1967) 所發表的成長方程式作為太平洋黑魷尾叉長轉換為年齡之依據。由約90%上岸黑魷之尾叉長分佈中發現東港魷延繩釣漁船在產卵海域所釣獲之黑魷，達成熟之最小尾叉長為165 cm，估計為6歲魚，但是無法判別雌雄，99%魚體大於190 cm (8歲魚)，而佔50%產卵群尾叉長之範圍 ($L_{Q1} - L_{Q3}$) 為208

-219 cm, 估計為 9-10 歲魚。標本船漁獲物中, 雌魚最小尾叉長為 172 cm, 魚體除去內臟重為 106 kg, 估計為 6 歲魚, 此雌魚卵巢內已具有大量未退化之卵黃球晚期卵細胞 (MDMAGO = 556 μ m), 顯示出已達成熟魚標準 (Fairly and Davis, 1998)。

Baglin (1976) 發現 10 歲以上的西大西洋黑魷才有比較成熟的卵細胞, 而在 Bimini 附近海域的西大西洋黑魷產卵群平均年齡為 12.1 歲 (10-15 歲; 尾叉長 209.6-271.5 cm) 比本研究推測太平洋黑魷產卵群主要年齡 (9-10 歲) 為大。而本研究推測之太平洋黑魷達成熟最小年齡和 Baglin (1982) 推測西大西洋黑魷達成熟的最小年齡 (6 歲) 一致, 但是比 Rodriguez-Roda (1967) 推測東大西洋黑魷達成熟之年齡 (3 歲, 100cm) 大很多, 而 Oray and Karakulak (1999) 也認為地中海黑魷達最初成熟之年齡為 3-4 歲, 體長為 100-109 cm, 似乎太平洋黑魷達成熟年齡與西大西洋黑魷較相似, 而和東大西洋以及地中海之黑魷差異較大。

Harada (1980) 和 Kumai (1998) 觀察養殖之太平洋黑魷, 指出約達 5 歲時, 太平洋黑魷才成熟產卵, 成熟年齡比本研究推論之最小成熟年齡略小, 可能生活於大洋中的太平洋黑魷比人工飼養者較慢達到成熟。而 Tanaka (1999) 在 Nansei-shotou 海域和日本海蒐集到具有水卵和排卵後濾泡的卵巢, 而具水卵的魚體體型介於 159-215 cm, 大部份魚體體型比本研究的小。可能因產卵海域位置不同, 產卵群體型大小也略有差異, 而造成本研究最小成熟體長有高估的情形。因大部份體型較小的成熟魚可能只在日本附近海域產卵, 體型或是年齡較大的成熟魚才在臺灣至菲律賓海域產卵。

本研究是以具有水卵之卵巢估計雌魚單次孕卵數, 結果發現單次孕卵數和魚體大小 (尾叉長和魚體除去內臟重) 有線性相關, 體型愈大, 單次孕卵數愈多。單次孕卵數和尾叉長之線性關係比單次孕卵數和魚體除去內臟重之關係顯著。單次孕卵數和尾叉長之直線迴歸式與 X 軸之交點約為 172 cm。然而, Tanaka (1999) 以水卵卵巢估計日本海和 Nansei Shotou 海域黑魷之單次孕卵數時, 則發現單次孕卵數和尾叉長之間並沒有顯著相關, 而本研究用來估計單次孕卵數的雌魚體型, 明顯大於 Tanaka (1999) 用來估計單次孕卵數的魚體體型, 若合併 Tanaka (1999) 的資料, 則得到另一個單次孕卵數和尾叉長之關係式: $BF = (2.4963 \times 10^5) FL - 3.6695 \times 10^7$ ($r^2 = 0.64$, $n = 26$), 直線迴歸式與 X 軸之交點約為 147 cm。

本研究估計單次孕卵數之樣本數很少 ($n = 11$), 而具水卵雌魚比例之高峰期似乎和單位努力量呈現相反之趨勢, 可能雌魚愈接近產卵狀態, 平均釣獲率會愈低。Rivas (1954) 曾討論正處於繁殖狀態的西大西洋黑魷, 可能會減少攝食, 甚至不攝食, 而使得釣獲產過卵的魚體數目偏多, 而釣獲將要產卵的魚體偏少。若以 Hunter *et al.* (1992) 用來估算 Dover sole (*Microstomus pacificus*) 單次孕卵數之合理樣本數時, 所使用之公式:

$$n-1 = \frac{\left(\frac{1-r^2}{r^2} \right)}{CV(b)^2}$$

式中, n 為估算單次孕卵數之線性迴歸式的合理樣本數, r^2 為迴歸式之相關係數, $CV(b)$ 為迴歸式 b 係數之變異係數。本研究單次孕卵數和尾叉長線性關係式之 r^2 為 0.793, b 係數之變異係數為 20% 以上時, 本研究之樣本數才有代表性 ($n > 6$)。

東太平洋黃鰭魷之平均相對孕卵數約為每克體重含有 68 和 67.3 粒卵 (Schaefer, 1996, 1998), 南方黑魷為 57 粒卵 (Farley and Davis, 1998), 西太平洋大目魷為 59.5 粒卵 (Chu, 1999), 雖然本研究以每克雌魚除去內臟重為單位, 但明顯地太平洋黑魷之相對孕卵數 (89 粒卵) 仍較其它魷類為多。

由具水卵卵巢雌魚之高比例期, 在同時期也出現產完卵之雌魚, 推測 1999 年黑魷在臺灣東南方和菲律賓東北海域之產卵活動高峰期可能在 5 月中旬及 6 月上旬。

Hunter *et al.* (1985) 指出多次產卵魚種 (multiple spawners) 在產卵季節前無法明確地決定年孕卵數 (indeterminate annual fecundity)，因為卵巢內小型且未卵黃化之卵細胞在產卵季節期間會持續發育成熟並產出體外。Parker (1980, 1985) 建構DEPM (daily egg production method)模式，可用來評估表層多次產卵魚種資源量的大小。公式如下：

$$B_s = \frac{K \cdot A \cdot P_0 \cdot W_f}{R \cdot F \cdot S}$$

式中， B_s 是產卵群生物量 (spawning biomass)， P_0 是浮游生物採樣區域所估計之每日卵生產量 (daily egg production)， W_f 是成熟雌魚的平均重量， R 是性比 (sex ratio, by weight)， F 是單次孕卵數 (batch fecundity)， S 是產卵雌魚的比例 (spawning fraction)， A 是浮游生物採樣區域，而 k 是單位的轉換係數。基本上是由浮游生物取樣所得之參數以及魚種的生殖生物學參數構成此模式。目前已成功地使用 DEPM 評估表層產卵的魚類，如 anchovy 和 sardine，產卵群資源量的大小 (Alheit, 1993; Shelton *et al.*, 1993; Somerton, *et al.*, 1993; Fletcher *et al.*, 1996)。而 Priede and Watson (1993) 和 Watanabe *et al.* (1999) 也使用 DEPM 分別評估大西洋鯖 (*Scomber scombrus*) 和白腹鯖 (*Scomber japonicus*) 產卵群的生物量。太平洋黑魷為多次產卵魚種，且主要產卵海域與產卵期較其它魷類窄，如能辨識太平洋黑魷之浮性卵，則可以考慮使用 DEPM，評估太平洋黑魷產卵群的生物量。

4.2 資源動態研究

本研究參考 Cubillos(1994)、Cubillos *et al.*(2002)、Shepherd(1982)、Sissenwine and Shepherd(1987)、Schunte and Kronlund(1996)、Schnute and Richards(1998)等人之研究，利用主要的漁業生物參數及模式，包括產卵群量-加入群模式、單位加入生產量模式等，簡潔的求得生產量曲線。以下就各模式之結果以及求得之各項生物參考點進行討論：

4.2.1 單位加入生產量

本研究利用 Beverton and Holt 模式以及年齡群化模式估算單位加入生產量，兩者基本理論相近，主要差異點在於死亡率的設定，Beverton and Holt 模式採用固定形式，年齡群化則考量年齡因素，採用變動的自然及漁獲死亡率，所以得到結果不同，惟趨勢相近。

基於 Beverton and Holt 模式無法顯示低齡魚與高齡魚的自然及漁獲死亡率的差別，使得利用 Beverton and Holt 單位加入生產量所估得之加入群量最高時近二百萬尾，與 Yamada(2003)所得到的產卵群量-加入群的最高值約 4000 萬尾相較偏低，顯示年齡群化單位加入生產量模式設定應較接近於現實情況，以下之討論便以年齡群化單位加入生產量模式所得到的結果為主。

4.2.2 產卵群量-加入群模式

產卵群量-加入群參數的推估是貫穿本研究之重點。求取模式參數 α 、 β 的方式有很多種，如利用估得的產卵群量及加入群數量直接推估(Hilborn and Walters, 1992)，又如 Schnute and Kronlund(1996)、Schnute and Richards(1998)之研究，透過分析型(analytical)模式，將變數整併為參數(δ)以及捕獲率($h=1-e^{-F}$)，簡化到以一種變數作為生物參考點。本研究則利用單位加入產卵群量、 τ 以及 h 等參數計算 α 、 β 等參數。

產卵群量-加入群曲線的基本假設為平衡狀態，但許多資料顯示產卵群量-加入群的變動幅度之大，往往難以準確掌握產卵群量-加入群關係，Walters and Ludwig(1981)認為產卵群量-加入群模式套適不佳的原因有三：(1)模式本身的生物涵義過於單純(the models may be too simple biologically)、(2)生物相關因素的變異使生物關係模糊化(variability caused by biotic factors obscures biotic relationships)以及 (3)測量誤差(measurement error)，而且此三種原因常並存，特別是對於棲息環境變動較大的物種，使得利用實際資料估算的結果未必能充分反映實際現象。Hilborn and Walters(1992)也認為利用實際資料估計系群加入群曲線可能會因為參數本身的自我相關導致錯估並造成誤導。若本研究所估的產卵群量-加入群關係不正確，將可能影響整個結果。

由於過去並無太平洋黑鮪的產卵群量、加入群資料，無法以實際資料套用在其產卵群量-加入群關係，迨至 Yamada(2003)採用 1952-2000 年之漁獲年齡資料(catch-at-age)，利用年級群分析(virtual population analysis, VPA) 計算產卵群量-加入群，始有初步之參考數據，據其估計之產卵群量最高點約在 150,000 公噸，最高加入群量約為 3000 萬尾(Fig. 54)，其結果與本研究結果仍有一段差距。

由於產卵群量-加入群模式表達的是系群本身的特性，對於管理者以及漁業經營者而言，很難直接從此尋求管理上的涵義(Pauly, 1984)，且產卵群量-加入群模式在本研究中扮演的是橋樑的角色，其 α 、 β 本身較不具管理之意義，主要是將單位加入生產量、單位加入產卵群量轉化為生產量模式，以推導 MSY 、 F_{MSY} 等具管理意義之資訊。所以，與其從變動幅度大的產卵群量-加入群曲線中去計算 α 、 β ，利用基本模式方式作為資源資料不足情況下的替代方案，能夠提供管理者對於資源的概況了解，惟由於本身架構單純，所以也不宜過度信賴(Cubillos, 1994)，故進而利用 τ 及 h 的參數設定，作為過渡的參數，提供一個更清楚的輪廓。

對於兩種常用的產卵群量-加入群，Ricker 模式常用在生命期較短，產卵數較高的種類上，例如熱帶魚類，因為在低產卵群量時便可能有大量加入群產生，相對變動也較大。而 Beverton and Holt 模式則偏向生命期較長，較為穩定的魚種，本模式也被廣泛應用在許多底棲性魚類，可能因為棲息環境以及漁撈作業狀況較為穩定，而大西洋黑鮪的資源評估也採用 Beverton and Holt 模式(Restrepo and Legault, 1998)。從本研究結果可得知，利用 Beverton and Holt 模式所得到的 MSY 等值普遍較 Ricker 模式低， F_{MSY} 尚接近，至於 F_{crash} 較高，顯示 Beverton and Holt 模式較為穩定的特性。

由於黑鮪屬於大洋洄游魚類，棲息環境變動較大，故加入群會受到環境因子，如表水溫以及聖嬰現象而變動(Uehara *et al.*, 2002)，一方面又屬於生命期較長，較為穩定的魚種。Yamada(2003)顯出產卵群量以及加入群變化幅度亦大，所以太平洋黑鮪較適用 Beverton and Holt 模式或 Ricker 模式仍無法輕易斷言。

因為模式及設定的差異，使得利用 Ricker 以及 Beverton and Holt 模式所得到的 MSY 有明顯差距，Ricker 模式平均約為一萬五千公噸左右，Beverton and Holt 模式平均約在一萬公噸左右。所以，如何判定產卵群量-加入群模式的種類以及參數值的大小會影響生物參考點的設定。

4.2.3 參數選擇之探討

影響本研究結果的三個主要參數為 S_0 、 τ 及 h ，在此先針對 τ 及 h 進行討論。

在 Ricker 基本模式中，Cubillos(1994)認為合理的單位加入產卵群量(SPR)可利用 $SPR_{F=0}$ 乘以 0.2-0.4，其概念與參數化的方式近似(將 τ 設定為 0.2-0.4)，根據本方法估算的漁獲死亡率所相對之單位加入產卵群量(%SPR)均為 $SPR_{F=0}$ 的 0.2 左右，許多研究也顯示在 %SPR 降到 20% 之後曲線下降非常顯著，顯示 %SPR 應至少維持在 20%。

利用 τ 的方法較便於估算，已被廣泛使用(Clark, 1991, 1993; Mace and Sissenwine, 1993; Mace, 1994)。因為 τ 本身具有生物涵義。當 τ 為 0.2(Case 1)，表示 R_{max}/S_{Rmax} 為 $SPR_{F=0}$ 倒數的 20%，當 τ 越小，表示魚類的恢復能力(recovery rate)越高，能在相同產卵群量的情況下產生較多的加入群。所以 τ 與 MSY 、 F_{MSY} 為負相關，故當 τ 增加時， MSY 以及 F_{MSY} 會減少。例如當 $\tau=0.2$ 時， MSY/S_0 約為 14.4%，當 τ 增加至 0.6，則 MSY/S_0 降到 6.6%， F_{MSY} 則從 0.264 降到 0.121。

在 Beverton and Holt 模式使用 h 有異曲同工的效果(Francis, 1992, 1993; McAllister *et al.*, 1994; Punt and Hilborn, 1997)。當 $h=1$ 時，表示加入群能很快(當 $S=S_0/5$ 時)增加到最高水準，相對較能應付漁撈壓力，故會有最高的 F_{MSY} ，當 h 降低到 0.2， F_{MSY} 也隨之降到 0。所以 h 與 MSY 、 F_{MSY} 為正相關，至於 h 的範圍，Francis(1992)認為絕大多數魚種的陡度合理值應介於 0.5 到 0.95 之間。Restrepo and Legault(1998)的認定則較為廣泛，認為陡度值應可介於 0.2 與 1 之間，並可以將原始資源量視為可能的最大生產量。本研究採用 0.5~0.9，結果顯示，當 $h=0.5$ 時， MSY/S_0 約為 4.1%，當 h 增加至 0.9，則 MSY/S_0 增加到 7.0%，與 Ricker 模式中 τ 的使用相較顯得較為穩定。

針對 t_c 的設定，依據 ISC 等相關會議之研究，目前對於太平洋黑鮪的漁獲年齡以低齡魚為主，所以 t_c 設於 0~2 歲之間應屬合理。當 $t_c=0$ ，最高的 MSY 可達 21,672 公噸，當 t_c 增加至二歲，最高的 MSY 可達 24,563 公噸。

除了以上的參考點外，%SPR 也被廣泛作為資源保育的參考點之一。Goodyear(1993)認為單位加入產卵群量至少應維持在 $SPR_{F=0}$ 的 20%，才能確保有足夠的產卵群量維持整體資源量，以避免過漁。Mace and Sissenwine(1993)表示美國政府要求漁業資源保育管理建議應設在 $SPR_{F=0}$ 的 20-35%，其對於九十餘種漁業資源估得的 %SPR 顯示，較為穩定的魚種，例如大西洋鱈魚、部分底棲魚類所需的 %SPR 較低，大西洋劍旗魚的 %SPR 約在 10%，而部分小型表層性魚類，如西北大西洋鯖魚的 %SPR 可能高達 40%。本研究所得的 F_{MSY} 的單位加入產卵群量值多居於 $SPR_{F=0}$ 的 22-45% 也可證明此點，顯示將 %SPR 維持在 20% 為維持資源的基本安全水準，如果該資源屬於生態特性較為穩定的魚種，則可以在此水準得到 MSY ，如果該資源較為不穩定，受環境影響較大，為了避免資源本身的恢復率較低，則可以適度提高 %SPR，由於 %SPR 係利用成長參數以及漁獲死亡率等推算，故在成長參數視為固定的情況下，可推導出適當的漁獲死亡率。

本研究估計之參數還包括自然死亡率等，一般而言，通常 M/K 應介於 1.5-2.5 左右(Beverton and Holt, 1959)，本研究之 K 值為 0.086，所以相對 M 值應介於 0.2 左右，在 Beverton and Holt 單位加入生產量模式中所使用的 0.25 應相當接近。由於多位學者認為黑鮪幼魚自然死亡率應高於此，故本研究對於年齡群化模式採用 Yamada(2003)之假設

值，未來仍可依其他研究結果予以適度調整。

最大年齡的設定也可能影響結果，Alverson and Carney(1975)認為最大年齡群的數量應佔成魚數量的 0.5%。為求周延，本研究之最高年齡設定為 20 歲，當漁獲死亡率等於 0 時， N_{20} 佔五歲以上族群量的 0.54%，當漁獲死亡率增加時，該比例隨之下降，故應已具有代表性。

Alverson and Pereyra. (1969) 認為 F_{MSY} 應與 M 接近，本說法雖欠缺理論基礎，但 Deriso(1987)認為在 $m(M/K)$ 介於 1-4 之間時，此種假設不失為一種管理建議，惟不宜過度仰賴。本研究所得到的 F_{MSY} 較大值與 $M=0.25$ 亦相當接近，大多數均小於 M 。

4.2.3 原始資源量與最大持續生產量之探討

至於原始資源量(S_0)是本模式的主要漁業資訊，該資料會直接影響 MSY 以及 S_{MSY} 的估計值，但不會影響 F_{MSY} 等漁獲死亡率估計值。倘欲利用 MSY 值進行管理時，其真確性便相當重要。本研究先採用 150,000 公噸計算，如果提高或降低 S_0 ， MSY 量雖會隨之變化，至於 MSY/S_0 則固定，所以如能夠較確實掌握 S_0 ，則 MSY 可隨之調整。

對於原始資源量的估計，再試由其他研究文獻探討可能數量，例如以最高年度的漁獲量(1956 年的 34678 公噸)當年的資源量視為原始資源量，並以 Ricker 基本模式所估算的漁獲死亡率代入，例如以年齡群化單位加入生產量模式估計漁獲死亡率約為 0.2，回推原始資源量(漁獲量除以漁獲死亡率)，可得到原始資源量約為 180,000 公噸，與本研究相近。至於採用 Takeuchi and Takahashi(2002⁴)利用標誌放流法估算 1980 至 1990 年之漁獲及自然死亡率，利用該年漁獲量除以漁獲死亡率，估算平均資源量約為 270,000 公噸，較本研究設定為高。

此外，利用 Yamada(2003)的年齡群分析之產卵群量結果，回推為全族群生物量，再利用與歷年漁獲量資料相除得到漁獲死亡率，由此推估之生產量曲線如 Fig. 55，顯示最大持續生產量約為二萬五千公噸，屬於較高的水準。

4.3 未來研究方向

本模式的基本前提為平衡狀態，雖然自然現象下達到平衡並非易事，Shepherd(1982)認為因為引用單位加入產卵群量模式，所以即使加入群可能因為產卵群量以及環境因素所影響，但只要影響產卵群量的相關因子(如 M 、 K 等參數)穩定，則系群中的產卵群量應有一定的穩定性，應能維持一定的產卵群量潛能，使得平衡生產量可作為有效的參考值。Cubillos *et al.*(2002)也認為引入平衡關係方式計算平衡生產量曲線的計算有其優點，因為這種關係基於沒有任何噪音干擾的平衡模式，應足以反映生物本身之特性。

由於部分研究顯示太平洋黑鮪會受到環境因素之影響，如果能夠確實掌握現實環境的變動，以及黑鮪所受影響，例如太平洋黑鮪可能的變動因素的不確定性，環境變化對於不同年齡別黑鮪的成長參數的影響，將更能有助於彈性的管理。

此外，本研究提供包括 $F_{0.1}$ 等漁獲死亡率作為管理建議，但如一開始所言，本漁業

⁴ Takeuchi, Y. and M. Takahashi. 2002. Updated preliminary analysis of mortality of juvenile Pacific bluefin tuna *Thunnus reientalis* using tag-recapture data. ISC BFT-WG/02/04. personal communication.

屬於多漁具漁業，漁撈國家似有增加的趨勢，不同規模及種類的漁具間的努力量標準化方式以及轉換的問題都需要深入研究，是故，應加強落實我國小型鯖延繩釣漁船努力量之蒐集整理，並繼續與各國學者之交流，才能確實掌握目前漁獲努力量與漁獲死亡率的關係(亦即釐網率，catchability(q)的探討)，以利做出更具體的管理建議。

5 結論

我國因地利之便，近海鯖延繩釣漁船不需遠渡重洋而於每年清明至端午在我國東部海域至菲律賓東北方海域即可捕獲進行產卵洄游的太平洋黑鯖，且漁獲量在於 1999 年創歷史高量達 3,089 mt，已超過美國而僅次日本，在在顯示太平洋黑鯖資源對我國近海鯖延繩釣漁業的重要性。惟公海捕魚已不復自由，各漁業國在責任制漁業精神下，對高度跨界洄游的魚種除開發利用其資源外，更重要的是必須加強其資源有關漁獲統計資料的蒐集、資源狀態得解析並制訂具體可行的漁業行政管理方法如 TAC 的施行、黑鯖人工繁養殖及種苗放流等以養護資源並達到資源的永續利用。在我國即將加入「中西太平洋漁業委員會」成為正式會員之際，實有必要加強本資源研究已善盡責任制漁業精神並維護漁民利用本資源的權益。

- (1) 黑鯖在臺灣東南方和菲律賓東北方海域之高豐度期為 4 月下旬至 6 月中旬。
- (2) 產卵群幾乎皆為大型魚 (99% fish > 190 cm)，只有極少數的中型魚。位於產卵群體長和魚體除去內臟重的分佈中心且數量佔 50% 之組成分別為 208-219 cm 和 161-194 kg。
- (3) 產卵群性比為 1:1 (172-252 cm)。
- (4) 單次孕卵數和尾叉長有關，尾叉長愈大，單次孕卵數有愈多之趨勢。

6. 管理建議

整體而言，本研究提出之生物參考點包括 MSY 、 F_{max} 、 $F_{0.1}$ 、 F_{MSY} ，利用年齡群化單位加入生產量模式所估計的結果概述如下：

- (1) 利用 Ricker 產卵群量-加入群模式得到生產量曲線呈對稱形式， MSY 值居於 9,483-24,563 公噸， MSY/S_0 居於 6.3%-16.4% 之間。 F_{MSY} 為 0.103-0.322， $F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$ (開發率)居於 29.2%-56.3% 之間。 F_{crash} 為 0.199-0.629， F_{crash}/F_{MSY} 居於 1.932-1.953 之間。
- (2) 利用 Beverton and Holt 的產卵群量-加入群參數化模式得到生產量曲線為非對稱型式， MSY 為 5,676-11,589 公噸， MSY/S_0 約在 3.8%-7.7% 之間。 F_{MSY} 為 0.075-0.249， $F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$ (開發率) 居於 23.1%-49.9% 之間。 F_{crash} 為 0.18-1.025， F_{crash}/F_{MSY} 值居於 2.400-4.116。

前述利用 Ricker 產卵群量-加入群模式的 MSY 最高可達 24,563 公噸， F_{MSY} 值也較高。Beverton and Holt 模式的 MSY 則可低至 5,676 公噸，而 Beverton and Holt 模式的 F_{MSY} 較低， F_{crash} 則較高，顯示 Beverton and Holt 模式所得到的較為保守也較為穩定，反映模式本身特性。

雖然目前普遍認為應廣泛參考各項生物參考點作為管理建議，不宜以 MSY 作為唯一的生物參考點，惟在本研究中，由於北太平洋黑鯖的漁業別努力量的整合尚在討論階段，前述有關漁獲死亡率的參考點欲落實為管理建議仍有困難，比較可供管理建議的仍以 MSY 為主。從 1952 迄今，該資源之年平均漁獲量為 21,540 公噸，近十年則為 17,937

公噸，均在本研究結果範圍內，顯示近期並無過漁的現象，應尚在合理利用階段(Fig. 56)，惟近兩年有增加之趨勢，與我國增加漁獲努力量之間是否有直接相關仍值得密切關注。

本研究的目的是在於利用有限的資訊推估生物參考點作為管理資訊，在利用模式不同、使用參數不同、漁業型態不同的情況下，本研究除提供最大持續生產量作為管理標的外，也顯示黑鮪產卵群量-加入群模式對於最大持續生產量的推定之影響，未來可透過對於產卵群量-加入群關係的認定，加強生物參考點的精確化。

其次，則是漁獲努力量的應用，雖然目前我國所能掌握的努力量較為有限，仍可致力於建立我國沿近海沿繩釣漁船之漁獲努力量資料以及與各國漁獲努力量的交流，並與各年漁獲量的變動相比較，以期使得各種漁業努力量資料能充分落實在模式套適。

由於我國捕撈黑鮪以成魚為主，近年為因應國內市場而增加捕撈量，同時，近年亦有其他國家鑒於黑鮪的價值有加入捕撈之情況，所以必須密切注意整體漁獲量之趨勢變化，以加強對於太平洋黑鮪的產卵群量-加入群關係以及相關生物參數(如自然死亡率)的了解，則能更確實掌握各項參數，並提高各生物參考點的準確性，以提出更切實際的保育管理建議。

7. 謝辭

本研究得以完成，首應感謝行政院國家科學委員會三年度給予主持人的經費補助，補助編號分別為 NSC 91-2313-B-002-284; NSC 91-2313-B-002-284; 及 NSC 91-2313-B-002-284。

8. 參考文獻

- 中村広司(1943). マグロカジキ。海洋の科學, 3(10): 19~33.
- 上柳昭治(1957). 西部太平洋におけるビンアガの産卵. 南海區水研報. (6).
- 矢部博 上柳昭治 渡邊久也 (1966). クロマグロの初期生態およびミナミマグロの仔魚について. 南海區水研報. 23: 95-129.
- 吳繼倫、郭慶老、溫台祥 (1989)。印度洋長鰭鮪之體長測量。中國水產，440: 35-44。
- 楊榮宗、黃哲崇、王建雄、曾金蓮 (1970)。鮪資源研究初步報告 I. 台灣近海鮪資源研究(2) 小琉球附近海域黃鰭鮪的鱗徑與體長的關係。中國水產，209: 9-13。
- Aikawa, H. and M. Kato (1938). Age determinations of fish. I. Japan. Soc. Sci. Fish., Bull., 7(1): 79-88.
- Alheit, J. 1993. Use of the daily egg production method for estimating biomass of clupeoid fishes: a review and evaluation. Bull. Mar. Sci., 53(2): 750-767.
- Alverson, D. L. and M. J. Carney. 1975. A graphic review of the growth and decay of population cohorts. J. Cons. Int. Explor. Mer. 36(2): 133-143.
- Alvarado D. L., J. R. Bremer, I. Naseri and B. Ely. 1997. Orthodox and unorthodox phylogenetic relationships among tunas revealed by the nucleotide sequence analysis of the mitochondrial DNA control region. J. Fish. Biol., 50(3): 540-554.

- Alvereson, D. L., and W. T. Pereyra. 1969. Demersal fish explorations in the northeastern Pacific Ocean – an evaluation of exploratory fishing methods and analytical approaches to stock size and yield forecasts. J. Fish. Res. Board Can. 26: 1985-2001.
- Anonymous. 1986. Annual report of the Inter-American Tropical Tuna Commission 1985: 67pp.
- Anonymous. 1995. Review of length-weight and age-length relationship on Pacific northern bluefin tuna. Pp. 371-386. In: Report on Pacific northern bluefin tuna survey around Japan. National Research Institute of Far Seas Fisheries, Shimizu, Shizuoka, Japan.
- Anonymous. 1999. Report of the Six Joint NRIFS/IATTC Workshop on Pacific bluefin tuna. Shimizu. December 8-9, 1999.
- Anonymous. 2000. Report of the Second ISC bluefin Tuna Working Group. Shimizu. November 30-December 1, 2000.
- Anonymous. 2002. Report of the ISC bluefin Tuna Working Group. Nagasaki January 22, 2002.
- Baglin, R. E. Jr. 1976. A preliminary study of the gonadal development and fecundity of the western Atlantic bluefin tuna. ICCAT, Coll. Vol. Sci. Pap., 5(2): 279-289.
- Baglin, R. E. Jr. 1982. Reproductive biology of western Atlantic bluefin tuna. Fish. Bull., U.S., 80(1): 121-134.
- Bayliff, W. H. 1980. Synopsis of biological data on the northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758), in the Pacific Ocean. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Spec. Rep., 2: 261-293.
- Bayliff, W. H. 1991. Status of northern bluefin tuna in the Pacific Ocean. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Spec. Rep., 7: 29-88.
- Bayliff, W. H. 1993. Growth and age composition of northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, caught in the eastern Pacific Ocean, as estimated from length-frequency data, with comments on trans-Pacific migrations. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 20(9): 501-540.
- Bayliff, W. H. 1994. A review of the biology and fisheries for northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, in the Pacific Ocean. FAO Fish. Tech. Pap., 336(2): 244-295.
- Bayliff, W. H. 1996. Indices of abundance of northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, in the eastern Pacific Ocean. FAO Fish. Tech. Pap., 365: 460-475.
- Bayliff, W. H. 1999. Information on the fisheries for Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis*, by nations of the western hemisphere. A NRIFS/IATTC joint workshop on Pacific bluefin tuna, in Shimizu, Japan., 10pp.
- Bayliff, W. H., Y. Ishizuka, and R. B. Deriso. 1991. Growth, movement, and attrition of northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, in the Pacific Ocean, as determined by tagging. Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., 20: 1-94.
- Beamish, R.J. and G.A. McFarlane (1983). Validation of age determination estimates: the

- forgotten requirement. In Proceedings of the international workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: tuna, billfishes and shark. National marine fisheries service, Miami, Florida, USA, 29-33.
- Bell, R. R. 1963. Synopsis of biological data on California bluefin tuna, *Thunnus saliens* Jordan and Evermann 1926. FAO, Fish. Rep., 6(2): 380-421.
- Beverton, R. J. H., and S. J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish population. Fish. Invest., Ser. 2, Vol. 19, 533 pp.
- Beverton, R. J. H., and S. J. Holt. 1959. A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature, and their relation to growth and other physiological characteristics. In CIBA Foundation, colloquia on ageing. Vol. 5. The lifespan of animals, edited by G.E.W. Wolstenholme and M. O'Connor. London, Churchill, Vol. 5: 142-80.
- Blackburn, M. 1965. Oceanography and the ecology of tunas. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 3: 299-322.
- Bererton, R.J.H. & Holt, S.J. (1957). On the dynamics of exploited fish populations. Fish. Invest. London, Ser.II, 19, 1-533.
- Brothers, E. D., E. D. Prince and D. W. Lee (1983). Age and growth of young-of-the-year bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, from otolith microstructure. NOAA Technical Report, National Marine Fisheries Services 8:49-59.
- Caddy, J. F. 1998. A short review of precautionary reference points and some proposals for their use in data-poor situations. FAO Fisheries Technical Paper. No. 379. Rome, FAO. 1998. 30p.
- Caddy, J. F. and R. Mahon. 1995. Reference points for fisheries management. FAO Fisheries Technical Paper. No. 347. Rome, FAO. 1995. 83p.
- Carlander, K.D. (1974). Difficulties in ageing in relation to inland fishery management. In 'Ageing of Fish'. (Ed. T.B. Bagenal.) 200-205.
- Casselman, J.,M. (1983). Age and growth assessment of fish from their calcified structures techniques and tools. U.S. Dep. Comer., NOAA Tech. Rep. NMFS 8: 1-17.
- Chang, K. H., J. C. Lee and C. Lin. 1972. Study on maturity of the red scad, *Decapterus kurroides aka-adsii* ABE in the waters of Taiwan. J. Fish. Soc. Taiwan, 1(1): 1-9.
- Chen, S.C. and T.T. Tan (1973). A preliminary report on occurrence of tuna larvae in waters adjacent to Taiwan and South China Sea. Rep. Inst. Fish. Biol. Taiwan., 3(11): 158-172.
- Chen, K. S. 2000. Studies on reproductive biology of northern bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) from the waters of Southwestern North Pacific. M.S. Thesis, Institute of Oceanography, National Taiwan University. Taipei.(in Chinese)
- Chiu, T. S. and C. S. Chen. 1995. Distribution of Scombrid Larvae (Pisces: Scombridae) in the waters around Taiwan. J. Fish. Soc. Taiwan, 22(4): 303-312.
- Chu, S. L. 1999. Reproductive biology of bigeye tuna *Thunnus thynnus* in the western Pacific Ocean. Master. Thesis, Institute of Oceanography, National Taiwan University,

Taipei, Taiwan.

- Clark, W. G., 1991. Groundfish exploitation rates based on life history parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 734-750.
- Clark, W. G., 1993. The effect of recruitment variability on the choice of a target level of spawning biomass per recruit. In: *Proceedings of the International Symposium on management of exploited fish populations*. University of Alaska Sea grant College program report 93-02, pp. 233-246.
- Clay, D. (ed.). 1991. Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus* (L.)): a review. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Spec. Rep.*, 7: 89-179.
- Clay, D., T. Hurlbut and L. Currie. 1985. Biological studies on bluefin tuna (*Thunnus thynnus*, L.) in Canadian waters during 1982 and 1983, with a preliminary look at some 1984 statistics. *ICCAT, Coll. Vol. Sci. Pap.*, 22: 240-247.
- Clemens, H. B. 1969. Bluefin tuna migrate across the Pacific Ocean. *Calif. Fish and Game*, 55(2): 132-135.
- Collette, B. B. and B. R. Smith. 1981. Bluefin tuna, *Thunnus thynnus orientalis* from the Gulf of Papua. *Japan. J. Ichthy.*, 28(2): 166-168.
- Collette, B.B. and C.E. Nauen (1983). *FAO species catalogue*, Vol. 2. *Scombrids of the world; an annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date*. *FAO Fisheries synopsis*, 125: 137 pp.
- Cort, J. L. and J. C. Rey. 1985. Analisis de los datos de marcado de atun rojo (*Thunnus thynnus* L.) en el Atlantico este y Mediterraneo. Migracion, crecimiento y mortalidad. *ICCAT, Coll. Vol. Sci. Pap.*, 22: 213-239.
- Cort, J. L. and B. Liorzou. 1991. Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus* (L.)): a review. 5. Reproduction – Eastern Atlantic & Mediterranean. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Spec. Rep.*, 7: 99-101.
- Cubillos, L. 1994. Estimating the parameters of the stock-recruitment model of Ricker from a yield-per-recruit model in data-limited situations. *Fish. Res.*, 20 : 229-242.
- Cubillos, L., A. Hernandez, A. Sepulveda and F. A. Dagoberto. 2002. Equilibrium yield-curve analysis through an analytic age-structured production model : A sensitivity study for the Chilean jack mackerel fishery. *Fish. Res.*, 54 : 395-407.
- Cuellar, N., G. R. Sedberry and D. M. Wyanski. 1996. Reproductive seasonality, maturation, fecundity, and spawning frequency of the vermilion snapper, *Rhomboplites aurorubens*, off the southeastern United States. *Fish. Bull., U.S.*, 94(4): 635-653.
- Deriso, R. B. 1987. Optimal $F_{0.1}$ criteria and their relationship to maximum sustainable yield. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44 (Suppl. 2) : 339-348.
- Deriso, R. B. and W. H. Bayliff (ed.). 1991. World meeting on stock assessment of bluefin tunas: strengths and weaknesses. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Spec. Rep.*, 7: 357pp.
- FAO. 1995a. The precautionary approach to fisheries with reference to straddling fish stocks

- and highly migratory fish stocks. FAO Fish.Circ., 871 : 76 p.
- FAO. 1995b. Reference points for fisheries management : their potential application to straddling and highly migratory fish stocks. FAO Fish.Circ., 864 : 52 p.
- FAO. 1995c. Code of Conduct for Responsible Fisheries. FAO, Rome, 41 p.
- FAO. 1995d. Precautionary approach to fisheries. Part 1 : Guidelines on the precautionary approach to capture fisheries and species introductions. Elaborated by the Technical Consultation on the Precautionary Approach to Capture Fisheries (Including Species Introductions). Lysekil, Sweden, 6-13 June 1995. FAO Fish.Tech.Pap., 350(Part 1) : 52 p.
- FAO. 2002. The State of World Fisheries and Aquaculture. FAO, Rome.
- Farley, J. H. and T. L.O. Davis. 1998. Reproductive dynamics of southern bluefin tuna, *Thunnus maccoyii*. Fish. Bull., U.S., 96(2): 223-236.
- Fletcher, W. J., N. C. H. Lo, E. A. Hayes and R. J. Tregonning. 1996. Use of the daily egg production method to estimated the stock size of western Australian sardines (*Sardinops sagax*). Mar. Freshwater Res., 47: 819-825.
- Foreman, T. 1996. Estimates of age and growth, and an assessment of ageing techniques, for northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, in the Pacific Ocean. Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., 21(2) : 75-123.
- Foreman, T. J. and Y. Ishizuka. 1990. Giant bluefin off Southern California, with a new California size record. Calif. Fish Game, 76(3): 181-186.
- Francis, R. I. C. C. 1992. Use of risk analysis to assess fishery management strategies: a case of study using orange roughly (*Hoplostethus atlanticus*) on the Chatham Rise, New Zealand. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 49 : 922-930.
- Fulton, T. W. 1898. On the growth and maturation of the ovarian eggs of teleostean fishes. Fish. Board Scotland 16th Annu. Rep., 83-124.
- Gibbs, R. H., Jr., and B. B. Collette. 1967. Comparative anatomy and systematics of the tunas, genus *Thunnus*. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 66(1): 65-130.
- Gibbs, R. H. Jr, and B. B. Collette. 1967. Comparative anatomy and systematics of the tunas, genus *Thunnus*. Fish. Bull. U.S., 66(1) : 65-130.
- Gonzalez-Garces, A. And A.C. Farina-Perez. 1983. Determining age of young albacore, *Thunnus alalunga*, using dorsal spine. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS 8: 117-122.
- Goodyear, C. P. 1993. Spawning stock biomass per recruit in fisheries management: foundation and current use. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 120: 67-81.
- Gulland, J. A. 1969. Manual of methods for fish stock assessment Part I. Fish population analysis. FAO Man. Fish. Sci., 4, 154 pp.
- Harada, T. 1980. Development and future outlook of studies on the aquaculture of tunas. Maguro Gyogyo Kyogikai Gijiroku, Suisancho-Enyo Suisan Kenkyusho (Proceedings of the Tuna Fishery Research Conference, Japan Fisheries Agency-Far Seas Fisheries

- Research Laboratory): 50-58.
- Hilborn, R. and C. J. Walters. 1992. Quantitative Fisheries Stock Assessment, Choice, Dynamics and Uncertainty. Chapman and Hall. New York, 570 pp.
- Hilge, V. 1977. On the determination of the stages of gonad ripeness in female bony fishes. *Meeresforsch*, 25: 149-155.
- Hirota, H., M. Morita and N. Taniguchi. 1976. An instance of the maturation of 3 full years old bluefin tuna cultured in the floating net. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 42(8): 939.
- Huang, C.C., L.F. Chang and R.T. Yang (1979). Population study of frigate tuna (*Auxis thazard*) in the waters around Taiwan. Pt. III. Age and growth rate. *Acta Oceanogr. Taiwanica*, 9: 126-135.
- Huang, C.S., C.L. Wu, C.L. Kuo and W.C. Su (1990). Age and growth of the Indian albacore, *Thunnus alalunga*, by scales. IPTP TWS/90/53, 111-122.
- Huang, C.C. and R.T. Yang (1974). Age and growth of yellowfin tuna in the waters around the southern part of Taiwan. *J. Fish. Soc. Taiwan*, 3(2): 51-60.
- Hunter, J. R. and S. R. Goldberg. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.*, U.S., 77(3): 641-652.
- Hunter, J. R. and B. J. Macewicz. 1985. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. In Lasker, R. (ed.), An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. NOAA Tech. Rep. NMFS, 36: 79-94.
- Hunter, J. R., N. C.H. Lo and R. J. H. Leong. 1985. Batch fecundity in multiple spawning fishes. In Lasker, R. (ed.), An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. NOAA Tech. Rep. NMFS, 36: 67-77.
- 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.*, U.S., 84(4): 895-903.
- Hunter, J. R., B. J. Macewicz, N. C. H. Lo and C. A. Kimbrell. 1992. Fecundity, spawning, and maturity of female Dover sole, *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. *Fish. Bull.*, U.S., 90(1): 101-128.
- Hsu, C. C. and H.C. Liu. 2000. A description of bluefin tuna fishery for Taiwanese longline fishery in the North Pacific. (a document submitted to the bluefin working group meeting, Interim Scientific Commission for Tunas and Tuna-like species in the North Pacific).
- Hsu, C. C., H. C. Liu, C. L. Wu, S. T. Huang and H. K. Liao. 2000. New information on age composition and length-weight relationship of bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, in the Southwestern North Pacific. *Fish. Sci.*, 66(3): 485-493.
- Ida, H. (1972). Variability in the number of fish taken by larva nets. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 38(9): 965-980.
- Ishihara, Y. 1994. Study on spawning of bluefin tuna around Japan. M. C. thesis. Tokai Univ.

31pp. (in Japanese)

- Ishizuka, Y. 1989. Estimates of catch and age compositions for northern bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) caught by Japanese fisheries in the Pacific Ocean during 1966 to 1986. National Research Institute of Far Seas Fisheries, Shimizu, Shizuoka, Japan.
- Kikawa, S. (1962). Studies on the spawning activity of the Pacific tunas, *Parathunnus mebachii* and *Neothunnus macropterus*, by the gonod index examination. *Occasional Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab.*, (1).
- King, M. 1995. Fisheries Biology, assessment and management. Fishing News Books, London. 341pp.
- Kishinouye, K. Contribution to the comparative study of the so-called scombroid fishes. *J. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo*, 8(3): 298-475.
- Kumai, H. 1984. Biological studies on culture of the Japanese parrot fish, *Oplegnathus fasciatus* (Temminck et Schlegel). *Bulletin of the Fisheries Laboratory of Kinki University*, 2: 1-127.
- Kumai, H. 1998. Studies on bluefin tuna artificial hatching, rearing and reproduction. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 64(4): 601-605.
- Lai, H.L. and H.C. Lui. (1974). Age determination and growth of *Lutjanus sanguineus* (C.&V.) in the South China Seas. *J. Fish. Soc. Taiwan*. 3(1): 39-57.
- Lawson, T. A. and R. Hilborn. 1985. Equilibrium yields and yield isopleths from a general age-structured model of harvested populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42 : 1766-1771.
- Leaman, B. M. 1993. Reference points for fisheries management: the western Canadian experience. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 120: 15-30.
- Lee, D.W., E.D. Prince and M.E. Crow (1983). Interpretation of growth bands on vertebrae and otoliths of Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus*. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS 8: 61-69.
- Liu, H. C. and M. S. Su. 1972. Maturity and Spawning of golden thread (*Nemipterus virgatus*) from the northern area of the South China Sea. *J. Fish. Soc. Taiwan*, 1(1): 39-46.
- Mace, P.M., 1994. Relationships between common biological reference points used as thresholds and targets of fisheries management strategies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51, 110-112.
- Mace, P.M., Sissenwine, M.P., 1993. How much spawning per recruit is enough? In: Smith, S. J., Hunt, J.J. Rivard, D.(Eds.), Risk Evaluation and biological reference points for fisheries management. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 120, 101-118.
- Maguire, J. J. and T. R. Hurlbut. 1984. Bluefin tuna sex proportion at length in the Canadian samples 1974-1983. *ICCAT, Coll. Vol. Sci. Pap.* 20(2): 341-346.
- Mather, F. J., III. 1960. Recaptures of tuna, marlin and sailfish tagged in the western north Atlantic. *Copeia*, 2: 149-151.

- Mather, F. J., III. 1980. A preliminary note on migratory tendencies and distributional patterns of Atlantic bluefin tuna based on recently acquired and cumulative tagging results. ICCAT, Coll. Vol. Sci. Pap., 9(2): 478-490.
- McAllister, M. K., Pikitch, E.K., Punt, A.E., Hilborn, R., 1994. A Bayesian approach to stock assessment and harvest decision using the sampling/ importance resampling algorithm. Can. J. Aquat. Sci. 51, 2673-2687.
- McPherson, G. R. 1991. Reproductive biology of yellowfin tuna in the eastern Australian Fishing Zone, with special reference to the north-western Coral Sea. Aust. J. Mar. Freshwater Res., 42: 465-77.
- Morse, W. W. 1980. Spawning and fecundity of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, in the Middle Atlantic Bight. Fish. Bull., U.S., 78: 103-108.
- Nagai, T. 1985. Atlantic bluefin tuna sex ratio in the catches obtained by Japanese longliners. ICCAT, Coll. Vol. Sci. Pap., 22: 98-102.
- Nakamura, H. 1938. Preliminary report on the habit of the bluefin, *Thunnus orientalis*. Zool. Mag. Tokyo, 50: 279-281.
- Nakamura, I. and Y. Warashina. 1965. Occurrence of bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (Linnaeus) in the eastern Indian Ocean and the eastern South Pacific Ocean. Nankai Reg. Fish. Res. Lab., Rep., 22: 9-14.
- Nishikawa, Y., M. Honma, S. Ueyanagi and S. Kikawa. 1985. Average distribution of larvae of oceanic species of scombroid fishes, 1956-1981. Far Seas Fish. Res. Lab., S Series, 12: 99pp.
- Okiyama, M. 1974. Occurrence of the postlarvae of bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, in the Japan Sea. Japan Sea Reg. Fish. Res. Lab., Bull., 25: 89-97.
- Orange, C. J. and B. D. Fink. 1963. Migration of a tagged bluefin tuna across the Pacific Ocean. Calif. Fish and Game, 49(4): 307-309.
- Oray, I. K. and F. S. Karakulak. 1999. Investigations on the reproductive biology of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*, L. 1758) in the north Aegean Sea. ICCAT, Coll. Vol. Sci. Pap., 49(1): 120-126.
- Parker, K. 1980. A direct method for estimating northern anchovy, *Engraulis mordax*, spawning biomass. Fish. Bull., U.S., 78(2): 541-544.
- Parker, K. 1985. Biomass model for the egg production method. In Lasker, R. (ed.), An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. NOAA Tech. Rep. NMFS, 36: 5-6.
- Pauly, D. 1982. Studying single-species dynamics in a multispecies context. In: D. Pauly and G. I. Murphy (Eds), Theory and Management of Tropical Fisheries. ICLARM Conference Proceedings 9. pp. 33-70.
- Pauly, D. 1984. Fish Population Dynamics in Tropical waters: a manual for use with Programmable calculators. ICLARM Studies and Reviews 8, 325 pp.

- Priede, I. G and J. J. Watson. 1993. A evaluation of the daily egg production method for estimating biomass of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*). Bull. Mar. Sci., 53(2): 891-911.
- Punt, A. E. 1994. Assessment of the stocks of Cape hakes, *Merluccius spp.* off South Africa. S. Afr. J. Mar. Sci. 14 : 159-186.
- Punt, A. E., Hilborn, R., 1997. Fisheries stock assessment and decision analysis: the Bayesian approach. Rev. Fish. Biol. Fish. 7:, 35-63.
- Quinn, T. J. and R. D. Deriso, 1999. Quantitative Fish Dynamics. Oxford University Press. 542 pp.
- Ramon, D. 1996. Spawning seasonality of albacore, *Thunnus alalunga*, in the South Pacific Ocean. Fish. Bull., U.S., 94(4): 725-733.
- Ramon, D. and N. Bartoo. 1997. The effects of formalin and freezing on ovaries of albacore, *Thunnus alalunga*. Fish. Bull., U.S., 95(4): 869-872.
- Restrepo, V. R. and C. M. Legault. 1998. A stochastic implementation of an age-structured production model. Pp. 435-450. In : F. Funk, T. J. Quinn, J. Heifetz, J. N. Ianelli, J. E. Powers, J. F. Schweigert, P. J. Sullivan, and C. I. Zhang. Fishery stock assessment models. Alaska Sea Grant College Program.
- Richards, W. J. 1976. Spawning of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Atlantic Ocean and adjacent seas. ICCAT, Coll. Vol. Sci. Pap., 5(2): 267-278.
- Ricker, W. E. 1975. Computations and interpretations of biologist statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Bd. Can., 191, 382 pp.
- Ricker, W. E. 1954. Stock and recruitment. J. Fish. Res. Board Canada, 11: 559-623.
- Rivas, L. R. 1954. A preliminary report on the spawning of the western North Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Straits of Florida. Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribb., 4(4): 302-322.
- Rivas, L. R. 1979. Proposed terminology for size groups of the north Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). ICCAT, Coll. Vol. Sci. Pap., 8(2): 441-446.
- Robins, J. P. J. P. (1963). Synopsis of biological data on bluefin tuna, *Thunnus thynnus maccoyii* (Castenau) 1872. FAO Fisheries Report 6(2): 562-587.
- Rodríguez-Roda, J. 1967. Fecundidad del atún, *Thunnus thynnus* (L), de la costa sudatlántica de España. Inv. Pesq., 31(1): 33-52.
- Ruelle, R. 1977. Reproductive cycle and fecundity of white bass in Lewin and Clark Lake. Trans. Am. Fish. Soc., 106: 67-76.
- 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. 1996. Spawning time, frequency, and batch fecundity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, near Clipperton Atoll in the eastern Pacific Ocean. Fish. Bull. U.S., 94(1): 98-112.

- Schaefer, K. M. 1998. Reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the eastern Pacific Ocean. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 21(5): 205-272.
- Schnute, J.T., Kronlund, A.R., 1996. A management -oriented approach to stock recruitment analysis. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53:, 1280-1293.
- Schnute, J.T., Richards, L.J. 1998. Analytical models for fishery reference points. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53:, 1281-1293.
- Schultze, D.L. and R.A. Collins (1977). Age composition of California landings of bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, 1963 through 1969. Calif. Dept. Fish Game, Mar. Res. Tech. Rep., 38: 44pp.
- Secor, D. H. and V. S. Zdanowicz. 1998. Otolith microconstituent analysis of juvenile bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) from the Mediterranean Sea and Pacific Ocean. Fish. Res., 36: 251-256.
- Shelton, P. A., M. J. Armstrong and B. A. Roel. 1993. A overview of the application of the daily egg production method in the assessment of anchovy in the Southeast Atlantic. Bull. Mar. Sci., 53: 778-794.
- Shepherd, J. G 1982. A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries and the construction of sustainable yield curves. J. Cons. Int. Explor. Mer., 40(1): 67-75.
- Shingu, C., Y. Warashina and N. Matsuzaki. 1974. Distribution of bluefin tuna exploited by longline fishery in the western Pacific Ocean. Bull. Far Seas Fish. Res. Lab., 10: 109-140.
- Sire, J.Y. (1986). Ontogenic development of surface ornamentation in the scales of *Hemichromis bimaculatus* (Cichlidae). J. Fish Biol., 28: 713-724.
- Sissenwine, M. P. and J. G. Shepherd. 1987. An alternative perspective on recruitment overfishing and biological reference points. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 44: 913-918.
- Somerton, D. A., D. R. Kobayashi and K. C. Landgraf. 1993. Stock assessment of nehu, *Encrasicholina purpurea*, using the egg production method. Bull. Mar. Sci., 53: 768-777.
- Sparre, P., E. Ursin, and S. C. Venema. 1989. Introduction to tropical fish stock assessment. Part I. Manual. FAO. Fisheries Technical Paper. 306/1, 337pp.
- Suzuki, Z. (1974). Re-examination of scale reading method of yellowfin tuna taken in the western and central Pacific Ocean. Bull. Far Seas Fish. Res. Lab., 10: 157-177.
- Tan H.C., Y. Nose and Y. Hiyama. (1965). Age determination and growth of yellowfin tuna, *Thunnus albacares* (Bannaterre) by bertebrae. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 31(6): 414-422.
- Tan, T. H. and S. C. Chen. 1975. On relation of occurrence of tuna fish larvae to the aquatic environments in adjacent waters of Taiwan and the South China Sea. Acta Oceanogr. Taiwanica, 5: 179-200.
- Tanaka, S. 1999. Spawning season of Pacific bluefin tuna estimated from histological examination of the ovary. A NRIFS/IATTC joint workshop on Pacific northern bluefin tuna, in Shimizu, Japan., 11pp.

- Takeuchi, Y. and M. Takahashi. 2002. Updated preliminary analysis of mortality of juvenile Pacific bluefin tuna *Thunnus reientalis* using tag-recapture data. ISC BFT-WG/02/04.
- Uchiyama, J. H. and R. S. Shomura. 1974. Maturation and fecundity of swordfish from Hawaii waters. In Shomura, R. S. and F. Williams (eds), Proc., Int. billfish symp.; Part 2, Review and contributed papers, NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF 675: 142-148.
- Uehara, K., Takahashi, M., and D. Inagake. 2002. Comparison of recruitment variability of Pacific bluefin tuna with global atmospheric-oceanic conditions associated with El Nino-Southern oscillation(ENSO) phenomenon. Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 54(4): 992-1007.
- Wallace, R. A. and K. Selman. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. Amer. Zool., 21: 325-343.
- Walters, C. J. and D. Ludwig. 1981. Effects of measurement errors on the assessment of stock-recruitment relationships. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 38: 704-710.
- Watters, G. 2002. CPUES of Pacific Bluefin tuna in a core fishing area extending from the coast of Japan to 1500W: Using regression trees to hypothesize about CPUES for times and areas in which there was no fishing.
- Watanabe, C., T. Hanai, K. Meguro, R. Ogino and R. Kimura. 1999. Spawning biomass estimates of chub mackerel, *Scomber japonicus* of Pacific subpopulation off central Japan by a daily egg production method. Nippon Suisan Gakkaishi, 65(4): 695-702.
- West, G. 1990. Methods of assessing ovarian development in fishes: a review. Aust. J. Mar. Freshwater Res., 41: 199-222.
- Yabe, H., S. Ueyanagi and H. Watanabe. 1966. Studies on the early life history of bluefin tuna *Thunnus thynnus* and on the larvae of the southern bluefin tuna *T. maccoyii*. Nankai Reg. Fish. Res. Lab., Rep., 23: 95-129.
- Yamada, H. 2003. Stock status of Pacific bluefin tuna in 2002. In: Status of Far Seas Fisheries Stocks, (eds), Fisheries Agency of Japan and Fisheries Research Agency, 16-22 (in Japanese).
- 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.
- Yamada, H. and Y. Takeuchi. 2002. Estimation of Population size of Pacific Bluefin Tuna, Using a Tuning VPA. ISC BFT-WG/02/Information Paper-2.
- Yamada, H., Y. Takeuchi, M. Takahashi., and H. Shono. 2002. Preliminary stock assessment of Pacific bluefin tuna, using a Tuning VPA. ISC BFT-WG/00/Doc. 06. 25pp.
- Yamanaka, H. 1958. Studies on the bluefin tuna. ON. The modes of the weight compositions of the catch. Nankai Reg. Fish. Res. Lab. Rep., 9: 125-135.
- Yamanaka, H. 1982. Fishery Biology of the Bluefin Tuna Resource in the Pacific Ocean. 140 pp.
- Yamanaka, H. and staff. 1963. Synopsis of biological data on kuromaguro, *Thunnus*

- orientalis* (Temminck and Schlegel) 1842 (Pacific Ocean). FAO, Fish. Rep., 6(2): 180-217.
- Yang, R.T., Y. Nose and Y. Himyama (1969). A comparative study on the age and growth of yellowfin tuna from the Pacific and Atlantic Oceans. Bull. Far Seas Fish. Res. Lab., 2: 1-21.
- Yokota, T., M. Toriyama, F. Kanai and S. Nomura (1961). Studies on the feeding habit of fishes. Nankai Reg. Fish. Res. Lab., Rep., 14: 1-234.
- Yorita, T. 1981. Maturity of the ovaries of bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (Linnaeus) on the Japanese Sea off western coast of Hokkaido. Hokkaido Pref. Fish. Exp. Stat. Rep., 38:, 211-221. (in Japanese)
- Yukinawa M. and Y. Yabuta. 1967. Age and growth of the bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (Linnaeus), in the north Pacific Ocean. Nankai Reg. Fish. Res. Lab., Rep., 25: 1-18.

9. 自我評估

本計畫所列執行內容包括：現場取樣(年齡分析用鱗片、生殖腺和漁獲統計)、年齡參數估計、生殖生態探討和資源評估。在本報告中，對以上所計畫項目都已執行完成。在漁獲統計一項已取得漁民報表，因數量高達五千餘頁，且來源漁民，非研究人員，因此除必須電腦建檔外，正確性正陸續查核中。因此，極嚴格的自評，本計畫已完成 95% 以上。建檔的漁獲統計將在個主題發表，由其資源評估發表時，作歷年漁業概況和資源指標之比較用，當再計算列用。

本計畫執行三年，已投稿一篇(如附錄)。在北太平洋鮪類與類鮪類資源評估臨時科學家會議第三屆會議中發表一篇，正修正擬於近期投稿 TAO (SCI 雜誌)。再者，本報告中可撰成三篇文章發表，擬在 2003 年年底前完成。並可將結果轉行政院農業委原會漁業署作為資源預警管理的參考。

除此，本計畫共培育博士班學生黃向文獲得博士學位(2003 年 6 月)，論文：北太平洋黑鮪系群生物參考點之估，國立臺灣大學海洋研究所；碩士班學生陳國書或得碩士學位(2001 年 6 月)，論文：西南北太平洋黑鮪之生殖生態研究，國立臺灣大學海洋研究所。現博士班學生以本計畫執行發現的資源評估時，有某些參數估計，可以作更有效，修正不確定性問題，以提出論文大綱。擬在 2003 年 12 月前舉行博士候選人資格口試。

因此，本計畫已按計畫內容和期限執行完成。

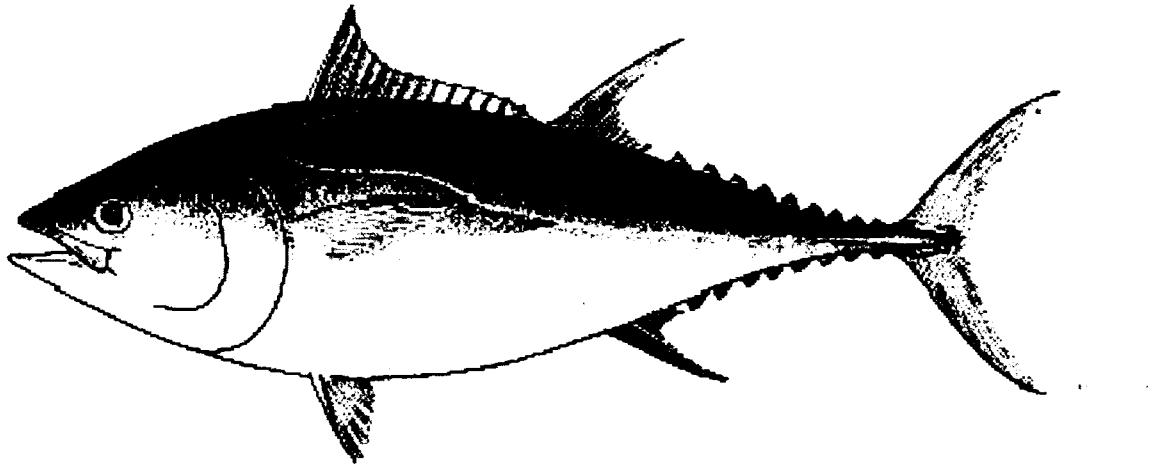


Fig. 1. 太平洋黑鮪 *Thunnus thynnus* 的外觀。(尾差長: 202 , 約 155 公斤)

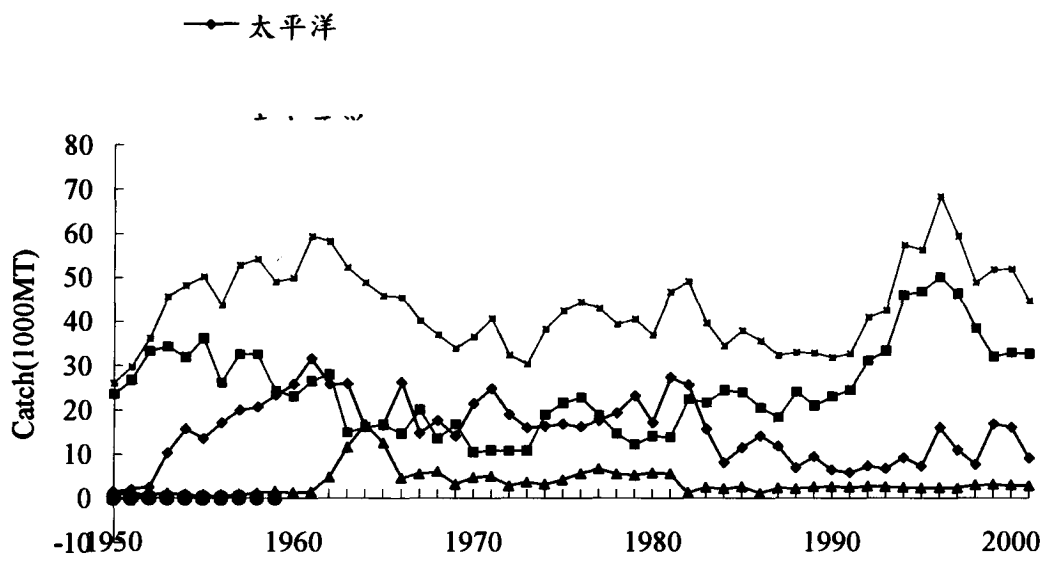


Fig. 2 全球北方黑鮪1950-2000年產量趨勢
資料來源:聯合國糧農組織(FAO)之FISHSTAT

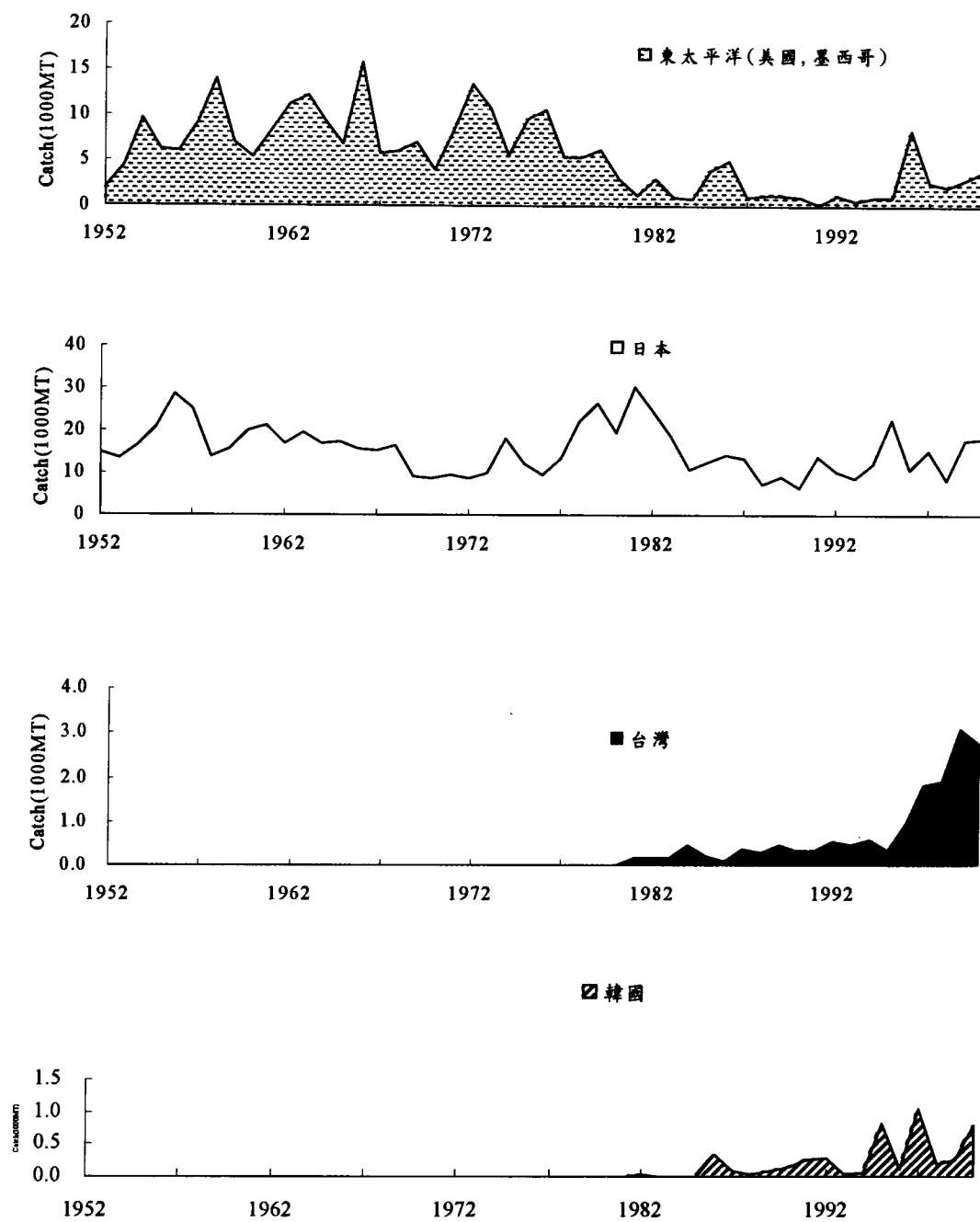


Fig. 3 北太平洋黑鯖1952-2000年產量趨勢圖(依國家別)
資料來源:Anon. 2002及東港,宜蘭等地調查結果

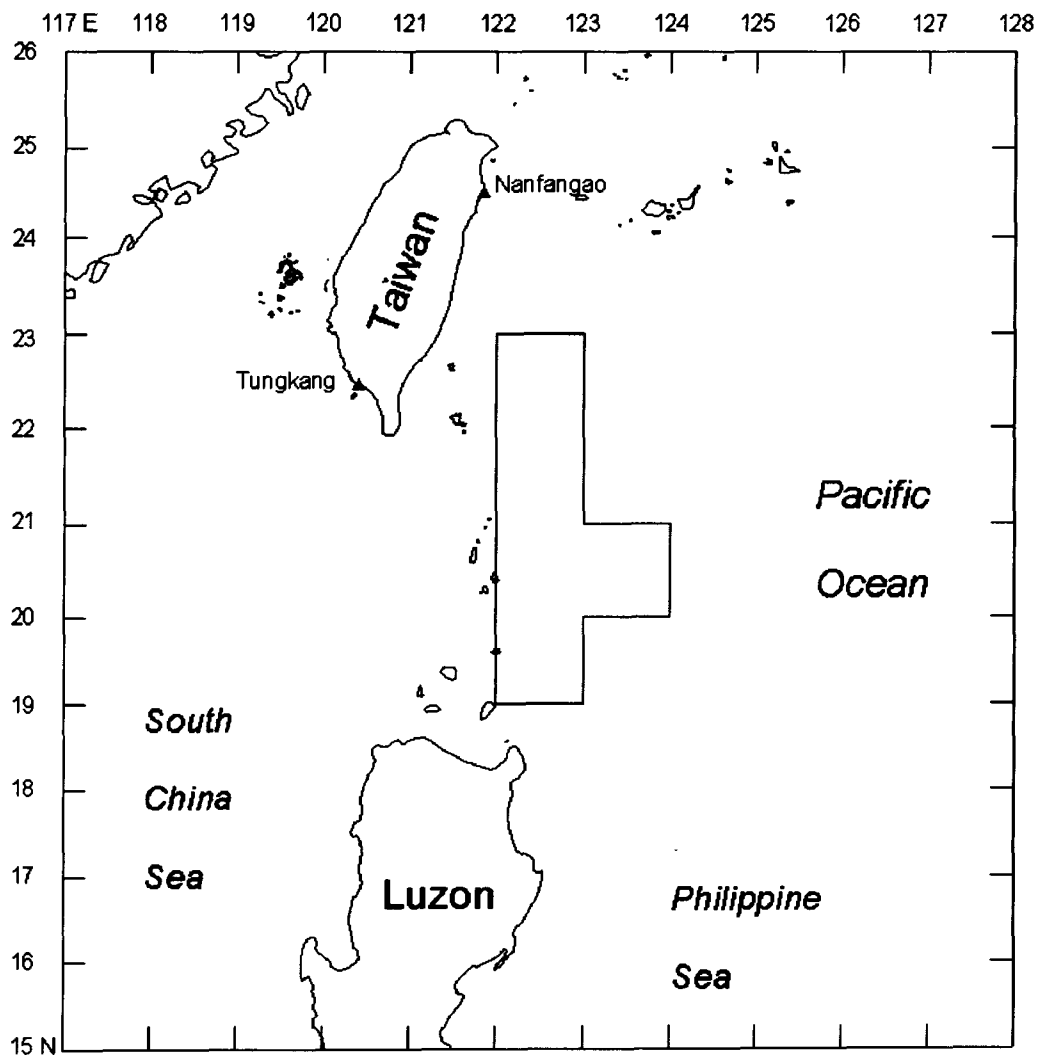


Fig. 4 Fishing ground (filled area) of small-scaled longline vessels those provided ovarian samples of bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, in this study, 1999.

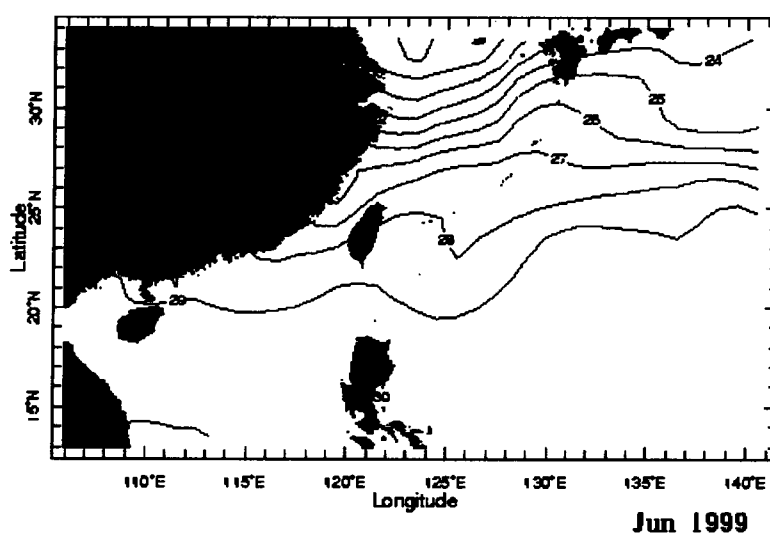
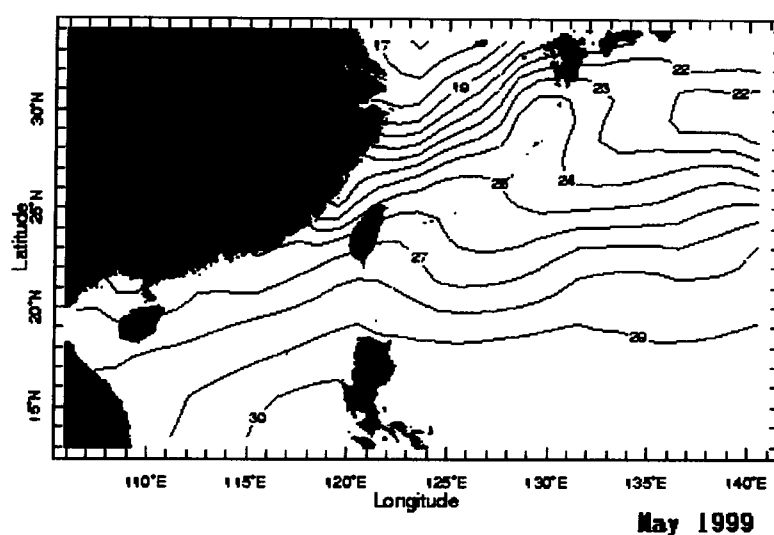
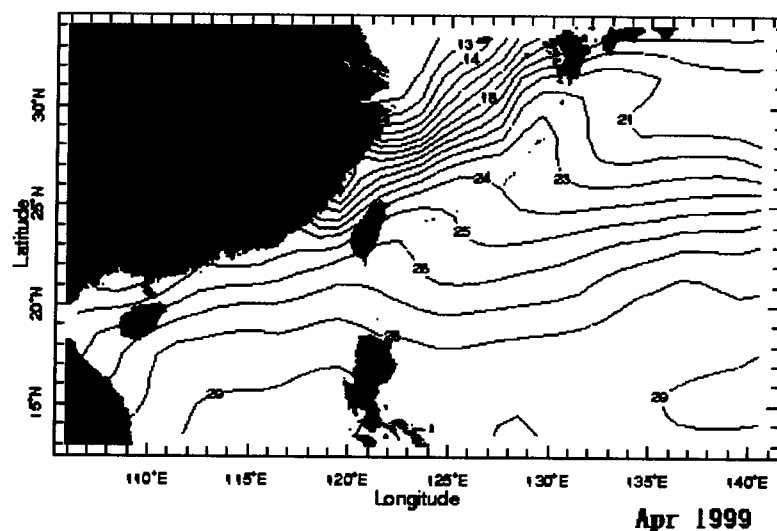


Fig. 5 Monthly mean sea surface temperature (SST) on the fishing ground during April and June in 1999. Images were obtained from Integrated Global Ocean Services System Products Bulletin (IGOSS).



Fig. 6. A 3.1-kg ovary of Pacific bluefin tuna, *Thunnus thynnus*. On the left side is a 30-cm ruler.

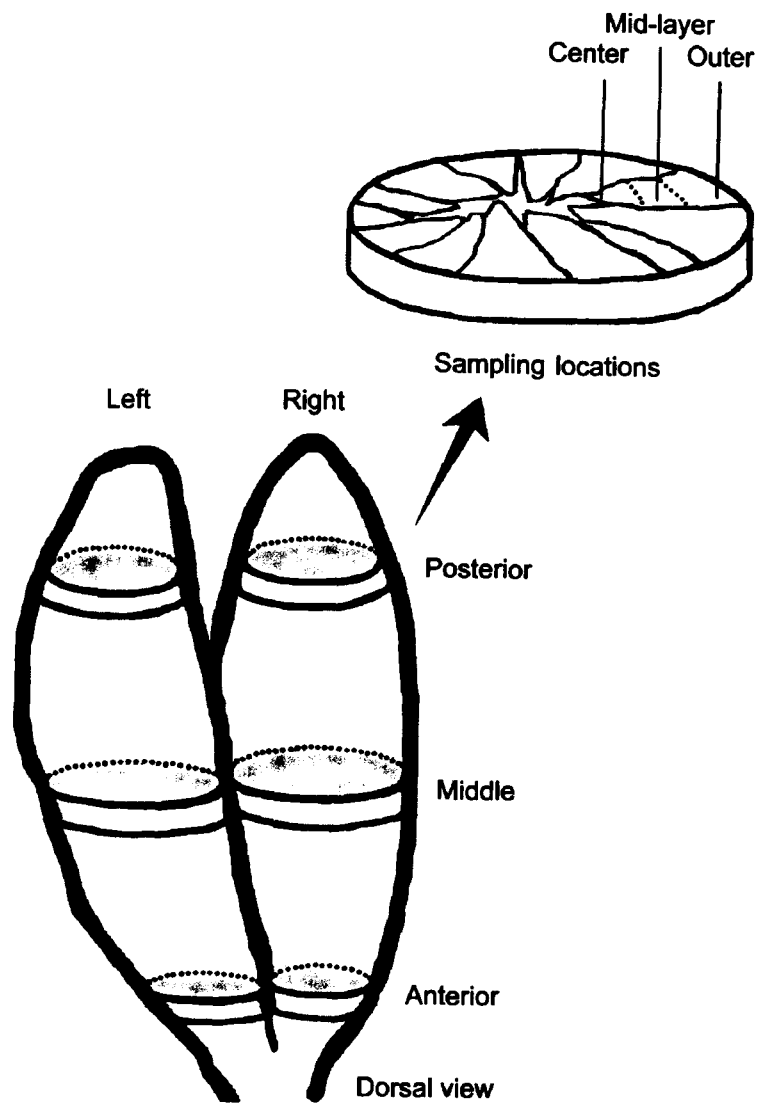


Fig. 7. Diagram represents sampling locations of a ovary.

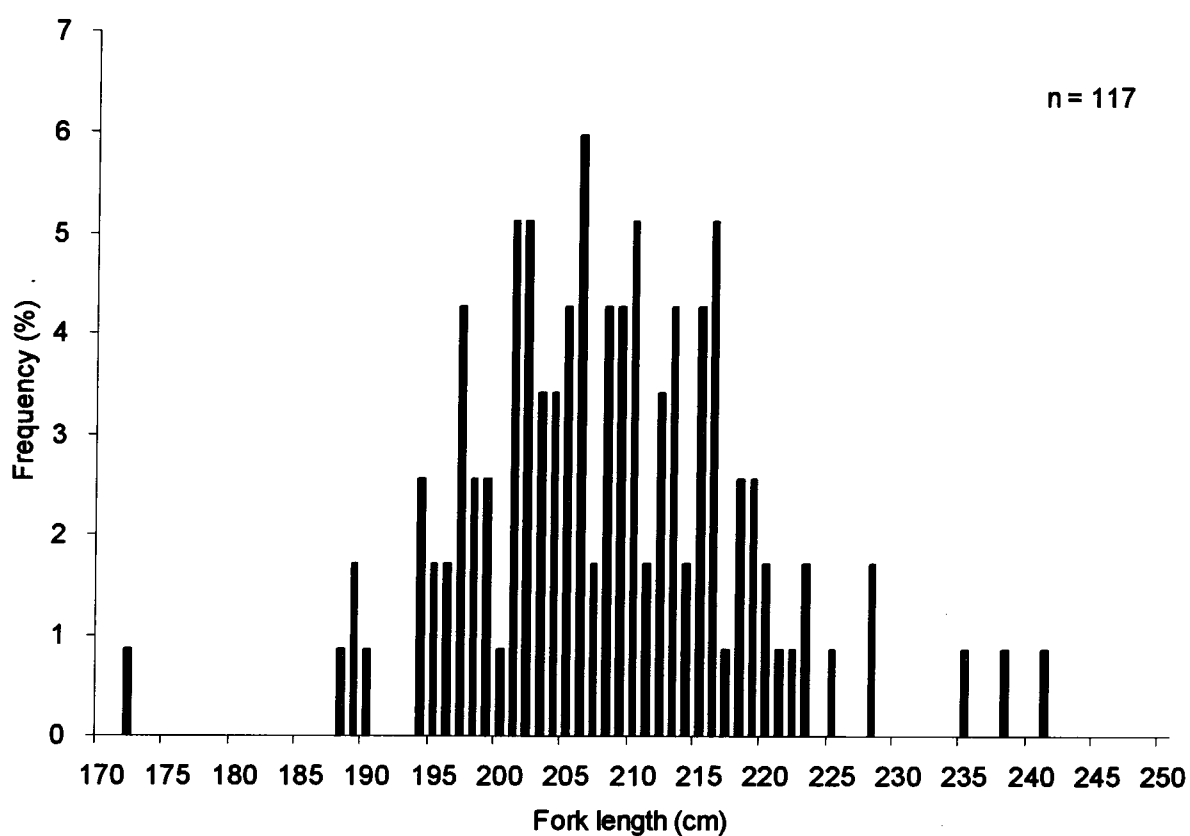


Fig. 8. Length-frequency distribution of female bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, caught from the southeastern waters off Taiwan and northeastern waters off Luzon during early May and mid-June, 1999.

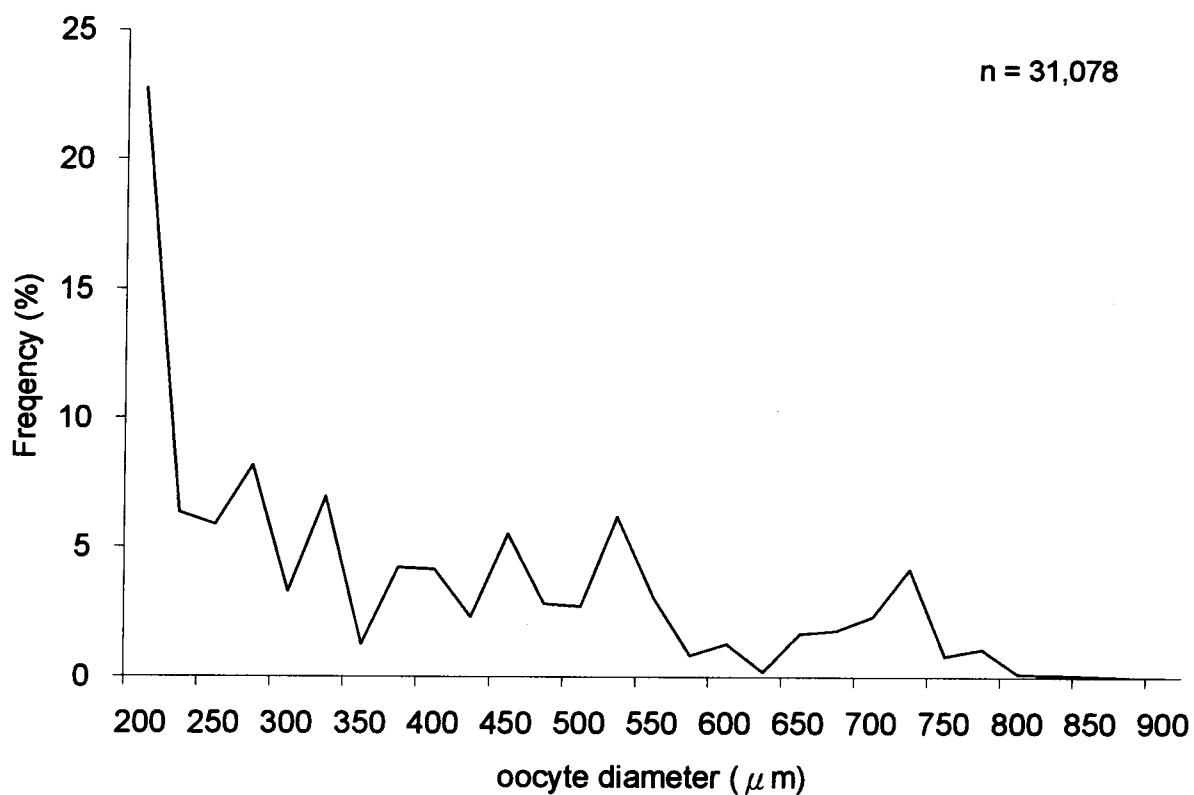


Fig. 9. Oocyte size-frequency distribution of a ripe ovary represents a single advanced size mode. Samples were taken from 18 locations of the ovary. Only oocytes (≥ 0.2 mm) were measured.

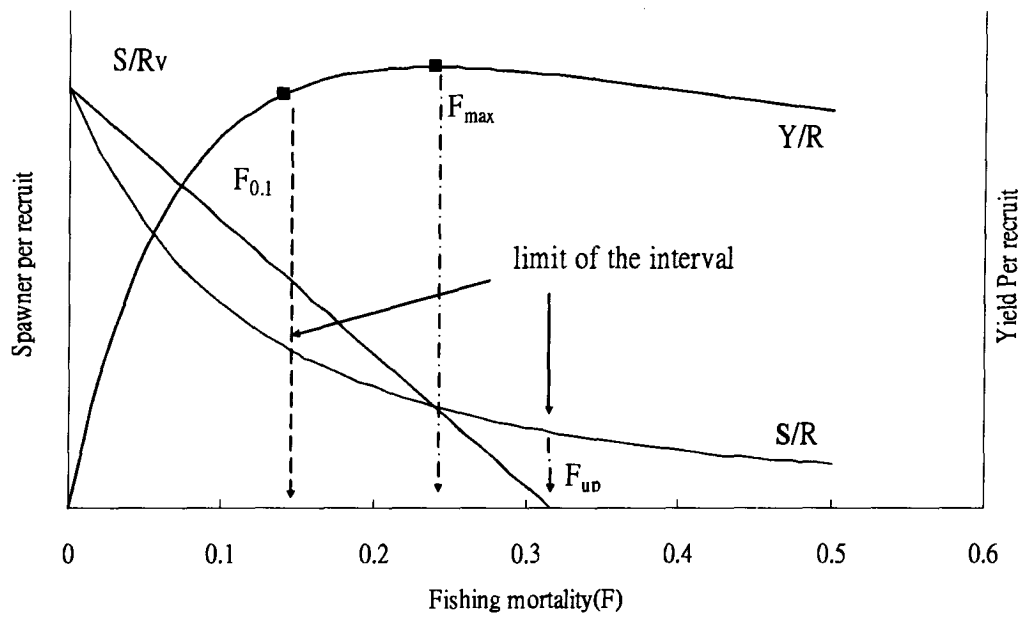


Fig. 10 單位加入生產量及單位加入產卵群生物量模式圖
 $F_{0.1}$ 與 F_{up} 為可能漁獲死亡率上下限,利用兩者中點的
 SPR推估Ricker 產卵群-加入群模式參數

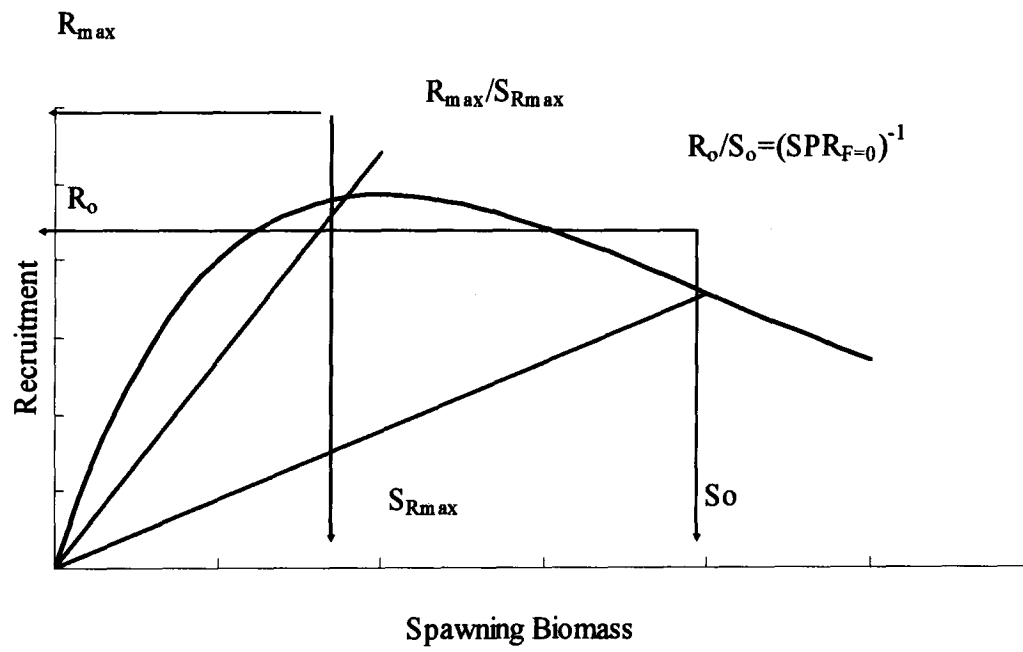


Fig. 11 Ricker 產卵群量-加入群 參數化模式
圖中顯示有關 (S_0, R_0) 與 (S_{Rmax}, R_{max}) 之關係

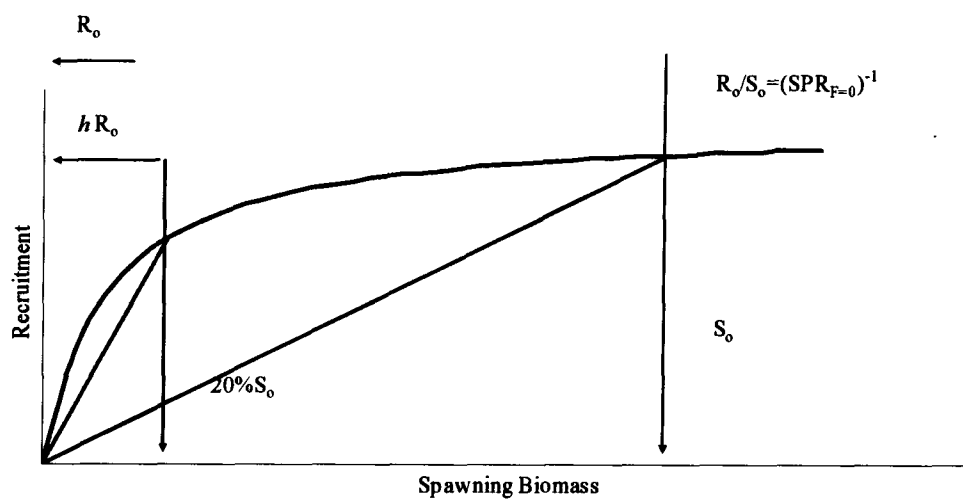


Fig. 12 Beverton and Holt 產卵群量-加入群 參數化模式
圖中顯示有關(S_0, R_0)與($20\%S_0, hR_0$)斜率之關係

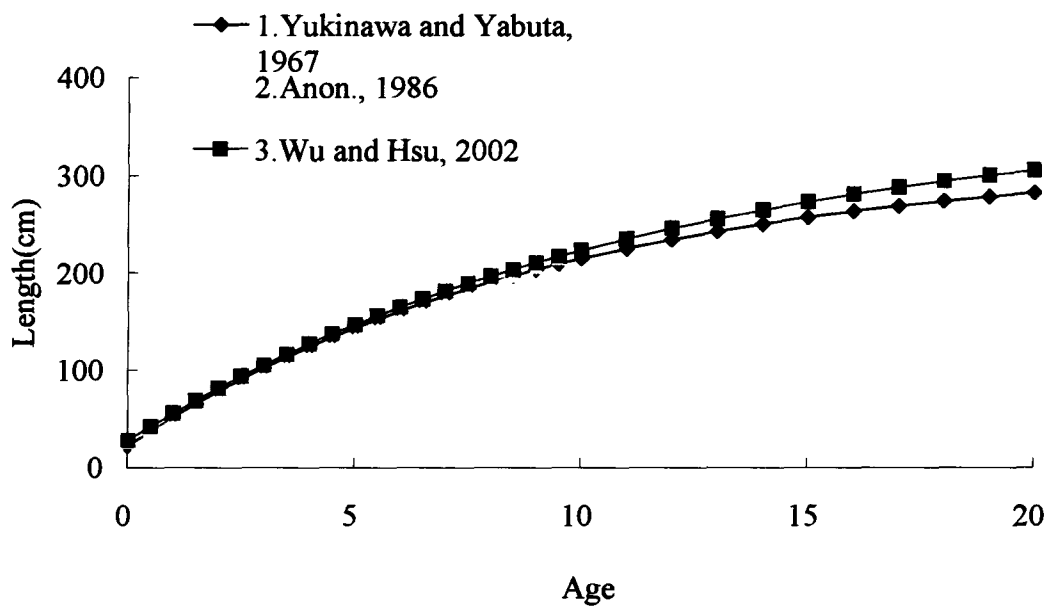


Fig. 13 北太平洋黑鮭體長成長曲線

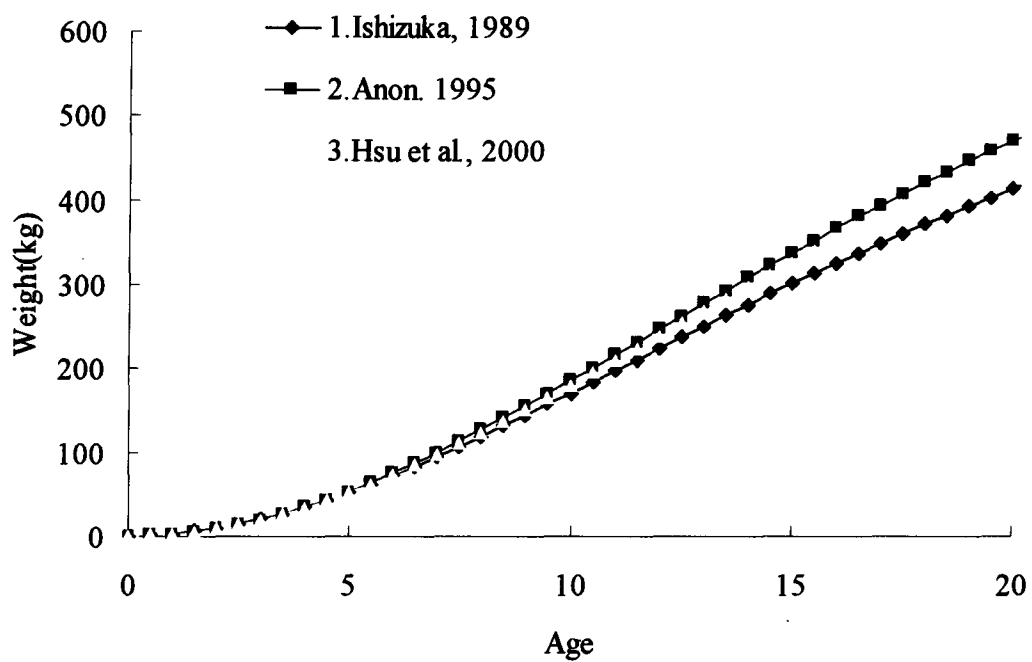


Fig. 14 北太平洋黑鮭體重成長曲線

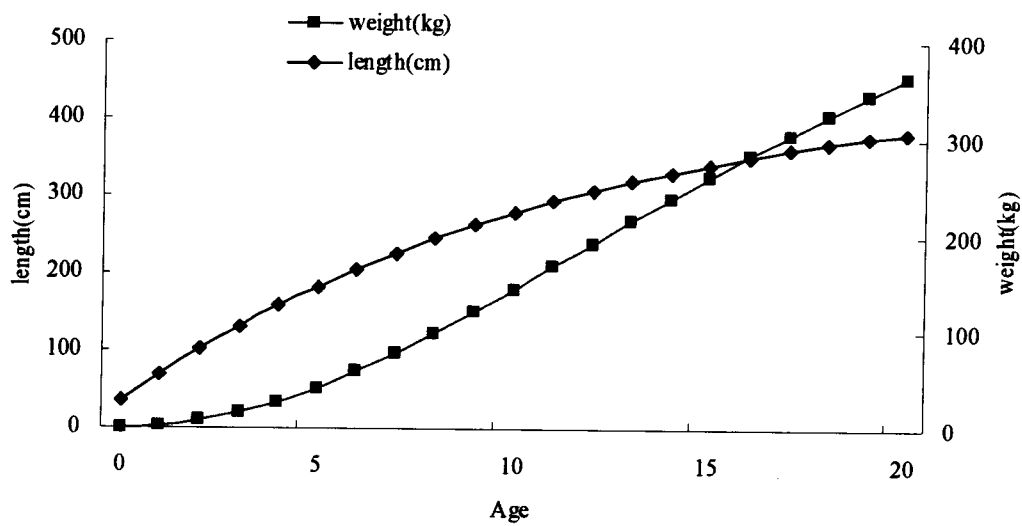


Fig 15(a) 北太平洋黑鯖體長及體重成長曲線(Taiwan)
資料來源: Hsu *et al.*, 2000; Wu and Hsu, 2002.

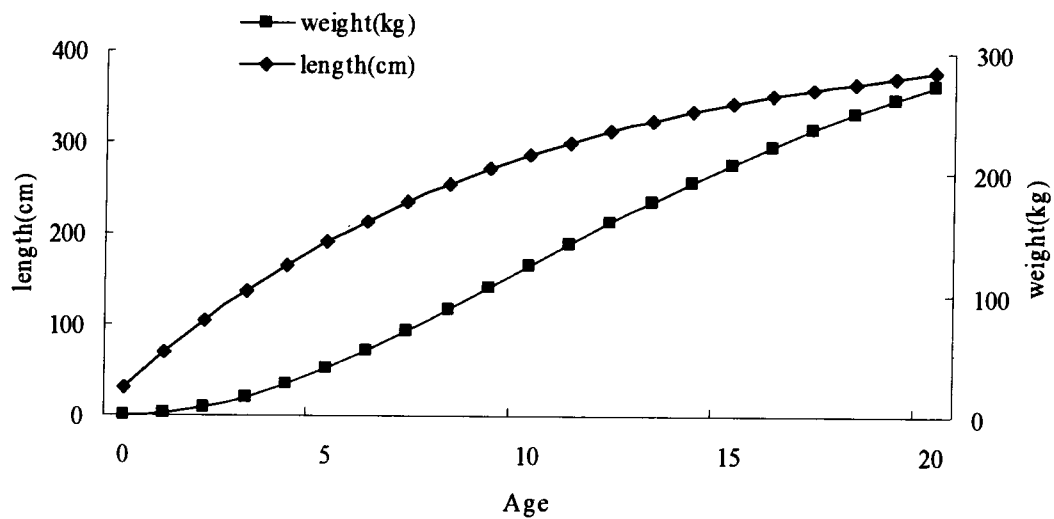


Fig. 15(b) 北太平洋黑鯖體長及體重成長曲線(Japan)
資料來源: Yukinawa and Yabuta, 1967; Ishizuka, 1989.

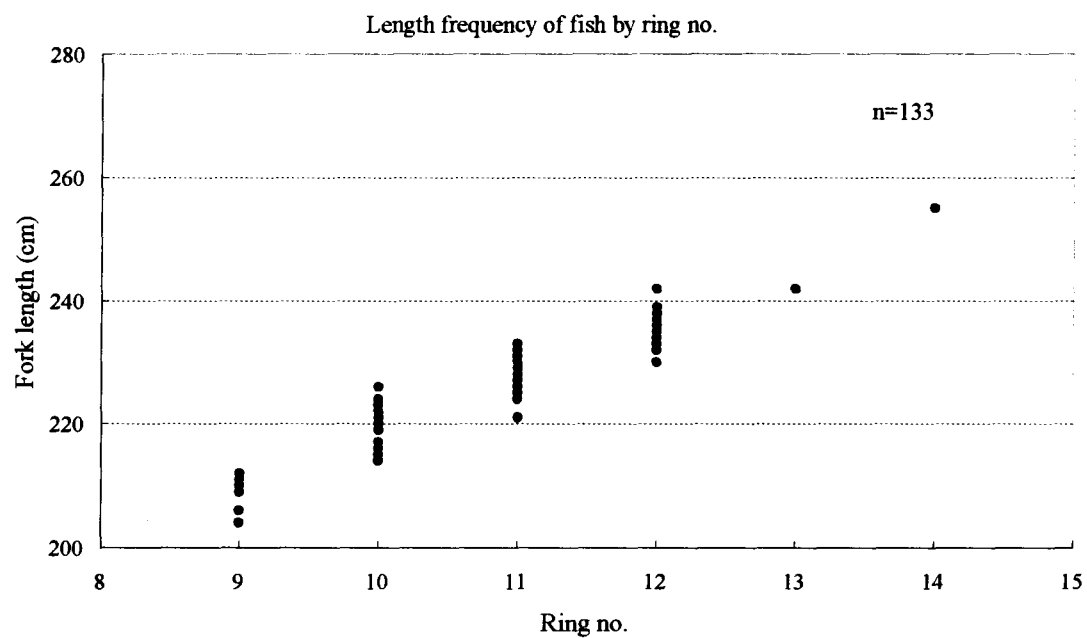


Fig. 16. Length frequency distribution by scale's ring group of Pacific bluefin tuna.

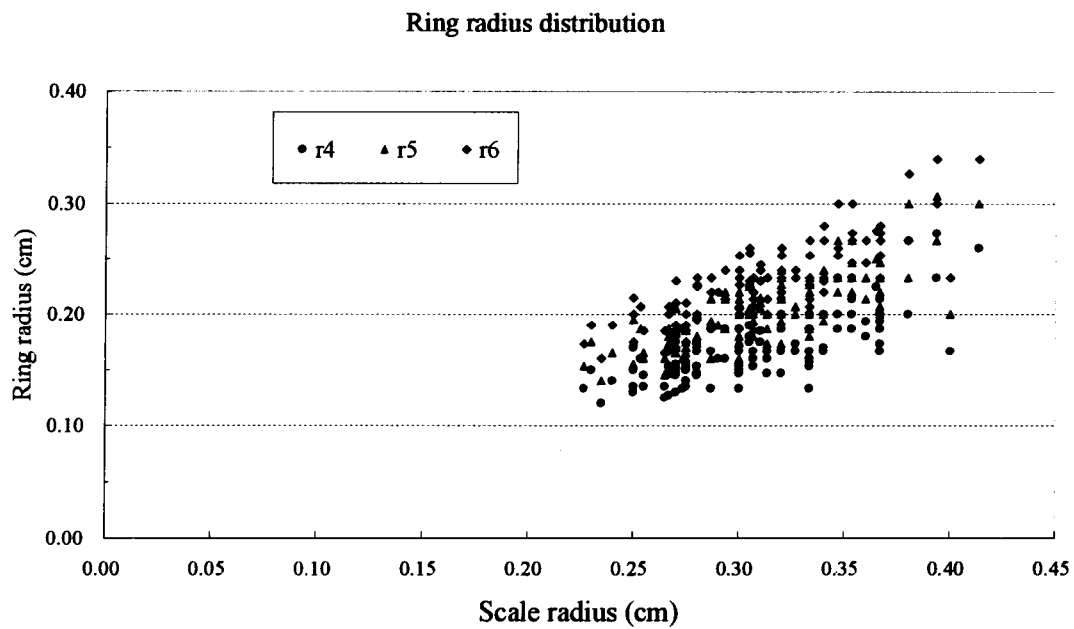
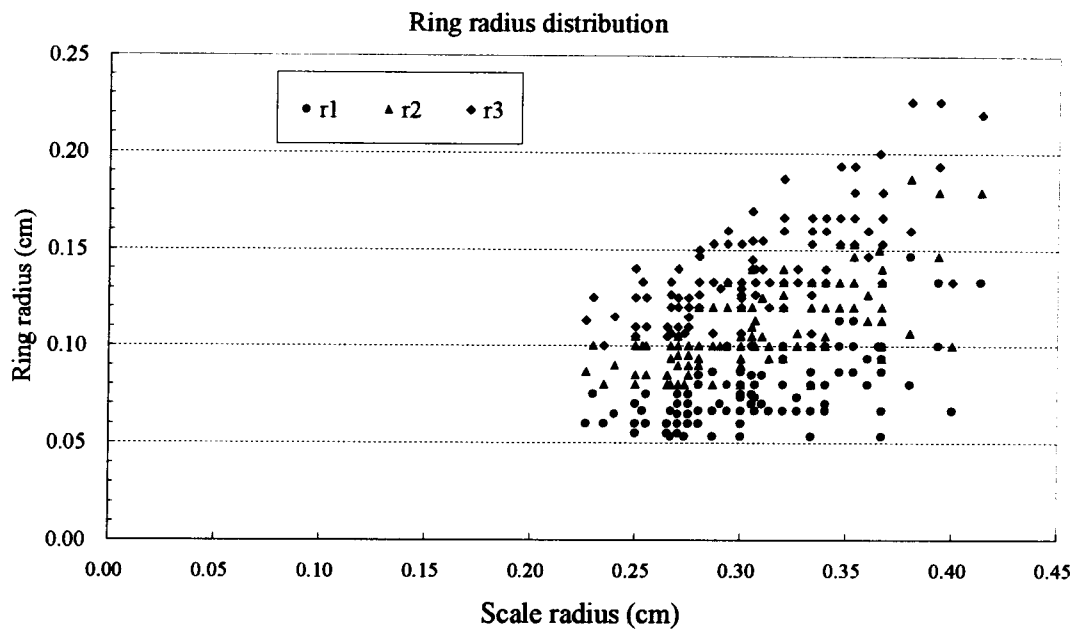


Fig. 17. Plot of ring radius vs. scale radius from the bluefin tuna caught by Taiwanese offshore longliners.

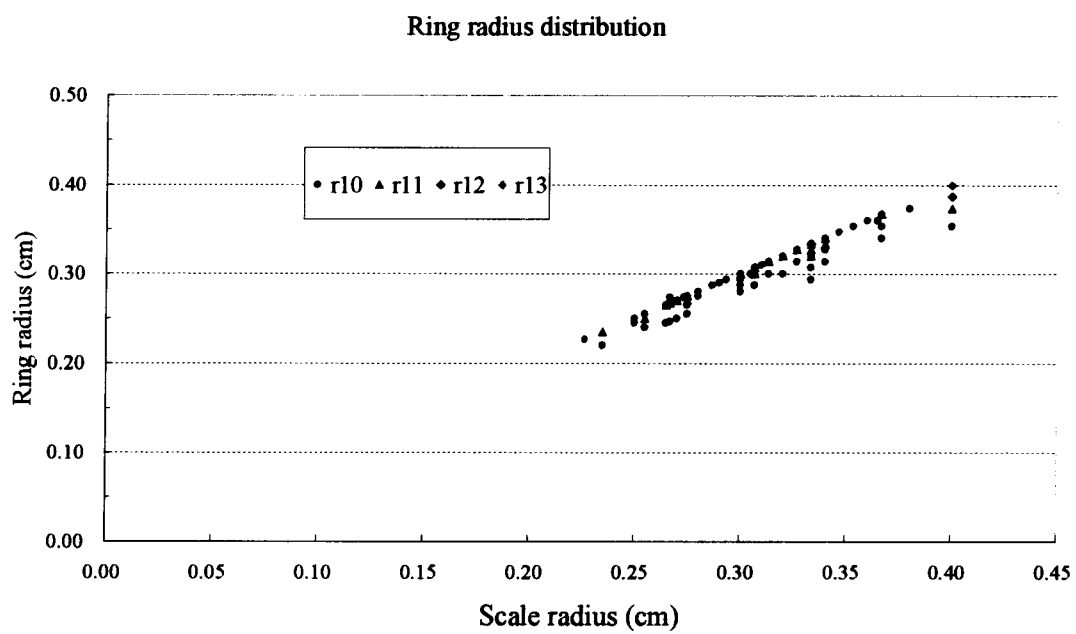
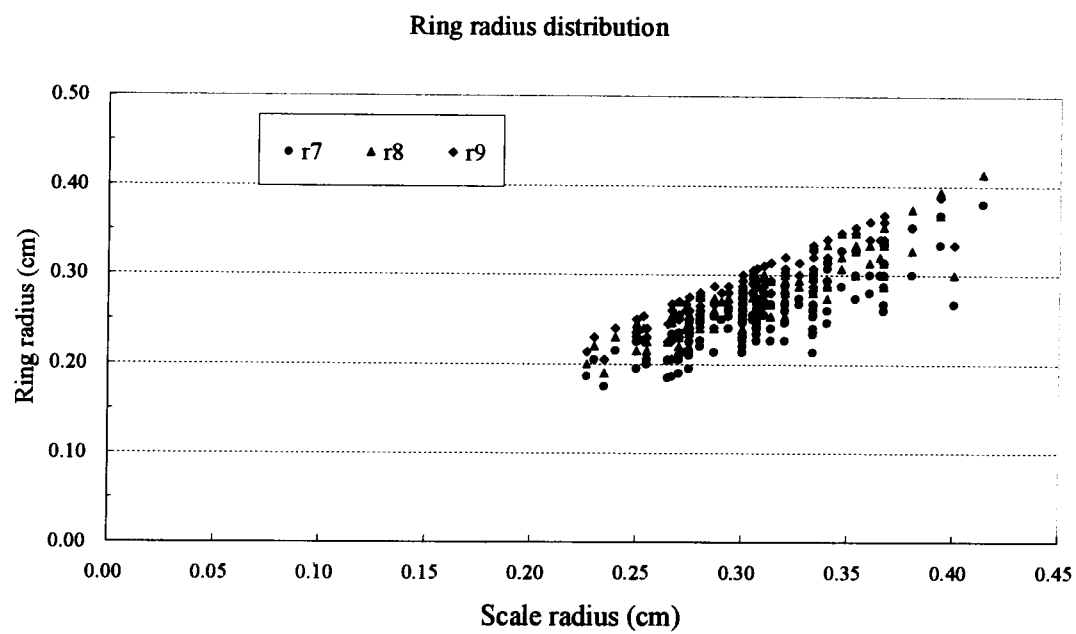


Fig. 17. Continued.

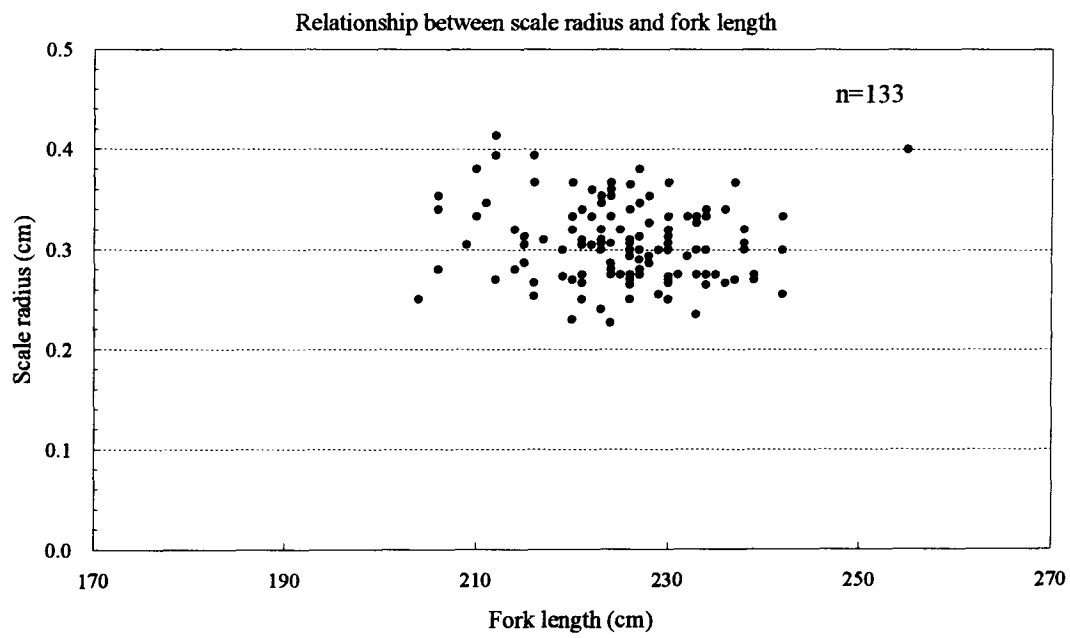


Fig. 18. Relationship between fork length and scale radius of Pacific bluefin tuna.

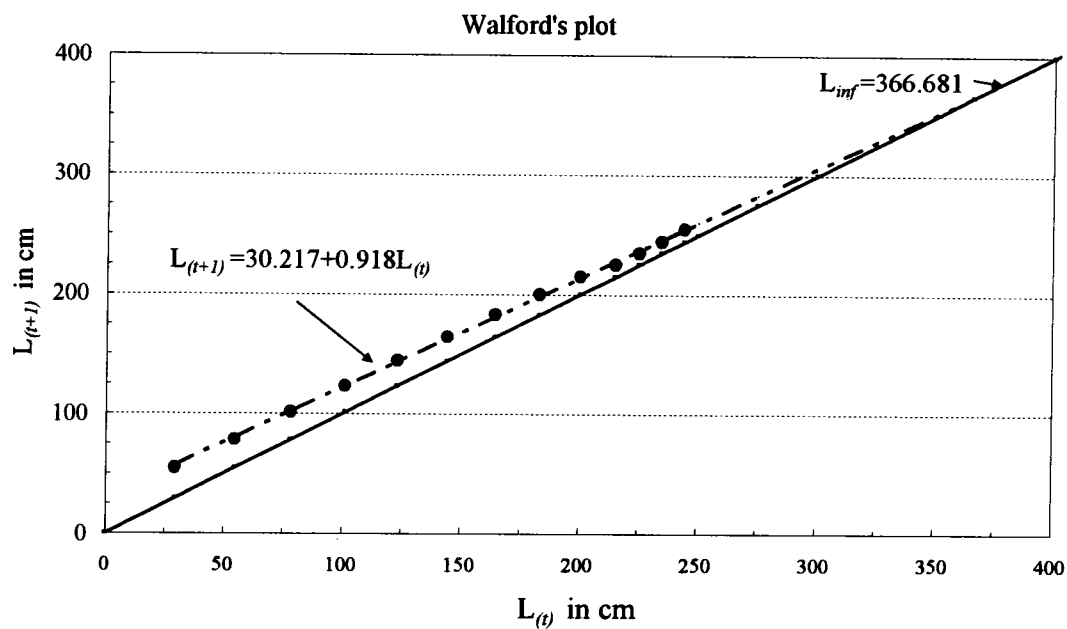


Fig. 19. Back-calculated lengths plotted by Walford's (1946) method.

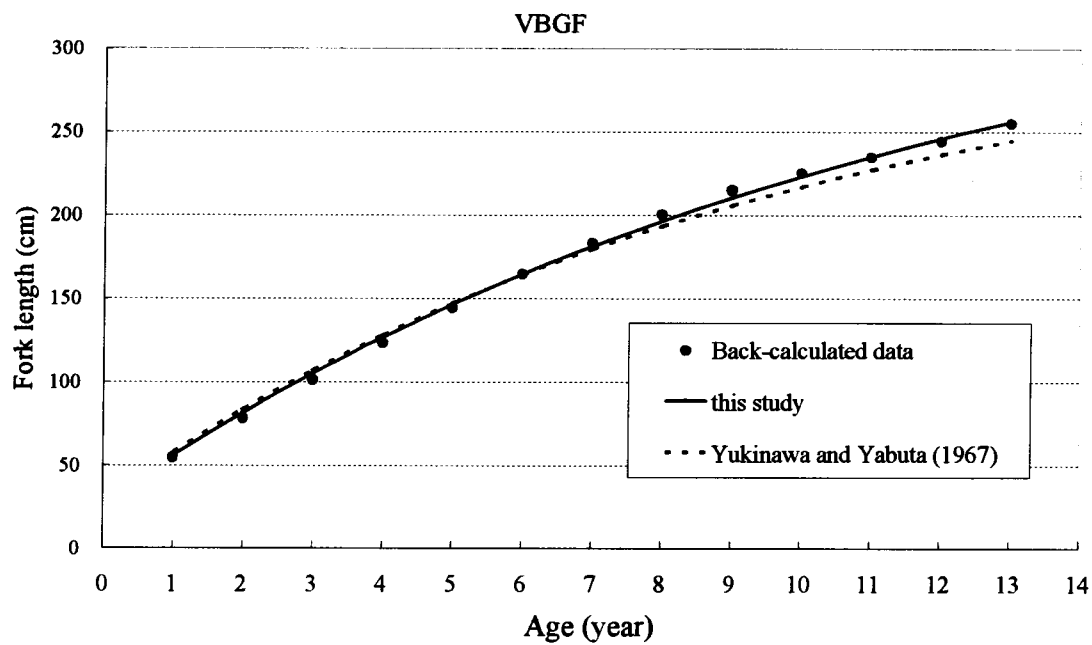


Fig. 20. von Bertalanffy growth curves for Pacific bluefin tuna derived from this study and Yukinawa and Yabuta (1967).

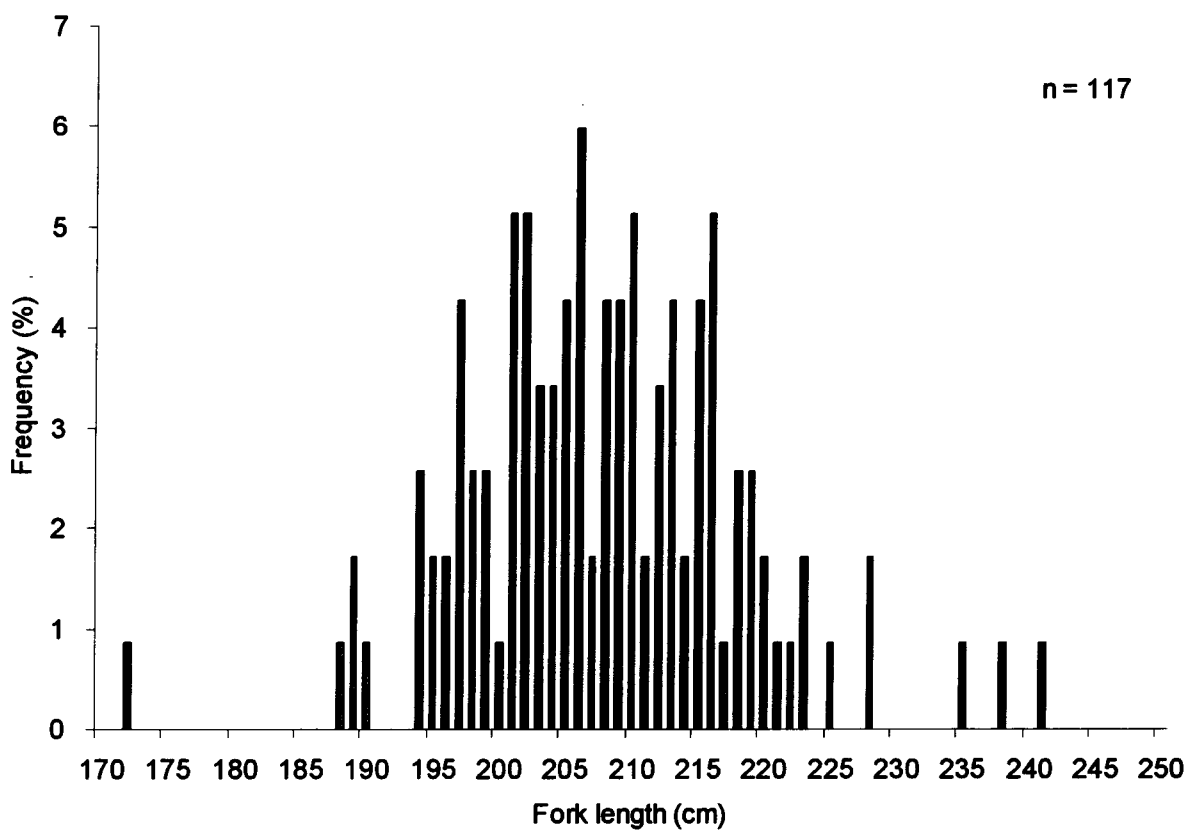


Fig. 21. Length-frequency distribution of female bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, caught from the southeastern waters off Taiwan and northeastern waters off Luzon during early May and mid-June, 1999.

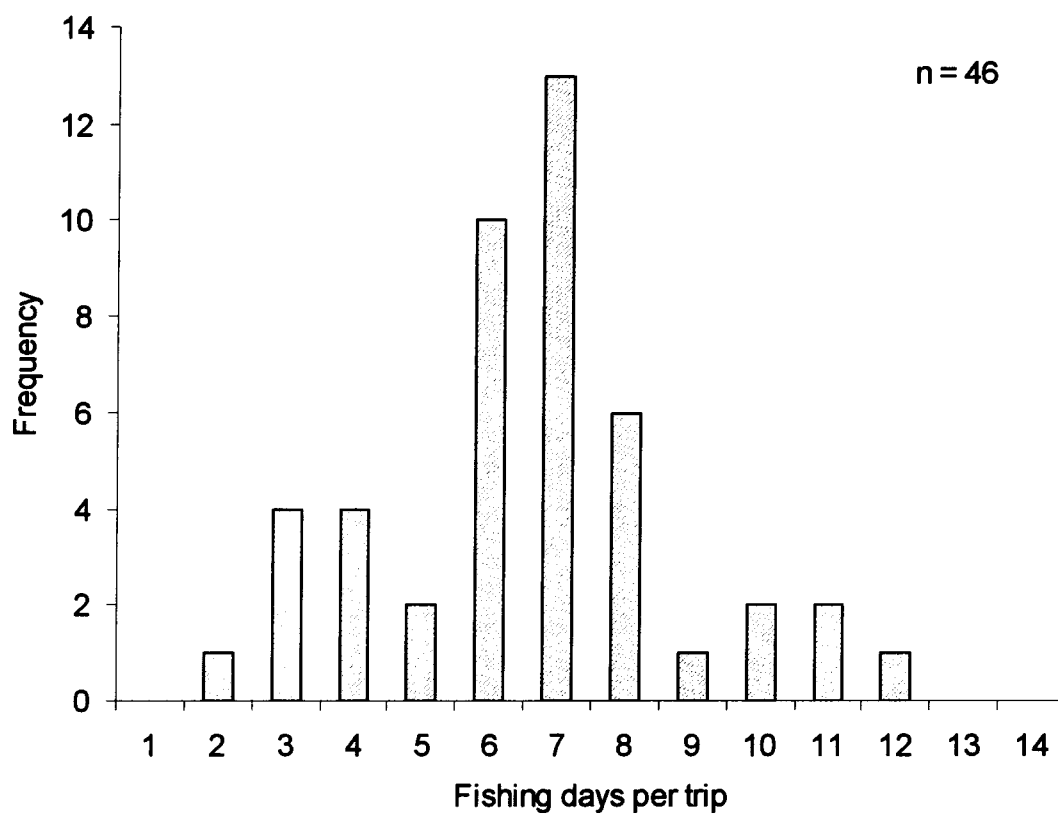


Fig. 22. Frequency of fishing days per trip of small-scaled longline vessels sampled in this study.

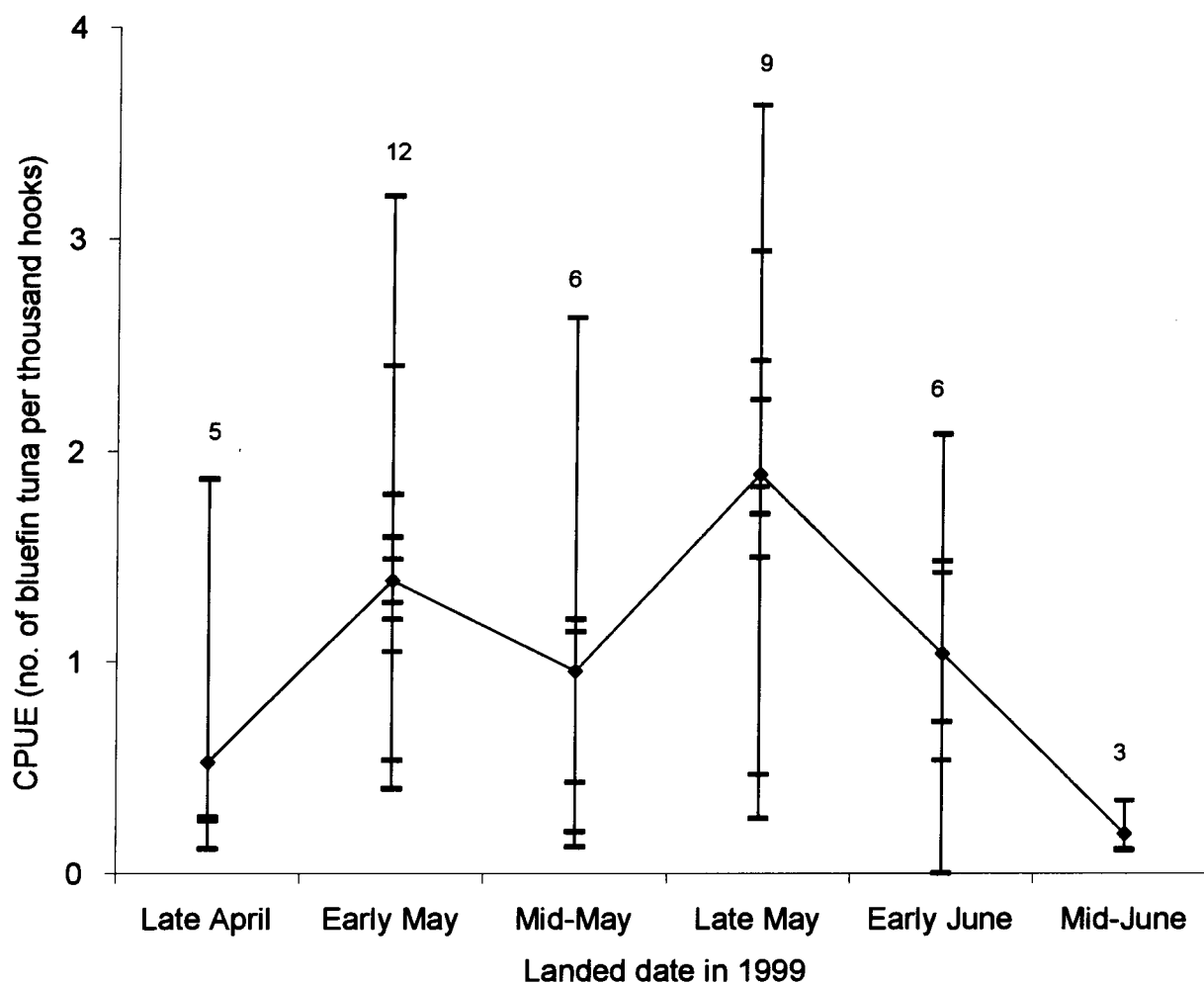


Fig. 23. Variation in mean CPUE of bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, in the southeastern waters off Taiwan and northeastern waters off Luzon during late-April and mid-June, 1999. Vertical bars are ranges. Numbers above bars are sample sizes.

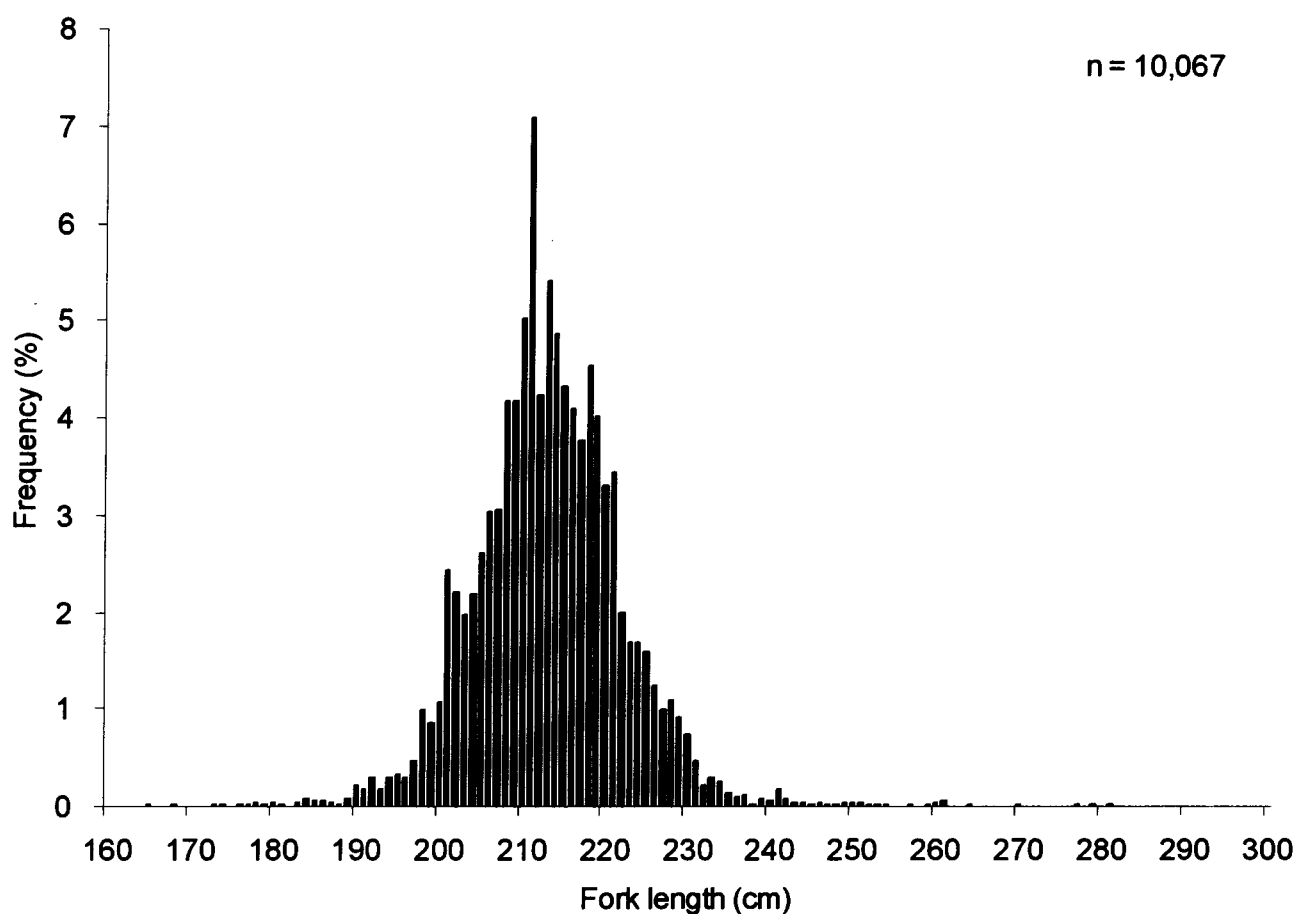


Fig. 24. Length-frequency distribution of Pacific bluefin tuna ,*Thunnus thynnus*, caught from spawning ground and landed on Tungkang Tuna & Billfish Market, 1999. (ca. 90% fish of total landings)

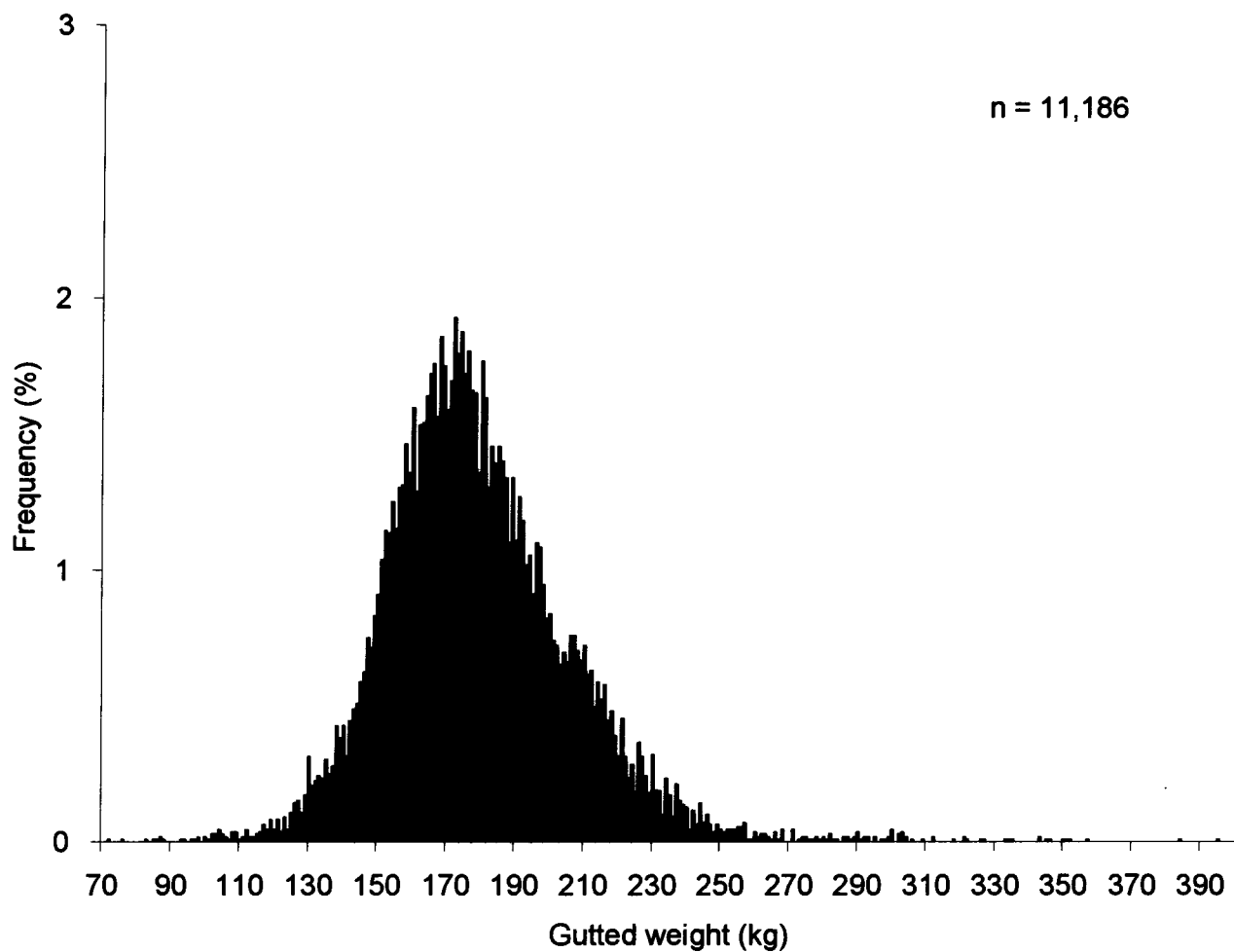


Fig. 25. Weight-frequency distribution of Pacific bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, caught from spawning ground and landed on Tungkang Tuna & Billfish Market, 1999. (ca. 99% fish of total landings)

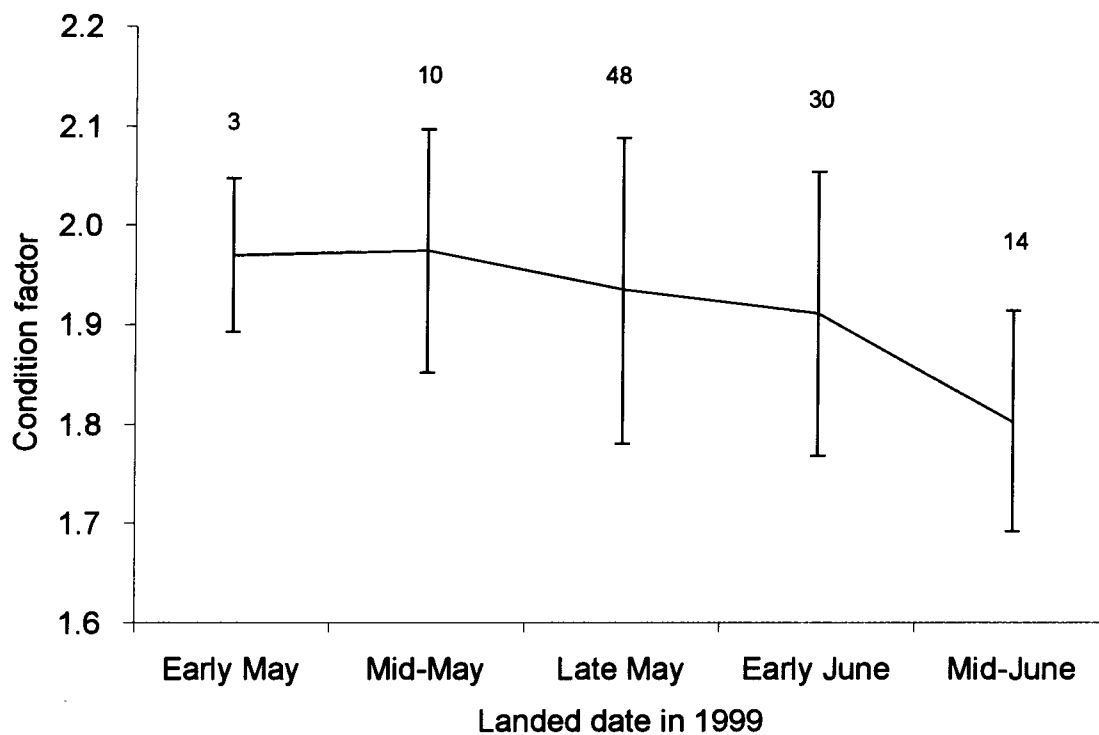


Fig. 26. Variation in mean condition factor of female bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, caught from the southeastern waters off Taiwan and northeastern waters off Luzon during early May and mid-June, 1999. Bars are two standard deviations of the mean. Numbers above bars are sample sizes.

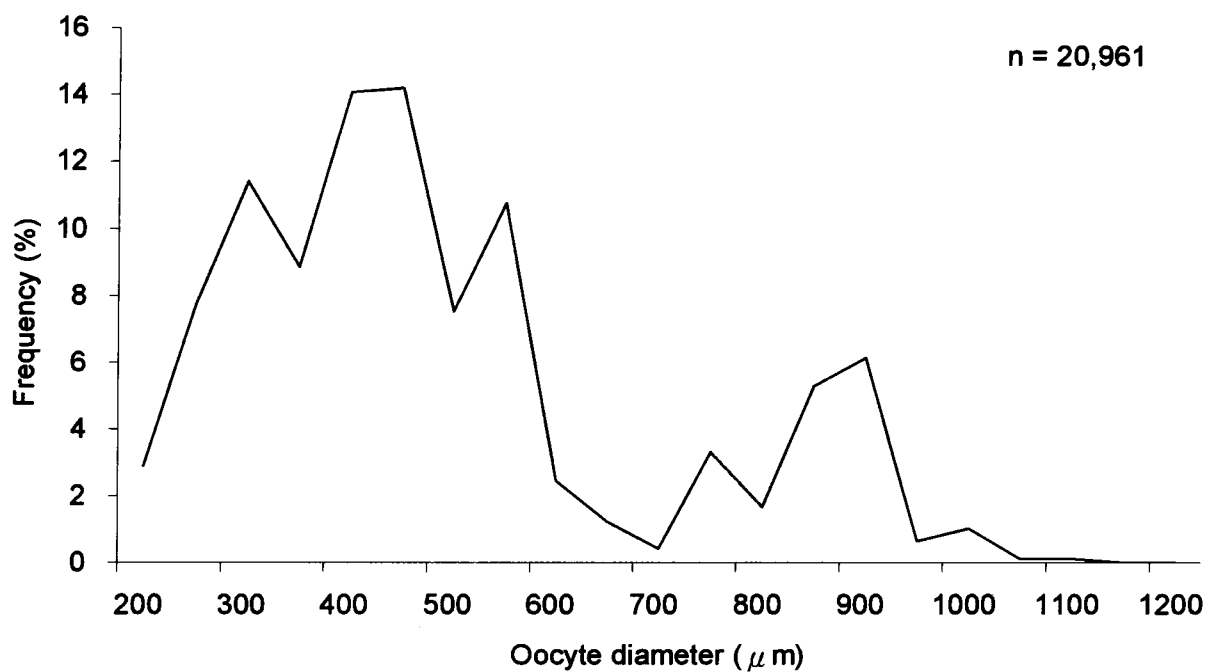


Fig. 27. Oocyte size-frequency distribution of a hydrated ovary. Samples were taken from 18 locations of the ovary. Only oocytes ($\geq 200 \mu\text{m}$) were measured.

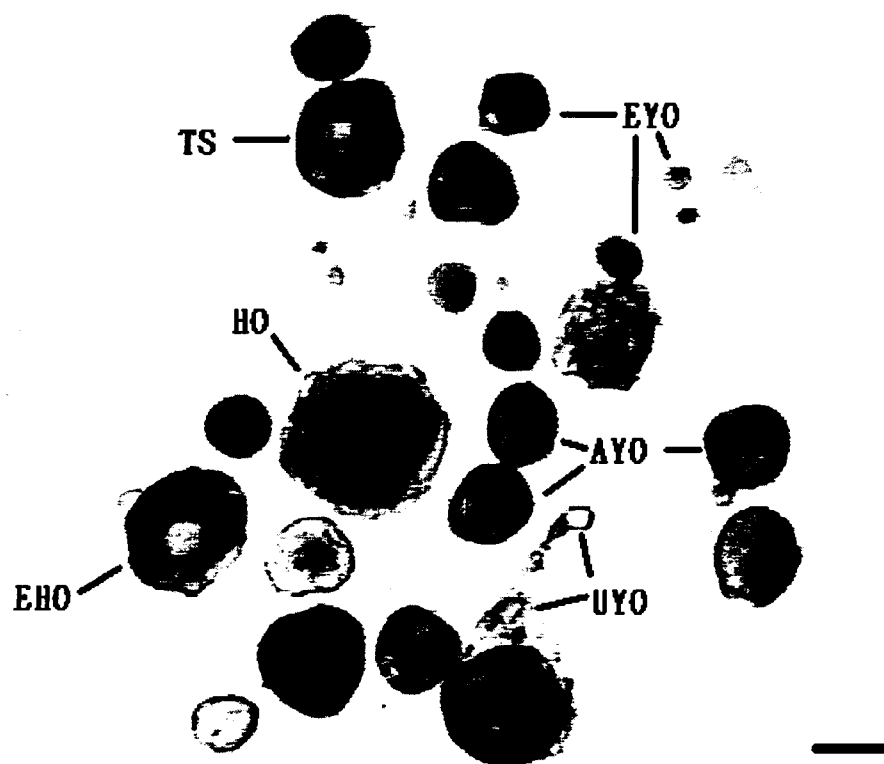


Fig. 28. Microscopic appearance of the oocytes with different stages. Unfolked oocytes (UYO), early yolked oocytes (EYO), advanced yolked oocytes (AYO), transitional stage (TS), early hydrated oocyte (EHO) and hydrated oocyte (HO). Bar = 0.5mm.

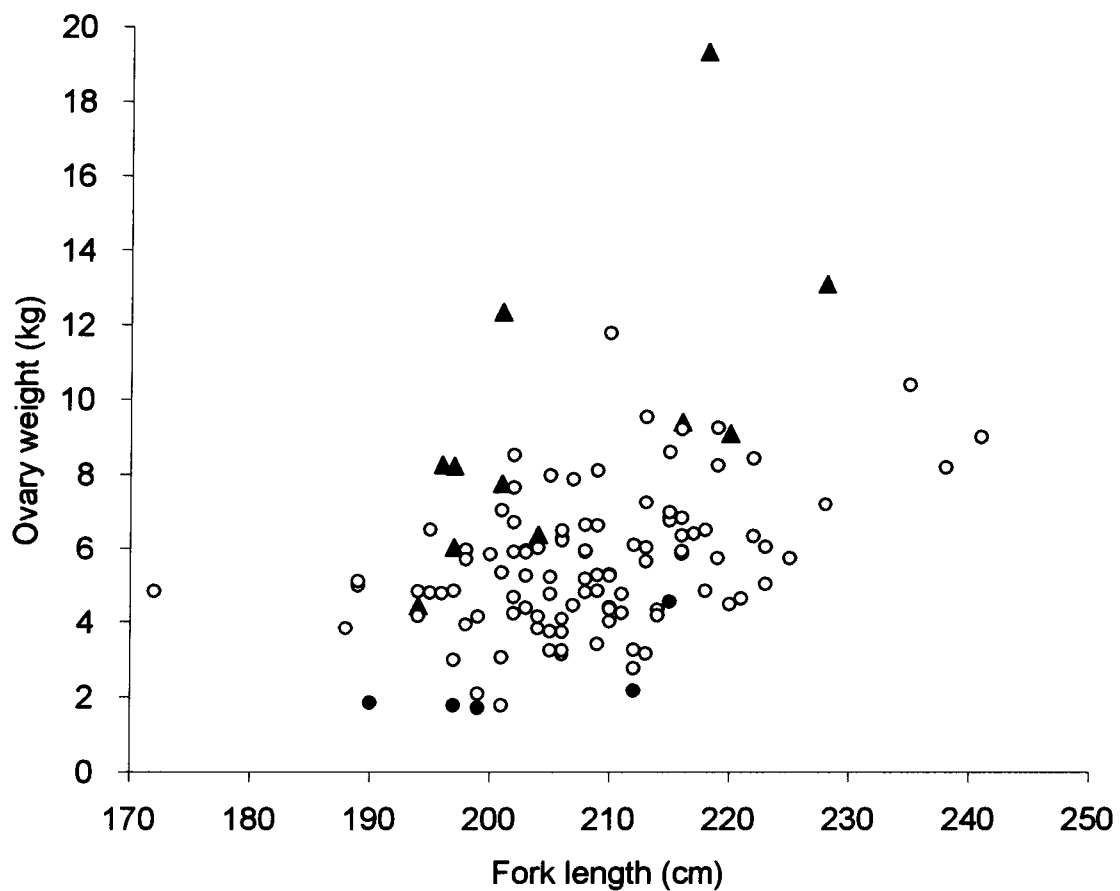


Fig. 29. Ovary weight vs fork length of the spawning stock of Pacific bluefin tuna, *Thynnus thynnus*. Hydrated and spent ovaries are shown by triangles and solid circles, respectively.

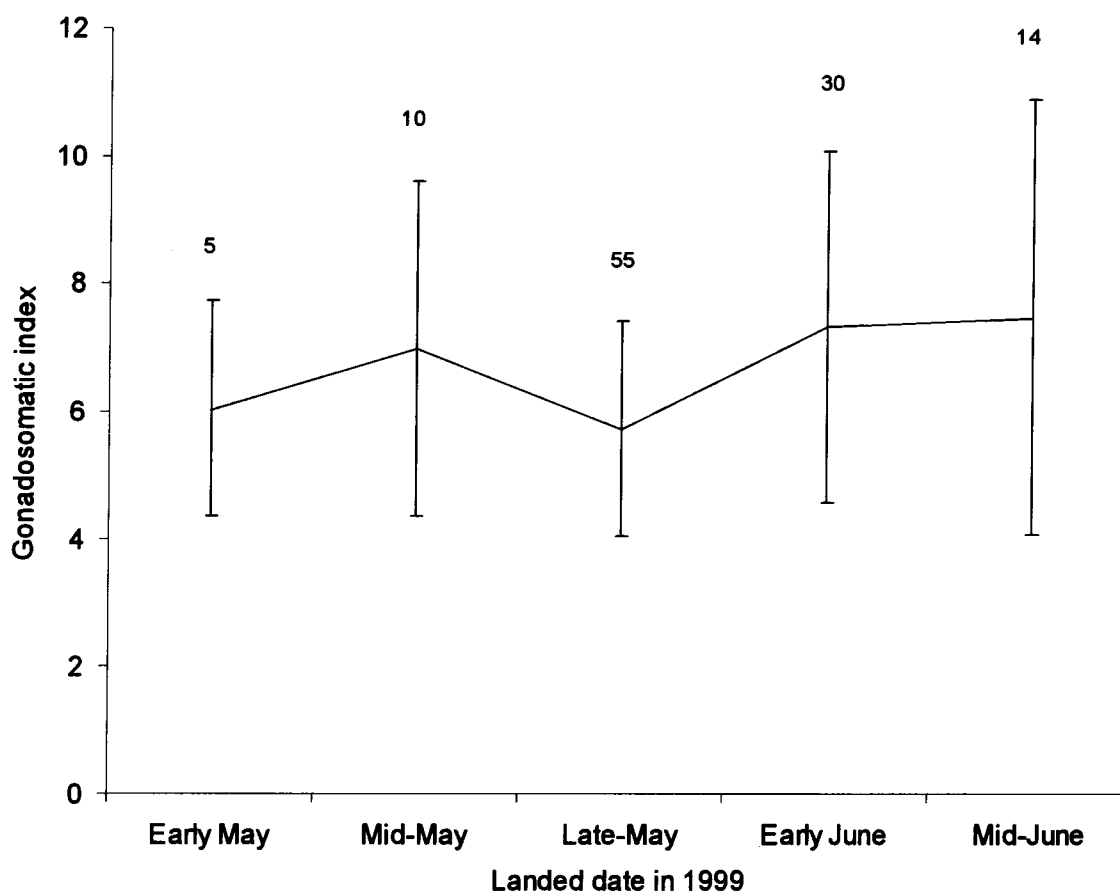


Fig. 30. Variation in mean gonadosomatic index of female bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, caught from the southeastern waters off Taiwan and northeastern waters off Luzon during early May and mid-June, 1999. Bars are two standard deviations of the mean. Numbers above bars are sample sizes.

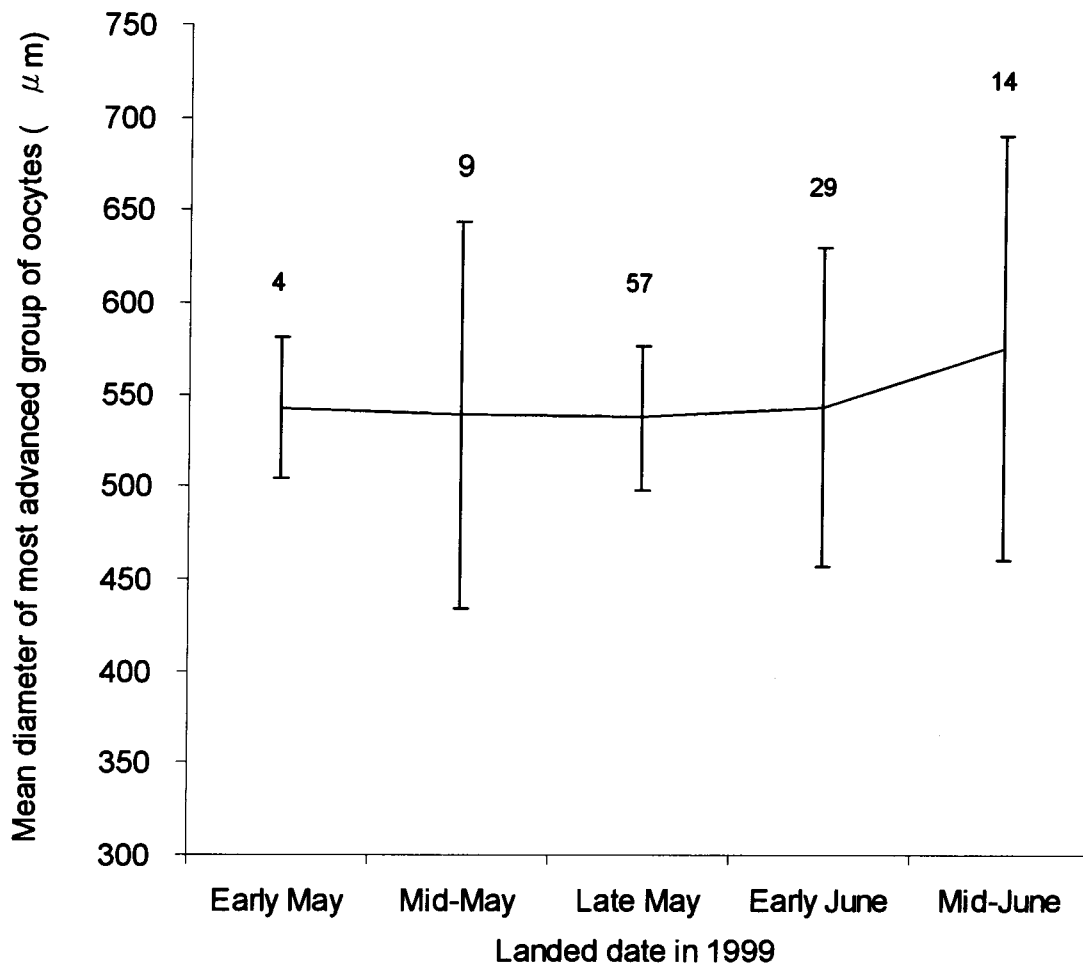


Fig. 31. Variation in mean diameter of the most advanced group of oocytes (MDMAGO) of bluefin tuna, *Thynnus thynnus*, caught from the southeastern waters off Taiwan and northeastern waters off Luzon during early May and mid-June, 1999. Bars are two standard deviations of the mean. Numbers above bars are sample sizes.

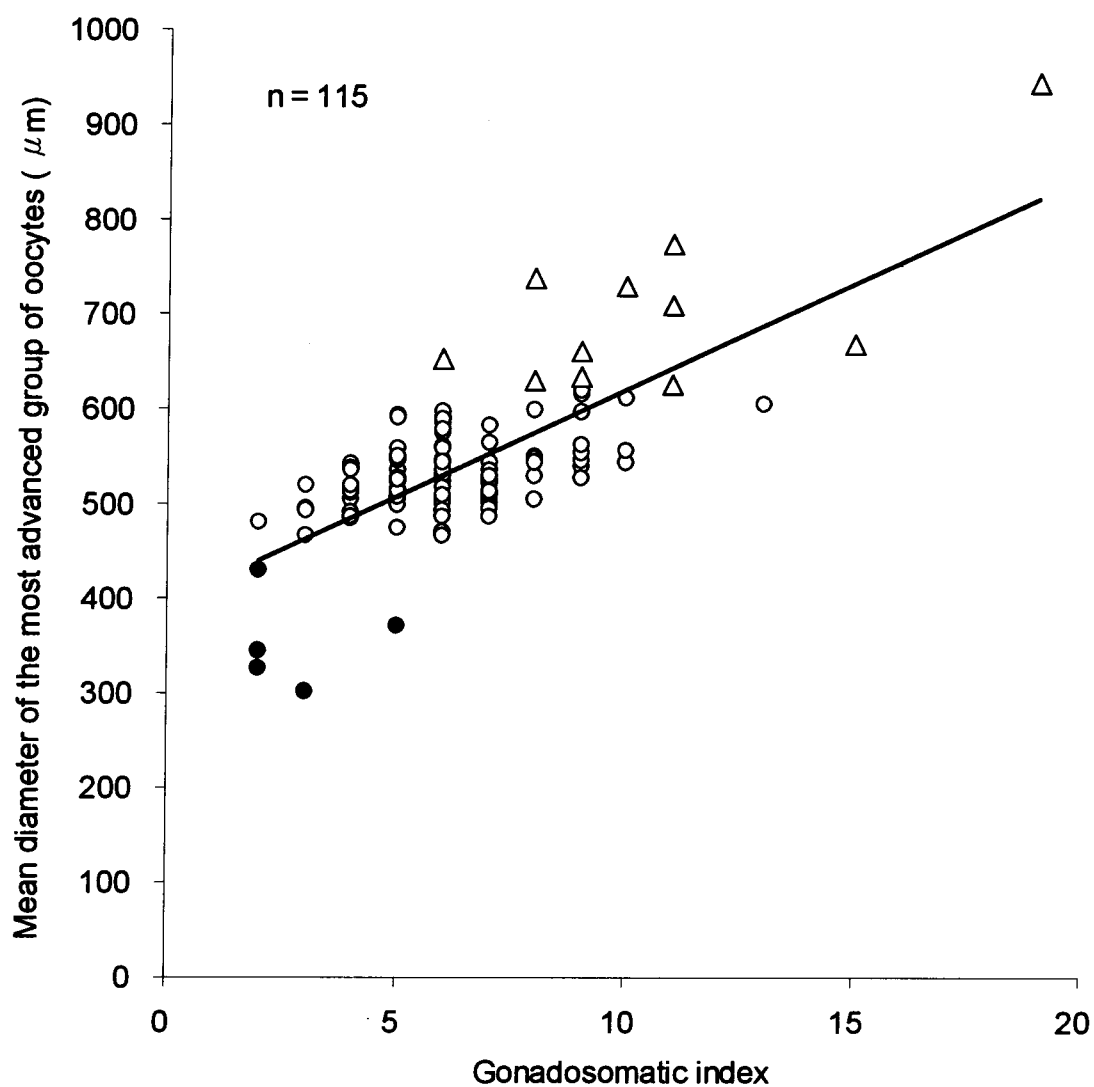


Fig. 32. Mean diameter of most advanced group of oocytes (MDMAGO) vs gonadosomatic index (GSI) for mature Pacific bluefin tuna, *Thynnus thynnus*, Hydrated and spent ovaries are shown by triangles and solid circles, respectively.

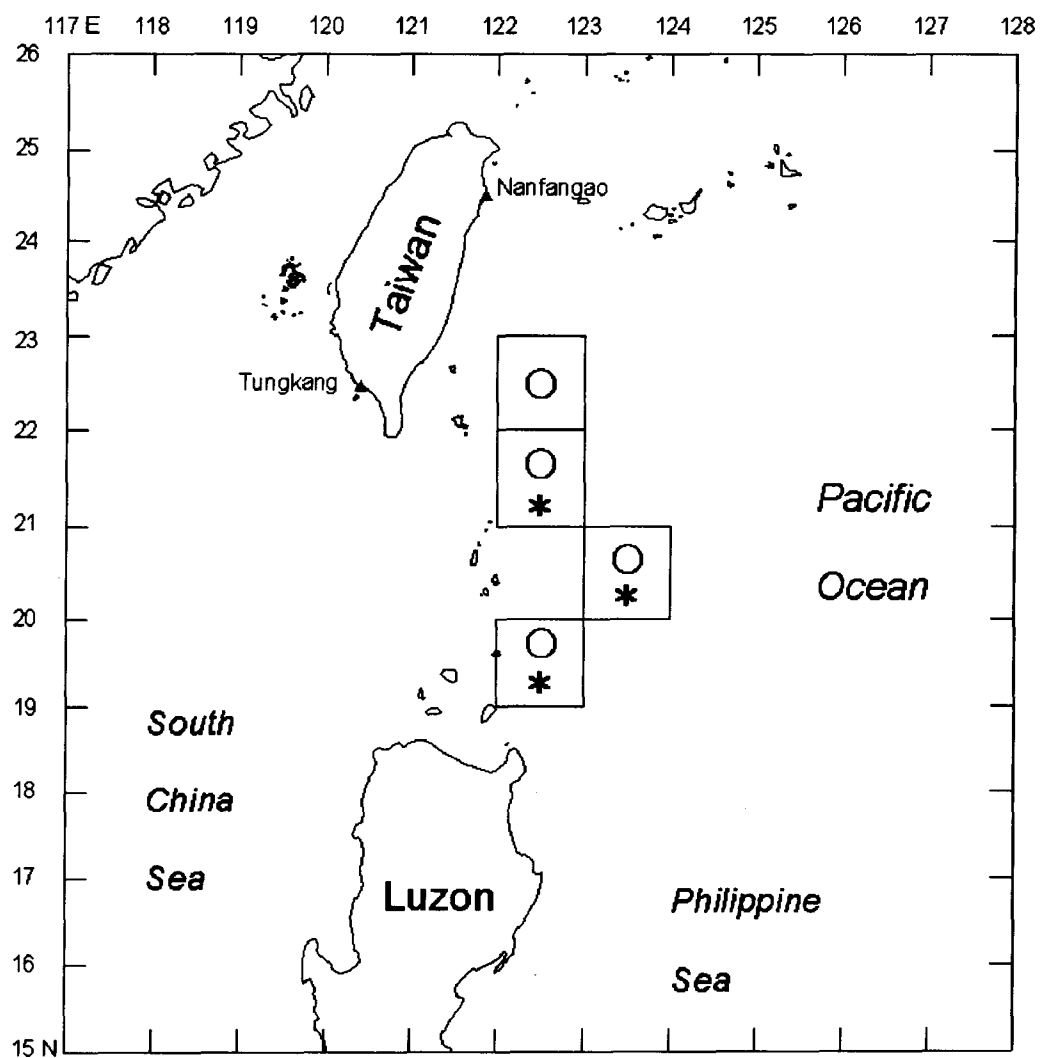


Fig. 28. Sampling localities where hydrated and spent ovaries were found. Hydrated and spent ovaries are shown by circles and stars, respectively.

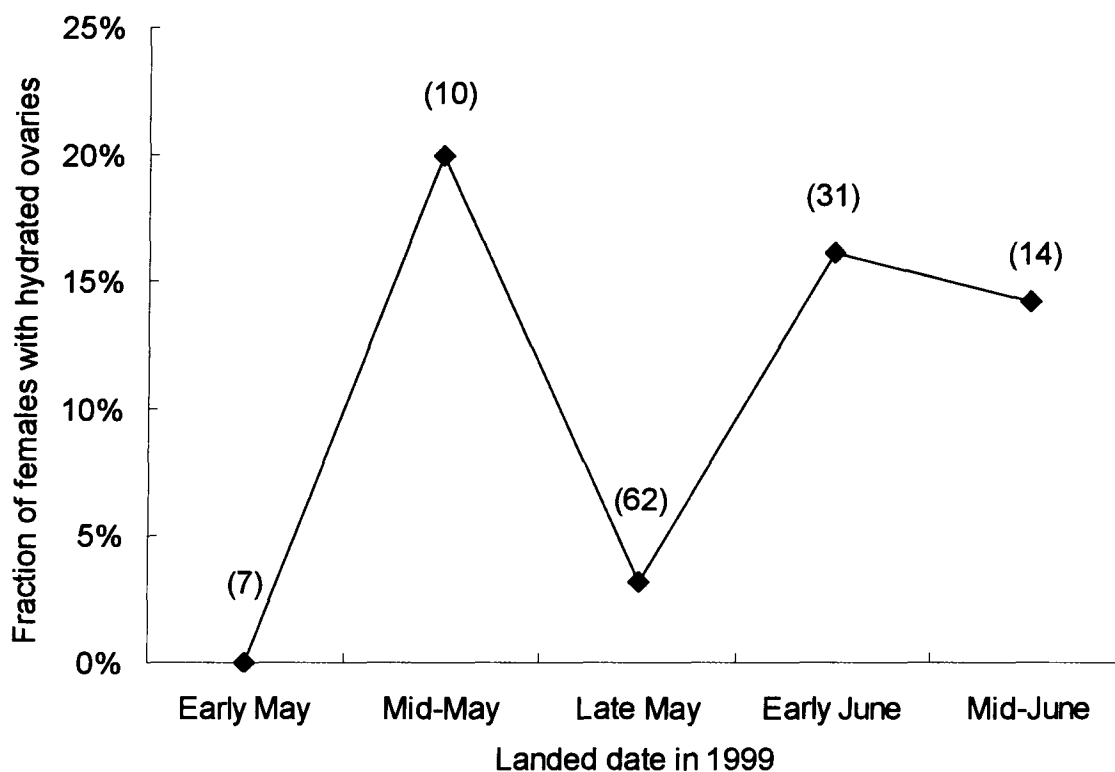


Fig. 34. Variation in fraction of females with hydrated ovaries for bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, caught from the southeastern waters off Taiwan and northeastern waters off Luzon during early May and mid-June, 1999. Numbers in parentheses are sample sizes.

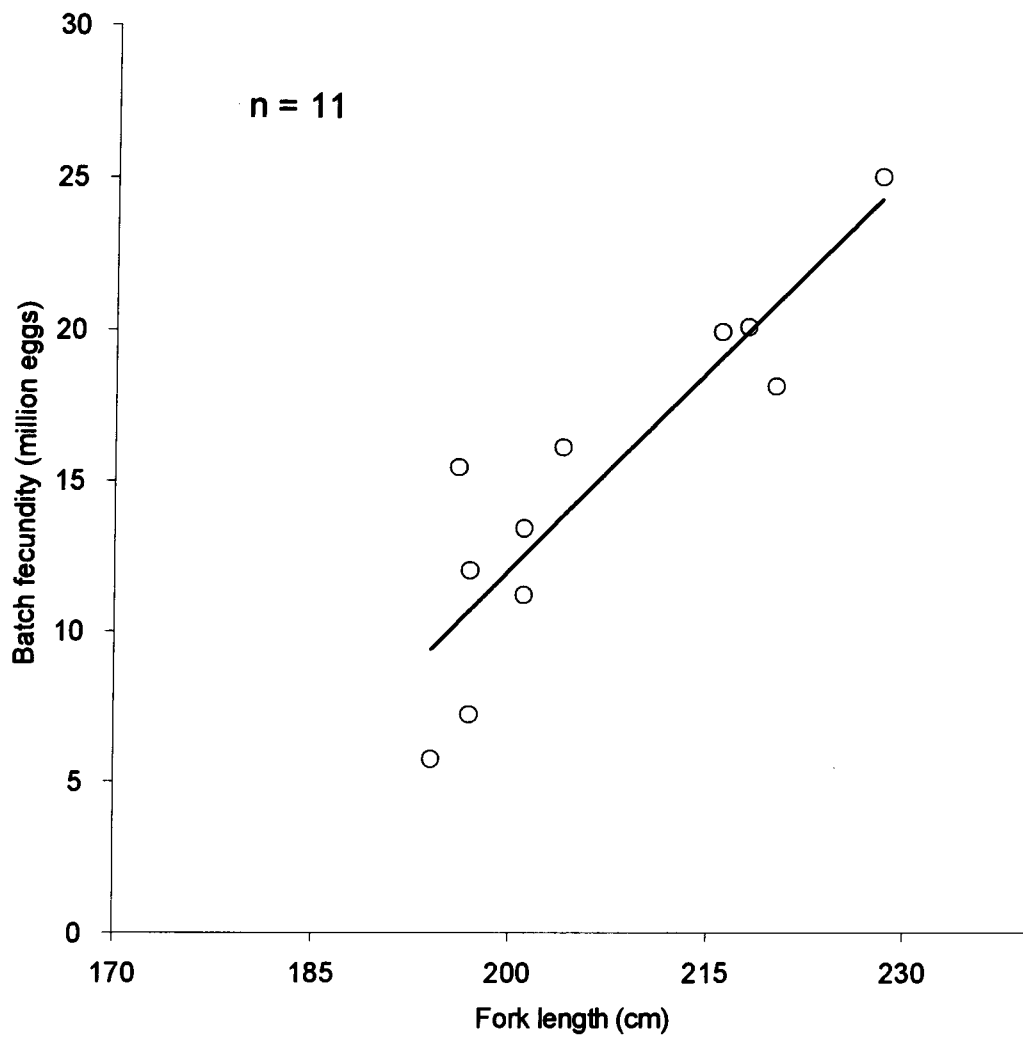
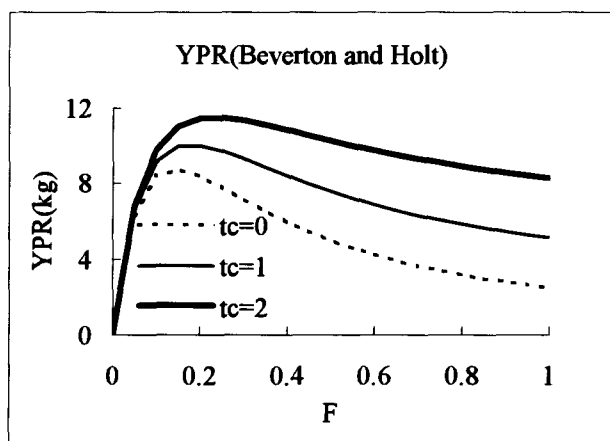
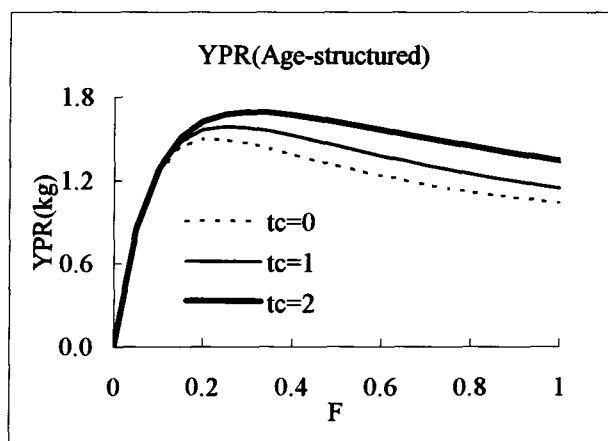


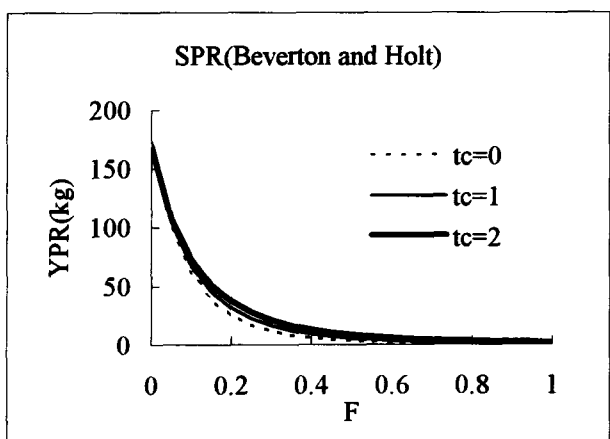
Fig. 35. Relationship between batch fecundity and fork length for Pacific bluefin tuna, *Thunnus thynnus*.



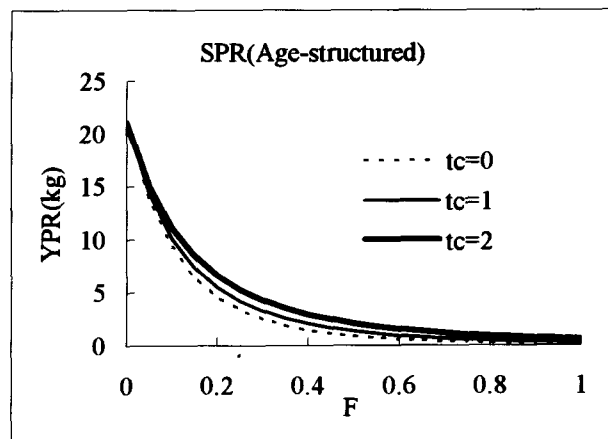
F	$t_c=0$	$t_c=1$	$t_c=2$
$F_{0.1}$	0.100	0.117	0.150
F_{max}	0.142	0.178	0.232



F	$t_c=0$	$t_c=1$	$t_c=2$
$F_{0.1}$	0.139	0.170	0.187
F_{max}	0.222	0.256	0.310



%SPR	$t_c=0$	$t_c=1$	$t_c=2$
$F_{0.1}$	35.3	34.0	30.3
F_{max}	24.0	21.3	18.2



%SPR	$t_c=0$	$t_c=1$	$t_c=2$
$F_{0.1}$	33.2	31.1	33.5
F_{max}	19.1	19.4	19.6

Fi. 37 單位加入生產量及單位加入產卵群量曲線(Taiwan)

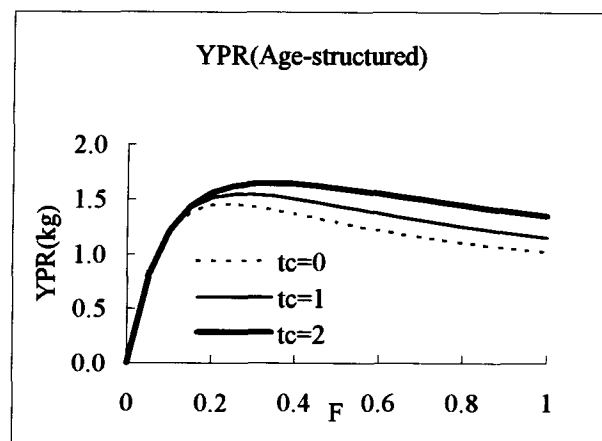
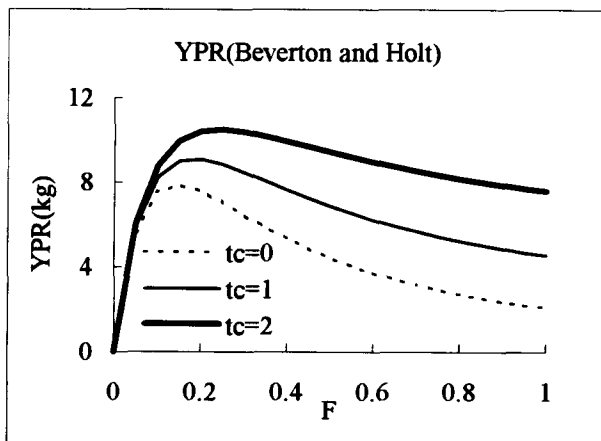
左上方為Beverton and Holt 模式之單位加入生產量,

右上方為年齡群化模式之單位加入生產量

左下方為Beverton and Holt 模式之單位加入產卵群量,

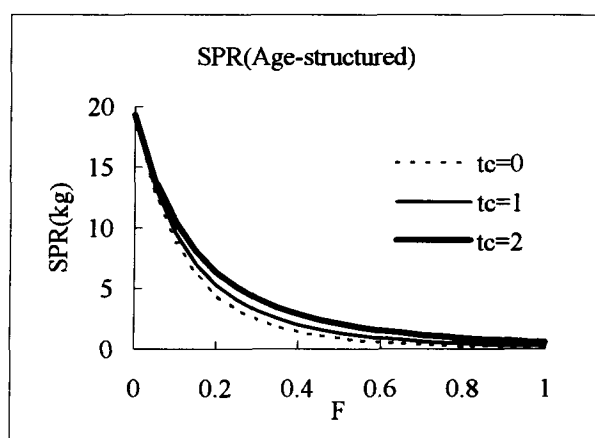
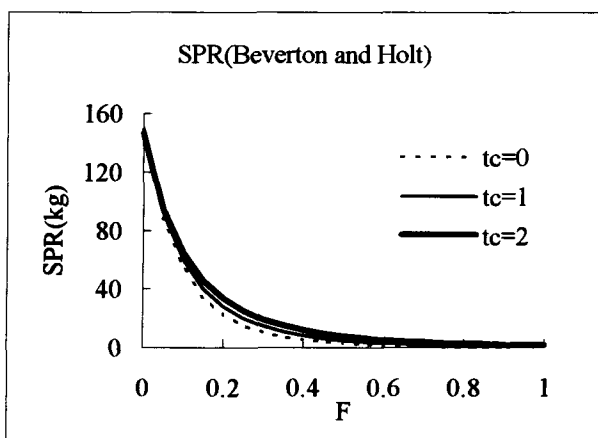
右下方為年齡群化模式之單位加入產卵群量

各圖下之列表則為依據該曲線所估計之生物參考點.



	$t_c=0$	$t_c=1$	$t_c=2$
$F_{0.1}$	0.101	0.117	0.140
F_{max}	0.144	0.182	0.214

	$t_c=0$	$t_c=1$	$t_c=2$
$F_{0.1}$	0.146	0.160	0.183
F_{max}	0.235	0.275	0.336



%SPR	$t_c=0$	$t_c=1$	$t_c=2$
$F_{0.1}$	35.7	34.9	33.4
F_{max}	26.0	21.4	21.0

	$t_c=0$	$t_c=1$	$t_c=2$
$F_{0.1}$	32.6	34.0	35.3
F_{max}	18.4	18.0	18.7

Fig. 38 單位加入生產量及單位加入產卵群量曲線(Japan)

左上方為Beverton and Holt 模式之單位加入生產量,

右上方為年齡群化模式之單位加入生產量

左下方為Beverton and Holt 模式之單位加入產卵群量,

右下方為年齡群化模式之單位加入產卵群量

各圖下之列表則為依據該曲線所估計之生物參考點.

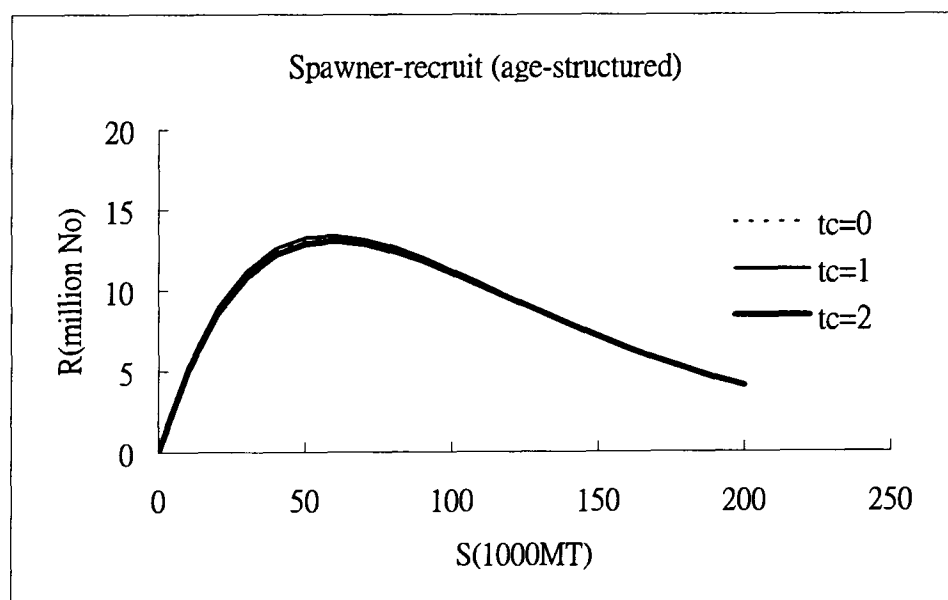
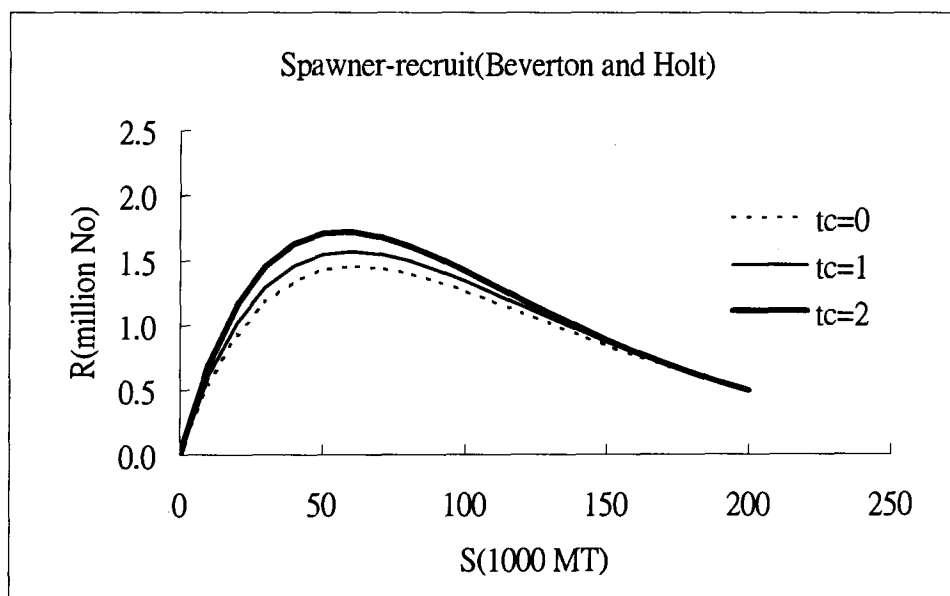


Fig. 39 Ricker 基本模式之產卵群量-加入群曲線(Taiwan)
 上為利用Beverton and Holt 單位加入生產量模式,
 下為利用年齡群化單位加入生產量模式

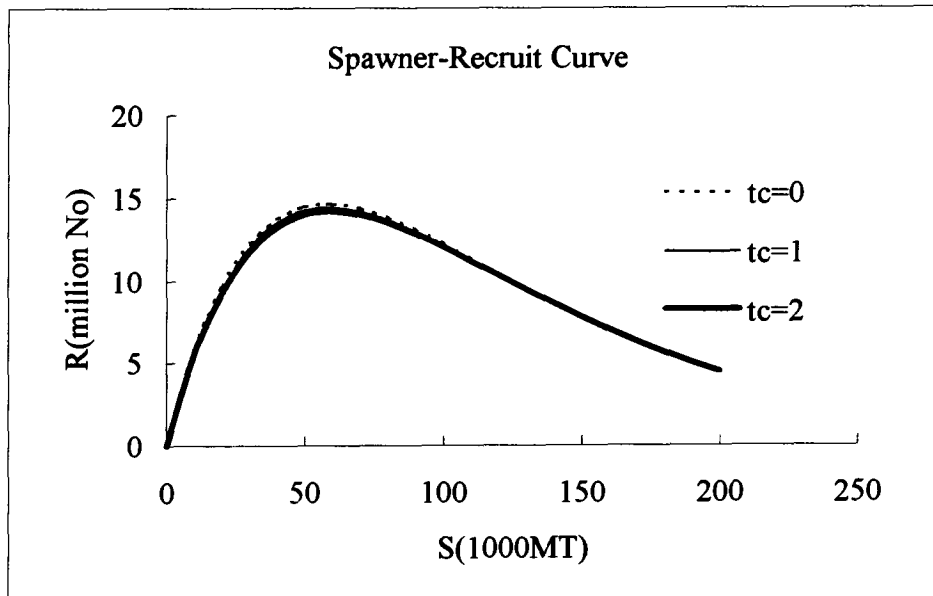
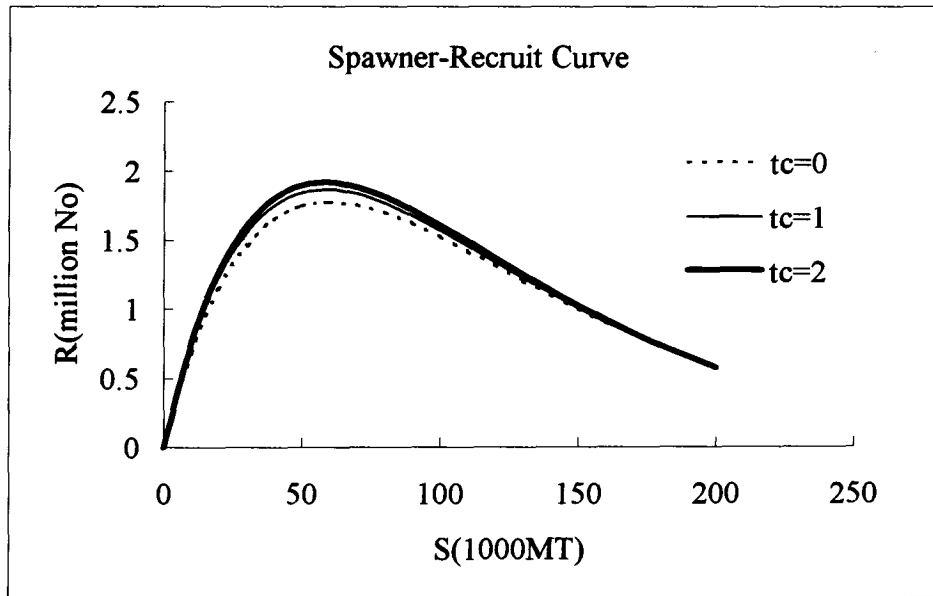


Fig. 40 Ricker 基本模式之產卵群量-加入群曲線(Japan)
 上為利用Beverton and Holt 單位加入生產量模式,
 下為利用年齡群化單位加入生產量模式

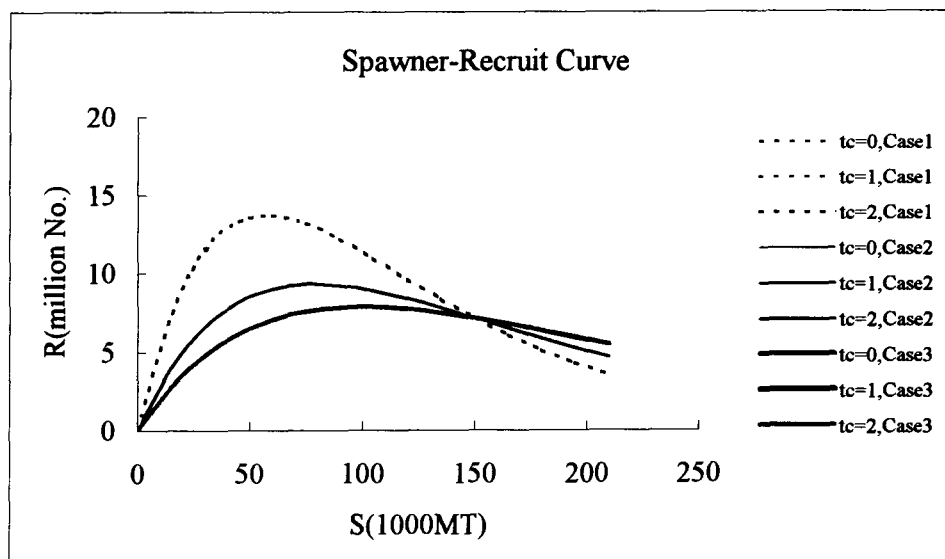
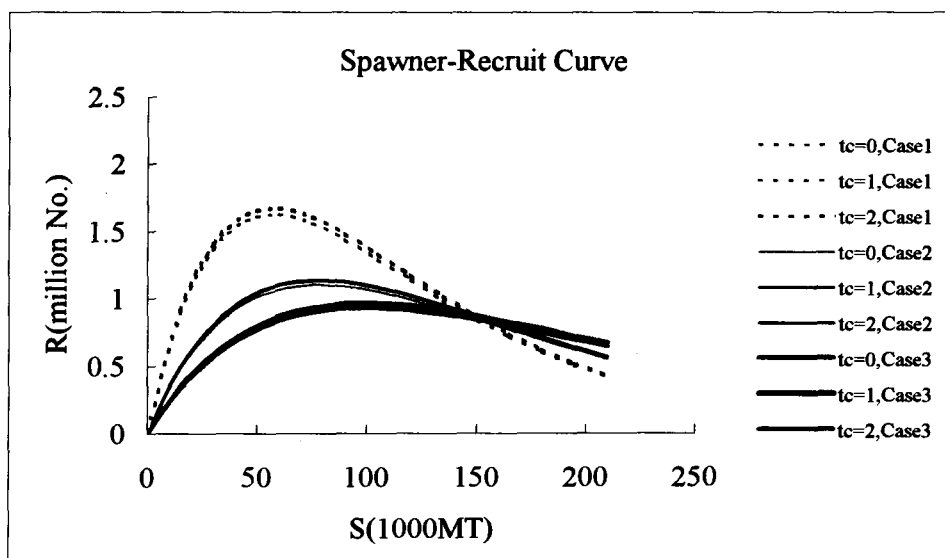


Fig. 41 Ricker 參數化模式之產卵群量-加入群曲線(Taiwan)
 上為利用Beverton and Holt 單位加入生產量模式,
 下為利用年齡群化單位加入生產量模式

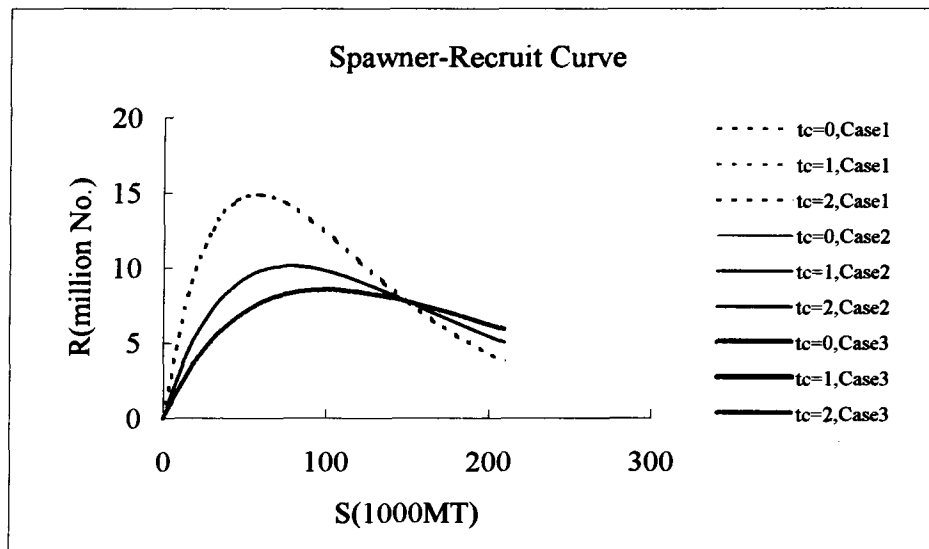
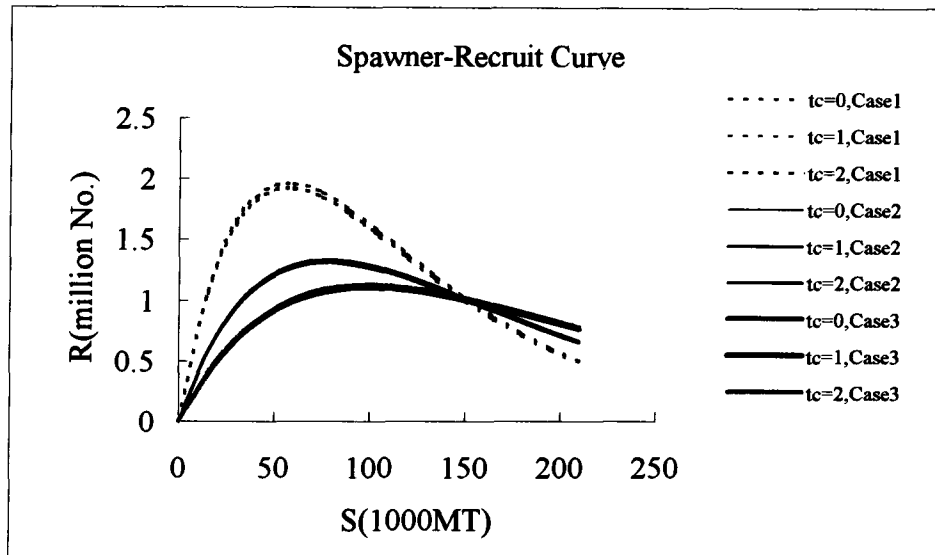


Fig. 42 Ricker 參數化模式之產卵群量-加入群曲線(Japan)
 上為利用Beverton and Holt 單位加入生產量模式,
 下為利用年齡群化單位加入生產量模式

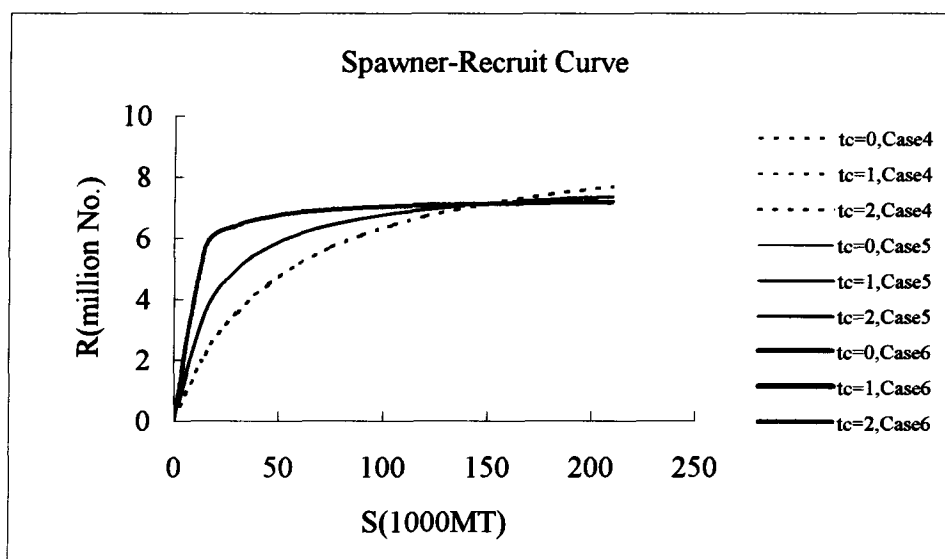
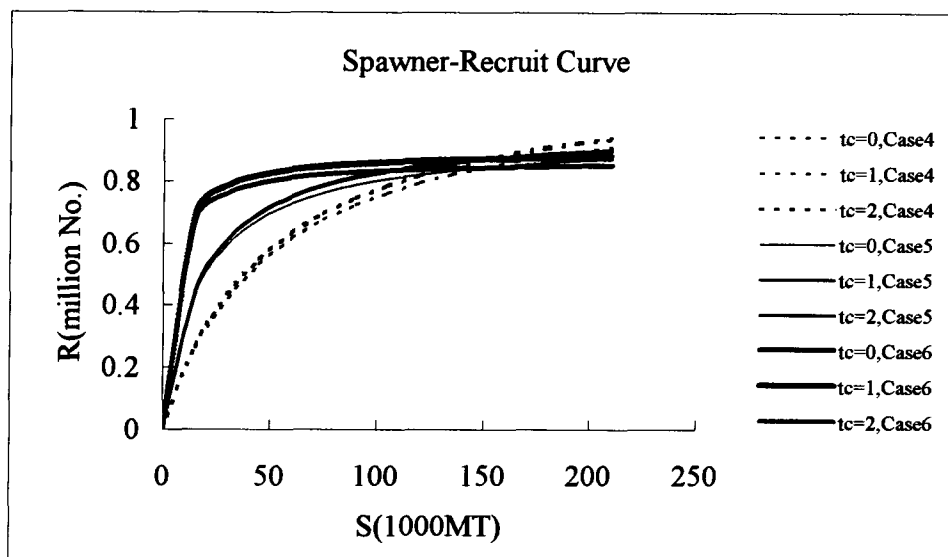


Fig. 43 Beverton and Holt 參數化模式之產卵群量-加入群曲線(Taiwan)
 上為利用Beverton and Holt 單位加入生產量模式,
 下為利用年齡群化單位加入生產量模式

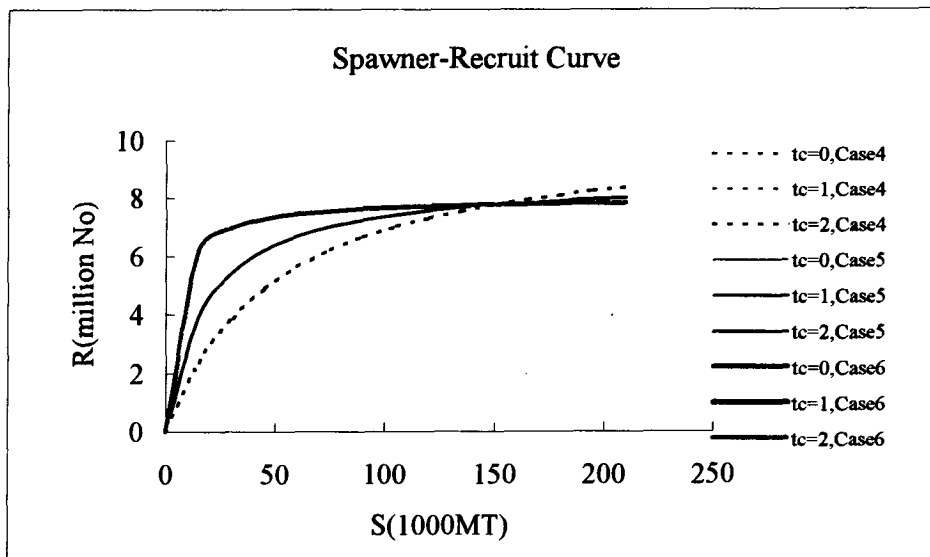
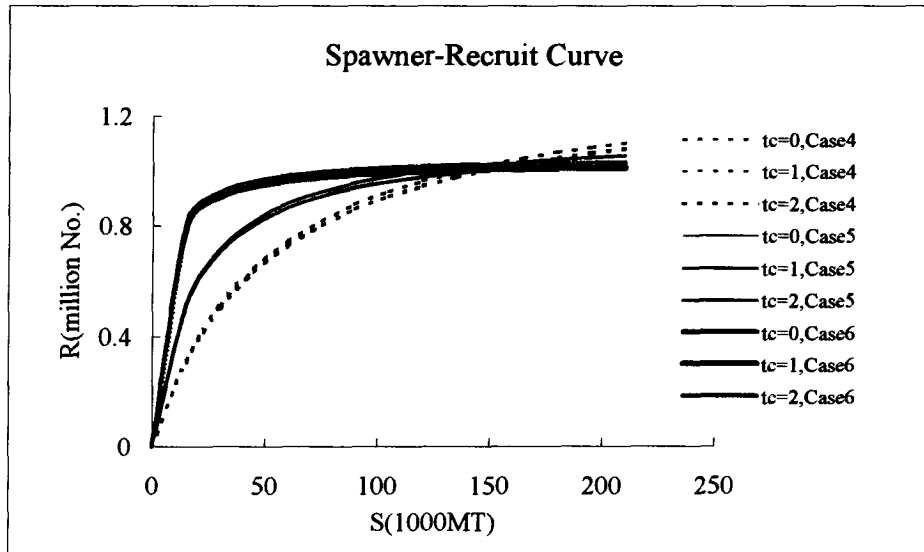


Fig. 44 Beverton and Holt 參數化模式之產卵群量-加入群曲線(Japan)
 上為利用Beverton and Holt 單位加入生產量模式,
 下為利用年齡群化單位加入生產量模式

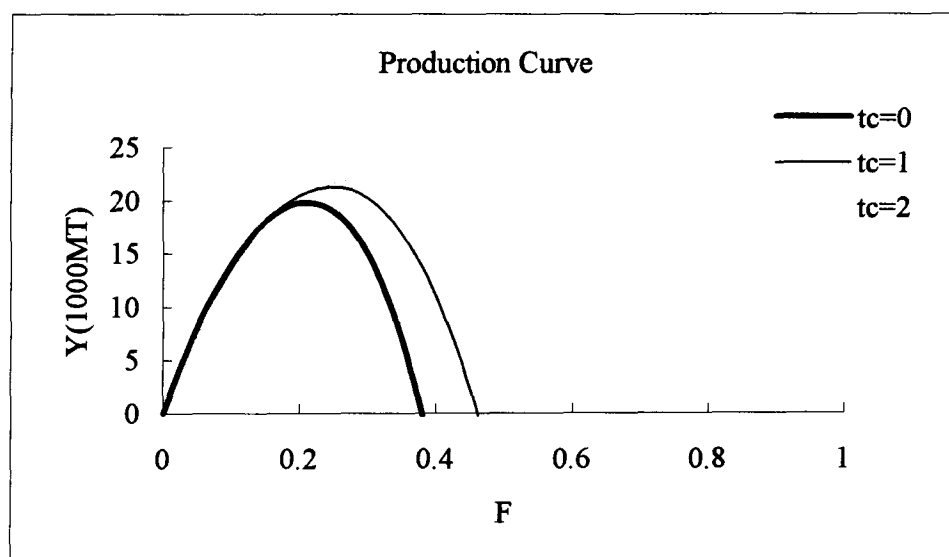
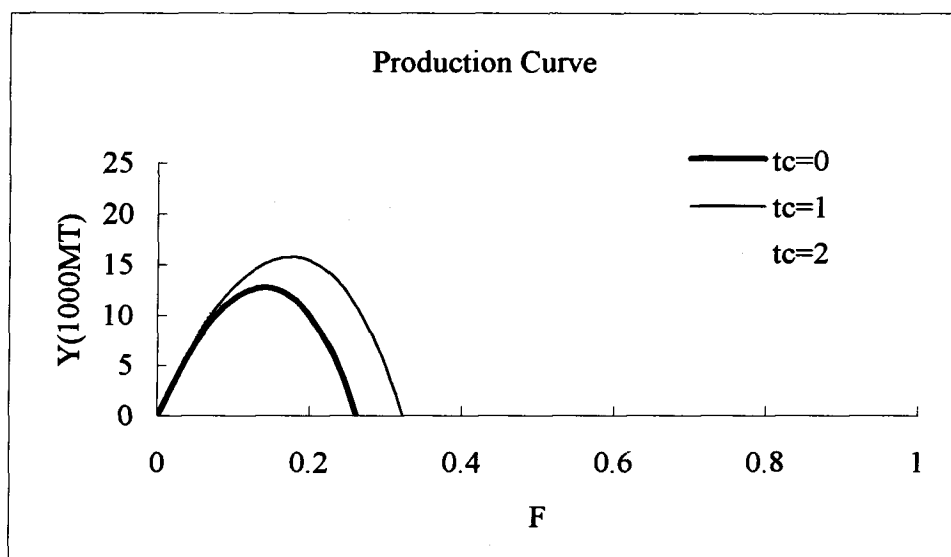


Fig. 45 利用Ricker 基本模式估得之生產量曲線(Taiwan)
 上為利用Beverton and Holt 單位加入生產量模式,
 下為利用年齡群化單位加入生產量模式
 估計之MSY居於12,734-22,058公噸之間. F_{MSY} 居於0.140-0.291之間.

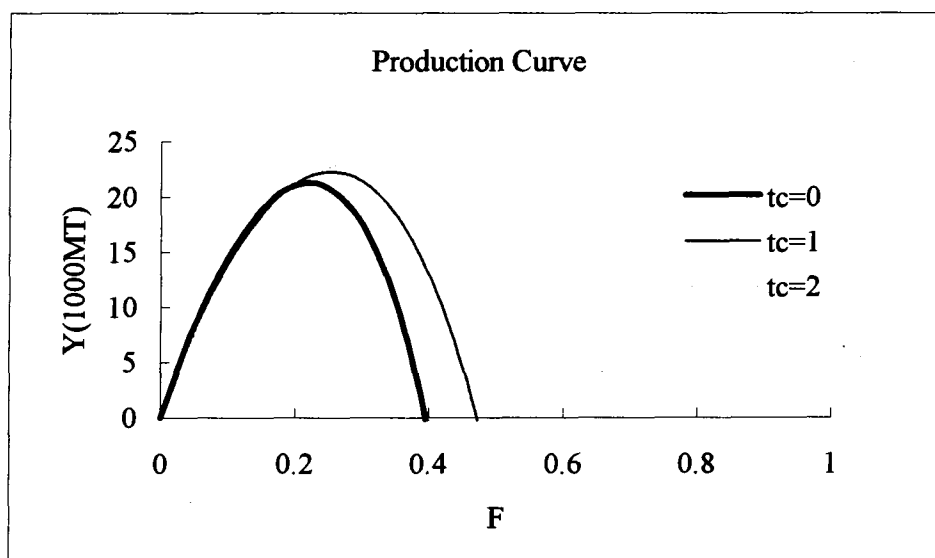
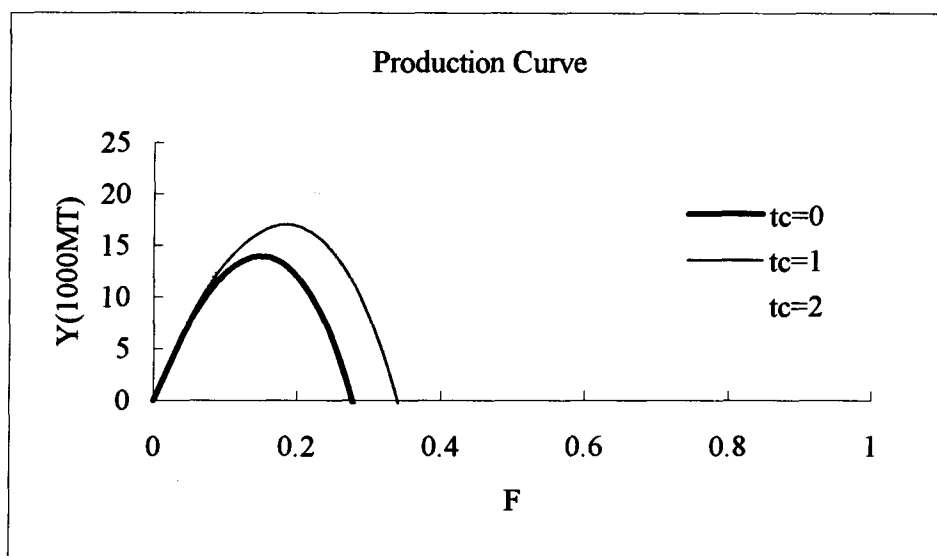


Fig. 46 利用Ricker 基本模式估得之生產量曲線(Japan)
 上為利用Beverton and Holt 單位加入生產量模式,
 下為利用年齡群化單位加入生產量模式
 估計之MSY居於13,947-23,397公噸之間. F_{MSY} 居於0.150-0.306之間.

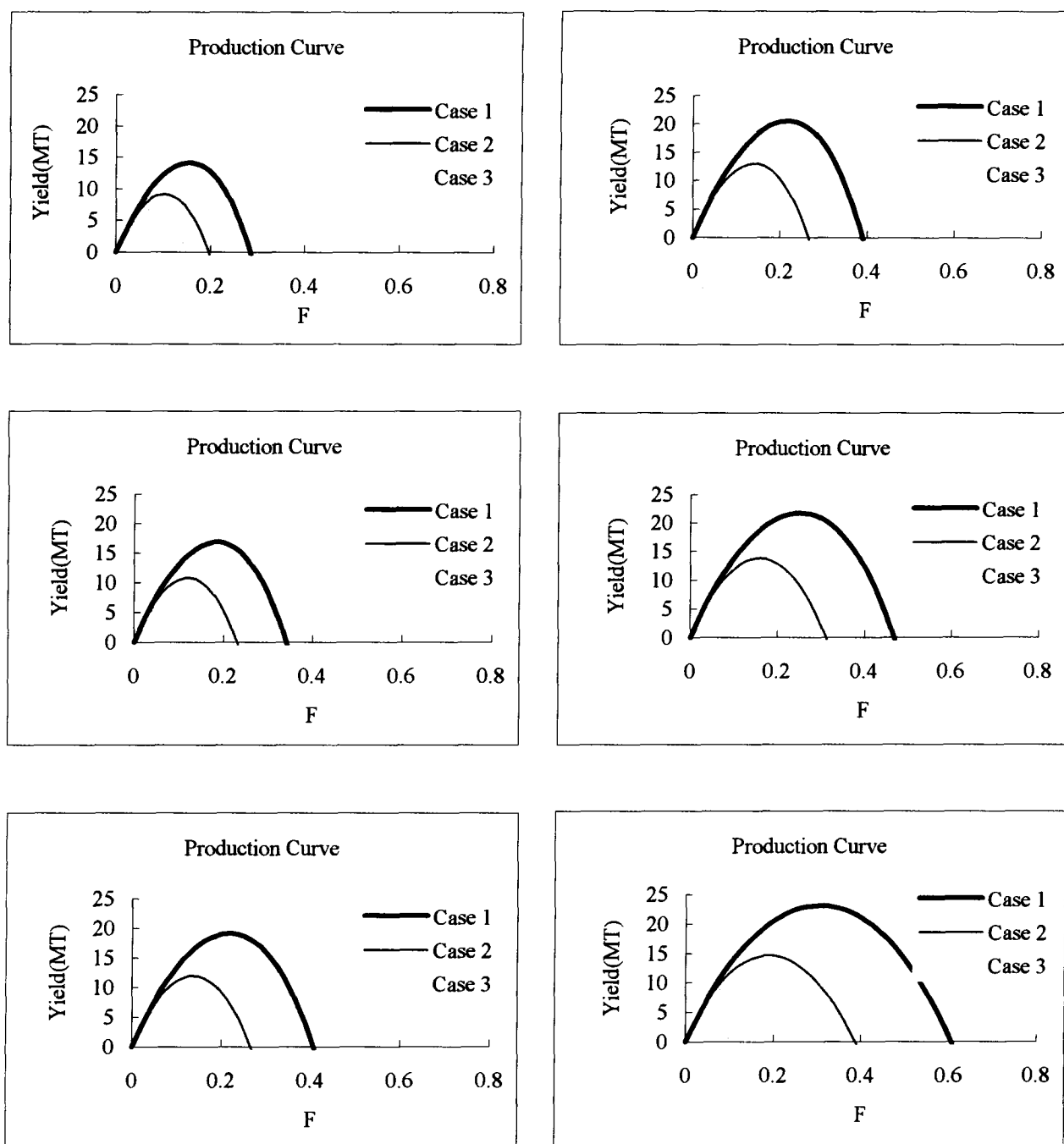


Fig. 47 利用Ricker 參數化模式估得之生產量曲線(Taiwan)

左為利用Beverton and Holt 單位加入生產量模式

右為利用年齡群化單位加入生產量模式

由上而下分別為 $t_c=0,1,2$

估計之MSY居於6,748-23,125公噸間。 F_{MSY} 居於0.076-0.310間。

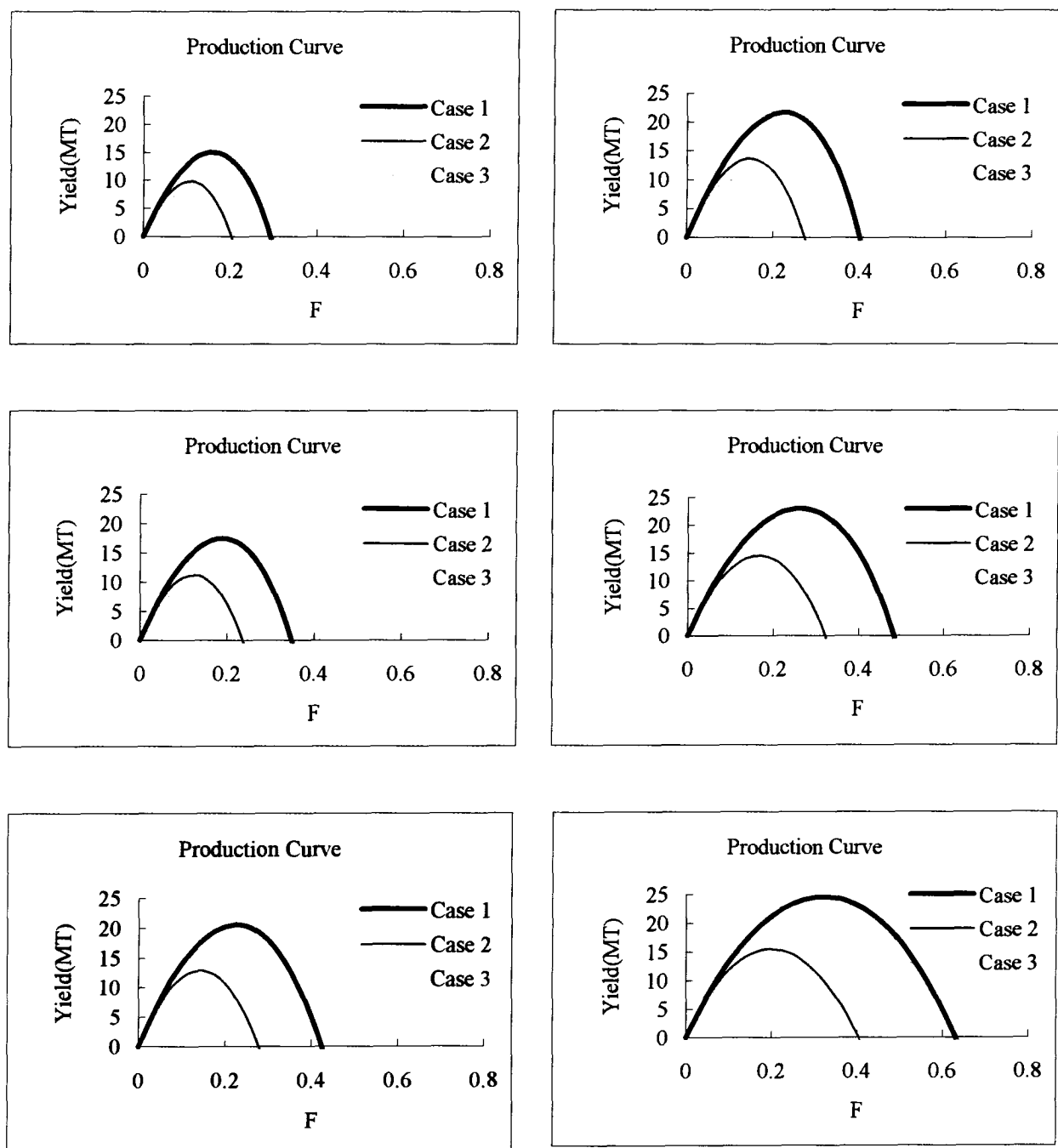


Fig. 48 利用Ricker參數化模式估得之生產量曲線(Japan)
 左為利用Beverton and Holt 單位加入生產量模式,
 右為利用年齡群化單位加入生產量模式
 由上而下分別為 $t_c=0,1,2$
 估計之MSY居於7,282-24,563公噸間, F_{MSY} 居於0.080-0.322間

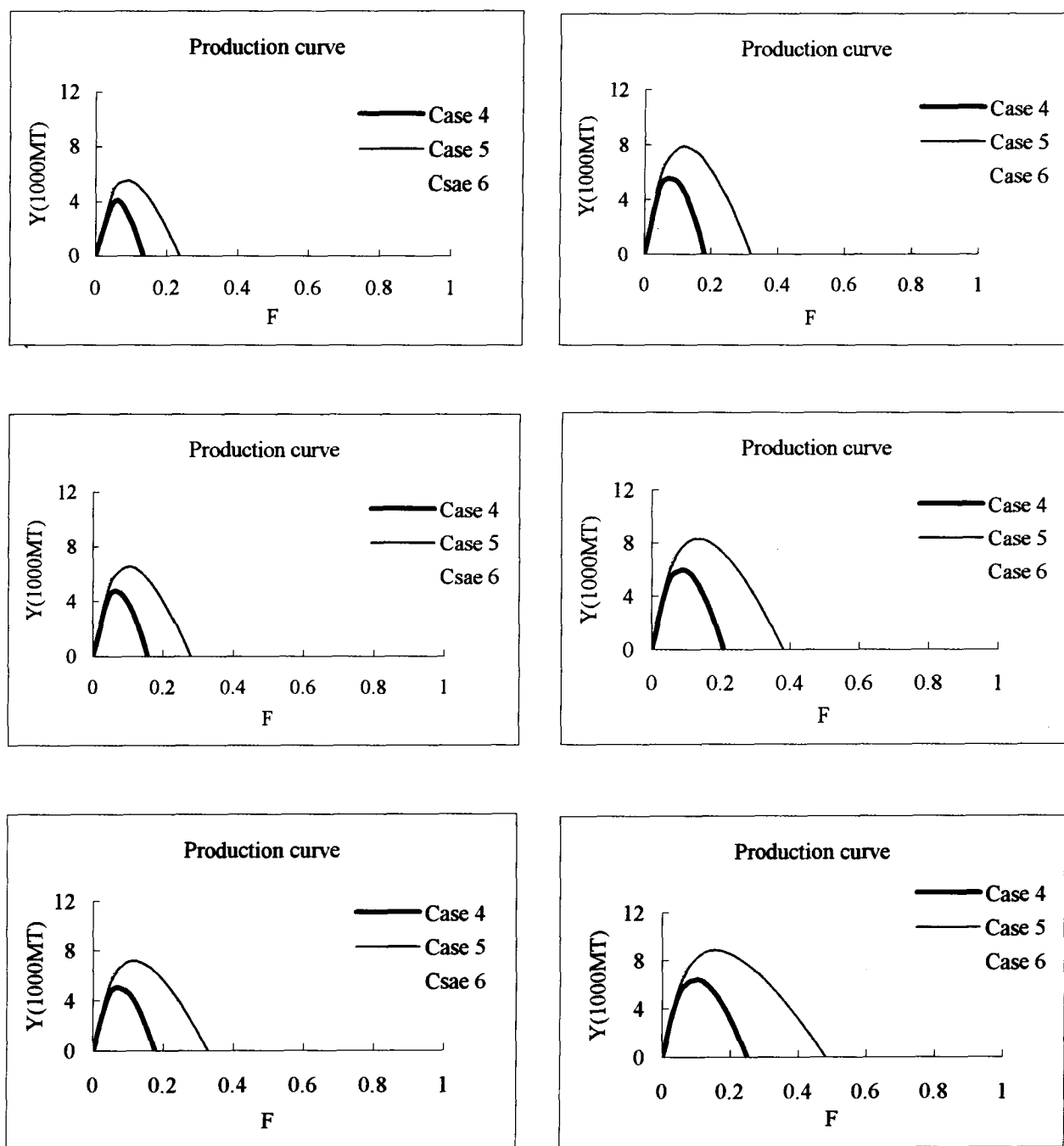


Fig. 49 利用Beverton and Holt 參數化模式估得之生產量曲線(Taiwan)

左為利用Beverton and Holt 單位加入生產量模式

右為利用年齡群化單位加入生產量模式

由上而下分別為 $t_c=0,1,2$

估計之MSY居於4,027-10,955公噸間。 F_{MSY} 居於0.056-0.233間

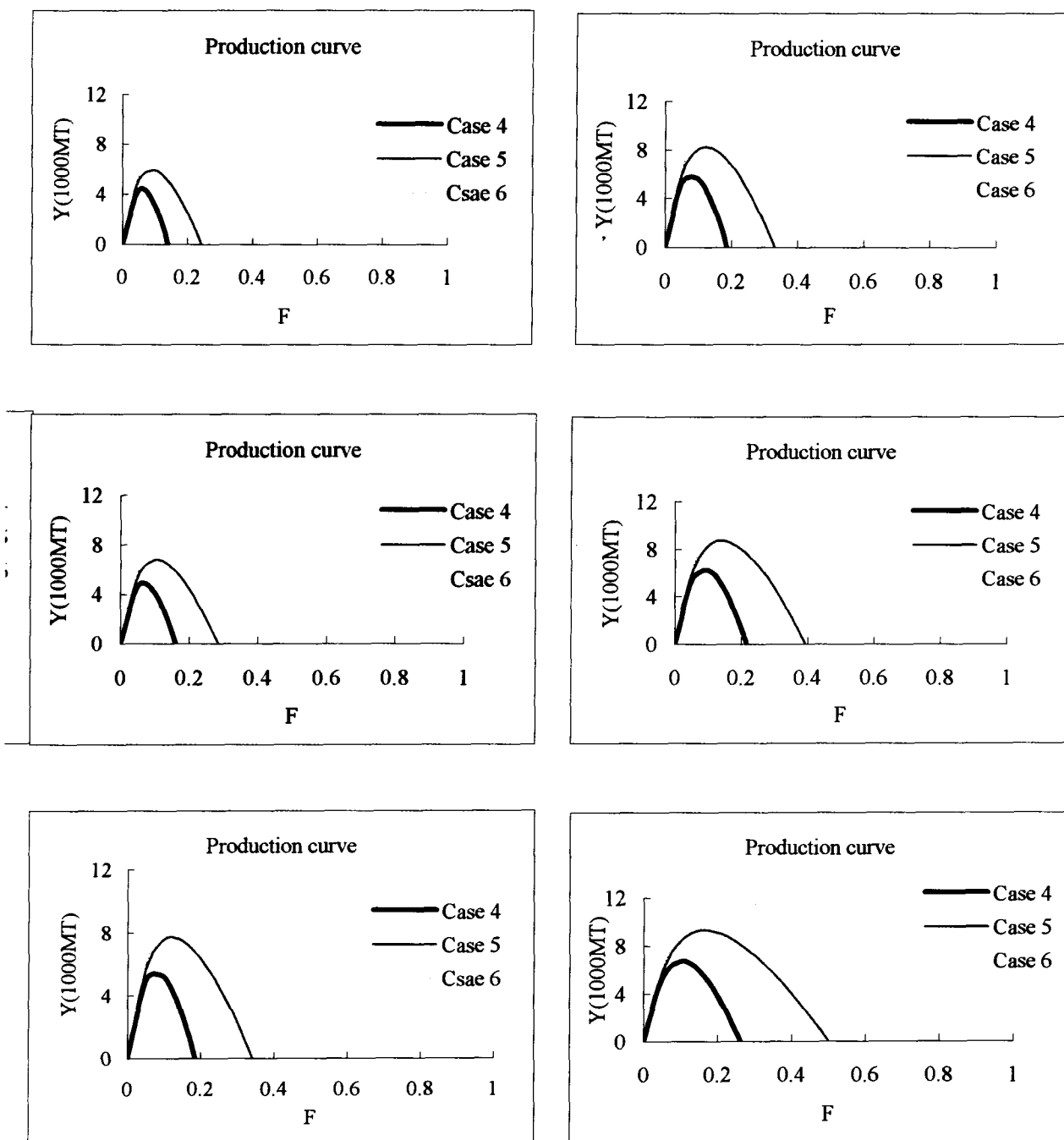


Fig. 50 利用Beverton and Holt 參數化模式估得之生產量曲線(Japan)

左為利用Beverton and Holt 單位加入生產量模式

右為利用年齡群化單位加入生產量模式

由上而下分別為 $t_c=0,1,2$

估計之MSY居於4,395-11,589公噸間。 F_{MSY} 居於0.058-0.249間

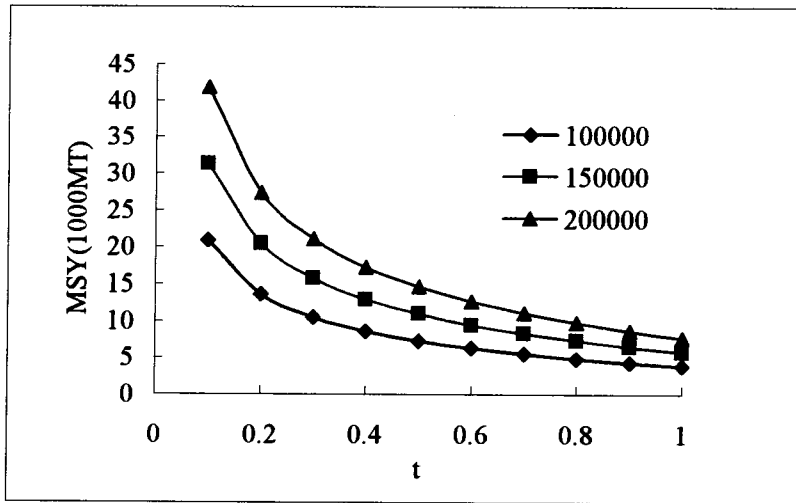


Fig. 51 變化 t 及 S_0 之 MSY 趨勢

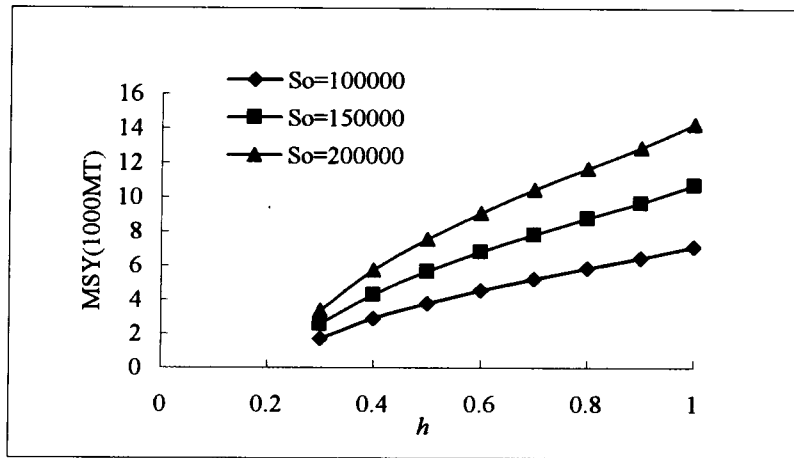


Fig. 52 變化 h 及 S_0 之 MSY 趨勢

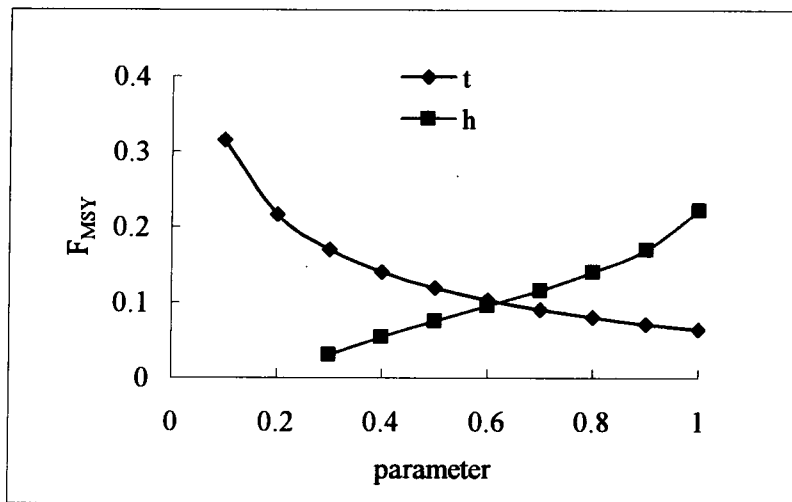


Fig. 53 變化 t, h 得到的 F_{MSY} 趨勢

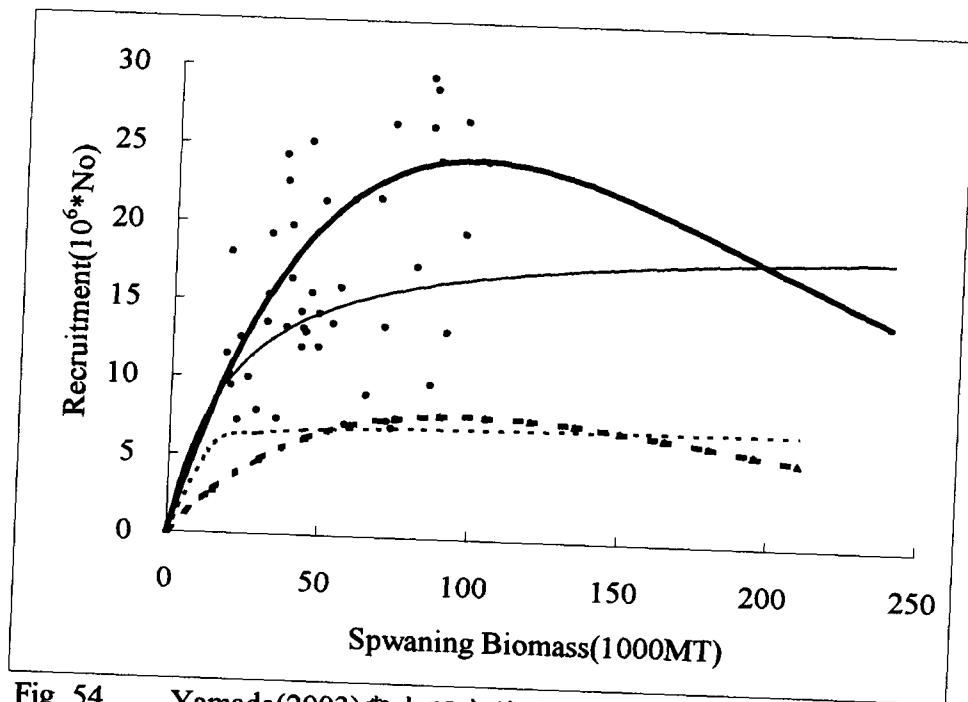


Fig. 54

Yamada(2003)與本研究結果之比較.

1. 方點則為Yamada(2003)估計產卵群-加入群資料
2. 粗實線及細實線為依據Yamada(2003)資料所估計之Ricker 及Beverton and Holt 產卵群-加入群曲線
3. 粗虛線及細虛線為年齡群化單位加入生產量模式所得到的Ricker 以及Beverton and Holt單位加入生產量曲線

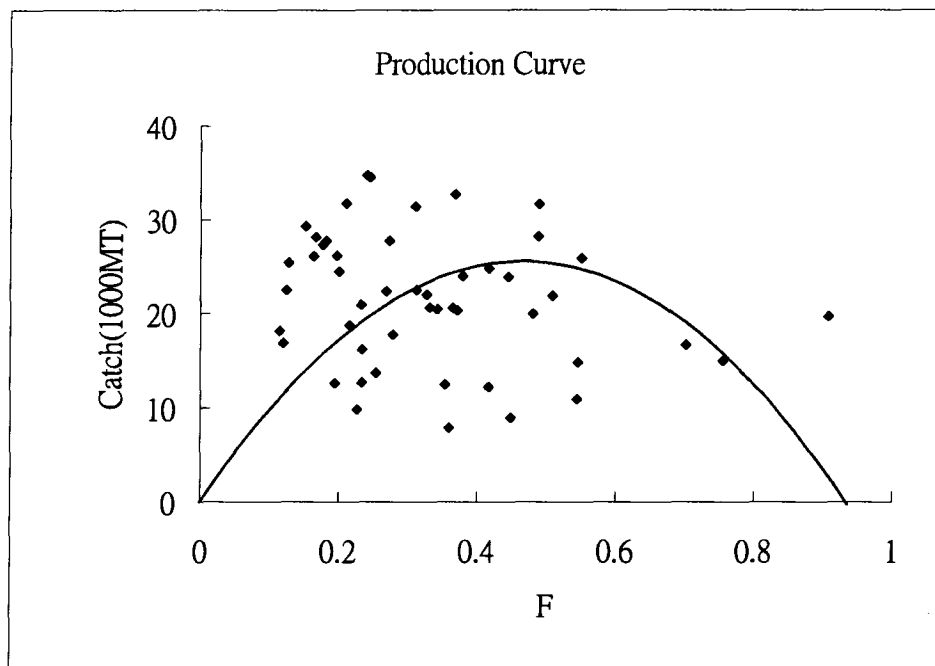


Fig. 55 利用Yamada (2003)及相關資料估計之生產量曲線
 --漁獲死亡率係利用Yamada(2003)估計之產卵群量回推
 全族群量以及當年之漁獲量所計算MSY約為25500公噸

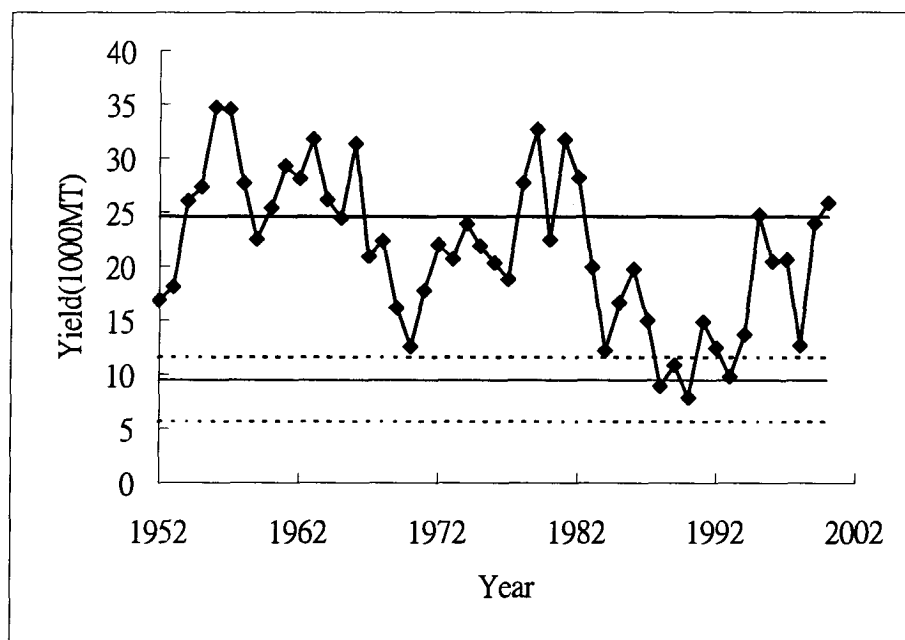


圖 56 北太平洋黑鮭歷年生產量趨勢與本研究估算MSY區間之比較
實線及虛線分別為Ricker 模式以及Beverton and Holt 模式所估得之MSY區間

Table 1 Monthly catch information of North Pacific bluefin tuna by fishing nations and by fishing areas.

漁區	國家	漁獲比例	漁具	標的年齡	1月	2月	3月	4月	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月	12月
西太平洋	日本	51.49%	圍網	0-9												
		4.19%	延繩釣	4+												
		11.99%	曳繩釣	0-2												
		3.66%	竿釣	0-1												
		7.48%	定置網	0-2												
		2.82%	流刺網													
		0.16%	其他													
		1.36%	圍網	0-1												
東太平洋	韓國	4.19%	延繩釣	4+												
		0.77%	圍網													
	美國	7.98%	圍網	4-8												
		0.74%	其他	4-8												
	墨西哥	2.73%	圍網	4-8												

1. 資料來源: 參考 Anon. 2002 等相關資料整理

2. 漁獲比例係以 1952 至 1999 年之平均值計算

Table 2 Homogeneity test for mean diameter of most advanced group of oocytes in different locations within a ripe ovary of Pacific bluefin tuna, *Thunnus thynnus*.

Nested design					
Source of variation	df	SS	MS	F	P
Lobe	1	3.56	3.56	0.11	0.7367 n.s.
Position (lobe)	4	439.56	109.89	3.53	0.0125 *
Layer (Lobe*Position)	12	848.00	70.67	2.27	0.0205 *
Error	54	1681.50	31.14		
Total	71	2972.61			

Lobe (right and left); position (anterior, middle and posterior); layer (outer, mid-layer and center).

n.s.: not significant ($\alpha = 0.05$)

* : significant ($\alpha = 0.05$)

Table 3. Homogeneity test for number of most advanced group of oocytes in different locations within a ripe ovary of Pacific bluefin tuna, *Thunnus thynnus*.

Nested design					
Source of variation	df	SS	MS	F	P
Lobe	1	1.39	1.39	0.05	0.8198 n. s.
Position (lobe)	4	229.89	57.47	2.17	0.0848 n. s.
Layer (Lobe*Position)	12	432.83	36.07	1.36	0.2134 n. s.
Error	54	1431.00	26.50		
Total	71	2095.11			

Lobe (right and left); position (anterior, middle and posterior); layer (outer, mid-layer and center).

n.s.: not significant ($\alpha = 0.05$)

* : significant ($\alpha = 0.05$)

Table 4 North Pacific bluefin tuna biological parameters used in the present analysis.

Parameters	Unit	Symbol	Value (Taiwan)	Value (Japan)
Length-weight relationship ^a		a	0.000023058	0.00004073
Length-weight relationship ^a		b	2.9342	2.8344
Asymptotic length ^b	cm	L_{∞}	366.81	320.5
Asymptotic weight ^b	kg	W_{∞}	771.62	515.74
Growth constant ^b	year ⁻¹	K	0.086	0.104
Age at curve origin ^b	year	t_0	-0.926	-0.703
Natural mortality rate	year ⁻¹	M		0.25
Mean age at first catch ^c	year	t_c		0~2
Mean age at first recruitment ^c	year	t_r		1
Time of spawning ^c	year	T_s		0.25
Age at 50% Selectivity ^c		$a_{50\%}$		1~3
Shape-selectivity parameter ^c		δ		1
Virgin spawning stock biomass(MT)	MT	S_0		150,000
Factor for the Ricker S_R model		τ		Refer to Table 7
Steepness for the Beverton and Holt S-R model		h		Refer to Table 7

a. $weight=a(length)^b$ from Hsu *et al.* (2000) and Yukinawa and Yabuta(1967)

b. von Bertalanffy parameters obtained from Wu and Hsu(2002) and Ishizuka (1989)

c. t_r , T_s 係參考現有概況進行之假設

Tabl 5 Length, weight, natural mortality, maturity and selectivity at age of North Pacific bluefin tuna

年(歲)	體長(cm) (Taiwan)	體重(kg) (Taiwan)	體長(cm) (Japan)	體重(kg) (Japan)	成熟率 (maturity)	自然死亡率 M
0	28.08	0.41	22.50	0.28	0	1.6
1	55.99	3.11	51.80	2.94	0	0.8
2	81.61	9.38	78.22	9.47	0	0.4
3	105.11	19.71	102.04	20.12	0	0.25
4	126.67	34.08	123.52	34.57	0.2	0.25
5	146.46	52.18	142.89	52.25	1	0.25
6	164.62	73.52	160.35	72.44	1	0.25
7	181.28	97.56	176.10	94.47	1	0.25
8	196.57	123.73	190.30	117.69	1	0.25
9	210.60	151.46	203.10	141.54	1	0.25
10	223.47	180.26	214.64	165.55	1	0.25
11	235.28	209.67	225.05	189.33	1	0.25
12	246.12	239.30	234.44	212.57	1	0.25
13	256.07	268.79	242.90	235.05	1	0.25
14	265.19	297.88	250.53	256.59	1	0.25
15	273.57	326.33	257.41	277.07	1	0.25
16	281.25	353.96	263.61	296.41	1	0.25
17	288.30	380.63	269.21	314.59	1	0.25
18	294.77	406.24	274.25	331.58	1	0.25
19	300.71	430.72	278.80	347.40	1	0.25
20	306.15	454.01	282.90	362.08	1	0.25

- a. 體長、體重、漁具選擇率依據表 3-1 各項參數計算所得
b. 自然死亡率參考 Yamada(2003)
c. 成熟率參考 Bayliff(1994), Yorita(1981) 及 Ishihara(1994)

Table 6 Transformation of fishing mortality into μ , the fishing proportion of a stock for North Pacific bluefin tuna

F	Taiwan	Japan
0	0.862	0.851
0.05	0.817	0.805
0.1	0.767	0.755
0.15	0.714	0.702
0.2	0.660	0.650
0.25	0.607	0.597
0.3	0.555	0.547
0.35	0.506	0.499
0.4	0.459	0.453
0.45	0.416	0.411
0.5	0.375	0.372
0.55	0.338	0.335
0.6	0.304	0.302
0.65	0.272	0.271
0.7	0.244	0.244
0.75	0.218	0.219
0.8	0.195	0.196
0.85	0.174	0.175
0.9	0.156	0.157
0.95	0.139	0.140
1	0.124	0.125

說明: μ 值係利用台灣及日本兩組成長參數估計不同漁獲死亡率
下產卵群量與全族群量之比例

Table 7 Scenarios used in the present study for North Pacific bluefin tuna stock

Case	Parameter(τ or h)	產卵群量-加入群模式
Base Case	None	Ricker-基本模式
Case 1	0.2	Ricker 參數化模式 (τ)
Case 2	0.4	
Case 3	0.6	
Case 4	0.5	Beverton and Holt 參數化模式(h)
Case 5	0.7	
Case 6	0.9	

Table 8. Homogeneity test for sex ratio of sampled Pacific bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, from the waters off southeastern Taiwan and northeastern Luzon, 1999.

Samples	Sampling date	Female (no.)	Male (no.)	Total (no.)	Proportion of females	Expectation number of female	Expectation number of male	χ^2_F	χ^2_m	Total χ^2
1	5/9	7	1	8	0.875	4.083	3.917	2.084	2.172	
2	5/17	8	4	12	0.667	6.124	5.876	0.574	0.599	
3	5/19	2	6	8	0.250	4.083	3.917	1.063	1.108	
4	5/22	6	2	8	0.750	4.083	3.917	0.900	0.938	
5	5/23	7	7	14	0.500	7.145	6.855	0.003	0.003	
6	5/26	8	9	17	0.471	8.676	8.324	0.053	0.055	
7	5/27	7	10	17	0.412	8.676	8.324	0.324	0.338	
8	5/27	16	14	30	0.533	15.311	14.689	0.031	0.032	
9	5/27	6	6	12	0.500	6.124	5.876	0.003	0.003	
10	5/31	6	10	16	0.375	8.166	7.834	0.575	0.599	
11	5/31	6	6	12	0.500	6.124	5.876	0.003	0.003	
12	6/1	7	9	16	0.438	8.166	7.834	0.166	0.174	
13	6/3	4	7	11	0.364	5.614	5.386	0.464	0.484	
14	6/6	14	12	26	0.538	13.270	12.730	0.040	0.042	
15	6/8	6	3	9	0.667	4.593	4.407	0.431	0.449	
16	6/12	10	9	19	0.526	9.697	9.303	0.009	0.010	
17	6/13	3	3	6	0.500	3.062	2.938	0.001	0.001	
SUM		123	118	241	0.510			6.723	7.008	13.732 n.s.

n.s.: not significant

significant level: $\chi^2_{(0.05, 16)} = 26.296$

Table 9. Length distribution of Pacific bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, caught from the spawning ground and landed on Tunggang Tuna & Billfish Market, 1999. The minimum length found in the landings was 165 cm. (n = 10,067)

Percentile	Fork length (cm)	Percentile	Fork length (cm)	Percentile	Fork length (cm)	Percentile	Fork length (cm)
1	192	26	208	51	213	76	219
2	196	27	208	52	213	77	219
3	198	28	209	53	213	78	219
4	199	29	209	54	214	79	220
5	200	30	209	55	214	80	220
6	201	31	209	56	214	81	220
7	201	32	210	57	214	82	220
8	201	33	210	58	214	83	221
9	202	34	210	59	215	84	221
10	202	35	210	60	215	85	221
11	203	36	210	61	215	86	222
12	203	37	211	62	215	87	222
13	204	38	211	63	216	88	223
14	204	39	211	64	216	89	223
15	205	40	211	65	216	90	224
16	205	41	211	66	216	91	225
17	205	42	211	67	217	92	225
18	206	43	211	68	217	93	226
19	206	44	212	69	217	94	227
20	206	45	212	70	217	95	228
21	207	46	212	71	218	96	229
22	207	47	212	72	218	97	230
23	207	48	213	73	218	98	231
24	208	49	213	74	218	99	236
25	208	50	213	75	219	100	281

Table 10 The estimated reference points using Ricker type model and age-structured model and growth equation by Taiwanese scientists (Wu and Hsu, unpublished data)

	<u>Ricker model</u>			<u>Age-structured model</u>		
	$t_c=0$	$t_c=1$	$t_c=2$	$t_c=0$	$t_c=1$	$t_c=2$
MSY	12,734	15,807	19,834	19,807	21,270	22,058
S_{MSY}	61,446	59,506	56,366	57,467	57,526	58,001
F_{MSY}	0.140	0.173	0.221	0.210	0.246	0.291
F_{crash}	0.261	0.322	0.415	0.379	0.460	0.578
MSY/So	8.5%	10.5%	13.2%	13.2%	14.2%	14.7%
S_{MSY}/So	41.0%	39.7%	37.6%	38.3%	38.4%	38.7%
F_{crash}/F_{MSY}	1.864	1.861	1.878	1.805	1.870	1.986
$F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$	0.359	0.409	0.469	0.457	0.496	0.538

Table 11 The estimated reference points using Ricker type models and age-structured model and growth equation by Japanese scientists (Yukinawa and Yabuta 1967)

	<u>Ricker model</u>			<u>年齢群化</u>		
	$t_c=0$	$t_c=1$	$t_c=2$	$t_c=0$	$t_c=1$	$t_c=2$
MSY	13,947	16,983	19,889	21,296	22,300	23,397
S_{MSY}	61,264	58,652	56,904	56,770	57,047	57,442
F_{MSY}	0.150	0.184	0.219	0.221	0.254	0.306
F_{crash}	0.276	0.339	0.412	0.395	0.470	0.602
MSY/So	9.3%	11.3%	13.3%	14.2%	14.9%	15.6%
S_{MSY}/So	40.8%	39.1%	37.9%	37.8%	38.0%	38.3%
F_{crash}/F_{MSY}	1.840	1.842	1.881	1.787	1.850	1.967
$F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$	0.375	0.424	0.467	0.469	0.504	0.550

Table 12 The estimated relative reference points of North Pacific bluefin tuna using parameterized Ricker model and the growth equation of Wu and Hsu (unpublished data)

—	Ricker model			年齡群化		
	Case1	Case 2	Case 3	Case1	Case 2	Case 3
$t_c=0$						
MSY	14126	9160	6748	20473	12940	9483
S_{MSY}	60390	64823	66836	56784	63204	66531
F_{MSY}	0.154	0.102	0.076	0.217	0.140	0.103
F_{crash}	0.284	0.196	0.148	0.389	0.265	0.199
MSY/So	9.4%	6.1%	4.5%	13.6%	8.6%	6.3%
S_{MSY}/So	40.3%	43.2%	44.6%	37.9%	42.1%	44.4%
F_{crash}/F_{MSY}	1.844	1.922	1.947	1.793	1.893	1.932
$F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$	0.381	0.290	0.233	0.465	0.359	0.292
$t_c=1$						
MSY	16,843	10,768	7,912	21,699	13,729	10,065
S_{MSY}	58,927	64,342	66,151	57,160	63,202	66,998
F_{MSY}	0.184	0.120	0.088	0.251	0.160	0.117
F_{crash}	0.340	0.230	0.172	0.468	0.311	0.231
MSY/So	11.2%	7.2%	5.3%	14.5%	9.2%	6.7%
S_{MSY}/So	39.3%	42.9%	44.1%	38.1%	42.1%	44.7%
F_{crash}/F_{MSY}	1.848	1.917	1.955	1.865	1.944	1.974
$F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$	0.424	0.324	0.260	0.501	0.390	0.319
$t_c=2$						
MSY	19,161	11,921	8,617	23,125	14,657	10,753
S_{MSY}	56,118	62,062	64,733	56,316	63,516	66,867
F_{MSY}	0.216	0.136	0.099	0.310	0.189	0.136
F_{crash}	0.406	0.265	0.195	0.600	0.386	0.280
MSY/So	12.8%	7.9%	5.7%	15.4%	9.8%	7.2%
S_{MSY}/So	37.4%	41.4%	43.2%	37.5%	42.3%	44.6%
F_{crash}/F_{MSY}	1.880	1.949	1.970	1.935	2.042	2.059
$F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$	0.464	0.352	0.284	0.554	0.431	0.352

Table 13 The estimated relative reference points of North Pacific bluefin tuna using parameterized Ricker model and the growth equation of Yukinawa and Yabuta (1967)

—	<u>Ricker model</u>			<u>Age-structured model</u>		
	<u>Case1</u>	<u>Case 2</u>	<u>Case 3</u>	<u>Case1</u>	<u>Case 2</u>	<u>Case 3</u>
$t_c=0$						
MSY	15,000	9,808	7,282	21,672	13,625	9,954
S_{MSY}	60,664	65,052	67,454	56,345	63,396	65,944
F_{MSY}	0.160	0.106	0.080	0.224	0.144	0.107
F_{crash}	0.293	0.203	0.154	0.400	0.273	0.205
MSY/ S_0	10.0%	6.5%	4.9%	14.4%	9.1%	6.6%
S_{MSY}/S_0	40.4%	43.4%	45.0%	37.6%	42.3%	44.0%
F_{crash}/F_{MSY}	1.831	1.915	1.925	1.786	1.896	1.916
$F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$	0.390	0.298	0.242	0.473	0.365	0.300
$t_c=1$						
MSY	17,521	11,207	8,234	23,056	14,492	10,587
S_{MSY}	58,418	63,845	66,509	56,314	62,633	65,827
F_{MSY}	0.189	0.123	0.091	0.263	0.166	0.121
F_{crash}	0.348	0.236	0.177	0.484	0.322	0.239
MSY/ S_0	11.7%	7.5%	5.5%	15.4%	9.7%	7.1%
S_{MSY}/S_0	38.9%	42.6%	44.3%	37.5%	41.8%	43.9%
F_{crash}/F_{MSY}	1.841	1.919	1.945	1.840	1.940	1.975
$F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$	0.431	0.330	0.267	0.513	0.399	0.326
$t_c=2$						
MSY	20,561	12,853	9,339	24,563	15,461	11,302
S_{MSY}	56,446	62,522	65,754	58,648	62,822	66,190
F_{MSY}	0.226	0.143	0.104	0.322	0.198	0.143
F_{crash}	0.424	0.278	0.205	0.629	0.403	0.292
MSY/ S_0	13.7%	8.6%	6.2%	16.4%	10.3%	7.5%
S_{MSY}/S_0	37.6%	41.7%	43.8%	39.1%	41.9%	44.1%
F_{crash}/F_{MSY}	1.876	1.944	1.971	1.953	2.035	2.042
$F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$	0.475	0.364	0.294	0.563	0.442	0.364

Table 14 The estimated relative reference points of North Pacific bluefin tuna using parameterized Beverton and Holt model and the growth equation of Wu and Hsu (unpublished data)

—	<u>Beverton and Holt</u>			<u>Age-structured model</u>		
	<u>Case4</u>	<u>Case 5</u>	<u>Case 6</u>	<u>Case4</u>	<u>Case 5</u>	<u>Case 6</u>
$t_c=0$						
MSY	4,027	5,563	6,803	5,676	7,825	9,621
S_{MSY}	55,798	48,574	40,087	56,848	47,835	37,118
F_{MSY}	0.056	0.085	0.119	0.075	0.116	0.170
F_{crash}	0.134	0.235	0.423	0.180	0.320	0.589
MSY/S_0	2.7%	3.7%	4.5%	3.8%	5.2%	6.4%
S_{MSY}/S_0	37.2%	32.4%	26.7%	37.9%	31.9%	24.7%
F_{crash}/F_{MSY}	2.393	2.765	3.555	2.400	2.759	3.465
$F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$	0.183	0.254	0.322	0.231	0.317	0.405
$t_c=1$						
MSY	4,738	6,525	8,028	6,027	8,306	10,268
S_{MSY}	56,134	47,770	38,426	57,197	47,780	37,261
F_{MSY}	0.065	0.100	0.143	0.084	0.130	0.195
F_{crash}	0.156	0.278	0.521	0.208	0.379	0.729
MSY/S_0	3.2%	4.4%	5.4%	4.0%	5.5%	6.8%
S_{MSY}/S_0	37.4%	31.8%	25.6%	38.1%	31.9%	24.8%
F_{crash}/F_{MSY}	2.400	2.780	3.643	2.476	2.915	3.738
$F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$	0.206	0.286	0.364	0.251	0.342	0.438
$t_c=2$						
MSY	5,075	7,156	8,994	6,443	8,871	10,955
S_{MSY}	54,257	45,315	34,970	57,407	47,863	37,429
F_{MSY}	0.072	0.115	0.173	0.097	0.155	0.233
F_{crash}	0.175	0.326	0.654	0.250	0.480	0.989
MSY/S_0	3.4%	4.8%	6.0%	4.3%	5.9%	7.3%
S_{MSY}/S_0	36.2%	30.2%	23.3%	38.3%	31.9%	25.0%
F_{crash}/F_{MSY}	2.431	2.835	3.780	2.577	3.097	4.245
$F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$	0.224	0.315	0.409	0.280	0.383	0.482

Table 15 The estimated relative reference points of North Pacific bluefin tuna using parameterized Beverton and Holt model and the growth equation of Yukinawa and Yabuta (1967)

—	<u>Beverton and Holt</u>			<u>Age structured model</u>		
	<u>Case4</u>	<u>Case 5</u>	<u>Case 6</u>	<u>Case4</u>	<u>Case 5</u>	<u>Case 6</u>
$t_c=0$						
MSY	4,395	5,985	7,262	5,944	8,225	10,217
S_{MSY}	58,047	49,773	41,191	56,285	47,190	36,402
F_{MSY}	0.058	0.088	0.122	0.078	0.121	0.178
F_{crash}	0.140	0.243	0.434	0.186	0.329	0.604
MSY/So	2.9%	4.0%	4.8%	4.0%	5.5%	6.8%
S_{MSY}/So	38.7%	33.2%	27.5%	37.5%	31.5%	24.3%
F_{crash}/F_{MSY}	2.414	2.761	3.557	2.385	2.719	3.393
$F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$	0.188	0.260	0.328	0.238	0.326	0.416
$t_c=1$						
MSY	4,930	6,791	8,355	6,321	8,748	10,869
S_{MSY}	56,885	47,616	38,358	56,437	47,263	36,157
F_{MSY}	0.066	0.103	0.147	0.088	0.138	0.207
F_{crash}	0.160	0.285	0.533	0.215	0.393	0.751
MSY/So	3.3%	4.5%	5.6%	4.2%	5.8%	7.2%
S_{MSY}/So	37.9%	31.7%	25.6%	37.6%	31.5%	24.1%
F_{crash}/F_{MSY}	2.424	2.767	3.626	2.443	2.848	3.628
$F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$	0.209	0.292	0.370	0.260	0.356	0.453
$t_c=2$						
MSY	5,546	7,735	9,670	6,752	9,336	11,589
S_{MSY}	56,159	46,227	35,538	56,775	47,068	36,397
F_{MSY}	0.075	0.120	0.180	0.102	0.164	0.249
F_{crash}	0.185	0.342	0.682	0.261	0.501	1.025
MSY/So	3.7%	5.2%	6.4%	4.5%	6.2%	7.7%
S_{MSY}/So	37.4%	30.8%	23.7%	37.9%	31.4%	24.3%
F_{crash}/F_{MSY}	2.467	2.850	3.789	2.559	3.055	4.116
$F_{MSY}/(F_{MSY}+M)$	0.231	0.324	0.419	0.290	0.396	0.499

Table 16 Sensitivity analysis of changing parameters S, t, h

變動 %										
	-80%	-60%	-40%	-20%	0%	20%	40%	60%	80%	100%
參數										
S	-80%	-60%	-40%	-20%	0%	20%	40%	60%	80%	100%
τ	186%	87%	44%	18%	0%	-14%	-24%	-33%	-41%	-47%
h			-55%	-24%	0%	20%	38%	54%	71%	88%

備註:以上係 MSY 受各參數變化影響之變動百分比。

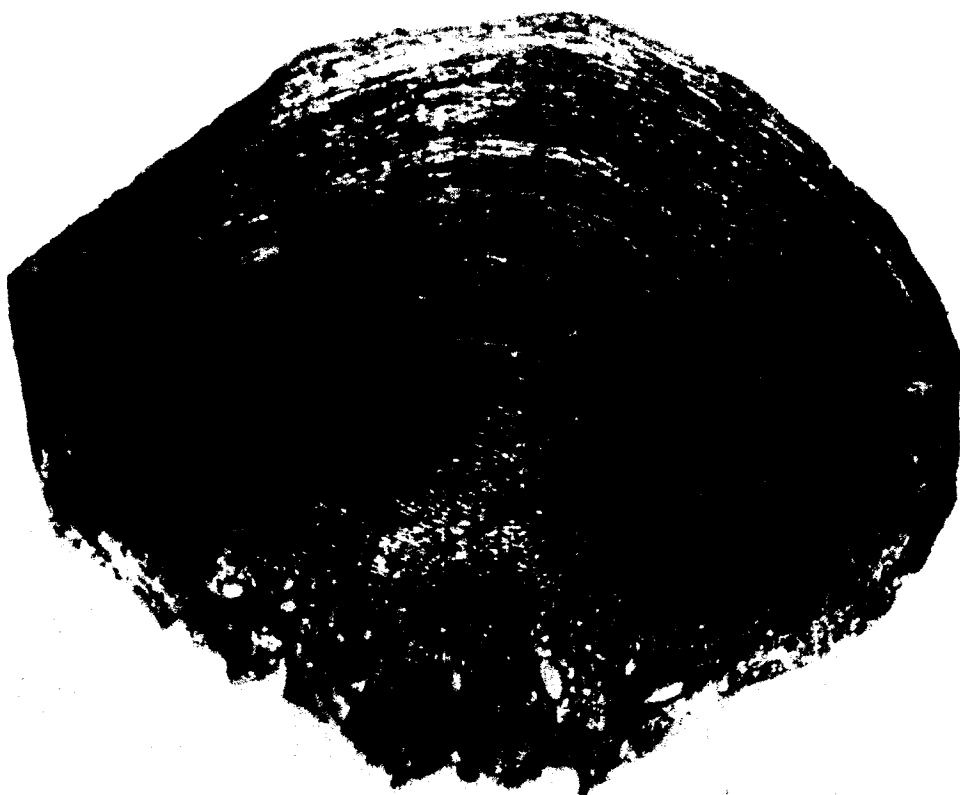
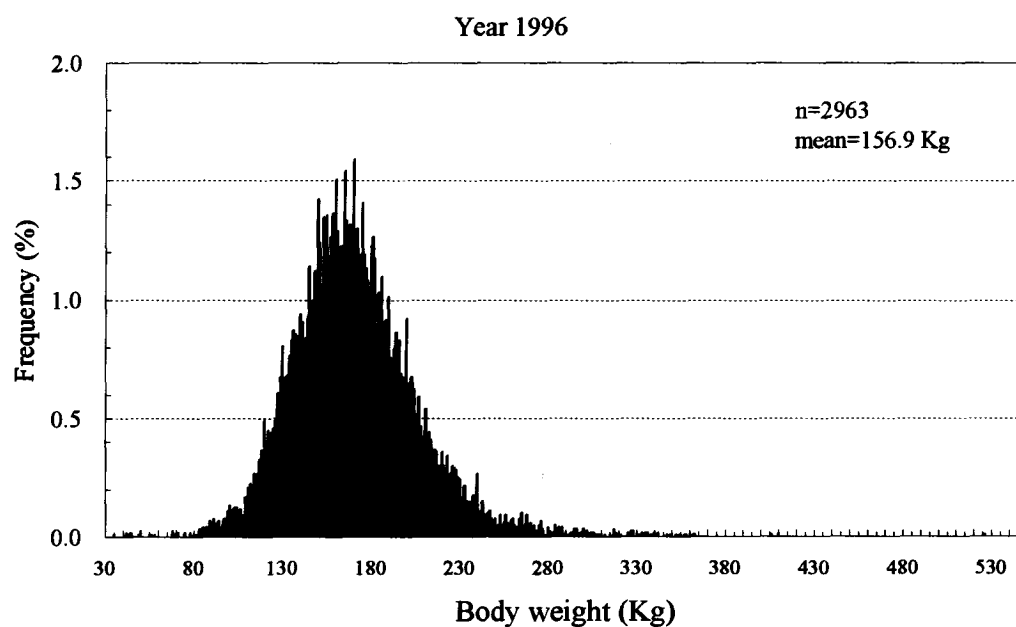
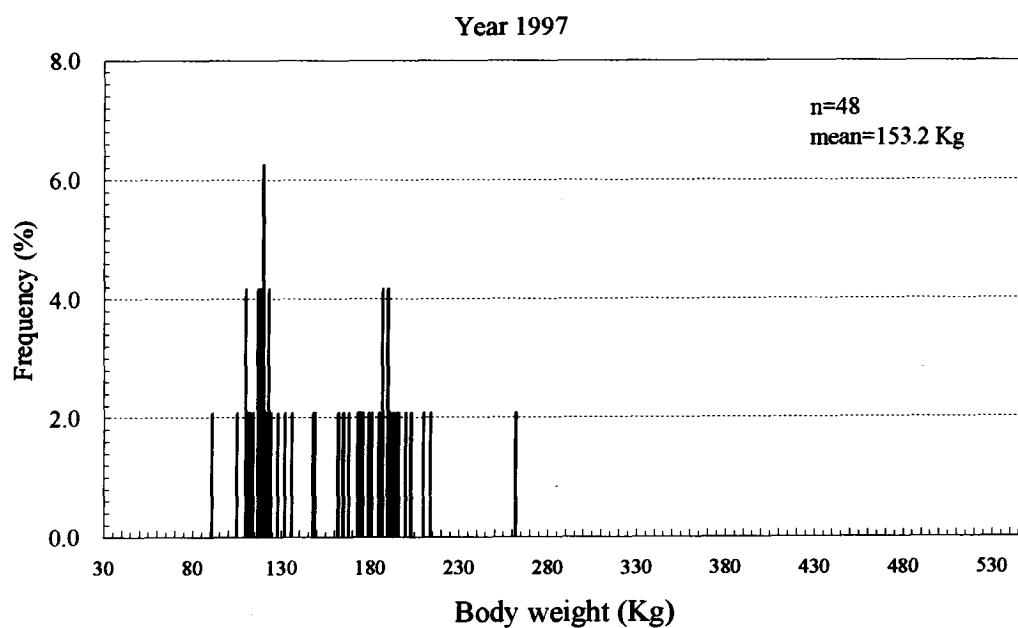
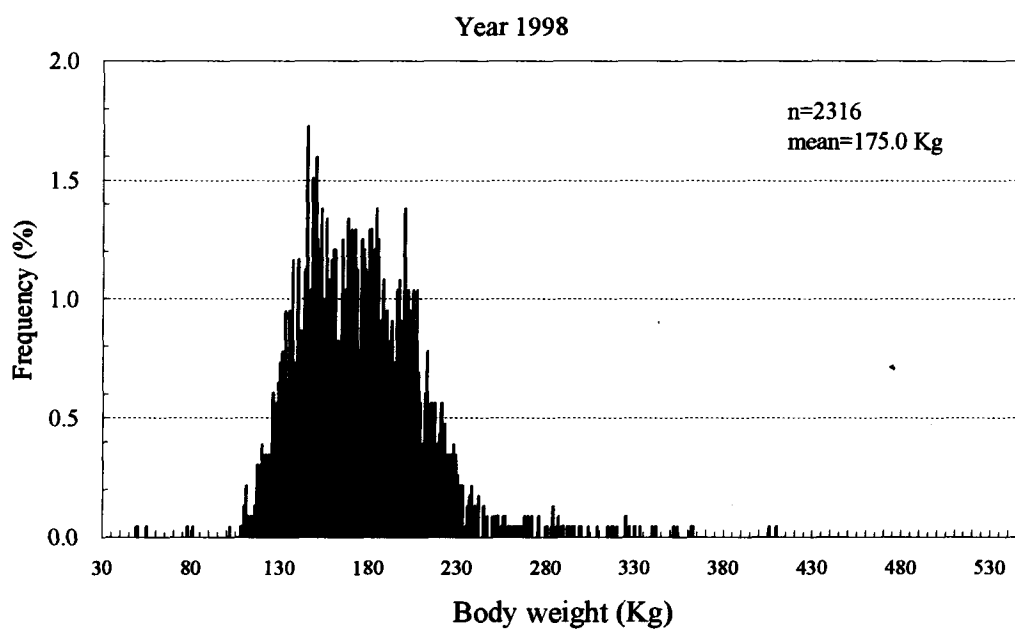


Plate 1. Photograph showing the measuring axis and corresponding rings from the scale of the Pacific bluefin tuna (fork length: 229 cm; body weight: 206 kg).

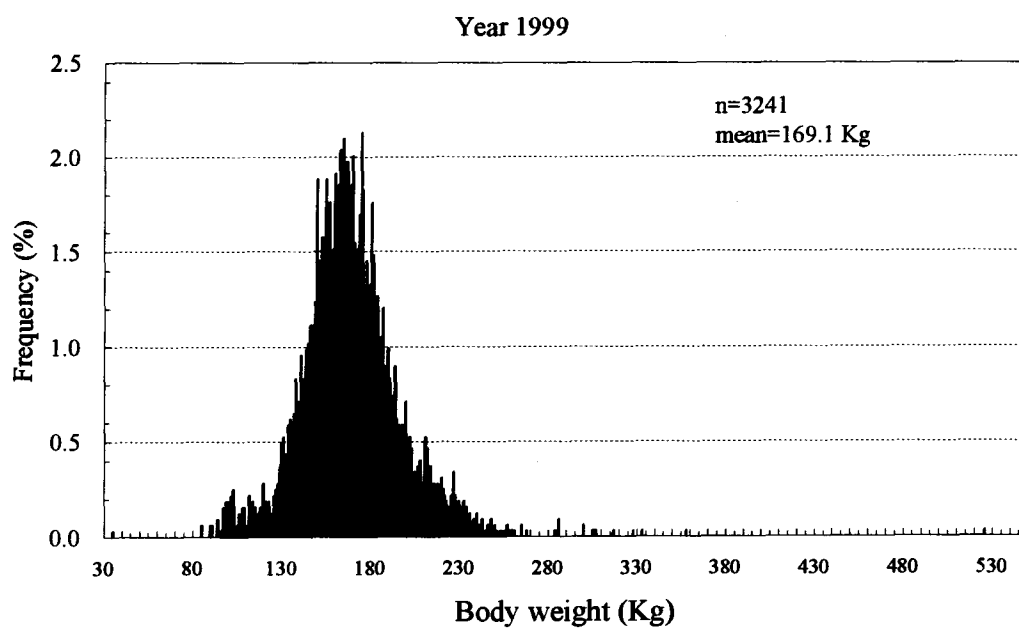


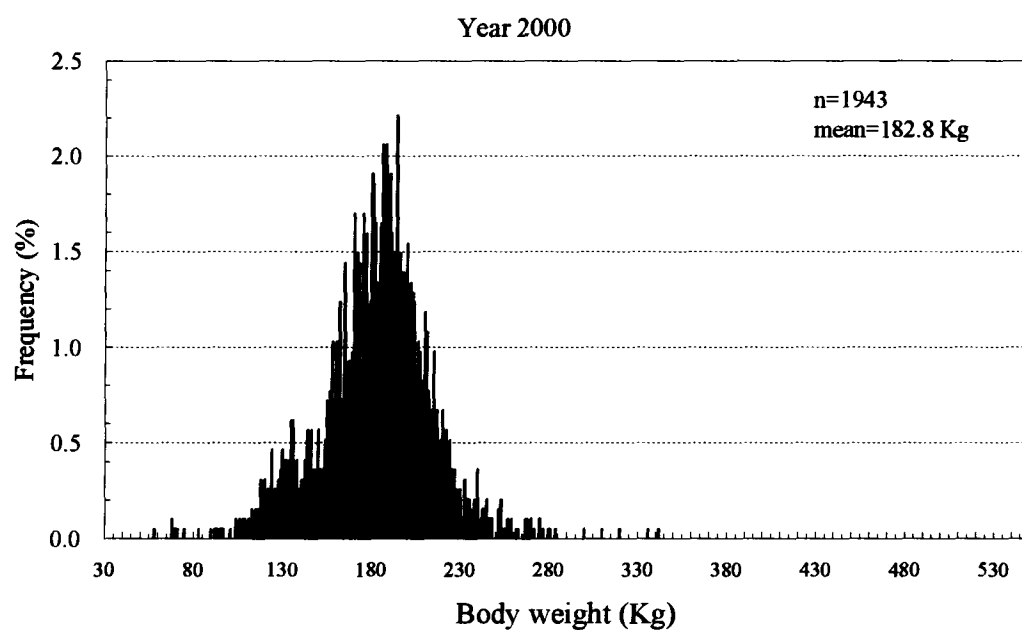
Appendix Fig. 1. The weight frequency distribution of bluefin tuna sampled from Nanfanao fish market, 1996-2002.



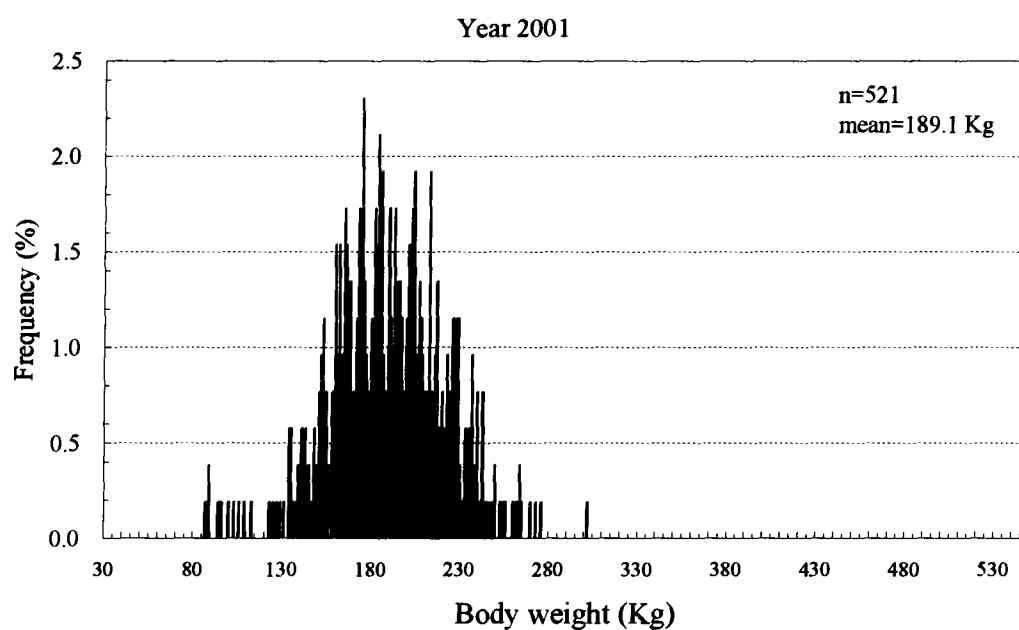


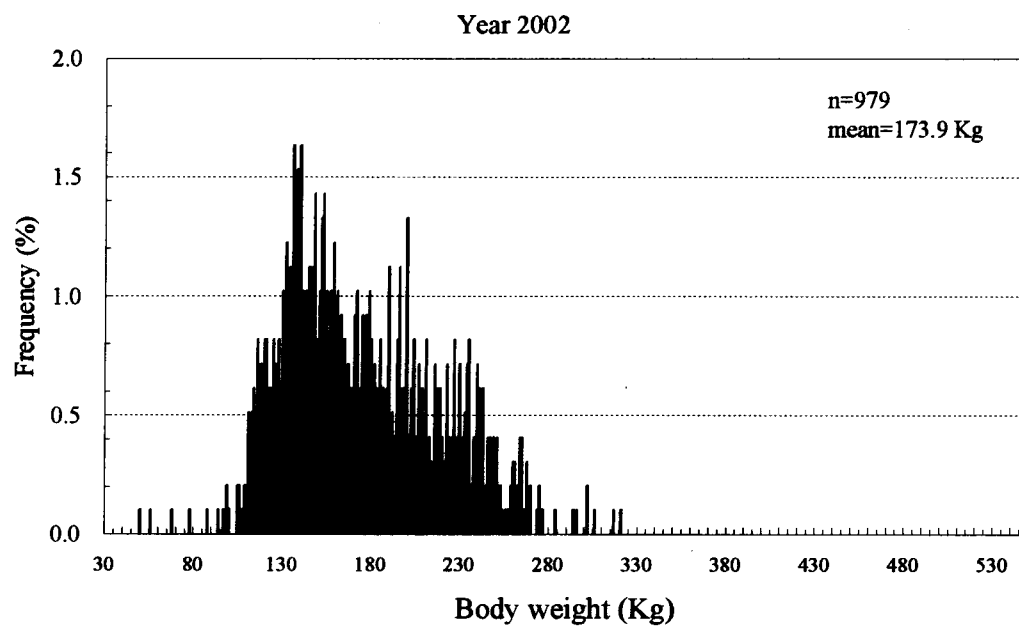
Appendix Fig. 1. Continued





Appendix Fig. 1. Continued





Appendix Fig. 1. Continued.

(SUBMITTED to Journal of Taiwan Fisheries Society)

Demographic analysis for bluefin tuna, *Thunnus orientalis*, in the North Pacific Ocean

Yu-Min Yeh¹ and Chien-Chung Hsu^{2,*}

¹Institute of Statistical Science, Academia Sinica, No. 128, Sect. 2, Yen Jiou Yuan Road, Nankang, Taipei 11529, Taiwan

²Institute of Oceanography, National Taiwan University, PO Box 23-13, Taipei, Taiwan 106

Running title: Demographic analysis for Pacific bluefin tuna

*Corresponding author: Tel: 886-2-23622987, Fax: 886-2-3661198, E-mail: hsucc@ccms.ntu.edu.tw

Abstract

The population of the Pacific bluefin tuna (PBT), *Thunnus orientalis*, was estimated with demographic analyses based on available life history parameters. Demographic tables were constructed using estimates of natural mortality (M) of 15.73/year for age 0, 0.435/year for ages 1-2 and 0.245/year for all other ages. The relationship between batch fecundity and fork length was estimated using three equations. For all fork lengths, $BF_1 = (2.47 \cdot 10^5 FL - 3.54 \cdot 10^7) / 2$. For $FL \leq 170$ cm, $BF_2 = (3.41 \cdot 10^5 FL - 4.91 \cdot 10^7) / 2$, and for $FL > 170$ cm, $BF_2 = (3.51 \cdot 10^5 FL - 5.70 \cdot 10^7) / 2$. Females are fully mature at age 5 and reproduce twice per spawning season. The estimated rate of population decrease was 1% per year, and the generation time was 7.38 years. The net reproductive value and intrinsic rate of natural increase increased when fishing mortality was deferred to older fish. Assuming $F=0.084$ and fishing starts at age 1, the population will replace itself exactly. The PBT population was resilient when mortality of early life stages was stable, but declined when intensive fishing began with the 0th year class.

Keywords: Demography, northern bluefin tuna, Pacific Ocean, *Thunnus orientalis*

Introduction

Vulnerability to fishing is determined by the behavior and life history of fished species.¹ To profit, fishers exploit common fish behaviors, such as shoaling and spawning aggregations, causing high fish mortality. The life history traits of a species determine the vulnerability of its populations to a given level of fishing mortality.

The northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, lives in the Atlantic and Pacific Oceans.²⁻³ Because bluefin is economically important, it is the target of intense commercial fishing by many countries, especially when it migrates to its spawning areas. During the 1980s, the bluefin tuna catch in the Atlantic and Pacific Oceans decreased significantly. However, during the 1990s, the bluefin tuna catch rose progressively in the Pacific Ocean.⁴⁻⁵ In the Pacific, the spawning stock biomass of bluefin tuna fluctuated widely during the past half-century.⁶ Thus, accurate and up-to-date stock assessments are essential.

There are two species of northern bluefin tuna, *T. thynnus* (Linnaeus) in the north Atlantic and *T. orientalis* (Temminck and Schlegel) in the north Pacific³. Studies of Pacific northern bluefin tuna (PBT) compare poorly with in the Atlantic Ocean.⁷ The Interim Scientific Commission (ISC) for Tuna and Tuna-like Species In the North Pacific was established in 2000. Some aspects of PBT biology, stock assessment and fisheries have been described in ISC reports and in several scientific papers. Based on tagging data, PBT make at least one, annual trans-Pacific migration between the western (WPO) and the eastern Pacific Ocean (EPO).⁸ PBT spawn principally in the waters off southern Japan from April to June, though some PBT spawn in the Sea of Japan in August. The reproductive biology of PBT, including spawning frequency, sex ratio and batch fecundity, was studied based on histological examination of the ovary.⁹⁻¹⁰ A growth equation describing the relationship between PBT age and size was estimated¹¹, and mortality from natural causes and fishing was estimated using tagging data.¹²⁻¹³ There also have been recent studies on stock assessment and population dynamics, including standardized catch per unit effort (CPUE)¹⁴, tuning virtual population analysis (VPA)⁶, and yield per recruitment (Y/R) and spawner per recruitment (SPR) analyses.¹⁵

In this study, we performed a demographic analysis for PBT. To obtain a better understanding of how, and why, populations change, we constructed a life table using available biological information.

Materials and methods

PBT life history parameters were adopted from available biological information. For females, the age at full maturity (t_{mat}) is 5 years old, and about 20% are mature at age 4.¹⁶⁻¹⁷ The oldest tuna caught were about 10 years old. In this study, we assumed

all females reproduced after reaching maturity. Histological sections of PBT ovaries indicate that females spawn twice during the spawning season. The sex ratio (males:females) of mature PBT was 1:1. The batch fecundity (BF) per female ranged from 445,757 to 11,986,666 in the Sea of Japan, from 1,735,394 to 20,007,750 around Nansei Shotou⁹ and from 5,772,000 to 25,158,167 in the waters off southeastern Taiwan and northeastern Luzon¹⁰. The fork lengths (FL) of female PBT in the Sea of Japan ranged from 156 cm to 170 cm, and were much shorter than those of females in the two, more southern sample areas. We combined all samples, excluding three fishes for which there was insufficient information, to estimate the overall relationship between batch fecundity and fork length: $BF_1 = (2.47 \cdot 10^5 FL - 3.54 \cdot 10^7) / 2$ ($R^2=0.75$, $n=24$). We then partitioned the samples by fork length. For $FL \leq 170$ cm, $BF_2 = (3.41 \cdot 10^5 FL - 4.91 \cdot 10^7) / 2$ ($R^2=0.39$, $n=8$); for $FL > 170$ cm $BF_2 = (3.51 \cdot 10^5 FL - 5.70 \cdot 10^7) / 2$ ($R^2=0.80$, $n=16$). The age-specific fecundities m'_i and m'_t were estimated using BF_1 and BF_2 , respectively, and incorporated with the growth equation $FL = 320.5(1 - e^{-0.1305t-0.0728})$ where t is age in years.

For PBT older than 2 years, the natural mortality rate was assumed to be 0.245/yr¹³. Based on two sets of tagging data, the natural mortality rate (M) of very young PBT (age ≤ 2) was 0.41/yr to 0.46/yr.¹² Seasonal fishing mortality from 1980 to 1990 also was estimated.¹² We summed the seasonal fishing mortality for each year and used the average over eleven years, 0.0836/yr, as the fishing mortality rate for PBT in this study.

The following demographic parameters were calculated¹⁸: net reproductive rate, $R_0 = \sum f l_x m_x$; mean generation length, $G = \sum x f l_x m_x / R_0$; intrinsic rate of natural increase, $r = \ln(R_0) / G$; population increase rate, $\lambda = e^r$; theoretical population doubling, $t_{x2} = (\ln 2) / r$, and halving time, $t_{x0.5} = (\ln 0.5) / r$, in years; where f is spawning frequency, l_x is the proportion of survivors at start of age interval x and m_x is batch fecundity at age x . The proportion of survivors at age x was calculated from $l_x = N_0 e^{-(F+M)x}$, where the initial population, N_0 , was set at 1.

The Leslie matrix algorithm was utilized to estimate the mortality rate for the 0th year class based on age-fecundity data and age-specific probabilities of survival for a stable population. Assuming mortality was invariant over time, the survival rate for age 0 (S_0) was calculated from the equation¹⁹:

$$S_0 = \frac{1}{m_1 + \sum_{i=1}^{k-1} [m_{i+1} (\prod_{j=1}^i S_j)]},$$

where k is PBT longevity and S_j is the survival rate from age j to $j+1$. The instantaneous natural mortality rate is $M_0 = -\ln(S_0)$.

The first set analyses, consisted of three different scenarios based on available biological parameters (Table 1). In scenarios 1, 2 and 3, longevity ($k = 10$), age-specific batch fecundity (m_i') and the fishing mortality ($F = 0.0836/\text{year}$) of all age groups were the same, but fecundity frequency was set at 1, 2, and 3, respectively. Scenario 2 served as the base case because PBT are thought to spawn twice during the spawning season. In the second set of analyses (scenarios 4, 5, and 6), the parameters were the same as in the first set except that age-specific batch fecundity m_i' was replaced by m_i^2 . In the third set of analyses, the effect of changes in the instantaneous fishing mortality rate (F) on PBT demographics was estimated by initiating fishing mortality on 1, 2 or 3 year old PBT. Other input parameters were the same as in scenario 2.

Longevity was set at 10 years because, by convention, PBT stock assessments are based on ten age groups. However, bluefin cannot be aged quickly using otoliths or vertebra, and counting microincrements probably underestimates the age of older fish.²⁰ PBT can weigh 700 kg and the fork length can extend to 300 cm. Based on the growth equation and the length-weight relationship, PBT longevity probably is much longer than 10 years. Therefore, in the fourth set of analyses the effect of longevity (t_{max}) was examined by setting k at 15, 20, 25, or 30 years old. Other input parameters were the same as in scenario 2.

Sensitivity analysis of demographic statistics, to a range of assumed values for the life history parameters, was carried out. Scenario 2 input and output parameters were used as the baseline values. Input parameters were changed by increasing or decreasing the original input values 50%. The sensitivity of demographic statistics to perturbations in the input parameters was expressed as a percent change calculated by²¹:

$$S = 100(\text{perturbed output} - \text{unperturbed output}) / \text{unperturbed output}.$$

Results

Based on output from scenario 2, the PBT population was decreasing slowing. Natural mortality for the 0th year class (M_0) was 15.73. The net reproductive value (R_0)

was 0.92 per generation, the generation length (G) was 7.38 years, and the intrinsic rate of natural increase (r) was -0.01 . The population decreased 1% per year and would halve in size every 61 years (Table 2). In scenario 1, M_0 was 15.04, while in scenario 3, $M_0 = 16.13$. Due to the experimental scheme, the values of the other demographic statistics were the same across scenarios 1, 2 and 3.

In scenario 5, the PBT population also decreased slowly. Natural mortality for the 0th year class (M_0) was 15.76. The net reproductive value (R_0) was 0.92 per generation, the generation length (G) was 7.42 years and the intrinsic rate of natural increase (r) was -0.01 . The population was decreasing at 1% per year and would halve in size every 62 years (Table 2). In scenario 4, $M_0 = 15.07$, and in scenario 6, $M_0 = 16.17$. Due to the experimental scheme, the values of the other demographic statistics were the same across scenarios 4, 5 and 6 (Table 3).

If fishing mortality begins at age 1, $R_0 = 1.0$ and G is stable (Table 4). The population replaces itself exactly. When fishing mortality begins at age 2, the population will double every 61 years, and it will double in only 31 years if fishing mortality starts at age 3. As fishing mortality is shifted to older age groups, the reproductive output of all age groups increases (Fig 1). However, different patterns of fishing mortality can change growth, maturation and fecundity. Changing longevity did not cause notable changes in R_0 , r and λ (Table 5). When PBT longevity was increased, generation length increased too. Changing longevity from 10 to 30 years increased the population halving time from 61 to 77 years.

Sensitivity analyses indicated that changing natural mortality during the first year of life significantly affected R_0 , r and $t_{x0.5}$ (Table 6). The population halving time was more sensitive to the natural mortality of very young juveniles (ages 1-2) than to that of adults. Fishing mortality also significantly affected these demographic statistics, especially $t_{x0.5}$.

Discussion

Demographic analyses, using known and estimated life history parameters, were used to estimate Pacific bluefin tuna population growth and potential exploitation. It is apparent that the PBT population is not replacing itself ($R_0 < 1$), and that the population will decrease 8 percent each generation if these rates continue. Fortunately, the population will replace itself exactly if fishing mortality does not begin until 1 year of age. Moreover, assuming no changes in other parameters, the population will grow if fishing mortality begins at older age. This concurs with the finding that the yield per recruit can be increased by decreasing the fishing mortality of young (age 0-4) PBT and increasing the fishing mortality of older PBT.¹⁵ However, most of the PBT catch consists of fish in age classes 0 and 1. Thus, careful fisheries management

is imperative.

In base case scenario 2, we assumed PBT spawn twice per spawning season, an assumption supported by two, separate studies. In the first set of analyses, we assumed PBT of all ages had the same age-specific fecundity. However, environmental conditions and the size distribution of PBT from northern spawning areas and southern spawning areas varied considerably. Thus, in the second set of analyses, we derived 3 different equations, based on PBT size, describing the relationship between batch fecundity and fork length. The status of PBT did not change markedly when different equations were used.

Successful application of the Leslie matrix model to fish populations is confounded by high natural mortality from the egg to the recruitment stage. The egg stage has been incorporated into the Leslie matrix model for a number of fish populations including Atlantic menhaden²², Atlantic bluefin tuna¹⁹ and Pacific halibut²³. Assuming the population is at equilibrium, and given the estimated mortality of the 0th year class of Pacific bluefin tuna, only three fish, from 20 million eggs, survive the first year of life. For Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*), there were about five survivors from 10 million eggs.¹⁹ Thus, the larval development rate may be slower or PBT may suffer greater amounts of disease, predation or environmental hazards during their first year.

Parameter estimate variability and its effect on predicted population trends is an aspect of population modeling that must be considered carefully. Different methodologies have yielded different estimates of PBT mortality from natural causes and fishing. We performed sensitivity analyses to assess the effect of variation in input parameters on output parameter estimates. The sensitivity analysis can also indicate where future research efforts can be applied for stock assessment. Fishing mortality and causes of natural mortality during the early life stages of PBT require further study.

References

1. Jennings S, Kaiser MJ, Reynolds, JD. *Marine fisheries ecology*. Blackwell Science Ltd, London. 2001.
2. Bayliff WH. A synopsis of biological data on the bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758) in the Pacific Ocean. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Spec. Rep.* 1980; **2**: 261-293.
3. Gibbs RH, Jr., Collette BB. Comparative anatomy and systematics of the tunas, genus *Thunnus*. *Fish. Bull.*, U.S. 1967. **66**(1): 65-130.
4. Hanan DA. Review and analysis of the bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, fishery in the eastern North Pacific Ocean. *Fish. Bull.*, U.S. 1983; **81**(1): 107-119.

5. Yamada H. Long-term variation of Pacific bluefin tuna around Japan. Manuscript submitted to the ISC Bluefin Tuna Working Group, January 22, 2002, Nagasaki, Japan. 2002.
6. Yamada H, Takeuchi Y. Estimation of population size of Pacific bluefin tuna, using a tuning VPA. Manuscript submitted to the ISC Bluefin Tuna Working Group, January 22, 2002, Nagasaki, Japan. 2002.
7. Hsu CC, Liu HC, Wu CL, Huang ST, Liao HK. New information on age composition and length-weight relationship of bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, in the southwestern North Pacific. *Fisheries Sci.* 2000; **66**: 485-493.
8. Bayliff WH. A review of the biology and fisheries for northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, in the Pacific Ocean. *FAO Fisheries Report.* 1994; **336**: 244-295.
9. Tanaka S. Spawning season of Pacific bluefin tuna estimated from histological examination of the ovary. Paper submitted to the NRIFS/IATTC Joint Workshop on Pacific Northern Bluefin Tuna, December 8-9, 1999, Shimizu, Japan. 1999.
10. Chen KS. Studies on reproductive biology of northern bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) from the waters of southwestern North Pacific. M.S. Thesis, Institute of Oceanographic, National Taiwan University, Taipei, 2000.
11. Yukinawa M, Yabuta Y. Age and growth of bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (Linnaeus), in the north Pacific Ocean. *Nankai Regional Fish. Res. Lab. Rep.* 1967; **25**: 1-18.
12. Takeuchi Y, Takahashi M. Updated preliminary analysis of mortality of juvenile Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* using tag-recapture data. Manuscript submitted to the ISC Bluefin Tuna Working Group, January 22, 2002, Nagasaki, Japan. 2002.
13. Bayliff WH. Status of northern bluefin tuna in the Pacific Ocean. *Inter-American Tropical Tuna Commission, Special Report.* 1991; **7**: 29-88.
14. Matsunaga H, Shono H, Yokawa K. Standardization of Pacific bluefin tuna CPUE caught by Japanese distant-water and offshore longliners in the spawning ground from 1953 to 2000. Manuscript submitted to the ISC Bluefin Tuna Working Group, January 22, 2002, Nagasaki, Japan. 2002.
15. Uozumi Y. Yield per recruitment and spawner per recruitment analysis for Pacific bluefin tuna. Working document submitted to the ISC Bluefin Tuna Working Group, November 30-December 1, 2000, Shimizu, Japan. 2000.
16. Bayliff WH. Growth and age composition of northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, caught in the eastern Pacific Ocean. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Spec. Rep.* 1993; **2**: 261-193.

17. Yamada H, Takeuchi Y, Takahashi, Shono H. Preliminary stock assessment of Pacific bluefin tuna. Working document submitted to the ISC Bluefin Tuna Working Group, November 30-December 1, 2000, Shimizu, Japan. 2000.
18. Krebs CJ. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Harper and Row, New York. 1985; 168-197.
19. Vaughan DS, Saila SB. A method for determining mortality rates using the Leslie matrix. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1976; **105**: 380-383.
20. Foreman T. Estimates of age and growth, and an assessment of ageing techniques, for northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, in the Pacific Ocean. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.* 1996; **21**: 75-123.
21. King M. *Fisheries biology, assessment and management*. Blackwell Science Ltd, London. 1995; 198-235.
22. Jensen AL. Leslie matrix models for fisheries studies. *Biometrics*. 1974; **30**: 547-551.
23. Quinn II TJ. The use of Leslie-type age-structure models for the Pacific halibut population, in Statistical Ecological Series. Volume 13: Quantitative population dynamics (ed. by Chapman DG, Gallucci VF). 1981; pp. 217-242.



Figure 1. Age-specific reproduction ($l_x m_x$) for North Pacific bluefin tuna. $M=15.73$ for age 0, $M=0.435$ for age 1-2, $M=0.245$ for age 3-10. Fishing mortality ($F=0.0836$) starts at different ages (0 (●), 1 (◊), 2 (Δ), and 3 (□) years).

Table 1. Biological input parameters including age-specific maturity ratio, natural mortality and two, hypothetical fecundities.

Age	Maturity	M_x	m^1_x	m^2_x
		0.519		
0	0		0	0
1	0	0.435	0	0
2	0	0.435	0	0
3	0	0.245	0	0
4	0.2	0.245	27,890	123,915
5	1	0.245	2,696,373	3,583,495
6	1	0.245	5,038,385	3,839,018
7	1	0.245	7,093,866	6,764,032
8	1	0.245	8,897,873	9,331,189
9	1	0.245	10,481,171	11,584,272
10	1	0.245	11,870,763	13,561,704

Table 2. Pacific bluefin tuna biological input and demographic output parameters. Age-specific fecundity is constant.

Scenario	SF	m_x	M_0	R_0	G	r	λ	$t_{x0.5}$
1	1	m^1_x	15.036	0.920	7.375	-0.011	0.989	61.171
2	2	m^{2x}	15.729	0.920	7.375	-0.011	0.989	61.171
3	3	m^{3x}	16.134	0.920	7.375	-0.011	0.989	61.171

Table 3. Pacific bluefin tuna biological input, and demographic output parameters when different, size-based equations are used to calculate the relationship between batch fecundity and fork length.

Scenario	SF	m_x	M_0	R_0	G	r	λ	$t_{x0.5}$
4	1	m^2_x	15.071	0.920	7.424	-0.011	0.989	61.572
5	2	m^2_x	15.764	0.920	7.424	-0.011	0.989	61.572
6	3	m^2_x	16.170	0.920	7.424	-0.011	0.989	61.572

Table 4. Demographic parameters for Pacific bluefin tuna when fishing mortality ($F=0.0836$) begins at different ages. Other parameters are the same as in scenario 2.

Fishing Mortality	R_0	G	r	λ	t_{x2}	$t_{0.5x}$
1	1.0000	7.3753	0.0000	1.0000	-1.53E+15	1.53E+15
2	1.0872	7.3753	0.0113	1.0114	61.1714	-61.1714
3	1.1819	7.3753	0.0227	1.0229	30.5857	-30.5857

Table 5. Effect of longevity on Pacific bluefin tuna demographic parameters.

Longevity	R_0	G	r	λ	t_{x2}	$t_{0.5x}$
15	0.9198	8.5946	-0.0097	0.9903	-71.2841	71.2841
20	0.9198	9.0749	-0.0092	0.9908	-75.2676	75.2676
25	0.9198	9.2278	-0.0091	0.9910	-76.5358	76.5358
30	0.9198	9.2700	-0.0090	0.9910	-76.8856	76.8856

Table 6. Sensitivity of computed demographic parameters for Pacific bluefin tuna using scenario 2 for the baseline.

Input parameters	Change in input parameters (%)					
	-50	+50	-50	+50	-50	+50
	Change in R_0 (%)		Change in λ (%)		Change in t_{x2} or $t_{x0.5}$ (%)	
M (age 0)	260214	-99.96	190.4	-65.58	-101.1	-98.97
M (ages 1-2)	-0.0028	-5.8191	0.0049	-0.8041	-1.954	-42.93
M (adults)	-0.0028	-0.0028	0.0251	-0.0659	2.205	-6.003
m^1_x	-0.0028	-0.0028	0.0049	0.0049	-1.954	-1.954
m^2_x	-0.0028	-0.0028	0.0049	0.0049	-1.3123	-1.312
F	4.270	-37.92	0.5509	-6.386	98.92	-85.59