

DOI: 10.12264/JFSC2021-0515

东海日本鲭年龄与卵径和繁殖力的关系

周翰林^{1,2}, 严利平², 张辉², 李建生²

1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 中国水产科学研究院东海水产研究所, 农业农村部东海渔业资源开发利用重点实验室, 上海 200090

摘要: 为合理利用日本鲭(*Scomber japonicus*)资源并深入了解其资源补充规律, 利用 2021 年 3—4 月在东海中部采集的日本鲭繁殖群体样本, 研究了其年龄与卵径和繁殖力的关系。结果表明: 雌性日本鲭繁殖群体由 1⁺~5⁺龄构成, 1⁺和 2⁺龄占优势(68.54%)。根据 Logistic 方程拟合得到其 50% 性成熟叉长为 256.98 mm。独立 *T* 检验结果表明, 不同的性腺发育程度与卵径存在极显著性正相关关系($P<0.001$); 高龄组(3⁺~5⁺龄)与低龄组(1⁺~2⁺龄)的卵径存在极显著差异($P<0.001$)。日本鲭平均绝对繁殖力为(358202.06±185914.39)粒/ind; 平均叉长相对繁殖力为(1101.70±492.21)粒/mm; 平均体重相对繁殖力为(881.13±311.46)粒/g。绝对繁殖力和叉长相对繁殖力均随着年龄的增加而逐渐升高, 且均与年龄存在极显著正相关关系($P<0.001$); 体重相对繁殖力与年龄存在显著正相关关系($P=0.017<0.05$)。回归分析表明, 3 种繁殖力指标与年龄之间均符合幂函数关系。绝对繁殖力贡献率随着年龄的增加而下降, 绝对繁殖力年增长量及增长率随着年龄的增加先持续降低其后至 5⁺龄又略有回升。虽然高龄日本鲭所产出的卵子质量更高, 繁殖力更强, 但高龄个体数量较少, 因此绝对繁殖力群体贡献率小于低龄鱼。在制定日本鲭资源管理和保护措施时, 对于高龄日本鲭的保护问题尤其值得重视。

关键词: 日本鲭; 东海; 年龄; 繁殖力; 卵径

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2022)08-1189-09

日本鲭(*Scomber japonicus*)广泛分布于太平洋、大西洋及其邻近海域^[1], 是我国东黄海重要的小型中上层经济鱼类。东海日本鲭分为东海群系和闽南—粤东群系^[2], 其中以东海群系的资源量相对较大, 洄游距离较长, 是东黄海中上层鱼类的重点开发和保护对象^[3]。

日本鲭在中上层生态系统中承担多种生态功能, 兼具捕食者、被捕食者、营养级联等多个角色。已有研究表明^[3], 东海日本鲭相较于 20 世纪已发生性成熟长度降低、年龄结构简单化以及卵径缩小等繁殖生物学特征方面的变化。诸如此类的生活史性状均会对鱼类个体的生长率产生影响进而干扰群体对外界的适应力。日本鲭等小型中上层鱼类对捕捞和气候变化的表型响应更为敏感,

因此受到学者的广泛关注^[4-5]。虽然目前东海区日本鲭年产量仍然能保持高位水平^[6], 但由于仍面临高强度的捕捞压力, 如果不能根据其繁殖生物学特征的变化出台相应的渔业管理措施, 则日本鲭种群资源量存在下降的风险, 最终必将会给海洋生态系统带来多方面连锁效应, 因此对其繁殖生物学特征开展研究是非常必要的。繁殖是维持种群延续的关键生活史过程, 对日本鲭繁殖生物学特征研究不仅可以为种群生态学提供基础信息, 而且也为其资源量和可捕量评估提供基础参数。国外学者对日本鲭繁殖生物学特征的研究主要是围绕性腺发育周年变化特征、批次绝对繁殖力、产卵频率等方面展开^[7-8]; 而国内学者主要集中在探讨外部因素如环境因子等^[9]和内部因素如体

收稿日期: 2021-10-25; 修订日期: 2021-12-03.

基金项目: 国家重点研发计划“蓝色粮仓科技创新”重点专项(2020YFD0900800); 农财专项—东海近海渔业资源调查项目(2021).

作者简介: 周翰林(1994—), 男, 硕士研究生, 研究方向为渔业发展. E-mail: 772033211@qq.com

通信作者: 李建生, 副研究员, 研究方向为渔业资源评估与管理. E-mail: jianshengli@sina.com

征等^[10]对其繁殖行为的影响,但对性成熟长度、繁殖潜力的年龄效应研究仍有待深入分析。

繁殖力与卵径的评估对于了解鱼类的生活史、进化和对环境的适应是必不可少的^[11]。目前已有研究表明,年龄对日本鲭个体繁殖力有显著影响^[12],而对于卵径的影响尚未可知。因此,本研究基于 2021 年 3—4 月东海中部所采集的日本鲭繁殖群体样本,估算了其群体 50%性成熟长度并分析了年龄对繁殖力和卵径的影响,为揭示平均年龄下降对种群补充和资源丰度变动的影响提供理论参考依据。

1 材料与方法

1.1 样本采集

2021 年 3—4 月,对拖网与围网渔船在东海中部的鱼山、温台、温外渔场等 3 个渔场生产的渔获物分别进行随机采样,共采集日本鲭繁殖群体样本 236 尾,其中雌性 146 尾,雄性 90 尾。不同采样点日本鲭样本的基本信息见表 1。由于本研究主要是为了研究日本鲭的年龄与卵径和繁殖力的关系,因此基于雌性日本鲭的生物学数据进行分析,其中 146 尾叉长数据用于 50%性成熟叉长计算,89 尾鉴定年龄的个体数据用来分析年龄与繁殖群体基础生物学特征的关系,83 尾性腺发育程度Ⅳ~Ⅴ期的个体数据用来分析年龄与繁殖力和卵径的关系。

1.2 样本处理

在实验室内进行叉长、体重、纯体重和性腺质量等生物学特征测量,叉长精确到 1 mm,体重、纯体重以及性腺质量精确到 0.01 g。依据《海洋调查规范》^[13]鉴定性别并记录性腺发育时期后,对性腺成熟度Ⅳ期及以上的卵巢两叶分别取样 0.1~0.5 g/ind (前、中、后 3 个部位),使用 10%的甲醛溶液对卵巢样本进行固定,中性腺发育程度Ⅳ期的个体 68 尾,Ⅴ期的个体 15 尾,共计 83 尾。用 Zeiss Discovery V20 体视显微镜拍照计数,然后换算出个体绝对繁殖力^[14];先利用目测微尺对体视显微镜的自带软件 ZEN2.3 lite 比例尺进行校正,然后对卵子直径进行测量(精确至 0.01 mm),每尾随机测量 200~300 粒卵子,共统计 19675 粒。采用左矢耳石作为年龄鉴别的材料,将矢耳石置于 95%浓度的二甲苯溶液中浸泡 10 s~1 min 后在显微镜下观察明暗带^[15]。

1.3 数据分析

利用性腺指数(GSI)公式计算不同年龄组的 GSI,计算公式为:

$$GSI = \frac{W_O}{W_N} \times 100 \tag{1}$$

式(1)中, W_O 为日本鲭性腺质量(g), W_N 为纯体重(g)。

表 1 不同采样点日本鲭的基本数据
Tab.1 Basic data of *Scomber japonicus* from different sampling points

采样点 sampling point	作业方式 operating modes	采样时间 sampling time	平均叉长/mm average fork length	平均体重/g average body weight	性比 sex ratio	样本量 number
鱼山渔场 Yushan fishing ground	拖网 trawl	2021-3-12	317.02±21.89	481.60±118.53	1 : 0.88	60
温台渔场 Wentai fishing ground	拖网 trawl	2021-3-20	341.60±27.64	576.36±137.68	1 : 0.73	76
温外渔场 Wenwai fishing ground	围网 purse seines	2021-4-16	288.53±23.95	354.69±94.35	1 : 0.43	100
总计 total	—	—	312.39±33.64	455.52±149.61	1 : 0.62	236

按叉长 10 mm 为组距,利用不同叉长组的性成熟个体百分比拟合 Logistic 曲线,推算雌性日本鲭的 50%性成熟叉长($FL_{50\%}=-a/b$)^[16],公式为:

$$P = \frac{1}{1 + e^{-(a+bL_i)}} \tag{2}$$

式(2)中, P 为性成熟个体占组内样本的百分比; L_i 为叉长组(mm); a 和 b 为参数。

$$F_L = \frac{r}{FL} \tag{3}$$

式中, r 指在繁殖期内,一个日本鲭雌性个体成熟卵巢(Ⅳ~Ⅴ期)中卵细胞的数量,即绝对繁殖力。 F_L 指雌性日本鲭的绝对繁殖力 r 与叉长 FL 的比值。

$$F_W = \frac{r}{W_N} \tag{4}$$

式中, F_W 指雌性日本鲭的绝对繁殖力 r 与纯体重 W_N 的比值,即单位质量所含有的可能排出的卵子的数量。

为分析不同年龄日本鲭繁殖力贡献情况,用

R_i 表示第 i 年龄组的绝对繁殖力贡献率, $\bar{r}_i$ 为第 i 年龄组平均绝对繁殖力, N_i 为第 i 年龄组样本量, 公式如下^[17]:

$$R_i = \bar{r}_i \times N_i / \sum_{i=1}^n \bar{r}_i N_i \times 100\%$$

(5)

数据使用 excel 2016 进行统计汇总并制作图表。使用 SPSS16.0 进行数据分析, 设置 95% 为差异显著性水平。

2 结果与分析

2.1 繁殖群体组成

不同年龄组雌性日本鲭繁殖群体基础生物学特征的变化如表 2 所示。由表 2 可见: 雌性日本鲭由 1⁺~5⁺ 龄构成, 1⁺ 龄和 2⁺ 龄日本鲭数量最多,

合计占 68.54%, 5⁺ 龄数量最少, 仅占 0.03%。叉长与体重均随着年龄的增加而增大。性腺质量随年龄的增加先增大后减小, 1⁺ 龄日本鲭性腺质量最小, 平均性腺质量为(16.43±5.81) g, 其后持续增大, 至 4⁺ 龄达到最大值, 5⁺ 龄又略有下降; GSI 从 1⁺ 龄到 3⁺ 龄逐渐增大, 至 3⁺ 龄达到最大值, 其后的 4⁺ 龄有所减小, 5⁺ 龄又略有回升。

2.2 雌性日本鲭 50% 性成熟叉长

对 146 尾雌性日本鲭, 先以叉长 10 mm 为组距分组, 然后对各分组性成熟比例进行 Logistic 回归, 获得方程如下(图 1):

$$P=1/[1+e^{-(-32.03+0.1246L_i)}], (R^2=0.9247, n=146).$$

根据 Logistic 方程所拟合得出, 雌性日本鲭 50% 性成熟叉长为 256.98 mm。

表 2 雌性日本鲭繁殖群体基础生物学特征
Tab. 2 The biological characteristics of female *Scomber japonicus* reproductive stocks

参数 parameter		年龄/a age of years				
		1 ⁺	2 ⁺	3 ⁺	4 ⁺	5 ⁺
		n=22	n=39	n=16	n=9	n=3
叉长/mm fork length	范围 range	256–290	290–329	332–350	353–370	371–384
	均值±标准差 $\bar{x} \pm SD$	275.39±10.03	306.38±10.94	339.74±5.41	360.21±4.95	375.20±4.87
体重/g body weight	范围 range	219.8–379.4	339.8–586.3	427.2–690.7	608.2–809.1	653.9–810.8
	均值±标准差 $\bar{x} \pm SD$	308.68±36.38	412.81±54.11	569.32±63.22	679.44±54.87	731.78±63.32
性腺质量/g ovary weight	范围 range	9.4–36.24	15.6–100.85	19.08–72.22	20.38–92.81	32.59–52.71
	均值±标准差 $\bar{x} \pm SD$	16.43±5.81	33.41±18.81	48.09±16.61	50.12±23.37	44.59±8.66
性成熟系数 GSI	范围 range	3.22–13.43	4.84–29.00	4.10–15.84	3.56–14.73	5.80–17.13
	均值±标准差 $\bar{x} \pm SD$	5.89±2.28	9.32±4.95	10.01±3.41	9.39±4.00	9.51±4.46

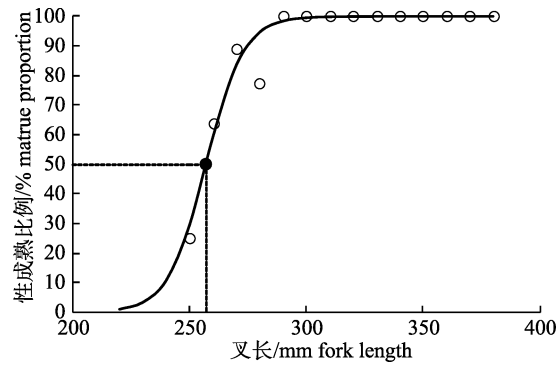


图 1 雌性日本鲭性成熟个体叉长比例 Logistic 回归
Fig. 1 Logistic functions fitted to proportion of sexually mature individuals in terms of fork length and age for female *Scomber japonicus*

2.3 卵径与年龄的关系

对 IV 期及以上的雌性日本鲭进行卵径测量,

结果显示卵径范围为 0.10~1.04 mm。从性腺不同发育程度来看, IV~V 期的卵径组成均存在大小 2 组(图 2)。性腺发育程度 IV 期的日本鲭卵径共测定

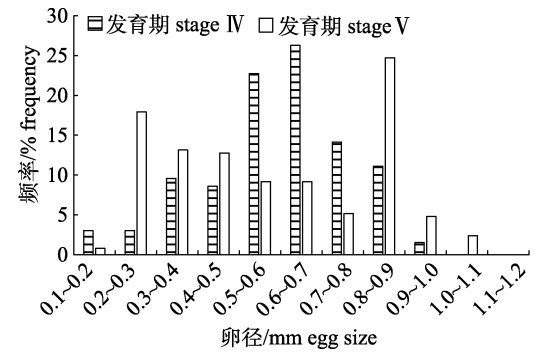


图 2 日本鲭不同性腺发育时期的卵径分布
Fig. 2 Egg size distribution of *Scomber japonicus* at different gonadal development stages

15797 粒, 卵径范围为 0.10~0.97 mm, 其中小卵径组平均值为(0.37±0.17) mm (占比 38.42%), 大卵径组平均值为(0.66±0.17) mm (占比 61.58%); 性腺发育程度Ⅴ期的日本鲭卵径共测定 3878 粒, 范围为 0.12~1.04 mm, 其中小卵径组平均值为(0.56±0.12) mm (占比 62.15%), 大卵径组平均值为(0.73±0.03) mm (占比 37.35%)。因为较小的卵径未发育成熟, 因此在分析不同性腺发育程度对卵径的影响时, 使用发育成熟、卵径较大的卵子作对比。独立 *T* 检验结果表明, 不同的性腺发育程度与卵径存在极显著正相关关系($P < 0.001$)。

由于卵径随着性腺发育而增加, 因此在研究年龄对卵径分布的影响时需统一性腺发育程度。本研究选择性腺成熟度Ⅳ期作为统一标准, 在此标准下, 雌性日本鲭 1⁺~5⁺龄均有卵巢取样。研究发现在性腺发育程度同为Ⅳ期的前提下, 1⁺~5⁺龄组日本鲭卵径均存在大小 2 组(图 3)。1⁺龄日本鲭卵径范围为 0.11~0.82 mm, 小卵径组平均值为(0.30±0.15) mm (占比 65.80%), 大卵径组平均值为(0.57±0.15) mm (占比 34.20%); 2⁺龄日本鲭卵径范围为 0.10~0.81 mm, 小卵径组平均值为(0.28±0.16) mm (占比 48.07%), 大卵径组平均值为(0.57±0.16) mm (占比 51.93%); 3⁺龄日本鲭卵径范围为 0.19~0.84 mm, 小卵径组平均值为(0.35±0.10) mm (占比 37.50%), 大卵径组平均值为(0.65±0.14) mm (占比 62.50%); 4⁺龄日本鲭卵径范围为 0.13~0.93 mm, 小卵径组平均值为

(0.33±0.15) mm (占比 15.91%), 大卵径组平均值为(0.65±0.15) mm (占比 84.09%); 5⁺龄日本鲭卵径范围为 0.15~0.97 mm, 小卵径组平均值为(0.33±0.16) mm (占比 12.09%), 大卵径组平均值为(0.67±0.16) mm (占比 87.91%)。

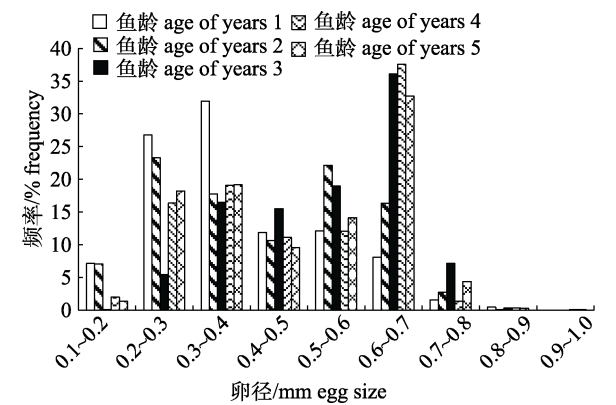


图 3 日本鲭卵径与年龄的关系
Fig. 3 Relationship between egg size and age of *Scomber japonicus*

为研究年龄对卵径的影响, 对发育成熟的卵子卵径进行独立 *T* 检验, 结果显示, 高龄组(3⁺~5⁺龄)日本鲭卵径与低龄组(1⁺~2⁺龄)日本鲭卵径间存在极显著差异($P < 0.001$)。

2.4 繁殖力与年龄的关系

对 83 尾性腺发育程度Ⅳ期及以上的雌性日本鲭(1⁺~5⁺龄)的绝对繁殖力与相对繁殖力及贡献率进行统计, 结果见表 3。由表 3 可见: 日本鲭绝对繁殖力范围为 60751~1084792 粒, 平均为(358202.06±

表 3 不同年龄组雌性日本鲭繁殖力比较
Tab. 3 Comparison of reproductive biological indexes of female *Scomber japonicus*

参数 parameter		年龄/a age of years				
		1 ⁺	2 ⁺	3 ⁺	4 ⁺	5 ⁺
个体绝对繁殖力 grain absolute fecundity	范围 range	60751—217099	90015—555882	182253—523260	293049—913905	398412—1084792
	均值±标准差 $\bar{x} \pm SD$	171668.98±43961.13	328098.11±101281.31	443167.17±128517.60	524753.90±216469.11	653136.60±261160.03
叉长相对繁殖力/(grain/mm) relative fecundity in fork length	范围 range	400.01—844.74	593.81—2136.54	796.43—2252.76	802.87—2490.21	1073.89—2916.59
	均值±标准差 $\bar{x} \pm SD$	621.59±121.59	1064.33±365.02	1303.17±373.57	1457.15±586.75	1743.48±703.45
体重相对繁殖力/(grain/g) relative fecundity in body weight	范围 range	448.54—1012.59	543.75—1963.45	569.37—1542.62	511.70—1763.53	709.55—1676.15
	均值±标准差 $\bar{x} \pm SD$	645.58±142.80	940.19±309.49	923.84±248.03	933.84±389.25	1017.08±385.96
贡献率/% proportion		36.23	31.38	19.01	6.92	6.46

185914.39) 粒; 叉长相对繁殖力范围为 400.01~2916.59 粒/mm, 平均为 (1101.70±492.21) 粒/mm; 体重相对繁殖力范围为 448.54~1963.45 粒/g, 平均为 (881.13±311.46) 粒/g。

1⁺龄日本鲭叉长相对繁殖力和体重相对繁殖力均最低, 5⁺龄日本鲭叉长相对繁殖力和体重相对繁殖力均最高。绝对繁殖力和叉长相对繁殖力均是随着年龄的增加而逐渐升高。体重相对繁殖力在 1⁺~2⁺龄时升高, 达到 3⁺龄时出现降低趋势, 而后至 5⁺龄逐渐升高。单因素方差分析结果显示, 绝对繁殖力及叉长相对繁殖力均与年龄存在极显著正相关关系($P<0.001$); 体重相对繁殖力与年龄存在显著正相关关系($P=0.017<0.05$)。

绝对繁殖力与年龄符合幂函数关系, 其关系式为: $r=173951 \times a^{0.794}$ ($R^2=0.59$);

叉长绝对繁殖力与年龄符合幂函数关系, 其关系式为: $F_L=640.02 \times a^{0.5995}$ ($R^2=0.47$);

体重绝对繁殖力与年龄符合幂函数关系, 其关系式为: $F_W=694.49 \times a^{0.2416}$ ($R^2=0.12$)。

由繁殖力贡献率(表 3)来看, 1⁺龄雌性日本鲭绝对繁殖力贡献率最高(36.23%), 5⁺龄绝对繁殖力贡献率最低(6.46%)。虽然高龄(3⁺~5⁺龄)日本鲭个体平均绝对繁殖力高于低龄(1⁺~2⁺龄)日本鲭, 但是由于其数量较少, 导致其贡献率较低。

根据不同年龄组的日本鲭平均绝对繁殖力来分析其绝对繁殖力的年增长量和增长率变化(表 4), 结果显示: 第 2 次性成熟加入繁殖群体的 2⁺龄日本鲭的绝对繁殖力年增长率最高(91.12%)。从 2⁺龄开始, 绝对繁殖力年增长率开始下降, 4⁺龄日本鲭绝对繁殖力年增长率最低(18.41%), 到 5⁺龄时略有上升。

表 4 日本鲭个体绝对繁殖力增长量与增长率
Tab. 4 *Scomber japonicus* annual increment and annual rate of increase of individual absolute fecundity

年龄/a age of years	绝对繁殖力/grain absolute fecundity			样本量 number
	均值 mean	年增长量 annual increment	年增长率/% annual rate of increase	
1 ⁺	171668			18
2 ⁺	328098	156430	91.12	37
3 ⁺	443167	115069	35.07	16
4 ⁺	524753	81586	18.41	9
5 ⁺	653136	128383	24.47	3

3 讨论

3.1 繁殖群体特征

东海中部日本鲭属于东海群系^[10], 繁殖季在每年的 3—5 月^[18]。已有研究表明^[10, 19-20], 随着时间的推移, 东海群系日本鲭繁殖群体年龄结构趋于简单化、低龄化同等年龄条件下, 具体表现为个体叉长缩小以及初次性成熟年龄的降低。越来越多证据表明^[4-5, 21-22], 许多海洋鱼类经过长期的捕捞和气候变暖胁迫, 已经产生形态、生理等表型性状进化, 具体表现为个体小型化、性成熟年龄提前、繁殖潜力下降等^[1], 使种群原有的稳定性和恢复力受到威胁。Engelhard 等^[5]研究了 1930—2000 年大西洋鲱(*Clupea harengus*)资源恢复期与崩溃期性成熟性状的变化, 提出了性成熟年龄和体型异质性变化趋势, 并把这种现象归因于进化响应假说和补偿响应假说。国际上称上述变化为捕捞诱导进化, 即在捕捞压力影响下, 为了种群的延续, 鱼类会产生性成熟提前的适应性变化, 性成熟时的年龄和长度是促进其适应环境变化的重要生活史特征^[23-24]。

本研究根据 2021 年在东海中部采集的日本鲭繁殖群体样本, 发现其繁殖群体年龄结构和优势年龄组相较于 20 世纪均有所下降^[3]; 而相较于 21 世纪初的日本鲭繁殖群体^[3], 虽然有少量高龄个体(5⁺龄)出现, 但优势年龄组未产生变化。高龄个体的出现说明低龄化现象可能有所好转, 但由于高龄个体数量较少且优势年龄组未产生变化, 因此群体结构并未产生实质性的改变。20 世纪 80 年代的东海群系日本鲭繁殖群体中未发现 1 龄个体存在^[20]; 至 21 世纪初的东海群系日本鲭 1⁺龄个体性成熟比例已达 50%^[1]; 本研究发现东海群系日本鲭繁殖群体中 1⁺龄个体性成熟比例达到 64.58%, 该现象也说明了东海群系日本鲭存在性成熟提前的问题。邓景耀等^[25]认为日本鲭性成熟的开始时间并不决定于年龄, 而是其叉长需达到一定长度后才会开始性成熟。20 世纪 60 年代日本鲭最小性成熟叉长为 292 mm^[3]; 20 世纪 70~80 年代最小性成熟叉长为 280 mm^[3]; 21 世纪初日本鲭最小性成熟叉长为 248 mm^[3], 本研究中其最小

性成熟叉长为 256 mm。Logistic 方程拟合群体 50%性成熟叉长是由鱼类群体样本体长范围决定的, 所拟合出的数值为 256.98 mm, 虽没有以往数据作对比, 但是根据以往所观察到的最小性成熟叉长也远大于 256.98 mm, 因此可以判断较以往的东海群系日本鲭性成熟叉长有所减小。相较于 20 世纪各年值日本鲭最小性成熟叉长均有明显缩小趋势, 这是由于日本鲭长期面临高强度捕捞, 为维持种群资源量所致。Watanabe 等^[8]认为日本鲭性成熟叉长的缩小除了与种群资源数量的下降有着密切关系, 还会受到环境因子等条件的影响, 例如日本鲭产卵场海域的海表温度若较为温暖, 则会促进日本鲭的性成熟提前^[25]。而相较于 21 世纪初期, 2021 年东海群系日本鲭最小性成熟叉长略有上升, 说明了其性成熟提前现象有所改善, 得以改善的原因可能在于 21 世纪以来, 中国对东海中部海域经济鱼类采取的产卵场保护措施^[26], 因此应加大对海洋鱼类产卵场的保护措施, 延长伏季休渔时间。

Takasuke^[27]认为亲体的脂肪能量、个体大小及年龄高低相较于亲体数量更能反映其种群的潜在繁殖力。本研究表明, GSI 随着年龄的增加有上升趋势, 高龄(3⁺~5⁺龄)雌性日本鲭的 GSI 大于低龄(1⁺~2⁺龄)雌性日本鲭。根据不同年龄组日本鲭的平均性腺质量统计结果来看(表 2), 低龄日本鲭的平均性腺质量也低于高龄日本鲭。性成熟系数 GSI 反映的是鱼类性腺发育程度和鱼体能量在性腺和躯体之间的分配比例^[10]。由于性腺质量的增加来源于鱼体营养成分, 且高龄个体躯体明显大于低龄个体, 而躯体的增长可以为储存更多的卵子提供足够的空间^[10], 以至于高龄个体的平均性腺质量高于低龄个体。因此说明高龄雌性日本鲭在繁殖期间, 性腺发育所分配到的能量及营养成分高于低龄雌性日本鲭。

3.2 卵径与年龄的关系分析

鱼类性成熟提前可能导致多种后果, 如繁殖力变化^[28]、卵径变小、孵化率降低、幼体存活率下降等^[29]。而卵径大小影响着亲体繁殖力与幼鱼的存活率, 一般来说, 高繁殖力的鱼类, 卵径偏小^[30], Mollet 等^[31]认为这种繁殖方式是为了弥补

幼鱼的低存活率。诸多研究结果表明, 性成熟年龄或体长会影响鱼类繁殖成功率及其种群补充能力, 世界上商业捕捞鱼群的资源衰退与繁殖期年龄、长度的显著变化均具有同步性^[5]。因此, 鱼类繁殖特征研究对渔业资源丰度变化及其开发和管理有重要指示作用。

已有研究^[3]表明, 目前日本鲭卵径较上个世纪已产生变小的趋势。同时, 日本鲭个体相对繁殖力较以往有显著增加。这种繁殖策略是为了维持种群数量的稳定^[32]。本研究以亲体性腺不同发育程度来分析其对卵径大小是否有影响, 其目的在于研究亲体年龄对日本鲭的卵径影响时, 是否需要排除性腺发育程度这一影响因素。结果显示, 随着性腺的发育, 日本鲭卵径逐渐变大, 因此研究年龄对于其卵径的影响时需统一性腺发育程度, 结合所采集样本状况, 性腺发育成熟度在 IV 期时, 日本鲭年龄范围最广。对比同一性腺发育程度下(IV 期)卵径与年龄之间的关系后发现, 卵径随着日本鲭年龄的增加而升高。卵径的增大对于孵化出的幼鱼早期生长是有利的, 卵径大, 说明卵黄形成过程中被分配到更高的能量, 使得从较大的卵孵化出的幼鱼比从较小的卵子孵化出的幼鱼处于更高的发育阶段, 并且有更长的扩散期^[33]。栗田^[34]研究指出, 高龄鱼相较于低龄鱼, 其分布时空范围更广, 更有利于种群补充量的增长。而种群密度、个体营养条件等因素与鱼类繁殖力呈正相关关系^[35], 且亲体排出体外的鱼卵密集度并不会对孵化的后代产生影响^[27]。因此, 高龄日本鲭所孵化出的后代存活率更高、繁殖能力更强, 对于群体资源量的补充更有意义。

3.3 繁殖力与年龄的关系分析

鱼类个体繁殖力不仅受遗传和环境因素影响, 还与鱼体其他生物学指标密切相关, 例如年龄不仅影响个体繁殖力, 还与其繁殖开始时间有关^[35]。个体繁殖力作为种群繁殖力的重要指标, 可以体现不同鱼的繁殖策略^[36], 亦可根据繁殖力特征评估同一种群不同年代及不同地理位置之间的差异。李建生等^[3,10]发现, 目前东海群系日本鲭在面临高强度的捕捞压力下, 较以往已产生繁殖力升高、卵径缩小等生物学特征变化; 东海中部日本

鲭的绝对繁殖力在地理上呈现出从南到北逐渐增加的趋势^[3]。本研究结果符合上述观点, 东海中部日本鲭群体繁殖力低于黄海群体^[37]高于东海南部群体^[38]。出现此现象的原因可能在于, 日本鲭产卵时最适水温为 15~20 °C^[1,39], 且温度是否适宜对其个体繁殖力的高低影响显著, Hiyama 等^[40]认为日本鲭产卵成功率与海表温度呈负相关, 从黄海到东海南部, 随着纬度的减小, 海表温度逐渐升高, 因此导致了从黄海到东海南部日本鲭繁殖力变化的现象; 同时, 不同种群之间的繁殖力也存在差异。本研究结果相较于 20 世纪 60~80 年代东海中部日本鲭群体繁殖力有下降的趋势^[10]。可能是由于, 目前东海日本鲭面对的高强度捕捞致使其种群低龄化, 而上世纪的东海日本鲭繁殖群体中, 高龄个体所占比例较高, 结合高龄日本鲭繁殖力高于低龄个体的特点, 可以解释目前日本鲭绝对繁殖力下降的原因。虽然绝对繁殖力与年龄呈正比关系, 但绝对繁殖力贡献率与年龄却呈现出反比关系, 即随着年龄的增加, 贡献率逐渐降低。低龄(1⁺~2⁺龄)日本鲭繁殖力贡献率最高, 占比高达 67.61%。尽管高龄个体绝对繁殖力显著高于低龄个体, 但由于其数量上的稀少, 导致无法为其种群资源量的维持提供更高的贡献率, 由此可以看出日本鲭群体低龄化问题带来的严重性。高龄日本鲭个体卵径与繁殖力较低龄个体具有明显优势, 因此对于高龄日本鲭的保护应受到重视, 这对于提高其种群资源量作用更加明显。日本鲭个体绝对繁殖力在第 2 次(即 2⁺龄时)参与繁殖时的年增长率最高(91.12%)。2⁺龄以上个体绝对繁殖力的增长率逐渐衰退, 至 5⁺龄略有上升。这可能是由于鱼体生命老化等原因所致。然而日本鲭生命周期较短, 个体绝对繁殖力在整个生命周期中并无明显阶段性变化^[12], 因此 5⁺龄鱼的绝对繁殖力年增长率的回升原因可能由于 5⁺龄鱼数量较少, 难以形成明显的规律。

参考文献:

- [1] Li G, Chen X J, Guan W J. Stock assessment and management strategy of *Scomber japonicus*[M]. Beijing: Science Press, 2011: 15-26. [李纲, 陈新军, 官文江. 东黄海鲈鱼资源评估与管理决策研究[M]. 北京: 科学出版社, 2011: 15-26.]
- [2] Liu Z L, Ma C Y, Yan L P, et al. Analysis of *Scomber japonicus* populations in the mid-southern East China Sea[J]. Marine Fisheries, 2018, 40(5): 531-536. [刘尊雷, 马春艳, 严利平, 等. 东海中南部日本鲭种群分析[J]. 海洋渔业, 2018, 40(5): 531-536.]
- [3] Li J S, Yan L P, Hu F. Inter-decadal changes in biological characteristics of reproductive stocks of chub mackerel, *Scomber japonicus*, in the East China Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2015, 22(6): 1253-1259. [李建生, 严利平, 胡芬. 东海日本鲭繁殖群体生物学特征的年代际变化[J]. 中国水产科学, 2015, 22(6): 1253-1259.]
- [4] de Roos A M, Boukal D S, Persson L. Evolutionary regime shifts in age and size at maturation of exploited fish stocks[J]. Proceedings Biological Sciences, 2006, 273(1596): 1873-1880.
- [5] Engelhard G H, Heino M. Maturity changes in Norwegian spring-spawning herring before, during, and after a major population collapse[J]. Fisheries Research, 2004, 66(2-3): 299-310.
- [6] Li J S, Yan L P, Hu F, et al. The reproductive biology of chub mackerel (*Scomber japonicus*) in Wen-Tai fishing ground[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2015, 22(1): 99-105. [李建生, 严利平, 胡芬, 等. 温台渔场日本鲭的繁殖生物学特征[J]. 中国水产科学, 2015, 22(1): 99-105.]
- [7] Yamada T, Aoki I, Mitani I. Spawning time, spawning frequency and fecundity of Japanese chub mackerel, *Scomber japonicus* in the waters around the Izu Islands, Japan[J]. Fisheries Research, 1998, 38(1): 83-89.
- [8] Watanabe C, Yatsu A. Long-term changes in maturity at age of chub mackerel (*Scomber japonicus*) in relation to population declines in the waters off northeastern Japan[J]. Fisheries Research, 2006, 78(2-3): 323-332.
- [9] Wu S N, Chen X J. Relationship between the recruitment of the Pacific-cohort of chub mackerel (*Scomber japonicus*) and the influence factors on the spawning ground based on GLM and GAM[J]. Journal of Fisheries of China, 2020, 44(1): 61-70. [武胜男, 陈新军. 基于 GLM 和 GAM 的日本鲭太平洋群体补充量与产卵场影响因子关系分析[J]. 水产学报, 2020, 44(1): 61-70.]
- [10] Li J S, Hu F, Yan L P, et al. The fecundity of chub mackerel (*Scomber japonicus*) spawning stocks in the central East China Sea[J]. Progress in Fishery Sciences, 2014, 35(6): 10-15. [李建生, 胡芬, 严利平, 等. 东海中部日本鲭 (*Scomber japonicus*)产卵群体繁殖力特征[J]. 渔业科学进展, 2014, 35(6): 10-15.]
- [11] Fernandez-Arcaya U, Drazen J C, Murua H, et al. Bathymetric gradients of fecundity and egg size in fishes: A Mediterranean case study[J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 2016, 116: 106-117.
- [12] Liu S, Gu C X, Yan Z. A study on the individual fecundity of mackerel, *Pneumatophorus japonicus* houttuyn[J]. Marine

- Sciences, 1988, 12(5): 43-48. [刘松, 顾晨曦, 严正. 鲈鱼个体生殖力研究[J]. 海洋科学, 1988, 12(5): 43-48.]
- [13] General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine. GB/T 12763.6~2007, specifications for oceanographic survey part 6: marine biological survey[S]. Beijing: China Standards Press, 2007. [国家质量监督检验检疫总局. GB/T12763.3~2007, 海洋调查规范第 6 部分: 海洋生物调查[S]. 北京: 中国标准出版社, 2007.]
- [14] Castro J J. Feeding ecology of chub mackerel *Scomber japonicus* in the Canary Islands area[J]. South African Journal of Marine Science, 1993, 13(1): 323-328.
- [15] Shiraishi T, Okamoto K, Yoneda M, et al. Age validation, growth and annual reproductive cycle of chub mackerel *Scomber japonicus* off the waters of northern Kyushu and in the East China Sea[J]. Fisheries Science, 2008, 74(5): 947-954.
- [16] Yang L L, Jiang Y Z, Yan L P, et al. Seasonal differences in the stock structure of mature *Todarodes pacificus* in the East China Sea Region[J]. Marine Fisheries, 2009, 31(4): 376-383. [杨林林, 姜亚洲, 严利平, 等. 东海区太平洋褶柔鱼生殖群体结构特征的季节差异[J]. 海洋渔业, 2009, 31(4): 376-383.]
- [17] Jin H Y, Li L, Jin X, et al. Fecundity of *Pseudecheneis sulcatus* in downstream of Yarlung zangbo river in Xizang[J]. Fisheries Science, 2020, 39(5): 744-751. [金洪宇, 李雷, 金星, 等. 西藏雅鲁藏布江下游黄斑褶(鲛)的个体繁殖力研究[J]. 水产科学, 2020, 39(5): 744-751.]
- [18] Li J S, Yan L P, Hu F. Analysis of *Scomber japonicus* spawning grounds based on fish eggs and larvae data in the Central and Southern East China Sea[J]. Marine Fisheries, 2020, 42(1): 10-19. [李建生, 严利平, 胡芬. 基于鱼卵仔鱼数据的东海中南部日本鲐产卵场分析[J]. 海洋渔业, 2020, 42(1): 10-19.]
- [19] Zheng Y J, Li J S, Zhang Q Y, et al. Research progresses of resource biology of important marine pelagic food fishes in China[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(1): 149-160. [郑元甲, 李建生, 张其永, 等. 中国重要海洋中上层经济鱼类生物学研究进展[J]. 水产学报, 2014, 38(1): 149-160.]
- [20] East China Sea Fishing Area Command Headquarters of the Fisheries Bureau of the Ministry of Agriculture. Animal Husbandry and Fisheries. Fishery Resources Investigation Division of the East China Sea[M]. Shanghai: East China Normal University Press, 1987: 392-400. [农牧渔业部水产局农牧渔业部东海渔区指挥部. 东海区渔业资源调查区划[M]. 上海: 华东师范大学出版社, 1987: 392-400.]
- [21] Olsen E M, Heino M, Lilly G R, et al. Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod[J]. Nature, 2004, 428(6986): 932-935.
- [22] Saraux C, van Beveren E, Brosset P, et al. Small pelagic fish dynamics: A review of mechanisms in the Gulf of Lions[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2019, 159: 52-61.
- [23] Shan X J, Hu Z J, Shao C W, et al. Progress in the study of fishing-induced evolution of fish biological characteristics[J]. Progress in Fishery Sciences, 2020, 41(3): 165-175. [单秀娟, 胡芷君, 邵长伟, 等. 捕捞诱导鱼类生物学特征进化研究进展[J]. 渔业科学进展, 2020, 41(3): 165-175.]
- [24] Costa E F S, Dias J F, Murua H. Reproductive strategy and fecundity of the keystone species *Paralonchurus brasiliensis* (Teleostei, Sciaenidae): An image processing techniques application[J]. Environmental Biology of Fishes, 2015, 98(10): 2093-2108.
- [25] Deng J Y, Zhao C Y. Marine fisheries biology[M]. Beijing: Agricultural Press, 1991: 413-452. [邓景耀, 赵传纲. 海洋渔业生物学[M]. 北京: 农业出版社, 1991: 413-452.]
- [26] Wang Y L, Hu C L, Li Z H, et al. Population structure and resource change of *Larimichthys polyactis* in spring in Zhoushan fishery spawning ground protection area, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(9): 3349-3356. [王雅丽, 胡翠林, 李振华, 等. 舟山渔场产卵场保护区春季小黄鱼群体结构及资源动态[J]. 应用生态学报, 2021, 32(9): 3349-3356.]
- [27] Takasuka A, Yoneda M, Oozeki Y. Density-dependent egg production in chub mackerel in the Kuroshio Current system[J]. Fisheries Oceanography, 2021, 30(1): 38-50.
- [28] Walsh M R, Munch S B, Chiba S, et al. Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: Impediments to population recovery[J]. Ecology Letters, 2006, 9(2): 142-148.
- [29] Conover D O, Munch S B. Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales[J]. Science, 2002, 297(5578): 94-96.
- [30] Anderson D M, Gillooly J F. Predicting egg size across temperatures in marine teleost fishes[J]. Fish and Fisheries, 2020, 21(5): 1027-1033.
- [31] Mollet H F, Cliff G, Pratt H L, et al. Reproductive biology of the female shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, with comments on the embryonic development of lamnoids[J]. Fishery Bulletin-National Oceanic and Atmospheric Administration, 2000, 98(2): 299-318.
- [32] Melo R M C, Ferreira C M, Luz R K, et al. Comparative oocyte morphology and fecundity of five characid species from São Francisco River Basin, Brazil[J]. Journal of Applied Ichthyology, 2011, 27(6): 1332-1336.
- [33] Fernandez-Arcaya U, Drazen J C, Murua H, et al. Bathymetric gradients of fecundity and egg size in fishes: A Mediterranean case study[J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 2016, 116: 106-117.
- [34] Kurita Y. Influence of spatio-temporal changes in stock reproductive potential on the recruitment levels of fish[J]. Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography, 2010, 74: 4-18. [栗田豊. 産卵親魚個体群の繁殖能力の時間的変化が加入量に及ぼす影響[J]. 水産海洋研究, 2010, 74: 4-18.]
- [35] Zhang X W. Mackerel[M]. Beijing: China Agriculture Press,

1983. [张孝威. 鲈鱼[M]. 北京: 农业出版社, 1983.]
- [36] Wang M L, Chen J J, Shi H L, et al. Study on the gonadal development and individual fecundity of *trachidercnus fasciatus heckel* in Dalian Sea area coast[J]. Journal of Yangtze University (Natural Science Edition), 2018, 15(22): 35-38, 6. [王茂林, 陈家捷, 史会来, 等. 大连海域松江鲈鱼亲鱼性腺发育及繁殖力研究[J]. 长江大学学报(自然科学版), 2018, 15(22): 35-38, 6.]
- [37] Li J S, Yan L P, Hu F. Inter-decadal variation in the reproductive characteristics of chub mackerel *Scomber japonicus* in the northern Yellow Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2014, 21(3): 567-573. [李建生, 严利平, 胡芬. 黄海北部日本鲭繁殖生物学特征的年代际变化[J]. 中国水产科学, 2014, 21(3): 567-573.]
- [38] Li J S, Hu F, Yan L P. A preliminary study on biological characteristics of chub mackerel (*Scomber japonicus*) spawning stock in central Taiwan Strait[J]. Journal of Applied Oceanography, 2014, 33(2): 198-203. [李建生, 胡芬, 严利平. 台湾海峡中部日本鲭产卵群体生物学特征的初步研究[J]. 应用海洋学学报, 2014, 33(2): 198-203.]
- [39] Sassa C, Tsukamoto Y. Distribution and growth of *Scomber japonicus* and *S. australasicus* larvae in the southern East China Sea in response to oceanographic conditions[J]. Marine Ecology Progress Series, 2010, 419: 185-199.
- [40] Hiyama Y, Yoda M, Ohshimo S. Stock size fluctuations in chub mackerel (*Scomber japonicus*) in the East China Sea and the Japan/East Sea[J]. Fisheries Oceanography, 2002, 11(6): 347-353.

The relationship between age, egg size, and fecundity of *Scomber japonicus* in the East China Sea

ZHOU Hanlin^{1, 2}, YAN Liping², ZHANG Hui², LI Jiansheng²

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

2. Key Laboratory of East China Sea Fishery Resources Exploitation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 200090, China

Abstract: In order to rationally utilize *Scomber japonicus* resources and determine their replenishment law, the relationship between age, egg size, and fecundity of *Scomber japonicus* was studied. Reproductive population samples of *Scomber japonicus* collected in the central East China Sea in March or April 2021 were used. The results showed that the reproductive population of female *Scomber japonicus* consisted of 1⁺–5⁺ years old, and the dominant age of 1⁺ and 2⁺ made up 68.54%. According to logistic equation fitting, the fork length of 50% sexual maturity was 256.98 mm. Independent samples *T*-test results showed that there was an extremely significant positive correlation between gonad development and egg size ($P < 0.001$). There was an extremely significant difference in egg size between the elder age group (3⁺–5⁺ years old) and the younger age group (1⁺–2⁺ years old; $P < 0.001$). The average absolute fecundity of *Scomber japonicus* was (358202.06±185914.39) grain/ind; the average relative fecundity in fork length was (1101.70±492.21) grain/mm; and the average relative fecundity in body weight was (881.13±311.46) grain/g. The absolute fecundity and relative fecundity in fork length increased with age, showing extremely significant positive correlations ($P < 0.001$). There was a significant positive correlation between relative fertility in body weight and age ($P = 0.017 < 0.05$). Regression analysis showed that the relationship between the three fertility indices and age was a power function. The absolute fertility contribution rate decreased with the increase of age, and with increasing age, the annual increase of absolute fecundity decreased continuously and then rebounded slightly at 5⁺ years old. Although elder *Scomber japonicus* produced higher egg quality and had higher fecundity, due to the small number of elder individuals, the contribution rate of absolute fecundity is smaller than that of younger fish. In formulating the management and protection measures of *Scomber japonicus* resources, the protection of elder *Scomber japonicus* should receive special attention.

Key words: *Scomber japonicus*; East China Sea Stock; age; fecundity; egg size

Corresponding author: LI Jiansheng. E-mail: jianshengli@sina.com