

大型金枪鱼繁殖生物学研究进展

练诗雅^{1,2}, 王鲁民¹, 郑汉丰¹, 陈润^{1,2}, 王亚冰¹, 王倩¹, 王磊¹, 彭士明^{1*}

¹中国水产科学研究院东海水产研究所, 上海

²上海海洋大学水产与生命学院, 上海

Email: *shiming.peng@163.com

收稿日期: 2021年2月19日; 录用日期: 2021年2月27日; 发布日期: 2021年3月18日

摘要

金枪鱼养殖产业在日本、西班牙等国已经取得阶段性成果, 但在我国仍处于相关技术研发的起步阶段。本文主要针对5种大型金枪鱼, 即太平洋蓝鳍金枪鱼(*Thunnus orientalis*)、大西洋蓝鳍金枪鱼(*Thunnus thynnus*)、黄鳍金枪鱼(*Thunnus albacares*)、南方蓝鳍金枪鱼(*Thunnus maccoyii*)和大眼金枪鱼(*Thunnus obesus*)繁殖生物学研究方面所取的阶段性成果(包括产卵季节、产卵水温、产卵水深、雌雄性比、平均产卵频率、性成熟的叉长和体重、平均繁殖力、成熟模式、性腺成熟等级、性腺指数等)进行了梳理与总结, 阐明了不同海域金枪鱼群体其繁殖生物学信息的不同之处, 为后续我国开展金枪鱼养殖研发工作提供一些参考依据。

关键词

蓝鳍金枪鱼, 黄鳍金枪鱼, 大眼金枪鱼, 繁殖生物学, 进展

Research Progress on Reproductive Biology of Large Tuna Species

Shiya Lian^{1,2}, Lumin Wang¹, Hanfeng Zheng¹, Run Chen^{1,2}, Yabing Wang¹, Qian Wang¹, Lei Wang¹, Shiming Peng^{1*}

¹East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai

²College of Fisheries and Life, Shanghai Ocean University, Shanghai

Email: *shiming.peng@163.com

Received: Feb. 19th, 2021; accepted: Feb. 27th, 2021; published: Mar. 18th, 2021

*通讯作者。

文章引用: 练诗雅, 王鲁民, 郑汉丰, 陈润, 王亚冰, 王倩, 王磊, 彭士明. 大型金枪鱼繁殖生物学研究进展[J]. 水产研究, 2021, 8(1): 1-8. DOI: 10.12677/ojfr.2021.81001

Abstract

The tuna aquaculture industry has achieved phased results in Japan, Spain and other countries, but it is still in the initial stage of related technology research and development in China. This article mainly focuses on the current progress in reproductive biology research (oviposition season, oviposition water temperature, oviposition water depth, ratio of female to male, average oviposition frequency, mature fork length and body weight, average fecundity, maturity pattern, gonadal maturity grade, gonadal index, etc.) of large tuna species, such as the Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*), Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*), yellowfin tuna (*Thunnus albacares*), southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*) and bigeye tuna (*Thunnus obesus*), summarizes the existing research results, and finds out the differences in reproductive biology information among different sea tuna groups. It provides some references for the follow-up research and development of tuna culture in China.

Keywords

Bluefin Tuna, Yellowfin Tuna, Bigeye Tuna, Reproductive Biology, Progress

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

金枪鱼属于鲈形目(*Perciformes*), 鲭亚目(*Scombroidei*), 鲭科(*Scombridae*), 主要分布于大西洋、太平洋及印度洋水域, 其中太平洋蓝鳍金枪鱼(*Thunnus orientalis*)、大西洋蓝鳍金枪鱼(*Thunnus thynnus*)、南方蓝鳍金枪鱼(*Thunnus maccoyii*)、黄鳍金枪鱼(*Thunnus albacares*)和大眼金枪鱼(*Thunnus obesus*)均属大型金枪鱼种类。现在, 全球范围内人们对金枪鱼全人工养殖产业的研究开发越来越感兴趣[1] [2]。由于金枪鱼在全球鲜鱼市场具有很高的价值, 且具有许多良好的生物学特性, 使其位居全球范围内最受欢迎的高端需求食用鱼类之列, 因此金枪鱼的人工养殖技术研究是目前业内的热点内容[3]。由于目前金枪鱼全人工养殖仍比较困难, 养殖产量非常有限, 因此, 全球范围内金枪鱼的市场供应仍以捕捞野生金枪鱼为主要手段, 然而过度捕捞导致了大多数金枪鱼物种的数量急剧下降。本文主要针对全球范围内大型金枪鱼繁殖生理学研究取得的阶段性成果进行了梳理与总结, 以期为我国开展金枪鱼养殖研发工作提供一些参考。

2. 大型金枪鱼繁殖生理学研究进展

2.1. 太平洋蓝鳍金枪鱼

Yumi Okochi *et al.* [4]对日本海域已知的太平洋蓝鳍金枪鱼产卵地进行了分析, 发现其产卵季节从6月中旬开始持续到8月初, 雌雄性比例接近 1:1, 产卵时间为 17:00~22:00, 平均产卵频率约为 0.91 次/日, 平均产卵间隔为 1.10 天, 50%和 95%性成熟时的叉长分别为 114.4 cm 和 133.6 cm, 繁殖力与叉长、鳃和内脏体重、生殖腺重量呈正相关。梁旭方[5]也概述了日本太平洋蓝鳍金枪鱼繁育方面的研究进展, 平均体重约 70 kg 的 60 尾产卵群体, 在水温为 21.8°C~25.6°C 的 1979、1980 和 1982 年均均有产卵, 此后无

产卵。人工饲养的7龄亲鱼(1987年捕获的天然幼鱼)体重为45~140 kg(平均90 kg)在1994年7月开始产卵,产卵水温在23.2℃~29.2℃,同一群体在水温为21.6℃~29.2℃的1995和1996年再次产卵[5],由此表明,太平洋蓝鳍金枪鱼的产卵水温范围较广,产卵时间主要为17:30~18:00,产卵多在水面或水面下进行,且数尾雄鱼追逐1尾雌鱼。

日本是世界上最早研究太平洋蓝鳍金枪鱼养殖技术的国家。2002年,日本首次实现了太平洋蓝鳍金枪鱼的全人工繁育,近畿大学利用这些人工饲养的亲鱼进行了人工繁殖,共获得约100万粒受精卵,孵出仔鱼约80万尾。由于在7龄小型雌亲鱼卵巢内发现具有各发育期的卵细胞,推测太平洋蓝鳍金枪鱼属于多次产卵类型。2007年,日本首次成功培育获得第二代全人工养殖金枪鱼苗种,虽然人工养殖的亲鱼可以自然产卵,但仍受限于亲鱼的性腺发育质量及产卵环境(特别是水温)的适宜性[6]。

2.2. 大西洋蓝鳍金枪鱼

有关大西洋蓝鳍金枪鱼性腺成熟时间的大多数信息主要是来自对地中海区域大西洋蓝鳍金枪鱼种群的研究。根据Heinisch *et al.* [7]的报道,大西洋蓝鳍金枪鱼显示出横跨地中海的典型时空性腺成熟模式,5月中旬在地中海东部(黎凡特海),6、7月分别在中部(马耳他)和西部(巴利阿里群岛)的产卵达到高峰。截至目前,关于西大西洋蓝鳍金枪鱼种群生殖腺成熟的数据有限,研究表明产卵主要发生在4、5月的墨西哥湾[8],但并未排除在西大西洋存在其他未知的产卵场的情况[9] [10] [11]。Sarasquete *et al.* [12]、Corriero *et al.* [13]与Abascal和Medina [14]发现大西洋蓝鳍金枪鱼卵巢发育具有卵母细胞发育不同步的特点,在产卵季节时同一样本中所有的卵母细胞阶段均存在,成熟卵母细胞分批释放。野生大西洋蓝鳍金枪鱼的繁殖力约为每公斤体重93,000枚卵[15],产卵频率为1.2天[15]。根据Corriero *et al.* [16]报道,地中海的大西洋蓝鳍金枪鱼50%性成熟叉长为104 cm,对应的年龄为3至4龄,而100%性成熟叉长为130 cm(5龄)。在大西洋西部的大西洋蓝鳍金枪鱼性成熟时间较晚一些,个体在7至8龄之间达到性成熟[8] [10]。

由于圈养条件下的大西洋蓝鳍金枪鱼的产卵季节非常短(约1~2个月),加之雌雄发育不同步,因此诱导产卵对于大西洋蓝鳍金枪鱼人工繁育的研究至关重要[17] [18]。Mylonas *et al.* [19]首次对大西洋蓝鳍金枪鱼(5~12龄)进行诱导产卵的尝试,在野生大西洋蓝鳍金枪鱼产卵的季节(6月至7月)期间,基于聚合物的控制释放系统(植入物)把促性腺激素释放激素植入亲鱼体内,连续两年后发现,促性腺激素释放激素植入物不会导致雄鱼睾丸的组织学结构发生任何差异,几乎所有鱼类(包括对照组)睾丸内均含有精子,但是含有精子的成年雄性的比例有所增加,在对照组中睾丸内含有精子的成年雄性的比例仅为12%,而处理组的比例为26%;在雌性大西洋蓝鳍金枪鱼中观察到了更明显的作用效果,激素植入后的2~8天,有63%的金枪鱼卵母细胞发育成熟,相比之下,对照组中的比例为0% [17]。De Metrio *et al.*对人工饲养的大西洋蓝鳍金枪鱼种群采用相同的促性腺激素释放激素植入处理,诱导其在四天内连续产卵,每日产卵量约2000万个,前两日的卵的受精率为80% [20]。2009年,西班牙科研人员使用相同的促性腺激素释放激素植入物成功诱使一尾圈养的大西洋蓝鳍金枪鱼亲鱼产卵,产卵行为持续了17天,总共获得了1.4亿枚受精卵,最终培育出了少量的鱼种[21]。目前,促性腺激素释放激素植入处理已被用于各种商业和研究操作,目的是在金枪鱼开始产卵时或整个产卵季节,特别是当金枪鱼不能自然产卵或产卵量非常少时,诱导大西洋蓝鳍金枪鱼的大量产卵,并延长产卵的持续时间[22]。此外,已有的研究表明大西洋蓝鳍金枪鱼在圈养密度较低条件下更易诱发其自然产卵并获得高质量的卵,但在大多数情况下,自然产卵的时间很短(仅3~4周) [22]。

2.3. 南方蓝鳍金枪鱼

南方蓝鳍金枪鱼的产卵行为除七月份外其余月份均有发生,主要产卵季节由九月延续至次年四月,

并于一月到二月达到高峰[23] [24]。南方蓝鳍金枪鱼的性腺发育同样是不同步的,为多次产卵或分批产卵类型[24]。然而, Gunn *et al.* [20]发现,南方蓝鳍金枪鱼可能不是每年均产卵的专性鱼类,即并非所有的成熟南方蓝鳍金枪鱼每年都迁徙和产卵,可能会出现“跳过产卵”的情况,这与水温的变化和主要水流的年际变化有关,能量可能会用于加速生长以获得更大的体型而不是产卵,使其在之后拥有更大的繁殖力。年龄小的成熟南方蓝鳍金枪鱼更有可能推迟产卵,随着年龄的增长,这种行为发生的概率下降[21]。

当南方蓝鳍金枪鱼 11~12 年龄时 50%性成熟的平均体长在 158~163cm [24] [25] [26], 这比大约 3~5 龄便开始产卵的太平洋蓝鳍金枪鱼年龄要大得多[27] [28]。据报道,南方蓝鳍金枪鱼的产卵频率为 1.6 天,但如果只考虑那些正处于主要产卵状态下的雌性南方蓝鳍金枪鱼,那么产卵间隔仅 1.1 天[24]。南方蓝鳍金枪鱼的相对繁殖力随着体长的增加而增加,每克体重约有 56.56161 个卵细胞[24],相当于每尾 100 kg 雌性金枪鱼体内约有 570 万个卵细胞。

2.4. 黄鳍金枪鱼

我国南海黄鳍金枪鱼叉长 160 cm 以下群体的雌雄性比为 1:1.32,雌性和雄性的 50%性腺成熟叉长分别为 126.02 cm 和 133.21 cm [25]。朱国平等[26]对印度洋中西部黄鳍金枪鱼的研究得出,雌性最小成熟体长为 101 cm,而雄性的最小成熟体长为 110 cm,推测雌性 50%成熟体长为 113.77 cm,雄性则为 120.20 cm。然而, Sun *et al.* [3]对中西太平洋黄鳍金枪鱼研究却发现,雄性 50%性成熟体长(69 cm)小于雌性的 50%性成熟体长(92 cm)。东太平洋雄性黄鳍金枪鱼叉长分布为 93~185 cm (平均叉长为 132 cm),雌性叉长范围为 23~177 cm (平均叉长为 129 cm) [27]。其他地区如东部热带太平洋区域的黄鳍金枪鱼最小成熟体长为 84 cm [28],西印度洋黄鳍金枪鱼 50%性成熟时的叉长为 75 cm [29]。

依据王国修[27]的研究报道,东太平洋雄性黄鳍金枪鱼净重范围为 10~80 kg (平均净重为 33 kg),雌性净重范围为 10~90 kg (平均净重为 31 kg)。黄鳍金枪鱼初次产卵的体重为 12~28 kg,体长为 75~112 cm,只要产卵水域的温度适宜、食物充足就能够长时间进行产卵活动[28]。产卵行为在全天内都会发生,主要产卵时间在 13:00 到 21:30,适宜水温为 19.7℃~23.3℃;雌性第一次产卵的平均年龄约为 1.6~2.0 龄[29] [30]。此外,也有研究报道称,在热带海域黄鳍金枪鱼全年的产卵频率可达到 1.5 天/次。对印度洋中西部黄鳍金枪鱼的研究发现,雌雄鱼种的产卵时间是从 1 月到 6 月[26]。通过监测我国南海黄鳍金枪鱼性腺指数(Gonadosomatic Index)可知,雌性与雄性个体的性成熟高峰期在 2~6 月份[25]。东太平洋雄性黄鳍金枪鱼性腺指数 9 月份达到最小值 0.41,12 月份达到最大值 5.17,雌性性腺指数 9 月份达到最小值 0.61,12 月份达到最大值为 5.17,由此可以推断,9 月份是东太平洋黄鳍金枪鱼的生殖低峰[27]。大西洋中部黄鳍金枪鱼体长 132~142 cm 平均单次产卵量可达 210 万粒[31],西太平洋黄鳍金枪鱼其繁殖力个体平均为 271 万粒卵[32],印度洋西部黄鳍金枪鱼叉长为 79~147 cm 时平均繁殖力为 310 万粒[33]。我国南海黄鳍金枪鱼其雌性绝对怀卵量介于 77.86 万到 454.24 万粒之间,平均绝对怀卵量为 242.57 万粒,且主要在较浅水层产卵[25]。冯波等[34]对南海黄鳍金枪鱼研究得到的数据略低于李忠炉,其绝对怀卵量为 15~154 万粒,渔获水深同样 93.75%集中在 50~350 m。

2.5. 大眼金枪鱼

MIYABE *et al.* [35]对大眼金枪鱼的研究发现,体长不足 70 cm 与体长超过 160 cm 的大眼金枪鱼中,雄性均大于雌性,叉长在两者之间的,性比约为 1:1 [36],东太平洋和南沙群岛海域的大眼金枪鱼雌雄性比均接近 1:1 [37] [38]。王修国[39]对太平洋东部大眼金枪鱼的研究发现,除 7 月雄雌性比小于 1:1 外,其它各月的雌雄性比均大于 1:1。印度洋东部、中南部和大西洋的大眼金枪鱼也具有相同的特点[31] [40] [41]。太平洋大眼金枪鱼叉长范围为 64~203 cm,全重范围为 4.5~170 kg,平均个体重量为 45 kg,雌性

大眼金枪鱼的最小产卵叉长为 120 cm, 全重为 29 kg [38], 首次达到性成熟时的体长范围为 91~100 cm [42]。太平洋东部和中西部的大眼金枪鱼其雌性初次性成熟长度变化不大, 已成熟个体体长不足 100 cm 的比较少[43] [44]。

东太平洋大眼金枪鱼雄性性腺最大重量达到 1000 g, 性腺指数为 0.97, 雌性性腺最大重量达到 4400 g, 性腺指数达到 4.19, 最小产卵性腺指数达到 3.90, 其主要特征是卵巢内的卵粒呈游离状态[38]。南太平洋大眼金枪鱼雌性的性腺指数范围为 0.26~8.58, 且性腺指数和平均成熟等级随叉长增长而增大[45]。王修国[39]对太平洋东部的大眼金枪鱼研究后也发现, 性腺指数随着叉长和体质量的增加而增大, 但它们之间没有明显的函数关系, 其中雌性的性腺指数在 7 月份达到最小值 0.46, 12 月份达到最大值 3.97, 由此推测, 12 月份是东太平洋大眼金枪鱼的生殖高峰。印度洋水域大眼金枪鱼的繁殖峰期是从每年的 10 月持续到次年的 4 月[40], 产卵期为 3~6 月[46]。南沙群岛海域大眼金枪鱼各月份均产卵, 产卵高峰期为 6~8 月[37], 中西太平洋的大眼金枪鱼产卵多发生 2~9 月[47], 在 10°N~10°S 之间的海域内其产卵峰期在 4~9 月[24], 南太平洋 3°S~9°S 水域的水温为大眼金枪鱼的最适产卵温度, 产卵行为多集中在此纬度带内[45]。东太平洋的大眼金枪鱼产卵高峰期为 10~11 月份, 在此期间同时也发现, 该海域部分成熟大眼金枪鱼已完成产卵, 卵巢明显变小[38]。依据翟天晨[45]的研究报道, 南太平洋的大眼金枪鱼有多个繁殖峰期, 完成产卵的大量个体性腺退化至低成熟等级状态, 而后再次开始发育至下一个繁殖峰期。

在中西太平洋观察到大眼金枪鱼全年均有繁殖行为, 当海表面温度高于 28°C 的水域, 产卵个体更多[48]。同样热带太平洋的大眼金枪鱼全年均可发育成熟[49] [50], HISADA [51]发现其繁殖行为发生在水面下方至少 50 m 深处。大眼金枪鱼的产卵行为多发生在夜间[48] [52] [53], Pereira [54]也支持了这一观点, 发现产卵高峰时段集中在 19:00 至 0:00, 推测其产卵行为的开始可能与日落时间有关[55]。东太平洋大眼金枪鱼的产卵周期为 2.6 天, 如果只考虑繁殖积极的雌性大眼金枪鱼, 其产卵周期为 1.3 天[48], 对夏威夷西南海域的大眼金枪鱼研究发现, 其属于多年生重复产卵的鱼类[56]。不同水域大眼金枪鱼的怀卵数有所不同, 南沙群岛海域的大眼金枪鱼的绝对怀卵量在 109.46~456.95 万粒之间, 平均绝对怀卵量为 226.59 万粒, 并且怀卵量随着亲体个体的增大而增加[37]。东太平洋大眼金枪鱼相对繁殖力为每克体质量 24 个卵细胞[52], 南太平洋的大眼金枪鱼平均怀卵数为 109 万粒, 平均相对繁殖力为每克 20.5 粒[45]。大眼金枪鱼的卵粒椭圆形, 卵径分布呈双峰型, 性成熟不同步, 成熟卵的卵径在 0.7~2.3 mm 之间, 以 1.2~1.8 mm 占多数, 不成熟卵的卵径在 0.3~1.4 mm 之间, 以 0.5~1.1 mm 占多数[37]。

3. 现阶段金枪鱼繁殖生物学研究中存在的主要问题

由于金枪鱼养殖难度较高, 早年多以捕捞为主, 研究成本较大, 因此导致目前金枪鱼的繁殖生物学研究还存在许多问题。主要体现在以下几个方面: 一是缺乏系统性和长期性的研究, 研究对象样品的采集受限于所能捕获金枪鱼的数量、规格及其生长期等因素。二是从现有的研究报告来看, 目前的研究仅仅只聚焦在金枪鱼的年龄和体长, 产卵的习性、环境、时间和产卵量, 性腺指数及雌雄比等, 繁殖生理的内在调控机制方面的研究仍是空白, 如性激素、促卵泡素、促黄体生成素等的分泌规律等, 内分泌调控机制方面的研究主要是探究如何缩短繁殖周期或有效调控其性腺发育的理论基础。三是由于全人工养殖金枪鱼目前仅在太平洋蓝鳍金枪鱼上获得成功, 因此关于全人工养殖条件下金枪鱼繁殖生理学的研究仍非常欠缺。针对上述问题, 后续应持续开展金枪鱼的资源状况调查以获得长期性的数据资料, 拓宽研究内容的范畴, 多角度深入开展金枪鱼繁殖生物学的研究, 并以此基础, 逐步推进金枪鱼人工养殖及其生殖调控方面的研究。

4. 展望

由于目前金枪鱼全人工养殖技术仅由日本等少数国家掌握, 开展人工养殖条件下金枪鱼繁殖生理学

的相关研究在国内仍未可行,因此,现阶段针对金枪鱼繁殖生理学的研究,后续应重点聚焦在以下几个方面:1) 机体繁殖期的内分泌调控机制研究,如性激素、促卵泡素、促黄体生成素的合成及其调控机制等,揭示其内分泌因子含量的动态变化规律及其与生殖发育状况间的关系。2) 繁殖期营养素的蓄积特点分析,如组织中氨基酸、脂肪酸的等关键营养素的动态变化规律,明确金枪鱼不同种类间的营养蓄积和利用的特征及其差异所在,探明某些营养素调控金枪鱼性腺发育的作用机理,确定其繁殖所需的关键营养物质以及其体内蓄积和转化的规律。3) 繁殖期的机体代谢规律研究,如主要代谢酶类活性随生长周期或性腺发育周期的变化规律等,揭示金枪鱼在快速生长期和性腺发育成熟期机体代谢规律的异同,从而丰富和完善金枪鱼的繁殖生理学内容。4) 繁殖期性腺发育相关分子机理的解析,如研究揭示性腺发育关键基因的作用机制,开发系列遗传标记,为将来进行标记辅助选育研究奠定基础。

基金项目

现代农业(海水鱼)产业技术体系专项资金(No. CARS-47-G25)。

参考文献

- [1] Sawada, Y., Okada, T., Miyashita, S., Murata, O. and Kumai, H. (2005) Completion of the Pacific Bluefin Tuna *Thunnus orientalis* (Temminck et Schlegel) Life Cycle. *Aquaculture Research*, **36**, 413-421. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2005.01222.x>
- [2] Reglero, P., Balbn, R., Ortega, A. and Alvarez-Berastegui, D. (2013) First Attempt to Assess the Viability of Bluefin Tuna Spawning Events in Offshore Cages Located in an a Priori Favourable Larval Habitat. *Scientia Marina*, **77**, 585-594.
- [3] Masuma, S., Miyashita, S., Yamamoto, H. and Kumai, H. (2008) Status of Bluefin Tuna Farming, Broodstock Management, Breeding and Fingerling Production in Japan. *Reviews in Fisheries Science*, **16**, 385-390. <https://doi.org/10.1080/10641260701484325>
- [4] Okochi, Y., Abe, O., Tanaka, S., Ishihara, Y. and Shimizu, A. (2016) Reproductive Biology of Female Pacific Bluefin Tuna, *Thunnus orientalis*, in the Sea of Japan. *Fisheries Research*, **174**, 30-39. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.08.020>
- [5] 梁旭方. 日本对金枪鱼养殖及人工育苗技术的研究[J]. 水产科技情报, 2005, 32(2): 59-62.
- [6] Sawada, Y. (2005) Bluefin Tuna. In: Kumai, H. (Ed.), *Aquaculture System Marine Fish*, Kouseisha-Kouseikaku, Tokyo, 173203.
- [7] Heinisch, G., Corriero, A., Medina, A., Abascal, F.J., de la Serna, J.-M., Vassallo-Agius, R., *et al.* (2008) Spatial-Temporal Pattern of Bluefin Tuna (*Thunnus thynnus* L.1758) Gonad Maturation across the Mediterranean Sea. *Marine Biology*, 154,623-630. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-0955-6>
- [8] Baglin Jr., R.E. (1982) Reproductive Biology of Western Atlantic Bluefin Tuna. *Fishery Bulletin*, **80**, 121-134.
- [9] Lutcavage, M.E., Brill, R.W., Skomal, G.B., Chase, B.C. and Howey, P.W. (1999) Results of Pop-Up Satellite Tagging of Spawning Size Class Fish in the Gulf of Maine: Do North Atlantic Bluefin Tuna Spawn in the Mid-Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **56**,173-177. <https://doi.org/10.1139/f99-016>
- [10] Goldstein, J., Heppell, S., Cooper, A., Brault, S. and Lutcavage, M. (2007) Reproductive Status and Body Condition of Atlantic Bluefin Tuna in the Gulf of Maine, 2000-2002. *Marine Biology*, **151**, 2063-2075. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0638-8>
- [11] Cermeno, P., Quilez-Badia, G., Ospina-Alvarez, A., Sainz-Trápaga, S., Boustan,y A.M., Seitz, A.C., *et al.* (2015) Electronic Tagging of Atlantic Bluefin Tuna (*Thunnus thynnus*, L.) Reveals Habitat Use and Behaviors in the Mediterranean Sea. *PLoS ONE*, **10**, e0116638. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116638>
- [12] Sarasquete, C., Cardenas, S., Canales, M.G. and Pascual, E. (2002) Oogenesis in the Bluefin Tuna, *Thunnus thynnus* L., A Histological and Histochemical Study. *Histology and Histopathology*, **17**, 775-788.
- [13] Corriero, A., Desantis, S., Deflorio, M., Acone, F., Bridges, C.R., De la Serna, J.M., *et al.* (2003) Histological Investigations on the Ovarian Cycle of the Bluefin Tuna in the Western and Central Mediterranean. *Journal of Fish Biology*, **63**, 108-119. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00132.x>
- [14] Abascal, F.J. and Medina, A. (2005) Ultrastructure of Oogenesis in the Bluefin Tuna, *Thunnus thynnus*. *Journal of Morphology*, **264**, 149-160. <https://doi.org/10.1002/jmor.10325>

- [15] Medina, A., Abascal, F.J., Megina, C. and Garcia, A. (2002) Stereological Assessment of the Reproductive Status of Female Atlantic Northern Bluefin Tuna during Migration to Mediterranean Spawning Grounds through the Strait of Gibraltar. *Journal of Fish Biology*, **60**, 203-217. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb02398.x>
- [16] Corriero, A., Karakulak, S., Santamaria, C.A., Deflorio, M., Spedicato, D., Addis, P., *et al.* (2005) Size and Age at Sexual Maturity of Female Bluefin Tuna (*Thunnus thynnus* L.1758) from the Mediterranean Sea. *Journal of Applied Ichthyology*, **21**, 483-486. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00700.x>
- [17] Corriero, A., Medina, A., Mylonas, C.C., Abascal, F.J., Deflorio, M., Aragón, L., *et al.* (2007) Histological Study of the Effects of Treatment with Gonadotropin-Releasing Hormone Agonist (GnRH_a) on the Reproductive Maturation of Captive-Reared Atlantic Bluefin Tuna (*Thunnus thynnus* L.). *Aquaculture*, **272**, 675-686. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.08.030>
- [18] Corriero, A., Medina, A., Mylonas, C.C., Bridges, C.R., Santamaria, N., Deflorio, M., *et al.* (2009) Proliferation and Apoptosis of Male Germ Cells in Captive Atlantic Bluefin Tuna (*Thunnus thynnus* L.) Treated with Gonadotropin-Releasing Hormone Agonist (GnRH_a). *Animal Reproduction Science*, **116**, 346-357. <https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2009.02.013>
- [19] Mylonas, C.C., Bridges, C., Gordin, H., Ríos, A.B., García, A., De La Gándara, F., *et al.* (2007) Preparation and Administration of Gonadotropin-Releasing Hormone Agonist (GnRH_a) Implants for the Artificial Control of Reproductive Maturation in Captive-Reared Atlantic Bluefin Tuna (*Thunnus thynnus thynnus*). *Reviews in Fisheries Science*, **15**, 183-210. <https://doi.org/10.1080/10641260701484572>
- [20] De Metro, G., Bridges, C.R., Mylonas, C.C., Caggiano, M., Deflorio, M., Santamaria, N., *et al.* (2010) Spawning Induction and Large-Scale Collection of Fertilized Eggs in Captive Atlantic Bluefin Tuna (*Thunnus thynnus* L.) and the First Larval Rearing Efforts. *Journal of Applied Ichthyology*, **26**, 596-599. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01475.x>
- [21] Zohar, Y., Mylonas, C.C., Rosenfeld, H., de la Gándara, F. and Corriero, A. (2016) Chapter 7: Reproduction, Broodstock Management, and Spawning in Captive Atlantic Bluefin Tuna. In: Benetti, D.D., Partridge, G.J. and Buentello, A., Eds., *Advances in Tuna Aquaculture*, Academic Press, Waltham, 159-188. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-411459-3.00006-0>
- [22] Van Beijnen, J. (2017) The Closed Cycle Aquaculture of Atlantic Bluefin Tuna in Europe: Current Status, Market Perceptions and Future Potential. 95 p.
- [23] Caton, A.E. (1991) Review of Aspects of Southern Bluefin Tuna Biology, Population and Fisheries. In: Driso, R.B., Bayliff, W.H., Eds., *World Meeting on Stock Assessment of Bluefin Tunas: Strengths and Weaknesses*, Special Report No. 7, Inter-American Tropical Tuna Commission, La Jolla, 181-350.
- [24] Farley, J.H. and Davis, T.L.O. (1998) Reproductive Dynamics of Southern Bluefin Tuna. *Thunnus maccoyii*. *Fishery Bulletin*, **96**, 223-236.
- [25] Gunn, J., Farley, J. and Hearn, B. (2003) Catch-at-Age; Age at First Spawning; Historical Changes in Growth; and Natural Mortality of SBFT: An Integrated Study of Uncertainties in the Population Biology and Dynamics of SBFT Based on Direct Age Estimates from Otoliths. FRDC Project No.97-111, Fisheries Research and Development Corporation, Deakin.
- [26] Gunn, J.S., Clear, N.P., Carter, T.I., Rees, A.J., Stanley, C.A., Farley, J.H., *et al.* (2008) Age and Growth in Southern Bluefin Tuna, *Thunnus maccoyii* (Castelnau): Direct Estimation from Otoliths, Scales and Vertebrae. *Fisheries Research*, **92**, 207-220. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.01.018>
- [27] Masuma, S., Takebe, T. and Sakakura, Y. (2011) A Review of the Broodstock Management and Larviculture of the Pacific Northern Bluefin Tuna in Japan. *Aquaculture*, **315**, 2-8. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.05.030>
- [28] Niwa, Y., Nakazawa, A., Margulies, D., Scholey, V.P., Wexler, J.B. and Chow, S. (2003) Genetic Monitoring for Spawning Ecology of Captive Yellowfin Tuna (*Thunnus albacares*) Using Mitochondrial DNA Variation. *Aquaculture*, **218**, 387-395. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00015-2](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00015-2)
- [29] Margulies, D., Suter, J.M., Hunt, S.L., Olson, R.J., Scholey, V.P., Wexler, J.B., *et al.* (2007) Spawning and Early Development of Captive Yellowfin Tuna (*Thunnus albacares*). *Fishery Bulletin*, **105**, 249-265.
- [30] Annala, J.H. and Breen, P.A. (1989) Yield-and Egg-Per-Recruit Analyses for the New Zealand Rock Lobster, *Jasus edwardsii*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **23**, 93-104. <https://doi.org/10.1080/00288330.1989.9516344>
- [31] Aroch, A.F., Lee, D.W., Marcano, L.A. and Marcano, J.S. (2001) Update Information on the Spawning of Yellowfin Tuna, *Thunnus albacares*, in the Western Central Atlantic. *Collective Volume of Scientific, IPCaCpeArTs*, **52**, 167-176.
- [32] Sun, C.L., Wang, W.R. and Sun, Z.Y. (2005) Reproductive Biology of Yellowfin Tuna in the Central and Western Pacific Ocean. *1st Meeting of the Scientific Committee of the Western and Central Pacific Fisheries Commission WCPFC-SCI Noumea*, New Caledonia, 8-19 August 2005.

- [33] Potier, M., Marsac, F., Cherel, Y., Lucas, V., Sabatié, R., Maury, O., *et al.* (2007) Forage Fauna in the Diet of Three Large Pelagic Fishes (Lancetfish, Swordfish and Yellowfin Tuna) in the Western Equatorial Indian Ocean. *Fisheries Research*, **83**, 60-72. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.08.020>
- [34] 冯波, 李忠炉, 侯刚. 南海大眼金枪鱼和黄鳍金枪鱼生物学特性及其分布[J]. 海洋与湖沼. 2014, 45(4): 886-894.
- [35] Miyabe, N. (1994) A Review of the Biology and Fisheries for Bigeye Tuna, *Thunnus obesus*, in the Pacific Ocean. FAO Fisheries Technical Paper, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- [36] Nootmorn, P. (2004) Reproductive Biology of Bigeye Tuna in the Eastern Indian Ocean. *6th Working Party on Tropical Tunus, Indian Ocean Tuna Commission*, Victoria, 13-21 July 2004, 1-5.
- [37] 李忠炉, 侯刚, 冯波, 颜云榕, 卢伙胜, 陈成. 南沙群岛海域大眼金枪鱼繁殖生物学特性研究[C]//中国水产学会. 2012年中国水产学会学术年会论文摘要集: 2012年卷. 中国水产学会, 2012: 238.
- [38] 戴小杰, 许柳雄, 宋利明. 东太平洋大眼金枪鱼产卵场环境及生物学特征分析[C]//中国水产学会. 中国水产学会第五届青年学术年会摘要集: 2004年卷. 中国水产学会, 2004: 2.
- [39] 王修国. 东太平洋大眼金枪鱼、黄鳍金枪鱼生殖特征研究[D]: [硕士学位论文]. 上海: 上海海洋大学, 2010: 17.
- [40] 李攀, 陈锦淘, 朱国平, 许柳雄. 印度洋中南部大眼金枪鱼生物学特性研究[J]. 海洋渔业, 2010, 32(3): 283-289.
- [41] Gaikov, V.Z. (1983) The Dynamics of Maturation and Sex Ratio of Bigeye Tuna (*Thunnus obesus*, Lowe) in the Atlantic Ocean. *Collection of Evolution Science Papers. Reviews Document Science*, **18**, 347-354.
- [42] Kikawa, S. (1953) Observations on the Spawning of the Big-Eyed Tuna *Parathunnus mebachi* (Kishinouye) Near the Southern Marshall Islands. *Controlled Nankai Regional Fisheries Research Laboratory*, **1**, 10.
- [43] Yuen, H.S.H. (1955) Maturity and Fecundity of Bigeye Tuna in the Pacific. US Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington DC.
- [44] Kume, S. and Joseph, J. (1966) Size Composition, Growth and Sexual Maturity of Bigeye Tuna, *Thunnus obesus* (Lowe), from the Japanese Long-Line Fishery in the Eastern Pacific Ocean. *Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin*, **11**, 45-100.
- [45] 翟天晨. 南太平洋雌性大眼金枪鱼繁殖生物学研究[D]: [硕士学位论文]. 上海: 上海海洋大学, 2015.
- [46] 朱国平, 许柳雄, 周应祺, 宋利明. 印度洋中西部大眼金枪鱼资源生物学的初步研究[J]. 海洋湖沼通报, 2007(3): 104-112.
- [47] Sun, C.L., Chu, S.L. and Yeh, S.Z. (1999) Note on Reproduction Biology of Bigeye Tuna in the Western Pacific. *12th Meeting of the Standing Committee on Tuna and Billfish*, Tahiti, 16-23 June 1999, SCTB12/BET-4, 6 p. French Polynesia.
- [48] Schaefer, K.M., Fuller, D.W. and Miyabe, N. (2005) Reproductive Biology of Bigeye Tuna (*Thunnus obesus*) in the Eastern and Central Pacific Ocean. *Bulletins of Inter-American Tropical Tuna Commission*, **23**, 1-31.
- [49] Nishikawa, Y. (1985) Average Distribution of Larvae of Oceanic Species of Scombroid Fishes 1956-1982. Far Seas Fisheries Research Laboratory, Shizuoka.
- [50] Kikawa, S. (1957) The Concentrated Spawning Area of Bigeye Tuna in the Western Pacific. *Nankai Regional Fisheries Research Laboratory Report*, **5**, 145-157.
- [51] Hisada, K. and Green, R. (1987) Investigation of the Tuna Hand-line Fishing Grounds and Some Biological Observations on Yellowfin and Bigeye Tunas Caught in the North Western Coral Sea. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation, Division of Fisheries Research, Canberra.
- [52] Schaefer, K.M. (1998) Reproductive Biology of Yellowfin Tuna (*Thunnus albacares*) in the Eastern Pacific Ocean. *Bulltin of Inter-American Tropical Tuna Commission*, **21**, 205-221.
- [53] Chaefer, K.M. (1996) Spawning Time, Frequency, and Batch Fecundity of Yellowfin Tuna, *Thunnus albacares*, Near Clipperton Atoll in the Eastern Pacific Ocean. *Fishery Bulletin*, **94**, 98-112.
- [54] Pereira J. (1985) Observations sur le sex ratio du patudo (*Thunnus obesus*) aux Acores. *International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas, Reviews Document Science*, **23**, 237-241.
- [55] Kumai, H. and Nakamura, M. (1977) On the Natural Spawning of Sand Borer, *Sillago sihama* (Forskaal). *Memoirs of the Faculty of Agriculture of Kinki University*, No. 10, 39-43.
- [56] Nikaido, H., Miyabe, N. and Ueyanagi, S. (1991) Spawning Time and Frequency of Bigeye Tuna, *Thunnus obesus*. *Bulletin of the National Research Institute of Far Seas Fisheries*, **28**, 47-74.