

DOI: 10.11964/jfc.20221113815



## 长鳍金枪鱼全生命史动态能量收支预测模型

官文江<sup>1,2\*</sup>, 于永恒<sup>1</sup>, 贺伟伟<sup>1</sup>, 安康<sup>1</sup>

1. 上海海洋大学海洋科学与生态环境学院, 上海 201306; 2. 上海海洋大学, 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306

通信作者: 官文江, 从事渔业资源评估与管理研究, E-mail: [wjguan@shou.edu.cn](mailto:wjguan@shou.edu.cn)

### 摘要:

**【目的】**为统一长鳍金枪鱼生长、繁殖、衰老死亡等过程, 本研究基于动态能量收支预测理论, 以建立长鳍金枪鱼全生命史动态能量收支预测模型。

**【方法】**利用长鳍金枪鱼的生长、繁殖等数据, 估计了动态能量收支预测模型参数, 构建了其全生命史动态能量收支预测模型。

**【结果】**①动态能量收支预测模型能较好拟合长鳍金枪鱼全生命史的生长过程、估计长鳍金枪鱼的潜在年繁殖力, 并使长鳍金枪鱼的生长、性成熟、产卵、衰老死亡等过程相互联系、内在统一; ②长鳍金枪鱼的生长在性成熟前后存在两个不同阶段, 其体长-体重关系将受这两个群体样本比例的影响而不同, 采用一个幂函数拟合体长-体重关系不合适; ③衰老死亡随年龄变化差异较大, 长鳍金枪鱼自然死亡系数假设应考虑随年龄或体长变化的影响。

**【结论】**尽管受观测数据缺乏的影响, 动态能量收支预测模型的参数估计存在较大的不确定性, 但动态能量收支预测模型能有效拟合长鳍金枪鱼生长、繁殖、衰老死亡等过程, 使其相互联系、内在统一, 体现了其应用价值。本研究结果能为长鳍金枪鱼的生长研究及其资源的合理评估提供科学支持。

**关键词:**长鳍金枪鱼; 动态能量收支预测模型; 生长; 繁殖; 死亡



资助项目: 国家自然科学基金 (32072981)

收稿日期: 2022-11-29  
修回日期: 2023-02-07

文章编号:  
1000-0615(2025)03-039307-14  
中图分类号: S 931.1  
文献标志码: A

作者声明本文无利益冲突

©《水产学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)  
Copyright © Editorial Office of Journal of Fisheries of China (CC BY-NC-ND 4.0)

长鳍金枪鱼 (*Thunnus alalunga*) 是一种具有高度洄游能力的温带金枪鱼, 其广泛分布于热带、温带海域<sup>[1]</sup>。长鳍金枪鱼也是一种重要的经济鱼种, 其近 5 年 (2017—2021) 平均渔获量约为 20 万 t、占世界金枪鱼总渔获量的 4%<sup>[1]</sup>。分布于世界三大洋及地中海的长鳍金枪鱼共由 6 个种群组成, 并分别由 4 个区域性金枪鱼渔业管理组织管理<sup>[2]</sup>。近年的资源评估结果表明, 分布于地中海的长鳍金枪鱼存在资源型 (overfished) 与捕捞型 (overfishing) 过度捕捞, 而分布于印度洋的长鳍金枪鱼存在捕捞型过度捕捞, 其他种群则没有被过度捕捞<sup>[1]</sup>。

年龄与体长、体长与体重关系以及性成熟年龄与体长、产卵量、自然死亡系数等信息是影响长鳍金枪鱼资源评估结果的重要因素<sup>[3]</sup>。来源于不同渔具渔法的样本数据, 由于其捕捞群体的差异, 如延绳



钓渔业一般捕捞性成熟个体, 而刺网渔业则主要捕捞性未成熟群体, 这会造成体长-体重方程的显著差异<sup>[4]</sup>。不同采样月份、采样海域的样本也会使长鳍金枪鱼体长-体重、年龄-体长等关系显著不同<sup>[4-7]</sup>, 从而使这些关系具有很大的不确定性<sup>[3, 6]</sup>。这种不确定性将降低长鳍金枪鱼资源评估结果的科学性<sup>[3]</sup>, 影响渔业管理效果。同时, 生长方程通常无法覆盖长鳍金枪鱼全生命史, 如仔鱼、幼鱼阶段, 无法直接使用VBGF (Von Bertalanffy Growth Function) 等生长方程, 使这时段的生长信息缺失。此外, 现有生长、补充模型基本为经验方程, 无法呈现生物个体内在生长机制及环境的影响, 无法体现这些关系的时变性。再者, 就鱼类个体而言, 生长、性成熟、产卵、死亡等过程具有内在统一性, 如仔、幼鱼期间的环境状况可影响成鱼的体长<sup>[8]</sup>, 但现有模型无法体现这种关系; 当引用不同来源的年龄-体长、体长-体重、产卵及自然死亡系数数据时, 数据之间可能相互矛盾, 如定义的性成熟体长与根据年龄利用生长方程计算的性成熟体长不匹配等<sup>[6]</sup>。

动态能量收支预测 (Dynamic Energy Budget, DEB) 理论提供了一套系统方法用于描述生物体获得和使用能量及与生理过程相关的基本元素的方式, 能体现环境要素 (如食物密度和温度) 对生物体生理过程及其表现的影响<sup>[9]</sup>。应用

DEB 理论可建立鱼类 DEB 模型, 以模拟鱼类个体全生命史的生长、发育、产卵、衰老死亡等过程, 可揭示其生命史演化过程的成因机制<sup>[8, 10-11]</sup>, 能体现环境的影响及个体各生命过程、表现的内在联系性。为此, 本研究基于 DEB 理论, 利用现有数据, 估计长鳍金枪鱼 DEB 模型参数、建立长鳍金枪鱼全生命史 DEB 模型。同时, 结合现有数据及相关模型分析其合理性, 并对现有生长模型可能存在的问题进行探讨, 以深入理解长鳍金枪鱼的生长、繁殖与自然死亡, 为长鳍金枪鱼的生长研究及其资源的合理评估提供科学支持。

## 1 材料与方法

### 1.1 数据来源

长鳍金枪鱼仔鱼的年龄与生长关系来自 García 等<sup>[12]</sup>, 体长-体重关系来自 Penny<sup>[5]</sup>, 年龄与体长关系来自 Xu 等<sup>[13]</sup>, 体长与潜在年产卵量关系来自 Farley 等<sup>[14]</sup>, 性成熟体长与最大年龄分别设为 85 cm 与 15 a<sup>[6]</sup> (表 1)。根据表 1, 仔鱼, 第 1~18 天共产生 18 个年龄-体长数据; 幼鱼与成鱼, 年龄为 1.37~15.37 a, 按年龄间隔 1 a, 共产生 15 个年龄及其对应体长与体重数据; 这些数据用于 DEB 参数的估计。性成熟体长、年龄, 最大年龄作为零变量观测数据参与参数估

表 1 长鳍金枪鱼生物学数据及其来源

Tab. 1 *T. alalunga* biological data and its reference

数据类型 data type	数据 data	文献 reference
仔鱼生长方程 larva growth equation	$SL = 0.294 + 0.033t \times 365$	[12]
幼鱼成鱼生长方程 juvenile and adult growth equation	$L = 112.379 + (45.628 - 112.379)e^{-0.248(t-1.0)}$	[13]
体长体重方程 length-weight equation	$W = 1.372e^{-2} \times L^{3.097}$	[5]
体长与潜在年繁殖力关系 relationship between length and potential annual fecundity	(87.0,62.4), (88.0,69.7), (89.0,78.7), (90.0,87.2), (91.0,96.0), (92.0,104.7), (93.0,112.8), (94.0,121.2), (95.0,129.0), (96.0,136.4), (97.0,143.6), (98.0,150.1), (99.0,156.5), (100.0,162.4), (101.0,168.1), (102.0,173.5), (106.0,194.8)	[14]
性成熟长度/cm length at maturity	85	[6]
性成熟年龄/a age at maturity	4.1	[6]
最大年龄/a maximum age	15	[6]

注: SL 为标准体长(cm),  $t$  为年龄(a),  $L$  为叉长(cm),  $W$  为体重(g), 括弧内的两个数字分别为体长(cm)与鱼卵数(百万个), 下同。

Notes: SL denotes standard length,  $t$  is age (a),  $L$  is fork length (cm),  $W$  is weight (g), two numbers within brackets are length (cm) and eggs ( $10^6$  eggs), respectively, the same below.

计<sup>[15-16]</sup>。表 2 列出了其他长鳍金枪鱼的体长-体重、年龄-体长关系, 以对 DEB 模型结果作进

一步分析。本研究全部数据均来自文献, 不涉及任何动物实验及相关动物伦理问题。

表 2 长鳍金枪鱼体长-体重及年龄-体长方程

Tab. 2 Length-weight and age-length equation for *T. alalunga*

洋区 ocean	方程 equation	文献 reference
印度洋 Indian Ocean	$L = 136.0 \times (1 - e^{-0.159 \times (t+1.685)})$	[17]
北太平洋 North Pacific Ocean	$L = 124.1 \times (1 - e^{-0.164 \times (t+2.239)})$	[18]
北太平洋 North Pacific Ocean	$L = 108.5 \times (1 - e^{-0.292 \times (t+0.768)})$	[19]
南太平洋 South Pacific Ocean	$L = 104.52 \times (1 - e^{-0.4 \times (t+0.49)})$	[7]
南太平洋 South Pacific Ocean	$L = \frac{102.09}{1 + e^{-0.61 \times (t-1.12)}}$	[7]
南太平洋 South Pacific Ocean	$L = 121.0 \times (1 - e^{-0.134 \times (t+1.922)})$	[20]
北大西洋 North Atlantic	$L = 122.2 \times (1 - e^{-0.209 \times (t+1.338)})$	[21]
北大西洋 North Atlantic	$L = 124.74 \times (1 - e^{-0.23 \times (t+0.989)})$	[22]
南大西洋 South Atlantic	$L = 147.5 \times (1 - e^{-0.126 \times (t+1.89)})$	[23]
南大西洋 Atlantic	$L = 142.28 \times (1 - e^{-0.145 \times (t+0.674)})$	[24]
印度洋 Indian Ocean	$W = 5.691e - 2 \times L^{2.751}$	[4]
印度洋(东部) East Indian Ocean	$W = 0.08 \times L^{2.727}$	[25]
印度洋(西部) West Indian Ocean	$W = 3.254e - 3 \times L^{3.424}$	[26]
北太平洋 North Pacific Ocean	$W_1 = 0.087 \times L^{2.67}$ $W_2 = 0.039 \times L^{2.84}$ $W_3 = 0.021 \times L^{2.99}$	[27]
南太平洋 South Pacific Ocean	$W_4 = 0.028 \times L^{2.92}$ $W = 6.959e - 3 \times L^{3.235}$	[28]
北大西洋 North Atlantic	$W = 1.339e - 2 \times L^{3.107}$	[29]
南大西洋 South Atlantic	$W = 1.372e - 2 \times L^{3.097}$	[5]

### 1.2 DEB 模型

依据 DEB 理论<sup>[30]</sup> 及太平洋蓝鳍金枪鱼 (*T. orientalis*) DEB 模型<sup>[8]</sup>, 将长鳍金枪鱼个体抽象为四个动态组成部分, 即储备单元 (reserve)、结构体 (structure)、繁殖缓冲单元 (reproduction buffer) 及成熟度 (maturation)。其中, 成熟度反映结构的复杂度、实质为信息量, 其对应的能量已耗散, 因此不影响体重, 但仍需维持费用。这 4 个组成部分分别对应 4 个状态变量即储备能量 ( $E$ , 单位: J)、结构长度 ( $L$ , 单位: cm)、繁殖能量 ( $E_R$ , 单位: J) 及成熟水平 ( $E_H$ , 单位: J)。根据定义的成熟水平阈值即  $E_H^b$ 、 $E_H^j$ 、 $E_H^y$ 、 $E_H^p$ , 本研究将长鳍金枪鱼划分为 5 个生命阶段即: 鱼卵 ( $E_H < E_H^b$ )、仔鱼 ( $E_H^b \leq E_H < E_H^j$ )、幼鱼早期 ( $E_H^j \leq E_H < E_H^y$ )、幼鱼 ( $E_H^y \leq E_H < E_H^p$ ) 及成鱼 ( $E_H = E_H^p$ )。

### 储备能量变化的微分方程

用式 (1)~(4)

描述储备能量变化:

$$\frac{dE}{dt} = \dot{p}_A - \dot{p}_C \tag{1}$$

$$\dot{p}_A = M_1 \{ \dot{p}_{Am} \} f L^2 \tag{2}$$

$$M_1 = \begin{cases} 1 & E_H \leq E_H^b \\ \frac{L}{L_b} & E_H^b < E_H < E_H^j \\ \frac{L_j}{L_b} & E_H^j \leq E_H \end{cases} \tag{3}$$

$$f = \frac{X}{X + K} \tag{4}$$

式中,  $\{ \dot{p}_{Am} \}$  为单位面积最大同化率,  $X$  为食物密度,  $K$  为半饱和常数, 为简化, 本研究设  $f$  为常数 (表 3),  $L_b$  为鱼出生时结构长度,  $L_j$  为

变态期结构长度, 代谢率 $\dot{p}_C$ 由式(5)~(7)计算。

$$\dot{p}_C = E \frac{M_1 \dot{v} [E_G] L^2 + \dot{p}_S}{\kappa E + [E_G] L^3} \quad (5)$$

$$\dot{p}_S = [\dot{p}_M] L^3 + M_2 \{\dot{p}_T\} L^2 \quad (6)$$

$$M_2 = \begin{cases} 0 & E_H < E_H^j \\ \frac{E_H - E_H^j}{E_H^y - E_H^j} & E_H^j \leq E_H < E_H^y \\ 1 & E_H^y \leq E_H \end{cases} \quad (7)$$

式中,  $[\dot{p}_M]$ 为单位体积结构维持率, 表示结构体蛋白质更新、膜代谢浓度梯度维持、游泳运动等能量的消耗;  $\{\dot{p}_T\}$ 为单位面积结构维持率, 用于表达内热及渗透压维持的能量消耗。一般从幼鱼阶段开始, 随 $\{\dot{p}_T\}$ 逐渐增大, 大部分金枪鱼的热保存 (thermos-conservation ability) 能力也逐渐增强<sup>[31]</sup>, 并使长鳍金枪鱼具有局部内温性 (regional endothermy)<sup>[32]</sup>。为表达 $\{\dot{p}_T\}$ 逐渐增大的过程, 引入系数  $M_2$ , 当成熟水平小于

$E_H^j$ 时,  $M_2$  设为 0 (即不具局部内温性), 当成熟水平等于或大于  $E_H^y$  时,  $M_2$  为 1 (具有完全的局部内温性), 成熟水平在  $E_H^j$  与  $E_H^y$  之间时, 则利用成熟水平进行线性内插计算  $M_2$  的值, 以表示局部内温性能力随成熟度水平提高而增强, 具体见式(7)<sup>[8]</sup>;  $\dot{v}$ 为能量传导率,  $[E_G]$ 为单位体积的生长耗能,  $\kappa$ 为储备能量分配给结构体生长及其维持的比例。

**结构长度变化的微分方程** 结构长度变化用式(8)与式(9)计算:

$$\frac{dL}{dt} = \frac{\dot{p}_G}{3L^2[E_G]} \quad (8)$$

$$\dot{p}_G = \kappa \dot{p}_C - [\dot{p}_M] L^3 - \{\dot{p}_T\} L^2 \quad (9)$$

**成熟度水平变化的微分方程** 当成熟度水平未达到阈值  $E_H^p$  时, 成熟度水平将持续提高, 其微分方程:

$$\frac{dE_H}{dt} = \dot{p}_R (E_H < E_H^p) \quad (10)$$

$$\dot{p}_J = \dot{k}_J E_H \quad (11)$$

$$\dot{p}_R = (1 - \kappa) \dot{p}_C - \dot{p}_J \quad (12)$$

式中,  $\dot{k}_J$ 为成熟度维持率系数。

**繁殖能量变化的微分方程** 当成熟度水平达到  $E_H^p$  时, 能量将投入繁殖缓冲单元以用于产卵, 繁殖能量变化的微分方程:

$$\frac{dE_R}{dt} = \dot{p}_R (E_H = E_H^p) \quad (13)$$

### 1.3 分批产卵的模拟

由于长鳍金枪鱼是在相对固定的月份分批产卵, 如印度洋长鳍金枪鱼, 其主要产卵月份为 11—12 月, 为此, 本研究引入新状态变量  $E_B$ , 其微分方程:

$$\frac{dE_B}{dt} = \dot{p}_B \quad (14)$$

$\dot{p}_B$ 在非产卵月份设为 0; 在产卵月份,  $\dot{p}_B$ 采用如下方法<sup>[33]</sup>计算:

$$\dot{p}_B = \frac{\kappa_R}{\lambda} \left[ (1 - \kappa) [E_M] \frac{\dot{v} L^2 + \dot{k}_M L^3}{1 + \frac{1}{g}} - \dot{p}_J \right] \quad (15)$$

$$[E_M] = \frac{\{\dot{p}_{Am}\}}{\dot{v}} \quad (16)$$

表 3 DEB 模型参数 (参考温度 25 °C)

Tab. 3 Parameters of DEB model (Reference temperature is 25 °C)

参数 parameters	单位 unit	参数值 value	文献 reference
$[\dot{p}_M]$	J/(d·cm <sup>3</sup> )	17.395	[11]
$\{\dot{p}_T\}$	J/(d·cm <sup>2</sup> )	2 215.415	[11]
$\kappa_R$	-	0.95	[11]
$T_A$	K	4 622.495	[11]
$\rho_E$	J/g	6 800	[37]
$d_S$	g/cm <sup>3</sup>	1.0	[7]
$s_G$		1.0e-4	<a href="http://www.bio.vu.nl/">http://www.bio.vu.nl/</a>
$f$		0.82	本研究假设
$\lambda$		3/12	[34]
$[E_B]$	J/cm <sup>3</sup>	100	本研究假设
$\dot{h}_a$	1/d <sup>2</sup>		本研究估计
$\dot{v}$	cm/d		本研究估计
$\dot{k}_J$	1/d		本研究估计
$\{\dot{p}_{Am}\}$	J/(d·cm <sup>3</sup> )		本研究估计
$\kappa$			本研究估计
$\delta_1$			本研究估计
$\delta_2$			本研究估计
$[E_G]$	J/cm <sup>3</sup>		本研究估计
$E_H^b$	J		本研究估计
$E_H^j$	J		本研究估计
$E_H^y$	J		本研究估计
$E_H^p$	J		本研究估计

$$g = \frac{\dot{v}[E_G]}{\kappa\{\dot{p}_{Am}\}} \quad (17)$$

$$\dot{k}_M = \frac{[\dot{p}_M]}{[E_G]} \quad (18)$$

式中,  $\lambda$ 为产卵月份占全年长度的比例,  $\kappa_R$ 为繁殖能量转化效率。

$E_B$  小于或等于  $E_R$ , 当  $E_B$  大于  $[E_B]L^3$ , 则释放鱼卵, 并分别从  $E_B$  与  $E_R$  中扣除该部分能量。  $[E_B]$  为单批鱼卵单位体积能量, 作为参数。此外, 由于不知长鳍金枪鱼产卵的触发机制, 为此, 本研究假设长鳍金枪鱼 10 月 15 日至翌年 1 月 15 日产卵<sup>[34]</sup>, 以与印度洋长鳍金枪鱼类。

### 1.4 存活概率

依 Kooijman<sup>[30]</sup>, 存活概率由式 (19)~(24) 计算, 其初始条件见式 (25)~(27)。

$$\frac{d\dot{q}}{dt} = (\dot{q} \frac{L^3}{L_M^3} sG + \dot{h}_a) e (\frac{\dot{v}}{L} - \dot{r}) - \dot{r}\dot{q} \quad (19)$$

$$\frac{d\dot{h}}{dt} = \dot{q} - \dot{r}\dot{h} \quad (20)$$

$$e = \frac{E}{[E_M]} \quad (21)$$

$$\dot{r} = \dot{v} \left( \frac{e}{L} - \frac{1 + \frac{L_T}{L}}{L_m} \right) / (e + g) \quad (22)$$

$$L_T = \frac{\{\dot{p}_T\}}{[\dot{p}_M]} \quad (23)$$

$$\frac{dPr\{a > t\}}{dt} = -Pr\{a > t\}\dot{h}(t) \quad (24)$$

初始条件为:

$$\dot{q}(0) = 0 \quad (25)$$

$$\dot{h}(0) = 0 \quad (26)$$

$$Pr\{a > 0\} = 1 \quad (27)$$

式中,  $Pr\{a > t\}$  为年龄  $a > t$  的概率,  $sG$  为 Gompertz 应力系数 (Gompertz stress coefficient),  $\dot{h}_a$  为威布尔老化加速度 (Weibull ageing acceleration), 设为参数, 由模型估计。

### 1.5 温度对代谢率参数的修正

依 Dortel 等<sup>[11]</sup>, 本研究采用阿伦尼乌斯 (Arrhenius) 方程对参考温度 ( $T_1$ , 本研究设为 25 °C) 下的代谢率参数进行修正:

$$C_{cor} = e^{\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T}} \quad (28)$$

式中,  $T_A$  为阿伦尼乌斯温度,  $T$  为体温 (本研究设为 25 °C),  $C_{cor}$  为修正系数。因此, 当  $T$  不等于  $T_1$  时, 本研究代谢率参数如  $[\dot{p}_M]$ 、 $\{\dot{p}_T\}$  等均需乘以该系数, 对参数  $\dot{h}_a$  则需乘以该系数平方以修正温度的影响, 具体参见文献<sup>[30]</sup>。

### 1.6 DEB 状态变量与观察变量的关系

结构长度 ( $L$ ) 与观测体长 ( $L_w$ ) 的关系:

$$L = L_w \delta_M \quad (29)$$

$$\delta_M = \delta_1 + \frac{(\delta_2 - \delta_1)(E_H - E_H^b)}{E_H^y - E_H^b} \quad (30)$$

式中,  $\delta_M$  为形状因子,  $\delta_1$  与  $\delta_2$  为参数。

体重 ( $W$ ) 的计算如下:

$$W = d_S L^3 + (E + E_R) / \rho_E \quad (31)$$

式中,  $d_S$  为结构体密度,  $\rho_E$  为重量能量耦合因子。

单位时间 (即天) 产卵量:

$$F = \frac{\kappa_R \dot{p}_R}{E_0} \quad (32)$$

式中,  $E_0$  为卵的能量, 按 Kooijman<sup>[35]</sup> 的方法计算。

最大年龄定义如下:

当  $Pr\{a > a_m\} < 0.01$  时, 则  $a_m$  为最大年龄。

### 1.7 模型参数设置及其估计

**参数估计情景** 由于体长与产卵, 仔鱼年龄与体长、成鱼年龄与体长及体重数据来源不同, 为分析不同数据可能的影响, 本研究设置了 3 种参数的估计情景, 即: 情景 S1 为所有数据全部使用; 情景 S2 为除体长与产卵数据外, 其他数据全部使用; 情景 S3 为除仔鱼年龄与体长数据外, 其他数据全部使用。

**参数估计** 上述方程假设为常数或待估计的参数见表 3。参数的具体估计方法参见文献<sup>[15-16, 36]</sup>。

## 2 结果

### 2.1 参数估计

本研究 DEB 模型共 22 个参数, 8 个参数值来源于文献, 2 个参数基于本研究假设, 其他 12 个参数 (表 3), 包括强度参数 (intensive parameters) 如  $\dot{v}$ 、 $\kappa$ 、 $[E_G]$  等, 广延参数 (extens-

ive parameters) 如  $\{\dot{p}_{Am}\}$ 、 $E_H^b$  等, 利用 4 组数据进行了估计, 其结果见表 4。情景 S1 与 S3 的参数估计值基本一致(表 4), 因此, 本研究不对情景 S3 的结果进行分析。情景 S1 与 S2 的参数估计值存在一定差异, 如情景 S1 的  $\kappa$  值小于情景 S2 的估计值, 而  $\{\dot{p}_{Am}\}$  的值在情景 S1 下则相对较大(表 4)。与太平洋蓝鳍金枪鱼及印度洋黄鳍金枪鱼 (*T. thynnus*) 的 DEB 模型参数相比, 强度参数 ( $\dot{v}$ 、 $\kappa$ 、 $[E_G]$  等) 存在较大差异, 而广延参数 (如  $\{\dot{p}_{Am}\}$ 、 $E_H^y$ ) 不完全遵循尺度规则 (body-size scaling relationship)。

## 2.2 生长

在情景 S1 与 S2 下, DEB 模型均能较好地拟合长鳍金枪鱼体长与年龄、体长与体重关系(图 1, 图 2)。相对于 Xu 等<sup>[13]</sup> 模型, 在 0~0.40 龄时, DEB 模型能给出年龄与体长关系, 而 Xu 等<sup>[13]</sup> 的 VGBF 模型在此阶段不适用; 在 0.40~8.76 龄时, 两情景下的 DEB 模型估计的体长均略大于 Xu 等<sup>[13]</sup> 的结果; 当年龄大于 8.76 龄时, DEB 模型估计的体长略小于 Xu 等<sup>[13]</sup> 的结果

表 4 DEB 模型参数估计值

Tab. 4 Estimation of the parameters of the DEB model

参数 parameters	参数估计场景 parameters estimation scenarios			PFB*	YFT*
	S1	S2	S3		
$\dot{h}_a$	4.786e-09	5.142e-9	4.772e-09		
$\dot{v}$	0.084	0.085	0.084	0.33	7.056 <sup>A</sup>
	2.095 <sup>A</sup>	2.125 <sup>A</sup>	2.100 <sup>A</sup>	7.056 <sup>A</sup>	
$\dot{k}_J$	0.073	0.070	0.072	0.061	0.061
$\{\dot{p}_{Am}\}$	176.112	167.678	176.290	224.0	4 370.394 <sup>A</sup>
	4 397.932 <sup>A</sup>	4 192.041 <sup>A</sup>	4 407.945 <sup>A</sup>	4 783.707 <sup>A</sup>	
$\kappa$	0.733	0.772	0.732	0.781	0.781
$\delta_1$	0.267	0.261	0.279	0.225	
$\delta_2$	0.237	0.250	0.236	0.270	0.256
$[E_G]$	6 708.230	6 540.947	6 657.165	8 563.387	8 563.387
$E_H^b$	0.109	0.109	0.109	0.764	
$E_H^j$	1 525.458	1 523.579	1 524.682	6 902.209	1 368.719
$E_H^y$	9.971e5	6.861e5	1.023e6	9.695e5	1.922e5
$E_H^p$	4.610e6	6.139e6	4.700e6	2.548e7	5.054e6

注: A 表示成鱼期的值; \* 表示数据源自文献<sup>[11]</sup>。

Notes: A denotes the value for adult fish; \* denotes the data source from reference<sup>[11]</sup>.

(图 1-a)。在 0.40~20.00 龄时, 情景 S1 估计的最大体长误差为 2.250 cm (2.160 龄时), 而情景 S2 为 1.380 cm (4.340 龄时), 情景 S2 拟合年龄与体长关系略好。当功能响应  $f$  设为 0.79 (饵料密度相对较低) 与 0.85 (饵料密度相对较高) 时, 当前大部分长鳍金枪鱼的 VBGF 生长曲线基本包含在其间(图 1-b, 图 2-b)。

基于 DEB 模型的体长与体重关系在性成熟前呈幂指数关系, 在性成熟后, 体重则快速增加并周期性减少, 呈波动变化; 随体长的增大, 体重的波动幅度变大(图 1-c, 图 2-c)。与 Penny<sup>[5]</sup> 的体长-体重关系相比, 在第 1 次产卵前, DEB 模型估计的体重较轻, 但在第 1 次产卵后, DEB 模型估计的体重中值接近 Penny 模型<sup>[5]</sup> (图 1-c, 图 2-c)。在情景 S1 下, Penny 模型<sup>[5]</sup> 的 95% 置信区间基本包含了 DEB 模型估计的体重范围(图 1-c), 但在情景 S2 下, DEB 模型估计的体重波动变化幅度明显减少(图 2-c)。在情景 S1 下, 性成熟前, 尽管 Hsu 模型<sup>[4]</sup> 估计的体重略大, 但在性成熟后, 其估计的体重靠近 DEB 模型估计体重的下缘(图 1-c)。在情景 S2 下, 体长小于 65 cm 时, Hsu 模型<sup>[4]</sup> 估计的体重比 DEB 模型略大, 而大于 65 cm 时, 该模型估计的体重小于 DEB 模型(图 2-c)。情景 S1 下, 14 个体长与体重关系在体长大于 84 cm 时均包含于 DEB 模型估计的体重范围内, 但体长在 65~84 cm 时, DEB 模型估计的体重偏小(图 1-d)。而在情景 S2 下, DEB 估计的体长与体重关系包含于这些曲线之间(图 2-d)。

与长鳍金枪鱼仔鱼生长的观测值随年龄增加而呈线性增加不同, DEB 模型预测的仔鱼生长呈明显的指数生长, 在出生至 15 d 时低于观测值(图 3-a, 图 4-a), 而在出生 15 d 后, DEB 模型预测的体长则大于观测值。

此外, 由于威布尔老化加速度仅与最大年龄有关, 这使得最大年龄估计误差较小(图 3-b, 图 4-b)。情景 S1 与 S2 下的出生年龄分别为 1.920 d 与 2.051 d, 出生体长分别为 0.142 cm 与 0.151 cm (表 5)。

## 2.3 繁殖

情景 S1 下, DEB 模型估计的鱼卵能量为 0.522 J, 性成熟体长与年龄分别为 78.093 cm 与 3.442 龄(表 5), 除个别体长外, DEB 模型预

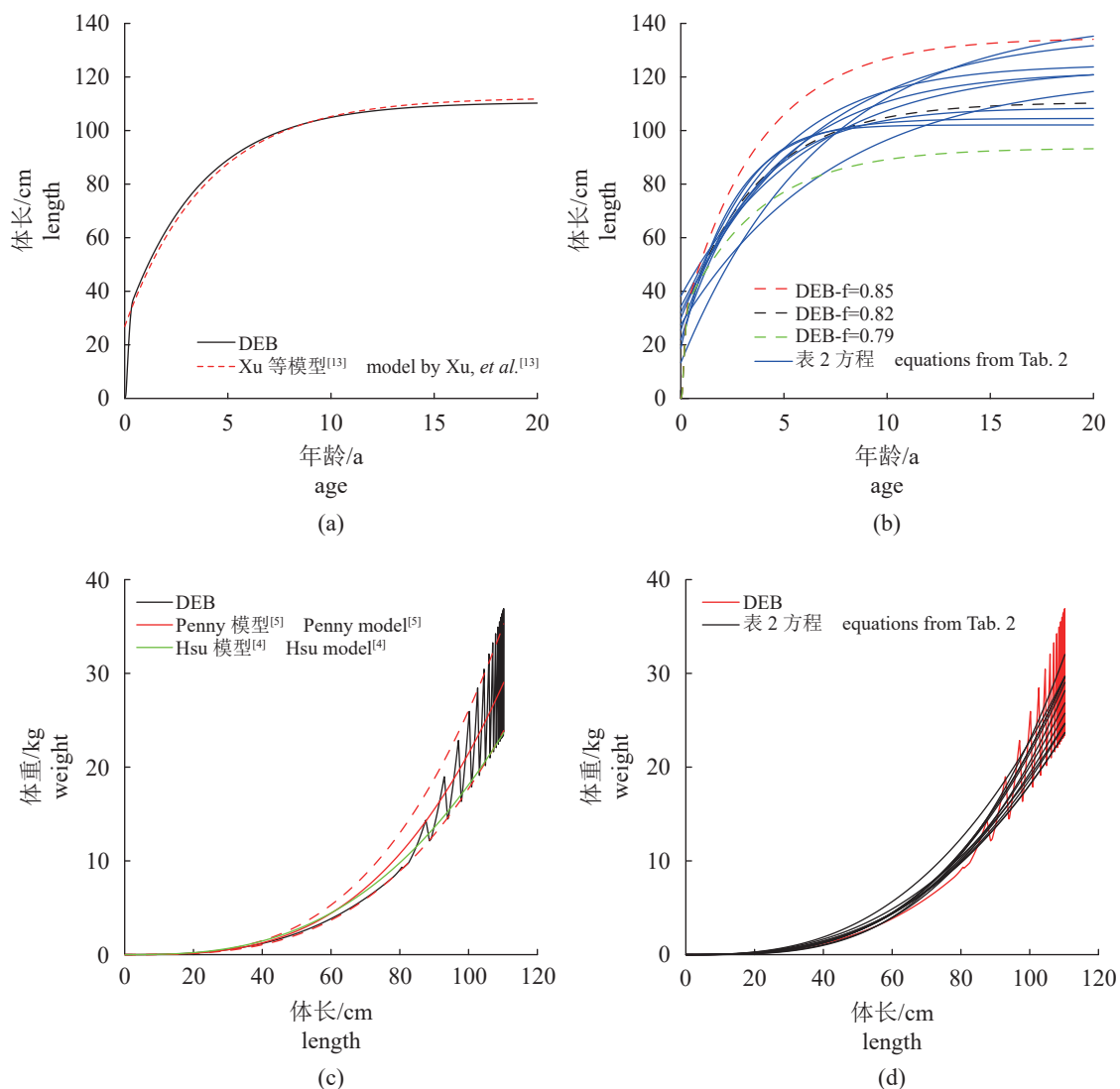


图 1 情景 S1 时, 年龄-体长、体长-体重的拟合关系的比较<sup>[4-5, 13]</sup>

(c) 中红色虚线为 Penny 模型的 95% 置信区间, 下同。

Fig. 1 Comparison of fitting relationships between age-length and length-weight under scenario S1<sup>[4-5, 13]</sup>

Red dash lines in Fig (c) is the 95% confidence interval of the Penny model, the same below.

测的潜在年繁殖力均略低于观测值, 但两值相当接近 (图 3-c)。在情景 S2 下, DEB 模型估计的鱼卵能量为 0.610 J, 性成熟体长与年龄分别为 92.811 cm 与 5.691 龄 (表 5), DEB 模型预测的潜在年繁殖力低于观测值, 且差异较大 (图 4-c)。

### 3 讨论

#### 3.1 参数估计

当缺少必要信息无法估计所有参数时, DEB 模型可直接使用相近种的强度参数值或根据尺度比例规则使用其广延参数值<sup>[11]</sup>。本研究

中, 为避免参数估计不收敛, 单位体积维持率与单位面积维持率等参数直接引用了与长鳍金枪鱼相近种蓝鳍金枪鱼的相应值。但本研究结果也表明, 强度参数值在相近物种间可能存在较大差异, 如本研究估计的  $\dot{v}$  为 0.084, 少于蓝鳍金枪鱼的 0.33<sup>[8]</sup>, 但接近 Add-my-pet 数据库 (<http://www.bio.vu.nl>) 长鳍金枪鱼的估计值 (0.138); 在情景 S1 下,  $\kappa$  的估计值 (0.733) 也小于蓝鳍金枪鱼的 0.781<sup>[11]</sup>; 若忽略潜在年繁殖力数据, 即在情景 S2 下,  $\kappa$  的估计值 (0.772) 与蓝鳍金枪鱼的值相近; 此外, 单位体积生长能量 ( $[E_G]$ ) 的估计值也比蓝鳍金枪鱼小。

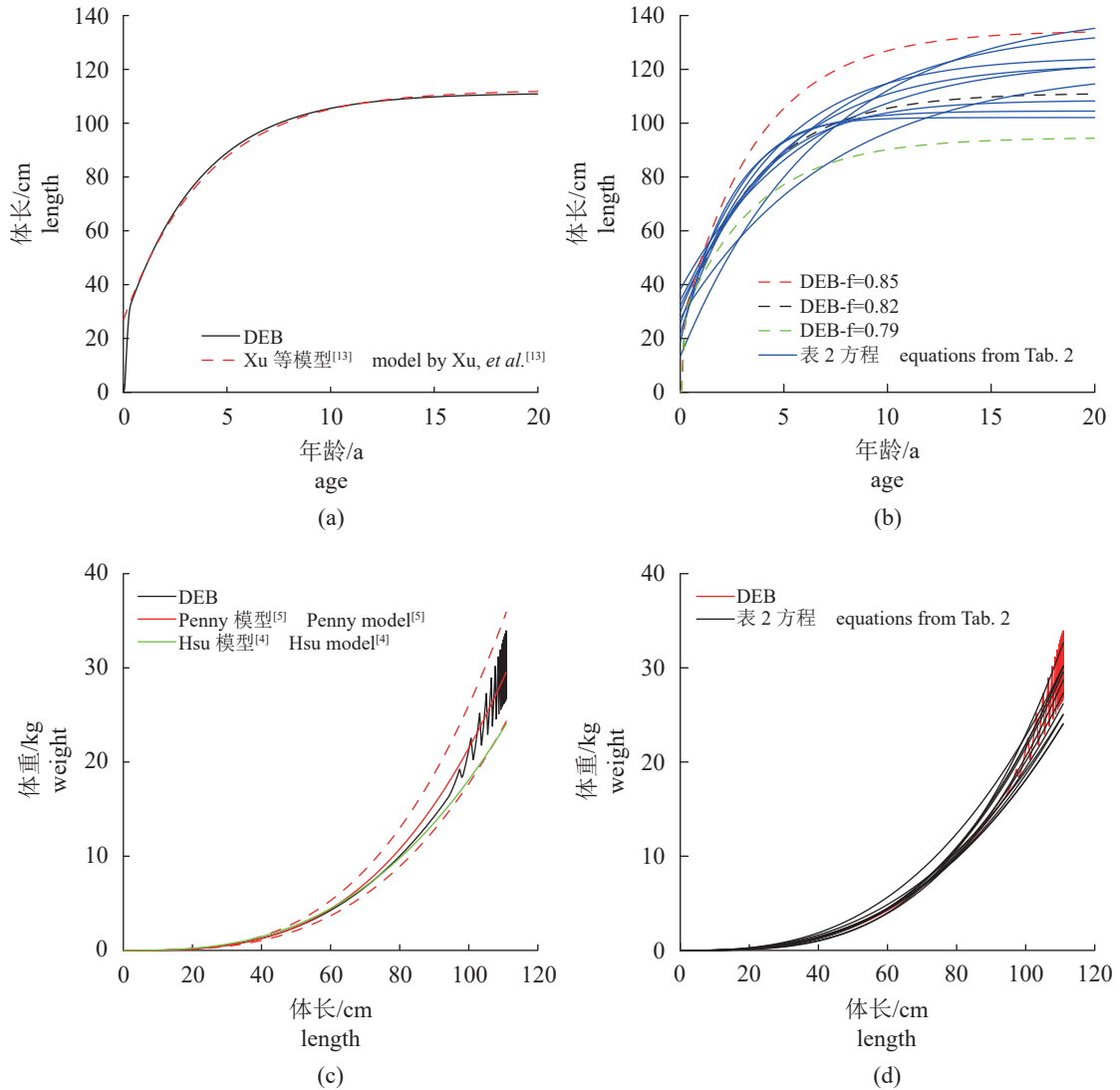


图 2 情景 S2 时, 年龄-体长、体长-体重的拟合关系的比较<sup>[4-5, 13]</sup>

Fig. 2 Comparison of fitting relationships between age-length and length-weight under scenario S2<sup>[4-5, 13]</sup>

当前, 长鳍金枪鱼批繁殖力数据相对较多, 但繁殖批次及年总繁殖力资料缺乏, 若按 Essington 的假设<sup>[37]</sup>, 长鳍金枪鱼的每天繁殖率为  $2.3e-3 \text{ kg}/(\text{kg}\cdot\text{d})$ , 每个鱼卵的重量为  $0.157 \text{ mg}$ , 则计算相应体长的繁殖力与 Farley 等<sup>[14]</sup>的结果相比, 该值平均低约 17%。若使用该数据,  $\kappa$ 与  $[E_G]$ 的值分别为 0.776 与 7 665.158, 更接近蓝鳍金枪鱼的结果, 但  $\bar{v}$ 为 0.086, 仍较小。由于 DEB 模型参数具有个体具体性<sup>[38]</sup>, 这种差异是否与这些值本身就存在种内、种间差异有关仍有待分析。

一般认为, 长鳍金枪鱼性成熟年龄在 2~5 龄、体长为 75~90 cm<sup>[1]</sup>, 孵化时间在 48 h 之内<sup>[39]</sup>。在情景 S1 下, 估计的仔鱼出生年龄较为

合理, 而长鳍金枪鱼性成熟年龄与体长估计值分别约为 3.442 龄与 78.093 cm, 该值与本研究先验假设存在一定差异 (表 5); 由于本研究假设的长鳍金枪鱼体温 ( $25^\circ\text{C}$ ) 较高, 这会使得其性成熟相对较早、性成熟体长较小<sup>[40]</sup>; 此外, 摄食史也是影响鱼类性成熟年龄与体长的重要环境变量, 即饵料越丰富鱼类性成熟越早<sup>[41]</sup>; 正因为多因素的影响, 造成长鳍金枪鱼性成熟体长与年龄存在空间差异<sup>[40]</sup>, 本研究结果也在合理区间之内, 故相对合理。但在情景 S2 下, 性成熟年龄与体长估计值分别约为 5.691 龄与 92.811 cm, 该值不甚合理, 其估计的仔鱼出生年龄也略偏大 (表 5)。由于缺少长鳍金枪鱼鱼卵能量的直接观测数据, Essington<sup>[37]</sup>假设长鳍金



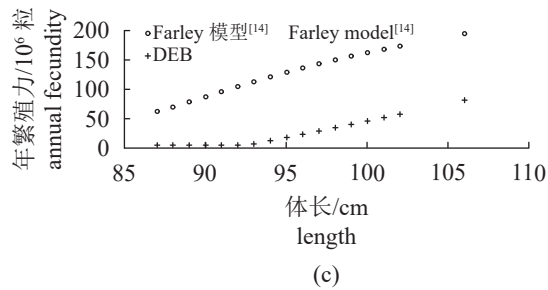
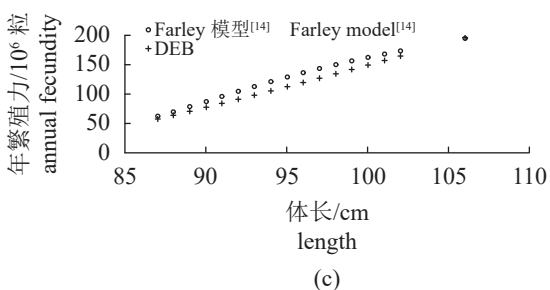
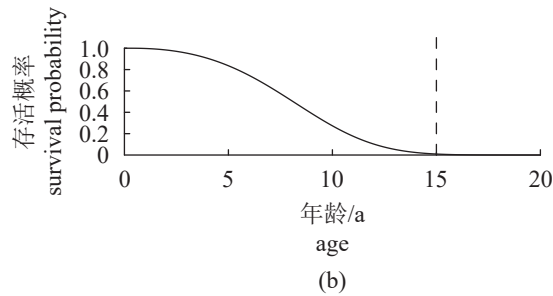
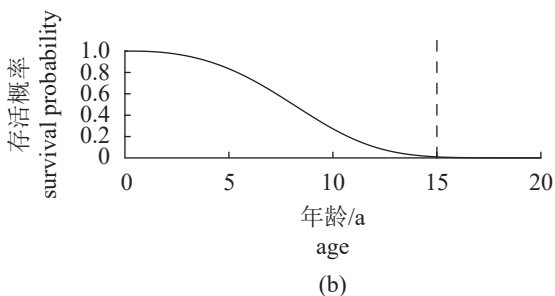
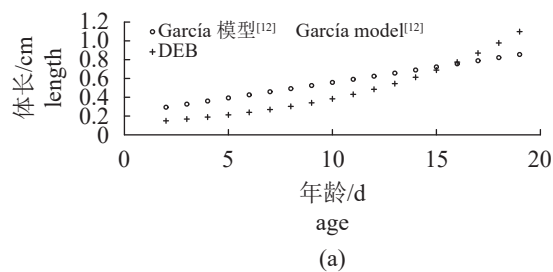
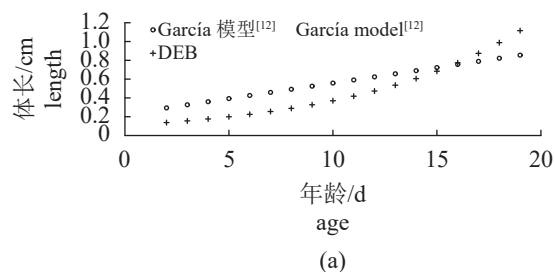


图3 情景 S1 下 DEB 模型预测值与观察值的对比<sup>[12, 14]</sup>

Fig. 3 Comparison between predicted values based on DEB model and observed values under scenario S1<sup>[12, 14]</sup>

枪鱼鱼卵重量为 0.157 mg, 能量密度为 6.8 kJ/g, 因此鱼卵能量约为 1.068 J, 这约为本研究估计值的 2 倍。同时, 长鳍金枪鱼出生体长本研究估计值约为 0.142 cm, 这也低于 Garcia 等<sup>[12]</sup> 的

图4 情景 S2 下 DEB 模型预测值与观察值的对比<sup>[12, 14]</sup>

Fig. 4 Comparison between predicted values based on DEB model and observed values under scenario S2<sup>[12, 14]</sup>

0.294 cm。尽管 Essington<sup>[37]</sup> 假设的长鳍金枪鱼鱼卵重量来自黄鳍金枪鱼、García 等<sup>[12]</sup> 的仔鱼体长来自地中海长鳍金枪鱼, 而本研究用于参数估计的数据主要来自北太平洋、南太平洋及

表 5 DEB 模型预测参数值

Tab. 5 Predicted value according the DEB model

参数 parameters	参数先验值 prior value of parameter	参数估计场景 parameter estimation scenarios		
		S1	S2	S3
鱼卵能量/J egg energy		0.522	0.610	0.521
出生年龄/d age in birth		1.920	2.051	1.921
出生体长/cm length in birth		0.142	0.151	0.143
性成熟年龄/a age in maturation	4.1	3.442(-0.658)	5.691(1.591)	3.421(-0.679)
性成熟体长/cm length in maturation	85	78.093(-6.907)	92.811(7.811)	78.101(-6.899)
最大年龄/a maximum age	15	14.972(-0.028)	14.929(-0.071)	14.974(-0.026)

注: 括号内的数据为估计误差。

Notes: The data in brackets are estimated errors.

南大西洋, 但上述两个参数一倍多的低估可能表明本研究 DEB 模型估计值偏小。García 等<sup>[12]</sup>的结果表明, 长鳍金枪鱼在仔鱼阶段呈线性生长(图 3-a, 图 4-a), 其结果同时也表明蓝鳍金枪鱼仔鱼也呈线性生长, 但 Jusup 等<sup>[8]</sup>的观测数据表明蓝鳍金枪鱼仔鱼呈指数生长。因此, 长鳍金枪鱼仔鱼是否为线性生长仍存在不确定性。

由于  $f$  与  $\{\dot{p}_{Am}\}$  以乘积形式出现于式 (2),  $f$  的设置对  $\{\dot{p}_{Am}\}$  的估计具有重要影响, 本研究数据无法同时估计这 2 个参数。本研究结合 Jusup 等<sup>[41]</sup> 估计的养殖条件下太平洋蓝鳍金枪鱼的  $f$ , 并考虑到相对于蓝鳍金枪鱼, 长鳍金枪鱼发现、捕获饵料的能力及长鳍金枪鱼成鱼主要分布水域的初级生产力水平相对较低等情况<sup>[3]</sup>, 本研究假设其为 0.82 可能较为合理, 但目前没有相关信息支持该值。若  $f$  变大, 则  $\{\dot{p}_{Am}\}$  将减少, 反之亦然, 这将使  $\{\dot{p}_{Am}\}$  的估计具有很大的不确定性。若利用尺度规则及黄鳍或蓝鳍金枪鱼的  $\{\dot{p}_{Am}\}$  设置该参数<sup>[11]</sup>, 以估计  $f$ , 则参数估计难以合理收敛。

除仔鱼生长数据对 DEB 模型参数估计影响较少外, 其他数据对 DEB 模型参数估计均有较大影响, 因此数据的权重设置对参数估计有直接影响。从对观测数据拟合效果看(图 1~图 4), 情景 S1 的参数估计相对合理。但相对于情景 S1, 情景 S2 对体长、体重及仔鱼生长拟合略好(相同观测数据、相同权重下似然值更大); 由于缺少繁殖数据, 情景 S2 对性成熟体长、年龄及产卵量估计较差; 同时, 情景 S2 拟合的体长与体重关系不能覆盖现有的体长与体重关系(图 2-c, 图 2-d)。由于情景 S1 的数据更全面, 对观测数据拟合的整体效果更好, 在该情景下估计的参数更适合长鳍金枪鱼。

由于本研究观测数据均缺少相应的长鳍金枪鱼体温数据, 因此无法估计阿伦尼乌斯方程的相关参数; 长鳍金枪鱼  $Q_{10}$  约为 1.7<sup>[37]</sup>, 其与黄鳍金枪鱼类似 (1.65~1.67)<sup>[11]</sup>, 因此本研究阿伦尼乌斯温度采用了黄鳍金枪鱼的值<sup>[11]</sup>。长鳍金枪鱼鱼卵、仔鱼分布的海域水温大于 24 °C, 而成鱼主要分布于热带与亚热带海域<sup>[2]</sup>; 尽管幼鱼、成鱼偏好的环境水温在 14~21 °C<sup>[2]</sup>, 但由于长鳍金枪鱼具有较强的吸热能力, 能维持肌肉温度高于环境温度 13 °C 以上<sup>[37,42]</sup>, 因此根据栖息环境温度确定其实际体温较为困难; 同

时, 由于其阿伦尼乌斯温度值相对较低, 其代谢率对温度的敏感性较弱<sup>[11]</sup>; 因此, 为简化, 本研究假设其体温为 25 °C。若体温设置不同, 参数估计将存在一定差异, 如体温设为 20 °C, 代谢率参数(如  $\dot{v}$  等) 的值会有所增大, 但从整体上看, 并未有效提升参数估计的合理性与拟合效果。

尽管 DEB 模型参数均有明确的生物学意义, 但参数对某一类观察数据的拟合往往呈现出一定的相关性或互补性, 如出生时体长的增大既可通过提高  $E_H^b$  与  $\dot{v}$  实现, 也可以通过改变  $\kappa$  等参数实现<sup>[38]</sup>。当信息不充分时(如与摄食、体温等相关的数据), 固定某些参数或选择某些数据进行参数估计时, 均有可能扭曲参数的值, 甚至使其失去原有的生物学意义。因此, 在观测数据不充分的条件下, 拟合效果的好坏难以直接判断 DEB 模型参数估计值的合理性, 本研究 DEB 模型参数的估计值仍有待进一步探讨。

### 3.2 年龄与体长、体长与体重关系

DEB 模型不仅能较好拟合 VBGF 生长方程, 而且 DEB 模型能给出仔鱼与幼鱼早期阶段年龄(体长小于 40 cm 时)与体长关系。尽管对仔鱼生长数据拟合仍不足(图 3-a、图 4-a), 但基本呈现了仔、幼鱼前期阶段的指数生长过程, 使生长方程实现了内在统一。并且, 在缺少仔、幼鱼前期生长数据的情况下(如情景 S3), 利用相对较容易获得的幼鱼及成鱼生长数据能得到仔、幼鱼前期年龄与体长的近似关系; 而通过食物密度调节, DEB 模型能涵盖现有大部分生长方程(图 1-b、图 2-b), 这体现了 DEB 模型的应用价值。

依 DEB 理论<sup>[30]</sup>, 在成鱼阶段前, 繁殖能量用于成熟度的维持与成熟水平的提高; 成熟水平的提高仅增加了结构体的复杂度以为繁殖做准备, 而其能量被耗散, 因此不会增加体重; 成鱼后, 繁殖能量则在繁殖缓冲单元积累、并在产卵月份以鱼卵形式释放。由于繁殖缓冲单元的能量能增加体重, 从而改变了体长与体重关系(图 1-c、图 2-c)。因此, 对集中分批产卵的鱼类而言, 体长与体重在这两个阶段应具有不同的函数关系。当前, 通常采用一个幂函数拟合体长与体重关系。在样本数据中, 成鱼与性未成熟个体比例不同时, 体长与体重方程将

存在较大差异<sup>[4]</sup>。如 Hsu<sup>[4]</sup> 采用中国台湾印度洋长鳍金枪鱼刺网渔业数据拟合的体长与体重方程由于其数据中性未成熟个体相对较多, 其在体长小于 60 cm 时, 估计的体重大于 Penny 模型<sup>[5]</sup>, 但在体长大于 60 cm 时, 其估计的体重小于 Penny 模型<sup>[5]</sup> (图 1-c)。在情景 S2 下, 由于用于繁殖的能量偏小 ( $\kappa$  较大), 这使得性成熟前后的体长与体重关系变化相对较小, DEB 模型对 Penny 模型<sup>[5]</sup> 有更好的拟合 (图 2-c)。因此, 长鳍金枪鱼的体长与体重关系在性成熟前后存在差异, 体长与体重关系按性成熟阶段采用 2 个幂函数拟合应更准确。同时, 由于长鳍金枪鱼产卵能量不断累积、并集中在相对短的几个月份进行批量产卵 (或排精), 这使体长、体重关系呈周期性变化, 造成分布于不同时间、空间的样本可能呈现出不同的关系<sup>[5]</sup>。从本研究结果看, DEB 模型能包含这些关系 (图 1-d)。

### 3.3 产卵模型

当前, 无法知道长鳍金枪鱼产卵的触发机制, 因此无法模拟产卵时间。本研究假设长鳍金枪鱼于 10 月 15 日开始产卵至翌年 1 月 15 日 (基本与印度洋长鳍金枪鱼主要产卵时间一致) 或积累的繁殖能量耗尽则产卵结束; 未来, 如果能确定长鳍金枪鱼的产卵触发机制, DEB 模型将可以模拟分析或确定长鳍金枪鱼的产卵时间与产卵场, 以增加对长鳍金枪鱼繁殖信息的掌握。

产卵批次决定于  $E_R$ ,  $\dot{p}_B$  及  $[E_B]$ 。但  $[E_B]$  的变化范围较大, 因此本研究假设其为常数 (在很大范围内, 该值设置不会影响结果, 但过小将会使体重大幅增加)。将来, 利用繁殖频率数据可进一步约束  $[E_B]$  的估计, 产卵模型仍有待进一步优化、改进。

### 3.4 鱼类生理过程及其表现的内在一致性

DEB 模型可内在统一地表达鱼类生理过程及其外在表现 (性成熟、繁殖力、生长、体重、衰老死亡等), 利用 DEB 模型能描述鱼类整个生命阶段的能量使用、物质代谢及其状态变化, 并使这些过程或表现具有内在一致性。同时, DEB 模型能通过功能响应函数、阿伦尼乌斯关系等建立起其与饵料密度、温度等环境要素的联系<sup>[30]</sup>, 这为研究气候变化对渔业资源量变动

的影响提供了机制性理论。

在长鳍金枪鱼渔业资源评估中, 由于缺少必要的生物学数据, 学者需要引用不同洋区、不同学者的生物学数据。如在印度洋长鳍金枪鱼的资源评估中, 体长与体重方程建议使用南大西洋的数据, 生长方程使用北太平洋的数据, 性成熟数据则采用南太平洋的数据<sup>[6]</sup>。这将引起这些数据是否具有内在一致性的担忧。本研究结果表明, 这些数据存在一定的相互冲突, 采用这些数据进行参数估计时, 估计的性成熟年龄与体长明显低于 (情景 S1) 或高于假设值 (情景 S2)。因此, 来源于不同数据源的数据或假设可能缺少内在统一性。生物学参数缺少内在一致性、统一性是否会影响渔业资源评估的结果, 这值得关注。

此外, 在渔业资源评估中, 自然死亡系数常假设为常数, 如在长鳍金枪鱼资源评估中该值假设为  $0.3/a$ <sup>[31]</sup>。由图 3-b、图 4-b 可知, 尽管在 0~5 龄时, 衰老引起的死亡较小 (5 龄存活率为 83.0%), 但在 5~10 龄时, 衰老引起的死亡大幅增加 (10 龄存活率仅为 27.0%)。因此, 忽略自然死亡系数随体长或年龄的变化, 将对资源评估结果产生重大影响。

基于 DEB 模型及其参数, 不仅能描述个体的生命史过程及其状态变化, 也能比较种群特征、演化规律及其对未来环境的适应性与演化方向<sup>[36]</sup>, 但 DEB 模型的正确使用首先基于 DEB 模型参数的合理估计。当前, 能用于 DEB 模型参数估计的数据丰富度水平仍较低<sup>[15]</sup>, 在数据缺乏条件下, 即使模型预测结果与观测值拟合较好, DEB 模型参数的合理性仍需进一步检查与讨论, 本研究估计的 DEB 参数也需进一步分析。

### 参考文献 (References):

- [1] ISSF. Status of the world fisheries for tuna[R/OL]. (2021-12-01) [2022-03-19]. <https://www.iss-foundation.org/downloads/33297/?tmstv=1679205738>.
- [2] Nikolic N, Morandean G, Hoarau L, et al. Review of albacore tuna, *Thunnus alalunga*, biology, fisheries and management[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2017, 27(4): 775-810.
- [3] 官文江, 朱江峰, 高峰. 印度洋长鳍金枪鱼资源评估的影响因素分析[J]. *中国水产科学*, 2018, 25(5): 1102-1114.

- Guan W J, Zhu J F, Gao F. Analysis of influencing factors on stock assessment of the Indian Ocean albacore tuna (*Thunnus alalunga*)[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, 25(5): 1102-1114 (in Chinese).
- [ 4 ] Hsu C C. The length-weight relationship of Albacore, *Thunnus alalunga*, from the Indian Ocean[J]. *Fisheries Research*, 1999, 41(1): 87-92.
- [ 5 ] Penny A J. Morphometric relationships, annual catches and catch-at-size for south African caught south Atlantic albacore (*Thunnus alalunga*)[J]. ICCAT Collective Volume of Scientific Papers, 1994, 42(1): 371-382.
- [ 6 ] Nishida T, Dhurmeea Z. Review of Indian Ocean albacore biological parameters for stock assessments[R]. IOTC-2019-WPTmT07(DP)-12\_REV2. Kuala Lumpur: IOTC Working Party on Temperature Tunas, 2019.
- [ 7 ] Williams A J, Farley J H, Hoyle S D, *et al.* Spatial and sex-specific variation in growth of albacore tuna (*Thunnus alalunga*) across the South Pacific Ocean[J]. *PLoS One*, 2012, 7(6): e39318.
- [ 8 ] Jusup M, Klanjšček T, Matsuda H, *et al.* A full lifecycle bioenergetic model for Bluefin tuna[J]. *PLoS One*, 2011, 6(7): e21903.
- [ 9 ] Nisbet R M, Jusup M, Klanjšček T, *et al.* Integrating dynamic energy budget (DEB) theory with traditional bioenergetic models[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2012, 215(6): 892-902.
- [10] Maury O. An overview of APECOSM, a spatialized mass balanced “Apex Predators ECOSystem Model” to study physiologically structured tuna population dynamics in their ecosystem[J]. *Progress in Oceanography*, 2010, 84(1-2): 113-117.
- [11] Dortel E, Pecquerie L, Chassot E. A dynamic Energy Budget simulation approach to investigate the eco-physiological factors behind the two-stanza growth of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*)[J]. *Ecological Modelling*, 2020, 437: 109297.
- [12] García A, Cortés D, Ramírez T, *et al.* First data on growth and nucleic acid and protein content of field-captured Mediterranean bluefin (*Thunnus thynnus*) and albacore (*Thunnus alalunga*) tuna larvae: A comparative study[J]. *Scientia Marina*, 2020, 70(S2): 67-78.
- [13] Xu Y, Sippel T, Teo S L H, *et al.* A comparison study of North Pacific albacore (*Thunnus alalunga*) age and growth among various sources[R]. ISC/14/ALBWG/04, La Jolla: ISC Albacore Working Group, 2014.
- [14] Farley J H, Williams A J, Hoyle S D, *et al.* Reproductive dynamics and potential annual fecundity of south Pacific albacore tuna (*Thunnus alalunga*)[J]. *PLoS One*, 2013, 8(4): e60577.
- [15] Lika K, Kearney M R, Freitas V, *et al.* The “covariation method” for estimating the parameters of the standard Dynamic Energy Budget model I: philosophy and approach[J]. *Journal of Sea Research*, 2011, 66(4): 270-277.
- [16] Lika K, Kearney M R, Kooijman S A L M. The “covariation method” for estimating the parameters of the standard Dynamic Energy Budget model II: properties and preliminary patterns[J]. *Journal of Sea Research*, 2011, 66(4): 278-288.
- [17] Hsu C C. Parameters estimation of generalized von Bertalanffy growth equation[J]. *Acta Oceanographica Taiwanica*, 1991, 26: 66-77.
- [18] Wells R J D, Kohin S, Teo S L H, *et al.* Uosaki K. Age and growth of North Pacific albacore (*Thunnus alalunga*): implications for stock assessment[J]. *Fisheries Research*, 2013, 147: 55-62.
- [19] Chen K S, Shimose T, Tanabe T, *et al.* Age and growth of albacore *Thunnus alalunga* in the North Pacific Ocean[J]. *Journal of Fish Biology*, 2012, 80(6): 2328-2344.
- [20] Labelle M, Hampton J, Bailey K, *et al.* Determination of age and growth of South Pacific albacore (*Thunnus alalunga*) using three methodologies[J]. *Fishery Bulletin*, 1993, 91(4): 649-663.
- [21] Santiago J, Arrizabalaga H. An integrated growth study for North Atlantic albacore (*Thunnus alalunga* Bonn. 1788)[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2005, 62(4): 740-749.
- [22] Bard F X. Le thon germon *Thunnus alalunga* (Bonnaterre 1788) de l'Océan Atlantique: De la dynamique des populations à la stratégie démographique [D]. Paris: Université de Paris, 1981.
- [23] Lee L K, Yeh S Y. Age and growth of south Atlantic albacore-a revision after the revelation of otolith daily ring counts[J]. ICCAT Collective Volume of Scientific Papers, 2007, 60(2): 443-456.
- [24] Lee L K, Yeh S Y. Studies on the age and growth of south Atlantic albacore (*Thunnus alalunga*) specimens collected from Taiwanese longliners[J]. ICCAT Collective Volume of Scientific Papers, 1993, 40(2): 354-360.
- [25] Setyadji B, Novianto D, Nugraha B, *et al.* Catch and size distribution of albacores (*Thunnus alalunga*) in the Eastern Indian Ocean[R]. IOTC-2012-WPTmT04-13. Shanghai: IOTC Working Party on Temperature Tunas, 2012.
- [26] Dhurmeea Z, Chassot E, Augustin E, *et al.* Morphometrics of

- albacore tuna (*Thunnus alalunga*) in the Western Indian Ocean[R]. IOTC-2016-WPmT06-28. Shanghai: IOTC Working Party on Temperature Tunas, 2016.
- [27] Watanabe K, Uosaki K, Kokubo T, *et al.* Revised practical solutions of application issues of length-weight relationship for the North Pacific albacore with respect to the stock assessment[R]. ISC/06/ALBWG/14. Shimizu: ISC Albacore Working Group, 2006.
- [28] Hampton J. Stock assessment of albacore tuna in the south Pacific Ocean[C]//Proceedings of the 15th Meeting of the Standing Committee on Tuna and Billfish. Honolulu, ALB, 2002.
- [29] Santiago J. A new length-weight relationship for the north Atlantic albacore[J]. ICCAT Collective Volume of Scientific Papers, 1993, 40(2): 316-319.
- [30] Kooijman S A L M. Dynamic energy budget theory for metabolic organisation[M]. 3rd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2010: 532.
- [31] Brill R W. A review of temperature and oxygen tolerance studies of tunas pertinent to fisheries oceanography, movement models and stock assessments[J]. *Fisheries Oceanography*, 1994, 3(3): 204-216.
- [32] Dickson K A, Graham J B. Evolution and consequences of endothermy in fishes[J]. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2004, 77(6): 998-1018.
- [33] Pecquerie L, Petitgas P, Kooijman S A L M. Modeling fish growth and reproduction in the context of the Dynamic Energy Budget Theory to predict environmental impact on anchovy spawning duration[J]. *Journal of Sea Research*, 2009, 62(2-3): 93-105.
- [34] Dhurmeea Z, Zudaire I, Chassot E, *et al.* Reproductive biology of albacore tuna (*Thunnus alalunga*) in the western Indian Ocean[J]. *PLoS One*, 2016, 11(12): e0168605.
- [35] Kooijman S A L M. What the egg can tell about its hen: embryonic development on the basis of dynamic energy budgets[J]. *Journal of Mathematical Biology*, 2009, 58(3): 377-394.
- [36] Marques G M, Augustine S, Lika K, *et al.* The AmP project: comparing species on the basis of dynamic energy budget parameters[J]. *PLoS Computational Biology*, 2018, 14(5): e1006100.
- [37] Essington T E. Development and sensitivity analysis of bioenergetics models for skipjack tuna and albacore: a comparison of alternative life histories[J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2003, 132(4): 759-770.
- [38] Lika K, Augustine S, Pecquerie L, *et al.* The bijection from data to parameter space with the standard DEB model quantifies the supply-demand spectrum[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2014, 354: 35-47.
- [39] Ferreira F. UWI: the online guide to the animals of Trinidad and Tobago: ecology: *Thunnus alalunga* (albacore tuna)[EB/OL]. [2023-03-19]. <https://docslib.org/doc/8477566/albacore-tuna>.
- [40] Farley J H, Williams A J, Davies C R, *et al.* Population biology of albacore tuna in the Australian region[R]. Busan: WCPFC, 2012.
- [41] Jusup M, Klanjšček T, Matsuda H. Simple measurements reveal the feeding history, the onset of reproduction, and energy conversion efficiencies in captive bluefin tuna[J]. *Journal of Sea Research*, 2014, 94: 144-155.
- [42] Carey F G, Teal J M, Kanwisher J W, *et al.* Warm-bodied fish[J]. *American Zoologist*, 1971, 11(1): 137-145.

## A full lifecycle dynamic energy budget model for *Thunnus alalunga*

GUAN Wenjiang<sup>1,2\*</sup>, YU Yongheng<sup>1</sup>, HE Weiwei<sup>1</sup>, AN Kang<sup>1</sup>

1. College of Oceanography and Ecological Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

**Abstract:** Biological parameters, including growth, reproduction, and natural mortality, are critical factors influencing the stock assessment of albacore tuna (*Thunnus alalunga*). However, these parameters are often derived from disparate data sources, lacking internal consistency and uniformity. Moreover, they fail to cover the full lifecycle of *T. alalunga*, leading to uncertainties in stock assessment results. To address this, we constructed a full lifecycle dynamic energy budget (DEB) model for *T. alalunga* based on the DEB theory and available growth and reproduction data. Model parameters were estimated accordingly. The results demonstrated the following: ① The DEB model accurately fitted the growth process of *T. alalunga* throughout its life history, estimated its potential annual fecundity, and integrated the processes of growth, maturity, spawning, and mortality. Notably, the model provided a growth equation for *T. alalunga* larvae without requiring age and length data, which the von Bertalanffy growth function (VBGF) cannot accurately provide. ② According to DEB theory, the growth of *T. alalunga* exhibited two distinct stages before and after sexual maturity. Before maturity, energy allocated to maturation is dissipated and not used for body weight gain. In contrast, after maturity, energy was stored for reproduction and also contributed to weight gain. Consequently, the length-weight relationship was influenced by the proportion of mature and immature individuals in the sample. Our results indicated that using a single power function to fit the length-weight relationship for both stages is inappropriate. ③ The natural mortality coefficient was typically assumed to be constant (e.g., 0.3/a) in *T. alalunga* stock assessments. However, our findings revealed that aging mortality varies significantly with age or length. Given the substantial impact of this assumption on stock assessment and management, we suggested that the natural mortality coefficient for *T. alalunga* should account for age- or length- dependent variation. Although parameter estimation in the DEB model was subject to uncertainty due to limited observation data, the model effectively and accurately integrated the growth, reproduction, and aging mortality processes of *T. alalunga*. This highlighted the valuable application of DEB models in such studies. The findings of this study provided scientific support for the growth analysis and improved stock assessment of *T. alalunga*.

**Key words:** *Thunnus alalunga*; dynamic energy budget mode; growth; reproduction; mortality

**Corresponding author:** GUAN Wenjiang. E-mail :wjguan@shou.edu.cn

**Funding projects:** National Natural Science Foundation of China (32072981)