

鱼类分批繁殖力和繁殖频率的研究进展

王腾 黄丹 孙广文 王海生 马秀娟 沈建忠*

农业部淡水生物繁育重点实验室 华中农业大学水产学院 武汉 430070

摘要: 繁殖潜力是决定鱼类的繁殖补充及制定种群评估生物学假设的关键机制,由此分批繁殖力和繁殖频率对评估分批繁殖鱼类的繁殖潜力就十分必要。分批繁殖力和繁殖频率的研究均开始于20世纪80年代,在过去的30年中,评估分批繁殖力最为广泛使用的方法是水化卵法,而繁殖频率使用最多的方法是产后滤泡法。这两种方法虽然都存在一定的不足,但无可否认是现在最为实用和成熟的方法。

关键词: 分批繁殖力;繁殖频率;水化卵;产后滤泡

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2013)01-143-07

The Research Progress of Fish Batch Fecundity and Spawning Frequency

WANG Teng HUANG Dan SUN Guang-Wen

WANG Hai-Sheng MA Xiu-Juan SHEN Jian-Zhong*

Key Laboratory of Freshwater Animal Breeding, Ministry of Agriculture,
College of Fisheries, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Abstract: Batch fecundity and spawning frequency are necessary for evaluating the reproductive potential of multiple spawners, and the reproductive potential is a key mechanism determining fish recruitment and developing sound biological assumptions for stock assessment. The study of batch fecundity and spawning frequency started in the 1980s. During these last thirty years, hydrated oocytes method is the most popular for estimating population batch fecundity, and postovulatory follicles method is the best for population spawning frequency. Though the two methods have some defects, they are undeniably to be the most practical and proven methods.

Key words: Batch fecundity; Spawning frequency; Hydrated oocytes; Postovulatory follicles

鱼类的年繁殖力是决定鱼类繁殖补充的关键机制之一,是发展健全渔业种群评估的关键参数(Stearns 1992, McGraw et al. 1996),如何精确评估鱼类,特别是分批繁殖鱼类的年繁殖力因此显得异常重要。一方面,我国许多鱼类都为分批繁殖鱼类,淡水中如(*Hemiculter leucisculus*) (李强等 2008)、鳊(*Siniperca chuatsi*) (陈红菊等 2002)、侧条光唇鱼(*Acrossocheilus parallens*) (蓝昭军等 2010)、圆口铜鱼(*Coreius guichenoti*) (程鹏 2008)、刺鲃(*Barbodes caldwelli*) (喻俊磊等 2008)、乌鳢(*Channa argus*) (徐伟等 2001)、月鳢(*Channa*

asiatica) (杨代勤等 2000)、白缘(*Liobagrus marginatus*) (刘小红等 2007)、大刺鲃(*Mastacembelus armatus*) (刘霆等 2005)等,海水中如大黄鱼(*Pseudosciaena crocea*) (龚启祥等 1986)、小黄鱼(*Pseudosciaena polyactis*) (Lim et al. 2010)、半滑舌鳎(*Cynoglossus semilaevis*)

基金项目 国家重大科技专项课题(No. 2008ZX07105-005, 2008ZX07105-004);

* 通讯作者, E-mail: jzhsh@mail.hzau.edu.cn;

第一作者介绍 王腾,男,硕士;研究方向:鱼类生态学; E-mail: wt3074589@163.com。

收稿日期:2012-07-27,修回日期:2012-10-31

(柳学周等 2009)、黄鲷(*Dentex tumifrons*) (施兆鸿等 2005)、剑鱼(*Xiphias gladius*) (Poisson et al. 2009)等。另一方面,分批繁殖鱼类的年繁殖力评估十分困难,因为其年繁殖力等于分批繁殖力和年繁殖批次数的乘积,所以不仅要评估其分批繁殖力,而且还要推测其每年繁殖批次次数(Hunter et al. 1985a)。繁殖批次次数是指鱼类年繁殖期内繁殖的批次次数,繁殖频率(spawning frequency)是繁殖期内每批次繁殖所需的时间,繁殖批次次数很难计量,因此根据繁殖期经历的时间与繁殖频率推算,为繁殖期历时天数与繁殖频率(天数)之商。

在国内,许多研究者对分批繁殖鱼类的繁殖力进行了研究(刘霆等 2005,刘小红等 2007,李强等 2008,蓝昭军等 2010),但是他们是以繁殖前卵巢中所有卵黄卵(yolked oocytes)的数量表示年繁殖力,即按照不分批繁殖鱼类的方法来评估。Hunter 等(1985a)指出这样评估分批繁殖鱼类的繁殖力是无意义的,因为分批繁殖鱼类每年潜在的繁殖力并不固定于开始繁殖前含卵黄卵的量,无卵黄卵在繁殖季节可继续发育成熟并繁殖产出(Hunter et al. 1992)。Hunter 等(1980b)对美洲鲷(*Engraulis mordax*)的研究表明,其年繁殖力比过去以卵巢中卵黄卵含量评估的繁殖力大 14 倍还多。

过去普遍认为分批繁殖鱼类的繁殖批次次数与卵径频率分布的波峰数量(一般 2 到 3 个峰)是一致的(谢宗墉等 1986),而 Hunter 等(1981)在实验室条件下从能量学角度充分证明了美洲鲷 1 年繁殖 20 次的准确性,不是传统的 2~3 次。De Martini 等(1981)研究皇后石首鱼(*Seriphus politus*)也得到了同样的结果,表明卵径频率分布中波峰的多少不能表示每年繁殖批次次数。

本文基于近 30 年来国外对分批繁殖力和繁殖频率的研究进行系统概述,为国内学者研究分批繁殖鱼类提供参考。

1 分批繁殖力的估算

鱼类的繁殖方式分为分批繁殖和不分批繁

殖,分批繁殖鱼类即是在繁殖季节内多次繁殖的鱼类,其分批繁殖力就是每次产卵数量(Murua et al. 2003)。如何估算分批繁殖力对于评估年繁殖力至关重要,Hunter 等(1985a)假定了 3 种评估分批繁殖力的方法,第一种是评估繁殖初卵巢中所有卵黄卵的量;第二种是通过卵径频率分布找出最接近繁殖的那一峰值卵,评估这一峰值卵的数量来计算分批繁殖力;第三种是计算水化卵巢(hydrated ovaries)中水化卵(hydrated oocytes)的数量。

1.1 核移位法评估分批繁殖力 第一种方法前面已经证明其不准确;第二种方法如果卵巢发育接近于水化卵巢期,那么其繁殖力也会接近于水化卵法,这一方法的最大困难就是不易区分相邻两峰之间的交互重叠(Hunter et al. 1985a),其优势就是不用刻意去寻找某一时相的卵巢,在采样上十分便捷,但是评估繁殖力的过程却十分耗时。核移位法(migratory nucleus method)是基于这种方法演化而来的一种方法(Dickerson et al. 1992, Karlou-Riga et al. 1997, Ganias et al. 2004),此法的理论基础是核移位卵(migratory-nucleus oocytes)一般将在 24 h 内排出(Hunter et al. 1985a, Dickerson et al. 1992),因而可以用于分批繁殖力评估。核移位法评估分批繁殖力是指计算卵巢中所有核移位卵的数量,核移位卵是卵母细胞中的核开始偏离中央位置,向动物极移动的卵。然而核移位法存在一个问题就是如何去辨别核移位卵,普遍认为核移位卵较其他卵要大(水化卵除外)。不同鱼类的核移位卵具有不同特点,白腹鲷(*Scomber japonicus*) (Dickerson et al. 1992)和黄鳍金枪鱼(*Trachurus trachurus*) (Karlou-Riga et al. 1997)的核移位卵在解剖镜的透射光下较其他非水化卵黄卵要透明,而且卵的最外边存在一圈来自卵黄颗粒溶解的透明带;沙丁鱼(*Sardina pilchardus*)的核移位卵与其他卵一样都不透明,但是其卵里面存在一个大的脂肪滴(其他卵没有),在偏振光(polarized light)下可以很清楚的看到这个脂肪滴,从而将其与其他卵区分开来(Ganias et al. 2004)。由

此可见,只要能准确辨认核移位卵,核移位法也是评估分批繁殖力的较好方法。

1.2 水化卵法评估分批繁殖力 虽然核移位法评估分批繁殖力是一种可行的方法,但是核移位卵的辨别十分困难,并且目前也只有很少的鱼类被报道能够较好辨认核移位卵来评估分批繁殖力(Dickerson et al. 1992, Karlou-Riga et al. 1997, Ganias et al. 2004)。因而既能代表分批繁殖力又能很好辨别的卵就成为评估分批繁殖力的关键,而水化卵就是这样的一种卵,故而广泛地用于分批繁殖力评估。

研究表明水化卵是卵母细胞在卵巢中发育的最后阶段,由卵黄颗粒吸水融合而形成(Arocha 2002),一般存在于产卵前的 12 h 内(Hunter et al. 1985a, Dickerson et al. 1992, Samoily 2000),因此其数量能够代表分批繁殖力。水化卵在解剖镜的透射光下非常透明且最大,很易与其他卵粒区分,所以 Hunter 等(1985a)认为水化卵法(hydrated oocytes method)是最好的一种评估分批繁殖力方法。但水化卵存在时间短,因此采集含水化卵的卵巢就很困难,甚至需要分时段去确定水化卵存在的时段(Carter et al. 2009)。值得注意的是,并不是所有水化卵巢都可以用于测定分批繁殖力,而是只有通过组织切片分析后不存在产后滤泡(postovulatory follicles)的卵巢才行,因为产后滤泡是鱼类产卵后留下的滤泡,表明鱼刚产过卵,用这样的卵巢则会低估分批繁殖力(Hunter et al. 1985a)。而且,要注意取样部位和方法,Hunter 等(1985a)发现左右卵巢,甚至同一卵巢的不同部位,水化卵的分布都是不均匀的,因此评估分批繁殖力需要对不同部位进行比较。

水化卵法虽然是最普遍使用评估分批繁殖力的方法,但在有些鱼类的评估中存在不足。水化卵法的理论基础是这一批卵全部发育成水化卵,并且全部一次性产出。Murua 等(2003)指出,并不是所有的水化卵都会产出,且有些可能会被吸收,因此,这样可能会高估分批繁殖力。也有些研究表明,同一批的卵需要一到几

天产出,由于同一批卵发育并不是同步的,且先成熟的先产出(Macewicz et al. 1993, Shiraiishi et al. 2009),这样直接统计水化卵数量就会低估分批繁殖力。

1.3 卵巢组织切片比例法评估分批繁殖力

针对水化卵法存在一些不足,Carter 等(2009)创建了一种新的方法:卵巢组织切片比例法。此法是 Carter 等(2009)研究豹纹鳃棘鲈(*Plectropomus leopardus*)分批繁殖力时提出的,研究表明豹纹鳃棘鲈的水化卵巢中同时存在水化卵和核移位卵,直接计算水化卵的数量会低估其分批繁殖力,认为其分批繁殖力应该等于卵巢中水化卵与核移位卵的总量。卵巢组织切片比例法首先对卵巢进行组织切片分析,统计组织切片中水化卵和核移位卵的比例,接着计算水化卵的数量,最后利用这个比例推算出核移位卵的数量,继而计算出整个卵巢的水化卵和核移位卵的总数量,以评估分批繁殖力。此种方法虽然比较精确,但是也同样存在一些不足:一方面,卵巢不同部位的组织切片,甚至同一部位的不同方向的切片,可能结果都不一样,因此这样计算出来的结果可能就会存在一定的误差;另一方面,此方法有一定的难度,因此也增加了劳动强度。

2 繁殖频率

每日繁殖分数指分批繁殖鱼类每天产卵的个体数量占整个成熟雌性群体的数量百分比(Alheit 1985),而繁殖频率为每日繁殖分数的倒数,即繁殖期每批次繁殖所需的时间。繁殖频率不仅可以通过每日产卵量法(daily egg production method)来评估产卵生物量(Hunter et al. 1980a),并且也是准确评估年繁殖力必不可少的部分(LaPlante et al. 2007)。

有关繁殖频率估算方法的文章很多(沈建忠 2000, Secor et al. 2007, Ganias 2012),但是并不是所有这些方法都可行。最早用卵径频率分布来估算繁殖频率,但这不科学,通过实验手段已证明了其不准确性(Hunter et al. 1981)。繁殖频率最直接最精确的方法就是直接进行饲

养观察(沈建忠 2000),但这种方法十分耗时,且无法反应自然水体的真实状况。也有学者采用耳石的微化学分析法评估周期性洄游分批繁殖鱼类的繁殖频率(Secor et al. 2007),如条纹石(*Morone saxatilis*),此种方法花费相当大,而且对于设备的要求也是十分高。现在对于评估繁殖频率使用最为广泛和成熟的方法是由 Hunter 和他的同事在 20 世纪 80 年代创建的产后滤泡(postovulatory follicles)法,在过去 30 年中,这种方法几乎应用于世界各大洋的鱼类,超过 50 个鱼类种群(Ganias 2012)。

2.1 产后滤泡法评估繁殖频率 产后滤泡是鱼类产卵后,依然存在于卵巢中原来包裹水化卵的滤泡,产后滤泡也是鱼类刚产过卵的标志(Hunter et al. 1980b)。产后滤泡并不是在卵巢中保持不变,随卵巢对其吸收降解而呈现不同的形态特征,但同一种群其形态特征在相同时间内是相同的,从而可以根据形态特征来确定产后滤泡的年龄(Hunter et al. 1980b)。年龄为 1 d 的产后滤泡个体可以代表一天繁殖个体,因此可以用产后滤泡来评估繁殖频率。对产后滤泡年龄的确定,首先最大的问题就是如何确定开始产卵时间,Hunter 等(1980b)采用饲养的方法直接进行观察,虽然这种方法十分精确,但是饲养量是有限的。另一种较好且可行方法就是在繁殖季节分时段连续对鱼类进行采样,来确定鱼类繁殖高峰期(Goldberg et al. 1984, Ganias et al. 2003),这种方法要求鱼类种群产卵时间是同步的。Ganias (2008) 研究表明除了少数鱼类外,大部分鱼类种群繁殖是同步的,由此证实了这种方法的可行性。繁殖高峰期确定后,每隔几个小时记录产后滤泡的形态学变化,从而确定不同形态变化的产后滤泡年龄。

产后滤泡吸收降解很快,通常一天内会降解 50%,温度高时降解速度更快(Ganias et al. 2007),因此一般只需要观测产后滤泡 2~3 d 内的形态学变化。评估繁殖频率采样时,每次应不少于 10 尾成熟雌鱼样本,且所有个体均用于组织切片分析,以年龄为 1 d 的产后滤泡(如

0~24 h 或 24~48 h 等)个体数占样品总数的百分比来评估繁殖频率(Hunter et al. 1980b)。很多研究表明,0~24 h 的产后滤泡一般会高估繁殖频率,一方面产卵群体一般在产卵时会集群,从而会出现更多繁殖个体,另一方面由于捕捞网具,如刺网,会使水化卵巢个体产卵而形成出现这个时相的假象(Alheit 1993, Ganias 2008, Korta et al. 2010)。因此,更多的是以年龄为 12~36 h 或 24~48 h 产后滤泡来评估繁殖频率。为了使评估结果更为接近真实值,目前将产后滤泡分为几个时段同时评估繁殖频率,然后再来计算它们的平均值来确定最后繁殖频率(Shiraishi et al. 2009)。

产后滤泡法虽然是目前使用最为广泛的方法(Ganias 2012),但也存在诸多的不足。如产后滤泡降解吸收后期很难与闭锁小泡区分(Hunter et al. 1985b),闭锁小泡是卵黄卵直接被卵巢吸收形成,一般存在于繁殖期饥饿的个体或者近繁殖期结束的个体。产后滤泡的形态学年龄鉴定,不同学者也会存在一定的偏差,且产后滤泡吸收降解受环境影响,特别是温度,温度高吸收降解则加快(Ganias et al. 2007)。因此,一种形态学年龄的确定只能应用于同一种群,而不能应用于其他种群,更不能应用于其他的种类。有些鱼类的产后滤泡不到一天就吸收降解完,如鲹鱼(*Katsuwonus pelamis*)(Hunter et al. 1986),而黄鳍鲷(*Thunnus albacares*)(Schaefer 1996)则存在一个多星期,这样产后滤泡形态学年龄鉴定很困难。Ganias(2012)指出不同包埋材料做组织切片对产后滤泡的形态影响也是显著的。此外,产后滤泡法还是一个高花费和高劳动强度的方法,因为它不仅要采集大量样本,做大量组织切片,而且要花费大量时间来研究(Ganias 2012)。由此可见,能否找到其他更好的方法值得我们探索。

2.2 其他方法评估繁殖频率 与产后滤泡法同时提出的一种方法就是水化卵法(De Martini et al. 1981),即评估含水化卵个体占整个雌性成熟样品的数量百分比。这种方法的最大优点就是可以直接用肉眼来确定水化卵巢(Hunter

et al. 1985b), 无需做组织切片来进行鉴定, 从而使整个实验省时省力。原于这种方法基础上的另一种方法就是核移位法 (Priede et al. 1993), 即评估含核移位卵个体占整个雌性成熟样品的数量百分比, 核移位卵是水化卵发育的前一阶段。这两种方法最大缺点是精确度不高, 特别是水化卵法很容易形成高估或低估的现象。Lee 等(2005)指出水化卵个体采集是一个机会主义事件, 存在很大随机性, Ganiias (2008) 研究表明产卵群体会集群, 如果采集到产卵群体, 那么含水化卵个体比一般的群体要高很多。Hunter 等(1985b)认为水化卵个体采集需要特定时间, 并且还要采集大量样品。这两种方法都存在时间上的不足, 即核移位卵和水化卵在鱼体内存在的时间可能不到一天就分别转换为水化卵或者产出, 因而不能代表一天繁殖的个体量 (Hunter et al. 1985b), 从而不能准确地评估繁殖频率。

繁殖频率的研究方法有很多种, 除了上面介绍的方法外还有成熟系数法 (Hunter et al. 1985b) 等。最近, Ganiias 等(2011)研究了一种新方法评估繁殖频率, 即卵母细胞生长法。这种方法是原于卵母细胞繁殖循环开始和结束时的卵径及生长率来评估繁殖频率。此方法获得的结果与产后滤泡法十分接近, 而且该方法需要样品少, 无需做组织切片, 且可以附带计算分批繁殖力。因此, 这种方法不仅减少了花费, 并且减少了劳动强度。此法虽好, 但是要求繁殖循环开始和结束时的卵径恒定, 易于测量, 并且这种方法也仅仅在沙丁鱼 (*Sardina pilchardus*) 实验获得初步成功, 是否能应用于其他鱼类还值得进一步探讨。

3 小结与展望

研究分批繁殖力方法很多 (Hunter et al. 1985a, Dickerson et al. 1992, Karlou-Riga et al. 1997, Ganiias 2004, Carter et al. 2009), 但是没有一种方法能够像水化卵法那么广泛的应用于分批繁殖力评估, 这一方面是由于水化卵最易于辨别, 且其数量也能够代表分批繁殖力; 另一

方面也是由于水化卵法最简便, 且十分精确。然而这并不能说明水化卵法就能准确地评估分批繁殖力, 一些研究表明, 水化卵法低估一些鱼类的分批繁殖力, 因为同一批卵并不是一次性全部发育成水化卵 (Macewicz et al. 1993, Shiraishi et al. 2009)。Carter 等(2009)主张使用卵巢组织切片法, 这种方法虽然在有些鱼类较水化卵法精确, 但是工作强度加大, 同样在评估分批繁殖力方面也存在一些误差。对于分批繁殖的鱼类, 其将要繁殖的一批卵一般都较其他批次卵径为大, 能否直接通过筛具将这一批卵选出, 从而能较准确地统计这批卵的数量, 进而评估繁殖力, 这种方法是否合适, 有待探讨。能否找到一种更为精确并且降低工作量的方法, 也需要进一步的研究。

产后滤泡法是评估繁殖频率最好和最为精确的方法 (Ganiias 2012), 虽然操作过程十分繁杂, 但是目前没有任何一种方法能够超越产后滤泡法应用于繁殖频率评估。

产后滤泡法研究繁殖频率, 首先最大困难就是确定产后滤泡的年龄; 其次是区分产后滤泡与闭锁小泡之间的差别; 再次是产后滤泡法一般只能应用于同一种群, 不能使用于其他的种群或种类; 最后产后滤泡法还是一个高劳动强度的方法。

产后滤泡法是基于产后滤泡的吸收降解来确定其年龄, 从而来评估繁殖频率。产后滤泡在卵巢中吸收降解过程应该伴随着一个生化指标变化, 并且每一种生化指标都应该是精确对应一个产后滤泡年龄。由此可见, 我们只要确定不同年龄产后滤泡的生化指标值, 那么评估繁殖频率的样本只需要确定各卵巢的生化指标值就可以精确确定其产后滤泡年龄, 从而可以省时省力且精确地评估繁殖频率。因为这样一方面不会存在组织切片操作上的差异, 也不会存在形态年龄辨别方面的误差, 而使结果更为准确; 另一方面可以同时确定多个卵巢的生化指标值, 这样就大大减少了劳动强度。然而这种方法也仅仅只是理论层面上的猜想, 能否应用于实践还需要实验数据证实。实验方法总是

在不断地改进的,寻找更简便精确的方法值得我们探讨和研究。

致谢 感谢审稿专家对文章的点评及编辑对文章的修改,使我能够更好地完成文章。

参 考 文 献

- Alheit J. 1985. Spawning frequency of Peruvian anchovies taken with a purse seine//Lasker R. An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. America: US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Report, National Marine Fisheries Service, 36: 59-61.
- Alheit J. 1993. Use of the daily egg production method for estimating biomass of clupeoid fishes: a review and evaluation. *Bulletin of Marine Science*, 53(2): 750-767.
- Arocha F. 2002. Oocyte development and maturity classification of swordfish from the north-western Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 60(1): 13-27.
- Carter A B, Williams A J, Russ G R. 2009. Increased accuracy of batch fecundity estimates using oocyte stage ratios in *Plectropomus leopardus*. *Journal of Fish Biology*, 75(3): 716-722.
- De Martini E E, Fountain R K. 1981. Ovarian cycling frequency and batch fecundity in the Queenfish, *Seriphus politus*: attributes representative of serial spawning fishes. *Fishery Bulletin*, 79(3): 547-559.
- Dickerson T L, Macewicz B J, Hunter J R. 1992. Spawning frequency and batch fecundity of chub mackerel *Scomber japonicus* during 1985. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*, 33: 130-140.
- Ganias K. 2008. Ephemeral spawning aggregations in the Mediterranean sardine, *Sardina pilchardus*: a comparison with other multiple-spawning clupeoids. *Marine Biology*, 155(3): 293-301.
- Ganias K. 2012. Thirty years of using the postovulatory follicles method: Overview, problems and alternatives. *Fisheries Research*, 117/118(4): 63-74.
- Ganias K, Nunes C, Stratoudakis Y. 2007. Degeneration of postovulatory follicles in the Iberian sardine *Sardina pilchardus*: structural changes and factors affecting resorption. *Fishery Bulletin*, 105(1): 131-139.
- Ganias K, Nunes C, Valavidis T, et al. 2011. Estimating oocyte growth rate and its potential relationship to spawning frequency in teleosts with indeterminate fecundity. *Marine and Coastal Fisheries*, 3(1): 119-126.
- Ganias K, Somarakis S, Machias A, et al. 2003. Evaluation of spawning frequency in a Mediterranean sardine population (*Sardina pilchardus sardina*). *Marine Biology*, 142(6): 1169-1179.
- Ganias K, Somarakis S, Machias A, et al. 2004. Pattern of oocyte development and batch fecundity in the Mediterranean sardine. *Fisheries Research*, 67(1): 13-23.
- Goldberg S R, Alarcon V, Alheit J. 1984. Postovulatory follicle histology of the Pacific sardine, *Sardinops sagax*, from Peru. *Fishery Bulletin*, 82(2): 443-445.
- Hunter J R, Goldberg S R. 1980a. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin*, 77(3): 641-652.
- Hunter J R, Leong R. 1981. The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin*, 79(2): 215-230.
- Hunter J R, Lo N C H, Leong R J H. 1985a. Batch fecundity in multiple spawning fishes // Lasker R. An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. America: US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Report, National Marine Fisheries Service, 36: 67-77.
- Hunter J R, Macewicz B J. 1980b. Sexual maturity, batch fecundity, spawning frequency, and temporal pattern of spawning for the northern anchovy, *Engraulis mordax*, during the 1979 spawning season. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*, 21: 139-149.
- Hunter J R, Macewicz B. 1985b. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes // Lasker R. An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. America: US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Report, National Marine Fisheries Service, 36: 79-94.
- Hunter J R, Macewicz B J, Lo N C H, et al. 1992. Fecundity, spawning, and maturity of female Dover sole *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. *Fishery Bulletin*, 90(1): 101-128.
- Hunter J R, Macewicz B J, Sibert J R. 1986. The spawning frequency of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, from the South Pacific. *Fishery Bulletin*, 84(4): 895-903.
- Karlou-Riga C, Economidis P S. 1997. Spawning frequency and batch fecundity of horse mackerel, *Trachurus trachurus* (L.), in the Saronikos Gulf (Greece). *Journal of Applied Ichthyology*, 13(3): 97-104.
- Korta M, Domínguez-Petit R, Murua H, et al. 2010. Regional

- variability in reproductive traits of European hake *Merluccius merluccius* L. populations. Fisheries Research, 104(1/3): 64-72.
- LaPlante L H, Schultz E T. 2007. Annual fecundity of tautog in long island sound: Size effects and long-term changes in a harvested population. Transactions of the American Fisheries Society, 136(6): 1520-1533.
- Lee C F, Liu K M, Su W C, et al. 2005. Reproductive biology of the common ponyfish *Leiognathus equulus* in the south-western waters off Taiwan. Fisheries Science, 71(3): 551-562.
- Lim H K, Le M H, An C M, et al. 2010. Reproductive cycle of yellow croaker *Larimichthys polyactis* in southern waters off Korea. Fisheries Science, 76(6): 971-980.
- Macewicz B J, Hunter J R. 1993. Spawning frequency and batch fecundity of Jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, off California during 1991. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report, 34: 112-121.
- McGraw J B, Caswell H. 1996. Estimation of individual fitness from life-history data. The American Naturalist, 147(1): 47-64.
- Murua H, Kraus G, Saborido-Rey F, et al. 2003. Procedures to estimate fecundity of marine fish species in relation to their reproductive strategy. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 33: 33-54.
- Poisson F, Fauvel C. 2009. Reproductive dynamics of swordfish (*Xiphias gladius*) in the southwestern Indian Ocean (Reunion Island). Part 2: fecundity and spawning pattern. Aquatic Living Resources, 22(1): 59-68.
- Priede I G, Watson J J. 1993. An evaluation of the daily egg production method for estimating biomass of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*). Bulletin of Marine Science, 53(2): 891-911.
- Samoilys M A. 2000. Reproductive dynamics of an exploited serranid on the Great Barrier Reef. Townsville: the PhD Thesis of James Cook University.
- Schaefer K. 1996. Spawning time, frequency and batch fecundity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, from Clipperton Atoll in the eastern Pacific Ocean. Fishery Bulletin, 94(1): 98-112.
- Secor D H, Piccoli P M. 2007. Oceanic migration rates of Upper Chesapeake Bay striped bass (*Morone saxatilis*), determined by otolith microchemical analysis. Fishery Bulletin, 105(1): 62-73.
- Shiraishi T, Ketkar S D, Katoh Y, et al. 2009. Spawning frequency of the Tsushima Current subpopulation of chub mackerel *Scomber japonicus* off Kyushu, Japan. Fisheries Science, 75(3): 649-655.
- Stearns S C. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford: Oxford University Press.
- 陈红菊, 岳永生. 2002. 保安湖鳊鱼 (*Siniperca chuatsi*) 卵巢发育的组织学观察. 山东农业大学学报: 自然科学版, 33(3): 290-296.
- 程鹏. 2008. 长江上游圆口铜鱼的生物学研究. 武汉: 华中农业大学硕士学位论文.
- 龚启祥, 陈桂娟, 朱海燕, 等. 1986. 岱衢族大黄鱼卵母细胞的发生及其在卵巢内组成的研究. 浙江水产学院学报: 自然科学版, 5(1): 1-12.
- 蓝昭军, 赵俊, 李强, 等. 2010. 北江侧条光唇鱼的个体生殖力. 华南师范大学学报: 自然科学版, (1): 92-97.
- 李强, 蓝昭军, 李伟靖, 等. 2008. 广东北江 个体生殖力研究. 广州大学学报: 自然科学版, 7(4): 55-59.
- 刘霆, 李建光, 贺兵, 等. 2005. 大刺鲃的性腺调查和怀卵量比较分析. 淡水渔业, 35(5): 28-30.
- 刘小红, 郭宇辉, 王宝森, 等. 2007. 嘉陵江下游白缘 个体生殖力研究. 淡水渔业, 37(2): 41-43.
- 柳学周, 徐永江, 刘乃真, 等. 2009. 半滑舌鳎卵巢发育的组织学和形态数量特征研究. 渔业科学进展, 30(6): 25-35.
- 沈建忠. 2000. 中华鲮 *Rhodeus sinensis* 繁殖习性的初步观察. 华中农业大学学报, 19(5): 494-496.
- 施兆鸿, 夏连军, 王建钢, 等. 2005. 养殖黄颡繁殖特性及诱导产卵的初步研究. 上海水产大学学报, 14(3): 253-257.
- 谢宗墉, 吴雄飞, 庄丽禾, 等. 1986. 汾河水库 条 *Hemiculter leucisculus* (Basilewsky) 生物学的调查研究. 山东海洋学院学报, 16(4): 54-69.
- 徐伟, 曹顶臣. 2001. 乌鳢的人工繁殖及仔鱼摄食生长研究. 水产学杂志, 14(2): 16-20.
- 杨代勤, 陈芳, 方长琰, 等. 2000. 月鳢的生物学研究. 水利渔业, 20(2): 7-9, 13.
- 喻俊磊, 欧阳珊, 吴小平, 等. 2008. 刺鲃的生物学研究. 江西农业学报, 20(8): 80-81.