

國立臺灣大學理學院海洋研究所

博士論文

Institute of Oceanography

College of Science

National Taiwan University

Doctoral Dissertation



臺灣東部海域雨傘旗魚之營養階層結構與攝食生態研究

Trophic Size-structure and Feeding Ecology of Sailfish,

Istiophorus platypterus, in Eastern Taiwan Waters

蔡政南

Chung-Nan Tsai

指導教授：孫志陸博士

Advisor: Chi-Lu Sun, Ph.D.

中華民國 103 年 7 月

July, 2014



國立臺灣大學博士學位論文
口試委員會審定書

臺灣東部海域兩傘旗魚之營養階層結構與攝食生態研究
Trophic Size-structure and Feeding Ecology of Sailfish,
Istiophorus platypterus, in Eastern Taiwan Waters

本論文係蔡政南君 (D95241008) 在國立臺灣大學海洋
研究所完成之博士學位論文，於民國 103 年 7 月 24 日承下
列考試委員審查通過及口試及格，特此證明

口試委員：

孫志陸

(指導教授)

吳萬年

邱景松

莊守正

丘壽忠

許喜助

李國傳

劉光明

系主任、所長

魏夜琳

謝 辭



本篇論文得以順利完成，首先感謝 恩師孫志陸博士及師母 葉素然女士的悉心指導，在工作及學業雙重之壓力下，仍不斷給與精神勉勵，持續教導與提攜，讓後學得以在困境下完成本研究，在此致上最深摯的謝意。

本論文審查承蒙臺灣海洋大學環境生物與漁業科學系 李國添講座教授及 莊守正博士、海洋事務與資源管理研究所 劉光明博士、中央研究院生物多樣性研究中心 邵廣昭研究員、本校漁業科學研究所 曾萬年名譽教授、本校生命科學系 丘臺生博士、及中興大學生命科學系 林幸助博士等先進，對本論文細心審閱與指正，惠賜寶貴建議，使本論文更趨完善，在此致上最高謝意。

本論文於研究期間承蒙水產試驗所東部海洋生物中心 江偉全博士及陳淑穎女士協助收集雨傘旗魚與餌料生物樣本，以及資料分類彙整；中央研究院生物多樣性研究中心 邵廣昭博士及陳宣汶博士協助提供實驗室進行樣本前置處理作業；環境變遷研究中心 高樹基博士協助穩定同位素樣本檢測處理；客座專家 Michael K. Musyl 博士協助潤飾英文初稿；本研究室 曾振德博士、蘇楠傑博士、張以杰博士等協助指導繪圖及統計軟體的應用，以及學弟妹們協助處理院所相關事務，在此致上萬分謝意。

最後感謝我的家人與親友們，高雄海洋科技大學 陳哲聰前校長及師母，以及本人服務單位的水利及土木技師同事們，不斷給予關心與支持，提供本人研究前進的精神動力，本人在此由衷感激，期待本人於進修期間所學習的專長，得以應用於海事及港灣等公共工程，以及對於推動海洋環境生態保育與生物資源之永續利用，盡個人棉薄之力，以不負眾師長及各先進們的厚愛。

蔡政南


2013 年 7 月於臺大海洋研究所



中文摘要

過去漁業資源的利用與評估著重於單一魚種的管理模式，為資源永續利用，FAO提出以生態系為基準之漁業管理方式，其漁業管理方式需考慮物種間的營養階層結構與能量流，有關雨傘旗魚的族群特徵已累積許多研究成果，但對於食物階層結構研究卻是完全闕如。本研究為利用雨傘旗魚肌肉之氮、碳穩定同位素來探討其食物階層結構，經檢測雨傘旗魚肌肉樣本 (n=263) 之氮同位素 ($\delta^{15}\text{N}$) 的測量值為 7.51‰至 14.19‰，平均值為 $12.05 \pm 1.23\%$ ；碳同位素 ($\delta^{13}\text{C}$) 的測量值為 -22.04‰至 -15.48‰，平均值為 $-17.68 \pm 1.15\%$ 。氮同位素的測量值與雨傘旗魚之體長呈正相關；碳同位素的測量值與體長呈負相關。各體長組間之雨傘旗魚之估算營養階層，顯示不同體型之雨傘旗魚分別位於生態系中不同的生態位階，推論影響的因素為餌料食物來源、棲地環境及洄游路徑之不同。

穩定同位素分析是根據消費者穩定同位素比值與其食物來源之同位素比值相近的原理，進而推估餌料生物來源貢獻，可以反映生物長期攝食生態的結果。本研究以雨傘旗魚及其餌料生物之碳、氮穩定同位素，本研究應用 Stable isotope mixing model，來推算雨傘旗魚的餌料生物來源組成，依先前生殖研究的結果，將雨傘樣本分為幼魚(<140 cm, LJFL)、成熟中(141-180 cm, LJFL)及成魚(>181 cm, LJFL)三組。研究結果顯示，雨傘旗魚幼魚攝食以烏魴科(15.90%)為最多、其次為眼眶魚(11.04%)與鯡科(9.62%)；而雨傘旗魚成魚攝食以白帶魚(32.63%)為最多、其次為正鰷(15.82%)與紅目鱧(11.30%)。雨傘旗魚的食物來源組成種類多樣，包含有：頭足類、沿岸底棲魚類、表水層魚類、大洋中層魚類，以穩定同位素分析結果，雨傘旗魚食物來源主要為表水層魚類為佔多數。



魚類食物網是海洋生態系中物質循環與能量流動的重要途徑，營養結構則是顯示能量流動過程中，消費者與被捕食者之間的營養關係。本研究根據胃內容物與穩定同位素分析推估兩傘旗魚的攝食組成，參考漁獲統計資料，應用Ecopath with Ecosim 建構台灣東部海域生態系統營養結構模型，並經由模型分析系統能量流動和總體特徵。結果顯示台灣東部海域生態系統各功能群的營養階層範圍為 1 至 4.52，哺乳動物及沙魚佔據了最高的營養階層。利用生態網路分析結果，系統總吞吐量為 3054.43 t/km²/yr；系統總生產量、總消費量及總呼吸量分別為 1787.29、824.89、528.62 t/km²/yr；總初級生產量/總呼吸量為 3.13。系統連接指數 (Connectance Index, CI) 和系統雜食指數 (System Omnivory Index, SOI) 分別為 0.47 和 0.25。本研究初步建立台灣東部大洋海域生態系統模型，探討生態系的結構與功能，提供未來建置以生態系為基礎的漁業管理相關科學的資訊。經由Ecosim 模式預測各功能組的未來 50 年後生物量變動，其結果顯示，如維持目前的漁業規模，對於海洋哺乳類、鮪魚、旗魚、沙魚等大型掠食性魚種，將會造成資源量的減少。本研究結果與過去漁獲量統計變動的趨勢相符合，為持續小幅度下滑降低；顯示目前台灣東部海域漁獲努力量仍偏高，建議應進一步檢討降低。

關鍵字：兩傘旗魚、穩定同位素、營養階層結構、攝食組成、能量流動、生態系模型。

Trophic Size-structure and Feeding Ecology of Sailfish, *Istiophorus platypterus*, in
Eastern Taiwan Waters

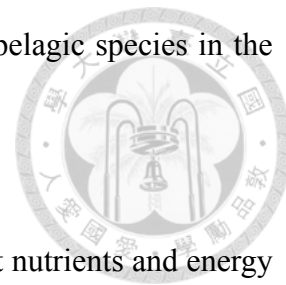


Abstract

Fishery stock assessment and management used to focus on single species method. FAO promoted the ecosystem-based fishery management (EBFM) for the sustainability of living aquatic resources. EBFM need to be taken into account with trophic structure and flows of biomass through species interactions. In present study, nitrogen and carbon stable isotopes analyses were applied to investigate the trophic structure of sailfish. A total of 263 sailfish muscle samples were examined. The $\delta^{15}\text{N}$ values for sailfish ranged from 7.51 to 14.19 ‰ (mean=12.06‰ \pm 1.16) and the $\delta^{13}\text{C}$ values ranged from -22.04 to -15.48 ‰ (mean=-17.62‰ \pm 1.10). The $\delta^{15}\text{N}$ values were positively related to body length, while $\delta^{13}\text{C}$ were negatively related to body length. The results revealed the different size class of sailfish occupied different trophic position of pelagic ecosystem. We postulate that the factors which influence on trophic position of sailfish between young and adult were food sources, habitats and migratory pattern.

Stable isotope ratios of a consumer are related to those of its prey. Stable isotope mixing model was used to estimate diet composition of consumer by mass balance equation. In this study, stable isotope mixing model was applied by carbon and nitrogen stable isotopes of sailfish to estimate the food sources of their prey. The sailfish were segregated by juveniles (<140cm, LJFL), maturing stage (141-180cm, LJFL) and adults (>181cm, LJFL) from previous research. The most important preys for juvenile sailfish were Bramidae (15.90%), *Mene maculata* (11.04%) and Clupeidae (9.62%). Therefore, adult sailfish feed on *Trichiurus lepturus* (32.63%), followed by *Katsuwonus pelamis* (15.82%) and *Priacanthus macracanthus* (11.30%). In spite of the apparent high prey

diversity of diet composition for sailfish, they feed mainly on epipelagic species in the waters off eastern Taiwan.



Food web is an important element in pelagic ecosystem to transport nutrients and energy flow between consumers and prey. In order to investigate the role of sailfish and to explore the function and structure of pelagic ecosystem in eastern Taiwan waters, we applied Ecopath with Ecosim model inferred from stable isotope analysis, stomach content analysis and fisheries statistical data to perform pelagic trophic model of eastern Taiwan. The results reveal that the trophic level of the functional groups varied from 1.0 to 4.52. Marine mammals and shark are occupied top trophic level. Total ecosystem throughput is 3054.43 t/km²/yr. Sum of all production, sum of all consumption and sum of all respiratory flows are 1787.29, 824.89 and 528.62 t/km²/yr, respectively. Total primary production to total respiration ratio is 3.13. Connectance Index (CI) and System Omnivory Index (SOI) are 0.47 and 0.25, respectively. In this study, we preliminary established pelagic trophic model in eastern Taiwan and the results can provide scientific references for ecosystem-based fisheries management. Ecosim model was applied to predict biomass trajectories of each functional groups in next 50 years. The predicted biomass trends indicate that if we maintain current fishing efforts in eastern Taiwan will reduce most of biomass of top predators in the future (e.g. Marine mammals, tuna, billfish and shark). The results show current fishing efforts in eastern Taiwan is still high, we suggest the fish stock need to be monitored and fishing efforts should be further reduced.

Keywords: sailfish, stable isotopes, trophic structure, diet composition, energy flow, Ecopath model.

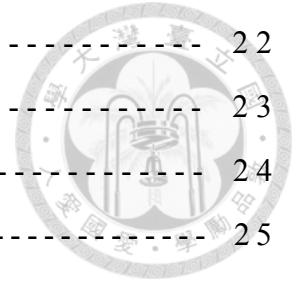
臺灣東部海域雨傘旗魚之營養階層結構與攝食生態研究

Trophic Size-structure and Feeding Ecology of Sailfish, *Istiophorus platypterus*, in Eastern Taiwan Waters

目錄 Table of Contents

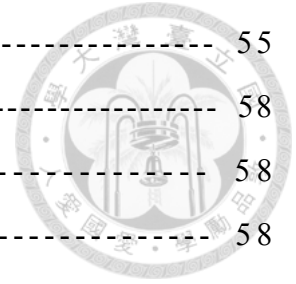


中文摘要	I
Abstract	III
第一章 緒論	1
1.1 雨傘旗魚生態與資源概況	1
1.2 相關研究	5
1.3 研究目標與論文概要	8
1.3.1 研究目標	8
1.3.2 論文概要	9
第二章 雨傘旗魚營養階層結構	11
2.1 前言	11
2.2 材料與方法	15
2.2.1 研究地點	15
2.2.2 樣本收集	15
2.2.3 穩定同位素分析	16
2.2.4 資料分析	18
2.3 結果	19
2.3.1 體長與同位素之關係	19
2.3.2 體長級別與同位素之關係	19
2.3.3 採樣區域之差異性	20
2.3.4 季節差異	21
2.3.5 營養階層估算	21
2.4 討論	22



2.4.1 體長與氮同位素	22
2.4.2 體長與碳同位素	23
2.4.3 營養階層結構	24
2.4.4 雨傘旗魚與其他大洋掠食者比較	25
第三章 雨傘旗魚之食性組成及攝食生態	28
3.1 前言	28
3.2 材料與方法	31
3.2.1 樣本收集	31
3.2.2 胃內容物分析	31
3.2.3 穩定同位素分析	33
3.2.4 同位素混合模式	34
3.3 結果	36
3.3.1 胃內容物分析	36
3.3.2 穩定同位素特徵	36
3.3.3 同位素混合模式	37
3.3.4 雨傘旗魚與餌料食物階層結構	38
3.4 討論	40
3.4.1 攝食組成比較	40
3.4.2 同位素混合模式分析	41
3.4.3 雨傘旗魚攝食與洄游	42
3.4.4 雨傘旗魚與餌料食物階層結構	44
第四章 臺灣東部海域大洋生態系模式建置	45
4.1 前言	45
4.2 材料與方法	48
4.2.1 生態系模式之建構	48
4.2.2 資料收集	51
4.2.3 生物群組	53

4.2.4 資料分析	55
4.3 結果	58
4.3.1 臺灣東部海域生態模型	58
4.3.2 營養階層結構與能量流動	58
4.3.3 混合營養效應分析	59
4.3.4 生態系總體特徵	60
4.3.5 生物量變動趨勢	61
4.4 討論	62
4.4.1 營養階層結構與能量流動	62
4.4.2 生態系總體特徵	62
4.4.3 生物量變動趨勢	63
第五章 結論與建議	66
5.1 結論	66
5.2 建議	70
參考文獻	72
附圖	86
附表	121



List of Figures



- Fig. 1. Indo-Pacific sailfish *Istiophorus platypterus* (Nakamura, 1985).
- Fig. 2. Geographical distribution of sailfish.
- Fig. 3. Catch of Indo-Pacific sailfish in Taiwan from 1956 to 2010 (Data source: Statistical Yearbook, Taiwan).
- Fig. 4. Current velocity and direction in the surrounding seas of Taiwan during winter (A) and summer (B).
- Fig. 5. Map of study area showing locations of sailfish samples taken for stable isotope analysis from eastern Taiwan (oblique lines, n=233) and from South China Sea (cross lines, n=30) during April 2009 and February 2012.
- Fig. 6. Lower jaw fork length distribution (by 10 cm intervals) of 263 sailfish off eastern Taiwan water analyzed in this study.
- Fig. 7. The flow chart for stable isotope analysis in this study.
- Fig. 8. Length of lower jaw to fork length (L_{LJFL}) of sailfish plotted versus $\delta^{13}C$ values.
- Fig. 9. Length of lower jaw to fork length (L_{LJFL}) of sailfish plotted versus $\delta^{15}N$ values.
- Fig. 10. Mean carbon isotopic composition ($\delta^{13}C$, ‰; \pm S.D.) of each size class of sailfish analyzed in study.
- Fig. 11. Mean nitrogen isotopic composition ($\delta^{15}N$, ‰; \pm S.D.) of each size class of sailfish analyzed in study.
- Fig. 12. Seasonal variation in (a) $\delta^{13}C$ and (b) $\delta^{15}N$ values (mean \pm s.d.) for *Istiophorus platypterus* from 2009 to 2011 (SP, spring; SM, summer; AU, autumn; WN, winter).
- Fig. 13. Biplot of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values (mean \pm S.D.) from each size class of sailfish.
- Fig. 14. Relationship between length of lower jaw to fork length (L_{LJFL} , cm) and trophic level (TL), using $\delta^{15}N$ concentrations of the herbivorous marine snail (*Chlorostoma argyrostoma argyrostoma* Gmelin 1791) 6.24 ‰ \pm 0.29 S.D. as a trophic baseline. Also shown are the midpoints of the six size classes of sailfish in the study.
- Fig. 15. Map of study area showing position of capture of samples taken for stomach content of sailfish and isotope analyses off eastern Taiwan during April 2009 and February 2012.

- Fig. 16. Percent composition of sailfish stomach contents collected off eastern Taiwan water: frequency of occurrence (%FO), number (%N), weight (%W) and index of relative importance (%IRI) of each prey groups.
- Fig. 17. Estimated percentage contributions (mean and 95% credibility intervals) of prey consumed by (a) juvenile (<140cm, LJFL), (b) maturing (141-180cm, LJFL) and (c) adult (>181cm, LJFL) sailfish.
- Fig. 18. Estimation of prey group contributions for juvenile sailfish (<140cm, LJFL) by using stable isotopes mixing models.
- Fig. 19. Estimation of prey group contributions for maturing sailfish (141-180cm, LJFL) by using stable isotopes mixing models.
- Fig. 20. Estimation of prey group contributions for adult sailfish (>181cm, LJFL) by using stable isotopes mixing models.
- Fig. 21. Biplot of mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of sailfish (*Istiophorus platypterus*) and their prey.
- Fig. 22. Estimated trophic level (TL) (mean \pm SD) for sailfish and their prey, using $\delta^{15}\text{N}$ concentrations of the herbivorous marine snail, *Chlorostoma argyrostoma* *argyrostoma* Gmelin 1791, 6.24 ‰ \pm 0.29 S.D. as a trophic baseline (Tsai et al., 2014).
- Fig. 23. Global trends in the state of world marine fish stocks, 1974-2011 (Data source: FAO, 2014).
- Fig. 24. The study area of eastern Taiwan pelagic ecosystem.
- Fig. 25. Annual fishery production and market value for eastern Taiwan from 1993 to 2012 (Data source: Fisheries Statistical Yearbook, Taiwan).
- Fig. 26. Total number of fishing crafts for eastern Taiwan from 1993 to 2012 (Data source: Fisheries Statistical Yearbook, Taiwan).
- Fig. 27. The total tonnage (a) and horsepower (b) of fishing crafts for eastern Taiwan from 1993 to 2012 (Fisheries Statistical Yearbook, Taiwan).
- Fig. 28. Annual landing of (a) tuna, (b) billfish, (c) shark for eastern Taiwan from 2002 to 2012 (Fisheries Statistical Yearbook, Taiwan).
- Fig. 29. Trophic relationships of functional groups in the eastern Taiwan pelagic ecosystem. Green lines indicate the relationships between sailfish and their

preys.

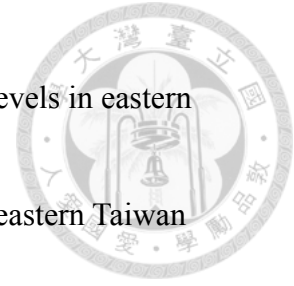
Fig. 30. The trophic flows transmitted through aggregated trophic levels in eastern Taiwan pelagic ecosystem.

Fig. 31. The mixed trophic impact analysis of functional groups in eastern Taiwan pelagic ecosystem.

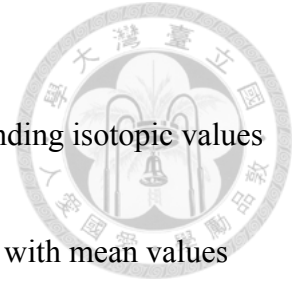
Fig. 32. Simulation of relative biomass of functional groups for eastern Taiwan pelagic ecosystem.

Fig. 33. Predicted biomass trajectories of functional groups for eastern Taiwan pelagic ecosystem.

Fig. 34. The simulation of catches of main target fishing groups for eastern Taiwan pelagic ecosystem.



List of Tables



- Table 1. Statistics of sailfish, *Istiophorus platypterus*, and corresponding isotopic values by size classes
- Table 2. Estimated trophic level for different size classes of sailfish with mean values provided \pm SD.
- Table 3. Comparison of isotopic values for $\delta^{15}\text{N}$ (‰) and $\delta^{13}\text{C}$ (‰) for sailfish and other top predators in pelagic ecosystems.
- Table 4. Diet composition of *Istiophorus platypterus* in eastern Taiwan by stomach content analysis. Length of fish prey items given in fork length, “Others” indicates unidentified contents.
- Table 5. Isotope values of $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) for sailfish and their prey items sampled off eastern Taiwan.
- Table 6. Estimated percentage contributions (mean and 95% confidence intervals) by stable isotope mixing model of prey consumed by juvenile (<140cm, LJFL) and adult (>180cm, LJFL) sailfish.
- Table 7. Functional group components of the eastern Taiwan pelagic ecosystem model.
- Table 8. Basic input and output (bold) parameters of the trophic model for eastern Taiwan pelagic ecosystem.
- Table 9. Diet composition matrix for all function groups of eastern Taiwan pelagic ecosystem.
- Table 10. A tabular model of ecological succession: trends to be expected in the development of ecosystems (modified from Odum, 1969).
- Table 11. Ecosystem properties for eastern Taiwan (this study) and East China Sea (Cheng et al., 2009).
- Table 12. Change rate in biomass of functional groups after 50 year simulation for eastern Taiwan pelagic ecosystem by using Ecosim model.

第一章 緒論



1.1 雨傘旗魚生態與資源概況

一、分類

雨傘旗魚 *Istiophorus platypterus* (Shaw & Nodder 1792) (如 Fig. 1 所示)，英名：sailfish，臺灣俗稱『破雨傘』或『雨笠仔』，在分類學上屬於硬骨魚綱 (Class Osteichthyes)，條鰭亞綱 (Class Actinopterygii)，鱸形目 (Order Perciformes)，鯖亞目 (Suborder Scombroidei)，正旗魚科 (Family Istiophoridae)，旗魚屬 (Genus *Istiophorus*)。 (沈等，1993)。

二、形態特徵

本種體型延長，略呈圓筒形，稍側扁；尾柄細而強壯，具二隆起脊。頭較長；吻長而尖，呈劍狀突出。口大，微斜裂。頷齒呈絨毛狀齒帶，鋤骨無齒。體被細長骨質鱗。第一背鰭軟條部顯然較體高為高，呈帆狀；第二背鰭短小；胸鰭位低，呈鐮刀狀；腹鰭胸位，起點在胸鰭基底下方稍後，向後延伸至肛門；尾鰭深叉形。體背紫黑色，腹部銀白色，體側無橫帶和圓斑。第一背鰭藍黑色並有若干黑點；腹鰭藍黑色；尾鰭暗色 (Shao, 2014)。相較於其它種類旗魚，則其體型較小且呈瘦扁型。

三、地理分布

本種廣泛分布於印度洋及太平洋之熱帶、亞熱帶海域，在西太平洋分布於 45°N 與 40°S 之間，在東太平洋分布在 35°N 與 35°S 之間 (Froese and Pauly, 2014) (Fig. 2)。臺灣各地均有產，尤以東部及南部產量最多 (Shao, 2014)。

四、棲所生態

雨傘旗魚主要棲息於表層水域 (Jolley and Irby, 1979; Boggs, 1992; Nakano et al., 1997)，具有明顯之季節性分佈 (Beardsley et al., 1975; Speare, 1995)。此外，雨傘旗魚的地理分佈亦受到 28 °C 表水溫 (Ovchinnikov, 1966) 與鹽度的影響 (Kuwahara et al., 1982)。在西太平洋雨傘旗魚幼魚及成魚的分佈與黑潮洋流密切相關，在產卵季節時密集成群 (Nakamura, 1985)。雨傘旗魚在臺灣東部海域產卵 (Chiang et al., 2006a; b)，漁獲生產期為 4 月至 10 月 (5 到 7 月為最高峰)，雨傘旗魚為表層大目流刺網、延繩釣、鏢旗魚及定置網的捕獲對象 (Chiang, 2004)。

由標識放流之研究結果顯示，雖然雨傘旗魚在不同海域具有週年洄游或偏好特定海域習性 (Ortiz et al., 2003)，但其族群移動與洄游路線均尚未有確切之研究結果。雨傘旗魚具獨游性，但當餌料魚群出現時，則會結群圍捕，集群數量可達 3 ~ 30 尾以上 (Voss, 1953)。

雨傘旗魚的攝食對象不具選擇性 (Nakamura, 1949)，以大洋性表層魚類及頭足類為主 (Maksimov, 1971; Eldridge and Wares, 1974)，但游至近岸時亦會攝食岩礁區或沙岸之底棲性魚類、甲殼類及頭足類 (Voss, 1953; Rosas-Alayola et al., 2002)。

五、生物學

(一) 雌雄性比

臺灣海域所漁獲的五種旗魚類其雌雄別性比組成皆會隨著成長而有所改變，於幼魚或未成熟時期，其性比組成並無明顯的變動趨勢，但隨體型的增長雌魚的比例會逐漸增加，在其他洋區的旗魚類同樣也有呈現此種性比變

動的情形。根據王 (2010) 的報告說明，臺灣海域的劍旗魚、黑皮旗魚、雨傘旗魚及白皮旗魚，於體長（下顎至尾叉長；lower jaw fork length；LJFL）成長至 150 至 200 公分之後，雌魚比例會逐漸高於雄魚，當體長達約 210 至 250 公分後則幾乎皆為雌魚。

(二) 成長

雨傘旗魚雌魚之估計最大體長 (LJFL) 可達約 340 公分，雄魚則約為 290 公分 (Chiang et al., 2004)。最大記錄體重為 100.2 公斤 (IGFA 2001)；最大記錄年齡為 13 歲 (Prince et al. 1986)。雌性雨傘旗魚的 50%性成熟體長 (LJFL) 約為 166 公分，而雄魚則約為 151 公分 (Chiang et al., 2004, 2006b)。

六、漁業生產與資源概況

(一) 漁業生產

根據臺灣地區漁業統計年報 (Fisheries Statistical Yearbook, Taiwan)，歷年雨傘旗魚漁獲統計資料 (Fig. 3)，臺灣沿近海漁業中雨傘旗魚年漁獲量於 1963 年達 5,000 公噸，高居所有旗魚類漁獲量之冠，隨後逐年間漁獲量變動，最高為 1968 年達 5,100 公噸，隨後 1974 年下跌至 954 公噸，1977 年與 1980 年則高達 4,175 公噸，但 1981 年起漁獲量變動雖時有增減，但呈逐漸下降趨勢，至 2001 年漁獲量僅有 201 公噸，然後巨幅振盪變動，至 2010 年為 960 公噸。

以縣市別漁獲量而言，在 1965 至 2001 歷年雨傘旗魚漁獲量中，1980 年代之以前以屏東縣漁獲最多，年平均漁獲量佔沿近海雨傘旗魚總漁獲量之 52%；而至 1980 年代之後，則以臺東縣漁獲量居最多。近二十年來，臺東縣雨傘旗魚漁獲量年平均漁獲量更高達 54% 以上 (Chiang et al., 2006a)，為臺

灣最重要之雨傘旗魚漁獲地區。由於旗魚可作為生魚片或魚排之高級食材，也可以作成魚鬆、魚丸等加工製品，因此，對臺灣不管是沿近海漁業或是遠洋漁業，都是相當重要的高經濟性魚類。



(二) 資源概況

臺灣沿近海域雨傘旗魚資源量評估，根據 [Chiang \(2004\)](#) 之研究，沒有證據顯示有過度開發的現象，且估算之雌雄別漁獲死亡率也遠低於目標參考點，而在產卵潛能比例 (spawning potential ratio) 也維持在高水準，因此，該資源應屬於適度開發階段 ([Chiang et al., 2009](#))。

1.2 相關研究



穩定同位素運用於攝食生態的研究，從 1990 年代開始，早期以湖泊及濕地生態為研究主題，然後再擴展到海岸底棲生態系統，在 2000 年代中期才逐漸運用於大洋性的魚種。雖然穩定同位素的應用越來越廣泛，但應用於大洋性洄游性魚類的研究，仍處於剛起步發展的階段，本節整理相關研究分別說明如下：

[Young et al. \(2006\)](#) 針對澳洲東部海域的劍旗魚攝食生態進行研究，研究結果顯示劍旗魚之氮同位素的數值，比胃內容物內餌料生物之氮同位素的數值為高，劍旗魚的體長與氮同位素呈現對數線性關係。發現小型劍旗魚以攝食魚類為主，大型劍旗魚則以攝食頭足類為主，同位素分析的結果與胃內容物一致。

[Menard et al. \(2007\)](#) 針對西印度洋的黃鰭鮪及劍旗魚，運用穩定同位素進行攝食生態及洄游研究，探討魚體體長及緯度對於碳、氮同位素的效應。發現兩種魚都有顯著的體長效應，即氮同位素的數值隨著體長而增加，在劍旗魚方面則更加明顯，反應出其不同的攝食策略及獨特的生理能力。劍旗魚比黃鰭鮪可到達更深層的水域，可攝食更大範圍的餌料生物。而黃鰭鮪的幼魚及成魚，大部分在表水層活動，結果劍旗魚的氮同位素特徵比黃鰭鮪高，提出兩種魚類之間，分別位於不同營養階層的證據。

[Graham et al. \(2007\)](#) 針對在夏威夷 Oahu 島附近人工集魚器 (Fish aggregating devices: FADs) 的小黃鰭鮪 (23.5-154 cm, FL) 以穩定同位素進行研究，發現黃鰭鮪在體長 45 至 50 cm (約 1.5 kg) 明顯的食性轉變，較小

的幼魚以混合層以淺的浮游生物為食，主要是口足類及十足類等甲殼類，較大的黃鰭鮪則以魚類，以及具有中層水域垂直洄游的蝦類為主食，作者提出黃鰭鮪到達體長 45cm 以上，才有足夠的行動能力可以攝取更深及更冷水層的餌料生物。也因為黃鰭鮪攝食範圍及食性的轉變，會影響黃鰭鮪被漁業捕獲的壓力。

Revill et al. (2009) 利用穩定同位素在澳洲東部海域，探討掠食者與餌料生物的關係，作者將各種掠食者穩定同位素的特徵，運用群集分析，將掠食者分為頂級掠食者 (top predator)、中階層魚種 (middle trophic level) 及小型魚種 (small fishes) 等三大類，發現這些掠食者的體長與氮同位素的數值是呈線性正相關。另外發現長鰭鮪及黃鰭鮪的同位素的數值，有緯度效應的現象。

Matich et al. (2010) 針對公牛白眼鮫及鮪的不同組織間的穩定同位素特徵進行研究，發現公牛白眼鮫在不同組織間 (肌肉、鰭、血液) $\delta^{13}\text{C}$ 值，在小個體時差異大，隨著體型增大而減少，因為小的公牛白眼鮫部分保留母體的特徵。其原因為組織的週轉率 (turnover rate) 影響同位素的數值，幼魚的鰭部位留大部分母體的特徵，因為週轉率較低。而血液的週轉率較高，可反應出小的公牛白眼鮫的食性特徵 (MacNeil et al., 2005)。在到達體長 110 cm 以後，其差異性趨向平衡。另外，相同的種類，在不同的生活環境，會導致 isotope 的差異 (Post, 2002)。

Olson et al. (2010) 利用穩定同位素探討東太平洋黃鰭鮪與橈足類之間的食物網關係，發現橈足類的氮同位素的數值，由南到北呈現均勻增加的趨勢，黃鰭鮪的氮同位素的數值也是呈現相同的趨勢。

Young et al. (2010) 根據從 1992 年至 2006 年澳洲東部海域延繩釣作業豐度前 10 大魚種，檢視其攝食生態及生態區位分離 (niche segregation)。這些魚類有混合攝食頭足類、甲殼類及魚類。除了小長鰭鮪主要攝食甲殼類為主，大型劍旗魚與長鰭鮪以攝食頭足類為主，其他各掠食性魚種均以攝食魚類為主。研究結果發現隨著掠食者的體長增加，其餌料生物的體長也增加。但是大型的掠食者所攝食的餌料生物範圍較廣，也會攝食較小的餌料生物，作者根據這些研究結果，提出這些大洋掠食性魚類，在攝食生態區位不同的證據。

Varela et al. (2013) 利用胃內容物分析及穩定同位素分析，針對大西洋黑鰨幼魚估算攝食組成，由穩定同位素分析結果，顯示具有年間的變動，大西洋黑鰨幼魚攝食中營養階層的餌料；然而以胃內容物分析結果，則發現攝食低營養階層的餌料為主。作者建議結合胃內容物分析及穩定同位素分析，比單獨採用胃內容物分析更合適。

Logan et al. (2013) 估算在中北大西洋頭足類餌料對表水層大型掠食者 (鮪、旗、鯊魚等) 的貢獻度，結果顯示這些大型掠食者之攝食組成隨空間改變。劍旗魚及黃鰭鮪的餌料尺寸大小與掠食者尺寸大小相關。並由這些掠食者的攝食組成，估算出頭足類對於這些表水層大型掠食者的重要性。

1.3 研究目標與論文概要


1.3.1 研究目標



雨傘旗魚是海洋表水層食物網中的頂級掠食者之一 (Kitchell et al., 2006)，它在其生態系統中扮演重要的角色。這些上層掠食者的數量減少將可能對海洋表水層 (epipelagic) 生態系統造成顯著的影響 (Myers and Worm, 2003)，導致低營養階層物種的連鎖效應。

雨傘旗魚為印度—太平洋，以及臺灣沿近海重要的經濟性洄游魚類之一。有關的生物學及資源評估已經有初步的研究成果，其洄游生態也正密集進行研究中，但是有關食物網結構，營養動力學的相關研究卻闕如。食物連結是海洋生態系統結構與功能的基本表達形式，質量通過食物鏈及食物網，轉化為各營養階層生物之生產力，形成生態系統生物資源量，並對生態系統的服務和產出，及其動態產生影響。因此，研究魚類食性和食物網的研究，對於瞭解魚類群落的結構與功能具有重要意義，是建立漁業管理重要的資訊之一。

本研究以雨傘旗魚的食物階層結構著手開始，先探討雨傘旗魚在種內體型尺寸之差異性，接著探討雨傘旗魚的攝食組成，及與生態系中相關物種的關係，經由在海洋生態中雨傘旗魚與餌料生物之攝食關係，逐步建立食物網結構，探討雨傘旗魚在臺灣東部海域生態系中所扮演的角色、最後根據食物網結構與能量的關係，嘗試探討建立以生態系為基礎之生態系模型，以期未來可利用於本資源之適正利用，進而維持生態系的健全發展及資源永續利用。因此，本論文之研究目標為：

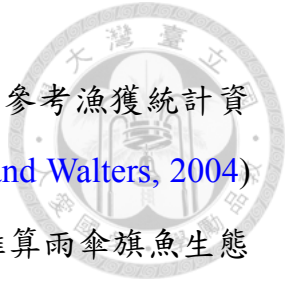
- 
- 一、以碳、氮穩定同位素分析，探討雨傘旗魚不同體長個體同位素數值之變化情形，建構雨傘旗魚的營養階層結構，以究明雨傘旗魚在生態系中所扮演的角色。
 - 二、利用胃內容物分析及穩定同位素分析，探討雨傘旗魚之攝食組成及生態，建立雨傘旗魚餌料生物的攝食比例與營養階層結構的關係。
 - 三、利用已完成之攝食生態研究、漁獲統計資料及相關生態系模式文獻，建置雨傘旗魚及其相關物種的生態系模型，推算雨傘旗魚在生態系的能量流關係，以探討雨傘旗魚生態系之功能與結構，提供未來建置以生態系為基礎的漁業管理相關科學的資訊。

1.3.2 論文概要

本論文分為五個章節，第一章為歸納整理介紹雨傘旗魚的生物學及生態概況，穩定同位素在海洋生態的應用，應用穩定同位素建立營養階層與食物網的關係，逐步建立以生態系為基礎的漁業管理模式，以及本論文之研究目標。

第二章為以碳、氮穩定同位素分析探討雨傘旗魚的營養階層結構 (Trophic structure)，究明雨傘旗魚在生態系中所扮演的角色，不同體長大小的雨傘旗魚，分別位於不同的營養階層 (Trophic level, TL)，並比較分析臺灣東部與南中國海雨傘旗魚樣本的碳、氮同位素之差異。

第三章為探討雨傘旗魚與其餌料生物之間的攝食營養關係，分別利用胃內容物分析及碳、氮穩定同位素分析，經由碳、氮穩定同位素質量守衡定律之同位素混合模式 (Stable isotopes mixing model)，來推算雨傘旗魚餌料生物來源比例；並依據穩定同位素的測量數值，建立營養階層與結構關係。



第四章為利用雨傘旗魚與其餌料生物食物網的關係，參考漁獲統計資料，以 Ecopath with Ecosim (Pauly et al., 2000; Christensen and Walters, 2004) 套裝軟體嘗試建立雨傘旗魚及其相關物種的生態系模式，推算雨傘旗魚生態系的能量流關係，以探討雨傘旗魚於大洋生態系之功能與結構。本研究初步建立臺灣東部海域生態系統模型，探討生態系的結構與功能，未來可提供建置以生態系為基礎的漁業管理相關科學的資訊，以及未來探討臺灣東部海域漁業資源與環境氣候變遷的關係。

第五章為根據第二章至第四章的研究結果，綜合整體歸納出本篇論文的結論與摘要，以及提出未來研究的需求與建議，以期本研究的結果，可應用於雨傘旗魚資源之永續利用，並維護海洋生態系的健全功能。

第二章 雨傘旗魚營養階層結構



2.1 前言

自 20 世紀中期以來，商業性漁業已從太平洋捕撈超過 5,000 萬噸的鮫魚 (Sibert et al., 2006)，因而產生漁業改變海洋生態系統的爭論 (e.g. Pauly et al., 1998; Springer et al., 2003; Sibert et al., 2006)。選擇性捕撈去除的食物網中的大型掠食性動物，將會經由食物階層連鎖而改變食物網結構 (Carpenter et al., 1985; Estes et al., 1998; Pace et al., 1999; Pauly et al., 2001; Springer et al., 2003; Myers et al., 2007)。

由於海洋食物網各物種之間的交互影響錯綜複雜，這使得海洋生態系食物網研究十分困難，近期研究人員關注於頂級掠食者種群他們的食性和遷移模式。在食物網研究中，營養物質和能量流動的關係是海洋生態系統動力學研究的主要問題 (Braga et al., 2012)。穩定同位素方法被有效地用於分析生態系統的能量流和生物體之間的營養關係。胃內容物方法只提供最近期的覓食活動的瞬間快照。相較之下，海洋生物體的組織的穩定同位素分析 (Stable Isotope Analysis, SIA) 可以被用來作為一種替代和補充的工具，提供結合時空及吸收同化的飲訊息 (Fry, 1998; Harrigan et al., 1989; Fantle et al., 1999)。

傳統研究生物食性的方法是消化道內含物法，經由生物在被捕前所攝取的食物，即消化道內未被消化的食物，來確定生物的食性，其優點是可以直接觀察測量，而缺點是測量的只是被捕前所攝取食物，且許多水域生物存在偶食性，無法代表生物長期的食性。而穩定同位素法是根據消費者穩定同位素比值與其食物相應同位素比值相近的原則，來判斷此生物的食物來源，進而確定食物貢獻比例，所取樣品是生物體的一部分，即可以反映生物長期生

命活動的結果 (Varela et al., 2013)。在特定的生態系統中，各種生物種群之間的攝食關係、營養物質和能量流動是生態學研究的一個重要課題。利用研究生態系統中有機碳和氮之中的穩定同位素組成動態變化的技術，為解決此一生態學難題提供了新的研究方法。

穩定同位素是元素自核合成以後，即保持穩定的同位素，是電子數和質子數相同，但中子數不同的元素，穩定性同位素指是原本就存在於自然界中的同位素，其性質穩定不易衰變，可以作為標記工具 (Peterson and Fry, 1987)。一般常使用的穩定性同位素以碳同位素 $13(^{13}\text{C})$ 、氮同位素 $15(^{15}\text{N})$ 、硫同位素 $34(^{34}\text{S})$ 為主，原因為這些同位素是地球上主要元素，生物體內含量多，較容易進行分析。

Fry (1998) 研究發現，動物體內的穩定同位素組成和其所攝食的食物中的穩定同位素組成相對應。當食物中的碳、氮穩定同位素組成發生變化時，動物體內的碳、氮穩定同位素組成也發生相應的變化。

因此，通過對動物體內不同組織和可能攝取食物的碳、氮穩定同位素值的分析比較，就可推斷動物的攝食情況 (DeNiro and Epstein, 1978; Balasse, 2002)。由於動物在攝食後對食物的同化作用要經過一段時間，所以動物體內的穩定同位素值的變化主要反映動物當前一段時期甚至相當長一段時期內的攝食情況，這主要由動物組織的穩定同位素數值決定 (Cerling et al., 1999)。

胃內含物分析所顯示的為魚類一天的攝食食物組成，而穩定同位素分析則顯示魚類在攝食棲地長時間累積的食性變化 (DeNiro and Epstein, 1978, 1981; Fry and Sherr, 1984; Peterson et al., 1985)；結合胃內含物和穩定同位素

分析可以精確的獲得魚類食性的資料 (Harvey et al., 2002)。生物的穩定同位素比例值，可以反應本身吸收利用有機物的成分，而呈現出食性長時間的平均變化 (Hobson, 1999)。很多食性關係的研究，可進一步藉由以穩定同位素含量的變化，來提供食物來源資料並分析營養階層的關係 (Peterson et al., 1985; Peterson and Fry, 1987)。

目前常使用的穩定同位素，包含碳同位素和氮同位素。穩定性同位素使用在食物網及營養階層研究應用時， $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{34}\text{S}$ 大致上消費者與餌料的值一致， $\delta^{15}\text{N}$ 則隨營養階層增加而增加。氮同位素的分析，為利用動物體內的 ^{15}N 會隨著消費者營養階層的增加而逐步增加 (Minagawa and Wada, 1984); 碳同位素的分析，則是因為消費者的碳同位素數值，在不同的碳來源之間有顯著的差異性。一般而言，氮同位素 ($\delta^{15}\text{N}$) 數值在消費者和食物來源有平均 3.4 (± 1.1)‰ 的關係，而在碳同位素 ($\delta^{13}\text{C}$) 數值有平均 1~2‰ 的關係 (DeNiro and Epstein, 1978, 1981; Fry and Sherr, 1984; Minagawa and Wada, 1984)。

過去穩定性同位素分析主要是利用在一些食物鏈較單純的碎屑 (detritus) 生態系，或是一些不易利用消化道內含物分析建立的生態系，如溼地、紅樹林、海藻床、河口等 (Bustamante and Branch, 1996; Kwak and Zedler, 1997; Hayase et al., 1999; Tatrai et al., 1999)。而近幾年研究生態系食物網也大量使用穩定性同位素分析，來確定生物的營養階層與能量的流向 (Gu et al., 1996a; Jarman et al., 1996; Pinnegar and Polunin, 2000; Weinstein et al., 2000)。

應用碳氮穩定同位素技術，來研究魚類的攝食習性及營養動態，該方法能穩定、準確地研究低營養層次魚類的食物來源、定量分析所攝食餌料的貢獻比例等問題，簡化了食物網中捕食者和被捕食者之間的複雜關係，進而確定生態系統中不同種類間的營養關係，是推估生態系統能量流動的理想工具

之一 (Overman and Parrish, 2001), 也能為瞭解海洋生態中各營養階層魚類的物質循環和能量流動過程, 以及為其動態變化研究提供基礎資料。

雨傘旗魚 (*Istiophorus platypterus*) 是海洋生態系中的頂級掠食者之一 (Kitchellet al., 2006)。在其生態系統中扮演著重要的角色。這些大型掠食者族群數量的減少, 可能對表水層生態系統中的高營養階層物種有顯著的影響 (Myers and Worm, 2003) 並導致對低營養階層物種的連鎖效應。臺灣東部海域雨傘旗魚的產季為每年四月到十月 (最高峰在五月至七月), 對當地漁業具有經濟的重要性, 雨傘旗魚是主要由沿近海大目流刺網、延繩釣、定置網、以及鏢旗魚漁法捕獲 (Chiang et al., 2006a)。

儘管雨傘旗魚的資源狀態在臺灣東部海域為適度開發, 並有相對低風險的過度捕撈 (Chiang et al., 2009); 根據國際自然保育聯盟 (IUCN) 的紅色名錄標準, 雨傘旗魚族群資源狀態列為“暫無危機 (least concern, LC)” (Colltte et al., 2011)。為了長期監測資源的狀態和維護生態系統的健康, 確立和量化評估針對的頂級掠食者的營養關係, 以及漁業活動對於的表水層生態食物網結構和功能的影響。亟需迫切建立以生態系統為基礎的漁業管理 (Graham, 2008), 來監測這個重要經濟價值的物種。

然而, 雨傘旗魚每一個生命階段的營養動態的訊息是不完整的, 在其生命週期的不同階段的旗魚的營養階層也沒有相關的數據。在這項研究中, 我們運用肌肉組織進行了穩定同位素¹³C和¹⁵N分析調查的旗魚的營養階層。這項研究的主要目的是: (1) 估算為不同大小之旗魚的營養階層; (2) 以穩定同位素為基礎建立有關臺灣東部海域旗魚個生活史階段的生態背景基礎資訊。

2.2 材料與方法

2.2.1 研究地點



本研究所採集雨傘旗魚為來自於臺灣東部海域，在臺灣東部海域週年均受到黑潮洋流影響，如 Fig 4 所示，顯示黑潮為北太平洋西部強勁的溫暖洋流 (海面平均溫度為 24°C)，由赤道向北半球流經菲律賓東岸，向北沿臺灣東岸至日本沖繩海域 (Nitani, 1972)，流域約 100 公里寬度，流動過程出現許多的小尺度渦流，在流經沿海水深 100 公尺之海域，因海底地形抬升產生湧昇流，於沿岸海域形成為具有高度生產力區域 (Makoto, 1989)。

黑潮在到達臺灣東北部陸緣後，主流轉往東北流向日本，支流則流入到中國東海，與東海水團形成混合區和湧升流 (Fan, 1980; Liu, 1983; Liu and Pai, 1987; Chern and Wang, 1989; Wong et al., 1991; Liu et al., 1992)，並且為臺灣東部海域帶來了豐富的海洋生物資源。許多洄游物種，如：海豚，鯉魚，旗魚，鮪魚和鯊魚，每年從春到夏季，隨著黑潮洋流進行產卵、攝食和其他活動。由於黑潮對於西北太平洋的物理和化學的影響重要性，使得附近海域的漁業生產力較高。在湧升流的高生產率和邊緣混合區的黑潮通常是良好的漁場，因此，漁業是臺灣東部地區最重要的經濟活動之一。

2.2.2 樣本收集

雨傘旗魚樣本於 2009 年 4 月至 2012 年 2 月，在臺灣東部海域 (Fig. 5) 採集 233 個樣本 (雄魚 127 尾與雌魚 106 尾)，體長 (LJFL) 111 - 245cm (Fig. 6)，體重 4 - 64 公斤，並採集於南中國海捕獲的 30 個樣本 (Fig. 5)，進行採樣地點比較。

下顎尾叉長 (lower jaw fork length, LJFL) 為旗魚類較適合的體長測量方式，因為旗魚身體細長和側扁，與鮪魚類相比較時，可降低因嘴長度的差異。根據雨傘旗魚及鮪魚攝食研究 (Arizmendi-Rodríguez et al., 2006; Menard et al., 2006)，體長級別以 20cm 為組距，因此，本研究設定體長組距範圍為： $<140, 141\sim160, 161\sim180, 181\sim200, 201\sim220$ 與 >221 cm (LJFL) (Table 1)。

至新港魚市場採集回來的雨傘旗魚肌肉樣本，採集尾柄部位白色肌肉，並採集雨傘旗魚胃內容樣本，帶回實驗室進行分析處理，按同位素質譜儀測定要求，對樣品進行處理和測試。採集的魚類樣品在 -20°C 冰櫃中保存，然後魚類樣本在實驗室解凍、蒸餾水洗滌後，經實驗室進行分類鑑定及對其胃含物做分析鑑定後，選擇取樣。分析的樣本取自魚體白色肌肉的部分，因為白色肌肉中的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 的變異程度較其他組織小 (Pinnegar and Polunin, 1999)。

接著用 10% HCl 清洗樣本，排除樣本體表碳水化合物的干擾，再用蒸餾水洗滌至中性。然後再經由冷凍乾燥處理，冷凍乾燥完成後，再分別取肌肉樣本約 1 毫克，將樣本裝在錫製的膠囊中，並將膠囊壓實成錫球，其間不留空氣，錫球即可直接利用同位素分析儀進行分析測定。進行同位素分析，樣本處理流程如 Fig. 7 所示。

2.2.3 穩定同位素分析

穩定同位素分析是在中央研究院環境變遷研究中心進行，儀器首先將錫球在 $1000\sim1050^{\circ}\text{C}$ 下燃燒，燃燒產物經載氣 (氦氣) 通過 Cr_2O_3 和活性 Cu 柱淨化。這樣，生物樣品中的碳和氮可完全轉化為 N_2 和 CO_2 氣體，再經由質譜儀測定同位素的組成，分析穩定性同位素的方法參考 Pinnegar and Polunin

(2000)、Davenport and Bax (2002)。



為使全世界不同實驗室的測定值能互相比較，因此，穩定同位素分析都必須使用相同的參考比較標準，相關同位素分析所使用的參考標準乃參閱 Clark and Fritz (2000)。進行譜儀分析時，有關測量的國際標準品比對， $\delta^{13}\text{C}$ 的國際標準品為 Pee Dee Belemnite (PDB)， $\delta^{15}\text{N}$ 則以大氣作標準。穩定性同位素的比例以千分比為單位，計算公式如下：

$$\delta X = \left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) \times 10^3 (\text{‰})$$

其中 X 為 ^{13}C 或 ^{15}N ，R 是 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 或 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 。

營養階層的估算，根據下列公式：

$$\text{Trophic level} = (\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}) / \text{TEF} + 2$$

TEF (trophic enrichment factor) 為同位素的富集度，一般根據 Minagawa and Wada (1984) 每一階層 TL 約為 3.4‰，本研究根據 Vanderklift and Ponsard (2003) 參閱 $\delta^{15}\text{N}$ 富集度 (TEF) 之相關文獻 (Caut et al., 2009)，採用海水魚類富集度 (TEF) 2.4 ‰ 為估算值。 $\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}}$ 為消費者之氮同位素數值， $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ 為營養階層 (TL) 的計算基線，如以基礎生產者為計算基線，其營養階層 (TL) 為 1。如以基礎消費者為計算基線，則其營養階層 (TL) 為 2，依序來估算接續之消費者的營養階層。本研究採用臺灣東部海域草食性貝類黑鐘螺 *Chlorostoma argyrostoma argyrostoma* (Gmelin, 1791) 之 $\delta^{15}\text{N}$ 測量值 $6.24 \text{‰} \pm 0.29 \text{ SD}$ (n=5)，做為計算營養階層的基線 (TL=2)。

2.2.4 資料分析

$\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ 與體長之間的關係，分別採用線性回歸分析 (n=263)。利用多變方分析 (MANOVA) 來檢定雨傘旗魚肌肉之碳氮同位素，在性別、體長級別、採樣地點、季節之間是否有差異。當樣本有顯著差異時，以 Tukey's HSD test (Tukey's Honestly Significant Difference Test) 來進行事後檢定分析。季節分析則分為春季(2-4月)、夏季(5-7月)、秋季(8-11月)及冬季(11-1月) 四個季節，統計分析採用R套裝軟體進行分析 (R Development Core Team, 2008)。



2.3 結果

2.3.1 體長與同位素之關係

雨傘旗魚肌肉的 $\delta^{15}\text{N}$ 測量值介於 7.51 至 14.19 ‰ (平均 $=12.05\pm 1.23$ ‰); $\delta^{13}\text{C}$ 測量值介於-22.04~15.48 ‰ (平均為 -17.68 ± 1.15 ‰) (如Table 1 所示)。 $\delta^{15}\text{N}$ 的數值變化範圍比 $\delta^{13}\text{C}$ 較寬廣 (6.68 比 6.56)。雨傘旗魚的肌肉 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 數值與體長 (LJFL) 之關係。分別如Fig. 8、Fig. 9 所示。

體長和同位素之間的關係以線性迴歸來分析，同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 與體長呈負相關：

$$\delta^{13}\text{C} = -0.0153 (\pm 0.004) \times \text{LJFL} - 14.777 (\pm 0.720) [n=263; r=0.242; P < 0.001],$$

然而同位素 $\delta^{15}\text{N}$ 與體長呈正相關：


$$\delta^{15}\text{N} = 0.0393 (\pm 0.003) \times \text{LJFL} + 4.768 (\pm 0.638) [n=263; r=0.597; P < 0.001].$$

在雌雄之間同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 及 $\delta^{15}\text{N}$ 均沒有顯著差異，因此，雌雄樣本合併處理。本研究則發現不同體長大小的雨傘旗魚，同位素 $\delta^{15}\text{N}$ 有顯著差異 (Table 1)。

2.3.2 體長級別與同位素之關係

在本研究中所採集的雨傘旗魚以體長 20 公分為組距，分為 6 個體長級別，分別從從幼魚 (第 I 級，年齡不超過 2 歲)，大型成魚 (第 VI 級，年齡超過 11 歲)，如 Table 1 所示，(Chiang et al., 2004)。





雨傘旗魚每一個體長級別的碳和氮的穩定同位素分別計算，根據掠食者體型大小來分辨其營養階層之差異。從I級至第VI級，每一個體長級別之間的 $\delta^{13}\text{C}$ 是顯著不同 (ANOVA: $F_{5, 257} = 4.68, P < 0.001$)；每一個體長級別之間的 $\delta^{15}\text{N}$ 也是顯著不同 (ANOVA: $F_{5, 257} = 40.48, P < 0.001$)。

旗魚的白色肌肉組織的碳同位素值，在各體長級別之間，碳同位素值 $\delta^{13}\text{C}$ 值與體長之間沒有顯著的趨勢 (Fig. 10)。但是雨傘旗魚其氮同位素值 $\delta^{15}\text{N}$ 值與體長級別之間，具有明顯增加的趨勢 (Fig. 11)，在各體長級別之間有顯著差異，顯示年幼的雨傘旗魚氮同位素值為低 (~8.11‰)，在大型雨傘旗魚，氮同位素值為高，具有更豐富的氮同位素 (~14.15‰)。

經由 Tukey HSD test，碳同位素 ($\delta^{13}\text{C}$) 在體長級別分析為：I=II=III>IV=V=VI，第I級、II級和III級標本彼此之間相似，在IV，V，VI級的標本之間也是相似。但是在III和IV級標本中的碳同位素則有顯著差異。氮同位素 ($\delta^{15}\text{N}$) 在體長級別分析為：I<II<III<IV=V=VI，即在體長級別I、II、III和IV級之間也有顯著差異。在本研究中發現雨傘旗魚其碳及氮同位素值，在體長 (LJFL) 141~160 cm 與體長 161~180 cm之間，有顯著差異。

2.3.3 採樣區域之差異性

本研究利用 MANOVA 檢測臺灣東部海域 (n=233) 及南中國海 (n=30) 等兩地的樣本。檢測結果顯示，在臺灣東部海域和南中國海之間的樣本之碳同位素及氮同位素，沒有顯著差異 (MANOVA, $\delta^{13}\text{C}$: $F_{1,256}=1.078, P > 0.05$; $\delta^{15}\text{N}$: $F_{1,256}=0.022, P > 0.05$)。

2.3.4 季節差異

本研究利用 MANOVA 檢測樣品之碳及氮同位素數值與季節性因素的影響，在臺灣東部海域。我們選取春季為三月至五月，夏季從六月到八月，秋季九月至十一月，冬季十二月到二月。結果顯示，碳同位素及氮同位素在季節之間，有顯著性差異 (MANOVA, $\delta^{13}\text{C}$: $F_{3,256}=12.560$, $P < 0.001$; $\delta^{15}\text{N}$: $F_{3,256}=5.592$, $P < 0.001$)。 $\delta^{13}\text{C}$ 在秋季及冬季數值比春季及夏季高， $\delta^{15}\text{N}$ 則顯示從春季到夏季呈現遞減的趨勢 (Fig. 12)。

2.3.5 營養階層估算

每一個體長組距的兩傘旗魚，其營養階層的估算結果整理如 Table 2。兩傘旗魚的營養階層隨著體長級別而增加，不同的體長級別，具有不同的營養階層 (Fig. 13)。體長級別與營養階層之關係如 Table 2 所示，從第 I 級 (年齡約為 2 齡的兩傘旗魚) 其營養階層為 2.84 ± 0.08 (不計算仔稚魚的階段)。在第 VI 級 (年齡超過 11 歲的兩傘旗魚) 其營養階層達到 5.03 ± 0.09 ，顯示大型高齡的兩傘旗魚，其營養階層達到最高階。所有兩傘旗魚樣本的平均營養階層為 4.42 ± 0.20 。體長與營養階層之關係如 Fig. 14，迴歸關係為：

$$\text{TL} = 0.0193(\pm 0.003) \times \text{LJFL} + 0.762(\pm 0.583) \quad [r = 0.95; P < 0.001]$$

2.4 討論

2.4.1 體長與氮同位素



本研究結果顯示有關 $\delta^{15}\text{N}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 數值與兩傘旗魚體長之間的關係，同位素 $\delta^{15}\text{N}$ 數值對兩傘旗魚體長 (LJFL) 的影響 (Fig. 9) 比 $\delta^{13}\text{C}$ 數值更明顯 (Fig. 9)。

許多物種的食性會隨著整個生命週期而改變，特別是當他們的體型日益變大，有利於適應獵捕其他大型餌料生物 (Graham et al., 2007)。在一些研究中，穩定碳和氮同位素的比值，根據物種其生命週期，與在生態系統中利用餌料食品的變化性，可做為一個物種的食性結構改變的追蹤劑 (Loch and Hily, 2005)。在種內和種間，一般在大型魚比小型魚有較高的 $\delta^{15}\text{N}$ 訊息。大型魚提供更多機會攝食大型的餌料生物，而且選擇更多樣的餌料生物的種類 (Davenport and Bax, 2002)。魚體內具有較高 $\delta^{15}\text{N}$ 訊息，一般在他們的攝食或吃其他物種的具有較高比例的 $\delta^{15}\text{N}$ 信號 (Bulman et al., 2001)。

我們的研究結果顯示，在兩傘旗魚白色的肌肉組織中 $\delta^{15}\text{N}$ 測量值與體長間距的關係，在體長 141~160 cm與 161~180 之間有顯著的差異。這種模式顯示了積累相當的 ^{15}N ，這可能解釋為：(a) 魚體的生理變化或 (b) 同位素來源的改變或是在個體發育期間攝食餌料同位素經由組織轉換率 (turnover rate) 而變化 (Hesslein et al., 1993; Overman and Parrish, 2001)。在兩傘旗魚隨著體型增加，體內明顯的保留較重的氮同位素(^{15}N)，可能是由於攝食習性和棲息地的變化，而不是生理上的變化 (Cocheret de la Moriniere et al., 2003; Graham et al., 2007)。

在魚類方面，體長效應對於餌料資源的利用已經有相關的研究 (Pinnegar and Polunin, 2000; Renones et al., 2002; Bode et al., 2004)，體長效應與攝食棲地的改變有關 (Werner and Gilliam, 1984)。Ménard et al. (2007) 發現在西印度洋黃鰭鮪在尾叉長 (FL) 範圍 39-164 cm， $\delta^{15}\text{N}$ 值變異低。然而，Sarà and Sarà (2007) 發現在大西洋黑鰭鮪 (*Thunnus thynnus*) 隨著年齡的增長， $\delta^{15}\text{N}$ 值越來越高，在 13 歲的成魚，重量在 225 公斤達到最高值。因為大西洋黑鰭鮪其活存的時間更長，體型比黃鰭鮪的最大尺寸較大。Graham et al. (2007) 發現在夏威夷的Oahu島的黃鰭鮪，根據 $\delta^{15}\text{N}$ 值和胃內容物，體長約於 40cm，存在營養發育過程的轉變。但是一般在黃鰭鮪營養發育過程沒有明顯的轉變特徵 (Olson and Boggs, 1986; Buckley and Miller, 1994; Ménard et al., 2006)，除非是非常小的黃鰭鮪個體 (Maldeniya, 1996)。

在臺灣東部地區（西北太平洋），胃內容物分析顯示，雨傘旗魚以的大洋表層性魚類為主食（特別是花鰹類，*Auxis* spp.）(Chiang et al., unpublished data)。在本研究中，我們發現的雨傘旗魚的攝食生態與鮪魚和劍旗魚類似，是機會主義捕食者，能夠利用各種不同種類的餌料生物資源 (Chase, 2002)。隨著他們成長，其攝食的習性也發生改變。理論證實，生物體的營養階層，經由攝食，可以根據不同的個體發育，而導致生物體在食物網內的位置的轉變 (Werner and Gilliam, 1984)。

2.4.2 體長與碳同位素

在各體長間距之間，其平均 $\delta^{13}\text{C}$ 數值的差異性不大 (Fig. 10)，而 $\delta^{15}\text{N}$ 與 $\delta^{13}\text{C}$ 相比， $\delta^{15}\text{N}$ 數值隨著營養階層而增加，較 $\delta^{13}\text{C}$ 數值顯著 (DeNiro and Epstein, 1981)。

由雨傘旗魚的 $\delta^{13}\text{C}$ 範圍的高變異性 (Fig. 10)，顯示在西北太平洋這些開放的海洋生態系統的雨傘旗魚，未來可能用來釐清棲息攝食的區域地點或追蹤魚群的洄游運動。 $\delta^{13}\text{C}$ 可用來解釋初級生產者的原始來源，這些同位素，也可以幫助研究分析在攝食習性的變化，無論是短期，長期或永久性的。這些變化甚至可能與季節的變化，反映的浮游植物豐度有關 (Michener and Kaufman, 2007)。在肌肉組織隨著經由一段時間出現攝食習性的差異，所顯現出不同的同位素特徵是在特定區域停留一段時間的證據 (Graham et al., 2007)。

在雨傘旗魚體長小於 160 cm (LJFL) 的樣本，顯示 $\delta^{13}\text{C}$ 數值的變異較小 (Fig. 10)，我們可以推論，這些個體在海洋表水層生態系統，它們居住在同一水域的棲息地，並尚未進行大範圍長距離的洄游。雨傘旗魚體長超過 160 cm (LJFL)的樣本，顯示 $\delta^{13}\text{C}$ 數值的變異較大，推論這些體型較大的雨傘旗魚，分別從不同的棲息地洄游在臺灣東部海域。

Hobson (1999) 提出一個新論點：“你是什麼地方洄游來的”，針對傳統著名的穩定同位素生態學論點“你是你吃什麼食物所組成的”(DeNiro and Epstein, 1976)，進行補充說明。因此，在動物組織內之穩定同位素比率，可應用來分辨魚類在不同區域洄游和調查它們的攝食生態 (Menard et al., 2007; Graham et al., 2009)。

本研究分析結果發現，雨傘旗魚同位素數值有季節性差異，推測主要原因為攝食魚種來源的差異。在春、夏季節時，臺灣東部海域黑潮洋流較強，優勢魚種為：飛魚、花鰹類、鬼頭刀等魚種。而在秋冬季節時，臺灣東部海域黑潮洋流較弱，優勢魚種為：白帶魚、紅目鰱、鯖魚等。因雨傘旗魚餌料食物來源之優勢魚種的季節變化，而造成雨傘旗魚同位素數值產生季節變

化。另一個季節性產生差異的原因，為雨傘旗魚季節洄游所產生的差異，這一部分因為雨傘旗魚週年及季節洄游資訊尚不完備，有待後續標識放流及相關研究來進行補充說明。



2.4.3 營養階層結構

雨傘旗魚顯示有寬廣的營養階層，從 class I (2 歲幼魚) 估算約為 TL 2.84 到 class VI (11 歲的成魚) 約為 TL 5.03 的營養階層，以黑鐘螺 (*Chlorostoma argyrostoma argyrostoma* Gmelin, 1791) 肌肉 $\delta^{15}\text{N}$ 值 6.24‰，為 TL=2 估算基準 (本研究)，如 Table 2 所示。Class V 和 VI 之營養階層分別為 4.59 和 5.03，這些大型雨傘旗魚，他們位於大洋生態系食物網的頂部。在這本研究中估算全體雨傘旗魚的平均 TL 是 4.42 ± 0.20 ，與 Fishbase 資料庫以食性組成分析估算雨傘旗魚的營養階層 TL 4.5 ± 0.8 相似 (Froese and Pauly, 2014)。營養階層隨著體型成長而增加，通常是由於在體內之重同位素的累積增加 (Lindsay et al., 1998; Jennings et al., 2002)。本研究也支持這個論點，雨傘旗魚隨著體型的增大，營養階層及 $\delta^{15}\text{N}$ 也隨之增加。

2.4.4 雨傘旗魚與其他大洋掠食者比較

我們比較雨傘旗魚和其他地區大洋生態系統的頂級掠食者，其 $\delta^{15}\text{N}$ (‰) 和 $\delta^{13}\text{C}$ (‰) 的同位素數值的差異，整理如 Table 3 所示。在大洋生態系中之大部分頂級的掠食動物均具有寬廣的 $\delta^{15}\text{N}$ 數值的變化。在本研究中的雨傘旗魚為 7.5~14.2‰；在澳大利亞西部海域的劍旗魚為 9.1~15.7‰，紅肉旗魚為 9.2~15.2‰ (Reville et al., 2009)；在地中海的大西洋黑鮪為 7.2~13.1‰ (Sara and Sara, 2007)；在西印度洋的黃鰭鮪為 10.2~15.2‰，劍旗魚為 11.8~16.2‰ (Menard et al., 2007)。



在許多魚類之氮穩定同位素 $\delta^{15}\text{N}$ 數值已被證明，隨著體型尺寸大小和年齡的變化，營養階層跟著改變 (e.g. Lindsay et al., 1998; Vander Zanden et al., 2000; Overman and Parrish, 2001; Jennings et al., 2002)。根據不同尺寸魚類之氮同位素富集的研究顯示，魚類在群聚中之營養階層大部分取決於生物體尺寸的大小 (Jennings et al. 2001, 2002)。因此，觀測到從體型小到體型大的魚體，氮同位素數值有很大的差異，顯示其攝食餌料生物來源之營養階層狀態的差異。

在本研究中發現體型較大的雨傘旗魚的 $\delta^{13}\text{C}$ 數值 (-22.0 ~ -15.5‰)，與在澳大利亞西部海域的劍旗魚 (-23.9 ~ -17.1‰) 及紅肉旗魚 (-23.4 ~ -14.3‰) (Revill et al., 2009) 相比，他們也同樣有範圍較寬廣的 $\delta^{13}\text{C}$ 數值的變化幅度。但是，在地中海的大西洋黑魷 (-18.9 ~ -17.2‰) (Sara and Sara, 2007)；在印度洋西部的黃鰭魷 (-17.4 ~ -15.2‰) 和劍旗魚 (-17.4 ~ -15.0‰)，(Menard et al., 2007) 他們表現出範圍差距較小的 $\delta^{13}\text{C}$ 數值的變化。

動物個體之間的 $\delta^{13}\text{C}$ 數值有很大的差異，顯示他們具有不同的食物來源或其食物網的不同基礎生產者。因此，這些頂級掠食者為機會主義捕食者和高度洄游魚類種群，使他們的 $\delta^{13}\text{C}$ 數值有很大的變異。

穩定同位素分析常用於研究在海洋生態系統中的營養傳遞的關係 (Peterson and Fry, 1987; Kwak and Zedler, 1997; Fantle et al., 1999; Peterson, 1999)。本研究結果顯示，可運用穩定同位素分析來估算雨傘旗魚的營養階層。隨著漁業在全世界捕獲許多大洋性魚類族群，穩定同位素分析提供研究魚類其環境生態學的重要工具。本研究建議未來增加雨傘旗魚食物網中之低階和中階營養階層的餌料生物族群的研究，著重於穩定同位素分析和直接採

樣。

為了瞭解生態系的轉變，以及頂級掠食者的種群動態，受到人類利用和氣候變化的影響，長期監測生態系中物種營養關係的變化是有必要的。本項研究的結果可提供建構生態系統模式的參數，並可能提供未來進一步運用穩定同位素來分析雨傘旗魚棲息地與洄游的時空分析之基礎資料。



第三章 雨傘旗魚之食性組成及攝食生態



3.1 前言

在自然界中各物種之間複雜的交互作用，可利用食物網做為一個架構，以協助生態學家觀察在自然界中各物種之間的網路聯結 (Vander Zanden and Rasmussen, 1996)。海洋食物網是建構海洋生態系統發展的基礎，也是海洋生態學基礎理論研究的主要內容之一。海洋食物網研究為經由對海洋魚類及其食物關係的分析，瞭解其物種間之關係，闡明各營養階層的能流途徑，可為海洋生態系統復育、改善海洋生態環境、保護海洋生物多樣性，並進一步合理開發利用海洋生物資源提供科學依據。

Elton (1927) 定義了營養金字塔 (The Eltonian Pyramid) 並提出營養階層的概念，反映動物在食物迴圈中的位置；Linderman (1942) 根據湖泊水域攝食之研究發展了有關於營養階層 (Trophic level, TL) 的定量計算，Odum et al. (1975) 提出用小數形式更能確切表達攝食關係，並確定初級生產者的營養級為 1，Pauly et al. (1998) 根據全球漁獲物平均營養階層的分析，提出捕撈導致海洋食物網平均營養級下降 (fishing down marine food web)。

以營養階層為線索進而研究建構海洋食物網，將有助於釐清各種繁雜的海洋動物，在食物循環的營養關係及所處位置，而以漁獲物平均營養階層及各重要群落之營養階層可用於評估海洋食物網的健康狀態 (Pauly et al., 1998)，進而評估分析可應用於人類活動及全球環境變遷變化對海洋生態系統的影響。目前，以氮同位素技術應用於海洋魚類營養階層及漁獲物平均營養階層方面的研究已經日益普及，並逐漸得到推廣應用 (Post, 2002)。

雨傘旗魚為隨機的掠食者 (Rosas-Alayola et al., 2002)，其餌物生物的豐度和分佈也會改變他們的關鍵覓食棲息地點。任何頂級掠食者資源量的減少都可能改變食物網在海洋生態系統動力學和營養結構 (Paine, 1966; Hinke et al., 2004)，然而在餌料生物群聚的變化也可能影響海洋的頂級掠食者的資源量 (Rosen & Trites 2000)。確認物種之間相互作用的營養關係，是朝向瞭解和模擬生態系統的動態特性的重要一步。這些研究越來越重要，可用來進行全球氣候變化對資源之改變研究，以及評估以生態系為基礎之動態影響。

攝食營養研究是有助於生態系統的分析，進而推論生物資源消長的過程和漁業相互作用影響 (Lopez et al., 2010)。利用自然生物追蹤劑分析，例如：碳及氮穩定同位素常用於攝食生態研究，經由食物網分析，可建構一個能量流路徑的可靠方法 (Cabana and Rasmussen, 1996; Post, 2002)。後續可以用於評估不同物種的攝食消費量和生物量，量化捕食與被捕食的關係，並分析生態系統的各組成物種間的能量流，用以進行評估在群聚結構中對資源的衝擊，隨後可應用於海洋生態系統的綜合管理。

胃內容物分析廣泛應用於營養動態研究，用來衡量生態區位重疊及建構食物網，雖然受到隨機性攝食及不同消化率而產生誤差。胃內容物分析可提供短期間內之詳細的攝食組成，餌料尺寸、分布、消化率等 (Chipps and Garvey, 2007)。穩定同位素可以追蹤長期的食性，但是會受到組織週轉率的影響 (Gannes et al., 1998)。利用自然的生物追蹤劑，例如同位素碳 ($\delta^{13}\text{C}$) 及同位素氮 ($\delta^{15}\text{N}$) 的比值，常被用來進行生態研究，建立追蹤食物網及估算能量流更穩固的方法 (Cabana and Rasmussen, 1996; Post, 2002)。捕食者的氮同位素值，雖然無法表示特定種類的攝食訊息，但當與基層消費者的營養階層相比，則可提供攝食及營養關係之整合的觀點 (Post, 2002)。

雖然墨西哥及東太平洋雨傘旗魚，已完成食性及胃內容物分析，但在西太平洋地區的食性訊息仍欠缺。先前的 Tsai et al. (2014) 已於臺灣利用雨傘旗魚穩定同位素分析，發現體長顯著影響氮同位素值，這表明雨傘旗魚之攝食和營養階層，隨著不同體型大小而轉變。然而，旗魚和它們的獵物之間的關係仍有待探討。在本研究中，我們經由胃內容物分析，並利用穩定同位素分析和擴展先前的研究，使用多種食物來源與雙同位素之穩定同位素混合模型 (Stable isotope mixing model) (Parnell et al., 2010)，來估算雨傘旗魚之攝食組成和攝食生態。這些信息可以依序被用來估計雨傘旗魚捕食不同獵物之消費率及生物量。此外，捕食和能量關係可以被量化，用以評估資源在群聚上的影響，未來可以應用於結合以生態系統為基礎之管理。

海洋魚類攝食生態和食物網研究的最終目的，乃為海洋漁業資源永續利用提供科學依據，實現以生態系統為基礎的漁業管理 (Ecosystem based fisheries management) (Pikitch et al., 2004)。本研究以臺灣東部海域生態系統 (marine pelagic ecosystem) 中的雨傘旗魚及其餌料魚類做為研究標的，應用穩定氮同位素技術，計算各種餌料生物的營養階層，分析臺灣東部海域雨傘旗魚的攝食種類與比例，探討該海域魚類種間的營養關係，以建構魚類群聚中捕食主要的連結關係，本研究以描述在海洋生態系統中主要生態群組類別的連結，目的為建置本海域雨傘旗魚與相關餌料生物之營養連結關係及營養動力學之資訊。



3.2 材料與方法

3.2.1 樣本收集

本研究於臺東縣成功鎮新港漁市場採集樣本，依漁船漁獲情形，不定期進行隨機採集，漁船作業漁場如 Fig. 15 所示。採集雨傘旗魚肌肉樣本，並將該魚體胃囊剪下取出胃內容物，將肌肉組織與胃內含物冷藏保存，立即帶回實驗室後將胃內容物進行初步形態分類並拍照存檔紀錄，胃含物分析通過肉眼，並參照魚類分類學進行識別，並儘量鑑定到最低分類階層，餌料生物種類辨認參考魚類資料庫 (Froese and Pauly, 2014; Shao, 2014)，並將分類後胃內容物與雨傘旗魚肌肉組織以 -20°C 冰箱冷凍保存。餌料生物重量單位記錄至 1g，長度 (Fork length, FL) 單位記錄至 1cm。

自 2009 年、2010 年、2011 年及 2012 年採集雨傘旗魚總計為 505 尾，體重範圍為 4~79 kg，體長範圍從 111 至 245 cm (LJFL)。2009 年樣本空胃率為 46.72%，其中雌魚以 8 月份之空胃率最高，達 80%，其次為 6 月份的 65.2%；雄魚以 6 月份的 57.7% 最高，其次為 5 月份的 47.8%。2010 年樣本空胃率為 50.4%，其中雌魚與雄魚皆以 9 月份之空胃率最高，其次為 8 月份的。2011 年空胃率為 65%。根據現場收集樣本的結果，顯示雨傘旗魚攝食狀況均以空胃佔極大比例。其中自 2009 至 2012 年度計採得具有實胃樣本有 260 (51.5%) 個，空胃樣本有 245 (48.5%) 個。

3.2.2 胃內容物分析

食物組成分析所用指數可分為單一指數和綜合性指數兩類，其中單一指數有餌料的出現頻率 (F%)、個數百分比(N%)、體積百分比(V%) 和重量百分比(W%)，重量百分比可以用濕重、乾重或更正重量百分比表示

(Hyslop, 1980)。這些指數可用於描述餌料重要性，出現頻率可以反映出魚類對某種餌料的喜好程度，個數百分比適合於描述餌料個體規格相近的魚類的食物組成，重量（或體積）百分比能夠反映出某種餌料占總食物量的比例 (Hyslop, 1980)。

針對單一指數的不足，Pinkas et al. (1971) 提出了一些綜合性指數。所謂綜合性指數就是指將數個單一指數合併為一個指數，最常用綜合性指數為相對重要性指數 (IRI, Index of relative importance) (Pinkas et al., 1971; Cortés, 1997)。相對重要性指數計算方式為： $IRI=(\%W+\%N)\times\%FO$

式中 %FO 為餌料的出現頻率百分比，%N 為餌料的個數百分比，%W 為餌料的重量百分比。IRI 值越高，該餌料就越重要 (Pinkas et al., 1971)。本研究將兩傘旗魚攝食組成，根據上述各項指數進行資料分析。

由於以營養階層來描繪能量流的途徑過於簡化，而以物種為基礎來進行分析又過於繁雜，因此在海洋生態系統動力學研究中，生態學家必須找出一個確實可行的替代辦法。Steele (1974) 提出採用「各營養階層之間有複雜相互作用的簡單食物鏈」來進行能量流分析，這種方法稱為簡化食物網。Steele 以這種想法來分析歐洲北海食物網，包括四個營養階層，其中種類的劃分僅規劃到大類（如上層魚類、底層魚類、大魚等），並且劃出兩個營養通道。後來許多有關於食物網的研究，採納這種研究想法。

簡化食物網實際上是將一些具有相似功能地位（生態區位，niche）的等值種 (equivalent species) 歸納為一類，稱為功能群 (functional group)，或稱為同資源團 (guild)，具體來說，就是將那些攝食相同餌料獵物，並具有同樣捕食者的不同物種（或相同物種的不同發育階段），歸納為一起做為一個營

養物種，以這種營養關係的物種，來描繪食物網的結構就是簡化食物網。因此，本研究將雨傘旗魚攝食組成的分類，根據 [Steele \(1974\)](#) 的概念，進行分類統計。



因此，將所有餌料生物的種類，劃分為 14 類，包含 13 類魚類：花鰹類 (*Auxis* spp.)、紅目鱧 (*Priacanthus macracanthus*)、白帶魚 (*Trichiurus lepturus*)、圓鰲類 (*Decapterus* spp.)、帶鱗科 (Gempylidae)、眼眶魚 (*Mene maculate*)、白腹鯖 (*Scomber japonicus*)、正鰹 (*Katsuwonus pelamis*)、鶴鱗科 (Belonidae)、四齒鮪科 (Tetraodontidae)、飛魚科 (Exocoetidae)、鯡科 (Clupeidae)、烏魴科 (Bramidae)，及 1 類頭足類 (cephalopoda)，無法分辨的魚類、無脊椎動物及碎屑歸納為其他類 (others)。

3.2.3 穩定同位素分析

一、樣品現場採集和實驗室處理

至臺東縣新港漁港採取雨傘旗魚樣本與餌料生物樣本，進行穩定同位素分析。胃內容物之魚體取背部白肌肉，頭足類取外套膜肌肉。分析的樣本取自魚體白肌肉的部分，因為白肌肉中的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 的變異程度較其他組織小 ([Pinnegar and Polunin, 1999](#))。詳細穩定同位素分析方法，參考 2.2.2 及 2.2.3 節。

二、營養階層的估算

營養階層的估算，根據下列公式來估算：

$$\text{Trophic level} = (\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}) / \text{TEF} + 2$$

TEF (trophic enrichment factor) 是同位素的富集度，一般根據 ([Minagawa and Wada, 1984](#)) 每一階層 TL 約為 3.4‰，本研究根據 [Vanderklift](#)

and Ponsard (2003) 參閱 $\delta^{15}\text{N}$ 富集度 (trophic enrichment factor)之相關文獻 (Caut et al. 2009)，採用海水魚類TEF 2.4‰為估算值。 $\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}}$ 為消費者之氮同位素數值， $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ 為營養階層 (TL) 的計算基線，如以基礎生產者為計算基線，其營養階層 (TL) 為 1。如以基礎消費者為計算基線，則其營養階層 (TL) 為 2，依序來估算接續之消費者的營養階層。本研究採用臺灣東部海域草食性貝類黑鐘螺 *Chlorostoma argyrostoma argyrostoma* (Gmelin, 1791) 之 $\delta^{15}\text{N}$ 測量值 $6.24 \text{ ‰} \pm 0.29 \text{ SD}$ (n=5)，做為計算營養階層的基線 (TL=2)。

3.2.4 同位素混合模式

根據 Chiang et al. (2006b) 針對兩傘旗魚生殖及性成熟研究，發現兩傘旗魚 50%性成熟為 166 cm (LJFL) 左右。根據先前 Tsai et al. (2014) 針對體長級別的兩傘旗魚之氮同位素進行分析，發現氮同位素數值亦於兩傘旗魚體長 160 cm 此級距有顯著變化。因此，將兩傘旗魚分為幼魚 (<140cm, LJFL)、成熟中(141-180,LJFL) 及成魚 (>180cm, LJFL) 等三組，運用同位素混合模式 (Stable isotopes mixing model)，來推算不同成長階段之兩傘旗魚的餌料生物來源組成。

運用貝氏混合模式 (Bayesian mixing model: multiple sources, dual-isotope linear mixing-model SIAR; Parnell et al., 2010) 用來估算餌料生物的來源比例，估算的方式為：

$$\begin{aligned}\delta^{13}\text{C}_{\text{consumer}} &= f_x\delta^{13}\text{C}_x + f_y\delta^{13}\text{C}_y + f_z\delta^{13}\text{C}_z \\ \delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} &= f_x\delta^{15}\text{N}_x + f_y\delta^{15}\text{N}_y + f_z\delta^{15}\text{N}_z \\ f_x + f_y + f_z &= 1\end{aligned}$$


f_x, f_y, f_z 為分別代表餌料生物x, y, z之百分比，兩傘旗魚與餌料生物之間的

分離係數，參照先前大西洋黑鮪的報告 ($\Delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = -0.16 \pm 0.64$, $\Delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = 1.64 \pm 0.20$; [Varela et al., 2011](#))。



3.3 結果

3.3.1 胃內容物分析



雨傘旗魚胃內容物分析，主要由 34 種魚類及 3 種頭足類組成，經統計整理如：Table 4 及 Fig. 16 所示，主要食性來源為：花鰹類 (*Auxis* spp.)、紅目鰱 (*Priacanthus macracanthus*)、白帶魚 (*Trichiurus lepturus*)、圓鰲類 (*Decapterus* spp.)、帶鰭科 (Gempylidae)、眼眶魚 (*Mene maculate*)、白腹鯖 (*Scomber japonicus*)、正鰹 (*Katsuwonus pelamis*)、鶴鱗科 (Belonidae)、四齒純科 (Tetraodontidae)、飛魚科 (Exocoetidae)、鯡科 (Clupeidae)、烏魴科 (Bramidae)、頭足類 (Cephalopod) 及其他 (Others) 等十五類。

雨傘旗魚胃內容物組成，以頻度百分比 (FO%) 來看，最高為花鰹類 (23.71%)、其次為紅目鰱 (17.24%)、白帶魚(10.34%)、圓鰲類(10.34%)及頭足類(9.05%)。

以個體數百分比 (N%) 來看，最高為紅目鰱 (29.32%)、其次為花鰹類 (17.48%)、白帶魚(10.87%)、圓鰲類 (8.93%) 及正鰹 (6.41%)。

以重量百分比(W%) 來看，最高為紅目鰱 (31.73%)、其次為花鰹類 (23.74%)、圓鰲類 (13.02%)、白帶魚(11.35%)、及眼眶魚 (3.92%)。

以相對重要性指數百分比(IRI%) 來看，最高為紅目鰱 (38.71%)、其次為花鰹類 (35.93%)、白帶魚(8.46%)、圓鰲類 (8.35%) 及頭足類 (2.85%)。

3.3.2 穩定同位素特徵

一、雨傘旗魚

雨傘旗魚幼魚及成魚碳氮同位素數值如Table 5a所示，雨傘旗魚幼魚 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值為 $-18.39 \pm 1.41 \text{ ‰}$ 、最大值為 -16.01 ‰ 、最小值為 -21.66 ‰ ； $\delta^{15}\text{N}$ 平均值為 $10.01 \pm 1.18 \text{ ‰}$ 、最大值為 11.45 ‰ 、最小值為 7.51 ‰ 。成熟中階段之兩


傘旗魚 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值為 $-17.27\pm 0.95\text{‰}$ 、最大值為 -16.06‰ 、最小值為 -19.93‰ ； $\delta^{15}\text{N}$ 平均值為 $11.89\pm 0.75\text{‰}$ 、最大值為 13.67‰ 、最小值為 10.34‰ 。而成熟階段之兩傘旗魚 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值為 $-17.47\pm 1.02\text{‰}$ 、最大值為 -16.03‰ 、最小值為 -22.04‰ ； $\delta^{15}\text{N}$ 平均值為 $13.15\text{‰}\pm 0.49$ 、最大值為 14.15‰ 、最小值為 12.23‰ 。

二、餌料生物

兩傘旗魚餌料生物之碳、氮同位素數值如Table 5b所示，花鱚類檢測的樣本數有 8 個， $\delta^{13}\text{C}$ 數值為 $-17.89\pm 0.33\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 數值為 $9.55\pm 0.78\text{‰}$ ；紅目鯉之 $\delta^{13}\text{C}$ 數值為 $-17.80\pm 0.39\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 數值為 $10.38\pm 0.50\text{‰}$ ；白帶魚之 $\delta^{13}\text{C}$ 數值為 $-16.91\pm 0.43\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 數值為 $12.80\pm 0.87\text{‰}$ ；圓鰲類之 $\delta^{13}\text{C}$ 數值為 $-17.43\pm 0.39\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 數值為 $9.42\pm 1.65\text{‰}$ ；眼眶魚之 $\delta^{13}\text{C}$ 數值為 $-17.77\pm 0.62\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 數值為 $8.02\pm 1.60\text{‰}$ ；白腹鯖之 $\delta^{13}\text{C}$ 數值為 $-17.11\pm 0.33\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 數值為 $10.71\pm 0.95\text{‰}$ ；正鱚之 $\delta^{13}\text{C}$ 數值為 $-17.95\pm 0.28\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 數值為 $10.62\pm 0.83\text{‰}$ ；飛魚科之 $\delta^{13}\text{C}$ 數值為 $-17.15\pm 0.01\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 數值為 $8.12\pm 0.15\text{‰}$ ；鶴鱗科之 $\delta^{13}\text{C}$ 數均值為 $-17.37\pm 0.24\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 數均值為 $7.31\pm 1.42\text{‰}$ ；帶鱗科之 $\delta^{13}\text{C}$ 數均值為 $-17.76\pm 0.25\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 數值為 $8.74\pm 0.89\text{‰}$ ；鯡科之 $\delta^{13}\text{C}$ 數值為 $-17.18\pm 0.76\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 數值為 $6.84\pm 0.06\text{‰}$ ；四齒純科之 $\delta^{13}\text{C}$ 數值為 $-18.13\pm 0.38\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 數值為 $8.19\pm 0.80\text{‰}$ ；烏魴科之 $\delta^{13}\text{C}$ 數值為 $-17.87\pm 0.55\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 數值為 $6.43\pm 0.56\text{‰}$ ；頭足類之 $\delta^{13}\text{C}$ 數值為 $-18.25\pm 1.07\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 數值為 $8.71\pm 1.53\text{‰}$ 。

3.3.3 同位素混合模式

根據捕食者的碳氮穩定同位素比值與其生活環境中所攝取食物的同位素組成相一致原則 (Deniro and Epstein, 1978)，估算這些餌料食物對兩傘旗魚的貢獻比例(Phillips, 2001; Phillips and Gregg, 2003)。




估算雨傘旗魚幼魚攝食組成的結果，如 Table 6 及 Fig. 17a 所示，雨傘旗魚幼魚以攝食烏魴科 (Bramidae) 為最多，約佔 15.90%；其次為眼眶魚 (11.04%)、鯡科 (9.62%)、四齒鮪科 (9.19%) 及鶴鱗科 (8.79%)，個別餌料生物百分比分布圖，如 Fig. 18 所示。

估算雨傘旗魚成熟中階段的攝食組成，如 Table 6 及 Fig. 17b 所示，成熟中階段雨傘旗魚以攝食正鰓為最多，約佔 12.90%；其次為紅目鰱 (10.36%)、白帶魚 (10.03%)、頭足類 (9.57%) 及花鰓類 (9.43%)，個別餌料生物百分比分布圖，如 Fig. 19 所示。

估算雨傘旗魚成魚攝食組成的結果，如 Table 6 及 Fig. 17c 所示，雨傘旗魚成魚以攝食白帶魚為最多，約佔 32.63%；其次為正鰓 (15.82%)、紅目鰱 (11.30%)、白腹鯖 (8.41%)、花鰓類 (6.36%) 及頭足類 (4.89%)。個別餌料生物百分比分布圖，如 Fig. 20 所示。結果顯示雨傘旗魚的食物組成種類多樣，包含有頭足類、沿近海域、大洋表水層、大洋中底層魚類、均有發現。食物來源以表水層的魚類為佔大多數。

3.3.4 雨傘旗魚與餌料食物階層結構

運用雨傘旗魚與餌料生物之同位素碳 ($\delta^{13}\text{C}$) 及氮 ($\delta^{15}\text{N}$) 的分布圖，可以劃出食物階層的相對位置，雨傘旗魚與餌料生物營養階層結構如 Fig. 21 所示，可以看出位於雨傘旗魚食物階層結構之最底層的物種為烏魴科、鯡科、眼眶魚及鶴鱗科魚類等；其次為飛魚科、四齒鮪科、帶鯖科與頭足類等。在食物階層結構的中層物種有：圓鰹類、花鰓類、紅目鰱、白腹鯖及正鰓等，而白帶魚成魚位於雨傘旗魚餌料生物中的最高階，僅次於雨傘旗魚成魚，雨傘旗魚幼魚則位於食物階層結構的中層。



估算雨傘旗魚及其餌料生物之營養階層 (TL)，如 Fig. 22 所示。估算雨傘旗魚成魚之營養階層為 4.88 ± 0.20 ，而雨傘旗魚幼魚之營養階層為 3.57 ± 0.49 。花鰹類之營養階層為 3.38 ± 0.33 ；紅目鰱為 3.72 ± 0.21 ；白帶魚為 4.73 ± 0.36 ；圓鰲類為 3.32 ± 0.69 。沿岸底棲性的掠食者，例如：白帶魚與紅目鰱具有較高的營養階層；而大洋表水層及中水層的餌料魚類，例如：烏魴科、鯡科、眼眶魚及鶴鱗科魚類等，其營養階層數值較低。

3.4 討論

3.4.1 攝食組成比較



根據雨傘旗魚胃內容物分析的覓食習慣顯示，雨傘旗魚主要攝食硬骨魚，也攝食頭足類，還有攝食少部分的甲殼類動物 (Rosas-Alayola et al., 2002; Arizmendi-Rodríguez et al., 2006)。在墨西哥 Mazatlán 雨傘旗魚食性寬廣，包括頭足類、魚類及甲殼類，主要以頭足類為主 (頭足類佔了 91%, IRI)，其次是表水層魚類，而攝食近岸及底層餌料較少 (Arizmendi-Rodríguez et al., 2006)。在西非海域的雨傘旗魚以鱗魨科 (Balistidae)、鰹科 (Carangidae)、鯖科 (Scombridae)、以及頭足類 (Cephalopods) 為攝食來源 (Williams, 1963)。在大西洋海域的雨傘旗魚攝食鯖科 (Scombridae) 為最多，其次為魷魚 (squids)、鶴鱗科 (Belonidae)、鰹科 (Carangidae)、鯷科 (Clupeidae) 及飛魚科 (Exocoetidae) (Jolley, 1977)。

一般來說，各地的雨傘旗魚攝食的主要獵物，以棲息在開放水域的鯖科及鰹科為最常見，偶而攝食沿岸及中底水層的魚類，但比較大西洋、墨西哥及太平洋海域主要食物來源，仍以當地資源豐度較高的獵物為主要食物來源。在臺灣東部黑潮海域，本研究發現紅目鰱、白帶魚及圓鰹類為主要餌料魚類，這些餌料魚類為廣泛分布於臺灣週邊海域。

根據觀察各地雨傘旗魚攝食組成的變化，似乎與獵物的豐度及分佈有關，而非雨傘旗魚對特定獵物的喜好，花鰹類 (*Auxis* spp.) 為各地雨傘旗魚均有攝食的魚類 (Rosas-Alayola et al. 2002)。

由本研究及先前相關研究顯示，雨傘旗魚為廣範性掠食者 (generalist predator)，沒有對於特定獵物的喜好，主要攝食沿岸及表水層の種類。雨傘

旗魚攝食行為與其他的旗魚類相似，例如劍旗魚、黑皮旗魚、紅肉旗魚 (Brock, 1984; Nakamura, 1985; Stillwell and Kohler, 1985; Abitia-Cardenas et al., 1999; Abitia-Cardenas et al., 2002)，以數量豐富及容易取得的獵物為主要攝食來源。

3.4.2 同位素混合模式分析

胃內容物雖然提供研究攝食組成的一個有效的方法，但是因為不同食物種類的消化率、或消化率不平均，漁撈作業後因水壓力變化而反胃，導致空胃率高或完全空胃，造成所提供的訊息並不完整 (Carey et al., 1984; Chase, 2002)。因此，胃內容物分析的缺點為：(1) 僅提供瞬時的資訊；(2) 易消化的餌料會低估，不易消化的餌料會高估，而造成誤差。(3) 因水壓的作用，魚類樣本由深水層拖釣至表水層會造成樣本嘔吐反胃，導致空胃率偏高。

穩定同位素分析現在常被生物學家用來推估的攝食和營養關係，以增進對目標物種的攝食生態關係，並可提供資源管理的資訊 (Inger and Bearhop, 2008)。不過，穩定同位素分析仍存在相關缺點，例如：仍需依靠胃內容物來分辨物種；如餌料生物同位素數值相近，無法分辨餌料來源的比例；另一個因素為組織的同位素的週轉率 (Turnover rate) 影響同位素數值。本研究運用 R 軟體 SIAR Bayesian mixing model (Parnell et al., 2010) 套裝程式來量化估算兩旗魚的攝食組成。SIAR 模型根據食物來源之同位素數值的差異、營養階層之間同位素數值差異、混合同位素的特徵，用來推估多種食物來源貢獻的機率分布。

食物網中的營養關係、物質迴圈和能量流動途徑是海洋生態系統動力學研究中的重要問題之一 (Harrigan et al., 1989)，運用穩定同位素方法可有效

地用於分析生態系統的營養流動和生物之間的營養關係 (Phillips, 2001)。穩定氮同位素方法是利用不同生物對其富集程度不同的原理，測定生物體內的穩定同位素含量，獲得生物長期的食物組成和來源，確定生物營養等級，相較傳統胃內容物方法，可節省大量時間。因此，以胃內容物分析法為基礎，結合穩定碳及氮同位素的分析方法，可廣範應用於今後的海洋食物網研究中 (Fukumori et al., 2008)。

捕食者組織的穩定同位素比率反映了隨著時間同化獵物的累計值，根據不同獵物之同位素數值的差異性，利用貝式混合模式 (Bayesian mixing models) (Moore & Semmens, 2008; Phillips and Gregg, 2003; Parnell et al., 2010)，將獵物同位素值的不確定性及分離係數 (trophic discrimination factors) 考慮進去，來估計捕食者的攝食組成。

本研究運用碳氮穩定同位素分析方法對於臺灣東部兩傘旗魚的各食物貢獻比例，利用質量守衡貝氏混合模式 (Bayesian mixing model) 進行了定量研究，此方法能彌補傳統胃內容物分析方法的一些侷限性，可修正傳統胃內容物分析方法的誤差，以提供更準確性、更符合實際生態係之攝食組成分析。

3.4.3 兩傘旗魚攝食與洄游

兩傘旗魚為高度洄游魚類，一般棲息在 28 °C 海水等溫線附近 (Miyabe and Bayliff, 1987)，在臺灣東部海域的兩傘旗魚則棲息在 26~27 °C 之間 (Chiang et al., 2011)。

Mourato et al. (2010) 在巴西東南方海岸將 2 尾兩傘旗魚使用 Pop-up Satellite Archival Tags (PSAT) 進行放流試驗，兩傘旗魚大部分時間在 10 公

尺水深的上表層。第1尾 眼尾長 約 135 cm 體重約 20 kg，白天超過 71% 及晚上超過 65% 的時間棲息在水深 0-5 公尺的水域。第2尾 眼尾長約 160 cm 體重約 25-30 kg，白天超過 70% 及晚上超過 69% 的時間棲息在水深 5-10 公尺的水域，這兩尾魚大部分的棲息水溫在 26 至 28 °C。

在臺灣東部海域雨傘旗魚的攝食組成發現，雨傘旗魚以攝食沿岸及大洋表水層的種類為主，也同時攝食中水層 (mesopelagic) 的魚類 (如帶鰭科及烏魴科)。由於雨傘旗魚在水層中的垂直分佈和行為，雨傘旗魚會到達不同深度的水層，除了從標識放流研究得知之外 (Chiang et al., 2011; Mourato et al., 2010)，很明顯的，也可以從他們的攝食組成發現，雨傘旗魚主要吃大洋表水層的獵物，但也會攝食中水層餌料生物。Chiang et al. (2011) 及 Kerstetter et al. (2011) 對雨傘旗魚標識放流研究發現，雨傘旗魚大部分棲息於水深 50m 以淺，比較集中於 20m 以淺，但在日間及夜間均發現雨傘旗魚有密集垂直下潛移動的行為，該作者推論為雨傘旗魚下潛行為是至中水層捕食，或是下潛躲避敵害 (Chiang et al., 2011; Kerstetter et al., 2011)。另一個論點為中水層魚類於晚間上浮至表水層，被雨傘旗魚被捕食，許多旗魚類也發現有相同的習性 (Mysul et al., 2003)。

本研究攝食組成結果與雨傘旗魚先前洄游相關的研究一致 (Hoolihan, 2004; Prince and Goodyear, 2006; Hoolihan and Luo, 2007)。雨傘旗魚的攝食策略，類似其他旗魚及鮪魚類 (Holland et al., 1990; Brill et al., 1993; Chiang et al., 2011)，在其生理允許的範圍內進行垂直洄游 (vertical migration) 與攝食 (Musyl et al., 2003)。

3.4.4 雨傘旗魚與餌料食物階層結構



雨傘旗魚為大洋頂級掠食者之一 (Kitchell et al., 2006)，與其他大型魚類，包括：鯊魚、鮪魚及旗魚類等，位於大洋表水層食物網的最高層 (Estrada et al., 2003)。根據攝食組成及同位素分析結果，顯示雨傘旗魚為大洋頂級掠食者之一。而在雨傘旗魚幼魚及成魚的攝食組成有明顯差異，雨傘旗魚幼魚以攝食 $\delta^{15}\text{N}$ 值較低的餌料，而雨傘旗魚成魚以攝食 $\delta^{15}\text{N}$ 值較高的餌料。眼眶魚 (*Mene maculate*) 及烏魴科 (Bramidae) 為體型較小、側扁型、游泳能力較弱的魚種，其 $\delta^{15}\text{N}$ 值較低，因此，容易被雨傘旗魚幼魚捕食。而雨傘旗魚成魚 (>180cm, LJFL)，因體型大，攝食近岸的 $\delta^{15}\text{N}$ 值較高的掠食者，如紅目鰱及白帶魚等；雨傘旗魚成魚游泳能力較強，也攝食正鰹、白腹鯖及花鰹類等洄游性魚種。

本章節採用胃內容物分析及碳氮穩定同位素技術分析法，針對臺灣東部海域的雨傘旗魚的食性進行解析，估算多種攝食餌料的攝食百分比，此方法彌補了傳統胃含物分析方法的侷限性，可更加真實地反映臺灣東部海域的雨傘旗魚的食性。研究結果顯示雨傘旗魚掠食者在某種程度上，主要攝食及利用和資源量較豐富的餌料群體。因此，本研究結果顯示雨傘旗魚和餌料物種的關係，對於在大洋生態系統管理的影響。在捕食者和餌料的機制上，掌控在大洋生態系的營養動態，這些對於瞭解和預測大洋生態系統，隨著時間的推移變化是相當重要的。

由於採樣時間以及空間距離的限制，本文僅針對臺灣東部海域的雨傘旗魚食性進行了初步的研究，因此，對於雨傘旗魚在不同季節內的食性轉變，雨傘旗魚與其他大洋表水層掠食者 (鮪魚、旗魚及鯊魚) 之間的關係，均有待於進一步的研究分析。

第四章 臺灣東部海域大洋生態系模式建置



4.1 前言

1980 年代末期全球漁業產量以每年 70 萬噸下降 (Watson and Pauly, 2001), 至今全世界漁獲量仍持續減少, 但漁獲努力量卻無遲緩之跡象 (Pauly et al., 2002)。由於捕撈壓力持續增加, 統計 1974 年至 2011 年全球主要海洋魚類種群或種類 (如 Fig. 23), 呈現低度開發或中度開發之狀態, 從 40% 衰減至 9.9%; 大約 61.3% 主要種群或是種類處於完全開發狀態, 其產量已達到或非常接近其最大永續界限, 其餘 28.8% 的種群或種類處於過度開發狀態, 其中有 10% 的種群資源已經嚴重衰退或正處於恢復期 (FAO, 2014)。

傳統的漁業科學研究和管理, 較重視生態系統中高營養階層的種類, 例如大洋生態系的鮪、旗魚類、大陸棚生態系之底魚類, 主要是針對已被開發的高經濟魚類, 並且已成功地開發利用單魚種的資源評估模式進行評估及管理。但是在現實的生態系中, 各物種在生態系中是相互關聯的, 在單一魚種資源評估模式, 大多假設資源是在一個穩定平衡的狀態, 忽略了生態系統中物種之間的相互捕食作用, 也沒有考慮到捕撈對捕食和被捕食魚類關係的影響, 無法真實地反應出實際的生態系中資源變動的狀況, 因此, 發展出多物種的資源評估模式, 例如: 多物種生產模式分析 ((Multispecies Production Models, MSP) (May et al., 1979; Collie and Delong, 1999)、多物種年級群解析模式 (Multispecies Virtual Population Analysis, MSVPA) (Helgason and Gislason, 1979; Pope, 1979) 等。


多魚種資源評估模式充分考慮了生態系統中生物資源種間的相互作用關係, 使用了一系列的生態系統參數, 除常用的漁獲死亡率之外, 用捕食死

亡率表示魚類之間的相互捕食作用，試圖建立完整的生態系統能量流動模擬模型。但由於這種多魚種評估生態模式，參數確定過程複雜且運算資料量龐大，導致難以用於實際生態系統模擬。



Ecopath 生態通道模型根據營養動力學原理，用一組聯立方程，平衡系統中各功能組成分生物生產和消耗的能量流動，直接構造簡單的生態系統模型。這種方法最早由 Polovina (1984) 提出，用來評估穩定狀態水域生態系統組成（生物種類或種類組）的生物量和食物消耗，經過與 Ulanowicz (1986) 的能量分析生態學理論結合，逐步發展成為一種生態系統營養成分流動分析方法。國際水生資源管理中心的 Christensen 和 Pauly 再將這種分析方法發展成為用戶使用方便的個人電腦軟體 (Ecopath with Ecosim, EwE) (Christensen and Pauly, 1992; Pauly et al., 2000)，成為定量評估生態系統能量流動過程的一種收支平衡模式，能廣泛應用於水生生態系統分析，特別是漁業管理分析。目前，在全球海洋生態系統中已經建立了超過上百個 Ecopath 模型。

在中太平洋海域 Cox et al. (2002)、Kitchell et al. (2002) 及 Allain (2005) 已完成建置 Ecopath 大洋表水層生態模型。在地中海區域 Coll et al. (2008; 2012; 2013) 也建置生態系模型，並應用於評估漁業衝擊、資源復育管理策略研擬。而在臺灣地區已在臺南七股潟湖、屏東大鵬灣、臺北國聖灣等地，利用 Ecopath 建立了生態模型 (Lin et al., 1999; Lin et al., 2004; Lin et al., 2006)。在香港水域 (Pitcher et al., 1998; Pitcher et al., 2000) 及中國東海 (Cheng et al., 2009) 也已經過建立 Ecopath 模型，應用於分析漁業資源狀況，評價不同漁業管理對策的效果，包括評估人工魚礁建設的生態效應，為當地的漁業資源利用評估和管理，提供一個生態系的參考依據，而在臺灣東部海域仍有待投入相關研究。



因此，為了建構可應用於雨傘旗魚漁業資源管理的海洋生態系模型研究，評估臺灣東部海域生態系統食物網的基本結構和食物主要營養通道能量流動，轉換途徑和定量的關係，量化其動態變化及生態容納量，預測生物資源的交替和補充機制，以期未來可應用於對漁業管理政策進行模擬和評估，維持海洋漁業生態系統的健康發展及永續利用。所以本研究之目的將根據過去生態調查資料，藉由 Ecopath with Ecosim 套裝軟體，建構海洋生態系模式，進行如下探討：

- 一、探討雨傘旗魚海洋生態系之結構與功能；生態系物質能量之結構與傳輸功能，以瞭解生態系特質與能量傳遞之路徑。
- 二、建構雨傘旗魚及其相關物種之食物網關係，估算能量流傳遞之數量及效率。
- 三、評估各功能組物種群營養關係之影響變動，反映系統各功能組之間互利或互害的程度，以估計某個功能組生物量變化對其他功能組生物量變化的影響。

經由生態系模型的建置，建立臺灣東部海洋生態系統結構與特徵等基礎資訊，可提供為後續生態系及以生態系為基礎之漁業管理等相關研究參考，以期在該海域漁業資源可以永續利用，適當合理開發、以及保護物種多樣性，維持臺灣東部海域生態系統的健康，確保漁業與環境的永續發展。

4.2 材料與方法

4.2.1 生態系模式之建構



應用國際水生資源管理中心 (International Center of Living Aquatic Resources Management, ICLARM) 所開發免費之公用軟體 Ecopath with Ecosim (EwE) 6.0 建構海洋生態系之營養能量流動之生態系模型，分析能量流架構，經生態系統的模擬分析，得到以下資訊：

1. 系統內各物種(功能組)的能量在系統內分佈情形。
2. 各組成份子彼此間能量轉移情形及營養轉換效率 (trophic efficiency) 。
3. 生態系穩定程度。
4. 系統內循環能量之比例。
5. 各有效營養階層 (effective trophic level) 間能量流動情形。
6. 各生物間彼此互利或危害之程度

Ecopath with Ecosim (EwE) 是個整合性的套裝生態軟體，現由加拿大英屬哥倫比亞大學漁業中心 (Fisheries Centre, University of British Columbia) 持續發展，並被廣泛應用於全球以了解生態系之結構。EwE 套裝軟體包含三個部份：

1. Ecopath：在 1980 年代早期，由 J.J. Polvina 與其同事在夏威夷 NMFS 實驗室 (NMF Laboratory in Honolulu) 發展出來，並且首先應用在夏威夷珊瑚礁生態系統。自 1990 年開始，由 [Christensen and Pauly \(1992\)](#) 進一步發展。Ecopath 是生態系中資源和生物類群交互作用的一個穩

定和質能守衡的瞬時寫照 (Snapshot)，可用於建構與分析生態系的質能平衡營養模型(Mass-balance trophic model) (Froese and Pauly, 2000)。

2. Ecosim：自 1985 年開始發展，由 Walters et al. (1997) 將 Ecopath 之方程式微分而得，主要模擬生態系之時間動態變化和用於經營管理政策之評估。
3. Ecospace：1998 年，Walters et al. (1999) 於 Ecopath 和 Ecosim 中加入海洋保護區 (Marine Protected Areas, MPAs) 之觀念，整合成一個空間和時間的動態模擬模式，以模擬保護區對生態系之衝擊及評估漁獲行為對生態的影響，可做為經營海洋保護區之工具。

Ecopath 原理

Ecopath 的原理主要依據「生物個體能量收支平衡」方程式而來，生物個體能量收支平衡方程式描述每一個生物類群之生產量可被分成被攝食量 (predation loss)、自然死亡量 (non-predation loss) 及輸出量 (export) 等部份，而被生物所利用，其公式詳述如下：

Production = catches + predation mortality + biomass accumulation + net migration + other mortality

生產量=漁獲量+被捕食死亡量+生物量累積量+淨遷移量+其他死亡量

(1)

其數學公式如下所示：

$$P_i = Y_i + B_i \times M2_i + E_i + BA_i + P_i(1 - EE_i) \quad (2)$$

其中 P_i 代表生物類群 i 的總生產速率；

Y_i 是生物類群 i 的總漁獲速率；

$M2_i$ 是生物類群 i 的總捕食速率；



B_i 是生物類群*i* 的生物量；

E_i 是淨遷移量（遷出－遷入）；

BA_i 是生物類群*i* 之生物量累積速率；

EE_i 表*i* 生物類群之生態效率；

$P_i \cdot (1-EE_i)$ 代表生物類群*i* 之其他死亡速率。

上述公式亦可改寫為：

$$B_i \cdot (P/B)_i - \sum_{j=1}^n B_j (Q/B)_j \cdot DC_{ji} - (P/B)_i \times B_i (1-EE_i) - Y_i - E_i - BA_i = 0 \quad (3)$$

或

$$B_i \cdot (P/B)_i \cdot EE_i - \sum_{j=1}^n B_j (Q/B)_j \cdot DC_{ji} - Y_i - E_i - BA_i = 0$$

其中 P 為生產速率，

$(P/B)_i$ 代表生物類群*i* 之單位生產速率，

$(Q/B)_j$ 代表生物類群*j* 之單位攝食速率，

Q 為攝食速率，

DC_{ji} 代表生物類群*i* 在生物類群*j* 之攝食種類中之比例，

EE_i 是生態效率，表示能量被其他生物利用之比例。

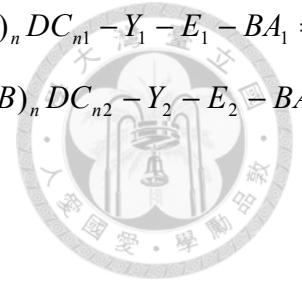
在模式中，所有的生物群組其能量的輸入及輸出必需平衡，而方程式 (1) 中的被捕食死亡量是用於連結掠食者 (Predator) 與被捕食者 (Prey)，來推算求得生物群組間的平衡關係，[Winberg \(1956\)](#) 定義生物的攝食量會等於其用於生長、新陳代謝和其他消耗之總和，其方程式如下：

攝食量=生產量+呼吸量+未同化能量

$$\text{Consumption} = \text{Production} + \text{Respiration} + \text{Unassimilated food} \quad (4)$$

根據方程式 (3)，一個包含 n 個生物功能組的生態系統，在 Ecopath 模型中，可以用以下 n 個聯立線性方程表示 ([Christensen et al., 2005](#))：

$$\begin{aligned}
& B_1(P/B)_1 \cdot EE_1 - B_1(Q/B)_1 \cdot DC_{11} - B_2(Q/B)_2 \cdot DC_{21} \dots B_n(Q/B)_n DC_{n1} - Y_1 - E_1 - BA_1 = 0 \\
& B_2(P/B)_2 \cdot EE_2 - B_2(Q/B)_2 \cdot DC_{12} - B_2(Q/B)_2 \cdot DC_{22} \dots B_n(Q/B)_n DC_{n2} - Y_2 - E_2 - BA_2 = 0 \\
& \vdots \\
& \vdots \\
& B_n(P/B)_n \cdot EE_n - B_n(Q/B)_n \cdot DC_{1n} - B_n(Q/B)_n \cdot DC_{2n} \dots B_n(Q/B)_n DC_{nn} - Y_n - E_n - BA_n = 0
\end{aligned}$$



通過求解上述各組線性方程，定量能量在生態系統各個功能組之間的流動以及各個成分的生物學參數。建立Ecopath 模型需要輸入的基本參數有 B_i , $(P/B)_i$, $(Q/B)_i$, EE_i 及 DC_{ij} ，一般來說，前 4 個參數中至少要有 3 個被輸入， DC_{ij} 則是要求必須輸入的項，其他未知項可通過已輸入參數的模型自行運算得出 (Christensen et al., 2005)。

4.2.2 資料收集

一、研究地點

本研究為以臺灣東部海域產量較高的雨傘旗魚及大型掠食者魚類為目標魚種，建構臺灣東部海域表水層生態系統模型，臺灣東部海域終年主要受黑潮洋流影響，黑潮生態系是屬於以捕獲大洋洄游表層性魚類為主。

本研究的範圍為流經臺灣東部海域的西北太平洋黑潮流域系統，包含黑潮主流及黑潮支流流域，為生態系模式的建構範圍。黑潮為太平洋北赤道流之延續，流至呂宋東岸外海，沿臺灣東岸轉向北流，冬季之黑潮支流經巴士海峽進入中國南海，再行分支。黑潮流經臺灣東北部，因造成地形湧昇流，帶入豐富的營養鹽，因此，成為臺灣重要的三大漁場之一，也成為臺灣北部海域魚介類的最佳育幼場。

臺灣的東部海域是典型的大洋生態系，這個海域的水溫高、水質清澈、光線充足，基礎生產力主要受到營養鹽供應的限制，水深可達 7,000 多公尺。雖然如此，這個黑潮流域的海洋生物資源仍相當豐富，有許多洄游性魚類，包括飛魚、鯖、鰹、鬼頭刀、鰹、鮪、旗魚及大型鯊魚等，還有其他無脊椎動物，如頭足類及蝦類等。

本研究地點區劃，參照臺灣沿近海延繩釣及刺網的作業漁場區域，以及聯合國農糧組織 (FAO) 漁場區域劃分以 5 度方格為漁區單位，因此，本生態系範圍設定在東經 $120^{\circ} 00' E \sim 125^{\circ} 00' E$ ；北緯 $20^{\circ} 00' N \sim 25^{\circ} 00' N$ 。每 5 度方格，面積約為 258,200 平方公里 (Fig. 24)。

二、漁業生產概況

根據臺灣地區漁業統計年報的資料，臺灣東部海域 (包含宜蘭縣、花蓮縣及臺東縣) 漁業生產量及產值，如 Fig. 25 所示。漁業生產量從 1993 年 104,764 公噸，呈現震盪小幅下滑至 2012 年 78,839 公噸，其間最高為 2005 年 139,168 公噸，最低為 2001 年 76,129 公噸。漁業產值於 1993 年為新臺幣 45.82 億元，小幅上升至 2012 年 58.51 億元。其間最高為 2009 年 73.31 億元，最低為 1994 年 41.01 億元。

臺灣地區漁船數量因政府歷年辦理老舊漁船收購及減船的政策，臺灣東部漁船數量從 1993 年 2,202 艘，則逐年削減至 2012 年的 1,534 艘，如 Fig. 26 所示。漁船的總噸位也是呈現小幅縮減，如 Fig. 27a 所示。從 1993 年 61,188 公噸，縮減至 2012 年的 47,995 公噸。但是漁船總馬力數則呈現出增加的趨勢，如 Fig. 27b 所示。從 1993 年 369,655 馬力，增加至 2012 年 573,811 馬力。




有關臺灣東部 2002 年至 2012 年，鮪魚類、旗魚類及鯊魚類歷年漁獲量統計如 Fig. 28 所示。在鮪魚類方面可以看出近 10 年來呈現小幅下滑的趨勢，從 2002 年 3,219 公噸，下降至 2012 年 2,031 公噸。旗魚類在 10 年來也是呈現小幅下滑的趨勢，從 2002 年 3,141 公噸，下滑至 2,169 公噸。鯊魚類在 10 年來也是呈現下滑的趨勢，從 2002 年 6,223 公噸，下滑至 3,039 公噸。

4.2.3 生物群組

根據在此生態系內各種海洋生物的資源量，生物學特性（生長和死亡率）及及先前食性研究的結果，以及調查資料的實際情況，進行生物群組的定義與分類，基本上，生物群組應涵蓋了臺灣東部流域海洋生態系統能量流動的主要過程。根據 Ecopath with Ecosim (EwE) 的系統要求以及相關生態學理論，將生態區位 (guild：食物組成、攝食方式、個體大小、年齡組成以及漁獲物統計分類方法) 中重疊度高的種類進行合併以簡化食物網，其實質是把一些功能地位相似的等值種歸為同一個功能組 (Christensen et al., 2005)。

臺灣東部海域海洋生態系統模型，由 18 個功能組構成，基本上覆蓋臺灣東部海區生態系統的主要能量流動的全部過程，模型功能組劃分詳如 Table 7 所示。包含：海洋哺乳類 (Marine mammals)、大型鮫類、鮪魚類、雨傘旗魚、其他旗魚類、食魚性魚類等，生物群組初步分類說明如下：

1. 海洋哺乳類：瓶鼻海豚、瑞氏海豚、其他海豚及鯨類。
2. 大型鮫類：包含鋸峰齒鮫 (blue shark, *Prionace glauca*)、灰鯖鮫 (mako shark, *Isurus oxyrinchus*)、白眼鮫類 (requiem sharks, *Carcharhinus* spp.) 等。

- 
3. 大型鮪類：包含黃鰭鮪 (*Thunnus albacares*)、大目鮪 (*Thunnus obesus*)、長鰭鮪 (*Thunnus alalunga*) 和其他短期洄游經過的鮪類，如黑鮪 (*Thunnus orientalis*)。
 4. 雨傘旗魚 (*Istiophorus platypterus*)：為臺灣東部產量較多的魚種。
 5. 其他旗魚類：包括在本海域出現黑皮旗魚 (*Makaira nigricans*)、白皮旗魚 (*Istiompax indica*)、紅肉旗魚 (*Kajikia audax*)及劍旗魚 (*Xiphias gladius*)等。
 6. 其他食魚性型掠食者：正鯷 (*Katsuwonus pelamis*)、鬼頭刀 (Dolphinfish) (*Coryphaena hippurus*)、齒鰭 (*Sarda orientalis*) 等中型掠食者。
 7. 白帶魚 (*Trichiurus lepturus*)：為沿近海季節盛產的經濟性魚類。
 8. 紅目鱧 (*Priacanthus macracanthus*)：為沿近海季節盛產的經濟性魚類。
 9. 鯖類：本海域盛產的花腹鯖 (*Scomber australasicus*) 與白腹鯖 (*Pneumatophorus japonicus*)。
 9. 花鯷類：(*Auxis* spp.) 為小型掠食者。
 11. 鰹類：圓鰹類 (Carangidae) 等小型掠食者。
 12. 表層攝食魚類：飛魚科 (Exocoetidae)、鯷科 (Clupeidae)、四齒純科、眼眶魚等。
 13. 中水層魚類：蛇鯖科 (Gempylidae)、七星魚科 (Myctophidae)、烏魴科 (Bramidae) 等。
 14. 頭足類 (Cephalopods)：包括章魚科 (Octopodidae)，烏賊科 (Sepiidae)、鎖管科 (Loliginidae) 及魷魚等頭足類。
 15. 蝦類及蟹類；對蝦科 (Penaeoidea)、梭子蟹科 (Portunidae)等大型甲殼類。
 16. 動物性浮游生物 (Zooplankton)，如橈足類、端足類、仔稚魚等，為

甲殼類及魚類幼生的食物。

17. 植物性浮游生物 (Phytoplankton)，如矽藻等、為海洋基礎生產者。

18. 碎屑 (Detritus)，生態系統主要營養鹽供應。



4.2.4 資料分析

使用 Ecopath 的前提條件是：系統中各單元 (生物群組) 之質 (能) 量流動維持在穩定狀態。生產量 (production, P) 均由其他單位或漁獲作用予以吸收，輸入的資料包含了各單元本身以及彼此之間的關係，包含生物量 (biomass, B)、食物組成 (diet composition) 等。

在電腦程式模型中要求每一單元之生物群組，應在下列 4 項資料中至少輸入 3 項：

生物量 (Biomass, B)

單位生物量之生產量 (P/B)

單位生物量之代謝消耗量 (Q/B)

生態利用效率 (ecological efficiency, EE)

漁獲魚類之生物量，則根據漁獲方程式 (catch equation) 來推算生物量：

$$C_i = B_i \left(1 - e^{-(F_i + M_i)}\right) \frac{F_i}{F_i + M_i}$$


C_i : Catch data;

F_i : Fishing mortality;

M_i : Natural mortality;

i : Year.

一、模式參數調試



Ecopath 模型的調試參數過程是使生態系統的輸入和輸出保持平衡，即反覆調整 P/B、Q/B、EE 和食物組成等參數，使模型中每一功能組的輸入和輸出全部相等。生態營養轉換效率 (EE) 是一個較難獲得的參數，在 Ecopath 模型的輸入參數中，通常設大部分功能組的 EE 為未知數，在模型調試過程中將所有 EE 值調整到小於 1，使能量在整個系統中的流動保持平衡，從而獲得生態系統其他生態模式參數的合理值。

輸入各項參數後，藉由 Ecopath 之例行方程式，可解出式 (2) 中的線性方程式，以及利用方程式系統定義的流動網路，導出如營養階層轉換效率 (Trophic transfer efficiency)、生態棲位選擇指數、自然死亡率估計值等統計資料。而藉由生態效率 (Ecotrophic efficiency, EE) 與生長效率 (Gross food conversion efficiency, GE) 可檢驗所建構之模式的合理性。生態效率是指某生物群組的生產量在系統中被其他生物所利用的比例，而被消耗掉的部份不可能超過本身的生產量，因此該數值必須小於 1.0，若超過 1.0 則表示不合理。

而生長效率是指生物類群之生產量和攝食量的比例，在大多數情況下，此值是介於 0.05 到 0.3 間，因為大部份生物之攝食量約是其生長量的 3 至 10 倍，但在較高階的消費者，如：海洋哺乳類可能會有較低之生長效率，而生長較快速之生物，如仔稚魚、浮游生物之幼生、細菌等可能會有較高之生長效率 (Christensen et al., 2005)。

二、網絡分析

Ecopath 結合理論生態學的概念，可得到網絡分析 (Network analysis) 的

結果 (Christensen et al., 2005)。藉由網絡分析的結果可說明生態系之各生物類群間物質能量流的交互作用 (Field et al., 1989)，並可與其他生態系比較以了解其發展程度及生態特性。網絡分析的結果包含：



系統總能量流 (Total system throughput, TST)，代表此生態系總能量流的大小 (Ulanowicz, 1986; Ulanowicz and Norden, 1990)；綜合營養衝擊 (Mixed trophic impact, MTI) 的概念和敏感度分析中生物量的改變對輸出參數所造成的影響類似，藉由 MTI 的結果可了解此生態系中某種生物類群豐度的消長與漁業活動對其它生物類群的影響 (Ulanowicz and Puccia, 1990)。營養階層流量圖 (Lindeman spine) 為將各生物類群間物質能量流的傳輸，繪成單向的食物鏈物質傳輸模式，以瞭解營養階層的構造與傳輸效益 (Ulanowicz, 1995)。



4.3 結果

4.3.1 臺灣東部海域生態模型

臺灣東部海域海洋生態系統模型，由 18 個功能組構成，輸入及輸出參數如 Table 8 所示，生態模型估算 Trophic level，以海洋哺乳類為最高 (4.523)，其次為鯊魚 (4.471)、旗魚 (4.460) 及鮪魚 (4.418)，而兩傘旗魚 trophic level 在大洋生態系的高階掠食者中，為最低 (4.405)。其他食魚性魚類，如鬼頭刀、齒鱈等中型掠食者，trophic level 為 4.110。小型掠食魚類 trophic level 則在 3.405 至 3.792 之間。在生態系統模型中，各生物群組之營養關係如 Fig. 29 所示。

從 Table 8 及 Fig. 29，各生物群組之生物量和流量基本上均呈金字塔型分佈，即底層營養級的生物量和流量大，越到頂級越小，基本符合能量和生物量金字塔規律。主要能量來源為植物浮游生物 (phytoplankton) 傳遞至動物浮游生物 (zooplankton)，再向上傳遞至中小型掠食者，最終傳遞到食物網的頂極掠食者，如：海洋哺乳類、鮪魚、旗魚及鯊魚等。從 Fig. 29 可看出兩傘旗魚之能量來源為：白帶魚、紅目鰱、花鰹類、圓鰲類、鯖魚類、頭足類、表水層魚類，以及少部分中水層魚類。

4.3.2 營養階層結構與能量流動

營養階層集合 (trophic aggregation) 是指將來自不同功能組的營養流 (trophic flow) 合併為數個營養階層 (以整數表示)，以簡化複雜的食物鏈通道系。初步將臺灣東部海域大洋生態系統合併為 6 個整合營養階層，如 Fig. 30 所示。Linderman (1942) 定律說明，各營養階層之間的能量轉換效率平均

在 10% 左右，海洋大陸棚生態系統中，營養階層間能量轉換效率略高 (Pauly et al., 1995)。本研究中臺灣東部海域生態系統營養階層間能量轉換效率，從 trophic level II 至 trophic level III 為 10.4%；從 trophic level III 至 trophic level IV 為 32.5%；從 trophic level IV 至 trophic level V 為 22.5%；從 trophic level V 至 trophic level VI 為 18.9%；臺灣東部海域生態系統模型的平均轉換效率為 19.6%。

4.3.3 混合營養效應分析

混和營養效應 (Mixed trophic impact, MTI) 反映系統各功能組之間互利或互害的程度，其數值範圍在 -1 和 1 之間，互利為正值，互害為負值，不僅考慮生物群組之間的直接影響，也考慮通過食物網的傳遞綜合作用，而形成的間接影響，用以估計某個功能組生物量變化對其他功能組生物量變化的影響 (Christensen et al., 2005)。

臺灣東部海域生態系統模型各功能組間的混合營養效應分析，如 Fig. 31 所示，位於直線上方的白色矩形表示正效應，位於直線下方的黑色矩形表示負效應，矩形面積的大小表示效應的強弱程度。大部分功能組對其自身的混合營養效應一般為負值，捕食者對其餌料為負值；漁業 (延繩釣、刺網及定置網) 對其漁獲物的混合營養效應一般也為負值。頂級捕食者對其餌料的負效應不大，而漁業對各種目標種魚類的負面效應往往較大，其中對鯊魚、鮪魚、及掠食性魚類的負效應較大。處於食物網底層的餌料生物，(如 phytoplankton, zooplankton, shrimps and crabs) 對食物網上層的魚類，具有明顯的正效應。

4.3.4 系統的總體特徵

由於生態系統演替過程，為十分複雜的交互作用，如生物多樣性、功能與結構的變動等。Odum (1969) 從系統能量學、群落結構、生活史、物質迴圈及靜態平衡等 5 個面向，選取了 24 個指標，做為歸納分析生態系統發育過程中結構與功能特徵的變化趨勢 (Table 10)。Ecopath 模型參考了 Odum (1969) 的生態系統發展的理論，在模型中將大部分參數量化，以利進行分析。

Ecopath 模型可同時推算出許多指標，這些指標可以分別代表系統的規模、穩定性和成熟度等系統特徵 (Christensen et al., 2005)。本研究經由 Ecopath 模型的建構解析，臺灣東部海域大洋生態系統之生態系特徵如 Table 11 所示，相關的生態系指標分別說明如下：

系統總流量 (Total system throughput) 是系統總流量是表徵系統的總體規模的指標，為總攝食 (Sum of all consumption)、總輸出 (Sum of all exports)、總呼吸 (Sum of respiratory flows) 及流入碎屑 (Sum of all flows into detritus) 的總量之和，在臺灣東部海域生態系統總流量為 3054.433 t/km²/year。

系統初級生產力與總呼吸量是描述系統成熟度的重要指標，一般成熟的系統初級生產力與總呼吸量的比值接近 1，二者之差值即系統淨生產力 (Net system production, NSP) 接近 0 (Odum 1969; Christensen et al. 2005)。臺灣東部海域的系統初級生產力 (Net Primary production, NPP) 為 1656.0 t/km²/year，遠大於系統總呼吸量 528.617 t/km²/year，系統淨生產力達到 1127.383 t/ km² /year；而臺灣東部海域生態系統 Total primary production/total respiration 為 3.133，顯示臺灣東部海域為發展階段的生態 (developmental



stages)，仍會受到相關因子而產生變動。



連接指數 (Connectance Index, CI) 和系統雜食指數 (System Omnivory Index, SOI) 都是反映系統內部聯繫複雜程度的指標。越成熟的系統，其系統各功能組間的聯繫 (食物網路) 越複雜 (Odum, 1969; Christensen et al., 2005)。臺灣東部海域生態系統的連接指數 (CI) 和系統雜食指數 (SOI) 分別為 0.467 和 0.250，顯示臺灣東部海域生態仍非為成熟穩定系統，易受生物或環境因素而產生變動。


4.3.5 生物量變動趨勢

經由 Ecosim 模型模擬預測，假設維持現今的漁獲努力量不變，50 年後各生物功能組之生物量變動結果，如 Fig. 32 所示，個別之生物功能組生物量的變動，如 Fig. 33 所示。模擬預測 50 年後主要漁獲種類之漁獲量變動，如 Fig. 34 所示。

從 Ecosim 模型模擬預測 50 年後各生物功能組之生物量之結果發現，如 Table 12 所示，大部分魚類的生物量都發生明顯的下降，其最終生物量都要比初始生物量為低。其中海洋哺乳類減少 48.13%、鯊魚類減少 19.52%、鮪魚類減少 38.04%、雨傘旗魚減少 35.42%、其他旗魚減少 83.27%、白帶魚減少 47.85%、紅目鱧減少 18.69%、鯖魚減少 30.07%、鰻魚類減少 38.01%、其他食魚性魚類則減少 74.83%、表水層魚類減少 58.74%、中水層魚類減少 74.48%。

4.4 討論

4.4.1 營養階層結構與能量流動



臺灣東部海域為一個複雜的大洋生態系統，不論是初級生產者、浮游動物、小型甲殼類、重要經濟魚類，以及頂級掠食者，其物種組成都十分豐富。本研究將整個生態系統盡可能簡化，仍然得到 18 個生物功能群組。經由對臺灣東部海域生態系統 Ecopath 模型的食物網以及營養階層之間營養流動進行分析，可以大致上分析出其生態系統之營養能量流通的主要途徑。

經由 Ecopath 推算雨傘旗魚營養階層 TL (trophic level) 為 4.405，與先前利用穩定同位素推算為平均為 4.43 ± 0.19 (Tsai et al. 2014)，利用食物組成推算 4.5 ± 0.8 (Froese & Pauly, 2014) 相近，顯示 Ecopath 推算之營養階層 TL 為合理的結果。

在本生態系統，TL II 和 III 之間的能量轉換效率為 10.4%，低於平均能量轉換效率 19.6%，部分初級生產力及初級消費者，未被利用而直接進入形成碎屑，而無法進入更高階層層的營養流動，造成部分生態系統底層能量流，無法有效向高層流動。TL II 至 III 之能量傳遞過程，即 zooplankton 至中小型掠食者，推測為在本海域的資料尚有缺漏，因此，造成此部分的偏差。

4.4.2 系統的總體特徵

在臺灣東部海域生態系統總流量 (Total system throughput) 為 3054.433 t/km²/year。與中國東海生態系統總流量 7211 t/km²/year 相比 (Cheng et al., 2009)，數值偏低。其差異為東海生態系為近海陸棚生態系，基礎生產及系

統總能量流動總量，均比臺灣東部海域黑潮大洋生態系統為高。其原因為陸棚生態系單位面積的生物量比大洋生態系高，而且陸棚生態系的週轉率 (turnover rate) 也比大洋生態系高 (Kaiser et al., 2005)，所以中國東海生態系統總流量比臺灣東部海域生態系高出約 2.36 倍。

在臺灣東部海域生態系統所有生物的總生產量 (Sum of all production) 為 1787.29 t/km² /year，捕撈漁獲物平均營養階層 (Mean trophic level of the catch) 為 3.88。與中國東海生態系統生物的總生產量 3549 t/km²/year，捕撈漁獲物平均營養階層為 3.32 相比 (Cheng et al., 2009)，東海生態系統生物的總生產量比臺灣東部海域生態系統較高，其原因亦為近海陸棚生態系與大洋生態系統之差異，陸棚生態系，因陸源輸入營養鹽較豐富，基礎生產力較高；而大洋表水層生態則營養鹽較不豐富，需湧昇流或海山區域，將底層營養鹽輸送至表層，才有較高的基礎生產力 (Kaiser et al., 2005)。而捕撈漁獲物平均營養階層差異，為臺灣東部漁獲種類為大型頂級掠食者為主，其次是中型的掠食性魚類；而東海生態系則以中小型掠食魚類為主，因而造成兩者之差異。

而臺灣東部海域生態系統 Total primary production/total respiration 為 3.13，顯示臺灣東部海域為發展階段的生態 (developmental stages)，仍會受到相關因子而產生變動。相較於在中國東海生態系 Total primary production/total respiration 為 4.52，同樣處於不穩定的階段 (Cheng et al., 2009)。

4.4.3 生物量變動趨勢

本研究採用以生態系統構架的 Ecopath 模型，初步建構臺灣東部海域大

洋生態系統模型，避免了單種群結構模型和多種群結構模型的缺失 (Pauly et al., 2002; Christensen and Walters, 2004)，對臺灣東部海域生態系統各種生物群組關係、結構與功能和能量流動進行了量化分析，初步分析主要漁業目標魚種，在生態系中的角色與地位，以及各種相關生物群組之營養關係。有助於未來研擬以生態系為基礎之漁業管理策略 (Coll et al., 2008; Piroddi et al., 2010; Coll and Libralato, 2012; Coll et al., 2013)。

然而，因臺灣地區之漁獲統計資料尚不完備，各生物群組物種的基礎資料仍有待補充加強，因此，本研究建構之模型仍然會存在一定的誤差，如何提高資料的準確度和模型的可信度，用於制定確切可行的漁業管理政策，將是下一步研究的重要工作。

本研究的研究顯示，經由建置臺灣東部大洋生態系統之 Ecopath 生態系模型，並經由 Ecosim 模式預測各功能組的未來生物量變動，以及推估未來各主要漁獲種類的漁獲量變動。其結果顯示，如維持目前的漁業規模，對於海洋哺乳類、鮪魚、旗魚、鯊魚等大型掠食性魚種，將會造成資源量的減少 (Fig 32)。對照過去臺灣東部海域歷年 (1993-2012) 漁業生產量 (如 Fig 25)，以及個別鮪魚、旗魚及鯊魚的漁獲量變動 (如 Fig 28)。本研究結果與過去變動的趨勢相符合，為持續小幅度下滑降低；但長期來看，對於大部分主要魚類資源均為減少降低，各魚種分別從減少 18.69% 至 83.27%。Collette et al. (2011) 彙整 61 類鮪魚類及旗魚類資源利用情形，其中 11 類 (18%) 為缺乏資料 (Data Deficient)，39 類 (64%) 為無危 (Least Concern)，4 類 (7%) 為近危 (Near Threatened)，7 類 (11%) 為受威脅狀態 (Critically Endangered, Endangered, or Vulnerable)。其中高經濟價值、體型大、世代週期較長的魚種，受到威脅壓力比較大，建議將漁獲死亡率 (fishing-induced mortality rate) 調降至最大持續生產量 (Maximum sustainable yield, MSY) 以下，讓資源可以

開始逐步回復。

本研究初步經由 Ecosim 的模擬顯示，目前臺灣東部海域漁業活動捕撈大洋性大型掠食性魚類，雖然長期不致於造成資源瀕危 (Endangered, EN)，但仍造成資源量的降低，顯示目前臺灣東部海域漁獲努力量仍偏高，建議應進一步檢討降低。

然而，因為部分資料缺乏限制，現場調查資料尚未十分完備，模型仍然存在許多誤差。因為 Ecosim 模型是一個基於食物網的模型，尚未將預測環境變化以及氣候變遷等對各種生物所造成的影響納入考量，進而使得模型分析的準確度受到限制。建議仍應長期監測相關漁業資源動態，並適時檢討漁業管理政策，以確保漁業資源之永續利用。



第五章 結論與建議



5.1 結論

本研究應用碳、氮穩定同位素分析，量測兩傘旗魚肌肉的 $\delta^{15}\text{N}$ 測量值介於 7.51 至 14.19 ‰ (平均=12.05±1.23 ‰)； $\delta^{13}\text{C}$ 測量值介於-22.04~-15.48 ‰ (平均為-17.68±1.15 ‰)。體長和同位素數值之間的關係以線性迴歸來分析，碳同位素($\delta^{13}\text{C}$)數值與體長呈負相關： $\delta^{13}\text{C} = -0.0153 (\pm 0.004) \times \text{LJFL} - 14.777 (\pm 0.720)$ [n=263; r=0.242; P < 0.001]，然而氮同位素($\delta^{15}\text{N}$)數值與體長呈正相關： $\delta^{15}\text{N} = 0.0393 (\pm 0.003) \times \text{LJFL} + 4.768 (\pm 0.638)$ [n=263; r=0.597; P < 0.001]。

在各體長級別之間，碳同位素($\delta^{13}\text{C}$)數值與體長級別之間沒有顯著的趨勢。但是兩傘旗魚其氮同位素($\delta^{15}\text{N}$)數值與體長級別之間，具有明顯增加的趨勢，在各體長級別之間有顯著差異，顯示年幼的兩傘旗魚氮同位素數值為低 (~8.26‰)，在大型兩傘旗魚，氮同位素數值為高，具有更豐富的氮同位素數值 (~13.51‰)。


本研究發現不同的體長級別，具有不同的營養階層。從第 I 級 (年齡約為 2 齡的兩傘旗魚，體長<140cm, LJFL) 其營養階層為 2.84±0.08 (不計的仔稚魚的階段)。在第 VI 級(年齡超過 11 歲的兩傘旗魚，體長>221cm, LJFL) 其營養階層達到 5.03±0.09，顯示大型高齡的兩傘旗魚，其營養階層達到最高階。所有兩傘旗魚樣本的平均營養階層為 4.42±0.20。體長(LJFL)與營養階層(TL)之迴歸關係為：

$\text{TL} = 0.0193 (\pm 0.003) \times \text{LJFL} + 0.762 (\pm 0.583)$ [r=0.95; P < 0.001]。

本研究經由胃內容物分析，彙整兩傘旗魚胃內容物組成，以頻度百分比(FO%) 來看，最高為花鰹類 (23.71%)、其次為紅目鰱 (17.24%)、白帶魚 (10.34%)、圓鰹類 (10.34%)及頭足類 (9.05%)。以個體數百分比 (N%) 來看，最高為大眼鯛 (29.32%)、其次為花鰹類(17.48%)、白帶魚(10.87%)、圓鰹類 (8.93%) 及正鰹 (6.41%)。以重量百分比(W%) 來看，最高為紅目鰱 (31.73%)、其次為花鰹類(23.74%)、圓鰹類 (13.02%)、白帶魚(11.35%)、及眼眶魚 (3.92%)。以相對重要性指數百分比(IRI%) 來看，最高為紅目鰱 (38.71%)、其次為花鰹類 (35.93%)、白帶魚(8.46%)、圓鰹類 (8.35%) 及頭足類 (2.85%)。

根據捕食者的碳氮穩定同位素比值與其生活環境中所攝取食物的同位素組成相一致原則，估算這些餌料食物對兩傘旗魚的貢獻比例。估算結果顯示，兩傘旗魚幼魚以攝食烏魴科 (Bramidae) 為最多，約佔 15.90%；其次為眼眶魚 (11.04%)、鯆科 (9.62%)、四齒魴科 (9.19%) 及鶴鱗科 (8.79%)。兩傘旗魚成魚以攝食白帶魚為最多，約佔 32.63%；其次為正鰹 (15.82%)、紅目鰱 (11.30%)、白腹鯖 (8.41%)、花鰹類 (6.36%)及頭足類 (4.89%)。兩傘旗魚的食物組成種類多樣，包含有頭足類、沿近海域、大洋表水層、大洋中水層魚類、均有發現。食物來源以表水層的魚類為佔大多數。

根據攝食組成及同位素分析結果，顯示兩傘旗魚為大洋頂級掠食者。在兩傘旗魚幼魚及成魚的攝食組成有明顯差異，兩傘旗魚幼魚以攝食 $\delta^{15}\text{N}$ 數值較低的餌料，而兩傘旗魚成魚以攝食 $\delta^{15}\text{N}$ 數值較高的餌料。眼眶魚及烏魴科為體型較小、側扁型、游泳能力較弱的魚種，其 $\delta^{15}\text{N}$ 值較低，因此，容易被兩傘旗魚幼魚捕食。而兩傘旗魚成魚 (>180cm, LJFL)，因體型大，攝食近岸的 $\delta^{15}\text{N}$ 數值較高的掠食者，如紅目鰱及白帶魚等；兩傘旗魚成魚游泳能力較強，也攝食正鰹、白腹鯖及花鰹類等洄游性魚種。



應用雨傘旗魚與餌料生物之碳 ($\delta^{13}\text{C}$) 及氮同位素 ($\delta^{15}\text{N}$) 數值的分布圖，可以顯示出營養階層的相對位置，雨傘旗魚營養階層結構之最底層的物種為烏魴科、鯡科、眼眶魚及鶴鱗科魚類等類群；其次為飛魚科、四齒鮪科、帶鯖科與頭足類等。在營養階層結構的中層物種有：圓鰲類、花鰹類、紅目鯷、白腹鯖及正鰹等，而白帶魚成魚位於雨傘旗魚餌料生物中的最高階，僅次於雨傘旗魚成魚，而雨傘旗魚幼魚則位於營養階層結構的中層。

本研究並利用雨傘旗魚餌料生物之氮同位素值，推算其營養階層 (TL)，推算結果：花鰹類之營養階層為 3.38 ± 0.33 ；紅目鯷為 3.72 ± 0.21 ；白帶魚則高達為 4.73 ± 0.36 ；圓鰲類為 3.32 ± 0.69 。沿岸底棲性的掠食者，例如：白帶魚與紅目鯷具有較高的營養階層；而大洋表水層及中水層的餌料魚類，例如：烏魴科、鯡科、眼眶魚及鶴鱗科魚類等，其營養階層值較低。

本研究參考先前攝食組成，相關生態系模型研究，結合漁業統計資料，建構臺灣東部海域海洋生態系統模型，由 18 個功能組構成。生態模型估算營養階層 (TL)，以海洋哺乳類為最高 (4.52)，其次為鯊魚 (4.47)、旗魚 (4.46) 及鮪魚 (4.42)，而雨傘旗魚營養階層在大洋生態系的高階掠食者中，為最低 (4.41)。其他食魚性魚類，如鬼頭刀、齒鰆等中型掠食者營養階層為 4.11。小型掠食魚類營養階層則在 3.41 至 3.80 之間。

經由此模型推算出臺灣東部海域生態系統的總體特徵，本系統之總流量為 $3054.43 \text{ t/km}^2/\text{year}$ 。所有生物的總生產量 (Sum of all production) 為 $1787.29 \text{ t/km}^2/\text{year}$ ，捕撈漁獲物平均營養階層 (Mean trophic level of the catch) 為 3.88。臺灣東部海域的系統初級生產力 (Net Primary production, NPP) 為 $1656.0 \text{ t/km}^2/\text{year}$ ，遠大於系統總呼吸量 (Sum of all respiratory) 528.62 t/km^2

/year，系統淨生產量 (Net system production, NSP) 達到 1127.38 t/ km^2 /year；而臺灣東部海域生態系統 Total primary production/total respiration 為 3.13，顯示臺灣東部海域為發展階段的生態 (developmental stages)，仍會受到相關因子而產生變動。臺灣東部海域生態系統的連接指數 (Connectance Index, CI) 和系統雜食指數 (System Omnivory Index, SOI) 分別為 0.47 和 0.25，顯示臺灣東部海域生態仍非為成熟穩定系統，易受生物或環境因素而產生變動。

從 Ecosim 模型模擬預測 50 年後各生物功能組之生物量之結果發現，如維持現今之漁獲努力量，大部分魚類的生物量都發生下降，其最終生物量都要比初始生物量為低。其中海洋哺乳類減少 48.13%、鯊魚類減少 19.52%、鮪魚類減少 38.04%、雨傘旗魚減少 35.42%、其他旗魚減少 83.27%、白帶魚減少 47.85%、紅目鱧減少 18.69%、鯖魚減少 30.07%、鰲魚類減少 38.01%、其他食魚性魚類則減少 74.83%、表水層魚類減少 58.74%、中水層魚類減少 74.48%。本研究的研究顯示，經由建置臺灣東部大洋生態系統之 Ecopath 生態系模型，並經由 Ecosim 模式預測各功能組的未來生物量變動，如維持目前的漁業規模，對於鮪魚、旗魚、鯊魚等大型掠食性魚種，將會造成資源量的減少，顯示目前臺灣東部海域漁獲努力量仍偏高，建議需進一步檢討降低。

5.2 建議

本研究建立雨傘旗魚之碳同位素及氮同位素基礎資料，氮同位素可應用於推算食物階層，碳同位素則未來可與標識放流相結合，未來可應用於推估雨傘旗魚的洄游路徑，有利於掌控資源的動態及解析時空關係。並且利用本研究建立雨傘旗魚體長與食物階層之關係，未來可應用於監測雨傘旗魚及其生態系之演變。

有關雨傘旗魚食物階層結構，因樣本採樣漁法主要為：延繩釣、刺網、定置網及鏢旗魚等，採集樣本大型成熟樣本佔大多數，有關於雨傘旗魚體長 <110cm (LJFL) 樣本不足，因此，有關於雨傘旗魚仔稚魚至幼魚階段 (<2 歲) 的相關資訊仍有缺漏，建議加強幼魚資料收集。

由於採樣時間以及空間距離的局限性，本文僅針對臺灣東部海域的雨傘旗魚食性進行了初步的研究，因此，對於雨傘旗魚在不同季節內的食性轉變，雨傘旗魚與其他大洋表水層掠食者 (鮪魚、旗魚及鯊魚) 之間的關係，均有待於進一步的研究分析。

本研究採用以生態系統構架的 Ecopath 模型，初步建構臺灣東部海域大洋生態系統模型，雖然避免了單種群結構模型和多種群結構模型的缺失，對臺灣東部海域生態系統的各種生物群組關係、結構與功能和能量流動進行了量化分析，初步分析主要漁業目標魚種，在生態系中的角色與地位，以及各種相關生物群組之營養關係，有助於未來研擬以生態系為基礎之漁業管理策略。



但本研究設定的臺灣東部海域生態系模型，假設主要洄游魚種的生物量為遷入與遷出相等，實際上洄游魚種容易受到海況（例如：聖嬰現象 El Niño）及環境變遷等影響。未來臺灣東部海域生態系模型，主要物種除了捕食與被捕食的關係之外，建議需考量資源受到海況及環境變遷等影響。

因本研究有關於生態系實測資料的不足，相關之漁獲統計資料尚不完備，如長期之時序資料，各生物群組物種的基礎資料，仍有待補充加強，在建構模型的過程中，一些參數的採用了經驗值估算的方式或是直接參考周邊海域的相關資料。因此，本研究建構之模型模擬評估結果，仍然會存在一定的誤差，未來隨著生態調查工作和生態環境資料庫的進一步測量與蒐集，期望提高資料的準確度和模型的可信度，用於建議制定確實可行之漁業管理政策的建言，將是下一步研究的重要工作。

參考文獻 References

- 王勝平，2010，台灣海域旗魚類之漁業與資源概況。台灣水產月刊，664: 47-54。
- 沈世傑、李信徹、邵廣昭、莫顯蕃、陳春暉、陳哲聰，1993，台灣魚類誌，Fishes of Taiwan。國立台灣大學動物學系，960 頁。
- Abitia-Cárdenas, L.A., Galvan-Magaña, F., Gutiérrez-Sánchez, F.J., Rodríguez-Romero, J., Aguilar-Palomino, B., Moehl-Hitz, A., 1999. Diet of blue marlin *Makaira mazara* off the coast of Cabo San Lucas, Baja California Sur, Mexico. Fish. Res. 44: 95–100.
- Abitia-Cárdenas, L. A., Muhlia-Melo, A.F., Cruz-Escalona, V.H., Galván-Magaña, F., 2002. Trophic dynamics and seasonal energetics of striped marlin *Tetrapturus audax* in the southern Gulf of California, Mexico. Fish. Res. 57: 287–295
- Allain V., 2005. Ecopath model of the pelagic ecosystem of Western and Central Pacific Ocean. Western and Central Pacific Fisheries Commission WCPFC–SC1 EB WP–10.
- Arizmendi-Rodríguez, D.I., Abitia-Cárdenas, L.A., Galván-Magaña, F., Trejo-Escamilla, I., 2006. Food habits of sailfish *Istiophorus platypterus* off Mazatlan, Sinaloa, Mexico. Bull. Mar. Sci. 79(3): 777-791.
- Balasse, M., 2002. Reconstructing dietary and environmental history from enamel isotopic analysis: Time resolution of intra-tooth sequential sampling. International journal of osteoarchaeology, 12: 155–165.
- Beardsley Jr., G.L., Merrett, N.R., Richards, W.J., 1975. Synopsis of the biology of the sailfish, *Istiophorus platypterus* (Shaw and Nodder, 1791). In: Shomura R.S., Williams, F. (Eds.), Proceedings of International Billfish Symposium. Part 3. Species Synopses. NOAA Technical Report NMFS SSRF 675, pp. 95–120.
- Bode, A., Alvarez-Ossorio, M.T., Carrera, P., Lorenzo, J., 2004. Reconstruction of trophic pathways between plankton and the North Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) using stable isotopes. Sci. Mar. 68: 165–178.
- Boggs, C.H., 1992. Depth, capture time, and hooked longevity of longline-caught pelagic fish: timing bites of fish with chips. Fish. Bull. 90: 642–658.
- Braga, R.R., Bornatowski, H., Vitule, J.R.S., 2012. Feeding ecology of fishes: an overview of worldwide publications. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 22(4): 915-929.
- Brill, R.W., Holts, D.B., Chang, R.K.C., Sullivan, S., Dewar, H., Carey, F.G., 1993. Vertical and horizontal movements of striped marlin (*Tetrapturus audax*) near the Hawaiian Islands determined by ultrasonic telemetry, with simultaneous measurements of oceanic currents. Mar. Biol. 117: 567–574.
- Brock, E.R., 1984. A contribution of the trophic biology of the blue marlin (*Makaira nigricans* Lacépède, 1802) in Hawaii. Pacif. Sci. 38: 141–149.

- Buckley, T.W., Miller, B.S., 1994. Feeding habits of yellowfin tuna associated with fish aggregation devices in American Samoa. *Bulletin of Marine Science* 55: 445–459.
- Bulman, C., Althaus, F., He, X., Bax, N.J., Williams, A., 2001. Diets and trophic guilds of demersal fishes of the south-eastern Australian shelf. *Mar. Freshwater Res.* 52: 537–548.
- Bustamante, R.H., Branch, G.M., 1996. The dependence of intertidal consumers on kelp-derived organic matter on the west coast of South Africa. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*: 196: 1–28.
- Cabana, G. and Rasmussen, J.B., 1996. Comparing aquatic food chains nitrogen isotopes. *Proc Natl Acad Sci.* 93 (20): 10844-10847.
- Carey, F.G., Kanwisher, J.W., Stevens, E.D., 1984. Bluefin tuna warm their viscera during digestion. *The Journal of Experimental Biology* 109: 1–20.
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., Hodgson, J.R., 1985. Cascading trophic interaction and lake productivity. *BioScience* 35: 634–639.
- Caut, S., Angulo, E., Courchamp, F., 2009. Variation in discrimination factors ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology* 46: 443–453.
- Cerling, T.E., Harris, J.M., Leakey, M.G., 1999. Browsing and grazing in elephants: the isotope record of modern and fossil proboscideans. *Oecologia.* 120: 364-374.
- Chase, B.C., 2002. Differences in diet of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) at five seasonal feeding grounds on the New England continental shelf. *Fishery Bulletin* 100: 168–180.
- Cheng, J.H., Cheung, W.L., Pitcher, T.J., 2009. Mass-balance ecosystem model of the East China Sea. *Progress in Natural Science* 19: 1271–1280.
- Chern, C.S., and Wang, J., 1989. On the water masses at northern offshore area of Taiwan. *Acta Oceanogr. Taiwanica.* 22: 14–32.
- Chase, B. C., 2002: Differences in diet of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) at five seasonal feeding grounds on the New England continental shelf. *Fish. Bull.* 100: 168–180.
- Chiang, W.C., Sun, C.L., Yeh, S.Z., Su, W.C., 2004. Age and growth of the sailfish (*Istiophorus platypterus*) in the eastern Taiwan waters. *Fish. Bull.* 102(2): 251–263.
- Chiang, W.C., 2004. Population dynamics and stock assessment of the sailfish (*Istiophorus platypterus*) in waters off eastern Taiwan. PhD dissertation. National Taiwan University, Taipei, Taiwan.
- Chiang, W.C., Sun, C.L., Yeh, S.Z., Su, W.C., Liu, D.C., 2006a. Spawning frequency and batch fecundity of sailfish (*Istiophorus platypterus*) in waters off eastern Taiwan. *Zool. Stud.* 45: 483–490.
- Chiang, W.C., Sun, C.L., Yeh, S.Z., Su, W.C., Liu, D.C., Chen, W.Y., 2006b. Sex ratios,

- size at sexual maturity, and spawning seasonality of sailfish *Istiophorus platypterus* from eastern Taiwan. *Bull. Mar. Sci.* 78: 727–738.
- Chiang, W.C., Sun, C.L., Wang, S.P., Yeh, S.Z., Chen, Y., Su, W.C., Liu, D.C., Chen, W.Y., 2009. Analysis of sex-specific spawning biomass per recruit of the sailfish, *Istiophorus platypterus*, in the waters off eastern Taiwan. *Fish. Bull.* 107: 265–277.
- Chiang W.C., M. K. Musyl, C. L. Sun, S. Y. Chen, W. Y. Chen, D. C. Liu, W. C. Su, S. Z. Yeh, S. C. Fu, T. L. Huang., 2011. Vertical and horizontal movements of sailfish (*Istiophorus platypterus*) near Taiwan determined using pop-up satellite tags. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* 397:129–135.
- Chipps, S.R., and Garvey, J.E. 2007. Quantitative assessment of food habits and feeding patterns. Pages 473-514 in C. S. Guy and M. L. Brown, editors. *Analysis and interpretation of freshwater fisheries data.* American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Christensen, V., Pauly, D. 1992. A guide to the ECOPATH II program . ICLARM software 72.
- Christensen, V. 1995. Ecosystem maturity – towards quantification. *Ecological Modelling*, 77: 3–32.
- Christensen, V., and Walters, C. J. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*, 172(2-4): 109–139.
- Christensen, V., Walters, C., and Pauly, D. 2005. *Ecopath with Ecosim: A User's Guide*, November 2005 Edition. Fisheries Centre, University of British Columbia, Canada. 2005.
- Clark, I., and Fritz, P. 2000. Isotope ratio mass spectrometry. p.13-16. in: *Environmental Isotopes in Hydrogeology.* (Clark, I. and P. Fritz, eds.) Lewis Publishers, Boca Raton, Florida.
- Cocheret de la Moriniere, E., Pollux, B.J.A., Nagelkerken, I., Hemminga, M.A., Huiskes, A.H.L., der Velde, G. 2003: Ontogenetic dietary changes of coral reef fishes in the mangroveseagrass-reef continuum: stable isotopes and gut-content analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 246: 279–289.
- Coll, M., Palomera, I., Tudela, S., Dowd, M., 2008. Food-web dynamics in the South Catalan Sea ecosystem (NW Mediterranean) for 1978–2003. *Ecol. Model.* 217: 95–116.
- Coll, M., Libralato, S., 2012. Contributions of food-web modelling for an Ecosystem Approach of Marine Resource Management in the Mediterranean Sea. *Fish and Fisheries* 13: 60–88.
- Coll, M., Navarro, J., Palomera I. 2013. Ecological role, fishing impact, and management options for the recovery of a Mediterranean endemic skate by means of food web models. *Biological Conservation* 157: 108–120.
- Collette BB, Carpenter KE, Polidoro BA, Juan-Jordá MJ, Boustany A, Die DJ, Elfes C,

- Fox W, Graves J, Harrison LR, McManus R, Minte-Vera CV, Nelson R, Restrepo V, Schratwieser J, Sun CL, Amorim A, Brick Peres M, Canales C, Cardenas G, Chang SK, Chiang WC, de Oliveira Leite N Jr, Harwell H, Lessa R, Fredou FL, Oxenford HA, Serra R, Shao KT, Sumaila R, Wang SP, Watson R, Yáñez E. 2011. High value and long life--double jeopardy for tunas and billfishes. *Science*. 333: 291–292.
- Collie, J. S., and DeLong, A. K., 1999. Multispecies interactions in the Georges Bank fish community. In *Ecosystem Approaches for Fisheries Management*, pp. 187–210. Alaska Sea Grant College Program, AK-SG-99-01.
- Cox, S.P., Essington, T.E., Kitchell, J.F., Martell, S.J.D., Walters, C.J., Boggs, C., Kaplan, I., 2002. Reconstructing ecosystem dynamics in the central Pacific Ocean, 1952–1998. II. A preliminary assessment of the trophic impacts of fishing and effects on tuna dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 1736–1747.
- Cortés, E., 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 726–738.
- Davenport, S., and Bax, N.J., 2002. A trophic study of a marine ecosystem off south eastern Australia using stable isotopes of carbon and nitrogen, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 59(3): 514–530.
- Deniro, M.J., and Epstein, S., 1976. You are what you eat (plus a few per mil): the carbon isotope cycle in food chains. *Geological Society of America, Abstracts, Progress* 8: 834–835.
- DeNiro, M.J., and Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochemica et Cosmochemica Acta* 42: 495–506.
- DeNiro, M.J., and Epstein, S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochemica et Cosmochemica Acta* 45: 341–351.
- Eldridge, M. B., Wares, P.G., 1974. Some biological observations of billfish taken in the eastern Pacific Ocean 1967-1970. In: Shomura R.S., Williams, F. (Eds.), *Proceedings of International Billfish Symposium. Part 2. Review and Contributed papers*. NOAA Technical Report NMFS SSRF 675, pp. 89–101.
- Elton, C., 1927. *Animal ecology*. New York: Macmillan.
- Estes, J.A., M.T. Tinker, T.M. Williams and D.F. Doak. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science* 282: 473–476.
- Estrada, J.A., Rice, A.N., Lutkavage, M.E., Skomal, G.B., 2003. Predicting trophic position in sharks of the north-west Atlantic Ocean using stable isotope analysis. *J Mar Biol Assoc UK* 83: 1347–1350.
- Fan, K.L., 1980. On upwelling off northeastern shore of Taiwan. *Acta Oceanogr. Taiwanica*. 11: 105–117.
- Fantle, M.S., Dittel, A.I., Schwakm, S.M., Epifanio, C.E., Fogel, M.L., 1999. A food web analysis of the juvenile blue crab, *Callinectes sapidus*, using stable isotopes in

- whole animals and individual amino acids. *Oecologia* 120: 416–426.
- Field, J.G., Wulff, F., Mann, K.H., 1989. The need to analyze ecological networks. In Wulff F, Field J G, Mann K H (eds) *Network analysis in marine ecology: methods and applications*. Coastal and estuarine studies 32. Springer-Verlag, Heidelberg, pp 3–12.
- Fisheries agency, Council of Agriculture, Executive Yuan. *Fisheries Statistical Yearbook*, Taiwan. 1993–2012.
- Food and Agriculture Organization (FAO) Fisheries Department, *The state of world fisheries and aquaculture* (FAO, Rome, 2014).
- Froese, R., and Pauly, D., Editors. 2000. *FishBase 2000: Concepts, design and data sources*. ICLARM, Los Baños, Philippines, 346 pp.
- Froese, R., and Pauly, D., Editors. 2014. *FishBase*. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (04/2014)
- Fry, B., and Sherr, E.B., 1984. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow on marine and freshwater ecosystems. *Contrib Mar Sci* 27: 13–47.
- Fry, B., 1998. Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnol Oceanogr.* 33: 1182–1190.
- Fukumori, K., Oi, M., Doi, H., et al., 2008. Food sources of the pearl oyster in coastal ecosystems of Japan: Evidence from diet and stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76 (3): 704–709.
- Gannes, L.Z., Martinez del Rio, C., Koch, P., 1998. Natural abundance variation in stable isotopes and their uses in animal physiological ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology* 119A: 725–737.
- Graham, B.S., Grubbs, D., Holland, K., Popp, B.N., 2007. A rapid ontogenetic shift in the diet of juvenile yellowfin tuna from Hawaii. *Mar. Biol.* 150: 647–658.
- Graham, B.S., 2008. *Trophic Dynamics and Movements of Tuna in the Tropical Pacific Ocean Inferred from Stable Isotope Analyses*. Ph.D. Dissertation. University of Hawaii, Manoa, Hawaii, USA.
- Graham, B.S., Koch, P.L., Newsome, S.D., McMahon, K.W., Aurioles, D., 2009. Using isoscapes to trace the movements and foraging behavior of top predators in oceanic ecosystems. In: West JB, Bowen G, Dawson T, Tu K (eds) *Isoscapes: understanding movement, pattern, and process on Earth through isotope mapping*. Springer-Verlag, New York.
- Gu, B., Schelske, C.L., Brenner, M., 1996. Relationship between sediment and plankton isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and primary productivity in Florida lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 875–883.
- Harrigan, P., Zieman, J., Macko, S., 1989. The base of nutrimental support for the gray snapper (*Lutjanus griseus*): An evaluation base on a combined stomach content and stable isotope analysis. *Bull. Mar. Sci.* 44: 65–77.

- Harvey, C.J., Hanson, P.C., Essington, T.E., Brown, P.B., Kitchell, J.F., 2002. Using bioenergetics models to predict stable isotope ratios in fishes. *Can J Fish Aquat Sci.* 59: 115–124.
- Hayase, S., T. Ichikawa and K. Tanaka. 1999. Preliminary report on stable isotope ratio analysis for samples from Matang mangrove brackish water ecosystems. *Jarq-Japan Agricultural Research Quarterly*, 33: 215–221.
- Helgason, T. H., and H. Gislason. 1979. VPA-analysis with species interaction due to predation. International Council for the Exploration of the Sea Committee Meeting 1979/G:52.
- Hesslein, R. H.; Hallard, K. A.; Ramal, P., 1993: Replacement of sulphur, carbon, and nitrogen of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, and $\delta^{34}\text{S}$. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 2071–2076.
- Hinke, J., Kaplan, I., Aydin, K., Watters, G., Olson, R., Kitchell, J., 2004. Visualizing the food-web effects of fishing for tunas in the Pacific Ocean. *Ecol. Soc.* 9(1): 10.
- Hobson K A., 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* 120: 314-326.
- Holland, K.N., Brill, R.W., Chang, R.K.C., 1990. Horizontal and vertical movements of Pacific blue marlin captured and released using sportfishing gear. *Fish. Bull.* 88: 397–402.
- Hoolihan, J.P., 2004, Horizontal and vertical movements of sailfish (*Istiophorus platypterus*) in the Arabian Gulf, determined by ultrasonic and pop-up satellite tagging. *Mar. Biol.* 146: 1015–1029.
- Hoolihan, J.P. and Luo, J., 2007, Determining summer residence status and vertical habitat use of sailfish (*Istiophorus platypterus*) in the Arabian Gulf. *ICES J. Mar. Sci.*, 64: 1–9.
- Hyslop E.J., 1980. Stomach contents analysis a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17: 411–429.
- IGFA. 2001. Database of IGFA angling records until 2001. IGFA, Fort Lauderdale, USA. <http://www.igfa.org/>
- Inger, R., and Bearhop, S., 2008. Applications of stable isotope analysis to avian ecology. *IBIS* 150: 447–461.
- Jarman, W.M., Hobson, K.A., Sydeman, W.J., Bacon, C.E., McLaren, E.B., 1996. Influence of trophic position and feeding location on contaminant levels in the Gulf of the Farallones food web revealed by stable isotope analysis. *Environmental Science and Technology* 30: 654–660.
- Jennings, S., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., Boon, T., 2001. Weak cross-species relationships between body size and trophic level belie powerful size-based trophic structuring in fish communities. *J. Anim. Ecol.* 70: 934–944.

- Jennings, S., Warr, K.J., Mackinson, S., 2002. Use of size-based production and stable isotope analyses to predict trophic transfer efficiencies and predator-prey body mass ratios in food webs. *Mar Ecol Prog Ser* 240: 11–20.
- Jolley, J.W.Jr. 1977. The biology and fishery of Atlantic Sailfish *Istiophorus platypterus*, from southeast Florida. *Florida Mar. Res. Pub.* 28: 1–31.
- Jolley Jr., J.W., Irby, E.W., 1979. Survival of tagged and released Atlantic sailfish (*Istiophorus platypterus*: Istiophoridae) determined with acoustical telemetry. *Bull. Mar. Sci.* 29: 155–169.
- Kaiser, M., Attrill, M., Jennings, S., Thomas, D.N., Barnes, D., Brierley, A., Polunin, N., Raffaelli, D., Williams P. Le B., 2005. *Marine Ecology, Processes, Systems, and Impacts*. Oxford University Press. ISBN-10: 0-19-924975-X.
- Kerstetter, D. W., Bayse, S. M., Fenton, J.L., 2011. Sailfish habitat utilization and vertical movements in the southern Gulf of Mexico and Florida straits. *Mar. Coast. Fish.* 3: 353–365.
- Kitchell, J.F., Essington, T.E., Boggs, C.H., Schindler D.E., Walters, C.J., 2002. The role of sharks and longline fisheries in a pelagic ecosystem of the Central Pacific. *Ecosystems* 5: 202–216.
- Kitchell, J. F., S. J. D. Martell, C. J. Walters, O. P. Jensen, I. C. Kaplan, J. R. Watters, T. E. Essington and C. H. Boggs. 2006. Billfishes in an ecosystem context. *Bull. Mar. Sci.* 79: 669–682.
- Kuwahara, A., Washio, K., Susuki, S., 1982. Relationship between fishing conditions of sailfish and dolphin fish and fluctuation of hydrographic condition in the sea off Kyoto Prefecture. *Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr.* 40: 3–8.
- Kwak, T.J., Zedler, J.B., 1997. Food web analysis of southern California coastal wetlands using multiple stable isotopes. *Oecologia* 110, 262–277.
- Lin, H. J., Shao, K. T., Kuo, S. R., Hsieh, H. L., Wong, S. L., Chen, I. M., Lo, W. T. and Hung, J. J. 1999. A trophic model of a sandy barrier lagoon at Chiku in southwestern Taiwan. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 48: 575–588.
- Lin, H.J., Shao, K.T., Hwang, J.S., Lo, W.T., Cheng, I.J., Lee., L.H., 2004. A trophic model for Kuosheng Bay in northern Taiwan. *J. Mar. Sci. Technol.* 12: 424–432.
- Lin, H.J., Dai, X.X., Shao, K.T., Su, H.M., Lo, W.T., Hsieh, H.L., Fang, L.S., Hung, J.J., 2006. Trophic structure and functioning in a eutrophic and poorly-flushed lagoon in southern Taiwan, *Marine Environmental Research* 62: 61–82.
- Linderman R L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23(4): 399–417.
- Lindsay, D.J., Minagawa, M., Mitani, I., Kawaguchi, K., 1998. Trophic shift in the Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in its early life history stages as detected by stable isotope ratios in Sagami Bay, Central Japan. *Fish. Sci.* 64: 403–410.
- Liu, C.T., 1983. As the Kuroshio turns, II : Characteristics of the current. *Acta Oceanogr.*

- Taiwanica. 14: 88–95.
- Liu, C.T, and Pai, S.C., 1987. As the Kuroshio turns, II: The oceanic front north of Taiwan. *Acta Oceanogr. Taiwanica*. 18: 49–61.
- Liu, K.K., Gong, G.C., Shyu, C.Z., Pai, S.C., Wei, C.L., Chao, S.Y., 1992. Response of Kuroshio upwelling to the onset of northeast monsoon in the sea north of Taiwan: Observations and a numerical simulation. *J. Geophys. Res.* 97: 12511–12526.
- Loch, F.L., and Hily, C., 2005. Stable carbon and nitrogen isotope analysis of *Nephrops norvegicus* / *Merluccius merluccius* fishing grounds in the Bay of Biscay (Northeast Atlantic). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62: 123–132.
- Logan, J.M., Toppin, R., Smith, S., Galuardi, B., Porter, J., Lutcavage, M., 2013. Contribution of cephalopod prey to the diet of large pelagic fish predators in the central North Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res. II* 95:74–82.
- Lopez, S., Melendez, R., Barria, P., 2010. Preliminary diet analysis of the blue shark *Prionace glauca* in the eastern South Pacific. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 45: 745–749.
- MacNeil, M.A., Skomal, G.B., Fisk, A.T., 2005. Stable isotopes from multiple tissues reveal diet switching in sharks. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 302: 199–206.
- Makoto, T., 1989. Recent large-scale changes in the biomass of the Kuroshio current ecosystem. In Sherman, K., and Alexander, L.M., (eds.), *Biomass yields and geography of large marine ecosystems* (Boulder: Westview) AAAS Selected Symposium 111, pp. 37–65.
- Maksimov, V.P., 1971. The biology of the sailfish *Istiophorus platypterus* (Shaw et Nodder) in the Atlantic Ocean. *J. Ichthyol.* 11: 850–855.
- Maldeniya, R., 1996. Food consumption of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in Sri Lankan waters. *Environ Biol Fish* 47: 101–107.
- Matich, P., Heithaus, M.R., Layman, C.A., 2010. Size-based variation in inter-tissue comparisons of stable carbon and nitrogen isotopic signatures of bull sharks and tiger sharks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* 67(5): 877–885.
- May, R.M., Beddington, J.R., Clark, C.W., Holt, S.J., and Laws, R.W. 1979. Management of multispecies fisheries. *Science* 205: 267–277.
- Menard, F., Labrune, C., Shin, Y.J., Asine, A.S., Bard, F.X., 2006. Opportunistic predation in tuna: a size-based approach. *Mar Ecol Prog Ser* 323: 223–231.
- Menaed, F., Lorrain, A., Potier, M., Marsac, F., 2007. Isotopic evidence of distinct feeding ecologies and movement patterns in two migratory predators (yellowfin tuna and swordfish) of the western Indian Ocean. *Marine Biology*: 153: 141–152.
- Michener, R.H. and Kaufman, L., 2007. Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update. Chapter 9 In: K Lajtha and R H Michener (Eds.). *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Blackwell Scientific, Boston. 316pp.
- Minagawa, M., and Wada, E., 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains:

- further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim Cosmochim Acta* 48 (5): 1135–1140.
- Miyabe, N., and Bayliff W.H., 1987. A review of the Japanese longline fishery for tunas and billfishes in the eastern Pacific Ocean, 1971-1980. *Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin*, 19(1), pp. 1-163.
- Moore, J.W. and Semmens, B.X., 2008. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecol. Lett.* 11, 470–480.
- Mourato B.L., Carvalho, F.C., Hazin, F.H.V., Pacheco, J.C., Hazin, H.G., Travassos, P., Amorim, A.F., 2010. First observations of migratory movements and habitat preference of atlantic sailfish, *Istiophorus platypterus*, in the southwestern atlantic ocean. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 65(5): 1740–1747.
- Musyl, M. K., Brill, R.W., Boggs, C.H., Curran, D.S., Kazama, T.K., Seki, M.P., 2003. Vertical movements of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) associated with islands, buoys, and seamounts near the main Hawaiian Islands from archival tagging data. *Fish. Oceanogr.* 12: 152–169.
- Myers, R.A. and Worm, B., 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423: 280–283.
- Myers, R.A., Baum, J.K., Shepard, T.D., Powers, S.P., Peterson, C.H., 2007. Cascading effects of the loss of apex predator sharks from a coastal ocean. *Science* 315:1846–1850.
- Nakamura, I., 1949. The tunas and their fisheries. U.S. Fish Wild. Serv. Spec. Rep. Fish. 82, 115 pp.
- Nakamura, I., 1985. FAO, Species catalogue Vol. 5 Billfishes of the world: An annotated and illustrated catalogue of marlins, sailfish, spearfish and swordfish know to date. *FAO Fisheries Synopsis*. (125) 5: 65 p.
- Nakano, H., Okazaki, M., Okamoto, H., 1997. Analysis of catch depth by species for tuna longline fishery based on catch by branch lines. *Bull. Far Seas Fish. Res. Lab.* 34, 43–62.
- Nitani, H., 1972. Beginning of Kuroshio. In: H. Stommel and Y. Yoshida (Eds), *Kuroshio – Its Physical Aspects*. University of Washington Press, Seattle, Wash. 129–163.
- Odum, E. P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 104: 262–270.
- Odum, W.E. and Heald, E.J., 1975. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. In Cronin, L.E. (ed.). *Estuarine Research*. Academic, New York. Academic Press: 265–286.
- Olson, R.J., and Boggs, C.H., 1986. Apex predation by yellowfin tuna (*Thunnus albacares*): independent estimates from gastric evacuation and stomach contents, bioenergetics, and cesium concentrations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43, 1760–1775.
- Olson, R.J., Popp, B.N., Graham, B.S., López-Ibarra, G.A., Galván-Magaña, F.,

- Lennert-Cody, C.E., Bocanegra-Castillo, N., Wallsgrove, N.J., Gier, E., Alatorre-Ramírez, V., Balance, L.T., Fry, B. 2010. Food web inferences of stable isotope spatial patterns in copepods and yellowfin tuna in the pelagic eastern Pacific Ocean. *Progress in Oceanography* 86: 124–138.
- Ortiz, M., Prince, E.D., Serafy, J.E., Holts, D.B., Davy, K.B., Pepperell, J.G., Lowry, M.B., Holdsworth, J.C., 2003. Global overview of the major constituent-based billfish tagging programs and their results since 1954. *Mar. Freshwater Res.* 54, 489–507.
- Ovchinnikov, V.V., 1966. The effect of oceanographic conditions on distribution of the sailfish, *Istiophorous americanus*, off the west African coast. *Oceanography* 6, 566–567.
- Overman, N. C.; Parrish, D. L., 2001: Stable isotope composition of walleye: ^{15}N accumulation with age and area-specific differences in ^{13}C . *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 1253–1260.
- Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 483–488.
- Paine, T., 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100, 65–75.
- Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., 2010. Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *PLoS ONE* 5(3): e9672. doi:10.1371/journal.pone.0009672
- Pauly, D., and Christensen, V., 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374: 255–257.
- Pauly D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., Torres, F., 1998. Fishing down marine food webs. *Science* 279: 860–863.
- Pauly, D., Christensen, V., Walters, C., 2000. Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 697–706.
- Pauly D., Palomares, M.L., Froese, R., Sa-a, P., Vakily, M., Preikshot, D., Wallace, S., 2001. Fishing down marine Canadian aquatic food webs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 51–62.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T.J., Sumaila, U.R., Walters, C.J., Watson, R., Zeller, D., 2002. Toward sustainability in world fisheries. *Nature* 418: 689–695.
- Peterson B J, Howarth R W and Garritt R H. 1985. Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. *Science* 227: 1361–1363.
- Peterson, B., Fry, B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 293–320.
- Peterson, B.J., 1999. Stable isotopes tracers of organic matter input and transfer in benthic food web: A review. *Acta Oecol.* 20: 479–487.
- Phillips, D.L., 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotope: a

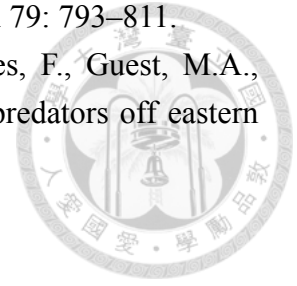
- critique. *Oecologia* 127(2): 166–170.
- Phillips, D.L. and Gregg, J.W., 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*, 136: 261–269.
- Pinkas L., Oliphant M. S., Iverson L.K., 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. *Calif. Dep. Fish Game Fish.Bull* 152: 1–105.
- Pinnegar J K and Polunin N V C. 1999. Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Funct Ecol.* 13: 225–231.
- Pinnegar, J.K., and Polunin, N.V.C., 2000. Contributions of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes. *Oecologia* 122: 399–409.
- Piroddi, C., Bearzi, G., Christensen, V., 2010. Effects of local fisheries and ocean productivity on the northeastern Ionian Sea ecosystem. *Ecol. Model.* 221: 1526–1544.
- Pikitch, E.K., Santora, C., Babcock, E. A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D.O., Dayton, P., Doukakis, P., Fluharty, D., Heneman, B., et al. 2004. Ecosystem-based fishery management. *Science* 305: 346–347.
- Pitcher, T.J., Watson, R., Courtney, A., et al. 1998. Assessment of Hong Kong's inshore fishery resources. *Fish Cent Res Rep* 6: 1–77.
- Pitcher, T. J., Watson, R., Haggan, N., Guenette, S., Kennish, R., Sumaila, U. R., Cook, D., Wilson, K. and Leung, A. 2000. Marine reserves and the restoration of fisheries and marine ecosystems in the South China Sea. *Bull. Mar. Sci.* 66: 543–566.
- Polovina, J.J., 1984. Model of a coral reef ecosystem, Part I : the ECOPATH model and its application to French Frigate Shoal. *Coral Reefs* 3 (12): 1 – 11.
- Pope, J.G., 1979. A modified cohort analysis in which constant natural mortality is replaced by estimates of predation levels. *ICES CM* 1979/H:16.
- Post, D.M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83(3): 703–718.
- Prince, E.D., Lee, D.W., Wilson, C.A., Dean, J.M., 1986. Longevity and age validation of tag-recaptured Atlantic sailfish, *Istiophorus platypterus*, using dorsal spines and otoliths. *Fish. Bull.* 84: 493–502.
- Prince, E.D., and Goodyear, C.P., 2006, Hypoxia-based habitat compression of tropical pelagic fish. *Fish. Oceanogr.* 15: 451–464.
- R Development Core Team, 2008. www.r-project.org
- Renones, O., Polunin, N.V.C., Goni, R., 2002. Size related dietary shifts of *Epinephelus marginatus* in a western Mediterranean littoral ecosystem: an isotope and stomach content analysis. *J. Fish Biol.* 61: 122–137.
- Revill, A.T., Young, J.W., Lansdell, M., 2009. Stable isotopic evidence for trophic groupings and bio-regionalization of predators and their prey in oceanic waters off

- eastern Australia. *Mar Biol* 156: 1241–1253.
- Rosas-Alayola, J., Herández-Herrera, A., Galvan-Magaña, F., Abitia-Cárdenas, L.A., Muhlia-Melo, A.F., 2002. Diet composition of sailfish (*Istiophorus platypterus*) from the southern Gulf of California, Mexico. *Fish. Res.* 57: 185–195.
- Rosen, D., and Trites, A., 2000. Pollock and the decline of Steller sea lions: testing the junk-food hypothesis. *Can. J. Zool.* 78: 1243–1250.
- Sarà, G., and Sarà, R., 2007. Feeding habits and trophic levels of bluefin tuna *Thunnus thynnus* of different size classes in the Mediterranean Sea. *Journal of Applied Ichthyology* 23: 122–127.
- Shao, K.T., 2014. Taiwan Fish Database. WWW Web electronic publication. <http://fishdb.sinica.edu.tw>, (2014-7-13).
- Sibert, J., Hampton, J., Kleiber, P., and Maunder, M. 2006. Biomass, size, and trophic status of top predators in the Pacific Ocean. *Science* 314: 1773–76.
- Speare, P., 1995. Parasites as biological tags for sailfish *Istiophorus platypterus* from east coast Australian waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 118: 43–50.
- Springer, A.M., Estes, J.A., van Vliet, G.B., Williams, T.M., Doak, D.F., Danner, E.M., Forney, K.A., Pfister, B., 2003. Sequential megafaunal collapse in the North Pacific Ocean: An ongoing legacy of industrial whaling? *PNAS* 100:12223–12228.
- Stelle, J., 1974. *The Structure of Marine Ecosystems*. London, Blackwell Scientific Publication.
- Stillwell, C.E., and Kohler, N.E., 1985. Food and feeding ecology of the swordfish *Xiphias gladius* in the western North Atlantic Ocean with estimates of daily ration. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 22: 239–247
- Tatrai, I., Matyas, K., Korponai, J., Paulovits, G., Pomogyi, P., Presing, M., 1999. Stable isotope analysis of food webs in wetland areas of Lake Balaton, Hungary. *Archiv Fur Hydrobiologie* 146: 117–128.
- Tsai, C.N., Chiang, W.C., Sun, C.L., Shao, K.T., Chen, S.Y., Yeh, S.Z., 2014. Trophic size-structure of sailfish *Istiophorus platypterus* in eastern Taiwan estimated by stable isotope analysis, *J. Fish Biol.* 84: 354–371. doi:10.1111/jfb.12290
- Ulanowicz R E., 1986. *Growth and development: Ecosystem phenomenology* . Springer Verlag, New York.
- Ulanowicz, R. E., and Norden, J. S. 1990. Symmetrical overhead in flow and networks. *Int. J. Systems Sci.*, 21(2):429–437.
- Ulanowicz, R.E., and Puccia, C.J., 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses* 5: 7–16.
- Ulanowicz, R.E., 1995. Ecosystem Trophic Foundations: Lindeman Exonerata. In: Chapter 21 p. 549-560 In: Patten, B.C. and Jørgensen, S.E. (eds.) *Complex ecology: the part-whole relation in ecosystems*, Englewood Cliffs, Prentice Hall.
- Vander Zanden, M.J., and Rasmussen, J.B., 1996. A trophic position model of pelagic

- food webs: Impact on contaminant bioaccumulation in lake trout. *Ecological Monographs* 66(4): 451–477.
- Vander Zanden, M.J., Shuter, B.J., Lester, N.P., Rasmussen, J.B., 2000., Within- and among population variation in the trophic position of the aquatic top predator, lake trout. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 725–731.
- Vanderklift, M.A., Ponsard, S., 2003. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* 136: 169–182.
- Varela J.L., Larrañaga A, Medina A., 2011. Prey-muscle carbon and nitrogen stable-isotope discrimination factors in Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 406: 21–28.
- Varela, J.L., Rodríguez-Marín, E., Medina A., 2013. Estimating diets of pre-spawning Atlantic bluefin tuna from stomach content and stable isotope analyses. *Journal of Sea Research* 76:187–192.
- Voss, G.L., 1953. A contribution to the life history and biology of the sailfish, *Istiophorus americanus* Cuv. and Val., in Florida waters. *Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribb.* 3 (3), 206–240.
- Walters, C., Christensen, V., Pauly, D., 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 7: 139–172.
- Walters, C., Pauly, D. and Christensen, V. 1999. Ecospace: Prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems* 2: 539–554.
- Watson, R., and Pauly, D., 2001. Systematic and distortions in world fisheries catch trends. *Nature* 414: 534–536.
- Weinstein, M.P., Litvin, S.Y., Bosley, K.L, Fuller, C.M., Wainright, S.C., 2000. The role of tidal salt marsh as an energy source for marine transient and resident finfishes: a stable isotope approach. *Transactions of the American Fisheries Society* 129: 797–810.
- Werner, E.E., Gilliam, J.F., 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 393–425.
- Williams, F., 1963. Longline fishing for tuna off the coast of east Africa 1958–1960. *Indian J. Fish.*, (sect. A) 10: 233–390.
- Winberg, G.G., 1956. Rate of metabolism and food requirements of fish. *Fish. Res. Bd. Canada*, Translation Series No. 194.
- Wong, G.T.F., Pai, S.C., Liu, K.K., Liu, C.T., Chen, C.T.A., 1991. Variability of the chemical hydrography at the frontal region between the East China Sea and Kuroshio north-east of Taiwan. *Estuat. Coast Shelf Sci.* 33: 105–120.
- Young, J.W., Lansdell, M.J., Riddoch, S., Revill, A.T., 2006. Feeding ecology of broadbill swordfish, *Xiphias gladius* (Linnaeus, 1758), off eastern Australia in

relation to physical and environmental variables. *Bull Mar Sci* 79: 793–811.

Young, J.W., Lansdell, M.J., Campbell, R.A., Cooper, S.P., Juanes, F., Guest, M.A., 2010. Feeding ecology and niche segregation in oceanic top predators off eastern Australia. *Marine Biology* 157: 2347–2368.



附圖 Figures

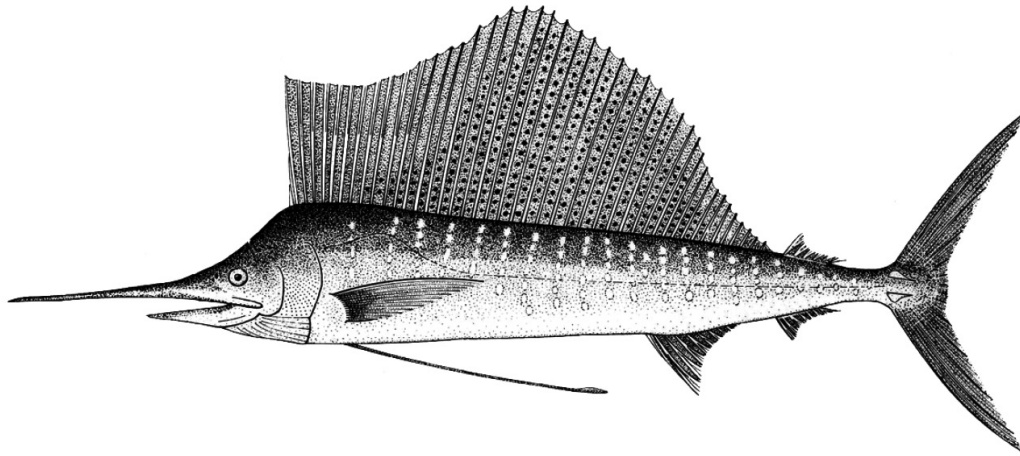


Fig. 1. Indo-Pacific sailfish *Istiophorus platypterus* (Shaw & Nodder 1792) (Nakamura, 1985).

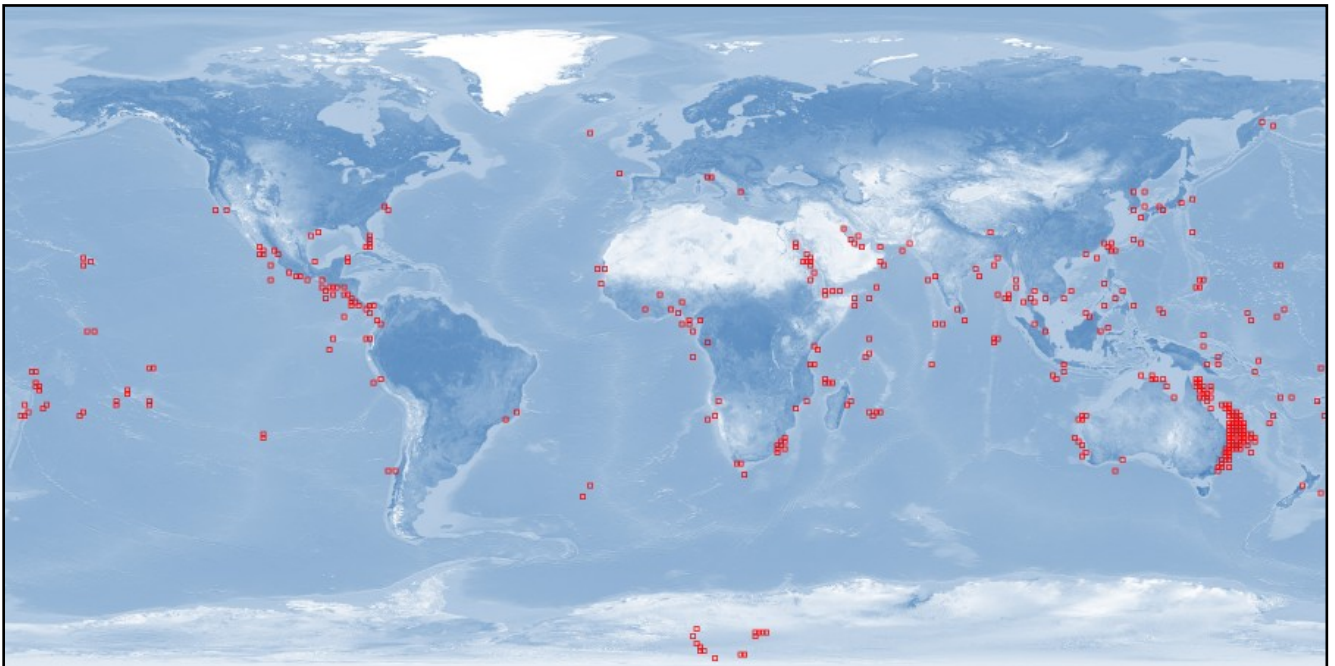


Fig. 2. Geographical distribution of sailfish.

Indo-Pacific: tropical and temperate waters approximately 45°- 50°N and 40°-35°S in the western Pacific, 35°N and 35°S in the eastern Pacific; 45°S in western Indian Ocean and 35°S in eastern Indian Ocean. Entered Mediterranean Sea from Red sea via Suez Canal. (www.fishbase.org)

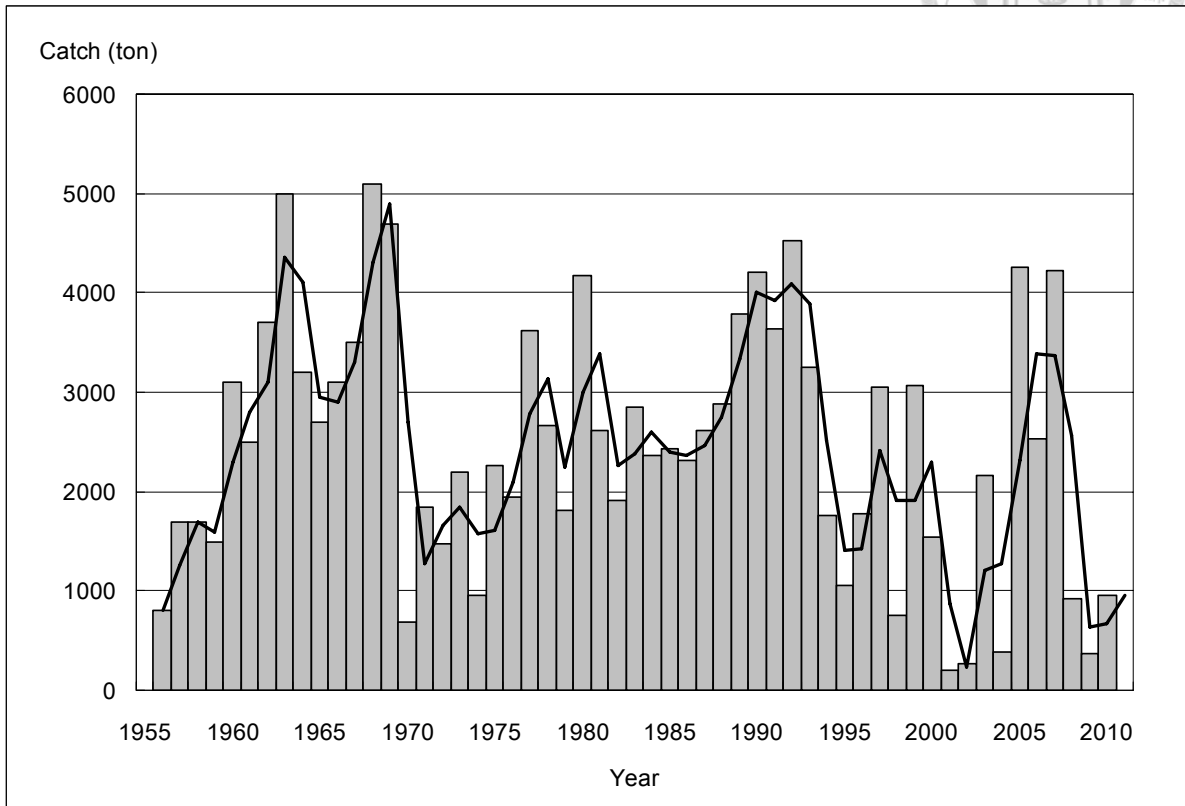


Fig. 3. Catch of Indo-Pacific sailfish in Taiwan from 1956 to 2010 (Data source: Statistical Yearbook, Taiwan).

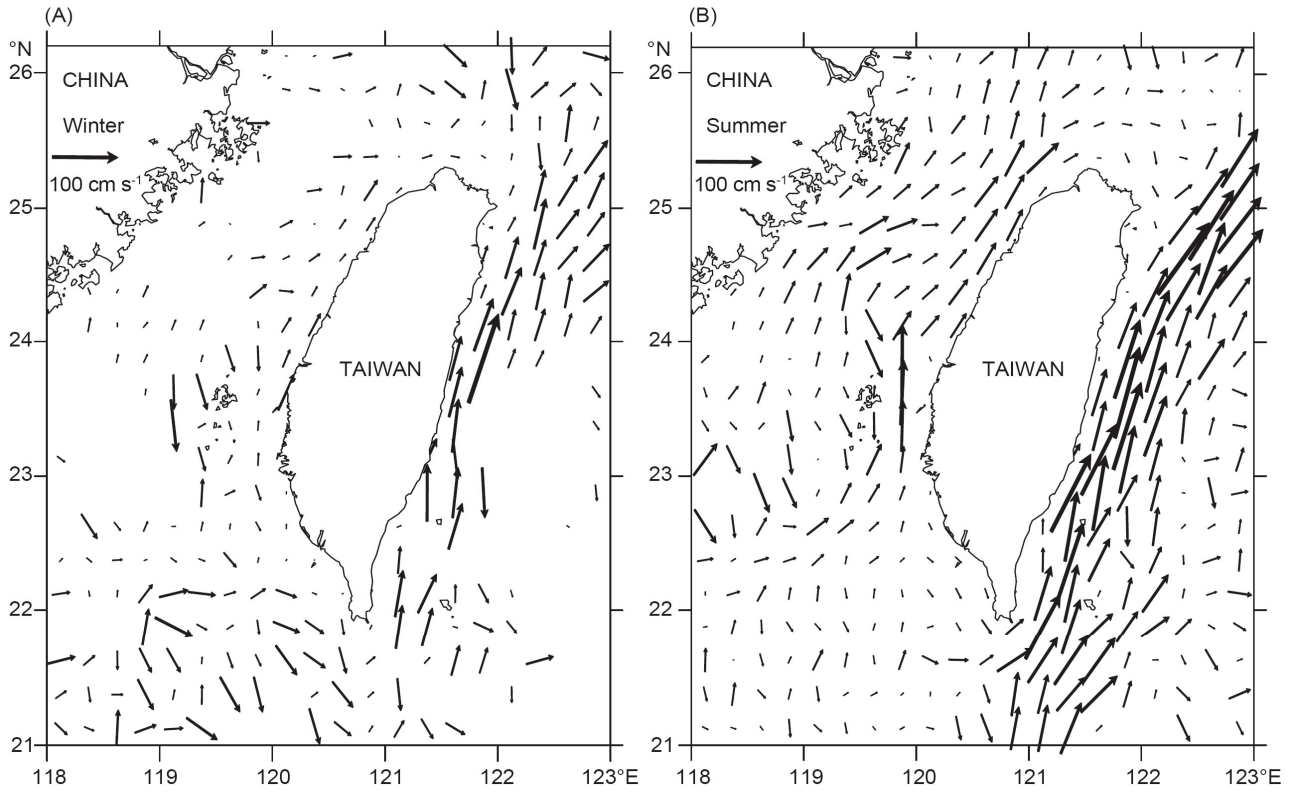


Fig. 4. Current velocity and direction in the surrounding seas of Taiwan during winter (A) and summer (B). (Data from ocean databank of the National Center for Ocean Research (NCOR), Taipei, Taiwan).

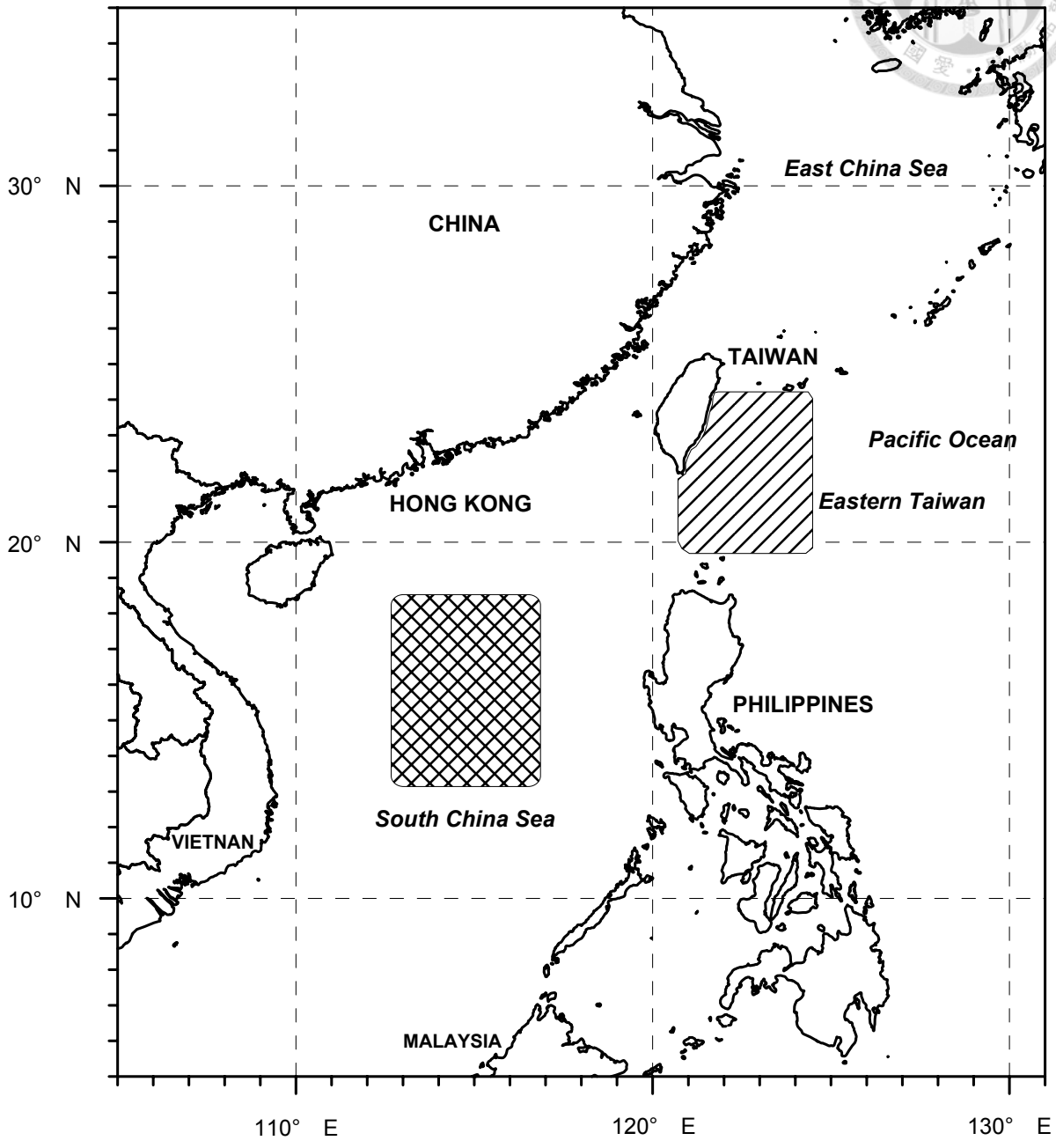


Fig. 5. Map of study area showing locations of sailfish samples taken for stable isotope analysis from eastern Taiwan (oblique lines, n=233) and from South China Sea (cross lines, n=30) during April 2009 and February 2012.

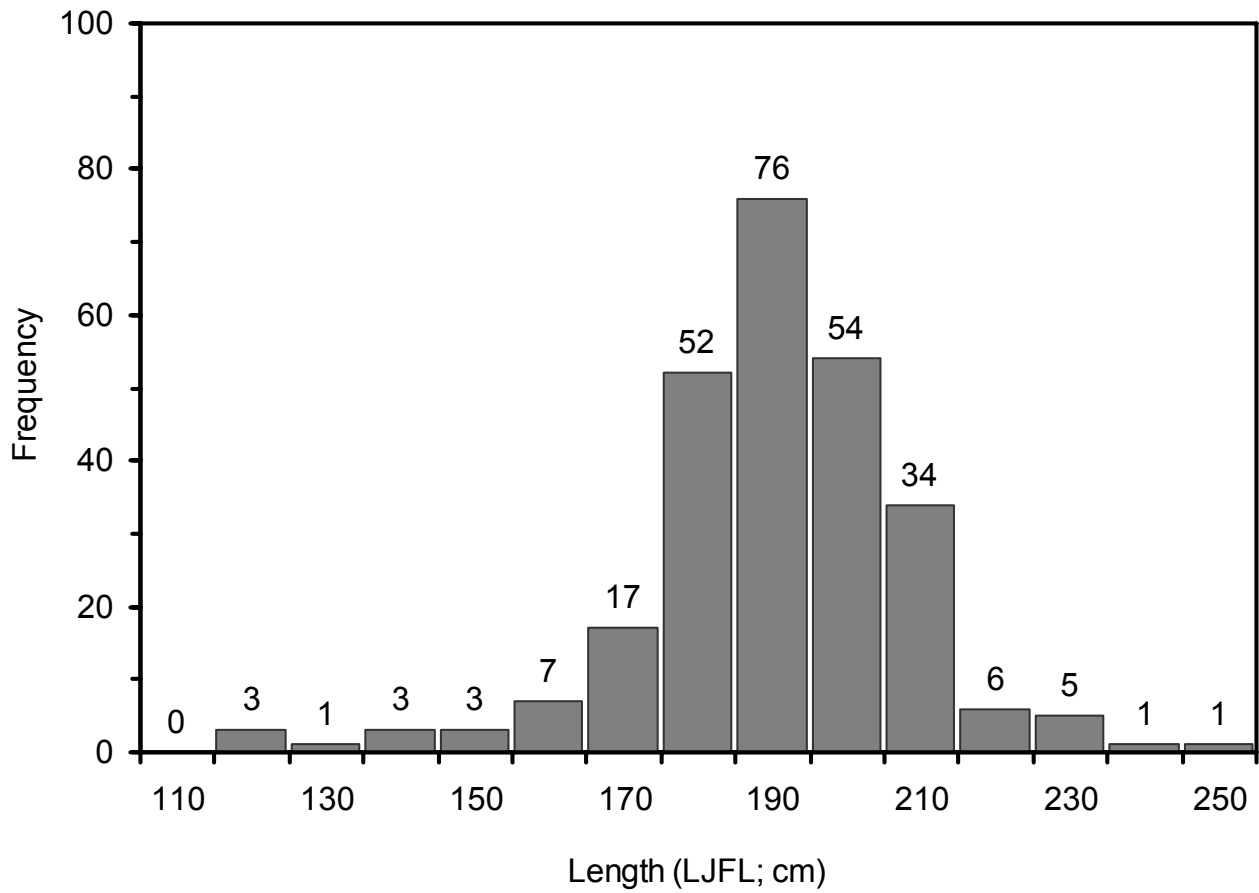


Fig. 6. Lower jaw fork length distribution (by 10 cm intervals) of 263 sailfish off eastern Taiwan water analyzed in this study.

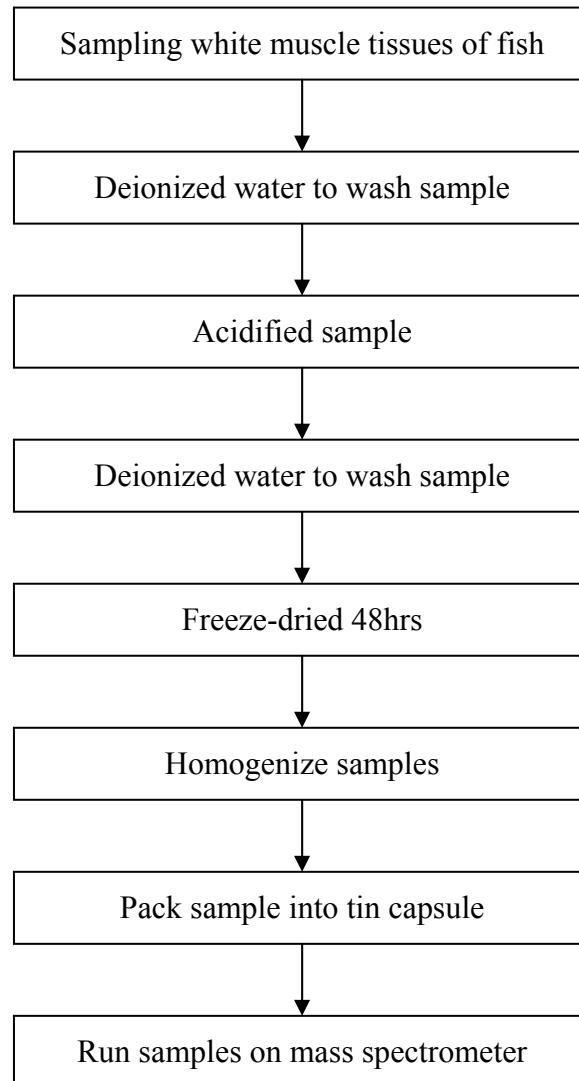


Fig. 7. The flow chart for stable isotope analysis in this study

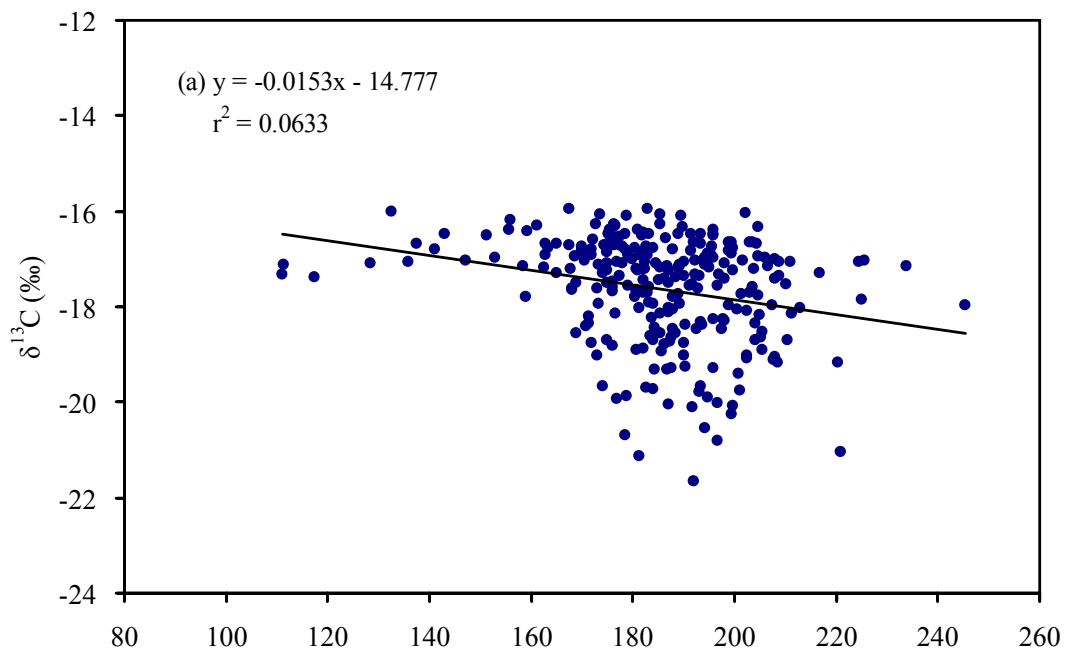


Fig. 8. Length of lower jaw to fork length (L_{LJFL} , cm) of sailfish plotted versus $\delta^{13}\text{C}$ values

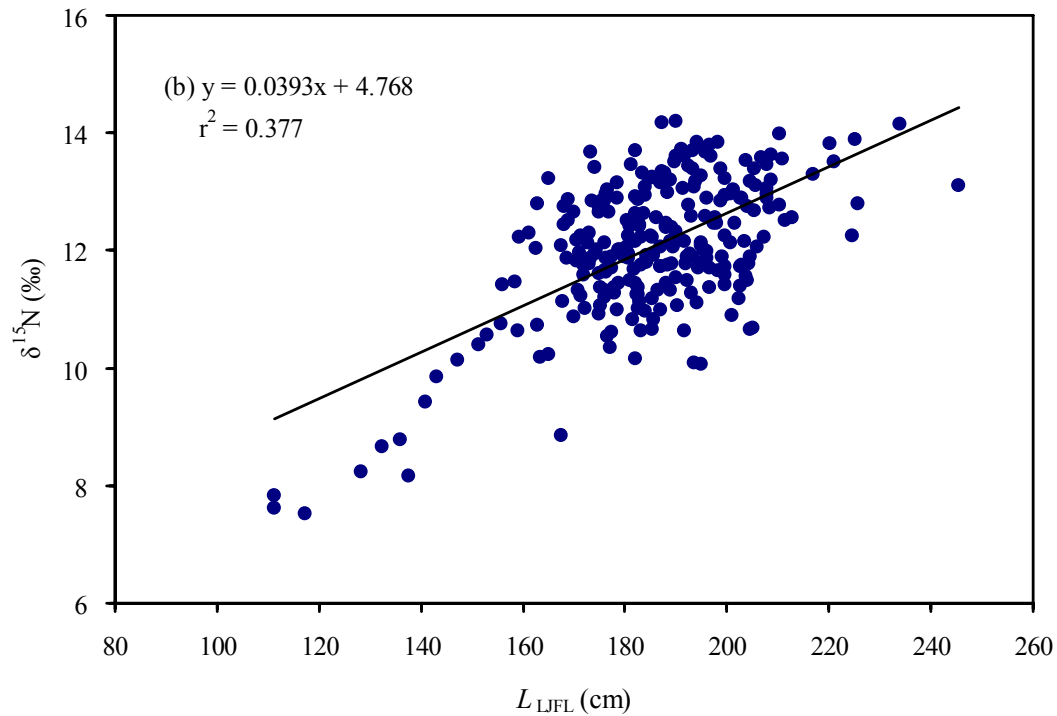


Fig. 9. Length of lower jaw to fork length (L_{LJFL} , cm) of sailfish plotted versus $\delta^{15}\text{N}$ values.

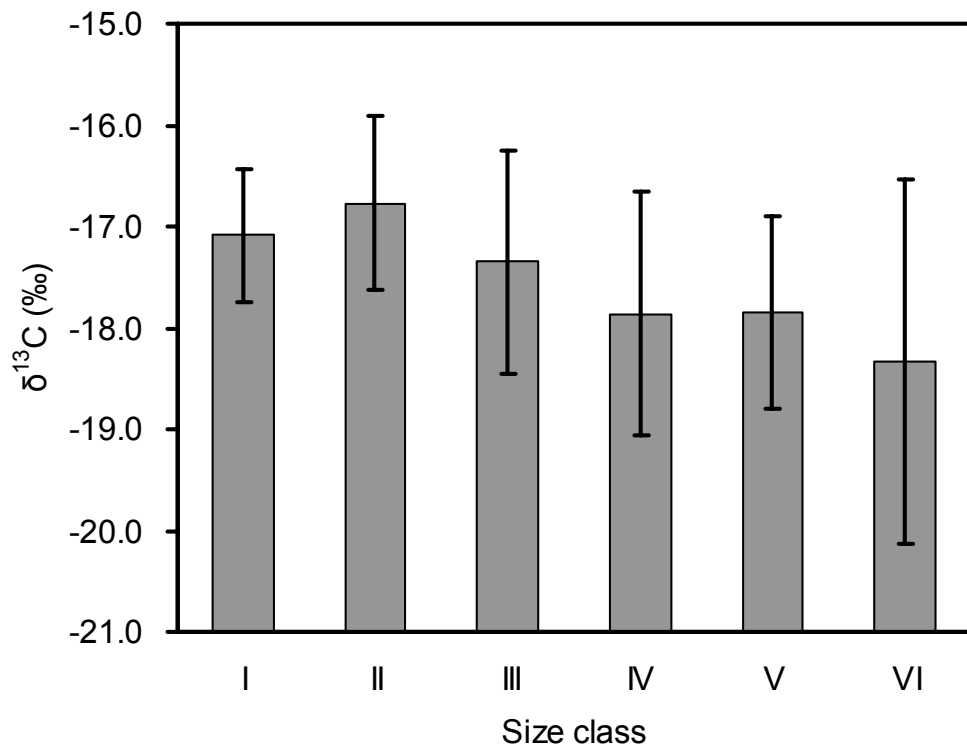


Fig. 10. Mean carbon isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$, ‰; \pm S.D.) of each size class of sailfish analyzed in study. (I:<140cm; II:141-160cm; III:161-180cm; IV:181-200cm; V:201-220cm; VI:>221cm.)

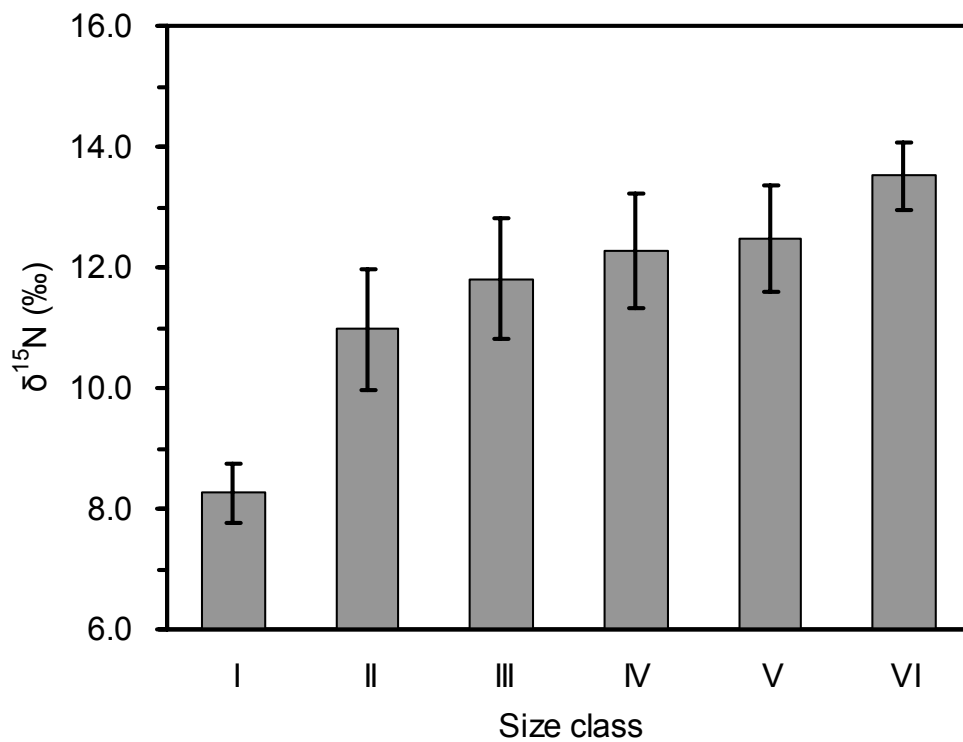


Fig. 11. Mean nitrogen isotopic composition ($\delta^{15}\text{N}$, ‰; \pm S.D.) of each size class of sailfish analyzed in study.

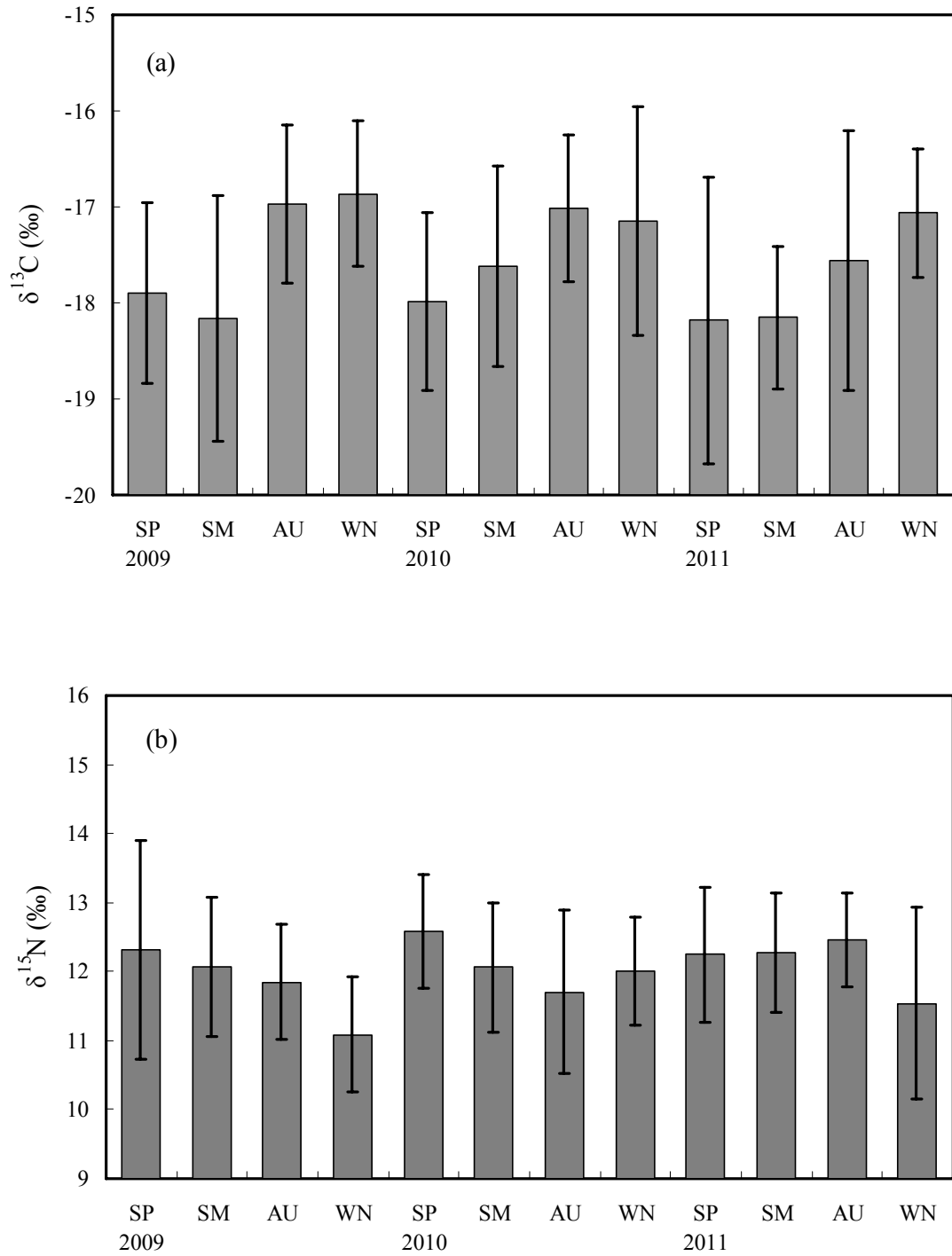


Fig. 12. Seasonal variation in (a) $\delta^{13}\text{C}$ and (b) $\delta^{15}\text{N}$ values (mean \pm S.D.) for *Istiophorus platypterus* from 2009 to 2011 (SP, spring; SM, summer; AU, autumn; WN, winter).

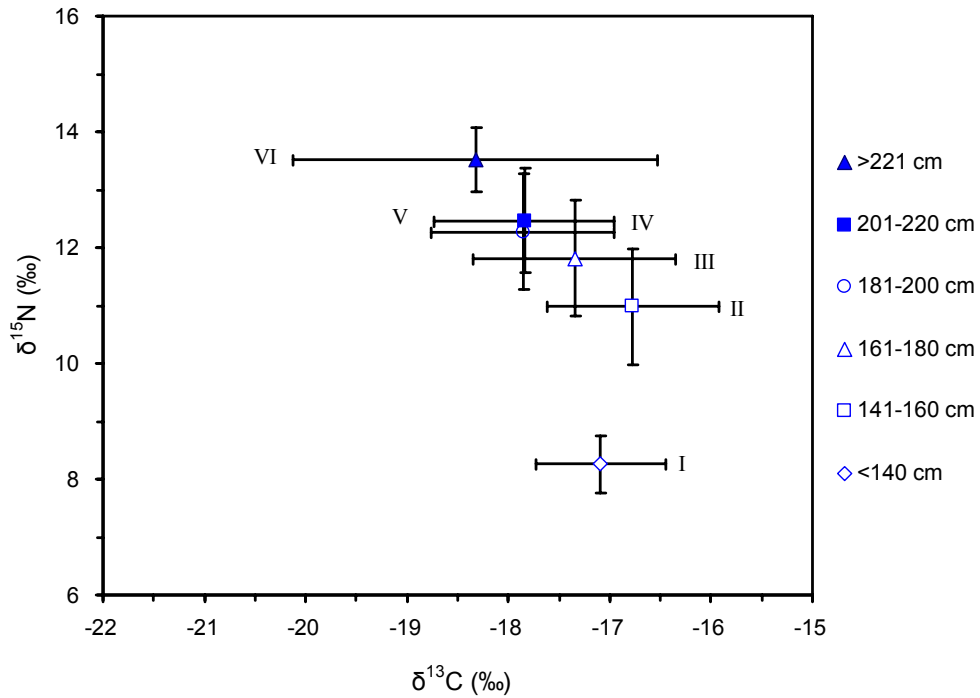


Fig. 13. Biplot of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (mean \pm S.D.) from each size class of sailfish.

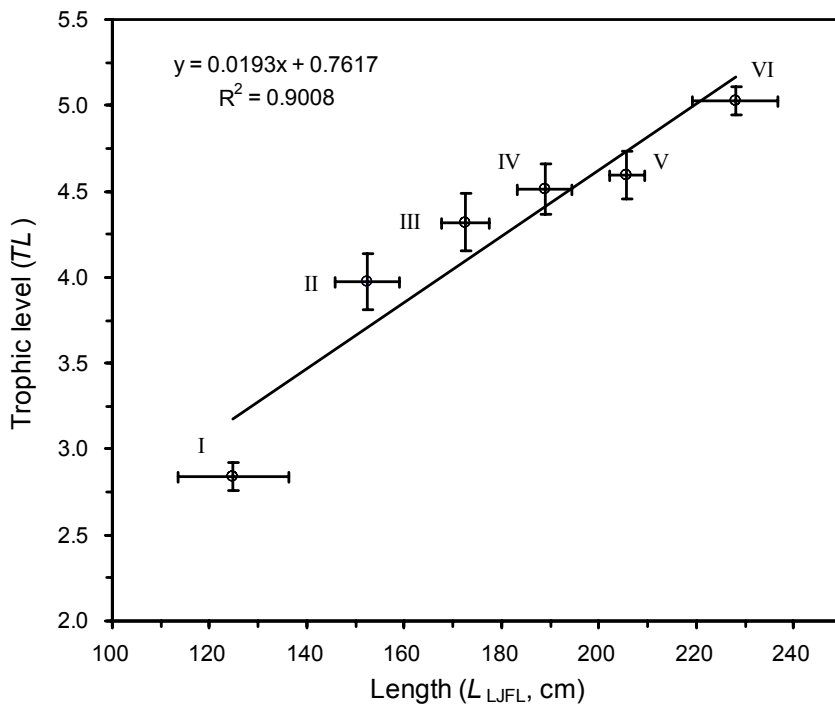


Fig. 14. Relationship between length of lower jaw to fork length (L_{LJFL} , cm) and trophic level (TL), using $\delta^{15}\text{N}$ concentrations of the herbivorous marine snail (*Chlorostoma argyrostoma argyrostoma* Gmelin 1791) $6.24\text{‰} \pm 0.29$ S.D. as a trophic baseline. Also shown are the midpoints of the six size classes of sailfish in the study.

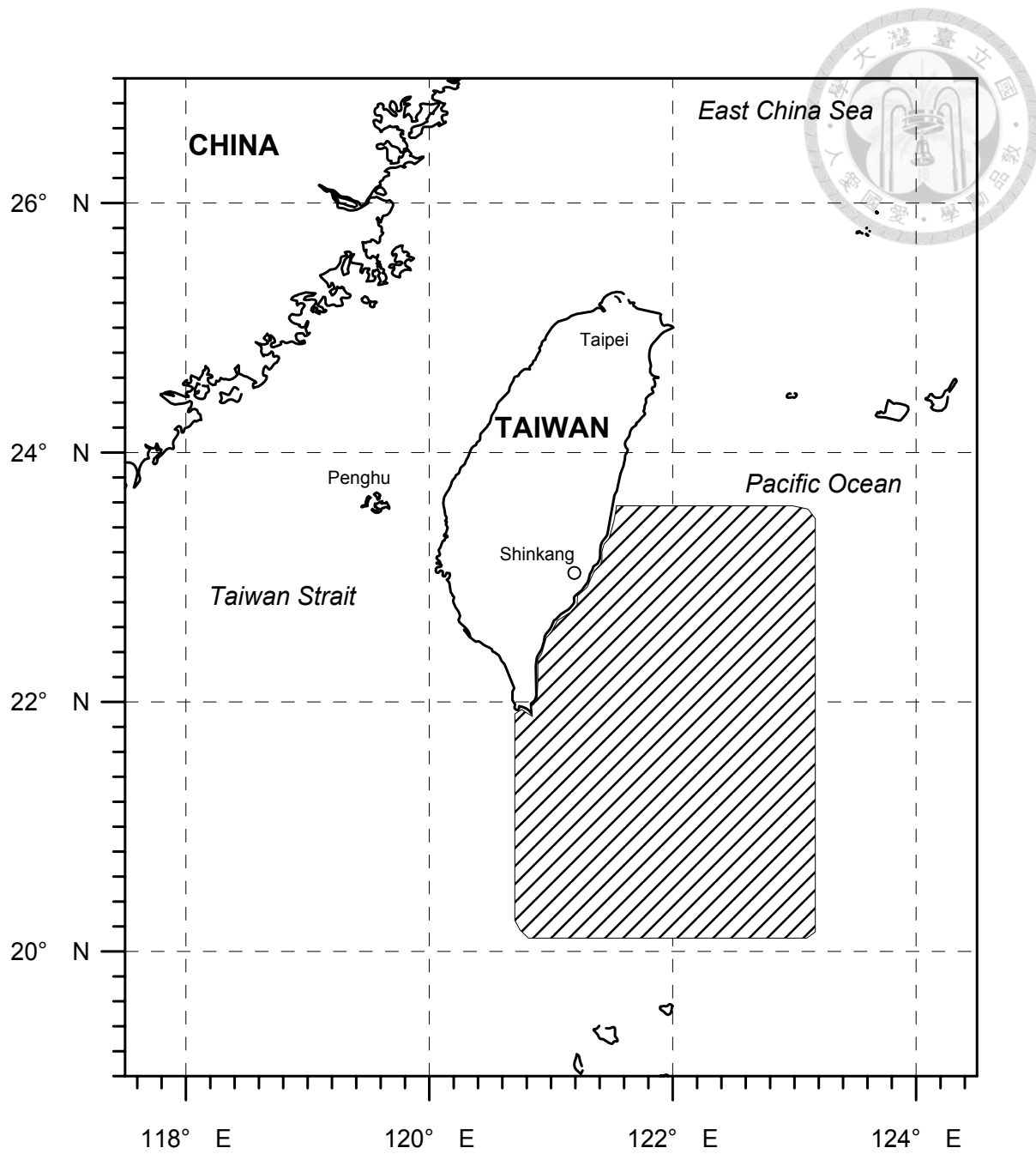


Fig. 15. Map of study area showing position of capture of samples taken for stomach content of sailfish and isotope analyses off eastern Taiwan during April 2009 and February 2012.

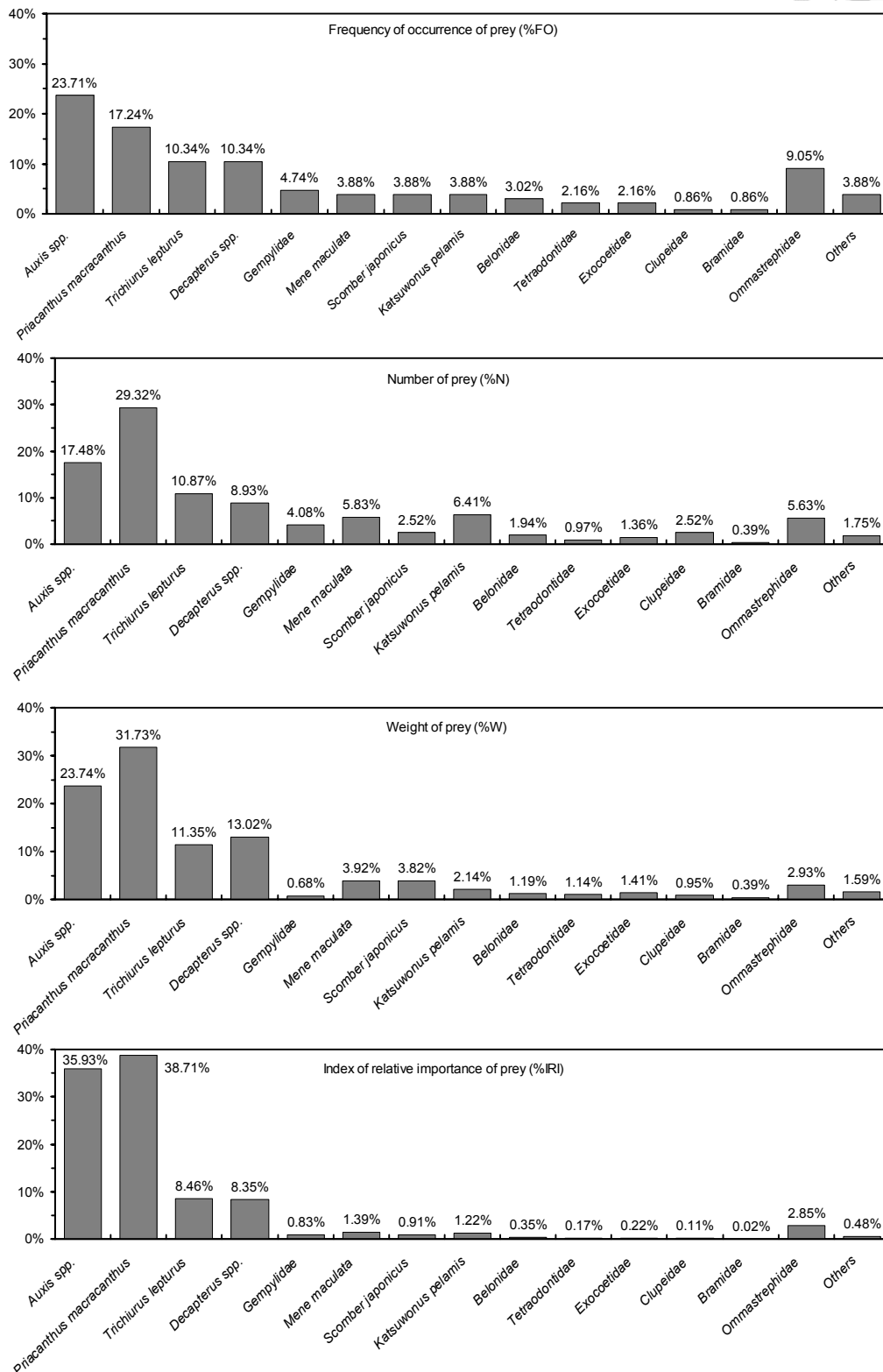
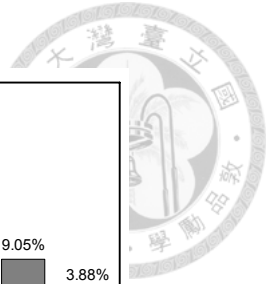


Fig. 16. Percent composition of sailfish stomach contents collected off eastern Taiwan water: frequency of occurrence (%FO), number (%N), weight (%W) and index of relative importance (%IRI) of each prey groups.

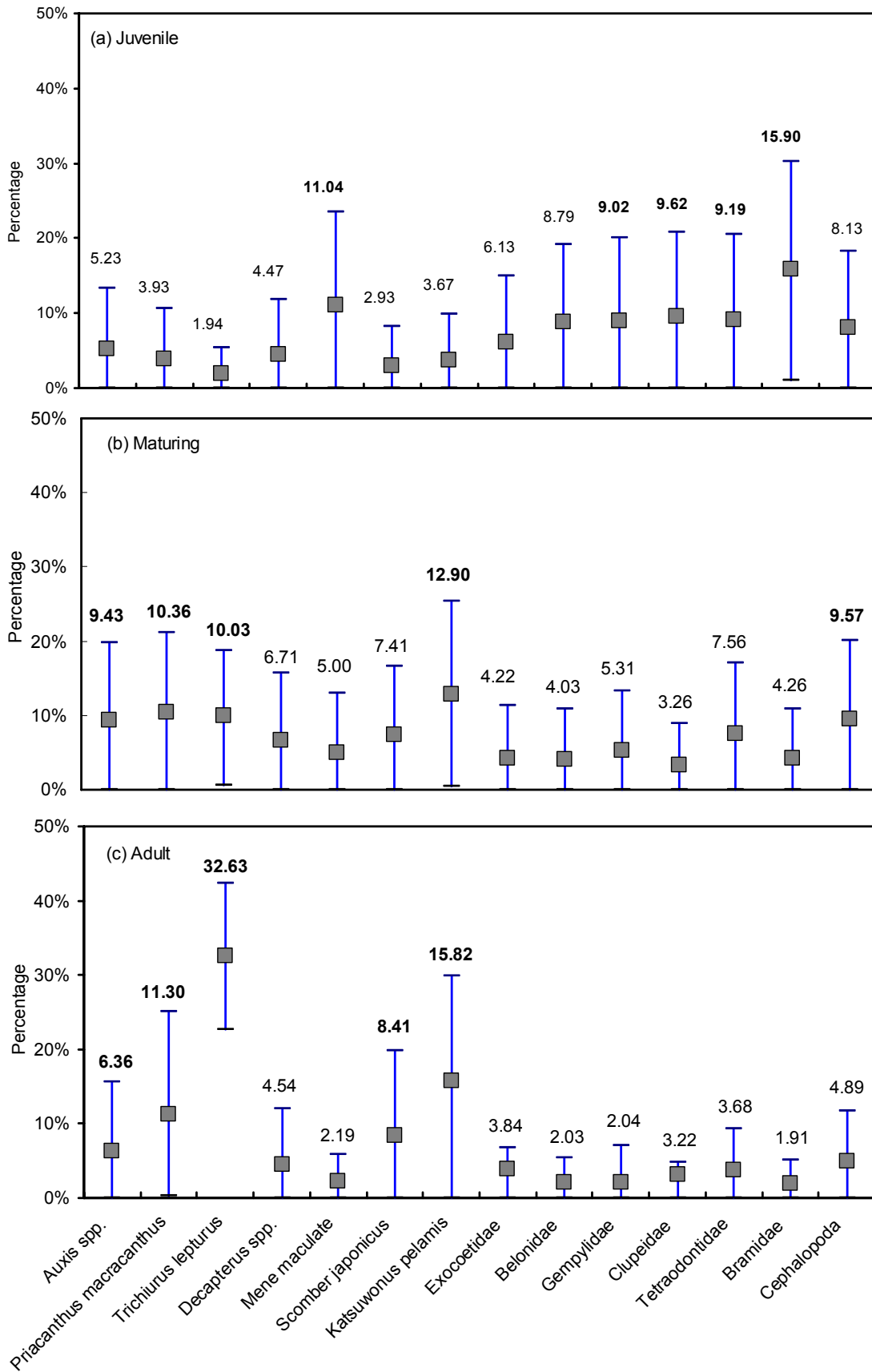


Fig. 17. Estimated percentage contributions (mean and 95% credibility intervals) by stable isotope mixing model of prey groups consumed by (a) juvenile (<140cm, LJFL), (b) maturing (141-180cm, LJFL) and (c) adult (>180cm, LJFL) sailfish.

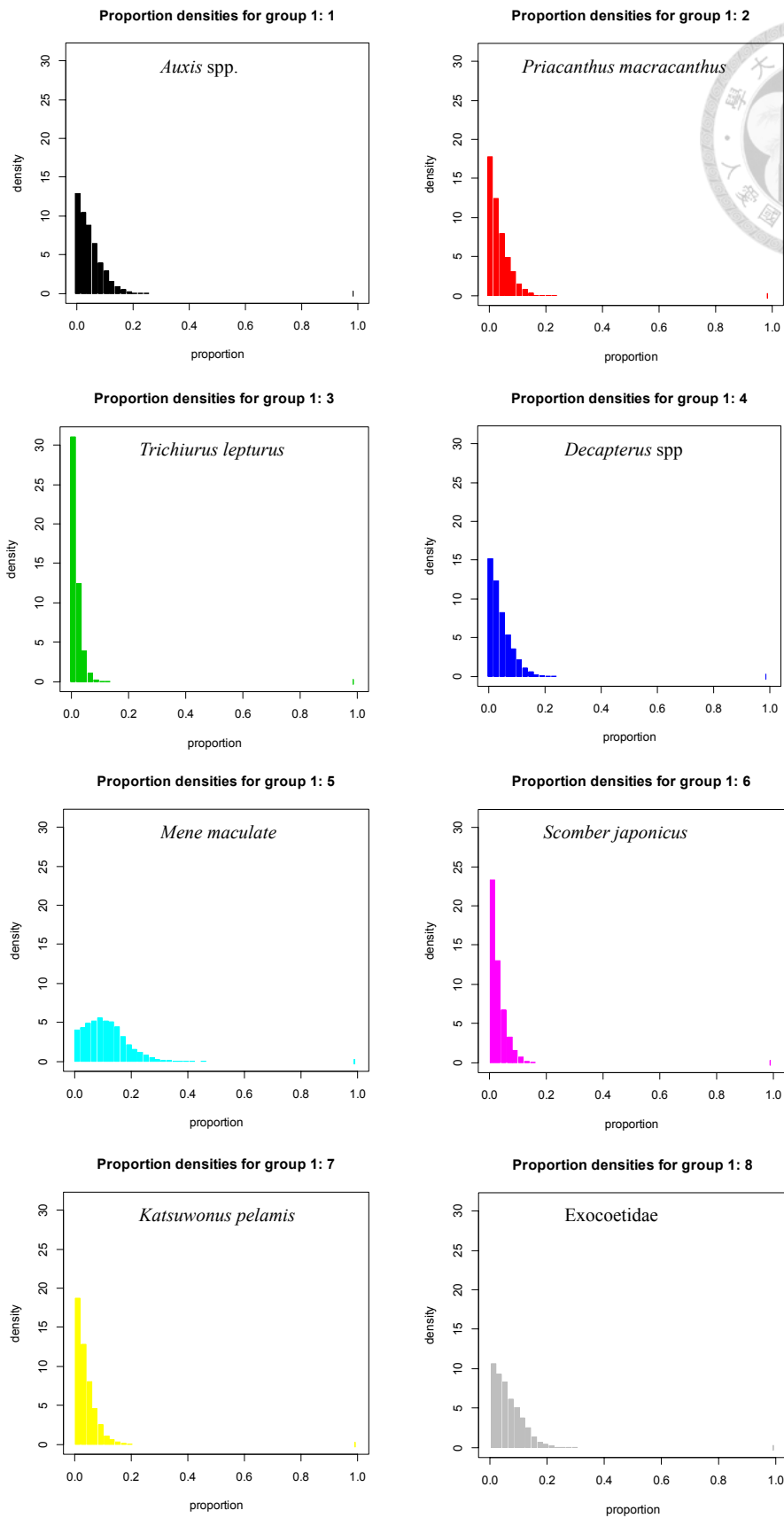


Fig. 18. Estimation of prey group contributions for juvenile sailfish (<140cm, LJFL) by using stable isotopes mixing models (1/2).

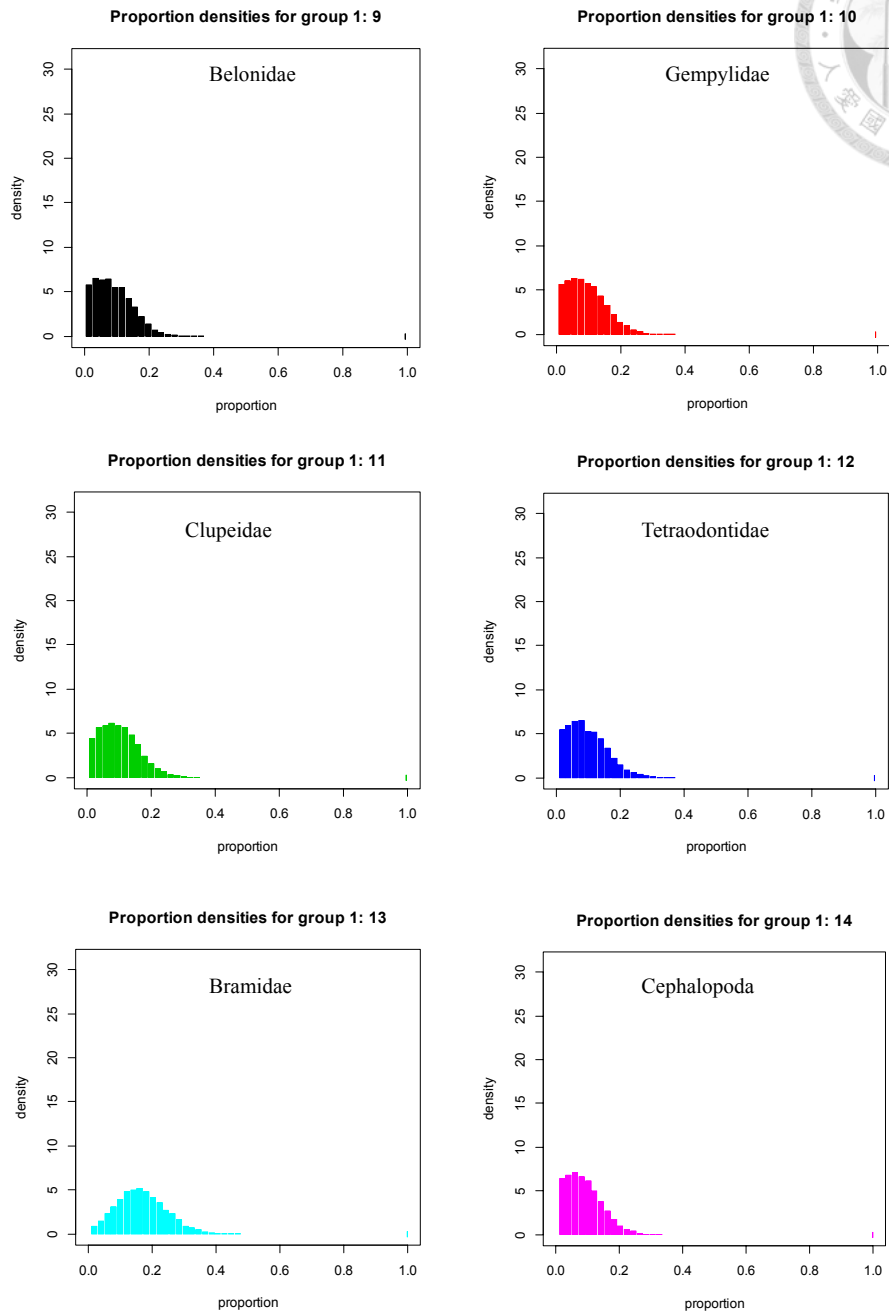


Fig. 18. Estimation of prey group contributions for juvenile sailfish (<140cm, LJFL) by using stable isotopes mixing models (2/2).

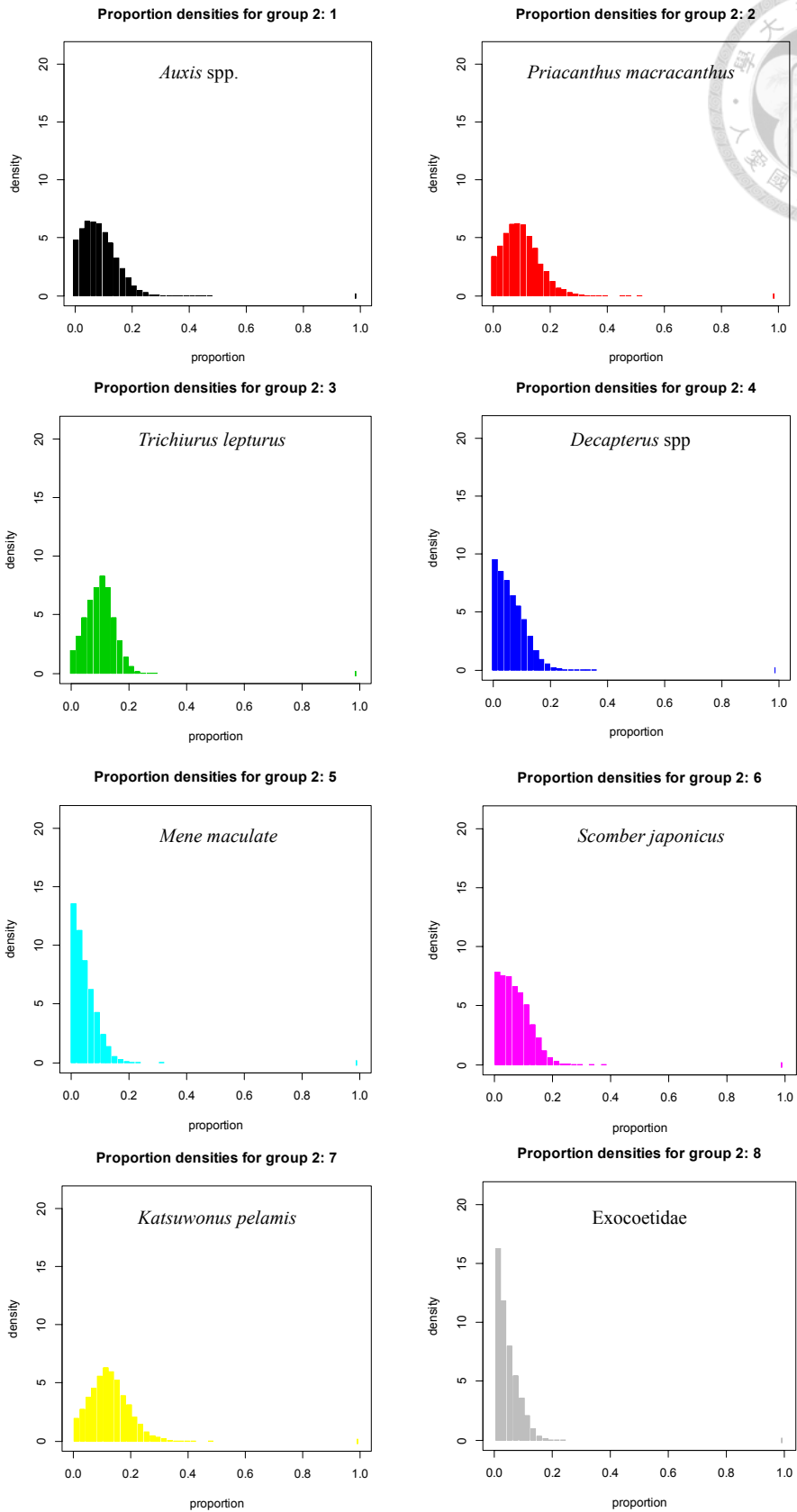


Fig. 19. Estimation of prey group contributions for maturing sailfish (141-180cm, LJFL) by using stable isotopes mixing models (1/2).

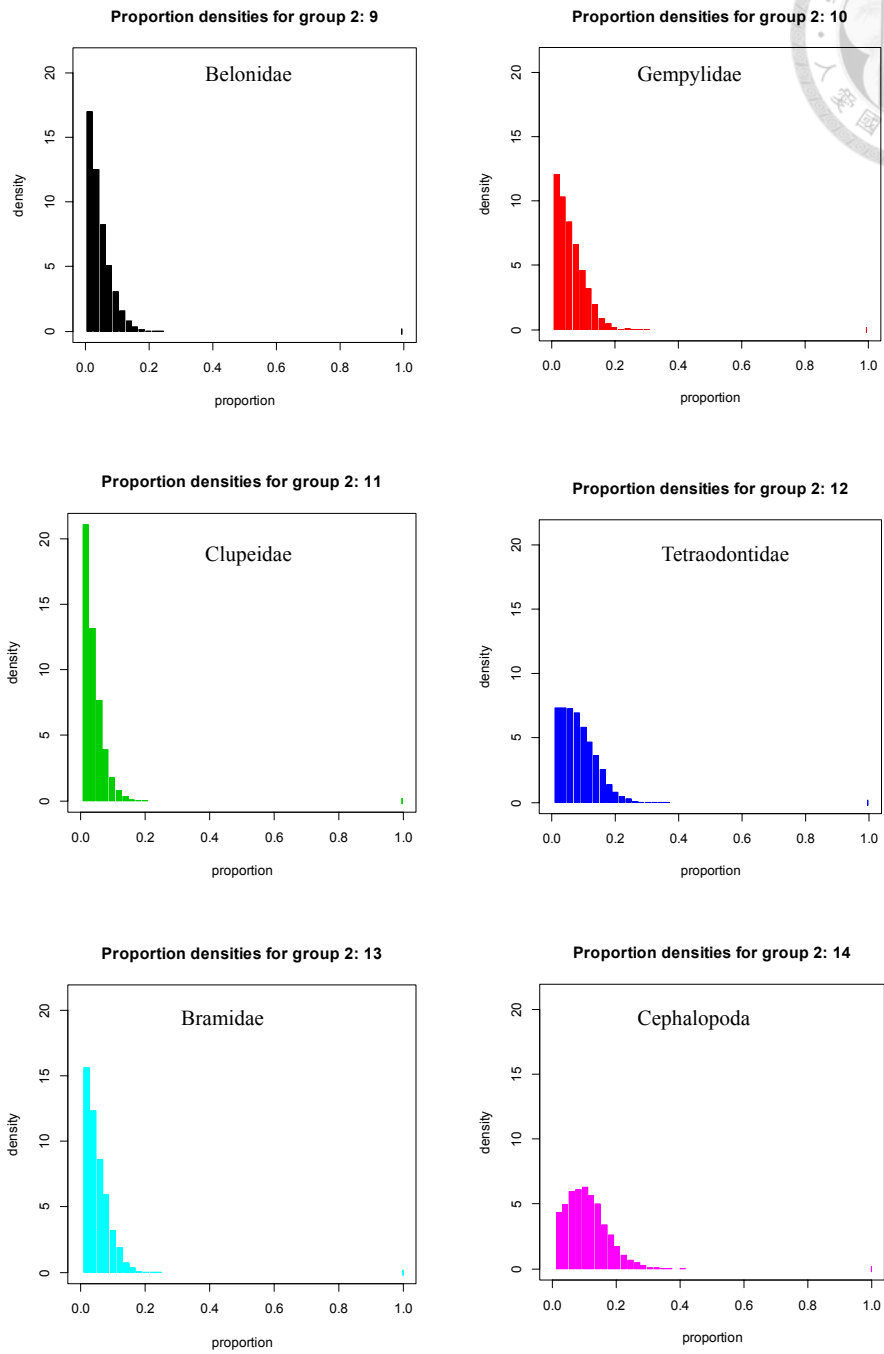


Fig. 19. Estimation of prey group contributions for maturing sailfish (141-180cm, LJFL) by using stable isotopes mixing models (2/2).

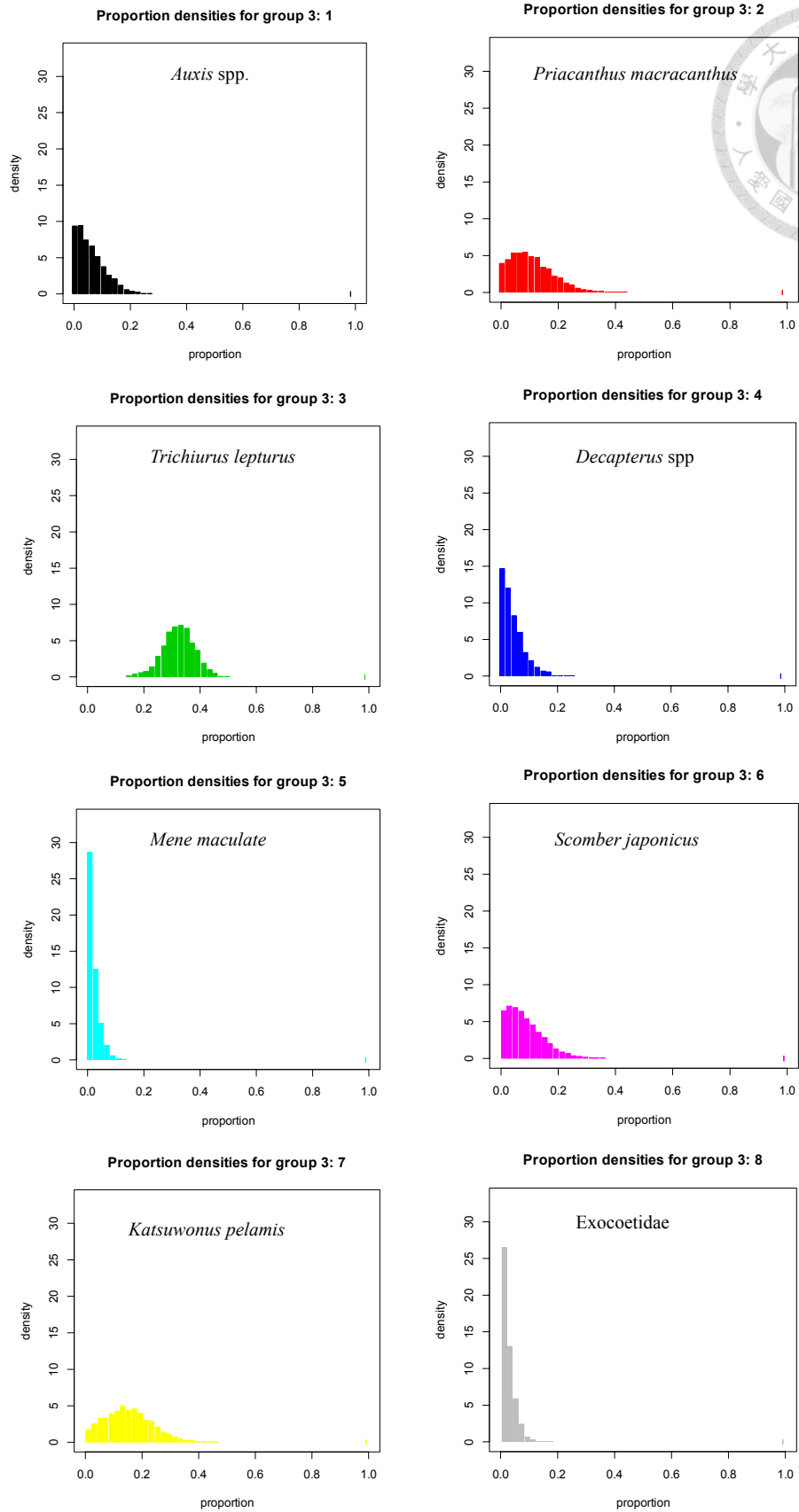


Fig. 20. Estimation of prey group contributions for adult sailfish (>181cm, LJFL) by using stable isotopes mixing models (1/2).

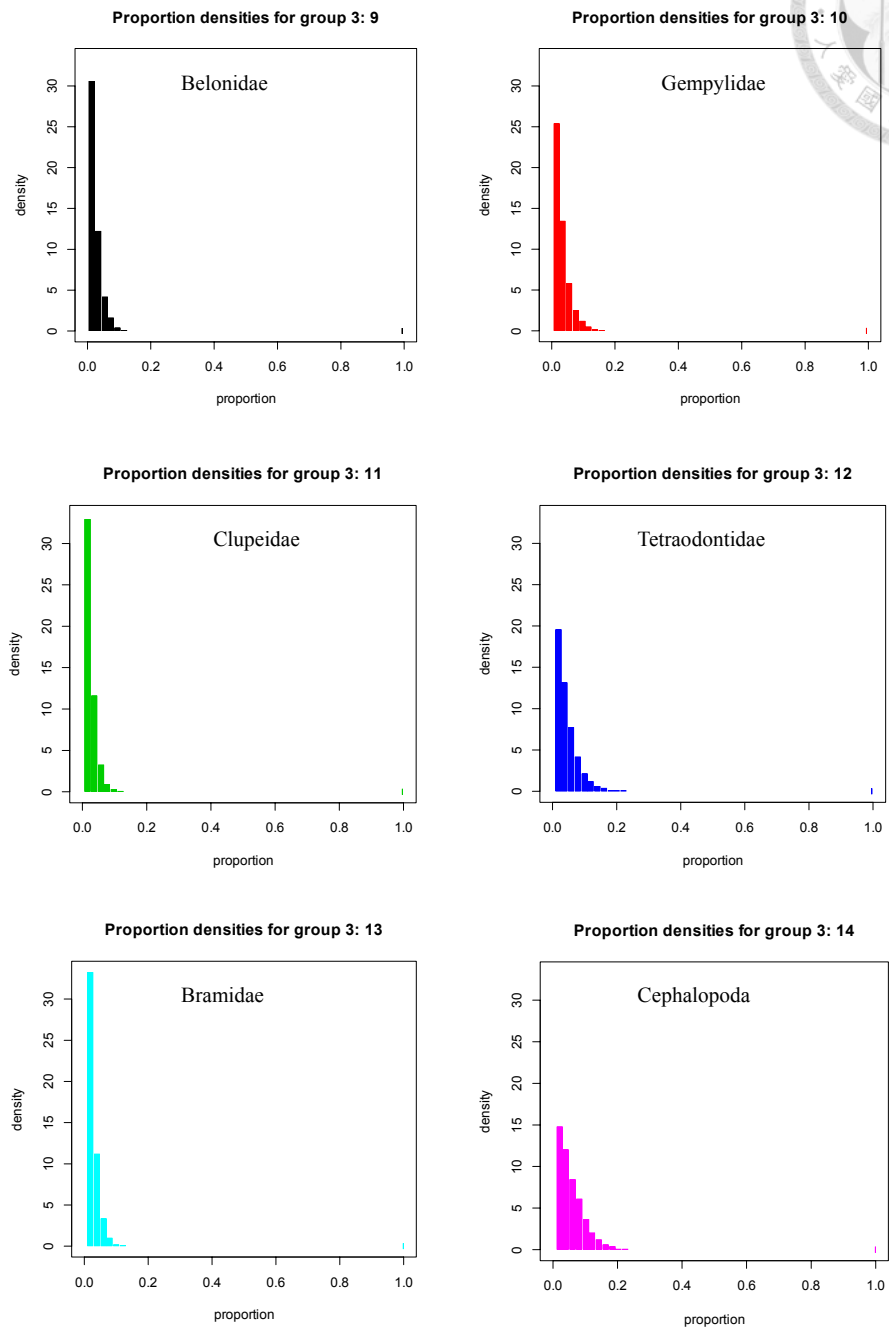


Fig. 20. Estimation of prey group contributions for adult sailfish (>181cm, LJFL) by using stable isotopes mixing models (2/2).

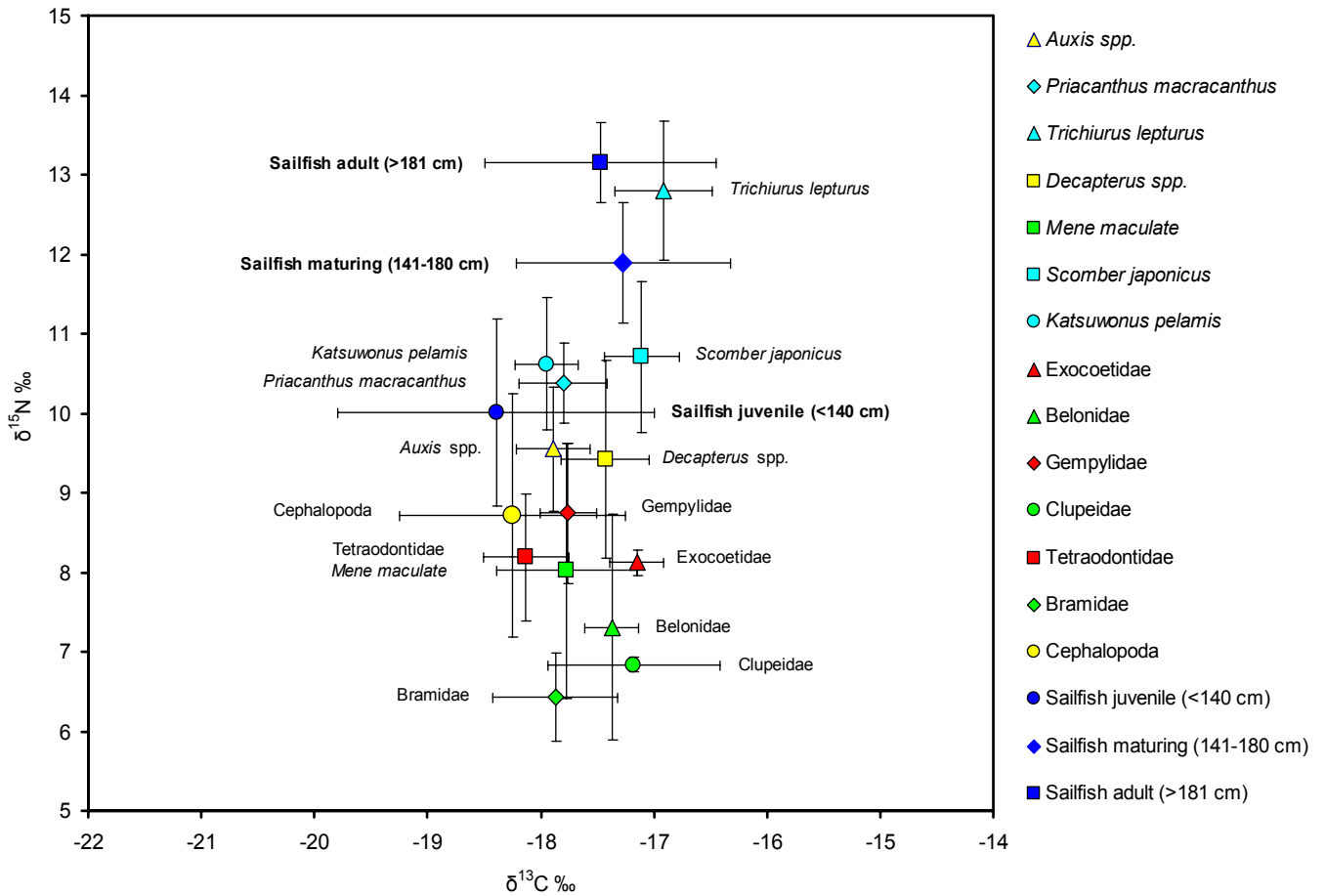


Fig. 21. Biplot of mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of sailfish (*Istiophorus platypterus*) and their prey. Error bars represent SD.

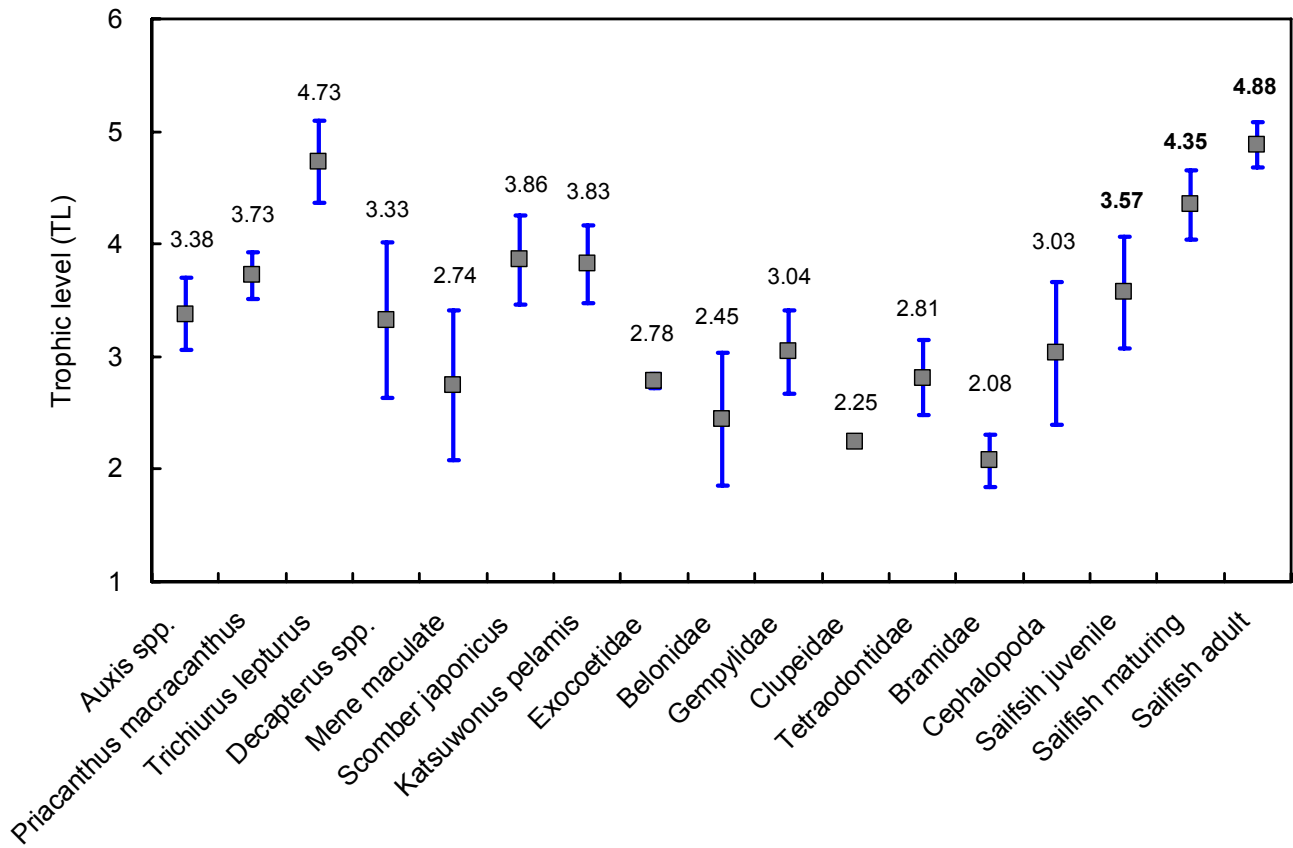
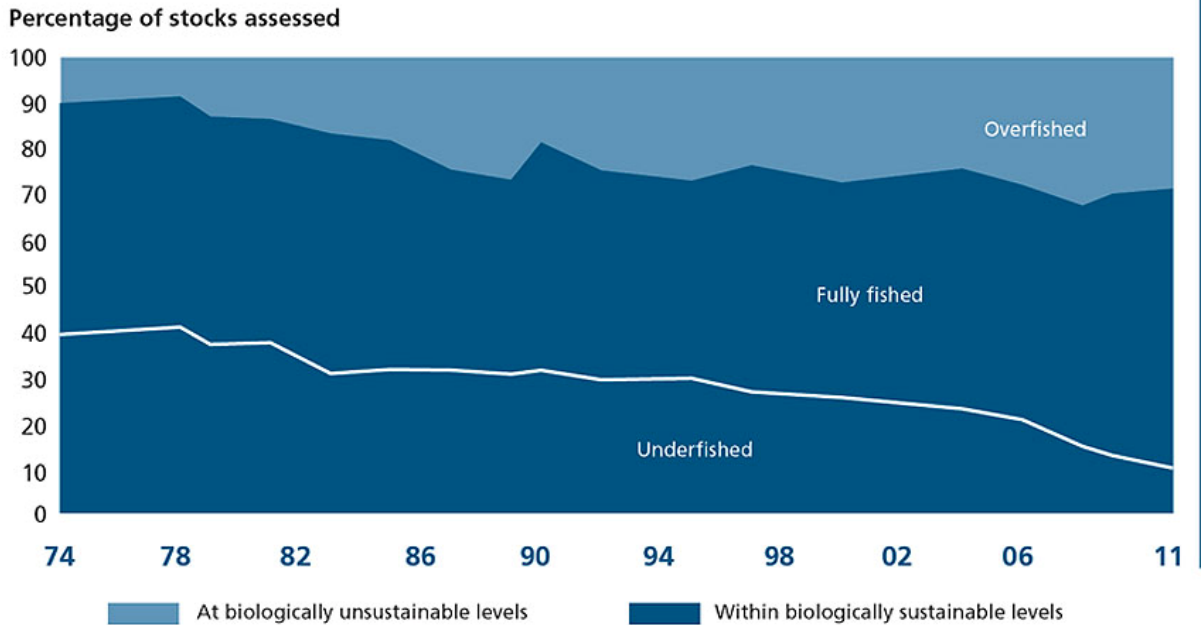


Fig 22. Estimated trophic level (TL) (mean \pm SD) for sailfish and their pery, using $\delta^{15}\text{N}$ concentrations of the herbivorous marine snail, *Chlorostoma argyrostoma argyrostoma* Gmelin 1791, 6.24 ‰ \pm 0.29 S.D. as a trophic baseline (Tsai et al., 2014).



Global trends in the state of world marine fish stocks, 1974–2011



Notes: Dark shading = within biologically sustainable levels; light shading = at biologically unsustainable levels. The light line divides the stocks within biologically sustainable levels into two subcategories: fully fished (above the line) and underfished (below the line).

Fig. 23. Global trends in the state of world marine fish stocks, 1974-2011. (Data source: FAO, 2014)

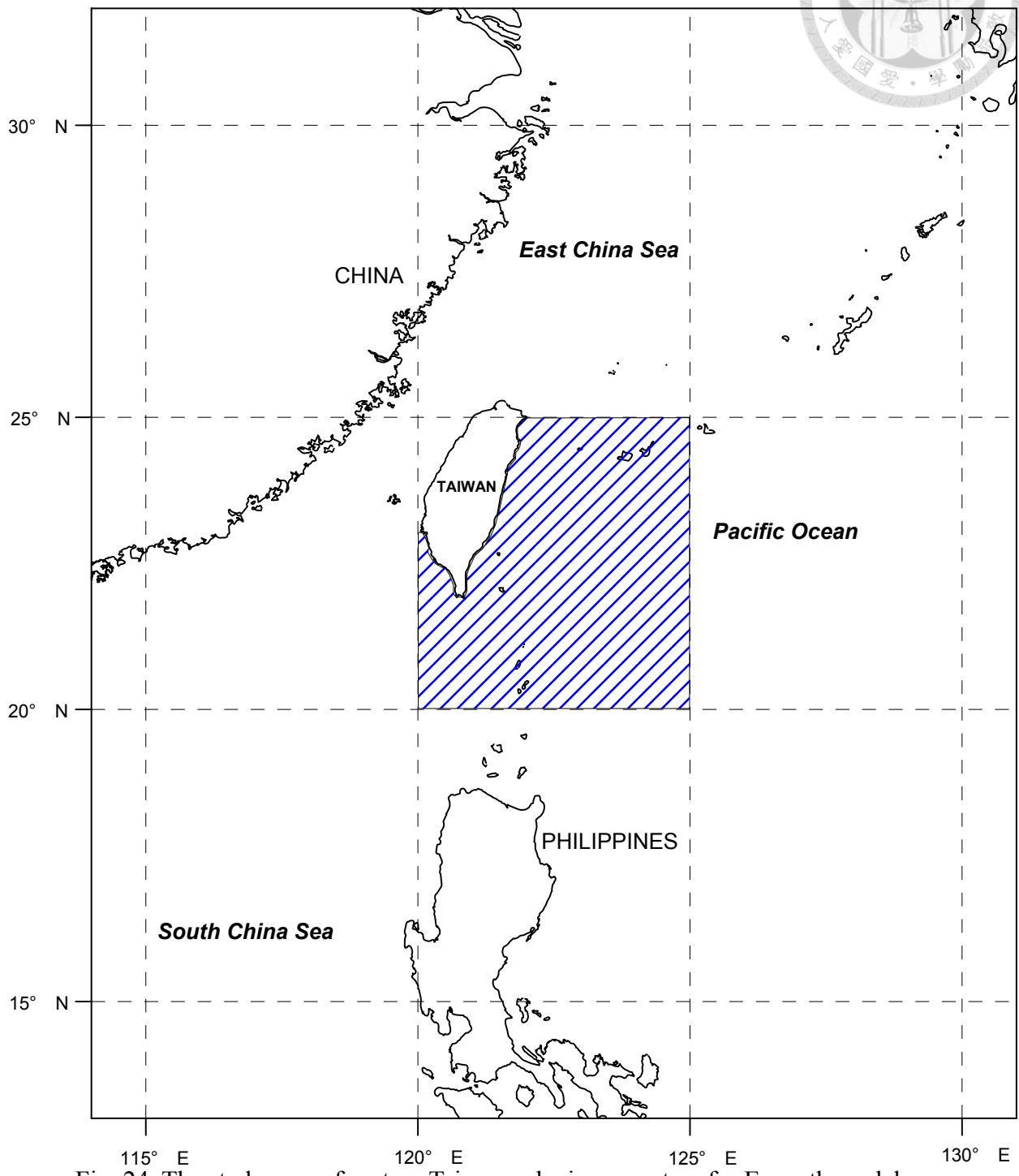


Fig. 24. The study area of eastern Taiwan pelagic ecosystem for Ecopath model.

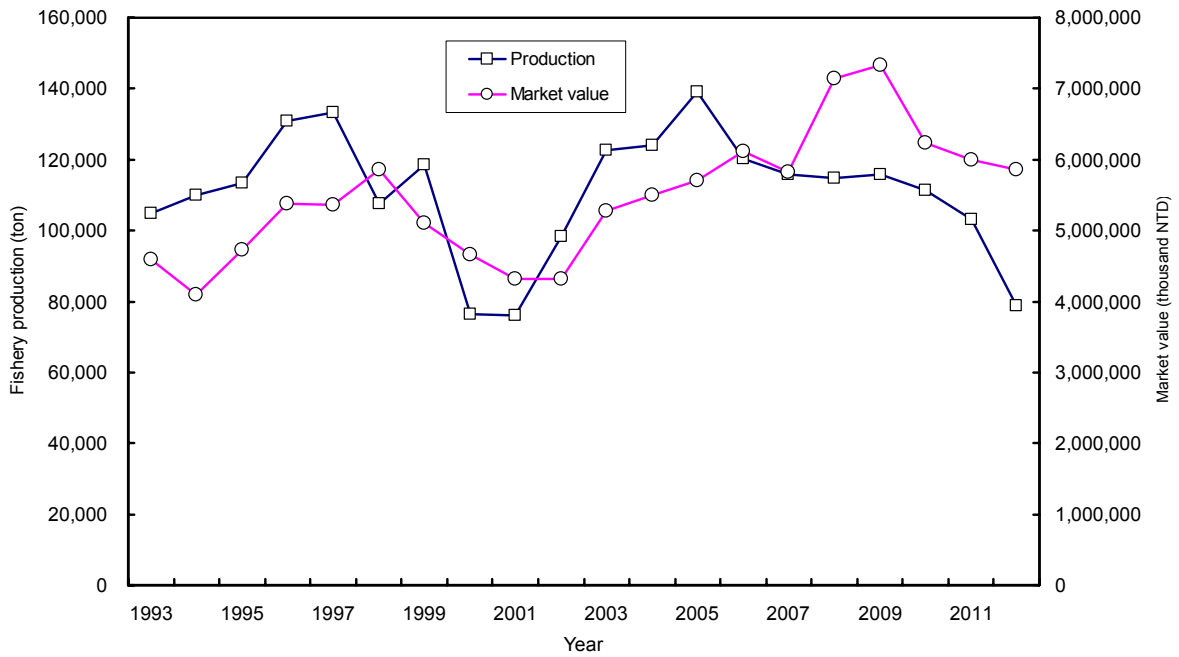


Fig. 25. Annual fishery production and market value for eastern Taiwan from 1993 to 2012 (Data source: Fisheries Statistical Yearbook, Taiwan).

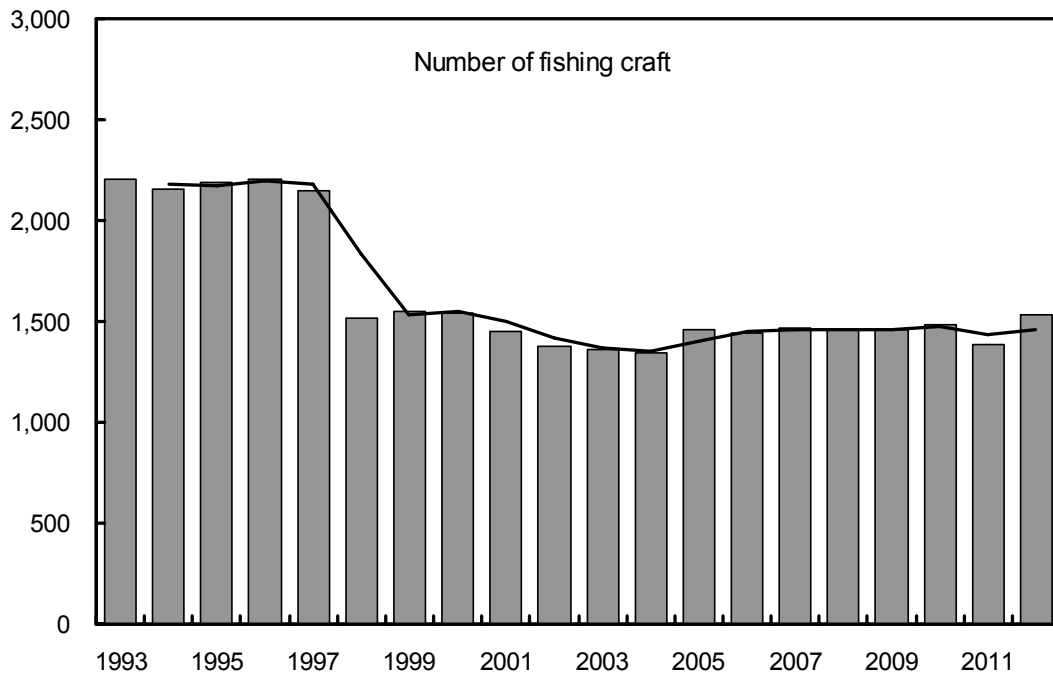


Fig. 26. Total number of fishing crafts for eastern Taiwan from 1993 to 2012 (Data source: Fisheries Statistical Yearbook, Taiwan).

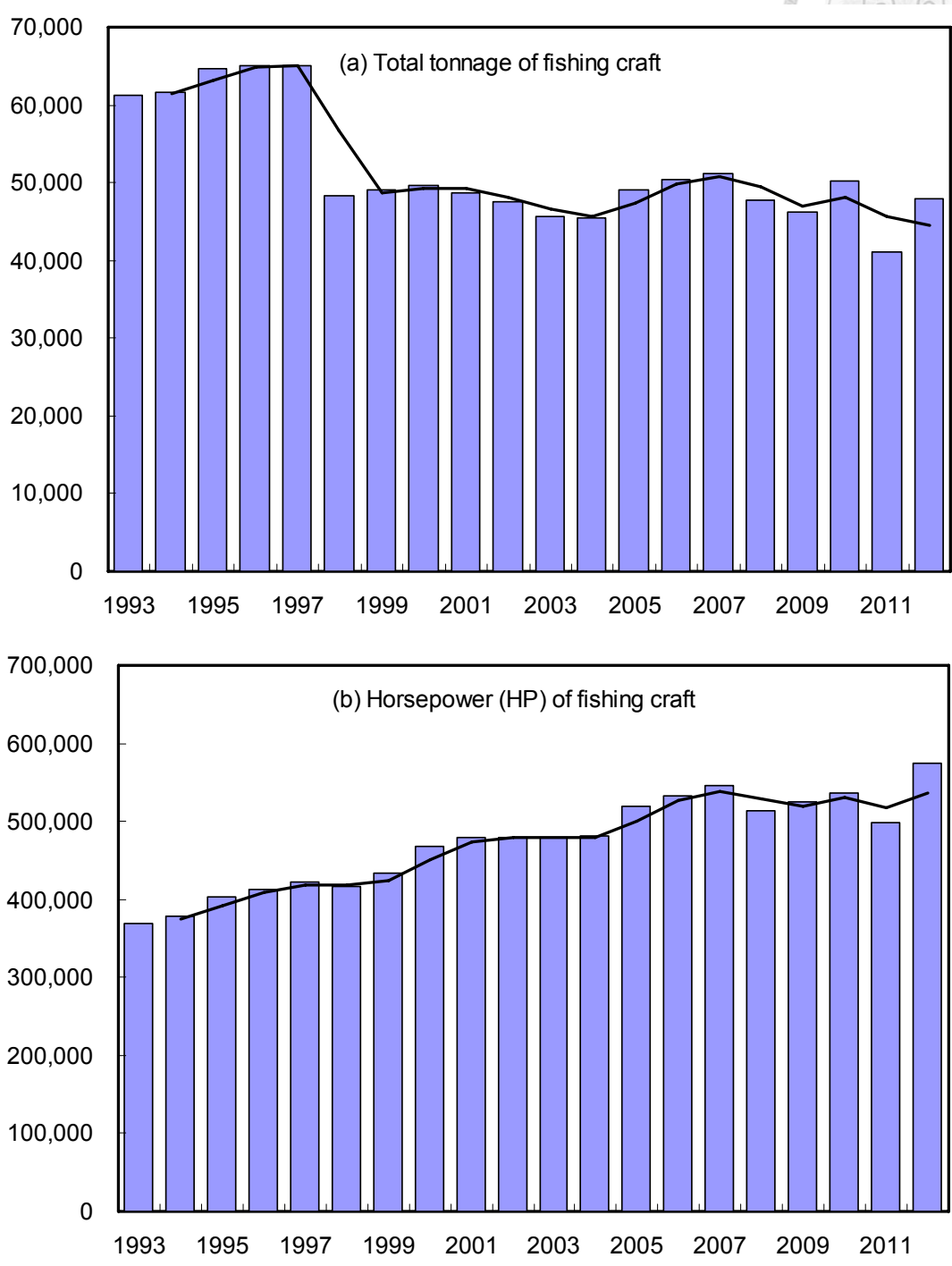


Fig. 27. The total tonnage (a) and horsepower (b) of fishing crafts for eastern Taiwan from 1993 to 2012 (Data source: Fisheries Statistical Yearbook, Taiwan).

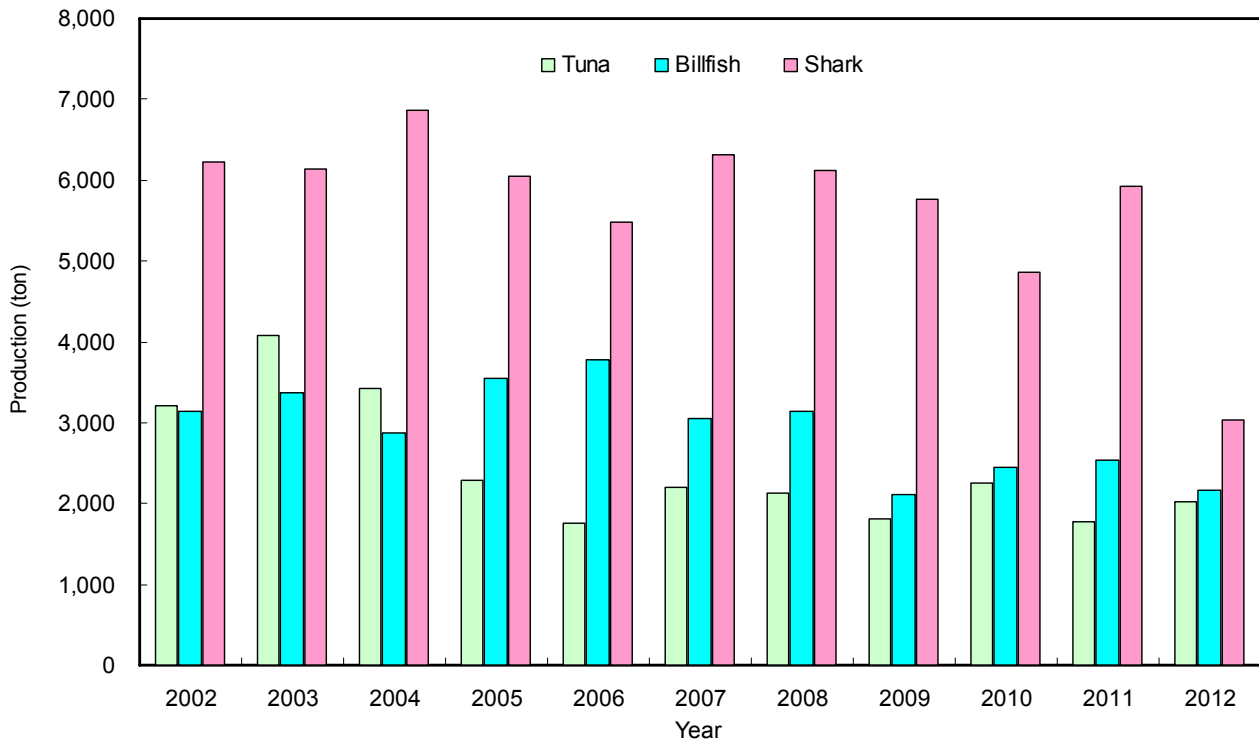


Fig. 28. Annual landing of (a) tuna, (b)billfish, (c)shark for eastern Taiwan from 2002 to 2012 (Data source: Fisheries Statistical Yearbook, Taiwan).

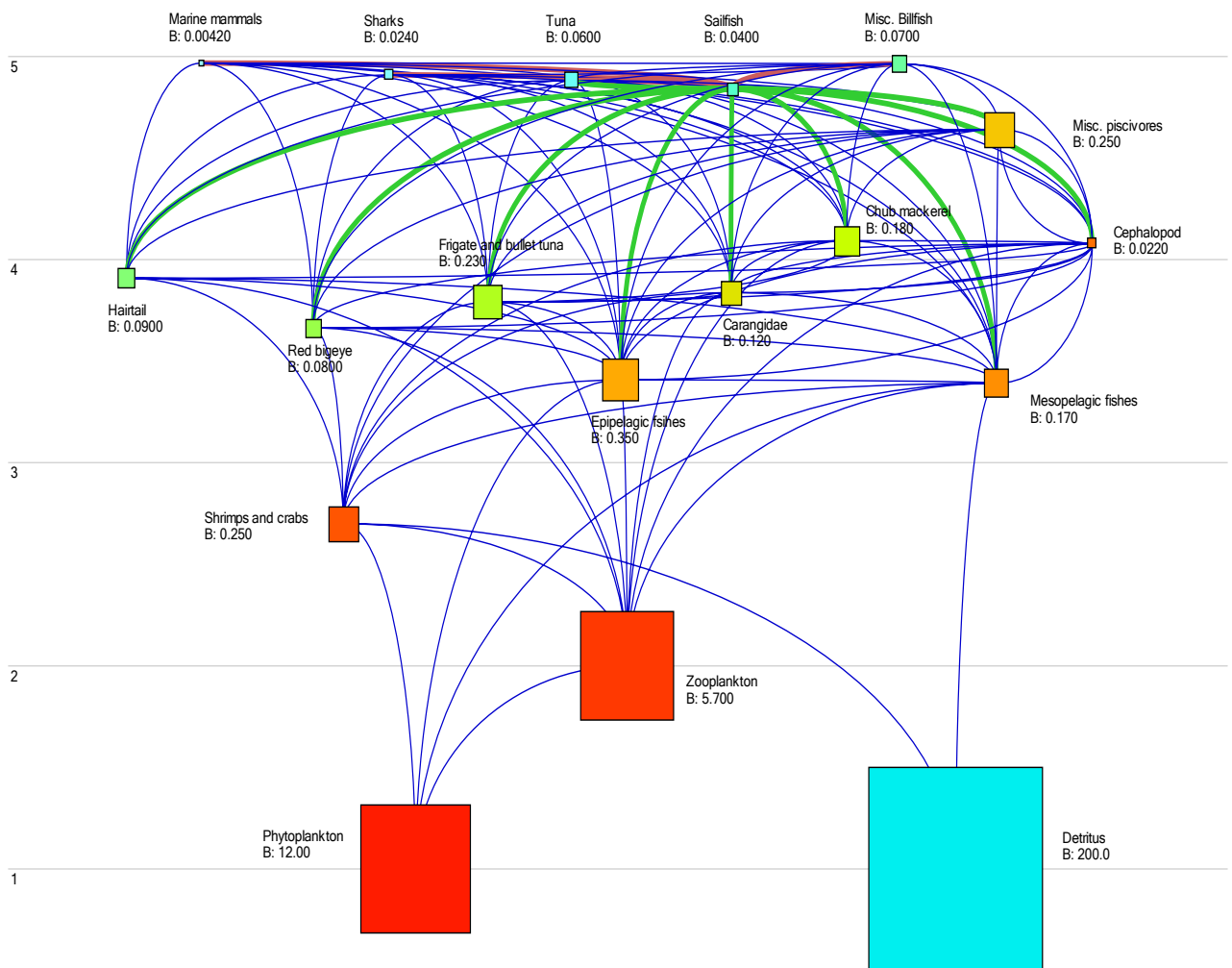


Fig. 29. Trophic relationships of functional groups in the eastern Taiwan pelagic ecosystem. Green lines indicate the relationships between sailfish and their prey.

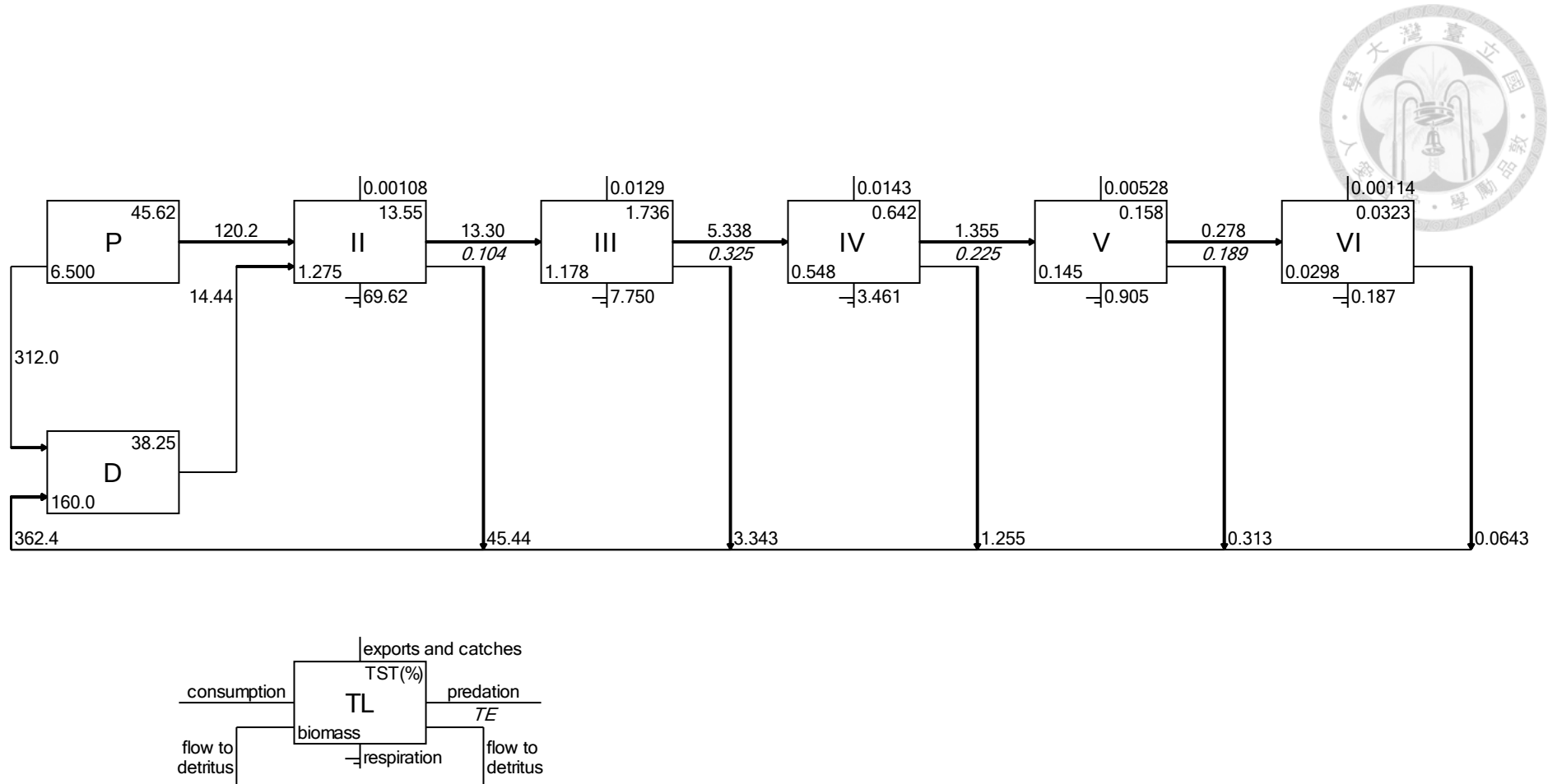


Fig. 30. The trophic flows transmitted through aggregated trophic levels in eastern Taiwan pelagic ecosystem.

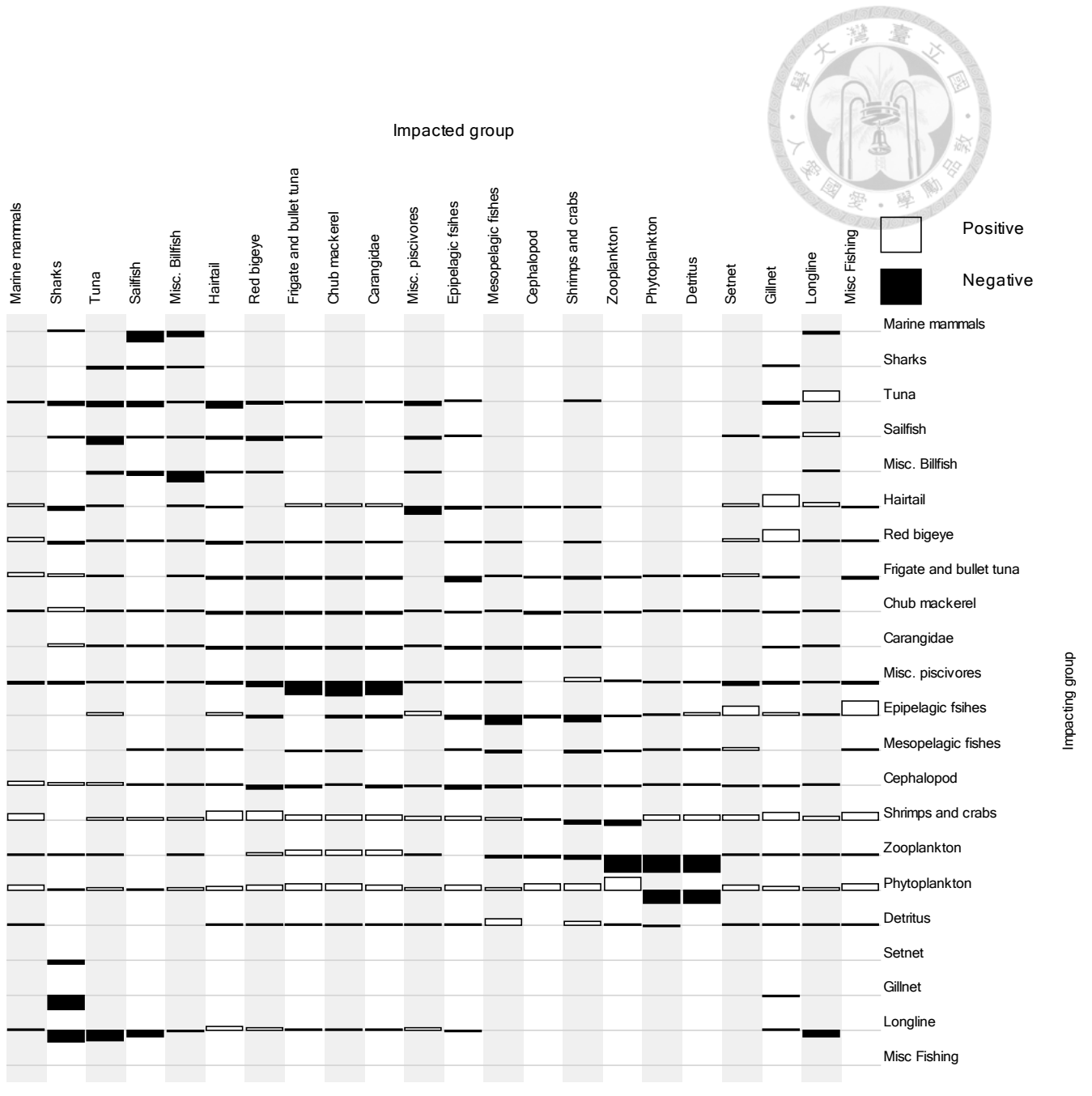


Fig. 31. The mixed trophic impact analysis of functional groups in eastern Taiwan pelagic ecosystem.

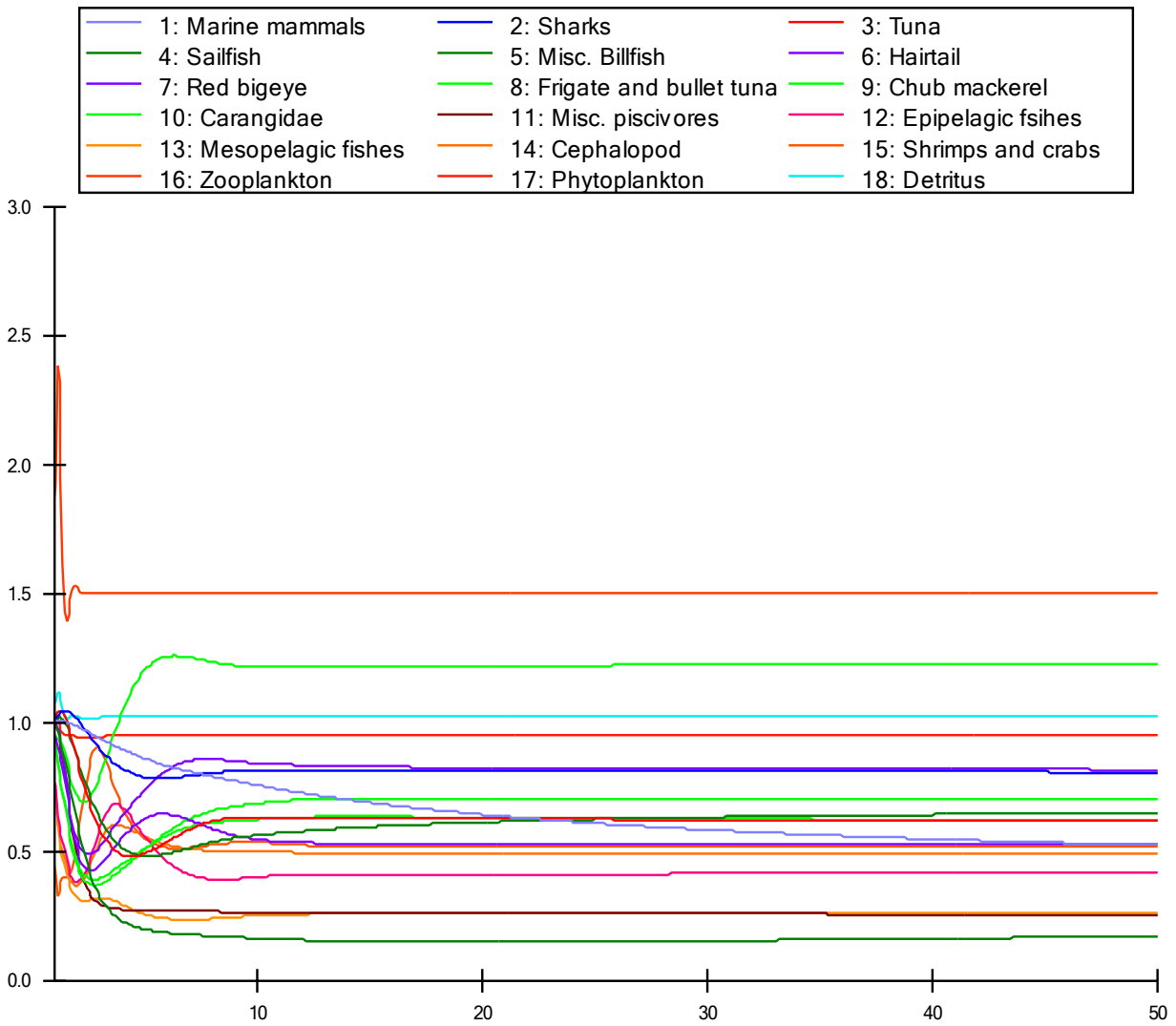


Fig. 32. Simulation of relative biomass of functional groups for eastern Taiwan pelagic ecosystem.

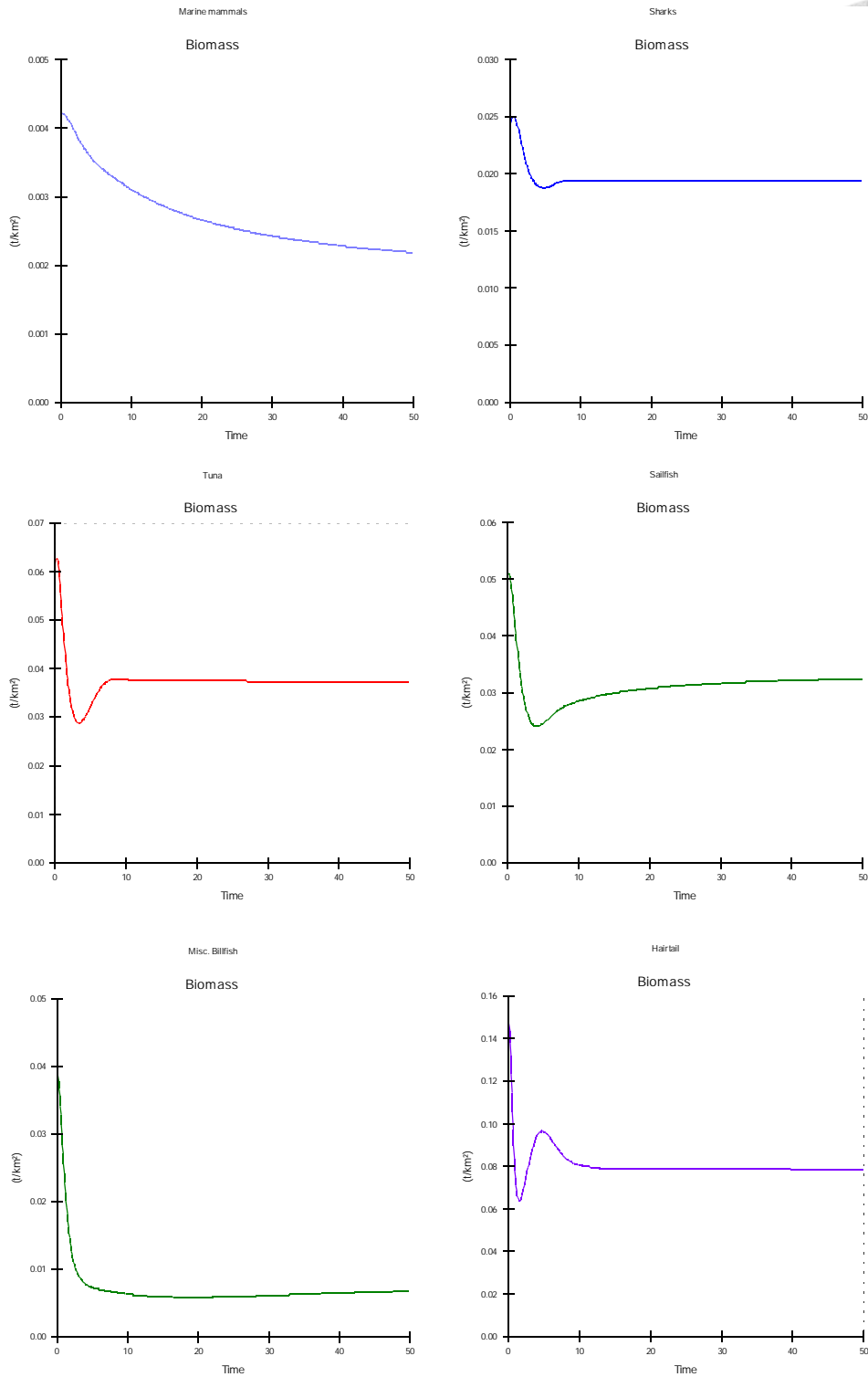


Fig. 33. Predicted biomass trajectories of functional groups for eastern Taiwan pelagic ecosystem (1/3).

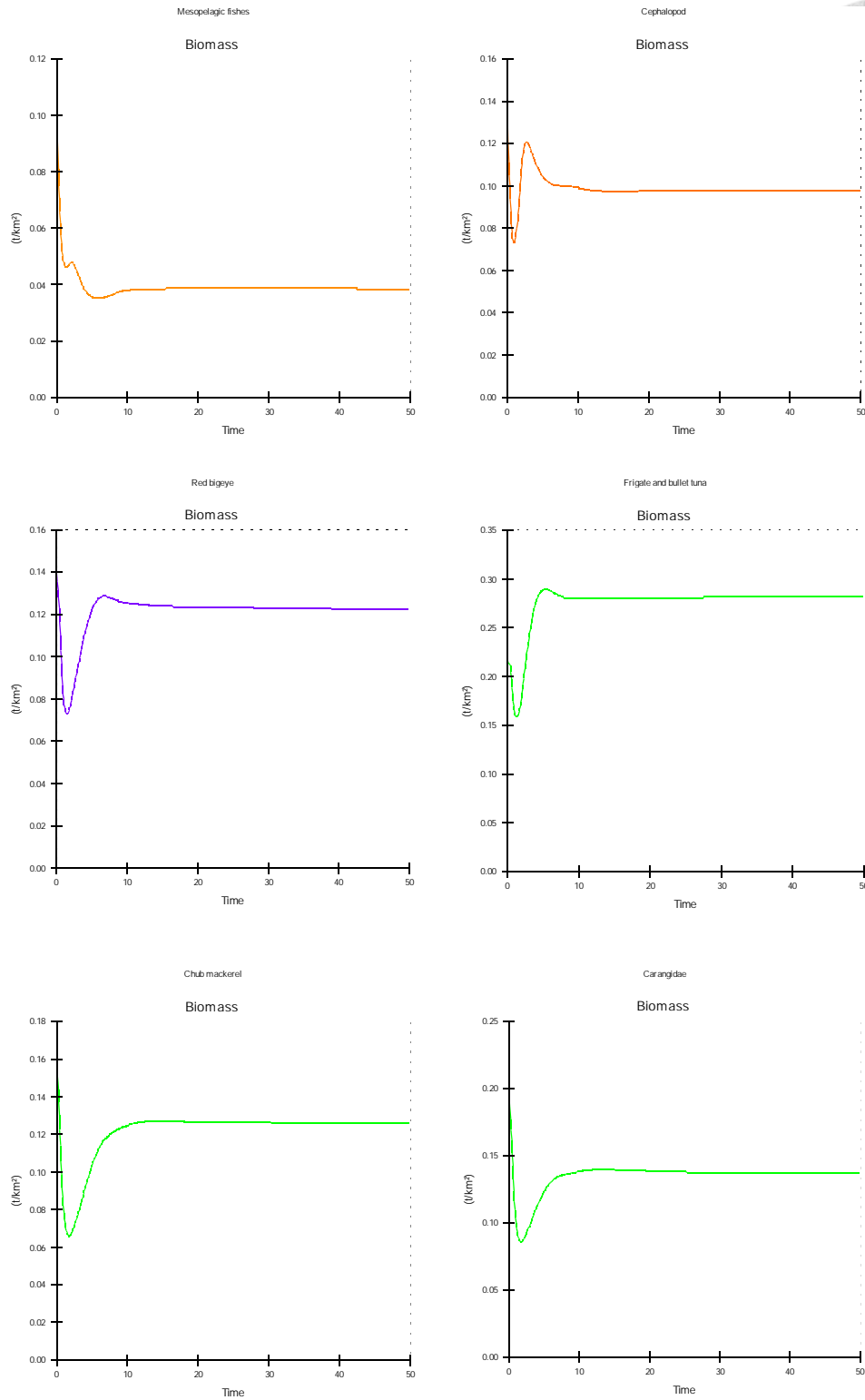


Fig. 33. Predicted biomass trajectories of functional groups for eastern Taiwan pelagic ecosystem (2/3).

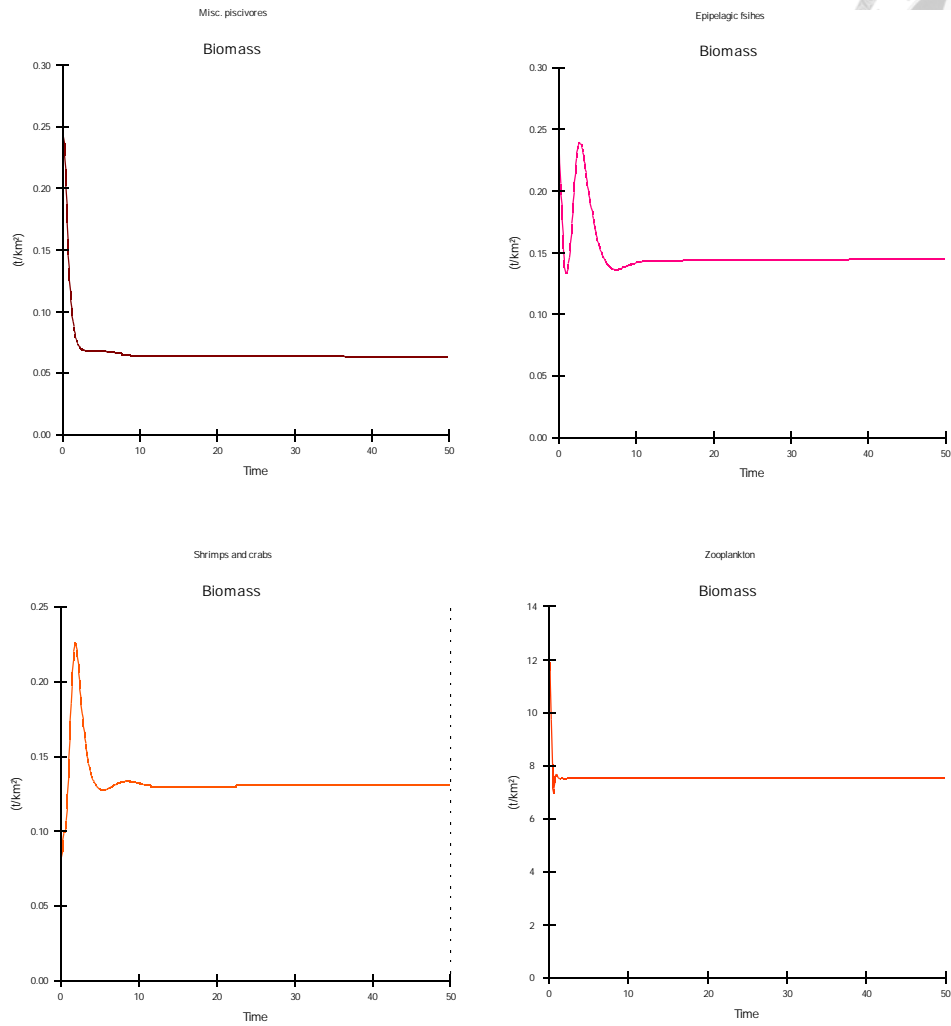


Fig. 33. Predicted biomass trajectories of functional groups for eastern Taiwan pelagic ecosystem (3/3).

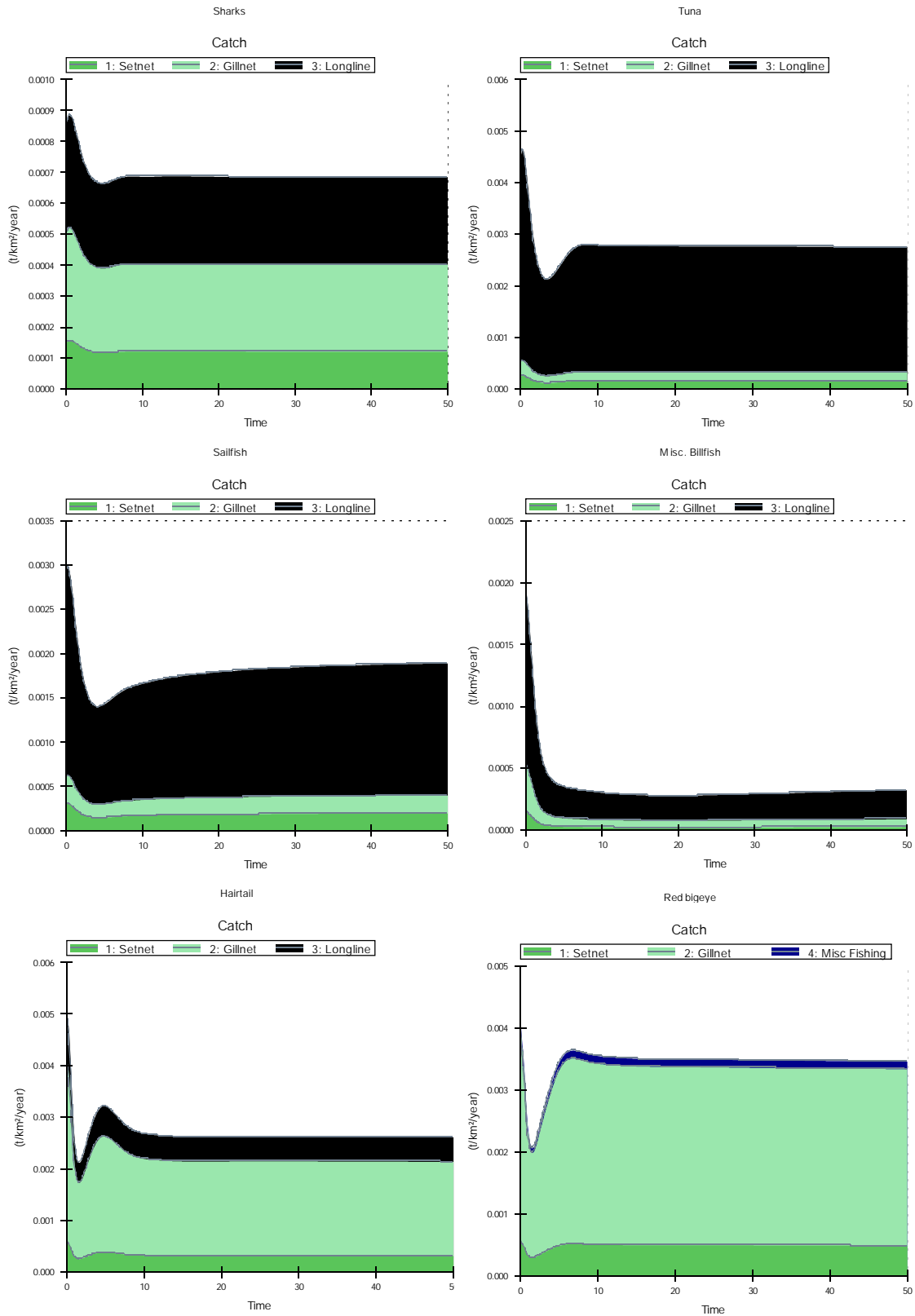


Fig. 34. The simulation of catches of main target fishing groups for eastern Taiwan pelagic ecosystem (1/2).

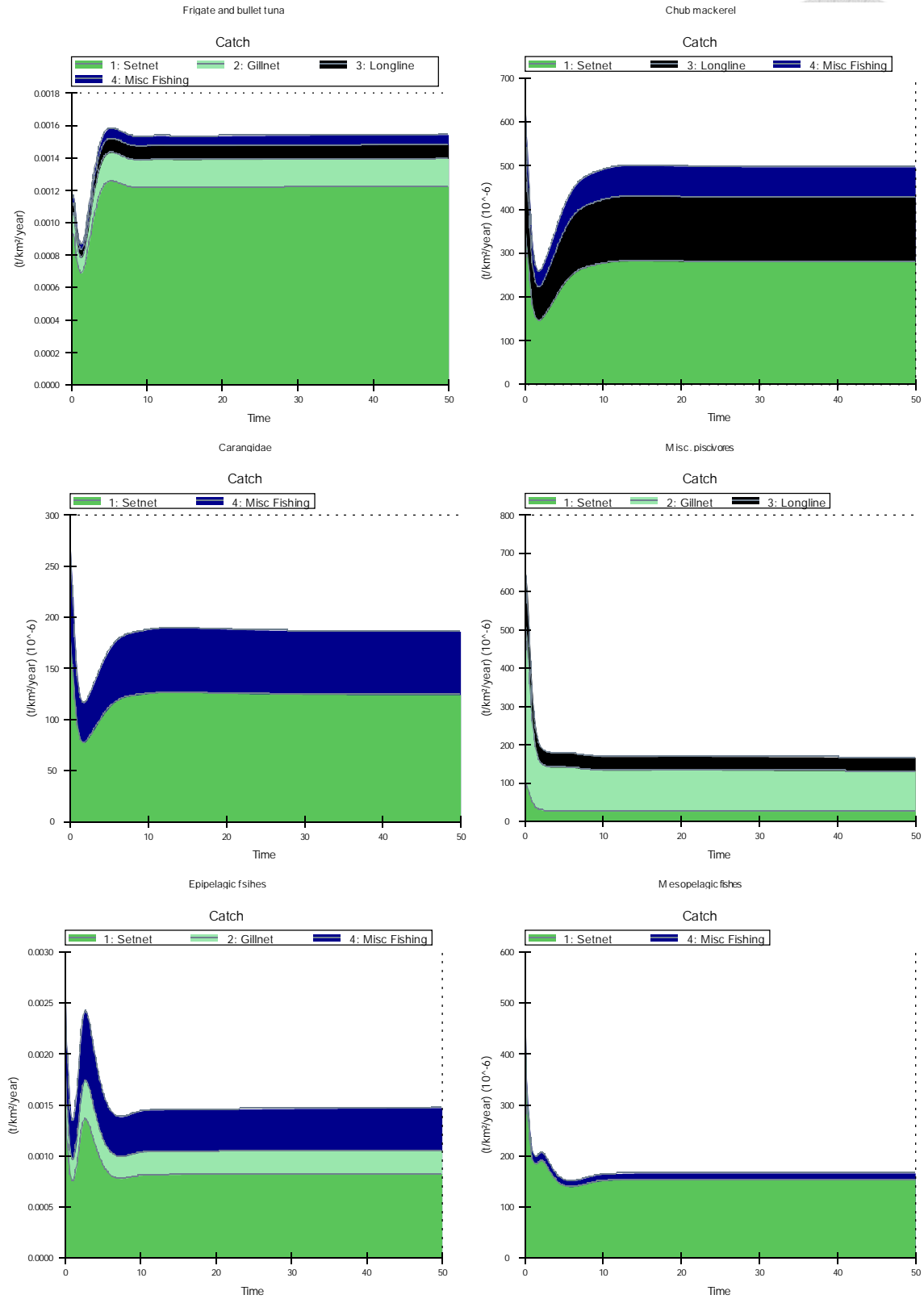
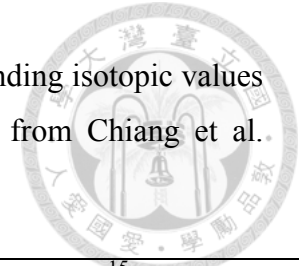


Fig. 34. The simulation of catches of main target fishing groups for eastern Taiwan pelagic ecosystem (2/2).

附表 Tables

Table 1. Statistics of sailfish, *Istiophorus platypterus*, and corresponding isotopic values by size classes with n=sample size and estimated age at length from Chiang et al. (2004).



Size Class	L_{LJFL} (cm)	Age	n	$\delta^{13}C$ (‰)			$\delta^{15}N$ (‰)		
				Mean \pm S.D.	max	min	Mean \pm S.D.	max	min
I	<140	<2	7	-16.90 \pm 0.44	-16.01	-18.32	8.11 \pm 0.45	8.84	7.51
II	141-160	3~4	10	-16.78 \pm 0.48	-15.48	-18.80	10.68 \pm 0.83	12.84	9.41
III	161-180	5~6	69	-17.30 \pm 0.98	-15.95	-20.69	11.88 \pm 0.88	13.67	8.85
IV	181-200	7~8	130	-17.79 \pm 1.18	-15.96	-21.66	12.27 \pm 0.90	14.19	9.93
V	201-220	8~10	40	-17.85 \pm 0.93	-16.03	-19.76	12.52 \pm 0.89	13.98	10.66
VI	>221	>11	7	-18.18 \pm 1.46	-17.06	-22.04	13.51 \pm 0.67	14.15	12.56
Total			263	-17.68 \pm 1.15	-15.48	-22.04	12.05 \pm 1.23	14.19	7.51

Table 2. Estimated trophic level for different size classes of sailfish with mean values provided \pm SD.

Body length (LJFL:cm)	Size class	$\delta^{15}N$ (‰) \pm SD	Trophic level \pm SD
<140	I	8.11 \pm 0.45	2.84 \pm 0.08
141-160	II	10.68 \pm 0.83	3.98 \pm 0.16
161-180	III	11.88 \pm 0.88	4.32 \pm 0.17
181-200	IV	12.27 \pm 0.90	4.51 \pm 0.15
201-220	V	12.52 \pm 0.89	4.59 \pm 0.14
>221	VI	13.51 \pm 0.67	5.03 \pm 0.09
Total		12.05 \pm 1.23	4.42 \pm 0.20



Table 3. Comparison of isotopic values for $\delta^{15}\text{N}$ (‰) and $\delta^{13}\text{C}$ (‰) for sailfish and other top predators in pelagic ecosystems.

Species	n	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)			$\delta^{13}\text{C}$ (‰)			Study area	Reference
		mean	min	Max	mean	min	max		
<i>Xiphias gladius</i>	30	13.2	9.1	15.7	-19.4	-23.9	-17.1	Eastern Australia	Revill et al.(2009)
<i>Tetrapturus audax</i>	8	13.2	9.2	15.2	-18.1	-23.4	-14.3	Eastern Australia	Revill et al.(2009)
<i>Thunnus maccoyii</i>	17	14.3	13.0	15.7	-20.2	-23.2	-17.5	Eastern Australia	Revill et al.(2009)
<i>Thunnus thynnus</i>	35	9.7	7.2	13.1	-18.1	-18.9	-17.2	Mediterranean Sea	Sara and Sara (2007)
<i>Thunnus albacares</i>	245	-	10.2	15.2	-	-17.4	-15.2	Western Indian Ocean	Menard et al. (2007)
<i>Xiphias gladius</i>	136	-	11.8	16.2	-	-17.4	-15.0	Western Indian Ocean	Menard et al. (2007)
<i>Istiophorus platypterus</i>	263	12.1	7.5	14.2	-17.7	-22.0	-15.5	Eastern Taiwan	This study

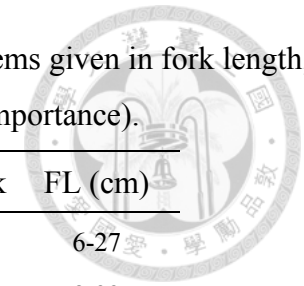
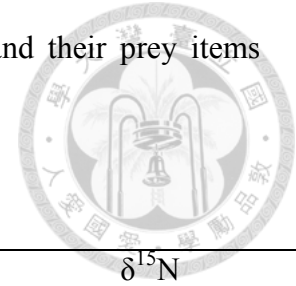


Table 4. Diet composition of *Istiophorus platypterus* in eastern Taiwan by stomach content analysis. Length of fish prey items given in fork length, “Others” indicates unidentified contents (FO: frequency of occurrence, N: number, W: wet weight, IRI: index of relative importance).

Prey Item	F0	F0(%)	N	N(%)	W (g)	W(%)	IRI	IRI(%)	IRI rank	FL (cm)
<i>Auxis</i> spp. (Bullet tuna)	55	23.71%	90	17.48%	9285	23.74%	977.01	35.93%	2	6-27
<i>Priacanthus macracanthus</i> (Red bigeye)	40	17.24%	151	29.32%	12412	31.73%	1052.60	38.71%	1	8-22
<i>Trichiurus lepturus</i> (Hairtail, cutlassfish)	24	10.34%	56	10.87%	4439	11.35%	229.88	8.46%	3	15-74
<i>Decapterus</i> spp. (Scad)	24	10.34%	46	8.93%	5094	13.02%	227.12	8.35%	4	8-37
<i>Mene maculata</i> (Moonfish)	9	3.88%	30	5.83%	1533	3.92%	37.80	1.39%	6	5-14
<i>Scomber japonicus</i> (Chub mackerel)	9	3.88%	13	2.52%	1494	3.82%	24.61	0.91%	8	14-36
<i>Katsuwonus pelamis</i> (Skipjack)	9	3.88%	33	6.41%	839	2.14%	33.18	1.22%	7	17-31
Exocoetidae (Flyingfish)	5	2.16%	7	1.36%	552	1.41%	5.97	0.22%	12	18-32
Belonidae (Needlefish)	7	3.02%	10	1.94%	464	1.19%	9.44	0.35%	11	20-42
Gempylidae (Snake mackerel)	11	4.74%	21	4.08%	266	0.68%	22.56	0.83%	9	6-34
Clupeidae (Anchovy, herring)	2	0.86%	13	2.52%	372	0.95%	3.00	0.11%	14	8-14
Tetraodontidae (Pufferfish)	5	2.16%	5	0.97%	444	1.14%	4.54	0.17%	13	13-23
Bramidae (Pomfret)	2	0.86%	2	0.39%	152	0.39%	0.67	0.02%	15	7-9
Cephalopoda (Squid)	21	9.05%	29	5.63%	1148	2.93%	77.54	2.85%	5	4-31
Others	9	3.88%	9	1.75%	623	1.59%	12.96	0.48%	10	1-16
Total	232		515		39117		2718.86			

Table 5. Isotope values of $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) for sailfish and their prey items sampled off eastern Taiwan.



(a) Sailfish

Sailfish	n	$\delta^{13}\text{C}$				$\delta^{15}\text{N}$			
		mean	SD	max	min	mean	SD	max	min
Juvenile (<140cm, LJFL)	31	-18.39	1.41	-16.01	-21.66	10.01	1.18	11.45	7.51
Maturing (141-180cm, LJFL)	41	-17.27	0.95	-16.06	-19.93	11.89	0.75	13.67	10.34
Adult (>181cm, LJFL)	33	-17.47	1.02	-16.03	-22.04	13.15	0.49	14.15	12.23

(b) Prey items of sailfish sampled off eastern Taiwan

Prey item	n	$\delta^{13}\text{C}$				$\delta^{15}\text{N}$			
		mean	SD	max	min	mean	SD	max	min
<i>Auxis</i> spp.	8	-17.89	0.33	-17.35	-18.21	9.55	0.78	10.83	8.77
<i>Priacanthus macracanthus</i>	6	-17.80	0.39	-17.08	-18.24	10.38	0.50	11.26	9.87
<i>Trichiurus lepturus</i>	6	-16.91	0.43	-16.41	-17.53	12.80	0.87	14.09	11.77
<i>Decapterus</i> spp.	8	-17.43	0.39	-16.81	-18.06	9.42	1.65	10.76	6.15
<i>Mene maculate</i>	6	-17.77	0.62	-17.17	-18.70	8.02	1.60	9.40	5.96
<i>Scomber japonicus</i>	5	-17.11	0.33	-16.68	-17.48	10.71	0.95	11.68	9.18
<i>Katsuwonus pelamis</i>	4	-17.95	0.28	-17.62	-18.27	10.62	0.83	11.09	9.06
Exocoetidae	2	-17.15	0.01	-17.16	-17.15	8.12	0.15	8.23	7.98
Belonidae	3	-17.37	0.24	-17.10	-17.57	7.31	1.42	8.89	6.13
Gempylidae	4	-17.76	0.25	-17.51	-18.00	8.74	0.89	9.51	7.54
Clupeidae	2	-17.18	0.76	-16.64	-17.72	6.84	0.21	6.98	6.69
Tetraodontidae	5	-18.13	0.38	-17.65	-18.56	8.19	0.80	8.83	7.03
Bramidae	3	-17.87	0.55	-17.36	-18.45	6.43	0.56	7.08	6.04
Cephalopoda	8	-18.25	1.07	-16.55	-19.67	8.71	1.53	10.24	6.14

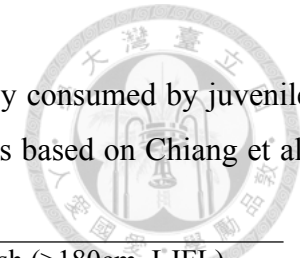


Table 6. Estimated percentage contributions (mean and 95% confidence intervals) by stable isotope mixing model of prey consumed by juvenile (<140cm, LJFL), maturing(141-180cm, LJFL) and adult (>181cm, LJFL) sailfish. Differentiation between maturity stages based on Chiang et al. (2006a).

Prey item	Juvenile sailfish (<140cm, LJFL)	Maturing sailfish (141-180cm, LJFL)	Adult sailfish (>180cm, LJFL)
	mean (95% confidence intervals)	mean (95% confidence intervals)	mean (95% confidence intervals)
<i>Auxis</i> spp.	5.23% (0-13.39%)	9.34% (0-19.80%)	6.36% (0-15.57%)
<i>Priacanthus macracanthus</i>	3.93% (0-10.56%)	10.36% (0-21.13%)	11.30% (0.24-25.11%)
<i>Trichiurus lepturus</i>	1.94% (0-5.37%)	10.03% (0.59-18.72%)	32.63% (22.61-42.35%)
<i>Decapterus</i> spp.	4.47% (0-11.84%)	6.71% (0-15.77%)	4.54% (0-11.94%)
<i>Mene maculate</i>	11.04% (0.23-52%)	5.00%(0-12.93%)	2.19% (0-5.91%)
<i>Scomber japonicus</i>	2.93% (0-8.24%)	7.41% (0-16.60%)	8.41% (0-19.81%)
<i>Katsuwonus pelamis</i>	3.67% (0-9.84%)	12.90% (0.41-25.43%)	15.82% (0.01-29.94%)
Exocoetidae	6.13% (0-15.03%)	4.22% (0-11.37%)	3.84% (0-6.83%)
Belonidae	8.79% (0.19-21%)	4.03% (0-10.85)	2.03% (0-5.44%)
Gempylidae	9.02% (0-20.04%)	5.31% (0-13.30%)	2.04% (0-7.05%)
Clupeidae	9.62% (0.20-82%)	3.26% (0-8.93%)	3.22% (0-4.83%)
Tetraodontidae	9.19% (0-20.54%)	7.56% (0-17.12%)	3.68% (0-9.37%)
Bramidae	15.90% (1.09-30.24%)	4.26% (0-10.90%)	1.91% (0-5.16%)
Cephalopoda	8.13% (0-18.33%)	9.57% (0-20.04%)	4.89% (0-11.77%)

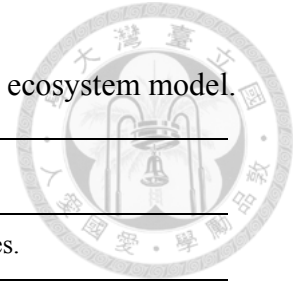


Table 7. Functional group components of the eastern Taiwan pelagic ecosystem model.

Functional group	Taxa
Marine mammals	Dolphins: bottlenose, Risso's, roughtoothed. Whales.
Elasmobranch	<i>Sphyrna</i> spp., <i>Alopias</i> spp., <i>Isurus oxyrinchus</i> , <i>Carcharhinus</i> spp., <i>Prionace glauca</i> ,
Tuna	<i>Thunnus albacares</i> , <i>Thunnus obesus</i> <i>Thunnus orientalis</i>
Sailfish	<i>Istiophorus platypterus</i>
Misc. Billfish	<i>Xiphias gladius</i> , <i>Istiompax indica</i> , <i>Makaira mazara</i> , <i>Kajikia audax</i> <i>Makaira nigricans</i>
Misc. piscivores	<i>Sarda orientalis</i> , <i>Coryphaena hippurus</i> , <i>Katsuwonus pelamis</i>
Hairtail	<i>Trichiurus lepturus</i>
Red bigeye	<i>Priacanthus macracanthus</i>
Frigate and bullet tuna	<i>Auxis thazard</i> , <i>Auxis rochei</i> , <i>Euthynnus affinis</i>
Chub Mackere	<i>Scomber japonicus</i> , <i>Scomber australasicus</i>
Carangidae	<i>Decapterus</i> spp., <i>Selar crumenophthalmus</i>
Forage epipelagic fishes	Clupeidae, Engraulidae, Balistidae, Tetraodontidae, Exocoetidae, <i>Mene maculate</i>
Mesopelagic fishes	Gempylidae, Myctophidae, Bramidae
Cephalopods	Loliginidae, Sepiidae, <i>Sthenoteuthis oualaniensis</i>
Shrimps and crabs	Penaeoidea, Portunidae, <i>Portunus sanguinolentus</i>
Zooplankton	Copepods, misc. micro/meso zooplankton, larval fishes.
Phytoplankton	Diatoms, cyanobacteria, dinoflagellates, algae
Detritus	

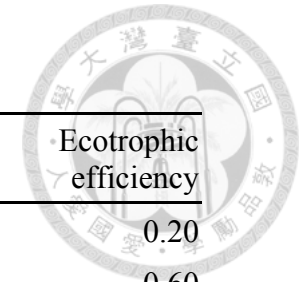


Table 8. Basic input and output (bold) parameters of the trophic model for eastern Taiwan pelagic ecosystem.

Group name	Trophic level	Biomass (t/km ²)	P/B (/year)	Q/B (/year)	Ecotrophic efficiency
1 Marine mammals	4.523	0.0042	0.05	30.0	0.20
2 Sharks	4.471	0.024	0.35	4.0	0.60
3 Tuna	4.418	0.06	0.80	10.0	0.60
4 Sailfish	4.405	0.05	0.50	8.0	0.70
5 Misc. Billfish	4.460	0.04	0.40	7.5	0.70
6 Hairtail	3.792	0.15	1.50	6.0	0.90
7 Red bigeye	3.437	0.15	1.50	6.0	0.90
8 Frigate and bullet tuna	3.450	0.23	1.60	10.0	0.70
9 Chub mackerel	3.405	0.18	1.20	10.0	0.80
10 Carangidae	3.446	0.22	1.20	8.0	0.80
11 Misc. piscivores	4.110	0.25	0.85	8.0	0.85
12 Epipelagic fishes	3.217	0.35	3.69	13.9	0.90
13 Mesopelagic fishes	2.796	0.15	2.43	13.9	0.60
14 Cephalopod	3.238	0.20	4.50	15.0	0.95
15 Shrimps and crabs	2.474	0.25	8.50	15.0	0.80
16 Zooplankton	2	5	25	160	0.50
17 Phytoplankton	1	12	138		0.60
18 Detritus	1	200			0.091



Table 9. Diet composition matrix for all function groups of eastern Taiwan pelagic ecosystem.

Prey \ Predator	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1 Marine mammals																
2 Sharks																
3 Tuna	0.01	0.01		0.005	0.005											
4 Sailfish	0.03	0.01	0.001		0.005											
5 Misc. Billfish	0.04	0.01	0.0005	0.002	0.03											
6 Hairtail	0.10	0.08	0.10	0.09	0.09							0.02				
7 Red bigeye	0.15	0.11	0.10	0.15	0.15							0.04			0.01	
8 Frigate and bullet tuna	0.17	0.15	0.12	0.123	0.125							0.1			0.01	
9 Chub mackerel	0.10	0.17	0.12	0.12	0.12			0.002	0.002			0.11			0.001	
10 Carangidae	0.05	0.12	0.13	0.12	0.105			0.002	0.005			0.12			0.02	
11 Misc. piscivores	0.09	0.08	0.08	0.08	0.10	0.05		0.003	0.003	0.002		0			0.002	
12 Epipelagic fishes	0.05	0.12	0.139	0.08	0.05	0.27	0.10	0.18	0.088	0.10	0.25	0.05			0.20	
13 Mesopelagic fishes	0.03	0.03	0.03	0.05	0.05	0.07	0.05	0.002	0.002	0.05	0.05	0.05	0.05		0.05	
14 Cephalopod	0.15	0.10	0.15	0.13	0.12	0.11	0.05	0.05	0.10	0.10	0.10	0.10	0.05		0.057	
15 Shrimps and crabs	0.03	0.01	0.03	0.05	0.05	0.35	0.45	0.33	0.33	0.33	0.16	0.3	0.20	0.15	0.05	
16 Zooplankton						0.15	0.35	0.431	0.47	0.418	0.05	0.35	0.30	0.25	0.40	0.90
17 Phytoplankton												0.15	0.20	0.25	0.40	0.10
18 Detritus													0.20		0.15	

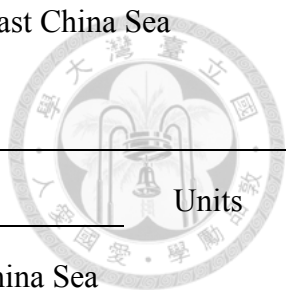
Table 10. A tabular model of ecological succession: trends to be expected in the development of ecosystems (modified from Odum, 1969)

Ecosystem attributes	Developmental stages	Mature stages
<i>Community energetics</i>		
1 Gross production/community respiration (<i>P/R</i> ratio)	Greater or less than 1	Approaches 1
2 Gross production/standing crop/biomass (<i>P/B</i> ratio)	High	Low
3 Biomass supported/unit energy flow (<i>B/E</i> ratio)	Low	High
4 Net community production	High	Low
5 Food chains predominantly	Linear grazing	Weblike, detritus
<i>Community structure</i>		
6 Total organic matter	Small	Large
7 Inorganic nutrients	Extrabiotic	Intrabiotic
8 Species diversity - variety component	Low	High
9 Species diversity - equitability component	Low	High
10 Biochemical diversity	Low	High
11 Stratification and spatial heterogeneity	Poorly organized	Well organized
<i>Life history</i>		
12 Niche specialization	Broad	Narrow
13 Size of organism	Small	Large
14 Life cycles	Short, simple	Long, complex
<i>Nutrient cycling</i>		
15 Mineral cycles	Open	Open
16 Nutrient exchange rate, with environment	Rapid	Slow
17 Role of detritus in nutrient regeneration	Unimportant	Important
<i>Selection pressure</i>		
18 Growth form (selection type)		
19 Production	Quantity	Quality
<i>Overall homeostasis</i>		
20 Internal symbiosis	Undeveloped	Developed
21 Nutrient conservation	Poor	Good
22 Stability	Poor	Good
23 Entropy	High	Low
24 Information	Low	High

Christensen, V. 1995. Ecosystem maturity – towards quantification. *Ecological Modelling*, 77: 3-32.

Odum, E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262-270.

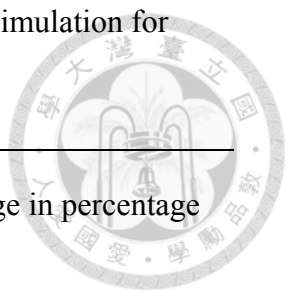
Table 11. Ecosystem properties for eastern Taiwan (this study) and East China Sea (Cheng et al., 2009).



Parameter	Value		Units
	eastern Taiwan	east China Sea	
Sum of all consumption	824.882	1289.249	t/km ² /year
Sum of all exports	809.995	2518.649	t/km ² /year
Sum of all respiratory flows	528.617	715.951	t/km ² /year
Sum of all flows into detritus	890.940	2686.87	t/km ² /year
Total system throughput	3054.433	7221	t/km ² /year
Sum of all production	1787.289	3549	t/km ² /year
Mean trophic level of the catch	3.88	3.32	
Gross efficiency (catch/net p.p.)	0.000	0.002465	
Calculated total net primary production	1656.0	3234.6	t/km ² /year
Total primary production/total respiration	3.133	4.518	
Net system production	1127.384	2518.649	t/km ² /year
Total primary production/total biomass	85.767	91.047	
Total biomass/total throughput	0.006	0.005	/year
Total biomass (excluding detritus)	19.304	35.527	t/km ²
Total catch	0.035	7.973	t/km ² /year
Connectance Index	0.467		
System Omnivory Index	0.250		
Ecopath pedigree index	0.519		

Cheng J.H., Cheung W.L., Pitcher T.J., 2009. Mass-balance ecosystem model of the East China Sea. *Progress in Natural Science* 19: 1271–1280.

Table 12. Change rate in biomass of functional groups after 50 year simulation for eastern Taiwan pelagic ecosystem by using Ecosim model.



Functional group	Initial biomass (t/km ² /year)	Final biomass (t/km ² /year)	Change in percentage
1 Marine mammals	0.0042	0.00218	-48.13%
2 Sharks	0.024	0.0193	-19.52%
3 Tuna	0.06	0.0372	-38.04%
4 Sailfish	0.05	0.0323	-35.42%
5 Misc. Billfish	0.04	0.00669	-83.27%
6 Hairtail	0.15	0.0728	-47.85%
7 Red bigeye	0.15	0.122	-18.69%
8 Frigate and bullet tuna	0.23	0.281	+22.26%
9 Chub mackerel	0.18	0.126	-30.07%
10 Carangidae	0.22	0.136	-38.01%
11 Misc. piscivores	0.25	0.0629	-74.83%
12 Epipelagic fishes	0.35	0.144	-58.74%
13 Mesopelagic fishes	0.15	0.0383	-74.48%
14 Cephalopod	0.20	0.0977	-51.17%
15 Shrimps and crabs	0.25	0.130	-48.00%
16 Zooplankton	5	7.513	+50.25%

Publications

一、期刊論文

(1) Tsai, C.N., Chiang, W.C., Sun, C.L., Shao, K.T., Chen, S.Y., Yeh, S.Z., 2014. Trophic size-structure of sailfish *Istiophorus platypterus* in eastern Taiwan estimated by stable isotope analysis, *Journal of Fish Biology* 84, 354-371. doi:10.1111/jfb.12290

(2) Tsai, C.N., Chiang, W.C., Sun, C.L., Shao, K.T., Chen, S.Y., Yeh, S.Z., 2014. Diet composition of sailfish (*Istiophorus platypterus*) in eastern Taiwan. (Submitted).

二、研討會論文

(1) 蔡政南、江偉全、孫志陸、邵廣昭、陳淑穎 (2011) 利用穩定同位素解析臺灣東部海域雨傘旗魚之食物階層結構。2011 臺灣水產學會論文發表會論文摘要集。Size-related trophic structure of sailfish (*Istiophorus platypterus*) by stable isotopes analyses in the waters off eastern Taiwan. 2011 Annual Meeting Fisheries Society of Taiwan. p24。中山大學，2011年12月。

(2) 蔡政南、江偉全、孫志陸、邵廣昭 (2012) 利用穩定同位素分析推估臺灣東部海域雨傘旗魚之攝食組成。2012 臺灣水產學會論文發表會論文摘要集。Estimating diet composition of sailfish (*Istiophorus platypterus*) in the waters off eastern Taiwan by stable isotopes analyses. 2012 Annual Meeting for Fisheries Society of Taiwan. P30。海洋大學，2013年1月。

(3) Tsai C N, Chiang W C, Sun C L, Shao K T, Chen S Y (2013) Stomach content and stable isotope analyses of the food habits and trophic ecology of sailfish (*Istiophorus platypterus*) in waters off eastern Taiwan. 5th International Billfish Symposium. November 4-8, 2013, Taipei, Taiwan. 臺灣大學，2013年11月。

(4) 蔡政南、江偉全、孫志陸、邵廣昭 (2013) 臺灣東部海域雨傘旗魚食物網與營養結構分析。2013 臺灣水產學會論文發表會論文摘要集。Food web and trophic relationship of sailfish (*Istiophorus platypterus*) in the waters off eastern Taiwan. P26。嘉義大學，2014年1月。