

## 運用熱平衡模式探討臺灣東部海域 正鰹 (*Katsuwonus pelamis*) 體溫調節機制

林憲忠<sup>1</sup> · 江偉全<sup>1\*</sup> · 松本隆之<sup>2</sup> · 張綦璿<sup>1</sup> · 何源興<sup>1</sup> · 太田史生<sup>3</sup>

<sup>1</sup>行政院農業委員會水產試驗所東部海洋生物研究中心

<sup>2</sup>日本水產研究 · 教育機構水產資源研究所

<sup>3</sup>日本味之素株式會社

### 摘 要

正鰹 (*Katsuwonus pelamis*) 為大洋高度洄游性魚種，廣泛分布於熱帶及溫帶海域。本研究於臺灣東部綠島海域利用記錄型標識器解析正鰹移動行為的體溫調節機制。總計回收 5 尾正鰹的記錄器資料，分析結果顯示，其下潛行為棲息深度介於 0 – 310 m，環境溫度介於 13.1 – 28.3°C，腹腔內溫度則介於 17 – 28.2°C，具有晝夜週期性的下潛行為模式。經由熱平衡模式分析正鰹生理和體溫調節的行為，顯示腹腔內溫度皆高於棲息環境水溫，尤其於白天進行下潛行為時更加明顯。當正鰹棲息於表層時，平均傳熱係數為  $2.7 \pm 0.6 (10^{-3}/s)$ ，而下潛時，平均傳熱係數為  $0.9 \pm 0.3 (10^{-3}/s)$ ，表示下潛時體內溫度下降緩慢。當下潛至混合層以深之水層時，雖然環境溫度隨深度迅速下降，而腹腔內溫度變化於下潛後，以約 7 分鐘的速率緩慢下降。根據環境溫度資料，經由熱平衡模式計算腹腔內溫度的估計，顯示熱平衡之溫度與實際測量之溫度結果吻合。本研究結果顯示，正鰹經由生理機制改變傳熱速率進行體溫的調節，這種機制相似於鮪類物種，能夠穿越溫躍層或較低溫之水層，擴增巡遊範圍以利尋找或利用更廣泛之餌料生物資源。

關鍵詞：記錄型標識器、體溫調節、熱平衡模式、體內產熱、腹腔內溫度

### 前 言

生理生態特徵及物種之間的相互作用是影響海洋物種垂直分布之主要因素，例如：覓食與被掠食等 (Longhurst, 1967; Giske *et al.*, 1990)。海洋物種並非長期棲息於特定水層，而是擁有不同周期的垂直移動習性，例如：浮游動物與游泳動物的垂直移動主要是受光照強度的變化，以及被掠食風險和餌料可利用性的變化 (Hays, 2003)。大洋性魚類除了固定的日周期垂直移動外，亦會表現出不定時反覆的下潛行為，這些下潛模式的行為策略，或許存在了許多限制與影響因素，例如物種本身行為、環境因素、覓食行為、節省能量消耗及溫度限制等，都會影響大洋性魚類的垂直移動行為特

徵 (Carey and Scharold, 1990; Klimley, 1993; Holland and Sibert, 1994; Casey *et al.*, 2014; Andrzejczek *et al.*, 2019)。

海洋魚類的分布與豐度常常惠受到海洋環境之影響，特別是水溫。不同水層的溫度梯度強烈的影響大洋性魚類的分布，因為物種間對熱的反應有所不同。溫躍層的深度，容易影響大洋性魚類之垂直棲息的喜好，這些訊息可提供對海洋生態系統空間管理的基礎訊息。溫度亦影響生物的適應性，因為透過生理過程而影響魚類的活動、生長及新陳代謝 (Huey and Stevenson, 1979)。大多數魚類是屬於外溫動物 (ectotherms)，體溫取決於外部環境溫度，使得活動行為隨著溫度而變化 (Payne *et al.*, 2016; Lear *et al.*, 2019)。由於魚類棲息在導熱性高的環境中，因此，假設魚類經由鰓進行呼吸期間會失去大部分的代謝熱量 (Stevens *et al.*, 1974; Stevens, 2011)。然而，一些魚類如鮪類 (Tunas) 與鼠鯊類 (lamnid sharks) 已經

\* 通訊作者/臺東縣成功鎮五權路 22 號, TEL: (089)850090#408; FAX: (089) 850092; E-mail: wcchiang@mail.tfrin.gov.tw

進化到能提高體溫的能力 (Carey *et al.*, 1971)。主要是因為這些魚類有血管逆流熱交換系統 (vascular countercurrent heat exchangers)，使動脈的血與靜脈的血之間進行逆流熱交換，減少在較低溫區域活動時熱能的散失 (Holland *et al.*, 1992; Holland and Sibert, 1994; Brill, 1994; Brill *et al.*, 1994; Kitagawa *et al.*, 2004)。這個機制能保持相對較高體溫的策略，例如增加巡游速度或更廣泛水平洄游及垂直移動的範圍 (Dickson and Graham, 2004; Watanabe *et al.*, 2015)。無論熱的來源來自於特定的組織或器官 (例如肌肉或全身吸熱)，以維持較高的體溫。這機制對於能量之產生影響很大，因為代謝體溫調節是需要大量的能量 (Bennett and Ruben, 1979)。

體溫調節機制行為主要是為了保持適當的體溫以利進行活動行為，因此，瞭解體溫調節對於理解物種的生態習性是重要的訊息之一。為了瞭解魚類移動與生理之關係，近十幾年來發展許多類型電子標識器，配置於自然環境中之魚體，記錄移動行為與內部生理訊息及棲息環境等資料，從而深入了解魚類為何及如何垂直移動 (Watanabe *et al.*, 2021)。過去針對許多大洋性魚類進行體溫調節機制之相關研究與推論，如大目魷 (*Thunnus obesus*) (Holland *et al.*, 1992) 及翻車魚 (*Mola mola*) (Nakamura *et al.*, 2015)，當下潛移動時，環境溫度快速下降，而這些魚類的體溫熱慣性較大。因此，體溫下降變化緩慢，能巡游至較低水溫之深層，不會造成體溫過低，因而較其他魚類更能在低溫水域活動或尋找餌料資源 (Dagorn *et al.*, 2000; Musyl *et al.*, 2003)。Watanabe *et al.* (2021) 研究指出鋸峰齒鯊 (*Prionace glauca*) 垂直移動期間時，肌肉溫度的變化較環境慢，表示鋸峰齒鯊於環境中不斷的進行覓食及調節體溫，所以鋸峰齒鯊體溫調節與覓食具有相關性，而不是增強熱交換率來進行體溫調節。

Furukawa *et al.* (2011) 研究鬼頭刀 (*Coryphaena hippurus*) 移動行為與棲息環境特徵表示，鬼頭刀的垂直移動主要於混合層內活動，但未發現鬼頭刀可下潛至溫躍層以深水層。然而 Furukawa *et al.* (2015) 利用記錄型標識器記錄鬼頭刀體內溫度研究結果指出鬼頭刀屬於變溫魚類，移動時的體內溫度會隨著環境溫度而變化。由於體內溫度的生理條件限制，使鬼頭刀移動深度

介於棲息溫度與表水溫差異 6°C 以內 (Lin *et al.*, 2019, 2020)。東海海域太平洋黑魷 (*Thunnus orientalis*) 幼魚，白天期間經常下潛至溫躍層以深海域，而當夏季溫躍層變化時，則棲息於表面混合層範圍內，並表示太平洋黑魷幼魚腹腔溫度，會隨環境溫度降低而增加體內溫度或保持體內溫度 (Kitagawa *et al.*, 2000, 2001, 2004, 2007)。Block *et al.* (2001) 使用記錄型標識器 (archival tag) 記錄大西洋黑魷 (*Thunnus thynnus*) 移動行為、棲息深度與溫度偏好表示，大西洋黑魷可以下潛至水深 1,000 m，且同時能保持體內溫度。

此外，這些大型中上層魚類的傳熱係數 (體溫與環境溫度變化)，在淺水域時，體溫增加情形較高於下潛體溫降低階段，顯示這些物種能在生理上增強體溫變暖過程，從而縮短下潛的持續時間且提高下潛期間的覓食效率 (Nakamura *et al.*, 2015)。然而體型較大的魚類產生的高熱慣性有助於在溫躍層以下進行巡游時能保持較高的體溫。因此較大型魚類在溫躍層以深巡游時會表現出體溫調節，以確保體溫不會降低至與較深處之溫度相同 (Carey and Scharold, 1990; Holland and Sibert, 1994; Lawson *et al.*, 2010; Nakamura *et al.*, 2015)。Nakamura *et al.* (2020) 指出鯨鯊 (*Rhincodon typus*) 肌肉溫度變化較環境水溫緩慢，並由於鯨鯊的體型較大，能有防禦體溫下降，有助於下潛及巡游至 1,000m 深的低溫水域。

正鰹 (*Katsuwonus pelamis*) 為大洋性高度洄游之物種，分布於全球世界海洋之溫帶海域 (Matsumoto *et al.*, 1984)，其分布受到海表層溫度 29°C 及聖嬰南方震盪 (El Niño-Southern Oscillation) 的影響 (Lehodey *et al.*, 1997)。根據 FAO 統計近年來正鰹漁獲量位居全球第三，為蛋白質供應之重要來源，中西太平洋為鰹鮪圍網之重要漁場，漁獲量以正鰹最為大宗，近年來產量由 1,000,000 mt 上升至 1,800,000 mt，可見該魚種之商業需求的重要性。臺灣正鰹總漁獲量約介於 130,000-200,000 mt 之間，其中沿近海漁業漁獲量約在 3,100-9,700 mt 之間，平均年產值約在 2 億 2 千萬元左右，主要以延繩釣、曳繩釣、焚寄網及定置網漁業漁獲為主。臺灣有關正鰹之研究主要已有生殖生物學 (吳, 1986; 傅, 2004; 許等, 2021)、攝食生態與營養位階動態 (Chang *et al.*, 2022) 及移動行為 (Chiang *et al.*, 2021) 等相關研究研究。

根據 Chiang *et al.* (2021) 表示，正鰹白天期間頻繁的上下垂直移動。雖然溫度與溶氧對正鰹的耐受性使得棲息深度局限於混合層，但偶爾會下潛至溫躍層進行短時間的巡游 (Dizon *et al.*, 1977; Barkley *et al.*, 1978)。Neill *et al.* (1976) 推測正鰹可能容易發生體溫過高 (hyperthermia) 的問題，因此，可能會侷限於溫水域活動。

本研究主要目的是利用運用熱平衡模式計算體溫調節並與移動行為資料進行整合，推論正鰹生理機制與移動行為之關係。此外，經由模式運算正鰹升溫與降溫傳熱過程，其平衡係數與其他物種進行比較，探討各變溫魚類在大洋環境之棲息溫度區位。

## 材料與方法

### 一、記錄型標識器及標識方法

本研究所使用 Lotek Wireless (Newmarket, ON, Canada) 所生產之記錄型標識器，型號為 LAT-2910。標體為管狀型，長度 2.4 cm，直徑 0.82 cm，重量 2.9 g，內建 8 Mb 儲存空間，並以 30 sec 的頻率，記錄時間序列的深度、溫度 (外部環境溫度與內部腹腔內溫度) 及光照度。記錄深度範圍從 0 - 2,000 m (解析度為 0.05%，準確度為  $\pm 1\%$ )，記錄溫度範圍為 -5 - 45°C (解析度為 0.2°C，準確度為 0.05°C)。

本研究於臺灣東部綠島海域人工集魚器 (fish aggregating devices, FAD) 附近以曳繩釣漁法 (trolling fishing) 捕獲正鰹 (Fig. 1)。漁獲正鰹時，首先視漁獲健康狀況 (活動力好、無出血情況及無吞鈎情況)，將健康、活動力好的正鰹牽引至船舷邊後帶至於甲板上之木製擔架上，將魚的腹部朝上，首先先測量正鰹體長，之後以手術及縫合之技術方式在魚體的腹部(泄殖腔上方約 1 cm) 剖開一小口 (約 1.5 cm)，將記錄器植入魚體腹部後，再利用 leukoclips® (Leukoclip Stapler SD Handle, AMA PRODUCTS, Australia) (類似訂書機的醫療縫合器) 搭配 B 型訂針進行傷口縫合 (Fig. 2)，整個標識過程約在 60 秒以內完成。

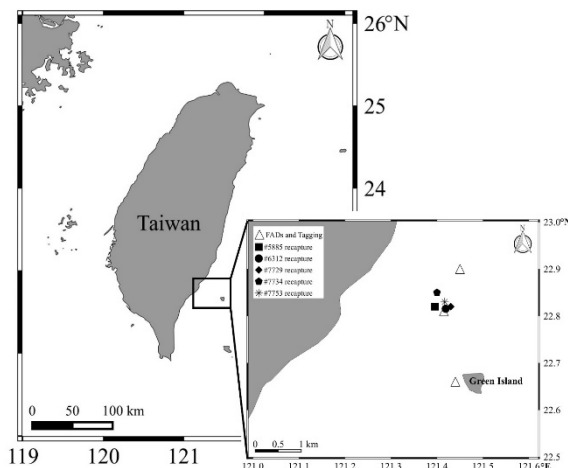


Fig. 1 Map showing the study site in southeastern Taiwan and tagging site and recaptured area of skipjack tuna with archival tags.

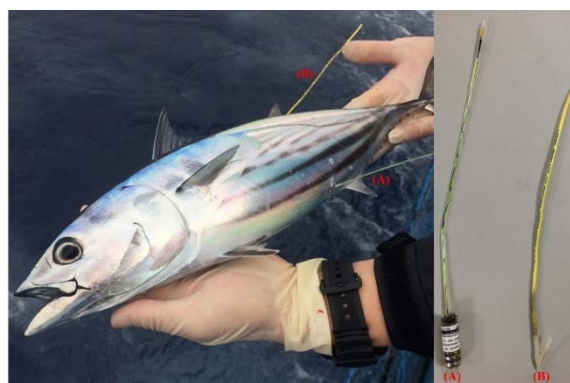


Fig. 2 Skipjack tuna is tagged with (A) an archival tag inserted into the tuna's abdominal cavity and (B) conventional plastic dart tags with an ID number and release agency printed on them.

### 二、熱平衡模式 (heat budget model)

本研究資料來自於 Chiang *et al.* (2021) 研究資料中的棲息環境溫度與體溫資料，運用熱平衡模式解析正鰹棲息環境溫度與腹腔內溫度變化之關係。魚體溫度的流失與增加的比例是腹腔內溫度 ( $T_b$ ) 與環境溫度之間的溫差 ( $T_a$ )，其公式如下 (Stevens and Sutterlin, 1976; Holland *et al.*, 1992; Brill *et al.*, 1994)：

$$\frac{dT_b}{dt} = k(T_a - T_b) + \dot{T}_m$$

其中， $t$  為時間 (s)； $k$  為魚體全身溫度轉換係數 ( $s^{-1}$ )； $\dot{T}_m$  為內部產熱的變化速率 ( $^{\circ}C s^{-1}$ )。

由於先前研究表明， $k$  值可能會出現較大的波動，因此檢查  $k$  值兩種變化的可能性，其公式如下

**Table 1** Deployments of archival tags on skipjack tuna, information regarding tagging and depth, ambient temperature, and peritoneal cavity temperature was obtained

Fish #ID	Deployment date	Fork length at release (cm)	Recording duration (day)	Depth (m)		Temperature (°C)			
				min.-max. (mean±SD)		min.-max. (mean±SD)			
				Daytime	Nighttime	Ambient		Peritoneal cavity	
5885	16 Dec. 2018	44	31	0-223.9 44.4±31.2	0-271.4 29.4±26.9	14.8-26.9 24.5±1.7	13.1-27.0 25±0.8	16.9-28.8 25.2±1.0	19.0-27.3 25.4±0.6
6312	14 Mar. 2019	44	26	0-310.6 86.7±43.2	0-301.0 73.2±35.3	13.2-28.3 24.0±2.5	13.3-26.8 24.4±1.6	18.8-27.6 24.7±1.5	18.5-27.1 24.8±1.4
7753	16 Dec. 2019	41	11	0-205.8 40.3±21.8	0-105.8 31.4±13.2	14.2-26.1 24.5±0.8	20.9-26.1 24.6±0.4	19.9-26.4 24.7±0.7	23.5-26.4 24.8±0.4
7734	11 Dec. 2019	41	13	0-167.4 45.8±19.0	0-136.4 38.5±23.8	17.6-25.5 24.4±0.4	21.3-25.4 24.5±0.4	21.4-26.1 24.7±0.3	23.2-25.4 24.7±0.3
7729	10 Dec. 2019	43	23	0-199.4 48.2±25.2	0-181.4 50±25.6	14.4-26.1 24.5±0.8	21.3-25.4 24.5±0.4	20.1-27.0 25.0±0.6	22.5-26.4 24.8±0.6
Total	-	43±1.4*	104	0-310.6 55.2±36.9	0-301.0 46.1±32.6	13.2-28.3 24.4±1.6	13.1-27.0 24.7±1.1	17.0-28.2 24.9±1.0	18.5-27.3 25.0±0.9

\*Mean±SD

(Holland *et al.*, 1994; Furukawa *et al.*, 2015) :

$$k = \begin{cases} k_1, & \text{if } T_a - T_b < \Delta T_{crit} \\ k_2, & \text{if } T_a - T_b \geq \Delta T_{crit} \end{cases}$$

$$k = a \text{ constant}$$

$\Delta T_{crit}$  為  $T_a$  與  $T_b$  之差的臨界點；假設在水中  $\Delta T_{crit}$  比  $T_b$  冷及脫離水時  $\Delta T_{crit}$  比  $T_b$  熱； $k_1$ ：當魚體溫處於保持溫度狀態； $k_2$ ：魚體溫吸收熱的狀態。

每個模型的參數是使用數值程序估計，該程序使用觀察和估算的腹膜腔溫度之間最小化的平方差，預測的腹腔溫度 ( $\hat{T}_b$ ) 可以經由微分方程來計算，公式如下 (Furukawa *et al.*, 2015) :

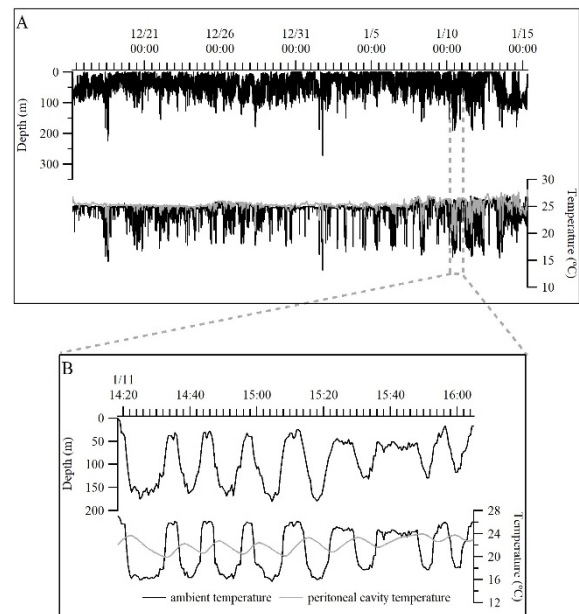
$$\hat{T}_b(t + \Delta t) = k(T_a(t) - \hat{T}_b(t))\Delta t + \hat{T}_m\Delta t + \hat{T}_b(t)\Delta t$$

$T_a(t)$ ,  $\hat{T}_b(t)$  為每個時間 (t) 之環境溫度與估算腹腔內溫度； $\Delta t$  為時間差。

## 結 果

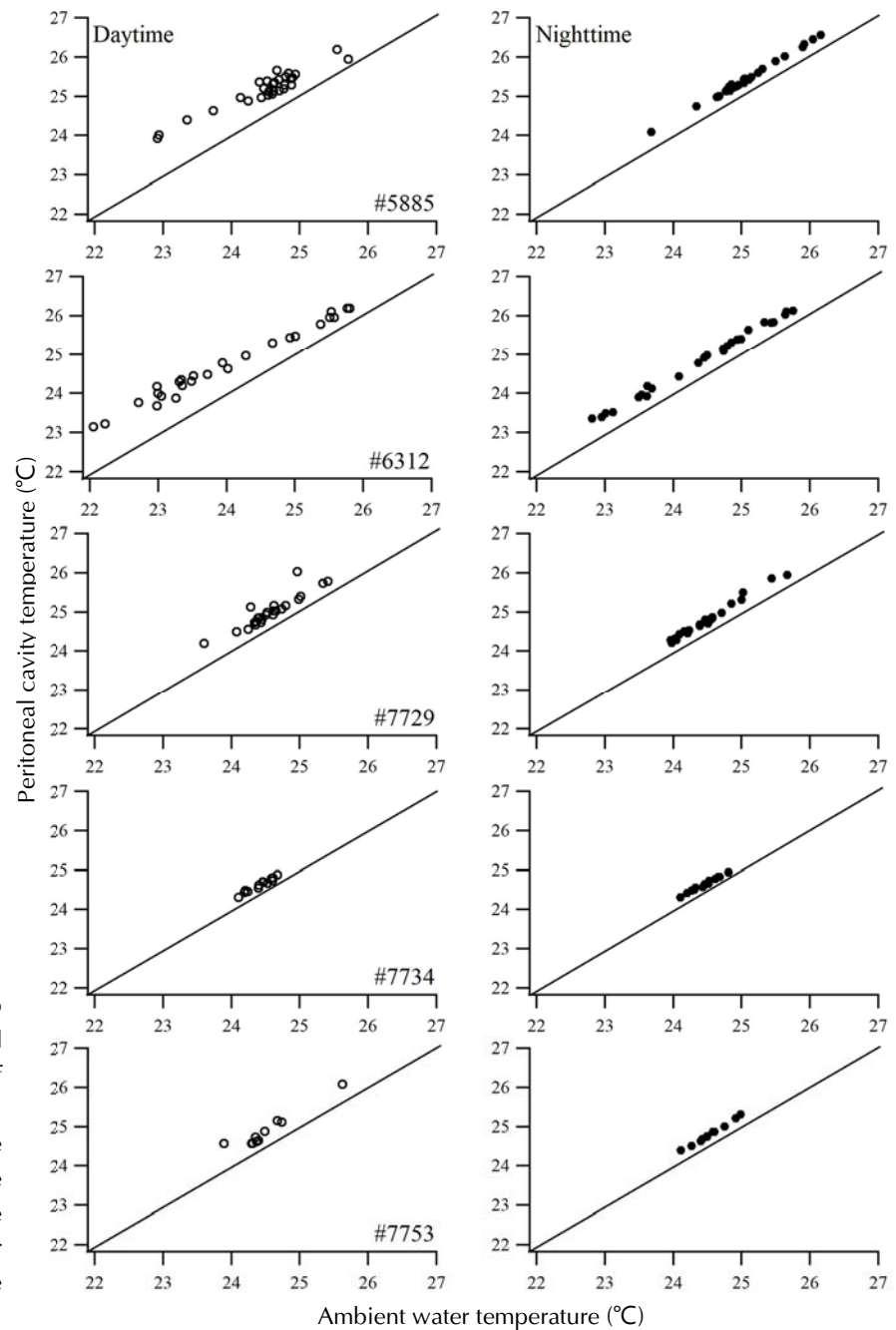
### 一、環境溫度與腹腔溫度

本研究於臺灣東南部綠島 FAD 海域使用曳繩釣漁法漁獲正鯷，於 5 尾正鯷 (尾叉長介於 41 - 44 cm) 植入記錄型標識器，並於標放後 11 - 31 天回收標放之正鯷，共取得 104 天時間序列的行為資料 (Table 1)。Fig. 3A 為正鯷垂直移動棲息深度、棲息環境溫度及腹腔內溫度之時間序列資料以編



**Fig. 3** Time-series data for depth (upper) and peritoneal cavity (grey) and ambient (black) temperature (lower) from skipjack tuna #5885 (A), with the portion in A expanded (B).

號#5885 正鯷個體為例。正鯷棲息環境溫度介於 13.2 - 28.3°C 之間，白天棲息於 13.2 至 28.3°C (平均 24.1 ± 1.6°C)，夜間棲息於 13.1 - 27°C 之間 (平均 24.7 ± 1.1°C)。腹腔內溫度介於 17 - 28°C，白天介於 17 - 28°C (平均 24.9 ± 1.0°C)，夜間介於 18.5 - 27.3°C (平均 25 ± 0.9°C) (Table 1)。計算每個體正鯷時間序列的平均棲息環境溫度與腹腔內



**Fig. 4** The relationship between the daytime and nighttime mean values of ambient water and peritoneal cavity temperature for five skipjack tuna. The zone where peritoneal cavity temperature equals ambient water temperature is indicated by the solid line.

溫度之關係顯示，正鰹於白天與夜間移動的腹腔內溫度皆高於環境溫度 (Fig. 4)。根據棲息環境溫度與腹腔內溫度兩者之溫差 ( $T_b - T_a$ ) 顯示介於 0.1 - 1.2°C 之間，平均  $0.4 \pm 0.2^\circ\text{C}$ ，白天介於 0.1 - 1.2°C 之間，平均  $0.6 \pm 0.3^\circ\text{C}$ ，夜間 0.1 - 0.6°C，平均  $0.3 \pm 0.09^\circ\text{C}$ ，兩者之溫差具有顯著差異 (t-test,  $t = 7.67$ ,  $p < 0.0001$ )，表示白天棲息環境溫度與腹腔內溫度之溫差較高於夜間。

## 二、熱平衡模式之估算

根據熱平衡模式進行正鰹體溫調節行為機制分析顯示，Fig. 3B 為正鰹 #5885 下潛深度與棲息環境及腹腔內溫度，當正鰹下潛至混合層以深之較冷水域時(根據 Chiang *et al.*, 2021 本研究海域之混合層約為 100 m)，腹腔內溫度會緩慢下降但變化溫差不大，並保持相對恆定的體溫。本研究根據熱平衡模式所計算出正鰹熱傳導係數 ( $k$ ) 介於  $0.84 - 1.58 (10^{-3}/\text{s})$  之間，產熱變化速率 ( $T_m$ ) 介於

**Table 2** The input values  $k$  and  $T_m$  utilized by the heat budget model to simulate the peritoneal cavity temperature of each individual. Also shown is the coefficient of determination for the calculated temperature

Number	The whole-body heat-transfer coefficient ( $10^{-3}/s$ )	Heat production ( $10^{-3}C/s$ )	Heat production during the daytime( $10^{-3}C/s$ , A)	Heat production during the nighttime( $10^{-3}C/s$ , B)	Ratio of heat production (A/B)
#5885	0.89	0.48	0.63	0.33	1.91
#6312	1.22	0.75	0.93	0.57	1.63
#7729	0.84	0.33	0.40	0.21	1.90
#7734	1.58	0.32	0.37	0.25	1.48
#7753	1.14	0.37	0.43	0.32	1.34

**Table 3** Heat budget comparison between skipjack tuna and other species based on the heat-transfer coefficient

Species	Heat-transfer coefficient ( $10^{-3}/s$ )		Reference
	Cooling ( $k_1$ )	Warming ( $k_2$ )	
Skipjack tuna ( <i>Katsuwonus pelamis</i> )	0.56	1.80	This study
	1.04	2.97	
	0.69	2.38	
	1.44	3.57	
	0.86	2.80	
Dolphinfish ( <i>Coryphaena hippurus</i> )	3.10	3.38	Furukawa <i>et al.</i> (2015)
	2.00	2.23	
Bluefin tuna ( <i>Thunnus orientalis</i> )	0.037	0.036	Kitagawa <i>et al.</i> (2001)
Bigeye tuna ( <i>Thunnus obesus</i> )	0.52	4.01*	Holland and Sibert (1994)
	6.23	2.28*	
Ocean sunfish ( <i>Mola mola</i> )	4.33	2.83*	Nakamura <i>et al.</i> (2015)
	2.17	8.75*	

\*( $10^{-3}/s$ )

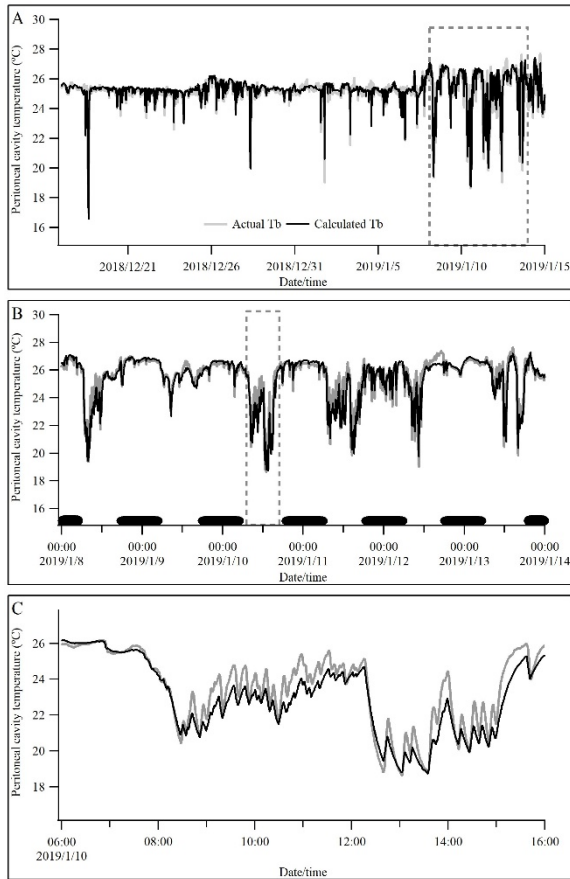
0.32 – 0.75 ( $10^{-3}C/s$ ) 之間，白天介於 0.37 – 0.93 ( $10^{-3}C/s$ )，夜間介於 0.21 – 0.57 ( $10^{-3}C/s$ ) (Table 2)，晝夜間產熱速率具有明顯差異 (成對 t-test,  $t = 4.37, p < 0.01$ )，並顯示白天的產熱速率較高於夜間 1.34 – 1.91 (平均  $1.56 \pm 0.23$ ) 倍之間，表示白天產熱速率較夜間快 (Table 2)。

根據計算 5 尾正鰹之  $k_1$  顯示介於為 0.56 – 1.44 ( $10^{-3}/s$ ) 之間， $k_2$  則介於 1.80 – 3.57 ( $10^{-3}/s$ ) 之間，明顯高於  $k_1$  (Table 3)，表示正鰹上升至表水層時體溫快速增加，然而下潛時體溫則保持於較溫暖狀態緩慢下降。由此可知，正鰹在自然環境移動中會進行不同的體溫調節機制，增加棲息海域範圍。

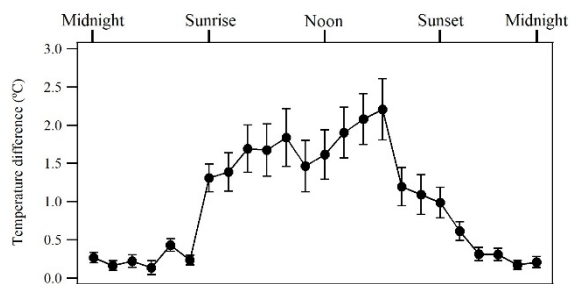
Fig. 5A 為 #5885 腹腔內預測溫度 (黑色線)，顯示其與實際溫度 (灰色線) 呈吻合狀態 ( $R^2=0.90$ )，表示利用熱平衡模式可從棲息環境之溫度進行估算腹腔內溫度。正鰹晝夜垂直潛移動顯

示，主要發生於白天期間具有明顯的下潛移動行為 (Fig. 5B)，根據晝夜熱平衡模式估算溫度與實際溫度資料顯示，白天熱平衡模式估算溫度介於 16.54 – 27.44°C，實際溫度介於 19.93 – 28.16°C，兩者相差介於 0.72 – 3.42°C 之間，夜間熱平衡模式估算溫度介於 20.60 – 27.26°C，實際溫度介於 19.04 – 27.28°C 之間，兩者相差介於 0.20 – 1.56°C 之間，實際測量之溫度皆高於熱平衡模式估算之溫度 (Fig. 5C)。本研究依據實際與估算之腹腔內溫度進行比較，並彙整 24 小時週期計算兩者最大差異值，發現夜間差異在 0.5 以內，日出與日落相對差異 0.5 – 1.5°C 之間，白天則差異較大介於 1.5 – 2.2°C 之間，表示正鰹白天期間呈廣泛垂直移動時該期間之實際的腹腔內溫度皆較高於估算溫度 (Fig. 6)。





**Fig. 5** Actual (gray) and calculated (black) peritoneal cavity temperature for skipjack tuna #5885 based on observed ambient water temperature (A). B: The 6-day portion of the calculated and actual peritoneal cavity temperatures extracted from A. C: an expansion of the portion in B. The presence of horizontal black bars denotes the nighttime.



**Fig. 6** Maximum temperature difference in hours per day (actual peritoneal cavity temperature minus calculated peritoneal cavity temperature). The error bar represents the standard deviation.

## 討 論

本研究於臺灣東部綠島 FAD 附近海域共記錄 5 尾正鰹 (尾叉長介於 41 - 44 cm 之間) 的移動行

為及棲息環境與腹腔內溫度之關係，結果表明正垂直移動具有明顯的晝夜差異，白天移動較廣泛於夜間 (Chiang *et al.*, 2021)。根據正鰹標放後 11 - 31 天再被曳繩釣所捕獲，表示使用外部手術植入記錄型標識器標識後的正鰹恢復正常移動及覓食行為 (Chiang *et al.*, 2021)。魚類的分布和豐度往往受海洋條件的影響，特別是水溫為影響個體之生理限制及代謝機制之過程之因素之一 (Wildhaber and Crowder, 1990, 1991, 1995; Krause *et al.*, 1998; Hochachka and Somero, 2002)。海水溫度隨著深度的變化影響大洋物種的分布，因為每種物種對熱的適應有所不同 (Hochachka and Somero, 2002; Galli *et al.*, 2009; Krebs, 2009)。

根據記錄正鰹之棲息環境溫度與腹腔內溫度顯示，當正鰹處於較低之環境溫度，腹腔內溫度則緩慢下降，且溫度較環境溫度高，然而體溫之  $k_2$  與  $k_1$  之升溫與降溫比率顯示， $k_2$  似乎高於  $k_1$  的 2.4 - 3.4 倍之間，表示升溫過程較降溫過程的變化率高。這種現象與許多大洋性中上層魚類相似，如 Holland *et al.* (1992) 研究大目鮪的體溫調節機制顯示  $k_1 = 0.52 (10^{-3}/s)$  及  $k_2 = 4.01 (10^{-2}/s)$ 。翻車魷  $k_1$  為 2.17 - 6.23 ( $10^{-3}/s$ )， $k_2$  為 0.28 - 8.75 ( $10^{-2}/s$ )，表示翻車魷在溫度上升與下降具有明顯的調節機制 (Nakamura *et al.*, 2015)。Kitagawa *et al.* (2001) 研究指出，黑鮪魚之  $k_1$  與  $k_2$  分別為 0.037 ( $10^{-3}/s$ ) 及 0.036 ( $10^{-3}/s$ )，鬼頭刀兩個個體分別為  $k_1 = 3.10 (10^{-3}/s)$  及  $k_2 = 3.38 (10^{-3}/s)$  與  $k_1 = 2.00 (10^{-3}/s)$  及  $k_2 = 2.23 (10^{-3}/s)$  (Furukawa *et al.*, 2015) (Table 3)，表示降溫與升溫之間似乎沒有差異。根據先前研究顯示，本研究所測之正鰹的體溫調節與大目鮪及翻車魷相似，表示當正鰹進入較冷水域時體溫冷卻傳熱係數較低於高水溫期間。正鰹與鮪類一樣為紅色肌肉魚種，所以體內溫度上升率較高 (Malte *et al.*, 2007)。

經由熱平衡模式估算正鰹與大目鮪 (Holland *et al.*, 1992) 之體溫調節機制顯示，當魚體由較冷水域(混合層以深)上升至較暖的表層(混合層)時熱交換系統將會快速升溫，而當再返回較冷之水域時，將會保存體內熱能。正鰹白天棲息深度較廣泛，且經常下潛至較深及較低溫之水域行短暫之巡游，因此白天期間正鰹由較冷水域上升至暖水時產熱速率則較快於夜間 (白天產熱率為夜間的

1.34 – 1.91 倍)(Table 2)。Nakamura *et al.* (2015) 表示，翻車魷由較深之冷水域移動至表層，主要為體溫回溫之調節機制。雖然許多研究表明，魷類具有溫度調節能力 (Stevens and Neill, 1978; Holland *et al.*, 1992; Brill, 1994; Brill *et al.*, 1994; Holland and Sibert, 1994; Kitagawa *et al.*, 2004)。但是根據 Kitagawa *et al.* (2001) 研究指出，太平洋黑魷的體溫調節與大目魷不同，並表示黑魷魚主要是依賴體內產熱為主，而大目魷則是依賴著環境溫度的熱能。而鬼頭刀腹腔內溫度主要受到環境溫度而影響，因此，垂直移動受限於混合層之深度範圍 (Furukawa *et al.*, 2015)。

一般較大型的魚類，改變熱交換率的能力更加發達，由於大型魚類的體積比表面積大 (熱慣性大)，因此體溫變化率較緩慢。然而，在較小型的魚類中，體溫很快的與環境溫度達成平衡，幾乎沒有運用熱交換率的空間。具有血管逆流熱交換系統之大目魷 (Malte *et al.*, 2007) 與劍旗魚 (Stoehr *et al.*, 2018) 透過該系統的機制，使體內溫度升溫與冷卻比率有所明顯差異。雖然有些魚類體溫與環境溫度之關係與大目魷、劍旗魚及翻車魚相似，體內溫度較環境溫度下降緩慢，例如：鋸峰齒鯊在體溫調節方面沒有增強熱交換率來進行體溫調節，主要是與覓食之間關聯，且在冷卻及升溫的過程中體溫保持於一個狹窄的範圍內，使鋸峰齒鯊更廣泛的在海域中尋找獵物 (Watanabe *et al.*, 2021)。Holland *et al.* (1992) 運用植入型標識器測量大目魷紅色肌肉溫度變化，發現該肌肉的溫度上升較下降比率更高。因此目前本研究或其他相關魷類 (紅色肌肉的魚種) 的體溫調節的變化率或許較低估真實的數據 (Malte *et al.*, 2007)，雖然如此，由這些研究顯然表示正鰹及其他魷類皆具有廣泛的體溫調節能力，且不同種類皆有不同的變化速率。

根據 Nakamura *et al.* (2020) 研究表示，鯨鯊下潛至水溫約 4°C 的深度進行短途的巡游移動，並說明體型較大的魚需要更多的時間來恢復體溫，就該尾鯨鯊深潛至 1,000 m 及回到水面需要花費約 40 min，小型魚類則較難保持魚體的溫度下潛至較深低溫的深度，因此小型魚為了達到這種機制會增加垂直移動的速率。因此，下潛的時間也是體溫調節的一項機制，可能是為了避免體溫下

降而減少活動能力 (Nakamura *et al.*, 2020)。多種魚類將會經由行為機制及體溫調節功能，擴大本身的垂直移動範圍，為擴展海域中生態區位的關鍵 (Malte *et al.*, 2007; Nakamura *et al.*, 2015, 2020; Stoehr *et al.*, 2018; Watanabe *et al.*, 2021)。

魚類吸熱的生態與生理的重要適應性的假設，包括：魚類保持溫度的能力可以快速的消化及成長 (Carey and Teal, 1966; Neill and Stevens, 1974; Block *et al.*, 1993; Brill *et al.*, 1996; Stevens *et al.*, 2000)，另一方面的假設為保溫機制為高度洄游魚類的特性 (Katz, 2002)。Kitagawa *et al.* (2001) 認為太平洋黑魷魚具有保持體溫的能力，但是缺乏體溫調節能力，而 Neill *et al.* (1976) 則研究指出正鰹體內溫度可能容易發生過熱的現象，使活動範圍可能受到暖水所限制。這種現象或許與成長有關，因為魷類身體肌肉隨著生長而增加 (增厚)，使體內的熱慣性與高代謝率將導致體內溫度呈現過熱的現象。

本研究標放記錄之正鰹尾叉長為 41 – 44 cm，其下潛深度自表層至 310 m，棲息溫度自表層 28.3 – 13.1°C (Chiang *et al.*, 2021)。記錄未成熟之正鰹白天及夜間主要分別棲息於 18 – 28°C 及 22 – 27°C (90% 及 94% 的時間棲息於 24°C 以上) (Chiang *et al.*, 2021)。Nihira (1996) 研究則顯示尾叉長大於 45 cm 之正鰹將會進入冷水域，而較小型之正鰹未有此現象發生，顯示體長大小亦會影響體溫調節機制。Schaefer and Fuller (2007) 研究指出，正鰹成魚 (尾叉長 53 – 73 cm) 棲息溫度保持於 20 – 26°C (主要偏好於 25°C)，且記錄下潛最深深度達 596 m，棲息環境溫度為 7.7°C，然而其中一次的下潛至水深 330 m，持續 2 hr，當時環境溫度為 10.5°C，腹腔內溫度為 15.9°C。根據研究表明，正鰹成熟體長估計約為 46 cm (Soares *et al.*, 2019)，本研究所記錄之正鰹皆屬未成熟魚體，因此，正鰹的垂直移動深度可能與體型大小有關。然而在其他魚種也有相似的情形，根據相關研究顯示，太平洋黑魷尾叉長介於 50 cm 及 70 cm 的魚體之間的腹腔內溫度具有明顯的差異 (Furukawa *et al.*, 2015)，大目魷也有相同的趨勢，體型越大下潛深度較深，所棲息之環境溫度較低 (Holland *et al.*, 1992; Malte *et al.*, 2007; Lin *et al.*, 2021)。因此，垂直移動範圍及體溫調節機制將與體型之間具有相關性的存在。



Jobling (1981) 指出動物攝食後代謝率將會增加，本研究依據實際與預測之腹腔內溫度進行比較，發現白天期間實際的腹腔內溫度皆較高於預測溫度，其餘期間差異則較小。然而根據臺灣東部海域正鰹曳繩釣漁業主要作業時間為黎明至白天時段。假設該期間為正鰹覓食的時段，白天期間體內溫度較高，然而根據移動行為顯示，而推測正鰹可能於黎明與白天期間進行較廣泛且呈 W 型的垂直移動模式，主要是增加最佳的覓食策略 (Sims *et al.*, 2008; Chiang *et al.*, 2021)，這些行為與生理機制被許多研究表示為鮪類的最佳覓食策略 (Musyl *et al.*, 2003; Weng *et al.*, 2009; Weng *et al.*, 2017)，以最低的能量消耗進行覓食行為獲取更多的能量。由於正鰹沒有鰾 (Boyra *et al.*, 2018)，可以複雜的下潛行為來快速改變方向，增加尋找餌料的機率，且不會增加水平移動的距離消耗魚體的能量 (Horodysky *et al.*, 2007)。

垂直移動為魚類廣泛的移動行為，其將會受到生理耐受性或環境條件之變化而改變移動行為特徵。溫躍層季節性的深度改變和低溶氧的區域可能是影響許多大洋性魚類垂直棲地利用的因素之一 (Prince *et al.*, 2010; Stramma *et al.*, 2012; Furukawa *et al.*, 2014; Coffey *et al.*, 2020)。溫躍層的分層現象，使餌料生物聚集，因此許多掠食性物種棲息於該水層中有效的利用餌料資源，以獲取最大的能量 (Gray, 2003; Crocker *et al.*, 2006; Teo *et al.*, 2009)。Furukawa *et al.* (2014) 研究指出，太平洋黑鮪會短暫性的垂直移動在溫躍層進行覓食，而鬼頭刀垂直移動深度則取決於混合層的深度，表示該兩物種於同一海域的生態區位差異。根據 Chiang *et al.* (2021) 表示本研究所標放位置附近的溫度、鹽度及溶氧垂直結構顯示，混合層溫度於 19 - 21°C 時，深度約在 100 m，從表面至水深 200 m 時，鹽度介於 34.3 - 34.7 psu，水深至 150 m 時，溶氧量介於 5.5 - 6.7 mg/L 之間，而當溫度低於 10°C 時，溫躍層則擴展延伸至 500 m 之水層，此時溶氧為 5.5 - 3.6 mg/L 之間。根據許多研究表示，溫躍層的季節變動及溶氧因子是限制大洋性魚類分布或棲地利用的主要因素之一，然而溶氧並未影響旗魚類之下潛行為 (Brill, 1994; Prince *et al.*, 2010; Stramma *et al.*, 2012; Coffey *et al.*, 2020)。魚類的垂直與水平的移動策略，包括 (1) 生理機

制 (如：肌肉溫度與溶氧) (Holland *et al.*, 1992; Brill 1994; Musyl *et al.*, 2003) 及 (2) 最佳覓食策略 (Musyl *et al.*, 2003; Ohshimo *et al.*, 2018; Lin *et al.*, 2021) 等。

本研究為臺灣首次利用記錄型標識器解析正鰹垂直移動及溫度調節機制。根據垂直移動行為顯示，雖然正鰹大多時間棲息於混合層內活動，但是偶爾會有下潛至較深的深度 (310 m) 及較低溫 (13.1°C) 的水層進行短暫的巡游 (Chiang *et al.*, 2021)。經由本研究熱交換模式表示，正鰹具有體溫調適的機制，更能較廣泛的進行垂直移動。本研究之結果僅表示未成熟之正鰹並未代表著成熟魚的體溫調適機制，未來應增加成熟個體進行標放，進一步的理解不同體型大小之正鰹移動行為特徵及體溫調節機制，解析正鰹如何進行垂直移動的機制關係。雖然本研究根據實際與預測之腹腔內溫度進行比較，並推測正鰹可能的覓食時間，未來可進行水槽飼養實驗研究，實際觀察正鰹覓食時的時間與體溫之關係，闡明深潛行為與生理反應之調節機制。

## 參考文獻

- 吳春基 (1986) 台灣東部海域產正鰹之生物學研究 (一) 體長組成、群成熟度、性比。台灣省水產試驗所試驗報告, 42: 33-50.
- 許紅虹, 張芸甄, 江偉全, 蔡富元, 吳瑞賢, 何源興 (2021) 臺灣東部海域正鰹 (*Katsuwonus pelamis*) 之性比與性成熟研究. 水產研究, 29: 1-14.
- 傅信欽 (2004) 中西太平洋與台灣東部海域正鰹之生殖生物學研究. 國立臺灣大學海洋研究所碩士論文, 68 pp.
- Andrzejaczek, S., A. C. Gleiss, C. B. Pattiaratchi and M. G. Meekan (2019) Patterns and drivers of vertical movements of the large fishes of the epipelagic. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 29: 335-354.
- Barkley, R. A., W. H. Neill and R. M. Gooding (1978) Skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, habitat based on temperature and oxygen requirements. *Fish. Bull.*, 76: 643-662.
- Bennett, A. F and J. A. Ruben (1979) Endothermy and activity in vertebrates. *Science*, 206: 649-654.
- Block, B. A., H. Dewar, S. B. Blackwell, T. D. Williams, E. D. Prince, C. J. Farwell, A. Boustany, S. L. H. Teo, A. Seitz, A. Walli and D. Fudge (2001) Migratory

- movements, depth preferences, and thermal biology of Atlantic bluefin tuna. *Science*, 293: 1310-1314.
- Block, B. A., J. R. Finnerty, A. F. Stewart and J. Kidd (1993) Evolution of endothermy in fish: mapping physiological traits on a molecular phylogeny. *Science*, 260: 210-214.
- Boyra, G., G. Moreno, B. Sobradillo, I. Perez-Arjona, I. Sancristobal, D. A. Demer and P. Ratilal (2018) Target strength of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) associated with fish aggregating devices (FADs). *ICES J. Mar. Sci.*, 75:1790-1802.
- Brill, R. W. (1994) A review of temperature and oxygen tolerance studies of tunas pertinent to fisheries oceanography, movement models and stock assessments. *Fish. Oceanogr.*, 3: 204-216.
- Brill, R. W. (1996) Selective advantages conferred by the high performance physiology of tunas, billfishes, and dolphin fish. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Physiol.*, 113: 3-15.
- Brill, R. W., H. Dewar and J. B. Graham (1994) Basic concepts relevant to heat transfer in fishes, and their use in measuring the physiological thermoregulatory abilities of tunas. *Environ. Biol. Fishes*, 40: 109-124.
- Carey, F. G. and J. M. Teal (1966) Heat conservation in tuna fish muscle. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.*, 56: 1464-1469.
- Carey, F. G. and J. V. Scharold (1990) Movements of blue sharks (*prionace glauca*) in depth and course. *Mar. Biol.*, 106: 329-342.
- Carey, F. G., J. M. Teal, J. W. Kanwisher and K. D. Lawson (1971) Warm-bodied fish. *Integr. Comparat. Biol.*, 11: 137-143.
- Casey, J. P., M. C. James and A. S. Williard (2014) Behavioral and metabolic contributions to thermoregulation in freely swimming leatherback turtles at high latitudes. *J. Exp. Biol.*, 217: 2331-2337.
- Chang, Y. C., W. C. Chiang, D. J. Madigan, F. Y. Tsai, C. L. Chiang, H. H. Hsu, S. M. Lin, M. Y. Zhuang, C. T. Sun, L. C. Chen and S. P. Wang (2022) Trophic dynamics and feeding ecology of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) off eastern and western Taiwan. *Mol.*, 27: 1073.
- Chiang, W. C., T. Matsumoto, S. J. Lin, Q. X. Chang, M. K. Musyl, Y. S. Ho and F. Ohta (2021) Fine-scale vertical movement and behavior of immature skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) off Eastern Taiwan. *J. Mar. Sci. Technol.*, 29: 207-219.
- Coffey, D. M., M. A. Royer, C. G. Meyer and K. N. Holland (2020) Diel patterns in swimming behavior of a vertically migration deepwater shark, the bluntnose sixgill (*Hexanchus griseus*). *PLoS ONE*, 15: e0228253.
- Crocker, D. E., D. P. Costa, B. J. Le Boeuf, P. M. Webb and D. S. Houser (2006) Impact of El Niño on the foraging behavior of female northern elephant seals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 309: 1-10.
- Dagorn, L., P. Bach and E. Josse (2000) Movement patterns of large bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the open ocean determined using ultrasonic telemetry. *Mar. Biol.*, 136: 361-371.
- Dizon, A. E., W. H. Neil and J. J. Magnuson (1977) Rapid temperature compensation of volitional swimming speeds and lethal temperatures in tropical tunas (Scombridae). *Environ. Biol. Fish.*, 2: 83-92.
- Furukawa, S., R. Kawabe, S. Ohshimo, K. Fujioka, G. N. Nishihara, Y. Tsuda, T. Aoshima, H. Kanehara and H. Nakata (2011) Vertical movement of dolphinfish *Coryphaena hippurus* as recorded by acceleration data-loggers in the northern East China Sea. *Environ. Biol. Fish.*, 92: 89-99.
- Furukawa, S., W. C. Chiang, S. Watanabe, H. M. Hung, H. C. Lin, H. M. Yeh, S. P. Wang, K. Tone, and R. Kawabe (2015) The first record of peritoneal cavity temperature in free-swimming dolphinfish *Coryphaena hippurus* by using archival tags, on the East Coast of Taiwan. *J. Aquac. Mar. Biol.*, 2: 1-7.
- Furukawa, S., Y. Tsuda, G. N. Nishihara, K. Fujioka, S. Ohshimo, S. Tomoe, N. Nakatsuka, H. Kimura, T. Aoshima, H. Kanehara, T. Kitagawa, W. C. Chiang, H. Nakata and R. Kawabe (2014) Vertical movements of Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) and dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) relative to the thermocline in the northern East China Sea. *Fish. Res.*, 149: 86-91.
- Galli, G. L., H. A. Shiels and R. W. Brill (2009) Temperature sensitivity of cardiac function in pelagic fishes with different vertical mobilities: yellowfin tuna (*Thunnus albacares*), bigeye tuna (*Thunnus obesus*), mahimahi (*Coryphaena hippurus*), and swordfish (*Xiphias gladius*). *Physiol. Biochem. Zool.*, 82: 280-290.
- Giske, J., D. L. Aksnes, B. M. Baliño, S. Kaartvedt, U. Lie, J. T. Nordeide, A. G. V. Salvanes, S. M. Wakili and A. Aadnesen (1990) Vertical distribution and trophic interactions of zooplankton and fish in Masfjorden, Norway. *Sarsia*, 75: 65-81.

- Gray, C. A. (2003) Variability in thermocline depth and strength, and relationships with vertical distributions of fish larvae and mesozooplankton in dynamic coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 247: 211-244.
- Hays, G. C. (2003) A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia*, 503: 163-170.
- Hochachka, P. W. and G. N. Somero (2002) *Biochemical adaptation: Mechanism and process in physiological evolution*. Oxford University Press, New York.
- Holland, K. N. and J. R. Sibert (1994) Physiological thermoregulation in bigeye tuna, *Thunnus obesus*. *Environ. Biol. Fishes*, 40: 319-327.
- Holland, K. N., R. W. Brill, R. K. C. Chang, J. R. Sibert and D. A. Fournier (1992) Physiological and behavioural thermoregulation in bigeye tuna (*Thunnus obesus*). *Nature*, 358(6385): 410-412.
- Horodysky, A. Z., D. W. Kerstetter, R. J. Latour and J. S. Graves (2007) Habitat utilization and vertical movements of white marlin (*Tetrapturus albidus*) released from commercial and recreational fishing gears in the western North Atlantic Ocean: inferences from short duration pop-up archival satellite tags. *Fish. Oceanogr.*, 16: 240-256.
- Huey, R. B. and R. D. Stevenson (1979) Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *Am. Zool.*, 19: 357-366.
- Jobling, M. (1981) The influences of feeding on the metabolic rate of fishes: a short review. *J. Fish Biol.*, 18: 385-400.
- Katz, S. L. (2002) Design of heterothermic muscle in fish. *J. Exp. Biol.*, 205: 2251-2266.
- Kitagawa, T., H. Nakata, S. Kimura and S. Tsuji (2001) Thermoconservation mechanisms inferred from peritoneal cavity temperature in free-swimming Pacific bluefin tuna *Thunnus thynnus orientalis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 220: 253-263.
- Kitagawa, T., H. Nakata, S. Kimura, T. Itoh, S. Tsuji and A. Nitta (2000) Effect of ambient temperature on the vertical distribution and movement of Pacific bluefin tuna *Thunnus thynnus orientalis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 206: 251-260.
- Kitagawa, T., S. Kimura, H. Nakata and H. Yamada (2004) Diving behavior of immature, feeding Pacific bluefin tuna (*Thunnus thynnus orientalis*) in relation to season and area: the East China Sea and the Kuroshio-Oyashio transition region. *Fish. Oceanogr.*, 13: 161-180.
- Kitagawa, T., S. Kimura, H. Nakata and H. Yamada (2007) Why do young Pacific bluefin tuna repeatedly dive to depths through the thermocline? *Fish. Sci.*, 73: 98-106.
- Klimley, A. (1993) Highly directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry, and geomagnetic field. *Mar. Biol.*, 117: 1-22.
- Krause, J., G. Staaks and T. Mehner (1998) Habitat choice in shoals of roach as a function of water temperature and feeding rate. *J. Fish Biol.*, 53: 377-386.
- Krebs, C. J. (2009) *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*, 6th Ed. Benjamin-Cummings, California.
- Lawson, G. L., M. R. Castleton and B. A. Block (2010) Movements and diving behavior of Atlantic bluefin tuna *Thunnus thynnus* in relation to water column structure in the northwestern Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 400: 245-265.
- Lear, K. O., N. M. Whitney, D. L. Morgan, L. R. Brewster, J. M. Whitty, G. R. Poulakis, R. M. Scharer, T. L. Guttridge and A. C. Gleiss (2019) Thermal performance responses in free-ranging elasmobranchs depend on habitat use and body size. *Oecologia*, 191: 829-842.
- Lehodey, P., M. Bertignac, J. Hampton, A. Lewis and J. Picaut (1997) El Niño Southern Oscillation and tuna in the western Pacific. *Nature*, 389: 715-718.
- Lin, S. J., M. K. Musyl, W. C. Chiang, S. P. Wang, N. J. Su, C. T. Chang, Q. X. Chang, Y. S. Ho, R. Kawabe, H. M. Yeh and C. T. Tseng (2021) Vertical and horizontal movement of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in southeastern Taiwan. *Mar. Freshw. Behav. Physiol.*, 54: 1-21.
- Lin, S. J., M. K. Musyl, S. P. Wang, N. J. Su, W. C. Chiang, C. P. Lu, K. Tone, C. Y. Wu, A. Sasaki, I. Nakamura, K. Komeyama and R. Kawabe (2019) Movement behaviour of released wild and farm-raised dolphinfish *Coryphaena hippurus* tracked by pop-up satellite archival tags. *Fish. Sci.*, 85: 779-790.
- Lin, S. J., W. C. Chiang, M. K. Musyl, S. P. Wang, N. J. Su, Q. X. Chang, Y. S. Ho, I. Nakamura, C. T. Tseng and R. Kawabe (2020) Movements and habitat use of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the East China Sea. *Sustainability*, 12: 5793.
- Longhurst, A. R. (1967). Vertical distribution of zooplankton in relation to the eastern Pacific oxygen minimum. *Deep-Sea Res.*, 14: 51-63.

- Malte, H., C. Larsen, M. Musyl, R. Brill (2007) Differential heating and cooling rates in bigeye tuna (*Thunnus obesus* Lowe): a model of non-steady state heat exchange. *J. Exp. Biol.*, 210: 2618-2626.
- Matsumoto, W. M., R. A. Skippman and A. E. Dizon (1984) Synopsis of biological data on skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*. NOAA Technical Report NMFS Circular.
- Musyl, M. K., R. W. Brill, C. H. Boggs, D. S. Curran, T. K. Kazama and M. P. Seki (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.
- Nakamura, I., R. Matsumoto and K. Sato (2020) Body temperature stability in the whale shark, the world's largest fish. *J. Exp. Biol.*, 223: jeb210286.
- Nakamura, I., Y. Goto and K. Sato (2015) Ocean sunfish rewarm at the surface after deep excursions to forage for siphonophores. *J. Anim. Ecol.*, 84: 590-603.
- Neill, W. H., R. K. C. Chang and A. E. Dizon (1976) Magnitude and ecological implications of thermal inertia in skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus). *Environ. Biol. Fish.*, 1: 61-80.
- Nihira, A. (1996) Studies on the behavioral ecology and physiology of migratory fish schools of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) in the oceanic frontal area. *Bull. Tohoku Natl. Fish. Res. Inst.*, 85: 137-233.
- Ohshimo, S., Y. Hiraoka, T. Sato and S. Nakatsuka (2018) Feeding habits of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the North Pacific from 2011 to 2013. *Mar. Freshw. Res.*, 69: 585-606.
- Payne, N. L., J. A. Smith, D. E. van der Meulen, M. D. Taylor, Y. Y. Watanabe, A. Takahashi, T. A. Marzullo, C. A. Gray, G. Cadiou and I. M. Suthers (2016) Temperature dependence of fish performance in the wild: Links with species biogeography and physiological thermal tolerance. *Funct. Ecol.*, 30: 903-912.
- Prince, E. D., J. Luo, C. P. Goodyear and J. P. Hoolihan (2010) Ocean scale hypoxia-based habitat compression of Atlantic istiophorid billfishes. *Fish. Oceanogr.*, 19: 448-462.
- Schaefer, K. M and D. W. Fuller (2007) Vertical movement patterns of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) in the eastern equatorial Pacific Ocean, as revealed with archival tags. *Fish. Bull.*, 105: 379-389.
- Sims, D. W., E. J. Southall, N. E. Humphries, G. C. Hays, C. L. A. Bradshaw, J. W. Pitchford, A. James, M. A. Hindell, D. Morritt, M. K. Musyl, D. Righton, E. L. C. Shepard, V. J. Wearmouth, R. P. Wilson, M. J. Witt and J. D. Metcalfe (2008) Scaling laws of marine predator search behaviour. *Nature*, 451: 1098-1102.
- Soares, B. J., C. Monteiro-Neto, M. R. d. Costa, R. R. M. Martins, F. C. d. S. Vieira, M. F. d. Andrade-Tubino, A. L. Bastos and R. d. A. Tubino (2019) Size structure, reproduction, and growth of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) caught by the pole-and-line fleet in the southwest Atlantic. *Fish. Res.*, 212: 136-145.
- Stevens, D. and W. Neill (1978) Body temperature relations of tunas, Especially skipjack. *Fish. Physiol.*, 7: 315-359.
- Stevens, E. D. (2011) Design and physiology of arteries and veins: the retia. *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment*, 2: 1119-1131.
- Stevens, E. D. and A. M. Sutterlin (1976) Heat transfer between fish and ambient water. *J. Exp. Biol.*, 65: 131-145.
- Stevens, E. D., H. M. Lam and J. Kendall (1974) Vascular anatomy of the counter-current heat exchanger of skipjack tuna. *J. Exp. Biol.*, 61: 145-153.
- Stevens, E. D., J. W. Kanwisher and F. G. Carey (2000) Muscle temperature in free-swimming giant Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus* L.). *J. Therm. Biol.*, 25: 419-423.
- Stoehr A., J. St. Martin, S. Aalbers, C. Sepulveda and D. Bernal (2018) Free-swimming swordfish, *Xiphias gladius*, alter the rate of whole body heat transfer: morphological and physiological specializations for thermoregulation. *ICES J. Mar. Sci.*, 75: 858-870.
- Stramma, L., E. D. Prince, S. Schmidtko, J. Luo, J. P. Hoolihan, M. Visbeck, D. W. R. Wallace, P. Brandt and A. Kortzinger (2012) Expansion of oxygen minimum zones may reduce available habitat for tropical pelagic fishes. *Nat. Clim. Change*, 2: 33-37.
- Teo, S. L. H., R. M. Kudela, A. Rais, C. Perle, D. P. Costa and B. A. Block (2009) Estimating chlorophyll profiles from electronic tags deployed on pelagic animals. *Aquat. Biol.*, 5: 195-207.
- Watanabe, Y., I. Nakamura and W. C. Chiang (2021) Behavioural thermoregulation linked to foraging in blue sharks. *Mar. Biol.*, 168: 1-10.

- Weng, J. S., M. A. Lee, K. M. Liu, H. H. Huang and L. J. Wu (2017) Habitat and behaviour of adult yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the waters off southwestern Taiwan determined by pop-up satellite archival tags. *Aquat. Living Resour.*, 30: 34.
- Weng, K. C., M. J. W. Stokesbury, A. M. Boustany, A. C. Seitz, S. L. H. Teo, S. K. Miller and B. A. Block (2009) Habitat and behaviour of yellowfin tuna *Thunnus albacares* in the Gulf of Mexico determined using pop-up satellite archival tags. *J. Fish. Biol.*, 74: 1434-1449.
- Wildhaber, M. L. and L. B. Crowder (1990) Testing a bioenergetics-based habitat choice model: bluegill (*Lepomis macrochirus*) responses to food availability and temperature. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 1664-1671.
- Wildhaber, M. L. and L. B. Crowder (1991) Mechanisms of patch choice by bluegills foraging in a variable environment. *Copeia*, 1991: 445-460.
- Wildhaber, M. L. and L. B. Crowder (1995) Bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) foraging behavior under temporally varying food conditions. *Copeia*, 1995: 891-899.



## Thermoregulation of Skipjack Tuna (*Katsuwonus pelamis*) Using a Heat Budget Model in Eastern Taiwan

Shian-Jhong Lin<sup>1</sup>, Wei-Chuan Chiang<sup>1\*</sup>, Takayuki Matsumoto<sup>2</sup>, Chi-Hsuan Chang<sup>1</sup>, Yuan-Shing Ho<sup>1</sup> and Fumio Ohta<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Eastern Marine Biology Research Center, Fisheries Research Institute, Taitung, Taiwan (ROC)

<sup>2</sup>Japan Fisheries Research and Education Agency, Fisheries Resources Institute, Yokohama, Japan

<sup>3</sup>Ajinomoto Co., Inc., Tokyo, Japan

### ABSTRACT

The skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) is a highly migratory pelagic species that is abundant in tropical and temperate seas. In this study, skipjack tuna marked with archival tags were released near Green Island in southeastern Taiwan in order to examine changes in their body temperature as they moved through their natural environments. Five fish were recovered, depths occupied ranged from 0 to 310 meters, ambient temperature ranged from 13.1°C to 28.3°C and peritoneal cavity temperature ranged from 17.0°C to 28.2°C, and diving patterns correlated with diurnal cycles. The heat budget model revealed physiological and behavioral thermoregulation in which peritoneal temperatures were maintained above ambient; this was particularly evident during daytime deeper dives. As skipjack tuna ascends to the surface, the average heat-transfer coefficient is  $2.7 \pm 0.6$  ( $10^{-3}/s$ ), whereas when they return, the average heat-transfer coefficient is  $0.9 \pm 0.3$  ( $10^{-3}/s$ ), indicating that body heat is retained. When fish dives below the mixed layer depth, the ambient temperature drops rapidly with the depth, while peritoneal cavity temperature descent slowly at a rate of about 7 minutes after the dive. Using our model, we were able to estimate peritoneal temperatures based on the ambient water temperature. According to our findings, skipjack bonito regulates thermoregulation by altering heat transfer coefficients via a physiological mechanism. This mechanism and behavior are comparable to those of species of *Thunnus*. In conclusion, skipjack tuna can cross the thermocline or expand its cruising range in cooler water in order to find or utilize additional resources more broadly.

**Key words:** archival tag, behavioral thermoregulation, heat budget model, internal heat production, peritoneal cavity temperature

---

\*Correspondence: No. 22, Wu-Chuan Rd., Chengkung, Taitung, Taiwan. TEL: (089) 850-090 ext. 408; Fax: (089) 850-092; E-mail: wcchiang@mail.tfrin.gov.tw