

## 鲨鱼类年龄和生长特性的研究进展

戴小杰<sup>1,2,3\*</sup>, 高春霞<sup>1</sup>

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 上海海洋大学农业部大洋渔业资源环境科学观测实验站, 上海 201306;

3. 上海海洋大学大洋渔业资源可持续发展省部共建教育部重点实验室, 上海 201306)

**摘要:** 鲨鱼是海洋生态系统的重要生物类群。鲨鱼的年龄与生长作为基础的生活史特征, 是资源评估所需的关键种群信息。鲨鱼的年龄与生长研究需要解决样本的选择与处理、年龄鉴定的方法和校正、生长模型的运用和参数估计等基本问题, 否则难以得到可靠的结果。总结分析了两大类年龄鉴定方法及3种年龄校正技术的优缺点和应用局限性, 比较分析了各种生长模型的应用差别, 并对常见大洋性鲨鱼的生长参数进行了总结。研究认为, 第一背鳍上部的脊椎骨是鲨鱼年龄鉴定的最佳硬质, 硬质的处理需要借助化学方法, 以提高轮纹清晰度; 对年龄鉴定的校正是避免或减少系统误差的关键, 校正方法的选择需要考虑鱼种的寿命; 生长曲线的拟合需要选择多种备选模型, 建议通过AIC信息准则筛选最优模型, 为鲨鱼年龄与生长的进一步研究提供方法和技术上的参考, 也可以为有关种类的资源评估提供生长参数。

**关键词:** 鲨鱼; 年龄鉴定和校正; 生长模型; 生长参数

**中图分类号:** Q 178.1; S 932.4

**文献标志码:** A

鱼类年龄和生长研究是渔业资源研究的重要内容之一。在种群动力学研究中, 准确和精确的年龄和生长信息有助于预测鱼类的资源变动<sup>[1]</sup>, 同时根据渔获物的年龄结构分析, 判定捕捞的强度和渔具的合理性<sup>[2]</sup>, 为渔业管理措施的制定提供科学的理论指导。鲨鱼类由于其生长速率较慢、繁殖周期长、繁殖潜力低、寿命长等特征, 使得它对于捕捞压力的承受能力较低, 一旦资源出现衰退便较难恢复, 故加强对鲨鱼的年龄和生长研究有助于了解鲨鱼的生活史, 评估资源状况和变动。

鲨鱼类年龄鉴定的方法有硬组织鉴定, 长度频率分析等<sup>[3-4]</sup>, 其中主要硬组织材料有椎骨、背棘和神经弓等, 通过观察硬组织上的轮纹结构判断鱼类年龄和生长情况, 但是某些深海鲨鱼由于硬组织钙化程度较低而难以提供准确的年龄信息, 因而较难分析年轮和鱼类生长之间的关

系<sup>[4-7]</sup>; 而且某些鲨鱼类更是缺少硬骨组织, 如真鲨目、六鳃鲨目为无硬棘鲨鱼类<sup>[8-9]</sup>。鲨鱼椎骨轮纹受多种因素的影响, 环境因素如温度、光周期的改变会带来鱼体的生理变化<sup>[10-11]</sup>, 从而影响椎骨生长轮纹的形成; 饵料的缺乏会导致椎骨中形成微小的细纹, 从而引起读龄时的误差<sup>[12]</sup>, 增加了年龄鉴定的难度。为提高年龄鉴定的精确度, 近来研究者多采用两种硬组织对比鉴定, 例如Bubley等<sup>[13]</sup>利用背棘和椎骨对白斑角鲨(*Squalus acanthias*)进行年龄鉴定, 并证明椎骨在年龄鉴定中具有较高的精确性; 或利用硬组织鉴定结合长度频率分析的方法来提高结果的准确度<sup>[14-15]</sup>。通过鲨鱼的长度、重量和年龄等数据, 构建生长模型, 估计生长参数, 作为资源评估的基础生物学资料。本研究根据国内外学者的研究, 总结和评述鲨鱼类年龄鉴定和校正的基本方法、常用的生长模型以及不同区域不同种类鲨鱼的生

收稿日期: 2011-12-21 修回日期: 2012-06-06

资助项目: 农业部三大洋金枪鱼观察员项目(08-54); 上海市捕捞学重点学科建设项目(S30702)

通讯作者: 戴小杰, E-mail: xjdai@shou.edu.cn

物学参数,为该领域的进一步研究提供科学参考。

## 1 鲨鱼类年龄鉴定法

### 1.1 利用硬组织的年龄鉴定

利用硬组织上的轮纹鉴定鱼类年龄是最传统的方法。荷兰的 Leeuwenhoek 最早发现硬组织上的轮纹可鉴定鱼类年龄<sup>[2]</sup>。在鲨鱼年龄鉴定中应用最广泛的材料是脊椎骨,硬棘和神经弓一般是作为辅助性材料。椎骨在深海鲨鱼的年龄鉴定中,由于精确度较低,故研究者大多利用背棘或神经弓进行鉴定<sup>[5,7,16-17]</sup>,但 Gennari 等<sup>[18]</sup>首次成功利用椎骨对深海的黑腹乌鲨 (*Etmopterus spinax*) 进行年龄鉴定,椎骨有望进一步应用于钙化较低的鲨鱼中。

由于不同的鱼种脊椎骨大小、形态不一,钙化程度不等,所以脊椎骨轮纹的鉴定方法多样。Goldman<sup>[12]</sup>对脊椎骨轮纹鉴定的具体步骤做了详细的介绍。常用的方法有切片法,染色法和 X 射线法。其中染色法和 X 射线法主要是为加强轮纹的清晰度。常见的染色方法有茜素红染色<sup>[19]</sup>,结晶紫染色<sup>[20]</sup>和硝酸银染色<sup>[21]</sup>。Carlson 等<sup>[22]</sup>在研究佛罗里达西北部的窄头双髻鲨 (*Sphyrna tiburo*) 年龄和生长时,由于脊椎骨较大,轮纹清晰,故可采用直接观察法;舒黎明等<sup>[23]</sup>对南沙群岛珊瑚礁黑边鳍真鲨 (*Carcharhinus limbatus*) 的年龄鉴定采用简单的切片法,同时提出如果轮纹不清晰,可在苯、二甲苯等试剂中浸泡再观察。Stevens<sup>[4]</sup>在研究东北大西洋的大青鲨 (*Prionace glauca*) 时,使用硝酸银染色法,对脊椎骨进行染色观察生长年轮。Liu 等<sup>[14]</sup>采用硝酸银染色法对台湾东北部的大眼长尾鲨 (*Alopias superciliosus*) 进行年龄鉴定时,发现轮纹不清晰,而使用 X 射线法却能清晰地辨认出年轮,轮纹间差异性明显。因此,在对鲨鱼进行年龄鉴定时,可以尝试多种方法来比较轮纹效果,以条纹最清晰为佳,如 Correia 等<sup>[24]</sup>在脊椎骨呈深圆锥体的黑口锯尾鲨 (*Galeus melastomus*) 年龄研究中,采用 5% 的硝酸脱钙法来增强轮纹清晰度,效果明显,并且省时省力。

根据硬组织进行年龄鉴定具有其优势处,但也存在较多的不足之处:第一,由于鱼体可能会受到环境和饵料等的影响,或自身硬组织钙化程度较低等而造成椎骨年轮难以辨认<sup>[10-12]</sup>;第二,鉴定方法的选择和实验样本的选择等都有可能产生

误差,同时采用人为读龄时,由于鉴定者认识和经验的不同,不可避免地会出现偏差,因此需要进行检验来区分随机误差和系统误差<sup>[1]</sup>。

### 1.2 长度频度分析法

体长频率分析法在鱼类鉴定中用途广泛, Peterson 于 1892 年首次利用长度频率分布法分析鱼类年龄,该方法在鲨鱼类年龄和生长研究中也频繁出现<sup>[25]</sup>。Carlson 等<sup>[22]</sup>利用月长度频率分析窄头双髻鲨幼体的早期生长情况;Liu 等<sup>[14]</sup>发现利用长度频率数据通过 MULTIFIAN 软件模拟估算的生长参数和利用硬组织鉴定年龄并估计出的生长参数具有较高的相似性,证明长度频率分析在构建生长模型时的有效性。

长度频率分析法优点在于其不仅适用于热带、亚热带鱼类,也适用于温带鱼类;同时长度频率数据进行种群参数估计可弥补通过硬组织年龄鉴定拟合的生长曲线无法描述 1 龄以内生长情况的缺陷<sup>[1]</sup>。但这种方法也有其局限性:第一,每种渔具对渔获物都有一定程度的选择,因此在所捕的渔获物中很难同时包括所有年龄组的样本,因此针对这种情况最好的方法就是采用若干种不同渔具采样,从而获得准确、随机的各年龄组的样本<sup>[2]</sup>;第二,由于鱼类在性成熟后,体长生长速度会减慢,故高龄鱼在衰老期可能会出现长度生长停滞的情况,这样各年龄组长度分布可能出现重叠,从而出现错误结果<sup>[26]</sup>。

上述两种鉴定方法各有优缺点,硬组织鉴定法应用较为广泛,而长度频率分析一般仅适用于年龄较小,世代重叠较少的鲨鱼类,故在鲨鱼类年龄和生长研究中,可将两者结合起来应用,从而提高年龄鉴定的准确度。

## 2 年龄鉴定的校正

伴随着鲨鱼类年龄鉴定技术的日趋成熟,年龄鉴定的校正技术也正在逐步发展完善。年龄校正主要是验证椎体轮纹形成的年周期性<sup>[14]</sup>和证实个体的绝对年龄<sup>[1]</sup>。用于校正年龄鉴定的方法有饲养法<sup>[25]</sup>,边际增量分析法 (MIA)<sup>[27]</sup>,化学标记法以及同位素标记法等<sup>[12]</sup>。在验证轮纹形成的年周期性中,相对边际增量分析应用广泛;在证实个体绝对年龄中,化学标记法使用得最为广泛,同位素标记法也越来越受到重视。

边际增量分析是通过在一定时间周期内对鱼

种进行连续取样,测量硬组织上各轮纹的半径,计算和分析各龄的边际增长率(MIR),确定轮纹的形成规律。Romine等<sup>[28]</sup>通过分析边际增长率月均值趋势发现铅灰真鲨(*Carcharhinus plumbeus*)轮纹的狭层形成于冬季,边际增长率从春季至冬季呈增长状态,且MIR没有明显的月间差异,从而推断椎骨轮纹具有年周期性。该方法的局限在于不适合高龄鱼类,因为高龄鱼类随着生长的停滞,轮纹会出现重叠现象<sup>[25]</sup>;对于1龄以下的鲨鱼同样不能采用边际增量分析法,因为它们没有形成完全的生长轮纹<sup>[12]</sup>。

化学标记法是利用标记物如四环素类药物、钙黄绿素等标记鱼类,这类药物会因种类或生活阶段的不同而产生不同的效果,后通过观察重捕样本中椎骨轮纹处的标记物来确定完整年轮形成所经历的时间,可以成功地判断绝对年龄和年增长信息<sup>[29-30]</sup>,但该方法不适合寿命长的鱼类,因为高龄鱼的重捕率较低。Romine等<sup>[28]</sup>利用氧四环素OTC(25 mg/kg)标记夏威夷海域的铅灰真鲨,在紫外线下可清晰观察到脊椎骨上的OTC标记,从而证实轮纹形成时间从冬季开始;McAuley等<sup>[31]</sup>将氧四环素和钙黄绿素注射在第一背鳍前方肌肉和邻近脊柱的肌肉中,进一步证实铅灰真鲨轮纹的年周期性;在尖吻鲭鲨(*Isurus oxyrinchus*)中标记有OTC的鲨鱼1.04年后被回捕,其实际长度与之前假设“一年一轮纹”的预测长度呈现一致性,同时这个结果在放射性碳标记

中也得到了证实<sup>[32]</sup>。

同位素标记法是指利用放射性同位素标记鱼类,以判断鱼体的绝对年龄和轮纹形成的年周期性,鲨鱼研究中采用放射性<sup>14</sup>C标记法。Campana等<sup>[33]</sup>曾报道放射性碳标记法的第一次应用是校正长寿鲨鱼的年龄,如大西洋鼠鲨(*Lamna nasus*)和尖吻鲭鲨。由于元素的半衰期一般较长,所以这种方法一般适用于寿命较长的鱼类,不适合寿命短的种类或幼小个体<sup>[25]</sup>。该方法的局限性在于其较昂贵且需要相当高的技术设备,因此使用率较低,但这种技术却能解决年龄鉴定中某些矛盾问题,如某些种类中难以区分出一年内形成的是一条轮纹还是两条轮纹之类的问题<sup>[14]</sup>。

### 3 生长模型和参数

在鲨鱼类年龄和生长的模型方面,研究者运用了多种生长模型,用于资源评估<sup>[34-35]</sup>。表1、表2分别列出了鲨鱼中常用的8种生长模型及其在15种鲨鱼中的应用情况。

结合表1、表2可以看出,应用最广泛的是von Bertalanffy(VB)生长模型,该模型描述了14种鲨鱼的生长;其次是以 $L_0$ 代替 $t_0$ 的VB修正模型,在5种鲨鱼中得以运用;Gompertz模型被用于估计3种鲨鱼的生长参数;Carlson等<sup>[48]</sup>和Romine等<sup>[28]</sup>分别利用Logistic模型和Gompertz修正模型共同描述短鳍真鲨和铅灰真鲨的生长;Robertson模型、Richards模型和Schnute模型的应用较少。

表1 鲨鱼中常用的生长模型  
Tab.1 Growth models commonly used for sharks

模型名称 model name	模型 model	文献 reference
Von Bertalanffy 模型	$L_t = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)})$	[36]
Von Bertalanffy 修正模型	$L_t = L_0 + (L_\infty - L_0) [1 - e^{-(k)t}]$	[37]
Gompertz 模型	$L_t = L_\infty e^{[-ae(-kt)]}$	[38]
Gompertz 修正模型	$L_t = L_0 \left( e^{\ln\left(\frac{L_\infty}{L_0}\right) [1 - e(-kt)]} \right)$	[39]
Logistic 模型	$L_t = L_\infty (1 + e^{-k(t-t_0)})$	[40]
Robertson 模型	$L_t = L_\infty / (1 + e^{-k(t-t_0)})$	[41]
Richards 模型	$L_t = L_\infty / [1 + e^{(-kt+b)}]^m$	[42]
Schnute 模型	$L_t = \{ L_1^b + (L_2^b - L_1^b) [(1 - e_1^{-a(t-\beta_1)}) / (1 - e_1^{-a(\beta_2 - \beta_1)})] \}^{(1/b)}$	[42]

注: $L_t$ .  $t$ 龄时的长度; $L_\infty$ . 最大渐进长度; $L_0$ . 初生长度; $k$ . 生长系数; $t_0$ . 长度为0时的理论年龄; $a$ 、 $b$ 和 $m$ . 常量; $\beta_1$ . 第一个指定参考年龄; $\beta_2$ . 最后的指定参考年龄; $L_1$ 和 $L_2$ . 年龄 $\beta_1$ 和 $\beta_2$ 对应的估计长度。

Notes: $L_t$ . length at age  $t$ ;  $L_\infty$ . maximum theoretical length;  $L_0$ . mean length-at-age;  $k$ . the growth coefficient;  $t_0$ . theoretical age at zero length;  $a$ ,  $b$  and  $m$ . the constants;  $\beta_1$ . the first selected reference growth rings;  $\beta_2$ . the last selected reference growth rings;  $L_1$  and  $L_2$ . estimated lengths at selected reference growth rings  $\beta_1$  and  $\beta_2$ .

表 2 常见生长模型在鲨鱼中的应用  
 Tab.2 Application of common growth models in the study of sharks

生长模型 growth models	种名 species name	拉丁名 scientific name	研究时间 study time	文献 reference	
传统的 VB 模型	镰状真鲨	<i>Carcharhinus falciformis</i>	1987	[43]	
	路氏双髻鲨	<i>Sphyrna lewini</i>	1987	[43]	
	黑边鳍真鲨	<i>Carcharhinus limbatus</i>	1989	[44]	
	窄头双髻鲨	<i>Sphyrna tiburo</i>	1997	[22]	
	大眼长尾鲨	<i>Alopias superciliosus</i>	1998	[14]	
	麦氏怒鲨	<i>Furgaleus macki</i>	2000	[45]	
	大青鲨	<i>Prionace glauca</i>	2004	[46]	
	低鳍真鲨	<i>Carcharhinus leucas</i>	2005	[47]	
	短鳍真鲨	<i>Carcharhinus brevipinna</i>	2005	[48]	
	铅灰真鲨	<i>Carcharhinus plumbeus</i>	2006	[28]	
	锥齿鲨	<i>Carcharias taurus</i>	2006	[49]	
	条纹斑竹鲨	<i>Chiloscyllium plagiosum</i>	2007	[50]	
	鼬鲨	<i>Galeocerdo cuvier</i>	2008	[51]	
	黑吻真鲨	<i>Carcharhinus acronotus</i>	2011	[52]	
	修正的 VB 模型	短鳍真鲨	<i>Carcharhinus brevipinna</i>	2005	[48]
		低鳍真鲨	<i>Carcharhinus leucas</i>	2005	[47]
尖吻鳍鲨		<i>Isurus oxyrinchus</i>	2006	[32]	
铅灰真鲨		<i>Carcharhinus plumbeus</i>	2006	[28]	
铅灰真鲨		<i>Carcharhinus plumbeus</i>	2006	[31]	
黑吻真鲨		<i>Carcharhinus acronotus</i>	2011	[52]	
Gompertz 模型	尖吻鳍鲨	<i>Isurus oxyrinchus</i>	2006	[32]	
	条纹斑竹鲨	<i>Chiloscyllium plagiosum</i>	2007	[50]	
	黑吻真鲨	<i>Carcharhinus acronotus</i>	2011	[52]	
Gompertz 修正模型	短鳍真鲨	<i>Carcharhinus brevipinna</i>	2005	[48]	
	铅灰真鲨	<i>Carcharhinus plumbeus</i>	2006	[28]	
Logistic 模型	短鳍真鲨	<i>Carcharhinus brevipinna</i>	2005	[48]	
	铅灰真鲨	<i>Carcharhinus plumbeus</i>	2006	[28]	
Robertson 模型	条纹斑竹鲨	<i>Chiloscyllium plagiosum</i>	2007	[50]	
Richards 模型	大青鲨	<i>Prionace glauca</i>	2004	[46]	
	黑吻真鲨	<i>Carcharhinus acronotus</i>	2011	[52]	
Schnute 模型	大青鲨	<i>Prionace glauca</i>	2004	[46]	
	黑吻真鲨	<i>Carcharhinus acronotus</i>	2011	[52]	

#### 4 大洋性鲨鱼的生长

大洋性鲨鱼一般个体较大、分布范围广,而且大洋性渔业(主要是金枪鱼渔业)对鲨鱼的兼捕已经严重影响了其资源状况。大洋性鲨鱼的生长特征是资源评估研究的重要生物学资料。表 3 总结了常见的大洋性鲨鱼的生长参数。由于取样的难度较大,大洋性鲨鱼的研究种类仅限于几个在大洋渔业中经常捕获的种类,如 Lessa 等<sup>[46]</sup>、Skomal 等<sup>[53]</sup>、Megalofonou 等<sup>[54]</sup>和 Blanco-Parra 等<sup>[55]</sup>分

别对不同水域不同种群的大青鲨年龄和生长进行了研究,Joung 等<sup>[58]</sup>估计出太平洋水域镰状真鲨的年龄和生长参数;Romine 等<sup>[28]</sup>,McAuley 等<sup>[31]</sup>对太平洋水域的铅灰真鲨年龄和生长进行研究。

同样是大洋性鲨鱼,不同种类的体型大小和生长特征差别很大,同一种类在不同海域、不同性别之间也有明显差异,一般雌性的个体大于雄性。Branstetter<sup>[11]</sup>认为当  $k$  值小于每年 0.10 时,鱼类生长缓慢;当  $k$  值在每年 0.10 ~ 0.20 时,鱼类生长呈匀速状态;当  $k$  值大于每年 0.20 时,表明鱼

类生长迅速。本研究总结的 8 种常见大洋性鲨鱼中,大青鲨和鼬鲨的生长呈匀速;尖吻鲭鲨雄性生长匀速,而雌性生长缓慢;不同水域的铅灰真鲨生长速率不同,夏威夷水域铅灰真鲨呈匀速生长,而澳大利亚西部水域铅灰真鲨生长缓慢;大西洋大

眼长尾鲨雄性生长匀速,雌性生长缓慢,太平洋大眼长尾鲨生长缓慢;太平洋水域镰状真鲨生长缓慢;墨西哥湾西北部水域低鳍真鲨生长速率显著不同,南部生长匀速,北部生长缓慢;太平洋短鳍真鲨雄性生长迅速,雌性生长较缓慢。

表 3 不同区域远洋性鲨鱼生长参数  
Tab. 3 Growth parameters of the pelagic sharks in the different areas

种类 species	区域 region	性别 sex	$L_{\infty}$ /cm	$k/a$	$t_0/a$	$L_0/cm$	$A_{95}/a$	参考文献 reference	
大青鲨 <i>Prionace glauca</i>	南大西洋	B	352TL	0.16	-1.01			[46]	
	北大西洋	M	282FL	0.18	-1.35		20.7	[53]	
		F	310FL	0.13	-1.77				
	地中海	M	402TL	0.13	-0.62			[54]	
		F							
	墨西哥西北部	M	299.85TL	0.10	-2.44			[55]	
F		237.5TL	0.15	-2.15					
尖吻鲭鲨 <i>Isurus oxyrinchus</i>	北大西洋	M	253FL	0.125		72FL	21	[32]	
		F	366FL	0.087		88FL	38		
	中西太平洋海域	M	231.0PCL	0.16		59.7PCL		[56]	
		F	308.3PCL	0.09		59.7PCL			
鼬鲨 <i>Galeocerdo cuvier</i>	西大西洋	M	330FL	0.131			27	[51]	
		F	347FL	0.124		62FL	29		
铅灰真鲨 <i>Carcharhinus plumbeus</i>	夏威夷水域	M	138.5PCL	0.12				[28]	
		F	152.8PCL	0.1		47PCL			
	澳大利亚	M	226.3FL	0.044			42.5FL		
		F	245.8FL	0.039			42.5FL	[31]	
西部	B	239.6FL	0.04			42.5FL			
大眼长尾鲨 <i>Alopias superciliosus</i>	热带大西洋东北部	M	206FL	0.18			93FL	[57]	
		F	293FL	0.06			111FL		
	台湾东北 水域	M	218.8PCL	0.088	-4.24			[14]	
镰状真鲨 <i>Carcharhinus falciformis</i>	台湾东北部水域	M	314.5TL	0.097	-2.32				
		F	341.1TL	0.077	-3.03			[58]	
		B	332.0TL	0.083	-2.761				
低鳍真鲨 <i>Carcharhinus leucas</i>	墨西哥湾北部	B	228.92FL	0.089			56.5FL	38.6	[47]
		M	248.4TL	0.169	-1.03				
	墨西哥湾南部	F	262.1TL	0.123	-2.44			[21]	
		B	256.4TL	0.139	-1.935				
短鳍真鲨 <i>Carcharhinus brevipinna</i>	台湾东北部水域	M	257.4TL	0.203	-1.709				
		F	288.2TL	0.151	-1.988			[59]	

注: B: 未分性别; F: 雌性; M: 雄性; TL: 全长; FL: 叉长; PCL: 尾凹长;  $A_{95}$ : 95%  $L_{\infty}$  对应的寿命。

Notes: B: both sexes; F: females; M: males; TL: total length; FL: fork length; PCL: precaudal length;  $A_{95}$ : life span as the time required to attain 95% of the  $L_{\infty}$ .

## 5 小结

鲨鱼年龄和生长的研究中存在较多需要注意的问题。如在采集脊椎骨样本时,最佳选择是从第一背鳍和鳃腔部位取材,因为此处椎骨较大且轮纹清晰,但有时只能从尾部取得椎骨,从而在轮纹读取时需进行一定的处理以加强轮纹清晰度;鉴定年龄时,需注意区分椎骨上的出生轮和年轮,通常出生轮是第一条轮纹,同时在椎骨纵切片边缘有角度改变标志<sup>[50,52-53]</sup>;同时对鉴定者之间以及鉴定者自身所产生的误差要进行检验,以确保年龄值的精确度,精确度可以采用平均百分比误差指数和年龄偏差曲线法<sup>[12]</sup>进行评价;年龄校正正是验证年轮鉴定准确性和可靠性的技术,是鲨鱼年轮与生长研究不可或缺的一部分;对于鲨鱼生长特征的描述,应使用多种生长模型,通过比较选择最适模型,如目前使用广泛的 VB 改良模型在小个体样本量不足时是最佳模型<sup>[20]</sup>,然而这个模型依赖于对出生长度  $L_0$  的估计,因此在参数估计中引入出生长度可变性方法或许可以改进这方面的不足。

### 参考文献:

- [ 1 ] Campana S E. Accuracy precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods [ J ]. *Journal of Fish Biology*, 2001, 59 ( 2 ): 197 - 242.
- [ 2 ] 殷名称. 鱼类生态学 [ M ]. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [ 3 ] Blahaien A O. *Prionace glauca* ( Linnaeus ), 1758 [ M ]. *Fisken Og Havet*, 1966, 1: 1 - 15.
- [ 4 ] Stevens J D. Vertebral rings as a means of age determination in the blue shark (*Prionace glauca* L. ) [ J ]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1975, 55 ( 3 ): 657 - 665.
- [ 5 ] Clarke M W, Irvine S B. Terminology for the ageing of chondrichthyan fish using dorsal-fin spines [ J ]. *Environmental Biology of Fishes*, 2006, 77 ( 3 - 4 ): 273 - 277.
- [ 6 ] Cailliet G M, Goldman K J. Age determination and validation in chondrichthyan fishes [ M ] // Carrier J C, Musick J A, Heithaus M R. *Biology of sharks and their relatives*, Chap. 14. Boca Raton, Florida: CRC Press LLC, 2004: 399 - 447.
- [ 7 ] Mcfarlane G A, King J R, Saunders M W. Preliminary study on the use neural arches in the age determination of bluntnose sixgill sharks (*Hexanchus griseus*) [ J ]. *Fishery Bulletin*, 2002, 100 ( 4 ): 861 - 864.
- [ 8 ] Nelson J S, Shirai S. Order summary for carcharhiniformes [ EB/OL ]. [ <http://www.fishbase.org/Summary/OrdersSummary.php?order=Carcharhiniformes>, 2012. 5. 25. ], 2012.
- [ 9 ] Nelson J S, Shirai S. Order Summary for Hexanchiformes [ EB/OL ]. [ <http://www.fishbase.org/Summary/OrdersSummary.php?order=Hexanchiformes>, 2012. 5. 25. ], 2012.
- [ 10 ] Cailliet G M, Radtke R L, Weldon B A. Elasmobranch age determination and verification: a review [ C ] // Uyeno T, Arai R, Taniuchi T, Matura K, eds. *Indo-Pacific fish biology: Proceeding of the second international conference on Indo-Pacific fishes*, ichthyol. Soc, Japan. Tokyo, 1986: 345 - 360.
- [ 11 ] Branstetter S. Age and growth validation of newborn sharks held in laboratory aquaria, with comments on the life history of the Atlantic sharpnose sharks, *Rhizoprionodon terraenovae* [ J ]. *Copeia*, 1987 ( 2 ): 291 - 300.
- [ 12 ] Goldman K J. Age and growth of elasmobranch fishes: A review [ C ] // *Management techniques for elasmobranch fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper, Rome: FAO, 2005, 474: 76 - 102.
- [ 13 ] Bublely W J, Kneebone J, Sulikowski J A, et al. Reassessment of spiny dogfish *Squalus acanthias* age and growth using vertebrae and dorsal-fin spines [ J ]. *Journal of Fish Biology*, 2012, 80 ( 5 ): 1300 - 1319.
- [ 14 ] Liu K M, Chiang P J, Chen C T. Age and growth estimates of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus*, in northeastern Taiwan waters [ J ]. *Fishery Bulletin*, 1998, 96 ( 3 ): 482 - 491.
- [ 15 ] Pratt H W, Casey J G. Age and growth of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, using four methods [ J ]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1983, 40 ( 11 ): 1944 - 1957.
- [ 16 ] Clarke M W, Connolly P L, Bracken J J. Age estimation of the exploited deepwater shark *Centrophorus squamosus* from the continental slopes of the Rockall Trough and Porcupine Bank [ J ]. *Journal of Fish Biology*, 2002, 60 ( 3 ): 501 - 514.
- [ 17 ] Irvine S B, Stevens J D, Laurenson L J B. Surface bands on deepwater squalid dorsal-fin spines: an alternative method for ageing *Centroselachus crepidater* [ J ]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2006, 63 ( 3 ): 617 - 627.

- [18] Gennari E, Scacco U. First age and growth estimates in the deep water shark, *Etmopterus spinax* (Linnaeus, 1758), by deep coned vertebral analysis [J]. *Marine Biology*, 2007, 152(5):1207-1214.
- [19] Gruber S H, Stout R G. Biological materials for the study of age and growth in a tropical marine elasmobranch, the lemon shark, *Negaprion brevirostris* (Poey) [C] // Prince E D, Pulos L M. Proceedings of the international workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: Tunas, billfishes, and sharks. NOAA Technology NMFS 8, 1983:193-205.
- [20] Carlson J K, Cortes E, Bethea D. Life history and population dynamics of the finetooth shark (*Carcharhinus isodon*) in the northeastern Gulf of Mexico [J]. *Fishery Bulletin*, 2003, 101(2):281-292.
- [21] Cruz-Martínez A, Chiappa-Carrara X, Arenas-Fuentes V. Age and growth of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, from Southern Gulf of Mexico [J]. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 2005, 35(13):367-374.
- [22] Carlson J K, Parsons G R. Age and growth the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, from northwest Florida, with comments on clinal variation [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1997, 50(3):331-341.
- [23] 舒黎明, 李永振. 南沙群岛珊瑚礁海域黑边鳍真鲨的年龄和生长 [J]. *台湾海峡*, 2006, 25(2):267-272.
- [24] Correia J P, Figueiredo I M. A modified decalcification technique for enhancing growth bands in deep-coned vertebrae of elasmobranchs [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1997, 50(2):225-230.
- [25] 张学健, 程家骅. 鱼类年龄鉴定研究概况 [J]. *海洋渔业*, 2009, 31(1):92-99.
- [26] Erniz K. Sample size and grouping of data for length-frequency analysis [J]. *Fisheries Research*, 1990, 9(4):355-366.
- [27] Lessa R, Santana F M, Duarte-Neto P. A critical appraisal of marginal increment analysis for assessing temporal periodicity in band formation among tropical sharks [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2006, 77(3-4):309-315.
- [28] Romine J G, Grubbs R D, Musick J A. Age and growth of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in Hawaiian waters through vertebral analysis [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2006, 77(3-4):229-239.
- [29] Fitzgerald T J, Margenau T L, Copes F A. Muskellunge scale interpretation: The question of aging accuracy [M]. *North American Journal of Fisheries Management*, 1997, 17:206-209.
- [30] Svedang H, Wickstrom H, Reizensteins M, et al. Accuracy and precision in eel age estimation, using otoliths of known and unknown age [J]. *Journal of Fish Biology*, 1998, 53(2):456-464.
- [31] McAuley R B, Simpfendorfer C A, Hyndes G A, et al. Validated age and growth of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus* (Nardo 1827) in the waters off Western Australia [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2006, 77(3-4):385-400.
- [32] Natanson L J, Kohler N E, Ardizzone D, et al. Validated age and growth estimates for the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the North Atlantic Ocean [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2006, 77(3-4):367-383.
- [33] Campana S E, Natanson L J, Myklevoll S. Bomb dating and age determination of large pelagic sharks [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2002, 59(3):450-455.
- [34] 詹秉义. 渔业资源评估 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1995:25-31.
- [35] Cailliet G M, Smith W D, Mollet H F, et al. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2006, 77(3-4):211-228.
- [36] Von Bertalanffy L. A quantitative theory of organic growth (Inquires on growth laws. II) [J]. *Human Biology*, 1938, 10(2):181-213.
- [37] Fabens A J. Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve [J]. *Growth*, 1965, 29(3):265-289.
- [38] Ricker W E. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations [M]. Ottawa: Fisheries and Marine Service, 1975, 191:232.
- [39] Mollet H F, Ezcurra J M, O'Sullivan J B. Captive biology of the pelagic stingray, *Dasyatis violacea* (Bonaparte, 1832) [J]. *Marine & Freshwater Research*, 2002, 53(2):531-541.
- [40] Ricker W E. Growth rates and models [M] // Hoar W S, Randall D J, Brett J R. *Fish physiology*, vol. VIII: Bioenergetics and growth, New York: Academic Press, 1979:677-743.

- [41] Robertson T B. The chemical basis of growth and senescence [ M ]. Philadelphia, PA: JB Lippincott, 1923.
- [42] Schnute J. A versatile growth model with statistically stable parameters [ J ]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1981, 38(9): 1128 - 1140.
- [43] Branstetter S. Age growth and reproductive biology of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, and the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*, from the northwestern Gulf of Mexico [ J ]. Environmental Biology of Fishes, 1987, 19(3): 161 - 173.
- [44] Killam K A, Parsons G R. Age and growth of the blacktip shark, *Carcharhinu limbatus*, near Tampa Bay, Florida [ J ]. Fishery Bulletin, 1989, 87 ( 4 ): 845 - 857.
- [45] Simpfendorfer C A, Chidlow J, McAuley R, et al. Age and growth of the whiskery shark, *Furgaleus macki*, from southwestern Australia [ J ]. Environmental Biology of Fishes, 2000, 58 ( 3 ): 335 - 343.
- [46] Lessa R, Santana F M, Hazin F H. Age and growth of the blue shark *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) off northeastern Brazil [ J ]. Fisheries Research, 2004, 66(1): 19 - 30.
- [47] Neer J A, Thompson B A, Carlson J K. Age and growth of *Carcharhinus leucas* in the northern Gulf of Mexico: Incorporating variability in size at birth [ J ]. Journal of Fish Biology, 2005, 67 ( 2 ): 310 - 383.
- [48] Carlson J K, Baremore I E. Growth dynamics of the spinner shark ( *Carcharhinus brevipinna* ) off the United States southeast and Gulf of Mexico coasts: a comparison of methods [ J ]. Fishery Bulletin, 2005, 103(2): 280 - 291.
- [49] Goldman K J, Branstetter S, Musick J A. A re-examination of the age and growth of sand tiger sharks, *Carcharias taurus*, in the western North Atlantic: The importance of ageing protocols and use of multiple back-calculation techniques [ J ]. Environmental Biology of Fishes, 2006, 77(3 - 4): 241 - 252.
- [50] Chen W K, Chen P C, Liu K M, et al. Age and Growth estimates of the whitespotted bamboo shark, *Chiloscyllium plagiosum*, in the Northern Waters of Taiwan [ J ]. Zoological Studies, 2007, 46 ( 1 ): 92 - 102.
- [51] Kneebone J, Natanson L J, et al. Using bomb radiocarbon analyses to validate age and growth estimates for the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in the western North Atlantic [ J ]. Marine Biology, 2008, 154(3): 423 - 434.
- [52] Barreto R R, Lessa R P, Hazin F H, et al. Age and growth of the blacknose shark, *Carcharhinus acronotus* (Poey, 1860) off the northeastern Brazilian Coast [ J ]. Fisheries Research, 2011, 110 ( 1 ): 170 - 176.
- [53] Skomal G B, Natanson L J. Age and growth of the blue shark ( *Prionace glauca* ) in the North Atlantic Ocean [ J ]. Fishery Bulletin, 2003, 101 ( 3 ): 627 - 639.
- [54] Megalofonou P, Damalas D, Metrio G D. Biological characteristics of blue shark, *Prionace glauca*, in the Mediterranean Sea [ J ]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2009, 89(6): 1233 - 1242.
- [55] Blanco-Parra M P, Galván-Magaña F, Márquez-Farías F. Age and growth of the blue shark, *Prionace glauca* Linnaeus, 1758, in the Northwest coast off Mexico [ J ]. Revista de Biología Marina y Oceanografía, 2008, 43(3): 513 - 520.
- [56] Semba Y O, Nakano H I, Aoki I. Age and growth analysis of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the western and central North Pacific Ocean [ J ]. Environmental Biology of Fishes, 2009, 84 ( 4 ): 377 - 391.
- [57] Fernandez-Carvalho J, Coelho R, Erzini K, et al. Age and growth of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus*, from the pelagic longline fisheries in the tropical northeastern Atlantic Ocean, determined by vertebral band counts [ J ]. Aquatic Living Resources, 2011, 24(4): 359 - 368.
- [58] Joung S J, Chen C T, Lee H H, et al. Age, growth, and reproduction of silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, in northeastern Taiwan waters [ J ]. Fisheries Research, 2008, 90(1 - 3): 78 - 85.
- [59] Joung S J, Liao Y Y, Liu K M, et al. Age, growth, and reproduction of the spinner shark, *Carcharhinus brevipinna*, in the Northeastern Waters of Taiwan [ J ]. Zoological Studies, 2005, 44(1): 102 - 110.



## Review on studies of age and growth of sharks

DAI Xiao-jie<sup>1,2,3\*</sup>, GAO Chun-xia<sup>1</sup>

(1. College of Marine Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Agriculture, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

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

**Abstract:** Sharks, as an important group of elasmobranchs, play a vital role in keeping stability and diversity of marine ecosystem. Understanding of age and growth characteristics of sharks helps us know their life history and estimate the population dynamics and stock status. The main issues derived from previous studies of age and growth of sharks are as follows: (1) What is the most appropriate sample for aging sharks? (2) Which methods are the best for age determination and validation? (3) How to select the best model to describe growth. These issues are reviewed in this study. We compare the advantages, disadvantages and application limitations of two age determination methods (hard tissue identification, length frequency analysis) and three age validation methods (margin increment analysis, chemical markers, and bomb carbon dating). Applications of various growth models for different shark species are also analyzed. Our review indicates that vertebra close to the first dorsal fin are the best samples for determining age of sharks; chemical methods need to be used to increase the visibility of annuli; validation techniques are important for reducing systematic error in determining age of sharks; and multiple candidate models should be tested for choosing the optimal model. This study will provide guide and reference for further studying the age and growth of sharks.

**Key words:** sharks; age determination and validation; growth models; growth parameters

**Corresponding author:** DAI Xiao-jie. E-mail: xjdai@shou.edu.cn

### 欢迎订阅 2013 年《中国水产科学》

《中国水产科学》为中国水产科学研究院主办的学术性期刊,在促进中国的水产科学研究、加强国际间学术交流、展示中国水产科学研究领域最新科研成果与研究进展等方面发挥了重要作用。期刊影响因子逐年递增,2011 年中国科技期刊引证报告统计的影响因子值为 1.178, CNKI 期刊统计源复合影响因子为 1.709;期刊多次获得“中国百种杰出学术期刊”奖。期刊主要报道水产生物学基础研究、水生生物病害及其防治、水产生物营养及饲料、渔业生态保护及渔业水域环境保护、水产品保鲜与加工综合利用、水产资源、海淡水捕捞、水产养殖与增殖以及设施渔业等方面的最新进展、最新成果、最新技术和方法。

本刊为双月刊, A4 开本, 每期 200 页, 单月出版, 国内外公开发行。国内定价 60.00 元/期, 全年 360.00 元(含邮费)。邮发代号: 18-250, 国内统一刊号: CN 11-3446/S, 国际标准刊号: ISSN 1005-8737, 国外代号: 4639Q。直接向编辑部订阅可享受 8 折优惠, 也可在当地邮电局(所)办理订阅手续(可破季订阅)。漏订或补订当年和过期期刊, 请直接向编辑部订阅。

编辑部地址: 北京市丰台区青塔村 150 号(中国水产科学研究院内, 邮编: 100141)

联系电话: 010-68673921 传真: 010-68673931

E-mail: zgscx@cafs.ac.cn; jfishok@publica.bj.cninfo.net

Website: www.fishscichina.com