



## 东太平洋镰状真鲨年龄与生长

沈永富<sup>1</sup>, 臧东升<sup>1</sup>, 吴峰<sup>1</sup>, 戴小杰<sup>1</sup>, 李云凯<sup>1,2,3\*</sup>

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 上海海洋大学, 农业农村部远洋与极地渔业创新重点实验室, 上海 201306;

3. 中国水产科学研究院, 青岛海洋科学与技术试点国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266071)

**摘要:** 镰状真鲨属大型中上层鲨鱼, 是东太平洋地区金枪鱼延绳钓和围网兼捕渔获最多的鲨鱼种类, 近年来资源衰退严重, 被世界自然保护联盟 (IUCN) 评估为易危物种, 并列入《濒危物种国际贸易公约》(CITES) 附录 II。开展鱼类年龄与生长研究, 是评估其资源状况的基础, 可为制定有效的物种保护政策提供理论依据。以东太平洋金枪鱼延绳钓兼捕记录的 802 尾 (雌性 316 尾, 雄性 486 尾) 镰状真鲨为研究对象, 实验随机采集 67 尾 (雌性 35 尾, 雄性 32 尾) 脊椎骨样本, 通过切片法和草酸铵结晶紫染色法鉴定年龄, 建立最适生长模型。结果显示, 延绳钓兼捕的东太平洋镰状真鲨以全长 160~220 cm, 年龄 9~15 龄个体为主, 雌、雄最大观测全长分别为 222.58 和 233.47 cm, 最大年龄分别为 18 龄和 17 龄, 雌、雄逆推全长的最适生长模型均为 Logistic 模型, 其中雌性  $L_{t\text{ female}} = \frac{231.51 \times 68.89 e^{0.19t}}{231.51 + 68.89(e^{0.19t} - 1)}$ 、雄性  $L_{t\text{ male}} = \frac{251.97 \times 68.71 e^{0.15t}}{251.97 + 68.71(e^{0.15t} - 1)}$ , 雌、雄个体 50% 性成熟年龄  $t_{50}$  分别为 (13.50±0.43) 和 (13.42±0.46) 龄, 50% 性成熟全长  $L_{50}$  分别为 (207.60±2.43) 和 (200.67±3.60) cm。

**关键词:** 镰状真鲨; 年龄; 生长; 椎椎骨; 东太平洋

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

探究物种的年龄生长规律是研究其种群动力学过程的基础<sup>[1]</sup>, 对确保资源的可持续利用至关重要<sup>[2]</sup>。鲨鱼虽为大洋生态系统中关键性物种, 但由于身处开阔大洋, 对其生长发育信息仍知之甚少。此外, 同一物种由于栖息地中某些物理环境的阻隔 (海流、大洋中脊等), 可能存在多个不同地理群体, 而研究证明同一物种在不同区域可能存在不同程度的生长差异<sup>[3-4]</sup>。

镰状真鲨 (*Carcharhinus falciformis*) 隶属真鲨

目 (Carcharhiniiformes) 真鲨科 (Carcharhinidae), 广泛分布于全球各大海域, 属大洋性中上层鲨鱼。一般成群聚集于人工鱼礁、珊瑚礁等海域<sup>[5]</sup>, 并被观察到跟随黄鳍金枪鱼 (*Thunnus albacares*)、鲣 (*Katsuwonus pelamis*) 等大洋性经济鱼类迁徙<sup>[6]</sup>, 因此镰状真鲨是金枪鱼围网渔业最常见的兼捕软骨鱼类之一。由于其生长缓慢、繁殖力低、性成熟晚和寿命长等特点, 极易被过度捕捞, 近年来镰状真鲨在东太平洋的平均捕获率已下降 60%<sup>[7]</sup>,

收稿日期: 2021-05-01 修回日期: 2022-02-24

资助项目: 国家自然科学基金 (31872573, 42276092); 上海市自然科学基金 (17ZR1413000); 青岛海洋科学与技术海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室开放课题 (2017-1A03); 农业农村部远洋与极地渔业创新重点实验室开放课题 (2019-3)

第一作者: 沈永富 (照片), 从事鲨鱼摄食生态学研究, E-mail: 1016959821@qq.com

通信作者: 李云凯, 从事食物网科学、稳定同位素生态学研究, E-mail: ykli@shou.edu.cn



国际自然保护联盟 (IUCN) 评估为易危物种, 2017 年被《濒危物种国际贸易公约》(CITES) 列入附录 II, 其交易受到严格监管<sup>[8]</sup>。

针对镰状真鲨年龄与生长, 国外学者对中西太平洋<sup>[9]</sup>、加尼福尼亚湾<sup>[10]</sup>、阿拉伯海<sup>[11]</sup>等海域镰状真鲨进行了多项研究, 发现了不同地区镰状真鲨生长发育特征的独特性, 而目前东太平洋赤道海域的相关研究仍未见报道。2016 年美洲间热带金枪鱼委员会 (IATTC) 通过种群养护决议, 将镰状真鲨列为特别保护物种<sup>[8]</sup>, 同时积极开展东太平洋镰状真鲨的资源评估工作。因此迫切需要掌握该海域镰状真鲨年龄与生长规律。本研究根据 2018 年 8 月至 2020 年 1 月在东太平洋执行农业部金枪鱼延绳钓观察员计划期间兼捕采集的镰状真鲨脊椎骨样本, 通过切片法和染色法进行年龄鉴定, 并利用反向逆推估算个体早期各龄时全长 (total length, L), 建立最适生长模型, 为评估东太平洋镰状真鲨资源现状并制订该物种资源的有效保护政策提供数据支持。

## 1 材料与方法

### 1.1 样品采集

镰状真鲨脊椎骨样品取自 2018 年 8 月至 2020 年 1 月我国在东太平洋金枪鱼延绳钓的兼捕渔获, 海域范围为 140°W~105°W、15°N~10°S (图 1), 鲨鱼逐尾记录性别、叉长 (fork length, FL) 或全长、

性腺成熟度等生物学数据, 并进行随机采样, 脊椎骨样本均采自第一背鳍上部或尾椎, 每尾 1 至 3 节, 共记录 802 尾镰状真鲨 (雌性 316 尾, 雄性 486 尾), 采集其中 67 尾 (雌性 35 尾, 雄性 32 尾) 脊椎骨样本, 去除脊椎骨表面的大块肌肉, 清洗后装入样品袋内于 -40 °C 冷冻保存。本研究采样过程中操作人员严格遵守动物实验伦理规范, 并由上海海洋大学审查和批准。

### 1.2 年龄鉴定

**切片法** 脊椎骨解冻后剥离附着肌肉, 超纯水冲洗后, 置于沸水中煮 5~10 min, 用以除去难以清除的结缔组织, 若仍有结缔组织附着, 则置于 30% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 溶液中浸泡 1~2 h, 用超纯水反复冲洗后烘干。对脊椎骨较大且易于研磨的样品, 在金相研磨机上先后使用 80、600 和 1200 grits 防水耐磨砂纸进行研磨, 将两面分别打磨至接近中心位置, 约成 2 mm 厚的薄片, 并随时在透射光解剖镜下观察研磨程度, 直至轮纹清晰, 使用游标卡尺测量脊椎骨半径。

Cailliet 等<sup>[12]</sup>已通过边际增量法 (marginal increment analysis) 验证了镰状真鲨脊椎骨轮纹沉积的年周期性。将研磨后的脊椎骨薄片 (图 2) 在光学解剖镜观察拍照后, 采用 3 人观察法, 即不知道样本生物学数据的情况下 3 人分别进行轮纹读数, 其中出生纹处记 0 龄, 后每一对生长轮纹记 1 龄, 若 2 人读数相符则采纳, 若不相符则由

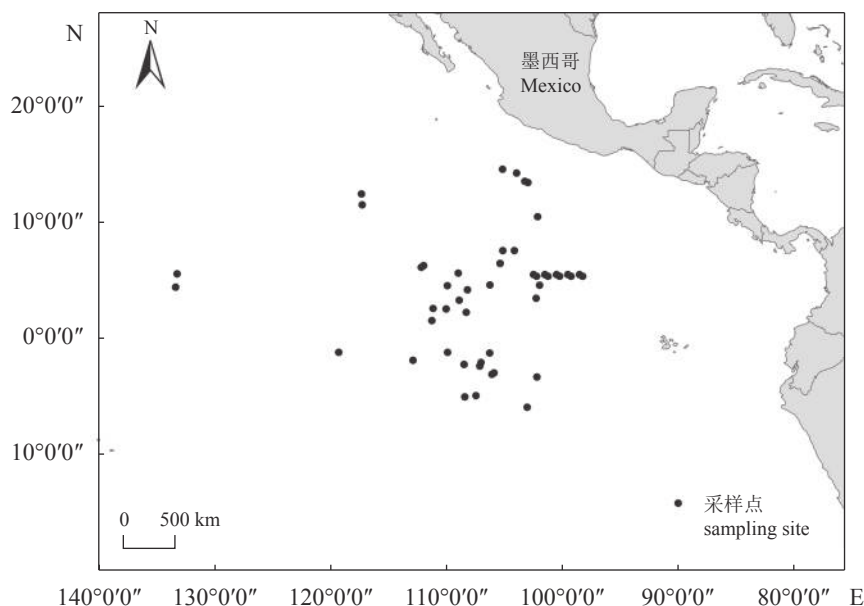


图 1 样本采集站点示意图

Fig. 1 Map of sampling locations

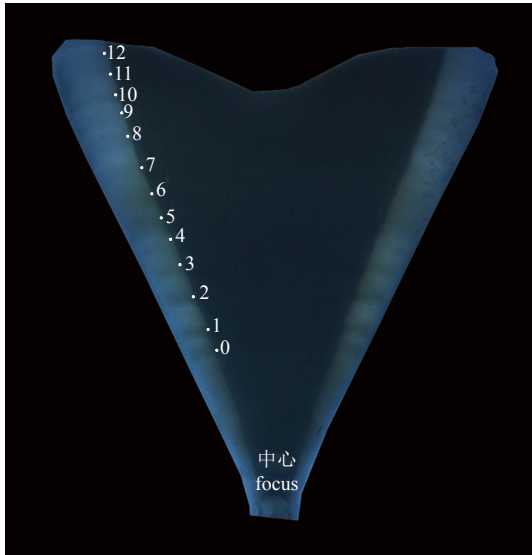


图2 镰状真鲨脊椎骨切片示意图

0 为出生纹, 1~12 为年轮。

Fig. 2 Vertebral section of *C. falciformis*

The white point 0 indicates the birthmark, white points 1-12 indicate the locations of the opaque annulus bands.

第3人鉴定取与其2人读数相符的结果作为年龄, 若都不相符则舍弃此样本。

**染色法** Pérez-Rojas 等<sup>[13]</sup> 研究发现草酸铵结晶紫染液 (crystal violet) 为镰状真鲨脊椎骨最适染料, 故本研究对其中重复和不易研磨且较小的脊椎骨样本进行染色, 采用 0.001% 草酸铵结晶紫染液浸泡脊椎骨 35 min (图3), 烘干后采用3人读数法读龄, 并对比两种方法读龄结果的一致性, 若结果不一致则重新读龄。



图3 镰状真鲨染色脊椎骨示意图

Fig. 3 Vertebral section of *C. falciformis* after treating by crystal violet

根据平均百分比误差指数 (average percentage error, APE) 和变异系数 (coefficient of variance, CV) 衡量所有样品读数的精确度, 使用卡方检验验证读者间读数差异。平均百分比误差指数是读者之间年龄鉴定结果重复性的指标, 当平均百分比误差指数小于 10% 时, 表明年轮鉴定精确度较高; 变异系数是不同读者的读数离散性指标, 系数越小表明离散性越小。计算公式:

$$APE(\%) = \frac{1}{N} \sum \left\{ \frac{1}{n} \sum \frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j} \right\} \times 100\%$$

$$CV(\%) = \frac{SD}{\bar{X}} \times 100\%$$

式中,  $N$  为镰状真鲨总尾数,  $n$  为读龄次数;  $X_{ij}$  为第  $j$  尾鱼第  $i$  次读龄时的年轮数;  $X_j$  为第  $j$  尾鱼的平均年轮数, 即  $n$  次读龄的平均值,  $SD$  为读数标准差,  $\bar{X}$  为读数平均值。当  $APE > 15\%$  且  $CV > 15\%$  时则需重新鉴定或作废。

### 1.3 数据分析

**全长频次分析** 使用 Joung 等<sup>[14]</sup> 拟合的镰状真鲨叉长与全长转换公式, 将样本长度统一为全长, 具体公式:

$$L = 1.21FL + 2.36$$

利用 Origin 2021 pro 软件, 以 30 cm 为间距, 对样本全长分布状况进行分析, 并绘制直方图表达分析结果。利用 Kolmogorov-Smirnov 检验计算雌雄间全长分布差异性。

**脊椎骨半径与全长的关系** 脊椎骨半径与全长的相关关系, 可用以判断反向逆推全长及所拟合模型是否符合实际<sup>[15]</sup>。本研究使用 SPSS 22.0 软件运用线性回归、幂函数回归以及指数回归模型分别拟合镰状真鲨全长 ( $L$ ) 与脊椎骨半径 ( $r$ ) 的关系。

线性回归关系:  $L = a_1r + b_1$

幂函数回归关系:  $L = a_2r^{b_2}$

指数回归关系:  $L = a_3e^{rb_3}$

式中,  $a_1$ 、 $a_2$ 、 $a_3$ 、 $b_1$ 、 $b_2$  和  $b_3$  均为回归系数,  $b_1$  为截距。通过决定系数 ( $R^2$ ) 和赤池信息量准则 ( $AIC_C$ ) 筛选最适模型, 相比于传统的  $AIC$ ,  $AIC_C$  适用于样本量小于 200 的检验<sup>[16]</sup>,  $AIC_C$  简化表达式:

$$AIC_C = AIC + \left( \frac{2k(k+1)}{n-k-1} \right)$$

$$AIC = n \times \ln \left( \frac{RSS}{n} \right) + 2k$$

式中,  $n$  为样本数目,  $RSS$  为残差平方和,  $k$  为模型参数个数。  $R^2$  最大且  $AIC_C$  值相对较小的模型为最适模型。使用 Wilcoxon 符号秩检法 (Wilcoxon signed ranks test) 检验同一脊椎骨左右半径的差异性, 以判断左右半径大小对拟合模型的影响, 使用协方差分析 (ANCOVA) 检验雄、雌个体间全长和脊椎骨半径是否存在差异。

**反向逆推全长** 使用反向逆推技术可有效解决样品数量不足导致估算生长模型不准确的问题<sup>[17]</sup>。本研究使用 Media Cybernetics 公司的 Image-pro plus 6.0 专业图象分析软件测量所研磨的脊椎骨薄片各轮纹轮径。使用 Campana<sup>[18]</sup> 提出的 Fraser Lee 修正模型逆推全长:

$$L_i = L + \left[ \frac{(r_i - r)(L - L_0)}{r - r_0} \right]$$

式中,  $L_i$  为个体第  $i$  条轮纹所对应的全长,  $L_0$  为出生时全长,  $L$  为捕获时的全长,  $r$  为脊椎骨半径,  $r_0$  为出生纹轮径,  $r_i$  为第  $i$  条轮纹轮径。使用单因素方差分析 (ANOVA) 比较逆推全长与观测全长。

**生长模型参数的估算** 将观测数据以及反向逆推全长通过 SPSS 22.0 非线性回归规划求解功能, 分别带入修正后的 von Bertalanffy (VB)、Logistic 及 Gompertz 生长模型 (表 1) 以估算各生长参数, 使用  $AIC_C$  筛选最适生长模型。使用似然比检验<sup>[19]</sup> 检验性别间是否存在显著性差异, 如存在则应分别建立生长模型。各模型间  $AIC_C$  的差异 ( $\Delta$ ) 用以下公式计算并排列:

$$\Delta_i = AIC_{C,i} - AIC_{min}$$

表 1 鲨鱼常用的 3 种生长模型

Tab. 1 Model equations of the three growth functions used for sharks

生长模型 model	表达式 growth function equation	参考文献 references
VB修正模型	$L_t = \frac{L_\infty \times L_0 e^{gt}}{L_\infty + L_0 (e^{gt} - 1)}$	[20]
Logistic修正模型	$L_t = \frac{L_\infty \times L_0 e^{gt}}{L_\infty + L_0 (e^{gt} - 1)}$	[21]
Gompertz修正模型	$L_t = L_0 e^{\ln\left(\frac{L_\infty}{L_0}\right)(1 - e^{-gt})}$	[22]

注:  $L_t$  为  $t$  龄时全长;  $L_\infty$  为极限全长;  $L_0$  为出生时全长;  $k$  为 VB 模型生长速率;  $g_{Log}$  为 Logistic 生长速率;  $g_{Gom}$  为 Gompertz 模型生长速率。

Notes:  $L_t$ , total length at  $t$  years old;  $L_\infty$ , asymptotic length;  $L_0$ , length at age 0;  $k$ , growth rate parameter for the von Bertalanffy growth function (VB); both the Gompertz and logistic models use 'g' to represent their respective growth coefficient, so subscripts have been used to indicate which growth function 'g' refers to (i.e.  $g_{Gom}$  and  $g_{Log}$ , respectively).

式中,  $AIC_{C,i}$  为各生长模型  $AIC_C$  值,  $AIC_{min}$  为各生长模型中  $AIC_C$  的最小值。当  $\Delta_i$  值在 0~2 时相关度最高,  $\Delta_i$  值在 2~10 时相关度较低,  $\Delta_i$  值大于 10 时相关度极低或没有相关度<sup>[23]</sup>。根据模型间  $AIC_C$  的差异, 使用 Akaike 权重 ( $w_i$ ) 估算所选模型的准确度, 权重计算公式:

$$w_i = \frac{\exp\left(-\frac{\Delta_i}{2}\right)}{\sum_{j=1}^3 \exp\left(-\frac{\Delta_j}{2}\right)}$$

**成熟度判断** 根据 Walker<sup>[24]</sup> 提出的鲨鱼成熟度指数对样本成熟度进行分级 (表 2), 雌、雄成熟度分别取决于卵巢状态 (U=1~5) 和鳍脚状态 (C=1~3), 成熟度根据二进制分类法统计分析 (未成熟为 0, 成熟为 1), 使用 Logistic 回归法<sup>[24]</sup> 分别计算雌性和雄性成熟阶段种群数量占比:

$$P(L) = P_{max} \left( 1 + e^{-\ln(19) \left( \frac{L-L_{50}}{L_{95}-L_{50}} \right)} \right)^{-1}$$

式中,  $P(L)$  是成熟种群数量比例,  $P_{max}$  是最大成熟比例,  $L_{50}$  和  $L_{95}$  是 ( $t_{50}$ 、 $t_{95}$ ) 成熟个体中 50% 和 95% 时的全长 (年龄)。使用 Origin 2021 pro 中的 Logistic 广义线性模型 (GLM) 拟合全长 (年龄) 与成熟度关系, 并在 SPSS 22.0 中运用 GLM 估算  $L_{50}$ 、 $L_{95}$ 、 $t_{50}$  和  $t_{95}$ 。

## 2 结果

### 2.1 全长频次分析

在东太平洋赤道海域共观察记录 802 尾镰状真鲨 (雌性 316 尾, 雄性 486 尾), 全长范围是 68.91~262.51 cm, 优势全长组为 160~220 cm, 占总体的 60.47%, 其中雌性优势全长组为 160~200 cm, 占雌性个体的 43.67%, 雄性优势全长组为 160~220 cm, 占雄性个体的 64.81% (图 4)。Kolmogorov-Smirnov 检验表明, 东太平洋镰状真鲨雌雄个体间全长分布存在显著性差异 ( $P = 0.011$ )。

### 2.2 年龄鉴定

实验共取样鉴定 67 尾脊椎骨样本, 其中采用切片法鉴定 61 尾, 染色法鉴定 34 尾, 其中 28 尾由 2 种方法共同鉴定。脊椎骨切片及染色脊椎骨轮纹均拥有较高识别度 (图 2, 图 3)。经 3 人判读, 读数具有较高统一性, 结果无显著性差异 (APE = 5.59%, CV = 4.12%,  $df = 14$ ,  $\chi^2 = 55.27$ ,  $P = 0.382$ ), 切片法和染色法的读数具有高度一致性 ( $P = 0.698$ ), 其中雌性年龄范围为 2~18 龄, 优势

表 2 鲨鱼成熟度指标

Tab. 2 Reproductive indices used for staging the maturity condition of sharks

器官 organ	指数 index	特征 description	成熟情况 binary maturity condition
子宫 uterus	U=1	子宫壁薄, 呈白色丝状结构, 卵巢小, 无卵黄 very small ovaries; uteri similar in size, thin and flaccid and with no yolked ova	未成熟 immature
	U=2	子宫壁薄, 输卵管开始扩大, 有卵黄生成 functional (right) ovary contains small yolked ova; the two functional uteri beginning to enlarge but mostly thin and flaccid	成熟中, 未交配 maturing virgin
	U=3	输卵管继续增大, 卵巢中有成熟卵母细胞, 直径大于2 mm right ovary contains yolked ova > 2.0 mm in diameter; uteri enlarged along entire length	成熟, 未怀孕 mature, non-pregnant
	U=4	子宫扩大, 子宫内有胚胎或幼崽 uterus enlarged with in utero eggs or embryos macroscopically visible: pregnant	成熟, 怀孕 mature, pregnant
	U=5	子宫扩大, 输卵管松弛 uteri very enlarged and flaccid from having recently released young	成熟, 产后 mature postpartum
鳍脚 clasper	C=1	鳍脚小, 无钙化 claspers small, flexible and non-calcified	未成熟 immature
	C=2	鳍脚增大, 部分钙化 claspers enlarging and beginning to calcify and thus become rigid	成熟中 maturing
	C=3	鳍脚发育成熟, 坚硬且完全钙化 claspers fully developed and rigid from complete calcification	成熟 mature

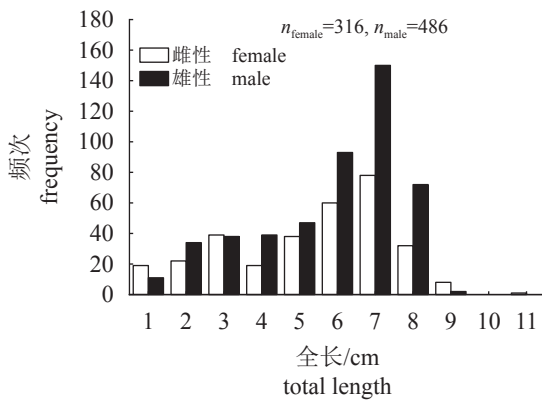


图 4 镰状真鲨全长频率分布

Fig. 4 Frequency distribution of total length of *C. falciformis*

1. 61-80 cm, 2. 80-100 cm, 3. 100-120 cm, 4. 120-140 cm, 5. 140-160 cm, 6. 160-180 cm, 7. 180-200 cm, 8. 200-220 cm, 9. 220-240 cm, 10. 240-260 cm, 11. 260-280 cm.

年龄组为 10~15 龄, 雄性年龄范围为 2~17 龄, 优势年龄组为 9~15 龄 (图 5)。

### 2.3 脊椎骨半径与全长的回归关系

所采集 67 尾镰状真鲨脊椎骨样本的半径范围是 2.9~11.0 mm, Wilcoxon 符号秩检验法检验表明, 同一脊椎骨左右半径无显著性差异 ( $P > 0.05$ ), ANCOVA 检验表明镰状真鲨雌、雄个体间全长和脊椎骨半径无显著性差异 ( $P = 0.223$ )。全长与脊椎骨半径回归关系拟合结果显示, 幂函数回归模型为最佳模型 ( $AIC_C = 284.65$ ,  $R^2 = 0.912$ ; 图 6, 表 3), 模型表达式:  $L = 272.87r^{0.871}$ 。

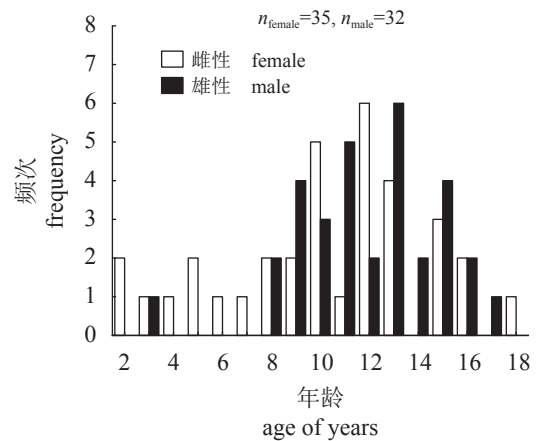


图 5 镰状真鲨年龄频次分布

Fig. 5 Age structure of female and male of *C. falciformis*

### 2.4 逆推全长的估算

观察员海上调查记录显示, 东太平洋镰状真鲨出生时全长约为 69 cm, 故本实验设置初始  $L_0 = 69$  以逆推不同年龄镰状真鲨加权逆推全长 (cm)。使用 Fraser-Lee's 法对镰状真鲨全长进行的逆算, 共获取 704 组逆推数据, 其中雌性 333 组, 雄性 372 组, 将所有数据带入脊椎骨半径与个体全长的幂函数回归模型, 均符合实际。经 ANOVA 分析, 雌、雄加权逆推全长整体上与观测值均无显著性差异 ( $P_{\text{female}} = 0.130$ ,  $P_{\text{male}} = 0.057$ )。

### 2.5 生长模型

由于观测数据组相对较少, 故未将雌雄分组

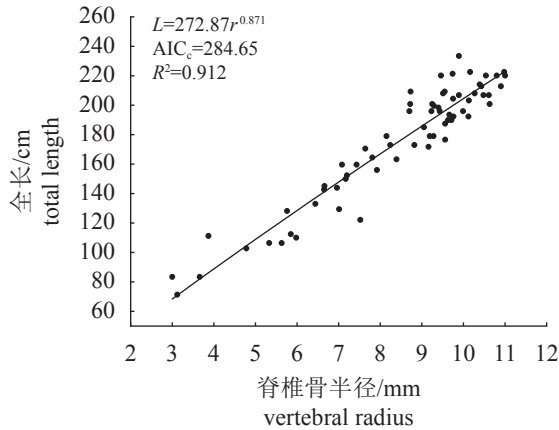


图 6 镰状真鲨脊椎骨半径与全长回归曲线

Fig. 6 Relationship between vertebral radius (*r*) and total length (*L*) for both sexes of *C. falciformis*

分析, 经拟合各生长模型参数如表 4 所示, 最适生长模型为 Logistic 模型, 模型表达式:  $L_t \text{ observe} = \frac{227.13 \times 65.51 e^{0.22t}}{227.13 + 65.51(e^{0.22t} - 1)}$ 。经似然比检验雌雄逆推所得的生长数据显示, 雌雄间具有显著性差异 ( $d_f = 703, \chi^2 =$

1064,  $P < 0.01$ ), 因此需分别建模。经拟合 Logistic 生长模型仍为最适模型, 表达式:  $L_{t \text{ female}} = \frac{231.51 \times 68.89 e^{0.19t}}{231.51 + 68.89(e^{0.19t} - 1)}$ ,  $L_{t \text{ male}} = \frac{251.97 \times 68.71 e^{0.15t}}{251.97 + 68.71(e^{0.15t} - 1)}$ 。根据三组生长模型参数比较可知, 观测组的生长速率略大于加权逆推的 2 组, 而理论最大全长及出生全长 3 组类似, 加权逆推组中雄性最大全长略大于雌性, 而生长速率雌性大于雄性 (图 7)。

### 2.6 成熟度分析

实验共记录性成熟样本 326 尾 (雌性 37, 雄性 289), 其中采集 35 尾 (雌性 16 尾雄性 19 尾), 经拟合雌性  $L_{50}$  和  $L_{95}$  的估算值分别为 (207.60±2.43) cm 和 (212.97±1.09) cm,  $t_{50}$  和  $t_{95}$  的分别为 (13.50±0.43) 和 (14.65±0.56) 龄, 最小性成熟年龄为 9 龄, 成熟比例约占 0.01%, 最小性成熟全长为 179.02 cm, 成熟比例约占 0.03%, 最大未成熟年龄为 12 龄, 最大未成熟全长为 210.48 cm; 雄性  $L_{50}$  和  $L_{95}$  的的估算值分别为 (200.67±3.60) 和

表 3 全长与脊椎骨半径的回归关系

Tab. 3 Relationship between total length and radius of vertebrae

项目 item	表达式 equation	AIC <sub>c</sub>	R <sup>2</sup>	有效数 valid number
线性回归关系 linear regression	$L = 190.3r + 143.2$	341.07	0.904	67
指数回归关系 exponent regression	$L = 571.34e^{0.129r}$	284.75	0.911	67
幂函数回归关系 power regression	$L = 272.87r^{0.871}$	284.65	0.912	67

表 4 生长模型参数及比较

Tab. 4 Summary of Akaike information criterion (AIC<sub>c</sub>) results and model parameters for the length-at-age data

类别 item	模型 model	样本量 number	模型参数 model estimates					检验 model performance		
			$L_{\infty}$ /cm	$L_0$ /cm	$k/a^{-1}$	$g_{Log}/a^{-1}$	$g_{Gom}/a^{-1}$	AIC <sub>c</sub>	$\Delta_i$	$w_i$
观测值(总计) observed data (combined)	VB	67	276.01	69.00	0.08	—	—	420.82	1.96	0.12
	<b>Logistic</b>	<b>67</b>	<b>227.13</b>	<b>65.51</b>	—	<b>0.22</b>	—	<b>418.87</b>	<b>0.00</b>	<b>0.49</b>
	Gompertz	67	241.62	49.85	—	—	0.15	419.71	0.84	0.32
加权逆推值(雌) back-calculated data (female)	VB	368	339.27	62.79	0.05	—	—	2021.75	7.06	0.02
	<b>Logistic</b>	<b>368</b>	<b>231.51</b>	<b>68.89</b>	—	<b>0.19</b>	—	<b>2014.70</b>	<b>0.00</b>	<b>0.73</b>
	Gompertz	368	257.31	66.16	—	—	0.12	2016.88	2.18	0.25
加权逆推值(雄) back-calculated data (male)	VB	405	400.00	61.50	0.04	—	—	2150.93	8.02	0.01
	<b>Logistic</b>	<b>405</b>	<b>251.97</b>	<b>68.71</b>	—	<b>0.15</b>	—	<b>2142.91</b>	<b>0.00</b>	<b>0.67</b>
	Gompertz	405	304.05	66.95	—	—	0.09	2144.38	1.47	0.49

注:  $L_{\infty}$ 为极限全长;  $L_0$ 为出生时全长;  $k$ 为VB模型生长速率;  $g_{Log}$ 为Logistic生长速率;  $g_{Gom}$ 为Gompertz模型生长速率;  $\Delta_i$ 各模型间AIC<sub>c</sub>的差异;  $w_i$ 为Akaike权重; 加粗部分为最适生长模型及参数; —代表未测。  
 Note:  $L_{\infty}$  asymptotic length;  $L_0$  length at age 0;  $k$  growth rate parameter for the von Bertalanffy growth function (VB); both the Gompertz and logistic models use 'g' to represent their respective growth coefficient;  $\Delta_i$  the difference between AIC<sub>c</sub> values;  $w_i$  AIC<sub>c</sub> weights; the best fitting model is highlighted in bold; — means no detection.

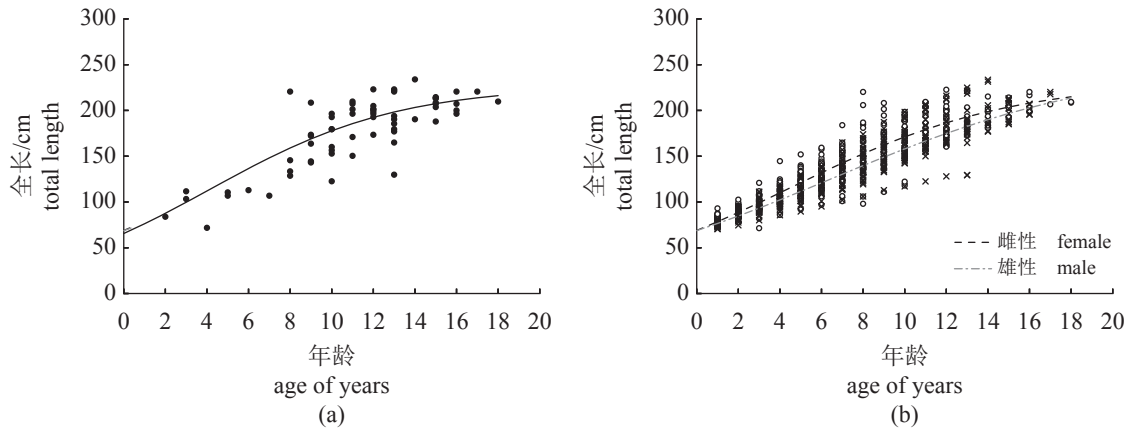


图7 镰状真鲨 Logistic 生长模型

(a) 观测组, (b) 逆推组; 图中○为雌性, x为雄性。

Fig. 7 The Logistic growth function for *C. falciformis*

(a) observed data, (b) back-calculated data; ○ represents female, x represents male.

(208.27±1.01) cm,  $t_{50}$  和  $t_{95}$  的估算值分别为 (13.42±0.46) 龄和 (14.39±0.52) 龄, 最小性成熟年龄为 10 龄, 成熟比例约占 0.01%, 最小性成熟全长为 160.87 cm, 成熟比例约占 0.01%, 最大未成熟年龄为 13 龄, 最大未成熟全长为 195.96 cm (图 8)。因此东太平洋镰状真鲨雌性成熟全长及年龄略大于雄性, 但总体上差异较小。

### 3 讨论

#### 3.1 年龄鉴定方法选择

一般对于半径较大、轮纹清晰的脊椎骨样品可直接采取切片法观察读数, 而针对样本较小不易研磨的脊椎骨采用染色法以增强轮纹对比度获取年龄<sup>[25]</sup>。本研究经切片和染色处理后脊椎骨轮纹均较为清晰, 但因脊椎骨边缘轮纹沉积紧密且样本中高龄个体较多, 故仍可能出现读龄误差, 目前已有研究证明多种鲨鱼停止生长时轮纹也可能随之停止沉积<sup>[26]</sup>, 但目前对于各地区镰状真鲨仍缺乏精确的年龄验证, 故对于高龄样本读数的准确度仍有待考究。掌握物种年龄分布结构对制定其管理与保护措施至关重要, 目前针对部分鲨类已有利用微量元素<sup>[27]</sup>、放射性碳同位素<sup>[28]</sup>、近红外光谱<sup>[29]</sup>等方法进行年龄校正的案例, 后续研究中需选择合适方法进一步提高镰状真鲨年龄鉴定的精确度。

#### 3.2 不同海域对比

构建精确的物种生长参数对还原其生活史至关重要, 同一物种在不同地区可能会表现出不同

种群动力学特征<sup>[30]</sup>。本研究中的镰状真鲨以 160~220 cm 的成熟中或成熟个体居多, 雌雄最大观测全长分别为 222.58 cm 和 233.47 cm, 雌雄比例约为 1 : 1.5, 这一结果与近十年来各海域的研究类似, 但全长分布普遍小于更早年的研究(表 5); 本研究中年龄分布以 9~15 龄为主, 雌雄最大年龄分别为 18 龄和 17 龄, 这与其他海域研究类似(表 5), 但显著低于中西太平洋<sup>[9]</sup>年龄鉴定结果, 而略高于中太平洋<sup>[31]</sup>和台湾省东北部<sup>[13]</sup>海域结果, 其中 Grant 等<sup>[9]</sup>对中西太平洋镰状真鲨的年龄鉴定为记录以来最大, 并认为以往的研究严重低估其年龄, 但结论的准确性还有待进一步证实。本研究中雄性性成熟年龄及全长均小于雌性, 普遍在 13 龄、全长 200 cm 以后达到性成熟, 这与各海域拟合结果类似, 说明镰状真鲨性成熟相对较晚。

不同区域间研究的作业方式和站点点的选择也可能影响种群结构判断, Hall 等<sup>[34]</sup>研究发现位于东印度洋大陆架以外常出现大型个体, 而沿海地区以幼鲨为主, Sa'nchez-de 等<sup>[10]</sup>发现太平洋镰状真鲨可能会出现季节性种群结构变化; 同时镰状真鲨也可能存在地理隔离, Clarke 等<sup>[35]</sup>使用线粒体 DNA 标记技术研究全球各大洋镰状真鲨基因组差异, 并将其分为印度洋、东太平洋、西太平洋和北大西洋 4 个种群, 但是目前全球镰状真鲨分布模式信息较少, 现有结论仍有待证实, 因此进一步研究其种群结构特征将有助于解释各海域的种内差异。

#### 3.3 生长模型选择

掌握种群生长规律对资源评估至关重要, 一

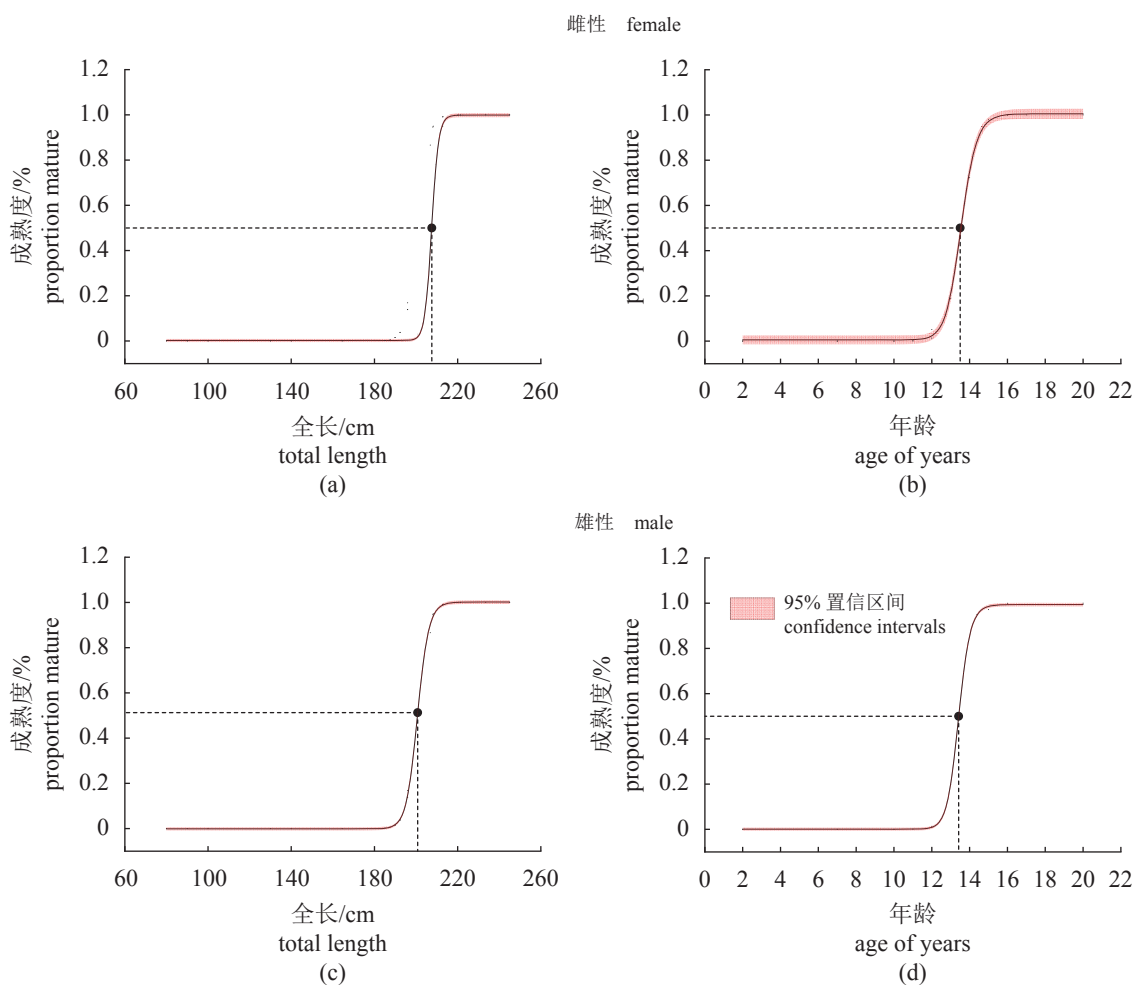


图 8 镰状真鲨全长 (a, c) 及年龄 (b, d) 与成熟度的关系

图中标注黑点为 50% 性成熟全长和年龄 ( $L_{50}$  和  $t_{50}$ )。

Fig. 8 Maturity for *C. falciformis* from logistic generalized linear models of observed total length (a, c) and estimated age (b, d)

The black points represent the total length and age at which 50% of the population was mature ( $L_{50}$  and  $t_{50}$  respectively).

般通过生长模型进行表达。此前的研究大多选择被认为是胎生鲨鱼最适生长模型的 VB 模型来探究镰状真鲨的生长规律<sup>[36]</sup>, 但 Liu 等<sup>[37]</sup> 研究发现不同的生长模型所表达的生长规律存在差异, 这不仅受物种个体大小影响, 还可能受机体供能影响, 因此 VB 模型未必能提供物种最准确的生长参数, 而利用多模型对比探索物种最适模型在近年来逐步兴起。本实验首次研究东太平洋镰状真鲨最适生长模型, 结果显示 Logistic 生长模型为最适生长模型, 这一结论与中西太平洋镰状真鲨所拟合最适生长模型结果一致<sup>[9]</sup>。

一般来说刚出生的幼鲨全长变化较快<sup>[31]</sup>, 本实验中观测最小全长为 68.91 cm, 经拟合东太平洋镰状真鲨  $L_0$  约为 68 cm, 略小于观测最小全长,

这一结果与中太平洋<sup>[31]</sup> 及阿拉伯海<sup>[11]</sup> 的研究接近。研究表明  $L_\infty$  的大小与生长模型有关<sup>[37]</sup>, 在生长曲线中若没有明确的渐近线收敛函数, 则可能会导致所估算的  $L_\infty$  不符合实际<sup>[38]</sup>。本研究及 Grant 等<sup>[9]</sup> 使用 Logistic 模型所拟合的镰状真鲨  $L_\infty$  相比于其他研究中的 VB 模型拟合值均较小, 但却更为接近各研究中所观测的最大全长 (表 5), 因此 Logistic 模型可能更适用于镰状真鲨; 然而太平洋区域镰状真鲨的研究中  $L_\infty$  拟合值均远小于历史观测最大值 (大西洋<sup>[39]</sup>:  $L_{\max}=371$  cm), 这可能是区域间种群差异所致, 也可能是由于太平洋区域镰状真鲨资源衰退导致大型样本较少。一般认为, 自然界中若无特殊外界压力干扰, 鱼类生长速率的增长量随年龄增大呈下降趋势<sup>[40]</sup>, 本研究中镰状真鲨的生长规律基本吻合, 其生长速率与太平



表 5 镰状真鲨各研究中生长模型及参数比较

Tab. 5 Comparison of life history parameters for *C. falciformis*

研究海域 location	研究 年份 year	性别 sex	样本量 number	观测 最大 体长/cm $L_{max}$	观测 最大 年龄/a $O_{tmax}$	50%性 成熟 年龄/a $t_{50}$	50%性 成熟 体长/cm $L_{50}$	最适 模型 best model	生长模型参数 model parameters					参考文献 references
									$L_0$ / cm	$L_{\infty}$ / cm	$k$ / a <sup>-1</sup>	$g_{Log}$ / a <sup>-1</sup>	$t_0$ / a	
东太平洋 the Eastern Pacific	2021	雌 female	35	222.58	18	13.5	207.6	Logistic	68.89	231.51	—	0.19	—	本研究 this study
		雄 male	32	233.47	17	13.42	200.67		68.71	251.97	—	0.15	—	
中西太平洋 the central West Pacific	2018	雌 female	254	253	28	14	183	Logistic	80.6	261.6	—	0.15	—	[9]
		雄 male	272	271.3	23	11.6	204		85.8	287.3	—	0.12	—	
中太平洋 the Central Pacific	2003	雌 female	145	292	13	6~7	204	VB	66.8	288	0.15	—	-2.76	[31]
		雄 male	153			5~6	186							
台湾省东北部海域 the Northeastern Taiwan waters	2008	雌 female	118	239	11	9	210	VB	—	341	0.077	—	-3.03	[13]
		雄 male	132	256	14	9	212.5			315	0.091		-2.32	
加尼福尼亚西海岸 the west coast of Baja California	2011	雌 female	89	230	16	—	—	VB	76.5	240	0.14	—	-2.98	[10]
		雄 male	56	260	14	—	—							
东阿拉伯海 the Eastern Arabian Sea	2016	雌 female	258	275	—	10.89	227.76	VB	65.1	309.8	0.1	—	-2.39	[11]
		雄 male	215	255	—	9.87	218.98							
东印度洋 the Eastern Indian	2012	雌 female	90	262.3	19	15	215.6	VB	81.2	320.4	0.057	—	—	[30]
		雄 male	78	240.9	20	13	207.6		81.1	277.3	0.079			
墨西哥湾 Gulf of Mexico	1987	雌 female	135	267	14	15	180	VB	72	272	0.15	—	—	[32]
		雄 male					10		150					
坎佩切浅滩 the Campeche Bank	1993	雌 female	352	308	22	12	232	VB	74.7	311	0.1	—	-2.72	[33]
		雄 male	386	314		10	225							

注:  $L_0$ 为出生时全长;  $L_{\infty}$ 为极限全长;  $k$ 为VB模型生长速率;  $g_{Log}$ 为Logistic生长速率;  $t_0$ 为理论生长起点年龄。—为未检测。  
Notes:  $L_0$ , total length at birth;  $L_{\infty}$ , asymptotic length;  $k$ , growth rate parameter for the von Bertalanffy growth function;  $g_{Log}$ , growth rate parameter for the Logistic growth function;  $t_0$ , the age when length would theoretically be 0; — means no detection.

洋其他海域的研究类似, 但相比其他地区(表 5), 太平洋区域镰状真鲨生长速率普遍偏大, 不同区域间的差异可能与实验方法和获取的样本有关, 也可能是由于本实验中大型样本 ( $L > 220$  cm) 和小型样本 ( $L < 90$  cm) 较少从而导致在模型迭代中造成误差。

除了传统的 3 种生长模型之外, 近些年含有 4 个参数的生长模型也被提出并应用于部分鲨类, Araya 等<sup>[41]</sup>应用 two-phase 生长模型 (TPGF) 研究鼠鲨 (*Lamna nasus*) 和半带皱唇鲨 (*Triakis semisfa-*

*ciata*) 生长发育规律, 并认为此模型优于 VB 模型。但是此模型需要大量的物种年龄信息, 尤其是性成熟前后的信息, 因此在本实验未应用, 且对于此类模型研究相对较少, 对于此模型的适用性和准确性还需进一步考究。

#### 4 结论

本研究通过对东太平洋镰状真鲨年龄鉴定和生长模型的构建, 描述其生长规律, 印证了其生长缓慢、性成熟较晚等特征。近些年研究显示全

球镰状真鲨资源量已出现衰退。在东太平洋, 尽管目前 IATTC 已将其列为特别保护物种, 但其监管压力较大, 且区域间的种群生活史差异可能反映了不同的种群动态和复原力, 充分的种群资源研究是其物种保护政策制定的基础和前提, 后期应进一步厘清镰状真鲨种群结构, 掌握太平洋不同区域群体间的生态联通度, 以提高年龄鉴定的精度。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

### 参考文献 (References):

- [1] Cailliet G M. Perspectives on elasmobranch life-history studies: a focus on age validation and relevance to fishery management[J]. *Journal of Fish Biology*, 2015, 87(6): 1271-1292.
- [2] 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.
- [3] Lombardi-Carlson L A, Cortés E, Parsons G R, et al. Latitudinal variation in life-history traits of bonnethead sharks, *Sphyrna tiburo*, (Carcharhiniforms: Sphyrnidae) from the eastern Gulf of Mexico[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2003, 54(7): 875-883.
- [4] Smart J J, Chin A, Tobin A J, et al. Age and growth of the common blacktip shark *Carcharhinus limbatus* from Indonesia, incorporating an improved approach to comparing regional population growth rates[J]. *African Journal of Marine Science*, 2015, 37(2): 177-188.
- [5] Yoshimura H, Kawasaki S. Silky shark (*Carcharhinus falciformis*) in the tropical water of Western Pacific[J]. Report of the Japanese Group for Elasmobranch Studies, 1985, 20: 6-10.
- [6] Hutchinson M R, Itano D G, Muir J A, et al. Post-release survival of juvenile silky sharks captured in a tropical tuna purse seine fishery[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2015, 521: 143-154.
- [7] Minami M, Lennert-Cody C E, Gao W, et al. Modeling shark bycatch: the zero-inflated negative binomial regression model with smoothing[J]. *Fisheries Research*, 2007, 84(2): 210-221.
- [8] 褚晓琳, 唐议, 陈勇. 区域渔业管理组织中的鲨鱼养护管理问题研究[J]. *海洋通报*, 2019, 38(2): 132-140.
- Chu X L, Tang Y, Chen Y. On the conservation and management of sharks in regional fishery management organizations[J]. *Marine Science Bulletin*, 2019, 38(2): 132-140 (in Chinese).
- [9] Grant M I, Smart J J, White W T, et al. Life history characteristics of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the central west Pacific[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2018, 69(4): 562-573.
- [10] Sánchez-de Ita J A, Quiñónez-Velázquez C, Galván-Magaña F, et al. Age and growth of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the west coast of Baja California Sur, Mexico[J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2011, 27(1): 20-24.
- [11] Varghese S P, Gulati D K, Unnikrishnan N, et al. Biological aspects of silky shark *Carcharhinus falciformis* in the eastern Arabian Sea[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2016, 96(7): 1437-1447.
- [12] Cailliet G M, Goldman K J. Age determination and validation in chondrichthyan fishes[M]//Carrier J, Musick J A, Heithaus M R. Biology of sharks and their relatives. Boca Raton: Chemical Rubber Company Press, 2004: 399-447.
- [13] Pérez-Rojas J G, Torres-Palacios K, Uribe A, et al. Evaluation of staining techniques for the observation of growth bands in tropical elasmobranch vertebrae[J]. *Scientia Marina*, 2020, 84(4): 343-354.
- [14] 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.
- [15] 胡灯进. 闽南近海条纹斑竹鲨 (*Chiloscyllium plagiosum* Bennett) 年龄生长和生殖生物学研究 [D]. 厦门: 厦门大学, 2005.
- Hu D J. Study on age, growth and reproductive biology of *Chiloscyllium plagiosum* from southern coast of Fujian[D]. Xiamen: Xiamen University, 2005 (in Chinese).
- [16] Zhu L X, Li L F, Liang Z L. Comparison of six statistical approaches in the selection of appropriate fish growth models[J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2009, 27(3): 457-467.
- [17] Smart J J, Harry A V, Tobin A J, et al. Overcoming the constraints of low sample sizes to produce age and growth data for rare or threatened sharks[J]. *Aquatic*

- Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 2013, 23(1): 124-134.
- [18] Campana S E. How reliable are growth back-calculations based on otoliths?[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1990, 47(11): 2219-2227.
- [19] Kimura D K. Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve[J]. *Fishery Bulletin*, 1980, 77(4): 765-776.
- [20] Fabens A J. Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve[J]. *Growth*, 1965, 29(3): 265-289.
- [21] Ricker W E. Growth rates and models[M]//Hoar W S, Randall D J, Brett J R. *Fish Physiology: bioenergetics and growth*. New York: Academic Press, 1979: 677-743.
- [22] Mollet H F, Ezcurra J M, O'Sullivan J B. Captive biology of the pelagic stingray, *Dasyatis violacea* (Bonaparte, 1832)[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2002, 53(2): 531-541.
- [23] Burnhan K P, Anderson D R. Model selection and multimodel inference: a practical Information-theoretic approach[M]. New York, NY: Springer, 2002, : 181-183.
- [24] Walker T I. Reproduction in fisheries science[M]//Hallett W C. *Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyes: sharks, batoids, and chimaeras*, Volume 3. Boca Raton: CRC Press, 2005: 91-127.
- [25] 李云凯, 沈永富. 脊椎骨在软骨鱼类年龄、摄食及洄游研究中的应用[J]. *中国水产科学*, 2021, 28(1): 112-121.
- Li Y K, Shen Y F. A review of studies on the age, feeding habits, and migration using vertebrae of cartilaginous fishes[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2021, 28(1): 112-121 (in Chinese).
- [26] Natanson L J, Adams D H, Winton M V, *et al.* Age and growth of the bull shark in the western North Atlantic Ocean[J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2014, 143(3): 732-743.
- [27] Francis M P, Campana S E, Jones C M. Age underestimation in New Zealand porbeagle sharks (*Lamna nasus*): is there an upper limit to ages that can be determined from shark vertebrae?[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2007, 58(1): 10-23.
- [28] McFarlane G A, King J R. Age and growth of big skate (*Raja binoculata*) and longnose skate (*Raja rhina*) in British Columbia waters[J]. *Fisheries Research*, 2006, 78(2-3): 169-178.
- [29] Rigby C L, Wedding B B, Grauf S, *et al.* Novel method for shark age estimation using near infrared spectroscopy[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2016, 67(5): 537-545.
- [30] Rigby C, Simpfendorfer C A. Patterns in life history traits of deep-water chondrichthyans[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2015, 115: 30-40.
- [31] Oshitani S, Nakano H, Tanaka S. Age and growth of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the Pacific Ocean[J]. *Fisheries Science*, 2003, 69(3): 456-464.
- [32] 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.
- [33] Bonfil R, Mena R, de Anda D. Biological parameters of commercially exploited silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, from the Campeche Bank[R]. Mexico: NOAA, 1993: 73-86.
- [34] Hall N G, Bartron C, White W T, *et al.* Biology of the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Carcharhinidae) in the eastern Indian Ocean, including an approach to estimating age when timing of parturition is not well defined[J]. *Journal of Fish Biology*, 2012, 80(5): 1320-1341.
- [35] Clarke C R, Karl S A, Horn R L, *et al.* Global mitochondrial DNA phylogeography and population structure of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*[J]. *Marine Biology*, 2015, 162(5): 945-955.
- [36] Smart J J, Chin A, Tobin A J, *et al.* Multimodel approaches in shark and ray growth studies: strengths, weaknesses and the future[J]. *Fish and Fisheries*, 2016, 17(4): 955-971.
- [37] Liu K M, Wu C B, Joung S J, *et al.* Multi-model approach on growth estimation and association with life history trait for elasmobranchs[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2021, 8: 591692.
- [38] Smart J J, Chin A, Baje L, *et al.* Life history of the silvertip shark *Carcharhinus albimarginatus* from Papua New Guinea[J]. *Coral Reefs*, 2017, 36(2): 577-588.
- [39] Serafy J E, Orbesen E S, Snodgrass D J G, *et al.* Hooking survival of fishes captured by the United States Atlantic pelagic longline fishery: impact of the 2004

- circle hook rule[J]. *Bulletin of Marine Science*, 2012, 88(3): 605-621.
- [40] 王学昉, 许柳雄, 朱国平, 等. 中西太平洋鳀鱼的年龄鉴定和生长特性[J]. *应用生态学报*, 2010, 21(3): 756-762.
- Wang X F, Xu L X, Zhu G P, *et al.* Age identification and growth characteristics of *Katsuwonus pelamis* in western and central Pacific Ocean[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(3): 756-762 (in Chinese).
- [41] Araya M, Cubillos L A. Evidence of two-phase growth in elasmobranchs[J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2006, 77(3): 293-300.

## Age and growth of silky shark, *Carcharhinus falciformis*, from the Eastern Pacific by vertebrae

SHEN Yongfu<sup>1</sup>, ZANG Dongsheng<sup>1</sup>, WU Feng<sup>1</sup>, DAI Xiaojie<sup>1</sup>, LI Yunkai<sup>1,2,3\*</sup>

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

2. Key Laboratory of Oceanic and Polar Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China)

**Abstract:** As a pelagic shark species, the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, in the Eastern Pacific has been overfished in the tuna purse-seine and longline fishery and requires improved assessment to enable planning of recovery actions. The present study examined the life history of 802 silky sharks (67 individuals were sampled, 35 females and 32 males) from the Eastern Pacific. Age was analyzed using sectioned vertebrae, and a multimodel approach was applied to the length-at-age data to fit growth models. Silky sharks ranged in dominant length from 160 to 220 cm total length (L), while ranged in dominant age from 9 to 13 years. Females the longest was 222.58 cm total length, with the oldest estimated at 18 years. Males the longest was 233.47 cm total length, with the oldest estimated at 17 years. The Logistic growth model provided the best fitting growth model. Parameter estimates for females were: asymptotic length ( $L_{\infty}$ ) = 231.51 cm; growth coefficient ( $g$ ) = 0.19/a; and length at age 0 ( $L_0$ ) = 68.89 cm. For males, the parameter estimates were: ( $L_{\infty}$ ) = 251.96 cm; ( $g$ ) = 0.15/a; and ( $L_0$ ) = 68.71 cm. Females matured at (13.50±0.43) years and (207.60±2.43) cm, whereas males mature at (13.42±0.46) years and (200.67±3.60) cm. The growth parameters and late ages of sexual maturation for silky sharks in the Eastern Pacific suggest a significant risk from fisheries exploitation without careful population management.

**Key words:** *Carcharhinus falciformis*; age; growth function; vertebrae; Eastern Pacific

**Corresponding author:** LI Yunkai. E-mail: ykli@shou.edu.cn

**Funding projects:** National Natural Science Foundation of China (31872573, 42276092); Natural Science Foundation of Shanghai (17ZR1413000); Open Project of Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology (2017-1A03); Open Fund from Key Laboratory of Oceanic and Polar Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs (2019-3)