

DOI: 10.12264/JFSC2020-0571

中东太平洋长鳍真鲨年龄与生长

沈永富¹, 吴峰¹, 戴小杰¹, 李云凯^{1, 2, 3, 4}

1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;
2. 农业农村部远洋与极地渔业创新重点实验室, 上海 200009;
3. 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 266237;
4. 大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 上海 201306

摘要: 长鳍真鲨(*Carcharhinus longimanus*)为大洋性中上层鲨类, 由于其全球资源被过度捕捞, 已被列入 IUCN 濒危物种名录。开展长鳍真鲨年龄鉴定与生长规律的研究, 可为其资源恢复及物种保护提供理论依据。本研究以中东太平洋金枪鱼延绳钓兼捕渔获物中的 87 尾长鳍真鲨为样本(雄性 43 尾, 雌性 44 尾), 结合脊椎骨年龄鉴定结果和生物学数据分析该海域长鳍真鲨年龄及生长规律。赤池信息量准则(AIC_C)分析表明, 长鳍真鲨脊椎骨半径(r)与全长(L)的关系符合线性回归模型。von Bertalanffy (VB)生长模型为总体观测数据最适模型, 表达式为 $L_t = 398[1 - e^{-0.04(t+6.81)}]$, 结合反向逆推个体早期全长数据, 雌性逆推全长的最适模型为 VB 模型 $L_{t \text{ female}} = 330.8[1 - e^{-0.05(t+5.84)}]$, 雄性为 Gompertz 模型 $L_{t \text{ male}} = 363e^{-1.49e^{(-0.08t)}}$ 。雌、雄个体 50%性成熟年龄 t_{50} 分别为(8.8±1.2)龄和(8.6±1.2)龄, 50%性成熟全长 L_{50} 分别为(191±9.1) cm 和(173±12.9) cm。

关键词: 中东太平洋; 长鳍真鲨; 鱼龄; 生长模型

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005–8737–(2021)08–1030–11

长鳍真鲨(*Carcharhinus longimanus*)隶属于真鲨目(Carcharhiniformes), 真鲨科(Carcharhinidae), 真鲨属, 为大型中上层鲨类, 具高度洄游性, 曾是热带海域资源量最丰富的物种之一^[1], 也是金枪鱼延绳钓常见的兼捕鱼种。根据日本东太平洋金枪鱼捕捞记录, 1967 年长鳍真鲨兼捕量曾占日本渔获总量的 21.3%^[2]。然而, 随着近些年来过度捕捞的加剧, 长鳍真鲨资源量出现严重衰退^[3], 现已被国际自然保护联盟(IUCN)列为濒危物种, 2013 年被《濒危野生动植物种国际贸易公约》(CITES)列入附录 II^[4], 受到严格的国际贸易限制。

准确的年龄鉴定结果有助于分析鱼类个体生长的动态变化, 是研究种群动力学过程的基础^[5]。

鱼类年龄鉴定最常用的方法是判读硬组织的轮纹^[6]。鲨由于无可用于年龄鉴定的耳石、鳞片等硬组织, 一般选用脊椎骨、背棘和神经弓进行年龄与生长研究^[7], 且样本量一般需要 200 尾以上^[8]。但是大型鲨类中多数物种受资源丰度和保护限制, 很难获取足够样本量。反向逆推技术^[9], 即利用硬组织上轮纹距离逆推早期鱼类全长(L), 可有效解决数据不足的问题, 多用于捕捞难度大, 资源濒危的种类^[10]。

长鳍真鲨由于生长速率慢、性成熟晚、繁殖数量低和周期长等特征, 极易被过度捕捞^[11], 加强其年龄与生长研究对准确评估和掌控资源状况至关重要。国外学者曾利用脊椎骨对中西太平

收稿日期: 2020-12-10; **修订日期:** 2021-01-20.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31872573); 上海市自然科学基金项目(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项目(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项目(2019-3).

作者简介: 沈永富(1997–), 男, 硕士研究生, 从事鲨鱼摄食生态学研究. E-mail: 1016959821@qq.com

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

洋^[12]、西北太平洋^[13]、西南大西洋^[14]海域长鳍真鲨进行年龄与生长的研究, 而中东太平洋海域的相关研究仍未见报道。本研究拟根据 2010—2013 年和 2018—2019 年在中东太平洋执行农业农村部延绳钓观察员计划期间兼捕的长鳍真鲨脊椎骨样本进行年龄鉴定, 并利用反向逆推技术估算个体早期全长, 从而建立最适生长模型。为评估中东太平洋长鳍真鲨资源状况及该制定物种资源的有效保护政策制定提供数据支持。

1 材料与方法

1.1 样本采集

长鳍真鲨脊椎骨样品分别来自 2010 年 8 月—2013 年 1 月及 2018 年 8 月—2019 年 1 月我国在中东太平洋金枪鱼延绳钓的兼捕渔获物, 海域范围为 175°W~105°W、10°N~12°S (图 1), 逐尾记录性别、全长、性腺成熟度等生物学数据, 于第一背鳍上部或尾椎取 1~3 节脊椎骨, 共采集 87 尾长鳍真鲨脊椎骨样本, 其中雄性 43 尾, 雌性 44 尾, 去除脊椎骨表面大块肌肉, 清洗后装入样品袋内于 -40 °C 冷冻保存。

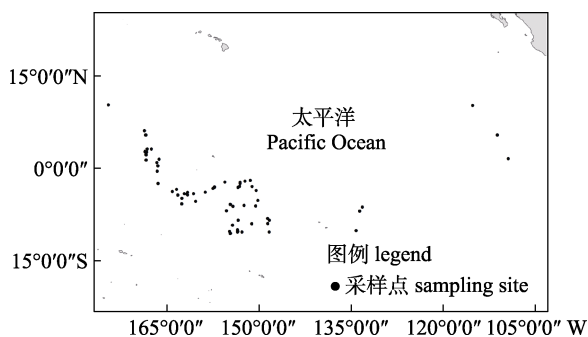


图 1 本研究样本采集站点

Fig. 1 Map of sampling locations in this study

1.2 年龄鉴定

脊椎骨在实验室解冻后剥离附着肌肉, 用蒸馏水冲洗后, 置于沸水中煮 5~10 min, 除去难以清除的结缔组织, 若仍有结缔组织附着, 将其置于 30% H₂O₂ 溶液中浸泡 1~2 h, 用蒸馏水反复冲洗后烘干。在金相研磨机上先后使用 120 grits、600 grits、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成 1~3 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。薄片研磨厚度约为 1 mm 时最佳, 并使用游标卡尺测量脊椎骨半径。

Joung 等^[13]及 Seki 等^[15]已通过边际增量法 (marginal increment analysis) 验证了长鳍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, 采用三人观察法, 即在不知道样本生物学数据的情况下三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, 若两人读数相符则采纳, 若不相符则由第三人鉴定, 取与其中两人读数相符的结果作为年龄, 若都不相符则舍弃此样本, 根据平均百分比误差指数 (average percentage error, APE) 及卡方检验确定读数的精确度。

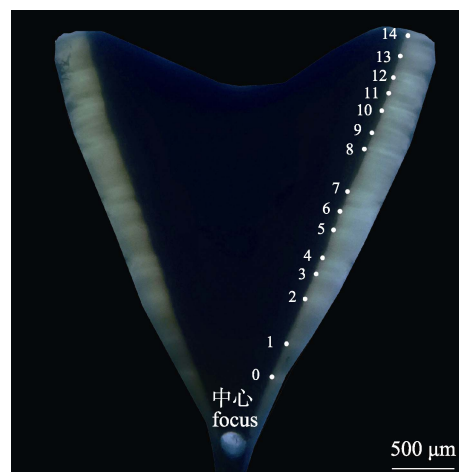


图 2 长鳍真鲨脊椎骨切片示意图

0 为出生纹, 1~14 为年轮。

Fig. 2 Vertebral section of *Carcharhinus longimanus*. The locations of the translucent annulus bands (white points 1–14), the birthmark (white points 0).

平均百分比误差指数是读数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, 否则需重新鉴定或者作废, 计算公式^[16]为:

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

式中, N 为用于年龄鉴定的长鳍真鲨的尾数, 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。

1.3 数据处理

1.3.1 全长频次分析 利用 Origin 2021 pro 软件, 以 20 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 检验计算长鳍真鲨雌雄之间全长分布差异性。

1.3.2 反向逆推全长 使用反向逆推技术可有效解决较小个体数量不足导致生长模型不准确的问题^[17]。使用 Media Cybernetics 公司的 Image-pro plus 6.0 专业图象分析软件测量各脊椎骨薄片半径及各轮纹轮径, 如图 2 所示, 沿中心点在一条直线上测量每条轮纹轮径。此前较多应用 Dahl Lea 模型逆推全长:

$$L_i = \frac{L_C}{r} r_i$$

式中, L_i 为个体第 i 条轮纹所对应的全长(cm), L_C 为捕获时的全长(cm), r 为脊椎骨半径(mm), r_i 为第 i 条轮纹轮径(mm)^[18]。在之后的研究中, Campana^[19]提出了 Fraser Lee 模型修正:

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

式中, L_0 为出生时全长(cm), r_0 为出生纹轮径(mm)。相比于 Dahl Lea 公式, 修正后的 Fraser Lee 模型使用了固定的出生全长^[17]。本研究将选用 Fraser Lee 模型进行个体样本长逆推, 并使用单因素方差分析比较逆推全长与观测全长。

1.3.3 脊椎骨半径与全长关系 研究鲨鱼全长与其脊椎骨半径的相关关系, 可检验逆推全长及所拟合模型是否符合实际^[20]。使用 SPSS 22.0 分别运用线性回归、幂函数以及指数回归拟合长鳍真鲨全长(L)与脊椎骨半径(r)的关系, 即:

线性回归关系: $L = a_1 r + b_1$

幂函数回归关系: $L = a_2 r^{b_2}$

指数回归关系: $L = a_3 e^{r^{b_3}}$

式中, a_1 、 a_2 、 a_3 、 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)比较各模型相关性, 相比于 AIC, AIC_C 更适用于样本量小于 200 的检验^[21], AIC_C 简化表达式为:

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

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

式中, n 为样本数目, RSS 为残差平方和, k 为模型参数个数。AIC_C 值相对较小的模型视为最适模型。使用 Wilcoxon 符号秩检验(Wilcoxon signed ranks test)进行同一脊椎骨左右半径的差异性检验, 使用协方差检验(ANCOVA)检验雄、雌个体的全长和脊椎骨半径是否存在差异。

1.3.4 生长模型参数的估算 将测量及逆推的各龄长鳍真鲨所对应的全长分别代入 von Bertalanffy (VB)、Logistic 及 Gompertz 生长模型(表 1), 通过 SPSS 22.0 非线性回归规划求解功能估算其生长参数最佳值, 选用 AIC_C 对各生长模型参数检验, 筛选最适生长模型。各模型间 AIC_C 的差异(Δ)用以下公式计算并排列:

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

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 Δ_i 值在 0~2 时相关度最高, Δ_i 值在 2~10 时相关度较低, Δ_i 值大于 10 时相关度极低或没有相关度^[22]。

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	$L_t = L_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}]$	[26]
Logistic	$L_t = \frac{L_{\infty}}{1 + e^{(g - kt)}}$	[27]
Gompertz	$L_t = L_{\infty} e^{-g e^{-kt}}$	[28]

注: L_t 为 t 龄时全长; L_{∞} 为极限全长; k 为生长速率; t_0 为理论生长起点年龄; g_{Log} 为 Logistic 模型常数; g_{Gom} 为 Gompertz 模型常数。
Note: L_t , total length at t years old; L_{∞} , asymptotic length; k , growth coefficient; t_0 , the age when length would theoretically be 0; g_{Log} , Logistic model constant; g_{Gom} , Gompertz model constant.

根据模型间 AIC_C 的差异, 使用 Akaike 权重(w_i)计算所选模型的准确度, 权重计算公式为:

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

使用似然比检验^[23]确定性别间是否存在显著性差异, 如存在则应使用不同的生长模型。当 VB 为最适生长模型时使用如下公式计算最大年龄^[24]:

$$t_{\max} = 7 \times \ln(2/k)$$

使用 Berry 等^[25]提供的长鳍真鲨全长与吻端—尾柄(PCL)转换公式计算样本全长(L), 公式为:

$$L = 1.37 \times \text{PCL}$$

1.3.5 成熟度判断 根据 Walker^[29]提出的修正后成熟度指数对样本个体进行分级, 如表 2 所示, 雄性成熟度取决于鳍脚指数(C=1~3), 而雌性成熟度取决于卵巢状态(U=1~5), 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 广义线性模型(GLM)在 SPSS 22.0 中分别估算群体中 50%和 95%性成熟全长与年龄(L₅₀、L₉₅、t₅₀ 和 t₉₅)。使用 Logistic 回归法分别计算雄性和雌性成熟阶段的全长在种群数量中的占比:

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

式中, P(L)是成熟种群数量比例, P_{max} 是最大成熟比例。使用相同的方法估算性成熟年龄的占比, 在 Origin 2021 pro 中使用 GLM 拟合全长或年龄与成熟度关系。

表 2 鲨成熟度指标^[29]
Tab. 2 Reproductive indices used for staging the maturity condition of sharks^[29]

器官 organ	指数 index	特征 description	成熟情况 binary maturity condition
卵巢 uterus	U=1	幼鲨, 子宫壁薄, 呈白色丝状结构, 卵巢小, 无卵黄 uteri uniformly thin and white tubular structures; small ovaries and with no yolked ova	未成熟 immature
	U=2	成熟中, 子宫壁薄, 卵管腺扩大, 有卵黄生成 uterus thin, tubular structure that is partly enlarged posteriorly; small yolked ova developing in ovary	未成熟 immature
	U=3	排卵中, 卵管腺继续增大, 卵巢中有成熟卵母细胞, 子宫中有卵 uterus uniformly enlarged tubular structure; yolked ova developing in ovary	成熟 mature
	U=4	已怀孕, 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 mature
	U=5	产后, 子宫扩大, 卵管腺松弛 uterus enlarged, flaccid and distended tubular structure: postpartum	成熟 mature
鳍脚 clasper	C=1	鳍脚无钙化 pliable with no calcification	未成熟 immature
	C=2	鳍脚部分钙化 partly calcified	未成熟 immature
	C=3	鳍脚坚硬, 完全钙化 rigid and fully calcified	成熟 mature

2 结果与分析

2.1 全长频次分析

本研究共采集 87 尾长鳍真鲨, 全长范围为 83~242 cm, 雌性优势全长组为 120~160 cm, 占雌性个体全部的 64.91%, 雄性优势全长组为 120~180 cm, 占雄性个体全部的 62.79%, 整体上优势全长组为 120~180 cm, 占总体的 71.26%(图 3)。根据 Kolmogorov-Smirnov 检验, 中东太平洋长鳍真鲨雄性和雌性之间的全长分布无显著性差异(P>0.05)。

2.2 年龄鉴定

经三人判读雄性年龄范围为 2~14 龄, 雌性年龄范围为 2~16 龄, 年龄组成均以 5~8 龄居多, 整

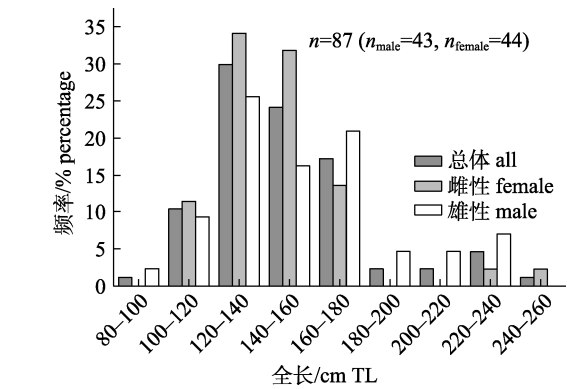


图 3 中东太平洋长鳍真鲨全长频次分布
Fig. 3 Frequency distribution of total length of *Carcharhinus longimanus* from the Central and Eastern Pacific

体上脊椎骨轮纹较为清晰, 两者读数无显著性差异(APE=1.9%, df=11, $\chi^2=64.58$, P>0.05)(图 4)。

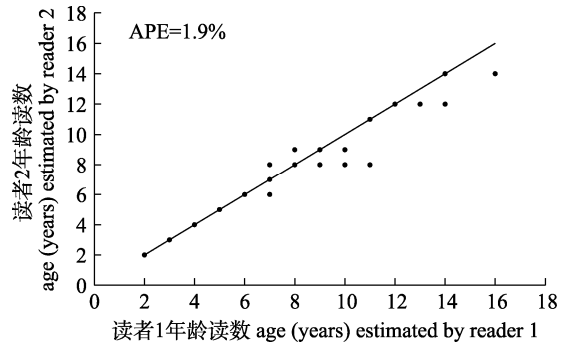


图 4 不同读数者对长鳍真鲨脊椎骨轮纹读数比较
Fig. 4 Differences (years) in age estimates between different readers for *Carcharhinus longimanus* from the Central and Eastern Pacific

2.3 全长与脊椎骨半径的回归关系

87 尾样本中脊椎骨半径范围为 4.6~12.6 mm, 经 Wilcoxon 符号秩检法检验表明, 同一脊椎骨左右半径无显著性差异($P>0.05$), ANCOVA 检验表明雌、雄长鳍真鲨的全长和脊椎骨半径无显著性差异($P>0.05$), 通过对全长与半径关系进行拟合,

结果如表 3 所示, 其中线性回归关系 AIC_C 值最小, 且 R^2 最大, 说明线性回归模型能够更好地拟合脊椎骨半径与全长的关系, 模型为: $L=196.11r + 172.76$ ($R^2=0.891$, $AIC_C=860.70$)。

2.4 逆推全长的估算

使用 Fraser-Lee's 法对长鳍真鲨全长进行的逆算, 经观察员海上调查记录, 长鳍真鲨出生全长约为 76 cm, 故本研究设置 $L_0=76$ 以逆推不同年龄长鳍真鲨加权逆推全长(cm)。图 5 分别为不同年龄段观测全长值以及逆推值, 2~4 龄阶段逆推值略低于观测值, 但差异较小, 5~11 龄阶段观测值较为分散, 其中 7 龄逆推值均低于观测值, 8~11 龄阶段雌性逆推值与观测值吻合度较高, 而雄性逆推值均略高于观测值, 11 龄以后受样本量影响观测值与逆推值均较少, 难以做出比较。经单因素方差分析, 雌雄加权逆推全长整体上与观测值均无显著性差异($P_{male}=0.611$, $P_{female}=0.089$)。

表 3 中东太平洋长鳍真鲨全长与脊椎骨半径的关系
Tab. 3 Relationship between total length and radius of vertebrae of *Carcharhinus longimanus* from the Central and Eastern Pacific

项目 item	表达式 equation	AIC_C	R^2	有效数 valid number
线性回归关系 linear regression	$L = 196.11r + 172.76$	860.70	0.891	87
指数回归关系 exponent regression	$L = 679.52e^{0.103r}$	865.54	0.782	87
幂函数回归关系 power regression	$L = 255.51r^{0.877}$	860.77	0.794	87

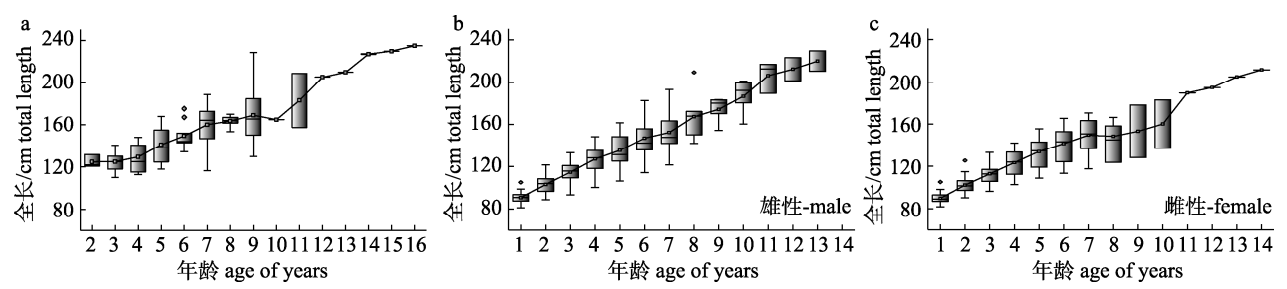


图 5 中东太平洋长鳍真鲨年龄-全长关系
a. 观测值; b. 雄性加权逆推值; c. 雌性加权逆推值。图中圆点表示数据中心异常值。
Fig. 5 Relationship between age and total length for *Carcharhinus longimanus* from the Central and Eastern Pacific
a. Observed data with males and females combined; b. Back-calculated data for males;
c. Back-calculated data for females. Dots represent outliers

2.5 生长模型

3 种生长模型参数如表 4 所示, 经似然比检验表明, 雌雄生长数据观测值间无显著性差异($df=9$, $\chi^2=13.8$, $P>0.05$), 无需分别建模。VB 生长模型为观测数据的最适模型, 其最适生长模型表达式为:

$L_t = 398[1 - e^{-0.04(t+6.81)}]$; 而雌雄间加权逆推值具有显著性差异($df=12$, $\chi^2=21.56$, $P<0.05$), 因此需分别建模, 其中雌性加权逆推数据的最适生长模型仍为 VB 模型, 其模型表达式为: $L_{t\ female} = 330.8[1 - e^{-0.05(t+5.84)}]$, 雄性加权逆推数据的最适

生长模型为 Gompertz 模型, 其模型表达式为: $L_{t\text{ male}}=363e^{-1.49e^{(-0.08t)}}$, 但 VB 生长模型的 AICc 与 Gompertz 生长模型的差异(Δ_i)小于 2, 说明该组中两种生长模型具有高度相关性。根据反向逆推值

的生长模型参数比较可知, 雌性最大全长及生长速度 k 值均略大于雄性, 经计算不同性别间长鳍真鲨理论最大年龄相似, 雄性为 25.8 龄, 雌性为 28.4 龄。

表 4 中东太平洋长鳍真鲨生长模型参数及比较

Tab. 4 Summary of Akaike information criterion (AICc) results and model parameters for the length-at-age data of *Carcharhinus longimanus* from the Central and Eastern Pacific

项目 item	模型 model	样本量 number	模型参数 model parameter					检验 model performance		
			L_{∞}/cm	k/a^{-1}	t_0/a	g_{Log}	g_{Gom}	AICc	Δ_i	w_i
观测值(总计) observed data (combined)	VB	87	398.00	0.04	-6.81	-	-	498.41	0.00	0.14
	Logistic	87	400.00	0.09	-	1.09	-	498.92	0.51	0.20
	Gompertz	87	400.00	0.05	-	-	1.63	499.06	0.14	0.00
加权逆推值(雌) back-calculated data (male)	VB	196	330.80	0.05	-5.84	-	-	932.13	0.00	0.05
	Logistic	196	225.30	0.18	-	0.55	-	937.02	4.89	0.52
	Gompertz	196	251.10	0.11	-	-	1.13	934.42	2.60	0.00
加权逆推值(雄) back-calculated data (female)	VB	224	350.00	0.03	-5.71	-	-	1099.57	0.00	0.19
	Logistic	224	286.80	0.16	-	0.89	-	1100.98	1.41	0.14
	Gompertz	224	363.00	0.08	-	-	1.49	1099.29	1.69	0.00

注: L_{∞} 为极限全长; k 为生长速率; t_0 为理论生长起点年龄; g_{Log} 为 Logistic 模型常数; g_{Gom} 为 Gompertz 模型常数; Δ_i 为各模型间 AICc 的差异; w_i 为 Akaike 权重。加粗部分为最适生长模型及参数。

Note: L_{∞} , asymptotic length; k , growth coefficient; t_0 , the age when length would theoretically be 0; g_{Log} , Logistic model constant; g_{Gom} , Gompertz model constant; Δ_i , the difference between AICc values; w_i , AICc weights. The best fitting model is highlighted in bold.

2.6 成熟度分析

本研究中, 雌性 10 尾性成熟, 雄性 9 尾, 其中雌性 L_{50} 和 L_{95} 的估计值分别为(173±12.9) cm、(201±10.7) cm; t_{50} 和 t_{95} 的估计值分别为(8.6±1.2) 龄、(11.2±1.3) 龄, 最小成熟年龄为 5 龄, 成熟比例约占 1.7%, 最小成熟全长为 137 cm, 成熟比例约占 2.4%, 最大未成熟年龄为 9 龄, 最大未成熟全长为 184 cm。雄性 L_{50} 和 L_{95} 的估计值分别为(191±9.1) cm、(208±17.3) cm; t_{50} 和 t_{95} 的估计值分别为(8.8±1.2) 龄、(11.3±2.5) 龄, 最小成熟年龄为 5 龄, 成熟比例约占 0.9%, 最小成熟期全长为 162 cm, 成熟比例约占 0.1%, 最大未成熟年龄为 10 龄, 最大未成熟全长为 165 cm (图 6)。因此中东太平洋长鳍真鲨雌性成熟时间略小于雄性, 但总体上差异较小。

3 讨论

3.1 不同海域个体全长对比

物种的生物学参数对追溯其生活史至关重要,

而同种鲨类在不同地区可能会表现出不同的种群动力学特征^[30]。本研究结果显示, 中东太平洋地区长鳍真鲨以全长 120~160 cm 的未成熟个体居多, 最大捕获全长为 242 cm, 雌雄比例基本符合 1:1。这一结果与 D'Alberto 等^[12]对中西太平洋长鳍真鲨的研究结果一致(优势全长 130~190 cm, 最大全长 240 cm), 但最大个体全长小于西北太平洋的 268 cm^[13]; 长鳍真鲨最大观测全长出现在 1948 年北大西洋^[31]的研究中, 为 350 cm, 但近些年的全球各海域研究中均以未成熟样本居多, 且最大全长均在 300 cm 以内(表 5), 这也间接反映了长鳍真鲨资源严重衰退的现状。研究数据显示: 近 50 年来, 太平洋长鳍真鲨资源量下降超过 90%^[32]。根据加权逆推值估算的中东太平洋海域长鳍真鲨 VB 生长模型参数可知, 雌雄极限最大全长分别为 330.8 cm 和 350 cm。这与目前观测的最大全长相符, 而观测值拟合的 L_{∞} 偏大, 可能是由于高龄样本数量较少导致的误差。

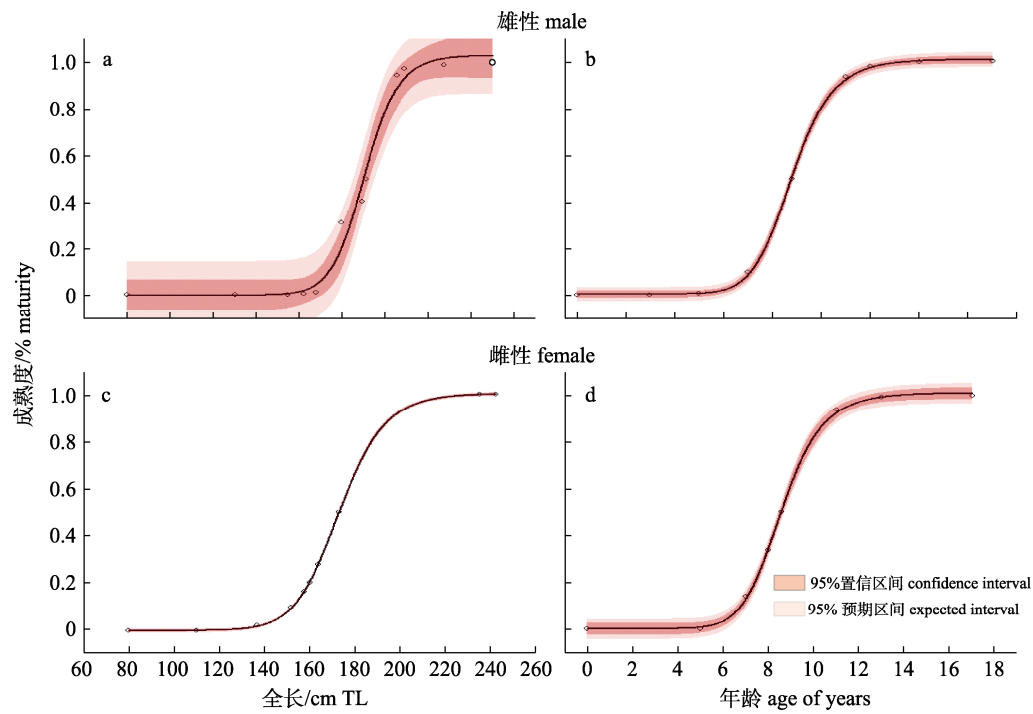


图 6 中东太平洋长鳍真鲨全长(a, c)及年龄(b, d)与成熟度的关系
Fig. 6 Relationship between maturity and total length (a, c) or estimated age (b, d) for *Carcharhinus longimanus* from the Central and Eastern Pacific

表 5 长鳍真鲨各研究中 VB 模型年龄与生长参数比较
Tab. 5 Comparison of life history parameters for *Carcharhinus longimanus* (VB model)

研究海域 location	研究年份 year	性别 sex	样本量 number	观测最大	观测最	理论最	性成熟	性成熟	模型参数				参考文献 reference
				全长/cm $L_{\max}$	大年龄/a $t_{0\max}$	大年龄/a $t_{\max}$	年龄/a t_{mat}	全长/cm L_{mat}	L_0/cm	L_{∞}/cm	k/a^{-1}	t_0/a	
中东太平洋 Central and Eastern Pacific	本研究 this study	雄 male	43	228	14	25.8	8.8	191	74.2	350	0.05	-5.84	-
		雌 female	44	242	16	28.4	8.6	173	75.8	330.8	0.03	-5.71	-
中西太平洋 Western and Central Pacific	2017	雄 male	70	240	18	24.6	10	193.1	75.1	315.6	0.059	-	[12]
		雌 female	33	235	17	24.9	15.8	223.8	74.7	316.7	0.057	-	
西北太平洋 Western North Pacific Ocean	2016	-	188	268	12	36.0	8.7	193.9	64	309.4	0.085	-	[13]
北太平洋 North Pacific	1998	-	225	272.2	11	20.7	4.5	182	69.8	341.7	0.103	-2.7	[15]
西南大西洋 South west Atlantic	2013	雄 male	116	242	-	-	-	170~190	-	-	-	-	[44]
		雌 female	118	227	-	-	-	170	-	-	-	-	
西南大西洋 South west Atlantic	1999	-	110	250	17	21.0	7	185	71	284.9	0.099	-3.4	[14]

注: L_0 为出生时全长; L_{∞} 为极限全长; k 为生长速率; t_0 为理论生长起点年龄。
Note: L_0 , total length at birth; L_{∞} , asymptotic length; k , growth coefficient; t_0 , the age when length would theoretically be 0.

3.2 年龄鉴定

本研究中, 读取的长鳍真鲨雌性最大年龄为

16 龄, 雄性为 14 龄。然而应用切片法的年龄读数可能会存在低估, 因为脊椎骨样本边缘轮纹沉积

紧密,且当鲨鱼停止生长时轮纹也可能随之停止沉积^[33],这一现象已在鼠鲨(*Lamna nasus*)的年龄生长研究中得以验证^[34],后续研究需采用放射性碳同位素法^[35]、微量元素法^[36]等进行校正年龄。根据 VB 生长模型参数推算出中东太平洋海域长鳍真鲨理论最大年龄分别为雄性 25.8 龄、雌性 28.4 龄,略高于中西太平洋^[12](雄性 24.5 龄、雌性 24.9 龄)、西北太平洋^[13](雌雄 22 龄)和西南大西洋^[14](雌雄 21 龄),显著低于北太平洋^[15](雌雄 36 龄)(表 5)。但根据实际取样发现,长鳍真鲨很难达到最大理论年龄^[12],目前的研究中最大观测年龄仅为 18 龄,因此需在后续年龄验证中评估推算值的准确性。

3.3 生长模型分析

为获取长鳍真鲨出生时的样本全长数据,本研究根据全长与脊椎骨半径关系拟合出线性回归模型为最适模型,此结果与热带大西洋拟锥齿鲨(*Pseudocarcharias kamoharui*)^[37]与脊椎骨半径关系拟合的最适模型一致。经推算中东太平洋长鳍真鲨出生时全长在 58~75 cm 之间,这一结论与 Seki 等^[15]及 D'Alberto 等^[12]对北太平洋及中西太平洋长鳍真鲨的研究中观测到的出生长度相近。

反向逆推技术在已知的生物学数据基础上提供了相对合理的生长估计,一定程度上弥补了低龄样本缺失导致的生长参数偏差^[38]。本研究显示,观测值雌雄间无显著性差异,无需分别建模,而加权逆推值雌雄间存在显著性差异,需分别建模,这一结论与 D'Alberto 等^[12]对中西太平洋长鳍真鲨生长模型拟合结果保持一致。一般认为,自然界中在不出现特殊外界压力的干扰下,鱼类生长速率的增长量随年龄增大呈下降趋势^[39],本研究中逆推全长也基本符合此规律。如表 5 和图 7 所示,相比于前期太平洋及大西洋的研究,中东太平洋长鳍真鲨生长速度相对较慢,雌雄成熟年龄与西北太平洋^[13]及西南大西洋^[14]相似,低于中西太平洋^[12]个体成熟年龄,高于北太平洋^[15]个体成熟年龄,但各区域性成熟全长均在 170~230 cm 的范围内。中东太平洋区域长鳍真鲨生活史特征的研究表明,该区域长鳍真鲨种群复原力较低,易受到种群数量波动的影响,但是造成不同区域

间差异的原因尚不清楚,可能与栖息环境^[40]和遗传变异^[41]有关,此外小型和大型个体的缺乏也可能对参数的正确评估造成影响^[42]。本研究中小型($L < 100$ cm)及大型个体($L > 200$ cm)数量较少。这可能与延绳钓作业方式及资源衰退有关,有研究表明低龄长鳍真鲨多栖息于深礁区域,延绳钓渔业很难捕获小型幼鲨^[43]。

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。中东太平洋海域长鳍真鲨生长缓慢,种群复原力低,然而长鳍真鲨作为金枪鱼延绳钓主要兼捕对象之一,近年来因过度捕捞,其资源量已受到严峻挑战。尽管目前美洲间热带金枪鱼委员会(Inter American Tropical Tuna Commission, IATTC)及中西太平洋金枪鱼委员会(Western and Central Pacific Fisheries Commission, WCPFC)已将长鳍真鲨列为禁捕物种,以期为其资源恢复提供时间,但长鳍真鲨的活动区域在公海大洋,对其监管仍存压力,而对其资源的正确评估将是渔业管理和物种保护政策制定的基础,对该物种的基础生物学研究仍需持续进行。

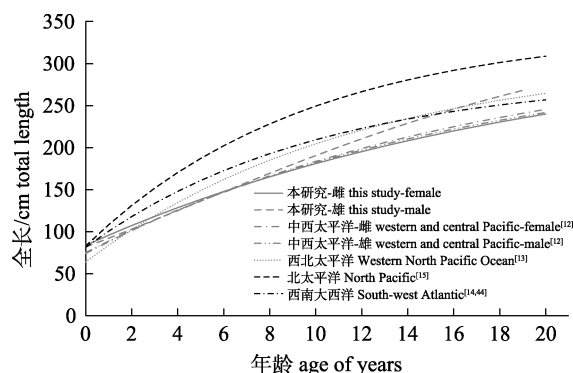


图 7 不同研究中长鳍真鲨 VB 生长模型曲线比较
Fig. 7 Comparison of von Bertalanffy curves for *Carcharhinus longimanus* in different researches

参考文献:

- [1] Backus R H, Springer S, Arnold E L Jr. A contribution to the natural history of the white-tip shark, *Pterolamiops longimanus* (Poey)[J]. Deep Sea Research, 1956, 3(3): 178-188.
- [2] Taniuchi T. The role of elasmobranchs in Japanese fisheries [R]. NOAA Department of Commerce, 1990, 90: 415-426.
- [3] Young C N, Carlson J K, Hutchinson M, et al. Status review report: Oceanic whitetip shark (*Carcharhinus longimanus*)

- [R]. National Marine Fisheries Service, 2017, 3: 22-37.
- [4] 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. [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.]
- [5] 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.
- [6] Zhang X J, Cheng J H. Survey on study of the fish age determination[J]. Marine Fisheries, 2009, 31(1): 92-99. [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.]
- [7] 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.
- [8] Kritzer J P, Davies C R, Mapstone B D. Characterizing fish populations: Effects of sample size and population structure on the precision of demographic parameter estimates[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2001, 58(8): 1557-1568.
- [9] Cailliet G M, Goldman K J. Biology of sharks and their relatives: Age determination and validation in chondrichthyan fishes[M]. Boca Raton: Chemical Rubber Company Press, 2004: 399-448.
- [10] 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.
- [11] Dai X J, Gao C X. Review on studies of age and growth of sharks[J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(10): 1624-1632. [戴小杰, 高春霞. 鲨鱼类年龄和生长特性的研究进展[J]. 水产学报, 2012, 36(10): 1624-1632.]
- [12] D'Alberto B M, Chin A, Smart J J, et al. Age, growth and maturity of oceanic whitetip shark (*Carcharhinus longimanus*) from Papua New Guinea[J]. Marine and Freshwater Research, 2017, 68(6): 1118-1129.
- [13] Joung S J, Chen N F, Hsu H H, et al. Estimates of life history parameters of the oceanic whitetip shark, *Carcharhinus longimanus*, in the Western North Pacific Ocean[J]. Marine Biology Research, 2016, 12(7): 758-768.
- [14] Lessa R, Santana F M, Paglerani R. Age, growth and stock structure of the oceanic whitetip shark, *Carcharhinus longimanus*, from the southwestern equatorial Atlantic[J]. Fisheries Research, 1999, 42(1-2): 21-30.
- [15] Seki T, Taniuchi T, Nakano H, et al. Age, growth and reproduction of the oceanic whitetip shark from the Pacific Ocean[J]. Fisheries Science, 1998, 64(1): 14-20.
- [16] Gao C X, Dai X J, Wu F, et al. A preliminary study on age and growth of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2013, 22(1): 120-127. [高春霞, 戴小杰, 吴峰, 等. 北大西洋大青鲨年龄和生长初步研究[J]. 上海海洋大学学报, 2013, 22(1): 120-127.]
- [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] Carlander K D. Handbook of Freshwater Fishery Biology, Volume One, Life History Data on Freshwater Fishes of the United States and Canada, Exclusive of the Perciformes[M]. Wiley-Blackwell, 1997.
- [19] 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.
- [20] Hu D J. Study on age, growth and reproductive biology of *Chiloscyllium plagiosum* from southern Coast of Fujian[D]. Xiamen: Xiamen University, 2005. [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.]
- [21] 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.
- [22] Guthery F S, Burnham K P, Anderson D R. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach[J]. The Journal of Wildlife Management, 2003, 67(3): 655.
- [23] Kimura D K. Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve[J]. Fishery Bulletin, 1980, 77: 765-776.
- [24] Mollet H F, Ezcurra J M, O'Sullivan J. Captive biology of the pelagic stingray, *Dasyatis violacea* (Bonaparte, 1832)[J]. Marine and Freshwater Research, 2002, 53(2): 531-541.
- [25] Berry F H, Lee D W, Bertolino A R. Age estimates in Atlantic bluefin tuna-an objective examination and an intuitive analysis of rhythmic on vertebrae and in otoliths[R]. Madrid: International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas, 1977, 2: 306-316.
- [26] Von-Bertalanffy L. A quantitative theory of organic growth (Inquires on growth laws. II)[J]. Human Biology, 1938, 10(2): 181-213.
- [27] Ricker W E. Growth rates and models[M]//Fish Physiology. Amsterdam: Elsevier, 1979: 677-743.

- [28] Ricker W E. Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations (Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada)[M]. The Blackburn Press, 2010.
- [29] Walker T I. Reproduction in Fisheries Science[M]. Enfield: Science Publishers, 2005, 3: 91-127.
- [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] Bigelow H B, Schroeder W C. Sharks in Fishes of the Western North Atlantic[M]. New Haven: Memoir Sears Foundation for Marine Research, 1948, 1: 59-546.
- [32] Young C N, Carlson J K. The biology and conservation status of the oceanic whitetip shark (*Carcharhinus longimanus*) and future directions for recovery[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2020, 30(2): 293-312.
- [33] 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.
- [34] Francis M P, Campana S E, Jones C M. Age under-estimation 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.
- [35] 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.
- [36] Hale L F, Dudgeon J V, Mason A Z, et al. Elemental signatures in the vertebral cartilage of the round stingray, *Urobatis halleri*, from Seal Beach, California[M]//Special Issue: Age and Growth of Chondrichthyan Fishes: New Methods, Techniques and Analysis. Dordrecht: Springer, 2006: 317-325.
- [37] Wang H Z. Preliminary study on crocodile shark (*Pseudocarcharias kamoharai*) regarding to its biological characteristics and the relationship between resource distribution and the environment in tropical Atlantic Ocean[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2017. [王浩展. 热带大西洋拟锥齿鲨的生物学特征及其资源分布与环境关系的研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2017.]
- [38] Pilling G M, Kirkwood G P, Walker S G. An improved method for estimating individual growth variability in fish, and the correlation between von Bertalanffy growth parameters[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2002, 59(3): 424-432.
- [39] 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. [王学昉, 许柳雄, 朱国平, 等. 中西太平洋鲣鱼的年龄鉴定和生长特性[J]. 应用生态学报, 2010, 21(3): 756-762.]
- [40] Tanaka S, Cailliet G M, Yudin K G. Differences in growth of the blue shark, *Prionace glauca*: Technique or population[R]. NOAA Technical Report, 1990, 90: 177-187.
- [41] Carlson J K, Sulikowski J R, Baremore I E. Do differences in life history exist for blacktip sharks, *Carcharhinus limbatus*, from the United States South Atlantic Bight and Eastern Gulf of Mexico?[J]. Environmental Biology of Fishes, 2006, 77(3-4): 279-292.
- [42] Jolly K, da Silva C, Attwood C. Age, growth and reproductive biology of the blue shark *Prionace glauca* in South African waters[J]. African Journal of Marine Science, 2013, 35(1): 99-109.
- [43] White W T, Bartron C, Potter I C. Catch composition and reproductive biology of *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith) (Carcharhiniformes, Sphyrnidae) in Indonesian waters[J]. Journal of Fish Biology, 2008, 72(7): 1675-1689.
- [44] Tambourgi M R D S, Hazin F H V, Oliveira P G V, et al. Reproductive aspects of the oceanic whitetip shark, *Carcharhinus longimanus* (Elasmobranchii: Carcharhinidae), in the equatorial and southwestern Atlantic Ocean[J]. Brazilian Journal of Oceanography, 2013, 61(2): 161-168.

Age and growth of oceanic whitetip shark, *Carcharhinus longimanus*, from the Central and Eastern Pacific

SHEN Yongfu¹, WU Feng¹, DAI Xiaojie¹, LI Yunkai^{1, 2, 3, 4}

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 200009, China;
3. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237, China;
4. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China

Abstract: Pelagic oceanic whitetip sharks (*Carcharhinus longimanus*) in the Central and Eastern Pacific have been overfished and require improved assessment to enable the planning of recovery actions. Samples from 87 individuals (43 males and 44 females) were used to estimate the age, growth, and maturity parameters of sharks retained by longline fisheries in the Central and Eastern Pacific. Back-calculation was used because of the low number of juveniles and a multimodel framework with corrected Akaike's information criterion for small sample size was used to estimate the growth parameters. The linear regression relationship was the best fit for the relationship between the radius of the vertebrae and the total length. The von Bertalanffy growth model provided the best fit for the observed data of combined sexes which is $L_t = 398[1 - e^{-0.04(t+6.81)}]$ and back-calculation data of females which is $L_{t \text{ female}} = 330.8[1 - e^{-0.05(t+5.84)}]$, and the Gompertz growth model provided the best fit for the back-calculation data of males $L_{t \text{ male}} = 363e^{-1.49e^{(-0.08t)}}$. The parameter estimates for males were as follows: asymptotic length (L_∞)=330.8 cm; growth coefficient (k)=0.05/a; and the age when the length would theoretically be t_0 =-5.84 a. For females, the parameter estimates were as follows: L_∞ =363 cm; k =0.08/a; and constant (g_{Gom})=1.49. The maximum age was estimated to be 14 a for males and 16 a for females, with a calculated longevity of 25.8 and 28.4 a, respectively. Males matured at (8.8±1.2) a and (191±9.1) cm, whereas females matured at (8.6 ± 1.2) a and (173±12.9) cm.

Key words: Central and Eastern Pacific; oceanic whitetip shark; fish age; growth function

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