DOI: 10.12264/JTSC2020-0161

脊椎骨在软骨鱼类年龄、摄食及洄游研究中的应用

李云凯^{1,2,3,4}, 沈永富¹

- 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 200071;

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:软骨鱼类(鲨、鳐和银鲛类)多位居海洋食物网的顶端或近顶端,通过下行效应调控海洋生态系统结构和功能, 多为生态系统中的关键性物种。脊椎骨是软骨鱼类支撑身体的重要硬组织,其生长贯穿整个生活史,主要应用于鉴 定年龄。随着微化学技术的兴起,并结合脊椎骨轮纹的特殊结构,可进而掌握鱼类整个生活史中摄食及洄游信息。 目前,国内外基于脊椎骨的微化学研究主要集中在稳定同位素和微量元素分析,并已取得一定的进展。本文在归纳 国内外应用脊椎骨在软骨鱼类生长、摄食及洄游中的应用案例基础上,着重分析了脊椎骨应用于年龄鉴定及校正、 摄食及洄游等核心问题上的研究现状和发展前景,以期为今后学者展开基于软骨鱼类脊椎骨的相关研究提供参考。

关键词:软骨鱼类;脊椎骨;年龄;生长;摄食;洄游 中图分类号:S917 文献标志码:A 文章编号:1005-8737-(2021)01-0112-10

软骨鱼类(Chondrichthytes)已在地球上生存 超过 4 亿年, 是现存最古老的生物类群之一。软 骨鱼纲由全头亚纲 (Holocephali) 和板鳃亚纲 (Elasmobranchii)组成^[1],前者为银鲛类,共49种, 基本上均是深海种,后者分为鳐总目(共 699 种) 和鲨总目(共503种)^[2], 广泛分布在全球各大水域 (绝大多数为咸水种, 仅约 50 余种属淡水软骨鱼 类)。中国海域分布软骨鱼类共约 243 种(鲨类 148 种, 鳐类 89 种, 银鲛类 6 种)^[3]。软骨鱼类由于生 长缓慢、成熟期晚和繁殖力低等生活史特征,极 易被过度捕捞^[4-5]。近年来,对软骨鱼类(尤其是鲨 和鳐)资源保护的呼声越发强烈。然而目前国内对 软骨鱼类基础生物学研究仍较少, 且主要集中在 年龄^[6]、生长^[7]及生殖生物学^[8]方面。对摄食及洄 游行为等^[9]仍停留在以描述性研究为主,而此类 生活史信息对于掌握鱼类种群结构和数量变动 规律至关重要,且可为资源管理和保护提供科学支撑。

软骨鱼类的脊椎骨主要起支撑鱼体的作用, 由钙化软骨组成,主要成分为磷酸羟基磷灰石 [Ca₅(PO₄)₃OH],并含有铝(Al)、钡(Ba)、镉(Cd)、 铜(Cu)、铁(Fe)、镁(Mg)、锰(Mn)、铅(Pb)、锶(Sr)、 锊(Zn)等多种微(痕)量元素^[10]。随着鱼类生长, 脊椎骨在垂直向周期性增长一条不透明轮纹和 一条半透明轮纹,刻录了精确的时间序列^[11-12], 多用于进行鱼类的年龄鉴定。随着微取样及微化 学技术的兴起,这些沉淀于脊椎骨轮纹上的时间 序列信息可用来进一步解释鱼类的摄食及洄游动 态。目前,通过脊椎骨微化学信息来探究软骨鱼 类生活史过程的研究,主要集中在应用稳定同位 素和微(痕)量元素方面,其通过分析各生长周期 间稳定同位素值和微量元素值的变化规律,追

收稿日期: 2020-05-26; 修订日期: 2020-07-28.

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(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). 作者简介:李云凯(1981-),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

溯软骨鱼类生活史过程;通过不同元素的沉积 机制及与各环境因子间的关系反映栖息地的变 迁。本文在梳理软骨鱼类脊椎骨相关研究的基础 上,整理了其应用于生长、摄食和洄游等方面的 研究动态,以期为今后国内学者开展相关研究 工作提供参考。

1 生长

1.1 年龄鉴定

Leeuwenhoek^[13]最早发现硬组织上的轮纹可 用于鱼类的年龄鉴定。硬骨鱼类多选用耳石、鳞 片等硬组织鉴定年龄,软骨鱼类无耳石,通常基 于脊椎骨和部分种类(角鲨和虎鲨类)的鳍棘进行 年龄鉴定,神经弓作为辅助性材料^[14],一般以第 一背鳍下方的脊椎骨为最佳^[4]。研究发现软骨鱼 类脊椎骨上的轮纹沉积一般属年周期性,分为不 透明型和半透明型,不透明轮纹的沉积与较高的 海表温度密切相关,一般在夏季沉积;半透明轮 纹则在生长较慢时期沉积,一般在冬季形成^[15]。如 图1所示,这些生长区由其光学属性而被命名,故 可以通过观察轮纹结构判断年龄和生长情况^[16]。 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, 切片厚度因物种而异, 一般在 0.3~1.0 mm 之间^[17],此外还可通过染色以增加轮 纹的清晰度,如硝酸银染色、硝酸钴染色等。胡 灯进^[18]利用硝酸钴染色法对条纹斑竹鲨 (Chiloscyllium plagiosum)进行了年龄鉴定,由此 判断闽南近海条纹斑竹鲨种群的年龄结构、生长 特性以及全长和体重的相对生长率和生长指标,并 通过 Von-Bertalanffy (VB)生长方程描述条纹斑竹鲨 的生长特征。Bubley 等^[11]在尾棘深海鳐(Bathyraja parmifera)的年龄鉴定中使用了改良型苏木素依 红染色技术,大大提高了年龄鉴定的精确度,并 发现脊椎骨比第二背鳍硬棘所读取的年龄精确度 更高。舒黎明等^[19]对黑梢真鲨(Carcharhinus limbatus)的年龄鉴定过程中发现,脊椎骨在苯、二 甲苯等试剂中反复浸泡也可提高轮纹清晰度。近 年来X射线的投射显影技术也逐渐被应用到脊椎 骨轮纹读取中^[20]。Liu^[21]使用硝酸银染色法对大 眼长尾鲨(Alopias superciliosus)脊椎骨轮纹进行 观察,发现染色后的脊椎骨边缘轮纹依然不够清 晰,使用 X 射线技术对年龄重新鉴定解决了这一 问题。因此,在年龄鉴定中可选用多种方法来提 高读数准确度。



图 1 脊椎骨模式图^[22-23] a. 双斑鳐完整脊椎骨, b. 锤头双髻鲨脊椎骨切片. Fig. 1 Vertebrae pattern diagram^[22-23] a. The vertebrae of *Raja binoculata*; b. The section of the vertebrae of *Sphyrna zygaena*.

1.2 年龄校正

随着鱼类年龄增长,脊椎骨半径增大,靠近 外缘的轮纹逐渐密集, 甚至重叠^[24]。且不同种类 的脊椎骨钙化程度不同,一些深海种类甚至由于 钙化程度太低而难以通过染色技术准确读取年龄 信息,如灰六鳃鲨(Hexanchus griseus)^[25]、叶鳞刺鲨 (Centrophorus squamosus)^[26]等。Hale 等^[27]利用激光 剥蚀-电感耦合等离子质谱法(LA-ICP-MS)测定正 刺魟(Urobatis halleri)脊椎骨各轮纹 Mg、Sr 等多 种微量元素含量以及 44Ca 稳定同位素含量, 并重 新估算了正刺魟年龄,发现通过脊椎骨人工读数 为 5 龄以下的样品与校正年龄较为吻合, 但读数 超过11龄的样品则出现较大差异,这与高龄鱼脊 椎骨新增轮纹紧凑, 读数难度较大有关; Harry^[28] 通过四环素类药物化学标记鱼体和放射性碳同位 素验证了共计 188 尾软骨鱼脊椎骨年龄信息, 其 中共有53尾个体年龄被低估,年龄的低估范围在 5~34 龄之间,平均低估 18 龄,其中被低估的部 分主要出现在高龄鱼新增轮纹上,这与脊椎骨外 缘轮纹密集有关,也有可能是由于部分种类达到 成熟后在某一阶段身体停止生长,轮纹沉积不明 显,从而造成读数误差。不仅如此,温度、盐度和 光照等环境因子的周期性改变[29]、饵料的缺乏[30] 都可能影响鱼体的生理活动,从而影响脊椎骨轮 纹的形成。此外, Wintner 等^[31]研究发现低温及乙 醇溶液保存也会降低脊椎骨轮纹的对比度,从而 增加年龄读数的难度,因此除读取轮纹外,对年 龄的校正更为必要。

年龄校正主要是验证年龄估计的准确性和轮 纹形成的周期性^[32]。目前采用较多的是微量元素 法、放射性同位素法(bomb carbon dating)、边际 增量分析法(Marginal Increment Analysis, MIA)和 边缘分析法(Edge Analysis)。

1.2.1 微量元素法 元素沉积速率与个体生长速 率相关,一般夏季快冬季慢^[33],微量元素法是指 通过观察脊椎骨边缘微量元素峰的变化次数达到 校正年龄的目的,最常采用的是 Sr 元素,如图 2 为一尾 6 龄的白点扁鲨(*Squatina albipunctata*)脊 椎骨边缘 Sr 和 Ca 元素变化趋势,其中 Sr 元素峰 个数与年龄相匹配。在 Raoult 等^[23]的研究中发现, 在短鳍真鲨(Carcharhinus brevipinna)、灰色真鲨 (C. obscurus)等 6 种鲨中,锶(Sr)元素含量波峰的 形成与不透明轮纹的沉积相对应,这种对应关系 比钙(Ca)更为密切,在居氏鼬鲨(Galeocerdo cuvier)的脊椎骨外缘,镁(Mg)和钡(Ba)浓度最高, 其浓度比变化规律与脊椎骨轮纹沉积模式也存在 对应关系。研究表明,Sr 元素沉积与体内蛋白质 基质(proteinaceous matrix)形成有关^[34],故Sr 元 素相比于海洋环境中其他微量元素优先沉积,一 般Sr峰出现在生长缓慢的不透明轮纹上^[35],因此 Sr 元素可能适合于大多数具有高度洄游性物种的 年龄校正,但某些物种可能也存在其他更适于做 年龄校正的微量元素,如Mg、Ba等。



图中蓝色为 Sr 浓度变化, 红色为 Ca 元素浓度变化, 箭头和星形分别指出了每一个峰, 虚线处为 出生纹位置, 大约在 900 µm 处.

Fig. 2 Trace elements in vertebrae of *Squatina albipunctata*^[23] The blue line is the change of Sr concentration, the red line is the change of Ca concentration. The arrow and star point out each peak. The dotted line is the birth line position, about at 900 μ m.

1.2.2 放射性碳同位素法 放射性碳同位素法是 根据¹⁴C 半衰期,通过测量脊椎骨最外缘和出生 纹处¹⁴C 含量之差,根据¹⁴C 的年衰变率,推算出 生时¹⁴C 含量衰变至最外缘含量的时间,从而估 算年龄。Campana 等^[36]首次通过使用¹⁴C 对尖吻 鲭鲨(*Isurus oxyrinchus*)年龄进行测定,发现轮纹 中¹⁴C 确有沉积,并有一定的年度变化规律,证实 了该方法的可行性; McFarlane 等^[37]应用¹⁴C 校正 了双斑鳐(*Raja binoculata*)和长吻鳐(*R. rhina*)的年 龄,校正后,样品中最大年龄可达 26 龄,而之前 所有样品普遍被低估 3~10 龄,通过建立 Logistic 和 VB 生长模型发现,校正后建立的生长曲线更

加符合物种实际生长规律。但由于价格昂贵, 且只 适合应用于寿命较长的种群,使该方法使用率较低。 1.2.3 边际增量法和边缘分析法 边际增量法是 一定时间周期内对同一年龄段鱼种进行连续取样, 测量硬组织(脊椎骨和鳍棘)上各轮纹的半径, 计 算和分析采样周期内的边际增长率(marginal increment rate, MIR), 从而确定轮纹的形成规律^[2], Romine等^[38]对铅灰真鲨(C. plumbeus)脊椎骨轮纹 进行了边际增长率月度变化趋势分析,发现其增 长率呈月增长趋势,而各月增长幅度存在差异, 这一差异在各年中表现类似,从而推断轮纹形成 有明显的年周期性,随后通过建立 VB、Gompertz 和 Logistic 三种生长模型,对比发现 VB 生长模型 更符合基本生物学信息。边缘分析法是根据目标 鱼种脊椎骨边缘增长的不透明轮纹和半透明轮纹 个数的周期性(月或季)变化绘制函数模型, 以确 定轮纹形成的周期模式。但由于边际增量法和边 缘分析法需要一年内多次采样, 而大多数软骨鱼 类属大洋性种类, 多次重复捕获难度大, 且不具 备实验室饲养能力^[39],且多适用于低龄鱼年龄校 正^[30], 故边缘分析法和边际增量法对软骨鱼类实 际操作难度很大且应用较少。

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。最新研究表明,传统的脊 椎骨切片法可能大大低估软骨鱼类的实际年龄^[28], 且脊椎骨中轮纹所代表的周期性也可能存在种间 差异。同时根据物种类型选取多种校正方法读取年 龄,并增加实验室投喂试验以检验不同种类的轮 纹周期性,将可大大增加年龄数据的准确性。

2 摄食和洄游

脊椎骨用于软骨鱼类摄食研究,主要是利用 其结构的稳定性和生长的不可逆性,且生长贯穿 整个鱼类生活史过程。通过脊椎骨(轮纹)上的碳、 氮和氧稳定同位素比值来反映鱼类一定时期内的 摄食信息。碳和氧稳定同位素比值[δ¹³C(¹³C/¹²C) 和δ¹⁸O(¹⁸O/¹⁶O)]主要用于判断食物来源和栖息 环境,氮稳定同位素比值[δ¹⁵N(¹⁵N/¹⁴N)]用于估 算营养级^[9]。相对于肌肉和肝脏等软组织,脊椎骨 的代谢率低,因此稳定同位素比值所表达的摄食 信息的时间周期较长(一般以年计)。除测定稳定 同位素外,脊椎骨上的微(痕)量元素测定是近年 来兴起的新方法,多用于了解鱼类的洄游行为。 海水中的化学元素通过鳃的呼吸进入血液,经过 细胞传递进入淋巴结晶并沉积于硬组织中^[40],大 部分微(痕)量元素通过取代体内 Ca 元素实现元素 沉积^[41]。一般认为,脊椎骨中的微(痕)量元素含量 受鱼类栖息环境元素含量的影响较大,还受 pH^[42]、 温度^[43]、盐度^[44]等环境因子及鱼类自身生理需求^[16] 影响。通过比对鱼体和环境中微量元素含量推断鱼 类的栖息地变化及洄游环境史^[45],已成为除物理 标记物外最有效的软骨鱼类洄游行为研究手段。

2.1 生长发育过程中的食性转换

相比于胃含物,稳定同位素反映的是捕食者 较长时间的摄食信息^[9]。脊椎骨轮纹间包含有各 年龄阶段的稳定同位素信息。对其连续取样,可反 映软骨鱼类整个生命周期内的摄食情况。Estrada 等^[46]首次利用噬人鲨脊椎骨,通过从脊椎骨距中 心间隔 5 mm 连续取样, 测得半径 5 mm 和 25 mm 处分别出现 $\delta^{15}N$ 值的显著降低和快速升高。 噬人 鲨营卵胎生,母体的卵黄囊供给幼鲨生长发育。 因此, 5 mm 处为幼鲨孵化, 独自摄食, 直至发育 成熟, 出现食性改变(25 mm 处)。脊椎骨的 $\delta^{15}N$ 值合理地解释了噬人鲨生活史过程的食性转化。根 据不同组织周转率的差异, Raoult 等^[47]对澳大利 亚东部无沟双髻鲨(Sphyrna mokarran)脊椎骨、肌 肉和肝脏的稳定同位素应用混合模型(mixing model)分析发现,牛鼻鲼(Rhinoperon neglecta)在 无沟双髻鲨整个生活史过程中能量供给比例一直 维持占比最高(40%±7%), 表明无沟双髻鲨针对性 捕食牛鼻鲼,是其最重要的食物来源。Estupñán-Montaño 等^[48]对东太平洋热带海区大青鲨脊椎骨 生长纹间隔 1 mm 连续取样,发现其生活史中 $\delta^{15}N$ 值存在显著的先升高后降低的过程, 且成年 鲨鱼间存在较大的性别间差异,这是因为幼鲨生 活在生产力较高的近岸并捕食大量活动能力较低 的头足类,成年后亦在资源相对匮乏的远海,而 雌性会因生殖需求返回近岸从而导致雌性 δ^{15} N值 高于雄性,这一摄食区域的改变也可应用 δ^{13} C 值 得到解释,这一结果与 MacNeil 等^[49]利用大青鲨

胃含物和脊椎骨稳定同位素获得结论一致。

2.2 营养级的确定

软骨鱼类一般处于海洋食物网的顶端或近顶端,通过其下行效应在海洋生态系统中起着至关重要的作用^[9],因此了解软骨鱼的营养级(trophic level, TL)具有十分重要的意义。应用稳定同位素可以较为准确地获得营养级信息。一般是利用¹⁵N 判别值⊿¹⁵N来估算:

 $TL = \lambda + (\delta^{15}N_{consumer} - \delta^{15}N_{base})/\Delta^{15}N$

式中, λ 是选定的基线生物的营养级, $\delta^{15}N_{consumer}$ 是软骨鱼的 $\delta^{15}N$ 值, $\delta^{15}N_{base}$ 是食物网中基线生物 $δ^{15}$ N 值, $Δ^{15}$ N 为判别值^[44]。Estrada 等^[46]通过噬人 鲨脊椎骨稳定同位素计算营养级分析,其在脊椎 骨半径5mm体长90cm处时营养级最低,并低于 大青鲨等大部分鲨鱼平均水平,这是由于卵胎生 鲨鱼幼年时过分依赖母体因而脱离母系影响后摄 食等级降低所至,而在脊椎骨 15 mm 体长 150 cm 后,营养级水平将超过尖吻鲭鲨等位于食物链顶 端的鲨鱼; Kim 等^[50]对噬人鲨脊椎骨研究结果得 到类似结论,发现噬人鲨在成年阶段营养级最高, 在幼年和衰老阶段营养级会有所下降,反映了不 同年龄阶段噬人鲨物种摄食偏好、捕食策略变化; 王洁[51]通过分析大青鲨脊椎骨锥心、中部、外缘 的稳定同位素值,发现大青鲨生活史中营养级在 3.66~4.05 之间, 跨度约为1个营养级; Marcus 等^[52] 在对鲸鲨(Rhincodon typus)脊椎骨的研究中也有 类似的发现, 鲸鲨各年龄间拥有相似的营养级(始 终小于 3), 说明鲸鲨具有稳定的摄食选择性。

值得注意的是营养级间富集度(判别值)和基 线选择对营养级的计算结果影响显著^[53]。Hussey 等^[54]发现营养级间富集度随生物所处营养级的 升高而递减。因此,选用等值富集度可能会低估软 骨鱼营养级,基于大数据整合推荐使用以下公式:

 $\delta^{15}N_{TL} = \delta^{15}N_{lim} - (\delta^{15}N_{lim} - \delta^{15}N_{base}) e^{-k \times TL}$

TL=[log (δ^{15} N_{lim}- δ^{15} N_{base}) -log (δ^{15} N_{lim}- δ^{15} N_{TL})]/k

k=-log[(β_0 - δ^{15} N_{lim})/- δ^{15} N_{lim}], δ^{15} N_{lim}=- β_0 / β_1 式中, δ^{15} N_{TL} 是指定营养级下消费者的¹⁵N 值, δ^{15} N_{lim}是随着稳定同位素富集饱和¹⁵N 的极限值, δ^{15} N_{base}是基线生物 δ^{15} N 值, *k* 是 δ^{15} N_{TL} 接近其极 限值的速率,但目前尚未有应用于脊椎骨的案例。这些问题的解决将更有利于稳定同位素在海 洋生态研究中应用。

2.3 营养生态位(trophic niche)

营养生态位可反映物种自身营养来源特征及 其在生态系统中所处的营养位置和功能,在评估 物种对资源利用状况、解释种间营养关系和食物 网结构具有重要指示作用^[9,48,55]。脊椎骨生长纹的 δ¹³C 值可用于追溯食物来源,进而解释其栖息环境; $δ^{15}N$ 可用于计算营养级,揭示摄食"质量(quality)", 加之年龄数据,可反映软骨鱼类整个生活史过程 中的营养生态位动态^[9]。Loor-Andrade 等^[55]测定 了同域锤头双髻鲨和路氏双髻鲨(S. lewini)肌肉及 脊椎骨稳定同位素含量,发现不同发育阶段营养 生态位宽度差异显著,但并不存在性别间差异。 说明虽然生长过程中发生了摄食转换,但食性并 未出现性别间分化; Estupñán-Montaño 等^[48]对大 青鲨脊椎骨同位素序列分析同样发现了类似的结 果,即各生长阶段均有一定的生态位重叠,但 2~3 龄间的幼鲨营养生态位宽度显著降低、性成 熟个体与1龄鲨营养生态位重叠面积较大,而与 2~3 龄幼鲨无重叠,这可能是由于季节性变化和 生殖及索饵洄游引起的摄食场所改变所致。

2.4 洄游及栖息地利用

2.4.1 基于稳定同位素对洄游的分析 由于海洋 环境及营养物质分布不均,食物网基线生物的稳 定同位素比值常具有显著的空间异质性,并将随 食物链传递到食物网捕食者体内^[52]。脊椎骨轮纹 上的稳定同位素比值多为年周期性均值,反映了 软骨鱼类更长期的摄食信息及不同时期栖息地环 境特征,因此可构建鱼类生活史中栖息地变化模 式^[56]。Carlisle等^[57]对太平洋鼠鲨(Lamna ditropis)</sub> 脊椎骨生长轮纹连续取样并测定稳定同位素比值, 证明了太平洋鼠鲨生活史过程中存在长距离的索 饵洄游和生殖洄游行为。幼鲨主要栖息在近海, 随体型增大逐渐向远洋迁徙,在长到 6 龄后,成 熟雌鲨将再次游向近岸,进行生殖洄游,而雄性 则仍主要栖息在远洋。Estupňán-Montaño 等^[48]对 大青鲨脊椎骨稳定同位素分析发现了类似的生殖 洄游习性, 而成年大青鲨的捕食对象绝大多数来 自远洋。由于鲨鱼脊椎骨稳定同位素的周转率仍 然未知, 其所表达的时间信息仍有待确定。

2.4.2 基于微量元素对洄游及栖息地的研究 通 过鱼类某些代谢惰性硬组织(如耳石^[58]、鳍条^[11]、 鳞片[59]和脊椎骨[46])和海洋环境中微(痕)量元素 含量的比对,可用于重建其洄游环境史,软骨鱼 类多依赖于脊椎骨^[17]。Tillett 等^[60]应用 LA-ICP-MS 对低鳍真鲨(C. leucas)脊椎骨外缘的 Sr、Mg 和 Ba 等 11 种元素含量进行测定, 通过分析 Sr/Ba 元素 比的变化模式,认为雌性低鳍真鲨在成熟后会定 期进行生殖洄游, 而雄性没有明显洄游规律; Scharer 等^[61]对栉齿锯鳐(Pristis pectinata)脊椎骨 进行元素分析, 通过 Sr/Ca 元素比的动态变化, 推 测其存在定期向远海索饵,并会洄游至墨西哥湾 的迁徙模式,同时发现这一变化规律同 Sr 元素随 海水盐度变化模式相吻合; McMillan 等^[62]通过对 澳大利亚南部近海雌性翅鲨(Galeorhinus galeus) 脊椎骨中 Mn、Mg 和 Li 等微量元素的沉积规律, 推断其洄游路径主要为新西兰沿岸至澳大利亚南 部沿海,从而纠正了此前认为雌性翅鲨主要集中 在澳大利亚东南海域的观点。

气候变化所导致的海水盐度、温度和 pH 等 环境因子的变化以及某些重金属污染物浓度的改 变都可记录在软骨鱼类的脊椎骨上^[63]。目前国外 已有通过对硬组织上元素沉积机理与温度、盐度、 pH 之间变化关系来分析栖息地环境变化的案例。 Mohan 等^[64]对尖吻鲭鲨、大青鲨、狐形长尾鲨(A. vulpinus)脊椎骨的 Mn、Ba 和 Ca 元素进行了测定, 发现三种鲨鱼脊椎骨中 Ba 和 Ca 元素含量始终保 持较低水平且变化幅度较小, 在海洋中 Ba 和 Ca 元素含量与海表温度呈显著负相关,较低温度可 以加速 Ba 和 Ca 的元素沉积,因此得出其偏好暖 水的推论; Feitosa 等^[65]测定了巴西北部海岸小尾 真鲨(C. porosus)脊椎骨轮纹上 Ba、Ca、Mn 和 Sr 元素含量变化,通过比对近岸海水中与轮纹上 Ba/Ca 比值,发现小尾真鲨可能存在三个近岸地 理群体。此外,成年雌鲨脊椎骨中 Mn 含量显著 高于雄鲨,而 Mn 在近岸水体中含量较高,推测 可能由于生殖洄游, 雌鲨在近岸栖息时间较长有 关。鱼类硬组织的 Sr 含量被证明与盐度相关^[66], 在 Feitosa 等^[65]的研究中, 小尾真鲨脊椎骨轮纹间 Sr 含量变化幅度较小, 推测其很可能不会洄游进亚 马孙河流域, 这一结论也与捕捞日志数据相吻合。

2.5 脊椎骨研究的方法学

2.5.1 脊椎骨保存 样品正确保存是得到准确测 量结果的前提,现阶段样品保存方法主要有低温 冷冻、福尔马林和乙醇保存^[67]。研究显示化学试 剂保存对稳定同位素和微(痕)量元素测定结果影 响显著。Mohan 等^[68]发现福尔马林保存显著降低 鲨脊椎骨中 C、Ca 和 Mg 等元素含量,这是由于 福尔马林作为防腐剂,会穿透组织并缓慢结合蛋 白质上的醛基,形成稳定的亚甲基交联桥,并浸 出 Ca、Mg 等离子。目前的研究虽还未证实乙醇 对脊椎骨化学物质的影响,但已证实乙醇会对肌 肉组织中δ¹³C 值产生影响^[69],因此使用乙醇保存 应有待进一步证明其可行性。低温冷冻保存虽会 造成样品的轻微收缩^[31],但仍是目前脊椎骨保存 最常用和可靠的方法。

2.5.2 无机碳去除 脊椎骨主要由磷酸羟基磷灰 石组成,并含有碳酸盐等无机矿化成分^[70],这些无 机部分会影响有机部分碳氮稳定同位素测定值[71], 传统的处理方法是用盐酸(一般体积百分比浓度 为 20%~40%的 HCI)对椎骨结构进行处理,从而 去除无机碳^[72]。在 Estupñán-Montaño 等^[48]对大青 鲨椎骨的研究中, 使用 37%的 HCl 对脊椎骨粉末 进行脱无机碳处理。但 Brodie 等^[73]研究发现盐酸 属于强酸,会与蛋白质上氨基酸发生反应,从而 降低组织中 δ^{15} N 含量, Kim 等^[50]提出使用乙二胺 四乙酸(EDTA)取代盐酸对样品进行处理,研究发 现噬人鲨脊椎骨中 δ^{13} C 和 δ^{15} N 比值可几乎保持 不变,但是在对居氏鼬鲨等其他物种脊椎骨处理 时发现 EDTA 会严重损耗¹⁵N 含量^[74],这可能与 不同物种的特定生理需求和代谢途径有关,因此 针对 EDTA 是否适用于所有物种还需进一步证 明。现阶段的研究中仍较多选用一定浓度的 HCl 来去除无机碳,但针对鱼类脊椎骨无机碳去除的 必要性和方法仍缺乏相关研究且存在较大争议。

3 展望

软骨鱼类无论在鱼类进化、物种多样性保护 还是海洋生态系统稳定等方面,都具有重要的研 究地位和价值。其基础生物学研究,特别是生长、 摄食和洄游是海洋生物学、生态学研究的重要内 容,已逐渐受到广泛关注。在应用脊椎骨追溯和 还原生活史过程中的摄食及洄游行为方面,国外 学者的研究较多且深入。我国在这方面的研究起 步较晚,需加大研究力度。具体应主要在以下几 个方面加深研究。

(1)方法学上,对脊椎骨的保存和预处理方法 还未形成统一标准。不同保存方法对脊椎骨形态、 元素含量的影响都有待考究,虽然目前已证实福 尔马林保存对脊椎骨元素含量存在一定影响,但 研究种类较少,可能存在偶然性。低温保存仍是 目前最佳的保存方式;在稳定同位素分析时对无 机碳的去除效果及去除试剂的选取上仍存在争议, 目前对于脊椎骨仍较多采用 HCl 去除无机碳,而 脊椎骨微取样样品量都相对较少,强酸酸化势必 大大增加系统性误差,后续的研究应确定最适去 除无机碳方法。

(2)摄食方面, 在利用稳定同位素计算营养级 时, 同位素基线差异的影响需要考虑。多数大型 软骨鱼类具有高度洄游性, 生活史可能常跨越多 种生态系统, 这使得过程更为复杂。特定化合物 稳定同位素分析将是解决这一问题的关键, 如氨 基酸的 δ¹⁵N 值。不同氨基酸在合成和代谢过程中 存在不同的 N 分馏机制, 其中, 谷氨酸上的 ¹⁵N 在代谢过程中存在脱氨反应, 因此在营养级间的 富集度较高(4‰~8‰), 而苯丙氨酸则在营养级间 的富集度接近 0。因此基于同一个体自身氨基酸 δ¹⁵N 值来计算营养级, 可有效排除基线干扰, 目 前在软骨鱼中尚应用较少。

(3)洄游和栖息地利用上,无论是稳定同位素 还是微(痕)量元素都可以较好地追溯软骨鱼类栖 息地变化,但需要解决的关键问题是建立脊椎骨 各轮纹稳定同位素比值、微(痕)量元素含量与环 境基线的对应关系。因此,得到稳定同位素的富集 度和周转率,摸清元素沉积机制至关重要,这些 参数都将需要大量的实验室内投喂试验来确定。

脊椎骨是研究软骨鱼类生长、摄食和洄游的 重要硬组织。其上包含的基础生物学信息将为渔业 资源的可持续利用和濒危物种的多样性保护提供 重要的科学管理依据,也将为揭示软骨鱼类这一 神秘和古老类群的生活史过程提供重要理论支持。

参考文献:

- Meng Q W. Ichthyology[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 1987, 3: 180-181. [孟庆闻. 鱼类学 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1987, 3: 180-181.]
- [2] Froese R, Pauly D. FishBase[CP/OL]. https://www.fishbase. se/search.php.
- [3] Chai A H. Assessments of species diversity and utilization of chondrichthyan fishes in China[D]. Tianjin: Tianjin University of Science & Technology, 2015. [柴爱红. 中国软骨鱼类物 种多样性及其利用评估[D]. 天津: 天津科技大学, 2015.]
- [4] 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.]
- [5] Goldman K J, Cailliet G M, Andrews A H, et al. Assessing the age and growth of chondrichthyan fishes[M]//Biology of Sharks and Their Relatives. 2nd Ed. Boca Raton: CRC Press, 2012: 439-468.
- [6] Holmes B J, Peddemors V M, Gutteridge A N, et al. Age and growth of the tiger shark *Galeocerdo cuvier* off the east coast of Australia[J]. Journal of Fish Biology, 2015, 87(2): 422-448.
- [7] Christiansen H M, Campana S E, Fisk A T, et al. Using bomb radiocarbon to estimate age and growth of the white shark, *Carcharodon carcharias*, from the southwestern Indian Ocean[J]. Marine Biology, 2016, 163(6): 1-13.
- [8] dos Santos Tambourgi M R, 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.
- [9] Li Y K. Review on the feeding ecology and migration patterns of sharks using stable isotopes[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(9): 2756-2764. [李云凯. 稳定同位素技 术在鲨鱼摄食和洄游行为研究中的应用[J]. 应用生态学 报, 2014, 25(9): 2756-2764.]
- [10] Dean M N, Summers A P. Mineralized cartilage in the skeleton of chondrichthyan fishes[J]. Zoology, 2006, 109(2): 164-168.
- [11] Bubley 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.
- [12] 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.

- [13] Yin M C. Fish Ecology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1995: 144-146. [殷名称. 鱼类生态学[M]. 北京: 中国农业 出版社, 1995: 144-146.]
- Schwartz F J. Shark ageing methods and age estimation of scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*, and dusky sharks *Carcharhinus obscurus* based on vertebral ring counts[R]. Washington: International Workshop on Age Determination of Oceanic Pelagic Fishes. Tunas, Billfishes and Sharks, NOAA Technical Report, 1983, 8: 167-174.
- [15] Coiraton C, Tovar-Ávila J, Garcés-García K C, et al. Periodicity of the growth-band formation in vertebrae of juvenile scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* from the Mexican Pacific Ocean[J]. Journal of Fish Biology, 2019, 95(4): 1072-1085.
- [16] 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.
- [17] McMillan M N, Izzo C, Wade B, et al. Elements and elasmobranchs: Hypotheses, assumptions and limitations of elemental analysis[J]. Journal of Fish Biology, 2017, 90(2): 559-594.
- [18] 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)年齡生长和生殖 生物学研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2005.]
- [19] Shu L M, Li Y Z. Age and growth of *Carcharhinus limbatus* in waters of Nansha Islands coral reef[J]. Journal of Oceanography in Taiwan Strait, 2006, 25(2): 267-272. [舒黎明, 李 永振. 南沙群岛珊瑚礁海域黑边鳍真鲨的年龄与生长[J]. 台湾海峡, 2006, 25(2): 267-272.]
- [20] Hoenig J M, Brown C A. A simple technique for staining growth bands in elasmobranch vertebrae[J]. Bulletin of Marine Science, 1988, 42(2): 334-337.
- [21] 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.
- [22] Matta M E, Tribuzio C A, Ebert D A, et al. Age and growth of elasmobranchs and applications to fisheries management and conservation in the northeast Pacific Ocean[M]//Advances in Marine Biology. Amsterdam: Elsevier, 2017: 179-220.
- [23] Raoult V, Peddemors V M, Zahra D, et al. Strontium mineralization of shark vertebrae[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 29698.
- [24] 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.

- [25] McFarlane G A, King J R, Saunders M W. Preliminary study on the use of neural arches in the age determination of bluntnose sixgill sharks (*Hexanchus griseus*)[J]. Fishery Bulletin, 2002, 100(4): 861-864.
- [26] 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.
- [27] 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[J]. Environmental Biology of Fishes, 2006, 77(4): 317-325.
- [28] Harry A V. Evidence for systemic age underestimation in shark and ray ageing studies[J]. Fish and Fisheries, 2018, 19(2): 185-200.
- [29] 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 terraeno*vae[J]. Copeia, 1987, 1987(2): 291-300.
- [30] Goldman K J. Age and growth of elasmobranch fishes[R]. Rome: FAO Fisheries Technical Paper, 2005, 474: 76-102.
- [31] Wintner S P, Dudley S F J, Kistnasamy N, et al. Age and growth estimates for the Zambezi shark, *Carcharhinus leucas*, from the east coast of South Africa[J]. Marine and Freshwater Research, 2002, 53(2): 557-566.
- [32] 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.
- [33] Cailliet G M, Kusher D, Martin L, et al. A review of several methods for aging elasmobranchs[J]. Transactions of the Western Section of the Wildlife Society, 1981, 17: 52-61.
- [34] Campana S E. Chemistry and composition of fish otoliths: Pathways, mechanisms and applications[J]. Marine Ecology Progress Series, 1999, 188: 263-297.
- [35] Farrell J, Campana S E. Regulation of calcium and strontium deposition on the otoliths of juvenile tilapia, *Oreochromis niloticus*[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, 1996, 115(2): 103-109.
- [36] 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.
- [37] 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.
- [38] 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: 229-239.
- [39] Kimura D K, Anderl D M, Goetz B J. Seasonal marginal growth on otoliths of seven Alaska groundfish species support

the existence of annual patterns[J]. Alaska Fisheries Research Bulletin, 2007, 12(2): 243-251.

- [40] Payan P, De Pontual H, Bœuf G, et al. Endolymph chemistry and otolith growth in fish[J]. Comptes Rendus Palevol, 2004, 3(6-7): 535-547.
- [41] Wells B K, Bath G E, Thorrold S R, et al. Incorporation of strontium, cadmium, and barium in juvenile spot (*Leiostomus xanthurus*) scales reflects water chemistry[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2000, 57(10): 2122-2129.
- [42] Smith W D, Miller J A, Heppell S S. Elemental markers in elasmobranchs: Effects of environmental history and growth on vertebral chemistry[J]. PLoS ONE, 2013, 8(10): e62423.
- [43] Pistevos J C A, Reis-Santos P, Izzo C, et al. Element composition of shark vertebrae shows promise as a natural tag[J]. Marine and Freshwater Research, 2019, 70(12): 1722-1733.
- [44] Raoult V, Howell N, Zahra D, et al. Localized zinc distribution in shark vertebrae suggests differential deposition during ontogeny and across vertebral structures[J]. PLoS ONE, 2018, 13(1): e0190927.
- [45] Wells B K, Rieman B E, Clayton J L, et al. Relationships between water, otolith, and scale chemistries of westslope cutthroat trout from the Coeur d'Alene River, Idaho: The potential application of hard-part chemistry to describe movements in freshwater[J]. Transactions of the American Fisheries Society, 2003, 132(3):409-424.
- [46] Estrada J A, Rice A N, Natanson L J, et al. Use of isotopic analysis of vertebrae in reconstructing ontogenetic feeding ecology in white sharks[J]. Ecology, 2006, 87(4): 829-834.
- [47] Raoult V, Broadhurst M K, Peddemors V M, et al. Resource use of great hammerhead sharks (*Sphyrna mokarran*) off eastern Australia[J]. Journal of Fish Biology, 2019, 95(6): 1430-1440.
- [48] Estupiñán-Montaño C, Galván-Magaña F, Sánchez-González A, et al. Dietary ontogeny of the blue shark, *Prionace glauca*, based on the analysis of δ^{13} C and δ^{15} N in vertebrae [J]. Marine Biology, 2019, 166(8): 101-114.
- [49] MacNeil M A, Skomal G B, Fisk A T. Stable isotopes from multiple tissues reveal diet switching in sharks[J]. Marine Ecology Progress Series, 2005, 302: 199-206.
- [50] Kim S L, Tinker M T, Estes J A, et al. Ontogenetic and among-individual variation in foraging strategies of northeast Pacific white sharks based on stable isotope analysis[J]. PLoS ONE, 2012, 7(9): e45068.
- [51] Wang J. Feeding ecology of blue shark based on stable isotope ratio of vertebrae[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2016. [王洁. 基于脊椎骨稳定同位素比值的大青鲨摄食生 态研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2016.]
- [52] Marcus L, Virtue P, Nichols P D, et al. Stable isotope analysis of dermis and the foraging behavior of whale sharks at Ningaloo Reef, western Australia[J]. Frontiers in Marine Science, 2019, 6: 546-558.

- [53] Gong Y, Chen L, Li Y K. Selection of isotopic baselines in marine ecosystems[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(7): 2399-2404. [贡艺,陈玲,李云凯. 海洋生态系 统稳定同位素基线的选取[J]. 应用生态学报, 2017, 28(7): 2399-2404.]
- [54] Hussey N E, MacNeil M A, McMeans B C, et al. Rescaling the trophic structure of marine food webs[J]. Ecology Letters, 2014, 17(2): 239-250.
- [55] Loor-Andrade P, Galván-Magaña F, Elorriaga-Verplancken F R, et al. Population and individual foraging patterns of two hammerhead sharks using carbon and nitrogen stable isotopes[J]. Rapid Communications in Mass Spectrometry, 2015, 29(9): 821-829.
- [56] Abrantes K G, Barnett A. Intrapopulation variations in diet and habitat use in a marine apex predator, the broadnose sevengill shark *Notorynchus cepedianus*[J]. Marine Ecology Progress Series, 2011, 442: 133-148.
- [57] Carlisle A B, Goldman K J, Litvin S Y, et al. Stable isotope analysis of vertebrae reveals ontogenetic changes in habitat in an endothermic pelagic shark[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2015, 282(1799): 20141446.
- [58] Su N J, Lu Y S, Wang C H, et al. Age determination for juvenile fourfinger threadfin (*Eleutheronema rhadinum*) by using otolith microstructure and length data obtained from commercial fisheries off northwestern Taiwan[J]. Fisheries Research, 2020, 227: 105560.
- [59] Liu Y C, Liu S Y, Liu H P. Values of eight structures as age determination of *Ptychobarbus dipogon*, Tibet autonomous region[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2019, 43(3): 579-588.
 [刘艳超,刘书蕴,刘海平.西藏双须叶须鱼八种年龄鉴定 材料的比较研究[J].水生生物学报, 2019, 43(3): 579-588.]
- [60] Tillett B J, Meekan M G, Parry D, et al. Decoding fingerprints: Elemental composition of vertebrae correlates to age-related habitat use in two morphologically similar sharks[J]. Marine Ecology Progress Series, 2011, 434: 133-142.
- [61] Scharer R M, Patterson W F, Carlson J K, et al. Age and growth of endangered smalltooth sawfish (*Pristis pectinata*) verified with LA-ICP-MS analysis of vertebrae[J]. PLoS ONE, 2012, 7(10): e47850.
- [62] McMillan M N, Huveneers C, Semmens J M, et al. Natural tags reveal populations of conservation dependent school shark use different pupping areas[J]. Marine Ecology Progress Series, 2018, 599: 147-156.
- [63] Beaugrand G, Kirby R R. How do marine pelagic species respond to climate change? Theories and observations[J]. Annual Review of Marine Science, 2018, 10(1): 169-197.
- [64] Mohan J A, Miller N R, Herzka S Z, et al. Elements of time and place: Manganese and barium in shark vertebrae reflect age and upwelling histories[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2018, 285(1890): 20181760.
- [65] Feitosa L M, Dressler V, Lessa R P. Habitat use patterns and

identification of essential habitat for an endangered coastal shark with vertebrae microchemistry: The case study of *Carcharhinus porosus*[J]. Frontiers in Marine Science, 2020, 7: 125.

- [66] Secor D H, Rooker J R. Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes?[J]. Fisheries Research, 2000, 46(1-3): 359-371.
- [67] Xu J, Yang Q, Zhang M, et al. Preservation effects on stable isotope ratios and consequences for the reconstruction of energetic pathways[J]. Aquatic Ecology, 2011, 45(4): 483-492.
- [68] Mohan J A, TinHan T C, Miller N R, et al. Effects of sample cleaning and storage on the elemental composition of shark vertebrae[J]. Rapid Communications in Mass Spectrometry, 2017, 31(24): 2073-2080.
- [69] Kim S L, Koch P L. Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis[J]. Environmental Biology of Fishes, 2012, 95(1): 53-63.
- [70] Porter M E. Material properties and biochemical composition of mineralized vertebral cartilage in seven elasmobranch species

(Chondrichthyes)[J]. Journal of Experimental Biology, 2006, 209(15): 2920-2928.

- [71] Larson T E, Heikoop J M, Perkins G, et al. Pretreatment technique for siderite removal for organic carbon isotope and C:N ratio analysis in geological samples[J]. Rapid Communications in Mass Spectrometry, 2008, 22(6): 865-872.
- [72] Jacob U, Mintenbeck K, Brey T, et al. Stable isotope food web studies: A case for standardized sample treatment[J]. Marine Ecology Progress Series, 2005, 287: 251-253.
- [73] Brodie C R, Heaton T H E, Leng M J, et al. Evidence for bias in measured δ^{15} N values of terrestrial and aquatic organic materials due to pre-analysis acid treatment methods[J]. Rapid Communications in Mass Spectrometry, 2011, 25(8): 1089-1099.
- [74] Christiansen H M, Hussey N E, Wintner S P, et al. Effect of sample preparation techniques for carbon and nitrogen stable isotope analysis of hydroxyapatite structures in the form of elasmobranch vertebral centra[J]. Rapid Communications in Mass Spectrometry, 2014, 28(5): 448-456.

A review of studies on the age, feeding habits, and migration using vertebrae of cartilaginous fishes

LI Yunkai^{1, 2, 3, 4}, SHEN Yongfu¹

- 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 of Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 200009, China;
- Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao, 266071, China;
- 4. The Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Shanghai Ocean University, Ministry of Education, Shanghai 201306, China

Abstract: Cartilaginous fishes (sharks, rays, and chimeras) mainly occupy the highest and median trophic position of the marine food web. As top predators, they play key roles in marine ecosystems via top-down control. Vertebrae are the hard tissues supporting the bodies of cartilaginous fishes, which continue to grow throughout the life span and can be used to track age. With the development of microchemistry and increased knowledge of the special structure of vertebral bands, the feeding and migration patterns of the entire life history of fish can be elucidated. Recently, research on the microchemistry of vertebrae using stable isotope and trace element analysis has made great progress towards answering questions regarding the biology and ecology of cartilaginous fishes. In this paper, the studies on age, growth, feeding habits, and migration using the vertebrae of cartilaginous fishes were reviewed, focusing on age identification and data validation, feeding ecology, and migration routine prediction with the aim of providing references for future biological and ecological research on cartilaginous fishes using vertebrae.

Key words: cartilaginous fishes; vertebrae; age; growth; feeding; migration Corresponding author: LI Yunkai. E-mail: ykli@shou.edu.cn