

# 耳石在鱼类年龄与生长研究中的应用

邓维德<sup>①②</sup> 赵亚辉<sup>②</sup> 康斌<sup>③</sup> 张春光<sup>②\*</sup> 叶恩琦<sup>②</sup>

(① 云南大学生命科学学院 昆明 650091; ② 中国科学院动物研究所 中国科学院动物进化与系统学重点实验室 北京 100101; ③ 云南大学亚洲国际河流中心 昆明 650091)

**摘要:**有关鱼类耳石的研究已有 100 多年的历史,目前已形成一个相对独立的研究领域,在多个研究层面上深入开展,但年龄与生长至今仍然是鱼类耳石研究的主要方面。本文分别从耳石的年轮、日轮和重量方面,介绍了当前耳石在鱼类年龄与生长研究中的应用与发展。我们认为,对耳石日轮的研究仍将会是耳石研究的重要方向;相关研究将会逐渐由个体尺度向种群尺度发展,并可为渔业资源的可持续利用提供科学依据。

**关键词:** 鱼类;耳石;年龄与生长

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2010)02-171-10

## Application of Otolith in Studies on Fish Age and Growth

DENG Wei-De<sup>①②</sup> ZHAO Ya-Hui<sup>②</sup> KANG Bin<sup>③</sup> ZHANG Chun-Guang<sup>②\*</sup> YE En-Qi<sup>②</sup>

(① *College of Life Sciences, Yunnan University, Kunming 650091;*

② *Key Laboratory of Zoological Systematics and Evolution, Institute of Zoological, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101;*

③ *Asian International Rivers Center, Yunnan University, Kunming 650091, China*)

**Abstract:** With more than 100 years of history, studies on fish otolith have become a special field in the ichthyology, and fish age and growth in the studies is still one of the major themes. We reviewed the past research of otolith on fish age and growth from three aspects: otolith's annual rings, daily increments and weight. Especially, the otolith daily increments' study has been and will continue to be the most important subject on the research of fish otolith. In our opinion, studies related to otolith will develop from individual to population gradually. Meantime, the sustainable use of fisheries resources will benefit a lot from the otolith study.

**Key words:** Fish; Otolith; Age and growth

鱼类的耳石是一种钙化组织,存在于鱼类的内耳中。因为耳石有随着年龄增长而不断增长的特点,所以耳石也成为判断鱼类年龄与生长的重要材料。

利用耳石纹理特征验证鱼类年龄的方法有一百多年的历史,已发展成为一种比较成熟的年龄鉴定方法。虽然耳石的形成原理尚未完全清楚,其对鱼体生长的反映有待进一步研究,但这并不妨碍耳石在鱼类年龄生长研究中的应用。本文将针对鱼类耳石在鱼类年龄生长有关

的一系列研究中的作用进行简要的评述。

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 30870285),云南联合基金项目(No. U0936602),中国科学院知识创新重要方向性项目(No. KSCX2-YW-Z-016);

\* 通讯作者, E-mail: fish@ioz.ac.cn;

第一作者介绍 邓维德,男,硕士研究生;研究方向:鱼类学; E-mail: dddwade@163.com.

收稿日期:2009-10-13,修回日期:2009-12-19

## 1 耳石的形态特征与结构

不同鱼类的耳石形态是不同的,即使是同一种鱼,不同的生活环境下其耳石也有可能出现差异<sup>[1-2]</sup>。但鱼类耳石也具有一些共同特征:任何耳石都有生长中心(中心核),主要由碳酸钙的不定型体构成。通过在中心核上周期性变化的钙沉积与有机质包埋,耳石的体积逐渐增大从而表现为耳石的生长<sup>[3]</sup>。多数鱼类耳石的中心核内只有一个中心原基(centre primordium),也有鱼类的耳石中心核内具多个原基<sup>[4]</sup>。有些鱼类在幼鱼阶段的生长发育过程中,耳石上会生成两个或多个附属原基(accessory primordium),并与中心原基一起组成新的耳石生长中心<sup>[5-6]</sup>。

软骨鱼类的耳石构造较简单。如板鳃类的耳石有时是石灰质的小颗粒,再由黏液粘成块状;扁鲨(*Squatina squatina*)的内耳里甚至只有从外界经其内淋巴管孔进入的砂粒<sup>[7]</sup>。硬骨鱼类的耳石则是由石灰质堆积而成的坚固凝合物<sup>[7]</sup>。一般情况下硬骨鱼类具有3对耳石,分别是在内耳球囊(sacculus)里的矢耳石(sagitta)、瓶状囊(lagena)里的星耳石(asteriscus)及椭圆囊(utriculus)里的微耳石(lapillus)(图1)。耳石均浸于内淋巴中,对于鱼类的听觉感知、平衡运动等起着重要的作用。3对耳石中,矢耳石一般最大,很多相关研究也都是围绕矢耳石展开的。但对于有些鲤形目鱼类来说,微耳石有时是更合适的年龄鉴定材料<sup>[8-9]</sup>。

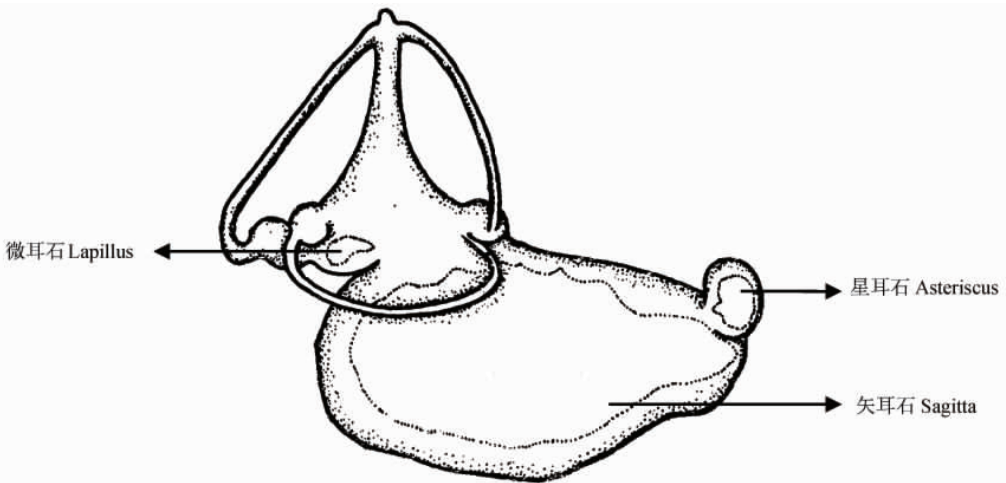


图1 大黄鱼的内耳(左耳外侧面,引自孟庆闻等<sup>[7]</sup>)

Fig. 1 Outside lateralis of left inner ear of large yellow croaker *Larimichthys crocea*  
(from Meng *et al.*, 1987<sup>[7]</sup>)

矢耳石一般都可分为背叶(dorsal part)和腹叶(ventral part)两部分;在耳石内侧面背叶与腹叶之间,通常存在一道较明显的凹槽——主凹槽(sulcus,图2)<sup>[10]</sup>。主凹槽通常位于矢耳石背、腹叶的连接处,靠近中轴线<sup>[11]</sup>(图3)。但据我们观察,也有些鱼类,如狭孔金钱鲃(*Sinocyclocheilus angustiporus*),矢耳石的主凹槽接近于耳石边缘。

耳石的外形特征相对比较稳定,大致可分

亚圆形、长圆形、盾形等几类。因此,矢耳石的外形特征常被用于物种鉴定或探讨类群间亲缘关系的研究。郑文莲<sup>[13]</sup>曾对30种鲮科(Carangidae)及部分其他鱼类的耳石进行了比较研究,认为耳石不但可以作为科的鉴别特征,也可以在亚科和属的鉴别中发挥作用。近年来,随着形态测量学的广泛应用,也有通过数学方法来分析耳石形态上的差异,以达到物种分类的目的。Ponton<sup>[14]</sup>通过精确的测量,对新喀

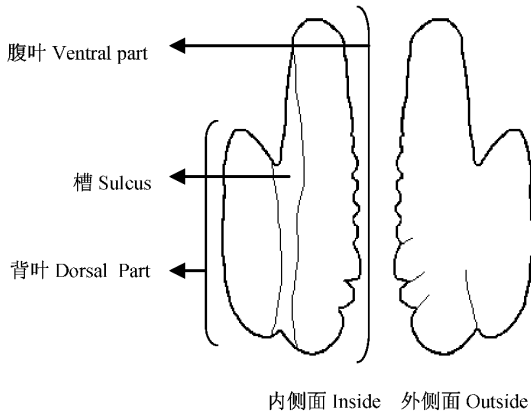


图 2 大西洋鲱矢耳石示意图

(引自 Svetocheva 等<sup>[12]</sup>)

Fig. 2 Schematic diagram of *Clupea harengus*

(from Svetocheva et al. 2007<sup>[12]</sup>)

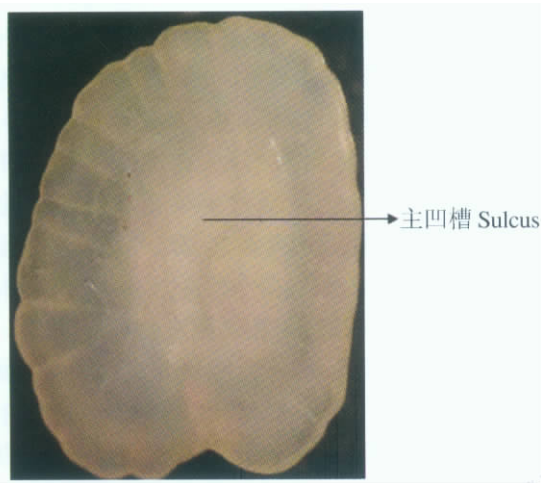


图 3 矛尾虾虎鱼矢耳石

Fig. 3 Otolith of *Chaeturichthys stigmatias*

里多尼亚的 4 种热带鯉科 (Engraulididae) 鱼类 (3 种半棱鯉 *Encrasicholina*, 1 种侧带小公鱼 *Stolephorus*) 的矢耳石进行了比较分析, 认为矢耳石的几何形态可有效区分不同物种。叶振江等<sup>[2]</sup>的工作甚至发现我国近海不同花鲈 (*Lateolabrax* sp.) 地理种群间矢耳石形态也存在着明显差异。

成鱼的耳石外形特征一般比较稳定, 但在幼鱼阶段的生长发育过程中, 耳石的形态会发生较大变化<sup>[1]</sup>。例如在欧洲鯉 (*Pleuronectes platessa*) 幼鱼变态过程中, 矢耳石的边缘出现

了两个或更多的附属原基。这些附属原基成为了新的耳石生长中心。碳酸钙与有机质围绕这些新的生长中心持续沉积, 使耳石的形状与幼鱼变态发育前相比产生了较明显的形态差异<sup>[6]</sup>。

## 2 耳石在鱼类年龄与生长研究中的应用

由于耳石沉积的持续性, 加之存在于鱼的内耳, 受到头部外骨骼的保护, 其生长的一致性与形态的完整性能得到很好的保护。而最常用的年龄鉴定材料——鳞片, 特别是生长缓慢物种或高龄个体的鳞片, 其上的轮纹常易缺失<sup>[8, 15-16]</sup>。因此, 耳石上的年轮检视对鱼类来说, 常是年龄鉴定的更有效的方法<sup>[17]</sup>。鱼类的年龄与生长一直是鱼类耳石研究的重要方面, 利用耳石对鱼类年龄进行鉴定, 在此基础上整合生长的数据, 即可明确研究对象的生长、生活史特征及其在生物学、生态学上的意义<sup>[18]</sup>。

利用耳石对鱼类年龄生长进行的研究, 大致可分为与年轮及日轮相关两方面。

### 2.1 年轮的发现及其应用

19 世纪末, Hoffbauer<sup>[19]</sup>对于人工池塘内鲤鱼 (*Cyprinus carpio*) 鳞片的研究, 证实了鳞片上的轮纹可以反映鱼类的年龄。几乎同时, 德国学者 Reibisch<sup>[20]</sup>发现耳石上的轮纹也可以用来进行鱼类的年龄鉴定, 甚至表现得比鳞片更好。这可能是最早将耳石应用在鱼类年龄生长研究中的工作。之后, 许多鱼类的年龄鉴定事例都表明, 耳石是一种理想的年龄鉴定材料, 近来研究发现, 一些生活在高原上的生长缓慢的鱼类, 如裂腹鱼属 (*Schizothorax*) 鱼类, 高龄组个体几乎只能用耳石作为年龄鉴定材料, 如关于拉萨裂腹鱼 (*S. waltoni*)、色林措裸鲤 (*Gymnocypris selincuoensis*)、青海湖裸鲤 (*G. przewalskii przewalskii*)、软刺裸裂尻鱼 (*Schizopygopsis malacanthus*) 等的研究, 都是通过耳石年轮来完成年龄鉴定的<sup>[8, 16, 21-22]</sup>。

大量研究已经证明, 鱼类的耳石年轮经过确证后, 便能直接读取年龄。但经过了上百年

的发展,耳石年轮的确证工作依然没有停止。特别是一些生活在热带和深海的鱼类,它们的生活环境在一年中变化较小,因此,一直以来普遍认为这些鱼类耳石上的年轮会存在不明显或缺失的情况<sup>[18]</sup>。但这种看法最近开始受到质疑:深海中来自浅层海水的有机物质的沉积存在季节性变化,这些沉积的有机质就是许多底栖鱼类及以底栖鱼类为食的鱼类的主要食物;热带水域的水文条件一般都会有季节性变化,只不过这种季节性的变化只有两季——雨季和旱季,这些季节性的环境变化同样可以使热带鱼类的耳石上出现年轮<sup>[23]</sup>。

耳石的年龄鉴定方法不但一直在拓展,也在不断地深化。边际增量分析(marginal increment analyses)就是对耳石年龄鉴定的极好补充。此法是通过逐月观测耳石最新年轮的外层沉积情况,确定新的不透明(或半透明)环带的形成时间,再结合相关资料推测出鱼体从最新年轮形成后仍存活的时间。如 Admassu 等<sup>[24]</sup>在研究热带水域生长的尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)时,发现其耳石上一年内形成两个半透明带,利用边际增量分析得出其形成时间,并据此将其与当地的同种另一种群(耳石年轮比之晚一个月左右出现)区分开来。Williams 等<sup>[25]</sup>在研究生活于澳大利亚大堡礁的长吻裸颊鲷(*Lethrinus miniatus*)时,利用边际增量分析方法,不仅确证了该鱼的年轮特征,区分了南北两个种群,还提出一种利用耳石边际增量计算月龄的方法,使鱼类耳石年轮的年龄鉴定提高到了月龄水平。但也有研究认为,耳石边际增量分析方法对某些热带鱼类的年轮确证并无多大用处<sup>[26]</sup>。因此,此法的适用性仍有待验证。

**2.2 日轮的发现及其应用** 1971年,美国耶鲁大学 Pannella 教授发现,在银无须鲷(*Merluccius bilinearis*)耳石上,早期年轮由一系列非常纤细的条带组成,这些条带实际上是耳石每天新形成部分留下的痕迹,也就是所谓的日轮<sup>[27]</sup>。日轮的发现使得对鱼类年龄和生长的研究跨入到了一个更精确的时代,为鱼类个

体生物学、发育生物学等的研究打开了一个更为广阔的空间,可以说是为鱼类年龄和生长的研究提供了一个可以更加精细观察事物的“显微镜”。这也是耳石优于其他年龄鉴定材料的重要特点之一。

自此之后,许多种鱼耳石上的日轮被陆续发现。通过进一步的研究,耳石日轮的形成原理也逐渐明了。对虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)的研究显示,天亮以后,在夜间积累的碳酸根离子、钙离子浓度达到沉积阈值,内耳淋巴内开始了较显著的钙沉积反应;白天结束后,钙沉积反应减弱或消失,而有机物质开始大量沉积。由于耳石上的碳酸钙与有机物质理化性质不一,因此,耳石上就出现了可辨识的日轮<sup>[3]</sup>。虽然日轮每天形成,但是日轮的形成可能受到环境温度、光照周期、食物质量、重力矢量(gravity vector)等条件的影响。所以,不同时期形成的日轮,各轮的宽度、透光率、化学成分等常不一致。当鱼体经历年周期水温、食物等自然条件的变化后,在耳石上就会留下疏密不一的日轮组合,即年轮。耳石的年轮能用于鱼类年龄鉴定,而年轮的组成单元——日轮,则能精确地体现鱼体的年龄(日龄)与生长情况。

鱼类耳石日轮第一轮的出现时间因种而异,但只要知道了第一个日轮的出现时间,结合耳石上的日轮数,经过确证后即可得出幼鱼的年龄(或生活时间);再结合早期生活史中特殊事件的发生时间及随之出现的标记轮,即可重建幼鱼的生活史<sup>[28]</sup>。其中,日轮第一轮的出现时间可以通过跟踪观察实验室孵化、饲养幼鱼得出,但标记轮的鉴别则需结合生活史事件的发生来确定。幼鱼早期生长的影响因子及早期生活史的特征正是耳石日轮研究的两个主要方向<sup>[18]</sup>。

**2.2.1 早期生长影响因子的研究** 了解鱼类幼鱼生长的影响因子是鱼类生态学及渔业资源管理的一个关键目标<sup>[29]</sup>。耳石日轮的发现使幼鱼的年龄精确鉴定成为可能。当幼鱼的体长与相应年龄都已知时,便能描述幼鱼的生长特性。随着幼鱼耳石日轮鉴定技术的成熟,研究

幼鱼生长的影响因子工作随即展开。当前,利用耳石日轮研究幼鱼生长的影响因子,既有在实验室条件下进行单因子分析<sup>[26]</sup>的研究,也有对自然条件下幼鱼生长的分析探讨<sup>[30]</sup>。这些研究的结果均可作为渔业资源中补充群体的预测与保护提供重要依据。如 Wilhelm 等<sup>[31]</sup>通过对野外捕获的欧洲鳊 (*Engraulis encrasicolus*) 仔稚鱼耳石日轮与相应体长的分析,推测水温、饵料的变化对这些幼鱼生长的影响。当这些影响因子的作用被揭示后,便可预测补充群体的数量与质量来制定相应的捕捞计划,使资源利用效率最大化。

到目前为止,国内许多鱼类的幼鱼生长已通过日轮鉴定成功拟合。其中包括鱈 (*Aristichthys nobilis*)<sup>[32]</sup>、有明银鱼 (*Salanx ariakensis kishinouye*)<sup>[33]</sup>、鳊 (*Elopichthys bambusa*)<sup>[34]</sup>、草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*)<sup>[35]</sup>、太湖新银鱼 (*Neosalanx taihuensis*)<sup>[36]</sup>等资源鱼类,但均未对补充群体的影响因子进行深入探讨。

**2.2.2 早期生活史的研究** 幼鱼的早期生活史对于鱼群的补充非常关键,生活史的顺利与否可能直接决定了补充群体的大小与质量。但鱼类的早期生活史研究通常比较困难。其一是因为幼鱼的年龄鉴定较难;其二是早期生活史中的一些生理过程如孵化、变态、食性转化等,持续时间短且难以观察、确证,难以与幼鱼年龄精确结合。通过耳石日轮的检测就能很好地解决这些问题。虽然这门技术尚未成熟,也未完全确证,但其确实是研究鱼类早期生活史的一个有效方法,将是未来耳石研究的一个重要方向。

根据耳石日轮研究鱼类早期生活史的例子很多,其中一个非常经典的例子便是鳗鲡属 (*Anguilla*) 鱼类产卵场的推测。利用在沿海捕捞到的鳗鲡幼鱼,对其耳石进行年龄鉴定,然后结合海水的流向与速度,可尝试推算出鳗鲡在海中的产卵场位置<sup>[37-38]</sup>。

在早期生活史的研究中,标记轮 (check) 的检视起着关键的作用<sup>[39]</sup>。标记轮是鱼类的某些生理变化或自然环境的扰动使耳石日轮序列

中留下的一些特殊轮纹<sup>[40]</sup>。由于存在于日轮序列之中,因此,由这些特殊的事件所引起的标记轮都被标上了时间的刻度。在幼鱼耳石上常见的标记轮包括孵化轮、营养转化轮 (内营养转化为外营养)、食性转化轮、变态轮等等。Plaza 等<sup>[41]</sup>发现无备平鲈 (*Sebastes inermis*) 幼鱼耳石上存在孵化轮 (extrusion check) 及过渡轮 (transition check), 能根据幼鱼的日轮数和孵化轮,退算成鱼的产卵期,过渡轮的出现则意味着幼鱼结束浮游生活而定居 (settle) 下来<sup>[42]</sup>。

不但生理活动会使耳石产生标记轮,环境的改变也会使之发生。如温度的突降<sup>[43]</sup>、盐度的改变<sup>[44]</sup>等等。这样即可根据标记轮的有无判定幼鱼是否经历过较大的环境改变,根据标记轮的出现位置,退算幼鱼转换生活环境的时间。

国内也有此方面的研究,但相关研究还不多<sup>[33,45]</sup>。宋昭彬等<sup>[46]</sup>通过检测人工饲养和野外捞取的草鱼幼鱼的微耳石发现,人工条件饲养下的幼鱼耳石生长轮清晰,对比度好;而在野外采集的幼鱼,生长轮清晰或不清晰,生长轮宽度变化较大。可以以此对饲养及野生草鱼种群进行鉴别。究其原因,宋昭彬等人认为这是由于人工饲养环境与自然环境的水温及摄食率不同而引起的<sup>[46]</sup>。

### 3 耳石的重量与鱼类的年龄和生长

鱼类耳石的轮纹可用于鱼体的年龄鉴定,但轮纹的读取与分析需要具有一定的经验,也需耗费不少的时间。这就使耳石年龄鉴定在渔业资源评估上的应用受到限制。渔业资源评估在渔业管理中需要对鱼群的种群年龄结构作出准确估计。较常用的方法一般为体长频度分析法。但是由于生长环境的差异,往往造成种群个体生长差异较大,使体长频度分析的结果不符合实际。但若用耳石年轮鉴定的方法,却又费时且昂贵。耳石随鱼体年龄的增长而持续沉积,并不受鱼体生长速度快慢的影响<sup>[47]</sup>。且耳石获取简单、重量测量简便。因此,有可能建立起耳石重量与鱼体年龄的相关关系,推测出个

体的年龄<sup>[48]</sup>,进而评估鱼群的种群年龄结构。于是,有些学者开始尝试使用耳石重量来评估鱼类的种群年龄结构,并且认为耳石重量分析是一种直接、客观的年龄鉴定方法<sup>[49-50]</sup>。

从20世纪90年代开始,耳石重量检测方法就开始应用到鱼体年龄鉴定及种群年龄结构推测中。由于热带鱼类年周期内的生长速率变化很小,耳石上的年轮常常不明显或缺失。而耳石的重量则伴随着鱼体的生长而匀速生长,可以忠实地反映鱼体生长情况。因此,耳石重量检测是大批量热带经济鱼类年龄快速鉴定的很好的方法<sup>[51]</sup>。到目前为止,耳石重量检测的研究对象大都为经济鱼类,热带经济鱼类更是研究的主体。如金色小沙丁鱼(*Sardinella aurita*)<sup>[48]</sup>、南美沙丁鱼(*Sardinops sagax*)<sup>[52]</sup>、摩鹿加雀鲷(*Pomacentrus moluccensis*)<sup>[50]</sup>、智利竹荚鱼(*Trachurus murphyi*)<sup>[53]</sup>、黄尾裸颊鲷(*Lethrinus mahsena*)<sup>[54]</sup>等。在这些鱼类中,绝大多数种类的耳石重量呈连续变化,与鱼体年龄成显著的相关关系,极少重叠。

通过对欧鲽(*Pleuronectes platessa*)及大西洋鳕(*Gadus morhua*)两种温带经济鱼类的研究表明,耳石重与鱼体年龄明显相关,而与鱼体体长关系不密切<sup>[55]</sup>。其中大西洋鳕只需使用100个随机个体的数据就能推导出相关参数。由此可见,利用耳石重量来推测鱼体年龄是一种准确、经济和简单实用的年龄鉴定方法。但也有研究表明,若鱼体的生长率变化过大,使用耳石重量检测法鉴定的年龄并不一定准确<sup>[48]</sup>。

国内根据耳石重量探讨鱼体年龄的研究还不多。沈建忠等<sup>[42]</sup>研究了鲫(*Carassius auratus*)的微耳石重量与鱼体体长及年龄的关系。结果表明,鲫耳石重量与年龄高度相关,即使在年龄组间体长重叠明显的情况下,各龄组间耳石重量重叠也相对较少;特别是低龄组,各月个体体长差异变化大,而耳石重量仍随年龄增大持续地增长。生长接近于均速的许氏平鲈(*Sebastes schlegeli*)被发现其耳石重与鱼体体长及年龄具有很高的相关性<sup>[56]</sup>。

## 4 耳石在鱼类年龄生长研究中的新理论新方法

**4.1 耳石观察样品的制备** 利用耳石日轮可以准确地判断幼鱼的年龄,但一般幼鱼的耳石极小,对摘取的设备及技术有一定的要求。例如5日龄的黑双锯鱼(*Amphiprion melanopus*),其矢耳石直径只有150 μm,若不使用显微设备及专门的摘取工具,很难从鱼体上取出耳石。如若需要对大量幼鱼进行年龄鉴定,则会耗费巨大的人力与大量的时间。Green等提出了胰酶酶解结合Von Kossa银染色的制备方法<sup>[57]</sup>,不但可大量减少人力、节省时间,还可批量处理样本,大大提高了耳石样品的摘取效率。

**4.2 耳石轮纹的读取** 数字图像处理技术的引入,使耳石轮纹的判别、耳石特征的读取等变得简易。对于难以识别的耳石年轮,近年来出现了一种基于统计学习(statistical learning)技术的图像分析方法。只需输入耳石的轮廓影像,分析系统即可自动识取耳石影像的形态特征数据,经过与数据库中的耳石特征数据对比,分析推算出耳石具有的年轮数。Bermejo等<sup>[58]</sup>用鳕鱼耳石进行了验证,证明分析结果有效。Fablet等<sup>[59]</sup>更是通过图像处理技术,重建耳石的二维矢量图,然后通过矢量图识取耳石表面纹路的几何信息,定量地分析耳石的生长过程。这种全新的耳石分析技术简便、精确,很可能在今后被普遍使用。国内朱旗等<sup>[60]</sup>、李军<sup>[56]</sup>也尝试了利用数字图像处理技术,在一维方向上识别耳石日轮。

**4.3 耳石年轮的确证** 一般鱼类的耳石年轮易于识别,不必经过确证。但对于耳石年轮不易辨别的鱼类来说,年轮确证这一步骤则是必要的。一种生活在北美洲太平洋沿岸的稀棘平鲈(*Sebastes paucispinis*),其最长寿命可达50龄,耳石上的年轮排列比较复杂,不易辨别。Andrews等<sup>[61]</sup>使用放射性碳同位素的测定方法,检测耳石上的碳同位素放射水平,结合相关的时间序列得出鱼体的年龄,以此确证耳石上的年轮,判断年龄鉴定的准确性。放射性碳同

位素测定法也是近年来用耳石鉴定鱼类年龄的新方法<sup>[62-63]</sup>。

**4.4 耳石微化学特征的应用** 自从发现耳石上的锶、钙元素含量比与鱼体所生活水体的盐度相关后<sup>[64]</sup>,研究者们陆续开展了对各种鱼类耳石元素含量的验证工作。经过多年的发展,锶钙比已经成为研究河海洄游鱼类、河口鱼类生长及生活史的一种广泛使用的方法。生活史中经历咸-淡水生活环境改变的鱼类,其耳石上相应区域(环带)的锶钙比几乎都会发生改变:在盐度高的水体生活时形成的耳石环区的锶钙比值显著高于在淡水生活时形成环区的值<sup>[65-66]</sup>。这样,通过检测耳石上锶钙比的变化,结合耳石的日轮或年轮,就能推断鱼体生活环境改变的时间,从而证明鱼体完成变态<sup>[67]</sup>、育肥<sup>[68]</sup>、繁殖<sup>[69]</sup>等特殊生命活动所需的水体盐度;再结合相关体长体重资料,就能评估鱼体在不同水体的生长情况,了解其生长及生活史

的特征<sup>[70]</sup>。

通过对鲮(*Mugil cephalus*)的研究显示,耳石相应环区的锶钙比与鱼体当时生活水体的盐度并不呈简单的线性关系,而是在盐度升高到5‰后,锶钙比不再上升<sup>[71]</sup>。说明并不是所有的河口鱼类都能利用锶钙比研究生活史。

## 5 小结与展望

经过 100 多年的发展,鱼类耳石研究已经成为一个相对独立的研究学科,在多个研究层面上深入开展。在鱼类年龄与生长方面,耳石检视无论是在高龄鱼的年龄鉴定还是在幼鱼的生长、生活史研究中,都具有比较明显的优势。加之放射性碳同位素测定等新方法的引入,更进一步加深和拓展了耳石的应用范围。所以,耳石在鱼类的年龄生长研究中一直占据着重要地位,从 2005 年召开的第三届国际鱼类耳石研究与应用大会上发表论文的数量上就可见一斑

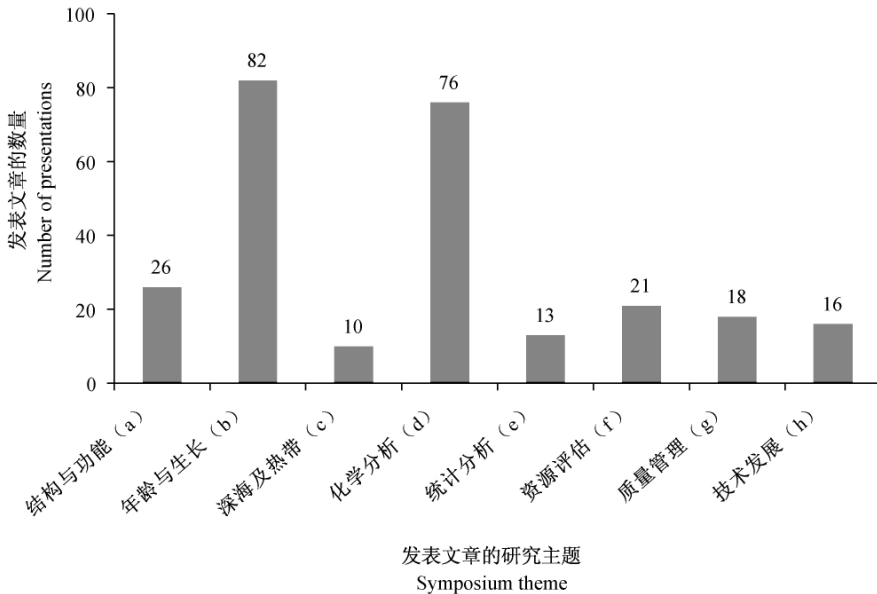


图 4 第三届国际鱼类耳石研究与应用大会上各主题所发表的文章数(数据来源:Begg 等<sup>[18]</sup>)

Fig. 4 Number of presentations by theme at the Third International Symposium on Fish Otolith Research and Application (data from Begg *et al.*<sup>[18]</sup>)

a: Structure and function; b: Age and growth estimation and validation in fish, sharks and invertebrates; c: Age determination in deep sea and tropical environments; d: Chemical composition and applications to climate, ecology and population biology; e: Statistics and modelling of age-based data; f: Stock assessment and fisheries management; g: Quality control in ageing facilities and data processing; h: Technological developments.

(图4);在刚刚结束的第四届大会中,鱼类年龄生长仍然是大会的第一主题。特别是在耳石日轮的研究方面,当前乃至今后相当长的一段时间仍然会是热点。而且,相关研究呈现出逐渐由个体尺度向种群尺度发展的趋势,期望能藉此更好地了解鱼类的生长、生活史特征、补充群体的生长规律等,从而对渔业资源做出分析和预报,为渔业资源的可持续发展提供依据<sup>[18, 29, 72]</sup>。

## 参 考 文 献

- [1] Campana S E, Casselman J M. Stock Discrimination Using Otolith Shape-Analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1993, 50(5): 1062-1083.
- [2] 叶振江,孟晓梦,高天翔,等. 两种花鲈 (*Lateolabrax* sp.) 耳石形态的地理变异. *海洋与湖沼*, 2007, 38(4): 356-360.
- [3] Borelli G, Guibbolini M E, Mayer-Gostan N, et al. Daily variations of endolymph composition: relationship with the otolith calcification process in trout. *Journal of Experimental Biology*, 2003, 206(15): 2685-2692.
- [4] Campana S E, Neilson J D. Microstructure of fish otolith. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1985, 42: 1014-1032.
- [5] 张治国,王卫民. 鱼类耳石研究综述. *湛江海洋大学学报*, 2001, 21(4): 77-83.
- [6] Al-Hossaini M, Liu Q, Pitcher T J. Otolith microstructure indicating growth and mortality among plaice, *Pleuronectes platessa* L., post-larval sub-cohorts. *Journal of Fish Biology*, 1989, 53: 81-90.
- [7] 孟庆闻,苏锦祥,李婉端. 鱼类比较解剖学. 北京:科学出版社, 1987, 323.
- [8] 熊飞,陈大庆,刘绍平等. 青海湖裸鲤不同年龄鉴定材料的年轮特征. *水生生物学报*, 2006, 30(2): 185-191.
- [9] 苗志国. 中华间吸鳅食性及年龄生长的初步研究. *水生生物学报*, 1999, 23(6): 604-609.
- [10] 郭弘芝,唐文乔,魏凯,等. 中国鲚属鱼类的矢耳石形态特征. *动物学杂志*, 2007, 42(1): 39-47.
- [11] Campana S E. *Photographic Atlas of Fish Otoliths of the Northwest Atlantic Ocean*. Ottawa: NRC Research Press, 2004, 15-278.
- [12] Svetocheva O, Stasenkova N, Fooks G. Guide to the bony fishes otoliths of the White Sea // Institute of Marine Research and Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography. IMR/PINRO Joint Report Series(3), Arkhangelsk: The Northern Branch of Polar Institute, 2007 8-44.
- [13] 郑文莲. 我国鲷科等鱼类耳石形态的比较研究 // 中国鱼类学会. 鱼类学论文集:第二辑. 北京:科学出版社, 1981, 39-54.
- [14] Ponton D. Is geometric morphometrics efficient for comparing otolith shape of different fish species? *Journal of Morphology*, 2006, 267(6): 750-757.
- [15] 沈建忠,曹文宣,崔奕波. 用鳞片和耳石鉴定鲫年龄的比较研究. *水生生物学报*, 2001, 25(5): 462-466.
- [16] 陈毅峰,何德奎,段中华. 色林错裸鲤的年轮特征. *动物学报*, 2002, 48(5): 667-676.
- [17] Schwaborn S H L, Ferreira B P. Age structure and growth of the dusky damselfish, *Stegastes fuscus*, from Tamandare reefs, Pernambuco, Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 2002, 63(1): 79-88.
- [18] Begg G A, Campana S E, Fowler A J, et al. Otolith research and application: current directions in innovation and implementation. *Marine and Freshwater Research*, 2005, 56(5): 477-483.
- [19] Hoffbauer C. Die alterbestimmung des karpfen an seiner schuppe. *Allgemeine Fischerei-Zeitung*, 1898, 23: 341-343.
- [20] Reibisch J. Über die eizahl bei pleuroneces platessa und die Altersbestimmung dieser form aus dem otolithen. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen herausgegeben von der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Anstalt auf Helgoland*, 1899, 4: 233-248.
- [21] 赫汉舟. 拉萨裂腹鱼的年龄和生长研究. 武汉:华中农业大学硕士学位论文, 2005, 13-25.
- [22] 沈丹舟,何春林,宋昭彬. 软刺裸裂尻鱼的年龄鉴定. *四川动物*, 2007, 26(1): 124-125.
- [23] Morales-Nin B, Panfili J. Seasonality in the deep sea and tropics revisited: what can otoliths tell us? *Marine and Freshwater Research*, 2005, 56(5): 585-598.
- [24] Admassu D, Casselman J M. Otolith age determination for adult tilapia, *Oreochromis niloticus* L. from Lake Awassa (Ethiopian Rift Valley) by interpreting biannual and differentiating biannual recruitment. *Hydrobiologia*, 2000, 418(1): 15-24.
- [25] Williams A J, Davies C R, Mapstone B D. Variation in the periodicity and timing of increment formation in red throat emperor (*Lethrinus miniatus*) otoliths. *Marine and Freshwater Research*, 2005, 56(5): 529-538.
- [26] 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. *Environmental Biology of Fishes*, 2006, 77(3/4): 309–315.
- [27] Pannella G. Fish otoliths-daily growth layers and periodical patterns. *Science*, 1971, 173(4002): 1124–1127.
- [28] 廖铨, 区又君. 鱼类耳石研究和应用进展. *南方水产*, 2008, 4(1): 69–75.
- [29] Jenkins G P, King D. Variation in larval growth can predict the recruitment of a temperate, seagrass-associated fish. *Oecologia*, 2006, 147(4): 641–649.
- [30] Uehara S, Syahailatua A, Suthers I M. Recent growth rate of larval pilchards *Sardinops sagax* in relation to their stable isotope composition, in an upwelling zone of the East Australian Current. *Marine and Freshwater Research*, 2005, 56(5): 549–560.
- [31] Wilhelm M R, Painting S J, Field J G, et al. Impact of environmental factors on survival of larval and juvenile Cape anchovy *Engraulis encrasicolus* (G.) in the southern Benguela upwelling region, determined from hatchdate distributions: implications for recruitment. *Marine and Freshwater Research*, 2005, 56(5): 561–572.
- [32] 解玉浩, 李勃, 富丽静, 等. 鱈仔-幼鱼耳石日轮与生长的研究. *中国水产科学*, 1995, 2(2): 34–42.
- [33] 解玉浩, 唐作鹏, 解涵, 等. 有明银鱼耳石显微结构和微化学研究. *动物学报*, 2001, 47(2): 215–220.
- [34] 宋昭彬, 曹文宣. 鳓鱼仔稚鱼耳石的标记和其日轮的确证. *水生生物学报*, 1999, 23(6): 677–682.
- [35] 管兴华, 曹文宣. 利用耳石日轮技术研究长江中游草鱼幼鱼的孵化期及生长. *水生生物学报*, 2007, 31(1): 18–23.
- [36] 杨青瑞, 刘建虎, 吴强, 等. 三峡水库太湖新银鱼耳石日轮与生长的研究. *淡水渔业*, 2007, 37(3): 59–62.
- [37] Reveillac E, Feunteun E, Berrebi P, et al. *Anguilla marmorata* larval migration plasticity as revealed by otolith microstructural analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2008, 65(10): 2127–2137.
- [38] Robinet T, Reveillac E, Kuroki M, et al. New clues for freshwater eels (*Anguilla* spp.) migration routes to eastern Madagascar and surrounding islands. *Marine Biology*, 2008, 154(3): 453–463.
- [39] 宋昭彬, 曹文宣. 鱼类耳石微结构特征的研究与应用. *水生生物学报*, 2001, 25(6): 613–619.
- [40] Campana S E. Calcium Deposition and Otolith Check Formation during Periods of Stress in Coho Salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Physiology*, 1983, 75(2): 215–220.
- [41] Plaza G, Katayama S, Omori M. Otolith microstructure of the black rockfish, *Sebastes inermis*. *Marine Biology*, 2001, 139(4): 797–805.
- [42] 沈建忠, 曹文宣, 崔奕波, 等. 鲫耳石重量与年龄的关系及其在年龄鉴定中的作用. *水生生物学报*, 2002, 26(6): 662–667.
- [43] Oyadomari J K, Auer N N. Influence of rearing temperature and feeding regime on otolith increment deposition in larval ciscoes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2007, 136(3): 766–777.
- [44] Lee H H. Application of otolith structure and microchemistry to study growth and migratory environmental history of Japanese gizzard shad *Nematalosa japonica* in the Tatu creek estuary of Taiwan. Master's degree dissertation of National Taiwan University, 2007.
- [45] 史方, 孙军, 林小涛, 等. 唐鱼仔鱼耳石的形态发育及日轮. *动物学杂志*, 2006, 41(4): 10–16.
- [46] 宋昭彬, 常剑波, 曹文宣, 等. 人工饲养和野生草鱼幼鱼耳石微结构的比较研究. *水生生物学报*, 2003, 27(1): 7–12.
- [47] Campana S E, Thorrold S R. Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2001, 58(1): 30–38.
- [48] Pawson M G. Using otolith weight to age fish. *Journal of Fish Biology*, 1990, 36(4): 521–531.
- [49] 郭弘艺, 唐文乔. 长江口刀鲚矢耳石重量与年龄的关系及其在年龄鉴定中的作用. *水产学报*, 2006, 30(3): 347–352.
- [50] Worthington D G, Doherty P J, Fowler A J. Variation in the relationship between otolith weight and age – implications for the estimation of age of 2 tropical damselfish (*Pomacentrus moluccensis* and *P. wardi*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1995, 52(2): 233–242.
- [51] Lou D C, Mapstone B D, Russ G R, et al. Using otolith weight-age relationships to predict age based metrics of coral reef fish populations across different temporal scales. *Fisheries Research*, 2007, 83(2/3): 216–227.
- [52] Fletcher W J. Application of the otolith weight-age relationship for the pilchard, *Sardinops sagax* Neopilchardus. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1995, 52(4): 657–664.
- [53] Araya M, Cubillos L A, Guzman M, et al. Evidence of a relationship between age and otolith weight in the Chilean jack mackerel, *Trachurus symmetricus murphyi* (Nichols). *Fisheries Research*, 2001, 51(1): 17–26.

- [54] Pilling G M , Grandcourt E M , Kirkwood G P . The utility of otolith weight as a predictor of age in the emperor *Lethrinus mahsena* and other tropical fish species. *Fisheries Research* , 2003 , 60 (2/3) : 493 – 506.
- [55] Cardinale M , Arrhenius F , Johnsson B . Potential use of otolith weight for the determination of age-structure of Baltic cod (*Gadus morhua*) and plaice (*Pleuronectes platessa*). *Fisheries Research* , 2000 , 45 (3) : 239 – 252.
- [56] 李军. 许氏平鲷 (*Sebastes schlegeli*) 的年龄和生长及耳石图像识别系统的设计. 青岛:中国海洋大学硕士学位论文, 2005 , 10 – 15.
- [57] Green B S , Reilly S M , McCormick M I . A cost-effective method of preparing larval fish otoliths for reading using enzyme digestion and staining. *Journal of Fish Biology* , 2002 , 61 (6) : 1600 – 1605.
- [58] Bermejo S , Monegal B , Cabestany J . Fish age categorization from otolith images using multi-class support vector machines. *Fisheries Research* , 2007 , 84 (2) : 247 – 253.
- [59] Fablet R , Chessel A , Carbin S , et al . Reconstructing individual shape histories of fish otoliths: A new image-based tool for otolith growth analysis and modeling. *Fisheries Research* , 2009 , 96 (2/3) : 148 – 159.
- [60] 朱旗, 夏立启, 常剑波. 鱼类耳石微结构的计算机自动识别. *水生生物学报* , 2002 , 26 (6) : 600 – 604.
- [61] Andrews A H , Burton E J , Kerr L A , et al . Bomb radiocarbon and lead-radium disequilibria in otoliths of bocaccio rockfish (*Sebastes paucispinis*): a determination of age and longevity for a difficult to age fish. *Marine and Freshwater Research* , 2005 , 56 (5) : 517 – 528.
- [62] Hoie H , Andersson C , Folkvord A , et al . Precision and accuracy of stable isotope signals in otoliths of pen-reared cod (*Gadus morhua*) when sampled with a high-resolution micromill. *Marine Biology* , 2004 , 144 (6) : 1039 – 1049.
- [63] Solomon C T , Weber P K , Cech J J , et al . Experimental determination of the sources of otolith carbon and associated isotopic fractionation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* , 2006 , 63 (1) : 79 – 89.
- [64] Secor D H , Hendersonzapalo A , Piccoli P M . Can Otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in Anadromous Fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* , 1995 , 192 (1) : 15 – 33.
- [65] Tzeng W N , Severin K P , Wickström H , et al . Strontium bands in relation to age marks in otoliths of European Eel *Anguilla anguilla*. *Zoological Studies* , 1999 , 38 (4) : 452 – 457.
- [66] Volk E C , Blakley A , Schroder S L , et al . Otolith chemistry reflects migratory characteristics of Pacific salmonids: Using otolith core chemistry to distinguish maternal associations with sea and freshwaters. *Fisheries Research* , 2000 , 46 (1/3) : 251 – 266.
- [67] Correia A T , Antunes C , Isidro E J , et al . Changes in otolith microstructure and microchemistry during larval development of the European conger eel (*Conger conger*). *Marine Biology* , 2003 , 142 (4) : 777 – 789.
- [68] Thorrold S R , Jones C M , Swart P K , et al . Accurate classification of juvenile weakfish *Cynoscion regalis* to estuarine nursery areas based on chemical signatures in otoliths. *Marine Ecology-Progress Series* , 1998 , 173 : 253 – 265.
- [69] Granzotto A , Franceschini G , Malavasi S , et al . Marginal increment analysis and Sr/Ca ratio in otoliths of the grass goby , *Zosterisessor ophiocephalus*. *Italian Journal of Zoology* , 2003 , 70 (1) : 5 – 11.
- [70] Secor D H , Rooker J R . Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes? *Fisheries Research* , 2000 , 46 (1/3) : 359 – 371.
- [71] Chang C W , Lin S H , Iizuka Y , et al . Relationship between Sr:Ca ratios in otoliths of grey mullet *Mugil cephalus* and ambient salinity: Validation , mechanisms , and applications. *Zoological Studies* , 2004 , 43 (1) : 74 – 85.
- [72] Lemberget T , McCormick M I . Replenishment success linked to fluctuating asymmetry in larval fish. *Oecologia* , 2009 , 159 (1) : 83 – 93.