

DOI: 10.13376/j.cblls/2015132

文章编号: 1004-0374(2015)07-0953-07

耳石微化学在海洋鱼类洄游类型 和种群识别研究中的应用

熊 瑛^{1,2}, 刘洪波³, 汤建华¹, 仲霞铭¹, 刘培廷¹, 杨 健^{2,3*}, 姜 涛², 陈婷婷²

(1 江苏省海洋水产研究所, 南通 226007; 2 南京农业大学无锡渔业学院, 无锡 214081; 3 中国水产科学研究院淡水渔业研究中心长江中下游渔业生态环境评价和资源养护重点实验室, 无锡 214081)

摘 要: 水环境中化学元素会有规律性地在鱼类耳石上沉积。耳石可作为生境“指纹”标签的独特属性使其更能有效地应用于鱼类资源时空动态的研究。现针对了解较少的海洋鱼类耳石微化学所涉及的主要元素, 综述了 Sr:Ca 值和多元素组合在这些鱼类生活史重建、迁移模式反演和资源种群识别上的研究进展。进展显示, 海水中 Sr:Ca 值的微小变化可以通过在海洋鱼类耳石中的元素积累而放大, 有助于把握鱼类的种间差异或种内不同发育阶段个体的差异。耳石中多元素组合的分析, 亦可有效解释海洋鱼类生活史不同阶段间的生境转换和洄游特征, 甚至“破译”复杂的资源种群结构。耳石微化学在海洋鱼类养护研究上具有极大的潜力, 相关研究需要在我国得到更多的重视和更大的支持。

关键词: 海洋鱼类; 耳石; 元素指纹; 吸收; 洄游模式; 种群识别

中图分类号: Q179.3; S917.4

文献标志码: A

Application of otolith microchemistry on reconstruction of migratory patterns and stock discrimination in marine fishes

XIONG Ying^{1,2}, LIU Hong-Bo³, TANG Jian-Hua¹, ZHONG Xia-Ming¹,
LIU Pei-Ting¹, YANG Jian^{2,3*}, JIANG Tao², CHEN Ting-Ting²

(1 Jiangsu Marine Fisheries Research Institute, Nantong 226007, China; 2 Wuxi Fisheries College, Nanjing Agricultural University, Wuxi 214081, China; 3 Key Laboratory of Fishery Ecological Environment Assessment and Resource Conservation in Middle and Lower Reaches of the Yangtze River, Freshwater Fisheries Research Center, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuxi 214081, China)

Abstract: Elements in ambient water regularly incorporate into fish otoliths. The extraordinary properties of habitat “fingerprint” tag, kept in otolith, provide this organ more advantages beyond traditional methods to investigate the spatial and temporal dynamics of fish resource. Unfortunately, few corresponding literature summaries is available for marine fish. Therefore, this paper reviewed the recent advances of Sr:Ca ratios and multi-elemental compositions on migratory pattern reconstruction and stock discrimination of marine fish, focused on the main elements involved in otolith microchemistry studies. Little variation in seawater Sr:Ca ratios can be considerably amplified in otoliths of marine fishes and facilitates to understand the interspecies differences and variations of one species at different ontogenetic stages. Besides, multi-elemental compositions in otolith can also be very useful to reveal fish habitat shifts, migration patterns and complex stock structures. Otolith microchemistry has widely applicable potentials in conservation studies of marine fish. More attentions and financial supports to corresponding research projects are

收稿日期: 2015-01-20; 修回日期: 2015-03-23

基金项目: 江苏省自然科学基金项目(BK20140438); 江苏省科技支撑计划(BE2012422); 农业部专项-近海渔业资源调查(2015); 江苏省研究生培养创新工程(CXZZ13_0275); 江苏省科技基础设施建设计划(BM2012059)

*通信作者: E-mail: jiany@ffrc.cn

needed in China.

Key words: marine fish; otolith; elemental fingerprints; incorporation; migratory pattern; stock discrimination

耳石 (otolith) 是鱼类内耳膜迷路内的一种石灰质结构, 起听觉和平衡定向的作用, 由约 96% 的碳酸钙、3% 的蛋白质和 1% 的微量元素组成^[1]。硬骨鱼类的耳石有 3 对, 即矢耳石 (sagittae)、微耳石 (lapillus)、星耳石 (asteriscus)。其中最大的矢耳石一般为耳石研究的首选对象。耳石因具有生境“指纹”等特征而广受关注^[2]。第一, 耳石具有独特的时间和空间反演属性 (时间记录属性)。鱼类耳石的生长始于生命初期胚胎的形成, 围绕着耳石核心每日沉积, 发育构成宽窄交互的生长轮^[3-4]。从耳石核心到外缘区的元素组成通常按时间序列记录着鱼类从出生到被捕获时所经历的不同生境特征。第二, 耳石具有非细胞性和代谢惰性, 即使在饥饿时也不会发生重吸收^[3], 沉积在耳石中的生境元素能永久性保存, 体现出很好的空间记录属性^[5]。第三, 对采样困难且无法标志的深海和大洋性鱼类而言, 耳石研究可以弥补无法进行生境调查的缺陷。第四, 耳石样品容易获取, 总体费用可低于其他大规模标记的研究^[6]。

总体来看, 耳石元素“指纹” (elemental fingerprints) 可作为揭示鱼类生活史履历的客观性指标^[5]。这为突破传统研究方法的局限, 有效解决困扰鱼类生活史重建、出生地溯源、混合群体识别、种群判别等研究的一些难题提供了一种有效的途径。然而, 相关的研究在淡水水 (特别是溯河、降河) 洄游中研究较多, 而在海洋鱼类及其洄游特征的研究中报道较少且很分散, 相关的实用性分析也缺乏; 因此, 本文针对海洋鱼类耳石微化学所涉及的主要元素及其在洄游履历和种群识别上的应用进行综述。

1 耳石与生境海水间元素的关系

1.1 耳石中的元素

迄今为止, 耳石中元素已检测出 50 多种, 包括大量元素 (Ca、C、O、N)、常量元素 (Cl、S、Mg、Na、P、Sr、K) 及微量元素 (Ag、Al、As、B、Ba、Bi、Br、Cd、Ce、Co、Cr、Cs、Cu、Dy、Er、Fe、Gd、Hg、Ho、La、Li、Lu、Mn、Nd、Ni、Pb、Pr、Rb、Sc、Se、Si、Sm、Tb、Tm、U、V、Y、Yb、Zn)^[7-8]。

在硬骨鱼类的发育生长过程中, 水环境中的化

学元素经过鱼类的鳃呼吸等方式进入血液。然后, 经过细胞递减传输进入其内淋巴结晶后沉积在耳石中^[9]。水体元素被吸收进入耳石的过程中, 当流经水环境 - 血液、血液 - 血液结合蛋白、血液 - 淋巴液、淋巴液 - 耳石等 4 个界面时^[7], 元素间亲和力和化学行为对耳石中的元素含量起着决定性作用。基于 1963 年 Pearson 提出的软硬酸碱理论“硬酸倾向与硬碱结合, 软酸倾向与软碱结合”, 2012 年 Sturrock 等^[10]解释了海水中元素吸收进入耳石的机制 (图 1)。

在海水中, 硬酸离子 (如 Li^+ 、 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 、 Sr^{2+} 和 Ba^{2+}) 与硬碱离子 OH^- 等结合形成稳定的配合物, 在海水中停留的时间比海水自身混合的时间要长, 并且其浓度会随盐度而改变; 而软酸和交界酸, 如 Cu^{2+} 、 Zn^{2+} 及浓度更小的 Mn^{2+} , 与海水中软碱如 CO_3^{2-} 和 Cl^- 等结合形成沉淀后从海水中分离^[10]。

在血液中, 上述硬酸离子大部分作为自由基被动扩散或松散地结合在清蛋白等小分子上^[11], Ca 的同族元素易与羧基残基结合, 50% 以上将以自由离子形式留于血液中^[12-14]。软酸和交界酸离子则与血浆蛋白组氨酸、蛋氨酸和半胱氨酸结合, 主动运输至肝脏, 代谢后被排出体外^[15]。

耳石形成期间, 硬酸离子易进入耳石晶格中, 尤其是 Ca 的同族元素, 如 Sr, 离子半径与 Ca 相近, 在碳酸钙的沉积过程中 Sr 离子置换 Ca 离子进入耳石晶格^[16]。软酸离子与血浆蛋白结合形成稳定的有机化合物, 70%~100% 的 Cu 和 40%~60% 的 Zn 结合在蛋白质结构上^[17], 尽管这些蛋白结合物容易排出体外, 但由于其较高的含量和稳定性, 一定程度上能促使软酸离子进入耳石的晶体结构^[18-19]。

1.2 海水中的相关元素

上述耳石中的元素均来源于海水生境。海水中的相关元素通过生物、生理和化学过程不断迁移和循环^[20], 如在盐度约高于 8 的水体, Sr 和 Ca 都表现出准保守的分布^[10], 使得 Sr:Ca 以及一些保守的元素与 Ca 的比值近乎常数^[21-24]。海水表面的 Ba 易与颗粒物形成重晶石后沉降, 随后在海水中层被细菌分解, 增加了海洋中层的 Ba 浓度, 因此, Ba 元素可作为开放海域中的环境标签^[25]。由于上升流、河口潮汐及人类活动的影响, 近海海域一般表现出

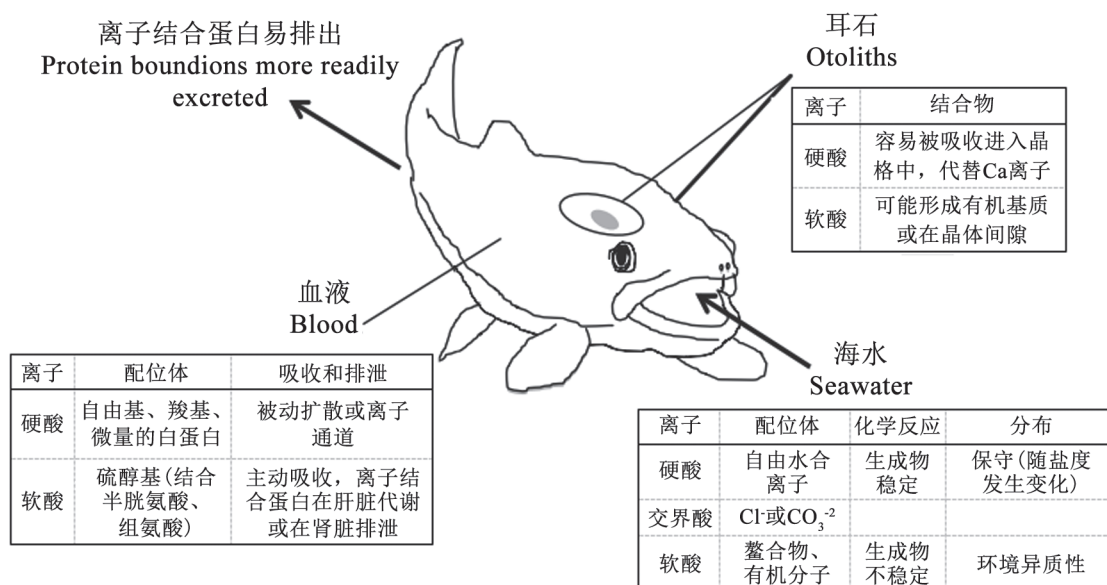


图1 海水元素吸收进入耳石的示意图^[10]

较大的化学异质性, 导致空间变化的特征元素常为软酸; 而一些软酸元素(如 Ni 等)在鱼体中代谢后易排出, 在耳石中的浓度显著低于仪器对元素的检出限^[26]; 但也有一些软酸元素(如 Mn)的浓度常随离海岸或污染源(如热水口)距离和海水深度的增加而减少^[27], 环境异质性明显。

尽管软酸离子是反映海洋环境特征的有效标记, 但由于其与血浆蛋白的亲合力较强, 容易受到鱼类生理的影响; 而硬酸离子与硬碱离子形成水合离子络合物, 在耳石中的浓度大, 且不会受到血浆蛋白化学反应的影响。鉴于海洋环境化学元素的空间异质性以及耳石中的含量比例, Li、Mg、Mn、Cu、Zn、Sr、Ba 等 7 种元素较为适用于海洋鱼类生活史生境的反演。

1.3 耳石与海洋鱼类生境元素间浓度的相关性

耳石微化学的早期研究是假定元素按照环境水体中相应的含量比例被吸收进入耳石^[5], 但据目前研究结果显示, 元素在耳石中的沉积机制并非完全如此。水体环境中一些元素的浓度和耳石中的浓度呈正相关; 相关性最为显著是硬酸元素, 如 Sr 和 Ba, 海水鱼类耳石中的 83% Sr 和 98% 的 Ba 来源于周围的海水^[28]; 另一些元素, 如 Pb^[19,29]、Fe^[29] 等也表现出与水体中元素浓度的正相关性。然而, 大多数元素在水体浓度与耳石中的浓度表现为相关性不显著, 如 Mg^[24,30]、Zn^[26,29]、Cu^[26]、Cr^[26]、Ni^[26] 等; 或者表现为负相关性, 如 Li^[19]、Mn^[31] 等。甚

至同一种元素在不同鱼类耳石中, 与水体的元素浓度表现出不一致的相关性甚至相反的相关性, 如 Pb 和 Hg^[32]。这可能源于不同鱼种对水体元素种间的吸收差异。

2 海洋鱼类耳石微化学的主要研究途径

Sr:Ca 分析和多元素分析是海洋鱼类耳石微化学最为主要的研究途径, 两者应用的侧重点不同。前者利用耳石中 Sr:Ca 比对生活史中生境的时间序列变化和空间分布特征的分析, 比较可靠地解析洄游性鱼类个体的生活履历; 后者则利用多元素组合对某一生长阶段生境特征的反映, 进行鱼类混合群体识别、产卵场判别以及出生地溯源等。

2.1 Sr:Ca 值

Sr 的含量与分布方式通常在不同盐度自然水体中有差异, 海水区高、河口区居中、淡水区低; 三种类型的水体中 Sr:Ca 的平均值依次为 (8.3±4.5)、(5.6±1.1)、(2.7±1.5)。这种差异可用于标记鱼类生活迁移过程中所经历的不同水化学环境特征^[33]。耳石 Sr:Ca 成功地应用于重建洄游性种类的洄游史^[22,34-40]。以降河洄游的日本鳗鲡 (*Anguilla japonica*) 为例, 耳石外缘区的 Sr:Ca 分布特征显示, 出生于海洋并生活于近海的海洋性个体 Sr:Ca 为 >6.0, 而迁徙于近海 - 河口区的个体为 2.5~6.0, 淡水中的个体为 <2.5^[41]。在海洋鱼类带鱼个体的生境履历研究中发现, 耳石元素 Sr:Ca 为 4.9, 表现出较为典型的近海

生活履历^[42]。黄海南部小黄鱼成鱼耳石 Sr:Ca 可明显分为高 Sr:Ca 阶段 (7.10) 和低 Sr:Ca 阶段 (4.79), 对应于早期生活阶段的高盐生境和生长后期的半咸水生境^[43]。同一石首鱼科的棘头梅童鱼^[44]和鲈鱼^[45], 其生活史阶段的 Sr:Ca 值与小黄鱼的 Sr:Ca 值的波动较为一致。然而, 黄海南部的银鲳孵化和早期发育 Sr:Ca 值适中 (5.86), 当龄鱼在后期的生长中则需洄游经过两段 Sr:Ca 值高达 9 的高盐生境^[45]。

尽管海水 Sr:Ca 值变化幅度很小^[23], 海洋鱼类耳石 Sr:Ca 值却能看到很大的种间差异^[46-47]。随着鱼体年龄的增加, 耳石 Sr:Ca 有可能增大^[46,48], 且海洋鱼类耳石 Sr:Ca 的年内波动也常常高于海淡水洄游种类^[49]。裸棘杜父鱼 (*Gymnocanthus tricuspis*)、小杜父鱼 (*Trigloporus quadricornis*)、细身宽突鳕 (*Eleginus gracilis*)、太平洋鳕 (*Gadus macrocephalus*) 的耳石均表现出在幼鱼阶段 Sr:Ca 低, 生长后期 Sr:Ca 增加至 8; 阿留申平鲈 (*Sebastes aleutianus*)、锉头平鲈 (*S. ruberrimus*)、背平鲈 (*S. maliger*) 表现出较低的 Sr:Ca 水平, 约为 3, 甚至更低; 壮体拟庸鲽 (*Hippoglossoides robustus*)、北极光鲽 (*Liopsetta glacialis*)、太平洋庸鲽 (*Hippoglossus stenolepis*) 的耳石 Sr:Ca 波动较大, 存在明显的变态特征, 生长后期的 Sr:Ca 较高; 近海捕获的强壮北鲷 (*Anisarchus medius*) 耳石核心 Sr:Ca 达到 13.93, 随后急剧下降至 0.5 左右^[49]。

Brown 和 Severin^[49] 收集了美国淡水、河口及海水中 Sr 和 Ca 浓度资料, 海水的 Sr:Ca (8.17~8.87) 相对稳定, 而河流 (0.27~19.18) 和淡水湖泊 (0.20~5.02) 则波动较大。近年来, 科学家们为确认耳石中 Sr:Ca 比反映环境水体中相应元素背景的程度, 在受控条件下对水体中 Sr 被吸收进入耳石的过程以及水环境条件 (如: Sr 背景浓度、水温、盐度) 和鱼类生理发育状态等与耳石中 Sr 吸收过程的耦合机制开展了大量研究。结果显示如下。第一, 一些海洋鱼类耳石中 Sr 元素含量受海水环境中的 Sr 和 Ca 的相对浓度的影响, 而非水体中 Sr 的绝对含量。如人工控制条件下的大黄鱼 (*Larimichthys crocea*)^[50]、黄尾平口石首鱼 (*Leiostomus xanthurus*)^[51-52] 及布氏棘鲷 (*Acanthopagrus butcheri*)^[31] 的研究结果有相应的趋势。第二, 耳石中 Sr 浓度与水温及盐度的相关关系具有种类特异性。温度方面, Radtke 和 Shafer^[16] 报道大西洋鲱 (*Clupea harengus*) 幼鱼耳石的 Sr:Ca 与饲养温度成负相关, 但也有例外的研究结果, 如当水温从 19 °C 上升到 28 °C 时, 澳洲鲷 (*Girella*

elevata) 耳石的 Sr:Ca 并没有下降^[53]。盐度方面, Sector 和 Rooker^[54], 以及 Yang 等^[33] 认为水体盐度和耳石 Sr:Ca 间呈现正相关关系, 不同盐度梯度的水体间鱼类耳石的 Sr:Ca 值差异显著。第三, 生理因素也可能成为影响耳石元素组成的主要因素。鱼类血液和淋巴液化学成分的季节变化会导致鱼体生理状态发生变化, 从而影响耳石中 Sr 元素的吸收^[55]。某种特定的条件下, 耳石微化学受生理因素的影响甚至可能超出水环境的影响^[56]。因此, Sr:Ca 的应用需要注意一些特殊情况, 如不同鱼类间 Sr 的吸收率变化相当大^[57-58], 也可能受到温度和生理发育的影响^[30,49,55]。然而, 对海淡水洄游性鱼类而言, 虽然水温、食物、生理状况可能影响到耳石中 Sr 和 Ca 的吸收, 但相比盐度变化的影响, 前者的作用甚至可忽略^[59]。笔者认为, 总体来看水体中 Sr:Ca 水平是影响淡水鱼类和海淡水洄游鱼类耳石 Sr:Ca 的主要因素, 而对海洋鱼类可能更为复杂。海洋鱼类生活史中短期的 Sr:Ca 剧烈波动可能与该时期内生境 (如特殊盐度水团) 元素背景变化大有关^[60], 通过耳石微化学应该能够掌握海洋鱼类洄游与生长的过程中所经历过的特殊盐度海洋水体之间的关联^[61-62]。

2.2 多元素组合分析

耳石中多种元素组合分析主要用于解析鱼类资源群体的结构单元特征。海洋鱼类桔刺鲷 (*Hoplostethus atlanticus*) 的全耳石“指纹”(Ba、Cd、Cu、K、Pb、Sr、Zn、Mg、Na、S) 分析结果不仅成功用于不同资源群体的鉴别, 还有效地验证了基于基因标记和寄生虫标记的研究结果, 首次证实了同一海域存在另一未知的资源群体, 修正了该海域只存在单个种群的传统观点^[63]。耳石 Li:Ca、Mn:Ca、Ba:Ca、Zn:Ca、Cu:Ca 的多元素比分析, 亦可揭示东北大西洋海域的圆吻突吻鲷 (*Coryphaenoides rupestris*) 生活史阶段存在的明显地理隔离^[64]。此外, Mg:Ca、Mn:Ca、Sr:Ca、Ba:Ca 多元素比结合稳定性同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{18}\text{O}$ 的综合分析, 可确定 5 个不同海域的犬牙石鱼 (*Cynoscion regalis*) 出生地和资源群单元的差异, 判别成功率达 60%~81%。结果足以证实耳石的天然标记属性能满足渔业模型中时空动态研究的要求, 对划定近海海洋保护区范围有效可行^[66]。同样, 通过对两种海洋性鱼类——智利海鲈鱼 (*Dissostichus eleginoides*)^[65] 和黑鳍冰鱼 (*Chaenocephalus aceratus*)^[66] 耳石核心多元素的研究, 不仅证实了从生长率测定、形态比较、寄生虫标记和基因标记等所得出的资源

群体结构的推论, 而且更有效地识别出各资源群体结构组成细节。

耳石核心区元素分析特别适用于判定鱼类产卵场, 可以应用于推测鱼类资源群体来自相同的^[67]还是不同的产卵场^[68], 还可以有效获取产卵场的生境细节或幼鱼补充群体的迁移动态^[69-70]。通过对欧洲鳎 (*Engraulis encrasicolus*) 耳石核心区元素 (Li、Mg、Mn、Zn、Sr、Ba、Pb、Hg) 的分析和判别, 证实了该种类存在多个产卵场的假说^[71]; 另外, 该种类的耳石核心区存在高 Sr 低 Ba 和低 Sr 高 Ba 的两种情况, 依据水体盐度和耳石 Sr:Ca 成正相关关系^[33,54], 而与 Ba:Ca 成负相关关系^[72], 进一步揭示出欧洲鳎产卵场之间的盐度差异的特征。

耳石中多种元素组合也能客观地反映鱼类生长过程中栖息环境的变化。Morat 等^[73]发现西北地中海欧洲鳎 (*S. solea*) 耳石中 Fe:Ca、Mn:Ca、Mg:Ca、Co:Ca 的变化与鱼体大小明显相关, 即成鱼阶段表现为高 Co:Ca 比值, 与深海底泥中沉积物有关; 稚鱼阶段为较高 Sr:Ca 和 Cu:Ca, 与入海流域来水的盐度和地表径流中生活及农业污染物有关, 如沿岸葡萄种植园中的高含量的 Cu; 仔鱼阶段则为较高 Mg:Ca, 与其稚鱼时在浅海、成鱼时在深海中生活的习性相关。

3 研究展望

耳石元素 (特别是 Sr:Ca 值和多元素组合) “指纹”分析技术具有集元素地球化学、海洋学、水产学、环境生物学等多学科交叉的优势, 同样可应用于破解海洋洄游性鱼类生活史重建、群体识别、产卵场判定、鱼类早期补充机制等一系列研究的难点^[2]。尽管海洋鱼类及其洄游特征的研究中报道较少且分散, 但本综述显示, 该技术在海洋鱼类研究中同样适用, 特别是在以下几方面应用潜力明显: 基于海水环境的化学异质性研究海洋鱼类种群判别^[5,74-75], 海洋鱼类种群的个体发育和分布的年间变化及补充机制^[68,76]; 基于耳石微化学的周期变化揭示鱼类个体的时空分布或海洋鱼类季节性迁移模式^[77]; 以及综合海洋鱼类洄游分布、水体生境背景与耳石微化学“指纹”等信息, 重建海洋鱼类运动轨迹的研究等。值得注意的是, 我国耳石元素“指纹”研究尚处于起步阶段, 在强化自主研究的同时, 还亟需与国外相关学科的研究者加强合作, 取长补短, 更快、更有效地推动我国海洋鱼类耳石微化学的深入, 并取得更多的突破性的进展。

[参 考 文 献]

- [1] 高永华, 李卓, 乔莉, 等. 鲤鱼耳石的拉曼及红外光谱特征研究. 光谱学与光谱分析, 2009, 29(10): 2689-93
- [2] Campana SE. Otolith science entering the 21st century. Mar Freshwater Res, 2005, 56(5): 485-95
- [3] Campana SE, Neilson JD. Microstructure of fish otoliths. Can J Fish Aquat Sci, 1985, 42(5): 1014-32
- [4] Tohse H, Mugiya Y. Diel variations in carbonate incorporation into otoliths in goldfish. J Fish Biol, 2002, 61(1): 199-206
- [5] Elsdon TS, Wells BK, Campana SE, et al. Otolith chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes: hypotheses, assumptions, limitations and inferences. Oceanogr Mar Biol, 2008, 46: 297-330
- [6] Fairclough DV, Edmonds JS, Lenanton RCJ, et al. Rapid and cost-effective assessment of connectivity among assemblages of *Choerodon rubescens* (Labridae), using laser ablation ICP-MS of sagittal otoliths. J Exp Mar Biol Ecol, 2011, 403(1): 46-53
- [7] Campana SE. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. Mar Ecol Prog Ser, 1999(1), 188: 263-97
- [8] Chen Z, Jones CM. Simultaneous determination of 33 major, minor, and trace elements in juvenile and larval fish otoliths by high resolution double focusing sector field inductively coupled plasma mass spectrometry [C]// Winter Conference on Plasma Spectrochemistry, Tucson, Arizona, 2006: 8-14
- [9] Payan P, De Pontual H, Boeuf G, et al. Endolymph chemistry and otolith growth in fish. Comptes Rendus Palevol, 2004, 3: 535-47
- [10] Sturrock AM, Trueman CN, Darnaude AM, et al. Can otolith elemental chemistry retrospectively track migrations in fully marine fishes? J Fish Biol, 2012, 81(2): 766-95
- [11] Williams DR. The metals of life[M]. London: Van Nostrand Reinhold Company, 1971
- [12] Yasuo M. Calcification in fish and shell-fish-vi: Seasonal change in calcium and magnesium concentration of the otolith fluid in some fish with special reference to the zone formation of their otolith. Bull Jpn Soc Sci Fish, 1966, 32: 549-57
- [13] Andreasen P. Free and total calcium concentrations in the blood of rainbow trout, *Salmo Gairdneri*, during “stress” conditions. J Exp Biol, 1985, 118(5): 111-20
- [14] Hansse RG, Lafeber FP, Flik G, et al. Ionic and total calcium levels in the blood of the European eel (*Anguilla anguilla*): effects of stanniectomy and hypocalcin replacement therapy. J Exp Biol, 1989, 141: 177-86
- [15] Watanabe T, Kiron V, Satoh S. Trace minerals in fish nutrition. Aquaculture, 1997, 151(1): 185-207
- [16] Radtke RL, Shafer DJ. Environmental sensitivity of fish otolith microchemistry. Aus J Mar Freshwater Res, 1992, 43(5): 935-51
- [17] Miller MB, Clough AM, Batson JN, et al. Transition metal binding to cod otolith proteins. J Exp Mar Biol Ecol, 2006, 329(1):135-43

- [18] Milton DA, Tenakanai CD, Chenery SR. Can the movements of barramundi in the Fly River Region, Papua New Guinea be traced in their otoliths? *Estuar Coast Shelf S*, 2000, 50(6): 855-68
- [19] Milton DA, Chenery SR. Sources and uptake of trace metals in otoliths of juvenile barramundi (*Lates calcarifer*). *J Exp Mar Biol Ecol*, 2001, 264(1): 47-65
- [20] Hunter KA, Boyd P. Biogeochemistry of trace metals in the ocean. *Mar Freshwater Res*, 1999, 50(8): 739-53
- [21] Secor DH, Henderson-Arzapalo A, Piccoli PM. Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? *J Exp Mar Biol Ecol*, 1995, 192(1): 15-33
- [22] Babaluk JA, Halden NM, Reist JD, et al. Evidence for non-anadromous behaviour of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Lake Hazen, Ellesmere Island, Northwest Territories, Canada, based on scanning proton microprobe analysis of otolith strontium distribution. *Arctic*, 1997, 50: 224-33
- [23] Zimmerman CE. Relationship of otolith strontium-to-calcium ratios and salinity: experimental validation for juvenile salmonids. *Can J Fish Aquat Sci*, 2005, 62(1): 88-97
- [24] Hicks AS, Closs GP, Swearer SE. Otolith microchemistry of two amphidromous galaxiids across an experimental salinity gradient: A multi-element approach for tracking diadromous migrations. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2010, 394(1): 86-97
- [25] Ashford JR, Jones CM, Hofmann EE, et al. Can otolith elemental signatures record the capture site of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*), a fully marine fish in the Southern Ocean? *Can J Fish Aquat Sci*, 2005, 62(12): 2832-40
- [26] Hanson PJ, Zdanowicz VS. Elemental composition of otoliths from Atlantic croaker along an estuarine pollution gradient. *J Fish Biol*, 1999, 54(3): 656-68
- [27] Bruland KW, Lohan MC. Controls of trace metals in seawater[M]//Holland HD, Turekian KK, eds. *Treatise on Geochemistry. 6: The oceans and marine geochemistry*. Amsterdam: Elsevier, 2003: 23-47
- [28] Walther BD, Thorrold SR. Water, not food, contributes the majority of strontium and barium deposited in the otoliths of a marine fish. *Mar Ecol Prog Ser*, 2006, 311(8): 125-30
- [29] Ranaldi MM, Gagnon MM. Zinc incorporation in the otoliths of juvenile pink snapper (*Pagrus auratus* Forster): The influence of dietary versus waterborne sources. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2008, 360(1): 56-62
- [30] Miller JA. Effects of water temperature and barium concentration on otolith composition along a salinity gradient: Implications for migratory reconstructions. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2011, 405(1): 42-52
- [31] Elsdon TS, Gillanders BM. Relationship between water and otolith elemental concentrations in juvenile black bream *Acanthopagrus butcheri*. *Mar Ecol Prog Ser*, 2003, 260: 263-72
- [32] Geffen AJ, Pearce N JG, Perkins WT. Metal concentrations in fish otoliths in relation to body composition after laboratory exposure to mercury and lead. *Mar Ecol Prog Ser*, 1998, 165(1): 235-45
- [33] Yang J, Jiang T, Liu H. Are there habitat salinity markers of the Sr:Ca ratio in the otolith of wild diadromous fishes? A literature survey. *Ichthyol Res*, 2011, 58(3): 291-4
- [34] Kalish JM. Use of otolith microchemistry to distinguish the progeny of sympatric anadromous and non-anadromous salmonid. *Fish Bull US*, 1990, 88: 657-66
- [35] Secor DH, Rooker JR, Zlokovitz E, et al. Identification of riverine, estuarine, and coastal contingents of Hudson River striped bass based upon otolith elemental fingerprints. *Mar Ecol Prog Ser*, 2001, 211(4): 245-53
- [36] Thorrold SR, Latkoczy C, Swart PK, et al. Natal homing in a marine fish metapopulation. *Science*, 2001, 291(5502): 297-9
- [37] Gillanders BM. Otolith chemistry to determine movements of diadromous and freshwater fish. *Aquat Living Resou*, 2005, 18(3): 291-300
- [38] Milton DA, Chenery SR. Movement patterns of barramundi *Lates calcarifer*, inferred from $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ and Sr/Ca ratios in otoliths, indicate non-participation in spawning. *Mar Ecol Prog Ser*, 2005, 301: 279-91
- [39] Walther BD, Thorrold SR. Limited diversity in natal origins of immature anadromous fish during ocean residency. *Can J Fish Aquat Sci*, 2010, 67(10): 1699-707
- [40] Panfili J, Darnaude AM, Lin YJ, et al. Habitat residence during continental life of the European eel *Anguilla anguilla* investigated using linear discriminant analysis applied to otolith Sr:Ca ratios. *Aquat Biol*, 2012, 15(2): 175-85
- [41] Tsukamoto K, Arai T. Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitats. *Mar Ecol Prog Ser*, 2001, 220(1): 265-76
- [42] 窦硕增, 横内一树, 于鑫, 等. 基于 EPMA 的耳石 Sr:Ca 比分析及其在鱼类生活履历反演中的应用实例研究. *海洋与湖沼*, 2011, 42(4): 512-20
- [43] 熊瑛, 刘洪波, 刘培廷, 等. 基于耳石元素微化学的江苏吕泗近岸小黄鱼生境履历重建. *应用生态学报*, 2014, 25(3): 836-42
- [44] Liu H, Jiang T, Huang H, et al. Estuarine dependency in *Collichthys lucidus* of the Yangtze river estuary as revealed by the environmental signature of otolith strontium and calcium. *Environ Biol Fish*, 2015, 98(1): 165-72
- [45] 熊瑛, 刘洪波, 姜涛, 等. 黄海南部野生银鲳和鲈鱼的耳石元素微化学研究. *海洋学报*, 2015, 37(2): 36-43
- [46] Kalish JM. Otolith microchemistry: validation of the effects of physiology, age and environment on otolith composition. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1989, 132(3): 151-78
- [47] Hamer PA, Jenkins GP. Comparison of spatial variation in otolith chemistry of two fish species and relationships with water chemistry and otolith growth. *J Fish Biol*, 2007, 71(4): 1035-55
- [48] Walther BD, Kingsford MJ, O'Callaghan MD, et al. Interactive effects of ontogeny, food ration and temperature on elemental incorporation in otoliths of a coral reef fish. *Environ Biol Fish*, 2010, 89: 441-51
- [49] Brown RJ, Severin KP. Otolith chemistry analyses indicate

- that water Sr:Ca is the primary factor influencing otolith Sr:Ca for freshwater and diadromous fish but not for marine fish. *Can J Fish Aquat Sci*, 2009, 66(10): 1790-808
- [50] 张翼, 黎雨轩, 徐献明, 等. 环境因子对大黄鱼耳石锶元素富积的影响. *海洋渔业*, 2013, 35(3): 278-88
- [51] Bath GE, Thorrold SR, Jones CM, et al. Strontium and barium uptake in aragonitic otoliths of marine fish. *Geochim Cosmochim Acta*, 2000, 64(10): 1705-14
- [52] Martin GB, Thorrold SR, Jones CM. Temperature and salinity effects on strontium incorporation in otoliths of larval spot (*Leiostomus xanthurus*). *Can J Fish Aquat Sci*, 2004, 61(1): 34-42
- [53] Gallahar NK, Kingsford MJ. Patterns of increment width and strontium: calcium ratios in otoliths of juvenile rock blackfish, *Girella elevata* (M.). *J Fish Biol*, 1992, 41(5): 749-63
- [54] Sector DH, Rooker JR. Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes? *Fish Res*, 2000, 46(1): 359-71
- [55] Kalish JM. Determinants of otolith chemistry: seasonal variation in the composition of blood plasma, endolymph and otoliths of bearded rock cod *Pseudophycis barbatus*. *Mar Ecol Prog Ser*, 1991, 74: 137-59
- [56] Sturrock AM, Trueman CN, Milton JA, et al. Physiological influences can outweigh environmental signals in otolith microchemistry research. *Mar Ecol Prog Ser*, 2014, 500(1): 245-64
- [57] Swearer SE, Forrester GE, Steele MA, et al. Spatio-temporal and interspecific variation in otolith trace-elemental fingerprints in a temperate estuarine fish assemblage. *Estuar Coast Shelf S*, 2003, 56(5): 1111-23
- [58] Rooker J, Kraus R, Secor D. Dispersive behaviors of black drum and red drum: Is otolith Sr:Ca a reliable indicator of salinity history? *Estuaries*, 2004, 27(2): 334-41
- [59] Howland KL, Tonn WM, Babaluk JA, et al. Identification of freshwater and anadromous inconnu in the Mackenzie River system by analysis of otolith strontium. *Trans Am Fish Soc*, 2001, 130(5): 725-41
- [60] Elsdon TS, Gillanders BM. Temporal variability in strontium, calcium, barium, and manganese in estuaries: implications for reconstructing environmental histories of fish from chemicals in calcified structures. *Estuar Coast Shelf S*, 2006, 66(1): 147-56
- [61] Ashford JR, Arkhipkin AI, Jones CM. Otolith chemistry reflects frontal systems in the Antarctic Circumpolar Current. *Mar Ecol Prog Ser*, 2007, 351(1): 249-60
- [62] Ashford JR, Jones CM, Hofmann EE, et al. Otolith chemistry indicates population structuring by the Antarctic Circumpolar Current. *Can J Fish Aquat Sci*, 2008, 65(2): 135-46
- [63] Edmonds J, Caputi N, Morita M. Stock discrimination by trace-element analysis of otoliths of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*), a deep-water marine teleost. *Mar Freshwater Res*, 1991, 42: 383-9
- [64] Longmore C, Trueman CN, Neat F, et al. Otolith geochemistry indicates life-long spatial population structuring in a deep-sea fish, *Coryphaenoides rupestris*. *Mar Ecol Prog Ser*, 2011, 435(8): 209-24
- [65] Ashford JR, Arkhipkin AI, Jones CM. Can the chemistry of otolith nuclei determine population structure of Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides*? *J Fish Biol*, 2006, 69(3): 708-21
- [66] Ashford J, La Mesa M, Fach BA, et al. Testing early life connectivity using otolith chemistry and particle-tracking simulations. *Can J Fish Aquat Sci*, 2010, 67(8): 1303-15
- [67] Fowler AJ, Gillanders BM, Hall KC. Relationship between elemental concentration and age from otoliths of adult snapper (*Pagrus auratus*, Sparidae): implications for movement and stock structure. *Mar Freshwater Res*, 2005, 56(5): 661-76
- [68] Tanner SE, Vasconcelos RP, Cabral HN, et al. Testing an otolith geochemistry approach to determine population structure and movements of European hake in the northeast Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. *Fish Res*, 2012, 125(4): 198-205
- [69] Aldanondo N, Cotano U, Tiepolo M, et al. Growth and movement patterns of early juvenile European anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Biscay based on otolith microstructure and chemistry. *Fish Oceanogr*, 2010, 19(3): 196-208
- [70] Morais P, Babaluk J, Correia AT, et al. Diversity of anchovy migration patterns in an European temperate estuary and in its adjacent coastal area: Implications for fishery management. *J Sea Res*, 2010, 64(3): 295-303
- [71] Guidetti P, Petrillo M, De Benedetto G, et al. The use of otolith microchemistry to investigate spawning patterns of European anchovy: A case study in the eastern Ligurian Sea (NW Mediterranean). *Fish Res*, 2013, 139(1): 1-4
- [72] Elsdon TS, Gillanders BM. Consistency of patterns between laboratory experiments and field collected fish in otolith chemistry: an example and applications for salinity reconstructions. *Mar Freshwater Res*, 2005, 56(5): 609-17
- [73] Morat F, Lecomte-Finiger R, Blamart D, et al. Preliminary indication of ontogenetic and spatial variations in the whole otolith isotopic and elemental signatures of *Solea solea* in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Sci Mar*, 2012, 76(4): 647-57
- [74] Secor D. Specifying divergent migrations in the concept of stock: the contingent hypothesis. *Fish Res*, 1999, 43(99): 13-34
- [75] Ferguson GJ, Ward TM, Gillanders BM. Otolith shape and elemental composition: Complementary tools for stock discrimination of mulloway (*Argyrosomus japonicus*) in southern Australia. *Fish Res*, 2011, 110(1): 75-83
- [76] Clarke LM, Munch SB, Thorrold SR, et al. High connectivity among locally adapted populations of a marine fish (*Menidia menidia*). *Ecology*, 2010, 91(12): 3526-37
- [77] Mercier L, Mouillot D, Bruguier O, et al. Multi-element otolith fingerprints unravel sea-lagoon lifetime migrations of gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Mar Ecol Prog Ser*, 2012, 444: 175-94