

石岛湾四种常见鱼类的热耐受性比较研究

窦硕增^{1,2,3}, 南 鸥^{1,3}, 曹 亮^{1,2}, 宋骏杰^{1,3}, 田洪林^{1,3}, 刘永叶⁴

(1. 中国科学院 海洋研究所 海洋生态与环境科学重点实验室, 山东 青岛 266071; 2. 海洋国家实验室 海洋生态与环境科学功能实验室, 山东 青岛 266071; 3. 中国科学院大学 北京 100049; 4. 环境保护部 核与辐射安全中心, 北京 100082)

摘要: 作者分别采用动态法和静态法两种实验方法, 以石岛湾 4 种常见鱼类(许氏平鲈(*Sebastes schlegeli*)、大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*)、褐菖鲈(*Sebastes marmoratus*)和矛尾鰕虎鱼(*Chaeturichthys stigmatias*))为研究对象, 对比研究了在 4 个季节基础水温(5.0~26.0℃)和 9 个温升速率(0.5~15.0℃/h)下这些鱼类的热耐受性。结果表明, 4 种鱼类的 CTM(最大临界温度)和 24 h UILT₅₀(24 h 高起始致死温度)均与基础水温呈显著正相关, 温升速率对鱼类耐热性的影响因鱼种和季节基础温度而异; 相同基础水温下 4 种实验鱼类的 CTM 值均高于 24 h UILT₅₀。4 种鱼类的 24 h UILT₅₀ 依次为: 矛尾鰕虎鱼>许氏平鲈>褐菖鲈>大泷六线鱼。

关键词: 热耐受性; 温升速率; 驯化温度; 最大临界温度; 24 h 高起始致死温度; 鱼类

中图分类号: Q178.1; X57 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2017)09-0056-09

DOI: 10.11759//hykx2017031002

全球变暖导致了全球海洋表层水温呈升高的趋势。美国国家海洋和大气管理局(NOAA)的研究表明, 1901—2015 年, 全球海洋的海表温度每 10 年平均上升了 0.13℃。预计在下个百年全球平均气温将增加 1~7℃^[1], 这将进一步影响海洋水温的变化, 并对水生生物和生态环境产生重大潜在影响。中国沿海地区分布了许多大型火电厂和核电厂, 普遍采用直流冷却的方式, 以冷却水为载体将大量的废热排放到海洋中^[2]。这些温排水可使接纳水域的水温升高, 而排水口水温可升高 8~12℃^[3]。大量的温排水在近岸局部海域形成高温区, 不仅改变了接纳水体的理化性质, 而且影响了各类海洋生物的繁殖、发育和生长, 对海洋生态环境造成严重影响^[4]。全球气候变暖和大型电厂的温排水带来的热污染已经成为中国近海一个日益严重的重大环境问题。

温度可显著影响鱼类的生化、生理和生活史过程。鱼类属于变温动物, 自身缺乏体温调节能力, 其体温随着环境温度变化而变化, 对水温的反应敏感和迅速, 易受环境温度影响^[5]。温度能够直接影响近海生态系统中鱼类种类组成和数量变动, 而鱼类对温度的适应能力也决定了其时空分布。例如, 随着水温的升高, 耐温性或喜温性鱼类在群落中所占的比例有增加的趋势; 而一些喜低温的种类则可能向高纬度或外海迁移。另一方面, 鱼类会主动选择适宜的

温度环境。因此, 在适温范围内, 适度温升能提高海洋鱼类的摄食能力, 促进其性成熟, 加速生长。当鱼类无法逃离不利水温环境时, 机体可能会自主进行一系列内生理调整以适应新的环境, 以维持内环境稳态, 即所称的热忍受或热耐受^[6]。

石岛湾海域年平均水温为 12.8℃, 月平均水温 4.1 (2 月份)~26.5℃(8 月份)。该水域生物资源丰富, 是多种渔业生物洄游的必经之地, 是中国北方海区的重要渔场之一, 主要经济渔业生物有许氏平鲈(*Sebastes schlegeli*)、大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*)、褐牙鲈(*Paralichthys olivaceus*)、矛尾鰕虎鱼(*Chaeturichthys stigmatias*)、褐菖鲈(*Sebastes marmoratus*)、鹰爪虾(*Trachypenaeus curvirostris*)、口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)和三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)等。石岛湾核电厂(规划筹建 4 台 1250MW AP1000 压水堆核电机组)运营后, 预计将

收稿日期: 2017-03-10; 修回日期: 2017-03-29

基金项目: 国家自然科学基金委员会-山东省人民政府联合资助海洋科学研究中心项目(U1606404); 国家科技重大专项(2013ZX06002001)

[Foundation: NSFC-Shandong Joint Fund for Marine Science Research Centers, No.U1606404; National Science and Technology Major Project, No. 2013ZX06002001]

作者简介: 窦硕增(1967-), 男, 山东沂源人, 研究员, 博士, 主要从事海洋生物资源与环境研究, 电话: 0532-82898842, E-mail: szdou@qdio.ac.cn

有大量的温排水排至石岛湾附近的受纳水体^[7], 可能对该水域的海洋生物产生热影响效应。

作者分别采用动态法和静态法两种实验方法, 对比研究了在不同季节基础水温(5.0~26.0℃)和温升速率(0.5~15.0℃/h)下石岛湾 4 种常见鱼类(许氏平鲂、大龙六线鱼、褐菖鲈和矛尾鰕虎鱼)的热耐受性(动态法指标: 最大临界温度 Critical thermal maximum, CTM; 静态法指标: 24 h 高起始致死温度 24 hour Upper Incipient Lethal Temperature, 24 h UILT₅₀), 以期评估核电站温排水对石岛湾海域生物资源可能产生的影响以及建立和完善核电站温排水的排放控制标准提供科学依据。

1 材料与方 法

1.1 实验材料

本实验所用许氏平鲂、大龙六线鱼、褐菖鲈和矛尾鰕虎鱼均为在各实验季节在石岛湾海域捕获的野生幼鱼个体。实验开始前, 将实验鱼类在相应的基础温度下驯化一周, 然后选取大小均匀、健康的个体进行实验(表 1)。

表 1 各实验中 4 种鱼类的全长和体质量
Tab. 1 The total length and weight of four species of fish in each experiment

鱼种	基础水温(℃)	全长(mm)	体质量(g)
许氏平鲂	5.0	83.1 ± 1.9	17.3 ± 1.8
	11.0	81.4 ± 2.2	17.5 ± 2.3
	17.0	84.7 ± 1.6	17.1 ± 1.2
	26.0	86.3 ± 2.3	18.6 ± 1.1
大龙六线鱼	5.0	94.4 ± 2.2	19.3 ± 1.6
	11.0	93.7 ± 3.1	18.5 ± 2.1
	17.0	94.6 ± 2.7	20.6 ± 1.1
褐菖鲈	26.0	98.2 ± 3.5	21.2 ± 1.4
	5.0	85.2 ± 2.4	19.4 ± 2.7
	11.0	87.1 ± 1.8	19.1 ± 2.2
矛尾鰕虎鱼	17.0	86.2 ± 2.7	19.9 ± 1.1
	26.0	94.8 ± 3.1	21.8 ± 1.4
	5.0	127.9 ± 6.0	23.7 ± 1.9
矛尾鰕虎鱼	11.0	123.4 ± 5.2	23.4 ± 2.1
	17.0	133.8 ± 3.9	27.3 ± 1.8
	26.0	139.1 ± 5.8	28.1 ± 2.6

1.2 实验方法

1.2.1 实验条件

实验分季节进行。实验水槽为 150 L 水体, 实验

用水为砂滤后的石岛湾自然海水, 盐度为 28.8~31.8, pH 为 8.0~8.2。实验过程中充气, 自然光照条件。水槽水温由精密控温仪(温控范围 0~90℃, 感温灵敏度 0.1℃, 韩国 A-MI 211H)和钛加热棒(100~2 000 W, 德国 Armaturenba u)控制。实验期间定时用精密水银温度计测定核对水槽内水温, 并对温度控制器加以校正。

1.2.2 动态实验

实验在持续升温条件下进行, 主要测定实验鱼类的 CTM。根据各季节自然海水的平均水温状况, 将实验的基础水温设置为 5.0℃(冬季)、11.0℃(春季)、17.0℃(秋季)和 26.0℃(夏季)。考虑到核电厂温排水可能造成的局部温升情况, 每个基础温度下均设置 9 个温升速率梯度: 0.5、1.0、2.0、3.0、4.0、6.0、9.0、12.0 和 15.0℃/h。每个温升处理设 3 个平行组, 采用多物种同时混养实验方式。以驯化水温为实验起始温度, 按照设定的温升速率对水体进行持续加热, 观察记录实验鱼类的死亡情况, 分析其 CTM 值。实验过程中以鱼类出现运动紊乱、失去平衡或身体翻转等作为 CTM 的临界点, 将临界点的水温定义为 CTM。

1.2.3 静态实验

本实验将鱼类从驯化水温直接暴露于一系列较高水温, 观察一定时间内实验鱼类的存活情况, 以获取各种实验鱼类的 24 h 高起始致死温度。分别在 5.0℃(冬季)、11.0℃(春季)、17.0℃(秋季)和 26.0℃(夏季)4 个基础水温下, 按照 1~2℃温差设置温度梯度, 每个温度组设 3 个平行组。实验过程中每个处理中的水温保持恒定, 从驯化水槽每种选取 6~10 尾大小相近、活动力强的个体, 直接移入不同实验温度的水槽中, 观察实验生物的行为反应。实验过程中及时观察和取出死亡个体并做记录。实验结束后统计每个温度组中各生物的死亡率, 利用 Probit 回归分析求得 24 h UILT₅₀。

1.3 数据分析

数据统计结果表示为平均值±标准偏差(mean±S.D.), 对数据进行正态分布检验和方差齐性检验。在满足正态分布和方差齐性条件下进行方差分析(ANOVA)和多重比较(Duncan test)。

对动态实验中各物种的 CTM 数据进行双因素方差分析(two-way ANOVA), 检验温升速率和基础水温对各种鱼类 CTM 影响的差异显著性。动态实验中同一物种在不同温升速率下的 CTM 的差异以及静

态实验中各物种在不同基础水温下的 24 h UILT₅₀ 的差异均采用 one-way ANOVA 检验显著性。统计分析均在 IBM SPSS Statistics 20.0 上进行, 显著性水平设为 $P < 0.05$ 。

2 结果

2.1 动态实验: 各季节基础水温下不同温升速率对实验鱼类 CTM 的影响

结果表明, 基础水温和温升速率均显著影响 4 种鱼类的 CTM, 各温升速率处理组中这 4 种鱼类的 CTM 值均随着基础水温的升高而呈显著升高趋势 ($P < 0.05$)。例如, 在温升速率为 0.5°C/h 时, 冬季水温 5.0°C 下许氏平鲈、大龙六线鱼、褐菖鲈和矛尾鰕虎鱼的 CTM 值分别为 30.3、29.1、28.1 和 32.4°C; 而在夏季水温 26.0°C 下这 4 种鱼类的 CTM 值分别升高到了 32.1、30.5、30.4 和 35.7°C。其他各温升速率处理组中的结果基本上均呈现出类似的变化趋势。

温升速率对各实验鱼类 CTM 的影响因基础水温和鱼种不同而异。

在冬季基础水温 5.0°C 下, 许氏平鲈、大龙六线鱼和褐菖鲈的 CTM 随温升速率的增大而显著下降 (图 1A~图 1C; $P < 0.05$)。在低温升速率 (0.5 和 1.0°C/h) 下, 这 3 种鱼类的 CTM 值均显著高于高温升速率 (12.0 和 15.0°C/h) 下的 CTM 值。它们的 CTM 最大值均出现在温升速率最小的 0.5°C/h 处理组, 分别为 30.3、29.1 和 28.1°C; 其 CTM 最小值分别为 26.9、25.1 和 26.0°C。各温升速率处理组中矛尾鰕虎鱼的 CTM 均高于其他 3 种鱼类, 而且温升速率的变化对矛尾鰕虎鱼 CTM 的影响与对上述 3 种鱼类 CTM 有所不同。矛尾鰕虎鱼的 CTM 在温升速率 ≤ 4 °C/h 时随温升速率升高而升高, 在 4°C/h 下 CTM 值达到最大 (34.2°C), 此后又随着温升速率的升高而下降, 并在温升速率最快的 15.0°C/h 下降低至最小 (29.7°C; 图 1D)。

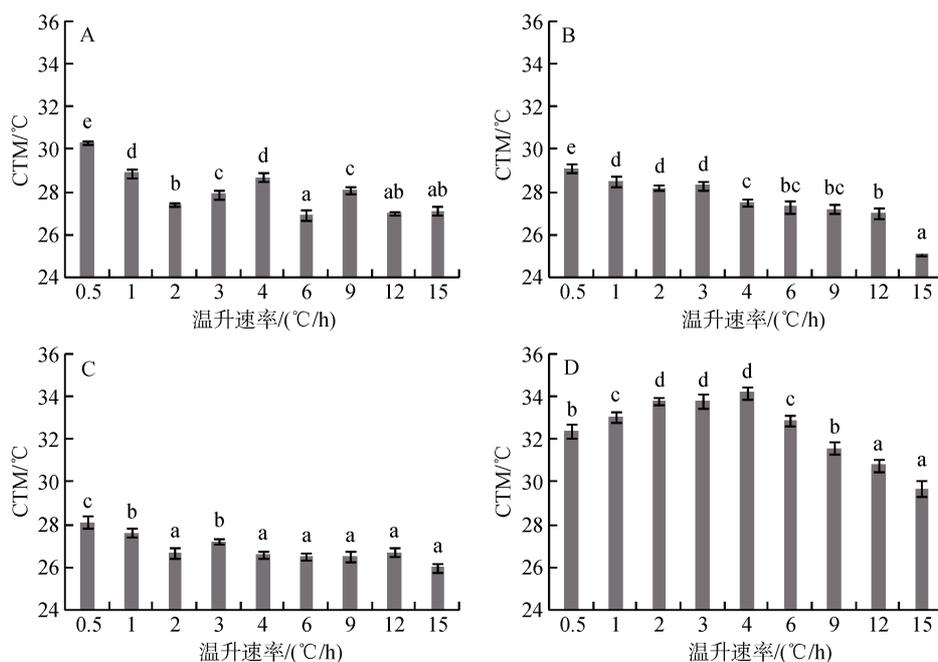


图 1 冬季水温 5.0°C 时许氏平鲈 (A)、大龙六线鱼 (B)、褐菖鲈 (C)、矛尾鰕虎鱼 (D) 在不同温升速率下的最大临界温度 (°C)
Fig. 1 Critical thermal maximum (°C) of *S. schlegeli* (A), *H. otakii* (B), *S. marmoratus* (C), and *C. stigmatias* (D) at various heating rates at the 5.0°C acclimation temperature

平均值 \pm 标准偏差; Duncan 多重比较, 同一鱼种柱状图上不同字母表示各温升速率处理组之间的差异显著, $P < 0.05$, 图 2~图 4 同 mean \pm S.D., ANOVA. Values with different letters are significantly different between heating rate groups of the same species, $P < 0.05$, Duncan test, the same as Fig. 2~Fig. 4

与冬季类似, 在春季基础水温 11.0°C 下, 许氏平鲈、大龙六线鱼和褐菖鲈的 CTM 亦随温升速率的增大呈下降的趋势 (图 2A~图 2C; $P < 0.05$)。这 3 种鱼类的 CTM 最小值均出现在温升速率最大的 15.0°C/h 处

理组, 分别为 28.1、27.2 和 26.9°C; 各温升速率处理组中矛尾鰕虎鱼的 CTM 均高于许氏平鲈、大龙六线鱼和褐菖鲈, 其 CTM 最大值和最小值分别为 33.7°C 和 30.5°C (图 2D)。

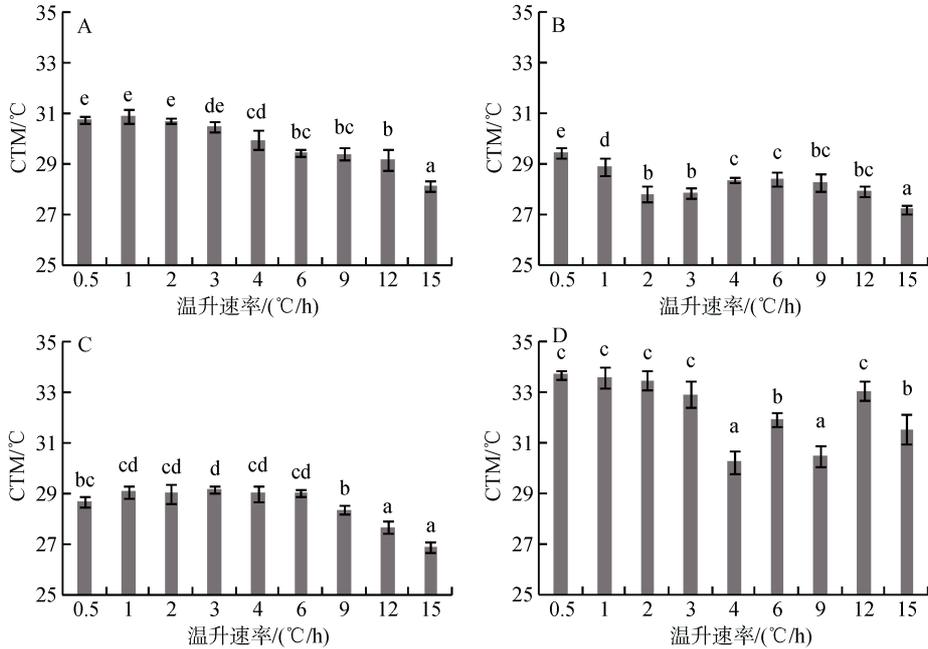


图2 春季水温 11.0°C 时许氏平鲷(A)、大龙六线鱼(B)、褐菖鲈(C)、矛尾鰕虎鱼(D)在不同温升速率下的最大临界温度(°C)
 Fig. 2 Critical thermal maximum (°C) of *S. schlegeli* (A), *H. otakii* (B), *S. marmoratus* (C), and *C. stigmatias* (D) at various heating rates at the 11.0°C acclimation temperature

与冬、春季节不同, 在秋季水温 17.0°C 时, 许氏平鲷、大龙六线鱼和褐菖鲈的 CTM 均随温升速率的增大而升高。在低温升速率(0.5 和 1.0°C/h)下, 这 3 种鱼类的 CTM 值均显著低于高温升速率(12.0 和 15.0°C/h, $P < 0.05$)下的 CTM 值(图 3A~图 3C; $P < 0.05$)。它们的 CTM 最大值分别为 31.9、31.5 和 31.8°C, 均

出现在最高温升速率 15.0°C/h 下; 其 CTM 最小值分别为 30.6、29.8 和 29.5°C。矛尾鰕虎鱼的 CTM 值随温升速率升高呈现先升高后降低的趋势, 先从温升速率 0.5°C/h 下的 34.7°C 升高到 4°C/h 下的 35.6°C, 此后逐渐下降, 在达到最高温升速率 15°C/h 下降至最低值(33.9°C; 图 3D)。

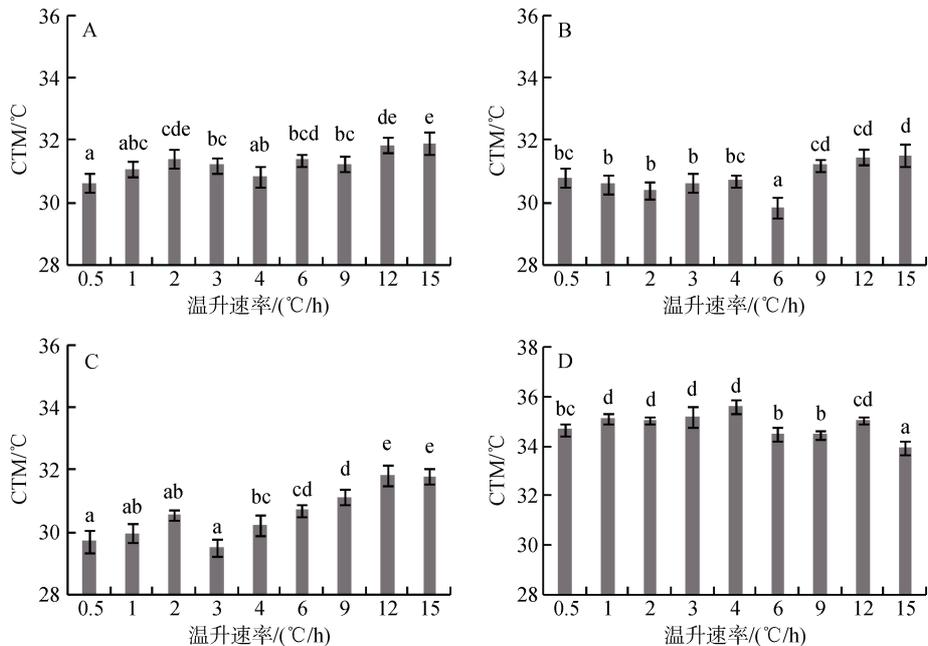


图3 秋季水温 17.0°C 时许氏平鲷(A)、大龙六线鱼(B)、褐菖鲈(C)、矛尾鰕虎鱼(D)在不同温升速率下的最大临界温度(°C)
 Fig. 3 Critical thermal maximum (°C) of *S. schlegeli* (A), *H. otakii* (B), *S. marmoratus* (C), and *C. stigmatias* (D) at various heating rates at the 17.0°C acclimation temperature

在夏季水温 26℃时, 4 种实验鱼类的 CTM 均随温升速率的增大而显著升高。它们在高温升速率(9、12.0 和 15.0℃/h)下的 CTM 均显著高于低温升速率(0.5 和 1.0℃/h, 图 4, $P<0.05$)下的 CTM 值, 但在各

高温升速率组之间无显著性差异($P>0.05$)。许氏平鲷、大泷六线鱼、褐菖鲈和矛尾鰕虎鱼的 CTM 最大值分别为 33.8、32.4、32.9 和 38.1℃; 最小值分别为 32.1、30.5、30.4 和 35.7℃。

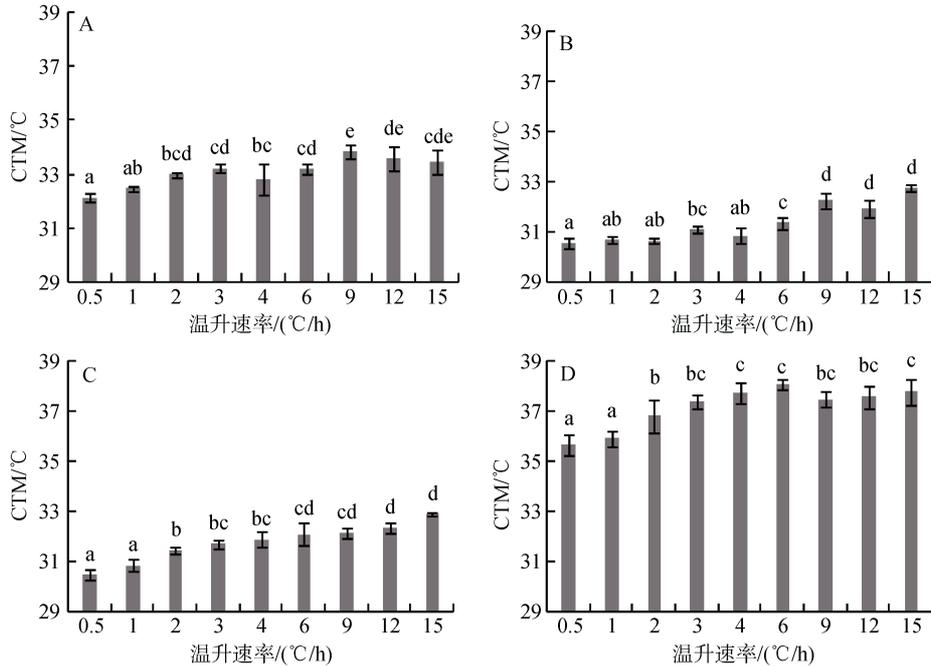


图 4 夏季水温 26.0℃时许氏平鲷(A)、大泷六线鱼(B)、褐菖鲈(C)、矛尾鰕虎鱼(D)在不同温升速率下的最大临界温度(℃)
Fig. 4 Critical thermal maximum (°C) of *S. schlegelii* (A), *H. otakii* (B), *S. marmoratus* (C), and *C. stigmatias* (D) at various heating rates at the 26.0℃ acclimation temperature

2.2 静态实验: 各季节基础水温下实验鱼类的 24 h 高起始致死温度

4 种实验鱼类的 24 h UILT₅₀ 均随着基础水温的升高而显著升高(图 5, $P<0.05$)。例如, 大泷六线鱼在冬季 5.0℃基础水温下的 24 h UILT₅₀ 为 22.7℃, 显著低于夏季 26℃基础水温时的 29.1℃(图 5, $P<0.05$)。矛尾鰕虎鱼的 24 h UILT₅₀ 从冬季 5.0℃基础水温下的 28.6℃升高到夏季 26℃基础水温时的 35.2℃。其他两种鱼类的 24 h UILT₅₀ 与基础水温的关系也呈现类似的趋势。

在 4 个基础水温下, 矛尾鰕虎鱼均表现出较强的高温耐受性, 其 24 h UILT₅₀ 均显著高于其他 3 种鱼类; 大泷六线鱼对高温的耐受能力最弱。4 种实验鱼类的 24 h UILT₅₀ 依次为: 矛尾鰕虎鱼>许氏平鲷>褐菖鲈>大泷六线鱼。

3 讨论

3.1 鱼类热耐受性的研究方法及 CTM 与 24 h UILT₅₀ 比较

鱼类的热耐受性通常是通过动态或静态的实验

方法来量化研究的^[8-9]。动态法用来估算实验鱼类的最大临界温度^[9], 实验过程中以某种特定的温升速

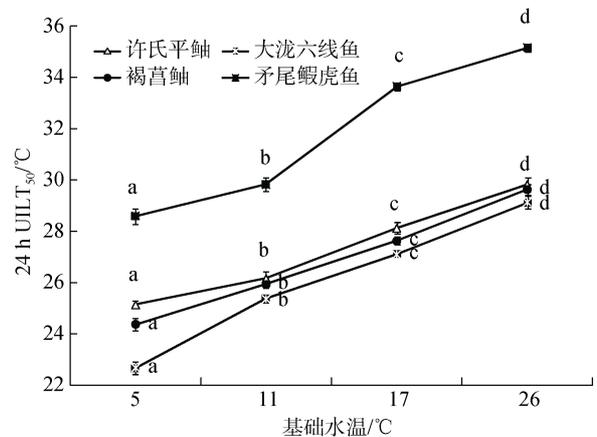


图 5 4 种鱼类在不同基础水温下的 24 h 高起始致死温度
Fig. 5 24 h UILT₅₀ of four fish species under four acclimation temperatures

平均值±标准偏差, Duncan test; 同一鱼种折线上不同字母表示各基础水温之间的差异显著, $P<0.05$
mean ± S.D.; ANOVA, Duncan test; Values with different letters on the same polygonal lines are significantly different between acclimation temperatures, $P<0.05$

率(如 1°C/h)持续升温,直至鱼体达到一个临界点如失去平衡和身体翻转等,以鱼类开始到达临界点时的温度作为最大临界温度^[10-11]。静态法用来估算实验鱼类的高起始致死温度^[12],生物体从适应的温度突然被暴露于实验温度,统计某一特定时间内(24 h)实验鱼类的死亡情况。静态法能较直观地反映实验鱼类的死亡率与温度之间的关系,不足之处是需要较多的实验鱼个体,而且由于以鱼类的死亡率作为端点,所需实验时间也较长^[12]。动态法更容易模拟自然水温条件开展实验,所需的实验鱼类数量较少,且能够较快地获取数据,无需致死鱼类,尤其适用于对濒危物种的耐热性研究。因此,动态法被广泛应用于比较研究种间或种内耐热性的差异,其缺点是实验结果受温升速率的影响,过慢或过快的升温均可能对实验鱼类的耐热性评估产生一定的影响^[9, 13]。这两种方法通常被同时应用在生物的热耐受研究中,以相互补充。

CTM 与 24 h UILT₅₀ 是生物热耐受性研究中两个最基本的指标参数。本研究发现,随着基础水温的升高,所有实验鱼类的 CTM 值和 24 h UILT₅₀ 值均呈现升高趋势。在同一基础水温下,4 种鱼类的 CTM 值均高于其 24 h UILT₅₀。例如,在 5.0、11.0、17.0 和 26.0°C 基础水温下,许氏平鲈的 24 h UILT₅₀ 分别为 24.4、25.9、27.6 和 29.6°C;而在各温升速率下,其 CTM 区间范围分别为 26.9~30.3°C、28.1~30.9°C、30.6~31.9°C 和 32.1~33.8°C。在 25、31 和 34°C 3 个驯化温度下,梭鱼(*Liza haematocheila*)幼鱼的 CTM 值均高于 UILT₅₀ 约 4.1°C^[14]。绿腹丽鱼(*Etroplus suratensis*)、细鳞鲮(*Therapon jarbua*)、尖吻鲈(*Lates calcarifer*)、金钱鱼(*Scatophagus argus*)、爪哇蓝子鱼(*Siganus javus*)、粗鳞鲛(*Liza dussumieri*)和长棘双边鱼(*Ambassis commersoni*)等 7 种河口鱼类的热耐受性与上述研究结果类似^[15]。相同基础水温下鱼类的 CTM 高于 24 h UILT₅₀ 的原因可能是因为 CTM 是鱼类在从驯化温度下逐渐持续动态升温条件下得到的参数,在这个升温过程中生物在生理上对温度的升高存在一个逐渐适应的过程;而 24 h UILT₅₀ 值是生物从驯化温度直接暴露于有较大温差的水环境中,瞬时较大的温差可能超出了生物对温度适应的限度,从而导致对机体机能活动的损害,甚至加速生物个体的死亡。

3.2 基础温度对鱼类热耐受性的影响

鱼类的热耐受性受生物因素(实验物种的种间差异、遗传特性、个体大小、年龄、性别、生活史阶

段和营养状况等)和非生物因素(驯化温度、驯化时间、栖息地环境和水质等)影响。在这些因素中,驯化温度通常被认为是最重要的影响因素之一^[8, 16]。

鱼类属变温动物,其体温随着环境温度变化而变化。同一种鱼类,甚至是同一个体,在不同生活阶段或季节对外在环境温度的热耐受性和适应能力也不相同。在适宜温度范围内,随着温度升高,它们的各种生理活动增强,生理代谢水平也随之升高,其热耐受能力也相应地增强,因此,很多鱼类具有较广的热耐受范围^[17]。本研究发现,4 种实验鱼类的耐热性指标 CTM 和 24 h UILT₅₀ 均随着驯化温度(基础水温)的升高而增大,表明这些鱼类对高温的耐受力能够在驯化后得以逐渐提高。类似结果也存在于其他鱼类如梭鱼、细鳞鲮、绿腹丽鱼、长棘双边鱼、点篮子鱼(*Siganus guttatus*)、尖头鲷(*Rhynchocypris oxycephalus*)、黑鲷(*Sparus macrorcephalus*)、平鲷(*Rhabdosargus sarba*)、葛氏鲈塘鳢(*Perccottus glenii*)、大黄鱼(*Pseudosciaena crocea*)、大西洋白姑鱼(*Argyrosomus regius*)、蓝鳃鱼(*Lepomis macrochirus*)、高体鳊鱼(*Rhodeus ocellatus*)和短吻鲟(*Acipenser brevirostrum*)^[12, 18-27]等。研究发现,在 3 种驯化温度(10、15 和 20°C)下,短吻鲟的 CTM 与驯化温度呈正相关;驯化温度每升高 1°C,其 CTM 值就增加 0.52°C^[26]。类似地,大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)、黑头软口鲈(*Pimephales promelas*)、虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)、斑点叉尾鲟(*Ictalurus punctatus*)、灰西鲱(*Alosa pseudoharengus*)、孔雀鱼(*Poecilia reticulata*)、卡特拉鲃(*Catla catla*)、印度鲢(*Cirrhinus mrigala*)和金鱼(*Carassius auratus*)的热耐受性与驯化温度呈线性正函数关系^[28-32]。另一方面,由于鱼类的热耐受温度范围是有限的,当驯化温度升至某一温度阈值后,实验鱼类的耐热性指标如 CTM 和 24 h UILT₅₀ 将不再变化,而是趋于渐近值^[5, 33]。

3.3 温升速率对 CTM 的影响

在采用动态法测定鱼类的热耐受性时,除了驯化温度,温升速率是影响实验结果的另一关键因素。温升速率过快可能导致实验鱼类的实际感受温度或体温在某种程度上滞后于实验水温,从而过高地估计了其热耐受温度^[9]。相反,较缓慢的温升会导致实验鱼类逐渐适应新的温度,可能会提升其热耐受性。但是,如果温升速率太缓慢,实验鱼类则在致命水温下暴露更长的时间,测得实验生物的热耐受温度就偏低^[27]。因此,有学者认为有必要制定标准化的温

升速率,以比较鱼类种间或种内的热耐受性差异。但目前对温升速率标准化问题存在争议,有学者认为足够快的温升速率可以避免由于实验生物被驯化而影响实验结果,建议统一采用较快的温升速率如 $0.3^{\circ}\text{C}/\text{min}$ ^[34]和 $1^{\circ}\text{C}/\text{min}$ ^[9];也有人认为缓慢升温可使实验生物有充足时间对改变的环境温度进行调节适应,能更客观地反映出实验生物本身的热忍耐力,建议采用 $1^{\circ}\text{C}/\text{d}$ 的温升速率^[5]。

然而,生物对温度的变化和影响的适应能力也因物种和季节温度而异。例如,在4个季节基础水温下(3~4、13~14、12~13和20~22 $^{\circ}\text{C}$),葛氏鲈塘鳢的CTM均随着温升速率的升高而降低^[24];在29 $^{\circ}\text{C}$ 基础水温下,云纹副鲮(*Parablennius marmoratus*)的CTM随温升速率的增大而显著升高;而温升速率变化对深海鰕虎鱼(*Bathygobius soporator*)的CTM没有显著性影响^[35]。在24 $^{\circ}\text{C}$ 基础水温下,汉氏棘胎鲷(*Acanthemblemaria hancocki*)的CTM在温升速率 $1^{\circ}\text{C}/\text{h}$ 时最大(36.6 $^{\circ}\text{C}$),但在温升速率最快的 $60^{\circ}\text{C}/\text{h}$ 和温升速率最慢的 $1^{\circ}\text{C}/48\text{h}$ 条件下分别为 35.7 $^{\circ}\text{C}$ 和 34.3 $^{\circ}\text{C}$ ^[11]。物种的遗传特征和进化历史都可能影响到鱼类细胞对热刺激的应激反应。鱼体内的温度渗透率也因物种的实际个体大小而变化^[11],这表明在鱼类的动态温度耐受性研究中统一使用某一标准的温升速率是缺乏科学性的。在热耐受性实验中,不仅要考虑实验生态学上考虑温度的变化梯度,还要充分考虑物种、基础水温以及自然水体中温升速率变化的实际情况等,设定合理的实验温升速率开展研究,这样获取的耐热性指标更具有生态学意义。

在本研究中,温升速率梯度范围为 $0.5\sim 15^{\circ}\text{C}/\text{h}$ (即 $0.08\sim 0.25^{\circ}\text{C}/\text{min}$),在不同季节基础水温条件下温升速率对各种实验鱼类的影响也不尽相同。例如,在冬季和春季基础水温下,许氏平鲷、大龙六线鱼和褐菖鲈的CTM随温升速率的增大而显著下降;而矛尾鰕虎鱼的最大CTM值在冬季基础水温下出现在 $4^{\circ}\text{C}/\text{h}$ 温升速率组,春季则出现在 $0.5^{\circ}\text{C}/\text{h}$ 温升速率组。在秋季基础水温下,许氏平鲷、大龙六线鱼和褐菖鲈的CTM均随温升速率的增大而升高;矛尾鰕虎鱼的CTM值则随温升速率升高呈先升高后降低趋势。而在夏季基础水温下,4种鱼类的CTM均随温升速率的增大而显著升高。

在水温较低的冬季和春季,较缓慢的温升对鱼类的生命过程是有利的,鱼类有充足的时间通过机体自身的代谢去适应温度的变化,其发育生长一般

会得以促进发展。但是,过快的温升可能使水环境温度迅速超出了鱼类的适宜生存温度,其生理机能发生剧烈的变化,在较短时间即出现临界反应。这可能是冬季和春季大部分实验鱼类的CTM均随温升速率的升高而降低的一个重要的原因。而在基础水温较高的夏季,所有实验鱼类的CTM则随温升速率的增大而显著升高。较缓慢的温升意味着实验鱼类在致命水温下暴露的时间更长,而长时间的高温暴露需要鱼类的脑、心、肝等重要组织器官的活性增强,各种酶活性提高以抵御热冲击的胁迫而维持生命,因此,实验鱼类可能在相对较低的温度下就到达临界温度。

目前关于鱼类热耐受性的研究大多集中在高温的影响方面,而对低温影响方面的关注却比较少。然而,自然界中由于低温造成鱼类的死亡也很普遍。此外,温排水接纳水域的温度高于其他区域,生活在温暖的水域可能会为某些水生生物种增加生长和生存提供更好的环境条件。在自然水温较低的冬季,许多生物表现出对热的喜好,聚集在温排水区。当水生生物适应这种较高的水温后,若突然停止温水排放,增温区的水生生物将承受温度骤降的危害。鱼类长期暴露于低温下会减慢其新陈代谢过程,导致鱼类行为迟钝和游速减缓,不利于其逃离低温区^[6],并最终导致鱼类死亡。因此,在今后相关研究中,应加强对鱼类的低温胁迫和暴露时间对生物的热耐受性的影响等问题研究。

参考文献:

- [1] Ficke A D, Myrick C A, Hansen L J. Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2007, 17: 581-613.
- [2] 刘永叶, 陈鲁, 乔亚华, 等. 北方典型滨海核电厂温排水最高排放温度限值研究[J]. 海洋环境科学, 2016, 35(6): 827-830.
Liu Yongye, Chen Lu, Qiao Yahua, et al. The maximum temperature limit of thermal discharge from typical northern coastal npp[J]. Marine Environmental Science, 2016, 35(6): 827-830.
- [3] Bamber R N. The influence of rising background temperature on the effects of marine thermal effluents[J]. Journal of Thermal Biology, 1995, 20(1-2): 105-110.
- [4] Gooseff M N, Strzepek K, Chapra S C. Modeling the potential effects of climate change on water temperature downstream of a shallow reservoir, Lower Madison river, MT[J]. Climatic Change, 2005, 68(3): 331-353.
- [5] 陈全震, 曾江宁, 高爱根, 等. 鱼类热忍耐温度研究

- 进展[J]. 水产学报, 2004, 28(5): 562-567.
Chen Quanzhen, Zeng Jiangning, Gao Aigen, et al. Advances in study of temperature of thermal tolerance of fishes[J]. Journal of Fisheries of China, 2004, 28(5): 562-567.
- [6] Kir M, Sunar M C, Altındağ B C. Thermal tolerance and preferred temperature range of juvenile meagre acclimated to four temperatures[J]. Journal of Thermal Biology, 2017, 65: 125-129.
- [7] 刘永叶, 刘森林, 陈晓秋. 核电站温排水的热污染控制对策[J]. 原子能科学技术, 2009, 43: 191-196.
Liu Yongye, Liu Senlin, Chen Xiaoqi. Control countermeasures about thermal pollution of thermal discharge from nuclear power plants[J]. Atomic Energy Science and Technology, 2009, 43: 191-196.
- [8] Beitinger T L, Bennett W A, McCauley R W. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature[J]. Environmental Biology of Fishes, 2000, 58: 237-275.
- [9] Lutterschmidt W I, Hutchison V H. The critical thermal maximum: data to support the onset of spasms as the definitive end point[J]. Canadian Journal of Zoology, 1997, 75: 1553-1560.
- [10] Mora C, Ospina F. Thermal tolerance and potential impact of sea warming on reef fishes from Gorgona Island (Eastern Pacific Ocean)[J]. Marine Biology, 2001, 139: 765-769.
- [11] Mora C, Maya M F. Effect of the rate of temperature increase of the dynamic method on the heat tolerance of fishes[J]. Journal of Thermal Biology, 2006, 31: 337-341.
- [12] Bennett W A, Beitinger T L. Temperature tolerance of the sheepshead minnow, *Cyprinodon variegatus*[J]. Copeia, 1997, 1: 77-87.
- [13] Ospina F, Mora C. Effect of body size on reef fish tolerance to extreme low and high temperatures[J]. Environmental Biology of Fishes, 2004, 70: 339-343.
- [14] 张梅英, 侯文礼, 汝少国. 梭鱼幼鱼热耐受温度的研究[J]. 生态学杂志, 1999, 18(2): 60-62.
Zhang Meiyong, Hou Wenli, Ru Shaoguo. Study on the temperature of thermal tolerance of the mullet larva (*Liza haematocheila*)[J]. Chinese Journal of Ecology, 1999, 18(2): 60-62.
- [15] Rajaguru S. Critical thermal maximum of seven estuarine fishes[J]. Journal of Thermal Biology, 2002, 27: 125-128.
- [16] Beitinger T J, Lutterschmidt W I. Measures of thermal tolerance in encyclopedia of fish physiology—from genome to environment[M]. San Diego, Calif: Academic Press, 2011: 1695-1702.
- [17] Reynolds W W. Temperature as a proximate factor in orientation behavior[J]. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1977, 34(5): 734-739.
- [18] 王矜, 宋志明, 刘鉴毅, 等. 点篮子鱼幼鱼的热耐受特征[J]. 海洋渔业, 2015, 37(3): 253-258.
Wang Yu, Song Zhiming, Liu Jianyi, et al. Thermal tolerance of juvenile *Siganus guttatus*[J]. Marine Fisheries, 2015, 37(3): 253-258.
- [19] 俞丹, 沈中源, 张智, 等. 温度驯化对尖头鲷热耐受特征的影响[J]. 水生生物学报, 2016, 41(3): 538-542.
Yu Dan, Shen Zhongyuan, Zhang Zhi, et al. Effect of temperature acclimation on the thermal tolerance of *Rhynchocypris oxycephalus*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2016, 41(3): 538-542.
- [20] 蔡泽平, 陈浩如, 金启增, 等. 热废水对大亚湾三种经济鱼类热效应的研究[J]. 热带海洋, 1999, 18(2): 11-19.
Cai Zeping, Chen Haoru, Jin Qizeng, et al. Influence of thermal power effluent on three species of fishes in Daya Bay[J]. Tropic Oceanology, 1999, 18(2): 11-19.
- [21] Dent L, Lutterschmidt W I. Comparative thermal physiology of two sympatric sunfishes with a discussion of microhabitat utilization[J]. Journal of Thermal Biology, 2003, 28(1): 67-74.
- [22] 曾江宁. 滨海电厂温排水对亚热带海域生态影响的研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2008.
Zeng Jiangning. Ecological effect by thermal discharged water from subtropical coastal power plants[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2008.
- [23] Rajaguru S, Ramachandran S. Temperature tolerance of some estuarine fishes[J]. Journal of Thermal Biology, 2001, 26: 41-45.
- [24] Golovanov V K, Ruchin A B. Critical thermal maximum of amur sleeper *Perccottus glenii* in different seasons of the year[J]. Journal of Ichthyology, 2011, 51(9): 788-793.
- [25] Zhang Y Y, Kieffer J D. Critical thermal maximum (CTmax) and hematology of shortnose sturgeons (*Acipenser brevirostrum*) acclimated to three temperatures[J]. Canadian Journal of Zoology, 2014, 92: 215-221.
- [26] 付康康, 曹振东, 付世建. 温度驯化对高体鲮热耐受及低氧耐受能力的影响[J]. 生态学杂志, 2015, 34(6): 1586-1590.
Fu Kangkang, Cao Zhendong, Fu Shijian. Effects of acclimation temperature on thermal tolerance and hypoxia tolerance in *Rhodeus ocellatus*[J]. Chinese Journal of Ecology, 2015, 34(6): 1586-1590.
- [27] Currie R J, Bennett W A, Beitinger T L. Critical thermal minima and maxima of three freshwater game-fish species acclimated to constant temperatures[J]. Environmental Biology of Fishes, 1998, 51(2): 187-200.

- [28] Bennett W A, McCauley R W, Beitinger T L. Rates of gain and loss of heat tolerance in channel catfish[J]. Transactions of the American Fisheries Society, 1998, 127(6): 1051-1058.
- [29] Richards V L, Beitinger T L. Reciprocal influences of temperature and copper on survival of fathead minnows, *Pimephales promelas*[J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 1995, 55(2): 230-236.
- [30] Chung K S. Critical thermal maxima and acclimation rate of the tropical guppy *Poecilia reticulata*[J]. Hydrobiologia, 2001, 462(1-3): 253-257.
- [31] Das T, Pal A K, Chakraborty S K, et al. Thermal tolerance and oxygen consumption of Indian major carps acclimated to four temperatures[J]. Journal of Thermal Biology, 2004, 29(3): 157-163.
- [32] Ford T, Beitinger T L. Temperature tolerance in the goldfish, *Carassius auratus*[J]. Journal of Thermal Biology, 2005, 30(2): 147-152.
- [33] Akhtar M S, Pal A K, Sahu N P, et al. Thermal tolerance, oxygen consumption and haemato-biochemical variables of *Tor putitora* juveniles acclimated to five temperatures[J]. Fish Physiology and Biochemistry, 2013, 39: 1387-1398.
- [34] Becker C D, Genoway R G. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish[J]. Environmental Biology of Fishes, 1979, 4: 245-256.
- [35] Vinagre C, Leal I, Mendonça V. Effect of warming rate on the critical thermal maxima of crabs, shrimp and fish[J]. Journal of Thermal Biology, 2015, 47: 19-25.

A comparative study of the thermal tolerance of four common fish species in Shidao Bay, the Yellow Sea

DOU Shuo-zeng^{1, 2, 3}, NAN Ou^{1, 3}, CAO Liang^{1, 2}, SONG Jun-jie^{1, 3}, TIAN Hong-lin^{1, 3}, LIU Yong-ye⁴

(1. CAS Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Laboratory for Marine Ecology and Environmental Science, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266071, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 4. Nuclear and Radiation Safety Center, Ministry of Environmental Protection, Beijing 100082, China)

Received: Mar. 10, 2017

Key words: thermal tolerance; temperature-rising rate; acclimation temperature; critical thermal maximum; 24 h upper incipient lethal temperature; fish

Abstract: This study investigated the thermal tolerance of four common fish species (*Sebastes schlegeli*, *Hexagrammos otakii*, *Sebastes marmoratus*, and *Chaeturichthys stigmatias*) in Shidao Bay using dynamic temperature and static temperature experimental methods. Critical thermal maximum (CTM) and 24 h upper incipient lethal temperature (24 h UILT₅₀) were studied at four acclimatizing temperatures (5.0–26.0°C) and nine temperature-rising rates. The results showed that the CTM and the 24 h UILT₅₀ of the four fish species significantly positively correlated with the acclimatizing temperatures. The effects of temperature-rising rate on the thermal tolerance of the experimental fish varied among the acclimatizing temperatures, depending on the species. The four experimental fish showed the following ranking order of thermal tolerance: *C. stigmatias* > *S. schlegeli* > *S. marmoratus* > *H. otakii*.

(本文编辑: 谭雪静)