

# 秦岭细鳞鲑幼鱼对升温胁迫的行为响应\*

夏继刚, 彭姜岚, 付世建

(重庆师范大学 进化生理与行为学实验室 重庆市动物生物学重点实验室, 重庆 401331)

**摘要:**【目的】考察温度驯化对秦岭细鳞鲑(*Brachymystax lenok tsinlingensis*)热适应性的影响以及升温胁迫下该物种的行为响应模式。【方法】将实验鱼于6,12,18℃下驯化28 d;随后,以0.3℃·min<sup>-1</sup>的速率升温检测升温胁迫过程中实验鱼出现水面呼吸、跳跃逃逸、频繁逃逸、失去平衡等行为响应特征的温度值。【结果】出现水面呼吸、首次逃逸、频繁逃逸、末次逃逸、失去平衡等行为的温度值均随驯化温度的增加而增加,行为逃逸区与胁迫忍耐区负相关。【结论】秦岭细鳞鲑幼鱼对水温变化反应灵敏,并在升温胁迫下表现出3级行为响应模式;温度驯化显著影响升温胁迫下实验鱼的逃逸反应特征及其响应对策。

**关键词:**秦岭细鳞鲑;温度;升温胁迫;行为

**中图分类号:**Q958.118

**文献标志码:**A

**文章编号:**1672-6693(2017)02-0032-04

温度是决定鱼类等外温动物生存与分布的关键因子,显著影响动物的生理功能和行为活动<sup>[1-2]</sup>。气候变化模型预测,未来50年全球将升温3.5~4.2℃<sup>[3]</sup>。温度增加将造成很多鱼类物种丧失最佳栖息地环境,导致适合度下降<sup>[4-6]</sup>。特别是对冷水性的鲑科(Salmonidae)鱼类而言,温度增加3℃将导致物种丰富度降低,分布范围缩小20%<sup>[7]</sup>。在全球升温、局域极端气候频繁发生的背景下,冷水性鱼类的温度适应性迫切需要引起科学界的密切关注<sup>[8]</sup>。

秦岭细鳞鲑(*Brachymystax lenok tsinlingensis*)隶属于鲑形目(Salmoniformes)、鲑科、细鳞鲑属(*Brachymystax*),为中国特有种,是国家Ⅱ级重点保护水生野生动物<sup>[9]</sup>。秦岭细鳞鲑是目前全球分布最南端的几种鲑科鱼类之一,主要分布于秦岭山系海拔1200~2300 m的渭水河、石头河、黑河、太白河等山涧溪流及深水潭中,为典型的陆封型冷水性山麓鱼类<sup>[9-12]</sup>。研究发现,近些年来该物种的生存海拔下限已经显著提升了200~300 m<sup>[12-13]</sup>。这一变化被认为可能与当地的气候变化或人为活动等有关<sup>[13-14]</sup>。然而,迄今为止有关秦岭细鳞鲑热生物学方面的研究却十分匮乏。本研究考察了秦岭细鳞鲑幼鱼对升温胁迫的行为响应以及该响应模式的温度效应,以为该物种的保护生理学和生态学研究提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验动物

秦岭细鳞鲑幼鱼采自陕西太白渭水河珍稀水生生物国家级自然保护区(北纬33°44′38.4″,东经107°27′36″)。将实验鱼运回实验室后,于自净化循环控温系统中驯养21 d以使之适应实验室环境。驯养条件如下:实验用水为充分曝气脱氯并经过活性炭过滤的自来水,水温与采样点环境温度接近即(13.5±0.5)℃,水体溶解氧质量浓度大于9 mg·L<sup>-1</sup>,氨氮质量浓度小于0.01 mg·L<sup>-1</sup>;每日8:00投喂黄粉虫(*Tenebrio molitor*)幼虫至饱足,投喂20 min后,吸去残饵并更换部分水体以保持水质清洁。

适应性驯养结束后,选取24尾体质量范围为14.9~24.9 g、体长范围为10.7~12.2 cm的大小相近、健康活泼的幼鱼开展实验;将实验鱼随机平均分为3组,每组8尾,分别移养至3个相同的自净化循环控温水槽;然后,将各组水温从(13.5±0.5)℃开始以1℃·d<sup>-1</sup>的速率升温或降温至设定的3个驯化温度即6,12,18℃,并将实验鱼在各自相应的温度下驯化28 d。由于18℃驯化组在升温及早期驯化过程中有部分个体死亡,最终本

\* 收稿日期:2016-09-21 修回日期:2016-10-13 网络出版时间:2017-03-13 11:06

资助项目:国家自然科学基金(No. 31300340);重庆市自然科学基金(No. cstc2015jcyjA20016)

第一作者简介:夏继刚,男,副教授,博士,研究方向为鱼类环境生理与保护生态学,E-mail: jigangxia@163.com

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20170313.1106.016.html>

研究各组的实测幼鱼为 5 尾。

## 1.2 实验设计

温度驯化结束后,将实验鱼禁食 48 h。测试时,将单尾实验鱼转移至与驯化水温相同的圆形热耐受测试系统<sup>[15]</sup>,使之适应 1 h,之后,以  $0.3\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{min}^{-1}$  的速率升温<sup>[15-16]</sup>,检测升温胁迫过程中实验鱼的行为响应特征及其相应的温度值。适应及测试期间,用充氧泵不断地向测试水体充气以使水体溶解氧饱和度不低于 90%,用数字温度计(误差为  $\pm 0.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ )实时监测水温变化。为减少人为误差,由专人负责行为学记录。

各行为学参数定义如下:1) 水面呼吸:游动至水体表面呼吸;2) 跳跃逃逸:身体全部跳跃出水面;3) 频繁逃逸:单位时间(每分钟)内逃逸次数最多;4) 失去平衡:身体无法保持平衡状态(时间超过 1 s 以上)。

此外,将升温胁迫过程中实验鱼的行为响应分为 3 级温区:1) 行为探索区,以实验鱼出现水面呼吸的温度与驯化温度的差值衡量,行为上表现为对水体内部空间的行为选择;2) 行为逃逸区,以实验鱼末次逃逸温度与首次逃逸温度的差值衡量,行为上表现为主动逃离不利的水体内部空间;3) 胁迫忍耐区,以实验鱼失去平衡的温度与末次逃逸温度的差值衡量,行为上表现为活动水平显著下降、被动忍耐热应激直至生态死亡(失去平衡)。

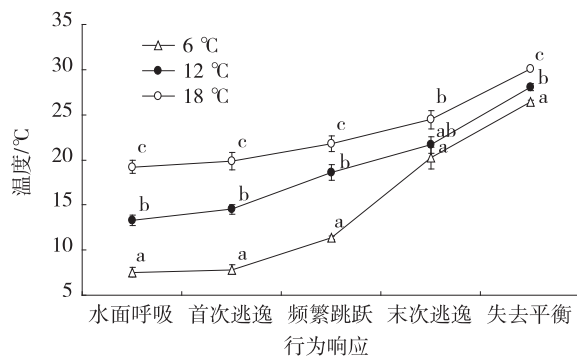
## 1.3 数据处理

采用软件 SPSS for Windows 16.0 对实验数据进行统计分析。首先对实验数据进行正态性和方差齐性检验,然后采用单因素方差分析(ANOVA)和 Tukey's HSD 法检验差异是否具有统计学意义。各组数据均以“平均值 $\pm$ 标准误”表示,当  $p < 0.05$  时,有关统计结果视为具有统计学意义。

## 2 结果

实验鱼对升温胁迫表现出明显的行为响应模式。随着水体温度增加,依次出现如下行为特征:水面呼吸、跳跃逃逸、频繁跳跃、活动水平下降、失去平衡。统计分析发现,出现水面呼吸、首次逃逸、频繁逃逸、末次逃逸、失去平衡等行为的温度值均受温度驯化的影响,且具有统计学意义( $p < 0.05$ ),同时还随着驯化温度的增加而增加(图 1)。

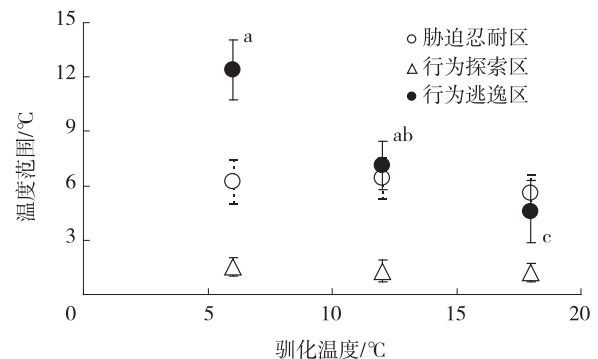
温度驯化对实验鱼的行为逃逸区影响明显,具有统计学意义( $p < 0.05$ ); $18\text{ }^{\circ}\text{C}$  驯化组实验鱼的行为逃逸区明显变小,具有统计学意义( $p < 0.05$ )(图 2)。温度驯化对实验鱼的行为探索区和胁迫忍耐区的影响无统计学意义(图 2)。 $6, 12, 18\text{ }^{\circ}\text{C}$  驯化组秦岭细鳞鲑幼鱼行为逃逸区与胁迫忍耐区均存在统计学意义上的负相关关系( $p < 0.05$ ),相关系数  $r$  分别为  $0.99, 0.86, 0.88$ (图 3)。



注:上标字母不同表示出现某一特定行为的温度值间差异具有统计学意义( $p < 0.05$ )。

图 1 温度驯化对秦岭细鳞鲑幼鱼升温胁迫下行为反应的影响

Fig. 1 Effects of temperature acclimation on the behavioral response of juvenile *B. lenok tsinlingensis* to heating stress



注:上标字母不同表示数值间差异具有统计学意义( $p < 0.05$ )。

图 2 温度驯化对秦岭细鳞鲑幼鱼升温胁迫下响应对策的影响

Fig. 2 Effects of temperature acclimation on the countermeasures of juvenile *B. lenok tsinlingensis* to heating stress

## 3 讨论

行为选择/回避是鱼类重要的生态对策<sup>[17-18]</sup>,同时鱼类也是研究动物行为热调节的理想模型<sup>[18]</sup>。在鲑科鱼类的行为热调节方面,研究者较多的关注动物垂直运动模式对水体温度变化的响应<sup>[2,17]</sup>。然而,秦岭细鳞鲑的栖息环境主要为一些山涧溪流,水深有限。本研究发现,秦岭细鳞鲑幼鱼对升温胁迫表现出明显的 3 级行为响应

模式,依次为行为探索/选择、行为逃逸、胁迫忍耐,并且该物种逃逸反应特征与响应对策(逃逸对策和生理调节对策)易受温度驯化的影响。

秦岭细鳞鲑幼鱼对水温变化的反应十分灵敏,6,12,18 °C 驯化组实验鱼的行为选择区仅分别为 1.5,1.3,1.2 °C。6,12,18 °C 驯化组实验鱼出现首次逃逸的温度分别为 7.8,14.5,19.9 °C,这表明各驯化温度下该物种的适宜温度范围可能较窄,小范围的温度波动就能够

引发动物的逃逸反应。然而,事实上在自然界这样小范围的温度波动是十分常见的。由此可以推测秦岭细鳞鲑幼鱼可能会较为频繁的通过游泳运动选择最佳的栖息地环境,同时,这一生态对策也间接的表明该物种生存海拔下限的变化即提升了 200~300 m 很可能与当地气候变化有关<sup>[13-14]</sup>。

频繁跳跃行为体现了秦岭细鳞鲑幼鱼应对不利环境所作出的最激烈反应或最大努力。温度驯化对频繁跳跃行为影响明显,6,12,18 °C 驯化组的实验鱼出现频繁跳跃行为的温度值差异较大,分别为 11.4,18.6,21.8 °C;不仅如此,不同温度驯化下实验鱼首次逃逸、末次逃逸以及行为逃逸区等均存在较大差异,表明该物种对升温胁迫的逃逸响应具有一定的可塑性。

胁迫忍耐区在一定程度上反应了实验鱼应对不利环境的生理调节能力,在此期间实验鱼应对升温胁迫以生理调节为主,行为活动明显下降、通常表现为底息不动,这一现象与 Bellgraph 等人<sup>[2]</sup>对奇努克鲑(*Oncorhynchus tshawytscha*)的研究结果相似。此外,值得关注的是,不同温度驯化下秦岭细鳞鲑幼鱼的胁迫忍耐区与行为逃逸区均负相关,提示该物种行为逃逸对策和生理调节对策存在权衡。

**致谢:**感谢陕西师范大学生命科学学院梁刚副教授在野外采样过程中给予的大力支持和帮助!

#### 参考文献:

- [1] BRETT J R. Energetic responses of salmon to temperature; a study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) [J]. American Zoologist, 1971, 11(1): 99-113.
- [2] BELLGRAPH B J, MCMICHAEL G A, MUELLER R P, et al. Behavioural response of juvenile Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* during a sudden temperature increase and implications for survival [J]. Journal of Thermal Biology, 2010, 35(1): 6-10.
- [3] BOSCH P, METZ B, DAVIDSON O, et al. Climate change 2007: summary for policymakers [R/OL]. [2016-09-21]. [http://www.ipcc.ch/publications\\_and\\_data/publications\\_and\\_data\\_reports.shtml#1](http://www.ipcc.ch/publications_and_data/publications_and_data_reports.shtml#1), 2007.
- [4] 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(4): 581-613.
- [5] UNDERWOOD Z E, MYRICK C A, ROGERS K B. Effect of acclimation temperature on the upper thermal tolerance of Colorado river cutthroat trout *Oncorhynchus clarkii pleuriticus*; thermal limits of a North American salmonid [J]. Journal of Fish Biology, 2012, 80(7): 2420-2433.
- [6] NAY T J, JOHANSEN J L, HABARY A, et al. Behavioural thermoregulation in a temperature-sensitive coral reef fish, the five-lined cardinalfish (*Cheilodipterus quinquelineatus*) [J]. Coral Reefs, 2015, 34(4): 1261-1265.
- [7] CASSELMAN J M. Effects of temperature, global extremes, and climate change on year-class production of warmwater, coolwater, and coldwater fishes in the Great Lakes basin [C] // American fisheries society symposium. USA: American Fisheries Society, 2002: 39-60.
- [8] KELLY N I, BURNES G, MCDERMID J L, et al. Ice age fish in a warming world: minimal variation in thermal acclimation capacity among lake trout (*Salvelinus namaycush*) populations [J]. Conservation Physiology, 2014, 2(1): cou025.
- [9] 陕西省动物研究所. 秦岭鱼类志 [M]. 北京: 科学出版社, 1987: 14-15.  
Shaanxi Institute of Zoology. Ichthyography of Qinling mountains [M]. Beijing: Science Press, 1987: 14-15.
- [10] 施德亮, 危起伟, 孙庆亮, 等. 秦岭细鳞鲑早期发育观察 [J]. 中国水产科学, 2012, 19(4): 557-567.  
SHI D L, WEI Q W, SUN Q L, et al. Early ontogenesis of

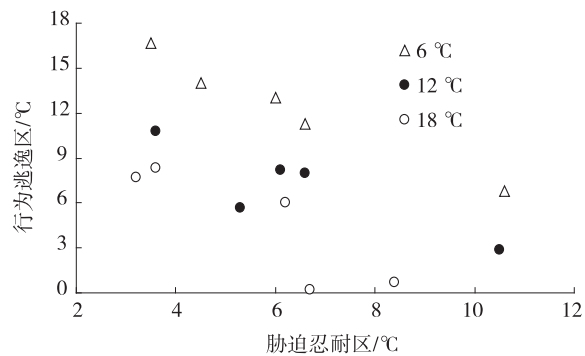


图 3 不同温度驯化下秦岭细鳞鲑幼鱼行为逃逸区与胁迫忍耐区的关系

Fig. 3 The relationships between the thermal scope of escape and the thermal scope of tolerance at different acclimation temperatures on *B. lenok tsinlingensis*

- Brachymystax lenok tsinlingensis* [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2012, 19(4): 557-567.
- [11] LIU H X, LI Y, LIU X L, et al. Isolation and characterization of eleven novel microsatellite loci of *Brachymystax lenok tsinlingensis*, a threatened fish endemic to Shaanxi, China [J]. Conservation Genetics Resources, 2013, 5(2): 389-391.
- [12] ZHAO Y H, ZHANG C G. Threatened fishes of the world: *Brachymystax lenok tsinlingensis* Li, 1966 (Salmonidae) [J]. Environmental Biology of Fishes, 2009, 86(1): 11-12.
- [13] 任剑, 梁刚. 千河流域秦岭细鳞鲑资源调查报告 [J]. 陕西师范大学学报(自然科学版), 2004, 32(9): 165-168.  
REN J, LIANG G. Resource survey report of *Brachymystax lenok tsinlingensis* in Qianhe river valleys of Qinling mountains [J]. Journal of Shaanxi Normal University (Natural Science Edition), 2004, 32(9): 165-168.
- [14] 郑雪莉, 卜书海, 代栓发, 等. 细鳞鲑在太白山南坡的适应性生长研究 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2010, 38(3): 52-58.  
ZHENG X L, BU S H, DAI S F, et al. Ecological adaptations of *Brachymystax lenok* to the south Taibai mountain [J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2010, 38(3): 52-58.
- [15] 夏继刚, 蔡瑞钰, 吕潇, 等. 升温/降温速率和驯化模式对斑马鱼及孔雀鱼热耐受性测定的影响 [J]. 生态学杂志, 2016, 35(8): 2170-2174.  
XIA J G, CAI R Y, Lü X, et al. The effects of heating/cooling rate and acclimation mode on the determination of thermal tolerance in zebrafish (*Danio rerio*) and guppy (*Poecilia reticulata*) [J]. Chinese Journal of Ecology, 2016, 35(8): 2170-2174.
- [16] 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(3): 237-275.
- [17] TIFFAN K F, KOCK T J, CONNOR W P, et al. Behavioural thermoregulation by subyearling fall (autumn) Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* in a reservoir [J]. Journal of Fish Biology, 2009, 74(7): 1562-1579.
- [18] WARD A J W, HENSOR E M A, WEBSTER M M, et al. Behavioural thermoregulation in two freshwater fish species [J]. Journal of Fish Biology, 2010, 76(10): 2287-2298.

## Animal Sciences

### The Behavioral Response of Juvenile *Brachymystax lenok tsinlingensis* to Heating Stress

XIA Jigang, PENG Jianglan, FU Shijian

(Chongqing Key Laboratory of Animal Biology, Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China)

**Abstract:** [Purposes] The paper aims to investigate the effects of temperature acclimation on the behavior of juvenile *B. lenok tsinlingensis* to heating stress. [Methods] Fish were acclimated to the experimental temperature (6, 12, and 18 °C) for 28 d, and the behavioral response characteristics, such as aquatic surface respiration, jump to escape and loss of equilibrium, were determined at a heating rate of 0.3 °C · min<sup>-1</sup>. [Findings] The initial temperature thresholds of the following behavior (surface respiration, the first jump to escape, frequent jump, the last jump to escape and loss of equilibrium), increased with the acclimation temperature. The thermal scope of escape was negatively correlated with that of tolerance at all acclimation temperatures. [Conclusions] The present study showed that the behavior of juvenile *B. lenok tsinlingensis* Li was sensitive to water temperature changes, and that a three-level behavioral response was observed in fish at elevated temperatures. Temperature acclimation imposed significant influence on the escape response characteristics and countermeasures of juvenile *B. lenok tsinlingensis* to heating stress.

**Keywords:** *Brachymystax lenok tsinlingensis*; temperature; heating stress; behavior

(责任编辑 方 兴)