

升温速率对鲫幼鱼耐高温能力和群体行为的影响^{*}

陈 荣, 马辉煌, 付世建, 曾令清

(重庆师范大学 生命科学学院 进化生理与行为学实验室 动物生物学重庆市重点实验室, 重庆 401331)

摘要:【目的】基于当前全球气候持续变暖的背景,考察不同升温速率对鲫(*Carassius auratus*)幼鱼耐高温能力和群体行为的影响。【方法】将经过180 d驯化的鲫幼鱼随机平均分为3个实验组,即升温速率为0的对照组、升温速率分别为1和0.3 °C·min⁻¹的快升温组和慢升温组,测定慢升温组和快升温组的临界高温和致死高温,并拍摄升温前后3个实验组鲫幼鱼的群体行为,分析升温速率变化对个体游泳速度、个体游泳速度同步性、个体间距离、最近邻距离、极性参数的影响。【结果】慢升温组在临界高温和致死高温方面均高于快升温组。升温处理后,快升温组的个体游泳速度变化无统计学意义上的差异,个体游泳速度同步性和极性都有降低趋势,而慢升温组的上述指标则无明显变化;但快升温组与慢升温组的个体间距离及最近邻距离在升温处理后均明显增大。【结论】升温处理使鲫幼鱼群体的凝聚力和协调性降低,且在较快升温速率下这一趋势更加明显;而在较慢升温速率下,鱼群因有更长适应时间,从而热耐受能力可能增强。

关键词:热耐受;升温速率;群体行为;群体结构;鲫

中图分类号:Q175

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2022)02-0031-07

温度是影响鱼类生理、行为乃至生活史特征的一项重要生态因子^[1]。自然气候异常导致的温度骤变、水体中温跃层的存在、由大型热电站等产生的温排水等常常使水体形成不同的温度格局^[2],并使鱼类处于急性变温的逆境中^[3],由此对鱼类的繁殖、生长发育、摄食、避敌等一系列活动造成影响^[4]。虽然有关鱼类热耐受的研究已有较长历史,但在当前全球气候变暖大背景下,此类研究依然是热生物学研究者关注的热点。有研究发现,升温或降温速率的不同对鱼类个体热耐受的测定结果会产生一定影响^[5],然而有关对这一现象的内在机制进行探讨的研究却鲜有报道。鱼类集群是指鱼类在生活史的某个或全部阶段存在的个体聚集在一起的现象^[6]。鱼类集群行为的自然选择优势在于它可增加鱼类的摄食效率、繁殖成功率和游泳效率,并降低被捕食率;而它的劣势则是会增加个体间寄生虫感染率以及对食物、配偶、生境等资源的竞争强度^[6-8]。目前,关于鱼类热耐受的研究均以单尾鱼为观察单元,而以鱼类集群为观察单元的热耐受研究报道仍然十分匮乏。

基于已有的相关研究所存在的局限性,本研究将重点考察不同升温速率条件下鱼类群体行为将如何变化,并就其中的机制作进一步探讨。作为本研究的实验对象,鲫(*Carassius auratus*)是一种典型的杂食性鱼类,也是中国常见的经济养殖鱼类,具有分布广、性活泼、游泳迅速等特点,且存在集群觅食习性。为考察升温速率对鲫耐高温耐受能力和群体行为的影响,本研究设定了对照组、慢升温组和快升温组,测定了实验鱼的临界高温和致死高温,观察它们的群体行为,就鲫的个体特征和群体特征对升温胁迫的温度依赖性进行了分析,希望为鱼类热生理学和群体行为学的研究提供更多的参考资料。

1 材料与方法

1.1 实验鱼的来源和驯化

研究用鲫幼鱼购自重庆市北碚区歇马街道的人工养殖基地,并在重庆师范大学生命科学学院进化生理与行为学实验室放养于3个容积约为250 L的循环控温水槽中,驯化180 d。为模拟鱼类的隐蔽所并提高驯化水体的

^{*} 收稿日期:2021-06-08 修回日期:2021-06-26 网络出版时间:2022-03-30 14:13

资助项目:国家自然科学基金(No. 31300341);重庆市教育委员会科学技术研究项目(No. KJQN201900540;No. KJQN202000539);重庆市留学人员回国创业创新支持计划项目(No. cx2019153);重庆市大学生创新创业训练计划项目(No. S201910637019)

第一作者简介:陈荣,女,研究方向为鱼类生理生态与行为学,E-mail:1144120543@qq.com;通信作者:曾令清,男,副教授,博士,E-mail:lingqingzeng@cqnu.edu.cn

网络出版地址:https://kns.cnki.net/kcms/detail/50.1165.n.20220329.1611.013.html

环境丰富度,在上述水槽底部均设置了一定数量的人工水草。驯化期间,于每日 10:00 和 15:00 均用通威股份有限公司研发生产的鲤科(Cydrinidae)鱼类通用饲料对鲫幼鱼饱足投喂 1 次。该饲料的粗蛋白质、粗脂肪的质量分数分别大于或等于 28.0%,3.0%,而粗纤维、粗灰分和水分的质 量分数分别小于或等于 13.0%,15.0%,12.5%。鉴于充氧对鱼群摄食可能造成影响,在每次投喂前 10 min,关闭充气泵使得驯化水体保持水面平静。在投喂饲料 1 h 后,用虹吸管清除驯化水体中的残余饲料和鱼粪以保证水体清洁。当驯化水体有所减少,则以曝气 4 d 的自来水进行补充(换水量约为驯化水体总体积的 10%)。驯化水体的溶氧量维持在 $7.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 以上,水温则控制在 $(25.0 \pm 0.1)^\circ\text{C}$,光照周期设定为 13 h 光照:1 h 黑暗。

1.2 实验总体设计

驯化结束后,挑选大小相近、体格健壮的实验鱼 144 尾,随机平均分成 3 个实验组。每个实验组均含 12 个小鱼群,每个小鱼群含 4 尾实验鱼,这一数值设置的依据在于 4 尾鱼组成的鲤科鱼群已表现出明显的群体行为^[8]。3 个实验组中,对照组的水体温度在实验期间始终保持在 20°C ,即升温速率为 0;快升温组和慢升温组的水体温度则分别以 1 和 $0.3^\circ\text{C} \cdot \text{min}^{-1}$ 的速率进行升温。上述升温速率的确定依据源于笔者所在研究团队在前期鱼类热耐受研究中所采用的升温速率^[5]。对每个实验组的所有鱼群均严格执行相同的实验步骤:首先将禁食 24 h 的单个鱼群转移至实验装置中适应 20 min;随后按设定的升温速率让实验装置中的水体升温,直至达到鲫的致死高温为止。在此期间用摄像设备全程拍摄鱼群的群体行为。将升温前的 10 min 视频数据定义为测定 I 的数据,将升温后接近临界高温的 20 min 视频数据定义为测定 II 的数据。由于水体升温对鱼类会造成较大的生理胁迫,因此本研究的 3 个实验组的每个小鱼群只经历 1 次上述实验过程。

1.3 升温处理设计及实验鱼群体行为的观察

为考察升温速率对鲫幼鱼的耐高温能力和升温过程中鲫幼鱼群体行为的影响,采用 3 台内部底端均为正方形(边长为 32.0 cm)的水浴加热装置来实现升温处理。采用临界温度法对实验鱼进行耐高温实验:将快、慢升温组实验鱼置于加热装置内,从 20°C 开始,对加热装置中的水体以 1 和 $0.3^\circ\text{C} \cdot \text{min}^{-1}$ 的速率进行持续升温处理,直至实验鱼行为紊乱、失去平衡甚至死亡时停止。水浴加热装置的内壁和底部均为白色,以增加实验鱼与所处环境的色差,有助于提高视频分析软件的准确率。同时,水浴加热装置中水体深度设为 10 cm,并在离装置内部底端 5 cm 处安置一块无毒白色塑料底板,因此实验鱼群活动的实际水深为 5 cm,由此可减少实验鱼个体在垂直方向上的重叠概率。在每台水浴加热装置的正上方 50 cm 处安置一个连接电脑的罗技 Webcam Pro9000 型高清广角摄像头(像素分辨率为 1080×720 ,拍摄帧率为 $25 \text{ 帧} \cdot \text{s}^{-1}$,罗技(中国)科技有限公司出品)用于拍摄鱼群的群体行为,并在水浴加热装置四周设置 2.0 m 高的白色布帘,以获得稳定的拍摄环境并减少外部干扰。

为减少鱼类的昼夜节律对自身群体行为的潜在影响,每日的实验时间定为 10:00—16:00。将快、慢升温组的小鱼群从养殖水槽的单元格转移至水浴加热装置中适应 20 min,随后按各组对应的升温速率开始升温处理,直至鱼群中最后一尾鱼停止呼吸为止。采用精度为 0.1°C 的数字温度计监测装置内的水温,该温度计的数字显示器位于装置边缘,以垂直朝向摄像头的方式来固定安置,并在拍摄视野范围内。对视频中每尾鱼的行为进行人工分析,可获知每尾鱼的临界高温和致死高温。对照组在实验期间水温维持不变,仅进行群体行为的拍摄。实验期间,室内尽可能保持安静以减少外部环境中各种声源对实验鱼行为产生的影响,此外环境条件如室温、水体溶氧、光照强度、光周期的控制等与驯化期间保持一致。

1.4 实验参数的选择及计算

本研究中,临界高温指在升温过程中实验鱼开始出现机体失去平衡时的水体温度,致死高温指实验鱼鳃盖停止活动 10 s 以上时的水体温度。在获得有关实验鱼群体行为的视频后,采用格式工厂视频格式转化软件(版本号:5.1.0.0)将上述视频由“.wmv”格式转换成“.avi”格式,然后再采用 idTracker 软件对转换格式后的视频进行分析,获得单尾实验鱼在单位时间(本研究中为 1 s)内的二维坐标数据(即在 x , y 轴上对应的像素值)。为消除实验过程中外界因素对鱼群可能产生的扰动,本研究对有关视频进行全程分析。基于坐标数据与实验装置的实际大小进行换算,可知实际物体大小与视频像素的转换率为 $19.86 \text{ 像素} \cdot \text{cm}^{-1}$,以此得到单尾实验鱼个体在活动空间中的实际坐标数据(单位:cm)。通过坐标数据计算实验鱼的个体游泳速度、个体游泳速度同步性、个体间距离、最近邻距离、极性等行为学参数。上述参数的具体计算公式如下。

1) 个体游泳速度的计算公式为:

$$V = \frac{\sqrt{(x_t - x_{t-1})^2 + (y_t - y_{t-1})^2}}{d}。$$

式中: V 为个体游泳速度(单位: $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$); x_t 和 x_{t-1} 分别为单尾实验鱼在 t 和 $t-1$ 时刻的横坐标数值; y_t 和 y_{t-1} 分别为单尾鱼实验鱼在 t 和 $t-1$ 时刻的纵坐标数值; d 为两个坐标点的时间间隔,本研究根据视频帧率设定为 0.04 s 。

2) 个体游泳速度同步性可用于评价鱼群中两个个体游泳速度的同步性,它的数值范围为 $0 \sim 1$ 。该参数数值越大,两个个体游泳速度的同步性则越高。个体游泳速度同步性的计算公式如下:

$$S_v = 1 - \left| \frac{v_i - v_j}{v_i + v_j} \right|。$$

式中: S_v 为个体游泳速度同步性, v_i 和 v_j 为鱼群中第 i 尾和第 j 尾鱼的瞬时个体游泳速度。

3) 个体间距离表示鱼群中所有个体之间的平均距离,用于评价鱼群的凝聚力,该参数数值越小则鱼群的凝聚力越强,它的具体计算公式为:

$$D_1 = \frac{1}{n} \sum_{i,j=1}^n \sqrt{(x_t^i - x_t^j)^2 + (y_t^i - y_t^j)^2}, i \neq j。$$

式中: D_1 为个体间距离(单位: cm); x_t^i 和 x_t^j 为鱼群中第 i 尾和第 j 尾鱼在 t 时刻的横坐标数值; y_t^i 和 y_t^j 为鱼群中第 i 尾和第 j 尾鱼在 t 时刻的纵坐标数值; n 表示群体成员的数量,本研究中 $n=4$ 。

4) 最近邻距离表示鱼群中某一个体与其他个体距离的最小值,也被用于衡量鱼群凝聚力,它的计算公式为:

$$D_2 = \min_{i \neq j} \sqrt{(x_t^i - x_t^j)^2 + (y_t^i - y_t^j)^2}。$$

式中: D_2 为最近邻距离(单位: cm)。

5) 极性用于评价鱼群个体排列的整齐程度。当鱼群中所有个体朝向绝对一致时,极性为 1 ;当鱼群中所有个体的朝向完全抵消时,极性为 0 。极性的数值越高,鱼群的协调能力则越强。极性计算公式为:

$$P = \frac{1}{n} \left| \sum_{i=1}^n v_i \right|。$$

式中: P 为极性; v_i 为第 i 尾鱼在单位时间内的运动向量,运动方向是从 $t-1$ 时刻的位置坐标点指向 t 时刻的位置坐标点。

1.5 数据分析

首先采用 Excel 2007 软件对有关数据进行基础运算(结果以“平均值 $\pm$ 标准误”表示)和制图,然后采用统计软件 SPSS 19.0 进行进一步统计分析(当 $p < 0.05$ 时,有关结果具有统计学意义)。采用双因素方差分析的线性模型考察代谢表型和环境类型对鲫幼鱼群体的个体空间位置参数、个体特征和群体特征的影响。若该线性模型发现组间存在统计学意义上的差异,则再采用 Duncan 法对组间差异进行多重比较,或采用单因素方差分析比较组内差异。最后,采用单因素方差分析考察环境类型对实验鱼群行为学参数的影响。

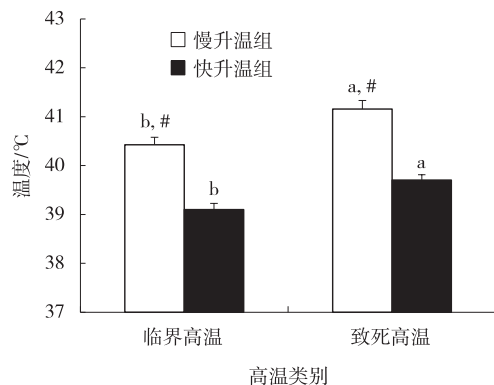
2 结果

2.1 升温速率对鲫幼鱼耐高温能力的影响

升温速率对鲫幼鱼临界高温和致死高温有明显影响(图 1):慢升温组中鲫幼鱼的临界高温($(40.4 \pm 0.2) ^\circ\text{C}$)和致死高温($(41.2 \pm 0.18) ^\circ\text{C}$)分别比快升温组的这两个指标(分别为 (39.1 ± 0.1) 和 $(39.7 \pm 0.1) ^\circ\text{C}$)更高,差异具有统计学意义($p < 0.05$);且慢、快升温组的致死高温均高于各自的临界高温,差异具有统计学意义($p < 0.05$)。此外,慢、快升温组鲫幼鱼的临界高温变化范围较大,分别为 $38.9 \sim 42.7 ^\circ\text{C}$ 和 $36.9 \sim 40.7 ^\circ\text{C}$,两个组的致死高温变化范围也较大,分别为 $39.1 \sim 43.6 ^\circ\text{C}$ 和 $38.2 \sim 41.7 ^\circ\text{C}$ 。

2.2 升温速率和测定时间对鲫幼鱼个体行为的影响

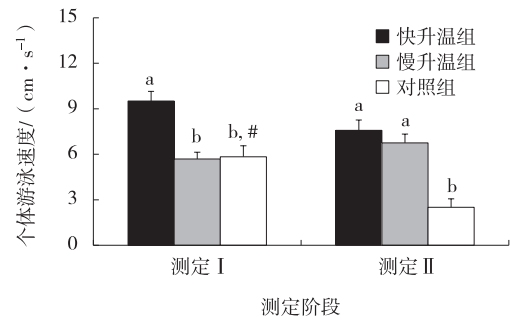
升温速率和测定时间对鲫幼鱼个体游泳速度和个体游泳速度同步性均有影响(图 2,表 1)。在测定 I 阶段,快升温组的个体游泳速度高于慢升温组及对照组的个体游泳速度,且与后两者的差异具有统计学意义($p < 0.05$)。在测定 II 阶段,快、慢升温组的个体游泳速度均高于对照组的个体游泳速度,与后者的差异具有统计学意义($p < 0.05$)。比较各实验组鲫幼鱼个体游泳速度在升温处理前后的变化情况,可见快升温组鲫幼鱼个体游泳速度在升温处理后有所降低;慢升温组鲫幼鱼个体游泳速度在升温前后无统计学意义上的差异;对照组鲫幼鱼的个体游泳速度在测定 II 阶段较在测定 I 阶段有明显的降低,差异具有统计学意义($p < 0.05$)。



注:不同字母及“#”分别表示同一实验组数据在不同高温类别、不同实验组数据在同一高温类别的差异具有统计学意义($p < 0.05$)

图 1 升温速率对鲫幼鱼临界高温和致死高温的影响

Fig. 1 Effects of heating rate on critical thermal maximum and lethal thermal maximum in juvenile crucian carp



注:测定 I 阶段对应升温处理前的 10 min,测定 II 阶段对应升温处理开始到接近临界高温时经历的 20 min;不同字母及“#”分别表示不同实验组数据在同一阶段、同一实验组数据在不同阶段的差异具有统计学意义($p < 0.05$);下同

图 2 升温速率和测定时间对鲫幼鱼个体游泳速度的影响

Fig. 2 Effects of heating rate and measurement time on individual swimming speed of juvenile crucian carp

2.3 升温速率和测定时间对鲫幼鱼群体行为的影响

表 1 显示,测定时间对鲫幼鱼的个体游泳速度同步性无统计学意义上的影响,但升温速率对个体游泳速度同步性存在统计学意义上的影响($p < 0.05$)。测定 I 阶段快、慢升温组鲫幼鱼个体游泳速度同步性均比对照组的这一指标更高,且与后者的差异具有统计学意义($p < 0.05$);对升温前后各实验组的个体游泳速度同步性进行比较,可以发现快升温组的这一指标在升温处理后有所降低,而慢升温组的这一指标无统计学意义上的变化(图 3)。

升温速率和测定时间对鲫幼鱼个体间距离和最近邻距离均无统计学意义上的影响,但二者交互作用对这两个指标有统计学意义上的影响($p < 0.05$)(表 1)。对比升温前后各实验组这两个指标的变化,可以发现快、慢升温组鲫幼鱼在升温处理后个体间距离及最近邻距离均有统计学意义上的增大($p < 0.05$)(图 4、图 5)。

升温速率和测定时间对鲫幼鱼极性均有统计学意义上的影响($p < 0.05$)(表 1)。图 6 显示:测定 I 阶段,快升温组鱼群极性比其余两组鱼群的极性更高,且与它们的差异具有统计学意义($p < 0.05$);测定 II 阶段,慢升温组鱼群极性高于其余两组鱼群的极性。对比升温前后各实验组极性的变化,可以发现慢升温组鲫幼鱼在升温处理后极性无统计学意义上的变化,而快升温组的这一指标在升温处理后出现了统计学意义上的下降($p < 0.05$)。

表 1 升温速率和测定时间对群体行为影响的方差分析结果

Tab. 1 Results of ANOVA on the effects of heating rate and measurement time on group behavior

行为参数	测定时间	升温速率	测定时间×升温速率
个体游泳速度	$F=8.734, p=0.005$	$F=22.965, p<0.001$	$F=3.420, p=0.040$
游泳速度同步性	$F=0.701, p=0.406, H=0.001$	$F=4.732, p=0.013, H=3.134$	$F=1.224, p=0.302, H=0.868$
个体间距离	$F=0.314, p=0.578, H=0.114$	$F=2.411, p=0.099, H=1.099$	$F=7.381, p=0.001, H=2.856$
最近邻距离	$F=0.548, p=0.462, H=0.162$	$F=2.305, p=0.109, H=0.419$	$F=8.782, p<0.001, H=1.523$
极性	$F=9.359, p=0.003, H=1.265$	$F=5.435, p=0.007, H=0.921$	$F=12.124, p<0.001, H=1.609$

3 讨论

3.1 鲫幼鱼耐高温能力对升温速率变化的响应

鱼类在 12~30 °C 的范围之内能够正常地生存和活动。当水体温度超过 37 °C 后,大多数鱼类会行为紊乱、失去平衡,甚至还会因为高温而死亡。研究发现,孔雀鱼(*Poecilia reticulata*)和斑马鱼(*Danio rerio*)的临界高温和致死高温在升温速率为 1.0 °C·min⁻¹时均明显比升温速率为 0.3 °C·min⁻¹时更低^[5]。本研究也发现,慢升温组鲫幼鱼的临界高温和致死高温分别比快升温组的这两个指标高出 1.33 和 1.36 °C,与上述研究结果类似,表明较低的升温速率可能有助于提高鲫幼鱼的耐高温能力。较低的升温速率使鲫幼鱼有更长的时间适应不断升高的环境温度,而在较高升温速率条件下,鲫幼鱼会因为没有足够的时间适应高温环境,无法及时调整身体

机能,导致自身过早失去平衡和停止呼吸,最终死亡。

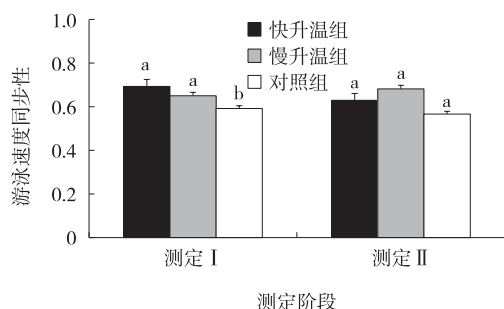


图3 升温速率和测定时间对鲫幼鱼个体游泳速度同步性的影响

Fig. 3 Effects of heating rate and measurement time on the synchronization of individual swimming speed of juvenile crucian carp

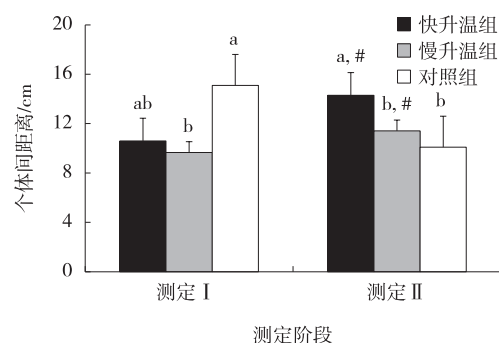


图4 升温速率和测定时间对鲫幼鱼个体间距离的影响

Fig. 4 Effects of heating rate and measurement time on inter-individual distance of juvenile crucian carp

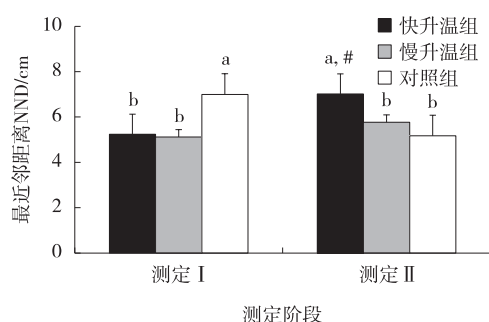


图5 升温速率和测定时间对鲫幼鱼最近邻距离的影响

Fig. 5 Effects of heating rate and measurement time on the nearest neighbor distance of juvenile crucian carp

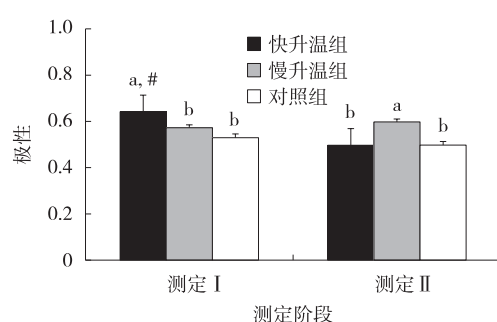


图6 升温速率和测定时间对鲫幼鱼极性的影响

Fig. 6 Effects of heating rate and measurement time on group polarization of juvenile crucian carp

在升温过程中,水温的升高加快了鱼体的代谢,从而导致实验鱼所需要氧气量增加,而水体溶氧量却随温度的升高而降低,两者出现矛盾,从而促使鱼类尝试逃离不断升温的水体环境。本研究,鲫在升温实验前的驯化温度是 25 ℃,慢升温处理结果显示鲫幼鱼的临界高温和致死高温分别为 40.4、41.6 ℃;而在相同驯化温度和升温速率条件下,高体鲫鲃(*Rhodeus ocellatus*)的临界高温和致死高温分别为 38.01、40.26 ℃^[9]。本研究推测,两者在临界高温和致死高温上的差异可能与鱼的种类、个体大小、营养状况等因素的差异有关。

此外,本研究发现鲫幼鱼的耐高温能力存在较大的个体差异。不论是慢升温组还是快升温组,鲫幼鱼的临界高温或致死高温的最大值与最小值都相差 3.5~4.5 ℃。造成这种差异的因素多种多样,有先天性由基因导致的遗传差异,也有后天性由环境等因素导致的个体变异,这是鱼类个体对栖息环境的长期适应结果。鱼类对高温的耐受能力主要与心室大小和心脏功能、肌红蛋白水平、热激蛋白表达能力等有关^[10],因此,投喂量、投喂次数、实验鱼的进食量等因素也会影响鱼体生长,进而影响到包括热耐受性在内的各项生理机能。

3.2 鲫幼鱼群体行为对升温速率变化的响应

温度可直接或间接影响鱼类的生理特征,进而对鱼类的游泳能力产生相应的影响^[11]。现有的研究结果表明,温度对鱼类行为特征的影响具有差异性。例如,黄雀鲷(*Pomacentrus moluccensis*)个体游泳速度随温度升高而升高^[12],但也有研究表明,鲤(*Cyprinus carpio*)的个体游泳速度随温度升高而降低^[13]。此外,有研究揭示了鱼类的临界游泳速度与温度的关系呈现出线性^[14]或“钟”形^[15]的变化特征。对于青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)、草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)、鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙(*Hypophthalmichthys nobilis*)等4种鱼类而言,温度与它们临界游泳速度的关系呈现出“钟”形变化,表现为:在达到最适温度前,临界游泳速度随温度的升高而上升;当处于最适温度范围内,临界游泳速度保持稳定;在超过最适温度后,临界游泳速度又会随着水温升高而降低^[16]。在本研究中,升温处理后鲫幼鱼个体游泳速度没有统计学意义上的变化,但快升温组鲫幼鱼个体游泳速度降低幅度相对较大。有研究发现,当温度升至 35.2 ℃以上时,鲤幼鱼鳃盖活动增加,但游泳活动水平较低^[17],这可能是本研究中实验鱼在快升温处理条件下个体游泳速度相对较低的原因。

当水温超过最适温度范围,鱼类就会变得激动、摇摆并沿装置四周游动^[17]。由水温的变化导致鱼类集群行为的明显改变表现为:随着温度升高,最近邻距离增大,极化现象明显^[18]。有研究表明,鱼类凝聚力的降低与缺氧有关,水体中氧气的减少会迫使位于鱼群中后部的个体彼此远离,以增加它们的氧气摄入量^[19]。在本研究中,快升温处理使鲫鱼个体游泳速度同步性和极性都明显降低,行为趋向分散无序;而慢升温组的鲫鱼个体由于有更长时间适应升温过程,升温前后个体游泳速度同步性和极性无明显变化。造成这一结果的可能原因是:升温导致水体溶氧量降低^[20-21],而鲫鱼个体在较高水温条件下的高代谢率造成能量消耗增加^[22],个体会经历类似缺氧的过程,由此使得鱼群成员之间的距离越来越大^[19]。另外,升温速率与测定时间对个体间距离和最近邻距离的影响存在交互作用,导致了快、慢升温组个体间距离及最近邻距离的明显增大,鱼群更加分散。

综上所述,本研究中慢升温组鲫鱼的临界高温和致死高温分别比快升温组的这两个指标更高;慢升温处理后的鲫鱼个体游泳速度上升,但升温前后个体游泳速度同步性和极性无明显变化;快升温处理后鲫鱼的个体游泳速度降低,且温度升高使最近邻距离增大、极性变化明显。结果表明,升温处理使鲫鱼群体的凝聚力和协调性降低,且在较快升温速率下这一趋势更加明显;而在较慢升温速率下,鱼群因有更长适应时间,从而热耐受能力可能增强。在目前全球气候持续变暖的背景下,很多鱼类的自然栖息环境发生了明显变化,这对鱼类生理和行为活动以及它们的种群地理的分布产生了重要影响。因此,有关温度变化和鱼类热耐受关系的研究值得进一步深入开展。

致谢:衷心感谢重庆师范大学生命科学学院 2017 级生物科学专业杨燕芳同学对本研究的帮助。

参考文献:

- [1] CLARKE A. Temperature and the metabolic theory of ecology[J]. *Functional Ecology*, 2006, 20(2): 405-412.
- [2] JONES E A, JONG A S, ELLERBY D J. The effects of acute temperature change on swimming performance in bluegill sunfish *Lepomis macrochirus* [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2008, 211(9): 1386-1393.
- [3] DONALDSON M R, COOKE S J, PATTERSON D A, et al. Cold shock and fish [J]. *Journal of Fish Biology*, 2008, 73(7): 1491-1530.
- [4] 陈全震, 曾江宁, 高爱根, 等. 鱼类热耐受温度研究进展 [J]. *水产学报*, 2004, 28(5): 562-567.
CHEN Q Z, ZENG J N, GAO A G, et al. Advances in study of temperature of thermal tolerance of fishes [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2004, 28(5): 562-567.
- [5] 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 of zebrafish (*Danio rerio*) and guppy (*Poecilia reticulata*) [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(8): 2170-2174.
- [6] KRAUSE J, Mc DONNELL G, RIEDESEL H. Biodecontamination of animal rooms and heat-sensitive equipment with vaporized hydrogen peroxide [J]. *Contemporary Topics in Laboratory Animal Science*, 2001, 40(6): 18-21.
- [7] JOLLE W J, KATE L L, NEELTJE J B, et al. Repeatable group differences in the collective behaviour of stickleback shoals across ecological contexts [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2018, 285(1872): 20172629.
- [8] 杨亚, 凌鸿, 付世建, 等. 环境类型和代谢表型对中华倒刺鲃群体行为的影响 [J]. *生态学报*, 2021, 41(11): 4447-4459.
YANG Y, LING H, FU S J, et al. Effects of ecological context and metabolic phenotype on collective behavior of qingbo *Spinibarbus sinensis* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(11): 4447-4459.
- [9] 付康康, 曹振东, 付世建. 温度驯化对高体鳊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 K K, CAO Z D, FU S J. Effects of acclimation temperature on thermal tolerance and hypoxia tolerance in *Rhodeus ocellatus* [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(6): 1586-1590.
- [10] ANTTILA K, DHILLON R S, BOULDING E G, et al. Variation in temperature tolerance among families of Atlantic salmon (*Salmo salar*) is associated with hypoxia tolerance, ventricle size and myog level [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2013, 216(7): 1183-1190.
- [11] 蒋清, 黄应平, 袁喜, 等. 不同温度下重复疲劳运动对鲢幼鱼游泳能力及代谢率的影响 [J]. *水生态学杂志*, 2016, 37(6): 89-94.
JIANG Q, HUANG Y P, YUAN X, et al. Effects of fatigue and temperature on the swimming performance and metabolic rate of juvenile silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) [J]. *Journal of Hydroecology*, 2016, 37(6): 89-94.
- [12] BIRO P A, BECKMANN C, STAMPS J A. Small within-day increases in temperature affects boldness and alters personality in coral reef fish [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, 277(1678): 71-77.

- [13] 付成,彭姜岚,付世建. 温度对宽鳍鱮运动能力和行为特征的影响[J]. 生态学杂志,2018,37(6):1889-1896.
FU C, PENG J L, FU S J. Effects of acclimation temperature on locomotion performance and behavior of pale chub[J]. Chinese Journal of Ecology, 2018, 37(6): 1889-1896.
- [14] JAIN K E, FARRELL A P. Influence of seasonal temperature on the repeat swimming performance of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*[J]. The Journal of Experimental Biology, 2003, 206(20): 3569-3579.
- [15] TOMOYUKI K, TAKETO M. Male secondary sexual traits are hydrodynamic devices for enhancing swimming performance in a monogamous filefish *Paramonacanthus japonicus*[J]. Journal of Ethology, 2002, 20(1): 35-42.
- [16] 王晓, 廖冬芽, 俞立雄, 等. 温度梯度对四大家鱼临界游泳速度的影响[J/OL]. 渔业科学进展. (2021-01-19)[2021-06-08]. <https://doi.org/10.19663/j.issn2095-9869.20201104001>.
WANG X, LIAO D Y, YU L X, et al. Effect of temperature gradient on the critical swimming speed of four major Chinese carps[J/OL]. Progress in Fishery Sciences. (2021-01-19)[2021-06-08]. <https://doi.org/10.19663/j.issn2095-9869.20201104001>.
- [17] MACHADO A S D, CARDOSO C M, SARTORIO P V, et al. Lethal thermal maximum temperature induces behavioral responses and protein expressions (Hsp70 and p53) in juvenile common carp (*Cyprinus carpio* Linnaeus)[J]. Pan-American Journal of Aquatic Sciences, 2017, 12(4): 295-309.
- [18] BARTOLINI T, BUTAIL S, PORFIRI M. Temperature influences sociality and activity of freshwater fish[J]. Environmental Biology of Fishes, 2015, 98(3): 825-832.
- [19] DOMENICI P, FERRARI R S, STEFFENSEN J F, et al. The effect of progressive hypoxia on school structure and dynamics in Atlantic herring *Clupea harengus*[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2002, 269(1505): 2103-2111.
- [20] KRAMER D L. Dissolved oxygen and fish behavior[J]. Environmental Biology of Fishes, 1987, 18(2): 81-92.
- [21] ASHLEY D F, CHRISTOPHER A M, LARA J H. Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2007, 17(4): 581-613.
- [22] GILLOOLY J F, BROWN J H, WEST G B, et al. Effects of size and temperature on metabolic rate[J]. Science, 2001, 293(5538): 2248-2251.

Animal Sciences

Effect of Heating Rate on Upper Temperature Tolerance and Group Behavior of Juvenile *Carassius auratus*

CHEN Rong, MA Huihuang, FU Shijian, ZENG Lingqing

(Chongqing Key Laboratory of Animal Biology, Laboratory of Evolutionary Physiology and Behaviour,
College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China)

Abstract: [Purposes] Based on the background of current global climate warming, the effect of different heating rates on the upper temperature tolerance and group behavior of juvenile crucian carp (*Carassius auratus*) was investigated. [Methods] The crucian carp juveniles which domesticated 180 days were randomly divided into three experimental groups, according to the control group with the heating rate of 0, the fast heating group and the slow heating group with the heating rate of 1 and 0.3 °C · min⁻¹. The group behavior of crucian carp juveniles in the three experimental groups before and after heating was recorded, and the effects of heating rate changes on parameters such as individual swimming speed, synchronization of individual swimming speed, inter-individual distance, nearest neighbor distance, and polarity were analyzed. [Findings] Critical high temperature and lethal high temperature in the slow heating group were higher than those in the fast heating group. After heating treatment, there was no statistical difference in individual swimming speed changes in the fast heating group, while the synchrony of individual swimming speed and polarity in the fast heating group all decreased, while the above indicators in the slow heating group did not change significantly. The nearest neighbor distances increased significantly after the heating treatment. [Conclusions] The heating treatment reduces the cohesion and coordination of the juvenile crucian carp population, and at a faster heating rate, this trend is more pronounced; while at slower heating rates, fish populations may have increased heating tolerance due to longer acclimatization times.

Keywords: heat tolerance; heating rate; group behavior; group structure; *Carassius auratus*

(责任编辑 方 兴)