

# 驯化水温及温升速率对三门湾三种虾蟹类热耐受性的影响

田洪林<sup>1,2</sup>, 曹亮<sup>1,3</sup>, 刘金虎<sup>1,3</sup>, 窦硕增<sup>1,2,3</sup>

(1. 中国科学院海洋研究所 中国科学院海洋生态与环境科学重点实验室, 山东 青岛 266071; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 青岛海洋科学与技术国家实验室 海洋生态与环境科学功能实验室, 山东 青岛 266071)

**摘要:** 作者采用动态实验法与静态实验法相结合的方法, 研究了三门湾脊尾白虾(*Exopalaemon carinicauda*)、口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)和日本蜆(*Charybdis japonica*)在不同季节的基础水温即驯化水温(8~29℃)和温升速率(0.5~15.0℃/h)下的热耐受能力。结果表明, 驯化水温和温升速率对各实验动物的热耐受性均有显著影响。实验动物的热耐受性与驯化水温总体上呈显著正相关, 而温升速率对热耐受性的影响具有物种特异性, 并受驯化水温制约; 在不同驯化水温下, 各实验动物的热耐受性随温升速率增大呈不同变化趋势。各实验动物的24 h高起始致死温度受驯化水温的影响显著, 随着驯化水温从8℃升高到29℃, 脊尾白虾、日本蜆和口虾蛄的24 h UILT<sub>50</sub>分别从24.2、34.6、24.9℃显著增大到35.3、37.4和34.4℃。结合3种实验动物的最大临界温度分析, 它们的热耐受能力依次为: 日本蜆>脊尾白虾>口虾蛄。研究结果可为探究三门湾水域潜在的热污染状况及其生态环境效应提供科学依据。

**关键词:** 甲壳类; 热耐受性; 驯化水温; 最大临界温度; 24h高起始致死温度

中图分类号: Q178.1; X57 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2018)04-0043-10

DOI: 10.11759/hyqx20180115003

在全球变暖的背景下, 海水温度已呈逐渐上升趋势<sup>[1]</sup>。以东海为例, 1945—2006年, 该海域的表层水温升高了0.9℃, 平均每年升高0.015℃<sup>[2]</sup>。另一方面, 中国近海区域有越来越多的大型滨海热电厂和核电厂相继建成、投产, 电厂冷源系统多采用直流冷却方式处理废弃能量, 产生大量含有废热的冷却水体(即温排水)<sup>[3-5]</sup>, 温排水从排水口排出后扩散进入周围海域, 导致接纳水体的水温迅速升高, 并可能造成一定程度的热污染, 对海洋动物及生态环境造成潜在影响<sup>[6-7]</sup>。

水温对海洋动物的繁殖存活、生长和洄游等生命活动具有关键限制性作用, 直接影响早期生活史、种群结构、分布和数量变动<sup>[8-9]</sup>, 而海洋动物对温度的适应性决定了其热耐受能力<sup>[10]</sup>。变温性海洋动物(如鱼、虾、蟹类)缺乏自身体温调节机制, 对水温变化响应显著; 相对于逃避能力较强的游泳动物, 多数甲壳类动物属于狭域性动物, 自身迁移能力较低下, 更易受温排水等现象影响, 一旦温升超出其热耐受能力, 会通过促使胚胎过早孵化、抑制生理代谢活动和损伤免疫功能等对繁殖孵化、早期生长和存活等产生不利影响<sup>[11-13]</sup>。因此, 开展温排水海域常见甲壳类动物的热耐受性研究对于评价近海热污染状

况及其生态环境效应具有重要科学意义。

海洋动物热耐受性研究主要包括不同海洋动物的热耐受性、不同驯化水温下温升速率对海洋动物热耐受性、种群数量和分布的影响等。常用的研究方法有动态实验法与静态实验法。前者以最大临界温度(Critical thermal maximum, CTM)<sup>[14-15]</sup>、后者以24 h高起始致死温度(24 hour upper incipient lethal temperature, 24 h UILT<sub>50</sub>)为主要表征指标<sup>[16-17]</sup>。静态实验法能较直观地反映实验动物的死亡率与温度之间的关系, 但不能研究温升速率对实验动物耐热性的影响<sup>[18]</sup>。动态实验法可以开展相关研究, 但缺乏设置实验温升速率的统一标准(10~1℃/48 h)<sup>[19]</sup>。目前相关研究一般采用二者相结合的方式, 通过最大程

收稿日期: 2018-01-15; 修回日期: 2018-02-08

基金项目: 国家基金委-山东省联合基金项目(U1606404); 国家科技重大专项(2013ZX06002001)

[Foundation: The Joint Funds of the National Natural Science Foundation of China and Shandong Province, No. U1606404; National Science and Technology Major Project, No. 2013ZX06002001]

作者简介: 田洪林(1992-), 男, 山东高密人, 在读研究生, 主要从事海洋生物资源与环境研究, 电话: 0532-82898924, E-mail: tianhonglin1217@163.com; 窦硕增, 通信作者, 电话: 0532-82898842, E-mail: szdou@qdio.ac.cn

度模拟自然状态下的温升变化,以期更客观地反映实验动物的热耐受性。

三门湾位于浙江省中部沿海,为半封闭海湾(图 1),年平均表层水温为 18.3℃,月平均水温为 8.2(2 月份)~29.6℃(8 月份),是许多经济生物的重要产卵场和育幼场。三门湾核电站规划容量为 6 台百万千瓦级压水堆核电机组,预计其投入运营后,将有大量温排水进入三门湾海域<sup>[20]</sup>,可能产生热效应,对生物正常生命活动及生态环境健康可能有潜在影响。

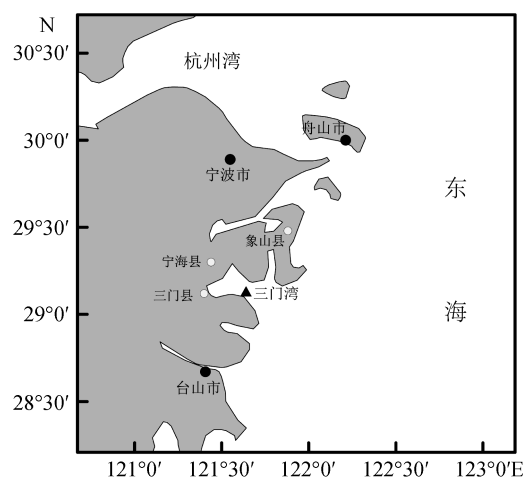


图 1 三门湾的地理位置

Fig. 1 Location of the Sanmen Bay, the East China Sea

本实验以三门湾海域重要经济虾蟹类脊尾白虾(*Exopalaemon carinicauda*)、口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)和日本蛄(*Charybdis japonica*)为实验对象,采用动态实验与静态实验方法,对比研究不同季节基础水温即驯化水温(8~29℃)和温升速率(0.5~15.0℃/h)下各实验动物的热耐受性,以期为评价核电站投入运行后温排水对该海域生物资源的生态环境影响提供科学参考。

## 1 材料与方 法

### 1.1 实验动物

实验所用脊尾白虾、日本蛄和口虾蛄均为当年各实验季节三门湾水域的野生个体(表 1),各物种当季样本量约为 500 尾。根据三门湾海域各季节自然海水的月平均水温状况,设置各季节实验驯化水温(表 1):8℃(冬季)、15℃(春季)、22℃(秋季)和 29℃(夏季)。实验开始前将各实验动物置于当季驯化水温下驯化 4~5 d,驯化用水为取自三门湾海域的自然海水,期间投喂混合饵料。驯化后选取大小均匀,体质健康

的驯化个体开展实验。各物种的体长及体质量在不同季节存在微小差异,但对热耐受性差异几乎没有影响。

表 1 3 种实验动物的体长及质量

Tab. 1 Size of the three experimental crustaceans

物种	驯化水温/℃	体长或头胸甲长/mm	体质量/g
脊尾白虾	8	69.1±6.1	4.1±0.4
	15	71.3±5.7	4.8±0.6
	22	71.3±5.7	4.8±0.6
日本蛄	29	84.8±7.3	5.9±0.6
	8	109.0±1.3	34.0±2.0
	15	98.1±1.1	31.1±1.4
口虾蛄	22	98.0±1.1	31.0±1.4
	29	112.2±2.4	37.0±2.7
	8	124.4±14.2	23.6±8.1
口虾蛄	15	128.3±12.5	28.1±7.4
	22	128.3±12.5	28.1±7.4
	29	103.2±14.1	21.6±5.5

### 1.2 实验方法

#### 1.2.1 实验条件

实验依照不同季节分别在三门湾海域附近的水产苗种场进行。实验水槽容积为 150 L,实验用水为三门湾自然海水,盐度为 23.3~28.1, pH 为 8.00~8.10。实验过程中充气,自然光照条件。各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(100~2000 W,德国 Armaturenbaue)控制。实验过程中定期用水银温度计测量校对水槽内水温。

#### 1.2.2 动态实验

本实验在持续升温状态下测试实验动物的热耐受能力,获取其最大临界温度。基于三门核电一期工程的数模计算和物模试验结果,本实验在 8℃(冬季)、15℃(春季)、22℃(秋季)和 29℃(夏季)驯化水温下设置 9 个温升速率:0.5、1.0、2.0、3.0、4.0、6.0、9.0、12.0 和 15.0℃/h。每个温升速率下设置 3 个平行组。在每个实验水槽内放置各物种个体 4~8 尾以排除个体差异导致的不确定性。以驯化温度为实验起始温度,按照设定的温升速率对水槽进行持续升温。当观察到某一物种有个体出现行为异常如突然急速无序运动、失去平衡或对外界刺激无反应等行为时,以此为该个体的实验终止点并记录当前水温,以实验物种各个体临界水温均值为该物种 CTM<sup>[21]</sup>,

直至观察记录到所有实验物种的 CTM 后结束实验。

### 1.2.3 静态实验

本实验在不同恒定水温状态下进行,测定其 24 h 高起始致死温度。在 8℃(冬季)、15℃(春季)、22℃(秋季)和 29℃(夏季)驯化水温条件下(表 1),按照 1~2℃ 温差设置梯度值,每个温度值下设置 3 个平行组。从驯化水槽中选取各物种个体 4~8 尾,将其暴露于各温度梯度下,观察其 24 h 内实验动物行为反应和死亡情况。实验过程中,在自然光照条件下保持充气。以受试实验动物个体停止运动、对触碰无应激反应等行为定义为个体死亡<sup>[17]</sup>。实验过程中及时观察、取出、记录死亡个体。

### 1.3 数据处理

统计分析前,分别对各处理组的数据进行正态分布检验(Shapiro-Wilk normality test)及方差齐性检验(Levene test)。在满足正态分布和方差齐性前提下进行方差分析(ANOVA)和组间差异的多重比较

(Duncan test)。

动态实验数据处理利用双因素方差分析法(two-way ANOVA)检验动态实验中的驯化水温和温升速率对各物种 CTM 的影响显著性,并对组间差异性进行多重比较。

静态实验数据处理过程中,先统计每个温度组中各物种的死亡率,再利用 Probit 回归分析求得它们在不同驯化水温下的 24 h UUILT<sub>50</sub>。利用 two-way ANOVA 检验物种和驯化水温对其 24 h UUILT<sub>50</sub> 影响的显著性,并对组间差异性进行多重比较。

相关统计分析在 SPSS 22.0 上进行,差异显著性水平设置为 0.05。

## 2 结果

### 2.1 实验动物的最大临界温度

双因素方差分析结果表明,驯化水温和温升速率对 3 种实验动物的 CTM 均有显著影响( $P < 0.05$ , 表 2)。

表 2 驯化水温和温升速率对 3 种实验动物 CTM 的影响

Tab. 2 ANOVA results of the interaction of the acclimation temperature and warming rate on CTM of the three experimental crustaceans

物种	影响因素	SS	df	MS	F	P
脊尾白虾	驯化水温	509.534	4	127.384	458.703	0.000
	温升速率	20.683	8	2.585	9.310	0.000
	交互作用	26.387	32	0.825	2.969	0.000
日本蛭	驯化水温	125.140	4	31.285	237.942	0.000
	温升速率	13.297	8	1.662	12.642	0.000
	交互作用	36.917	32	1.154	8.774	0.000
口虾蛄	驯化水温	1015.390	4	253.848	1184.973	0.000
	温升速率	50.343	8	6.293	29.375	0.000
	交互作用	71.277	32	2.227	10.398	0.000

驯化水温和温升速率均对脊尾白虾的 CTM 有显著影响,但在不同驯化水温下表现出不同的变化趋势;同时在同一温升速率下,CTM 随驯化水温的升高显著增大( $P < 0.05$ , 表 2, 图 2)。驯化水温 8℃时,9℃/h(33.3℃)的温升速率组的 CTM 显著低于其他组( $P < 0.05$ ),而其他组别之间差异不显著( $P > 0.05$ )。驯化水温 15℃时,CTM 呈先升高后降低的趋势,即 4℃/h(34.5℃)温升速率组的 CTM 显著高于 0.5~2℃/h(31.9~32.8℃)的低温升速率组和 12~15℃/h(32.8~33℃)的高温升速率组( $P < 0.05$ )。驯化水温 22℃时,CTM 随温升速率增大而显著升高( $P < 0.05$ ), $\geq 9$ ℃/h(34.4~34.7℃)的温升速率组的 CTM 显著高于 $\leq 1$ ℃/h

(33.0~33.3℃)的温升速率组( $P < 0.05$ )。驯化水温为 29℃时,CTM 随温升速率增大而显著升高( $P < 0.05$ ), $\geq 12$ ℃/h(38.9~39.0℃)的温升速率组的 CTM 显著高于 $\leq 1$ ℃/h(37.7~38.1℃)的温升速率组( $P < 0.05$ )。

日本蛭的 CTM 受驯化水温和温升速率的显著影响,且在不同驯化水温下呈完全不同的变化趋势( $P < 0.05$ ; 表 2, 图 3)。驯化水温 8℃时, $\geq 9$ ℃/h(37.7~38.3℃)的高温升速率组的 CTM 显著低于 $< 9$ ℃/h(39.4~40.4℃)的温升速率组( $P < 0.05$ )。驯化水温 15℃时, $\geq 9$ ℃/h(37.7~38.1℃)的高温升速率组的 CTM 显著低于 $< 9$ ℃/h(38.9~39.8℃)的温升速率组( $P < 0.05$ )。驯化水温 22℃时,各温升速率组的 CTM 差异不显著

( $P>0.05$ )。驯化水温 29℃时, CTM 随温升速率的增大而显著升高( $P<0.05$ ),  $\geq 9^\circ\text{C}/\text{h}$ (42.1~42.3℃)的高温升

速率组的 CTM 显著高于 $<2^\circ\text{C}/\text{h}$ (40.5~40.9℃)的低温升速率组。

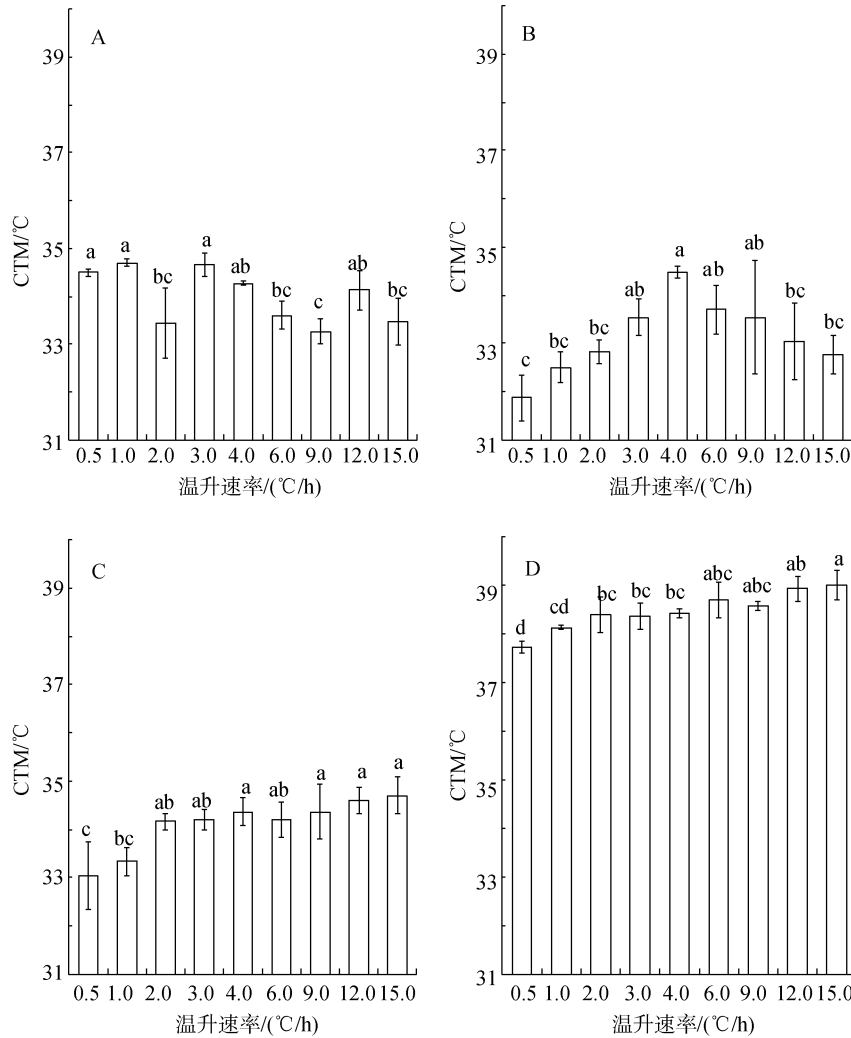


图 2 不同驯化水温及温升速率下脊尾白虾的 CTM

Fig. 2 CTM of *E. carinicauda* at different acclimation temperatures and warming rates

A. 8℃; B. 15℃; C. 22℃; D. 29℃

不同字母(abcd)表示各温升速率处理组之间的差异显著( $P<0.05$ ), 图 3、图 4 同

Values with different letters are significantly different between warming rate groups ( $P < 0.05$ ), the same as Fig. 3 and Fig. 4

驯化水温和温升速率对口虾蛄的 CTM 均有显著影响; 在同一温升速率下, CTM 随驯化温度的增大而显著上升( $P<0.05$ ; 表 2, 图 4)。驯化水温 8℃时, CTM 随温升速率增大而显著上升( $P<0.05$ ), 在 $\geq 9^\circ\text{C}/\text{h}$ (26~26.2℃)的高温升速率组显著低于 $\leq 2^\circ\text{C}/\text{h}$ (27.4~27.8℃)的低温升速率组( $P<0.05$ )。驯化水温 15℃时, CTM 随温升速率增大而显著降低( $P<0.05$ ), 在 $\leq 1^\circ\text{C}/\text{h}$ (27.1~27.2℃)的低温升速率组显著低于 $\geq 12^\circ\text{C}/\text{h}$ (29.1~29.4)的高温升速率组。驯化水温 22℃时, CTM 在 0.5℃/h 到 9℃/h(31.5~32.5℃)的温升速率组中差异不显著( $P<0.05$ ), 显著低于 $\geq 12^\circ\text{C}/\text{h}$ (33.3~33.4℃)的

温升速率组( $P<0.05$ )。驯化水温 29℃时, CTM 随温升速率增大而显著升高( $P<0.05$ ), 在 $\geq 9^\circ\text{C}/\text{h}$ (35.3~35.7℃)的高温升速率组显著高于 $\leq 2^\circ\text{C}/\text{h}$ (33.0~33.5℃)的温升速率组。

## 2.2 实验动物的 24 h 高起始致死温度(24 h UILT<sub>50</sub>)

驯化水温对 3 种实验动物的 24 h UILT<sub>50</sub> 影响显著( $P<0.05$ ; 图 5, 表 3)。

随着驯化水温从 8℃升高到 29℃, 脊尾白虾、日本蛭和口虾蛄的 24 h UILT<sub>50</sub> 分别由 24.2℃、34.6℃和

24.9℃显著上升至 35.3℃、37.3℃和 34.4℃。日本蛭在 4 个驯化水温下均表现出高热耐受性, 其 24 h UILT<sub>50</sub> 显著高于其他 3 种实验动物( $P<0.05$ ; 表 3, 图 5)。3 种实验动物对驯化水温的敏感性具有显著差别, 随着驯化水温从 8℃升高到 29℃, 脊尾白虾、日本蛭、

口虾蛄的 UILT<sub>50</sub> 分别增加了 11.1℃、2.7℃和 9.5℃; 日本蛭具备最强的稳定性, 脊尾白虾和口虾蛄的 CTM 更易受驯化温度影响, 随驯化水温升高而显著增大( $P<0.05$ )。总而言之, 3 种实验动物的 24 h UILT<sub>50</sub> 依次为: 日本蛭>脊尾白虾>口虾蛄。

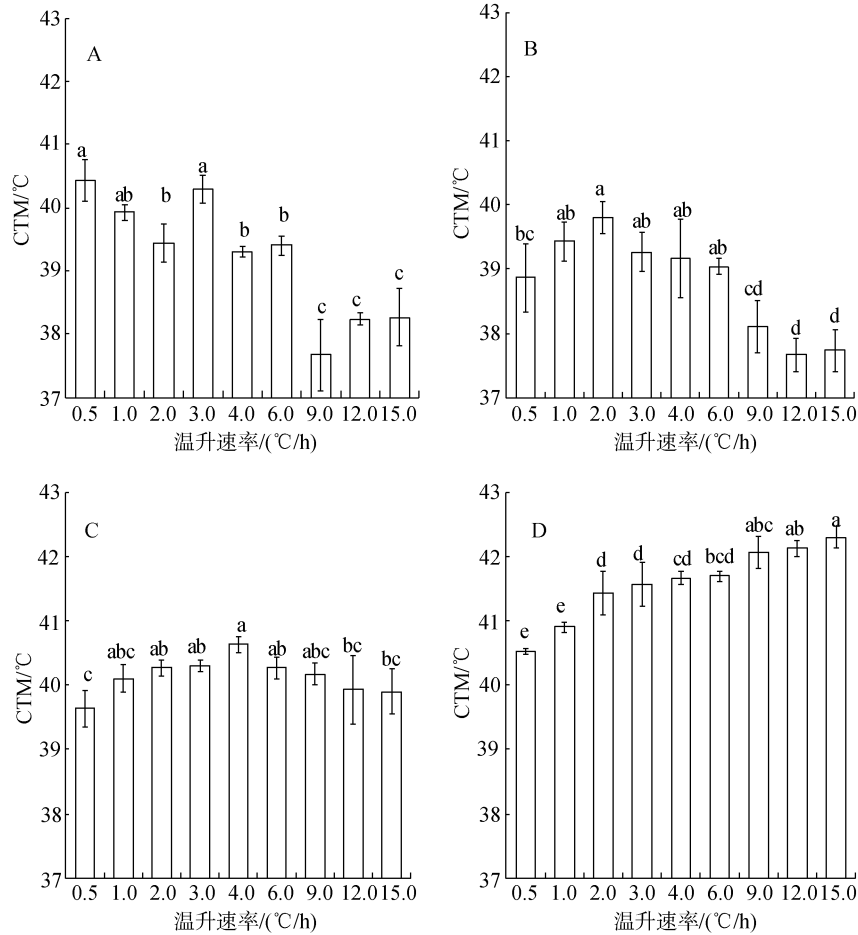


图 3 不同驯化水温及温升速率下日本蛭的 CTM  
 Fig. 3 CTM of *C. japonica* at different acclimation temperatures and warming rates  
 A. 8°C; B. 15°C; C. 22°C; D. 29°C

### 3 讨论

本实验中, 不同的甲壳类动物的热耐受性表现出明显的种间差异, 日本蛭的热耐受性最强, 脊尾白虾次之, 口虾蛄最弱。受海洋动物自身遗传特性、地理分布及出生栖息地水温等因素影响<sup>[22-23]</sup>, 海洋动物的热耐受性往往具有显著的种间差异。例如, 生活于圣塞巴斯蒂安海岸水域的蟹类的热耐受性显著高于虾类<sup>[19]</sup>。在虾类中, 热带的草虾(*Palaemon northropi*)对高温的耐受能力明显强于温带的岩虾(*Palaemon elegans*), 后者对低温的适应性则高于前

者<sup>[24]</sup>。在本实验中, 具备坚硬外壳的日本蛭对于温度变化的敏感度较低, 其热耐受性随温度的变化范围较小; 而喜好低温的脊尾白虾和口虾蛄对温度变化敏感, 长期穴居于低温环境的生活习性使他们更易受到热胁迫的影响。不同海洋动物的进化历程及遗传特性在其对栖息环境的适应过程中发挥着至关重要的作用, 同时季节变化与地理分布等环境因素也限制了海洋动物热耐受调节能力, 使其在面临热胁迫时表现出不同的生命体征。以口虾蛄与日本蛭为例, 生活在黄茅海水域(21°N)的个体的热耐受指标(24h UILT<sub>50</sub> 和 CTM; 以夏季最高值为例, 口虾蛄, 35.1 和

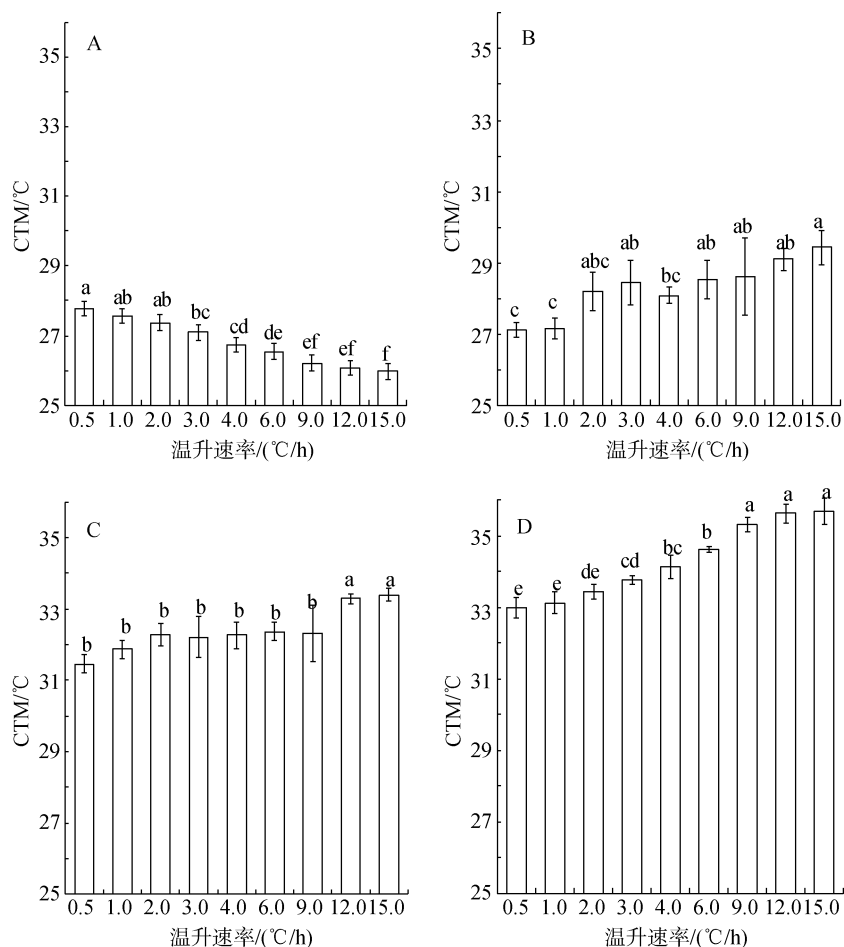


图 4 不同驯化水温及温升速率下口虾蛄的 CTM

Fig. 4 CTM of *O. oratoria* at different acclimation temperatures and warming rates

A. 8°C; B. 15°C; C. 22°C; D. 29°C

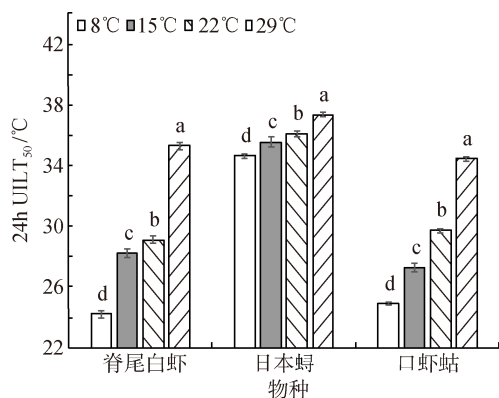


图 5 3 种实验动物在不同驯化水温下的 24h UILT<sub>50</sub>

Fig. 5 The 24-h UILT<sub>50</sub> of the three experimental crustaceans at different acclimation temperatures

不同字母(abcd)表示同一物种的驯化水温组之间的差异显著( $P < 0.05$ )  
Values with different letters are significantly different between acclimation temperature groups of the same species ( $P < 0.05$ )

37.5°C; 日本蛎, 38.2°C 和 42.5°C) 高于三门湾水域 (29°N) 的同种个体 (口虾蛄, 34.4°C 和 35.7°C; 日本蛎,

37.3°C 和 42.3°C), 而石岛湾水域 (39°N) 个体的热耐受指标 (口虾蛄, 31.9°C 和 34.8°C; 日本蛎, 36.4°C 和 38.7°C) 则低于三门湾的生物种群<sup>[25-26]</sup>。生物在不同的地理分布条件下所面临的环境变化 (特别是温度变化) 不同, 这使得不同区系的同种生物在面临热威胁时表现出显著的热耐受性差异。这种地域性差异表明应结合当地生物热耐受特性对不同水域温排水的潜在热污染的评估, 不能一概而论。

甲壳类生物的热耐受性研究在海洋热污染风险评估中具有高代表性和应用性。但相对于鱼类等游泳生物, 对甲壳动物的相关研究较少。游泳动物具备较强的迁移活动能力和应急逃避能力, 在自然状态下温排水对其影响多限于其分布范围的改变, 非极端条件下致死现象鲜有发生<sup>[27]</sup>。而甲壳类动物迁移能力较差, 当栖息环境出现热胁迫, 易受到温排水的热冲击, 甚至出现致死现象。另外, 鱼类的热耐受性一般高于虾类, 但低于蟹类<sup>[19]</sup>, 这表明在对温排水潜在热污染评

估中,除了鱼类外,选择以蟹虾类为代表的甲壳类动物 开展热耐受性研究能够更为全面地量化热污染程度。

表 3 驯化水温对各实验动物的 24h UILT<sub>50</sub> 的影响

Tab. 3 AVONA results of the interaction of crustaceans and the acclimation temperature on the 24-h UILT<sub>50</sub>

影响因素	SS	Df	MS	F	P
物种	366.847	2	183.424	3318.216	0.000
驯化水温	286.366	3	95.455	1726.827	0.000
交互作用	65.099	6	10.850	196.280	0.000

本实验中的 3 种实验动物的热耐受指标(CTM 和 24h UILT<sub>50</sub>)总体上均随驯化水温升高而呈上升趋势。海洋动物多缺乏稳定的自身体温调节能力<sup>[22]</sup>,在其他环境因素稳定的前提下,基础水温越高,海洋动物的热耐受性越强。温度的微小变化都可能对海洋动物的各种生命活动造成显著影响,特别是尚未具备自我调节能力的早期生活史阶段,即幼体阶段<sup>[28]</sup>。因此在海洋动物热耐性研究中多采用幼体为研究对象以期更好地评估水温变化对动物本身及生态环境的影响。研究表明,大部分甲壳类动物的热耐受性都与驯化水温呈正相关关系,例如,切脊熟若蟹(*Lophozozymus incisus*)、弓蟹(*Hemigrapsus crenulatus*)、短沟对虾(*Penaeus semisulcatus*)、褐虾(*Crangon crangon*)、大虎虾(*Penaeus monodon*)和欧洲龙虾(*Astacus astacus*)等的热耐受能力均随驯化水温升高而显著上升<sup>[29-32]</sup>。与此同时,由于不同季节气候变化引起的动物机体代谢水平和生理活动状态不同,同种海洋动物的热耐受性在不同驯化水温下也存在较大差异。例如,云斑厚纹蟹(*Pachygrapsus marmoratus*)的热耐受指标都随驯化水温从 20℃ 升高到 26℃ 而显著增大;褐美对虾(*Farfantepenaeus aztecus*)的 CTM 值在不同驯化水温下约比驯化水温高 3~5℃ 不等<sup>[24, 33]</sup>。另外,即使是同一物种,在不同的季节也表现出不同的热耐受性,以日本蜆为例,其在夏季时的全部热耐受指标(CTM 和 24h UILT<sub>50</sub>)都显著高于冬季。研究发现,实验动物在较高驯化水温下驯化后对高温的耐受能力呈现增强趋势;但在驯化水温达到某一阈值后,实验动物对于高温的耐受能力将相对恒定,甚至随暴露时间的增加而减小<sup>[34]</sup>。本实验中也出现了类似现象,3 种实验动物的热耐受性在温度升高到一定限度时不再增加。故而在温排水热污染评估中应考量高温持续时间,避免对受纳水体中的海洋动物及生态环境产生过大不利影响。

在本实验中,各物种的热耐受性在不同驯化水温下对温升速率的反应表现出显著差异性。其显著

特征之一是种间特异性,即不同海洋动物对温升速率的响应程度不同。例如,在相同驯化水温 29℃ 下,叶状泥蟹(*Eurypanopeus abbreviatus*)的 CTM 随温升速率的升高而上升,而古巴石蟹(*Menippe hodifrons*)的 CTM 则随温升速率的升高呈先上升后降低趋势<sup>[19]</sup>;在 28℃~29℃ 驯化水温下,斑马鱼(*Danio rerio*)和孔雀鱼(*Poecilia reticulata*)的 CTM 随温升速率的升高而上升,而云纹副鲷(*Parablennius marmoratus*)的 CTM 则随温升速率升高而降低<sup>[19, 35]</sup>。温升速率影响海洋动物的热耐受性的另一个特征是明显受驯化水温影响。许氏平鲷(*Sebastes schlegeli*)和大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*)的 CTM 在低驯化水温(5℃ 和 13℃)下随温升速率升高呈下降趋势,而在高驯化水温(17℃ 和 26℃)下随温升速率增大而显著上升<sup>[36]</sup>。即使是同一温升速率下,海洋动物在不同驯化水温下也通常会表现出显著差异。例如,在 1℃/h 的温升速率下,热带厚纹蟹(*Pachygrapsus transversus*)的 CTM 值随水温从 26℃ 升高到 32℃ 而增大约 1℃<sup>[24]</sup>;在 2℃/h 温升速率下,四川裂腹鱼(*Schizothorax kozlovi*)的 CTM 值在驯化水温从 10℃ 升高到 26℃ 的背景下从 32.86℃ 增大到 34.54℃<sup>[28]</sup>。在低驯化水温条件下,海洋动物难以迅速适应水温的快速升高,生命活动被抑制,易达到临界高温致死状态,导致其 CTM 随温升速率的升高而降低。而在高驯化水温下,海洋动物本身对高温产生了一定适应性,在实验过程中又可通过机体自身的新陈代谢等生理活动进一步适应水温升高,其 CTM 值随温升速率升高而增大。目前关于温升速率对海洋动物热耐受性影响的研究中所采用的温升速率尚未建立统一标准<sup>[37]</sup>,其中在 80 余种北美地区的鱼类的热耐受性研究中,0.027~60℃/h 均有采用<sup>[38]</sup>。海洋动物不同的遗传特性及表型可塑性使得它们对温升速率的响应不尽相同<sup>[39]</sup>,制定统一规范的温升速率标准对不同实验动物来说并不可行。因此,在热耐受性研究过程中,不仅要考虑自然状态下温排水所引起的温升速率差异,也应充分考

考虑不同物种的遗传特性、地理区系差异以及实验可行性等因素,在合理温升速率下开展其热耐受性研究会更好地评估温排水对海洋生物产生的不利作用。

本研究为评估和监测电厂温排水对三门湾水域资源环境的热效应提供科学参考。据对三门湾核电站温排水扩散特征的初步模型分析预测,当核电站正常运行时,温排水引起的4℃温升最大包络面积小于4 km<sup>2</sup>,1℃温升最大包络面积小于23 km<sup>2</sup>,对生物群落的影响范围及程度相对较小。考虑到核电站实际运行中可能出现的极端状况和温排水的热累积效应,本研究发现日本鳀对温排水胁迫的适应性高于脊尾白虾和口虾蛄;各物种在不同季节受温排水胁迫的程度不同,其中夏季的热胁迫影响最为显著。因此,对于三门湾温排水接纳水域水温的监控范围与力度可根据季节进行调整,尤其要加强对夏季温排水热效应的监控力度。

#### 参考文献:

- [1] Arndt D S, Blunden J, Willett K M. State of the climate in 2015[J]. Bulletin of the American Meteorological Society, 2015, 97(8): S1-S275.
- [2] 冯琳, 林霄沛. 1945~2006年东中国海海面温度的长期变化趋势[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2009, 39(1): 13-18.  
Feng Lin, Lin Xiaopei. Long-term trend of the East China Sea surface temperature during 1945-2006[J]. Periodical of Ocean University of China, 2009, 39(1): 13-18.
- [3] Rajadurai M, Poornima E H, Narasimhan S V, et al. Phytoplankton growth under temperature stress: Laboratory studies using two diatoms from a tropical coastal power station site[J]. Journal of Thermal Biology, 2005, 30: 299-305.
- [4] 张惠荣, 赵瀛, 杨红, 等. 象山港滨海电厂温排水温升特征及影响效应研究[J]. 上海海洋大学学报, 2013, 22(2): 274-281.  
Zhang Huirong, Zhao Ying, Yang Hong, et al. Study on the temperature rise characteristics and influence effects of thermal discharge from coastal power plant in Xiangshan Bay[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2013, 22(2): 274-281.
- [5] 魏新渝, 张琨, 王韶伟, 等. 美国滨海核电厂温排水混合区的设置及启示[J]. 海洋科学, 2017, 41(8): 53-63.  
Wei Xinyu, Zhang Kun, Wang Shaowei, et al. Insights on the development of thermal discharge mixing zones from U.S. nuclear power plants in coastal regions[J]. Marine Sciences, 2017, 41(8): 53-63.
- [6] 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.
- [7] 韩旭. 滨海电厂温排水污染损害评估及生态补偿初步研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2012.  
Han Xu. Preliminary study on damage assessment and ecological compensation of coastal power plant thermal discharge pollution[D]. Shanghai: East China Normal University, 2012.
- [8] 沈国英, 黄凌风, 郭丰, 等. 海洋生态学(第三版)[M]. 北京: 科学出版社, 2010: 54-57.  
Shen Guoying, Huang Lingfeng, Guo Feng, et al. Marine ecology (the third edition)[M]. Beijing: Science Press, 2010: 54-57.
- [9] Roemmich D, McGowan J. Climatic warming and the decline of zooplankton in the California current[J]. Science, 1995, 267(5202): 1324-1326.
- [10] August S M, Hicks B J. Water temperature and upstream migration of glass eels in New Zealand: implications of climate change[J]. Environmental Biology of Fishes, 2008, 81(2): 195-205.
- [11] Byrne M, Ho M, Selvakumaraswamy P, et al. Temperature, but not pH, compromises sea urchin fertilization and early development under near-future climate change scenarios[J]. Proceedings of Biological Science, 2009, 276: 1883-1888.
- [12] Yao C L, Somero G N. The impact of acute temperature stress on hemocytes of invasive and native mussels (*Mytilus galloprovincialis* and *Mytilus californianus*): DNA damage, membrane integrity, apoptosis and signaling pathways[J]. Journal of Experimental Biology, 2012, 215: 4267-4277.
- [13] Yao C L, Somero G N. Thermal stress and cellular signaling processes in hemocytes of native (*Mytilus californianus*) and invasive (*Mytilus galloprovincialis*) mussels: Cell cycle regulation and DNA repair[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2013, 165: 159-168.
- [14] Lutterschmidt W I, Hutchison V H. The critical thermal maximum: history and critique[J]. Canadian Journal of Zoology, 1997, 75: 1561-1574.
- [15] Mora C, Ospina A F. Tolerance to high temperatures and potential impact of sea warming on reef fishes of Gorgona Island (tropical eastern Pacific) [J]. Marine Biology, 2001, 139: 765-769.
- [16] Rajaguru S, Ramachandra S. Temperature tolerance of some estuarine fishes[J]. Journal of Thermal Biology, 2001, 26: 41-45.
- [17] Brett J R. Some principles in the thermal requirements of fishes[J]. The Quarterly Review of Biology, 1956, 31(2): 75-87.



- [18] Bennett W A, Beitinger T L. Temperature tolerance of the sheepshead minnow, *Cyprinodon variegatus*[J]. *Copeia*, 1997, 1: 77-87.
- [19] 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.
- [20] 丁跃平, 郭远明, 李铁军, 等. 三门湾春季温排水增温效应数值模拟研究[J]. *海洋科学*, 2015, 39(4): 101-107.  
Ding Yueping, Guo Yuanming, Li Tiejun, et al. The numerical simulation studies of the effect of increasing temperature on warmly discharged water in Sanmen bay[J]. *Marine sciences*, 2015, 39(4): 101-107.
- [21] 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(3): 245-256.
- [22] Siikavuopio S I, Foss A, Saether B S, et al. Comparison of the growth performance of offspring from cultured versus wild populations of arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), kept at three different temperatures[J]. *Aquaculture Research*, 2013, 44: 995-1001.
- [23] Roessig J M, Woodley C M, Cech J J, et al. Effects of global climate change on marine and estuarine fishes and fisheries[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2004, 14: 251-275.
- [24] Vinagre C, Leal I, Mendonca V, et al. Vulnerability to climate warming and acclimation capacity of tropical and temperate coastal organisms[J]. *Ecological Indicators*, 2016, 62: 317-327.
- [25] 崔雯婷, 宋骏杰, 田洪林, 等. 黄茅海五种常见海洋生物的热耐受性[J]. *水产学报*, 2018, 42(4): 522-533.  
Cui Wenting, Song Junjie, Tian Honglin, et al. The thermal tolerance of five common marine species in Huangmao Sea, the South China Sea[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2018, 42(4): 522-533.
- [26] 南鸥. 石岛湾常见海洋生物的热耐受性研究[D]. 青岛: 中国科学院海洋研究所, 2017.  
Nan Ou. Study on the thermal tolerance of the common marine species in Shidao Bay, the Yellow Sea[D]. Qingdao: Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2017.
- [27] Pörtner H O, Peck M A. Climate change effects on fishes and fisheries: Towards a cause-and-effect understanding[J]. *Journal of Fish Biology*, 2010, 77: 1745-1779.
- [28] He Y F, Wu X B, Zhu Y J, et al. Effect of rearing temperature on growth and thermal tolerance of *Schizothorax (Racoma) kozlovi* larvae and juveniles[J]. *Journal of Thermal Biology*, 2014, 46: 24-30.
- [29] Kir M, Kumlu M. Effect of temperature and salinity on low thermal tolerance of *Penaeus semisulcatus* (Decapoda: Penaeidae)[J]. *Aquaculture Research*, 2008, 39: 1101-1106.
- [30] Łapińska E, Szaniawska A. Environmental preferences of *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758), *Palaemon adspersus Rathke, 1837*, and *Palaemon elegans Rathke, 1837* in the littoral zone of the Gulf of Gdańsk[J]. *Crustaceana*, 2006, 79(6): 649-662.
- [31] Cumillaf J P, Blanc J, Paschke K, et al. Thermal biology of the sub-polar-temperate estuarine crab *Hemigrapsus crenulatus* (Crustacea: Decapoda: Varunidae)[J]. *Biology Open*, 2016, 5: 220-228.
- [32] Ern R, Huong D T T, Phuong N T, et al. Some like it hot: Thermal tolerance and oxygen supply capacity in two eurythermal crustaceans[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 11.
- [33] Re A D, Diaz F, Sierra E, et al. Effect of salinity and temperature on thermal tolerance of brown shrimp *Farfantepenaeus aztecus* (Ives) (Crustacea, Penaeidae)[J]. *Journal of Thermal Biology*, 2005, 30: 618-622.
- [34] Rezende E L, Castañeda L E, Santos M. Tolerance landscapes in thermal ecology[J]. *Functional Ecology*, 2014, 28: 799-809.
- [35] 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 Jigang, Cai Ruiyu, Lv Xiao, 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.
- [36] 窦硕增, 南鸥, 曹亮, 等. 石岛湾四种常见鱼类的热耐受性比较研究[J]. *海洋科学*, 2017, 41 (9): 56-64.  
Dou Shuozen, Nan Ou, Cao Liang, et al. A comparative study of the thermal tolerance of four common fish species in Shidao Bay, the Yellow Sea[J]. *Marine Sciences*, 2017, 41(9): 56-64.
- [37] Kir M, Sunar M C, Altindag B C. Thermal tolerance and preferred temperature range of juvenile meagre acclimated to four temperatures[J]. *Journal of Thermal Biology*, 2017, 65: 125-129.
- [38] 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.
- [39] 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.

# Impact of the acclimation temperature and warming rate on three common crustaceans in Sanmen Bay, the East China Sea

TIAN Hong-lin<sup>1, 2</sup>, CAO Liang<sup>1, 3</sup>, LIU Jin-hu<sup>1, 3</sup>, DOU Shuo-zeng<sup>1, 2, 3</sup>

(1. CAS Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao, 266071, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049, China; 3. Laboratory for Marine Ecology and Environmental Science, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266071, China)

**Received:** Jan. 15, 2018

**Key words:** Crustaceans; thermal tolerance; acclimation temperature; critical thermal maximum (CTM); 24-hour upper incipient lethal temperature (24-h UILT<sub>50</sub>)

**Abstract:** This study aimed to investigate the effects of the acclimation temperature (8–29°C) and warming rate (0.5–15°C/h) on the thermal tolerance of three common marine crustaceans (*Exopalaemon carinicauda*, *Charybdis japonica*, and *Oratosquilla oratoria*) in Sanmen Bay, the East China Sea. We measured the critical thermal maximum (CTM) and 24-hour upper incipient lethal temperature (24-h UILT<sub>50</sub>) using the dynamic and static methods, respectively. The findings revealed that both the acclimation temperature and warming rate markedly affected the thermal tolerance of the experimental crustaceans. The thermal tolerance of each species increased with the increasing acclimation temperature. In addition, patterns how warming rate affected the CTM of the experimental crustaceans depended on the acclimation temperature. As the acclimation temperature increased from 8°C to 29°C, the 24-h UILT<sub>50</sub> of *E. carinicauda*, *C. japonica*, and *O. oratoria* markedly increased from 24.2°C, 34.6°C, and 24.9°C to 35.3°C, 37.4°C, and 34.4°C, respectively. Overall, the thermal tolerance of the three experimental crustaceans revealed a ranking order of *C. japonica* > *E. carinicauda* > *O. oratoria*.

(本文编辑: 谭雪静)