

盐度对鱼类生态生理学特征的影响*

王云峰 朱鑫华

(中国科学院海洋研究所)

盐度对鱼类生态生理学作用的直接效应是引起鱼体对渗透压的调节,间接影响则表现为对鱼体与环境间物质交换与能量流动的影响(De Silva *et al.*, 1976)。自上世纪 50 年代末开始,盐度一直是鱼类生理学和实验生物学的重要指标。为此,众多专家就广盐性洄游种类鲑鱼生长与盐度的关系(Otto, 1971; Shaw *et al.*, 1975; MacLeod, 1977; Brett, 1979; McKay *et al.*, 1985; McCormick *et al.*, 1989; Morgan *et al.*, 1991)、耐低盐洄游性种类对海洋环境的适应(Peters *et al.*, 1972; Hettler, 1976; Gutt, 1985; Malloy *et al.*, 1991),以及狭盐性种类在变化盐度水域中生长率与死亡率等方面进行了大量的研究。已有的研究结果显示,盐度对鱼类生长的影响效果不尽一致,甚至发生冲突(Brett, 1979),但有关盐度对鱼类生态生理学特征的影响还未见综合比较分析报道。作者就盐度对鱼类生态生理学特征的影响在前人的基础上作了进一步分析研究,为今后开展这方面的工作提供了科学依据。

一、不同生态类型鱼类对盐度变化的反应

Brett(1979)根据不同生态类型鱼类对盐度的生态适应能力,划分为淡水狭盐性、海水狭盐性、溯河广盐性、海水广盐性和咸淡水广盐性鱼类。鱼类对盐度变化的响应与这些鱼种间调节能力的差异,又呈现为不同的反应模式(表 1)。结果表明,鱼类对食物的摄入、吸收、转化、生长效率对盐度的反应差异,与鱼种发育阶段、食物消耗量和温度、环境等因素密切相关(Dendrinis *et al.*, 1985; Gutt, 1985; McCormick *et al.*, 1989)。

1. 盐度与摄食量的关系

鱼类生长过程需要经过一系列物质循环与能量转换,表现为鱼体大小和质量的增加。在这些复杂生物生产过程中,鱼类摄食量通常较少受到盐度的明显制约。淡水狭盐性种类草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)在盐度为 0.1 和 6 时食物消耗量较高,在盐度为 5 时食物摄入量达最大,盐度在 9 时摄食量显著降低,12 时则不摄食(Kilambi, 1980)。虹鳟(*Salmo gairdneri*)在盐度为 15 和 28 时摄食量达最大,在淡水和盐度 7.5 时摄食量较少,盐度达 32.5 时则显著最小(MacLeod 1977);但 McKay 等(1985)报道虹鳟在盐度为 0 时的食欲比在 10、20、32 都要好。这种摄食量随盐度的变化特征,既与鱼种的生活史阶

* 中国科学院海洋研究所调查研究报告第 4160 号。

国家基金委“九五”重大项目,497901001-03;国务院三峡工程建设委员会委托项目, SX[2001]-018。

收稿日期:2000 年 12 月 28 日。

段生理状况有关,又是其遗传属性与环境因素共同作用的结果。

2. 盐度与生态效率的关系

盐度对淡水狭盐性鱼类生态生理特征的影响,呈现为低盐(0~5)维持和增盐降低的趋势(图 1a)。

表 1 盐度对鱼类摄食率、吸收率、转化效率、生长率的影响

类型	鱼种	实验盐度	效率自高到低的盐度				研究者
			摄食率	吸收率	转化效率	生长率	
淡水狭盐	胡子鲇 <i>Mystus vittatus</i>	0, 2, 4, 6, 10	10, 6, 4, 2*, 0*	—	0, 2, 4, 6, 10*	0, 2, 4, 6, 10*	Arunachalam & Reddy, 1979
	草鱼 <i>Ctenopharyngodon idella</i>	3, 5, 7, 9	5*, 3, 7, 9* (18.5℃) 5*, 9, 3*, 7* (29.5℃)	—	9*, 7, 5, 3* (18.5℃) 5, 7, 9, 3 (29.5℃)	7*, 5, 9, 3* (18.5℃) 9, 3, 5, 7 (29.5℃)	Kilambi, 1980
		0.1, 3, 6, 9, 12	0.1*, 6*, 9*, 12*	—	0.1*, 3, 6	0.1, 3, 6, 9*	Maceina & Shireman, 1980
海水狭盐	<i>Bairdiella chistia</i>	29, 33, 37, 41, 45	—, 37*	—	—	37*, —	Brocksen & Cole, 1972
	<i>Cynoscion xanthulus</i>	29, 33, 37, 41, 45	—	37*, 29, 45*	—	—	
	<i>Anisoremus davidsoni</i>	29, 33, 37, 41, 45	—	—	—	33*, —	
淡水广盐	半脱皮鲑 <i>Oncorhynchus kisutch</i>	0, 5, 10, 15, 20, 25	0*, 5*, 10, 15* (Jun.) 5, 0, 10, 15, 20* (Aug.) 10*, 5, 0, 15*, 20*, 25* (Nov. & Jan.)	—	10*, 5, 0, 15* (Jun.) 5, 0, 10, 20*, 15 (Aug.) 10*, 5*, 0, 25, 20, 15* (Nov. & Jan.)	0*, 5*, 10, 15* (Jun.) 5, 0, 10, 15*, 20 (Aug.) 10, 5, 0*, 15, 20, 25 (Nov. & Jan.)	Otto, 1971
		0, 6, 12, 18	—	—	—	12, 6, 0, 18, 0	Canagaratnam, 1959
	秋大麻哈鱼 <i>Oncorhynchus keta</i>	6, 30	—	—	—	30, 6	
	虹鳟 <i>Salmo gairdneri</i>	0, 7.5, 15, 28, 32.5	28, 15, 0, 7.5, 32.5*	0, 7.5, 15, 32.5	0, 7.5, 28, 15, 32.5*		MacLeod, 1977
		0, 10, 20, 24, 28, 32	0*, 10, 20, 32*	—	—	0, 10, 20*, 24*, 28*, 32*	McKay & Gjerde, 1985
		0, 9, 18	—	—	—	0*, 9*, 18*	Morgan & Iwama, 1991
	定居河鲑 <i>Oncorhynchus mykiss</i>	0, 4, 8, 12, 16	—	—	—	0*, 12, 8, 16, 4	

续表

类型	鱼种	实验盐度	效率自高到低的盐度				研究者
			摄食率	吸收率	转化效率	生长率	
淡水广盐	大西洋鲑 <i>Salmo salar</i>	0, 30	—	—	0*, 30*	0*, 30*	Shaw <i>et al.</i> , 1975
		0, 10, 30			30*, 0, 10*	30*, 0, 10*	McCormick <i>et al.</i> , 1989
	<i>Cyprinodon macularis</i>	0, 15, 35, 55	35*, 15, 0	—	15*, 35, 0*	35*, 15, 55, 0*	Kinne, 1960
	<i>Sartherodon niloticus</i>	0, 5, 10	—	—10, 0, 5 (diet1) 10, 5, 0 (diet1, 2, 3)	—	—	De Silva & Perera, 1984
	<i>Lebistes reticulatus</i>	0, 8, 16	—	—	—	16, 8, 0 (20℃) 8, 16, 0 (25℃)	Gibson & Hirst, 1955
海水广盐	<i>Trinectes maculatus</i>	0, 15, 30	30*, 0, 15 (15℃) 30*, 0, 15* (25℃) 15, 0, 30 (35℃)	—	30, 15, 0* (15℃) 30, 15, 0 (25℃) 0*, 15, 30 (35℃)	30, 15, 0* (15℃) 30*, 0, 15 (25℃) 0*, 15, 30 (35℃)	Peter & Boyd, 1972
	欧洲鲈 <i>Dicentrarchus labrax</i>	5, 10, 20, 25, 30, 33	15*, 10, 20, 33*, 25*, 30*	—	25*, 30, 20, 10, 33, 5*	30*, 25, 33, 20, 10, 5*	Dendrinios & Thorpe, 1985
	欧洲鳊 <i>Platichthys flesus</i>	0, 5, 15, 35	15, 5, 35, 0*	—	5, 15, 0, 35*	15-, 5+, 35+, 0*	Gutt, 1985
	大西洋鳕 <i>Gadus morhua</i>	7, 14, 28	7, 14, 28 (Spring) 14, 28, 7* (Autumn)	—	7, 14, 28* (Spring) 14*, 7, 28 (Autumn)	14*, 7, 28* (Spring) 14*, 7, 28 (Autumn)	Lambert <i>et al.</i> , 1994
	灰鲷 <i>Mugil cephalus</i>	0, 10, 20, 30	30*, 20, 0, 10*	—	10*, 0, 20, 30	20*, 10, 0, 30*	De Silva & Perera, 1976
	遮目鱼 <i>Chanos chanos</i>	0, 32	—	0, 32	—	—	Ferraris <i>et al.</i> , 1986
	大西洋油鲱 <i>Brevoortia tyrannus</i>	L (5 - 10), H (28 - 34)	—	—	—	L*, H*	Hettler, 1976
	夏鲚 <i>Paralichthys dentatus</i>	10, 20, 30, 40	—	—	—	30, 20, 10*, 40*	Deubler <i>et al.</i> , 1962
		10, 20, 30	△	△	△	△	Malloy & Targett, 1991

注:表中的摄食率、吸收率、转化效率和生长率都是在过量投喂下的结果;表中*表示差异显著;表中△表示无显著差异;表中-表示标准误相对较大;表中+表示标准误相对较小;表中—表示无研究数据。

当盐度超过等渗盐度后,鱼类食欲下降,吸收率、转化效率和生长率显著降低,直至死亡。鱼类最大摄食率、吸收率、转化效率和生长率,往往出现在淡水与食欲下降盐度之间。例如,草鱼在盐度为3和6时,生长率稍有降低,盐度为9时,生长率降低幅度较大(Maceina *et al.*, 1980; Kilambi, 1980)。同样,淡水胡子鲇(*Mystus vittatus*)在淡水和低盐条件下食物转化效率较高,在盐度为10时其个体消耗食物比在淡水时要多(Arunachalam *et al.*, 1979)。盐度对海水狭盐性鱼类摄食率、吸收率、转化效率和生长率的影响模式(图1b)呈现为倒置钟型曲线变化。例如,黄鳍犬牙石首鱼(*Cynoscion xanthulus*)在盐度为37时的食物吸收率最高,在极端盐度29和45时最低(Brocksen *et al.*, 1972)。溯河广盐性、海水广盐性和咸淡水广盐性鱼类在较大的盐度范围内,往往都能存活并有较好的摄食率、吸收率、转化效率、生长率(图1c, d),但不同鱼类的最佳生长盐度却有所不同(表1)。

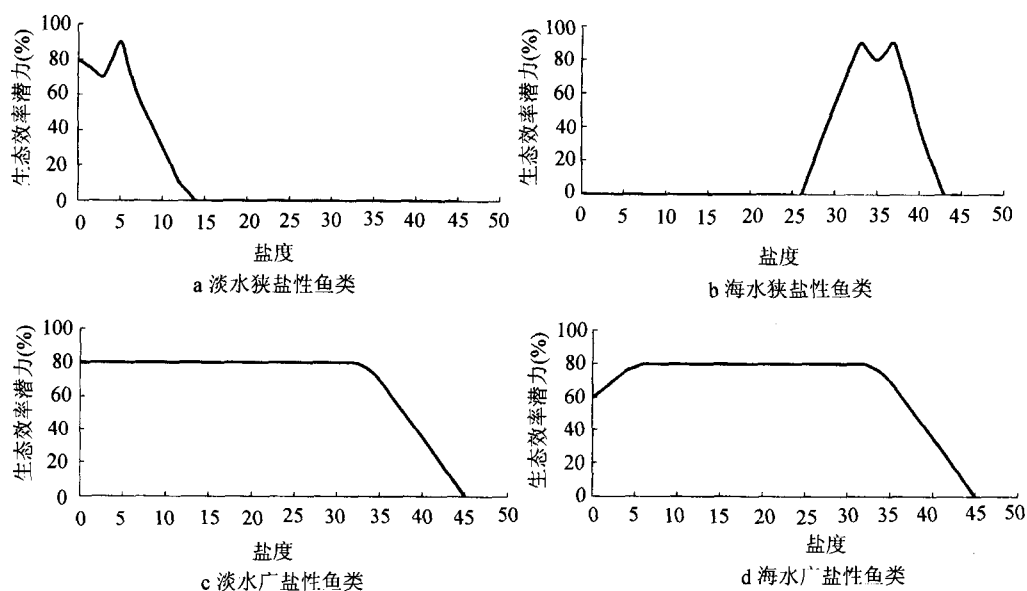


图1 盐度对不同生态类型鱼类生态效率潜力的影响效果

3. 盐度与生长率的关系

大西洋鳕的生长率和食物转化效率的变化与盐度差异密切相关。在夏季,盐度为7时,大西洋鳕的食物摄入量较少,生长率比盐度为28时低(Lambert *et al.*, 1994)。欧洲鳎(*Platichthys flesus*)幼鱼在中盐度(5和15)条件下比在0和35生长要快,Gutt(1985)分析认为,淡水组的生长率低是摄食量少的缘故,盐度35组生长率低是由较低的食物转化引起的。这种显著差异,并不因食物摄入量改变导致能量成分的变化,也没有改变鱼体内肌肉、肝、生殖腺等组织内相对能量的分配形式,而是鱼类生物量的改变,限制了可利用能量来源。

二、盐度分段影响鱼类潜能学说

根据对已有文献资料进行综合分析后认为,盐度对鱼类的生态生理作用可用作者提出的盐度分段影响鱼类潜能学说解释(表 2,图 2)。此处鱼类潜能表示鱼类的生存、生长、增殖的潜在能力。

表 2 盐度分段影响鱼类潜能效果示意表

大约盐度	0	5~6	10	12.5	16~18	22~25	30~32
	淡水适宜盐度	淡水亚盐度	淡水佳盐度	等渗盐度	海水佳盐度	海水亚盐度	海水适宜盐度

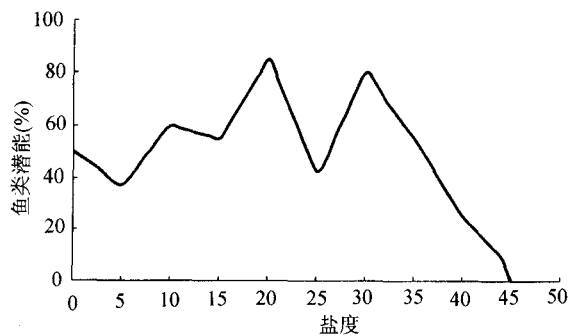


图 2 盐度分段影响鱼类潜能效果示意图

从淡水(0)至等渗点盐度(约 10)之间约在盐度 5 左右有一淡水亚盐度;等渗点盐度至海水(约 30 以上)之间有一海水亚盐度,靠近海水盐度,约在 23~26 左右;在淡水至海水之间有一均衡盐度,约在 14 左右,在这一盐度左边有能量节省的等渗盐度,右边有 20.0 左右的海水佳盐度。

1. 海洋亚盐度下的生态效率

王云峰¹⁾对花鲈(*Lateolabrax japonicus*)盐度 0~30 的生态效率实验中,发现盐度在 26 时的摄食率最大,吸收率最小,转化效率最低,生长率最小,且各项指标的变异范围较大;在盐度 20 出现与此相反的结果。这种因盐度差异产生的生态生理学响应,反映花鲈新陈代谢的临界盐度。褐牙鲈(*Paralichthys olivaceus*)仔稚鱼的生长、存活率及白化率,在盐度 21~26 之间成为牙鲈仔鱼体色正常与否的临界盐度(王涵生,1997)。因此,海洋中盐度 23~28 可能是一个比较特殊的盐度,即可能导致生物机能大量受遏,也可能激发某些生物跃迁到更佳状态。

2. 适盐曲线

盐度 14 为临界值,淡水狭盐性鱼类和海水狭盐性鱼类均过不了这一关。在鱼类适应的盐度范围内,盐度起掩盖因子和定向因子的作用,盐度超过鱼类适应的范围时将作

1) 王云峰,1995 年硕士论文。

为鱼类的致死因子。盐度在 14 左右,是淡水鱼种左高,还是海水鱼种右高,可能因鱼种而异。一般认为,鱼类种群的遗传属性和繁殖特征起源于淡水的淡水广盐性鱼种左高,而起源于海水的海水广盐性鱼种右高。对于淡水狭盐性鱼种,超过此盐度鱼类将不能存活;对于海水狭盐性鱼种,低于此盐度亦将难以存活。

3. 等渗点盐度能量节省

有专家认为,等渗点盐度可节省鱼类能量。鱼体渗透压和离子浓度与环境介质不同,鱼就需要消耗一些能量来满足离子和渗透调节的新陈代谢消耗。因此,假设通过操纵外部环境来使离子和渗透压调节的能量消耗减到最小,那么就会提高鱼类的生长和对食物的利用。当鱼生活于等离子或等渗介质中,新陈代谢消耗有望最小。例如,当鲑鱼和一些别的广盐性鱼放在与它们的体液等渗的介质中时,其新陈代谢率低于放在淡水或海水环境。血液和水环境间盐度梯度最小,渗透调节消耗的能量最低。但有些研究难以证实这些结果,并认为渗透压调节的新陈代谢消耗小到难以测到,可能也不具备大到足以有利于生长。盐度作为掩盖因子和定向因子,通过生理调节而对能量消耗施加影响,从而使其他因子的作用发生改变,改变能量在动物体内的分配。

三、盐度对鱼类其他生态生理过程的影响

1. 性腺发育

现代鱼类学家深信,决定鱼的产卵期和产卵洄游的主要外界条件是水温和可使鱼达到性成熟的热总量。海水(盐度约在 32~38)鱼种,当产卵洄游经过盐度 26 附近时,其总能量分配模式发生了改变,激发生殖潜能;在盐度 20 左右时,鱼类通过低摄食高转化效率,即使食物资源不充足,也能达到性成熟的热总量。

2. 疾病

由于海水或淡水病原适盐度的范围较窄,与鱼类的适盐度范围有差异,因此病原在鱼类的一些适盐范围内难以生存、大量繁殖并引起疾病。例如,当盐度大于 20 以上,花鲈常出现严重的水霉病,而盐度低于 20 时未发现此病发生。据此,作者认为盐度 20 为花鲈在适宜温度下发生水霉病的盐度下限。Berthiaume 等(1993)发现将盐度降低到 7 后,美洲鳊(*Hippoglossides platessoides*)出现淋巴脓肿的发生率增加,低盐可能引起生理紧张而激活了潜伏的彩虹病毒。

3. 分布

盐度是河口至近海鱼类群落分布的重要因素。黄鳍鱼(*Leiostomus xanthurus*)和杜氏石首鱼(*Micropogonias undulatus*)在自然水域资源数量与盐度呈正相关(Moser *et al.*, 1994)。杜氏石首鱼比黄鳍鱼更少穿过 10 的盐度梯度。这些鱼类为适应盐度变化,需消耗更多的能量,以避免穿过高盐度梯度行为,但迅速改变盐度后的氧消耗率在种间新陈代谢反应上无显著差异。

参 考 文 献

- 王涵生, 1997, 海水盐度对牙鲆仔稚鱼的生长、存活率及白化率的影响, *海洋与湖沼*, **28**(4): 399~404.
- Arunachalam, S., and Reddy, S.R., 1979, Food intake, growth, food conversion, and body composition of catfish exposed to different salinity, *Aquaculture*, **16**: 163~171.
- Berthiaume, L., Heppell, J., Desy, M., et al., 1993, Manifestation of lymphocystis disease in American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) exposed to low salinities, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **50**: 430~434.
- Brett, J. R., 1979, Environmental factors and growth, 599~675. In: W.S. Hoar, D.J. Randall, and J.R. Brett (ed.) *Fish Physiology*, **VII**, 786.
- Brocksen, R. W., and Cole, R. E., 1972, Physiological responses of three species of fishes to various salinity, *J. Fish. Res. Board Can.*, **29**: 399~405.
- Canagaratnam, P., 1959, Growth of fishes in different salinity, *J. Fish. Res. Board Can.*, **16**: 121~130.
- Dendrinis, P., and Thorpe, J. P., 1985, Effects of reduced salinity on growth and body composition in the European bass *Dicentrarchus labrax* (L.), *Aquaculture*, **49**: 333~358.
- De Silva, S. S., and Perera, P. A. B., 1976, Studies on the young grey mullet, *Mugil cephalus* L. I. Effects of salinity on food intake, growth and food conversion, *Aquaculture*, **7**: 327~338.
- De Silva, S. S. and Perera, M. K., 1984, Digestibility in *Sartherodon niloticus* fry: effect of dietary protein level and salinity with further observations on variability in daily digestibility, *Aquaculture*, **38**: 293~306.
- Deubler, E. E. Jr., and White, J. C., 1962, The influence of salinity on growth of post-larvae of the summer flounder *Paralichthys dentatus*, *Copeia*, 468~489.
- Ferraris, R. P., Catacutan, M. R., Mabelin, R. L. et al., 1986, Digestibility in milkfish, *Chanos chanos* (Forssal): effects of protein source, fish size and salinity, *Aquaculture*, **59**: 93~105.
- Gibson, M. B., and Hirst, B., 1955, The effect of salinity and temperature on the pre-adult growth of guppies, *Copeia*, **3**: 241~243.
- Gutt, J., 1985, The growth of juvenile flounders (*Platichthys flesus* L.) at salinity of 0, 5, 15 and 35‰, *J. Appl. Ichthyol.*, **1**: 17~26.
- Hettler, W. F., 1976, Influence of temperature and salinity on routine metabolic rate and growth of young *Atlantic menhaden*, *J. Fish. Biol.*, **8**: 55~65.
- Kilambi, R. V., 1980, Food consumption, growth and survival of grass carp *Ctenopharyngodon idella* Val. at four salinities, *J. Fish. Biol.*, **17**: 613~618.
- Kinne, O., 1960, Growth, food intake and food conversion in a euryplastic fish exposed to different temperatures and salinities, *Physiol. Zool.*, **33**: 288~318.
- Lambert, Y., Dutil, J. D., and Munro, J., 1994, Effects of intermediate and low salinity conditions on growth rate and food conversion of Atlantic cod (*Gadus morhua*), *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51**: 1569~1576.
- Maccina, M. J., and Shireman, J. V., 1980, Effects of salinity on vegetation consumption and growth in grass carp, *Progressive Fish Culturist*, **42**: 50~52.
- MacLeod, M. G., 1977, Effects of salinity on food intake, absorption, and conversion in the rainbow trout *Salmo gairdneri*, *Mar. Biol.*, **43**: 93~102.
- Malloy, K. D., and Targett, T. E., 1991, Feeding, growth and survival of juvenile summer flounder *Paralichthys dentatus*: experimental analysis of the effects of temperature and salinity, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **72**: 213~223.
- McCormick, S. D., Saunders, R. L., and Macintyre, A. D., 1989, The effect of salinity and ration level on growth rate and conversion efficiency of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts, *Aquaculture*, **82**: 173~180.
- McKay, L., and Gjerde, B., 1985, The effects of salinity on growth of rainbow trout (*Salmo salar*) smolts, *Aquaculture*, **49**: 325~331.
- Morgan, J. D., and Iwama, G. K., 1991, Effects of salinity on growth, metabolism, and ion regulation in juvenile rainbow

- and steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) and fall chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*), *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **48**: 2083~2094.
- Moser, M. L., and Miller, J. M., 1994, Effects of salinity fluctuation on routine metabolism of juvenile spot, *Leiostomus xanthurus*, *J. Fish. Biol.*, **45**: 335~340.
- Neill, W. H., Miller, J. H., Veer, H. W. V., *et al.*, 1994, Ecophysiology of marine fish recruitment: a conceptual framework for understanding interannual variability, *Nethl. J. Sea Res.*, **32**(2): 135~152.
- Otto, R. G., 1971, Effects of salinity on the survival and growth of presmolt coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), *J. Fish. Res. Board Can.*, **28**: 343~349.
- Peters, D. S., and Boyd, M. T., 1972, The effect of temperature, salinity, and availability of food on the feeding and growth of the hogchoker, *Trinectes maculatus* (Bloch & Schneider), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **7**: 201~207.
- Shaw, H. M., Saunders, R. L., and Hall, H. C., 1975, Environmental salinity: its failure to influence growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr, *J. Fish. Res. Board Can.*, **32**: 1821~1824.

A REVIEW ON IMPACT OF SALINITY ON PATTERNS OF FISH ECOPHYSIOLOGY *

Wang Yunfeng, Zhu Xinhua

(Institute of Oceanology, the Chinese Academy of Sciences)

ABSTRACT

This paper is mainly focused on a comprehensive review of the effect of salinity fluctuation on feeding, transferring efficiency and growth of fish in wide habitats, which could help our research program on the contribution of higher trophic level carnivorous Japanese sea bass, *Lateolabrax japonicus*, in the marine ecosystem under experimental conditions. It was found that the response of fish to salinity was directly proportional to food consumption during different life history under specific temperature, showing specific-adaptation capacity for both freshwater and marine environment. Compared with regulation to ecological efficiency, mask factor, significant divergence has occurred in the salinity regime, indicating evident relationship between specific growth rate (SGR) and salinity. Based on the analysis, we here present a tentative hypotheses that the adaptive spectrum could be reflected in the potential response to the salinity effect during specific stage to explain that optimum energy saving may be approached at the isosmotic point in the curve of salinity vs potential energy. From the viewpoint of the nonlinear relationship between salinity and ecophysiological efficiency, a process-oriented test for the hypothesis would be necessary to monitor the impact of salinity-based variation on the ecological dynamics of indicator fish in the estuary of Changjiang River.

* Contribution No. 4160 from the Institute from Oceanology, the Chinese Academy of Sciences.