

DOI: 10.20103/j.stxb.202506291651

徐敏, 武宝生, 徐晓雁, 李云凯. 鱼类区域内温性发生机制与演化. 生态学报, 2026, 46(10): - .

Xu M., Wu B.S., Xu X.Y., Li Y.K. Mechanism and evolution of regional endothermy in fishes. Acta Ecologica Sinica, 2026, 46(10): - .

## 鱼类区域内温性发生机制与演化

徐 敏<sup>1</sup>, 武宝生<sup>2</sup>, 徐晓雁<sup>3</sup>, 李云凯<sup>1,4,\*</sup>

1 上海海洋大学海洋生物资源与管理学院, 上海 201306

2 广东省科学院动物研究所, 广东省动物保护与资源利用重点实验室, 广州 510650

3 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306

4 上海海洋大学, 大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 上海 201306

**摘要:** 遗传和环境调控在生物发育和演化中的作用是生态学与遗传学领域的核心议题。在海洋生态系统中, 温度作为气候变化的重要生态因子, 对海洋鱼类的洄游和分布模式产生显著调控作用, 并深刻影响着物种的演化潜力。深入探究鱼类内温性组织及其适应温度变化的遗传机制, 对于理解鱼类演化和发育调控及推动物种保护工作具有重要意义。本综述梳理了区域内温性鱼类的系统发育关系和产热组织(红肌、内脏、大脑和颅腔特化产热组织)及逆流热交换血管网的结构特征, 并从分子生物学与生理学角度阐释了区域内温性鱼类的产热方式及其发生机制, 辩证了内温性演化过程中的潜在驱动因子。对于深入了解气候变化背景下鱼类适应性响应过程与机制, 以及进一步深化对脊椎动物热调节机制趋同演化的认识, 具有重要价值。

**关键词:** 鱼类; 区域内温性; 逆流热交换血管网; 分子机制; 演化

## Mechanism and evolution of regional endothermy in fishes

XU Min<sup>1</sup>, WU Baosheng<sup>2</sup>, XU Xiaoyan<sup>3</sup>, LI Yunkai<sup>1,4,\*</sup>

1 College of Marine Living Resource Sciences and Management, Shanghai Ocean University, Shanghai, 201306, China

2 Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization, Institute of Zoology, Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou, 510650, Guangdong, China

3 College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai, 201306, China

4 Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai, 201306, China

**Abstract:** The interplay between genetic and environmental regulation in biological development and evolution represents a central theme ecology and genetics. In marine ecosystems, temperature, as a critical ecological driver of climate change, exerts profound regulatory effects on migratory patterns and distribution dynamics of marine fishes, significantly shaping their evolutionary potential. Investigating the genetic mechanisms underlying regional endothermy and thermal adaptation in fishes is essential for elucidating evolutionary and developmental regulation while advancing species conservation efforts. This review synthesizes the phylogenetic relationships of regionally endothermic fishes and examines the structural characteristics of thermogenic tissues (e.g., red muscle, visceral organs, brain, and cranial specialized heater tissues) and associated counter-current heat exchange vascular networks. From molecular and physiological perspectives, we elucidate the mechanisms of heat production in regional endothermy and critically evaluate potential drivers of its evolution. Our findings provide critical insights into the adaptive responses of fishes to climate change and deepen the understanding of convergent evolution in vertebrate thermoregulatory strategies. This work underscores the importance of integrating genetic, physiological, and ecological approaches to unravel the complexities of thermal adaptation in marine systems.

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(42276092)

收稿日期: 2025-06-29; 网络出版日期: 2026-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ykli@shou.edu.cn

**Key Words:** fish; regional endothermy; counter-current heat exchangers; molecular mechanisms; evolution

温度是影响生物生存、发育和分布的关键环境因子,其通过调控细胞形态、生理代谢及个体行为等过程,深刻塑造了生物的适应性演化<sup>[1]</sup>。在海洋生态系统中,温度显著影响鱼类的洄游模式、地理分布及生态位分化,是预测物种响应气候变化的重要指标<sup>[2-3]</sup>。然而,温度对鱼类生态适应的影响存在显著的种间差异,其中内温性(endothermy)的演化被认为是关键的分化因素之一<sup>[4-5]</sup>。在现存超过 30,000 种鱼类中,绝大多数为外温性(ectothermy)物种,体温与环境水温相近。目前仅发现月鱼属(*Lampris*)的两种鱼类具有全身内温性(whole-body endothermy),另有约 40 种鱼类具有区域内温性(regional endothermy)特征(表 1,图 1)。区域内温性系指鱼类通过代谢产热来维系特定身体部位的温度高于环境温度,这一适应性特征在鱼类中经历了至少 6 次独立演化<sup>[6-7]</sup>,其中金枪鱼族(*Thunnini*)和鼠鲨科(Lamnidae)作为系统发育上远缘的类群,却独立演化出高度相似的区域内温性机制,展现出典型的趋同演化模式<sup>[8-11]</sup>。此外,区域内温性目前仅在海洋鱼类中发现,且多见于活动能力强的大型中上层捕食者,这些鱼类通常具有长距离洄游和频繁深度下潜的行为特征,在海洋生态系统中占据着关键生态位<sup>[12-14]</sup>。然而,全球气候变暖可能导致其面临特殊生理挑战,当遭遇异常高温时出现代谢紊乱和运动能力下降等热应激反应<sup>[5]</sup>。尽管如此,目前对这几大类群内温性形成的遗传基础仍缺乏系统解析,而这对于理解其应对气候变化的适应性演化轨迹具有重要意义。

表 1 区域内温性鱼类的解剖特征及生理策略概况

Table 1 The anatomical specialization and physiological strategies of regionally endothermic fish

分类学 Taxonomy	内温性支系 Endothermic lineage	产热组织 Thermogenic tissue	解剖学特征 Anatomical specialization	产热机制 Thermogenic mechanism
板鳃亚纲,鼠鲨目 Elasmobranchii, Lamniformes	鼠鲨科 Lamnidae <sup>[19,21,24,33]</sup>	RM、内脏	内化的轴向 RM、轴向奇网、血管与脑部连接	ST
	狐形长尾鲨 <i>Atopias vulpinus</i> <sup>[15-16,18]</sup>	RM	内化的轴向 RM、轴向奇网	ST
	大眼长尾鲨 <i>A. superciliosus</i> <sup>[15-16,18]</sup>	—	颅腔奇网	未知
	浅海长尾鲨 <i>A. pelagicus</i> <sup>[15-16,18]</sup>	—	颅腔奇网	未知
	姥鲨 <i>Cetorhinus maximus</i> <sup>[37-38]</sup>	RM、内脏 (推测)	内化的轴向 RM、轴向奇网、血管与脑部连接	ST
	凶猛沙锥齿鲨 <i>Odontaspis ferox</i> <sup>[39]</sup>	RM(推测)	内化的前端轴向 RM、致密心肌较多	ST
板鳃亚纲,鲭形目 Elasmobranchii, Myliobatiformes	蝠鲼科 Mobulidae <sup>[23]</sup>	大脑(推测)	较大大脑、较多星形胶质细胞、颅腔奇网	未知
真骨下纲,月鱼目 Teleostei, Lampridiformes	月鱼属 <i>Lampris</i> <sup>[9,14,47]</sup>	RM、眼直肌	特化的胸鳍基部 RM,隔离脂肪组织,鳃弓奇网	ST,推测 NST
真骨下纲,剑旗鱼目 Teleostei, Istiophoriformes	旗鱼科 Istiophoridae, 剑鱼科 Xiphiidae <sup>[8,20]</sup>	特化产热组织	特化产热组织(改良眼部肌肉),颅腔奇网	NST
真骨下纲,鲭形目,鲭科 Teleostei, Scombriformes, Scombridae	腹翼鲭 <i>Gasterochisma melampu</i> <sup>[6,20]</sup>	眼直肌	特化产热组织(改良眼部肌肉),颅腔奇网	NST
真骨下纲,鲭形目,鲭科 Teleostei, Scombriformes, Scombridae	金枪鱼族(“真”金枪鱼) <i>Thunnini</i> (‘true’ <i>tunas</i> ) <sup>[10,25-26]</sup>	RM、内脏 (部分)	内化的轴向 RM、轴向和颅腔奇网,特化产热组织(只有细鳃 <i>Allothunnus fallai</i> )	ST, NST(只有细鳃) ST, NST ( <i>A. fallai</i> )

RM:红肌 red myotomal muscle fiber;NST:非颤抖性产热 non-shivering thermogenesis;ST:颤抖性产热 shivering thermogenesis;“推测”指存在产生与维持热量结构,但未有实际测量报导

实现区域内温性需要内部热源和高效的保温结构,尽管代谢热量的来源存在差异,但所有区域内温性鱼类均依赖紧密排列且反向运行的动静脉血管构成的逆流热交换血管网(counter-current heat exchangers)来提高热量利用效率,减少热量散失。鱼类的有氧红肌纤维(red myotomal muscle fiber, RM,下文简称红肌)<sup>[15-18]</sup>、

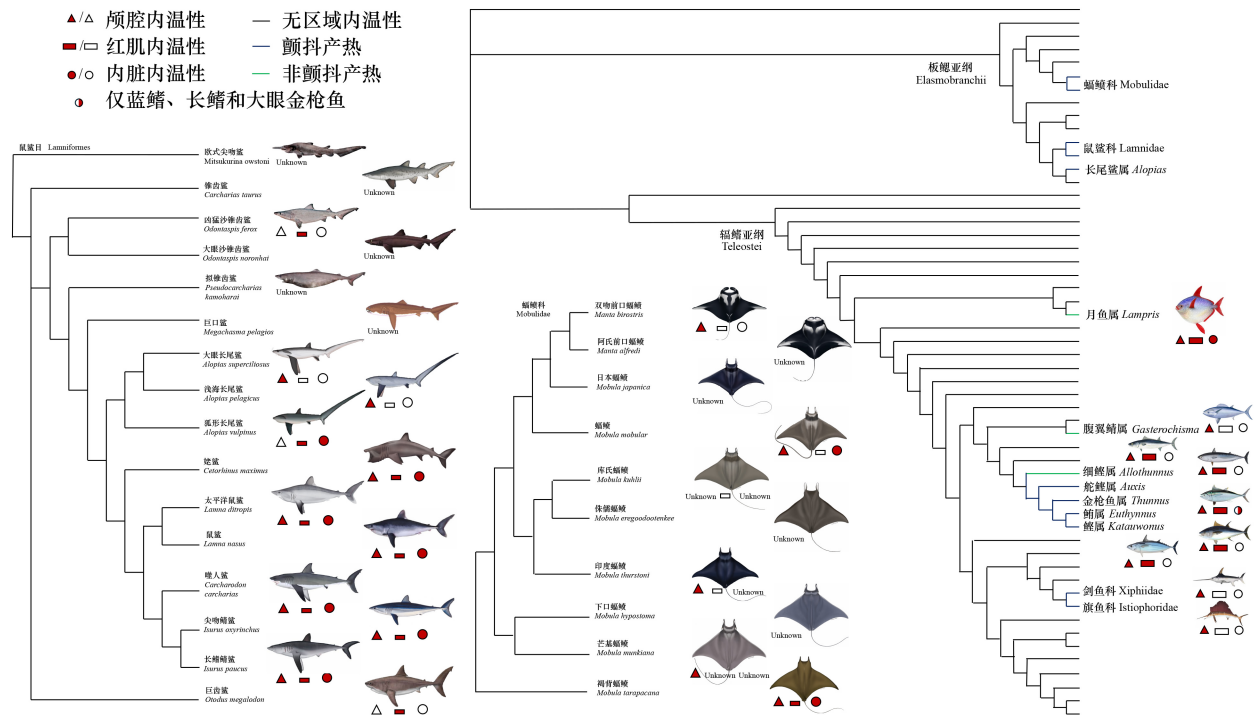


图 1 鱼类系统发育框架中的内温性分布

Fig.1 Distribution of endothermy across fishes in a phylogenetic context

至少出现一次内温性的分类群以粗体标示,并区分不同的内温性类型;鼠鲨目和蝠鲼科因其种间模式复杂而单独列出;三种区域内温性以颜色区分:红色表示存在,白色表示不存在,“unknown”表示文献中尚未进行评估;系统发育框架主要依据 Legender 等<sup>[7]</sup>、Arostegui<sup>[23]</sup>和 Dolton 等<sup>[39]</sup>的研究归纳;插图来自 MarineWise(<https://marinewise.com.au>)和 CMS 网站(<https://www.cms.int/sharks/en>)

内脏<sup>[19–21]</sup>、大脑<sup>[22]</sup>和颅腔的特化产热组织<sup>[23–25]</sup>表现出产热功能。这些组织主要通过两种产热方式实现温度调节:依赖肌肉收缩的颤抖性产热(shivering thermogenesis, ST)和由 Ca<sup>2+</sup>无效循环(calcium futile cycling)驱动的非颤抖性产热(non-shivering thermogenesis, NST)<sup>[8,20,26–28]</sup>。此外,部分物种还演化出通过生理调节动态控制产热或保温的能力<sup>[29–31]</sup>。鱼类区域内温性的演化有热生态位扩张(thermal niche expansion)和提高持续性游动能力两种假说驱动,这为解释不同鱼类支系中内温性的趋同进化提供了理论证据<sup>[6,32]</sup>。深入探究鱼类区域内温性的发生机制与演化规律,有助于评估鱼类应对温度波动的适应能力,不仅为揭示鱼类在气候变化背景下的生存策略提供理论依据,也为理解生态系统功能多样性及生物适应性演化的内在机制提供了重要线索。

## 1 鱼类内温性的发生机制

### 1.1 热量来源

#### 1.1.1 红肌产热

骨骼肌是维持全身代谢和运动的重要组织,根据功能主要分白肌和红肌两种类型:白肌主要依赖于糖酵解支持的无氧代谢供能进行爆发性运动,红肌则主要依赖有氧代谢供能进行持续性的肌肉收缩运动<sup>[10]</sup>。与外温性鱼类红肌呈薄楔状层分布于肌节顶部、紧贴皮肤下方不同,金枪鱼类<sup>[8,20,33–34]</sup>(金枪鱼属 *Thunnus*、鲣属 *Katsuwonus*、鲔属 *Euthynnus*、舵鲣属 *Auxis* 和细鲣 *Allothunnus fallai*)、鼠鲨科<sup>[6,10,17,35–36]</sup>(噬人鲨 *Carcharodon carcharias*、尖吻鲭鲨 *Isurus oxyrinchus*、长鳍鲭鲨 *I. paucus*、鼠鲨 *Lamna nasus* 和太平洋鼠鲨 *L.ditropis*)和长尾鲨科的狐形长尾鲨<sup>[15–18]</sup>(*Alopias vulpinus*)以及推测的鼠鲨目其他种类(姥鲨<sup>[37–38]</sup> *Cetorhinus maximus* 和凶猛沙锥齿鲨<sup>[39]</sup> *Odontaspis ferox*),红肌主要集中于躯干周围,靠近脊柱,与其流线型体型及鲔游式(thunniform)/鲭

游式 (lamniform) 运动模式相适应<sup>[10,11]</sup>。这些鱼类的红肌通过节律性收缩产生代谢热并依赖高效的逆流热交换血管网(图 2, 下文 2.2) 维持热量<sup>[6,16]</sup>。其中, 狐形长尾鲨红肌温度比环境水温高出 4.5 °C<sup>[16]</sup>, 红肌产热能力最强的太平洋鼠鲨甚至可高出环境温度 21 °C<sup>[40]</sup>。此外, 月鱼 (*Lampris guttatus*) 的眼直肌和胸鳍基部红肌同样可收缩产热<sup>[9,41]</sup>。这些鱼类的红肌主要依赖颤抖性产热 (shivering thermogenesis, ST) 方式(图 3),  $\text{Ca}^{2+}$  介导的肌肉收缩是 ST 的核心机制。肌浆网 (sarcoplasmic reticulum, SR) 与横小管 (transverse tubule) 系统协同调节细胞质  $\text{Ca}^{2+}$  浓度, 神经冲动引发细胞膜去极化后,  $\text{Ca}^{2+}$  经二氢吡啶受体 (dihydropyridine receptors, DHPRs) 和兰尼碱受体 (ryanodine receptors, RyR) 释放至细胞质。一部分  $\text{Ca}^{2+}$  与肌钙蛋白结合引发肌肉收缩, 另一部分则由肌浆网  $\text{Ca}^{2+}$ -ATP 酶 (sarco/endoplasmic reticulum  $\text{Ca}^{2+}$  ATPase, SERCA) 泵回 SR, 此过程消耗 ATP 并释放热量<sup>[7,26,42-43]</sup>。

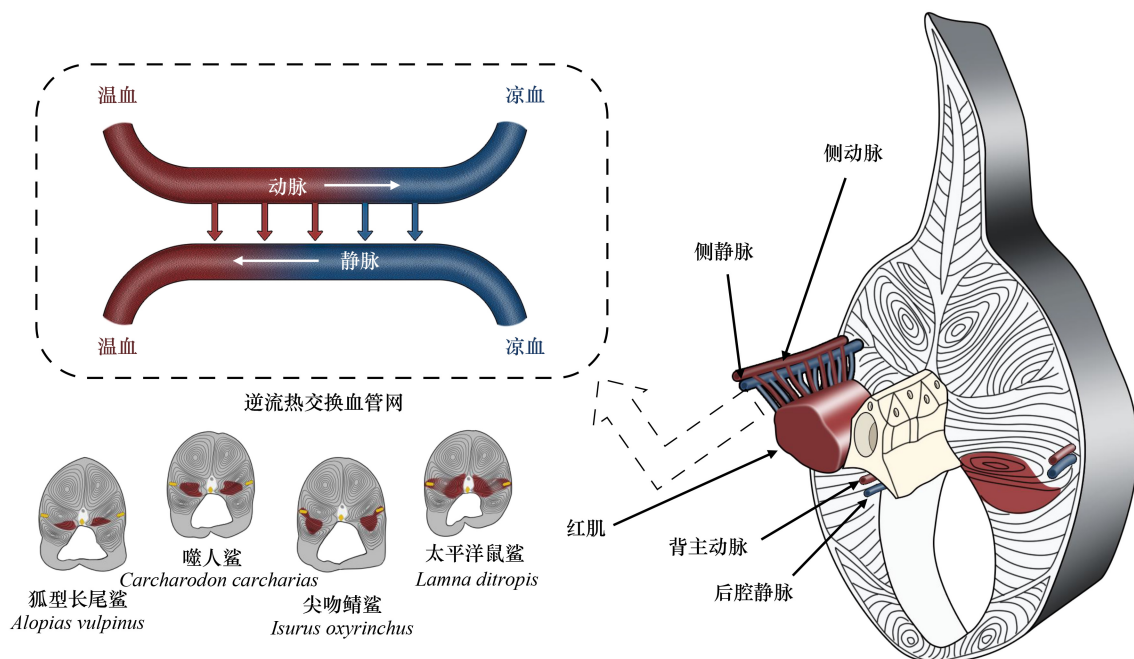


图 2 内温性鱼类红肌逆流热交换血管网解剖结构示意图

Fig.2 Schematic diagram of the anatomical structure of counter-current heat exchangers (rete mirabile) in endothermic fishes

躯干横截面示意图, 显示红肌(红色)及血管网(黄色)的近似位置

研究显示, 通过红肌产热的鱼类在肌肉收缩和能量代谢方面呈分子水平上的趋同进化。太平洋蓝鳍金枪鱼 (*Thunnus orientalis*)、噬人鲨和月鱼中, *opa1* 和 *pyroxd2* 受到正选择, *glrx3* 和 *clybl* 存在趋同替换位点, 它们在调节线粒体功能和氧化磷酸化中发挥重要功能, 血红素合成及电子传递链活性相关基因也表现出更快的进化速率特征<sup>[9,44-46]</sup>。月鱼基因组中肌纤维生成、骨骼肌收缩、脂质代谢和氧化磷酸化等通路基因发生显著扩张, 其胸鳍基部红肌高表达骨骼肌收缩蛋白 (Myosins 和 Troponin) 和能量代谢相关基因 (如 *ctyc*, *atp6* 和 *gaphd* 等)<sup>[9,47]</sup>。单细胞核转录组 (Single Nuclei RNA Sequencing, snRNA-seq) 进一步发现, 金枪鱼脊椎周围的红肌富含特异性慢骨骼肌亚型, 特征性表达 *myl3*, *acta1* 和 *tnnt2e* 等与肌动蛋白-肌球蛋白滑动相关基因<sup>[26]</sup>。虽然金枪鱼类和鼠鲨科鲨鱼白肌比较转录组仅发现 *glycogenin-1* (糖原生成素-1) 基因的趋同选择, 暗示高速捕食生态驱动的能量恢复机制<sup>[48]</sup>, 但红肌是否存在类似适应仍有待阐明。

### 1.1.2 内脏产热

鱼类在消化代谢食物时会产生热量, 并利用内脏表面分布的逆流热交换血管网减少热量散失, 从而维持内脏温度<sup>[20-21]</sup>(图 4)。部分金枪鱼类 (如太平洋蓝鳍金枪鱼和大眼金枪鱼 (*T. obesus*)) 主要依赖“特殊动力作用 (Specific Dynamic Action, SDA)”产热, 其消化过程中内脏温度可较环境水温升高 20 °C, 消化时间缩短

30%<sup>[12,49]</sup>;而鼠鲨科鱼类以螺旋瓣作为主要产热器官,温度可高于环境 14 ℃,并通过热辐射向肾脏和肝脏传递热量<sup>[21,50]</sup>。

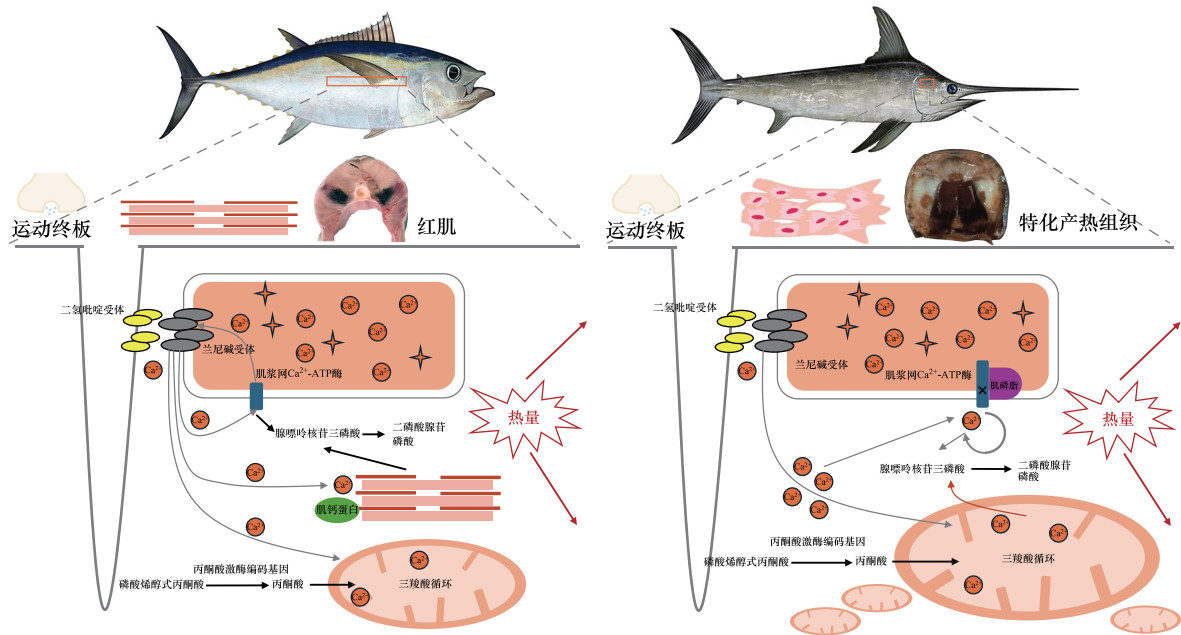


图 3 鱼类颤抖性与非颤抖性产热的分子机制

Fig.3 Molecular mechanisms of shivering and non-shivering thermogenesis in fishes

插图来自 NOAA FISHERIES 网站 (<https://www.fisheries.noaa.gov>);组织解剖图改绘自 Malik 等<sup>[34]</sup>和 Block<sup>[20]</sup>

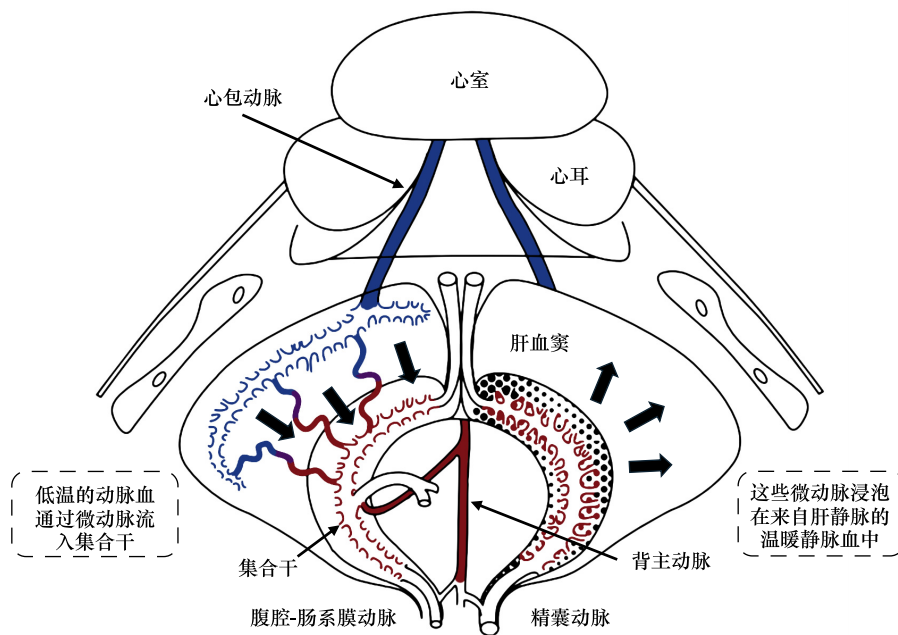


图 4 内温性鱼类内脏逆流热交换血管网结构

Fig.4 Visceral rete mirabile in an endothermic fish

### 1.1.3 大脑和特化组织产热

“头脑发热”也属于一种特殊的区域内温性。蝠鲼 (Mobulidae) 的脑组织富含具有产热功能的星形胶质细胞,且脑部由逆流热交换血管网包裹,可保留热量<sup>[23]</sup>。细鲣的四种眼直肌可用于产热,含有脊椎动物中最发

达的 SR 和钙循环蛋白系统<sup>[25]</sup>。而剑鱼 (*Xiphias gladius*)、枪鱼属 (*Makaira* spp.)、四鳍旗鱼属 (*Tetrapturus* spp.) 和旗鱼属 (*Istiophorus* spp.) 以及腹翼鲭 (*Gasterochisma melampus*) 的眼直肌已特化为产热组织,是动物界除哺乳动物棕色脂肪组织 (brown adipose tissue) 外仅有的特化产热组织<sup>[8,20,22]</sup>。这些组织采用非颤抖性产热 (non-shivering thermogenesis, NST) 机制 (图 3), 相对于 ST 依赖骨骼肌收缩, 能量消耗较高, NST 通过代谢途径释放热量, 效率更高, 在鸟类和哺乳动物 (单孔类除外) 中也占主导地位<sup>[20,51-52]</sup>。NST 主要依赖非收缩性骨骼肌细胞, 这些多核化细胞缺失收缩蛋白, 富含线粒体 (占细胞体积的 63%) 和肌红蛋白 ( $400 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ), 通过  $\text{Ca}^{2+}$  无效循环实现产热—肌磷脂 (sarcolipin, Sln) 通过解偶联机制竞争性结合 SERCA, 阻断  $\text{Ca}^{2+}$  回流但不抑制 ATP 水解, 从而释放热量。同时胞质  $\text{Ca}^{2+}$  激活线粒体代谢通路增强产热效率温暖大脑和眼睛<sup>[7-8,20,25]</sup>。

分子数据显示, 剑旗鱼类特化产热组织中 *pkmb*、*ryr1a*、*atp2a1* 和 *rh1* 基因呈现显著的趋同信号, 其中 *pkmb*、*ryr1a* 和 *atp2a1* 作用于  $\text{Ca}^{2+}$  无效循环通路, *ryr1a* 调控 SR 中  $\text{Ca}^{2+}$  释放, 而 *atp2a1* 参与将  $\text{Ca}^{2+}$  泵回 SR<sup>[10]</sup>。*pkmb* 编码的丙酮酸激酶作为糖酵解的限速酶, 在剑鱼、平鳍旗鱼 (*Istiophorus platypterus*) 和太平洋蓝鳍金枪鱼中鉴定出两个趋同位点, 该基因突变显著影响 ATP 生成效率<sup>[10,53]</sup>。而编码肌磷脂蛋白的 NST 关键基因 *Sln* 在平鳍旗鱼特化产热组织中的表达量证实了剑旗鱼类 NST 的主导地位<sup>[26]</sup>。蓝枪鱼 SERCA 酶的产热效率具有温度依赖性, 在  $35^\circ\text{C}$  时产热效率倍增, 揭示了温度对产热调控的关键作用<sup>[54]</sup>。

## 1.2 热量传递与保留

鱼类用鳃进行呼吸时, 热量易随水流散失。为减少对流热散失, 内温性鱼类演化出特殊的“逆流热交换血管网 (counter-current heat exchangers)”, 鱼类中又称奇网 (rete mirabile), 由动、静脉血管紧密排列且逆向流动, 使静脉血将热量传递给动脉血, 有效减缓血液流经鳃部时的热量散失 (图 2)<sup>[18,41,55-57]</sup>。不同内温性鱼类中, 逆流热交换血管网的分布位置和密度存在差异。剑旗鱼类和部分金枪鱼类存在中央逆流热交换血管网, 而蓝鳍金枪鱼、长鳍金枪鱼 (*T. alalunga*) 和大眼金枪鱼, 以及鼠鲨科鲨鱼的血管构型为外侧循环 (lateral circulation) 模式, 即通过外侧动脉的薄壁分支向红肌供血, 随后经薄壁静脉分支汇入外侧静脉, 形成逆流热交换血管网, 并演化出独特的“红肌静脉”系统, 将躯干红肌产生的热量传递至包绕眼眶奇网 (图 5) 的眼眶静脉窦, 其薄壁结构与微细管径显著提升了热传导效率<sup>[6,18,30,56]</sup>。结合圆钝体型 (体表面积与体积比更低), 这些特征减少了与周围水体的热传导速率, 增强了热惯性 (thermal inertia), 从而更有效地维持体温<sup>[6,10,12]</sup>。全身

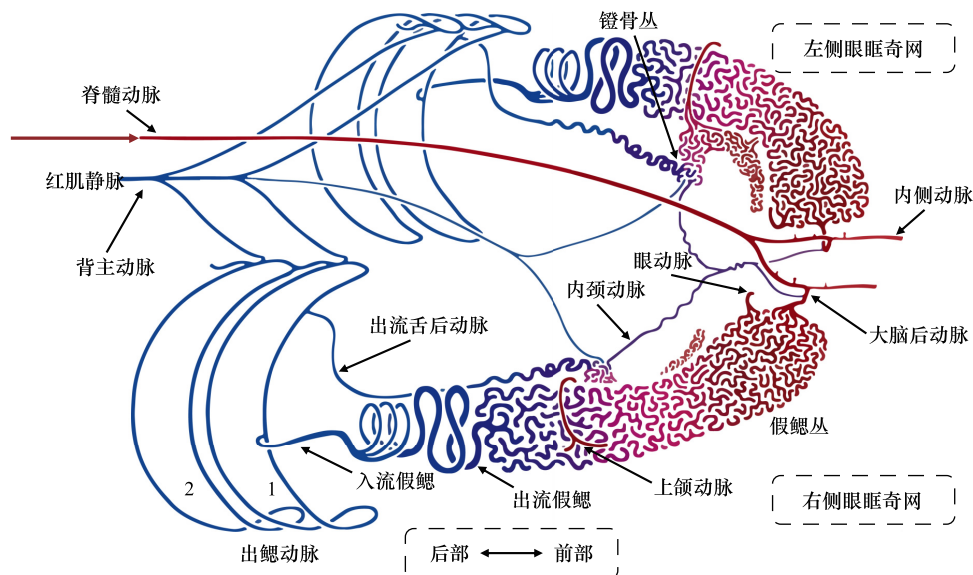


图 5 内温性鱼类颅腔逆流热交换血管网结构

Fig.5 Cranial rete mirabile in an endothermic fish

图示改编自 Tubbesing 和 Block<sup>[56]</sup>

内温性的月鱼利用鳃部的逆流热交换血管网和鳃弓外厚脂肪层最大限度减少鳃的热量损失,体温较环境水温提升 10 °C<sup>[41]</sup>。蓝鳍、长鳍和大眼金枪鱼内脏奇网沿腹腔-肠系膜动脉分布且肠道周围肌肉脂肪含量丰富,形成局部保温系统,但肝脏远端和性腺无此结构<sup>[12]</sup>,鼠鲨科鲨鱼则演化出高度发达的肝上奇网(suprahepatic rete)作为核心保温结构<sup>[21]</sup>。

对平鳍旗鱼和剑鱼的同源基因分析显示,*dapk3*、*prkca* 和 *rfx4* 等基因存在特异性氨基酸变异<sup>[8]</sup>。其中,*dapk3* 通过调控平滑肌收缩参与血管网络形成,*prkca* 则可能通过调节血管张力影响热量保存效率<sup>[58-59]</sup>。鲈鱼、平鳍旗鱼和月鱼的共享基因富集于血管内皮生长因子(VEGF)相关通路(如 *kdr* 和 *prex2*)调控血管形态与生成<sup>[26]</sup>。月鱼基因组中血管内皮调节蛋白 *robo4*、*utp15* 等基因的适应性扩张进一步揭示了奇网发育的遗传基础<sup>[9,47]</sup>。

### 1.3 调节体温的方式

内温性鱼类可通过调节逆流热交换血管网(奇网)的血管直径或分流路径,动态调控热传导效率,以避免“过热(overheating)”<sup>[31-31,33-34]</sup>。例如,舵鲉属、鲉属和鳎属的种类通过增加外侧奇网的血液分流量来减少中央奇网的血流量,从而降低热量储存<sup>[34]</sup>。鼠鲨科鱼类则具有外侧奇网而缺失中央奇网,鳃裂部低温血液经狭窄的背主动脉直接分流至红肌,进而调节产热效率<sup>[33]</sup>。同时,内温性鱼类可利用垂直迁移行为调节体温<sup>[6,12,20,29,60]</sup>。大眼金枪鱼频繁潜入 1000 m 深的温跃层之下捕食深海散射层的饵料,随后返回表层维持体温,其在冷水中的热传导效率显著低于温暖水域,剑鱼在潜入 500—600 m 水深时采用类似机制减少热量散失<sup>[12,20,29]</sup>。太平洋蓝鳍金枪鱼则通过短暂的非摄食性垂直迁移至温跃层之下(< 15°C),加速散热,避免红肌产热引起的体温过高<sup>[12]</sup>。

## 2 鱼类内温性的演化驱动

尽管内温性在鸟类和哺乳动物中被视为关键创新(key innovation),但其在鱼类中可能是一种“进化死胡同”(evolutionary dead end),HiSSE(基于隐藏状态的多样化分析)结果显示,内温性并未显著促进硬骨鱼类的物种分化,因其高能量成本限制了其在鱼类中的普遍性<sup>[38]</sup>。正如更新世(3.6 Mya)巨齿鲨(*Otodus megalodon*)是兼具大体型和区域内温性的顶级捕食者,其极高的能量代谢需求可能是导致其灭绝的重要因素<sup>[61]</sup>。然而内温性仍赋予鱼类一定的生理与生态优势,其演化可能受多重选择压力驱动,主要包括:(1)热生态位扩张<sup>[6,29,50]</sup>;(2)维持关键器官和组织的温度稳态<sup>[20,50,60]</sup>;(3)增强对热梯度的感知能力<sup>[5,12]</sup>;(4)提高代谢速率,并在厌氧极限后迅速恢复<sup>[12,50]</sup>;(5)促进体细胞和性腺的生长速率<sup>[34,62]</sup>;(6)提高肌肉收缩频率和氧气向线粒体的扩散效率,从而增强持续游动能力<sup>[6,12,16,62-63]</sup>。其中,(1)和(6)被广泛认为是解释鱼类内温性演化的关键假说,这些机制与陆生脊椎动物内温性演化的理论框架高度一致。

### 2.1 热生态位扩张假说

内温性显著增强了鱼类关键器官和组织的功能。剑鱼通过眼部升温提高了在深海低温和微光环境(约 1000 m 水深)中的视觉灵敏度,增强对饵料的探测能力<sup>[12,30,64]</sup>。尖吻鲭鲨和太平洋鼠鲨的脑部温度分别较环境高出 3—9.5 °C,眼部温度提升 2.8—12.9 °C,有效增强了神经传导和视觉灵敏度,大幅提升游动及捕食效率<sup>[6,65]</sup>。与鲸类(Cetacean)相似,蝠鲼在渐新世(30 Mya)演化出大脑产热能力以避免全球变冷引起的神经阻滞<sup>[23]</sup>。内脏维持温度能优化消化效率和能量利用,这在食物资源稀疏且温度波动较大的开阔海域中尤为重要<sup>[12]</sup>。尖吻鲭鲨胰蛋白酶、脂肪酶等消化酶活性显著高于狐形长尾鲨和大青鲨(*Prionace glauca*),且温度系数(Q<sub>10</sub>)更高,表明其具备更强的代谢温度适应性<sup>[19]</sup>。尽管心脏虽暴露于环境温度中,内温性鱼类仍演化出特殊机制以维持高代谢需求,太平洋鼠鲨和蓝鳍金枪鱼增强了心肌细胞 Ca<sup>2+</sup> 循环能力,从而在寒冷环境中维持收缩效率、避免心律失常以及支持高耗氧状态下的持续泵血<sup>[12,66-68]</sup>。太平洋蓝鳍金枪鱼心脏通过上调 *serca* 和 *ncx* 等 Ca<sup>2+</sup> 调控基因适应低温(14 °C),但高温会导致能量不足和氧化损伤<sup>[69]</sup>,揭示了其温度适应的分子基础和热极限。

通过增强关键器官和组织功能,内温性鱼类扩大了环境温度耐受范围,实现地理分布或生态位的扩张。剑鱼鱼类特化产热组织的发育程度与低温适应能力密切相关,剑鱼凭借最大体积的产热组织,可在低于 10 °C 的 500—600 m 深水域长期活动,而蓝枪鱼则主要局限在温暖的混合层<sup>[64]</sup>。南方蓝鳍金枪鱼(*T. maccoyii*)和太平洋蓝鳍金枪鱼在发育过程中呈现从温暖水域向寒冷水域的梯度性迁徙,伴随红肌比例显著增加,内温性增强,有助于其适应高温度梯度的生态迁徙<sup>[12,34,70]</sup>。从演化历史来看,化石与古海洋环境重建(图 6)表明,鼠鲨科和金枪鱼族的辐射演化始于古新世晚期(约 55—65 Mya)至始新世早期(约 55—50 Mya),其祖先可能是适应特提斯海道(Tethys Seaway)稳定热环境的外温性物种<sup>[6,71]</sup>。在古新世晚期(约 55 Mya)海洋高温期之后,大洋变冷和热带区域的压缩可能推动鱼类内温性能力演化<sup>[6,72—74]</sup>。然而,Melendez-Vazquez 等最新研究对这一传统假说提出质疑,认为内温性起源与新生代海洋降温的关联性较弱,模型结果更支持随机进化或系统发育信号的解释<sup>[44]</sup>。在现代快速气候变化的背景下,全球纬度尺度上的海洋群落结构受捕食者与饵料的温度依赖性捕食-逃避能力所调控,内温性鱼类可通过生理和行为方式调节体温稳定,并倾向栖息于高纬度、捕食外温性饵料,这种食物网关系为预测其栖息地变动提供了依据<sup>[4,5]</sup>。

近年来对鱼类进行卫星标记,发现内温性鱼类的热生态位并未较外温性鱼类拓宽,其分布仍受饵料分布、个体行为策略和生理代谢成本权衡(trade-off)等因素的限制<sup>[32]</sup>。这提示需重新评估其气候适应能力,基于物种分布模型(species distribution models, SDMs)的预测可能过于乐观,这一认知对制定科学的保护规划具有重要意义<sup>[32,44,75]</sup>。

## 2.2 提高持续游动能力假说

在始新世晚期至中新世(约 38—7 Mya),鲸类多样性的增加可能通过生态竞争压力促使鱼类独立演化出内温性特征,以获得高速游动和持久代谢的竞争优势<sup>[44]</sup>。这种适应性表现为红肌中慢缩氧化型肌纤维的富集,不仅增强了有氧游动能力,并能在温度升高时显著提升收缩功率<sup>[6,10,16—17,32]</sup>。研究表明,体温升高 6 °C 可使鲭的最大持续游动速度增加 30%<sup>[76]</sup>;狐形长尾鲨在 16 °C 环境下的红肌收缩功率较在 24 °C 时降低约 40%<sup>[62]</sup>。Watanabe 等分析了 46 种鱼类的标记数据,发现内温性鱼类的常规巡航速度(routine cruising speeds)和最大年度迁徙距离(maximum annual migration ranges)分别高出外温性鱼类 2.7 倍和 2.5 倍<sup>[77]</sup>,而后 Harding 等通过扩大内温性物种数并标准化速度测量方法,将速度优势修正至 1.6 倍,显著降低了此前可能的高估偏差<sup>[32]</sup>。尽管金枪鱼的红肌收缩频率接近最大功率,且游动时体侧波动较小、机械效率高,但其持续游动的绝对能量成本仍显著高于外温性近缘物种,这一差异归因于内温性适应所必需的高基础代谢率,即使游动效率的提升也不足以完全抵消基础代谢增加带来的能量消耗<sup>[78]</sup>。因此,提升游动速度被认为是鱼类内温性演化的重要适应特征,有助于长距离迁徙和高效捕食。

## 3 总结与展望

遗传与环境调控在生物发育和演化中的作用是国际生态学与遗传学研究的核心议题。同时,气候变化对动物的生存与发育产生了深远影响,导致生物多样性丧失和遗传多态性下降,严重威胁物种的演化潜力。作为关键生态因子,温度对脊椎动物的演化尤为重要,其作用范围涵盖酶促反应速率和自然选择压力,普遍倾向于优化维持体温的生物策略。因此,深入研究鱼类内温性组织的结构与功能及其适应温度变化的遗传机制,对于理解温度在鱼类演化与发育调控中的作用,以及为物种保护提供科学依据。基于此,目前的研究需在以下四个关键领域展开深入探讨:

### 1. 鼠鲨目内温性演化的功能与机制

近期姥鲨和凶猛沙锥齿鲨的区域内温性特征相继被报道,预示这一热生理特征在鼠鲨目(Lamniformes)中可能具有较高的演化普遍性,这挑战了传统上认为内温性仅与主动捕食相关的理论模型。作为典型例证,姥鲨是一种滤食性物种,而凶猛沙锥齿鲨则为深海底栖种类,二者的内温性功能可能因生态需求而有所不同。如,远洋物种多需要长距离迁徙,而深海物种则需要适应极端环境的温度变化。然而,对于鼠鲨目中其余五种

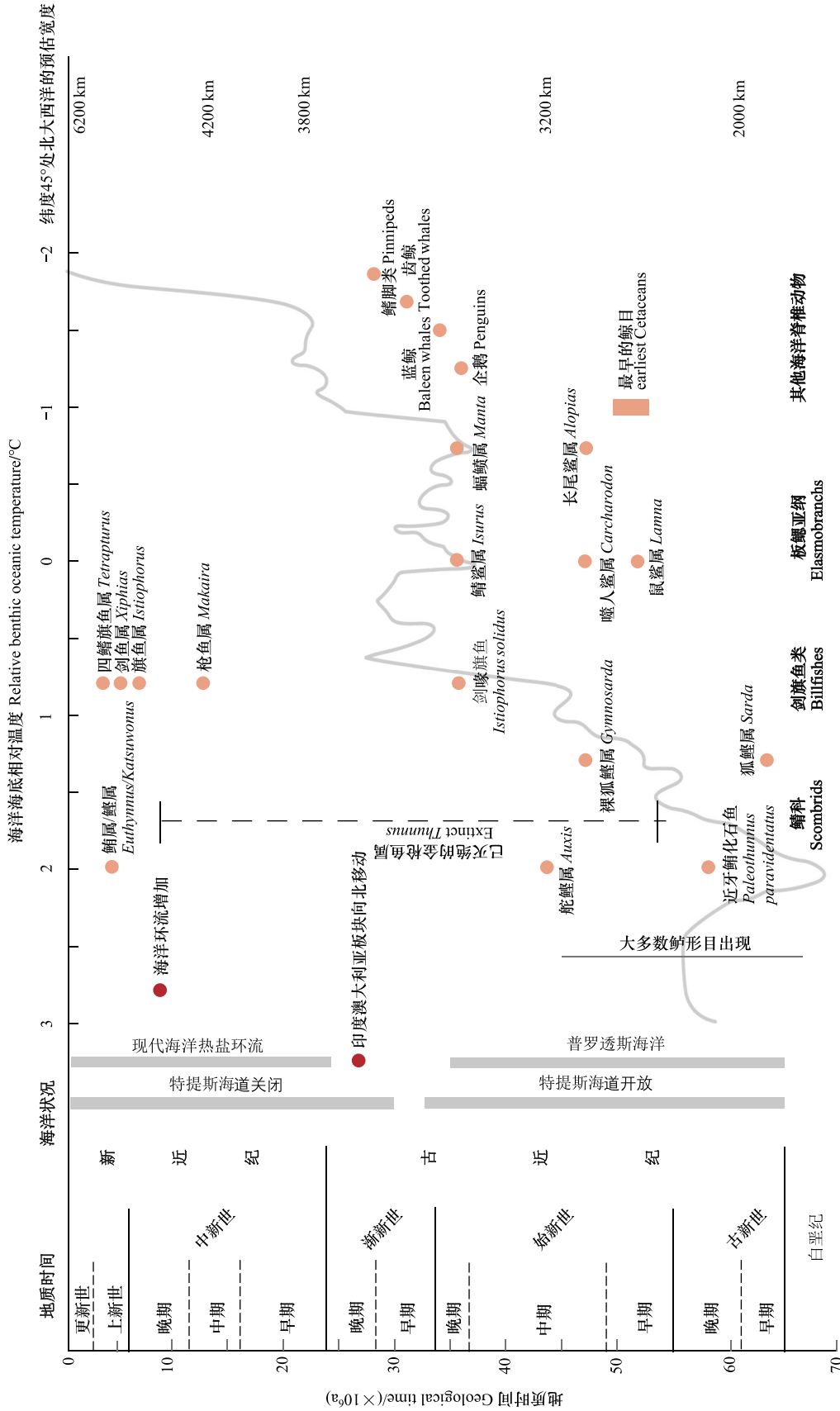


图6 新生代海洋中与金枪鱼和其他内温性鱼类的起源和辐射相关的地质、物理和生物演变顺序  
 Fig.6 Sequences of geological, physical, and biological evolution related to the origin and radiation of the new generation of oceanic tunas and other endothermic fishes  
 图示改编自 Dickson 和 Graham [6]

成员的内温性机制仍存在空白。未来亟需通过系统的解剖学与生理学研究,明确该目中区域内温性的演化驱动因素,并进一步解析其产热与保温机制在不同生态适应中的功能意义。

## 2. 软骨鱼类内温性遗传基础的解析

尽管在水生环境中演化出内温性面临巨大生理挑战,现存鱼类中至少已独立演化出 40 个具有内温性特征的物种。目前关于硬骨鱼类内温性遗传机制的研究已取得重要进展,但对软骨鱼类两个主要内温性演化分支的分子基础仍知之甚少。未来研究应着重开展:(1)跨物种比较基因组分析,重点关注基因复制、丢失及非编码区域对鱼类内温性适应的贡献;(2)功能验证实验,揭示关键基因在产热和保温中的作用机制。这些研究不仅将阐明软骨鱼类内温性的起源,还将为理解脊椎动物温度调节的趋同演化提供新视角。

## 3. 海洋生态互作中内温性演化的选择压力

现有证据表明,热生态位扩张假说难以完全解释鱼类内温性的多次独立起源,而内温性带来的游动速度增强可能更具有重要的选择优势。为验证这一假说,需整合卫星标记数据、古气候模型及生态学数据,进一步评估不同选择压力对内温性特征的相对贡献。此外,鲸类辐射与鱼类内温性出现的时间关联支持“竞争驱动演化”假说,未来研究应重点关注猎物演化对内温性形成的选择压力,通过多谱系比较分析猎物运动能力、分布格局等适应性特征的协同演化轨迹,并将现代快速气候变动下捕食者—猎物关系的动态变化纳入考量,以揭示军备竞赛与环境驱动在内温性起源与维持中的相对作用机制。

## 4. 内温性基因调控网络解析及其在气候变化适应中的意义

尽管目前已鉴定出部分与鱼类内温性相关的关键基因(如 *ryr1a*、*Sln*、*pkmb* 等),但其完整的基因调控网络仍待深入解析。未来研究应聚焦于多组学整合,系统挖掘调控产热、能量代谢及血管发育的新基因,并阐明其在不同内温性鱼类中的功能分化与协同机制。此外,在气候变化背景下,探究温度波动如何通过表观调控(如 DNA 甲基化、非编码 RNA)影响内温性相关基因的表达,将有助于预测物种的适应性潜力。结合生态数据与分子实验,解析内温性鱼类如何通过基因调控平衡高能耗与生存优势,不仅可深化对脊椎动物温度适应的认知,也为保护面临气候胁迫的海洋顶级捕食者提供科学依据。

## 参考文献(References):

- [ 1 ] Jørgensen L B, Ørsted M, Malte H, Wang T, Overgaard J. Extreme escalation of heat failure rates in ectotherms with global warming. *Nature*, 2022, 611(7934): 93-98.
- [ 2 ] Dahlke F T, Wohlrab S, Butzin M, Pörtner H O. Thermal bottlenecks in the life cycle define climate vulnerability of fish. *Science*, 2020, 369(6499): 65-70.
- [ 3 ] Watanabe Y Y, Payne N L. Thermal sensitivity of metabolic rate mirrors biogeographic differences between teleosts and elasmobranchs. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 2054.
- [ 4 ] Cairns D K, Gaston A J, Huettmann F. Endothermy, ectothermy and the global structure of marine vertebrate communities. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, 356: 239-250.
- [ 5 ] Grady J M, Maitner B S, Winter A S, Kaschner K, Tittensor D P, Record S, Smith F A, Wilson A M, Dell A I, Zarnetske P L, Wearing H J, Alfaro B, Brown J H. Metabolic asymmetry and the global diversity of marine predators. *Science*, 2019, 363(6425): eaat4220.
- [ 6 ] Dickson K, Graham J. Evolution and consequences of endothermy in fishes. *Physiological and Biochemical Zoology: Ecological and Evolutionary Approaches*, 2004, 77(6, Sixth International Congress of Comparative Physiology and Biochemistry Symposium Papers: Evolution and Advantages of Endothermy): 998-1018.
- [ 7 ] Legendre L J, Davesne D. The evolution of mechanisms involved in vertebrate endothermy. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2020, 375(1793): 20190136.
- [ 8 ] Wu B S, Feng C G, Zhu C L, Xu W J, Yuan Y, Hu M L, Yuan K, Li Y X, Ren Y D, Zhou Y, Jiang H F, Qiu Q, Wang W, He S P, Wang K. The genomes of two billfishes provide insights into the evolution of endothermy in teleosts. *Molecular Biology and Evolution*, 2021, 38(6): 2413-2427.
- [ 9 ] Wang X, Qu M, Liu Y L, Schneider R F, Song Y, Chen Z L, Zhang H, Zhang Y H, Yu H Y, Zhang S Y, Li D X, Qin G, Ma S B, Zhong J, Yin J P, Liu S S, Fan G Y, Meyer A, Wang D Z, Lin Q. Genomic basis of evolutionary adaptation in a warm-blooded fish. *The Innovation*, 2022,

- 3(1): 100185.
- [10] Shadwick R. How tunas and lamnid sharks swim: an evolutionary convergence. *American Scientist*, 2005, 93(6): 524.
- [11] Bernal D, Dickson K A, Shadwick R E, Graham J B. Review: Analysis of the evolutionary convergence for high performance swimming in lamnid sharks and tunas. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2001, 129(2/3): 695-726.
- [12] Bernal D, Brill R W, Dickson K A, Shiels H A. Sharing the water column: physiological mechanisms underlying species-specific habitat use in tunas. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2017, 27(4): 843-880.
- [13] Vaudo J J, Byrne M E, Wetherbee B M, Harvey G M, Shivji M S. Long-term satellite tracking reveals region-specific movements of a large pelagic predator, the shortfin mako shark, in the western North Atlantic Ocean. *Journal of Applied Ecology*, 2017, 54(6): 1765-1775.
- [14] Andrzejczek S, Gleiss A C, Pattiaratchi C B, Meekan M G. Patterns and drivers of vertical movements of the large fishes of the epipelagic. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2019, 29(2): 335-354.
- [15] Sepulveda C A, Wegner N C, Bernal D, Graham J B. The red muscle morphology of the thresher sharks (Family Alopiidae). *The Journal of Experimental Biology*, 2005, 208(Pt 22): 4255-4261.
- [16] Bernal D, Donley J M, McGillivray D G, Aalbers S A, Syme D A, Sepulveda C. Function of the medial red muscle during sustained swimming in common thresher sharks: contrast and convergence with thunniform swimmers. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A, Molecular & Integrative Physiology*, 2010, 155(4): 454-463.
- [17] Bernal D, Sepulveda C, Mathieu-Costello O, Graham J B. Comparative studies of high performance swimming in sharks I. Red muscle morphometrics, vascularization and ultrastructure. *The Journal of Experimental Biology*, 2003, 206(Pt 16): 2831-2843.
- [18] Patterson J C, Sepulveda, Bernal D. The vascular morphology and *in vivo* muscle temperatures of thresher sharks (Alopiidae). *Journal of Morphology*, 2011, 272(11): 1353-1364.
- [19] Newton K C, Wraith J, Dickson K A. Digestive enzyme activities are higher in the shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*, than in ectothermic sharks as a result of visceral endothermy. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2015, 41(4): 887-898.
- [20] Block B A. PELAGIC FISHES | endothermy in tunas, billfishes, and sharks//*Encyclopedia of Fish Physiology*. Amsterdam: Elsevier, 2011: 1914-1920.
- [21] Bernal D C. Ontogenetic Influences on Endothermy in the Great White Shark (*Carcharodon carcharias*). Stockholm: Stockholm University, 2016, 53 pp.
- [22] Carey F G. A brain heater in the swordfish. *Science*, 1982, 216(4552): 1327-1329.
- [23] Arostegui M C. Cranial endothermy in mobulid rays: Evolutionary and ecological implications of a thermogenic brain. *Journal of Animal Ecology*, 2025, 94(1): 11-19.
- [24] Alexander R L. Blood supply to the eyes and brain of lamniform sharks (Lamniformes). *Journal of Zoology*, 1998, 245(3): 363-369.
- [25] Sepulveda C A, Dickson K A, Frank L R, Graham J B. Cranial endothermy and a putative brain heater in the most basal tuna species, *Allothunnus fallai*. *Journal of Fish Biology*, 2007, 70(6): 1720-1733.
- [26] Wu B S, Gao X L, Hu M L, Hu J, Lan T M, Xue T F, Xu W J, Zhu C L, Yuan Y, Zheng J M, Qin T, Xin P D, Li Y, Gong L, Feng C G, He S P, Liu H, Li H M, Wang Q, Ma Z H, Qiu Q, Wang K. Distinct and shared endothermic strategies in the heat producing tissues of tuna and other teleosts. *Science China Life Sciences*, 2023, 66(11): 2629-2645.
- [27] Morrisette J M, Franck J P, & Block B A. Characterization of ryanodine receptor and Ca<sup>2+</sup>-ATPase isoforms in the thermogenic heater organ of blue marlin (*Makaira nigricans*). *The Journal of Experimental Biology*, 2003, 206, Pt 5: 805-812.
- [28] 邹莹, 张鹏飞, 韦露, 黄海, 马振华, 郭志强. 区域性温血金枪鱼的生理学特征研究进展. *应用海洋学学报*, 2023, 42(1): 156-164.
- [29] Schaefer K M, Fuller D W. Vertical movements, behavior, and habitat of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the equatorial eastern Pacific Ocean, ascertained from archival tag data. *Marine Biology*, 2010, 157(12): 2625-2642.
- [30] Stoehr A, St Martin J, Aalbers S, Sepulveda C, Bernal D. Free-swimming swordfish, *Xiphias gladius*, alter the rate of whole body heat transfer: morphological and physiological specializations for thermoregulation. *ICES Journal of Marine Science*, 2018, 75(2): 858-870.
- [31] Lowe T E, Brill R W, Cousins K L. Responses of the red blood cells from two high-energy-demand teleosts, yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*), to catecholamines. *Journal of Comparative Physiology B*, 1998, 168(6): 405-418.
- [32] Harding L, Jackson A, Barnett A, Donohue I, Halsey L, Huvencens C, Meyer C, Papastamatiou Y, Semmens J M, Spencer E, Watanabe Y, Payne N. Endothermy makes fishes faster but does not expand their thermal niche. *Functional Ecology*, 2021, 35(9): 1951-1959.
- [33] Goldman K J, Anderson S D, Latour R J, Musick J A. Homeothermy in adult salmon sharks, *Lamna ditropis*. *Environmental Biology of Fishes*, 2004, 71(4): 403-411.
- [34] Malik A, Dickson K A, Kitagawa T, Fujioka K, Estess E E, Farwell C, Forsgren K, Bush J, Schuller K A. Ontogeny of regional endothermy in Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*). *Marine Biology*, 2020, 167(9): 133.

- [35] Sternes P C, Wood J J, Shimada K. Body forms of extant lamniform sharks (Elasmobranchii; Lamniformes), and comments on the morphology of the extinct megatooth shark, *Otodus megalodon*, and the evolution of lamniform thermophysiology. *Historical Biology*, 2023, 35(1): 139-151.
- [36] Boye J, Musyl M, Brill R, Malte H. Transactional heat transfer in thermoregulating bigeye tuna (*Thunnus obesus*)-a 2D heat flux model. *The Journal of Experimental Biology*, 2009, 212(Pt 22): 3708-3718.
- [37] Dolton H R, Jackson A L, Deaville R, Hall J, Hall G, McManus G, Perkins M W, Rolfe R A, Snelling E P, Houghton J, Sims D W, Payne N L. Regionally endothermic traits in planktivorous basking sharks *Cetorhinus maximus*. *Endangered Species Research*, 2023, 51: 227-232.
- [38] Klöcker C A, Schlindwein A, Arostegui M C, Bruvold I M, Wernström J V, Martin-Armas M, Sims D W, Straube N, Altenburger A, Junge C. Giants in the cold: Morphological evidence for vascular heat retention in the viscera but not the skeletal muscle of the basking shark (*Cetorhinus maximus*). *Journal of Fish Biology*, 2025, DOI:10.1111/jfb.70052.
- [39] Dolton H R, Snelling E P, Deaville R, Jackson A L, Perkins M W, Bortoluzzi J R, Purves K, Curnick D J, Pimiento C, Payne N L. Centralized red muscle in *Odontaspis ferox* and the prevalence of regional endothermy in sharks. *Biology Letters*, 2023, 19(11): 20230331.
- [40] Bernal D, Donley J M, Shadwick R E, Syme D A. Mammal-like muscles power swimming in a cold-water shark. *Nature*, 2005, 437(7063): 1349-1352.
- [41] Wegner N C, Snodgrass O E, Dewar H, Hyde J R. Animal physiology. Whole-body endothermy in a mesopelagic fish, the opah, *Lampris guttatus*. *Science*, 2015, 348(6236): 786-789.
- [42] Periasamy M, Herrera J L, Reis F C G. Skeletal muscle thermogenesis and its role in whole body energy metabolism. *Diabetes & Metabolism Journal*, 2017, 41(5): 327-336.
- [43] Wiens L, Banh S, Sotiri E, Jastroch M, Block B A, Brand M D, Treberg J R. Comparison of Mitochondrial Reactive Oxygen Species Production of Ectothermic and Endothermic Fish Muscles. *Frontiers in Physiology*, 8: 704.
- [44] Melendez-Vazquez F, Lucaci A G, Selberg A, Clavel J, Rincon-Sandoval M, Santaquiteria A, White W T, Drabeck D, Carnevale G, Duarte-Ribeiro E, Miya M, Westneat M W, Baldwin C C, Hughes L C, Ortí G, Kosakovsky S L, Betancur-R R, Arcila D. Ecological interactions and genomic innovation fueled the evolution of ray-finned fish endothermy. *Science Advances*, 2025, 11(26): eads8488.
- [45] Cieczarek A G, Osborne O G, Shipley O N, Brooks E J, Tracey S R, McAllister J D, Gardner L D, Sternberg M J E, Block B, Savolainen V. Phylotranscriptomic insights into the diversification of endothermic *Thunnus* Tunas. *Molecular Biology and Evolution*, 2019, 36(1): 84-96.
- [46] Cieczarek A G, Dunning L T, Jones C S, Noble L R, Humble E, Stefanni S S, Savolainen V. Substitutions in the glycogenin-1 gene are associated with the evolution of endothermy in sharks and tunas. *Genome Biology and Evolution*, 2016, 8(9): 3011-3021.
- [47] Cieczarek A, Gardner L, Savolainen V, Block B. Skeletal muscle and cardiac transcriptomics of a regionally endothermic fish, the Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis*. *BMC Genomics*, 2020, 21(1): 642.
- [48] Bo J, Lv W Q, Sun N, Wang C, Wang K, Liu P, Feng C G, He S P, Yang L D. Opah (*Lampris megalopsis*) genome sheds light on the evolution of aquatic endothermy. *Zoological Research*, 2022, 43(1): 26-29.
- [49] Stevens E D, McLeese J M. Why bluefin tuna have warm tummies: temperature effect on trypsin and chymotrypsin. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 1984, 246(4): R487-R494.
- [50] Sepulveda C A, Kohin S, Chan C, Vetter R, Graham J B. Movement patterns, depth preferences, and stomach temperatures of free-swimming juvenile mako sharks, *Isurus oxyrinchus*, in the Southern California Bight. *Marine Biology*, 2004, 145(1): 191-199.
- [51] Nowack J, Giroud S, Arnold W, Ruf T. Muscle non-shivering thermogenesis and its role in the evolution of endothermy. *Frontiers in Physiology*, 2017, 8: 889.
- [52] Oelkrug R, Polymeropoulos E T, Jastroch M. Brown adipose tissue: physiological function and evolutionary significance. *Journal of Comparative Physiology B*, 2015, 185(6): 587-606.
- [53] Nandi S, Razzaghi M, Srivastava D, Dey M. Structural basis for allosteric regulation of pyruvate kinase M2 by phosphorylation and acetylation. *The Journal of Biological Chemistry*, 2020, 295(51): 17425-17440.
- [54] da Costa D C F, Landeira-Fernandez A M. Thermogenic activity of the Ca<sup>2+</sup>-ATPase from blue marlin heater organ; regulation by KCl and temperature. *American Journal of Physiology Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 2009, 297(5): R1460-R1468.
- [55] Weng K C, Block B A. Diel vertical migration of the bigeye thresher shark (*Alopius superciliosus*), a species possessing orbital retia mirabilia. *Fishery Bulletin*, 2004, 102(1): 221-229.
- [56] Tubbesing V A, Block B A. Orbital rete and red muscle vein anatomy indicate a high degree of endothermy in the brain and eye of the salmon shark. *Acta Zoologica*, 2000, 81(1): 49-56.
- [57] Runcie R M, Dewar H, Hawn D R, Frank L R, Dickson K A. Evidence for cranial endothermy in the opah (*Lampris guttatus*). *The Journal of Experimental Biology*, 2009, 212(Pt 4): 461-470.
- [58] Usui T, Okada M, Hara Y, Yamawaki H. Death-associated protein kinase 3 mediates vascular inflammation and development of hypertension in

- spontaneously hypertensive rats. *Hypertension*, 2012, 60(4): 1031-1039.
- [59] Malavez Y, Gonzalez-Mejia M E, Doseff A I. PRKCD (protein kinase C, delta). *Atlas of Genetics and Cytogenetics in Oncology and Haematology*, 2011, 13(1): 28-42.
- [60] Watanabe Y Y, Payne N L, Semmens J M, Fox A, Huvneers C. Swimming strategies and energetics of endothermic white sharks during foraging. *The Journal of Experimental Biology*, 2019, 222(Pt 4): jeb185603.
- [61] Griffiths M L, Eagle R A, Kim S L, Flores R J, Becker M A, Maisch H M 4th, Trayler R B, Chan R L, McCormack J, Akhtar A A, Tripathi A K, Shimada K. Endothermic physiology of extinct megatooth sharks. *PNAS*, 2023, 120(27): e2218153120.
- [62] Donley J M, Sepulveda C A, Aalbers S A, McGillivray D G, Syme D A, Bernal D. Effects of temperature on power output and contraction kinetics in the locomotor muscle of the regionally endothermic common thresher shark (*Alopias vulpinus*). *Fish Physiology and Biochemistry*, 2012, 38(5): 1507-1519.
- [63] Waller M J, Queiroz N, da Costa I, Cidade T, Loureiro B, Womersley F C, Fontes J, Afonso P, Macena B C L, Loveridge A, Humphries N E, Southall E J, Sims D W. Direct measurement of cruising and burst swimming speeds of the shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*) with estimates of field metabolic rate. *Journal of Fish Biology*, 2023, 103(5): 864-883.
- [64] Dewar H, Prince E D, Musyl M K, Brill R W, Sepulveda C, Luo J G, Foley D, Orbesen E S, Domeier M L, NASBY-LUCAS N, Snodgrass D, MICHAEL LAURS R, Hoolihan J P, Block B A, McNaughton L M. Movements and behaviors of swordfish in the Atlantic and Pacific Oceans examined using pop-up satellite archival tags. *Fisheries Oceanography*, 2011, 20(3): 219-241.
- [65] Gliwicz Z M, Babkiewicz E, Kumar R, Kunjiappan S, Leniowski K. Warming increases the number of apparent prey in reaction field volume of zooplanktivorous fish. *Limnology and Oceanography*, 2018, 63(S1): S30-S43.
- [66] Madigan D J, Carlisle A B, Gardner L D, Jayasundara N, Micheli F, Schaefer K M, Fuller D W, Block B A. Assessing niche width of endothermic fish from genes to ecosystem. *PNAS*, 2015, 112(27): 8350-8355.
- [67] Weng K C, Castilho P C, Morrissette J M, Landeira-Fernandez A M, Holts D B, Schallert R J, Goldman K J, Block B A. Satellite tagging and cardiac physiology reveal niche expansion in salmon sharks. *Science*, 2005, 310(5745): 104-106.
- [68] Shiels H A, Sitsapesan R. Is there something fishy about the regulation of the ryanodine receptor in the fish heart? *Experimental Physiology*, 2015, 100(12): 1412-1420.
- [69] Jayasundara N, Gardner L D, Block B A. Effects of temperature acclimation on Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) cardiac transcriptome. *American Journal of Physiology Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 2013, 305(9): R1010-R1020.
- [70] Dickson K A, Johnson N M, Donley J M, Hoskinson J A, Hansen M W, D'Souza Tessier J. Ontogenetic changes in characteristics required for endothermy in juvenile black skipjack tuna (*Euthynnus lineatus*). *The Journal of Experimental Biology*, 2000, 203(Pt 20): 3077-3087.
- [71] Monsch K A. A new fossil bonito (Sardini, Teleostei) from the Eocene of England and the Caucasus, and evolution of tail region characters of its Recent relatives. *Paleontological Research*, 2000, 4(1): 75-80.
- [72] Ferrón H G. Regional endothermy as a trigger for gigantism in some extinct macropredatory sharks. *PLoS One*, 2017, 12(9): e0185185.
- [73] Naafs B D A, Rohrssen M, Inglis G N, Lähteenoja O, Feakins S J, Collinson M E, Kennedy E M, Singh P K, Singh M P, Lunt D J, Pancost R D. High temperatures in the terrestrial mid-latitudes during the early Palaeogene. *Nature Geoscience*, 2018, 11(10): 766-771.
- [74] Sternes P C, Jambura P L, Türtscher J, Kriwet J, Siverson M, Feichtinger I, Naylor G J P, Summers A P, Maisey J G, Tomita T, Moyer J K, Higham T E, da Silva J P C B, Bornatowski H, Long D J, Perez V J, Collareta A, Underwood C, Ward D J, Vullo R, González-Barba G, Maisch H M, Griffiths M L, Becker M A, Wood J J, Shimada K. White shark comparison reveals a slender body for the extinct megatooth shark, *Otodus megalodon* (Lamniformes: Otodontidae). *Palaeontologia Electronica*, 2024, 27(1): a7.
- [75] Arostegui M C, Shero M R, Frank L R, Berquist R M, Braun C D. An enigmatic pelagic fish with internalized red muscle: a future regional endotherm or forever an ectotherm? *Journal of Fish Biology*, 2023, 102(6): 1311-1326.
- [76] Dickson K A, Donley J M, Sepulveda C, Bhoopati L. Effects of temperature on sustained swimming performance and swimming kinematics of the chub mackerel *Scomber japonicus*. *The Journal of Experimental Biology*, 2002, 205(Pt 7): 969-980.
- [77] Watanabe Y Y, Goldman K J, Caselle J E, Chapman D D, Papastamatiou Y P. Comparative analyses of animal-tracking data reveal ecological significance of endothermy in fishes. *PNAS*, 2015, 112(19): 6104-6109.
- [78] Sepulveda C, Dickson K A. Maximum sustainable speeds and cost of swimming in juvenile kawakawa tuna (*Euthynnus affinis*) and chub mackerel (*Scomber japonicus*). *The Journal of Experimental Biology*, 2000, 203(Pt 20): 3089-3101.