

网络优先数字出版时间: 2015-01-14

网络优先数字出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/45.1075.N.20150114.1023.007.html>

溶解氧水平对褐牙鲆幼鱼能量代谢和氧化应激的影响研究*

Study on the Energy Metabolism and Oxidative Stress of Juvenile Brown Flounder, *Paralichthys olivaceus* in Dissolved Oxygen Content Descending Water

李 洁¹, 唐 夏¹, 张灵燕¹, 黄国强^{1,2}

LI Jie¹, TANG Xia¹, ZHANG Ling-yan¹, HUANG Guo-qiang^{1,2}

(1. 中国海洋大学水产学院, 山东青岛 266003; 2. 广西海洋研究所 广西海洋生物技术重点实验室, 广西北海 536000)

(1. Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao, Shandong, 266003, China; 2. Guangxi Key Laboratory of Marine Biotechnology, Guangxi Institute of Oceanology, Beihai, Guangxi, 536000, China)

摘要:【目的】查明溶解氧含量下降对褐牙鲆 (*Paralichthys olivaceus*) 幼鱼能量代谢及氧化应激的影响。【方法】测定褐牙鲆幼鱼在溶解氧由 7.4 mg/L 下降至 0.9 mg/L 过程中耗氧率、排氨率、氧氮比以及氧化应激指标的变化。【结果】随着溶解氧含量(DO)降低, 褐牙鲆幼鱼耗氧率呈“U”型变化, 氧氮比呈倒“U”型变化, 褐牙鲆幼鱼肌肉中丙二醛(MDA)含量增加, 尽管肌肉和肝脏中过氧化物歧化酶(SOD)酶活性有增强的趋势, 但由于体内产生过多的活性氧自由基, 使得脂质过氧化反应增强, 脂质过氧化物增多, 机体仍表现出氧化损伤。【结论】褐牙鲆幼鱼的能量代谢指标和部分氧化应激指标对溶解氧含量下降有明显反应, 可作为判断溶解氧含量是否对褐牙鲆产生胁迫及调控养殖水体溶解氧含量的依据。

关键词: 溶解氧 褐牙鲆 能量代谢 氧化应激

中图分类号: S917.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1002-7378(2015)01-0022-06

Abstract:【Objective】To investigate the effects of descending dissolved oxygen content on the energy metabolism and oxidative stress in brown flounder, *Paralichthys olivaceus*. 【Methods】The experiment determined the dynamics of oxygen consumption rate, ammonia-N excretion rate, atomic number ratio between oxygen consumption and ammonia-N excretion (O : N), and parameters of oxidative stress of juvenile brown flounder in the water with the dissolved oxygen content (DO) descending from 7.4 mg/L to 0.9 mg/L. 【Results】As DO descending, the oxygen consumption presented an “U” type fluctuation, an upside-down “U”

收稿日期: 2014-10-10

修回日期: 2014-11-19

作者简介: 李 洁(1984-), 女, 硕士研究生, 主要从事水产动物生理生态学研究。

* 国家自然科学基金项目(30600462)资助。

** 通讯作者: 黄国强(1973-), 男, 博士, 研究员, 主要从事水产养殖生态学研究, E-mail: hughhgq@hotmail.com。

type fluctuation of O : N appeared, and the malonaldehyde content (MDA) in the muscle increased. It was found that the activity of SOD in muscle and liver increased as DO descend. In spite of this, higher metabolism rate in low DO water may produced superabundant active oxygen radicals and thus enhanced appearance of lip-

id peroxidation. As a result, lipid peroxidation may be accumulated and causes oxidative damage. **【Conclusion】**Energy metabolism and partial oxidative stress parameters of juvenile flounder were significantly affected by descending of dissolved oxygen content. So these parameters can be used as indexes for the appearance of low dissolved oxygen content stress and control of the dissolved oxygen content in cultural water.

Key words: dissolved oxygen content, *Paralichthys olivaceus*, energy metabolism, oxidative stress

0 引言

【研究意义】鱼类是水体中重要的水生动物,依靠从水体中获得的氧气进行各种生理活动。低溶解氧水体易引起鱼类正常的呼吸和生理代谢发生紊乱,导致鱼类摄食量下降、食物转化效率降低和生长缓慢^[1~3];甚至影响鱼类的生态行为、形态学特征、生理生化机制及生存策略^[4~6]。在鱼类的能量代谢研究中,鱼类的耗氧率和排氨率是反映鱼体内代谢活动的重要标志,直接或间接反映它们的新陈代谢规律、生理和生活状况,是衡量鱼类对溶解氧需求和低氧耐受能力的一个重要参数^[7~9]。活性氧自由基(ROS)主要在线粒体中产生,其产生与线粒体内的氧化磷酸化速率直接相关,因此任何能够通过组织供氧的改变而影响氧化磷酸化速率的因素都可能改变 ROS 产量,进而改变动物的氧化应激态。在缺氧胁迫和恢复过程中经历组织供氧和呼吸的急剧变化,必然导致体内氧化应激。**【前人研究进展】**水环境中的溶解氧含量会随着水温、盐度、涌流、表层水体和深层水体的交换程度、富营养化、藻类光合作用及生物体的呼吸代谢强度等的变动而有时空异质性,使鱼类经常暴露在溶解氧含量季节性或昼夜性变动的水体中^[10]。已有研究表明,鱼类的代谢率会随着水体溶解氧含量的下降而降低^[11,12],例如,吴垠等^[13]研究发现,虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)幼鱼在 7.05 mg/L 的低溶氧条件下饲养 30 d 后,其耗氧率和排氨率比在 8.82 mg/L、11.84 mg/L 和 15.80 mg/L 溶氧条件下有明显下降。氧氮比是衡量动物呼吸底物的重要参数,反映蛋白质作为代谢底物供能占总供能的比例,比值较大时,表明动物消耗的能量多数由脂肪和糖类提供,由蛋白质提供的部分较少。因此,通过氧氮比能够估计动物代谢中能源物质的组成^[14~16]。水中溶解氧的变化会造成鱼类代谢率的改变,从而引起体内活性氧生成速率的变化,使鱼体内氧化-抗氧化体系失衡或重新调整。低浓度氧能够诱导鱼类启动厌氧途径代替需氧

途径,促使一些代谢产物的增加,抑制抗氧化酶类的活性^[17,18]。当活性氧产生增多或清除能力减弱时,它会攻击蛋白、脂肪和核酸等的细胞结构和组织,可能导致机体的损伤^[19,20]。**【本研究切入点】**通过测定耗氧率和排氨率与溶解氧含量的相互关系及其变化规律,可以了解鱼类的代谢水平、生理状况、能量需求水平以及维持最低代谢水平的溶解氧含量,为鱼类养殖水体环境条件的改善、养殖水体水质调控和鱼类运输等奠定理论基础^[21,22]。依据氧化应激指标的变化,可以了解溶解氧含量对鱼类的影响,对于如何提供更加适宜的水域生态环境意义重大,同时也可水产集约化健康养殖技术提供科学的参考依据。**【拟解决的关键问题】**以褐牙鲈(*Paralichthys olivaceus*)幼鱼为研究对象,对其在溶解氧含量下降过程中的能量代谢和氧化应激反应进行研究,以期为深入探讨鱼类适应溶解氧变动环境的机制提供资料,并为判断褐牙鲈是否受到低氧胁迫及调控养殖水体溶解氧含量提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

褐牙鲈选取平均体重为 60 g 左右的幼鱼;乳酸(LD)、过氧化物歧化酶(SOD)活力、总抗氧化能力(T-AOC)、抗超氧阴离子活力(ARSO)、还原型谷胱甘肽与氧化型谷胱甘肽比值(GSH/GSSG)、丙二醛(MDA)含量测定试剂盒均购自南京建成生物工程研究所。

1.2 方法

1.2.1 代谢测定

将 11 尾褐牙鲈幼鱼放入体积为 20 L 左右的广口玻璃瓶中,以不放鱼的空白瓶作为对照,置于 20℃ 的水浴中,充入空气使水体溶解氧含量保持接近饱和,适应 2 h 后,停止充气,取样测定水体溶解氧和氨氮含量,用塑料膜封口。然后每隔 2 h 取样测定水体溶解氧与氨氮含量,直至褐牙鲈窒息。

1.2.2 氧化应激样品收集

将80尾褐牙鲂幼鱼按1尾:20 L水体的密度放入水温为20℃水族箱中,充入空气使水体溶解氧含量保持接近饱和,适应2 h后,停止充气,用YSI DO200型溶氧仪监测溶解氧的下降,分别在溶解氧含量为7.5 mg/L、6.0 mg/L、4.5 mg/L、3.0 mg/L、1.5 mg/L、0.5 mg/L时取10尾鱼用MS-222麻醉后取样。

1.2.3 样品收集与测定

水体溶解氧和氨氮含量分别用碘量法和次溴酸钠氧化法测定。

肝脏和肌肉样品处理:取鳃0.2 g左右,肝脏和肌肉0.5 g左右,按1:9比例加入0.09%生理盐水,在冰水浴中用IKA匀浆机匀浆10 min,然后在0℃下10000 r/min离心10 min,取上清液放入-30℃冰箱保存待用。

使用试剂盒测定肌肉、肝脏样品中LD、SOD活力、T-AOC、ARSO、GSH/GSSG、MDA的含量。

1.2.4 数据计算

所有指标按需要分不同时间段进行计算。

耗氧率($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) = $(A_1 - A_2) \times V / (B \times t)$;

排氨率($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) = $(A_3 - A_4) \times V / (B \times t)$;

氧氮比 = (耗氧率 ÷ 16) / (排氨率 ÷ 14)。

其中 A_1 、 A_2 、 A_3 和 A_4 分别为初始溶解氧(mg/L)、结束溶解氧(mg/L)、结束氨氮含量(mg/L)和初始氨氮含量(mg/L), V 为呼吸瓶中水的体积

(L), B 为实验鱼的体重(g), t 为呼吸时间(h)。

1.2.5 数据的统计分析

采用SPSS11.0对实验数据(<30%或>70%的百分比数据先进行反正弦转换)进行单因子方差分析,并对不同处理间的数据进行DUNCAN多重比较,以 $P < 0.05$ 作为差异显著的标准。

2 实验结果

2.1 能量代谢

由表1可知,溶解氧含量下降的过程中褐牙鲂的能量代谢有两个阶段的变化趋势。当 $\text{DO} \geq 4.6$ mg/L时,随着溶解氧含量的下降,褐牙鲂幼鱼的耗氧率逐渐提高,排氨率逐渐下降,氧氮比(O:N)上升;当 $\text{DO} < 4.6$ mg/L时,随着溶解氧含量的降低,褐牙鲂幼鱼的耗氧率及排氨率均降低,氧氮比也降低。但是当 $\text{DO} = 0.9$ mg/L时,水中的溶解氧含量太低,而耗氧率却提高了,其排氨率也有所降低,氧氮比提高。整体而言,随着溶解氧含量降低,褐牙鲂幼鱼耗氧率呈“U”型变化,氧氮比呈倒“U”型变化。

2.2 氧化应激

从表2可以看出,溶解氧含量下降过程中,肌肉中的乳酸含量先升高后降低,肝脏中的乳酸含量则无显著差异。随着溶解氧含量的下降,肌肉和肝脏的中总SOD活力值有增大的趋势,且在最低溶解氧含量 $\text{DO}_{0.5}$ 下肌肉中丙二醛含量显著大于其它处理组。实验中其它指标在各处理组中没有显著差异或没有明显的变化趋势。

表1 溶解氧含量下降过程中褐牙鲂的能量代谢

Table 1 Energy metabolism of juvenile *Paralichthys olivaceus* in the decreased content of dissolved oxygen

溶解氧含量 Dissolved oxygen content (DO,mg/L)	耗氧率 Oxygen consumption rate ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)	排氨率 Ammonia-N excretion rate ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)	O:N Atomic number ratio between oxygen consumption and ammonia-N excretion
7.4	0.112±0.004 ^{bc}	0.0021±0.0005 ^{ab}	58.38±6.53 ^{ab}
6.2	0.1200.010 ^c	0.0015±0.0004 ^{ab}	89.68±10.95 ^{bc}
4.6	0.122±0.012 ^c	0.0013±0.0002 ^a	111.25±23.01 ^c
3.1	0.088±0.007 ^b	0.0030±0.0005 ^b	35.86±7.05 ^a
1.8	0.055±0.006 ^a	0.0026±0.0005 ^{ab}	27.32±5.99 ^a
0.9	0.095±0.004 ^{bc}	0.0020±0.0002 ^{ab}	43.27±2.82 ^a

注:同一列不同字母上标的处理相互之间差异显著。

Notes: Values with different superscript in the same row are significantly different from each other.

表 2 溶解氧含量下降过程中褐牙鲈的氧化应激

Table 2 Oxidative stress of juvenile *Paralichthys olivaceus* in the decreased content of dissolved oxygen

组织 Tissue	指标 Parameters	不同溶解氧含量各指标值 Parameters under different dissolved oxygen content					
		7.5(mg/L)	6.0(mg/L)	4.5(mg/L)	3.0(mg/L)	1.5(mg/L)	0.5(mg/L)
肌肉 Muscle	乳酸 (LD,mmol/gprot)	1.48±0.32 ^a	2.67±0.22 ^b	2.42±0.23 ^{ab}	2.78±0.25 ^b	3.35±0.31 ^b	1.63±0.24 ^a
	总抗氧化能力 (T-AOC,U/mgprot)	1.73±0.38 ^a	1.68±0.74 ^a	3.35±1.28 ^a	1.52±0.22 ^a	1.26±0.33 ^a	1.32±0.44 ^a
	总 SOD 活力 (T-SOD,U/mgprot)	6.06±0.89 ^{ab}	6.81±1.13 ^{ab}	5.54±1.28 ^{ab}	7.43±1.59 ^{ab}	3.36±0.81 ^a	8.77±1.03 ^b
	抗超氧阴离子活力 (ARSO,U/gprot)	0.029±0.004 ^a	0.026±0.004 ^a	0.055±0.008 ^{ab}	0.028±0.004 ^a	0.038±0.007 ^a	0.077±0.014 ^b
	丙二醛含量 (MDA,mmol/gprot)	12.02±1.63 ^a	12.93±2.15 ^a	24.21±4.63 ^{ab}	10.74±2.47 ^a	11.51±2.10 ^a	29.67±8.16 ^b
	GSH/GSSG	2.18±0.45 ^a	1.50±0.37 ^a	1.48±0.50 ^a	2.59±1.22 ^a	1.42±0.50 ^a	1.89±0.70 ^a
肝脏 Liver	乳酸 (LD,mmol/gprot)	0.78±0.16 ^a	1.25±0.10 ^b	0.71±0.13 ^a	0.49±0.03 ^a	0.40±0.08 ^a	0.48±0.07 ^a
	总抗氧化能力 (T-AOC,U/mgprot)	0.53±0.07 ^a	0.60±0.11 ^a	0.60±0.11 ^a	0.91±0.16 ^a	0.50±0.18 ^a	0.85±0.14 ^a
	总 SOD 活力 (T-SOD,U/mgprot)	0.61±0.11 ^a	0.88±0.09 ^{ab}	0.91±0.07 ^{ab}	0.84±0.08 ^{ab}	0.82±0.03 ^{ab}	1.07±0.03 ^b
	抗超氧阴离子活力 (ARSO,U/gprot)	0.069±0.010 ^a	0.069±0.008 ^a	0.064±0.023 ^a	0.065±0.014 ^a	0.04±0.010 ^a	0.09±0.010 ^a
	丙二醛含量 (MDA,mmol/gprot)	0.39±0.07 ^a	0.47±0.05 ^a	0.65±0.16 ^a	0.56±0.13 ^a	0.38±0.07 ^a	0.53±0.05 ^a
	GSH/GSSG	1.88±0.41 ^a	3.22±1.92 ^a	0.63±0.16 ^a	2.27±0.56 ^a	0.69±0.20 ^a	2.59±0.89 ^a

注:同一列不同字母上标的处理相互之间差异显著。

Notes: Values with different superscript in the same row are significantly different from each other.

3 讨论

3.1 溶解氧水平对褐牙鲈幼鱼能量代谢的影响

褐牙鲈幼鱼的耗氧量随着溶解氧含量的下降呈“U”型变化,在溶解氧含量低于 1.8 mg/L 后有一个转折,而梁友光等对大眼鲈(*Siniperca kneri*)幼鱼的耗氧量进行测定,认为在密闭呼吸室中,大眼鲈幼鱼耗氧率有随溶解氧水平降低总体呈减小趋势^[23],两者耗氧率对溶解氧的不一致反应可能是由于溶解氧降低到较低水平时,褐牙鲈幼鱼逃避低溶解氧的行为剧烈,并且与虹鳟幼鱼和暗纹东方鲀(*Takifugu obscurus*)幼鱼类似,提高呼吸频率^[24,25],从而导致活动代谢的急剧增加,进而导致代谢率的提高。水生动物使用碳水化合物作为能量代谢底物时,可以获得最高的氧卡系数^[26],因此在缺氧时会动员体内的糖原作为能量代谢底物以获得足够的能量。当溶解氧降低至 4.6 mg/L 时,褐牙鲈的氧氮比有显著的提高,表明褐牙鲈幼鱼的能量代谢底物组成有较大的变化,这一阶段中碳水化合物占能量代谢底物的比例显著提高,这一现象与其他水生动物对低溶解氧的反应类似。但较高的氧氮比持续时间较短,可能是由于褐牙鲈幼鱼体内肌糖原和肝糖原贮存量较少,经短期的代谢调整已经消

耗掉绝大部分。因此,尽管褐牙鲈能够在一定范围内调节代谢底物满足能量需求,但长期缺氧时,耗氧率很低,提供的能量较少,从而导致摄食活动和各种生理机能的抑制,并可能导致长期的生长抑制。

3.2 溶解氧水平对褐牙鲈幼鱼氧化应激的影响

随着溶解氧含量的下降,褐牙鲈幼鱼肌肉中的乳酸含量呈先升高后降低的趋势,乳酸含量的增加表明幼鱼正逐渐启动无氧呼吸,导致酵解终产物乳酸的积累。但随着低氧暴露时间的延长,肌乳酸可能通过合成肌糖原或葡萄糖为鱼类提供能量^[26],这对于鱼类的生存策略具有重要的作用。

自由基对生物体既有益又有害,体内积累过多的自由基,会攻击各种生物膜上所含有大量不饱和脂肪酸,诱发脂质过氧化反应(LPO),破坏膜的正常结构,进而损伤细胞,同时其产生的大量脂质过氧化产物,如 MDA 能通过生物膜中多不饱和脂肪酸的过氧化以及脂质过氧化物的分解产物引起细胞损伤^[27]。因此,MDA 是细胞发生脂质过氧化反应的代表性产物,其含量大小指示了脂质过氧化的速率和强度。溶解氧是影响鱼类生理活动的重要环境因子,同时也可对鱼类的抗氧化体系产生重大影响。实验结果显示,在溶解氧含量下降过程中,褐牙鲈幼鱼肌肉中 MDA 含量增加,表明低氧胁迫使褐牙鲈

幼鱼处于氧化应激态,体内产生过多的活性氧自由基,使得脂质过氧化反应增强,脂质过氧化物增多,对机会造成损伤,这与 Wilhelm Filho^[28]对细长兔脂鲤 (*Leporinus elongatus*) 的研究结果相似。Demple^[29]研究指出,机体在慢性应激条件下,可以提高抗氧化酶类的活性来减少氧化损伤。实验表明,随着溶解氧含量的下降,褐牙鲮幼鱼肌肉和肝脏中 SOD 酶活性有增大的趋势,但长期的缺氧导致氧自由基的大量积累,SOD 等抗氧化酶类不能将其全部清除,因此机体仍表现出氧化损伤。

由于肝脏是鱼类最主要的应激器官,因此肝脏氧化应激指标 SOD 的变动可反映鱼体的氧化应激状态。本实验中,SOD 活力在溶解氧含量下降到 6.0 mg/L 后即显著增加,表明褐牙鲮幼鱼已经处于胁迫状态。

4 结论

能量代谢指标(耗氧率、排氨率、氧氮比)和肝脏主要氧化应激指标 SOD 活力都会随溶解氧含量下降而产生明显变动,实验结果表明,两类指标在溶解氧从近饱和(>7 mg/L)下降至 6 mg/L 时均开始发生变化,因此褐牙鲮幼鱼在溶解氧下降至 6 mg/L 时已经处于应激状态,养殖水体的溶解氧含量应控制在 6 mg/L 以上。

参考文献:

- [1] Chabot D, Dutil J D. Reduced growth of *Atlantic cod* in non-lethal hypoxia conditions[J]. *Fish Biol*, 1999, 55: 472-491.
- [2] Karim M D R, Sekine M, Ukita M. Simulation of eutrophication and associated occurrence of hypoxic and anoxic condition in a coastal bay in Japan[J]. *Mar Pollut Bull*, 2002, 45: 280-285.
- [3] Wu R S S. Hypoxia: From molecular responses to ecosystem responses[J]. *Mar pollut Bull*, 2002, 45: 35-45.
- [4] Wannamaker C M, Rice J A. Effects of hypoxia on movements and behavior of selected estuarine organisms from the southeastern United States [J]. *Exp Mar Bio Ecol*, 2000, 249(2): 145-163.
- [5] Moraes G, Chippari A R, Guerra C D R, et al. Immediate changes on metabolic parameters of the freshwater teleost fish *Piaractus mesopotamius* (Paeu) under severe hypoxia[J]. *Boletim Teenico CEPTA*, 1997, 10: 45-52.
- [6] Affonso E G, Polez V L, Correa C F, et al. Blood parameters and metabolites in the teleost fish *Colossoma macropomum* exposed to sulfide or hypoxia[J]. *Comp Biochem Physiol Part C*, 2002, 133: 375-382.
- [7] 殷名称. 鱼类生态学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995: 91-97.
- [8] Yin M C. Ecology of Fish[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1995: 91-97.
- [8] 张庆舒, 王英. 大黄鱼鱼苗耗氧率和窒息点的研究[J]. *经济动物学报*, 2007, 11(3): 150-153.
- [8] Zhang Q S, Wang Y. Studies on oxygen consumption rate and suffocation point of *Pseudosciaena crocea* fry [J]. *Journal of Economic Animals*, 2007, 11(3): 150-153.
- [9] 范镇明, 赵新红, 钱龙. 河鲈鱼苗耗氧率和窒息点的测定[J]. *水生态学杂志*, 2009, 30(4): 129-132.
- [9] Fan Z M, Zhao X H, Qian L. Determination of oxygen consumption rate and asphyxia point of *Perca fluviatilis* Fry [J]. *Journal of Hydroecology*, 2009, 30(4): 129-132.
- [10] Lushchak V I, Bagnyukova T V. Effects of different environmental oxygen levels on free radical processes in fish[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 2006, 144(3): 283-289.
- [11] 顾孝连, 徐兆礼. 河口及近岸海域低氧环境对水生动物的影响[J]. *海洋渔业*, 2009, 31(4): 426-437.
- [11] Gu X L, Xu Z L. A review on the effects of hypoxia on aquatic animals in estuaries [J]. *Marine Fisheries*, 2009, 31(4): 426-437.
- [12] Ishibashi Y, Inoue K, Nakatsukasa H, et al. Ontogeny of tolerance to hypoxia and oxygen consumption of larval and juvenile red sea bream, *Pagrus major* [J]. *Aquaculture*, 2005, 244: 331-340.
- [13] 吴垠, 张洪, 赵慧慧, 等. 在循环养殖系统中不同溶氧量对虹鳟幼鱼代谢水平的影响[J]. *上海水产大学学报*, 2007, 16(5): 437-442.
- [13] Wu Y, Zhang H, Zhao H H, et al. Effects of different dissolved oxygen concentration on metabolic level of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the recirculating systems [J]. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 2007, 16(5): 437-442.
- [14] Lauff R F, Wood C M. Effects of training on respiratory gas exchange, nitrogenous waste excretion and fuel usage during aerobic swimming in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Canada Journal of Fish aquatic Science*, 1997, 54: 566-571.
- [15] Alsop D H, Wood C M. The interactive effects of feeding and exercise on oxygen consumption, swimming performance and protein usage in juvenile rain-

- bow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. The Journal of Experimental Biology, 1997, 200: 2337-2346.
- [16] Lam R F, Wood C M. Respiratory gas exchange, nitrogenous waste excretion and fuel usage during starvation in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* [J]. Journal of comparative physiology B, 1996, 165: 542-551.
- [17] Cooper R U, Clough L M, Farwell M A, et al. Hypoxia-induced metabolic and antioxidant enzymatic activities in the estuarine fish *Leiostomus xanthurus* [J]. Exp Mar Biol Ecol, 2002, 279: 1-20.
- [18] Neiva B, Ronaldo L L, Bibiana M, et al. Survival, growth and biochemical parameters of silver catfish, *Rhamdia quelen* (Quoy and Gaimard, 1824), juveniles exposed to different dissolved oxygen levels [J]. Aquac Res, 2006, 37: 1524-1531.
- [19] Halliwell B, Gutteridge J M C. Free Radicals in Biology and Medicine [M]. Oxford, UK: Oxford University Press, 2001: 936.
- [20] Fang Y. Reactive oxygen species in organisms [M]// Fang Y, Zheng R (eds.). Theory and Application of Free Radical Biology. Beijing: Science Press, 2002: 122-126.
- [21] 王艺磊, 张子平, 张殷鹏, 等. 真鲷耗氧率的初步研究 [J]. 集美大学学报: 自然科学版, 2002, 7(3): 193-197.
- Wang Y L, Zhang Z P, Zhang Y P, et al. Preliminary studies on oxygen consumption rate of red sea bream *Pagrosomus mayor* [J]. Journal of Jimei University: Natural Science, 2002, 7(3): 193-197.
- [22] 陈松波, 陈伟兴, 范兆廷. 鱼类呼吸代谢研究进展 [J]. 水产学杂志, 2004, 17(1): 82-89.
- Chen S B, Chen W X, Fan Z T. Advancement of the study on respiratory metabolism of fishes [J]. Chinese Journal of Fisheries, 2004, 17(1): 82-89.
- [23] 梁友光, 田玲, 刘友亮. 大眼鳊幼鱼的耗氧量 [J]. 水利渔业, 1998(5): 49-51.
- Liang Y G, Tian L, Liu Y L. The oxygen consumption of *Siniperca kneri* juveniles [J]. Reservoir Fisheries, 1998(5): 49-51.
- [24] 沈旭明, 赵清良. 温度、溶解氧对暗纹东方鲀幼鱼呼吸频率的影响 [J]. 生态学杂志, 2001, 20(4): 13-15.
- Shen X M, Zhao Q L. Influence of temperature and dissolved oxygen on juvenile *Fugu obscurus* respiratory frequency [J]. Journal of Ecology, 2001, 20(4): 13-15.
- [25] 吴垠, 谷丽, 谷杰泉, 等. 溶解氧对虹鳟呼吸机能及红细胞特性的影响 [J]. 中国应用生理学杂志, 2006, 22(4): 403-404, 459.
- Wu Y, Gu L, Gu J Q, et al. Effects of dissolved oxygen on the respiration and red blood cell characteristic of rainbow trout [J]. Chinese Journal of Applied Physiology, 2006, 22(4): 403-404, 459.
- [26] Jobling M. Fish Bioenergetics [M]. London: Chapman & Hall, 1994: 309.
- [27] 朱惠安, 李传课, 罗耀红. 滋阴明目丸对大鼠光损伤模型视网膜超氧化歧化酶、谷胱甘肽过氧化物酶、丙二醛的影响 [J]. 新中医, 2006, 38(11): 87-89.
- Zhu H A, Li C K, Luo Y H. Effects of ziyingmingmu pill on rat model of retinal light damage of superoxide dismutase, glutathione peroxidase and malonaldehyde [J]. New Journal of Traditional Chinese Medicine, 2006, 38(11): 87-89.
- [28] Wilhelm F D, Torres M A, Zaniboni-Filho E, et al. Effects of different oxygen tensions on weight gain, feed conversion, and antioxidant status in piapara *Leporinus elongates* (Valenciennes, 1847) [J]. Aquaculture, 2005, 244: 349-357.
- [29] Demple B. Radical ideas: Genetic responses to oxidative stress [J]. Clin Exp Pharm Physiol, 1999, 26: 64-78.

(责任编辑: 陆 雁)