

不同溶氧水平对褐牙鲆幼鱼呼吸行为和血液指标的影响*

Effects of Dissolved Oxygen Content on Respiratory Behavior and Blood Parameters of Juvenile *Paralichthys olivaceus*

黄国强^{1,2}, 李 洁², 柳意樊²

HUANG Guo-qiang^{1,2}, LI Jie², LIU Yi-fan²

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

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

摘要:通过控制每个水族箱的水流供应,将溶解氧(DO, Mean±SE)分别控制在(2.24±0.24)mg/L、(3.14±0.24)mg/L、(4.27±0.18)mg/L、(5.38±0.25)mg/L、(6.94±0.14)mg/L,研究其对养殖40d的褐牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)幼鱼呼吸行为和血液指标的影响。实验结束时,幼鱼的鳃重和体重比值未出现明显差异,只在最高溶解氧含量处理组略微低于其余处理组。平均呼吸频率随溶解氧含量的下降明显提高,每次呼吸鳃盖的伸展幅度随溶解氧含量的下降明显加大,头部上抬的鱼的比列随溶解氧含量的降低而增加。血液中红细胞含量、血红蛋白含量、单个红细胞血红蛋白含量均呈现与溶解氧含量负相关趋势。单个红细胞体积未表现出与溶解氧的明显关系,只有溶解氧为3.14 mg/L的处理体积明显大于其他处理。4 mg/L左右的溶解氧含量对褐牙鲆幼鱼而言可能是溶解氧正常水平与缺氧的临界范围,而呼吸频率、鳃盖伸展幅度和抬头比例的大幅提高可以作为水体缺氧的行为判断依据。褐牙鲆幼鱼为适应溶解氧含量下降,血液摄取和携带氧气的 ability 提高。

关键词:褐牙鲆 溶解氧 呼吸 红细胞 血红蛋白

中图法分类号: S917.4 文献标识码: A 文章编号: 1005-9164(2013)01-0052-05

Abstract: Dissolved oxygen content (DO, Mean±SE) of the aquarium was controlled at (2.24±0.24) mg/L, (3.14±0.24) mg/L, (4.27±0.18) mg/L, (5.38±0.25) mg/L, and (6.94±0.14) mg/L, respectively, by limiting the seawater supply to the aquarium. The effects of dissolved oxygen content on respiratory behavior and blood parameters of juvenile *Paralichthys olivaceus* were investigated. The ratio of gill weight to body weight did not appear significant difference at the end of the experiment and it was slightly lower in *P. olivaceus* supplied with the highest DO than other treatment. The average ventilation frequency (VF) and the opercular stretching grade (OSG) increased as DO declined. The proportion of head raising (PHR) of fish was negatively correlated to DO. Red blood cell amount (RBC), haemoglobin concentration (Hb), and red blood cell hemoglobin (MRBCH) were negatively correlated to DO. No significant correlation between red blood cell volume (RBCV) and DO was observed, but RBCV in

treatment with (3.14±0.24) mg/L DO was significantly greater than other treatment. It could be concluded that the critical DO for juvenile *P. olivaceus* may be about 4 mg/L. A great elevation of VF, OSG, and PHR could be used as a criterion

收稿日期: 2012-07-26

修回日期: 2012-08-23

作者简介: 黄国强(1973-), 男, 博士, 主要从事水产养殖生态学研究。

* 国家自然科学基金项目(30600462)资助。

for hypoxia. The juvenile *P. olivaceus* could adapt the descending of DO by enhancing the capacity of oxygen taking and carrying.

Key words: *Paralichthys olivaceus*, dissolved oxygen content, ventilation, red blood cell, Haemoglobin

鱼类能够探测到水体溶解氧的下降并进行回避^[1~4]。而在大面积溶氧下降或养殖环境中缺氧时,由于不能及时到达溶解氧充足的区域,鱼类趋向于通过行为和生理调节来适应溶解氧的下降。鱼类适应低溶氧的行为反应包括活动性的改变、增加空气呼吸、增加水表面呼吸、栖息地垂直或水平移动等^[5]。而生理适应主要表现为循环系统增加摄取和携带氧气的的能力^[6~8],并降低代谢需求^[9~11]。在水体溶氧下降时,鱼类行为上通过呼吸频率和呼吸幅度的提高来增强获取氧气的的能力^[12~14],血液中产生适应性的红细胞递增现象,并提高血液中血红蛋白的含量^[8,15,16],从而增强从低溶氧较水体中获取氧气的的能力。

褐牙鲈(*Paralichthys olivaceus*)是一种重要海水增养殖鱼类,已有一些学者进行了溶解氧含量对其影响的研究。Yamashita等^[17]认为5~6ppm的溶氧水平适于褐牙鲈幼鱼生长,在此溶氧之下,生长率的抑制程度和溶氧水平负相关;Ishibashi等^[18]认为在变态期间,褐牙鲈耐缺氧能力随着需氧代谢增强而降至最低点。董晓煜等^[19]发现溶解氧水平与养殖密度对褐牙鲈幼鱼血细胞数目及血红蛋白含量有显著影响,纯氧充氧条件下褐牙鲈血细胞数目显著低于空气充氧条件。以上研究对增养殖生产中保持适宜的溶解氧含量提供了参考。但是对褐牙鲈幼鱼在溶解氧含量下降的水体中的行为反应未见详细描述,也没有对其血液中红细胞和血红蛋白等与氧气携带能力密切相关的指标在溶氧不足水体中的变化进行研究。本实验对养殖在不同溶解氧含量水体中的褐牙鲈幼鱼的呼吸行为和血液中红细胞等指标进行了测定,以便从呼吸行为上提出判断水体溶氧不足的指标,为工厂化养殖生产中环境控制和探讨其适应水体溶氧不足的机制提供参考资料。

1 材料和方法

1.1 实验用鱼来源及驯化

实验用鱼从山东省黄海水产有限公司购买,在中国海洋大学鱼类行为学实验室的循环养殖系统长方形玻璃钢水槽(2.0×1.5×1.0 m³,海水2000 L)内驯化10 d。驯化期间环境条件为:水温(20.0±1.0)°C、DO>6.3mg/l、盐度30‰~31‰、pH值7.9

±0.2、光照周期14L:10D。驯化期间每天过量投饵2次(8:00和18:00),投饵后清除残饵和粪便。实验用饲料是从市场购买的升索牌鲆鲽类配合饲料。

1.2 实验养殖设施及条件

养殖设施为自行设计制作的流量控制循环水系统(图1)^[20],循环水向各水族箱供水的蓄水池和高位蓄水池均连续充气以保证溶解氧接近饱和水平。玻璃水族箱规格为50×40×40 cm³,水体约为80 L。水族箱一侧以一PVC管从底部供水,再从另一侧上方的溢水孔流出。海水水温控制在(20.0±1.0)°C;海水盐度为29~31,pH值为7.9±0.2;光照周期为14L:10D。

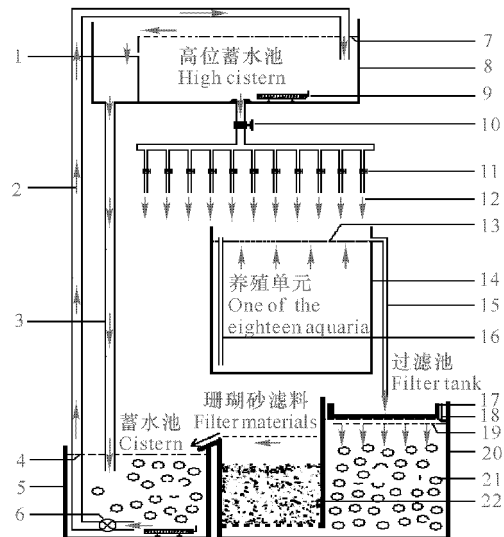


图1 实验装置示意

Fig. 1 Diagram of the experiment system

1. 水位控制板;2. 提水管;3、15. 溢流管;4、7、13、19. 水位线;5. 蓄水池;6. 潜水泵;8. 高位蓄水池;9. 控温加热棒;10、11. 水阀;12. 水流方向;14. 养殖单元;16. 进水管;17. 过滤棉;18. 塑料隔层;20. 过滤池;21. 生物过滤球;22. 珊瑚砂滤料。

1; Water level-controlling glass; 2: Raising pipe; 3 and 15: Overflow pipes; 4, 7, 13, and 19: Water levels; 5: Cistern; 6: Underwater pump; 8: High cistern; 9: Temperature controlling heater; 10 and 11: Switch; 12: Direction of water flow; 14: One of the eighteen aquaria; 16: Inlet pipe; 17: Filter bed; 18: Filter plastic container; 20: Filter tank; 21: Biochemical filter ball; 22: Filter materials.

1.3 实验仪器

实验所用主要仪器:双圈牌MP200B精密电子天平(精度为0.01g)、YSI 55型溶氧仪(精度为

0.01m/lg)、深圳普康公司 PROCAN PE-6800 型血细胞分析仪。

1.4 实验设计

每一处理设 3 个重复,共用 15 个水族箱,水族箱的排列采用完全随机化区组设计,每个水族箱放鱼 6 尾,实验共持续 40 d。每天给循环系统注入 60 L 新鲜海水,以补充虹吸残饵及粪便造成的海水损耗。

为期 10 d 的驯化结束后,鱼禁食 24h,挑选规格一致的实验鱼称重(精确到 0.01g),然后放入水族箱内(6 尾/箱),初始平均体重(湿重)约为(61.26 ± 0.98) g。每个处理供应 DO 含量维持饱和水平的海水,水流流速参照预实验结果,分别用 PVC 球阀控制在 120ml/min、150ml/min、220ml/min、420ml/min、700ml/min、>1000ml/min,以限制溶解氧的供给量,相应地每个水族箱的水交换率分别为 2.16 次/天、2.70 次/天、3.96 次/天、7.56 次/天、12.6 次/天、>18 次/天,实验期间每天用 YSI 55 型溶氧仪监测水族箱溶解氧含量,结果显示 DO (Mean ± SE) 分别控制在(2.24 ± 0.24) mg/L、(3.14 ± 0.24) mg/L、(4.27 ± 0.18) mg/L、(5.38 ± 0.25) mg/L、(6.94 ± 0.14) mg/L,因此实验处理分别根据对应溶解氧含量编号为 DO_{2.24}、DO_{3.14}、DO_{4.27}、DO_{5.38}、DO_{6.94}。

1.5 样品采集与测定

1.5.1 呼吸行为指标测定

分别于 2009 年 2 月 18、24 日、3 月 1 日 14:00 至 15:00 测定 15 个水族箱内实验鱼的呼吸频率、鳃盖张开程度和抬头比例,每个水族箱 6 条鱼的 3 次计数的总平均数作为一个原始数据进行分析。各指标的测定方法如下:

呼吸频率(Ventilation Frequency, VF)测定:用秒表计时,测定记录每条实验鱼 1min 的鳃盖张开闭合次数作为呼吸频率。

鳃盖伸展幅度(Opercular stretching Grade, OSG)测定:当水中溶解氧供应不足时,褐牙鲈幼鱼的呼吸运动会相应加强,其鳃盖伸展幅度势必会相应增强。由于不能进行定量测量鳃盖张开的幅度(如多少 cm),通过人为将对照组呼吸时的鳃盖伸展幅度定为 1,可以将鳃盖伸展幅度划分为 1、2、3 共 3 个等级,分别观察并记录各水族箱中每条实验鱼的鳃盖伸展幅度。

抬头比例(Proportion of Head Raising, PHR)测定:由于褐牙鲈身体结构的特殊性,无眼侧鳃盖紧贴于底质上,为了适应供氧不足引起的鳃盖伸展幅度增大,实验鱼会相应调整其头部抬起的角度,以满足鳃盖张开的空间需求。据此,将实验鱼的状态划分为

头部抬起和不抬头两种,以各水族箱为单位,抬头幼鱼的数量除以各水族箱内存活鱼总数即为抬头比例。

1.5.2 血液指标取样与测定

血液样品采集:在每个 1.5ml 的离心管中加入 50 μ l 肝素钠抗凝剂,在 65 $^{\circ}$ C 烘干 24h,然后冷却备用。实验结束时,实验鱼用 100mg/L 的 MS-222 麻醉后,用经 4 $^{\circ}$ C 预冷并用抗凝剂润洗的 1ml 注射器从尾静脉取血,取出血液转移到离心管中摇匀,插入碎冰中,立即用深圳普康公司 PROCAN PE-6800 型血细胞分析仪测定血液中红细胞数量(Red blood cell amount, RBC)、血红蛋白含量(Haemoglobin concentration, Hb)、红细胞细胞体积(Red blood cell volume, RBCV)、单个红细胞血红蛋白含量(Red blood cell hemoglobin, RBCH)。每一水族箱取鱼 6 尾,每个指标的平均值作为一个原始数据进行分析。

1.5.3 其他参数测定

初始体重(Initial weight, W_i)测定:驯化结束后,鱼禁食 24h,挑选规格一致的实验鱼用 100 mg/L 的 MS-222 麻醉后,用纱布吸干体表水称重(精确到 0.01g)后放入水族箱内(6 尾/箱)。实验鱼的初始平均体重(湿重)为(61.26 ± 0.98) g。

于 2009 年 3 月 8 日取出褐牙鲈幼鱼,取样前实验鱼禁食 24h,测定最终体重和鳃重。

最终体重(Final weight, W_f)测定:实验鱼用 100mg/L 的 MS-222 麻醉后,用纱布将鱼体表水吸干后称重。

鳃重(Branchial weight, BW)测定:去除鳃盖后,用手术剪刀将两边的鳃从鳃弓基部剪断取出,用纱布吸干鳃表面水分和粘液后称重。

1.6 数据处理分析

1.6.1 幼鱼鳃重体重比计算

单位体重鳃重的计算公式为 BW/W_f 。每一水族箱取鱼 6 尾,每个指标的平均值作为一个原始数据进行分析。

1.6.2 数据统计分析

利用统计学软件 SPSS13.0 对所得数据进行分析。采用单因子方差分析比较不同处理之间可能存在的差异水平,以 $P < 0.05$ 作为差异显著的标准。

2 结果

2.1 鳃重和体重比

经过 40d 的养殖,所有实验水族箱的褐牙鲈幼鱼成活率均为 100%,实验结束时幼鱼体重随溶解氧含

量的下降而下降。褐牙鲂幼鱼的鳃重和体重比值未出现明显差异,但是在最高溶解氧含量处理略微低于其余处理。

表 1 不同溶解氧水平下褐牙鲂幼鱼鳃重和体重比*

Table 1 Branchia /Body weight ratio of juvenile *P. olivaceus* at different dissolved oxygen levels (Mean \pm SE)

处理 Treatment	初始体重 Initial weight (g)	结束体重 Final weight (g)	鳃重体重比 Branchia weight/ Final weight ratio
DO _{2.24}	61.23 \pm 0.49 ^a	73.19 \pm 1.35 ^a	0.024 \pm 0.00 ^a
DO _{3.14}	61.12 \pm 0.72 ^a	82.90 \pm 0.28 ^b	0.023 \pm 0.001 ^a
DO _{4.27}	61.48 \pm 0.71 ^a	93.01 \pm 3.32 ^c	0.024 \pm 0.001 ^a
DO _{5.38}	61.25 \pm 0.67 ^a	104.85 \pm 1.53 ^d	0.023 \pm 0.001 ^a
DO _{6.94}	61.29 \pm 0.71 ^a	108.49 \pm 3.76 ^d	0.020 \pm 0.002 ^a

* 同一行中没有相同上标字母的数值相互之间差异显著 ($P < 0.05, n = 3$)。

* Values without same superscript letter in the same row were significantly different from each other ($P < 0.05, n = 3$).

2.2 呼吸生理指标

在不同溶解氧含量养殖 40 d 期间,褐牙鲂幼鱼的平均呼吸频率随溶解氧含量的下降明显提高,每次呼吸鳃盖的伸展幅度随溶解氧含量的下降明显加大,头部上抬的鱼的比列随溶解氧含量的降低而增加。

表 2 不同溶解氧水平下褐牙鲂幼鱼呼吸生理指标*

Table 2 Respiratory physiological indicators of *P. olivaceus* at different dissolved oxygen levels (Mean \pm SE)

处理 Treat- ment	呼吸频率 Ventilation fre- quency	鳃盖伸展幅度 Operculum stretc- hing degree	抬头比例 Head raising rate
DO _{2.24}	62.03 \pm 0.90 ^a	2.94 \pm 0.03 ^a	61.11 \pm 6.41 ^a
DO _{3.14}	57.87 \pm 1.50 ^a	2.80 \pm 0.05 ^a	35.18 \pm 8.07 ^b
DO _{4.27}	51.51 \pm 1.43 ^b	1.22 \pm 0.12 ^b	18.52 \pm 9.80 ^{bc}
DO _{5.38}	49.72 \pm 1.56 ^{bc}	1.06 \pm 0.06 ^{bc}	3.70 \pm 3.70 ^c
DO _{6.94}	45.13 \pm 2.29 ^c	1.00 \pm 0.00 ^c	0.00 \pm 0.00 ^c

* 同一行中没有相同上标字母的数值相互之间差异显著 ($P < 0.05, n = 3$)。

* Values without same superscript letter in the same row were significantly different from each other ($P < 0.05, n = 3$).

表 3 不同溶解氧水平下褐牙鲂幼鱼血液指标*

Table 3 Hematological indices of juvenile *P. olivaceus* at different dissolved oxygen levels (Mean \pm SE)

处理 Treat- ment	红细胞数目 Red blood cell amount ($10^{12} \cdot L^{-1}$)	血红蛋白含量 Haemoglobin concentration ($g \cdot L^{-1}$)	红细胞体积 Red blood cell volume (fl/cell)	红细胞血红 蛋白含量 Red blood cell hemoglobin (pg/cell)
DO _{2.24}	3.13 \pm 0.16 ^a	108.06 \pm 3.30 ^a	68.33 \pm 1.51 ^a	37.36 \pm 2.63 ^a
DO _{3.14}	2.79 \pm 0.02 ^b	83.56 \pm 1.24 ^b	75.11 \pm 2.22 ^b	29.88 \pm 0.61 ^b
DO _{4.27}	2.78 \pm 0.08 ^b	73.33 \pm 2.69 ^c	65.83 \pm 1.15 ^a	26.42 \pm 0.83 ^{bc}
DO _{5.38}	2.73 \pm 0.10 ^b	68.56 \pm 2.54 ^c	68.58 \pm 2.07 ^a	25.14 \pm 0.47 ^c
DO _{6.94}	2.26 \pm 0.07 ^c	59.33 \pm 0.51 ^d	64.53 \pm 0.75 ^b	26.56 \pm 1.13 ^{bc}

* 同一行中没有相同上标字母的数值相互之间差异显著 ($P < 0.05, n = 3$)。

* Values without same superscript letter in the same row were significantly different from each other ($P < 0.05, n = 3$).

2.3 血液指标

在不同溶解氧含量养殖 40 d 后,褐牙鲂幼鱼血液中红细胞含量、血红蛋白含量、单个红细胞血红蛋白含量均呈现与溶解氧含量负相关趋势。单个红细胞体积未表现出与溶解氧的明显相关性,只有溶解氧为 3.14mg/L 的处理体积明显大于其他处理。

3 讨论

3.1 限制溶解氧供应对鳃重和体重比的影响

已有研究表明,长期处于低溶氧水体中的鱼类群体会通过延长鳃丝和增大鳃小片发展出更大的鳃^[21]。本实验尝试从鳃重和体重比 (G/W) 这一指标研究缺氧条件是否会引起褐牙鲂幼鱼鳃部增生,但是未发现明显影响。可能在实验设置的低溶氧条件下,褐牙鲂一方面通过提高呼吸频率和幅度,以及增加血液中红细胞和血红蛋白含量对获取氧气的的能力进行了补偿。同时,由于本实验并未对鳃面积进行测定,因此不能对实验设置的溶氧是否会对褐牙鲂幼鱼鳃结构产生影响下结论。

3.2 溶解氧水平对褐牙鲂幼鱼呼吸行为的影响

当水体溶解氧含量下降时,鱼类呼吸频率和呼吸幅度提高^[12~14,22~24],以增加从水体中获取氧气的的能力。本实验设置溶解氧梯度内,褐牙鲂幼鱼呼吸频率和鳃盖伸展幅度均与溶解氧水平负相关,表明在溶解氧含量下降时,褐牙鲂幼鱼与其他鱼类一样,通过提高呼吸频率和呼吸幅度来增强从水体获取氧气的的能力。同时,由于鲂鱼类身体不对称结构的特殊性,在溶解氧下降到一定程度时,为满足其无眼侧鳃盖伸展的空间需求,褐牙鲂幼鱼会逐渐出现头部上抬的现象。褐牙鲂幼鱼呼吸频率、鳃盖伸展幅度和抬头比例均与水体溶解氧含量成负相关关系,并在溶解氧含量下降至 4.27 mg/L 或更低水平后与对照处理 (DO_{6.94}) 出现显著差异。由此可见,对褐牙鲂幼鱼而言,4 mg/L 左右的溶解氧含量可能是溶解氧正常水平与缺氧的临界范围,而呼吸频率、鳃盖伸展幅度和抬头比例的大幅提高可以作为水体缺氧的判断依据。在养殖生产中,可以通过褐牙鲂呼吸行为的变化判断水体是否缺氧,从而调整供水流量和充气量,保证鱼对溶解氧的需求。

3.3 溶解氧水平对褐牙鲂幼鱼血液指标的影响

随着溶解氧含量的下降,褐牙鲂幼鱼血液的红细胞数目、血红蛋白含量及单个红细胞血红蛋白含量均显著上升,表明褐牙鲂幼鱼为适应溶解氧含量的下降,血液摄取和携带氧气的的能力提高。在其他鱼类的研究中也发现,在低溶解氧含量水体中,鱼类血液中

产生适应性的红细胞递增现象,并提高血液中血红蛋白的含量^[8,10,15,16],从而增强从低溶氧水体中获取氧气的的能力。在溶解氧过饱和水体中,虹鳟红细胞数目会下降^[19,23],尾崎久雄^[25]认为在高溶解氧条件下,由于血红蛋白氧饱和度增加,在这种条件下即使红细胞数目较少但仍能携带较多的氧气而满足机体对氧的需要。由此可见,鱼类血液中红细胞数目和血红蛋白含量对水体溶解氧含量非常敏感,在溶氧变动时能够产生适应性变化以调节血液摄取和携带氧气的的能力。

参考文献:

- [1] Herbert N A, Skjæraasen J E, Nilsen T, et al. The hypoxia avoidance behaviour of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) depends on the provision and pressure level of an O₂ refuge[J]. *Marine Biology*, 2011, 158(4): 737-746.
- [2] Neuenfeldt S, Andersen K H, Hinrichsen H H. Some Atlantic cod *Gadus morhua* in the Baltic Sea visit hypoxic water briefly but often [J]. *Journal of fish Biology*, 2009, 75(1): 290-294.
- [3] Pihl L, Baden S P, Diaz R J. Effects of periodic hypoxia on distribution of demersal fish and crustaceans [J]. *Marine Biology*, 1991, 108(3): 349-360.
- [4] Rose K A, Adamack A T, Murphy C A, et al. Does hypoxia have population-level effects on coastal fish? Musings from the virtual world [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2009, 381(S): 188-203.
- [5] Kramer D L. Dissolved oxygen and fish behavior [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1987, 18(2): 81-92.
- [6] Bushnell P G, Stefensen J F, Johansen K. Oxygen consumption and swimming performance in hypoxia-acclimated rainbow trout *Salmo gairdneri* [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1984, 113: 225-235.
- [7] Kind P K, Grigg G C, Booth D T. Physiological responses to prolonged aquatic hypoxia in the Queensland lungfish, *Neoceratodus forsteri* [J]. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 2002, 132(2): 179-190.
- [8] Wells R M G, Grigg G C, Beard L A, et al. Hypoxic responses in a fish from a stable environment: blood oxygen transport in the Antarctic fish *Pagothenia borchgrevinki* [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1989, 141(1): 97-111.
- [9] Pichavant K, Ruyet P L J, Bayon N L, et al. Effects of hypoxia O₂ growth and metabolism of juvenile turbot [J]. *Aquaculture*, 2000, 188(1-2): 103-114.
- [10] Ruyet J P, Pichavant K, Vacher C, et al. Effect of O₂ supersaturation on metabolism and growth in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* L.) [J]. *Aquaculture*, 2002, 205(3-4): 373-383.
- [11] 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.
- [12] Jones J R E. The reactions of fish to water of low oxygen concentration[J]. *Journal of Experimental Biology*, 1952, 29: 403-415.
- [13] Holeyton, G F. Oxygen as an environmental factor of fishes [M]. In: Ah M A (ed.) *Environmental Physiology of Fishes*, Plenum, New York, 1980: 7-32.
- [14] Moser M L, Ross S W, Sulak K J. Metabolic responses to hypoxia of *Lycenchelys verrillii* (wolf eelpout) and *Glyptocephalus cynoglossus* (witch flounder): sedentary bottom fishes of the Hatterrad Virginia Middle Slope [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, 144(12): 57-61.
- [15] 温海深. 水产动物生理学[M]. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2009: 213-215.
- [16] 沈凡, 樊启学, 杨凯, 等. 不同溶氧条件下黄颡鱼免疫功能及抗病力的研究[J]. *淡水渔业*, 2010, 40(4): 44-49.
- [17] Yamashita Y, Tanaka M, Miller J M. Ecophysiology of juvenile flatfish in nursery grounds [J]. *Journal of Sea Research*, 2001, 45(3-4): 205-218.
- [18] Ishibashi Y, Kotaki T, Yamada Y, et al. Ontogenic changes in tolerance to hypoxia and energy metabolism of larval and juvenile Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2007, 352(1): 42-49.
- [19] 董晓煜, 张秀梅, 张沛东. 溶解氧与养殖密度对褐牙鲆幼鱼血细胞数量及血红蛋白含量影响的研究 [J]. *海洋水产研究*, 2008, 29(6): 40-46.
- [20] 李洁. 限制溶解氧供应对褐牙鲆幼鱼生长的影响及其机制的实验研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2011: 29-50.
- [21] Graham J B. Chapter 3 aquatic and aerial respiration [M]. In: Evans D H, Claiborne J B (Eds). *The Physiology of Fishes* (3rd Edition). CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL, 2006: 110-111.
- [22] 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.
- [23] 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.
- [24] Wannamaker C M, Rice J A. Effects of hypoxia on movements and behavior of selected estuarine organisms from the southeastern United States [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2000, 249(2): 145-163.
- [25] 尾崎久雄. 鱼类血液循环生理[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1982.

(责任编辑: 邓大玉)