

不同溶氧变动模式对鲮生长、能量代谢和氧化应激的影响

刘旭佳, 黄国强*, 彭银辉

(广西海洋研究所海洋生物技术重点实验室, 广西 北海 536000)

摘要: 为研究不同溶氧变动模式对鲮生长、能量代谢和氧化应激的影响, 实验设计 5 种溶氧变动模式, 分别为一直维持正常溶氧 N 处理 (7.0 mg/L)、正常溶氧-低氧变动 N-L 处理 (7.0→1.5 mg/L)、超饱和溶氧-正常溶氧变动 S-N 处理 (14.0→1.5 mg/L)、超饱和溶氧-正常溶氧-低氧变动 S-N-L 处理 (14.0→7.0→1.5 mg/L) 和一直维持超饱和溶氧 S 处理 (14.0 mg/L)。实验选择初始体质量为 (16.07 ± 0.11) g 的鲮, 在循环水装置中养殖 56 d, 然后测定其特定生长率、鲮血浆、肌肉、肝脏和鳃组织的乳酸 (LD) 含量、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 (ASOR)、丙二醛 (MDA) 含量、总谷胱甘肽 (T-GSH)、氧化型谷胱甘肽 (GSSG) 和还原型谷胱甘肽的含量。测定终末体质量为 (31.47 ± 1.44) g 鲮的耗氧率、排氨率和氧氮比。结果显示, 5 种溶氧变动模式对鲮生长影响显著, N、S 和 S-N 处理的鲮特定生长率显著高于 N-L 和 S-N-L 处理。S 处理的鲮排氨率和氧氮比显著高于其他处理。5 种溶氧变动模式均对鲮氧化应激指标含量影响显著。研究表明, 肝脏是主要氧化应激器官。经历低氧变动模式的鲮, 代谢速率下降, 同时需要消耗较多的物质和能量参与氧化应激, 用于生长物质和能量需求减少从而导致生长速度下降。T-GSH 含量与氧化压力呈负相关, 在应对低氧和超饱和溶氧产生的氧化压力中起重要调节作用。

关键词: 鲮; 溶氧变动; 能量代谢; 氧化应激

中图分类号: S 917.3

文献标志码: A

溶氧是影响鱼类生长和代谢最重要的影响因素之一^[1-2]。溶氧变动受水温、盐度、水流、表层和底层水交换限制, 受富营养化、水体的垂直分层、藻类光合作用速率和有机物呼吸强度变化等多种因素的影响^[3]。在风浪小、生物量较大的养殖水体中, 溶解氧含量日变化比较显著, 晚上由于有机质分解和生物呼吸, 早晨溶氧降到最低, 随着藻类光合作用, 溶氧越来越高, 之后光照减弱产氧减少直至次日早晨降到最低。在有植物和鱼类的实验养殖水体中, 白天溶氧可从 1.5 mg/L 上升到 20 mg/L 甚至更高^[4]。鱼类面临着不同的溶氧变动情况, 无论是缺氧还是过饱和溶氧水体都会对鱼类的生长和代谢产生影响, 导致机体面临

不同的氧化压力。在超饱和溶氧条件下产生的过多氧自由基 (ROS) 会攻击生物细胞中蛋白质、脂肪和核酸等细胞结构及组织, 导致机体损伤^[5], 而在低氧状态时, 可诱导鱼类使用厌氧途径, 促使一些副产物增加, 抗氧化机制发生改变。为积极应对氧化压力, 生物体在长期的进化过程中形成了一套完整的且能够进行自我保护的抗氧化体系, 用以清除体内多余的活性氧自由基, 包括抗氧化酶和小分子代谢物质 (维生素和还原型谷胱甘肽等)^[4]。因此鱼类如何协调生长和氧化抗氧化体系的关系成为鱼类存活、生长和适应溶氧变动环境的重要问题。

鲮 (*Mugil cephalus*) 是我国咸淡水养殖的重

要经济鱼类之一,也是最早被开发的养殖品种,具有生长快、适应性强及成本低的优势。鲮具有重要生态功能,可以起到净化水质的效果,对维持养殖水域生态平衡和优化环境起到重要作用。目前国内对于鲮的研究主要集中于繁殖生物学、营养、生理生态和养殖技术等方面^[6-10],而溶解氧变动模式与鲮生长、能量代谢及氧化应激关系的研究在国内外未见报道。因此,探讨不同溶氧变动模式对鲮生长、能量代谢规律和氧化应激的影响,可为鲮适应溶氧变动的机制和策略提供重要的参考资料。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验鲮为2013年4月从广东茂名沿海捕获的体质量为2g左右的天然鲮苗,运输至广西海洋研究所海水增殖试验基地后,在面积为10m²、深度为1m的水泥池中驯养1个月左右,期间每天投饵2次(8:00和18:00),海马牌鳗鱼粉料与细米糠按1:1混匀后加水调和成面团状作为饲料投喂,投饵量以每次投饵1h后有少量剩饵为准。投饵1h后清理残饵和粪便。驯养期间海水水温为(25.0±1.0)℃;海水盐度为29~31,pH值为(7.9±0.2);光照周期为自然光照周期(14L:10D)。

1.2 实验设施

养殖装置为上海海升工贸公司生产安装的实验圆桶,直径为1m,水深为1m,容积约为800L。由于鲮跳跃能力较强,因此每个圆桶用孔径为1cm的网片遮盖以防止其跃出。

实验系统采用静水系统,通过充氧气或空气可维持超饱和或近饱和和溶氧含量水平,停止充气则可由鲮自身呼吸消耗使溶氧含量逐步下降。

能量代谢实验用容量约为30L的白色塑料桶作为测定能量代谢参数的容器,以可控温循环水系统作为水浴控制测定时的温度(25.0±1.0)℃,将白色塑料桶放入容量为800L的蓝色大桶(循环水控温)中测定耗氧率和排氨率。

1.3 实验设计

生长实验参考自然水域和实际养殖水体中溶氧变动情况,本研究设计5个溶解氧含量变动模式处理:

N—溶氧含量通过持续充空气维持在接近饱

和水平7.0mg/L;

S—充氧气使水体溶氧含量始终处于超饱和状态(>14.0mg/L);

N-L—溶氧含量在06:00通过充空气至09:00上升至近饱和水平(7.0mg/L)并维持至18:00,而在夜间停止充气自然下降至次日凌晨06:00最低(1.5mg/L)的昼夜循环;

S-N—溶氧含量在06:00通过充氧气至09:00上升到超饱和水平(>14.0mg/L)并维持至15:00停止充氧气,在18:00至次日06:00持续充空气维持在接近饱和水平7.0mg/L的昼夜循环;

S-N-L—每天06:00通过充空气至08:00上升至近饱和水平(7.0mg/L),然后充氧气在09:00达到超饱和状态(>14.0mg/L)并维持至15:00,然后停止充氧气开始充空气使溶解氧含量逐步下降,至18:00停止充空气维持至次日凌晨06:00的昼夜循环。

每一处理设3个重复,共用15个圆桶,圆桶的排列采用完全随机化区组设计,每个圆桶放鱼30尾,实验持续56d。实验鲮在水泥池中驯化1个月后,挑选健康且体质量较均匀的鲮置于实验圆桶中进行为期10d的驯化,禁食24h,经100mg/L的MS-222麻醉后,用吸水纸吸干鱼体表面水分后放入实验圆桶中进行实验,实验鲮初始平均体质量为(16.07±0.11)g(表1)。

能量代谢实验采用充氧法获得溶解氧含量超饱和的水体,通过充空气的方法获得溶解氧含量近饱和的水体。根据实验条件设计,分别测定了5个溶解氧变动模式下09:00~15:00、15:00~18:00、18:00~00:00、00:00~6:004个时间段内鲮能量代谢指标。每一处理设置10个重复,并设置3个不放鲮的空白对照以测定水体耗氧量。实验鲮的平均体质量为(31.47±1.44)g。

1.4 养殖管理

养殖期间除实验设计处理外,每天投喂方式与驯养期间相同。每天18:00投喂1h后清理粪便残饵并虹吸出1/3水量,然后补充相同的水量。

1.5 样品采集及预处理

生长实验组织样品:实验鲮每个处理取样20尾,用100mg/L的MS-222麻醉后解剖,分别取鳃、肝脏和肌肉各0.5g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 °C 下 10 000 r/min 离心 10 min,取上清液置于 -30 °C 冰箱保存待用。

血液样品采集:在每个 1.5 mL 离心管中加入 50 μ L 肝素钠抗凝剂,在 65 °C 烘干 24 h,冷却备用。生长实验鱼用 100 mg/L MS-222 麻醉后,用经 4 °C 预冷并用抗凝剂润洗的 1 mL 注射器从尾静脉取血,取出血液转移到离心管中摇匀,在 0 °C 下 10 000 r/min 离心 10 min,取上清液置于 -30 °C 冰箱保存待用。

能量代谢实验在生长实验结束时,将鲮禁食 24 h,然后放入白色塑料桶,同时采集水样,用 2.4 mol/L 氯化锰和碱性碘化钾 (NaOH 6.4 mol/L 和 KI 1.8 mol/L) 各 1 mL 混匀固定水体中溶解氧待测,并取 500 mL 水样加入 1 mL 三氯甲烷 (CHCl₃) 固定保存氨氮水样待测。计时 8 h 后用同样的方法取水样保存。

1.6 样品分析与测试

组织匀浆上清液和血浆中的总过氧化物歧化酶 (SOD) 活力、总抗氧化能力 (T-AOC)、抗超氧阴离子活力 (ASOR)、丙二醛 (MDA)、乳酸 (LD)、葡萄糖 (Glucose)、总谷胱甘肽 (T-GSH)、氧化型谷胱甘肽 (GSSG) 及还原型谷胱甘肽 (GSH) 含量分别使用购自南京建成生物工程研究所的试剂盒测定。

水样溶氧含量采用碘量法滴定测定,氨氮含量采用次溴酸钠氧化法测定^[11]。

1.7 数据计算

特定生长率 (SGR) 的计算公式如下:

$$SGR (\% / d) = 100 \times \ln(WF/WI) / 56$$

式中,WF 和 WI 分别为实验结束和实验开始时鲮的体质量(g),56 表示实验持续的时间为 56 d。

耗氧率的计算公式如下:

$$\text{耗氧率} [mg / (g \cdot h)] = (OI - OF) \times V / W / t$$

式中,OI 和 OF 分别为实验开始和实验结束时的溶氧含量(mg/L),V 为测定耗氧率的白色塑料桶容积(L),W 为实验鲮体质量(g),t 为耗氧率测定持续时间(h)。

排氨率的计算公式如下:

$$\text{排氨率} [mg / (g \cdot h)] = (ANF - ANI) \times V / W / t$$

式中,ANF 和 ANI 分别为实验开始和实验结束时的水体氨氮含量(mg/L),W 为实验鲮体质量(g),t 为排氨率测定持续时间(h)。

氧氮原子数比的计算公式如下:

$$\text{氧氮比} = (\text{耗氧率} / 16) / (\text{排氨率} / 14)$$

1.8 数据统计分析

采用 SPSS 11.0 软件对所有实验数据进行单因子方差分析 (One-Way ANOVA),对不同处理间的数据进行了 Duncan 氏多重比较,并对统一处理不同时间的数据进行了 Duncan 氏多重比较,以 $P < 0.05$ 作为差异显著的标准。

2 结果

2.1 不同溶氧变动模式对鲮幼鱼生长的影响

不同溶解氧变动模式对鲮幼鱼的生长影响显著,其中每天经历低氧时段 N-L 和 S-N-L 处理的鲮在实验结束时体质量显著小于其他处理,N、S-N 和 S 处理间鲮体质量差异不显著。生长实验结束后,鲮特定生长率 (SGR) 也有相似的结果,除此之外,正常溶氧处理 N 与超饱和溶氧处理 S 之间的 SGR 差异显著(表 1)。

表 1 不同溶氧变动模式对鲮生长的影响
Tab.1 Effect of variation of dissolved oxygen on the growth of mullet

处理 treatments	初始体质量/g initial body weight	终末体质量/g final body weight	特定生长率/(%/d) specific growth rate
N	16.04 ± 0.20 ^a	35.81 ± 0.65 ^b	1.54 ± 0.03 ^c
N-L	15.94 ± 0.13 ^a	30.91 ± 0.46 ^a	1.21 ± 0.02 ^a
S-N-L	16.00 ± 0.16 ^a	30.84 ± 0.87 ^a	1.19 ± 0.04 ^a
S-N	16.19 ± 0.06 ^a	37.37 ± 0.95 ^b	1.52 ± 0.04 ^{bc}
S	16.19 ± 0.06 ^a	35.04 ± 0.38 ^b	1.41 ± 0.02 ^b

注:同一列中不同字母上标表示存在差异显著($P < 0.05$),下同
Notes: Values with different letters in the same list were significantly different from each other ($P < 0.05$). The same as the following

2.2 不同溶氧变动模式对鲮幼鱼能量代谢的影响

不同溶氧变动处理对鲮日平均耗氧率影响显著,其中 N-L 处理显著高于 S-N 处理($P < 0.05$),其他处理间差异不显著($P > 0.05$)。S 处理的排氨率显著低于其他处理($P < 0.05$),其余处理间差异均不显著($P > 0.05$)。而 S 处理氧氮显著高于其他处理($P < 0.05$),其余处理之间无显著差异($P > 0.05$)(表 2)。

除 S 处理外,其他处理不同时间段之间的鲮耗氧率均存在显著差异($P < 0.05$)。经历过低氧 S-N-L 处理在 15:00 ~ 18:00 时间段的耗氧率显著高于其他时间段($P < 0.05$),其中 S-N-L 处理的耗氧

率高于其他所有数值(表3)。

不同溶氧变动模式对鳊排氮率影响显著,除 S-N 处理外,其他处理在不同时间段间均存在显著差异($P < 0.05$),且 09:00 ~ 15:00 和 15:00 ~ 18:00 时间段的排氮率基本均高于其他时间段。不同处理在 09:00 ~ 15:00 时间段,以 S-N 处理最低,与正常溶氧 N 处理差异显著。在 15:00 ~ 18:00 时间段,含有超饱和溶氧的 3 个处理均显著低于其他处理。在 18:00 ~ 00:00 时间段,S-N 处理显著高于其他处理。

氧氮比在同一处理不同时间段间均存在显著差异($P < 0.05$)。同一时间段不同处理间除 09:00 ~ 15:00 外,其余处理间差异显著($P < 0.05$)。

表 2 不同溶氧变动模式对鳊日平均能量代谢的影响

Tab.2 Effect of variation of dissolved oxygen on the energy metabolism of mullet

处理 treatments	耗氧率/ [mg/(g·h)] oxygen consumption rate	排氮率/ [mg/(g·h)] amonia-N excretion rate	氧氮比 ratio of atomic number between oxygen consumption rate and Amonia-N excretion rate(O:N)
N	0.294 ± 0.031 ^{ab}	0.014 ± 0.001 ^b	29.64 ± 2.80 ^a
N-L	0.375 ± 0.038 ^b	0.013 ± 0.001 ^b	28.38 ± 2.32 ^a
S-N-L	0.337 ± 0.032 ^{ab}	0.012 ± 0.002 ^b	27.01 ± 3.17 ^a
S-N	0.235 ± 0.015 ^a	0.012 ± 0.001 ^b	18.88 ± 1.34 ^a
S	0.336 ± 0.043 ^{ab}	0.008 ± 0.001 ^a	44.61 ± 4.13 ^b

表 3 不同溶氧变动模式不同时间段鳊能量代谢指标的影响

Tab.3 Effect of variation of dissolved oxygen on the energy metabolism of mullet during different periods

指标 indicators	处理 treatments	时间段 periods			
		09:00 ~ 15:00	15:00 ~ 18:00	18:00 ~ 00:00	00:00 ~ 07:00
耗氧率/[mg/(g·h)] oxygen consumption rate	N	0.291 ± 0.036 ^{aAB}	0.385 ± 0.031 ^{abB}	0.315 ± 0.056 ^{bAB}	0.236 ± 0.021 ^{aA}
	N-L	0.413 ± 0.050 ^{aAB}	0.519 ± 0.072 ^{bcB}	0.324 ± 0.032 ^{bA}	0.225 ± 0.036 ^{aA}
	S-N	0.321 ± 0.031 ^{ab}	0.235 ± 0.063 ^{aAB}	0.105 ± 0.005 ^{aA}	0.232 ± 0.017 ^{aAB}
	S-N-L	0.307 ± 0.042 ^{ab}	0.632 ± 0.074 ^{cC}	0.277 ± 0.018 ^{bB}	0.179 ± 0.021 ^{aA}
	S	0.392 ± 0.053 ^{aA}	0.279 ± 0.032 ^{aA}	0.326 ± 0.052 ^{bA}	0.289 ± 0.049 ^{aA}
排氮率/[mg/(g·h)] amonia-N excretion rate	N	0.024 ± 0.005 ^{bB}	0.023 ± 0.004 ^{bB}	0.006 ± 0.001 ^{aA}	0.008 ± 0.002 ^{aA}
	N-L	0.015 ± 0.001 ^{abB}	0.023 ± 0.001 ^{bC}	0.009 ± 0.001 ^{aA}	0.008 ± 0.001 ^{aA}
	S-N	0.013 ± 0.001 ^{aA}	0.011 ± 0.001 ^{aA}	0.015 ± 0.002 ^{bA}	0.010 ± 0.001 ^{aA}
	S-N-L	0.023 ± 0.002 ^{abB}	0.013 ± 0.002 ^{aA}	0.008 ± 0.001 ^{aA}	0.008 ± 0.001 ^{aA}
	S	0.015 ± 0.001 ^{abB}	0.006 ± 0.001 ^{aA}	0.005 ± 0.001 ^{aA}	0.006 ± 0.002 ^{aA}
氧氮比 ratio of atomic number between oxygen consumption rate and Amonia-N excretion rate (O: N)	N	19.72 ± 6.52 ^{aA}	19.33 ± 4.32 ^{aA}	50.06 ± 7.80 ^{cB}	26.24 ± 3.01 ^{aA}
	N-L	25.16 ± 3.76 ^{aAB}	19.86 ± 2.42 ^{aA}	31.97 ± 2.57 ^{bB}	26.39 ± 2.96 ^{aAB}
	S-N	22.39 ± 2.11 ^{ab}	21.42 ± 6.00 ^{aAB}	8.08 ± 1.45 ^{aA}	21.61 ± 1.70 ^{ab}
	S-N-L	12.59 ± 2.48 ^{aA}	46.66 ± 6.71 ^{bC}	29.42 ± 4.30 ^{bB}	21.74 ± 1.38 ^{ab}
	S	24.56 ± 3.54 ^{aA}	46.26 ± 6.41 ^{bB}	54.09 ± 5.55 ^{cB}	55.81 ± 4.92 ^{bB}

注:同一列中不同小写字母上标的数值相互之间差异显著;同一行中不同大写字母上标的数值相互之间差异显著,下同

Notes: Values with different lowercase letters in the same lines and different capital letters in the same list were significantly different from each other($P < 0.05$). The same as the following

2.3 不同溶氧变动模式对鳊各组织氧化应激指标的影响

与正常溶氧 N 处理相比,鳊血浆中 N-L 处理 T-SOD 含量在低氧阶段时降低,溶氧恢复正常后有所升高;S-N 和 S-N-L 处理在超饱和溶氧时明显升高,S 处理中也出现显著降低和显著升高现象,表明鳊血浆对低氧和超饱和溶氧产生的压力均做出氧化应激反应。N-L 和 S 处理 MDA 含量在 06:00 和 09:00 显著高于其余处理(表4)。经历低氧阶段的 N-L 和 S-N-L 处理血

浆中 Glu 含量整体偏低,说明低氧状态下,鳊动用血浆中部分葡萄糖分解进行供能。血浆中 LD 与其他处理相比,S-N-L 处理整体最低,表明周期性超饱和、正常溶氧和缺氧循环变动状态下,鳊将消耗大量能量来对抗氧化压力,同时将厌氧代谢产生的 LD 进行快速输出。分析表明,血浆中通过提高抗氧化酶 T-SOD 含量来应对溶氧变动产生的压力,同时氧化产物结果显示,低氧胁迫 N-L 和维持超饱和 S 处理对鳊血浆产生了较大氧化压力。

表 4 不同溶氧变动模式对不同时间鲮血浆中氧化应急指标含量的影响

Tab. 4 Effect of variation of dissolved oxygen on the content of oxidative stress indicators in plasma at different time

指标含量 contents of indicator		时间 time			
		06:00	09:00	15:00	18:00
总超氧化物歧化酶/(U/mL) total superoxide dismutase T-SOD	N	0.52 ± 0.06 ^{BB}	0.21 ± 0.06 ^{AA}	0.24 ± 0.04 ^{AA}	0.41 ± 0.06 ^{AB}
	N-L	0.43 ± 0.04 ^{abA}	0.37 ± 0.07 ^{abA}	0.26 ± 0.03 ^{abA}	0.41 ± 0.05 ^{aA}
	S-N	0.54 ± 0.02 ^{BB}	0.45 ± 0.04 ^{bAB}	0.36 ± 0.05 ^{abA}	0.38 ± 0.05 ^{aA}
	S-N-L	0.51 ± 0.03 ^{bA}	0.36 ± 0.07 ^{abA}	0.43 ± 0.04 ^{bcA}	0.41 ± 0.04 ^{aA}
	S	0.27 ± 0.05 ^{aA}	0.21 ± 0.03 ^{aA}	0.52 ± 0.04 ^{cB}	0.48 ± 0.06 ^{ab}
丙二醛/(nmol/L) malondialdehyde MDA	N	3.28 ± 0.47 ^{aA}	3.03 ± 0.28 ^{aA}	12.77 ± 2.86 ^{BB}	19.25 ± 1.49 ^{BC}
	N-L	14.66 ± 1.43 ^{bA}	17.59 ± 2.11 ^{bA}	20.89 ± 2.63 ^{bA}	18.06 ± 3.23 ^{bA}
	S-N	4.74 ± 1.82 ^{aA}	2.39 ± 0.23 ^{aA}	2.94 ± 0.13 ^{aA}	2.88 ± 0.26 ^{aA}
	S-N-L	2.41 ± 0.23 ^{aA}	3.69 ± 0.42 ^{aA}	3.73 ± 0.50 ^{aA}	2.40 ± 0.30 ^{aA}
	S	19.63 ± 2.58 ^{bA}	20.28 ± 1.93 ^{bA}	17.86 ± 1.64 ^{bA}	21.67 ± 1.13 ^{bA}
乳酸/(mmol/L) lactic acid LD	N	11.36 ± 1.27 ^{BB}	12.83 ± 0.48 ^{BB}	12.88 ± 0.66 ^{BB}	8.26 ± 0.71 ^{aA}
	N-L	9.57 ± 1.44 ^{bA}	10.18 ± 0.70 ^{aA}	11.34 ± 1.15 ^{bA}	9.84 ± 0.81 ^{aA}
	S-N	8.90 ± 0.64 ^{bA}	11.87 ± 0.80 ^{BB}	7.27 ± 0.87 ^{aA}	6.55 ± 1.15 ^{aA}
	S-N-L	3.70 ± 0.61 ^{aA}	10.14 ± 0.97 ^{BB}	7.18 ± 1.37 ^{aAB}	9.38 ± 1.48 ^{ab}
	S	12.35 ± 0.61 ^{bA}	10.58 ± 0.84 ^{aA}	12.13 ± 1.13 ^{bA}	14.21 ± 1.42 ^{aA}
葡萄糖/(mmol/L) glucose GLU	N	31.49 ± 3.17 ^{aAB}	47.91 ± 2.14 ^{cC}	30.59 ± 2.99 ^{abA}	40.83 ± 1.69 ^{bBC}
	N-L	26.33 ± 1.78 ^{aA}	28.30 ± 1.11 ^{aA}	33.90 ± 2.61 ^{abA}	32.36 ± 2.58 ^{abA}
	S-N	33.42 ± 1.01 ^{aA}	31.99 ± 1.59 ^{abA}	34.71 ± 1.73 ^{bA}	34.89 ± 2.04 ^{abA}
	S-N-L	34.02 ± 1.49 ^{ab}	29.36 ± 1.00 ^{ab}	23.71 ± 0.74 ^{aA}	29.75 ± 1.81 ^{ab}
	S	33.58 ± 2.06 ^{aA}	38.57 ± 3.12 ^{bA}	34.11 ± 2.20 ^{abA}	37.80 ± 2.24 ^{abA}

与正常溶氧 N 处理比较,鲮肌肉中 N-L 处理 T-SOD 含量最高;S 处理组的 T-AOC 含量显著升高;N-L 处理在溶氧恢复 09:00 时 ASOR 含量显著降低,S-N-L 处理所有时间点 ASOR 含量均显著低于正常溶氧 N 处理(表 5)。S-N、S-N-L 和 S 处理 MDA 含量在不同时间之间均存在显著差异。N-L 处理的低氧和恢复阶段、S-N 与 S-N-L 超饱和溶氧处理阶段和 S 处理 15:00 时 GSH 含量显著下降,说明低氧和超饱和溶氧都会导致 GSH 含量下降,直接反映鲮肌肉面临的氧化压力,因此鲮肌肉中 GSH 可用于对抗氧化压力,消除脂质过氧化物产物,避免对肌肉的损伤。GSH 产生的氧化型产物 GSSG 以 S 处理最高,同时 T-GSH 含量也最高。与正常溶氧处理相比,N-L 处理的 LD 含量整体最高,说明肌肉具有一定的厌氧代谢能力,能通过厌氧途径给机体提供能量,有利于提高鲮适应低氧环境的能力。从鲮肌肉中溶氧变动处理后的抗氧化应激指标和氧化产物可以总结,肌肉中通过提高 T-SOD 含量来应对正常溶氧-夜间低氧循环变动 N-L 处理低氧胁迫带来

的氧化压力,而 GSH 含量在应对低氧及超饱和溶氧时均表现出下降趋势(表 5)。

肝脏中的 T-SOD 与正常溶氧 N 处理相比,N-L 和 S-N 处理显著下降,S-N-L 和 S 处理无显著差异。N-L 处理 ASOR 含量最低,S 处理最高。4 个溶氧变动处理 T-AOC、MDA 和 LD 含量明显降低,且 S-N 处理 MDA 含量下降最明显,因此肝脏是主要的氧化应激器官,可以消除低氧及超饱和溶氧产生的脂质氧化产物和代谢产物。N-L 处理低氧阶段 06:00 时、S-N 处理超饱和溶氧阶段 15:00 时、S-N-L 处理低氧阶段 06:00 时和 S 处理 06:00 时 GSH 含量均表现出下降现象,说明低氧和超饱和溶氧都会导致 GSH 含量下降,其他溶氧正常时间段趋于正常水平,与溶氧变动节律基本类似。S 处理其他时间段 GSH 含量显著升高,说明一直维持超饱和溶氧对于肝脏产生较大氧化压力,肝脏通过显著升高 GSH 含量来积极应对用于消除超饱和溶氧产生的氧自由基。S-N、S-N-L 和 S 处理 T-GSH 和 GSSG 含量表现出依次升高趋势(表 6)。结果显示,肝脏中的 T-SOD 含量主要

应对 S-N-L 和 S 处理产生氧化压力,而 GSH 可以消除超饱和溶氧 S 处理产生的大量氧自由基,同时 GSH 在应对低氧和超饱和溶氧变动时均出现下降趋势。

表 5 不同溶氧变动模式不同时间鲮肌肉中氧化应急指标含量的影响

Tab. 5 Effect of variation of dissolved oxygen on the content of oxidative stress indicator in muscle at different time

指标含量 content of indicator		时间 time			
		06:00	09:00	15:00	18:00
总超氧化物歧化酶/ (U/mg prot) total superoxide dismutase T-SOD	N	21.98 ± 2.18 ^{bA}	18.55 ± 2.41 ^{bA}	18.00 ± 2.06 ^{bcA}	17.50 ± 1.67 ^{cA}
	N-L	17.91 ± 3.05 ^{bA}	24.64 ± 2.55 ^{bA}	23.75 ± 2.12 ^{cA}	23.37 ± 1.38 ^{Ac}
	S-N	4.81 ± 1.25 ^{aA}	3.76 ± 1.46 ^{aA}	5.18 ± 0.75 ^{aA}	6.16 ± 0.76 ^{aA}
	S-N-L	4.82 ± 1.54 ^{aA}	4.56 ± 0.94 ^{aA}	5.24 ± 1.13 ^{aA}	5.06 ± 0.85 ^{aA}
	S	8.32 ± 0.76 ^{aA}	10.22 ± 1.12 ^{aA}	12.81 ± 1.81 ^{bA}	12.31 ± 2.05 ^{bA}
总抗氧化能力/(U/mg prot) total antioxidative capacity T-AOC	N	0.28 ± 0.12 ^{aA}	0.17 ± 0.06 ^{aA}	0.08 ± 0.01 ^{aA}	0.12 ± 0.03 ^{aA}
	N-L	0.09 ± 0.02 ^{aA}	0.11 ± 0.02 ^{aA}	0.12 ± 0.02 ^{aAB}	0.22 ± 0.05 ^{aB}
	S-N	0.25 ± 0.15 ^{aA}	0.05 ± 0.01 ^{aA}	0.07 ± 0.01 ^{aA}	0.09 ± 0.01 ^{aA}
	S-N-L	0.05 ± 0.02 ^{aA}	0.04 ± 0.01 ^{aA}	0.11 ± 0.03 ^{aA}	0.05 ± 0.02 ^{aA}
	S	2.37 ± 0.33 ^{bA}	2.11 ± 0.35 ^{bA}	2.22 ± 0.33 ^{bA}	2.76 ± 0.37 ^{bA}
抗超氧阴离子/(U/g prot) antisuperoxide anion resistance ASOR	N	63.06 ± 6.78 ^{bA}	68.90 ± 10.31 ^{bA}	71.82 ± 6.42 ^{bA}	55.81 ± 16.18 ^{abA}
	N-L	67.68 ± 10.20 ^{bAB}	11.05 ± 5.30 ^{aA}	78.61 ± 15.34 ^{bB}	80.36 ± 12.83 ^{bB}
	S-N	28.77 ± 4.42 ^{aA}	11.88 ± 0.60 ^{aA}	24.81 ± 9.20 ^{aA}	31.01 ± 10.10 ^{aA}
	S-N-L	74.68 ± 8.23 ^{bAB}	98.26 ± 9.54 ^{bB}	86.86 ± 3.46 ^{bAB}	50.52 ± 3.12 ^{abA}
	S	82.41 ± 5.12 ^{bA}	83.76 ± 4.90 ^{bA}	87.38 ± 4.83 ^{bA}	85.95 ± 7.10 ^{bA}
丙二醛/(nmol/g prot) malondialdehyde MDA	N	0.17 ± 0.03 ^{aA}	0.16 ± 0.02 ^{abA}	0.16 ± 0.03 ^{aA}	0.14 ± 0.03 ^{aA}
	N-L	0.21 ± 0.03 ^{aA}	0.24 ± 0.02 ^{bA}	0.16 ± 0.03 ^{aA}	0.19 ± 0.03 ^{aA}
	S-N	0.13 ± 0.04 ^{aA}	0.06 ± 0.02 ^{aA}	0.08 ± 0.03 ^{aA}	0.50 ± 0.06 ^{bB}
	S-N-L	0.10 ± 0.02 ^{aA}	0.37 ± 0.08 ^{cB}	0.29 ± 0.09 ^{bAB}	0.07 ± 0.02 ^{aA}
	S	0.15 ± 0.02 ^{aAB}	0.18 ± 0.02 ^{bB}	0.11 ± 0.01 ^{aA}	0.10 ± 0.01 ^{aA}
总谷胱甘肽/(μmol/g prot) total glutathione T-GSH	N	56.26 ± 1.61 ^{abA}	49.38 ± 3.22 ^{abA}	61.09 ± 6.19 ^{bA}	55.96 ± 4.78 ^{abA}
	N-L	53.24 ± 3.69 ^{abA}	45.37 ± 2.19 ^{abA}	42.38 ± 3.91 ^{aA}	39.28 ± 3.36 ^{aA}
	S-N	49.11 ± 0.60 ^{aA}	39.38 ± 1.11 ^{aA}	58.04 ± 0.80 ^{bA}	73.81 ± 0.50 ^{bcB}
	S-N-L	69.73 ± 5.34 ^{abA}	61.52 ± 3.31 ^{bA}	58.73 ± 1.39 ^{bA}	63.33 ± 3.83 ^{bA}
	S	76.45 ± 12.12 ^{bA}	77.67 ± 17.25 ^{bA}	50.15 ± 7.28 ^{abA}	105.17 ± 18.19 ^{cA}
氧化型谷胱甘肽/ (μmol/g prot) oxidized glutathione GSSG	N	15.13 ± 5.35 ^{abA}	11.39 ± 2.31 ^{aA}	14.39 ± 1.53 ^{aA}	17.02 ± 3.18 ^{abA}
	N-L	17.72 ± 2.39 ^{abA}	17.19 ± 2.23 ^{abA}	15.97 ± 1.85 ^{abA}	16.54 ± 1.86 ^{aA}
	S-N	13.19 ± 2.10 ^{aA}	11.65 ± 2.01 ^{aA}	12.79 ± 2.47 ^{aA}	23.88 ± 2.57 ^{abB}
	S-N-L	19.65 ± 3.37 ^{abA}	23.69 ± 2.77 ^{bA}	21.02 ± 3.28 ^{bA}	18.83 ± 1.49 ^{abA}
	S	25.48 ± 6.06 ^{bA}	20.05 ± 8.94 ^{bA}	19.35 ± 9.23 ^{abA}	29.32 ± 5.31 ^{bA}
还原型谷胱甘肽/ (μmol/g prot) reduced glutathione GSH	N	26.00 ± 5.35 ^{abA}	26.60 ± 3.63 ^{abA}	32.31 ± 4.12 ^{bA}	21.92 ± 2.17 ^{bA}
	N-L	17.80 ± 3.91 ^{aB}	10.99 ± 1.33 ^{aAB}	10.44 ± 0.82 ^{aAB}	6.20 ± 1.15 ^{aA}
	S-N	22.73 ± 0.22 ^{abAB}	16.08 ± 1.39 ^{abA}	32.46 ± 1.83 ^{bB}	26.05 ± 1.39 ^{bAB}
	S-N-L	30.43 ± 2.32 ^{bB}	14.14 ± 2.31 ^{aA}	16.69 ± 2.15 ^{aAB}	25.67 ± 3.58 ^{bAB}
	S	25.49 ± 7.83 ^{abAB}	37.57 ± 9.31 ^{bB}	11.45 ± 4.39 ^{aA}	26.53 ± 12.52 ^{bAB}
乳酸/(mmol/g prot) lactic acid LD	N	3.04 ± 0.09 ^{bA}	2.90 ± 0.12 ^{cA}	3.09 ± 0.13 ^{bA}	3.09 ± 0.16 ^{bA}
	N-L	3.44 ± 0.23 ^{bA}	3.69 ± 0.20 ^{dAB}	4.65 ± 0.37 ^{cB}	3.92 ± 0.29 ^{cAB}
	S-N	1.40 ± 0.77 ^{aA}	0.58 ± 0.13 ^{aA}	0.59 ± 0.05 ^{aA}	0.50 ± 0.05 ^{aA}
	S-N-L	0.51 ± 0.07 ^{aA}	0.81 ± 0.04 ^{aA}	0.73 ± 0.15 ^{aA}	0.85 ± 0.24 ^{aA}
	S	2.98 ± 0.19 ^{bB}	2.19 ± 0.12 ^{bA}	2.93 ± 0.24 ^{bB}	2.48 ± 0.16 ^{bAB}

表 6 不同溶氧变动模式不同时间鲮肝脏中氧化应急指标含量的影响
 Tab. 6 Effect of variation of dissolved oxygen on the content of oxidative stress indicator in liver at different time

指标含量 contents of indicator		时间 time			
		06:00	09:00	15:00	18:00
总超氧化物歧化酶/ (U/mg prot) total superoxide dismutase T-SOD	N	20.00 ± 2.84 ^{cA}	22.53 ± 2.16 ^{bA}	20.74 ± 1.83 ^{bA}	18.53 ± 1.65 ^{bA}
	N-L	9.17 ± 1.33 ^{abA}	9.09 ± 1.93 ^{aA}	8.02 ± 2.07 ^{aA}	18.31 ± 1.75 ^{bA}
	S-N	5.29 ± 0.45 ^{aA}	5.12 ± 1.03 ^{aA}	7.32 ± 0.75 ^{aA}	10.36 ± 1.12 ^{aA}
	S-N-L	17.70 ± 2.33 ^{bcA}	17.95 ± 2.65 ^{bA}	18.33 ± 2.04 ^{bA}	13.92 ± 1.66 ^{abA}
	S	25.27 ± 3.81 ^{cA}	19.43 ± 1.32 ^{bA}	14.95 ± 0.93 ^{bA}	19.57 ± 2.12 ^{bA}
总抗氧化能力/(U/mg prot) total antioxidative capacity T-AOC	N	1.59 ± 0.10 ^{bA}	1.63 ± 0.13 ^{cA}	1.39 ± 0.06 ^{bA}	1.71 ± 0.14 ^{bA}
	N-L	0.44 ± 0.08 ^{aA}	0.15 ± 0.05 ^{aA}	0.14 ± 0.02 ^{aA}	0.16 ± 0.03 ^{aA}
	S-N	0.27 ± 0.07 ^{aA}	0.33 ± 0.08 ^{aA}	0.60 ± 0.24 ^{aA}	0.25 ± 0.08 ^{aA}
	S-N-L	0.33 ± 0.09 ^{aA}	0.93 ± 0.16 ^{bA}	0.33 ± 0.09 ^{aA}	0.40 ± 0.02 ^{aA}
	S	0.47 ± 0.08 ^{aA}	0.48 ± 0.07 ^{aA}	0.40 ± 0.03 ^{aA}	1.01 ± 0.42 ^{abA}
抗超氧阴离子/(U/g prot) antiperioxide anion resistance ASOR	N	82.17 ± 23.69 ^{bcA}	74.07 ± 15.92 ^{bcA}	58.00 ± 7.80 ^{abcA}	43.81 ± 11.48 ^{abA}
	N-L	16.58 ± 2.82 ^{aA}	22.01 ± 2.34 ^{aA}	20.01 ± 2.27 ^{aA}	29.84 ± 4.04 ^{aA}
	S-N	48.99 ± 3.83 ^{abA}	46.43 ± 3.94 ^{abA}	30.85 ± 4.60 ^{abA}	68.21 ± 7.32 ^{abA}
	S-N-L	72.26 ± 7.67 ^{abcA}	53.92 ± 7.88 ^{abA}	70.63 ± 8.69 ^{bcA}	63.93 ± 3.07 ^{abA}
	S	112.41 ± 17.17 ^{cA}	89.76 ± 7.41 ^{cA}	74.90 ± 7.22 ^{cA}	80.61 ± 4.45 ^{bA}
丙二醛/(nmol/g prot) malondialdehyde MDA	N	0.54 ± 0.05 ^{cA}	0.62 ± 0.08 ^{cA}	0.45 ± 0.06 ^{aA}	0.74 ± 0.05 ^{cA}
	N-L	0.29 ± 0.03 ^{abA}	0.43 ± 0.05 ^{bA}	0.46 ± 0.05 ^{aA}	0.44 ± 0.09 ^{abA}
	S-N	0.19 ± 0.02 ^{aA}	0.16 ± 0.02 ^{aA}	0.37 ± 0.04 ^{aA}	0.22 ± 0.04 ^{aA}
	S-N-L	0.37 ± 0.04 ^{bA}	0.26 ± 0.03 ^{abA}	0.36 ± 0.09 ^{aA}	0.33 ± 0.05 ^{abA}
	S	0.40 ± 0.06 ^{bcA}	0.35 ± 0.04 ^{abA}	0.30 ± 0.04 ^{aA}	0.54 ± 0.06 ^{bcA}
总谷胱甘肽/(μmol/g prot) total glutathione T-GSH	N	33.27 ± 2.71 ^{aA}	36.39 ± 1.86 ^{aA}	30.17 ± 1.59 ^{aA}	34.19 ± 3.32 ^{aA}
	N-L	29.39 ± 0.88 ^{aA}	31.32 ± 2.29 ^{aA}	35.78 ± 3.23 ^{aA}	34.77 ± 3.36 ^{aA}
	S-N	47.68 ± 5.01 ^{abA}	58.56 ± 5.92 ^{bA}	62.51 ± 10.38 ^{bA}	54.89 ± 6.72 ^{bA}
	S-N-L	62.55 ± 4.32 ^{bcA}	92.87 ± 7.85 ^{cA}	70.02 ± 14.03 ^{bcA}	84.20 ± 12.81 ^{bA}
	S	99.89 ± 10.52 ^{cA}	111.10 ± 11.35 ^{cA}	111.60 ± 9.88 ^{cA}	171.83 ± 17.69 ^{cA}
氧化型谷胱甘肽/ (μmol/g prot) oxidized glutathione GSSG	N	6.38 ± 1.17 ^{aA}	7.28 ± 0.93 ^{aA}	6.69 ± 2.94 ^{aA}	5.79 ± 0.89 ^{aA}
	N-L	7.37 ± 0.96 ^{aA}	8.52 ± 1.74 ^{aA}	7.93 ± 1.25 ^{aA}	7.13 ± 3.31 ^{aA}
	S-N	13.50 ± 1.32 ^{abA}	13.34 ± 1.22 ^{aA}	25.61 ± 8.71 ^{aA}	16.60 ± 1.68 ^{abA}
	S-N-L	25.80 ± 3.41 ^{bcA}	35.49 ± 6.58 ^{bA}	27.44 ± 4.59 ^{aA}	24.71 ± 3.41 ^{bcA}
	S	45.38 ± 9.01 ^{cA}	34.38 ± 5.49 ^{bA}	25.29 ± 1.93 ^{aA}	38.54 ± 6.99 ^{cA}
还原型谷胱甘肽/ (μmol/g prot) reduced glutathione GSH	N	20.51 ± 2.38 ^{bcA}	21.83 ± 1.77 ^{bA}	16.79 ± 2.22 ^{aA}	22.61 ± 1.81 ^{aA}
	N-L	14.65 ± 2.93 ^{abA}	14.28 ± 1.13 ^{aA}	19.92 ± 3.22 ^{aA}	20.51 ± 2.29 ^{aA}
	S-N	36.25 ± 3.76 ^{cB}	31.92 ± 5.81 ^{bcB}	11.28 ± 4.89 ^{aA}	21.18 ± 4.31 ^{aAB}
	S-N-L	10.96 ± 4.02 ^{aA}	21.05 ± 7.54 ^{abAB}	15.14 ± 5.16 ^{abAB}	34.79 ± 7.20 ^{abB}
	S	9.14 ± 5.32 ^{aA}	42.33 ± 4.06 ^{cB}	61.02 ± 10.47 ^{bBC}	94.75 ± 17.11 ^{bcB}
乳酸/(mmol/g prot) lactic acid LD	N	0.87 ± 0.06 ^{cA}	1.06 ± 0.09 ^{bA}	1.70 ± 0.17 ^{bA}	0.98 ± 0.07 ^{cA}
	N-L	0.12 ± 0.05 ^{aA}	0.34 ± 0.09 ^{aA}	0.37 ± 0.09 ^{aA}	0.23 ± 0.05 ^{abA}
	S-N	0.31 ± 0.04 ^{bA}	0.34 ± 0.10 ^{aA}	0.24 ± 0.04 ^{aA}	0.19 ± 0.03 ^{abA}
	S-N-L	0.10 ± 0.01 ^{aA}	0.24 ± 0.05 ^{aA}	0.09 ± 0.06 ^{aA}	0.05 ± 0.03 ^{aA}
	S	0.21 ± 0.03 ^{abA}	0.26 ± 0.02 ^{aA}	0.33 ± 0.04 ^{aA}	0.41 ± 0.06 ^{bA}

与正常溶氧处理 N 相比,鳃组织中的 N-L 处理在 06:00 和 09:00 时与 S 处理的所有时间段, T-SOD 含量显著升高。4 个溶氧变动处理的 T-AOC 含量显著下降。S-N 和 S-N-L 处理的 ASOR 含量普遍偏高。4 个溶氧变动处理 MDA

含量与正常溶氧 N 处理相比均有所下降,其中以 S-N-L 下降最明显, S 处理降低最少,同时 MDA 含量整体高于肌肉和肝脏,结果显示,鳃应对氧化应激的能力较差,主要是由于鳃作为呼吸器官的缘故。N-L 处理的 LD 含量最高,之后慢慢下降,

其他处理的 LD 含量整体偏低,说明鳃可以将氧化代谢产物快速输出。含有低氧阶段的 N-L 和 S-N-L 处理的 T-GSH 和 GSSG 含量显著低于其他处理。N-L、S-N 处理超饱和溶解和恢复阶段、S-N-L 处理低氧阶段和超饱和阶段和 S 处理 GSH 含量显著下降,说明低氧和超饱和和溶氧都会导致

GSH 含量显著降低(表 7)。鳃作为呼吸器官,溶氧变动直接影响鳃组织中的氧化应激指标含量,鳃中的 T-SOD 主要应对 N-L 处理低氧胁迫和 S 处理持续超饱和溶氧产生的氧化压力。与肝脏和肌肉组织一样,鳃中 GSH 含量在低氧和超饱和条件下均出现下降趋势。

表 7 不同溶氧变动模式不同时间鳃中氧化应急指标含量的影响

Tab. 7 Effect of variation of dissolved oxygen on the content of oxidative stress indicator in gill at different time

指标含量 contents of indicator		时间 time			
		06:00	09:00	15:00	18:00
总超氧化物歧化酶/ (U/mg prot) total superoxide dismutase T-SOD	N	14.23 ± 3.52 ^{abA}	5.00 ± 2.02 ^{aA}	8.37 ± 2.77 ^{aA}	10.50 ± 3.95 ^{aA}
	N-L	21.45 ± 1.87 ^{bB}	13.22 ± 2.59 ^{bcA}	6.55 ± 1.65 ^{aA}	10.38 ± 2.06 ^{aA}
	S-N	8.01 ± 1.16 ^{aA}	7.13 ± 1.39 ^{abA}	6.67 ± 1.12 ^{aA}	8.59 ± 1.50 ^{aA}
	S-N-L	9.46 ± 2.25 ^{aA}	8.54 ± 2.16 ^{abA}	10.45 ± 2.09 ^{aA}	9.07 ± 0.87 ^{aA}
	S	18.88 ± 2.17 ^{bA}	20.21 ± 1.38 ^{cA}	17.74 ± 1.07 ^{bA}	21.69 ± 1.85 ^{bA}
总抗氧化能力/(U/mg prot) total antioxidative capacity T-AOC	N	2.41 ± 0.14 ^{bA}	2.55 ± 0.15 ^{bA}	2.82 ± 0.27 ^{bA}	2.32 ± 0.26 ^{bA}
	N-L	0.27 ± 0.03 ^{aA}	0.33 ± 0.03 ^{aA}	0.30 ± 0.05 ^{aA}	0.28 ± 0.03 ^{aA}
	S-N	0.11 ± 0.02 ^{abC}	0.15 ± 0.03 ^{aC}	0.05 ± 0.01 ^{aAB}	0.02 ± 0.01 ^{aA}
	S-N-L	0.17 ± 0.05 ^{aA}	0.06 ± 0.03 ^{aA}	0.07 ± 0.04 ^{aA}	0.09 ± 0.03 ^{aA}
	S	0.23 ± 0.02 ^{aA}	0.29 ± 0.03 ^{aA}	0.27 ± 0.03 ^{aA}	0.21 ± 0.02 ^{aA}
抗超氧阴离子/(U/g prot) antisuperoxide anion resistance ASOR	N	104.05 ± 22.52 ^{aA}	70.36 ± 19.31 ^{aA}	56.94 ± 13.13 ^{aA}	111.30 ± 10.66 ^{bcA}
	N-L	105.23 ± 8.32 ^{aC}	61.60 ± 11.10 ^{abB}	20.81 ± 3.32 ^{aA}	20.88 ± 2.07 ^{aA}
	S-N	116.74 ± 10.43 ^{aA}	158.95 ± 12.23 ^{bB}	136.00 ± 8.95 ^{bcAB}	133.09 ± 10.21 ^{cAB}
	S-N-L	185.61 ± 9.52 ^{bA}	116.04 ± 18.21 ^{abA}	163.99 ± 15.43 ^{cA}	140.46 ± 12.40 ^{cA}
	S	75.38 ± 8.61 ^{aA}	75.41 ± 9.63 ^{aA}	82.13 ± 11.39 ^{abA}	74.54 ± 7.88 ^{bA}
丙二醛/(nmol/g prot) malondialdehyde MDA	N	1.78 ± 0.07 ^{dB}	1.62 ± 0.08 ^{dB}	1.17 ± 0.06 ^{dA}	1.13 ± 0.08 ^{cA}
	N-L	0.85 ± 0.02 ^{EB}	0.81 ± 0.02 ^{bcB}	0.66 ± 0.02 ^{bA}	0.78 ± 0.03 ^{bB}
	S-N	0.52 ± 0.05 ^{bA}	0.59 ± 0.06 ^{bA}	0.49 ± 0.06 ^{bA}	0.38 ± 0.09 ^{aA}
	S-N-L	0.20 ± 0.03 ^{aC}	0.04 ± 0.01 ^{aA}	0.10 ± 0.03 ^{aAB}	0.15 ± 0.03 ^{abC}
	S	1.03 ± 0.07 ^{cAB}	1.10 ± 0.15 ^{cB}	0.90 ± 0.04 ^{cAB}	0.77 ± 0.03 ^{bA}
总谷胱甘肽/(μmol/g prot) total glutathione T-GSH	N	68.82 ± 3.22 ^{bA}	73.19 ± 1.79 ^{bAB}	83.55 ± 3.72 ^{dB}	77.79 ± 1.54 ^{cdAB}
	N-L	23.26 ± 1.83 ^{aA}	29.71 ± 1.92 ^{aA}	25.36 ± 1.17 ^{aA}	24.43 ± 1.09 ^{aA}
	S-N	66.86 ± 1.20 ^{bA}	68.99 ± 1.20 ^{bA}	68.31 ± 0.78 ^{cA}	70.11 ± 1.09 ^{cA}
	S-N-L	19.79 ± 2.31 ^{aA}	32.57 ± 1.39 ^{abB}	40.32 ± 2.76 ^{bB}	42.13 ± 3.56 ^{bB}
	S	67.20 ± 5.38 ^{bA}	70.33 ± 3.00 ^{bA}	76.88 ± 2.83 ^{cdA}	80.38 ± 2.18 ^{dA}
氧化型谷胱甘肽/ (μmol/g prot) oxidized glutathione GSSG	N	23.26 ± 1.75 ^{bA}	25.82 ± 2.31 ^{bA}	30.71 ± 3.39 ^{bA}	27.74 ± 1.39 ^{bA}
	N-L	7.49 ± 1.29 ^{aA}	8.23 ± 2.02 ^{aA}	9.64 ± 2.51 ^{aA}	7.95 ± 1.57 ^{aA}
	S-N	27.31 ± 1.73 ^{bcA}	29.26 ± 2.71 ^{bA}	28.89 ± 2.01 ^{bA}	33.59 ± 3.18 ^{bA}
	S-N-L	6.44 ± 0.85 ^{aA}	8.92 ± 1.78 ^{aA}	10.33 ± 2.29 ^{aA}	9.91 ± 1.86 ^{aA}
	S	31.86 ± 4.77 ^{cA}	31.45 ± 10.29 ^{bA}	29.96 ± 7.17 ^{bA}	33.39 ± 6.71 ^{bA}
还原型谷胱甘肽/ (μmol/g prot) reduced glutathione GSH	N	22.30 ± 2.13 ^{cA}	21.55 ± 1.71 ^{cA}	22.13 ± 2.24 ^{cA}	22.31 ± 3.31 ^{cA}
	N-L	8.28 ± 0.97 ^{bAB}	13.25 ± 1.08 ^{bB}	6.08 ± 0.85 ^{aA}	8.53 ± 1.09 ^{bAB}
	S-N	22.24 ± 2.22 ^{cC}	10.47 ± 1.17 ^{abB}	10.53 ± 2.23 ^{abB}	2.93 ± 0.76 ^{aA}
	S-N-L	6.91 ± 0.81 ^{abA}	14.73 ± 1.03 ^{bB}	19.66 ± 1.52 ^{cbC}	22.31 ± 1.78 ^{cC}
	S	3.48 ± 0.93 ^{aA}	7.43 ± 1.08 ^{aA}	16.96 ± 1.94 ^{bcB}	13.60 ± 2.23 ^{bB}
乳酸/(mmol/g prot) lactic acid LD	N	1.25 ± 0.06 ^{bA}	2.02 ± 0.28 ^{bB}	1.48 ± 0.17 ^{bAB}	1.47 ± 0.14 ^{bAB}
	N-L	2.11 ± 0.07 ^{EB}	1.49 ± 0.37 ^{bB}	0.19 ± 0.04 ^{aA}	0.24 ± 0.05 ^{aA}
	S-N	0.06 ± 0.01 ^{aA}	0.06 ± 0.01 ^{aA}	0.17 ± 0.03 ^{abB}	0.15 ± 0.03 ^{abB}
	S-N-L	0.19 ± 0.05 ^{aA}	0.23 ± 0.02 ^{aA}	0.20 ± 0.08 ^{aA}	0.10 ± 0.04 ^{aA}
	S	0.24 ± 0.05 ^{aA}	0.34 ± 0.04 ^{aA}	0.37 ± 0.05 ^{aA}	0.41 ± 0.04 ^{aA}

3 讨论

3.1 不同溶氧变动对鲮幼鱼生长的影响

本研究结果显示,5种溶氧变动模式下,将初始规格相近的鲮幼鱼在其他水质指标均无明显差异的条件下饲养相同天数后,鲮幼鱼的终末体质量和特定生长率(SGR)均表现显著差异,其中具有低溶氧经历的N-L和S-N-L处理的鲮体质量和SGR显著低于其他处理,这与罗非鱼(*Tilapia aureus*)^[12]和舌齿鲈(*Dicentrarchus labrax*)^[13]以及本研究前期发现鲮在经历低溶氧环境的特定生长率低于高溶氧环境的结果类似。本实验中N-L和S-N-L 2个溶氧变动模式在18:00~06:00间停止充气,溶氧从7.0 mg/L自然下降至1.5 mg/L,低氧阶段鲮的需氧量和代谢率降低,蛋白质和脂质等营养物质转化为生长能的能力减弱,进而引起鲮体内储存的有效能量降低^[14],除此之外,N-L和S-N-L溶氧模式是正常溶氧,低氧及超饱和溶氧的昼夜循环变动,鲮不但要应对低氧及超饱和溶氧产生的氧化压力,还要为应对溶氧恢复后的氧化压力做准备^[15-16],必然会消耗更多的物质和能量,因此最终导致终末体质量和特定生长率显著降低。而一直维持超饱和溶氧S处理的鲮SGR与正常溶氧N处理间差异显著,原因为鲮在超饱和溶氧环境中,能量代谢率大幅度提高,导致体内氧自由基产生量急剧增加^[17],鲮需要消耗一定的物质和能量用于对抗氧化压力,从而造成生长能量有所减少的结果。

3.2 不同溶氧变动对鲮能量代谢的影响

研究表明,5种溶氧变动模式鲮日平均耗氧率只有N-L(最高)和S-N(最低)处理间存在显著差异。经历过低氧变动N-L和N-S-L处理的鲮耗氧率在15:00~18:00间显著高于其他时间段,说明鲮在低氧之前,可以通过提高耗氧率,积极为溶氧下降做准备,因此日平均耗氧率较高。而S-N处理从超饱和溶氧到充空气维持正常溶氧之后,鲮需氧量下降,耗氧率开始降低,在18:00~00:00时间段最低,导致日平均耗氧率较低。有研究指出,在严重低氧环境下,鲫(*Carassius auratus*)的肝细胞可以快速降低耗氧率^[14],因此鱼类可以通过降低代谢速率、改变脑和心脏血流速率和能量有效代谢途径等一系列的生理活动来适应低氧环境^[16]。

有氧呼吸是水生生物的基础代谢之一,耗氧率和排氮率可以作为衡量鱼类氨基酸吸收代谢的重要指标,同时氧氮比(O:N)是鱼类基础代谢用于反映鱼类能量代谢底物组成的指标。O:N比值越低,说明以蛋白质作为代谢底物,而比值越高,表明蛋白质比例下降而碳水化合物升高。S处理的鲮日平均排氮率最低,氧氮比最高,与不同时间段排氮率和氧氮比的表现规律基本一致,说明S处理的鲮在持续超饱和溶氧环境中,较高的耗氧量带来鲮快速生长,同时快速生长导致的高代谢率引起体内氧自由基的增加,机体面临较高的氧化压力^[17]。为获取更多能量,鲮通过调整能量代谢底物,改变能量有效代谢途径,保证快速生长和应对超饱和溶氧环境产生的氧化压力^[17-18]。可以推测在持续超饱和溶氧条件下,鲮幼鱼以蛋白质作为能源的比例逐渐减少,对脂肪和碳水化合物的利用相应增加,从而导致排氮率下降和氧氮比值升高。

3.3 不同溶氧变动对鲮不同组织中氧化应激指标含量变化的影响

DO是影响鱼类等水生生物正常生长代谢的重要环境因子,低氧或者超饱和溶氧都会影响鱼类的抗氧化防御体系。在缺氧时,鱼类不仅要应对溶解氧供应受限带来的生理胁迫,还要为应对溶解氧恢复后的氧化压力做准备。Hermes-Lima等研究^[15]提出,动物在溶氧变动范围较大的环境中,随着某些环境因子下降(低氧或者休眠等),抗氧化能力就会有所加强,来应对溶氧快速恢复产生的氧化压力。在低氧条件下,金鱼肝脏中过氧化氢酶CAT的活力增加^[18]。同样在低氧环境中,德国镜鲤(*Cyprinus carpio*)肝脏、脑和鳃中超氧化物歧化酶SOD活力升高^[19],脑中过氧化氢酶CAT和谷胱甘肽过氧化物酶GPx活力也会升高^[2]。除此之外,在低氧和溶氧快速恢复期间,抗氧化酶的含量更多表现出不变或者下降现象来应对氧化压力^[1]。在鲮血浆、肌肉和鳃中,N-L处理低氧和溶氧恢复阶段T-SOD含量较正常溶氧处理整体偏高,而肝脏中T-SOD却显著下降。只有肌肉中T-AOC和ASOR含量在低氧期间与正常溶氧N处理相差不大,在溶氧恢复期间出现逐渐升高的趋势。因此鲮不同组织应对正常-低氧循环变动胁迫的能力表现不同,且肌肉应对低氧胁迫的能力较强。

在溶解氧较高的环境中,鱼类一方面要通过生长调节保证快速生长,同时高速生长导致的高代谢率会引起体内活性氧生成增加,机体面临较高的氧化压力^[1]。在超饱和溶氧水体中,虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) SOD 活力、过氧化氢酶和谷胱甘肽过氧化物酶 GPx 活力上升^[20]。140%~150% 超饱和溶氧处理数周,大西洋鲑 (*Salmo salar*) 肝脏中的 SOD 和过氧化氢酶的活力升高,但3个月后活力开始下降^[21]。本研究中鲢血浆和鳃中,持续超饱和溶氧 S 处理 T-SOD 含量与正常溶氧相比有所增加,S-N 溶氧变动处理血浆和鳃 T-SOD 含量变化不明显,S-N-L 溶氧变动处理肝脏和血浆 T-SOD 含量与正常溶氧处理相差明显,其余均表现出下降趋势。因此鲢肝脏、血浆和鳃均可通过维持或提高一定抗氧化酶含量来应对超饱和溶氧产生的氧化压力。

在鲤科中,多种鲫鱼可以通过改变鳃的形态来增加呼吸的表面积,加快葡萄糖发酵最终产物乙醇和二氧化碳的排出避免酸中毒^[16,22]。4个溶氧变动处理模式下,鲢肝脏与正常溶氧相比,MDA 和 LD 含量均显著下降,说明鲢肝脏对于氧化产物具有较强清除能力,避免氧化产物和酸积累产生中毒现象^[23],因此肝脏是鲢最主要的氧化应激器官。

谷胱甘肽 (GSH) 作为一类小分子抗氧化剂参与一系列至关重要的保护细胞功能,包括消除氧自由基,解毒亲电体,维持巯基-二硫键的平衡和信号转导等,在鱼类应对氧化压力中起非常重要的作用,当出现氧化压力时,谷胱甘肽的合成重新开始^[24]。氧化型谷胱甘肽的增加 (GSSG) 可以作为氧化应激强度的一种良好生物标志物,通常细胞中 GSH/GSSG 比例较高,但在出现氧化压力情况下,GSH 含量就会下降,GSSG 含量升高^[1]。鲫器官中含有较高水平的 GSH,以肝脏中最高^[18],在经历 8 h 缺氧胁迫后,肾脏中 GSH 含量下降明显,而在溶氧恢复 14 h 后升高至正常溶氧处理的水平。德国镜鲤在缺氧状态下,脑、肝脏、肌肉和肾脏 GSH 含量与正常溶氧处理相比差异不大,而在溶氧恢复 14 h 后肝脏和肾脏中 GSH 含量增加至正常溶氧时两倍^[2],说明在溶氧恢复后产生的氧化压力需要更多的 GSH。

大西洋鲑在超饱和溶氧条件下对血浆产生一定的氧化压力,与正常溶氧相比,GSH 含量有短

暂下降,但长期暴露会导致 GSH 增加,GSSG 和 OSI (oxidative stress index) 降低,表明为积极应对氧化压力机体内氧化防御保护机制被激活^[25]。在 14 d 持续超饱和溶氧条件下,虹鳟体内的 GSH 含量变化不如超饱和-正常溶氧周期性 S-N 变动明显。在后者情况中,GSH 和 T-GSH 增加而 GSSG 含量下降^[20],加速 GSH 合成和分解,鱼体对周期性溶氧变动产生的氧化压力作出积极适应响应。在本研究中,鲢肝脏、肌肉和鳃组织在 S-N 和 S-N-L 处理中,低氧及超饱和溶氧都导致还原型 GSH 含量下降,说明低氧及超饱和溶氧都会对鲢产生一定的氧化压力,GSH 含量与氧化压力呈负相关,与虹鳟应对超饱和-正常溶氧周期性变动有所不同。但持续超饱和溶氧 S 处理,GSH 含量最高,本研究中实验进行 56 d,长时间的超饱和溶氧会产生较高的压力,鲢体内的保护机制被激活,从而导致 GSH 含量显著增加,与上述大西洋鲑的表现一致。因此 GSH/GSSG 在鲢在低氧及超饱和溶氧产生氧化压力中起到非常重要的适应调节作用。

4 小结

5种溶氧变动模式对鲢的生长、能量代谢和氧化应激影响显著。经历低氧胁迫阶段的鲢特定生长率显著低于其他处理。而持续超饱和溶氧处理的鲢排氨率和氧氮比显著高于其他处理。低氧及超饱和溶氧均对鲢产生一定的氧化压力。肝脏是鲢主要的氧化应激器官。还原型 GSH 在应对低氧和超饱和溶氧产生的氧化压力中起非常重要的调节作用。

参考文献:

- [1] Dong X Y. Effects of dissolved oxygen and stocking density on growth and physiological parameters of juvenile Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus* [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2008. [董晓煜. 溶氧水平与养殖密度对褐牙鲆幼鱼生长及其生理机能的影响. 青岛: 中国海洋大学, 2008.]
- [2] Song X F, Chen Y M, Peng L, et al. Effects of DO, ammonia and nitrite on growth and metabolism of juvenile turbot [J]. *Fishery Modernization*, 2012, 39 (6): 35 - 38. [宋协法, 陈义明, 彭磊, 等. 溶解氧、非离子氨和亚硝酸氮对大菱鲆幼鱼生长代谢的影响研究. 渔业现代化, 2012, 39(6): 35 - 38.]
- [3] 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*, 2006, 144(3): 283 - 289.
- [4] Lushchak V I, Bagnyukova T V, Lushchak O V, *et al.* Hypoxia and recovery perturb free radical processes and antioxidant potential in common carp (*Cyprinus carpio*) tissues [J]. *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology*, 2005, 37(6): 1319 - 1330.
- [5] Fang Y Z. Reactive oxygen species in organisms [C] // Fang Y Z, Zheng R L, Eds. *Theory and application of free radical biology*. Beijing: Science Press, 2002: 122 - 126.
- [6] Shi Z H, Peng S M, Hou J L. The prospects of resources exploitation and ecological culture of Mugilidae in China [J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2010, 31(2): 121 - 124. [施兆鸿, 彭士明, 侯俊利. 我国鲮梭鱼类资源开发及其生态养殖前景的探讨. *渔业科学进展*, 2010, 31(2): 121 - 124.]
- [7] Peng S M, Shi Z H, Chen C. The current research and prospect on the nutritional and environmental factors of *Mugil cephalus* and *Liza haematocheila* [J]. *Marine Fisheries*, 2008, 30(4): 356 - 362. [彭士明, 施兆鸿, 陈超. 鲮梭鱼营养与环境因子方面的研究现状及展望. *海洋渔业*, 2008, 30(4): 356 - 362.]
- [8] Cai X H, Liu X J, Peng Y H, *et al.* Serum enzyme activity of *Mugil cephalus* Linnaeus artificially infected by *Vibrio parahaemolyticus*, *Vibrio vulnificus* and *Vibrio harveyi* [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2014, 45(1): 137 - 142. [蔡小辉, 刘旭佳, 彭银辉, 等. 人工感染 3 种弧菌对鲮鱼血清酶活性的影响. *南方农业学报*, 2014, 45(1): 137 - 142.]
- [9] Xu H S. Fishery status and spawning population characteristic of *Mugil cephalus* in coastal waters of Putian [J]. *Journal of Fujian Fisheries*, 2012, 34(4): 316 - 319. [徐华珊. 福建莆田近海鲮鱼渔业现状及秋冬季产卵群体特点. *福建水产*, 2012, 34(4): 316 - 319.]
- [10] Li J E, Cao S H, Ou Y J, *et al.* Influence of temperature, salinity, and pH on oxygen consumption rate, ammonia excretion rate, and suffocation point in juvenile *Mugil cephalus* [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2014, 21(5): 954 - 962. [李加儿, 曹守花, 区又君, 等. 温度、盐度和 pH 对鲮幼鱼耗氧率、排氨率以及窒息点的影响. *中国水产科学*, 2014, 21(5): 954 - 962.]
- [11] Standardization administration of the People's Republic of China. *The specification for marine monitoring, Part 4: Seawater analysis* [S]. Beijing: Standards Press of China, 2007. [中国国家标准化管理委员会. 海水监测规范第 4 部分, 海水分析. 北京: 中国标准出版社, 2007.]
- [12] Papoutsoglou S E, Voutsinos G A. Influence of feeding level on growth rate of *Tilapia aureus* (Steindachner) reared in a closed circulated system [J]. *Aquaculture Manage*, 1988, 19(3): 291 - 298.
- [13] Thetmeyer H, Waller U, Black K D, *et al.* Growth of European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) under hypoxic and oscillating oxygen conditions [J]. *Aquaculture*, 1999, 174(3-4): 355 - 367.
- [14] Krumschnabel G, Schwarzbaum P J, Lisch J, *et al.* Oxygen-dependent energetics of anoxia-tolerant and anoxia-intolerant hepatocytes [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2000, 203(5): 951 - 959.
- [15] Hermes-Lima M, Zenteno-Savin T. Animal response to drastic changes in oxygen availability and physiological oxidative stress [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part C*, 2002, 133(4): 537 - 556.
- [16] Nilsson G E, Renshaw G M C. Hypoxic survival strategies in two fishes; Extreme anoxia tolerance in the North European crucian carp and natural hypoxic preconditioning in a coral-reef shark [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2004, 207(18): 3131 - 3139.
- [17] Ritola O, Livingstone D R, Peters L D, *et al.* Antioxidant processes are affected in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) exposed to ozone and oxygen-supersaturated water [J]. *Aquaculture*, 2002, 210(1-4): 1 - 19.
- [18] Lushchak V I, Lushchak L P, Mota A A, *et al.* Oxidative stress and antioxidant defenses in goldfish *Carassius auratus* during anoxia and reoxygenation [J]. *American Journal of Physiology*, 2001, 280(1): 100 - 107.
- [19] Víg é, Nemcsók J. The effects of hypoxia and paraquat on the superoxide dismutase activity in different organs of carp, *Cyprinus carpio* L [J]. *Journal of Fish Biology*, 1989, 35(1): 23 - 25.
- [20] Ritola O, Tossavainen K, Kiuru T, *et al.* Effects of continuous and episodic hyperoxia on stress and hepatic glutathione levels in one-summer-old rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2002, 18(3): 159 - 164.

- [21] Lygren B, Hamre K, Waagbø R. Effect of induced hyperoxia on the antioxidant status of Atlantic salmon *Salmo salar* L. fed three different levels of dietary vitamin E [J]. Aquaculture Research, 2000, 31 (4): 401 – 407.
- [22] Nikinmaa M, Rees B B. Oxygen-dependent gene expression in fishes [J]. American Journal of Physiology, 2005, 288 (5): 1079 – 1090.
- [23] Hochachka P W, Somero G N. Biochemical adaptation [M]. Princeton: Princeton University Press, 1984.
- [24] Winston G W, Di Giulio R T. Prooxidant and antioxidant mechanisms in aquatic organisms [J]. Aquatic Toxicology, 1991, 19 (2): 137 – 161.
- [25] Olsvik P A, Kristensen T, Waagbø R, *et al.* mRNA expression of antioxidant enzymes (SOD, CAT and GSH-Px) and lipid peroxidative stress in liver of Atlantic salmon (*Salmo salar*) exposed to hyperoxic water during smoltification [J]. Comparative Biochemistry and Physiology, 2005, 141 (3): 314 – 323.

Effect of variation of different dissolved oxygen on the growth, energy metabolism and oxidative stress of *Mugil cephalus*

LIU Xujia, HUANG Guoqiang* , PENG Yinhui

(Key Laboratory of Marine Biotechnology, Guangxi Institute of Oceanology, Beihai 536000, China)

Abstract: Dissolved oxygen is one of the most important factors affecting the fish growth and metabolism. Some fish exposition to hypoxia and super-saturated dissolved oxygen may result in oxidative stress evidenced by variation in activities of antioxidant enzymes. *Mugil cephalus* has higher economic value, and it has not been reported that there are the effects of different dissolved oxygen variation on the growth, energy metabolism and oxidative stress. In order to find the relationship and consequences, experiments were carried out according to experimental ecology, bioenergetics and physiology methods. The experiments were conducted under five modes of variation of different dissolved oxygen, i. e. N (7.0 mg/L), N-L (7.0 → 1.5 mg/L), S-N (14.0 → 1.5 mg/L), S-N-L (14.0 → 7.0 → 1.5 mg/L), and S (14.0 mg/L) treatments, respectively. The healthful individuals (16.07 ± 0.11) g in mean initial total weight were cultivated for 56 days in the cycling water installation. The specific growth rate, oxidative stress indicators were measured including the content of LD, SOD, T-AOC, ASOR, MDA, T-GSH, GSSG, and GSH in the plasma, muscle, liver and gill. Then the healthful individuals (31.47 ± 1.44) g in mean final total weight were selected and the oxygen consumption rate, ammonia excretion rate, O:N ratios were measured. The results showed that five modes of variation of different dissolved oxygen had a significant effect on the growth of mullet. The SGR of mullet in the N, S and S-N treatments were significantly higher than in N-L and S-N-L treatments. The ammonia excretion rate and O:N ratios in S treatment was the highest compared to the other treatments. Five modes had a great influence on the oxidative stress indicators. The study found out that liver was the most important organ to respond to the oxidative stress. The metabolic rate decreased in the modes containing the hypoxia stage, moreover, the mullets need to consume more material and energy involved in the oxidative stress which caused decline of the growth rate. The content of T-GSH was negative correlation to the oxidative stress, and it seems that the glutathione system plays an important adaptive role.

Key words: *Mugil cephalus*; variation of dissolved oxygen; energy metabolism; oxidative stress

Corresponding author: HUANG Guoqiang. E-mail: hughhgq@ hotmail. com