



## 许氏平鲈低氧耐受能力及血液学和鳃组织学变化

高云涛<sup>1,2</sup>, 高云红<sup>2</sup>, 李明月<sup>2</sup>, 王嘉伟<sup>2</sup>,  
孟振<sup>2</sup>, 关长涛<sup>2,3</sup>, 贾玉东<sup>2,3\*</sup>

(1. 上海海洋大学, 水产科学国家级实验教学示范中心 上海 201306;

2. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室, 山东 青岛 266237;

3. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 山东 青岛 266071)

**摘要:** 为探明许氏平鲈低氧耐受能力及低氧胁迫过程中其血液生理生化指标和鳃组织形态结构变化, 本研究分析了许氏平鲈临界氧分压 (*P<sub>crit</sub>*) 和失去平衡点 (LOE) 时溶解氧含量, 观察了低氧胁迫和恢复溶解氧过程中呼吸行为和呼吸频率的变化, 分析了血液生理 [红细胞数目 (RBC), 白细胞数目 (WBC), 血红蛋白 (Hb), 红细胞积压 (HCT)]、生化 [葡萄糖、皮质醇] 指标以及鳃组织形态学和鳃组织气体交换率 (PAGE) 变化。结果显示, 在温度 18 °C、盐度 30, pH 值 7.85 的条件下, 许氏平鲈 [(88.01±5.34) g] *P<sub>crit</sub>* 和 LOE 溶解氧含量分别为 (3.96±0.11) 和 (2.60±0.21) mg/L。随着水体中溶解氧含量下降, 血浆皮质醇和葡萄糖分别在 LOE 和 *P<sub>crit</sub>* 达到最高。许氏平鲈血液 RBC、Hb 和 HCT 在 LOE 达到最高。低氧过程中, 许氏平鲈呼吸频率和 PAGE 分别于 *P<sub>crit</sub>* 和 LOE 达到最高, 且低氧导致许氏平鲈鳃小片长度 (SLL)、间距 (ID)、周长显著增加; 鳃小片宽度 (SLW) 则随水中溶解氧含量下降而变窄, 在 LOE 处达到最小值。许氏平鲈鳃小片末端膨大、基质肥大、增生比例在低氧过程中显著增加。恢复正常溶解氧 24 h 后, 上述各项检测指标恢复正常, 与对照组无显著差异。实验中对照组各项指标无显著变化。研究表明, 许氏平鲈对水体低溶解氧变化反应敏感, 低氧应激导致其血液生理生化相关指标和鳃小片形态发生显著改变, 恢复正常溶解氧 24 h 后可以显著缓解低氧胁迫应激。相关结果为研究许氏平鲈低氧耐受生理调控机制和高效健康养殖提供了理论依据和技术支撑。

**关键词:** 许氏平鲈; 低氧耐受; 呼吸频率; 血液生理生化; 鳃组织结构

**中图分类号:** Q 955; S 968.1

**文献标志码:** A

溶解氧是影响包括鱼类在内的大部分水生生物生存和繁衍的重要环境因子<sup>[1-2]</sup>。鱼类作为物种多样的高等水生生物, 为适应水环境中溶解氧含量变化, 在进化和繁衍过程中, 形成了不同应答模式和适应性调控机制, 通过一系列行为、生理和组织结构变化, 如改变呼吸模式、增强血氧亲

和力等, 获取充足的氧气或者限制组织对氧气的需求以降低能量消耗, 从而维持正常生理功能<sup>[3-4]</sup>, 不同鱼类低氧耐受能力存在显著差异<sup>[5]</sup>。临界氧分压 (critical oxygen tension, *P<sub>crit</sub>*) 和失去平衡点 (loss of equilibrium, LOE) 是被广泛应用于评价鱼类低氧耐受能力的有效指标<sup>[6]</sup>, *P<sub>crit</sub>* 和 LOE 越低,

收稿日期: 2021-08-24 修回日期: 2021-09-23

资助项目: 山东省重大科技创新工程项目 (2018SDKJ0303-4, 2018YFJH0703); 国家重点研发计划 (2019YFD0900904); 中国水产科学研究院黄海水产研究所基本科研业务费 (20603022020008, 2020TD51)

第一作者: 高云涛 (照片), 从事海水鱼类健康养殖技术研究, E-mail: gytnzbz41489@163.com

通信作者: 贾玉东, 从事海水鱼类繁育与深远海养殖研究, E-mail: jiayd@ysfri.ac.cn



表明鱼类低氧耐受能力越强, 反之则越弱。对大多数鱼类而言, 5 mg/L 溶解氧含量可满足其正常生长和生命活动, 4.5 mg/L 溶解氧含量即会严重阻碍其生长发育, 缺氧生理耐受阈值约为 2 mg/L 或更低<sup>[7]</sup>。鱼类还可以通过改变运动和呼吸等行为, 调整血液生理生化指标来达到适应低氧环境、代谢补偿的目的<sup>[8-9]</sup>, 如葡萄糖、皮质醇等<sup>[10]</sup>。此外, 低氧环境下, 鱼类还可以通过鳃组织形态和结构的改变, 如增加鳃小片长度 (secondary lamellar length, SLL)、间距 (interlamellar distance, ID)、周长 (perimeter) 等方式增大鳃组织与氧气接触面积, 从而摄取更多的氧气, 增强自身低氧耐受性<sup>[4]</sup>。因此, 鱼类在应对低氧环境胁迫时, 可通过一系列行为、生理和结构改变, 以提高自身适应环境低氧变化的能力。

许氏平鲷 (*Sebastes schlegelii*) 是我国北方沿海增殖放流、深水网箱养殖的主选品种之一<sup>[11-12]</sup>。随着许氏平鲷增殖业的快速发展, 学者们在其种苗繁育、生长调控和免疫抗性等方面进行了深入研究<sup>[13-14]</sup>, 同时对许氏平鲷全基因组进行了注释解析<sup>[15]</sup>。此外, 环境是影响许氏平鲷养殖的关键因素之一。面对全球变暖导致的海水温度逐年升高, 高温导致水中溶解氧含量逐渐下降, 缺氧是水产养殖面临的严峻考验。许氏平鲷作为重要的经济鱼类, 水中溶解氧含量的改变易导致其出现应激反应<sup>[16-17]</sup>, 因此急需研究溶解氧含量的改变对许氏平鲷的影响。张亚晨等<sup>[18]</sup>发现了水体溶解氧含量低于 4.0 mg/L 时, 许氏平鲷出现显著的胁迫反应。Mu 等<sup>[19]</sup>也证实急性低氧应激 [(4.48±0.25) mg/L] 显著诱导了许氏平鲷热休克蛋白 70 表达水平上调和甲状腺激素升高, 上述相关研究并未对许氏平鲷低氧耐受生理阈值进行界定和详细阐述, 没有明确许氏平鲷低氧耐受关键点 (*Pcrit* 和 LOE) 溶解氧值, 也未从组织学角度说明低氧对许氏平鲷的影响, 同时低氧对许氏平鲷行为和生理机能的影响尚不完善。在许氏平鲷增殖过程中缺乏科学的行为、生理和组织学依据, 不能对许氏平鲷养殖提供准确的预警溶解氧含量, 给种苗和成鱼养成以及增殖放流造成隐患。鉴于此, 本研究通过检测许氏平鲷 *Pcrit*、LOE、气体交换率 (proportion available gas exchange, PAGE) 和呼吸频率以明确其低氧耐受能力, 查明低氧胁迫和恢复过程中许氏平鲷血液生理生化指标和鳃组织结构变化规律, 探讨其对低溶解氧的适应性。相关

结果可为实际养殖提供低氧预警机制, 减少因氧气含量下降而造成的经济损失。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

实验用许氏平鲷为烟台开发区天源水产有限公司提供, 体质健康、活力旺盛、规格整齐, 平均体长 (21.00±6.00) cm, 平均体重 (88.01±5.34) g。实验桶 (15 尾/桶, 90 L) 中暂养 2 周, 暂养期间保持正常流水 (水流量大于 1000 mL/min), 养殖水温 18 °C, 盐度 30, pH 值 7.85, 溶解氧含量 (8.73±0.36) mg/L, 氨氮浓度小于 0.1 mg/L, 自然光照 610~630 lx。每天分别在 9:00 和 16:00 按照体重的 3% 投喂商品化颗粒饲料 (海童, 中国潍坊三通生物工程有限公司), 充分摄食后及时清除残饵和粪便, 实验前 1 天停止投喂。实验过程中操作人员严格遵守实验动物伦理规范, 并按照中国水产科学研究院黄海水产研究所伦理委员会制定的规章制度执行。

### 1.2 实验设计

**低氧耐受能力实验** 实验参考封闭静水式方法, 并进行了优化改进, 取 3 个实验桶, 用塑料布将实验桶密封, 实验开始时关闭循环水系统, 做隔绝空气处理。通过溶氧仪 (AZ86031 型, 鑫恒) 自动监测、记录水体中溶解氧含量变化, 根据体重和溶解氧变化计算实验鱼代谢率  $MO_2$  [mg/(kg·h)]:

$$MO_2 = ([O_2]_{t1} - [O_2]_{t2}) \times \frac{V}{t} \times \frac{1}{BW}$$

式中,  $[O_2]_{t1}$  为监测时间点  $t_1$  时的溶解氧含量 (mg/L);  $[O_2]_{t2}$  为  $t_2$  时溶解氧含量 (mg/L);  $V$  为实验桶的总体积减去鱼的体积;  $t$  为时间点  $t_1$  和  $t_2$  的时间间隔 (6 min);  $BW$  为实验鱼的体重 (kg)。

*Pcrit* 表示随溶解氧含量下降, 鱼类不能维持其代谢率时的水体溶解氧含量, 该值大小与鱼类低氧耐受能力呈反比, 即 *Pcrit* 越大, 鱼类耐低氧能力越弱, 反之越强。将代谢率和溶解氧含量做图, 采用双线法找到  $MO_2$  随溶解氧含量下降而出现的显著下降拐点, 即为 *Pcrit*<sup>[20]</sup>。

监测记录水体溶解氧含量变化的同时, 透过塑料薄膜观察实验鱼游泳和呼吸行为, 并随机抽取 3 尾鱼, 记录每分钟实验鱼鳃盖开合次数, 实验鱼鳃盖 1 次开合计为 1 次, 统计呼吸频率 (次/

min)。当实验鱼到达 LOE 点时(侧翻, 腹部朝上), 记录下此时溶解氧含量。

**低氧胁迫和恢复实验** 在明确实验鱼 *Pcrit* 和 LOE 的基础上, 设置 1 个对照组 (C) 和 4 个处理组, 每个处理组 3 个平行, 共计 15 个养殖桶 (60 L), 每个养殖桶放 9 尾鱼。对照组正常流水, 处理组关闭循环水系统, 并用塑料布密封, 做隔绝空气处理, 桶内放置溶氧仪 (AZ86031 型, 鑫恒) 监测记录水体溶解氧含量, 当实验鱼全部出现失衡现象后, 去除密闭用塑料布, 重新打开循环水系统, 20 min 内将水体溶解氧含量恢复至正常水平, 持续 24 h 结束实验。实验前将对照组取样, 实验过程中分别在 *Pcrit*、LOE 和恢复正常溶解氧含量 12 h (R12) 和 24 h (R24) 时采集 9 尾鱼的血液和鳃组织。实验期间, 观察许氏平鲉在低氧胁迫和恢复正常溶解氧过程中的游泳及呼吸行为变化, 统计其呼吸频率。

### 1.3 血液样品采集与处理

血液样本采集, 每组平行样本随机抽取 3 尾鱼, 共 9 尾, 取样时迅速将实验鱼捞起并立即放入浓度为 200 mg/L 的 MS-222 海水中深度麻醉 (触碰 15 s 无反应), 尾静脉采血。采血注射器及离心管均用 20  $\mu$ L 浓度为 1% 的肝素钠溶液浸润, 烘干、冷却后使用。采集血液样本分为 2 份, 一份在 4  $^{\circ}$ C、3 000 r/min 条件下离心 10 min 制备血浆, -80  $^{\circ}$ C 保存, 用于检测皮质醇、葡萄糖; 另一份直接用于检测血液生理指标 [红细胞数目 (RBC)、白细胞数目 (WBC)、血红蛋白 (Hb) 和红细胞积压 (HCT)]。

### 1.4 血液样品分析

RBC、WBC、Hb、HCT 采用迈瑞全自动血液细胞分析仪 (BC-2800 vet) 检测。血浆皮质醇采用放射免疫分析法 (碘 [ $^{125}$ I] 皮质醇放射免疫分析药盒) 进行检测。葡萄糖测定试剂盒 (微板法, F006-1-1) 购自南京建成生物工程研究所, 操作方法参照试剂盒说明书。

### 1.5 鳃组织石蜡切片与光学显微镜

完整取出“血液样品采集与处理”中采集完血液样品的实验鱼右侧第 2 片鳃组织, 沿鳃丝修成若干小块后将鳃组织放于 4% 多聚甲醛 (G1101, 塞维尔生物科技有限公司) 保存液中固定 1 周。固定好的鳃组织经过酒精梯度脱水、二甲苯透明、

石蜡包埋 (KH-BL, 阔海医疗) 后, 用切片机 (KH-Q330, 阔海医疗) 连续切片, 切片厚度为 5  $\mu$ m, 再用苏木精-伊红 (G1120, 索莱宝) 进行染色, 中性树脂胶封片, 放于显微镜 (DM500, LEICA) 载物台上观察。分析方法参考 Nero 等<sup>[21]</sup>的方法并稍作修改。统一取许氏平鲉右侧第 2 片鳃的中间部分鳃丝进行切片, 采用中倍镜 (100 倍) 随机挑选 5 条鳃丝, 在鳃丝中部随机挑选 2 片鳃小片 (共 10 片), 用测微尺分别测量其 SLL、鳃小片宽度 (SLW)、ID 和周长值用于分析, 结果用平均值 $\pm$ 标准差 (mean $\pm$ SD) 表示, 并通过测量数据计算出鳃小片气体交换率 PAGE(%)<sup>[21]</sup>:

$$\text{PAGE} = \frac{\text{SLL}}{\text{SLL} + \text{BET}} \times 100\%$$

式中, SLL 为呼吸面鳃小片长度, BET 为鳃小片基质厚度 (basal epithelial thickness, BET)。

### 1.6 数据分析

采用“双线法”, 将代谢率和溶解氧含量做图, 分别用两条线表示代谢率变化趋势, 找到  $\text{MO}_2$  随溶解氧含量变化而出现的拐点, 即为 *Pcrit*。

实验数据用平均值 $\pm$ 标准差 (mean $\pm$ SD) 表示, 利用 SPSS 16.0 软件单因素方差分析 (One-Way ANOVA) 进行检验, 并采用 Tukey 氏多重比较分析不同溶解氧含量下许氏平鲉重要指标的差异,  $P < 0.05$  表示差异显著。

## 2 结果

### 2.1 许氏平鲉低氧耐受能力和低氧行为反应

根据“双线法”做图统计, 得出许氏平鲉 *Pcrit* 水体溶解氧含量为 (3.96 $\pm$ 0.11) mg/L。LOE 水体溶解氧含量为 (2.60 $\pm$ 0.21) mg/L。正常溶解氧状态下, 实验鱼在水底保持静止状态或进行规律性游动, 随着水体中溶解氧含量逐渐降低, 实验鱼逐步由底层向上层游动, 同时呼吸频率加快 (图 1)。

### 2.2 低氧胁迫对许氏平鲉血液葡萄糖、皮质醇的影响

随着水体中溶解氧含量下降, 实验鱼血浆皮质醇含量逐渐升高, 并在 LOE 处达到最高 ( $P < 0.05$ )。恢复正常溶解氧含量后, 血浆皮质醇含量逐渐降低, 在恢复溶解氧 24 h 时降到最低 (图 2-a), 与对照组无显著差异。随着水体中溶解氧含量下降, 血浆葡萄糖含量呈先升后降的变化趋势,



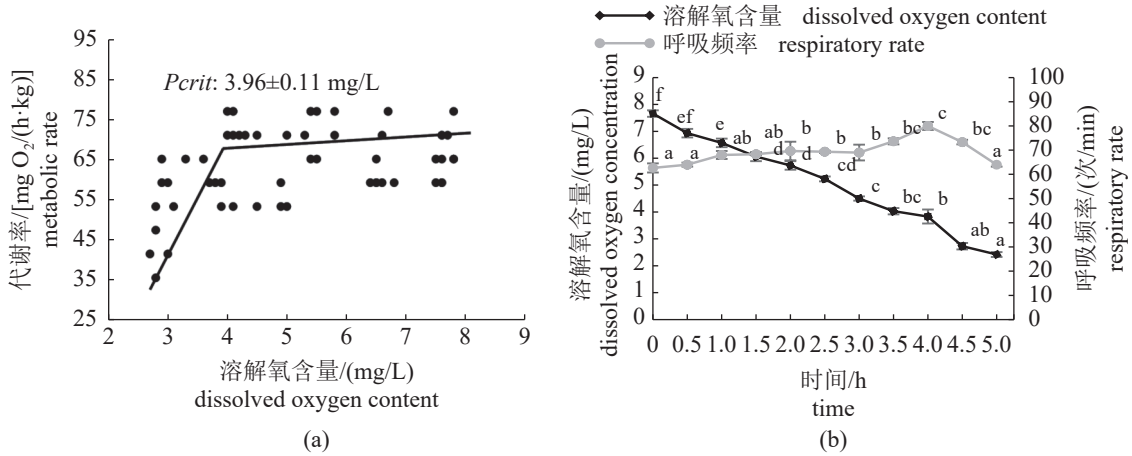


图 1 许氏平鲈临界氧分压 (a) 与溶解氧含量&呼吸频率的变化 (b)

图中不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ), 下同。

Fig. 1 Critical oxygen partial pressure of *S. schlegelii* (a) and dissolved oxygen consumption & respiratory rate (b)

Different small letter superscripts mean significant differences ( $P < 0.05$ ), the same below.

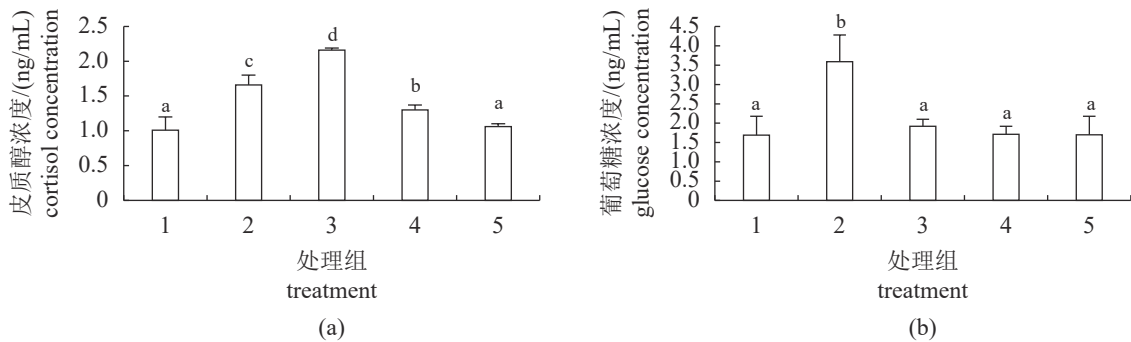


图 2 低氧应激和恢复正常溶解氧过程中许氏平鲈血浆皮质醇 (a) 和葡萄糖 (b) 浓度变化

1.对照组, 2.临界氧分压 ( $P_{crit}$ ), 3.失去平衡点 (LOE), 4.恢复正常氧含量 12 h, 5.恢复正常氧含量 24 h, 下同。

Fig. 2 Changes of plasma glucose (a) and cortisol (b) content in *S. schlegelii* during hypoxia and reoxygenation

1. control, 2. critical oxygen partial pressure ( $P_{crit}$ ), 3. loss of equilibrium (LOE), 4. 12 h after reoxygenation, 5. 24 h after reoxygenation, the same below.

在  $P_{crit}$  显著升高 (图 2-b) ( $P < 0.05$ ), 但在 LOE 处葡萄糖含量显著下降 ( $P < 0.05$ ), 随后恢复正常溶解氧含量直至实验结束, 葡萄糖含量无显著变化。

### 2.3 低氧胁迫对许氏平鲈血液生理指标的影响

低氧环境对许氏平鲈血液生理指标影响如表 1 所示, RBC 在低氧胁迫和恢复正常溶解氧过程中无显著变化 ( $P > 0.05$ ), 而 WBC、Hb 和 HCT 都呈先升后降趋势。WBC、Hb 和 HCT 在  $P_{crit}$  和 LOE 显著升高, 在 LOE 处达到最高浓度 ( $P < 0.05$ ), 恢复正常溶解氧之后, WBC 浓度逐渐降低, 在恢复 24 h 时降至最低。

### 2.4 低氧胁迫对许氏平鲈鳃组织的影响

鳃组织切片显示, 正常状态下许氏平鲈鳃丝

和鳃小片形态完整, 鳃小片在鳃丝上整齐分布。随着水中溶解氧含量降低, 许氏平鲈鳃组织出现不同程度病变, 包括鳃小片基质肥大、增生、末端膨大和上皮细胞水肿等 (图版)。在水中溶解氧含量达到  $P_{crit}$  和 LOE 点时, 鳃小片基质肥大、增生、杵状比例显著增加, 恢复正常溶解氧 12 h 时, 3 种鳃组织形态比例显著降低, 至恢复正常溶解氧 24 h 时降至正常比例。鳃小片上皮细胞水肿比例在 LOE 点处显著增高, 至恢复正常溶解氧 12 h 时降至正常比例 (图 3)。

正常状态下, 鳃小片呈柳叶状向鳃丝两侧伸展, 随着水中溶解氧含量下降, SLL、SLW 和周长增加, 至 LOE 时达到最大值 ( $P < 0.05$ )。恢复正常溶解氧 12 h 后, SLL、SLW 和周长逐渐变小, 恢复正常溶解氧 24 h 时各项指标恢复正常。SLW

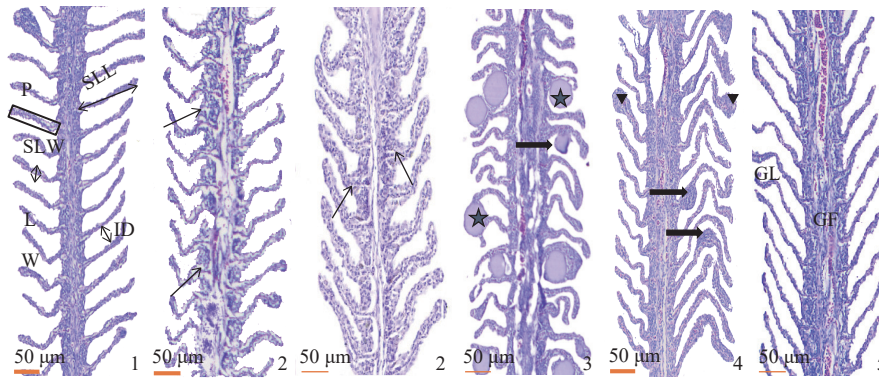
表 1 低氧和恢复过程中许氏平鲈血液生理指标的变化

**Tab. 1 Changes of blood physiological indexes of *S. schlegelii* during hypoxia and reoxygenation**

血液生理指标 blood physiological indexes	1	2	3	4	5
红细胞数目/(10 <sup>12</sup> 个/L) RBC	2.05±0.21 <sup>a</sup>	2.02±0.29 <sup>a</sup>	2.11±0.23 <sup>a</sup>	2.07±0.23 <sup>a</sup>	2.07±0.29 <sup>a</sup>
白细胞数目/(10 <sup>9</sup> 个/L) WBC	133.48±7.35 <sup>a</sup>	181.70±5.22 <sup>b</sup>	192.43±6.66 <sup>b</sup>	152.16±10.42 <sup>a</sup>	147.59±3.98 <sup>a</sup>
血红蛋白浓度/(g/L) Hb	84.00±6.12 <sup>a</sup>	88.00±3.74 <sup>a</sup>	98.50±8.38 <sup>b</sup>	89.25±7.22 <sup>a</sup>	86.60±4.36 <sup>a</sup>
红细胞积压/% HCT	30.75±4.91 <sup>a</sup>	34.50±6.01 <sup>ab</sup>	35.25±3.11 <sup>b</sup>	33.25±4.29 <sup>a</sup>	30.26±2.64 <sup>a</sup>

注: 同列数据上标不同表示组间存在显著差异( $P<0.05$ )。1.对照组, 2.临界氧分压( $P_{crit}$ ), 3.失去平衡点(LOE), 4.恢复正常氧含量12 h, 5.恢复正常氧含量24 h。

Notes: Values in each column with different superscripts are significantly different ( $P<0.05$ ), 1. control, 2. critical oxygen partial pressure ( $P_{crit}$ ), 3. loss of equilibrium (LOE), 4. 12 h after reoxygenation, 5. 24 h after reoxygenation.



图版 低氧应激和恢复正常溶解氧过程中许氏平鲈鳃组织的形态变化

细箭头. 鳃小片基质肥大; 粗箭头. 鳃小片基质增生; 五角星. 鳃小片上皮细胞水肿; 三角. 鳃小片末端膨大; GL. 鳃小片; GF. 鳃丝; SLL. 鳃小片长度; SLW. 鳃小片宽度; ID. 鳃小片间距; P. 周长; L. 长度; W. 宽度。

Plate Changes of gill histomorphology during hypoxia and reoxygenation in *S. schlegelii*

Thin arrow. hypertrophy of branchial lamellar matrix; thick arrow. lamellar matrix hyperplasia; pentacle. edema of epithelial cells in gill lamella; triangle. expansion of the end of the branchial lamella; GL. gill lamella; GF. gill filaments; SLL. length of secondary lamella; SLW. width of secondary lamella; ID. interlamellar distance; P. perimeter; L. length; W. width.

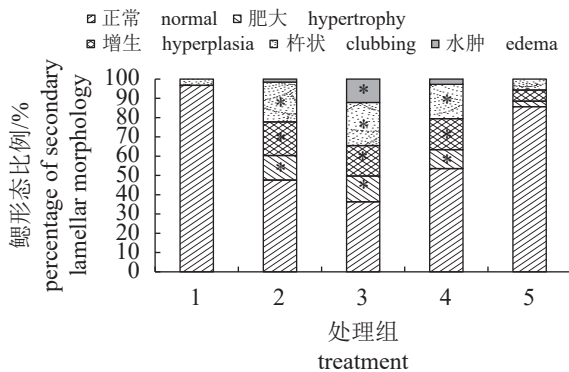


图 3 低氧应激和恢复正常溶解氧过程中许氏平鲈鳃组织形态比例

“\*”表示组间鳃组织形态变化比例差异显著( $P<0.05$ )。

Fig. 3 Morphological proportions of gill tissues during hypoxia and reoxygenation in *S. schlegelii*

“\*” indicates a significant difference ( $P<0.05$ ).

随水中溶解氧含量下降而减小, 至 LOE 时达最小, 在恢复正常溶解氧阶段 SLW 逐渐增加, 至恢复正

常溶解氧 24 h 时与对照组无显著差异 (图 4)。

实验鱼鳃组织气体交换率和呼吸频率随水中溶解氧含量减小而逐渐升高, 至 LOE 时达到最高 ( $P<0.05$ )。恢复正常溶解氧 24 h 后, 鳃组织气体交换率和呼吸频率恢复至正常值 (图 5)。

### 3 讨论

水体中溶解氧是鱼类赖以生存的重要环境因子之一, 鱼类在长期进化过程中, 逐步形成了一系列从行为到生理反馈的低氧适应机制<sup>[22]</sup>。在低溶解氧水环境中, 鱼类行为会发生不同程度的变化<sup>[23]</sup>。研究表明, 鲫 (*Carassius auratus*)<sup>[24]</sup>、暗纹东方鲀 (*Takifugu obscurus*)<sup>[25]</sup> 的游泳能力随着水中溶解氧含量的下降明显增强, 在溶解氧含量下降到一定水平后其运动能力逐渐减弱, 有些鱼类甚至出现失衡性游泳<sup>[26-27]</sup>。杨明阳<sup>[28]</sup> 研究发现, 处于溶解氧含量为 0.5 mg/L 的水环境中 115 min 后,

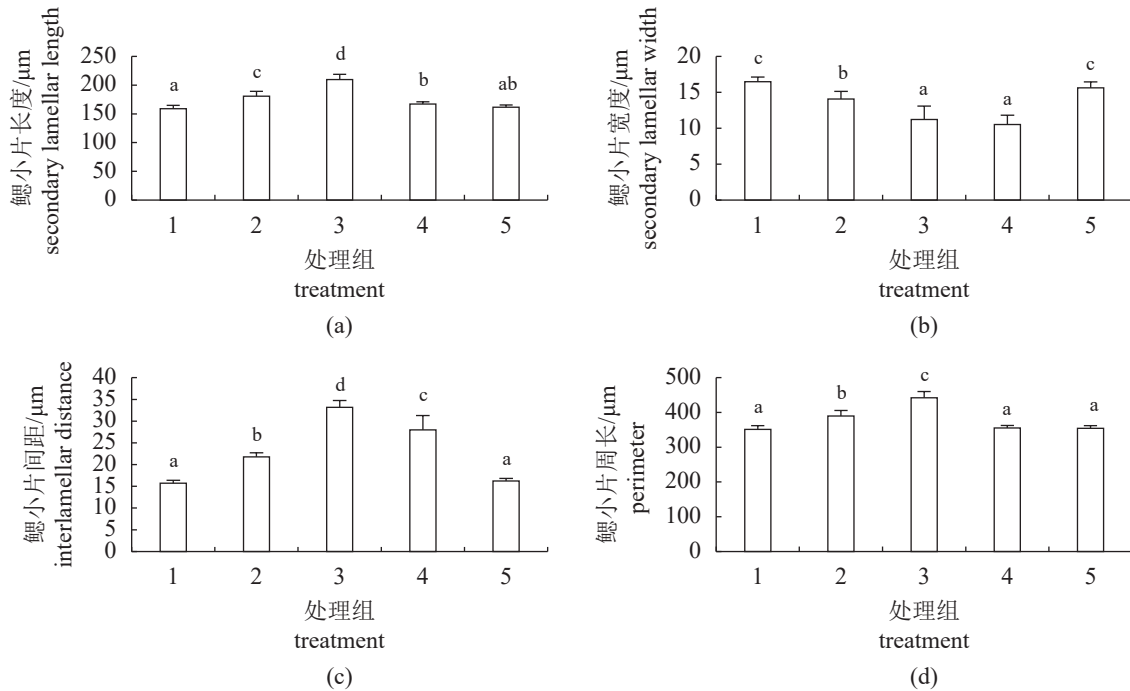


图4 低氧应激和恢复正常溶解氧过程中许氏平鲈鳃小片 SLL、SLW、ID 及周长的变化

Fig. 4 Changes of SLL, SLW, ID and perimeter during hypoxia and reoxygenation in *S. schlegelii*

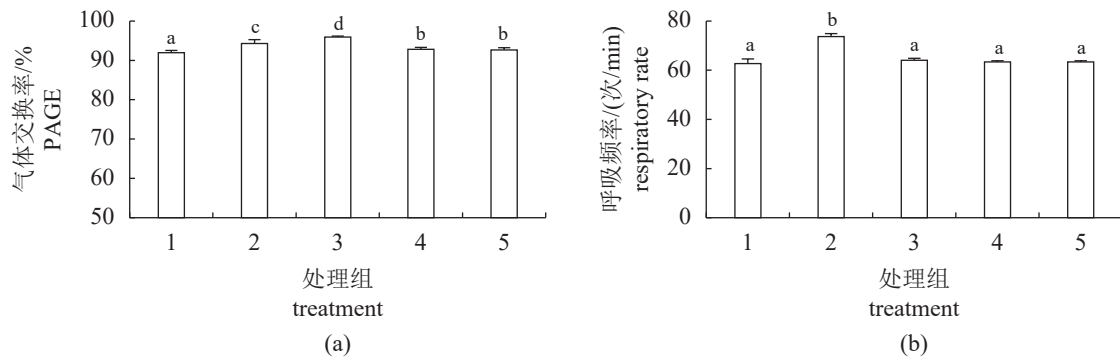


图5 低氧应激和恢复正常溶解氧过程中许氏平鲈气体交换率 (PAGE) 和呼吸频率

Fig. 5 Proportion of secondary lamellae available for gas exchange (PAGE) and respiratory rate of *S. schlegelii* during hypoxia and reoxygenation

斑马鱼 (*Danio rerio*) 呈现失衡性游泳, 之后逐渐停止运动, 静止在水底。本研究中发现, 许氏平鲈随着水中溶解氧含量的下降而出现上游行为, 同时呼吸频率增加, 恢复正常溶解氧后, 实验鱼行为恢复正常。表明许氏平鲈可通过改变运动和呼吸行为应对低氧胁迫造成的影响。

*Pcrit* 和 LOE 可反映鱼类对水中溶解氧的需求程度和耐受程度<sup>[29-30]</sup>, 鱼类的 *Pcrit* 和 LOE 受种属差异和栖息环境影响<sup>[31-34]</sup>。Candebat 等<sup>[32]</sup> 研究发现, 当水中溶解氧含量降至 2.92 mg/L 时, 黄条鲷 (*Seriola aureovittata*) 会出现应激反应。Barnes 等<sup>[35]</sup> 研究发现, 当水体溶解氧含量下降到 3.39

mg/L 时, 大西洋鲑 (*Salmo salar*) 开始出现应激。对鲆鲽类的耐氧研究发现, 大菱鲆 *Pcrit* 为 3.34 mg/L<sup>[36]</sup>。牙鲆 (*Paralichthys olivaceus*) 机体代谢开始增加时, 水中溶解氧含量为 3.14 mg/L<sup>[9]</sup>。在本研究中, 许氏平鲈 *Pcrit* 为 3.96 mg/L, 高于黄条鲷和大西洋鲑等, 说明鱼类的 *Pcrit* 受种属差异和栖息环境的影响, 许氏平鲈低氧耐受能力较黄条鲷和 Atlantic salmon 等游泳性鱼类弱, 同时, 许氏平鲈 *Pcrit* 高于大菱鲆和牙鲆等底栖性鱼类, 也说明种属差异和栖息环境是影响鱼类 *Pcrit* 的关键因素<sup>[37-39]</sup>。本研究中也发现许氏平鲈的 LOE 为 2.41 mg/L, 显著高于秀丽高原鳅 (*Triplophysa venusta*, 0.98

mg/L)、厚颌鲂 (*Megalobrama pellegrini*, 0.91 mg/L)、圆口铜鱼 (*Coreius guichenoti*, 1.14 mg/L) 和大菱鲂 (*Scophthalmus maximus*, 1.30 mg/L) 等, 进一步说明岩礁性鱼类与游泳运动性鱼类及底栖性鱼类因栖息地和运动方式不同, 对低氧的耐受能力存在显著差异<sup>[36, 40-41]</sup>。以上结果说明, 许氏平鲈对低溶解氧反应敏感, 低氧耐受能力弱于游泳运动性鱼类和底栖性鱼类。

皮质醇浓度的增加可促使能量的重新分配, 以确保环境胁迫下鱼类正常的生理代谢<sup>[42]</sup>。研究表明, 低氧胁迫可显著影响鱼类血液皮质醇浓度, Pichavant 等<sup>[43]</sup>发现, 在水中当氧分压下降到 30 mm Hg (2.6 mg/L 溶解氧含量) 时, 大菱鲂血浆皮质醇浓度显著升高。在本研究中, 许氏平鲈血浆皮质醇浓度随水中溶解氧含量的降低而升高, 表明低氧可导致许氏平鲈产生应激, 在恢复正常溶解氧过程中, 血浆皮质醇浓度逐渐减小, 最后恢复至正常值, 说明恢复正常溶解氧可缓解低氧应激<sup>[44]</sup>。除皮质醇外, 血浆葡萄糖作为鱼体重要的能量来源, 随环境刺激而发生变动<sup>[45]</sup>。Jørgensen 等<sup>[46]</sup>研究发现, 严重缺氧会导致欧川鲈 (*Platichthys flesus*) 血浆葡萄糖含量急剧上升。van Raaij 等<sup>[47]</sup>在对鲤 (*Cyprinus carpio*) 和虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) 的研究中发现, 低氧环境可导致鲤和虹鳟血浆葡萄糖含量升高。在本研究中, 血浆葡萄糖的含量随着水中溶解氧含量的下降逐渐上升, 至恢复正常溶解氧 24 h 时恢复正常, 分析其原因, 当水中溶解氧含量下降到 *Pcrit* 之后, 鱼体产生应激反应, 导致许氏平鲈血浆葡萄糖急速上升。血糖的升高是鱼体为了动员更多能量, 从而调动系统的应激反应表现出的高血糖状态, 是生理性反馈和自我保护机制的表现<sup>[48]</sup>。

血液是反馈鱼类受环境因素影响的关键指标<sup>[49]</sup>。张曦等<sup>[50]</sup>研究发现, 急性低氧条件下鲫幼鱼 RBC 和 Hb 升高, 从而增强血液载氧能力。李欣茹<sup>[51]</sup>发现, 低氧条件下暗纹东方鲀的 RBC、Hb、HCT 均升高, 表明鱼类在低氧条件下可通过以上方式提高自身对氧气的需求。本研究中, 低氧处理后, 许氏平鲈 Hb、HCT 随着水中溶解氧含量的下降而逐渐上升, 至恢复正常溶解氧 24 h 时均降至正常值, 与秀丽高原鳅低氧耐受研究结果趋势相同<sup>[40]</sup>。本研究结果还指出, 红细胞数目 RBC 在低氧过程中变化不显著, 分析原因为红细胞的主要组成成分是血红蛋白, 作为氧气的载体, 血红

蛋白对低氧环境反应敏感, 低氧发生时, 血红蛋白会增加数目和运输速度以维持机体供氧, 而红细胞响应敏感度不如血红蛋白, 因此 RBC 在低氧过程中变化不显著<sup>[51]</sup>。本研究中 WBC 随溶解氧含量降低而逐渐上升, 说明许氏平鲈调动了免疫防御机制<sup>[52]</sup>, 降低了低氧环境诱发疾病的可能性<sup>[53]</sup>。

鳃作为鱼类气体交换的关键部位, 在鱼类受到环境胁迫后往往最先受到影响并造成损伤<sup>[54]</sup>。当水中溶解氧含量发生变化时, 鳃组织形态会发生变化, 如增生、肥大等。Boran 等<sup>[55]</sup>研究发现, 随着水中溶解氧含量降低, 虹鳟鳃小片肥大、增生、末端膨大比例增加, 恢复正常溶解氧后病变组织恢复正常。Bosch-Belmar 等<sup>[56]</sup>研究表明, 当舌齿鲈 (*Dicentrarchus labrax*) 受到低氧应激后, 鳃小片增生比例显著增加。此外, Capaldo 等<sup>[57]</sup>研究表明, 环境胁迫可使日本鳗鲡 (*Anguilla japonica*) 鳃组织鳃小片上皮细胞水肿比例增加。在本研究中, 随着水中溶解氧含量降低, 许氏平鲈鳃组织出现鳃小片末端膨大、基质增生、肥大等现象。至恢复正常溶解氧 24 h 时, 病变组织恢复正常形态。当水中溶解氧含量下降到 LOE 时, 许氏平鲈鳃小片上皮细胞水肿比例显著增加, 恢复正常溶解氧含量后水中比例显著减少。说明低氧条件可对许氏平鲈鳃组织形态产生影响<sup>[36]</sup>。除此之外, 低氧环境还可改变鱼类 SLL、SLW、ID 及周长等。Sollid 等<sup>[58]</sup>研究发现, 当水中溶解氧含量极低时, 鲫 SLL 显著延长, 使鱼体从环境中摄取更多的溶解氧, 当溶解氧恢复至正常后, 其鳃结构也逐渐恢复正常。本研究中, 低氧胁迫可导致许氏平鲈 SLL 增加、SLW 减小、周长增加、ID 增大, 恢复正常溶解氧后, SLL、SLW、周长和 ID 减小至正常值。说明鱼类鳃小片有延展性<sup>[59]</sup>, 低氧环境应激下, 鱼类可以通过增加 SLL、减小 ID 等方式增加鳃小片与氧气的接触面积, 从而增加对环境氧气的摄取, 提高自身的低氧适应能力<sup>[60]</sup>。Wu 等<sup>[61]</sup>发现, 低氧条件可使团头鲂 (*Megalobrama amblycephala*) 鳃小片与氧气接触面积增加, 从而增强自身低氧适应能力。鱼类除了通过改变鳃组织形态增加自身对氧气的利用外, 还可以通过增加呼吸频率和气体交换率增加对水中溶解氧的摄取<sup>[62]</sup>。Nreo 等<sup>[21]</sup>研究表明, 低氧条件下, 黄鲈 (*Perca flavescens*) 的气体交换率显著增加, 说明其可通过增加气体交换率应对环境胁迫。本研究中, 许氏平鲈呼吸交换率随水中溶解氧含量下



降显著增加, 同时呼吸频率增加, 恢复正常溶解氧 24 h 后, 二者都与对照组无显著差异。说明许氏平鲈可通过增加呼吸频率和气体交换率的方式, 增大机体对氧气的摄入, 提高耐低氧能力。

研究表明, 在 18 °C、盐度 30, pH 7.85 的条件下, 许氏平鲈[(88.01±5.34) g] 在 *Pcrit* 和 LOE 时的溶解氧含量分别为 (3.96±0.11) 和 (2.60±0.21) mg/L。低氧胁迫过程中, 其运动和呼吸行为、呼吸频率、血液生理生化指标发生显著改变, 许氏平鲈通过增加 PAGE、呼吸频率、RBC 和 Hb 而增强携氧能力, 提高 WBC, 血液皮质醇和葡萄糖浓度维持正常代谢和生理状态。许氏平鲈还可通过增加鳃小片 SLL 和周长, 扩大与氧气的接触面积, 增加对氧气的摄入能力, 从而增强自身的低氧适应能力。相关结果可为许氏平鲈高效养殖提供预警机制, 预防暴发性缺氧死亡, 减少实际生产中因水体溶解氧突变带来的经济损失。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

#### 参考文献 (References):

- [1] 石华洪, 苗亮, 李祥云, 等. 水体低氧对香鱼幼鱼生长和消化酶活性的影响[J]. *生命科学研究*, 2019, 23(6): 469-475.  
Shi H H, Miao L, Li M Y, *et al.* Effects of hypoxia on growth and activities of digestive enzymes of juvenile sweet fish (*Plecoglossus altivelis*)[J]. *Life Science Research*, 2019, 23(6): 469-475 (in Chinese).
- [2] Xia J H, Li H L, Li B J, *et al.* Acute hypoxia stress induced abundant differential expression genes and alternative splicing events in heart of tilapia[J]. *Gene*, 2018, 639: 52-61.
- [3] 张安杰. 两种生境不完全重叠的鲤科鱼类耐低氧及运动能力的比较 [D]. 重庆: 重庆师范大学, 2014.  
Zhang A J. Comparison of hypoxia tolerance and locomotor performance in two cyprinids with incompletely overlapped habitat[D]. Chongqing: Chongqing Normal University, 2014 (in Chinese).
- [4] 钱辰颖. 低氧和高氧对团头鲂  $F_5$  新品系鳃组织形态变化及各组织酶活性的影响 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2020.  
Qian C Y. Effects of hypoxia and hypoxia on the morphological changes of gill and enzyme activity of tissues in the new strain  $F_5$  of *Megalobrama amblycephala*[J]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2020 (in Chinese).
- [5] 宋银都, 唐首杰, 赵金良. 鳃幼鱼窒息点、耗氧率的初步研究[J]. *水产养殖*, 2019, 40(3): 3-5.  
Song Y D, Tang S J, Zhao J L. A preliminary study on suffocation point and oxygen consumption rate of juvenile fish[J]. *Journal of Aquaculture*, 2019, 40(3): 3-5 (in Chinese).
- [6] 胡发文, 王晓龙, 高凤祥, 等. 温度、盐度和两种麻醉剂对大泷六线鱼幼鱼耗氧率、排氨率的影响[J]. *海洋科学*, 2021, 45(1): 54-61.  
Hu F W, Wang X L, Gao F X, *et al.* Influence of temperature, salinity, and anesthetics on the oxygen consumption and ammonia excretion rates in fat greenling (*Hexagrammos otakii*) juveniles[J]. *Marine Sciences*, 2021, 45(1): 54-61 (in Chinese).
- [7] Vaquer-Sunyer R, Duarte C M. Thresholds of hypoxia for marine biodiversity[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(40): 15452-15457.
- [8] 刘淑兰, 翟少伟. 氧化应激对鱼类的影响及其模型的研究进展[J]. *饲料博览*, 2012(2): 48-51.  
Liu S L, Zhai S W. Research progress of effects of oxidative stress on fish and oxidative stress model[J]. *Feed Review*, 2012(2): 48-51 (in Chinese).
- [9] 李洁. 限制溶解氧供应对褐牙鲈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.  
Li J. Effects of restricted the supply of dissolved oxygen on the growth of juvenile brown flounder, *Paralichthys olivaceus* and the mechanism[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2011 (in Chinese).
- [10] 区又君, 范春燕, 李加儿, 等. 急性低氧胁迫对卵形鲳鲹选育群体血液生化指标的影响[J]. *海洋学报*, 2014, 36(4): 126-131.  
Ou Y J, Fan C Y, Li J E, *et al.* Acute hypoxia stress on blood biochemical indexes in selective group of *Trachinotus ovatus*[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2014, 36(4): 126-131 (in Chinese).
- [11] 史丹, 温海深, 杨艳平. 许氏平鲈卵巢发育的周年变化研究[J]. *中国海洋大学学报*, 2011, 41(9): 25-30.  
Shi D, Wen H S, Yang Y P. The annual change of ovarian development in female *Sebastes schlegelii*[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2011, 41(9): 25-30 (in Chinese).
- [12] 严全根, 解绶启, 雷武, 等. 许氏平鲈幼鱼的赖氨酸需求量[J]. *水生生物学报*, 2006, 30(4): 459-465.  
Yan Q G, Xie S Q, Lei W, *et al.* The lysine requirement of juvenile *Sebastes schlegelii* (in Chinese). *Chinese Journal of Fisheries*, 2006, 30(4): 459-465 (in Chinese).



- Yan Q G, Xie S Q, Lei W, *et al.* Quantitative dietary lysine requirement for juvenile *Sebastes schlegelii*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2006, 30(4): 459-465 (in Chinese).
- [13] 席丹. 许氏平鲷 (*Sebastes schlegelii*) 早期发育生长模式与自残行为研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2014.
- Xi D. Growth pattern and cannibalism in black rockfish (*Sebastes schlegelii*) during early development stage[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2014 (in Chinese).
- [14] Abdel-Tawwab M, Monier M N, Hoseinifar S H, *et al.* Fish response to hypoxia stress: growth, physiological, and immunological biomarkers[J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2019, 45(3): 997-1013.
- [15] Xu S S, Zhao L L, Xiao S J, *et al.* Whole genome resequencing data for three rockfish species of *sebastes*[J]. *Scientific Data*, 2019, 6(1): 97.
- [16] Min S, Zhao J, Wen H S, *et al.* The impact of acute thermal stress on the metabolome of the black rockfish (*Sebastes schlegelii*)[J]. *PLoS One*, 2019, 14(5): e0217133.
- [17] Jeon J, Lim H K, Kannan K, *et al.* Effect of perfluorooctanesulfonate on osmoregulation in marine fish, *Sebastes schlegelii*, under different salinities[J]. *Chemosphere*, 2010, 81(2): 228-234.
- [18] 张亚晨, 蔺玉珍, 温海深, 等. 溶解氧对许氏平鲷血细胞和血清生化组分的影响 [EB/OL]. 北京: 中国科技论文在线, 2013. <http://www.paper.edu.cn/releasepaper/content/201309-210>.
- Zhang Y C, Lin Y Z, Wen H S, *et al.* Effect of dissolved oxygen on blood cells and serum biochemical components of *Sebastes schlegelii*[EB/OL]. Beijing: Chinese Science Paper Online, 2013. <http://www.paper.edu.cn/releasepaper/content/201309-210> (in Chinese).
- [19] Mu W J, Wen H S, Li J F, *et al.* Cloning and expression analysis of a HSP70 gene from Korean rockfish (*Sebastes schlegelii*)[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2013, 35(4): 1111-1121.
- [20] Rogers N J, Urbina M A, Reardon E E, *et al.* A new analysis of hypoxia tolerance in fishes using a database of critical oxygen level (*Pcrit*)[J]. *Conservation Physiology*, 2016, 4(1): cow012.
- [21] Nero V, Farwell A, Lister A, *et al.* Gill and liver histopathological changes in yellow perch (*Perca flavescens*) and goldfish (*Carassius auratus*) exposed to oil sands process-affected water[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2006, 63(3): 365-377.
- [22] 陈世喜, 王鹏飞, 区又君, 等. 急性和慢性低氧胁迫对卵形鲳鲹幼鱼肝组织损伤和抗氧化的影响[J]. *动物学杂志*, 2016, 51(6): 1049-1058.
- Chen S X, Wang P F, Ou Y J, *et al.* The effect of acute and chronic hypoxia stress on liver tissue structure and oxidation in juvenile golden pompano (*Trachinotus ovatus*)[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2016, 51(6): 1049-1058 (in Chinese).
- [23] 阮雯, 纪炜炜, 郑亮, 等. 鱼类低氧胁迫及营养调控和应对研究进展[J]. *海洋渔业*, 2020, 42(6): 751-761.
- Ruan W W, Ji W W, Zheng L, *et al.* On hypoxia stress in fish and its nutritional regulation and response[J]. *Marine Fisheries*, 2020, 42(6): 751-761 (in Chinese).
- [24] 赵文文, 曹振东, 付世建. 溶氧水平对鳊鱼、中华倒刺鲃幼鱼游泳能力的影响[J]. *水生生物学报*, 2013, 37(2): 314-320.
- Zhao W W, Cao Z D, Fu S J. The effects of dissolved oxygen level on the swimming performances of juvenile *Parabramis pekinensis* and *Spinibarbus sinensis*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2013, 37(2): 314-320 (in Chinese).
- [25] 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. The effects of water temperature and DO on the respiratory rates of immature *Fugu obscurus*[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2001, 20(4): 13-15 (in Chinese).
- [26] 杨凯. 溶氧水平对黄颡鱼生长、代谢及氧化应激的影响 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2010.
- Yang K. Effects of dissolved oxygen on the growth, metabolism and oxidative stress of *Pelteobagrus fulvidraco richardson*[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2010 (in Chinese).
- [27] 吴志昊. Fe(II)、DO 含量对养殖大菱鲆幼鱼生理学性状影响的研究 [D]. 青岛: 中国科学院研究生院(海洋研究所), 2011.
- Wu Z H. Physiological effects of Fe(II) and DO on juvenile turbot *Scophthalmus maximus*[D]. Qingdao: Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2011 (in Chinese).
- [28] 杨明阳. 低氧和高氧对斑马鱼胚胎心血管发育的影响 [D]. 重庆: 西南大学, 2017.
- Yang M Y. The influence of hypoxia and hyperoxia on cardiovascular development in zebrafish embryo[D].

- Chongqing: Southwest University, 2017 (in Chinese).
- [29] Ultsch G R, Boschung H, Ross M J. Metabolism, critical oxygen tension, and habitat selection in darters (*Etheostoma*)[J]. *Ecology*, 1978, 59(1): 99-107.
- [30] Shingles A, McKenzie D J, Claireaux G, et al. Reflex cardioventilatory responses to hypoxia in the flathead gray mullet (*Mugil cephalus*) and their behavioral modulation by perceived threat of predation and water turbidity[J]. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2005, 78(5): 744-755.
- [31] Claireaux G, Chabot D. Responses by fishes to environmental hypoxia: integration through fry's concept of aerobic metabolic scope[J]. *Journal of Fish Biology*, 2016, 88(1): 232-251.
- [32] Candebat C L, Booth M, Williamson J E, et al. The critical oxygen threshold of yellow tail kingfish (*Seriola lalandi*)[J]. *Aquaculture*, 2020, 516: 734519.
- [33] Speers-Roesch B, Mandic M, Groom D J E, et al. Critical oxygen tensions as predictors of hypoxia tolerance and tissue metabolic responses during hypoxia exposure in fishes[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2013, 449: 239-249.
- [34] Shimps E L, Rice J A, Osborne J A. Hypoxia tolerance in two juvenile estuary-dependent fishes[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2005, 325(2): 146-162.
- [35] Barnes R, King H, Carter C G. Hypoxia tolerance and oxygen regulation in Atlantic salmon, *Salmo salar* from a Tasmanian population[J]. *Aquaculture*, 2011, 318(3-4): 397-401.
- [36] Jia Y D, Wang J W, Gao Y T, et al. Hypoxia tolerance, hematological, and biochemical response in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* L.)[J]. *Aquaculture*, 2021, 535: 736380.
- [37] 付世建, 曹振东, 彭姜岚. 急性低温胁迫对南方鲷幼鱼耗氧率和呼吸频率的影响[J]. *水利渔业*, 2008, 28(3): 46-48.
- Fu S J, Cao Z D, Peng J L. Effects of acute low temperature stress on oxygen consumption rate and respiratory rate of juvenile southern catfish[J]. *Reservoir Fisheries*, 2008, 28(3): 46-48 (in Chinese).
- [38] 杨志强, 李潇轩, 韩飞. 锦鲤的耗氧率和窒息点[J]. *江苏农业科学*, 2019, 47(1): 174-176.
- Yang Z Q, Li X X, Han F. Oxygen consumption rate and asphyxiation point of koi carp[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2019, 47(1): 174-176 (in Chinese).
- [39] Zhang W, Cao Z D, Peng J L, et al. The effects of dissolved oxygen level on the metabolic interaction between digestion and locomotion in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen)[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2010, 157(3): 212-219.
- [40] 王志飞, 左鹏翔, 冷云, 等. 秀丽高原鳅幼鱼窒息点与耗氧率的研究[J]. *黑龙江水产*, 2019(2): 42-45.
- Wang Z F, Zuo P X, Leng Y, et al. Study of the asphyxiation point and oxygen consumption rate of juvenile *Triplophysa venusta*[J]. *Heilongjiang Fisheries*, 2019(2): 42-45 (in Chinese).
- [41] 孙宝柱, 黄浩, 曹文宣, 等. 厚颌鲂和圆口铜鱼耗氧率与窒息点的测定[J]. *水生生物学报*, 2010, 34(1): 88-93.
- Sun B Z, Huang H, Cao W X, et al. Studies on the oxygen consumption rate and asphyxiant point of *Megalobrama pellegrini* and *Coreius guichenoti*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2010, 34(1): 88-93 (in Chinese).
- [42] Flik G, Klaren P H M, Van Den Burg E H, et al. CRF and stress in fish[J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2006, 146(1): 36-44.
- [43] Pichavant K, Maxime V, Thébault M T, et al. Effects of hypoxia and subsequent recovery on turbot *Scophthalmus maximus*: hormonal changes and anaerobic metabolism[J]. *Marine Ecology-Progress Series*, 2002, 225: 275-285.
- [44] 温海深, 吕里康, 李兰敏, 等. 急性高温胁迫对雄性许氏平鲷血液生理生化及相关基因表达的影响[J]. *中国海洋大学学报*, 2016, 46(11): 44-51.
- Wen H S, Lü L K, Li L M, et al. Effect of temperature on physiological and biochemical parameters and gene expression of male *Sebastes schlegelii*[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2016, 46(11): 44-51 (in Chinese).
- [45] Li M X, Wang X D, Qi C L, et al. Metabolic response of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) to acute and chronic hypoxia stress[J]. *Aquaculture*, 2018, 495: 187-195.
- [46] Jørgensen B J, Mustafa T. The effect of hypoxia on carbohydrate metabolism in flounder (*Platichthys flesus* L.)—I. Utilization of glycogen and accumulation of glycolytic end products in various tissues[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part B: Comparative Biochemistry*, 1980, 67(2): 243-248.
- [47] van Raaij M T M, Van Den Thillart G E E J M, Vianen

- G J, *et al.* Substrate mobilization and hormonal changes in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*, L.) and common carp (*Cyprinus carpio*, L.) during deep hypoxia and subsequent recovery[J]. *Journal of Comparative Physiology B*, 1996, 166(7): 443-452.
- [48] 齐明, 侯懿玲, 刘韬, 等. 急性低氧胁迫和复氧恢复对青田田鱼幼鱼氧化应激和能量代谢的影响[J]. *淡水渔业*, 2020, 50(6): 92-98.
- Qi M, Hou Y L, Liu T, *et al.* The effects of acute hypoxia stress and re-oxygenation on oxidative stress and energy metabolism of juvenile *Cyprinus carpio* var. *qingtianensis*[J]. *Freshwater Fisheries*, 2020, 50(6): 92-98 (in Chinese).
- [49] 王晓雯, 朱华, 胡红霞, 等. 低氧胁迫对西伯利亚鲟幼鱼生理状态的影响[J]. *水产科学*, 2016, 35(5): 459-465.
- Wang X W, Zhu H, Hu H X, *et al.* Effects of hypoxia on physiological status of Siberian sturgeon *Acipenser baeri* juveniles[J]. *Fisheries Science*, 2016, 35(5): 459-465 (in Chinese).
- [50] 张曦, 付世建, 彭姜岚, 等. 急性低氧对鲫鱼幼鱼血液基础指标的影响[J]. *重庆师范大学学报(自然科学版)*, 2011, 28(4): 19-22.
- Zhang X, Fu S J, Peng J L, *et al.* The effect of acute hypoxia on blood parameters of juvenile crucian carp[J]. *Journal of Chongqing Normal University (Natural Science Edition)*, 2011, 28(4): 19-22 (in Chinese).
- [51] 李欣茹. 低氧胁迫对暗纹东方鲀能量代谢、血液指标及基因表达的影响[D]. 南京: 南京师范大学, 2018.
- Li X R. Effects of hypoxia stress on energy metabolism, blood indexes and gene expression of *Fugu obscurus*[D]. Nanjing: Nanjing Normal University, 2018 (in Chinese).
- [52] 沈凡, 樊启学, 杨凯, 等. 不同溶氧条件下黄颡鱼免疫机能及抗病力的研究[J]. *淡水渔业*, 2010, 40(4): 44-49, 55.
- Shen F, Fan Q X, Yang K, *et al.* The immune responses of yellow catfish (*Pelteobagrus fulvidraco*) and its susceptibility to *Aeromonas hydrophila* at different dissolved oxygen levels[J]. *Freshwater Fisheries*, 2010, 40(4): 44-49, 55 (in Chinese).
- [53] 常志成, 温海深, 张美昭, 等. 溶解氧水平对花鲈幼鱼氧化应激与能量利用的影响及生理机制[J]. *中国海洋大学学报*, 2018, 48(7): 20-28.
- Chang Z C, Wen H S, Zhang M Z, *et al.* Effects of dissolved oxygen levels on oxidative stress response and energy utilization of juvenile Chinese sea bass (*Lateolabrax maculatus*) and associate physiological mechanisms[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2018, 48(7): 20-28 (in Chinese).
- [54] Benli A Ç K, Köksal G, Özkul A. Sublethal ammonia exposure of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.): effects on gill, liver and kidney histology[J]. *Chemosphere*, 2008, 72(9): 1355-1358.
- [55] Boran H, Altinok I, Capkin E. Histopathological changes induced by maneb and carbaryl on some tissues of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*[J]. *Tissue and Cell*, 2010, 42(3): 158-164.
- [56] Bosch-Belmar M, Giomi F, Rinaldi A, *et al.* Concurrent environmental stressors and jellyfish stings impair caged European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) physiological performances[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 27929.
- [57] Capaldo A, Gay F, Laforgia V. Changes in the gills of the European eel (*Anguilla anguilla*) after chronic exposure to environmental cocaine concentration[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 169: 112-119.
- [58] Sollid J, Nilsson G E. Plasticity of respiratory structures-adaptive remodeling of fish gills induced by ambient oxygen and temperature[J]. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 2006, 154(1-2): 241-251.
- [59] Nie X B, Zhang F, Wang T T, *et al.* Physiological and morphological changes in turbot (*Psetta maxima*) gill tissue during waterless storage[J]. *Aquaculture*, 2019, 508: 30-35.
- [60] Mitrovic D, Dymowska A, Nilsson G E, *et al.* Physiological consequences of gill remodeling in goldfish (*Carassius auratus*) during exposure to long-term hypoxia[J]. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 2009, 297(1): R224-R234.
- [61] Wu C B, Liu Z Y, Li F G, *et al.* Gill remodeling in response to hypoxia and temperature occurs in the hypoxia sensitive blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*)[J]. *Aquaculture*, 2017, 479: 479-486.
- [62] Van Den Heuvel M R, Power M, Richards J, *et al.* Disease and gill lesions in yellow perch (*Perca flavescens*) exposed to oil sands mining-associated waters[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2000, 46(3): 334-341.



## Hypoxia tolerance and alternation of hematology and gill morphology in black rockfish (*Sebastes schlegelii*)

GAO Yuntao<sup>1,2</sup>, GAO Yunhong<sup>2</sup>, LI Mingyue<sup>2</sup>, WANG Jiawei<sup>2</sup>,  
MENG Zhen<sup>2</sup>, GUAN Changtao<sup>2,3</sup>, JIA Yudong<sup>2,3\*</sup>

(1. National Demonstration Center for Experimental Fisheries Science Education,  
Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237, China;

3. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China)

**Abstract:** Dissolved oxygen is an important environmental factor affecting the survival of fish. In this study, the value of dissolved oxygen at critical oxygen partial pressure ( $P_{crit}$ ) and loss of equilibrium (LOE), respiratory rate, plasma cortisol, glucose, white blood cell (WBC), red blood cell (RBC), hemoglobin (Hb), hematocrit (HCT) and the alternation of gill morphology and related parameters [lamellar length (SLL) and width (SLW), interlamellar distance (ID) and perimeter] as well as the proportion of secondary lamellae available for gas exchange (PAGE) were observed during hypoxia to illustrate hypoxia tolerance, physio-biological response and morphological changes in the gills of *Sebastes schlegelii* during hypoxia stress. Results showed that the value of dissolved oxygen at  $P_{crit}$  and LOE of *S. schlegelii* at  $(88.01 \pm 5.34)$  g were  $(3.96 \pm 0.11)$  mg/L and  $(2.60 \pm 0.21)$  mg/L respectively under the condition of water temperature  $(15.6 \pm 0.2)$  °C, pH value 7.85, and salinity 30.0. The PAGE and respiratory frequency increased first and then decreased, the highest value respectively obtained at  $P_{crit}$  and LOE ( $P < 0.05$ ) throughout hypoxia stress. Meanwhile, plasma cortisol and glucose levels significantly increased, the highest values observed at LOE and  $P_{crit}$  ( $P < 0.05$ ). In blood physiology, Hb, HCT, WBC similar results like plasma cortisol, with the highest value at LOE ( $P < 0.05$ ), whereas RBC remained unchanged during hypoxia stress. Besides, the SLL, ID, Perimeter of gills increased significantly during hypoxia stress, and reached the maximum value at LOE point ( $P < 0.05$ ) either; the SLW decreased and reached the minimum value at the LOE ( $P < 0.05$ ). At the same time, the clubbing, hypertrophy, hyperplasia and epithelial cell edema were observed in the secondary lamella. All the aforementioned parameters recovered to normal levels after re-oxygenation 24 h in *S. schlegelii*. In conclusion, *S. schlegelii* are sensitive to low dissolved oxygen, have numbers of changes in hematology and morphology for hypoxia stress and reduce hypoxia stress after reoxygenation treatment for 24 h. These findings expand current knowledge on hypoxia tolerance and help in the management of *S. schlegelii* in captivity.

**Key words:** *Sebastes schlegelii*; hypoxia tolerance; respiratory frequency; hematological physiology and biochemistry; gill histology

**Corresponding author:** JIA Yudong. E-mail: jjayd@ysfri.ac.cn

**Funding projects:** Major Science and Technology Innovation Project of Shandong Province (2018SDKJ0303-4, 2018YFJH0703); National Key R & D Program of China (2019YFD0900904); Central Public-interest Scientific Institution Basal Research Fund, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences (20603022020008, 2020TD51)