

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2016.15406

## 褐牙鲈幼鱼能量分配对限制溶解氧供应及恢复的响应

熊向英<sup>1</sup>, 黄国强<sup>1,2</sup>, 李洁<sup>2</sup>, 唐夏<sup>2</sup>, 张秀梅<sup>2</sup>

1. 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;

2. 中国海洋大学 水产学院, 山东 青岛 266003

**摘要:** 实验采用循环水养殖系统, 通过水流量控制溶解氧供给, 设计不同溶解氧供应和限制溶解氧供应及恢复两个实验来研究褐牙鲈(*Paralichthys olivaceus*)幼鱼生长及能量分配等指标的响应。在不同溶解氧供应实验中, 溶解氧含量梯度设置为 2.24 mg/L, 3.14 mg/L, 4.27 mg/L, 5.38 mg/L, 6.94 mg/L, 实验结束时褐牙鲈幼鱼体重、日生长系数、摄食率、以湿重表示的饲料转化效率与溶解氧含量呈正相关( $P<0.05$ )。单尾鱼的摄食能随着溶解氧含量的下降而减少, 生长能的比例在溶氧为 5.38 mg/L 时最高。排粪能的比例则随着溶解氧含量的下降而上升, 排泄能比例随溶解氧含量下降也略有增加, 代谢能的比例随着溶解氧含量的下降呈先下降后上升的趋势, 在溶解氧含量为 5.38 mg/L 时最低(37.66%)。单位体重能量收支中, 所有指标与溶解氧含量都有明显的正相关关系( $P<0.05$ ), 随着溶解氧含量的提高而显著提高。实验表明, 低溶解氧含量下, 褐牙鲈幼鱼通过减少能量供应降低摄食率和饲料转化效率, 其生长受到抑制。在限制溶解氧供应及恢复实验中, 经历 10 d 低溶解氧含量 2 mg/L( $S_2$ )和 4 mg/L( $S_4$ )胁迫的褐牙鲈幼鱼生长受到抑制, 但在恢复正常溶解氧后 10 d 内体重即与对照组无显著差异( $P>0.05$ )。恢复期间褐牙鲈幼鱼的摄食率明显高于对照组( $P<0.05$ ), 饲料转化效率略高于对照组。恢复阶段不同处理在摄食能、生长能比例和呼吸能比例上没有显著差异( $P>0.05$ ), 但经历低溶解氧胁迫的处理摄食能和生长能比例略高于对照处理, 而代谢耗能比例略低于对照处理。 $S_2$ 处理的排泄能比例显著低于其余 2 个处理( $P<0.05$ )。实验表明褐牙鲈幼鱼对短期低溶解氧含量有较强的适应能力, 能够通过提高摄食率在较短的恢复期获得完全补偿生长。本研究揭示了褐牙鲈在低溶氧胁迫下的能量分配规律, 为深入研究鱼类适应溶解氧波动环境的策略积累资料。

**关键词:** 褐牙鲈; 溶解氧; 限制供应; 生长; 能量分配

中图分类号: S965

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2016)05-1148-09

对于依靠鳃从水体摄取氧气满足代谢需求的鱼类而言, 水体中溶解氧供应限制直接影响其能量代谢强度。大多数鱼类在水体溶解氧含量下降到临界值之前, 能够维持相对稳定的代谢强度, 因此被称为溶氧调节型, 但随着溶解氧含量进一步下降, 其代谢率也会进一步下降, 这一临界溶氧受到改变鱼类组织需氧量的因素如温度、游泳活动、摄食水平的影响<sup>[1]</sup>。对于鱼类而言, 适于生长的临界溶氧水平通常在 50%~70%饱和度<sup>[2]</sup>。而在较低溶解氧含量的水体中, 鱼类代谢率下降,

产生的代谢能有限, 并且其代谢能在不同生理和行为活动之间的分配模式会发生改变<sup>[3-8]</sup>, 进而影响鱼类的生长和存活。

褐牙鲈(*Paralichthys olivaceus*)幼鱼在经历 10 d 的低溶氧(2 mg/L 和 4 mg/L)胁迫后, 生长显著下降, 但在溶解氧含量恢复至正常水平后 10 d 内即可获得完全补偿生长<sup>[9-10]</sup>。在溶解氧由 7.4 mg/L 下降至 0.9 mg/L 的过程中褐牙鲈幼鱼耗氧率呈“U”型变化, 氧氮比呈倒“U”型变化, 表明在溶解氧含量下降过程中, 可能主要由于溶解氧降低后

收稿日期: 2015-10-29; 修订日期: 2016-01-08.

基金项目: 国家自然科学基金项目(30600462).

作者简介: 熊向英(1984-), 女, 硕士, 助理研究员, 主要从事水产动物病原学研究. E-mail: xiangying841027@126.com

通信作者: 黄国强(1973-), 博士, 研究员, 主要从事水产养殖生态学研究. E-mail: hugh7531@163.com

逃避活动和呼吸行为强度的增加导致了低氧时代谢率的提高, 并且有明显动员体内糖原作为能量代谢底物的过程<sup>[11]</sup>。而对褐牙鲈幼鱼呼吸行为对溶解氧的反应的观察中发现, 平均呼吸频率会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, 并且由于褐牙鲈是匍匐生活, 为了增加鳃盖伸展的空间, 头部上抬的鱼的比例随溶解氧含量的降低而增加<sup>[12]</sup>。低溶解氧含量时褐牙鲈呼吸活动加剧, 这可能是导致其耗氧率上升的主要原因。以上对褐牙鲈瞬时耗氧率和生长对溶解氧含量的响应表明, 其对溶解氧含量较低的水体有一定的适应能力。本研究分析了褐牙鲈幼鱼生长和个体能量分配对溶解氧供应限制及恢复的响应, 揭示其在低溶解氧胁迫下的能量分配规律, 为深入研究鱼类适应溶解氧波动环境的策略积累资料。

1 材料与方法

1.1 养殖设施及实验对象

养殖设施为实验室自制的循环水养殖系统<sup>[10]</sup>。褐牙鲈幼鱼购于山东省黄海水产有限公司, 饲料为市售升索牌鲈鲷类配合饲料。

1.2 实验设计

1.2.1 实验用鱼的驯化 实验用褐牙鲈幼鱼在中国海洋大学鱼类行为学实验室循环养殖系统长方形玻璃钢水槽(2.0 m×1.5 m×1.0 m, 海水 2000 L)内, 在水温(20.0±1.0)℃、DO>6.3 mg/L、盐度 30~31、pH 值 7.9±0.2、光照周期 14L:10D 的条件下驯化 10 d。驯化期间, 每天过量投饵两次(8:00 和 20:00), 投饵后立即清除残饵和粪便。

1.2.2 实验养殖设施及条件 实验在中国海洋大学水产学院鱼类行为学实验室自制的流量控制循环水系统<sup>[10]</sup>进行。水族箱规格为 50 cm×40 cm×40 cm, 水体约为 80 L, 海水水温控制在(20±1.0)℃; 海水盐度为 29~31, 盐度分别用曝气后的自来水和海水调节至实验盐度, 再曝气 24 h 后使用, pH 值为 7.9±0.2; 光照周期为 14L:10D。实验期间每天饱食投喂升索牌鲈鲷类饲料 1 次。

1.2.3 不同溶解氧供应实验 驯化结束后, 鱼禁食 24 h, 挑选规格一致的实验鱼称重(精确到 0.01 g)

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。水流流速参照预实验结果分别设定为 120 mL/min、150 mL/min、220 mL/min、420 mL/min、700 mL/min、>1000 mL/min, 以限制溶解氧的供给量, 水交换率分别为 2.16 次/d、2.70 次/d、3.96 次/d、7.56 次/d、12.6 次/d、>18 次/d, 实验期间每天用 YSI 55 型溶氧仪监测, DO 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(表 1)。实验持续 40 d。

表 1 各处理组对应溶解氧水平  
Tab. 1 The dissolved oxygen content of different treatments

| 处理组<br>treatment   | 预设溶解氧水平/(mg·L <sup>-1</sup> )<br>designed dissolved<br>oxygen content | 实际溶解氧含量/(mg·L <sup>-1</sup> )<br>measured dissolved<br>oxygen content |
|--------------------|-----------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------|
| DO <sub>2.24</sub> | 2                                                                     | 2.24±0.24                                                             |
| DO <sub>3.14</sub> | 3                                                                     | 3.14±0.24                                                             |
| DO <sub>4.27</sub> | 4                                                                     | 4.27±0.18                                                             |
| DO <sub>5.38</sub> | 5-6                                                                   | 5.38±0.25                                                             |
| DO <sub>6.94</sub> | 7                                                                     | 6.94±0.14                                                             |

1.2.4 限制溶解氧供应及恢复实验 溶解氧供应调控方法同 1.2.3。驯化结束后, 鱼禁食 24 h, 挑选规格一致的实验鱼称重(精确到 0.01 g)后放入水族箱内(6 尾/箱), 初始平均体重(湿重)约为(76.18±0.48) g。实验共设置 3 个低氧处理组, 在胁迫的 10 d 内溶解氧含量分别控制在 2 mg/L(S<sub>2</sub>)、4 mg/L(S<sub>4</sub>)、7.5 mg/L(S<sub>7.5</sub>)左右, 每一处理 3 个重复, 暴露 10 d 后恢复至 7.5 mg/L, 每 10 d 称量 1 次鱼体重, 观察补偿生长现象, 恢复实验持续 40 d。同时, 相同的另 18 个水族箱做相同的实验处理, 提供实验不同阶段所需要的样品鱼。实验共持续 50 d。

1.3 样品收集与数据记录

初始体重测定: 驯化结束后, 鱼禁食 24 h, 挑选规格一致的实验鱼称重(精确到 0.01 g)后放入水族箱内。

挑选初始实验用鱼的同时对每一处理同时取样品 3 个, 每个样品 6 尾, 以分析实验用鱼的初始成分。实验结束时每一水族箱内所有鱼取作一个样品, 分析实验结束时鱼体成分。每次投喂后 15 min 开始收集部分粪便作为测定消化率的样品。实验用饲料也取 3 个样品用于分析成分。

实验结束时褐牙鲈幼鱼取样前实验鱼饥饿处理 24 h, 体重用纱布将鱼体表水吸干后称重。

所有样品分别称重后, 用烘箱在 70℃ 烘干至恒重, 计算鱼和饲料的含水量(%). 所有样品用元素分析仪测定氮含量并换算为粗蛋白含量(氮含量×6.25%). 样品的能值(kJ/g)用 PARR1281 型氧弹仪测定。每个样品测定 3 次, 取平均值作为样品各指标的值。

#### 1.4 数据计算

$$\text{日生长系数 DGC} = (W_{Ft_2}^{1/3} - W_{Ft_1}^{1/3}) \times 100 / 40$$

其中  $W_{Ft_2}$  和  $W_{Ft_1}$  分别为时间  $t_2$  和  $t_1$  鱼的体重。

摄食率( $FR_w$ )和饲料转化效率( $FCE_w$ )的计算方法如下:

$$FR_w = 100 \times I(W_{t_2} + W_{t_1} / 2) / (t_2 - t_1);$$

$$FCE_w = 100 \times (W_{t_2} - W_{t_1}) / I.$$

式中,  $t_2$  和  $t_1$  分别为某个实验阶段的结束时间(d)和开始时间(d),  $W_{t_2}$  和  $W_{t_1}$  分别为某一实验阶段鱼的终末体重和初始体重(g),  $I$  为这一实验阶段内鱼的摄食量(g)。

能量收支公式  $C_e = G_e + F_e + U_e + R_e$  中各项的计算公式如下:

$$C_e = I \times GE_{feed};$$

$$G_e = E_{Ft_2} - E_{Ft_1};$$

$$F_e = C_e \times (100 - DR_E) / 100;$$

$$U_e = U_N \times 24.83;$$

$$R_e = C_e - G_e - F_e - U_e.$$

式中,  $C_e$  为摄食能(kJ),  $G_e$  为生长能(kJ),  $F_e$  为排粪能(kJ),  $U_e$  为排泄能(kJ),  $R_e$  为代谢能(kJ);  $I$  和  $GE_{feed}$  分别为摄食量和饲料的能值(kJ/g);  $E_{Ft_2}$  和  $E_{Ft_1}$  分别为时间  $t_2$  和  $t_1$  时平均每尾鱼能量含量, 其计算方法如下:

$$GE_{Ft_2} = W_{Ft_2} \times GE_{Ft_2};$$

$$GE_{Ft_1} = W_{Ft_1} \times GE_{Ft_1}.$$

式中,  $GE_{Ft_1}$  和  $GE_{Ft_2}$  分别为时间  $t_2$  和  $t_1$  鱼的能值;  $U_N$  为排泄损失的氮量(g), 24.83 指排泄 1 g 氮(以氨的形式)所损失的能量(kJ)。 $DR_E$  为鱼对饲料能量的消化率, 采用酸不溶灰分为内源性指示剂测定, 其计算方法如下:

$$DR_E = 100 \times [1 - (GE_{feces} / GE_{feed}) \times (AIA_{feed} / AIA_{feces})]$$

式中,  $GE_{feces}$  和  $GE_{feed}$  分别为粪便和饲料的能值(kJ/g),  $AIA_{feed}$  和  $AIA_{feces}$  分别为饲料和粪便中酸不溶灰分含量(%).

$U_N$  为排泄损失的氮量(g), 计算方法如下:

$$U_N = C_N - G_N - F_N.$$

式中,  $C_N$ 、 $G_N$  和  $F_N$  分别为摄入饲料的氮量(g)、鱼体生长氮量(g)和粪便损失氮量(g), 其计算方法分别如下:

$$C_N = I \times N_{feed};$$

$$G_N = W_{Ft_2} \times N_{Ft_2} - W_{Ft_1} \times N_{Ft_1};$$

$$F_N = C_N \times (100 - DR_N) / 100.$$

其中  $N_{feed}$ 、 $N_{Ft_1}$  和  $N_{Ft_2}$  分别为饲料氮含量(%)、时间  $t_1$  和时间  $t_2$  鱼的能值。 $DR_N$  为鱼对饲料氮的消化率, 其计算方法如下:

$$DR_N = 100 \times [1 - (N_{feces} / N_{feed}) \times (AIA_{feed} / AIA_{feces})].$$

$N_{feces}$  为粪便氮含量(%).

生长能占摄食能的百分比( $G$ )计算方法为  $100 \times G_e / C_e$ , 排粪能( $F$ )、排泄能( $U$ )、代谢能( $R$ )占摄食能的百分比按相同的方法进行计算。

单位体重鱼体每天摄食能 $[(FR_e, J/(g \cdot d))]$ 的计算方法如下:

$$FR_e = 1000 \times C_e / [(W_{Ft_2} + W_{Ft_1}) / 2] / (t_2 - t_1).$$

类似地, 单位体重鱼体每天生长能 $[(G_e, J/(g \cdot d))]$ 、排粪能 $[F_e, J/(g \cdot d)]$ 、排泄能 $[U_e, J/(g \cdot d)]$ 和代谢能 $[R_e, J/(g \cdot d)]$ 分别进行计算。

所有指标按需要分不同时间段进行计算。

#### 1.5 数据的统计分析

对实验数据进行了单因子方差分析, 对<30%和>70%的百分比数据进行反正弦转换后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, 显著性水平为 0.05。数据的统计分析采用 SPSS11.0 进行。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同溶解氧供应对褐牙鲈幼鱼生长及能量分配的影响

#### 2.1.1 不同溶解氧供应处理的生长、摄食率与食物转化效率

各处理组的初始体重无显著差异,

在 65 g 左右。在实验结束时, 最大为(108.49±3.76) g, 最小仅为(73.19±1.35) g。除去 DO<sub>5.38</sub>、DO<sub>6.94</sub> 处理组体重差异不显著之外, 其余各处理组体重均存在显著差异( $P<0.05$ ), 终末体重随溶解氧含量的提高而增大。日生长系数与溶解氧含量的关系与体重有相同的趋势。随着溶解氧含量的下降, 摄食率由 1.33%/d 下降至 0.63%/d。随溶解氧含量下降, 鱼体以湿重表示的饲料转化效率由 100% 以上降低到 71%, 而对蛋白质和能量的转化效率则在溶解氧含量为 5.38 mg/L 的处理最高(表 2)。

**2.1.2 不同溶解氧供应处理的能量分配** 单尾鱼的摄食能随着溶解氧含量的下降而减少, 生长能的比例在溶氧为 5.38 mg/L 时最高。排粪能的比例则随着溶解氧含量的下降而上升, 排泄能比例随溶解氧含量下降也略有增加, 但不同处理差异不显著( $P>0.05$ )。代谢能的比例随着溶解氧含量的下降

呈先下降后上升的趋势, 在溶解氧含量为 5.38 mg/L 时最低(37.66%), 在溶解氧含量为 2.24 mg/L 时最高(48.04%)(表 3)。单位体重能量收支中, 所有指标与溶解氧含量都有明显的正相关关系, 随着溶解氧含量的提高而显著提高(表 4)。

2.2 限制溶解氧供应及恢复对褐牙鲈幼鱼生长及能量的影响

**2.2.1 限制溶解氧供应及恢复期间幼鱼的生长、摄食率与食物转化效率** 限制溶解氧供应胁迫结束时溶解氧含量较低的两个处理体重显著小于对照组, 在经过 10 d 的补偿生长后即赶上了对照组, 但随后并不能显著超过对照组(表 5)。

日生长系数也表明在恢复生长的第 1 个 10 d 内是补偿生长发生的时期。整个实验期间不同处理的平均日生长系数没有显著差异(表 6)。胁迫期间溶解氧含量较低的处理摄食率显著比对照组

表 2 不同溶解氧供应处理组褐牙鲈初始体重(IFW)、终末体重(FFW)、日生长系数(DGC)、摄食率(FR)和食物转化效率(FCE)

Tab. 2 Initial fish weight (IFW), final fish weight (FFW), daily growth coefficient (DGC), feeding rate (FR), and feed conversion efficiency (FCE) in different treatments of dissolved oxygen supply  $n=3; \bar{X} \pm SE$

| 指标 indicator |                          | 处理组 treatment group     |                          |                          |                          |                          |
|--------------|--------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|
|              |                          | DO <sub>2.24</sub>      | DO <sub>3.14</sub>       | DO <sub>4.27</sub>       | DO <sub>5.38</sub>       | DO <sub>6.94</sub>       |
| FCE/%        | IFW/g                    | 61.23±0.49 <sup>a</sup> | 61.12±0.72 <sup>a</sup>  | 61.48±0.71 <sup>a</sup>  | 61.25±0.67 <sup>a</sup>  | 61.29±0.71 <sup>a</sup>  |
|              | FFW/g                    | 73.19±1.35 <sup>a</sup> | 82.90±0.28 <sup>b</sup>  | 93.01±3.32 <sup>c</sup>  | 104.85±1.53 <sup>d</sup> | 108.49±3.76 <sup>d</sup> |
|              | DGC/(%·d <sup>-1</sup> ) | 0.61±0.04 <sup>a</sup>  | 1.17±0.15 <sup>b</sup>   | 1.46±0.13 <sup>b</sup>   | 1.93±0.03 <sup>c</sup>   | 2.06±0.10 <sup>c</sup>   |
|              | FR/(%·d <sup>-1</sup> )  | 0.63±0.01 <sup>a</sup>  | 0.88±0.06 <sup>b</sup>   | 1.04±0.03 <sup>c</sup>   | 1.24±0.15 <sup>d</sup>   | 1.33±0.04 <sup>d</sup>   |
|              | 湿重 weight                | 71.78±4.10 <sup>a</sup> | 85.95±1.92 <sup>b</sup>  | 97.96±5.20 <sup>bc</sup> | 105.71±0.43 <sup>c</sup> | 104.36±1.41 <sup>c</sup> |
|              | 能量 energy                | 28.78±5.30 <sup>a</sup> | 35.01±2.81 <sup>ab</sup> | 40.65±2.38 <sup>ab</sup> | 43.55±1.30 <sup>b</sup>  | 36.22±2.68 <sup>ab</sup> |
|              | 蛋白质 protein              | 29.27±4.75 <sup>a</sup> | 31.19±2.42 <sup>a</sup>  | 35.29±3.71 <sup>ab</sup> | 40.30±0.67 <sup>b</sup>  | 36.39±1.07 <sup>ab</sup> |

注: 同一行中没有相同字母上标的处理组之间差异显著( $P<0.05$ ).  
Note: Values without the same superscript letter in the same row are significantly different from each other ( $P<0.05$ ).

表 3 不同溶解氧供应处理组褐牙鲈幼鱼的个体能量分配  
Tab. 3 Individual energy allocation of juvenile *Paralichthys olivaceus* in different treatments of dissolved oxygen supply  $n=3; \bar{X} \pm SE$

| 处理组 treatment group | 摄食能/kJ energy ingestion (C) | 生长能比例/% growth energy (G) | 排粪能比例/% fecal energy (F) | 排泄能比例/% excretion energy (E) | 代谢能比例/% metabolism energy (R) |
|---------------------|-----------------------------|---------------------------|--------------------------|------------------------------|-------------------------------|
| DO <sub>2.24</sub>  | 336.44±7.92 <sup>a</sup>    | 28.78±3.30 <sup>a</sup>   | 17.84±0.23 <sup>c</sup>  | 5.35±0.52 <sup>a</sup>       | 48.04±2.24 <sup>b</sup>       |
| DO <sub>3.14</sub>  | 509.07±30.63 <sup>b</sup>   | 35.01±2.82 <sup>ab</sup>  | 15.53±0.04 <sup>b</sup>  | 5.23±0.27 <sup>a</sup>       | 44.22±3.07 <sup>ab</sup>      |
| DO <sub>4.27</sub>  | 641.84±30.83 <sup>c</sup>   | 40.65±2.38 <sup>ab</sup>  | 15.15±0.13 <sup>b</sup>  | 5.01±0.36 <sup>a</sup>       | 39.19±2.24 <sup>a</sup>       |
| DO <sub>5.38</sub>  | 826.38±16.34 <sup>d</sup>   | 43.55±1.30 <sup>b</sup>   | 14.11±0.16 <sup>a</sup>  | 4.68±0.03 <sup>a</sup>       | 37.66±1.20 <sup>a</sup>       |
| DO <sub>6.94</sub>  | 905.21±50.66 <sup>d</sup>   | 36.23±2.68 <sup>ab</sup>  | 15.23±0.36 <sup>b</sup>  | 4.92±0.13 <sup>a</sup>       | 43.62±2.21 <sup>ab</sup>      |

注: 同一列中没有相同字母上标的处理组之间差异显著( $P<0.05$ ).  
Note: Values without the same superscript letter in the same column are significantly different from each other ( $P<0.05$ ).

表 4 不同溶解氧供应处理的褐牙鲈幼鱼的单位体重能量收支  
Tab. 4 Energy allocation of unit body weight of juvenile *Paralichthys olivaceus* in different treatments of dissolved oxygen supply

$n=3; \bar{X} \pm SE$

| 处理<br>treatment group | 摄食能/kJ<br>energy ingestion (C) | 生长能/(kJ·g <sup>-1</sup> )<br>growth energy (G) | 排粪能/(kJ·g <sup>-1</sup> )<br>fecal energy (F) | 排泄能/(kJ·g <sup>-1</sup> )<br>excretion energy (E) | 代谢能/(kJ·g <sup>-1</sup> )<br>metabolism energy (R) |
|-----------------------|--------------------------------|------------------------------------------------|-----------------------------------------------|---------------------------------------------------|----------------------------------------------------|
| DO <sub>2.24</sub>    | 125.22±1.85 <sup>a</sup>       | 35.85±6.13 <sup>a</sup>                        | 22.35±0.60 <sup>a</sup>                       | 6.71±0.72 <sup>a</sup>                            | 60.31±6.63 <sup>a</sup>                            |
| DO <sub>3.14</sub>    | 176.82±11.26 <sup>b</sup>      | 61.38±2.81 <sup>b</sup>                        | 27.47±1.75 <sup>b</sup>                       | 9.20±0.29 <sup>b</sup>                            | 78.78±9.69 <sup>ab</sup>                           |
| DO <sub>4.27</sub>    | 207.50±5.56 <sup>c</sup>       | 84.61±7.19 <sup>bc</sup>                       | 31.43±0.62 <sup>c</sup>                       | 10.39±0.78 <sup>bc</sup>                          | 81.07±2.44 <sup>ab</sup>                           |
| DO <sub>5.38</sub>    | 248.73±2.81 <sup>d</sup>       | 108.26±2.01 <sup>c</sup>                       | 35.11±0.71 <sup>c</sup>                       | 11.63±0.19 <sup>cd</sup>                          | 93.73±4.02 <sup>bc</sup>                           |
| DO <sub>6.94</sub>    | 266.17±8.00 <sup>d</sup>       | 96.83±9.84 <sup>c</sup>                        | 40.50±0.61 <sup>d</sup>                       | 13.07±0.08 <sup>d</sup>                           | 115.78±2.69 <sup>c</sup>                           |

注: 同一列中没有相同字母上标的处理组之间差异显著 ( $P<0.05$ ).

Note: Values without the same superscript letter in the same column are significantly different from each other ( $P<0.05$ ).

表 5 限制溶解氧供应及恢复期间褐牙鲈幼鱼的体重  
Tab. 5 The body weight of juvenile *Paralichthys olivaceus* in different period of limited DO supply and restore

$n=3; \bar{X} \pm SE; g$

| 时期<br>period  | 处理<br>treatment group    |                          |                           |
|---------------|--------------------------|--------------------------|---------------------------|
|               | S <sub>2</sub>           | S <sub>4</sub>           | S <sub>7.5</sub>          |
| 初始<br>initial | 75.59±0.35 <sup>a</sup>  | 76.85±0.54 <sup>a</sup>  | 76.09±0.60 <sup>a</sup>   |
| S10           | 78.50±1.24 <sup>a</sup>  | 87.99±1.63 <sup>b</sup>  | 93.50±1.27 <sup>c</sup>   |
| R10           | 100.56±1.21 <sup>a</sup> | 105.98±0.52 <sup>b</sup> | 102.39±1.09 <sup>ab</sup> |
| R20           | 119.28±4.26 <sup>a</sup> | 120.49±4.66 <sup>a</sup> | 116.25±2.23 <sup>a</sup>  |
| R30           | 131.78±5.75 <sup>a</sup> | 135.10±1.49 <sup>a</sup> | 131.85±4.85 <sup>a</sup>  |
| R40           | 146.98±6.54 <sup>a</sup> | 151.09±1.14 <sup>a</sup> | 142.35±4.43 <sup>a</sup>  |

注: 同一行中没有相同字母上标的处理组之间差异显著 ( $P<0.05$ ).

S10: 胁迫第 10 天; R10、R20、R30、R40 恢复第 10、20、30、40 天.

Note: Values without the same superscript letter in the same row are significantly different from each other ( $P<0.05$ ). S10 represents the 10<sup>th</sup> day of hypoxia; R10, R20, R30, R40 represent the 10<sup>th</sup>, 20<sup>th</sup>, 30<sup>th</sup>, 40<sup>th</sup> day of recovery, respectively.

表 6 限制溶解氧供应及恢复期间褐牙鲈幼鱼的日生长系数

Tab. 6 Daily growth coefficient (DGC) of juvenile *Paralichthys olivaceus* in period of limited DO supply and restore

$n=3; \bar{X} \pm SE; \% \cdot d^{-1}$

| 时期<br>period | 处理组<br>treatment group |                         |                        |
|--------------|------------------------|-------------------------|------------------------|
|              | S <sub>2</sub>         | S <sub>4</sub>          | S <sub>7.5</sub>       |
| S10          | 0.53±0.24 <sup>a</sup> | 1.95±0.23 <sup>b</sup>  | 3.01±0.28 <sup>c</sup> |
| R10          | 3.31±0.14 <sup>c</sup> | 2.60±0.17 <sup>b</sup>  | 1.48±0.20 <sup>a</sup> |
| R20          | 2.71±0.63 <sup>a</sup> | 2.05±0.71 <sup>a</sup>  | 2.02±0.31 <sup>a</sup> |
| R30          | 1.66±0.27 <sup>a</sup> | 1.93±0.50 <sup>a</sup>  | 2.08±0.59 <sup>a</sup> |
| R40          | 1.88±0.05 <sup>a</sup> | 1.95±0.10 <sup>a</sup>  | 1.32±0.31 <sup>a</sup> |
| R1-40        | 2.39±0.18 <sup>b</sup> | 2.13±0.01 <sup>ab</sup> | 1.72±0.11 <sup>a</sup> |
| whole        | 2.11±0.16 <sup>a</sup> | 2.11±0.01 <sup>a</sup>  | 1.96±0.10 <sup>a</sup> |

注: 同一行中没有相同字母上标的处理组之间差异显著 ( $P<0.05$ ).

S10: 胁迫第 10 天; R10、R20、R30、R40: 恢复第 10、20、30、40 天. R1-40: 恢复期第 1 天至第 40 天期间; whole: 整个实验期间.

Note: Values without the same superscript letter in the same row are significantly different from each other ( $P<0.05$ ). S10 represents the 10<sup>th</sup> day of hypoxia; R10, R20, R30, R40 represent the 10<sup>th</sup>, 20<sup>th</sup>, 30<sup>th</sup>, 40<sup>th</sup> day of recovery, respectively. R1-40 represents the period from the 1<sup>st</sup> day to the 40<sup>th</sup> day of recovery; “whole” represents the whole experimental period.

低。恢复生长期间摄食率的提高主要发生在恢复期的头 10 d。整个实验期间的平均摄食率在不同处理间不存在显著差异(表 7)。胁迫期间, S<sub>2</sub> 的饲料转化效率显著低于其他处理, 恢复期间有所提高, 但与其他处理差异不显著, 整个实验期间不同处理的饲料转化效率也不存在显著差异(表 8)。

2.2.2 限制溶解氧供应及恢复期间幼鱼的能量分配 胁迫阶段低溶解氧处理摄食能较少, 分配于生长的能量比例也极少(仅为 1.05%), 排泄和代谢耗能占绝大部分(表 9)。恢复阶段不同处理在摄食能、生长能比例和代谢能比例上没有显著差异, 但经历低溶解氧胁迫的处理摄食能和生长能比例略高于对照处理, 而代谢能比例略低于对照处

表 7 限制溶解氧供应及恢复期间褐牙鲈幼鱼的摄食率  
Tab. 7 Feeding rate (FR) of juvenile *Paralichthys olivaceus* in period of limited DO supply and restore

$n=3; \bar{X} \pm SE; \% \cdot d^{-1}$

| 时期<br>period | 处理组<br>treatment group |                         |                        |
|--------------|------------------------|-------------------------|------------------------|
|              | S <sub>2</sub>         | S <sub>4</sub>          | S <sub>7.5</sub>       |
| S10          | 0.53±0.02 <sup>a</sup> | 1.00±0.06 <sup>b</sup>  | 1.51±0.08 <sup>c</sup> |
| R10          | 1.56±0.04 <sup>b</sup> | 1.39±0.09 <sup>ab</sup> | 0.97±0.19 <sup>a</sup> |
| R20          | 1.17±0.04 <sup>a</sup> | 0.99±0.08 <sup>a</sup>  | 0.96±0.08 <sup>a</sup> |
| R30          | 0.95±0.08 <sup>a</sup> | 0.90±0.04 <sup>a</sup>  | 0.82±0.04 <sup>a</sup> |
| R40          | 0.99±0.04 <sup>a</sup> | 0.97±0.02 <sup>a</sup>  | 0.80±0.06 <sup>a</sup> |
| R1-40        | 1.15±0.04 <sup>b</sup> | 1.05±0.04 <sup>ab</sup> | 0.88±0.08 <sup>a</sup> |
| whole        | 1.02±0.03 <sup>a</sup> | 1.06±0.03 <sup>a</sup>  | 0.99±0.08 <sup>a</sup> |

注: 同一行中没有相同字母上标的处理组相互差异显著 ( $P<0.05$ ). S10:

胁迫第 10 天; R10、R20、R30、R40: 恢复第 10、20、30、40 天. R1-40: 恢复期第 1 天至第 40 天期间; whole: 整个实验期间.

Note: Values without the same superscript letter in the same row are significantly different from each other ( $P<0.05$ ). S10 represents the 10<sup>th</sup> day of hypoxia; R10, R20, R30, R40 represent the 10<sup>th</sup>, 20<sup>th</sup>, 30<sup>th</sup>, 40<sup>th</sup> day of recovery, respectively. R1-40 represents the period from the 1<sup>st</sup> day to the 40<sup>th</sup> day of recovery; “whole” represents the whole experimental period.

表 8 限制溶解氧供应及恢复期间褐牙鲈幼鱼的  
饲料转化系数  
Tab. 8 Feed conversion efficiency (FCE) of  
juvenile *Paralichthys olivaceus* in period of limited DO  
supply and restore  $n=3; \bar{x} \pm SE; \%$

| 时期 period | 处理组 treatment group     |                         |                         |
|-----------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
|           | S <sub>2</sub>          | S <sub>4</sub>          | S <sub>7.5</sub>        |
| S10       | 68.4±15.4 <sup>a</sup>  | 132.9±8.7 <sup>b</sup>  | 135.3±9.3 <sup>b</sup>  |
| R10       | 141.7±6.9 <sup>a</sup>  | 121.6±2.6 <sup>a</sup>  | 107.7±30.3 <sup>a</sup> |
| R20       | 125.6±13.2 <sup>a</sup> | 96.6±9.1 <sup>a</sup>   | 122.0±14.1 <sup>a</sup> |
| R30       | 105.5±7.8 <sup>a</sup>  | 102.5±13.1 <sup>a</sup> | 108.0±7.2 <sup>a</sup>  |
| R40       | 112.9±2.5 <sup>a</sup>  | 105.9±10.4 <sup>a</sup> | 97.7±15.3 <sup>a</sup>  |
| R1-40     | 122.3±1.8 <sup>a</sup>  | 108.0±1.2 <sup>a</sup>  | 107.4±9.5 <sup>a</sup>  |
| whole     | 122.6±2.8 <sup>a</sup>  | 110.8±1.0 <sup>a</sup>  | 115.1±6.2 <sup>a</sup>  |

注: 同一行中没有相同字母上标的处理组之间差异显著( $P<0.05$ ). S10: 胁迫第 10 天; R10、R20、R30、R40: 恢复第 10、20、30、40 天. R1-40: 恢复期第 1 天至第 40 天期间; whole: 整个实验期间.  
Note: Values without the same superscript letter in the same row are significantly different from each other ( $P<0.05$ ). S10 represents the 10<sup>th</sup> day of hypoxia; R10, R20, R30, R40 represent the 10<sup>th</sup>, 20<sup>th</sup>, 30<sup>th</sup>, 40<sup>th</sup> day of recovery, respectively. R1-40 represents the period from the 1<sup>st</sup> day to the 40<sup>th</sup> day of recovery; “whole” represents the whole experimental period.

理。S<sub>2</sub> 处理的排泄能比例显著低于其余 2 个处理(表 10)。在整个实验期间, 能量收支的所有项目在不同处理之间均不存在显著差异。但 S<sub>2</sub> 处理生长能的比例略高于其余处理, 代谢能的比例略低于其余处理(表 11)。

3 讨论

3.1 不同溶解氧供应对褐牙鲈幼鱼生长及能量分配的影响

3.1.1 不同溶解氧供应对褐牙鲈幼鱼生长的影响  
本实验表明, 在溶解氧含量降到 4.28 mg/L 以下时, 短期(10 d)和较长时间(40 d)的胁迫都能导致褐牙鲈幼鱼的生长速度下降, 大多数鱼类生长对溶解氧含量下降的反应与此一致<sup>[2, 13-16]</sup>。从本研究获得的数

据分析, 由于溶解氧含量的下降直接抑制了褐牙鲈幼鱼的摄食, 并降低了其饲料转化效率, 是导致低溶解氧含量水体中其生长速度下降的主要原因, 这与溶氧水平下降导致虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)幼鱼<sup>[13-14]</sup>、大菱鲈(*Scophthalmus maximus*)<sup>[15]</sup>、黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)稚鱼<sup>[16]</sup>生长速度下降的原因类似。

3.1.2 不同溶解氧供应时褐牙鲈幼鱼的能量分配  
从能量学的角度来看, 溶解氧含量的降低(尤其是在溶解氧含量下降到 2 mg/L 附近)导致摄入能量的大幅减少, 粪便排出的能量比例增加, 代谢能量比例增加, 因此导致摄入的能量分配于生长的比例减少(表 3 和表 9), 成为褐牙鲈低溶氧水体中生长速度下降的主要原因。由于在低溶氧水体中鱼类摄食获得的能量减少, 同时由于溶氧供应不足, 代谢产生的可供各种生理活动使用的能量也减少, 表现为多种鱼类耗氧率的下降<sup>[3-8]</sup>。在这种情况下, 鱼类会改变能量在不同活动中的分配模式, 如锦鲤(*Carassius auratus*)幼鱼在较低溶氧含量时, 能够以较低的单位位移能量消耗来提高能量利用效率<sup>[4]</sup>, 而低氧下消化和运动对氧气需求竞争的加剧使鲫鱼(*Carassius carassius*)代谢模式转化为消化优先, 即能量优先用于食物消化吸收<sup>[6]</sup>。虹鳟<sup>[14]</sup>和大菱鲈<sup>[15]</sup>的消化酶活性随着水体溶解氧含量的下降有降低的趋势, 因此推测本实验中褐牙鲈幼鱼可能有类似的反应, 导致对摄入的脂肪、碳水化合物等能源物质的消化吸收率下降, 因此随粪便排出的能量比例增加。缺氧时鱼类呼吸行为的能量需求占总能量供应的比例会显著提高, 如怀头鲇(*Silurus soldatovi*)在缺氧(溶解氧含量为 2.58 mg/L)时, 呼吸代谢耗氧率占总耗氧率

表 9 限制溶氧供应阶段褐牙鲈幼鱼个体能量分配  
Tab. 9 Individual energy allocation of juvenile *Paralichthys olivaceus* in limited DO supply period  $n=3; \bar{x} \pm SE$

| 处理 treatment     | 摄食能/kJ energy ingestion (C) | 生长能比例/% growth energy (G) | 排粪能比例/% fecal energy (F) | 排泄能比例/% excretion energy (E) | 代谢能比例/% metabolism energy (R) |
|------------------|-----------------------------|---------------------------|--------------------------|------------------------------|-------------------------------|
| S <sub>2</sub>   | 82.02±3.88 <sup>a</sup>     | 1.05±9.40 <sup>a</sup>    | 18.77±0.41 <sup>a</sup>  | 10.70±1.04 <sup>b</sup>      | 69.47±8.36 <sup>b</sup>       |
| S <sub>4</sub>   | 165.73±11.31 <sup>b</sup>   | 28.50±2.91 <sup>b</sup>   | 18.32±0.26 <sup>a</sup>  | 1.26±0.25 <sup>a</sup>       | 51.92±2.73 <sup>ab</sup>      |
| S <sub>7.5</sub> | 258.09±15.83 <sup>c</sup>   | 32.65±2.68 <sup>b</sup>   | 17.68±0.36 <sup>a</sup>  | 2.47±0.33 <sup>a</sup>       | 47.21±2.38 <sup>a</sup>       |

注: 同一列中没有相同字母上标的处理组之间差异显著( $P<0.05$ ).  
Note: Values without the same superscript letter in the same column are significantly different from each other ( $P<0.05$ ).

表 10 恢复溶氧供应阶段褐牙鲈幼鱼个体能量分配

Tab. 10 Individual energy allocation of juvenile *Paralichthys olivaceus* in restore period n=3;  $\bar{X} \pm SE$

| 处理<br>treatment  | 摄食能/kJ<br>energy ingestion (C) | 生长能比例/%<br>growth energy (G) | 排粪能比例/%<br>fecal energy (F) | 排泄能比例/%<br>excretion energy (E) | 代谢能比例/%<br>metabolism energy (R) |
|------------------|--------------------------------|------------------------------|-----------------------------|---------------------------------|----------------------------------|
| S <sub>2</sub>   | 1042±67.8 <sup>a</sup>         | 41.11±1.16 <sup>a</sup>      | 16.36±0.23 <sup>ab</sup>    | 3.95±0.13 <sup>a</sup>          | 38.58±1.01 <sup>a</sup>          |
| S <sub>4</sub>   | 977±35.0 <sup>a</sup>          | 33.17±2.67 <sup>a</sup>      | 17.41±0.23 <sup>b</sup>     | 5.70±0.20 <sup>b</sup>          | 43.72±2.75 <sup>a</sup>          |
| S <sub>7.5</sub> | 811±90.3 <sup>a</sup>          | 32.45±5.34 <sup>a</sup>      | 15.41±0.34 <sup>a</sup>     | 5.36±0.53 <sup>b</sup>          | 46.78±5.06 <sup>a</sup>          |

注：同一列中没有相同字母上标的处理组之间差异显著(P<0.05).  
Note: Values without the same superscript letter in the same column are significantly different from each other (P<0.05).

表 11 整个实验期间褐牙鲈幼鱼个体能量分配

Tab. 11 Individual energy allocation of juvenile *Paralichthys olivaceus* in the whole experimental period n=3;  $\bar{X} \pm SE$

| 处理组<br>treatment group | 摄食能/kJ<br>energy ingestion (C) | 生长能比例/%<br>growth energy (G) | 排粪能比例/%<br>fecal energy (F) | 排泄能比例/%<br>excretion energy (E) | 代谢能比例/%<br>metabolism energy (R) |
|------------------------|--------------------------------|------------------------------|-----------------------------|---------------------------------|----------------------------------|
| S <sub>2</sub>         | 1127±62.5 <sup>a</sup>         | 39.38±0.70 <sup>a</sup>      | 16.54±0.20 <sup>a</sup>     | 4.31±0.16 <sup>a</sup>          | 39.76±0.56 <sup>a</sup>          |
| S <sub>4</sub>         | 1162±30.0 <sup>a</sup>         | 33.17±1.61 <sup>a</sup>      | 17.56±0.19 <sup>b</sup>     | 4.97±0.08 <sup>a</sup>          | 44.30±1.82 <sup>a</sup>          |
| S <sub>7.5</sub>       | 1057±106.4 <sup>a</sup>        | 32.77±4.11 <sup>a</sup>      | 15.95±0.23 <sup>a</sup>     | 4.62±0.27 <sup>a</sup>          | 46.66±3.84 <sup>a</sup>          |

注：同一列中没有相同字母上标的处理组之间差异显著(P<0.05).  
Note: Values without the same superscript letter in the same column are significantly different from each other (P<0.05).

的比例由正常溶氧(溶氧含量为 7.41 mg/L)中的 2.63%升高至 24.60%<sup>[3]</sup>。对褐牙鲈幼鱼在低溶氧水体中的呼吸行为观察结果表明,褐牙鲈幼鱼的呼吸频率会提高,每次呼吸鳃盖张开的幅度变大,并且头部抬起的比例和时间都增加<sup>[12]</sup>。由于这些活动会导致能量需求上升,加上在低溶氧条件下摄食获得的能量减少,因此在个体能量分配比例上代谢能的比例显著提高,导致生长能比例的减少,表现为生长速度的下降。以上情况表明,褐牙鲈在溶解氧含量较低的水体中生长速度会明显下降,主要原因是在低溶氧条件下摄食获得的能量减少,同时呼吸等行为活动的能量需求增加,导致用于生长的能量比例较小(饲料转化率较低)。

3.2 限制溶解氧供应及恢复对褐牙鲈幼鱼生长及能量分配的影响

3.2.1 限制溶解氧供应及恢复对褐牙鲈幼鱼生长的影响 褐牙鲈幼鱼在经历高温或低温、高盐度或低盐度后都能在一定时间内获得完全补偿生长,并且补偿生长主要依靠提高摄食率或饲料转化效率实现<sup>[17-18]</sup>。在经历 10 d 的低溶氧(2 mg/L 和 4 mg/L)胁迫导致生长阻滞后,也能在溶解氧含量恢复至正常水平后 10 d 内即可获得完全补偿生长<sup>[9-10]</sup>,但生长激素、类胰岛素生长因子等生化指标的变动

模式与补偿生长现象的出现未检测出相关性<sup>[10]</sup>。鲮(*Mugil cephalus*)幼鱼在经历 10 d 的低溶氧胁迫后,4.35 mg/L 处理的鲮在恢复正常溶氧 30 d 后能获得完全补偿生长,而 1.66 mg/L 处理的鲮体质量最终未能获得补偿生长<sup>[19]</sup>。本实验的数据表明,经历过低溶氧胁迫的褐牙鲈幼鱼在恢复溶氧的第 10 天体重即赶上对照组(P>0.05,表 5),同时日生长系数也在恢复溶氧的第 10 天显著高于对照组(P<0.05,表 6),而在恢复阶段摄食率高于对照组(表 7),饲料转化效率也略高于对照组(表 8),并且高摄食率与高生长率出现的时间均在恢复正常溶氧后的第 10 天。因此,本实验中恢复阶段较高的摄食率是褐牙鲈幼鱼获得补偿生长的主要原因,这与褐牙鲈幼鱼在经历其他环境因子胁迫后的主要补偿生长机制类似。

3.2.2 限制溶解氧供应及恢复对褐牙鲈能量分配的影响 本研究能量分配的数据表明,尽管在整个实验期间经历低溶解氧含量胁迫的褐牙鲈幼鱼各项能量分配指标与对照组没有显著差异,但经历过低氧胁迫的褐牙鲈幼鱼在恢复阶段时,摄食能高于对照组,S<sub>2</sub> 的排泄能比例显著低于其余 2 个处理,代谢能比例略低于对照处理组,最终生长能的比例高于对照组。这也是恢复阶段饲料转

化效率略高的主要原因。这与褐牙鲈幼鱼在经历别的环境因子胁迫及恢复后的能量分配结果不同, 经历过盐度胁迫及恢复的褐牙鲈幼鱼排粪损失的能量比例远高于对照组<sup>[18]</sup>, 而经历过温度胁迫及恢复的褐牙鲈幼鱼分配于生长的能量比例只略高于对照组, 单位体重日呼吸能也只略低于对照组<sup>[20]</sup>。

#### 参考文献:

- [1] Jobling M. Fish Bioenergetics[M]. London: Chapman and Hall Press, 1994: 255–258.
- [2] Jobling M. Fish Bioenergetics[M]. London: Chapman and Hall Press, 1994: 166–168.
- [3] Hu G H, Sun G H, Zhu S C, et al. Effects of hypoxia on the rate of oxygen consumption of respiratory metabolism of northern sheatfish[J]. Chinese Journal of Zoology, 2002, 37(2): 46–48.[胡国宏, 孙广华, 朱世成, 等. 低溶氧对怀头鲂呼吸代谢耗氧率的影响[J]. 动物学杂志, 2002, 37(2): 46–48.]
- [4] Fu S J, Li X M, Zhao W W, et al. The locomotive and metabolic strategies of goldfish under different dissolved oxygen level[J]. Journal of Chongqing Normal University: Natural Science, 2010, 27(3): 14–18.[付世建, 李秀明, 赵文文, 等. 不同溶氧水平下锦鲤的运动和代谢适应对策[J]. 重庆师范大学学报: 自然科学版, 2010, 27(3): 14–18.]
- [5] Pang X, Yuan X Z, Cao Z D, et al. The effects of dissolved oxygen levels on resting oxygen consumption and swimming performance in juvenile darkbarbel catfish *Pelteobagrus vachelli*[J]. Acta Hydrobiol Sin, 2012, 36(2): 255–261.
- [6] Zhang W, Cao Z D, Fu S J. Effect of dissolved oxygen level on metabolic mode in juvenile crucian carp[J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(18): 5806–5812.[张伟, 曹振东, 付世建. 溶氧水平对鲫鱼代谢模式的影响[J]. 生态学报, 2012, 32(18): 5806–5812.]
- [7] Zhang A J, Cao Z D, Fu S J. Effects of dissolve oxygen level on fast-start performance of juvenile grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*)[J]. Chinese Journal of Ecology, 2013, 32(4): 927–931.[张安捷, 曹振东, 付世建. 溶氧水平对草鱼快速启动能力的影响. 生态学杂志[J], 2013, 32(4): 927–931.]
- [8] Zhao W W, Cao Z D, Fu S J. The effects of dissolved oxygen level on the swimming performance of juvenile *Parabramis pekinensis* and *Spinibarbus sinensis*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2013, 37(2): 314–320.[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.]
- [9] 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.[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.]
- [10] Huang G Q, Xiong X Y, Li J, et al. Effects of fluctuation of dissolved oxygen content on the growth, and its related biochemical parameters in juvenile brown flounder, *Paralichthys olivaceus*[J]. Journal of Guangxi Academy of Science, 2015, 31(1): 16–21.[黄国强, 熊向英, 李洁, 等. 溶解氧含量变动对褐牙鲈幼鱼生长及其相关生化指标的影响[J]. 广西科学院学报, 2015, 31(1): 16–21.]
- [11] Li J, Tang X, Zhang L Y, et al. Study on the energy metabolism and oxidative stress of juvenile brown flounder, *Paralichthys olivaceus* in dissolved oxygen content descending water[J]. Journal of Guangxi Academy of Science, 2015, 31(1): 22–27.[李洁, 唐夏, 张灵燕, 等. 溶解氧水平对褐牙鲈能量代谢和氧化应激的影响研究[J]. 广西科学院学报, 2015, 31(1): 22–27.]
- [12] Huang G Q, Li J, Liu Y F. Effects of dissolved oxygen content on respiratory behavior and blood parameters of juvenile *Paralichthys olivaceus*[J]. Guangxi Sciences, 2013, 20(1): 52–56.[黄国强, 李洁, 柳奕樊. 不同溶氧水平对褐牙鲈幼鱼呼吸行为和血液指标的影响[J]. 广西科学, 2013, 20(1): 52–56.]
- [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.[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.]
- [14] Zhao H H, Wu Y, Wang B G, et al. Effects of different dissolved oxygen concentrations on activities of digestive enzymes and digestibility of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* in a recirculating system[J]. Journal of Dalian Fisheries University, 2007, 22(3): 198–202.[赵慧慧, 吴垠, 王炳刚, 等. 循环养殖系统中溶氧水平对虹鳟消化酶活性及消化吸收率的影响[J]. 大连水产学院学报, 2007, 22(3): 198–202.]
- [15] Xu Y, Qu K M, Ma S S. Effects of hyperoxic dissolved oxygen levels on growth and digestive enzyme of turbot, *Scophthalmus maximus*[J]. Fishery Modernization, 2008, 35(4): 24–28.[徐勇, 曲克明, 马绍赛. 过饱和溶氧对大菱鲆生长及消化酶的影响[J]. 渔业现代化, 2008, 35(4): 24–28.]
- [16] Yang K, Fan Q X, Zhang L, et al. Effects of dissolved oxygen on feed intake, growth and respiratory metabolism of juvenile *Pelteobagrus fulvidraco* R.[J]. Freshwater Fishery, 2010, 40(2): 24–29.[杨凯, 樊启学, 张磊, 等. 溶氧水平对黄颡鱼稚鱼摄食、生长及呼吸代谢的影响[J]. 淡水渔业, 2010, 40(2): 24–29.]
- [17] Huang G Q, Wei L Z, Zhang X M, et al. Compensatory growth of juvenile brown flounder *Paralichthys olivaceus* (Temminck & Schlegel) following thermal manipulation[J]. J Fish Biol, 2008, 72(10): 2534–2542.
- [18] Zhang G Z, Huang G Q, Tian S J, et al. Effect of salinity



- stress and following recovery on the growth, energy allocation and composition of juvenile *Paralichthys olivaceus*[J]. Journal of Fisheries of China, 2008, 32(3): 402–410.[张国政, 黄国强, 田思娟, 等. 盐度胁迫及恢复对褐牙鲈幼鱼生长、能量分配和身体成分的影响[J]. 水产学报, 2008, 32(3): 402–410.]
- [19] Xiong X Y, Huang G Q, Peng Y H, et al. Effect of hypoxia on growth performance, energy metabolism and oxidative stress of *Mugil cephalus*[J]. Journal of Fisheries of China, 2016, 40(1): 1–10.[熊向英, 黄国强, 彭银辉, 等. 低氧胁迫对鲈幼鱼生长、能量代谢和氧化应激的影响[J]. 水产学报, 2016, 40(1): 1–10.]
- [20] Huang G Q, Wei L Z, Zhang X M, et al. The growth and energy allocation of the brown flounder, *Paralichthys olivaceus* during thermal manipulation[J]. Periodical of Ocean University of China, 2010, 40(2): 38–46.[黄国强, 韦柳枝, 张秀梅, 等. 温度操作对褐牙鲈幼鱼的生长和能量分配的影响[J]. 中国海洋大学学报, 2010, 40(2): 38–46.]

## Responses of energy allocation to limited dissolved oxygen supply and recovery in juvenile brown flounder, *Paralichthys olivaceus*

XIONG Xiangying<sup>1</sup>, HUANG Guoqiang<sup>1,2</sup>, LI Jie<sup>2</sup>, TANG Xia<sup>2</sup>, ZHANG Xiumei<sup>2</sup>

1. Guangxi Key Laboratory of Marine Biotechnology, Guangxi Institute of Oceanology, Beihai 536000, China;

2. Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China

**Abstract:** The aim of this study was to investigate the growth and energy allocation responses of juvenile brown flounder, *Paralichthys olivaceus*, to a period of limited dissolved oxygen (DO) supply and recovery. This information is important to understand the adaptive strategy of brown flounder to fluctuations in DO. Juvenile brown flounder were kept in a recirculating system and the DO supply was limited by controlling the water velocity. Two experiments were designed to measure the growth responses and energy allocation. Across a wide range of DO (2.24–6.94 mg/L), the body weight, daily growth coefficient, feeding rate, and feed conversion efficiency (in wet weight) were positively related to DO ( $P < 0.05$ ). Individual energy ingestion decreased as the DO level decreased, and the highest percentages of growth energy were recorded at a DO level of 5.38 mg/L. Energy of feces increased and energy of excretion also increased slightly as the DO level decreased. The energy of metabolism decreased as the DO level decreased, then increased when the DO level fell below 5.38 mg/L. Energy allocation to metabolism was minimal at DO 5.38 mg/L (37.66%). For energy allocation per 1 g body weight, all parameters were positively related to DO and increased as the DO level increased. The growth of juvenile brown flounder was depressed during 10 d in low-DO conditions [2 mg/L ( $S_2$ ) and 4 mg/L ( $S_4$ )]. However, when the fish kept in low-DO conditions were transferred to control conditions, their body weight recovered to that of control fish within 10 d. Compared with the fish in the control, those kept in low-DO conditions showed a higher feeding rate during the recovery period and slightly higher feed conversion efficiency. There were no significant differences among the different treatments in energy ingestion, growth energy, and energy of metabolism during the recovery period ( $P > 0.05$ ). However, compared with control fish, the fish kept in low-DO conditions showed slightly higher energy ingestion and growth energy, and slightly lower energy of metabolism. Energy of excretion was lower in the  $S_2$  group than in the other groups. Low DO levels decreased the feeding rate and feed conversion efficiency of juvenile brown flounder by depressing the energy supply, leading to depressed growth. These results show that juvenile brown flounder can adapt well to a short period of low DO, and completely compensate for the growth depression in a short period of recovery by improving their feeding rate.

**Key words:** *Paralichthys olivaceus*; dissolved oxygen; limited supply; growth; energy budget

**Corresponding author:** HUANG Guoqiang. E-mail: hugh7531@163.com