

盐度胁迫对鲮鱼幼鱼鳃丝 Na^+/K^+ -ATP 酶活力和体含水量的影响

于娜^{①②} 李加儿^{①*} 区又君^① 范春燕^{①②} 张建生^③

(① 中国水产科学研究院南海水产研究所 广州 510300; ② 上海海洋大学水产与生命学院 上海 201306;

③ 省级饶平石鲈科鱼类良种场 广东 饶平 515723)

摘要:研究了环境盐度急性胁迫对鲮鱼幼鱼 (*Mugil cephalus*) 鳃丝 Na^+/K^+ -ATPase (NKA) 活性及体内含水量的影响。结果表明,将幼鱼从 S_{33} (盐度 33) 的对照组中直接转移至 S_0 (盐度 0)、 S_{10} (盐度 10)、 S_{20} (盐度 20)、 S_{33} 和 S_{40} (盐度 40) 的水体中,随盐度降低各盐度处理的死亡率迅速升高。各处理组鱼的鳃丝 NKA 活性在最初 3 d 内出现一定波动,随后变化平稳。实验结束时 (12 d), NKA 活性随盐度梯度呈“ \cap ”型分布,最终 (12 d 时), S_{10} 、 S_{20} 处理组酶活性显著高于其他处理组 ($P < 0.05$), S_{33} 处理组活性最低。不同盐度的去内脏组和全鱼组含水量比较结果均为 $S_0 > S_{20} > S_{10} > S_{33} > S_{40}$ 。从总体结果来看,鲮鱼幼鱼在 9 d 左右适应不同盐度的水环境。在稳定期,全鱼组 (12 d) 与去内脏组 (14 d) 比较,除 S_0 处理组的鲮鱼含水量去内脏组大于全鱼组,其余各组都是全鱼组大于去内脏组。

关键词:盐度胁迫; 鲮鱼; Na^+/K^+ -ATP 酶; 体含水量

中图分类号: Q494 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2011) 01-93-07

Effects of Salinity Stresses on Gill Na^+/K^+ -ATPase (NAK) Activity and Body Moisture in Juvenile Grey Mullet *Mugil cephalus*

YU Na^{①②} LI Jia-Er^{①*} OU You-Jun^① FAN Chun-Yan^{①②} ZHANG Jian-Sheng^③

(① South China Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300;

② College of Fisheries and Life, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306;

③ Provincial Well-bred Pomadasids Fish Farm, Raoping, Guangdong 515723, China)

Abstract: In this paper, the gill Na^+/K^+ -ATPase (NKA) activity and the body moisture in juvenile grey mullet *Mugil cephalus* were investigated after 12 d stress at different ambient salinities (0 - 40). The results showed that the mortality rate of the juvenile grey mullet were 31.7%, 28.3%, 6.7%, 3.3% and 13.4%, respectively when the fishes were suddenly transferred from control group (salinity was 33) into S_0 (salinity was 0), S_{10} , S_{20} , S_{33} (control) and S_{40} treatments. The gill NKA activity fluctuated in the first 3 d, and then changed smoothly in all treatments. At the end of experiment (12 d), the NKA activity varied with salinity grade in a “ \cap ” shape, being significantly higher in salinity S_{10} and S_{20} ($P < 0.05$) groups while the lowest in S_{33} group. The body moisture content of visceral removal group showed a trend of $S_0 > S_{20} > S_{10} > S_{33} > S_{40}$ while that of whole fish group showed a trend of $S_0 > S_{20} > S_{10} > S_{33} > S_{40}$. All the results revealed that the juvenile grey mullet could

基金项目 广东省科技计划项目 (No. 2007B020708005);

* 通讯作者, E-mail: lje001@126.com;

第一作者简介 于娜, 女, 硕士研究生; 研究方向: 水产养殖基础生物学; E-mail: nanayuweifang@163.com。

收稿日期: 2010-06-30, 修回日期: 2010-11-01

adapt to different salinity environments in 9 days. Comparing with the visceral removal group (14 d), the moisture content of whole fish group (12 d) was higher except for the S_0 treatment group.

Key words: *Mugil cephalus*; Salinity stresses; Gill NAK; Body moisture

环境胁迫可影响鱼类一系列生理机能,而盐度是影响海水鱼类生长的重要环境因素之一^[1]。在人工养殖条件下,环境盐度常由于自然因素或人为因素而发生骤变,从而对养殖对象造成渗透调节胁迫^[2]。鱼类对盐度变化的耐受性取决于其渗透压调节能力以及与提供能量支持有关的代谢重组^[3]。在初始阶段,鱼体必须适应其体内水分流失和盐分增加的趋势。鳃是广盐性硬骨鱼类调控渗透压和单价离子的重要器官,其中鳃 Na^+/K^+ -ATP 酶 (Na^+/K^+ -ATPase, NKA) 可启动膜蛋白运输及离子通道来维持细胞内环境,在机体的渗透压调节和离子平衡上发挥重要作用^[4]。不同鱼类在不同环境中的渗透调节反应不同,依据 NKA 变化就可将广盐性硬骨鱼类分为高渗环境高 NKA 活性和低渗环境高 NKA 活性两类,前者包括鲑 (*Salmo salar*)、日本鳗鲡 (*Anguilla japonica*)、莫桑比克罗非鱼 (*Oreochromis mossambicus*)、红鳍东方鲀 (*Fugu rubripes*) 等,后者包括高眼鲈 (*Cleisthenes herzensteini*)、鲮鱼 (*Mugil cephalus*)、舌齿鲈 (*Dicentrarchus labrax*)、黑鲷 (*Sparus macrocephalus*) 和遮目鱼 (*Chanos chanos*) 等^[5]。鲮鱼是一种世界性养殖的广盐性、杂食性鱼类,因其个体大,生长快,食物链级次低,许多国家都将鲮鱼列为海淡水的重要养殖种类^[6]。本研究以急性盐度变化作为胁迫因子,探讨其对鲮鱼幼鱼鳃 NAK 活性及体内含水量的影响,旨在明确鲮鱼的渗透调节机制及其对环境盐度变化的适应性,为鲮鱼养殖生产提供指导。

1 材料与方法

1.1 实验材料 所用鱼来自南海水产研究所饶平试验基地人工培育的鲮鱼幼鱼,2010年3月取体色正常、健康活泼、全长 (3.78 ± 0.85) cm、体重为 (1.817 ± 0.330) g 的幼鱼 500 尾,实

验前在大池内暂养驯化 7 d,实验用水为自然海水,温度 (20 ± 4) °C,盐度为 33, pH 为 8.2 ± 0.2 ,连续充气,并投喂人工饲料,日投饵量为幼鱼体重的 3% ~ 4%。

1.2 实验设计 实验盐度设置为 40、33 (对照)、20、10 和 0 五个梯度,分别以 S_{40} 、 S_{33} 、 S_{20} 、 S_{10} 和 S_0 表示。每个盐度梯度设 3 个平行组,每平行放幼鱼 30 尾,记录实验期间幼鱼死亡情况。实验的取样时间为 0 h、1 h、6 h、12 h、1 d、2 d、3 d、6 d、9 d、12 d。以盐度 33 为对照组,每个平行随机选取 2 尾幼鱼。具体实验操作为:不同盐度的养殖用水为在盐度为 33 自然海水中加入自来水或海水晶调配而成;实验时,将暂养在盐度为 33 海水中的鲮鱼幼鱼分别直接放到盐度 40、33、20、10、0 的水中;实验在 50 cm × 40 cm × 30 cm 的水族箱内进行,实验期间的养殖管理与暂养期间基本相同,每 2 d 换水一次,换水时分别加入相应盐度的养殖用水。

1.3 鲮鱼鳃丝 Na^+/K^+ -ATP 酶活力的测定

1.3.1 酶液的制备 取鲮鱼幼鱼的左侧第三片鳃丝,约 0.02 g。用预冷蒸馏水 ($0 \sim 4$ °C) 洗净,滤纸吸干后置于 1 ml 冰冷酶提取液 (0.25 mmol/L 蔗糖,6 mmol/L EDTA- Na_2 ,10 mmol/L Tris,0.1% 脱氧胆酸钠, pH 7.5) 中,用玻璃匀浆器在冰水浴中匀浆,匀浆液放高速冷冻离心机中 $0 \sim 1$ °C 10 000 r/min 离心 30 min,将所得上清液 $0 \sim 2$ °C 冷藏保存,在当天测定 Na^+/K^+ -ATP 酶活力。

1.3.2 NAK 活力的测定 酶蛋白含量测定采用南京建成生物工程研究所的考马斯亮蓝试剂盒,NAK 活力的测定采用南京建成生物工程研究所的 ATP 酶试剂盒,用定磷法测定 ATP 酶活性。NAK 活力以每小时每毫克蛋白水解 ATP 产生 1 μmol 无机磷的量为一个 ATP 酶活力单位。

1.4 体内含水量的测定 体内含水量的测定

采用 105℃ 烘箱干燥法。在不同盐度下分为全鱼组(0 h、1 h、6 h、12 h、3 d、6 d、9 d 和 12 d)和去内脏组(0 d、1 d、2 d、7 d 和 14 d)。

1.5 数据处理与分析 所有数据分析均采用单因素方差分析(One-factor Analysis of Variance)和 Duncan 检验法分析。

2 结果

2.1 盐度胁迫对鲮鱼幼鱼死亡率及行为活动的影响 将暂养于 S_{33} 海水中的鲮鱼幼鱼分别直接放到 S_{40} 、 S_{20} 、 S_{10} 和 S_0 的养殖用水中,实验期间随着盐度胁迫($S_{40} \sim S_0$)的加大,死亡率迅速升高,死亡率分别是 13.4%、3.3%、6.7%、28.3% 和 31.7%。实验鱼刚进入水族箱中时,开始极度不适应,分泌大量黏液,均显得十分惊慌,沿着箱壁急速游动,经过几个小时后慢慢适应了环境,次日即开始摄食,喜集群摄食。当人走近水族箱边时,鱼即到处乱窜。各盐度水体中适应的鱼,成群急速游动或聚集在充气头周围。不适应的鱼体色开始变黑,独自在水的表面游动,直到体色呈青黑色,腹部朝上直至死亡,口张开,大约持续 12~14 h。

表 1 盐度胁迫对鲮鱼幼鱼鳃丝 NAK 活力的影响

Table 1 Effect of salinity stress on gill NAK activity of juvenile *Mugil cephalus*

时间 Time	盐度 Salinity				
	S_0	S_{10}	S_{20}	S_{33}	S_{40}
0 h	1.316 ± 0.012 ^a	1.316 ± 0.012 ^a	1.316 ± 0.012 ^a	1.316 ± 0.012 ^a	1.316 ± 0.012 ^a
1 h	1.068 ± 0.239 ^a	0.937 ± 0.268 ^a	1.253 ± 0.258 ^a	0.886 ± 0.258 ^a	1.203 ± 0.215 ^a
6 h	0.419 ± 0.162 ^b	0.483 ± 0.175 ^b	0.670 ± 0.234 ^b	0.632 ± 0.272 ^b	4.259 ± 0.164 ^a
12 h	1.349 ± 0.334 ^b	2.465 ± 0.351 ^a	1.118 ± 0.213 ^b	0.998 ± 0.512 ^b	0.706 ± 0.471 ^b
1 d	0.313 ± 1.217 ^a	0.709 ± 1.424 ^a	0.347 ± 1.428 ^a	0.639 ± 1.382 ^a	0.427 ± 1.417 ^a
2 d	0.903 ± 1.250 ^a	1.600 ± 1.455 ^a	1.255 ± 1.399 ^a	1.563 ± 1.253 ^a	0.936 ± 1.206 ^a
3 d	0.559 ± 1.092 ^{ab}	0.722 ± 1.242 ^{ab}	0.433 ± 1.254 ^b	0.453 ± 1.319 ^{ab}	0.864 ± 1.313 ^a
6 d	0.336 ± 0.778 ^b	0.613 ± 0.960 ^a	0.454 ± 0.354 ^a	0.405 ± 0.162 ^b	0.790 ± 0.099 ^a
9 d	0.603 ± 0.301 ^{ab}	0.603 ± 0.178 ^{ab}	0.930 ± 0.217 ^a	0.241 ± 0.148 ^b	0.350 ± 0.107 ^{ab}
12 d	0.312 ± 0.548 ^b	0.907 ± 0.634 ^a	0.917 ± 0.235 ^a	0.234 ± 0.236 ^b	0.277 ± 0.224 ^b

不同上标字母表示在同一时间不同盐度处理对鳃丝 NAK 活力的影响有显著性差异($P < 0.05$)。鳃丝 NAK 活力的单位是: $\mu\text{mol Pi}/\text{mg pr}\cdot\text{h}$ 。

Different letters mean significant difference ($P < 0.05$) in the gill Na^+/K^+ -ATPase (NKA) activity between different salinity stresses at the same time. The unit of gill NAK activity is $\mu\text{mol Pi}/\text{mg pr}\cdot\text{h}$.

2.3 盐度胁迫对鲮鱼幼鱼体内含水量的影响

盐度胁迫对鲮鱼幼鱼体内含水量的影响测定结果见图 1。去内脏组鱼体含水量随着时间的

2.2 盐度胁迫对鲮鱼幼鱼鳃丝 NAK 活力的影响

盐度胁迫对鲮鱼幼鱼鳃丝 NAK 活力的影响观察结果见表 1。在低盐度范围内随着时间的延长,在前 3 d 鲮鱼幼鱼鳃丝 NAK 活力波动较大,鲮鱼幼鱼鳃丝 NAK 活力呈现先降低(6 h)再升高(12 h)再降低(1 d)再升高(2 d)再降低(3 d),最后趋于稳定的趋势。低盐度组均在 12 h 和 2 d 时出现 2 个小高峰,在第 3 天后趋于稳定。将鲮鱼幼鱼放入高盐度水体后,在 1 h 后 NAK 活力迅速升高,在 6 h 时达到最大值 4.259 ± 0.164 ,后迅速降低,在 12 h 后趋于稳定,仅出现一个峰值。由表 1 可见,仅在 1 h、1 d 和 2 d 时各盐度组之间的 NAK 活力无明显差异($P > 0.05$);在第一天内 S_{40} 组与各盐度组(6 h), S_{10} 与各组(12 h)的 NAK 活力存在显著差异($P < 0.05$);在 3 d 时,仅 S_{20} 与 S_{40} 组 NAK 活力存在显著差异($P < 0.05$);6 d 时, S_{10} 和 S_{40} 分别与 S_0 、 S_{33} 组存在显著差异($P < 0.05$);9 d 时,除 S_{20} 与 S_{33} 组,其余各组之间的 NAK 活力无显著差异($P > 0.05$);12 d 时, S_{10} 和 S_{20} 组的 NAK 活力均与其余 3 组差异显著($P < 0.05$)。

变化趋势是一致的,即先缓慢升高再降低再升高直到平稳, S_0 和 S_{20} 两组的变化较大,趋势较明显, S_{10} 、 S_{33} 和 S_{40} 组基本没有变化。含水量高

低比较结果: $S_0 > S_{20} > S_{10} > S_{33} > S_{40}$, S_0 和 S_{33} 组分别与 S_{20} 差异显著 ($P < 0.05$), 其余各组差异不显著 ($P > 0.05$)。图 1B 显示, 在全鱼组 S_{33} 和 S_{40} 组鱼体的含水量变化不大, 其余 3 组的变化趋势与去内脏组一致, 在第 6 天达到最低值且 S_{10} 组含水量波动最大。含水量比较结果

为: $S_0 > S_{20} > S_{10} > S_{33} > S_{40}$, 仅 S_{20} 组与 S_{40} 组差异显著 ($P < 0.05$)。从总体结果来看, 鲮鱼幼鱼在 9 d 左右适应不同盐度的水环境。在稳定期, 全鱼组 (12 d) 与去内脏组 (14 d) 比较, 除 S_0 组的鲮鱼含水量去内脏组大于全鱼组, 其余各组均为全鱼组大于去内脏组。

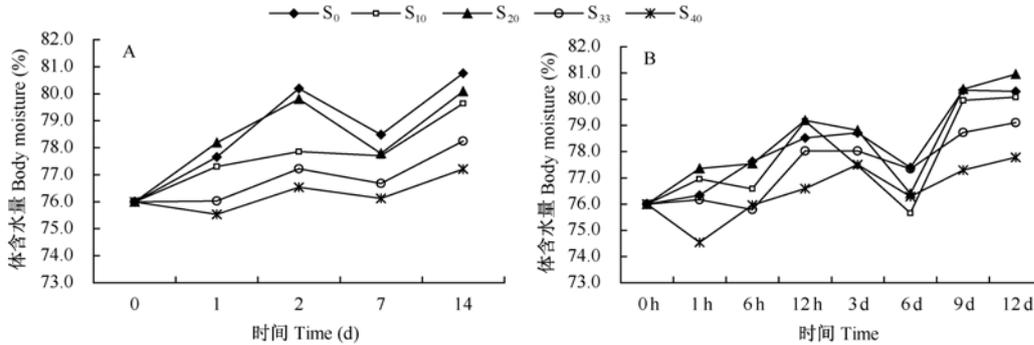


图 1 盐度胁迫对鲮鱼幼鱼体内含水量的影响

Fig. 1 Effect of salinity stress on moisture content of juvenile *Mugil cephalus*

A. 去内脏组; B. 全鱼组。A. Visceral removal group; B. Whole fish group.

3 讨论

3.1 盐度胁迫对鲮鱼幼鱼 NAK 活力的影响

Bath 等^[7] 研究指出, 虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) 在海水驯化饲养过程中, 生理变化的时间模式可分为 2 个不同的时期, 初始适应期 (关键时期) 大约持续 4 d, 在此期间鱼体发生快速的生理变化; 稳定期大约需要 8 ~ 10 d, 包括较缓慢的生理变化, 从而在海水中达到一个新的稳态, 两个时期大约持续 12 ~ 14 d 左右。所以本实验设计的持续时间为 14 d, 测定鲮鱼幼鱼直接从 S_{33} 养殖环境转移到 4 种不同盐度条件下, 在 12 d 内其鳃丝 NAK 活力及 14 d 内体内含水量的变化, 探讨鲮鱼幼鱼渗透调节能力。在实验初始阶段, 鱼体必须适应其体内水分增加和盐分流失的趋势。

许多学者研究认为, 在自然环境中鱼类正常生理状态的内环境渗透压一般稳定在一个很窄的范围内, 相当于盐度为 10 ~ 15 的渗透浓度, 与外界水环境往往有很大的差别^[8-9]。国内外在鱼类的渗透调节方面已有许多相关的报道, 大多以鳃丝 NAK、血浆渗透压和离子浓度

等作为评价鱼类渗透调节的指标, 并认为鱼类的鳃、肾在维持机体的渗透平衡及内环境的稳定上具有重要的作用^[10-11]。由于鱼类种类繁多, 生活环境各异, 在鱼类渗透调节机制方面仍存在很大的分歧。关于盐度对鱼鳃 NKA 活力的影响存在两种观点: (1) 盐度对鱼类鳃丝 NKA 活力有显著影响, 如对莫桑比克罗非鱼、银鲑 (*Oncorhynchus kisutch*)、牙鲆 (*Paralichthys olivaceus*)、军曹鱼 (*Rachycentron canadum*) 等的研究, 均认为在等渗点鱼类鳃丝 NAK 活力有一个最低值^[12-15]; (2) 对多鳍南极鱼 (*Notothenia neglecta*)、罗非鱼、黑鲷的研究证明, 盐度对鳃丝 NKA 活力无显著影响^[16-18]。本实验的结果与第一种结论相似。之所以出现这些不同的结论, 主要在于不同鱼类的渗透调节能力和调节方式有着不同, 甚至存在很大的种间差异; 影响鳃丝 NAK 活力的外界环境因子亦起着关键性的作用, 如对黑鲷幼鱼及大西洋鲑 (*Salmo salar*) 的研究, 分别认为温度、摄食水平对鳃丝 NAK 活力能够产生很大的影响^[18-19]。渗透压调整期长短与鱼类种类、盐度变化强度、水温、个体发育阶段等都有关系, 从数小时至数天不等,

如牙鲆为 9 d^[14],底鳉 (*Fundulus heteroclitus*) 为 3 d^[20],遮目鱼、军曹鱼和罗非鱼仅为 3 h^[5,15,17],本实验鲮鱼幼鱼在盐度 0~40 范围内鳃丝 NAK 在 3 d 后即趋于稳定。结果证明盐度并不是影响鱼类鳃 NKA 活性的惟一因子,也可能是广盐性鱼类在盐度适应过程中有不同的机制,调控短期及长期的 NKA 活化的功能也不同,而且鱼类水盐平衡上还涉及到皮肤、肠道、肾等器官的参与^[10-11]。此外,在盐度适应初期,由于环境水分能被动扩散进入体内,致使广盐性硬骨鱼类血浆渗透压有一个下降和调整过程。广盐性硬骨鱼类等渗点相当于盐度 10~13,本实验显示最低 NKA 活性并未出现在更接近等渗点的盐度 10 的处理组,与已有的结果认为的鲮鱼属于低渗环境高 NKA 活性正好相反^[5],其原因还需进一步阐明。

3.2 鱼体水分与鱼体大小及 NAK 活力的关系 对盐度变化的生理反应通常是鱼类的生态和生活习性的反映。海水鱼类及广盐性鱼类通常较易保持渗透和水分的平衡。一般认为,在自然状态下,鱼类生活的环境即是它们适宜的生活水体。本实验结果显示,鲮鱼幼鱼从海水 S_{33} 转移到低盐度的 3 种养殖水体后,初始阶段其 NAK 活力升高,肌肉水分含量升高,变化趋势与虹鳟类似^[21]。究其原因,可能两种鱼都属广盐性鱼类,面临的水体盐度变化一致,所以鱼体进行适应调节的生理机制也相似,因为广盐性鱼类在淡水中血清渗透压普遍降低^[22]。在实验期间,鲮鱼幼鱼在淡水水体中不能充分调节渗透平衡而导致相当高的死亡率,最高达 31.7%,很显然需要更多的时间,逐步进行驯化,使鱼体有一个逐渐适应的过程。类似的研究结果在很多鱼类中均有报道,尖吻鲟 (*Acipenser oxyrinchus*) 幼鱼的盐度耐受性也与其鱼体大小相关,随个体增大而耐受性增强,海水适应性是一个与个体大小明显相关的生理过程^[23]。1⁺ 龄组暗纹东方鲀 (*Takifugu obscurus*) 的血清渗透压和肌肉水分含量都不受盐度的显著影响,在短期内 (14 d) 能调整适应盐度的较大变化,0⁺ 龄鱼血清渗透压 14 d 后未见稳定,

远远高于外界渗透压,相对于 1⁺ 龄鱼,0⁺ 龄鱼渗透调节能力要弱,可能是司渗透调节的器官发育还不完善,不能完全行使其调节功能,而且在此阶段,0⁺ 龄鱼死亡率高达 63.3%,可视为其不能进行完全调节的佐证^[24]。

海水鱼类黑鲷在盐度从 33 降至 6 期间,鱼体水分含量没有显著变化^[18,25]。广盐性鱼类杂色鳉 (*Cypridon variegatus*) 在水体盐度变化幅度大到 0~100 时,其身体水分含量仅仅出现很小的变化 (2.5%)^[26]。对于洄游性鱼类如暗纹东方鲀、纳氏鲟鱼 (*Acipenser naccarii*) 以及大西洋鲑等鱼类在海水中驯养时表现出机体水分显著的变化,而且肌肉水分恢复平衡的时间要比恢复渗透平衡的时间长^[24,27-28]。本实验结果与其一致,肌肉水分恢复期最少 9 d,而 NAK 恢复稳定只需 3 d。高盐度水体 (S_{40}) 中的鲮鱼幼鱼含水量显著低于低盐度水体 (S_0, S_{20}, S_{10}), 鱼体水分的调节与鳃 NAK 的活性有关。通常假设,为了维持正常的电解质和水的平衡,海水鱼的鳃 NAK 活性会有一个显著的增加^[29],鳃 NAK 活性又与离子的吸收和排出相关联。众所周知,组织水分含量反映了细胞外和细胞间液体体积的变化^[30-31]。组织失水率的高低,依赖于水温的高低,大西洋鲑在低温 (4℃) 时失水率显著高于正常温度 (8℃),同时,在海水中的前一个月中,温度显著影响鱼体的低渗调节能力,因此低温时鱼类驯化到海水中时需要花费更长的时间^[28,30-31]。为了探讨鲮鱼渗透压调节的能量代谢和鳃中有关酶活性的变化,有必要在今后的研究中进一步测定鲮鱼在盐度适应过程中血液中其他离子成分如 Na^+ 、 K^+ 、 Cl^- 等离子浓度的变化,以及鳃 NAK 的活性变化情况。同时也应考虑季节变化引起的温度变化所导致的鱼类耐盐性的差异。

参 考 文 献

- [1] Boeuf G, Payan P. How should salinity influence fish growth? *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2001, 130(3): 411-423.
- [2] 洪磊,张秀梅. 环境胁迫对鱼类生理的影响. *海洋科学进展*, 2004, 22(1): 114-121.

- [3] Jarvis P L, Ballantyne J S. Metabolic responses to salinity acclimation in juvenile shortnose sturgeon *Acipenser brevirostrum*. *Aquaculture*, 2003, 219(1/4): 891 - 909.
- [4] Evans D H, Piermarini P M, Choe K. The Multifunctional fish gill: Dominant site of gas exchange, osmoregulation, acid-base regulation, and excretion of nitrogenous waste. *Physiological Reviews*, 2005, 85(1): 97 - 177.
- [5] Lin Y M, Chen C N, Yoshinaga T, et al. Short-term effects of hyposmotic shock on Na^+/K^+ -ATPase expression in gills of the euryhaline milkfish, *Chanos chanos*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2006, 143(3): 406 - 415.
- [6] 黄银燕, 康斌, 刘华忠. 鲮鱼肌肉蛋白质的营养价值. 湛江海洋大学学报, 2003, 23(3): 68 - 70.
- [7] Bath R N, Eddy F B. Salt and water balance in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) rapidly transferred from fresh to sea water. *Exp Biol*, 1979, 83(2): 193 - 202.
- [8] Holmes W N, Donaldson F M. The body compartments and the distribution of electrolytes // Hoar W S, Randall D J. *Fish Physiology*: 1. New York: Academic Press, 1969: 275 - 343.
- [9] Brett J R. Environmental factors and growth // Hoar W S, Randall D J. *Fish Physiology*: 8. New York: Academic Press, 1979: 599 - 675.
- [10] Beyenbach K W, Freire C A, Kinne R K H, et al. Epithelial transport of magnesium in the kidney of fish. *Mineral and Electrolyte Metabolism*, 1993, 19(2): 241 - 249.
- [11] 林浩然. 鱼类生理学. 广州: 广东教育出版社, 1999: 109 - 145.
- [12] Hwang P P, Sun C M, Wu S M, et al. Changes of plasma osmolality, chloride concentration and gill Na^+/K^+ -ATPase activity in tilapia *Oreochromis mosambicus* during seawater acclimation. *Mar Biol*, 1989, 100(2): 295 - 299.
- [13] Madsen S S, Larsen B K, Jensen F B. Effects of freshwater to seawater transfer on osmoregulation, acid-base balance and respiration in river migration whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Comparative Physiology*, 1996, 166(2): 101 - 109.
- [14] 潘鲁青, 唐贤明, 刘泓宇, 等. 盐度对褐牙鲈 (*Paralichthys olivaceus*) 幼鱼血浆渗透压和鳃丝 Na^+/K^+ -ATPase 活性的影响. 海洋与湖沼, 2006, 37(1): 1 - 6.
- [15] 徐力文, 刘广锋, 冯娟, 等. 急性盐度胁迫对军曹鱼稚鱼渗透压调节的影响. 应用生态学报, 2007, 18(7): 1596 - 1600.
- [16] Romao S, Freire C A, Fanta E. Ionic regulation and Na^+/K^+ -ATPase activity in gills and kidney of the Antarctic agglomerular cod icefish exposed to dilute sea water. *Journal of Fish Biology*, 2001, 59(2): 463 - 468.
- [17] Lin C H, Huang C L, Yang C H, et al. Time-course changes in the expression of Na^+/K^+ -ATPase and the morphometry of mitochondrion-rich cells in gills of euryhaline tilapia *Oreochromis mossambicus* during freshwater acclimation. *Experimental Zoology*, 2004, 301(1): 85 - 96.
- [18] Kelly S P, Chow I N K, Woo N Y S. Alterations in Na^+/K^+ -ATPase activity and gill chloride cell morphometrics of juvenile black sea bream (*Mylio macrocephalus*) in response to salinity and ration size. *Aquaculture*, 1999, 172(3/4): 351 - 367.
- [19] Handeland S O, Bjornsson B T, Arnesen A M, et al. Seawater adaptation and growth of post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar*) of wild and farmed strains. *Aquaculture*, 2003, 220(1/4): 367 - 384.
- [20] Mancera J M, McCormick S D. Rapid activation of gill Na^+/K^+ -ATPase in the euryhaline teleost *Fundulus heteroclitus*. *Experimental Zoology*, 2000, 287(4): 263 - 274.
- [21] Landless P J. Acclimation of rainbow trout to sea water. *Aquaculture*, 1976, 7(1/4): 173 - 179.
- [22] Jordan F D, Hany D C, Nordlie F G. Plasma osmotic regulation and routine metabolisms in the Eustis pupfish *Cyprinodon variegatus hubbsi* (Teleostei: Cyprinodontidae). *Copeia*, 1993, (3): 784 - 789.
- [23] Altinok I, Galli S M, Chapman F A. Ionic and osmotic regulation capabilities of juvenile Gulf of Mexico sturgeon, *Acipenser oxyrinchus desotoi*. *Comparative Biochemistry and Physiology: A*, 1998, 120(4): 609 - 616.
- [24] 严美娇. 人工养殖暗纹东方鲀对环境的适应性. 武汉: 华中农业大学硕士学位论文, 2003: 63 - 76.
- [25] Woo N Y S, Wu R S S. Metabolic and osmoregulatory changes in response to reduced salinities in the red grouper, *Epinephelus akaara* (Temminck & Schlegel), and the black sea bream, *Mylio macrocephalus* (Basilewsky). *Experimental Marine Biology and Ecology*, 1983, 65(2): 139 - 162.
- [26] Nordlie F G, Wahl W A II, Binello J, et al. Body water content over a range of ambient salinities in the sheepshead minnow. *Fish Biology*, 1995, 47(4): 624 - 630.
- [27] McKenzie D J, Cataldi E, Romano P, et al. Effects of acclimation to brackish water on the growth, respiratory metabolism, and swimming performance of young-of-the-year Adriatic sturgeon (*Acipenser naccarii*). *Fisheries and Aquatic Sciences*, 2001, 58(6): 1104 - 1112.

- [28] Handeland S O, Berge A, Bjornsson B T. Effect of temperature and salinity on osmoregulation and growth of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts in seawater. *Aquaculture*, 1998, 168(2): 289 – 302.
- [29] McCormick S D, Saunderson R L, Henderson E B, et al. Photo-period control of parr-smolt transformation in Atlantic salmon (*Salmo salar*): changes in salinity tolerance, gill Na^+/K^+ -ATPase activity, and plasma thyroid hormones. *Can J Fish Aquatic Sci*, 1987, 44(7): 1462 – 1468.
- [30] Finstad B, Staumes M, Reite O B. Effect of low temperature on sea-water tolerance in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Aquaculture*, 1988, 72(2): 319 – 328.
- [31] Sigholt T, Finstad B. Effect of low temperature on seawater tolerance in Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Aquaculture*, 1990, 84(1): 167 – 172.