

# 低氧-酸化胁迫对大黄鱼早期发育阶段生长及生理代谢的影响

陈润<sup>①②</sup> 王亚冰<sup>①</sup> 曾姣<sup>①②</sup> 王翠华<sup>①</sup> 王倩<sup>①</sup>  
王建钢<sup>①</sup> 施兆鸿<sup>①</sup> 马凌波<sup>①</sup> 彭士明<sup>①\*</sup>

① 中国水产科学研究院东海水产研究所 上海 200090; ② 上海海洋大学水产与生命学院 上海 201306

**摘要:** 为探究低氧-酸化胁迫对大黄鱼 (*Larimichthys crocea*) 早期发育阶段生长及生理代谢的影响, 实验设置 4 个处理组, 分别为对照组 (溶解氧 7.0 mg/L, pH 8.1)、低氧组 (溶解氧 3.5 mg/L, pH 8.1)、酸化组 (溶解氧 7.0 mg/L, pH 7.3) 和低氧-酸化组 (溶解氧 3.5 mg/L, pH 7.3)。每个处理组 4 个重复, 每个重复放置大黄鱼受精卵  $4.0 \times 10^4$  粒。在实验开始 (记录为 0 d) 和受精卵孵化后 1 d、3 d、5 d、10 d、15 d、20 d、27 d 测定其类胰岛素生长因子-1 (IGF-1) 和生长激素 (GH) 含量, 以及丙酮酸激酶 (PK)、谷丙转氨酶 (GPT)、碱性磷酸酶 (AKP) 和钠钾 ATP 酶 (NKA) 活性。并测定 27 d 时的体长和体高。实验结果表明, 低氧和酸化胁迫在 27 d 均显著抑制大黄鱼体长、体高的增长, 低氧-酸化双重胁迫的抑制效果更为明显。类胰岛素生长因子含量分别在 3 个处理组的多个时段显著低于对照组 ( $P < 0.05$ ), 其中, 3 个处理组类胰岛素生长因子含量在 3 d 时均显著低于对照组 ( $P < 0.05$ )。生长激素含量在不同处理组中均出现升高的趋势, 27 d 时 3 个处理组均高于对照组 ( $P < 0.05$ )。丙酮酸激酶活性在低氧-酸化组 1 ~ 5 d 时显著高于对照组 ( $P < 0.05$ ), 其他三个组的变化基本上呈现出先升后降的趋势。谷丙转氨酶活性在 3 个处理组中的多个时间点显著高于对照组 ( $P < 0.05$ )。3 个处理组中碱性磷酸酶活性在 3 d 时显著低于对照组 ( $P < 0.05$ )、15 d 时显著高于对照组 ( $P < 0.05$ )。3 个处理组钠钾 ATP 酶活性在 3 d 时均显著低于对照组 ( $P < 0.05$ )。综合分析得出, 在本实验条件下大黄鱼早期发育阶段在低氧和酸化胁迫的环境中个体生长均会受到抑制, 低氧-酸化的双重胁迫对其抑制作用更显著。各处理组的代谢酶活性在多个时段与对照组相比发生显著性变化, 结合本实验中大黄鱼个体生长差异和代谢酶活性差异的分析得出, 低氧和酸化胁迫导致大黄鱼主要代谢酶活性产生了响应性的变化, 进而最终影响了大黄鱼的个体生长。

**关键词:** 大黄鱼; 低氧; 酸化; 生长发育; 代谢

**中图分类号:** Q955 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2021) 05-716-13

## Effects of Growth and Physiological Metabolism of *Larimichthys crocea* in Early Developmental Stages Under Hypoxia-Acidification Stress

CHEN Run<sup>①②</sup> WANG Ya-Bing<sup>①</sup> ZENG Jiao<sup>①②</sup> WANG Qian<sup>①</sup> WANG Cui-Hua<sup>①</sup>

**基金项目** 国家重点研发计划项目 (No. 2018YFD0900603), 现代农业 (海水鱼) 产业技术体系专项资金项目 (No. CARS-47-G25), 中国水产科学研究院基本科研业务费 (No. 2020XT10);

\* 通讯作者, E-mail: shiming.peng@163.com;

**第一作者介绍** 陈润, 男, 硕士研究生; 研究方向: 水产养殖; E-mail: shenban00015@163.com。

收稿日期: 2021-01-20, 修回日期: 2021-05-24 DOI: 10.13859/j.cjz.202105009

WANG Jian-Gang<sup>①</sup> SHI Zhao-Hong<sup>①</sup> MA Ling-Bo<sup>①</sup> PENG Shi-Ming<sup>①\*</sup>

① East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fisheries Science, Shanghai 200090;

② College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

**Abstract:** In order to explore the effects of hypoxia-acidification stress on the growth and physiological metabolism of *Larimichthys crocea* in the early development stages, 4 treatment groups were designed, namely the control group [dissolved oxygen (DO) = 7.0 mg/L, pH 8.1], the hypoxia group (DO = 3.5 mg/L, pH 8.1), acidification group (DO = 7.0 mg/L, pH 7.3), and hypoxia-acidification group (DO=3.5mg/L, pH 7.3). Four replicates were conducted in each treatment group, and  $4.0 \times 10^4$  fertilized eggs were placed in each repetition. The contents of insulin like growth factor 1 (IGF- I ) and growth hormone (GH), and the activities of pyruvate kinase (PK), glutamic pyruvic transaminase (GPT), alkaline phosphatase (AKP) and  $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPase}$  (NKA) were determined after the treatment (recorded as the 0<sup>th</sup> d) and the 1<sup>st</sup> d, 3<sup>rd</sup> d, 5<sup>th</sup> d, 10<sup>th</sup> d, 15<sup>th</sup> d, 20<sup>th</sup> d and 27<sup>th</sup> d after hatching. Lengths and heights of bodies in each group on 27<sup>th</sup> d were also determined. Both hypoxia and acidification stress significantly inhibited the growth of body length and height on the 27<sup>th</sup> d, and the inhibitory effect of hypoxia-acidification stress was more significant. The contents of IGF-I were significantly lower in the three treatment groups at many time points than in the control group ( $P < 0.05$ ), and the contents of IGF-I in the three treatment groups were significantly lower than in the control group on the 3<sup>rd</sup> d ( $P < 0.05$ ). The contents of GH showed an increasing trend in different treatment groups, and were higher than in the control group on the 27<sup>th</sup> d ( $P < 0.05$ ). The activity of PK of the hypoxia-acidification group was significantly higher than that in the control group ( $P < 0.05$ ) from the 1<sup>st</sup> to the 5<sup>th</sup> d. The changes in the other three groups basically showed a trend of increasing first and then decreasing. The activities of GPT in the 3 treatment groups were significantly higher than in the control group at many time points ( $P < 0.05$ ). The activities of AKP of the 3 treatment groups were significantly lower than in the control group on the 3<sup>rd</sup> d ( $P < 0.05$ ), and were significantly higher than in the control group on the 15<sup>th</sup> d ( $P < 0.05$ ). The activities of NKA in the 3 treatment groups were significantly lower than in the control group on the 3<sup>rd</sup> d ( $P < 0.05$ ). Conclusion: Under the experimental conditions, the individual growth of *L. crocea* in the early stage in the environment of hypoxia and acidification stress is inhibited, and the dual stress of hypoxia and acidification has a more significant effect. Compared with the control group, the activities of metabolic enzymes of each treatment group change significantly at many time points. Combining the analysis of the individual growth differences and metabolic enzyme activities of *L. crocea* in this experiment, it is concluded that hypoxia and acidification stress cause responsive changes in the activities of the main metabolism enzymes, which ultimately affects the individual growth of *L. crocea*.

**Key words:** *Larimichthys crocea*; Hypoxia; Acidification; Growth development; Metabolism

海洋是一个极其复杂的生态系统，海洋中环境因子的变化将对海洋生物的生命活动产生影响。海洋酸化是一种全球性的变化，近年来，关于海洋酸化对海洋生物影响的研究受到广泛关注。研究表明，海洋酸化已经导致珊瑚

(Anlauf et al. 2011)、软体动物 (Liu et al. 2020)、甲壳动物 (Strefezza et al. 2019) 和鱼类 (许友卿等 2014) 等海洋动物的机体代谢出现紊乱、生长发育受到抑制，长期受酸化胁迫作用的海洋动物生长发育会变得缓慢。低溶氧

是近海海洋生物受到的主要威胁之一，特别在高温季节常常出现缺氧现象（朱峰等 2013）。研究表明，低氧环境下水生动物会出现行动迟缓、摄食下降等情况，长期处于低氧环境中将导致生长发育受阻，严重时可导致死亡（石华洪等 2019）。在逐渐恶化的海洋生态环境中，海洋生物同时面临着不同环境因子的多重胁迫，而多重胁迫对海洋生物造成的伤害往往强于单一胁迫（姚建平等 2018）。近年来，多重胁迫对海洋生物的影响成为研究热点，低氧-酸化胁迫是其中主要的研究方向之一（Hamilton et al. 2019）。

大黄鱼 (*Larimichthys crocea*) 隶属于石首鱼科黄鱼属，是我国重要的海洋经济动物（徐开达等 2007）。福建宁德官井洋是我国野生大黄鱼主要的产卵洄游海域之一，同时也是养殖大黄鱼的主要产区。近年来，随着宁德海区内养殖户不断增加和养殖规模不断扩大，其高密度和粗放式的养殖模式不仅对养殖大黄鱼形成了潜在的威胁，而且对海区的生态环境造成了严重的影响（张其永等 2015）。由于该海区养殖网箱数量多且网箱内养殖密度过大，严重影响了水流交换，导致养殖过程中产生的残饵、粪便等有机物逐渐沉积，无法被潮水带走，从而增加了水体的化学需氧量，极易出现溶氧降低的情况（鲁超等 2017）。大黄鱼的产卵季节通常在春季（5 和 6 月），而此时正是低溶氧的高发阶段，在官井洋内孵化的大黄鱼其生长发育和代谢可能会受到影响。本研究分析了低氧、酸化对大黄鱼早期生长发育及生理代谢的影响，探明胁迫条件下大黄鱼早期发育阶段的生长特性及生理代谢规律，为进一步深入开展大黄鱼种质资源保护工作提供基础数据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 实验材料

实验用大黄鱼受精卵取自福建省宁德市内的大黄鱼育苗厂，先暂放于孵化桶中，待死卵沉淀分离后，取上层活性卵备用。

### 1.2 实验方法

根据已有文献记载，大黄鱼稚幼鱼的窒息点溶氧（dissolved oxygen, DO）为 2.27 mg/L（张学舒等 2007），适宜的溶氧含量为 4.7 mg/L 以上（水柏年 2004），因此设定低氧实验组的溶氧为 3.5 mg/L。根据 IPCC（2014）预测，到 2100 年海洋酸化可能使海水 pH 下降 0.31，因此设定酸化实验组 pH 为 7.3。

养殖实验共设置 4 个组，控制各组养殖水体的溶氧和 pH，对照组溶氧 7.0 mg/L、pH 8.1，低氧组溶氧 3.5 mg/L、pH 8.1；酸化组溶氧 7.0 mg/L、pH 7.3；低氧-酸化组溶氧 3.5 mg/L、pH 7.3。每个组设置 4 个平行对照，共 16 个养殖桶，每个养殖桶放置受精卵  $4.0 \times 10^4$  粒。

本实验通过向水体中充入氮气（N<sub>2</sub>）的方法降低水体溶氧，使用美国 YSI ProSolo 便携式荧光法溶氧仪实时监测溶氧值，当溶氧值降到所需含量后，即停止充入氮气。养殖实验过程中严格控制低氧-酸化组和低氧组的增氧机出气量，使气头出气量与水体中耗氧量持平。向水体中充入二氧化碳（CO<sub>2</sub>）气体来降低水体的 pH 值，使用 YSI 10 便携式 pH 测试仪实时监测水体 pH 值，当 pH 降到特定值后即停止充入 CO<sub>2</sub> 气体。

除溶氧和 pH 不同外，各实验组养殖水体其他参数均保持一致，水温 23.0 °C，海水比重为 1.022。

### 1.3 日常管理

实验开始后，每隔 15 min 测量一次溶氧和 pH 值，对参数浮动较大的及时做出调整，当溶氧和 pH 值稳定后改为每隔 6 h 测量一次。待受精卵全部孵化后，及时将沉底的死卵和死鱼虹吸出，以免破坏水质。当大黄鱼发育至仔鱼后每 3 d 换一次水，每次换水量为养殖水体的 1/3，换水前根据实验组别预先调好所换水的溶氧和 pH 值。

大黄鱼受精卵孵化后第 3 天开口，从此每天将 300 g 新鲜牡蛎放入料理机打碎后用 200 目筛绢网反复涤荡过滤后，少量多次均匀泼洒于各个养殖桶中。第 6 天后开始投喂卤虫幼体，

投喂密度约为 45 000 个/L, 根据养殖桶中的卤虫幼体密度每天投喂 1 或 2 次, 直至养殖实验结束。

#### 1.4 取样与检测方法

受精卵放入养殖桶中至水环境稳定后开始取样(记录为 0 d), 并在受精卵孵出后 1 d、3 d、5 d、10 d、20 d、27 d 每组的每个重复均取 15 尾仔稚鱼放入冻存管中, 经液氮速冻后置于 -80 °C 冰箱保存。在 27 d 时每个重复额外取 10 尾测量体长和体高。养殖实验结束后用于冰将样品保存运回实验室后立即存于 -80 °C 冰箱中, 并尽快检测其类胰岛素生长因子 (insulin like growth factor 1, IGF- I) 和生长激素 (growth hormone, GH) 含量, 丙酮酸激酶 (pyruvate kinase, PK)、谷丙转氨酶 (glutamic pyruvic transaminase, GPT)、碱性磷酸酶 (alkaline phosphatase, AKP) 和钠钾 ATP 酶 ( $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPase}$ , NKA) 活性。均使用南京建成生物工程研究所生产的相应试剂盒测定, 具体参照步骤说明书操作。

#### 1.5 统计分析

本次实验所得到数据采用 SPSS 26.0 软件进行双因素方差分析, 实验数据以平均值  $\pm$  标准差 (Mean  $\pm$  SD) 表示。

## 2 结果

### 2.1 低氧-酸化对大黄鱼早期发育阶段生长生理的影响

27 d 时各实验组大黄鱼的体长和体高见图 1。大黄鱼 27 d 各个处理组间的体长均存在显著性差异, 对照组显著长于酸化组 ( $P < 0.05$ ), 酸化组显著长于低氧组 ( $P < 0.05$ ), 低氧组显著长于低氧-酸化组 ( $P < 0.05$ )。各处理组间 27 d 体高对照组显著高于酸化组 ( $P < 0.05$ ), 酸化组显著高于低氧组和低氧-酸化组 ( $P < 0.05$ ), 低氧组和低氧-酸化组间无显著差异。由此可见, 低氧胁迫和酸化胁迫均抑制了大黄鱼体长和体高的生长, 低氧胁迫对大黄鱼体长和体高的抑制作用大于酸化胁迫, 低氧-酸化双重胁迫加剧了对大黄鱼体长生长的抑制作用, 但对其体高的抑制作用不显著。

各实验组大黄鱼早期发育阶段类胰岛素生长因子 (IGF- I) 含量的变化见图 2。对照组类胰岛素生长因子含量呈先升高后降低的趋势, 在 10 d 开始升高, 15 d 达到最高值后开始下降。低氧-酸化组、低氧组和酸化组类胰岛素生长因子的含量均在 3 d 到 20 d 呈现出先升高后降低的趋势。低氧-酸化组在 10 d 和 27 d 分

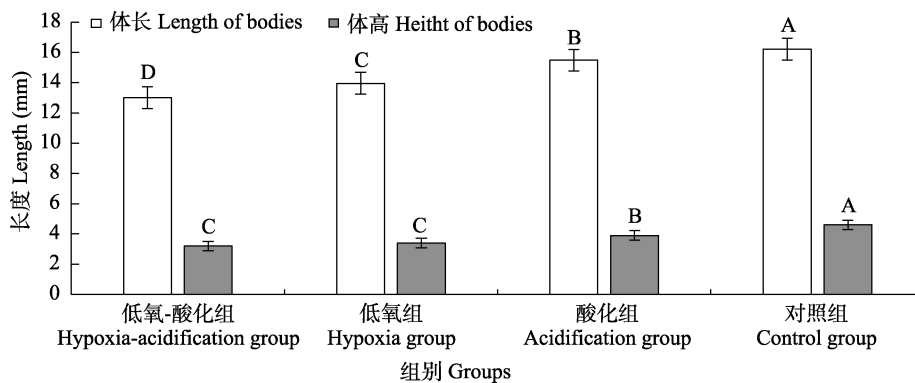


图 1 不同处理组大黄鱼 27 d 的体长和体高

Fig. 1 Lengths and heights of *Larimichthys crocea*'s bodies in different treatment groups on the 27<sup>th</sup> day

英文字母代表第 27 天不同处理组间同一指标的差异显著性, 标注不同字母的数据之间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

The letters represent the significant difference in the same index between the different groups on the 27th day, and the data marked with different letters are significantly different,  $P < 0.05$ .

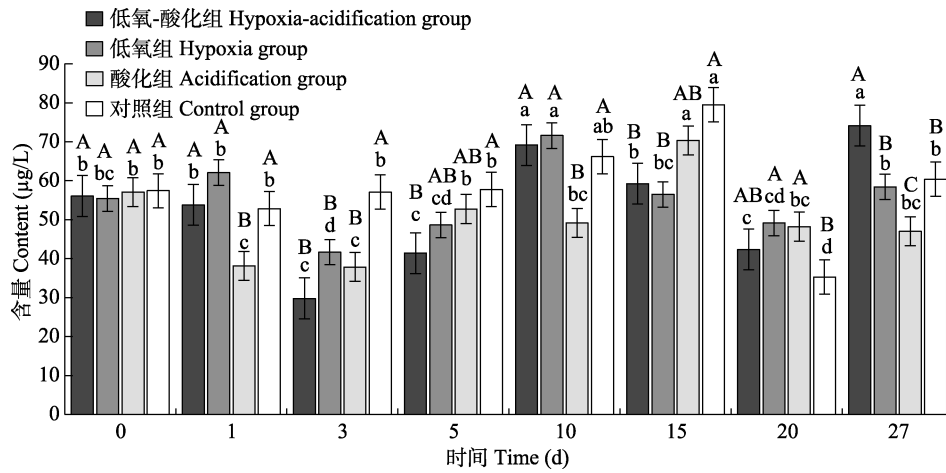


图 2 不同处理组大黄鱼类胰岛素生长因子的变化

Fig. 2 Changes of insulin like growth factor 1 (IGF- I) in different treatment groups of *Larimichthys crocea*

大写字母代表不同处理组间在同一时间点的差异显著性, 小写字母代表同一处理组间在不同时间点的差异显著性, 标注不同字母的数据之间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Capital letters represent the significant difference between different treatment groups at the same time point, lowercase letters represent the significant difference between different time points in the same treatment group, and the data marked with different letters are significantly different ( $P < 0.05$ ).

别达到最大值, 在 3 d、5 d 和 15 d 显著低于对照组 ( $P < 0.05$ ), 在 27 d 显著高于对照组 ( $P < 0.05$ )。在 15 d 达到最高值, 其在 3 d 和 15 d 显著低于对照组 ( $P < 0.05$ )。酸化组在 15 d 达到最高值, 其在 1 d、3 d、10 d 和 27 d 显著低于对照组 ( $P < 0.05$ ), 在 20 d 显著高于对照组 ( $P < 0.05$ )。酸化组在 1 ~ 3 d 的类胰岛素生长因子含量减少, 低氧-酸化组在 3 ~ 5 d 含量减少, 3 个处理组在 3 d 时类胰岛素生长因子含量均减少。低氧-酸化对大黄鱼早期发育类胰岛素生长因子的双重胁迫影响见表 1, 低氧-酸化双重胁迫的交互作用在 20 d、27 d 极显著, 低氧-酸化对大黄鱼的双重胁迫作用需要 20 d 以后才能体现。

各实验组大黄鱼早期发育阶段生长激素 (GH) 含量变化见图 3。对照组生长激素含量变仅在 1 d 时极显著升高 ( $P < 0.01$ ), 0 d 和 3 d 后时段间变化不显著 ( $P > 0.05$ )。低氧-酸化组生长激素含量在 5 d 以后保持高水平且相对稳定, 其在 10 d 显著高于对照组 ( $P < 0.05$ ), 在 5 d、20 d 和 27 d 极显著高于对照组 ( $P < 0.01$ )。

表 1 低氧-酸化胁迫对大黄鱼类胰岛素生长因子影响的双因素分析

Table 1 Two-factor analysis of the effect of hypoxia-acidification stress on insulin like growth factor 1 (IGF- I) in *Larimichthys crocea*

时间 Time (d)	低氧 Hypoxia		酸化 Acidification		低氧-酸化 Hypoxia- Acidification	
	F	P	F	P	F	P
0	0.941	0.361	0.008	0.932	0.109	0.749
1	7.762	0.024*	6.633	0.033*	0.510	0.495
3	10.122	0.013*	17.697	0.003**	0.988	0.349
5	8.541	0.019*	3.054	0.119	0.102	0.757
10	8.833	0.018*	5.169	0.053	2.916	0.126
15	10.739	0.011*	0.374	0.558	1.300	0.287
20	2.643	0.143	1.554	0.248	16.035	0.004**
27	25.158	0.001**	0.223	0.649	33.653	<0.001**

F 表示整个拟合方程的显著, P 是衡量对照组与其他实验组差异大小的指标, “\*” 代表差异显著, “\*\*” 代表差异极显著。

F represents the significance of the whole fitting equation, P is an indicator to measure the difference between the control group and other experimental groups, and “\*” means significant difference, “\*\*” means extremely significant difference, the same below.

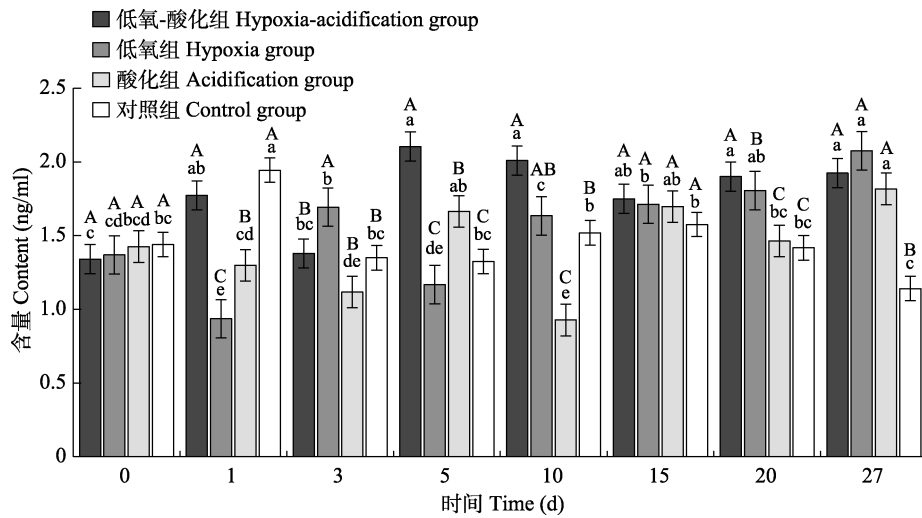


图3 不同实验组大黄鱼生长激素的变化

Fig. 3 Changes of growth hormone (GH) in different groups of *Larimichthys crocea*

大写字母代表不同处理组间在同一时间点的差异显著性，小写字母代表同一处理组间在不同时间点的差异显著性，标注不同字母的数据之间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Capital letters represent the significant difference between different treatment groups at the same time point, lowercase letters represent the significant difference between different time points in the same group, and the data marked with different letters are significantly different ( $P < 0.05$ ).

低氧组生长激素含量在 5 d 以后呈升高趋势，其在 3 d 显著高于对照组 ( $P < 0.05$ )，20 d 和 27 d 极显著高于对照组 ( $P < 0.01$ )，而在 1 d 时极显著低于对照组 ( $P < 0.01$ )。酸化组生长激素含量呈在 5 d 前和 10 d 后的含量保持相对稳定，其在 1 d 和 10 d 极显著低于对照组 ( $P < 0.01$ )，在 5 d 显著高于对照组 ( $P < 0.05$ )，27 d 极显著高于对照组 ( $P < 0.01$ )。通过观察各处理组的变化趋势可以发现，3 个处理组在 27 d 时生长激素含量均高于对照组。低氧-酸化对大黄鱼早期发育生长激素的双重胁迫影响见表 2。低氧-酸化对生长激素的双重胁迫交互作用在 5 d 显著，在 1 d、15 d 和 27 d 影响极显著，生长激素含量在这些时间点出现了升高的趋势。

## 2.2 低氧-酸化对大黄鱼早期发育阶段生理代谢的影响

各实验组大黄鱼早期发育阶段丙酮酸激酶 (PK) 的活性变化见图 4。对照组丙酮酸激酶活性在 1 ~ 10 d 保持相对稳定，10 ~ 27 d 间呈先升后降的变化趋势。低氧-酸化组丙酮酸激酶

表 2 低氧-酸化胁迫对大黄鱼生长激素影响的双因素分析

Table 2 Two-factor analysis of the effect of hypoxia-acidification stress on growth hormone (GH) of *Larimichthys crocea*

时间 Time (d)	低氧 Hypoxia		酸化 Acidification		低氧-酸化 Hypoxia- Acidification	
	F	P	F	P	F	P
0	0.144	0.714	0.011	0.919	0.002	0.969
1	5.778	0.043	0.746	0.413	44.449	<0.001**
3	13.192	0.007**	10.728	0.011*	0.241	0.636
5	2.131	0.182	43.413	<0.001**	9.527	0.015*
10	26.199	0.001**	0.844	0.385	17.084	0.003**
15	1.843	0.212	1.285	0.290	0.354	0.568
20	218.971	<0.001**	6.589	0.033*	0.789	0.400
27	35.543	<0.001**	8.991	0.017*	22.423	0.001**

F 表示整个拟合方程的显著，P 是衡量对照组与其他实验组差异大小的指标，“\*”代表差异显著，“\*\*”代表差异极显著。

F represents the significance of the whole fitting equation, P is an indicator to measure the difference between the control group and other experimental groups, and “\*” means significant difference, “\*\*” means extremely significant difference, the same below.

活性在 10 ~ 27 d 时呈先升高后降低的变化趋势，但其在 1 d 和 3 d 极显著高于对照组 ( $P < 0.01$ )，在 5 d 显著高于对照组 ( $P < 0.05$ )。低氧组丙酮酸激酶活性呈先升后降的变化趋势，在 20 d 达到最大值，其在 1 d 极显著低于对照组 ( $P < 0.01$ )，5 d 显著高于对照组 ( $P < 0.05$ )，10 d 极显著高于对照组 ( $P < 0.01$ )。酸化组丙酮酸激酶活性同样呈先升后降的变化趋势，在 15 d 达到最大值，其在 5 d 和 15 d 极显著高于对照组 ( $P < 0.01$ )，20 d 极显著低于对照组 ( $P < 0.01$ )，27 d 显著低于对照组 ( $P < 0.05$ )。比较各实验组的丙酮酸激酶活性变化曲线可以发现，低氧-酸化组在 1 ~ 5 d 高于对照组，其他三个组的变化基本上呈现出先升后降的趋势。低氧-酸化对大黄鱼早期发育丙酮酸激酶胁迫的双重影响见表 3。低氧-酸化的双重胁迫交互作用在 1 d、5 d 影响极显著，丙酮酸激酶活性在双重胁迫的交互作用下有所升高。因此，在本次实验中低氧-酸化的双重胁迫的交互作用

主要在实验前期显著。

各实验组大黄鱼早期发育阶段谷丙转氨酶 (GPT) 的活性变化见图 5。对照组谷丙转氨酶在 3 d 时升高后保持较稳定的变化趋势。低氧-酸化组谷丙转氨酶活性在 5 d 前保持相对稳定，10 ~ 27 d 持续保持高水平，其在 3 d 和 5 d 极显著低于对照组 ( $P < 0.01$ )，在 10 d、15 d、20 d 和 27 d 极显著高于对照组 ( $P < 0.01$ )。低氧组谷丙转氨酶活性在 0 ~ 20 d 呈先升后降的变化趋势，其在 1 d、5 d、10 d、15 d 和 27 d 极显著高于对照组 ( $P < 0.01$ )。酸化组谷丙转氨酶活性变化主要呈升高的趋势，20 d 时达到最大值，3 d 时活性次之，其在 3 d、5 d 和 10 d 显著高于对照组 ( $P < 0.05$ )，在 20 d 和 27 d 极显著高于对照组 ( $P < 0.01$ )。通过比较发现，三个处理组的谷丙转氨酶活性变化曲线相对对照组差异显著 ( $P < 0.05$ )。低氧-酸化对大黄鱼早期发育谷丙转氨酶的双重胁迫影响见表 4。低氧-酸化的双重胁迫的交互作用使大黄鱼谷

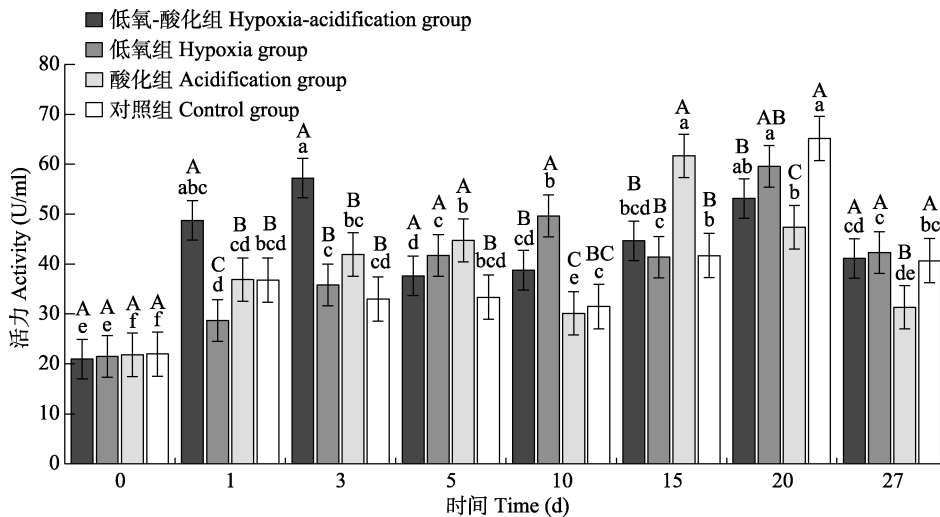


图 4 不同处理组大黄鱼丙酮酸激酶的变化

Fig. 4 Changes of pyruvate kinase (PK) in different treatment groups of *Larimichthys crocea*

大写字母代表不同处理组间在同一时间点的差异显著性，小写字母代表同一处理组间在不同时间点的差异显著性，标注不同字母的数据之间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Capital letters represent the significant difference between different treatment groups at the same time point, lowercase letters represent the significant difference between different time points in the same treatment group, and the data marked with different letters are significantly different ( $P < 0.05$ ).

表 3 低氧-酸化胁迫对大黄鱼丙酮酸激酶影响的双因素分析

Table 3 Two factor analysis of the effect of hypoxia-acidification stress on pyruvate kinase (PK) of *Larimichthys crocea*

时间 Time (d)	低氧 Hypoxia		酸化 Acidification		低氧-酸化 Hypoxia- Acidification	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
0	0.337	0.577	0.072	0.795	0.024	0.880
1	1.265	0.293	35.759	<0.001**	35.057	<0.001**
3	4.600	0.064	12.890	0.007**	2.179	0.178
5	0.078	0.787	2.570	0.148	11.643	0.009**
10	32.281	<0.001**	6.758	0.032*	4.082	0.078
15	7.512	0.025*	13.536	0.006**	6.943	0.030*
20	0.002	0.968	29.493	0.001**	6.537	0.034*
27	5.610	0.045*	4.755	0.061	2.864	0.129

*F* 表示整个拟合方程的显著, *P* 是衡量对照组与其他实验组差异大小的指标, “\*”代表差异显著, “\*\*”代表差异极显著。

*F* represents the significance of the whole fitting equation, *P* is an indicator to measure the difference between the control group and other experimental groups, and “\*” means significant difference, “\*\*” means extremely significant difference, the same below.

丙转氨酶活性在 1 d、3 d、5 d、15 d 和 27 d 极显著升高, 由此可知, 低氧-酸化的双重胁迫的交互作用主要在 15 d 以前有显著影响。

各实验组大黄鱼早期发育阶段碱性磷酸酶 (AKP) 活性的变化见图 6。4 个实验组碱性磷酸酶活性均呈先升高后降低的变化趋势, 对照组在 20 d 时达到最大值。低氧-酸化组碱性磷酸酶活性同样在 20 d 达到最大值, 其在 3 d 极显著高于对照组 ( $P < 0.01$ ), 20 d 显著低于对照组 ( $P < 0.01$ )。低氧组碱性磷酸酶活性在 20 d 时达到最大值, 其在 3 d 和 5 d 显著高于对照组 ( $P < 0.05$ ), 20 d 显著低于对照组 ( $P < 0.01$ )。酸化组碱性磷酸酶活性在 3 d 显著高于对照组 ( $P < 0.05$ ), 在 20 d 极显著低于对照组 ( $P < 0.01$ )。综合分析得出, 三个处理组在 3 d 时碱性磷酸酶活性均高于对照组, 在 20 d 时低于对照组。低氧-酸化对大黄鱼早期发育碱性磷酸酶活性的双重胁迫影响见表 5。大黄鱼碱性磷酸酶活性在低氧-酸化的双重胁迫交互作用在 20 d 极显著降低。

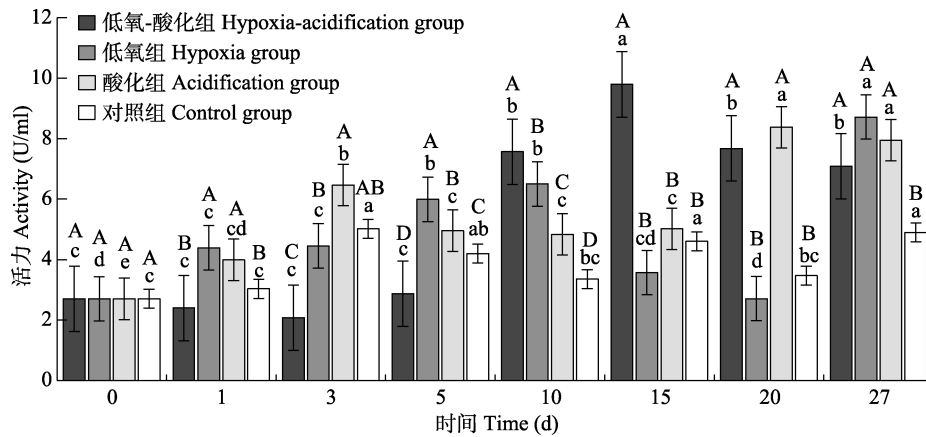


图 5 不同处理组大黄鱼谷丙转氨酶的变化

Fig. 5 Changes of glutamic pyruvic transaminase (GPT) in different treatment groups of *Larimichthys crocea*

大写字母代表不同处理组间在同一时间点的差异显著性, 小写字母代表同一处理组间在不同时间点的差异显著性, 标注不同字母的数据之间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Capital letters represent the significant difference between different treatment groups at the same time point, lowercase letters represent the significant difference between different time points in the same treatment group, and the data marked with different letters are significantly different ( $P < 0.05$ ).



表 4 低氧-酸化胁迫对大黄鱼谷丙转氨酶影响的双因素分析

Table 4 Two-factor analysis of the effect of hypoxia-acidification stress on glutamic pyruvic transaminase (GPT) of *Larimichthys crocea*

时间 Time (d)	低氧 Hypoxia		酸化 Acidification		低氧-酸化 Hypoxia- Acidification	
	F	P	F	P	F	P
0	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000	1.000
1	0.253	0.629	4.651	0.063	38.474	<0.001**
3	30.817	0.001**	1.079	0.329	18.267	0.003**
5	0.898	0.371	61.133	<0.001**	165.644	<0.001**
10	188.800	<0.001**	35.227	<0.001**	0.950	0.358
15	8.625	0.019*	27.142	0.001**	20.827	0.002**
20	1.487	0.257	67.303	<0.001**	0.002	0.963
27	6.235	0.037*	1.452	0.263	15.708	0.004**

F 表示整个拟合方程的显著, P 是衡量对照组与其他实验组差异大小的指标, “\*” 代表差异显著, “\*\*” 代表差异极显著。

F represents the significance of the whole fitting equation, P is an indicator to measure the difference between the control group and other experimental groups, and “\*” means significant difference, “\*\*” means extremely significant difference, the same below.

表 5 低氧-酸化胁迫对大黄鱼碱性磷酸酶影响的双因素分析

Table 5 Two-factor analysis of the effect of hypoxia-acidification stress on alkaline phosphatase (AKP) of *Larimichthys crocea*

时间 Time (d)	低氧 Hypoxia		酸化 Acidification		低氧-酸化 Hypoxia- Acidification	
	F	P	F	P	F	P
0	0.295	0.602	0.039	0.848	0.015	0.905
1	2.004	0.195	0.165	0.695	0.335	0.579
3	6.187	0.038*	7.090	0.029*	0.170	0.691
5	0.392	0.549	0.115	0.743	9.917	0.014*
10	0.778	0.403	1.019	0.342	0.041	0.844
15	4.281	0.072	0.572	0.471	0.446	0.523
20	0.034	0.858	15.852	0.004**	11.973	0.009**
27	0.007	0.935	2.768	0.135	0.048	0.831

F 表示整个拟合方程的显著, P 是衡量对照组与其他实验组差异大小的指标, “\*” 代表差异显著, “\*\*” 代表差异极显著。

F represents the significance of the whole fitting equation, P is an indicator to measure the difference between the control group and other experimental groups, and “\*” means significant difference, “\*\*” means extremely significant difference, the same below.

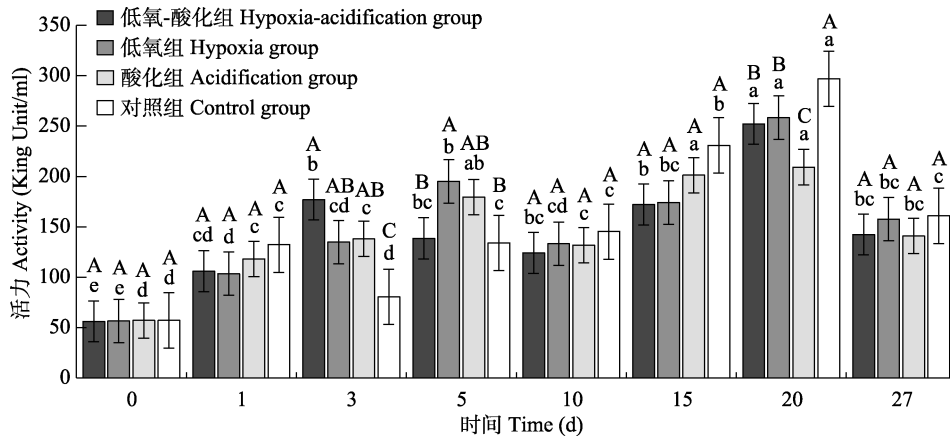


图 6 不同处理组大黄鱼碱性磷酸酶的变化图

Fig. 6 Changes of alkaline phosphatase (AKP) in different treatment groups of *Larimichthys crocea*

大写字母代表不同处理组间在同一时间点的差异显著性, 小写字母代表同一处理组间在不同时间点的差异显著性, 标注不同字母的数据之间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Capital letters represent the significant difference between different treatment groups at the same time point, lowercase letters represent the significant difference between different time points in the same treatment group, and the data marked with different letters are significantly different ( $P < 0.05$ ).

各实验组大黄鱼早期发育阶段钠钾 ATP 酶活性的变化见图 7。4 个实验组钠钾 ATP 酶 ( $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPase}$ ) 活性的变化趋势均为先升后降, 对照组在 3 d 时达到最大值。低氧-酸化组钠钾 ATP 酶活性在 15 d 时达到最大值, 其在 3 d 极显著低于对照组 ( $P < 0.01$ ), 15 d 和 27 d 极显著高于对照组 ( $P < 0.01$ )。低氧组钠钾 ATP 酶活性在 10 d 时达到最大值, 其在 3 d 和 15 d 极显著低于对照组 ( $P < 0.01$ ), 在 20 d 极显著高于对照组 ( $P < 0.01$ )。酸化组钠钾 ATP 酶活性在 10 d 时达到最大值, 其在 3 d 时极显著低于对照组。通过观察发现, 3 个处理组在 3 d 时钠钾 ATP 酶活性均低于对照组。低氧-酸化对大黄鱼早期发育钠钾 ATP 酶酶活性的双重胁迫影响见表 6。低氧-酸化双重胁迫的交互作用在 3 d 时极显著, 此时钠钾 ATP 酶活性显著降低。

### 3 讨论

#### 3.1 低氧-酸化胁迫对大黄鱼早期发育阶段生长的影响

低氧胁迫下的鲢 (*Mugil cephalus*) 幼鱼 (熊

向英等 2016)、香鱼 (*Plecoglossus altivelis*) 幼鱼 (石华洪等 2019) 和酸化胁迫下的黄姑鱼 (*Nibea albiflora*) (姚建平等 2018) 均表现出生长发育受抑制的现象。本实验低氧及酸化胁迫同样导致了大黄鱼早期阶段生长发育受阻。在本实验中, 低氧胁迫对大黄鱼体长、体高的影响显著于酸化胁迫, 而低氧-酸化双重胁迫对体长的交互作用影响与低氧胁迫比较更为显著, 验证了双重胁迫比单一因子胁迫对鱼类生长性能的负面影响更为明显 (姚建平等 2018, Shang et al. 2020)。

类胰岛素生长因子 (IGF- I) 和生长素 (GH) 都是参与调控鱼类生长发育的激素, 类胰岛素生长因子是由生长素与生长激素受体结合后分泌而来, 因此, 生长素和类胰岛素生长因子之间存在着反馈调节机制 (石岩等 2012)。类胰岛素生长因子含量通常与鱼类的生长发育呈正相关, 生长发育良好的鱼类其胰岛素生长因子含量显著高于生长发育缓慢的鱼, 这在黄姑鱼 (王立改等 2018)、舌齿鲈 (*Dicentrarchus*

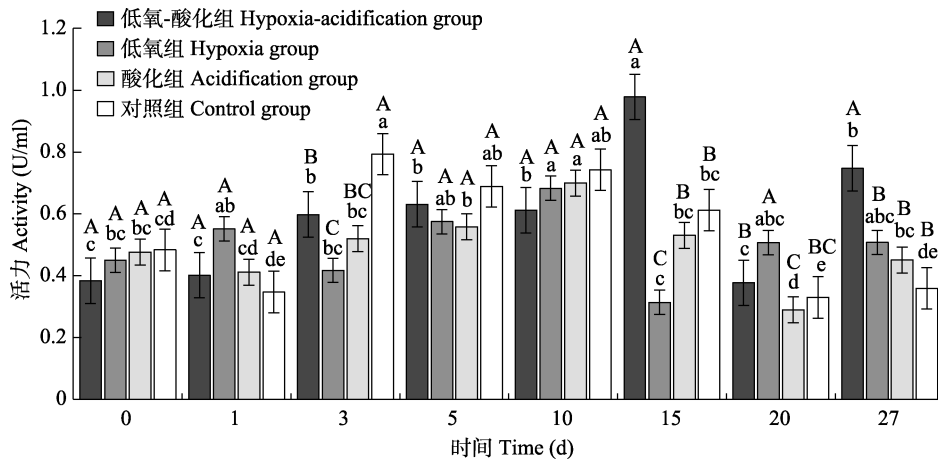


图 7 不同处理组大黄鱼钠钾 ATP 酶的变化

Fig. 7 Changes of  $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPase}$  in different treatment groups of *Larimichthys crocea*

大写字母代表不同处理组间在同一时间点的差异显著性, 小写字母代表同一处理组间在不同时间点的差异显著性, 标注不同字母的数据之间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Capital letters represent the significant difference between different treatment groups at the same time point, lowercase letters represent the significant difference between different time points in the same treatment group, and the data marked with different letters are significantly different ( $P < 0.05$ ).

表 6 低氧-酸化胁迫对大黄鱼钠钾 ATP 酶影响的双因素分析

Table 6 Two-factor analysis of the effect of hypoxia-acidification stress on Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>-ATPase of *Larimichthys crocea*

时间 Time (d)	低氧 Hypoxia		酸化 Acidification		低氧-酸化 Hypoxia- Acidification	
	F	P	F	P	F	P
0	4.671	0.063	1.566	0.246	1.048	0.336
1	1.950	0.200	0.377	0.556	2.372	0.162
3	19.149	0.002**	1.846	0.211	44.292	< 0.001**
5	0.250	0.630	0.837	0.387	5.210	0.052
10	1.140	0.317	0.679	0.434	0.041	0.845
15	1.578	0.244	24.113	0.001**	39.465	< 0.001**
20	28.980	0.001**	12.047	0.008**	3.338	0.105
27	9.704	0.014*	5.393	0.049*	1.072	0.331

F 表示整个拟合方程的显著, P 是衡量对照组与其他实验组差异大小的指标, “\*” 代表差异显著, “\*\*” 代表差异极显著。

F represents the significance of the whole fitting equation, P is an indicator to measure the difference between the control group and other experimental groups, and “\*” means significant difference, “\*\*” means extremely significant difference, the same below.

*labrax*) (Escobar-Aguirre et al. 2020) 和多鳞鱈 (*Sillago sihama*) (Liu et al. 2020) 等鱼类的相关研究中均有报导。结合图 2 和大黄鱼 27 d 时各组间体长、体高的差异发现, 类胰岛素生长因子的含量在受到胁迫作用后分别在 3 个处理组的多个时间段显著低于对照组。然而, 通过观察 3 个处理组间各时间点生长素含量与对照组的差异却发现, 低氧-酸化组生长素含量显著高于对照组的时间点最多, 低氧组次之, 酸化组最少。不少研究认为, 生长素与类胰岛素生长因子之间的调节机制极为复杂, 对生长素含量与鱼类生长速率的关系存在不同的看法。如 Tian 等 (2019) 通过光照周期对钝口鲷 (*Megalobrama amblycephala*) 生长速率的影响研究中发现, 生长速率快的钝口鲷其生长素含量也高; 黄国强等 (2012) 在对褐牙鲷 (*Paralichthys olivaceus*) 进行不同的温度胁迫过程中, 发现生长速率不同的实验组间生长素

含量无显著性差异; 在对金尾海鲷 (*Sparus aurata*) 幼鱼 (Saera-Vila et al. 2009) 和黑鲷 (*S. macrocephalus*) (邓利等 2003) 胁迫实验中发现受胁迫的处理组生长素含量显著升高。本实验结果与在金尾海鲷和黑鲷上所得出的结果基本一致。这可能是因为, 胁迫环境下生长素受体结构受损, 与生长素结合分泌类胰岛素生长因子的速率下降后机体内类胰岛素生长因子含量降低, 脑垂体和下丘脑接收到反馈后分泌出更多的生长素。具体的调控机制尚需进一步的研究分析。

### 3.2 低氧-酸化胁迫对大黄鱼早期发育阶段生理代谢的影响

在水生动物应对环境胁迫时, 其体内的代谢酶活性会发生变化 (王国强等 2019)。丙酮酸激酶 (PK) 是糖酵解途径中的关键酶之一, 鱼类的丙酮酸激酶活性通常与摄入的碳水化合物含量有关, 与鱼类的能量供给密切相关 (唐小红等 2014), 因此, 现有的鱼类丙酮酸激酶活性相关研究通常与饲料中含碳水化合物比例有关 (王猛强等 2015)。在本实验中低氧-酸化组、低氧组以及酸化组的丙酮酸激酶活性出现升高的现象, 表明了大黄鱼在胁迫条件下其机体的能量分配模式发生了改变, 机体需要额外的能量以应对外界因子的改变, 其具体的调控机理尚需要进一步的分析确定。谷丙转氨酶通常作为判断鱼类肝组织是否受损的指标之一, 本实验中谷丙转氨酶活性在三个处理组中的多个时间段都显著升高, 表明大黄鱼在这三个处理组中肝组织损伤是一直持续的。尼罗罗非鱼 (*Oreochromis niloticus*) 幼鱼 (肖炜等 2020)、褐篮子鱼 (*Siganus fuscus*) (宁军号等 2017) 等在受到长期胁迫时谷丙转氨酶指数也会上升, 与本实验结果基本相同。然而, 低氧-酸化组中的谷丙转氨酶在 3 ~ 5 d 时极显著低于对照组, 这可能是其因受到胁迫而肝组织发育缓慢、所合成的谷丙转氨酶含量少于对照组所引起的 (刘家富 1999)。碱性磷酸酶是鱼类机体免疫标志酶之一, 三个处理组在 3 d 时碱性

磷酸酶活性均升高，这可能是因为受到环境胁迫后机体所产生的一种自我保护措施，而到了 20 d 后碱性磷酸酶活性下降，可能是在长期的胁迫环境下机体免疫系统的一种适应性调控方式。在对西伯利亚鲟 (*Siberia sturgeon*) (陈静怡等 2018) 进行低温胁迫的实验中，其碱性磷酸酶活性也出现了先升高后降低的情况。夏斌鹏等 (2017) 对大菱鲂 (*Scophthalmus maximus*) 幼鱼进行了历时 96 h 的急性热应激实验，碱性磷酸酶活性随着胁迫作用时间的延长而升高，经过比较，本次实验的前 5 d 碱性磷酸酶的活性变化趋势与其基本一致。钠钾 ATP 酶在三个处理组中 3 d 时均降低，这可能是因为对照组的大黄鱼在适宜的环境中发育良好、开口较早，消化道内较早与海水接触进而导致钠钾 ATP 酶活性升高。而低氧-酸化组和低氧组在 15 d 后出现上升的现象，在对舌齿鲈的高温胁迫实验中 (Islam et al. 2020)，极高温组中的舌齿鲈同样也出现了钠钾 ATP 酶上升的情况，而在高温组中钠钾 ATP 酶活性则呈下降趋势，因此推断，钠钾 ATP 酶活性与胁迫的强弱程度具有一定的关联。本实验条件下，大黄鱼钠钾 ATP 酶活性在低氧-酸化组和低氧组中出现先降低后升高的趋势，可能的原因是低氧-酸化胁迫与低氧胁迫相比酸化胁迫而言，其对大黄鱼机体负面影响的程度更大一些。综合分析本实验所测定的代谢酶活性变化可以发现，低氧-酸化组酶活性变化与低氧组、酸化组相比存在显著性差异，Maulvault 等 (2018) 和 Nikinmaa 等 (2013) 在对其他鱼类的胁迫实验中也得出基本相同的结论，即多重环境因子胁迫比单一的环境因子胁迫对鱼类的影响更为严重。

## 参 考 文 献

- Anlauf H, D'Croz L, O'Dea A. 2011. A corrosive concoction: The combined effects of ocean warming and acidification on the early growth of a stony coral are multiplicative. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 397(1): 13–20.
- Escobar-Aguirre S, Felip A, Mazón M J, et al. 2020. Long-term feeding of a maintenance ration affects the release of Igf-1 and leptin, and delays maturation in a male teleost fish, *Dicentrarchus labrax* L. *Aquaculture*, 527: 735467.
- Hamilton S L, Kashef N S, Stafford D M, et al. 2019. Ocean acidification and hypoxia can have opposite effects on rockfish otolith growth. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 521: 151245.
- Islam M J, Slater M J, Kunzmann A. 2020. What metabolic, osmotic and molecular stress responses tell us about extreme ambient heatwave impacts in fish at low salinities: The case of European seabass, *Dicentrarchus labrax*. *Science of The Total Environment*, 749: 141458.
- Liu H, Dong X, Tan B, et al. 2020. Effects of dietary protein and lipid levels on growth, body composition, enzymes activity, expression of IGF-1 and TOR of juvenile northern whiting, *Sillago sihama*. *Aquaculture*, 533: 736166.
- Liu Z, Zhou Z, Zhang Y, et al. 2020. Ocean acidification inhibits initial shell formation of oyster larvae by suppressing the biosynthesis of serotonin and dopamine. *Science of The Total Environment*, 735: 139469.
- Maulvault A L, Barbosa V, Alves R, et al. 2018. Integrated multi-biomarker responses of juvenile seabass to diclofenac, warming and acidification co-exposure. *Aquatic Toxicology*, 202: 65–79.
- Nikinmaa M. 2013. Climate change and ocean acidification—Interactions with aquatic toxicology. *Aquatic Toxicology*, 126: 365–372.
- Saera-Vila A, Caldach-Giner J A, Prunet P, et al. 2009. Dynamics of liver GH/IGF axis and selected stress markers in juvenile gilthead sea bream (*Sparus aurata*) exposed to acute confinement. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 154(2): 197–203.
- Shang Y, Wang X, Deng Y, et al. 2020. Diel-cycling seawater acidification and hypoxia impair the physiological and growth performance of marine mussels. *Science of The Total Environment*, 722: 138001.
- Strefezza, De Andrade, Augusto. 2019. Reduced pH and elevated salinities affect the physiology of intertidal crab *Minuca mordsai* (Crustacea, Decapoda). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 52(5): 241–254.

- Tian H, Zhang D, Li X, et al. 2019. Photoperiod affects blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) growth, diel rhythm of cortisol, activities of antioxidant enzymes and mRNA expression of GH/IGF-I. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 233: 4–10.
- 陈静怡, 王晓雯, 朱华, 等. 2018. 不同水温下低氧胁迫对西伯利亚鲟生理状态的影响. *水产科技情报*, 45(2): 70–76.
- 邓利, 张为民, 林浩然. 2003. 饥饿对黑鲟血清生长激素、甲状腺激素以及白肌和肝脏脂肪、蛋白质含量的影响. *动物学研究*, 24(2): 94–98.
- 黄国强, 李洁, 唐夏, 等. 2012. 温度胁迫及恢复过程中褐牙鲂幼鱼 GH、IGF-I、RNA/DNA 比值和糖原的变化. *南方水产科学*, 8(6): 16–21.
- IPCC. 2014. 气候变化 2014: 综合报告. 政府间气候变化专门委员会第五次评估报告第一工作组、第二工作组和第三工作组报告, 60–61.
- 刘家富. 1999. 人工育苗条件下的大黄鱼胚胎发育及其仔、稚鱼形态特征与生态习性的研究. *海洋科学*, 6: 61–65.
- 鲁超, 石志洲, 覃宝, 等. 2017. 海洋环境影响评价中溶解氧评价方法的改进初探: 以官井洋为例. *海洋通报*, 36(2): 168–173.
- 宁军号, 秦宇博, 胡伦超, 等. 2017. 水温骤降和缓降胁迫对褐篮子鱼血液生理生化指标的影响. *大连海洋大学学报*, 32(3): 294–301.
- 石华洪, 苗亮, 李星云, 等. 2019. 水体低氧对香鱼幼鱼生长和消化酶活性的影响. *生命科学研究*, 23(6): 469–475.
- 石岩, 仇雪梅, 崔军, 等. 2012. 类胰岛素生长因子-1(IGF-1)在部分鱼种中的研究进展. *生物技术通报*, 8: 29–33.
- 水柏年. 2004. 大黄鱼幼鱼对若干环境因子的适应性试验. *水产科技情报*, 31(3): 102–107.
- 唐小红, 樊佳佳, 于凌云, 等. 2014. 鱼类糖酵解关键酶的研究进展. *中国农学通报*, 30(2): 69–75.
- 王国强, 李笑天, 费凡, 等. 2019. 养殖鱼类对水质胁迫的生理响应特征研究进展. *江西水产科技*, 4: 45–52.
- 王立改, 曾文繁, 楼宝, 等. 2018. 发酵豆粕替代鱼粉对黄姑鱼幼鱼生长性能、血清生化指标及肝脏中类胰岛素生长因子-I 基因表达的影响. *动物营养学报*, 30(3): 989–998.
- 王猛强, 黄文文, 周飘苹, 等. 2015. 不同蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼生长性能、糖酵解和糖异生关键酶活性的影响. *水产学报*, 39(11): 1690–1701.
- 夏斌鹏, 刘哲, 周彦静, 等. 2017. 慢性热应激对虹鳟部分血清非特异性免疫指标的影响. *农业生物技术学报*, 25(7): 1078–1085.
- 肖炜, 陈炳霖, 祝璟琳, 等. 2020. 尼罗罗非鱼幼鱼对亚硝酸盐氮长期胁迫的生理功能响应. *中国水产科学*, 27(11): 1305–1315.
- 熊向英, 黄国强, 彭银辉, 等. 2016. 低氧胁迫对鲮鱼生长、能量代谢和氧化应激的影响. *水产学报*, 40(1): 73–82.
- 徐开达, 刘子藩. 2007. 东海区大黄鱼渔业资源及资源衰退原因分析. *大连水产学院学报*, 5(22): 392–396.
- 许友卿, 张仁珍, 丁兆坤. 2014. pH 对鱼类繁育及生长发育的影响. *水产科学*, 33(2): 133–136.
- 姚建平, 单秀娟, 陈云龙, 等. 2018. 海洋暖化和酸化对黄姑鱼早期生长发育的影响. *渔业科学进展*, 39(2): 24–33.
- 张其永, 洪万树. 2015. 官井洋大黄鱼资源的兴衰演变及其修复对策. *海洋渔业*, 37(2): 179–186.
- 张学舒, 王英. 2007. 大黄鱼鱼苗耗氧率和窒息点的研究. *经济动物学报*, 11(3): 148–152.
- 朱峰, 石志洲, 凌信文, 等. 2013. 宁德三沙湾网箱养殖与环境质量的关系. *海洋通报*, 32(2): 171–177.