

doi: 10. 3969/j. issn. 2095 - 0780. 2016. 02. 017
· 研究简报 ·

急性盐度胁迫对克氏双锯鱼幼鱼血清皮质醇浓度和 Na⁺-K⁺-ATP 酶活性的影响

胡 静, 叶 乐, 吴开畅, 王 雨

(中国水产科学研究院南海水产研究所, 农业部南海渔业资源开发利用重点实验室, 广东 广州 510300)

摘要: 研究了克氏双锯鱼(*Amphiprion clarkii*) 幼鱼由盐度 35 突变至 30、25、20 和 15 后血清皮质醇浓度及鳃丝和肝脏中 Na⁺-K⁺-ATP 酶活性的变化。结果表明, 盐度变化对克氏双锯鱼的存活无影响, 而对其血清皮质醇浓度及 Na⁺-K⁺-ATP 酶活性均有显著影响(*P* < 0. 05)。各低盐胁迫组血清皮质醇浓度均在处理的 24 h 内呈先降后升趋势, 处理后第 48、第 96 小时, 各处理组血清皮质醇浓度急剧降低至对照组水平甚至略低于对照组, 与对照组无显著差异(*P* > 0. 05); 鳃丝和肝脏中 Na⁺-K⁺-ATP 酶活性变化规律一致, 即低盐胁迫 24 h 内呈上升趋势, 第 48 及第 96 小时变化趋势与血清皮质醇浓度变化相似。整体上, 以上各生理指标变化幅度均与盐度的降低幅度呈正相关。实验结果证明, 盐度突变对克氏双锯鱼幼鱼的血清皮质醇浓度及 Na⁺-K⁺-ATP 酶活性存在重要的影响, 同时也表明该鱼具有较强的盐度适应能力。

关键词: 盐度; 克氏双锯鱼; 皮质醇; Na⁺-K⁺-ATP 酶; 鳃; 肝脏

中图分类号: S 965. 8 文献标志码: A 文章编号: 2095 - 0780 - (2016) 02 - 0116 - 05

Effect of acute salinity stress on serum cortisol and activity of Na⁺-K⁺-ATPase of juvinile *Amphiprion clarkii*

HU Jing, YE Le, WU Kaichang, WANG Yu

(Key Lab. of South China Sea Fishery Resource Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture; South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China)

Abstract: We studied the changes in serum cortisol and Na⁺-K⁺-ATPase activities in gill and liver of juvenile *Amphiprion clarkii* at an abrupt change in salinity from 35 (control) to 15 at decrement of 5. The results show that salinity changes had no significant effects on survival but affected serum cortisol and Na⁺-K⁺-ATPase activities of the juveniles significantly (*P* < 0. 05). The concentration of serum cortisol showed a downward trend after the juveniles were abruptly transferred to low salinities in 24 h, then all decreased to the control level at 48th hour and even lower than control level at 96th hour, showing no significant difference. The trends of Na⁺-K⁺-ATPase activity in gill and in liver were highly consistent. The Na⁺-K⁺-ATPase activities in the two tissues increased obviously in 24 h, then sharply declined in the same way as serum cortisol level at 48th hour and 96th hour (*P* > 0. 05). In summary, the variation amplitude of these physiological indices mentioned above showed a positive correlation to the salinity decreased degree. Therefore, there is a significant impact of salinity changes on the concentration of serum cortisol and Na⁺-K⁺-ATPase activity of *A clarkii*. It is revealed that *A clarkii* has strong salinity adaptability.

收稿日期: 2015-05-14; 修回日期: 2015-07-01

资助项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(中国水产科学研究院南海水产研究所) 资助项目(2013YD10); 海南省应用技术研发与示范推广专项(ZDXM2014131); 海南省重点科技计划项目(ZDXM20130051); 三亚市院地科技合作项目(2013YD78, 2011YD110); 三亚市科技成果转化项目(2013CZ11)

作者简介: 胡 静(1987 -), 女, 硕士, 助理研究员, 从事海水养殖和生理生态研究. E-mail: hijklm123@ sina. com

通信作者: 叶 乐(1974 -), 男, 副研究员, 博士, 从事海水养殖和生理生态学研究. E-mail: yele2008@ 163. com

Key words: salinity; *Amphiprion clarkii*; cortisol; Na⁺-K⁺-ATPase; gill; liver

盐度与渗透压密切相关，是影响鱼类的生存与生长的重要环境因子^[1-2]，其改变会引起鱼类的一系列生理反应，对应激及免疫防御指标有显著的影响^[3-6]。受影响较显著的生理指标主要分为酶和激素两大类。酶主要包括与渗透压调节密切相关的 Na⁺-K⁺-ATP 酶(NKA)。NKA 广泛分布于海水硬骨鱼的肾脏与鳃中，主要参与细胞内外钠离子(Na⁺)、钾离子(K⁺)的主动跨膜转运，为离子的跨膜运动提供 ATP，对维持细胞内高 K⁺、细胞外高 Na⁺ 的浓度梯度起决定性作用，是鱼类渗透压调节的主要指标^[7-8]。NKA 活性与环境盐度有关，也受渗透压调节激素的调控^[9]。其中皮质醇具有多重调控作用，包括应激反应、糖代谢以及渗透调节功能，皮质醇能激活 NKA 活性、增加鳃细胞数量，从而提高机体的耐盐性^[8,10-11]。因此，有关外环境盐度、供能 NKA 以及渗透调节激素三者关系的研究具有重要意义，有助于了解特定鱼类的盐度适应性及渗透压调节机制，从而了解该鱼最适生长、繁殖盐度，作为海水养殖盐度调节、半咸水及淡化养殖的理论依据，对高效生产的达成具有指导意义^[12]。

克氏双锯鱼(*Amphiprion clarkii*) 俗名双带小丑，隶属雀鲷科、双锯鱼属，是重要的热带海水观赏鱼之一，也是典型的珊瑚礁鱼类。环境因子对克氏双锯鱼个体生长发育的影响已有一些研究，例如温度对克氏双锯鱼仔鱼生长和生理的影响^[13-14]，光周期和光照强度对克氏双锯鱼仔鱼生长的影响^[15]，以及盐度对克氏双锯鱼仔鱼活力和仔稚鱼培育效果的影响，结果表明克氏双锯鱼仔鱼在较低盐度生长较快，在中盐度成活率较高^[16]。而目前，克氏双锯鱼幼鱼的盐度适应能力以及盐度适应机制的研究方面仅见于盐度胁迫对克氏双锯鱼幼鱼过氧化氢酶的影响^[17]，其他双锯鱼也仅见盐度变化对黑双锯鱼(*A. melanopus*) 幼鱼一些生理生化指标影响的研究^[4,18]。文章采用实验生态学的方法，研究了急性盐度变化下克氏双锯鱼血清皮质醇浓度和 NKA 活性 96 h 的变化规律，以期深入了解克氏双锯鱼幼鱼对盐度的适应能力和调节机制，为其养殖时水体的盐度调节提供一些理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验所用克氏双锯鱼幼鱼为中国水产科学研究院南海水产研究所热带水产研究开发中心人工繁育，全长为(16.36 ±1.58) cm，体质量为(22.74 ±3.41) g。挑选体色和活力正常的健康幼鱼用于实验。实验前暂养 2 d，暂养用水为自然沙滤海水，盐度 35，水温(28 ±0.5) ℃，pH 8.0 ~ 8.2，连续充气，每日换水 2 次，换水量为 100%，投喂虾糜，每日投喂 2 次。

1.2 实验设计与方法

以当地自然海水盐度 35 为对照组，将暂养的克氏双锯鱼随机分为 5 组，分别放入盐度为 35、30、25、20 和 15 的容积为 500 L 的塑料桶中，每组设 3 个平行，每个实验桶放克氏双锯鱼幼鱼 48 尾。实验用水采用自然沙滤海水和经充分曝气的自来水调节至所需的盐度，每天换水 1 次。实验期间水温(28 ±0.5) ℃，pH 8.0 ~8.2，连续充气。

各盐度处理组分别第 0、第 6、第 12、第 24、第 48 和第 96 小时时进行取样，实验鱼用 MS-222(200 mg·L⁻¹) 麻醉，以降低或尽量避免因捕捞引起的应激反应。每个实验桶各随机选取 3 尾幼鱼，置于冰盘内解剖，取其鳃丝和肝脏，用生理盐水冲洗干净，用滤纸吸去组织表面的水分并称重。然后称适量组织，用 9 倍生理盐水研磨，将研磨液 4 ℃、4 000 r·min⁻¹ 离心 10 min，取上清，置于 4 ℃ 冰箱备测。蛋白含量和 NKA 活性分别采用蛋白含量测定试剂盒(武汉谷歌生物科技有限公司出品)和超微量 NKA 酶测试盒(南京建成生物工程研究所出品)进行测定，测定方法按说明书进行。

用 1 mL 经肝素钠润洗、烘干的一次性无菌注射器于臀鳍下方尾静脉或尾动脉抽血，采用 5 号针头，取血后置于 1.5 mL 带刻度 EP 管，4 ℃ 静置，开始分层后离心(8 000 r·min⁻¹) 20 min，取血清。血清皮质醇浓度利用 Cortisol EIA Kit 试剂盒进行测定(Cayman 公司出品)，按其说明书进行操作。

1.3 数据分析

实验数据通过 SPSS 19.0 统计软件进行统计分析，先对数据作单因素方差分析(ANOVA)，处理组间若有显著差异，再用 Duncan 法进行多重比较，*P* < 0.05 为差异显著。

2 结果与分析

2.1 对幼鱼行为及成活率的影响

在各盐度处理组中，随着盐度的降低，克氏双锯鱼幼鱼最初表现出一些应激行为，如活动加剧，鳃盖煽动频率加快，摄食量减少等，经 6 h 适应后基本恢复正常。盐度 20 和 15 处理组的个体有些还出现腹鳍基部充血、背鳍颜色变淡现象，但整个实验过程中未发现死亡现象，所以盐度 35 突变至盐度 15 对克氏双锯鱼成活率没有影响。

2.2 对血清皮质醇质量浓度的影响

各低盐度处理组血清皮质醇质量浓度均在处理的 12 h 内呈先降后升趋势，与对照组差异显著(*P* < 0.05)，第 24 小时继续缓慢上升，仅盐度 20 和 15 处理组与对照组差异显著(*P* < 0.05)，于第 48 小时达到最大值后急剧降低至对照组水平，与对照组无显著差异(*P* > 0.05)，处理后第 96 小时各盐度处理组皮质醇质量浓度略低于对照组，与对照

组无显著差异 ($P>0.05$) (图 1 - a)。整体来看, 血清皮质醇质量浓度最低和最高分别出现在盐度 15 处理组的第 6 和第 24 小时处, 均与对照组差异显著 ($P<0.05$), 且血清皮质醇质量浓度的升降幅度均与盐度变化幅度呈正相关, 即盐度降低幅度越大, 血清皮质醇上升或下降幅度越大。

2.3 对鳃丝 NKA 活性影响

各低盐度处理组鳃丝 NKA 活性均在处理的 24 h 内呈上升趋势, 尤其在处理后的 6 h 内上升迅速, 与对照组差异显著 ($P<0.05$), 处理后第 48 小时各处理组 NKA 活性迅速下降, 盐度 20 和 15 处理组与对照组差异显著 ($P<0.05$), 于第 96 小时缓慢下降至略低于对照组, 与对照组无显著差异 ($P>0.05$) (图 1 - b)。整体来看, 鳃丝 NKA 活性最低和最高分别出现在盐度 15 处理组的第 96 和第 24 小时。鳃丝 NKA 活性变化幅度亦与盐度降低幅度呈正相关。

2.4 对肝脏 NKA 活性影响

各盐度处理个体肝脏 NKA 与该酶在鳃丝中的酶活性变化规律呈现高度的一致性, 即 6 h 内急剧上升, 与对照组差异显著 ($P<0.05$), 均匀上升至第 24 小时, 于第 48 小时迅速下降, 与处理后 24 h 处类似, 同样仅在盐度 20 和 15 处理组与对照组差异显著 ($P<0.05$), 第 96 小时缓慢下降至略低于对照组, 且与对照组无显著差异 ($P>0.05$) (图 1 - c)。整体水平上, 与鳃丝中类似, 肝脏中 NKA 活性最低和最高分别出现在盐度 15 处理组的第 96 和第 24 小时, 且酶活性升降幅度亦与盐度降低幅度呈正相关。不同的是, 肝脏中 NKA 活性水平较鳃丝中相差一个数量级。

3 讨论

3.1 盐度对克氏双锯鱼 NKA 活性影响

DEANE 等^[19]和 LIN 等^[20]认为, 海水硬骨鱼类 NKA 酶活性随盐度的变化可分为“高渗环境高 NKA 活性”和“低渗环境高 NKA 活性”2 种类型。“高渗环境高 NKA 活性”鱼类有黑双锯鱼^[18]、赤鲷 (*Pagrus pagrus*)^[21]、大黄鱼 (*Pseudosciaena crocea*)^[22]和斑尾复鰕虎鱼 (*Synechogobius ommaturus*)^[23]等。而“低渗环境高 NKA 活性”鱼类有条石鲷 (*Oplegnathus fasciatus*)^[24]、鲮 (*Mugil cephalus*)^[25]和大底鲮 (*Fundulus grandis*)^[26]。该实验中克氏双锯鱼幼鱼鳃丝和肝脏 NKA 活性在盐度从 35 突变至 15、20 和 25 时总体呈先上升后恢复的变化, 在低盐应激的最初阶段 (6 h 内), 鳃丝 NKA 活性迅速增强, 继续上升至第 24 小时达峰值, 之后酶活性骤降, 于第 48 小时与对照组处于同一水平, 第 96 小时稳定后略低于对照组, 说明克氏双锯鱼经低盐应激后经历了应激反应期和主动适应期。应激反应期为被动应急阶段, 幼鱼受盐度变化刺激, NKA 活性被动激活升高, 以增强对新环境盐度的适应能力, 盐度降低幅度越大 NKA 活性增幅越大, 在这个阶段表现出“低渗环境高 NKA 活性”; 在主动适应期, 机体 NKA 活性向盐度变化前的状态逐步恢

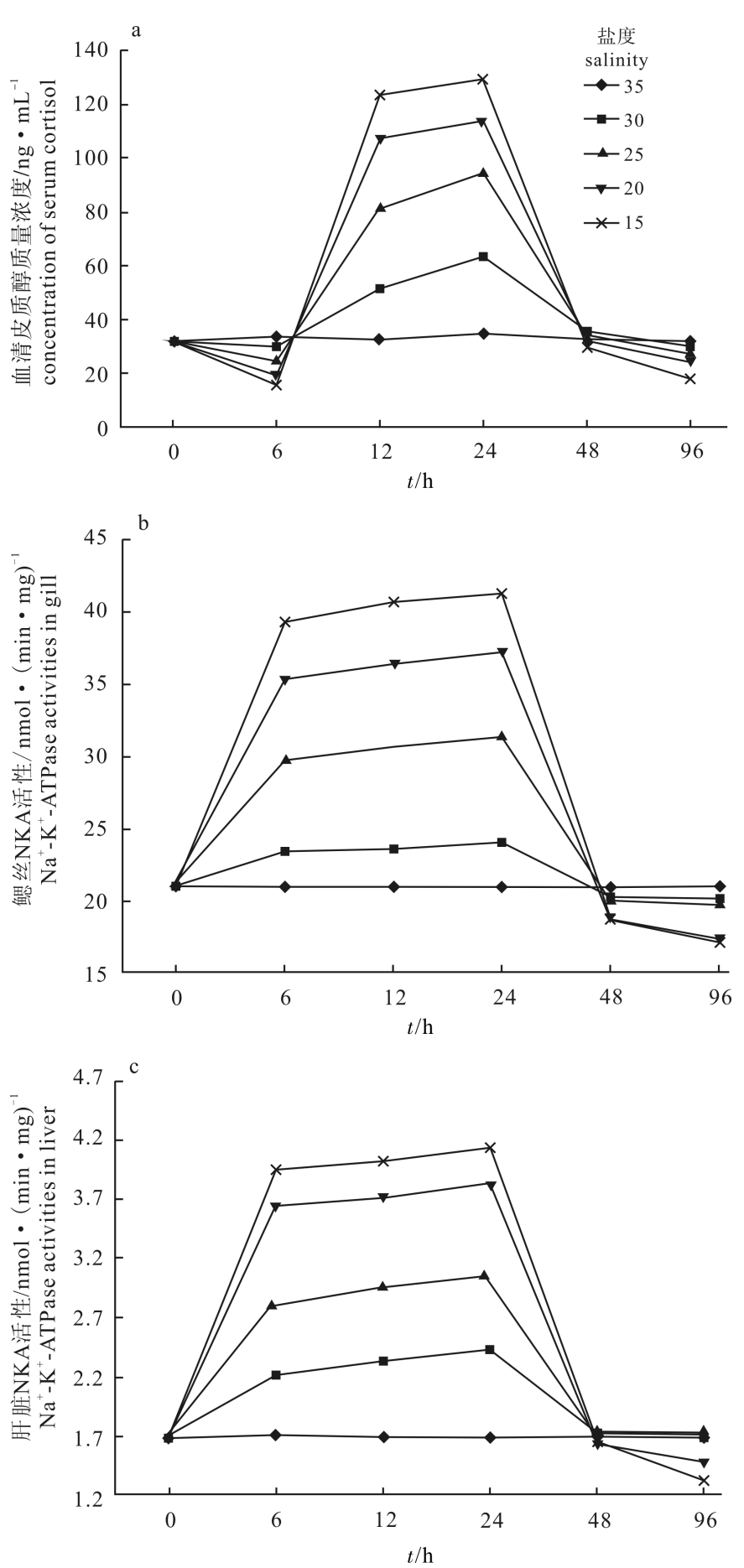


图 1 盐度对克氏双锯鱼幼鱼生理指标的影响

Fig 1 Effect of salinity on physiological indices of juvenile *A. clarkii*

复, 在第 96 小时稳定后 NKA 活性随着盐度降低而下降, 表现出“高渗环境高 NKA 活性”。鱼类在适应环境盐度变化的过程中会消耗大量能量, 渗透调节酶类 NKA 等活性增强, 而用于生长的能量减少, 稳定后低盐度组克氏双锯鱼幼鱼 NKA 活性低于高盐度组, 表明适应较低盐度环境后, 有更多的能量可用于生长, 支持先前研究中克氏双锯鱼仔鱼在较低盐度生长较快的结论^[16]。

盐度变化后 NKA 活性稳定的时间因品种而异, 如施氏鲟 (*Acipenser schrenckii*) 的 NKA 活性达到稳定需要 4 d^[3], 褐

牙鲆 (*Paralichthys olivaceus*) 幼鱼达到稳定需 9 d^[27], 鲮鱼肠和鳃丝 NKA 活性则在实验第 20 天才恢复^[25], 斜带石斑鱼 (*Epinephelus coioides*) 鳃丝 NKA 能在第 6 小时达稳定水平^[4], 大黄鱼鳃丝 NKA 活性当盐度突降至 21 时, 于第 24 小时趋于稳定, 但当盐度突降至 17 和 13 时, 酶活性升高后不能恢复^[22]。说明种类间渗透调节能力的差异。该实验中, 克氏双锯鱼幼鱼在低盐应激下 NKA 活性 6 h 内活化并在 96 h 内恢复至接近原始的稳定水平, 表明其对盐度变化具有较强的渗透调节能力。

目前, 关于不同盐度下鱼类适应高渗或低渗环境能力的研究主要集中在鳃丝、肾脏、肠道等组织上, 而已有研究表明盐度对鱼类肝脏中 NKA 活性也有影响, 如条石鲷幼鱼低盐胁迫下肝脏中 NKA 活性甚至高于肾脏, 表明在鱼类肝脏中 NKA 也有较高的活性, 这可能与肝脏中存在丰富的线粒体有关^[24]。冯平等^[28]对不同环境盐度下青鳉 (*Oryzias latipes*) 肠内 NKA 的 和 基因表达量进行检测, 发现盐度升高抑制青鳉肠内 NKA 基因的表达, 表明盐度对鱼类肠道的 NKA 也产生影响。而盐度对花鳗鲡 (*Anguilla marmorata*) 幼鳗和太平洋双色鳗鲡 (*A. bicolor pacifica*) 幼鳗的鳃丝 NKA 活性有显著影响, 但对肾脏中 NKA 活性影响不显著^[29]。该研究中急性低盐胁迫下, 肝脏中 NKA 活性变化规律与鳃丝中大体一致, 只是酶活水平较鳃丝中低了一个数量级, 证实了鱼类鳃部为渗透调节和盐度适应的主要功能性组织的结论。

3.2 盐度对克氏双锯鱼血清皮质醇的影响

皮质醇等应激激素由下丘脑-垂体-肾上腺轴 (HPI) 体系促肾上腺皮质激素释放而合成与释放^[30]。鱼类在环境压力作用下, 该体系被激活导致皮质醇等应激激素的生成, 进而影响机体的离子渗透及新陈代谢以维持机体的生理平衡^[31]。作为与鳃泌氯细胞数量及 NKA 活性密切相关的重要激素, 皮质醇的含量增加促使鳃泌氯细胞增生、分化以及 NKA 活性的增强, 从而对硬骨鱼类调节及维持渗透压平衡有着重要作用^[9, 32]。该实验结果表明, 在低盐胁迫过程中, 克氏双锯鱼幼鱼血清皮质醇浓度呈先升后降的趋势, 于处理的第 48 小时降至最初水平, 即恢复至正常的激素水平, 表明了该鱼对盐度突变有一段适应期, 时间约为 48 h。克氏双锯鱼幼鱼在盐度 35 突变至 15、20 和 25, 24 h 内血清皮质醇浓度均达到最大值, 且其增加幅度随盐度突变幅度增加而增大, 说明盐度波动幅度越大对克氏双锯鱼幼鱼的渗透应激越强。血清皮质醇浓度的急剧升高有助于增强 NKA 和 $\text{H}^+\text{-ATP}$ 酶活性, 提供低盐胁迫过程所需能量, 提高对低盐度环境的适应能力^[33]。而盐度从 35 突变至 30, 血清皮质醇浓度无显著增加, 说明该盐度变化幅度对克氏双锯鱼没有造成应激反应。克氏双锯鱼幼鱼在盐度 35 突变至低盐时, 血清皮质醇浓度峰值先于各组织的 NKA 活性, 且先于各组织的 NKA 活性下降达到最初水平, 证实 NKA 活性受控于皮质醇激素。

不同鱼类在低盐胁迫时血清皮质醇浓度峰值出现和恢复时间存在较大差异, 该实验结果表明, 克氏双锯鱼幼鱼在盐度 35 突变 15、20 和 25 时峰值出现时间为第 24 小时, 恢复至最初水平时间为第 48 小时。而黑双锯鱼在盐度 35 突变至 17.5 时血清皮质醇浓度在第 24 小时达到峰值后下降, 但第 48 小时还没降至最初水平^[18]。鲮幼鱼从盐度 35 急剧降至盐度 15 和 25, 第 30 分钟时皮质醇浓度显著上升, 第 60 分钟时回复正常水平^[11]。军曹鱼 (*Rachycentron canadum*) 稚鱼从盐度 37 的自然海水中直接转移至盐度 15 时, 第 0.5 小时皮质醇浓度达峰值, 第 1 小时降低至最初水平, 而突变至 25 时, 第 1 小时达到峰值, 第 12 小时才恢复至最初水平^[34]。而赤鲷皮质醇浓度在半咸水 (盐度 12) 和海水 (盐度 39) 中均无显著差异, 但鳃丝 NKA 活性在海水中显著高于半咸水中^[21]。这些差异表明鱼类盐度适应机制是一个十分复杂的过程, 不同种类的鱼有着不同的适应机制, 需要进行更深入的研究。

该实验结果显示各测定指标在实验第 24 ~第 48 小时均出现骤降情况, 由于缺少 36 h 取样点, 无法明确该时间段骤降的具体情况, 今后的研究需要补充该时间段样品的测定。

参考文献:

- [1] 赵丽慧, 筭金华, 张艳红, 等. 不同盐、碱度下 3 品系尼罗罗非鱼幼鱼网箱养殖的生长比较 [J]. 南方水产科学, 2013, 9 (4): 1-7.
- [2] 唐夏, 黄国强, 李洁, 等. 低盐度胁迫不同时间对褐牙鲆幼鱼生长的影响 [J]. 南方水产科学, 2012, 8 (3): 10-16.
- [3] MOHAMADI M, BISHKOUL G R, RASTIANNASAB A, et al. Physiological indicators of salinity stress in the grey mullet, *Mugil cephalus*, Linnaeus, 1758 juveniles [J]. Comp Clin Pathol, 2014, 23 (5): 1453-1456.
- [4] PARK M S, SHIN H S, CHOI C Y, et al. Effect of hypoosmotic and thermal stress on gene expression and the activity of antioxidant enzymes in the cinnamon clownfish, *Amphiprion melanopus* [J]. Anim Cells Sys, 2011, 15 (3): 219-225.
- [5] 童燕, 陈立桥, 庄平, 等. 急性盐度胁迫对施氏鲟的皮质醇、代谢反应及渗透调节的影响 [J]. 水产学报, 2007, 31 (增刊): 38-44.
- [6] 杨宇晴, 余德光, 谢骏, 等. 急性盐度胁迫对斜带石斑鱼 $\text{Na}^+/\text{K}^+\text{-ATP}$ 酶及血清应激指标的影响 [J]. 热带海洋学报, 2010, 29 (4): 160-164.
- [7] 蔡星媛, 张秀梅, 田璐, 等. 盐度胁迫对魁蚶稚贝血淋巴渗透压及鳃酶活力的影响 [J]. 南方水产科学, 2015, 11 (2): 12-19.
- [8] HIROSE S, KANEKO T, NAITO N, et al. Molecular biology of major components of chloride cells [J]. Comp Biochem Physiol B, 2003, 136 (4): 593-620.
- [9] PELIS R M, MCCORMICK S D. Effects of growth hormone and cortisol on $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-2Cl}^-$ cotransporter localization and abundance in

the gills of *Atlantic salmon*[J] . Gen Comp Endocrinol, 2001, 124 (2) : 134-143.

[10] 刘金亮, 梁利群. 鱼类催乳素及其在渗透压调节中的作用[J] . 水产学杂志, 2011, 24(1) : 50-54.

[11] 张晨捷, 彭士明, 王建钢, 等. 盐度对银鲳(*Pampus argenteus*) Na^+/K^+ -ATP 酶活力及血清渗透压调节激素浓度的影响[J] . 海洋与湖沼, 2013, 44(5) : 1395-1402.

[12] 张晨捷, 施兆鸿, 王建钢, 等. 盐度影响海水硬骨鱼类渗透压调节机理的研究与展望[J] . 海洋渔业, 2013, 35(1) : 108-116.

[13] YE L, YANG S Y, ZHU X M, et al. Effects of temperature on survival, development, growth and feeding of larvae of yellowtail clownfish *Amphiprion clarkii* (Pisces: Perciformes) [J] . Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(5) : 241-245.

[14] 叶乐, 杨圣云, 刘敏, 等. 温度和体重对克氏双锯鱼仔鱼代谢率的影响[J] . 生态学报, 2012, 32(14) : 4516-4524.

[15] 叶乐, 胡静, 王雨, 等. 光周期和光照强度对克氏双锯鱼仔鱼存活, 生长和发育的影响[J] . 琼州学院学报, 2014, 21(5) : 78-86.

[16] 叶乐, 杨圣云, 王雨, 等. 盐度对克氏双锯鱼仔鱼活力和仔稚鱼培育效果的影响[J] . 安徽农业科学, 2009, 37(1) : 162-164.

[17] 胡静, 吴开畅, 叶乐, 等. 急性盐度胁迫对克氏双锯鱼幼鱼过氧化氢酶的影响[J] . 南方水产科学, 2015, 11(6) : 73-78.

[18] PARK M S, SHIN H S, KIL G S, et al. Monitoring of Na^+/K^+ -ATPase mRNA expression in the cinnamon clownfish, *Amphiprion melanopus* exposed to an osmotic stress environment: profiles on the effects of exogenous hormone[J] . Ichthyol Res, 2011b, 58(3) : 195-201.

[19] DEANE E E, KELLY S P, LUK J C Y, et al. Chronic salinity adaptation modulates hepatic heat shock protein and insulinlike growth factor I expression in black sea bream[J] . Mar Biotechnol, 2002, 4(2) : 193-205.

[20] 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*[J] . Comp Biochem Physiol A, 2006, 143(3) : 406-415.

[21] VARGAS-CHACOFF L, CALVO A, RUIZ-JARABO L, et al. Growth performance, osmoregulatory and metabolic modifications in red porgy fry, *Pagrus pagrus*, under different environmental salinities and stocking densities[J] . Aquac Res, 2011, 42(9) : 1269-1278.

[22] 王涛, 苗亮, 李明云, 等. 突降盐度胁迫对大黄鱼(*Pseudosciaena crocea*) 血清生理生化及鳃丝 Na^+/K^+ -ATP 酶活性的影响[J] . 海洋与湖沼, 2013, 44(2) : 421-426.

[23] 税春, 施永海, 华雪铭, 等. 盐度渐变对斑尾复鰕虎鱼幼鱼血清渗透压和离子浓度及鳃丝 Na^+/K^+ -ATP 酶活力的影响[J] . 湖南农业大学学报(自然科学版), 2014, 40(1) : 67-71.

[24] 孙鹏, 彭士明, 尹飞, 等. 盐度对条石鲷幼鱼 Na^+/K^+ -ATP 酶活力的影响[J] . 水产学报, 2010, 34(8) : 1204-1209.

[25] 吴庆元, 蒋玫, 李磊, 等. 低盐度胁迫对鲮鱼(*Mugil cephalus*) 幼鱼鳃丝、肌肉、肠 Na^+/K^+ -ATP 酶活性和 MDA 含量的影响[J] . 生态与农村环境学报, 2014, 30(4) : 481-487.

[26] PATTERSON J, BODINIER C, GREEN C. Effects of low salinity media on growth, condition, and gill ion transporter expression in juvenile Gulf killifish, *Fundulus grandis*[J] . Comp Biochem Physiol A, 2012, 161(4) : 415-421.

[27] 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 活力的影响[J] . 海洋与湖沼, 2006, 37(1) : 1-6.

[28] 冯平, 王峰, 范光丽. 盐度对青鳉鱼肠内 Na^+/K^+ -ATPase 基因表达的影响[J] . 西北农业学报, 2006, 15(6) : 24-27.

[29] 罗鸣钟, 关瑞章, 靳恒. 盐度对花鳗鲡(*Anguilla marmorata*) 和太平洋双色鳗鲡(*A. bicolor pacifica*) 幼鳗鳃丝及肾脏 Na^+/K^+ -ATP 酶活力的影响[J] . 海洋与湖沼, 2013, 44(3) : 807-813.

[30] BERNIER N J, FLIK G, KLAREN P H M. Chapter 6: regulation and contribution of the corticotropic, melanotropic and thyrotropic axes to the stress response in fishes[M] . NICHOLAS J, BERNIER D G V D. Fish physiology. Salt Lake City: Academic Press, 2009: 235-311.

[31] 温海深, 高玲, 李文阁. 硬骨鱼类神经内分泌-免疫网络及其调控研究[J] . 中国海洋大学学报(自然科学版), 2006, 36(1) : 60-64.

[32] MCCORMICK S D. Endocrine control of osmoregulation in teleost fish[J] . Am Zool, 2001, 41(4) : 781-794.

[33] MCCORMICK S D, BRADSHAW D. Hormonal control of salt and water balance in vertebrates[J] . Gen Comp Endocrinol, 2006, 147(1) : 3-8.

[34] 徐力文, 苏友禄, 刘广锋, 等. 急性盐度胁迫下军曹鱼稚鱼应激反应的血清学指标[J] . 华南农业大学学报, 2007, 28(2) : 91-94.