

# 溶氧水平对草鱼幼鱼快速启动能力的影响\*

张安杰 曹振东 付世建<sup>\*\*</sup>

(重庆师范大学进化生理与行为学实验室, 动物生物学重庆市重点实验室, 重庆 401331)

**摘要** 为考查溶氧水平对鱼类快速启动运动能力的影响, 本研究在  $15.0^{\circ}\text{C} \pm 1.0^{\circ}\text{C}$  条件下将经过低氧驯化( $1.0 \text{ mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$ , 48 h)和非低氧驯化的草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)幼鱼分别在常氧(近饱和约  $10.0 \text{ mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$ )、 $2.0$  和  $1.0 \text{ mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$  溶氧水平下对实验鱼进行电刺激( $0.75 \text{ V} \cdot \text{cm}^{-1}$ , 50 ms), 使用高速摄像机拍摄快速启动过程, 并计算最大速度( $V_{\max}$ )、最大加速度( $A_{\max}$ )、160 ms 位移( $S$ )、弯曲系数( $C$ )、反应时滞( $T$ )、运动失衡率( $L$ )和电刺激的反应率( $R$ )等相关参数。结果表明: 非低氧驯化的实验鱼随着测定环境溶氧水平的下降  $R$  降低,  $V_{\max}$ 、 $A_{\max}$  和  $T$  均呈上升趋势, 但  $S$  和  $C$  不变; 与非驯化组相比, 低氧驯化仅导致  $T$  增加, 对其他参数影响不显著; 低氧驯化和环境溶氧水平的下降导致反应率的下降和时滞的延长; 低氧驯化显著延长了草鱼的反应时滞可能是由于其神经系统敏感性降低所致; 低氧驯化和环境溶氧水平均不会对实验鱼的快速启动运动能力产生显著影响, 提示该种鱼在低氧条件下的快速逃逸能力具有相对的保守性。

**关键词** 草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*); 溶氧; 低氧驯化; 逃逸能力

**中图分类号** S931 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2013)4-0927-05

**Effects of dissolve oxygen level on fast-start performance of juvenile grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*).** ZHANG An-jie, CAO Zhen-dong, FU Shi-jian<sup>\*\*</sup> (*Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior, Chongqing Key Laboratory of Animal Biology, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(4): 927–931.

**Abstract:** In order to investigate the effects of dissolved oxygen level on the fast-start performance of juvenile grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*), this paper studied the fast-start process of hypoxia-acclimated ( $1 \text{ mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$ , 48 h) and non-acclimated *C. idellus* juveniles in normoxia (c.  $10.0 \text{ mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$ ),  $2.0 \text{ mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$ , and  $1.0 \text{ mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$  at  $15.0 \pm 1.0^{\circ}\text{C}$ . The juveniles were electrically stimulated ( $0.75 \text{ V} \cdot \text{cm}^{-1}$ , 50 ms), their fast-start process was recorded by high speed camera, and their responsiveness ( $R$ ), response latency ( $T$ ), maximum swimming speed ( $V_{\max}$ ), maximum acceleration ( $A_{\max}$ ), 160 ms cumulative distance ( $S$ ), and curvature coefficient ( $C$ ) were calculated. As compared with those in normoxia, the  $R$  of non-acclimated juveniles in hypoxia decreased, while the  $V_{\max}$ ,  $A_{\max}$ , and  $T$  increased. Dissolved oxygen level had no significant effects on the  $S$  or  $C$ . Hypoxia acclimation only induced the increase of the  $T$ , but had no significant effects on the other measured parameters. It was suggested that hypoxia acclimation and the decrease of dissolved oxygen level could induce the decrease of  $R$  and the increase of  $T$ , while the increased  $T$  in hypoxia could be due to the decreased sensitivity of nervous system in hypoxia. Both the hypoxia acclimation and the dissolved oxygen level showed no significant effects on the fast-start performance of the juvenile *C. idellus*, indicating that the rapid escape performance of the juvenile *C. idellus* in hypoxic environment was relatively conservative.

**Key words:** *Ctenopharyngodon idellus*; dissolved oxygen; hypoxia acclimation; escape performance.

\* 国家自然科学基金项目(31172096)和重庆科技创新能力建设项目(CSTC2010CA1010)资助。

\*\* 通讯作者 E-mail: shijianfu9@hotmail.com

收稿日期: 2012-11-08 接受日期: 2013-01-07

由于富营养化和温室效应等原因,自然水环境的氧含量下降现象频繁发生(Diaz & Breitburg, 2009)。溶氧作为一个生态因子,对鱼类的生理功能和行为方式产生重要的影响(Brauner *et al.*, 2004; Sollid & Nilsson, 2006; Matey *et al.*, 2008; Milica *et al.*, 2008)。快速启动(fast-start)作为一种运动方式,尽管运动时间(不足1 s),移动距离有限,然而对鱼类有效捕获猎物和逃避敌害至关重要(Jayne & Lauder, 1993)。快速启动包括运动成分和非运动成分,其中运动成分包括线性运动(运动距离、线速度和线加速度等)和旋转运动(旋转速率等);非运动成分包括刺激反应时滞、反应率和运动失衡率等指标(Domenici & Lefrancois, 2007; Domenici & Kapoor, 2010)。由于快速启动主要由无氧代谢提供能量,一般认为溶氧水平的变化对快速启动的影响十分有限,故相关研究资料匮乏。仅有的资料报道表明,欧洲黑鲈(*Dicentrarchus labrax*)和胭脂鱼(*Liza aurata*)随溶氧水平的下降,反应率显著降低,但对其反应时滞(*T*)、最大速度(*V<sub>max</sub>*)、最大加速度(*A<sub>max</sub>*)和移动位移(*S*)均无显著影响(Lefrancois *et al.*, 2005; Lefrancois & Domenici, 2006)。由此可见,快速启动的非运动成分可能与有氧代谢相关,会受水体溶氧水平变化的影响。由于鱼类生活环境的溶氧状况差异显著,快速启动对各种鱼类生存适合度的影响也不尽相同,因此有必要研究不同鱼类快速启动的低氧反应特征。

草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)为中国常见鱼种。生物种类启生物的形态结构和生理功能具有可塑性,这种变化对于适应其生活环境具有重要的意义。研究发现,低氧会诱导鲤科鱼类的鳃部形态结构和生理生化上产生适应性改变,使其在低氧下的有氧运动能力显著提升(Fu *et al.*, 2011)。本研究以草鱼幼鱼为研究对象,考查溶氧水平对低氧驯化和非驯化鱼快速启动能力的影响,以期揭示鱼类快速启动对低氧环境的适应机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验鱼的来源与驯养

于2012年3月在重庆市北碚区歇马镇养殖场购买体重、体长相近且健康的草鱼幼鱼,置于自净化循环控温水槽(1.2 m × 0.55 m × 0.55 m,实际水量250 L)驯养2周。利用充气泵不间断的向水体充入空气以使溶氧接近饱和,每日用充分曝气后的自

水置换水槽总水量的10%,驯养水温为(15.0 ± 1.0)℃,光周期为14 L : 10 D。驯养期间每天9:00以商业颗粒饵料和蔬菜叶饱足投喂1次,投食1 h后清除残饵和粪便,每组实验鱼在实验前均禁食48 h。

### 1.2 实验方案、操作方法与参数测定

**1.2.1 实验方案** 驯养2周后,将体重体长相近的100尾实验鱼(体重为(17.4 ± 0.39) g、体长为(9.8 ± 0.07) cm分为低氧驯化组(1.0 mg O<sub>2</sub> · L<sup>-1</sup>, 48 h, 将实验鱼所在水体一个小时内从常氧降到1.0 mg O<sub>2</sub> · L<sup>-1</sup>, 该溶氧浓度为草鱼可以完成48 h低氧驯化的溶氧下限,Fu *et al.*, 2011)和非驯化组(近饱和, 48 h);随后将驯化后的2组实验鱼分别在常氧(近饱和)、2.0和1.0 mg O<sub>2</sub> · L<sup>-1</sup>条件下测定快速启动运动能力。

**1.2.2 质心标记** 随机选取10尾实验鱼,测量其吻端到质心的距离并计算占体长的百分比;实验鱼轻度麻醉(MS-222, 50 mg · L<sup>-1</sup>)后,再根据上述测量的百分比平均值,将直径1 mm的白色珠子固定于背部中央皮肤表层,作为实验鱼的质心标记点(Sitko & Honrubia, 1986),以便进行图像分析和参数计算。

**1.2.3 实验装置及操作** 实验装置分为圆柱形的溶氧控制水体(60 L)和方形的测定装置(50 L, 图1)2部分,在其上方分别用塑料薄膜密封(外循环水体存在一个通气孔)覆盖;为了提供不同溶氧水平的测定环境,用充氮气的方法降低溶氧控制水体的氧浓度,用溶氧仪(HQ10, Hach Company, Loveland, Colorado, USA)监测溶氧控制水体的溶氧

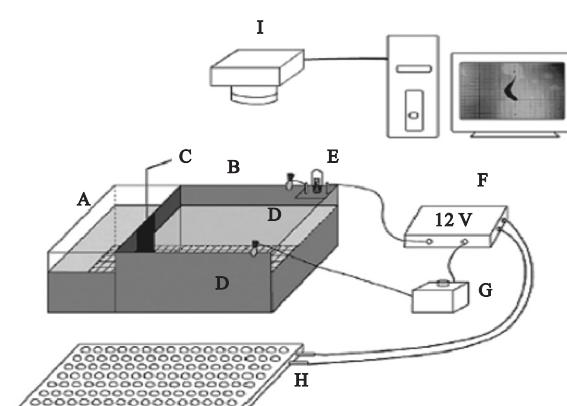


图1 实验装置示意图

Fig. 1 Sketch map of experimental equipment

A, 驯化区域; B, 拍摄区域; C, 通道; D, 刺激电极; E, LED 灯; F, 12v 直流电源; G, 开关; H, LED 光源; I, 高速摄像机。

水平,使溶氧水平维持在设定氧浓度的 $\pm 0.1 \text{ mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$ 范围内;水温控制在 $(15.0 \pm 1.0)^\circ\text{C}$ ;上述两部分水体间由水泵实现水体循环( $>10 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$ ),以确保溶氧和温度的一致性。将低氧驯化和非低氧驯化组的实验鱼分别置于测定装置的实验水体中静息适应1 h,然后待实验鱼位于测定区( $40 \text{ cm} \times 40 \text{ cm}$ )中央附近时;开启高速摄像机(Basler公司A504K,频率: $500 \text{ frame} \cdot \text{s}^{-1}$ );并立即启动电脉冲刺激程序对实验鱼进行一定强度的电刺激( $0.75 \text{ V} \cdot \text{cm}^{-1}, 50 \text{ ms}$ ),同时LED发光管启动;拍摄历时不少于2 s(贺晓科等,2011)。

**1.2.4 参数定义** 反应率( $R$ )指在每个测定组中对电刺激有反应的实验鱼占该组实验鱼总数的比率(Lefrancois *et al.*, 2005; Lefrancois & Domenici, 2006);反应时滞( $T$ )指从刺激脉冲发出(LED发光管启动)到实验鱼作出行为反应所经历时间(Lefrancois & Domenici, 2006);运动失衡率( $L$ )指在快速启动过程中出现侧翻或其他失去平衡的异常行为实验鱼占有反应实验鱼总数的百分比。最大速度( $V_{\max}$ )指快速启动过程中实验鱼移动速度的最大值(Law & Blake, 1996; Domenici *et al.*, 2004);最大加速度( $A_{\max}$ )指快速启动过程中实验鱼速度随时间变化的最大值(Law & Blake, 1996; Domenici *et al.*, 2004);弯曲系数( $C$ )为实验鱼在快速启动过程中身体弯曲到最大程度时吻端到尾柄的距离与体长的比值(Bergstrom, 2002);160 ms位移( $D$ )指在电刺激后160 ms内实验鱼移动轨迹的长度。

### 1.3 数据处理

用图像处理软件(ACDsee v8.0)对摄像资料进行处理并采用软件(tpsDig2)进行数据采集和分析,最终得到快速启动的各参数(王芳等,2010;贺晓科等,2011)。在数据采集和分析过程中删除出现运动失衡实验鱼的资料。实验数据用Excel(2003)进行常规统计与计算。用SPSS(17.0)软件双因素方

差分析对溶氧水平和低氧驯化对各测定参数的影响进行差异统计分析。所有参数数值均以平均值 $\pm$ 标准误(Means  $\pm$  S. E.)表示,显著性水平为 $P < 0.05$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 非低氧驯化草鱼幼鱼的快速启动能力

非低氧驯化组实验鱼在常氧、 $2.0$  和  $1.0 \text{ mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$  测定条件下的反应率( $R$ )分别为  $86.33\%$ 、 $56.25\%$  和  $56.25\%$ ;运动过程失衡率( $L$ )分别为  $0$ 、 $22.22\%$  和  $44.44\%$ (表1);环境溶氧水平显著影响  $T$ 、 $V_{\max}$  和  $A_{\max}$ ,其中  $1.0 \text{ mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$  的  $T$  值( $18.00 \pm 3.29$ ) ms 显著高于  $2.0 \text{ mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$  的水平( $12.00 \pm 1.07$  ms,  $P=0.024$ )(图2); $2.0 \text{ mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$  的  $V_{\max}$  ( $1.20 \pm 0.04$ )  $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$  显著高于常氧下的测定值( $0.92 \pm 0.07 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $P=0.003$ )(图3A); $A_{\max}$  随环境溶氧水平的降低而呈现增加趋势,其中  $1.0 \text{ mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$  的测定值( $95.82 \pm 18.51 \text{ m} \cdot \text{s}^{-2}$ )显著高于常氧水平( $62.27 \pm 6.66 \text{ m} \cdot \text{s}^{-2}$ ,  $P=0.018$ )(图3B);然而,测定环境的溶氧水平对  $S$  和  $C$  均无显著影响(图3C, D)。

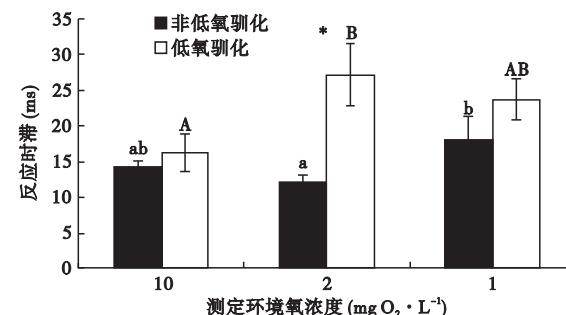


图2 环境溶氧水平好低氧驯化对草鱼幼鱼反应时滞的影响

Fig. 2 Effect of dissolved oxygen level and hypoxia acclimation on response latency in juvenile grass carp

数据为平均值 $\pm$ 标准误,实验样本数从左至右依次为  $N = 10, 6, 7, 7, 5, 7$ ; a, b, A, B 不同上标字母表示驯化组或非驯化组组内不同溶氧水平间差异显著( $P < 0.05$ );\* 同一测定溶氧水平下驯化组和非驯化组间差异显著。

表1 环境溶氧水平和低氧驯化对草鱼幼鱼快速启动反应率和运动失衡的影响

Table 1 Effect of dissolved oxygen level and hypoxia acclimation on responsiveness and lose of equilibrium during fast-start in grass carp

实验处理	测定环境氧浓度 ( $\text{mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$ )	实验鱼 总数量	体重 (g)	体长 (cm)	有反应 数量	反应率 (%)	运动失衡 (%)
非低氧驯化常氧	10.0	12	$19.99 \pm 0.70$	$10.16 \pm 0.12$	10	83.33	0
	2.0	16	$15.67 \pm 0.66$	$9.63 \pm 0.16$	9	56.25	22.22
	1.0	16	$19.2 \pm 1.31$	$10.12 \pm 0.18$	9	56.25	44.44
低氧驯化常氧	10.0	14	$15.83 \pm 0.59$	$9.61 \pm 0.10$	8	57.14	25.00
	2.0	17	$16.69 \pm 0.67$	$9.73 \pm 0.19$	10	52.94	30.00
	1.0	17	$16.59 \pm 0.36$	$9.77 \pm 0.12$	8	47.06	12.5

数据为平均值 $\pm$ 标准误。

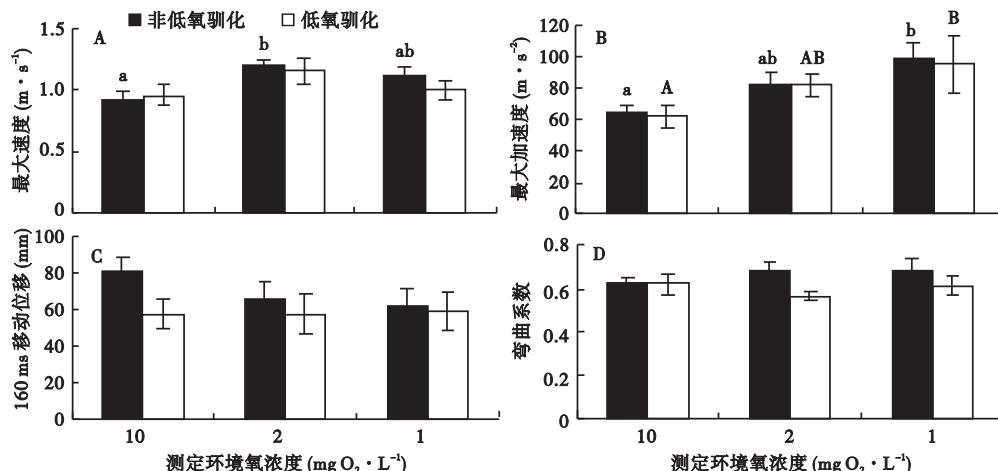


图3 环境溶氧水平和低氧驯化对草鱼幼鱼最大速度(A)、最大加速度(B)、160 ms 移动位移(C)和弯曲系数(D)的影响

Fig. 3 Effect of dissolved oxygen level and hypoxia acclimation on maximum swimming speed ( $V_{max}$ ), maximum acceleration ( $A_{max}$ ), cumulative distance in 160 ms ( $S$ ) and curvature coefficient ( $C$ ) in the juvenile grass carp

数据为平均值±标准误,实验样本数从左至右依次为  $N = 10, 6, 7, 7, 5, 7$ ; a, b, A, B 不同上标字母表示驯化组和非驯化组组内不同溶氧水平间差异显著( $P < 0.05$ )。

## 2.2 低氧驯化对草鱼幼鱼快速启动运动能力的影响

低氧驯化过程中未发现实验鱼死亡的现象,低氧驯化组的实验鱼与非驯化组相比,各测定环境氧浓度下的  $R$  均有所降低;且随测定环境氧浓度的下降驯化组内的  $R$  也显著下降;与非驯化组相比,驯化组在常氧测定环境下实验鱼还出现一定比例(25%)的运动失衡现象(表1)。然而,除  $2.0 \text{ mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$  测定条件下的  $T$  值显著高于非驯化组外,低氧驯化对其他参数均未见显著差异(图3)。

## 3 讨论

### 3.1 水体环境溶氧水平对草鱼幼鱼快速启动能力的影响

本研究发现,水体溶氧水平的下降导致草鱼幼鱼的反应率降低,并且在有反应的实验鱼中存在着不同比例的运动失衡现象。这说明低氧环境对草鱼的神经系统产生了影响,这与黑鲈和胭脂鱼的研究结果相似(Lefrancois et al., 2005; Lefrancois & Domenici, 2006)。在鱼类的肌肉组成中红肌很少,白肌的数量较多,而快速启动的耗能主要由白肌提供(Wakeling & Johnston, 1998)。这可能就是环境溶氧水平的下降并不能使草鱼幼鱼的最大速度( $V_{max}$ )移动位移( $S$ )和弯曲系( $C$ )降低的原因。本研究发现,尽管低氧下测定的  $A_{max}$  和  $V_{max}$  有所增加,但这种增加并没有体现在  $S$  上;由于  $S$  是鱼类快速启动的综合反映,很大程度上决定了鱼类逃避敌害和捕食的

成功概率。说明  $A_{max}$  和  $V_{max}$  的上升仅仅是改变了快速启动的运动模式。相对于常氧条件下的测定,低氧条件下的快速启动的过程表现为快加速、快减速,而对快速启动运动的整体影响不大。对黑鲈和胭脂鱼的研究中也发现溶氧水平对  $S$  没有显著差异(Lefrancois et al., 2005; Lefrancois & Domenici, 2006)。

### 3.2 低氧驯化对草鱼幼鱼快速启动能力的影响

鲤科鱼类在低氧耐受方面表现突出,且具有极强的可塑性。有研究表明,48 h 低氧驯化后的鲤科鱼类的鳃丝延长,有氧运动能力提高 18% (Fu et al., 2011)。但目前有关低氧驯化对鱼类快速启动的影响还未见报道。本研究发现,低氧驯化对草鱼快速启动的整体影响有限,主要体现在反应时滞的延长上,这可能是因为低氧驯化过程使得草鱼不能从水中获取足够的氧气以满足神经系统对 ATP 的需求所致。有研究报道,在缺氧时金鱼会降低脑部 ATP 水平(Ginneken et al., 1996)并能够忍受缺氧引起的神经元细胞凋亡(Poli et al., 2003);同时缺氧可以导致鲫鱼的中枢神经系统运转水平降低(Suzue et al., 1987; Johansson et al., 1997)。低氧驯化组在常氧测定条件下出现较低的反应率可能与此有关。值得指出的是,对有反应的鱼来说,低氧驯化组在常氧测定条件下的运动失衡率上升,而低氧测定条件下( $1.0 \text{ mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$ )的运动失衡率下降,说明低氧驯化后鱼类在快速启动上可能存在一定程度的低氧适应。

总体来说,低氧驯化对快速启动的非运动成分有较大的影响,对运动成分则没有影响。通常在低氧条件下鱼类的运动水平降低(Sloman *et al.*, 2006),肌肉中的ATP常常维持在较高水平(Mandic *et al.*, 2008);而低氧条件下鱼类的神经系统则尽可能维系良好的功能状态,脑部能量的消耗会使其ATP水平相对较低;这也可能是上述现象存在的主要原因之一。

## 参考文献

- 贺晓科,曹振东,付世建. 2011. 鲤幼鱼快速启动游泳能力及电刺激参数的影响. 生态学杂志, **30**(11): 2523–2527.
- 王芳,曹振东,付世建. 2010. 中华倒刺鲃幼鱼的快速启动与逃逸行为. 生态学杂志, **29**(11): 2181–2186.
- Bergstrom CA. 2002. Fast-start swimming performance and reduction in lateral plate number in threespine stickleback. *Canadian Journal of Zoology*, **80**: 207–213.
- Brauner CJ, Matey V, Wilson JM, *et al.* 2004. Transition in organ function during the evolution of air-breathing; insights from *Arapaima gigas*, an obligate air-breathing teleost from the Amazon. *The Journal of Experimental Biology*, **207**: 1433–1438.
- Diaz RJ, Breitburg DL. 2009. The hypoxic environment. *Fish Physiology*, **27**: 1–23.
- Domenici P, Blake RW. 1997. The kinematics and performance of fish fast-start swimming. *The Journal of Experimental Biology*, **200**: 1165–1178.
- Domenici P, Standen EM, Levine RP. 2004. Escape manoeuvres in the spiny dogfish (*Squalus acanthias*). *The Journal of Experimental Biology*, **207**: 2339–2349.
- Domenici P, Kapoor BG. 2010. Fish locomotion. An eco-ethological perspective, Enfield, NH: Science Publishers.
- Domenici P, Lefrancois C, Shingles A. 2007. The effect of hypoxia on the antipredator behaviour of fish. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **362**: 2105–2121.
- Fu SJ, Brauner CJ, Cao ZD, *et al.* 2011. The effect of acclimation to hypoxia and sustained exercise on subsequent hypoxia tolerance and swimming performance in goldfish (*Carassius auratus*). *The Journal of Experimental Biology*, **214**: 2080–2088.
- Ginneken VV, Nieveen M, Eersel RV, *et al.* 1996. Neurotransmitter levels and energy status in brain of fish species with and without the survival strategy of metabolic depression. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, **114**: 189–196.
- Jayne BC, Lauder GV. 1993. Red and white muscle activity and kinematics of the escape response of bluegill sunfish during swimming. *Journal of Comparative Physiology, Part A*, **173**: 495–508.
- Johansson D, Nilsson GE, Døving KB. 1997. Anoxic depression of light-evoked potentials in retina and optic tectum of crucian carp. *Neuroscience Letters*, **237**: 73–76.
- Law TC, Blake RW. 1996. Comparison of the fast-start performance of closely related, morphologically distinct threespine sticklebacks (*Gasterosteus* spp.). *The Journal of Experimental Biology*, **199**: 2595–2604.
- Lefrancois C, Domenici P. 2006. Locomotor kinematics and behaviour in the escape response of European sea bass, *Dicentrarchus labrax* L., exposed to hypoxia. *Marine Biology*, **149**: 969–977.
- Lefrancois C, Shingles A, Domenici P. 2005. The effect of hypoxia on locomotor performance and behaviour during escape in *Liza aurata*. *The Journal of Fish Biology*, **67**: 1711–1729.
- Mandic M, Lau GY, Nijjar MMS, *et al.* 2008. Metabolic recovery in goldfish: A comparison of recovery from severe hypoxia exposure and exhaustive exercise. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part C*, **148**: 332–338.
- Matey V, Richards JG, Wang YX, *et al.* 2008. The effect of hypoxia on gill morphology and ionoregulatory status in the Lake Qinghai scaleless carp, *Gymnocypris przewalskii*. *The Journal of Experimental Biology*, **211**: 1063–1074.
- Poli A, Beraudi A, Villani L, *et al.* 2003. Group II metabotropic glutamate receptors regulate the vulnerability to hypoxic brain damage. *The Journal of Neuroscience*, **23**: 6023–6029.
- Sitko S, Honrubia V. 1986. Differential effects of ischemia on spontaneous and sinusoidal-evoked activity in the semicircular canal afferents in the bullfrog. *Acta Oto-Laryngologica*, **102**: 179–185.
- Sloman KA, Wood CM, Scott GR, *et al.* 2006. Tribute to R. G. Boutilier: The effect of size on the physiological and behavioural responses of oscar, *Astronotus ocellatus*, to hypoxia. *The Journal of Experimental Biology*, **209**: 1197–1205.
- Sollid J, Nilsson GE. 2006. Plasticity of respiratory structures: Adaptive remodeling of fish gills induced by ambient oxygen and temperature. *Respiratory Physiology and Neurobiology*, **154**: 241–251.
- Suzue T, Wu GB, Furukawa T. 1987. High susceptibility to hypoxia of afferent synaptic transmission in the goldfish sacculus. *Journal of Neurophysiology*, **58**: 1066–1079.
- Wakling JM, Johnston IA. 1998. Muscle power output limits fast-start performance in fish. *The Journal of Experimental Biology*, **201**: 1505–1526.

**作者简介** 张安杰,男,1988年生,硕士研究生,主要研究方向为鱼类比较生理生化。E-mail: zhanganjie@163.com

**责任编辑** 李凤芹