

강도다리 *Platichthys stellatus* 담수 순화시 삼투압 조절에 미치는 갑상선호르몬의 영향

민병화¹ · 임한규^{2*} · 장영진³ · 김영수³ · 명정인¹

¹국립수산과학원 육종연구센터, ²국립수산과학원 양식관리과, ³부경대학교 양식학과

Effects of 3,5,3'-Triiodothyronine (T3) on Osmoregulation following Freshwater Acclimation in Starry Flounder

Byung Hwa Min¹, Han Kyu Lim^{2*}, Young Jin Chang³,
Young Soo Kim³ and Jeong-In Myeong¹

¹Genetics and Breeding Research Center, National Fisheries Research and Development Institute, Geoje 656-842, Korea

²Dept. of Aquaculture Management, National Fisheries Research and Development Institute, Busan 619-902, Korea

³Dept. of Aquaculture, Pukyong National University, Busan 608-737, Korea

ABSTRACT : The aim of this study was to test if 3,5,3'-triiodothyronine (T3) are involved in the osmoregulatory actions in euryhaline starry flounder *Platichthys stellatus*. We investigated osmoregulatory parameters (Na^+ , Cl^- and osmolality), blood cortisol and glucose in starry flounder acclimated to seawater (SW, 33 psu) and that were transferred and allowed to acclimate to freshwater (FW, 0 psu). Fish in SW were injected with T3 (5, 10, and 15 $\mu\text{g/g}$ body weight) or vehicle (0.9% NaCl), and then transferred to FW. They were sampled 3 days after the transfer. With T3 at 10 $\mu\text{g/g}$, levels of plasma Na^+ and Cl^- were significantly higher than in sham (only saline) and control fish (without hormone and saline). Osmolality was significantly higher after injection with T3 at 10 and 15 $\mu\text{g/g}$ than in the control. However, T3 at 5 $\mu\text{g/g}$ had no effect on hyper-osmoregulation. In this study, all dose of T3 induced a significant increases in plasma cortisol without glucose. These results suggest a positive hyper-osmoregulatory role of T3 in starry flounder to hypoosmotic environment, maybe a positive interaction of T3 with cortisol for maintenance of hyper-osmoregulatory ability.

Key words : *Platichthys stellatus*, Freshwater acclimation, 3,5,3'-Triiodothyronine (T3), Osmoregulation.

요약 : 본 연구에서는 외인성 T3처리가 강도다리의 담수 순화시 삼투압 조절과 혈중 코티졸 변화에 어떠한 영향을 미치는지 조사하였다. 해수에서 사육 중인 강도다리에 갑상선호르몬의 일종인 T3를 5, 10 및 15 $\mu\text{g/g}$ body weight의 농도로 0.9% NaCl과 함께 주입하고 담수로 옮긴 후 3일째 혈액을 채취하였으며, 삼투압 조절 지표인 Na^+ , Cl^- 및 삼투질 농도와 스트레스 지표인 cortisol, glucose를 조사하였다. 10 $\mu\text{g/g}$ 의 T3를 주입한 실험구의 혈장 Na^+ 와 Cl^- 의 농도는 호르몬 처리 없이 담수로 이동한 대조구에 비해 유의하게 높았다. 삼투질 농도는 10 $\mu\text{g/g}$ 과 15 $\mu\text{g/g}$ 의 농도를 주입한 실험구가 대조구보다 높았다. 그러나 5 $\mu\text{g/g}$ 농도의 T3를 주입한 실험구에서는 삼투압 조절에 영향을 미치지 않는 것으로 나타났다. 또한 본 연구에서는 T3를 주입한 모든 실험구에서 glucose와 상관없이 cortisol의 농도가 모두 증가하는 경향을 나타내었다. 이러한 cortisol의 증가는 스트레스 반응이 아닌 삼투압 조절과 관련이 있으며, 결과적으로 강도다리의 담수 순화시 외인성 T3는 cortisol을 증가시킴으로 어체의 고삼투압 조절 능력을 향상시키는 것으로 추정된다.

서론

시상하부-뇌하수체-갑상선축으로부터 생성되는 주요 호르몬은 티록신(3,5,3',5'-tetraiodothyronine, T4)으로 경골어류

* 교신저자: 부산 기장군 시랑리 408-1 국립수산과학원 양식관리과.
(우) 619-705, (전) 051-720-2423, (팩) 051-720-2439, E-mail: limhk@nfrdi.go.kr

에서 이 호르몬은 주로 간, 신장, 아가미에서 deiodinase의 탈요오드화 작용에 의해 생물학적 활성이 높은 3,5,3'-triiodothyronine (T3)을 생성한다(Klaren et al., 2005; Walpita et al., 2007). 이들 2개의 갑상선호르몬은 척추동물의 성장, 분화, 발달, 대사, 항상성 유지, 번식 및 스트레스에 대한 생리적 반응 등 다양한 생물학적 기능에 중추적인 역할을 하는 것으로 알려져 있으며(Szisch et al., 2005), 경골어류에서는 항상성기구에 있어 중심적 기능을 할 뿐만 아니라 특히, 가자미류의 변태(Schreiber & Specker, 1999a), 연어과 어류의 은화(Brown & Bern, 1989)와 회유성 어류가 담수에서 해수로의 이동시 해수 적응에 관여하는 것으로 알려져 있다(Wendelaar Bonga, 1993). 또한 최근에는 담수어종인 틸라피아에서 T3와 T4의 고삼투압 조절 효과가 보고된 바 있다(Peter et al., 2000).

경골어류에서 코티졸은 두신의 간신선에서 분비되며, 글루코코르티코이드 및 미네랄코르티코이드로 스트레스 반응과 삼투압 조절 기능에 중요한 역할을 한다(Wendelaar Bonga, 1997; McCormick, 2001; Flik et al., 2006). 삼투압 조절과 관련하여 코티졸은 광염성 어류의 해수 적응시 주로 아가미 염류세포와 Na^+ , K^+ -ATPase 활성을 증가시키며, Na^+ , K^+ -ATPase의 α -subunit를 발현시켜 해수에 적응하도록 하는 호르몬으로 잘 알려져 있으며(McCormick, 1990; 1995; 1996; Madsen et al., 1995; Seidelin & Madsen, 1999), 이와는 반대로 일부 경골어류에서는 이온 흡수와도 관련성이 있다는 증거도 나타나고 있다(Gaitskell & Jones, 1970; Mayer-Gostan et al., 1987; Perry et al., 1992).

강도다리(*Platichthys stellatus*)는 가자미목, 가자미과에 속하며, 오호츠크해, 북태평양 전 해역에 광범위하게 분포하는 냉수성 어종으로, 우리나라에서는 주로 동해안 연안 근처 150 m 이내에 서식한다. 또한 이 어종은 연안뿐만 아니라 간혹 담수 및 기수역에서도 관찰된다고 보고된 바 있는데(Chyung, 1977), 이것은 강도다리가 저염분 내성이 강한 해산 광염성 어종으로 삼투압 조절 능력이 뛰어난을 시사하고 있다.

따라서 본 연구에서는 강도다리를 대상으로 환경수를 해수에서 담수로 전환하였을 때, 외인성 T3 처리가 어체의 삼투압 조절과 혈중 코티졸 변화에 어떠한 영향을 미치는지 조사하였으며, 이를 통해 갑상선호르몬/코티졸과 삼투압 조절과의 관계를 고찰하고자 하였다.

재료 및 방법

1. 실험어

국립수산과학원내 유수식 사육 시스템(수용적 2 tons)으로 해수(33 psu) 사육 중인 강도다리(평균체장: 20.8 ± 3.3 cm, 체중 220.3 ± 13.8 g) 36마리를 사용하였다. 실험기간 동안 먹이는 공급하지 않았으며, 수온은 $16.5 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 였다. 실험기간 동안 모든 실험어는 생존하였다.

2. 호르몬 처리 및 담수 순화

실험어 36마리를 MS-222 (150 ppm)로 마취한 후, 체중을 측정하였다. 이 중 30마리는 T3(3,5,3'-triiodo-L-thyronine salt, Sigma, USA) 또는 saline을 복강 주사한 후 즉시 담수(지하수 mg/ℓ ; 58 Na^+ , 4 K^+ , 21 Ca^{2+} , 28 Mg^{2+} , 44 Cl^- , 590 HCO_3^- , 29 SO_4^{2-} , 7.6 pH)가 있는 FRP 수조(수용적 300 ℓ) 5개에 6마리씩 옮겼으며, 나머지 6마리는 해수가 있는 동일한 수조로 옮겼다.

T3를 saline(0.7%)에 녹여 체중 g 당 1 μl 로 주사하였으며, 실험구는 담수로 옮기지 않고 자연해수에 수용된 자연해수구(N), 담수로 옮긴 실험구로는 호르몬과 saline을 처리하지 않은 대조구(C), saline만을 처리한 sham구, 체중 g당 5, 10, 15 μg 처리구로 설정하였다.

3. 혈액 채취 및 분석

담수 이동 후 3일째에 각각 6마리로부터 혈액을 샘플링하였다. 채혈 직전 실험어를 MS-222(150 ppm)로 마취한 후, heparin sodium 처리 주사기(1 ml)를 사용하여 미부혈관으로부터 채혈하였으며, 원심분리(4°C , 10,000 rpm, 5분)하여 얻은 혈장은 호르몬 분석전까지 -80°C 의 초저온 냉동고에 보관하였다.

혈장 Na^+ , Cl^- , 글루코스는 자동생화학 분석기(Fuji dry-chem 3500, Fujifilm Co., Japan)로, 혈장 삼투질 농도는 Vapor Pressure Osmometer(Vapro 5520, WESCOR Co., USA)로 측정하였다. 또한 혈액내 코티졸 농도는 cortisol RIA kit (DSL, USA)를 사용하여 competitive radioimmunoassay (Coat-a-count, Diagnostics Product Corp., USA)와 automatic gamma counter (1470 Wizard Automatic Gamma Counter, PerkinElmer, Finland)를 이용하여 측정하였다.

4. 통계분석

실험결과의 자료값은 mean±SEM으로 나타내었으며, SPSS 통계프로그램(ver. 10.0)을 사용하여 one way-ANOVA 및 Tukey's multiple range test로 자연해수구를 제외한 실험구에서 유의성을 검정하였다($P<0.05$). 또한 각각의 담수 순화구와 자연해수구 사이의 혈장 parameter에 대한 유의차 유무는 *t*-test(independentsample)로 조사하였다($P<0.05$).

결 과

1. 혈장 이온 농도

호르몬을 처리하지 않고 강도다리를 해수에서 담수로 이동하였을 때 혈장 Na^+ 는 감소하였다(대조구). 담수 순화시 T3를 10 $\mu\text{g/g}$ 처리한 실험구의 혈장 Na^+ 는 158.5±2.8 mEq/l로 가장 높았으며, 자연해수구의 162.2±2.1 mEq/l와 차이를 보이지 않았다. 그러나 T3를 5와 15 $\mu\text{g/g}$ 으로 처리한 실험구에서는 혈장 Na^+ 상승효과가 나타나지 않았다(Fig. 1).

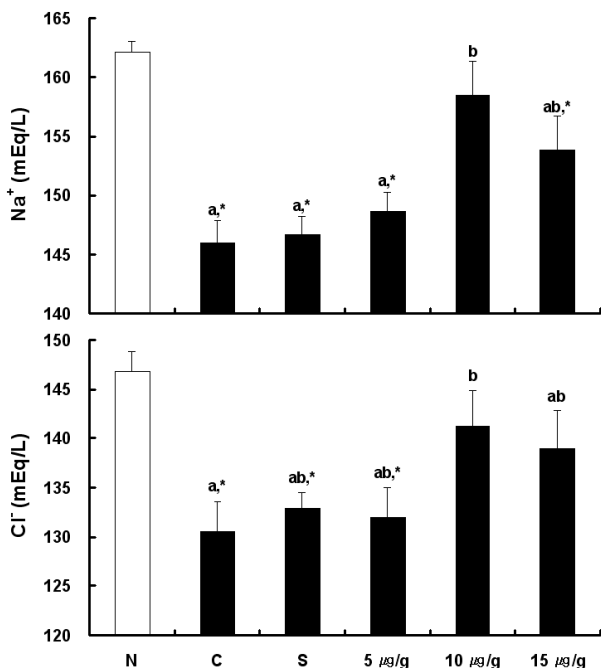


Fig. 1. Levels of plasma Na^+ and Cl^- after freshwater acclimation of starry flounder injected with T3. Values are mean±S.E.M. (n=6). Same letters indicate no significant difference ($P>0.05$). Asterisks indicate difference between natural seawater (N) group and freshwater groups. C: control, S: sham.

혈장 Cl^- 또한 Na^+ 와 유사한 변화를 보였는데, 10, 15 $\mu\text{g/g}$ 구의 혈장 Cl^- 은 각각 141.2±3.7 mEq/l, 139.0±3.9 mEq/l로 자연해수구의 146.8±3.9 mEq/l와 차이를 보이지 않았으나, 5 $\mu\text{g/g}$ 구는 혈장 Na^+ 상승에 효과가 없었다(Fig. 1).

2. 혈장 삼투질 농도

강도다리를 해수에서 담수로 옮겼을 때 모든 실험구의 삼투질 농도는 감소하였다. T3를 10, 15 $\mu\text{g/g}$ 처리한 실험구의 혈장 삼투질 농도는 각각 275.0±2.3, 273.2±1.9 mmol/kg으로 호르몬을 처리하지 않은 실험구의 258.3±2.9~262.8±4.6 mmol/kg에 비해 유의하게 높았으나, 5 $\mu\text{g/g}$ 구는 대조구와 차이를 보이지 않았다(Fig. 2).

3. 혈장 코티졸 농도

강도다리를 해수에서 담수로 옮긴 후 3일째, 모든 실험구의 혈장 코티졸 농도는 16.9±6.0~35.0±8.3 ng/ml로 서로간의 유의차가 없었다. 담수 이동 후 T3를 처리한 실험구의 혈장 코티졸 농도는 자연해수구보다 유의하게 높았다. 그러나 대조구와 sham구에서는 담수 이동에 따른 코티졸 상승은 나타나지 않았다(Fig. 3).

4. 혈장 글루코스 농도

강도다리를 해수에서 옮겼을 때, 모든 실험구의 혈장 글루코스의 농도는 27.8±1.2~32.8±2.5 mg/dl로 자연해수구의

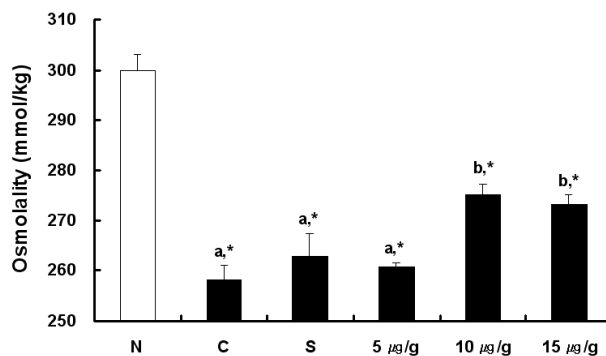


Fig. 2. Levels of plasma osmolality after freshwater acclimation of starry flounder injected with T3. Values are mean±S.E.M. (n=6). Same letters indicate no significant difference ($P>0.05$). Asterisks indicate difference between natural seawater (N) group and freshwater groups. C: control, S: sham.

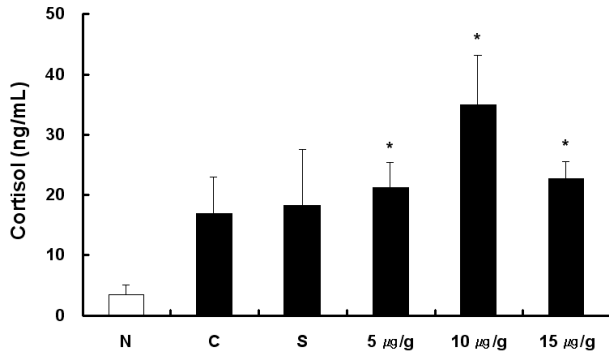


Fig. 3. Levels of plasma cortisol after freshwater acclimation of starry flounder injected with T3. Values are mean±S.E.M. (n=6). Same letters indicate no significant difference ($P>0.05$). Asterisks indicate difference between natural seawater (N) group and freshwater groups. C: control, S: sham.

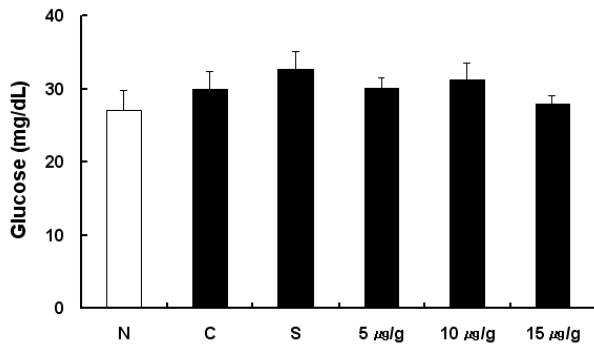


Fig. 4. Levels of plasma glucose after freshwater acclimation of starry flounder injected with T3. Values are mean±S.E.M. (n=6). Same letters indicate no significant difference ($P>0.05$). Asterisks indicate difference between natural seawater (N) group and freshwater groups. C: control, S: sham.

27.0±2.6 mg/dL와 차이가 없었으며, 호르몬 처리에 따른 영향은 없었다(Fig. 4).

고 찰

본 연구에서는 광염성 어종인 강도다리에 있어 갑상선호르몬이 삼투압 조절에 어떠한 영향을 미치는지 조사하였다.

일반적으로 척추동물은 체내에 일정한 염분을 유지함으로써 세포 내외에 이온 경사를 유지한다. 이러한 이유로 어류

는 끊임없이 삼투압 조절 작용을 하는데, 어류는 해수와 담수에서 그 차이를 보인다. 해수에서는 염분 농도가 체내보다 높으므로 삼투압 조절에 의하여 이온은 유입되며 물은 빠져나가게 되므로, 해산어류는 체내의 일정한 삼투질 농도를 유지하기 위하여 이온은 방출하고 물은 흡수하는 저삼투압 조절 능력을 가진다. 담수어류는 이와는 반대로 환경수의 삼투질 농도가 체내보다 낮기 때문에 이온은 빠져나가고 물은 유입되므로 체내의 항상성을 유지하기 위하여 이온은 흡수하고 물을 체외로 방출하는 고삼투압 조절 능력을 갖고 있다(Min et al., 2005). 따라서 해수어를 담수로 또는 담수어를 해수로 옮길 경우, 어체는 삼투압 조절에 있어 상당한 혼란이 야기되며 최종적으로 폐사에 이르게 된다. 그러나 감염종 *Acanthopagrus schlegeli*, 농어 *Lateolabrax japonicus*, 복어 *Takifugu rubripes*, 송어 *Mugil cephalus*, 틸라피아 *Oreochromis niloticus* 등은 광염성 어종으로 환경수의 염분 농도에 따라 고(또는 저)삼투압 조절이 가능하므로, 다양한 염분 농도에서 생존이 가능하다(Chang & Hur, 1999; Min, 2003; Han et al., 2003; Lee et al., 2006). 본 연구에서는 광염성 어종으로 알려져 있는 강도다리를 해수에서 담수로 즉시 옮겼을 때 생존에 아무런 영향을 미치지 않았으며, 또한 저자들은 예비실험을 통해 90일 동안 강도다리를 담수와 해수에서 사육해본 결과, 해수에서 성장이 빨랐지만 생존율에는 차이를 보이지 않았다. 이러한 결과는 강도다리는 저염분 내성에 매우 강한 어종임을 시사하고 있다.

내분비학적 측면에서, 어류의 삼투압 조절 시스템은 여러 호르몬의 조절 하에 있다. 해산 광염성 어종의 저장액 환경 적응이 프로락틴과 관련성이 깊다는 것은 이미 여러 어종에서 잘 밝혀져 있다(McCormick, 2001), 프로락틴은 주로 아가미, 장, 신장 및 방광에 영향을 미침으로써 이온을 유지하며 물을 감소시킨다(Manzon, 2002). 이와 반대로 성장호르몬, 코티졸은 해수 적응 호르몬으로 알려져 있다(Madsen & Bern, 1992; Seideln & Madsen, 1997). 그러나 갑상선호르몬과 물-미네랄 평형과의 연관성은 아직 완전하게 밝혀져 있지 않다(Schreiber & Specker, 1999b). 갑상선호르몬의 삼투압 조절 효과에 관한 자료는 주로 은화 중에 있는 연어과 어류에서 대부분 보고 되고 있으며, 이 호르몬은 parr-smolt 전환시 아가미의 Na^+, K^+ -ATPase 활성화와 염류세포의 밀도를 증가시킴으로써 새로운 염분환경에 적응하도록 중추적인 역할을 한다(Grau et al., 1981; Prunet et al., 1989; McCormick,

2001). 갑상선 호르몬은 해수에서 killifish *Fundulus heteroclitus*의 Na^+ 와 삼투압 평형을 유지하는 것으로 나타났으며(Knoeppel et al., 1982), 담수에서도 틸라피아의 삼투질 농도를 증가시켰다는 연구가 보고 된 바 있다(Peter et al., 2000). 본 연구에서도 강도다리에 T3($10 \mu\text{g/g}$)를 처리하여 담수로 순화하였을 때, 혈장 Na^+ , Cl^- 및 삼투질 농도가 증가하는 것으로 나타났는데, 이 결과는 다음과 같이 해석해 볼 수 있다. 여러 경골어류에서 프로락틴을 처리하여 해수에서 저장액으로 옮겼을 때 아가미의 Na^+ , K^+ -ATPase 활성이 감소함에 따라 혈장 삼투질 농도가 증가한다는 삼투압 조절 메커니즘을 고려해 볼 때(Kelly, 1999; Mancera et al., 2002) 본 연구 결과도 외인성 갑상선호르몬이 삼투압 조절 기관(주로 아가미)에 작용하여 Na^+ , K^+ -ATPase 활성을 감소시킨 것으로 여겨지며, 이로 인해 체내에 이온이 유지됨으로써 최종적으로 삼투질 농도가 증가한 것으로 추측된다. 그러나 몇몇 어종에서는 갑상선 호르몬이 삼투압 조절에 아무런 영향이 없다고 보고된 바 있으며(Shrimpton & McCormick, 1998; Mancera & McCormick, 1999), 농도에 따라서도 그 효과에 차이가 나타나고 있다. 본 연구에서는 $10 \mu\text{g/g}$ 로 처리하였을 때 삼투압 조절에 효과가 가장 좋은 것으로 나타났으며, 틸라피아에서는 고농도($320 \mu\text{g/g}$)보다는 저농도(T3 $10 \mu\text{g/g}$, T4 $80 \mu\text{g/g}$)에서 삼투질 농도를 증가시킨 결과가 있다(Peter, et al., 2000). 따라서 이러한 결과는 갑상선호르몬의 삼투압 조절 효과는 어종 및 농도에 따라 다르게 나타날 수 있음을 시사하고 있다.

스트레스와 관련하여 혈중 코티졸은 스트레스 요인에 의한 1차적 반응으로서 중요한 스트레스 지표로 이용된다(Wendelaar Bonga, 1997). 어체가 스트레스 요인에 노출되면, 혈장 cortisol 상승과 함께 글루코스의 농도가 증가하는데, 이때 cortisol은 간의 gluconeogenic enzyme인 phosphoenolpyruvate carbxykinase (PEPCK)의 gluconeogenic capacity를 증대시킨다. 따라서 cortisol은 스트레스에 의한 고혈당의 증대 역할을 하며(Hanson & Reshef, 1997; Chang et al., 2007), 고혈당은 스트레스로 인해 상승된 에너지 요구량을 보충하는 것으로 알려져 있다(Vijayan et al., 1997). 본 연구에서는 강도다리의 담수 순화 시 급격한 염분의 변화는 어체에 스트레스 요인으로 작용하여 코티졸 및 글루코스의 상승을 예상하였다. 그 결과, 대조구와 자연해수구에서 코티졸과 글루코스 농도의 유의차는 나타나지 않았다. 이 결과는 2가지 측면으로 추측해 볼 수 있는데, 첫째 급격한 염분 변화에 처음부터 스트레스를 받지

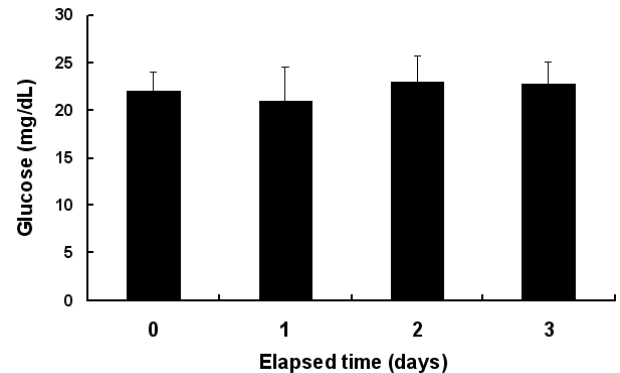


Fig. 5. Levels of plasma glucose after freshwater acclimation of starry flounder. Values are mean±S.E.M. (n=6). Same letters indicate no significant difference ($P>0.05$).

않았을 가능성이며, 둘째 스트레스를 받았더라도 3일 이내에 새로운 담수 환경에 적응하여 회복되었을 가능성이 있다. 저자들은 이를 검증하기 위하여 강도다리를 해수에서 즉시 담수로 옮겨 0, 1, 2 및 3일째에 각각 혈중 글루코스 농도를 조사해본 결과, 그 농도($21.0\pm 3.6\sim 22.8\pm 2.3 \text{ mg/dL}$)에 차이가 나타나지 않았다(Fig. 5). 따라서 본 연구의 결과는 전자의 가능성처럼 강도다리는 해수에서 담수로 염분이 급격하게 변화하더라도 스트레스를 받지 않음을 시사한다. 본 연구에서 T3를 처리한 실험구의 혈장 코티졸 농도가 글루코스의 변함없이 자연해수구보다 유의하게 높았다는 점은 주목할 만한데, 이것은 스트레스와 관계없이 삼투압 조절과 연관성이 있는 것으로 보여 진다. 코티졸은 해수에서 주로 염분 내성, 아가미 염류세포의 발달 및 아가미 Na^+ , K^+ -ATPase 활성을 촉진하며(McCormick, 1996; Seidelin & Madsen, 1999), 담수에서는 이온 흡수와 관련된 증거가 있다(Perry, 1997; Yada & Ito, 1999). 또한 최근에는 코티졸을 gilthead seabream *Sparus aurata*에 처리하였을 때 삼투질 농도가 해수에서는 감소한 반면, 담수에서는 증가하였다(Mancera et al., 2002). 따라서 코티졸이 고장액의 환경에서는 이온 방출 작용과, 저장액에서는 이온 흡수 작용을 하므로 ‘이중 삼투압 조절’ 역할을 한다고 제안되어져 오고 있다(Macera & Fuentes, 2006). 이러한 코티졸의 기능을 고려해 볼 때, 본 연구에서 혈장 이온 및 삼투질 농도의 상승에 갑상선호르몬이 직접 관여할 수도 있으나, 갑상선호르몬이 코티졸 상승을 유도하여 코티졸에 의한 효과로도 볼 수 있다. 또한 갑상선호르몬-코티졸의 상호작용 효과의 가능성도 배제할 수도 없다. 따라서 앞으로

는 이에 관한 정확한 연구가 필요하며, 나아가 해산 광염성 어류의 저염분 적응시 이들 호르몬과 프로락틴과의 연관성도 밝혀야 할 것으로 보인다.

감사의 글

이 논문은 2006년 정부(교육인적자원부)의 재원으로 한국학술진흥재단의 지원을 받아 수행된 연구(KRF-2006-351-F00022)입니다.

인용문헌

- Brown CL, Bern HA (1989) Hormones in early development, with special reference to teleost fishes. In: Scanes, S.C., Shreibman, M.P. (Eds.), *Hormones in Development, Maturation and Senescence of Neuroendocrine Systems*. Academic Press New York pp 289-306.
- Chang YJ, Hur JW (1999) Physiological responses of grey mullet (*Mugil cephalus*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) rapid changes in salinity of rearing water. *J Korean Fish Soc* 32:310-316.
- Chang YJ, Min BH, Choi CY (2007) Black porgy (*Acanthopagrus schlegelii*) prolactin cDNA sequence: mRNA expression and blood physiological responses during freshwater acclimation. *Comp Biochem Physiol* 147B: 122-128.
- Chyung MK (1977) *The Fishes of Korea*. Iijisa Seoul 550 pp.
- Flik G, Klaren PHM, van den Burg EH, Metz JR, Huising MO (2006). CRF and stress in fish. *Gen Comp Endocrinol* 146:36-44.
- Gaitskell RE, Jones I (1970) Effects of adrenalectomy and cortisol injection on the *in vitro* movement of water by the intestine of the freshwater european eel (*Anguilla anguilla*). *Gen Comp Endocrinol* 15:491-493.
- Grau EG, Dickhoff WW, Nishioka RS, Bern HA, Folmar LC (1981) Lunar phasing of the thyroxine surge preparatory to seaward migration of salmonids fish. *Science* 221:607-609.
- Han HK, Kang DY, Jun CY, Chang YJ (2003) Effects of salinity changes on physiological response and growth of yearling sea bass, *Lateolabrax japonicus*. *J Aquaculture* 16:31-36.
- Hanson RW, Reshef L (1997) Regulation of phosphoenolpyruvate carboxykinase (PEPCK) gene expression. *Ann Rev Biochem* 66:581-611.
- Kelly SP, Woo YS (1999) Cellular and biochemical characterization of hypoosmotic adaptation in a marine teleost, *Sparus sarba*. *Zool Sci* 16:505-514.
- Klaren PHM, Haasdijk R, Metz JR, Nitsch LMC, Darras VM, Van der Geyten S, Flik G (2005) Characterization of an iodothyronine 5'-deiodinase in gilthead seabream (*Sparus auratus*) that is inhibited by dithiothreitol. *Endocrinology* 146:5621-5630.
- Knoeppel SJ, Atkins DL, Packer RK (1982) The role of the thyroid gland in osmotic and ionic regulation in *Fundulus heteroclitus* acclimated to freshwater and seawater. *Comp Biochem Physiol* 73A:25-29.
- Lee KM, Kaneko T, Aida K (2006) Prolactin and prolactin receptor expressions in a marine teleost, *Takifugu rubripes*. *Gen Comp Endocrinol* 149:318-328.
- Madsen SS, Jensen MK, Nohr J, Kristiansen K (1995) Expression of Na⁺-K⁺-ATPase in the brown trout, *Salmo trutta*: *in vivo* modulation by hormones and seawater. *Am J Physiol* 269:R1339-1345.
- Mancera JM, McCormick SD (1999) Influence of cortisol, growth hormone, insulin-like growth factor I and 3,3',5-triiodo-L-thyronine on hypoosmoregulatory ability in the euryhaline teleost *Fundulus heteroclitus*. *Fish Physiol Biochem* 21:25-33.
- Mancera JM, Carrión RL, Río MPM (2002) Osmoregulatory action of PRL, GH, and cortisol in the gilthead seabream (*Sparus aurata* L.). *Gen Comp Endocrinol* 129:95-103.
- Mancera JM, Fuentes J (2006) Osmoregulatory action of hypophyseal hormones in teleosts. In: Reinecke, M., Zaccane, G., Kapoor, B.G. (Eds.), *Fish Physiology* vol. 1. Science Publishers Enfield NH pp 393-417.
- Manzon LA (2002) The role of prolactin in fish osmoregu-

- lation: a review. *Gen Comp Endocrinol* 125: 291-310.
- Mayer-Gostan N, Wendelaar Bonga SE, Balm PHM (1987) Mechanisms of hormone actions on gill transport. In: Pang PKT, Schreibman MP (Eds), *Vertebrate endocrinology: Fundamentals and Biomedical Implications*, vol. 1. Academic Press Boston MA pp 211-238.
- McCormick SD (1990) Cortisol directly stimulates differentiation of chloride cells in tilapia opercular membrane. *Am J Physiol* 259:R857-863.
- McCormick SD (1995) Hormonal control of gill Na^+ , K^+ -ATPase and chloride cell function. In: Wood CM, Shuttleworth TJ (Eds.), *Fish Physiology*, vol. 14. Academic Press San Diego CA pp 285-315.
- McCormick SD (1996) Effect of growth hormone and insulin-like factor I on salinity tolerance and gill Na^+ , K^+ -ATPase in atlantic salmon (*Salmo salar*): interaction with cortisol. *Gen Comp Endocrinol* 101:3-11.
- McCormick SD (2001) Endocrine control of osmoregulation in fish. *Am Zool* 282:290-300.
- Min BH, Kim BK, Hur JW, Bang IC, Byun SK, Choi CY, Chang YJ (2003) Physiological responses during freshwater acclimation of seawater-cultured black porgy (*Acanthopagrus schlegeli*). *Korean J Ichthyol* 15:224-231.
- Min BH, Choi CY, Chang YJ (2005) Comparison of physiological conditions on black porgy, *Acanthopagrus schlegeli* acclimated and reared in freshwater and seawater. *J Aquaculture* 18:37-44.
- Perry SF, Goss GG, Laurent P (1992) The interrelationships between gill chloride cell morphology and ionic uptake in four freshwater teleosts. *Can J Zool* 70: 1775-1786.
- Perry SF (1997) The chloride cell: structure and function in the gills of freshwater fishes. *Annu Rev Physiol* 59: 325-347.
- Peter MCS, Lock RAC, Wendelaar Bonga SE (2000) Evidence for an osmoregulatory role of thyroid hormones in the freshwater mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus*. *Gen Comp Endocrinol* 120:157-167.
- Prunet P, Boeuf G, Bolton JP, Young G (1989) Smoltification and seawater adaptation in Atlantic salmon (*Salmo salar*): plasma prolactin, growth hormone, and thyroid hormones. *Gen Comp Endocrinol* 74:355-364.
- Schreiber AM, Specker JL (1999a) Metamorphosis in the summer flounder, *Paralichthys dentatus*: thyroidal status influences salinity tolerance. *J Exp Zool* 284:414-424.
- Schreiber AM, Specker JL (1999b) Early larval development and metamorphosis in the summer flounder: changes in percent whole-body water content and effects of altered thyroid status. *J Fish Biol* 55:148-157.
- Seidelin M, Madsen SS (1999) Endocrine control of Na^+ , K^+ -ATPase and chloride cell development in brown trout (*Salmo trutta*): interaction of insulin-like growth factor-I with prolactin and growth hormone. *J Endocrinol* 162:127-135.
- Shrimpton JM, McCormick SD (1998) Regulation of gill cytosolic corticosteroid receptors in juvenile atlantic salmon: Interaction of growth hormone with prolactin and triiodothyroine. *Gen Comp Endocrinol* 112:262-274.
- Szischka V, Papandroulakis N, Pavlidis M (2005) Ontogeny of the thyroid hormones and cortisol in the gilthead sea bream, *Sparus aurata*. *Gen Comp Endocrinol* 142: 186-192.
- Vijayan MM, Pereira CE, Grau G, Iwama GK (1997) Metabolic responses associated with confinement stress in tilapia: the role of cortisol. *Comp Biochem Physiol* 116C:89-95.
- Walpita CN, Grommen SVH, Darras VM, Van der Geyten S (2007) The influence of stress on thyroid hormone production and peripheral deiodination in the Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Gen Comp Endocrinol* 150:18-25.
- Wendelaar Bonga SE (1993) Endocrinology. In: Evans, D.H. (Eds.), *The Physiology of Fishes*. CRC Press Boca Raton FL pp 469-502.
- Wendelaar Bonga SE (1997) The stress response in fish. *Physiol Rev* 77:91-625.

Yada T, Ito F (1999) Sodium-retaining effects of cortisol, prolactin, and estradiol-17 β in medaka *Oryzias latipes* exposed to acid water. *Fisheries Science* 65:405-409.

(received 2 November 2009, received in revised form 30 November 2009, accepted 1 December 2009)