

수온과 저산소에 따른 조피볼락(*Sebastes schlegelii*)의 호흡대사와 혈액성상의 변화

김 흥 윤[†]

전남대학교 수산생명의학과

Changes in metabolic rate and hematological parameters of black rockfish (*Sebastes schlegelii*) in relation to temperature and hypoxia

Heung-Yun Kim[†]

Department of Aqualife Medicine, Chonnam National University, Yeosu 59626, Republic of Korea

Experiments were performed to investigate changes in metabolic rate (MO_2), critical oxygen saturation (S_{crit}) and hematological parameters of black rockfish, *Sebastes schlegelii* exposed to hypoxia at 15, 20 and 25°C. The MO_2 was measured at an interval of 10 min using intermittent-flow respirometry. The normoxic standard metabolic rate (SMR) was 116.5 ± 5.5 , 188.6 ± 4.2 and 237.4 ± 6.8 mg O_2 /kg/hr, and S_{crit} was 22.1 ± 1.2 , 30.6 ± 1.5 and $41.9 \pm 1.4\%$ air saturation at 15, 20 and 25°C, respectively. Q_{10} values were 2.62 between 15 and 20°C, 1.58 between 20 and 25°C, and 2.04 over the full temperature range. In the investigation of blood (hematocrit and hemoglobin) and biochemical parameters (plasma cortisol, glucose, electrolyte and osmolality), the rockfish were subjected to S_{crit} for each temperature during 4 hr. All of hematological parameters of the rockfish exposed to hypoxic water were significantly higher than those of normoxic control. Moreover, blood and biochemical parameters of the rockfish maintained to normoxic water showed the tendency of increase with temperature, and were significantly higher at 25°C. As a result of this experiment, it was found that physiological stress due to hypoxia increased at high temperature.

Key words: Black rockfish, Hypoxia, Oxygen consumption, Critical oxygen saturation, Hematological parameter

서 론

수온과 용존산소(dissolved oxygen, DO)는 어류의 성장, 생존 및 생산성을 좌우하는 중요한 요인이다(Brett, 1979; Buentello *et al.*, 2000; Pan *et al.*, 2016). 특히, 수온은 어류의 대사과정에 직접 영향

을 미치는 대사 조절인자로 작용한다(Jobling, 1982; Kir and Demirci, 2018). 어류의 대사율(metabolic rate, MO_2)은 절식, 휴식 상태의 외부 자극이 없는 조건에서 보이는 최소 유지 대사율을 표준대사율(standard metabolic rate, SMR)로, SMR을 증가하는 대사율로서 어체에 random activity가 수반된 상태의 대사율을 일상대사율(routine metabolic rate, RMR)로, 최대 속도로 이동 또는 유행할 때의 대사율을 활동대사율(active metabolic rate, AMR)로 구

[†]Corresponding author: Heung-Yun Kim
Tel, Fax: +82-61-659-7174
E-mail: hykim@jnu.ac.kr

분한다(Randall, 1982; Schurmann and Steffensen, 1997). 환경변화에 따른 어류의 MO_2 연구에서는 섭식 등에 의한 대사율 변동을 배제하기 위하여 SMR을 생리적 반응의 지표로 활용한다(Chabot *et al.*, 2016).

어류의 저산소증(hypoxia)은 환경수로부터 산소를 추출하기 어렵거나 환경의 산소 가용성에 맞추어 에너지 소비를 감소시키는 DO 농도로 정의된다(Abdel-Tawwab *et al.*, 2019). 어류는 일정수준의 저산소 범위까지는 DO가 감소하여도 MO_2 를 SMR 또는 RMR 수준으로 산소 섭취를 조절하지만(Fernandes and Rantin, 1989; Steffensen, 2006), 일정수준 이하의 저산소에 직면하면 MO_2 는 SMR 이하로 감소하여 환경의 DO 농도에 순응하고, 이 때의 산소포화도를 임계산소포화도(critical oxygen saturation, S_{crit})라 한다(Schurmann and Steffensen, 1997; Richards, 2011). 대부분의 어류는 DO 5ppm에서는 성장, 섭식, 생존 및 생리적 요구를 충족하고(Brett, 1979), 경골어류에서 치사 역치 농도는 약 2ppm(산소포화도 30%)이다(Rabalais *et al.*, 2010). 어류의 S_{crit} 는 수온, 어종, 개체 크기와 섭식 상태 등에 따라 차이가 있으며, 오랜 절식에 의한 기아는 산소 흡수 조절능력을 제한하는 것으로 알려져 있다(Schurmann and Steffensen, 1997; Pichavant *et al.*, 2001; Thuy *et al.*, 2010; Pan *et al.*, 2016). 어류에 있어서 수온 상승은 MO_2 를 증가시키는 요인인 반면에 수중의 산소용해도는 수온이 높을수록 낮아져서 수온상승과 수중의 산소 가용성과의 관계는 어류에 미치는 주요한 환경 요인이라 할 수 있다(He *et al.*, 2015). 따라서 어류에 대한 수온별 S_{crit} 의 조사 결과는 양식생리학적 기초자료로서 의미가 있다고 생각된다.

어류가 저산소 환경에 유지되면 순환 적혈구의 수를 증가시켜 혈액의 산소 포용량을 높이고, 조직으로 산소 수송을 향상시키려는 조절기구에 의해 혈액 성상이 변화된다고 하였다(Soivio *et al.*, 1980; Soldatov, 1996; Silkin and Silkna, 2005; Gaulke *et al.*, 2014). 또한, 저산소 노출 등에 따른 stressed fish의 생리적 조절에는 시상하부-뇌하수체-신장(두신)을 경유하는 과정의 최종 산물인 cortisol이 관

여한다(Ellis *et al.*, 2012; Abdel-Tawwab *et al.*, 2019). 혈중 cortisol, glucose, 전해질 농도와 삼투압은 1차, 2차 스트레스 반응의 지표로서 대사 및 이온 조절의 항상성 변화를 모니터링하는 데 이용된다(Herbert and Steffensen, 2005; Ellis *et al.*, 2012).

최근 지구온난화가 가속화되면서 이상 고온에 따른 해수온도 상승과 궁극적으로 해역의 부영양화로 인해 초래되는 저산소 수괴는 연안 생태계와 양식 산업을 위협하는 요인이 되고 있다(McBryan *et al.*, 2013; Kir *et al.*, 2017). 조피볼락은 우리나라 남해안의 해상 가두리에서 많이 양식되며, 여름철에 고수온, 저산소 수괴 및 적조 등의 환경적인 문제가 빈번하여 대량 폐사 발생의 원인이 된다고 하였다(Lee *et al.*, 2013; Jee *et al.*, 2015). Seo and Lee (2007)는 적조생물, *Cochlodinium polykrikoides*에 의한 수중의 DO 농도는 적조생물의 밀도에 의존되고, 실내실험에서 *C. polykrikoides*의 밀도가 5,000 cells/ml에서는 일몰 후 DO가 감소하여 새벽녘에 해수의 산소포화도는 약 40% 이후인 저산소가 수시간 동안 지속되는데, Lee and Lee (2006)는 우리나라 남해와 동해에서 관찰된 *C. polykrikoides*의 최대 밀도는 각각 13,370 및 32,000 cells/ml이라 하였다. 한편, 저산소에 노출된 조피볼락에 관한 연구로는 수온 12°C와 20°C의 정상 산소포화도에서 DO를 낮추면서 치사 농도와 혈액 성상의 변화(Jee *et al.*, 2015)를, 여름철에 저산소가 빈발하는 남해안 가막만의 가두리 3개소에서 해수의 DO 농도에 따른 조피볼락의 항산화 효소활성과 glucose 농도를 조사한 결과(Jung *et al.*, 2014)를 찾아볼 수 있다. 하지만 조피볼락에 대하여 수온별 S_{crit} 는 알려져 있지 않으며, 수온별 S_{crit} 수준의 저산소에 일정시간 노출 후 혈액 성상의 변화를 조사한 연구는 찾아보기 어렵다.

따라서, 본 연구의 목적은 수온 15, 20 및 25°C에서 조피볼락(*Sebastes schlegeli*)을 점진적인 저산소 조건에 노출시켜 MO_2 가 표준대사율(SMR) 이하로 감소하는 산소포화도, S_{crit} 를 평가하고, 수온별 S_{crit} 에 4시간 노출 후 혈액 성상의 변화를 조사하기 위하여 실시하였다.

재료 및 방법

실험동물

실험어는 경남 통영 해역의 가두리에서 사육된 조피볼락(체중, 262-285 g)을 항온실내 순환여과식 1톤 FRP 원형수조 2개에 분산 수용하여 20.0±0.5 °C에 2주간 순치시켰다. 사료는 시판되는 침강사료(Ø 9 mm)를 매일 체중의 약 2-3%를 공급하였다. 수온 15°C와 25°C의 실험어는 20°C에 순치된 것을 순환여과식 수조(용량, 250 L)에 각각 20마리씩 옮겨 해수냉각기(Alfred Chairsell, type ST 95, Denmark)와 수온조절장치(TempREG, Loligo Systems, Denmark)로써 하루에 수온을 1°C 낮추거나 높인 후 10일간 순치시켰다. 순치 기간 중 사료는 체중의 약 1-2%를 공급하였다. 사육수의 pH는 8.0±0.1, 염분은 32.9±0.3 psu를 유지하였고, 실험어는 실험 전에 2일간 절식시켰다.

MO₂ 측정장치 및 환경조절

MO₂ 측정에 사용된 자동 호흡측정장치(automatic intermittent-flow respirometer, AIFR)는 아크릴 사각 수조(140×55×40 cm, 수량 250 L) 2개에 설치하였다. AIFR 1세트는 4채널 fiber-optic oxygen meter (Witrox-4, Loligo Systems), 4개의 호흡실과 DO probe chamber, 내부 순환 및 환수용 펌프(Eheim 1046, Germany) 8개로 구성되었다. 총 8개 호흡실의 MO₂ 측정은 AutoResp software (Loligo Systems)에 의해 통제되고, 측정치가 display되었다. AIFR이 설치된 각 수조의 수온은 수온조절시스템(Temp-4 & TempCTRL software, Loligo Systems)과 부속 장비(low-temp. circulation bath, cooling coil, heater)를 사용하여 설정 수온의 ±0.1°C로 조절하였다. 해수의 산소포화도는 산소측정기(OXY-REG, Loligo Systems)에 달린 2개의 relay에 solenoid valve (Burkert 6011, Germany)를 연결하여 설정된 산소포화도의 ±1% 범위에서 N₂와 air 공급이 제어되도록 하였다. 각 수조의 해수는 수중 펌프(Eheim 1260)로써 수온과 산소포화도가 균일 하도록 순환시켰다. 실험에 사용된 해수는 실험 시작 전에 1 µm 카트리지필터로써 여과하여 저수탱크(용량, 600 L)에 담아 하룻밤 동안 자외선 살균기

(Samjeetech P402, Korea)에 순환시킨 것을 사용하였다. AIFR이 장치된 수조의 모든 펌프는 작동 시 진동에 의한 실험어의 자극을 방지하기 위하여 수중 부양 형태로 설치되었다.

MO₂ 측정 및 표준대사율(SMR)

MO₂ 측정은 Han and Kim (2016)의 절차와 방법에 준하여 실시되었다. 실험 시작 전에 실험어는 MS-222로 마취시켜 체중을 측정하고 뒤 순치 수온으로 조절된 호흡실(Ø12 cm×30 cm, 3.39 L)에 수용하였다. 실험어의 핸들링에 따른 영향을 배제하기 위하여, 실험어는 호흡실에 넣어 하룻밤 수용한 후 MO₂를 측정하였다. 측정 동안 내부 순환 펌프와 환수 펌프의 유량은 각각 3.0 L/min 정도로 조절하였고, 1회의 MO₂ 측정은 10분 주기로 구성되었다(6분간 환수, 1분간 호흡실과 연결된 tubing 속의 해수 혼합 후 3분간의 MO₂ 측정). SMR은 산소포화도가 90% 이상인 해수(normoxic water)에서 20시간 동안의 MO₂ 측정치에서 최저 MO₂가 반복적으로 측정된 후 6개의 최저 MO₂ 측정치(1시간 측정치에 상당)의 평균값을 SMR로, 그리고 SMR을 능가하는 MO₂ 범위를 RMR로 나타내었다(Schurmann and Steffensen, 1997; Chabot *et al.*, 2016). 수온별 MO₂ 측정치에 대한 온도계수(Q₁₀)는 다음의 식으로 산출하였으며, R₁과 R₂는 수온 T₁과 T₂에서의 MO₂를 나타낸다(T₂>T₁).

$$Q_{10} = (R_2/R_1)^{10/(T_2-T_1)}$$

저산소 노출에 따른 MO₂와 S_{crit}

수온 15, 20 및 25°C에서 단계적인 저산소 해수(hypoxic water)에 노출시키면서 실험어의 MO₂를 측정하였다. 실험은 수온별로 20시간 동안 normoxic water에서 MO₂를 측정한 다음 해수의 산소포화도를 60, 50, 40, 30%로 조절하여 각각 1시간씩, 산소포화도 25%-15%에서는 각각 30분간 MO₂를 측정하였다. S_{crit}는 hypoxic water에 노출된 실험어의 MO₂가 SMR 이하로 감소하는 산소포화도별 MO₂ 측정치의 회귀직선이 SMR과 교차하는 지점의 산소포화도로 평가하였다(Schurmann and Steffensen, 1997; Chabot *et al.*, 2016). 수온 15, 20 및 25°C에서 해수(염분, 33 psu)의 산소포화도 100%는

각각 8.28, 7.50 및 6.82 mg O₂/l에 상당한다.

저산소 노출에 따른 혈액성상 분석

저산소 노출에 따른 혈액 성상을 조사하기 위하여, 노출 실험은 수온별로 250 L 용량의 대조구와 실험구 2개가 사용되었다. 실험어는 각 수조에 6마리씩 넣어 24시간 동안 normoxic water에 유지하였다. 실험 시작과 더불어 저산소 노출 실험구는 1시간에 걸쳐 산소포화도를 수온별 S_{crit}로 낮추어 4시간 노출시킨 후 실험어를 포획하여 미부혈관에서 혈액을 채취하였다. 헤파린 처리한 혈액의 hematocrit (Ht)는 유리모세관에 혈액을 채워 12,000 rpm에서 5분간 원심분리(VS-12000, Vision Scientific Co., Korea)하여 Ht reader로써 측정하였고, hemoglobin (Hb)은 비색정량법으로 측정하였다. 여분의 혈액은 Eppendorf tube에 주입한 다음 5,000 rpm에서 5분 원심분리하여 혈장을 수거하였다. 혈장 전해질(Na⁺, K⁺, Cl⁻)은 전해질분석기(Fuji Dri-chem 800, Japan)로, glucose는 혈액생화학분석기(Fuji Dri-chem 3500s, Japan)로, 삼투질 농도는 삼투압 측정기(Osmomat 030, Germany)로 측정하였다. Cortisol은 cortisol ELISA kit (IBL RE52061, Germany)로써 그 protocol에 따라 분석하였다.

통계처리

모든 자료는 SPSS 27 통계패키지(IBM, USA)를 이용하여 수온별 MO₂ 측정치와 S_{crit}는 one-way ANOVA를 실시하여 평균 간의 차이를 검정한 후 Duncan's multiple range test를, 수온별로 normoxic water와 hypoxic water에 유지된 실험어의 혈액 성상 분석 결과는 two-way ANOVA와 Turkey's multiple range test를 통해 검정하였다(P<0.05).

결 과

표준대사율(SMR)과 일상대사율(RMR)

수온 15, 20, 25°C에서 평균체중 284 g의 실험어에 대하여 normoxic water에서 MO₂를 측정된 결과는 Fig. 1과 같다. 실험 시작 후 수시간 동안은 변동 폭이 큰 MO₂를 보였고, 시간이 경과함에 따라 안정된 값을 나타내었다. 수온 15, 20, 25°C에서

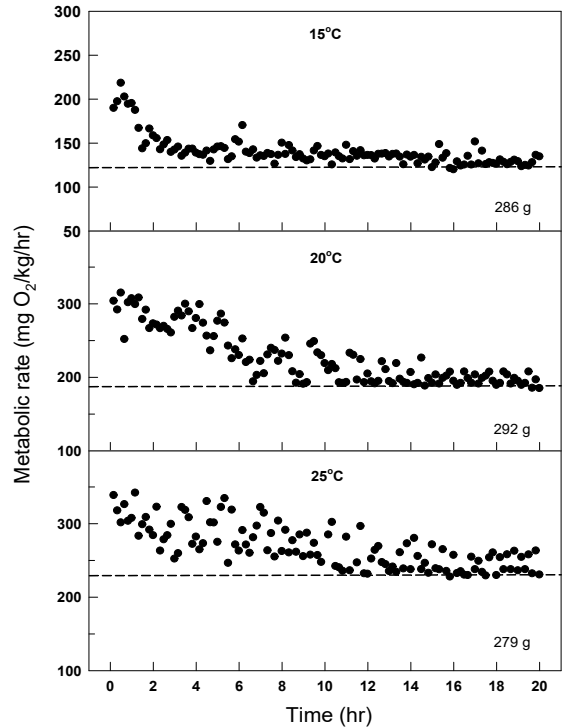


Fig. 1. Examples of metabolic rate (MO₂) data determined during 20 hr period and used to estimate the standard metabolic rate (SMR) and routine metabolic rate (RMR) in black rockfish *Sebastes schlegeli* at 15, 20 and 25°C, respectively. The total period taken for one determination of MO₂ was 10 min. Horizontal dotted lines indicate SMR for each fish calculated as the mean of the six (equals 1 hr) lowest measurements following the elevated MO₂ by initial handling. RMR was considered as higher measurements of MO₂ than the SMR. Numeric values are the fish's biomass.

20시간에 걸쳐 측정된 MO₂로부터 구한 normoxic SMR은 각각 116.5±5.5, 188.6±4.2 및 237.4±6.8 mg O₂/kg/hr이었고, RMR은 각각 112.2-236.5, 188.4-332.1 및 231.4-365.3 mg O₂/kg/hr의 범위를 나타내었다(Table 1). 수온별 normoxic SMR로부터 산출한 호흡계수(Q₁₀)는 수온 15-20°C 구간에서는 2.62, 20-25°C에서는 1.58, 그리고 전 수온 범위의 15-25°C에서는 2.04의 값을 보여주었다(Table 1).

저산소 노출에 따른 MO₂와 S_{crit}

수온 15, 20 및 25°C의 normoxic water에서 20시

Table 1. Standard metabolic rate (SMR), routine metabolic rate (RMR) and critical oxygen saturation (S_{crit}) in black rockfish *Sebastes schlegeli* exposed to normoxic and progressive hypoxic water at 15, 20 and 25°C, respectively

Temperature (°C)	Body weight (g)	Normoxic SMR	Normoxic RMR	S_{crit} (%)	Q_{10}
		(mg O ₂ /kg/hr)			
15	286.1	122.6 (±2.2)	125.3-222.7	22.8	2.62
	284.5	115.7 (±3.6)	119.8-236.5	20.6	
	279.4	118.5 (±2.9)	123.6-217.4	23.4	
	291.6	109.3 (±2.3)	112.2-231.2	21.7	
	285.4±5.0	116.5±5.5 ^a	-	22.1±1.2 ^a	
20	292.4	186.5 (±3.2)	193.4-317.1	31.1	2.04
	275.8	194.4 (±3.7)	199.2-328.4	29.2	
	283.6	189.1 (±3.9)	192.5-332.1	32.6	
	281.7	184.6 (±3.1)	188.4-325.2	29.8	
	283.4±7.5	188.6±4.2 ^b	-	30.6±1.5 ^b	
25	278.7	227.8 (±3.2)	231.4-340.6	40.4	1.58
	293.2	241.4 (±3.8)	246.2-365.3	43.7	
	284.6	243.2 (±3.6)	248.3-357.9	41.2	
	274.3	236.5 (±2.9)	231.7-361.7	42.5	
	282.8±8.2	237.2±6.8 ^c	-	41.9±1.4 ^c	

Q_{10} is given in the first column between 15 and 20°C and between 20 and 25°C. In the second column the Q_{10} is between 15 and 25°C. Data are presented as mean±S.D. Different superscripts are statistically different ($P<0.05$).

간 동안 MO₂를 측정 후 산소포화도 60-15%의 hypoxic water에 단계적으로 노출시킨 실험어의 MO₂를 측정 한 결과는 Fig. 2와 같다. 15°C의 산소포화도 25-30%에서는 RMR 범위의 MO₂를 보이다가 산소포화도 20%에서는 SMR 이하로 감소하였다. 20°C에서는 산소포화도 30% 이하에서, 25°C에서는 산소포화도가 40% 이하로 감소되면 MO₂는 수온별 SMR 이하로 감소하였다. 수온 15, 20 및

25°C에서 점진적인 hypoxic water에 노출된 실험어의 MO₂로부터 산출한 S_{crit} 는 각각 22.1±1.2, 30.6±1.5 및 41.9±1.4%였다(Table 2).

저산소 노출에 따른 혈액 성상

수온 15, 20 및 25°C의 normoxic water에, 그리고 normoxic water에서 1시간에 걸쳐 수온별 S_{crit} 로 낮춘 hypoxic water에 실험어를 4시간 노출시킨 후 채혈

Table 2. Levels of plasma electrolyte and osmolality in black rockfish *Sebastes schlegeli* following 4 hr-exposure to normoxic and hypoxic water (critical oxygen saturation, S_{crit} for each temperature) at 15, 20 and 25°C, respectively

Temperature (°C)	O ₂ level	Na ⁺ (mEq/l)	K ⁺ (mEq/l)	Cl ⁻ (mEq/l)	Osmolality (mOsm/kg)
15	Normoxic	171.6±3.1 ^a	1.4±0.1 ^a	142.3±1.4 ^a	338.7±3.1 ^a
	Hypoxic	179.2±3.7 ^{A*}	2.0±0.2 ^{A*}	161.2±1.6 ^{A*}	345.6±2.7 ^{A*}
20	Normoxic	173.7±3.4 ^{ab}	1.5±0.2 ^a	143.5±1.7 ^a	340.7±2.5 ^a
	Hypoxic	182.2±3.6 ^{A*}	2.2±0.3 ^{A*}	164.3±2.4 ^{A*}	352.3±3.4 ^{B*}
25	Normoxic	178.4±3.5 ^b	2.1±0.2 ^b	148.2±2.5 ^b	346.4±3.9 ^b
	Hypoxic	191.5±4.3 ^{B*}	3.2±0.3 ^{B*}	172.7±2.9 ^{B*}	362.1±4.1 ^{C*}

Data were analyzed via two-way ANOVA and Tukey's multiple range test. Data are mean±S.E. (n=6). Different letters are statistically different ($P<0.05$). Asterisks indicate significant difference between normoxic and hypoxic water.

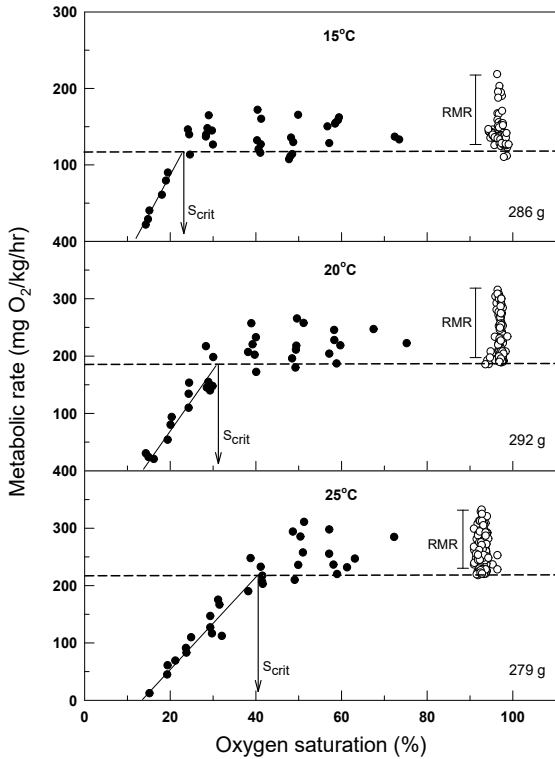


Fig. 2. Critical oxygen saturation (S_{crit}) in black rockfish *Sebastes schlegeli* exposed to progressive hypoxic water at 15, 20 and 25°C, respectively. The horizontal dotted lines indicate SMR. S_{crit} was taken to be the intercept of the SMR and the regression line through the points below SMR. Data (showing opened-circles) include SMR and RMR measurements in Fig. 1. Numeric values are the fish's biomass.

액의 Ht와 Hb를 측정한 결과는 Fig. 3과 같다. Ht와 Hb는 수온이 높을수록 증가하는 경향을 보였으나 20°C에서는 15°C에 비하여 유의하게 높았고($P < 0.05$), 20°C와 25°C 사이에는 차이가 없었다. 수온별 S_{crit} 에 4시간 노출된 실험어의 Ht와 Hb는 수온별 normoxic water에 유지된 대조구에 비하여 유의하게 높은 값을 나타내었다($P < 0.05$).

수온 15, 20 및 25°C의 normoxic water와 수온별 S_{crit} 에 각각 노출된 실험어의 혈중 cortisol과 glucose 농도는 Fig. 4에 나타내었다. 15, 20, 25°C의 normoxic water에서 cortisol 농도는 각각 19.3 ± 4.8 , 22.1 ± 4.2 및 33.8 ± 5.7 ng/ml이었고, 25°C에서 유의하게 높은 농도를 보여주었다($P < 0.05$). Glucose 농도는

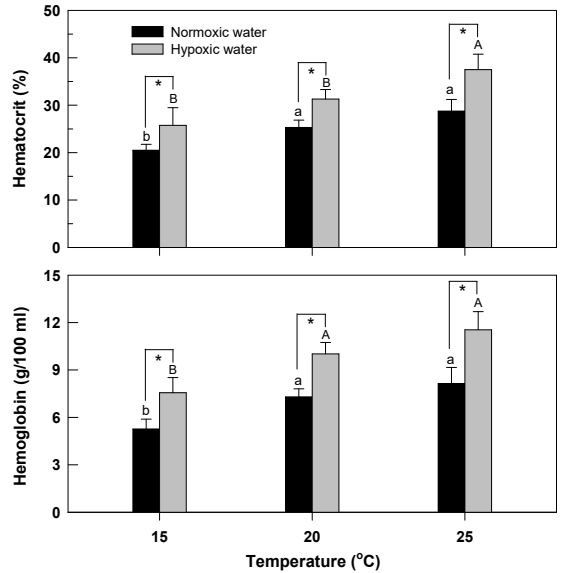


Fig. 3. Blood parameters in black rockfish *Sebastes schlegeli* following 4 hr-exposure to normoxic and hypoxic water (critical oxygen saturation, S_{crit} for each temperature). Experiments of normoxic and hypoxic exposure were performed separately. Data were analyzed via two-way ANOVA and Tukey's multiple range test. Data are presented as mean±S.E. ($n=6$). Bars with different letters are statistically different ($P < 0.05$). Asterisks indicate significant difference between normoxic and hypoxic water.

15, 20, 25°C에서 각각 12.2 ± 2.1 , 20.3 ± 3.3 및 26.4 ± 5.2 mg/100 ml로 측정되어 15°C에서 유의하게 낮았다. 수온별 S_{crit} 에 4시간 노출된 실험어의 혈중 cortisol과 glucose 농도는 각각 30.7 ± 5.3 , 35.8 ± 4.2 , 57.6 ± 6.6 ng/ml 및 19.5 ± 2.7 , 29.5 ± 3.2 , 42.9 ± 5.6 mg/100 ml이었고, 수온별 normoxic water에 비하여 유의하게 높았다($P < 0.05$).

저산소 노출에 따른 혈장 전해질(Na^+ , K^+ , Cl^-)과 삼투질 농도

수온 15, 20 및 25°C의 normoxic water와 수온별 S_{crit} 에 각각 노출된 실험어의 혈장 전해질과 삼투질 농도는 Table 2와 같다. 수온별 normoxic water에서 전해질(Na^+ , K^+ , Cl^-)농도는 15°C와 20°C에 비하여 25°C에서 유의하게 높았으며($P < 0.05$), 삼투질 농도에서도 같은 경향을 보여 주었다. Hypoxic water에

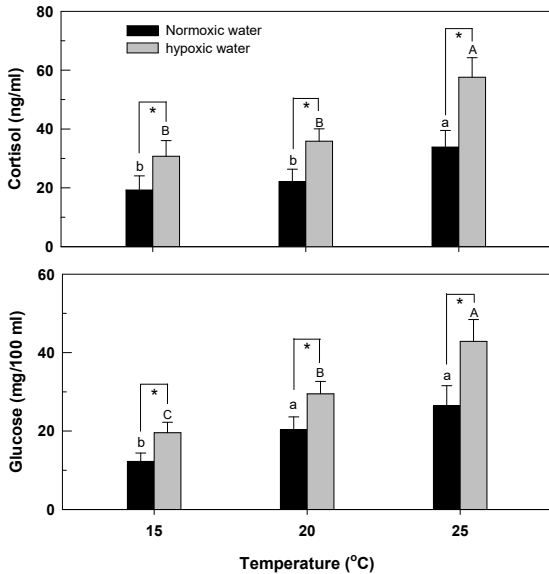


Fig. 4. Levels of plasma cortisol and glucose in black rockfish *Sebastes schlegeli* following 4 hr-exposure to normoxic and hypoxic water (critical oxygen saturation, S_{crit} for each temperature). Experiments of normoxic and hypoxic exposure were performed separately. Data were analyzed via two-way ANOVA and Tukey's multiple range test. Data are presented as mean \pm S.E. (n=6). Bars with different letters are statistically different ($P<0.05$). Asterisks indicate significant difference between normoxic and hypoxic water.

4시간 유지된 실험어의 전해질과 삼투질 농도는 대조구(normoxic water)에 비하여 유의하게 높았다 ($P<0.05$).

고 찰

변온동물인 어류의 호흡 대사율(MO_2)은 생활 수온의 범위에서 수온이 높을수록 선호 수온에 이르기까지는 급격하게 상승한다. 선호 수온을 증가하는 고수온에서는 MO_2 가 완만하게 증가하거나 또는 감소하는 형태를 보이는 데, 선호 수온은 MO_2 를 측정할 수 있는 수온 구간 사이의 호흡계수(Q_{10})로부터 평가할 수 있다고 하였다(Kita *et al.*, 1996; Kier *et al.*, 2017; Kier and Demirci, 2018). 수온 15, 20, 25 및 28°C에 순치시킨 조피볼락(*S. schlegeli*)의 최종 선호 수온은 20.5°C이고(Tsuchida, 1995; 2002),

Jobling (1981)는 담수어와 해수어 49종에 대한 review를 통해 어류의 최적 성장 수온은 최종 선호 수온에 비해 0.5-1°C 높다고 하였다. 본 연구에서 수온 15, 20 및 25°C에 순치시킨 조피볼락(평균체중 284 g)의 normoxic SMR은 각각 116.5 \pm 5.5, 188.6 \pm 4.2 및 237.4 \pm 6.8 mg O_2 /kg/hr이었고, Q_{10} 은 15-20°C 구간에서는 2.62, 20-25°C에서는 1.58, 그리고 전 수온 범위인 15-25°C 구간에서는 2.04의 값을 보였다. 수온 15-20°C 구간에 비하여 20-25°C에서 Q_{10} 이 낮은 것은 25°C의 경우 조피볼락에 대하여 알려진 최종 선호 수온 또는 최적 성장 수온 범위를 능가하는 수온이기 때문으로 생각된다. Oh *et al.* (2007)은 15-20°C, 20-25°C 및 15-25°C 구간에서 조피볼락 소형어(12.9 g)의 Q_{10} 값은 각각 2.79, 1.49 및 2.03이었고, 대형어(351.1 g)는 각각 1.90, 1.71 및 1.80으로 보고하였다. 소형어의 Q_{10} 은 본 실험의 결과와 유사하였으나 대형어는 같은 수온 구간의 Q_{10} 값이 소형어와는 달랐는데, 이는 수온 적응 능력이 개체 크기별로 다름을 보여 준다 하였다. 이것은 당년생의 소형어에 비하여 2년생의 대형어는 사육지의 다양한 환경 변화를 경험함으로써 나타난 적응 현상을 지적한 것으로 추정된다. Choi *et al.* (2009)은 조피볼락의 성장 최적 수온은 15-20°C이고, 수온이 23°C 이상이면 먹이 섭취량이 줄어 들고, 25°C 이상에서는 생리기능이 저하됨으로 외부 환경 변화에 민감한 어종이라 하였다. 하지만 Do *et al.* (2016)은 수온 15°C에서 1°C/day의 수온 상승 조건 하에 15, 18, 21, 24 및 27°C에서 측정된 조피볼락(430 g)의 MO_2 는 각각 17.9, 38.2, 64.8, 102.9 및 152.5 mg O_2 /kg/hr로서 수온이 높을수록 증가하였다(15-21°C, 21-27°C 및 15-27°C 사이의 Q_{10} 은 각각 8.53, 4.17 및 5.84). 또한, Kim *et al.* (2003)은 순치 수온 24.1°C에서 1°C/12 hr의 수온 상승 조건에서 임계최고수온(29.4°C)에 이르기까지 조피볼락(290 g)의 MO_2 는 순치 수온 24.1°C에서 94.5 \pm 21.2 ml O_2 /kg/hr (=135 mg O_2 /kg/hr)를 기점으로 수온이 높을수록 점차적으로 증가하고, 임계최고수온 이상에서는 급격하게 상승한 후 치사에 이른다고 하였다. 조피볼락은 비교적 활동성이 적은 정착성 어종으로 주로 저층에서 서식하는 생태적 특성(Choi *et al.*, 2009) 등을 보이는 점을 감안하면 에너지 대사

의 유형은 광온성어류의 유형에 해당될 것으로 추정된다. 본 실험에서 조피볼락의 수온별 SMR 또는 Q_{10} 이 과소 또는 과대 평가되었을 가능성을 배제할 수 없으나 수온 25°C 이상의 고수온을 포함하여 추후 세밀한 조사가 필요한 것으로 여겨진다.

수온 15, 20 및 25°C의 normoxic water에서 산소포화도 60-15%의 hypoxic water에 노출된 조피볼락의 S_{crit} 는 각각 22.1, 30.6 및 41.9%로서 수온이 높을수록 증가하였다. Schurmann and Steffensen (1997)은 체중 70-473 g의 대서양대구, *Gadus morhua*의 S_{crit} 는 수온 5, 10 및 15°C에서 각각 16.5, 23.2 및 30.3%로 수온이 높을수록 증가하고, Fernandes and Rantin (1989)은 나일틸라피아의 임계산소분압(P_{crit})은 20-25°C에서 18.5 mm Hg, 30-35°C에서는 30 mm Hg로 증가한다고 하였다. 또한, Schurmann and Steffensen (1992)은 대서양대구는 산소포화도가 낮아지면 어체의 산소요구에 대응하는 기작으로서 선호수온이 낮아지며, Pan *et al.* (2016)은 체중 0.5-1,000 g의 흥민어, *Sciaenops ocellatus*는 같은 수온에서 개체 크기가 클수록 P_{crit} 는 높았다고 하였다. Thuy *et al.* (2010)은 농어류의 일종인 *Perca fluviatilis*의 P_{crit} 는 절식한 어체에 비하여 섭식한 어체에서 3.4-4.9 kPa (= 16-23% air saturation) 증가한다는 결과를 보여주었다. 이에 반하여 Ultsch *et al.* (1978)과 Ott *et al.* (1980)은 어류의 S_{crit} 가 수온과 무관하거나 수온이 높을수록 오히려 감소하는 것으로 보고하였다. Maxime *et al.* (2000)은 어류의 S_{crit} 는 MO_2 측정법(closed respirometry, flow-through respirometry, intermittent-flow respirometry)과 어종에 따라 차이가 있다고 하였다. Steffensen (1989)은 수서동물의 연속 반복되는 MO_2 측정 시 환경수의 산소분압을 일정하게 유지하고 자가오염원(CO_2 분압, 질소배설물 등)이 시험어류에 미치는 영향을 배제시킬 수 있으면서 재현성이 높은 측정법으로 intermittent-flow respirometry를 제안하였다. 본 연구의 결과와 함께 어류에 대한 수온별 S_{crit} 또는 P_{crit} 의 결과들을 감안할 때, 상업적인 규모로 양식되는 어종에 있어서는 산소포화도가 낮아지는 고수온 시기의 양식 관리에 있어서 시사하는 바가 많은 것으로 생각된다.

혈액의 Ht와 Hb 및 적혈구의 수와 같은 혈액학

적 성상은 어류의 산소운반능과 생리 상태를 평가하는 데 유용하게 이용된다(Jia *et al.*, 2021). Soldatov (1996)는 수온 15°C의 산소포화도 30% (2.6-2.7 mg O_2/l)에 각각 2, 6, 24시간 동안 유지된 강도다리, *Pleuronectes flesus luscus*는 2시간이 경과하면 혈중 유약적혈구가 normoxic water의 대조구에 비하여 2.5배 많았고, 6시간이 지나면 말초혈액 중의 성숙 적혈구 수는 37% 증가한다고 하였다. Gaulike *et al.* (2014)은 수온 15°C의 산소포화도 30% (2.0 mg O_2/l)에 4시간 유지된 largemouth bass, *Micropterus salmoides*에서, Silkin and Silkina (2005)는 18-20°C의 산소포화도 20%에 3시간 노출된 sea carp와 rock perch에서, Ht와 Hb는 대조구(normoxic water)에 비하여 높았다고 보고하였다. 담수산 냉수어종인 버들개, *Phoxinus lagowskii*는 1시간 동안에 normoxic water에서 DO를 단계적으로 낮추어 최종 0.5 mg O_2/l 에서 채혈액의 적혈구 수와 Hb 함량은 유의하게 증가하였다(Yang *et al.*, 2021). 수온 18°C에서 turbot, *Scophthalmus maximus*를 8시간에 걸쳐 점진적으로 DO를 낮추어 임계산소농도 (3.34 mg O_2/l)에서 채혈액의 Ht와 Hb농도는 대조구에 비하여 높았다(Jia *et al.*, 2021). 본 연구의 수온 15, 20 및 25°C에서 산소포화도가 각각 22%, 31% 및 42%인 hypoxic water에 4시간 노출된 조피볼락의 Ht와 Hb는 모든 수온에서 대조구(normoxic water)에 비하여 높았다($P < 0.05$). 이러한 결과는 전술한 강도다리, sea carp, rock perch 및 turbot와 유사하였다. 수온별 S_{crit} 에 노출된 조피볼락은 저산소 환경에서 순환 적혈구의 수를 증가시켜서 혈액의 산소 포용량을 높이고, 조직으로 산소 수송을 늘리기 위한 조혈 기작이 수반된 것으로 보인다. 한편, 수온별 normoxic water에 유지된 실험어의 Ht와 Hb는 수온이 높을수록 증가하는 경향을 보였는데 20°C와 25°C에서는 15°C에 비하여 유의하게 높았다. 변온동물인 어류는 수온이 높을수록 어체의 산소 소비가 많아지며, 어체의 산소요구량을 충족하기 위해서는 단위시간당 호흡수와 심박수 증가, 아가미 환류 용적(gill ventilation volume, V_g) 최대화 및 조혈 기구에 의한 Ht와 Hb 수치 상승 등이 작용할 것으로 생각된다. Do *et al.* (2016)은 수온 15°C의 normoxic water에서 1°C/day의 수온 상승에

노출된 조피볼락에 대하여 3일 간격으로 채혈액의 Ht와 Hb를 조사한 결과, Ht는 18°C에 비하여 24°C와 27°C에서 유의하게 높았으나 21-27°C의 수온 구간 사이에는 차이가 없었고, Hb도 유사한 경향을 보였다고 하였다. Normoxic water에서 어류는 수온이 높을수록 어체에 필요한 더 많은 산소요구량을 호흡수, 심박수 및 Vg를 증가시키는 기구에 더하여 조절 작용에 의하여 혈액의 산소 운반 능력을 증대시킬 것으로 여겨진다.

어류는 저산소 스트레스에 대응하기 위하여 혈액학적 반응과 함께 호르몬 및 생화학적 조절 반응을 통하여 생존하거나 정상 생리 상태를 유지할 수 있다(Gaulke *et al.*, 2014; Abdel-Tawwab *et al.*, 2019). Stressed fish의 혈장 cortisol, glucose, 전해질과 삼투질 농도는 호르몬과 생화학적 반응의 지표로서 이용된다(White and Fletcher, 1989; Barton and Iwama, 1991). 수온 15, 20 및 25°C의 S_{crit} 에 노출된 조피볼락의 혈중 cortisol, glucose, 전해질(Na^+ , K^+ , Cl^-)과 삼투질 농도는 대조구에 비하여 높은 농도를 보였다. Jee *et al.* (2015)은 수온 20°C에서 조피볼락(체중, 301 g)을 약 2.5시간에 걸쳐 산소포화도가 10.9%로 감소하는 동안 100, 50, 30 및 10.9% 포화도에서 채혈액의 cortisol, glucose, 전해질과 삼투질 농도를 조사한 바, cortisol은 산소포화도 10.9%에서, glucose는 50%에서 증가하였고, 전해질(Na^+ , K^+ , Cl^-)과 삼투질 농도는 산소포화도 30% 이하에서 증가하였다. 그리고, 수온 18°C에서 8시간에 걸쳐 점진적으로 DO를 낮추어 임계산소농도까지 노출시킨 turbot의 cortisol과 glucose 농도는 대조구에 비하여 유의하게 높았다(Jia *et al.*, 2021). 이상의 결과들로부터 어류가 임계산소농도에 단시간 노출되더라도 어체에는 상당한 스트레스로 작용함을 알 수 있다.

저산소에 노출된 조피볼락의 혈액 성상 조사에 적용된 수온 15, 20 및 25°C의 S_{crit} 는 각각 22, 31 및 42%였고, 용존산소량으로는 각각 1.82, 2.32 및 2.86 mg O_2/l 이다. 수온 15°C와 25°C에서 실험어의 normoxic SMR은 각각 116.5와 237.2 mg $O_2/kg/hr$ 이고, 15-25°C 구간의 Q_{10} 값은 2.04였다(Table 1). 25°C의 S_{crit} 에 노출된 조피볼락은 생존을 위하여 15°C의 S_{crit} 에 노출된 실험어에 비하여 2.04배 많은

최소유지 MO_2 가 요구된다고 볼 수 있다. 어류 혈액의 산소 포용량은 단위부피당 Hb 함량에 의존된다고 하면, 아가미를 통해 흡수하는 산소량은 호흡수와 Vg 조절 및 심장 박동을 여박으로 전환하여 새엽을 통과하는 수류에 대항하여 흐르는 혈류의 속도를 낮추어 산소 흡수를 높이는 기작 등이 관여될 것으로 추정된다. 어류가 수중의 산소 흡수와 섭취를 최대로 할 수 있는 기작(예, 적혈구 조절과 Hb 합성, 호흡수 및 Vg 최대화 등)은 제한적일 수밖에 없다고 생각된다. 수온 25°C에서 어체의 산소 요구량에 맞는 산소를 흡수하기 위해서는 15°C와 25°C의 S_{crit} 에 상응하는 용존산소량을 기준으로 환산하였을 때, 25°C에서는 15°C에 비하여 단위시간당 아가미 환류량이 최소 1.5배 이상 많아야 한다. 하지만 저산소에 노출된 flounder (*Platichthys flesus*), plaice (*Pleuronectes platessa*) 및 turbot (*S. maximus*)의 호흡수는 산소포화도가 낮아질수록 감소하였고(Steffensen *et al.*, 1982; Jia *et al.*, 2021), flounder와 plaice의 경우 수온 10°C에서 산소분압이 약 140, 93, 60 및 39 mmHg인 조건에 각각 30분 노출 시 산소분압이 낮을수록 호흡수당 Vg는 증가하지만 아가미의 산소 추출율이 감소하는 점을 고려하면 수온이 높을수록 환경 저산소에 의한 어체의 산소 부족과 이에 따른 스트레스는 훨씬 가중될 것으로 추정된다.

요 약

본 연구는 수온 15, 20 및 25°C에서 조피볼락 (*Sebastes schlegeli*)을 점진적인 저산소 조건에 노출시켜 호흡 대사율이 표준대사율(SMR) 이하로 감소하는 산소포화도, S_{crit} 를 평가하고, 수온별 S_{crit} 에 4시간 노출 후 혈액 성상의 변화를 조사하기 위하여 실시하였다. 수온 15, 20, 25°C에서 normoxic SMR은 각각 116.5±5.5, 188.6±4.2 및 237.4±6.8 mg $O_2/kg/hr$ 이었고, 호흡계수(Q_{10})는 15-20°C 구간에서는 2.62, 20-25°C에서는 1.58, 그리고 전 수온 범위의 15-25°C에서는 2.04였다. 수온 15, 20 및 25°C에서 S_{crit} 는 각각 22.1±1.2, 30.6±1.5 및 41.9±1.4 %였다. 수온별 S_{crit} 에 4시간 노출 후 혈액 Ht와 Hb 및 혈장 cortisol, glucose, 전해질(Na^+ , K^+ , Cl^-)과 삼

투질 농도는 모든 수온에서 normoxic water의 대조구에 비하여 유의하게 높았다. 수온 15, 20, 25°C의 normoxic water에서는 Ht, Hb 및 혈장 glucose 농도는 15°C에 비하여 20°C와 25°C에서, 혈장 cortisol, 전해질 및 삼투질 농도는 25°C에서 유의하게 높았다. 수온별 S_{crit} 의 저산소에 노출된 조피볼락은 수온이 높을수록 저산소에 의한 어체의 생리적 스트레스는 가중되는 것으로 나타났다.

References

- Abdel-Tawwab, M., Monier, M.N., Hoseinifar, S.H. and Faggio, C.: Fish response to hypoxia stress: growth, physiological, and immunological biomarkers. *Fish Physiol. Biochem.*, 45: 997-1013, 2019.
- Barton, B.A. and Iwama, G.K.: Physiological changes in fish from stress in aquaculture with emphasis on the response and effects of corticosteroids. *Annu. Rev. Fish Dis.*, 1: 3-26, 1991.
- Brett, J.R.: Environmental factors and growth. In *Fish physiology*, vol. 8. pp. 599-675,
- Hoar, W.S., Randall, D.J. and Brett, J.R., Academic Press, New York, 1979.
- Buentello, J.A., Gatlin III, D.M. and Neill, W.H.: Effects of water temperature and dissolved oxygen on daily feed consumption, feed utilization and growth of channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *Aquaculture*, 182: 339-352, 2000.
- Chabot, D., Steffensen, J.F. and A. P. Farrell, A.P.: The determination of standard metabolic rate in fishes. *J. Fish Biol.*, 88: 81-121., 2016.
- Choi, H.S., Myoung, J.I., Park, M.A. and Cho, M.Y.: A study on the summer mortality of Korean rockfish *Sebastes schlegeli* in Korea. *J. Fish Pathol.*, 22: 155-162, 2009.
- Do, Y.H., Min, B.H., Kim, Y.D. and Park, M.S.: Changes on hematological factors and oxygen consumption of Korean rockfish *Sebastes schlegeli* in high water temperature. *JFMSE*, 28: 738-745, 2016.
- Ellis, T., Yildiz, H.Y., Lopez-Olmeda, J., Spedicato, M.T., Tort, L., Øverli, Ø. And Martins, C.I.M.: Cortisol and finfish welfare. *Fish Physiol. Biochem.*, 38: 163-188, 2012.
- Fernandes, M.N. and Rantin, F.T.: Respiratory responses of *Oreochromis niloticus* (Pisces, Cichlidae) to environmental hypoxia under different thermal conditions. *J. Fish Biol.*, 35: 509-519, 1989.
- Gaulke, G.L., Dennis III, C.E., Wahl, D.H. and Suski, C.D.: Acclimation to a low oxygen environment alters the hematology of largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Fish Physiol. Biochem.*, 40: 129-140, 2014.
- Han, J.D. and Kim, H.Y.: Changes in respiratory metabolism and blood chemistry of olive flounder *Paralichthys olivaceus* exposed to hypoxia. *Korean J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 45-52, 2016.
- He, W., Cao, Z.D. and Fu, S.J.: Effect of temperature on hypoxia tolerance and its underlying biochemical mechanism in two juvenile cyprinids exhibiting distinct hypoxia sensitivities. *Comp. Biochem. Physiol.*, 187A: 232-241, 2015.
- Herbert, N.A. and Steffensen, J.F.: The response of Atlantic cod, *Gadus morhua*, to progressive hypoxia: fish swimming speed and physiological stress. *Mar. Biol.*, 147: 1403-1412, 2005.
- Jee, B.Y., Do, Y.H., Min, B.H., Park, M.S., Hwang, H.G., Myeong, J.I. and Cho, J.K.: Changes of blood parameters in Korean rockfish *Sebastes schlegeli* subjected to acute hypoxia at different water temperatures. *Korean J. Environ. Biol.*, 33: 412-418, 2015.
- Jia, Y., Wang, J., Gao, Y. and Huang, B.: Hypoxia tolerance, hematological, and biochemical response in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*. L). *Aquaculture*, 535: 1-8, 2021.
- Jobling, M.: Temperature tolerance and the final preferred-rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures. *J. Fish Biol.*, 19: 439-455, 1981.
- Jobling, M.: A study of some factors affecting rates of oxygen consumption of plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J. Fish Biol.*, 20: 501-516, 1982.
- Jung, J.H., Kim, H.N., Chae, Y.S. and Shim, W.J.: Biochemical responses of juvenile rockfish (*Sebastes schlegeli*) to low levels of dissolved oxygen in Gamak Bay. *Ocean. Sci. J.*, 49: 241-247, 2014.
- Kim, W.S., Yoon, S.J. and Gil, J.W.: Critical thermal maximum (CTM) of cultured black rockfish, *Sebastes schlegeli*. *J. Fish. Sci. Tech.*, 6: 59-65, 2003.
- Kir, M. and Demirci, Ö.: Thermal tolerance and standard metabolic rate of juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*, Linnaeus, 1758) acclimated to four temperatures. *J. Therm. Biol.*, 78: 209-213, 2018.
- Kir, M., Sunar, M.C. and Altındağ, B.C.: Thermal tolerance and preferred temperature range of juvenile meagre acclimated to four temperatures. *J. Therm. Biol.*, 65: 125-129, 2017.
- Kita, J., Tsuchida, S. and Setoguma, T.: Temperature

- preference and tolerance, and oxygen consumption of the marbled rockfish, *Sebastes marmoratus*. Mar. Biol., 125: 467-471, 1996.
- Lee, Y.S. and Lee, S.Y.: Factors affecting outbreaks of *Cochlodinium polykrikoides* blooms in coastal areas of Korea. Mar. Pollut. Bull., 52: 626-634, 2006.
- Lee, D.C., Park, Y.C., Jeon, C.Y., Yang, J.Y., Hur, Y.B., Kim, J.W. and Cho, K.C.: A report on the 2012 mass summer mortalities of black rockfish, *Sebastes schlegeli* in the Southeast Sea, Korea. J. Fish Pathol., 26: 173-183, 2013.
- Maxime, V., Pichavant, K., Boeuf, G. and Nonnotte, G.: Effect of hypoxia on respiratory physiology of turbot, *Scophthalmus maximus*. Fish Physiol. Biochem., 22: 51-59, 2000.
- McBryan, T.L., Anttila, K., Healy, T.M. and Schulte, P.M.: Responses to temperature and hypoxia as interacting stressors in fish: Implications for adaptation to environmental change. Integr. Comp. Biol., 53: 648-659, 2013.
- Oh, S.Y., Noh, C.H., Myoung, J.G. and Jo, J.Y.: Effects of water temperature and body weight on oxygen consumption rate of black rockfish, *Sebastes schlegeli*. Korean J. Ichthyol., 19: 1-7, 2007.
- Ott, M.E., Heisler, N. and Ultsch, G.R.: A re-evaluation of the relationship between temperature and the critical oxygen tension in freshwater fishes. Comp. Biochem. Physiol., 67A: 337-340, 1980.
- Pan, Y.K., Ern, R. and Esbaugh, A.J.: Hypoxia tolerance decreases with body size in red drum *Sciaenops ocellatus*. J. Fish Biol., 89: 1488-1493, 2016.
- Pichavant, K., Person-Le-Ruyet, J., Le Bayon, N., Severe, A., Le Roux, A. and Boeuf, G.: Comparative effects of long-term hypoxia on growth, feeding and oxygen consumption in juvenile turbot and European sea bass. J. Fish Biol., 59: 875-883, 2001.
- Rabalais, N.N., Díaz, R.J., Levin, L.A., Turner, R.E., Gilbert, D. and Zhang J.: Dynamics and distribution of natural and human-caused hypoxia. Biogeosciences, 7: 585-619, 2010.
- Randall, D.: The control of respiration and circulation in fish during exercise and hypoxia. J. Exp. Biol., 100: 275-288, 1982.
- Richards, J.G.: Physiological, behavioral and biochemical adaptations of intertidal fishes to hypoxia. J. Exp. Biol., 214: 191-199, 2011.
- Schurmann, H. and Steffensen, J.F.: Lethal oxygen levels at different temperatures and the preferred temperature during hypoxia of the Atlantic cod, *Gadus morhua* L. J. Fish Biol., 41: 927-934, 1992.
- Schurmann, H. and Steffensen, J.F.: Effects of temperature, hypoxia and activity on the metabolism of juvenile Atlantic cod. J. Fish Biol., 50: 1166-1180, 1997.
- Seo, K.S. and Lee, C.K.: *Cochlodinium* red tide effects on the respiration of abalone, *Haliotis discus hannai* Ino. Algae, 22: 241-246, 2007.
- Silkin, Y.A. and Silkina, E.N.: Effect of hypoxia on physiological-biochemical blood parameters in some marine fish. J. Evol. Biochem. Physiol., 41: 527-532, 2005.
- Soivio, A., Nikinmaa, M. and Westman, K.: The blood oxygen binding properties of hypoxia. J. Comp. Physiol., 136B, 83-87, 1980.
- Soldatov, A.A.: The effect of hypoxia on red blood cells of flounder: a morphologic and autoradiographic study. J. Fish Biol., 48: 321-328, 1996.
- Steffensen, J.F.: Some errors in respirometry of aquatic breathers: how to avoid and correct for them. Fish Physiol. Biochem., 6: 49-59, 1989.
- Steffensen, J.F.: Oxygen consumption of fish exposed to hypoxia: Are they all oxyregulators or are any oxyconformers? In Proceedings of the Ninth International Symposium on Fish Physiology, Toxicology and Water Quality, pp. 239-250, Brouner, C.J., Suvajdzic, K., Nilsson, G. and Randall, D., Ecosystems Research Division, Georgia, 239-250, 2006.
- Steffensen, J.F., Lomholt, P.J. and Johansen, K.: Gill ventilation and O₂ extraction during graded hypoxia in two ecologically distinct species of flatfish, the flounder (*Plutichthys flesus*) and the plaice (*Pleuronectes platessa*). Env. Biol. Fish., 7: 157-164, 1982.
- Thuy, N.H., Tien, L.A., Tuyet, P.N., Huang, D.T.T., Cong, N.V., Bayley, M., Wang, T. and Lefevre, S.: Critical oxygen tension increases during digestion in the perch *Perca fluviatilis*. J. Fish Biol. 76: 1025-1031, 2010.
- Tsuchida, S.: The relationship between upper temperature tolerance and final preferendum of Japanese marine fish. J. Therm. Biol., 20: 35-41, 1995.
- Tsuchida, S.: Experimental study on temperature preference of Japanese marine fish. Rep. Mar. Ecol. Res. Inst., 4: 11-66, 2002.
- Ultsch, G.R., Boschung, H. and Ross, M.J.: Metabolism, critical oxygen tension, and habitat selection in darters (*Etheostoma*). Ecology, 59: 99-107, 1978.
- White, A. and Fletcher, T.C.: The effect of physical disturbance, hypoxia and stress hormones on serum components of the plaice, *Pleuronectes platessa* L.

Comp. Biochem. Physiol., 93A, 455-461, 1989.
Yang, Y., Wang, Z., Wang, J., Lyu, F., Xu, K. and Mu,
W.: Histopathological, hematological, and biochem-

ical changes in high-latitude fish *Phoxinus lagowskii*
exposed to hypoxia. Fish Physiol. Biochem., 47:
919-938, 2021.

Manuscript Received : Nov 29, 2021

Revised : Dec 07, 2021

Accepted : Dec 08, 2021