

저산소에 노출된 참돔(*Pagrus major*)의 개체 크기에 따른 내성 비교

한지도* · 김흥윤**†

*국립수산과학원 남해수산연구소, **전남대학교 수산생명의학과

Comparison of tolerance of red seabream, *Pagrus major* exposed to hypoxia with body size

Ji-Do Han* and Heung-Yun Kim**†

*South Sea Fisheries Research Institute, National Institute Fisheries Science, Yeosu 59780, Korea

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

Experiments were performed to investigate hypoxia tolerance with body size of red seabream (*Pagrus major*) at 24°C. The rate of oxygen consumption was measured at an interval of 10 min using automated intermittent-flow respirometry. The weight-specific standard metabolic rate (SMR, mg O₂ kg⁻¹hr⁻¹) and critical oxygen saturation (S_{crit} , % air saturation) of the fish were measured under normoxic condition and progressive hypoxia with 0.6-786 g of fish weight (W), respectively. SMR typically decreased with increasing body weight based on $SMR=351.59 \cdot W^{-0.195}$ ($r^2=0.934$). S_{crit} was higher in larger fish than those of smaller fish in the range of 17.3-24.4%. The result of this study suggests that the smaller seabream can withstand in hypoxic waters better than the larger ones.

Key words: Hypoxia tolerance, Body size, Standard metabolic rate, Critical oxygen saturation (S_{crit}), Red seabream

서 론

해양의 용존 산소(DO) 농도를 지배하는 자연적 과정은 대기 산소의 용해, 해수 순환과 혼합, 해양 생물의 광합성 및 호흡이다(Keeling and Garcia, 2002; Bograd *et al.*, 2008). 이들 과정들은 지구 온난화에 의해 변화가 초래되어 해양의 DO 농도는 점차 감소하고 있다(Keeling and Garcia, 2002; Keeling *et al.*, 2010; Breitburg *et al.*, 2018). 대기 온도 상승은

해수의 산소 용해도 감소와 더불어 해양 표층의 온도 성층(thermal stratification)을 증가시키고, 이로 인하여 해역의 수직 혼합이 감소하면서 결국에는 수괴에 대기 중의 산소가 덜 용해되게 된다(Barnett *et al.*, 2005; Walter *et al.*, 2014). 해양에서 이와 같은 현상이 지속될수록 저산소 수역은 점차 심화되며(Gilly *et al.*, 2013), 또 외해로 확대되고 있다(Stramma *et al.*, 2012). 여기에 인위적인 과정을 통해 연안으로 유입되는 과량의 영양 염류와 이에 따른 부영양화는 해양의 저산소 상태를 가중시키는 것으로 알려져 있다(Diaz, 2001; Rabalais *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2010).

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

수생 동물의 저산소증(hypoxia)은 저산소 수중으로부터 어체의 산소 요구량에 맞는 산소 추출이 어렵거나 수중의 산소 가용성에 맞게 에너지 소비를 낮춰야 하는 산소포화도(% air saturation, PO_2)로 정의되고 있다(Farrell and Richards, 2009; Yoann *et al.*, 2019). PO_2 는 어류의 대사 범위(metabolic scope)를 제한하는 가장 중요한 환경 요인이며, 대사 범위는 개체의 최대 대사율과 생명 유지에 필요한 최소 대사율 즉, 표준대사율(standard metabolic rate, SMR) 사이의 차로 표시한다(Fry, 1971; Claireaux *et al.*, 2000; Townhill *et al.*, 2017). 어류는 PO_2 가 저산소 불감증을 보이는 구간 이하가 되면 대사 범위는 줄어들고, 호기성 대사로서는 SMR을 유지할 수 없게 된다(Nilsson *et al.*, 2004; Nilsson and Östlund-Nilsson, 2008; Farrell and Richards, 2009). 어류의 대사율(metabolic rate, MO_2)이 SMR 이하가 될 때의 PO_2 또는 어체가 호기성 대사에서 혐기성 대사로 전환될 때의 PO_2 를 임계 산소포화도(critical oxygen saturation, S_{crit})로 나타낸다(Farrell and Richards, 2009; Richards, 2011; Chabot *et al.*, 2016). 어류는 S_{crit} 이하에서 호기성 대사를 혐기성 해당 작용으로 대체하지만 혐기성 대사는 에너지 효율이 아주 낮고 체내에 젖산 등의 독성 산물이 축적됨으로 일시적인 해결책이 될 뿐이며, 점차 생리적 평형 상실을 보이면서 치사에 이르게 된다(Claireaux and Chabot, 2016; Chabot *et al.*, 2016). 저산소에 노출된 어류는 수중에서 DO 추출을 최대화 하기 위해 아가미 표면적과 환수율, 유영 수심, 혈중 hemoglobin (Hb) 및 Hb의 산소 친화도를 증가시키는 보상 기전을 가동하지만(Mandic *et al.*, 2009; Perry *et al.*, 2009), species-specific S_{crit} 이하에서는 산소 섭취를 조절하지 못해 MO_2 가 PO_2 에 의존되는 이른바 산소순응자로 보고되어 있다(Dupont-Prinet *et al.*, 2013; Han and Kim, 2016; Synder *et al.*, 2016; Mattiasen *et al.*, 2020; Kim, 2021). 따라서 S_{crit} 는 개체나 어종별 저산소 내성을 평가하는 유용한 지표가 되고(Snyder *et al.*, 2016; Chabot *et al.*, 2016), S_{crit} 가 낮을수록 저산소 수중에서 산소 이용 능력이 높다는 것을 의미한다(Snyder *et al.*, 2016; Pan *et al.*, 2016). 어류의 산소 이용 능력은 서식지 적합성(Heath *et al.*, 2012; Gallo and Levin, 2016)과

분포를 제한(Pihl *et al.*, 1991; Eby and Crowder, 2002; Mattiasen *et al.*, 2020)하는 결정자로 작용하며, DO가 한정되는 수역에서 어류의 건강도는 저산소 내성 정도에 의존되고(La Pointe *et al.*, 2014), 저산소 내성은 종간(Pihl *et al.*, 1991; Wannamaker and Rice, 2000; Townhill *et al.*, 2017) 및 종내(Claireaux and Lagardere, 1999; Mandic *et al.*, 2009; Claireaux *et al.*, 2013; Pan *et al.*, 2016)에서도 다른 것으로 알려져 있다.

한편, 생육 단계별로 PO_2 가 상이한 수역에 서식하는 어종의 생존율은 서식처의 가장 낮은 PO_2 에 대한 내성 정도에 따라 달라지며(Nelson and Lipkey, 2015), S_{crit} 가 낮으면 수중의 PO_2 가 낮더라도 어체는 혐기성 대사에 의존하지 않기 때문에 생존율은 높아진다(Nilsson and Östlund-Nilsson, 2008). 어류의 개체 크기에 따른 저산소 내성에 관해서는 MO_2 를 지표로 많은 어종을 대상으로 조사되었지만 MO_2 측정법(closed or intermittent-flow respirometry)과 시수의 PO_2 조절 방법(Synder *et al.*, 2016), 시험 어류의 크기가 제한적이거나 특정한 생활사 단계에 한정되고, 어종의 서식 생태 등과 결부되어(Pan *et al.*, 2016) 그 결과는 다양하다고 하였다(Nilsson and Östlund-Nilsson, 2008; Synder *et al.*, 2016). 하지만 현재까지 국내에서 해양 어류의 S_{crit} 를 조사한 결과는 넙치(Han and Kim, 2016)와 조피볼락(Kim, 2021)에 대한 단편적 보고가 있으나 어류의 생존과 분포에 미치는 저산소 영향을 파악하는데 유용한 정보가 되는 생육 단계별 또는 개체 크기에 따른 저산소 내성 연구는 전무하다.

참돔(*Pagrus major*)은 우리나라 전 해역에 분포하고, 산란기 외에는 대륙붕 수심 30-150 m인 암초 지대에 주로 서식하는 산업적으로 유용한 어종이다(Kim *et al.*, 2004). 최근 들어 지구 온난화에 의한 수온 상승과 해역의 부영양화로 인해 야기되는 저산소 수역은 해양 생태계와 양식 산업을 위협하는 요인이 되고 있다(McBryan *et al.*, 2013; Jung *et al.*, 2014; Kir *et al.*, 2017). 본 연구는 수온 24°C에서 체중 0.6-786 g 범위의 참돔 52개체의 크기별로 SMR을 측정 후 점진적인 저산소 조건에 노출시켜 측정된 S_{crit} 를 지표로 개체 크기에 따른 저산소 내성을 비교하여 생태학적 및 양식생리학적 기초

자료를 제공할 목적으로 실시하였다.

재료 및 방법

실험어

실험에 사용된 참돔(*Pagrus major*)은 2021년 5월에 경남 통영시 산양읍 연안의 육상양식장에서 생산된 치어(체중 0.58 ± 0.11 g)와 같은 해 9월과 이듬해 6월에 전남 여수시 돌산읍 연안 가두리에서 사육중인 개체(체중 6.1~732.3 g)를 확보하였다. 실험어는 항온 사육실 내의 순환 여과식 FRP 원형수조(수량, 1톤)에 분산하여 수용하였고, 사육 수온은 참돔 자치어와 미성어의 적합 수온으로 보고된 $17\text{--}26^\circ\text{C}$ (Tsuchida, 2002)를 감안하여 24°C 에 사육하면서 실험에 사용하였다. 먹이는 시판 배합사료를 매일 생체 중량(체중)의 2-3% 정도를 공급하였고, 환수는 순환 수량의 절반($\approx 2.5 \text{ m}^3$)을 7-10일 주기로 교환하였다. 사육 동안 수질 분석기(YSI 6920, USA)로 측정된 수온, 염분 및 pH는 각각 $24.2 \pm 0.3^\circ\text{C}$, 32.7 ± 0.4 psu 및 8.02 ± 0.06 이었고, 실험어는 실험 수온에서 최소 2주 이상 순치 사육하였으며, 실험 시작 전에는 2일간 절식하였다.

MO₂ 측정 장치와 환경 조절

MO₂ 측정 장치는 아크릴 사각 수조(140 cm×55 cm×40 cm, 수량 250 L) 2개에 PC로 제어하는 간헐적 환수 방식의 호흡측정장치(automated intermittent-flow respirometer, AIFR)와 AIFR이 설치된 아크릴 수조의 수온과 PO₂ 조절장치로 구성되었고, 이들 장치의 상세는 Kim (2021)에 기술된 바와 같다.

MO₂ 측정과 표준대사율(SMR)

실험어는 실험 시작 전에 MS-222 (100 mg/L, Sigma-Aldrich)로 마취시켜서 체중을 측정된 뒤 순치 수온의 호흡실에 수용하였다. 이어서 호흡실은 AIFR을 환수 주기(flush period)로 설정하여 실험어의 취급과 호흡실 폐쇄 환경에 순치되도록 하룻밤 방치한 후 MO₂ 측정을 시작하였다. 아크릴 재질의 호흡실 부피는 체중 10 g 이하의 경우 0.5 L을 사용하였고, 어체 크기별로 사용된 호흡실 4세트(4개/

세트)의 부피당 체중 비는 평균 0.06 kg/L이었다. MO₂ 측정 동안 호흡실과 O₂ 전극실(fiber optic O₂ probe, PreSens DP-PS3, Denmark) 사이의 recirculation pump와 환수용 flush pump (Eheim 1046, Germany)의 유량은 어체 크기와 호흡실 부피에 따라 tubing clamp로써 2~5 L/min 범위로 조절하였다. 모든 실험에서 1회의 MO₂ 측정은 10분 주기로 구성되었다(5-6분간 환수, flush period; 1분간 호흡실과 O₂ 전극실의 순환 tubing내 해수의 혼합, wait period; 3-4분간 MO₂ 측정, measuring period). 수온 24°C 와 PO₂ 90% 이상에서 개체 크기별 SMR 측정을 위한 호흡 측정 지속 시간은 최소 MO₂가 안정적으로 관측되는데 담보되는 24시간 동안 실시하였다(Chabot *et al.*, 2016). MO₂의 측정치 가운데 measuring period 동안 실험어의 호흡에 의해 감소된 PO₂의 회귀식 결정계수(r^2)가 <0.95인 측정치는 data에서 제외하였다. MO₂ 바탕 시험은 24시간 동안 MO₂ 측정 종료 후 호흡실에서 실험어를 수거한 뒤 1시간 동안 시험 해수와 호흡실 내의 수생균이 소비한 산소량을 측정하여 MO₂에서 공제하였다. SMR은 24시간 반복 측정치 중에서 최저 MO₂의 하위 10% 평균치(the lowest 10% MO₂, Chabot *et al.*, 2016)로 나타내었다. MO₂는 다음의 식으로 산출되었다.

$$MO_2 = \alpha \cdot V_{RC} \cdot \beta W^{-1}$$

여기서 MO₂는 체중 kg당 1시간의 호흡 대사율($\text{mgO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ hr}^{-1}$), α 는 실험어가 measuring period에 소비한 DO (% air saturation)의 1시간 환산치에서 MO₂ 바탕 시험치를 공제한 값, V_{RC} 는 호흡실 부피(tubing 포함)에서 실험어의 체적(mL/g)을 뺀 호흡실 순환 해수의 부피(L), β 는 실험 수온과 염분에서 해수의 산소 용해도($\text{mg O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ \%}^{-1}$)이다. W는 MO₂ 측정이 끝난 후 어체 표면의 물기를 티슈로 닦아내고 전자저울(OHAUS PAG2 102C)로 0.01 g까지 측정된 체중(kg)을 나타낸다.

저산소 내성

실험은 24시간 동안 PO₂가 90% 이상인 조건에서 MO₂를 측정된 다음 PO₂를 80, 60, 40%로 낮추어서 각각 1시간 동안, PO₂ 30, 25, 20, 15, 10%에서

는 각각 30분간 MO_2 를 측정하였다. S_{crit} 는 개체 크기별 실험어의 MO_2 가 SMR 이하로 감소하는 PO_2 별 MO_2 의 회귀 직선이 SMR과 교차하는 지점의 PO_2 이고, AutoResp software (Loligo Systems)를 통하여 산출하였다. 실험어는 체중 0.6-786 g 범위의 52개체가 사용되었고, 수온 24°C에서 해수(염분, 33 psu)의 PO_2 100%는 6.95 mg O_2/l 에 상당한다.

자료의 회귀분석

측정 자료는 SigmaPlot 13.0 (Systat Software, USA)로서 SMR, S_{crit} 및 체중(W) 간의 함수 관계를 분석하였다.

결과 및 고찰

표준대사율(SMR)

수온 24°C의 normoxic water에서 24시간 동안 참돔의 MO_2 를 측정한 결과로부터 최저 MO_2 의 하위 10% 평균치로서 산출한 SMR (mg O_2 kg⁻¹hr⁻¹)은 Fig. 1과 같다. 체중(W) 0.6-786 g 범위의 참돔 SMR은 $SMR=351.59 \cdot W^{-0.195}$ ($r^2=0.934$, $p<0.001$)의 관계식으로 표시할 수 있었고, 체중이 증가함에 따라 SMR은 감소하는 유형을 보여주었다. 수온 24°C에서 참돔의 SMR에 대한 체중 영향 지수(power)는 0.805(=1-0.195)로 산출되었다. 양대수 좌표(log scale)에 나타낸 SMR은 $\log SMR=2.546-0.195 \cdot \log W$ 의 관

계식으로 개체 크기가 클수록 SMR은 직선적으로 감소하는 경향을 나타내었다(Fig. 2).

MO_2 를 지표로 어류의 저산소 내성을 평가하는 과정에는 SMR이 과대 평가되는 경우 S_{crit} 가 과대 평가되는 결과가 초래됨으로 신뢰할 수 있는 MO_2 측정 방법에 따라 정확한 SMR 측정이 전제 조건이라 하였다(Claireaux and Chabot, 2016; Snyder *et al.*, 2016). SMR은 실험 수온에 잘 순치된 실험어를 대상으로 섭식한 먹이의 소화 및 영양소 흡수와 같은 특이동적작용(specific dynamic action)이 수반되지 않고, 물리적 자극이 없는 안정적 inactive 상태에 처한 개체의 에너지 소비율로 정의한다(Chabot *et al.*, 2016; Rosewarne *et al.*, 2016). 야생의 어류는 안정적 inactive 상태에 있는 경우가 흔치 않기 때문에 SMR의 생태적 중요성은 제한적일 것으로 생각할 수 있지만 수역이 저산소 상태로 변화되거나 환경 수온이 생육 적합 범위를 과도하게 벗어나는 시기 및 극심한 먹이 부족 기간에는 SMR을 증가하는 일상적인 활동이 거의 불가능할 정도로 산소 전달 체계에 부담이 가해 진다(Chabot *et al.*, 2016). 따라서 SMR은 어류의 대사적 성능을 나타내는 대사 범위와 서식지 분포에 영향을 미치는 결정 인자로, 또한 성장률과 생활 방식 등에 대한 잠재적 영향 인자로 두루 작용하기 때문에 생태학적으로 밀접한 관련성이 있는 생리적 반응이라고 하였다(Fry, 1971; Cutts *et al.*, 2002; Millidine *et al.*, 2009;

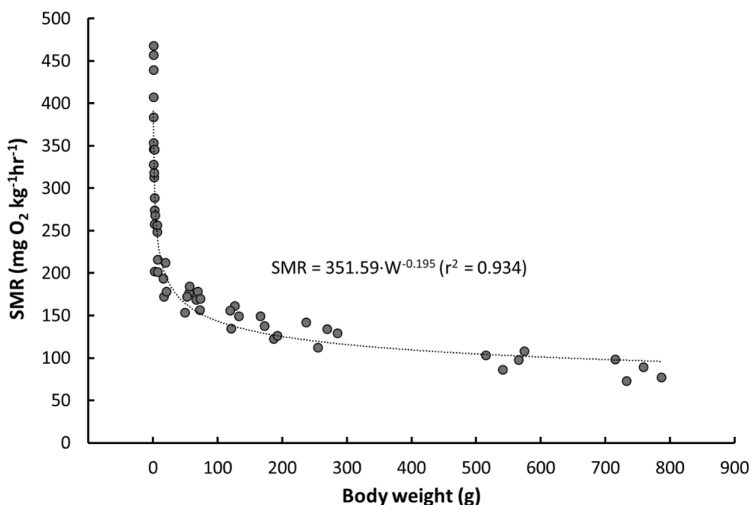


Fig. 1. Standard metabolic rate (SMR) of red seabream, *Pagrus major* under normoxic waters at 24°C. Data points are the average of the lowest 10% metabolic rates for measuring 24 hr.

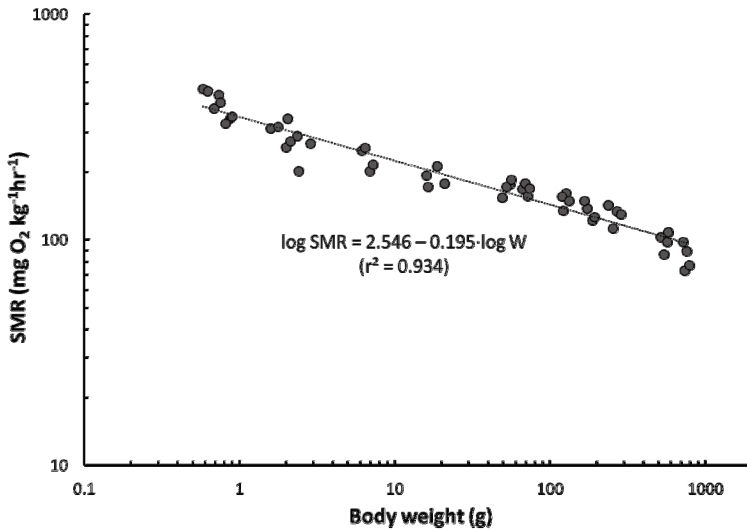


Fig. 2. Linear regression of standard metabolic rate (SMR) of red seabream, *Pagrus major* under normoxic water at 24°C. Data points are the average of the lowest 10% metabolic rates for measuring 24 hr.

Metcalf *et al.*, 2016). 본 연구에서 참돔의 SMR은 체중(W)이 증가함에 따라 감소하였고, $SMR = kW^{b-1}$ 로 나타낸 관계식의 k 와 b 는 각각 species-specific 상수 및 체중의 영향 지수(Nilsson and Östlund-Nilsson, 2008; Lucas *et al.*, 2014)이다. 참돔의 체중 영향 지수($b=0.805$)는 경골 어류에서 보고된 0.79-0.89(Clarke and Johnston, 1999; Nilsson and Östlund-Nilsson, 2008; Kraskura *et al.*, 2023)의 범위였으며, (b-1)로 나타낼 경우 -0.11에서 -0.21에 상응하여 다른 많은 어류들에 대한 결과와 유사하였다. 멱함수(power function) 관계로 나타낸 SMR을 $\log \cdot SMR = 2.546 - 0.195 \cdot \log W$ 의 회귀식으로 변형하면 결정 계

수(r^2)는 0.934이고, 직선적으로 감소하였는데 이는 개체 크기에 따른 체중 변화에 의한 현상으로 여겨진다.

저산소 내성

수온 24°C의 normoxic water에서 PO₂ 80-10%의 hypoxic water에 단계적으로 노출시켜서 S_{crit} 를 측정된 결과는 Fig. 3과 같다. 참돔의 체중(W)과 S_{crit} 사이에는 $S_{crit} (\%) = 2.316 \cdot \log W + 17.805$ ($r^2=0.682$, $p<0.001$)의 회귀직선식으로 나타낼 수 있었다. 체중 0.6-786 g인 참돔의 S_{crit} 는 17.3-24.4%로서 개체 크기가 클수록 S_{crit} 가 증가하여 작은 개체가 저산

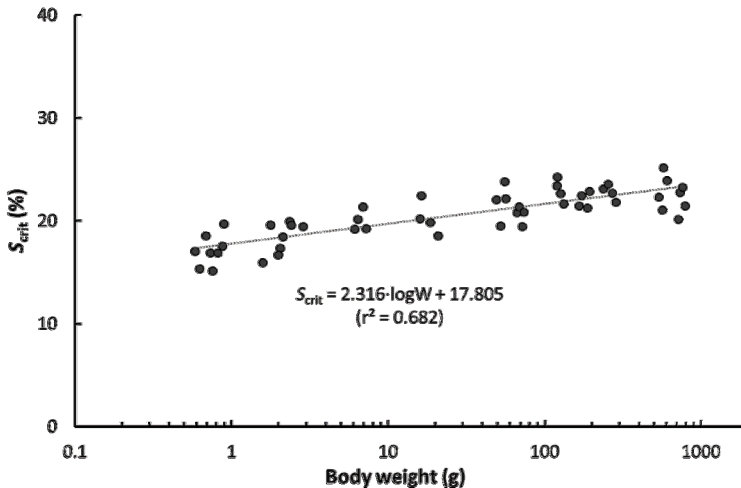


Fig. 3. Critical oxygen saturation (S_{crit} , % air saturation) of red seabream, *Pagrus major* exposed to progressive hypoxia following SMR measurements under normoxic water for 24 hr.

소 내성이 높음을 보여주었다.

어류는 체중이 100배 증가하면 MO_2 는 40-60배 증가하므로 단위 체중당 MO_2 가 적은 큰 개체가 저산소 내성이 다소 높을 것이라 하였다(Sloman *et al.*, 2006). 이러한 주장은 아가미 표면적이 개체 크기가 클수록 체중에 대한 멱함수 관계로 증가하고, 체중 영향 지수 b 값은 0.76-0.90으로서 체중과 MO_2 간의 b 값 범위와 유사한 것을 근거로 들었다. 그러나 아가미 표면적은 산소 섭취와 밀접한 관련이 있지만 개체 크기가 클수록 개체당 MO_2 증가와 더불어 아가미 표면적이 직선적으로 증가하고(Nilsson and Östlund-Nilsson, 2008), 아가미 확산 거리는 개체 크기의 영향을 받지 않지 않음으로(Kisia and Hughes, 1992) 개체 크기에 따른 저산소 내성 차이를 아가미 표면적으로서 설명하기 어렵다고 하였다(Pan *et al.*, 2016). Nilsson and Östlund-Nilsson (2008)은 어류의 저산소 내성에 미치는 개체 크기의 영향에 대하여 의견이 분분한 부분과 관련하여 저산소 내성 이면의 생리적 기전에 관한 의견을 기존의 자료들을 바탕으로 제시하였다. 먼저, 어체 크기는 저산소 조건에서 산소 섭취 능력에 영향을 주지 않는데 그 이유는 다양한 크기를 아울러 아가미 표면적은 MO_2 에 부합되어 개체 크기가 클수록 아가미 표면적과 개체당 MO_2 가 증가하며, 어떤 종에서 개체 크기에 따라 저산소 내성에 차이가 있다면 상이한 생활 방식과 서식지의 적응을 반영한다. 다음으로, 심각한 저산소나 무산소 동안 어류가 생존을 위해 혐기성 대사에 의존한다면 작은 개체는 높은 weight-specific MO_2 로 인해 혐기성 대사산물(젖산, H^+)에 의해 치사 수준에 도달하거나 글리코겐이 소진될 것이기 때문에 큰 개체가 작은 개체를 능가하는 명확한 이점이 있다. 마지막으로, 예외적으로 높은 산소 친화도를 가진 Hb과 대체적인 혐기성 최종 산물(에탄올)을 포함하여 저산소에 고도로 적응하도록 진화한 어종들은 자연 선택이 생리적 기능 증대보다 저산소 내성에 대한 훨씬 강력한 결정 요인이 될 수 있다고 하였다.

Elshout *et al.* (2013)은 담수어류 68종에 대한 생활사 단계별 저산소 최소영향농도(LOEC) 연구에서 치어는 성어에 비하여 저산소 내성이 높다고 하였다. 치어와 성체 사이의 이러한 차이는 체중에

따른 MO_2 증가가 아가미 표면적을 증가시키는 기전에 의해 보상을 받고, 단위 체중당 산소 흡수 능력이 개체 크기와 무관하다면 생활 방식이나 서식지의 환경 변화에 대한 적응을 반영하는 것이라 하였다. Nelson and Lipkey (2015)는 휴식 상태의 어류는 유영 개체에 비하여 5배 이상 저산소 내성이 높았는데, 이는 휴식 중인 개체는 저산소 내성을 결정하는 다른 환경 요인들이 작용할 것으로만 추정하였다. 그리고 Burleson *et al.* (2001)은 PO_2 를 달리한 water race way를 이용하여 large mouthbass, *Micropterus salmoides*의 개체 크기별로 저산소 도피 및 산소포화도 선택 반응을 조사한 바, PO_2 27% 이하에서는 도피 반응을 보였지만 작은 개체(23-500 g)가 큰 개체(1,000-3,000 g)에 비하여 PO_2 가 낮은 수로를 선택하여 이 종은 저산소 수역을 감지하고 도피할 수 있으며, 성장과 활동을 위해 그들의 대사 범위를 유지할 수 있는 PO_2 수역을 선택한다고 주장하였다. 최근에 들어 Chabot *et al.* (2016)은 MO_2 를 지표로 저산소 내성 평가 시 반드시 요구되는 SMR에 대한 개량된 측정 방법을, Synder *et al.* (2016)은 간헐적 환수식의 MO_2 측정법(intermittent-flow respirometry)에 의한 S_{crit} 의 최적 측정법을 제안하고, closed respiratory에 의해서는 S_{crit} 가 과대 평가된다고 하였다. Pan *et al.* (2016)은 연안성 어종인 red drum에 대하여 Chabot *et al.* (2016)과 Synder *et al.* (2016)의 제안을 준용해서 개체 크기의 범위를 체중 0.26-686 g으로 하여 red drum, *Sciaenops ocellatus*의 S_{crit} 를 측정할 바, S_{crit} 는 14.35-25.12%로서 개체 크기가 클수록 높은 값을 보여 작은 개체가 큰 개체보다 저산소 수역을 서식처 또는 포식자로부터 은신처로 용이하게 활용(Burleson *et al.*, 2001; Elshout *et al.*, 2013)할 수 있는 생태적 장점이 될 수 있다고 하였다. 이들은 개체 크기가 저산소 내성 차이에 미치는 가능성 있는 기전으로서 작은 개체가 큰 개체에 비해 산소친화성이 높은 Hb을 보유한다면 저산소 수중에서 효율적으로 산소를 공급할 수 있고, 저산소는 어류의 과환류(hyperventilation)를 유도하며(Ern and Esbaugh, 2016), red drum의 심호흡 반응은 개체 크기에 따라 다르기 때문에 작은 개체에서 이러한 기전들이 S_{crit} 를 낮게 할 가능성이 있을 것으로 추정하였다

(Pan *et al.*, 2016). 본 연구에서 체중 0.6-786 g 범위의 참돔의 S_{crit} 는 17.3-24.4%로서 개체 크기가 클수록 S_{crit} 가 증가하였다. 생활사 단계에서 참돔의 경우 개체 크기에 따른 Hb의 산소 친화성 차이 유무 등과 같은 수중의 저산소에 대응하는 유용한 생리적 기전들에 대한 조사가 향후 요구되지만, 작은 개체에서 S_{crit} 가 낮은 값을 보이는 점은 생태적으로는 작은 개체가 큰 개체보다 저산소 수역을 서식처 또는 포식자로부터의 은신처로 용이하게 활용할 가능성이 있으며, 연안 해역에서 발생하는 저산소 환경(Jung *et al.*, 2014)에서 작은 개체는 큰 개체에 비해 그들의 생존율을 높일 수 있는 장점이 될 것으로 여겨진다.

요 약

본 연구는 수온 24°C에서 체중 0.6-786 g 범위의 참돔 52개체의 SMR을 측정 후 점진적인 저산소 조건에 노출시켜서 S_{crit} 를 측정하여 개체 크기에 따른 저산소 내성을 평가할 목적으로 실시하였다. SMR ($\text{mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ hr}^{-1}$)은 $\text{SMR}=351.59 \cdot W^{-0.195}$ ($r^2=0.934$, $p<0.001$)의 관계식으로 표시할 수 있었고, 체중(W) 증가에 따라 감소하는 경향을 보여주었다. 참돔의 체중과 S_{crit} 사이에는 $S_{crit}(\%)=2.316 \cdot \log W + 17.805$ ($r^2=0.682$, $p<0.001$)의 회귀직선식으로 나타낼 수 있었고, 체중 0.6-786 g인 개체의 S_{crit} 는 17.3-24.4% 범위에서 개체 크기가 클수록 증가하여 작은 개체가 저산소 내성이 높은 것으로 나타났다.

References

- Barnett, T.P., Pierce, D.W., AchutaRao, K.M., Glecker, P.J., Santer, B.D., Gregory, J.M. and Washington, W.M. (2005). Penetration of human-induced warming into the world's oceans. *Science*, 309: 284-287. <https://doi.org/10.1126/science.1112418>
- Bograd, S.J., Castro, C.G., Lorenzo, E.D., Palacios, D. M., Bailey, H., Gilly, W., and Chavez, F.P. (2008). Oxygen declines and the shoaling of the hypoxic boundary in the California Current. *Geophys. Res. Lett.*, 35: L12607. <https://doi.org/10.1029/2008GL034185>
- Breitburg, D., Levin, L.A., Oschlies, A., Grégoire, M., Zhang, J. (2018). Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science*, 359: eaam7240. <https://doi.org/10.1126/science.aam7240>
- Burleson, M.L., Wilhelm, D.R. and Smatresk, N.J. (2001). The influence of fish size on the avoidance of hypoxia and oxygen selection by largemouth bass. *J. Fish Biol.*, 59: 1336-1349. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2001.1745>
- Chabot, D., Steffensen, J.F. and Farrell, A.P. (2016). The determination of standard metabolic rate in fishes. *J. Fish Biol.*, 88: 81-121. <https://doi.org/10.1111/jfb.12845>
- Claireaux, G. and Chabot, D. (2016). Responses by fishes to environmental hypoxia: Integration through Fry's concept of aerobic metabolic scope. *J. Fish Biol.*, 88: 232-251. <https://doi.org/10.1111/jfb.12833>
- Claireaux, G. and Lagardère, J.P. (1999). Influence of temperature, oxygen and salinity on the metabolism of the European sea bass. *J. Sea Res.* 42: 157-168. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(99\)00019-2](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(99)00019-2)
- Claireaux, G., Théron, M., Prineau, M., Dussauze, M., Xavier-Merlin, F. and Le Floch, S. (2013). Effects of oil exposure and dispersant use upon environmental adaptation performance and fitness in the European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Aquatic Toxicology* 130-131: 160-170. <http://doi.org/10.1016/j.aquatox.2013.01.004>
- Claireaux, G., Webber, D.M., Lagardere, J.P. and Kerr, S.R. (2000). Influence of water temperature and oxygen on the aerobic metabolic scope of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *J. Sea Res.*, 44: 257-265. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(00\)00053-8](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(00)00053-8)
- Clarke, A. and Johnston, N.M. (1999). Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish. *J. Anim Ecol.*, 68: 893-905. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00337.x>
- Cutts, C.J., Metcalfe, N.B. and Taylor, A.C. (2002). Juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) with relatively high standard metabolic rates have small metabolic scopes. *Functional Ecology*, 16: 73-78. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00603.x>
- Diaz, R.J. (2001). Overview of Hypoxia around the World. *J. Environ. Qual.*, 30: 275-281. <https://doi.org/10.2134/jeq2001.302275x>
- Dupont-Prinet, A., Vagner, M., Chabot, D. and Audet, C. (2013). Impact of hypoxia on the metabolism of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 70: 461-469. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0327>
- Eby, L.A. and Crowder, L.B. (2002). Hypoxia-based habitat compression in the Neuse River Estuary:

- context-dependent shifts in behavioral avoidance thresholds. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59: 952-965. <https://doi.org/10.1139/f02-067>
- Elshout, P.M.F., Pires, L.M.D., Leuven, R.S.E.W., Bonga, S.E.W and Hendriks, A.J. (2013). Low oxygen tolerance of different life stages of temperate freshwater fish species. *J. Fish Biol.*, 83: 190-206. <https://doi.org/10.1111/jfb.12167>
- Ern, R. and Esbaugh, A.J. (2016). Hyperventilation and blood acid-base balance in hypercapnia exposed red drum (*Sciaenops ocellatus*). *Journal of Comparative Physiology B* 186, 447-460. <https://doi.org/10.1007/s00360-016-0971-7>
- Farrell, A.P. and Richards, J.G. (2009). Defining hypoxia: an integrative synthesis of the responses of fish to hypoxia. In *Fish Physiology: Hypoxia*, Vol. 27, pp. 487-503, Richards, J.G., Farrell, A.P. and Brauner, C.J., Academic Press, San Diego, CA. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)00011-3](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)00011-3)
- Fry, F.E.J. (1971). The effect of environmental factors on the physiology of fish. In *Fish physiology*, Vol. 6, pp. 1-98, Hoar, W.S. and Randall, D.J., Academic Press, New York. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60146-6](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60146-6)
- Gallo, N.D. and Levin, L.A. (2016). Fish ecology and evolution in the world's oxygen minimum zones and implications of ocean deoxygenation. *Adv. Mar. Biol.*, 74: 117-198. <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2016.04.001>
- Gilly, W.F., Beman, J.M., Litvin, S.Y. and Robison, B.H. (2013). Oceanographic and biological effects of shoaling of the oxygen minimum zone. *Annu. Rev. Mar. Sci.*, 5: 393-420. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120710-100849>
- Han, J.D. and Kim, H.Y. (2016). Changes in respiratory metabolism and blood chemistry of olive flounder *Paralichthys olivaceus* exposed to hypoxia. *Korean J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 45-52. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2016.0045>
- Heath M.R., Neat, F.C., Pinnegar, J.K., Reid, D.G., Sims, D.W. and Wright, P.J. (2012). Review of climate change impacts on marine fish and shellfish around the UK and Ireland. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.* 22: 337-367. <https://doi.org/10.1002/aqc.2244>
- Jung, J.H., Kim, H.N., Chae, Y.S. and Shim, W.J. (2014). Biochemical responses of juvenile rockfish (*Sebastes schlegeli*) to low levels of dissolved oxygen in Gamak Bay. *Ocean. Sci. J.*, 49: 241-247. <https://doi.org/10.1007/s12601-014-0024-7>
- Keeling, R.F. and Garcia, H.E. (2002). The change in oceanic O₂ inventory associated with recent global warming. *PNAS*, 99: 7848-7853. <https://doi.org/10.1073/pnas.122154899>
- Keeling, R.F., Kortzinger, A. and Gruber, N. (2010). Ocean deoxygenation in a warming world. *Annu. Rev. Mar. Sci.*, 2: 199-229. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163855>
- Kim, H.Y. (2021). Changes in metabolic rate and hematological parameters of black rockfish (*Sebastes schlegeli*) in relation to temperature and hypoxia. *J. Fish Pathol.*, 34: 213~224. <https://doi.org/10.7847/jfp.2021.34.2.213>
- Kim, Y.S., Han, K.H., Kang, C.B. and Kim, J.B. (2004). Commercial fishes of the coastal and offshore waters in Korea. p. 175. 2nd ed., Hangeul, Pusan.
- Kir, M., Sunar, M.C. and Altındağ, B.C. (2017). Thermal tolerance and preferred temperature range of juvenile meagre acclimated to four temperatures. *J. Therm. Biol.*, 65: 125-129. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2017.02.018>
- Kisia, S.M. and Hughes, G.M. (1992). Estimation of oxygen-diffusing capacity in the gills of different sizes of a tilapia, *Oreochromis niloticus*. *J. Zool.*, 227: 405-415. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1992.tb04403.x>
- Kraskura, K., Hardison, E.A. and Eliason, E.J. (2023). Body size and temperature affect metabolic and cardiac thermal tolerance in fish. *Sci. Rep.*, 13: 17900. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-44574-w>
- La Pointe, D., Vogelbein, W.K., Fabrizio, M.C., Gauthier, D.T. and Brill, R.W. (2014). Temperature, hypoxia, and mycobacteriosis: effects on adult striped bass *Morone saxatilis* metabolic performance. *Dis. Aquat. Org.*, 108: 113-127. <https://doi.org/10.3354/dao02693>
- Lucas, J., Schouman, A., Lyphout, L., Cousin, S. and Lefrancois, C. (2014). Allometric relationship between body mass and aerobic metabolism in zebrafish *Danio rerio*. *J. Fish Biol.*, 84: 1171-1178. <https://doi.org/10.1111/jfb.12306>
- Mandic, M., Todgham, A.E. and Richards, J.G. (2009). Mechanisms and evolution of hypoxia tolerance in fish. *Proc. R. Soc. B*, 276: 735-744. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1235>
- Mattiasen, E.G., Kashef, N.S., Stafford, D.M., Logan, C.A., Sogard, S.M., Bjorkstedt, E.P. and Hamilton, S.L. (2020). Effects of hypoxia on the behavior and

- physiology of kelp forest fishes. *Glob. Change Biol.*, 26: 3498-3511. <https://doi.org/10.1111/gcb.15076>
- McBryan, T.L., Anttila, K., Healy, T.M. and Schulte, P.M. (2013). Responses to temperature and hypoxia as interacting stressors in fish: Implications for adaptation to environmental change. *Integr. Comp. Biol.*, 53: 648-659. <https://doi.org/10.1093/icb/ict066>
- Metcalf, N.B., Van Leeuwen, T.E. and Killen, S.S. (2016). Does individual variation in metabolic phenotype predict fish behaviour and performance? *J. Fish Biol.*, 88: 298-321. <https://doi.org/10.1111/jfb.12699>
- Millidine, K.J., Armstrong, J.D. and Metcalfe, N.B. (2009). Juvenile salmon with high standard metabolic rates have higher energy costs but can process meals faster. *Proc. R. Soc. B*, 276: 2103-2108. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0080>
- Nelson, J.A. and Lipkey, G.K. (2015). Hypoxia tolerance variance between swimming and resting striped bass *Morone saxatilis*. *J. Fish Biol.*, 87: 510-518. <https://doi.org/10.1111/jfb.12735>
- Nilsson, G.E., Hobbs, J.P., Munday, P.L. and Ostlund-Nilsson, S. (2004). Coward or braveheart: extreme habitat fidelity through hypoxia tolerance in a coral-dwelling goby. *J. Exp. Biol.*, 207: 33-39. <https://doi.org/10.1242/jeb.00713>
- Nilsson, G. E. & Östlund-Nilsson, S. (2008). Does size matter for hypoxia tolerance in fish? *Biol. Rev.*, 83: 173-189. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00038.x>
- Pan, Y.K., Ern, R. and Esbaugh, A.J. (2016). Hypoxia tolerance decreases with body size in red drum *Sciaenops ocellatus*. *J. Fish Biol.*, 89: 1488-1493. <https://doi.org/10.1111/jfb.13035>
- Perry, S.F., Jonz, M.G. and Gilmour, K.M. (2009). Oxygen sensing and the hypoxic ventilatory response. In *Fish Physiology: Hypoxia*, Vol. 27, pp. 193-253, Richards, J.G., Farrell, A.P. and Brauner, C.J., Academic Press, San Diego, CA. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)00005-8](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)00005-8)
- Pihl, L., Baden, S.P. and Diaz, R.J. (1991). Effects of periodic hypoxia on distribution of demersal fish and crustaceans. *Mar. Biol.*, 108: 349-360. <https://doi.org/10.1007/BF01313644>
- Rabalais, N.N., Diaz, R.J., Levin, L.A., Turner, R.E., Gilbert, D. and Zhang J. (2010). Dynamics and distribution of natural and human-caused hypoxia. *Biogeosciences*, 7: 585-619. <https://doi.org/10.5194/bg-7-585-2010>
- Richards, J.G. (2011). Physiological, behavioral and biochemical adaptations of intertidal fishes to hypoxia. *J. Exp. Biol.*, 214: 191-199. <https://doi.org/10.1242/jeb.047951>
- Rosewarne, P.J., Wilson, J.M. and Svendsen, J.C. (2016). Measuring maximum and standard metabolic rates using intermittent-flow respirometry: a student laboratory investigation of aerobic metabolic scope and environmental hypoxia in aquatic breathers. *J. Fish Biol.*, 88: 265-283. <https://doi.org/10.1111/jfb.12795>
- Snyder, S., Nadler, L.E., Bayley, J.S., Svendsen, M.B.S., Johansen, J.L., Domenici, P. and Steffensen, J.F. (2016). Effect of closed v. intermittent-flow respirometry on hypoxia tolerance in the shiner perch *Cymatogaster aggregate*. *J. Fish Biol.*, 88: 252-264. <https://doi.org/10.1111/jfb.12837>
- Sloman, K.A., Wood, C.M., Scott, G.R., Wood, S., Kajimura, M., Johannsson, O.E., Almeida-Val, V. M.F. and Val, A.L. (2006). Tribute to R. G. Boulter: The effect of size on the physiological and behavioural responses of oscar, *Astronotus ocellatus*, to hypoxia. *J. Exp. Biol.*, 209: 1197- 1205. <https://doi.org/10.1242/jeb.02090>
- Stramma, L., Prince, E.D., Schmidtko, S., Luo, J., Hoolihan, J.P., Visbeck, M., Wallace, D.W.R., Brandt, P. and Kortzinger, A. (2012). Expansion of oxygen minimum zones may reduce available habitat for tropical pelagic fishes. *Nature Climate Change* 2: 33-37. <https://doi.org/10.1038/NCLIMATE1304>
- Townhill, B.L., van der Molen, J., Metcalfe, J.D., Simpson, S.D., Farcas, A. and Pinnegar, J.K. (2017). Consequences of climate-induced low oxygen conditions for commercially important fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 580: 191-204. <https://doi.org/10.3354/meps12291>
- Tsuchida, S.: Experimental study on temperature preference of Japanese marine fish. *Rep. Mar. Ecol. Res. Inst.*, 4:11-66, 2002.
- Walter, R.K., Woodson, C.B., Leary, P.R. and Monismith, S.G. (2014). Connecting wind-driven upwelling and offshore stratification to nearshore internal bores and oxygen availability. *JGR Oceans*, 119: 3517-3534. <https://doi.org/10.1002/2014JC009998>
- Wannamaker, C.M. and Rice, J.A. (2000). Effects of hypoxia on movements and behavior of selected estuarine organisms from the southeastern United States. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 249: 145-163. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00160-X](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00160-X)
- Yoann, T., Jonathan, F., Denis, C., Arturo, A., Gonçalo,

M. and Laure, P. (2019). Effects of hypoxia on metabolic functions in marine organisms: observed patterns and modelling assumptions within the context of dynamic energy budget (DEB) theory. *J. Sea Res.*, 143: 231-242. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2018.05.001>

Zhang, J., Gilbert, D., Gooday, A.J., Levin, L., Naqvi, S.W.A., Middelburg, J.J., --- Van der Plas, A.K. (2010). Natural and human-induced hypoxia and consequences for coastal areas: synthesis and future development. *Biogeosciences* 7: 1443-1467. <https://doi.org/10.5194/bg-7-1443-2010>

Manuscript Received : Dec 13 2023

Revised : Dec 15 2023

Accepted : Dec 18 2023