

## 저산소환경이 방어(*Seriola quinqueradiata*) 순환계의 산소운반 기능에 미치는 영향

이경선\* · 이시마츠 아츠시 · 전중균<sup>1</sup>

나가사키대학 환동지나해 해양자원연구센터, <sup>1</sup>강릉대학교 해양생명공학부

## Cardiorespiratory Regulations in the Japanese Amberjack (*Seriola quinqueradiata*) Exposed to Acute Hypoxia

Kyoung Seon LEE\*, Atsushi ISHIMATSU and Joong Kyun JEON<sup>1</sup>

Institute for East China Sea Research, Nagasaki University, Nagasaki 851-2213, Japan

<sup>1</sup>Faculty of Marine Bioscience & Technology, Kangnung National University, Gangneung 210-702, Korea

We studied the cardio-respiratory properties in the Japanese amberjack (*Seriola quinqueradiata*) during acute hypoxia exposure. Fish were exposed to three levels of hypoxia (80, 60 or 50 mmHg) for 60 min at 25 °C. Cardiovascular parameters (cardiac output; Q, heart rate; HR, stroke volume; SV, blood pressure; P<sub>DA</sub>) changed little from pre-exposure values during both 80 and 60 mmHg of hypoxia. During 50 mmHg of hypoxia, the fish showed a bradycardia which significantly affected Q, whereas no change in SV. P<sub>DA</sub> increased transiently. Arterial oxygen partial pressure (PaO<sub>2</sub>) immediately reduced along with a decrease of the water oxygen partial pressure (PwO<sub>2</sub>). Arterial O<sub>2</sub> content (CaO<sub>2</sub>) decreased significantly only after 60 min of 50 mmHg of hypoxia. Arterial pH (pHa) and hematocrit value (Hct) did not change significantly. Comparing the effects of different levels of hypoxia, oxygen delivery to the tissues (Q×CaO<sub>2</sub>) should be maintained a constant over a broad range of PwO<sub>2</sub>, however, severely depressed below 50 mmHg of hypoxia.

Key words: *Seriola quinqueradiata*, Japanese amberjack, Hypoxia, Cardiac output, Arterial O<sub>2</sub> content

### 서 론

저산소 환경은 어류에게 스트레스의 중요한 요인 중 하나로 작용하며, 저산소 환경에 노출된 어류의 생리적 반응에 관해서는 많은 연구가 행해져 왔다(Wood and Shelton, 1980; Farrell, 1982; Fritsche and Nilsson, 1989; Fritsche, 1990; Bushnell et al., 1990; Bushnell and Brill, 1991; Bushnell and Brill, 1992). 일반적으로 저산소 환경에 노출된 어류는 산소를 충분히 섭취하기 위하여 먼저 환수량(ventilation volume)과 심박출량(cardiac output, Q)을 조절하여 조직에 보내는 산소 운반(oxygen delivery)을 유지하려 한다. 어류가 저산소 환경에 노출되었을 적에는 심박출량의 조절을 매우 다양하게 한다는 것이 여러 연구자들에 의해 밝혀지고 있다. 즉, 서맥(bradycardia)이 나타나지만 박동량(stroke volume, SV)이 많아져서 심박출량이 일정하게 유지하는 경우도 있고(Randall, 1982), 다소간 박동량은 증가하지만 심박출량은 감소하는 경우도 있으며(Farrell, 1982; Chan, 1986; Peyraud-Waitzenegger and Soulier, 1989), 서맥은 없는데도 심박출량이 늘어나는 경우도 있다(Cech et al., 1977).

매년 일본에서는 *Chattonella* spp.에 의한 적조가 발생하고, 이로 인해 양식 방어(*Seriola quinqueradiata*) 등이 크게 피해를 입고 있다. 이것은 방어가 유영성이 매우 크고 다른 어류에

비해 산소소비율이 높아 저산소 환경에 민감하기 때문으로 알려져 있다(Yamamoto et al., 1990; Hishida et al., 1998). 그러나 방어가 저산소 환경에 노출되었을 경우에 어떻게 심박출량을 조절하는지에 관해서는 연구된 바가 없다.

본 연구에서는 저산소 환경에 노출시킨 방어가 어떤 순환 생리적 반응을 일으키는지를 조사하기 위해 인위적으로 저산소 환경에 방어를 노출시켜 심박출량을 조사하고, 아울러 혈액 중의 산소 농도 등을 분석하여 심혈관계의 반응 및 혈액 산소운반 기능을 밝혔다.

### 재료 및 방법

#### 실험어

본 연구에서 방어는 일본 나가사키시의 개인양식장에서 사육한 것을 사용하였으며, 실험실의 4톤 용량의 FRP 수조로 옮겨고 방어를 EP사료(Higashimaru Foods, EP11, Kagoshima, Japan)를 공급하여 적응시켰다. 그리고 실험에 들어가기 3-5일 전부터는 25 °C로 온도순치를 시켰고, 이 기간 중에는 사료공급을 중단하였다. 실험에 사용한 실험어의 체중은 975-1494 g 이었으며 각 노출구에 대하여 5마리씩 사용하였다.

#### 저산소환경 노출 실험

실험어를 벤조카인(ethyl-*p*-aminobenzoate; 50 mg/L)이 든 해수로 마취시키고, 체중을 측정한 후 수술대에 올려서 벤조카인

\*Corresponding author: kslee@mmu.ac.kr

을 포함한 해수(25°C, 25 mg/L)로 관류시키면서 수술하였다. 심박출량(Q=복부 대동맥 혈류량, ventral aortic blood flow)을 측정하기 위해서는 복부 대동맥에 도플라 전극(type ES, Iowa Doppler Product, U.S.A.)을 장착하였다. 즉, 제1새궁과 제2새궁이 위치한 복부 부위를 10-15 mm 가량 절개하여 복부대동맥을 노출시키고, 동맥을 주변의 근육 조직과 분리시킨 다음 직경 2-2.4 mm 크기의 도플라 전극을 장착 시켰다. 이 때 대동맥이 일직선으로 놓이도록 주의하면서 절개부위를 봉합하고, 도플라 전극의 리드는 아가미가 움직이는데 방해되지 않도록 외피에 고정시켰다. 동맥혈압(arterial blood pressure, P<sub>DA</sub>)의 측정과 채혈을 위해서는 Iwama and Ishimatsu (1994)의 방법에 따라 배부 대동맥에 폴리에틸렌 튜브 (PE 50; 0.58ID×0.96OD mm, Clay Adams, U.S.A.)를 삽입하고, 튜브는 구개부를 따라 고정시킨 다음 노즈콘(nose cone; 혈관에 삽입한 폴리에틸렌 튜브를 외부로 빼내기 위해 코 옆 부분에 고정시킨 튜브)을 통해 몸 밖으로 빼냈다. 튜브 내로 빠져 나오는 혈액이 응고하는 것을 막기 위해 튜브에는 생리식염수에 헤파린을 녹인 용액(1,000 i.u./mL)으로 채우고 튜브의 끝부분을 봉합하였다. 수술이 끝나면 충분히 통기 시킨 해수가 흐르는 호흡실(respiratory chamber)에 넣어 하룻밤 동안 회복을 시켰다가 실험에 사용하였다. 호흡실은 검은색 비닐로 덮어두어 외부로부터의 스트레스를 적극 차단하며, 물고기를 방해하지 않으면서 측정 자료를 수집하거나 채혈하기 위해 도플라 전극의 리드와 튜브는 호흡실 밖으로 빼내어 두었다. 한편, 저산소 환경수의 산소분압(water oxygen partial pressure, P<sub>wO<sub>2</sub></sub>)은 80, 60 및 50 mmHg의 범위에서 각각 유지되도록 산소조절기를 사용하여 조절하였고, 노출은 1시간으로 하였다. 노출 실험에 사용한 장치의 모식도를 Fig. 1에 나타내었다.

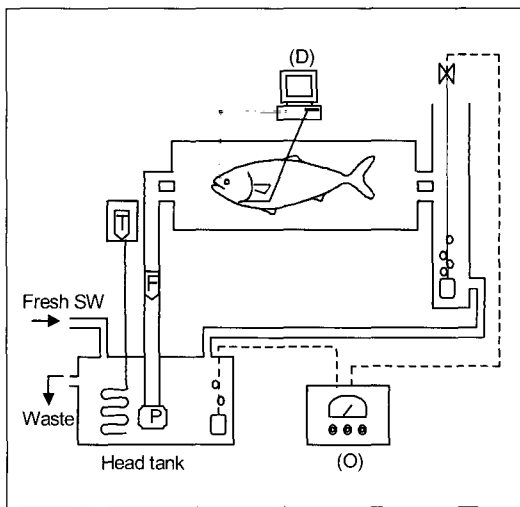


Fig. 1. A schematic diagram of the experimental setup. During the recovery, water was pumped continuously through the respiratory chamber with fresh seawater (D: data acquisition system, F: water flowmeter, O: oxygen regulator, P: pump, T: temperature regulator).

### 혈류 및 혈압 측정

호흡실에서의 움직임을 보면서 충분히 회복되었다고 판단되는 개체에 한하여 혈류 및 혈압을 Lee et al. (2003a)의 방법으로 측정하였다. 이를 위해 도플라 전극은 Doppler flowmeter (545C-4, Bioengineering, U.S.A.)에, 그리고 혈관에 삽입한 튜브는 혈압 측정용 transducer (DPT-6003, Kawasumi Laboratories, Japan)에 각각 연결하였으며, Doppler flowmeter 및 transducer의 출력 값은 PowerLab Multi system (PowerLab/8sp, ADInstruments, USA)을 거쳐 디지털신호로 컴퓨터에 기록하였고, 본 연구에서는 PowerLab chart data-acquisition software (V4.12, ADInstruments, U.S.A.)를 사용하여 100 Hz 샘플빈도수로 기록하였다. 혈류측정용 도플라전극 및 혈압측정용 transducer의 보정은 Lee et al. (2003a)에 따라 행하였다.

### 채혈 및 분석

대조값은 PaO<sub>2</sub>를 낮추기 전(0시간째)에 측정한 값이고, 채혈 후에 혈액 pH (arterial pH)가 안정된 개체(pH>7.7)에 한해서 저산소 노출 실험을 실시하였다. Q 및 P<sub>DA</sub>는 연속 측정하였으며, 노출 후 30분과 60분 후에도 채혈하였다.

혈액은 헤파린을 처리한 유리주사기로 약 0.5-0.6 mL를 채혈한 후 바로 주사침을 고무판에 꽂아 공기 유입을 차단하고 분석에 사용하였다. 혈액산소분압(arterial oxygen partial pressure, PaO<sub>2</sub>), pHa 측정은 혈액가스분석시스템(Blood Gas meter, Cameron Instrument Company, USA)을 사용하였으며, 산소농도(arterial oxygen content, CaO<sub>2</sub>)는 혈액산소농도측정기(Oxycon, Cameron Instrument Company, USA)를 사용하여 측정하였다. 또한 hematocrit tube 2개에 혈액을 채취하여 원심 분리한 후(11,000 rpm, 5 min) hematocrit-reader (Tomi Ltd., Japan)를 사용하여 헤마토크리트값(Hct)을 구하였다. 한편 기기에 의해 구한 자료를 사용하여 Q, 심박수(heart rate, HR) 및 P<sub>DA</sub>를 구했으며, SV는 Q를 HR로 나눈 값으로 구하였다.

### 통계처리

각 실험 결과는 평균표준편차로 표시하였고, 측정값의 유의차 검정은 SPSS-통계 패키지(Version 10.0)를 사용하여 95% 신뢰수준에서 ANOVA와 Duncan multiple range test로 실시하였다.

### 결 과

저산소 환경에 노출시킨 방어의 Q, HR, SV 및 P<sub>DA</sub>의 경시적 변화를 Fig. 2에 나타내었다. 80 및 60 mmHg의 저산소 환경에서 Q, HR, SV 및 P<sub>DA</sub>는 노출하는 동안 유의하게 변하지 않았지만, 50 mmHg에서는 HR이 처음에 96±8 beats/min 이던 것이 노출 30분 후에는 71±8 beats/min로 유의하게 줄어들어 현저한 서맥 상태를 보였으며 이 상태를 60분까지 지속하였다(p<0.05). 그리고 50 mmHg에서는 Q가 노출 전에는 35.0±2.4 mL/min/kg이던 것이 노출 30분 후에는 27.3±2.2 mL/min/

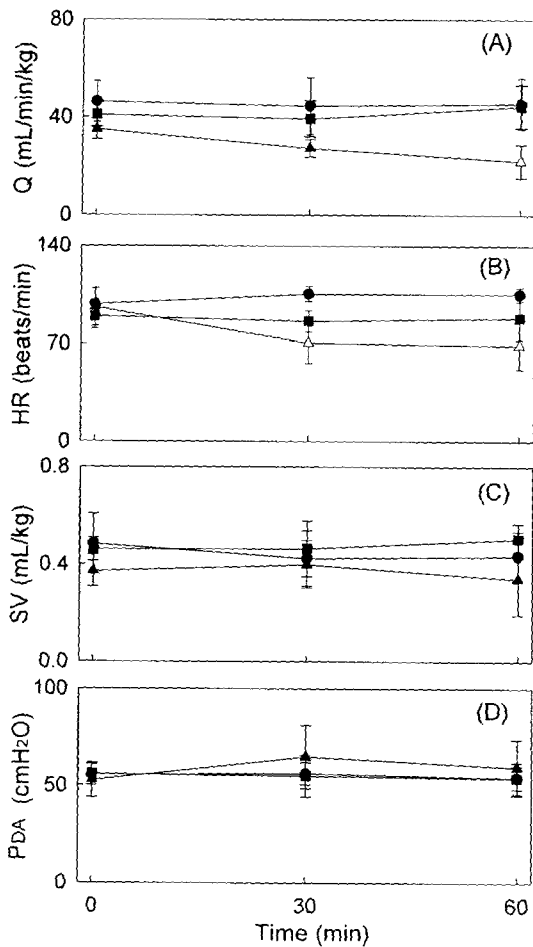


Fig. 2. Time course for the changes on cardiac output (Q; A), heart rate (HR; B), stroke volume (SV; C), and arterial blood pressure ( $P_{DA}$ ; D) in the Japanese amberjack *S. quinqueradiata* following exposure to three levels of hypoxia ( $P_{wO_2}$ =80 mmHg; ■, n=5,  $1,410 \pm 74$  g, 60 mmHg; ●, n=5,  $1,258 \pm 145$  g, 50 mmHg; ▲, n=5,  $1,098 \pm 164$  g). Open symbols indicate a significant difference compared to control values ( $P < 0.05$ ). Vertical bars indicate  $\pm$  SD.

kg로 낮아졌고, 60분 후에는  $22.0 \pm 3.8$  mL/min/kg로 유의적인 차이를 보이며 크게 감소하였다( $p < 0.05$ ). 하지만 SV는 뚜렷한 변화가 없었다.  $P_{DA}$ 는 50 mmHg의 저산소 노출 중 처음에  $52.7 \pm 5.0$  cmH<sub>2</sub>O이던 것이 30분 후에는  $64.9 \pm 10.1$  cmH<sub>2</sub>O로 증가하였으나 이후 60분 후에는 다시 약간 감소하는 경향을 보여 큰 변화는 없었다.

Fig. 3은 저산소 환경에 노출시킨 방어의 혈액 중  $PaO_2$ ,  $CaO_2$ , Hct 및 pHa의 경시적인 변화를 나타낸 것이다.  $PaO_2$ 는 노출 직전의 90 mmHg이던 것이  $P_{wO_2}$ 가 줄면서 함께 줄어들어 50, 60 및 80 mmHg 조건에서는 30분 후에 각각  $32.22 \pm 8.06$ ,  $47.12 \pm 3.78$  및  $70.98 \pm 7.90$  mmHg으로 유의하게 감소하였고 ( $P < 0.05$ ), 이 수준은 60분 후까지도 계속 유지되었다. 그리고 50 mmHg의 노출로는  $CaO_2$ 가 약간 감소하고 60분 후에 유의적인 차이를 보이기는 하였지만( $p < 0.05$ ), 60 및 80 mmHg에

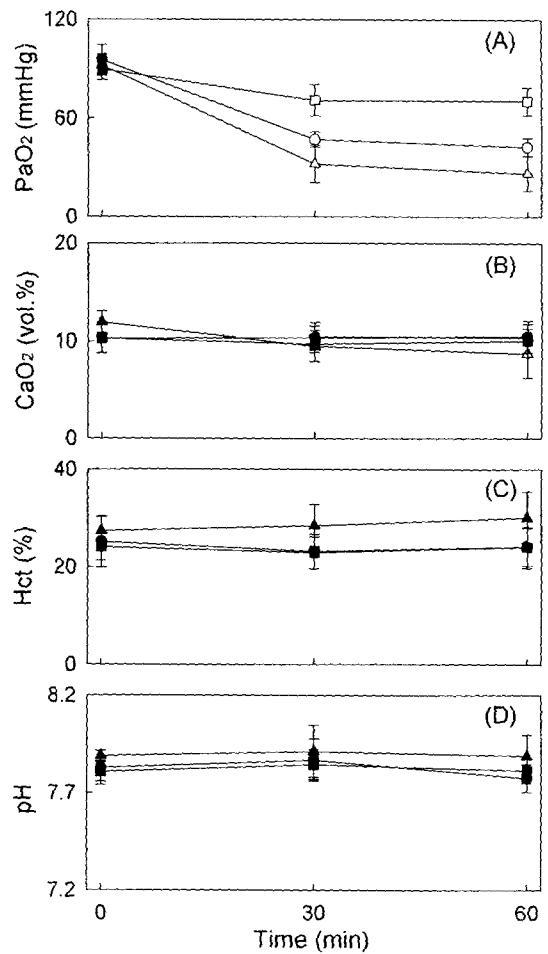


Fig. 3. Changes on arterial  $PO_2$  ( $PaO_2$ ; A), arterial oxygen content ( $CaO_2$ ; B), hematocrit value (Hct; C), and arterial pH (pHa; D) in *S. quinqueradiata* following exposure to three levels of hypoxia ( $P_{wO_2}$ =80 mmHg; ■, n=5,  $1,410 \pm 74$  g, 60 mmHg; ●, n=5,  $1,258 \pm 145$  g, 50 mmHg; ▲, n=5,  $1,098 \pm 164$  g). Open symbols indicate a significant difference compared to control values ( $P < 0.05$ ). Vertical bars indicate  $\pm$  SD.

서는 별다른 변화가 없었다. Hct는 각 조건에서 유의한 변화는 없었지만, 50 mmHg에서는 노출 30분 후에  $27 \pm 2\%$ , 60분 후에  $30 \pm 3\%$ 로 시간에 따라 점차적으로 증가하는 경향이 있었다. 또한 pH도 어떤 저산소 조건에 노출시켰어도 노출 중에는 유의한 변화는 보이지 않았으나 모든 노출구에서 30분에 약간 증가한 후 감소하는 경향이 있었다.

## 고 찰

안정시의 방어가 보여준 혈액학적 정상 및 순환계적 파라미터 값들은 방어를 가지고 행한 다른 연구(Lee et al., 2003a, b)에서 보여준 값들과 유사한 것으로 나타났다. 방어에 폴리에틸렌튜브만을 장착하여 본 실험에 사용한 방어보다 실험적인 스트레스가 약하다고 보여 지는 Ishimatsu et al. (1990)의 결과와 비교하여 Hct가 그들의 값보다 유의적으로 낮은 값을 보이

고 있으나( $P < 0.05$ ) 본 연구에서는 혈류측정 및 채혈을 위하여 혈관에 도플라 전극을 장착하고, 폴리에틸렌튜브를 삽입해야 하는 과도한 수술적인 과정이 필요하며 내부출혈의 우려가 크다고 할 수 있겠다. 그러나, HR나  $P_{DA}$ 에 있어서 Ishimatsu et al. (1990)의 결과와 유의적인 차이가 없으며, 또한 80 및 60 mmHg의 환경에서는 시간경과에 따라서도 유의적인 차이를 보이지 않은 것으로 보아 마취 및 수술로 인하여 받은 스트레스는 본 연구에서 살펴보고자 한 결과에 크게 영향을 미치지 않은 것으로 생각된다.

본 연구에서 방어를  $PwO_2$  80 및 60 mmHg의 저산소 환경에 60분 동안 노출시켰더니 Q가 일정하게 조절되었다. 그러나, 이보다 낮은 50 mmHg에서는 노출 30분 후에 HR은 유의적으로 감소하였고, Q도 줄어들었는데(Fig. 2A), 이러한 반응은 방어가 저산소 환경에 적응하기 위한 것이라 생각된다. 이처럼 저산소 환경에 노출된 어류에서 Q가 감소하는 현상은 뱀장어나 다랑어 등에서도 보고 되었다. 즉, 저산소 환경에 비교적 강하다고 알려진 뱀장어(*Anguilla anguilla* L.)는 40 mmHg에서 현저하게 서맥이 나타났고 Q가 감소하였다(Peyraud-Waitzenegger and Soulier, 1989). Bushnell et al. (1990) 과 Bushnell and Brill (1992) 은 다랑어를 대상으로 한 연구에서 심장활동(cardiac activity) 이 큰 다랑어류는 SV보다 HR을 변화시켜 Q를 조절하는 것 같다고 하였다. 그 이유로는 다랑어가 미오글로빈(myoglobin) 단백질이 많고 관상동맥순환계가 잘 발달되어 있기 때문이며, 활동량이 큰 어류는 HR의 변화량도 크다는 것이 중요한 요인 중 하나일 것이라 하였다. 하지만 이와는 달리 Atlantic cod (*Godus morhua*)의 경우에는 40-50 mmHg의 저산소 상태에서도 서맥은 나타나지 않았고, Q는 오히려 유의하게 증가하였다는 보고(Sundin, 1995)가 있으므로, 어류에 따라 Q의 조절은 차이가 있는 듯하다.

한편, 저산소 환경에 노출된 어류에서 서맥 현상의 발현에 관해서는 비교적 많이 연구되었다(Fritsche and Nilsson, 1989; Fritsche, 1990; Bushnell et al., 1990). 서맥은 five-bearded rockling (*Ciliata mustela*) (Fritsche, 1990)이나 winter flounder (*Pseudopleuonectes americanus*) (Cech et al., 1977) 등의 몇몇 어종을 제외하고는 일반적으로 나타나는 현상이며, 아가미의 제2세엽에서 혈액이 머무는 시간을 길게 하여 아가미를 통한 산소섭취를 증가시키려는 것이라 여겨진다(Randall and Daxboeck, 1984). 본 실험에서도  $PwO_2$  80 또는 60 mmHg에서는 서맥이 나타나지 않았지만 50 mmHg에서는 현저하게 서맥이 관찰되었다(Fig. 2B).

어류에 따라서는 HR이 변화하는 저산소 수준이 다른데, 황다랑어(*Thunnus albacares*)는 50 mmHg에서 HR이 감소하였고, 가다랑어(*Katsuwonus pelamis*)는 이보다 높아 85-104 mmHg에서 HR가 감소하였으며(Bushnell et al., 1990), 뱀장어는 40 mmHg에서 HR가 감소하였다(Peyraud-Waitzenegger and Soulier, 1989).

방어의  $P_{DA}$ 는 50 mmHg의 저산소 환경에서 노출 30분 후 약간 증가하였고 Q는 감소하였는데(Fig. 2D), 이것으로 혈관

저항(Systemic vascular resistance;  $R_{sv} = P_{DA}/Q$ )이 증가하였음을 알 수 있다. 일반적으로 저산소 상태에 놓인 어류는 아드레날린을 분비하여 혈관 저항을 증대시키고(Wood and Shelton, 1980; Pettersson and Johansen, 1982), 이로 말미암아 혈압(blood pressure)이 높아지며 아가미 표면적이 커지면서 산소 흡입이 쉬워지는 것이라 한다(Randall and Daxboeck, 1984). 그리고 Farrell (1984)은 전신 혈류량(systemic perfusion) 및 아가미 혈류량(branchial perfusion)이 혈압에 의해 크게 영향을 받는다고 했으며, Sundin (1995)은 출새동맥(efferent filamental arteries) 기저부의 팔락근에 존재하는  $\alpha$ -adreno-receptor에 의해 혈관이 응축되어 아가미의 정맥 흐름이 증가 될 수 있음을 보고하고 있다.

본 연구에서 각 노출구의  $PaO_2$ 는 한결같이 환경수의  $PwO_2$ 가 감소함에 따라 비례적으로 감소하였다(Fig. 3A). 그러나  $CaO_2$ 는 80 또는 60 mmHg의 환경에서는 일정하게 유지되었지만, 50 mmHg의 환경에서는 노출 60분 후에 유의하게 감소하였다(Fig. 3-B). 저산소 환경에서의 어류는 혈액의 산소용적을 증가시키거나 산소친화력을 증가시켜 산소운반능력을 증진시킨다는 것이 알려져 있다(Tetens and Lykkeboe, 1985). 그러나, 극심한 저산소 환경에서는 혈액내 젖산의 생성에 의하여 산소운반능력이 감소된다고 하였다(Holeton and Randall, 1967). 50 mmHg의 환경에서 노출 60분에서 나타난 pHa 감소 및  $CaO_2$ 의 감소는 혈액중 젖산의 농도가 증가한 것에 기인한 것으로 여겨진다. 그리고 본 연구에서 노출 30분 후에는 전반적으로 pHa가 약간이나마 증가하는 경향을 보였는데(Fig. 3D), 이는 지나친 환수작업(hyperventilation)으로 인해 혈액 내의 이산화탄소 농도가 낮아진 때문이라 생각된다. Ishimatsu et al. (1997)은 50-60 mmHg의 저산소 환경에 방어(*S. quinquerediata*)를 노출시켰더니 환수 빈도(ventilation frequency)와 압력이 증가하였고, pHa도 함께 증가하는 경향을 보였다고 하였는데, 이런 관찰은 본 연구 결과와도 일치한다. 이와 관련하여 40 mmHg의 환경에 노출된 무지개송어도 노출 20분 후에 pHa가 증가하였는데, 이것은 지나친 환수작업(hyperventilation)과 환수용량(ventilation volume)이 커져서 일어난 일시적인 현상이라 하였다(Thomas and Hughes, 1982).

이상의 결과를 종합하면, 방어는  $PwO_2$  80 및 60 mmHg 저산소 환경의 60분 노출에는 심혈관계의 산소운반기능에 큰 영향을 받지 않는 것으로 나타났다. 더욱이 50 mmHg의 극심한 저산소 상태에서는 노출 30분 동안에 비록 서맥은 나타나지만 Q와  $CaO_2$ 를 유지하여 각 조직이 필요로 하는 산소 공급( $Q \times CaO_2$ )을 유지하는 것으로 보여진다. 그러나, 시간이 경과하면서 Q가 감소하게 되고 이에 따라 산소 공급도 줄고,  $CaO_2$ 도 함께 감소하여 결과적으로는 조직이 필요로 하는 산소를 충분히 공급하지 못하게 되는 듯하다.

저산소에 노출된 어류의 심혈관계 반응은 생태학적인 특성과 행동 양상에 의해서도 영향을 크게 받고, 저산소의 강도나 노출 속도, 노출 시간에 의해서 반응이 다를 수도 있

으므로(Fritsche, 1990), 앞으로는 아가미 제1새엽에 존재하는 산소 수용기(oxygen receptor) (Sundin, 1995)의 자극 및 이와 관련된 호흡순환기적 반응도 함께 고려할 필요가 있을 것이다.

### 참 고 문 헌

- Bushnell, P.G., R.W. Brill and R.E. Bourke. 1990. Cardiorespiratory responses of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*), yellowfin tuna (*Thunnus albacares*), and bigeye tuna (*Thunnus obesus*) to acute reductions of ambient oxygen. *Can. J. Zool.*, 68, 1857-1865.
- Bushnell, P.G. and R.W. Brill. 1991. Responses of swimming skipjack (*Katsuwonus pelamis*) and yellowfin (*Thunnus albacares*) tunas to acute hypoxia, and a model of their cardiorespiratory function. *Physiol. Zool.*, 64, 781-811.
- Bushnell, P.G. and R.W. Brill. 1992. Oxygen transport and cardiovascular responses in skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) and yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) exposed to acute hypoxia. *J. Comp. Physiol.*, 162B, 131-143.
- Cech, J.J., Jr., D.M. Rowell and J.S. Glasgow. 1977. Cardiovascular responses of the winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* to hypoxia. *Comp. Biochem Physiol.*, 57A, 123-125.
- Chan, D.K.O. 1986. Cardiovascular, respiratory, and blood adjustments to hypoxia in the Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Fish Physiol. Biochem.*, 2, 179-193.
- Farrell, A.P. 1982. Cardiovascular changes in the unanaesthetized lingcod (*Ophiodeon elongatus*) during short-term, progressive hypoxia and spontaneous activity. *Can. J. Zool.*, 60, 933-941.
- Farrell, A.P. 1984. A review of cardiac performance in the teleost heart: intrinsic and humoral regulation. *Can. J. Zool.*, 62, 523-536.
- Fritsche, R. 1990. Effects of hypoxia on blood pressure and heart rate in three marine teleosts. *Fish Physiol. Biochem.*, 8, 85-92.
- Fritsche, R. and S. Nilsson. 1989. Cardiovascular responses to hypoxia in the Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Exp. Biol.*, 48, 153-160.
- Hishida, Y., H. Katoh, T. Oda and A. Ishimatsu. 1998. Comparison of physiological responses to exposure to *Chattonella marina* in yellowtail, red sea bream and Japanese flounder. *Fish. Sci.*, 64, 875-881.
- Holeton, G.F. and D.J. Randall. 1967. The effect of hypoxia upon the partial pressure of gases in the blood and water afferent and efferent to the gills of rainbow trout. *J. Exp. Biol.*, 46, 317-327.
- Iwama, G.K. and A. Ishimatsu. 1994. Cannulation of blood vessels. *Tech. Fish Immunol.*, 3, 1-16.
- Ishimatsu, A., H. Maruta, T. Tsuchiyama and M. Ozaki. 1990. Respiratory, ionoregulatory and cardiovascular responses of the yellowtail *Seriola quinqueradiata* to exposure to the red tide plankton *Chattonella*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56, 189-199.
- Ishimatsu, A., H. Maruta, T. Oda and M. Ozaki. 1997. A comparison of physiological responses in yellowtail to fatal environmental hypoxia and exposure to *Chattonella marina*. *Fish. Sci.*, 63, 557-562.
- Lee, K.S., A. Ishimatsu, H. Sakaguchi and T. Oda. 2003a. Cardiac output during exposure to *Chattonella marina* and environmental hypoxia in yellowtail (*Seriola quinqueradiata*). *Mar. Biol.*, 142, 391-397.
- Lee, K.S., J. Kita and A. Ishimatsu. 2003b. Effects of lethal levels of environmental hypercapnia on cardiovascular and blood-gas status in yellowtail, *Seriola quinqueradiata*. *Zool. Sci.*, 20, 417-422.
- Petterson, K. and K. Johansen. 1982. Hypoxic vasoconstriction and the effects of adrenaline on gas exchange efficiency in fish gills. *J. Exp. Biol.*, 97, 263-272.
- Peyraud-Waitzenegger, M. and P. Soulier. 1989. Ventilator and circulatory adjustments in the european eel (*Anguilla anguilla* L.) exposed to short term hypoxia. *Exp. Biol.*, 48, 107-122.
- Randall, D.J. 1982. The control of respiration and circulation in fish during exercise and hypoxia. *J. Exp. Biol.*, 100, 275-288.
- Randall, D.J. and C. Daxboeck. 1984. Oxygen and carbon dioxide transfer across fish gills. In: *Fish Physiology*. Hoar, W.S. and D.J. Randall, eds. Academy Press, New York, pp. 263-314.
- Sundin, L.I. 1995. Responses of the branchial circulation to hypoxia in the Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Am. J. Physiol.*, 268, R771-R778.
- Tetens, V. and G. Lykkeboe. 1985. Acute exposure of rainbow trout to mild and deep hypoxia: O<sub>2</sub> affinity and O<sub>2</sub> capacitance of arterial blood. *Res. Physiol.*, 61, 221-235.
- Thomas, S. and G.M. Hughes. 1982. A study of the effects of hypoxia on acid-base status of rainbow trout blood using an extracorporeal blood circulation. *Res. Physiol.*, 49, 371-382.
- Wood, C.M. and G. Shelton. 1980. The reflux control of heart rate and cardiac output in the rainbow trout: interactive influences of hypoxia, haemorrhage, and systemic vasomotor tone. *J. Exp. Biol.*, 87, 271-284.
- Yamamoto, K., T. Hironaka, H. Yamashita and K.

Wataishi. 1990. Changes of oxygen consumption in yellowtail, saddled weever, scorpion-fish, Richardson dragonet and tiger puffer under progressive hypoxia. Suisanzoshoku, 38, 35-39.

---

2004년 11월 17일 접수  
2005년 4월 15일 수리