

Research Paper

## 동적상태의존모델을 이용하여 복합적 환경영향이 어류의 초기 생활사에 미치는 영향 분석

이 후 승

한국환경정책·평가연구원

### Analysis of Effects of Multiple Environmental Factors on Early Life-history for Growth and Stress Accumulation Using a Dynamic-state-dependent Model

Who-Seung Lee

Korea Environment Institute

**요약:** 환경변화는 생물의 성장과 번식 등의 생활사에 영향을 주며, 생물은 살아가는 서식환경에서 생태적 적합도를 가장 극대화 시킬 수 있도록 적응되어 왔다. 본 연구에서는 동적상태의존모델을 이용하여 수온과 용존산소량의 변화가 어류의 초기 성장과 체내 스트레스 누적 과정에 미치는 영향을 분석하였다. 본 연구에서 제시한 어류의 생활사 모델은 취식 행동이 성장과 체내 스트레스 누적으로 영향을 받는다고 가정하였다. 또한 수온과 용존산소량의 임계점은 가장 빠른 성장속도를 유도하는 수온과 용존산소량으로 가정하였다. 이에 모델은 수온과 용존산소량의 임계점에서 성장속도가 가장 빨랐으며 임계점보다 크거나 낮은 경우 성장속도는 느렸다. 용존산소량의 저산소 상태는 체내에 누적된 스트레스양의 증가로 성장속도는 느렸고, 고산소 상태는 성장속도를 향상 시켰으나 누적된 스트레스로 신체 크기를 감소시켰다. 본 연구를 통해 환경변화가 생물에 미치는 영향을 예측하는데 있어 단일 또는 독립적인 환경요인 보다 복합적 요인들의 영향이 높음을 보였다. 따라서 환경영향평가에서 환경변화에 대한 영향 예측을 향상시키기 위하여 생리생태학적 측면에서의 복합적 환경 요인을 평가에 도입이 필요하고 또한 관련된 기법 개발에 대한 연구가 후속 되어야 한다.

**주요어:** 동적상태의존모델, 환경영향, 수온, 용존산소량, 생활사

**Abstract:** Environmental changes can affect life-history traits, such as growth rate and reproduction, and organisms adapt on a given environmental condition to maximize ecological fitness. This study shows the effects of water temperature and dissolved oxygen level on early growth and accumulated damage in fish using a dynamic-state-dependent model. I have hypothesized that the level of foraging activity is related to growth and stress and so the optimal level can maximize reproductive success - ultimately, fitness. The critical temperature and dissolved oxygen (DO) is also defined as inducing the

maximum growth rate at the level. So, the model predicts the highest growth rate at oxygen saturation and lower growth rate at lower or higher level of DO in water. Lower DO (i.e., hypoxia) causes slower growth rate through higher amount of accumulated stress whereas higher DO (i.e., hyperoxia) induces faster growth rate, but smaller body size. In addition, I show that there is lower impact when considering simple or independent environmental factors on environmental assessment. My findings suggest that multiple environmental factors as physiological ecology approach should be considered to improve impact assessment in environmental changes and a further study is needed to develop advanced assessment tools considering multiple environmental factors.

**Keywords :** dynamic-state-dependent model, environmental impact, water temperature, dissolved oxygen, life-history

## I. 서론

환경변화는 생물의 성장과 번식 등 생활사(life-history) 전반에 영향을 준다(Sterns 1992; Roff 1992). 생물은 살아가는 서식환경에서 생태적 적합도(ecological fitness)를 극대화(maximization) 시킬 수 있도록 적응(adaptation)되어 왔기 때문에 환경변화는 결국 적합도 감소와 적응 비용(adaptive cost)의 증가를 초래한다(Paley 1802; Darwin 1859). 온도나 습도 등과 같이 환경은 고정된 크기나 상태로 지속되지 않고, 시간과 공간에 따라 다양하게 변화하기 때문에 생태적 안정화를 위한 적응은 결국 변화의 패턴이나 환경요인들간 상호관계의 정도(strength of interaction) 변화에 대한 적응이라 할 수 있다(Lee et al. 2016). 예를 들어, 온도변화에 민감한 어류나 곤충류 등의 변온동물(ectotherm)은 계절에 따른 온도 변화의 폭과 길이에 따라 섭식 행동의 범위나 빈도가 달라지며, 포유류나 조류 등의 정온동물(endotherm)은 같은 온도일 경우 습도의 차이가 있을 때 행동의 차이가 발생한다(Robin et al. 2009).

수계(water system)를 서식 역으로 하는 생물은 대부분 변온동물로 육상 생태계(terrestrial ecosystem) 보다 수온 변화에 더 민감하다(Grimm et al. 1997). 전지구적으로 지구 온난화에 따른 수온의 상승은 어류의 생존을 위한 진화적 적응 기작(evolutionary adaptive process)으로 최적 수온 지역으로의 이동을 야기한다. 그러나 이 이동은 새로이

유입된 종과 토착종(또는 고유종)과의 종간 갈등(interspecies conflict)을 유발하여 결국 종 다양성에 부정적인 영향을 초래할 수 있다(Perry et al. 2005). 또한 좁은 공간범위로서의 연안이나 하천에서는 발전시설이나 공장에서 배출되는 온배수(warm water)로 인한 수온의 상승도 어류의 생활사에 영향을 줄 수 있다. 예를 들어, 담수에서 성장하는 연어 유어(smolt)는 하천에 유입된 온배수로 인하여 성장이 가속화 되는데, 이는 근육 조직의 약화를 초래하여 담수에서 바다로의 연어 이동에 부정적인 영향을 주는 것으로 보고된 바 있다(Donaldson et al. 2008).

하천에 연결된 지역에서의 에너지 발전시설(예, 화력발전 등) 및 산업시설 등의 개발이나 도시개발 및 골프장 등의 친수시설 개발은 생물의 물리적 서식공간을 직접적으로 훼손시키는 것과 동시에 하천의 물리적 단절과 이화학적 수질오염을 유발할 수 있다. 예를 들어 수변에 조성된 골프장에서 사용한 제초제가 하천에 유입되어 수생 생물의 개체군이 급격히 감소했음이 보고된 바 있다(Cox 1991). 또한 산업 및 생활 폐수의 하천 유입은 부영양화에 따른 부착조류(periphyton)의 개체군 과잉을 야기하여 하천 용존산소량(dissolved oxygen)의 저산소(hypoxia) 상태를 초래할 수 있다(Nelson et al. 2013). 더욱이 부착조류 개체군 과증가는 산소의 일주기 변동에 심각한 교란을 초래할 수 있는데, 부착조류 활동이 높은 낮에는 용존산소량의 과산소(hyperoxia)를 야기하여 '저산소-과산소'의 반복으로 인한 수생 생물의 성장,

번식 및 생존 등 생활사에 부정적인 영향을 줄 수 있다 (Wood & Jackson 1980; Person-Le Ruyet et al. 2003).

환경영향평가는 계획된 사업으로 인한 수질오염 및 수생태계 영향을 예측하고 보전 및 저감방안을 수립한다. 소규모의 환경변화는 생물의 빠른 반응 적응기작을 통해 생태적 적합도의 손실을 최소화할 수 있기 때문에, 보편적인 보전 및 저감 방안의 효과를 확인할 수 있다. 그러나 생리적 임계 크기 (physiological critical value) 이상의 대규모 환경 영향은 생태 교란이나 불안정한 생활사 특성 (unstable life-history traits)을 초래할 수 있기 때문에, 복합적 환경요소들의 생활사 영향을 고려할 필요가 있다(Kingsolver & Huey 2008).

수생 생물, 특히 어류의 생활사에 영향을 줄 수 있는 수온 및 용존산소량의 변화에 대해 국내외에서는 성장속도, 신체 크기 및 번식 성공 등의 생활사 연구와 생리적 기작 및 호르몬 변화 등 생태생리학적 연구가 수행되어왔다. 예를 들어, 저온에서 성장과 발달이 늦어지고, 저산소상태에서는 발달장애, 기형을 유발하거나 죽음에 이르는 등의 영향이 발생한다(see Schulte 2015). 하지만 대부분의 연구들이 수온과 용존산소량의 변화에 따른 영향을 독립적으로, 즉 수온 변화 또는 용존산소량을 각각 단일의 환경요인으로 고려하거나 일반적인 관계(예, 수온이 상승하면 용존산소는 저하됨)를 고려한 연구만을 수행하였을 뿐, 두 요인이 복합적으로 생활사 특성(예, 성장 등)에 미치는 영향을 분석한 연구는 드물다. 더욱이 임계 크기 이상의 환경영향에 대한 연구는 높은 사망률에 따른 실험군 표본 크기 유지의 어려움으로 연구결과는 미미하다. 본 연구에서는 수온과 용존산소량이 복합적으로 어류의 생활사, 특히 성장 속도와 체내 스트레스의 누적에 미치는 영향을 연구하기 위하여 동적상태의존모형을 이용한 어류 생활사 모델을 제시하고 가상 실험을 통해 영향을 분석하였다. 그리고 도출한 연구결과를 통해 복합적 환경요인을 고려한 환경영향평가의 개선방향에 대해 고찰하였다.

## II. 연구방법

### 1. 동적상태의존모형

어류의 초기 성장(growth in early life)에 수온과 용존산소량(dissolved oxygen)이 미치는 영향을 이해하기 위해 생태 동적상태의존모형(ecological dynamic-state-dependent model)을 이용하였다. 동적 모델은 단 수명(short-lived)의 어류 생활사 전략을 따르도록 정의하였다. Mangel and Munch (2005), Lee et al.(2011) 그리고 Lee(2013)의 생활사 모델을 응용하였고, 취식 행동(foraging activity)에 따른 먹이 섭취(에너지 획득) 및 생리적 에너지 소비는 생활사 상태(life-history state)와 취식 행동과의 연관성을 고려한 동적에너지모델(dynamic energy budget model)을 적용하였다. 본 연구에서 취식 행동은 특별한 취식 전략(foraging strategy)이나 취식 이동(foraging dispersal) 등 좁은 의미가 아닌 취식에 따른 생리적 비용(physiological cost)의 변화 및 성장과 대사스트레스(metabolic stress) 변화를 유도하는 포괄적 의미로 정의하였다(Lee et al. 2011). 또한 어류의 성장에 영향을 주는 요인으로 잘 알려진 수온과 용존산소량이 함께 상호작용(interaction)으로 영향을 주는 것을 복합적 환경영향으로 정의하였다(see Hong et al. 2015).

먼저, 어류의 성장은 신체 성장(somatic growth)을 고려하였으며, 신체 크기  $X$ , 누적된 체내 대사스트레스(accumulated metabolic stress; 예, 산화스트레스)  $D$ , 취식 행동  $a$  및 누적된 체내 스트레스 회복을 위한 자원 분배(resource allocation)  $U$ 를 이용하여 다음과 같이 기술하였다(Eqn. (1)).

$$\frac{dX}{ds} = G(X, a) - C(X, a) - U(X, D) \quad (1)$$

취식 행동  $a$ 에 의해 채식한 에너지, 즉 생리적 동화 작용(anabolism)  $G(X, a)$ 는 채식한 먹이의 최대 에너지  $\zeta$ 와 채식한 에너지(먹이)의 소비를 위한 반포화(half-saturation) 지수  $\kappa$  그리고 변온동물(ectotherm) 어류의 생리적 활동에 영향을 주는 수온  $T$ 와 물속의 용존산소량  $O$ 에 의해 Eqn. (2)로 기

술할 수 있다(Mangel & Munch 2005). 동화 작용에서의 신진대사는 신체 크기  $X$ 를 Kleiber 법칙(Kleiber 1947)에 따라  $3/4$  지수승으로 나타내었다.

$$G(X, a) = \zeta(T + O) \frac{a}{a + \kappa} X^{3/4} \quad (2)$$

생리적 이화 작용(catabolism)  $C(X, a)$ 는 취식 행동  $a$ 에 따른 특이대사비용(specific metabolic cost)  $\alpha_s(a)$ 와 수온 및 용존산소량에 따른 대사비용으로 기술하였다(Eqn. (3)). 여기서  $e^{0.021T}$ 는 수온에 따른 어류의 신진대사에너지(또는 생물학적 활동 에너지를 나타내며(Botzmann 1872; Arrhenius 1889; Brown et al. 2004),  $\frac{1}{1 + e^o}$ 는 용존산소량  $O$ 에 따른 어류의 신진대사에너지를 의미한다(Wang et al. 1978; Mangel & Clark 1988).

$$C(X, a) = \alpha_s(a) \left[ e^{0.021T} + \frac{1}{1 + e^o} \right] X \quad (3)$$

특이대사비용  $\alpha_s(a)$ 는 취식 행동  $a$ 에 따른 신체 크기에 따른 이화율  $\alpha$ 와 취식 목적이 아닌 행동(예, 휴식)  $1-a$ 일 때 소비된 신진대사비용  $m$ 로 기술할 수 있다(Eqn. (4)).

$$\alpha_s(a) = \alpha a + (1-a)m, \quad (4)$$

성장은 외형적으로는 신체 크기를 키워 배우자 선택(mate choice)이나 먹이 경쟁(food competition)에서 선택의 이득(benefit)을 얻는 것과 동시에 노화 및 수명과 밀접한 관련이 있는 체내의 생리적 스트레스량을 증가시키는 비용(cost)도 초래한다(Roff 1981; Barbault 1988). 체내에 누적된 대사스트레스(accumulated metabolic stress, damage)  $D$ 는 잔존해 있던 스트레스, 취식 행동으로 인하여 발생하는 스트레스 그리고 취식에 따른 회복의 정도로 설명할 수 있고, 잔존 스트레스 연결 계수  $\rho_D$ , 행동 관련 스트레스 연결 계수  $\rho_R$  그리고 회복효율계수  $\nu$ 로 기술할 수 있다(Eqn. 5).

$$\frac{dD}{ds} = \rho_D D + \rho_R [C(X, a) - \nu U(X, D)] \quad (5)$$

초기 성장에서 취식으로 획득한 에너지는 자원 분배 법칙(resource allocation)에 따라 체세포의 성장에 우선적으로 분배되며, 잉여 자원이 발생하면 체내에 누적된 대사 스트레스의 감소, 즉 대사 회복을 위해 이용된다(Cichon 1997; Kirkwood 2005). 취식으로 인한 대사 회복의 속도는 신체 크기와 누적된 스트레스의 양으로 설명될 수 있는데, 최대 회복율  $\eta$  과 누적된 스트레스의 회복을 위한 반포화 지수  $\gamma$ 로 (Eqn. 6) 같이 기술하였다(Gaver et al. 1997).

$$U(X, D) = \eta X \frac{D^2}{D^2 + \gamma^2} \quad (6)$$

체내에 누적된 스트레스(예, 신진대사스트레스 또는 산화스트레스)의 양은 노화 및 생존에 부정적인 영향을 줄 수 있는 것으로 알려져 있다(Kirkwood 2005). 이에 본 연구에서는 누적된 스트레스의 양이 증가할 수록 생존 확률은 낮아진다고 가정하였다(Mangel & Munch 2005; Lee et al. 2011; Lee 2012; Lee 2013). 누적된 스트레스 양은 스트레스를 유발하는 생활사 특성과 관련이 있으므로, 취식 행동  $a$ 에 따른 생존 확률  $\beta$ 는 취식 행동에 따른 사망 확률  $\mu$ , 취식 목적이 아닌 행동(예, 휴식)  $1-a$ 에 따른 사망 확률  $\mu_r$ , 그리고 스트레스 누적이 따른 사망 확률  $\mu_d$ 로 기술하였다(Eqn. 7).

$$\beta(X, D, a) = e^{-\mu a - \mu_r(1-a) - \mu_d D} X^{-1/3} \quad (7)$$

생물의 생활사 전략은 번식 성공 및 번식 비용(reproductive value) 등으로 정의되는 개체의 적합도(fitness)를 최대로 하기 위한 것으로(Roff 1997), 본 모델에서의 취식 행동은 적합도를 최대로 하기 위한 최적의 성장 속도와 스트레스 누적 속도를 선택하는 것으로 가정하였다(Mangel & Munch 2005; Lee et al. 2011). 참고로 개체의 적합도는 유전적 요인과 환경적 요인의 관계(Gene  $\times$  Environment Interaction; see Via & Lande 1985)에 영향을 받지만, 본 연구에서는 연구 목적상 환경적 영향만을 고려하였다. 적합도  $F$ 는 Roff(2002)의 모델을 이용하여 신체 크기와 누적된 스트레스 양에 따른 번식투자비용 함수  $\Phi(x, d)$ 와 성숙(maturation)된 시간  $S$ 에서

의 생존 확률  $e^{-\int_0^s \beta ds}$ 과의 곱의 적분 방정식(integral equation)으로 기술하였다(Eqn. 8).

$$F = \int_0^{\infty} \Phi(x, d) e^{-\int_0^s \beta ds} ds \quad (8)$$

본 연구는 환경변화, 즉 수온과 용존산소량의 변화가 어류의 초기 성장에 미치는 영향을 생활사 선택과 자원분배 전략에 따른 스트레스 누적 과정의 변이로 증명하는 것이 목적이므로 초기 성장기가 끝난 시간  $S_T$ 일 때 번식 세포의 성장이 시작되는 것으로 가정 하였다(Munch & Mangel 2006; Lee 2013). 따라서 적합도의 적분 방정식  $F$ 는 다음과 같이 분해(decomposed) 할 수 있다(Eqn. 9).

$$F = \Phi(X_S, D_S) e^{-\int_0^{S_T} \beta ds} \int_{S_T}^{\infty} e^{-\int_{S_T}^s \beta ds} ds \quad (9)$$

시간  $S_T$ 에서 생존할 경우, 생존 확률  $e^{-\int_0^{S_T} \beta ds} = 1$ 이 되므로 적합도는 번식 비용  $V$ 와 동일하며 다음과 같이 기술할 수 있다(Eqn. 10).

$$V = \Phi(X_S, D_T) \int_{S_T}^{\infty} e^{-\int_{S_T}^s \beta ds} ds \quad (10)$$

번식 비용의 적분 방정식(Eqn. 10)은 성장 시기 동안 생존 확률의 결과로 적합도가 설명되어 질 수 있고 초기 성장기를 거쳐 성적 발달이 시작될 때, 번식과 생존의 결과에 영향을 줄 수 있는 신체 크기와 누적된 스트레스 양과 관련됨을 의미한다. 따라서 번식 비용에 대한 신체 크기 연결 지수  $\theta_1$ 와 번식 비용에 대한 누적 스트레스 연결 지수  $\theta_2$ 를 이용하여 번식 투자 비용의 적분 방정식은 (Eqn. 11)과 같이 단순화 시킬 수 있다.

$$V(X, D) = X^{\theta_1} (1 + D)^{-\theta_2} \quad (11)$$

또한 시간  $S_T$ 에서의 적합도는 다음과 같이 기술할 수 있다(Eqn. 12).

$$F(x, d, S_T) = V(x, d) = X^{\theta_1} (1 + d)^{-\theta_2} \quad (12)$$

본 어류 생활사 동적 모델에 포함된 모든 변수와 계수의 최적 값을 결정하기 위하여 성숙된 시간에서의 적합도는 신체 크기와 누적된 스트레스에 따른 번식 비용의 최대값(maximum value)으로 정의하였다(Mange & Munch 2005; Lee et al. 2011).

Mangel and Clark(1988)에서 제시한 동적상태모델의 역순환과정(backward iteration) 기법을 이용하여 적합도를 최대로 할 수 있는 최적의 취식 행동  $a^*$ 를 계산하기 위한 동적 상태 모델을 다음과 같이 기술하였다(Eqn. 13).

$$F(x, d, s) = \max_a [\Phi(X(S), D(S)) | X(s) = x, D(s) = d] \quad (13)$$

어류의 성장기의 시간  $s$ 일 때, 최적의 취식 행동은 결국 적합도를 최대로 하기 위한 선택(decision making)이 되므로, 적합도 계산을 위한 동적상태모델은 다음과 같이 나타낼 수 있다(Eqn. 14).

$$F(x, d, s) = \max_a [\beta(x, d, s) F(x + dX, d + dD, s + ds)] \quad (14)$$

그리고 Eqn. (2-4)와 Eqn. (6-7)을 이용하여 적합도 동적상태모델 Eqn. (14)는 다음과 같이 계산할 수 있다(Eqn. 15).

$$F(x, d, s) = \max_a [e^{-\mu a - \rho_L(1-a) - \rho_R d} x^{-1/3} \times F(x + G(x, a) - C(x, a) - U(x, d), \rho_D d + \rho_R(C(x, a) - \nu U(x, d)), s + ds)] \quad (15)$$

동적상태모델 방정식의 해는 먼저 역 순환 과정(backward iteration)을 이용하여 최적 전략 선택, 즉 최적 취식 행동 선택을 계산하였다(Mangel & Clark 1988; Clark & Mangel 2000). 참고로 역순환과정은 동적상태모델의 적합도 최대값을 먼저 계산하고 역으로 시간을 되돌아 가면서 최적의 전략적 선택값을 산출하는 방법으로 먼저, 시간  $S_T$ 에서의 적합도  $F(x, d, S_T)$ 를 계산하고 이전 시간  $S-1$ 에서의 적합도  $F(x, d, S-1)$ 가 시간  $S$ 에서의 적합도  $F(x, d, S)$ 와 같아지기 위한 최적 취식 행동  $a^*$ 가 무엇인지를 테일러 급수(Taylor series)를 이용하여 역으로 산출한다. 이 방법을 이용하여 시간 1에서  $S$ 까지 각 시간 별 최대의 적합도를 도출하기 위한 최적 취식 행동  $a^*(x, d, s)$ 의 행렬(matrix)을 산출하였다.

어류의 성장과 스트레스 누적 예측은 모델 어류가 부화한 시간  $s=1$ 에서의 신체 크기  $x(1)$ 와 누적 스트레스 양  $d(1)$ 이 주어졌을 때, 최적 취식 행동 행렬에서  $a^*(x, d, 1)$ 을 선택하고 이를 Eqn. (1)에 대입하여  $s=2$

에서의 신체 크기와 누적 스트레스를 전방 몬테 카를로 시뮬레이션(forward Monte Carlo simulation, Mangel & Clark 1988; Clark & Mangel 2000)을 이용하여 계산하였다. 예측된 어류의 성장 곡선(growth trajectory)은 선형 성장(linear growth), 지수 성장(logarithmic growth), 시그모이드 성장(sigmoid growth), 기하급수적 성장(exponential growth)의 4가지 패턴으로 분류될 수 있다(Figure 1a; see Panik 2014). 모델을 통해 예측된 어류의 4가지 성장 곡선은 지수 성장(41%), 선형 성장(26%), 시그모이드 성장(21%) 그리고 기하급수적 성장(12%)의 순서로 빈도가 나타났다(Figure 1b).

본 연구에서는 예측된 성장 곡선의 다양성에 대한 판별 분석을 선형 판별 함수(linear discriminant function)과 이차 판별 함수(quadratic discriminant function)를 이용하여 수학적 모델의 적합성과 재

현성 그리고 예측 결과의 구현성 검증을 실시하였다(Munch and Mangel 2006). 모델 선택은 Leave-One-Out Cross-Validation (LOOCV) 검증법을 이용하였는데(Munch and Mangel 2006), 교차 검증 분류의 성공률은 약 80%였다.

## 2. 가상 실험(virtual experiment)

최적의 수리생태학적 모델 선택(model selection)은 주어진 자료를 가장 잘 설명할 수 있는 계수와 상수를 선택한 경우를 의미하며, 예측된 결과와 주어진 자료와의 유사성(similarity) 분석으로 결정된다. 최적 모델 선택은 수정된 결정 계수(adjusted  $R^2$ ; 모델의 설명력 측정하기 위한 척도로 설명변수의 증가로 높아지는 결정 계수의 단점을 보완하기 위한 방법; 클수록 설명력이 높음), AIC(Akaike Information Criterion; 모델과 데이터의 확률 분포 사이의 Kullback-Leibler

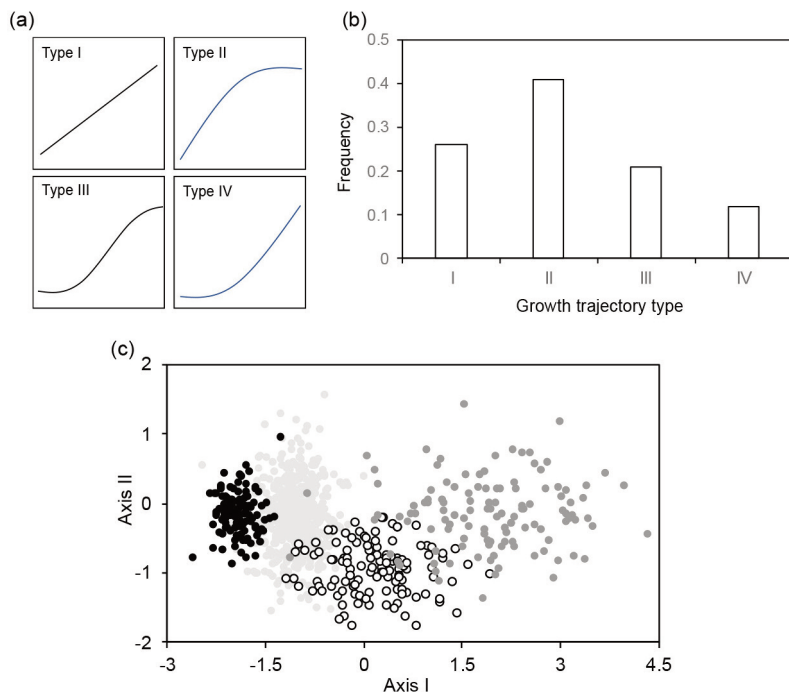


Figure 1. (a) The four classes of growth trajectories produced by our modeling framework. (b) Frequencies of each growth trajectory. (c) Linear discriminant function analysis of the parameters and first-order parameter interactions associated with each type of growth trajectory. Trajectory types are indicated by the different marker types I-IV are indicated by the light grey circles, black circles, white circles, and dark grey circles, respectively.

수준을 가장 크게 하기 위한 손실가중치의 계산법; 값이 작을 수록 올바른 모형에 가까움), BIC(Bayesian Information Criterion; 데이터가 지수 분포족(exponential family)이라는 가정하에 주어진 데이터에서 모형의 가능도(likelihood)를 측정하기 위한 값에서 유도된 계산법; 값이 작을 수록 올바른 모형에 가까움) 등 다양하지만, 주어진 자료와 예측된 결과의 차이가 가장 적은 모형을 선택하는 기저(basis)는 동일하다(Hilborn & Mangel 1997). 하지만 주어진 자료의 크기와 자료 수집의 정밀도 등이 모델 선택에 영향을 줄 수 밖에 없기 때문에, 조사지역, 환경적 특성 또는 생물 종의 생활사 차이 등에 따라 예측 결과나 최적 모델 선택의 결과에 차이가 날 수 있다. 이러한 모델 선택의 한계성을 최소화하기 위해 최근 몬테 카를로(Monte Carlo) 방법을 통한 가상 실험(virtual experiment) 방법의 이용이 증가하고 있다(Munch & Mangel 2006; Mangel 2008; Lee 2010; Lee 2013; Schmitt et al, 2013).

생태학적 연구는 자연생태계의 모든 생물 자료를

전체 집합(universal set)으로 정의하였을 때, 연구의 목적에 따른 자료, 즉 관찰이나 실험 등을 위해 선택된 자료는 부분 집합(subset)이라 할 수 있으며, 선택의 영향(selection effect)을 최소화하여 선택한다(Hilborn & Mangel 1997). 가상실험모델 방법도 동일하게 모델에 포함된 모든 계수와 상수의 수치적 범위를 모델에 포함하고, 몬테 카를로 방법을 이용하여 임의의 계수와 상수 조합을 선택하고 결과를 예측하는 방법으로 생태학적 연구에서의 일반적인 자료 선택(sampling) 방법과 동일하다. 본 연구는 특정 생활사(specific life-history)를 보이는 종이나 지역적 환경 특성(예, local adaptation)의 영향이 없는 동일한 조건에서 수온과 용존산소량의 차이가 어류의 초기 성장에 미치는 영향의 경향성을 예측하고 분석하는데 목적을 두었기 때문에 가상실험법을 이용하였다. 즉, 종과 지역적 특이성을 고려한 연구에서는 그 특이성에 영향 여부를 구체적으로 분석함을 목적으로 하지만 동일한 조건, 즉 특이성이 배제된 연구에서는 결과에 영향을 주는 요인들 간의 기초적인

Table 1. Summary of variables and parameters definitions and the range of values used in the simulation. Note that for the state variables and control, the range indicates the set of achievable values within the optimization routine. For the parameters, the range indicates the support over which values were drawn at random. Parentheses represents number of categories

Variable or parameter	Description	Range or values
$s$	Time	1-50
$S$	Final time, at which reproduction is assessed	50
$x$	Body size	0.1-1
$d$	Damage	0.1-1
$a$	Activity	0-1
$\kappa$	Half-saturation of food consumption	0.001-0.19 (30)
$\zeta$	Maximum rate of energy gain	0.2-0.6 (30)
$m_r$	Reduction in metabolic cost due to resting	0.005-0.01 (30)
$\rho_D$	Energy to damage conversion	0.01-0.04 (30)
$\eta$	Maximum repair rate	0-1 (30)
$\rho_R$	Constant that converts energy to damage	0.02-0.04 (30)
$\gamma$	Half-saturation constant for repair	0.15-0.35 (30)
$\theta_1$	Value exponent for size	0.001-10 (30)
$\theta_2$	Value exponent for damage	0.001-10 (30)
$\mu$	Mortality rate when foraging activity	0.005-0.015 (30)
$\mu_r$	Mortality rate when resting	0.001-0.004 (30)
$\mu_d$	Mortality rate due to damage	0.001-0.005 (30)

관계성을 이해함을 목적으로 한다. 이에 본 연구는 어류의 종과 서식 환경에 따라 수온과 용존산소량과 같은 환경 변화의 민감도 차이를 모두 고려하지 못하고 연구 목적상 일반화 시킨다는 점에서의 한계성이 있다.

모델에 포함된 12개의 생리적 또는 생태적 계수와 상수의 범위는 모두 생리생태적 기작으로 설명되어 질 수 있도록 선택하였으며(Munch and Mangel 2006; Lee et al. 2011), 시간 [1, S] 동안 생태적으로 유의미하게 성장하고 성숙되었을 때 0이 아닌 생존 확률(nonzero probability of surviving)을 가지도록 정의하였다. 그러나 12개 계수와 상수의 조합은 분석을 완료하기에 매우 넓은 수치 범위이므로 몬테 카를로 접근법(a Monte Carlo Approach)을 이용하기 위하여 먼저 계수와 상수의 수치적 범위를 30개의 선택 단위로 나누었다(Table 1). 계수와 상수의 수치적 공간(numerical space)은  $>10^{12}$ 로 모델 예측의 정확성을 높이고자 10,000 번의 반복 시뮬레이션을 통한 요인부분조합 선택으로 모델을 계산하였다. 모델의 시간적 범위(time scale)는 본 연구의 목적이 초기 성장, 즉 성숙 전 성장속도에 수온과 용존산소량이 미치는 영향이므로, 초기 성장속도가 '0'인 경우 분석에서 제외하였다. 또한 시간 S에서의 신체 크기  $X(S)$ 가 시간  $s=1$ 에서의 신체 크기  $X(1)$  보다 2배 이상 성장하지 않았을 경우(즉,  $X(S) < 2X(1)$ ), 즉 생리 생태학적으로 불가능한 경우는 모델 결과의 정확성과 정밀성을 향상시키기 위해 해당 요인 조합은 버리고 중복되지 않은 새로운 요인 조합을 임의로 다시 선택하였다(Munch & Mangel 2006; Lee 2012; Lee 2013).

본 연구에서는 해석학적으로 수온과 용존 산소가 성장속도에 영향을 주는 것을 사후확률론으로 계산하기 어렵기 때문에 몬테 카를로 방법을 이용하였고, 동적상태모델의 적용과 관련한 정합성 검증을 위해 베이즈 정리(Bayes' rule)을 토대로 수온과 용존산소량이 성장에 미치는 영향의 사후 확률(posterior probability)을 계산하였다(Mangel 2006).

어류 생태학적 연구 방법에 있어 실험적 생태 연구는 일반적으로 동일한 환경적 조건하에서 특정 환경

요인(예, 온도 등)의 변화에 따른 생태적 영향을 분석하고자 먹이 양이나 사회적 영향(예, 경쟁, 포식자 등)은 배제하고 수행된다. 본 연구도 동일하게 취식 행동에 따른 종간 경쟁 및 취식 할 수 있는 먹이 양도 제한하지 않았다. 또한 신진대사 스트레스는 신체 크기에 영향을 받기 때문에(Brown et al. 2004) 최대의 신체 크기를 '1'로하여 객관적인 스트레스 누적을 산출하였다. 백분율인 용존산소량은 0과 1사이 값으로 치환하였고, 수온은 어류 종에 따라 서식하는 온도의 차이가 크기 때문에 성장과 신진대사에 영향을 주는 임계온도(critical temperature)를 '1'로 설정하였다. 신체성장속도(somatic growth rate, SGR)는  $(L_S - L_1) / (S_T - S_1)$ 로 계산하였다.

본 연구에서 수온과 용존산소량의 임계점, 즉 임계온도와 임계용존산소량안 가장 빠른 성장속도를 야기하는 수온과 용존산소량으로 정의하고, 임계점보다 높거나 낮은 경우에 성장속도가 낮아지는 것으로 정의하였다. 어류의 종과 서식하는 환경에 따라 환경요인의 임계점은 다양할 수 있으며, 그에 따른 생활사 특성과 전략도 달라질 수 있지만 본 연구에서는 연구 목적상 일반적인 경향 패턴을 분석하였다.

### 3. 분석방법

본 모델은 Matlab R2017b(Mathwork, 2018)을 이용하여 동적상태의존모델을 구현하였으며, 예측된 결과의 분석, 사후 확률 및 판별분석은 R을 이용하여 계산하였다.

## III. 결과

예측된 어류의 초기 성장 곡선의 패턴 결과가 주어진 요인 조합이 성장 곡선의 종류별로 판별되며(Figure 1c), 요인 조합 공간에서 약 80% 설명되어 질 수 있었다. 또한 수온과 용존산소량이 성장 곡선의 패턴에 미치는 영향의 사후 확률 근사값은 각각 74.2%와 79.1%이었다. 예측된 어류의 초기 성장속도는 임계 온도  $T_c$ 에 도달할 때까지 수온이 증가할수록 빠르게 증가하였다(Figure 1a). 하지만 임계 온도보다 수온이 더 높아지면 성장속도는 빠르게 감소

하였다(Figure 2a). 용존산소량은 포화상태  $O_c$  보다 낮은 저산소 상태가 심해질 수록 성장속도는 빠르게 감소하였고, 포화상태보다 높은 고산소 상태가 높아질 경우는 성장속도가 빨랐지만 완만하게 증가하였다(Figure 2b).

수온 변화에 따른 성장속도는 용존산소량의 차이에 따라 달라졌는데, 용존산소량이 고산소 상태일 때 포화 상태보다 임계 온도에서 19.5% 빨랐고, 저산소 상태일 때는 포화 상태보다 임계 온도에서 27.3% 느렸다(Figure 3a). 수온이 생존 가능한 한계치( $T=0.1$ ) 만큼 낮아지거나 높아질 경우 용존산소량에 관계없이 모두 성장속도는 감소했으며, 임계 온도일 때 용존산소량에 따른 성장률의 차이가 가장 컸다. 체내에 누적된 대사 스트레스의 양은 온도가 증가할 수록 증가하였는데, 포화상태일 때 누적된 스트레스 양이 저산소 및 고산소 일 때보다 낮았다(Figure 3b). 저산

소 상태일 때는 포화 상태보다 임계 온도에서 6.7배 높았고, 고산소 상태 일 때는 포화 상태보다 임계 온도에서 4.3배 높았다. 생존 가능한 최저 온도일 때 용존산소량에 관계없이 누적 스트레스양은 가장 낮았고, 임계 온도이상으로 수온이 높아질 때, 용존산소량에 관계없이 누적 스트레스양은 모두 증가하였다(Figure 3). 전체적으로 수온이 낮아지면 성장률과 누적 스트레스양이 모두 낮았지만, 수온이 높아지면 성장률은 감소한 반면 누적 스트레스양은 증가하였다(Figure 3).

낮은 성장속도임에도 누적 스트레스가 증가한 것은 초기 성장이 끝난 직후의 신체 크기와 관련된다. 수온이 임계온도 이상으로 높아졌을 때 최종 신체 크기가 모두 감소하였으나 포화상태일 때가 가장 적게 감소하였고, 고산소와 저산소 순으로 신체 크기가 모두 감소하였다(Figure 4). 용존산소량이 포화상태일

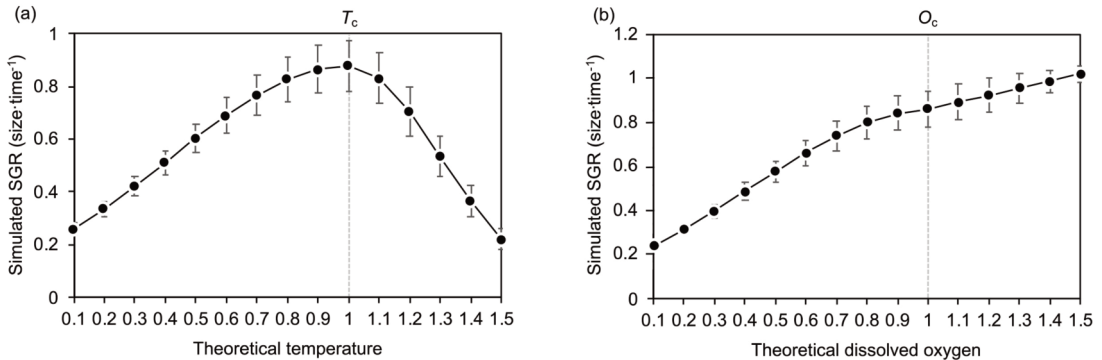


Figure 2. Predicted somatic growth rate (mean±s.d.; SGR) in related to (a) temperature and (b) dissolved oxygen ( $T_c$ , critical temperature;  $O_c$ , oxygen saturation)

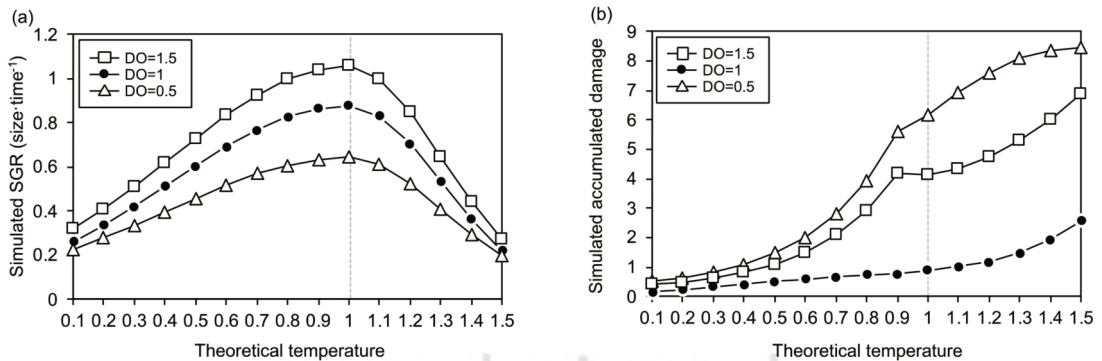


Figure 3. Predicted (a) SGR and (b) accumulated damage in relation to interaction between temperature and dissolved oxygen (DO; white triangle-0.5, black circle-1, white square-1.5)

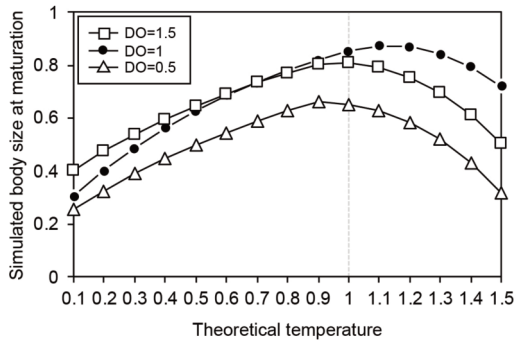


Figure 4. Predicted body size at maturation in related to temperature and dissolved oxygen (white triangle-0.5, black circle-1, white square-1.5)

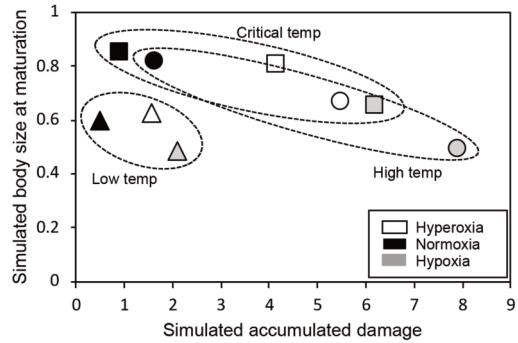


Figure 6. Relation between body size at maturation and accumulated damage. Symbols represent mean value in each treatment group

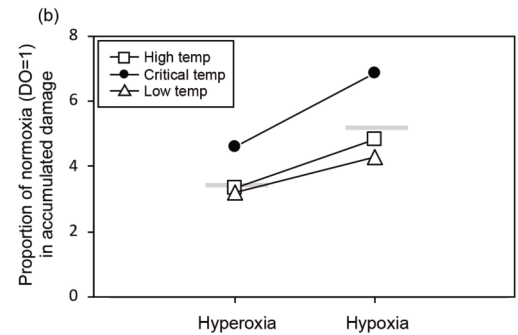
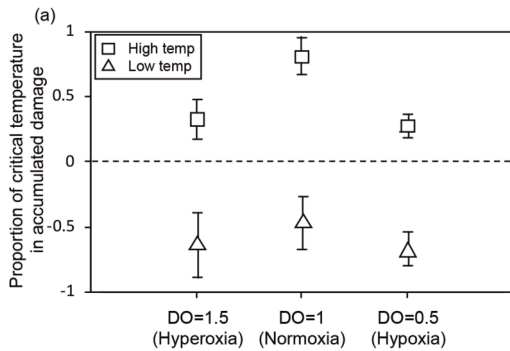


Figure 5. (a) Proportion of critical temperature in accumulated damage in related to dissolved oxygen and (b) proportion of normoxia in accumulated damage in related to temperature. Grey bar in (b) represents mean proportion among temperature treatment groups

때 임계온도 대비 높은 수온에서의 누적 스트레스 차이가 가장 컸고 저온에서의 누적 스트레스 차이가 가장 작았다(Figure 5a). 고산소 및 저산소 상태일 때는 임계 온도 대비 낮은 수온에서의 스트레스 차이가 가장 컸다. 또한 고산소보다 저산소일 때 누적 스트레스양이 증가하였다(Figure 5b). 누적 스트레스와 신체 크기 관계는 음의 상관관계를 나타냈으며, 낮은 온도일 때보다 임계 및 높은 온도에서의 스트레스 양의 변이가 컸다(Figure 6).

#### IV. 고찰

본 연구는 수온과 용존산소량이 독립적 또는 복합적으로 어류 체내의 대사 스트레스 누적에 변화를 유도하여 초기 성장속도에 부정적인 영향을 줄 수

있음을 어류 생활사 동적상태의존모델을 이용하여 보였다. 성장속도는 수온과 용존산소량의 임계값(critical value)에서 가장 빨랐으며, 임계값보다 높거나 낮은 경우 모두 성장속도는 느렸다. 수온의 상승으로 인하여 활성화된 체내 신진대사는 대사 스트레스양을 빠르게 증가시켜 성장 속도를 감속 시켰고, 낮은 수온은 신진대사를 낮추었지만 저온에 따른 대사 스트레스 증가와 섭식 행동의 감소로 성장속도가 저하되었다. 용존산소량의 고산소 상태는 높은 신진대사를 유도하여 성장속도의 향상을 유도하였고, 저산소 상태는 느려진 신진대사로 성장속도가 저하되는 것으로 예측하였다. 치어기(juvenile stage)가 완료된 시기의 신체 크기는 수온이 높고 고산소 상태에서 가장 작았는데, 높아진 대사 스트레스로 인하여 성장에 대한 투자 비용이 감소하였기 때문이다

(Clarke & Johnston 2002; Metcalfe et al. 2016).

수온은 어류의 성장과 신진대사에 영향을 미치는 중요한 요소이다(Jobling 1981). 어류는 서식 수온 및 어종에 따라서 저온에 대한 내성이 다르지만 일반적으로 수온이 저하됨에 따라 운동량 및 호흡량이 줄어들어 신진대사율이 감소된다(Takeda et al. 1989; Schulte 2015). 본 연구결과도 동일하게 수온이 낮아질수록 신진대사율의 감소로 체내에 누적되는 스트레스양이 감소하였고 성장률도 감소하였다. 또한 어류 종에 따라 임계온도보다 낮은 범위 내에서 수온이 높아질수록 어류의 신진대사율은 증가하는데 취식 행동과 먹이 섭취가 촉진되어 성장도 향상되기 때문이다(Koskela et al. 1997). 본 연구에서도 임계온도에 가까워 질수록 성장속도가 상승하는 것으로 동일하게 예측하였다. 하지만 임계온도 이상으로 수온이 높아지면 먹이 섭취 및 취식 활동의 감소로 성장이 느려지는 등의 부작용도 초래될 수 있다. 수온 상승으로 높아진 스트레스 어류의 근육 및 혈류 내에 다양한 화학물질의 변화를 초래하는데, 근육 glycogen, ATP 등의 저장 에너지원이 감소하게 되고 혈액의 glucose, adrenaline 이 증가한다(Love 1988). 더욱이 기후변화 연구에서 지구온난화로 어류의 크기가 감소하고 있음이 보고되고 있으며(Cheung et al. 2012), 하천과 인접한 발전 및 산업 시설에서의 온배수 배출도 수온 상승으로 인한 하천 플랑크톤의 감소 및 어류 성장 감소 등을 초래하여 하천 생태계 교란을 야기하고 있음이 보고된 바 있다(Jensen 2003).

수계의 용존산소량 변동도 어류의 신진대사 스트레스로 작용하여 취식 행동과 행동에 따른 생리적 변화를 초래하는 요인이 될 수 있다(Herbert and Steffensen 2005). 본 연구에서 어류 생활사 모델은 저산소 상태에서 포화상태로 용존산소량이 증가하면 성장 속도도 지속적으로 향상되고, 고산소에서의 섭식 행동 감소는 치어기가 완료된 시기의 신체 크기를 감소시키는 것으로 예측하였다. 저산소(hypoxia) 상태에서의 어류는 저산소 영역에서 도피하거나 유영 활동 및 섭식 활동을 억제하여 대사 에너지 소비를 감소시키지만 포화상태로의 다양한 조절 작용은 성

장속도를 향상시킨다(Poon et al. 2001). 또한 용존 산소량이 과산소(hyperoxia) 상태가 되면 어류 혈액 내 기포가 발생하여 모세혈관을 막거나 방광으로 확산되어 어류의 부력에 영향을 주고 결국 섭식 행동 등 어류의 이동에 영향을 주기 때문이다(Edsall & Smith 1991; Salas-Leiton et al. 2009).

복합적인 환경 요소가 생물에 미치는 영향은 단일 또는 독립적인 요소가 미치는 영향에 비해 더 크고 빠르게 작용할 수 있다. 어류 생활사 모델은 용존산소량이 낮았을 때에는 수온 변화에 더 민감하고 높은 수온에서는 용존산소량의 변화에 성장 속도와 체내 누적되는 스트레스양의 변화에 민감한 것으로 예측했다(see also, Matthews & Berg 1997). 다시 말해 일시적 수질 변화로 인한 어류 생활사에 미치는 영향은 계절적 변화나 인위적으로 유입된 온배수로 인하여 더 심각하게 가중될 수 있음을 의미한다. 기후변화 측면에서도 지구온난화에 따른 여름철 낮 기온이 평균 이상으로 상승하고 여름 기간도 평년보다 길어지므로 인하여 수생태계에 미치는 생리생태학적 영향의 크기는 달라질 수 있다. 따라서 환경변화로 인한 생물에 미치는 영향을 예측하는데 있어 복합적 환경요인을 함께 고려할 필요성이 있다.

환경영향평가에서 하천 수온과 수질에 영향을 초래하는 개발사업 등의 환경영향은 개체군 또는 개체 수 크기 변동을 고려한 생물다양성 평가를 중심으로 수행되고 있다. 하지만 본 연구를 통해 복합적 환경요인을 고려했을 때 생리생태학적 측면에서 환경영향 예측이 향상되고 좀더 다양한 환경 상태를 고려할 수 있음을 어류 생활사 모델을 통해 확인하였다. 더욱이 종 수와 개체 수만을 고려한 종 다양성 중심의 평가보다 복합적 환경요인을 고려한 생활사 기반의 영향 평가를 통해 좀더 명확한 환경영향을 예측할 수 있었다. 따라서 생물의 생활사를 고려한 환경영향평가를 위하여 수질과 하천 생태계 등 평가 항목들 간의 복합적인 영향 분석의 고도화가 필요하고 확실성의 해소와 평가 기법의 정밀성을 높이기 위한 연구가 필요할 것이다.

## 사 사

논문에 대해 많은 시간을 들여 심사와 의견을 주신 편집위원과 익명의 심사위원들께 진심으로 감사드립니다. 본 연구는 한국환경정책·평가연구원의 2018년도 연구 프로그램(RE2018-21)의 지원으로 수행되었습니다. 논문을 위해 조언을 아끼지 않으신 University of California Santa Cruz의 Marc Mangel 교수님께 감사의 마음을 전합니다.

## References

- Arrhenius S. 1889. Über die reaktionsgeschwindigkeit bei der inversion von rohrzucker durcj Sauren. *Zeitschrift für Physikalische Chemie*, 4: 226-248.
- Barbault R. 1988. Body size, ecological constraints, and the evolution of life-history strategies. In: Hecht MK, Wallace B, Prance GT, editors. *Evolutionary Biology*. New York: Plenum Press; pp. 261-286.
- Botzmann L. 1872. Weitere studien über das wärmeleichgewicht unter gasmolekülen. *Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien*, 66: 275-370
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85: 1771-1789.
- Cheung WWL, Sarmiento JL, Dunne J, Frölicher TL, Lam VWY, Deng Palomares ML, Watson R, Pauly D. 2012. Shrinking of fishes exacerbates impacts of global ocean changes on marine ecosystems. *Nature Climate Change*, 3: 254-258.
- Cichoń M. 1997. Evolution of longevity through optimal resources allocation. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 264: 1383-1388.
- Clark CW, Mangel M. 2000. *Dynamic state variable models in ecology: methods and application*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Clarke A, Johnston NM. 2002. Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish. *Journal of Animal Ecology*, 68: 893-905.
- Cox C. 1991. Pesticides on golf courses: mixing toxins with play? *Journal of Pesticider Reform*, 11: 2-7.
- Darwin C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life*. London, UK: John Murray.
- Donaldson MR, Cooke SJ, Patterson DA, Macdonald JS. 2008. Cold shock and fish. *Journal of Fish Biology*, 73: 1491-1530.
- Edsall DA, Smith CE. 1991. Performance of rainbow trout and Snake river cutthroat trout reared in oxygen saturated water. *Aquaculture*, 90: 251-259.
- Gaver DP, Jacobs PA, Carpenter RL, Burkhart JG. 1997. A mathematical model for intracellular effects of toxins on DNA adduction and repair. *Bulletin of Mathematical Biology*, 59: 89-106.
- Grimm NB, Chacón A, Dahm CN, Hostetler SW, Lind OT, Starkweather PL, Wurtsbaugh WW. 1997. Sensitivity of aquatic ecosystems to climatic and anthropogenic changes: the basin and range, American southwest and Mexico. *Hydrological Processes*, 11: 1023-1041.
- Herbert NA, Steffensen JF. 2005. The response of Atlantic cod, *Gadus morhua*, to progressive hypoxia: fish swimming speed and physiological stress. *Marine Biology*, 147: 1403-1412.

- Hilborn R, Mangel M. 1997. The ecological detective: confronting models with data. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Hong MJ, Lee WS, Yoo JC. 2015. Effects of weather change, human disturbance and interspecific competition on life-history and migration of wintering Red-crowned cranes. *Korean Journal of Environmental Ecology*, 29: 681-692. [Korean Literature]
- Jensen AJ. 2003. Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the regulated river Alta: effects of altered water temperature on parr growth. *River Research and Applications*, 19: 733-747.
- Jobling M. 1981. The influences of feeding on the metabolic rate of fishes: a short review. *Journal of Fish Biology*, 18: 385-400.
- Kingsolver JG, Huey RB. 2008. Size, temperature, and fitness: three rules. *Evolutionary Ecology Research*, 10: 251-268.
- Kirkwood TBL. 2005. Understanding the odd science of aging. *Cell*, 120: 437-447.
- Kleiber M. 1947. Body size and metabolic rate. *Physiological Reviews*, 27: 511-541.
- Koskela J, Pirhonen J, Jobling M. 1997. Effect of low temperature on feed intake, growth rate and body composition of juvenile Baltic salmon. *Aquaculture International*, 5: 479-488.
- Lee WS. 2012. Effect of environmental stressors in stopover sites on the survival and re-migration using a dynamic-state-dependent model. *Korean Journal of Ornithology*, 19: 277-291 [Korean Literature].
- Lee WS. 2013. Effects of climate and human aquatic activity on early life-history traits in fish. *Korea Journal of Ecology and Environment*, 46: 395-408 [Korean Literature].
- Lee WS, Metcalfe NB, Monaghan P, Mangel M. 2011. A comparison of dynamic-state-dependent models of the trade-off between growth, damage, and reproduction. *The American Naturalist*, 178: 774-786.
- Lee WS, Mangel M, Peres-Neto P. 2016. Environmental integration: patterns of correlation between environmental factors, early life decisions, and their long-term consequences. *Evolutionary Ecology Research*, 17: 1-19.
- Love R. 1988. The food fishes, their intrinsic variation and practical implications. London, UK; Farrand Press.
- Mangel M. 2006. The theoretical biologist's toolbox. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Mangel M, Clark CW. 1988. Dynamic modeling in behavioral ecology. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Mangel M, Munch SB. 2005. A life-history perspective on short- and long-term consequences of compensatory growth. *The American Naturalist*, 166: E155-E176.
- Mathworks, T. 2018. Matlab R2017b. Natick, MA: Mathworks.
- Matthews KR, Berg NH. 1997. Rainbow trout responses to water temperature and dissolved oxygen stress in two southern California stream pools. *Journal of Fish Biology*, 50: 50-67.
- Metcalfe NB, Van Leeuwen TE, Killen SS. 2016. Does individual variation in metabolic phenotype predict fish behaviour and performance? *Journal of Fish Biology*, 88: 298-321.
- Munch SB, Mangel M. 2006. Evaluation of mortality trajectories in evolutionary biodemography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103: 16604-16607.
- Nelson CE, Bennett DM, Cardinale BJ. 2013.

- Consistency and sensitivity of stream periphyton community structural and functional responses to nutrient enrichment. *Ecological Applications*, 23: 159-173.
- Paley W. 1802. *Natural theology*. London, UK: Wilks & Taylor.
- Panik MJ. 2014. *Growth curve modeling: theory and application*. Hoboken, NJ; John Wiley & Sons.
- Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds JD. 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, 308: 1912-1915.
- Person-Le Ruyet J, Lacut A, Le Bayon N, Le Roux A, Pichavant K, Quémener L. 2003. Effects of repeated hypoxic shocks on growth and metabolism of turbot juveniles. *Aquatic Living Resources*, 16: 25-34.
- Poon WL, Hung CY, Randall DJ. 2002. The effects of aquatic hypoxia on fish. In: *Proceedings of the Sixth International Symposium on Fish Physiology, Toxicology, and Water Quality*; 2001 January 22-26; La Paz, BS (Mexico); EPA; pp. 31-50.
- Robin L, Joseph LN, Heinsohn R. 2009. *Boom and bust: bird stories for a dry country*. Collingwood, VIC: CSIRO Publishing.
- Roff D. 1981. On being the right size. *The American Naturalist*, 118: 405-422.
- Roff D. 1992. *The evolution of life histories: theory and analysis*. New York: Chapman & Hall.
- Roff D. 2002. *Life history evolution*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc.
- Salas-Leiton E, Cánovas-Conesa B, Zerolo R, López-Barea J, Cañavate JP, Albama J. 2009. Proteomics of juvenile Senegal sole (*Solea senegalensis*) affected by gas bubble disease in hyperoxygenated ponds. *Journal of Marine Biotechnology*, 11: 473-487.
- Schmitt W, Bruns E, Dollinger M, Sowig P. 2013. Mechanistic TK/TD-model simulating the effect of growth inhibitors on Lemna populations. *Ecological Modelling*, 255: 1-10.
- Schulte P. 2015. The effects of temperature on aerobic metabolism: towards a mechanistic understanding of the responses of ectotherms to a changing environment. *Journal of Experimental Biology*, 218: 1856-1866.
- Stearns SC. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Takeda T, Tsuji T, Itazawa Y. 1989. Facilitation of housing capacity for red porgy by drop in water temperature. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55: 1011-1015.
- Via S, Lande R. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 39: 505-522.
- Wang LK, Vielkind D, Wang MH. 1978. Mathematical models of dissolved oxygen concentration in fresh water. *Ecological Modelling*, 5: 115-123.
- Wood CM, Jackson EB. 1980. Blood acid-base regulation during environmental hyperoxia in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Respiration Physiology*, 42: 351-372.