**Pengaruh Hipoksia terhadap Konsumsi Oksigen pada Benih Ikan Nila
(*Oreochromis niloticus*)**

Vitas Atmadi Prakoso¹ dan Young Jin Chang²

¹Balai Riset Perikanan Budidaya Air Tawar dan Penyuluhan Perikanan, Bogor, Indonesia

²Institute of Review and Assessment on Fishery and Aquaculture, South Korea

Email: vitas.atmadi@gmail.com

Submitted 7 November 2017. Reviewed 13 April 2018. Accepted 22 May 2018

DOI: [10.14203/oldi.2018.v3i2.169](https://doi.org/10.14203/oldi.2018.v3i2.169)

Abstrak

Oksigen merupakan parameter yang vital dalam kegiatan budidaya perikanan. Penurunan kadar oksigen terlarut dalam media pemeliharaan harus sangat diperhatikan, karena kondisi oksigen terlarut yang sangat rendah (hipoksia) dapat berpengaruh negatif terhadap pertumbuhan dan kelangsungan hidup ikan. Oleh karena itu, penelitian mengenai kondisi hipoksia ini sangat penting untuk dipelajari. Penelitian ini dilakukan pada bulan Januari–Februari 2013 di Laboratorium Fish Reproductive Physiology, Pukyong National University, Korea Selatan untuk mengukur konsumsi oksigen pada ikan nila *Oreochromis niloticus* (panjang total: $14,2 \pm 1,4$ cm, bobot: $31,3 \pm 2,0$ g) saat kondisi normal (normoksia) dan hipoksia. Pengukuran dilakukan menggunakan respirometer (dimensi: $20 \times 17,5 \times 10$ cm; volume: 3,5 L) setiap 10 menit selama empat jam waktu pengamatan. Percobaan dilakukan dengan tiga kali ulangan. Hasil penelitian menunjukkan bahwa konsumsi oksigen benih ikan nila pada kondisi hipoksia ($12,09 \pm 3,20$ mg O₂/kg/jam) lebih rendah dibandingkan saat kondisi normoksia ($35,67 \pm 4,19$ mg O₂/kg/jam) ($P < 0,01$). Kondisi hipoksia yang terus menerus dapat berpengaruh negatif terhadap pergerakan ikan, yang pada akhirnya dapat menyebabkan kematian saat kadar oksigen terlarutnya sangat rendah. Sementara itu, hasil penentuan kadar oksigen kritis bagi ikan nila menunjukkan kisaran oksigen terlarut sebesar $1,9 \pm 0,5$ mg/L.

Kata kunci: *Oreochromis niloticus*; oksigen terlarut; hipoksia; konsumsi oksigen

Abstract

Effects of Hypoxia on Oxygen Consumption of Tilapia Fingerlings (*Oreochromis niloticus*).

Oxygen is a vital parameter in aquaculture activities. The decrease of dissolved oxygen levels in aquaculture media should be highly observed, since very low dissolved oxygen conditions (hypoxia) could negatively affect to the growth and survival of fish. Therefore, research on the condition of hypoxia is very important to be studied. This study was conducted in January–February 2013 at the Laboratory of Fish Reproductive Physiology, Pukyong National University, South Korea to measure oxygen consumption in tilapia *Oreochromis niloticus* (total length: 14.2 ± 1.4 cm, weight: 31.3 ± 2.0 g) under normal conditions (normoxia) and hypoxia. Measurement was conducted using respirometer (dimension: $20 \times 17.5 \times 10$ cm; volume: 3.5 L) every 10 minutes during four hours of observation. Experiment was conducted with three replications. The results showed that oxygen consumption of tilapia fingerlings in hypoxia conditions (12.09 ± 3.20 mg O₂/kg/h) was lower than normoxia (35.67 ± 4.19 mg O₂/kg/h) ($P < 0.01$). Continuous hypoxic conditions could negatively affect fish movements, which could ultimately lead to mortality when dissolved oxygen levels are very low.

Meanwhile, the results on determination of critical oxygen levels for tilapia showed a dissolved oxygen range of 1.9 ± 0.5 mg/L.

Keywords: *Oreochromis niloticus*; dissolved oxygen; hypoxia; oxygen consumption.

Pendahuluan

Oksigen terlarut merupakan salah satu parameter penting yang berpengaruh terhadap kelangsungan hidup ikan dalam kegiatan budidaya. Tingkat paparan oksigen terlarut yang rendah dalam sistem budidaya dapat mengakibatkan kematian pada ikan (Weithman dan Haas 1984). Kondisi tersebut dikenal dengan istilah hipoksia, dimana kandungan oksigen terlarut dalam media pemeliharaan sangat rendah. Penurunan konsentrasi oksigen secara akut di dalam air dapat terjadi pada budidaya ikan intensif, terutama saat ikan dipelihara dengan kepadatan tinggi. Kadar oksigen terlarut dalam media pemeliharaan harus sangat diperhatikan. Karena selain berpotensi menyebabkan kematian, konsentrasi oksigen yang rendah dapat berdampak negatif terhadap aktivitas dan reproduksi (Brett dan Groves 1979), pertumbuhan, konsumsi makanan, dan keadaan fisiologis ikan (Jobling 1994). Beberapa penelitian terdahulu menunjukkan bahwa paparan pada kondisi hipoksia menyebabkan tingkat pertumbuhan yang rendah dan tingkat kematian yang tinggi (Brett dan Blackburn 1981; Brandt et al. 2009; Yang et al. 2013).

Dengan demikian, pengetahuan tentang kebutuhan oksigen dan toleransi hipoksia sangat penting untuk optimalisasi kondisi budidaya ikan (Saint-Paul 1989). Salah satu cara untuk mengumpulkan informasi ini adalah dengan mengukur tingkat konsumsi oksigen. Penelitian mengenai dampak hipoksia yang menghubungkan dengan fisiologi respirasi dengan oksigen terlarut telah banyak dilakukan pada beberapa spesies (Kim et al. 1995; Chabot dan Claireaux 2008; Killen et al. 2012; Mahfouz et al. 2015; Prakoso et al. 2016; Snyder et al. 2016). Namun, diperlukan lebih banyak lagi penelitian dengan topik tersebut untuk mengkaji lebih dalam mengenai aspek fisiologis pada ikan terkait dengan ketersediaan oksigen.

Ikan nila *Oreochromis niloticus* merupakan salah satu spesies yang paling populer di budidayakan. Selain itu, ikan nila juga dikenal memiliki kemampuan yang baik dalam beradaptasi, pertumbuhannya yang cepat, dan juga toleran terhadap kondisi hipoksia, sehingga spesies ini sangat cocok sebagai objek penelitian tentang hipoksia (Zhao et al. 2014). Hasil penelitian sebelumnya menyatakan bahwa kondisi hipoksia

akut berpengaruh negatif terhadap sistem imun pada ikan nila (Gallage et al. 2016).

Dalam penelitian ini, diamati konsumsi oksigen dan aktivitas ikan nila *Oreochromis niloticus* saat kondisi oksigen normal (normoksia) dan kondisi oksigen sangat rendah (hipoksia). Berdasarkan pengamatan dan hasil penelitian Cech et al. (1984) pada spesies ikan lainnya, penulis memiliki hipotesis bahwa paparan oksigen terlarut rendah akan menyebabkan penurunan tingkat konsumsi oksigen pada ikan nila, yang kemungkinan menyebabkan adanya pengurangan aktivitas ikan. Ikan nila merupakan salah satu ikan konsumsi yang populer dan banyak dibudidayakan secara intensif. Oleh karena itu, diperlukan penelitian untuk memperoleh informasi mengenai konsumsi oksigen saat kondisi hipoksia yang sangat diperlukan sebagai data pendukung untuk pengelolaan dalam sistem budidaya intensif. Penelitian ini bertujuan untuk mendapatkan informasi konsumsi oksigen benih ikan nila saat kondisi normoksia dan hipoksia, sehingga dapat diketahui mekanisme adaptasi fisiologis benih ikan nila saat kondisi hipoksia.

Metodologi

Penelitian ini berlangsung pada Januari–Februari 2013 di Laboratorium Fish Reproductive Physiology, Pukyong National University, Korea Selatan. Ikan nila (panjang total: $14,2 \pm 1,4$ cm, bobot: $31,3 \pm 2,0$ g) yang digunakan dalam penelitian ini merupakan stok ikan nila yang telah dipelihara selama empat bulan di dalam sistem resirkulasi *indoor* di laboratorium. Sebelum percobaan dimulai, ikan uji dipuasakan selama 24 jam, setelah itu ikan uji dimasukkan ke dalam respirometer tertutup untuk mengetahui konsumsi oksigennya sampai kondisi di dalam respirometer oksigen terlarutnya sangat rendah.

Pengukuran konsumsi oksigen dilakukan setiap 10 menit selama empat jam waktu pengamatan dengan menggunakan respirometer tertutup yang terbuat dari bahan akrilik (dimensi: $20 \times 17,5 \times 10$ cm; volume: 3,5 L) yang di dalamnya dilengkapi *magnetic stirrer* agar air di dalam respirometer teraduk secara merata (Gambar 1). Tiga ekor ikan nila dimasukkan ke dalam respirometer tertutup dan kemudian diamati respons perilakunya saat kondisi oksigen terlarut normal dan saat kondisi oksigen menurun di bawah batas normal. Percobaan ini dilakukan dengan tiga

kali ulangan. Sensor dan perangkat pengukuran oksigen (OxyGuard Multichannel System, Denmark; OxyGuard MultiLog, Denmark) terhubung ke respirometer dan komputer yang dilengkapi *software* (OxyGuard MultiLog Software, Denmark) untuk mencatat data oksigen terlarut di dalam respirometer setiap 10 menit selama empat jam waktu pengamatan. Pada penelitian ini, suhu air di dalam respirometer dijaga konstan pada suhu $15 \pm 0,5$ °C. Konsumsi oksigen pada ikan dihitung dengan rumus yang merujuk pada Kawamoto (1977):

$$OC = (DO_0 - DO_t) \times \frac{V}{t \times W}$$

Keterangan:

OC = konsumsi oksigen yang dinyatakan dalam miligram oksigen per jam per kilogram ikan ($\text{mg O}_2/\text{kg/jam}$)

DO_0 = oksigen terlarut awal ($\text{mg O}_2/\text{L}$)

DO_t = oksigen terlarut setelah t jam ($\text{mg O}_2/\text{L}$)

t = waktu yang berlalu untuk ikan yang mengonsumsi oksigen (jam)

V = volume air pada respirometer (L)

W = bobot ikan (kg)

Selain mengukur konsumsi oksigen, aktivitas ikan juga diamati selama penelitian. Indeks tingkah laku ikan yang merupakan metode yang dikembangkan sendiri digunakan untuk mengevaluasi aktivitas ikan saat percobaan di dalam respirometer (Tabel 1). Data yang diperoleh dianalisis secara statistik dengan uji-t menggunakan *software* PASW Statistics 18.

Gambar1. Respirometer yang digunakan dalam pengukuran konsumsi oksigen benih ikan nila *Oreochromis niloticus* pada kondisi normoksia dan hipoksia

Figure1. Respirometer used in oxygen consumption measurement of tilapia fingerlings *Oreochromis niloticus* during normoxia and hypoxia

Tabel 1. Indeks tingkah laku ikan dalam percobaan pengukuran konsumsi oksigen saat kondisi normoksia dan hipoksia

Table 1. Behavioral indices of fish in experiments measuring oxygen consumption during normoxia and hypoxia

Index	Fish activities
I	Active swimming
II	Moderate swimming
III	Slow swimming
IV	Very slow swimming
V	Lost balance, no movement
VI	Died

Hasil

Hasil pengamatan menunjukkan bahwa penurunan oksigen terlarut di dalam respirometer menunjukkan perubahan yang cepat selama enam jam. Perilaku ikan nila berdasarkan aktivitas renang menunjukkan bahwa perilaku normal masih berlangsung selama dua jam pengamatan awal. Namun aktivitas ikan nila semakin menurun dengan semakin rendahnya kadar oksigen terlarut di dalam respirometer. Setelah oksigen terlarut menjadi 2,3 mg/L di jam ketiga, aktivitas renang ikan nila semakin lambat, yang kemudian pada akhirnya mulai mengalami hilang keseimbangan dan menyebabkan kematian satu ekor ikan. Saat oksigen terlarut 1,0 mg/L di jam keempat, seluruh ikan mengalami kematian (Tabel 2). Saat kadar oksigen terlarut sangat rendah gerakan operkulum menjadi lebih lambat sejalan dengan semakin berkurangnya aktivitas akibat kadar oksigen terlarut yang semakin menipis di dalam respirometer.

Sementara itu, frekuensi bernapas pada saat pengamatan menunjukkan hubungan antara konsumsi oksigen dengan penurunan kadar oksigen terlarut. Penurunan tersebut sejalan dengan

ketersediaan oksigen dalam media pemeliharaan. Nilai rata-rata konsumsi oksigen ikan nila saat oksigen terlarut normal (normoksia) lebih tinggi dibandingkan dengan saat hipoksia ($p < 0,05$). Sementara itu, rata-rata frekuensi bernapas saat oksigen terlarut normal (normoksia) yaitu sebesar $98,3 \pm 5,8$ kali per menit. Nilai tersebut berbeda nyata dengan rata-rata frekuensi bernapas ikan nila saat kondisi hipoksia, yaitu $40,3 \pm 6,7$ kali per menit ($p < 0,05$). Sama halnya dengan kedua parameter di atas, konsumsi oksigen per satu kali napas pada ikan nila juga menunjukkan rata-rata nilai yang lebih tinggi pada saat normoksia dibandingkan dengan saat hipoksia (Tabel 3). Hasil ini menunjukkan bahwa konsumsi oksigen ikan nila saat normoksia lebih besar dibandingkan saat hipoksia, dimana hal ini juga berkaitan dengan tingkah laku atau aktivitas ikan pada masing-masing kondisi tersebut.

Hubungan antara waktu dengan konsumsi oksigen saat deplesi oksigen pada benih ikan nila dijelaskan oleh hubungan eksponensial (Gambar 2). Konsumsi oksigen benih ikan nila di bawah kondisi deplesi oksigen terus mengalami penurunan dengan semakin lamanya waktu percobaan.

Tabel 2. Indeks tingkah laku ikan nila terhadap penurunan kadar oksigen terlarut

Table 2. Behavioral indices of tilapia during dissolved oxygen depletion

Time (hour)	Dissolved oxygen (mg/L)	Behavior index	Mortality (%)
1	7.5	I	0.0 ± 0.0
2	4.4	II & III	0.0 ± 0.0
3	2.3	IV & V	50.0 ± 23.6
4	1.0	VI	100.0 ± 0.0

Tabel 3. Konsumsi oksigen dan frekuensi bernapas ikan nila pada kondisi normoksia dan hipoksia

Table 3. Oxygen consumption and breath frequency of tilapia during normoxia and hypoxia

Parameter	Treatment	
	Normoxia	Hypoxia
Oxygen consumption (mg O ₂ /kg/h)	$35.67 \pm 4.19^{**}$	12.09 ± 3.20
Breath frequency (times/minutes)	$98.3 \pm 5.8^{**}$	40.8 ± 4.8
Oxygen consumption per breath (mg O ₂ /kg/breath)	$0.36 \pm 0.04^{**}$	0.12 ± 0.03

Keterangan: Nilai pada tabel adalah rata-rata $\pm$ SD ($n = 3$). Nilai rata-rata dengan superskrip berbeda menunjukkan perbedaan yang nyata (*: $P < 0,05$, **: $P < 0,01$, uji-t).

Description: Values are the mean $\pm$ SD ($n = 3$). The mean values with different superscript showed significant differences (*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, t-test).

Gambar 2. Hubungan antara waktu dan konsumsi oksigen benih ikan nila yang dipelihara pada kondisi deplesi oksigen.

Figure 2. Relationship between time and oxygen consumption of tilapia fingerling maintained in conditions of oxygen depletion.

Pembahasan

Dalam penelitian ini, diketahui bahwa konsumsi oksigen saat normoksia lebih tinggi dibandingkan saat hipoksia. Selain itu, kondisi hipoksia dalam waktu beberapa jam menyebabkan benih ikan nila mengurangi aktivitas metabolismenya sampai akhirnya mengalami hilang keseimbangan yang berujung pada kematian. Hasil ini juga serupa dengan penelitian lainnya yang menyatakan bahwa kondisi hipoksia yang berlarut-larut dan akut dapat menyebabkan kematian (Richards et al. 2009; Prakoso et al. 2016). Untuk mengurangi keseluruhan metabolisme, harus ada pengurangan aktivitas atau beberapa komponen penting lainnya dari jumlah energi total pada hewan (Jobling 1993; Speers-Roesch et al. 2009; Petersen dan Gamperl 2010). Komponen utama pengeluaran energi metabolik adalah untuk aktivitas renang (Fry 1971). Cech et al. (1984) menggambarkan bahwa kondisi hipoksia secara signifikan mengurangi tingkat pertumbuhan ikan *sturgeon* yang diakibatkan oleh berkurangnya aktivitas makan.

Berdasarkan informasi dari pengukuran tingkat konsumsi oksigen pada kondisi oksigen terlarut yang berbeda, kadar oksigen kritis (O_{2crit}) pada benih ikan nila dapat ditentukan. Kadar oksigen kritis merupakan kadar oksigen pada lingkungan dimana ikan tidak lagi mampu mempertahankan pasokan oksigen yang memadai untuk memenuhi kebutuhan metabolismenya (Jobling 1994). Kadar oksigen kritis merupakan kadar oksigen terlarut saat ikan memiliki nilai konsumsi oksigen atau laju metabolisme yang lebih

rendah dibandingkan tingkat metabolisme standar (*standard metabolic rate*) saat terjadi penurunan dari tingkat jenuh ke tingkat hipoksia (Portner et al. 1985). Pada penelitian ini, suhu dibuat konstan pada 15°C (rata-rata $\pm$ SD: 15,0 $\pm$ 0,2°C) dengan kisaran pH air yang terukur yaitu 7,5 $\pm$ 0,2. Hasil pengamatan menunjukkan bahwa kadar oksigen kritis pada benih ikan nila pada suhu 15°C yaitu pada kisaran 1,9 $\pm$ 0,5 mg/L. Jika dibandingkan dengan hasil penelitian sebelumnya, kadar oksigen kritis ikan nila pada suhu yang lebih tinggi (22,5°C, 27,5°C, dan 33,5°C) yaitu 1,8 $\pm$ 0,3 mg/L, 1,0 $\pm$ 0,1 mg/L, dan 2,0 $\pm$ 0,5 mg/L (Mamun et al. 2013). Nilai tersebut menunjukkan bahwa pada kondisi suhu rendah dan tinggi, kadar oksigen kritisnya lebih tinggi dibandingkan pada suhu optimal ikan nila pada suhu 27,5°C. Dalam kaitannya dengan penelitian ini, Borger et al. (1998) menyatakan bahwa tinggi rendahnya nilai kadar oksigen kritis dipengaruhi oleh suhu atau stres akibat rendahnya oksigen. Dari hasil penelitian ini menunjukkan pada kondisi suhu optimal, ikan nila dapat menjaga metabolisme pada tingkatan yang lebih konstan untuk efisiensi proses metabolisme dan bertahan hidup sampai kondisi oksigen terlarut yang lebih rendah. Kadar oksigen kritis ini dapat digunakan sebagai pendekatan untuk mengetahui kadar oksigen terendah yang dapat berdampak negatif pada pertumbuhan dan reproduksi spesies ikan di dalam sistem budidaya (Cruz-Neto dan Steffensen 1997). Berdasarkan nilai yang diperoleh dari hasil penelitian ini, dalam budidaya ikan nila disarankan mengantisipasi agar media pemeliharaan pada kondisi oksigen terlarut berada di atas kadar oksigen kritis tersebut (1,9 $\pm$ 0,5 mg/L) untuk mencegah terjadinya kematian dan juga agar

tercapai pertumbuhan dan perkembangan sistem reproduksi yang optimal bagi ikan nila yang dibudidayakan. Selain itu, informasi mengenai kadar oksigen kritis ini juga dapat digunakan sebagai rekomendasi untuk proses transportasi benih ikan nila. Sehingga kisaran kadar kritis oksigen tersebut dapat dihindari dengan melakukan pemeriksaan dan penambahan kadar oksigen terlarut selama transportasi serta menyesuaikan kepadatan ikan dengan lama waktu transportasi agar tidak terjadi mortalitas yang tinggi.

Kesimpulan

Konsumsi oksigen dan frekuensi bernapas benih ikan nila saat kondisi hipoksia lebih rendah dibandingkan saat kondisi normal (normoksia). Kondisi hipoksia yang terus menerus juga berpengaruh terhadap tingkah laku ikan yang berkaitan dengan aktivitasnya, dimana saat kondisi hipoksia benih ikan nila mengalami penurunan pergerakan, yang akhirnya dapat berakibat kematian apabila kadar oksigen terlarutnya sangat rendah. Berdasarkan penentuan kadar oksigen kritis bagi ikan nila, disarankan kondisi oksigen terlarut dalam sistem budidaya dikelola sehingga kisarannya jauh di atas $1,9 \pm 0,5$ mg/L agar tidak menyebabkan kematian ikan maupun dampak negatif bagi pertumbuhan dan perkembangan sistem reproduksi ikan.

Persantunan

Penulis mengucapkan terimakasih kepada Jun-Hyung Ryu dan Kim Kitae yang telah membantu terlaksananya penelitian ini. Selain itu, ucapan terimakasih juga disampaikan kepada Pukyong National University dan Korea International Cooperation Agency (KOICA) yang berkontribusi dalam memfasilitasi dan membiayai penelitian ini.

Daftar Pustaka

- Borger, R., G. de Boeck, J. van Auderke, R. Dommissie, R. Blust, and A. van den Linden. 1998. Recovery of the energy metabolism after a hypoxic challenge at different temperature conditions: a ^{31}P -nuclear magnetic resonance spectroscopy study with common carp. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A* 120:143–150.
- Brandt, S. B., M. Gerken, K. J. Hartman, and E. Demers. 2009. Effects of hypoxia on food consumption and growth of juvenile striped bass (*Morone saxatilis*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 381:S143–S149.
- Brett, J. R. and J. M. Blackburn. 1981. Oxygen requirement for growth of young coho (*Oncorhynchus kisutch*) and sockeye (*O. nerka*) salmon at 15°C. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38:399–404.
- Brett, J. R. and D. D. Groves. 1979. Physiological energetics. In: W. S. Hoar, D. J. Randall, and J. R. Brett (Eds). *Fish Physiology*, Vol. VIII, Bioenergetics and Growth. Academic Press, New York.
- Cech, J. J., S. J. Mitchell and T. E. Wragg. 1984. Comparative growth of juvenile white sturgeon and striped bass: effects of temperature and hypoxia. *Estuaries* 7(1):12–18.
- Chabot, D. and G. Claireaux. 2008. Environmental hypoxia as a metabolic constraint on fish: the case of Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Marine Pollution Bulletin* 57(6-12):287–294.
- Cruz-Neto, A.P. and J. F. Steffensen. 1997. The effects of acute hypoxia and hypercapnia on oxygen consumption of the freshwater European eel. *Journal of Fish Biology* 50:759–769.
- Fry, F. E. J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. In: W. S. Hoar and D. J. Randall (Eds.). *Fish Physiology*, Vol. VI. Environmental relations and behavior. Academic Press, New York.
- Gallage, S., T. Katagiri, M. Endo, K. Futami, M. Endo, and M. Maita. 2016. Influence of moderate hypoxia on vaccine efficacy against *Vibrio anguillarum* in *Oreochromis niloticus* (Nile tilapia). *Fish & Shellfish Immunology* 51:271–281.
- Jobling, M. 1993. Bioenergetics: feed intake and energy partitioning. In: Rankin, J. C. and F. B. Jensen (Eds). *Fish Ecophysiology*, Fish and Fisheries Series 9. Chapman and Hall, London. p. 16–28.
- Jobling, M. 1994. *Fish bioenergetics*. Chapman and Hall. London.
- Kawamoto, N. 1977. *Fish physiology*. Koseisha-Koseikaku. Tokyo (in Japanese).
- Killen, S. S., S. Marras, M. R. Ryan, P. Domenici, and D. J. McKenzie. 2012. A relationship between metabolic rate and risk taking behaviour is revealed during hypoxia in juvenile European sea bass. *Functional Ecology* 26(1):134–143.
- Kim, I. N., Y. J. Chang, and J. Y. Kwon. 1995. Pattern of oxygen consumption in six species of marine fish. *Journal of the Korean Fisheries Society* 28(3):373–381.

- Mahfouz, M. E., M. M. Hegazi, M. A. El-Magd, and E. A. Kasem. 2015. Metabolic and molecular responses in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* during short and prolonged hypoxia. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 48(5):319–340.
- Mamun, S., U. Focken, and K. Becker. 2013. A respirometer system to measure critical and recovery oxygen tensions of fish under simulated diurnal fluctuations in dissolved oxygen. *Aquaculture International* 21:31–44.
- Petersen, L. H. and A. K. Gamperl. 2010. Effect of acute and chronic hypoxia on the swimming performance, metabolic capacity and cardiac function of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Journal of Experimental Biology* 213(5):808–819.
- Pörtner, H. O., N. Heisler, and M. K. Grieshaber. 1985. Oxygen consumption and mode of energy production in the intertidal worm *Sipunculus nudus* L.: definition and characterization of the critical PO₂ for an oxyconformer. *Respiration Physiology* 53(3):361–77.
- Prakoso, V. A., K. T. Kim, B. H. Min, R. Gustiano, and Y. J. Chang. 2016. Lethal dissolved oxygen and blood properties of grey mullets *Mugil cephalus* in seawater and freshwater. *Berita Biologi* 15(1):89–94.
- Richards, J. G., A. P. Farrell, & C. J. Brauner (Eds.). 2009. Fish physiology: hypoxia (Vol. 27). Academic Press
- Saint-Paul, U. 1989. Hypoxia tolerance of neotropical fish culture candidates. In: N. de Pauw, E. Jaspers, H. Ackefors, and N. Wilkins (Eds). *Aquaculture—A Biotechnology in Progress*. European Aquaculture Society, Bredene. p. 907–912.
- Snyder, S., L. E. Nadler, J. S. Bayley, M. B. S. Svendsen, J. L. Johansen, P. Domenici, and J. F. Steffensen. 2016. Effect of closed v. intermittent flow respirometry on hypoxia tolerance in the shiner perch *Cymatogaster aggregata*. *Journal of Fish Biology* 88(1):252–264.
- Speers-Roesch, B., E. Sandblom, G. Y. Lau, A. P. Farrell, & J. G. Richards. 2009. Effects of environmental hypoxia on cardiac energy metabolism and performance in tilapia. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 298(1):104–119.
- Weithman, A. S. and M. A. Haas. 1984. Effects of dissolved oxygen depletion on the rainbow trout fishery in Lake Taneycomo, Missouri. *Transactions of the American Fisheries Society* 113:109–124.
- Yang, H., Z. D. Cao, and S. J. Fu. 2013. The effects of diel-cycling hypoxia acclimation on the hypoxia tolerance, swimming capacity and growth performance of southern catfish (*Silurus meridionalis*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 165(2):131–138.
- Zhao, Y., C. D. Zhu, B. Yan, J. L. Zhao, and Z. H. Wang. 2014. miRNA-directed regulation of VEGF in tilapia under hypoxia condition. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 454(1):183–188.