

## 피조개의 생존과 대사에 미치는 수온, 염분 및 저산소의 영향

신윤경, 김병학, 최낙중, 정춘구<sup>1</sup>, 박민우<sup>1</sup>

국립수산과학원 남해특성화연구센터, <sup>1</sup>남해수산연구소

## Influence of Temperature, Salinity and Hypoxia on Survival and Metabolic Rate in the Ark Shell, *Scapharca broughtonii*

Yun Kyung Shin, Byoung Hak Kim, Nack Joong Choi,

<sup>1</sup>Choon Goo Jung and <sup>1</sup>Min Woo Park

South Sea Mariculture Research Center, NFRDI, Namhae, 668-821, Korea

<sup>1</sup>South Sea Fisheries Research Institute, NFRDI, Yeosu, 556-823, Korea

### ABSTRACT

The ark shell, *Scapharca broughtonii* were collected from the Jinhae bay in Kyungnam, Korea from April 2006 to October 2007. To assess how much they have tolerance against hypoxia under the compound condition of temperature and salinity, survivorship, oxygen consumption rate and external features of *Scapharca broughtonii* were measured. The 7 days-LC<sub>50</sub> of dissolved oxygen (DO) for *Scapharca broughtonii* at 15°C-ordinary sea water and 26±1 psu was 1.98 mg/L (confidence limit: 1.45-2.39 mg/L) and 2.63 mg/L (confidence limit: 1.76-3.37 mg/L) respectively. Whereas 3 days-LC<sub>50</sub> at 25°C-ordinary sea water was 3.89 mg/L (confidence limit: 3.36-4.55 mg/L) and 4 days-LC<sub>50</sub> at 25°C-26±1 psu was 3.74 mg/L (confidence limit: 3.19-4.43 mg/L). Oxygen consumption rate with each experimental group was decreased during the period exposed to hypoxia. To recovery, they were replaced to ordinary and oxygen consumption rate was increased a little, but all died. The color of the umbo of shell in *Scapharca broughtonii* was changed dark during hypoxia. These data will provide important fundamental information for examining the causes of mass mortality of shellfish in the summer.

**Key words:** *Scapharca broughtonii*, Hypoxia, Temperature, Salinity, Survival rate, Oxygen consumption rate

### 서론

일반적으로 많은 조간대 동물들은 서식지 환경에서 수중 내 산소 변화에 수시로 직면하고 있으며, 특히 조석 주기 동안 규칙적으로 저산소나 심지어는 무산소

Received February 3, 2008; Accepted April 25, 2008

Corresponding author: Shin, Yun Kyung

Tel: +82 (55) 862-9640 e-mail: ykshin@nfrdi.re.kr

1225-3480/23217

조건에 노출되어 있다. 또한 정착성이거나 이동이 적은 패류는 활동을 감소시키며, 에너지 이동을 감소시켜 저산소에 대한 저항을 감소시킨다 (DeZwaan and Wijsman, 1976; Pamatmat, 1980). Herreid (1980)에 의하면, 저산소에 대한 반응은 그 동물의 생리적 상태와 수온, 염분, pH 및 오염원 등의 환경에 의존하여 나타나므로 용존산소의 감소에 따른 임계범위 설정은 양식생물의 적정 수용력의 산정 및 폐사원인 규명에 기초자료로 활용될 수 있다. 산소가 감소된 수중에서의 서식지별 대사 조절 능력은 여러 종류의 패류에서 잘 알려져 있으나 (Bayne, 1967; Hamwi and Haskin, 1968; Brand and Robert, 1973; Taylor and Brand, 1975; Widdow and Wang, 1991; Sobral and Widdows, 1997), 산소소비율을 조절할 수 있는 능력에 관한 생태학적 복합관계는 아직 불분명하다. 저산소 및 무산소 상태에 노출된 패류의 생리, 생화학적 적응 및 행동 적응 현상에 관한 연구는 *Ruditapes decussatus* (Sobral and Widdows, 1997), *Abra tenuis* (Wang and Widdows, 1993) 및 *Glycymeris glycymeris* (Brand and Morris, 1984) 등에서 일부 연구되어 있는데 조직 내에 산소가 고갈될 때에는 혐기성대사를 이용하는 것으로 알려져 있다. 또한 Hg 호흡색소를 가지는 돌조개류의 호흡조절 및 저산소에 관련된 연구는 *Neotia ponderosa* (Deaton and Mangum, 1976), *Scapharca inaequalvis* (Zwaan et al., 1992) 및 *Anadara granosa* (Davenport and Wong, 1986) 등에서 찾아볼 수 있다. 피조개, *Scapharca broughtonii*는 돌조개과 (Arcidae) 패류로서 주로 남해안의 조간대에서 수심 50 m사이의 펄바닥에 서식 (Choe et al., 1999)하며, 전량이 일본으로 수출되는 산업적으로 매우 중요한 종이다. 피조개 양식은 생산량이 1998년에 최대를 기록한 후 점차 감소하여 현재는 3-5%를 기록하고 있다. 피조개 생산량의 감소는 주로 집단폐사에 기인한다. 집단폐사는 주로 해역에 따라 다소 차이는 있으나 주로 5월에서 8월에 발생하지만 그 원인은 아직 밝혀지지 않고 있어 어업인들의 피해가 커져가고 있는 실정으므로, 피조개 양식산업의 복원을 위하여 다방면으로 연구 중에 있다. 본 연구는 주로 폐사가 여름철에 발생하므로 여름철

해양환경의 변화에 따라 빈번하게 발생하는 빈산소의 영향에 의해 폐사가 발생할 것이란 점에 착안점을 두고 수행하였으며, 현장에서 발생하는 저산소에 대한 생물학적 지표를 찾아 집단폐사의 원인구명을 구명을 위한 기초 자료로 활용할 목적으로 피조개의 생존에 영향을 미치는 빈산소 임계범위, 생리적반응, 및 외부형질의 반응 등을 조사 분석하였다.

## 재료 및 방법

피조개(*Scapharca broughtonii*)는 경남 진해만해역에서 2006년 5월에서 2007년 8월까지 하절기 동안 채취하여 실험실로 옮긴 뒤 5 t 수조에서 *Isochrysis* sp. *Chaetoceros* sp. *Tetracelmis* sp. 등을 같은 비율로 섞어서 먹이로 공급하면서 일주일간 순치시킨 후 실험에 사용하였다. 실험에 사용된 개체크기는 평균 각장  $70.5 \pm 4.53$  mm, 평균습중  $33.9 \pm 8.9$  g였다. 실험수온은  $15 \pm 1^\circ\text{C}$ 와  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ , 염분은 일반해수 ( $33.5 \pm 1$  psu)와  $26 \pm 1$  psu, 용존산소의 농도는  $6.5 \pm 0.5$ ,  $3.0 \pm 0.5$ ,  $1.5 \pm 0.5$  mg/L로 설정하여 실험에 이용하였다. 실험해수의 용존산소 농도는 N<sub>2</sub>가스와 공기를 주입시키면서 산소검량기 (Istek 915 PDC, Korea)를 사용하여 설정된 실험농도를 조절하였다. 실험방법은 지수식으로 하였으며, 수질악화를 고려하여 12시간 간격으로 실험용액을 교환하였고, 생존율, 산소소비율 등을 측정하였다. 사망률은 12시간 간격으로 점검하여 사망개체를 선별하여 구하였으며, 반수치사 농도는 probit (Finney, 1971)에 의하여 산출하였다. 피조개의 산소소비율은 Orbisphere (MOCA 3600, USA)를 사용하여 실험 전후의 용존산소 값의 차이로 계산하였다. 측정항목은 생존율, 산소소비율 및 외부형질 등의 특징을 분석하였다. 자료분석을 위한 통계처리 방법은 SPSS-통계패키지를 이용한 ANOVA 및 Duncan's multiple range test를 사용하였다.

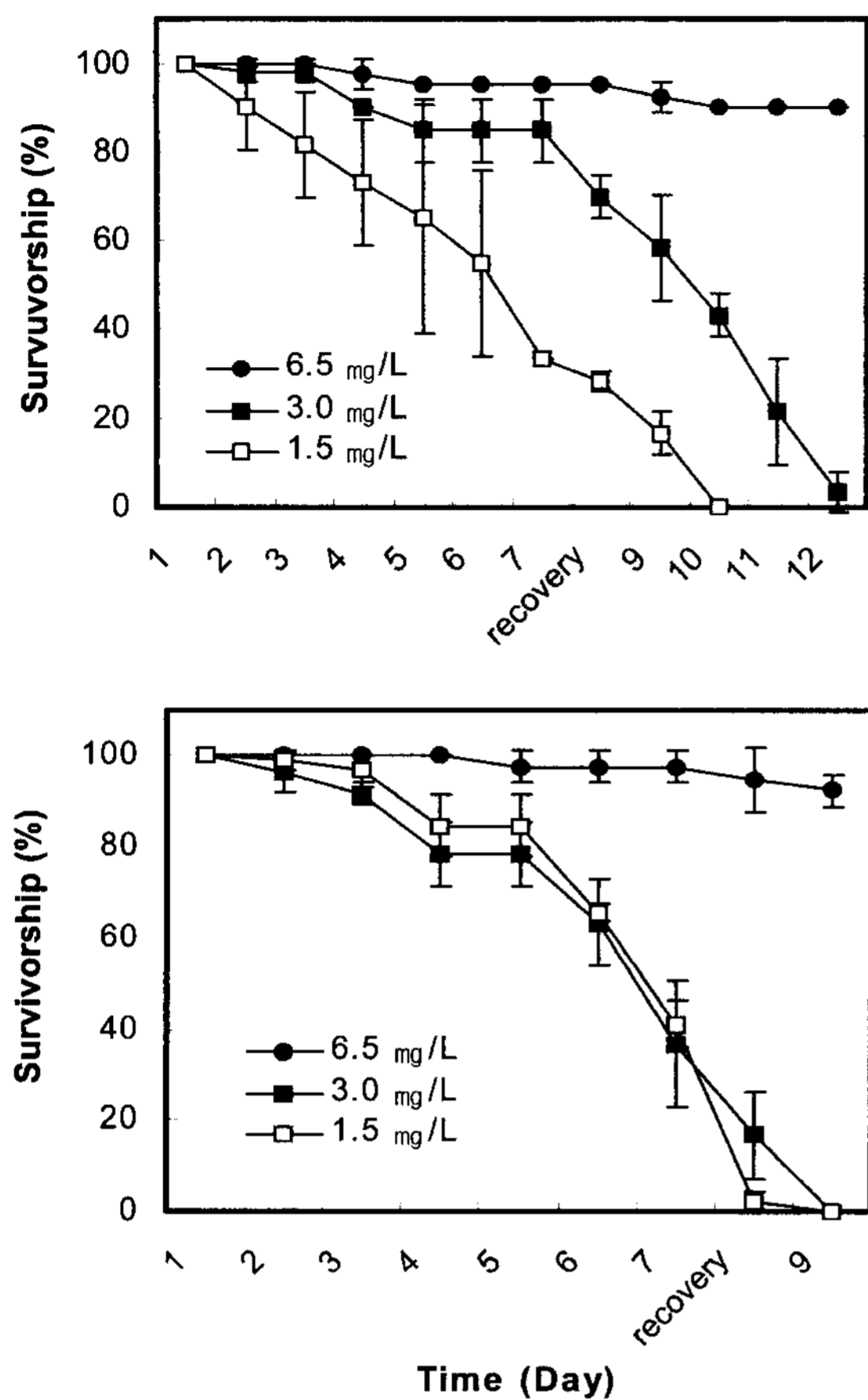


Fig. 1. Survival rate of ark shell, *Scapharca broughtonii* exposed to different dissolved oxygen concentration at 15°C and different salinity. upper: ordinary sea water, lower: 26±1 psu

### 결 과

Fig. 1은 수온 15°C에서 일반해수와 염분 26±1 psu에서 용존산소 감소에 따른 피조개의 생존율을 나타낸 것이다. 일반해수에서 용존산소 농도 1.5 mg/L에 노출시킨 경우 생존율은 7일 동안 35%였으며, 3.0 mg/L에서는 85%의 생존율을 보였으나, 이후 생존한 개체를 일반해수로 다시 전환시켜 회복 시험한 결과 9-12일 만에 모두 사망하여 회복이 불가능하였다. 한편 염분 26±1 psu의 경우에는 용존산소 농도 1.5와 3.0 mg/L에서 생존율은 노출 5일 후부터 급격히 감소하여 두 농도 간에 유사한 양상을 보였으며, 노출 7일 동안 생존율은 40%를 나타내었다. 또한 7일 후 생존

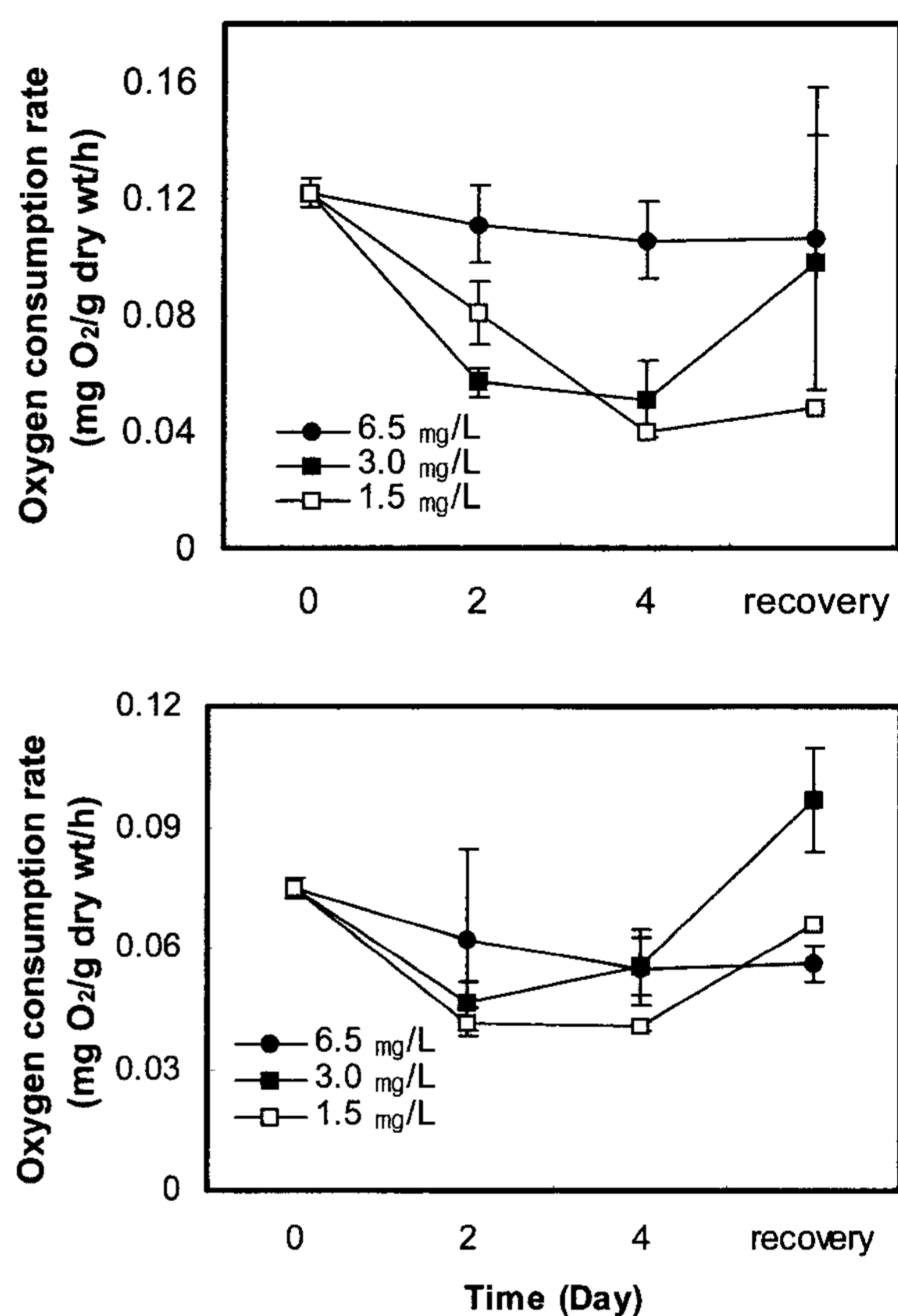


Fig. 2. Changes of oxygen consumption rate(± SE) in *Scapharca broughtonii* with exposure time of different oxygen concentration at 15°C and different salinity. upper: ordinary sea water, lower: 26±1 psu

Table 1. Lethal concentration of ark shell *Scapharca broughtonii* exposed to different dissolved oxygen concentration.

DO (mg/L)	Individual size	Water quality			LC <sub>50</sub> and 95% confidence limit (mg/L)
		pH	Temp. (°C)	Exposed period (days)	
1.5		7.98			
3.0	adult	8.01	15	7	33.5 1.98(1.45~2.39)
6.5		8.01		7*	26±1* 2.63(1.76~3.37)
1.5		8.02			
3.0	adult	7.99	25	3	33.5 3.89(3.36~4.55)
6.5		8.01		4*	26±1* 3.74(3.19~4.43)

Asterisks(\*) represent the values of 26±1 psu

한 개체를 일반해수로 전환하여 회복 시험한 결과 일반해수에 노출시킨 결과 마찬가지로 모두 사망하여 회

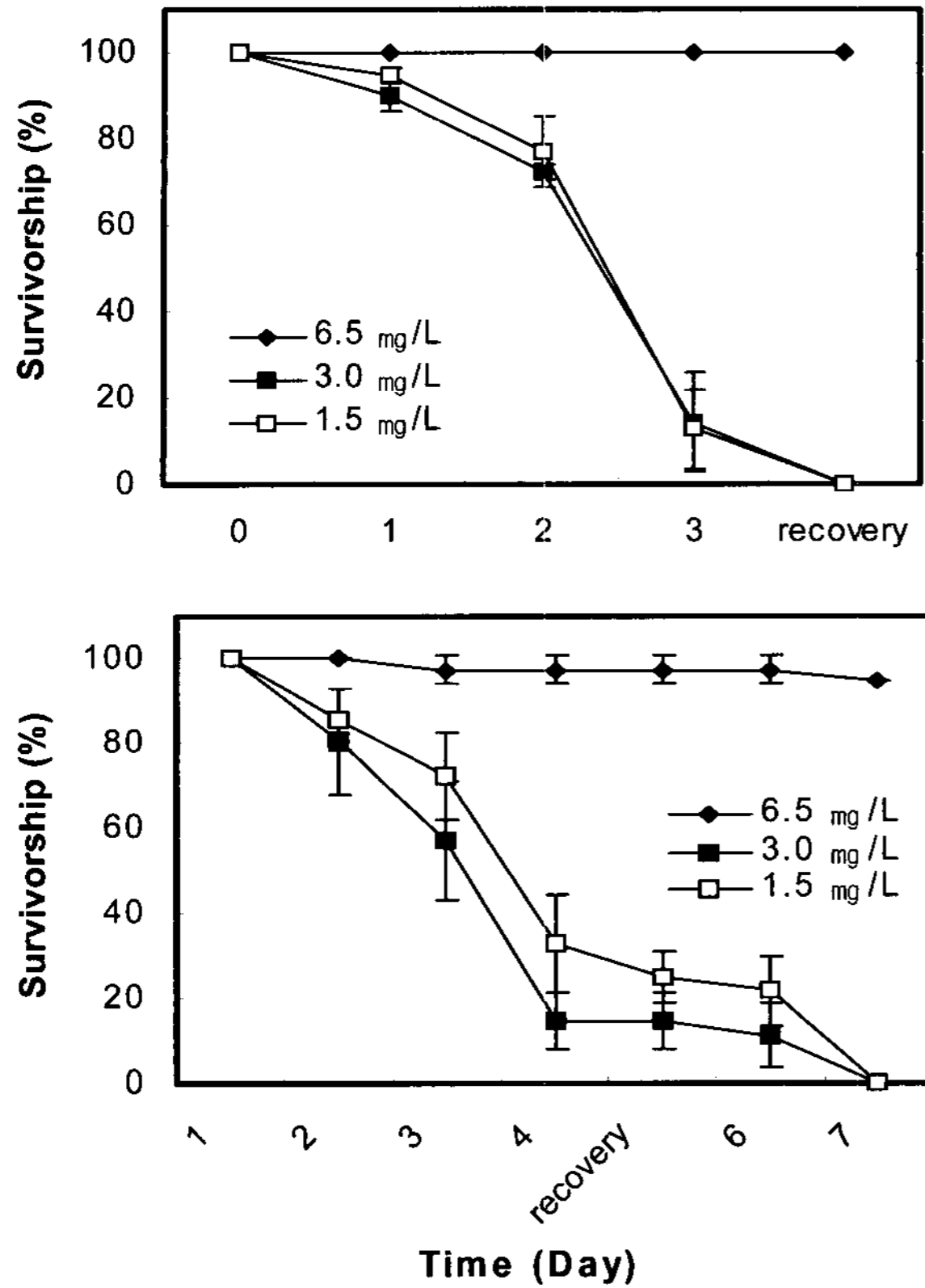


Fig. 3. Survival rate of ark shell, *Scapharca broughtonii* exposed to different dissolved oxygen concentration at 25°C and different salinity. upper: ordinary sea water, lower: 26±1 psu

복이 불가능하였다. 수온 15°C에서 7일 동안의 용존산소에 대한 반수치사 농도는 일반해수와 염분 26±1 psu에서 각각 1.98 mg/L (신뢰한계: 1.45-2.39 mg/L)와 2.63 mg/L (신뢰한계: 1.76-3.37 mg/L)를 나타내어 (Table 1) 염분에 의한 용존산소 내성은 유의한 차이(p < 0.05)가 있는 것으로 나타났다.

Fig. 2는 수온 15°C에서 염분별 용존산소 감소에 따른 피조개의 산소소비율의 반응을 나타낸 것이다. 일반해수- 용존산소농도 1.5 mg/L에 노출된 개체의 산소소비율은 노출기간동안 계속 감소하였으며, 회복시기에도 산소소비율은 뚜렷한 반응을 나타내지 않았다. 반면 용존산소 농도 3.0 mg/L에 노출된 경우에는 노출 초기에는 1.5 mg/L의 경우와 마찬가지로 산소소비율이 감소하여 노출 기간동안 대조구에 비해 58-67%의 산소소비율을 감소시키며 대사를 조절하였으며, 회

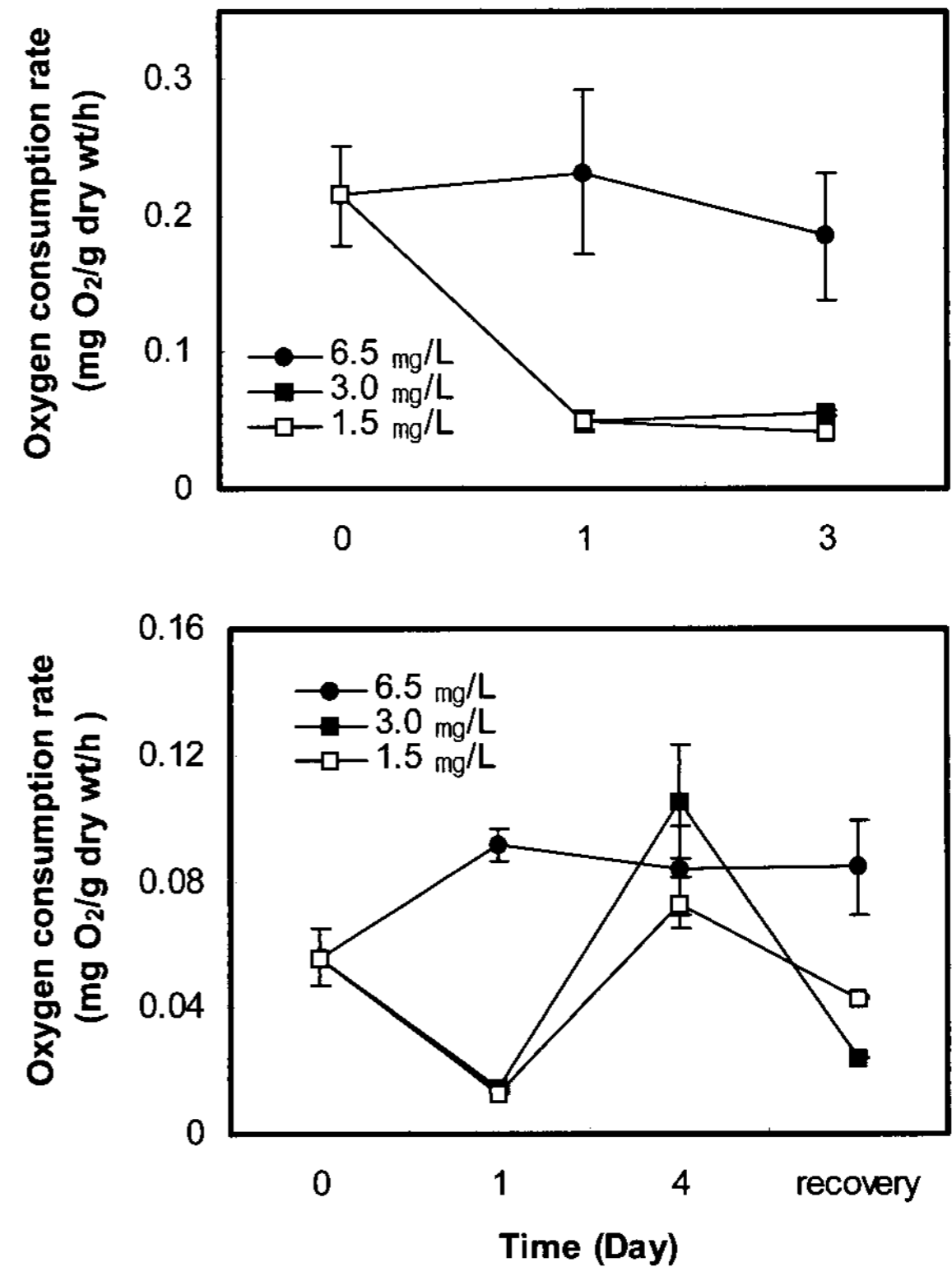


Fig. 4. Changes of oxygen consumption rate (± SE) in *Scapharca broughtonii* with exposure time of different oxygen concentration at 25°C and different salinity. upper: ordinary sea water, lower: 26±1 psu

복시기에는 저산소로 인한 산소부채에 의해 산소소비율이 증가하는 양상을 나타내었다. 한편 염분 26±1 psu에 노출된 경우에는, 각 용존산소 농도에 노출되어 있는 동안에는 산소소비율이 약 25-45%감소하였으며, 일반해수로 전환시킨 회복시기에는 현저히 증가하는 경향을 보였다.

Fig. 3은 수온 25°C와 일반해수 및 염분 26.1±1 psu에서 용존산소 감소에 따른 생존율을 나타낸 것이다. 일반해수의 경우 생존율은 용존산소 농도 1.5와 3 mg/L에서 3일 동안 20%였으며, 회복 1일째 모두 사망하여 고수온에서 용존산소의 내성이 매우 약한 것으로 나타났다. 염분 26±1 psu 해수의 경우, 생존율이 일반해수에 노출시킨 경우보다 다소 길었으며, 생존율은 4일 동안 3.0 mg/L에서 20%, 1.5 mg/L에서는 40%였다. 치사농도는 일반해수에서 3 days-LC<sub>50</sub>이

3.89 mg/L (신뢰한계: 3.36-4.55 mg/L) 그리고  $26 \pm 1$  psu에서 4 days-LC<sub>50</sub>은 3.74 mg/L (신뢰한계: 3.19-4.43 mg/L)으로 일반해수와  $26 \pm 1$  psu 간의 유의한 차이(p < 0.05)를 나타내었으나 (Table 1), 회복 2-3일째 모두 사망하였다. 한편  $15 \pm 1^\circ\text{C}$ 와  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ 의 두 수온간의 저산소에 의한 영향은  $25^\circ\text{C}$ 의 고수온에서 컸으며, 수온에 의한 유의적인 차이 (p < 0.05)를 보였다.

수온  $25^\circ\text{C}$ -일반해수에서, 용존산소 농도 3.0 mg/L 이하 저산소에 노출된 경우 용존산소의 농도에 상관없이 산소소비율은 감소하였으며, 노출기간 3일 동안 대조구에 비해 약 75% 감소하였으며, 일반해수와  $26.1 \pm 1$  psu에서 회복시기에도 산소소비율은 감소를 보인 후 사망하였다 (Fig. 4). 또한 염분  $26 \pm 1$  psu의 경우에는 노출기간동안 산소소비율의 불규칙한 변화를 보였으며, 일반해수로 전환시킨 회복시기에도 산소소비율은 감소하였으며, 감소율은 대조구에 비해 약 50-75%였다 (Fig. 4).

## 고 찰

본 연구는 피조개 양식장에서 폐사가 주로 많이 발생하는 여름철의 양식장 상황을 고려하여 빈산소에 대한 피조개의 생리적 반응 및 내성을 조사하여 피조개 폐사원인을 찾기 위한 기초자료로 활용하고자 하였다. 환경변화에 따른 패류의 반응은 항상성을 유지하기 위하여 행동과 대사를 감소시키므로 외부 변화에 대한 생물체의 반응한계농도를 설정하기 위하여 생존율, 성장, 대사, 조직학적 반응효소체계 및 혈액성장의 변화 등 다양한 측면에서 연구되어지고 있다. 저산소 및 무산소상태에 노출된 패류의 생리, 생화학적 반응 및 행동 반응 양상은 *Ruditapes decussatus* (Sobral and Widdows, 1997), *Abra tenuis* (Wang and Widdows, 1993) 및 *Glycymeris glycymeris* (Brand and Morris, 1984) 등에서 보고되고 있으며, 다양한 환경변화에 대하여 인내하며, 생존하기 위하여 다양한 행동 및 생리-생화학적 특성을 이용한다 (Laudien et al., 2002). 예를들면, *Mytilus edulis* (Jørgensen, 1980)는 황화수소의 독성영향을 피하기 위하여 패각을 닫는 반응을

보이며, 반면 *Donax serra* (Laudien et al., 2002)는 저산소 혹은 황화수소에 노출되었을 경우 저질 표면위로 나오거나 패각을 열고 수관을 밖으로 내어 놓는 반응을 보이기도 한다. 이러한 현상은 저서성 매몰패류 (infauna bivalves)에서 실내 실험 동안 관찰되며 (*Mulinia lateralis*, Shumway and Scott, 1983; *Scrobicular plana*; Oeschger and Pedersen, 1994), 본 실험에서 저산소에 노출시킨 피조개에서도 노출된 시간이 경과할수록 패각을 열고 있는 것이 관찰되었다. 이는 저 산소환경에서 이들의 대사를 낮추고 환경 내 산소를 최대한으로 활용하는 일시적인 생존전략인 것으로 여겨진다.

일반해수와 염분  $26.1 \pm 1$  psu에서 피조개, *Scapharca broughtonii*의 용존산소에 대한 반수치사 농도는 수온  $15^\circ\text{C}$ 의 경우, 7일 동안 각각 1.98과 2.63 ppm이었으며, 수온  $25^\circ\text{C}$ 에서는 3-4일 동안 각각 3.89와 3.75 ppm으로 같은 돌조개과 패류인 꼬막, *Tegillarca granosa*는 수온  $25^\circ\text{C}$ 에서 4-5일 노출기간 동안 LC<sub>50</sub>은 1.13-1.24 mg DO/L (Shin et al., 2002) 보다 매우 내성이 낮았다. 한편 조간대 서식하는 바지락, *Ruditapes philippinarum*의 경우 수온  $23^\circ\text{C}$ 에서 6 days-LC<sub>50</sub>은 2.40 mg DO/L (Shin et al., 2000)이었으며, *Ruditapes decussatus* (Sobral and Widdows, 1997)의 임계농도는 7-12 kPa, 그리고 복족류인 *Theora fragilis*는 1.3-1.4 mg DO/L에서 4일 동안 생존율 80%이상을 보고하는 결과에 비추어보면 조하대 서식하는 피조개가 공기노출이 긴 조간대 서식하는 패류에 비하여 용존산소에 대한 내성이 매우 약한 것으로 추정된다. 한편 피조개의 용존산소에 대한 수온 및 염분의 복합적인 영향의 비교 결과 반수치사 농도는  $25^\circ\text{C}$ 에 비해  $15^\circ\text{C}$ 에서 낮고 생존기간도 길어 고수온이 용존산소의 내성에 미치는 영향이 현저하였다. 특히 염분의 영향은  $25^\circ\text{C}$ -일반해수에 비해  $25^\circ\text{C}$ - $26.1 \pm 1$  psu의 복합시험구에서 생존율이 높았으나, 회복시험 2-3일내 모두 사망하는 것으로 보아, 용존산소 농도 3.0 mg/L이하에 노출된 개체는 염분에 관계없이 정상개체로 회복하기 힘들 것으로 여겨진다.

생물체의 대사지표로서 이용되는 산소소비는 생리적으로 스트레스를 겪고 있는 생물에서 여러 가지 형태

로 변화하며 (Sastry and Varge, 1977), 다양한 환경 변화의 스트레스에 노출된 생물에서 산소소비율은 증가하거나 감소하며 반응한다 (Almada-Villela, 1984). 수온과 염분별 빈산소농도에서 피조개의 산소소비율 반응은 저산소 노출에서 산소소비율이 감소하며, 일반 해수로 전환시킨 경우 다시 증가하는 양상으로 보아 *Anadara granosa* (Davenport and Wong, 1987)와 같이 일시적인 용존산소 조절자 (oxygen-regulator)로 분류된다. 용존산소 조절자는 산소가 고갈된 해수에서 그들의 산소소비율을 낮추며, 산소를 쉽게 이용할 수 있다 (Bayne, 1973). 또한 저산소에 노출되었던 개체를 정상적인 환경으로 전환하였을 때 나타나는 산소부채반응 (oxygen-debt response)은 저산소에 대한 신체적 피해를 빠르고 효과적으로 회복하기 위한 특징이다 (Ellington, 1983). 그러나 본 실험에서 피조개의 경우에는 산소농도 3 ppm이하에서 노출 개체 중 50%이상 사망 후 회복시킨 경우 산소소비율을 증가시키며 산소부채에 의한 회복반응을 보였으나 결국 모두 사망하였다. 이는 피조개가 저산소에서도 견딜 수 있는 일시적인 산소조절자이지만 50%가 사망하는 시점을 지나면 일시적 생존 개체도 과도한 스트레스에 의해 이를 조절하기 위한 에너지가 과도하게 소모된 것으로 여겨진다. 특히 저산소 노출 실험기간동안 피조개의 외부 형태 관찰 결과 패각의 각정 부분이 검게 변화하였으며, 검게 변화한 후 1~3일 경과 후부터 사망하기 시작하였는데 이러한 현상은 저산소증에 의한 피조개의 외적현상 지표로 사용할 수 있을 것으로 여겨지며, 이러한 현상의 메커니즘은 좀 더 면밀한 연구를 통해 밝혀져야 할 것으로 보인다.

## 요 약

본 연구는 피조개의 용존산소에 대한 내성을 구명하기 위하여 경남 진해만에 서식하는 피조개를 대상으로 수온과 염분에 대한 용존산소 농도별 생존율, 산소소비율 및 외부 형태 변화 등을 조사하였다. 피조개의 용존산소에 대한 LC<sub>50</sub>은 수온 15°C-일반해수와 염분 26±1 psu에서 7일 동안 각각 1.98 mg/L (신뢰한계:

1.45-2.39 mg/L)와 2.63 mg/L (신뢰한계: 1.76-3.37 mg/L)였다. 한편 25°C-일반해수와 염분 26±1 psu에서는 각각 3.89 mg/L (신뢰한계: 3.36-4.55 mg/L)과 3.74 mg/L (신뢰한계: 3.19-4.43 mg/L)으로 고수온에서 용존산소에 대한 내성이 약한 것으로 나타났다. 산소소비율은 모든 실험구에서 저산소 노출기간동안 감소하였으며, 회복가능성을 파악하기위하여 일반해수로 전환시킨 경우 산소소비율을 증가시키며 산소부채에 의한 회복반응을 보였으나 모두 폐사하였다. 저산소 노출기간동안 패각 각정부위의 색깔이 검게 변화하는 것이 관찰되었다. 이 자료는 피조개 집단 폐사원인 구명을 위한 기초자료로 활용할 수 있을 것으로 여겨진다.

## 감사의 말씀

본 연구는 국립수산과학원 남해특성화연구센터 (RP-2008-AQ-019)의 지원에 의해 수행되었습니다.

## REFERENCES

- Almada-villela, P.C. (1984) The effects of reduced salinity on the growth of small *Mytilus edulis*. *Journal of Marine Biological Association*, 64: 171-182.
- Bayne, B.L. (1973) The responses of three species of bivalve mollusc to declining oxygen tension at reduced salinity. *Comparative Biochemical Physiology*, 45: 793-806.
- Bayne, B.L. (1967) The respiratory responses of *Mytilus perna* L. (Mollusca: Lamellibranchia) to reduced environmental oxygen. *Physiological Zoology*, 40: 307-313.
- Brand, A.R. and Morris, D.J. (1984) The respiratory responses of the dog cockle *Glycymeris glycymeris* (L.) to declining environmental oxygen tension. *Journal of*

- Experimental Marine Biology and Ecology*, 83: 89-106.
- Brand, A.R. and Roberts, D. (1973) The cardiac responses of the scallop *Pecten maximus* (L.) to respiratory stress. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 13: 29-43.
- Choe, B.L., Park, M.S., Jeon, L.G., Park, S.R. and Kim, H.T. (1999) Commercial molluscs from the freshwater and continental shelf in Korea. *National Fisheries Research and Development Institute*, pp. 95.
- Davenport, J. and Wong, T.M. (1986) Responses of the blood cockle *Anadara granosa* (L.) (Bivalvia: Arcidae) to salinity, hypoxia and aerial exposure. *Aquaculture*, 56: 151-162.
- Deaton, L.E. and Mangum, C.P. (1976) The function of haemoglobin in the arcid clam *Neotia ponderosa*. II. Oxygen uptake and storage. *Comparative Biochemical Physiology*, 53: 181-186
- DeZwaan, A. and Wijsman, T.C.M. (1976) Anaerobic metabolism in bivalvia (Mollusca). Characteristics of anaerobic metabolism. *Comparative Biochemical Physiology*, 54: 313-317.
- Ellington, W.R. (1983) The recovery from anaerobic metabolism in invertebrates. *Journal of Experimental Zoology*, 228: 431-444.
- Finney, D.J. (1971) Probit analysis 3rd ed. London: Cambridge University Press. London, pp. 1-333.
- Herreid, C.F. (1980) Hypoxia in invertebrates. *Comparative Biochemical Physiology*, 67: 311-320.
- Hamwi, A. and Haskin, H.H. (1968) Oxygen consumption and pumping rates in the hard clam *Mercenaria mercenaria*: a direct method. *Science*, 163: 823-824.
- Jørgensen, B.B. (1980) Seasonal oxygen depletion in the bottom waters of a Danish fjord and its effect on the benthic community. *Oikos*, 34: 68-76.
- Laudien, J., Schiedek, D., Brey, T., Pörtner, H.-O., Arntz, W.E. (2002) Survivorship of juvenile surf clams *Donax serra* (Bivalvia, Donacidae) exposed to severe hypoxia and hydrogen sulphide. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 271: 9-23.
- Oeschger, R. and Pedersen, T.F. (1994) Influence of anoxia and hydrogen sulphide on the energy metabolism of *Scrobicular plana* (de Costa) (Bivalvia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 184: 255-268.
- Pamatmat, M.M. (1980) Facultative anaerobiosis of benthos. In, Marine benthic dynamics, edited by K.R. Tenore and B.C. Coull, University of South Carolina, Columbia, pp. 69-90.
- Sastry, A.N. and Varge, S.L. (1977) Variations in the physiological response of crustacean larvae to temperature. In: Physiological response of marine biota to pollutants. Vernberg, F.J., A. Calabrese, F.P. Thurberg, W.B. Vernberg, eds. Academic Press, New York, pp. 410-424.
- Shin, Y.K., Kim, Y., Chung, E.Y. and Hur, S.B. (2001) Effects of the dissolved oxygen concentration on the physiology of the manila clam, *Ruditapes philippinarum*. *Journal of the Korean Fisheries Society*, 34: 190-193.
- Shin, Y.K., Moon, T.S. and Wi, C.H. (2002) Effects of the dissolved oxygen concen-

- tration on the physiology of granular ark, *Tegillarca granosa* (Linnaeus). *Journal of the Korean Fisheries Society*, 35: 485-489.
- Shumway, S.E. and Scott, T.M. (1983) The effects of anoxia and hydrogen sulphide on survival, activity and metabolic rate in the coot clam, *Mulinia lateralis* (Say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 71: 135-146.
- Sobral, P. and Widdows, J. (1997) Influence of hypoxia on the physiological responses of the clam *Ruditapes decussatus* from southern Portugal. *Marine Biology*, 127: 455-461.
- Taylor, A.C. and Brand, A.R. (1975) Effects of hypoxia and body size on the oxygen consumption of the bivalve *Arctica islandica* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 19: 187-196.
- Wang, W.X. and Widdows, J. (1993) Calorimetric studies on the energy metabolism of an infaunal bivalve, *Abra tenuis*, under normoxia, hypoxia and anoxia. *Marine Biology*, 116: 73-79.
- Widdows, J. and Wang, W.X. (1991) Physiological responses of mussel larvae *Mytilus edulis* to environmental hypoxia and anoxia. *Marine Ecological Progressive Series*, 70: 223-236.
- Zwaan, A.de, Cortesi, P., Van-den, G., Brooks, T.S., Storey, K.B. and Roos, J. (1992) Energy metabolism of bivalves at reduced oxygen tensions. *Marine Coastal Eutrophication*, 10: 1029-1040.