

# Copyright ©

---

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

## Der Einfluß physikalischer und chemischer Faktoren auf die Cilienaktivität und Pumprate der Miesmuschel *Mytilus edulis* L.

VON HANSJÜRGEN FLÜGEL und CARL SCHLIEPER

**Zusammenfassung:** Eine neue Methode zur Untersuchung der Pumprate von *Mytilus edulis* wird beschrieben. — Die Regulation der Pumprate der Muschel beruht auf einem komplizierten Zusammenspiel nervöser Reaktionen des Gesamtorganismus und zellulärer Reaktionen des Cilienepithels der Kiemen. — Bei hungernden Muscheln ist die Pumprate auf Grund einer geringeren Öffnungsweite der Schalen und einer verminderten Cilienaktivität der Kiemen reduziert („Sparbetrieb“). — Hungertiere reagieren auf mechanische Reizung durch eine vorübergehende „versuchsweise“ Erhöhung der Pumprate. Ebenso, aber für längere Zeitspannen, werden der Öffnungsgrad der Schalen sowie die Cilienaktivität der Kiemen und damit die Pumprate der Muscheln erhöht nach anoxybiotischen Perioden, nach Aufnahme von Nahrungsstoffen und nach Stimulation des Kiemenepithels durch gelöste, im Außenmedium enthaltene Stoffe.

**The influence of physical and chemical factors on the ciliary activity and the pumping rate of the mussel *Mytilus edulis* L. (Summary):** Description of a new method of measuring the pumping rate of *Mytilus edulis*. — The pumping rate regulation of the bivalves is based on a complex coordination of nervous responses of the whole animal and of cellular reactions of the gill tissue. — The pumping rate of the starving mussels is reduced by a lower opening of the valves and a decreased activity of the gills. — Starving animals response on mechanical irritation by a temporary increasing of the pumping rate. Likewise, but for longer intervals, the opening of the valves and the ciliary activity of the gills and therefore the pumping rate of mussels are increased after anoxybiotic periods, after food absorption and after stimulation of the gill epithelia by dissolved substances of the external medium. —

### I. Einleitung

Die Lamellibranchier produzieren durch den Cilienschlag des Kiemen- und Mantel-epithels einen Atemwasserstrom, welcher an einer Stelle („Einstromöffnung“) in die Mantelhöhle eintritt und sie an einer anderen Stelle („Ausstromöffnung“) wieder verläßt. Der Atemwasserstrom hat zwei Aufgaben: 1. Er bewegt das Atmungsmedium über die Kiemenflächen hinweg und ermöglicht den für die Atmung notwendigen Gasaustausch (Sauerstoffaufnahme, Kohlendioxidabgabe). 2. Er führt der Muschel mit dem Außenmedium in demselben suspendierte Partikel (Plankton, Detritus etc.) zu, welche mit Hilfe der Kiemen abfiltriert und zur Ernährung verwendet werden.

Die zwei verschiedenen Aufgaben des Atemwasserstromes bedingen es, daß seine Größe sowohl von den Bedürfnissen des Gaswechsels als auch von denen der Nahrungsaufnahme beeinflußt wird. Bei erhöhtem Sauerstoffbedarf der Muschel, z. B. nach Anaerobiose, ist die Kiemencilienaktivität und demzufolge auch die Pumpleistung erhöht (SCHLIEPER u. KOWALSKI 1958 a). In der Regel, d. h. in normalem Meerwasser, ist die Ventilation der Kiemen aber stärker als es für den Gasaustausch benötigt wird. Dementsprechend ist unter „normalen“ Verhältnissen die Sauerstoffausnutzung im Atemwasser relativ gering. Sie beträgt nach den Untersuchungen von VAN DAM (1935) und HAZELHOFF (1938) an verschiedenen Lamellibranchiern zwischen 0,5 und 13%. Wenn in der Erholungsatmung nach anaeroben Perioden der Sauerstoffbedarf erhöht ist, kann die Ausnutzung bis auf 35% steigen.

Auch die Nahrungsaufnahme dürfte einen Einfluß auf die Pumpleistung der Muschel haben. Wahrscheinlich ist das Ventilationsvolumen der hungernden Muschel in durchlüftetem, nahrungsfreiem Meerwasser nicht das maximal mögliche. Nach SCHLIEPER u. KOWALSKI (1958 b) schlagen die Kiemencilien von hungernden Individuen in reinem

Meerwasser nicht mit voller Kraft. Die Cilien arbeiten jeweils erst dann stärker, wenn das Kiemengewebe nervös, durch Zuführung von zusätzlichen Nahrungsstoffen oder andersartig stimuliert worden ist.

Bisher liegen nur wenige Versuche vor, den Atemwasserstrom (the pumping rate) der Muschel direkt zu messen (vgl. z. B. GALTSHOFF 1926, NELSON 1936 u. COLLIER et al. 1953). Stets war dabei die Muschel nicht vollkommen frei, sondern irgendwie durch Gummimembranen etc. mit der Meßvorrichtung verbunden. Es lag daher nahe, einmal zu versuchen, an gänzlich unbehinderten Muscheln Atemstrommessungen vorzunehmen und gleichzeitig den Einfluß innerer und äußerer Faktoren auf das Atemstromvolumen der Muschel zu studieren.

Wir haben mit der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. aus der westlichen Ostsee gearbeitet und dabei an frühere Kieler Untersuchungen über die Kreislaufregulation und Kiemen-cilienaktivität der gleichen Art angeknüpft (vgl. SCHLIEPER 1955 u. 1958, SCHLIEPER u. KOWALSKI 1957, 1958 a und b).

Für ihre Hilfe bei der Durchführung der Versuche danken wir Frau Dr. Hintz-Kowalski, Fräulein H. Weidler und Fräulein G. Strecker. Der Senior-Autor (Sch.) ist der Deutschen Forschungsgemeinschaft für eine Beihilfe zu Dank verpflichtet.

## II. Material und Methodik

### 1. Beschaffung und Hälterung der Versuchstiere

Die benutzten Versuchstiere stammten von Brückenpfählen der Kieler Förde, von wo sie in Wasser der Fundstelle zum Institut transportiert wurden. Die Muscheln wurden äußerlich gesäubert und einzeln in flachen Schalen bei 10°C bis zur weiteren Untersuchung gehalten. Das Wasser hatte im Mittel einen Salzgehalt von 15‰; es war durch Faltenfilter filtriert und wurde täglich gewechselt. Muscheln, die länger als eine Woche im Institut gehalten worden waren, kamen nur in Ausnahmefällen zur Untersuchung.

### 2. Untersuchung der Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke

Zur Bestimmung der mechanischen Aktivität des Cilienschlages wurde nach der Methode von GRAY (1928) verfahren. Dazu wurden die beiden Doppelkiemen einer 6 bis 7 cm langen Muschel unter Wasser herauspräpariert, möglichst ohne dabei ihre Oberfläche zu berühren. Jeweils eines der vier auf diese Weise isolierten Kiemenblätter wurde in einer mit reinem Meerwasser gefüllten Wachsschale horizontal mit der Außenfläche, d. h. der dem Mantel zugekehrten Oberfläche, nach oben festgesteckt. Dann wurde bei Zimmertemperatur (etwa 20°C) die Geschwindigkeit gemessen, mit der ein auf die Kiemenfläche gelegtes Stanniolplättchen von weniger als 1mm<sup>2</sup> Größe durch den Schlag der Frontalcilien über eine bestimmte Strecke in Richtung auf den freien unteren Kiemenrand fortbewegt wurde. Diese Stanniolplättchen wurden aus dem Verpackungsmaterial von Schokolade (ausgewählte besonders dünne Folien) geschnitten. Diese außerordentlich leichten Stanniolplättchen wurden mit einem Pinsel auf die Wasserfläche der benutzten Wachsschale gebracht, wo sie infolge der Oberflächenspannung schwammen. Danach wurde jeweils ein Plättchen mit einer sauberen Präpariernadel untergetaucht, so daß es langsam auf die Kiemenfläche hinuntersegelte. Nur bei wenigen frisch herausgeschnittenen und festgesteckten Kiemenstücken setzte nun sofort ein reibungsloser Transport ein. Es sei dahingestellt, ob der Cilienschlag zunächst durch den „Operationsschock“ beim Herausschneiden der Kiemen vorübergehend gehemmt war. Als störender Faktor trat zunächst meist eine, wohl auch durch das Herausschnei-

den verursachte, verstärkte Schleimbildung auf. Hierdurch verklebten die Plättchen oft oder wurden durch Sekretfäden festgehalten. Stillstand oder ruckartiges Vorwärtsgleiten war dann die Folge. Nach einiger Zeit verschwanden jedoch diese störenden Nebenerscheinungen in der Regel, so daß man dann konstante Transportgeschwindigkeiten messen konnte. Die zarte Kiemenoberfläche durfte allerdings nicht durch oft wiederholtes Auflegen eines Stanniolplättchens an der gleichen Stelle zu stark strapaziert bzw. „ermüdet“ werden. Wenn auf diese Weise in einem Abstand von 15 Minuten jeweils 5—10 mal die Cilienaktivität gemessen wurde, ergaben sich über 2 Stunden ziemlich konstante oder doch nur langsam abnehmende Werte (vgl. Abb. 3).

Es sei erwähnt, daß die besten, d. h. konstantesten, Werte von Muscheln mit dünnen weißlichen Kiemen erhalten wurden. Exemplare mit dickeren, mehr rötlichen Kiemen, ergaben oft unregelmäßige Werte, so daß derartige Kiemen von vornherein ausgeschieden wurden. Muskelzellen sowie Kontraktionen und rhythmische Bewegungen fehlen bei den Kiemen von *Mytilus*.

### 3. Messung der Pumprate

Der durch den Cilienschlag des Kiemen- und Mantelepithels, besonders der großen lateralen Kiemencilien, verursachte Atemwasserstrom tritt bei *Mytilus* in langsamem Fluß an einer breiten Einstromöffnung von vorn und unten in die Mantelhöhle ein. Das zu beiden Seiten dieser langgestreckten Einstromöffnung liegende Mantelepithel ist in zahlreiche feine, bewegliche tentakelartige Fortsätze gegliedert. Je nach dem Grad der Schalenöffnung der Muschel können sich die Spitzen der Mantelrandtentakel der beiden Schalenhälften fast berühren oder auch weiter voneinander entfernt sein. Sehr wahrscheinlich haben die Mantelrandtentakel die Aufgabe, den Atemwasserstrom mechanisch-taktil und chemisch-sensorisch zu prüfen. Im Experiment läßt sich leicht zeigen, daß bei positiver Reizung (frisches, sauerstoffreiches Meerwasser oder glucosehaltiges Meerwasser) die Mantelrandtentakel durch Bewegungen reagieren und anschließend die Einstromöffnung auseinanderweichend vergrößern. Bei negativer Reizung (sauerstoffarmes oder kohlendioxidreiches Meerwasser, Säuren oder hohe Nitratkonzentrationen etc.) ziehen sich dagegen die Mantelrandtentakel zurück und versperren die Einstromöffnung zunehmend. Der Schalenpalt kann sich anschließend bis zum vollständigen Schalenschluß verkleinern.

Die Ausstromöffnung der Miesmuschel besteht aus einem kleinen, kegelförmigen und schornsteinartig wirkenden Mantelsiphon, der dorsal am hinteren Schalenrand gelegen ist. Während die Geschwindigkeit des Atemwassers bei Eintritt in die Muschel relativ gering ist, ist sie in und außen vor dem Ausstromsiphon wesentlich größer. Kleine, in den Ausstrom gebrachte Partikel werden mehrere Zentimeter weit mit großer Geschwindigkeit fortgetrieben.

Wir haben versucht, die Ausstromgeschwindigkeit direkt zu messen und aus ihr die Pumprate zu berechnen. Zu diesem Zweck wurde ein etwa 12 cm langes, gläsernes Trichterrohr horizontal dicht vor die Ausstromöffnung gebracht (siehe Abb. 1). Das Trichterrohr faßt den Ausstrom der Muschel zusammen, so daß er vollständig in ihm gebündelt verläuft und kein Wasser in dem ringförmigen Spalt zwischen dem Ausstromsiphon und dem Rand des Rohrtrichters entweichen kann. Dazu ist es notwendig, daß die Muschel und ihr Ausstromsiphon dicht vor dem Trichterrohr fixiert sind. Hierzu wurde die Muschel an einem gläsernen Halter befestigt. Der Halter wurde mit dem wasserfesten UHU-hart (Firma H. u. M. Fischer, Bühl-Baden) auf die rechte Schalenklappe geklebt. Die mit dem Glashalter an einem Stativ befestigte Muschel wurde

dann im Wasser des Versuchsgefäßes freischwebend ausgerichtet, daß die zentrale Achse des Ausstromsiphos genau mit der des Trichterrohres übereinstimmte. Die Muschel war so völlig unbehindert. Sie konnte ihre Schalen mehr oder weniger weit öffnen oder auch schließen. Stets gelangte aber der Ausstrom der Muschel genau in das Trichterrohr.

Das Trichterrohr hatte, wie Abb. 1 es zeigt, einen seitlichen Ansatz, in welchen mit einer Pipette einzelne Tropfen einer feinen Graphitsuspension (in Meerwasser) gegeben werden konnten. Die in den Tropfen enthaltenen Graphitpartikel sanken dann als kleine dunkle Wolke in dem Ansatzrohr nach unten und wurden, sobald sie in den horizontalen Teil des Trichterrohres gelangten, vom Ausstrom der Muschel erfaßt und in Form eines spitzen Kegels mitgerissen. Die Transportgeschwindigkeit der Kegelspitze wurde jeweils im horizontalen Teil des Trichterrohres über eine 5 cm lange Strecke hinweg mit der Stoppuhr gemessen. Jede Messung wurde zehnfach wiederholt. Die so erhaltenen Einzelwerte differierten bei gleichmäßig pumpenden Muscheln im Mittel um  $\pm 0,2-0,4$  Sekunden. Für Versuche wurden nur solche Muscheln benutzt, welche vorher mindestens 2 Stunden lang bei mehrfacher Wiederholung der Messungen konstante Werte ergeben hatten. Aus den erhaltenen Werten wurde dann die mittlere Ausstromgeschwindigkeit des Atemwassers in cm/sec berechnet. Sie beträgt bei einer normalen Ostseemiesmuschel von etwa 4,0—4,5 cm Schalenlänge im Mittel 1,8 cm/sec bei 18—20° C.

Es war nun notwendig, mit Hilfe der so gemessenen Ausstromgeschwindigkeit des Atemwassers das entsprechende Atemvolumen der Muschel in Liter pro Stunde zu berechnen bzw. zu ermitteln. Wir haben es vorgezogen, das Stromvolumen aus der Stromgeschwindigkeit in dem Trichterrohr in Modellversuchen experimentell zu bestimmen. Dabei wurde von uns die gleiche Vorrichtung wie im Tierversuch benutzt. Anstelle der Muschel und ihres Ausstromsiphos befand sich aber dicht vor der Öffnung des Trichterrohres ein in seiner Form dem Ausstromsiphos angeglichenes Glasrohr, das durch einen Schlauch mit einer etwas erhöht stehenden Meerwasserflasche verbunden war. Durch einen Schraubquetschhahn konnte die Ausstromgeschwindigkeit genau reguliert werden. Sie wurde ähnlich wie in den Muschelversuchen mit Hilfe einzelner „Graphittropfen“ und der Stoppuhr im Trichterrohr gemessen. Es war leicht möglich, auf diese Weise über 15 Minuten konstante Ausstromgeschwindigkeit einzustellen. War vorher die Wassermenge in dem Versuchsgefäß bis an den Rand eines Überlaufes aufgefüllt worden, so konnte aus der innerhalb von 15 Minuten überlaufenen Menge jeweils das Stromvolumen in l/h bestimmt werden. Bei mittleren Stromgeschwindigkeiten ergab sich eine lineare Beziehung zum Stromvolumen (s. Abb. 2). Sank allerdings die Stromgeschwindigkeit wesentlich unter 1 cm/sec, so resultierte eine kurvenförmige Relation. Da aber die von uns bei Miesmuscheln von etwa 4 cm Schalenlänge gemessenen Ausstromgeschwindigkeiten etwa zwischen 1 und 3,5 cm/sec variierten, waren wir in der Lage, aus den erhaltenen Werten mit einer ausreichenden Genauigkeit auf die entsprechenden Stromvolumina („Pumpraten“) zu schließen:

Stromgeschwindigkeit	=	Stromvolumen
1,0 cm/sec	=	0,67 l/h
2,0 cm/sec	=	1,10 l/h
3,0 cm/sec	=	1,54 l/h

---

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 1)

Abb. 1: Versuchsanordnung zur Messung der Pumprate von *Mytilus edulis* L.

Abb. 2: Relation des Stromvolumens (Pumprate) zu der gemessenen Ausstromgeschwindigkeit.

Abb.1 Versuchsanordnung zur Messung der Pumprate von *Mytilus edulis* L.

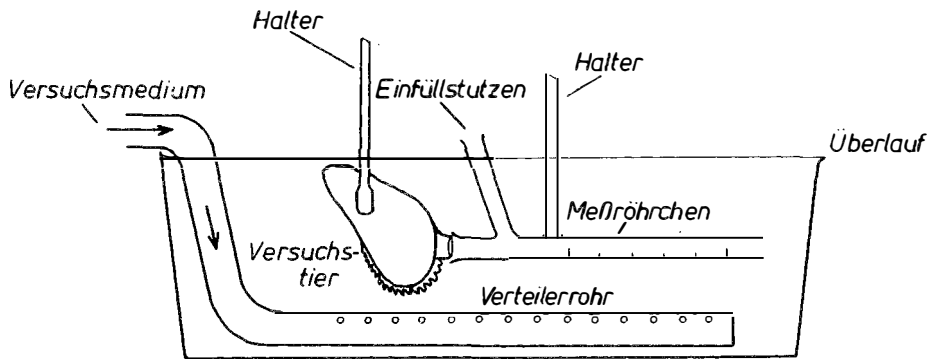
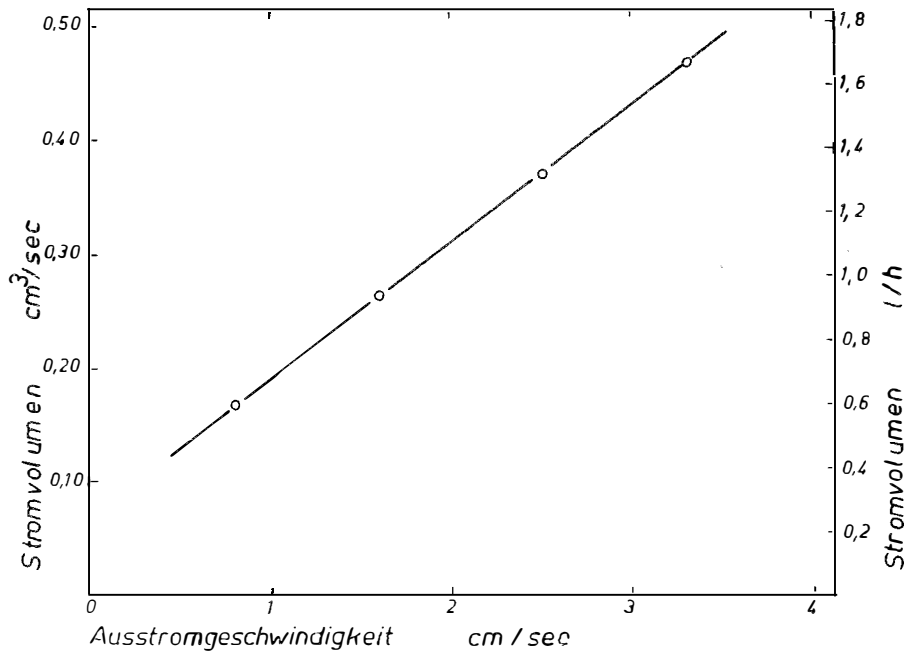
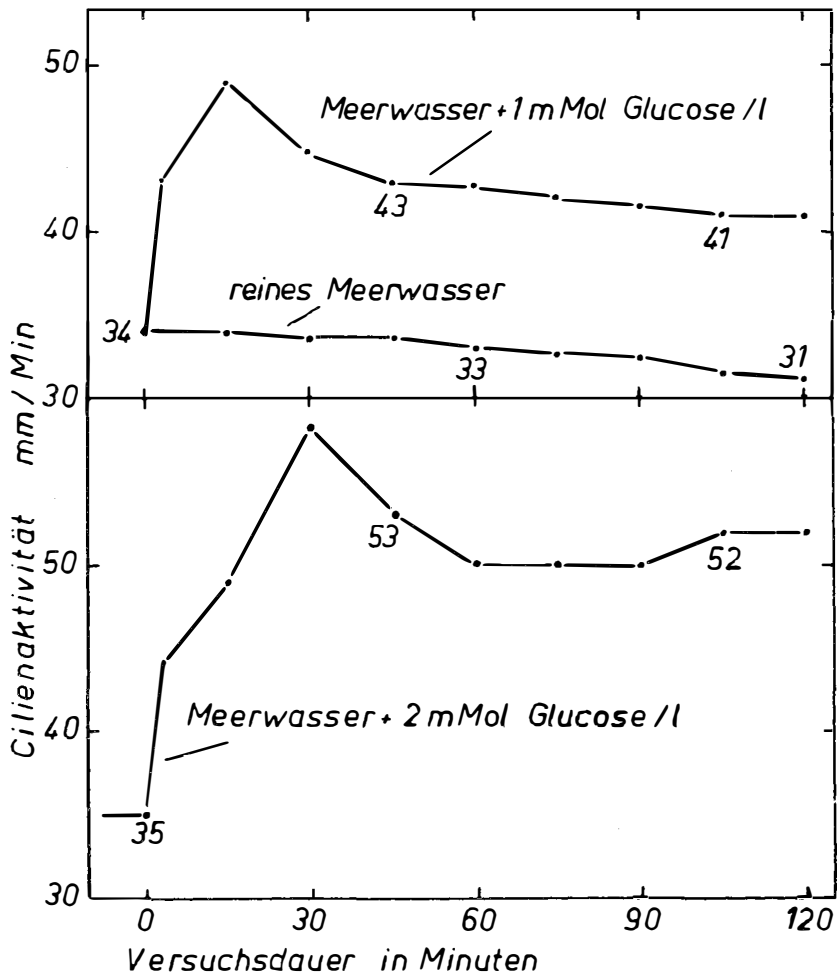


Abb.2 Relation des Stromvolumens (Pumprate) zu der gemessenen Ausstromgeschwindigkeit



Tafel 1 (zu H.J. Flügel und C. Schlieper)

Abb.3 Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke von *Mytilus* in reinem Meerwasser und in Meerwasser mit 1 bzw. 2 mMol Glucose/l bei 20°C



Tafel 2 (zu HJ. Flügel und C. Schlieper)

Die den untersuchten Muscheln in dem Versuchsgefäß zur Verfügung stehende Wassermenge betrug nur etwa 1 l. Sie war also zu gering, um ein längeres Arbeiten unter konstanten Bedingungen zu ermöglichen. Aus diesem Grunde wurde, wie aus Abb. 1 ersichtlich ist, das jeweilige Versuchsmedium aus einer bzw. mehreren hochstehenden Vorratsflaschen in langsamem Strom durch ein Verteilerrohr am Boden des Versuchsgefäßes eingeleitet. Die Geschwindigkeit wurde so eingestellt, daß sich der Inhalt des Versuchsgefäßes in 20 Minuten einmal erneuerte. Die Versuchstiere befanden sich also in langsam strömendem Meerwasser. Die experimentell im Bereich der Muschel selbst ermittelte Strömung des Mediums war gering, sie betrug unter 0,1 cm/sec. Auf diese Weise war es möglich, 1. die Muscheln genügend lange Zeit unter konstanten Bedingungen zu untersuchen und 2. die Muschel innerhalb von 20 Minuten ohne zusätzliche mechanische Reizung in ein in seiner Zusammensetzung vollständig verändertes Außenmedium zu bringen, z. B. eine Muschel zunächst in reinem Meerwasser und dann in Meerwasser mit Zusatz von Glucose zu untersuchen. Darüber hinaus hatte die Tatsache, daß sich die Versuchstiere während der gesamten Beobachtungsdauer in langsam strömendem Meerwasser befanden, den positiven Effekt, daß die Muscheln die Schalenklappen und den Ausstromsiphon weitgehend konstant offen hielten.

### III. Experimenteller Teil

#### 1. Die Cilienaktivität isolierter Kiemen

Die Cilienaktivität isolierter, überlebender Kiemenstücke von *Mytilus edulis* wird unter anderem vom Salzgehalt des Außenmediums beeinflusst. Sie ist am höchsten in unverdünntem Meerwasser. In Brackwasser ist sie um so stärker verringert, je niedriger der Salzgehalt desselben ist. Außerdem ist die Ionenrelation im Außenmedium von Bedeutung; Kalium wirkt steigernd, während Calcium und Magnesium hemmen (SCHLIEPER 1958). Weiterhin läßt sich die Cilienaktivität durch Zufügen geringer Mengen organischer Zellnahrungsstoffe (Monosaccharide, Disaccharide, Acetat, Succinat etc.) wie auch durch organische und anorganische stickstoffhaltige Verbindungen (Aminosäuren, Harnstoff, Natriumnitrat, Ammoniumchlorid etc.) zum Außenmedium steigern (SCHLIEPER u. KOWALSKI 1958 b). Der Wirkungsmechanismus dieser Stoffe ist noch nicht vollständig analysiert. Man kann sich vorstellen, daß die organischen Zellnahrungsstoffe entsprechend ihrem Eindringen (Permeiren) in das Zellinnere ihrem Energiegehalt nach verwertet werden und so eine Leistungssteigerung hervorrufen. Wahrscheinlich ist jedoch bei den erwähnten stickstoffhaltigen Abbauprodukten nur eine „stimulierende Wirkung“ vorhanden. Infolge des Fehlens entsprechender Fermente können diese Verbindungen wohl kaum im Zellstoffwechsel verwertet werden. Um zu einer Klärung dieser noch offenen Frage beizutragen, haben wir in der vorliegenden Arbeit die Wirkung einiger derartiger Verbindungen sowohl auf den Cilienschlag isolierter, überlebender Kiemenstücke wie auch auf die Pumprate intakter Individuen geprüft.

---

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 2)

Abb. 3: Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke von *Mytilus edulis* aus der Ostsee in reinem Meerwasser und in Meerwasser mit 1 bzw. 2 mMol Glucose/l. Der Salzgehalt des Versuchswassers betrug etwa 15‰, die Temperatur 20°C.



Versuche mit Glucose bestätigten, daß ein Zusatz geringer Mengen zum Außenmedium ausreicht, um innerhalb kurzer Zeit die Cilienleistung beträchtlich zu erhöhen. Nach Zusatz von 1 mMol Glucose/Liter zum Außenmedium (180 mg/l) steigt die Cilienleistung schon während der ersten Minuten steil an und erreicht nach ca. 15 Minuten ein Maximum (s. Abb. 3). Darauf nimmt die Aktivität während der nächsten 60 Minuten wieder etwas ab und hält dann ein annähernd konstantes Niveau ein, das immerhin noch etwa 40% über dem Wert in reinem Meerwasser liegt. — Eine Glucosekonzentration von 2 mMol/l hat einen ähnlichen, etwas kräftigeren Effekt. Das Maximum der Aktivität ist in diesem Falle meistens erst nach etwa einer halben Stunde zu beobachten. Der Glucose-Effekt ist keineswegs kurzdauernd. Noch nach 24 Stunden ist die Cilienaktivität überlebender Kiemenstücke in glucosehaltigem Meerwasser relativ gegenüber der Aktivität von gleich lange Zeit in reinem Meerwasser gehaltenen Kiemenstücken erhöht. Diese Tatsache spricht wohl dafür, daß es sich bei der aktivitätssteigernden Wirkung der Glucose nicht um eine einfache Stimulation, sondern um eine energetische Verwertung der Glucose im Zellstoffwechsel handelt.

Rein äußerlich hat der Zusatz von 1 bis 2 mMol/l  $\text{NaNO}_3$  zum Meerwasser eine ganz ähnliche Wirkung wie der von Glucose (s. Abb. 4). Einer Deutung dieses Effektes kommt man vielleicht näher, wenn man sich daran erinnert, daß auch die Spannungs- und Zuckungsdauer des isolierten Skelettmuskels (Sartorius) des Frosches in einer Ringerlösung außerordentlich gesteigert wird, wenn man einen Teil der Chloride der Ringerlösung durch  $\text{NO}_3$ -Ionen ersetzt (KAHN u. SANDOW 1950, HILL u. MACPHERSON 1955). Die betreffenden Beobachter möchten in diesem Falle einen Einfluß der  $\text{NO}_3$ -Ionen auf das Aktionspotential — im Sinne einer Verlängerung der abnehmenden Phase desselben — annehmen. Ähnliche Effekte werden beim Froschmuskel durch Bromide und Jodide hervorgerufen, wobei ihr Wirkungsgrad sich entsprechend der lyotropen Reihenfolge verhält:  $\text{J}^- > \text{NO}_3^- > \text{Br}^-$  (vgl. auch DAVSON 1959). — Zur Klärung der von uns beobachteten Natriumnitratwirkung auf die Aktivität der Kiemenzilien von *Mytilus* war es deshalb erwünscht, auch mit Jodid bzw. Bromid zu experimentieren. Wir haben das stärker wirksame Jodid benutzt (vgl. Abb. 5). Ähnlich wie beim Froschmuskel ist auch bei den überlebenden Kiemenstücken von *Mytilus* ein Zusatz von  $\text{NaJ}$  zum Außenmedium wirksamer als der von  $\text{NaNO}_3$ . Bereits 0,5 mMol/l  $\text{NaJ}$  haben einen ausgesprochen steigernden Effekt auf die Cilienaktivität. Größere Konzentrationen wirken stark reizend bzw. schädigend. Das Ergebnis dieser Beobachtungen spricht wohl dafür, daß es sich um eine spezifische Anionenwirkung handelt, welche keine Beziehung zu dem Stickstoffgehalt des  $\text{NO}_3$ -Ions hat. Über die biologische Bedeutung dieser Beobachtung wird sich erst etwas aussagen lassen, wenn die Wirkung der gleichen Verbindungen auf die Pumprate ganzer, intakter Tiere untersucht worden ist.

## 2. Die Pumprate intakter Muscheln

### a) Öffnungsgrad und Pumprate

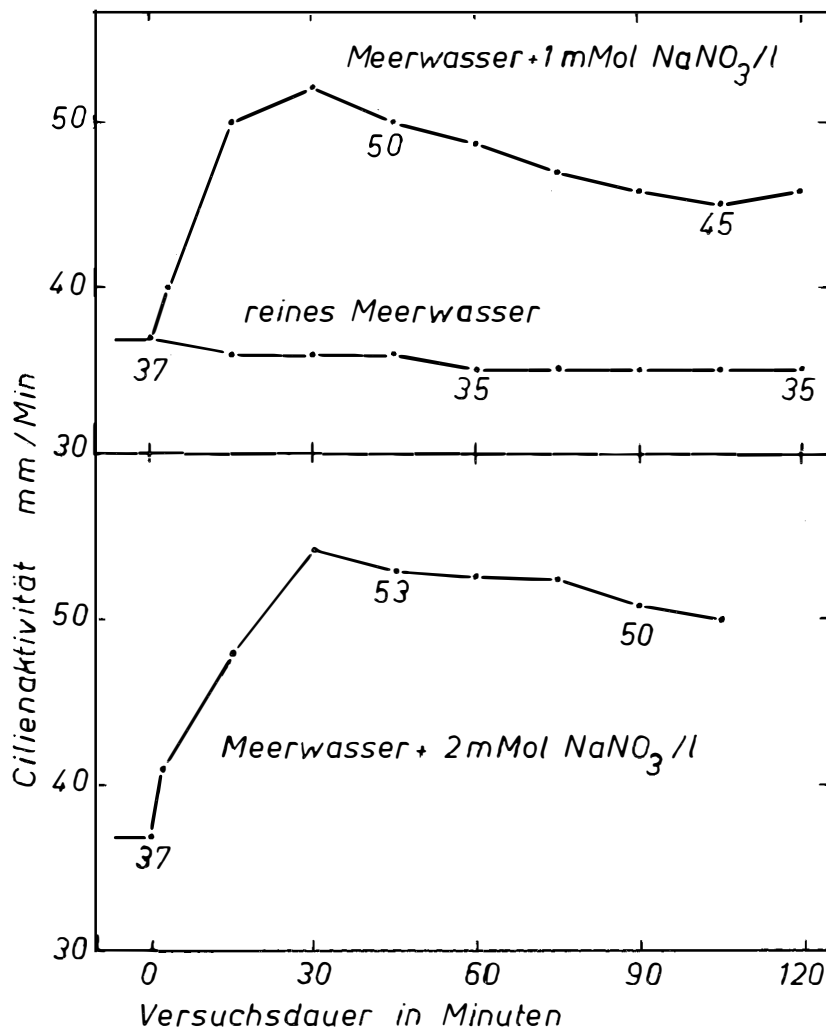
Wenn man den Versuch unternimmt, die „normale“ Pumprate einer Miesmuschel in reinem Meerwasser zu messen, erfährt man bald, daß es eigentlich gar keine gleich-

---

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 3)

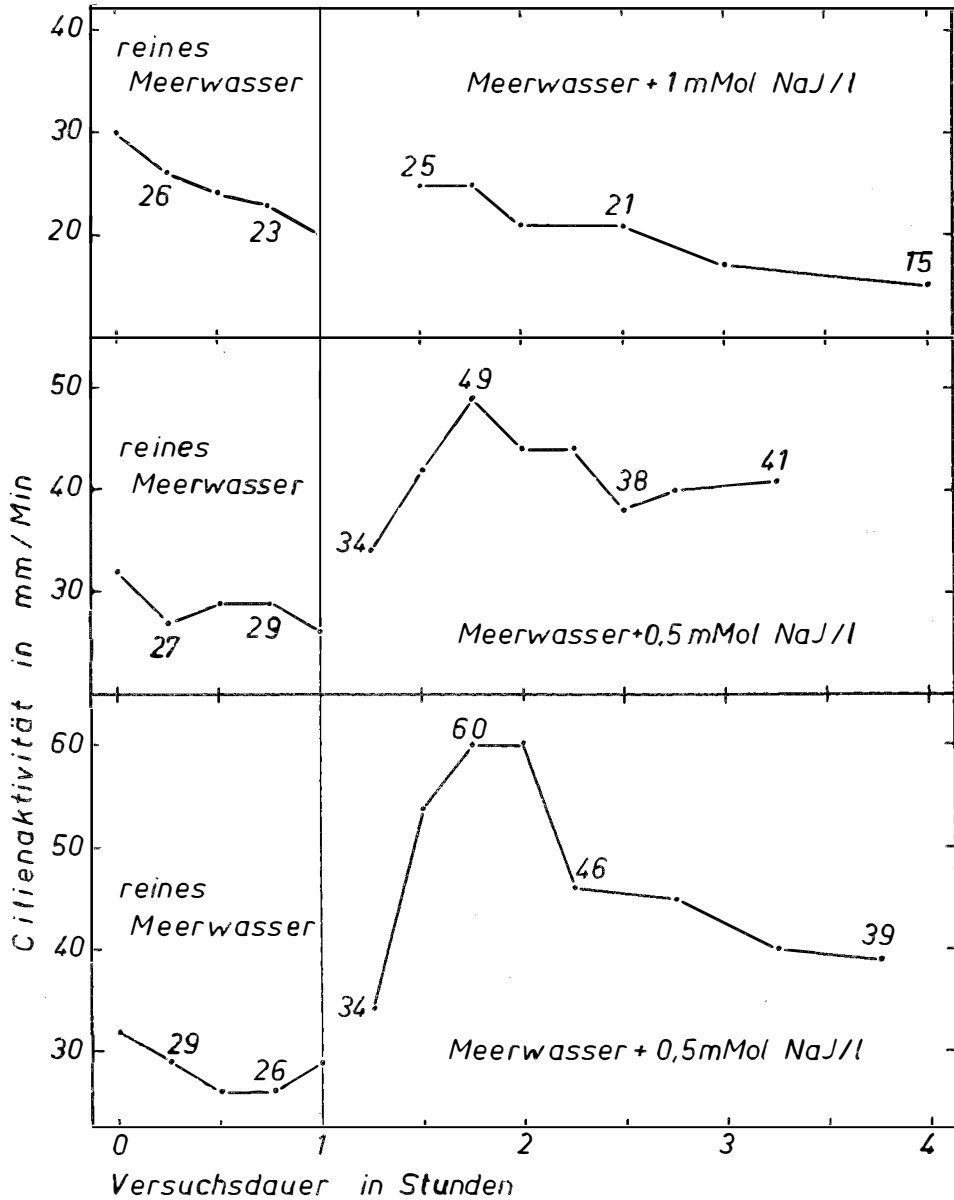
Abb. 4: Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke von *Mytilus edulis* aus der Ostsee in reinem Meerwasser und in Meerwasser mit 1 bzw. 2 mMol Natriumnitrat/l. Der Salzgehalt des Versuchswassers betrug etwa 15‰, die Temperatur 20°C.

Abb.4 Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke von *Mytilus* in reinem Meerwasser und in Meerwasser mit 1 bzw.2 mMol  $\text{NaNO}_3$  /l bei 20° C



Tafel 3 (zu HJ. Flügel und C. Schlieper)

Abb.5 Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke von *Mytilus* in reinem Meerwasser und in Meerwasser mit 1 bzw  $\frac{1}{2}$  mMol NaJ/l bei 20° C



Tafel 4 (zu HJ. Flügel und C. Schlieper)

bleibende normale Pumprate gibt. Schon der Öffnungsgrad der Miesmuschel ist außerordentlich wechselnd und wird von zahlreichen Faktoren beeinflusst. Jede „negative“ Reizung veranlaßt die Muschel ihre Schalen zu schließen oder doch weniger weit zu öffnen. „Positive“ Reize bewirken dagegen in vielen Fällen ein stärkeres Auseinanderweichen der Schalen, d. h. eine Erhöhung des Öffnungsgrades. Ein konstantes weites Öffnen der Schalenklappen läßt sich nur bei ungereizten Muscheln beobachten, die in reinem, langsam strömendem Meerwasser gehalten werden. Jede Veränderung in der Zusammensetzung des Meerwassers und insbesondere auch das Auftreten von Nahrungs- und andersartigen Partikeln beeinflussen den Öffnungsgrad. Sie kann weites Öffnen der Schalen sowie kürzer oder länger dauernden Schalenschluß hervorrufen. Dazu kommen „spontane“ kräftige Schalenbewegungen zum Entfernen der Pseudofaeces und Faeces. Um einigermaßen konstante Bedingungen bei unseren Versuchen zu verwirklichen, haben wir deshalb möglichst nur mit frischen, seit 1—5 Tagen hungernden Tieren in filtriertem meist strömendem Meerwasser gearbeitet. Nur bei solchen Exemplaren ließ sich der Einfluß chemischer und mechanischer Reize auf den Öffnungsgrad und die Pumprate gut untersuchen.

In einer Reihe von Vorversuchen wurden je 4 kleine Miesmuscheln von 15—20 mm Schalenlänge in Glasschalen mit 350 ml Meerwasser überführt, wo sich die Muscheln nach kurzer Zeit mit ihren Byssusfäden am Boden festspannen. Sie hatten zunächst ihre Schalen weit geöffnet, verringerten aber dann im Laufe der nächsten zwei Tage den Öffnungsgrad zunehmend. Gewöhnlich waren die Schalen nach 48 Stunden bis auf einen kleinen Spalt geschlossen. Dann wurden die Muscheln verschiedenen mechanischen Reizen ausgesetzt. Es wurde z. B. durch kurzes Umrühren plötzlich eine kräftige Strömung im Wasser des Versuchsgefäßes hervorgerufen, oder es wurde das Wasser des Versuchsgefäßes vollständig ausgegossen und durch frisches Meerwasser ersetzt. In anderen Versuchen wurden die Byssusfäden der Muscheln vom Boden der Versuchsgefäße gelöst. In jedem Falle reagierten die Muscheln anschließend durch eine kräftige, einige Stunden andauernde Erhöhung ihres Öffnungsgrades. Um diese Beobachtungen zahlenmäßig erfassen zu können (s. Abb. 6 u. Tab. 1a), wurden folgende Öffnungsgrade unterschieden:

- 1 = +      kleiner Schalenspalt
- 2 = ++     mittlerer Schalenspalt
- 3 = +++    maximale Schalenöffnung

Auch chemische Reize, wie z. B. der Zusatz frischer Spermien von *Mytilus* zum Außenmedium, können eine Erhöhung des Öffnungsgrades bewirken (s. Tab. 1 b).

Während es ziemlich einfach ist, die Pumprate einer weitgeöffneten Miesmuschel zu messen, ist es recht schwierig, die Beziehung zwischen der Pumprate und geringeren Öffnungsgraden festzustellen, da letztere nur selten über längere Zeit konstant bleiben. Nach unseren Beobachtungen nimmt die Pumprate mit steigendem Öffnungsgrad zu. Keineswegs ist aber die Pumprate bei maximaler Öffnung der Muschel immer konstant. Diese Tatsache ließ sich u. a. recht gut an einem Tier, welches im Versuchsgefäß zu laichen begann, beobachten. Das Abläichen der Eier erfolgte in Stößen bei wechselndem Öffnungsgrad der Muschel. Es bestand dabei keine direkte Proportionalität zwischen

---

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 4)

Abb. 5: Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke von *Mytilus edulis* aus der Ostsee in reinem Meerwasser und in Meerwasser mit 1 bzw. 0,5 mMol Natriumjodid/l. Der Salzgehalt des Versuchswassers betrug etwa 15‰, die Temperatur 20°C.

Öffnungsgrad und Pumprate (s. Tab. 2). Selbst bei maximaler Öffnung wechselte die Pumprate zwischen 1 und 2 l/h. Diese Beobachtung macht es wahrscheinlich, daß die Pumprate bei vollständiger Öffnung der Muschel von der veränderlichen Cilienleistung der Kiemen bestimmt wird. Für die Richtigkeit dieses Schlusses spricht auch folgendes Experiment: In diesem Falle wurde die Pumprate von maximal geöffneten Muscheln in stehendem Meerwasser vor und nach mechanischer Reizung untersucht. Zunächst wurden Pumpratzen von etwa 0,9 bis 1,0 l/h beobachtet. Dann wurde das Wasser im Versuchsbehälter durch Ausgießen und Wiederfüllen erneuert. Die Muscheln, die sich hierbei kurz geschlossen hatten, öffneten sich in dem neuen Medium sofort wieder und zeigten dann etwa 20 Minuten lang wesentlich erhöhte Pumpratzen von 1,2 bis 1,5 l/h (s. Tab. 3).

Tabelle 1

Der Grad der Schalenöffnung von *Mytilus edulis* nach mechanischer und chemischer Reizung. Je 4 Exemplare von ca. 20 mm Länge befanden sich in einem Gefäß mit 350 ccm Meerwasser. Salzgehalt: 16‰, Temperatur: 18 bis 20° C, Versuchsdatum: Januar 1960

a) nach Loslösen der Muscheln vom Boden

Zeit in Minuten	Zahl der offenen Muscheln	Zahl der geschlossenen Muscheln	Öffnungsgrad	Summe der + Grade
0	9	5	1+++ , 7++ , 1+	18
30	14	0	11+++ , 2++ , 1+	38
60	14	0	11+++ , 3++ , —	39
90	14	0	11+++ , 2++ , 1+	38
120	14	0	10+++ , 4++ , —	38
150	14	0	10+++ , 4++ , —	38

b) nach Zusatz von Spermien zum Außenmedium

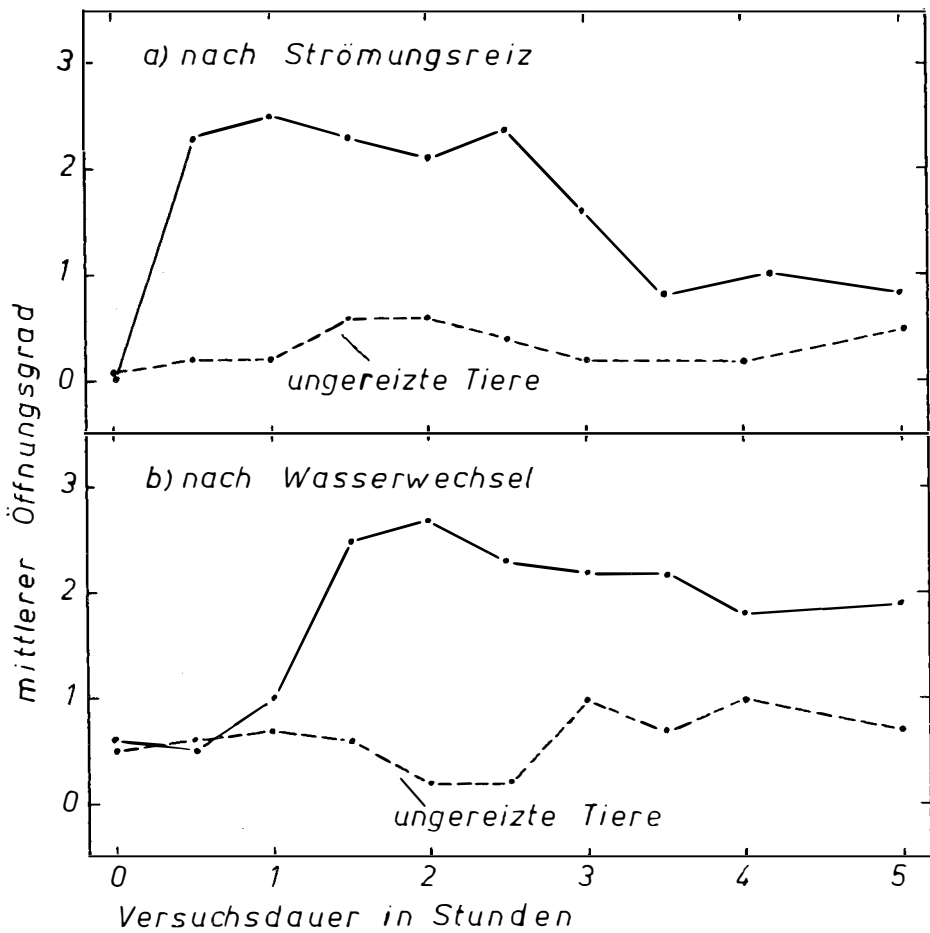
0	5	10	3+++ , — , 2+	11
30	5	10	2+++ , — , 3+	9
60	7	8	7+++ , — , —	21
90	10	5	9+++ , 1++ , —	29
120	12	3	5+++ , 7++ , —	29
150	13	2	5+++ , 8++ , —	31

Geringeren Einfluß hat dagegen die Strömungsgeschwindigkeit im Außenmedium auf die Pumprate der Miesmuschel (vgl. Tab. 4). Solange die Strömungsgeschwindigkeit im Außenmedium einen bestimmten Grenzwert nicht überschreitet, zeigten unsere Versuchstiere weitgehend konstante Pumpratzen. Erst wenn die Strömungsgeschwindigkeiten im Außenmedium hohe Werte erreichten (4 l/h), wirkten sie als mechanischer

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 5)

Abb. 6: Der Grad der Schalenöffnung von *Mytilus edulis* aus der Ostsee nach mechanischer Reizung. a) nach Strömungsreiz, b) nach Wasserwechsel. Es befanden sich je 4 Tiere von 15—20 mm Länge in einem Versuchsbehälter von 350 ml Inhalt. Der Salzgehalt betrug 15‰, die Temperatur 12° C.

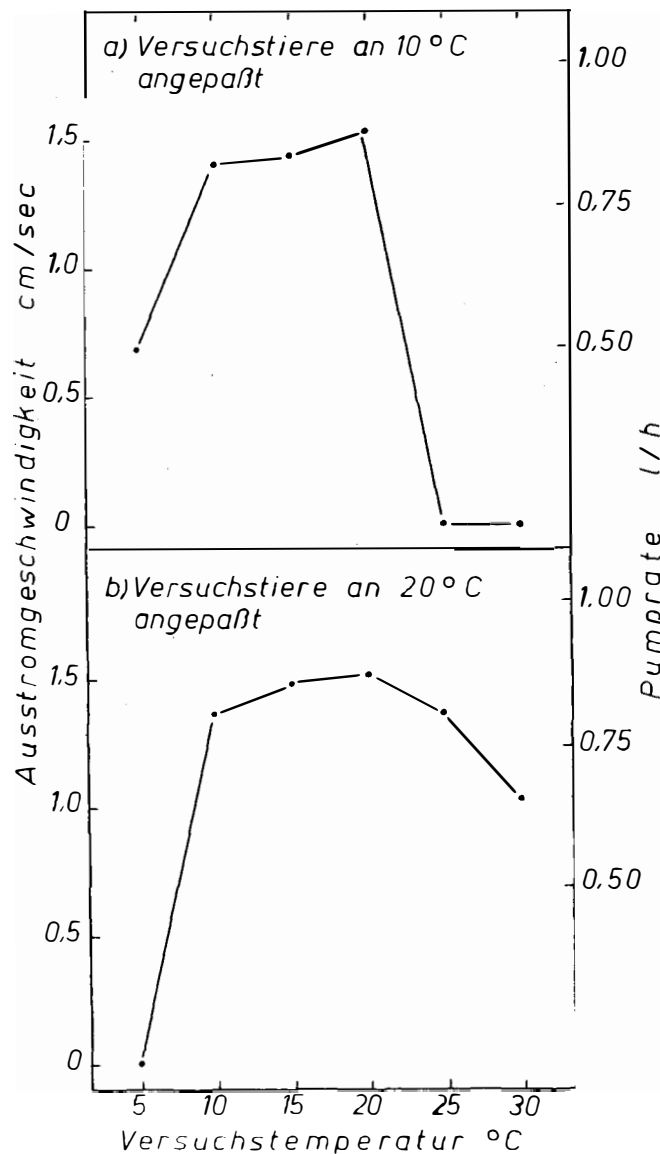
Abb.6 Der Grad der Schalenöffnung von *Mytilus* nach mechanischer Reizung. a) nach Strömungsreiz b) nach Wasserwechsel. Es befanden sich je 4 Tiere von 15-20 mm Länge in einem Versuchsbehälter. (S = 15 ‰, t = 12 ° C)



Tafel 5 (zu HJ. Flügel und C. Schlieper)

Abb.7 Der Einfluß der Temperatur auf die Pumprate von *Mytilus* bei langfristig an 10° bzw 20°C angepaßten Tieren. Die Muscheln wurden jeweils 1 Stunde nach Änderung der Temperatur untersucht.

(S = 15 ‰)



Tafel 6 (zu HJ. Flügel und C. Schlieper)

Reiz und verursachten in den meisten Fällen eine gewisse Erhöhung der Pumprate. Wir haben dementsprechend die Pumpratzen der Muscheln in allen folgenden Versuchen bei konstanten geringeren Stromgeschwindigkeiten des Außenmediums (3 l/h) gemessen.

Keinen positiven Einfluß auf die Öffnungsweite und die Pumprate intakter Muscheln hat mechanische Reizung durch Zufügen von chemisch indifferenten Partikeln zum Außenmedium (Bolus alba, Karmin, Graphit)! Das gleiche gilt für die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke.

Tabelle 2

Der Einfluß des Laichvorganges auf den Öffnungsgrad und die Pump-  
rate von *Mytilus edulis* (o). Versuchsdatum: 25. 2. 1960, Schalenlänge: 4,5 cm, Tem-  
peratur: 18,0° C, Salzgehalt: 19‰/00

Zeit	Öffnungsgrad	Abgabe v. Eiern	cm/sec	l/h
12.30	++	—	1,4	0,84
.45	+++	—	1,7	0,98
13.00	+++	—	2,0	1,11
14.00	+++	+	5,0	2,40
.15	++	+	3,3	1,68
.20	+++	+	5,0	2,40
.25	+++	+	3,6	1,80
.30	++	+	2,8	1,47
.35	—	—	—	—
.40	++	+	1,2	0,75
.45	+	—	1,5	0,89
.50	+	—	2,0	1,11
15.00	—	—	—	—
.10	+++	—	2,0	1,11
.30	+++	—	2,2	1,19
.45	+++	—	2,2	1,19
16.00	+++	—	2,1	1,15

Tabelle 3

Die Pumprate von *Mytilus edulis* nach mechanischer Reizung. Versuchsdatum  
2./3. 3. 1960, Salzgehalt: 19‰/00, Schalenlängen: 4,3 cm, Temperatur: 12,0—12,2° C

Versuchszeit (Min.)	Tier a		Tier b	
	cm/sec	l/h	cm/sec	l/h
o . . . . .	1,6	0,93	1,8	1,02
20 . . . . .	1,5	0,89	1,7	0,98
50 . . . . .	1,6	0,93	1,6	0,93
Wasserwechsel				
60 . . . . .	2,8	1,45	3,0	1,54
80 . . . . .	2,1	1,16	2,8	1,16
100 . . . . .	1,7	0,98	1,9	1,03

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 6)

Abb. 7: Der Einfluß der Temperatur auf die Pumprate von *Mytilus edulis* aus der Ostsee. Die Tiere waren vorher langfristig an 10° bzw. 20° C angepaßt worden. Jeweils 1 Stunde nach Änderung der Temperatur wurden die Muscheln untersucht. Der Salzgehalt betrug 15‰/00.



Tabelle 4

Der Einfluß der Wasserbewegung im Außenmedium auf die Pumprate von *Mytilus edulis*. Das Volumen des Versuchsbehälters betrug 1 Liter. Schalenlängen: 4,0—4,6 cm, Salzgehalt: 14,8‰, T = 18°C

Wasserbewegung im Versuchsbehälter in l/h	Pumpratzen							
	Tier I		Tier II		Tier III		Tier IV	
	cm/sec	l/h	cm/sec	l/h	cm/sec	l/h	cm/sec	l/h
1	1,6	0,93	1,8	1,02	1,3	0,80	1,7	0,98
2	1,5	0,89	1,7	0,98	1,4	0,85	1,7	0,98
2,5	1,6	0,93	1,7	0,98	1,5	0,89	1,7	0,98
3	1,7	0,98	1,7	0,98	1,4	0,85	1,7	0,98
3,5	1,8	1,02	1,8	1,02	1,5	0,89	1,6	0,93
4	2,2	1,19	2,0	1,11	1,6	0,93	2,6	1,35

#### b) Der Einfluß der Temperatur auf die Pumprate

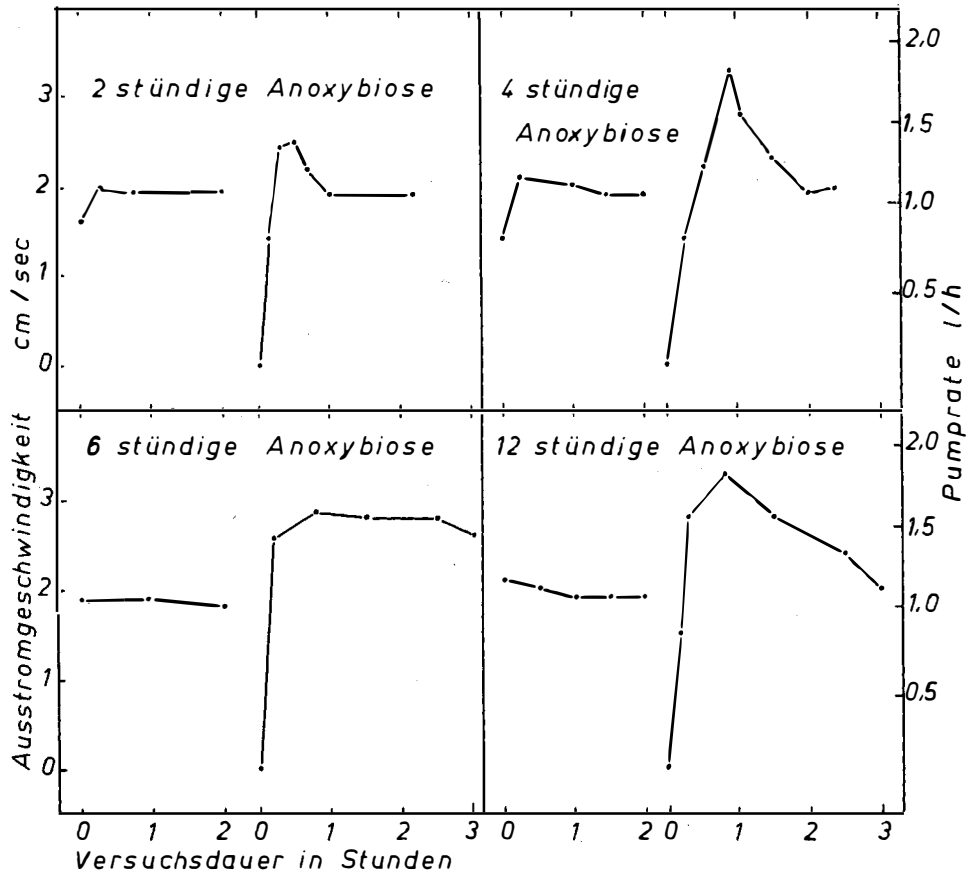
Der Einfluß der Temperatur auf die Atmung und Filtrationsleistung der Miesmuschel ist bereits von verschiedenen Autoren untersucht worden (BRUCE 1926, COLE u. HEPPEL 1954). Ebenso hat man mehrfach die Beziehungen zwischen der Cilienaktivität und dem O<sub>2</sub>-Verbrauch einerseits und der Temperatur des umgebenden Mediums andererseits bei isolierten, überlebenden Kiemenstücken von *Mytilus* studiert (GRAY 1928, SCHLIEPER, KOWALSKI u. ERMAN 1958). Während das Verhalten überlebender Gewebestücke weitgehend der VAN'T HOFFSchen Regel — entsprechend der KROGHschen Idealkurve — folgt, reagieren intakte Individuen wesentlich komplizierter. Ihr Sauerstoffverbrauch hängt keineswegs nur von der Intensität des Gewebestoffwechsels, sondern auch von der nervös regulierten Öffnungsweite der Schalen ab. Wesentlich ist auch die Fundorts- bzw. Adaptationstemperatur. Nach THORSON (1952) hat eine Miesmuschel aus dänischen Gewässern bei 8°C etwa den gleichen Sauerstoffverbrauch wie eine Miesmuschel des Persischen Golfes bei 16°C. Übereinstimmend hiermit fanden SCHLIEPER, KOWALSKI u. ERMAN (1958), daß der Sauerstoffverbrauch des isolierten Kiemengewebes von Miesmuscheln aus dem Gullmarfjord (Schweden) bei 10°C etwas höher ist als die Gewebeatmung der gleichen Art aus dem Wattenmeer der Insel Sylt (Nordsee) bei derselben Temperatur.

Wir haben die Pumpratzen von etwa 4 cm langen Miesmuscheln untersucht, die vorher mindestens 4 Tage an 10°C bzw. 20°C angepaßt worden waren. Die Ventilationsleistung wurde jeweils eine Stunde nach Änderung der Temperatur gemessen. Beide Gruppen hatten, wie aus Abb. 7 hervorgeht, bei 10°, 15° und 20°C nur wenig verschiedene Ausstromgeschwindigkeiten. Unterschiede ergaben sich dagegen bei extremen Temperaturen. Die an 20°C angepaßten Muscheln schlossen nach Überführung in Meerwasser von 5°C ihre Schalen und hatten sie auch nach einstündigem Aufenthalt bei dieser Temperatur noch nicht wieder geöffnet. In gleicher Weise reagierten die an 10°C angepaßten Muscheln nach Überführung in 30°C durch langdauernden Schalen-schluß. Dagegen blieben die an 20°C angepaßten Muscheln nach Überführung in

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 7)

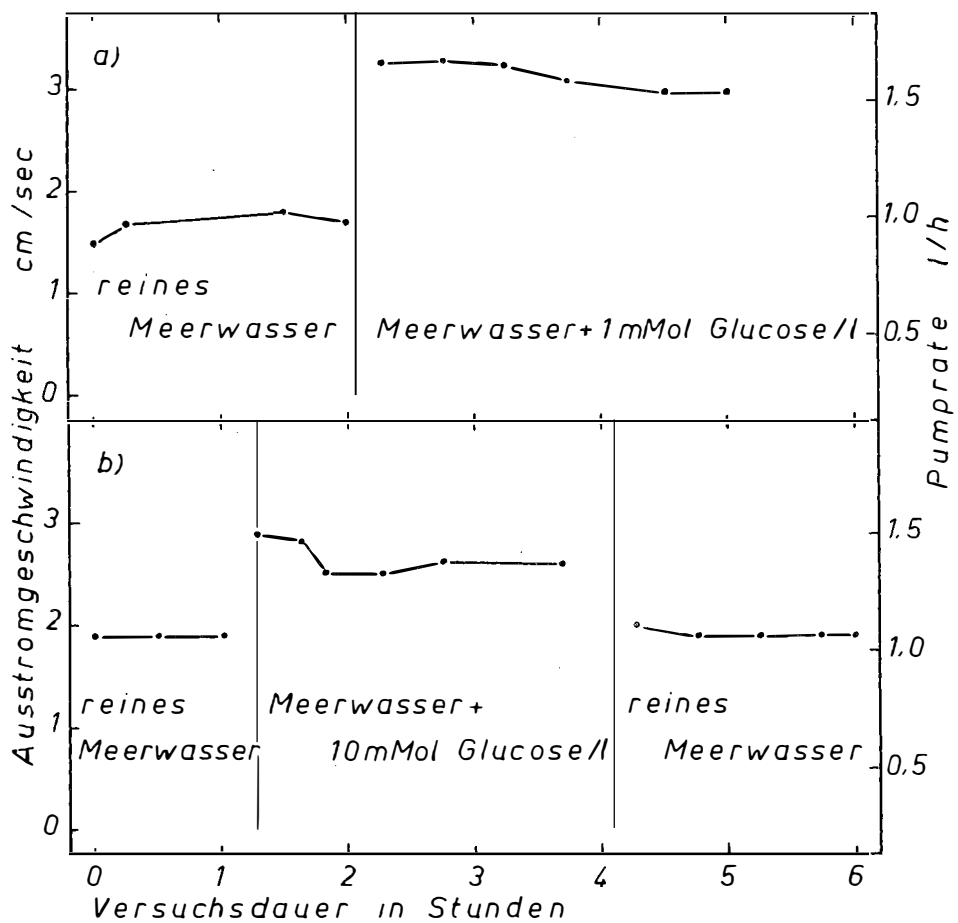
Abb. 8: Die Pumprate von *Mytilus edulis* aus der Ostsee vor und nach 2 bis 12stündiger Anoxybiose. Der Salzgehalt betrug 15‰, die Temperatur des Versuchswassers und während des Trockenliegens der Muscheln 20°C.

Abb.8 Die Pumprate von *Mytilus* vor und nach 2- bis 12-stündiger Anoxybiose ( $S=15\%$ ,  $t=20^{\circ}\text{C}$ )



Tafel 7 (zu HJ. Flügel und C. Schlieper)

Abb.9 Der Einfluß von a) 1 mMol Glucose/l und b) 10 mMol Glucose/l auf die Pumprate von *Mytilus* ( $S=15\text{‰}$ ,  $t=20^{\circ}\text{C}$ )



Tafel 8 (zu HJ. Flügel und C. Schlieper)

25°C bzw. 30°C offen oder öffneten sich doch nach vorübergehendem Schalenschluß bald wieder. Man konnte sogar den Eindruck gewinnen, daß sich diese Muscheln nach 1—2 stündigem Aufenthalt in der erhöhten Temperatur besonders weit öffneten; trotzdem war aber die Ausstromgeschwindigkeit sowohl bei 25°C als auch noch stärker bei 30°C herabgesetzt. Es fiel außerdem auf, daß die Muscheln bei der erhöhten Temperatur gegen Beschattung und auch Erschütterung empfindlicher durch Einziehen der Mantelränder und Schalenschluß reagierten. — Die aus 10°C in 5°C überführten Muscheln näherten die Schalen einander stärker, ohne sie jedoch ganz zu schließen. Es bleibt dabei offen, ob die verringerte Ausstromgeschwindigkeit dieser Muscheln bei 5°C mehr durch die verringerte Breite der Einstromöffnung oder durch langsameren Cilienschlag verursacht worden ist.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Unterschiede in den Ausstromgeschwindigkeiten beider Muschelgruppen bei 10°, 15° und 20°C gering sind ( $Q_{10} = 1,1$ ). Größer sind dagegen die Unterschiede in der Pumpleistung bei 5° und 10° bzw. 15°C ( $Q_{10} = 3,4$  bzw. 2,0). Diese Temperaturversuche wurden im August durchgeführt, also an Muscheln, die ursprünglich aus relativ warmem Meerwasser von etwa 15—17°C stammten.

Eine andere Versuchsserie wurde an Muscheln durchgeführt, welche einheitlich im Monat März langfristig an 10°C angepaßt worden waren. Jeweils 4 Muscheln wurden in diesem Falle 48 Stunden nach Änderung der Versuchstemperatur in frischem Wasser untersucht (s. Tab. 5). Auch hier waren die Unterschiede in den gemessenen Pump-raten nur gering. Wenn wir von der maximalen Pumprate bei 11°C ausgehen, so unterscheiden sich die Pumpraten bei 6° bzw. 18°C von ihr nur um je etwa 10%. Das bedeutet jedenfalls, daß die für die Nahrungsaufnahme wichtige Pumprate, welche wie erwähnt (s. Einleitung, S. 51), den Atembedarf wesentlich übersteigt, in einem mittleren Temperaturbereich auf Grund zellulärer oder anderer Regulationen weitgehend konstant ist. Anscheinend leistet, wie bereits SCHLIEPER (1960) betont hat, die Miesmuschel ihre optimale Pumprate schon von einer gewissen relativ niedrigen Mindesttemperatur des Außenmediums an, ohne daß jedoch die durchfließende Wassermenge bei weiterer Temperaturerhöhung noch wesentlich ansteigt.

### c) Die Pumprate nach Anoxybiose

Die Kreislauf- und Atemstromregulationen der Muscheln sind noch wenig untersucht worden. Schuld daran mögen mit die technischen Schwierigkeiten bei der Untersuchung derartig sensibler Organismen sein. Ohne Eingriff läßt sich jedoch der Herzschlag junger Muscheln mit durchsichtigen Schalen beobachten (SCHLIEPER 1955, SCHLIEPER u. KOWALSKI 1957). Aus solchen Experimenten wissen wir, daß beispielsweise die Herzfrequenz von *Mytilus* in Meerwasser von herabgesetzter Sauerstoffspannung regulatorisch zunimmt. Ist die Sauerstoffversorgung jedoch längere Zeit hindurch nicht ausreichend, so sinkt die Herzfrequenz stark ab und, wenn Stillstand des Herzens eintritt, schließen die Muscheln die Schalen und gehen zu anoxybiotischer Lebensweise über. Das gleiche ist der Fall, wenn die Kohlendioxidspannung im Außenmedium zunimmt. Wahrscheinlich ist auch die zunehmende Kohlendioxidspannung

---

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 8)

Abb. 9: Der Einfluß von a) 1 mMol Glucose/l und b) 10 mMol Glucose/l Außenmedium auf die Pumprate von *Mytilus edulis* aus der Ostsee. Der Salzgehalt betrug 15‰, die Temperatur 20°C.

der Faktor, welcher bei Ebbe nach Trockenfallen und Schalenschluß der Muscheln innerhalb kurzer Zeit Abnahme der Herzfrequenz und Stillstand des Kreislaufes bedingt. Interessant ist dabei, daß nicht nur die Herzfrequenz sondern auch der Cilienschlag des Kiemen- und Mantelepithels bei zunehmender Kohlendioxydspannung des im geschlossenen Schalenraumes verbliebenen kleinen Restes des Atmungsmediums zum Stillstand kommt. Die erwähnte Reaktion der Kiemencilien erfolgt auf zellulärer Basis. Bei einem ausgeschnittenen Kiemenstück läßt sich nach Luftabschluß unter dem mit Vaseline umrandeten Deckglas leicht beobachten, daß die Cilien allmählich langsamer schlagen und schließlich zum Stillstand kommen. Hebt man das Deckglas ab, so daß wieder Luft an das Gewebe kommt, dann fangen die Cilien unmittelbar wieder regelmäßig zu schlagen an. Eine genaue Untersuchung des sich wiedereinstellenden Cilienschlages von Kiemenstücken, die sich längere Zeit vorher in Anoxybiose befunden haben, ergab, daß die Cilienaktivität während der Erholungsatmung beträchtlich

Tabelle 5

Der Einfluß der Temperatur auf die Pumprate von *Mytilus edulis* nach langfristiger Anpassung an 10° C. Jeweils 4 Muscheln wurden 48 Stunden nach Änderung der Temperatur in frischem Meerwasser untersucht. Schalenslängen: 4,3—4,6 cm, Salzgehalt: 20‰/00, Januar 1960

T° C	cm/sec	l/h	Q <sub>10</sub>
6	1,6	0,93	1,20
11	1,8	1,02	
18	1,5	0,89	1,22

erhöht ist (SCHLIEPER u. KOWALSKI 1958a). Diese postanoxydative Aktivitätserhöhung der Cilien ist ohne Zweifel die Ursache der Ventilationssteigerung der Muscheln während der Erholungsatmung, auf die allerdings bisher nur indirekt geschlossen wurde. Unsere Methode der Atemstrommessung bei *Mytilus* hat es nun erlaubt, auch die Ventilationsregulation bei *Mytilus* im einzelnen zu verfolgen. Wir brachten eine Anzahl Ostseemiesmuscheln für jeweils 2—12 Stunden bei Zimmertemperatur in Luft. Die während dieser Trockenzeit geschlossenen Muscheln öffneten sich nach Rückführung in durchlüftetes Meerwasser weit und zeigten eine deutliche Erhöhung der Ausstromgeschwindigkeit und Pumprate (s. Abb. 8). Während die Pumprate nach zweistündiger Anoxybiose nur knapp eine Stunde lang erhöht war, zeigten Muscheln, welche 6—12 Stunden an der Luft gewesen waren, nach Rückführung in Meerwasser längerdauernde Erhöhungen der Pumprate.

#### d) Der Einfluß im Außenmedium gelöster Stoffe auf die Pumprate

Wie bereits bekannt und von uns durch eigene Versuche bestätigt, kann die Cilienaktivität überlebender Kiemenstücke von *Mytilus edulis* durch Zufügen von löslichen Zellnahrungsstoffen (z. B. Glucose) zum Außenmedium gesteigert werden. Einen ähnlichen stimulierenden Einfluß haben gewisse, normal im Meerwasser nur in sehr geringen Mengen vorkommende Anionen, wie Nitrat und Jodid. Man könnte aus diesen

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 9)

Abb. 10: Der Einfluß von a) 2 mMol Natriumnitrat/l und b) 0,5 mMol Natriumnitrat/l Außenmedium auf die Pumprate von *Mytilus edulis* aus der Ostsee. Der Salzgehalt betrug 15‰/00, die Temperatur 20° C.

Abb.10. Der Einfluß von a) 2mMol Natriumnitrat /l und b) 0,5mMol Natriumnitrat /l auf die Pumprate von *Mytilus* (S=15‰, t=20°C)

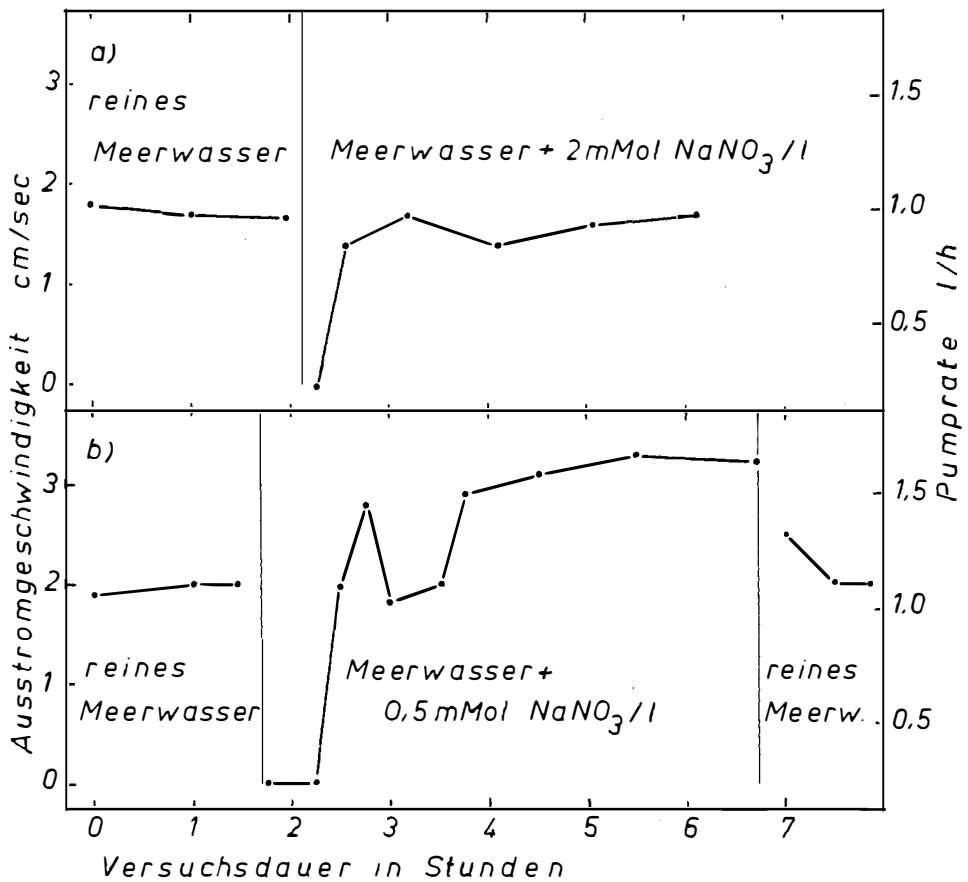
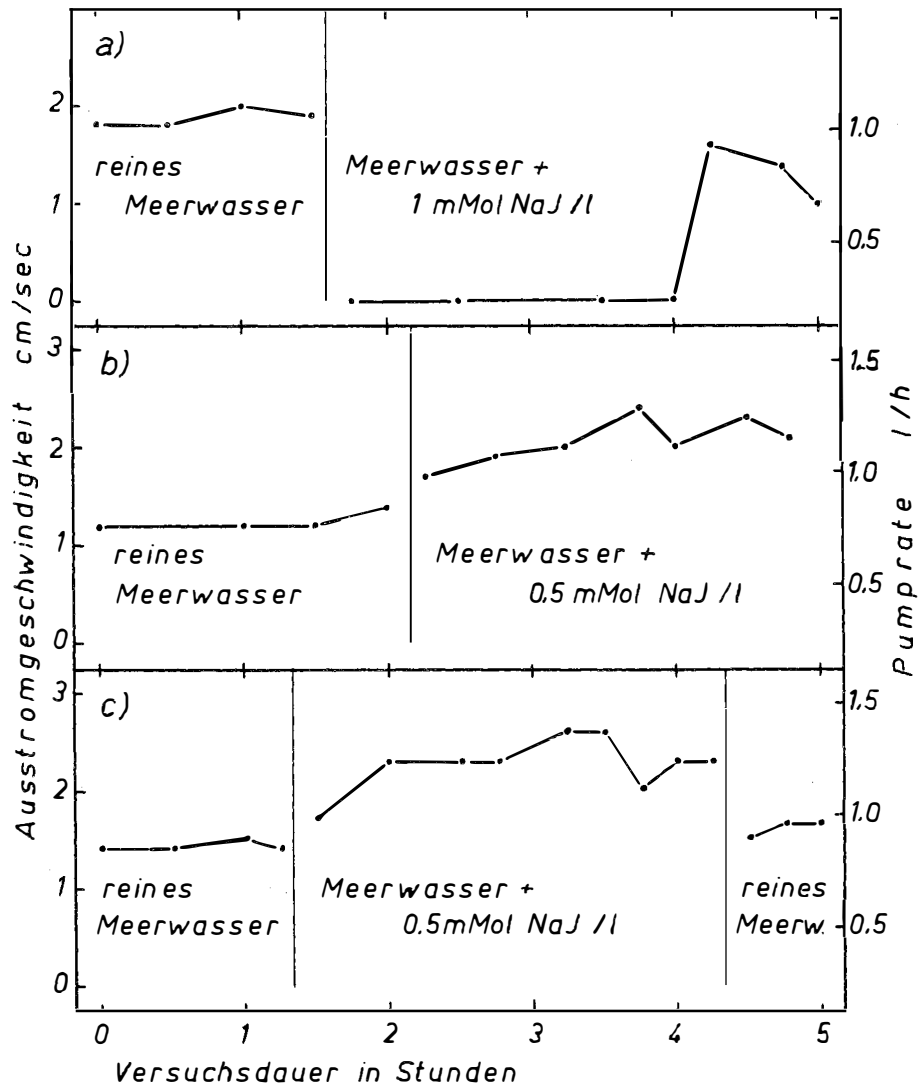


Abb.11 Der Einfluß von a) 1mMol Natriumjodid, b) und c) 0,5 mMol Natriumjodid/l auf die Pumprate von *Mytilus* (S=15‰, t=20°C)



Tafel 10 (zu HJ. Flügel und C. Schlieper)

Beobachtungen schließen, daß die Kiemencilien von hungernden Tieren in reinem Meerwasser nicht mit voller Kraft schlagen, sondern jeweils erst dann maximal arbeiten, wenn der Zellstoffwechsel durch zusätzliche Zuführung von Nahrungsstoffen oder andersartig stimuliert worden ist. Es lag uns nun daran, zu beweisen, daß die durch diese Stoffe bewirkten Änderungen der Cilienaktivität groß genug sind, um auch entsprechende Veränderungen in der Pumpleistung herbeizuführen. Wie bei überlebenden Kiemienstücken haben wir auch bei ganzen Muscheln zunächst mit Glucose als Beispiel eines einfachen Zellnahrungsstoffes gearbeitet. Wir gaben jeweils 1—12 mMol/l Glucose zum Versuchswasser. In jedem Falle nahmen unter den geschilderten Versuchsbedingungen (s. Kapitel II, Methodik) die Ausstromgeschwindigkeit und die Pumprate der Muscheln merklich zu, ohne daß jedoch eine direkte Proportionalität zwischen der Glucosekonzentration im Außenmedium und der Pumprate zu beobachten war. Es genügte die Zugabe von 1 mMol/l Glucose, um eine maximale Steigerung der Pumprate

Tabelle 6

Der Einfluß von 1 mMol/l Glucose auf die Pumprate einer 8 Wochen gehaltenen *Mytilus edulis* (Hungertier). Schalenlänge: 4,4 cm, Salzgehalt: 14,5‰, Temperatur: 18,4°C, Versuchsdatum: 30. 12. 1960

Medium	Zeit in Minuten	cm/sec	l/h
reines Meerwasser	0	0,9	0,62
	15	0,9	0,62
	30	1,0	0,67
	45	0,9	0,62
Meerwasser + 1 mMol/l Glucose	55	1,3	0,80
	70	1,7	0,98
	85	1,8	1,02
	100	1,8	1,02
	115	1,8	1,02
	130	2,0	1,11
	145	1,6	0,93
	160	1,4	0,85
	175	1,7	0,98
	190	2,0	1,11
reines Meerwasser	205	1,6	0,93
	220	1,4	0,85
	235	1,1	0,71
	250	1,0	0,67
	265	1,0	0,67

zu bewirken (s. Abb. 9). Möglicherweise haben sogar höhere Glucosekonzentrationen (8—12 mMol/l) einen etwas geringeren Effekt. Dabei ist es einerlei, welche Grundwerte die Muscheln vorher in reinem Meerwasser aufweisen. Verwendet man beispielsweise Tiere, welche durch längere Hungerzeit geschwächt worden sind und in reinem Meerwasser anomal niedrige Pumpwerte zeigen, so ist trotzdem einige Minuten nach Zufügen

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 10)

Abb. 11: Der Einfluß von a) 1 mMol Natriumjodid/l, b) und c) 0,5 mMol Natriumjodid/l Außenmedium auf die Pumprate von *Mytilus edulis* aus der Ostsee. Der Salzgehalt betrug 15‰, die Temperatur 20°C.



von Glucose (1 mMol/l = 180 mg/l) zum Außenmedium die Pumprate erhöht (s. Tab. 6). Dieses kurzfristige positive Reagieren von *Mytilus* auf derartig geringe Glucosemengen könnte vielleicht auch durch die Annahme einer direkten stimulierenden Wirkung dieser Substanz auf das Cilienepithel der Muschelkiemen erklärt werden (?). Von Bedeutung wird hierbei mit die Frage der Permeationsgeschwindigkeit der Glucose durch die Oberflächenmembranen der Kiemen sein.

Wesentlich schneller als organische Verbindungen dürften Natriumnitrat und Natriumjodid permeieren. Wir haben auch die Wirkung dieser Verbindungen untersucht und dabei festgestellt, daß sie in Konzentrationen von 1 mMol/l und höher kräftige Reizwirkungen auslösen, auf welche die Muscheln durchweg zunächst mit vorübergehendem oder längerem Schalenschluß reagierten.

Dagegen haben geringere Konzentrationen (0,5 mMol/l) ähnlich wie bei isolierten Kiemenstücken positiven Einfluß auf die Pumprate (s. Abb. 10). Nach Zufügen von 0,5 mMol/l  $\text{NaNO}_3$  schließt *Mytilus* zunächst vorübergehend etwa 30 Minuten lang ihre Schalen. Während dieser Zeit öffnet sie die Schalen gelegentlich um einen kleinen Spalt — man sieht dabei die Spitzen der Mantelrandtentakel kurz hervorkommen — um sie dann aber wieder zu schließen. Diese „Öffnungsversuche“ wiederholen sich und werden intensiver, bis sich schließlich die Muschel wieder dauernd vollständig öffnet und nunmehr zunächst zeitweise und dann fortlaufend durch eine gesteigerte Pumprate reagiert. Man hat fast den Eindruck, daß es sich bei diesem Vorgang um eine sensorisch vermittelte Reaktion des Gesamttieres, mit anderen Worten, um eine Stimulation des Pumpmechanismus handelt. — Ähnliches läßt sich bei der Untersuchung der Wirkung geringer  $\text{NaJ}$ -Mengen auf die Pumprate von *Mytilus* beobachten (s. Abb. 11).

#### IV. Diskussion

Die Ergebnisse unserer Experimente ermöglichen uns die bisherigen Vorstellungen über die Atmungsregulation und Nahrungsaufnahme der Muscheln zu erweitern. Besonders wichtig erscheinen uns die Befunde für die Diskussion der bislang offenen Frage, in welchem Umfange das Atmungsvolumen oder die Pumprate der Muscheln von nervösen Reaktionen des Gesamttieres bzw. von zellulären Reaktionen des Cilienepithels der Kiemen beeinflußt werden. Nervöse Reaktionen ließen sich in unseren Experimenten vor allem bei der Untersuchung des Öffnungsgrades der Muschel erkennen. Neu ist in diesem Bereich die Beobachtung, daß die Muscheln im Hungerzustand und bei Fehlen von Nahrungsstoffen im Außenmedium gewissermaßen auf einen „Spartrieb“ umschalten und nicht mit voller Kraft pumpen. Dieser Vorgang beruht einerseits auf einem durch nervöse Reaktionen des Gesamttieres reduzierten Öffnungsgrad der Schalenklappen und andererseits auf einer — vielleicht durch zelluläre Reaktionen — herabgesetzten Cilienaktivität der hungernden Tiere. Nervös als Ganzes reagieren solche Hungerexemplare auf schwache mechanische Reizung, wie wir zeigen konnten, durch vorübergehende, gewissermaßen „versuchsweise“ Erhöhung des Öffnungsgrades und stärkeres Pumpen. Soweit an diesem zeitweise stärkeren Pumpen auch eine gesteigerte Aktivität des Cilienepithels, durch Erhöhung der Schlagfrequenz der lateralen Kiemencilien, beteiligt ist, muß es sich wohl um eine nervöse bzw. nervös-hormonale Regulation des Cilienschlages handeln.

Andere von uns beobachtete Regulationen des Atemwasserstromes bzw. der Pumprate lassen sich, ebenso wie die Reaktionen isolierter Kiemenstücke, auf zelluläre vom Zentralnervensystem unabhängige Reaktionen zurückführen.

Der Einfluß langfristiger Temperaturänderungen auf die Pumprate kann unseres Erachtens weitgehend auf zelluläre Reaktionen bzw. Adaptationen zurückgeführt werden. Dagegen gehören wohl die Reaktionen der Gesamttiere auf plötzliche Temperaturänderungen, welche in erster Linie den Öffnungsgrad betreffen, mehr in die Kategorie der nervösen Reizreaktionen.

Die erhöhte Pumprate nach anoxybiotischen Perioden kann wohl — abgesehen von dem maximalen Öffnungsgrad — auf eine Stimulation der Kiemencilien durch die während der Anoxybiose entstandenen Stoffwechselprodukte (Milchsäure, vgl. SCHLIEPER u. KOWALSKI 1958a) zurückgeführt werden. Bei der Regulation der Herzfrequenz bzw. des Kreislaufes in Antwort auf veränderte Atembedingungen handelt es sich wieder um nervöse Reaktionen der Gesamttiere. Dagegen kann die Hemmung des Cilienschlages während anoxybiotischer Perioden auf Grund gleichgerichteter nervöser und zellulärer Reaktionen ( $\text{CO}_2$ -Wirkung) verstanden werden.

Wenn eine hungernde Muschel plötzlich mit dem Außenmedium Nahrungsstoffe, sei es suspendiert in Partikelform oder gelöst, zugeführt bekommt, steigt innerhalb kurzer Zeit die Pumprate. Wir haben dieses Umschalten der Pumprate vom „Sparbetrieb“ des Hungertieres auf volle Aktivität während der Nahrungsaufnahme bzw. Aufnahmebereitschaft sowohl bei isolierten, überlebenden Kiemestücken wie auch bei ganzen, intakten Individuen durch dieselben dem Außenmedium zugefügten Stoffe bewirken können: Glucose, Natriumnitrat und Natriumjodid. Alle diese Stoffe haben ähnlich wie zahlreiche andere, bereits früher von SCHLIEPER u. KOWALSKI (1958) untersuchte Verbindungen (z. B. Milchsäure, Acetat, Succinat, Harnstoff etc.) nach Zufügen zum Außenmedium die Eigenschaft, sowohl die Cilienaktivität isolierter Kiemestücke wie auch die Pumprate intakter Tiere zu erhöhen. Es liegt deshalb auf der Hand, diese Veränderungen der Pumprate der hungernden Muschel nach Auftreten von organischen Nahrungsstoffen oder stimulierender Substanzen im Außenmedium ausschließlich oder doch vorwiegend — wenn wir vom Öffnungsgrad absehen — auf zelluläre Reaktionen des Wimperepithels der Kiemen zurückzuführen.

Eine noch ungeklärte Frage ist die nach der biologischen Bedeutung und nach dem physiologischen Wirkungsmechanismus der untersuchten stimulierenden Anionen ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{J}^-$ ). Könnte es sich hier um Reaktionen auf Stoffe handeln, welche in „fruchtbar“ phytoplanktonreichem Meerwasser in erhöhter Konzentration vorhanden sind? Wir sind uns bewußt, daß sowohl  $\text{NO}_3^-$  wie auch  $\text{J}^-$ -Ionen im Meerwasser nur in sehr geringen Mengen vorhanden sind und daß sich unsere Beobachtungen auf die Wirkung relativ hoher Konzentrationen beziehen, wie sie in der freien Natur im Meerwasser nicht vorkommen. Erschwert — oder soll man sagen erleichtert — wird jeder diesbezügliche Deutungsversuch außerdem durch die Tatsache, daß es sich bei den beobachteten  $\text{NO}_3^-$  und  $\text{J}^-$ -Effekten wohl um eine allgemein-physiologische Erscheinung handelt, die sich, wie bereits erwähnt, auch beim quergestreiften Skelettmuskel nachweisen läßt.

Es besteht die Absicht, diese Untersuchungen in unserem Laboratorium fortzuführen. Insbesondere wäre noch die Frage zu prüfen, in welchem Maße der zweite für die Nahrungsaufnahme der Muscheln wichtige Mechanismus, nämlich die Filtrationsrate, von den gleichen Substanzen beeinflusst wird. Die Filtrationsrate der Muscheln hängt ja keineswegs nur von der Cilienaktivität der Kiemen und der Pumprate ab, sondern sie wird weitgehend auch von der Schleimbildung der Kiemenzellen beeinflusst. Nur bei genügender Schleimproduktion werden die im Atemmedium suspendierten Nahrungspartikel vollständig herausfiltriert und zur Mundöffnung transportiert. Eine diesbezügliche Untersuchung ist im Gange und wird bald abgeschlossen.

## Literaturverzeichnis

- BRUCE, J. R. (1926): The respiratory exchange of the Mussel (*Mytilus edulis* L.) Biochem. Journ. **20**, 829—846. — COLE, H. A. and HEPPER, B. T. (1954): The use of neutral red solution for the comparative study of filtration rates of lamellibranchs. Journ. du Cons. Intern. pour l'exploration de la mer. Vol. **XX**. Nr. 2, 197—203. — COLLIER, A., RAY, S. M., MAGNITZKY, A. W. and BELL, J. O. (1953): Effect of dissolved organic substances on oysters. Fish. Bull. **84**, 167—185. — DAM, L. VAN (1935): On the utilisation of oxygen by *Mya arenaria*. Journ. of exp. Biol. **12**, 86—94. — DAM, L. VAN (1954): On the respiration in scallops (Lamellibranchiata) Biol. Bull. **107**, 192—202. — DAVSON, H.; General Physiology. Boston 1959, pp. 679—682. — FOX, D. L., SVERDRUP, H. U. and CUNNINGHAM, J. P. (1937): The rate of water propulsion by the California mussel. Biol. Bull. **72**, 417—438. — GALTSHOFF, P. S. (1926): New methods to measure the rate of flow produced by the gills of oysters and other Mollusca. Science, n. Ser. **63**, 233—234. — GRAY, J. (1928); Ciliary movement, Cambridge University Press, 192 pp. — HAZELHOFF, E. H. (1938): Über die Ausnutzung des Sauerstoffs bei verschiedenen Wassertieren. Z. vergl. Physiol. **26**, 306—327. — HILL, A. V. und MACPHERSON, L. (1955): The effect of nitrate, iodide and bromide on the duration of the active state in skeletal muscle. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B., **143**, 81—102. — JÖRGENSEN, C. C. B. (1943): On the water transport through the gills of bivalves. Acta phys. scand. **5**, 297—304. — JÖRGENSEN, C. C. B. and GOLDBERG, E. D. (1953): Particle filtration in some ascidians and lamellibranchs. Biol. Bull., Woods Hole, **105**, 477—489. — KAHN, A. J. und SANDOW, A. (1950): The potentiation of muscular contraction by the nitrate ion. Science **112**. — KORRINGA, P. (1949): More light upon the problem of the oyster's nutrition. Bijdragen i. d. Dierkunde, **28**, 237—248. — LOOSANOFF, V. L. (1942): Shell movements of the edible mussel (*Mytilus edulis* L.) in relation of temperature. Ecology **23**, 231—234. — MOORE, H. F. (1908): Volumetric studies of the food and feeding of oysters. Bull. United States Bur. Fish. **28**, 1297—1308. — NELSON, T. C. (1936): Water filtration by the oysters and a new hormone effect upon the rate of flow. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. **34**, 189—190. — RAO, K. P. (1953): Tidal rhythmicity of rate propulsion in *Mytilus*, and its modifiability by transplantation. Biol. Bull. **106**, 353. — RAO, K. P. (1953): Rate of water propulsion in *Mytilus californianus* as a function of latitude. Biol. Bull. **104**, 171. — SCHLIEPER, C. (1955): Die Regulation des Herzschlages der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. bei geöffneten und bei geschlossenen Schalen. Kieler Meeresforschungen **11**, 139—148. — SCHLIEPER, C. (1958): New observations on the physiology of ciliated cells. Intern. Congress of Zool. London, pp. 542—547. — SCHLIEPER, C. und KOWALSKI, R. (1957): Weitere Beobachtungen zur ökologischen Physiologie der Miesmuschel *Mytilus edulis*. Kieler Meeresforschungen, **13**, 3—10. — SCHLIEPER, C. und KOWALSKI, R. (1958a): Ein zellulärer Regulationsmechanismus für erhöhte Kiemenventilation nach Anoxybiose by *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresforschungen **14**, 42—47. — SCHLIEPER, C. und KOWALSKI, R. (1958b): Der Einfluß gelöster organischer stickstoffhaltiger Verbindungen auf die Cilienaktivität der isolierten Kiemen von *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresforschungen **14**, 114—129. — SCHLIEPER, C., KOWALSKI, R. und ERMAN, P. (1958): Beitrag zur ökologisch-physiologischen Charakterisierung des borealen Lamellibranchiers *Modiolus modiolus* L. Kieler Meeresforschungen **14**, 3—10. — TAMMES, P. M. L. and DRAL, A. D. G. (1956): Observations on the straining of suspensions by mussels. Arch. Néerl. de Zool. **11**, 87—112. — THORSON, G. (1952): Zur jetzigen Lage der marinen Bodentier-Ökologie. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch., Wilhelmshaven 1951, pp. 276—327. — USUKI, J. und KOZUMI, S. (1954): Seasonal variations of the ciliary activity of the gills and some chemical components in *Ostrea gigas* Thunberg. Science Reports of the Tôhoku University (Biology). **20**, 309—317. — VERWEY, J. (1952): On the ecology of distribution of cockle and mussel in Dutch Waddensea, their role in sedimentation and the source of their food supply, with a short review of the feeding behaviour of bivalve mollusks. Arch. Néerl. de Zool. **10**, 171—239. — WALLENGREN, H. (1905): Zur Biologie der Muscheln. I. Die Wasserströmungen. II. Die Nahrungsaufnahme. Lunds Univ. Arsskrift N. F., Afd. 2, 1, 1—64 und 1—59. — WHEDON, W. F. und SOMMER, H. (1938): Respiratory exchange of *Mytilus*. Z. vergl. Physiol. **25**, 523—528. — WILLEMSSEN, J. (1952): Quantities of water pumped by mussels (*Mytilus edulis*) and cockles (*Cardium edule*). Arch. Néerl. de Zool. **10**, 153—160. — YONGE, C. M. (1928): The absorption of glucose by *Ostrea edulis*. Journ. Mar. Biol. Assoc. **15**, 643—653.