

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.

Aus dem Institut für Meereskunde der Universität Kiel

Experimentelle Untersuchungen über die Filtrationsleistung der Miesmuschel *Mytilus edulis* L.¹⁾

VON HANS THEEDE

Zusammenfassung: Die Filtrationsrate der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. ist keine konstante Größe. Sie nimmt in reinem Meerwasser unter Hungerbedingungen und bei Fehlen von äußeren Reizen schnell ab (Sparbetrieb). Mechanische und andere Reize können dann eine bis mehrere Stunden anhaltende Steigerung der Filtrationsrate bewirken. Auch während der Erholungsatmung nach Anoxybiose ist die Filtrationsrate (ähnlich wie die Pumprate) erhöht. Nahrungsaufnahme und Zugabe gelöster Nahrungsstoffe zum Außenmedium bewirken Steigerungen der Filtrationsrate. Die gleichen anorganischen Verbindungen, welche direkt die Aktivität der Kiemencilien stimulieren (Nitrat und Jodid), bewirken auch Erhöhungen der Filtrationsrate.

Im Frühjahr ist die Filtrationsrate erwachsener Miesmuscheln bei der gleichen Temperatur höher als Ende des Sommers. Im Temperaturbereich von 10—20°C zeigt die Filtrationsrate adaptierter Muscheln nur geringe Unterschiede.

● Ostsee- und Nordsee-Miesmuscheln zeigen ihre größten Filtrationsraten bei dem jeweiligen Salzgehalt ihres Standortwassers (15 bzw. 30‰ S). Die Unterschiede können durch 7—10tägige Anpassung der Muscheln an den veränderten Salzgehalt nicht vollständig zum Verschwinden gebracht werden.

Miesmuscheln, die in der freien Natur bei Ebbe regelmäßig trockenfallen, zeigten im Laboratorium unter konstanten Bedingungen keinen entsprechenden Rhythmus der Filtrationsrate.

Experimental investigations about the filtration rate of the mussel *Mytilus edulis* L. (Summary): The filtration rate of the mussel *Mytilus edulis* L. is variable. In pure sea water it decreases quickly if the specimens are not fed and if there is no external stimulation (economic metabolism). Mechanical and other stimuli may cause a considerable increase of the filtration rate lasting one to several hours. Also during the recovery after anoxybiosis the filtration rate (and likewise the pumping rate) is increased. Moreover food intake and addition of soluble nutrients (as glucose etc.) to the external medium induce an increase of the filtration rate. The same anorganic substances stimulating the activity of gill cilia (sodium nitrate and sodium iodide) cause an increase of the filtration rate, too.

In spring the filtration rate of adult mussels is higher than during the last part of summer at the same temperature. The filtration rates of adapted mussels only show small differences at the temperature range of 10—20° C.

Mussels from the Baltic Sea and the North Sea have their maximum rates of filtration at the salinity of their biotope (15 resp. 30‰ S). Even after a 7—10 days' adaptation of mussels to the altered salinity these differences do not disappear completely.

Mussels which regularly fall dry at low tide did not show a similar rhythm in the rate of filtration under constant conditions in the laboratory.

I.

a) Einleitung

Wasserstromfiltrierer finden sich unter den marinen Bodenevertebraten in großer Zahl, vor allem unter den Poriferen, Polychaeten, Lamellibranchiern, Gastropoden Crustaceen, Tunicaten und Acephalen (vgl. JÖRGENSEN 1955). In vielen Fällen leiten sie den gesamten Atemwasserstrom durch Filtereinrichtungen hindurch. Wieviel Nahrung sie dabei abfiltrieren, hängt von der Menge des durch die Filtereinrichtungen hindurchgepumpten Wassers, dessen Gehalt an filtrierbarem Material und der Wirksamkeit des Filtrationsvorganges ab. Schon oft sind Bestimmungen der Pump- und Filtrationsleistung wasserstromfiltrierender Organismen mit verschiedenen Methoden unternommen worden. Viele dieser Untersuchungen sind aber mit Versuchstechniken durchgeführt worden, die selber die Aktivität und Reaktionen der Versuchstiere in schwer übersehbarer Weise beeinflussen. So geht z. B. aus einem Vergleich der Arbeiten

¹⁾ Die Arbeit ist eine gekürzte Fassung der Dissertation des Verfassers (Kiel, Phil. Fak. 1962).

von GALTSOFF (1928) und LOOSANOFF (1958) über die Auster *Crassostrea virginica* hervor, daß sich für die Größenordnung der Pumprate der gleichen Muschelart erhebliche Unterschiede ergeben, je nachdem, ob diese mit einer Versuchstechnik gemessen wird, bei der die Versuchstiere in irgendeiner Weise behindert werden, oder ob die Untersuchungen an weitgehend unbehinderten Tieren gemacht werden. Unabhängig davon scheinen sich stärkere Behinderungen der Muscheln im Experiment auch auf die Filtrationsleistung auszuwirken (vgl. MACGINITIE 1941, TAMMES u. DRAL 1955, JÖRGENSEN 1960). Es ist bekannt, daß Muscheln sehr empfindlich auf die verschiedensten Reize mit Veränderungen der Öffnungsweite ihrer Siphonen und Schalen und der Leistung der für die Erzeugung des Atemwasserstromes und für den Filtrationsvorgang wichtigen Kiemencilien und der Schleimproduktion auf den Kiemen reagieren können. In gewissem Maße werden die einzelnen Funktionen einer Muschel, die sich auf die Filtrationsrate auswirken, sogar unabhängig voneinander reguliert. So haben SCHLIEPER u. KOWALSKI (1956, 1957, 1958a, 1958b) Wirkungen verschiedener physikalischer und chemischer Faktoren auf die Schlagleistung der frontalen Kiemencilien isolierter Mytiluskiemenstücke nachgewiesen. FLÜGEL u. SCHLIEPER (1962) zeigten ähnliches für die Pumprate. Ziel meiner Untersuchungen war es, zu erfahren, in welchem Maße die Filtrationsleistung der wasserstromfiltrierenden Miesmuschel *Mytilus edulis* von äußeren und inneren Faktoren abhängt. Ich habe versucht, Messungen der Filtrationsrate an ganzen durch die Versuchsmethodik weitgehend unbehinderten und ungereizten Tieren durchzuführen. Zur weiteren Analyse einiger spezieller Reaktionen wurden auch Versuchstiere mit durchgetrenntem großem Adduktormuskel herangezogen. Vergleiche der Filtrationsrate mit der von FLÜGEL u. SCHLIEPER (1962) gemessenen Pumprate lassen gewisse Rückschlüsse auf die Regulation der Filtrationswirksamkeit unter verschiedenen Bedingungen zu, von der nach den Beobachtungen von MACGINITIE (1941), JÖRGENSEN (1949) und TAMMES u. DRAL (1955) anzunehmen ist, daß sie unabhängig von der Regulation der Pumprate erfolgen kann.

An dieser Stelle möchte ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. C. SCHLIEPER, danken für die Anregung zu dieser Arbeit, für das ständige Interesse bei ihrer Durchführung sowie für alle hilfreichen Ratschläge.

b) Messung der Filtrationsleistung

In Vorversuchen wurde eine Anzahl verschiedener Substanzen geprüft, um den für Serienmessungen der Filtrationsleistung am besten geeigneten Stoff auszuwählen. Von den getesteten Substanzen — Bolus alba (FOX, SVERDRUP, CUNNINGHAM 1937), Kaolin, chinesische Tusche (v. HARANGHY 1942), Neutralrot (COLE and HEPPER (1954), Aquadag (JÖRGENSEN 1949)¹⁾ — erwies sich der auch von C. B. JÖRGENSEN verschiedentlich für ähnliche Untersuchungen benutzte kolloidale Graphit „Aquadag“ als eine geeignete Substanz. Es hat sich bewährt, jeweils etwas „Aquadag“ in destilliertem Wasser zu verrühren, dieser kolloidalen Lösung etwas Meerwasser zuzusetzen und sie darauf einen Tag altern zu lassen. Hierbei bilden sich feine Graphitteilchen, die in kleinen geeigneten Mengen dem Versuchsmedium zugesetzt, von filtrierenden Miesmuscheln nahezu vollständig (über 95%) zurückgehalten werden können.

¹⁾ Bei Verwendung von Kaolin und Bolus alba sind zur Bestimmung der Filtrationsrate relativ hohe Partikelkonzentrationen im Meerwasser erforderlich, die sich mit zunehmender Versuchsdauer hemmend auf die Filtrationsleistung auswirken können. Chinesische Tusche wird von *Mytilus* nur unvollständig, je nach dem Grad des Ausflockens mehr oder weniger filtriert. Die Geschwindigkeit des Ausflockens hängt stark von äußeren Bedingungen (Durchlüftung, Temperatur, Salzgehalt) ab. Neutralrot wird insbesondere vom Kiemengewebe in starkem Maße absorbiert, wenn auch mit zunehmender Sättigung des Gewebes in geringerem Maße.

Vor jeder Bestimmung der Filtrationsleistung wurde eine abgemessene Menge der geschilderten Graphitsuspension in einem Becherglas mit Meerwasser verrührt und dann dem Medium des Versuchsbehälters zugesetzt. Die durch Belüftung erzeugte Wasserbewegung sorgte für eine gleichmäßige Durchmischung. Zusätzliche Wasserbewegungen durch Umrühren etc. wurden vermieden, da diese, wie in Abschnitt IIa näher gezeigt wird, einen mechanischen Reiz für die Muscheln darstellen.

Bei der Bestimmung der Filtrationsleistung der Muscheln wurde die Trübungsabnahme in den Versuchsmedien fortlaufend lichtelektrisch-colorimetrisch gemessen. Hierfür stand mir das Universalcolorimeter nach B. LANGE, Berlin, zur Verfügung (vgl. Abb. 1). Die Ausgangstrübung wurde so gewählt, daß sich bei 1 cm Schichtdicke eine Extinktion im Bereich von $1/10$ — $2/10$ ergab. Bei diesen Graphitkonzentrationen wurden keinerlei schädigende oder hemmende Wirkungen festgestellt. An den natürlichen Standorten der Miesmuschel können noch viel stärkere Verunreinigungen des Meerwassers mit Sinkstoffen auftreten, so im Wattenmeer der Nordsee (nach J. SCHEELE, 1938, über 100 mg/l; zit. nach VERWEY 1952, S. 185) oder bei H_2S -Schlick, auf dem auch Miesmuscheln bei Gelegenheit zum Festheften anzutreffen sind. Um jedoch die Cilienaktivität und Schleimproduktion der Muschelkiemen nicht unnötig lange durch den benutzten Graphit zu belasten, wurde das Verhältnis von Wassermenge zur Anzahl der Versuchstiere jeweils so gewählt, daß das Wasser schnell geklärt wurde. In 1 l Meerwasser können 3 Miesmuscheln von 4—4,5 cm Schalenlänge in den meisten Fällen schon in 10 Minuten eine deutlich sichtbare Trübungsabnahme hervorrufen. Auf diese Weise kann man schon in kurzer Zeit einen Wert für die Filtrationsleistung erhalten. Vorteilhaft sind derartige kurzfristige in regelmäßigen Zeitabständen wiederholte schwache Wasserantrübungen auch dann, wenn man die Filtrationsleistung von Muscheln über einen längeren Zeitraum verfolgen will. Die Ursachen für etwa beobachtete Leistungsabnahmen können dann nicht in mechanischer Überbeanspruchung der Muschelkiemen gesehen werden.

Als Maß für die Filtrationsleistung einer Muschel läßt sich die von ihr in einem Liter angetrübter Flüssigkeitsmenge pro Zeiteinheit (z. B. 10 Minuten) hervorgerufene prozentuale Partikelzahlabnahme ($c\%$) verwenden:

$$(1) \quad c\% = \frac{(c_0 - c_1) 100}{c_0}$$

Es bedeuten: c_0 = Anfangskonzentration,

c_1 = Graphitkonzentration nach 10 Minuten.

Um die erzielten Ergebnisse besser mit den von anderen Autoren auch über die „Pump-rate“ gemachten Angaben vergleichbar zu machen, wurde aus den Meßwerten der lichtelektrisch-colorimetrischen Trübungsmessungen auch die „Filtrationsrate“ berechnet. Die „Filtrationsrate“ gibt die Wassermenge an, die beim Durchtritt durch die Muschelkiemen vollständig von suspendierten Partikeln befreit wird. Sie wurde zweckmäßig wie die „Pump-rate“, die den gesamten Atemwasserstrom angibt, in Liter/

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 1)

Abb. 1: Schema des für die Messungen der Graphitkonzentrationen im Meerwasser benutzten lichtelektrischen Zweizellen-Kolorimeters nach B. Laage, Berlin. Empfindlichkeit des Gerätes: $0,2\%$.

Abb. 2: Beispiele für die Filtrationsleistung von *Mytilus edulis* von 4,5 cm Schalenlänge in Wasser des Fundortes ($15^\circ/00$ S) nach Wasserwechsel bei 15°C . Es wurden frisch gesammelte Muscheln untersucht. Angabe der Filtrationsleistung in prozentualer Partikelzahlabnahme/10 Minuten (bei 1 Tier/1 l Versuchsmedium) bzw. in filtrierten Litern pro Std. u. Tier. Jeder Punkt stellt einen über ein Zeitintervall von jeweils etwa 10—15 Minuten gemessenen Durchschnittswert der Filtrationsleistung dar.

Abb.1 Schema des für die Messungen der Graphitkonzentrationen im Meerwasser benutzten Kolorimeters nach B. LANGE

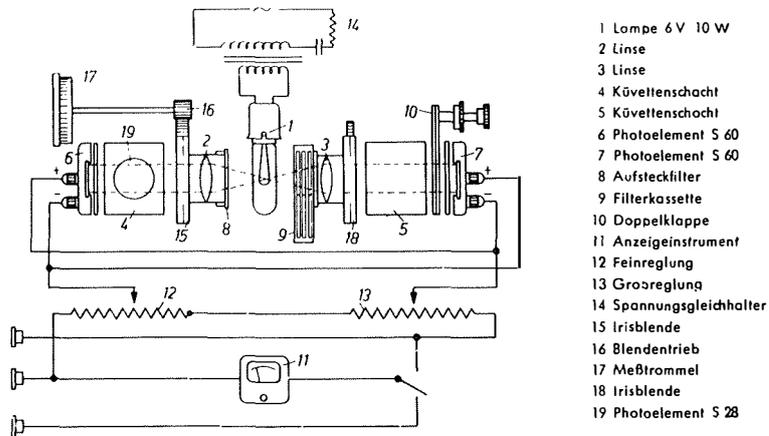
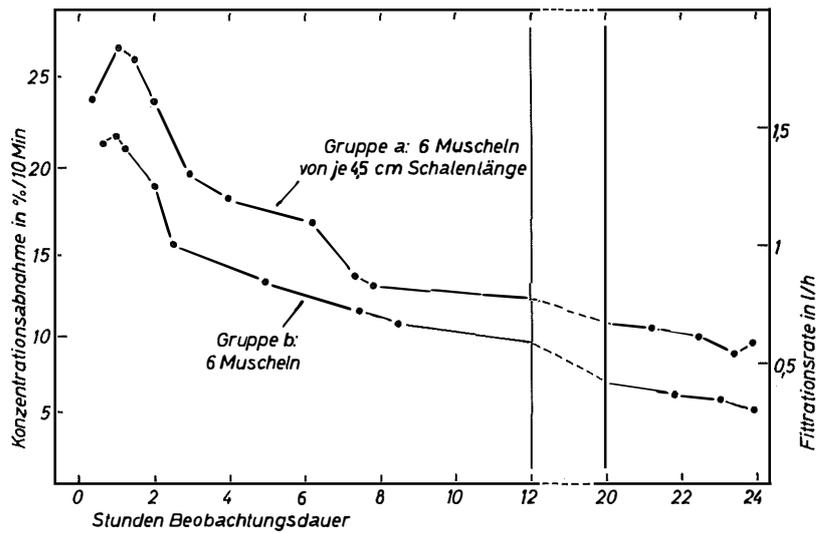


Abb.2 Beispiele für die Filtrationsleistung von *Mytilus edulis* in Wasser (15‰ S) des Fundortes bei 15°C



Tafel 1 (zu H. Theede)

Abb. 3 Der Einfluß mechanischer Reize auf die Filtrationsrate von *Mytilus edulis*

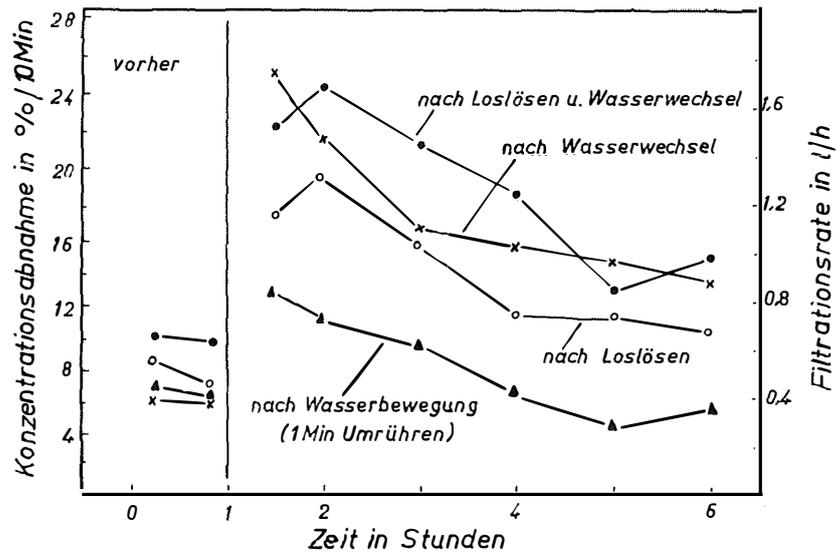
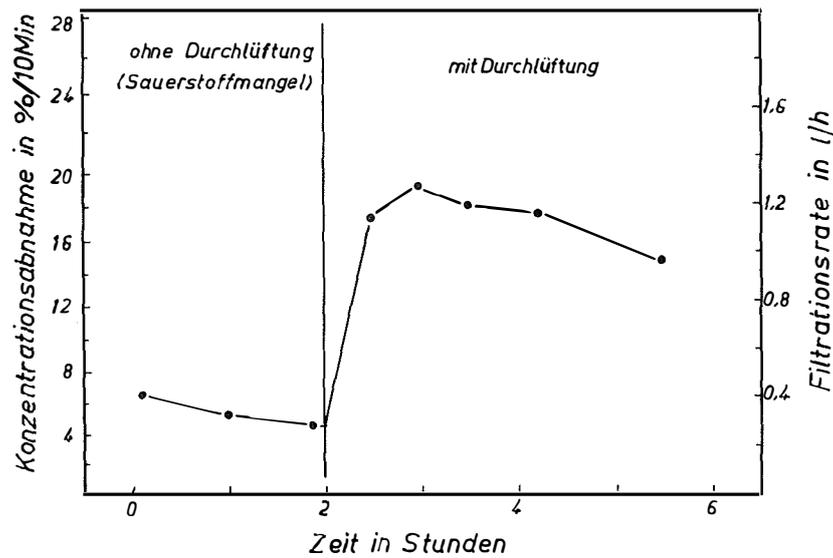


Abb. 4 Die Filtration nach Beginn der Belüftung in einem vorher unbelüfteten Aquarium



Stunde (1/h) angegeben. Werden die Anfangskonzentration c_0 (zur Zeit t_0) und die Konzentration c_t (zur Zeit t) gemessen, so läßt sich bei bekannter Anzahl der Versuchstiere (n) und bekannter Menge des Versuchsmittels (l) die durchschnittliche Filtrationsrate einer Muschel (f) für das betreffende Zeitintervall berechnen.

$$(2) \quad f = \frac{1 \cdot 2,303 (\log c_0 - \log c_t)}{(t - t_0) n}$$

(Vgl.: FOX et al. 1937, JÖRGENSEN 1949, WILLEMSSEN 1952).

Bei einer mit der Filtrationsrate $f \left[\frac{1}{h} \right]$ filtrierenden Muschel bei bekannter Ausgangskonzentration (c_0) ergibt sich für die Partikelkonzentration in einem Versuchsmittel von einem Liter nach einem Zeitintervall von $t - t_0 = 10$ Minuten

$$c_1 = c_0 \cdot e^{-\frac{f}{6}}$$

Setzt man den für c_1 erhaltenen Wert in Gleichung (1) ein, so erhält man als Maß für die Filtrationsleistung in dem gemessenen Zeitintervall die von einer Muschel in einem Liter Versuchsmittel hervorgerufene prozentuale Partikelzahlabnahme pro gewählter Zeiteinheit von 10 Minuten.

In den vorausgegangenen Überlegungen wurde die Filtrationsrate f als eine Konstante angesehen. Da aber die Filtrationsrate auch bei konstanten äußeren Bedingungen als Folge des sich im Laufe der Zeit ändernden Verhaltens des Versuchstieres sinken oder steigen kann, läßt sich die nach einer bestimmten Zeit eingetretene Konzentrationsabnahme nur insoweit angeben, als man die durchschnittliche Filtrationsrate für diesen Zeitabschnitt kennt. Umgekehrt ist aus der Messung des Konzentrationsunterschiedes in einem beliebigen Zeitintervall mit Hilfe der Formel (2) auch nur die Berechnung der durchschnittlichen Filtrationsrate für dasselbe Zeitintervall möglich. Die Schwankungen der Filtrationsrate innerhalb dieses Zeitabschnittes kann man nur dadurch erfassen, daß man ihn in kleinere Intervalle unterteilt, für die jeweils der Unterschied der Partikelkonzentration gemessen wird.

c) Versuchstiere

Es wurden Miesmuscheln aus der Kieler Förde (Brackwasser von im Mittel 15‰ S) und von der Nordseeküste (Watt vor Büsum; List a. Sylt, 30—32‰ S) untersucht. Die Tiere wurden vom Bewuchs gesäubert und in ständig belüfteten Aquarien im Salzgehalt des Fundortwassers bei relativ konstanten Aquariumstemperaturen um 15°C jeweils einige Tage vor den Versuchen gehalten. Während dieser Anpassungszeit wurde das Wasser jeden zweiten Tag erneuert. In einigen Fällen kamen auch frisch gesammelte Exemplare und langfristig im Aquarium unter Hungerbedingungen gehaltene Tiere zur Verwendung. Für viele Experimente, besonders im zweiten Teil der Arbeit, suchte ich Individuen aus, die untereinander etwa das gleiche Aktivitätsniveau hatten und von diesen wiederum nur die Exemplare, die ihre Schalen und Siphonen unter konstanten Bedingungen etwa gleich weit offenhielten und deren Filtrationsleistung in relativ engen Grenzen schwankte. Diese Voruntersuchungen wurden bei Temperaturen

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 2)

Abb. 3: Der Einfluß mechanischer Reize auf die Filtrationsleistung von vorher jeweils ein bis zwei Tage unter Ruhe- und Hungerbedingungen in durchlüftetem Wasser des Fundortes bei 15—15°C gehaltenen Miesmuscheln von 4,5 cm Schalenlänge.

Abb. 4: Die Filtrationsleistung von vorher einen Tag im unbelüfteten Medium gehaltenen Miesmuscheln vor und nach Wiederbeginn der Belüftung (10 Individuen von 4,5 cm Schalenlänge/2 l Meerwasser).

um 15°C im Aquarium im Keller des Instituts durchgeführt. Die in den Vorversuchen ausgelesenen Tiere wurden in den meisten Fällen zu je drei in 1 l-Gefäße bzw. zu je sechs in 2 l-Gefäße verteilt und dann für die weiteren Untersuchungen verwendet.

II. Der Einfluß äußerer und innerer Faktoren auf die Filtrationsleistung

a) Mechanische Reize

Mechanische Einwirkungen von außen spielen eine wichtige Rolle im Leben der Miesmuschel. DRZYMSKI (1960) fand an der Küste von Gdingen, daß etwa gleich lange Schalen der an Gegenständen im Bereich der Wasseroberfläche lebenden Miesmuscheln kräftiger gebaut sind als die von Bodentieren aus 5—10 m Wassertiefe, und er macht in erster Linie die verschiedenen starken mechanischen Einwirkungen des Wassers an den Fundstellen der Muscheln dafür verantwortlich.

Auf starke mechanische Einwirkungen (heftige Wasserbewegungen, Erschütterungen u. ä.) antwortet *Mytilus* mit einem momentanen Schalenschluß oder verringerter Öffnungsweite. MACGINNIE (1941) gibt an, daß Muscheln nur dann Nahrung zu sich nehmen, wenn sie ungestört sind, und daß sie auch nur dann Schleim auf den Kiemen absondern. JÖRGENSEN (1960) betont, daß Miesmuscheln in ungestörtem Zustand eine hohe Filtrationsrate zeigen, daß die Filtrationsrate aber beispielsweise nach Erschütterungen verringert wird.

Zur weiteren Analyse der Reaktionen von Miesmuscheln auf mechanische Reize wurde die Filtrationsrate frisch gesammelter Exemplare untersucht (vgl. Abb. 2). Langfristige Beobachtungen ergeben, daß Miesmuscheln bald nach Überführung in ständig belüftetes Seewasser ihre maximale Filtrationsrate und ihren maximalen Öffnungsgrad erreichen, darauf aber ein zunächst schneller, dann allmählicher, anhaltender Leistungsabfall einsetzt, der sich über viele Stunden erstreckt (vgl. Abb. 2) und sich auch in einer verringerten Öffnungsweite der Siphonen bzw. der Schalen äußert. Dieser Leistungsabfall beruht keinesfalls auf einer zu starken Belastung durch zu filtrierendes Material. (Vgl. Kap. I b.) Auch die Sauerstoffversorgung wurde durch ständige langsame Belüftung des Versuchswassers konstant gehalten. Alle störenden Einflüsse wurden sorgfältig ferngehalten. Wahrscheinlich ist die eingetretene Leistungsminderung also eine Reaktion auf den Mangel an Nahrung und an Außenreizen.

Hat eine Miesmuschel (4—5 cm Schalenlänge) in stehendem Meerwasser nach etwa 4 Stunden ihren Öffnungsgrad so weit verringert, daß die Mantelrandlappen einander berühren, so läßt sich leicht die positive Wirkung eines schwachen mechanischen Reizes beobachten. Bei ganz schwacher Wasserbewegung weichen die Mantelrandlappen auseinander. Wird eine solche Muschel aber stärker mechanisch gereizt beispielsweise durch heftige Wasserbewegung, durch Loslösen von der Unterlage oder durch Wasserwechsel (Ab- und Zugießen des Wassers) so tritt im Augenblick der Reizeinwirkung kurzfristiger Schalenschluß ein; danach läßt sich aber eine starke positive Wirkung eines solchen Reizes auf die Filtrationsleistung feststellen: Die Muscheln öffnen ihre Schalen und Siphonen weiter als vorher und erhöhen ihre Pump- und Filtrationsrate. Nach starken mechanischen Reizen kann die Filtrationsrate mehrere Stunden gegenüber den Ausgangswerten erhöht bleiben (vgl. Abb. 3). Allerdings läßt sich diese Beobachtung nur bei Muscheln in reinem Meerwasser machen. Die Reaktion der Muscheln auf mechanische Reize ist geradezu ein Kriterium für die „Güte“ des Aquarienwassers, in dem sich die Tiere befinden. Ist seine Beschaffenheit verschlechtert (Zersetzungsprodukte, Exkrete, schädliche Bakterien), so ist die positive Reizwirkung eines Umsetzens in reines frisches Meerwasser deutlich größer.

In ähnlicher Weise wird auch die unter Ruhe- und Hungerbedingungen stark eingeschränkte Filtrationsleistung von langfristig im Aquarium ohne Fütterung gehaltenen

Hungerexemplaren nach Erneuerung des Wassers erhöht (Tab. 1). Es zeigt sich dabei die Tendenz, daß solche Versuchstiere, die längere Zeit ihre Öffnungsweite bis fast zum Schalenschluß verringert hatten, auf positive äußere Reize etwas langsamer mit Ansteigen ihrer Filtrationsrate reagieren als frisch gesammelte Muscheln.

Werden Muscheln kurzfristig in einem unbelüfteten Aquarium gehalten (Versuchsbeispiel: Abb. 4), so steigt die Filtrationsrate nach Wiedereinsetzen der Belüftung auf höhere Werte an, als allein als Folge des mechanischen Reizes der Wasserbewegung zu erwarten wäre (vgl. auch Kap. IIc).

Tabelle 1. Die Filtrationsleistung frisch gesammelter und 10 Wochen im Aquarium ohne Fütterung gehaltener Miesmuscheln (4,5 cm Schalenlänge) nach Überführung in frisches Wasser (15⁰/₀₀ S) bei 14,5⁰C (November 1961).

Jede Tiergruppe bestand aus 10 Individuen in je 2 l Meerwasser.

Angabe der Filtrationsleistung in der prozentualen Partikelzahlabnahme/10 Min. für 1 Tier/1 l bzw. in filtrierten Litern Medium pro Std. und Tier oder filtrierten Litern pro Std. und g Trockengewicht des Weichkörpers.

Trockengewicht des Weichkörpers = TW

Dauer (fortlaufend)	Frisch gesammelte Muscheln TW: 0,755 g			Hungertiere TW: 0,466 g		
	h. min	%/10 min	l/h	l/h g	%/10 min	l/h
0.10— 0.21	18,4	1,21	1,60	5,6	0,34	0,73
0.45— 0.55	23,7	1,63	2,16	10	0,63	1,35
1.30— 1.45	20	1,34	1,78	13,2	0,85	1,82
2.15— 2.25	17,6	1,14	1,51	7,9	0,49	1,05
4.00— 4.13	12,2	0,78	1,03	4	0,24	0,52
5.25— 5.39	10,9	0,69	0,91	3,8	0,23	0,49
19.45—19.55	4,3	0,26	0,34	8	0,50	1,07
20.10—20.20	4,5	0,27	0,36	7,4	0,46	0,99
20.30—20.45	3,5	0,21	0,28	8,1	0,51	1,09

b) Tiergröße

Zwei neuere Arbeiten befassen sich mit der Abhängigkeit der Stoffwechselintensität ganzer Miesmuscheln von der Tiergröße. ROTHAUWE (1958) fand einen weitgehend oberflächenproportionalen (bzw. der $\frac{2}{3}$ Potenz des Gewichtes proportionalen) Grundumsatz der Miesmuschel. Andere von KRÜGER (1960) ermittelte Werte zeigen eine Abhängigkeit von der Jahreszeit und bewegen sich zwischen einer gewichtsproportionalen und einer oberflächenproportionalen Atmung.

Wegen der offensichtlich starken Abhängigkeit der Stoffwechselintensität der Miesmuschel von jahreszeitlichen und anderen Milieueinflüssen konnten Untersuchungen über die Abhängigkeit der Filtrationsrate (als Maß für die Intensität des Nahrungserwerbs) von der Tiergröße nur dann sinnvoll sein, wenn sie zur gleichen Zeit unter gleichen Bedingungen an Muscheln derselben Fundstelle durchgeführt wurden. Ich wählte für eine solche Versuchsserie den Monat März (1961), einen Monat, in dem nach KRÜGER (1960) die jahreszeitlich bedingte Stoffwechselintensität relativ am größten und außerdem stark der Gewichtsproportionalität angenähert war (Steigungswinkel der Ausgleichsgeraden: 43⁰).

Messungen der Filtrationsleistung jeweils 1—2 Stunden nach Überführung der Muscheln in frisches Fundortwasser (vgl. Abb. 5) zeigen nun, daß die Filtrationsrate

mit zunehmender Tiergröße deutlich langsamer zunimmt als das Trockengewicht der Weichteile. Nach 5 Tagen Hälterung derselben Tiere unter konstanten Bedingungen ohne Fütterung in durchlüftetem Fundortwasser bei 14,5° C und unter Vermeidung mechanischer und anderer Reize hat dann die Filtrationsrate erheblich abgenommen, die der kleinen Exemplare auf etwa die Hälfte, die der großen auf weniger als ein Drittel der Ausgangswerte. Die Ausgleichsgeraden haben bei den frisch untersuchten Muscheln einen Winkel von etwa 36° und nach 5 Tagen Hälterung etwa 29°. Bei diesen Werten wurden keine über 7 cm langen Versuchstiere berücksichtigt, bei denen die Filtrationsrate mit zunehmendem Tiergewicht noch weniger ansteigt, wie auch ZEUTHEN (1947) und KRÜGER (1960) für den Sauerstoffverbrauch von *Mytilus edulis* beobachtet haben.

In diesem Zusammenhang ist m. E. interessant, daß große etwa 9 cm lange Miesmuscheln, wie sie vereinzelt beim Dredgen am Boden der Kieler Förde gefangen werden können, auch unter guten Aquariumsbedingungen in keinem Falle eine größere Schalenöffnungsweite zeigten als etwa 4—4,5 cm lange Individuen. Das bedeutet, daß ihre Schalenöffnungsweite bezogen auf ihre Größe gegenüber kleinen Individuen relativ verringert ist.

Die Steigung der von mir ermittelten Ausgleichsgeraden für die Abhängigkeit der Filtrationsrate von der Tiergröße, insbesondere der einige Tage unter Grundumsatzbedingungen gehaltenen und untersuchten Tiere ist geringer als die der von KRÜGER (1960) für den Sauerstoffverbrauch von *Mytilus* ermittelten Ausgleichsgeraden.

Bei einer Versuchsserie aus dem Sommer (August 1960) ergab sich eine noch stärkere Abnahme der Filtrationsrate pro Gramm Trockengewicht der Weichteile mit zunehmender Tiergröße (Tab. 2). Ausgewachsene Muscheln filtrierte in diesem Monat pro Gramm Trockengewicht etwas weniger als etwa gleich große Tiere vom selben Fundort bei gleicher Temperatur im Frühjahr. Für die Leistung kleiner Individuen (um 2 cm Schalenlänge) konnte jedoch kein deutlicher Unterschied der Filtrationsrate in diesen Monaten ermittelt werden.

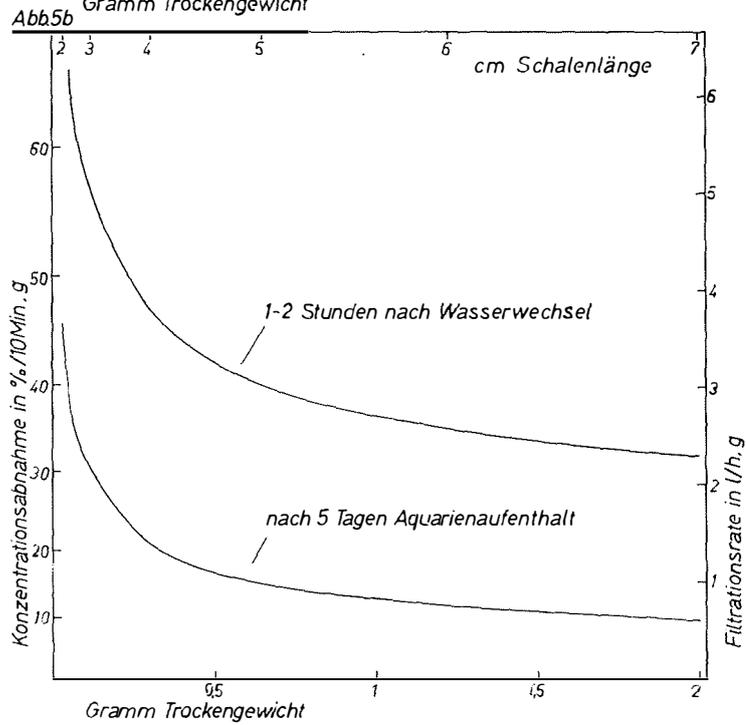
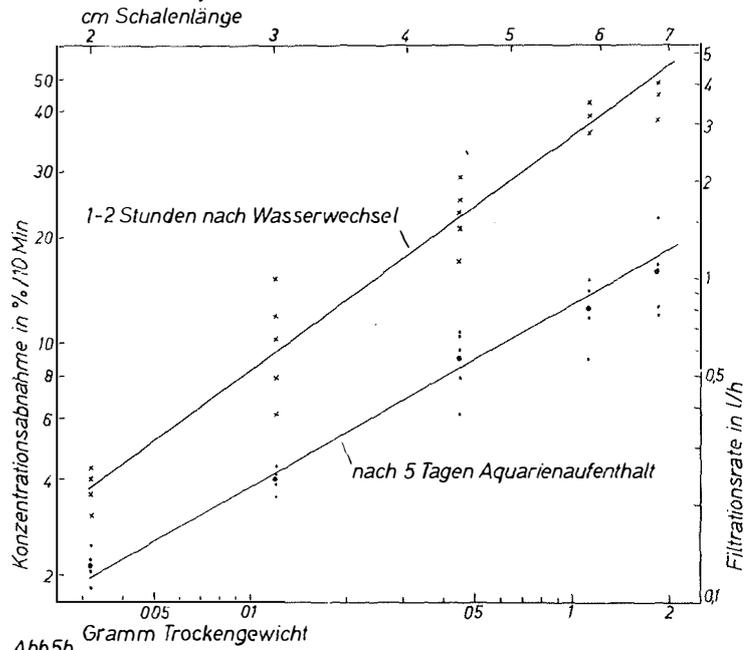
Den geringsten Sauerstoffverbrauch von *Mytilus edulis* bei gleicher Temperatur im Laufe eines Jahres fand KRÜGER (1960) im Monat Juli (1959). In Übereinstimmung hiermit lag auch die durchschnittliche Filtrationsrate von mir untersuchter Muscheln aus der Ostsee (18 Versuchstiere von 4,5 cm Schalenlänge, eingeteilt in 3 Tiergruppen von je 6 Exemplaren. Mittleres Trockengewicht: 0,68 g/Tier) in den Monaten Juni/ Juli (1960) auffallend niedrig. Die Filtrationsrate, 1—2 Std. nach Überführung in Fundortwasser bei 15,5° C gemessen, betrug im Mittel 1,1 l/h (Schwankungsbreite 0,84—1,50 l/h). An einzelnen wenigen Versuchstieren konnten aber auch zu dieser Jahreszeit hohe Filtrationsraten wie im Frühjahr beobachtet werden.

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 3)

Abb. 5a: Die Größenabhängigkeit der Filtrationsleistung von *Mytilus edulis* aus der Kieler Förde. Messungen im März 1961, jeweils 1—2 Stunden nach Überführung der von Brückenaufenthalten derselben Individuen unter Ruhe- und Hungerbedingungen bei gleicher Temperatur. Eintragungen in logarithm. Koordinatensystem. Abszisse: g Trock.-gew. d. Weichteile (oben die dazugehörigen Schalenlängen in cm). Ordinate: Filtrationsrate in l/h bezogen auf jeweils 1 Tier bzw. prozentuale Partikelzahlabnahme bei 1 Tier in 1 l Medium.

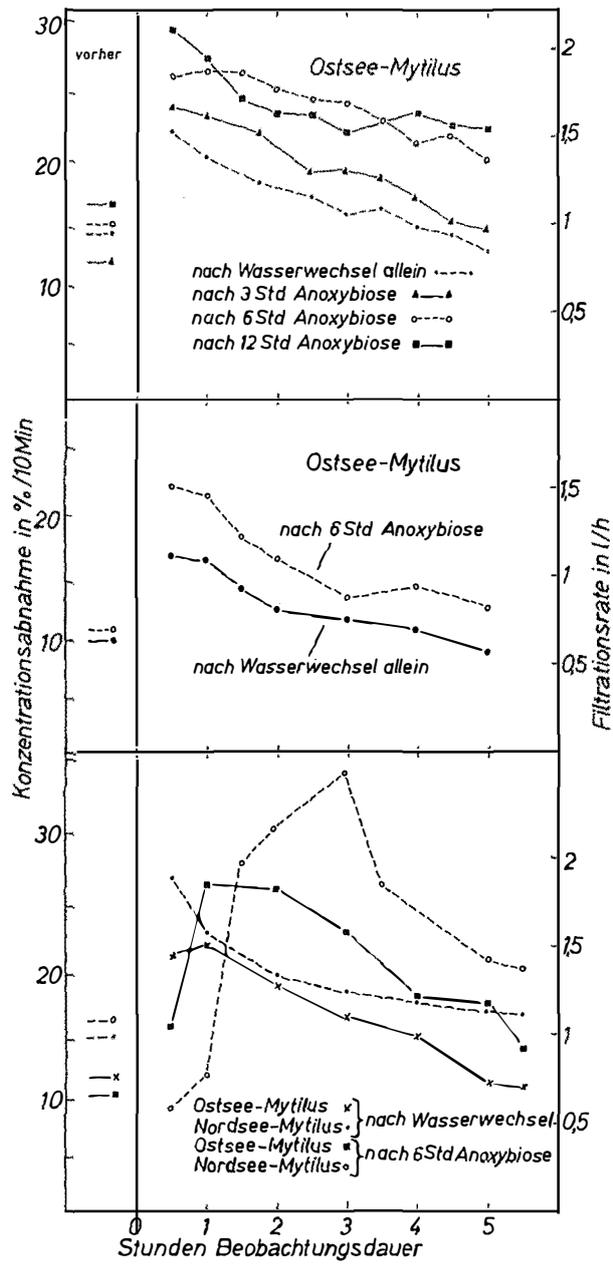
Abb. 5b: Die Filtrationsleistung bei verschiedener Tiergröße bezogen auf 1 g Trock.-gew. d. Weichteile. Übertragung der Geraden aus Abb. 5a in ein dezimales Koordinatensystem.

Abb.5a Die Größenabhängigkeit der Filtrationsleistung von *Mytilus edulis* aus der Kieler Förde



Tafel 3 (zu H. Theede)

Abb.6 Die Filtrationsleistung von *Mytilus edulis* nach Trockenliegen



Tafel 4 (zu H. Theede)

Tabelle 2. Die Größenabhängigkeit der Filtrationsrate von *Mytilus edulis* aus der Kieler Förde im Monat August (1960)

Messungen in Abständen von etwa 10 Minuten, 1—2 Stunden nach Überführung der von Brückentpfählen gesammelten Exemplare in Fundortwasser.

Versuchstemperatur: 15° C

Schalenlänge (cm)	Trockengewicht (g)	Filtrationsrate		
		Schwankungsbreite (l/h)	Mittel l/h	Mittel l/h u. g
2	0,058	0,48—0,35	0,40	6,90
3	0,190	1,15—0,51	0,72	3,34
4,5	0,781	2,35—1,10	1,70	2,18
6	2,005	3,10—1,65	2,35	1,17
7	3,280	3,68—2,05	2,68	0,82

Diese Ergebnisse sprechen dafür, daß eine Proportionalität zwischen dem Sauerstoffverbrauch und der Filtrationsrate nur in einem weiten Spielraum vorhanden ist! JÖRGENSEN (1955, S. 430) gibt an, daß *Mytilus edulis* 6,2—21,9 l Wasser auf 1 ml O₂-Verbrauch pumpt. An anderer Stelle (1960) gibt der gleiche Autor jedoch eine „Pump-rate“ von 8—15 l Wasser bei 1 ml O₂-Verbrauch für kleine Individuen an. Ich selbst habe die Filtrationsrate und den Sauerstoffverbrauch von Muscheln mit 4,5 cm Schalenlänge gleichzeitig gemessen (s. Tab. 3). Es wurde darauf geachtet, daß während der Versuche die suspendierten Graphitpartikel gleichmäßig im Medium verteilt waren. Hierbei wurden von Ostsee-Exemplaren bei 1 cm³ O₂-Verbrauch 1,88—3,48 l Wasser und von Nordsee-Exemplaren 2,06—4,80 l filtriert (Tab. 3).

c) Anoxybiose

1. Die Filtrationsrate nach Anoxybiose

Miesmuscheln besiedeln oft Standorte, an denen sie zeitweilig trockenfallen, oder an denen in anderer Weise ungünstige Atmungsbedingungen auftreten. Während des Trockenfallens halten sie ihre Schalen geschlossen und gehen zu einem reduzierten anoxybiotischen Stoffwechsel über, wobei sie, wahrscheinlich als Folge der zunehmenden Kohlendioxidspannung im Mantelhöhlenwasser und Blut ihre Kreislauf- und Cilientätigkeit allmählich einstellen (SCHLIEPER 1955b, SCHLIEPER u. KOWALSKI 1958a). VAN DAM (1935) beobachtete während der folgenden Erholungsatmung eine größere Sauerstoffausnutzung des Atemwassers und einen erhöhten Sauerstoffverbrauch (bei *Mya*). SCHLIEPER u. KOWALSKI (1958a) fanden nach vorheriger Anoxybiose eine verstärkte Aktivität der Cilien isolierter *Mytilus*kiemen. Von mir wurde die Filtrationsrate ganzer unbehinderter Muscheln, die sich am Boden von Glasgefäßen festgesponnen hatten, vor und nach mehrstündigen Anoxybioseperioden untersucht (vgl. Abb. 6). Nach mehrstündigen Anoxybioseperioden ist die Filtrationsrate jeweils deutlich erhöht. Nach längerer Anoxybiosedauer (15 Std. und mehr) ist die Filtration zunächst gestört.

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 4)

Abb. 6: Beispiele für die Filtrationsleistung von *Mytilus edulis* (etwa 4,5 cm Schalenlänge) vor und nach Wasserwechsel allein oder nach mehrstündigem Trockenliegen an der Luft bei etwa 15° C.

Tabelle 3. Gleichzeitige Messung des Sauerstoffverbrauches (nach WINKLER) und der Filtrationsrate von *Mytilus edulis* (Mai 1961)

Versuchsbehälter: 1100 cm³
 Anzahl der Muscheln in jedem Versuch: 5
 Schalenlänge der Muscheln 4,5 cm \pm 1 mm
 Versuchsdauer: je 20 Minuten
 Meerwasser: 15‰/00 S bzw. 30‰/00 S
 Temperatur: 15°C

Herkunft der Muscheln	Filtrationsrate l/h	O ₂ -Verbrauch cm ³ /h	Filtr. Wasser (l) pro 1 cm ³ O ₂ -Verbr.
Ostsee 15‰/00 S	0,86	0,458	1,88
	0,85	0,420	2,02
	0,79	0,505	1,56
	0,38	0,103	3,68
	0,36	0,128	2,82
	0,92	0,265	3,48
	0,89	0,384	2,32
	1,23	0,418	2,94
	0,92	0,431	2,13
	0,86	0,310	2,77
	0,64	0,320	2,00
Nordsee 30‰/00 S	1,18	0,268	4,40
	1,54	0,367	4,20
	0,96	0,465	2,06
	0,84	0,340	2,48
	1,01	0,210	4,80

In diesen Versuchen wurden nur Tiere verwendet, die vorher in Kontrollversuchen nach Wasserwechsel (Ab- und Zugießen des Wassers) ihre Schalen schnell weit öffneten. Die Zeitspanne, die vergeht, bis eine Muschel nach Rückführung aus Luft in Wasser ihre maximale Öffnungsweite der Schalen und Siphonen erreicht, kann beträchtlich (10 Minuten bis 3 Stunden) schwanken. Im allgemeinen haben ungeschädigte Ostseemuscheln innerhalb einer halben Stunde nach Rückführung in Fundortwasser ihre Schalen wieder weit geöffnet. Die Auswahl solcher Tiere machte aber größere Schwierigkeiten bei dem mir zur Verfügung stehenden Tiermaterial von der Nordseeküste (Büsum, List a. Sylt). Auch traten nach 6stündiger Anoxybiose bei diesen Nordsee-Exemplaren auffällige Verzögerungen beim Öffnungsvorgang auf (vgl. Abb. 6 unten). Ich halte es für möglich, daß dies mit dem Vorkommen der Tiere in der Gezeitenzone zusammenhängt, wo bei beginnender Flut das ansteigende Wasser viele Bodenpartikel aufwirbelt.

2. Trockenresistenz

Es wurden Miesmuscheln von verschiedenen Standorten der Kieler Förde und aus der Nordsee bei gleichen Bedingungen untersucht. Vor dem Trockenlegen wurde das Versuchsmaterial zwei Tage in durchlüftetem Fundortwasser bei 15°C gehalten. Dann wurden die Tiere bei 15—16°C trockengelegt und die Überlebenszeiten beobachtet. 50% überlebende Tiere wurden bei Ostsee-Miesmuscheln von Brückenpfählen nach 5 Tagen, bei nicht trockenfallenden Nordsee-Exemplaren nach 7 Tagen, bei regelmäßig trockenfallenden Nordsee-Tieren nach 10¹/₂ Tagen und bei Ostsee-Individuen aus dem Bodenmud nach etwa 11 Tagen festgestellt. Daß die beiden letztgenannten

Tiergruppen Trockenheit länger ertragen können, hängt sicherlich damit zusammen, daß sie auch an ihren Fundorten häufig zum Ertragen von Anoxybioseperioden gezwungen werden. Die Beobachtungen wurden im Sommer (Juni—Juli) gemacht.

Weitere Beobachtungen an den trockenliegenden Ostsee-Miesmuscheln von Brückenpfählen und den im Watt regelmäßig trockenfallenden Nordseemuscheln ergaben folgendes: Nach 8 Tagen Luftaufenthalt überlebten noch 98% der an ihrem Fundort regelmäßig trockenfallenden Nordseemuscheln, während von den Ostseemuscheln (von Brückenpfählen) nur noch 5% überlebten. Der größere Teil der von Brückenpfählen gesammelten Ostseetiere hatte schon in den ersten zwei Tagen des Trockenliegens das gesamte Wasser aus der Mantelhöhle verloren. Dies liegt daran, daß die meisten Ostseemuscheln nach Überführung in Luft ihre Schalen nicht fortwährend geschlossen haben, sondern schon nach kurzem Trockenliegen „probeweise“ wieder öffnen. Nordseemuscheln aus dem Watt halten dagegen ihre Schalen bei Luftaufenthalt praktisch dauernd geschlossen. Erst nach etwa einer Woche läßt sich beobachten, daß die Schalen vieler Nordseemuscheln etwa $\frac{1}{2}$ —1 mm klaffen und die Mantelrandlappen sichtbar werden, wobei der Schalenspalt aber durch den Mantelrand soweit verschlossen bleibt, daß kein Wasser aus dem Mantelraum herausläuft. Möglicherweise ist so ein gewisser Gasaustausch zwischen dem Mantelhöhlenwasser und der Luft möglich. Auf jeden Fall wird aber eine Austrocknung verhindert und gleichzeitig sind die Muscheln in der Lage, eine Veränderung ihrer Umgebung schnell wahrzunehmen.

d) Gezeitenrhythmus

Im Einklang mit dem Gezeitenrhythmus erleiden die regelmäßig trockenfallenden Muscheln in ständiger Folge periodische Zunahmen und Verringerungen ihres Stoffwechsels. Es konnte von mir in vielen Fällen beobachtet werden, daß auch Nordsee-Miesmuscheln, die bei Ebbe nicht ganz trockenfallen, sondern in Prielen oder abgeschlossenen Pfützen von Meerwasser bedeckt bleiben (10—20 cm Wassertiefe), ebenfalls bei Niedrigwasser ihre Schalen geschlossen halten. Erst wenn bei Flut das Wasser an dem Fundort (Watt südlich von Büsum) etwa 15—20 Minuten lang angestiegen ist, öffnen sich die ersten Muscheln wieder.

RAO (1954) bestimmte die Filtrationsrate von *Mytilus edulis* und *Mytilus californianus* aus der Gezeitenzone und fand, daß die Aktivität seiner Muscheln im Laufe des Tages in Übereinstimmung mit dem Gezeitenzyklus des Fundortes wechselte. JÖRGENSEN (1960) konnte dagegen im Laboratorium unter konstanten Bedingungen keinerlei rhythmische Veränderungen der Filtrationsrate bei *Mytilus edulis* (Fundort: Maine) feststellen. Von mir wurden mehrfach im Watt südlich des Hafens Büsum Miesmuscheln gesammelt, die bei Ebbe regelmäßig mindestens 5 Stunden trockenliegen. Diese Muscheln wurden zur Ebbezeit lufttrocken und zur Flutzeit in Glasgefäßen mit Meerwasser transportiert. Dann wurden in verschiedenen Serien Öffnungsweite und Filtrationsrate 4,5 cm langer Exemplare fortlaufend 2 Tage lang verfolgt. Die Beobachtungen wurden bei 10°C und konstanter schwacher Lampenbeleuchtung durchgeführt. Etwa 1 bis 2 Stunden nach Überführung in Aquarien erreichten die Tiere ihre maximale Öffnungsweite und maximale Filtrationsrate. Diese nahm dann während der Zeit der folgenden Ebbeperiode ab, stieg aber während der folgenden Flutzeit nicht wieder an. Sie war in der Folgezeit nicht immer konstant; die auftretenden Schwankungen lassen aber keinen Zusammenhang mit dem Gezeitenrhythmus des Fundortes erkennen¹⁾. Auch die Beobachtung der Schalenöffnung ergab keine Veränderungen in Übereinstimmung mit dem Gezeitenrhythmus.

¹⁾ Eine Tabelle zu diesem Kapitel befindet sich in der Dissertation des Verfassers.

e) Temperatur

Das Zusammenspiel mehrerer Mechanismen beim Filtrationsvorgang ist die Ursache dafür, daß die Abhängigkeit der Filtrationsleistung von der Temperatur relativ kompliziert ist. So kann eine intakte Miesmuschel in einem größeren Temperaturbereich (der jeweils von der Anpassungstemperatur beeinflusst wird) ihre Öffnungsweite nervös regulieren und dadurch die Geschwindigkeit des Atemwasserstromes in gewissen Grenzen von der Temperatur unabhängig machen (vgl. FLÜGEL u. SCHLIEPER 1962). Die Filtrationsrate wird aber wesentlich durch die Leistung des Filtermechanismus bestimmt, die von der Schleimsekretion der Kiemen (MACGINITIE 1941) und der Tätigkeit der lateralen, laterofrontalen und frontalen Kiemencilien beeinflusst wird.

Es wurde zunächst die Filtrationsleistung nach 3tägiger Anpassung der Muscheln an 15°C direkt nach Überführung in Wasser verschiedener Temperaturen untersucht. Die Versuchstiere wurden nacheinander in die Temperaturstufen 10°, 5° bzw. 18°, 20°, 25°C überführt. Dabei wurden nur intakte Tiere verwendet, die in Vorversuchen nach Wasserwechsel unter normalen Aquariumsbedingungen bei 15°C schnell (innerhalb einer halben Stunde) ihre Schalen ganz öffneten und dieselbe Filtrationsrate (etwa 1,5 l/h) zeigten (vgl. Abb. 8). Mit den Messungen wurde 30 Minuten nach Überführung begonnen. Dann wurde über etwa 2 Stunden dreimal in einer Stunde für je eine Zeit von 10 Minuten die Filtrationsrate gemessen und die während einer Stunde nacheinander erzielten höchsten Werte bei den verschiedenen Temperaturen miteinander verglichen. Werte, die offensichtlich durch Störungen bedingt waren, wurden nicht berücksichtigt. Ich sah mich hierzu berechtigt, da solche Störungen im gesamten untersuchten Temperaturbereich gelegentlich beobachtet werden konnten. In Abb. 8 sind die Mittelwerte der so bei verschiedenen Temperaturen während jeweils einer Stunde erzielten Höchstwerte der Filtrationsrate graphisch dargestellt.

Die Filtrationsrate an 15°C angepaßter Miesmuscheln nimmt nach Überführung in Wasser von 10°C und 5°C in stärkerem Maße ab, als es auf Grund der Abnahme des Stoffwechsels von isoliertem Kiemengewebe (GRAY 1928, SCHLIEPER 1955 a, SCHLIEPER, KOWALSKI u. ERMAN 1958) zu erwarten ist. Werden Miesmuscheln dagegen nach Anpassung an 15°C in Wasser höherer Temperatur überführt, so steigt die Filtrationsrate nur noch unwesentlich bis 18°C an. Bei 20°C setzen schon vielfach Störungen ein, die sich bei weiterer Temperaturerhöhung auf 25°C verstärken und eine deutliche Verringerung der Filtrationsrate bewirken, während der Stoffwechsel und die Cilienaktivität des isolierten Kiemengewebes weiter ansteigen (GRAY 1928, SCHLIEPER, KOWALSKI u. ERMAN 1958).

Der Verlauf der auf diese Weise ermittelten R-T-Kurve ist etwa der einer Optimum-Kurve. Die optimale Leistung dieser an 15°C angepaßten Muscheln wurde in der Nähe der Anpassungstemperatur im Bereich von 15—18°C festgestellt.

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 5)

Abb. 7: Überlebenszeiten von bei 15—16°C trockenliegenden Miesmuscheln. Beobachtungen in den Monaten Juni u. Juli 1961 an Tiergruppen mit 40—60 Exemplaren (4,5 cm Schalenlänge).

Abb. 8: Die Filtrationsrate von Ostsee-Mytilus bei verschiedenen Temperaturen nach vorheriger 3tägiger Anpassung an 15°C bzw. nach anschließender Anpassung an die Untersuchungstemperaturen. Mittelwerte der nach mechanischer Reizung durch Wasserwechsel über jeweils eine Stunde erreichten Maximalwerte intakter Muscheln mit annähernd gleichen Ausgangswerten bei 15°C. Schwankungsbreite der Einzelwerte bis \pm 15%. (Tiergröße: 4,5 cm Schalenlänge).

Abb. 7 Trockenresistenz von Ostsee-Mytilus und Nordsee-Mytilus bei 15-16°C

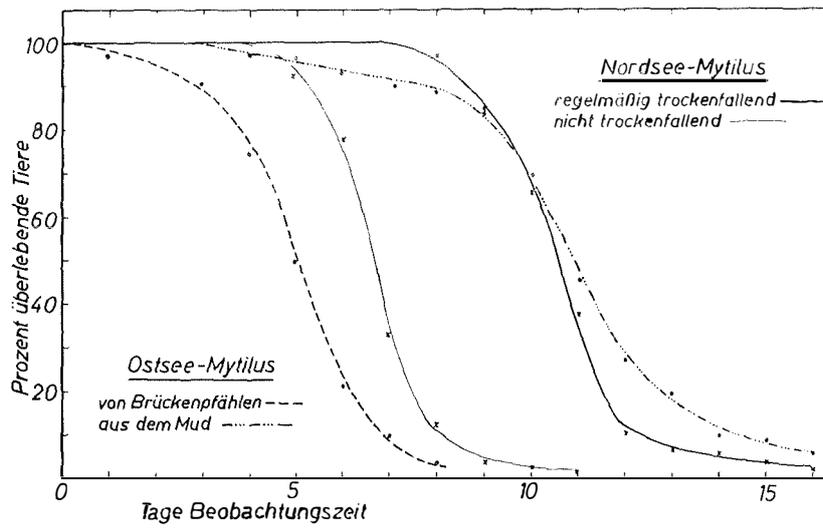


Abb. 8 Die Filtrationsrate von Ostsee-Mytilus bei verschiedenen Temperaturen

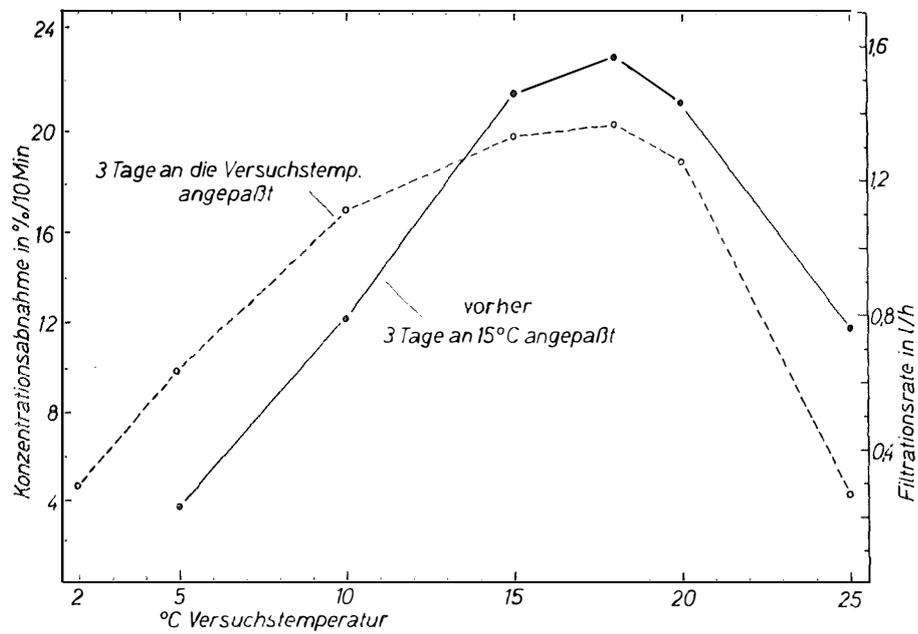
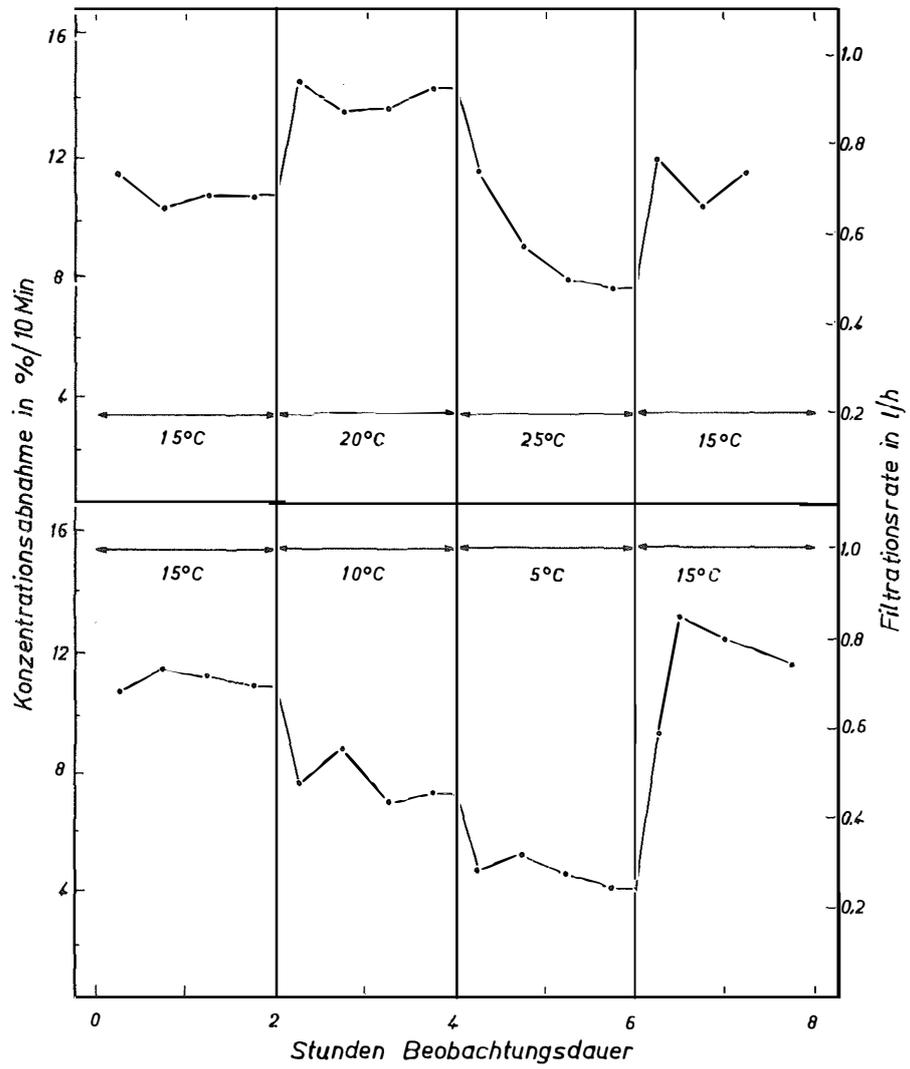


Abb. 9 Die Filtrationsleistung von Ostsee-Mytilus mit durchgetrenntem Adduktormuskel bei verschiedenen Temperaturen



Tafel 6 (zu H. Theede)

Werden die Tiere mindestens 3 Tage an die jeweiligen Versuchstemperaturen angepaßt, so zeigen sie bei niedrigen Temperaturen (2°, 5°) eine wirksamere Filtration als direkt nach Überführung aus 15°C. Bei 5°C ergab sich eine durchschnittliche Filtrationsrate von 0,62 l/h im Vergleich zu 0,22 l/h ohne längere Anpassung. Während Muscheln aus höheren Temperaturen direkt nach Überführung in Meerwasser von 2°C ihre Schalen vollständig geschlossen halten, sind die Schalen von Muscheln, die mindestens 3—5 Tage an 2°C angepaßt sind, deutlich geöffnet. Die Tiere sind bei dieser Temperatur in der Lage, wirksam Partikel aus dem Meerwasser abzufiltrieren, Faeces und Pseudofaeces zu bilden, was darauf schließen läßt, daß sie auch bei diesen Temperaturen noch Nahrung aufnehmen können. Allerdings muß hierbei berücksichtigt werden, daß an 5°C und niedrigere Temperaturen angepaßte erwachsene Miesmuscheln im niedrigen Temperaturbereich ihre Schalen nur bei der Anpassungstemperatur offenhalten. Wird die Temperatur auch nur wenig geändert (z. B. Überführung von 2°C nach 5°C oder umgekehrt), so bleiben die Schalen zunächst über viele Stunden geschlossen (vgl. HOPKINS 1931, bei *Ostrea lurida*). Auch läßt sich eine Abhängigkeit der Öffnungsweite von der Lichtintensität beobachten. Während bei höheren Temperaturen auch große Lichtintensitätsunterschiede nur kurzfristig (einige Minuten) etwas öffnungsverringern wirken, sind die Siphonen und manchmal auch die Schalen von an 3°C bzw. 5°C angepaßten Miesmuscheln nach einigen Stunden völliger Dunkelheit weiter geöffnet als sie es vorher bei denselben Individuen bei Tageslicht waren.

Um den Einfluß der Temperatur auf die Filtrationsleistung der Miesmuschel bei ausgeschalteter Schalenbewegung zu analysieren, wurde die Filtrationsrate von Muscheln mit durchgetrenntem großem Adduktormuskel bei verschiedenen Temperaturen gemessen. Die maximale Filtrationsrate einer Miesmuschel nach Durchtrennung des Adduktors beträgt nur noch etwa die Hälfte der sonst möglichen Rate. Die Hauptursache dafür dürfte darin bestehen, daß infolge des mit durchgeschnittenem Ausstromsiphos der Atemwasserstrom ungeordneter verläuft. Die an 15°C angepaßten Versuchstiere wurden, wenn eine gewisse Konstanz der Filtrationsrate beobachtet werden konnte, für je 2 Stunden in verschiedene Temperaturstufen überführt. In Abb. 9 sind die Ergebnisse von zwei Versuchen wiedergegeben, bei denen die Tiere nach anschließender Rückführung in die Ausgangstemperatur von 15° wieder die ursprüngliche Höhe ihrer Filtrationsrate erreichten.

Bei zunehmender Temperatur ergibt sich eine Zunahme der Filtrationsrate im Bereich von 5—20°C, während bei 25°C eine Abnahme der Filtrationsrate eintritt. Überraschend war es für mich, daß im Bereich niedriger Temperaturen trotz des groben Eingriffs, den doch das Durchschneiden des Adduktormuskels darstellt, die Filtrationsleistung über Stunden relativ konstant sein kann. Diese Erscheinung und auch die Bildung gut zusammenhaltender Pseudofaeces sprechen dafür, daß die Schleimproduktion auf den Kiemen weitergeht.

Einen weiteren Einblick in die Reaktionsweise der Miesmuschel bei verschiedenen Temperaturen versprach ich mir aus einer Beobachtung der Herzfrequenz, die in grober Annäherung als ein Maß für die Stoffwechselintensität eines ganzen Tieres dienen kann. Auch bei diesen Untersuchungen wurde die Anpassungstemperatur vor den Versuchen berücksichtigt. Die Tiere wurden vorher 5 Tage jeweils an 1—2°C,

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 6)

Abb. 9: Beispiele für die Filtrationsleistung von Ostsee-Mytilus (4,5 cm Schalenlänge, mehrtägig an 15°C angepaßt) nach Durchtrennen des großen Adduktormuskels in Wasser verschiedener Temperatur. Zwei Tiergruppen von je 5 Individuen.

10°C oder 19—22°C angepaßt. Die Temperaturänderung im untersuchten Temperaturbereich während eines Versuches erfolgte etwa gleichmäßig in einer Zeit von 3 Stunden. Einige charakteristische Beobachtungsreihen sind in Tab. 4 zusammengestellt. Sie lassen einen deutlichen Einfluß der Anpassungstemperatur auf den Öffnungsmechanismus, die Herzfrequenz und den Stoffwechsel der Miesmuschel bei geänderten Temperaturen erkennen.

Tabelle 4. Die Herzfrequenz (Schläge/Min.) einzelner Ostsee-Miesmuscheln (Salzgehalt 15‰) von 1,5 cm Schalenlänge bei verschiedenen Temperaturen (Januar 1961)

Versuchstemp.	langfristig vorher an 1—2°C angepaßt			5 Tage vorher an 10°C angepaßt			5 Tage vorher an 19—22°C angepaßt		
2°C	8	10	10	—	15	—	—	—	—
5	12	12	13	17	20	21	—	13	—
10	17	18	19	25	28	32	19	20	21
15	31	32	34	38	41	43	30	34	36
20	30	35	43	48	51	59	52	57	63
25	4	10	19	61	64	66	58	70	74
30	—	—	—	—	—	—	16	30	38

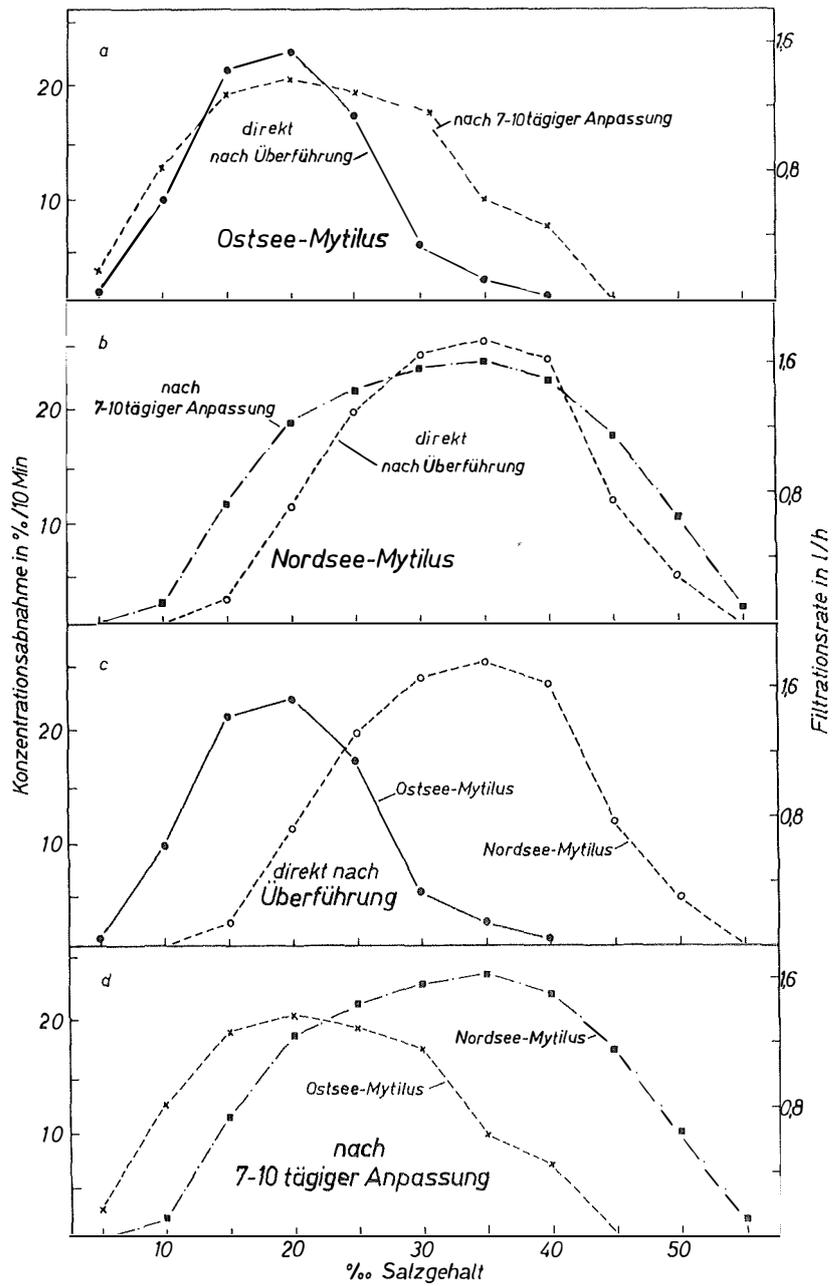
f) Salzgehalt

Der Einfluß des Salzgehaltes im Außenmedium auf die Stoffwechselintensität der Gewebe von *Mytilus edulis* ist von SCHLIEPER und Mitarbeitern eingehend untersucht worden (SCHLIEPER 1929 u. 1955a, SCHLIEPER u. KOWALSKI 1956, ERMAN 1961). Der Sauerstoffverbrauch ganzer intakter Miesmuscheln ist aber nicht nur von der Gewebeatmung und die Filtrationsrate nicht nur von der Leistung des Filtermechanismus abhängig, sondern beide werden auch durch die nervös regulierbare Öffnungsweite der Schalen und Siphonen wesentlich beeinflusst (s. FLÜGEL u. SCHLIEPER 1962). Als Beispiele für die verschiedene Wirkung des Salzgehaltes auf die Gewebeatmung einzelner isolierter Gewebe und auf die Atmung ganzer Miesmuscheln mögen folgende aus der Literatur bekannte Tatsachen erwähnt sein: Wird die Atmungsintensität des isolierten Kiemengewebes kurze Zeit nach Überführung von Nordsee-Mytilus in Ostseewasser von 15‰ S bzw. von Ostsee-Mytilus in Nordseewasser von 30‰ S gemessen, so weicht diese noch nicht wesentlich von der im Wasser des Fundortes der Tiere ermittelten Atmungsgröße ab (SCHLIEPER 1955a, ERMAN 1961). Anders ist es dagegen, wenn die Atmung ganzer intakter Individuen bald nach Überführung in entsprechende Salzgehalte bestimmt wird. Der Sauerstoffverbrauch an 35‰ S angepaßter Miesmuscheln der Barentsee ist in Wasser geringerer Salzgehalte erniedrigt. Werden an etwa 5‰ S angepaßte Miesmuscheln aus der östlichen Ostsee in höhere Salzgehalte überführt, so nimmt auch in diesem Falle der Sauerstoffverbrauch ab (BELJAEV u. TSCHUGUNOVA

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 7)

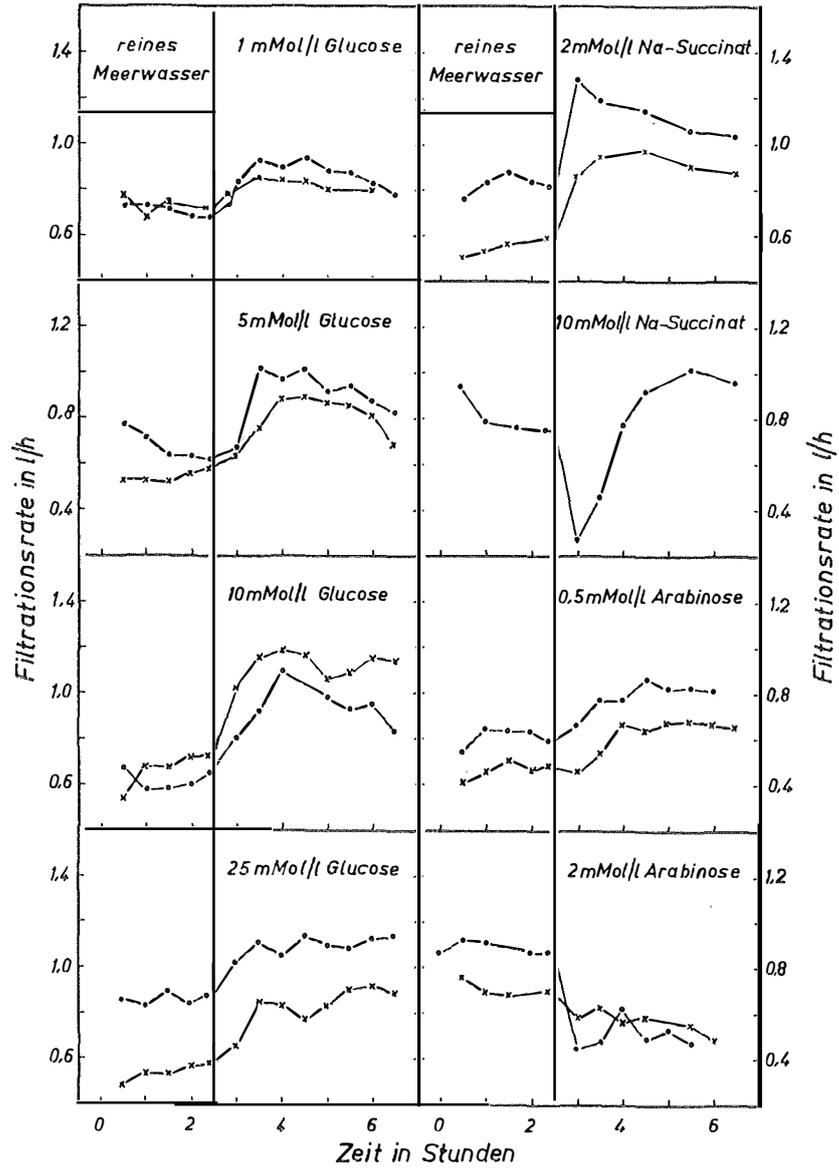
Abb. 10: Der Einfluß des Salzgehaltes im Außenmedium auf die Filtrationsleistung von Ostsee- und Nordsee-Mytilus direkt nach Überführung und nach 7—10tägiger Anpassung. Mittelwerte der nach mechanischer Reizung durch Wasserwechsel über jeweils eine Stunde bei dem betr. Salzgehalt erreichten Maximalwerte von Muscheln mit annähernd gleichen Ausgangswerten bei 15°C im jeweiligen Salzgehalt des Fundortwassers. Angabe der Filtrationsleistung in prozentualer Partikelzahlabnahme/10 Minuten (bezogen auf 1 Tier/1 l Medium) bzw. filtrierten Litern pro Std. u. Tier. Mittleres Trock.-gew. des Weichkörpers der Versuchstiere: Ostsee-Mytilus: 0,675 g; Nordsee-Mytilus: 0,583 g.

Abb.10 Der Einfluß des Salzgehaltes auf die Filtrationsrate von Ostsee- und Nordsee-Mytilus



Tafel 7 (zu H. Theede)

Abb.11 Der Einfluß im Außenmedium gelöster organischer Substanzen auf die Filtrationsrate von *Mytilus edulis*



Tafel 8 (zu H. Theede)

1952). Es ist noch eine offene Frage, wie sich der verringerte Salzgehalt des Brackwassers auf die Filtrationsleistung der angepaßten Miesmuscheln auswirkt.

Im folgenden soll die Filtrationsleistung an Brackwasser (etwa 15‰ S) angepaßter Ostsee-Miesmuscheln und die gleich großer (4,5 cm Schalenlänge) aus normalem Meerwasser stammender Nordsee-Miesmuscheln bei verschiedenen Salzgehalten im Außenmedium untersucht und miteinander verglichen werden. Dabei bietet sich die Möglichkeit, zu erfahren, welche Bedeutung einer eventuellen Leistungsanpassung zukommt.

Die Voruntersuchungen zur Auswahl der Versuchstiere und die Bestimmung der Filtrationsrate bei den verschiedenen Salzgehalten (vgl. Abb. 10) geschah in analoger Weise wie bei der Untersuchung der Temperaturwirkungen. Salzgehalte von 5—15‰ S wurden durch Verdünnen von Ostseewasser aus der Kieler Förde ($\sim 15‰$ S) mit Leitungswasser und quartzdestilliertem Wasser zu gleichen Teilen, Salzgehalte von 15—30‰ S durch Mischen von Wasser aus der Kieler Förde mit Kattegatwasser ($\sim 30‰$ S), höhere Salzgehalte durch Aufsalzen mit „Büsumer Seesalz“¹⁾ hergestellt.

In Abb. 10 sind Mittelwerte aus Versuchen mit je 9 Tieren für jede Salzgehaltsstufe wiedergegeben. Die Tiere waren in Gruppen von je 3 Individuen/1 l Versuchsmedium zusammengefaßt. An Brackwasser ($\sim 15‰$ S) angepaßte Ostseemuscheln aus der Kieler Förde zeigen in Brackwasser von 15—20‰ S ihre maximale Leistung (s. Abb. 10a). Sowohl bei zunehmender Verdünnung als auch bei weiterer Konzentration des Außenmediums sinkt die Filtrationsleistung. Nach 7—10tägigem Aufenthalt der Muscheln in Wasser der verschiedenen Salzgehalte hat sich die Filtrationsrate im Bereich von 15—30‰ S weitgehend ausgeglichen. Bei 35‰ S sinkt sie stark ab, ist aber auch dort deutlich gegenüber dem direkt nach Überführung gemessenen Wert erhöht.

Nordsee-Mytilus (vgl. Abb. 10b) filtriert direkt nach Überführung optimal im Salzgehaltsbereich von 30—40‰ S. Mit zunehmender Entfernung von diesem Bereich nimmt die Filtrationsrate im Zusammenhang mit gleichzeitig zunehmend verringerter Öffnungsweite ab. Bei 10‰ S und 55‰ S schließen die Versuchstiere ihre Schalen ganz. 5‰ S werden von direkt überführten Nordsee-Mytilus nicht mehr ertragen; 10‰ S und 55‰ S werden nicht von allen Individuen ertragen. Die überlebenden Tiere haben bei diesen Salzgehalten eine sehr geringe Filtrationsrate. Bei 15‰ S, sowie zwischen 45 und 50‰ S kann die Filtrationsleistung nach 7—10tägiger Anpassung auf etwa 50% der „Optimalleistung“ ansteigen. Relativ ausgeglichen ist die Filtrationsleistung nach der gleichen Anpassungszeit im Bereich von 20 bis über 40 ‰ S.

g) Gelöste organische und anorganische Substanzen

1. Versuche an intakten Muscheln

Über die Frage, ob durch im Meerwasser vorhandene gelöste organische und anorganische Verbindungen die Geschwindigkeit des Atemwasserstromes oder die Wirksamkeit der Partikelfiltration beeinflußt wird, sind verschiedene Untersuchungen aus der Literatur bekannt.

¹⁾ „Büsumer Seesalz“ enthält in Gewichtsteilen: NaCl: 2765; (MgSO₄ + 7 H₂O): 692; (MgCl₂ + 6 H₂O): 551; (CaCl₂ + 6 H₂O): 145; KCl: 65; NaHCO₃: 25; NaNO₃: 10; NaBr: 10; Na₂HPO₄: 5; KJ: 0,5; SrCl₂: 1,5.

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 8)

Abb. 11: Beispiele für die Filtrationsrate von intakten Miesmuscheln, die sich auf ein relativ konstantes Leistungsniveau in reinem Meerwasser eingestellt hatten, nach Zusatz einfacher gelöster organischer Zellnahrungstoffe.

NELSON (1935, 1936, 1941 a, b) sowie NELSON u. ALLISON (1940) fanden, daß Spermien von *Ostrea virginica* eine Substanz enthalten, die die Wasserstromgeschwindigkeit derselben Austernart stimuliert. Weiterhin wurde von COLLIER et al. (1953) festgestellt, daß das natürliche Seewasser im Golf von Mexiko zeitweise einen Stoff (Kohlenhydrat) enthält, der die Pumpleistung der Auster beeinflusst. SCHLIEPER u. KOWALSKI (1958) haben gezeigt, daß eine Reihe dem Meerwasser zugesetzter gelöster Nahrungsstoffe und Stoffwechselprodukte eine stimulierende Wirkung auf die Cilienaktivität des hungernden isolierten Kiemengewebes von *Mytilus edulis* ausüben kann. FLÜGEL u. SCHLIEPER (1962) konnten stimulierende Wirkungen derselben Substanzen auf die Pumprate der Miesmuschel nachweisen.

Von mir wurde nun untersucht, inwieweit die Reizwirkung solcher Substanzen ausreicht, um auch die Filtrationsleistung ganzer intakter Miesmuscheln zu stimulieren. Dabei ist folgendes zu berücksichtigen: Muscheln, die nach Loslösen, Wasserwechsel u. ä. bei weiter Schalenöffnung eine hohe Filtrationsleistung zeigen, haben in den folgenden Stunden eine unregelmäßige Tendenz zur Leistungsverringerung. In diesem Zustand reagieren sie auf plötzliche Außenreize leicht durch kurzfristige Kontraktionen der Siphonen bzw. der Schließmuskel. Diese biologisch bedeutsame Reaktion zum Schutze vor schädlichen Außeneinflüssen setzt bei großer Öffnungsweite eher ein als bei weniger geöffneten Tieren. Deutlich läßt sich diese Reaktion beispielsweise bei Natriumjodidzugaben von 1—2 mMol/l zum Meerwasser beobachten, während die gleiche Konzentration bei wenig geöffneten Tieren kaum eine Wirkung erkennen läßt.

Tabelle 5: Die Filtrationsleistung von a) mittelweit geöffneten, schnell reagierenden, b) wenig geöffneten, langsamer reagierenden Miesmuscheln vor und nach Zugabe von Mytilusspermien zum Meerwasser

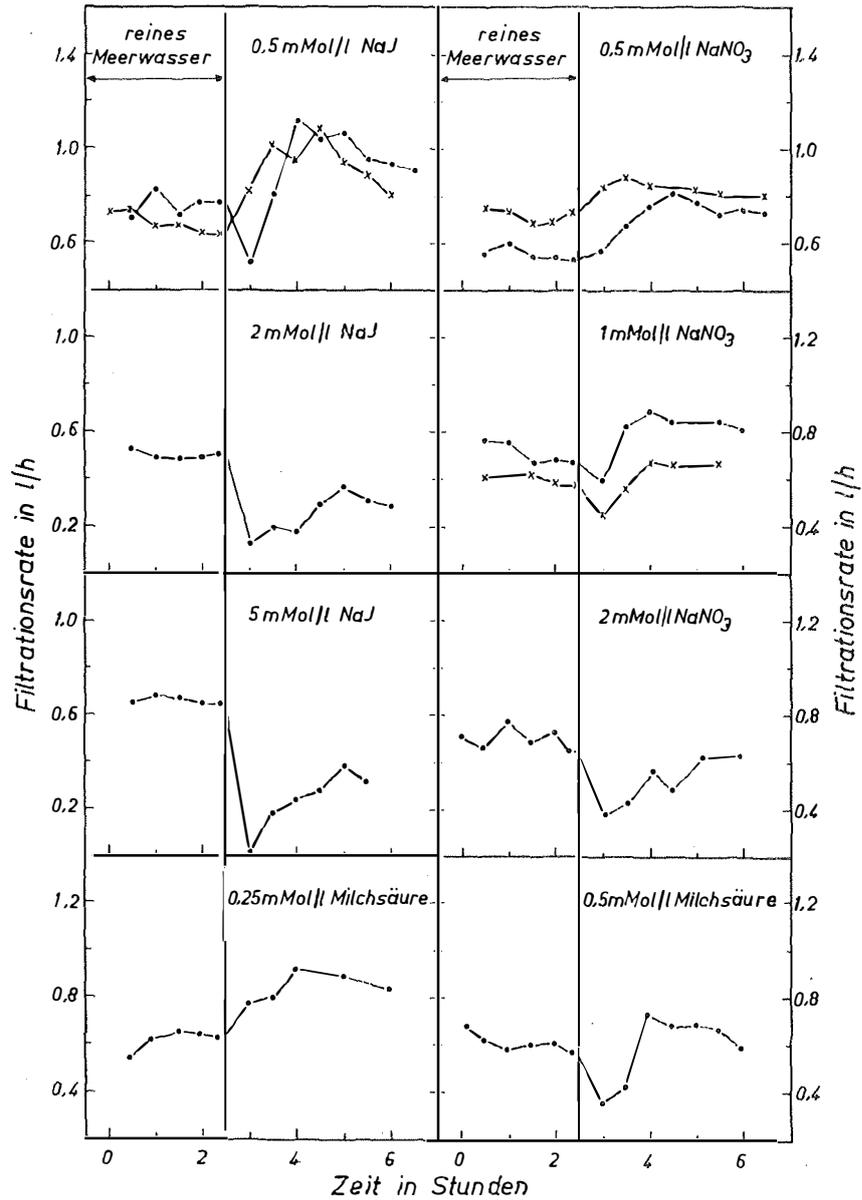
Angabe der Filtrationsleistung in prozentualer Partikelzahlabnahme/10 Min. (bezogen auf 1 Versuchstier/1 l Medium) bzw. filtrierten Liter pro Std. und Tier.

Medium	Dauer	Tiergruppe a (6 Muscheln) mittelweiter Schalenpalt		Tiergruppe b (6 Muscheln) enger Schalenpalt	
		h.min	%/10 min	l/h	%/10 min
Meerwasser	0.10—0.20	13,1	0,84	3,8	0,23
	0.35—0.45	12,1	0,78	4,2	0,26
	0.55—1.05	12,8	0,82	3,5	0,21
	1.25—1.35	11,9	0,76	3,1	0,19
	1.45—1.58	11,7	0,75	3,7	0,22
+ Mytilusspermien	0.20—0.30	17	1,11	3,1	0,19
	0.50—1.00	18,6	1,23	4	0,24
	1.25—1.35	15,7	1,02	4,8	0,29
	2.00—2.14	15,1	0,98	5,7	0,35
	2.30—2.45	14	0,90	6,5	0,40
	3.20—3.30	14,3	0,92	5,6	0,34
	3.40—3.50	12,9	0,83	5,2	0,32

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 9)

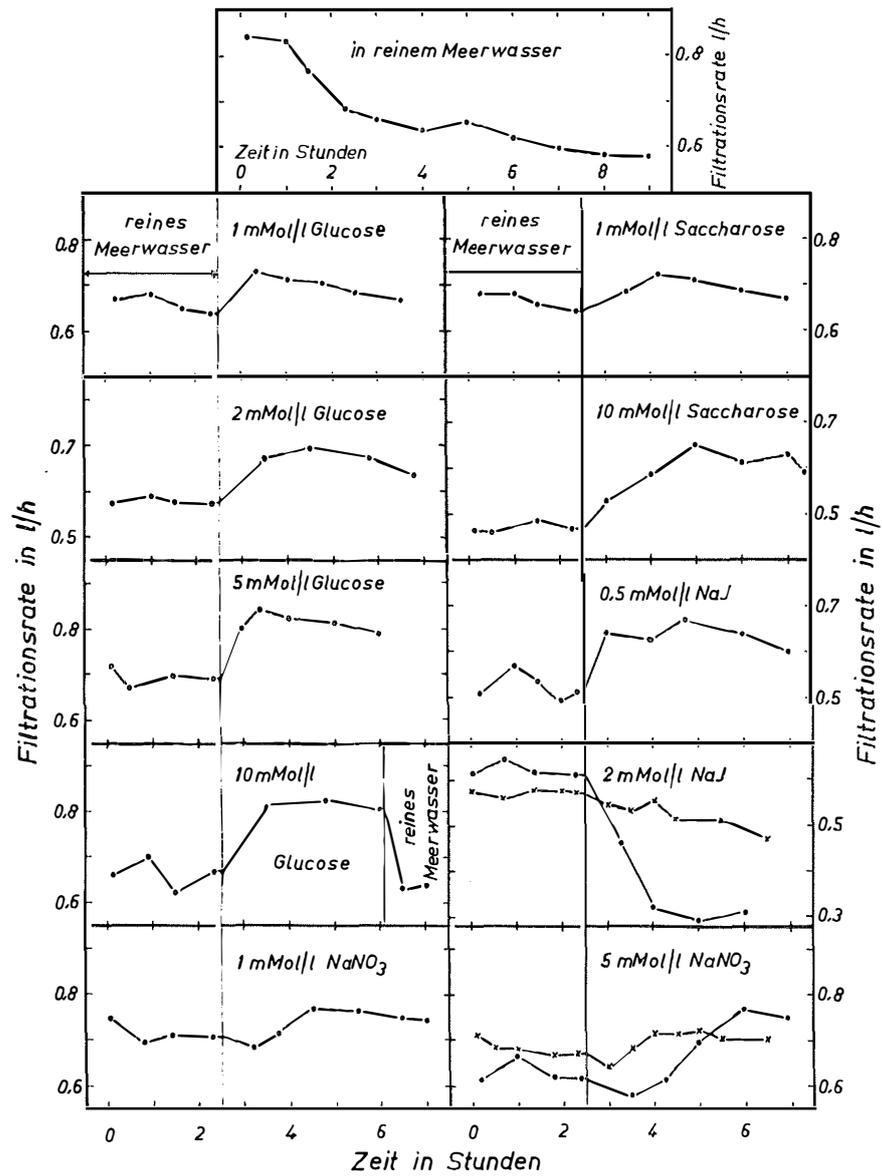
Abb. 12: Die Filtrationsrate von intakten Miesmuscheln, die sich vorher auf ein relativ konstantes Leistungsniveau eingestellt hatten, nach Zusatz von 0,5 bzw. 2 bzw. 5 mMol/l Natriumjodid, 0,5 bzw. 1 bzw. 2 mMol/l Natriumnitrat und 0,25 bzw. 0,5 mMol/l Milchsäure.

Abb.12 Die Filtrationsleistung von *Mytilus edulis* in reinem Meerwasser und nach Zusatz gelöster Substanzen



Tafel 9 (zu H. Theede)

Abb. 13 Die Filtrationsleistung von *Mytilus edulis* mit durchgetrenntem Aduktormuskel in reinem Meerwasser und nach Zusatz gelöster Substanzen



Tafel 10 (zu H. Theede)

Haben Muscheln einen Tag oder länger in reinem Meerwasser gehungert, so zeigen sie recht unterschiedliche Aktivitätsgrade und verschieden stark herabgesetzte Öffnungsgrade. Bei einem großen Teil der Versuchstiere ist die Schalenöffnung nur noch gering. Wird zu dem Wasser mit solchen Exemplaren beispielsweise die gleiche Menge spermienhaltigen Wassers (aus einem Behälter mit laichenden Miesmuscheln) hinzugefügt, die die Öffnungsweite der Siphonen und die Leistung vorher mittelweit geöffneter Muscheln innerhalb kurzer Zeit stimuliert, so kann in diesem Falle nur eine langsam eintretende Reaktion festgestellt werden (s. Tab. 5).

Man kann sich vorstellen, daß eine stimulierende Wirkung von Substanzen, die möglicherweise nur die Leistung der Cilien, nicht dagegen die Öffnungsweite einer Muschel direkt beeinflussen, bei nur geringfügig geöffneten Muscheln durch Messung der Filtrationsleistung kaum nachgewiesen werden kann. Für die Untersuchung des Einflusses gelöster Nahrungsstoffe und anderer im Meerwasser gelöster Substanzen erscheinen daher solche Exemplare am besten geeignet, die etwa eine Woche vorher an Aquariumsbedingungen angepaßt sind und unter konstanten Bedingungen in reinem Meerwasser eine mittlere relativ konstant bleibende Schalenöffnungsweite zeigen. Diese Muscheln befinden sich in einer gegenüber positiven und negativen Außenreizen „relativ empfindlichen“ Aktivitätslage.

In Vorversuchen wurden jeweils Muscheln auf viele Glasbehälter mit ständig belüftetem Meerwasser verteilt und solche geeigneten Versuchstiere ausgewählt. Konnte über mindestens zwei Stunden eine gewisse Konstanz der Filtrationsleistung gemessen werden, so wurden die Stoffe, deren Wirkung untersucht werden sollte, in einem Becherglas mit etwas Meerwasser verrührt und dem Versuchsmedium zugesetzt. Die durch die ständige Belüftung erzeugte langsame Zirkulation bewirkte eine gleichmäßige Verteilung. Anschließend wurden weitere Messungen der Filtrationsleistung in etwa halbstündigen Intervallen durchgeführt. Diese ergaben nach Zusatz einfacher löslicher Zellnahrungsstoffe in vielen Fällen deutliche Steigerungen. Schon Glucosemengen von 1 mMol/l hatten positive Wirkung auf die Filtrationsleistung. Das gleiche gilt für etwas höhere Glucosekonzentrationen, bei denen teilweise ein Leistungszuwachs der Muscheln noch deutlicher in Erscheinung tritt (vgl. Abb. 11).

Auch das im intermediären Stoffwechsel vorkommende Succinat hat eine deutliche stimulierende Wirkung. Während nach Zusatz von 2 mMol/l zum Meerwasser eine positive Beeinflussung der Filtrationsleistung eintritt, verursachen größere Mengen (10 mMol/l) einen zeitweiligen negativen „Schockeffekt“, von dem sich die Muscheln aber in etwa zwei Stunden erholen (s. Abb. 11).

Ähnliche Effekte, bei denen geringe Zusätze Leistungssteigerungen, höhere Zusätze dagegen Schockreaktionen auslösen, die als Siphonen- bzw. Schalenspaltverengungen sichtbar werden, können auch bei Zusatz anderer Stoffe: der Pentose Arabinose, Milchsäure, NaJ und NaN_3 zum Versuchsmedium beobachtet werden.

Sprechen Miesmuscheln auf 0,5 mMol/l Arabinose noch positiv an, so wird schon durch 2 mMol/l Arabinose eine negative Reaktion ausgelöst (s. Abb. 11). 5 mMol/l Arabinose können schon spontanen Schalenschluß zur Folge haben. Dieses bei höheren Arabinosekonzentrationen beobachtete Verhalten ist gänzlich von dem bei entsprechenden Glucosegaben verschieden.

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 10)

Abb. 13: Die Filtrationsleistung von Miesmuscheln mit durchtrenntem großem Adduktormuskel, die sich in reinem Meerwasser auf ein relativ konstantes Leistungsniveau eingestellt hatten, vor und nach Zusatz gelöster Substanzen: 1 bzw. 2 bzw. 5 bzw. 10 mMol/l Glucose, 1 bzw. 10 mMol/l Saccharose, 0,5 bzw. 2 mMol/l Natriumjodid, 1 bzw. 5 mMol/l Natriumnitrat.

Sehr empfindlich reagieren ganze Muscheln auf geringe Mengen von Milchsäure im Meerwasser (s. Abb. 12).

Größere als in normalem Meerwasser vorkommende Jodidmengen werden in der Konzentration von 0,5 mMol/l positiv mit Erhöhung der Filtrationsrate und sichtbarem Auseinanderweichen der um die Ingestionsöffnung stehenden Mantelrandtentakel beantwortet. Bei höheren Konzentrationen (2 bzw. 5 mMol/l) werden die Mantelrandtentakel oft eingezogen und die Öffnungsweite wird verringert.

Zugabe von Nitratmengen ähnlicher Höhe löst schwächere Reaktionen der Muscheln unter sonst gleichen Bedingungen aus. Nur kleinere Nitratmengen (z. B. 0,5 mMol/l) wirken etwas anregend auf die Filtrationsleistung (s. Abb. 12).

2. Versuche an Muscheln mit durchtrenntem großem Adduktormuskel

Um weitere Aussagen über den Wirkungsmechanismus der erprobten Stoffzusätze zu erhalten, wurde auch die Reaktionsweise von Miesmuscheln mit durchgeschnittenem großem Adduktormuskel auf solche Zusätze geprüft. Bei Anwendung dieser Methodik sind Beeinträchtigungen der Filtrationsleistung durch Schalenbewegungen nicht möglich. Konnte aus den mit intakten Muscheln angestellten Versuchen nicht immer erkannt werden, ob ein Anteil einer gemessenen Leistungsänderung durch eine, vielleicht unscheinbare, Veränderung der Öffnungsweite bedingt war, so lassen sich aus den auf diese Weise erzielten Ergebnissen besser Rückschlüsse auf die Reaktion des Cilienepithels der Muschelkiemen ziehen.

Gleich nach Durchtrennen des Adduktors beträgt die Filtrationsleistung in reinem Meerwasser etwa 60% der 1–2 Stunden nach Überführung einer intakten Muschel in frisches Meerwasser zu beobachtenden Filtrationsrate. Sie ist etwa so hoch wie bei einer intakten Muschel 5–6 Stunden nach Überführung in Meerwasser (Abb. 13). Sie nimmt im Laufe der Zeit ab. Da die Leistungsabnahme in den ersten Stunden am größten ist, wurde meistens erst nach etwa 2 Stunden mit der fortlaufenden Leistungsmessung begonnen. Wenn eine gewisse Konstanz der Filtrationsleistung eintrat, wurden verschiedene Stoffzusätze erprobt. In Abb. 13 sind die Ergebnisse solcher Versuche mit Glucose, Saccharose, Natriumjodid und Natriumnitrat wiedergegeben.

Glucosezusätze von 1–10 mMol/l wirken sich positiv auf die Filtrationsleistung aus. Nach 10 mMol/l Glucosezusatz beträgt die Leistungssteigerung etwa 20% bezogen auf die durchschnittliche Filtrationsrate vor dem Zusatz. Da aber ohne Glucosezusatz oder andere Stimulationen eine weitere Abnahme der Leistung erfolgt, ist die wirkliche durch Glucosezusatz hervorgerufene Leistungszunahme wahrscheinlich etwas höher. — Auch nach Zusatz des Disaccharids Saccharose kann eine ähnliche positive Reaktion wie nach Glucosegaben festgestellt werden, die aber allmählicher einsetzt.

Von den untersuchten Anionen J^- und NO_3^- übt besonders J^- deutlichen Einfluß auf die Filtrationsleistung aus. Nach Zusatz von 0,5 mMol NaJ/l zum Versuchsmedium ergibt sich eine direkte Steigerung der Filtrationsleistung. Höhere Jodidkonzentrationen (2 mMol/l) haben bereits Leistungsschwund der Muscheln zur Folge. Im Vergleich hierzu ist die direkte Reizwirkung von Nitrationen relativ geringer. Nitratkonzentrationen von 1 bzw. 5 mMol/l haben auf die Filtrationsleistung von Miesmuscheln mit durchgetrenntem Adduktormuskel eine etwas anregende Wirkung.

IV. Diskussion

Die Filtrationsrate einer Muschel hängt von der Stärke des Atemwasserstromes (Pumprate) und der Wirksamkeit des Filtrationsvorganges ab, welche wesentlich von der Leistung der Partikel zurückhaltenden und transportierenden Ciliensysteme und

der Schleimproduktion auf den Kiemen bestimmt wird. Auch nervös bedingte Reaktionen, die insbesondere in der Öffnungsregulation der Schalen und Siphonen erkennbar sind, wirken sich auf die Pumprate und die Filtrationsrate aus. Aus „Aquadag“ hergestellte Graphitpartikel von durchschnittlich etwa 5μ Größe können unter günstigen Bedingungen, wenn sie in relativ geringer Konzentration (bis etwa 200 Mill. Teilchen/l Medium) kurzfristig im Meerwasser suspendiert sind, von jungen und erwachsenen Miesmuscheln nahezu vollständig zurückgehalten werden. Bei hoher Partikelkonzentration (etwa 10 Mrd. Teilchen/l Medium) werden aber leicht mehr Partikel hindurchgelassen. Auch Beobachtungen von JÖRGENSEN (1949) und TAMMES u. DRAL (1955) sprechen dafür, daß Partikel dieser Größe unter ungünstigen Bedingungen in größeren Mengen die Kiemen unfiltriert passieren können. Bei Verwendung dieser Partikelgröße vorgenommene Messungen der Filtrationsrate lassen also Rückschlüsse auf die Wirksamkeit des Filtermechanismus bei den untersuchten Bedingungen zu.

MAGGINITIE (1941) sieht einen engen Zusammenhang zwischen der Nahrungsaufnahme der Muscheln und der Schleimproduktion auf den Kiemen: S. 20: „... I consider a pelecypod to be feeding when a sheet of mucus entirely covers the gills, at which time all particles in the water, however small they may be, are strained out by the mucus.“ „... it is to be expected that when the mucous sheet is absent, that is, when feeding is not taking place ...“ S. 18: „When disturbed, the pelecypods that I have investigated cease feeding at once, and, when brought into the laboratory, several days may elapse before they will feed naturally.“

Bei meinen Untersuchungen zeigten frisch gesammelte Exemplare eine ausgesprochen hohe Filtrationsrate, die in reinem Meerwasser und unter Hungerbedingungen fortlaufend abnimmt. Nach der Einwirkung eines mechanischen Reizes wie Wasserbewegung, Erschütterung, Loslösen des Tieres vom Substrat wird die Filtrationsrate vorübergehend erhöht. Da diese Steigerung sich über mehrere Stunden erstrecken kann, ist es wahrscheinlich, daß im Zusammenhang mit der erhöhten Kiemenventilation auch eine stärkere Schleimproduktion auf den Kiemen einsetzt. Für diese Annahme spricht auch die Beobachtung, daß gut zusammenhaltende Pseudofaeces gebildet werden und eine nahezu vollständige Partikelfiltration möglich ist. Ebenfalls bei langfristig unter Hungerbedingungen gehaltenen Tieren kann eine solche Steigerung nach Einwirkung eines kräftigen mechanischen Reizes auch nach Zusatz von Partikeln ohne jeglichen Nahrungswert beobachtet werden. Auch nach so einem groben Eingriff wie dem Durchschneiden des großen Adduktormuskels fällt die Kontinuität auf, mit der Muscheln filtrieren und gut zusammenhängende Pseudofaeces bilden können, was auch unter diesen Bedingungen auf eine beständige Schleimsekretion schließen läßt, die man aber nach MAGGINITIE (1941) nicht erwarten sollte. S. 18: „Except in cases where ... a pelecypod which has been cut open is not feeding.“ Es ist daher anzunehmen, daß die Beobachtungen von MAGGINITIE über das Aussetzen der Schleimproduktion bei der Einwirkung mechanischer Reize sich entweder in erster Linie nur auf solche Reize beziehen, die die Muscheln auch zum Schalenschluß und zu einem Einstellen ihrer Pumptätigkeit veranlassen und im wesentlichen auch nur für die Zeit des Schalenschlusses Gültigkeit haben, oder daß Änderungen solcher Art in der Schleimproduktion keinen wesentlichen Einfluß auf die Filtrationsrate haben. Diese letzte Erwägung scheint mir deshalb sinnvoll, da MAGGINITIE an anderer Stelle folgende Beobachtung wiedergibt (S. 22): „The mantle cavities of the four pelecypods (u. a. *Mytilus californianus*) were never free of mucus, and particles are at all times conveyed to and along the edges of the gills by mucus, but it is only at feeding times that the gills are covered by the sheet of mucus“! Allerdings ist es auch nicht ausgeschlossen, daß die Reaktionen von *Mytilus edulis* von denen der nahe verwandten *Mytilus californianus*,

an der MACGINNIE u. a. seine Beobachtungen gemacht hat, abweichen. Biologische Bedeutung scheint diesem positiven Reagieren der Miesmuschel nach Einwirkung mechanischer Reize zuzukommen, da in der Natur an den Standorten der Miesmuschel durch einsetzende Wasserbewegungen Nahrungsteilchen (Detritus) aufgewirbelt bzw. an die Muschel herangeführt werden können.

Auch nach Anoxybioseperioden kann die Filtrationsrate in Übereinstimmung mit der Vergrößerung des Ventilationsvolumens (vgl. FLÜGEL u. SCHLIEPER 1962) erhöht sein. Ein geordneter Filtrationsvorgang bei hoher Kiemenventilation ist wichtig für die Reinhaltung der Kiemen und damit für einen ungestörten Atmungsablauf, ebenso aber auch für den Nahrungserwerb, der während der Anoxybiose ausgesetzt hat.

Unter konstanten Laboratoriumsbedingungen konnte ich in Übereinstimmung mit JÖRGENSEN (1960) keine regelmäßigen rhythmischen Veränderungen der Aktivität von bei Ebbe trockenfallenden Miesmuscheln feststellen, wie sie von RAO (1954) in Übereinstimmung mit dem Gezeitencyclus gefunden worden waren. Im Watt an der Nordseeküste dagegen konnte von mir beobachtet werden, daß Miesmuscheln während der Ebbeperiode, auch wenn sie zu dieser Zeit von Wasser bedeckt bleiben, ihre Aktivität stark verringern. Hieraus muß geschlossen werden, daß es zur Ausprägung eines rhythmischen Verhaltens der Miesmuschel am natürlichen Standort nur durch die mit dem Gezeitenwechsel einhergehenden Veränderungen des Außenmediums kommt.

Die relativ schnell eintretende starke Abnahme der Filtrationsrate unter Ruhe- und Hungerbedingungen im Aquarium zeigt, daß eine Muschel ihre Bereitschaft zur Nahrungsaufnahme unter solchen Bedingungen stark einschränkt. Zur Erklärung ist anzunehmen, daß die Muschel bei Mangel an Nahrung zu einem reduzierten Hungerstoffwechsel übergeht (s. auch FLÜGEL u. SCHLIEPER 1962), bei dem aus Gründen der Energieersparnis der Atemwasserstrom nur in dem Maße aufrechterhalten wird wie es die Atmung erfordert, und die Filtration nur in dem Maße erfolgt, wie es zur Sauberhaltung der Kiemen nötig ist. Allein durch das Vorhandensein filtrierbarer Partikel ohne Nahrungswert im Meerwasser wird keine Steigerung der Filtrationsrate verursacht.

Mit zunehmender Tiergröße ergibt sich eine starke Abnahme der Filtrationsrate pro Gewichtseinheit. Die relativ hohe Filtrationsrate kleiner Individuen ist nicht nur im Zusammenhang mit der etwas höheren Stoffwechselintensität dieser Tiere zu sehen, sondern vor allem als Ausdruck ihres hohen Nahrungsbedarfs zu bewerten. Hierfür spricht auch die Beobachtung von JÖRGENSEN (1952b), daß kleine Miesmuscheln außer für die Aufrechterhaltung des Betriebsstoffwechsels einen relativ hohen Anteil der aufgenommenen Nahrung für den Baustoffwechsel verwerten.

Zur Erklärung der bei etwa 15°C beobachteten höheren gewichtsspezifischen Filtrationsrate erwachsener Muscheln im Frühjahr scheinen mir die im Laufe eines Jahres eintretenden Änderungen in der Gewebezusammensetzung der Miesmuschel (HENTSCHEL 1952) von Bedeutung zu sein, die auch Beziehungen zur Stoffwechselintensität der Tiere erkennen lassen (KRÜGER 1960).

Bei der Wirkung der Temperatur auf die Filtrationsrate ist die Anpassungstemperatur zu berücksichtigen. Ein Einfluß der Anpassungstemperatur läßt sich auf die nervöse Regulation der Öffnungsweite der Schalen und Siphonen am deutlichsten nach Überführung der Versuchstiere in hohe bzw. niedrige Temperaturen direkt beobachten. Auswirkungen, die auch in dem dazwischenliegenden Temperaturbereich exakter meßbar sind, zeigen sich in der Herzfrequenz (Tab. 4), der Pumprate (FLÜGEL u. SCHLIEPER 1962) und der Filtrationsrate. Die ermittelte Abhängigkeit der Filtrationsrate von der Temperatur stimmt mit den Ergebnissen, die FLÜGEL u. SCHLIEPER durch direkte Messung der Ausstromgeschwindigkeit des Atemwassers erzielten, insofern überein, als Pump- und Filtrationsrate in einem mittleren Temperaturbereich relativ ausgeglichen

sein können. Nach Anpassung ist die Filtrationsrate im Bereich von 10°—20° C weitgehend ausgeglichen. Eine ähnliche Beobachtung wurde auch von LOOSANOFF (1958) für die Pumprate der Auster *Crassostrea virginica* für den höheren Temperaturbereich von 16°—28° C gemacht. Außer der Abhängigkeit der Pumprate geht aber auch die der Filtrationswirksamkeit der Kiemen in die Abhängigkeit der Filtrationsrate von der Temperatur ein. Eine Aquariumstemperatur von 25° C wirkt sich bei längerer Einwirkung zunehmend schädigend auf den Filtrationsvorgang bei der Miesmuschel (aus der Kieler Förde) aus. Dieses wurde auch an Muscheln mit durchgetrenntem Adduktormuskel beobachtet. Ein Anpassungseffekt tritt in meinen Versuchen über die Filtrationsrate am ausgeprägtesten bei Temperaturen unterhalb von 10° C in Erscheinung. Nach langfristiger Anpassung kann auch noch bei 2° C eine Partikelfiltration festgestellt werden, nicht dagegen direkt nach Überführung aus höheren Temperaturen. — Bei einem Vergleich mit dem von BRUCE (1926) gemessenen Sauerstoffverbrauch langfristig an die Wassertemperatur angepaßter Miesmuscheln, der wegen der verschiedenen Fundorte nur bedingt zulässig ist, ergibt sich, daß das Verhältnis der für den Nahrungserwerb wichtigen Filtrationsrate zur Stoffwechselintensität bei Temperaturen über 20° C ungünstiger wird. Bei mittleren Temperaturen scheint dagegen zeitweise eine ungefähre Proportionalität zwischen Sauerstoffverbrauch und Filtrationsrate bei angepaßten Muscheln vorhanden zu sein.

Vergleicht man die salzgehaltsbezogenen Leistungskurven der Filtrationsrate von Ostsee- und Nordsee-Mytilus (Abb. 10 c), so zeigt sich, daß das Leistungsoptimum jeweils etwa in dem Salzgehaltsbereich liegt, an den die Muscheln in ihrem natürlichen Lebensraum angepaßt sind. Während die Filtrationsleistung von Ostsee-Mytilus (aus 15‰ S) direkt nach Überführung in Nordseewasser (etwa 30‰ S) deutlich gehemmt ist, zeigt Nordsee-Mytilus in Ostseewasser eine stark verringerte Filtrationsrate. Beim Vergleich der in verschiedenen Salzgehalten direkt nach Überführung und nach 7—10 tägiger Anpassung gemessenen Filtrationsraten zeigt sich, daß durch Anpassung der Salzgehaltsbereich, in dem Mytilus noch leistungsfähig ist, nach beiden Seiten vergrößert werden kann. Bei Nordsee-Mytilus ist der Effekt der Leistungsanpassungen in niedrigen Salzgehalten (10—20‰ S) größer. Ostsee-Mytilus zeigt dagegen im Bereich der höheren Salzgehalte (30—40‰ S) deutlichere durch Anpassung bedingte Leistungssteigerungen. Nach 7—10 tägiger Anpassung reagieren Nordsee-Mytilus und Ostsee-Mytilus nicht mehr so unterschiedlich als direkt nach Überführung (Abb. 10c, d). Wegen der großen Unterschiede, die sich schon für die Filtrationsraten verschiedener nahezu gleich großer Muscheln desselben Standortes ergeben, erscheint mir der geringfügige Unterschied in der Höhe der optimalen Filtrationsrate von Ostsee-Mytilus (aus etwa 15‰ S) und Nordsee-Mytilus, der sich an ausgesuchten Tieren ergab, ohne große Bedeutung. Für wichtiger halte ich die Erscheinung, daß im Brackwasserbereich unter 15‰ S die mit der Aussüßung des Wassers zunehmende Verringerung der Filtrationsleistung durch Anpassung nur wenig gesteigert werden kann. — Die beobachtete Leistungsanpassung innerhalb des Salzgehaltsbereiches, in dem Mytilus noch leistungsfähig ist, läßt sich z. T. auf zelluläre Reaktionen des Kiemengewebes (SCHLIEPER u. KOWALSKI 1956) zurückführen.

SCHLIEPER u. KOWALSKI (1958b) machten die Beobachtung, daß verschiedene organische Zellnahrungsstoffe und stickstoffhaltige Verbindungen im Außenmedium die Cilienschlagleistung bei isolierten Mytiluskiemenstücken beeinflussen können. Sowohl Messungen der Pumprate von FLÜGEL u. SCHLIEPER (1962) als auch meine eigenen der Filtrationsrate lassen Wirkungen bestimmter Konzentrationen solcher Stoffe auch auf ganze intakte Tiere erkennen. Eine Beeinflussung der Filtrationsrate durch Zusatz von Nahrungs- bzw. Stimulationsstoffen zum Außenmedium kann durch

Änderungen der Pump- und Filterleistung und durch solche nervöse Reaktionen der Muscheln hervorgerufen werden, die sich in Veränderungen der Öffnungsweite äußern. In einigen Serien wurde aber der große Adduktormuskel der Versuchstiere durchtrennt um Veränderungen der Schalenöffnung auszuschalten.

Bei der Wirkung einiger der untersuchten stimulierenden Substanzen (z. B. Arabinose, Succinat, Milchsäure, Jodid, Nitrat) fiel auf, daß sie nur in geringen Konzentrationen steigernd auf die Filtrationsrate wirken, in hohen Konzentrationen dagegen durch starke Reizwirkung Verringerung der Öffnungsweite der Siphonen bzw. auch der Schalen auslösen. Die Konzentrationen der untersuchten Stoffe, die Steigerungen der Filtrationsrate hervorrufen, liegen höher als die Konzentrationen der in normalem Meerwasser vorkommenden organischen Substanzen bzw. Jodid- oder Nitrationen. In der Natur sind solche stimulierten Steigerungen der Filtrationsrate deshalb wohl in erster Linie nach Nahrungsaufnahme bzw. Anoxybiose zu erwarten, wenn im Stoffwechsel der Miesmuschel wahrscheinlich größere Mengen Substanzen dieser Art auftreten. Es muß aber damit gerechnet werden, daß auch beim Kontakt mit den im natürlichen Meerwasser zeitweise auftretenden Substanzen und Organismen stimulierende Reizwirkungen auf die Muscheln ausgehen können.

Literaturverzeichnis

- BELJAEV, G. M. und TSHUGUNOVA, M. N. (1952): Die physiologischen Unterschiede zwischen den Mytili der Barentsee und der Ostsee. Vortr. d. Akad. d. Wiss. d. UdSSR, Ökologie **85**, No. 1, 233—236 (Russ.). — BRUCE, J. R. (1926): The respiratory exchange of mussel (*Mytilus edulis*). Biochem. J., **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 lamellibranches. 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. U.S. **54**, 157—185. — DAM, L. VAN (1935): On the utilisation of oxygen by *Mya arenaria*. Journ. exp. Biol. **12**, 86—94. — DAM, L. VAN (1954): On the respiration in scallops (Lamellibr.). Biol. Bull., **107**, 192—202. — DRZYCIMSKI, J. (1960): The influence of the environment on the shape of *Mytilus edulis* (L.) shell. Vortrag v. d. International Council for the Explor. of the Sea, Baltic-Belt Seas Committee No. 80. — ERMAN, P. (1961): Atmungsmessungen an Geweben und Gewebehomogenaten der Miesmuschel (*Mytilus edulis* L.) aus Brack- u. Meerwasser. Kieler Meeresf. **17**, 176—189. — FLÜGEL, H. und SCHLIEPER, C. (1962): Der Einfluß physikalischer und chemischer Faktoren auf die Pumprate der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresf. **18**, 51—66. — FOX, D. L., SVERDRUP, H. N. and CUNNINGHAM, J. P. (1937): The rate of water propulsion by the California mussel. Biol. Bull., Woods Hole, **72**, 417—438. — GALTSOFF, P. S. (1928): The effect of temperature on the mechanical activity of the gills of the oyster (*Ostrea virginica* Gm). J. gen. Physiol. **11**, 415—431. — GRAY, J. (1928): Ciliary movement. Cambridge Univ. Press, 1928. — HARANGHY, L. VON (1942): Die Muschelvergiftung als biologisches Problem auf Grund der neueren diesbezüglichen Ursachenforschung. Helgoländer Wiss. Meeresunters., **2**, 279—352. — HENTSCHEL, J. (1952): Die Nährstoffgehalte der Miesmuschel *Mytilus edulis* und der Klammmuschel *Mya arenaria* in ihren jahreszeitlichen Schwankungen. Helgol. Wiss. Meeresunters. **4**, 8—99. — HILL, A. V., and 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. — HOPKINS, A. E. (1931): Temperature and shell movements of oysters. Bull. U.S. Bur. Fish., **47**, 1—14. — HOPKINS, A. E. (1932a): Chemical stimulation by salts in the oyster, *Ostrea virginica*. J. exp. Zool., **61**, 14—27. — HOPKINS, A. E. (1932b): Sensory stimulation of the oyster, *Ostrea virg.*, by chemicals. Bull. Bur. Fish., **47**, 249—261. — HOPKINS, A. E. (1933): Experimentation on the feeding behaviour of the oyster *Ostrea gigas*. J. exp. Zool., **64**, 469—494. — HOPKINS, A. E. (1936): Adaptation of the feeding mechanism of the oyster (*O. gigas*) to changes in salinity. Bull. U.S. Bur. Fish. **48**, 345—363. — JÖRGENSEN, C. B. (1949): The rate of feeding by *Mytilus* in different kinds of suspension. J. mar. biol. Ass. U.K., **28**, 333—344. — JÖRGENSEN, C. B. (1952a): On the relation between water transport and food requirements in some marine filter-feeding invertebrates. Biol. Bull., Woods Hole, **103**, 356—363. — JÖRGENSEN, C. B. (1952b): Efficiency of growth in *Mytilus*

edulis and two gastropod veligers. Nature, Lond., 170, 714. — JÖRGENSEN, C. B. (1955): Quantitative aspects of filter feeding in invertebrates. Biol. Rev., 30, 391—454. — JÖRGENSEN, C. B. (1960): Efficiency of particle retention and rate of water transport in undisturbed lamellibranchs. Journ. du Cons. Intern. pour l'exploration de la mer, Vol. 26, No 1, 94—116. — JÖRGENSEN, B. and GOLDBERG, E. D. (1953): Particle filtration in some ascidians and lamellibranchs. Biol. Bull., Woods Hole, 105, 477—489. — KRÜGER, F. (1960): Zur Frage der Größenabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von *Mytilus edulis* L. Helgol. Wiss. Meeresunters., 7, 125—148. — LAGERSPETZ, K. und STRKKA, A. (1959): Versuche über den Sauerstoffverbrauch von *Mytilus edulis* aus dem Brackwasser der finnischen Küste. Kieler Meeresf., 15, 89—96. — LOOSANOFF, V. L. (1942): Shell movements of the edible mussel, *Mytilus edulis* (L.) in relation to temperature. Ecology, 23, 231—237. — LOOSANOFF, V. L. (1958): Some aspects of behavior of oysters at different temperatures. Biol. Bull., Woods Hole, 114, 57—70. — LOOSANOFF, V. L., and ENGLE, J. B. (1947): Feeding of oysters in relation to density of microorganisms. Science, 105. — LOOSANOFF, V. L., and NOMEJKO, C. A. (1946): Feeding of oysters in relation to tidal stages and to periods of light and darkness. Biol. Bull., Woods Hole, 90, 244—264. — LOOSANOFF, V. L., and TOMMERS F. D. (1948): Effect of suspended silt and other substances on rate of feeding of oysters. Science, 107, 69—70. — MACGINNIE, G. E. (1941): On the method of feeding of four pelecypods. Biol. Bull., W. H., 80, 18—25. — MACGINNIE, G. E. (1945): The size of mesh openings in mucous feeding nets of marine animals. Biol. Bull., W. H., 88, 107—111. — NELSON, T. C. (1935): Water filtration by the oyster and a new hormone effect thereon. Anat. Rec., 64, 68. — NELSON, T. C. (1936): Water filtration by the oyster and a new hormone effect upon the rate of flow. Proc. Soc. Exp. Biol., N.Y., 34, 189—190. — NELSON, T. C. (1941a): On the locus of action of diantlin upon the oyster's gills, as revealed by the effects of acetylcholine, eserine, adrenaline. Anat. Rec., 81, 88. — NELSON, T. C. (1941b): Stimulation by the sperm of *O. cristata* of the pumpage in *O. (Gryphaea) virginica*. Anat. Rec., 81, 88. — NELSON, T. C. and ALLISON, J. A. (1940): On the nature of action of diantlin; a new hormone-like substance carried by the spermatozoa of the oyster. J. exp. Zool., 85, 299—338. — RAO, K. P. (1953): Rate of water propulsion in *Mytilus californianus* as a function of latitude. Biol. Bull., W. H., 104, 171, 81. — RAO, K. P., (1954): Tidal rhythmicity of rate of water propulsion in *Mytilus*, and its modifiability by transplantation. Biol. Bull., W. H., 106, 353—359. — REMANE, A., and SCHLIEPER, C. (1958): Die Biologie des Brackwassers. Stuttgart. — ROTTHAUWE, H.-W. (1958): Untersuchungen zur Atmungsphysiologie und Osmoregulation bei *Mytilus edulis* mit einem kurzen Anhang über die Blutkonzentration von *Dreissensia polymorpha* in Abhängigkeit vom Elektrolytgehalt des Außenmediums. Veröffentl. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven, 5, 143—159. — SCHLIEPER, C. (1929): Über die Einwirkung niederer Salzkonzentrationen auf marine Organismen. Vergl. Physiologie 9, 478—514. — SCHLIEPER, C. (1955a): Über die physiologischen Wirkungen des Brackwassers. (Nach Versuchen an der Miesmuschel *Mytilus edulis*). Kieler Meeresf. 11, 22—33. — SCHLIEPER, C. (1955b): Die Regulation des Herzschlages der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. bei geöffneten und geschlossenen Schalen. Kieler Meeresf. 11, 139—148. — SCHLIEPER, C. (1955c): Praktikum der Zoophysologie. Zweite neubearbeitete und erweiterte Auflage, Verlag Gustav Fischer, Stuttgart. — SCHLIEPER, C. (1958): New observations on the physiology of ciliated cells. Intern. Congress of Zool. Lond. pp. 542—547. — SCHLIEPER, C., and KOWALSKI, R. (1956): Quantitative Beobachtungen über physiologische Ionenwirkungen im Brackwasser. Kieler Meeresf. 12. — SCHLIEPER, C., and KOWALSKI, R. (1957): Weitere Beobachtungen zur ökologischen Physiologie der Miesmuschel *Mytilus edulis*. Kieler Meeresf. 13, 3—10. — SCHLIEPER, C., and KOWALSKI, R. (1958a): Ein zellulärer Regulationsmechanismus für erhöhte Kiemenventilation nach Anoxybiose bei *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresf., 14, 42—47. — SCHLIEPER, C., and KOWALSKI, R. (1958b): Der Einfluß gelöster organischer Zellnahrungsstoffe und anorganischer stickstoffhaltiger Verbindungen auf die Cilienaktivität der isolierten Kiemen von *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresf., 14, 114—129. — SCHLIEPER, C., KOWALSKI, R. und ERMAN, P. (1958): Beitrag zur ökologisch-physiologischen Charakterisierung des borealen Lamellibranchiers *Modiolus modiolus* L. Kieler Meeresf. 14, 3—10. — SMITH, R. J. (1958): Filtering efficiency of Hard Clams in mixed suspensions of radioactive phytoplankton. Proceedings of the National Shellfisheries Association, Vol. 48, 115—124. — TAMMES, P. M. L. and DRAL, A. D. G. (1955): Observations on the straining of suspensions by mussels. Arch. Neerl. Zool., 11, 87—112. — 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. Neerl. d. Zool., 10, 171—239. — WALLENGREN (1905): Zur Biologie der Muscheln. I. Die Wasserströmungen. II. Die Nahrungsaufnahme. Univ. Arsskrift. N.F., Afd. 2, 1, 1—64. — WHITE, K. M. (1937): *Mytilus*. L.M.B.C. Memoirs 31, 1937. — WILLEMSEN, J. (1952): Quantities of water pumped by mussels (*Mytilus edulis*) and cockles (*Cardium edule*). Arch. Neerl. Zool. 10, 153—160. — WOORTMANN, Kl. D. (1926): Beiträge zur Nervenphysiologie von *Mytilus edulis*. Z. vergl. Physiol. 4, 488—527. — YONGE, C. M. (1928): The absorption of glucose by *Ostrea edulis*. Journ. Mar. Biol. Assoc. 15, 643—653. — ZEUTHEN, E. (1947): Body size and metabolic rate in the animal Kingdom with special regard to the marine micro fauna. C. R. Lab. Carlsberg, Ser. Chim. 26, 17—161.