

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

Die Bedeutung von Nahrungsfaktoren für das Wachstum von *Mytilus edulis* L. in der Kieler Förde und im Nord-Ostsee-Kanal¹⁾

von ROLF BOJE

Zusammenfassung: Miesmuscheln gleicher Anfangslänge vom Kieler Olympiahafen wurden 1961 in der Kieler Förde und im Nord-Ostsee-Kanal ausgesetzt und Untersuchungen über ihr Wachstum und dessen Abhängigkeit vom Nahrungsangebot und anderen Umweltfaktoren durchgeführt. Die Aufnahme und Verdauung der Nahrung, die Bedeutung von Nahrungsfaktoren für das Wachstum und die Beziehung zwischen abfiltrierter organischer Substanz und Zunahme der Weichteilgewichte wird diskutiert.

Unter gleichen Aktivitätsbedingungen zeigen Muscheln bei großem Nahrungsangebot ein schnelles Wachstum und bilden niedrige Schalen- und hohe Weichteilgewichte aus (Innenförde), bei kleinem Nahrungsangebot erfolgt das Wachstum langsam und ist durch hohe Schalen- und niedrige Weichteilgewichte gekennzeichnet (Außenförde). Besonders wichtig für die Muschelernährung ist Nannoplankton und „junger“ (noch wenig zersetzter) organischer Detritus.

Das gute Sommerwachstum an den Untersuchungsstellen ist Ausdruck der bei steigender Wassertemperatur erhöhten Aktivität der Tiere. Im Herbst finden sich bei Muscheln gleicher Länge größere Schalengewichte als im Frühjahr. Das höchste Weichteilgewicht besitzen Miesmuscheln vor Beginn der Laichzeit im Juni.

Im Sommer und Herbst wird während der Untersuchungszeit 20—30% der abfiltrierten organischen Substanz als Weichteilgewicht festgelegt (Berechnungen unter Verwendung der Filtrationsraten von THEEDE 1963). Diese Werte erniedrigen sich bei großer Häufigkeit von stark zersetztem organischem Detritus, wie er im Frühjahr an den Untersuchungsstellen auftritt.

The Dependence of Growth of the Mussel (*Mytilus edulis* L.) upon Food Conditions in the Kiel Fjord and the Kiel Canal (Summary): Mussels of the same length of the Kiel Olympia Harbour were brought to different places of the Kiel Fjord and the Kiel Canal in 1961, investigations of growth and its dependence from food conditions and other factors of the environment were carried out. Uptake and digestion of food, importance of food-factors for growth and relation between filtered organic material and increase of meat-weight are discussed.

Under the same conditions of activity mussels show quick growth connected with low shell-weights and high meat-weights, if there is much food in the water (Inner Fjord), if conditions of food are poor, slow growth occurs with high shell-weights and low meat-weights (Outer Fjord). Nanoplankton and "young" detritus, which is not decomposed much, are most important as a source of food for mussels.

Good growth in summer is due to high activity of the animals because of rising temperature in the water. Mussels of the same length have higher shell-weights in autumn than in spring. The highest meat-weight occurs before the beginning of spawning-season in June.

During the time of investigations in summer and autumn 20—30% of the filtered organic material is fixed as meat-weight of the animals (Calculations made by using the filtration-rates of THEEDE 1963). These values are lower, if decomposed organic detritus is abundant in the water, as it happens in the Kiel Fjord and the Kiel Canal in spring.

I. Einführung

Filtrierende Organismen bilden im marinen Lebensraum ein wichtiges Zwischen- und Endglied aller Nahrungsketten. Sie sind Erstkonsumenten von Plankton und Detritus.

¹⁾ Die vorliegenden Untersuchungen stellen die gekürzte und bearbeitete Dissertation des Verfassers dar (Kiel, Math.-Nat. Fakultät 1964). Der Autor dankt seinem verehrten Lehrer Prof. Dr. J. Krey für die Anregung zu dieser Arbeit und das ständige Interesse bei ihrer Durchführung.

Filtrierer tragen sowohl im Pelagial als auch im Benthos wesentlich zur Konzentration von organischer Substanz bei.

Messungen des Wachstums filtrierender Organismen sind häufig ausgeführt worden. Aus methodischen Gründen wurden dabei sessile Benthosorganismen bevorzugt und unter diesen die wirtschaftlich wichtigen Austern und Miesmuscheln. Die Fragestellung war vorwiegend praktischer Art; zum Beispiel interessierte, welche Gebiete zur Anlage von Miesmuschelkulturen geeignet sind und in welcher Weise die Temperatur das Wachstum beeinflusst.

Auch das Nahrungsangebot ist berücksichtigt worden. Man setzte das Muschelwachstum in Beziehung zur Häufigkeit bestimmter Planktongruppen, die man als wichtig für die Muschelernährung ansah.

Die Art des Nahrungserwerbs bei filtrierenden Muscheln zeichnet sich durch sehr geringe Selektionsmöglichkeiten aus. Mit dem abfiltrierten Material gelangt Plankton und Detritus sehr unterschiedlicher Zusammensetzung in den Darm. Daher erscheint es nicht gerechtfertigt, das Wachstum nur mit der Häufigkeit bestimmter Planktonformen in Zusammenhang zu bringen. Vor allem bleiben bei allen früheren Arbeiten die organischen Bestandteile des Detritus unberücksichtigt, auf deren Wert als Nahrungsquelle für filtrierende Muscheln bereits PETERSEN und JENSEN (1911) aufmerksam machten.

Es hatte auch methodische Gründe, warum die bisherigen Untersucher nur Planktonzählungen durchführten. Erst seit einiger Zeit gibt es Methoden, die den Nahrungsgehalt eines Wasserkörpers vollständig erfassen. Dabei werden Wasserproben über Papierfilter filtriert und an dem konzentrierten Material chemische Bestimmungen ausgeführt.

In der vorliegenden Arbeit wurde der Eiweißgehalt der Proben als Albuminäquivalent erfaßt, die gesamte organische Substanz durch Feststellung des Glühverlustes. Der Albuminwert ist ein gutes Maß für die Biomasse, aus ihm wird durch Umrechnung die lebende organische Substanz ermittelt. Die Differenz zwischen der bestimmten gesamten organischen Substanz und dem errechneten lebenden Anteil ergibt die vorhandene Menge an organischem Detritus.

Nicht alle auf diese Weise ermittelte organische Substanz wird von gleichem Nahrungswert für Muscheln sein. Darum ist es nötig, die chemischen Bestimmungen mit Planktonzählungen zu kombinieren, die über die qualitative Zusammensetzung der Nahrung Aufschluß geben.

Ziel der Untersuchungen war es, festzustellen, welche Bedeutung Art und Menge des Nahrungsangebotes unter natürlichen Verhältnissen für das Wachstum eines marinen Filtrierers besitzen und welcher Prozentsatz des abfiltrierten Materials von den Tieren für das Wachstum verwertet werden kann.

Miesmuscheln der gleichen Anfangslänge vom Kieler Olympiahafen wurden in verschiedenen Jahreszeiten an zwei Orten der Kieler Förde und an einer Stelle des Nord-Ostsee-Kanals ausgesetzt und ihr Wachstum sowie der Nahrungsgehalt des Wassers regelmäßig kontrolliert. Die Lage der Untersuchungsorte ist Abbildung 1 zu entnehmen. Außer dem Nahrungsangebot sind Temperatur und Salzgehalt bestimmt worden, da diese Faktoren über eine Veränderung der Aktivität der Tiere Einfluß auf das Wachstum nehmen.

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 1)

Abb. 1: Lage der Untersuchungsstationen für die Aussetzungsexperimente und Plan des Olympiahafens.

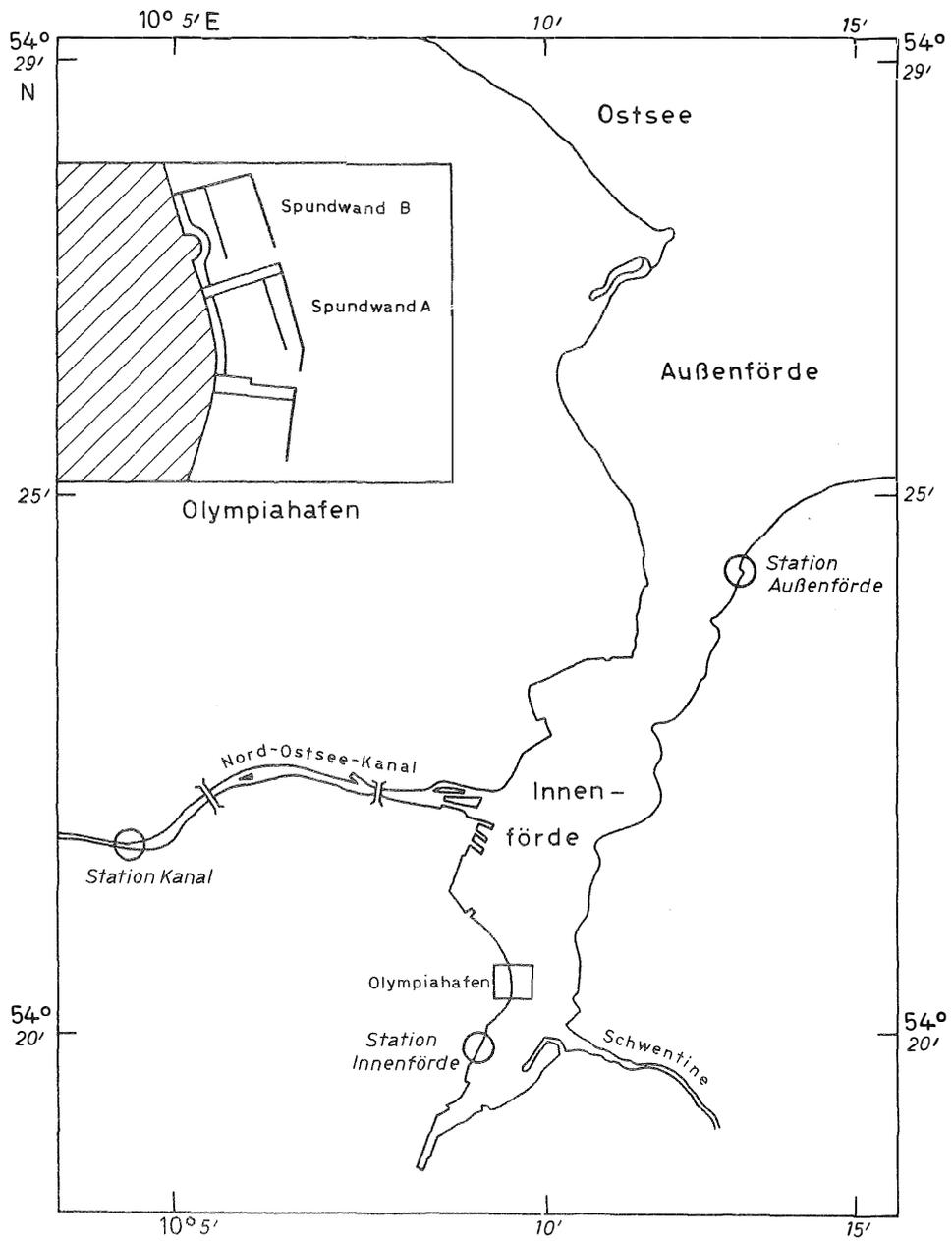
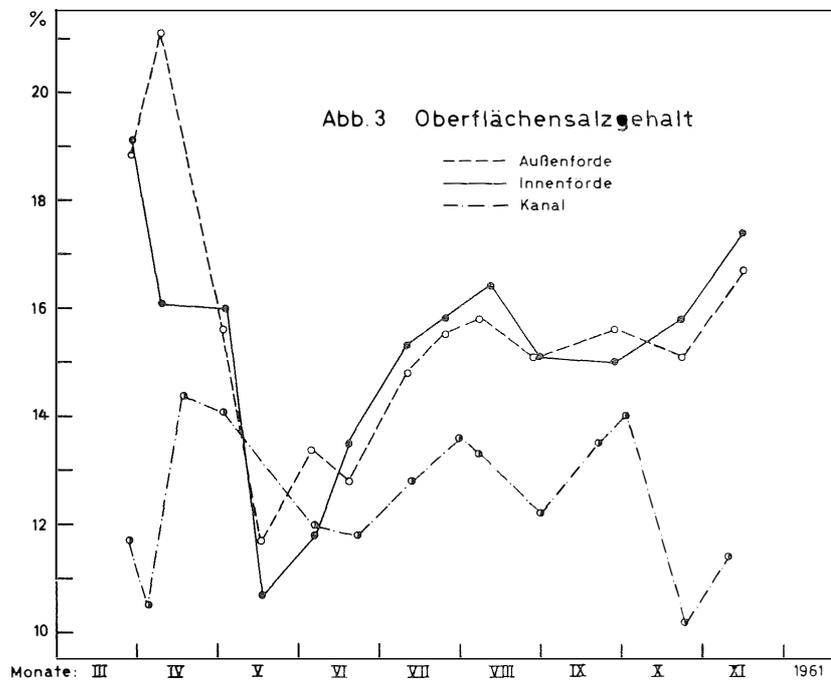
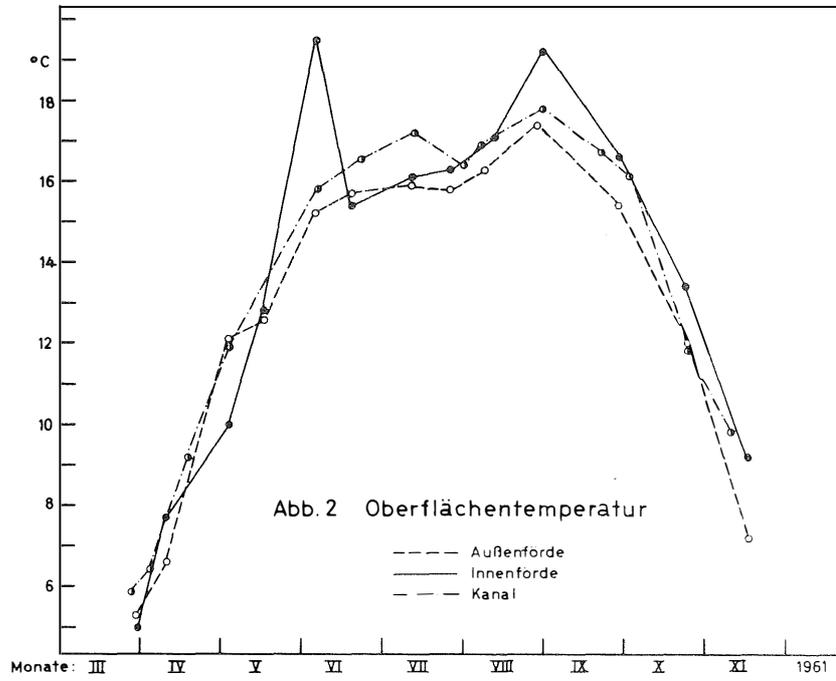


Abb.1 Lage der Untersuchungsorte

Tafel 1 (zu R. Boje)



Tafel 2 (zu R. Boje)

An den Muscheln des Kieler Olympiahafens wurden monatliche Bestimmungen der als Wachstumsmaß verwendeten Muschleigenschaften durchgeführt. Damit war es möglich, das Verhalten der Tiere am ursprünglichen Standort mit dem Verhalten der Tiere zu vergleichen, die an verschiedenen Orten angesiedelt worden waren.

II. Material und Methoden

Die Wasserproben wurden in Abständen von 2—3 Wochen an den Untersuchungs-orten entnommen. An Ort und Stelle wurde eine Probe zur Bestimmung des Salzgehaltes und eine für die Planktonzählung abgefüllt. In der Regel fand die Filtration des Wassers 1—3 Stunden nach Probennahme statt. Vor der Filtration wurde das Probenwasser durch Gaze Nr. 3 (Maschenweite 333 μ) vorfiltriert. Der Gazerückstand ist unter dem Binokular bestimmt und gezählt worden.

Die Temperatur des Oberflächenwassers wurde auf $\frac{1}{10}$ Grad genau gemessen.

Die Salzgehaltswerte wurden nach zwei Verfahren bestimmt; entweder mit dem ZEISS'schen Eintauchrefraktometer (Genauigkeit $\pm 0,1\%$) oder durch potentiometrische Chloridbestimmung (Genauigkeit $\pm 0,01\%$). Der Salzgehalt wird auf $0,1\%$ genau angegeben.

Zur Ermittlung des Sestongewichtes wurden von jeder Wasserprobe 500, 750 oder 1000 ml über gehärtete Papierfilter (Schleicher und Schüll 575, \varnothing 38 mm, mittlere Porenweite 1,5 μ) und die jeweils doppelte Wassermenge über Blaubandfilter (Schleicher und Schüll 589 III, \varnothing 64 mm, mittlere Porenweite 2,2 μ) filtriert. Die Menge des filtrierten Wassers wurde dem zu erwartenden Sestongewicht angepaßt. Zur Filtration diente ein halbautomatisches Filtriergestell. Das Vakuum wurde durch eine Wasserstrahlpumpe erzeugt. Beide Sestongewichte sind nach dem von KREY (1950) beschriebenen Verfahren mit einer Torsionswaage gemessen worden. Die Genauigkeit beträgt $\pm 0,01$ mg.

Nach Feststellung des Sestongewichtes wurden die Blaubandfilter in Porzellantiegeln zur Ermittlung der organischen Substanz bei einer Temperatur von 500° C im Muffelofen 4 Stunden lang verascht. In der Zeit von 4 Stunden ist die Anheizzeit des Muffelofens von einer halben Stunde mit enthalten. Nach dreistündiger Abkühlung im Exsikkator über Silikagel wurden die Tiegel auf der Analysenwaage auf 0,1 mg genau gewogen. Leer- und Volltiegel sind gleich behandelt worden. Das Tiegelergewicht wurde nach jeder Veraschung erneut bestimmt. Veraschte Leerfilter ergaben in Vorversuchen nie mehr als 0,1 mg Rückstand. Die Genauigkeit der Methode kann mit $\pm 0,1$ mg angegeben werden.

Das mit Hilfe gehärteter Papierfilter gewonnene Seston wurde zur Bestimmung des Albuminäquivalents benutzt. Es fand die Methode von KREY Anwendung (KREY 1951; KREY, BANSE und HAGMEIER 1957). Die Genauigkeit der Bestimmung beträgt ± 10 μ g Albuminäquivalent.

Die Planktonzählungen wurden mit dem umgekehrten Mikroskop nach der Methode von UTERMÖHL durchgeführt (letzte Zusammenfassung: UTERMÖHL 1958). Zur Füllung der 25-ml-Kammern fand eine Füllkammer Verwendung. Die Proben wurden nach 24-stündiger Sedimentation gezählt. Die Zählstreifen sind diametral gelegt worden. Dieses von UTERMÖHL 1958 beschriebene Verfahren hat sich gut bewährt. Bei Kammern mit 25 mm Durchmesser und 500 mm² Bodenfläche erhält man sehr

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 2)

Abb. 2: Oberflächentemperatur an den Versuchsorten.

Abb. 3: Oberflächensalzgehalt an den Versuchsorten.

günstige Umrechnungsfaktoren. Das mehrfach gezählte Mittelfeld ergibt im allgemeinen keine Verfälschung der Resultate. Nur wenn seltenere Formen sich zufällig in diesem Kammerbereich befinden, ist größere Aufmerksamkeit geboten.

Das Plankton wurde in Gruppen gezählt, die nach systematisch-ökologischen Gesichtspunkten aufgestellt worden waren: unbeschulte Flagellaten, beschulte Flagellaten, planktische Diatomeen, Bodendiatomeen und sonstige Planktonformen. Die jeweils angewandten Vergrößerungen werden bei den Ergebnissen mitgeteilt. Innerhalb einer Gruppe wurden alle Arten bestimmt, die mengenmäßig einen größeren Anteil am Gesamtplankton ausmachten. Es ist zwischen Formen über 50 μ und solchen unter 50 μ unterschieden worden. Damit wird eine Vorstellung über die Häufigkeit des Nannoplanktons ermöglicht.

Alle Schalenmessungen zur Ermittlung des Muschelwachstums erfolgten an Tieren mit fest geschlossener Schale. Die Genauigkeit der Messung beträgt $\pm 0,05$ mm.

Vor den Gewichtsbestimmungen sind die Muscheln bis zu einer Woche im Institutsaquarium gehalten worden. Danach konnte als sicher gelten, daß die Tiere keinen Sand mehr in ihrem Verdauungstrakt enthielten, der die Weichteilgewichte verfälscht hätte. Ein Wachstum fand im Aquarium nicht statt. In einigen Fällen kann es jedoch zum Abbläichen von Muscheln gekommen sein. Das war dann möglich, wenn die Tiere laichreif waren und die Wassertemperatur im Aquarium höher lag als an den Ursprungsarten.

Um eine vollständige Schalenöffnung zu bewirken, sind die Muscheln im Trockenschrank bei 125° C abgetötet worden. Anschließend ließ sich das Muschelfleisch mit einem Skalpell aus den Schalen entfernen, ohne daß diese zerstört wurden. Schalen und Fleisch wurden getrennt in Wägegläschen mit Glasschliffdeckeln überführt. Die Muschelschalen wurden sorgfältig von anhaftenden Byssusfäden, Seepockenresten, Algen etc. gereinigt.

Nach sechsständigem Trocknen bis zur Gewichtskonstanz bei 100° C im Trockenschrank sind die Wägegläschen 20—40 Stunden im Exsikkator über Silikagel aufbewahrt worden. Die Wägung der verschlossenen Wägegläschen erfolgte auf $\pm 0,1$ mg genau (Angabe der Ergebnisse in mg). Leere Wägegläschen wurden analog behandelt. Die Trockenzeit konnte auf 2—3 Stunden beschränkt werden.

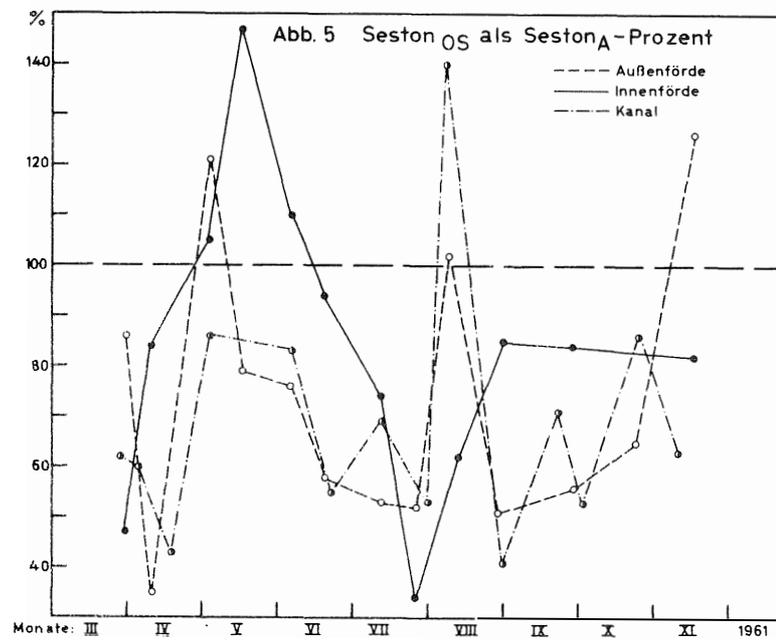
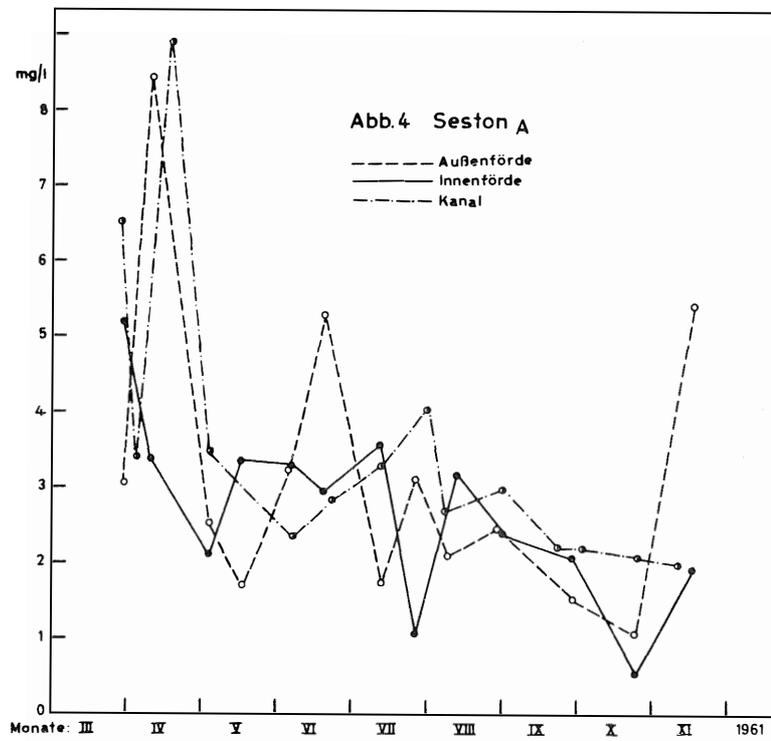
Die monatlichen Untersuchungen von Muscheln des Kieler Olympiahafens wurden an verschiedenen Größenklassen durchgeführt. Damit sollte festgestellt werden, ob jahreszeitliche Unterschiede der als Wachstumsmaß verwandten Eigenschaften bei Tieren verschiedener Größe vorhanden sind. Bei der Aufstellung der Klassen diente die Schalenlänge als Bezugsgröße. Zu einer Größenklasse wurden Tiere gerechnet, die sich in der Länge um nicht mehr als ± 1 mm unterschieden. Von jeder Klasse wurden bei 20 Tieren Länge, Höhe und Breite der Schalen gemessen. Zur Gewichtsbestimmung sind 20 Tiere bei Klasse 1,5 und 2,0 verwendet worden, 10 Tiere bei Klasse 3,0 und 8 Tiere bei Klasse 4,0.

Für die Aussetzungsexperimente sind Muscheln der Klasse 2,0 verwendet worden, da Tiere dieser Größenklasse noch ein sehr intensives Wachstum zeigen (und daher eventuelle Wachstumsunterschiede deutlicher ausgebildet sind als bei langsam wachsenden Muscheln). Die Tiere wurden im Aquarium des Instituts auf Holzbrettern (40 \times 10 cm) angesiedelt. Nach einer Woche hatten sie sich mit Byssusfäden festgesponnen und

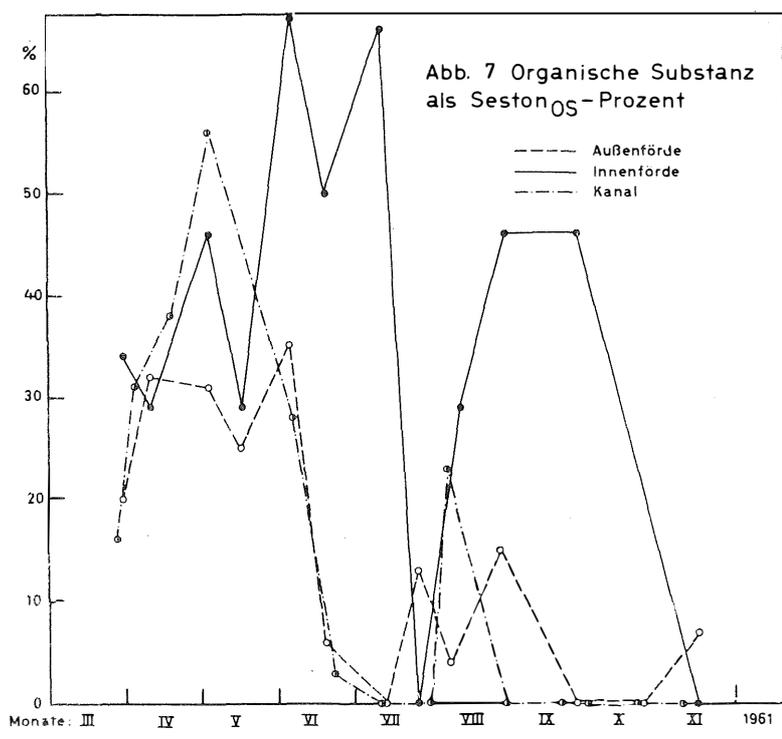
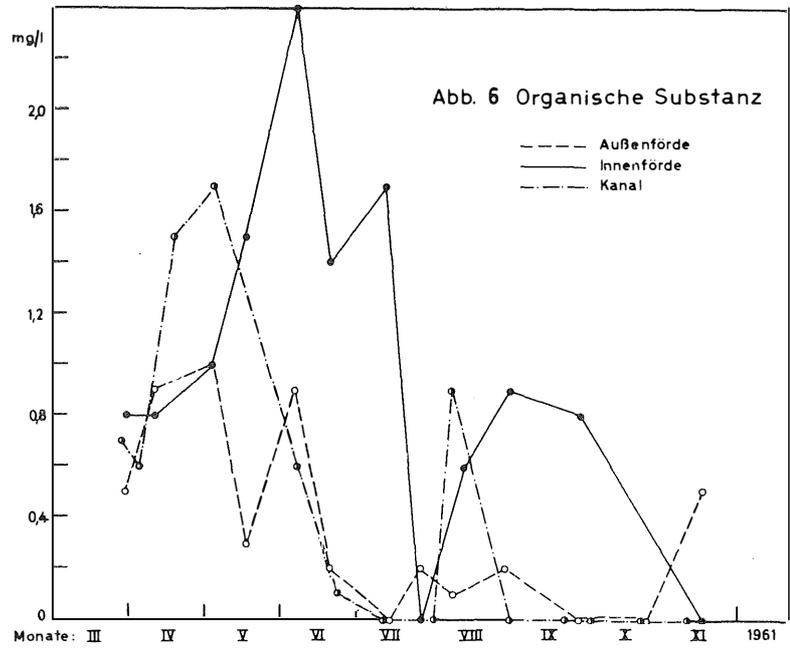
Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 3)

Abb. 4: Seston_A-Gehalt an den Versuchsorten.

Abb. 5: Seston_{OS}-Gehalt an den Versuchsorten (dargestellt als Prozent von Seston_A).



Tafel 3 (zu R. Boje)



Tafel 4 (zu R. Boje)

konnten zu den Untersuchungsorten transportiert werden. Zu Beginn befanden sich auf jedem Versuchsbrett 200 Tiere, von denen jeweils 20 in Abständen von 35—40 Tagen zur Bestimmung des Wachstums entnommen wurden. Die Muschelbretter wurden vertikal in Rahmen aus verzinktem Bandeisen (53×53 cm Grundfläche, 35 cm Höhe) aufgehängt und in 1,5 m Tiefe auf den Boden versenkt. Die unten beschwerten Rahmen wurden an Brückenpfählen befestigt und zur Gewinnung einer Muschelprobe kurzfristig aus dem Wasser entfernt.

III. Ergebnisse

A. Umweltfaktoren

1. Temperatur und Salzgehalt

Der Jahresgang der Temperatur ist deutlich ausgeprägt (Abbildung 2). Von Juni bis September herrschen relativ gleichförmige Temperaturen. Die Unterschiede, die an den Untersuchungsorten auftreten, sind sehr gering. Nur in der Innenförde kommt es vorübergehend zu etwas stärkeren Erwärmungen.

Die erheblichen Schwankungen des Salzgehaltes (Abbildung 3) in Außen- und Innenförde beweisen die Einheitlichkeit dieses Seegebietes, im Mai und Juni ist der Salzgehalt in Außen- und Innenförde niedriger als in den übrigen untersuchten Monaten. Der relativ abgeschlossene Kanal zeigt andere Bedingungen, der mittlere Salzgehalt ist niedriger, die Schwankungen des Salzgehaltes sind nicht so groß wie an den anderen Orten. Das beweist eine Zusammenstellung der Mittelwerte und des Schwankungsbereiches an den drei Untersuchungsorten (Tabelle 1).

Tabelle 1
Mittelwerte und Schwankungsbereich des Salzgehaltes an den Untersuchungsorten

	Mittelwert (‰)	Schwankungsbereich (‰)	Probenzahl
Außenförde	15,5	11,7—21,1	13
Innenförde	15,2	10,7—19,1	13
Kanal	12,5	10,2—14,4	14

2. Das Seston und seine Zusammensetzung

Das Seston_A¹⁾ (Abbildung 4) ist im Frühjahr in der Außen- und Innenförde und im Kanal sehr hoch. Im Sommer und Herbst ist der Sestongehalt im Kanal relativ konstant, an den anderen Orten gibt es große Unterschiede im Sestongewicht der einzelnen Proben.

¹⁾ Als „Seston_A“ wird in dieser Arbeit das Seston bezeichnet, das nach Wägung zur Bestimmung des Albuminäquivalents verwendet wurde (Filter Schleicher und Schüll 575). „Seston_{OS}“ ist das Seston auf den Blaubandfiltern (Filter Schleicher und Schüll 589 III). Dieses wurde nach Feststellung des Sestongewichtes verascht, um die organische Substanz zu ermitteln.

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 4)

Abb. 6: Gehalt an organischer Substanz an den Versuchsorten.

Abb. 7: Organische Substanz dargestellt als Prozent von Seston_{OS}.

Die $Seston_{OS}$ -Werte stimmen fast nie mit den $Seston_A$ -Werten überein. Um die Frage zu beantworten, ob das Verhältnis von $Seston_A$ zu $Seston_{OS}$ an verschiedenen Orten und zu verschiedenen Zeiten charakteristische Unterschiede aufweist, wurde das $Seston_{OS}$ als Prozent von $Seston_A$ berechnet und in Abbildung 5 dargestellt. In der Innenförde sind die Werte für das $Seston_{OS}$ als $Seston_A$ -Prozent meistens höher als an den anderen Orten.

Klar ausgedrückt werden die Unterschiede von Außenförde, Innenförde und Kanal durch die Mittelwerte und den Schwankungsbereich der Sestonwerte an den drei

Tabelle 2
Mittelwerte und Schwankungsbereich des Sestons an den
Untersuchungsorten

	Mittelwert (mg/l)		Schwankungsbereich (mg/l)		% $Seston_{OS}$ in $Seston_A$	Probenzahl
	$Seston_A$	$Seston_{OS}$	$Seston_A$	$Seston_{OS}$		
Außenförde . . .	3,21	2,30	1,08—8,44	0,70—6,81	72	13
Innenförde . . .	2,88	2,43	1,07—5,20	0,36—4,95	84	12
Kanal	3,50	2,26	1,98—8,89	1,17—4,05	65	14

Orten (Tabelle 2). Während die Verhältnisse in der Außenförde und im Kanal vergleichbar sind, fällt in der Innenförde auf, daß sich $Seston_{OS}$ und $Seston_A$ relativ wenig voneinander unterscheiden. Hier beträgt der prozentuale Anteil des $Seston_{OS}$ am $Seston_A$ 84%, in Außenförde und Kanal liegen die Werte bei 72% und 65%.

Zwischen den Untersuchungsorten Außenförde, Innenförde und Kanal bestehen charakteristische Unterschiede im Gehalt an organischer Substanz (Abbildung 6). In Außenförde und Kanal tritt im Frühjahr viel organische Substanz auf. Danach sind die Werte niedrig und liegen zum Teil unter der Bestimmbarkeitsgrenze von 0,1 mg. Im Mittel ist in der Innenförde mehr organische Substanz vorhanden als in Außenförde und Kanal. Die Werte haben ein Maximum im Mai, Juni und Juli, ein zweites im August und September.

In Abbildung 7 ist die organische Substanz als Prozent von $Seston_{OS}$ dargestellt. Der Kurvenverlauf ähnelt dem der organischen Substanz. Im allgemeinen entspricht einer erhöhten Menge an organischer Substanz auch eine Erhöhung ihres Anteils am Seston.

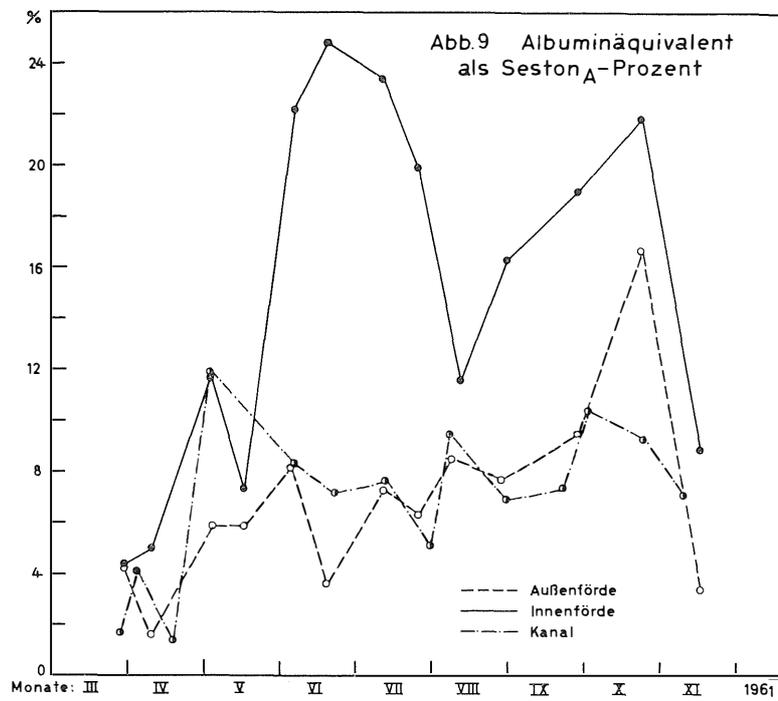
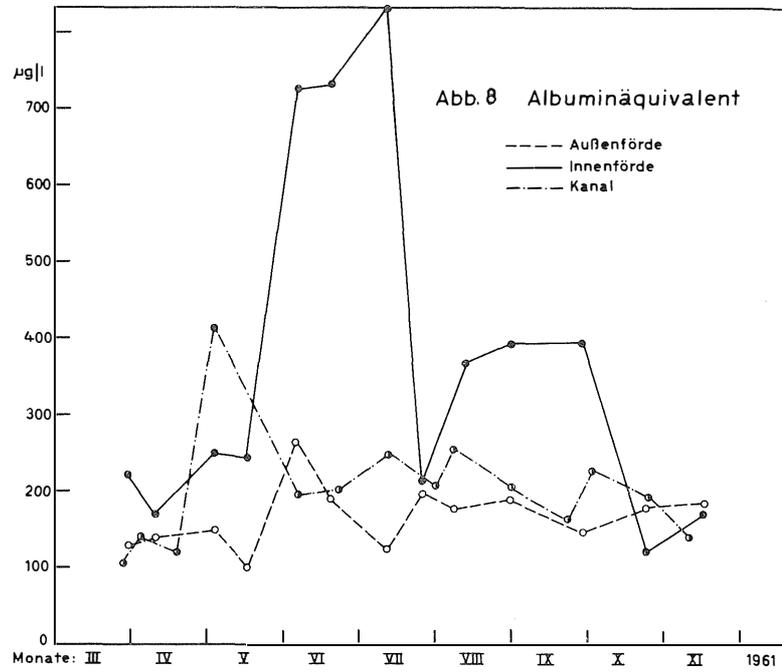
Einen Überblick über die mittleren Verhältnisse an den drei Untersuchungsorten gibt die nachfolgende Zusammenstellung (Tabelle 3). Der Unterschied zwischen Innenförde und Außenförde/Kanal ist offensichtlich. Er zeigt sich nicht nur in den Mittelwerten der organischen Substanz, sondern auch in den Maximalwerten sowie im prozentualen Anteil der organischen Substanz am $Seston_{OS}$.

In Außenförde und Kanal sind die Werte für das Albuminäquivalent von derselben Größenordnung (Abbildung 8). Für die Innenförde sind zwei Maxima kennzeich-

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 5)

Abb. 8: Gehalt an Albuminäquivalent an den Versuchsorten.

Abb. 9: Albuminäquivalent dargestellt als Prozent von $Seston_A$.



Tafel 5 (zu R. Boje)

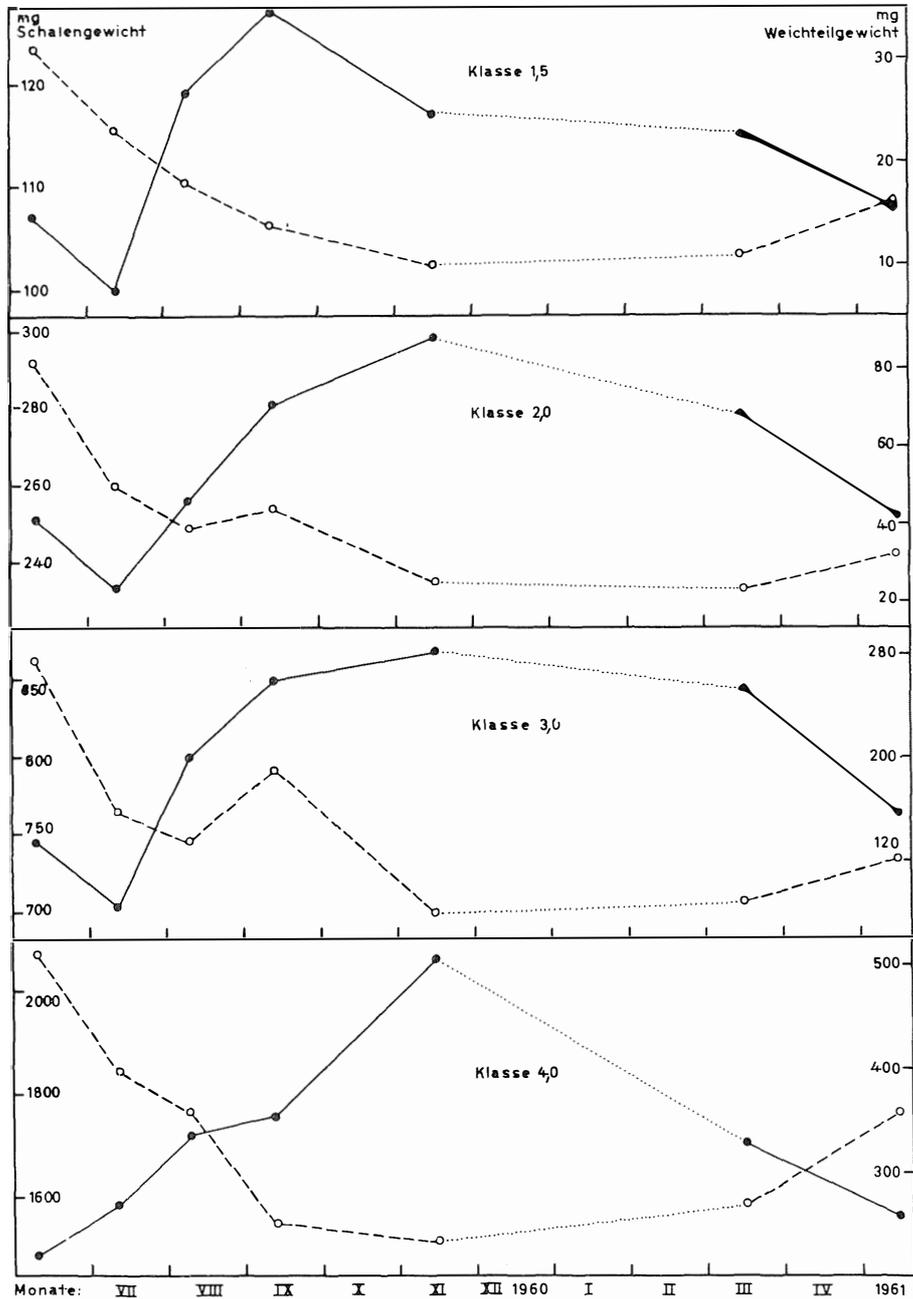


Abb.10 Mittleres Schalen- und Weichteilgewicht von Muscheln des Kieler Olympiahafens in verschiedenen Monaten

— Schalengewicht - - - - - Weichteilgewicht

Tabelle 3
Mittelwerte und Schwankungsbereich der organischen
Substanz an den Untersuchungsorten

	Mittelwert (mg/l)	Schwankungsbereich (mg/l)	% org. Subst. in Seston _{OS}	Probenzahl
Außenförde	0,4	0,0—1,0	17	13
Innenförde	1,0	0,0—2,4	41	12
Kanal	0,4	0,0—1,7	18	14

hend, wie sie sich bereits für die organische Substanz ergeben haben. Der mittlere Albuminwert ist wesentlich höher als in Außenförde und Kanal.

Die Abbildung 9 gibt das Albuminäquivalent als Prozent des Seston_A wieder. Die Kurven zeigen einige Ähnlichkeit mit den für das Albumin erhaltenen. Der Unterschied der beiden Maxima der Innenförde ist weniger stark ausgebildet. Diese Tendenz läßt sich bei der organischen Substanz als Prozent von Seston_{OS} ebenfalls nachweisen. Einer Erhöhung der Werte für das Albuminäquivalent entspricht eine Erhöhung ihres Anteils am Seston.

Mittelwerte und Schwankungsbereich des Albuminäquivalents zeigen Verhältnisse an den drei Untersuchungsorten, die denen für die organische Substanz gefundenen sehr gut entsprechen (Tabelle 4). Nur die Kanalwerte heben sich heraus: Das mittlere Albuminäquivalent ist höher, als die Werte für die organische Substanz es erwarten lassen.

Tabelle 4
Mittelwerte und Schwankungsbereich des Albuminäquivalents an den
Untersuchungsorten

	Mittelwert (μ g/l)	Schwankungsbereich (μ g/l)	% Albumin in Seston _A	Probenzahl
Außenförde	168	100—266	5,2	13
Innenförde.	372	122—832	12,9	13
Kanal	202	108—414	5,8	14

Vom Albuminäquivalent und der gesamten organischen Substanz läßt sich auf die vorhandene Menge an Nahrung schließen. Das Albuminäquivalent ist ein sehr gutes Maß für die vorhandene Biomasse und deren Nahrungswert, da für die Ernährung wertlose anorganische Skelett- und Gerüstsubstanzen nicht erfaßt werden. Aus dem Albuminäquivalent läßt sich durch Umrechnung die lebende organische Substanz ermitteln. Die Differenz von gesamter organischer Substanz und dem aus dem Albuminwert errechneten lebenden Anteil ergibt die Menge des vorhandenen organischen Detritus.

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 6)
Abb. 10: Mittleres Schalen- und Weichteilgewicht von Muscheln verschiedener Größenklassen des Kieler Olympiahafens in verschiedenen Monaten.

Da vor der Ausführung der chemischen Analysen das Gewicht des im Wasser suspendierten Materials („Sestongewicht“) festgestellt wird, läßt sich berechnen, zu welchem Anteil das Seston aus lebender und toter organischer Substanz, d. h. organischem Detritus, besteht.

In Anlehnung an HAGMEIER (1961) ist für die Umrechnung von Albuminäquivalent in lebende organische Substanz der Faktor 2,5 benutzt worden. Dieser Wert ist niedriger als der von KREY (1958) angegebene. Während KREY zu seinem Ergebnis durch die chemische Analyse von Netzplankton kam, hat HAGMEIER chemische Bestimmungen und Berechnungen des Plasmavolumens sedimentierter und ausgezählter Planktonproben durchgeführt. Im Gegensatz zu KREY berücksichtigt HAGMEIER auch unbeschaltete Flagellaten. Diese Tatsache und die vermutlich hohe Bakterienzahl in küstennahen Gebieten gaben Anlaß, den niedrigen Faktor von HAGMEIER zu verwenden. Unbeschaltete Flagellaten und Bakterien haben einen sehr hohen Eiweißanteil an der lebenden organischen Substanz.

Die Verwendung eines mittleren Umrechnungsfaktors erscheint bei Einzelproben wenig sinnvoll. Nur wenn er auf Mittelwerte aus vielen Proben angewandt wird, ist zu erwarten, daß die tatsächlichen Verhältnisse einigermaßen wiedergegeben werden.

In Tabelle 5 sind die Frühjahrs- und die Sommer/Herbst-Periode einander gegenübergestellt. Das Frühjahr fällt durch hohe Sestonwerte und hohe Werte für die organische Substanz auf und zeigt dadurch einen anderen Charakter als Sommer und Herbst.

Das Frühjahr und die Sommer/Herbst-Periode sind durch etwa die gleiche Probenzahl vertreten. Diese ist zwar gering, reicht jedoch zur Milieucharakterisierung aus, auf die es in diesen Untersuchungen ankam. Alle Werte sind auf Seston_A bezogen. Die Zahlen für die organische Substanz wurden auf die ermittelten Seston_A-Gewichte umgerechnet, was sicherlich nur in Annäherung richtig ist.

Eine Schwierigkeit besteht darin, daß in Außenförde und Kanal im Sommer und Herbst mit der Veraschungsmethode häufig keine organische Substanz nachweisbar war. Im Mittel sind die Werte für die gesamte organische Substanz an den beiden Orten im Sommer und Herbst niedriger als die aus dem Albuminwert für die lebende organische Substanz errechneten Werte (vgl. Tabelle 5).

Es bieten sich mehrere Erklärungsmöglichkeiten an:

1. Der Umrechnungsfaktor von Albumin in lebende organische Substanz ist mit 2,5 zu hoch.
2. Beträge an organischer Substanz unter 0,1 mg werden nicht erfaßt.
3. Auf den Blaubandfiltern geht während der Filtration mehr organische Substanz verloren als auf den gehärteten Papierfiltern.

Für die Bedeutung des Filtrationsvorganges zur Erklärung der niedrigen Werte an organischer Substanz spricht, daß die Seston_{OS}-Gewichte fast immer kleiner sind als die Seston_A-Gewichte. Die Unterschiede in den Filtriereigenschaften der verwendeten Filtertypen werden wahrscheinlich dadurch hervorgerufen, daß bei den Blaubandfiltern die filtrierende Fläche dreimal so groß ist wie bei den gehärteten Papierfiltern und daß nur die doppelte Wassermenge durch sie filtriert wurde. Hinzukommen mag, daß das Material der Blaubandfilter weniger widerstandsfähig gegen die angewendeten Saugdrucke ist. Die raschere Verstopfung der Filterporen auf den gehärteten Papierfiltern hat eine Anreicherung kleiner Partikel auf den Filtern zur Folge, die sonst nicht abfiltriert würden. Der Anteil kleiner Sestonpartikel am Gesamtseston muß in Außenförde und Kanal höher sein als in der Innenförde, da die Sestonanreicherung an diesen Orten besonders groß ist.

Tabelle 5
Mittlere Zusammensetzung des Sestons an den Untersuchungsorten im
Frühjahr und Sommer/Herbst 1961

	Außenförde		Innenförde		Kanal	
	Frühjahr	Sommer/ Herbst	Frühjahr	Sommer/ Herbst	Frühjahr	Sommer/ Herbst
Probenzahl	6	7	6	7	6	8
A. Experimentelle Werte						
Seston _A (mg/l)	4,0	2,5	3,4	2,4	4,6	2,7
org. Subst. (mg/l)	0,6	0,1	1,3	0,7	0,9	0,1
Alb.-äqu. (µg/l)	163	172	391	356	197	206
B. Berechnete Werte						
auf Sest. _A umgerechnete						
organ. Subst. (mg/l)	0,9	0,1	1,4	1,0	1,5	0,1
leb. org. Subst. (mg/l)	0,4	0,4	1,0	0,9	0,5	0,5
tote org. Subst. (mg/l)	0,5	(<) 0,1	0,4	0,1	1,0	(<) 0,1
anorg. Material (mg/l)	3,1	(>) 2,0	2,0	1,4	3,1	(>) 2,1
<hr/>						
% leb. org. Subst. in Seston _A	10	16	30	38	11	19
% tote org. Subst. in Seston _A	12	(<) 4	12	4	22	(<) 4
% anorgan. Material in Seston _A	78	(>) 80	58	58	67	(>) 77

Auf den Blaubandfiltern wird zu wenig organische Substanz ermittelt, weil bei der Filtration Bakterien, Plasma empfindlicher, leicht platzender Planktonformen und organischer Detritus verlorengehen.

Verlorengegangene organische Substanz, Anwendung eines nicht völlig zutreffenden Umrechnungsfaktors, mangelnde Berücksichtigung von Werten der organischen Substanz unter 0,1 mg — das dürften die Gründe für die etwas zu kleinen Beträge an gesamter organischer Substanz sein.

Das besonders gute Nahrungsangebot in der Innenförde zeigt sich in hohen Beträgen der lebenden organischen Substanz (Tabelle 5). In der Innenförde bestehen ca. 35% des Sestons aus lebender organischer Substanz (Mittel aus 13 Proben), in Außenförde und Kanal ca. 15% (Mittel aus 13, bzw. 14 Proben).

Organischer Detritus spielt nur im Frühjahr eine größere Rolle, sein Anteil am Seston beträgt 12—22%. Im Sommer und Herbst sind bis zu 4% des Sestons organischer Detritus. Sehr wahrscheinlich sind diese Werte etwas zu niedrig. Die zu geringe Menge an bestimmter gesamter organischer Substanz wirkt sich infolge des angewandten Differenzverfahrens in zu niedrigen Beträgen an organischem Detritus aus. Es ist anzunehmen, daß alle Werte um 0,1—0,2 mg/l zu erhöhen sind, was 5—10% des Sestons entsprechen würde.

3. Planktonzählungen¹⁾

¹⁾ Die Zählprotokolle befinden sich in der Dissertation des Verfassers.

Unbeschalte Flagellaten (Vergrößerung 320×)

Unbeschalte Flagellaten sind fast immer vorhanden. Vor allem werden Arten der Gattungen *Gymnodinium*, *Oxyrrhis* und *Pronoctiluca* beobachtet. Formen über 50 μ sind sehr selten, fast alle Flagellaten haben Größen zwischen 10 und 25 μ .

Mehrfach kommt es zu Massentwicklungen, die offenbar relativ schnell wieder abklingen. Im Mittel ergeben sich folgende Flagellatenzahlen an den drei Beobachtungsorten:

Außenförde:	600 Zellen/ml (Mittel aus 13 Proben)
Innenförde:	2100 Zellen/ml (Mittel aus 13 Proben)
Kanal:	1300 Zellen/ml (Mittel aus 14 Proben)

Die Außenförde zeigt Anfang August ein Maximum an unbeschalten Flagellaten. Sonst sind die Werte relativ gering. Im Kanal sind meistens mehr Flagellaten als in der Außenförde vorhanden. Maxima treten Anfang Mai und von August bis Anfang September auf. In der Innenförde sind unbeschalte Flagellaten oft sehr häufig. Im Frühjahr und Herbst werden an allen drei Orten nur wenig unbeschalte Flagellaten beobachtet.

Beschalte Flagellaten

Formen < 50 μ (Vergrößerung 128×)

Kleine beschalte Flagellaten kommen in der Innenförde von Mitte Mai bis Ende Oktober häufig vor. In Außenförde und Kanal fehlen beschalte Flagellaten entweder ganz, oder sie sind in nur sehr geringer Anzahl vertreten.

Die Hauptmenge der Individuen stellt *Heterocapsa triquetra*; *Glenodinium* sp. und *Peridinium* sp. spielen eine untergeordnete Rolle.

Formen > 50 μ (Vergrößerung 80×)

Beschalte Flagellaten dieser Größe sind in der Außenförde während der ganzen Beobachtungszeit in geringer Zahl vorhanden. Im Kanal fehlen größere beschalte Flagellaten. In der Innenförde treten sie im September und Oktober häufig auf.

Die wichtigste Rolle spielen *Ceratium tripos* und *Ceratium fusus* sowie *Prorocentrum micans*. Von untergeordneter Bedeutung sind *Peridinium*- und *Dinophysis*-Arten.

Planktische Diatomeen

Formen < 50 μ (Vergrößerung 128×)

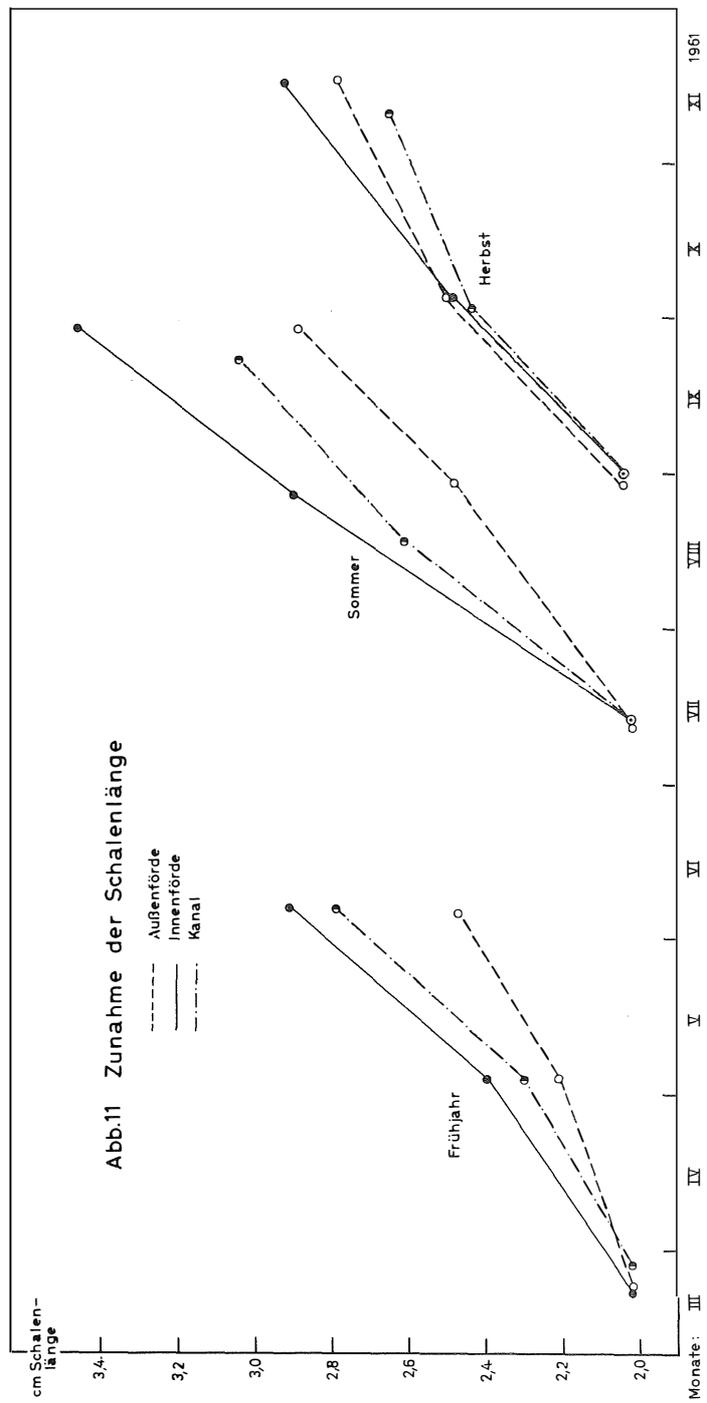
An kleinen planktischen Diatomeen tritt nur *Skeletonema costatum* auf. Diese Art fehlt im Kanal. Das Auftreten dieser Diatomee in Innen- und Außenförde zeigt eine gute Übereinstimmung. Die Zahlen sind in der Innenförde im allgemeinen höher als in der Außenförde.

Formen > 50 μ (Vergrößerung 128× und 80×)

Größere planktische Diatomeen treten nur zu bestimmten Zeiten auf. Mitte August ist in Innen- und Außenförde *Leptocylindrus danicus* sehr häufig. Im April und Mai wird *Chaetoceros* sp. in Innen- und Außenförde angetroffen. *Rhizosolenia* sp. spielt nur eine untergeordnete Rolle. Im Kanal kommt es im Juli zu einer Entwicklung von *Coscinodiscus excentricus* var. *fasciculata*. Diese Form wird später nur noch vereinzelt beobachtet. Andere planktische Diatomeen treten im Kanal nicht auf.

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 7)

Abb. 11: Mittlere Zunahme der Schalenlänge an den Versuchsorten im Frühjahr, Sommer und Herbst ausgesetzter Muscheln.



Tafel 7 (zu R. Boje)

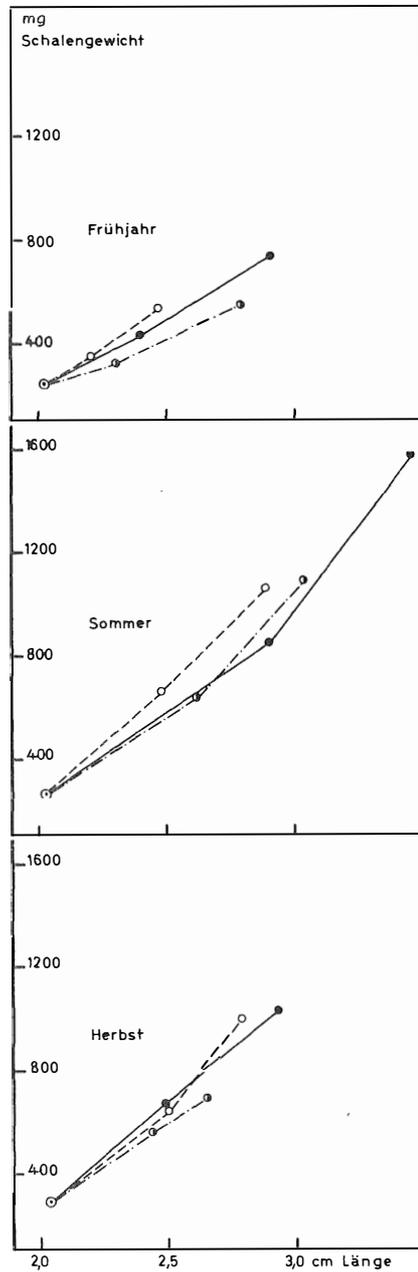


Abb.12 Verhältnis von Schalengewicht zu Schalenlänge an verschiedenen Standorten zu verschiedenen Jahreszeiten

--- Außenförde — Innenförde ··· Kanal

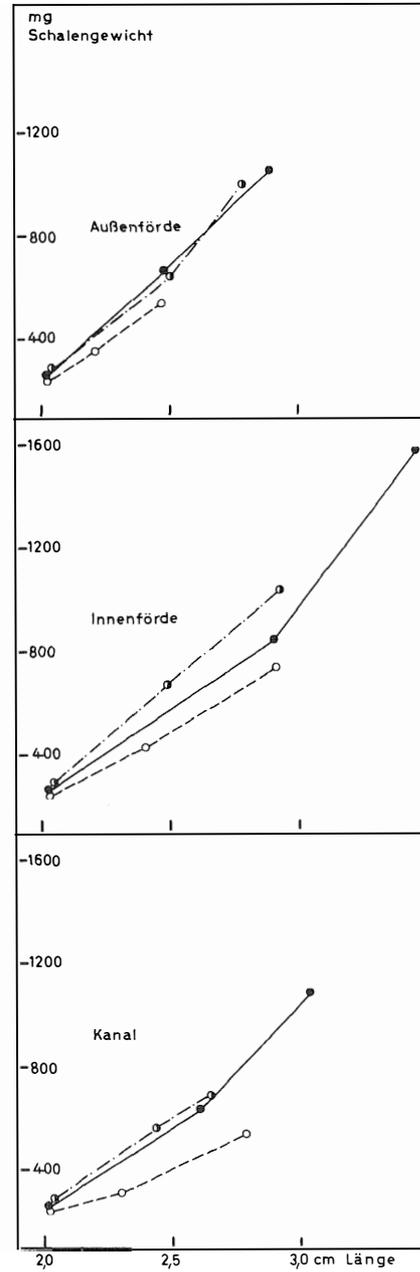


Abb.13 Verhältnis von Schalengewicht zu Schalenlänge in verschiedenen Jahreszeiten an verschiedenen Standorten

--- Frühjahr — Sommer ··· Herbst

Bodendiatomeen

Formen $< 50\mu$ (Vergrößerung $128\times$)

Kleinere Bodendiatomeen sind im April in der Innenförde und vor allem im Kanal recht häufig. Danach kommen weniger Bodendiatomeen vor, die Zahlen unterscheiden sich an den Untersuchungsorten nur wenig. Die häufigsten Gattungen sind *Navicula*, *Licmophora* und *Synedra*.

Formen $> 50\mu$ (Vergrößerung $128\times$)

Die zeitliche Verteilung der größeren und kleineren Bodendiatomeen ist im Prinzip ähnlich. Der Unterschied besteht darin, daß im Kanal die größeren Bodendiatomeen relativ zu den kleineren Formen an Zahl zurücktreten.

Sonstiges

Formen $< 50\mu$ (Vergrößerung $128\times$)

Zeitweise sind *Mytilus*spermien recht häufig im Plankton. Im Kanal werden nur einmal *Mytilus*spermien in geringer Anzahl beobachtet. Gelegentlich treten Tintinnen und andere Ciliaten auf. Sie sind aber nie sehr häufig.

Formen $> 50\mu$ (Vergrößerung $20\times$)

Bei diesen Formen handelt es sich um größeres Zooplankton, vor allem um Polychaetenlarven, Nauplien, Copepoden und größere Tintinnen. Die Individuenzahlen sind geringer als die kleineren Formen und deswegen weniger gesichert.

Copepoden und Nauplien treten in der Innenförde am häufigsten auf. In der Außenförde sind Copepoden sehr selten, Nauplien werden gelegentlich in geringerer Anzahl beobachtet.

An allen drei Untersuchungsorten kommen zeitweise größere Tintinnen vor. Im allgemeinen sind die Individuenzahlen unbedeutend.

Gazerückstand (Vergrößerung $16\times$)

Der Gazerückstand besteht vorwiegend aus großem Zooplankton. In der Hauptsache handelt es sich um Copepoden und Cladoceren. Ihre Individuenzahlen sind gering.

Im Frühjahr tritt *Chaetoceros* sp. in Außen- und Innenförde auf; grobgeformter Detritus ist zeitweise häufig.

4. Vergleich der Zählergebnisse mit den chemischen Bestimmungen

Den Ergebnissen der Planktonzählungen ist zu entnehmen, wieweit das ermittelte Albuminäquivalent Plankton sehr verschiedener Zusammensetzung repräsentiert.

Die hohen Albuminwerte in der Innenförde stimmen mit dem Planktonreichtum dieses Gebietes überein. Während des Sommermaximums sind abwechselnd nackte Flagellaten, *Skeletonema costatum*, Spermien und Eier von *Mytilus* sowie *Heterocapsa triquetra* sehr häufig. Zur Zeit des Herbstmaximums ist das Plankton einheitlicher zusammengesetzt und durch das Auftreten der größeren Peridineen gekennzeichnet.

In der Außenförde kommt es nie zum Massenaufreten einzelner Arten, wie es in der Innenförde beobachtet wird. Daraus erklären sich die kleineren Werte für das Albumin-

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 8)

Abb. 12: Beziehung zwischen Zunahme der Schalenlänge und Zunahme des Schalengewichtes an den Versuchsorten.

Abb. 13: Beziehung zwischen Zunahme der Schalenlänge und Zunahme des Schalengewichtes in den verschiedenen Jahreszeiten.

äquivalent. In den Planktonproben des Kanals fehlen außer unbeschalten Flagellaten und benthischen Diatomeen alle zur gleichen Zeit in der Innenförde auftretenden Planktonorganismen. Das Kanalplankton an der Untersuchungsstelle ist autochthon, das durch die Schleuse in Holtenau mit Fördewasser eindringende Plankton gelangt während der Untersuchungszeit nicht bis in dieses Gebiet.

Die relativ hohen Albuminwerte im Kanal lassen den Schluß zu, daß unbeschaltete Flagellaten und Bakterien zum Albuminäquivalent beträchtlich beitragen können: Die Zahl benthischer Diatomeen reicht nicht aus, um die hohen Werte des Albuminäquivalents zu erklären.

Das Albuminäquivalent sinkt an den drei Untersuchungsstellen nie unter 100—200 $\mu\text{g/l}$ ab, obwohl einzelne Proben fast kein Plankton enthalten. Der als Albumin bestimmte Detritus wird kaum zur Erklärung herangezogen werden können. Solange abgestorbene Planktonorganismen zum Albuminwert beitragen, werden sie im allgemeinen so gut erhalten sein, daß sie bei der Zählung mit erfaßt werden. Zweifellos bringen die Bakterien einige Unsicherheit in die Interpretation der Albuminwerte. Sie werden zusammen mit wechselnden, geringen Planktonmengen dafür verantwortlich sein, daß in der Beobachtungszeit an den Untersuchungsstellen immer eine bestimmte Menge Albumin vorhanden ist.

5. Jahreszeitliche Aspekte

Die größten jahreszeitlichen Unterschiede zeigen die Wassertemperaturen. Die Salzgehaltswerte von Außen- und Innenförde sind im Mai und Juni sehr niedrig und entsprechen in dieser Zeit den im Kanal ermittelten Werten (vgl. Abbildung 3).

Im Frühjahr tritt an den Untersuchungsstellen relativ viel organischer Detritus auf. Infolge der größeren Menge aufgewirbelten anorganischen Materials ist das Seston planktonärmer als im Sommer und Herbst (vgl. Tabelle 5).

Die jahreszeitlichen Veränderungen der Umwelt verlaufen an den drei Untersuchungsstellen recht ähnlich. Die typischen Unterschiede zwischen den Orten, wie sie sich vor allem im Nahrungsgehalt des Wassers ausdrücken, bleiben während der ganzen Untersuchungszeit erhalten.

B. Wachstum

1. Untersuchungen im Olympiahafen

Die Olympiahafenuntersuchungen galten den jahreszeitlichen Unterschieden der als Wachstumsmaß benutzten Muscheleigenschaften. Sie wurden an Spundwand A ausgeführt. Eine Skizze des Kieler Olympiahafens befindet sich in Abbildung 1.

Die Schalengewichte der Muscheln weisen einen deutlichen Jahreszyklus auf (Abbildung 10). Die höchsten Schalengewichte haben die Tiere im Spätherbst, die niedrigsten zu Beginn der Laichzeit im Juni.

Die Weichteilgewichte der Muscheln (Abbildung 10) ändern sich im Laufe des Jahres in charakteristischer Weise. Die höchsten Werte treten Anfang Juni vor Beginn der Laichzeit auf. Eine zweite kleinere Zunahme der Gewichte ist bei den Klassen 2,0 und 3,0 im September vorhanden. Die niedrigsten Weichteilgewichte werden im Winter beobachtet.

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 9)

Abb. 14: Beziehung zwischen Zunahme der Schalenhöhe (dargestellt als Prozent der Länge) und Zunahme der Schalenlänge in den verschiedenen Jahreszeiten.

Abb. 15: Beziehung zwischen Zunahme der Schalenbreite (dargestellt als Prozent der Länge) und Zunahme der Schalenlänge in den verschiedenen Jahreszeiten.

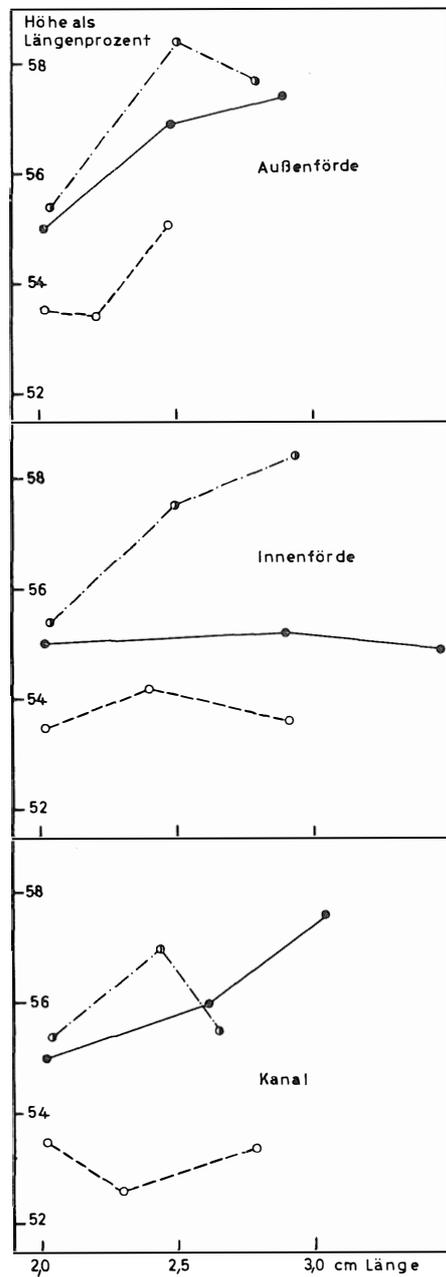


Abb. 14 Höhe als Längenprozent und Schalenlänge in verschiedenen Jahreszeiten an verschiedenen Standorten
 - - - - Frühjahr — Sommer — Herbst

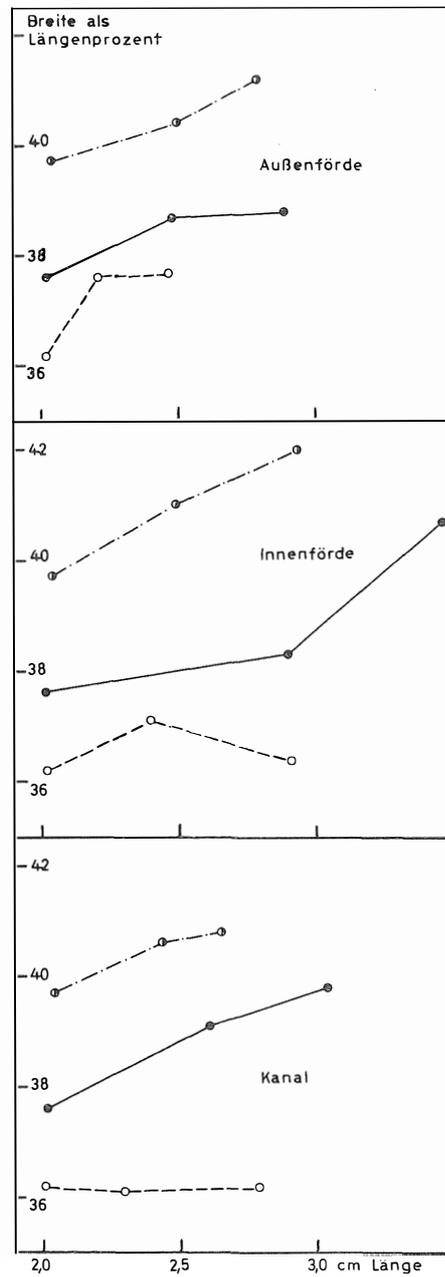


Abb. 15 Breite als Längenprozent und Schalenlänge in verschiedenen Jahreszeiten an verschiedenen Standorten
 - - - - Frühjahr — Sommer — Herbst

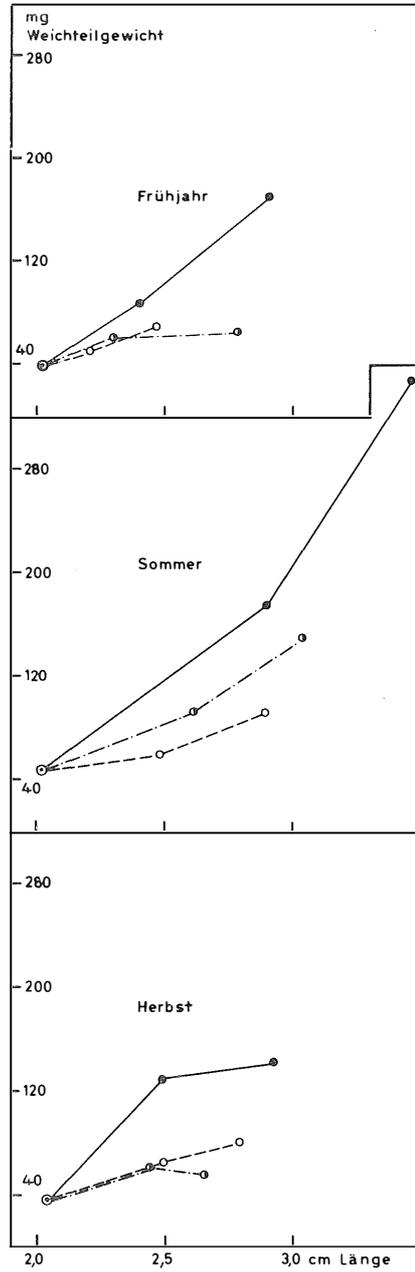


Abb.16 Verhältnis von Weichteilgewicht zu Schalenlänge an verschiedenen Standorten zu verschiedenen Jahreszeiten

--- Außenförde — Innenförde - - - Kanal

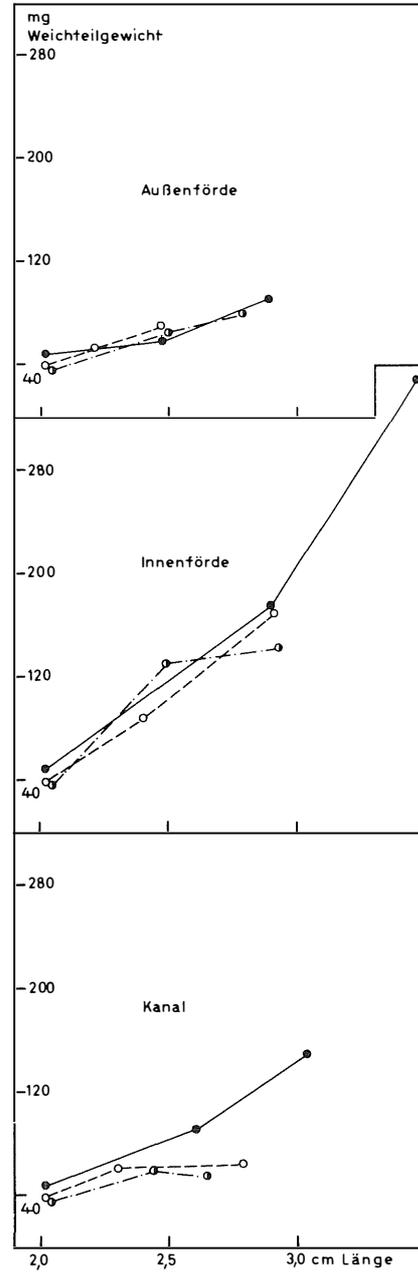


Abb.17 Verhältnis von Weichteilgewicht zu Schalenlänge in verschiedenen Jahreszeiten an verschiedenen Standorten

--- Frühjahr — Sommer - - - Herbst

Wie weit sich das Alter einer Population auf die bearbeiteten Muscheleigenschaften auswirkt, ist an zwei Größenklassen näher untersucht worden. Es wurden jeweils am gleichen Tag von Spundwand A (1959 erbaut) und Spundwand B (1960 erbaut) Muschelproben entnommen. Das ausgewählte Beispiel zeigt (Tabelle 6), daß die jüngeren Muscheln von B kleinere Schalengewichte und größere Weichteilgewichte besitzen. Sehr deutlich sind die Beziehungen zwischen Schalengewicht und Schalendimensionen: Die schwereren Muscheln von A sind höher und breiter als die von B. Der Altersunterschied der Population drückt sich erwartungsgemäß auch in der mittleren Länge der größten Tiere der Probe aus. An Spundwand A sind die größten Tiere auf 6 cm herangewachsen, an Spundwand B auf 3,5 cm.

Die Umweltbedingungen an den beiden ca. 20 m voneinander entfernten Standorten weisen keinerlei Unterschiede auf.

Tabelle 6

Eigenschaften von Miesmuscheln der Klasse 2,0 und 3,0 von Spundwand A und Spundwand B des Kieler Olympiahafens am 15. 3. 1961

	Schalengewicht (mg)		Weichteilgewicht (mg)		Höhe als Längenprozent		Breite als Längenprozent		mittlere Länge der 20 größten Tiere (cm)	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
Spundwand										
Klasse 2,0	278	245	23	38	54,0	53,5	37,5	36,2	6,04	3,51
Klasse 3,0	845	659	87	123	53,6	52,0	38,4	37,0		

2. Aussetzungsexperimente

Die Schalenlänge der im Frühjahr, Sommer und Herbst jeweils von neuem ausgesetzten Miesmuscheln gleicher Anfangslänge vom Kieler Olympiahafen nimmt an den drei Untersuchungsorten unterschiedlich zu (Abbildung 11). Die größte Längenzunahme findet sich bei den Tieren der Innenförde, die geringste bei den Muscheln der Außenförde. Eine mittlere Längenzunahme zeigen die Muscheln des Kanals. Im Herbst ist das Längenwachstum der Außenfördertiere besser als das der Tiere des Kanals. Die Längenzunahme ist an allen drei Untersuchungsorten im Sommer größer als im Frühjahr und Herbst.

Es bestehen deutliche Unterschiede in der Qualität des Muschelwachstums. Diese werden erkennbar, wenn die Gewichtszunahme von Schale und Fleisch bei Muscheln gleicher Längenzunahme verglichen wird.

Die Beziehung zwischen Längen- und Gewichtszunahme der Schalen ist in Abbildung 12 dargestellt. Die Außenfördemuscheln bilden bei gleicher Längenzunahme die schwersten Schalen aus, die Tiere des Kanals die leichtesten. Bei den Sommertieren des Kanals findet sich eine mittlere Schalengewichtszunahme. Auch in den einzelnen

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 10)

Abb. 16: Beziehung zwischen Zunahme der Schalenlänge und Zunahme des Weichteilgewichtes an den Versuchsorten.

Abb. 17: Beziehung zwischen Zunahme der Schalenlänge und Zunahme des Weichteilgewichtes in den verschiedenen Jahreszeiten.

Jahreszeiten nimmt bei gleicher Längenzunahme das Schalengewicht der Muscheln verschieden stark zu (Abbildung 13). Das Schalengewicht ist bei gleich langen Muscheln im Frühjahr am niedrigsten, im Herbst am höchsten.

Die Unterschiede der Schalengewichtszunahme von Muscheln gleichen Längenwachstums werden auch durch Veränderungen in den Schalendimensionen angezeigt. Muscheln mit schweren Schalen sind höher und breiter als gleich lange Muscheln mit niedrigen Schalengewichten. Besonders klar geht diese Beziehung aus einem jahreszeitlichen Vergleich der Schalendimensionen von Muscheln gleicher Längenzunahme hervor. Den niedrigen Frühjahrsgewichten von Abbildung 13 entsprechen in Abbildung 14 und 15 geringe Werte von Schalenhöhe und -breite, die höheren Schalengewichte im Sommer und Herbst stimmen mit einer größeren Höhe und Breite der Schalen überein.

Sehr große qualitative Wachstumsunterschiede ergeben sich, wenn die Zunahme der Schalenlänge mit der Zunahme des Weichteilgewichtes an den drei Versuchsorten verglichen wird (Abbildung 16). Bei gleicher Längenzunahme bilden die Innenfördemuscheln deutlich schwerere Weichteile aus als die Tiere von Kanal und Außenförde.

Es lassen sich keine für alle drei Orte charakteristischen jahreszeitlichen Unterschiede in der Zunahme des Weichteilgewichtes nachweisen (Abbildung 17), wie sie sich für das Schalenwachstum ergeben hatten (Abbildung 13).

3. Jahreszeitliche Aspekte

In den untersuchten Jahreszeiten Frühjahr, Sommer und Herbst zeigen die Muscheln deutliche quantitative und qualitative Wachstumsunterschiede. Das Sommerwachstum ist wesentlich stärker als das Wachstum in Frühjahr und Herbst.

Das unterschiedliche Schalenwachstum in verschiedenen Jahreszeiten wird durch die Untersuchungen im Olympiahafen bestätigt: Auch dort nehmen die Schalengewichte gleich großer Muscheln von Frühjahr bis Herbst zu. Dieser Zunahme des Schalengewichtes sollte eine Abnahme des Weichteilgewichtes der Muscheln entsprechen. Das ist nur bei den Tieren des Olympiahafens der Fall, nicht aber bei den Muscheln der Aussetzungsexperimente (vgl. Abbildung 10 und 17). Der Grund hierfür liegt vermutlich darin, daß die Anfang Juni untersuchten Muscheln zu einem Teil während des Aquariaufenthaltes abgelaicht haben, wodurch für das Frühjahr eine geringere Weichteilzunahme vorgetäuscht wird.

C. Nahrungsverwertung

Die gleichzeitige Bestimmung des Nahrungsangebotes und des daraus resultierenden Wachstums ermöglicht es, die Nahrungsausnutzung durch Miesmuscheln zu untersuchen.

Für die folgenden Berechnungen wurden die Filtrationsraten benutzt, die THEEDE (1963) an Miesmuscheln des gleichen Standortes in Fundortwasser von 15° C ermittelte. Die im März und August durchgeführten Messungen ergaben bei Tieren der in den Aussetzungsexperimenten verwandten Größen sehr ähnliche Werte der Filtrationsrate. Um die Größenabhängigkeit der Filtrationsrate möglichst genau zu berücksichtigen, wurde den Kurven von THEEDE die Filtrationsrate entnommen, die dem jeweils in der Wachstumsperiode erreichten mittleren Weichteilgewicht entspricht (vgl. Tabelle 7). Obwohl als Wachstumsmaß nur die Gewichtszunahme der Weichteile im ersten Wachstumsabschnitt von ca. 35 Tagen Verwendung fand (um mit einer mittleren repräsentativen Filtrationsrate rechnen zu können), stellen die Werte für die organische Substanz Mittelwerte des ganzen Experiments dar. Nur so werden die Unterschiede im Nahrungsangebot an den Versuchsorten erfaßt. Für Sommer und Herbst wurden wegen der

Einheitlichkeit dieser Versuchsperiode die gleichen Werte für die organische Substanz angenommen.

Im allgemeinen diente als Wert für die organische Substanz der Betrag des Glühverlustes. Im Sommer und Herbst wird für Außenförde und Kanal der aus dem Albuminäquivalent errechnete Wert verwendet, da der Glühverlust zu geringe Werte für die gesamte organische Substanz ergab.

Bei allen Berechnungen wird angenommen, daß die Muscheln 20 Stunden am Tag filtrieren. Damit soll der gelegentliche Schalenschluß der Tiere und die Unterbrechung der Filtration durch Pseudofaecesabgabe berücksichtigt werden.

In Tabelle 7 finden sich die Ergebnisse, ausgedrückt als Prozentsatz der als Weichteilgewicht festgelegten, abfiltrierten organischen Substanz. Die Werte schwanken zwischen 7 und 33 Prozent.

Es gibt keine Hinweise, daß Unterschiede in der Nahrungsausnutzung zwischen den Versuchsorten bestehen. Der niedrige Außenfördewert im Sommer ist vermutlich durch eine Wachstumsstörung zu erklären.

Auch die jahreszeitlichen Unterschiede, wie sie sich in den sehr niedrigen Frühjahrs- werten ausdrücken, erscheinen zweifelhaft. Bei Vernachlässigung des organischen Detritus, auf dessen geringen Nahrungswert in der Diskussion noch eingegangen wird, gleichen sich die Werte den im Sommer und Herbst erhaltenen bereits mehr an (vgl. Tabelle 7). Da außerdem die verwendeten Filtrationsraten wegen der geringen Wassertemperaturen im Frühjahr sicherlich etwas zu hoch gewählt sind, steht der Annahme von ähnlichen Ausnutzungswerten wie im Sommer und Herbst nichts im Wege. Am wahrscheinlichsten ist es, daß während der Untersuchungszeit die abfiltrierte lebende organische Substanz zu 20—30 Prozent als Weichteilgewicht festgelegt wird und daß typische Unterschiede in der Nahrungsfestlegung zwischen den Versuchsorten und den Jahreszeiten nicht vorhanden sind.

Tabelle 7

Verwertung des mittleren Nahrungsangebotes bei ausgesetzten Mies- muscheln im Frühjahr, Sommer und Herbst 1961 (Filtrationsraten aus THEEDE 1963, Werte in Klammern ohne organischen Detritus berechnet)

	Frühjahr			Sommer			Herbst		
	Außen- förde	Innen- förde	Kanal	Außen- förde	Innen- förde	Kanal	Außen- förde	Innen- förde	Kanal
mittleres Weichteil- gewicht (mg)	46	63	50	54	112	71	51	83	48
Filtrationsrate (l/h)	0,3	0,4	0,3	0,3	0,5	0,4	0,3	0,5	0,3
org. Subst. (mg/l)	0,9	1,4	1,5	0,4	1,0	0,5	0,4	1,0	0,5
filtrierte org. Subst. (mg)	221	470	333	115	450	144	89	350	96
Gewichtszunahme der Weichteile (mg)	15	49	24	11	128	45	29	94	24
als Weichteile fest- gelegte org. Subst. (%)	7 (15)	10 (15)	7 (22)	10 (10)	28 (32)	31 (31)	33 (33)	27 (30)	25 (25)

IV. Diskussion

A. Die Aufnahme und Verdauung der Nahrung

Die Nahrungsaufnahme filtrierender Muscheln wird durch die verschiedene Effektivität der Filtration sehr kleiner Partikel und durch die Selektion des abfiltrierten Materials vor Aufnahme in den Darmkanal bestimmt.

Miesmuscheln filtrieren Flagellaten von 4—5 μ Größe fast quantitativ (JÖRGENSEN 1949). Sogar Bakterien (ZOBELL und FELTHAM 1938) und größere Kolloide (FOX und COE 1943) werden aufgenommen (Untersuchungen an *Mytilus californianus*). Bei sehr dichten Konzentrationen von Mikroorganismen läßt die Wirksamkeit der Filtration bei *Ostrea virginica* stark nach (LOOSANOFF und ENGLE 1947). Kleinere Partikel werden zeitweise von *Ostrea virginica* (GALTSOFF 1928) und von *Mytilus edulis* (JÖRGENSEN 1949) schlechter filtriert als größere.

MAC GINITIE (1941) nimmt an, daß die Dichte des Schleimteppichs auf den Kiemen aktiv verändert werden kann. Es ist außerdem denkbar, daß bei großen Partikelkonzentrationen die Menge produzierten Schleimes nicht ausreicht. Die Effektivität der Filtration kann vielleicht zusätzlich durch unterschiedliche Tätigkeit der fronto-lateralen Cilien, Kontraktion der Kiemen und Öffnung der Kammerwände zwischen den Kiemen variiert werden (VERWEY 1952).

Vor Aufnahme in den Darmkanal findet eine Selektion des abfiltrierten Materials statt, zurückgewiesene Partikel werden von der Muschel als Pseudofaeces abgegeben. Die bei der Selektion wirksamen Mechanismen dürften unterschiedliche Cilienaktivität und Richtungsänderungen des Velums sein. Vermutlich lösen nur Größe, Gewicht und Konzentration der Partikel die Bildung von Pseudofaeces aus (vgl. VERWEY 1952). Ein Ergebnis der Größenselektion ist, daß Partikel von mehr als 100—200 μ Länge nicht in den Darm aufgenommen werden. Große, sperrige Formen wie *Ceratium*- und *Chaetoceros*-arten wurden nie in Muschelmägen gefunden (COE 1947). Wahrscheinlich verhindert Gewichtsselektion die Aufnahme größerer Sandkörner.

Bei Muscheln verschiedener Größe sind offenbar die gleichen Filtrations- und Selektionsmechanismen wirksam.

Die Selektion beim Filtriervorgang und beim Transport des abfiltrierten Materials zum Mund verhindert die Aufnahme zu großer und zu schwerer Partikel und wirkt regulierend beim Massenaufreten sehr kleiner Formen. Weitere Selektionsmechanismen sind nicht ausgebildet. Deshalb finden sich in den Muschelmägen stets größere Mengen von kleinen Sandkörnern und anderen unverdaulichen Bestandteilen. Der Darm- und Mageninhalt einer Miesmuschel gibt in der Regel ein genaues Abbild des im Wasser suspendierten organischen und anorganischen Materials.

Bei filtrierenden Muscheln ist sowohl intrazelluläre als auch extrazelluläre Verdauung der Nahrung nachgewiesen worden.

Der Kristallstiel von Muscheln enthält Amylase und Glykogenase, in den Phagocytzellen der Mitteldarmdrüse sind außerdem Proteasen und Lipasen vorhanden (Untersuchungen von YONGE 1923 an *Mya arenaria*, YONGE 1926 an *Ostrea edulis*, GRAHAM 1931 an *Ensis siliqua*, FOX und MARKS 1936 an *Mytilus californianus*).

MANSOUR (1946) und MANSOUR-BEK (1946) wiesen für *Tridacna* und *Pinctada* eine extrazelluläre Fett- und Eiweißverdauung nach.

COE (1947) entdeckte bei *Tivela stultorum* geringe Mengen Zellulase im Kristallstiel.

Umstritten ist die Allgemeingültigkeit der Ergebnisse von MANSOUR und MANSOUR-BEK. Auch frühere Autoren fanden gelegentlich etwas Protease und Lipase im Muschelmagen (YONGE 1926 bei *Ostrea edulis*, GRAHAM 1931 bei *Ensis siliqua*), die sie jedoch auf geplatze Phagocyten oder auf Wanderphagocyten zurückführten. COE (1948) nimmt

an, daß bei der Exkretion der phagocytären Zellen der Mitteldarmdrüse geringe Mengen von Enzymen mit in das Magenlumen abgegeben werden.

Die Art der Aufnahme und Verdauung der Nahrung bei Muscheln läßt den Schluß zu, daß der Nahrungswert verschiedener Planktonformen unterschiedlich ist. Nannoplankton stellt wahrscheinlich die Hauptnahrung von Muscheln dar, da es klein genug ist, um intrazellulär verdaut werden zu können. Größeres Plankton wird — sofern es nicht wie *Chaetoceros*- und *Ceratium*arten seiner Größe wegen gar nicht in den Darmkanal gelangt — nur geringe Bedeutung für die Muschelernährung besitzen. Das gilt auch dann für Miesmuscheln, wenn es sich herausstellen sollte, daß sie zu extrazellulärer Fett- und Eiweißverdauung fähig sind. Nach COE (1948) reicht die geringe im Kristallstiel vorhandene Zellulosemenge nicht zur Zerstörung des Zellulosepanzers beschalter Peridineen aus. Beschaltete Flagellaten machen im Untersuchungsgebiet den bedeutendsten Teil aller größeren Plankter aus. Diese Formen dürften nur nach Zerfall als Detritus Nahrungswert für Muscheln besitzen.

Über die Bedeutung des organischen Detritus gehen die Meinungen einzelner Autoren auseinander. COE und FOX verglichen das Wachstum von *Mytilus californianus* mit der Menge vorhandenen Planktons und kamen zu dem Schluß, daß ein Nahrungsdefizit besteht. Dieses kann nach der Überzeugung der Autoren nur durch Detritus gedeckt werden (COE und FOX 1942, FOX und COE 1943). Auf Grund allgemeinerer Überlegungen gelangt JÖRGENSEN (1962) zu dem Ergebnis, daß organischer Detritus sehr wahrscheinlich nur geringe Bedeutung für die Ernährung filtrierender Organismen besitzt. Er ist sicher, daß bei den bisherigen Kalkulationen mit zu geringen Filtrationsraten gerechnet worden ist und daß dadurch der Eindruck entstand, die vorhandenen Planktonmengen reichten nicht zur Ernährung aus.

Der Nahrungswert des organischen Detritus nimmt mit zunehmendem Alter ab. Zweifellos ist er am höchsten bei „jungem“ Detritus, bei dem die Zersetzung noch nicht weit fortgeschritten ist. Für die Bedeutung des jungen organischen Detritus spricht außerdem, daß die Zellulosepanzer beschalter Peridineen zum Teil bereits zerfallen sind und der Inhalt der Zellen dadurch für die Verdauung zugänglich wird. Zudem können Bruchstücke größerer Plankter intrazellulär verdaut werden, während die lebenden Formen hierfür zu groß sind.

Eine nicht zu unterschätzende Bedeutung kann der organische Detritus noch als Besiedlungsgrundlage für Bakterien erlangen, die vor allem in küstennahen (und eventuell abwasserbeeinflussten) Regionen eine erhebliche Rolle bei der Muschelernährung spielen dürften. Mit Detrituspartikeln werden Bakterien in großer Zahl abfiltriert und in den Darmkanal aufgenommen.

B. Das Wachstum in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot

Das unterschiedliche Muschelwachstum in den Aussetzungsexperimenten ist Ausdruck von Unterschieden der Umwelt an den Versuchsorten. Die Wassertemperaturen unterscheiden sich in Außenförde, Innenförde und Kanal um nicht mehr als 1—2 °C, die mechanische Beanspruchung der Tiere durch Wellenbewegungen ist gering. Die Kanaltiere leben unter etwas anderen Salzgehaltsbedingungen als die Muscheln in Außen- und Innenförde, mit geringen Auswirkungen auf die physiologische Leistung muß gerechnet werden.

Die Unterschiede des Nahrungsangebotes an den Versuchsorten sind sehr groß. Von den beobachteten Nannoplanktonformen kommen unbeschaltete Flagellaten, die relativ leicht zerfallenden Ketten von *Skeletonema costatum* und kleine Bodendiatomeen bevorzugt für die Muschelernährung in Frage. Die Anzahl kleiner Bodendiatomeen ist an allen Untersuchungsorten fast gleich. Unbeschaltete Flagellaten und *Skeletonema costatum*

sind in der Innenförde wesentlich häufiger als in der Außenförde. Im Kanal fehlt *Skeletonema*, die unbeschalten Flagellaten zeigen eine mittlere Häufigkeit.

Diesen Ergebnissen entsprechen die beobachteten Werte des Wachstums recht gut, obwohl zwei mögliche Nahrungsquellen der Muscheln nicht berücksichtigt wurden, die Bakterien und der organische Detritus. Es ist wahrscheinlich, daß Bakterien als Ergänzung zur Planktonnahrung einige Bedeutung besitzen. Vielleicht sind Bakterien im Kanal etwas häufiger als in Innen- und Außenförde. Das würde sowohl die relativ hohen Albuminwerte als auch das gute Wachstum im Kanal erklären.

Sehr viel junger Detritus planktischer Herkunft wird während und kurz nach erhöhter Planktonproduktion vorhanden sein. Die Planktonhäufigkeit in der Innenförde bedingt ein reiches Vorkommen von jungem Detritus mit hohem Nahrungswert, der zusammen mit Nannoplankton das starke Wachstum an diesem Ort hervorruft.

Vermutlich tritt junger Detritus benthischer Herkunft an den Versuchsorten in etwa gleicher Menge auf. Als Hinweis darauf könnten die sehr ähnlichen Zahlen aufgewirbelter benthischer Diatomeen an den Orten dienen.

Bei dem angewendeten Verfahren zur Ermittlung der lebenden organischen Substanz ist ein großer Teil des jungen organischen Detritus als Albumin bestimmt worden (tote Plankter mit noch nicht vollständig abgebautem Eiweiß) und erscheint daher nicht in den Werten, die für den organischen Detritus angegeben werden. Die Bedeutung des erfaßten organischen Detritus dürfte vorwiegend darin bestehen, daß er eine Besiedlungsgrundlage für Bakterien darstellt.

Die Werte für die Festlegung abfiltrierter organischer Substanz als Weichteilgewicht erscheinen recht hoch, wenn man bedenkt, daß ein Teil der abfiltrierten organischen Substanz als Pseudofaeces abgeschieden wird und gar nicht in den Darmkanal gelangt (z. B. große Planktonformen wie *Ceratium*- und *Chaetoceros*arten). Außerdem muß aus der aufgenommenen Nahrung der Energiebedarf des Betriebsstoffwechsels und der Aufbau der Schale bestritten werden. Gespeicherte Stoffe kommen nur in sehr beschränktem Maße als Energiequelle für heranwachsende Muscheln in Betracht. Die hohen Werte deuten darauf hin, daß ein großer Teil der aufgenommenen organischen Substanz von den Tieren verwertet wird. Die Muscheln des Kanals unterscheiden sich in den Werten der Nahrungsausnutzung nicht von den Tieren der Außen- und Innenförde. Der niedrigere Salzgehalt beeinflußt die Nahrungsverwertung der Kanalmuscheln nicht.

Während sich die Ausnutzungswerte der lebenden organischen Substanz in den untersuchten Jahreszeiten vermutlich nicht voneinander unterscheiden, gibt es deutliche Unterschiede in den Beträgen des Wachstums. Diese sind in der Hauptsache auf die starken Veränderungen der Wassertemperatur zurückzuführen, wobei vor allem zu berücksichtigen ist, daß die Filtrationsrate bei Temperaturen unter 10 C° erheblich abnimmt (vgl. THEEDE 1963). Es ist aber nicht auszuschließen, daß auch Unterschiede im Nahrungsangebot von Bedeutung sind. Der Sommer unterscheidet sich außer durch hohe Temperaturen durch die Häufigkeit unbeschalter Flagellaten vom Frühjahr und Herbst. Unbeschaltete Flagellaten stellen wahrscheinlich eine besonders geeignete Muschel-nahrung dar.

Das Wachstum der in Außenförde, Innenförde und Kanal ausgesetzten Muscheln unterscheidet sich in Quantität und Qualität. Einem schnellen Wachstum entspricht eine starke Zunahme der Weichteilgewichte und eine Ausbildung schwacher Schalen (Innenförde). Bei Muscheln mit langsamem Wachstum werden geringe Weichteilgewichte und hohe Schalengewichte gemessen (Außenförde).

Die Muscheln im Kanal zeigen keine einheitliche Beziehung zwischen Geschwindigkeit und Art des Wachstums. Während sich die Sommertiere wie die Tiere aus Außen- und Innenförde verhalten, werden, verglichen mit dem Wachstumswert, im Frühjahr

zu geringe Schalen- und Weichteilgewichte, im Herbst zu geringe Schalengewichte ausgebildet. Vermutlich hat dieses uneinheitliche Verhalten der Kanaltiere seine Gründe in den anderen Salzgehaltsbedingungen, unter denen die Tiere leben.

Der beim Vergleich des Muschelwachstums in Außen- und Innenförde gefundene Zusammenhang zwischen Geschwindigkeit und Qualität des Wachstums gilt nicht für die jahreszeitlichen Wachstumsunterschiede. Die langsam wachsenden Frühjahrsmuscheln besitzen die geringsten Schalengewichte und nicht die schnell wachsenden Sommertiere. Die temperaturbedingten Aktivitätsunterschiede der Muscheln in den einzelnen Jahreszeiten werden dafür verantwortlich sein.

Die Unterschiede der untersuchten Eigenschaften von Muscheln verschieden alter Populationen des Kieler Olympiahafens lassen sich erklären, wenn man einen Zusammenhang zwischen Geschwindigkeit und Art des Wachstums annimmt. An Spundwand B (jüngere Population) fehlen die großen Muscheln, die an Spundwand A (ältere Population) starke Nahrungskonkurrenten der relativ kleinen Tiere von Größenklasse 2,0 und 3,0 darstellen. Den einzelnen Tieren von Spundwand B steht ein größeres Nahrungsangebot zur Verfügung als gleich großen Muscheln von Spundwand A. Es ist daher anzunehmen, daß sie schneller wachsen. Dem schnelleren Wachstum entspricht das festgestellte höhere Weichteilgewicht und das schwächere Schalengewicht.

Die Ergebnisse von BAIRD und DRINNAN (1956) können ähnlich interpretiert werden. Die Autoren fanden, daß Miesmuscheln gleicher Größe im Watt um so geringere Weichteilgewichte und um so höhere Schalengewichte besitzen, je länger ihr Standort trockenfällt. Muscheln wachsen vermutlich mit zunehmender Dauer des Trockenfallens langsamer, da die tägliche Filtrationszeit (und damit die Möglichkeit der Nahrungsaufnahme) reduziert wird. Ein langsames Wachstum führt zu hohen Schalen- und niedrigen Weichteilgewichten, ein schnelles Wachstum zu niedrigen Schalen- und hohen Weichteilgewichten.

Literaturverzeichnis

- BAIRD, R. H. und DRINNAN, R. E. (1957): The ratio of shell to meat in *Mytilus* as a function of tidal exposure to air. Journ. Cons. 22, 329—336. — COE, W. R. und FOX, D. L. (1942): Biology of the California sea-mussel *Mytilus californianus*. I. Influence of temperature, food supply, sex and age on the rate of growth. Journ. Exp. Zool. 90, 1—30. — COE, W. R. (1947): Nutrition, growth and sexuality of the Pismo Clam (*Tivela stultorum*). Journ. Exp. Zool. 104, 1—14. — COE, W. R. (1948): Nutrition, environmental conditions and growth of marine bivalve molluscs. Journ. Mar. Res. 7, 586—601. — FOX, D. L. und MARKS, G. W. (1936): The habitat and food of the California sea mussel. Bull. Scripps Inst. Ocean., Techn. Ser. 4, 1—64. — FOX, D. L. und COE, W. R. (1943): Biology of the California sea-mussel (*Mytilus californianus*). II. Nutrition, metabolism, growth and calcium deposition. Journ. Exp. Zool. 93, 205—249. — GALTSOFF, P. S. (1928): Experimental study of the function of the oyster gills and its bearings on the problems of oyster culture and sanitary control of the oyster industry. Bull. Bureau Fish. 44, 1—39. — GRAHAM, A. (1931): On the morphology, feeding mechanisms, and digestion of *Ensis siliqua* (SCHUMACHER). Trans. Roy. Soc. Edinburgh 56, 725—752. — HAGMEIER, E. (1961): Plankton-Äquivalente (Auswertung von chemischen und mikroskopischen Analysen). Kieler Meeresforsch. 17, 32—47. — JÖRGENSEN, C. B. (1949): The rate of feeding by *Mytilus* in different kinds of suspension. Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K. 28, 333—344. — JÖRGENSEN, C. B. (1962): The food of filter feeding organisms. Rapp. Proc.-Verb. 153, 99—107. — KREY, J. (1950): Eine neue Methode zur quantitativen Bestimmung des Planktons. Kieler Meeresforsch. 7, 58—75. — KREY, J. (1951): Quantitative Bestimmung von Eiweiß im Plankton mittels der Biuretreaktion. Kieler Meeresforsch. 8, 16—29. — KREY, J., BANSE, K. und HAGMEIER, E. (1957): Über die Bestimmung von Eiweiß im Plankton mittels der Biuretreaktion. Kieler Meeresforsch. 13, 35—40. — KREY, J. (1958): Chemical determinations of net plankton, with special reference to equivalent albumin content. Journ. Mar. Res. 17, 312—324. — LOOSANOFF, V. L. und ENGLE, J. B. (1947): Effect of different concentrations of microorganisms on the feeding of oysters (*Ostrea virginica*).

U. S. Fish Wildlife Serv. Bull. **51**, 31—57. — MAC GINTIE, G. E. (1941): On the method of feeding of four pelecypods. Biol. Bull. **80**, 18—25. — MANSOUR, K. (1946): Food and the digestive processes of the lamellibranchs. Nature **157**, 482 und 844, Nature **158**, 130. — MANSOUR-BEK, J. J. (1946): Extracellular proteolytic and lipolytic enzymes of some lamellibranchs. Nature **158**, 378—379. — PETERSEN, C. G. J. und JENSEN, P. B. (1911): Valuation of the sea. I. Animal life of the sea bottom, its food and quantity. Rep. Dan. Biol. Stat. **20**, 1—76. — THEEDE, H. (1963): Experimentelle Untersuchungen über die Filtrationsleistung der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresforsch. **19**, 20—41. — UTERMÖHL, H. (1958): Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitt. Int. Ver. Limnol. **9**, 1—38. — VERWEY, J. (1952): On the ecology of distribution of cockle and mussel in the Dutch Waddensea, their role in sedimentation and the source of their food supply. Arch. Neerland. Zool. **10**, 171—239. — YONGE, C. M. (1923): Studies on the comparative physiology of digestion. I. The mechanism of feeding, digestion and assimilation in the lamellibranch *Mya*. Brit. Journ. Exp. Biol. **1**, 15—63. — YONGE, C. M. (1926): Structure and physiology of the organs of feeding and digestion in *Ostrea edulis*. Journ. Mar. Biol. Assoc. **14**, 295—386. — ZOBELL, C. E. und FELTHAM, C. B. (1938): Bacteria as food for certain marine invertebrates. Journ. Mar. Res. **1**, 312—327.