

Zur Filtrationsleistung von *Dreissena*, *Sphaerium* und *Pisidium* (Eulamellibranchiata)

W. Hinz und H.-G. Scheil

Gesamthochschule Duisburg und Institut für Humangenetik und Anthropologie
der Universität Düsseldorf

Eingegangen am 3. Juli 1972

Filtration Rate of *Dreissena*, *Sphaerium* and *Pisidium* (Eulamellibranchiata)

Summary. The filtration rates of four species of eulamellibranchs (*Dreissena polymorpha*, *Sphaerium corneum*, *Pisidium amnicum* and *Pisidium casertanum*) are measured at high (14°, 15° respectively 20°C) and low (5° respectively 6°C) temperatures by an indirect method. The differences of filtration rates at high and low temperatures are significant in all classes of size. The filtration efficiency of large individuals is more dependent on temperature than that of small ones. The filtration rate "ml/g live weight and hour" of the largest animals of the species tested depend on mobility: *P. amnicum*, which is rather mobile compared with the other species, shows the lowest, the completely sessile *Dreissena* the highest values. The importance of small bivalves for the self-cleaning of waters is shown by some examples of filtration capacities per m² of bottom approximately calculated.

Zusammenfassung. Mit einer indirekten Methode (Messung der Konzentrationsabnahme einer kolloidalen Graphitlösung) wurden die Filtrationsraten von 4 Kleinschalenarten (*Dreissena polymorpha*, *Sphaerium corneum*, *Pisidium amnicum* und *Pisidium casertanum*) bei hoher (14°, 15° bzw. 20°C) und bei niedriger (5° bzw. 6°C) Temperatur bestimmt. Die Unterschiede der Filtrationsraten beim Vergleich der Werte hoher mit denen niedriger Temperatur sind bei allen Größenklassen weitgehend signifikant. Die Filtrationsleistung großer Individuen ist stärker temperaturabhängig als die kleiner. Die Filtrationsraten „ml/g Lebendgewicht und Stunde“ der jeweils größten Tiere der untersuchten Arten lassen eine Abhängigkeit von der Mobilität erkennen: Das im Vergleich zu den beiden übrigen Arten ziemlich mobile *P. amnicum* zeigt die niedrigsten, die vollsessile *Dreissena* die höchsten Werte. Die Bedeutung der Kleinschalen für die Selbstreinigung der Gewässer wird an einigen Beispielen näherungsweise berechneter Filtrationskapazitäten pro m² Bodengrund aufgezeigt.

Einleitung

Die Filtrationsraten mariner Muscheln sind z. B. für *Cardium edule* (Willemsen, 1952), *Lasaea rubra* (Ballantine u. Morton, 1956), *Meretrix casta* (Durve, 1963), *Mytilus californianus* (Fox et al., 1937; Pampapathi Rao, 1954), *Mytilus edulis* (Jørgensen, 1949; Willemsen, 1952; Tammes u. Dral, 1955; Flügel u. Schlieper, 1962) und *Pecten irradians* (Chipman

u. Hopkins, 1954) bestimmt worden. Dagegen ist über Filtrationsraten limnischer Arten nur wenig bekannt. Bisher wurden *Dreissena polymorpha* (Mikhejev u. Sorokin, 1966; Klee, 1971), *Unio crassus*, *Anodonta piscinalis* (Voskresiensky, 1959) und *Anodonta cygnea* (Salanki u. Lukacsovics, 1967) untersucht. Für die letzte Art werden keine Zahlenwerte angegeben. Die Kenntnis der Filtrationswerte von Süßwassermuscheln ist jedoch im Hinblick auf die Beurteilung der natürlichen Reinigungskraft von Kleingewässern wünschenswert. Gerade Kleinmuscheln der Familie Pisidiidae erreichen in solchen Biotopen oft erhebliche Siedlungsdichten (Hinz, 1972); Massenvorkommen von *Dreissena* sind seit langem bekannt und haben vielerorts wirtschaftliche Bedeutung erlangt (Abb. 2 in Ant, 1968; Klee, 1971). Aus diesem Grunde halten wir die Erarbeitung von Daten zur Filtrationsleistung einiger einheimischer Kleinmuscheln für nötig. In der vorliegenden Arbeit sind folgende Arten untersucht worden: *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), *Sphaerium corneum* (L. 1758), *Pisidium amnicum* (O. F. Müller, 1774) und *Pisidium casertanum* (Poli, 1791).

Material und Methode

Die Tiere stammten aus folgenden Gewässern: *D. polymorpha* und *P. amnicum*: Toter Arm des Rhein-Herne-Kanals in Castrop-Rauxel; *P. casertanum*: Grünlandgraben (ehemals Hochmoorgebiet) nördlich Hunteburg, ca. 24 km nordöstlich von Osnabrück (Gewässer D 45 in Hinz, 1972); *S. corneum*: Ausflußgraben des Kleinen Heiligen Meeres bei Hopsten, ca. 30 km westnordwestlich von Osnabrück. Die Muscheln wurden am Fundort aus dem Substrat gesiebt (bei *Dreissena* nur die größten Tiere vom Untergrund abgesammelt), die lebenden im Labor makroskopisch nach Größenklassen sortiert (genaue Längenmessung nach Versuchsende) und am folgenden Tag in Versuch genommen. Bis zum Versuch blieb die Hälterungstemperatur annähernd konstant und identisch mit der Standorttemperatur. Das im Versuch benutzte Standortwasser wurde am Fangtag entnommen (Entnahmedaten s. Tabellen 1—4).

Die Filtrationsrate wurde indirekt über die Konzentrationsabnahme einer kolloidalen Graphitlösung bestimmt (vgl. Jörgensen, 1960). Als Ausgangsmaterial diente Aquadag (18% kolloidaler Graphit in Wasser; Firma Schaaff & Meurer, Duisburg), das mit Standortwasser so verdünnt wurde, daß sich nach 12stündigem Altern unter unseren Versuchsbedingungen eine Extinktion von etwa 0,2 ergab (vgl. Theede, 1963). Die Tiere wurden einzeln (*D. polymorpha* und Gruppe IV von *S. corneum*) oder zu mehreren — Zahl je nach Größe der Tiere schwankend, s. Tabellen 1—4 — in Plastikbecher (*D. polymorpha*) bzw. Glasröhrchen gesetzt und bei den Standortbedingungen entsprechender konstanter Temperatur gemessen. Die Mediummenge betrug für *D. polymorpha* 100 ml, bei den anderen Arten 5 ml (*P. amnicum* bei 5°C 2,5 ml); sie war so gewählt, daß auf eine künstliche Durchmischung verzichtet werden konnte. Die Probenentnahme erfolgte bei *D. polymorpha* nach insgesamt 20, 40 und 60 min. Bei *S. corneum* und den Pisidien wurde nach 20 min für eine halbe Stunde das gesamte Medium durch Standortwasser ersetzt und der Versuch für 40 bzw. 60 min mit denselben Tieren wiederholt. Die Extinktion der Proben wurde am Unicam-Photometer bei 500 nm oder am Photometer

Tabelle 1. *Dreissena polymorpha*. Filtrationsraten bei 20° C (Fang am 18.9.1971) und bei 5° C (Fang am 18.12.1971). + = signifikante, — = nicht signifikante Unterschiede. Angegeben ist, wie auch in Tabelle 2—4 und Abb. 1, stets der mittlere Fehler des Mittelwertes

Temperatur am Standort	Zahl der Versuche (je 1 Tier)	Mittlere Länge (mm)	Mittleres Gewicht (g)	Mittleres Weichkörper-Trockengewicht (g)	ml/Tier und Stunde	Signifikanz der Unterschiede	m/g und Stunde	Signifikanz der Unterschiede	ml/g Weichkörper-Trockengewicht und Stunde	Signifikanz der Unterschiede
20° C	25	22,1	1,41	0,023	70,7 ± 6,6	+	52,8 ± 5,8	+	3304 ± 393	+
5° C	30	21,6	1,39	0,021	13,0 ± 1,6		9,7 ± 1,1		729 ± 93	
	55									

Tabelle 2. *Sphaerium cornutum*. Filtrationsraten bei 14° C (Fang am 25.9.1971) und bei 6° C (Fang am 17.12.1971)

Temperatur am Standort	Größenklasse	Zahl der Versuche	Zahl der Tiere insgesamt	Mittlere Länge (mm)	Mittleres Gewicht (g)	ml/Tier und Stunde	Signifikanz der Unterschiede	m/g und Stunde	Signifikanz der Unterschiede
14° C	I	4	44	5,3	0,039	1,03 ± 0,054	+	26,4 ± 1,72	+
6° C		6	60	5,2	0,034	0,16 ± 0,034		4,9 ± 1,1	
14° C	II	11	67	6,6	0,077	1,61 ± 0,071	+	21,4 ± 1,25	+
6° C		11	65	7,1	0,092	0,69 ± 0,088		7,5 ± 0,87	
14° C	III	10	30	8,2	0,141	2,98 ± 0,166	+	21,4 ± 1,54	+
6° C		9	27	8,4	0,159	0,49 ± 0,157		3,3 ± 0,87	
14° C	IV	12	12	10,1	0,268	5,71 ± 0,715	+	21,3 ± 2,46	+
6° C		12	12	9,5	0,255	1,06 ± 0,267		4,4 ± 1,24	
			317						

Tabelle 3. *Pseudium amnicum*. Filtrationsraten bei 15° C (Fang am 18.9.1971, 2 m Wassertiefe) und bei 5° C (Fang am 18.12.71)

Temperatur am Standort	Größenklasse	Zahl der Versuche	Zahl der Tiere insgesamt	Mittlere Länge (mm)	Mittleres Gewicht (g)	ml/Tier und Stunde	Signifikanz der Unterschiede	ml/g und Stunde	Signifikanz der Unterschiede
15° C	I	10	750	3,5	0,008	0,048 ± 0,004	+	6,29 ± 0,59	+
5° C		8	176	3,8	0,011	0,018 ± 0,002		1,65 ± 0,16	
15° C	II	14	195	4,5	0,017	0,067 ± 0,012	-	3,87 ± 0,71	+
5° C		6	59	5,5	0,034	0,038 ± 0,003		1,09 ± 0,07	
15° C	III	7	54	5,9	0,043	0,34 ± 0,026	+	7,89 ± 0,58	+
5° C		7	29	6,9	0,072	0,089 ± 0,008		1,23 ± 0,11	
15° C	IV	6	27	7,4	0,089	0,47 ± 0,09	-	5,95 ± 1,0	+
5° C		7	19	7,9	0,113	0,131 ± 0,009		1,18 ± 0,09	
			<u>1209</u>						

Tabelle 4. *Pisidium casertanum*. Filtrationsraten bei 14° C (Fang am 25.9.1971) und bei 6° C (Fang am 17.12.1971). Gewichtsangaben und Filtrationsraten je Gramm und Stunde beziehen sich auf die um den anorganischen Belag korrigierten Werte

Temperatur am Standort	Größenklasse	Zahl der Versuche	Zahl der Tiere insgesamt	Mittlere Länge (mm)	Mittleres Gewicht (g)	m/Tier und Stunde	Signifikanz der Unterschiede	m/g und Stunde	Signifikanz der Unterschiede	
14° C	0	1	92	2,7	0,006	0,086		15,3		
14° C	I	8	88	3,7	0,016	0,40 ± 0,03		25,7 ± 2,0	+	
6° C		8	120	3,4	0,012	0,017 ± 0,001	+	1,43 ± 0,08		
14° C	II	8	64	4,1	0,028	0,60 ± 0,03		24,3 ± 1,5	+	
6° C		9	90	4,2	0,026	0,047 ± 0,007	+	1,82 ± 0,26		
14° C	III	9	63	4,8	0,038	0,76 ± 0,03		20,2 ± 1,1	+	
6° C		10	70	5,1	0,043	0,114 ± 0,023	+	2,63 ± 0,53		
14° C	IV	10	50	5,3	0,055	1,05 ± 0,03		19,5 ± 1,2	+	
6° C		8	41	5,4	0,059	0,20 ± 0,04	+	3,32 ± 0,63		
			<hr/>							
			678							

Eppendorf bei 492 nm und 1 cm Schichtdicke gegen eine Leerprobe (Standortwasser) gemessen. Die Berechnung der Filtrationsrate erfolgte nach der Formel

$$f = \frac{V \cdot 2,303 \cdot (\log c_0 - \log c_1)}{n \cdot t}$$

Hierbei bedeuten:

- f = Filtrationsrate in ml/Tier und Stunde,
 V = Volumen des Versuchsmediums in ml, 2,303 = ln 10,
 c_0 = Konzentration der Ausgangslösung,
 c_1 = Konzentration der Proben nach dem Versuch,
 n = Zahl der eingesetzten Tiere,
 t = Versuchszeit in Stunden bzw. Stundenbruchteilen.

(Zur näheren Erläuterung vgl. Theede, 1963; Coughlan, 1969; zur Diskussion der Methode vgl. Jörgensen, 1966; Winter, 1969.)

Zusätzlich wurde die Filtrationsrate für 1 g Lebendgewicht und 1 Std berechnet, für *D. polymorpha* auch die Filtrationsrate für 1 g Weichkörper-Trockengewicht und 1 Std. Im Lebendgewicht ist das Gewicht der Schalen und des Mantelhöhlenwassers enthalten. Auf den Schalen von *P. casertanum* sitzt ein dicker Belag aus Fremdmaterial bisher unbekannter Zusammensetzung, der um Ein- und Ausstromöffnung besonders stark ausgeprägt ist. Sein Gewicht wurde vom Lebendgewicht abgezogen. Da sich zwischen den Werten für insgesamt 20 min, 40 min und 60 min, umgerechnet auf 1 Std, kein signifikanter Unterschied ergab (t -Test, Paardifferenzen mit 1% Irrtumswahrscheinlichkeit), wurden die 3 Werte jeweils gemittelt und aus diesen Werten die mittlere Filtrationsrate für die Größenklassen jeder Art berechnet. Die Signifikanzprüfung der Unterschiede zwischen den Filtrationsraten bei verschiedenen Temperaturen und den Größenklassen innerhalb einer Art geschah mit dem t -Test für ungleiche Varianzen bei 3% Irrtumswahrscheinlichkeit (geprüft bei 1%, da jeweils 3 Werte zusammengefaßt waren, beträgt die tatsächliche IW 3%). Mittleres Gewicht und mittlere Länge der Tiere s. Tabellen 1—4.

Für *P. casertanum* und *P. amnicum* wurde die Filtrationskapazität der Arten je m² Bodengrund des Herkunftsgewässers näherungsweise berechnet. Die Siedlungsdichte von *P. casertanum* am Entnahmeort ist noch unbekannt, vergleichsweise wurden deshalb die Werte des Fundorts D 33 (Hinz, 1972) verwandt. Hier lag im Januar 1969 die Siedlungsdichte bei 90000 Tieren/m²; der geringe Anteil zweier weiterer Pisidien-Arten (zusammen 9,4%) kann vernachlässigt werden. Die Abundanz von *P. amnicum* im Herkunftsgewässer wurde im Rahmen einer anderen Untersuchung bestimmt (129 Tiere/m²; Hinz, in Vorbereitung). Die Kollektive zur Größenklassen-Bestimmung umfaßten bei *P. amnicum* 1031 (15°C-Versuch) bzw. 476 (5°C-Versuch) Tiere, bei *P. casertanum* 319 Tiere.

Herrn Dr. J. Krauth (Institut für Statistik und Dokumentation der Universität Düsseldorf) sind wir für die Beratung bei der statistischen Auswertung zu Dank verpflichtet.

Ergebnisse

Die Unterschiede der Filtrationsraten (ml/Tier und Stunde) bei verschiedener Temperatur sind signifikant; eine Ausnahme machen die Größenklassen II und IV von *P. amnicum*. Allerdings differieren die mittleren Längen von *P. amnicum* der 15°C-Tiere und der 5°C-Tiere bei den gleichbezeichneten Größenklassen erheblich (Tabelle 3); so entspricht die Größenklasse II der 5°C-Tiere mehr der Größenklasse III der 15°C-Tiere. Ein Vergleich dieser beiden Gruppen ergibt einen signifikanten Unterschied.

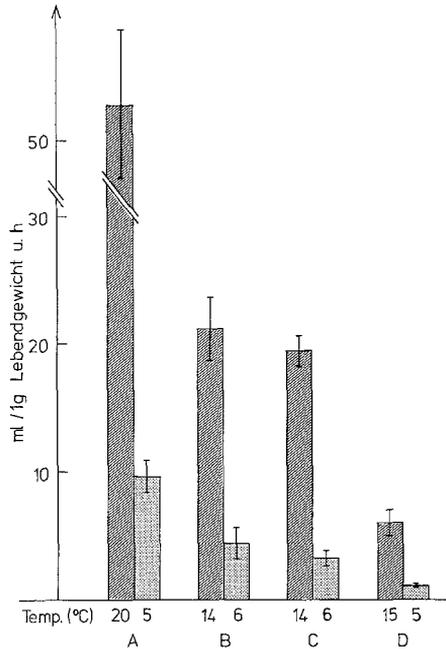


Abb. 1. Vergleich der Filtrationsraten je Gramm Lebendgewicht und Stunde von *D. polymorpha* (A) sowie der jeweils größten Tiere von *S. corneum* (B), *P. casertanum* (C) und *P. amnicum* (D)

Tabelle 5. Signifikanz bzw. Nichtsignifikanz der Unterschiede in den Filtrationsraten der einzelnen Größenklassen der untersuchten Pisidiidae-Arten. I, II, III, IV: Größenklassen, vgl. Tabellen 1—4

Art	Temperatur am Standort	ml/Tier und Stunde			ml/g und Stunde		
		I/II	II/III	III/IV	I/II	II/III	III/IV
<i>S. corneum</i>	14° C	+	+	+	—	—	—
	6° C	+	—	—	—	+	—
<i>P. amnicum</i>	15° C	—	+	—	—	+	—
	5° C	+	+	—	+	—	—
<i>P. casertanum</i>	14° C	+	+	+	—	—	—
	6° C	+	—	—	—	—	—

Ebenfalls signifikant bei allen Größenklassen der untersuchten Arten sind die Unterschiede der auf 1 g Lebendgewicht und 1 Std bezogenen Werte (Tabellen 1—4). Für die Filtrationsraten je Tier und Stunde ergeben sich zwischen den Größenklassen einer Art bei niedrigen Temperaturen in der Mehrzahl keine signifikanten Unterschiede im Gegensatz

zu den Werten bei hohen Temperaturen. Das beruht auf dem wesentlich flacheren Verlauf der Kurve bei niedrigerer im Vergleich zu der bei hoher Temperatur (Tabelle 5). Zwischen den Größenklassenwerten der auf 1 g Tier und 1 Std bezogenen Filtrationsraten gibt es — mit 3 Ausnahmen — keine signifikanten Differenzen (Tabelle 5). Der Kurvenverlauf täuscht Unterschiede vor, die jedoch zufallsbedingt sind (hohe mittlere Fehler der Mittelwerte). Bei *P. casertanum* kann die Größenklasse 0 bei 14°C nicht in die Diskussion einbezogen werden, da in diesem Fall nur eine Probe, wenn auch mit 92 Tieren, untersucht wurde.

Um die einzelnen Arten miteinander vergleichen zu können, sind die Filtrationsraten je Gramm Lebendgewicht und Stunde der jeweils größten Tiere (Größenklasse IV) der 3 Pisidiidae-Arten in Abb. 1 den Werten von *D. polymorpha* gegenübergestellt. *P. casertanum* und *S. corneum* unterscheiden sich nicht, die Werte von *P. amnicum* liegen erheblich niedriger, die von *Dreissena* wesentlich höher.

Diskussion

Die Filtrationsraten pro Gramm Tier lassen keine Größenklassen-Abhängigkeit erkennen. Dies ist auch nicht unbedingt zu erwarten, da eine Abhängigkeit sich zunächst nur auf den Stoffwechsel der Tiere bezieht. Hamwi u. Haskin (1969) weisen darauf hin, daß O₂-Verbrauch und Pumprate (bei *Mercenaria mercenaria*) korreliert sind. Pumprate und Filtrationsrate sind jedoch nicht notwendigerweise identisch, da der Zurückhaltungsgrad von sehr verschiedenartigen Einflüssen abhängig ist (vgl. Jörgensen, 1966; Winter, 1969).

Der Vergleich der Abb. 1 gilt selbstverständlich nur für die Filtrationsleistung bei der von uns verwandten Partikelgröße. Unter der Voraussetzung, daß unsere Werte ein Maß für die Gesamtfiltrationsleistung darstellen, ergibt sich eine Abhängigkeit vom Grad der Mobilität: Nach orientierenden Voruntersuchungen ist *P. amnicum* von den untersuchten Arten die mobilste und damit ganz besonders befähigt, Orte höherer Partikelkonzentration aufzusuchen bzw. das Umgebungswasser durch ihre Kriechfähigkeit (Aufwühlen des Substrats) mit Nahrung anzureichern. Demgegenüber ist die Sessilität von *Dreissena* mit einer besonders hohen Filtrationsleistung verbunden. Die von Klee (1971) mitgeteilten Werte für *D. polymorpha* (14°C; 0,4 Liter/Std bei 10 mm Länge, im Extrem 1,2 Liter/Std bei 30 mm) liegen allerdings erheblich über den unsrigen; sie betreffen jedoch nur kasuistische Fälle (Klee, briefl. 1972).

Die Filtrationskapazität der Tiere eines Quadratmeters Gewässeruntergrund wurden aus den Filtrationsraten und den Siedlungsdichten (Hinz, 1972, unveröffentlicht) näherungsweise berechnet. Dabei ergibt sich für *P. casertanum* bei einer Siedlungsdichte von 90 000 Tieren/m² und 14°C eine Filtrationsrate von 14,6 Liter/Std, bei 6°C eine von

2,2 Liter/Std. Die Werte für *P. amnicum* sind bei der gefundenen Siedlungsdichte von 129 Tieren/m² bei 15°C 7,4 ml/Std, bei 5°C 3,1 ml/Std. Die Siedlungsdichte von *D. polymorpha* im Rhein-Herne-Kanal ist derzeit noch nicht bekannt, legt man jedoch 1000 Tiere/m² zugrunde (an der Rheinmündung des Bodensees soll sie bei 10000 Tieren/m² liegen, Klee, 1971), so beträgt die Filtrationskapazität je m² bei 20°C rd. 70 Liter/Std, bei 5° immerhin noch 13 Liter/Std. Es zeigt sich also, daß Kleinmuscheln einen erheblichen Beitrag zur natürlichen Reinigungskraft unserer Gewässer leisten. Voraussetzung allerdings ist ein genügend dichter Besatz: So kann *P. amnicum* wegen ihrer geringen Populationsdichte vernachlässigt werden.

Diese näherungsweise berechneten Werte sollten jedoch nicht überschätzt werden. Folgende Fakten könnten die Aussagekraft unserer Werte einschränken: Ein Teil der ausfiltrierten Partikel wird mit steigender Partikelkonzentration als Pseudofaeces abgegeben (Allen, 1962; Jörgensen, 1966), sie werden zwar dem Wasser, aber nicht dem Gewässer entzogen und müssen also noch abgebaut werden. Auch die den Darmkanal passierenden Partikel brauchen nicht wie im Fall von *Lasaea rubra* (Ballantine u. Morton, 1956) vollständig verdaut zu werden, sondern können auch z.T. wieder ausgeschieden werden (z.B. bei *Venus striatula*, Allen, 1962.)

Für die Beurteilung der Belastbarkeit eines Gewässers darf man außerdem nicht von den günstigsten Werten ausgehen; optimale Temperaturen herrschen nur wenige Monate im Jahr vor. Bei hohen Temperaturen können Massenpopulationen auf Grund der eigenen Stoffwechselprodukte zu einer Belastung des Gewässers führen. Bei O₂-Mangel kann es zum Absinken oder — in Katastrophenfällen durch Absterben der Population — zum Zusammenbruch der Filtrationskapazität kommen.

Salanki (1964) sowie Salanki u. Vero (1969) fanden bei *Anodonta cygnea* trotz der Tatsache, daß die Tiere eingegraben und z.T. in größeren Tiefen leben, einen täglichen Rhythmus der motorischen Aktivität (Schalenbewegung). Die aktiven Perioden der Tiere waren tagsüber kürzer als nachts. Es ist wahrscheinlich, daß diese Verhältnisse auch für die von uns untersuchten Arten gelten. Eine Extrapolation der gefundenen Werte auf 24 Std ist daher unzulässig; im Tagesmittel können die Filtrationsraten höher oder niedriger liegen. Eine entsprechende Untersuchung bei Kleinmuscheln ist geplant.

Literatur

- Allen, J. A.: Preliminary experiments on the feeding and excretion of bivalves using *Phaeodactylum* labelled with ³²P. J. mar. biol. Ass. UK 42, 609–623 (1962).
Ant, H.: Beobachtungen an Muscheln aus dem Möhnesee und anderen stehenden Gewässern Westfalens (mit besonderer Berücksichtigung von Teich- und Wandermuschel). Naturkde. in Westfalen 4, 27—35 (1968).

- Ballantine, D., Morton, J.E.: Filtering, feeding and digestion in the lamellibranch, *Lasaea rubra*. J. mar. biol. Ass. UK **35**, 241—274 (1956).
- Chipman, W. A., Hopkins, J. G.: Water filtration by the bay scallop, *Pecten irradians*, as observed with the use of radio-active plankton. Biol. Bull. **107**, 80—91 (1954).
- Coughlan, J.: The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions. Mar. Biol. **2**, 356—358 (1969).
- Durve, V. S.: A study on the rate of filtration of the clam *Meretrix casta* (Chemnitz). J. mar. biol. Ass. India **5**, 221—231 (1963).
- Flügel, H., Schlieper, C.: Der Einfluß physikalischer und chemischer Faktoren auf die Pumprate der Miesmuschel *Mytilus edulis*. Kieler Meeresforsch. **18**, 51—66 (1962).
- Fox, D. L., Sverdrup, H. U., Cunningham, J. P.: The rate of water propulsion by the California mussel. Biol. Bull. **72**, 417—438 (1937).
- Hamwi, A., Haskin, H. H.: Oxygen consumption and pumping rates in the hard clam *Mercenaria mercenaria*: A direct method. Science **163**, 823—824 (1969).
- Hinz, W.: Zur Molluskenfauna der Kleingewässer in der Umgebung des Dümmers. Abh. Landesmus. Naturkde. Münster **34** (2), 3—15 (1972).
- Jørgensen, C. B.: The rate of feeding by *Mytilus edulis* in different kinds of suspensions. J. mar. biol. Ass. UK **28**, 333—344 (1949).
- Jørgensen, C. B.: Efficiency of particle retention and rate of water transport in undisturbed lamellibranchs. J. Cons. perm. int. Explor. Mer **26**, 94—116 (1960).
- Jørgensen, C. B.: Biology of suspension feeding, p. 66—109. Oxford: Pergamon Press 1966.
- Klee, O.: Plädoyer für eine Vieigeschmähete. Kosmos **67**, 363—368 (1971).
- Mikhejev, V. P., Sorokin, Y. J.: Quantitative studies of *Dreissena* feeding habits by the radiocarbon method [Russisch]. Z. obshch. Biol. **27**, 463—472 (1966).
- Pampapathi Rao, K.: Tidal rhythmicity of rate of water propulsion in *Mytilus* and its modifiability by transplantation. Biol. Bull. **106**, 353—359 (1954).
- Salanki, J.: Contributions to the problem of daily rhythm in the activity of the fresh water mussel *Anodonta cygnea* L. Ann. Biol. Tihany **31**, 109—116 (1964).
- Salanki, J., Lukašovics, F.: Filtration and O₂ consumption related to the periodic activity of freshwater mussel (*Anodonta cygnea* L.). Ann. Biol. Tihany **34**, 85—98 (1967).
- Salanki, J., Vero, M.: Diurnal rhythm of activity in freshwater mussel (*Anodonta cygnea* L.) under natural conditions. Ann. Biol. Tihany **36**, 95—107 (1969).
- Tammes, P. M. L., Dral, A. D. G.: Observations on the straining of suspensions by mussels. Arch. Néerl. Zool. **11**, 87—112 (1955).
- Theede, H.: Experimentelle Untersuchungen über die Filtrationsleistung der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresforsch. **19**, 20—41 (1963).
- Voskresensky, K. A.: The clearance of water by Unionidae and data about the rate of water transport [Russisch]. Proc. 5th Sci. Conf. dedicated to Research of Inland Waters of Baltic. Minsk, 38—43 (1959); zit. nach Jørgensen (1966).
- Willemsen, J.: Quantities of water pumped by mussels (*Mytilus edulis*) and cockles (*Cardium edule*). Arch. Néerl. Zool. **10**, 153—159 (1952).
- Winter, J. E.: Über den Einfluß der Nahrungskonzentration und anderer Faktoren auf Filtrierleistung und Nahrungsausnutzung der Muscheln *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus*. Mar. Biol. **4**, 87—135 (1969).

Dr. W. Hinz
Gesamthochschule
D-4100 Duisburg
Lotharstr. 65
Bundesrepublik Deutschland

Dr. H.-G. Scheil
Institut für Humangenetik
und Anthropologie
der Universität
D-4000 Düsseldorf
Bundesrepublik Deutschland