

Über den Einfluß der Nahrungskonzentration und anderer Faktoren auf Filtrierleistung und Nahrungsausnutzung der Muscheln *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus*

J. E. WINTER

Institut für Meeresforschung Bremerhaven; Bremerhaven, Germany (FRG)

Abstract

*On the influence of food concentration and other factors on filtration rate and food utilization in the mussels *Arctica islandica* and *Modiolus modiolus**

Filtration rates and the extent of phagocytosed food particles were determined in the offshore lamellibranchs *Arctica islandica* and *Modiolus modiolus* in relation to particle concentration, body size and temperature. Pure cultures of the algae *Chlamydomonas* sp. and *Dunaliella* sp. were used as food. A new method for determining filtration rates was developed by modifying the classical indirect method. The concentration of the experimental medium (100%) was kept constant to $\pm 1\%$. Whenever the bivalves removed algae from the medium, additional algae were added and the filtration rate of the bivalves expressed in terms of percentage amount of algae added per unit time. The concentration of the experimental medium was measured continuously by a flow colorimeter. By keeping the concentration constant, filtration rates could be determined even in relation to different definite concentrations and over long periods of time. The amount of phagocytosed food was measured by employing the biuret-method (algae cells ingested minus algae cells in faeces). Filtration rates vary continuously. As a rule, however, during a period of 24 h, two phases of high food consumption alternate with two phases of low food consumption during which the mussels' activities are almost exclusively occupied by food digestion. Filtration rate and amount of phagocytosed algae increase with increasing body size. Specimens of *A. islandica* with a body length of 33 to 83 mm filter between 0.7 to 7 l/h (30—280 mg dry weight of algae/24 h) and phagocytose 21 to 122 mg dry weight of algae during a period of 24 h. The extent of food utilization declines from 75 to 43% with increasing body size. In *M. modiolus* of 40 to 88 mm body length, the corresponding values of filtration rate and amount of phagocytosed algae range between 0.5 and 2.5 l/h (20—100 mg dry weight of algae) and 17 to 90 mg dry weight of algae, respectively; the percentage of food utilization does not vary much and lies near 87%. Filtration rate and amount of phagocytosed algae follow the allometric equation $y = a \cdot x^b$. In this equation, y represents the filtration rate (or the amount of phagocytosed algae), a the specific capacity of a mussel of 1 g soft parts (wet weight), x the wet weight of the bivalves' soft parts, and b the specific form of relationship between body size and filtration rate (or the amount of phagocytosed algae). The values obtained for b lie within a range which indicates that the filtration rate (or the amount of phagocytosed algae) is sometimes more or less proportional to body surface area, sometimes to body weight. Temperature coefficients for the filtration rate are in *Arctica islandica* Q_{10} (4°—14 °C) = 2.05 and Q_{10} (10°—20 °C) = 1.23, in *Modiolus modiolus* Q_{10} (4°—14 °C) = 2.33 and Q_{10} (10°—20 °C) = 1.63. In *A. islandica*, temperature coefficients for the amount of phagocytosed algae amount to Q_{10} (4°—14 °C) = 2.15 and Q_{10} (10°—20 °C) = 1.55, in *M. modiolus* to Q_{10} (4°—14 °C) = 2.54 and Q_{10} (10°—20 °C) = 1.92. Upon a temperature decrease from 12° to 4 °C, filtration rate and amount of phagocytosed algae are reduced to 50%. At the increasing concentrations of 10×10^6 , 20×10^6 and 40×10^6 cells of *Chlamydomonas*/l offered, filtration rates of both mollusc species decrease at the ratios 3:2:1. At 12 °C, pseudofaeces production occurs in both species in a suspension of 40×10^6 , at 20 °C in

60×10^6 cells of *Chlamydomonas*/l. At 12 °C and 10 – 20×10^6 cells of *Chlamydomonas*/l, the maximum amount of algae is phagocytosed. At 40×10^6 cells/l, the amount of phagocytosed cells is reduced by 26% as a consequence of low filtration rates and intensive production of pseudofaeces. At 20 °C and 20 – 50×10^6 cells of *Chlamydomonas*/l, the maximum amount of algae is sieved out and phagocytosed; the concentration of 10×10^6 cells/l is too low and cannot be compensated for by increased activity of the molluscs. With increasing temperatures, the amount of suspended matter, allowing higher rates of filtration and food utilization, shifts toward higher particle concentrations; but at each temperature a threshold exists, above which increase in particle density is not followed by increase in the amount of particles ingested. Based on theoretical considerations and facts known from literature, 7 different levels of food concentration are distinguishable. Experiments with *Chlamydomonas* sp. and *Dunaliella* sp. used as food, reveal the combined influence of particle concentration and particle size on filtration rate. Supplementary experiments with *Mytilus edulis* resulted in filtration rates similar to those obtained for *M. modiolus*, whereas, experiments with *Cardium edule*, *Mya arenaria*, *Mya truncata* and *Venerupis pullastra* revealed low filtration rates. These species, inhabiting waters with high seston contents, seem to be adapted to higher food concentrations, and unable to compensate for low concentrations by higher filtration activities. Adaptation to higher food concentrations makes it possible to ingest large amounts of particles even at low filtration rates. Suspension feeding bivalves are subdivided into four groups on the basis of their different food filtration behaviour.

Einleitung

Im Rahmen der Fragenkomplexe „Stoffumsatz am Meeresboden“ und „Nahrungsketten im Meer“ kommt filtrierenden Organismen eine beträchtliche Bedeutung zu. Als Konsumenten von Plankton, Bakterien und Detritus bilden sie ein wichtiges Anfangs- und Endglied zahlreicher Nahrungsketten. Unter den filtrierenden Organismen muß den hoch entwickelten, suspensionsfiltrierenden Lamellibranchiern eine zentrale Stellung eingeräumt werden: Sie sind weltweit verbreitet und treten oft in hoher Besiedlungsdichte auf. Ihre Filtriermechanismen sind zu erstaunlicher Leistung befähigt, so daß Muscheln als überwiegend sessile Bodentiere durch ihre filtrierende Tätigkeit einen starken Einfluß auf die Produktion im und auf dem Meeresboden und im darüber stehenden Wasser ausüben. Erstens bereichern sie den Meeresboden mit hohen Beträgen an Biomasse, indem sie ihren eigenen Weichkörper aufbauen. Dieser wiederum spielt in der Nahrungskette zahlreicher Räuber eine erhebliche Rolle und gewinnt nach seinem Absterben als Energiequelle für die im Boden lebenden Organismen seine größte Bedeutung. Zweitens wird ein erheblicher Prozentsatz der aus dem

freien Wasser herausfiltrierten Partikel nicht dem eigenen Stoffhaushalt zugeführt, sondern verläßt als Pseudofaeces oder über die Kotballen neben den eigentlichen, unverdaulichen Rückständen wieder den Körper. Die Pseudofaeces und Kotballen sammeln sich, ihrem spezifischen Gewicht gemäß, auf dem Meeresboden und stehen hier weiteren Organismen als Nahrung zur Verfügung.

Die vorliegende Arbeit ist ein Beitrag zu diesem produktionsbiologischen Fragenkreis. An Hand von Laborexperimenten wurden für *Arctica islandica* (L.) (Syn. *Cyprina islandica* L.) und *Modiolus modiolus* L. in Abhängigkeit von der Körpergröße, der Temperatur und der Nahrungskonzentration die folgenden drei Größen bestimmt: (1) die herausfiltrierte Nahrungsmenge; (2) die phagozytierte Nahrungsmenge; (3) die über die Pseudofaeces und Faeces wieder abgegebene Nahrungsmenge.

Für weitere Vergleiche wurden diese Parameter für jeweils eine mittlere Größenklasse von *Mytilus edulis*, *Cardium edule*, *Mya arenaria*, *Mya truncata* und *Venerupis pullastra* ermittelt.

Die bisher im marinen Bereich mit dieser Fragestellung durchgeführten Untersuchungen beschränken sich auf *Venus striatula* und *Mya arenaria* (ALLEN, 1962) sowie auf *Modiolus demissus* (KUENZLER, 1961); Größen- und Temperaturabhängigkeiten wurden jedoch nicht untersucht, und die Experimente zur Konzentrationsabhängigkeit führten aus methodischen Gründen zu keinen signifikanten Ergebnissen. Zur Erfassung der Konzentrationsabhängigkeit war es notwendig, die „klassische indirekte Methode“ zu modifizieren.

Der Filtriermechanismus der Lamellibranchier

Die Tätigkeit der Lateralwimpern der Kiemenfilamente erzeugt einen Wasserstrom, der durch die Ingestionsöffnung der Muschel in die Mantelhöhle eintritt, die Ostien der Kiemen durchströmt und über den Suprabranchialraum durch die Egestionsöffnung den Körper verläßt. In diesem ständigen Durchstrom sind die Laterofrontalwimpern mit der Funktion eines Siebes zwischengeschaltet, indem sie sämtliche oder auch nur einen gewissen Teil der in der durchströmenden Wassermenge enthaltenen Partikel auf den Kiemenflächen zurückhalten.

Der Erzeugung eines Wasserstromes kommen zwei verschiedene Aufgaben zu: Einmal bewerkstelligt er den für die Atmung notwendigen Gasaustausch (Sauerstoffaufnahme und Kohlendioxidabgabe) und zum anderen führt er in Form suspendierter Partikel dem Organismus die notwendige Nahrung zu.

Für ständig unter Wasserbedeckung lebende Muscheln ist die Kiemencilienaktivität weit größer, als es der Gasaustausch verlangt. Dies kommt in der geringen Sauerstoffausnutzung zum Ausdruck, die VAN DAM (1935) und HAZELHOFF (1938) für verschiedene Lamellibranchier mit 0,5 bis 13% angeben. Bei trockenfallenden Muscheln kann auf Grund einer Sauerstoff-

schuld die Ausnutzung bis zu 35% (FLÜGEL und SCHLIEFER, 1962) ansteigen. Bei den in Frage stehenden Lamellibranchiern ist die Kieme als Organ der Nahrungsaufnahme hochgradig entwickelt und ihre Leistungen sind dem Nahrungsbedarf angepaßt; die Durchführung des Gasaustausches erfolgt im wesentlichen beiläufig¹.

Mit Ausnahme der Lateralwimpern, die den Wassertransport durchführen, steht die gesamte übrige Cilienausstattung des Kiemenepithels ausschließlich im Dienste der Nahrungsaufnahme und Nahrungsauslese. Auf die große Vielfalt der Bewimperung der Kiemen mit ihren Abfang- und Auslesemechanismen, die mehr ökologisch als systematisch zu erklären sind, soll nicht näher eingegangen werden; es sei nur auf die wichtigsten Arbeiten verwiesen: ADLER und HANCOCK, 1851; ALLEN, 1954a, b, 1961; ANSELL, 1961; ATKINS, 1936, 1937a, b, 1938, 1943; CARTER, 1924; CLAUSEN, 1958; DRAL, 1967; ELSEY, 1935; GRAHAM, 1931, 1937; GRAY, 1928; JØRGENSEN, 1955, 1959; KELLOGG, 1915; MURAKAMI, 1963; NELSON, 1923a, b, 1938, 1960; OLDFIELD, 1955, 1958, 1961; ORTON, 1913; OWEN, 1953; PURCHON, 1941, 1954, 1955; RIDWOOD, 1903; STASEK, 1961; VON STUDNITZ, 1931; WALLENGREN, 1905a, b; YONGE, 1923, 1926, 1928a, b, 1936, 1946, 1948, 1949.

Der eigentliche Abfangmechanismus der Laterofrontalwimpern ist von DRAL (1967) in umfangreichen Untersuchungen an jungen, 600 μ langen Miesmuscheln (*Mytilus edulis*) erforscht worden. Nach seinen Beobachtungen berühren sich in suspensionsarmem Meerwasser die Spitzen der Laterofrontalwimpern benachbarter Filamente (Abb. 1), so daß das Ostium völlig von den Laterofrontalwimpern überdeckt wird. Sind die Laterofrontalwimpern in Tätigkeit, so ist jeweils eine von zwei benachbarten Wimpern frontalwärts gekrümmt, die andere befindet sich in gestreckter Ruhelage. Da der Abstand der Laterofrontalwimpern innerhalb einer Reihe 2 bis 3 μ beträgt, verdoppelt sich die Porengröße auf 5 bis 6 μ . Ob Partikeln, größer als 3 μ und kleiner als 6 μ , eine Passage (bei geringer Konzentration) möglich ist, hängt von der Schlagfrequenz der Laterofrontalwimpern ab; diese kann durch die Lateralwimpern (DRAL, 1967, p. 415) beeinflußt werden.

Da die Laterofrontalwimpern beim Filtrierprozeß klebrig sind — wie schon WALLENGREN (1905a, b) beobachtete und wie von TAMMES und DRAL (1955) erneut bestätigt wurde —, genügt bereits eine schwache Berührung, um die Partikel festzuhalten. Somit müssen die Partikel beträchtlich kleiner als 6 μ sein, um in den Suprabranchialraum einzudringen. Die Vorstellung von der Kieme als Sieb ist also nicht gerechtfertigt; es liegt vielmehr ein „lime twig mechanism“ (DRAL, 1967) vor. Mit einem solchen Mechanismus lassen sich die Befunde von JØRGENSEN (1955) erklären, daß

¹ Nach den Ausführungen von HAMWI und HASKIN (1969) soll allerdings die Höhe der Pumprate durch den Sauerstoffbedarf reguliert werden.

nämlich sogar kolloides Graphit (2 bis 3 μ \varnothing) nahezu vollständig zurückgehalten wird.

Nach den Befunden von LOOSANOFF und ENGLE (1947 a), TAMMES und DRAL (zitiert nach DRAL, 1967); und DRAL (1968) hält *Mytilus edulis* bei hoher Partikelkonzentration nur einen bestimmten Prozentsatz auf ihren Kiemenflächen zurück. Das Gleiche trifft zu, wenn es sich um ungeeignete Partikel handelt. Es sind verschiedene Reduktionen des Zurückhaltungsgrades bis zum völligen Stillstand des Wassertransportes und zum Schalenschluß möglich. Für die Herabsetzung des Zurückhaltungsgrades ist nach DRAL (1967, 1968) das Verhalten der Laterofrontalwimpern verantwortlich: (1) Die Laterofrontalwimpern weisen keine klebrige Beschaffenheit mehr auf. (2) Die Laterofrontalwimpern geben ihre koordinierte Bewegungsweise auf, führen nur noch unregelmäßige Schläge aus und können

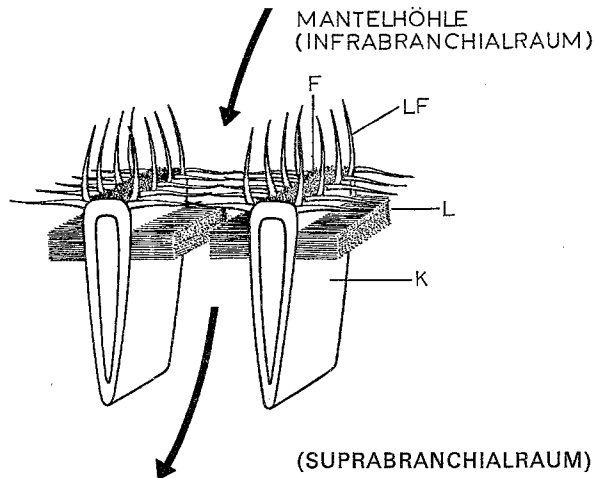


Abb. 1. Schema eines von zwei Kiemenfilamenten begrenzten Kiemenostiums. Die Lateralwimpern befinden sich alternierend in Schlag- und Ruhelage. Die Pfeile geben die Richtung des Wassertransportes an. F Frontalwimpern, L Lateralwimpern, LF Laterofrontalwimpern, K Kiemenfilamente. (Nach DRAL, 1967)

schließlich (3) ihre Bewegung ganz einstellen. Bei Stillstand gehen sie entweder in ihre normale Ruhelage zurück oder sie bleiben stark frontalwärts gekrümmt stehen; in letzterem Fall ist die Passage von Partikeln stark erleichtert. Dieser Stillstand kann die gesamte Kieme erfassen oder sich auf einige Filamente beschränken. Als wirksamste Maßnahme können schließlich (4) die Lateralwimpern den Wasserstrom bis zum völligen Stillstand reduzieren.

Soll trotz hoher Konzentration eine Nahrungsaufnahme stattfinden, so kann die Filtrierleistung nach DRAL (1967, 1968) außerdem durch „Spaltbildung“ reduziert werden. Mit ansteigender Konzentration verlagern sich in immer stärker ausgeprägter Form die Ruhelage sowie der Bewegungsradius der Laterofrontalwimpern frontalwärts. Durch diese Lageveränderung berühren sich die Laterofrontalwimpern benachbarter Filamente nicht mehr mit ihren Spitzen, so daß zwischen den Filamenten ein „freier Spalt“ entsteht;

dieser wächst mit zunehmender Partikelkonzentration von 3 auf 14 μ .

Als weitere Variationsmöglichkeit kommt ein Weiten bzw. Verengen der Ostien durch Muskeltätigkeit in Frage. Nach den Angaben von DRAL (1967, 1968) kann durch eine Ostienerweiterung der Spalt maximal um 3 μ vergrößert werden.

Neben diesem von DRAL beschriebenen „Wimper-Filtriermechanismus“ existiert die Beobachtung eines „Schleim-Filtriermechanismus“. MACGINITIE (1941, 1945) stellte mittels seiner „Fenstermethode“ fest, daß Muscheln nur dann Nahrung aufnehmen, wenn die gesamte Kiemenfläche mit einem Schleimteppich überzogen ist; von diesem werden die Partikel abgefangen und transportiert. Werden die Tiere jedoch gestört, so wird sofort die Produktion des Schleimteppichs und damit auch die Nahrungsaufnahme eingestellt.

Die Schleimfilter-Theorie von MACGINITIE (1941, 1945) fand durch DRAL (1967), der MACGINITIE'S Versuche an *Mytilus edulis* wiederholte, keine Bestätigung. DRAL konnte niemals einen kontinuierlichen Schleimteppich während seiner Untersuchungen beobachten. Auf den Stirnseiten der Filamente und entlang der Nahrungstransportgrube spielt ein Schleimtransport nach den Beobachtungen von DRAL nur eine geringfügige Rolle.

JØRGENSEN (1949 b, 1955, 1966) setzt sich kritisch mit den Beobachtungen und Folgerungen von MACGINITIE (1941, 1945) auseinander. Er stellt zunächst heraus, daß, wenn eine Nahrungsaufnahme nur in Gegenwart eines Schleimteppichs stattfindet, die nachgewiesenen Auslesevorrichtungen der Kiemen nicht als wesentliche Bestandteile des gewöhnlich ablaufenden Nahrungsaufnahmemechanismus zu betrachten sind, da ein wirksames Eingreifen dieser Auslesemechanismen bei vollständig mit Schleim bedeckter Kieme nicht gut vorstellbar ist. JØRGENSEN erachtet es aber als unwahrscheinlich, daß die komplizierten Auslesemechanismen keine Rolle bei der Nahrungsaufnahme spielen sollten. JØRGENSEN versucht eine Synthese der unterschiedlichen Auffassungen durch folgende theoretische Erörterung: Nahrungsaufnahme mittels eines Schleimfilters ist die Folge sehr geringer Konzentrationen (von DRAL, 1967, experimentell nicht bestätigt!). Der Einsatz der Auslesemechanismen erscheint überflüssig, da eine Verstopfung nicht zu befürchten ist; es gilt vielmehr, eine möglichst quantitative Abseihung zu erzielen. Durch die Ausbildung eines Schleimfilters wird die abseihende Wirkung erhöht, indem sogar sehr kleine Partikel als Nahrung genutzt werden können.

Eine sehr elegante Deutung, die dem Wimpermechanismus auch bei der Ausbildung eines Schleimfilters eine auslesende Wirkung zukommen läßt, gibt MORTON (1958, p. 82), indem er die Vermutung äußert: „The mucous sheet may be normally so fluid that the sorting cilia can project through it, or manipulate particles within it“. Diese Möglichkeit ist allerdings nach MACGINITIE (1941) nicht gegeben.

Nach YONGE (1926) führt auch ein zu großes Nahrungsangebot zu einer Schleimabsonderung, in der sämtliche Partikel eingebettet und als Pseudofaeces ausgestoßen werden. Ebenso registrierten LOOSANOFF und ENGLE (1947a) bei sehr hoher Suspensionsdichte eine Filtrierleistung, konnten aber im Magen keine Nahrung nachweisen; sämtliche Algen — sofern filtriert — müssen als Pseudofaeces den Körper verlassen haben.

Zur nervösen Beeinflussung des Kiemenfiltrierapparates haben die Untersuchungen von SETNA (1930) und LUCAS (1931a, b, 1932) ergeben, daß die Kieme über zahlreiche streng lokalisierte nervöse Elemente verfügt, die für eine Auslesetätigkeit, die lokal ein sehr spezifisches und differenziertes Ansprechen erfordert, von großer Bedeutung sind. Auch die zahlreichen Arbeiten von SCHLIEPER und seiner Schule (z. B. FLÜGEL und SCHLIEPER, 1962) an isoliertem Kiemenepithel bestätigen die Angaben von SETNA und LUCAS, daß eine unterschiedliche Cilienaktivität im wesentlichen auf zelluläre Reaktionen zurückzuführen ist.

Eine Stimulation des Mantel- bzw. des Kiemenerven wird nach SETNA (1930) mit einem sofortigen Verkürzen der Kiemen um ein Drittel ihrer ursprünglichen Länge beantwortet, woraufhin als Folgereaktion unmittelbar die Kontraktion des Schließmuskels erfolgt. Dieser Kiemen-Schließmuskel-Zyklus spielt bei der Nahrungsaufnahme, insbesondere beim Zurückweisen größerer, ungeeigneter Partikel eine Rolle. Ein sehr geringer Reiz genügt bereits, um diesen Zyklus auszulösen. Die Arbeiten von HOPKINS (1931, 1932a, b, 1933, 1935, 1936a, b), von NELSON (1938) und von THEEDE (1963) weisen auf die Bedeutung hin, die der Öffnungsweite der Schalen und der Mantelränder auf die Höhe der durchgeschleusten Wassermenge zukommen. Ein konstant weites Öffnen der Schalenklappen liegt nach FLÜGEL und SCHLIEPER (1962) nur bei unge reizten Tieren vor, die in filtriertem, langsam strömenden Wasser gehalten werden. Bei einer Zugabe von Nahrungspartikeln wird der Öffnungsgrad bereits stark beeinflusst.

Methode

Bestimmung der Filtrierrate

Einführung

Seit dem Beginn des 20. Jahrhunderts haben Ökologen und Physiologen immer wieder mit neuen oder verbesserten Methoden versucht, die Leistungen der Kiemenstrukturen quantitativ und qualitativ zu erfassen. Es sind zwei Größen, die im Mittelpunkt der Untersuchungen und Diskussionen standen: die stündlich durchgeschleuste Wassermenge, d. h. die Pump rate, und die Wirksamkeit der Kieme als Partikel abfangende Struktur, d. h. der Zurückhaltungsgrad. Aus dem vielschichtigen Zusammenspiel von Pumprate und Zurückhaltungsgrad resultiert eine ökologisch bedeutsame Größe: die Filtrierrate. Die Filtrier rate stellt die stündlich partikelfrei filtrierte Wassermenge

dar. Je nach der Perfektion der Zurückhaltung von Partikeln auf den Kiemenflächen divergieren die Werte für die Pumprate und die Filtrier rate mehr oder weniger stark. Werden sämtliche Partikel zurückgehalten, so fallen beide Größen zusammen; ist dies nicht der Fall, so kann man den für die Filtrier rate erhaltenen Wert lediglich als Mindestwert für die Pumprate ansetzen.

Um die Pumprate quantitativ zu erfassen, sind verschiedene direkte Methoden entwickelt worden. Die direkten Methoden versuchen, das ein- bzw. ausströmende Wasser direkt zu messen. Die Größe, die mittels der direkten Methoden gemessen wird, ist die Pump rate. Setzt man dem Versuchsmedium Partikel in Suspension zu und bestimmt den Zurückhaltungsgrad durch Auszählung der im isoliert aufgefangenen Ausstromwasser enthaltenen Partikel, so läßt sich die Filtrier rate errechnen.

Im Rahmen der indirekten Meßmethoden werden kolloide bzw. partikuläre Substanzen ins Versuchsmedium in suspensierter Form eingeführt und aus der zeitlich registrierten Konzentrationsabnahme dieser Substanzen im freien Versuchsmedium die stündlich klar filtrierte Wassermenge, die Filtrier rate, errechnet.

Bisher angewandte Methoden

Die erste zuverlässige direkte Meßmethode durch Isolation des die Ausstromöffnung verlassenden Wassers wurde von NELSON (1935, 1936) an *Crassostrea virginica* (GMELIN) zur Bestimmung der Pumprate angewandt. NELSONS Methode vereinigte bereits zwei wesentliche Elemente früherer Versuche, nämlich zur Isolierung des Ausstromes die bereits von MOORE (1910) angewandte „apron method“ und zum Nachfluß des Versuchsmediums die von GALTISOFF (1926, 1928a) entwickelte „constant-level tank method“. Modifikationen dieser kombinierten Methode haben in der Folgezeit GALTISOFF et al. (1947), LOOSANOFF und NOMEJKO (1946), LOOSANOFF und ENGLE (1947a, b), LOOSANOFF und TOMMERS (1948), LOOSANOFF (1958, 1961) und COLLIER et al. (1953) an *Crassostrea virginica* mit Suspensionen von Flagellaten, Diatomeen, Hefezellen und anorganischen Trübstoffen, wie feinem Schlick, Kaolin, pulverisierter Kreide usw., angewandt. Eine direkte Methode benutzten auch TAMMES und DRAL (1955). Sie bedienten sich allerdings nicht der „apron method“, sondern führten eine Röhre in den nach außen abgedichteten Ausstromraum ein, in der sie das Ausstromwasser isoliert ableiteten. Sie arbeiteten mit *Mytilus edulis* unter Verwendung von Stärke, Schlick, Milch, Blut, *Lycopodium*-Sporen, einzelligen Algen und Bakterien als Suspension.

Auch DRINNAN (1964) beschreibt ausführlich eine Apparatur zur Bestimmung der Pumprate über die Isolation des Ausstromes und hat sie an *Ostrea edulis* und an *Mytilus edulis* bereits erprobt. Mit gleicher Methode führte auch DAVIDS (1964) seine Untersuchungen an *Mytilus edulis* durch.

Mittels der sogenannten Neutralrot-Methode bestimmten COLE und HEPPER (1954) Pumpraten an *Mytilus edulis*, während NAGABHUSHANAM (1956, 1961, 1963) die gleiche Methode bei *Martesia striata* und bei *Modiolus demissus* anwandte. Die Neutralrot-Methode basiert darauf, daß in Seewasser gelöstes Neutralrot von dem Kiemengewebe absorbiert wird, und zwar soll die Absorption in dem Maße wachsen, in dem die Pumprate zunimmt.

Eine ganz anders geartete direkte Methode wurde von COUGHLAN und ANSELL (1964) für Muscheln mit langen, hochgradig empfindlichen Siphonen entwickelt. Die Methode mißt die durch den Einstromsiphon aufgenommene Wassermenge. Das von der Muschel aufzunehmende Wasser ist angefärbt und somit vom umgebenden Versuchsmedium unterscheidbar. Es wird gezielt, dem Aufnahmebedarf entsprechend, aus einer dünnen Glasröhre dem Einstromsiphon zugetropft. COUGHLAN und ANSELL (1964) erprobten diese Methode an *Venus mercenaria*.

FLÜGEL und SCHLIEPER (1962) bestimmten die Pumprate von *Mytilus edulis* mittels einer weiteren direkten Methode, indem sie die Stromgeschwindigkeit des die Egestionsöffnung verlassenden Wassers maßen und die zu den einzelnen Stromgeschwindigkeiten gehörenden Stromvolumina mit der gleichen Versuchsanordnung experimentell ermittelten. Das Ausstromwasser wird von einer trichterförmig erweiterten Glasröhre aufgenommen und fließt ins Versuchsmedium zurück. Die trichterförmige Erweiterung wird direkt an die Ausstromöffnung des Versuchstieres herangeführt, ohne jedoch diese zu berühren. Durch Zusatz von Graphitsuspension in die den Ausstrom auffangende Glasröhre wird die Stromgeschwindigkeit gemessen.

Eine entsprechende Methode hat bereits GALTISOFF (1928b) angewandt. Er führte jedoch eine Glasröhre direkt in den Ausstrombereich von *Crassostrea virginica* ein und benutzte Karminkörner als Strömungsanzeiger.

Eine Methode, die ebenfalls aus der Stromgeschwindigkeit des Ein- und Ausstromwassers die Pumprate ermittelt, wurde von HERSH (1960) entwickelt. Er benutzte Aluminiumstaub als Suspension und registrierte die Stromgeschwindigkeit dieser kleinen Partikel dank ihrer lichtreflektierenden Eigenschaft auf photographischem Wege. Da er sehr schmale Aquarien benutzte, konnte er auf Glasröhren völlig verzichten. Er erprobte diese Methode an *Mya arenaria* und *Platydora cancellatus*.

Die indirekte Meßmethode wurde erstmals in exakter Durchführung von FOX et al. (1937) an *Mytilus californianus* mit fein zerriebenem CaCO_3 sowie mit kalkhaltigem Schlick als Suspension angewandt. Mit der gleichen Methode haben JØRGENSEN (1943, 1949b, 1952, 1960) und JØRGENSEN und GOLDBERG (1953) an *Mytilus edulis* mit Flagellaten, Diatomeen und Graphitsuspensionen gearbeitet. Ebenfalls mit Graphitsuspensionen bestimmten RAO (1953, 1954), SEGAL et al. (1953) und THEEDE (1963) Filtrieraten an *Mytilus edulis* bzw. an *Mytilus californianus*. WILLEMSSEN

(1952) ermittelte für *Cardium edule* mit *Noctiluca* sp. und für *Mytilus edulis* mit suspendiertem Schlick Filtrieraten. DURVE (1963) führte Filtrieratenbestimmungen an *Meretrix casta* durch. KRISHNAMURTHY und RAMAMURTHY (1968) machen Angaben zum Filtrierverhalten von *Arca granosa*. QUAYLE (in: JØRGENSEN, 1966) bestimmte mit Eisenoxid-Suspension die Filtrierate bei *Venerupis pullastra*. BALLANTINE und MORTON (1956) ließen *Lasaea rubra* in den verschiedensten Rein- und Mischkulturen einzelliger Algen filtrieren. MAURER (1967) beschrieb unter Verwendung von Milch, Indiatinte, Karmin und Kaolin die Filtriertätigkeit von *Tellina buttoni*, *Tellina salmonea*, *Mysella tumida* und *Transennella tantilla*.

Während WILLEMSSEN (1952) die Schlickabnahme gravimetrisch und die *Noctiluca*-Abnahme durch Auszählung bestimmte und FOX et al. (1937) eine chemische Methode zur Erfassung der CaCO_3 -Abnahme anwandten, bedienten sich die übrigen Autoren photometrischer Methoden.

In den letzten zwei Jahrzehnten wurden mit radioaktiven Substanzen markierte Algen als Suspension geboten, und die Konzentrationsabnahme mit radioaktiven Bestimmungsmethoden gemessen. Mit derart markierten Flagellaten und Diatomeen arbeiteten JØRGENSEN und GOLDBERG (1953) an *Mytilus edulis*, CHIPMAN und HOPKINS (1954) an *Pecten irradians*, RICE und SMITH (1958) sowie SMITH (1958) an *Venus mercenaria*, JØRGENSEN (1960) an *Pecten latiauratus*, BLAKE (1961) an *Mya arenaria*, KUENZLER (1961) an *Modiolus demissus*, ALLEN (1962) an *Mya arenaria*, *Venus striatula* und *Ostrea edulis* und MIKHEYEV und SOROKIN (1966) an *Dreissena polymorpha*.

Diskussion der bisher angewandten Methoden

Nur mit einer direkten Methode können die Pumprate und der Zurückhaltungsgrad bestimmt werden, während die indirekte Methode ausschließlich die Filtrierate erfaßt. Will man mittels der indirekten Methode Aussagen über die Pumprate oder über den Zurückhaltungsgrad machen, so sind diese rein spekulativ. Will man mittels einer direkten Methode die Filtrierate ermitteln, so ist dies nur über die Isolation des Ausstromes mit einer anschließenden Bestimmung der Partikelkonzentration im Ausstrom möglich. Da der Zurückhaltungsgrad aber häufig schwankt, ist die praktische Ausführung sowie die Berechnung viel zu aufwendig, und einer indirekten Methode gehört daher der unbedingte Vorzug.

Während Physiologen auf spezifizierte Angaben über die Höhe der Pumprate und über den Grad der Zurückhaltung Wert legen und sich demgemäß einer direkten Methode bedienen müssen, ist der Ökologe, Planktologe und Produktionsbiologe fast ausschließlich an der biologisch bedeutsamen Filtrierate interessiert. So finden beide Bestimmungsweisen in ihrer unterschiedlichen Aussagemöglichkeit ihre Rechtfertigung und Anwendung.

Direkte Methoden, die die Einführung einer Röhre in den Ausstrom bzw. das Anlegen einer den Ausstrom isolierenden, elastischen Manschette notwendig machen, sind bisher bezeichnenderweise nur bei den Gattungen *Ostrea*, *Crassostrea*, *Mytilus* und *Modiolus* benutzt worden. Die Manipulationen beeinflussen die Versuchstiere ohne Zweifel erheblich und sind oft Anlaß zu scharfer Kritik gewesen. Insbesondere die Einführung einer Röhre in den Ausstromraum ist ein schwerwiegender Eingriff. TAMMES und DRAL (1955, p. 93), die die Isolation mittels einer Röhre durchführten, weisen auf die veränderten Druckverhältnisse hin, unter denen Tiere mit einer künstlichen Ausstromröhre Wasser pumpen: „The quantities pumped by such harnessed mussels are much smaller than those pumped by normal animals owing to the resistance in the tube“. NELSON (1935) weist auf den beträchtlichen Einfluß hin, den das Einführen einer Röhre auf das Visceralganglion ausüben kann. Auch HERSH (1960, p. 79) äußerte ernsthafte Bedenken: „Any cannulation procedure involves continuous contact stimulation of the animal, and the restricted bore of the cannula creates a viscous resistance not experienced in nature“. Der bestechende Vorteil dieser beiden Methoden ist die tatsächliche Isolierung des Ausstromes und die leichte Möglichkeit zur Automatisierung für langfristige Versuche. Die Anwendung dieser Methoden bei Formen mit empfindlichen Siphonen ist jedoch nicht möglich.

Die direkten Methoden, die über die Strömungsgeschwindigkeit die Pumprate bestimmen, sind in ihrer Anwendung universeller, aber schwerlich für langfristige Versuche automatisierbar. Das gleiche gilt für die „Zutropfmethode“ von COUGHLAN und ANSELL (1964).

Die Neutralrotmethode von COLE und HEPPEL (1954) ist insofern eine ideale Methode, als sie die Versuchstiere offensichtlich in keinerlei Weise beeinflußt. Die Basis dieser Methode jedoch ist die Relation Pumprate/Neutralrot-Absorption und scheint mir nicht ausreichend gesichert. In welcher Weise die Absorption des Neutralrots von unterschiedlichen Temperaturen und Salzgehalten abhängig ist, wurde experimentell nicht geprüft. Eine Prüfung dieser Fragen sowie eine Eichung dieser Methode ist meines Erachtens auch nur unter Anwendung einer der übrigen Methoden möglich; bisher sind mit dieser Methode nur vergleichende, aber keine absoluten Werte gewonnen worden. Zu vergleichenden Aussagen wurde diese Methode von SALANKI und LUKACSOVIC (1967) auch im Süßwasserbereich angewandt; wieweit die Kritik dieser Autoren für den Salzwasserbereich gilt, müßte untersucht werden. Nach THEEDE (1963) nimmt die Absorption von Neutralrot mit zunehmender Sättigung des Gewebes in geringem Maße ab.

Die indirekte Methode, wie sie bisher praktiziert wurde, ist ebenfalls vielfach Gegenstand von Kritik gewesen. Besinnt man sich, daß mit der indirekten Methode keine Pumpraten, sondern nur Filtrieraten

zu bestimmen sind, so kann man die Kritik auf 4 Punkte konzentrieren:

(1) Da die Konzentrationsabnahme der Trübstoffe in der Regel photometrisch oder mit quantitativ-chemischen oder gravimetrischen Methoden erfaßt wurde, mußten die Anfangskonzentrationen derart hoch gewählt werden, daß natürliche Größenordnungen kaum Berücksichtigung fanden. Erst die Verfütterung von radioaktiv markierten Algen ermöglichte die Anwendung sehr geringer Konzentrationen.

(2) Da die Filtrierate über die Konzentrationsabnahme bestimmt wird, ist in der Regel bereits nach 30 bis 60 min der größte Teil der suspendierten Partikel verbraucht und die Messung beendet. Eine kontinuierliche Messung über viele Stunden ist auf diese Weise nicht möglich.

(3) Seitdem man aber erkannt hat, daß die Filtrierate eine Abhängigkeit von der Konzentration der suspendierten Partikel besitzt (LOOSANOFF und ENGLE, 1942, 1947a; LOOSANOFF und TOMMERS, 1948; LOOSANOFF, 1961; DAVIDS, 1964), ist es nicht zulässig, die Filtrierate über die Konzentrationsabnahme zu bestimmen, weil sich mit jeder Konzentrationsänderung auch die Filtrierate ändern muß. HERSH (1960, p. 78) war meines Wissens der erste, der dieses Problem der Konzentrationsabhängigkeit deutlich aussprach: „If the animal can sense the change in particle concentration used to measure its pumping rate, it may alter that rate during the course of the experiment to match each new particle density“. Die bisher ermittelten Filtrieraten sind also als Durchschnittswerte für einen großen Konzentrationsbereich aufzufassen.

(4) Die Berechnung der Filtrierate, die über die Konzentrationsabnahme ermittelt wurde, darf ebenfalls nicht ohne Kritik hingenommen werden. Die bisher durchgeführten Berechnungen (bei COUGHLAN, 1969, zusammengestellt und für sechs Publikationen als identisch aufgezeigt) setzen eine konstante Pumprate und einen konstanten Zurückhaltungsgrad voraus, aber sowohl die Pumprate als auch der Zurückhaltungsgrad sind erheblichen Schwankungen unterworfen. Der wesentliche Unterschied zwischen durchgeschleuster Wassermenge (Pumprate) und optisch klar filtrierter Wassermenge (Filtrierate) ist ja gerade auf einen unterschiedlich hohen und zudem noch schwankenden Zurückhaltungsgrad zurückzuführen.

Eigene Methode zur Bestimmung der Filtrierate

Prinzip und Vorteile der Methode: In der vorliegenden Arbeit wurden ausschließlich Filtrieraten bestimmt, da ökologische Gesichtspunkte im Vordergrund standen. Die zur Bestimmung der Filtrierate herangezogene Methode stellt eine Modifikation der bisher angewendeten dar. Auch sie bestimmt die Filtrierate über die Konzentrationsabnahme, sorgt aber dafür, daß durch eine kontinuierliche, dem Verbrauch angepaßte Zugabe von Trübungssubstanz die Konzentration ständig auf $\pm 1\%$ konstant gehalten

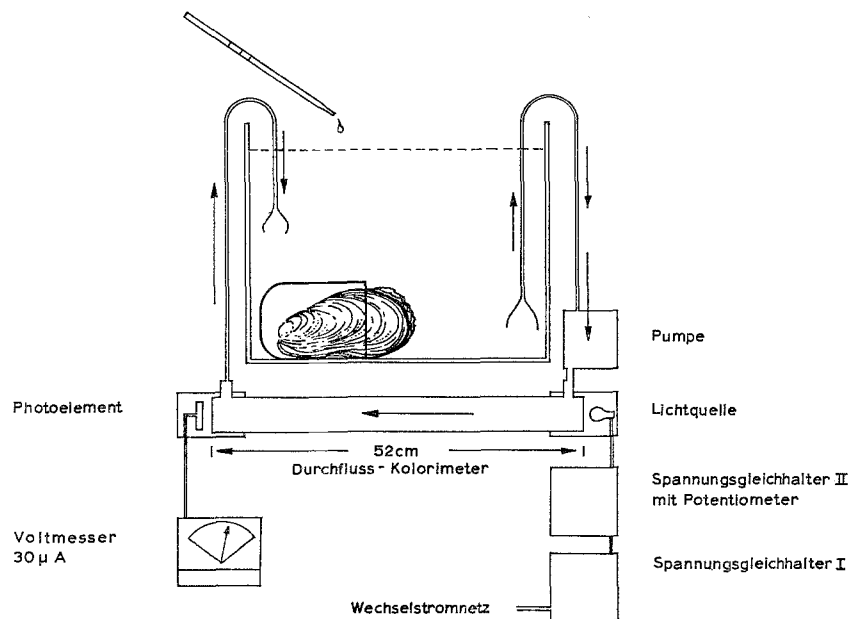


Abb. 2. Versuchsanordnung

wird. Aus den definierten und zeitlich registrierten Trübungszugaben läßt sich die Filtrierleistung ermitteln.

Zunächst einmal genießt diese Methode den großen Vorteil der indirekten Bestimmungsmethoden, daß die Versuchstiere ohne jegliche Manipulationen völlig ungestört ihre Filtrierleistung vollziehen können. Die neue Methode hat weiter den großen Vorteil, daß über einen beliebig langen Zeitraum die Konzentration ständig konstant gehalten wird, die Versuchsdauer praktisch keine Begrenzung findet und die Versuchstiere sich auf eine bestimmte Konzentration einstellen können; erst dadurch wird ein statistisch-gesetzmaäßiges Verhalten gewährleistet und erkennbar. Eine exakte Bestimmung der Filtrierleistung in Abhängigkeit von der Konzentration ist überhaupt erst mit dieser Methode möglich. Da ein Durchflußphotometer zur Bestimmung der Konzentration benutzt wird, kann für kleinste Zeiträume der Verlauf der Filtrierleistung registriert werden. Da außerdem das Photometer eine Küvette von 52 cm optischer Schichtlänge besitzt, kann die Konzentration der Trübungssubstanz den natürlichen Verhältnissen (0,84 bis 3,35 mg Algentrockensubstanz pro Liter) im Meerwasser entsprechend gewählt werden. Durch die kontinuierlichen Algenzugaben ließen sich die hohen Anfangskonzentrationen und deren Einwirkungen auf die Filtrierleistung ausschalten.

Ein großer Vorteil dieser neuen Methode liegt weiterhin in der einfachen Berechnung der Filtrierleistung (vgl. p. 94), in der weder eine konstante Pumprate noch ein konstanter Zurückhaltungsgrad vorausgesetzt werden.

Beschreibung der Versuchsanordnung: Die Versuche wurden in Vollglasaquarien mit 5 l Versuchsmittel durchgeföhrt. Das Versuchsmittel wurde zur Trübungsmessung ständig durch das Durchfluß-Lang-

rohr-Kolorimeter der Firma Dr. Bruno Lange, Berlin, gepumpt (Abb. 2). Die Trübung wird bei durchfallendem Licht in einer 52 cm langen Küvette als Lichtabsorption gemessen. Zur Erreichung einer konstanten Stromversorgung für die Lichtquelle des Photometers wurde ein Spannungsgleichhalter (I) Typ EMKV der Firma Siemens und ein Spannungsgleichhalter (II) mit Potentiometer Typ V 1701 W der Firma Dr. Bruno Lange, Berlin, vorgeschaltet. Als Anzeigegerät (Voltmeter) des Trübungsgrades wurde das Universalmeßinstrument P 817 00/02 der Firma Philips benutzt. Zur Konstanthaltung der Versuchstemperatur wurden die Versuchsbecken in ein Wasserbad gestellt, dessen Temperatur mit dem Colora-Tauchkühler TK 64 und dem Einhängethermostat Thermomix II der Firma B. Braun, Melsungen, als Gegenheizung überwacht wurde.

Einstellen der Futterkultur und die Überwachung der Konzentration: Als Trübungssubstanz wurden ausschließlich lebende, einzellige Algen benutzt. Nach Zentrifugieren und erneutem Suspensieren in filtriertem Meerwasser wurde die Zelldichte der „Futter-Rohkultur“ mittels einer Blutkörperchen-Zählkammer nach THOMA (0,1 mm Tiefe) der Firma Leitz, Wetzlar, bestimmt und durch Verdünnung mit filtriertem Meerwasser auf die gewünschte Zelldichte eingestellt. Die so gewonnene „Futterkultur“ wurde zu Versuchsbeginn in der gewünschten Menge mit einer Pipette dem filtrierten Meerwasser im Versuchsbecken zur Herstellung des „Versuchsmediums“ zugegeben.

Nach erfolgter Durchmischung wurde die Lichtquelle des Photometers über das Potentiometer derart reguliert, daß der Zeiger des Voltmeters sich im Bereich größter Meßgenauigkeit einstellte. Der so eingestellte Meßwert wurde durch ständige Zugabe von

Suspension mittels einer 1-ml-Pipette konstant gehalten. Der Zeitpunkt sowie die Menge der Algenzugaben wurden fortlaufend notiert. Die Meßgenauigkeit ist relativ groß, da lediglich ein einziger Extinktionswert gemessen wird und somit eine unterschiedliche Empfindlichkeit des Meßgerätes für verschiedene Extinktionsbereiche ohne Einfluß bleibt.

Berechnung der Filtrierrate: Die Berechnung der Filtrierrate ist einfach und übersichtlich. Sind 50 ml eingestellter Futterkultur zur Herstellung von 5 l Versuchsmedium notwendig (1 ml Futterkultur trübt also 100 ml Versuchsmedium), so sind nach jeder erforderlich gewordenen, erneuten Zugabe von 1 ml Futterkultur 100 ml Versuchsmedium optisch klar filtriert worden. Die Zugabe von 1 ml entspricht in diesem Beispiel 2% der anfänglich zugegebenen Futterkultur. Da der gewünschte Extinktionswert bei jeder Zugabe mit 0,5 ml überschritten wird und die nächste Zugabe erst nach einem Defizit von 0,5 ml Futterkultur erfolgt, wird die gewünschte Konzentration mit $\pm 1\%$ iger Genauigkeit konstant gehalten. Nach einer Zugabe von 100 ml Futterkultur ist 1 ml zusätzlich als Korrektur zuzugeben, da das Versuchsmedium um 100 ml zugenommen hat; diese Korrektur kann auch über den betreffenden Zeitraum verteilt werden.

Versuchsstandardbedingungen: Es wurde größte Sorgfalt darauf verwandt, die Versuchstiere 20 bis 40 Tage, bevor sie zu einem Versuch herangezogen wurden, den Laboratoriumsbedingungen und der Temperatur anzupassen. Während dieser Zeit wurde das Wasser ständig gewechselt. Die Versuchstiere wurden mit den gleichen Algen, die auch während des Versuches als Nahrung angeboten wurden, gefüttert.

Die Versuchstiere wurden in kleine Plastikgefäße derart eingesetzt, daß sie auch im Aquarium ihre natürliche Lage einnehmen konnten. *Modiolus modiolus* spannt sich in diesen Gefäßen innerhalb kurzer Zeit fest und wurde während der gesamten Laboratoriumszeit in dieser festgesponnenen Weise gehalten, was nach THEEDE (1963) insofern bedeutungsvoll ist, als Miesmuscheln das Loslösen der Byssusfäden mit höheren Filtrieraten (über mehrere Stunden) beantworten. Die Größe der Gefäße wurde so gewählt, daß die Versuchstiere vollständig mit ihrem In- und Egestionsbereich ins freie Wasser des großen Beckens ragten.

In den Versuchsbecken wurden die Tiere derart angeordnet, daß sie sich nicht gegenseitig durch ihren Ein- und Ausstrom irritierten. Insbesondere wurde darauf geachtet, daß kein Tier das Ausstromwasser des anderen unmittelbar erneut aufnahm. Die über den Tieren stehende Wassersäule war in allen Fällen konstant.

Die Strömungen im Versuchsbecken wurden ebenfalls gleichmäßig gehalten. Sie werden einmal durch den Durchfluß durch das Photometer, zum anderen durch die Pumpstätigkeit der Versuchstiere selber und durch die Belüftung erzeugt. Daß die Strömungsgeschwindigkeit des Außenmediums einen Einfluß auf die Pumprate ausüben kann, geht aus der Arbeit von

FLÜGEL und SCHLIEPER (1962) und THEEDE (1963) hervor. Zum Wohlbefinden der Versuchstiere ist eine gewisse Strömung außerordentlich wichtig. THORSON (1951) und SCHLIEPER et al. (1958) weisen darauf hin, daß *Modiolus modiolus* eine stärkere Strömung am Standort bevorzugt. Da die Stärke der Strömungen am natürlichen Standort der Versuchstiere unbekannt ist, kann es nur entscheidend sein, eine konstante Größe einzuhalten, um durch Strömungen bedingte Abhängigkeiten bei vergleichenden Versuchen auszuschalten.

Auch die Belüftung wurde während der Hälterung und der Versuchsserien annähernd konstant gehalten. Es wurde darauf geachtet, daß fern von den Versuchstieren größere Luftbläschen langsam ins Wasser eintreten, weil dadurch die Tiere am wenigsten beeinflusst werden und die photometrische Messung nicht gestört wird, wie dies bei einer sehr feinen Verteilung der zugeführten Luft der Fall wäre. Wie wichtig eine konstante Belüftung ist, geht aus der Arbeit von THEEDE (1963) hervor. In unbelüfteten Aquarien ist die Filtrierrate als Folge von Sauerstoffmangel stark reduziert; erneutes Belüften führt zu einer Steigerung der Filtrierrate, deren Höhe nicht allein als die Folge eines rein mechanischen Reizes zu erklären ist. Nach THEEDE (1963) erreichen Miesmuscheln in ständig belüftetem Seewasser ihre maximale Filtrationsrate und ihren maximalen Öffnungsgrad.

Sämtliche Versuche wurden in verdunkelten Aquarien durchgeführt. Da die Versuchstiere des Helgoländer Raumes aus 24 bis 50 m und die der Außenwässer mit hoher Trübung aus 16 bis 18 m Tiefe stammen, entspricht die völlige Dunkelheit durchaus den natürlichen Verhältnissen.

Schließlich wurde größter Wert darauf gelegt, daß das Meerwasser von einer bestimmten Station (3 sm NW Tonne Nathurn bei Helgoland) möglichst zur Flut für alle Versuche entnommen wurde. Wie wichtig eine einheitliche Zusammensetzung des Wassers ist bzw. wie bereits geringe Zusätze im Wasser die Pumprate und die Filtrierrate maßgeblich beeinflussen können, geht aus den Arbeiten von SCHLIEPER und seiner Schule hervor (SCHLIEPER und KOWALSKI, 1956, 1957, 1958a, b; SCHLIEPER et al., 1958; THEEDE, 1963). Auch der Salzgehalt übt einen Einfluß auf die Filtrierrate aus (THEEDE, 1963, 1965; THEEDE und LASSIG, 1967; ERMAN, 1961; VERNBERG et al., 1963) und wurde bei allen Versuchen konstant gehalten: für *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus* 32‰ S, für die übrigen Arten siehe Tabelle 16.

Versuchsablauf: (1) 24stündige Vorversuchszeit. 24 Std vor Versuchsbeginn wurden die Tiere nicht mehr gefüttert. Zum Auskoten wurden sie für 12 Std in filtriertes Meerwasser umgesetzt und daraufhin bereits ins Versuchsbecken überführt. Die während der 12 Std vor dem Fütterungsbeginn ins Versuchsbecken noch abgegebenen Kotballen wurden mit einer Pipette aufgesammelt, so daß zu Beginn des Versuches keine Kotballen vorlagen. Aus den Versuchen von FLÜGEL und SCHLIEPER (1962) und THEEDE

(1963) geht hervor, daß das Umsetzen in das Versuchsbecken viele Stunden vor Versuchsbeginn erfolgen muß, da Miesmuscheln auf einen so starken mechanischen Reiz mit einer viel höheren Pumprate und Filtriertrate oft über mehrere Stunden reagieren.

(2) 24stündige Fütterungszeit. Die Fütterung mit konstantem Nahrungsangebot erfolgte in sämtlichen vergleichenden Experimenten über 24 Std. Die Faeces und Pseudofaeces sammeln sich gemäß ihrem geringfügig höheren spezifischen Gewicht auf dem Boden des Versuchsbeckens. Nach Abschluß der Fütterungszeit wurde das Versuchsmedium über den durch das Meßgerät kontrollierten Ausstrom des Durchflußphotometers ohne Faecesverlust auf 2 l reduziert. Die Versuchstiere wurden dem verbleibenden Versuchsmedium entnommen und zum Auskoten in filtriertes Meerwasser überführt. Die im restlichen Versuchsmedium enthaltenen Faeces, Pseudofaeces und suspendierten Algen wurden durch Zentrifugieren quantitativ gesammelt. Ein Abspülen der Faeces, das stets mit hohen Verlusten verbunden ist, erübrigt sich: dank der konstanten Konzentration ist die Anzahl der suspendierten Algen in den restlichen Litern Versuchsmedium bekannt und kann bei allen Berechnungen berücksichtigt werden.

(3) 24stündige Auskotzeit. Nach Beendigung der 24stündigen Auskotzeit wurde ein Teil des filtrierten Meerwassers dekantiert, die Tiere von anhaftenden Faeces gesäubert und aus dem Versuchsbecken entfernt. Das Restwasser enthält sämtliche Faeces der Auskotperiode und wurde zentrifugiert. Eine Auskotzeit von 24 Std reicht zur Ermittlung der phagozytierten Algenmenge aus, da 24 Std nach erfolgter Fütterung nur noch Drüsenkot abgegeben wird.

Da nach den Angaben von NEWELL (1965) und JOHANNES und SATOMI (1966) die Faeces bereits innerhalb kurzer Zeiträume starken Veränderungen in ihrer Zusammensetzung durch Bakterien und durch die Entwicklung von nicht-photosynthetisch tätigen Mikroorganismen unterworfen sind, ist es notwendig, die Faeces und Pseudofaeces unmittelbar nach Versuchsende zu zentrifugieren und zu trocknen.

Bestimmung der phagozytär aufgenommenen Algen Problemstellung

In den vorliegenden Experimenten wurden ausschließlich einzellige Algen verfüttert; ein großer Teil dieser Algen wird nach Passage des Magens im Darm durch Einschleimen zu Kotballen verdichtet und verläßt in einem unversehrten und enzymatisch unangegriffenen, lebenden Zustand den Körper. Da die Nahrungsaufnahme im Magen bei den untersuchten, suspensionsfiltrierenden Muscheln praktisch ausschließlich über den Weg der Phagozytose erfolgt, läßt sich das Problem wie folgend formulieren: Wie hoch ist der Prozentsatz der (a) phagozytär genutzten und der (b) über den Kot wieder ausgeschiedenen Algen, bezogen auf die insgesamt in den Darmtrakt aufgenommene Algenmenge?

Um diesen Prozentsatz zu bestimmen, ist die Kenntnis zweier Größen notwendig: (1) die herausfiltrierte und (2) die im Kot befindliche Algenmenge. Die dritte Größe, die phagozytär genutzte Algenmenge, ergibt sich aus der Differenz. Um das langwierige Auszählen der im Kot befindlichen, nicht phagozytär genutzten Algen zu vermeiden, wurde die mittels der Biuretmethode (KREY et al., 1957; БОЖЕ, 1966) erfaßbare Eiweißmenge der herausfiltrierten und der im Kot befindlichen Algen bestimmt.

Bestimmungsablauf

Im Rahmen der Filtrierratenbestimmung wurde die aufgenommene Nahrungsmenge, was die Anzahl der filtrierten Algen betrifft, genau registriert. Eine adäquate Algenmenge bzw. ein Teil derselben wurde der verwendeten Futterkultur entnommen und als Algentrockengewicht und chemisch mittels der Biuretmethode erfaßt. Da das mittels der Biuretmethode ermittelte Eiweiß über einen Zeitraum von 24 Std geringen Schwankungen unterworfen ist, wurde alle 6 Std erneut ein entsprechender Anteil der Futterkultur der Biuretmethode unterzogen.

Die während der 48 Std angefallenen Kotballen wurden ebenfalls als Trockengewicht bestimmt und der Biuretmethode unterworfen.

Methodische Einzelheiten

(1) Gravimetrische Bestimmung der Algenfutterkultur: Mittels einer Pipette wurde eine abgemessene Menge eingestellter Futterkulturen auf bereits hydrierten und gewogenen Filtern (Schleicher & Schüll Nr. 1575 4,5 cm \varnothing) abfiltriert. Der Algenrückstand wurde zweimal mit bidestilliertem Wasser sorgfältig gewaschen. Die Filter mit dem Algenrückstand wurden sofort im Trockenschrank bei 95 °C 3 Std getrocknet und im Exsikkator 24 Std über Silikagel aufbewahrt und anschließend gewogen (Waage: Sartorius 200 g/0,1 mg). Fünf Vergleichsfilter wurden für jede Meßreihe ebenso behandelt, um den Korrekturfaktor zu bestimmen.

(2) Anschließende Eiweißbestimmung der Futterkultur: Die zur Trockengewichtsbestimmung verwendeten Filter wurden anschließend der Biuretmethode unterzogen. Der Aufschluß mit NaOH erfolgte in vorschriftsmäßig gereinigten Zentrifugengläsern, da das sich bildende Algenhydrolysat anschließend für die photometrische Messung zentrifugiert wurde. Von dem zentrifugierten Algenhydrolysat wurde nur ein bestimmter Anteil mittels einer Pipette zur Eiweißbestimmung entnommen.

(3) Biuretmethode: Die Bestimmung wurde streng nach der sehr ausführlichen Arbeitsvorschrift von KREY et al. (1957) und БОЖЕ (1966) durchgeführt. Die Messungen erfolgten mit dem elektrischen Photometer Elko II von Zeiss unter Verwendung der Filter S₅₃ und S₇₅. Abweichend von der Arbeitsvorschrift wurde die Extinktion in Küvetten von 5 cm Schichtlänge und einem Volumen von 25 ml (zuzüglich

der 1,25 ml Cu-Reagenz) gemessen. Die Messungen wurden bei 20 °C und 30 Min nach Reagenzzugabe vorgenommen. Blindwerte wurden am Anfang und am Ende jeder Meßreihe bestimmt. Das Algenhydrolysat wurde vor der Messung mit der Laborzentrifuge Universal Junior II von Christ bei 5000 Umdrehungen/min 20 Min lang zentrifugiert. Die Reaktion wurde mit biquarzdestilliertem Wasser durchgeführt. Die Gefäße wurden laut Vorschrift mit starker HCl gereinigt. Die im Rahmen der Methode benutzten Papierfilter (Schleicher & Schüll Nr. 1575) wurden 12 Std in 0,5 n NaOH vorbehandelt und anschließend mit bidestilliertem Wasser in einer großen Filternutsche mit Papierfiltereinlage durchspült.

(4) Gravimetrische Bestimmung der Kotballen: Die während der 48 Std angefallenen Kotballen sowie die mitunter auftretenden Pseudofaeces (einschließlich der in 2 l Versuchsmedium enthaltenen Algen, siehe Seite 95) wurden zentrifugiert und zweimal mit bidestilliertem Wasser gewaschen. Da die abzentrifugierten Kotballen einen schleimigen Rückstand darstellen, ist es nicht möglich, die gesamte Menge auf ein Filter zu konzentrieren. Aus diesem Grunde wurden mit einem feinen Spatel etwa 95% des Rückstandes auf ein Deckgläschen (21 × 26 mm, Firma Menzel) übertragen, das zuvor mit NaOH — wie unter (3) für die verwendeten Papierfilter beschrieben — vorbehandelt und zusammen mit einem Filter gewogen wurde. Das Spülwasser vom Reinigen des Spatels und des Zentrifugenglases wurden anschließend durch das zum Deckgläschen gehörige Papierfilter gegeben. Das Deckgläschen wurde mit der beschichteten Seite auf das Filter gedrückt und beides zusammen, wie unter (1) beschrieben, zur Trockengewichtsbestimmung weiter behandelt. Da die getrocknete Kotballenmasse leicht vom Deckgläschen abspringt, wurden Filter und zugehöriges Deckgläschen in einer Petrischale im Exsikkator aufbewahrt.

Die anschließende Eiweißbestimmung erfolgte wie unter (2) und (3) beschrieben. Das Deckgläschen wurde mit einem kleinen Spatel im Zentrifugenglas zerbrochen. Die Bestimmung des Blindwertes erfolgte in gleicher Weise.

Diskussion der eigenen Methode

(1) Erfassungsbereich der Biuretmethode: Die Biuretreaktion spricht ausschließlich auf größere Spaltprodukte des Eiweißes von den Tripeptiden an aufwärts an (KREY, 1951). Sie erfaßt ausschließlich relativ große Eiweißbausteine, wie sie nur in der lebenden Substanz vorkommen. Niedere Eiweißbausteine, wie sie im Laufe des Stoffwechsels auftreten (z. B. Aminosäuren), werden nicht erfaßt (KREY, 1951). Auf das Eiweiß abgestorbener, wenig zersetzter Planktonorganismen spricht die Biuretreaktion jedoch noch an, so daß einzellige Algen, so lange sie noch so gut erhalten sind, daß sie bei der Zählung erfaßt werden, auch zum Albuminwert beitragen (БОЖЕ, 1965, 1966).

(2) Reproduzierbarkeit der Eiweißbestimmung: Zur Überprüfung der angewandten Eiweiß-Bestimmungsmethode wurden 150 ml *Dunaliella*-Futterkultur in sechs 25-ml-Proben aufgeteilt. Diese wurden zentrifugiert, zweimal gewaschen, anschließend 3 Std bei 95 °C getrocknet und in der bereits beschriebenen Weise der Biuretmethode unterworfen. Die Resultate ergaben eine gute Übereinstimmung, was für die Genauigkeit der Biuretmethode, für die Homogenität der Futtersuspension und für ein gleichmäßiges, quantitatives Abzentrifugieren der Algen aus der Suspension spricht. Der Schwankungsbereich betrug 1,46 bis 1,55 mg, der Mittelwert 1,52 mg/25 ml Futterkultur.

(3) Differenzbildung: Will man aus der Differenz der unterschiedlichen Eiweißgehalte der herausfiltrierten Algen und der Kotballen auf den assimilierten Betrag schließen, so müssen folgende Voraussetzungen erfüllt sein:

(a) Für die Nahrungsaufnahme und für den Weitertransport der Nahrung in den Magen werden bei suspensionsfiltrierenden Muscheln nur Cilien benutzt, d. h. ein Einsatz von Muskulatur, von Reibflächen oder von anderen mechanischen Zerkleinerungsvorrichtungen fehlt vollkommen, so daß die aufgenommene Nahrung ohne irgendeinen Verlust an organischer Substanz völlig intakt, vom Schleim schützend umgeben, in den Magen gelangt.

(b) Der Kot besteht zu einem wesentlichen Teil aus Schleim, der im gesamten Darmtrakt gebildet wird. Dieser Schleim gibt eine negative Biuretreaktion (Verfärbung von Graphit löst eine starke Schleimbildung aus, diese Graphiteinschleimung wurde mit negativem Befund der Biuretmethode unterworfen) und verfälscht insofern nicht das Ergebnis.

(c) Die Kotballen besitzen in der Regel eine relativ haltbare Konsistenz, so daß auch nach der Kotballenabgabe kaum eine bedeutungsvolle Auslaugung stattfinden dürfte. Dieser Fragenkomplex wurde von ALLEN (1962) näher untersucht. ALLEN, der *Venus striatula* und *Mya arenaria* mit radioaktiv markierten Algen fütterte, überführte die abgeschiedenen Kotballen in filtriertes Meerwasser und konnte selbst nach 48 Std keinen ³²P in gelöster Form im Wasser nachweisen. Dieser Befund darf jedoch nicht ohne weiteres verallgemeinert werden, bei da den verschiedenen Arten die Konsistenz der Kotballen sehr variabel ausfallen kann.

(d) LOOSANOFF und ENGLE (1947 a) untersuchten die Kotballen von mit *Chlorella* und *Nitzschia* gefütterten Austern (*Crassostrea virginica*) und konnten bei den darin befindlichen Algen mikroskopisch in Farbe und Struktur keinerlei Unterschiede zu den Futterkulturen feststellen. Viele Zellen waren sogar in reger Zellteilung begriffen und wuchsen, in Nährlösung überführt, in gleichem Maße wie entsprechende Vergleichsansätze, so daß auch keine erst später wirksam werdenden Schädigungen zu bemerken waren. Die Fütterungsexperimente von DINAMANI (1969) an *Mytilus edulis* und *Cardium* sp. bestätigen diese Befunde insofern, als

Tabelle 1. Vergleich des Eiweißgehalts gleicher Algenmengen von Futterkultur und Faeces. 16 Exemplare von *Arctica islandica* verschiedener Größenklassen wurden 12 Std bei 12 °C mit *Chlamydomonas* sp. (20×10^6 Zellen/l) gefüttert

Datum	Futterkultur			Suspendierte Faeces			Abweichung (mg)
	Konzentration Zellen/0,1 mm ³	Menge (ml)	Albumin- äquivalente (mg)	Konzentration Zellen/0,1 mm ³	Menge (ml)	Albumin- äquivalente (mg)	
8. Dezember	400	100	2,80	400	100	2,75	- 0,05
	400	100	2,80	400	100	2,95	+ 0,15
12. Dezember	400	100	3,20	400	100	3,30	+ 0,10
	400	100	3,30	400	100	3,30	± 0,00
	400	100	3,30	400	100	3,20	- 0,10
16. Dezember	400	100	3,30	400	100	3,25	- 0,05
	400	100	2,75	400	100	2,75	± 0,00
	400	100	2,80	400	100	2,75	- 0,05
	400	100	2,85	400	100	2,90	+ 0,05
			27,10			27,05	

auch DINAMANI unmittelbar nach Fütterungsbeginn nur lebende Algen in den ersten auftretenden Kotballen finden konnte.

Um diese Beobachtungen und Befunde qualitativ und quantitativ auch hinsichtlich der Anwendung der Biuretmethod abzusichern, wurde folgende Versuchsserie durchgeführt: nach 12stündiger Fütterung von *Arctica islandica* mit *Chlamydomonas* sp. wurden die innerhalb der nächsten 12 Std gebildeten Kotballen erneut in einem bestimmten Volumen Meerwasser suspendiert und die wieder frei gewordenen Algenzellen in einer Blutkörperchenzählkammer nach THOMA ausgezählt. Parallel wurden einmal eine bestimmte Menge dieser aus den Kotballen gewonnenen Algensuspension und zum anderen eine entsprechende Menge Futterkultur von gleicher Dichte der Biuretmethod unterzogen (Tabelle 1). Es ergab sich im Mittel eine völlige Übereinstimmung. Der Schwankungsbereich liegt mit $\pm 4\%$ im Bereich der Reproduzierbarkeit der angewandten Eiweißbestimmung (S. 96). Aus dieser Übereinstimmung läßt sich ableiten, daß sich die benutzten Algen in ihrer stofflichen Zusammensetzung während der Passage durch den Darmtrakt nicht verändern und daß der Drüsenkot eine negative Biuretreaktion ergibt.

Da Schleim und Drüsenkot eine negative Biuretreaktion ergeben und die im Kot enthaltene Algenmenge übereinstimmende Eiweißwerte mit einer entsprechenden Menge an frischer Nahrungskultur liefert, scheint mir die Anwendung der Biuretmethod speziell für suspensionsfiltrierende Muscheln gerechtfertigt. Die angewandte Methode läßt eine schlüssige Aussage über die Menge der phagozytierten Algen zu; diese phagozytierte Algenmenge wird zumindestens soweit ausgenutzt, daß in dem Drüsenkot mit der Biuretreaktion kein Eiweiß mehr erfaßt wird. Was der Drüsenkot an sonstigen organischen Substanzen enthält, wurde nicht untersucht.

In der vorliegenden Arbeit ist unter dem Begriff „ausgenutzter Nahrung“ der Wert für die phagozytierte Algenmenge zu verstehen. Die Nahrungsausnutzung wird in Prozenten der insgesamt heraus-

filtrierten Algenmenge und die ausgenutzte Nahrung als Algentrockengewicht in mg angegeben.

Material

Versuchstiere

Ökologische Daten

Die Serienversuche wurden mit *Arctica islandica* (L.) und mit *Modiolus modiolus* (L.) durchgeführt. Um eine weitere Vergleichs- und Diskussionsbasis zu gewinnen, wurden einerseits *Venerupis pullastra* MONTAGU und *Mya truncata* L. und andererseits *Mytilus edulis* L., *Cardium edule* L. und *Mya arenaria* L. zu Versuchszwecken unter Standardbedingungen herangezogen.

Modiolus modiolus und *Arctica islandica* wurden mit der Dredge in unmittelbarer Nähe Helgolands gefangen. *Modiolus modiolus* stammt aus der Helgoländer Tiefen Rinne, wo sie auf Schill in 40 bis 55 m Tiefe vorkommt. *Arctica islandica* wurde bei der HSG Tonne und 5 sm NW Tonne Nathurn in 26 bis 44 m Tiefe in reinem bis sandigem Schlick gefunden. Der Salzgehalt dieses Gebietes beträgt im Jahresmittel etwa 32‰; insbesondere in der Tiefen Rinne kann er am Boden bis auf 34‰ ansteigen. Nach TOMCZAK und GOEDECKE (1962) beträgt im Helgoländer Raum in 20 m Tiefe (Angaben von 1902 bis 1954, Bulletin Hydrographique) die durchschnittliche Jahrestemperatur des Wassers 8,7 °C; der Schwankungsbereich der monatlichen Mittelwerte liegt zwischen 3,3° und 16,5 °C. Angaben zum Seston Gehalt des Helgoländer Raumes s. S. 112. Die Strömungsverhältnisse der Helgoländer Tiefen Rinne wurden von CASPERS (1939) beschrieben. Der Gezeitenstrom erreicht in tieferen Schichten 40 cm/sec, kann jedoch auch die doppelte Geschwindigkeit haben.

Venerupis pullastra und *Mya truncata* wurden mit Dredge und Bodengreifer in der Außenweser bei Tonne K aus 16 bis 18 m Tiefe geborgen. Sie leben dort in schlickigem Boden zwischen einem dichten Bestand von *Lanice conchilega* (PALLAS). Der Schwankungsbereich der Temperatur liegt hier zwischen 2,3° bis

17,3 °C (monatliche Mittel), die durchschnittliche Jahrestemperatur beträgt 9,6 °C². Der Salzgehalt schwankt zwischen 25 und 30‰. Die Stromgeschwindigkeit wird von LÜNEBURG (1955) mit 1 m/sec angegeben (Ebbtide). Der Seston- und Eiweißgehalt dieses Gebietes des Weserästuars kann in Bodennähe mit ungefähr 30 mg/l Seston und mit 0,5 bis 1,0 mg/l Eiweiß (Albuminäquivalente, Biuretmethode) angegeben werden³. Durch starke Strömungen ist also der mineralische Anteil des Seston (aufgewirbeltes Sediment) sehr hoch. Über die mikroklimatischen Strömungsverhältnisse, wie sie für *Venerupis pullastra* und *Mya truncata* im dichten *Lanice*-Bestand gegeben sind, existieren keine Angaben.

Mytilus edulis, *Cardium edule* und *Mya arenaria* stammten ebenfalls aus der Außenweser, und zwar von der regelmäßigen trockenfallenden Sandbank „Ever-

² Die Angaben stammen von dem Feuerschiff „Bremen“ (DEUTSCHER WETTERDIENST 1957—1965. Meteorologische Beobachtungen von deutschen Feuerschiffen der Nord- und Ostsee) aus den Jahren 1952—1961. Extreme Monatsmittel: -0,9° bis +17,4 °C, extreme Einzelmessungen: -1,9° bis +20,4 °C.

³ Die Werte für den Seston- und Eiweißgehalt verdanke ich Herrn Dr. Stefan WELLERSHAUS, Bremerhaven (unpublizierte Mitteilungen), der im Untersuchungsgebiet an den folgenden 3 Tagen Proben aus den verschiedensten Wassertiefen nahm: 19. August 1964, 28. August 1964 und 10. September 1964. Die angegebenen Werte repräsentieren die Verhältnisse in Bodennähe. — Der Sestongehalt wurde nach KREY (1950) auf Blaubandfiltern (Schleicher & Schüll Nr. 589/3) angereichert und auf 1/100 mg genau gewogen. Die Eiweißwerte wurden nach der Methode von KREY et al. (1957) mittels der Biuretmethode gewonnen. Die Zahl der Proben ist sehr gering, so daß die angegebenen Werte nur eine grobe Vorstellung vom Sestonreichtum vermitteln können. Die Angabe von 30 mg Seston/l im Untersuchungsgebiet deckt sich mit den von LÜNEBURG (1955) gemessenen Werten.

sand“, wo die Tiere überwiegend in schlickigem Feinsand bzw. auf *Mya*-Schill leben. Während *Cardium* etwa 1 bis 2 cm tief im Sediment, und zwar ausschließlich in der oxydierten Zone (vgl. HECHT und MATERN, 1930) vorkommt, wurden die Exemplare von *Mya arenaria* dem schlickigen Feinsand aufliegend, unter dem Schutz jeweils einer viel größeren, leeren Schalenhälfte von *Mya arenaria* gefunden. Diese Tiere schienen als Versuchstiere besonders geeignet, da sie den Druck des Sediments längere Zeit nicht gewohnt und somit für ein Aquarienleben ohne Bodengrund bereits angepaßt waren.

Korrelation der Körperdaten

Will man die Leistung eines Tieres erfassen, so ist es notwendig, einen Körperbezug zu wählen, der wenig variiert, möglichst eine lineare Abhängigkeit zu den leicht abmeßbaren Schalenlängen aufweist und einen sinnvollen Bezug zur betrachteten Leistung besitzt.

Die Versuchstiere wurden in ihrer Länge, Dicke und Höhe gemessen, und zwar bei eingezogenem Siphon. Da *Mya truncata* den Siphon nicht ganz einzieht, wurde die Länge einschließlich des maximal eingezogenen Siphos gemessen.

Das Verdrängungsvolumen wurde als Wasserverdrängung des gesamten Tieres bei eingezogenen Siphonen und bei mit Wasser gefüllter Mantelhöhle gemessen.

Weiterhin wurden das Schalengewicht und das Gewicht des Weichkörpers als Naßgewicht (mit Fließpapier getrocknet) und das Trockengewicht (nach 6 Std im Trockenschrank bei 100 °C, vgl. BOJE, 1965) bestimmt (Tabelle 2, Abb. 3 und 4).

COUGHLAN und ANSELL (1964) heben als Besonderheit für Muscheln hervor, daß eine sehr wenig variiere-

Tabelle 2. Körperdimensionen, Gewicht und Wassergehalt (Körperdaten) von *Modiolus modiolus* und *Arctica islandica*. Das Verdrängungsvolumen wurde als Wasserverdrängung des gesamten Tieres (mit wassergefüllter Mantelhöhle) gemessen bzw. nach der im Text genannten Formel berechnet

Länge (L) (mm)	Dicke (D) (mm)	Höhe (H) (mm)	$\frac{L + D + H}{3}$ (cm)	Verdrängungsvolumen		Weichkörper				
				gemessen (cm ³)	errechnet	Naß- gewicht (g)	Trocken- gewicht (g)	Schalen- Gewicht (g)	Wasser- gehalt (%)	
<i>Modiolus modiolus</i> von der Helgoländer Tiefen Rinne (Helgoland), 40 bis 55 m Wassertiefe										
40	16	21	2,6	5,5	5,6	1,56	0,43	2,31	72,4	
51	20	27	3,3	10,5	12	3,09	0,84	4,49	72,8	
64	26	35	4,2	21,0	24	5,42	1,63	9,50	69,8	
76	30	40	4,9	32,5	38	8,76	2,31	13,48	73,6	
81	33	43	5,2	42,0	48	11,57	3,10	18,60	73,1	
88	37	46	5,7	63,0	62	15,40	3,95	38,78	74,4	
<i>Arctica islandica</i> von der HSG-Tonne (Helgoland) und 5 sm NW Nathurn (Helgoland), 26 bis 44 m Wassertiefe										
33	16	27	2,6	6,5	6,6	2,08	0,28	4,91	86,5	
39	20	33	3,1	10,5	10	2,34	0,46	7,40	80,4	
44	22	38	3,4	13,0	13	2,53	0,68	11,12	73,1	
49	25	40	3,8	21,0	18	4,53	0,92	15,73	79,7	
58	32	51	4,7	34,0	35	5,77	1,45	29,34	75,0	
71	35	63	5,6	64,0	60	10,30	2,85	44,92	72,3	
76	37	67	6,0	74,0	72	13,82	4,40	76,85	68,1	
79	47	72	6,6	100,0	96	21,46	6,28	89,31	70,7	
83	54	79	7,2	140,0	124	24,80	10,00	123,50	59,7	

rende Schale einen stark variierenden Weichkörper und demgemäß ein entsprechenden Schwankungen unterworfenen Volumen an Mantelhöhlenwasser einschließt. So setzen COUGHLAN und ANSELL (1964) — wie überhaupt die meisten Autoren — die Pumprate und die Filtrierleistung in Bezug zur Schalenlänge. Es will mir sinnvoller erscheinen, sämtliche Dimensionen der Schale zu berücksichtigen, indem man das Verdrängungsvolumen als Bezugsgröße wählt.

Das Verdrängungsvolumen besitzt eine Relation zur Schalenlänge, und zwar ergibt diese Relation eine lineare Funktion bei logarithmischer Auftragung (siehe Abb. 3). Diese Relation wurde von ANSELL (1964) für *Venus mercenaria* aufgestellt und konnte für *Arctica islandica* und für *Modiolus modiolus* bestätigt werden.

Außerdem ergibt sich für *Arctica islandica*, *Modiolus modiolus*, *Venerupis pullastra*, *Mya truncata* und

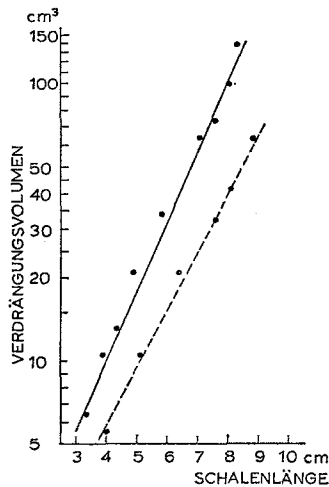


Abb. 3. Relation zwischen Verdrängungsvolumen und Schalenlänge bei *Arctica islandica* (durchgezogene Kurve) und *Modiolus modiolus* (gestrichelte Kurve). Die eingetragenen Werte sind Tabelle 2 entnommen

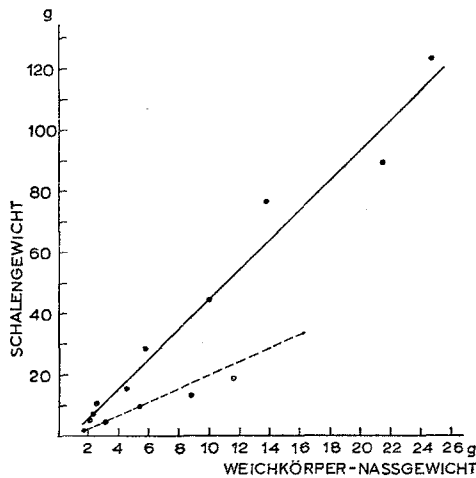


Abb. 4. Relation zwischen Schalegewicht und Weichkörper-Naßgewicht bei *Arctica islandica* (durchgezogene Kurve) und *Modiolus modiolus* (gestrichelte Kurve). Die eingetragenen Werte sind Tabelle 2 entnommen

Macoma baltica eine weitere Relation zwischen Länge + Dicke + Höhe der Schale und dem Verdrängungsvolumen:

$$\text{Verdrängungsvolumen (in cm}^3\text{)} = \frac{1}{3} \left(\frac{\text{Länge} + \text{Dicke} + \text{Höhe in cm}}{3} \right)^3$$

Aus Abb. 5 geht hervor, wie weit Einzelmessungen die Funktion $y = 1/3 x^3$ befolgen, wobei $x = \frac{(\text{Länge} + \text{Dicke} + \text{Höhe})}{3}$ ist.

Ein Bezug zum Fleischgewicht ist problematisch, da dieses Gewicht größeren Schwankungen unterworfen ist (vgl. COUGHLAN und ANSELL, 1964). Ein unterschiedlicher Reifezustand der Gonaden und ein Abbau bzw. eine Speicherung von Reservestoffen können das Fleischgewicht stark beeinflussen. Da nun aber weder der Reifezustand der Gonaden noch das Depot an Reservestoffen den Kiemenbereich in seinen Leistungen beeinflussen dürften, sind Fleischgewichtangaben ungeeignete Vergleichsgrößen. Man kommt aber ohne sie nicht aus, da man z. B. das phagozytierte Algentrockengewicht sinnvollerweise auf das Weichkörper-Trockengewicht bezieht.

Betrachtet man das Schalegewicht in Relation zum Weichkörper-Naßgewicht, so ergibt sich für Tiere eines bestimmten Standortes eine lineare Abhängigkeit (Abb. 4). RAO (1953) hat diesen Sachverhalt an *Mytilus californianus* näher untersucht und fand ebenfalls diese lineare Abhängigkeit. Darüber hinaus konnte er aber zeigen, daß weit auseinanderliegende Populationen eine verschiedene lineare Abhängigkeit besitzen. Mit zunehmender Polnähe bzw. mit abnehmender durchschnittlicher Jahrestemperatur nimmt das Weichkörper-Naßgewicht prozentual zum Gesamtgewicht der Muschel immer mehr ab, d. h., der Schale kommt ein immer größerer Gewichtsanteil am Gesamtgewicht zu. Folgende Aufstellung, deren Werte der graphischen Darstellung von RAO (1953, Fig. 1) entnommen sind, demonstrieren das erhebliche Ausmaß des geschilderten Sachverhaltes:

Fundort	Breiten-grad	Schalegewichte zu folgenden Weichkörper-Naßgewichten		
		20 g	40 g	60 g
Los Angeles	34° 00' N	26 g	53 g	79 g
Fort Ross	38° 31' N	43 g	84 g	120 g
Friday Harbor	48° 27' N	60 g	116 g	165 g

Diese Untersuchungen von RAO (1953; vgl. auch BOJE, 1964, 1965) geben Einblick in die große Variationsbreite einer Art und lassen nur mit Einschränkung Vergleiche zwischen Ergebnissen an verschiedenen Populationen zu.

JØRGENSEN (1949b) hat die Filtrierleistung nicht in Relation zu einer Gewichts- oder Längeneinheit gesetzt, sondern er hat den $\text{NH}_2\text{-N}$ -Gehalt der Versuchstiere bestimmt, in der Annahme, auf diese Weise eine

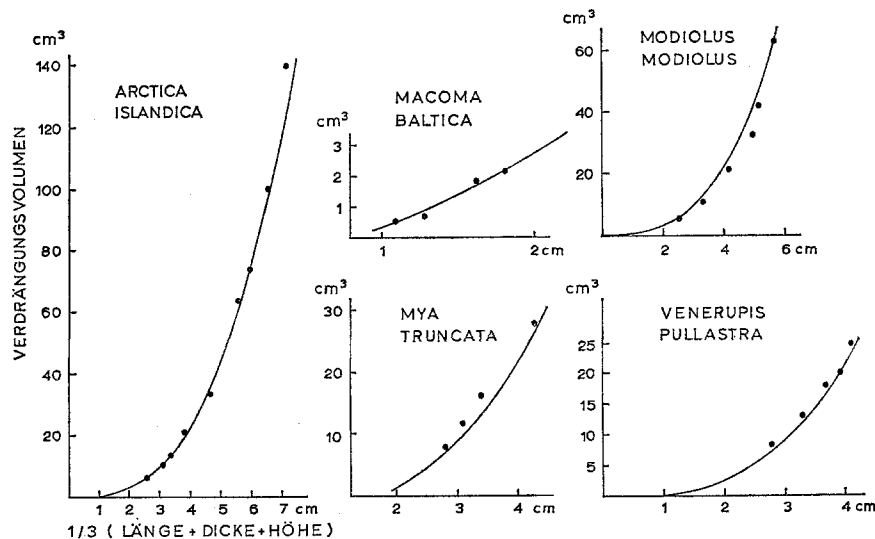


Abb. 5. Relation zwischen Verdrängungsvolumen und $1/3$ (Länge + Dicke + Höhe) bei verschiedenen Lamellibranchiern. Den in den Koordinaten eingezeichneten Kurven liegt die Funktion $y = 1/3 x^3$ zugrunde. Die Werte für die eingetragenen Punkte sind zum Teil Tabelle 2 entnommen

Bezugsgröße zu erhalten, die dem physiologischen Vorgang adäquater ist. Aber auch dieser Wert wird durch den unterschiedlichen Reifezustand der Gonaden stark variiert, so daß diese Bezugsgröße in der Folgezeit nicht wieder angewandt wurde.

In Tabelle 2 ist der Wassergehalt des Weichkörpers in Abhängigkeit von der Körpergröße eingetragen. Während er für *Modiolus modiolus* sämtlicher Größen bei 72,5% im Durchschnitt liegt, zeigt er für *Arctica islandica* eine deutliche Abhängigkeit von der Körpergröße; mit zunehmender Größe nimmt der Wassergehalt von 86,5% auf 60% ab. JØRGENSEN (1960) gibt den Wassergehalt des Weichkörpers von *Mytilus edulis* (3 bis 4 cm lang) mit 79% an. Sein Wert stimmt mit den Befunden an *Arctica islandica* für die entsprechende Größenklasse überein.

Algenkulturen

Für die Fütterungsversuche wurden bakterienfreie Reinkulturen von *Chlamydomonas* sp. und *Dunaliella* spec. verwandt. Die *Chlamydomonas*-Kultur wurde mir unter der Nr. 11-34 aus der Göttinger Algensammlung (Pflanzenphysiologisches Institut) zur Verfügung gestellt. Die *Dunaliella*-Kultur stammt aus der Biologischen Anstalt Helgoland, Meeresstation Helgoland⁴. Der Wahl einer Alge mit Zellulosemembran (*Chlamydomonas* sp.) und einer Alge ohne Zellulosemembran (*Dunaliella* spec.) wurde hinsichtlich der Nahrungsausnutzung eine besondere Bedeutung zugemessen.

Zuchtbedingungen

Das benutzte Kulturmedium entspricht in seiner Reichhaltigkeit an Salzen am ehesten der als A-Z-Lösung bekannt gewordenen Lösung nach HOAGLAND,

⁴ Ich danke beiden Institutionen für die freundliche Zurverfügungstellung des Algenmaterials.

allerdings auf Meerwasserbasis umgestellt. Es wurden vier Stammlösungen hergestellt; von jeder Stammlösung wurde jeweils 1 ml zu dem Gemisch von 500 ml Meerwasser (32‰ S) und 500 ml destilliertem Wasser hinzugefügt. Die vier Stammlösungen enthielten auf jeweils 100 ml destilliertem Wasser folgende Salze:

Stammlösung I		Stammlösung II	
NaNO ₃	10 g	Na ₂ EDTA	4 mg
Na ₂ HPO ₄	2 g	FeSO ₄	40 mg
Stammlösung III		Stammlösung IV	
KBr	2,2 g	H ₃ BO ₃	200 mg
KJ	2 mg	Na ₂ MoO ₄	20 mg
Li ₂ SO ₄	0,6 mg	ZnSO ₄	230 mg
SrCl ₂	380 mg	MnSO ₄	65 mg
AlCl ₃	3 mg	Co (NO ₃) ₂	0,6 mg
		CuSO ₄	0,1 mg

Die auf diese Weise angesetzte Nährlösung wurde 30 min bei 115° bis 120 °C und 1 Atm. autoklaviert und nach Sedimentation der ausgefallenen Verbindungen filtriert (Filter von Schleicher & Schüll, Nr. 587 E). Die filtrierte Nährlösung wurde auf die Zuchtgefäße abgefüllt und erneut autoklaviert. Als Zuchtgefäße wurden 300 ml und 1000 ml Erlenmeyer-Kolben (enghalsig) aus Jenaer Glas, G 20, benutzt; diese Glasqualität erwies sich für die Zucht von *Chlamydomonas* und *Dunaliella* als sehr günstig. Die Gefäße wurden mit 150 ml bzw. 400 ml Nährlösung gefüllt und mit selbstgewickelten Stopfen aus Zellstoff verschlossen.

Die Erlenmeyer-Kolben wurden je nach Bedarf mit den bakterienfreien Reinkulturen beimpft.

Die Algen wurden aus einem Abstand von 80 cm mit einer 250 Watt Quecksilberdampfhochdrucklampe HRL der Firma Radium 15 Std pro Tag bestrahlt (9 Std Dunkelheit). Die Lichtausnutzung wurde durch

Breitstrahl-Reflektoren Nr. 266-46 aus Reinstaluminium (99,99%), gegläntzt und eloxiert, der Firma E. Rademacher GmbH., Düsseldorf, verbessert.

Die Kulturen wurden täglich einmal handgeschüttelt und konnten bei einer Temperatur von 23 °C bei Lichteinwirkung und von 18 °C bei Dunkelheit nach 12-tägigem Wachstum geerntet werden. Es wurde größte Sorgfalt darauf verwandt, daß die Kulturen in ihrer logarithmischen Wachstumsphase verfüttert wurden, um eine möglichst einheitliche Zusammensetzung des Algenmaterials zu erhalten.

Herstellung der Futter-Rohkultur

Die Futter-Rohkultur wurde durch Zentrifugieren der Algen von ihrer Nährlösung und durch mehrfaches Waschen des Algenrückstandes mit filtriertem Meerwasser gewonnen. Diese Prozedur wurde stets 12 Std vor Versuchsbeginn durchgeführt. Unmittelbar vor Versuchsbeginn wurden die Algen nochmals zentrifugiert und erneut in frisch filtriertem Meerwasser suspendiert. Dieser nochmalige Wechsel des Meerwassers ist unbedingt notwendig, um Stoffwechselprodukte der Algen und letzte Überreste der Nährlösung zu entfernen. Stoffwechselprodukte sowie geringe Mengen an aus der Nährlösung stammenden Salzen können das Verhalten der Versuchstiere stark beeinflussen (vgl. SCHLIEPER und seine Schule: SCHLIEPER und KOWALSKI, 1956, 1957, 1958a, b; THEEDE, 1963, 1965; vgl. weiterhin LOOSANOFF und ENGLE, 1947a; NELSON, 1960; DAVIDS, 1964).

Die Zelldichte der Futter-Rohkultur wurde mit der Zählkammer bestimmt und anschließend auf die gewünschte Dichte verdünnt. Die so entstandene Futterkultur besitzt in der Regel die 100-fache Dichte des Versuchsmediums.

Auszählungen der Futterkultur wurden in Testserien über 36 Std in 3-stündigem Abstand durchgeführt. Es zeigte sich, daß in dem filtrierten Meerwasser bei so hoher Zelldichte und völliger Dunkelheit während der überprüften Zeit keine meßbare Vermehrung stattfindet. Die Vermehrung der verwendeten Algen erfolgt relativ langsam, da nur Zweiteilungen vorkommen. Die langsame Vermehrung bedeutet für die Bildung von Massenkulturen einen großen Nachteil, während sie für eine konstante Dichte der Futterkultur ein ganz entscheidender Vorteil ist.

Ein Belüften der Futterkultur wurde als sehr wesentlich erachtet; dadurch wird vermieden, daß sauerstoffarmes Wasser dem Versuchsmedium zugeführt wird; außerdem werden durch starke Belüftung gasförmige Stoffwechselprodukte mitgerissen und somit weitgehend aus dem Kulturmedium entfernt.

Versuchsprotokoll

In den vorliegenden Versuchsprotokollen sind die gemessenen Daten der ausgewerteten Versuche aufgeführt.

In allen Versuchen wurde folgender Durchschnittswert für das Trockengewicht von *Chlamydomonas*- und

Dunaliella-Zellen verwendet:

20 × 10⁶ *Chlamydomonas*-Zellen wiegen 1,675 mg,

20 × 10⁶ *Dunaliella*-Zellen wiegen 1,110 mg.

Aus den angegebenen Daten lassen sich sämtliche Werte, die in den Tabellen 3, 4, 6, 9, 11, 12, 14 und 16 aufgeführt sind, errechnen.

Zu Versuch Nr. 50 und 51 ist zu bemerken, daß während der 36-stündigen Versuchszeit nur in der 1. bis 12. und in der 25. bis 36. Versuchsstunde gefüttert wurde; in der 13. bis 24. Versuchsstunde wurde die Fütterung unterbrochen. Die insgesamt 24-stündige Fütterungszeit wurde im ganzen ausgewertet.

Pseudofaeces wurden nur in den Versuchen Nr. 41 und 42 beobachtet. In ergänzenden Versuchen zur Pseudofaecesbildung in Abhängigkeit von der Algenkonzentration wurden ebenfalls Pseudofaeces beobachtet (Versuchsprotokoll II, Nr. 54 bis 56, 60 bis 62 und 69 bis 71); nach visuellen Beobachtungen war das Ausmaß der Pseudofaecesbildung in den aufgezählten Versuchen (einschließlich Versuchs-Nr. 41 und 42) etwa gleich hoch.

Filtrierleistung

Filtrierleistung in Abhängigkeit von der Zeit

Wie aus den Abb. 6, 7, 10, 12 und 17 hervorgeht, ist die Filtrierrate von Stunde zu Stunde erheblichen Schwankungen unterworfen; die Filtrierrate ist bei gleichbleibenden Versuchsbedingungen, d. h. auch bei gleichbleibendem Nahrungsangebot keineswegs eine konstante Größe (vgl. hierzu auch THEEDE, 1963: Filtrierrate für *Mytilus edulis* von 0,21 bis 1,21 l/h oder LOOSANOFF und ENGLE, 1947a: Pumprate für *Crassostrea virginica* von 1,027 bis 21,200 l/h).

Im Rahmen des 24-stündigen Filtrierverlaufes treten in der Regel zwei Maxima auf, wobei das erste geringfügig höher ist als das zweite. Je ausgeprägter die Maximal- und Minimalwerte für die Filtrierrate ausfielen, desto deutlicher konnten Phasen hoher Filtriertätigkeit von Phasen starker Kotballenabgabe durch visuelle Beobachtungen unterschieden werden; der zeitliche Ablauf der Kotballenabgabe wurde nicht quantitativ erfaßt. Phasen hoher Filtriertätigkeit sind gekennzeichnet durch weit geöffnete Schalen und Siphonen und relativ geringe Kotballenabgabe, während bei geringer Filtriertätigkeit die Schalen weniger weit geöffnet sind, die Einstromöffnung verengt, jedoch nicht geschlossen ist und eine gesteigerte Kotballenabgabe stattfindet. Aus den vorliegenden Filtrierratenmessungen und aus visuellen Beobachtungen wird ersichtlich, daß wohl Nahrungsaufnahme und Nahrungsverarbeitung (kenntlich an der Kotballenabgabe) nebeneinander herlaufen, aber bald die eine, bald die andere Tätigkeit dominiert.

Wenn bisher in der Literatur erhebliche Differenzen hinsichtlich der Höhe der Filtrierraten aufgetreten sind, dann haben diese in erster Linie ihren Ursprung in einer zu kurz gewählten Versuchsdauer. In Abb. 6 ist der Filtrierablauf von drei Versuchen bei gleichen

Versuchsprotokoll I. *Chlam.*: *Chlamydomonas* sp.; *Dun.*: *Dunaliella* sp.

Versuchs-Nr.	Datum (1967; nur Versuch-Nr. 52 1966)	Spezies	Anzahl Individuen	Temperatur (°C)	Länge (mm)	Durchschnittliches Verdrängungsvolumen (cm ³)	Durchschnittliches Weichkörper-Naßgewicht (g)	Durchschnittliches Weichkörper-Trockengewicht (g)	Futtermittel	Konzentration (× 10 ⁶ /l)	Futtermittel in Albumin-äquivalenten (mg/l)	Versuchsdauer (h)	Filtrierleistung pro Individuum (ml/h)	Kot + Pseudofaeces Trockengewicht pro Individuum (mg)	Kot + Pseudofaeces Albuminäquivalente pro Individuum (mg)
1	3. 8.	<i>Modiolus modiolus</i>	8	12	40	5,5	1,56	0,43	<i>Chlam.</i>	20	0,170	24	483	4,86	0,21
2	10. 8.		8	12	40	5,5	1,56	0,43	<i>Chlam.</i>	20	0,172	24	467	4,62	0,17
3	10. 8.		4	12	51	10,5	3,09	0,84	<i>Chlam.</i>	20	0,172	24	792	7,50	0,36
4	3. 8.		5	12	51	10,5	3,09	0,84	<i>Chlam.</i>	20	0,170	24	930	7,80	0,37
5	25. 7.		3	12	64	21,0	5,42	1,63	<i>Chlam.</i>	20	0,145	24	1345	11,83	0,75
6	5. 6.		4	12	76	32,5	8,76	2,31	<i>Chlam.</i>	20	0,164	24	1321	19,00	1,52
7	8. 6.		4	12	76	32,5	8,76	2,31	<i>Chlam.</i>	20	0,154	24	2192	17,70	1,15
8	20. 6.		4	12	76	32,5	8,76	2,31	<i>Chlam.</i>	20	0,151	24	1746	12,10	0,79
9	12. 8.		1	12	81	42,0	11,57	3,10	<i>Chlam.</i>	20	0,166	24	2183	29,40	1,51
10	28. 7.		1	12	81	42,0	11,57	3,10	<i>Chlam.</i>	20	0,160	24	2067	20,50	1,08
11	28. 7.		1	12	88	63,0	15,40	3,95	<i>Chlam.</i>	20	0,160	24	2483	26,60	1,44
12	12. 8.		1	12	88	63,0	15,40	3,95	<i>Chlam.</i>	20	0,165	24	2600	24,04	1,54
13	24. 6.		4	12	76	32,5	8,76	2,31	<i>Dun.</i>	20	0,114	24	1370	7,97	0,40
14	13. 6.		4	12	76	32,5	8,76	2,31	<i>Dun.</i>	20	0,114	24	1400	8,35	0,54
15	10. 6.		4	12	76	32,5	8,76	2,31	<i>Dun.</i>	20	0,114	24	1592	12,48	0,73
16	30. 4.		4	4	76	32,5	8,76	2,31	<i>Chlam.</i>	20	0,221	24	825	13,35	0,96
17	26. 4.		4	4	76	32,5	8,76	2,31	<i>Chlam.</i>	20	0,157	24	842	13,10	0,73
18	18. 7.		4	20	76	32,5	8,76	2,31	<i>Chlam.</i>	20	0,152	24	2533	15,75	0,94
19	22. 7.		4	20	76	32,5	8,76	2,31	<i>Chlam.</i>	20	0,155	24	2521	14,92	0,40
20	31. 7.		4	20	76	32,5	8,76	2,31	<i>Chlam.</i>	10	0,071	24	3092	7,90	0,38
21	17. 8.		4	20	76	32,5	8,76	2,31	<i>Chlam.</i>	10	0,085	24	3883	13,15	0,90
22	3. 9.		4	20	76	32,5	8,76	2,31	<i>Chlam.</i>	40	0,366	24	1465	14,91	0,75
23	23. 8.		4	20	76	32,5	8,76	2,31	<i>Chlam.</i>	40	0,341	24	1120	11,68	0,89
24	30. 1.	<i>Arctica islandica</i>	6	12	33	6,5	2,08	0,28	<i>Chlam.</i>	20	0,173	24	704	10,7	0,69
25	30. 1.		6	12	33	6,5	2,08	0,28	<i>Chlam.</i>	20	0,173	24	712	12,1	0,80
26	11. 3.		4	12	49	21,0	4,53	0,92	<i>Chlam.</i>	20	0,145	24	1500	30,3	1,74
27	16. 3.		4	12	49	21,0	4,53	0,92	<i>Chlam.</i>	20	0,154	24	1392	24,6	1,50
28	5. 2.		1	12	76	74,0	13,82	4,40	<i>Chlam.</i>	20	0,165	24	3850	83,65	6,26
29	27. 1.		1	12	76	74,0	13,82	4,40	<i>Chlam.</i>	20	0,165	24	4178	68,95	4,15
30	9. 2.		1	12	79	100,0	21,46	6,28	<i>Chlam.</i>	20	0,153	12	7666	119,60	8,33
31	8. 2.		1	12	79	100,0	21,46	6,28	<i>Chlam.</i>	20	0,143	12	4733	57,36	3,33
32	8. 2.		1	12	83	140,0	24,80	10,00	<i>Chlam.</i>	20	0,143	12	7666	118,60	7,70
33	9. 2.		1	12	83	140,0	24,80	10,00	<i>Chlam.</i>	20	0,153	12	6400	97,40	6,48
34	26. 5.		1	4	76	74,0	13,82	4,40	<i>Chlam.</i>	20	0,155	24	1925	33,00	2,14
35	1. 6.		1	4	76	74,0	13,82	4,40	<i>Chlam.</i>	20	0,169	24	2089	38,60	3,05
36	23. 8.		1	20	76	74,0	13,82	4,40	<i>Chlam.</i>	20	0,173	24	4358	39,83	2,56
37	18. 7.		1	20	76	74,0	13,82	4,40	<i>Chlam.</i>	20	0,153	24	4133	42,20	2,83
38	17. 8.		1	20	76	74,0	13,82	4,40	<i>Chlam.</i>	20	—	24	4400	—	—
39	5. 7.		1	12	76	74,0	13,82	4,40	<i>Chlam.</i>	10	0,081	24	6225	35,6	1,57
40	8. 6.		1	12	76	74,0	13,82	4,40	<i>Chlam.</i>	10	0,078	24	5600	25,0	1,14
41	20. 6.	1	12	76	74,0	13,82	4,40	<i>Chlam.</i>	40	0,302	24	1550	56,61	3,84	
42	16. 6.	1	12	76	74,0	13,82	4,40	<i>Chlam.</i>	40	0,341	24	1582	70,59	5,40	
43	16. 1.	1	12	76	74,0	13,82	4,40	<i>Dun.</i>	20	0,110	24	5500	73,80	4,79	
44	18. 12.	1	12	76	74,0	13,82	4,40	<i>Dun.</i>	20	0,091	24	5073	71,4	3,70	
45	20. 3.	<i>Venerupis pullastra</i>	4	12	51	17,0	9,72	2,39	<i>Dun.</i>	80	0,288	1.—12.	552	19,0	1,11
bis	4		12	51	17,0	9,72	2,39	<i>Dun.</i>	80	0,288	13.—24.	581	23,3	1,05	
21. 3.	4		12	51	17,0	9,72	2,39	<i>Dun.</i>	80	0,288	25.—36.	650	21,8	1,15	
46	20. 3.	<i>Mya truncata</i>	4	12	53	23,0	8,62	2,02	<i>Dun.</i>	80	0,288	1.—12.	799	16,6	0,94
bis	4		12	53	23,0	8,62	2,02	<i>Dun.</i>	80	0,288	13.—24.	673	21,5	0,94	
21. 3.	4		12	53	23,0	8,62	2,02	<i>Dun.</i>	80	0,288	25.—36.	669	18,2	0,90	
47	27. 1.	<i>Mya arenaria</i>	4	12	53	23,0	8,62	2,02	<i>Chlam.</i>	20	0,165	1.—12.	921	8,3	0,44
bis	4		12	53	23,0	8,62	2,02	<i>Chlam.</i>	20	0,165	13.—24.	767	7,5	0,46	
28. 5.	8		12	41	8,0	2,45	0,74	<i>Chlam.</i>	40	0,320	24	280	7,3	0,30	
49	1. 6.	<i>Cardium edule</i>	8	12	41	8,0	2,45	0,74	<i>Chlam.</i>	40	0,304	24	350	8,9	0,57
50	26. bis		10	12	31	12,5	3,42	0,95	<i>Chlam.</i>	20	0,186	12	310*	—	—
27. 7.	10		12	31	12,5	3,42	0,95	<i>Chlam.</i>	20	0,186	+12	530	8,1	0,48	
51	26. bis	<i>Mytilus edulis</i>	9	12	31	12,5	3,42	0,95	<i>Chlam.</i>	20	0,178	12	285*	—	—
27. 7.	9		12	31	12,5	3,42	0,95	<i>Chlam.</i>	20	0,178	+12	326	6,0	0,21	
52	18. 12.		10	12	49	10,0	2,95	0,88	<i>Dun.</i>	20	0,091	12	1568	9,2	0,54
53	16. 1.	10	12	49	10,0	2,95	0,88	<i>Dun.</i>	20	0,110	12	1520	8,6	0,50	

Versuchsprotokoll II. Ergänzende Versuche zur Pseudofaecesbildung in Abhängigkeit von der Algenkonzentration. Versuchsdauer: 3 Std. Chlam.: *Chlamydomonas* sp.; Dun.: *Dunaliella* sp.

Versuchs-Nr.	Datum (1967)	Spezies	Temperatur (°C)	Anzahl der Individuen	Durchschnittliches Verdrängungsvolumen (cm ³)	Futter	Konzentration (× 10 ⁶ Zellen/l)	Pseudo-faecesbildung
54	17. 6.	<i>Modiolus</i>	12	4	32,5	<i>Chlam.</i>	40	+
55	18. 6.	<i>modiolus</i>	12	4	32,5	<i>Chlam.</i>	40	+
56	19. 6.		12	4	32,5	<i>Chlam.</i>	40	+
57	25. 8.		20	4	32,5	<i>Chlam.</i>	50	-
58	28. 8.		20	4	32,5	<i>Chlam.</i>	50	-
59	30. 8.		20	4	32,5	<i>Chlam.</i>	50	-
60	26. 8.		20	4	32,5	<i>Chlam.</i>	60	+
61	27. 8.		20	4	32,5	<i>Chlam.</i>	60	+
62	29. 8.		20	4	32,5	<i>Chlam.</i>	60	+
63	31. 8.		20	4	32,5	<i>Dun.</i>	60	-
64	1. 9.		20	4	32,5	<i>Dun.</i>	60	-
65	2. 9.		20	4	32,5	<i>Dun.</i>	60	-
66	25. 8.	<i>Arctica</i>	20	1	74,0	<i>Chlam.</i>	50	-
67	28. 8.	<i>islandica</i>	20	1	74,0	<i>Chlam.</i>	50	-
68	30. 8.		20	1	74,0	<i>Chlam.</i>	50	-
69	26. 8.		20	1	74,0	<i>Chlam.</i>	60	+
70	27. 8.		20	1	74,0	<i>Chlam.</i>	60	+
71	29. 8.		20	1	74,0	<i>Chlam.</i>	60	+
72	31. 8.		20	1	74,0	<i>Dun.</i>	60	-
73	1. 9.		20	1	74,0	<i>Dun.</i>	60	-
74	2. 9.		20	1	74,0	<i>Dun.</i>	60	-

Bedingungen mit denselben Versuchstieren wiedergegeben. Die Parallelversuche fallen in einen relativ kurzen Zeitraum, so daß etwa vorhandene jahreszeitliche Schwankungen eliminiert werden. Der Filtrierablauf ist stark voneinander verschieden und führt doch über einen Zeitraum von 24 Std zu Mittelwerten, die relativ dicht beieinander liegen. Das Filtrierge-

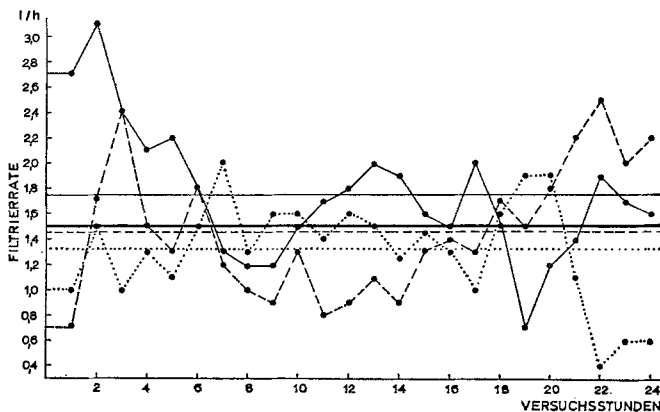


Abb. 6. Versuche zur Variation von Filtrierverlauf und stündlicher Filtrierleistung bei *Modiolus modiolus* (32,5 cm³ Verdrängungsvolumen). Trotz stark variierender Filtrierabläufe liegen die Mittelwerte in einem engen Schwankungsbereich. Die waagerechten Geraden geben die durchschnittliche, stündliche Filtrierleistung der 24-stündigen Versuche wieder; die stark ausgezogene Gerade stellt den aus den drei Versuchen gebildeten Mittelwert dar. Die Versuche wurden bei 12 °C mit über einen Monat an diese Temperatur angepaßten Tieren ausgeführt; es wurden stets dieselben Tiere (4 Exemplare) benutzt. Als Futter dienten *Chlamydomonas*-Kulturen (20 × 10⁶ Zellen/l). Versuch Nr. 6 (5. Juni 1967 punktierte Kurve), Nr. 8 (20. Juni 1967 durchgezogene Kurve) und Nr. 14 (13. Juni 1967 gestrichelte Kurve)

schehen ergibt also nur bei längerer Versuchsdauer gut übereinstimmende Werte. Deshalb wurde für sämtliche vergleichenden Versuche die Versuchszeit auf 24 Std festgelegt.

Gezeitenabhängigkeit

Die beiden Maxima liegen 10 bis 14 Std auseinander. Ob der Filtrierverlauf eine Gezeitenabhängigkeit aufweist, läßt sich an Hand der vorliegenden Versuche nicht entscheiden. Die Versuchsergebnisse sind für eine derartige Aussage zahlenmäßig zu gering, und die Versuchsdauer zu kurz. Da es sich um sehr empfindliche Versuchstiere handelt und da bereits geringste, schwer kontrollierbare Einflüsse ein rhythmisches Verhalten bis zur Unkenntlichkeit verändern oder überlagern können, ist allerdings bereits das häufige Auftreten 12 bis 13 Std auseinanderliegender Maxima als Hinweis auf eine eventuell in Frage kommende Gezeitenrhythmik zu betrachten.

Diskussion über die Zeitabhängigkeit der Filtrierleistung

NAGABHUSHANAM (1963) wies für *Modiolus demissus* mittels der Neutralrot-Methode (aus einem Gebiet mit etwa 60 cm Tidenhub) mit den Gezeiten korrelierte Aktivitätsphasen (Pumprate als Kriterium) nach. Die Versuchsdauer betrug 72 Std; in 2-stündigen Abständen erfolgte eine Messung. Derartige Versuche wurden in Abständen von 3 Tagen über 4 Wochen wiederholt.

Auch RAO (1954) konnte für *Mytilus californianus* und *Mytilus edulis* hinsichtlich der Filtrierleistung (mit Graphit als Suspension) einen Gezeitenrhythmus nachweisen. Die Versuchstiere stammten aus verschiedenen Höhen des Gezeitenbereiches (Tidenhub 240 cm) und

aus etwa 9 m Tiefe außerhalb des Küstenbereiches. *Mytilus edulis* wurde von Pfählen und von der Unterseite schwimmender Bauten (Dunkelheit, stets gleich hohe Wasserbedeckung) gesammelt. Die Tiere sämtlicher Lokalitäten zeigten einen Gezeitenrhythmus, synchronisiert mit den Gezeiten des Sammelortes, unabhängig von der Temperatur (9° bis 20 °C), unabhängig von der Höhe und Dauer der Wasserbedeckung, unabhängig vom Tag-Nacht-Lichtrhythmus und unabhängig von Dauerbelichtung oder ständiger Dunkelheit. *Mytilus edulis* von einem Fundort etwa 5000 km westlich des Experimentierortes zeigte hinsichtlich der Filtrierrate einen dem Fundort entsprechenden Gezeitenrhythmus, der zum Gezeitenrhythmus des Experimentierortes um 6½ Std verschoben war. Nach einwöchiger Aussetzung im Gezeitenbereich des Experimentierortes fand eine Angleichung an den örtlichen Gezeitenrhythmus statt, der über 3 Wochen im Labor nachgewiesen wurde. JØRGENSEN (1960) und THEEDE (1963) konnten hingegen für *Mytilus edulis* keinen Gezeitenrhythmus nachweisen. JØRGENSEN (1960) nimmt an, daß die im Durchschnitt geringen Filtrieraten in RAOs Experimenten auf gestörte Tiere schließen lassen und daß die registrierten rhythmischen Erscheinungen durch Laboreinflüsse künstlich hervorgerufen seien.

Die Schwierigkeit, einen Gezeitenrhythmus nachzuweisen, liegt in der kontinuierlichen Durchführung der Filtrieratenversuche über einen sehr langen Zeitraum bei völlig unveränderten Versuchsbedingungen; hierzu gehört vor allen Dingen auch ein konstantes Nahrungsangebot und eine konstante Inanspruchnahme (Belastung) der Kiemenstrukturen; denn jede Konzentrationsabnahme hat eine Erhöhung der Filtrierrate zur Folge und jede neue Suspensionszugabe größeren Umfanges muß einen Reiz auf die Tiere ausüben.

Wie die erneute Suspensionszugabe erfolgte und somit die Kontinuität des Versuchsablaufes erreicht wurde, ist den Arbeiten der angeführten Autoren nur andeutungsweise zu entnehmen. THEEDE (1963) führte Einzelmessungen über einen Zeitraum von 10 bis 15 min in bestimmten Abständen durch, wobei für jede Einzelmessung ein erneutes Hinzufügen von Suspension notwendig war. Auch JØRGENSEN (1960) führte nur sehr kurze, wiederholte Einzelmessungen durch, wobei es unklar bleibt, ob er aufeinanderfolgende Einzelmessungen mit den gleichen Versuchstieren im gleichen Versuchsbecken durchführte. Ein jeweils erfolgter Aquarienwechsel würde auf die Versuchstiere einen derart starken mechanischen Einfluß ausüben und sich derart prägend auf die Höhe der Filtrierrate auswirken, daß ein etwa vorhandener rhythmischer Ablauf des Filtriergeschehens völlig unkenntlich wird. Bei der Versuchsanordnung von JØRGENSEN wird bereits — wie seiner graphischen Darstellung (1960, Abb. 2) zu entnehmen ist — innerhalb von 5 min die anfängliche Konzentration von 7 mg Graphit auf 3 mg und innerhalb von 15 min von 7 mg auf 1,3 mg herabgesetzt, so daß die mögliche Versuchszeit bei stark variierenden

Bedingungen kaum 20 min überschreitet. Eine häufige Wiederholung dieser kurzfristigen Versuche kann das Problem nicht lösen; so erwecken die Versuchsergebnisse von JØRGENSEN den Eindruck, als ob bei jeder Messung nach erfolgter Suspensionszugabe erneut Anfangsbedingungen (Wasserwechsel, sauerstoffreicheres Wasser, hohes Suspensionsangebot nach Partikelarmut) geboten wurden, die sich in der Regel in hohen Filtrieraten äußern.

Die Versuchstiere von THEEDE (1963) erreichten nach 1- bis 2-stündiger Überführung ins Versuchsbecken ihre maximale Öffnungsweite und maximale Filtrierrate, die während der Ebbeperiode stetig abfiel, aber zur Flutzeit nicht wieder erneut anstieg. THEEDE erklärte den stetigen Abfall und das Ausbleiben erneuter Aktivität mit der Feststellung (THEEDE, 1963, p. 38): „Allein durch das Vorhandensein filtrierbarer Partikel ohne Nahrungswert im Meerwasser wird keine Steigerung der Filtrationsrate verursacht“. Auch JØRGENSEN (1949b, Fütterungsversuche an *Mytilus edulis* mit Graphit als Suspension) berichtet, daß während einer viel kürzeren Versuchszeit die Filtrierrate bis zum Versuchsende auf durchschnittlich 30% abnimmt. Er führte die Abnahme der Filtrierrate auf das bevorzugte anfängliche Herausfiltrieren der größeren Partikel und auf eine allmählich einsetzende Reduktion der Pumprate sowie des Zurückhaltungsgrades zurück. Wurden Flagellaten und Diatomeen gleicher Größe verfüttert, so lag die Filtrierrate höher und stieg im Laufe des Versuches in der Regel erheblich an. Daraus läßt sich in Übereinstimmung mit THEEDE schließen, daß die Versuchstiere den fehlenden Nährwert einer Graphitsuspension registrieren (vgl. aber S. 123/4).

Die gewählte Methode sowie die als Suspension verwendeten Partikel erscheinen mir zur Klärung einer Gezeitenkorrelation ungeeignet; die Ergebnisse sind nicht als Argumente gegen das eventuelle Vorhandensein einer Rhythmik heranzuziehen. Wie RAO (1954) seine Versuche (ebenfalls Graphit als Suspension) im einzelnen durchführte, ist seinen Arbeiten nicht zu entnehmen, so daß eine Bewertung nicht möglich ist. NAGABHUSHANAM (1963), der für *Modiolus demissus* mit den Gezeiten korrelierte Aktivitätsphasen nachwies, benutzte keinerlei Suspension, sondern eine Lösung von Neutralrot in Meerwasser.

Es liegen zwei weitere bedeutungsvolle Arbeiten zur Klärung einer rhythmischen Aktivität vor. BENNETT (1954) registrierte für *Venus mercenaria* durch kontinuierliche Messung mittels eines Kymographen das Öffnen und Schließen der Schalen; entsprechende Versuche führte SALÁNKI (1966a, b) für die beiden mediterranen Lamellibranchier *Pecten jacobaeus* und *Lithophaga lithophaga* durch. Da nach THEEDE (1963) der Grad der Schalenöffnung die Höhe der Filtrierrate beeinflusst, ist die Öffnungsweite der Schalen als Kriterium der Aktivität für das anstehende Problem verwendbar. Während beide Autoren einen Tag-Nacht-Rhythmus feststellten, konnte darüber hinaus BENNETT eine Korrelation zu den Gezeiten nachweisen.

Ein abschließendes Urteil scheint mir über die Ausprägung einer Gezeitenkorrelation des Filtrierverlaufes noch nicht möglich. Die Versuche von JØRGENSEN (1960) und THEEDE (1963) können nicht als Gegenargument herangezogen werden. Die eigenen Versuche sind nicht umfangreich genug, um eine gesicherte Aussage zu liefern.

Filtrierleistung in Abhängigkeit von der Körpergröße

Die Filtrierleistung in Abhängigkeit von der Körpergröße wurde bei *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus* für jeweils 5 bis 6 verschiedene Größenklassen untersucht (Versuchsprotokoll, Versuchs-Nr. 1 bis 12 und 24 bis 33). Die Versuche wurden bei 12 °C und einer Zelldichte von 20×10^6 Zellen/l über einen Zeitraum von 24 Std ausgeführt. Als Futter diente *Chlamydomonas*. Wie aus dem Versuchsprotokoll zu entnehmen ist, fielen die Versuche mit *Arctica* in die Monate Februar und März und mit *Modiolus* in die Monate Juni bis August.

Filtrierverlauf

Der Filtrierverlauf (Abb. 7) ist für sämtliche Körpergrößen in ähnlicher Weise ausgeprägt. Im übrigen gilt das im vorigen Kapitel Gesagte.

Höhe der Filtrierleistung

Die Filtrierleistung ist als stündlich filtrierte Wassermenge (bezogen auf das Verdrängungsvolumen und auf das Weichkörper-Naßgewicht) und als stündlich filtrierte Algenmenge zahlen- und gewichtsmäßig in Tabelle 3 zusammengestellt. Aus dieser Tabelle ist deutlich zu erkennen, daß (innerhalb des untersuchten

Größenbereichs) mit zunehmender Körpergröße die Filtrierleistung zunimmt und daß andererseits die pro cm^3 Verdrängungsvolumen bzw. pro g Weichkörper-Naßgewicht erreichte Filtrierleistung mit zunehmender Körpergröße abnimmt.

Trägt man die erhaltenen Werte für die Filtrierleistung in ein doppelt logarithmisch unterteiltes Koordinatensystem ein (Abb. 8), so lassen sich die erhaltenen Punkte annähernd durch Geraden verbinden. Den im doppelt logarithmisch unterteilten Koordinatensystem erhaltenen Geraden liegt folgende Gleichung zugrunde:

$$\log y = \log a + b \cdot \log x$$

wobei „y“ die Filtrierleistung, „x“ der Körpergrößenbezug

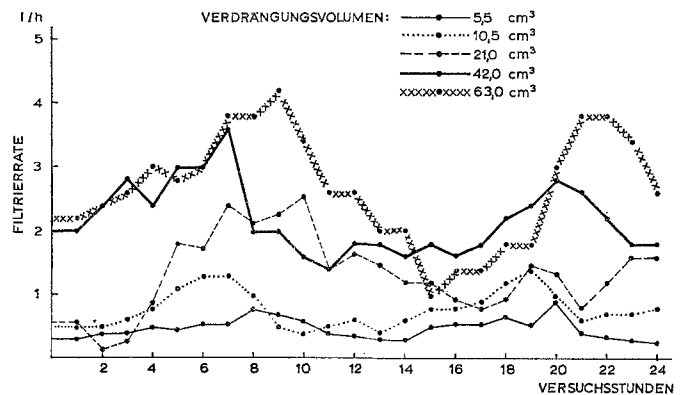


Abb. 7. Filtrierverlauf während 24 Std in Abhängigkeit von der Körpergröße bei *Modiolus modiolus*. Die Versuche wurden bei 12 °C mit über einen Monat an diese Versuchstemperatur angepaßten Tieren ausgeführt. Als Futter dienten *Chlamydomonas*-Kulturen (20×10^6 Zellen/l). Versuche Nr. 1, 3, 5, 9 und 12

Tabelle 3. Filtrierleistung in Abhängigkeit von der Körpergröße bei *Modiolus modiolus* und *Arctica islandica*

Versuchs-Nr. (siehe Versuchsprotokoll)	Verdrängungsvolumen (cm^3)	Weichkörper-Naßgewicht (g)	Filtrierleistung				
			Filtrierte Wassermenge (ml/h)	Verdr.vol. (ml/h/cm^3)	Naßgewicht (ml/h/g)	Filtrierte Algen (Anzahl $\times 10^6$)	Trockengewicht (mg/24 h)
<i>Modiolus modiolus</i> , 12 °C, gefüttert mit <i>Chlamydomonas</i> , 20×10^6 Zellen/l							
1, 2	5,5	1,56	475	86,4	305	9,5	19,10
3, 4	10,5	3,09	861	82,0	279	17,2	34,56
5	21,0	5,42	1345	64,1	248	26,9	54,07
6, 7, 8	32,5	8,76	1753	53,9	200	35,1	70,42
9, 10	42,0	11,57	2125	50,6	184	42,5	85,42
11, 12	63,0	15,40	2542	40,3	165	50,8	102,19
<i>Modiolus modiolus</i> , 12 °C, gefüttert mit <i>Dunaliella</i> , 20×10^6 Zellen/l							
13, 14, 15	32,5	8,76	1454	44,8	166	29,1	38,74
<i>Arctica islandica</i> , 12 °C, gefüttert mit <i>Chlamydomonas</i> , 20×10^6 Zellen/l							
24, 25	6,5	2,08	708	108,9	340	14,2	28,50
26, 27	21,0	4,53	1446	69,0	319	28,9	58,08
28, 29	74,0	13,82	4014	54,0	290	80,3	161,28
30, 31	100,0	21,46	6200	62,0	288	124,0	249,24
32, 33	140,0	24,80	7033	50,2	284	140,7	282,72
<i>Arctica islandica</i> , 12 °C, gefüttert mit <i>Dunaliella</i> , 20×10^6 Zellen/l							
43, 44	74,0	13,82	5287	71,4	383	105,7	140,83

und „a“ und „b“ Konstanten darstellen, die für die einzelnen Arten bzw. Populationen spezifisch sind⁵.

Da das Weichkörper-Naßgewicht am ehesten die am Stoffumsatz beteiligte lebende Substanz angibt, soll die Filtrierleistung in Abhängigkeit von dieser Körpergröße besonders hervorgehoben werden. Die graphische Darstellung (Abb. 8 D) zeigt deutlich, daß die für *Arctica islandica*, und zwar in den Monaten Februar und März (1967) gemessenen Filtrierleistungen größer sind

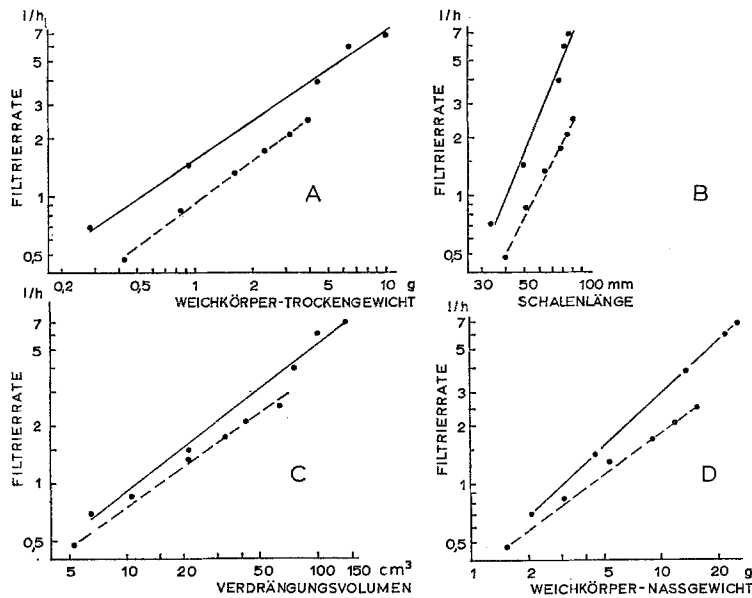


Abb. 8. Filtrierleistung in Abhängigkeit von verschiedenen Körpergrößen bei *Arctica islandica* (durchgezogene Kurve) und *Modiolus modiolus* (gestrichelte Kurve) im doppelt logarithmisch unterteilten Koordinatensystem. A Filtrierleistung in Abhängigkeit vom Weichkörper-Trockengewicht, B von der Schalenlänge, C vom Verdrängungsvolumen, D vom Weichkörper-Naßgewicht. Die Versuche wurden bei 12 °C und einer Konzentration von 20×10^6 *Chlamydomonas*-Zellen/l durchgeführt. Die eingetragenen Werte und die Versuchs-Nr. sind Tabelle 3 zu entnehmen

als die für *Modiolus modiolus* in den Monaten Juli bis August. Für diese Differenz sind wohl in erster Linie artspezifische Faktoren verantwortlich; aber auch jahreszeitliche Schwankungen könnten einen Einfluß haben. Von besonderem Interesse sind die erhaltenen Steigungswinkel der Ausgleichsgeraden. Der Steigungswinkel der Ausgleichsgeraden für die Werte von *Arctica islandica* beträgt 43° und zeigt somit eine sehr stark genäherte einfache Gewichtsproportionalität zwischen

⁵ Die Größe „b“ ist für den Steigungswinkel der erhaltenen Ausgleichsgeraden verantwortlich. Hat die Gerade einen Steigungswinkel von 45°, d. h. ist $b = 1$, so liegt bei einer Auftragung des Körpergewichtes als Größenbezug eine einfache Gewichtsproportionalität vor, die im cartesischen Koordinatensystem ebenfalls eine Gerade ergibt. Der Steigungswinkel von 34° 40' ($b = 2/3$) ist insofern bedeutungsvoll, als er bei Verwendung des Körpergewichtes als Größenbezug eine Oberflächenproportionalität anzeigt, da die Oberfläche ähnlicher Körper proportional der $2/3$ -Potenz des Gewichtes zunimmt. Die Größe „a“, die stark temperaturabhängig ist, bestimmt die Höhe der Filtrierleistung eines Tieres von der gewählten Gewichtseinheit (von 1 g Weichkörper-Naßgewicht), während die Größe „b“ die spezielle Form der Größenabhängigkeit angibt.

Filtrierleistung und Weichkörper-Naßgewicht an. Die Versuchsergebnisse für *Modiolus modiolus* ergeben eine Ausgleichsgerade mit einer Steigung von 36°; es liegt also in diesem Fall eine sehr stark genäherte Oberflächenproportionalität vor. Was für die absolute Höhe der Filtrierleistung (Größe a) zutrifft, gilt auch für die spezielle Form der Zunahme der Filtrierleistung (Größe b) mit zunehmender Körpergröße: artspezifische wie jahreszeitliche Unterschiede kommen für diese differierenden Befunde in Betracht (vgl. KRÜGER, 1960; THEEDE, 1963: Sauerstoffverbrauch von *Mytilus edulis*).

Betrachtet man die Filtrierleistung eines Kubikzentimeters Verdrängungsvolumen bzw. eines Gramms Weichkörper-Naßgewicht, so fällt die Leistung mit zunehmender Körpergröße (Größe als Weichkörper-Naßgewicht: Abb. 9) stark ab.

Die bedeutend höhere Filtrierleistung kleinerer Tiere läßt sich mit dem Nahrungsbedarf erklären (vgl. THEEDE, 1963), der mit den erhöhten Forderungen seitens des Baustoffwechsels kleinerer Individuen in Einklang steht.

Diskussion über die Körpergrößenabhängigkeit der Filtrierleistung

Nach den Ausführungen von DRAL (1967, Untersuchungen an *Mytilus edulis*) verändern sich mit zunehmender Körpergröße weder die Bauelemente der Kieme noch die für den Filtrationsvorgang wichtigen Abmessungen: Weite der Ostien, Abstände und Dichte der Bewimperung und Länge der Wimpern. Weiterhin

sind die Versuche von SCHLIEPER et al. (1958) zu nennen, die die Transportgeschwindigkeit (Cilienaktivität) eines kleinen Staniolplättchens auf isolierten Kiemen- gewebeblöcken von *Mytilus edulis* und *Modiolus modiolus* untersuchten. Zum Thema Größenabhängigkeit stellten sie fest, daß mit zunehmender Größe der Tiere die Cilienaktivität (Frontalwimpern) und damit die Transportgeschwindigkeit abnimmt.

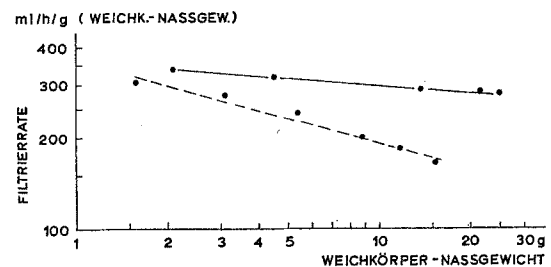


Abb. 9. Filtrierleistung von 1 g Weichkörper-Naßgewicht in Abhängigkeit von der Körpergröße bei *Arctica islandica* (durchgezogene Kurve) und *Modiolus modiolus* (gestrichelte Kurve). (Vgl. Legende zu Abb. 8)

Die Abhängigkeit der Filtrierleistung von der Körpergröße ist von mehreren Autoren bereits untersucht worden. JØRGENSEN (1943, Tabelle 5; 1949 a, b) stellte als erster die starke Abnahme der Filtrierleistung pro Größeneinheit mit zunehmender Körpergröße fest, wobei er sogar Larven der Gattung *Ostrea* (200 μ lang) mit einbezog, ohne jedoch eine artspezifische Gesetzmäßigkeit herauszustellen. In einer graphischen Darstellung faßte JØRGENSEN die bis 1960 veröffentlichten Versuchsergebnisse zusammen (JØRGENSEN, 1960, Abb. 11). Auch diese Darstellung läßt die Tendenz einer Abnahme erkennen, obgleich JØRGENSEN Versuchsergebnisse zusammenstellt, die mit sehr unterschiedlichen Versuchsbedingungen und Meßmethoden gewonnen wurden (Pumpraten und Filtrierleistungen; unterschiedliche Temperaturen und verschiedene Konzentrationen von sehr unterschiedlichem Suspensionsmaterial).

Trägt man die von CHIPMAN und HOPKINS (1954, Tabelle 1) für *Pecten irradians* gewonnenen Werte ebenfalls in ein doppelt logarithmisch unterteiltes Koordinatensystem ein, so erhält man bei Verwendung der Schalenlänge und des Weichkörper-Naßgewichtes als Größenbezug eine Gerade. Zu dem gleichen Ergebnis kamen SEGAL et al. (1953, Abb. 2) für *Mytilus californianus* bei Bezug auf das Weichkörper-Naßgewicht, und zwar gilt der geradlinige Verlauf etwa bis zu einem Weichkörper-Naßgewicht von 15 g. THEEDE (1963, Abb. 5a) erhält bei logarithmischer Auftragung der Filtrierleistung gegen das Weichkörper-Trockengewicht für *Mytilus edulis* ebenfalls eine Gerade. Nach COUGHLAN und ANSELL (1964, Abb. 4) ergeben die Werte von RICE und SMITH (1958) für *Venus mercenaria* für die Abhängigkeit der Filtrierleistung vom Weichkörper-Naßgewicht bei logarithmischer Auftragung auch eine Gerade, so daß in Übereinstimmung mit meinen eigenen Versuchsergebnissen der geradlinige Verlauf der betrachteten Relationen einer allgemeinen Gesetzmäßigkeit zu entsprechen scheint. Durch eine graphische Darstellung der Abhängigkeit von Filtrierleistung und Körpergröße im doppelt logarithmisch unterteilten Koordinatensystem bzw. durch Berechnung von „a“ und „b“ lassen sich die Leistungen der einzelnen Arten vergleichend betrachten, sofern eine einheitliche Untersuchungsmethode bei gleichen Versuchsbedingungen gewählt wird.

Die von COUGHLAN und ANSELL (1964) für *Venus mercenaria* gemessenen Pumpraten ergeben im doppelt logarithmisch unterteilten Koordinatensystem in Relation zum Gesamtgewicht, zur Schalenlänge und zum Weichkörper-Naßgewicht ebenfalls Geraden, so daß bereits die Pumprate der gleichen Gesetzmäßigkeit zu gehorchen scheint.

THEEDE (1963) führte seine Bestimmungen der Filtrierleistung in Abhängigkeit von der Körpergröße sowohl für frisch gefangene als auch für 5 Tage unter Grundumsatzbedingungen gehaltene Miesmuscheln (*Mytilus edulis*) durch und erhielt in beiden Fällen für die gemessenen Werte im doppelt logarithmisch unterteilten

Koordinatensystem Geraden; bei den unter Grundumsatzbedingungen gehaltenen Tieren besitzt die Ausgleichsgerade für „a“ und „b“ einen kleineren Wert.

THEEDE (1963) führte Filtrationsversuche mit der gleichen Art (*Mytilus edulis*) im März und in den Monaten Juni bis August durch und konnte geringfügige Unterschiede feststellen; bei kleinen Individuen war jedoch kein deutlicher Unterschied feststellbar. Auf den jahreszeitlich unterschiedlich hohen Sauerstoffverbrauch (KRÜGER, 1960: *Mytilus edulis*) wird im Rahmen der Nahrungsausnutzung eingegangen.

Die aufgezeigten Relationen gelten für den von mir untersuchten Größenbereich; die jeweils größten von mir untersuchten Tiere waren die größten Exemplare, die auf den zahlreichen Kutterfahrten des Instituts für Meeresforschung (Bremerhaven) im südöstlichen Teil der Deutschen Bucht in den letzten 3 Jahren gefunden wurden, so daß die in diesem Gebiet vorkommenden, repräsentativen Größenklassen nach oben hin erfaßt sein dürften. Es muß jedoch damit gerechnet werden, daß für noch größere Exemplare der Zuwachs der Filtrierleistung geringer wird und daß schließlich von einer bestimmten Größenklasse an die Filtrierleistung für einen weiten Größenbereich stagniert und für noch größere Exemplare sogar geringer wird, als es für kleinere Exemplare der Fall ist.

Ein solches Filtrierverhalten besonders großer Exemplare geht aus den Untersuchungen von RAO (1953) und von SEGAL et al. (1953) an *Mytilus californianus* und aus den Sauerstoffverbrauchsmessungen von ZEUTHEN (1947) und KRÜGER (1960) an *Mytilus edulis* hervor. Die Sauerstoffverbrauchsmessungen ergaben für Exemplare über 10 g Weichkörper-Naßgewicht einen geringeren Zuwachs. Es sei hier vorweggenommen, daß auch der Betrag der pro Tag phagozytierten Algenmenge (siehe Abb. 15 A, Versuche mit *Arctica islandica*) oberhalb von 15 g Weichkörper-Naßgewicht mit weiter zunehmender Körpergröße kaum noch eine Steigerung zeigt.

SEGAL et al. (1953) konnten darüber hinaus nachweisen, daß sich auch Tiere aus verschiedenen Tiefenregionen eines Fundortes in der Größenabhängigkeit der Filtrierleistung unterscheiden. Alle Untersuchungen über die Körpergrößenabhängigkeit der Filtrierleistung sind daher nur mit Vorsicht zu vergleichen.

Filtrierleistung in Abhängigkeit von der Temperatur Versuchsbedingungen

Die Filtrierleistung in Abhängigkeit von der Temperatur wurde an mittelgroßen Tieren von *Modiolus modiolus* (32,5 cm³ Verdrängungsvolumen) und *Arctica islandica* (74 cm³ Verdrängungsvolumen) untersucht (Versuchsprotokoll, Versuchs-Nr. 6 bis 8, 16 bis 19, 28 und 29, 34 bis 38). Die Versuche wurden bei 4°, 12° und 20° C durchgeführt. Die Anpassungszeit der Versuchstiere an diese Temperaturen betrug mindestens 30 Tage; während dieser Zeit wurden die Versuchstiere regelmäßig mit Kulturen von *Chlamydomonas spec.* gefüttert. Die Anpassungszeit wurde absichtlich lang ge-

wählt, da die Versuchstiere an ihrem natürlichen Standort (erhebliche Tiefe) keinen größeren Temperaturschwankungen unterworfen sind. Die benutzte Zelldichte des Versuchsmediums betrug 20×10^6 Zellen/l und die Versuchsdauer belief sich auf 24 Std.

Filtrierverlauf

Der Filtrierverlauf während der 24-stündigen Versuchszeit ist für *Arctica islandica* und für *Modiolus modiolus* in Abb. 10 graphisch dargestellt. Das starke Variieren der Filtrierleistung von Stunde zu Stunde und das Abwechseln von Phasen starker Filtriertätigkeit

mit Phasen starker Kotballenabgabe läßt sich aus diesen Kurven entnehmen. Die Maxima liegen hier 10 bis 15 Std auseinander; lediglich für *Arctica islandica* liegt bei der Versuchstemperatur von 20 °C nach einer sehr hohen anfänglichen Filtrierleistung ein Abfall der Filtrierleistung über 17 Std vor und erst dann erfolgt ein erneuter Anstieg, so daß die Maxima 19 Std auseinanderliegen. Dieser hohe anfängliche Anstieg und über viele Stunden stetige Abfall wurde in drei Parallelversuchen bestätigt. Bei der relativ sehr hohen Temperatur von 20 °C, die am natürlichen Standort in über 20 m Tiefe nicht auftritt, ist *Arctica islandica* zu einer großen Anfangsleistung befähigt, die dann in den Folgestunden kompensiert wird. Im starken Gegensatz dazu stehen die bei 20 °C erhaltenen Versuchsergebnisse (Abb. 10 B) für *Modiolus modiolus*, die überhaupt ein viel ausgeglicheneres Filtrierverhalten zeigt. Der Filtrierverlauf schwankt bei *Modiolus modiolus* sehr eng um den Mittelwert.

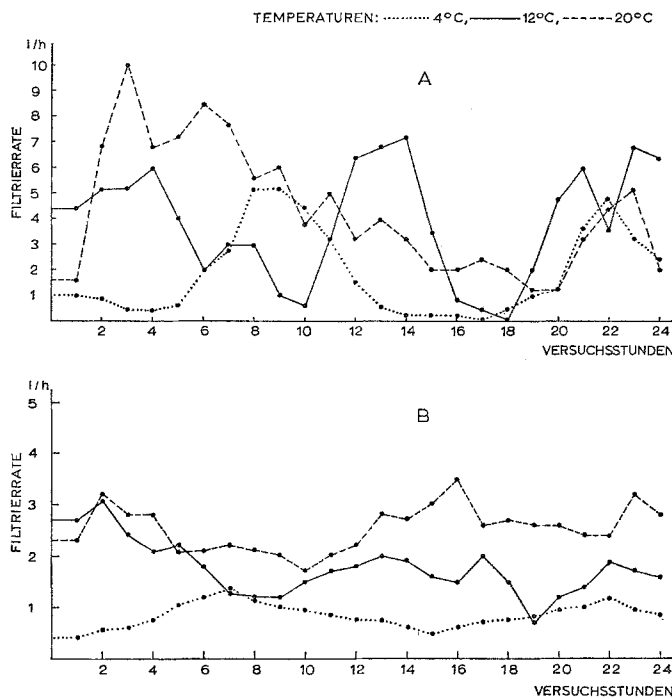


Abb. 10. Filtrierverlauf während 24 Std in Abhängigkeit von der Temperatur bei A *Arctica islandica* (74 cm³ Verdrängungsvolumen) und B *Modiolus modiolus* (32,5 cm³ Verdrängungsvolumen). Die Versuche wurden mit über einen Monat an die Versuchstemperaturen angepaßten Tieren ausgeführt. Als Futter wurden *Chlamydomonas*-Kulturen (20×10^6 Zellen/l) angeboten. Der Filtrierverlauf ist auf Grund der Versuche Nr. 34, 28, 38 und 17, 8, 18 dargestellt

Höhe der Filtrierleistung

Die Höhe der Filtrierleistungen sowie die pro cm³ Verdrängungsvolumen und pro g Weichkörper-Naßgewicht erzielten Filtrierleistungen sind in Abhängigkeit von der Temperatur in Tabelle 4 wiedergegeben.

Die Abhängigkeit der Filtrierleistung von der Temperatur ist in Abb. 11 A graphisch dargestellt. Wie aus dieser Darstellung ersichtlich, nimmt die Filtrierleistung mit steigender Temperatur für *Modiolus modiolus* im Verhältnis 1:2, 1:3 und für *Arctica islandica* im Verhältnis 1:2:2,1 bei 4°:12°:20 °C zu.

Berechnet man im Sinne der van't Hoff'schen Regel die Temperaturkoeffizienten Q_{10} für die Steigerung der

Tabelle 4. Filtrierleistungen in Abhängigkeit von der Temperatur bei *Modiolus modiolus* und *Arctica islandica*

Versuchs-Nr. (siehe Versuchsprotokoll)	Temperatur (°C)	Weichkörper-Naßgewicht (g)	Filtrierleistung			Filtrierte Algen	
			Filtrierte Wassermenge (ml/h)	Verdr.vol. (ml/h/cm ³)	Naßgewicht (ml/h/g)	(Anzahl $\times 10^6$ /h)	Trockengewicht (mg/24 h)
<i>Modiolus modiolus</i> (32,5 cm ³ Verdrängungsvol.), gefüttert mit <i>Chlamydomonas</i> , 20×10^6 Zellen/l							
16, 17	4	8,76	834	25,7	95	16,7	33,53
6, 7, 8	12	8,76	1753	53,9	200	35,1	70,42
18, 19	20	8,76	2527	77,7	288	50,5	101,52
<i>Arctica islandica</i> (74 cm ³ Verdrängungsvol.), gefüttert mit <i>Chlamydomonas</i> , 20×10^6 Zellen/l							
34, 35	4	13,82	2000	27,0	145	40,0	80,40
28, 29	12	13,82	4014	54,0	290	80,3	161,28
36, 37, 38	20	13,82	4297	58,1	311	85,9	172,74

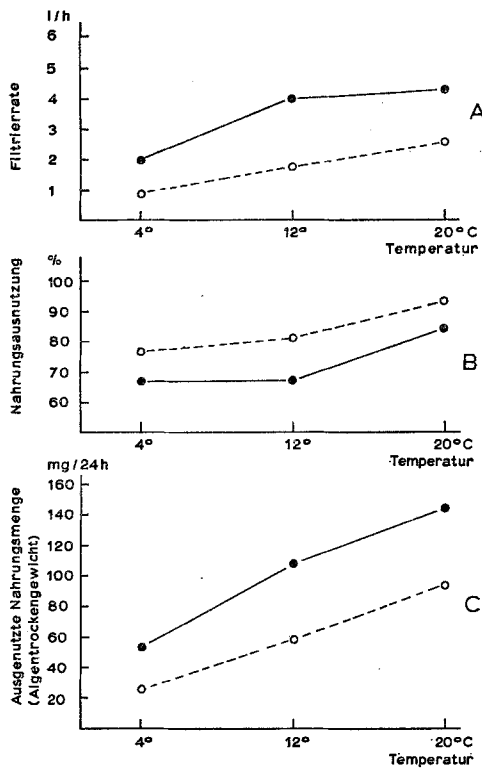


Abb. 11. Filtrierleistung, Ausnutzungsgrad und phagozytierte Algenmenge in Abhängigkeit von der Temperatur bei *Arctica islandica* (74 cm³ Verdrängungsvolumen; durchgezogene Kurve) und bei *Modiolus modiolus* (32,5 cm³ Verdrängungsvolumen; gestrichelt). A Filtrierleistung, B Ausnutzungsgrad der in den Magen aufgenommenen Algenmenge, C pro Tag phagozytierte Algenmenge. Die Versuche wurden bei den Temperaturen 4°, 12° und 20 °C mit über einen Monat an diese Temperaturen angepaßten Tieren durchgeführt. Als Nahrung dienten *Chlamydomonas*-Kulturen (20 × 10⁶ Zellen/l). Die eingetragenen Werte sind den Tabellen 4 und 12 entnommen

Filtrierleistung bei einer Temperaturerhöhung von 4° auf 14 °C und von 10° auf 20 °C, so ergeben sich bei einer 24-stündigen Versuchsdauer die in Tabelle 5 zusammengestellten Werte. Die Werte für 10° und 14 °C sind aus Abb. 11 A interpoliert. Aus den gebildeten Tempera-

turkoeffizienten geht die Temperaturabhängigkeit am deutlichsten hervor. Während sich die Höhe der Filtrierleistung bei einer Temperatursteigerung von 4° auf 14 °C für *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus* verdoppelt (Zunahme über 100%), führt die Temperaturerhöhung von 10° auf 20 °C bei *Modiolus* nur noch zu einer Zunahme von 65% und bei *Arctica* zu einer Zunahme von 23%. Bei einer Erhöhung der Temperatur von 12° auf 20 °C wird die Zunahme bereits stark reduziert: für *Modiolus* beträgt sie noch 44% und für *Arctica* 7%. Für *Arctica islandica* liegt also selbst bei langfristig an die Versuchstemperaturen angepaßten Tieren im Temperaturbereich von 12° bis 20 °C kaum eine Veränderung in der Höhe der Filtrierleistung vor.

Diskussion über die Temperaturabhängigkeit der Filtrierleistung

Die Befunde an *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus* werden durch Literaturangaben bestätigt. Die Versuche von NAGABHUSHANAM (1961: Neutralrot-Methode) zur Temperaturabhängigkeit der Pumprate an *Modiolus demissus* haben gezeigt, daß die Pumprate bis 15 °C ansteigt und daß in dem Temperaturbereich von 23° bis 35 °C keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der Höhe der Pumpraten auftreten. Im Temperaturbereich von 4° bis 38 °C hat LOOSANOFF (1958) Pumpraten für *Crassostrea virginica* bestimmt und stellte bis 16 °C einen stetigen Anstieg der Pumprate fest, während in dem Bereich von 16° bis 28 °C sehr wenig variierende Werte auftraten. In dem Temperaturbereich von 10° bis 20 °C stellten in guter Übereinstimmung mit meinen eigenen Ergebnissen (Tabelle 5) FLÜGEL und SCHLEPER (1962) für die Pumprate (Q₁₀ = 1,1) und THEEDE (1963, Abb. 8, an die Versuchstemperatur angepaßte Tiere) für die Filtrierleistung (Q₁₀ = 1,13) von *Mytilus edulis* nur eine sehr geringe Zunahme fest, wobei die Werte für die Pumprate gleich hoch ausfielen, einerlei ob die Versuchstiere an 10 °C oder an 20 °C angepaßt wurden.

Während also bei hohen Temperaturen nur noch eine geringfügige Steigerung der Filtrierleistung auftritt, liegt nach den Ergebnissen von THEEDE (1963) und

Tabelle 5. Temperaturkoeffizienten Q₁₀ für die Steigerung der Filtrierleistung von *Arctica islandica*, *Modiolus modiolus* und *Mytilus edulis*

Eigene Untersuchungen (Abb. 11 A)

	4 °C	14 °C	Q ₁₀ (4° ↔ 14 °C)	10 °C	20 °C	Q ₁₀ (10° ↔ 20 °C)
<i>A. islandica</i> (74 cm ³)						
Filtrierleistung (l/h)	2,000	4,100	2,05	3,500	4,300	1,23
<i>M. modiolus</i> (32,5 cm ³)						
Filtrierleistung (l/h)	0,835	1,950	2,33	1,550	2,525	1,63

Angaben von THEEDE (1963, Abb. 8, an die Versuchstemperatur angepaßte Tiere) für *Mytilus edulis* (4,5 cm lang)

	5 °C	15 °C	Q ₁₀ (5° ↔ 15 °C)	10 °C	20 °C	Q ₁₀ (10° ↔ 20 °C)
<i>Mytilus edulis</i>						
Filtrierleistung (l/h)	0,620	1,330	2,15	1,100	1,240	1,13

meinen eigenen Befunden im Temperaturbereich von 4° bis 14 °C eine Verdoppelung der Filtrierleistung vor. In diesem niedrigen Temperaturbereich läßt sich die van't Hoff'sche Regel auf die Filtrierleistung anwenden; für diese Untersuchungen wurden allerdings nur mittelgroße Tiere benutzt. Nach den Ergebnissen von RAO (1953) nimmt aber die Filtrierleistung nicht für sämtliche Größenklassen in gleichem Maße mit steigender Temperatur zu, sondern mit zunehmender Körpergröße erhöht sich die Steigerung erheblich, so daß die von RAO errechneten Werte für Q_{10} (10° bis 20 °C) zwischen 1 (kleine Tiere) und 8 (große Tiere) liegen.

Filtrierleistung in Abhängigkeit von der Konzentration

Versuchsbedingungen

Die Filtrierleistung in Abhängigkeit von der Konzentration der in Suspension gebotenen, einzelligen Grünalgen wurde für mittelgroße Tiere von *Arctica islandica* (74 cm³ Verdrängungsvolumen) und *Modiolus modiolus* (32,5 cm³) untersucht (Versuchsprotokoll I, Versuchs-Nr. 18 bis 23, 28, 29, 39 bis 42). Die Versuche mit *Arctica islandica* wurden bei 12 °C und die mit *Modiolus modiolus* bei 20 °C mit langfristig an diese Temperaturen angepaßten Tieren ausgeführt. Die ver-

fütterten *Chlamydomonas*-Kulturen wurden in drei verschiedenen Konzentrationen geboten: 10×10^6 , 20×10^6 und 40×10^6 Zellen/l.

Filtrierverlauf

Bei niedriger und bei mittlerer Konzentration liegen die Maxima 10 bis 14 Std auseinander. Bei hoher Konzentration (Abb. 12) ist der Filtrierverlauf ausgeglichener, d. h. Maxima und Minima sind nur noch schwach angedeutet.

Höhe der Filtrierleistung

Aus Tabelle 6 und Abb. 13 ist die Abnahme der Filtrierleistung mit zunehmender Konzentration ersichtlich. Das Verhältnis der Werte für die Filtrierleistung mit zunehmender Konzentration ist annähernd 3:2:1; die exakten Werte dieser Relation sind für *Arctica islandica* (bei 12 °C) 2,9:2:0,8 und für *Modiolus modiolus* (bei 20 °C) 2,7:2:1.

Setzt man die Höhe der Konzentration zur Anzahl der herausfiltrierten Algenzellen (Tabelle 6) in Relation, so ergeben sich folgende Aussagen:

(a) *Arctica islandica* bei 12 °C. Bei der Konzentration von 20×10^6 Zellen/l, jener Algenkonzentration, die dem Seston- und Eiweißgehalt im Oberflächen-

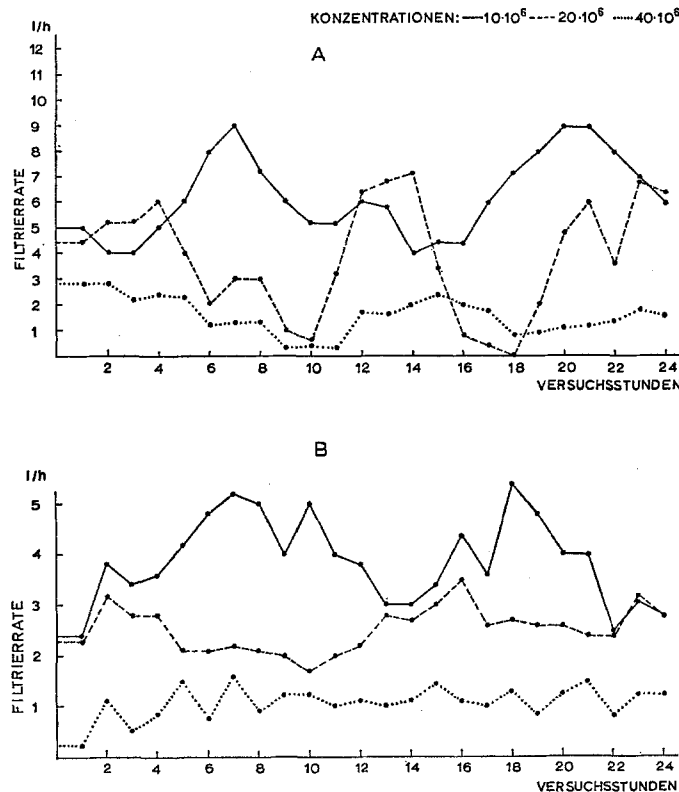


Abb. 12. Filtrierverlauf während 24 Std in Abhängigkeit von der angebotenen Algenkonzentration bei A *Arctica islandica* (74 cm³ Verdrängungsvolumen) und bei B *Modiolus modiolus* (32,5 cm³ Verdrängungsvolumen). Die Versuche mit *A. islandica* wurden bei 12 °C, die mit *M. modiolus* bei 20 °C mit über einen Monat an diese Versuchstemperaturen angepaßten Tieren ausgeführt. Als Futter wurden *Chlamydomonas*-Kulturen in den angegebenen Zelldichten geboten. Versuche Nr. 23, 39, 41 und 18, 21, 23

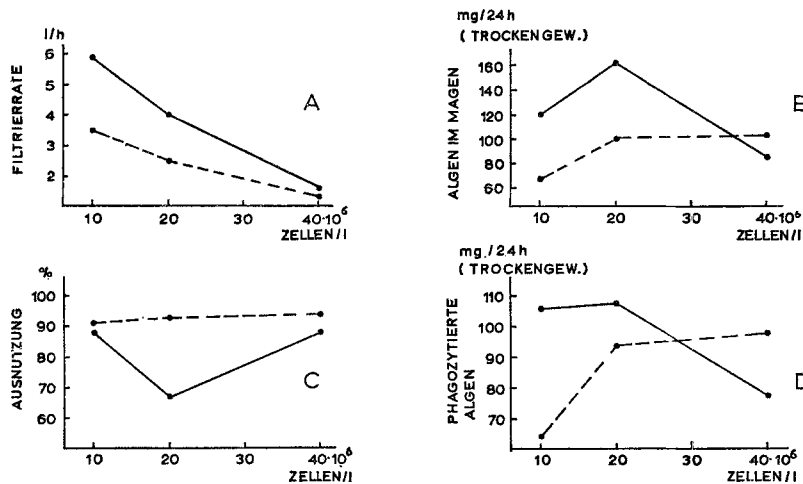


Abb. 13. Filtrierleistung, Ausnutzungsgrad und phagozytierte Algenmenge in Abhängigkeit von der Konzentration bei *Arcctica islandica* (74 cm³ Verdrängungsvolumen; durchgezogene Kurve) und bei *Modiolus modiolus* (32,5 cm³ Verdrängungsvolumen; gestrichelte Kurve). A Filtrierleistung, B pro Tag in den Magen aufgenommene Algenmenge, C Ausnutzungsgrad der in den Magen aufgenommenen Algenmenge, D pro Tag phagozytierte Algenmenge. Die Versuche mit *A. islandica* wurden bei 12 °C, die mit *M. modiolus* bei 20 °C durchgeführt. Als Nahrung dienten *Chlamydomonas*-Kulturen. Die eingetragenen Werte sowie die dazugehörigen Versuche sind den Tabellen 6 und 14 zu entnehmen

Tabelle 6. Filtrierleistung in Abhängigkeit von der Nahrungskonzentration bei *Modiolus modiolus* und *Arcctica islandica*

Versuchs-Nr. (siehe Versuchsprotokoll)	Konzentration Zellen/l	Weichkörper-Naßgewicht (g)	Filtrierleistung			Filtrierte Algen (in Klammern: nach Abzug der geschätzten Pseudofaecesmenge)	
			Filtrierte Wassermenge (ml/h)	Verdr.vol. (ml/h/cm ³)	Naßgewicht (ml/h/g)	(Anzahl × 10 ⁶ /h)	Trockengewicht (mg/24 h)
<i>Modiolus modiolus</i> (32,5 cm ³ Verdrängungsvolumen), 20 °C, gefüttert mit <i>Chlamydomonas</i>							
20, 21	10 × 10 ⁶	8,76	3488	107,5	398	34,9	70,16
18, 19	20 × 10 ⁶	8,76	2527	77,7	288	50,5	101,52
22, 23	40 × 10 ⁶	8,76	1293	39,8	148	51,7	103,92
<i>Arcctica islandica</i> (74 cm ³ Verdrängungsvolumen), 12 °C, gefüttert mit <i>Chlamydomonas</i>							
39, 40	10 × 10 ⁶	13,82	5912	80,0	428	59,1	118,94
28, 29	20 × 10 ⁶	13,82	4014	54,0	290	80,3	161,28
41, 42	40 × 10 ⁶	13,82	1566	21,2	113	62,6 (43,8)	125,94 (87,9)

wasser der Nordsee (August) am ehesten entspricht (s. S. 112), wird die größte Anzahl an Algen dem umgebenden Wasser entnommen; es liegt offensichtlich eine optimale Konzentration an Algen vor, und der Filtriermechanismus erreicht seine maximale Leistung.

Bei der niedrigen Konzentration von 10 × 10⁶ Zellen/l wurden dagegen 26% weniger Zellen herausfiltriert. Es läßt sich daraus folgern, daß wohl die Lateralwimpern — verantwortlich für die durchgeschleuste Wassermenge — ihre maximale Leistung erreichen, die nicht noch weiter gesteigert werden kann, daß aber trotzdem die partikelabseihenden und partikeltransportierenden Cilien (Laterofrontalwimpern und Frontalwimpern sowie die die Nahrung zum Munde transportierenden Wimpernstraßen) nicht maximal ausgelastet sind. In diesem Fall dürften Pumprate und Filtrierleistung in ihrer Höhe etwa übereinstimmen. Die Konzentration von 10 × 10⁶ Zellen/l ist also (für die ge-

wählte Algengröße) zu gering, um die Maximalleistung des gesamten Apparates zu erreichen.

Bei der hohen Konzentration von 40 × 10⁶ Zellen/l ist bereits ein störender Einfluß auf den Kiemenfiltrierapparat anzunehmen: Trotz verdoppelten Nahrungsangebotes (bezogen auf die Konzentration 20 × 10⁶ Zellen/l) werden 22% weniger Algen herausfiltriert. Während bei den übrigen Konzentrationen praktisch keine Pseudofaeces zu beobachten sind, werden bei der höchsten Konzentration von den herausfiltrierten Algen etwa 30% (Berechnung siehe S. 120) als Pseudofaeces aus der Mantelhöhle wieder ausgestoßen: von den 62,6 × 10⁶ stündlich herausfiltrierten Algenzellen entfallen also 18,8 × 10⁶ stündlich auf Pseudofaeces. Somit werden bei der hohen Konzentration nicht (entsprechend der verringerten Filtrierleistung) 22%, sondern 45% weniger Algen als bei der mittleren Konzentration in den Darmtrakt eingeführt. Eine Verdoppelung des

Nahrungsangebotes bewirkt die Reduzierung der für die Phagozytose zur Verfügung stehenden Nahrung ungefähr um die Hälfte.

(b) *Modiolus modiolus* bei 20 °C. Da die Verdopplung der Konzentration von 20×10^6 auf 40×10^6 Zellen/l im Versuch zu einer 50%igen Reduktion der Filtrierleistung führt, wird in beiden Fällen die gleiche Anzahl an Algen herausfiltriert. Bei der Konzentration von 40×10^6 Zellen/l bildet *M. modiolus* bei 20 °C noch keine Pseudofaeces, so daß bei der mittleren und bei der hohen Konzentration auch die gleiche Algenmenge in den Magen eingeführt wird. Die Konzentration von 40×10^6 Zellen/l ist also für *M. modiolus* bei 20 °C als optimal zu betrachten, da bei gleicher Anzahl filtrierter Algen (im Vergleich zur mittleren Konzentration) die Filtrierleistung nur die Hälfte beträgt.

Bei der niedrigen Konzentration von 10×10^6 Zellen/l werden 31% weniger Algenzellen herausfiltriert und in den Magen transportiert als es bei den beiden höheren Konzentrationen der Fall ist. Die niedrige Konzentration ist für die (bei 20 °C ja unnatürlich gesteigerte) Aktivität der Tiere offensichtlich zu gering. Während die Lateralmünder ihre maximale Leistung erreichen, sind die Laterofrontal- und Frontalmünder keineswegs voll ausgelastet.

In ergänzenden Versuchen wurde für *Modiolus modiolus* bei 12 °C und bei der Konzentration von 40×10^6 Zellen/l eine stärkere Pseudofaecesbildung beobachtet; diese Beobachtung stimmt mit den Verhältnissen bei *Arctica islandica* überein. Bei 20 °C tritt

Pseudofaecesbildung für beide Arten übereinstimmend erst bei 60×10^6 Zellen/l auf (Versuchsprotokoll II, Versuch-Nr. 54 bis 74).

Da ganz allgemein bei derjenigen Konzentration, bei der praktisch gerade noch keine Pseudofaeces zu beobachten sind (pseudofaecesfreie Zelldichte), der größte Betrag an Algen in den Magen transportiert wird, kann die Algenkonzentration von 20×10^6 Zellen/l bei 12 °C und die von 40×10^6 Zellen/l bei 20 °C als optimal betrachtet werden. Auf Grund der für beide Arten gleichen Bedingungen, die zur Pseudofaecesbildung führen, scheint es mir gerechtfertigt, von einer Verschiebung der optimalen Konzentrationsbereiche und von einer Bewältigung höherer Konzentrationen mit zunehmender Temperatur zu sprechen: Bei einer Temperaturerhöhung von 12° auf 20 °C ist eine doppelt so hohe Konzentration als optimal anzusetzen.

Diskussion über die Konzentrationsabhängigkeit der Filtrierleistung

Die Algenkonzentrationen wurden so gewählt, daß sie als Sestongewicht und in ihrem Nährwert (gemessen in Albuminäquivalenten) den natürlichen Verhältnissen der Nordsee einigermaßen entsprechen. Von KREY (1956) liegen für die freie Nordsee Oberflächenwerte vom August 1954 für das Seston mit 1,5 bis 1,9 mg/l und für den Eiweißgehalt dieses Seston mit ungefähr 0,15 mg/l vor; für die unmittelbare Nähe Helgolands gibt KREY 0,10 mg/l Albuminäquivalente an. Nach HAGMEIER (1967, Abb. 1 D; 1968, Abb. 38) betrug der

Tabelle 7. Schema der Konzentrationsstufen und Filtriermodi

Konzentrationsstufe	Filtriermodus	Pumprate	Zurückhaltungsgrad	Filtrierleistung
I	Bewimperung nicht in Filtrierstellung: Laterofrontal-Wimpern nicht klebrig, kein Schleimfilter	gering	gering	gering
II	Bewimperung in Filtrierstellung: klebrige Laterofrontal-Wimpern, kein Spalt oder durch Schleimfilter quantitative Abseihung	sehr hoch	sehr hoch	sehr hoch
III	Kein Schleimfilter, Laterofrontal-Wimpern klebrig, einsetzende Spaltbildung	sehr hoch	mittelmäßig	hoch
IV	Kein Schleimfilter, aber bereits stärkere Schleimabscheidung: beträchtliche Pseudofaeces, Laterofrontal-Wimpern klebrig, stärkere Spaltbildung, Reduktion des Wasserdurchstromes	mittelmäßig	gering	mittelmäßig
V	Starke Schleimabscheidung, fast nur noch Pseudofaeces, Laterofrontal-Wimpern noch klebrig, maximale Spaltbildung, weitere Reduktion des Wasserdurchstromes	sehr gering	gering	sehr gering
VI	Laterofrontal-Wimpern nicht mehr klebrig, Wimperschlag unkoordiniert, teilweise Stillstand, nur Pseudofaeces, leerer Magen, kein Kristallstiel	sehr stark reduziert	sehr gering	sehr stark reduziert
VII	Einstellen des Wassertransportes, geschlossene Schalen	Stillstand	entfällt	entfällt

Seston Gehalt bei Helgoland (Kabeltonne) in den Jahren 1965/66 und 1967 im Jahresmittel etwa 5 mg/l; der Schwankungsbereich der Einzelmessungen liegt zwischen 0,6 und 18 mg/l. Diese Werte dürfen sicherlich nicht für die weitere Umgebung Helgolands verallgemeinert werden. Die für meine Versuchsserien gewählten Nahrungsangebote decken sich weiterhin weitgehend mit den von БОЖЕ (1965, Tabellen 2 und 4) für die Kieler Bucht angegebenen Werten.

Eine Konzeption hinsichtlich der Zusammenhänge zwischen Konzentration und Filtrierverhalten (Pumprate, Zurückhaltungsgrad und Filtrierrate) wird in Tabelle 7 gegeben; sie ist für relativ kleine Partikel, deren Größenbereich innerhalb der Ostienweite liegt, gedacht. Den verschiedenen Konzentrationsstufen sind verschiedene Filtriermodi zugeordnet. Bei der Aufstellung der Filtriermodi sind die Vorstellungen von einem Schleim-Filtriermechanismus (MACGINNIE, 1941) sowie von einem Wimper-Filtriermechanismus (DRAL, 1967, 1968) in gleicher Weise berücksichtigt worden.

Konzentrationsstufe I. Zur Aufstellung der Konzentrationsstufe I mit der niedrigsten Konzentration haben mich die Versuchsergebnisse von МИХЕЕВ und СОРОКИН (1966) veranlaßt. Diese Autoren fütterten *Dreissena polymorpha* mit kleinen (0,4 bis 1 μ) Bakterien und stellten fest, daß die kleinen Bakterien in einer Dichte von $3-5 \times 10^6$ Zellen/l angeboten werden müssen, um überhaupt eine erkenntliche Filtrierleistung zu erzielen. Ist die Zelldichte dieser kleinen Bakterien gering (10^6 Zellen/l), so findet praktisch keine Filtrierleistung statt. Diese Versuche sprechen für die Existenz einer Konzentrationsstufe, die die Kieme nicht in Filtrierstellung versetzt, da die Konzentration offensichtlich unter dem auslösenden Schwellwert liegt. Bei dieser Konzentrationsstufe ist kein Schleimfilter ausgebildet und die Laterofrontal-Wimpern sind nicht klebrig. Der Wasserdurchstrom ist stark reduziert (reduzierter Hungerstoffwechsel, THEEDE, 1963).

Konzentrationsstufe II. Wird die Konzentration erhöht, so tritt die Kieme in Filtrierstellung. Die Laterofrontal-Wimpern sind klebrig und berühren sich mit ihren Spitzen, so daß sie das Ostium völlig überbrücken. Oder aber die Kieme wird von einem einheitlichen, feinporigen Schleimteppich überzogen und sämtliche Partikel (\varnothing größer als die Porenweite des Schleimfilters) werden in diesem Schleimteppich eingebettet. Bei dieser immer noch sehr niedrigen Konzentration erreicht der Wasserdurchstrom seine maximale Höhe (größte Aktivität der Lateralwimpern). Der Zurückhaltungsgrad ist dank des Schleimfilters bzw. der vollständigen Überbrückung der Ostien durch die Laterofrontal-Wimpern sehr hoch. Die Konzentrationsstufe II dürfte der niedrigsten Konzentration in meinen Versuchen entsprechen.

Konzentrationsstufe III. Die Suspension ist hoch genug, so daß auf ein Schleimfilter verzichtet werden kann, andererseits gering genug, so daß die Auslesemechanismen ein Verstopfen der Kiemenstrukturen verhindern. Die abfangenden Laterofrontal-

Wimpern sind klebrig und überbrücken die Ostien durch einsetzende Spaltbildung (3 bis 6 μ) nicht mehr vollständig. Der Zurückhaltungsgrad ist nur mittelmäßig hoch (kein Schleimfilter, Spaltbildung). Da die Pumprate jedoch noch nicht reduziert wird, bleibt die Filtrierrate hoch. Der Konzentrationsstufe III ist die mittlere Konzentration meiner Versuche (bei 12 °C) zuzuordnen.

Konzentrationsstufe IV. Mit weiter steigender Konzentration setzt erneut eine starke Schleimbildung ein, die jetzt weniger als Schleimfilter, sondern vielmehr als mechanischer Schutz der Kiemen fungiert. Pseudofaecesbildung tritt in stärkerem Umfang auf, während die niedrigen Konzentrationsstufen „pseudofaecesfrei“ sind. Die Laterofrontal-Wimpern sind noch klebrig, aber bereits stark frontalwärts gekrümmt, so daß die Spaltbildung beträchtlich ist (DRAL, 1968). Die Pumprate ist bereits stark reduziert und der Zurückhaltungsgrad und demzufolge auch die Filtrierrate gering. Hierher gehört meine Versuchsserie mit der höchsten Konzentration (12 °C), bei der bereits eine geringere Nahrungsmenge in den Magen eingeführt wird, als es bei den Konzentrationsstufen II und III der Fall ist. LOOSANOFF und ENGLE (1942, 1947a), LOOSANOFF (1961), DAVIDS (1964) und DRAL (1968) stellten übereinstimmend eine allgemeine Tendenz zur Reduktion der Pumprate mit zunehmender Konzentration fest, ohne jedoch eine Gesetzmäßigkeit strenger Art erfassen zu können. Die Pumpratenbestimmungen von LOOSANOFF und ENGLE (1947a) an *Crassostrea virginica* haben ergeben, daß für die gleiche Konzentration höhere Pumpraten gemessen werden, wenn man die Konzentration langsam steigert, geringere, wenn man von hohen Konzentrationen zu niedrigeren übergeht.

Konzentrationsstufe V. Bei einer noch weiteren Konzentrationssteigerung wird nur noch ein sehr geringer Prozentsatz in den Magen transportiert; sehr starke Schleimproduktion führt zu fast ausschließlicher Pseudofaecesbildung. Die Laterofrontalwimpern erreichen durch Frontalwärtskrümmung maximale Spaltbildung (nach DRAL, 1967, etwa 14 μ); sie sind noch klebrig, führen aber bereits unkoordinierte Schläge aus. Die Spaltbildung kann außerdem durch Dehnen der Ostien (DRAL, 1968) verstärkt werden.

Konzentrationsstufe V löst also bereits erhebliche Störungen im Filtriermechanismus aus, was sich insbesondere darin äußert, daß kaum noch Nahrung in den Magen gelangt. Somit entspricht bereits Konzentrationsstufe IV der „kritischen Zelldichte“, ein Begriff, der von LOOSANOFF und ENGLE (1947a) aufgestellt wurde. Die Autoren verstehen unter der kritischen Zelldichte diejenige Konzentration, bei der gerade eben noch „ertragbare Störungen“ im Filtrierverlauf auftreten.

Konzentrationsstufe VI. Die Laterofrontalwimpern schlagen nicht mehr koordiniert und stellen teilweise ihre Bewegung ein. Sie sind nicht mehr klebrig. Auf den Stirnseiten der Filamente findet eine

starke Schleimproduktion statt; es werden nur noch Pseudofaeces gebildet. Der Magen ist leer, ein Kristallstiel fehlt (LOOSANOFF und ENGLE, 1947a). Der Zurückhaltungsgrad ist sehr gering und der Wassertransport noch weiter reduziert.

Konzentrationsstufe VII. Die Lateralwimpern stellen den Wassertransport ein und die Schalen werden in der Regel geschlossen (LOOSANOFF und ENGLE, 1947a; vgl. auch DRAL, 1968).

Bisher ließen sich mit der indirekten Methode keine streng konzentrationsabhängigen Filtrierratenversuche durchführen.

Betrachtet man die kurze Versuchsdauer früherer Experimente, die sich kontinuierlich ändernde Konzentration und die oft sehr hohen Anfangskonzentrationen, so ist es nicht verwunderlich, daß JØRGENSEN (1952, 1960) für *Mytilus edulis*, CHIPMAN und HOPKINS (1954) für *Pecten irradians*, BALLANTINE und MORTON (1956) für *Lasaea rubra*, RICE und SMITH (1958) für *Venus mercenaria* (bei Verfütterung von *Nannochloris*, $2\mu\ \varnothing$) und KUENZLER (1961) für *Modiolus demissus* keine Beziehungen zwischen der Höhe der Filtrierrate und der Konzentration aufzeigen konnten. Die Versuche von KUENZLER (1961) ergaben für die höchsten Konzentrationen die höchsten Filtrierraten; dieser Befund läßt sich nur durch eine sehr kurzfristige, hohe Anfangsfiltrierleistung erklären.

Lediglich die Versuchsergebnisse von RICE und SMITH (1958) an *Venus mercenaria* bei Verfütterung von *Nitzschia* (43μ) führten zu schwachen Korrelationen zwischen Filtrierrate und Konzentration. Die Filtrierraten fielen bei den Konzentrationen von $0,4 \times 10^6$ und 170×10^6 Zellen/l geringer aus, als es bei den dazwischen liegenden Konzentrationen von 5×10^6 und 75×10^6 Zellen/l der Fall war. Es handelt sich bei den Konzentrationsangaben allerdings um Anfangskonzentrationen, die (Tabelle 8) nach wenigen Versuchsminuten sehr stark reduziert werden. Die hohe Anfangskonzentration von 170×10^6 Zellen/l wird bereits nach 10 min derart stark reduziert (um 66%), daß die Verhältnisse der Versuchsserie mit 75×10^6 Zellen/l erreicht werden.

Mit der Konzentrationsabnahme ist bedingt, daß innerhalb einer Versuchsserie verschiedene Filtriermodi wirksam werden. So werden in den Versuchen von RICE und SMITH (1958) mit der Konzentration von 75×10^6 Zellen/l innerhalb von 30 min möglicherweise die Konzentrationsstufen V, IV und III durchlaufen:

eine strenge Gesetzmäßigkeit ist nicht zu erwarten. Die starke Reduktion der höchsten Konzentration um 66% innerhalb von 10 min zeigt, daß die Versuchstiere kurzfristig sehr hohe Konzentrationen klar filtrieren können und sich bei einer kurzfristigen starken Belastung völlig atypisch verhalten; dieser Befund kommt auch in den Versuchen von LOOSANOFF und ENGLE (1947a) zum Ausdruck.

Die konzentrationsabhängigen Pumpratensversuche von LOOSANOFF und ENGLE (1947a) wurden mit einer Zelldichte durchgeführt, die selbst in der niedrigsten Konzentration oberhalb der von den Autoren angegebenen „kritischen Konzentration“ lag. Dieses Faktum sowie die stündliche Steigerung der Konzentration machen es verständlich, daß keine strenge Gesetzmäßigkeit aufgezeigt werden konnte. Auch DAVIDS (1964) wählte für seine Versuche viel zu hohe Konzentrationen; abgesehen von der relativ niedrigen Konzentration von 43×10^6 *Phaeodactylum*-Zellen/l lagen die übrigen Konzentrationen zwischen 200 bis 3100×10^6 Zellen/l.

Zu den experimentellen Befunden, daß *Arctica islandica* bei 12°C aus einer Suspension von 20×10^6 Zellen/l 83% mehr Algen dem Darmtrakt zuführt, als dies bei der höheren Konzentration von 40×10^6 Zellen/l der Fall ist, sind die folgenden Literaturangaben (Zusammenstellung in LOOSANOFF und ENGLE, 1947a) als Bestätigung heranzuziehen. So liegen für Austern aus der Great South Bay (State of New York) Beobachtungen vor, die ergeben haben, daß planktonreiche Jahre mit einem Rückgang der Austern korreliert sind. Planktonarme Gebiete (Gardiners Bay, Robin Island Sound, Shelter Island Sound) sind hingegen für große Austernbänke bekannt. Die Austern dieser Gebiete besitzen ein höheres Fleischgewicht und speichern mehr Glykogen. Planktonstudien im Long Island Sound (RILEY, 1941) stellten für die Monate Oktober, November und Anfang Dezember ein Minimum an Plankton fest; dieses Minimum fällt mit der Zeit der Glykogenspeicherung der Austern dieses Gebietes überein.

In diesem Zusammenhang sind auch die Versuche von LOOSANOFF und ENGLE (1947a) zu erwähnen. Sie führten in großen Freilandbecken, die mit natürlichem Seewasser beschickt wurden und dem Wechsel der Gezeiten unterworfen waren, Fütterungsversuche an *Crassostrea virginica* durch, indem sie dem natürlichen Meerwasser Mischkulturen an Mikroorganismen hinzufügten. Die Austern in den mit Mikroorganismen angeereicherten Becken zeigten keinen Zuwachs, sondern

Tabelle 8. Konzentrationsabnahme in den Filtrationsversuchen von RICE und SMITH (1958, Fig. 3) bei *Venus mercenaria*

Anfang	Konzentration (10^6 Zellen/l) nach:			
	10 Min	30 Min	60 Min	90 Min
0,4 (100%)	0,28 (70%)	0,22 (55%)	0,16 (40%)	0,14 (35%)
5 (100%)	4,4 (88%)	2,8 (56%)	0,8 (16%)	0,38 (8%)
75 (100%)	58 (77%)	24 (32%)	6 (8%)	2,40 (3%)
170 (100%)	75 (44%)	42 (25%)	32 (19%)	16 (9%)

Tabelle 9. Fütterungsversuche mit *Chlamydomonas* und *Dunaliella* an *Arctica islandica* (74 cm³ Verdrängungsvolumen). Die Versuche wurden bei 12 °C ausgeführt. (Vgl. Tabellen 3 und 11)

Nahrung	<i>Chlamydomonas</i>	<i>Dunaliella</i>	<i>Chlamydomonas</i>
Konzentration (Zellen/l)	10 × 10 ⁶	20 × 10 ⁶	20 × 10 ⁶
Algentrockenmasse (mg/l)	0,84 mg	1,11 mg	1,68 mg
Filtrierrate (ml/h)	5910 ml	5290 ml	4010 ml
Filtrierte Zellen/h	59 × 10 ⁶	106 × 10 ⁶	80 × 10 ⁶
Filtrierte Algentrockenmasse (mg/24 h)	119 mg (100%)	141 mg (100%)	161 mg (100%)
davon phagozytierte Algen	105 mg (88%)	92 mg (65%)	108 mg (67%)
im Kot befindliche Algen	14 mg (12%)	49 mg (35%)	53 mg (33%)

blieben vielmehr im Wachstum hinter den natürlichem Meerwasser ausgesetzten Tieren zurück. Eine Verallgemeinerung dieses Befundes ist jedoch nicht möglich, da die Fütterungsversuche von TREVALLION und ANSELL (1967, ebenfalls in Freilandbecken) an *Tellina tenuis* zu dem entgegengesetzten Ergebnis führten. Zugaben von anorganischen Nährsalzen ermöglichten eine Anreicherung an Nannoplankton, Diatomeen und Flagellaten, die in diesem Fall zu einem schnellen Zuwachs der Weichkörper von *Tellina tenuis* führte.

Filtrierleistung in Abhängigkeit von der Partikelgröße

Den geschilderten Versuchen mit *Chlamydomonas* (10 × 7,5 μ) sollen einige Experimente mit der kleineren *Dunaliella* (7,5 × 5 μ) gegenübergestellt werden. Es wurden die gleichen Versuchstiere verwendet, so daß ein unmittelbarer Vergleich möglich ist. Die Versuche wurden bei der mittleren Konzentration von 20 × 10⁶ Zellen/l ausgeführt (Versuchsprotokoll, Versuch-Nr. 13 bis 15, 43 und 44). Die erzielten Filtrierleistungen sind in Tabelle 3 und 9 wiedergegeben.

Vergleicht man die mit *Arctica islandica* durchgeführten *Dunaliella*-Versuche mit *Chlamydomonas*-Versuchen (Konzentrationen 10 × 10⁶ und 20 × 10⁶ Zellen/l) hinsichtlich der Höhe der erzielten Filtrierleistungen (Tabelle 9), so wird deutlich, daß die Höhe der Filtrierleistung im Experiment mit *Dunaliella* eine Mittelstellung einnimmt. Diese Mittelstellung läßt sich erklären durch das mittlere Nahrungsangebot, ausgedrückt als Algentrockengewicht. Die Höhe der Filtrierleistung wird also nicht allein durch die Anzahl suspendierter Partikel bestimmt, sondern Partikelkonzentration × Partikelgröße üben als „Partikelmasse“ zusammen ihren Einfluß auf die Höhe der Filtrierleistung aus (wobei offensichtlich in diesem Fall der Zurückhaltungsgrad für *Chlamydomonas*- und *Dunaliella*-Zellen gleich hoch ist).

Die Versuchsergebnisse mit *Modiolus modiolus* lassen sich nicht in dieser Weise deuten. Die Anzahl herausfiltrierter Zellen sowie die Filtrierleistung (Tabelle 3) sind im Experiment mit *Dunaliella* niedriger.

Diskussion über die Partikelgrößenabhängigkeit der Filtrierleistung

Die Höhe der Filtrierleistung ist von der Partikelgröße abhängig, da sie einen entscheidenden Einfluß auf den

Zurückhaltungsgrad ausübt und multipliziert mit der Partikelkonzentration die suspendierte Partikelmasse ergibt.

Partikelgrößen, die der Ostienweite entsprechen bzw. noch größer sind, werden praktisch quantitativ zurückgehalten; eine Regulierung der Höhe der Filtrierleistung ist in diesem Fall nur über die Pumprate möglich. Sind aber die Partikel kleiner als die Ostienweite, so nimmt — wie TAMMES und DRAL (1955) in umfangreichen Untersuchungen aufzeigen konnten — der Zurückhaltungsgrad mit abnehmender Partikelgröße erheblich ab. Der hohe Zurückhaltungsgrad von 83 bis 98%, den DAVIDS (1964) bei Verfütterung der relativ großen Alge *Phaeodactylum* an *Mytilus edulis* ermittelte, läßt sich den Versuchen von TAMMES und DRAL einordnen; ein Gleiches gilt für den Zurückhaltungsgrad von 0 bis 92%, den LOOSANOFF und ENGLE (1947a) für *Chlorella* (5 μ ø) an *Crassostrea virginica* bestimmten.

In Übereinstimmung mit diesen Befunden erhielten RICE und SMITH (1958) für *Venus mercenaria* bei Verfütterung von *Nannochloris* (2 μ ø) niedrige und bei Verfütterung von *Nitzschia* (43 μ) höhere Filtrierleistungen. In diesem Sinne sind auch meine *Dunaliella*-Versuche mit *Modiolus modiolus* zu deuten: Bereits der geringfügige Größenunterschied zwischen *Dunaliella* und *Chlamydomonas* scheint sich bei *Modiolus* (im Gegensatz zu *Arctica*, die wahrscheinlich ein feineres Kiemensfilter besitzt) in einem unterschiedlichen Zurückhaltungsgrad auszudrücken. Diese Annahme findet durch die Versuche von TAMMES und DRAL (1955) eine Bestätigung: Während *Mytilus edulis* Weizenstärke (überwiegend 8 bis 11 μ) und Maisstärke (überwiegend 9 bis 12 μ) zu hohen Prozenten zurückhält, läßt sie Blutkörperchen von 7 bis 8 μ zu 0 bis 98% durch das Kiemensfilter hindurch; *Chlamydomonas* und *Dunaliella* haben etwa den gleichen Größenunterschied.

In welcher Weise Partikelgröße und Partikelkonzentration zusammen einen Einfluß auf das Filtrierverhalten ausüben, geht aus Tabelle 10 hervor. Dieser Tabelle ist zu entnehmen, daß mit zunehmender Partikelgröße die Konzentration abnimmt, bei der gerade eben noch ertragbare Störungen im Filtrierverlauf auftreten („kritische Zelldichte“) bzw. bei der gerade eben noch keine Pseudofaeces gebildet werden („pseudofaecesfreie Zelldichte“). Die in Tabelle 10 eingetragenen Werte, die zum Teil nicht in dem hier betrachteten

Tabelle 10. Wirkung von Partikelgröße und Partikkonzentration auf den Filtriermechanismus. Die Angaben zur Nahrungskonzentration sind als Dauerbelastung aufzufassen. Versuchstemperaturen um 20 °C; Versuchstiere aus Gebieten unterschiedlicher Temperaturbereiche

Nahrung	Größe (µ)	Spezies	Kritische Zelldichte (Zellen/l)	Pseudofaecesfreie Zelldichte (Zellen/l)	Autoren
<i>Chlorella</i> sp.	5	<i>Crassostrea virginica</i>	2000 × 10 ⁶	450 × 10 ⁶	LOOSANOFF und ENGLE (1947 a)
<i>Dunaliella</i> sp.	7.5 × 5	<i>Arctica islandica</i> + <i>Modiolus modiolus</i>	—	60 × 10 ⁶	Eigene Versuche Nr. 63—65 72—74
<i>Chlamydomonas</i> sp.	10 × 7,5	<i>Arctica islandica</i> + <i>Modiolus modiolus</i>	—	50 × 10 ⁶	Eigene Versuche Nr. 57—59 66—68
<i>Dicrateria</i> sp.	?	<i>Mya arenaria</i>	—	50 × 10 ⁶	STICKNEY (1964)
<i>Phaeodactylum tricorutum</i>	3,2—4,2 × 19,2—27,2	<i>Mytilus edulis</i>	—	30—40 × 10 ⁶	DAVIDS (1964)
<i>Nitzschia closterium</i>	? (40—50)	<i>Crassostrea virginica</i>	70 × 10 ⁶	20—30 × 10 ⁶	LOOSANOFF und ENGLE (1947 a)
<i>Euglena viridis</i>	60	<i>Crassostrea virginica</i>	3—5 × 10 ⁶	2 × 10 ⁶	

Zusammenhang von den Autoren angegeben werden, bedürfen möglicherweise geringfügiger Korrekturen.

Nahrungsausnutzung

Der Betrag phagozytär genutzter Algen ergibt sich aus der Differenz der herausfiltrierten und der im Kot wieder abgegebenen Algenmenge. Da in meinen Fütterungsversuchen nur in den Versuchen Nr. 41 und 42 Pseudofaeces beobachtet wurden, ist für alle anderen Versuche die herausfiltrierte Algenmenge zugleich die in den Magen aufgenommene; in den Tabellen 11, 12, 14 und 16 ist die herausfiltrierte Algenmenge gleich 100% gesetzt, d. h. die in den Versuchen Nr. 41 und 42 auftretenden Pseudofaeces sind in den Angaben mit

enthalten. Die phagozytär genutzte Algenmenge wird in Prozenten der herausfiltrierten Algenmenge (100%) als Ausnutzungsgrad angegeben.

Nahrungsausnutzung in Abhängigkeit von der Körpergröße

Die Anzahl der stündlich filtrierten Algen bzw. das während 24-stündiger Versuchsdauer in den Magen aufgenommene Algentrockengewicht ist Tabelle 3 zu entnehmen. Für die Abhängigkeit dieser Größen von der Körpergröße gilt das gleiche, was bereits für die Filtrierleistung in Abhängigkeit von der Körpergröße ausgesagt wurde.

Tabelle 11. Nahrungsausnutzung in Abhängigkeit von der Körpergröße bei *Modiolus modiolus* und *Arctica islandica*

Versuchs-Nr. (siehe Versuchsprotokoll)	Verdrängungsvolumen (cm ³)	Ausgenutzte Nahrung (Trockengewicht)				Produzierter Kot (Trockengewicht)		
		(%)	(mg/24 h)	pro cm ³ Verdrängungsvolumen (mg/24 h/cm ³)	pro g Weichkörper-Trockengewicht (mg/24 h/g)	Gesamtgewicht (mg/24 h)	Algenanteil (mg/24 h)	Schleim + Drüsenkot (mg/24 h)
<i>Modiolus modiolus</i> , 12 °C, gefüttert mit <i>Chlamydomonas</i> , 20 × 10 ⁶ Zellen/l								
1, 2	5,5	90,2	17,22	3,13	40,0	4,74	1,88	2,86
3, 4	10,5	90,0	31,08	2,96	37,0	7,60	3,48	4,12
5	21,0	83,9	45,32	2,16	27,8	11,83	8,75	3,08
6, 7, 8	32,5	82,5	58,09	1,78	25,2	16,23	12,33	3,90
9, 10	42,0	84,7	72,23	1,72	23,2	24,95	13,20	11,75
11, 12	63,0	85,2	88,50	1,42	22,4	25,32	13,69	11,63
<i>Modiolus modiolus</i> , 12 °C, gefüttert mit <i>Dunaliella</i> , 20 × 10 ⁶ Zellen/l								
13, 14, 15	32,5	86,3	33,41	1,03	14,4	9,60	5,33	4,27
<i>Arctica islandica</i> , 12 °C, gefüttert mit <i>Chlamydomonas</i> , 20 × 10 ⁶ Zellen/l								
24, 25	6,5	74,6	21,25	3,27	75,4	11,40	7,25	4,15
26, 27	21,0	68,8	39,88	1,90	43,2	27,40	18,24	9,16
28, 29	74,0	67,2	108,34	1,46	24,6	76,30	52,94	23,36
30, 31	100,0	47,8	119,04	1,19	19,0	176,96	130,20	46,76
32, 33	140,0	43,3	122,30	0,88	12,2	216,00	160,42	55,58
<i>Arctica islandica</i> , 12 °C, gefüttert mit <i>Dunaliella</i> , 20 × 10 ⁶ Zellen/l								
43, 44	74,0	65,3	92,23	1,25	21,0	72,6	48,60	24,00

Aus den Angaben zum Grad der Nahrungsausnutzung (Tabelle 14) ist ersichtlich, daß die Nahrungsausnutzung bei *Modiolus modiolus* sehr hohe Werte (82 bis 90%) erreicht, und daß keine Abhängigkeit von der Körpergröße (im Bereich der untersuchten Körpergrößen) vorliegt; die Werte für die Nahrungsausnutzung schwanken geringfügig um den Mittelwert von 86%. Für die beiden kleinsten Größenklassen liegt er bei 90%. Für *Arctica islandica* dagegen liegt eine signifikante Abhängigkeit von der Körpergröße vor, und zwar nimmt der Ausnutzungsgrad mit zunehmender Körpergröße von 75% auf 43% ab, d. h. bei der größten untersuchten Größenklasse ist die Ausnutzung nur etwa halb so intensiv.

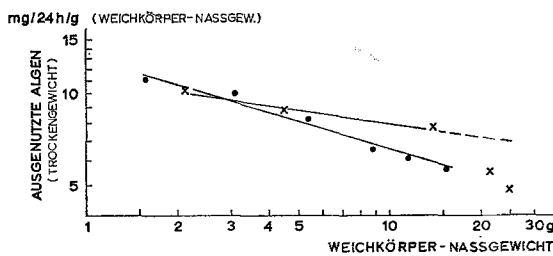


Abb. 14. Pro g Weichkörper-Naßgewicht phagozytierte Algenmengen in Abhängigkeit von der Körpergröße (Weichkörper-Naßgewicht) bei *Arctica islandica* (x) und *Modiolus modiolus* (•). Die Versuche wurden bei 12 °C und einer Konzentration von 20×10^6 *Chlamydomonas*-Zellen/l ausgeführt. Die Beträge für die phagozytierte Algenmenge und die Versuchs-Nr. sind Tabelle 14 zu entnehmen

Die innerhalb von 24 Std phagozytierte Nahrungsmenge ist ebenfalls in Tabelle 11 zusammengestellt. Mit zunehmender Körpergröße wird in jedem Fall mehr Nahrung ausgenutzt; ermittelt man aber die pro cm^3 Verdrängungsvolumen bzw. die pro g Weichkörper-Trockengewicht phagozytierte Nahrungsmenge, so nimmt die ausgenutzte Nahrungsmenge mit zunehmender Körpergröße sehr stark ab. Wählt man das Weichkörper-Trockengewicht als Größenbezug, so phagozytieren die kleinsten Exemplare von *Modiolus modiolus* (pro g Weichkörper-Trockengewicht) annähernd die doppelte Algenmenge. Bei dem erheblichen Größenunterschied zwischen den kleinsten und den größten Versuchstieren von *Arctica islandica* entfällt auf die kleinsten Individuen (pro g Weichkörper-Trockengewicht) die 6-fache Menge an phagozytierten Algen. Vergleicht man *Arctica islandica* mit *Modiolus modiolus* hinsichtlich der phagozytierten Algenmenge, so stimmen die Werte bei Betrachtung des Verdrängungsvolumens als Größenbezug praktisch überein; bei Verwendung der Weichkörpergewichte (Naßgewicht Abb. 14) ergibt sich für *Arctica islandica* pro Gewichtseinheit eine höhere phagozytierte Algenmenge. Während die Filtrierleistung für *Arctica islandica* bedeutend höher liegt als bei *Modiolus modiolus*, wird bei *M. modiolus* eine höhere prozentuale Nahrungsausnutzung erreicht; dadurch ist der Betrag für die phagozytierte Algenmenge bei beiden Arten ähnlich.

Der höhere Ausnutzungsgrad bei *Modiolus modiolus* ist möglicherweise anatomisch bedingt. Bei den Anisomyaria (Pectinidae, Ostreidae und Mytilidae) besteht zwischen Magenstiel und Kristallstielsack eine schlitzartige Verbindung; diese macht es möglich, daß Algen, die bereits in den Darm abgegeben wurden, erneut über den Kristallstielsack in den Magen gelangen. MORTON (1958, p. 102) schreibt, daß diese Partikel „have been retrieved by catching up in the viscid style substance as they travelled along the intestine, and are thus returned to the stomach for further digestion“.

Trägt man die phagozytierte Algenmenge in analoger Weise zur Abb. 8 D in ein doppelt logarithmisch unterteiltes Koordinatensystem ein, so erhält man bei

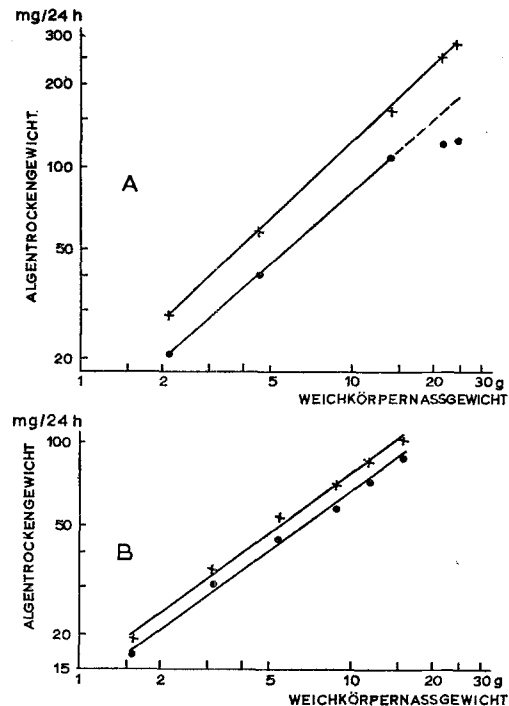


Abb. 15. Relation zwischen phagozytierter Algenmenge und Filtrierleistung in Abhängigkeit von der Körpergröße (Weichkörper-Naßgewicht) bei A *Arctica islandica* (Februar bis März 1967) und B *Modiolus modiolus* (Juni bis August 1967). (x) filtrierte Algen, (•) ausgenutzte Algen. Die Versuche wurden bei 12 °C und einer Konzentration von 20×10^6 *Chlamydomonas*-Zellen/l ausgeführt. Die eingetragenen Werte sowie die Versuchs-Nr. sind den Tabellen 3 und 11 zu entnehmen

der Verwendung des Weichkörper-Naßgewichtes als Größenbezug eine Gerade (Abb. 15); dies gilt für beide untersuchte Arten. Trägt man (Abb. 15) außerdem die während 24 Std herausfiltrierte Nahrungsmenge für die beiden Arten in Abhängigkeit vom gleichen Größenbezug ein, so erhält man wiederum Geraden mit annähernd gleichen „b“- und höheren „a“-Werten. Diese graphische Darstellung gibt in maßstabgerechter Weise unmittelbar den Zusammenhang zwischen der Filtrierleistung (Filtrierleistung, Anzahl und Gewicht filtrierter Algen) und der phagozytierten Algenmenge an. Beide Größen wachsen also mit zunehmender Körpergröße

um gleiche Beträge. Was demnach für die Filtrierleistung zutrifft, gilt auch für die Nahrungsausnutzung: *Arctica islandica* zeigt in den Monaten Februar und März eine annähernde Gewichtsproportionalität (Steigungswinkel der Ausgleichsgeraden: 41°) bezüglich der phagozytierten Algenmenge in Abhängigkeit von der Körpergröße (Weichkörper-Naßgewicht), während für *Modiolus modiolus* in den Monaten Juni bis August eine stark genäherte Oberflächenproportionalität (Steigungswinkel: 36°) vorliegt. Wie aus Abb. 15 A hervorgeht, nimmt bei *Arctica islandica* die phagozytierte Algenmenge im Gegensatz zur Filtrierleistung bei Exemplaren über 15 g Weichkörper-Naßgewicht stärker ab. Diese stärkere Abnahme der phagozytär genutzten Algenmenge für die beiden größten Größenklassen von *Arctica islandica* steht in Einklang mit den Befunden von ZEUTHEN (1947) und KRÜGER (1960), die für den Sauerstoffverbrauch bei Exemplaren von *Mytilus edulis* über 10 g Weichkörper-Naßgewicht eine geringere Zunahme mit zunehmender Körpergröße registrierten.

Diskussion über die Körpergrößenabhängigkeit der Nahrungsausnutzung

KRÜGER (1940), VON BERTALANFFY (1942) und KITTEL (1941) stellten nahezu gleichzeitig fest, daß die Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Körpergröße als ein Spezialfall der allometrischen Wachstumsregel zu deuten ist. Der Zusammenhang zwischen Tiergewicht (Weichkörper-Naßgewicht) und dem Grundumsatz läßt sich allgemein durch die im Zusammenhang mit der Filtrierleistung bereits angegebene allometrische Formel $y = a \cdot x^b$ wiedergeben, wobei „y“ jetzt die Stoffwechselgröße, „x“ der Körpergrößenbezug und „a“ und „b“ Konstanten darstellen, für die das bereits Ausgeführte gilt.

Da der Sauerstoffverbrauch ein gutes Maß für die Aktivität und für die Stoffwechselintensität eines Tieres ist, liegt es nahe, Parallelen zwischen assimilierter (phagozytär genutzter) Nahrung und dem Sauerstoffverbrauch in Abhängigkeit von der Körpergröße vergleichend zu diskutieren.

ROTHAUWE (1958) bestimmte den Sauerstoffverbrauch bei *Mytilus edulis* in Abhängigkeit von der Körpergröße und ermittelte durch diese Messungen einen weitgehend oberflächenproportionalen Grundumsatz. Die von KRÜGER (1960) ebenfalls für *Mytilus edulis* gemessenen Werte für den Sauerstoffverbrauch lagen zwischen einer gewichtsproportionalen und einer oberflächenproportionalen Atmung. Die Atmungsgröße ist nach den Befunden von KRÜGER (1960) sehr „labil“ und erheblichen jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen. Für den Monat März konnte KRÜGER hinsichtlich des Sauerstoffverbrauches eine Gewichtsproportionalität (Weichkörper-Naßgewicht), für die Monate August und November eine annähernde Oberflächenproportionalität der Atmung mit zunehmender Körpergröße nachweisen; die Werte für die übrigen Monate liegen zwischen diesen Proportionalitäten.

KRÜGER hat die Werte für den Sauerstoffverbrauch in ein doppelt logarithmisch unterteiltes Koordinatensystem eingetragen und konnte diesen Punkten eine Ausgleichsgerade zuordnen. Damit gehorcht der Sauerstoffverbrauch der allgemeinen allometrischen Formel.

Würde man diese Ausgleichsgeraden, die nach KRÜGER (1960) je nach der Jahreszeit charakteristische Werte für „a“ und „b“ besitzen, ebenfalls in Abb. 15 eintragen, so würde man eine weitere Parallele erhalten. Das heißt, überträgt man die für *Mytilus edulis* (Nordsee) von KRÜGER gemessenen Werte für den Sauerstoffverbrauch unter Berücksichtigung der jahreszeitlichen Schwankungen auch auf *Arctica* und *Modiolus*, so läßt sich folgern, daß die Höhe der Filtrierleistung, die Menge phagozytär genutzter Algen und der Sauerstoffverbrauch mit zunehmender Körpergröße in gleichen Proportionen ansteigen.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß nicht nur artspezifische, sondern auch jahreszeitliche Differenzen bei den in Abb. 15 dargestellten Relationen zum Ausdruck kommen; die Steigungswinkel der Ausgleichsgeraden stimmen in erstaunlicher Weise mit den Werten von KRÜGER (1960) für die entsprechenden Monate überein. Diese Parallelität ließe sich aber nur durch weitere Versuche sichern.

Es sei hier betont, daß bei einer Übertragung von an *Mytilus edulis* gewonnenen Ergebnissen auf andere Arten ausschließlich — und auch dies mit großer Einschränkung — nur die Relativität der Werte, aber nicht die absoluten Werte benutzt werden dürfen; die Relationen der Werte mögen sehr ähnlich sein (ähnliche oder entsprechende Werte für „b“), während die absoluten Werte (die Werte für „a“) von Art zu Art stark variieren können. So ist es für *Modiolus modiolus* erwiesen (SCHLEPER et al., 1958), daß das *Modiolus*-Gewebe eine höhere Stoffwechselintensität (bei 10°C) besitzt als das von *Mytilus edulis*.

Nahrungsausnutzung in Abhängigkeit von der Temperatur

Die der phagozytären Nahrungsverarbeitung zur Verfügung stehende Nahrungsmenge nimmt mit zunehmender Temperatur (4° , 12° und 20°C) in gleicher Weise wie die Filtrierleistung zu, für *Arctica islandica* im Verhältnis 1:2:2,1 und für *Modiolus modiolus* im Verhältnis 1:2,1:3 (Tabelle 4).

Die prozentuale Ausnutzung des Nahrungsangebotes ist Tabelle 12 zu entnehmen. Während im Temperaturbereich von 4° bis 12°C der Ausnutzungsgrad mit zunehmender Temperatur keine (*Arctica islandica*) bzw. nur eine geringe (*Modiolus modiolus*) Steigerung erfährt (Abb. 11 B), erhöht er sich im Temperaturbereich von 12° bis 20°C für *Modiolus modiolus* um 14% und für *Arctica islandica* um 25%.

Durch diese Steigerung des Ausnutzungsgrades nimmt mit zunehmender Temperatur die ausgenutzte Nahrungsmenge für *Arctica islandica* im Verhältnis 1:2:2,7 und für *Modiolus modiolus* im Verhältnis 1:2,2:3,7 (Abb. 11 C) zu. Aus diesen Angaben ist er-

Tabelle 12. Nahrungsausnutzung in Abhängigkeit von der Temperatur bei *Modiolus modiolus* und *Arctica islandica*

Versuchs-Nr. (siehe Versuchsprotokoll)	Temperatur (°C)	Ausgenutzte Nahrung (Trockengewicht)				Produzierter Kot (Trockengewicht)		
		(%)	(mg/24 h)	pro cm ³ Verdrängungsvolumen (mg/24 h/cm ³)	pro g Weichkörper-Trockengewicht (mg/24 h/g)	Gesamtgewicht (mg/24 h)	Algenanteil (mg/24 h)	Schleim + Drüsenkot (mg/24 h)
<i>Modiolus modiolus</i> (32,5 cm ³ Verdrängungsvolumen), gefüttert mit <i>Chlamydomonas</i> , 20 × 10 ⁶ Zellen/l								
16, 17	4	77,5	25,98	0,80	11,2	13,23	7,55	5,68
6, 7, 8	12	82,5	58,09	1,78	25,2	16,23	12,33	3,90
18, 19	20	92,9	94,32	2,90	40,8	15,33	7,20	8,13
<i>Arctica islandica</i> (74 cm ³ Verdrängungsvolumen), gefüttert mit <i>Chlamydomonas</i> , 20 × 10 ⁶ Zellen/l								
34, 35	4	67,3	54,44	0,72	12,2	35,80	25,96	9,84
28, 29	12	67,2	108,34	1,46	24,6	76,30	52,94	23,36
36, 37, 38	20	83,6	144,38	1,96	33,0	40,50	28,36	12,14

sichtlich, daß (1) bei einer Herabsetzung der Temperatur von 12° auf 4° sowohl der Filtriermechanismus als auch der Prozeß der phagozytären Nahrungsaufnahme für beide Arten annähernd um 50% reduziert werden, daß aber (2) eine Temperaturerhöhung von 12° auf 20° auf die phagozytäre Nahrungsverarbeitung eine viel stärkere Steigerung als auf die Filtrierleistung ausübt: Während eine Temperaturerhöhung von 12° auf 20° bei *Arctica islandica* eine 7%ige Steigerung der Filtrierleistung bewirkt, wird der Betrag phagozytierter Algen um 25% gesteigert; bei *Modiolus modiolus* beträgt die entsprechende Steigerung der Filtrierleistung 44% und die der phagozytär genutzten Algenmenge 63%. Dieser Sachverhalt wird auch durch einen Vergleich der Temperaturkoeffizienten Q_{10} für die Filtrierleistung (Tabelle 5) mit den Temperaturkoeffizienten Q_{10} für die phagozytierte Nahrungsmenge (Tabelle 13) deutlich.

Die Anwendung der van't Hoff'schen Regel auf die phagozytierte Algenmenge ergibt für niedrige Temperaturen (4° bis 14°) Q_{10} -Werte, die in guter Übereinstimmung mit der Filtrierleistung über 2 liegen, während für höhere Temperaturen (10° bis 20°) die Q_{10} -Werte unter 2 liegen; allerdings wird von *Modiolus modiolus* auch im höheren Temperaturbereich fast der Wert 2 erreicht.

Diskussion über die Temperaturabhängigkeit der Nahrungsausnutzung

Zwischen der phagozytierten Nahrungsmenge und dem Sauerstoffverbrauch scheinen sehr ähnliche Temperaturabhängigkeiten zu bestehen. SCHLIEPER (1955) hat die Atmungsintensität des Kiemengewebes bei Nordsee-Miesmuscheln (*Mytilus edulis*, 30°/00 S) im

Temperaturbereich von 10° bis 35° untersucht und gibt den O₂-Verbrauch (im Sommer) bei 10° mit 51 mm³ und bei 20° mit 101 mm³/h/100 mg Kiemen-gewebe-Trockengewicht an; der Wert für Q_{10} (10° bis 20°) beträgt annähernd 2. Übereinstimmend mit diesen Ergebnissen von SCHLIEPER haben die Sauerstoffverbrauchsmessungen von NEWELL (1966, p. 427) an *Cardium edule* in der Aktivitätsphase („when the animal is actively pumping“) ein Q_{10} (10° bis 20°) von 1,84 ergeben. Die Q_{10} -Werte von SCHLIEPER und NEWELL lassen sich gut meinen Q_{10} -Werten für die phagozytierte Algenmenge einordnen.

Nahrungsausnutzung in Abhängigkeit von der Konzentration

Für die Filtrationsversuche an *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus* in Abhängigkeit von der Konzentration ist ebenfalls die Nahrungsausnutzung bestimmt worden. Die der Phagozytose zur Verfügung stehende Nahrungsmenge ist in der letzten Spalte von Tabelle 6, die prozentuale Nahrungsausnutzung sowie die während 24 Std phagozytierte Nahrungsmenge in Tabelle 14 eingetragen und in Abb. 13 graphisch dargestellt. Wie bei der Besprechung der Filtrierleistungen ist auch hier für beide Arten eine getrennte Darstellung notwendig.

Nahrungsausnutzung bei *Arctica islandica* bei 12° C

Wie aus Tabelle 6 und Abb. 13 B zu entnehmen ist, wurde bei der mittleren Konzentration die größte Algenmenge der Phagozytose zur Verfügung gestellt; diese ist bei der niedrigen Konzentration um 26% geringer. Bei der hohen Konzentration entfallen von dem

Tabelle 13. Temperaturkoeffizienten Q_{10} für die Steigerung der phagozytierten Algenmenge. Zugrunde liegen eigene Untersuchungen. Die Werte für die phagozytierte Algenmenge sind aus Abb. 11 C interpoliert

	4° C	14° C	Q_{10} (4°—14° C)	10° C	20° C	Q_{10} (10°—20° C)
<i>Arctica islandica</i> (74 cm ³)						
Phagozytierte Algenmenge (mg/24 h)	54	116	2,15	93	144	1,55
<i>Modiolus modiolus</i> (32,5 cm ³)						
Phagozytierte Algenmenge (mg/24 h)	26	66	2,54	49	94	1,92

Tabelle 14. Nahrungsausnutzung in Abhängigkeit von der Futterkonzentration bei *Modiolus modiolus* und *Arctica islandica*

Versuchs-Nr. (siehe Versuchsprotokoll)	Konzentration (Zellen/l)	Ausgenutzte Nahrung (Trockengewicht)				Kot, einschl. Pseudofaeces (Trockengewicht)		
		(%)	(mg/24 h)	pro cm ³ Verdrängungs- volumen (mg/24 h/cm ³)	pro g Weichkörper- Trocken- gewicht (mg/24 h/g)	Gesamtgewicht (mg/24 h)	Algenanteil (mg/24 h)	Schleim + Drüsenkot (mg/24 h)
<i>Modiolus modiolus</i> (32,5 cm ³ Verdrängungsvolumen), 20 °C, gefüttert mit <i>Chlamydomonas</i>								
20, 21	10 × 10 ⁶	90,4	63,44	1,95	27,6	10,35	6,72	3,81
18, 19	20 × 10 ⁶	92,9	94,32	2,90	40,8	15,33	7,20	8,13
22, 23	40 × 10 ⁶	94,2	97,94	3,01	42,4	13,29	5,98	7,31
<i>Arctica islandica</i> (74 cm ³ Verdrängungsvolumen), 12 °C, gefüttert mit <i>Chlamydomonas</i>								
39, 40	10 × 10 ⁶	88,1	104,66	1,42	23,8	30,30	14,28	16,02
28, 29	20 × 10 ⁶	67,2	108,34	1,46	24,6	76,30	52,94	23,36
41, 42	40 × 10 ⁶	61,9	78,10	1,06	17,8	63,60	47,84	15,76

für die herausfiltrierte Nahrungsmenge angegebenen Betrag etwa 30% auf Pseudofaeces, so daß in diesem Fall der Nahrungsausnutzung 45% weniger (als bei der mittleren Konzentration) zur Verfügung stehen.

Da der bei der mittleren Konzentration aufgenommene Betrag an Algen lediglich zu 67% und der bei der niedrigen Konzentration aufgenommene, um 26% geringere Betrag zu 88% ausgenutzt werden, sind bei den Fütterungsversuchen mit der mittleren und der niedrigen Konzentration die phagozytierten Algenmengen praktisch gleich hoch. Daraus läßt sich schließen, daß schon bei der niedrigen Konzentration die phagozytäre Maximalleistung erreicht wird und daß bei der mittleren Konzentration der Phagozytose eine Algenmenge zur Verfügung gestellt wird, die phagozytär (bei 12°C) nicht bewältigt werden kann.

In den Versuchen mit den hohen Konzentrationen wurden Faeces und Pseudofaeces nicht getrennt gewogen, so daß der in den Magen aufgenommene Betrag nicht bekannt ist. Bekannt sind die herausfiltrierte, die phagozytierte und die zusammen auf Faeces und Pseudofaeces entfallende Algenmenge. Wie sich die wieder abgegebene Algenmenge auf Faeces und Pseudofaeces verteilt, kann durch den folgenden Gedankengang nur abgeschätzt werden. Da bei den Versuchen mit der hohen Konzentration lediglich 6% mehr Algen als bei der niedrigen Konzentration herausfiltriert werden, von diesem geringfügig höheren Betrag aber ein erheblicher Anteil auf Pseudofaeces entfällt, dürfte die in den Magen aufgenommene Algenmenge bei der hohen Konzentration auf jeden Fall nicht höher als bei den Parallelversuchen mit der niedrigen Konzentration sein. Da kein Grund für einen gestörten Ablauf der Phagozytose im Magen vorliegt, könnte für die bei der hohen Konzentration in den Magen aufgenommene Algenmenge ebenfalls (wie bei der niedrigen Konzentration) eine 88%ige Nahrungsausnutzung vorliegen. Unter der Annahme einer 88%igen Nahrungsausnutzung ergibt sich für die bei der hohen Konzentration insgesamt in den Magen eingeführte Algenmenge ein Betrag von 88,6 mg/24 h. Die herausfiltrierte Algenmenge würde sich demnach wie folgt aufteilen:

78,0 mg (88,0%) phagozytierte Algen
 10,6 mg (12,0%) im Kot befindliche Algen
 88,6 mg (100 %) in den Magen aufgenommene Algen
 beziehungsweise
 78,0 mg (62,0%) phagozytierte Algen
 10,6 mg (8,4%) im Kot befindliche Algen
 37,3 mg (29,6%) in den Pseudofaeces befindliche Algen
 125,9 mg (100 %) herausfiltrierte Algen.

Die phagozytierte Algenmenge liegt bei der hohen Konzentration 26% unter der Maximalleistung. Die prozentuale Nahrungsausnutzung, die mit 88% angenommen wurde, läßt sich offensichtlich — es werden reichlich Kotballen mit lebenden Algen gebildet — nicht weiter steigern, d. h. ein bestimmter Prozentsatz (etwa 10%) der im Magen befindlichen Algen dürfte sich immer in den Kotballen wiederfinden.

Nahrungsausnutzung bei *Modiolus modiolus* bei 20 °C

Die der Phagozytose bei 20 °C bei den verschiedenen Konzentrationen zur Verfügung stehende Nahrungsmenge ist in der letzten Spalte von Tabelle 6 eingetragen. Hieraus ist ersichtlich, daß sie für die beiden höheren Konzentrationen übereinstimmt (Abb. 13 B). Da die prozentuale Nahrungsausnutzung (Tabelle 14 und Abb. 13 C) ebenfalls kaum differiert, stimmen auch die phagozytierten Beträge überein. Und zwar erweist sich bei 20 °C die höchste Konzentration als optimal, weil bei weit niedrigerer Filtrierleistung (durchschnittlich 50% niedriger) und Kotballenbildung der Leistungsaufwand am geringsten ist. Eine weitere Steigerung der Konzentration dürfte kaum einen noch höheren Betrag für die phagozytierte Nahrungsmenge zur Folge haben, da bereits bei 60 × 10⁶ Zellen/l Pseudofaecesbildung größeren Umfanges auftritt, die mit einer Reduktion des in den Magen aufgenommenen Materials verbunden ist.

Die niedrigste Konzentration (10 × 10⁶ Zellen/l) erweist sich bei 20 °C ebenfalls als ungünstig: es werden 32% weniger Algen der Phagozytose zur Verfügung gestellt und 33% weniger phagozytiert.

Diskussion über die Konzentrationsabhängigkeit der Nahrungsausnutzung

Ein Vergleich zwischen *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus* wird dadurch erschwert, daß die konzentrationsabhängigen Versuche mit *A. islandica* bei 12 °C und mit *M. modiolus* bei 20 °C durchgeführt wurden. Auf Grund der für beide Arten gleichen Bedingungen (Versuch-Nr. 54 bis 74), die zur Pseudofaecesbildung führen, scheint es mir gerechtfertigt, für beide Arten ein ähnliches Reagieren auf verschiedene Konzentrationen anzunehmen. Da mit Auftreten der Pseudofaecesbildung auch die Reduktion der in den Magen aufgenommenen Algenmenge einsetzt, ist die Feststellung, daß beide Arten unter gleichen Bedingungen Pseudofaeces bilden, sehr wichtig: Denn eine Konzentrationserhöhung von 20×10^6 auf 40×10^6 Zellen/l bei 12 °C dürfte für beide Arten (für *A. islandica* nachgewiesen) zu einer Reduktion der in den Magen aufgenommenen Algenmenge führen; ein Gleiches gilt bei 20 °C für eine Konzentrationserhöhung von 50×10^6 (für beide Arten tritt noch keine Pseudofaecesbildung auf) auf 60×10^6 *Chlamydomonas*-Zellen. Die höchsten phagozytierten Beträge (Abb. 13 D) liegen bei 12 °C im Konzentrationsbereich von 10×10^6 bis 20×10^6 Zellen/l (nachgewiesen für *A. islandica*), während bei 20 °C die höchsten phagozytierten Beträge zwischen 20×10^6 und 40×10^6 Zellen/l (nachgewiesen für *M. modiolus*) liegen. Der optimale Konzentrationsbereich ist bei 20 °C auf Grund der erst bei 60×10^6 auftretenden Pseudofaecesbildung auf 50×10^6 Zellen/l auszudehnen; allerdings dürfte der phagozytierte Betrag kaum noch gesteigert werden, da bereits die Steigerung im Konzentrationsbereich von 20×10^6 bis 40×10^6 Zellen/l sehr gering ist. Aus diesen Ausführungen läßt sich eine Verschiebung der optimalen Konzentrationsbereiche (Abb. 13 D) ableiten: Bei einer Temperaturerhöhung von 12° auf 20 °C muß die Konzentration etwa verdoppelt werden, um vergleichsweise günstige Verhältnisse zu schaffen.

Wenn auch bei 12 °C für *Arctica islandica* bereits bei der niedrigen Konzentration und bei 20 °C für *Modiolus modiolus* bei der mittleren Konzentration annähernd die Maximalleistung der phagozytären Algenaufnahme erreicht wird, so ist zu bedenken, daß dieses Ergebnis bei einem Nahrungsangebot von Reinkulturen gewonnen wurde. Es bleibt die Frage, in welcher Weise bei Verwendung von Reinkulturen die Auslesemechanismen der Kiemen, der Palpen und des Magens eingesetzt werden. Da es sich um ein völlig homogenes Nahrungsangebot handelt, können die Auslesemechanismen nur überschüssiges Algenmaterial entfernen. Der Betrag an überschüssigem Algenmaterial ist bei der mittleren Konzentration im Experiment mit *Arctica islandica* besonders hoch; 33% der in den Magen eingeführten Algen werden mit den Faeces wieder abgegeben. Bei einem Nahrungsangebot von Seston natürlicher Zusammensetzung in den entsprechenden Konzentrationen würde aber in erster Linie unbrauchbares Material, insbesondere der spezifisch

schwerere mineralische Anteil, durch die Auslesemechanismen des Magens in den Mitteldarm abgegeben werden, so daß unter diesem Gesichtspunkt auf jeden Fall diejenige Konzentration, bei der die meisten Partikel in den Magen aufgenommen werden, sich als optimal erweist. Somit dürfte auch unter natürlichen Bedingungen die mittlere Konzentration bei 12 °C und die hohe Konzentration bei 20 °C den höchsten phagozytierten Betrag erbringen.

Da die Auslesemechanismen des Magens wahrscheinlich in Aktion treten, sobald Partikel — einerlei welcher Art — dem Magen zugeführt werden, läßt sich die Vermutung erhärten, daß die prozentuale Nahrungsausnutzung kaum über 90% gesteigert werden kann, da ein bestimmter Prozentsatz (etwa 10%) immer über die Auslesemechanismen in den Mitteldarm gelangt.

Diskussion über den Ausnutzungsgrad

Der ermittelte Grad der Nahrungsausnutzung ist an Hand der Ergebnisse von ALLEN (1962), KUENZLER (1961) und MIKHEYEV und SOBOKIN (1966) zu diskutieren (Tabelle 15).

ALLEN (1962) hat Algen mit radioaktivem Phosphor ^{32}P markiert, diese an *Mya arenaria* und *Venus striatula* verfüttert und über die Phosphorbilanz den Ausnutzungsgrad bestimmt. 6 bis 23% des insgesamt mit den Algen aufgenommenen Phosphors (^{32}P) wurden in den Kotballen und in den Pseudofaeces wieder abgegeben, d. h. 77 bis 94% des mit den Algen aufgenommenen, markierten Phosphors wurden assimiliert. Da ALLEN die Versuche bei 17° bis 18 °C durchführte, sind bei einem Vergleich mit meinen Versuchsergebnissen Werte zu erwarten, die zwischen den bei 12° und 20 °C gewonnenen liegen. Ein Vergleich wird erschwert, weil ALLEN seine Versuchstiere vor Versuchsbeginn 5 Tage lang in filtriertem Meerwasser hielt.

Die Nahrungsausnutzung bei *Venus striatula* beträgt im Durchschnitt 90%. Es wurden sehr kleine Exemplare benutzt (18 bis 21 mm), die nur 90 min der Algensuspension ausgesetzt waren (anschließende Auskotzeit bis zu 223 Std). Als Vergleich (Tabelle 15) kommen also nur *Modiolus modiolus* von 5,5 cm³ Verdrängungsvolumen (40 mm lang) mit einer 90%igen und *Arctica islandica* mit 6,5 cm³ Verdrängungsvolumen (33 mm lang) mit einer 75%igen Ausnutzung in Frage. Trotz der Heterogenität der Versuchsbedingungen (ALLEN, 1962, benutzte auch höhere Konzentrationen) stimmen die Ergebnisse gut überein.

Der Ausnutzungsgrad von *Mya arenaria* wird von ALLEN im Durchschnitt mit 80% angegeben. Die verwendeten Exemplare waren 57 bis 82 mm lang; die Zeit der Nahrungsaufnahme betrug 4,5 bis 86 Std. Da von einer Ergänzung der herausfiltrierten Algen nicht die Rede ist, bedeutet der lange Aufenthalt in der Futtersuspension im wesentlichen nicht eine Verlängerung der Freßzeit, sondern der Auskotzeit; diese betrug anschließend bis zu 154 Std. In diesem Fall ist ein Vergleich mit meinen Versuchen an *Mya arenaria* von

Tabelle 15. Ausnutzungsgrad der Nahrung bei verschiedenen Lamellibranchiern. Bei den Prozentangaben für den Ausnutzungsgrad ist die in den Magen aufgenommene Algenmenge gleich 100% gesetzt; bei den mit * gekennzeichneten Angaben ist die herausfiltrierte Algenmenge (einschließlich evtl. produzierter Pseudofaeces) gleich 100% gesetzt

Spezies	Länge (mm)	Nahrung	Konzentration (10 ⁶ Zellen/l)	Temperatur (°C)	Methode	Ausnutzungsgrad (%)	Autoren
<i>Modiolus modiolus</i>	76	<i>Chlamydomonas</i>	20	20	Biuret-Reaktion	93,0	Eigene Versuche
		10 µ × 7,5 µ	20	12		82,5	
		<i>Dunaliella</i>				86,4	
		7,5 µ × 5 µ	20	12		82,0	
<i>Mya arenaria</i>	41	<i>Chlamydomonas</i>	40	12	³² P	80,0*	ALLEN (1962)
<i>Mya arenaria</i>	76	<i>Phaeodactylum</i>	30—60	17—18			
		4 µ × 40 µ					
<i>Arctica islandica</i>	76	<i>Chlamydomonas</i>	10	12	Biuret-Reaktion	88,0	Eigene Versuche
		<i>Chlamydomonas</i>	20	20		84,0	
		<i>Chlamydomonas</i>	20	12		67,0	
		<i>Dunaliella</i>	20	12		65,3	
<i>Mya truncata</i>	53	<i>Chlamydomonas</i>	20	12		72,9	
<i>Mytilus edulis</i>	49	<i>Dunaliella</i>	20	12		71,9	
<i>Mya truncata</i>	53	<i>Dunaliella</i>	80	12		60,4	
<i>Venerupis pullastra</i>	51	<i>Dunaliella</i>	80	12		42,8	
<i>Modiolus modiolus</i>	40	<i>Chlamydomonas</i>	20	12	Biuret-Reaktion	90,2	Eigene Versuche
<i>Venus striatula</i>	21	<i>Phaeodactylum</i>	30—60	17—18	³² P	90,0*	ALLEN (1962)
<i>Arctica islandica</i>	33	<i>Chlamydomonas</i>	20	12	Biuret-Reaktion	74,6	Eigene Versuche
<i>Cardium edule</i>	31	<i>Chlamydomonas</i>	20	12		83,2	
<i>Modiolus demissus</i>	?	<i>Phaeodactylum</i>	7—170—216 ?	10	³² P	75,9 ?	KUENZLER (1961)
<i>Dreissena polymorpha</i>	8—28	<i>Chlorella</i> , 5 µ	?	?	¹⁴ C	30,0	MIKHEYEV und
		<i>Bacteria</i> , 1—3 µ	?	?		49,0*	SOROKIN (1966)

41 mm Länge (Versuch-Nr. 48 und 49) mit einem 82%igen Ausnutzungsgrad und weiterhin mit *Modiolus modiolus* von 32,5 cm³ Verdrängungsvolumen (76 mm lang) mit einem Ausnutzungsgrad zwischen 83% und 94% und mit *Arctica islandica* von 74 cm³ Verdrängungsvolumen (76 mm lang) mit einem Ausnutzungsgrad zwischen 67% und 88% möglich. Der ermittelte Ausnutzungsgrad von 80% für *Mya arenaria* liegt in der Höhe zwischen den Werten von *Modiolus modiolus* und *Arctica islandica*. Zu den Prozentangaben von ALLEN ist zu bemerken, daß die insgesamt herausfiltrierte Algenmenge gleich 100% gesetzt wurde.

KUENZLER (1961) bestimmte ebenfalls den Ausnutzungsgrad mit Hilfe von ³²P-markierten Algen, und zwar an *Modiolus demissus*. Seine Angaben sind jedoch wenig übersichtlich dargestellt, so daß bei den Prozentangaben die Bezüge unsicher sind. Weiterhin beinhaltet die von KUENZLER angewandte Methode (1961, p. 407) eine gewisse Unsicherheit: „A little more than half of the original radioactivity in the suspension was recovered; the remainder was probably lost when the pseudofeces were discarded during washing of the fecal strips“. ALLENS (1962) und meine eigenen Versuchsergebnisse sollen mit KUENZLERS Tabelle 4 verglichen werden. Die Angaben dieser Tabelle beziehe ich auf die insgesamt herausfiltrierte Algenmenge, wonach dann 54% in den Magen aufgenommen und 46% als Pseudofaeces wieder abgegeben werden. Bezieht man die Prozentangaben des Ausnutzungsgrades auf die in den Magen aufgenommene Algenmenge (setzt man also 54% = 100%), so ergibt sich ein Ausnutzungsgrad mit 76%; 24% der in den Magen aufgenommenen Algen

befinden sich demnach im Kot. Die so errechneten Werte liegen im Schwankungsbereich der übrigen Ergebnisse (Tabelle 15).

MIKHEYEV und SOROKIN (1966) haben mittels ¹⁴C-markierten *Chlorella*- und Bakterienkulturen die phagozytierte Zellsubstanz bei *Dreissena polymorpha* bestimmt. In den *Chlorella*-Versuchen entfielen von der insgesamt herausfiltrierten ¹⁴C-markierten Zellsubstanz 18 bis 24% auf die phagozytäre Aufnahme, 21 bis 37% auf Pseudofaeces und 44 bis 55% auf Kotballen. Im Vergleich zu den bisher geschilderten Angaben ist der prozentuale Anteil, der von der insgesamt herausfiltrierten Nahrungsmenge auf die phagozytierte Zellsubstanz entfällt, mit 18 bis 24% sehr gering. Die entsprechenden Versuche mit Bakterienkulturen ergaben für die phagozytierte Zellsubstanz Werte von 45 bis 57% der insgesamt herausfiltrierten Bakterienmenge.

Ist man methodisch in der Lage, die Pseudofaeces quantitativ zu erfassen, so will es mir für die Bestimmung des Ausnutzungsgrades sinnvoll erscheinen, die Menge an gebildeten Pseudofaeces von der herausfiltrierten Suspensionsmenge zu subtrahieren und die in den Magen eingeführte, der Phagozytose zur Verfügung stehende Suspensionsmenge als „aufgenommene Nahrung“ gleich 100% zu setzen. Dies ist deshalb ratsam, weil die Pseudofaecesbildung sehr unregelmäßig erfolgt und dadurch eine etwa vorhandene Korrelation zwischen aufgenommener und ausgenutzter Nahrung verdeckt wird. Setzt man also die in den Magen aufgenommene Nahrung gleich 100%, so erhöht sich die Nahrungsausnutzung in den Versuchen von MIKHEYEV und SOROKIN (1966) bei *Chlorella* als

Nahrung von 21% auf etwa 30% (als Durchschnittswert) und bei der Bakteriennahrung von 49% auf 69%, sofern im letzteren Fall ebenfalls eine 30%ige Pseudofaecesbildung vorliegt (hierzu fehlen die Angaben). Eine 69%ige Nahrungsausnutzung würde mit den übrigen Befunden weit besser vergleichbar sein. Ein geringerer Wert wäre durch die Kleinheit der zu phagozytierenden Bakterien zu erklären.

Die Zellwände von *Phaeodactylum* (Versuche von KUENZLER, 1961, und ALLEN, 1962) und *Chlamydomonas* (eigene Versuche) dürften weder im Rahmen der Phosphorbilanz (^{32}P) noch der Eiweißbilanz (Biuret-methode) erfaßt worden sein, was für die Übereinstimmung der Versuchsergebnisse von KUENZLER, ALLEN und meinen eigenen Versuchen bedeutungsvoll ist. Wenn auch in qualitativen Untersuchungen verschiedentlich Zellulase im Kristallstiel nachgewiesen wurde (PURCHON, 1941; LAVINE, 1946; NEWELL, 1953; FISH, 1955) und wenn auch STONE und MORTON (1958) den Verdauungsdivertikeln einen „cellulolytic factor“ zusprechen, so ist in quantitativer Hinsicht über das Ausmaß und die Wirksamkeit dieser Zellulase — abgesehen von den in Holz bohrenden Formen — nichts bekannt. Geht man davon aus, daß die Zellulose für die betrachteten Arten keinen Nährwert besitzt, so ist es durchaus sinnvoll, eine Bestimmungsmethode zu wählen, die die Zellulose in der Bilanzbildung nicht mit-erfaßt.

Die geringe Ausnutzung von *Chlorella* wird von MIKHEYEV und SOROKIN (1966) mit dem Besitz einer Zellwand aus Zellulose in Zusammenhang gebracht, die nach Auffassung der Autoren offenbar die Verdauung erschwert; die weit höhere Ausnutzung der Bakterien bestätigt diese Auffassung. Ohne Zweifel wird die Ausnutzung durch die Zellulose in der Zellwand erschwert, aber zum anderen legt ein Vergleich

mit den Versuchsergebnissen von KUENZLER (1961), ALLEN (1962) und mit meinen eigenen Befunden die Annahme nahe, daß ein ganz erheblicher Anteil des ^{14}C auf die Zellulose der Zellwand entfällt. Diese dürfte sich nahezu quantitativ im Anschluß an die Nahrungsvorverarbeitung im Kot befinden. Die Nahrungsausnutzung der insgesamt in den Darmtrakt eingeführten Algensubstanz (einschließlich der Zellulose) muß demnach viel geringer ausfallen. Da die Bakterien nur von sehr zarten Zellwänden umgeben sind, die sich aus der Zellulose- und pectinfreien, sog. mucocomplexen Substanz (Lipide, Polysaccharide, Aminozucker und Aminosäuren) aufbauen und sicherlich leichter einer Ausnutzung zugänglich sind, fallen diese nicht so stark ins Gewicht. Ein annähernder Vergleich dieser Versuchsergebnisse wäre möglich, wenn der auf die Zellwände entfallende ^{14}C -Anteil bekannt wäre.

Filtrierleistung und Nahrungsausnutzung bei verschiedenen Lamellibranchiern

Eigene Versuche mit *Mytilus edulis*, *Cardium edule*, *Mya arenaria*, *Mya truncata* und *Venerupis pullastra*

Die an diesen Arten durchgeführten Versuche beschränken sich auf jeweils eine Größenklasse und wurden bei 12 °C und dem Salzgehalt des Standortes durchgeführt (Versuchsprotokoll, Versuchs-Nr. 45 bis 53). Die gemessenen Filtrierraten sowie Einzelheiten zur Körpergröße, zum Nahrungsangebot, zum Salzgehalt und zur Versuchsdauer sind Tabelle 16 zu entnehmen. Den Filtrierverlauf zeigen Abb. 16 und 17.

Mytilus edulis

Die für *Mytilus edulis* ermittelte Filtrierrate stimmt mit den Angaben von THEEDE (1963) und WILLEMSEN (1952) recht gut überein (vgl. Tabelle 17). Sie ist relativ

Tabelle 16. Filtrierleistung, Ausnutzungsgrad und phagozytierte Algenmenge bei *Mya truncata* (23 cm³ Verdrängungsvolumen, 53 mm Länge), *Mytilus edulis* (10 cm³, 49 mm), *Cardium edule* (12,5 cm³, 31 mm), *Mya arenaria* (8 cm³, 41 mm) und *Venerupis pullastra* (17 cm³, 51 mm). Die Versuche wurden bei 12 °C und bei 25‰ S (*Mytilus edulis*, *Cardium edule*, *Mya arenaria*) bzw. bei 28‰ S (*Mya truncata*, *Venerupis pullastra*) durchgeführt

Versuchs-Nr. (siehe Versuchsprotokoll)	Species	Nahrung	Konzentration (10 ⁶ Zellen/l)	Filtrierleistung			Phagozytierte Algen (Trockengewicht)			
				(ml/h)	pro cm ³ Verdrängungsvolumen (ml/h/cm ³)	pro g Weichkörper-Naßgewicht (ml/h/g)	Filtrierte Algen Trockengewicht (mg/24 h)	(%)	(mg/24 h)	pro g Weichkörper-Trockengewicht (mg/24 h/g)
47	<i>Mya truncata</i>	<i>Chlamydomonas</i>	20	844	37	98	33,6	72,9	24,8	12,3
46	<i>Mya truncata</i>	<i>Dunaliella</i>	80	714	31	83	65,3	60,4	39,6	19,1
52, 53	<i>Mytilus edulis</i>	<i>Dunaliella</i>	20	1544	154	523	41,1	71,9	29,6	33,6
50, 51	<i>Cardium edule</i>	<i>Chlamydomonas</i>	20	363	29	106	14,6	83,2	11,9	12,4
48, 49	<i>Mya arenaria</i>	<i>Chlamydomonas</i>	40	315	39	129	25,3	82,0	20,4	27,6
45	<i>Venerupis pullastra</i>	<i>Dunaliella</i>	80	594	35	61	54,2	42,8	23,2	9,7

hoch, wurde aber auch in meinen Versuchen in einem Versuchsmedium mit vergleichsweise niedriger Partikelkonzentration bestimmt. Der erhaltene Filtrierverlauf (Abb. 16) läßt sich gut mit Abb. 2 von THEEDE (1963) vergleichen. THEEDE führte den stetigen Abfall der Filtrierleistung auf das Fehlen des Nährwertes der von ihm benutzten Graphitsuspension zurück. Da sich dieser Abfall nach einer Höchstleistung in der 2. und 3. Versuchsstunde aber auch in meinen Versuchen zeigt, scheinen andere Faktoren dafür maßgeblich zu

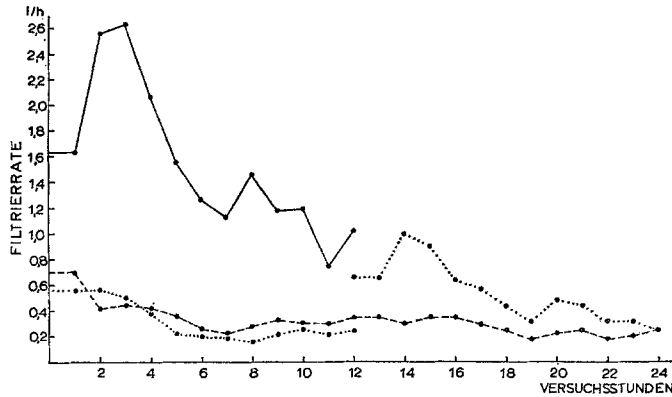


Abb. 16. Filtrierverlauf bei *Mytilus edulis* (10 cm^3 Verdrängungsvolumen; durchgezogene Kurve), *Mya arenaria* (8 cm^3 ; gestrichelte Kurve) und *Cardium edule* ($12,5 \text{ cm}^3$; punktierte Kurve). Die Versuche wurden bei 25‰ -S und bei 12°C mit über einen Monat an diese Versuchstemperatur angepaßten Tieren ausgeführt. Als Futter wurden *M. edulis Dunaliella*-Kulturen (20×10^6 Zellen/l), *M. arenaria* (40×10^6 Zellen/l) und *C. edule* (20×10^6 Zellen/l) *Chlamydomonas*-Kulturen geboten. Versuche Nr. 49, 50 und 53. Der Versuch mit *C. edule* wurde nach der 12. Versuchsstunde für 12 Std unterbrochen; zu Beginn der 25. Versuchsstunde wurde die Fütterung für 12 Std fortgesetzt. Die Tiere blieben während der Unterbrechung der Fütterung im Versuchsbecken und filtrierten das Versuchsmedium bis zur erneut einsetzenden Fütterungsperiode optisch klar

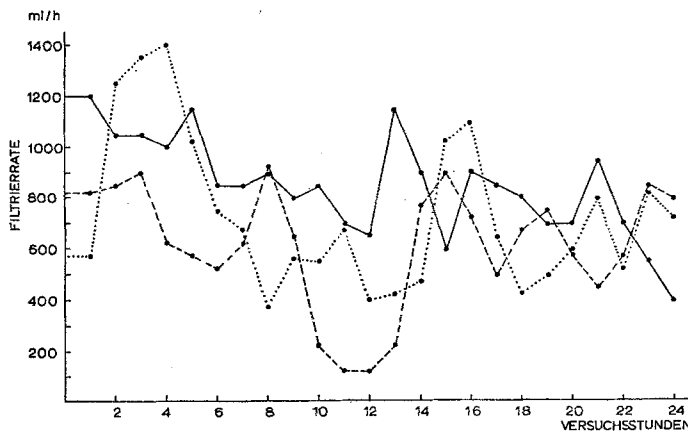


Abb. 17. Filtrierverlauf während 24-stündiger Fütterung bei *Venerupis pullastra* (17 cm^3 Verdrängungsvolumen, 80×10^6 *Dunaliella*-Zellen/l, gestrichelte Kurve) und bei *Mya truncata* (23 cm^3 , 80×10^6 *Dunaliella*-Zellen/l, punktierte Kurve und 20×10^6 *Chlamydomonas*-Zellen/l, durchgezogene Kurve). Die Versuche wurden bei 28‰ S und bei 12°C mit über einen Monat an diese Versuchstemperatur angepaßten Tieren ausgeführt. Versuche Nr. 45, 46 und 47

sein; möglicherweise muß das Nahrungsangebot unterbrochen werden, um eine erneute Steigerung der Filtrierleistung zu erhalten.

Cardium edule und *Mya arenaria*

Die Filtrierleistungen von *Cardium edule* und *Mya arenaria* (Tabelle 16) sind außerordentlich niedrig, stimmen aber gut (Tabelle 17) mit den von WILLEMSSEN (1952) und HERSH (1960) ermittelten Werten überein. Die Filtrierleistungen sind zu Versuchsbeginn vergleichsweise hoch und schwanken von der 5. bis 6. Versuchsstunde an nur sehr gering um einen niedrigen Wert. Wird die Fütterung für 12 Std unterbrochen (*Cardium edule*, Abb. 16), tritt erneut die relativ hohe Anfangsleistung auf.

Mya truncata und *Venerupis pullastra*

Die Filtrierleistungen von *Mya truncata* und *Venerupis pullastra* sind ebenfalls recht niedrig (Tabelle 16). Vergleichswerte sind mir aus der Literatur nicht bekannt; hinsichtlich *Venerupis pullastra* ist bei JØRGENSEN (1966) die Mitteilung von D. B. QUAYLE zitiert, wonach die Filtrierleistung als niedrig charakterisiert wird. Der Kurvenverlauf (Abb. 17) zeigt im Gegensatz zu den trockenfallenden Wattenbewohnern *Mytilus edulis*, *Cardium edule* und *Mya arenaria* keine stetige Abnahme der Filtrierleistung, sondern in Übereinstimmung mit *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus* wechseln Perioden bevorzugter Nahrungsaufnahme mit Perioden starker Kotballenabgabe ab. Wie aus Tabelle 16 zu entnehmen ist, liegen die Filtrierleistungen für *Mya truncata* sehr dicht beieinander, einerlei ob *Chlamydomonas* in einer Konzentration von 20×10^6 Zellen/l oder *Dunaliella* in einer Konzentration von 80×10^6 Zellen/l verfüttert wurden.

Betrachtet man die von *Mya truncata* bei der höchsten angebotenen Algenkonzentration in den Magen aufgenommene Algenmenge, so ist diese trotz geringer Filtrierleistung etwa gleich hoch wie bei *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus* gleicher Körpergröße. Da die Sestonkonzentration am natürlichen Standort sehr hoch ist (ungefähr 30 mg Trockengewicht/l), scheint ein völlig anderes Konzentrationsempfinden für diese Formen vorzuliegen; ein Gleiches ist für die Formen des Wattenmeeres anzunehmen.

Der Ausnutzungsgrad und die pro Tag phagozytierte Algenmenge sind in Tabelle 16 zusammengestellt. Der Ausnutzungsgrad dieser Arten läßt sich gut mit *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus* vergleichen, lediglich für *Venerupis pullastra* liegt er mit 43% auffallend niedrig. Der für *Mya arenaria* mit 82% ermittelte Ausnutzungsgrad stimmt mit dem von ALLEN (1962) ebenfalls für *Mya arenaria* mit 80% angegebenen Wert (vgl. Tabelle 15) gut überein. Die Angabe von ALLEN bezieht sich jedoch auf die insgesamt herausfiltrierte Algenmenge, so daß sich bei einem Bezug auf die in den Magen eingeführte Nahrungsmenge ein noch höherer Prozentsatz ergibt, sofern Pseudofaeces gebildet wurden.

Die pro Tag von *Mya truncata*, *Mya arenaria* und *Mytilus edulis* phagozytierte Algenmenge ist bei den gewählten Versuchsbedingungen annähernd mit den Leistungen von *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus* vergleichbar; die entsprechenden Werte für *Venerupis* und *Cardium* erreichen nicht einmal die Hälfte. Die geringe phagozytierte Algenmenge dieser beiden Arten führe ich auf ein Nahrungsangebot von zu kleinen Partikeln und zu geringen Konzentrationen zurück.

Diskussion der Filtrierleistungen verschiedener Lamellibranchier

Vergleicht man die verschiedenen Arten hinsichtlich ihrer Filtrierleistungen (Abb. 18), so fallen die relativ niedrigen Filtrierraten von *Mya arenaria*, *Mya truncata*, *Venerupis pullastra*, *Cardium edule*, *Venus mercenaria* (RICE und SMITH, 1958) und *Venus striatula* (ALLEN, 1962) auf; bei diesen Arten scheinen im Gegensatz zu den Gattungen *Pecten* (CHIPMAN und HOPKINS, 1954), *Arctica*, *Mytilus*, *Modiolus* und *Ostrea* völlig andere Verhältnisse vorzuliegen.

Eine Aufgliederung der Lamellibranchier in vier Gruppen wurde bereits von SPÄRCK (1936) bei Messungen des Sauerstoffverbrauchs herausgearbeitet:

Gruppe I: Arten, die durch einen sehr hohen Sauerstoffverbrauch und einen steilen Anstieg des Sauerstoffverbrauchs bei Temperaturerhöhung charakterisiert sind. Diese Gruppe umfaßt die aktivsten Vertreter der Lamellibranchier, die durch sehr schnelles Wachstum (CHIPMAN und HOPKINS, 1954) ausgezeichnet sind: Pectiniden und Limiden.

Gruppe II: Arten mit relativ niedrigem Sauerstoffverbrauch, der sich bei Temperatursteigerung nur geringfügig erhöht. Hierher gehören alle Formen, die im Bodengrund eingegraben leben, und zwar in sestonarmen Gebieten: viele Telliniden, Veneriden und Astartiden.

Gruppe III: Die Vertreter dieser Gruppe nehmen eine Stellung zwischen Gruppe I und II ein. Der Sauerstoffverbrauch ist relativ hoch und steigt bei Temperaturerhöhung steil an. Zu dieser Gruppe gehören die Mytiliden, Cardiiden und Arten der Gattung *Saxicava*; es handelt sich also im wesentlichen um Vertreter der Epifauna: Gattungen *Mytilus*, *Modiolus*, *Ostrea*, *Crasostrea* und (nach SPÄRCK, 1936) *Cardium*.

Gruppe IV: Im Sediment eingegrabene Arten, sofern sie sestonreiche Gebiete besiedeln: Gattungen

Macoma, *Scrobicularia* und weitere Formen des Wattenmeeres und der Flußmündungen (z. B. *Venerupis*, *Mya*). Der Sauerstoffverbrauch ist recht hoch.

SPÄRCK (1936) ordnete den Ergebnissen seiner Sauerstoffverbrauchsmessungen ein unterschiedlich hohes Nahrungsangebot zu. Der Sauerstoffverbrauch ändert sich nach SPÄRCK entsprechend der Höhe des Nahrungsangebots, indem Tiere aus Gebieten mit einem hohen Nahrungsangebot sich auch eine hohe Stoffwechsellintensität leisten können. Ohne die Sauerstoffverbrauchsmessungen von SPÄRCK heranzuziehen, hat JØRGENSEN (1966, p. 100) auf Grund der unterschiedlich hohen Filtrierraten der bisher untersuchten Arten eine Gruppierung nach Vertretern der Epifauna und nichtbohrenden Formen einerseits und eingegrabenen Formen andererseits angedeutet: „Indeed, all

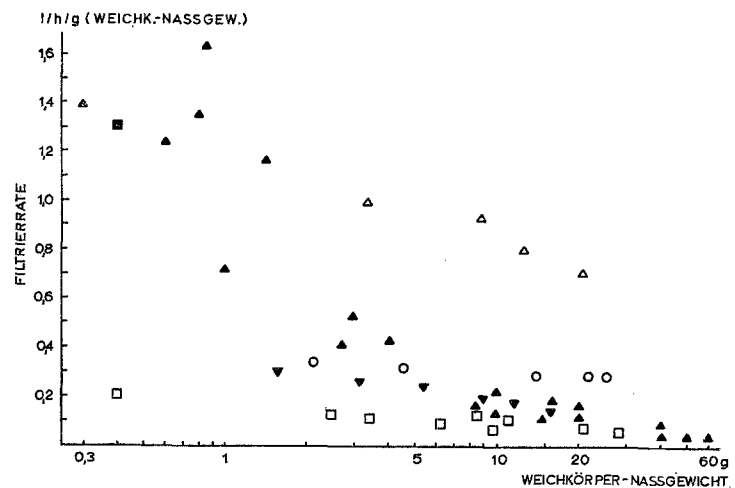


Abb. 18. Filtrierleistungen der vier verschiedenen Leistungsgruppen der suspensionsfiltrierenden Lamellibranchier. Die eingetragenen Filtrierraten sind den Tabellen 3, 16 und 17 entnommen. Die unterschiedlichen Körpergrößen sind durch den Bezug der Filtrierrate auf jeweils 1 g Weichkörper-Nassgewicht berücksichtigt. Sofern die Filtrierraten bei verschiedenen Temperaturen ermittelt wurden, konnten Filtrierraten bei annähernd vergleichbaren Temperaturen gewählt werden. Die in dieser Abbildung zusammengestellten Filtrierraten sind nur unter Einschränkungen vergleichbar, da sie bei unterschiedlichen Temperaturen, Nahrungsangeboten, Konzentrationen, Versuchs- und Meßtechniken und vor allem bei unterschiedlich langen, meist sehr kurzen Versuchszeiten gewonnen wurden

Gruppe I: Δ *Pecten irradians*

Gruppe II: \circ *Arctica islandica*

Gruppe III: \blacktriangle *Mytilus edulis*, *M. californianus*

\blacktriangledown *Modiolus modiolus*

\blacksquare *Ostrea edulis*

Gruppe IV: \square *Mya arenaria*, *M. truncata*, *Cardium edule*, *Venerupis pullastra*, *Venus striatula* und *Venus mercenaria*

high values of water transport are so far obtained in experiments on epifaunal or nonburrowing bivalves as oysters, mussels and pecten, whereas burrowing forms have transported water at low rates“.

Um diese Gruppierung weiter auszuarbeiten und zu fundamentieren, sind in Tabelle 17 Literaturangaben zur Filtrierrate verschiedener Lamellibranchier zusammengestellt, sofern sie sich nicht auf extreme Temperaturen beziehen. Die Literaturangaben sowie die eigenen Ergebnisse an 7 verschiedenen Lamellibranch-

Tabelle 17. Literaturangaben über Filtrierleistungen verschiedener Lamellibranchier. * Schätzungen von JØRGENSEN (1966, Fig. 140)

Spezies	Länge (mm)	Weichkörper- Naßgewicht (g)	Suspension	Tempe- ratur (°C)	Filtrierleistung		Autor
					(ml)	Weichkörper- Naßgewicht (ml/h/g)	
<i>Mytilus edulis</i>	20	0,3*	Graphit	15	400	1390	THEEDE (1963, Tabelle 2)
	30	1,0*		15	720	720	
	45	4,0*		15	1700	425	
	60	10,0*		15	2350	235	
	70	16,0*		15	2680	168	
	29	0,6*	Flagellaten und Diatomeen	16-19	704	1240	JØRGENSEN (1949b, Tabelle 5)
	32	0,8*		16-19	1080	1350	
	32	0,95	Graphit	13-14	1550	1630	JØRGENSEN (1960, Tabelle 2)
	37	1,44	silt	13-14	1670	1160	WILLEMSEN (1952)
	48	2,7*		12-15	1100	410	
	67-68	8,4*		12-15	1700	200	
	77-80	16,0*		12-15	1900	120	
	74	8,4*		CaCO ₃	20	1400	
102	20,0*	20	2600		130		
178	?	20	6400		?		
<i>Mytilus californianus</i> (Niedrigwasserzone)	10,0	10,0 20,0 40,0 60,0	Graphit	16	1400	140	SEGAL et al. (1953, Fig. 2)
	20,0			16	2000	100	
	40,0			16	2800	70	
	60,0			16	2700	45	
<i>Mytilus californianus</i> (Friday Harbor)	10,0	10,0 20,0 40,0 50,0 60,0	Graphit	16	2300	230	RAO (1953, Fig. 2)
	20,0			16	3200	160	
	40,0			16	3800	95	
	50,0			16	3800	76	
	60,0			16	3700	62	
	10,0			10,0 15,0 20,0 40,0 50,0 60,0	Graphit	8,5	
15,0	8,5	1600	107				
20,0	8,5	1800	90				
40,0	8,5	1600	48				
50,0	8,5	1800	36				
60,0	8,5	1600	27				
<i>Mytilus californianus</i> (Los Angeles)	10,0	10,0 15,0 20,0 40,0 50,0 60,0	Graphit	16	1300	130	RAO (1953, Fig. 2)
	15,0			16	1800	120	
	20,0			16	2200	110	
	40,0			16	2700	68	
	50,0			16	2700	54	
	60,0			16	2700	45	
	19-39			0,4*	<i>Phaeodactylum</i>	17-18	
		0-30					
<i>Venus striatula</i>	18-21	0,4*	<i>Phaeodactylum</i>	17-18	50-200	200*	ALLEN (1962)
<i>Mya arenaria</i>	57-82	8,4*	<i>Phaeodactylum</i>	17-18	600-1300	160*	
<i>Mya arenaria</i>	ca. 60	?	Aluminiumstaub	?	250	?	HERSH (1960)
<i>Venus mercenaria</i>		6,2	<i>Nannochloris</i>	23	930	150	RICE und SMITH (1958)
		10,9		23	1090	100	
		20,9		23	1463	70	
		28,0		23	1400	50	
<i>Cardium edule</i>	22-40	?	<i>Noctiluca</i>	17-20	480	?	WILLEMSEN (1952)
<i>Pecten irradians</i>	38-44	3,3	<i>Nitzschia</i> und <i>Chlamydomonas</i>	24	3260	990	CHIPMAN und HOPKINS (1954, Tabelle 1)
	47-48	8,8		24	8210	930	
	54-56	12,7		24	9970	790	
	64-65	20,6		24	14720	710	

chiern (Tabellen 3 und 16) sind zum leichteren Vergleich in Abb. 18 nach Körpergrößen geordnet, d. h. in Abhängigkeit vom Weichkörper-Naßgewicht dargestellt. Eine ähnliche Zusammenfassung hat bereits JØRGENSEN (1960, 1966, Abb. 140) in einer graphischen Darstellung gegeben, die jetzt also durch Hinzufügen der eigenen Versuchsergebnisse ergänzt wird. Die in Abb. 18 zusammengestellten Angaben sind wegen unterschiedlicher Versuchsbedingungen nur mit großer Vorsicht vergleichend zu betrachten: verschiedene Temperaturen, Versuchstiere aus Gebieten verschiedener

Temperaturbereiche, verschiedene Nahrungsangebote in qualitativer und quantitativer Hinsicht, verschiedene Versuchs- und Meßtechniken und vor allem unterschiedlich lange, meist sehr kurze Fütterungszeiten.

Die in Abb. 18 eingetragenen Arten lassen sich hinsichtlich der Filtrierleistungen in Übereinstimmung mit den Sauerstoffverbrauchsmessungen von SPÄRCK (1936) in dieselben vier Gruppen aufteilen; diese Aufteilung stimmt mit der von JØRGENSEN (1966) zur Diskussion gestellten Zweiteilung insofern überein, als JØRGENSENS zweite Gruppe (burrowing forms) als

Gruppe IV deutlich von den übrigen Gruppen I bis III abgetrennt ist.

Faßt man die Ergebnisse der Sauerstoffmessungen von SPÄRCK (1936) und die in Abb. 18 eingetragenen Filtrierleistungen zur Typisierung der vier Gruppen zusammen, so ergibt sich folgendes: Die hohe Filtrierleistung der Vertreter der ersten Gruppe (*Pecten*) entspricht der aktiven Lebensweise und der hohen Stoffwechselintensität. Auch die Vertreter der zweiten Gruppe (*Arctica*) besitzen eine recht hohe Filtrierleistung, die durch das relativ geringe Nahrungsangebot zu erklären ist. Trotz relativ hoher Filtrierleistung ermöglicht das geringe Nahrungsangebot offensichtlich nur eine geringe Stoffwechselintensität. Die Vertreter der Epifauna (Gruppe III: *Mytilus*, *Modiolus*, *Ostrea*) besitzen eine etwas geringere, aber immer noch recht hohe Filtrierleistung. Die Verhältnisse entsprechen der ersten Gruppe in abgeschwächter Form: relativ hohe Filtrierleistung, ein recht hohes Nahrungsangebot und eine relativ hohe Stoffwechselintensität. Die Vertreter der vierten Gruppe, die auf sestonreiche Gebiete definitionsgemäß beschränkt sind, zeigen als Anpassung an diesen Sestonreichtum geringe Filtrierleistungen (geringe stündlich klar filtrierte Wassermengen). Es wird aber trotz der geringen Filtrierleistung ein großer Betrag an Partikelmasse abfiltriert und eine hohe Stoffwechselintensität ermöglicht. Die sehr niedrigen Filtrierleistungen der Vertreter der vierten Gruppe dürften eine Adaptation an die hohen Sestonbeträge sein. Diese Adaptation hat offensichtlich dazu geführt, daß die Vertreter der vierten Gruppe im Gegensatz zu denen der zweiten Gruppe (*Arctica*) nicht mehr in der Lage sind, niedrige Nahrungsangebote durch hohe Filtrierleistungen zu kompensieren. Mißt man dem durchschnittlich suspendierten Sestonbetrag über eine langfristig erfolgte Adaptation die Entscheidung über die Zuordnung einer im Sediment eingegrabenen Art zur zweiten oder zur vierten Gruppe zu, so ist es durchaus denkbar, daß eine Art in Form verschiedener Populationen beiden Gruppen angehören kann. Die an *Venus mercenaria* von RICE und SMITH (1958) ermittelten sehr niedrigen Filtrierleistungen und die von COUGHLAN und ANSELL (1964) gemessenen sehr hohen Pumpleistungen sprechen für eine derartige unterschiedliche Eingruppierung, da die erheblichen Unterschiede kaum allein durch differierende Versuchsbedingungen erklärt werden können.

Obwohl die niedrigen Filtrierleistungen der Vertreter der vierten Gruppe sich durch das hohe Nahrungsangebot gut erklären lassen, sind insbesondere von JØRGENSEN (1966, p. 100) Bedenken geäußert worden, daß möglicherweise die Versuchstiere zu geringe Leistungen aufweisen, weil sie im Experiment nicht in einem Bodengrund eingegraben sind: „It is, therefore, not known whether the measured flow rates represent natural values or whether the experimental conditions were incompatible with normal activity“. Wieweit das normalerweise die Schalen umgebende und zusammendrückende Sediment auf die Filtriertätigkeit und auf das gesamte Verhalten der Tiere einen Einfluß ausübt,

ist unbekannt. Über die Bedeutung des Sediments als der dem Ligament entgegenarbeitenden Kraft ist von LOOSANOFF und DAVIS (1963, p. 117) für *Ensis directus* berichtet worden: „It was found, however, that when these clams are removed from the soil they soon begin to die because the powerful hinge pulls the clam shells apart“. *Arctica islandica*, die ebenfalls im Boden eingegraben lebt, zeigt diese Erscheinung nicht; die mit ihr ermittelten Filtrierleistungen sind sehr hoch und lassen sich gut mit den Ergebnissen (Pumpleistungen) von COUGHLAN und ANSELL (1964) vergleichen, die an eingegrabenen *Venus mercenaria* gewonnen wurden. Das Zusammenspiel von Ligament und Schließmuskel und der darauf einwirkende Einfluß des Sediments dürfte von Art zu Art sehr verschieden sein.

Die geringen Filtrierleistungen der Gruppe IV könnten auch auf ein in qualitativer und quantitativer Hinsicht ungünstig gewähltes Nahrungsangebot zurückzuführen sein. Möglicherweise sind die Partikel zu klein; dieser Annahme widersprechen die Versuche von ALLEN (1962), der *Mya arenaria* und *Venus striatula* mit *Phaeodactylum* fütterte, die mit $4 \times 40 \mu$ bereits recht groß ist. Für *Cardium edule*, deren Nahrung zu einem sehr großen Teil aus benthischen Diatomeen besteht (vgl. MUUS, 1967, p. 161), ist die in meinen Versuchen angebotene Partikelgröße ($7,5 \times 10 \mu$) sicherlich zu klein; den quantitativ bedeutsamen Diatomeen dürfte durchschnittlich die 2- bis 3fache Größe zukommen. WILLEMSEN (1952) führte seine Versuche an *Cardium edule* mit *Noctiluca miliaris* durch und erhielt geringfügig höhere Filtrierleistungen. *Noctiluca miliaris* mit einem Durchmesser von etwa 500μ stellt allerdings ein extrem großes Futterobjekt dar; leider macht WILLEMSEN weder Angaben zur Pseudofoecesbildung noch über die Menge der tatsächlich in den Magen aufgenommenen *Noctiluca*-Zellen.

Ökologische Leistung der Lamellibranchier

Nach meinen Versuchsergebnissen variieren je nach Körpergröße, Temperatur und angebotenen Algenmengen die pro Tag an Algentrockensubstanz von einer Muschel herausfiltrierten Beträge zwischen 20 und 280 mg, die phagozytierten Beträge zwischen 20 und 120 mg und die im Kot befindlichen Beträge (ohne Drüsenkot) zwischen 2 und 160 mg.

Zu einer spezifizierteren und zugleich allgemeineren Aussage kommt man, wenn man von den in Abb. 18 eingetragenen Filtrierleistungen ausgeht, die bei annähernd vergleichbaren Temperaturen gewonnen wurden. Die Berücksichtigung der Temperaturabhängigkeit der Filtrierleistung ist jedoch nur in den Fällen möglich, in denen die Versuche bei verschiedenen Temperaturen ausgeführt wurden. In Tabelle 18 A sind die Filtrierleistungen für die vier aufgestellten Leistungsgruppen zahlenmäßig eingetragen. Sie sind in 5 Größenklassen (nach den Weichkörper-Naßgewichten) aufgeteilt und jeweils zum besseren Vergleich auf 1 g Weichkörper-Naßgewicht bezogen. Die eingetragenen Werte sind

Tabelle 18. Ökologische Leistung der Lamellibranchier

Größenklassen (Weichkörper-Naßgewicht) (g)	Leistungsgruppen				Leistungsgruppen			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
	A Filtrierrate Weichkörper-Naßgewicht (l/24 h/g)				B Filtrierte Algen, Trockengewicht Weichkörper-Naßgewicht (mg/24 h/g)			
bis 0,8	—	—	30,5	4,8	—	—	51,9	20,0
1—3	—	8,2	10,3	3,6	—	13,9	17,5	15,0
3—5	24,0	7,7	7,7	3,1	81,6	13,1	13,1	13,5
5—10	21,6	7,2	4,8	2,9	73,4	12,2	8,2	12,0
10—20	18,0	7,0	3,4	1,9	61,2	11,8	5,7	8,5
	C Ausnutzungsgrad (%)				D Phagozytierte Algen, Trockengewicht Weichkörper-Naßgewicht (mg/24 h/g)			
bis 0,8	—	—	90	80	—	—	46,7	16,0
1—3	—	75	90	70	—	10,4	15,8	10,5
3—5	80	70	85	70	65,2	9,2	11,1	9,5
5—10	80	70	85	70	58,8	8,5	7,0	8,4
10—20	75	55	85	70	46,0	6,5	4,8	6,0
	E Kot-Trockengewicht Weichkörper-Naßgewicht (mg/24 h/g)				F Assimilierte Substanz, Trockengewicht Weichkörper-Naßgewicht (mg/24 h/g)			
bis 0,8	—	—	14,5	7,2	—	—	37,4	12,8
1—3	—	5,6	4,1	6,1	—	8,3	13,4	8,9
3—5	32,8	6,0	3,1	6,4	48,8	7,1	10,0	7,1
5—10	29,4	5,9	1,7	6,1	44,0	6,3	6,5	5,9
10—20	26,4	7,3	1,6	4,6	34,8	4,5	4,1	3,9

nur unter Berücksichtigung der in der Legende zu Abb. 18 zum Ausdruck gebrachten Einschränkungen zu betrachten und können somit nur eine vorläufige, stark verallgemeinerte Aussage geben.

In Tabelle 18 B sind an Hand der Filtrierraten die von 1 g Weichkörper-Naßgewicht pro Tag herausfiltrierten Algen als Algentrockensubstanz errechnet. Für die Gruppen II und III wurde ein Nahrungsangebot von 1,7 mg Algentrockensubstanz/l bei der Berechnung zugrunde gelegt. Dieser Betrag an Algentrockensubstanz entspricht der mittleren Konzentration meiner Versuchsserien und stellte sich als ein optimales Nahrungsangebot heraus. Höhere Algenkonzentrationen führen zu Störungen im Filtrierablauf und somit zu einer Reduktion der herausfiltrierten Algenmenge. Sollte der Betrag von 1,7 mg Algentrockensubstanz, der praktisch als rein organische Substanz zu betrachten ist, für den Helgoländer Raum als Durchschnittswert zu hoch angesetzt sein, so dürfte sich diese Fehlschätzung nicht allzu stark auf die angegebenen Beträge an filtrierten Algen und erst recht nicht auf die Beträge an phagozytierten Algen auswirken, da ein geringerer Betrag an suspendierter Nahrungsmenge durch höhere Filtrierraten und durch höhere Ausnutzungsgrade kompensiert wird: Bei 0,8 mg/l wird praktisch der gleiche Betrag an Algen phagozytiert wie bei 1,7 mg Algentrockensubstanz/l.

Für die Vertreter der Gruppe IV ist in Tabelle 18 B als optimales Nahrungsangebot (ohne Reduktion der Filtrierraten) 4,2 mg/l angesetzt. Diese Annahme liegt

im mittleren Bereich der von BURSCHE et al. (1959) für die Außenweser ermittelten Beträge an partikulärer organischer Substanz. Dank dieses höheren Nahrungsangebotes werden trotz der geringen Filtrierraten vergleichbar hohe Werte herausfiltriert.

Für die Vertreter der Gruppe I ist ebenfalls ein höheres Nahrungsangebot anzusetzen. Da *Pecten*-Arten zu raschem Ortswechsel befähigt sind, darf man annehmen, daß Gebiete mit einem günstigen Nahrungsangebot aufgesucht werden können. Die von CHIPMAN und HOPKINS (1954) ermittelten Filtrierraten wurden mit einer kleineren *Chlamydomonas* (7 μ) und mit *Nitzschia* (56 μ) als Suspension in einer Konzentration von 20 bis 60 $\times 10^6$ Zellen/l durchgeführt. Die benutzte Konzentration liegt nach den Angaben der Autoren innerhalb des natürlichen Nahrungsangebotes und übt keinen erkennbaren Einfluß auf die Höhe der Filtrierrate aus. In Tabelle 18 B wurden als vergleichbares Angebot 3,4 mg/l angesetzt.

In Tabelle 18 D ist die pro Tag phagozytierte Algenmenge wiedergegeben, die sich aus der prozentualen Nahrungsausnutzung (Tabelle 18 C) errechnet. Den eingetragenen Werten für die prozentuale Nahrungsausnutzung liegen teils meine Versuchsergebnisse, teils Schätzungen zugrunde. Das Gleiche gilt für die in Tabelle 18 E eingetragene Kotmenge. In Tabelle 18 F ist die innerhalb eines Tages pro g Weichkörper-Naßgewicht assimilierte Substanz eingetragen, die sich als Differenz zwischen herausfiltrierter Algenmenge und produzierter Kotmenge ergibt (in den Kot abge-

gebene, vom Körper produzierte Stoffe, z. B. Schleim, werden nicht berücksichtigt).

Will man die in Tabelle 18 F eingetragenen Beträge für die pro Tag assimilierte Substanz auf den Verlauf eines ganzen Jahres erweitern, so stößt dies auf sehr große Schwierigkeiten, weil die im Laufe eines Jahres auftretenden, sich ständig ändernden Umweltfaktoren an Hand der bisher bekannten Angaben nur schwerlich abzuschätzen und bei einer solchen Kalkulation zu berücksichtigen sind. Für die beabsichtigte Kalkulation sind die Temperatur und das Nahrungsangebot die beiden wichtigsten Variablen.

Betrachtet man die im Weserästuar und im Helgoländer Raum auftretenden Temperaturen (Wassertemperatur in 20 m Tiefe), so kann man eine Gruppierung in zwei Temperaturbereiche vornehmen: die Monate Januar bis einschließlich April mit einem Schwankungsbereich von 2° bis 6 °C (Mittel: 4 °C) und die übrigen acht Monate mit einem Schwankungsbereich von 8° bis 16 °C (Mittel: 12 °C). Bei 12 °C wurden die von mir bestimmten und in Tabelle 18 berücksichtigten Filtrierdaten gewonnen. Für den Helgoländer Raum liegt 12 °C um etwa 3 °C über dem Jahresdurchschnitt; wenn möglich, wurden die aus der Literatur entnommenen Filtrierdaten bei vergleichbar hohen Temperaturen gewählt. Da nach meinen Versuchsergebnissen bei 4 °C (im Gegensatz zu 12 °C) eine um 50% reduzierte Leistung des Filtrier- und Verdauungsapparates vorliegt, sind für die Monate Januar bis April nur die Hälfte der in Tabelle 18 F für die assimilierte Substanz eingetragenen Beträge anzusetzen.

Ein monatliches oder jahreszeitliches Differenzieren des Nahrungsangebotes ist auf Grund der bisherigen Kenntnisse, zumindest für die Deutsche Bucht, noch nicht möglich. Wenn auch in den Sommermonaten bei Helgoland eine wiederholte Algenblüte auftritt, so wird nach HAGMEIER (1967, 1968) selbst in diesen Monaten der Gehalt des Wassers an Schwebstoffen im wesentlichen von Detritus bestimmt. Ein reduziertes Nahrungsangebot für die kalten Monate anzunehmen, scheint mir insofern nicht zwingend, als die Sestonwerte gerade in diesen Monaten durch lang anhaltende Stürme sehr hoch sind, so daß auch während dieser Zeit reichlich Nahrung zur Verfügung stehen dürfte. Diese Annahme läßt sich aber solange nicht erhärten, bis detaillierte Angaben über die verschiedenen Fraktionen des Seston für den Helgoländer Raum vorliegen und die Bedeutung des Detritus in seinen verschiedenen Zersetzungsstufen für die Ernährung der Muscheln (vgl. BOJE, 1965) geklärt ist. Betrachtet man das in Tabelle 18 angesetzte Nahrungsangebot als für den Jahresdurchschnitt repräsentativ, so ergeben sich (gemäß Tabelle 18 und der oben diskutierten Reduktion während der vier kalten Monate) für die Leistungsgruppen II, III und IV unter Berücksichtigung der aufgeführten Einschränkungen folgende Jahresumsätze (alle Angaben in Trockengewicht):

0,3 g Weichkörper (= 1 g Weichkörper-Naßgewicht) sehr großer Muscheln (10 bis 20 g Weichkörper-

Naßgewicht) assimilieren pro Jahr 1,3 g Algensubstanz und produzieren 1,3 g Kot, der 0,9 g nicht phagozytär genutzte Algen enthält; insgesamt werden 2,6 g Algentrockensubstanz während eines Jahres dem umgebenden Wasser entnommen.

0,3 g Weichkörper einer Muschel mittlerer Größe (3 bis 5 g Weichkörper-Naßgewicht) assimilieren pro Jahr 2,4 g Algensubstanz und produzieren 1,6 g Kot, der 1 g nicht phagozytär genutzte Algen enthält; insgesamt werden 4 g Algentrockensubstanz während eines Jahres dem umgebenden Wasser entnommen.

0,3 g Weichkörper einer sehr kleinen Muschel (bis 0,8 g Weichkörper-Naßgewicht) assimilieren pro Jahr 7,5 g Algensubstanz und produzieren 3,3 g Kot, der 1,4 g nicht phagozytär genutzte Algen enthält; insgesamt werden 10,8 g Algentrockensubstanz während eines Jahres dem umgebenden Wasser entnommen.

Es sei nochmals betont, daß optimale Nahrungsangebote (optimale Konzentrationen) bei der Berechnung zugrunde gelegt wurden; das hat zur Folge, daß sich für die herausfiltrierte Algenmenge, für den Betrag an assimilierter Substanz und für die echten Faeces Maximalwerte ergeben. Bei Konzentrationserhöhung werden sämtliche Beträge infolge reduzierter Filtrierdaten herabgesetzt; der Betrag an wieder abgegebenem eingeschleimten Material bleibt jedoch annähernd gleich hoch, da zum verringerten Faecesbetrag Pseudo-faeces hinzukommen.

Überträgt man die für 0,3 g Weichkörper-Trockengewicht großer, mittelgroßer und kleiner Muscheln gewonnenen Angaben (mit den zuvor gemachten Vorbehalten) unter Berücksichtigung der Körpergröße und der Besiedlungsdichte auf einen natürlichen Lebensraum, so ergeben sich insbesondere für die oft sehr dicht besiedelten Wattenflächen sehr hohe Beträge.

Für eine Siedlung von *Mya arenaria* auf dem Hakensand (Elbmündung) gibt KÜHL (1952, *Mya*-Siedlung I) eine Besiedlungsdichte von 1200 bis 1500 Exemplaren/m² an. Das durchschnittliche Weichkörper-Trockengewicht dieser Muscheln beträgt 1,05 g (= 3,5 g Naßgewicht), die Schalenlänge liegt zu 80% zwischen 35 und 55 mm. Aus diesen Angaben berechnet sich für einen Quadratmeter *Mya*-Siedlung eine Weichkörpermasse von 1,5 kg Trockengewicht (= 5 kg Naßgewicht). Diese entnimmt jährlich (nach Tabelle 18, Leistungsgruppe IV) 20 kg Algentrockensubstanz dem umgebenden Wasser, assimiliert 10,5 kg Algentrockensubstanz, die dem Bau- und Betriebsstoffwechsel der Muschel zur Verfügung stehen, und produziert 9,5 kg Faeces (Trockengewicht).

Für eine ältere *Mya*-Siedlung gibt KÜHL (1952, *Mya*-Siedlung II) eine Besiedlungsdichte von 90 Exemplaren/m² an, denen ein durchschnittliches Weichkörper-Trockengewicht von 4,8 g (= 16 g Naßgewicht) zukommt; 70% der Muscheln sind etwa 85 mm lang. Aus diesen Angaben errechnet sich pro m² *Mya*-Siedlung eine Weichkörpermasse von 0,5 kg Trockengewicht (= 1,5 kg Naßgewicht). Pro m² werden jährlich

(gemäß Tabelle 18, Leistungsgruppe IV) 3,8 kg Algentrockensubstanz dem umgebenden Wasser entnommen, 1,7 kg Algensubstanz assimiliert und 2 kg Faeces (Trockengewicht) als Ernährungsgrundlage für weitere Organismen dem Stoffkreislauf zugeführt. Ähnliche Verhältnisse ergeben sich für entsprechend dicht von Muscheln besiedelte Lebensräume.

Zusammenfassung

1. Eine neue Methode zur Bestimmung der Filtrierleistung von Suspensionsfiltrierern wird beschrieben. Durch definierte, dem Verbrauch angepaßte und zeitlich registrierte Algenzugaben wird die Nahrungskonzentration im Versuchsmedium konstant gehalten und eine kontinuierliche, zeitlich unbegrenzte Messung der Filtrierleistung ermöglicht. Diese Methode ist geeignet, den Einfluß der Konzentration auf die Filtrierleistung zu ermitteln.

2. Die phagozytär aufgenommene Algenmenge läßt sich aus der Differenz zwischen der herausfiltrierten und der in den Faeces befindlichen, nicht phagozytär genutzten Algenmenge mit Hilfe der Biuretmethode bestimmen.

3. Untersucht werden die Lamellibranchier *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus* sowie zum Vergleich *Mytilus edulis*, *Cardium edule*, *Mya arenaria*, *Mya truncata* und *Venerupis pullastra*.

4. Die Relationen zwischen Schalengewicht, Länge, Dicke, Höhe, Verdrängungsvolumen und Weichkörpergewicht der Muscheln werden diskutiert.

5. Die Filtrierleistung ist erheblichen Schwankungen unterworfen; während eines 24-stündigen Filtrierverlaufes wechseln in der Regel zwei Phasen hoher Filtriertätigkeit mit zwei Phasen stärkerer Kotballenabgabe ab. Die maximalen Filtrierleistungen liegen 10 bis 14 Std auseinander. Eine eventuell vorhandene Gezeitenabhängigkeit wird diskutiert.

6. Im Bereich der untersuchten Größenklassen nimmt die Filtrierleistung sowie die phagozytär genutzte Algenmenge mit der Körpergröße zu. *Arctica islandica* von 33 bis 83 mm Schalenlänge (= 6,5 bis 140 cm³ Verdrängungsvolumen) filtriert je nach der Körpergröße 0,7 bis 7 l/Std; sie entnimmt dem umgebenden Wasser dabei in 24 Std 30 bis 280 mg Algentrockensubstanz und nutzt davon phagozytär 21 bis 122 mg Algentrockensubstanz aus; der Ausnutzungsgrad fällt mit zunehmender Körpergröße von 75% auf 43% ab. *Modiolus modiolus* von 40 bis 88 mm Schalenlänge (= 5,5 bis 63 cm³ Verdrängungsvolumen) filtriert je nach Körpergröße 0,5 bis 2,5 l/Std; sie entnimmt dabei dem umgebenden Wasser in 24 Std 20 bis 100 mg Algentrockensubstanz und nutzt davon phagozytär 17 bis 90 mg Algentrockensubstanz aus; der Ausnutzungsgrad fällt mit zunehmender Körpergröße von 90% lediglich auf 83% ab. Der Ausnutzungsgrad schwankt bei *Modiolus modiolus* nur wenig und liegt relativ hoch, während er bei *Arctica islandica* eine deutliche Abhängigkeit von der Körpergröße aufweist. Bei *Arctica islandica* nimmt die phagozytierte Algenmenge im

Gegensatz zur Filtrierleistung bei Exemplaren über 15 g Weichkörper-Naßgewicht nur noch sehr wenig zu.

7. Trägt man die ermittelten Filtrierleistungen bzw. die phagozytär genutzten Algenmengen in Abhängigkeit vom Weichkörper-Naßgewicht in ein doppelt logarithmisch unterteiltes Koordinatensystem ein, so erhält man Geraden. Die Leistungen des Filtrier- bzw. Verdauungsapparates lassen sich also in Abhängigkeit von der Körpergröße als einen Spezialfall der allometrischen Wachstumsregel $y = a \cdot x^b$ deuten, wobei „y“ die Filtrierleistung bzw. die Stoffwechselgröße, „x“ der Körpergrößenbezug und „a“ und „b“ Konstanten darstellen, welche die absolute Höhe und die spezielle Form der Größenabhängigkeit angeben.

8. Die ermittelten Filtrierleistungen bzw. die phagozytär genutzten Algenmengen sind bei *Arctica islandica* im Februar und März höher als bei *Modiolus modiolus* (Juni bis August); für *Arctica islandica* ergibt sich eine sehr stark genäherte einfache Gewichtsproportionalität, für *Modiolus modiolus* eine stark genäherte Oberflächenproportionalität zwischen Filtrierleistung (bzw. phagozytär genutzter Algenmenge) und Weichkörper-Naßgewicht. Die Sauerstoffverbrauchsmessungen von KRÜGER (1960) an *Mytilus edulis* werden in diesem Zusammenhang diskutiert.

9. Bezieht man Filtrierleistung, herausfiltrierte Algenmenge bzw. phagozytär genutzte Algenmenge auf 1 g Weichkörpergewicht bzw. 1 cm³ Verdrängungsvolumen, so nehmen die Leistungen mit zunehmender Körpergröße erheblich ab. Die kleinsten untersuchten Exemplare von *Modiolus modiolus* phagozytieren doppelt, die kleinsten Exemplare von *Arctica islandica* sechsmal soviel Algen wie ein Gewichtsäquivalent der größten untersuchten Muscheln.

10. Bei einer Herabsetzung der Temperatur von 12° auf 4 °C werden sowohl der Filtriermechanismus als auch der Prozeß der phagozytären Nahrungsaufnahme bei *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus* annähernd auf 50% reduziert. Eine Temperaturerhöhung von 12° auf 20 °C übt auf die phagozytäre Nahrungsverarbeitung einen stärkeren Einfluß aus als auf die Filtrierleistung. Die im Sinne der van't Hoff'schen Regel für die Filtrierleistungen ermittelten Temperaturkoeffizienten (Tabelle 5) betragen für *Arctica islandica* $Q_{10}(4^\circ \leftrightarrow 14^\circ \text{C}) = 2,05$ und $Q_{10}(10^\circ \leftrightarrow 20^\circ \text{C}) = 1,23$, für *Modiolus modiolus* $Q_{10}(4^\circ \leftrightarrow 14^\circ \text{C}) = 2,33$ und $Q_{10}(10^\circ \leftrightarrow 20^\circ \text{C}) = 1,63$. Für den Prozeß der phagozytären Nahrungsaufnahme ergeben sich für *Arctica islandica* die Temperaturkoeffizienten $Q_{10}(4^\circ \leftrightarrow 14^\circ \text{C}) = 2,15$ und $Q_{10}(10^\circ \leftrightarrow 20^\circ \text{C}) = 1,55$, für *Modiolus modiolus* $Q_{10}(4^\circ \leftrightarrow 14^\circ \text{C}) = 2,54$ und $Q_{10}(10^\circ \leftrightarrow 20^\circ \text{C}) = 1,92$.

11. Die konzentrationsabhängigen Filtrierleistungsversuche wurden bei einem Nahrungsangebot durchgeführt, das dem Seston- und Eiweißgehalt (Albuminäquivalente) der Nordsee weitgehend entspricht. Sie ergaben für *Arctica islandica* bei 12 °C und für *Modiolus modiolus* bei 20 °C mit zunehmender Konzentration (10×10^6 , 20×10^6 und 40×10^6 *Chlamydomonas*-

Zellen/l; $10 \times 7,5 \mu$) eine signifikante Abnahme der Filtrierleistung, die dem Verhältnis 3:2:1 annähernd entspricht.

12. *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus* bilden Pseudofaeces in größerem Umfang bei 12 °C erst bei der Konzentration von 40×10^6 und bei 20 °C bei der Konzentration von 60×10^6 *Chlamydomonas*-Zellen/l. Eine Pseudofaecesbildung größeren Umfanges spricht für einen gestörten Ablauf des Filtrierprozesses und führt zu einer Reduktion der in den Magen aufgenommenen Algenmenge.

13. Bei 12 °C (Versuche an *Arctica islandica*) wird bei mittlerer Konzentration (20×10^6 *Chlamydomonas*-Zellen/l) die größte Anzahl an Algen dem umgebenden Wasser entnommen und in den Magen transportiert. Bei der Konzentration 10×10^6 Zellen/l ist die herausfiltrierte Algenmenge um 26% geringer. In beiden Fällen wird jedoch (Folge unterschiedlicher Nahrungsausnutzung) die maximale phagozytäre Leistung erreicht. Im Vergleich zur mittleren Konzentration werden bei der hohen Konzentration von 40×10^6 Zellen/l 22% weniger Algen herausfiltriert und 45% weniger dem Magen zugeführt; es entfallen etwa 30% der herausfiltrierten Algen auf Pseudofaeces. Die Verdopplung des Nahrungsangebotes bewirkt eine Reduzierung der für die Phagozytose zur Verfügung stehenden Nahrung ungefähr um die Hälfte. Bei 20 °C (Versuche an *Modiolus modiolus*) werden im Konzentrationsbereich von 20 bis 50×10^6 *Chlamydomonas*-Zellen/l etwa gleiche Mengen an Algen herausfiltriert und phagozytiert (phagozytäre Maximalleistung). Die niedrige Konzentration von 10×10^6 Zellen/l erweist sich für die bei 20 °C gesteigerte Aktivität der Tiere als zu gering; es wird ein Drittel an Algen weniger filtriert und phagozytiert. Es scheint gerechtfertigt, von einer Verschiebung der optimalen Konzentrationsbereiche mit zunehmender Temperatur zu sprechen.

14. Die Zusammenhänge zwischen Konzentration und Filtrierverhalten (Pumprate, Zurückhaltungsgrad, Filtrierleistung) werden in einem Schema dargestellt und diskutiert; es werden 7 Konzentrationsstufen mit verschiedenen Filtriermodi aufgestellt.

15. Der Einfluß von Partikelgröße und Partikelkonzentration (Partikelzahl) wird diskutiert. Fütterungsversuche an *Arctica islandica* mit *Dunaliella* sp. ($7,5 \times 5 \mu$) zeigen, daß die Höhe der Filtrierleistung nicht allein durch die Anzahl (Konzentration) suspendierter Partikel, sondern durch die „Partikelmasse“ (Partikelkonzentration \times Partikelgröße) bestimmt wird. Die entsprechenden Versuche an *Modiolus modiolus* lassen sich vermutlich als Folge eines geringeren Zurückhaltungsgrades (gröberes Kiemenfilter?) nicht in dieser Weise deuten.

16. Während die für *Mytilus edulis* gemessene Filtrierleistung mit *Modiolus modiolus* und *Arctica islandica* vergleichbar ist, liegen die Filtrierleistungen von *Cardium edule*, *Mya arenaria*, *Mya truncata* und *Venerupis pullastra* weit niedriger. Diese Arten aus sestonreichen Gebieten (Außenweser) sind offensichtlich an viel

höhere Konzentrationen adaptiert und nicht mehr in der Lage, niedrige Nahrungsangebote durch hohe Filtrierleistungen zu kompensieren. Trotz geringer Filtrierleistungen werden bei höheren Nahrungsangeboten vergleichbare Algenmengen filtriert und phagozytiert.

17. An Hand der aus der Literatur bekannten und der eigenen Filtrierleistungsmessungen werden in Übereinstimmung mit SPÄRCK (1936, Sauerstoffverbrauchs-messungen) die bisher untersuchten, suspensionsfiltrierenden Lamellibranchier in vier Leistungsgruppen aufgeteilt. Diese Leistungsgruppen sind durch ihre Lebensweise, ihr Nahrungsangebot und ihre Stoffwechselintensität (Sauerstoffverbrauch, Filtrierleistung) charakterisiert.

18. Um die ökologische Leistung der vier aufgestellten Leistungsgruppen an Hand der bisher vorliegenden Ergebnisse zu erfassen, werden für jeweils 5 Größenklassen bei annähernd vergleichbaren Temperaturen und bei als optimal erachteten Nahrungsangeboten die pro Tag herausfiltrierten und assimilierten Nahrungsmengen und produzierten Faecesbeträge abgeschätzt. Mit Einschränkungen und Vorbehalten werden diese Angaben auf jährliche Durchschnittswerte erweitert und am Beispiel einer *Mya arenaria*-Siedlung veranschaulicht.

Danksagungen. Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung der Stiftung Volkswagenwerk durchgeführt und durch eine Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Schwerpunktprogramm „Litoralforschung — Abwassereinflüsse in Küstennähe“ gefördert. Dem Direktor des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven, Herrn Professor Dr. S. A. GERLACH, danke ich für die Anregung zu diesem Thema und für seine Unterstützung bei der Durchführung dieser Arbeit.

Die vorliegende Arbeit wurde am 5. Februar 1969 von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Hamburg als Inaugural-Dissertation angenommen.

Zitierte Literatur

- ADLER, J. and A. HANCOCK: On the branchial currents in *Pholas* and *Mya*. Ann. Mag. nat. Hist. 8, 370 (1851).
- ALLEN, J. A.: On the structure and adaptations of *Pandora inaequalis* and *P. pinna*. Q. Jl microsc. Sci. 95, 473—482 (1954a).
- A comparative study of the British species of *Nucula* and *Nuculana*. J. mar. biol. Ass. U.K. 33, 457—472 (1954b).
- The British species of *Thracia* (Eulamellibranchia). J. mar. biol. Ass. U.K. 41, 723—735 (1961).
- Preliminary experiments on the feeding and excretion of bivalves using *Phaeodactylum* labelled with ³²P. J. mar. biol. Ass. U.K. 42, 609—623 (1962).
- ANSELL, A. D.: The functional morphology of the British species of Veneracea. J. mar. biol. Ass. U.K. 41, 489—515 (1961).
- Some parameters of growth of mature *Venus mercenaria* L. J. Cons. perm. int. Explor. Mer 29, 214—220 (1964).
- ATKINS, D.: On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part I. Some new observations on sorting mechanisms in certain lamellibranchs. Q. Jl microsc. Sci. 79, 181—308 (1936).
- On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part II. Sorting devices on the gills. Q. Jl microsc. Sci. 79, 339—373 (1937a).
- On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part III. Types of lamellibranch gills and their food currents. Q. Jl microsc. Sci. 79, 375—421 (1937b).

- On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part VII. Latero-frontal cilia of the gill filaments and their phylogenetic value. *Q. Jl microsc. Sci.* **80**, 345—436 (1938).
- On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part VIII. Notes on gill musculature in Microciliobranchia. *Q. Jl microsc. Sci.* **84**, 187—256 (1943).
- BALLANTINE, D. and J. E. MORTON: Filtering, feeding and digestion in the lamellibranch *Lasaea rubra*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **35**, 241—274 (1956).
- BENNETT, M. F.: The rhythmic activity of the quahog, *Venus mercenaria*, and its modification by light. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **107**, 174—191 (1954).
- BERTALANFFY, L. VON: *Theoretische Biologie*, Vol. 2, 362 pp. Bern: Francke 1942.
- BLAKE, J. W.: Preliminary measurements of filter feeding activity of the soft-shell clam, *Mya arenaria*, by the use of radioactive algae. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **121**, 383 (1961).
- BOJE, R.: Weight of meat and shell and shell-shape of the mussel (*Mytilus edulis* L.) under different food conditions. Council Meeting of International Council for the Exploration of the Sea, Shellfish Committee **125** (1964).
- Die Bedeutung von Nahrungsfaktoren für das Wachstum von *Mytilus edulis* L. in der Kieler Förde und im Nord-Ostsee-Kanal. *Kieler Meeresforsch.* **21**, 81—100 (1965).
- Proteine. *Limnologica*, Berlin **4**, 383—386 (1966).
- BURSCH, E. M., H. KÜHL und H. MANN: Beziehungen zwischen dem Chemismus und der Phytoplanktonentwicklung auf der unteren Weser. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **44**, 277—298 (1959).
- CARTER, G. S.: On the structure and movements of the latero-frontal cilia of the gills of *Mytilus edulis*. *Proc. R. Soc. (B)* **96**, 115—122 (1924).
- CASPERS, H.: Die Bodenfauna der Helgoländer Tiefen Rinne. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **2**, 1—112 (1939).
- CHIPMAN, W. A. and J. G. HOPKINS: Water filtration by the bay scallop, *Pecten irradians*, as observed with the use of radioactive plankton. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **107**, 80—91 (1954).
- CLAUSEN, C.: On the anatomy and histology of the eulamellibranch *Kelliella miliaris* (PHILIPPI) with observations on the ciliary mechanisms in the mantle cavity. *Nytt Mag. Zool.* **6**, 144—175 (1958).
- COLE, H. A. and B. T. HEPPER: The use of neutral red solution for the comparative study of filtration rates of lamellibranchs. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* **20**, 197—204 (1954).
- COLLER, A., S. M. RAY, A. W. MAGNITZKY and J. O. BELL: Effect of dissolved organic substances on oysters. *Fish. Bull. Fish Wildl. Serv. U.S.* **54**, 167—185 (1953).
- COUGHLAN, J.: The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions. *Mar. Biol.* **2**, 356—358 (1969).
- and A. D. ANSELL: A direct method for determining the pumping rate of siphonate bivalves. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* **29**, 205—213 (1964).
- DAM, L. VAN: On the utilization of oxygen by *Mya arenaria*. *J. exp. Biol.* **12**, 86—94 (1935).
- DAVIDS, C.: The influence of suspensions of microorganisms of different concentrations on the pumping and retention of food by the mussel (*Mytilus edulis* L.) *Neth. J. Sea Res.* **2**, 233—249 (1964).
- DEUTSCHER WETTERDIENST, Seewetteramt: Meteorologische Beobachtungen von deutschen Feuerschiffen der Nord- und Ostsee (Bundesrepublik), 1953—1961. Deutscher Wetterdienst, Seewetteramt Hamburg, in: Einzelveröffentlichungen **13—15, 19, 22, 32, 35, 36, 42 und 45** (1957—1965).
- DINAMANT, P.: A note on feeding and excretion in bivalves. *Veliger* **11**, 198—199 (1969).
- DRAL, A. D. G.: The movements of the latero-frontal cilia and the mechanisms of particle retention in the mussel (*Mytilus edulis* L.). *Neth. J. Sea Res.* **3**, 391—422 (1967).
- On the feeding of mussels (*Mytilus edulis* L.) in concentrated food suspensions. *Neth. J. Zool.* **18**, 440—441 (1968).
- DRINNAN, R. E.: An apparatus for recording the water-pumping behaviour of lamellibranchs. *Neth. J. Sea Res.* **2**, 223—232 (1964).
- 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).
- ELSEY, C. R.: On the structure and function of the mantle and gill of *Ostrea gigas* THUNBERG and *Ostrea lurida* CARPENTER. *Trans. R. Soc. Can.* **5**, 131—158 (1935).
- ERMAN, P.: Der Einfluß physikalischer und chemischer Faktoren auf die Pumprate der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. *Kieler Meeresforsch.* **18**, 51—66 (1961).
- FISH, G. R.: Digestion and the production of sulphuric acid by Mollusca. *Nature, Lond.* **175**, 733—734 (1955).
- FLÜGEL, H. und C. SCHLIEPER: Der Einfluß physikalischer und chemischer Faktoren auf die Cilienaktivität und Pumprate der Miesmuschel *Mytilus edulis*. *Kieler Meeresforsch.* **18**, 51—66 (1962).
- FOX, D. L., H. U. SVERDRUP and J. P. CUNNINGHAM: The rate of water propulsion by the California mussel. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **72**, 417—438 (1937).
- GALTSOFF, P. S.: New methods to measure the rate of flow produced by the gills of oyster and other mollusca. *Science, N.Y.* **63**, 233—234 (1926).
- Experimental study of the function of the oyster gills and its bearing on the problems of oyster-culture and sanitary control of the oyster industry. *Bull. Bur. Fish., Wash.* **44**, 1—39 (1928a).
- The effect of temperature on the mechanical activity of the gills of the oyster (*Ostrea virginica* Gm.). *J. gen. Physiol.* **11**, 415—431 (1928b).
- W. A. CHIPMAN, J. B. ENGLE and H. N. CALDERWOOD: Ecological and physiological studies of the effect of sulfate pulp mill wastes on oysters in the York River, Virginia. *Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S.* **51**, 59—186 (1947).
- GRAHAM, A.: On the morphology, feeding mechanisms and digestion of *Ensis siliqua* (SCHUMACHER). *Trans. R. Soc. Edinb.* **56**, 725—752 (1931).
- On the ciliary currents on the gills of some Tellinacea (Lamellibranchiata). *Proc. R. Soc. Edinb.* **57**, 128—134 (1937).
- GRAY, J.: *Ciliary movements*, 192 pp. Cambridge: University Press 1928.
- HAGMEIER, E.: Assimilation and dissimulation measurements on plankton of Helgoland waters. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **15**, 137—142 (1967).
- Planktonbestand und Primärproduktion bei Helgoland. *Jber. Biol. Anst. Helgol.* **1967** ca. 66—69 (1968).
- HAMWI, A. and H. H. HASKIN: Oxygen consumption and pumping rates in the hard clam *Mercenaria mercenaria*: A direct method. *Science, N.Y.* **163**, 823—824 (1969).
- HAZELHOFF, E. H.: Über die Ausnutzung des Sauerstoffs bei verschiedenen Wassertieren. *Z. vergl. Physiol.* **26**, 306—327 (1938).
- HECHT, F. und H. MATERN: Zur Ökologie von *Cardium edule* L. *Senckenbergiana* **12**, 361—368 (1930).
- HERSH, G. L.: A method for the study of the water currents of invertebrate ciliary filter feeders. *Veliger* **2**, 77—83 (1960).
- HOPKINS, A. E.: Temperature and shell movements of oysters. *Bull. Bur. Fish., Wash.* **47**, 1—14 (1931).
- Sensory stimulation of the oyster, *Ostrea virginica*, by chemicals. *Bull. Bur. Fish., Wash.* **47**, 249—261 (1932a).
- Chemical stimulation by salts in the oyster, *Ostrea virginica*. *J. exp. Zool.* **61**, 14—27 (1932b).
- Experiments on the feeding behaviour of the oyster *Ostrea gigas*. *J. exp. Zool.* **64**, 469—494 (1933).
- Temperature optima in the feeding mechanisms of the oyster, *Ostrea gigas*. *J. exp. Zool.* **71**, 195—208 (1935).
- Adaptation of the feeding mechanism of the oyster (*Ostrea gigas*) to changes in salinity. *Bull. Bur. Fish., Wash.* **48**, 345—363 (1936a).
- Activity of the adductor muscle in oysters. *Physiol. Zool.* **9**, 498—507 (1936b).

- JØRGENSEN, C. B.: On the water transport through the gills of bivalves. *Acta physiol. scand.* 5, 297—304 (1943).
- Feeding-rates of sponges, lamellibranchs and ascidians. *Nature*, Lond. 163, 912 (1949a).
- The rate of feeding by *Mytilus edulis* in different kinds of suspensions. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 28, 333—344 (1949b).
- On the relation between water transport and food requirements in some marine filter-feeding invertebrates. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 103, 356—363 (1952).
- Quantitative aspects of filter feeding in invertebrates. *Biol. Rev.* 30, 391—454 (1955).
- On porosity of gill filters and filtration rate in mussels (*Mytilus edulis*). *Bull. Mt Desert Isl. biol. Lab.* 4, 28 (1959).
- Efficiency of particle retention and rate of water transport in undisturbed lamellibranchs. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* 26, 94—116 (1960).
- Biology of suspension feeding, 645 pp. New York: Academic Press 1966.
- and E. D. GOLDBERG: Particle filtration in some ascidians and lamellibranchs. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 105, 477—489 (1953).
- JOHANNES, R. E. and M. SATOMI: Composition and nutritive value of fecal pellets of a marine crustacean. *Limnol. Oceanogr.* 11, 191—197 (1966).
- KELLOGG, J. L.: Ciliary mechanisms of lamellibranchs with descriptions of anatomy. *J. Morph.* 26, 625—701 (1951).
- KITTEL, A.: Körpergröße, Körperzeiten und Energiebilanz. II. Der Sauerstoffverbrauch der Insekten in Abhängigkeit von der Körpergröße. *Z. vergl. Physiol.* 28, 553—562 (1941).
- KREY, J.: Eine neue Methode zur quantitativen Bestimmung des Planktons. *Kieler Meeresforsch.* 7, 58—75 (1950).
- Quantitative Bestimmung von Eiweiß im Plankton mittels der Biuretreaktion. *Kieler Meeresforsch.* 8, 16—29 (1951).
- Die Trophie küstennaher Meeresgebiete. *Kieler Meeresforsch.* 12, 46—64 (1956).
- , K. BANSE und E. HAGMEIER: Über die Bestimmung von Eiweiß im Plankton mittels der Biuretreaktion. *Kieler Meeresforsch.* 13, 35—40 (1957).
- KRISHNAMURTHY, S. and V. D. RAMAMURTHY: Studies on the rate of feeding of estuarine bivalve *Arca granosa* (L.). In: Symposium on Mollusca; Ernakulam (Cochin). *Mar. biol. Ass. India, Abstract No.* 32, 28 (1968).
- KRÜGER, F.: Die Beziehungen des Sauerstoffverbrauchs zur Körperoberfläche beim Schweinespulwurm (*Ascaris lumbricoides*). *Z. wiss. Zool.* 152, 547—570 (1940).
- Zur Frage der Größenabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von *Mytilus edulis* L. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 7, 125—148 (1960).
- KUENZLER, E. J.: Phosphorus budget of a mussel population. *Limnol. Oceanogr.* 6, 400—415 (1961).
- KÜHL, H.: Studien über die Klaffmuschel *Mya arenaria*. Die *Myasiedlungen* am Hakensand (Elbmündung). *Arch. Fischwiss.* 4, 126—131 (1952).
- LAVINE, T. F.: A study of the enzymatic and other properties of the crystalline style of clams: evidence for the presence of a cellulase. *J. cell. comp. Physiol.* 28, 183—195 (1946).
- LOOSANOFF, V. L.: Some aspects of behavior of oysters at different temperatures. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 114, 57—70 (1958).
- Effects of turbidity on some larval and adult bivalves. *Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst.* 14, 80—94 (1961).
- and H. C. DAVIS: Rearing of bivalve molluscs. In: *Advances in marine biology*, Vol. 1, pp 1—136. Ed. by F. S. RUSSELL. London: Academic Press 1963.
- and J. B. ENGLE: Effects of different concentrations of plankton forms upon shell movements, rate of water pumping and feeding and fattening of oysters. *Anat. Rec.* 84, 86—87 (1942).
- — Effect of different concentrations of microorganisms on the feeding of oysters. *Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S.* 51, 31—57 (1947a).
- — Feeding of oysters in relation to density of microorganisms. *Science*, N.Y. 105, 260—261 (1947b).
- and C. A. NOMEJKO: Feeding of oysters in relation to tidal stages and to periods of light and darkness. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 90, 244—264 (1946).
- and F. D. TOMMERS: Effect of suspended silt and other substances on rate of feeding of oysters. *Science*, N.Y. 107, 69—70 (1948).
- LUCAS, A. M.: An investigation of the nervous system as a possible factor in the regulation of ciliary activity of the lamellibranch gill. *J. Morph.* 51, 147—193 (1931a).
- The distribution of the branchial nerve in *Mytilus edulis* and its relation to the problem of nervous control of ciliary activity. *J. Morph.* 51, 195—205 (1931b).
- Co-ordination of ciliary movement. I. Methods of study and the relation of ciliary co-ordination to ciliary inhibition. *J. Morph.* 53, 243—263 (1932).
- LÜNEBURG, H.: Die Verteilung der Sinkstoffe in den Seitenräumen der Wesermündung. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* 3, 228—258 (1955).
- MACGINNIE, G. E.: On the method of feeding of four pelecypods. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 80, 18—25 (1941).
- The size of the mesh openings in mucus feeding nets of marine animals. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 88, 107—111 (1945).
- MAURER, D.: Filtering experiments on marine pelecypods from Tomales Bay, California. *Veliger* 9, 305—309 (1967).
- MIKHEJEV, V. P. and Y. J. SOROKIN: Quantitative studies of *Dreissena* feeding habits by the radiocarbon method. *Zh. obshch. Biol.* 27, 463—472 (1966).
- MOORE, H. F.: Volumetric studies of the food and feeding of oysters. *Bull. Bur. Fish., Wash.* 28, 1297—1308 (1910).
- MORTON, J. E.: *Molluscs*, 232 pp. London: Hutchinson & Co. 1958.
- MURAKAMI, A.: Analysis of metachronal co-ordination in ciliary pads of *Mytilus gill*. *J. Fac. Sci. Tokyo Univ.* (4) 10, 23—35 (1963).
- MUTUS, B. J.: The fauna of Danish estuaries and lagoons. — Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. *Meddr Danm. Fisk.-og Havunders.* 5, 1—316 (1967).
- NAGABHUSHANAM, R.: The rate of water filtration in the marine wood-boring mollusc, *Martesia striata* L. *Proc. Indian Acad. Sci.* 43, 223—227 (1956).
- Rate of water pumping of *Modiolus demissus* in relation to salinity and temperature. *J. scient. ind. Res.* 20, 67—68 (1961).
- Rhythmic activity of the ribbed mussel, *Modiolus demissus* (DILLWYN). *Sci. Cult.* 29, 410 (1963).
- NELSON, T. C.: On the feeding habits of oysters. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.* 21, 90—91 (1923a).
- The mechanism of feeding in the oyster. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.* 21, 166—168 (1923b).
- Water filtration by the oyster and a new hormone effect thereon. *Anat. Rec.* 64 (Suppl. 1), 68 (1935).
- Water filtration by the oyster and a new hormone effect upon the rate of flow. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.* 34, 189—190 (1936).
- The feeding mechanism of the oyster. *J. Morph.* 63, 1—61 (1938).
- The feeding mechanism of the oyster. II. On the gills and palps of *Ostrea edulis*, *Crassostrea virginica* and *C. angulata*. *J. Morph.* 107, 163—191 (1960).
- NEWELL, B. S.: Cellulolytic activity in the lamellibranch crystalline style. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 32, 491—495 (1953).
- NEWELL, R.: The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulva* and the bivalve *Macoma balthica*. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 144, 25—45 (1965).
- NEWELL, R. C.: Effect of temperature on the metabolism of poikilotherms. *Nature*, Lond. 212, 426—428 (1966).

- OLDFIELD, E.: Observations on the anatomy and mode of life of *Lasaea rubra* (MONTAGU) and *Turtonia minuta* (FABRICIUS). Proc. malac. Soc. Lond. **31**, 226—249 (1955).
- The functional morphology of some small lamellibranchs. Rep. Challenger Soc. **3**, 23 (1958).
- The functional morphology of *Kellia suborbicularis*, *Montacuta ferruginosa* and *M. substriata*. Proc. malac. Soc. Lond. **34**, 255—295 (1961).
- ORTON, J. H.: The ciliary mechanisms on the gill and the mode of feeding in *Amphioxus*, ascidians and *Solenomya togata*. J. mar. biol. Ass. U.K. **10**, 19—49 (1913).
- OWEN, G.: On the biology of *Glossus humanus* (L.). J. mar. biol. Ass. U.K. **32**, 85—106 (1953).
- PURCHON, R. D.: On the biology and relationship of the lamellibranch *Xylophaga dorsalis* (TURTON). J. mar. biol. Ass. U.K. **25**, 1—41 (1941).
- A note on the biology of the lamellibranch *Rocellaria cuneiformis* SPENGLER. Proc. Zool. Soc. Lond. **124**, 17—33 (1954).
- The functional morphology of the rock-boring lamellibranch, *Petricola pholadiformis* LAMARCK. J. mar. biol. Ass. U.K. **34**, 257—278 (1955).
- RAO, K. P.: Rate of water propulsion in *Mytilus californianus* as a function of latitude. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **104**, 171—181 (1953).
- Tidal rhythmicity of rate of water propulsion in *Mytilus* and its modifiability by transplantation. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **106**, 353—359 (1954).
- RICE, T. R. and R. J. SMITH: Filtering rates of the hard clam (*Venus mercenaria*) determined with radioactive plankton. Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S. **58**, 73—82 (1958).
- RIDEWOOD, W. G.: On the structure of the gills of the Lamellibranchia. Phil. Trans. R. Soc. **195**, 147—284 (1903).
- RILEY, G. A.: Plankton studies. III. Long Island Sound. Bull. Bingham oceanogr. Coll. **7**, 1—93 (1941).
- ROTTHAUWE, H. W.: Untersuchungen zur Atmungsphysiologie und Osmoregulation bei *Mytilus edulis* mit einem kurzen Anhang über die Blutkonzentration von *Dreissensia polymorpha* in Abhängigkeit vom Elektrolytgehalt des Außenmediums. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. **5**, 143—159 (1958).
- SALÁNKI, J.: Daily activity rhythm of two mediterranean Lamellibranchia (*Pecten jacobaeus* and *Lithophaga lithophaga*) regulated by light-dark period. Annls Inst. biol. Tihany **33**, 135—142 (1966a).
- Comparative studies on the regulation of the periodic activity in marine lamellibranchs. Comp. Biochem. Physiol. **18**, 829—843 (1966b).
- and F. LUKACSOVICS: Filtration and O₂ consumption related to the periodic activity of the freshwater mussel *Anodonta cygnea* L. Annls Inst. biol. Tihany **34**, 85—98 (1967).
- SCHLEPER, C.: Über die physiologischen Wirkungen des Brackwassers. (Nach Versuchen an der Miesmuschel *Mytilus edulis* L.). Kieler Meeresforsch. **11**, 22—33 (1955).
- und R. KOWALSKI: Über den Einfluß des Mediums auf die thermische und osmotische Resistenz des Kiemengewebes der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresforsch. **12**, 37—45 (1956).
- Weitere Beobachtungen zur ökologischen Physiologie der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresforsch. **13**, 3—10 (1957).
- Ein zellulärer Regulationsmechanismus für erhöhte Kiemenventilation nach Anoxybiose bei *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresforsch. **14**, 42—47 (1958a).
- Der Einfluß gelöster organischer Zellnahrungsstoffe und anorganischer stickstoffhaltiger Verbindungen auf die Ciliensaktivität der isolierten Kiemen von *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresforsch. **14**, 114—129 (1958b).
- und P. ERMAN: Beitrag zur ökologisch-zellphysiologischen Charakterisierung des borealen Lamellibranchier *Modiolus modiolus* L. Kieler Meeresforsch. **14**, 3—10 (1958).
- SEGAL, E., K. P. RAO and T. W. JAMES: Rate of activity as a function of intertidal height within populations of some littoral molluscs. Nature, Lond. **172**, 1108—1109 (1953).
- SETNA, S. B.: Neuro-musculature mechanism of the gill of *Pecten*. Q. J. microsc. Sci. **73**, 365—391 (1930).
- SMITH, R. J.: Filtering efficiency of hard clams in mixed suspensions of radioactive phytoplankton. Proc. natn. Shellfish. Ass. **48**, 115—124 (1958).
- SPÄRCK, R.: On the relation between metabolism and temperature in some marine lamellibranchs, and its zoogeographical significance. Biol. Meddr **13**, 1—27 (1936).
- STASEK, C. R.: The ciliation and function of the labial palps of *Acila castrensis*, with an evaluation of the role of the proto-branch organs of feeding in the evolution of the Bivalvia. Proc. Zool. Soc. Lond. **137**, 511—538 (1961).
- STICKNEY, A. P.: Feeding and growth of juvenile soft-shell clams, *Mya arenaria*. Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S. **63**, 635—655 (1964).
- STONE, B. A. and J. E. MORTON: The distribution of cellulases and related enzymes in Mollusca. Proc. malac. Soc. Lond. **33**, 127—141 (1958).
- STUDNITZ, G. VON: Die Morphologie und Anatomie von *Lima inflata*, der Feilenmuschel, nebst biologischen Untersuchungen an *Lima hians* GMEL. (Diss.). Zool. Jb. **53**, 199—317 (1931).
- TAMMES, P. M. L. and A. D. G. DRAL: Observations on the straining of suspensions by mussels. Archs néerl. Zool. **11**, 87—112 (1955).
- THEEDE, H.: Experimentelle Untersuchungen über die Filtrierleistung der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresforsch. **19**, 20—41 (1963).
- Vergleichende experimentelle Untersuchungen über die zelluläre Gefrierresistenz mariner Muscheln. Kieler Meeresforsch. **21**, 153—166 (1965).
- and J. LASSIG: Comparative studies on cellular resistance of bivalves from marine and brackish waters. Helgoländer wiss. Meeresunters. **16**, 119—129 (1967).
- THORSON, G.: Zur jetzigen Lage der marinen Bodentier-Ökologie. 45. Verh. dt. zool. Ges. (= Zool. Anz. Suppl. Bd. 16), 276—327 (1951).
- TOMCZAK, G. und E. GOEDECKE: Monatskarten der Temperatur der Nordsee, dargestellt für verschiedene Tiefenhorizonte. Dt. hydrogr. Z. (Suppl. B) **7**, 1—16 (1962).
- TREBALLION, A. and A. D. ANSELL: Studies on *Tellina tenuis* DA COSTA: II. Preliminary experiments in enriched sea water. J. exp. mar. Biol. Ecol. **1**, 257—270 (1967).
- VERNBERG, F. J., C. SCHLEPER and D. E. SCHNEIDER: The influence of temperature and salinity on ciliary activity of excised gill tissue of molluscs from North Carolina. Comp. Biochem. Physiol. **8**, 271—285 (1963).
- WALLENGREN, H.: Zur Biologie der Muscheln. 1. Die Wasserströmungen. Lunds Univ. Årsskr. (Afd. 2) **1**, 1—64 (1905a).
- Zur Biologie der Muscheln. 2. Die Nahrungsaufnahme. Lunds Univ. Årsskr. (Afd. 2) **1**, 1—59 (1905b).
- WILLEMSEN, J.: Quantities of water pumped by mussels (*Mytilus edulis*) and cockles (*Cardium edule*). Archs néerl. Zool. **10**, 152—160 (1952).
- YONGE, C. M.: The mechanism of feeding, digestion and assimilation in *Mya*. Br. J. exp. Biol. **1**, 15—64 (1923).
- The digestive diverticula in the lamellibranchs. Trans. R. Soc. Edinb. **54**, 703—718 (1926).
- Structure and function of the organs of feeding and digestion in the septibranchs, *Cuspidaria* and *Poromya*. Phil. Trans. R. Soc. **216**, 212—263 (1928a).
- Feeding mechanisms in the invertebrates. Biol. Rev. **3**, 21—76 (1928b).
- Mode of life, feeding, digestion and symbiosis with Zooxanthellae in the Tridacnidae. Scient. Rep. Gt Barrier Reef Exped. **1**, 283—321 (1936).

- On the habits and adaptations of *Aloides gibba*. J. mar. biol. Ass. U.K. **26**, 358—376 (1946).
 - Cleansing mechanisms and the function of the fourth pallial aperture in *Spisula subtruncata* (DA COSTA) and *Lutraria lutraria* (L.). J. mar. biol. Ass. U.K. **27**, 585—596 (1948).
 - On the structure and adaptations of the Tellinacea, deposit-feeding Eulamellibranchia. Phil. Trans. R. Soc. **234**, 29—76 (1949).
- ZEUTHEN, E.: Body size and metabolic rate in the animal kingdom with special regard to the marine microfauna. C. r. Trav. Lab. Carlsberg (Ser. chim.) **26**, 17—161 (1947).
- Author's address: Dr. J. WINTER
Institut für Meeresforschung
Am Handelshafen 12
285 Bremerhaven-G., Germany (FRG)

Date of final manuscript acceptance: July 17, 1969. Communicated by O. KINNE, Hamburg