

Zur Frage der Größenabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von *Mytilus edulis* L.¹⁾

Von Friedrich Krüger

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland, Hamburg
(Mit 9 Abbildungen und 3 Tabellen)

Das Problem der Größenabhängigkeit des Stoffwechsels der Tiere hat in den letzten Dezennien zunehmende Beachtung gefunden. Es zeigte sich nämlich, daß der Stoffwechsel, bezogen auf das Gewicht, bei Wirbellosen — sowohl innerhalb der gleichen Art als auch beim Vergleich verschiedener Arten — nicht immer konstant ist, sondern in vielen Fällen mit zunehmender Tiergröße abnimmt. Diese Regel war für die warmblütigen Wirbeltiere schon lange bekannt. Bei ihnen läßt sich mathematisch der Grundumsatz angenähert als eine Funktion der Oberflächenentwicklung darstellen (KLEIBER, 1932). RUBNER (1883) stellte auf Grund dieses Befundes die Theorie auf, daß bei den homoiothermen Tieren die Wärmeabgabe an der Körperoberfläche die Stoffwechselgröße bestimme und sich hieraus die beobachtete Korrelation zwischen Körperoberfläche und Grundumsatz ergebe.

Die „Oberflächenregel“ wurde in der physiologischen Literatur viel diskutiert, ihrer Begründung aber endgültig der Boden entzogen, als sich zeigte, daß sie auch für poikilotherme Wirbeltiere und sogar Wirbellose zutrifft. Es ergab sich daher die Notwendigkeit, die Oberflächentheorie RUBNERS durch eine allgemeine gültige Auffassung zu ersetzen.

Nahezu gleichzeitig wurde von drei Autoren die Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Größe als ein Spezialfall der allometrischen Wachstumsregel gedeutet (VON BERTALANFFY, 1941; KITTEL, 1941; KRÜGER, 1940). Diese Auffassung wird heute allgemein anerkannt und es herrscht Übereinstimmung darüber, daß sich der Zusammenhang zwischen Tiergewicht (oder gegebenenfalls einer anderen Tierdimension) und dem Grundumsatz allgemein durch die allometrische Formel

$$y = a \cdot x^b \quad (1)$$

wiedergeben läßt. In dieser Formel ist y = Stoffwechselgröße, x = Tiergewicht. a und b sind Konstanten, die für die einzelnen Formen charakteristisch sind. Wenn auch heute noch die Konstanten a und b lediglich mathematische Zahlenwerte sind, deren Bedeutung wir im einzelnen noch nicht analysieren können, so gibt uns diese Formel doch schon eine einfache Möglichkeit, in den meisten Fällen die Atmungsgröße eines Tieres unabhängig von seiner

¹⁾ Herrn Prof. Dr. A. BÜCKMANN zu seinem 60. Geburtstag gewidmet.

Größe zahlenmäßig darzustellen. Für eine einfache Angabe der Stoffwechselgröße je Gewichtseinheit trifft das nicht zu.

Logarithmiert man Gleichung (1), so ist

$$\log y = \log a + b \cdot \log x \quad (2)$$

Dieses ist die Gleichung einer Geraden. Tragen wir demgemäß in ein doppelt logarithmisch unterteiltes Koordinatensystem die Grundumsatzgröße gegen das Gewicht ein, so liegen beim Zutreffen von Gleichung (1) die erhaltenen Punkte auf einer Geraden, die in einem bestimmten Winkel ansteigt. b ist der Tangens des Steigungswinkels der Geraden. Für den Fall einfacher Gewichtsproportionalität wird $b = 1 = \operatorname{tg} 45^\circ$. Die Gerade hat einen Steigungswinkel von 45° . Da die Oberfläche ähnlicher Körper proportional der $2/3$ -Potenz des Gewichts zunimmt, wird bei oberflächenproportionaler Atmung $b = 2/3 = \operatorname{tg} 34^\circ 40'$. Die Gerade steigt in diesem Falle um einen Winkel von etwa 35° an. Die Bestimmung des Steigungswinkels läßt uns also in einfacher Weise die Form des mathematischen Zusammenhanges erkennen.

Faßte man bei den ersten Versuchen nur diese beiden genannten Grenzfälle ins Auge, so zeigte sich im Verlauf der Zeit, daß man auch mit anderen Werten für b rechnen muß und es ergibt sich daher heute die Notwendigkeit, den Wert des Exponenten mit möglichst hoher Genauigkeit zu bestimmen.

Eine exakte Festlegung von b erfordert bei den gegebenen Schwankungen der Einzelwerte einmal, daß die Messungen an Individuen mit großen Gewichtsunterschieden durchgeführt werden, die sich nach Möglichkeit über mehrere Zehnerpotenzen erstrecken sollen. Außerdem verlangen die Messungen Werte von größtmöglicher Zuverlässigkeit.

Die Mehrzahl der bisherigen Untersuchungen über die Größenabhängigkeit hat sich mit der Bestimmung von b begnügt, während die Konstante a wenig Beachtung fand. Die Bedeutung dieser Konstanten ergibt sich, wenn man in Gleichung (1) $x = 1$ setzt (KRYWIENCZYK, IV 1952), dann wird nämlich die Potenz auch gleich 1, d. h. sie gibt die Stoffwechselgröße eines Tieres von der Gewichtseinheit an. a bietet also einen vorzüglichen Maßstab für den Vergleich der Atmungsgröße verschiedener Formen unabhängig davon, ob Tiere dieser Größe untersucht werden konnten oder überhaupt existieren.

Die Konstante a ist allerdings stark variabel und gilt nur für die Temperatur, bei der die Untersuchungen erfolgten, kann sich aber auch im Laufe des Individualcyclus ändern (KRÜGER, 1958). Sie unterliegt daneben noch anderen Einflüssen, wie z. B. jahreszeitlichen Schwankungen der Stoffwechselgröße. Dagegen scheint b in physiologischen Grenzen von der Temperatur nicht abhängig zu sein (JOB, 1955). Die Befunde von ELIASSEN (1952) an *Artemia salina* lassen aber z. B. die Möglichkeit eines Milieueinflusses erkennen. Trotz dieser Einschränkungen gibt die Kenntnis der Konstanten a und b die wichtige Möglichkeit, die Stoffwechselgröße unter bestimmten Bedingungen durch zwei Zahlen zu charakterisieren.

Über die Größenabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs der Miesmuschel berichtete im Rahmen einer umfangreicheren Untersuchung vor kurzem ROTTHAUWE (1958). Er kam zu dem Schluß, daß der Grundumsatz von *Mytilus* der Oberflächenentwicklung parallel läuft. Außer dieser Arbeit von ROTTHAUWE liegen zu unserer Fragestellung noch die etwas widerspruchsvollen älteren Angaben von ZEUTHEN (1947) vor. Auf Seite 94 schreibt ZEUTHEN: „The metabolic rate decreases with increasing body size, however definitely less than

in many other animals.“ Ein Befund, der durch seine Abb. 28 bestätigt wird. Hier wird bei Zunahme des Stickstoffgehaltes von 1 mg auf 100 mg der Sauerstoffverbrauch etwa im Verhältnis 8:3 vermindert. In seiner Abb. 24 dagegen verhalten sich bei entsprechender Verminderung des Gewichtes die Sauerstoffverbrauchswerte wie 19:3. Leider gibt ZEUTHEN nur die graphischen Darstellungen seiner Ergebnisse, so daß eine zahlenmäßige Auswertung nicht möglich ist.

Technik

Die für die Klärung des Problems notwendige mathematische Bearbeitung des Zahlenmaterials erfordert möglichst zuverlässige Unterlagen. Geringfügige Fehler, die bei höheren Sauerstoffverbrauchswerten kaum ins Gewicht fallen, beeinflussen bei den kleinsten Tieren das Ergebnis grundlegend.

ROTHAUWE (1958) arbeitete mit einer polarographischen Sauerstoff-Bestimmungsmethode, die schon zu recht guten Ergebnissen führte. Immerhin erscheint die Technik noch recht kompliziert. Zweifellos würde eine elektrometrische Meßmethode für Atmungsuntersuchungen an Meeresorganismen einen sehr wesentlichen Fortschritt darstellen und es bleibt die Ausarbeitung eines möglichst einfachen Verfahrens ein erstrebenswertes Ziel.

ZEUTHEN (1947) untersuchte die Atmung der jüngsten Entwicklungsstadien und Larven von *Mytilus* mit der Taucher-Technik. Für die Messung der Atmung der größeren Muscheln verwandte er, ebenso wie ich, die Winklersche-Sauerstoffbestimmungsmethode. Dieser haftet zwar der Nachteil an, daß sie relativ viel Zeit für die einzelne Bestimmung erfordert, andererseits ist sie aber sehr exakt und dient bis heute noch immer zur Eichung aller anderen Sauerstoffbestimmungsverfahren.

Im Gegensatz zu ZEUTHEN aber, der in seinen Versuchen die Abnahme des Sauerstoffgehaltes durch die Atmung der Muscheln in einem geschlossenen Behälter bestimmte, arbeitete ich mit einem offenen System, bei dem die Differenz des Sauerstoffgehaltes in einem kontinuierlichen Wasserstrom, der über die Muscheln streicht, vor und nach dem Tierbehälter gemessen wird. Dieses Verfahren hat den Vorteil, von einem Versuchstier, ohne Unterbrechung, beliebig viele Werte erhalten zu können, ohne daß es durch die Messungen erheblich gestört wird. Die zu Anfang des Versuches oft überhöhten Werte für den Sauerstoffverbrauch zeigen, daß die Handhabung der Muscheln vor den Versuchen nicht ohne Einfluß auf ihre Atmungsgröße ist und daß sich erst nach einiger Zeit konstante Werte einstellen. Aus diesem Grunde begannen wir auch erst etwa zwei Stunden nach dem Einsetzen der Versuchstiere in die Apparatur mit den Messungen.

Diese Zeit wurde außerdem benötigt, um das Gleichgewicht zwischen Sauerstoffverbrauch und Sauerstoffzufuhr einzustellen. Bei dem Durchströmungsverfahren hängt die Zuverlässigkeit der Bestimmungen weitestgehend von der Konstanz der allgemeinen Bedingungen — Durchströmungsgeschwindigkeit, Sauerstoffgehalt des Wassers und Temperatur — ab. Da zwischen der Sauerstoffaufnahme durch das Versuchstier und dem Eintritt des Wassers in die zur Sauerstoffbestimmung dienende Winkler-Flasche eine nicht unerhebliche Zeitspanne liegt, wirken sich Änderungen in der Durchströmungsgeschwindigkeit oder im Sauerstoffverbrauch erst mit einiger Verzögerung

aus. Das Ausmaß dieser Verzögerung hängt von der Durchströmungsgeschwindigkeit und der Größe des Tierbehälters ab.

In den Grundzügen entspricht die geübte Meßtechnik dem 1955 entwickelten Verfahren, das aber in der Zwischenzeit in zahlreichen Einzelheiten Verbesserungen erfahren hat.

Ein gleichmäßiger Wasserstrom mit konstantem Gefälle wird in der Laboratoriums-Technik

1. entweder aus einem Überlauf entnommen. (Die Anwendung dieses Verfahrens war durch das Fehlen einer Seewasserleitung ausgeschlossen. Abgesehen davon kann bei ihm der Sauerstoffgehalt des Wassers schwanken).
2. durch Ausfluß aus einer Mariotteschen Flasche. Hierbei perlen Luftblasen durch den Wasservorrat, die ebenfalls den Sauerstoffgehalt ändern können. Außerdem ist der Ausfluß aus der Mariotteschen Flasche nicht über die ganze Versuchsdauer gleichmäßig.

Aus diesem Grunde arbeiteten wir mit dem schon früher (1958) beschriebenen Prinzip, das jetzt allen Anforderungen gerecht wird, nachdem es einige technische Verbesserungen erfahren hat. Hierbei fließt das Versuchswasser nicht direkt aus der Vorratsflasche in die Apparatur, sondern durch einen Heber in eine Niveauflasche (Abklärflasche) mit einem Abflußrohr am Boden. In dieser Niveauflasche wird die gewünschte Höhe des Wasserspiegels in folgender Weise eingestellt (Abb. 1).

Das Heberrohr, das das Wasser aus der Vorratsflasche (A) in die — praktischerweise etwas tiefer gestellte — Niveauflasche (B) leitet, ist durch die Bohrung eines luftdicht schließenden Gummistopfens geführt, dessen zweite Bohrung dem für die Funktion des Hebers erforderlichen Luftzuleitungsrohr dient. Die Luftzuleitung ist in die Niveauflasche geführt und endet dort in der gewünschten Höhe des Wasserspiegels. Sie wird durch das zufließende Wasser verschlossen, wenn dieses Niveau erreicht ist und freigegeben, wenn es unter dieses Niveau absinkt. Das so einleuchtende und einfache Prinzip gewährleistet aus verschiedenen Gründen keine befriedigende Konstanz des Wasserspiegels. Der wichtigste Fehler ist der, daß beim Verschuß Wasser in die Luftzuleitung eindringt, das beim Absinken des Wasserspiegels in der Niveauflasche in die Vorratsflasche zurückgesogen wird und hier den Sauerstoffgehalt ändern kann.

Aus diesem Grunde wurde das in die Niveauflasche ragende Ende der Luftzuleitung so weit gewählt (15 mm ϕ), daß in ihm beim Ansaugen der Luft nach Freigabe seiner Öffnung durch den sinkenden Wasserstand das angesaugte Wasser nicht mitgerissen wird, sondern neben der hochperlenden Luft in die Niveauflasche zurückfällt. Außerdem hatte das als „Niveaurohr“ (C) bezeichnete weite Rohr den Vorteil, daß die bei engeren Luftrohren störende Oberflächenspannung des Wassers praktisch ausgeschaltet war. Da in dem Niveaurohr die Flüssigkeit bis in die Höhe des Wasserspiegels in der Vorratsflasche ansteigt, muß es so lang sein, daß es über letzteren hinausreicht. Es war außerdem an seinem oberen Ende mit einer Erweiterung versehen, die durch den Luftstrom hochgetriebenes Wasser zurückhielt.

Da das Versuchswasser in der Niveauflasche bei dieser einfachen Ausführung selbst die Regulation des Wasserstandes übernimmt, kommt es in starkem Umfang mit der atmosphärischen Luft in Kontakt. Hierdurch ergaben sich unkontrollierbare Änderungen des Sauerstoffgehaltes im Wasser, vor allem nachdem durch die Vergrößerung des Durchmessers des Niveauröhres

die zur Regulation benötigte Flüssigkeitsmenge im Verhältnis zu dem Wasserinhalt in der Niveauflasche relativ groß wurde. Aus diesem Grunde überdeckten wir das Wasser in der Niveauflasche mit einer Schicht Paraffinöl, die so dick bemessen war, daß sie die Ventilfunktion übernehmen konnte. Durch seine geringere Oberflächenspannung ist das Öl hierzu auch besser geeignet als das Wasser. Die Paraffinölschicht erfüllt nebenher noch die Aufgabe, die ganze Wasseroberfläche in der Niveauflasche vor dem Kontakt mit der Luft zu schützen, so daß das aus dem Vorratsbehälter ausströmende Wasser ohne Berührung mit der Luft und den sich daraus ergebenden Störungsmöglichkeiten in die Tierbehälter eintritt.

Ist schon die in dieser Weise erreichte Konstanz des Flüssigkeitsspiegels in der Niveauflasche befriedigend, so wurde sie durch einen kleinen Kunstgriff noch weiter verbessert. Nach dem Verschuß der Luftzuleitung durch das in der Niveauflasche ansteigende Wasser entwickelt sich in der Vorratsflasche ein Unterdruck. Dieser wird sichtbar durch das Ansteigen des Paraffinöls in dem weiten Niveaurohr, das damit gleichzeitig jederzeit die ordnungsmäßige Funktion der Anlage kontrollieren läßt. Nach Freigabe der Luftzuleitung in der Niveauflasche reißt die jetzt plötzlich in großer Menge in die Vorratsflasche eindringende Luft leicht Flüssigkeit mit sich und es ergeben sich verschiedene Störungen der Regulation. Um diesen plötzlichen Lufteinbruch in die Vorratsflasche zu vermeiden, schalten wir in die Luftzuleitung — zwischen Niveaurohr und Vorratsflasche — ein wenige cm langes Stück einer dünnen Kapillare (d) ein, die den Luftstrom abbremst. Mit dieser Verbesserung wurden die Schwankungen des Wasserspiegels in der Niveauflasche während der ganzen Versuchsdauer auf wenige Millimeter reduziert, die bei der Höhe des Gefälles — ca. 0,80 m — keine Rolle mehr spielen. Mit den geschilderten Verbesserungen dürfte das beschriebene Verfahren — ganz abgesehen von seiner Einfachheit und Betriebssicherheit — alle berechtigten Forderungen erfüllen.

In unserer Anlage war durch den Gummistopfen auf der Vorratsflasche noch ein drittes Rohr geführt, das am Boden der Vorratsflasche mit einem Durchlüfterstein endet. Hierdurch war die Möglichkeit gegeben, in der Vorratsflasche selbst — durch Einleiten von Luft oder Bombenstickstoff — den Sauerstoffgehalt des Versuchswassers zu ändern. (Vorsicht! Beim Einleiten von Gasen durch dieses Rohr darf der Heber nicht in Betrieb sein! Es ist aber nicht erforderlich, das Rohr für die Gaseinleitung während der Versuche zu verschließen.)

Aus der erhöht aufgestellten Vorrats- bzw. Niveauflasche lief das Versuchswasser durch ein Glasrohr in die eigentliche Atmungsapparatur (Abb. 2). In den Verlauf des Rohres war ein Glashahn (F) eingeschaltet, mit dem die Geschwindigkeit des Wasserstromes reguliert werden konnte. Vor dem Regulierhahn war seitlich an das Rohr ein Glashahn angeschmolzen, durch den Wasserproben direkt aus der Niveauflasche entnommen werden konnten. Diese Maßnahme erwies sich aus dem Grunde als vorteilhaft, weil sie gestattete, die Konstanz des Sauerstoffgehaltes in der Vorratsflasche zu kontrollieren. Da auch noch einmal am Ende der Leitungen in der Apparatur Kontrollen entnommen werden, ließen sich gegebenenfalls Störungen leichter lokalisieren.

Aus der Zuleitung gelangte das einströmende Wasser in die Temperierschlange (G), in der es die Temperatur des Wasserbades annahm. Die Tem-

perierschlange war ein in einer Ebene aufgewundenes Glasrohr von etwa 1,80 m Länge. Anfang und Ende der Temperierschlange waren miteinander verschmolzen, um sie mechanisch widerstandsfähiger zu machen. Die einfache Temperierschlange ließ sich bei geringem Raumbedarf leicht an dem einfachen Blechgestell befestigen, das auch das anschließende Verteilerrohr und die Tierbehälter trug. Das Gestell wurde mit den daran befestigten Teilen als Ganzes in den Thermostaten eingehängt. Das schon genannte Verteilerrohr trug oben sechs kapillare Normalschliffe ($7,5 \times 16$), auf die die Tierbehälter leicht aufgesetzt werden konnten. Es lag in einer Metallrinne über der Temperierschlange. Der letzte Abzweig des Verteilerrohres trug eine Ableitung,

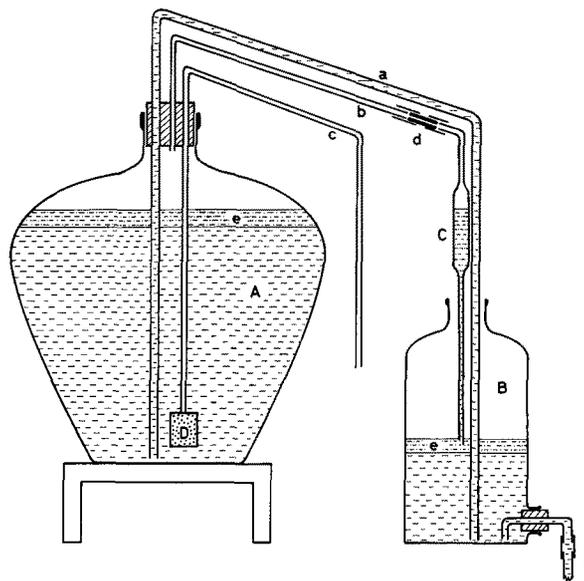


Abb. 1. Niveau-Regulation für konstanten Wasserzufluß

A Seewasservorrat. B Niveauflasche. C Niveaurohr zur Einstellung des Niveau in B. D Durchlüfterstein. a Heberrohr. b Rohr für Luftzufuhr. c Luftzuleitung. Die Luftleitungen b und c bestehen bis auf die Durchführung durch die Stopfen aus Gummischlauch. d Kapillare. e Paraffinöl. f Ableitungsrohr

die ohne Zwischenschaltung eines Tierbehälters in eine Winkler-Flasche führte. Diese Kontrollableitung diente zur Bestimmung des Sauerstoffgehaltes in dem Wasser, das den Tierbehältern zuströmte.

Die Tierbehälter waren oben abgerundete Zylinder, deren Kuppe den Ablauf trug. Die weite untere Öffnung war mit einem Gummistöpsel verschlossen, durch dessen zentrale Bohrung das Zuleitungsrohr führte. Dieses besaß an seinem unteren Ende einen kapillaren Normalschliff, mit dessen Hilfe das Tiergefäß auf das Verteilerrohr aufgesetzt wurde. Das obere Ende der Zuleitung, über dem Stöpsel im Tiergefäß, war eine dünne Kapillare (ca. 0,5 mm Lumen), die oberhalb des Stöpsels senkrecht abgelenkt und dessen Ende noch einmal in der Ebene des Behälter-Bodens abgewinkelt war. Hierdurch wurde erreicht, daß der austretende Wasserstrahl tangential die Behälterwandung trifft und damit die Wassermasse in dem Tierbehälter in Rotation versetzt. Auf diese Weise war die Ausbildung einer direkten Strömung von der Eintritts- zur Austrittsöffnung am anderen Ende verhindert und die Füllung des Tierbehälters mit dem zuströmenden Wasser erfolgte

vom Boden des Behälters aus, auf dem die abgewinkelte Kapillare lag. Hierdurch erübrigte sich eine zusätzliche Durchmischung des Wassers in den Behältern. Die Kapillaren am Ende der Zuströmungsröhren hatten außer der Funktion, das Wasser durch die hohe Auströmungsgeschwindigkeit in Rotation zu versetzen, noch die weitere Aufgabe, als Bremsen zur groben Regu-

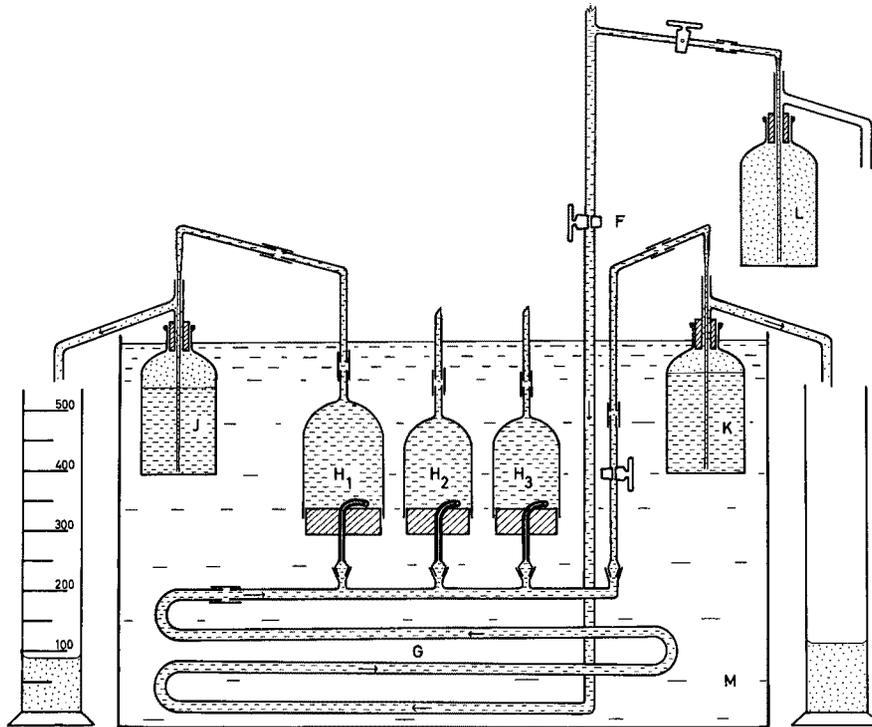


Abb. 2. Atmungsapparatur

F Hahn zur Regulierung der Wasserzufuhr. G Temperierschlange. H_1 — H_3 Tierbehälter. J Winkler-Flasche zur Atmungsmessung. K Winkler-Flasche zur Kontrollbestimmung des Sauerstoffgehaltes im Versuch. L Winkler-Flasche zur Probeentnahme aus der Seewasserzuleitung. (Das Seewasser ist durch eine enge Schraffierung angedeutet. Punktiert ist in J—L die Fluorescenzlösung in Süßwasser, die durch das Seewasser verdrängt wird.) M Thermostat. (Rührer und Temperaturregulation sind nicht eingezeichnet.)

lierung des Wasserdurchstromes zu dienen. Die Feinregulierung erfolgte durch den oben erwähnten Hahn in der Zuleitung. Auch in die Kontrolle ohne Tierbehälter war eine entsprechende Kapillare eingeschaltet, um die Durchströmungsgeschwindigkeit in der gleichen Größenordnung wie bei den Tierbehältern zu halten.

Die Tierbehälter waren jeweils der Größe der Muscheln angepaßt, ihr Inhalt betrug etwa 10 ml für die kleinsten und 160 ml für die größten Muscheln. Die Versuchstiere lagen freibeweglich in den Behältern, die mit Hilfe von Gummibändern auf dem Verteilerrohr festgehalten wurden.

Das die Tierbehälter aus dem oberen Stutzen verlassende Wasser strömte durch ein doppelt gebogenes Rohr, das oberhalb der Thermostatenflüssigkeit lag, in die einzelnen Winkler-Flaschen. In den Verlauf dieses Rohres waren zwei elastische PVC-Schlauch-Verbindungen eingeschaltet, um der Ableitung die nötige Beweglichkeit beim Wechseln der Winkler-Flasche zu geben. Das

in die Winkler-Flasche hineinragende Ende des Rohres war nur etwa 2 bis 3 mm stark (äußerer Durchmesser), damit beim Auswechseln der Flaschen der Wasserstand in ihnen nicht zu stark absank.

Auf die einzelnen Winkler-Flaschen wurden mit Hilfe von durchbohrten Gummistopfen Ablaufrohre gesetzt, die weit genug waren, um bequem die Zuleitungsrohre durchführen zu können, und die seitlich einen Ablauf besaßen, der über die Wand des Thermostaten hinausragte und hier nach unten abgelenkt war. Unter diesen Ablaufrohren standen während des Versuches Meßzylinder, in denen das abfließende Wasser zur Bestimmung der Durchströmungsgeschwindigkeit aufgefangen wurde. Je nach Größe der Versuchstiere schwankte die Durchströmungsgeschwindigkeit zwischen etwa 100 ml/h und 800 ml/h.

Auch die Winkler-Flaschen waren auf einer einfachen Metallbank, die im Thermostaten aufgehängt war, in dem Thermostatenbad untergebracht. Es geschah dies einmal, um eine Erwärmung des Inhalts der Flaschen durch die wärmere Zimmerluft zu verhindern. Hierbei kann gegebenenfalls ein Teil des Sauerstoffs ausgetrieben werden, der dadurch der Bestimmung entgeht. Zum anderen waren hierdurch Differenzen des Sauerstoffgehaltes der einzelnen Proben durch die thermische Ausdehnung des Wassers in den Winkler-Flaschen ausgeschaltet.

Ganz besonderen Wert legten wir bei unseren Versuchen auf die Konstanz des Sauerstoffgehaltes des Versuchswassers während der Versuche und auf seine möglichst genaue Bestimmung. Aus diesem Grunde wurde bei jedem Versuch mindestens je eine Probe zu Anfang und Ende direkt aus der Niveauflasche entnommen und außerdem noch parallel zu jeder einzelnen Versuchsreihe eine Probe vom Verteilerrohr. Bei einwandfrei geglückten Messungen mußten die Werte für den Sauerstoffgehalt in den gegebenen Grenzen identisch sein. Sie wurden als zufriedenstellend angesehen, wenn die Abweichungen vom Mittelwert nicht mehr als etwa ± 25 cmm/Liter betrugten, d. h. etwa 0,5 %. Abgesehen von der Erkennung und Lokalisierung von Fehlern in der Apparatur, ließen sich auch leicht eventuelle Fehltitrationen erkennen.

Der durch die große Zahl der Kontrollen relativ exakt festzulegende Sauerstoffgehalt des Versuchswassers ergab dann auch für die weiteren Berechnungen eine gesicherte Grundlage.

Die Winkler-Flaschen, die für die einzelnen Bestimmungen unter die Ableitungsrohre gesetzt wurden, füllten wir zuvor mit einer verdünnten Lösung von Fluorescein in Leitungswasser. Es geschah, damit die Flaschen in dem Thermostatenbad keinen Auftrieb mehr hatten und sich ohne Schwierigkeiten auf die erwähnte Metallbank stellen ließen. Wichtiger war aber, daß die spezifisch leichtere Fluoresceinlösung sich über das zuströmende Seewasser aus der Apparatur schiebt. Hierdurch war dessen Berührung mit der atmosphärischen Luft verhindert. Es erübrigte sich hiermit der bei den üblichen Anordnungen notwendige Durchfluß eines mehrfachen Flascheninhaltes, der nach meinen Erfahrungen nicht die Gewähr dafür bietet, daß die Probe in der Flasche exakt den wirklichen Sauerstoffgehalt des zuströmenden Wassers besitzt. Der zugesetzte Farbstoff ließ mühelos den Augenblick erkennen, an dem das Süßwasser durch das zuströmende Seewasser verdrängt war*).

*) Für Versuche mit Süßwasser kann man die Flaschen mit verdünntem Alkohol füllen, der sich ebenso über das zuströmende Wasser schiebt, oder gegebenenfalls auch mit Schwebzinn.

Bei der Vielzahl der durchzuführenden Winkler-Bestimmungen legten wir größten Wert darauf, die hierfür benötigte Zeit auf ein Mindestmaß zu verringern. Die sonst übliche Verwendung von Pipetten für den Zusatz der benötigten Chemikalien ersetzten wir dadurch, daß wir die Lösungen (Mangansulfat und jodhaltige Natronlauge) aus einfachen Büretten von etwa 5 ml Inhalt entnahmen, deren Auslauf in ein langes dünnes Rohr ausgezogen war,

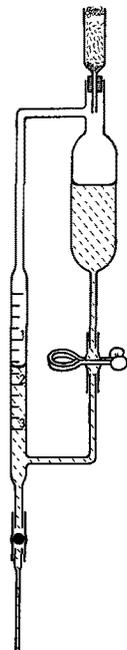


Abb. 3. Abfüllbürette für Winkler-Reagenzien

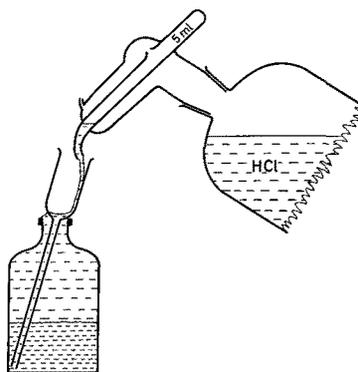


Abb. 4. Einfüllung der Salzsäure mit einem Kippautomaten

das in genügende Tiefe der Flasche eintauchte. Die Büretten waren mit einem Vorratsbehälter versehen, so daß sie schnell aufgefüllt werden konnten. Am besten bewährte sich die in Abb. 3 gezeichnete Form. Ein oben aufgesetzter Behälter mit Natronkalk verhinderte, vor allem bei der Natronlauge, die Störung durch atmosphärische Kohlensäure. Bei diesen Büretten bewährten sich Glashähne nicht, da sie sich festsetzten. Wir benutzten Gummischläuche mit einer einliegenden Glaskugel, die durch einen leichten Druck auf die Glaskugel eine sehr exakte Einfüllung der Lösungen gestatten. Auf exakte Zummessung dieser beiden Lösungen muß man großen Wert legen, wenn man zuverlässige Ergebnisse erzielen will.

Weniger kritisch ist die Zufüllung der Säure zur Auflösung des gebildeten Niederschlages, die wir mit Hilfe eines der käuflichen Kippautomaten vornahmen. Um die Salzsäure der Vorschrift entsprechend auf den Boden der Flasche zu bringen, führten wir ein oben trichterförmig erweitertes Rohr in die Flasche, durch das sich mühelos diese Forderung erfüllen ließ (Abb. 4). Die zum Auflösen verwendete konzentrierte Salzsäure verdünnten wir mit einem Drittel Volumen Wasser, da das Arbeiten mit der ganz konzentrierten Säure unangenehm ist.

Die Titration erfolgte mit einer $n/100$ Natrium-Thiosulfat-Lösung aus einer automatischen Bürette. Als Indikator bewährte sich hierbei eine 2%ige

Polyviol-Lösung, von der wir 2 ml auf eine 100-ml-Flasche verwendeten. Es wurde stets der ganze Flascheninhalt titriert. Wir füllten den Flascheninhalt in den mit einem Magnetrührer durchmischten Kolben, ohne die einzelne Flasche mit destilliertem Wasser quantitativ auszuspülen. Wir verfahren vielmehr in der Weise, daß wir den abgefüllten Inhalt bis nahe an den Umschlagspunkt titrierten, dann wurde er noch einmal in die Flasche zurückgeschüttet, um die noch darin enthaltenen Jodreste zu erfassen. Anschließend wurde der Flascheninhalt wieder in den Titrierkolben zurückgefüllt und erst jetzt die Titration bis zum Endpunkt durchgeführt. Wir erhielten auf diese Weise ausgezeichnet übereinstimmende Ergebnisse.

Die Berechnung des Sauerstoffverbrauchs erfolgte aus der Differenz des Sauerstoffgehaltes je Liter von zu- und abströmendem Wasser unter Berücksichtigung der Durchströmungsgeschwindigkeit nach der Formel:

$$\begin{aligned} \text{O}_2\text{-Verbrauch/h} &= (\text{O}_{2\text{zufl.}} - \text{O}_{2\text{abfl.}}) \cdot \text{Durchfluß/h} & (3) \\ (\text{O}_{2\text{zufl.}} &= \text{Sauerstoffgehalt des Wassers an der Kontrolleitung}) \\ (\text{O}_{2\text{abfl.}} &= \text{Sauerstoffgehalt bei den einzelnen Tiergefäßen.}) \end{aligned}$$

Bei den Atmungsmessungen störte sehr, daß das Seewasser ein guter Nährboden für Bakterien ist. Hierdurch bilden sich auf der Oberfläche der Leitungen und Gefäße Bakterienüberzüge, die durch regelmäßiges Auswaschen der gesamten Apparatur mit einer etwa 10⁰/oigen Salzsäure abgetötet wurden. Noch störender erwies sich bei den Versuchen die erhebliche Sauerstoffzehrung, die das in Hamburg einige Zeit gelagerte natürliche Seewasser, das bei allen Versuchen zur Verwendung kam, durch Bakterienentwicklung aufwies. Es wurde daher stets nur sterilisiertes Wasser zu den Versuchen verwendet. Bei frischem Seewasser genügte hierfür eine einfache Filtration durch ein Seitz-Filter Nr. 3 oder besser noch Nr. 5. In Hamburg sterilisierten wir zusätzlich das Seewasser durch kurzfristige Erhitzung auf ca. 85° C, die das Seewasser nicht merklich in seinen Eigenschaften verändert. Für die erheblichen Seewassermengen, die für die täglichen Versuche gebraucht wurden, entwickelten wir die in Abb. 5 schematisch dargestellte Apparatur, die kontinuierlich arbeitet, vollkommen aus Glas gearbeitet ist und durch Anwendung des Gegenstromprinzips eine rationelle Wärmeausnutzung ergibt. Das Gerät arbeitet in folgender Weise:

Aus einer hochgestellten Vorratsflasche gelangt das Seewasser zunächst in den Vorwärmbehälter A. In diesem befindet sich eine Glasspirale, durch die das soeben erhitzte Wasser abfließt und seinen Wärmeinhalt an das neu zuströmende Wasser abgibt. Das so vorgewärmte Wasser tritt von hier aus in die Glasspirale ein, die in dem Dampfbehälter B liegt, der mit kochendem Wasserdampf gefüllt ist, der im Kolben C durch eine untergestellte Flamme entwickelt wird. Hier erfolgt die Erhitzung des durchströmenden Wassers auf die gewünschte Temperatur, die man bei dem ausströmenden Wasser an dem Thermometer kontrollieren kann. Vom Thermometer kommend tritt das Wasser dann in die schon erwähnte Spirale im Vorwärmbehälter, wo es den größten Teil seines Wärmeinhaltes abgibt. Durch den Vorwärmbehälter läuft außerdem noch der Ausgang des Dampfbehälters, wodurch auch die hier entweichende Wärme noch ausgenutzt wird. Zur endgültigen Abkühlung leiten wir dann das durch einen seitlichen Stutzen austretende Wasser noch durch die Spirale eines Dimrothkühlers D, der mit fließendem Leitungswasser gekühlt wird.

Das Gerät gestattet in der vorliegenden Form einen Durchsatz von 5 bis 7 Liter Seewasser in der Stunde. Die nur kurzdauernde Erhitzung des Seewassers scheint, abgesehen von dem Austritt von Sauerstoff und Stickstoff, keine nennenswerten Änderungen zu bewirken. Diese Gase werden durch anschließende Durchströmung mit Luft wieder ersetzt.

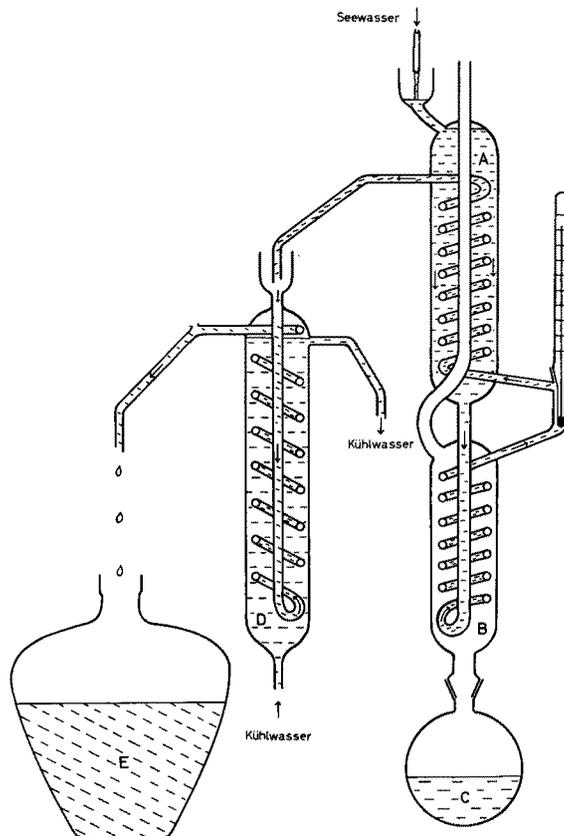


Abb. 5. Einrichtung zur kontinuierlichen Hitzesterilisation des Seewassers
A Vorwärmbehälter. B Erhitzer. C Dampfentwickler. D Kühlung. E steriles Seewasser (Arbeitsweise im Text erläutert).

Das Gerät arbeitet praktisch wartungsfrei. Auch das Wasser in dem Siedebehälter braucht nur alle paar Wochen nachgefüllt zu werden. Es enthielt einige Siedesteinchen, um ohne Siedeverzüge eine regelmäßige Dampfbildung zu garantieren.

Die für die Versuche benötigten Muscheln wurden aus List auf Sylt bezogen und im Keller des Instituts bis zu ihrer Verwendung im Versuch in durchlüfteten Aquarien gehalten. Die Temperatur in diesem Raum schwankte im Verlauf des Jahres zwischen etwa 12° C und 18° C. Die in dieser Arbeit beschriebenen Messungen erfolgten bei 15° C. Durch Verwendung der 1957 beschriebenen Kühlregulation konnte diese Temperatur außerordentlich exakt eingehalten werden. Es erwies sich übrigens als zweckmäßig, die Muscheln bevor sie in die Versuche kamen, in Einzelbehältern zu isolieren, sie ergaben dann von Versuchsbeginn an gleichmäßigere Werte.

Berechnung der Versuchsergebnisse

Für die Auswertung der Versuche war die Kenntnis des Weichkörpergewichtes der Muscheln von wesentlicher Bedeutung. Bei den Muscheln bereitet dessen Bestimmung gewisse Schwierigkeiten. LUDWIG und KRYWIENCZIK (1952) haben sich bei ihren Untersuchungen an *Dreissensia* mit der Bestimmung der Schalenlänge begnügt und auf sie dann die Größe des Sauerstoffverbrauches bezogen. Da auch für andere Probleme die Kenntnis der Atmungsgröße je Gewichtseinheit lebender Substanz wichtig ist, haben wir das Weichkörpergewicht nach dem Verfahren von FLORKIN (1938) bestimmt. Zu diesem Zweck wurde zwischen die Schalen der Muschel ein kleiner Metallkeil getrieben und das in der Mantelhöhle enthaltene Wasser ausgeschleudert. Bei der Miesmuschel ist dieses Verfahren gut anzuwenden, da man die Schalen leicht etwas gegeneinander verschieben und dann den Keil zwischen die Schalen zwängen kann. Anschließend bestimmten wir das Gewicht der von dem

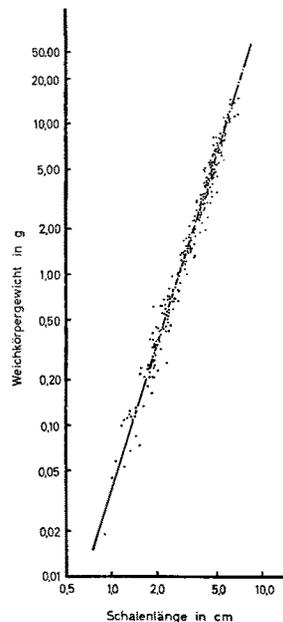


Abb. 6. Korrelation zwischen Schalenlänge und Weichkörpergewicht
(Das Wachstum von *Mytilus* erfolgt in dem gesamten erfaßten Gewichtsbereich isometrisch.
Steigungswinkel der Ausgleichsgeraden $73,1^\circ$ — für $g = a \cdot l^3$ erwartet $71,5^\circ$)

Mantelhöhlenwasser befreiten Gesamtmuschel und warfen sie dann zur Abtötung in kochendes Wasser. Aus der nun weitklaffenden Muschel wurde der Weichkörper entfernt und sein Gewicht aus der Differenz zwischen Gesamtgewicht und Schalengewicht bestimmt. Die gleichmäßige Korrelation zwischen Weichkörpergewicht und Schalenlänge, wie sie Abb. 6 zeigt, spricht für die Zuverlässigkeit des angewandten Verfahrens.

Zur Berechnung des Korrelationskoeffizienten benutzten wir die Formel:

$$b = \frac{\sum \log x \cdot y - \frac{\sum \log x \cdot \sum \log y}{N}}{\sum \log x^2 - \frac{(\sum \log x)^2}{N}} \quad (4)$$

In dieser Formel ist $b = \text{Tangens des Steigungswinkels}$, $x = \text{Weichkörpergewicht}$, $y = \text{Sauerstoffverbrauch}$ und $N = \text{Anzahl der Wertpaare}$. Die Sauerstoffsverbrauchswerte, mit denen wir arbeiteten, waren stets die Mittelwerte aus ca. 6—20 Messungen für die einzelnen Versuchstiere. Technisch führten wir die Berechnung mit Tabellen in folgender Form durch:

Tabelle 1
Logarithmen

Gewicht in g	Sauerstoff- verbrauch je Std.	Gewicht x	Sauerstoff- verbrauch y	x^2	$x \cdot y$
8,07	822,00	0,9069	2,9149	0,8225	2,6435
3,39	300,00	0,5302	2,4771	0,2811	1,3134
7,92	706,00	0,8987	2,8488	0,8077	2,5602
2,96	172,00	0,4713	2,2355	0,2221	1,0536
10,54	780,00	1,0228	2,8921	1,0461	2,9580
4,09	358,00	0,6117	2,5539	0,3742	1,5622
11,15	749,00	1,0473	2,8745	1,0968	3,0105
3,37	244,00	0,5276	2,3874	0,2784	1,2596
4,31	381,00	0,6345	2,5809	0,4026	1,6376
8,78	745,00	0,9435	2,8722	0,8902	2,7099
8,37	715,00	0,9227	2,8543	0,8514	2,6337
3,50	367,00	0,5441	2,5647	0,2960	1,3955
N = 12		9,0613	32,0563	7,3691	24,7377

$$b = \frac{24,7377 - \frac{290,4718}{12}}{7,3691 - \frac{82,1072}{12}} = 1,009 \quad \text{Steigungswinkel} = 45,25^\circ$$

$$\bar{x} = \frac{9,0613}{12} = 0,7551 \quad \bar{y} = \frac{32,0563}{12} = 2,6714 \quad b = 1,009$$

$$\log a = 2,6714 - 1,009 \cdot 0,7551 = 1,9095$$

$$a = 81,18$$

Zur Berechnung von a benutzen wir die Gleichung (2), in der wir für die Werte von x und y das geometrische Mittel einsetzen. Die Gleichung hat dann folgendes Aussehen:

$$\log a = \frac{\sum \log y - b \cdot \sum \log x}{N} \quad (5)$$

Die mathematische Berechnung des Steigungswinkels führt nicht immer zu Werten, die mit den Versuchsergebnissen voll übereinstimmen, da einzelne, stärker aus dem Rahmen fallende Werte, das Resultat unverhältnismäßig stark belasten können. Hier erweist sich gegebenenfalls die nach Augenmaß gezogene Gerade im doppelt logarithmisch unterteilten Koordinatensystem überlegen. Um subjektive Einflüsse auszuschalten, wurde von letzterem Verfahren trotzdem abgesehen.

Wenn ZEUTHEN seine Atmungsversuche auf den Stickstoffgehalt bezog, so war das für seine weitreichende Fragestellung günstiger, da er sonst für Coelenteraten sicher unbrauchbar niedrige Werte gefunden hätte. Da aber der Stickstoffgehalt innerhalb des Schwankungsbereiches der Atmungswerte für die einzelne Tierart als konstant angesehen werden kann, bevorzugte ich, in Übereinstimmung mit den meisten anderen Autoren, das Weichkörpergewicht als Bezugsgröße.

Versuchsergebnisse

Obwohl bei Muscheln mit erheblichen Ortsveränderungen nicht zu rechnen ist, berichten die über die Atmung von *Mytilus edulis* vorliegenden Untersuchungen von einer sehr großen Schwankungsbreite der erhaltenen Werte. Diese Erscheinung wird auf zeitweiligen Verschuß der Schalen während der Messung zurückgeführt. Um diese vermutliche Störung auszuschalten, haben daher manche Autoren Holzkeile zwischen die Schalen geschoben oder sogar den Schließmuskel durchschnitten (LAGERSPETZ, K. und SIRRKA, A., 1959). Auf solche Maßnahmen haben wir in unseren Versuchen verzichtet, da normalerweise die Muscheln in ihren Atmungsbehältern während der ganzen Versuchsdauer deutlich sichtbar geöffnet blieben und sich auch nicht durch die notwendigen Hantierungen an der Apparatur stören ließen.

Es ergab sich aber, daß mit fortschreitender Verbesserung der Versuchstechnik die für den Sauerstoffverbrauch gefundenen Werte gleichmäßiger wurden und die Schwankungen im allgemeinen später nicht mehr über das Maß hinausgingen, das man auch bei Atmungsmessungen an anderen Objekten findet. Die bleibenden Schwankungen dürften durch Änderungen der Aktivität der Tiere während des Versuchs bedingt sein. Sichtbar wurde solche Aktivität durch Ortsveränderungen im Behälter. Vor allem bei kleineren Muscheln waren Wanderungen regelmäßig zu beobachten. Daneben muß man aber auch noch mit äußerlich nicht erkennbaren Änderungen der Cilientätigkeit im Innern der Muschel rechnen.

Es ist aber zu beachten, daß auch Lageänderungen der Muscheln an sich einen Einfluß auf die Meßwerte haben können. In dem wohl kaum realisierbaren Fall, daß die Füllung des Tierbehälters mit dem zuströmenden frischen Wasser vollkommen gleichmäßig vom Boden her erfolgt, wären Lage- und Ortsveränderungen der Muscheln ohne Einfluß. Unter den gegebenen Umständen können aber im Grenzfall die Muscheln in einen toten Winkel gelangen, der von der Wasserströmung nicht erreicht wird. In diesem Falle würde sich auch keine Änderung im Sauerstoffgehalt des durchströmenden Wassers ergeben. Zu einem späteren Zeitpunkt wird dann umgekehrt die hohe Sauerstoffabnahme in diesem toten Winkel einen überhöhten Sauerstoffverbrauch vortäuschen.

Jede Lageveränderung des Versuchstieres kann also eine scheinbare Änderung des Sauerstoffverbrauches ergeben. Ausgeglichen wurde diese Fehlerquelle dadurch, daß wir für die Sauerstoffbestimmung größere Wasserproben — Winkler-Flaschen von etwa 120 ccm Inhalt — benutzten und durch die Mittelwertbildung aus einer größeren Zahl von aufeinanderfolgenden Messungen. Hierdurch dürften auch die vorübergehenden reellen Schwankungen des Sauerstoffverbrauches ausgeglichen werden. Wir begnügten uns daher in keinem Fall mit einzelnen Bestimmungen, sondern bildeten für die Auswertung einen Mittelwert aus etwa 6—12 Einzelmessungen, die an zwei oder auch mehr aufeinanderfolgenden Tagen gewonnen wurden. Da zwischen diesen Versuchen die Muscheln der Apparatur entnommen wurden, handelte es sich also um Werte aus grundsätzlich verschiedenen Messungen mit verschiedenen Durchströmungsgeschwindigkeiten. Es ergaben sich hierbei im allgemeinen aber befriedigend übereinstimmende Ergebnisse für die verschiedenen Tage.

Wenn auch auf diese Weise für die einzelnen Individuen Werte erhalten wurden, die in relativ engen Grenzen schwankten, so gilt das nicht für die verschiedenen Muscheln aus dem gleichen Material, die unter identischen Bedingungen gehalten wurden. Hier konnte die Atmung zweier Muscheln von gleicher Größe um 100% oder noch mehr differieren. Hieraus ergeben sich naturgemäß sehr erhebliche Schwierigkeiten für eine genauere physiologische

Tabelle 2

Datum 1959	Weichkörper- Gewicht in g	größte Länge in cm	Durchschnittl. O ₂ -Verbrauch in cmm/h	Schwankungs- breite	Zahl der Messungen	Durchschnittl. O ₂ -Verbrauch in cmm/g/h
IV.	0,24	1,60	19	14—33	5	80
IV.	0,32	1,97	20	0—40	11	60
IV.	0,33	1,90	27	24—31	4	81
IV.	0,41	1,91	56	15—225	12	138
IV.	0,42	2,34	23	1—35	11	54
IV.	0,46	2,50	35	12—51	5	76
IV.	0,62	2,14	36	13—66	12	58
IV.	0,63	2,30	22	0—33	4	34
IV.	0,68	2,40	24	17—28	5	36
IV.	0,70	2,50	38	20—46	4	55
IV.	0,71	2,40	52	42—61	5	73
IV.	0,76	2,60	63	33—94	12	83
IV.	0,79	2,60	51	42—56	4	64
IV.	0,88	2,90	74	45—109	4	84
IV.	1,09	3,10	56	48—62	5	51
IV.	1,76	3,41	112	43—169	13	63
IV.	1,91	3,93	144	68—172	14	65
IV.	2,32	3,83	163	132—197	10	70
IV.	2,32	3,78	214	191—242	7	92
IV.	2,38	4,47	370	289—434	6	155
IV.	2,43	3,93	280	236—389	13	115
IV.	2,53	3,78	203	170—217	10	80
IV.	3,01	4,21	383	367—395	4	127
IV.	3,20	4,22	410	386—439	7	128
IV.	3,55	4,68	229	169—339	10	65
IV.	3,82	4,58	180	116—244	11	47
IV.	4,68	4,52	255	238—280	10	54
IV.	5,73	4,62	490	409—571	9	86
IV.	6,51	5,25	340	254—507	13	52
IV.	7,51	5,53	187	122—239	13	25
IV.	11,36	6,09	332	217—438	14	29
IV.	13,89	6,65	519	392—598	7	37

Analyse. Man gewinnt bei den Versuchen den Eindruck, daß die Atmungsgröße von *Mytilus edulis* sehr labil ist und durch die verschiedensten Faktoren, die wir im einzelnen noch nicht übersehen, beeinflußt werden kann.

Zu diesen Schwankungen kommen dann noch die schon durch die Untersuchungen von BRUCE (1926) aufgedeckten jahreszeitlichen Veränderungen der Atmungsgröße, die sich auch in unseren Messungen deutlich zeigten. Ihre Ursachen werden später (Seite 146) besprochen. Wie weit diese jahreszeitlichen Schwankungen in unseren Messungen ganz unverfälscht zu Tage traten, vermag ich nicht zu sagen, da die aus List stammenden Muscheln vor den Ver-

suchen in Hamburg bis zu 3 Wochen gehältert waren und bei der Hälterung sich auch keine konstante Temperatur einhalten ließ. Das Problem der Temperaturadaptation von *Mytilus edulis* muß einer gesonderten Untersuchung vorbehalten bleiben. In Kontrollversuchen zeigte sich indessen, daß die Atmung hungernder Muscheln unter den gegebenen Bedingungen über längere Zeit recht konstant bleibt.

Bei den vorliegenden Messungen interessierte zunächst die Form der Größenabhängigkeit des Stoffwechsels, deren Kenntnis für alle weiteren Untersuchungen von grundlegender Bedeutung ist. Wegen der aufgezeigten jahreszeitlichen Änderungen der Atmung begnügten wir uns nicht mit einer einzelnen Versuchsserie, sondern führten Messungen während des ganzen Jahres durch. Die große Zahl von Einzelwerten macht eine Veröffentlichung der ganzen Unterlagen unmöglich. Ausführlichere Zahlenangaben sind nur für die Versuche vom April 1959 in Tabelle 2 wiedergegeben. Es ist etwa die gleiche Zeit, auf die sich die Werte von ROTHAUWE beziehen. Für die übrigen Monate sind in Tabelle 3 nur die hier interessierenden Größen: a = O_2 -Verbrauch einer Muschel von 1 g Körpergewicht und b = Exponent der allometrischen Gleichung sowie die zugehörigen Steigungswinkel der Ausgleichsgeraden angegeben.

Tabelle 3

	O_2 -Verbrauch/h a von 1 g einer Muschel	Exponent b d. allometr. Gleichung	berechneter α Steigungswinkel d. Ausgleichsgeraden	Zahl der Individuen	Gewichtsspanne Angabe in g	Gewichtsverhältnis
Januar 1960	76,5	0,79	38,4	50	0,0189— 8,34	1 : 441
Februar 1960	86,9	0,89	41,7	29	0,1402— 9,22	1 : 66
März 1959	104,9	0,93	43,0	14	0,058 —11,70	1 : 202
April 1959	68,9	0,91	42,2	32	0,2365—13,89	1 : 59
Mai 1959	72,0	0,77	37,7	22	1,890 —13,465	1 : 7
Juni 1959	—	—	—	—	—	—
Juli 1959	43,0	0,88	41,2	19	0,1071— 7,310	1 : 68
August 1959	64,0	0,70	35,0	14	0,4418—23,110	1 : 52
September 1959	—	—	—	—	—	—
Oktober 1959	60,7	0,93	42,9	34	0,1053—10,330	1 : 98
November 1959	55,0	0,73	36,1	39	0,2111—18,985	1 : 90
Dezember 1959	70,0	0,83	39,7	44	0,1808—11,040	1 : 61

Wie die Tabelle 3 zeigt, schwanken die Werte für b in den verschiedenen Monaten in dem weiten Bereich zwischen 0,70 und 0,93. Der Sauerstoffverbrauch von *Mytilus* zeigt demnach weder eine reine Oberflächenproportionalität noch eine reine Gewichtsproportionalität. In diesen Fällen würde man Werte erwarten, die entweder um den Wert 0,67 oder um den Wert 1,0 verteilt wären. Offensichtlich haben wir es mit einer Funktion zu tun, die zwischen diesen beiden Grenzfällen liegt. In der Mehrzahl der Fälle nähert sich jedoch der Exponent mehr einer Gewichtsproportionalität. Nur die Exponenten vom August und November kommen einer oberflächenproportionalen Atmung nahe. Die nach Augenmaß gezeichneten Ausgleichsgeraden stimmen in allen Fällen weitgehend mit den berechneten überein, so daß wir letztere unseren

Betrachtungen zugrunde legen können. Wir müssen also tatsächlich mit einer starken Streuung des Exponenten b rechnen, der offensichtlich nicht ganz eindeutig festzulegen ist. Vermutlich liegt sein Wert in der Nähe von 0,8.

Teilweise scheint für die Streuung der Werte von b der Umstand eine Rolle zu spielen, daß bei den Muscheln mit einem Weichkörpergewicht von mehr als 10 g die Atmung nicht mehr in dem gleichen Maße ansteigt wie bei

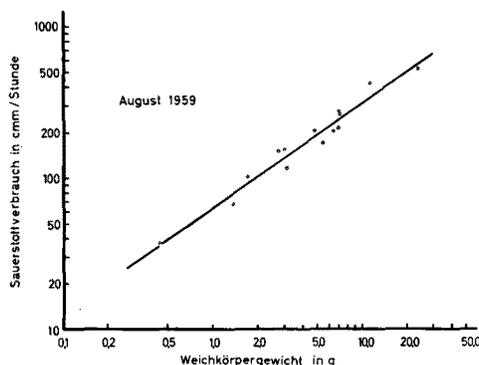


Abb. 7. Darstellung der Werte für den Monat August für die Beziehung zwischen Gewicht und O_2 -Verbrauch im doppelt logarithmischen Koordinatensystem

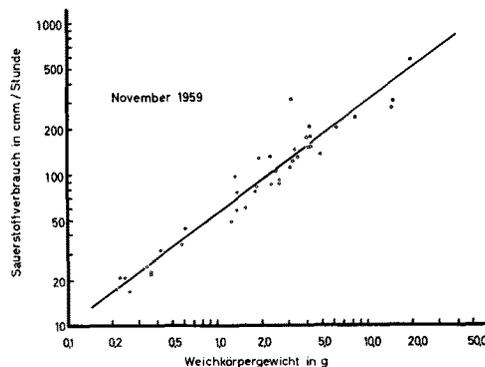


Abb. 8. Darstellung der Werte für den Monat November für die Beziehungen zwischen Gewicht und O_2 -Verbrauch im doppelt logarithmischen Koordinatensystem

den kleineren Muscheln. Bei Kollektiven, die vorwiegend größere Muscheln umfassen, besteht daher die Gefahr, daß man zu irreführenden Werten kommt. Das dürfte in unserem Falle für die Versuchsreihe vom Mai zutreffen, in der vor allem auch die Gewichtsspanne der untersuchten Muscheln mit 1 : 7 wesentlich zu eng war. Zuverlässigere Ergebnisse erhält man, wenn auch sehr kleine Muscheln in den Meßreihen enthalten sind. Das war bei allen übrigen Versuchsreihen der Fall, in denen das Gewichtsverhältnis der untersuchten leichtesten und schwersten Muscheln zum mindesten beim Wert von 1 : 50, meist noch wesentlich darüber lag. Bei der starken Streuung der Einzelwerte und der nicht sehr erheblichen Abweichung von einer Gewichtsproportionalität stellt die Gewichtsspanne von 1 : 50 einen Minimalwert dar, den man für zuverlässige Werte fordern muß. Bei den ebenfalls aus dem Rahmen der übrigen Werte herausfallenden Versuchen von August und November (Abb.

7 und 8) erscheinen diese Voraussetzungen allerdings gegeben. Auch ist bei ihnen die Streuung der Punkte so gering, daß man die Werte als zuverlässig betrachten muß.

Die absolute Größe des Sauerstoffverbrauchs ist in unserer Darstellung durch die Größe a gegeben, die unter Berücksichtigung der speziellen Form der Größenabhängigkeit den Sauerstoffverbrauch einer Muschel mit einem Weichkörpergewicht von 1 g angibt. Im Verlauf der schwankenden Jahreswerte lag der niedrigste Wert bei 43 cmm/g/h im Juli. Den höchsten Wert fanden wir im März mit 104 cmm/g/h. Zu diesem hohen Wert steigt die Atmungsgröße offensichtlich im Verlauf des Winters an, um danach auf den niedrigen Sommerwert abzufallen. Dieses Verhalten steht in Übereinstimmung zu den Angaben von BRUCE (1926). Wie weit das Absinken des Atmungswertes im November normal ist, oder durch die Besonderheiten des untersuchten Tiermaterials bedingt war, vermag ich nicht zu sagen.

Während der Atmungsmessungen beobachteten wir häufig die Abgabe von Geschlechtsprodukten in den Tierbehältern. In diesen Fällen sank der Sauerstoffgehalt des abfließenden Wassers stark — gelegentlich bis auf den Nullwert — ab. Dieser starke Sauerstoffverbrauch rührte aber offensichtlich von der Atmung der Geschlechtszellen her. Solche Werte wurden natürlich verworfen. Eigentümlicherweise beobachteten wir die Abgabe von Sperma noch bis tief in den Winter hinein bei Muschelmaterial, das frisch aus List eingetroffen war.

Besprechung der Ergebnisse

Bei der starken jahreszeitlichen Variabilität der Atmung ist es nicht möglich, einen eindeutigen Wert für den Sauerstoffverbrauch von *Mytilus edulis* anzugeben. Ein zuverlässiger Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren ist nur möglich, wenn die Jahreszeit berücksichtigt wird, in der die Messungen durchgeführt wurden. Von den Versuchen von BRUCE (1926), die sich ebenfalls über das ganze Jahr erstreckten, bieten nur die Ergebnisse vom Juli und August eine Vergleichsmöglichkeit, da sie etwa bei der gleichen Temperatur wie unsere eigenen Versuche erfolgten. Er fand bei Muscheln von 6 g Gewicht im Juli einen Sauerstoffverbrauch von 374 cmm/h und im August einen Wert von 276 cmm/h. Meine eigenen Zahlen ergeben für Muscheln entsprechender Größe für Juli den Wert von ca. 250 cmm/h und für August von ca. 200 cmm/h. Wenn auch die Abweichungen noch innerhalb der gegebenen Schwankungsbreite liegen und BRUCE nur relativ wenig Messungen durchführte, so halte ich den Unterschied doch durch andere Faktoren bedingt. BRUCE setzte seine Versuchstiere in geschlossene Behälter, in denen er die Sauerstoffabnahme bestimmte. Das Hantieren mit den Muscheln setzt nach meinen Erfahrungen den Sauerstoffverbrauch herauf. Außerdem arbeitete ich ausschließlich mit Hungertieren, während seinen Versuchsobjekten frisches Seewasser zur Verfügung stand.

Der Sauerstoffverbrauch ganzer Muscheln, den LAGERSPETZ und SIRRKA (1959) mit 69 cmm/g/h angeben, liegt etwa in der gleichen Höhe, wie ich ihn in den Monaten zwischen April und Dezember fand. Die im Kühlschrank gehaltenen Tiere dürften gleichfalls Hungertiere gewesen sein. Aber die niedrige Anpassungstemperatur von 4° C und die höhere Versuchstemperatur von 19° C

erschweren einen Vergleich. Auch geben die Autoren nicht an, in welcher Jahreszeit ihre Messungen erfolgten.

Aus den Ergebnissen dieser Autoren geht hervor, daß eine verminderte Salzkonzentration die Atmung von *Mytilus* stark erhöht. Hierdurch ist ein Vergleich mit den Zahlen von ROTTHAUWE, der in der Nähe unserer Versuchstemperatur (bei 16° C) arbeitete, erschwert. Der Salzgehalt seines Wassers lag bei 16‰, hatte also nur etwa die Hälfte der Salzkonzentration des von uns benutzten Seewassers. Aus seinen Kurven ergibt sich ein Wert von etwa 150 cmm/g Frischgewicht.

ROTTHAUWE führte seine Messungen im April und Mai durch, zu einer Zeit, wo auch ich verhältnismäßig hohe Atmungswerte fand. Das Maximum unserer Werte lag allerdings im März bei 100 cmm/g/h. Ganz bestimmt war aber der Ernährungszustand seiner Versuchstiere besser, da er sie spätestens 3—4 Tage nach der Entnahme vom Fundort bei seinen Versuchen einsetzte.

Die von ROTTHAUWE zitierten älteren Messungen an *Mytilus edulis* bzw. *M. californianus* kommen für einen Vergleich kaum in Frage, da die Messungen bei wesentlich höheren Temperaturen (22 und 24,5° C) erfolgten und die Ergebnisse von BRUCE — wie auch eigene Beobachtungen — dafür sprechen, daß die Temperaturabhängigkeit der Atmung von *Mytilus* in diesem Bereich nicht stetig verläuft.

Wenn meine Werte für den Sauerstoffverbrauch durchweg niedriger lagen als die früherer Autoren, so ist hieran vielleicht noch der Umstand beteiligt, daß ich zu meinen Versuchen stets filtriertes Seewasser benutzte. Die Beobachtungen von PEDERSEN (1947) an *Ostrea edulis* weisen darauf hin, daß die Atmungswerte von Muscheln in unfiltriertem Wasser höher liegen als in filtriertem. In Letzterem dürfte die Cilienaktivität der Kiemen reduziert sein, was sich auf den Sauerstoffverbrauch auswirken muß. Es ist hierin kein Versuchsfehler zu sehen, da durch die Reduktion der Cilientätigkeit im filtrierten Wasser die erhaltenen Werte der Forderung des Ruhestoffwechsels näherkommen.

Die starke Variabilität der Atmung von *Mytilus edulis* erschwert natürlich die exakte Feststellung der mathematischen Form ihrer Größenabhängigkeit. ROTTHAUWE zog aus seinen Messungen den Schluß, daß eine Oberflächenproportionalität vorliege. Er wurde in dieser Ansicht noch durch die älteren Befunde von KRYWIENCZYK (1950) bestärkt, der für die Süßwassermuschel *Dreissensia* ebenfalls eine oberflächenproportionale Atmung fand. Zwar erhielt auch ich einzelne Werte für den Exponenten b , die dem für diesen Fall zutreffenden Wert von 0,67 sehr nahekommen. In der Mehrzahl der Fälle lagen aber die Werte von b in meinen zahlreichen Meßreihen (Tabelle 3) wesentlich höher, wenn sie auch nur in einzelnen — hier nicht berücksichtigten — Versuchsreihen (Tabelle 1) den Wert von 1,0 erreichten, wie er für eine gewichtsproportionale Atmung zu erwarten gewesen wäre. Man könnte den abweichenden Befund von ROTTHAUWE vielleicht auch auf den geringen Salzgehalt des Seewassers bei seinen Versuchen zurückführen.

Meine Untersuchungen ergeben aber auch einen Aufschluß über die Ursachen für das Abweichen des Ergebnisses von ROTTHAUWE. Die starke Variabilität der Einzelwerte macht es von vornherein schwierig, mit Sicherheit eine Ausgleichsgerade durch die Schar der Punkte zu legen und auch die mathematische Berechnung ist hierdurch mit einem hohen Unsicherheitsgrad belastet. Hinzu kommt noch, daß teilweise bei den Muscheln mit einem Weichkörperge-

wicht über 10 g der Sauerstoffverbrauch stärker absinkt als bei kleineren Muscheln. Im Grunde genommen ist daher die Anwendung der allometrischen Formel nur bedingt zulässig. In vorliegendem Falle muß daher auch die von ROTT-HAUWE gewählte Gewichtsspanne von 1:16, die zudem vor allem größere Muscheln umfaßte, als unzureichend betrachtet werden. Man erhält erst ein klareres Bild, wenn das Gewichtsverhältnis zwischen kleinstem und größtem Individuum wenigstens 1:50 beträgt. Hier liegt ein Fehler vor, der von vielen Untersuchern gemacht wird, die zum Teil auf Grund von Messungen an relativ wenigen Individuen mit Gewichtsspannen unter 1:10 zu Zahlenwerten kommen, die nicht mit Sicherheit reproduzierbar sind. Es ist bei Messungen über die Größenabhängigkeit des Stoffwechsels unbedingt zu fordern, daß, soweit es die technischen Möglichkeiten zulassen, die maximal mögliche Gewichtsspanne erfaßt wird. Ich selbst habe daher auch bei der vorliegenden Untersuchung einige ältere Meßreihen, in denen die Gewichtsspanne von 1:10 nicht wesentlich überschritten war, nicht berücksichtigt, auch wenn die Ergebnisse vollkommen in den Rahmen der besprochenen Versuchsreihen passen.

Ausnahmslos ergeben meine Versuche, daß eine rein oberflächenproportionale Atmung auf keinen Fall vorliegt. In diesem Falle hätten die Werte für b um 0,67 schwanken müssen, während der niedrigste Wert für $b = 0,70$ war. Ebensowenig darf man die Atmung aber als gewichtsproportional bezeichnen, wenn auch einzelne Versuchsreihen nahe an den theoretischen Wert für $b = 1,0$ heranreichen. Der wirkliche Wert für b dürfte zwischen diesen beiden Grenzwerten liegen, etwa bei 0,8. Eine genauere Festlegung des Exponenten erscheint bei der starken Streuung der Meßergebnisse z. Z. nicht möglich, vor allem weil vielleicht auch jahreszeitliche Einflüsse eine Rolle spielen, auf die ich weiter unten eingehe.

Der Stoffwechsel der Miesmuschel liegt also zwischen den Werten für Gewichts- und Oberflächenproportionalität. Ein solches Verhalten wurde in letzter Zeit häufiger für Wirbellose beschrieben. Auch bei Warmblütlern beträgt der Wert des Exponenten b etwa 0,74 (HEMMINGSEN, 1950). Damit ist auch für sie die Forderung einer strengen Oberflächenproportionalität nicht erfüllt. Der Stoffwechsel von *Mytilus* ist aber stark einer Gewichtsproportionalität genähert. Dieser Befund steht in voller Übereinstimmung mit der Angabe von ZEUTHEN (1949, Seite 94): „Die Stoffwechselgröße nimmt mit zunehmender Größe ab, indessen eindeutig weniger als bei vielen anderen Tieren.“

Auch LAGERSPETZ und SIRRKA fanden eine Abnahme der Atmungsintensität ihrer isolierten Kiemen mit zunehmender Tiergröße. Aus ihren Zahlenangaben errechnet sich ein Wert für b von 0,90, wie auch ich ihn in verschiedenen Versuchen größenordnungsmäßig fand. Es ist aber hierbei zu bemerken, daß bei den isolierten Kiemen die Sauerstoffversorgung unübersichtlich ist und die Gefahr besteht, daß bei dickeren Kiemenstücken der größere Diffusionsweg die Sauerstoffaufnahme begrenzt.

Außerordentlich wichtig ist in diesem Zusammenhang der Befund von SCHWARTZKOPF und WESEMEIER (1959), nach deren Angaben der Sauerstoffverbrauch von *Dreissensia* der Masse proportional ist und nicht oberflächenproportional verläuft, wie KRYWIENCZYK angibt. Hiermit ist dieser ältere Befund, der schon in die Literatur Eingang gefunden hat, wieder fraglich geworden.

Diese diametral entgegengesetzten Angaben für das gleiche Objekt, das mit gleicher Technik untersucht wurde, lassen die großen Schwierigkeiten erkennen, die die Lösung eines scheinbar so einfachen Problems bietet, wenn man zuverlässig reproduzierbare Werte erhalten will. Bei vielen in der Literatur angegebenen Zahlenwerten für die Größenabhängigkeit des Stoffwechsels besteht daher der Verdacht, daß sie in Zukunft noch einer Korrektur bedürfen.

Die über den Verlauf eines ganzen Jahres durchgeführten Untersuchungen zeigten ebenfalls die schon erwähnten und zuerst von BRUCE beschriebenen Schwankungen der Atmungsgröße mit einem Maximum im Frühjahr und einem Minimum im Juli. Während BRUCE aber seine Messungen im Verlaufe des Jahres bei verschiedenen Temperaturen durchführte und auf Grund einiger Versuche über die Temperaturabhängigkeit des Sauerstoffverbrauches den für 10° C erwarteten Wert berechnete, führten wir unsere Untersuchungen während des ganzen Jahres gleichmäßig bei 15° C durch. Hierdurch traten offensichtlich in meinen Versuchen die jahreszeitlichen Schwankungen wesentlich deutlicher zutage. Während bei den Versuchen von BRUCE der Sauerstoffverbrauch von 0,288 cmm/g/h im April auf 0,207 cmm/g/h im Juli, also um 27% absank, verminderte er sich in meinen Messungen von 105 cmm/g/h im März auf 43 cmm/g/h im Juli, also um 59%.

Einen wichtigen Aufschluß für alle im Verlaufe dieser Untersuchungen angeschnittenen Fragen erhält man, wenn man die im Verlaufe des Jahres erhaltenen Werte für den Sauerstoffverbrauch nicht nur auf das Frischgewicht der Tiere bezieht, sondern sie auch mit den jahreszeitlichen Schwankungen in der chemischen Zusammensetzung von *Mytilus* vergleicht. Glücklicherweise standen hierfür die Werte von HENSCHEL (1952) zur Verfügung, der an Muscheln vom gleichen Fundort den Gehalt an Eiweiß, Fett, Kohlenhydrat und Asche bestimmte. Hierbei zeigte sich eine erstaunlich weitgehende Parallele zwischen dem wechselnden Gehalt an Protein und dem Sauerstoffverbrauch. Dem Maximum des Sauerstoffverbrauchs im Frühjahr geht ein Maximum des Eiweißgehaltes parallel und das gleiche gilt für den frühen Sommer, wenn beide Werte ihr Minimum haben. Die Lage dieser beiden Punkte ist allerdings offensichtlich durch klimatische Faktoren bedingt, wie schon HENSCHEL erkannte und wie die abweichende Lage dieser Punkte für Muscheln von Vigo in Spanien zeigen (FRAGA, 1956).

Legt man die von HENSCHEL für das Jahr 1947/48 gefundenen Werte einem solchen Vergleich zugrunde, so ergibt sich auch eine überraschende zeitliche Übereinstimmung für die Lage des Maximum im Frühjahr und für die Lage des Minimum im Juli (Abb. 9). BRUCE, der unter ähnlichen klimatischen Bedingungen arbeitete, fand für beide Werte ebenfalls die gleiche Zeit. Die Beziehungen des Sauerstoffverbrauchs der Muscheln zu ihrem Gehalt an Glykogen, Fett und Asche sind nicht so offensichtlich. Sie scheinen teilweise in entgegengesetztem Sinn zu verlaufen.

Die weitgehend parallelen Änderungen von Sauerstoffverbrauch und Eiweißgehalt legen den Gedanken nahe, die Beziehungen zwischen ihnen zahlenmäßig festzulegen. Da in der Arbeit von HENSCHEL die Werte für den Wassergehalt seiner Muscheln nicht gegeben sind, kann man sich nur auf den von ihm bestimmten Eiweißgehalt in der Trockensubstanz beziehen. Den bei diesem Vorgehen durch den jahreszeitlich allerdings nur in engen Grenzen wechselnden Wassergehalt bedingten Fehler kann man vorläufig vernach-

lässigen. Die einzelnen Quotienten O_2 -Verbrauch/Eiweißgehalt in Tr. für die einzelnen Monate sind in Abb. 9 in Kurve c eingetragen, die, wie man erkennt, einen wesentlich gleichmäßigeren Verlauf zeigt als die Einzelkurven für die Atmungsgröße und den Eiweißgehalt.

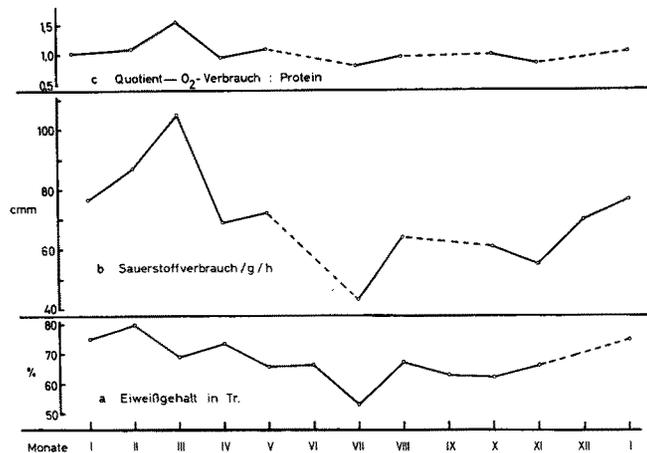


Abb. 9. Vergleich der jahreszeitlichen Änderung von Sauerstoffverbrauch und Eiweißgehalt. a Proteingehalt in der Trockensubstanz nach HENSCHEL (1952). b Werte für den Sauerstoffverbrauch einer Muschel von 1 g Gewicht. c Quotient $\frac{O_2\text{-Verbrauch}}{\text{Eiweiß in Tr.}}$

(Gestrichelt eingezeichnet sind Kurventeile, bei denen Zwischenwerte fehlen)

In diesem Zusammenhang ist der Befund von LOCKER und DONEFF (1958) von Interesse, die fanden, daß der Unterschied in der Atmungsgröße der Leber von Sommer- und Winterfröschen ausgeglichen wird, wenn man den Sauerstoffverbrauch nicht auf das Gesamtgewicht, sondern auf den Stickstoffgehalt bezieht.

Es ergibt sich also, daß der Bezug der Atmungsgröße auf den Eiweißgehalt der Muscheln, wie er schon von ZEUTHEN (1949) bei seinen Untersuchungen angewandt wurde, geeignet ist, einen Teil der beobachteten Schwankungen der Atmungsintensität im Verlaufe des Jahres auszugleichen. Das gilt jedoch nicht für das im Frühjahr auftretende Maximum, bei dem der Sauerstoffverbrauch offensichtlich stärker zunimmt als der Eiweißgehalt. Der während des übrigen Jahres bei der Wahl unserer Bezugsgrößen um 0,9 schwankende Quotient erreicht zu dieser Zeit den Wert 1,5. Es liegt die Vermutung nahe, daß die hierdurch angezeigte Steigerung des Stoffwechsels im Dienste des Aufbaues der Geschlechtszellen steht, die zu dieser Zeit heranwachsen.

Der Nachweis des engen Zusammenhanges zwischen Eiweißgehalt und Atmungsgröße bei *Mytilus* scheint auch für die Klärung anderer Beobachtungen wichtig zu sein. Wenn der Anteil des atmungsaktiven Proteins an der gesamten Körpersubstanz durch Einlagerung oder Abbau von Nicht-Eiweißsubstanzen sich ändert, verschiebt sich offensichtlich auch der Sauerstoffverbrauch je Gewichtseinheit. Hierdurch wird verständlich, daß der Ernährungszustand der Muscheln einen Einfluß auf die Atmungsgröße hat. Es ist aber auch damit zu rechnen, daß der Anteil des Eiweiß im Weichkörper der Muscheln im Verlaufe des Wachstums Änderungen unterworfen ist, aus denen sich dann Änderungen des Sauerstoffverbrauches je Gewichtseinheit ergeben.

Diese Frage kann noch nicht beantwortet werden, da über Änderungen in der chemischen Zusammensetzung der Miesmuscheln während des Wachstums noch keine Untersuchungen vorliegen.

Wenn auch der Bezug der Atmungsgröße auf den Eiweißgehalt wesentliche Aufschlüsse zu den offenen Problemen zu geben vermag, so ergibt sich ein abgerundetes Bild nur, wenn man auch den Bezug auf das Frischgewicht berücksichtigt, wie er in dieser Arbeit erfolgte.

Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Für die Atmungsgröße von *Mytilus edulis* der einzelnen Monate eines Jahres wurden bei einer gleichmäßigen Versuchstemperatur von 15° C die Werte für den Faktor a und den Exponenten b der allometrischen Gleichung $y = a \cdot x^b$ bestimmt. In dieser Gleichung stellt y den Sauerstoffverbrauch und x das Weichkörpergewicht der Muscheln dar.

2. Die Atmungsgröße von *Mytilus edulis* weist starke jahreszeitliche Schwankungen mit einem Maximum im Frühjahr (März) und einem Minimum im Sommer (Juli) auf. Die in Tabelle 3 (Seite 140) zusammengestellten Werte zeigen die jahreszeitliche Variation von a (Atmungsgröße einer Muschel von 1 g Weichkörpergewicht).

3. Die Werte für den Exponenten b, der die spezielle Form der Größenabhängigkeit kennzeichnet, schwankten zwischen 0,70 und 0,93. Sie liegen zwischen den Grenzfällen einer oberflächenproportionalen (0,67) und einer gewichtsproportionalen (1,0) Atmung.

4. Die jahreszeitlichen Schwankungen der Atmungsgröße verlaufen weitgehend parallel zu den Änderungen des Eiweißgehaltes des Weichkörpers, die HENSCHEL bei Muscheln vom gleichen Fundort feststellte. Die Beziehungen zu den übrigen Bestandteilen des Muschelfleisches sind weniger durchsichtig.

5. Die Durchführung der Atmungsmessungen erfuhr eine Reihe technischer Verbesserungen.

Den an den mühevollen Messungen beteiligten Assistentinnen Fräulein M. HEIM, Fräulein M. MÜHLENKAMP und Fräulein E. EVERMANN spreche ich für ihre verständnisvolle Mitarbeit meinen herzlichsten Dank aus.

Summary

1. The rate of oxygen consumption of *Mytilus edulis* was measured at the constant temperature of 15° C in the course of a year. The values of the factor a and of the power b of the allometric equation $y = a \cdot x^b$ are determined. In this equation y represents the oxygen consumption and x the weight of the soft parts of the mussels.

2. The rate of oxygen consumption shows great seasonal variations, the maximum to be found in spring (March), the minimum in summer (July). The values recorded in table 3 demonstrate the seasonal variations of a (rate of oxygen consumption of a mussel of 1 gram body weight, i. e. the soft parts).

3. The values of the power b, marking the specific form of the relationship body size and respiration, vary between 0,70 and 0,93. These values occur within the limits of a respiration proportional to surface area (0,67) and body weight (1,0).

4. The seasonal variations of the respiration rate correspond to the variations of the protein contents of the soft parts determined by HENSCHTEL for mussels from the same location. The relationship to the other constituents of the soft parts of the mussel is less distinct.

5. The methods of respiration measurement described include some technical improvements.

Literatur

1. v. Bertalanffy, L., 1942: Theoretische Biologie. 1. Aufl., 2.
2. Bruce, J. R., 1926: The respiratory exchange of mussel (*Mytilus edulis*). *Biochem. J.*, **20**, S. 829—846.
3. Eliassen, E., 1952: The energy metabolism of *Artemia salina* in relation to body size, seasonal rhythms, and different salinities. *Univ. Bergen Arbok Naturv. Rekke*, **11**, S. 1—17.
4. Florkin, M., 1938: Procédé pour l'étude des variations d'hydratation de l'anodonte. *C. r. Soc. Biol. Paris*, **127**, S. 842—843.
5. Fraga, F., 1956: Variación estacional de la composición química del mejillon (*Mytilus edulis*). *Invest. Pesqu.*, **4**, S. 109—125.
6. Hemmingsen, A. M., 1950: The relation of standard (basal) energy metabolism to total fresh weight of living organisms. *Rep. Steno Mem Hosp. Copenhagen*, **4**, S. 1—58.
7. Henschel, J., 1952: Die Nährstoffgehalte der Miesmuschel *Mytilus edulis* und der Klaffmuschel *Mya arenaria* in ihren jahreszeitlichen Schwankungen. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **4**, S. 8—99.
8. Henschel, J. und Ranke, B., 1955: Über den Cholesterinstoffwechsel bei der Miesmuschel *Mytilus edulis*. *Arch. Fischereiwiss.*, **6**, S. 94—103.
9. Job, S. V., 1955: The oxygen consumption of *Salvellinus fontinalis*. *Univ. Toronto, Biol. Ser.*, **61**, S. 1—39.
10. Kittel, A., 1941: Körpergröße, Körperzeiten und Energiebilanz II. Der Sauerstoffverbrauch der Insekten in Abhängigkeit von der Körpergröße. *Z. vergl. Physiol.*, **28**, S. 553—562.
11. Kleiber, M., 1932: Bode size and metabolism. *Hilgardia*, **6**, S. 315.
12. Krüger, Fr., 1940: Die Beziehung des Sauerstoffverbrauchs zur Körperoberfläche beim Schweinespulwurm (*Ascaris lumbricoides*). *Z. wiss. Zool.*, **152**, S. 547—570.
13. Krüger, Fr., 1957: Beiträge zur Physiologie des Hämoglobins wirbelloser Tiere. IV. Zur Atmungsphysiologie von *Glycimeris nummaria* (Linné). *Zool. Jb. Abt. Allg. Zool. u. Physiol.*, **67**, S. 311—322.
14. Krüger, Fr., 1958: Größenabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs einheimischer Grillen. *Biol. Zbl.*, **77**, S. 581—588.
15. Krywienczik, J., 1952: Körpergröße, Körperzeiten und Energiebilanz. IV. Körpergröße, O₂-Konsum und Kriechgeschwindigkeit bei Prosobranchiern. *Z. vergl. Physiol.*, **34**, S. 6—13.
16. Lagerspetz, K. und Sirkka, A., 1959: Versuche über den Sauerstoffverbrauch von *Mytilus edulis* aus dem Brackwasser der finnischen Küste. *Kieler Meeresforschung*, **15**, S. 89—96.
17. Locker, A. und Doneff, D., 1958: Der Einfluß der Temperatur auf die Gewebeatmung der Froschleber vom Glykogengehalt. *Z. vergl. Physiol.*, **41**, S. 242—248.
18. Ludwig, W. und Krywienczik, J., 1950: Körpergröße, Körperzeiten und Energiebilanz. III. Der Sauerstoffverbrauch von Muscheln in Abhängigkeit von der Körpergröße. *Z. vergl. Physiol.*, **32**, S. 464—467.
19. Pedersen, E., 1947: Østersens respirasjon. *Fiskeridirektoratets Skrifter. Ser. Havunders.*, **8**, No. 10, S. 1—51.
20. Rotthauwe, H.-E., 1958: Untersuchungen zur Atmungsphysiologie und Osmoregulation bei *Mytilus edulis* mit einem kurzen Anhang über die Blutkonzentration von *Dreissensia polymorpha* in Abhängigkeit vom Elektrolytgehalt des Außenmediums. *Veröffentl. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, **5**, S. 143—159.
21. Rubner, M., 1887: *Biologische Gesetze*. Marburg.
22. Schwartzkopf, J. und Wesemeier, H., 1959: Zur Frage des Sauerstoffverbrauchs vom Körpergewicht bei Gastropoden und Bivalviern. *Naturw.*, **46**, S. 272—273.
23. Zeuthen, E., 1949: Body size and metabolic rate in the animal kingdom with special regard to the marine micro-fauna. *C. Rend. Trav. Lab. Carlsberg. Sér. Chim.*, **26**, S. 17 bis 161.