

# 贝类生物能量学研究进展\*

## ADVANCEMENTS OF MOLLUSCAN BIOENERGETICS

常亚青 王子臣

(大连水产学院 116023)

贝类生物能量学研究源于本世纪 60 年代,是研究能量在贝类体内转换的一门学科。其中心是研究贝类体内能量收支各组份之间的定量关系以及生态因子对这些关系的影响。贝类的能量收支模型可用如下模型表示<sup>[14,21]</sup>:

$$C = P + R + U + F$$

其中, $C$  为总摄取食物能, $P$  为生长能, $R$  为代谢耗能,

$U$  为排泄能, $F$  为粪便能,单位均为焦耳(J)。

目前,贝类能量研究主要集中于两个方面:(1)生态能量学,即种群水平的能量学;(2)生理能量学,

---

\* 何志辉教授、张国范副教授对本文提出宝贵意见,特此致谢。

收稿日期:1995 年 5 月 22 日

即个体水平的能量学,即在实验室条件下以生物个体为对象,探讨生物体的摄食、生长、代谢等各能量组份之间的定量关系和某些生态因子对这些关系的影响规律。其中前者研究在野外条件不易控制和掌握,研究较少<sup>[15,20]</sup>,本文主要论述个体水平的能量学研究进展。

目前,贝类能量学研究主要集中在贝类的双壳纲和腹足纲的一些种类,如对 *Mytilus edulis*<sup>[27,45,39]</sup>, *Choromytilus chorus*<sup>[33]</sup>, *C. meridionalis*<sup>[16]</sup>, *Crassostrea gigas*<sup>[10]</sup>, *Ostrea edulis*<sup>[12]</sup>, *Chlamy islandica*<sup>[44]</sup>, *Patella vulgata*<sup>[19]</sup>, *Patinopecten yessoensis*<sup>[30]</sup>, *Haliotis midae*<sup>[7]</sup>, *Htuberculata*<sup>[36]</sup>等进行了研究。这些研究主要是通过实验室内的摄食与生长实验、呼吸实验等分别对能量收支各组份进行测定,并在此基础上逐渐形成了一套较为完善的贝类能量学研究方法。

## 1 摄食

贝类主要是滤食性(双壳类)和舔食性(多数腹足类),前者主要以海洋单细胞藻、腐屑等为食,后者主要以一些大型海藻和低值小型动物为食。

### 1.1 摄食率的测定及影响因素

在双壳类,由于其滤食特性,故其滤水率即单位时间贝体对水的滤过量在测定摄食率时也是一个极为重要的参数。通常给实验贝投以一定数量的单细胞藻,经过一定时间后,测定摄食后饵料的减少量,并根据以下公式计算滤水率( $F_L$ )和摄食率  $F_R$ <sup>[21]</sup>:

$$F_L = \frac{V}{Nt} \ln \frac{C_0}{C_t}, F_R = \frac{V}{Nt} (C_0 - C_t)$$

其中,  $V$  为培养器容积(L),  $N$  为实验贝个数,  $t$  为实验时间(h),  $C_0, C_t$  为实验开始及  $t$  时间后饵料浓度。饵料浓度可用显微镜计数或梨刀计数器直接测定,也可通过测定叶绿素  $\alpha$  换算。此外,双壳类的滤水率和摄食率还可通过放射性同位素<sup>14</sup>C和<sup>32</sup>P标记饵料生物法测定。值得说明的是,以上方法均假设实验贝在实验期间滤水率相对保持稳定,同时要求饵料生物颗粒大小、浓度要合适,浓度过高,实验贝产生假粪,实验结果误差较大。

在腹足类,摄食率主要采用重量法测定,通常定期给实验贝投以合适的饵料,测定一定时间内投喂量和残饵量,从而计算出实验贝体的摄食率。

### 1.2 摄食率的影响因子

众多实验表明,贝类的体重是决定滤水率和摄食率的重要因子之一<sup>[6,7,9,14,21,27]</sup>。滤水率、摄食率与体重( $W$ )的关系可用如下公式表达:

$$Y = aW^b$$

在双壳类,许多作者报道  $b$  值介于 0.4~0.8 之间<sup>[21]</sup>, Bayne 和 Newell 综合众多文献计算的  $b$  值平均为  $0.62 \pm 0.13$ <sup>[9]</sup>;在腹足类  $b$  值报道较少, Barkai 等测定了狮猴鲍 *Haliotis* 的  $b$  值为 0.58~0.85<sup>[7]</sup>。

温度的波动常引起贝类生理活动的变化,其结果之一是引起贝类滤水率和摄食率的变化<sup>[21,35]</sup>,许多种类研究结果表明,在一定适温范围内,滤水率和摄食率随温度的升高而加大,到一定温度时达到最大,其后温度再升高,滤水率和摄食率急剧下降<sup>[4,7,16,21,35,46]</sup>。

此外,环境中其他因子也可影响贝类的滤水、摄食活动,如海水盐度、潮汐、水中食物颗粒大小及其浓度等<sup>[33]</sup>。

### 1.3 吸收、同化和排粪

贝类吸收的能量是指摄食能量中扣除粪便能部分,同化能是指吸收能中排除排泄能的部分。因此,可通过食物中难以消化的物质做指示物或在食物中人工加入难以消化的物质来测定贝类的吸收率和同化率。Conover 利用此特点提出动物吸收率  $A_R$  的公式<sup>[17]</sup>:

$$A_R = \frac{F' - E'}{(1 - E')F'} \times 100$$

其中,  $F'$ ,  $E'$  分别是食物和粪便中无灰份干重比例。此方法最早应用于浮游动物的研究中,且是建立在动物只对食物中有机物质消化吸收的假设基础上。由于其简便易测,故也被广泛用于滤食性贝类的研究中<sup>[33,46,47]</sup>。此外,还可采用放射性同位素标记食物法<sup>[23]</sup>。

目前,大多数研究者认为贝类的体重和体长对同化率无影响或影响不大。在双壳类,如 Navarro 和 Winter 对 *Mytilus chilensis*<sup>[32]</sup>, Winter 对 *Moiolus modiolus*<sup>[47]</sup> 的研究均支持这个观点。

温度对贝类同化率的影响报道不多且说法不一。Boxtton 等报道了食用牡蛎幼体在 5~25°C、*Discus rotundatus* 在 5~15°C 范围内,同化率不随温度而变化<sup>[31]</sup>;相反, Winter (1969) 则发现 *Mytilus modiolus* 在 4~20°C 内,同化率随温度上升而增大<sup>[47]</sup>。

一些研究认为,滤食性贝类在食物浓度低于产生假粪的阈值时,即在低浓度条件下,食物在贝体内可得到充分消化,随食物浓度增加,同化率下降<sup>[27]</sup>。但有不同看法,张国范等测定了魁蚶喂以小藻(*Chlorolla* sp.)时,小球藻浓度在 250 000 细胞/L 至 600 000 细胞/L 之间变化,魁蚶的同化率无明显变

海洋科学

化,分别为 49.1%和 50.0%<sup>[1]</sup>。表 1 给出了一些贝类的同化率。

表 1 一些贝类的同化率(a),毛、净生长效率(K<sub>1</sub>,K<sub>2</sub>)

种类	食物	T(°C)	a(%)	k <sub>1</sub> (%)	k <sub>2</sub> (%)	参考文献
<i>Scapharca broughtonii</i>	<i>Nitzschia closterium</i>	14~20	55.4	19.4~32.1	37.7~55.7	[3]
<i>Mytilus edulis</i>	<i>Phaedactylum tricorutum</i>	10	/	31	40	[14]
<i>M. edulis</i>	<i>P. tricorutum</i>	15	/	36	57	[37]
<i>M. edulis</i>	<i>Monochrysis lutheri</i>	15	31~45	19~26	43~73	[27]
<i>M. chilensis</i>	<i>Dunaliella marina</i>	12	/	43	59	[32]
<i>A. ater</i>	detritus	12.5	/	37	36	[35]
<i>Choromytilus meridionalis</i>	<i>D. marina</i>	18	72±6	54	84	[22]
<i>C. Chorus</i>	/	12	/	/	60	[33]
<i>Patinopecten yessoensis</i>	<i>Isochrysis galbana</i>	14	48~71	1.9~8.8	2.6~8.7	[30]
<i>Haliotis midae</i>	alage	14	/	4.7	1.27	[7]
<i>H. tuberculata</i>	<i>Ulva lactuca</i>	15±1	K <sub>1</sub> =0.217 -0.02291LnW	/	/	[36]
<i>Discus tobandatus</i>	fresh plants	10	45	/	/	[31]
<i>Aplysia dactylomela</i>	<i>Enteromorpha</i> , sp.	28	68	45	67	[13]
<i>A. dactylomela</i>	<i>U. fasciata</i>	28	62	27	43	[13]
<i>A. juliana</i>	<i>U. fasciata</i>	28	84	28	33	[13]
<i>A. juliana</i>	<i>E. sp.</i>	28	69	14	20	[13]
<i>Adalaria proxima</i>	/	/	25.3~38.8	12.6	50.3	[42]
<i>Chidor muricata</i>	/	/	19.8~32.8	10.8	48.9	[42]

表 2 一些贝类的耗氧率(y)与体重(x)的回归关系

种类	温度(°C)	回归公式	n	r	参考文献
<i>Mytilus edulis</i> (幼虫)	6	$Y=8.38 \times 10^{-8} X^{2.80}$	31	0.826	[39]
	12	$Y=4.24 \times 10^{-6} X^{2.18}$	32	0.839	[39]
	18	$Y=5.32 \times 10^{-5} X^{1.88}$	33	0.687	[39]
<i>M. edulis</i>	19	$Y=3.10 X^{0.902}$	/	r <sup>2</sup> =0.73	[23]
<i>Choromytilus chorus</i>	12	$Y=0.306 X^{0.67}$	/	0.99	[33]
<i>Pecten albicans</i>	9	$Y=0.068 X^{0.662}$	14	0.709	[5]
	13	$Y=0.135 X^{0.525}$	50	0.730	[5]
	18	$Y=0.117 X^{0.788}$	59	0.790	[5]
	23	$Y=0.137 X^{0.757}$	122	0.888	[5]
<i>Patinopecten yessoensis</i> (幼虫)	14	$Y=0.00087 X^{1.39}$	/	0.91	[30]
<i>Haliotis midae</i>	14	$Y=0.03 X^{0.99}$	/	/	[7]
	19	$Y=0.03 X^{0.94}$	/	/	[7]
<i>H. tuberculata</i>	15	$\text{Ln}Y=0.764 \text{Ln} X+4.79$	22	r <sup>2</sup> =0.982	[36]
<i>Thais lapillus</i>		$Y=a X^{0.60 \pm 0.07}$	/	/	[40]
<i>Adalaria proxima</i>	9,10	$Y=2.51 \times 10^{-3} X^{0.741}$	/	/	[24]
<i>Onchidoris muricata</i>	9,10	$Y=3.65 \times 10^{-4} X^{1.273}$	/	/	[24]

## 2 呼吸代谢

呼吸代谢是贝类的一个重要生理活动。从能量学角度讲,呼吸的主要作用是维持贝体的正常代谢和其他生命活动,其结果是贝体从水中或空气中吸入 O<sub>2</sub> 排出 CO<sub>2</sub>,能量则以热量的形式耗散入环境中。因此,

呼吸产生的热量可通过热量计来直接测定,但通常的方法是通过化学滴定法(Winker法)和直接用氧电极测定实验前后水中 O<sub>2</sub> 含量,消耗的氧气与能量的转换关系为 20.1J/ml<sup>[18]</sup>。

代谢率与活动强度关系很大,Griffiths等将贝类代谢强度分为 3 个水平<sup>[21]</sup>。(1)标准代谢,又称基础

代谢,是指贝类在饥饿、安静状态下的最低代谢水平;  
(2)活跃代谢,即贝类最大持续活跃水平下的代谢率;  
(3)日常代谢,即贝类在日常活动下的代谢水平,它  
包括贝类的摄食、滤水等日常性活动的代谢。目前的  
工作多集中于测定标准和日常代谢率,而活跃代谢率  
多根据前两项来估测。Newell 估测滨螺(*Littorina littorina*)  
的活跃代谢率约为不活跃个体的 3~10 倍<sup>[34]</sup>。

贝类的日常代谢率变化幅度较大,这主要取决于  
贝类的活动强度,如滤水、摄食行为等。Navarro 和  
Winter 的研究说明,随滤水率的增加,贻贝(*Mytilus edulis*)  
的日常代谢率直线上升,其峰值为标准代谢的

4~5 倍<sup>[32]</sup>。摄食行为引起的代谢消耗包括两方面,即  
外套腔水运输的机械消耗和与摄食、消化过程等有关的  
生理消耗。Bayne 给出了加洲贻贝(*M. californianus*)  
在 13℃ 下标准代谢率、摄食的生理消耗以及摄食的  
机械消耗三者分别占总和的 25.1%, 17.7% 和 57.  
2%<sup>[8]</sup>, 而 Navarro 和 Winter 对贻贝(*M. Chilesis*) 的研  
究结果,此 3 项分别为 68~75%, 17~29% 和 3~  
8%<sup>[32]</sup>。区别主要在于标准代谢率、摄食的生理消耗  
和机械消耗三者占的比例大小。常亚青等<sup>[2,3]</sup>对魁蚶  
的研究结果支持 Navarro 和 Winter 而不同于 Bayne。

表 3 一些贝类的能量收支方程

种类	食物	能量收支及平衡							平衡	参考文献
		C=	Pg +	Pr +	R +	F +	U			
<i>Scapharca bronghtoni</i>		100	19~32		29.8	39.5	5.0	/	[3]	
<i>Mytilus edulis</i>		100	8.9	4.8	25.8	54	6.4	-0.1	[9]	
<i>Patinopecten yessoensis</i>		100	22.7	4.3	33.6	29.0		0	[30]	
<i>Chlamys islandica</i>		100	1.0	0.4	3.6	84.4	9.8	0	[44]	
<i>Crassostrea gigas</i>		100	0.4	20.7	20.7	63.7		+5.5	[10]	
<i>Haliotis midae</i>	algae	100	1.2	3.3	32.5	63	0.1	0	[7]	
<i>H. tuberculata</i>		100	22	2.5	27.7	20.4	(E=U)	-27.4	[36]	
<i>Fissurella barbadensis</i>	algae	100	8	1	25	66	/	0	[26]	
<i>Nerita peloronta</i>	algae	100	5	1	37	57	/	0	[25]	
<i>N. tessellata</i>	algae	100	3	2	35	60	/	0	[25]	
<i>Geukensia demissa</i>		100	12.4	2.5	34.8	50	/	-0.3	[28]	
<i>Aplysia punctata</i>	<i>E. intestinalis</i>	100	9	9	13	41	/	-28	[14]	
	<i>Ulva lactuca</i>	100	10	7	19	25	/	-39	[14]	

动物个体存在进食后标准代谢增加的现象,即食物的  
特殊动力作用,其产生的原因尚无定论。贝类研究中  
此方面报道很少,作者认为其与前面所述的摄食的  
生理消耗在某些方面是相符的。

许多研究证明,贝类的代谢率( $M$ )与体重( $W$ )的  
关系为  $M = aW^b$  (表 2), 其中  $a$  值一般变化较大, 而体  
重指数  $b$  多数研究结果变化较小, 一般介于 0.4~0.5  
之间, 且多低于 1。Bayne(1976)报道了 15 种贝类的  $b$   
值介于 0.60~0.93 之间, 平均值为 0.72<sup>[8]</sup>。Bayne &  
Newell 给出 23 种双壳类的  $b$  值为 0.44~1.09, 平均  
0.75<sup>[9]</sup>。

贝类是变温动物, 温度是影响贝类代谢的重要环  
境因子, 在此方面 Newell 和 Branch 有专著论述<sup>[35]</sup>。水  
温的变化对代谢率的影响可用  $Q_{10}$  值来表示:

$$Q = (M_2/M_1) \frac{10}{T_2 - T_1}$$

其中,  $M_1, M_2$  为温度  $T_1, T_2$  时的代谢率。双壳类  $Q_{10}$  介  
于 1.0~2.5 之间或稍高<sup>[2,16,21,46]</sup>, 平均值接近 2.0,

腹足类  $Q_{10}$  介于 1.2~4.3 之间, 且大多低于或接近于  
2.0<sup>[14,40]</sup>。

其他环境因子, 如盐度<sup>[8,33,40]</sup>、季节变化<sup>[8]</sup>等均可  
影响贝类的代谢率。

### 3 排泄

贝类排泄物主要有氨、尿酸、尿素、氨基酸等, 同  
时还有少量粘液等。绝大多数双壳类、腹足类的排泄  
产物为氨, 占总排泄量的 70% 或更多, 其余部分因种  
类不同所占比例不等<sup>[14,21]</sup>。此外, 尿素在贝类排泄物  
中出现的比例较大, 尤其在一些腹足类, 但其排泄量  
一般也不超过总量的 20%<sup>[14]</sup>, 尿酸只在少数贝类的  
排泄物中发现, 且所占比重不大, 一般不超过  
10%<sup>[14,21]</sup>。

目前测定贝类排氨的方法主要采用 Solorzano 方  
法<sup>[38]</sup>。由于贝类排泄部分耗能( $U$ )在总能量收支所占  
比例很少(一般不超过总摄食能量的 10%), 故在贝

类能量学研究中常被忽略不计<sup>[14,21]</sup>。

#### 4 生长

贝类同其他动物一样,生长主要表现在贝体体积、长度上的增大和体内物质的积累,其测定主要参照 Wilbur 的 4 种方法。描述生长的概念主要有绝对生长度、相对生长率或称瞬时相对生长率及生长效率,包括毛生长效率( $K_1$ )和净生长效率( $K_2$ )等。一些研究者给出了一些贝类的生长效率,其中双壳类  $K_1$  多介于 2~54% 之间,  $K_2$  介于 3~86% 之间,腹足类  $K_1$  介于 8~63%,  $K_2$  介于 5~72%, 由于各自测定条件不一,变化较大(表 1)。

对于贝类成体,摄入体内的食物能量有一部分转化为生殖能,并以排放精卵的方式将能量传递到环境中。贝类繁殖能量输出的测定方法主要有:一是通过实验室诱导贝类产卵来直接计算和估计卵子和精子的数量<sup>[51]</sup>或从性腺重量及成熟卵子的数量来估计<sup>[11]</sup>;二是从贝类个体产卵前后的性腺重量来间接推算<sup>[10]</sup>。两种方法相比较而言,后者具较佳的可行性和准确性。

#### 5 贝类的能量收支

贝类能量收支是贝类能量学研究的中心问题,同时能量收支模型又是贝类能量学研究的理论骨架,因此,许多贝类能量学研究者均把贝类能量收支方程的建立作为研究的重点。目前为止,收支模型多由实验室个体能量收支而来,从而推广应用到种群水平。表 3 列出了一些贝类的能量收支方程。

#### 6 贝类能量学研究的意义及应用

贝类大多数生活在海洋与内陆水域的浅水区,在海洋近岸水域尤其潮间生态系统中占有相当大的比重,是此生态系统能量流动中的一个重要环节,研究贝类生物能量学对了解近岸及潮间带生态系统的能量流动规律有很大的帮助。另外,贝类种群能量学研究还可以为贝类自然资源的合理开发与利用提供理论依据。

在海水增殖方面,贝类能量学的研究结果也可作为合理进行贝类人工养殖。贝类与其他藻类、虾类、鱼类等海水养殖对象的综合生态养殖以及贝类优良品种的选择与培育提供理论指导。如对贝类养殖来说,达到贝类相对代谢率低、摄食少、饵料价廉而生长速

度快是最终的努力方向,而代谢率、生长效率对于比较饵料的利用与转化效率、不同贝类的能量利用与转化效率均是较重要的参考数据,对选择贝类养殖的合适天然饵料、人工配合饵料的效果评价、贝类养殖优良品种的选育均具有重大的实践意义。

#### 参考文献

- [1] 张国范,高悦勉,1990. 贝类学论文集. 科学出版社, 3: 103~109.
- [2] 常亚青,王子臣,1992. 水产科学 12:1~6.
- [3] 常亚青,王子臣,1995. 辽宁省第二届青年学术年会论文集. 大连理工大学出版社,187~189.
- [4] 高绪生等,1990. 海洋与湖沼 21(1):20~26.
- [5] 中西孝,1989. 日本水产学会杂志 55(5):765~768.
- [6] Ali, R. H., 1970. *Mar. Biol.* 6:291-302.
- [7] Barkai, R. et al., 1988. *J. Moll. Stud.* 54: 43-51.
- [8] Bayne, B. L., 1976. *Marine Mussels, Their Ecology and Physiology.* Cambridge Univ. Press. London and New York.
- [9] Bayne, B. L. et al., 1983. *The Biology Energetics of Marine Mollusks.* Academic Press. New York. 407-515.
- [10] Bernard, F. R., 1974. *J. Fish. Res. Board. Can.* 31: 185-190.
- [11] Brousseau, D. T., 1978. *Fish Bull.* 76: 155-166.
- [12] Buxton, C. D. et al., 1981. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 6:73-82.
- [13] Carfoot, T. H., 1970. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 5:47-62.
- [14] Carfoot, T. H., 1987. *Animal Energetics.* Academic Press. New York. 2: 89-172.
- [15] Cheung, S. G., 1993. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1:1-24.
- [16] Clark, C. et al., 1990. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 137: 63-77.
- [17] Conover, R. J., 1966. *Limnol. Oceanogr.* 11: 338-345.
- [18] Crisp, D. J., 1971. *Methods for the Study of Marine Benthos.* Blackwell Oxford. 197-279.
- [19] Davies, M. S., 1992. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1:55-57.
- [20] Finenko, G. A. et al., 1992. *Biol. Norway/Mar. Biol.* 1-2: 43-51.
- [21] Griffiths, C. L. et al., 1987. *Animal Energetics.* Academic Press. New York. 2:2-88.
- [22] Griffiths, R. J., 1980. *Mar. Biol. Ecol. Prog. Ser.* 3:63-70.
- [23] Hans, U. R. et al., 1981. *Ophelia* 20(2):179-183.
- [24] Havenhand, J. N. et al., 1988. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 18: 151-172.

- [25] Hughes, K. N. , 1971a. *Mar. Biol.* (Berlin) 11; 12-22.
- [26] Hughes, K. N. , 1971b. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 6; 167-178.
- [27] Jespersen, H. *et al.* , 1982. *Ophelia*. 21(1); 101-113.
- [28] Kuenzler, J. , 1961. *Limnol. Oceanogr.* 6; 191-204.
- [29] Lopez, G. R. *et al.* , 1982. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8; 279-282.
- [30] Macdonald, B. A. , 1988. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 20; 155-170.
- [31] Mason, C. F. , 1970. *Oceanology*. 4; 358-373.
- [32] Navarro, J. M. , *et al.* , 1982. *Mar. Biol. Ecol.* 137; 63-77.
- [33] Navarro, J. M. , 1988. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 137; 63-77.
- [34] Newell, R. C. , 1973. *An. Zool.* 13; 513-528.
- [35] Newell, R. C. , *et al.* , 1980. *Mar. Biol.* 17; 329-496.
- [36] Peck, L. S. *et al.* , 1987. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 106; 103-242.
- [37] Riisgard, H. U. , *et al.* , 1981. *Mar. Biol.* (Berlin) 61; 227-234.
- [38] Solorzano, L. , 1969. *Limnol. Oceanogr.* 14; 799-801.
- [39] Sprung, M. , 1984. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 18; 171-178.
- [40] Stickle, W. B. , 1982. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 58; 1-17.
- [41] Sturt, V. , 1982. *Mar. Biol. Lett.* 3; 289-306.
- [42] Thompson, R. J. , 1979. *J. Fish. Res. Bord. Can.* 36; 955-969.
- [43] Todd, C. D. *et al.* , 1988. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 118; 191-205.
- [44] Vahl, O. , 1981. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 53; 297-303.
- [45] Varen, R. J. F. *et al.* , 1993. *Neth. J. Sea. Res.* 2; 119-123.
- [46] Wilbur, A. E. *et al.* , 1989. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 131; 161-170.
- [47] Winter, J. E. , 1969. *Mar. Biol.* (Berlin). 4; 87-135.