

Body size of *Pecten maximus* (Mollusca, Bivalvia) is negatively correlated with frequency of escape response elicited by its predator *Asterias rubens*

Schmidt, Juliane; julianej.schmidt@yahoo.de

Rapp, Josephine; josephine@rappprivat.de

Abstract

Prey and predator relations are complex and depend on several factors. One of these is the size difference between predator and prey. The dependence of the frequency of the escape response to the body size difference is tested by using different sizes of the bivalve *Pecten maximus* and its common predator, the sea star *Asterias rubens*. All tests were run under laboratory conditions. The trials show, that the frequency of the escape response depends on the prey size and not on the size of the predator. With an increasing mussel size the frequency of the escape response decreases. The results are consistent with the hypothesis that smaller individuals suffer from a higher predation pressure than bigger ones and have to react in the presence of *A. rubens*. The hypothesis that bigger individuals only react in the presence of a big predator is rejected. Not reacting to the presence of a predator may ultimately be advantageous by saving energy. We also noted that reaction intensity is influenced by different maintenance conditions of *P. maximus*.

Einleitung

Räuber-Beute-Beziehungen zeichnen sich durch hohe Komplexität und das Zusammenspiel vieler verschiedener Faktoren aus. Nicht nur innerhalb eines Netzwerkes, sondern auch zwischen zwei spezifischen Arten, die in Räuber-Beute-Beziehung stehen, können Variationen auftreten, die sich auf das Verhalten der Organismen auswirken.

Ein solches Verhältnis besteht zwischen bestimmten Bivalvia und Asteroidea. Ein häufig beschriebenes Beispiel stellt die Beziehung zwischen *Pecten maximus* und *Asterias rubens* dar. Dabei bilden die Muscheln die Hauptnahrungsquelle von *A. rubens*. Er frisst sie, indem er die Schalen öffnet, seinen Magen hineinstülpt und die Muschel

über Verdauungssäfte zersetzt. *P. maximus* ist fähig, Reize über die Chemo- und Mechanorezeptoren der Tentakel wahrzunehmen und Hell-Dunkel-Unterschiede mit ihren Augen zu registrieren (Wilkens, 1991) (Abb. 1). Zudem haben sich bei vielen Bivalvia Adaptionen als Antwort auf den Räuberdruck entwickelt (Vermeij, 1987). In Falle der *P. maximus* kann eine aktive Fluchtreaktion beobachtet werden. Sie erzeugt durch ruckartiges Öffnen und Schließen der Schalen eine Schwimmbewegung (Thomas & Gruffydd, 1971) (eigene Beobachtung). Dieses Fluchtverhalten steht im Zusammenhang mit der potenziellen Gefahr, die

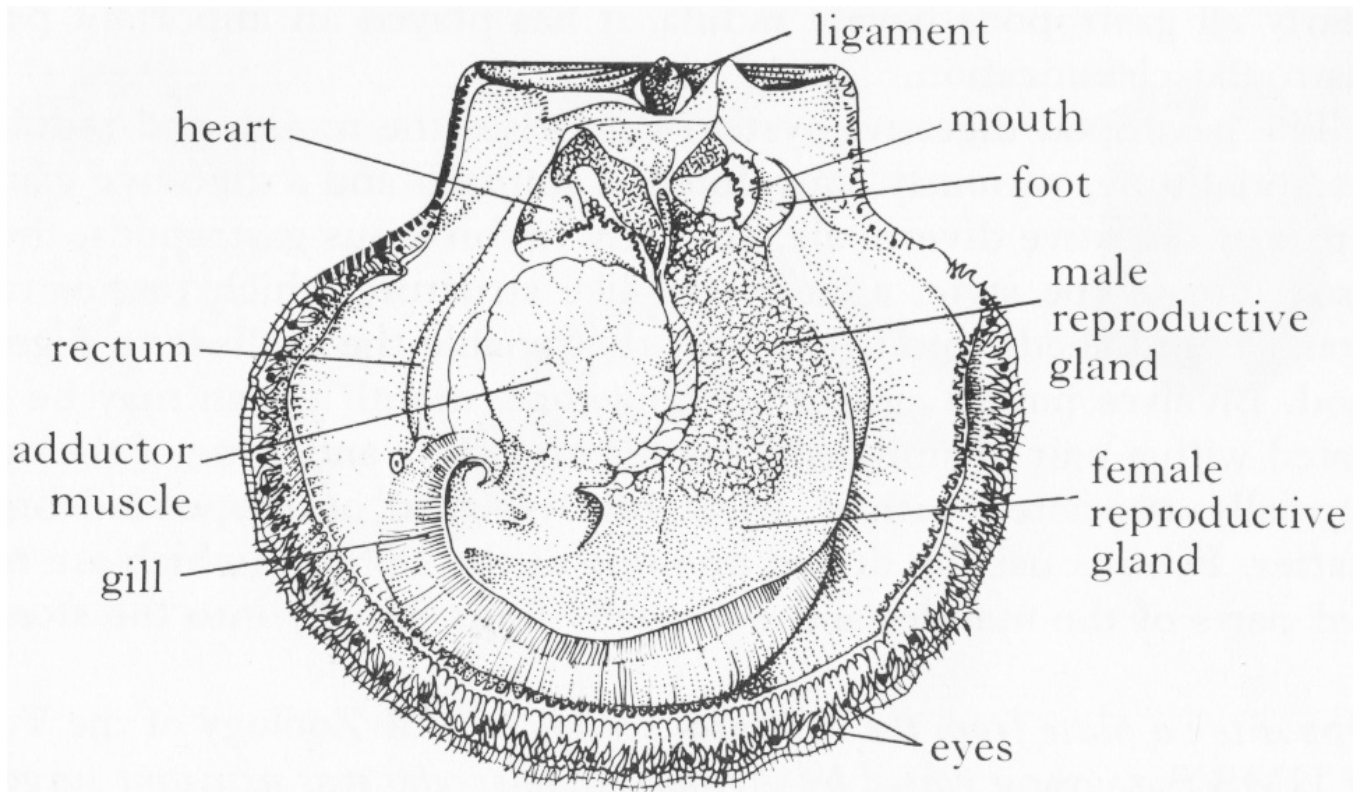


Abb. 1: Situs einer adulten *Pecten maximus*, rechte Schalenhälfte entfernt. Augen sind als schwarze Punkte zwischen den Tentakeln des Mantelrandes zu sehen. Chemo- und Mechanorezeptoren sitzen an den Tentakeln (Dance, S.P., 1976).

vom Räuber ausgeht (Hutson et al., 2005). So sind die stärksten Reaktionen messbar bei Kontakt mit räuberischen Seesternen wie *A. rubens* und *Marthasterias glacialis*, weniger stark dagegen bei nicht-muschelfressenden Seesternen. Eine Schwimmbewegung wurde als starke Reaktion gewertet, eine weniger starke ist zum Beispiel das Schließen der Schalen (Thomas & Gruffydd, 1971). Diese Beobachtung ruft die Vermutung hervor, dass *P. maximus*, wie möglicherweise auch andere Mollusca (Thomas & Himmelman, 1988), zwischen beiden unterscheiden kann.

Jedoch bleibt die Frage offen, inwiefern variierende Faktoren, wie Größe, Alter und Geschlecht, innerhalb der Beute- bzw. Jägerpopulation Auswirkungen auf die Beziehung zwischen ihnen haben und ob auch hier die Fähigkeit zur Unterscheidung besteht. Von besonderem Interesse ist die Relevanz der Größenverhältnisse, da beobachtet wurde, dass größere Individuen von *P. maximus*

gemeinsam mit ihrem Fressfeind *A. rubens* in einem Aquarium gehalten wurden, ohne Anzeichen einer Fluchtreaktion zu zeigen. Daraus ließe sich folgern, dass aufgrund des geringen Größenunterschieds zwischen Räuber und Beute keine potenzielle Bedrohung für größere *P. maximus* besteht. Im Gegensatz dazu wird erwartet, dass kleinere Individuen größerem Räuberdruck ausgesetzt sind und daher häufig auf die Anwesenheit von *A. rubens* mit Flucht reagieren. Desweiteren wird angenommen, dass, wenn eine Reaktion stattfindet, kleine *P. maximus* unabhängig von der Räubergröße reagieren, wohingegen große *P. maximus* nur auf große Organismen reagieren. Mit der folgenden Untersuchung soll aufgezeigt werden, ob sich die Reaktion zweier verschiedener Pilgermuschelgrößen-Kategorien auf unterschiedlich große Seesterne unterscheidet.

Material & Methoden

Das Experiment wurde im Sven Lovén Centre for Marine Sciences auf der Insel Tjärnö in Schweden vom 27.09.2010-29.09.2010 durchgeführt. Der Versuch fand unter Laborbedingungen statt, um die Interaktion zwischen den beiden Organismen in den Fokus zu stellen und andere Variablen, wie Temperatur, circadiane Rhythmen oder Interaktionen mit anderen Organismen, auszuschließen. Die verwendeten Tiere wurden in vier Kategorien nach Größenklassen eingeteilt. Die 13 verwendeten Individuen von *P. maximus* wurden in zwei Größenklassen unterteilt. Drei kleine Vertreter von 3 cm–7 cm und zehn größere ab 7 cm. Die Größe wurde über den Abstand zwischen dem Mittelpunkt beider Ohren und der äußeren Kante der linken Schalenhälfte bestimmt (Abb. 2). Mit jedem Tier wurden sechs Versuchsreihen durchgeführt. Die ausgewählten Räuber, *A. rubens*, wurden ebenfalls in zwei Größenklassen eingeteilt, wobei hier die Größe zwischen der Armachsel oberhalb der Madreporenplatte und dem Ende des gegenüberliegenden Arms gemessen wurde (Abb. 3). Tiere der Größe von 3 cm bis 6,5 cm wurden als „klein“ kategorisiert, Tiere, deren Maße darüber lagen, als „groß“. Für jeden Durchlauf wurde ein neues Tier verwendet, insgesamt also 78 Individuen.



Abb. 2: Messung der Muschelgröße. Die Messpunkte sind der Mittelpunkt beider Ohren und der am weitesten entfernte Punkt auf der äußeren Kante der linken Schalenhälfte.

Beide Beutetiergrößenkategorien wurden mit beiden Räubergrößenkategorien getestet. So wurde jedes Individuum der kleinen oder der großen *P. maximus* mit jeweils einem großen oder einem kleinen Vertreter von *A. rubens* zusammengeführt. Es ergaben sich insgesamt vier Kombinationsmöglichkeiten.

Die Versuchstiere wurden unterschiedlichen Bedingungen entnommen. Drei *P. maximus* stammten aus dem Kosterfjord vor Tjärnö (Schweden, 58° 52' N, 11° 6' O) und wurden mit einer Dresche zwei Tage vor dem Versuch in ca. 25 m Tiefe gefangen und von da an in einem Aquarium gehalten, das kontinuierlich mit frischem, gefiltertem Meerwasser aus 40 m Tiefe durchströmt wurde. Die restlichen zehn Tiere wurden bereits über einen längeren Zeitraum in Aquarien unter den oben beschriebenen Bedingungen gehalten. Acht Tiere stammten aus einem Aquarium, in dem sich keine Räuber befanden, und zwei Tiere aus einem, das sie zusammen mit Vertretern von *A. rubens* bewohnten. Auch diese Tiere wurden einen Tag vor Versuchsbeginn in gesonderte Aquarien umgesiedelt (Abb. 4). Alle unterschiedlichen Gruppen wurden getrennt gehalten. Geschlecht und Alter der Tiere wurde nicht beachtet. Bedingung war nur,



Abb. 3: Messung der Seesterngröße. Die Referenzpunkte sind der Einschnitt über der Madreporenplatte und die Spitze des gegenüberliegenden Arms.

dass die Muscheln das Entwicklungsstadium, in dem sie mit Byssusfäden am Boden verankert sind, überschritten hatten und sich frei auf dem Benthos bewegen konnten. Die verwendeten Seesterne wurden ebenfalls verschiedenen Bedingungen entnommen. Während 26 Tiere im Kosterfjord gefangen wurden, stammten die übrigen 52 Tiere aus Aquarien. Die im Kosterfjord gesammelten Tiere wurden als Kontrolle verwendet, um ein verändertes Verhalten der in Gefangenschaft lebenden Tiere auszuschließen. Die beiden Gruppen wurden getrennt und unter den gleichen Bedingungen wie die Beutetiere gehalten.

Für die Durchführung der Versuche wurde jeweils eine Muschel auf einen zuvor definierten Punkt in der Mitte einer 67x52x10 (in cm) großen Plastikbox gesetzt, die mit frischem, gefiltertem Tiefenmeerwasser gefüllt war. Die gleiche Wasserquelle wurde auch für die oben genannten Aquarien

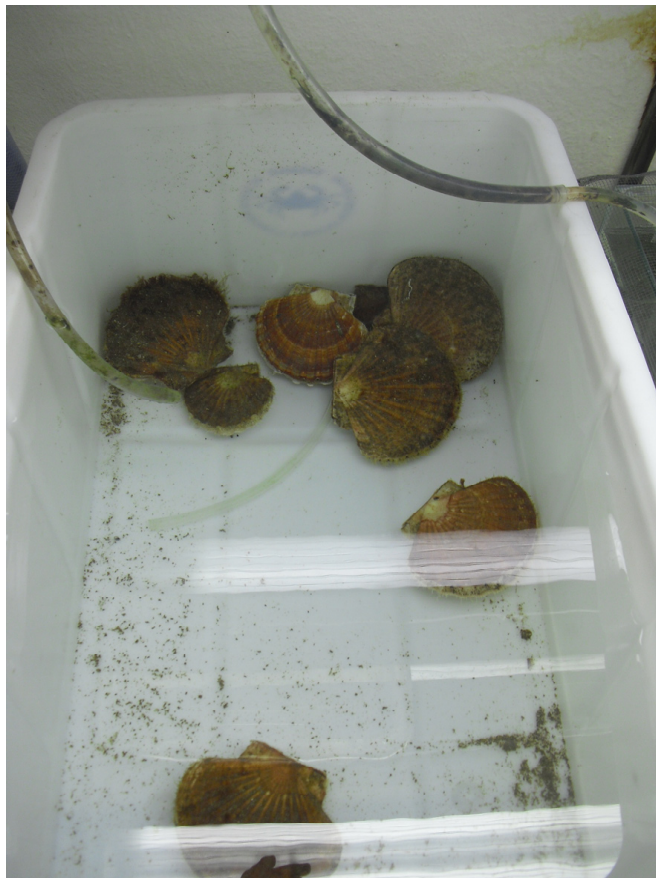


Abb. 4: Haltung der Versuchsobjekte. Acht Individuen von *P. maximus*, wurden für die Versuchsdauer separiert in einer mit Meereswasser gefüllten Box gehalten.

verwendet.

Nach dem Umsetzen in die Plastikbox wurde jeder Muschel 15 min Zeit gegeben, um sich an die neuen äußeren Umstände zu gewöhnen. Jeder Seestern wurde vor dem Versuch für 15 min in eine kleine Plastikschale gesetzt, gefüllt mit Wasser aus der gleichen Wasserquelle der Versuchstiere (Abb. 5). Nach Ablauf der Eingewöhnungszeit wurde der Vertreter von *A. rubens* in unmittelbarer Nähe von *P. maximus* in das Becken gesetzt und beobachtet, ob eine Fluchtreaktion von *P. maximus* ausgelöst wird. Dabei wurde darauf geachtet, dass sich die Versuchstiere vor dem Beginn des Durchlaufes nicht berührten. So sollte überprüft werden, ob eine Reaktion der Muschel auch ohne mechanische Stimulation ausgelöst wird. Nach dem Ende jedes Versuches wurden alle Versuchsaufbauten geleert, ausgespült und mit neuem Wasser gefüllt.

Eine Reaktion ist als positiv definiert, wenn innerhalb von einer Minute nach Zusetzen des Räubers eine eindeutige Taxis in Form von einer Schwimmbewegung nachzuweisen ist. Als negativ gilt sie, wenn sie außerhalb des Zeitlimits erfolgt oder ausbleibt und keine Fortbewegung stattfindet. Kam es innerhalb einer Minute zu keiner Berührung zwischen *P. maximus* und *A. rubens* und auch zu keiner

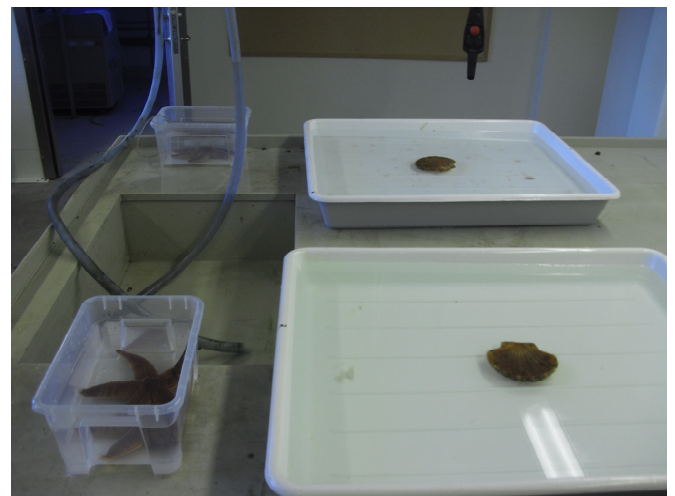


Abb. 5: Versuchsaufbau. Zwei Versuche parallel. Eine Muschel wurde für 15 min in das Versuchsbecken gesetzt, bevor ein Individuum von *A. rubens* hinzugefügt wurde.

Tabelle 1: Reaktionszeiten aller Versuchsdurchführungen. Verwendete Individuen von *P. maximus* aufgelistet nach Größe.

Muschel 4 8,4cm	4,3 n	+	5
	4,7 n	+	3,05
	5,8 p		0,16
	6,7 n	+	5
	14 p		0,1
Muschel 5 8,6cm Meer	14,5 p		0,31
	3,9 p		0,11
	5 p		0,52
	5,9 n		5
	6,5 p	+	1,46
Muschel 6 9,1cm	13,5 p	+	0,09
	14,6 p		0,05
	4,3 n		5
	5 p		0,22
	5 p	+	1,15
Muschel 7 9,4cm	5,8 n	+	5
	8,2 n	+	5
	11,3 p	+	0,18
	3,4 n		5
	5,6 p	+	1,11
Muschel 11 10,3cm	5,6 n	+	5
	6,7 p	+	1,25
	11,4 n		5
	14,5 n		5
	4,8 n	+	5
Muschel 12 10,4cm	5 n		5
	7,2 n		5
	7,2 n	+	5
	7,5 n		5
	13 n		5
Muschel 13 10,9cm Meer	5,3 n	+	5
	5,7 n	+	5
	8,5 n		5
	11,4 n	+	5
	13 n		5
Muschel 13 10,9cm Meer	14,7 n		5
	4,7 n		5
	5,3 n		5
	6,5 p	+	1,1
	7 p	+	1,3
Muschel 13 10,9cm Meer	10,9 p		1
	13,2 n	+	5

Legende: negative Reaktion = n
positive Reaktion = p
Eingriff = +
Meer = Muscheln aus dem Kosterfjord
Seesternaquarium = wurden zusammen mit *A. rubens* gehalten

Reaktion aufgrund eines chemischen Reizes, wurde eingegriffen und ein körperlicher Kontakt zwischen *A. rubens* und *P. maximus* hergestellt. Der Eingriff wurde notiert und es wurde erneut eine Minute Reaktionszeitraum gegeben. Insgesamt wurde jeder Versuch 5 Minuten beobachtet. Zwischen den Versuchsreihen der unterschiedlichen Kombinationen lag ein Zeitabstand von mindestens drei Stunden, um mögliche stressbedingte Reaktionsänderungen zu vermeiden. Die Reaktionszeit wurde mit Hilfe einer Stoppuhr dokumentiert (Tab. 1). Insgesamt wurden 78 Versuche in drei Tagen durchgeführt, wobei immer zwei Versuche parallel erfolgten. Die Versuche wurden mit Hilfe des χ^2 -Test in Microsoft Excel ausgewertet.

Ergebnisse

Auswertung Kombination kleine Muschel mit kleinen und großen Seesternen

Muscheln 1-3 fallen unter die Kategorie „kleine Muschel“, da sie Messwerte von 3,4 cm bis 6,7 cm zeigen (Tab. 1). Jedes Individuum wurde sechsmal

getestet. Muschel 1 wurde aus dem Meer entnommen. Die beiden anderen entstammten dem Aquarium ohne Seesterne. Die getesteten *A. rubens* lagen in einem Größenbereich zwischen 3,4 cm und 14,5 cm. Die Versuche zeigten, dass in 15 von 18 Durchläufen eine Fluchtreaktion der Muschel innerhalb einer Minute erfolgte. Dabei wurden kleine Vertreter von *P. maximus* achtmal auf einen kleinen Vertreter von *A. rubens* getestet, wobei in sieben Fällen eine Fluchtreaktion gemessen werden konnte. Das entspricht einer Reaktionshäufigkeit von 87,5% (Tab. 2.). Die durchschnittliche Reaktionszeit betrug 0,24 min. In einer anderen Versuchsreihe wurden kleine Vertreter von *P. maximus* zehnmal mit großen Seesternen getestet, wobei in sieben Durchgängen eine Fluchtreaktion registriert werden konnte. Dies entspricht einer Reaktionshäufigkeit von 70% (Tab. 2). Die mittlere Reaktionszeit betrug 0,37 min. Der Vergleich der Reaktionshäufigkeit von kleinen *P. maximus* auf kleine oder auf große Seesterne kann keinen signifikanten Unterschied aufzeigen ($p=0,16$) (Tab. 2).

Bei drei Versuchen erfolgte nach innerhalb der

Tabelle 2: Reaktionshäufigkeit und mittlere Reaktionsgeschwindigkeit von kleinen und großen *Pecten maximus* auf kleine oder große *Asterias rubens*. hs: hochsignifikant. ns: nicht signifikant.

Muschel Größe in cm	Seesterngröße in cm						Irrtumswahrscheinlichkeit p < 0,05 (χ^2 -Test)
	kleiner Seestern 3– 6,5			großer Seestern >6,5			
	Anzahl Versuche	Reaktionshäufigkeit absolut (%)	mittlere Reaktionszeit in s	Anzahl Versuche	Reaktionshäufigkeit absolut (%)	mittlere Reaktionszeit in s	
kleine Muschel 3-7	8	7 (87,5)	0,24	10	7 (70)	0,37	> 0,05 (ns)
große Muschel >7	26	8 (30,77)	0,46	34	11 (32,35)	0,31	> 0,05 (ns)
Irrtumswahrscheinlichkeit p (χ^2 -Test)		< 0,01 (hs)			< 0,01 (hs)		

ersten 5 min keine Reaktion, weshalb ein „Eingriff“ vorgenommen wurde. Innerhalb der Kategorie „kleine Muschel“ wurde siebenmal eingegriffen, um einen direkten Kontakt zwischen Muschel und Seestern herzustellen. Fünf dieser sieben Eingriffe resultierten dann in einer positiven Reaktion der Muschel.

Auswertung Kombination große Muschel mit kleinen und großen Seesternen

Alle zehn Individuen von *P. maximus*, von einer Größe zwischen 8,3 cm und 10,9 cm wurden sechsmal getestet. Die Muscheln Nummer 5 und 13 wurden aus dem Meer entnommen, Muscheln 8 und 10 aus dem Seesternbecken. Die anderen sechs Individuen kamen aus dem Becken ohne Seesterne. Von 60 Versuchen mit kleinen sowie großen Seesternen wurde bei 19 eine positive Reaktion gemessen. Große Vertreter von *P. maximus* wurden 26-mal mit kleinen Vertretern von *A. rubens* getestet, wobei in acht Fällen eine Fluchtreaktion registriert wurde. Das entspricht

einer Reaktionshäufigkeit von 30,77 % (Tab.2). Die Reaktion erfolgte durchschnittlich innerhalb von 0,46 min. In der zweiten Versuchsreihe wurden große Vertreter von *P. maximus* 34-mal mit großen Vertretern von *A. rubens* getestet. In elf Durchgängen konnte eine Fluchtreaktion gemessen werden, was einer Reaktionshäufigkeit von 32,35% entspricht. Die durchschnittliche Reaktionszeit betrug 0,31 min. Die Reaktionshäufigkeit von großen *P. maximus* auf kleine oder große Seesterne zeigt keinen signifikanten Unterschied ($p= 0,84$) (Tab. 2).

Insgesamt wurde bei 33 Versuchen mit großen Muscheln nach Ablauf einer Minute eingegriffen und direkter Kontakt zwischen Muschel und Seestern hergestellt, woraufhin zehn positive Ergebnisse messbar waren.

Vergleich der Reaktionen

Zwischen der Reaktionshäufigkeit kleiner Individuen von *P. maximus* auf kleine Vertreter von *A. rubens* und der Reaktionshäufigkeit von großen

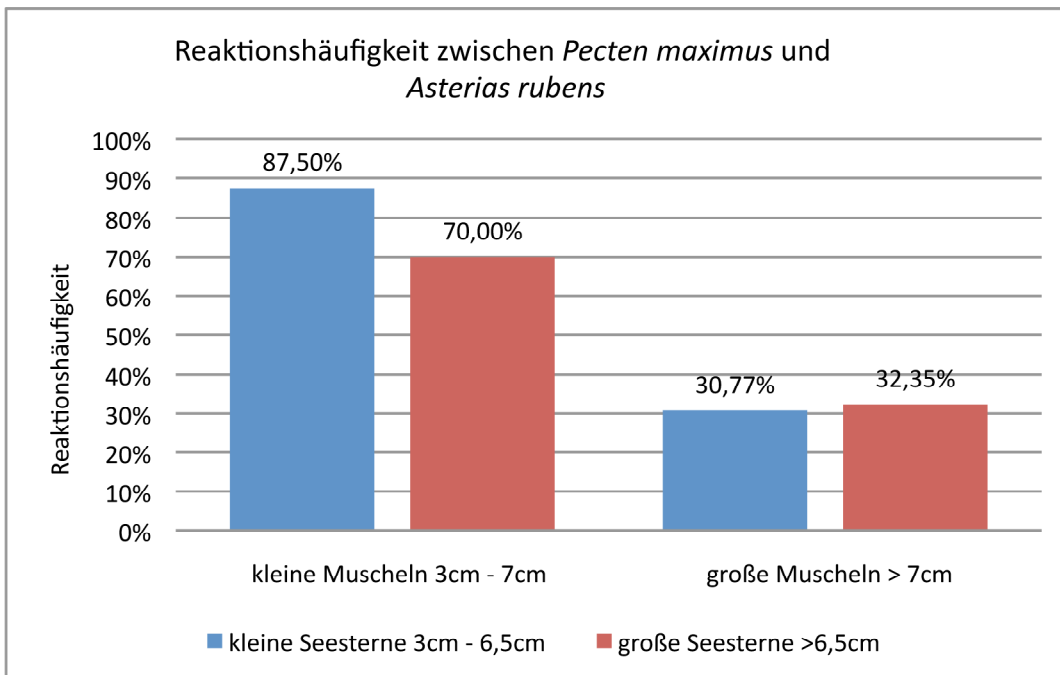


Abb. 6: Reaktionshäufigkeit kleiner und großer Vertreter von *P. maximus* auf kleine und große Vertreter von *A. rubens* in %. Die Reaktionsunterschiede zwischen Muscheln verschiedener Größenkategorien sind signifikant (siehe Tab. 2). Die Größe der Seesterne spielt keine signifikante Rolle.

Vertretern von *P. maximus* auf kleine Individuen von *A. rubens* wurde ein signifikanter Unterschied festgestellt ($p \leq 0,01$). Kleine Vertreter von *P. maximus* reagieren signifikant häufiger auf kleine *A. rubens* als große (87,5% zu 30,77%) (Abb. 6) (Tab. 2).

Zwischen der Reaktionshäufigkeit von kleinen Individuen von *P. maximus* und großen Individuen von *P. maximus* auf große Vertreter von *A. rubens* besteht ein signifikanter Unterschied ($p \leq 0,01$). Kleine Muscheln reagieren häufiger als große Vertreter von *P. maximus* auf große Vertreter von *A. rubens* (70% zu 32,35%) (Abb. 6) (Tab. 2).

Diskussion

Die Ergebnisse zeigen, dass die anfängliche Hypothese angenommen werden kann. Mit zunehmender Muschelgröße sinkt die Reaktionshäufigkeit. Allein die Körpergröße von *Pecten maximus* ist ausschlaggebend für das Auftreten einer Fluchtreaktion. Die Vermutung, dass große Muscheln nur auf große Räuber reagieren, wurde

widerlegt.

Kleinere Individuen sind aufgrund der geringeren Größe einem stärkeren Räuberdruck ausgesetzt (Barbeau & Scheibling, 1994) und reagieren entsprechend auf die Anwesenheit von *Asterias rubens*.

Die geringere Reaktionshäufigkeit größerer Muscheln auf Seesterne jeder Größe kann durch das höhere Alter und dem daraus folgenden häufigeren Kontakt mit dem Räuber erklärt werden (Remy et al., 1998). Demzufolge könnten die Muscheln erlernt haben, dass sie ab einer bestimmten Körpergröße als Beutetier nicht mehr interessant sind. Das ist ein häufig beobachtetes Phänomen in Räuber-Beute-Beziehungen. So ist bekannt, dass die Mortalitätsrate bei vielen marinen Invertebraten im Larvenstadium am höchsten ist (Gosselin & Qian, 1997). Auch für die Pectinidae wurde am Beispiel von *Placopecten magellanicus* gezeigt, dass kleinere Vertreter von Seesternen als Beutetier präferiert werden (Barbeau & Scheibling, 1994).



Abb. 7: Intensiver Kontakt von *A. rubens* und *P. maximus*. Die Ambulakralfüßchen dringen in die Mantelhöhle von *P. maximus* ein.

Eine weiterer Ansatz, um die Reaktionsträgheit älterer Adulti von *P. maximus* zu erklären, ist eine negative Kosten-Nutzen-Analyse, bei der die Muschel unnötige Bewegungen und den damit einhergehenden Energieverbrauch zu vermeiden versucht (Thomas & Gruffydd, 1971).

In den Versuchen konnte keine Abhängigkeit von Haltung- und Lebensbedingungen der Räuber und Reaktionshäufigkeit von *P. maximus* festgestellt werden. Das heißt, dass die Seesterne, die aus dem Kosterfjord entnommen wurden, nicht mehr oder weniger Reaktionen auslösten als die, die dem Aquarium entnommen wurden. Auffällig ist allerdings, dass die Muscheln 8 und 10, die schon längere Zeit ein Aquarium gemeinsam mit *A. rubens* bewohnen, deutlich weniger häufig und auch deutlich langsamer auf den Kontakt mit dem Räuber reagierten. Dies könnte auf eine Form von Habituation beziehungsweise Desensibilisierung der Individuen schließen lassen. Außerdem werden diese Seesterne in regelmäßigen Abständen vom Laborpersonal gefüttert, wodurch der Fraßdruck auf *P. maximus* minimiert wird. Zur Prüfung der

oben genannten Beobachtung bedarf es allerdings weiterer Versuchsreihen mit mehreren Versuchstieren. Deutlich wurde auch, dass 77,7% der durchgeführten Versuche mit den Muscheln, die im Meer gefangen wurden, positiv ausfielen. Da sie erst vor kurzem ihrem natürlichen Lebensraum entnommen wurden, zeigen diese vermutlich natürlicheres Verhalten als die anderen Versuchstiere. Dies könnte in weiteren Versuchen quantifiziert werden.

Die Hypothese, dass große *P. maximus* nur auf große Seesterne reagieren, weil kleine Individuen von *A. rubens* nicht in der Lage sind, große *P. maximus* zu fressen, konnte widerlegt werden. Diese Studie konnte zeigen, dass große Pilgermuscheln zwar seltener auf die Anwesenheit von Seesternen reagieren, aber wenn, dann unabhängig von der Seesterngröße. Möglicherweise steht dies in Zusammenhang mit der Beobachtung, dass die Intensität des Kontaktes ausschlaggebend war, ob eine Reaktion ausgelöst wurde. So tasteten beispielsweise einige Seesterne die obere Schale der Muschel ab, während andere mit ihren Ambulakralfüßchen in die Mantelhöhle eindringen (Abb. 7). Letzteres löste wesentlich schneller eine Fluchtreaktion aus. Um jedoch signifikante Aussagen treffen zu können, sollten weitere Untersuchungen durchgeführt werden.

Entgegen früheren Beobachtungen von Land (1966), kann festgehalten werden, dass keine Fluchtreaktionen messbar waren, wenn kein direkter Kontakt zwischen Räuber und Beute bestand.

Literatur

- Barbeau, M.A., Scheibling, R.E. (1994): Behavioral mechanisms of prey size selection by sea stars (*Asterias Vulgaris* verrill) and crabs (*Cancer irroratus* say) preying on juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus* (Gmelin)). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 180: 103-136.
- Dance, S.P. (1976): *The shell collectors guide, an introduc-*

tion to the world of shells, London: Cameron & Tayleur.

Gosselin, L.A., Qian, P.Y. (1997): Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 146: 265-282.

Hutson et al. (2005): Australian scallops do not recognise the introduced predatory seastar *Asterias amurensis*. *Marine Ecology Progress Series*, 298: 305–309.

Land, M.F. (1966): Activity in the optic nerve of *Pecten maximus* in response to changes in light intensity and to parterre and movements in the optical environment. *Journal of Experimental Biology*, 45: 83-99.

Phillips, D. W. (1978): Chemical mediation of invertebrate defensive behaviours and the ability to distinguish between foraging and inactive predators. *Marine Biology*, 49: 237–243.

Remy, R. et al. (1998): Chemically-mediated predator-recognition learning in a marine gastropod. *Ecoscience*, 5: 353–360.

Thomas, G.E., Gruffydd, L.I.D. (1971): The types of escape responses elicited in the scallop *Pecten maximus* by selected seastar species. *Marine Biology*, 10: 87–93.

Thomas, G.E., Himmelman, J.H. (1988): Influence of predation on shell morphology of *Buccinum undatum* L. on the Atlantic coast of Canada. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 115: 221–236.

Vermeij, G.J. (1987): *Evolution and escalation: an ecological history of life*, Princeton: Princeton University Press.

Wilkins, L.A. (1991): Neurobiology and behaviour of the scallop. In: *Scallops: biology, ecology and aquaculture* (ed. S.E. Shumway), pp. 429–469. Amsterdam: Elsevier.