

# Gerichtete Ortsveränderung bei Muscheln der Gattung *Anodonta* im Zürichsee

Von

HANS BURLA

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich

In einer 1930 erschienenen Schrift des englischen Malakologen H. H. BLOOMER über die beiden Teichmuschelarten *Anodonta piscinalis* und *cygnaea* findet sich auf Seite 14 die Bemerkung: «As a rule during the summer months both frequent shallower water and generally move towards the sides of the pool whereas in the winter they return to deeper water». Von welcher Art die Beobachtungsdaten waren, die der Aussage zugrunde liegen, blieb unerfindlich. Möglicherweise äusserte BLOOMER seine These als Zusammenfassung mehrerer Erfahrungen, die zum Teil voneinander unabhängig sein können und einer allgemeinen Auffassung entsprechen dürften. Meines Wissens steht aber eine ausreichende Beweisführung noch aus.

Teichmuscheln wirken bei flüchtiger Betrachtung unbeweglich; sie stecken fest im Seeboden und strudeln nach der Art sessiler Tiere. Doch wissen wir, dass sie sich mit ihrem kräftigen Fuss fortbewegen können. Bringt man nicht die Geduld auf, sie auf ihren Wanderungen zu verfolgen, so erkennt man doch an den Furchen, die sie erzeugen, dass sie den Standort gewechselt haben. Ob solche Fortbewegungen ungerichtet verlaufen oder ein jahreszeitliches Auf und Ab an der Uferhalde ergeben, ist die Frage. Um sie zu beantworten, wurde ein Versuch im Zürichsee durchgeführt. Im folgenden berichte ich über das Unternehmen, dessen Ergebnis im Einklang mit der These BLOOMERS steht.

Im wesentlichen bestand der Versuch darin, Muscheln aus dem See zu entnehmen, zu numerieren, auf einem vorbereiteten Areal wieder auszusetzen und die Standorte der Muscheln in einer Serie regelmässig aufeinanderfolgender Kontrollen zu protokollieren. Die Arbeiten im See wurden im Tauchgang ausgeführt. Als Arbeitsstelle wurde ein Ufergebiet der Gemeinde Zollikon ausgewählt. Es liegt in der Nähe des Privathauses der Familie Dr. V. STÄHELI-FENNER, wo wir bei jedem Tauchgang gastfreundliche Aufnahme fanden. Auf den Tauchgängen begleiteten mich mehrmals HEINZ MAAG (Taucher am Zoologischen Museum), HANSJÖRG SCHENKER (Studierender der Zoologie), UWE GOEPEL (Präparator am Zoologischen Museum) und ARTHUR MAAG (Badmeister und Schwimmlehrer). Ferner nahmen an ihnen sporadisch teil: FREDY KNORR (Graphiker), ANDRÉ OCH (Kaufmann), JÜRIG STAMM (Kaufmann), mein

Sohn THOMAS BURLA sowie die Studierenden der Biologie VERENA FERLIN, BENI PABST, CHRISTIAN SPEICH und LUCIA STOCKMANN. Insgesamt wurden von Anfang März bis Ende Dezember 1970 in Gruppen von meist drei oder vier Tauchern siebzehn Tauchgänge im Rahmen des Versuchs durchgeführt; die Summe der individuellen Einsätze beträgt 59.

TOM TISCHLER (Grafiker am Zoologischen Museum) zeichnete die Abbildungen. Arbeiten im Laboratorium wurden zu Beginn 1970 von der wissenschaftlichen Assistentin ANNE DE MESMAEKER-MAWET, später vom Forschungsassistenten CHRISTIAN SPEICH und von der Laborantin DORIS KOBELT ausgeführt. Dr. HANSPETER RÜST, Mathematiker, las das Manuskript. Die der Abbildung 9 zugrundeliegenden Angaben über den Temperaturgang im Zürichsee wurden vom Chemischen Laboratorium der Stadt Zürich zur Verfügung gestellt. Die Georges und Antoine Claraz-Schenkung unterstützte die Arbeit mit einer Subvention.

### Versuchsordnung

Das Versuchsfeld befindet sich etwa 50 Meter seeabwärts vom Privathaus Dr. STÄHELI, 27 m vom Ufer entfernt, wo der untiefe, flache Ufersockel allmählich in die geneigte Halde übergeht. Mit Hilfe von nummerierten Steckmarken (Abb. 1) wurde am

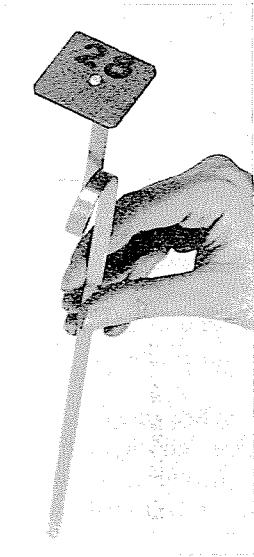


Abb. 1. Steckmarken, wie sie für das Bezeichnen der Ecken aller Quadratmeter in der Anlage verwendet wurden. Die Nummernplatte besteht aus grünem PVC, der Stab aus Aluminium.

3. und 7. März 1970 eine Are so ausgesteckt, dass die Ecken aller hundert Quadratmeter mit je einer Nummer, die von 1 bis 121 läuft, bezeichnet waren. Beim späteren Protokollieren der Muschelstandorte wurden die Quadratseiten nach Augenmass abgeschätzt oder im Zweifelsfall mit Hilfe eines Skistocks ohne Teller, den jeder Taucher mitführte, markiert. Die untere Basislinie der Are verlief parallel zum Ufer

auf vier bis fünf Meter Tiefe, die obere Seite auf zwei bis drei Meter Tiefe. In der oberen Hälfte der Are betrug das Bodengefälle zwischen  $5^\circ$  und  $10^\circ$ , in der unteren Hälfte zwischen  $10^\circ$  und  $20^\circ$ .

Am 17. März wurden an der Uferhalde vor Erlenbach in Tiefen von zwei bis sechs Metern 212 Individuen von *Anodonta* gesammelt. Im Laboratorium wurden die Muscheln in Gruppen zu etwa 20 in gut durchlüfteten Wasserbecken gehalten. Am folgenden Tag wurden 144 Tiere wahllos herausgegriffen und ab 1 fortlaufend nummeriert. Vor dem Numerieren wurde die Schale mittels Lappen getrocknet und das Periostrak am schmalen Hinterteil entfernt, wenn auch nicht bis in alle Rillen hinein; hierzu bedienten wir uns verschiedener Geräte: Feile, Schleifmaschine, Nassschleifpapier, Skalpell. Die Schabstellen wurden nochmals mit dem Lappen getrocknet, mit absolutem Alkohol abgerieben und die Muscheln zum weiteren Trocknen in der Luft aufgestellt. Dann wurden kleine Stücke von Schreibmaschinenpapier, auf welche Nummern gedruckt waren, mit durchsichtigem Nagellack aufgeklebt. Die Nummern haften nur dann fest, wenn sie stark angedrückt werden. Nach einer Trockenzeit von 2 bis 15 Minuten wurden sie dünn mit Nagellack überschichtet und nach einer weiteren Trockenzeit von 10 bis 20 Minuten mit Teflon (Silikon) besprüht. Auf jede Muschel wurde die ihr zukommende Nummer in vierfacher Ausführung geklebt, zwei auf jede Schale. Zur Ergänzung wurde die gleiche Nummer mit Hilfe eines Bohrstifts unterhalb des Wirbels eingeritzt und die Furche mit rotem Nagellack ausgepinselt (Abb. 2). Erst dann legten wir die Muscheln ins Wasser zurück. Nun wurden sie einzeln auf HS Ektachrome B Film 35 mm fotografiert, anschließend vermessen nach Länge, Breite und Dicke und das Alter geschätzt aufgrund der dunklen Zuwachsringe (BOTNARIUC und TUDORANCEA, 1967). Für jede Muschel dauerte die Prozedur des Nu-



Abb. 2. Eine nummerierte Muschel, geborgen nach Abschluss der Versuchszeit. Die weissen Scheiben sind aufgeklebt, die Nummer unter dem Schloss ist eingeritzt.

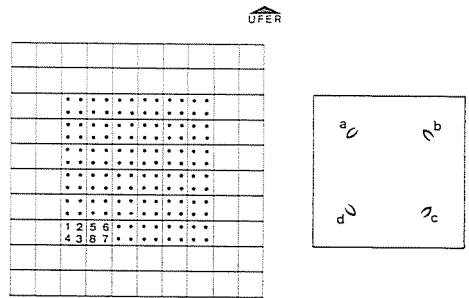


Abb. 3. Links Schema der Anlage, die aus 100 Quadratmetern besteht. In die 36 zentralen Felder wurden Muscheln ausgesetzt, vier je Feld, in einer Reihenfolge, wie sie aus den Nummern links unten ersichtlich ist. Rechts ist für eines der Felder gezeigt, wie beim Aussetzen die Richtung des Schalenpalts variiert wurde.

merierens etwa eine Stunde, in welcher Zeit sie ausserdem der Erschütterung durch Feilen und Bohren ausgesetzt war, wie auch den Dämpfen von Alkohol, Nagellack und Teflonspray. In Spuren mögen die als schädlich bekannten Substanzen auch noch im Wasser, in das die Tiere nach Numerierung gelegt wurden, enthalten gewesen sein. Es ist zu befürchten, dass einige Muscheln dabei Schaden nahmen; die hohe Sterblichkeit in den ersten acht Wochen nach Aussetzen könnte eine Folge solcher Schädigung sein. Rechnet man aber mit Schäden, so müssen wir auch befürchten, dass ein Teil der Tiere nach dem Aussetzen sich nicht so verhielt, wie sie es getan hätten, wären sie nicht gestört worden.

Am Tag nach dem Markieren wurden die nummerierten Muscheln in die 36 zentralen Quadratmeter der vorbereiteten Are eingesetzt (Abb. 3, links). Mit Hilfe einer Lehre wurden in jeden Quadratmeter vier Muscheln so gesteckt, wie es Abbildung 3 rechts zeigt.

In Zeitabständen von vier Wochen suchten wir die Are regelmässig wieder auf; die betreffenden Kalendertage finden sich in Tabelle 1. Beim Protokollieren im See unterteilten wir jeden Quadratmeter der Are in vier Viertel, wiederum nach Augenmass oder mit Hilfe des Skistocks, der in der Hälfte seiner Länge eine Marke trug. Ohne exakt vermessen zu sein, wurden die Muschelstandorte in den Raster eingetragen. Auf diese Weise schufen wir eine Klasseneinteilung der Wanderwege, die uns zulässig erscheint. Die Standorte numerierter Muscheln, die sich ausserhalb der ausgesteckten Anlage befanden, wurden mittels Messband ausgemessen und erst auf dem Zeichenblatt in ihr Quadratviertel eingeordnet.

Waren wir beim Protokollieren zu dritt, so übernahm ein Taucher die oberen vier Quadratmeterreihen, während der restliche Feldteil senkrecht zur Basislinie in zwei gleiche Hälften geteilt und jede Hälfte einem Taucher überlassen wurde. Waren wir zu viert, so fiel jedem Taucher ein Quadrat von 5 Meter Seitenlänge zur Bearbeitung zu. Bei aufeinanderfolgenden Tauchgängen achteten wir darauf, dass nach Möglichkeit jeder Taucher immer wieder andere Feldteile zugewiesen bekam. Zum Protokollieren im Wasser benützen wir eine rechteckige Platte aus weissem PVC mit matter Oberfläche, auf welcher der Quadratraster des Feldteils eingezeichnet war. Die Standorte der Muscheln wurden mit Bleistift auf die Platte notiert. Tote Muscheln wurden nach dem Protokollieren ihres Standortes aus dem Feld entfernt. Schliesslich wurde noch die Umgebung der Are nach nummerierten Muscheln abgesucht. Ein Tauchgang, auf dem das ganze Feld zu dritt oder viert bearbeitet wurde, dauerte etwa eine Stunde.

Im August begann sich das Versuchsfeld stellenweise dicht mit Laichkraut zu bedecken. Auf besonderen Tauchgängen, die am Tag vor dem Protokollieren ange-setzt wurden, rodeten wir den Pflanzenbestand innerhalb der Are, indem wir die Stiele mit dem Messer knapp über dem Boden abschnitten, worauf sie zu Wasseroberfläche aufstiegen und wegtrieben.

Vom Frühling bis zum Sommerende konnten wir von den Muscheln die Nummern gut ablesen. War die Schale von Algen besetzt, so wischten wir sie mit einem weichen Pinsel ab. Muscheln, die keine Klebnummer trugen, zogen wir aus dem Schlamm, um festzustellen, ob unterhalb ihres Wirbels eine Nummer eingeritzt sei. Im Sommer war der Befund kaum je positiv. Im Herbst mehrten sich aber die Fälle, in denen die aufgeklebten Nummern fehlten und nur noch die eingeritzten erkennbar waren. Es war zu

befürchten, dass das Manipulieren die Muscheln in ihrem Verhalten stören könnte, dies selbst dann, wenn sie in der gleichen Stellung wieder eingesteckt wurden, in der sie sich vor dem Herausziehen aus dem Schlamm befanden. Da ausserdem im Winter nur noch vereinzelte, meist kleine Ortsveränderungen registriert wurden, schliesslich die Anzahl der noch lebenden nummerierten Muscheln klein geworden war, brachen wir den Versuch nach dem zehnten Protokoll, das am 23. und 29. Dezember 1970 stattfand, ab. Die dabei noch wiedergefundenen 41 Muscheln sammelten wir ein. Es erwies sich, dass 15 von ihnen Männchen waren, 19 Weibchen mit Glochidien und die restlichen 7 Weibchen ohne Glochidien. Diese am Ende des Versuchs angefallene Probe gab Gelegenheit, bezüglich Dislokationsleistung auf Unterschiede zwischen Geschlechtern wie auch zwischen trächtigen und unbefruchteten Weibchen zu prüfen. Alle solche Vergleiche ergaben negative Resultate.

Schliesslich gab die Probe erneut Anlass zum Versuch einer Artunterscheidung. Nach typischen Vertretern zu urteilen, kommen im Zürichsee die beiden Arten *A. cygnaea* und *A. piscinalis* vor. Bei der Mehrzahl der Muscheln sind wir aber im Zweifel, ob sie der einen oder anderen Art angehören. Die Arbeit bezieht sich daher auf die Gesamtheit der beiden Arten. Zweifellos wird die Bedeutung des Versuchs dadurch beeinträchtigt. Es ist denkbar, dass sich die beiden Arten verschieden verhalten, etwa verschiedene Tiefen aufsuchen, nicht zur gleichen Zeit im Jahr dislozieren und nicht gleich oft und gleich weit wandern.

### Häufigkeit der Wiederfunde und der Ortsveränderungen

Abbildung 4 gibt zusammenfassend Auskunft über das Schicksal aller 144 ausgesetzten Muscheln. In ihr ist unterschieden zwischen lebend (a, c) und tot (b, d) wiedergefundenen Muscheln sowie zwischen solchen, die in der oberen (a, b) oder unteren (c, d) Feldhälfte ausgesetzt worden waren. Vergleicht man die vier Grosstotale (54, 18, 37 und 35) im Vierfeldertest, so ergibt sich bei Korrektur für Kontinuität (nach YATES) ein Chi-Quadrat von 7,64, was die getroffene Unterteilung der Muscheln in die vier Teilmengen hinreichend begründet. Für alle vier Matrizen gilt ferner, dass jede Muschel klassiert ist nach Anzahl Wiederfunde (Kolonnen) und Anzahl nachgewiesener Ortsveränderungen (Zeilen).

Nur sechs aller ausgesetzten Muscheln wurden später nie mehr gesehen. Alle übrigen konnten bei mindestens einem der zehn Protokolltauchgänge wieder registriert werden. Obwohl nicht feststeht, dass die Vermissten bis Versuchsende leben blieben, wurden sie in die Matrizen der Lebenden (a) aufgenommen.

Wurde für eine Muschel der Tod festgestellt, so schied sie sogleich aus dem Versuch aus. Die Verteilung der Mortalitätsrate wird in einem der nächsten Kapitel erörtert.

Für Muscheln, deren Tod bis Versuchsende nicht feststand, wird ersichtlich, dass die in der unteren Feldhälfte ausgesetzten (c) häufiger wiedergefunden wurden, häufiger dislozierten und gesamthaft homogener reagierten als die anderen (a). In (c) ergeben die Zeilensummen die hier horizontal angeordnete Zahlenfolge

1 7 11 11 12 6 3 2 1 0 0.

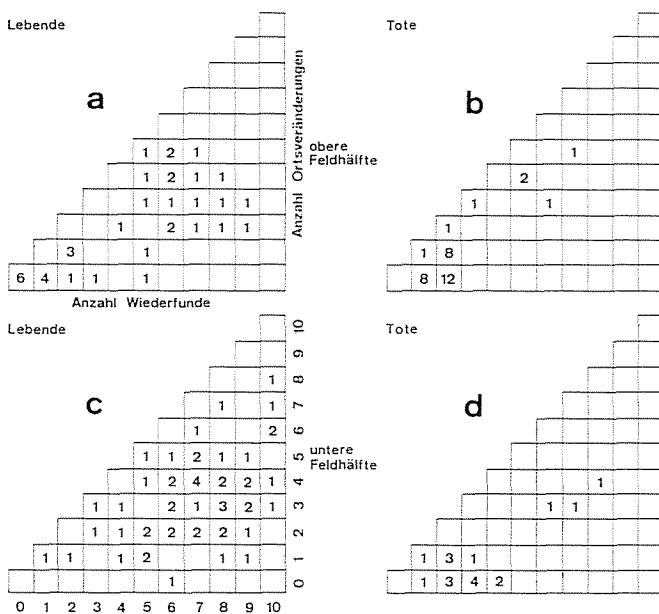


Abb. 4. Jedes Feld in der Dreiecksmatrix gibt eine mögliche Kombination aus Anzahl Wiederfunde und Anzahl Dislokationen an. Die Zahlen verzeichnen die Anzahl Muscheln, die bis Versuchsende auf die betreffende Klasse entfielen. Die Summe der Zahlen ist 144, nämlich die Anzahl aller ausgesetzten Muscheln. Die Angaben sind gesondert nach unterer und oberer Felddhälfte sowie nach Überleben oder Sterben innerhalb der Versuchszeit.

Stellt man die Hypothese auf, die Anzahl der Ortsveränderungen sei binomial verteilt, so lassen sich für die Zeilensummen Erwartungen berechnen. Fasst man die ersten beiden Klassen zusammen, ebenfalls die letzten vier, so resultiert im goodness of fit-Test ein Chiquadrat von 5,50, dem für 6 Freiheitsgrade ein  $p = 0,48$  entspricht. Die Hypothese der binomialen Verteilung kann somit nicht verworfen werden; die Tiere scheinen recht homogen reagiert zu haben. Anders für die Kolonnensummen in (c):

$$0 \ 1 \ 1 \ 2 \ 3 \ 6 \ 8 \ 10 \ 10 \ 7 \ 6.$$

Fasst man die ersten fünf Klassen zusammen, ebenfalls die letzten zwei, so wird, wenn wir gleich wie oben rechnen, das Chiquadrat = 12,58 und das  $p = 0,028$ , für 5 Freiheitsgrade. In diesem Fall ist die Hypothese der Binomialverteilung zu verwerfen; in der Wiederfundhäufigkeit besteht eine Heterogenität.

In (a) ist die Inhomogenität des Befundes noch ausgeprägter, da in beiden Dimensionen eine Bimodalität zutage tritt, dies selbst dann, wenn man die sechs Vermissten, die vielleicht zu unrecht in die Matrix einbezogen wurden, auslässt. Es mag sein, dass Tiefe, Hangneigung oder andere Bedingungen in der unteren Felddhälfte günstiger waren als in der oberen, zumindest für das Aussetzen. Mittlerweile wissen wir, dass der untere Feldteil eher der Haldenzone entspricht, in der Muscheln natürlicherweise überwintern und den frühen Frühling verbringen. Andeutungsweise besteht auch für tot wiedergefundene Muscheln (b, d) eine ähnliche Bimodalität wie für (a).

Dass alle sechs Vermissten der oberen Feldhälfte angehörten, gibt zu denken. Bei einer Tiefe von zwei bis drei Metern, in der sie sich befanden, ist nicht ausgeschlossen, dass sie ein Raub von Wasservögeln wurden. Tatsächlich fanden wir einzelne Muscheln, deren Hinterende mehrfach zerbrochen war (Abb. 5). Solche Verletzungen deuten auf einen gewaltsamen Tod. Je grösser die Tiefe ist, in der Muscheln sich aufhalten, umso geringer ist die Wahrscheinlichkeit, dass sie einem Feind zum Opfer fallen. Kriechen sie im Frühling und Sommer haldenaufwärts, wie es unsere Hypothese will, so setzten sie sich einer Gefahr aus. Von solchen Gefahren wissen wir durch SNYDER und SNYDER (1969) und WOLFF (1968).

Abb. 5. Schalenverletzung, die vermutlich von einem Wasservogel herrührt. Die Muschel 119 wurde auf etwa drei Meter Tiefe ausgesetzt und acht Wochen später an der gleichen Stelle tot wiedergefunden. Der Pfeil weist auf eine Vertiefung mit Loch hin, wie sie vielleicht ein Blässhuhnschnabel erzeugen kann.



In der Abbildung 4 sind die Muscheln klassifiziert nach ihrem Standort zur Zeit des Aussetzens. Alle Wirkungen, welche die Standorte nachweislich ausübten, mussten sich im ersten Teil der Versuchsdauer ergeben haben. Später dislozierten zahlreiche Muscheln, wodurch ihre Klassifizierung nach anfänglichem Standort zunehmend bedeutungslos wurde. In der Tabelle 2 wird nochmals auf den Einfluss des Standorts – obere und untere Feldhälfte – geprüft, jedoch ist für die Klassifizierung einer Muschel in diesem Fall entscheidend, wo sie sich bei ihrem letzten Wiederfund vor Dislokation befand. Nach den Intervallen 2, 3 und 4 überwiegen Dislokationen (B, Kolonnen 2 und 6) ab Standorten in der unteren Feldhälfte, während bei allen späteren Protokollen mehr Dislokationen ab Standorten in der oberen Feldhälfte gezählt wurden. Die Befunde in den beiden Kolonnen lassen sich aber nicht vergleichen, ohne die Bestände an markierten Muscheln je Feldhälfte in Betracht zu ziehen. Indem viele Muscheln haldenaufwärts dislozierten, entvölkerte sich die untere und bevölkerte sich die obere Feldhälfte zunehmend. Um dieser Änderung Rechnung zu tragen, wurden für den Beginn jedes Intervalls die Bestandeszahlen je Feldhälfte ermittelt (Kolonnen 5 und 9) und Erwartungen (Kolonnen 3 und 7) mit Rücksicht auf diese Zahlen berechnet. Beim Vergleich der beiden Feldhälften zeigt sich nun, dass für keines der zehn Protokolle ein signifikanter Unterschied zwischen Erwartung und Befund besteht. Die Dislokationshäufigkeit stimmt demnach mit der Bestandesdichte gut überein.

Schliesslich wurde geprüft, ob sich die Einsteckrichtung (Abb. 3, rechts) auf die spätere Dislokationsrate auswirkte. Bei Protokoll 2 ergaben sich 37 dislozierten Muscheln, klassiert nach den vier Einsteckrichtungen, ein Verhältnis 17:6:7:7. Die

Hypothese einer gleichmässigen Verteilung muss in diesem Fall bei einem Chiquadrat von 8,73 verworfen werden. In allen übrigen Protokollen sowie in der Summe aller Protokolle weichen die beobachteten Anzahlen nicht gesichert von gleichmässiger Verteilung ab. Die Position (a) mag besonders günstig gewesen sein für den Start. Vielleicht war sie besonders unbehaglich für die Muschel (BURLA, 1970) und löste deswegen eine Dislokation aus.

### Sessilität

Sehen wir ab von den sechs Muscheln, die nie mehr gefunden wurden, so bleiben acht weitere (unterste Zeilen in den Matrizen a und c der Abbildung 4), für die wir zwischen ein- und sechsmal feststellten, dass sie an der Stelle, an der wir sie ausgesetzt hatten, verharren und am Leben blieben. Es ist also durchaus möglich, dass ein Teil der Muschelpopulation vom Frühling bis zum nächsten Winter nicht umherkriecht, sondern sich sessil verhält. Allerdings besteht der Verdacht, dass es sich um Geschädigte handelt, denn unter den tot wiedergefundenen Muscheln (b und d in Abb. 4) ist die Klasse der Nichtdislozierten noch grösser.

Den Anteil der Sessilen können wir vermehren um solche Muscheln, die vier- oder mehrmals wieder gefunden wurden, aber nur einmal nachweislich dislozierten. In der zweituntersten Zeile der Matrizen a und c von Tabelle 4 zählen wir sechs solche Fälle. Bei vier von ihnen blieb der Weg unter einem Meter. Ausser den strikt Sessilen gibt es also Muscheln, die sich gelegentlich umbetten, im übrigen aber sessil bleiben.

### Mortalität

In Kolonne 6 von Tabelle 1 ist angegeben, wieviele tote Muscheln, ob disloziert oder nicht, angetroffen wurden. Die höchste Sterberate wurde nach dem zweiten Zeitintervall registriert; später bewegt sie sich im Bereich von wenigen Prozenten. Worauf das initiale Massensterben beruht, kann nicht gesagt werden; es könnte eine Infektion im Spiel gewesen sein, oder es ist ein Tribut, den die Versuchsweise forderte. Schliesslich kann es bedeuten, dass allgemein Muscheln im Frühling vermehrt sterben. Denkbar wäre eine solche Hypothese, denn der Frühling ist die Zeit, in der die Abgabe von Glochidien zum Abschluss kommt und die Produktion von Gameten für die nächste Reproduktionszeit im Gang ist. Gleichzeitig beginnen viele der Tiere zu wandern. All dies mag die Muscheln physiologisch stark beanspruchen.

Dass die Versuchsanordnung nicht ohne Einfluss auf die Sterbewahrscheinlichkeit blieb, kommt darin zum Ausdruck, dass von den Muscheln, die in der oberen Feldhälfte ausgesetzt waren, mehr starben als von den anderen. Das Verhältnis der beiden Anzahlen Gestorbener beträgt 35 zu 18; die Hypothese, dieses Verhältnis weiche nur zufällig von 1:1 ab, muss bei einem Chiquadrat von 5,5 verworfen werden.

### Der mittlere Wanderweg

Aus dem Vergleich aufeinanderfolgender Protokolle liess sich erkennen, ob eine numerierte Muschel im Zeitintervall, das zwischen den beiden Protokollen lag,



*Tabelle 1.* Serie der Tauchgänge, die nach Aussetzen der Muscheln in Intervallen von 4 Wochen ausgeführt wurden, zusammen mit Beobachtungsdaten. Die Zahlen in Kolonne 3 ergeben sich, wenn man die bei früheren Tauchgängen als tot erkannten Muscheln von 144 abzählt; das Ergebnis sagt aus, mit wieviel Muscheln am betreffenden Datum bestenfalls noch zu rechnen war. Kolonne 4 nennt die Anzahl aller wiedergefundenen Muscheln. Die Qualitäten in den Kolonnen 5 und 6 sind unabhängig voneinander.

(1) nach Intervall	(2) Tauchgang Datum (1970)	(3) maximal überlebend	(4) Anzahl Muscheln wiedergefunden	(5) disloziert	(6) tot
1	16. 4.	144	99	8	2
2	14. 5.	142	89	37	25
3	11. 6.	117	72	35	9
4	9./16. 7.	108	76	50	6
5	6. 8.	102	66	51	2
6	3. 9.	100	69	35	3
7	1. 10.	97	59	26	4
8	29. 10.	93	43	18	3
9	25. 11.	90	52	19	1
10	23./29. 12.	89	41	16	0

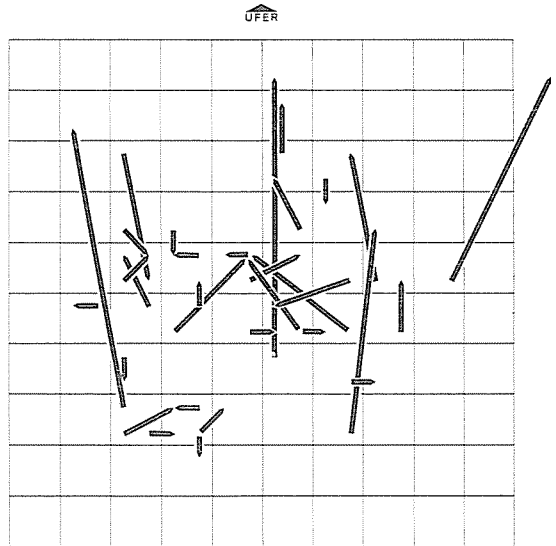


Abb. 6. Dislokationen, die nach dem dritten Intervall zu vier Wochen nach Aussetzen registriert wurden. Fünf der grössten Wege erfolgten haldenaufwärts. Alle Wege summiert nach Länge und Richtung und geteilt durch ihre Anzahl ergibt den dritten Vektor in Abbildung 7.

ihren Standort gewechselt hatte. Der neue und der vormals protokollierte Standort wurden durch eine gerade Linie miteinander verbunden, wobei ohne Rücksicht auf den exakten Standort der Muschel jeweils die Mitte des Viertelquadratmeters, dem die Muschel im Protokoll zugeordnet war, als Anfang oder Ende der Verbindungslinie galt. Abbildung 6 zeigt als Beispiel die Verbindungslinien, die nach dem dritten Intervall gezogen werden konnten. Sie geben Strecke und Richtung der Wanderwege an und sind daher Vektoren, die sich addieren lassen, indem in beliebiger Reihenfolge

der Anfang eines Vektors ans Ende eines anderen gefügt wird. Teilt man die Summe aller Vektoren durch die Anzahl der Summanden, so erhält man einen mittleren Vektor, der für die Menge der dislozierten Muscheln Strecke und Richtung im Durchschnitt angibt. In Abbildung 7 sind die mittleren Vektoren aller 10 Protokolle auf der Zeitachse aufgereiht, wobei die Anfangspunkte willkürlich auf die gleiche Gerade gesetzt sind.

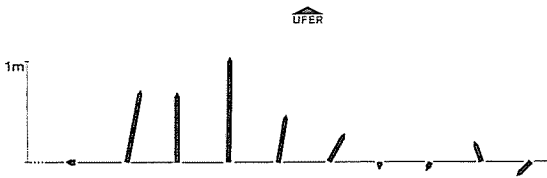


Abb. 7. Die mittleren Wanderwege, getrennt für die 10 Intervalle zu vier Wochen nach Aussetzen. Links nach dem ersten, rechts nach dem zehnten Intervall. Von Mitte Mai bis Anfang September wandern die Muscheln im Durchschnitt haldenaufwärts.

Der in Abbildung 7 dargestellte Befund zeigt, dass die Muscheln – stets sind die nummerierten gemeint – im Durchschnitt während des Sommers die Halde emporziehen und damit dem Ufer zustreben. Später flaut die Bewegung ab. Nach BLOOMERS These und unserer Erwartung sollte sie im Herbst oder Winter in die Gegenrichtung umschlagen: tiefenwärts und vom Ufer weg. Andeutungsweise erfolgt ein Umschlag, doch lässt er sich wohl nicht sichern. Es mag sein, dass das gewaltsame Herausheben der Muscheln aus ihrer Verankerung, das ab Herbst beim Protokollieren nötig wurde, dem herbstlichen Rückzug in die Tiefe entgegenwirkte. Vielleicht hat auch ein zunehmender Befall durch *Dreissena polymorpha* das Verhalten ihrer Träger beeinflusst. Wir müssen uns damit zufrieden geben, dass nur der erste Teil der Versuchsdauer eine gerichtete Ortsveränderung aufzeigt.

Bestätigt der Befund die Hypothese, so nur unter der zusätzlichen Annahme, die Prozedur des Markierens und Versetzens habe das natürliche Verhalten der Muscheln nicht gestört. Machen wir die Annahme nicht, so lässt der Versuch noch eine andere Interpretation des Befunds zu. Es kann sein, dass es der experimentelle Eingriff war, der das kollektive Aufwärtsstreben verursachte, etwa nach folgender Hypothese: stört man Muscheln, so beginnen sie zu wandern, wobei sie im Durchschnitt an der Halde aufwärts kriechen. Der Umstand, dass vier Wochen nach Aussetzen noch keine allgemeine Ortsveränderung erkennbar war und eine Aufwärtsbewegung erst nach weiteren vier Wochen registriert wurde, entwertet jedoch die zweite Hypothese.

Die Darstellung in Abbildung 7 ist mit einem methodischen Fehler behaftet, der unbehoben bleibt. Bei Muscheln, die nicht in einem Intervall (zu vier Wochen) nach ihrer letzten Registrierung, sondern nach zwei oder mehr Intervallen wieder gefunden und als disloziert erkannt wurden, steht nicht fest, in welchem der Intervalle die Ortsveränderung erfolgte. Solche Fälle sind nicht selten. Sie wirken sich aus in einer Verzögerung im Summenvektor. Würden wir jedoch nur Vektoren addieren, die mit Sicherheit durch Ortsveränderung in den letzten vier Wochen zustandekamen, so gingen viele der ohnehin spärlichen Informationen verloren und die Streuung der mittleren Vektoren nähme zu.

### Individuelle Routen

Zur Illustration der Vorgänge im See sollen einige individuelle Wanderrouen wiedergegeben werden. Um eine objektive Auswahl zu treffen, wurden in Abbildung 8 die Wege aller Muscheln aufgenommen, für die sechs oder mehr Dislokationen registriert wurden. Diese Bedingung erfüllen sechs Tiere, die durchwegs in der unteren Feldhälfte starteten. Für alle ist eine grössere Dislokation in der Falllinie der Halde

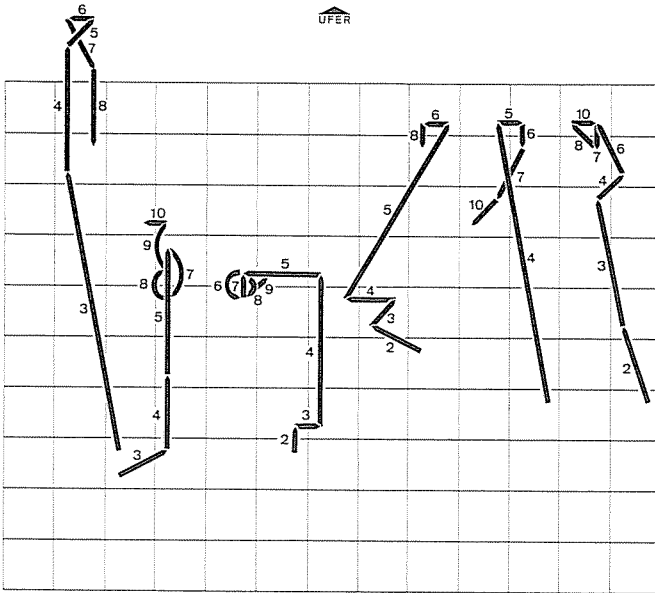


Abb. 8. Die Wanderwege von sechs Muscheln separat wiedergegeben. Um alle sechs Wege auseinanderzuhalten, wurde der Raster breiter gezeichnet, als die Anlage war, dagegen wurde die Höhe nicht verändert. Die Zahlen neben den Pfeilen geben den Intervall nach Aussetzen an. Alle sechs Muscheln wanderten im frühen Sommer haldenaufwärts. Zwei der Muscheln liessen im Herbst eine Rückkehr gegen die Tiefe hin erkennen. Die Auswahl dieser Beispiele erfolgte nach einer vorgegebenen Bedingung und ist in diesem Sinn zufällig.

charakteristisch, bei vier der sechs erbracht innerhalb eines einzigen Intervalls. Ihr können kleine Ortsveränderungen vorangehen. Ist die geringe Tiefe im Bereich der oberen Feldhälfte erreicht, so gehen die Muscheln über zu kleinen Dislokationen in beliebiger Richtung. Zwei der sechs Muscheln ziehen im Herbst und Winter wieder die Halde abwärts. Damit ist exemplarisch gezeigt, welche Ortsveränderungen sich, BLOOMERS Ansicht und unserer Ausgangshypothese zufolge, im Lauf des Jahres an der Halde abspielen. Die Beispiele lassen auch verstehen, wie die in Tabelle 2 ersichtliche Verlagerung des Dislokationsschwergewichts zustandekommt.

*Tabelle 2.* Es wird untersucht, in welcher Feldhälfte, oberer oder unterer, Dislokationen häufiger waren. Entscheidend für die Zuordnung einer dislozierten Muschel in die linke oder rechte Tabellenhälfte war ihr letzter uns bekannter Standort vor Dislokation. Mit B (Befund) ist die Anzahl neu dislozierter Muscheln bezeichnet, mit E die erwartete Anzahl, mit D die Differenz (B-E), vertreten durch ihr Vorzeichen. Die Bestandszahlen in den Kolonnen 5 und 9 bilden die Grundlage zum Berechnen der Erwartungen; sie wurden ermittelt aus dem von uns beobachteten Geschehen, jeweils für den Beginn des betreffenden Intervalls.

(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
nach Intervall	obere Feldhälfte				untere Feldhälfte				$\chi^2$
	B	E	D	Bestand	B	E	D	Bestand	
1	5	4	+	72	3	4	-	72	0,5
2	16	18,5	-	71	21	18,5	+	71	0,67
3	15	17,35	-	58	20	17,65	+	59	0,63
4	22	27,31	-	59	28	22,69	+	49	2,28
5	37	33	+	66	14	18	-	36	1,37
6	23	23,8	-	68	12	11,2	+	32	<1
7	17	17,69	-	66	9	8,31	+	31	<1
8	12	12,39	-	64	6	5,61	+	29	<1
9	13	13,09	-	62	6	5,91	+	28	<1
10	11	10,97	+	61	5	5,03	-	28	<1

### Zeitliche Verteilung der Ortsveränderungen

In Kolonne 5 der Tabelle 1 ist getrennt für jedes Protokoll zu sehen, wieviele der wiedergefundenen Muscheln im Lauf der vorhergehenden 4 Wochen disloziert waren. Nach dem ersten Intervall setzten die Ortsveränderungen mit 8 dislozierten unter 144 Muscheln nur zögernd ein. Das Wasser war noch kalt, 4°C am 9. April, was möglicherweise für einen allgemeinen Aufbruch der Muscheln von ihren Winterstandplätzen nicht genügte. Da wir aber schon Anfang April wandernde Muscheln sahen, ja schon Mitte März Wanderfurchen feststellten, die wir als neu entstanden beurteilten, schien uns gewiss, dass die Wanderzeit früh im Frühling beginnt. Doch liessen die Gelegenheitsbeobachtungen nicht erkennen, welcher Anteil der Muschelpopulation sich auf den Weg machte. Ich neige zur Auffassung, es sei im Frühling das Längerwerden der Tage, welches bei den Muscheln die Bereitschaft zum Wandern auslöst, worauf es dann von der Temperatur abhängt, mit welcher Häufigkeit Muscheln tatsächlich wandern. Schliesslich ist auch denkbar, dass die ausgesetzten Muscheln an Nachwirkungen der Markier- und Aussetzungsprozedur litten und deshalb noch nicht in grösserer Zahl herumkrochen.

Die Wanderaktivität war am grössten im Juli und August, nahm schon im September ab, zu einer Zeit also, da das Wasser im See noch sommerlich warm war, und wurde klein im Herbst. Im Winter versiegt sie vermutlich ganz (BURLA, 1970). Dass das Maximum der Wanderaktivität im Sommer liegt, kommt übereinstimmend in Tabelle 1 (Kolonne 5) und Abbildung 7 zum Ausdruck.

Aus Abbildung 4 lässt sich entnehmen, dass ein Teil der Muscheln während des ganzen Sommers wiederholt disloziert. Die Ortsveränderung, etwa haldenaufwärts, kommt im Frühsommer nach Erreichen einer geringen Tiefe nicht zum Abschluss,

sondern hält, möglicherweise unter anderer Motivation, monatelang an. Beim Kriechen wirbeln Muscheln Schlamm auf; dieser enthält Bestandteile, die für ihre Ernährung verwendbar sind. Da aber der See während der Vegetationsperiode genügend organisches Material produziert, sollte man erwarten, dass die Fressappetenz Muscheln nicht nennenswert umtreibt. Tatsächlich gehen im späteren Sommer die Dislokationen allgemein nur über kurze Strecken, im Gegensatz zum Frühling, zu welcher Jahreszeit Muscheln die Halde über weite Strecken durchpflügen.

Abbildung 9 zeigt die durchschnittlichen Wegstrecken dislozierter Muscheln für die

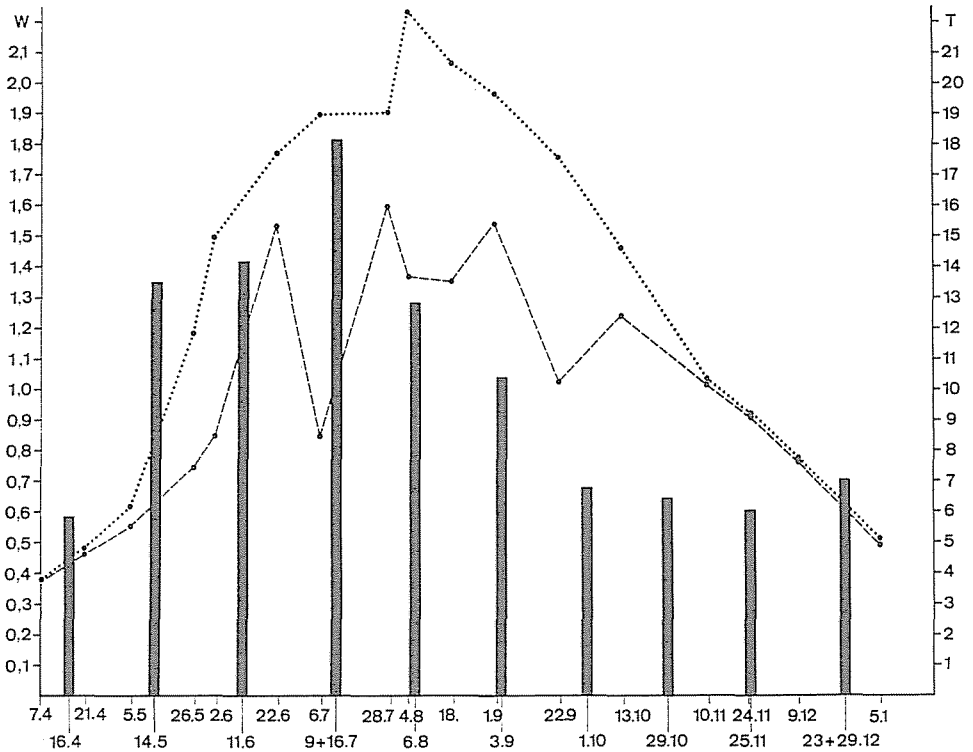


Abb. 9. Die Säulen geben die durchschnittlichen Wegstrecken ohne Rücksicht auf Wegrichtung an, gezeichnet auf dem Hintergrund der Wassertemperaturen, wie sie an der Wasseroberfläche (punktiert) und in fünf Meter Tiefe (gestrichelt) gemessen wurden. Die Skala links steht für die durchschnittliche Wegstrecke (W) in Metern, die Strecke rechts für die Temperatur (T) in Grad Celsius. Die Zahlen unten geben die Kalendertage an: die obere Zeile für die Messungen der Wassertemperatur, die untere Zeile für die Tauchgänge.

10 aufeinanderfolgenden Protokolle. Beim Berechnen der Durchschnitte blieb die Richtung der Dislokation unberücksichtigt. Die wahren Werte dürften etwas grösser sein als dargestellt, denn gemessen wurde stets die gerade Verbindung zwischen Anfangs- und Endpunkt einer Dislokation, während in Wirklichkeit die Muscheln häufig im Bogen kriechen oder Irrgänge ausführen. Im Juli wurde die grösste durchschnitt-

liche Wegstrecke registriert. Deutlich sind auch die beiden vorangehenden und nachfolgenden Durchschnitte grösser als die übrigen. Die in Abbildung 7 gezeigten Unterschiede zwischen Summenvektoren beruhen, wie zu erwarten war, nicht nur auf der Richtung der Wege, sondern auch auf der Wanderleistung.

In der gleichen Abbildung 9 sind die Wassertemperaturen angegeben, die an der Seeoberfläche sowie in 5 Meter Tiefe gemessen wurden. Die durchschnittlichen Wegstrecken werden gross, bevor das Wasser sommerlich warm ist, und nehmen ab, bevor sich das Wasser im Herbst abkühlt. Vermutlich haben die Muscheln einen jahreszeitlichen Rhythmus der lokomotorischen Aktivität, der nicht in erster Linie von der Wassertemperatur gesteuert wird.

### Summary

A square grid of 100 square meters was established on the shelf of the lake of Zurich, 2 to 5 meters below the water surface. The grid extended over the edge, where the shallower part of the lake bed gradually merges into the steeper slope. The grid was laid out by marking the edges of the square meters by plates shown in figure 1. In spring of 1970, 144 specimens of *Anodonta* were numbered individually and released in the central 36 squares of the grid (fig. 3). In intervals of four weeks, the positions of the mussels were recorded ten times. On the average, the mussels moved uphill during spring and early summer, where they stayed until the end of the year (fig. 7). Individual mussels were observed to make small random walks, once they had reached the shallower part of the area, and some returned to deeper water during autumn and early winter (fig. 8). Mussels released in the lower half of the grid were recovered more often, did move more frequently and behaved, as a whole, more homogeneously than the others. Apparently, dislocation of mussels seems to depend in a very subtle way on environmental conditions.

Dislocation activity set in early in spring, at a time when the temperature of the water was still about the same as in winter, which is the resting period for mussels. In analogy to this, the walks became short in summer at a time when the surface water temperature was still rising (fig. 9). The seasonal cycle of dislocation must, therefore, not depend primarily on water temperature. In accordance with current theory it is guessed, that the changing length of daylight is more important a stimulus than temperature. The work underwater was done by means of scuba diving.

### Literatur

- BLOOMER, H. H.: The British *Anodontas*. J. Conchol. 19, 11–17, 1930.  
 BOTNARIUC, N. und TUDORANCEA, CL.: Beiträge zur Populationsdynamik bei *Anodonta piscinalis* im Flachsee Jijila (Überschwemmungsgebiet der Donau). Arch. Hydrobiol. 30, 400–419, 1967.  
 BURLA, H.: Die Steckstellung von *Anodonta piscinalis* im Zürichsee im Winter. Vjschr. naturforsch. Ges., Zürich. Jg. 115 (3), 343–352, 1970.  
 SNYDER, F. R. and SNYDER, HELEN A.: A comparative study of mollusc predation by Limpkins, Everglade kites, and Boat-tailed grackles. The Living Bird, S. 177–223, 1969.  
 WOLFF, W. J.: The mollusca of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area. I. The Unionidae. Basteria 32, 13–47, 1968.