

Die Steckstellung von *Anodonta piscinalis* im Zürichsee im Winter

Von

HANS BURLA

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich

Im Lauf einer faunistischen Bestandaufnahme von Muscheln und Schnecken im Zürichsee wurden meine Mitarbeiter und ich darauf aufmerksam, dass Muscheln der Art *Anodonta piscinalis* verschiedene Stellungen einnehmen können. Um uns über diese Verhältnisse zu informieren, unternahmen wir eine Reihe besonderer Tauchgänge. Auf ihnen sammelten wir Daten über die Stellung der Muscheln im Seeboden. Im folgenden werden die gewonnenen Erfahrungen mitgeteilt.

Anodonta piscinalis ist im Zürichsee die häufigste Art der grossen Süsswasser-Muscheln oder Najaden, alle zur Familie Unionidae gehörig. Wir trafen die Art auf allen Uferzonen und Untiefen an, die wir besuchten. Die dichtesten Ansammlungen finden sich in 2 bis 5 Meter Tiefe.

Als Tauchgebiete wählten wir vier Stellen (Abb. 1): Zollikon (Symbol ZO) und Erlenbach (Symbol ER) am rechten Seeufer, die Halbinsel Au am linken Seeufer. Vor der Halbinsel Au fällt der felsige Seegrund jäh in grössere Tiefe ab. Der Abfall wird beidseitig flankiert von schlammbedeckten Halden, die ähnlich wie bei Zollikon und Erlenbach um 10° bis 40° geneigt sind. Wir arbeiteten im Gebiet dieser Halden (Symbol AS, Au-Steilhalde), ausserdem in der flachgründigen Bucht, die die Halbinsel an ihrem nördlichen Ende umschliesst (Symbol AF, Au-Flachstrand).

Die Daten sammelten wir auf 10 Tauchgängen, von denen die ersten fünf in der zweiten Hälfte Januar, die übrigen gegen Ende des lange anhaltenden Winters stattfanden (Tab. 1). Dazu kamen drei weitere Tauchgänge zum Rekognoszieren, Vorbereiten der Stichprobenflächen und Bergen von Geräten. Je nach der Art der Aufgabe wurde ich begleitet von einem bis vier Gerätetauchern, die sich, obwohl nicht Biologen, für das Projekt interessierten. Es sind die Herren ARTHUR MAAG, Badmeister, HEINZ MAAG, Mechaniker, FREDY KNORR, Graphiker, JÜRIG STAMM, Kaufmann, UWE GOEPEL, zoologischer Präparator. Gesamthaft leisteten sie an den 13 Tauchgängen 30 Einsätze, wobei einschliesslich Vorbereitung, Zu- und Wegfahrt, Umkleiden, Besprechung der Arbeit und Pflege der Ausrüstung jeder Einsatz einen Zeitaufwand von 4 bis 8 Stunden verlangte. Im Einverständnis seines Arbeitgebers, dem Gesundheitsamt der Stadt Zürich, konnte sich A. MAAG an einigen der Tauch-

Tabelle 1. Nummer, Datum und Ort der Tauchgänge, auf denen Messdaten protokolliert wurden. Die Orte: Zollikon (ZO), Erlenbach (ER), Halbinsel Au-Steilhalde (AS), Halbinsel Au-Flachstrand (AF)

Nummer	Datum (1970)	Ort	Periode
21	17. Januar	ZO	
22	22. Januar	ZO	
23	24. Januar	ZO	1
G 5	31. Januar	ZO	(Winter)
25	31. Januar	ER	
34	28. März	AS	
36	2. April	AS	
37	4. April	AF	2
38	7. April	ER	(Vorfrühling)
39	9. April	ZO	

gänge während seiner beruflichen Dienstzeit beteiligen. Ebenfalls während seiner Arbeitszeit wirkte U. GOEPEL mit, der im Zoologischen Museum der Universität Zürich angestellt ist. Am 31. Januar 1970 führte der Tauchclub GLAUKOS einen eigenen Tauchgang (G 5) im Rahmen des Projektes durch.

In Zollikon durften wir einen Umkleideraum im Privathaus von Herrn und Frau Dr. V. STÄHELI-FENNER regelmässig benutzen. Ein gleiches Entgegenkommen genossen wir in Erlenbach bei Herrn Pfarrer FRED NOETZLI und auf der Halbinsel Au bei Familie E. VON SCHULTHESS-PARAVICINI. Ergänzende Arbeiten im Laboratorium wurden ausgeführt von Frau I. DE MESMAEKER-MAWET, Naturwissenschaftlerin, Herrn C. SPEICH, Student, Fräulein M. FLURY, Studentin, und Fräulein D. KOBELT, Laborantin. Die statistische Auswertung der Daten lag in den Händen von Herrn Dr. H. RÜST. Die Abbildungen wurden gezeichnet vom Graphiker FREDY KNORR. Allen hier genannten Personen und Institutionen danke ich für ihren Beitrag.

Die KARL HESCHELER-Stiftung und die GEORGES und ANTOINE CLARAZ-Schenkung unterstützten diese Arbeit.

Methode

Vor Zollikon wurde auf dem Seeboden mittels weisser Nylonschnüre ein Rechteck von 10×40 Metern abgegrenzt und in Quadrate von 5 Meter Seitenlänge unterteilt. Die längere Rechteckseite verlief ziemlich genau in Nord-Südrichtung ungefähr parallel zum Ufer, am einen Ende 24 Meter, am andern Ende 31 Meter vom Ufer entfernt. Das Rechteck erstreckte sich über eine gleichmässige Wölbung, die von der untiefen flachen Uferzone in den steileren Abfall des Seebodens überleitet. Jeder Taucher erhielt ein Quadrat zugewiesen und versuchte, alle im Quadrat enthaltenen Muscheln zu erfassen. Diese Anordnung verminderte die Gefahr der subjektiven Auslese von Muscheln, dies allerdings nur unvollkommen, denn in jedem Quadrat staken mehr Muscheln, als schliesslich ausgewertet wurden.

Bei jeder Muschel, die an die Reihe kam, wurden, ohne sie in ihrer Stellung zu verändern, folgende Masse genommen:

- 1 die Höhe des überstehenden Schalenteils, mit Hilfe eines Massstabes;
- 2 die Abweichung der Schalenlängsachse von der Vertikalen in Winkelgraden, mittels Transporteur, an dem eine Schnur mit Schwimmer die Vertikale angab;

- 3 die Kompassrichtung des Schalenspalts, mittels Kompass, der Kreis in 360° geteilt;
- 4 die Bodenneigung als Abweichung von der Waagrechten, mittels Transporteur;
- 5 die Kompassrichtung der Fallinie des Bodens;
- 6 die Seetiefe.

Diese Masse waren nicht genau zu messen und wurden von den verschiedenen Mitarbeitern nicht mit gleicher Genauigkeit notiert. Daher wurde teils beim Messen, teils beim Übertragen des Protokolls in die Urliste, gerundet, und zwar bei (1) auf den Zentimeter, bei (2) bis (5) auf den nächsten Zehner. Bei Mass (2) ist überdies mit einem Fehler zu rechnen, der dadurch zustandekommt, dass Muscheln, sobald wir uns mit ihnen beschäftigten, einen kleinen Ruck ausführten, der durch Kontraktion des Fusses oder Schliessen der Schale erfolgte und möglicherweise die Neigung des Tieres um einen unbekanntem Teil änderte.

Jede ausgemessene Muschel wurde nach der Nummer ihrer Daten gesammelt, worauf im Laboratorium folgende ergänzende Werte notiert werden konnten:

- 7 Länge, Breite und Dicke der Schale;
- 8 ungefähres Alter;
- 9 Gewicht der Muschel einschliesslich der Weichteile;
- 10 Geschlecht, bei einer ausgewählten Stichprobe.

Bei Erlenbach legten wir anstelle des Rechtecks zwei Strickleitern aus. In jeder grenzten die Holme und Sprossen 20 Quadrate von 1,4 Meter Seitenlänge ab. Wie bei Zollikon wurden die Sammelfelder parallel zum Ufer im Bereich des Überganges zum Steilabfall gelegt; die Entfernung der nächsten Längsseite vom Ufer betrug 50 Meter. Wieder wurden nur solche Muscheln vermessen, die sich innerhalb der quadratischen Felder befanden. Zur Kontrolle der Ergebnisse wurde die Arbeit bei Erlenbach 38 Tage später wiederholt. Diesmal legten wir weder ein Rechteck noch Quadrate aus, sondern wählten die Muscheln frei, wobei folgende Losung ausgegeben wurde:

- a) Es waren nur solche Muscheln zu beachten, deren Schale mindestens 1 cm weit über den Boden vorragte.
- b) Eine einmal erblickte Muschel, die dieser Anforderung genügte, war zu vermessen.
- c) Muscheln waren im ganzen Bereich zwischen 1 und 9 m Tiefe zu suchen.

Vor der Halbinsel Au, wo die Muscheln nur dünn verteilt erschienen, wurde die gleiche Stichprobenmethode angewandt wie beim zweiten Einsatz bei Erlenbach, ebenfalls bei einer letzten Mess-Serie von Zollikon.

Ein Tauchgang dauerte im Durchschnitt etwa 50 Minuten. In dieser Zeit konnte ein Taucher, der in der Messmethode geübt war, 10 bis 12 Muscheln ausmessen und protokollieren. Die Daten wurden getrennt nach Taucher und Tauchgang archiviert.

Im Januar betrug die Temperatur des Wassers von der Oberfläche bis zur Tiefe, in der gearbeitet wurde, 3° bis 4° C. Anfangs April zeigte das Thermometer noch ungefähr die gleiche Wassertemperatur an: 3½° bis 4½° C in einer Tiefe ab 2 m, nur an sonnigen Tagen in flachem Wasser bis 7° C.

An jedem Arbeitsplatz im See wurden neben die umgrenzten Felder Fahnen gesteckt, die sich empfindlich in die geringe Wasserströmung einstellten. Die Fahne besteht aus einem 21×30 cm grossen weissen PVC-Blatt, 0,15 mm stark, das leicht beweglich an einer Aluminiumstange befestigt ist. Die Richtung der Fahne wurde im Wasser mittels Kompass oder auf einer Skizze mittels Transporteur bestimmt.

Die Stecktiefe

Die Muscheln stecken mit dem breit gerundeten Kopfteil im Boden, den schlanken Hinterteil der Schale nach oben gerichtet (Abb. 1, links oben). Bei einigen Muscheln ragt der Hinterteil so hoch über den Boden vor, dass sie von weitem auffallen. Oft ist der vorragende Teil zottig mit Algen behangen. Andere Muscheln sind so tief vergraben, dass nur ihre beiden Öffnungen sie verraten (Abb. 1, links unten).

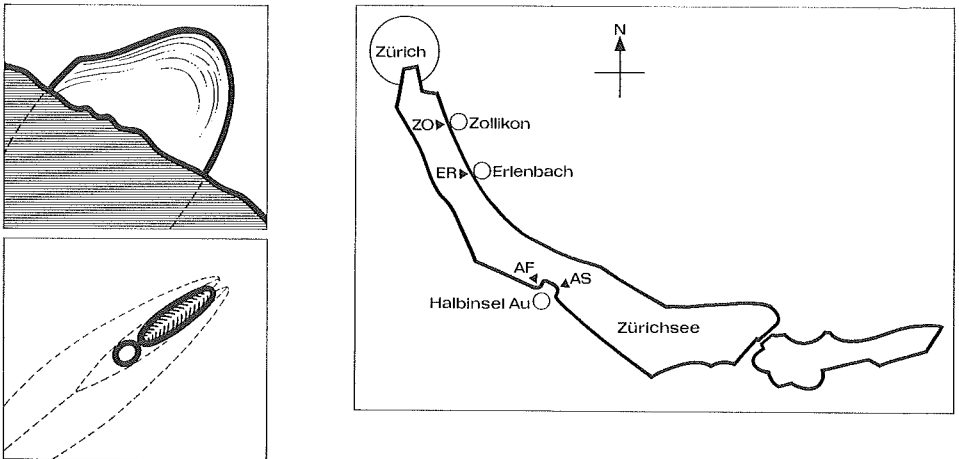


Abb. 1. Links oben eine im Seeboden steckende Muschel, das verschmälerte Hinterende über den Boden vorragend. Im Bild ist der Schalenspalt hangabwärts gerichtet, entsprechend unserer Hypothese. Links unten sind die runde Ausström- und die längliche, von Tentakeln besetzte Einströmöffnung dargestellt. Bei vielen Muscheln, die sich völlig im Boden eingegraben haben, kann man noch die zwei Öffnungen erkennen. Rechts eine Kartenskizze des Zürichsees. Die Pfeile weisen auf die vier Uferstellen, an denen gearbeitet wurde. AF steht für Au-Flachstrand, AS für Au-Steilhalde.

Beim Protokollieren auf dem Seegrund massen wir die Höhe des vorragenden Schalentails. Dieses Mass wird im weiteren kurz «Höhe» genannt. Tabelle 2 zeigt, welche Höhen (H) gemessen wurden. Zugleich lässt sie (in Periode 1) erkennen, dass die Höhe bimodal verteilt ist, mit dem ersten Modus bei $H=0$. In der Natur ist die Nullklasse vermutlich noch grösser als von uns registriert, denn die Muscheln, die ihr angehören, werden weniger leicht entdeckt als die vorragenden. Für Muscheln, die einen Zentimeter oder weiter über den Boden vorragen, wurde eine durchschnittliche Höhe $2 \text{ cm} < \bar{H} \leq 4 \text{ cm}$ berechnet.

Es fragt sich nun, welche Faktoren die Höhe beeinflussen. Um eine Antwort zu gewinnen, wurde eine multiple Regression auf Grund des linearen Modells

$$H = c + a_1 + b_j + \alpha L + \beta N + e$$

Tabelle 2. Höhe (H) des über den Seeboden ragenden Schalenteils, hier in Zentimetern, gerundet. Symbole für Uferstellen wie in Tabelle 1. In der zweiten Tauchperiode wurden (mit einer Ausnahme) nur Muscheln mit $H \geq 1$ gemessen. Bei der Berechnung des Durchschnitts und der Standardabweichung (unterste zwei Zeilen) wurde die Klasse $H = 0$ nicht berücksichtigt

H	Periode 1		AS	Periode 2		
	ZO	ER		AF	ZO	ER
0	8	14	—	1	—	—
1	6	9	14	5	1	1
2	14	8	11	4	6	13
3	14	6	16	14	3	6
4	15	3	12	14	6	6
5	9	1	4	10	7	10
6	1	2	1	1	4	0
7	0	0	0	1	1	1
8	0	0	0	0	0	0
Σ	67	43	58	50	28	37
\bar{H}	31,5	24,0	27,2	35,5	40,0	34,1
s	12,5	15,2	13,2	13,5	15,9	14,2

gerechnet. c ist eine Konstante, die sich ergibt, wenn alle anderen Ausdrücke auf der rechten Seite der Gleichung Null werden. Mit a_i kommen die vier Orte am See ins Spiel, wobei $i = 1$ für Zollikon steht, und so fort. Ein Unterschied zwischen Jahreszeiten kann bei b_j zum Ausdruck kommen, wobei $j = 1$ für den Januar, $i = 2$ für die Tauchperiode Ende März/Anfang April stehen. α ist der Regressionskoeffizient von H in bezug auf die Länge (L) der Muscheln, β der Regressionskoeffizient von H in bezug auf die Bodenneigung (N). e ist das Residuum, das durch das lineare Modell nicht erklärt werden kann. Alle Muscheln, für die komplette Daten vorliegen, wurden berücksichtigt, insgesamt 258 Tiere. Es ergab sich ein multipler Korrelationskoeffizient von 0,53 und eine Reststreuung von 1,37. Mittelwert und Streuung (diese jeweils in Klammern) betragen für die Höhe 30,1 (16,2) mm, für die Schalenlänge 80,4 (11,4) mm und für die Bodenneigung 14,3 (11,4)°. Die Regressionskoeffizienten samt ihren Streuungen finden sich in Tabelle 3.

Die Regressionskoeffizienten α und β sowie die Differenzen von Regressionskoeffizienten

$$a_1 - a_2, a_1 - a_3, a_1 - a_4, a_2 - a_3, a_2 - a_4, a_3 - a_4, b_1 - b_2$$

wurden darauf untersucht, ob sie signifikant von Null abweichen. Die Tests wurden so angesetzt, dass ihre simultane Irrtumswahrscheinlichkeit 5% nicht übersteigt. Signifikant von Null verschieden waren lediglich α , mit 0,31 bis 0,87 als Vertrauensintervall, sowie die Differenz $b_1 - b_2$, mit $-2,45$ bis $-0,56$ als Vertrauensintervall. Es sind vor allem die grossen Muscheln, die über den Boden vorragen. Je länger sie sind, um so weiter ragen sie vor. Nach unserer Schätzung liegt der Zuwachs an Höhe zwischen 3,1 bis 8,7 Millimeter je Zentimeter Längenzuwachs. Um zu ermessen, bei welcher durchschnittlichen Länge die Muscheln über den Boden zu ragen beginnen, wurde gesamthaft für alle Muscheln die einfache lineare Regression

$$H = \alpha L + c + e$$

Tabelle 3. Schätzungen der Regressionskoeffizienten samt ihren Streuungen aus der multiplen linearen Regression, mittels derer die Wirkung einiger Faktoren auf die Höhe des Vorragens der Muscheln über den Boden beurteilt wird. Die Symbole sind im Text erklärt. Wesentlich ist vor allem der Regressionskoeffizient α , der die Abhängigkeit des Vorragens der Muschel von ihrer Länge dokumentiert: bei 5% Irrtumswahrscheinlichkeit ist α grösser als Null, aber kleiner als Eins

Symbol	Regressionskoeffizient	
	Schätzwert	geschätzte Streuung
c	-16,0	6,6
a ₁	5,6	1,7
a ₂	6,5	2,8
a ₃	-5,4	1,8
a ₄	-6,7	3,0
b ₁	7,5	1,3
b ₂	7,5	1,3
α	0,59	0,08
β	-0,28	0,14

berechnet. In diesem Fall war $\alpha = 0,69$ und $c = -26,3$ mm. Der Korrelationskoeffizient zwischen H und L betrug 0,48. Setzt man $H = 0$ und $e = 0$, so erhält man mit $L = 38,1$ mm die mittlere Schalenlänge, die die kleinen, vergrabenen Muscheln von den grossen, vorragenden trennt.

In einer Stichprobe von 69 Muscheln, deren Geschlecht bestimmt wurde, ergab sich, subjektiv beurteilt, für Männchen und Weibchen eine gleiche Abhängigkeit der Höhe von der Körperlänge. Allerdings waren die extrem grossen Tiere (und damit die am höchsten vorragenden) in der Mehrzahl Weibchen, doch bedeutet dies lediglich, dass Weibchen älter oder grösser werden als Männchen.

Die gesicherte Differenz $b_1 - b_2$ erweist, dass die Muscheln im Winter tiefer stecken als im Frühling. Ein solcher Unterschied war durchaus zu erwarten. Im Frühling beginnen die Muscheln aus den Löchern, in denen sie während des Winters steckten, zum Dislozieren herauszukommen und gewinnen dadurch an Höhe.

Die Stecktiefe kann funktionell von Bedeutung sein. Völliges Eingraben ist günstig für junge Muscheln, deren Schale noch relativ hell, also optisch auffallend, zugleich dünnwandig ist. Rechnen wir damit, dass Tauchvögel Najaden angreifen, so wird ein selektiver Vorteil des tiefen Eingrabens vor allem der jungen Muscheln plausibel.

Die Neigung der Schalenlängsachse

Im Januar beobachteten wir, dass die meisten Muscheln steil im Boden steckten. Vermutlich nehmen sie im Herbst diese Stellung ein, um in ihr während des Winters zu verharren. Im Frühling fangen sie wieder an zu wandern und erscheinen dann stärker geneigt. Wirklich sahen wir in der zweiten Messperiode, Ende März bis Anfang April, mit zunehmender Häufigkeit stark geneigte Muscheln.

Bei der Arbeit im See massen wir für alle Muscheln, deren Schale über den Boden vorragte, den Winkel (α), mit dem ihre Längsachse von der Vertikalen abwich. Aus diesem Wert, ferner aus der Neigung des Bodens (i) und der Differenz (d) zwischen

der Richtung der Bodenfallinie und der Richtung des Schalenspalts lässt sich approximativ nach

$$(90^\circ - \alpha) + i \cos d$$

der Winkel (γ) berechnen, mit dem sich die Schalenlängsachse über den Boden erhebt. Würden die Muscheln ihren Neigungswinkel nach der Vertikalen ausrichten, etwa mittels eines Schweresinns oder infolge Perzeption des von oben ins Wasser eindringenden Lichts, so müsste α auf allen Böden, flachen wie geneigten, konstant sein. Wir ziehen die Annahme vor, bestimmend für die Schalenneigung (beim Festsitzen) sei das Gefälle des Bodens in der Richtung des Schalenspalts, und geben unsere Daten in Form von γ wieder.

Tabelle 4. Neigung der Schalenlängsachse, im See gemessen als Abweichung (α) von der Vertikalen, daraus berechnet der Winkel (γ) zwischen Schalenlängsachse und Seeboden unter Einbezug der Bodenneigung in der Richtung des Schalenspalts. Für die tabellarische Übersicht wurden die γ -Werte gerundet auf den nächsten Zehner, während die statistischen Masszahlen (nach BATSCHELET 1965) auf Grund der nicht gerundeten γ -Werte berechnet wurden. Symbole für Uferstellen wie in Tabelle 1

γ	Periode 1		AS	Periode 2		
	ZO	ER		AF	ZO	ER
90 u. mehr	0	1	1	0	3	5
80	10	2	6	2	8	8
70	12	12	13	3	5	15
60	14	3	15	7	8	3
50	9	3	12	15	3	2
40	4	1	8	12	1	1
30	4	0	2	7	0	2
20	0	0	1	2	0	1
10	2	0	0	2	0	0
0	0	0	0	0	0	0
$\bar{\gamma}$	58,1	66,4	58,4	45,8	70,1	69,0
s_γ	16,4	10,1	14,3	15,2	17,1	16,6
c_i	88,6	67,5	69,9	38,5	52,7	79,2
β_i	-0,38	-0,014	-0,15	0,086	0,17	-0,11
m_i	-0,22	-0,02	-0,10	0,05	0,11	-0,06

Die in Tabelle 4 vereinigten γ -Werte zeigen, dass sich die festsitzenden Muscheln im Durchschnitt in einem Winkel von etwa 45° bis 70° über den Boden aufrichten. Die Streuung dieses Wertes ist gross. Ein Teil davon geht auf Konto der Messweise, die nicht von allen Tauchern gleich gehandhabt wurde. Besonders schwierig war es, bei Muscheln, die nur um einen oder wenige Zentimeter über den Boden vorragten, den Transporteur in Übereinstimmung mit der Schalenlängsachse zu bringen. In der Periode 2 gab es ausser Muscheln, die noch festsassen, solche, die bereits in Bewegung waren, was vielleicht die grössere Streuung in den späten Messserien verursachte.

Schliesslich fragten wir uns, ob die Muscheln um so steiler stecken, je grösser sie sind. Die Regression der Neigung (γ) der Schalenlängsachse auf die Schalenlänge (L) wurde nach

$$\gamma = c_1 + \alpha_1 L + e$$

geprüft. Der Index i läuft über die vier Orte und zwei Tauchperioden. Das Ergebnis ist in den drei unteren Zeilen von Tabelle 4 verzeichnet, zu unterst der Korrelationskoeffizient m_1 zwischen γ und L . In keinem Fall wurde die Vermutung bestätigt. Auch wenn man alle Tauchgänge zusammenfasst, ergibt sich mit $\alpha = -0,165$ und $m = -0,10$ keine Stütze für die gesuchte Beziehung.

Die Kompassrichtung des Schalenspalts

Von oben betrachtet lässt die im Substrat steckende Muschel zwei Öffnungen erkennen (Abb. 1, links unten): die schlitzförmige, von Papillen besetzte Einströmöffnung, dorsal davon die runde Ausströmöffnung. Die Richtung, die durch die runde Öffnung als Anfang und die schlitzförmige Öffnung als Fortsetzung gegeben ist, wurde mittels Kompass gemessen. Die Messung lässt sich an Muscheln, die völlig eingegraben sind, ebenso gut ausführen wie an Muscheln, deren hinterer Schalenteil über den Seeboden vorragt. Sind die zwei Schalen geschlossen, so ist die Richtung durch den Spalt zwischen ihnen gegeben; als Anfang gilt dann der leicht zu sehende oder zu ertastende Schalenwirbel.

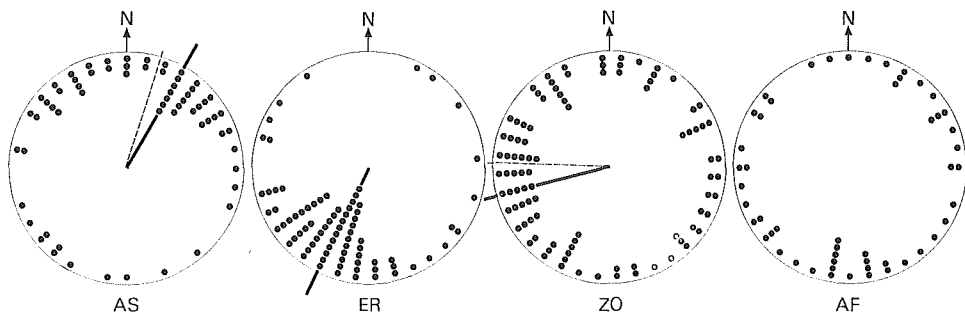


Abb. 2. Verteilung der Differenz zwischen Schalenspaltrichtung und Richtung der Bodenfallinie am Muschelstandort, getrennt für die vier Einsatzorte. Für die drei Orte mit Steilhalde ist die mittlere Bodenfallinie durch einen ausgezogenen Strich dargestellt, die mittlere Schalenspaltrichtung durch eine gestrichelte Linie. Am Ort ER fallen beide Linien zusammen.

Die Messergebnisse sind in Abbildung 2 getrennt für jeden der vier Orte wiedergegeben. Da an den Steilhalden bei der Halbinsel Au und bei Erlenbach der Seegrund so gewellt ist, dass die Fallinie innerhalb weniger Meter ihre Richtung ändern kann, wurde für jeden Muschelstandort die Differenz zwischen Schalenspaltrichtung und Fallinienrichtung bestimmt. In der Abbildung 2 sind es diese Differenzen, die als Abstände von einer mittleren Bodenfallinie eingetragen sind, und nicht die effektiven Himmelsrichtungen der Schalenspalten.

An den drei Orten mit Steilhalde häufen sich die Schalenspaltrichtungen im Bereich der Bodenfallinie, die durch einen ausgezogenen Strich angegeben ist. Wir ziehen den Schluss, in der Steilhalde seien die Schalenspaltrichtungen nicht zufällig über den Kreis verteilt, sondern es bestehe eine Vorzugsrichtung, die hangabwärts weise. Für die beiden Orte Au-Steilhalde und Erlenbach, die bei ähnlich verlaufenden

Uferlinien an gegenüberliegenden Ufern liegen, ist der Befund besonders augenfällig, indem die mittleren Schalenspaltrichtungen um annähernd 180° verschieden sind. Mit Bedacht war an beiden Ufern gearbeitet worden, um die Hypothese, die durch den Befund bestätigt worden ist, zu prüfen. Die Arbeit am Au-Flachstrand diente ebenfalls der Kontrolle: hier, wo der Boden praktisch eben war, sollten die Schalenspaltrichtungen zufällig über den Kreis verteilt sein. Die Verteilung AF in Abbildung 2 zeigt, dass sich die Erwartung im Rahmen der Stichprobengrösse bestätigt hat.

Tabelle 5. Durchschnitt (K) und Streuung (s_K) der Kompassrichtung des Schalenspalts, gesondert nach Orten mit Steilhalde. Nach BATSCHLETT, 1965

Ort	K	s_K	Anzahl Muscheln
Au-Steilhalde	-17	66	58
Erlenbach	152	44	80
Zollikon	90	72	95

Tabelle 5 enthält für jeden Ort mit Steilhalde die durchschnittliche Kompassrichtung des Schalenspalts (in Abbildung 2 gestrichelt eingetragen) samt den betreffenden Standardabweichungen. Die Streuungen sind so gross, dass darauf verzichtet wurde, zum Vergleich von Durchschnitten die Methoden der Kreisverteilung anzuwenden. Vielmehr entschlossen wir uns zu einer vereinfachten Behandlung der Daten. Teilt man den Kreis, über den sich die gemessenen Schalenspaltrichtungen verteilen können, durch eine Senkrechte zur mittleren Bodenfallinie in zwei Halbkreise ein, von denen der eine tiefenwärts, der andere uferwärts weist, so müssen bei zufälliger Verteilung der Schalenspaltrichtungen beide Halbkreise ähnlich stark belegt sein. Anders gesagt, müsste der Unterschied zwischen den Belegungen beider Halbkreise gleich Null sein. Diese Nullhypothese, getestet mittels Chi-Quadrat, lässt sich für jeden der drei Orte mit Steilhalde verwerfen. Die beste Übereinstimmung zwischen durchschnittlicher Schalenspaltrichtung und Bodenfallinie bei geringster Streuung ergaben die Messungen bei Erlenbach, während bei Zollikon, an der gleichen Seeseite gelegen, die Schalenspaltrichtungen stark streuen. Dieser Unterschied zwischen nahe gelegenen, scheinbar vergleichbaren Orten trat in beiden Perioden auf. Bei Zollikon ist der Seeboden in Ufernähe flach und geht seewärts fast unmerklich in die steile Halde über, während an der Stelle vor Erlenbach, wo wir Muscheln ausmassen, der Übergang vom flachen zum steilen Haldenteil unvermittelter ist. Es mögen auch Unterschiede zwischen den beiden Orten bestehen in der Beschaffenheit des Seebodens, im Muster der Strömungen und des Nahrungsanfalls, doch haben wir auf solche Bedingungen nicht systematisch geachtet. Immerhin erweist sich nach einigem Bedenken, dass sich die zwei Orte mannigfach unterscheiden. Die Erwartung, das Muster der Schalenspaltrichtungen sei an beiden Orten gleich, ist daher unbegründet.

Was die Muscheln dazu bringt, sich beim Feststecken mehrheitlich tiefenwärts auszurichten, wissen wir nicht, doch drängen sich zwei Überlegungen auf. Die eine geht aus von der Beobachtung, dass auf der Steilhalde Schlamm in die Tiefe gleitet. Bei der Stellung, die die Muscheln mehrheitlich einnehmen, fliesst der Schlamm an ihnen vorbei, ohne sich an ihnen aufzustauen oder ihre Branchialsiphonen zuzu-

schütten. Ferner bleibt zu überlegen, welche Arbeit der Fuss leisten muss, um die Muschel auf abschüssigem Grund zu verankern. Der Fuss tritt im eingegrabenen Teil der Muschel aus dem Schalenspalt aus. Ist der Schalenspalt uferwärts-aufwärts gerichtet, so hängt die Muschel mit einem Teil ihres Gewichtes am Fuss. Durch anhaltende Muskelkontraktion muss er dem Abgleiten parallel zur Halde wie auch dem Umkippen nach hinten entgegenwirken. Ist der Schalenspalt aber tiefenwärts gerichtet, so dient der Fuss ohne Kraftanstrengung als Widerlager. Die beiden Stellungen dürften also für den Energiehaushalt ganz verschiedene Folgen haben. Es ist aber ungewiss, ob solche Überlegungen zutreffen.

Am 17. März 1970 massen wir bei Erlenbach die Strömungsgeschwindigkeit des Wassers. Sie betrug etwa 1,5 m/Min. Beurteilt nach der Geschwindigkeit, mit der sich aufgewirbelter Schlamm verzieht, herrschen ähnlich schwache Strömungen auch an den anderen Orten. Doch können sie von Tag zu Tag ihre Richtung ändern.

Es ist nicht ausgeschlossen, dass die Wasserströmung im Herbst, wann die Muscheln sich festsetzen, einen Einfluss auf die Schalenspaltrichtung hat. Im Lauf des Winters dürften sich die Strömungsverhältnisse aber mehrmals ändern. Andererseits behalten nach unseren Beobachtungen die Muscheln im Winter ihre Steckstellung während Wochen unverändert bei. Wir nehmen daher an, die geringe Wasserströmung im See übe im Lauf des Winters keinen Einfluss auf die Richtung des Schalenspalts aus.

Offene Fragen

Nur selten sahen wir in den Wintermonaten frische Kriechspuren von Muscheln. Wir können also annehmen, dass eine Muschel ihren Standort und die Stellung, die sie im Herbst einnimmt, bis zum Frühling beibehält. Das von uns im Winter registrierte Muster der Steckstellungen gibt demnach das Ergebnis des herbstlichen Eingraberhaltens wieder. Nach den Kriterien, die wir berücksichtigten, erfolgt das Eingraben nicht zufällig. Vielmehr scheinen die Muscheln ihre Standorte zu wählen und ihr Eingraben unter Kontrolle zu verrichten.

Vermutlich zeigt die geringe Tiefe, in der die Muscheln am dichtesten stecken, ein ökologisches Optimum an. Die Tiere werden im Herbst solange dislozieren, bis sie die ihnen gemässen Präferenzbereiche erreicht haben; erst dann setzen sie sich in einer bestimmten Stellung fest. Ob das Finden des Vorzugsbereiches eine sinnesphysiologische Leistung ist oder nach dem Prinzip erfolgt, dass das Tier dort zur Ruhe kommt, wo es ihm «beholdlich» ist, bleibt abzuklären. Selbst wenn wir annehmen, die Muscheln hätten zu allen Jahreszeiten die gleiche Verteilung über die Halde, stellt sich die Frage, auf Grund welcher Mechanismen die Tiere bei ihren oft grossen Exkursionen die optimale Verteilung wahren können.

Literatur

BATSCHULET, E. (1965): Statistical Methods for the Analysis of Problems in Animal Orientation and certain Biological Rhythms. The American Institute of Biological Sciences, Washington.