Bestandesdichte und Verbreitungsmuster von Wandermuscheln im Zürichsee

Von

HANS BURLA und VERENA LUBINI-FERLIN

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich

Abstract

The first record of *Dreissena polymorpha* in the Limmat, the outlet of the Lake of Zürich, dates from October 1969. It is suspected that the species was introduced into the lake around 1964. Counts of mussels from stones that were collected by scuba divers showed that the mean relative density increased by a factor of 11 from 1971 to 1972, and by 1.3 during the following year. During the same period of time the average depth increased, on the whole, from about 4 to about 5 meters. The changes of depth are at least partly due to predation by water fowl. The coot *(Fulica atra)* and the tufted duck *(Aythya fuligula)*, both very abundant, are known to feed heavily on *Dreissena polymorpha* in shallow water. Analysis of ingested food from 37 specimens of the tufted duck indicated preference for mussels of medium size. Among the mussels inhabiting the shallow shore water, the same size class is less abundant than at greater depth.

In 1975 and 1976 surveys at selected sites were repeated. In the soft sediment isolated specimens of *Dreissena polymorpha* prevail over grouped individuals. However, the process of aggregation has already led to large colonies. In the Limmat continuous banks of *Dreissena polymorpha* cover the bottom to a great extent.

The survey now covers seven years of the period during which *Dreissena polymorpha* settled in the lake. During this time the spacial pattern of occurrence went through a series of changes. The colonizing process is still going on, though less dramatically than in the initial period of the survey.

Extrapolations from sample records from 1975 showed that the density of larvae of *Dreissena polymorpha* ranged from 45,000 to 650,000 per square meter of lake bottom, in shallow water along the shore. The larvae were counted on the underside of discs that were exposed at 4 meters of depth, during intervals of four weeks.

Einleitung

Am 18. Oktober 1969 fand einer von uns in der Limmat beim Drahtschmidlisteg zwei Wandermuscheln, am 10. Dezember 1969 zwischen Quaibrücke und Bauschänzli drei weitere. Nach der Schalenlänge zu urteilen – das grösste Exemplar war 30 mm lang –, handelte es sich um ausgewachsene Tiere, von denen man annehmen konnte, sie seien drei Jahre früher als Larven aus dem See in die Limmat geschwemmt worden. Stimmt die Annahme, gibt es seit 1966 Wandermuscheln im Zürichsee, und wenn man für die Eltern der in der Limmat angetroffenen Exemplare eine im Zürichsee durchlaufene Wachstums- oder Reifungszeit einkalkuliert, ist der Einzug der Wandermuschel im Zürichsee auf die Zeit zwischen 1963 bis 1965 zu veranschlagen. Im Bodensee wurde die Wandermuschel 1966 erstmals festgestellt [31], doch muss sie auch dort schon Jahre früher Fuss gefasst haben. Im Genfersee dürfte sie 1962 eingezogen sein [1]. Die Meldung, die Wandermuschel sei nun auch im Gebiet des Zürichsees nachgewiesen [5], war nicht erfreulich und wirkte alarmierend. Ohne Schäden abzuwarten, veranlasste Direktor M. SCHALEKAMP die Chlorierung des Wassers, das aus dem See in die Filteranlagen der Trinkwasserversorgung der Stadt Zürich gepumpt wird. Später berichtete er über die Verbreitungsgeschichte der Wandermuschel, ihre ontogenetische Entwicklung und ihre Bekämpfung [23, 24]. Auch im Zoologischen Museum begann man sich mit der Wandermuschel zu befassen und sammelte Daten, über die im folgenden berichtet wird.

An der Arbeit im See beteiligten sich mehrere Gerätetaucher. Das Zählen von Wandermuscheln im Labor wurde von Fräulein DORIS KOBELT besorgt. Anlässlich eines Besuches in Zürich informierte Frau Dr. ANNA STANCZYKOWSKA über die Biologie von Wandermuscheln und machte auf einige Schriften aufmerksam, die uns entgangen waren. Die Arbeiten wurden teilweise finanziert aus Subventionen der Karl Hescheler-Stiftung und der Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

Zunahme der Bestandesdichte

Schon kurz nach der Entdeckung der ersten Wandermuscheln wurden die Funde häufiger. Ende Januar 1970 befreiten wir beim Strandbad Mythenquai und vor Zollikon 80 Teichmuscheln von insgesamt 26 Wandermuscheln. Im Lauf des Jahres stellten wir fest, dass immer mehr Teichmuscheln *(Anodonta cygnea)* von Wandermuscheln befallen waren. Am 23. Dezember 1970 zählten wir vor Zollikon die Anzahl Teichmuscheln (A), die W = 0, 1, ... Wandermuscheln trugen:

W	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
A	12	6	4	7	7	5	3	2	8	5	2	1	1	1

Hatte der Befallsgrad Ende Januar 23/80 = 0,3 betragen, war er elf Monate später bereits auf 285/64 = 4,45 angestiegen. Auf dem Seeboden der grossen Untiefe vor dem Strandbad Mythenquai wurde die Bestandesdichte von Wandermuscheln am 29. August 1970 auf 0,5/m² geschätzt, am 23. Dezember auf 0,8/m². Es bestand kein Zweifel mehr, dass im Zürichsee die explosionsartige Vermehrung der Wandermuschel ein-

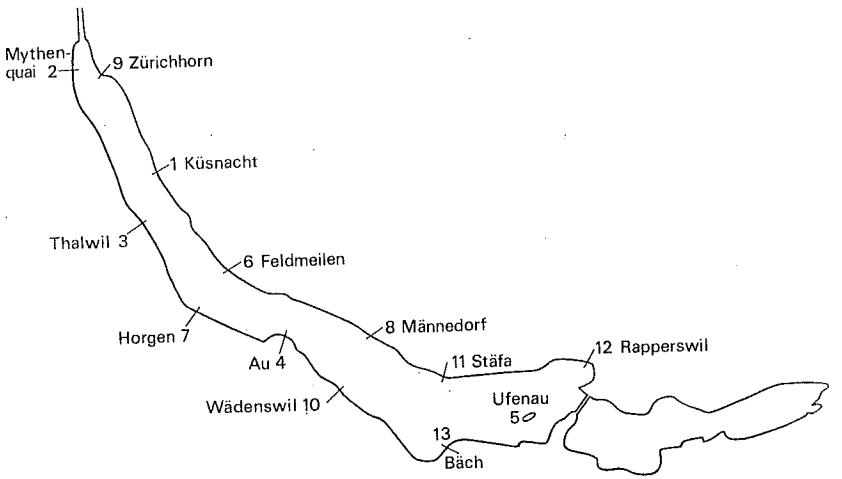

Abb. 1. Lage und Bezeichnung von 13 Uferstellen, an denen in den Jahren 1971 bis 1973 stichprobenweise Steine vom Seeboden entnommen wurden, um die auf ihnen befindlichen Wandermuscheln zu zählen.

gesetzt hatte. Um sie systematisch zu verfolgen, wurden in den Jahren 1971 bis 1973 von Ende April bis Ende Juli an 13 ausgewählten Uferstellen (Abb. 1) Steine vom ufernahen Seeboden aufgelesen und im Labor die auf den Steinen haftenden Wandermuscheln gezählt. Insgesamt wurden etwa 3000 Steine verarbeitet und etwa 140 000 Wandermuscheln gezählt.

Abbildung 2 zeigt im Schema Bodenverhältnisse, wie sie an mancher Uferstelle herrschen. Auf den Blockwurf oder die Ufermauer folgt seewärts die Uferbank mit horizontalen oder leicht geneigten Flächen, bis sie in die steilere Uferhalde übergeht. Auf der Uferbank liegen geschiebeartige Steine, vermischt mit Bauschutt und anderem Abraum. In Ufernähe liegen die Steine stellenweise dicht neben- und aufeinander, an andern Stellen verstreut. Mit zunehmender Tiefe und Entfernung vom Ufer werden sie seltener. Das Sammeln erfolgte vom Ufer aus in Tiefenstufen von einem Meter bis zur grössten Tiefe, auf der noch Steine zu sehen waren; sie variierte zwischen fünf und zehn Metern. Die Steine durften vom Taucher nicht ausgewählt werden, vielmehr galt die Anweisung, Steine von handlicher Grösse seien in der Reihenfolge zu ergreifen, in der sie erblickt werden.

Die Anzahl Wandermuscheln pro Stein ist ein relatives Dichtemass, relativ insoweit, als unbekannt ist, welcher Anteil der Wandermuschel-Bevölkerung sich auf Steinen aufhält. Doch trafen wir die Annahme, die Bestandesdichte auf Steinen ändere sich proportional zur Bestandesdichte im ganzen See. Da die Steine unterschiedlich gross waren (ihr längster Durchmesser variierte zwischen 4 und 20 cm), wurde als Bezugsmass ihr Umfang gewählt. Der Umfang ist leicht messbar und entspricht ungefähr der Gürtellinie, bis zu der ein Stein im Schlamm steckt. Kriechen Wandermuscheln herum und stossen auf einen Stein, so treffen sie seine Gürtellinie und heften sich an ihr fest. Das galt vor allem 1971, als der Bestand noch klein war. Damals

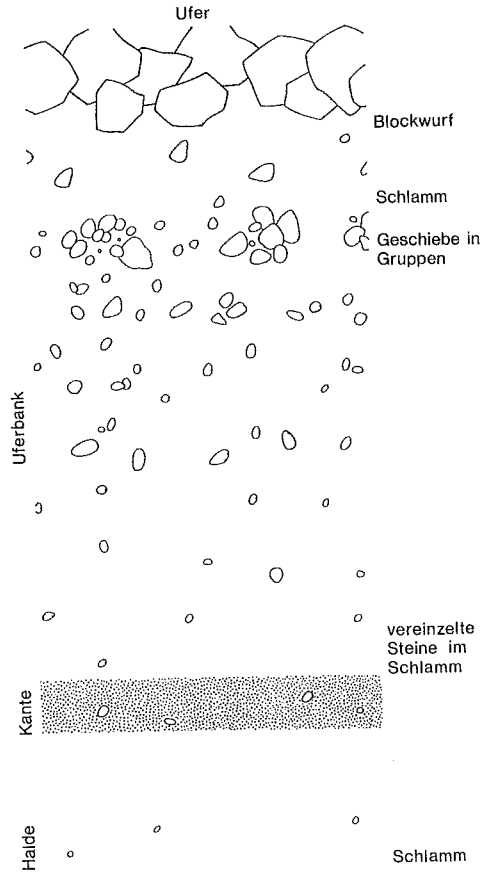

Abb. 2. Schematische Darstellung der Bodenverhältnisse, wie sie an einigen Uferstellen zu finden sind, in der Aufsicht gezeichnet.

trugen Steine, die aus dem Schlamm geborgen wurden, einen Kranz aus Wandermuscheln. Bereits im folgenden Jahr bedeckten Wandermuscheln auch die Kuppen von Steinen, die sich über den Schlamm erhoben; damals hätten die halbe Oberfläche oder die Querschnittfläche bessere Bezugsmasse abgegeben. Doch waren im dritten Jahr der Untersuchung die Kuppen vieler Steine wieder frei von Wandermuscheln, trugen aber einen Belag aus Byssusfäden. Offenbar hatten Feinde, hauptsächlich tauchende Wasservögel, die Kuppen der Steine von Wandermuscheln leergefressen, nicht aber die Gürtellinien. Aufgrund solcher Erfahrungen wurde die relative Dichte definiert als Anzahl Wandermuscheln pro Zentimeter Steinumfang und berechnet aus der Gesamtheit aller eingebrachten Steine je Stichprobe. Allerdings liess sich eine naheliegende Erwartung, innerhalb Stichprobe variiere die Anzahl Wandermuscheln linear proportional zum Steinumfang, nur schlecht objektiv bestätigen. Während der Steinumfang annähernd normal verteilt ist und sich innerhalb eines Orts kaum ändert

mit der Tiefe, ist die Anzahl Wandermuscheln je Stein flach und asymmetrisch verteilt und nur bei einem kleineren Teil der Stichproben mit dem Steinumfang korreliert. Vermutlich sind an jedem Ort die Wandermuscheln aggregiert verteilt, und ein Stein wirkt eher durch seine Präsenz als seine Grösse, ähnlich wie ein Kristallisationskern. Doch erwies die Regressionsrechnung, dass die Anzahl von Steinen ein ebenso unzuverlässiges Bezugsmass abgibt wie der Umfang.

Gemittelt über alle Orte und Tiefen betrug die relative Dichte 0,27 im ersten Jahr der Untersuchung, 3,02 im zweiten und 3,73 im dritten Jahr. Im ersten Jahresintervall (von 1971 bis 1972) nahm der Wandermuschelbestand rund elffach zu, während er sich im zweiten Jahresintervall (von 1972 bis 1973) nicht mehr stark veränderte.

Tabelle 1. Relative Dichte von Wandermuscheln an dreizehn Orten und in drei Jahren. Jeder Wert ist berechnet aus $\sum D/\sum U$; die Summation erfolgte über alle Tiefen und Steine; D bedeutet Anzahl Wandermuscheln, U bedeutet Steinumfang in Zentimetern

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1971	0,166	0,104	0,074	0,017	0,076	0,21	0,06	0,93	0,41	0,04	1,19	0,03	0,21
1972	3,39	3,27	4,48	5,36	0,95	3,03	3,88	4,72	5,59	0,81	0,73	0,21	1,08
1973	3,22	1,58	2,54	2,43	1,78	6,85	10,80	7,35	2,51	5,04	2,76	0,93	1,32

Tabelle 1 lässt erkennen, dass sich an jedem Ort die relative Bestandesdichte von Jahr zu Jahr änderte und sich die Orte in jedem Jahr unterschieden. Im ersten Jahresintervall nahm die Dichte an 12 der 13 Orte zu, zumeist stark, am stärksten bei der Halbinsel Au, wo 1972 die Dichte 315fach grösser war als im Vorjahr. Im zweiten Jahresintervall gab es nur noch an acht Orten eine Zunahme, die aber kleiner blieb als die erste; am grössten war sie bei Wädenswil, wo sie das Sechsfache betrug. An den anderen fünf Orten ging der Befall zurück, an vier Orten etwa auf die Hälfte der im Vorjahr festgestellten Dichte. Vergleicht man die Werte von 1971 und 1973, nahm die Dichte an allen Orten zu, am stärksten vor Horgen (um das 180fache), am schwächsten vor Stäfa (um das Doppelte). Im oberen Seeteil blieb der Befall geringer als im unteren. Im Jahr 1972 war die Dichte homogener verteilt als in den beiden anderen Jahren. Vermutlich konnte sich bis dahin die Wandermuschel ungehindert ausbreiten, während sich anschliessend der Feinddruck auszuwirken begann, und dies nicht an jedem Ort gleich stark. Von Jahr zu Jahr änderte sich die Rangordnung der Orte nach Dichte (Tabelle 2). 1971 waren von den sechs Orten mit der grössten Dichte fünf rechtsufrig, 1972 waren es nur noch drei von sechs, im dritten Jahr wieder vier von sechs. Die beiden Ufer unterscheiden sich nicht nur im Relief und Belag des Bodens, sondern auch in den Einflüssen von Wind, Wellen und Siedlungen, denen sie ausgesetzt sind. Solche Unterschiede gibt es aber auch an jedem Ufer zwischen Orten,

Tabelle 2. Rangordnung der Orte nach der relativen Dichte von Wandermuscheln; links der Ort mit dem dichtesten Befall, rechts mit dem geringsten. Als Grundlage dienen die Werte in Tabelle 1. Der Bogen in der ersten Zeile verbindet zwei Orte mit gleicher Dichte

1971	11	8	9	6	13	1	2	5	3	7	10	12	4
1972	9	4	8	3	7	1	2	6	13	5	10	11	12
1973	7	8	6	10	1	11	3	9	4	5	2	13	12

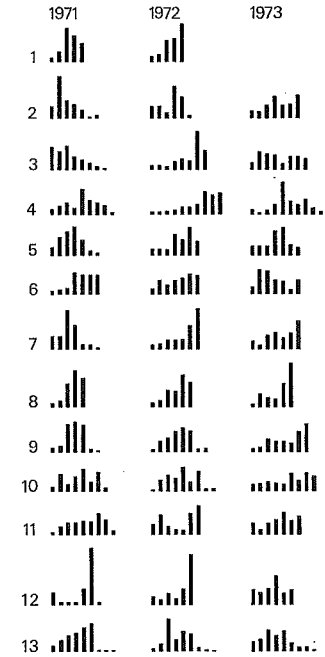

Abb. 3. Prozentuale Verteilung der relativen Bestandesdichte von Wandermuscheln nach Tiefe, getrennt für 13 Uferstellen (Zeilen) und 3 Jahre (Kolonnen). In jedem Histogramm gilt von links nach rechts die erste Säule für 1 m Wassertiefe, jede folgende Säule für einen weiteren Meter Tiefe.

und es ist daher nicht zu erwarten, dass die Wandermuscheln an jeder Uferstelle in der gleichen Zeit gleich zahlreich werden.

Getrennt nach Jahr und Ort gibt Abbildung 3 die prozentuale Verteilung der relativen Dichte nach Tiefe, während Tabelle 3 den arithmetischen Durchschnitt je Histogramm enthält. In der Abbildung sehen die meisten Verteilungen schief aus, einige bi- oder polymodal. Dass sich die Vorkommen nur auf die oberen fünf bis zehn Meter der Wasserschicht beschränken, ist ein Artefakt der Sammelmethode, da nur solche Wandermuscheln erfasst wurden, die auf Steinen sassen, und Steine nur bis in geringe Tiefen zu finden waren. Obwohl bei anderem Vorgehen Wandermuscheln registriert werden, die noch tiefer im See leben [31, 32] – ein Tiefenrekord lag bei 55 m –, gilt doch allgemein, dass die Art ihre dichtesten Bestände im Bereich zwischen zwei und fünf Meter Tiefe hat [26, 34]. In Tiefen, die grösser als acht bis zwanzig Meter sind, treten Wandermuscheln nur noch vereinzelt in Erscheinung [30, 32].

Tabelle 3. Mittlere Tiefe von Wandermuscheln, berechnet aufgrund der relativen Dichten, wie sie in Abbildung 3 dargestellt sind. Reihenfolge der Orte wie in Tabelle 1

1971	3,5	3,7	3,0	5,1	3,4	5,1	3,0	3,9	3,8	5,6	5,4	5,0	4,7
1972	3,9	5,2	6,1	7,7	4,9	4,7	5,6	4,5	4,4	4,9	4,6	4,7	4,2
1973	–	5,6	4,4	5,8	4,2	3,7	4,8	4,7	5,8	5,9	4,5	3,5	4,0

In unseren Daten wären Vergleiche nur möglich zwischen Orten, von denen man wüsste, dass sie im Verteilungsmuster der Steine übereinstimmen. Da solches Wissen fehlt (wir kennen lediglich die Tiefen, bis zu denen Steine gefunden wurden), beschränken wir uns darauf, an jedem Ort die jährlichen Befunde zu vergleichen. An keinem Ort stimmt die Verteilung der relativen Dichte nach Tiefe in den drei Jahren überein. An neun Orten vergrösserte sich die mittlere Tiefe von 1971 bis 1972, an acht Orten verringerte sie sich von 1972 bis 1973. Bei acht Orten war sie 1973 grösser als im ersten Jahr.

Sofern man gewillt ist, in solchen Unterschieden reale Änderungen zu sehen, wird man wieder an den Einfluss tauchender Wasservögel denken [13, 16], von denen die meisten nur wenige Meter tief tauchen [11] und nur bis etwa drei Meter Tiefe erkennbar die Wandermuscheln abräumen. Um ihren Einfluss auf den Wandermuschel-Bestand beurteilen zu können, führten wir einige ergänzende Beobachtungen durch. Im Januar 1974 kamen uns 37 Reiherenten zu, die sich vor Uerikon in einem Fischernetz verfangen hatten und ertrunken waren. Wir untersuchten, was ihr Verdauungstrakt vom Schnabel bis zum Magen enthielt. Neben reichlich vorhandenen Schalentrümmern in den Mägen konnten 482 vollständig erhaltene Wandermuscheln gezählt werden. Die meisten waren von mittlerer Grösse (L, Länge der Schale in Millimeter; W, Anzahl Wandermuscheln je Grössenklasse):

	kleine $L < 10$	mittelgrosse $10 \leqq L < 20$	grosse $20 \leqq L$
W	78	388	16

Gleichzeitig waren in Stichproben von Wandermuscheln, die wir andernorts vom Seeboden aufnahmen, die mittelgrossen untervertreten, während sie in der feindsicheren Tiefenzone häufiger waren oder dominierten (die Zahlen bedeuten Prozent Mittelgrosse; jede Zeile steht für eine Stichprobenserie; ein Strich bedeutet, dass auf der betreffenden Tiefe keine Stichprobe eingebracht wurde):

	Tiefe in Meter					
	2	3	7	9	11	15
Rüschlikon	3	0	49	69	65	–
Bendlikon	–	3	24	56	–	–
Zollikon	23	9	12	31	33	38
Zollikon	–	25	24	–	57	59

Dem Vergleich beider Tabellen entnehmen wir, dass Tauchvögel die Wandermuschelpopulation im untiefen Wasser dezimieren. Auch bestätigt er, dass Reiherenten selektiv mittelgrosse Wandermuscheln fressen [21]. Dass allgemein bei Wandermuscheln die Häufigkeitsverteilung der Grössenklassen mit der Tiefe variiert [22, 26, 31, sowie eigene Beobachtungen], mag verschiedene Gründe haben: Einfluss der Kälte in der Tiefe [20], Schwankungen des Wasserstandes [25], ungleiche Verbreitung der metamorphosierenden Larven über die Tiefenzonen, Wanderungen, ungleiche optimale Tiefe je Altersklasse. Wie nun die Daten zeigen, tragen auch Reiherenten zur Strukturierung der Wandermuschelpopulation bei.

Der Zustand heute

In der ersten Besiedelungsphase bedeckten die Wandermuscheln feste Unterlagen aller Art, darunter die Steine der Uferbank. In grossen Scharen machten sich tauchende Wasservögel über die neu aufgetischte Nahrung her und räumten mit ihr oberflächlich auf. Heute macht es im Zürichsee den Anschein, die Uferbänke seien bis in eine Tiefe von etwa zwei Metern fast leer von Wandermuscheln. Doch findet man Wandermuscheln noch in Spalten zwischen Steinen, in Mulden unter Steinen, an unzugänglichen Stellen unter Uferbauten, im Schlamm sowie im stark strömenden Wasser der Limmat. Zwischen Quaibrücke und Kornhausbrücke ist der Boden der Limmat gegen die Flussmitte hin fast lückenlos von Wandermuscheln bedeckt in einer Schicht von fünf bis zehn Zentimetern. Unter den lebenden Muscheln liegt eine Schicht leerer, zum Teil zertrümmerter Schalen, ein wie Sand aussehendes Sediment. Unter der Frauenbadanstalt Stadthausquai liegen Wandermuscheln in einer Schichtdicke bis zu 20 cm, und an der Tragkonstruktion hängen sie in schweren Klumpen. Als im Frühling 1975 der Lettenkanal wegen Bauarbeiten trockengelegt war, konnte man sehen, wie Wandermuscheln den Boden, die Seitenwände und die Wehre bedeckten. Eine auf Stichproben beruhende Schätzung ergab rund 30 000 Wandermuscheln pro Quadratmeter Kanalboden oder 300 Tonnen für den ganzen Kanal.

Eine nächste Besiedelungsphase spielt sich im lockeren Schlamm ab. In ihm liegen Wandermuscheln so tief eingebettet, dass nur die Siphonen sichtbar sind. Auf diese Weise sind Wandermuscheln vor Wasservögeln besser geschützt, als wenn sie auf Steinen siedeln. Meist haften mehrere Wandermuscheln mittels ihrer Byssusfäden an-

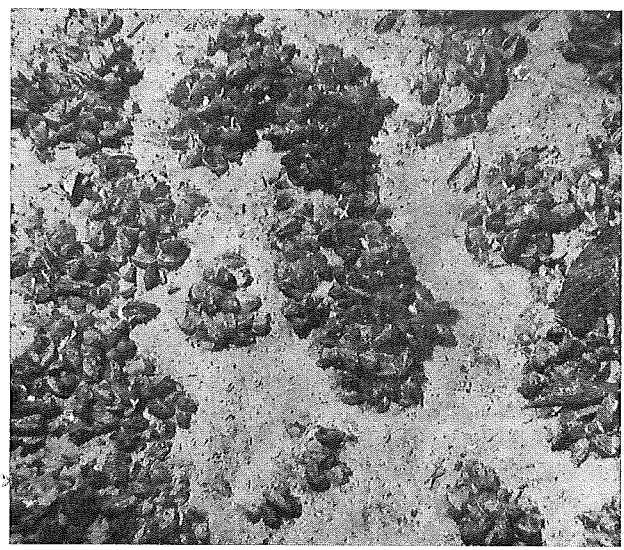

Abb. 4. Drusen im Schlamm des Seebodens vor Zollikon in 10 m Tiefe, am 1. März 1976 fotografiert. An dieser Stelle hat die Halde eine Neigung von etwa 20°. Die Aufnahme zeigt den beginnenden Zusammenschluss von Drusen zu Kolonien.

einander. Man spricht von Drusen, Klumpen oder Aggregationen (Abb. 4). Die Drusen bilden sich um einen kleineren oder grösseren, festen Gegenstand: einen kleinen Stein, ein Holzstück, die Schale einer Schlammschnecke, Teichmuschel, Flussmuschel oder Wandermuschel, wobei das den Kern abgebende Tier noch am Leben sein kann. Nehmen Wasservögel einen Klumpen Wandermuscheln auf oder reissen ihn von einer grösseren Kolonie ab, fressen sie in der Regel nicht alle Muscheln, die ihn bilden, und verlieren den Rest. Wird ein Wasservogel, der an einem Klumpen frisst, von einem anderen Vogel bedrängt und verfolgt, verschleppt er den Klumpen, bevor er ihn verliert, und trägt so zu deren Verbreitung bei. Auf steilen Halden kommen Drusen ins Rollen oder Rutschen. Auf einer Halde vor Zollikon liessen wir an Stellen mit verschiedener Hangneigung (N, in Winkelgraden) je zehn Drusen aus zwei Meter Höhe auf den Grund fallen und protokollierten, wie viele auf der Halde ins Rollen oder Rutschen kamen (R). Das Ergebnis:

N	15	20	25	28	32
R	0	2	6	6	9

An mancher Uferstelle ist die Halde um 30° geneigt, da rutschen die Drusen in grösserer Zahl in die Tiefe; stellenweise sind Rutschspuren sichtbar.

Im Frühling 1975 wurden stichprobenweise quadratmetergrosse Bodenflächen mittels Rechen durchkämmt nach Drusen, um ihre Häufigkeit festzustellen. Das Ergebnis ist enthalten in Tabelle 4. Schon im untiefen Uferbereich lagen Drusen, doch waren sie ab sieben Meter Tiefe häufiger; ihre grösste Dichte hatten sie auf etwa zehn Meter Tiefe.

Tabelle 4. Anzahl Drusen (Klumpen von Wandermuscheln) pro m², auf Wassertiefen (T) von 1–19 m, 1975. Be, Bendlikon, am 19. März; Z1, Zollikon, am 12. und 14. März; Z2, Zollikon, am 21. März; Rü, Rüschlikon, am 2. April; Z3, Zollikon, am 16. April

T	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Be		5					4				0				0				
Z1		4	4				7	8		80	27				4				
Z2							12		9		18				28				12
Rü			5				7		28		6				0				
Z3										152									

Die Grösse einer Druse ist bestimmt durch die Anzahl und Grösse der Wandermuscheln, die sie enthält. Bei einer Stichprobe von 41 Drusen, die aus dem See entnommen wurden, wurde gezählt, aus wie vielen Wandermuscheln sie sich zusammensetzen. Im Protokoll gibt W die Anzahl Wandermuscheln in Klassen zu zehn an, D die Anzahl Drusen:

W	2–10	11–20	21–30	31–40	41–50	51–60	61–70	71–80	81–90	91–100	101–110	>111
D	18	7	17	14	8	6	5	4	3	1	1	9

Noch sind die Drusen mehrheitlich klein. Im lockeren Schlamm ist ihrer Grösse eine Grenze gesetzt, indem stets nur wenige der Muscheln oben liegen und ihre

Siphonen über den Schlamm erheben können, während die übrigen im Schlamm vergraben sind und wohl mit der Zeit sterben. Die Schalen toter Tiere fallen dann ab, sofern sie nicht mittels Byssusfäden anderer Wandermuscheln an der Druse haften. Wo die Drusen dennoch grösser werden und sich ihre Zahl vermehrt, berühren sie sich und schliessen sich zur Kolonie [26] zusammen. Vereinigen sich auf gleiche Weise die Kolonien, entsteht auf dem Schlamm ein zusammenhängender Belag. Gegenwärtig (im Februar und März 1976) beobachteten wir bereits kolonieartige Zusammenschlüsse von Drusen auf der Uferbankhalde, in der Regel auf Tiefen um zehn Meter. Ausgedehnte, aus zusammengewachsenen Kolonien entstandene Beläge scheinen im Zürichsee noch zu fehlen. Wir stellten sie 1970 und 1971 vor Berlingen im Untersee fest, wo sie von etwa sechs bis zehn Meter Tiefe die Halde in dicker Schicht bedeckten. Mittlerweile sind sie dort wieder verschwunden.

Ausser Drusen kommen im Schlamm auch einzelne Wandermuscheln vor. Um ihren Anteil an der Population festzustellen, wurde mittels einer Pumpe auf verschiedenen Tiefen auf einer Fläche von jeweils $^1/_{16}$ m² fünf Zentimer tief Schlamm abgesogen, in Plastikgefässe abgefüllt und im Labor durchsucht. Auf 32 Flächen von insgesamt zwei Quadratmeter Fläche wurden 160 Wandermuscheln gezählt. Von ihnen waren 118 Einzelgänger, die übrigen aggregiert zu kleinen Drusen. In ihrer Länge (L, Schalenlänge in Millimeter) unterschieden sich die Einzelgänger kaum von Wandermuscheln, aus denen sich Drusen zusammensetzen (E, Anzahl Einzelgänger; D, Anzahl Wandermuscheln in Drusen):

L	0–5	5–10	10–15	15–20	20–25
E	111	5	1	0	1
D	27	5	2	4	4

Nach unseren Daten zu schliessen, auch nach Beobachtungen, die wir bei verschiedenen Gelegenheiten an mehreren Uferstellen machten, ist die Bestandesdichte in Tiefen von 3 bis 15 m gegenwärtig unvermindert gross, und es sieht sogar aus, als ob sie sich langsam weiter vergrössere. Doch liegt ein allgemeiner Rückgang im Bereich des Möglichen. Tritt er ein, wird die Population vermutlich zerfallen in kleinere und grössere Teilbestände, die in Refugien überdauern und fähig sind, in jedem Jahr aufs neue alle Teile des Sees mit Larven zu versorgen. Ob dann die Bestandesdichte auf einem stabilen Niveau reguliert bleibt oder weiterhin mit grosser Amplitude oszilliert, wird die Zukunft erweisen.

Interessiert man sich weniger für das lokale räumliche Siedlungsmuster als für die gesamte Bestandesdichte im See, gibt die Konzentration der Larven im Plankton [2, 4, 10, 14, 30, 31] oder auf Substraten, auf denen sich die Larven absetzen [33], wohl die verlässlichste Auskunft. Während des Sommers 1975 stellten wir an vier Uferstellen auf vier Meter Tiefe je zehn Scheiben aus PVC knapp über dem Grund auf und zählten, wie viele Larven sich innert vier Wochen auf ihrer Unterseite niedergelassen hatten. Die Zählungen auf je 60 cm² Fläche ergaben Werte, von denen 269 der kleinste, 3909 der grösste waren; extrapoliert ergibt dies in runden Zahlen 45 000 bis 650 000 Larven pro Quadratmeter, weit mehr, als 1973 im Bodensee gezählt wurden [33].

Allgemeine Überlegungen

Nachdem im ufernahen Flachwasser Wandermuscheln seltener geworden sind, wurde verschiedentlich die Gefahr, die Wandermuscheln für den See und industrielle Anlagen darstellen, als im Verschwinden begriffen dargestellt. Nun gibt aber die Wandermuschel ein Gewässer, in dem sie sich festgesetzt hat, nicht preis, es sei denn, die Verschmutzung durch Abwässer mache es unbewohnbar. So ist in Holland der Rhein nach früher starkem Befall nun frei von Wandermuscheln [35], ein teuer erkaufter Vorteil. Auch in bewohnbaren Gewässern verzeichnete man Rückgänge, etwa im Bodensee [32] und in polnischen Seen [29]. In der Regel folgt auf die erste Bevölkerungsexplosion ein Rückgang im Bestand, doch gibt es Gewässer, in denen der Bestand nicht gross wird [7], über Jahrzehnte unverändert bleibt [26], erst lang nach Eindringen dicht wird [35] oder nach einem Rückgang wieder ansteigt [28, 29]. Gegenwärtig macht im Zürichsee der Bestand den Eindruck, ziemlich stabil zu sein, und die Chance, dass die Wandermuschel aus dem See verschwindet, ist winzig klein.

Ausser dass Wandermuscheln Wasserleitungen verstopfen [2, 3, 6, 9, 23], schädigen sie andere Tiere. Noch vor wenigen Jahren war im See kaum eine Teich- oder Flussmuschel frei von einer Tracht Wandermuscheln. Wahrscheinlich sind viele der grossen Muscheln daran gestorben. Gleich schlecht erging es Schnecken, deren Schale zum Kern einer Druse wurde. Spricht man von Schäden, ist auch an den Nutzen zu denken, den die Wandermuschel bringt. Ihre Drusen bilden eine neue ökologische Nische für andere Wirbellose [8]. Dank ihrer Filtrierleistung reinigen Wandermuscheln ihr Wohngewässer messbar von organischen Sinkstoffen [17, 18]. Auf jeder Stufe ihrer Entwicklung werden sie Räubern zur Beute, und ihre in Fisch- und Vogelprotein umgewandelte Substanz verlässt das Gewässer mit Fischereierträgen und wegziehenden Vögeln. Einen Teil der Sinkstoffe nimmt die Wandermuschel wohl in die Schalenhöhle, nicht aber in den Mund, verbäckt sie mit Schleim und wirft sie als Pseudofäzes wieder aus [17, 18]. In diesem Auswurf wie in den echten Fäzes geht der bakterielle Abbau der organischen Verbindungen rascher vor sich als im übrigen Sediment, und Chironomidenlarven ernähren sich von der vorzüglich aufbereiteten Diät [12]. Schliesslich verfestigen Wandermuscheln den Bodenschlamm des Gewässers [34]. Wo die Wandermuschel einzieht, klärt sich das Wasser.

Nach zweihundert Jahren zoologischer Beschäftigung mit Wandermuscheln sind mehrere Eigenschaften dieser aufsehenerregenden Molluskenart bekannt. Eine Bibliographie nennt 1180 Schriften, die Neues beitrugen [15]. Doch weiss man noch nicht mit Sicherheit, unter welchen Bedingungen die Bestände gross oder klein werden [2, 19, 22, 26, 27, 35]. Die vorliegende Schrift bestätigt für den Zürichsee, was von anderen Gewässern bekannt ist, geht dabei aber ein auf die Siedlungsstruktur im See und ihre Veränderung im Lauf weniger Jahre.

Zusammenfassung

1. In den Jahren 1971–1973 wurde jeweils von April bis Juli an 13 Uferstellen des Zürichsees die relative Dichte der Wandermuschelbestände stichprobenweise erfasst, indem vom Ufer ausgehend bis zehn Meter Wassertiefe Steine mittlerer Grösse vom

Seeboden aufgelesen und die daran haftenden Muscheln gezählt wurden. Von 1971 bis 1972 nahm die Bestandesdichte an allen Orten zu, im Extremfall um das 315fache. Von 1972 bis 1973 nahm sie nur noch an acht Orten zu, im Extremfall um das 6fache, während sie an vier Orten auf die Hälfte zurückging. Wird die Bestandesdichte gemittelt über alle Orte, ergibt sich im ersten Jahresintervall eine Zunahme um etwa das 11fache, im zweiten um das 1,3fache.

2. Im ersten Jahr fanden sich die dichtesten Bestände auf einer Tiefe zwischen drei und fünf Metern, im zweiten Jahr zwischen vier und acht Metern, im dritten Jahr zwischen vier und sechs Metern. Vermutlich haben Wasservögel, die im untiefen Bereich nach Wandermuscheln tauchen, im ersten Jahresintervall die Zunahme der mittleren Tiefe bewirkt.

3. Heute (Anfang 1976) ist im Gebiet der Stadt Zürich das Flussbett der Limmat dicht besetzt von Wandermuscheln, vor allem in der Tiefe sowie an Stellen, die von tauchenden Vögeln nicht erreicht werden. Die Dichte des Bestandes wurde sichtbar (und zahlenmässig geschätzt), als im Frühling 1975 ein Seitenkanal vorübergehend trockenlag.

4. Während es heute an untiefen Stellen des Seebodens den Anschein macht, Steine seien frei von Wandermuscheln, gibt es Wandermuscheln in grosser Zahl im Schlamm der Uferbank und der Uferhalde. In dem lockeren Substrat aggregieren sie zu Klumpen, Drusen genannt. Am dichtesten liegen Drusen auf etwa zehn Meter Tiefe. Im Durchschnitt sind in einer Druse etwa 50 Wandermuscheln vereinigt. Wo Drusen zahlreich und gross werden, schliessen sie sich zu Kolonien zusammen. Wasservögel tragen zur Verbreitung von Wandermuscheln bei, indem sie Drusen verschleppen. An steilen Halden rutschten Drusen ab und gelangen so in tiefere Zonen. Ausser Drusen finden sich im Schlamm viele einzeln lebende Wandermuscheln. Somit hat sich im Lauf weniger Jahre das räumliche Verbreitungsmuster der Wandermuschel stark geändert.

Literatur

1. Binder E.: Un mollusque envahissant, la *Dreissena polymorpha*. Rev. Musées de Genève *54* (1965).
2. Biryukov I. N., M. Ya. Kirpichenko, S. M. Lyakhov and G. I. Segeeva: Living Conditions of the Mollusk *Dreissena polymorpha* Pallas in the Babinskii Backwater of the Oka River. Trudy Inst. Biol. Vnutrennikh Vod *7*, 32–38 (1964).
3. Breitig G.: Versuche zur Bekämpfung der Dreikantmuschel *Dreissensia polymorpha* Pallas mit Ultraschall. Mitt. Inst. Wasserwirtschaft, Berlin, *2*, 50–59 (1957).
4. Breitig G.: Das Molluskenplankton und seine Rolle in der Besiedlung der Binnengewässer. Z. Wasserwirtschaft u. Wassertechnik *19*, 116–118 (1969).
5. Burla H.: Die Wandermuschel jetzt im Zürichsee. Tages-Anzeiger, Zürich, 15. Dez. 1969.
6. Clarke K. B.: The Infestation of Waterworks by *Dreissensia polymorpha*, a Fresh Water Mussel. J. Inst. Water Engineers *6*, 370–379 (1952).
7. Degrange Ch. et M.-D. Seassau: Une introduction accidentelle: *Dreissena polymorpha* (Pallas) 1771 (Mollusque Lamellibranche) au Grand Lac de Laffrey. Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble *62*, 59–73 (1971).
8. Dusoge K.: Composition and Interrelations between Macrofauna Living on Stones in the Littoral of Mikołajskie Lake. Ekol. Pol. A, XIV, 755–762 (1966).
9. Greenshields F. and J. E. Ridley: Some Researches on the Control of Mussels in Water Pipes. J. I. W. E. *11*, 300–306 (1957).

10. HILLBRICHT-ILKOWSKA A. and A. STANCZYKOWSKA: The Production and Standing Crop of Planktonic Larvae of *Dreissena polymorpha* PALL. in two Mazurian Lakes. Pol. Arch. Hydrobiol. *16*, 193–203 (1969).
11. HOFER J.: Tauchtiefen einiger Wasservögel. Orn. Beob. *65*, 124–128 (1968).
12. IZVEKOVA E. I. and A. A. LVOVA-KATCHANOVA: Sedimentation of Suspended Matter by *Dreissena polymorpha* PALLAS and its Subsequent Utilization by *Chironomidae* Larvae. Pol. Arch. Hydrobiol. *2*, 203–210 (1972).
13. JACOBI H. und H. LEUZINGER: Die Wandermuschel *(Dreissena polymorpha)* als Nahrung der Wasservögel am Bodensee. Anz. orn. Ges. Bayern *11*, 26–35 (1972).
14. KIRPICHENKO M. YA.: Phenology, Population Dynamics, and Growth of *Dreissena* Larvae in the Kuibyshev Reservoir. Trudy Inst. Biol. Vnutrennikh Vod *7*, 15–24 (1964).
15. LIMANOVA N. A.: *Dreissena* (Bibliography). Trudy Inst. Biol. Vnutrennikh Vod *7*, 71–145 (1964).
16. LEUZINGER H. und S. SCHUSTER: Auswirkungen der Massenvermehrung der Wandermuschel *Dreissena polymorpha* auf die Wasservögel des Bodensees. Orn. Beob. *67*, 269–274 (1970).
17. MATTICE J. S., A. STAŃCZYKOWSKA and W. LAWACZ: Feeding and Assimilation of *Dreissena polymorpha* in Mikolajski Lake. Poland. Amer. Zool. *12*, 209 (1972).
18. MIKHEJEV V. P. and Y. J. SOROKIN: Quantitative Studies of *Dreissena* Feeding Habits by the Radiocarbon Method. Z. obshch. Biol. *27*, 463–472 (1966). Auf Russisch.
19. MIKHEEV V. P.: Linear Growth of *Dreissena polymorpha* PALLAS in some Reservoirs of the European USSR. Trudy Inst. Biol. Vnutrennikh Vod *7*, 46–54 (1964).
20. MORTON B. S.: Studies on the Biology of *Dreissena polymorpha* PALL., III. Population Dynamics. Proc. malac. Soc. Lond. *38*, 471–482 (1969).
21. OLNEY P. J. S.: The Food and Feeding Habits of Tufted Duck *Aythya fuligula*. Ibis *105*, 55–62 (1963).
22. ŠAPKAREV J. A.: Distribution and the Population Density of *Dreissena polymorpha* PALL. (Lamellibranchia) in the Lakes of Macedonia. Ann. Fac. Sc. Nat. Univ. Skopje *21*, 31–52 (1969).
23. SCHALEKAMP M.: Warnung vor der Wandermuschel *Dreissena polymorpha* PALLAS und Bekämpfung derselben. GWA *3*, 1–18 (1971).
24. SCHALEKAMP M.: Neueste Erkenntnisse über die Wandermuschel *Dreissena polymorpha* PALLAS (DPP) und ihre Bekämpfung. GWA *11*, 1–8 (1971).
25. SIESSEGGER B.: Vorkommen und Verbreitung von «*Dreissena polymorpha* PALLAS» im Bodensee. gwf-wasser/abwasser 110, 814/15 (1969).
26. STAŃCZYKOWSKA A.: On the Relationship between Abundance, Aggregations and "Condition" of *Dreissena polymorpha* PALL. in 36 Mazurian Lakes. Ekol. Pol. A, XII, 653–690 (1964).
27. STAŃCZYKOWSKA A.: Einige Gesetzmässigkeiten des Vorkommens von *Dreissena polymorpha* PALL. Verh. int. Ver. Limnol. *16*, 1761–1766 (1966).
28. STAŃCZYKOWSKA A.: Ecosystem of the Mikołajskie Lake. Regularities of the *Dreissena polymorpha* PALL. (Bivalvia) Occurrence and its Function in the Lake. Pol. Arch. Hydrobiol. *22*, 73–78 (1975).
29. STAŃCZYKOWSKA A., H.-J. SCHENKER and Z. FAFARA: Comparative Characteristics of Populations of *Dreissena polymorpha* (PALL.) in 1962 and 1972 in 13 Mazurian Lakes. Bull. Acad. Pol. Sc. Biol. XXIII, 383–390 (1975).
30. EINSLE U. und N. WALZ: Die täglichen Vertikalwanderungen der Larven von *Dreissena polymorpha* PALLAS im Bodensee-Obersee. gwf-wasser/abwasser *113*, 428–427 (1972).
31. WALZ N.: Untersuchungen zur Biologie von *Dreissena polymorpha* PALLAS im Bodensee. Arch. Hydrobiol. *42*, 452–482 (1973).
32. WALZ N.: Rückgang der *Dreissena-polymorpha*-Population im Bodensee. gwf-wasser/abwasser *115*, 20–24 (1974).
33. WALZ N.: Die Besiedlung von künstlichen Substraten durch Larven von *Dreissena polymorpha*. Arch. Hydrobiol. *4*, 423–431 (1975).
34. WIKTOR J.: Research on the Ecology of *Dreissensia polymorpha* PALL. in the Szczecin Lagoon (Zalew Szczeciński). Ekol. Pol. A, XI, 275–280 (1963).
35. WOLFF W. J.: The Mollusca in the Estuarine Region of the Rivers Rhine, Meuse and Scheldt in Relation to the Hydrography of the Area. II. The Dreissenidae. Basteria *33*, 93–103 (1969).