

Das Schalenwachstum dreier Muschelarten (Bivalvia: Unionidae) in der Schwalm, einem nordhessischen Mittelgebirgsfluß

Karl-Otto Nagel

Mit 2 Tabellen und 4 Abbildungen

(Manuskripteingang: 8. 5. 1990)

Kurzfassung

Das Wachstum dreier Flußmuschelarten (Bivalvia: Unionidae) wurde an verschiedenen Stellen des Mittel- und Unterlaufes der Schwalm (Nordhessen) untersucht. Während *Unio pictorum* an den verschiedenen Untersuchungsstellen nur geringe Unterschiede zeigte, wurden für *Anodonta piscinalis* und *Pseudanodonta complanata* ausgeprägtere Differenzen gefunden. Das Verhalten der Parameter der berechneten Wachstumskurven wurde mit Hilfe eines Wachstumsmodells erklärt.

Abstract

The variability of growth in length in three species of the Unionidae has been studied along the small river Schwalm (Northern Hesse, FRG). Comparisons were made regarding a) the mean lengths of winter rings, and b) the parameters of growth curves according to VON BERTALANFFY (1938) at different sampling sites.

The mean lengths of winter rings differed most clearly in *Pseudanodonta complanata* while *Unio pictorum* and *Anodonta piscinalis* showed only slight changes. There are two different correlations between the parameters of the growth curves which can be explained as the results of different growth reactions under either specifically favourable or unfavourable conditions. The discharge of cooling water from a power plant had only slight effects on the growth rates of two species.

In *Unio pictorum* mean lengths of winter rings showed little variation. At only one site a significantly different slope of the WALFORD regression line could be found.

Anodonta piscinalis yielded the same results in both analyses. However, the mean value of the third winter ring was significantly larger at the lowermost study site.

Differences of winter rings in *Pseudanodonta complanata* were more significant. They indicate a considerably slower growth rate at the lowermost study site. There were no differences between the slopes of the regression lines.

Two different correlations between the parameters of the growth curves were observed. In *Unio pictorum* and *Pseudanodonta complanata* an increasing theoretical maximum length (L_0) was related to a decreasing instantaneous growth rate (K) while for *Anodonta piscinalis* the parameters L_0 and K increased simultaneously at the two uppermost study sites.

The differences can be explained assuming different reactions of the animals to an increase in quality of the environment. The assumptions are adapted from a model given by STEARNS (1989). The type of correlation in *Unio pictorum* and *Pseudanodonta complanata* corresponds to a reaction in a generally favourable („good“) situation while the latter means a reaction in a generally unfavourable („bad“) situation. Regarding this, *Unio pictorum* and *Pseudanodonta complanata* live under favourable conditions while *Anodonta piscinalis* faces unfavourable conditions at the two uppermost sites. This is in accordance with the fact that *Pseudanodonta complanata*, and to a lesser extent also *Unio pictorum*, prefer running waters while *Anodonta piscinalis* shows optimal growth in stagnant waters.

The discharge of heated cooling water from a power plant resulted only in a slight increase in theoretical growth rates of both *Pseudanodonta complanata* and *Anodonta piscinalis*. Other differences could be explained more easily by changes in flow velocity. Both temperature and flow velocity were previously shown to have effects on growth rates. Furthermore, the present study shows that, despite severe criticism there are probably meaningful biological interpretations for mathematical growth curves beyond the mere description of data.

Shells were collected at up to 9 sites to cover possible environmental gradients along the course of the river. For each collecting site, relatively constant environmental conditions had to be assumed during the period of growth, because it was not always possible to determine the absolute age of the shells.

The parameters for the von BERTALANFFY growth curves were calculated using a regression analysis after WALFORD (1946). The slopes of the regression lines were tested statistically assuming a linear regression model.

1. Einleitung

Flußmuscheln (Familie Unionidae) gehören zu den Tieren, die in verschiedenen Gewässerregionen und in unterschiedlichen Habitattypen gefunden werden können. Einige Arten sind sowohl in fließenden als auch in stehenden Gewässern verbreitet (*Anodonta cygnea*, *Anodonta piscinalis*, *Unio pictorum*, *Unio tumidus*), während andere im wesentlichen auf Fließgewässer beschränkt bleiben (*Pseudanodonta complanata*, *Unio crassus*). Seit langem ist bekannt, daß diese Tiere auf unterschiedliche Lebensbedingungen mit einer Änderung der Schalenform reagieren (z. B. BALL 1922, BOETTGER 1931, EAGER 1948, MODELL 1922, 1924, TEVESZ & CARTER 1980). Mit diesen Formänderungen treten zugleich Unterschiede im Wachstum auf (BJOERK 1961, HANSON et al. 1988a, b, HINCH & BAILEY 1988, MCCUAIG & GREEN 1983, NEGUS 1966). Am Beispiel der Schwalm, einem kleinen Mittelgebirgsfluß, wurden die Veränderungen im Wachstumsverhalten dreier Flußmuschelarten aus unterschiedlichen, aber untereinander verbundenen Habitaten entlang der Fließstrecke untersucht. Die Verbreitung dieser Tiere war Gegenstand einer vorangegangenen Arbeit (NAGEL & NESEMANN 1989).

Die Schwalm ist ein in Teilen stark anthropogen beeinflusstes Gewässer. An erster Stelle ist die Stauhaltung des Flußes an mehreren Stellen innerhalb der Untersuchungsstrecke zu nennen, die zu einer erheblichen Änderung der Strömungsverhältnisse führt. Darüberhinaus erfolgt an einer Stelle die Einleitung von erwärmtem Kühlwasser aus einem Kraftwerk. Zusätzlich wird der Fluß an mehreren Stellen durch unzureichend geklärte Abwässer belastet. Ein Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, zu prüfen, ob sich diese Einflüsse im Wachstumsverhalten von Flußmuscheln niederschlagen. Entsprechende Untersuchungen für weitere Makroinvertebraten der Schwalm finden sich bei WULFHORST (1984a, b, im Druck) und WULFHORST & NAGEL (1989).

2. Methoden

Süßwassermuscheln der Familien Unionidae und Margaritiferidae bilden in den gemäßigten Zonen jährlich durch Wachstumsunterbrechung im Winter Ringe auf ihren Schalen. Diese sind, bei schnellwüchsigen *Unio*- und *Anodonta*-Arten sowie fast stets bei *Pseudanodonta*, in der Farbe von der übrigen Schalenfläche verschieden. Zwar werden als Reaktion auf Störungen „falsche“ Ringe gebildet, doch ist mit einiger Erfahrung das Erkennen dieser zusätzlichen Wachstumsunterbrechungen möglich und damit diese Methode der Altersschätzung hinreichend zuverlässig (HAUKIOJA & HAKALA 1978a).

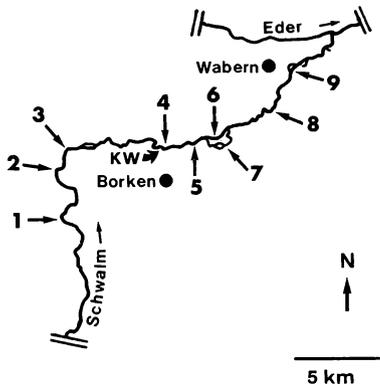


Abbildung 1. Untersuchungsgebiet und Lage der Probestellen. (Die Bezeichnung der Probestellen in dieser Arbeit entspricht der folgenden projektinternen Codierung, die auch in anderen Publikationen verwendet wurde: 1–6200, 2–6500, 3–6550, 4–7300, 5–7520, 6–7600, 7–7735, 8–8300, 9–8580; KW = Einleitungsstelle des Kühlwassers aus dem Kraftwerk Borken; Doppelstriche: Begrenzungen der abgebildeten Flußstrecken).

Das Schalenmaterial für diese Untersuchungen (ausschließlich Leerschalen) wurde in den Jahren 1985 bis 1987 gesammelt. Insgesamt wurden 413 Unionidenschalen vermessen. Die Lage der Fundorte ist der Abb. 1 zu entnehmen.

Das Wachstum der Muscheln wurde auf zwei verschiedene Weisen untersucht. Einerseits wurden die Längen der Jahresringe für die verschiedenen Fundorte direkt miteinander verglichen (Abb. 2). Berücksichtigt wurden hierbei nur Mittelwerte aus mindestens 5 Einzelwerten. Die Daten wurden varianzanalytisch auf Inhomogenität und gegebenenfalls auf paarweise signifikante Unterschiede getestet ($p < 0.05$, Student-Newman-Keuls-Prozedur in SPSSX). Andererseits wurden die Längenmessungen dazu benutzt, um Wachstumskurven nach VON BERTALANFFY (1938) zu berechnen. Die Parameter dieser Gleichungen der Form:

$$L(t) = L\phi * [1 - \exp(-K*t)]$$

wurden aus den Parametern von Regressionsgleichungen nach WALFORD (1946) bestimmt. Diese haben die Form:

$$L(t+1) = a + bL(t),$$

und der Zusammenhang der Parameter ergibt sich zu:

$$L\phi = a/(1 - b) \text{ und } K = -\ln b \text{ (McCUAIG \& GREEN 1984).}$$

Da es sich bei allen Längen ($t=0$) um stochastische Größen handelt, ist ein exakter Test auf Unterschiede zwischen den WALFORD-Geraden wegen des Fehlens einer Verteilungstheorie nicht möglich (DRYGAS, mdl.). Unter der Annahme des Modells der linearen Regression wurden die Steigungen dieser Geraden auf Unterschiede getestet (Kovarianzanalyse, $p < 0.05$). Es wurden nur solche Fundorte berücksichtigt, für die Datenpunkte von mindestens 5 Tieren vorlagen. In Tab. 1 sind die den verschiedenen Auswertungen zugrundeliegenden Stichprobengrößen aufgeführt.

Die Bestimmung des absoluten Alters der hier vermessenen Schalen war in vielen Fällen nicht möglich. Zum einen ist das Wachstum von *Unio pictorum* und *Pseudanodonta complanata* in der Schwalm im Alter stark verlangsamt, so daß die randständigen Jahresringe nicht mit Sicherheit voneinander getrennt werden können. Weiterhin fehlen fundortsspezifische Erkenntnisse über die Auflösungsgeschwindigkeit von Schalen im Wasser und im Sediment. Beides erfordert für die Interpretation der Daten die Annahme gleichbleibender fundortsspezifischer Wachstumsbedingungen. Auch ist die Altersverteilung von *Anodonta piscinalis* und *Pseudanodonta complanata*-Schalen an den verschiedenen Fundorten nicht gleichartig

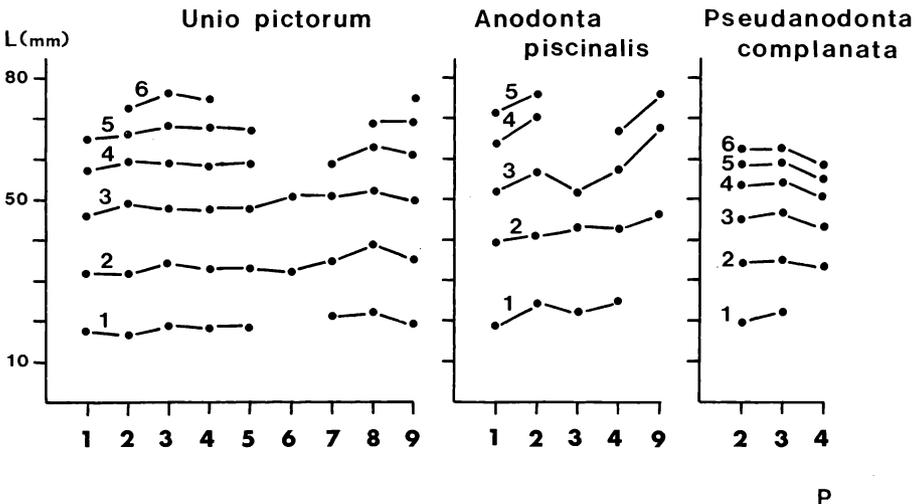


Abbildung 2. Arithmetische Mittelwerte der Jahresringlängen. (P = Probestelle; die Zahlen zu Beginn der Linienzüge bezeichnen den jeweiligen Jahresring).

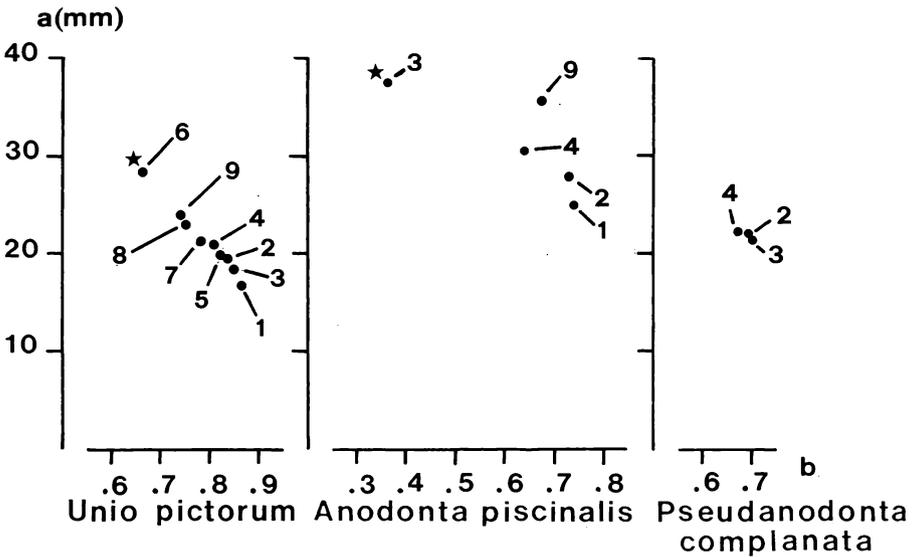


Abbildung 3. Die Parameter der WALFORD-Geraden $L(t+1) = a + b \cdot L(t)$. (Die Zahlen innerhalb der Grafik bezeichnen die Probestellen; Stern = signifikant ($p < 0.05$) abweichende Steigung b.)

($p < 0.05$, KRUSKAL-WALLIS-Test mit SPSSX), wodurch Wachstumsringe aus verschiedenen Jahren miteinander verglichen werden. Dies erfordert ebenfalls die Annahme konstanter ortsspezifischer Wachstumsbedingungen.

3. Ergebnisse

3.1. *Unio picturum* L., 1758

Die mittleren Längen der Jahresringe der Malermuschel zeigen, mit wenigen Ausnahmen für das zweite Jahr, keine Unterschiede zwischen den Fundorten (Abb. 2). Die Steigung der WALFORD-Geraden an der Probestelle 6 wich von den Werten aller übrigen Fundorte ab (Abb. 3). Ein großer Wert für den Achsenabschnitt a ist hier kombiniert mit einem niedrigen Wert für die Steigung b. Von diesem Fundort lagen nur vergleichsweise wenige Schalen zur Vermessung vor, die überdies ein sehr heterogenes Wachstum zeigten. Möglicherweise wurden an dieser Probestelle Schalen aus anderen Teilen des Flußgebietes eingeschwemmt, so daß die Wachstumskurve das Ergebnis unterschiedlicher Wachstumsbedingungen ist.

3.2. *Anodonta piscinalis* NILSSON, 1823

Die Teichmuschel zeigt signifikante Unterschiede in der Länge des dritten Jahresringes für die Probestelle 9 im Vergleich mit allen übrigen Fundorten. Die Länge des vierten Jahresringes unterscheidet sich signifikant zwischen der obersten und der untersten Probestelle (Abb. 2). An der Untersuchungsstelle 3 war die Steigung der WALFORD-Geraden von allen übrigen signifikant verschieden (Abb. 3). Wie bei *Unio picturum* (Probestelle 6) zeichnet sich dieser Fundort durch einen großen Wert für den Achsenabschnitt a bei gleichzeitig niedrigem Wert für die Steigung b aus. Hier wurde ebenfalls ein sehr heterogenes Wachstum beobachtet, so daß von einer Vermischung von Schalen aus unterschiedlichen Lebensräumen ausgegangen werden kann.

3.3. *Pseudanodonta complanata* (ROSSMÄSSLER, 1835)

Die Unterschiede in den Längen der Jahresringe sind bei der Strommuschel stärker ausgeprägt. Während die Länge der dritten Jahresringe zwischen den Probestellen 3 und 4

abnimmt, gilt dies für die fünften und sechsten Jahresringe zwischen den Probestellen 2 und 4. Der vierte Jahresring ist an Probestelle 4 im Mittel kürzer als an den beiden vorangegangenen Fundorten (Abb. 2). Im Gegensatz dazu wurden für die Steigungen der WALFORD-Geraden keine signifikanten Unterschiede ermittelt (Abb. 3).

4. Diskussion

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen zeigen Tendenzen im Wachstumsverhalten von Flußmuscheln im Verlauf eines Fließgewässers. Obwohl die Unterschiede nicht immer statistisch signifikant waren, was durch die nur graduellen Unterschiede der Habitate infolge der recht dicht beieinanderliegenden Untersuchungsstellen erklärt werden kann (vgl. Abb. 1), wurden dennoch Änderungen verschiedener Wachstumsparameter in einer Weise beobachtet, die sich zu einem einheitlichen Bild zusammenfügen lassen.

Tabelle 1 (a)

Verzeichnis der Anzahl untersuchter Schalen

A) Vergleich der mittleren Jahresringlängen

Unio pictorum

Jahresring	1	2	3	4	5	6
Probestelle						
1	5	7	7	7	5	
2	11	21	10	19	12	7
3	14	21	19	17	12	5
4	27	54	55	50	38	17
5	6	17	17	14	10	
6		5	5			
7	5	7	6	5		
8	7	12	13	10	5	
9	10	23	24	20	14	9

Anodonta piscinalis

1	8	12	13	9	7
2	9	22	23	20	10
3	6	9	5		
4	8	15	10	6	
9		17	16	10	

Pseudanodonta complanata

2	10	48	57	58	53	35
3	9	23	24	21	15	10
4		14	19	19	16	12

Tabelle 1 (b)

B) Berechnung der Regressionsgeraden nach WALFORD

(n = Anzahl der Wertepaare, r^2 = Korrelationskoeffizient)

Probestelle	<u>Unio</u> <u>pictorum</u>		<u>Anodonta</u> <u>piscinalis</u>		<u>Pseudanodonta</u> <u>complanata</u>	
	n	r^2	n	r^2	n	r^2
1	7	.95	13	.91		
2	21	.93	25	.90	58	.92
3	22	.95	9	.36	25	.95
4	55	.94	15	.84	21	.89
5	18	.96				
6	5	.84				
7	7	.89				
8	13	.93				
9	25	.95	17	.71		

Im Vergleich der mittleren Jahresringlängen zeigen *Unio pictorum* und *Anodonta piscinalis* ein gleichartiges Wachstumsverhalten: eine geringe bis mäßige, allerdings nur in wenigen Fällen statistisch signifikante Steigerung der jährlichen Längenzunahme im Verlauf der Fließstrecke. Unter der Annahme, daß im Längsverlauf eines Flusses die Menge und Verfügbarkeit der Nahrung zunimmt, stimmt dies mit den Untersuchungsergebnissen für südfinnische Populationen von *Anodonta piscinalis* (HAUKIOJA & HAKALA 1978b) überein.

Aus den Parametern der entsprechenden von BERTALANFFY-Gleichungen (Tab. 1) ist für *Unio pictorum* die Tendenz zu größeren Wachstumsraten bei gleichzeitig verringerten theoretischen Endlängen im Verlauf der Fließstrecke abzulesen (Probestelle 6 bleibt hier wegen geringen Stichprobenumfangs unberücksichtigt). Bei *Anodonta piscinalis* ist dieselbe Tendenz nur für die Wachstumsrate erkennbar, während die theoretische Endlänge keine eindeutige Entwicklung zeigt (Probestelle 3 bleibt hier unberücksichtigt, s. 3.2.). An Probestelle 4 wurde eine vergleichsweise hohe Wachstumsrate ermittelt. Dieser Fundort liegt unterhalb der Einleitungsstelle von erwärmtem Kühlwasser aus dem Kraftwerk Borken. Dies könnte eine Ursache für die Steigerung der Wachstumsrate sein. Im Verlauf der Fließstrecke nimmt die errechnete Länge des ersten Jahresringes für *Unio pictorum* und *Anodonta piscinalis* in nahezu konstanter Weise zu. Diese Tendenz läßt sich ebenfalls aus den mittleren Längen des ersten Jahresrings erkennen, doch ist sie dort nicht statistisch signifikant.

Für *Pseudanodonta complanata* nimmt die mittlere Länge der Jahresringe an der unteren Probestelle (4) ab. Diese Verlangsamung des Wachstums läßt auf eine Verschlechterung der artspezifischen Wachstumsbedingungen schließen. Für diese typische Fließwasserart könnte eine solche Verschlechterung in der Tatsache bestehen, daß an der unteren Probestelle die Fließgeschwindigkeit deutlich geringer ist (Probestelle 2–12,0 cm/sec, 3–20,6 cm/sec, 4–5,9 cm/sec, Messung mittels Uranin am 9. 2. 89 bei winterlichem Niedrigwasser). Während auch die theoretische Endlänge an dieser Stelle abnimmt, steigt die (theoretische) Wachstumsrate hier an. Die Veränderung dieses Parameters ist hier ein Indiz für eine art-spezifische Verbesserung der Wachstumsbedingungen, wie sie die Erhöhung der Tempe-

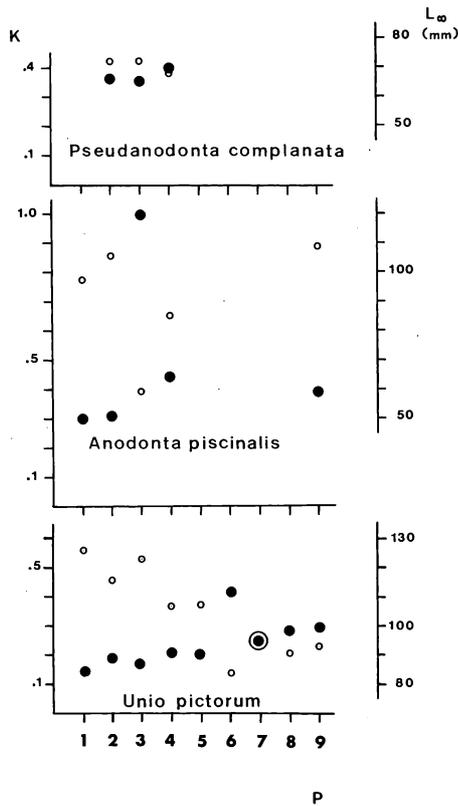


Abbildung 4. Die Parameter der von BERTALANFFY-Gleichungen ($L(t) = L_{\infty} * [1 - \exp(-K*t)]$). (Volle Kreise = K, leere Kreise = L_{∞} .)

ratur an Probestelle 4 durch die Einleitung von erwärmtem Kühlwasser darstellen könnte. Dies stimmt mit der Beobachtung überein, daß *Pseudanodonta complanata* in Regionen mit höheren Durchschnittstemperaturen schneller wächst (z. B. im Loire-Gebiet, vgl. NESE-MANN & NAGEL 1989).

Im Verhalten der Parameter der Wachstumsgleichungen zeigt sich ein charakteristischer Unterschied: während für *Unio pictorum* und *Pseudanodonta complanata* mit steigender Wachstumsrate die theoretische Maximallänge abnimmt, nimmt sie für *Anodonta piscinalis* an den beiden ersten Probestellen zu. Diese beiden Wachstumsmuster lassen sich nach einem Modell interpretieren, das auf einem Vorschlag von STEARNS (1989, S. 442, Fig. 7) zurückgeht. In etwas abgewandelter Form erklärt es das Wachstumsverhalten verschiedener, miteinander in genetischem Austausch stehender Populationen einer Art. Demzufolge werden die Reaktionen auf eine Verbesserung der Lebensbedingungen nach „guten“ (optimalen) und „schlechten“ (suboptimalen) Rahmenbedingungen differenziert. Unter „schlechten“ Bedingungen zeigen die Tiere bei steigender Wachstumsrate als Folge einer Verbesserung der Lebensbedingungen eine Zunahme der theoretischen Endlänge, während sie unter „guten“ Bedingungen mit zunehmender Wachstumsrate eine abnehmende (theoretische) Endlänge zeigen. Unter Anwendung dieses Modells ist die Schwalm für *Unio pictorum* und *Pseudanodonta complanata* ein „guter“ Standort, während sie für *Anodonta piscinalis* an den beiden oberen Probestellen einen „schlechten“ Standort darstellt, dem ein Abschnitt mit den Charakteristika eines „guten“ Standortes folgt. Diese Klassifikation stimmt mit der Beobachtung überein, daß *Unio pictorum* überwiegend, und *Pseudanodonta complanata* beinahe ausschließlich, in Fließgewässern auftritt, während *Anodonta piscinalis*

Tabelle 2

Signifikante Unterschiede zwischen den mittleren Längen der Winterringe (R). Test nach STUDENT-NEWMAN-KEULS (* = $p < 0.05$)

A) Unio pictorum

R 2

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	(Probestellen)
1										
2								*		
3										
4								*		
5								*		
6										
7										
8										
9										

B) Anodonta piscinalis

R 3

R 4

	1	2	3	4	9	1	2	3	4	9
1					*					*
2					*					
3					*					
4					*					
9										

C) Pseudanodonta complanata

R 3

R 4

R 5

R 6

	2	3	4	2	3	4	2	3	4	2	3	4
2						*			*			*
3			*			*						
4						*						

häufig auch stehende Gewässer besiedelt und dort ihre höchsten Wachstumsraten erreicht. Die Bezeichnungen „gut“ und „schlecht“ sind dabei keine allgemeinen Qualitätsmerkmale des Fundortes, sondern sie bezeichnen lediglich die Übereinstimmung der Reaktionsnorm (der genetisch fixierten Bandbreite phänotypischer Anpassungsmöglichkeiten an verschiedene Umweltbedingungen) einer Art mit den ortsspezifischen Umweltfaktoren.

Die Ursachen für die Variabilität im Wachstum der Flußmuscheln sind erst in Ansätzen bekannt. Eine Reihe von Untersuchungsergebnissen stellen einen Zusammenhang mit dem Nahrungsangebot und der Stoffwechselrate der Tiere her. Insbesondere Unterschiede in der Temperatur (NEGUS 1966), auch als Effekt der Wassertiefe (HANSON et al. 1988b) wurden als bestimmende Faktoren analysiert. In beiden Untersuchungen wurde in den Habitaten mit höherer Temperatur eine größere absolute Wachstumsrate festgestellt. Die Ergebnisse von HANSON et al. (1988b) lassen darüberhinaus erkennen, daß sich die Wachstumskurven der nordamerikanischen Art *Anodonta grandis simpsoniana* aus verschiedenen Tiefen-

klassen im Alter kreuzen (S. 351, Fig. 5). Hier ist bei abnehmender Tiefe, entsprechend einer zunehmenden Durchschnittstemperatur, eine abnehmende (theoretische) Endlänge mit einer zunehmenden tatsächlichen Wachstumsrate kombiniert. Dies entspricht dem Wachstumsverhalten von *Unio pictorum* in der Schwalm und läßt sich als Übergang innerhalb artspezifisch guter Bedingungen interpretieren.

ARTER (1989) konnte die Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit von *Unio tumidus* als Folge der Eutrophierung eines Sees demonstrieren. Gleichzeitig stellte er eine Abnahme der Lebenserwartung dieser Tiere fest.

Auch die Exposition eines Fundortes ist ein wachstumsbestimmender Faktor (BAILEY & GREEN 1988, HINCH & BAILEY 1988). Diese Größe wurde in stehenden Gewässern über die Auswirkungen des Wellengangs auf die Substratbeschaffenheit definiert. Für Fließgewässer kann sie etwa der Strömungsgeschwindigkeit gleichgesetzt werden. BAILEY & GREEN (1988) ermittelten für die nordamerikanische Muschel *Lampsilis radiata siliquoidea* an exponierten Standorten innerhalb eines Sees eine größere theoretische Endlänge bei gleichbleibender Wachstumsrate, daher ein absolut schnelleres Wachstum. Für die nordamerikanische Art *Elliptio complanata* wurde an exponierten Standorten vier verschiedener Seen eine größere (hier: tatsächliche) Endlänge festgestellt (HINCH & BAILEY 1988). Diese beiden Ergebnisse sind mit dem Wachstumsmuster von *Anodonta piscinalis* in der Schwalm vergleichbar, allerdings mit umgekehrter Präferenz bezüglich der Exposition des Standortes. Die beiden nordamerikanischen Arten lassen sich daher als Fließgewässerarten charakterisieren, die positiv auf eine Erhöhung der Exposition in einem stehenden Gewässer reagieren. HINCH et al. (1986) geben Hinweise auf dauerhaft erworbene oder genetisch fixierte Komponenten, die das Wachstum bestimmen. Im zugrundeliegenden Transplantationsexperiment änderte sich die Schalenform entsprechend den geänderten Substratbedingungen, die (theoretische) Wachstumsrate blieb jedoch unverändert.

Der Gebrauch von Wachstumsgleichungen zum Vergleich verschiedener Populationen einer Art ist nicht unumstritten. In einer Studie über südfinnische Populationen von *Anodonta piscinalis* kommen HAUKIOJA & HAKALA (1979) zum Schluß, daß alle untersuchten mathematischen Verfahren (v. BERTALANFFY-, GOMPertz-, KRÜGER-, logistische Funktion) die Rohdaten zufriedenstellend approximieren, doch daß die Ergebnisse durch die intrapopuläre Variabilität stark beeinflußt werden können. Diese Variabilität ergibt sich aus der Tatsache, daß sich die Mikrohabitate eines Gewässers in ihren Wachstumsbedingungen erheblich unterscheiden können, so daß Flußmuscheln, die aktiv oder passiv über größere Distanzen wandern können, im Laufe ihres Lebens unterschiedlichen Wachstumsbedingungen ausgesetzt sind (KAT 1982).

Nach HAUKIOJA & HAKALA (1979) ist die v. BERTALANFFY-Gleichung die am wenigsten ungeeignete für solche Vergleiche zwischen Populationen. Gleichwohl können jedoch auch ihre Parameter nicht mit biologischen Größen (maximale Länge, Wachstumsrate) gleichgesetzt werden. Diese Autoren bevorzugen für den Vergleich verschiedener Populationen den Gebrauch der mittleren Länge definierter Altersklassen (HAUKIOJA & HAKALA 1978a). Sie schließen aber nicht aus, daß Wachstumsgleichungen im Zusammenhang mit einem Modell sinnvoll angewendet werden können (HAUKIOJA & HAKALA 1979).

Die vorliegenden Ergebnisse lassen biologisch sinnvolle Interpretationen einer mathematischen Analyse des Wachstums von Flußmuscheln erkennen. Die Änderungen der Größen der Parameter einer Wachstumskurve nach v. BERTALANFFY können, die Gültigkeit des oben beschriebenen Modells zum Wachstumsverhalten vorausgesetzt, mit artspezifischen Reaktionen auf sich ändernde Umweltbedingungen korreliert werden. Die Ergebnisse dieser Korrelation lassen Rückschlüsse auf die artspezifische „Güte“ eines Habitats zu. Weitere, umfassendere Untersuchungen sind jedoch erforderlich, um die hier angedeuteten Interpretationsmöglichkeiten auf breiter Basis zu prüfen.

5. Zusammenfassung

Die Variabilität des Längenwachstums dreier Flußmuschelarten wurde im Verlauf der Schwalm, einem nordhessischen Mittelgebirgsfluß, untersucht. Vergleiche wurden ange-
stellt zwischen a) den mittleren Längen der Jahresringe und b) den Parametern von Wachs-

tumsgleichungen nach v. BERTALANFFY (1938). Diese Parameter wurden aus Regressionsgeraden nach WALFORD (1946) berechnet. Die Steigungen dieser Geraden wurden unter der Annahme des Modells einer linearen Regression auf signifikante Unterschiede getestet.

Für die Untersuchung wurden Leerschalen an 9 verschiedenen Stellen entlang des Flusses gesammelt. Die Interpretation der Ergebnisse erfolgte unter der Annahme gleichbleibender Wachstumsbedingungen an den Probestellen, da es nicht immer möglich war, das absolute Alter der Schalen zu bestimmen.

Die mittleren Längen der Winterringe waren für *Unio pictorum* nur wenig verschieden. Ähnliche Ergebnisse wurden für *Anodonta piscinalis* ermittelt. Bei dieser Art war der dritte Winterring an der untersten Probestelle signifikant größer.

Für *Pseudanodonta complanata* wurden mehr signifikante Unterschiede in den Längen der Winterringe gefunden. Sie zeigten ein deutlich verlangsamtes Wachstum am unteren Fundort. Keine Unterschiede wurden für die Steigungen der entsprechenden Regressionslinien festgestellt.

Zwischen den Parametern der Wachstumsgleichungen wurden unterschiedliche Korrelationen beobachtet. Für *Unio pictorum* und *Pseudanodonta complanata* nahm mit zunehmender theoretischer Endlänge (L_0) die momentane Wachstumsrate (K) ab, während an den beiden obersten Fundorten für *Anodonta piscinalis* beide Größen zunahmten. Diese Unterschiede konnten durch Annahmen erklärt werden, die aus einem von STEARNS (1989) vorgeschlagenen Modell abgeleitet wurden: die Tiere reagierten unterschiedlich auf eine Verbesserung der Lebensbedingungen, je nach artspezifisch „guten“ oder „schlechten“ Rahmenbedingungen. Die bei *Unio pictorum* und *Pseudanodonta complanata* beobachtete Veränderung der Parameter entspricht dem Verhalten unter „guten“ Bedingungen, während die Art der Änderung, wie sie für *Anodonta piscinalis* an zwei Stellen festgestellt wurde, eine Reaktion unter „schlechten“ Rahmenbedingungen anzeigt. Diese Interpretation stimmt mit der Typisierung von *Unio pictorum* und *Pseudanodonta complanata* als Fließwasserarten sowie von *Anodonta piscinalis* als ausgeprägte Stillwasserart überein.

Der Einfluß von Kühlwassereinleitung konnte in einem allerdings nur geringen Anstieg der theoretischen Wachstumsrate von *Pseudanodonta complanata* und *Anodonta piscinalis* festgestellt werden. Die übrigen Unterschiede ließen sich durch die Änderungen in der Strömungsgeschwindigkeit erklären. Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, daß es trotz ernsthafter Kritik möglicherweise doch biologisch sinnvolle Anwendungen für Wachstumskurven gibt, die über die reine Beschreibung der Daten hinausgehen.

5. Dank

Die Ergebnisse sind Teil einer langfristigen Ökosystemstudie des Bioprojektes II (Betreuer: Prof. Dr. HARIGEL) an der Gesamthochschule Kassel. Die Arbeit wurde in allen Phasen durch die intensive Mitarbeit von Herrn Jochen WULFHORST wesentlich gefördert. Ihm gilt an dieser Stelle mein besonderer Dank. Für intensive Beratung in allen statistischen Fragen danke ich den Herren Prof. Dr. DRYGAS, Prof. Dr. ZIEZOLD, Dr. GRILLENBERGER (alle Kassel) sowie Herrn EICHHOLZ (Rechenzentrum der Gesamthochschule Kassel). Ich danke Herrn Dr. ARTER (Zürich) für die kritische Durchsicht des Manuskripts. Die Untersuchungen wurden ermöglicht durch ein Stipendium des Evangelischen Studienwerkes, Villigst.

Literatur

- ARTER, H. E. (1989): Effect of eutrophication on species composition and growth of freshwater mussels (Mollusca, Unionidae) in Lake Hallwil (Aargau, Switzerland). — *Aquatic Sci.* **51**: 87–99.
- BAILEY, R. C. & GREEN, R. H. (1988): Within-basin variation in the shell morphology and growth rate of a freshwater mussel. — *Can. J. Zool.* **66**: 1704–1708.
- BALL, G. H. (1922): Variation in freshwater mussels. — *Ecology* **3**: 93–121.
- BJOERK, S. (1962): Investigations on *Margaritifera margaritifera* and *Unio crassus*. — *Acta Limnologica* **4**: 1–109.
- BOETTGER, C. R. (1931): Beeinflussung der Schalenform bei der Muschelgattung *Pseudanodonta* in der Oder. — *Sber. Ges. naturf. Freunde Berl.* **1931**: 268–279.
- EAGER, R. M. C. (1948): Variation in shape of shell with respect to ecological station: a review dealing with recent Unionidae and certain species of the Anthracosiidae in Upper Carboniferous times. — *Proc. R. Soc. Edinburgh, Sect. B: Nat. Environ.* **63**: 130–148.

- HANSON, J. M., MACKAY, W. C. & PREPAS, E. E. (1988a): The effects of water depth and density on the growth of a unionid clam. — *Freshw. Biol.* **19**: 345–355.
- (1988b): Population size, growth, and production of a unionid clam, *Anodonta grandis simpsonaia*, in a small, deep Boreal Forest lake in central Alberta. — *Can. J. Zool.* **66**: 247–253.
- HAUKIOJA, E. & HAKALA, T. (1978a): Measuring growth from shell rings in populations of *Anodonta piscinalis* (Pelecypoda, Unionidae). — *Ann. Zool. Fenn.* **15**: 60–65.
- &— (1978b): Life-history evolution in *Anodonta piscinalis* (Mollusca, Pelecypoda). — *Oecologia* **35**: 253–266.
- &— (1979): Asymptotic equations in growth studies: An analysis based on *Anodonta piscinalis* (Mollusca, Unionidae). — *Ann. Zool. Fenn.* **16**: 115–122.
- HINCH, S. G. & BAILEY, R. C. (1988): Within- and among-lake variation in shell morphology of the freshwater clam *Elliptio complanata* (Bivalvia: Unionidae) from south-central Ontario lakes. — *Hydrobiologia* **157**: 27–32.
- HINCH, S. G., BAILEY, R. C. & GREEN, R. H. (1986): Growth of *Lampsilis radiata* (Bivalvia: Unionidae) in sand and mud: a reciprocal transplant experiment. — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43**: 548–552.
- KAT, P. W. (1982): Effects of population density and substratum type on growth and migration of *Elliptio complanata* (Bivalvia: Unionidae). — *Malacol. Rev.* **15**: 119–127.
- MCCUAIG, J. M. & GREEN, R. H. (1983): Unionid growth curves derived from annual rings: a baseline model for Long Point Bay, Lake Erie. — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**: 436–442.
- MODELL, H. (1922): Beiträge zur Najadenforschung. I. Zur Systematik der mitteleuropäischen Najaden. — *Arch. Naturg.*, Abt. A, **88**: 156–171.
- (1924): Neue Wege der Najadenforschung. — *Arch. Molluskenk.* **56**: 17–54.
- NAGEL, K.-O. & NESEMANN, H. (1989): Die Najaden der Schwalm (Bivalvia: Unionidae). — *Decheniana* **142**: 84–90.
- NEGUS, C. L. (1966): A quantitative study of growth and production of unionid mussels in the River Thames at Reading. — *J. Anim. Ecol.* **35**: 513–532.
- NESEMANN, H. & NAGEL, K.-O. (1989): Die Flußmuscheln (Bivalvia: Unionacea) im Einzugsgebiet der Loire (Zentralfrankreich) — eine erste Bestandserfassung. — *Mitt. dtsh. malakozool. Ges.* **44/45**: 1–15.
- OEKLAND, J. (1963): Notes on population density, age distribution, growth, and habitat of *Anodonta piscinalis* NILSS. (Moll., Lamelibr.) in a eutrophic Norwegian lake. — *Nytt Mag. Zool.* **11**: 19–43.
- STEARNS, S. C. (1989): The evolutionary significance of phenotypic plasticity. — *BioScience* **39**: 436–445.
- TEVESZ, M. J. S. & CARTER, J. G. (1980): Environmental relationships of shell form and structure of unionacean bivalves. — In: *Skeletal growth of aquatic organisms: biological records of environmental change*. Plenum Press, New York. S. 295–322.
- WALFORD, L. A. (1946): A new graphic method of describing the growth of animals. — *Biol. Bull.* **90**: 141–147.
- WULFHORST, J. (1984a): Flohkrebse (Crustacea: Amphipoda) und Asseln (Crustacea: Isopoda) in der Schwalm, einem nordhessischen Mittelgebirgsfluß. — *Beitr. Naturk. Osthessen* **20**: 97–108.
- (1984b): Einfluß von Kühlwasser und kommunalen Abwässern auf die Lebensgemeinschaften großer wirbelloser Tiere in der Schwalm, einem nordhessischen Mittelgebirgsfluß. — *Zwischenbericht Kassel/Göttingen*, 293 S., BIO-PROJEKT II der Gesamthochschule Kassel, Sekretariat Biologie/Didaktik.
- (im Druck): Effects of thermal and organic pollution on macroinvertebrate communities in the River Schwalm, a Northern Hesse hill stream (F.R.G.). — *Verh. Int. Ver. theor. angew. Limnol.* **24**.
- WULFHORST, J. & NAGEL, K.-O. (1989): Einfluß von Kühlwasser und organischen Abwässern auf Mollusken (Gastropoda, Bivalvia) in der Schwalm, einem nordhessischen Mittelgebirgsfluß. — In: *Deutsche Gesellschaft für Limnologie (Hrsg.: A HAMM), Jahrestagung 1988, erweiterte Zusammenfassungen, Band 1*: 111–117.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Decheniana](#)

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: [145](#)

Autor(en)/Author(s): Nagel Karl-Otto

Artikel/Article: [Das Schalenwachstum dreier Muschelarten \(Bivalvia: Unionidae\) in der Schwalm, einem nordhessischen Mittelgebirgsfluß 165-175](#)