

Meyniana	23	Seite 69—92	15 Abb.	Kiel, Okt. 1973
----------	----	-------------	---------	-----------------

Größenverteilungen von Populationen, Totengemeinschaften und Klappenansammlungen der Muschel *Mytilus edulis* L. .

CHRISTIAN SAMTLEBEN

SAMTLEBEN, CHRISTIAN, 1973: Größenverteilungen von Populationen, Totengemeinschaften und Klappenansammlungen der Muschel *Mytilus edulis* L. — Meyniana 23: 69—92, 15 fig., Kiel.

The size-frequency distributions of living populations of *Mytilus edulis* are formed by the reproduction-, growth-, and mortality-rates of their members. As these factors depend largely upon external conditions and episodic events the shapes of size-frequency distributions show considerable differences. Besides strongly right-skewed and multimodal histograms also bell-shaped normal distributions of mature individuals are found.

Compared with the size-frequency distributions of living populations those of autochthonous dead communities show a fundamental difference: Juvenile specimens are underrepresented or even missing mainly due to the action of predators.

The size-frequency distribution of an autochthonous dead population corresponds to a living population only in the case of a catastrophic death and subsequent burial of the entire population.

The size-frequency distribution of an assemblage of dead individuals is no definite indication whether it is of autochthonous or of allochthonous nature.

Dr. CHR. SAMTLEBEN, D 2300 Kiel, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität, Olshausenstr. 40/60.

Zusammenfassung

Die Größenverteilungen lebender Populationen von *Mytilus edulis* werden von der Reproduktion, dem Wachstum und der Sterblichkeit ihrer Mitglieder geformt. Da diese Faktoren stark von äußeren Bedingungen und Ereignissen abhängig sind, können die Größenverteilungen sehr unterschiedlich ausgebildet sein. Neben rechtsschiefen Kurven mit einem Maximum über kleinen Individuen werden mehrgipflige Ausbildungen und einheitliche Normalverteilungen über ausgewachsenen Tieren gefunden.

Die Größenverteilungen autochthoner Totengemeinschaften zeigen einen grundlegenden Unterschied zu den bei lebenden Populationen beobachteten: Juvenile Exemplare sind stark unterrepräsentiert oder fehlen, da der weit überwiegende Teil der jungen Individuen von Muschelräubern gefressen wird.

Nur bei einem Katastrophenfall aller Individuen entspricht die Größenverteilung der autochthonen Totpopulation der lebenden Gemeinschaft.

Größenverteilungen von Totengemeinschaften sind kein sicheres Indiz, um autochthone Totpopulationen von allochthonen Ansammlungen zu unterscheiden.

Inhalt

	Seite
1. Einleitung	70
1.1 Frühere Arbeiten	71
1.2 Zur Arbeitsmethode	72
2. Größenverteilungen lebender Populationen	73
2.1 Reproduktion	73
2.2 Wachstum	74
2.3 Sterblichkeit	76
2.4 Änderungen der Größenverteilung	78
3. Größenverteilungen von Totpopulationen	83
4. Größenverteilungen von allochthonen Klappenansammlungen	87
5. Schlußfolgerungen	90
Literatur	91

I. Einleitung

Eines der wichtigsten Merkmale von Tieren ist ihre Körpergröße. Sie nimmt normalerweise mit dem Alter der Individuen zu und zeigt enge Beziehungen zur ontogenetischen Merkmalsentwicklung. Obwohl ein spezifischer Endwert der Körpergröße genetisch vorgegeben ist, variieren die tatsächlich erreichten Endgrößen erheblich, da die äußeren Lebensbedingungen die Individualentwicklung beeinflussen und das Wachstum fördern oder hemmen. Dies gilt vor allem für Tiere, die auch nach dem Erreichen der Geschlechtsreife — häufig bis zu ihrem Absterben — noch wachsen, so daß äußere Faktoren während der gesamten individuellen Lebensdauer auf ihre Größenzunahme einwirken können.

Für die Analyse von Populationen wird eine Untersuchung der Größenverteilung unerlässlich. Sie liefert demographische Daten, die zur Klärung ökologischer Fragen auszuwerten sind. Da bei einem Großteil der Tiere das Alter nicht direkt ablesbar, sondern nur anhand der ontogenetischen Merkmals- und Größenentwicklung zu bestimmen ist, bietet eine Analyse der Größenverteilung zwar nur eine mittelbare, oft aber die einzig mögliche Methode, um den Altersaufbau einer Population zu klären, seine Veränderungen zu kontrollieren und Fragen über Reproduktion, Wachstum und Mortalität zu beantworten. Darüber hinaus erlaubt sie, einen populations-typischen Wert der Körpergröße ausgewachsener Tiere zu ermitteln, der beim Vergleich von Populationen derselben Art aus verschiedenen Biotopen einen ersten Anhalt darüber liefert, wie stark Wachstum und mit dem Wachstum gekoppelte Merkmalsausbildung von äußeren Faktoren beeinflusst sein mögen.

Bei der paläontologischen Bearbeitung fossiler Tiergruppen stellt sich außerdem die Frage, ob Ansammlungen von Individuen derselben Art in einem faziell einheitlichen Schichtkörper geringer Mächtigkeit repräsentative Teile einer ehemaligen Lebendpopulation sind und zutreffende Aussagen über ihre Struktur erlauben. Da diese häufig als „fossile Populationen“ bezeichneten Individuengruppen einerseits aus einer Totengemeinschaft unbekannt vieler Generationen bestehen können, und andererseits oft nur ein Teil der Exemplare fossil überliefert wird, können sie nicht primär mit ehemals lebenden Populationen gleichgesetzt werden. Die Ermittlung des zunächst unbekanntes Verhältnisses, das zwischen einer Ansammlung fossiler Individuen und der Lebendpopulation, aus der sie entstanden sind, besteht, erfordert eine ausreichende Kenntnis der Veränderungen, welche die Population postmortal betroffen haben. Diese sind für fossile Organismen jedoch nur mit Hilfe

von Analogien zu erschließen. Hierbei kann die Beobachtung rezenter Populationen bis zur Einbettung im Sediment und die Analyse ihrer Größenverteilungen wichtige, häufig entscheidende Hinweise liefern.

Eine Voraussetzung für die Überlieferung repräsentativer Individuengruppen ist Autochthonie; jede Umlagerung schafft eine von Sortierungsfaktoren abhängige Auslese und bewirkt veränderte Populationsstrukturen.

1.1 Frühere Arbeiten

Nach Ansicht einiger Autoren bilden die Größenverteilungen fossiler Individuengruppen selbst einen Anhalt zur Unterscheidung von autochthonen Gemeinschaften und allochthonen Ansammlungen. BOUCOT (1953), CRAIG & HALLAM (1963), FAGERSTROM (1964) und HALLAM (1967) diskutieren die Form der Verteilungskurven im Hinblick auf ihren Aussagewert für diese Unterscheidung und kommen zu unterschiedlichen, einander widersprechenden Ergebnissen:

BOUCOT (1953) sieht die einfachste Form der Größenverteilung einer lebenden Population bei vielen marinen Muscheln und Brachiopoden verwirklicht. Starke Reproduktion und hohe Frühsterblichkeit bewirken hier eine konkav-rechtsschiefe Verteilungskurve, die von einer großen Anzahl juveniler, einer mäßigen Zahl adulter und nur wenigen gerontischen Exemplaren gebildet wird. Die Größenverteilung autochthon überlieferter Fossilpopulationen soll dieser Kurve entsprechen. Jede andere Form der Kurve, vor allem eine Normalverteilung über größeren Individuen, wird auf Sortierung bei einer Umlagerung zurückgeführt und als Anzeichen für Allochthonie gewertet.

FAGERSTROM (1964) kommt zu ähnlichen Schlüssen wie BOUCOT und folgert, daß eine autochthone Fossilgemeinschaft, die sich aus mehreren Populationen zusammensetzt, aus Individuen in denselben Mengen- und Größenverhältnissen wie in der entsprechenden lebenden Faunengemeinschaft besteht (S. 1199). Zwischen die allochthone Ansammlung und die autochthone Fossilpopulation stellt FAGERSTROM die ebenfalls autochthone „residual fossil population“. Bei dieser ist ein Großteil der kleinen Exemplare selektiv durch Strömungen forttransportiert worden; hierdurch hat die Größenverteilung ihre rechtsschiefe Form verloren und ist glockenförmig geworden. Die Lage des Gipfelwertes soll überwiegend von der Stärke der Strömung abhängig sein.

Dagegen argumentieren CRAIG & HALLAM (1963), die Populationen und Klappenansammlungen von *Mytilus edulis* und *Cardium edule* englischer Küstengebiete untersucht haben, daß die hohe Frühsterblichkeit zumeist die nicht erhaltungsfähigen Larvenphasen der Tiere trifft. Junge Individuen, die sich erfolgreich angesiedelt haben, sollen keine höhere, z. T. sogar eine deutlich geringere Sterberate haben als adulte Exemplare. Ähnliche Verhältnisse werden auch für andere Invertebraten angenommen. Aufgrund des getrennten Auftretens mehrerer Jahresgenerationen sind die Größenverteilungen von lebenden Populationen benthonischer Invertebraten zumeist multimodal. Die Kurven von Tot- und Fossilpopulationen unterscheiden sich deutlich hiervon: Gleichmäßiges, im Alter allmählich abnehmendes Wachstum und eine gleichmäßige, erst bei gerontischen Exemplaren zunehmende Sterberate sollen auch für autochthone Fossilpopulationen glockenförmige bis leicht rechtssteile Größenverteilungen ergeben. Nach Meinung der Autoren brauchen daher symmetrische Verteilungskurven bei fossilen Arten nicht unbedingt Sortierung anzuzeigen.

In einer anderen Arbeit untersucht HALLAM (1967) die Größen von Muschel- und Schneckenarten aus zwei allochthonen Klappenansammlungen. Er kommt zu dem Schluß, daß die zumeist leicht rechtsschief oder glockenförmig ausgebildeten Größenverteilungen überwiegend Wachstums- und Sterberaten widerspiegeln. Größenabhängige Sortierung soll hierbei ohne Bedeutung sein; ihre Rolle als signifikanter Faktor bei der Ausbildung von Verteilungskurven müsse noch nachgewiesen werden.

Der Gegensatz in den Befunden und Folgerungen von BOUCOT und FAGERSTROM einerseits, CRAIG und HALLAM andererseits waren der Anlaß zu eigenen Untersuchungen der Größenverteilung in Populationen und Klappenansammlungen von *Mytilus edulis*. Sie sollen über mehrere Jahre fortgesetzt werden, damit auch episodische und periodische Veränderungen erfaßt und ausgewertet werden können. Erste Ergebnisse werden in der vorliegenden Publikation dargestellt.

Mytilus edulis wurde gewählt in der Annahme, daß diese in Küstennähe auf und über dem Meeresboden sessil lebende Muschel relativ einfache und leicht zu beobachtende Beispiele für die Größenverteilung lebender Populationen, ihre Anpassung an ökologische Bedingungen und ihre postmortalen Umformungen bietet. Die mehrjährige Lebensdauer der Individuen läßt erwarten, daß jährliche und jahreszeitlich bedingte Schwankungen der auf die Größenverteilung wirkenden Faktoren ausgeglichen werden. Die nahe der Wasseroberfläche lebenden Populationen sind leicht erreichbar, so daß eine kontrollierte Probenahme möglich ist. Die morphologisch einfach gebauten Exemplare sind schnell zu vermessen.

Außerdem war *Mytilus edulis* auch das Untersuchungsobjekt von CRAIG & HALLAM (1963) und zeigt in seiner Lebensweise ausreichende Übereinstimmungen mit einem Großteil der fossilen Brachiopoden, auf die sich die paläontologische Anwendung der Ergebnisse und Folgerungen von BOUCOT (1953), FAGERSTROM (1964) und HALLAM (1962) erstreckt, um als Vergleichsmodell dienen zu können.

1.2 Zur Arbeitsmethode

An mehreren Orten der Nord- und Ostseeküste wurden in zumeist unregelmäßigen Zeitabständen die Größenverteilungen der lebenden Populationen an repräsentativen Proben gemessen. Die Probenahmen erfolgten an stets denselben, nur wenige Quadratmeter großen Stellen innerhalb größerer von *Mytilus edulis* besiedelter Flächen, indem mehrere Bulten der mit Byssusfäden aneinander und am Substrat festhaftenden Muscheln herausgenommen und alle Exemplare vermessen wurden. Die Probengrößen schwankten zwischen 250 und mehr als 3000 Exemplaren; die Zahl der gemessenen Individuen ist auf der Ordinate der Größendiagramme angegeben. Eine Störung der lebenden Populationen durch die Probenahmen erscheint nicht wahrscheinlich.

Der Begriff „Population“ wird im folgenden immer im ökologisch begrenzten Sinne für die unter einheitlichen Bedingungen ein definiertes Areal bewohnenden Tiere gebraucht.

Autochthone Totengemeinschaften wurden unter lebenden Populationen aus dem Sediment gegraben. Sie bestehen überwiegend aus doppelklappigen Exemplaren; doch nimmt der Anteil der Einzelklappen in Richtung auf die unteren Größenklassen zu, gewiß z. T. durch die Trennung der Klappen beim Waschen und Sieben der Proben bedingt. Als parautochthone Totpopulationen werden die im Felswatt

von Helgoland zwischen den Bulten der lebenden Population gesammelten Proben angesehen, die zwar ausschließlich aus Einzelklappen bestehen, jedoch nicht aus ihrem Siedlungsgebiet heraustransportiert worden sind. Allochthone Klappenansammlungen wurden entweder aus Prielen in unmittelbarer Nähe von Muschelbänken gesammelt, als Backengreiferprobe aus der Fahrrinne der Elbe gewonnen oder aus Spülsäumen am Strand aufgelesen.

Es muß angemerkt werden, daß nur an sehr wenigen Fundpunkten eine längerdauernde und ungestörte Sedimentation stattfindet. In den meisten Fällen werden zwar örtlich Gruppen gestorbener Individuen bzw. Klappenansammlungen eingebettet, jedoch nur für kürzere Zeit und ohne daß sich stärkere Schichten mit kumulierten Totengemeinschaften bilden, da häufige Umlagerungsvorgänge die Sedimentation unterbrechen und die Ablagerungen zerstören. Diese Tatsache ist bei Schlußfolgerungen aus den gewonnenen Untersuchungsergebnissen zu berücksichtigen. Sie beeinträchtigt jedoch nicht den Modellcharakter der bearbeiteten Beispiele, da angenommen werden kann, daß Umlagerungen bei der Bildung von Fossilgemeinschaften in küstennahen Meeresgebieten eine häufige Begleiterscheinung sind, und autochthon überlieferte Totpopulationen nur selten einen längeren Zeitraum von der Dauer mehrerer Jahrzehnte repräsentieren.

Die untersuchten Populationen zeigen untereinander z. T. erhebliche Unterschiede in der Körpergröße der Exemplare. Darüber hinaus unterscheiden sie sich häufig auch in anderen Merkmalen wie Gehäuseproportionen oder Klappenstärken. Bei einem Größenvergleich von Muscheln, die an verschiedenen Orten leben, wären diese Merkmalsunterschiede zu berücksichtigen. Da in der vorliegenden Untersuchung jedoch nur einzelne lebende Populationen mit den aus ihnen entstehenden autochthonen und allochthonen Gruppen toter Individuen in Beziehung gesetzt werden, genügt es, als Maß für die Körpergröße allein die Gehäuse- bzw. Klappenlängen zu messen. Sie werden in 2mm-Intervallen zu Größenklassen zusammengefaßt und als Säulendiagramme dargestellt.

An dieser Stelle möchte ich allen danken, die mir bei dieser Untersuchung geholfen haben!

2. Größenverteilungen lebender Populationen

Die Mehrzahl der Messungen an lebenden Populationen von *Mytilus edulis* ergab konkave, rechtsschiefe Größenverteilungen mit einem hohen Gipfel über juvenilen, erstjährigen Individuen. Die Ausbildung der Diagramme wird von den Faktoren Reproduktion, Wachstum und Sterblichkeit bestimmt. Neben einer vermutlich genetisch gesteuerten Grundtendenz zeigen diese Faktoren starke Unterschiede, die von den besiedelten Biotopen abhängen, und Schwankungen, die von periodischen und episodischen äußeren Ereignissen bewirkt werden.

2.1 Reproduktion

Unter Reproduktion wird in dieser Arbeit nicht die Menge abgelegter Eier bzw. daraus gebildeter Larven, sondern die Zahl juveniler Individuen, die sich in einer Population festsetzen, verstanden. Sie ist im allgemeinen sehr hoch; die meisten der untersuchten Proben haben einen Anteil von mehr als 70% an erstjährigen Exemplaren. Es zeigen sich jedoch erhebliche Unterschiede in Lage und Höhe der Maxima juveniler Individuen, da Beginn und Ablauf der Laichperioden und damit

die Ansiedlung junger Exemplare starken, offensichtlich temperaturbedingten jährlichen Schwankungen unterworfen sind.

Während SCHÜTZ (1964) bei mehrjährigen Untersuchungen an *Mytilus*-Populationen in der Kieler Förde festgestellt hat, daß Ende Mai — Anfang Juni die ersten Larven im Wasser auftreten, und sich die jungen Muscheln erst im Spätsommer (Juli/August) ansiedeln, sind bei der vorliegenden Untersuchung z. T. schon Ende April frische Besiedlungen durch junge, weniger als 1 mm große Exemplare gefunden worden. Das stimmt mit Beobachtungen überein, die 1969—70 vor Kühlungsborn, Mecklenburg, gemacht worden sind (ARNDT et al., 1971). Die Ende Juli 1971 ermittelte Größenverteilung einer im Watt vor Koldby/Westjütland lebenden Population (Abb. 7/1) mit einem symmetrisch ausgebildeten Gipfel über erstjährigen Individuen, dessen Maximum bei 16 mm liegt, zeigt, daß hier sehr früh im Jahr eine starke Besiedlung durch junge Tiere erfolgt ist.

Die Festsetzung junger Individuen erfolgt hauptsächlich im Hochsommer, doch wird die Reproduktion in unregelmäßigen Schüben bis in den Spätherbst fortgesetzt und kommt erst mit fallenden Wassertemperaturen im November zum Stillstand.

Die Größenverteilungen von lebenden Populationen sind ständigen Veränderungen unterworfen; Messungen ergeben nur für den Zeitpunkt der Probenahme gültige Momentaufnahmen. Doch können die Maxima über den juvenilen Individuen, bedingt durch den aus andauernder Reproduktion erzeugten Nachschub und die hohe Sterblichkeit der jungen Tiere, während der Sommermonate in derselben niedrigen Größenklasse festliegen (ARNDT et al., 1971, Abb. 2 und 3). Mit der Abnahme der Neuansiedlung im Herbst beginnen die Maxima, sich allmählich nach rechts zu verschieben.

Die maximale Körpergröße, die von den adulten Tieren einer *Mytilus*-Population erreicht wird, ist von den ökologischen Bedingungen des besiedelten Biotops abhängig. Die begrenzenden Faktoren können sowohl über das Wachstum als auch über die maximale Lebensdauer der Tiere auf die populationstypischen Endgröße einwirken.

2.2 Wachstum

Das Wachstum von *Mytilus edulis* ist unter gleichen Aktivitätsbedingungen stark vom Nahrungsangebot abhängig. Nach BOJE (1965) wird es besonders von Nannoplankton und wenig zersetztem organischen Detritus intensiviert. Die Häufigkeit dieser Nahrungsstoffe im Meerwasser während der Sommermonate und eine bei erhöhten Wassertemperaturen gesteigerte Filtrationsleistung der Tiere bewirken ein starkes Wachstum in dieser Zeit. Demgegenüber nimmt die Filtrationsrate bei niedrigen Temperaturen erheblich ab und bedingt — gemeinsam mit einem reduzierten Nahrungsangebot, daß während des Winters das Wachstum der Tiere stark verlangsamt oder unterbrochen wird.

Die jährlichen Wachstumsraten sind bei *Mytilus edulis* nur schwer und zumeist nicht genau zu ermitteln, überwiegend weil Möglichkeiten, das genaue Alter der Individuen zu bestimmen, um es mit ihrer Größenzunahme in Beziehung zu setzen, fehlen. Auf der Schalenoberfläche sichtbare Wachstumsunterbrechungen sind nur selten durch regelmäßig wiederkehrende Ereignisse verursacht, die zum Aufstellen einer Zeitfolge brauchbar wären.

Eine Ausnahme bildet eine im August 1971 auf dem Stoller Grund vor der Kieler Förde genommene Individuengruppe. Sie zeigt auf den Schalenoberflächen in regelmäßigen Abständen stark ausgeprägte konzentrische Wachstumslinien. Diese

werden auf die Unterbrechung der Größenzunahme während der Wintermonate zurückgeführt. Auf dem flachen und exponierten Grund steht während der winterlichen Stürme oft ein starker Seegang, durch den die *Mytilus*-Bulten bewegt werden. Hierbei werden fast regelmäßig die Vorderränder der Muscheln beschädigt, so daß die Wachstumsunterbrechungen als Narbenlinien besonders deutlich werden. Anhand dieser Linien ist es möglich, das Alter fast aller Exemplare auszuzählen und die Population in Jahresgruppen zu ordnen (Abb. 1). Aus der zunehmenden Länge der aufeinanderfolgenden Altersgruppen läßt sich das mittlere Längenwachstum dieser Population bestimmen (Abb. 2).

Die Abstände der Wachstumsunterbrechungen vom Wirbel zeigen die Körperlängen der einzelnen Exemplare während der Winter, die sie überlebt haben. Sie erlauben, die jährliche Größenzunahme der Individuen zu messen und mit dem Alter der Tiere in Beziehung zu setzen. Dadurch ergibt sich die Möglichkeit, unabhängig von den Jahresgenerationen das mittlere Längenwachstum zu bestimmen. Beide Verfahren, den Verlauf der Größenzunahme in dieser Population zu ermitteln, ergeben übereinstimmende Werte und sind in einem Diagramm vereinigt worden (Abb. 2). Da bei der ersten Methode die Körperlängen der Exemplare im Sommer (August) gemessen wurden, der anderen aber die Längen, die die Tiere jeweils im Winter erreicht hatten, zugrundelag, ergibt sich eine Differenz der Meßwerte. Sie kann jedoch durch eine Zeitverschiebung auf der Abszisse des Diagramms aufgehoben werden.

Vergleicht man das bei der Population vom Stoller Grund ermittelte Wachstum mit früher publizierten Angaben über die Größenzunahme von *Mytilus edulis* im Bereich der westlichen Ostsee (Abb. 3), so ergibt sich trotz starker Unterschiede in den erreichten Endlängen eine im großen übereinstimmende Form der Kurvenverläufe: die im Jugendstadium der Tiere hohe Wachstumsrate nimmt mit steigendem Alter allmählich ab, ohne jedoch den Nullwert zu erreichen. Auch die Individuen, die innerhalb der Population das Höchstalter erreicht haben, weisen in ihrem letzten Lebensjahr noch eine deutliche Längenzunahme auf.

Der abweichende Wachstumsverlauf der Population an der Schwentine-Mündung (innere Kieler Förde) geht vermutlich auf größere Unterschiede in den ökologischen Bedingungen — hohe Eutrophierung einerseits, starke Schwankungen des Salzgehaltes andererseits — zurück. Dem Wachstumsverlauf von *Mytilus edulis* aus der „Kieler Bucht“ (SCHÜTZ, 1964) liegen offensichtlich keine Mittelwerte, sondern Maximallängen zugrunde.

In den Küstenbereichen der Nordsee lebende *Mytilus*-Populationen zeigen häufig — bedingt durch eine längere Lebensdauer der Tiere — einen etwas abweichenden Verlauf der Größenzunahme: Die Wachstumskurve ist länger und flacht sich in ihrem oberen Teil stärker ab; die Größenzunahme gerontischer Exemplare ist äußerst gering.

Einen Extremfall schildert SEED (1968); er beschreibt *Mytilus*-Ansiedlungen unter schlechten Wachstumsbedingungen, in denen die Tiere, nachdem sie eine bestimmte Körpergröße erreicht hatten, mehrere Jahre ohne weitere Größenzunahme überlebt haben. Nach einer Verpflanzung in einen günstigeren Biotop setzte das Wachstum trotz des relativ hohen Alters der Individuen wieder ein, und sie erreichten eine höhere Endgröße.

Das jährliche Wachstum wird nicht nur von Außenfaktoren wie Nahrungsangebot, Wassertemperatur und Salzgehalt, sondern auch von den Populationsstrukturen, z. B. Siedlungsdichte, Altersaufbau und Größenverteilung, beeinflußt. Neubesied-

lungen bisher unbesetzter Flächen zeigen in der Regel eine stärkere Größenzunahme im Jugendstadium als Populationen mit vollständigem Altersaufbau, da die Nahrungskonkurrenz durch die großen, älteren Tiere fehlt (vgl. БОЈЕ, 1965, S. 99; ARNDT et al., 1971, Abb. 2 und 3). In der vorliegenden Untersuchung werden daher nur Populationen berücksichtigt, deren Größenverteilung auf einen längeren Besiedlungszeitraum durch eine Folge von Jahresgenerationen schließen läßt.

Das Wachstum der einzelnen Tiere wird offensichtlich weniger von ihrem individuellen Lebensalter als von ihrer Körpergröße gesteuert. Ein Diagramm, in dem die Längenzunahme der Exemplare vom Stoller Grund im Jahre 1971 (Winter 1970/71 — August 1971) gegen ihre Körperlänge im Winter 1970/71 aufgetragen ist (Abb. 4), zeigt, daß mit steigender Größe die Zuwachsrate abnimmt. Das gilt für die einzelnen Jahresgenerationen ebenso wie für die Gesamtpopulation: die kleineren Exemplare haben — wenn auch mit großer Variationsbreite — einen stärkeren Zuwachs als die größeren. Dies bewirkt, daß innerhalb der Jahresgruppen die Längenzunahmen der Exemplare einander angeglichen werden, und die Variation der Körperlängen nicht mit steigendem Alter zunimmt, wie es bei nur altersbezogenen Merkmalen mit normaler Variabilität zu beobachten wäre, sondern ungefähr denselben Wert behält.

Die Ursachen für den größenabhängigen Verlauf des Längenwachstums sind in Bau und Leistung des Muschelkörpers begründet: Die Zunahme der Länge zeigt nur eine Dimension des Wachstums; Weichkörper- und Gehäusemasse nehmen in erheblich stärkerem Maße zu. So steigt z. B. das Gewicht der Klappen bei einer Verdoppelung der Länge auf das Zehnfache. Bedingt durch die einfache Gehäuseform und den Bau der Kiemen erhöht sich die Filtrationsleistung der Tiere auf die Dauer nicht in dem gleichen Maße, wie ihre Körpermasse wächst, so daß mit steigender Größe der relative Nahrungsgewinn abnimmt. Zudem erhöht sich der Anteil, der von der aufgenommenen Nahrung für die Aufrechterhaltung der körperlichen Aktivität gebraucht wird. Dadurch wird die Größenzunahme gebremst; die Wachstumsrate sinkt sowohl in ihrem relativen, auf die Körpergröße bezogenen, als auch in ihrem absoluten Wert.

Die ökologischen Bedingungen, unter denen die Tiere leben, beeinflussen die Beziehungen zwischen der Körpergröße der Exemplare und ihrem Wachstum, so daß bei Populationen, die unterschiedliche Biotope besiedeln, die mittlere Größenzunahme verschieden schnell verlaufen und bei voneinander abweichenden Körpergrößen verlangsamt werden kann. Zusammenhänge zwischen Alter und Wachstum, wie sie sich in Abb. 2 und 3 darstellen, sind daher nur mittelbar. Da das weitere Wachstum eines Individuums stärker von seiner Größe als von seinem Alter abhängt, ist auch für das mittlere Wachstum einer Population ihre Größenverteilung von höherer Bedeutung als ihr Altersaufbau.

2.3 Sterblichkeit

Gleiche Schwierigkeiten wie bei der Ermittlung der Wachstumsraten ergeben sich für die Untersuchung der Sterblichkeit bzw. der Lebensdauer bei den einzelnen Populationen. Auch hierfür bietet unter den bearbeiteten Beispielen nur die 1971 genommene Probe vom Stoller Grund durch einen Vergleich der Individuenzahlen in den aufeinanderfolgenden Jahresgruppen einigen Anhalt. Allerdings sind aufgrund der jährlichen Schwankungen in der Reproduktionsrate die Jahresgenerationen nicht quantitativ miteinander gleichzusetzen, so daß aus den unterschiedlichen

Individuenzahlen nicht direkt auf die mit dem Alter der Tiere wechselnde Sterberate geschlossen werden kann. Erst mehrjährige Untersuchungen bieten die Möglichkeit, populationstypische Sterberaten zu ermitteln. Dies scheidet bei der Population vom Stoller Grund leider aus, da sie durch Baggerarbeiten vernichtet worden ist.

Die Untersuchung der 1971 genommenen Probe ergibt, daß im Gegensatz zu den Angaben von CRAIG & HALLAM (1963) die Sterblichkeit juveniler Individuen im ersten und zweiten Lebensjahr sehr hoch ist. Das gleiche ist für die Mehrzahl der bearbeiteten Populationen, deren Größenverteilung einen hohen Gipfel über kleinen, juvenilen Individuen und einen konkav-rechtsschiefen Kurvenverlauf aufweist, anzunehmen. Die wahrscheinlich noch erheblich höhere Sterberate kurz vor und nach dem Festsetzen der Tiere läßt sich nicht genau ermitteln. In den auf die Jugendphase folgenden Altersstadien ist die Sterblichkeit dagegen relativ gering; sie nimmt erst gegen Ende der für die betreffende Population typischen Lebensdauer wieder zu.

Das in den einzelnen Populationen erreichte Höchstalter ist stark von Umweltfaktoren abhängig; so wird z. B. eine Abnahme der maximalen Lebensdauer mit sinkendem Salzgehalt beobachtet: Während die Tiere auf dem Stoller Grund bei Salzgehalten von etwa 20⁰/₀₀ bis sechs Jahre alt werden können, sterben sie im Brackwasserbereich der Kieler Innenförde (Holtenauer Schleuse) nach 4—5 Jahren und werden bei Neumühlen, in der Nähe der Süßwassereinmündung der Schwentine, höchstens 2—3 Jahre alt (SCHÜTZ, 1964).

Bei diesen in Abb. 3 dargestellten Populationen wird die Endgröße offensichtlich durch die Lebensdauer der Tiere begrenzt. Unter anderen Lebensbedingungen ist es jedoch möglich, daß Außenfaktoren das Wachstum bremsen, bevor die Tiere das ökologisch mögliche Höchstalter erreicht haben. Dies ist im allgemeinen bei den Populationen im Bereich der Nordsee, die für die vorliegende Arbeit untersucht worden sind, der Fall und geht auf eine — eventuell mit einem gleichmäßig höheren Salzgehalt des Meerwassers in Zusammenhang stehende — längere Lebensdauer der Tiere zurück.

Für eine Untersuchung der Sterblichkeit von *Mytilus edulis* ist die Tatsache von Bedeutung, daß nur ein geringer Teil der Exemplare das physiologisch mögliche Höchstalter erreicht und einen echten Alterstod stirbt. Der weitaus größere Teil stirbt vorzeitig durch äußere, aber zumeist für den entsprechenden Biotop charakteristische Faktoren. Ein hoher Prozentsatz der Exemplare wird von Muschelräubern gefressen. Hierbei sind je nach Siedlungsgebiet verschiedene Tiergruppen beteiligt, die unterschiedliche Größenklassen bevorzugen: Die Population auf dem Stoller Grund wird durch jährlich wiederkehrende starke Invasionen von Seesternen dezimiert, wobei vorwiegend kleine, juvenile Individuen ausgewählt werden. Fische und Krebse (*Carcinus*) fressen ebenfalls überwiegend kleine Exemplare. Die im Auftauchbereich siedelnden Populationen werden dagegen kaum von Seesternen befallen, aber — vor allem in den Wintermonaten — von Seevögeln dezimiert, wobei bevorzugt große Exemplare erbeutet werden (z. B. Südhafen von Helgoland). Bei der im Felswatt von Helgoland lebenden Population wird ein Teil der Muscheln von Schnecken getötet, die ebenfalls vorwiegend größere Exemplare anbohren und aussaugen.

Andere Faktoren wirken weniger größenabhängig, weisen aber auch deutlich zeit- und ortsbedingte Unterschiede auf. Z. B. zerstören Eisgang und Brandung erheblich mehr Exemplare in Populationen, die nahe der Wasseroberfläche leben, als in

tieferliegenden Ansiedlungen. Im Sandwatt lebende Muscheln werden relativ häufig von einer Erosion des Substrats und Umlagerung der lebenden Tiere betroffen, wobei ein großer Teil der Individuen abstirbt. Bei Populationen, die primäre Hartgründe (z. B. das Felswatt von Helgoland) besiedeln, sind diese Vorgänge dagegen unwahrscheinlich und als Todesursache zumindest unbedeutend.

2.4 Änderungen der Größenverteilung

Aufgrund der jahreszeitlichen Schwankungen von Reproduktion, Wachstum und Sterblichkeit weist die Größenverteilung einer Population von *Mytilus edulis* einen deutlichen Jahresgang auf. Durch Reproduktion und starkes Wachstum im Sommer einerseits und eine erhöhte Sterberate in den Wintermonaten andererseits wird vor allem die Ausbildung des Gipfels über den juvenilen Individuen beeinflusst und das Verhältnis von jungen zu mehrjährigen, großen Tieren verändert. Während das Maximum über den Jugendstadien bei Populationen, die im Spätsommer untersucht werden, zumeist stark ausgeprägt ist, kann es in Größenverteilungen von Proben, die im Frühling genommen worden sind, reduziert sein oder sogar fehlen. Dieser jahreszeitliche Wechsel der Größenverteilung wird durch jährliche Unterschiede in Wettergeschehen, Temperaturverlauf, Nahrungsangebot etc. und durch episodische Ereignisse wie starke Stürme oder Krankheiten überlagert und gestört.

Außerdem ergab die Beobachtung derselben Populationen über mehrere Jahre hinweg langfristig und kontinuierlich ablaufende Veränderungen der Größenverteilung. Sie scheinen nicht unbedingt durch einen Wechsel von Außenfaktoren verursacht zu sein; offenbar ändern sich auch die von der Population selbst kommenden Einflüsse auf die Größenverteilung im Laufe der Zeit. Es ist anzunehmen, daß *Mytilus*-Ansiedlungen keine statischen Einheiten mit über längere Zeit gleichbleibenden Mittelwerten von Reproduktion, Wachstum und Sterblichkeit sind, sondern einem periodischen Wechsel von Alterung und Verjüngung unterliegen.

Diese kontinuierlich ablaufenden Veränderungen der Größenverteilung lassen sich besonders deutlich bei der Population am Nordhorn von Helgoland verfolgen, die seit 1965 beobachtet wird. Obwohl das Anfangsstadium unbekannt und die Entwicklung noch nicht abgeschlossen ist, ergibt sich hieraus ein Prozeß der Populationsalterung. Er soll im folgenden beschrieben werden:

Die Population lebt im Felswatt östlich des Nordhorns nur wenig unterhalb der Normalhochwasser-Linie und fällt bei Ebbe trocken. *Mytilus* siedelt auf den Felsen in dichten Bulten und zusammenhängenden Feldern; die zwischen den Klippen liegenden tieferen Flächen und Kolke sind jedoch nicht bewachsen.

Alle Proben wurden auf einer Fläche von etwa 10×10 m entnommen. Begehungen und mehrfache Kontrollen des *Mytilus*-Bewuchses an anderen Stellen des besiedelten Gebietes ergaben eine mit den untersuchten Proben übereinstimmende Entwicklung der Größenverteilung in einem ca. 25 000 m² umfassenden Areal.

Im April 1965 wurde die erste Probe genommen (Abb. 5/1). Sie zeigt eine Größenverteilung, in der juvenile Individuen überwiegen und einen starken Gipfel auf der linken Seite des Diagramms bilden, obwohl die Probenahme erfolgte, bevor die eigentliche Laichperiode eingesetzt hatte. Die Anzahl der Exemplare ist für statistisch genaue Aussagen nicht ausreichend; trotzdem läßt sich ein zweites Größenmaximum bei 36/37 mm erkennen. Unter ihm sammeln sich die älteren Individuen

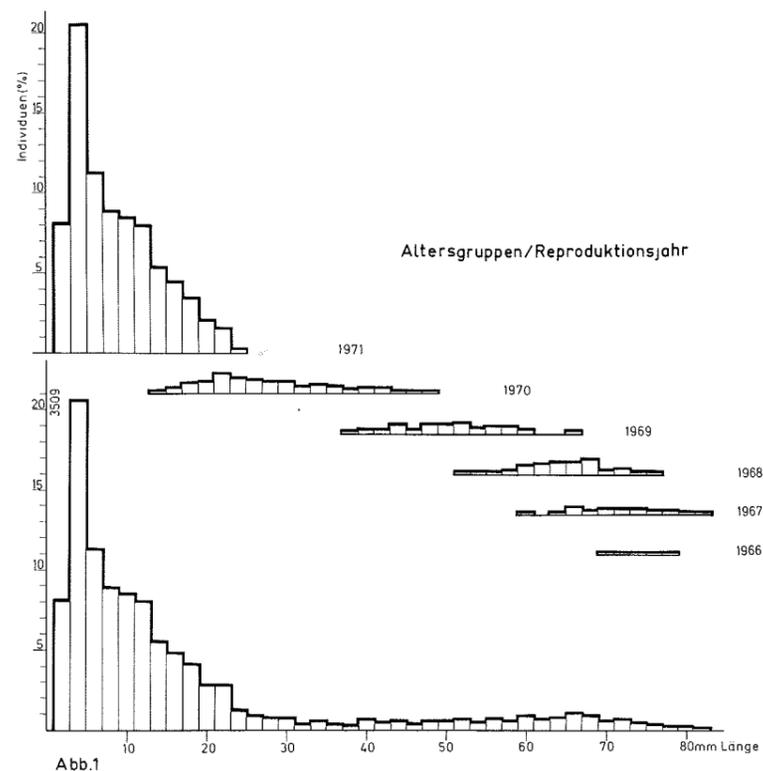


Abb. 1

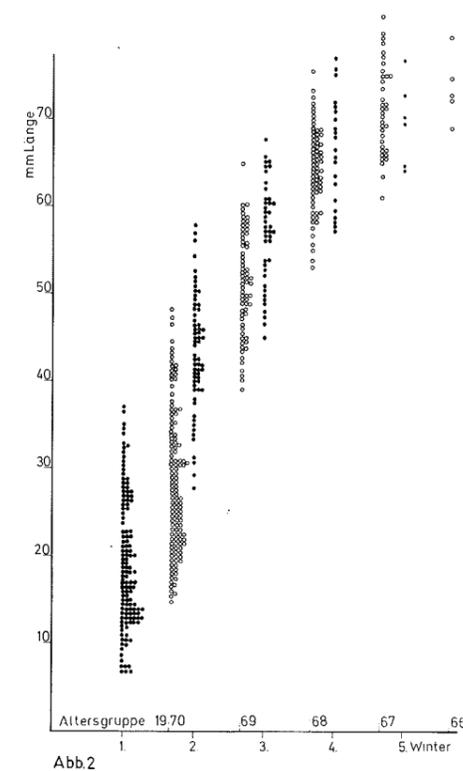


Abb. 2

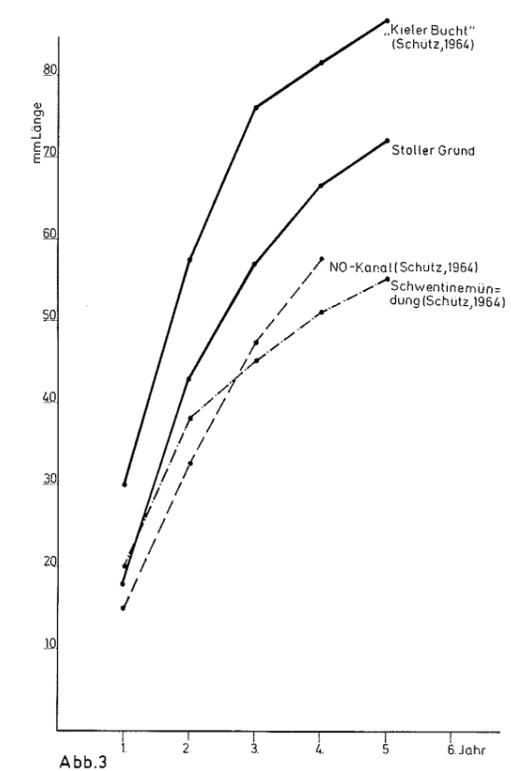


Abb. 3

Abb. 1: Stoller Grund: Größenverteilung der Population im August 1971 und ihre Aufgliederung in Altersgruppen.

Abb. 2: Stoller Grund: Die Körperlängen der aufeinanderfolgenden Altersgruppen (Kreise) und die Abstände der winterlichen Wachstumsunterbrechungen vom Wirbel (Punkte) ergeben das Längenwachstum der Population.

Abb. 3: Längenwachstum verschiedener Populationen von *Mytilus edulis* im Bereich der Kieler Bucht.

Abb. 4: Population auf dem Stoller Grund: Längenzunahme im Sommer 1971 in Abhängigkeit von der Körpergröße der Tiere.

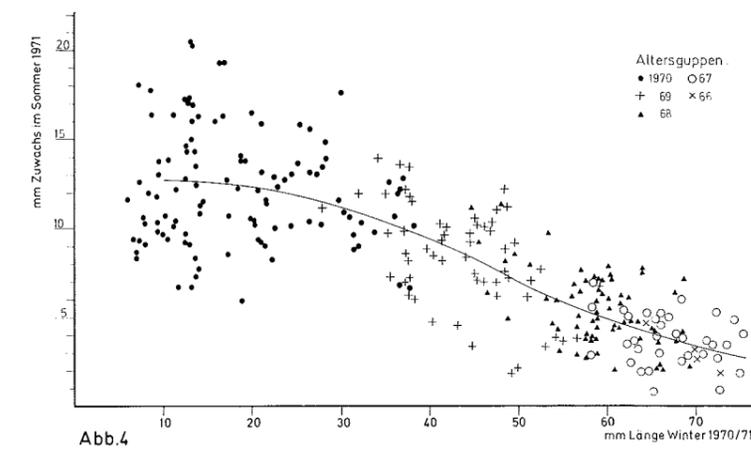


Abb. 4

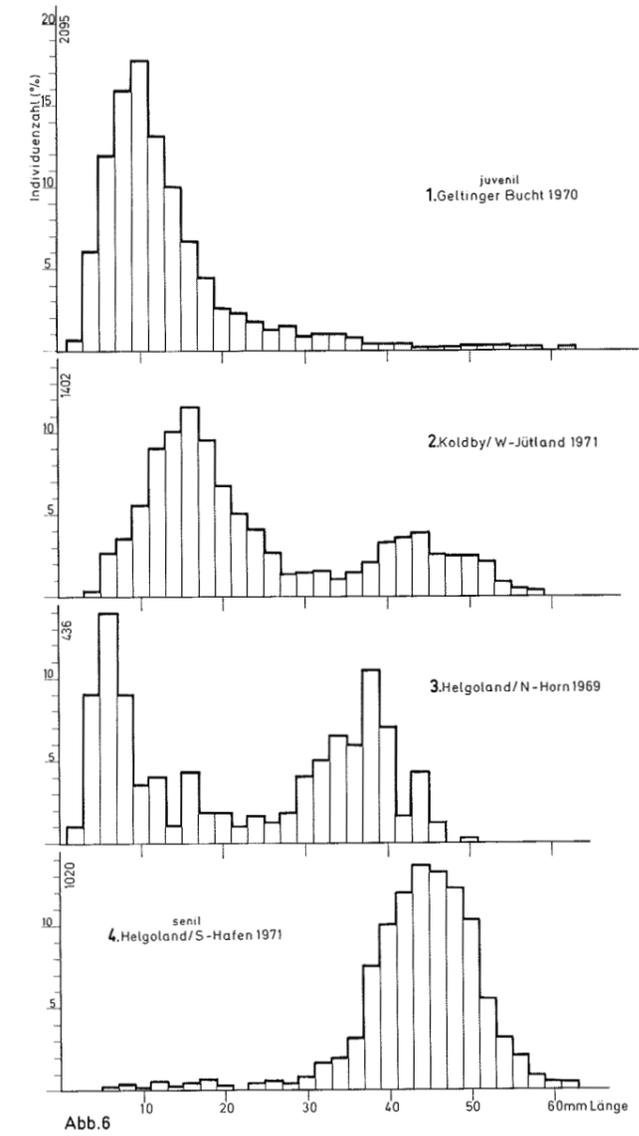
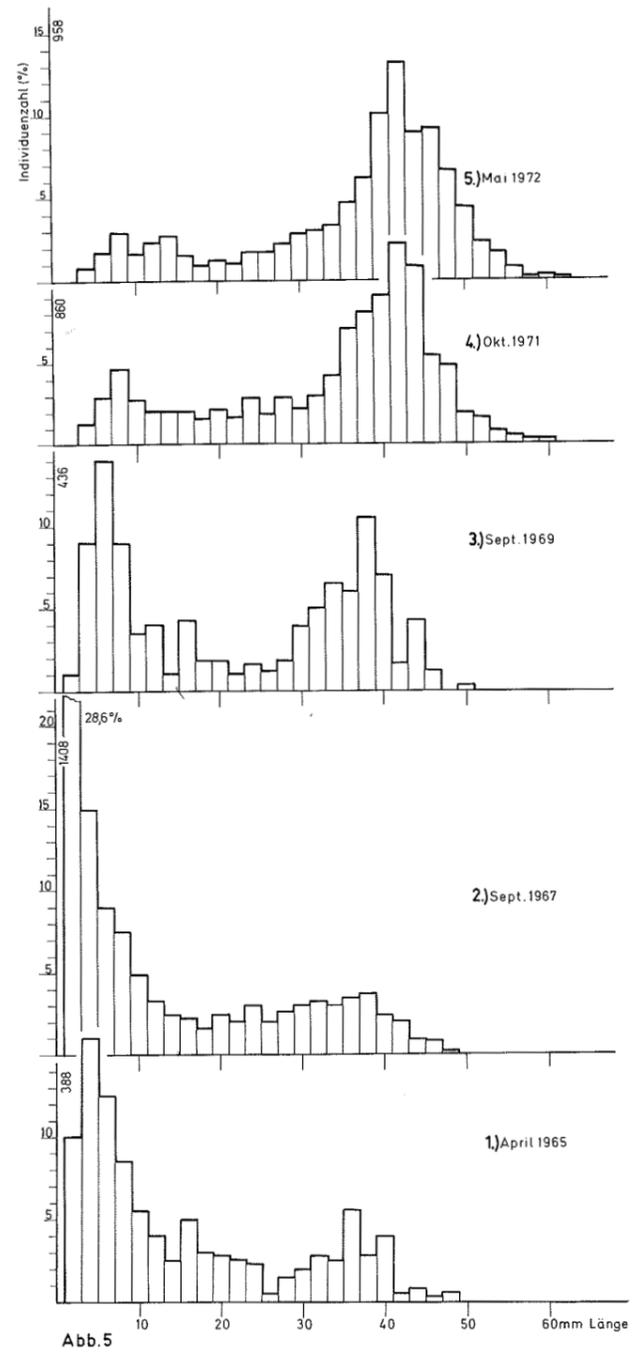


Abb. 5: Population am Nordhorn von Helgoland: Veränderung der Größenverteilung 1965—1972.

Abb. 6: Stadien zunehmender Populationsalterung, dargestellt an den Größenverteilungen verschiedener *Mytilus*-Populationen.

mehrerer Jahresgenerationen, deren Größenzunahme stark verlangsamt ist. Die Mehrzahl dieser Exemplare zeigt randlich eine starke Drängung der Wachstumslinien und eine Versteilung der Klappenvorderkanten.

Bis 1967 verändert sich die Größenverteilung nicht wesentlich. Eine im September 1967 genommene Probe (Abb. 5/2) weist mit etwa 70% ein starkes Übergewicht an erstjährigen Exemplaren auf, dem nur eine schwach ausgebildete Häufung älterer ausgewachsener Tiere auf der rechten Seite des Diagramms gegenübersteht. Das im Vergleich mit der 1965 untersuchten Probe erheblich höhere Maximum über dem frühjuvenilen Stadium ist darauf zurückzuführen, daß in diesem Jahr die Größenverteilung am Ende der Laichperiode gemessen wurde, als der Anteil der juvenilen Tiere vermutlich den höchsten Wert im Jahresgang der Population erreicht hatte.

Im September 1969 ist ein Wechsel zu beobachten (Abb. 5/3): Die Größenverteilung zeigt ein ausgewogenes Verhältnis von jungen zu alten Tieren, da der Anteil der erstjährigen Individuen auf etwa 40% zurückgegangen ist. Der Gipfel über den ausgewachsenen Exemplaren auf der rechten Seite des Diagramms ist dagegen erheblich stärker ausgeprägt als vor zwei Jahren, sein Maximum um etwa 2 mm gestiegen.

Eine 1971 genommene Probe (Abb. 5/4) zeigt, daß sich die Größenverteilung der Population in gleicher Richtung weiterentwickelt hat: Die mehrjährigen Exemplare bilden mit ca. 70% den weitaus größten Teil der Population; sie sammeln sich in einem hohen, etwa symmetrischen Gipfel, dessen Maximum sich gegenüber 1969 weiterhin leicht nach rechts verschoben hat und nun bei 42/43 mm liegt. Ihm steht auf der linken Seite des Diagramms nur noch eine kleine Häufung erstjähriger Individuen gegenüber, deren Anteil auf 16% zurückgegangen ist.

Bis Mai 1972 hat sich die Größenverteilung nicht verändert (Abb. 5/5); doch ist die Siedlungsdichte auf der Probenahme-Fläche erheblich geringer geworden. Auch das umgebende Felswatt zeigt — verglichen mit dem Vorjahr — einen allgemein schwächeren Bewuchs.

Dieser kontinuierlich über mehrere Jahre andauernde Wechsel im Verhältnis von jungen, kleinen zu alten, großen Exemplaren ist weniger durch eine Zunahme der großen Tiere als durch einen drastischen Rückgang der Anzahl erstjähriger Individuen bedingt. Bisher ist es nicht gelungen, die Ursache für diesen Rückgang zu ermitteln. Mehrere Erklärungsmöglichkeiten wurden diskutiert, ohne daß eine ausreichend sichere Lösung gefunden worden ist:

1. Die Muscheln sind durch veränderte Umweltbedingungen geschädigt und besitzen daher eine stark erniedrigte Reproduktionsrate, durch die eine verminderte Neuansiedlung junger Individuen bewirkt wird. — Eine von außen kommende Schädigung des Biotops, z. B. durch Wasserverschmutzung, ist zwar nicht mit völliger Sicherheit auszuschließen, doch spricht die Neubesiedlung in der Nähe liegender Plätze (z. B. Osthafen) dagegen.

2. Die großen Tiere sind Nahrungs- und Raumkonkurrenten der kleinen, juvenilen Individuen; siedlungsbereite Larven finden keinen Platz, um sich festzusetzen. — Hiergegen spricht die relativ lockere Besiedlung des untersuchten Gebietes. An anderen Stellen wurden juvenile Exemplare von *Mytilus* beobachtet, die sich in großer Zahl auf dichten Bulten ausgewachsener Individuen festgesetzt hatten.

Die nicht außergewöhnlich hohe Dichte des Bewuchses scheidet daher als Hindernis für Neuansiedlungen aus. Dasselbe Argument spricht auch gegen die Möglichkeit, die gemeinsame Filtrationsleistung der Exemplare in dieser Population sei so hoch, daß die Mehrzahl der planktonischen Organismen aus dem bodennahen Wasser herausgefiltert wird, und nur ein kleiner Teil der Muschellarven die Chance bekommt, in den toten Winkel der Strudeltrichter zu gelangen, um sich festzusetzen.

3. Die großen Exemplare der Population sind gerontisch und haben eine verminderte Fruchtbarkeit, so daß die Primärproduktion an Larven weniger hoch ist. — Obwohl der sich allmählich nach rechts verschiebende Gipfelwert über den großen Exemplaren und die kontinuierlich steigende Maximallänge daraufhindeuten, daß der Anteil langsam wachsender, echt gerontischer Individuen in der Population im Laufe der Jahre zugenommen hat, kann doch angenommen werden, daß der Größengipfel auf der rechten Seite der Diagramme überwiegend von drei- bis fünfjährigen Exemplaren gebildet wird, die eine unverminderte Eiproduktion besitzen. Außerdem leben *Mytilus*-Larven eine Zeitlang pelagisch als Plankter und werden von Strömungen verdriftet. Eine große Zahl der jungen Muscheln, die sich auf dem Felswatt am Nordhorn festsetzen, dürfte von anderen Populationen erzeugt sein, so daß das Angebot an siedlungsbereiten jungen Tieren nur zum Teil von der Larvenproduktion der dort lebenden Population abhängt.

Die Diskussion der verschiedenen Möglichkeiten, die Abnahme des Anteils juveniler Individuen zu erklären, zeigt, daß eine ausreichend sichere Ursache dafür bisher noch nicht gefunden worden ist. Für die vorliegende Untersuchung ist das jedoch weniger wichtig als die Tatsache, daß die Größenverteilung dieser Population durch eine mit dem Alter der Ansiedlung allmählich abnehmende Reproduktionsrate im Laufe von vier Jahren (1967—1971) grundlegend verändert worden ist.

Obwohl keine der übrigen untersuchten *Mytilus*-Populationen über einen gleichlangen Zeitraum beobachtet worden ist, lassen sie sich aufgrund ihrer unterschiedlich ausgebildeten Größenverteilungen zwanglos in ein Schema der Populationsalterung einordnen, das mit der Entwicklung der *Mytilus*-Gemeinschaft am Nordhorn übereinstimmt. Hierbei sind vier Hauptstadien zu unterscheiden; sie werden in Abb. 6 anhand verschiedener Populationen dargestellt:

Eine im Juli 1970 in der Geltinger Bucht (Flensburger Förde) genommene Probe (Abb. 6/1) zeigt das Anfangsstadium eines Populationszyklus. Ein mit 85% weit überwiegender Teil der Individuen gruppiert sich in einem Gipfel auf der linken Seite des Größendiagramms mit einem Maximum bei 10 mm und ist mit Sicherheit erstjährig. Ihm steht nur eine kleine Anzahl mehrjähriger Exemplare gegenüber. Allerdings deutet die Ausbildung des Diagramms mit einer lückenlosen Besetzung aller Größenklassen bis zu einer Körperlänge von mehr als 60 mm daraufhin, daß in diesem Fall keine Erstansiedlung vorliegt, und einige der großen, gerontischen Exemplare des vorhergehenden Populationszyklus noch am Leben sind. Sie sind jedoch nicht zahlreich genug, um auch auf der rechten Seite des Diagramms einen Verteilungsgipfel zu bilden, wie er für die anderen Stadien der Populationsentwicklung typisch ist (s. u.).

Die Untersuchung der im Watt vor Koldby/Westjütland lebenden Population ergab 1971 eine Größenverteilung, wie sie im ökologischen und palökologischen Schrifttum allgemein als normal für sessil-benthonische Tiere mit gleichmäßig abnehmender Wachstumsrate und einer hohen Sterblichkeit im Jugendstadium angesehen wird (Abb. 6/2): Eine starke Reproduktion liefert eine große Anzahl juveniler

Individuen. Sie stellen mit etwa 70% den überwiegenden Teil der Population und bilden auf der linken Seite des Größendiagramms einen hohen Gipfel. Die Lage des Maximums wird vom Zeitpunkt der Reproduktionsschübe und vom Wachstum der jungen Exemplare bestimmt. Im ersten Jahr erreichen die Tiere 10—50% der Länge ausgewachsener Individuen. Sie sind jedoch durch Muschelräuber, Seegang und Eisbildung im Winter stark gefährdet, so daß ihre Sterberate sehr hoch ist, und nur ein kleiner Teil von ihnen das zweite Jahr erlebt. Diese Exemplare bilden die relativ schwach besetzten Größenklassen in der Mitte des Diagramms. In den folgenden Jahren ist die Sterblichkeit der Tiere jedoch erheblich niedriger. Das und die mit steigendem Alter allmählich abnehmende Wachstumsrate bewirken, daß sich die älteren Jahresgruppen der Population auf der rechten Seite der Größenverteilung zu einem zweiten, weniger stark ausgeprägten Gipfel zusammenschieben.

Der schon beschriebene Zustand der *Mytilus*-Gemeinschaft am Nordhorn von Helgoland im Sommer 1969 (Abb. 6/3) zeigt das nächste Stadium der Populationsentwicklung: Die Zahl der juvenilen Individuen hat abgenommen; sie bilden nur noch die Hälfte der Population. Dagegen ist der Anteil der großen, älteren Exemplare erheblich gestiegen. Sie bilden auf der rechten Seite der Größenverteilung eine hohe Anhäufung mit einem klar ausgeprägten Gipfelwert.

Die Population im äußeren Südhafen von Helgoland zeigte 1971/72 das Endstadium dieser Entwicklung (Abb. 6/4): Die Größenverteilung ergibt eine einheitliche Häufung über großen, z. T. sicher gerontischen Exemplaren. Ihnen stehen nur wenige juvenile Individuen gegenüber. Die Reproduktion ist zu gering, als daß sich über ihnen ein Gipfel bilden könnte. Als nächster Schritt ist das allgemeine Absterben der großen Exemplare zu erwarten, dem — eventuell nach einer Pause — die Wiederbesiedlung und damit ein neuer Zyklus folgt.

Der allgemeine Ablauf eines Populationszyklus von *Mytilus edulis* und die damit verbundene Entwicklung der Größenverteilung lassen sich folgendermaßen darstellen: Im Frühstadium besteht die Population ausschließlich oder weit überwiegend aus juvenilen Individuen, die einen einheitlichen Gipfel im unteren Bereich der Größenverteilung bilden. In den folgenden Jahren erreichen die Exemplare zunehmend höhere Größenklassen und beginnen, sich auf der rechten Seite der Verteilung zu sammeln. Die fortdauernde hohe Reproduktion bewirkt jedoch weiterhin eine starke Häufung über juvenilen Individuen. Mit beginnender Populationsalterung nimmt die Reproduktionsrate ab; die Sterberate im Jugendstadium bleibt unverändert hoch; die Anzahl der erstjährigen Tiere geht zurück. Dagegen ist der Anteil der mehrjährigen Exemplare gestiegen; sie bilden nun ein ausgeprägtes Maximum auf der rechten Seite der Größenverteilung. Das Endstadium der Populationsentwicklung weist nur eine einheitliche Häufung ausgewachsener Exemplare in hohen Größenklassen auf. Die Reproduktionsrate ist äußerst niedrig; ein Gipfel über juvenilen Individuen fehlt.

Es ist ungeklärt, ob Populationen von *Mytilus edulis* grundsätzlich zeitlich gebundene zyklische Veränderungen in Altersaufbau und Größenverteilung durchlaufen. Der relativ kurze Zeitraum, in dem die beschriebenen Beobachtungen gemacht worden sind, und die fehlende Kenntnis der Ursachen, die diese Veränderungen bewirken, erlauben bisher keine sichere Beantwortung dieser Frage. Mit hoher Wahrscheinlichkeit kann eine strenge Zyklusbildung mit regelmäßig in gleichen Zeitabständen wiederkehrenden Stadien, wie sie von SCHWERDTFEGER (1968, S. 309 ff) bei anderen Tieren beschrieben wird, bei *Mytilus edulis* verneint werden, da — wie oben ausgeführt worden ist — die Ausbildung der Populationsstrukturen

von episodischen Ereignissen und äußeren Faktoren, die starke jährliche Schwankungen aufweisen, erheblich beeinflußt wird. Bei der Mehrzahl der im Küstenbereich siedelnden Populationen wird die Zyklenbildung häufig gestört oder unterbrochen.

Ein Beispiel hierfür bietet die Population im Watt vor Koldby/Westjütland: Im Sommer 1971 zeigte die Größenverteilung der lebenden Tiere in den großen, dichtbesiedelten Muschelbänken, die sich z. T. mehrere Dezimeter über die umgebende Wattoberfläche heraushoben, eine normale Ausbildung (Abb. 7/1): Einem hohen Gipfel über den juvenilen Individuen steht auf der rechten Seite des Diagramms eine erheblich niedrigere Anhäufung großer, mehrjähriger Exemplare gegenüber, die einen unscharf ausgeprägten Gipfelwert bei 44/45 mm aufweist. Die Maximallänge der Exemplare erreicht 58 mm. — Nach einer starken flächenhaften Erosion der Wattoberfläche im Winter 1971/72, die alle Muschelbänke zerstört oder beschädigt und den größten Teil der Tiere an den Strand gespült hat, waren im Sommer 1972 an dieser Stelle nur Reste der ehemals dichten Besiedlung zu finden: in leichten Vertiefungen der Wattfläche zusammengespülte Exemplare. Die Größenverteilung dieser Restpopulation weicht stark von der im Vorjahr ermittelten ab (Abb. 8/1): Ein kräftiger Gipfel ist über den mehrjährigen Individuen entwickelt; sein Maximum liegt bei 40/41 mm, ist also gegenüber 1971 um 4 mm gefallen. Das gleiche gilt für die Maximalgröße der Exemplare, die auf 54 mm gesunken ist. Diese Veränderungen der Größenverteilung werden auf eine durch die Umlagerung bewirkte Sortierung der überlebenden Tiere zurückgeführt. Auf der linken Seite des Diagramms — durch einen Zwischenraum äußerst schwach besetzter Größenklassen von dem Gipfel der älteren Exemplare getrennt — ist eine kleinere Häufung über juvenilen Individuen mit einem Gipfelwert bei 8/9 mm entwickelt. Sie deutet auf eine im Vergleich zum Vorjahr schwächere und später begonnene Reproduktion, zeigt aber, daß die Population durch die Winterkatastrophe nicht in ihrer Lebensfähigkeit geschädigt worden ist.

Der Extremfall unterbrochener Populationszyklen findet sich bei jährlichen Neubesiedlungen von Abrasionsflächen, die regelmäßig im folgenden Winter durch Stürme und Eisgang vernichtet werden.

Unabhängig von den offenen Problemen, die zyklische Strukturveränderungen bei *Mytilus*-Populationen und ihre Ursachen bilden, ist die Tatsache von Bedeutung, daß sich die Größenverteilung von Ansiedlungen dieser Muschel kontinuierlich ändern und über mehrere Jahre eine Ausbildung aufweisen kann, die von der im ökologischen Schrifttum als Normalform der Größenverteilung von Populationen sessil-benthonischer Tiere beschriebenen grundlegend abweicht.

Ähnliche Abweichungen sind auch bei anderen Tiergruppen, die eine entsprechende Lebensweise haben, anzunehmen. Vermutlich gehen hierauf auch die unterschiedlichen Ergebnisse zurück, die PERCIVAL (1944) und RUDWICK (1962) bei ihren Untersuchungen einer Ansiedlung des Brachiopoden *Terebratella inconspicua* in Neuseeland gewonnen haben. Nach PERCIVAL zeigt die Größenverteilung dieser Population ein hohes Maximum über den juvenilen Individuen und einen raschen Abfall zu den höheren, von den adulten Tieren besetzten Größenklassen. Er schließt hieraus auf eine hohe Sterblichkeit der jungen Exemplare. RUDWICKS Untersuchung derselben Population ergab dagegen eine Größenzusammensetzung, die als unregelmäßige Normalverteilung über adulten Individuen ausgebildet ist. Aufgrund dieser Beobachtung widerspricht er PERCIVALS Annahme einer hohen Jugendsterblichkeit der Tiere.

Der bei *Mytilus* festgestellte Wechsel der Populationsstrukturen erlaubt den Schluß, daß in diesem Fall nicht Fehlbeobachtungen des einen oder anderen Bearbeiters vorliegen (vgl. CRAIG & HALLAM, 1963), sondern eine abnehmende Reproduktion die Größenverteilung verändert hat. In der Annahme einer gleichmäßigen Reproduktionsrate kommt RUDWICK bei der Schätzung der Sterberaten mit Hilfe der von ihm ermittelten Größenverteilung jedoch zu einem zu niedrigen Wert für die Sterblichkeit juveniler Individuen.

An diesem Beispiel zeigt sich, daß die einmalige Ermittlung der Größenverteilung einer Population nur wenig sichere Aussagen zuläßt, die über eine Zustandsbeschreibung hinausgehen. Erst eine längere Beobachtung und der Vergleich mehrerer, zeitlich aufeinanderfolgender Zustandsbilder erlauben gesicherte, ökologisch auswertbare Angaben.

3. Größenverteilungen von Totpopulationen

Die aus den *Mytilus*-Gemeinschaften durch Tod ausscheidenden Individuen bilden Totpopulationen, die bei einer autochthonen Überlieferung zwischen den lebenden Tieren liegen bleiben, allmählich von Neuansiedlungen junger Individuen bedeckt werden und später unter den langsam höherwachsenden Lebendpopulationen zu finden sind. Ihre Größenverteilung wird ebenfalls von Reproduktion, Wachstum und Sterblichkeit bestimmt, doch ist die Wirkung dieser Faktoren hier z. T. anders als in der lebenden Population: Die Sterberate, durch die in der lebenden Gemeinschaft die Besetzung aufeinanderfolgender Größenklassen vermindert wird, bestimmt bei der Totpopulation direkt die Zahl der Exemplare in den einzelnen Größenklassen.

CRAIG & OERTEL (1966) haben in einem Computer-Programm die Abläufe von Reproduktion, Wachstum, Sterblichkeit und ihre jahreszeitlichen Schwankungen simuliert, um Größenverteilungen lebender und aus ihnen entstehender toter Populationen zu berechnen. Die Ausbildung der so gewonnenen Diagramme läßt die Wirkung der verschiedenen Faktoren auf die Größenverteilung erkennen und soll ein Hilfsmittel bieten, um die Dynamik natürlicher lebender und fossiler Populationen zu ermitteln.

Durch die Kombination unterschiedlicher Werte für die genannten drei Faktoren erhalten CRAIG & OERTEL 42 verschiedene Modelle von Größenverteilungen. Keines davon ist jedoch mit den bei *Mytilus edulis* beobachteten Verhältnissen direkt zu vergleichen. Während von CRAIG & OERTEL für die Sterblichkeit konstante oder mit dem Alter der Tiere abnehmende und im dritten Fall allmählich zunehmende Raten angenommen werden, wurden für die Sterberaten von *Mytilus edulis* hohe Werte bei frühjuvenilen Individuen, niedrige bei Tieren in den mittleren Altersstadien und allmählich wieder ansteigende Werte bei zunehmend alten Exemplaren ermittelt. Berechnet man daraus die Größenverteilung derjenigen Individuen, die über einen längeren Zeitraum in einer Population gestorben sind, so ergibt sich eine bimodale Ausbildung mit einem ersten, hohen Maximum über kleinen, juvenil gestorbenen und einem zweiten über den im gerontischen Stadium gestorbenen Individuen. Während der erste Gipfel direkt auf die hohe Jugendsterblichkeit zurückgeht, ergibt sich der zweite aus dem Zusammenwirken von verlangsamttem Wachstum und ansteigender Sterberate der Tiere in den späten Altersstadien.

Die Vermessung autochthoner Totpopulationen von *Mytilus edulis* hat jedoch in keinem Fall eine Längenzusammensetzung ergeben, die mit der berechneten übereinstimmt: Das erste Maximum ist immer stark reduziert oder fehlt.

Die größte Ähnlichkeit mit der theoretischen Ausbildung zeigt die Größenverteilung der Individuen, die unter der Population im Watt vor Koldby 1971 (S. 82) gewonnen worden sind. In dieser mit Sicherheit autochthonen Gemeinschaft sind die Exemplare zu mehr als 90% doppelklappig erhalten und überwiegend in ihrer Lebendstellung eingebettet worden, wobei sich vermutlich der Byssusverband, durch den die Tiere miteinander versponnen waren, erst nach der Einbettung gelöst hat.

Das Größendiagramm dieser Totpopulation (Abb. 7/2) zeigt auf der linken Seite einen Gipfel über sehr kleinen Exemplaren, der nach rechts gleichmäßig abfällt und bei etwa 20 mm Länge ein Minimum erreicht. Er deutet daraufhin, daß die höchste Sterblichkeit die frisch angesiedelten Individuen betrifft. Sehr wahrscheinlich sind Exemplare von weniger als 4 mm Länge noch stärker betroffen; sie sind jedoch nur zu einem kleinen Teil erhalten geblieben und in der Totpopulation vorhanden.

Bei der Annahme, daß die überwiegende Zahl der Exemplare, die mit einer Länge von mehr als 5 mm gestorben sind, in der Totpopulation vorliegt, würde sich aus dem Vergleich mit der Größenverteilung der lebenden Tiere (Abb. 7/1) für die mehr als 5 mm großen, erstjährigen Exemplare eine verhältnismäßig niedrige Sterberate ergeben. Wie die Untersuchung anderer *Mytilus*-Gemeinschaften zeigt (s. u.), muß jedoch auch hier angenommen werden, daß der weitaus überwiegende Teil der in den ersten Monaten nach ihrer Ansiedlung gestorbenen Tiere nicht erhalten geblieben ist, und aus den Größenklassen von 5 bis 20 mm ebenfalls nur ein kleiner Teil überliefert wurde. In keinem Bereich der Größenverteilung ist es möglich, die Sterberate aus der Zahl der erhaltenen toten Exemplare direkt zu ermitteln.

Im Gegensatz zu der geringen Häufung juveniler Individuen zeigt die Größenverteilung der Totpopulation von Koldby einen kräftigen Gipfel über großen, mehrere Jahre alten Exemplaren. Er ist erheblich stärker ausgeprägt als in der lebenden Population und erreicht seine größte Höhe dort, wo das Größendiagramm der lebenden Tiere auf der rechten Seite absinkt und die erhöhte Sterberate der ausgewachsenen, gerontischen Exemplare anzeigt.

Die Unterschiede zwischen den Größenverteilungen der lebenden Tiere und der autochthonen Totpopulation bei Koldby entsprechen dem Regelfall, der bei allen Untersuchungen autochthon eingebetteter Exemplare von *Mytilus* und ihrem Vergleich mit lebenden Individuen — zumeist mit einer noch schärferen Ausprägung — gefunden worden ist: In der autochthonen Totpopulation sind die juvenil gestorbenen Individuen stark unterrepräsentiert, während über den ausgewachsenen Tieren ein kräftiger Gipfel entwickelt ist.

Diese Tendenz kommt besonders deutlich bei einer *Mytilus*-Gemeinschaft zum Ausdruck, die vor der Schleuse zum Eiderkanal in Kiel-Holtenau gelebt hat. Die Population, die eine dichte Besiedlung der Uferbefestigungen bis kurz unter die Wasseroberfläche bildete, zeigte im Oktober 1967 eine konkav-rechtsschiefe Größenverteilung (Abb. 9/1): Ein hoher Gipfel über kleinen, in den vorhergehenden Sommermonaten angesiedelten Exemplaren fällt in einer gleichmäßigen, allmählich flacher werdenden Kurve nach rechts ab. Oberhalb einer Körperlänge von 20 mm nimmt die Besetzung der Größenklassen kontinuierlich ab und erreicht bei etwa 60 mm den Nullwert. Ein Gipfel ist über den großen, mehrjährigen Exemplaren auf der rechten Seite des Diagramms nicht ausgebildet. Eine im Juli desselben Jahres untersuchte Probe ergab eine im wesentlichen übereinstimmende Verteilung (nicht dargestellt), doch war hier ein noch höherer Gipfel (23%) über den juvenilen Tieren mit einem erheblich steileren Abstieg auf der rechten Seite zu beobachten.

Nur bei einem kleinen Teil der Exemplare läßt sich mit Hilfe von Wachstumsunterbrechungen das Alter feststellen, doch sind einige der großen Individuen mit Sicherheit älter als vier Jahre. Dies und die Ausbildung der Größenverteilung deuten auf eine hohe Sterberate im juvenilen Stadium, die einen erheblichen Anteil kleiner Individuen in der Totpopulation erwarten läßt.

Im Schlick unterhalb der *Mytilus*-Ansiedlung fand sich eine dichte Packung toter Exemplare, die überwiegend doppelklappig erhalten waren. Eine ebenfalls im Oktober 1967 genommene Probe ergab eine Größenverteilung, die von der bei den lebenden Tieren ermittelten grundlegend abweicht (Abb. 9/2): Ein Gipfel über kleinen, erstjährigen Individuen fehlt; es ist nur eine rechtssteile Verteilung mit einem Maximum bei 42/43 mm über alten Exemplaren entwickelt.

Das Fehlen der juvenil gestorbenen Exemplare in der Totpopulation kann zwei Hauptursachen haben: Entweder sind die kleinen Individuen von leichten Strömungen forttransportiert und an anderer Stelle abgelagert worden, oder sie wurden von Muschelräubern gefressen, wobei die Klappen zerstört worden sind.

Die weitere Entwicklung dieser *Mytilus*-Gemeinschaft liefert einen Hinweis zur Klärung dieses Problems: Im Winter 1969/70 starb die Population ab, vermutlich infolge einer sehr starken und tiefreichenden Vereisung; im Sommer 1970 erfolgte keine Wiederbesiedlung des Gebietes. Eine im Winter 1970/71 an dieser Stelle genommene Probe besteht vorwiegend aus doppelklappig erhaltenen Exemplaren. Ihre Untersuchung ergibt eine rechtsschiefe Größenverteilung (Abb. 9/3) mit einem Gipfel über kleinen Individuen, dessen Maximum bei 8/9 mm liegt. Diese Verteilung entspricht im wesentlichen derjenigen, die für die lebende Population vor ihrem Absterben im Winter angenommen werden kann: Der Gipfel über den kleinen Tieren ist nach Beendigung der Laichperiode niedriger geworden; die erstjährigen Exemplare reichen im Diagramm weiter nach rechts bis etwa 30 mm Länge. Außerdem wird die Größenverteilung von der früher abgelagerten Totpopulation (Abb. 9/2), in der die juvenilen Individuen fehlen, überprägt, so daß die rechte Seite des Diagramms aufgefüllt und der Gipfel auf der linken Seite kleiner wird.

Die große Zahl juveniler Exemplare in der Totpopulation spricht dafür, daß aufgrund der geschützten Lage des Biotops eine Verdriftung der kleinen, juvenil gestorbenen Individuen nicht die Hauptursache für ihr Fehlen in der normalen Totengemeinschaft sein kann. Höchstwahrscheinlich sind sie zum größten Teil von Muschelräubern gefressen, zerstört und daher nicht überliefert worden.

Da angenommen werden muß, daß fast immer eine sehr große Zahl der jungen Tiere kurz nach ihrer Festsetzung in einer *Mytilus*-Gemeinschaft das Opfer von Muschelräubern wird, kann das ihr Fehlen in allen autochthonen Totpopulationen erklären, — auch dort, wo die auf andere Weise gestorbenen Individuen im Byssusverband bleiben und in Lebendstellung eingebettet werden (z. B. Population vor Koldby, Abb. 7/2).

Die durch das Absterben aller Exemplare in Kiel-Holtenau gebildete Totengemeinschaft repräsentiert wahrscheinlich für das Untersuchungsgebiet die einzige Möglichkeit, daß eine autochthone Totpopulation überliefert wird, deren Größenverteilung einer normalen lebenden Population mit einem hohen Anteil junger Exemplare entspricht: Katastrophentod und rasche, umlagerungsfreie Einbettung.

Der in den Größenverteilungen normal entstandener Totpopulationen (z. B. Holtenau 1967, Abb. 9/2) über den älteren Exemplaren entwickelte Gipfel zeigt direkt die von den adulten Individuen der betreffenden Population erreichten

Endlängen an. Die Lage des Maximums wird durch das Zusammenwirken von Wachstums- und Sterberaten gesteuert und hängt weitgehend von den Umweltbedingungen ab, unter denen die Tiere leben. Sie ist zur Angabe der ökologisch wichtigen „populationstypischen Körpergröße“ besser geeignet als ein aus der lebenden Gemeinschaft ermittelter Wert, da die Größenverteilung der lebenden Tiere nicht von den endgültigen Körperlängen gebildet wird, und bei ihr eine Häufung über alten Exemplaren oft nur schwach ausgebildet ist oder sogar fehlt.

Die Untersuchung parautochthoner Klappenansammlungen aus dem Felswatt von Helgoland ergibt ebenfalls Größenzusammensetzungen, die als einheitliche Verteilungen über großen, älteren Exemplaren ausgebildet sind. Infolge des felsigen Untergrundes, auf dem die *Mytilus*-Gemeinschaft lebt, bilden sich hier keine allmählich höherwachsenden Muschelbänke, unter denen die gestorbenen Individuen autochthon begraben werden. Diese werden daher aus den Ansiedlungen der lebenden Tiere herausgewaschen und in den Kolken zwischen den Muschelfeldern zusammengespült. Die daraus aufgesammelten Proben bestehen ausschließlich aus Einzelklappen, die unregelmäßig aber überwiegend mit der gewölbten Seite nach oben auf und in dem Feinsand liegen, der den Boden der Kolke bedeckt.

Eine Vermessung der Klappen ergibt rechtssteile Größenverteilungen, die dieselben Beziehungen zu den gleichzeitig lebenden *Mytilus*-Gemeinschaften aufweisen wie die oben beschriebene autochthone Totpopulation in Holtenu 1967: Die juvenilen gestorbenen Individuen sind nur in einer geringen Anzahl erhalten, die in keiner Weise ihren Anteil an der lebenden Population widerspiegelt (Abb. 10/1—2). Es ist anzunehmen, daß in diesem Fall das Fehlen der jungen Tiere weniger auf die Zerstörung durch Muschelräuber als auf die Verdriftung der kleinen Klappen bei der Umlagerung in die Kolke zurückgeht. Es liegt hier also eine Totengemeinschaft vor, die der „residual fossil community“ von FAGERSTROM (1964) entspricht.

Der Gipfelwert der Längenverteilung liegt um 1—2 mm nach rechts verschoben über dem Maximum, das in den Größendiagrammen der lebenden Population über den adulten Tieren entwickelt ist. Seine Lage ist offensichtlich nicht von einer postmortalen Sortierung abhängig, sondern markiert wie in der autochthonen Totpopulation die von der Mehrzahl der adulten Individuen erreichte Endlänge und ist daher zur Angabe der populationstypischen Körpergröße geeignet.

Die Ausbildung der Größenverteilung lebender Gemeinschaften hat auf die Form der bei autochthonen und parautochthonen Totpopulationen entwickelten Größenzusammensetzung nur einen geringen, jedoch bezeichnenden Einfluß: Juvenile Gemeinschaften mit einem hohen Anteil junger Tiere erzeugen rechtssteil ausgeprägte Verteilungen (Abb. 9/1—2, 10/1—2). Mit steigendem Alter der *Mytilus*-Ansiedlung und abnehmender Anzahl kleiner, erstjähriger Individuen verliert die Größenverteilung der toten Exemplare die rechtssteile Form und beginnt eine symmetrische Ausbildung zu zeigen (Abb. 10/3—4).

Das Ende dieser Entwicklung ist bei der Population im äußeren Südhafen von Helgoland zu beobachten (Abb. 11). Im Jahre 1971 zeigt die Größenverteilung der lebenden Tiere eine symmetrische Häufung über ausgewachsenen Exemplaren, die nach links in eine dünne Schleppe schwach besetzter Größenklassen über kleinen, juvenilen Individuen ausläuft. Reproduktion und Wachstum sind in diesem Stadium äußerst gering. Die Untersuchung der Population im Herbst nach der Periode, in der Reproduktion und Wachstum im Jahresgang am höchsten sind, ergibt keine Unterschiede zu der vor dieser Periode im Frühling ermittelten Größenverteilung (Abb. 11/1 und 3). Die Körperlängen der toten Exemplare, die in und unter der leben-

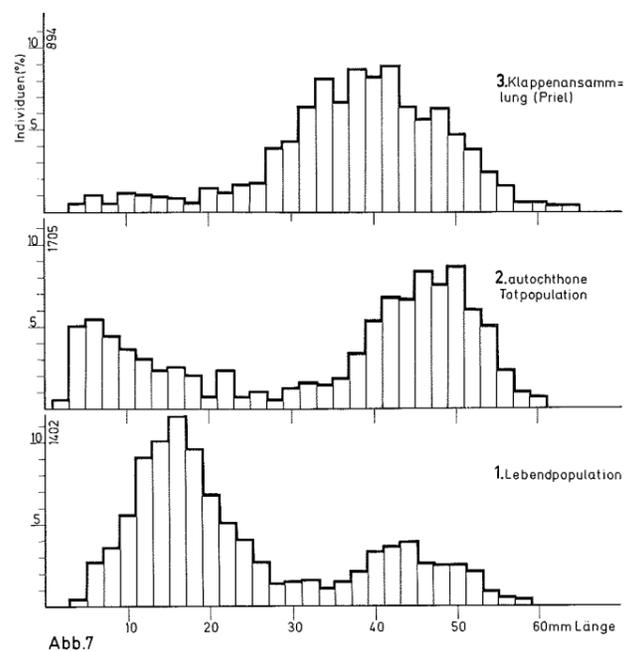


Abb.7

Abb. 7: Koldby/Westjütland: Größenverteilungen von Lebendpopulation, autochthoner Totpopulation und allochthoner Klappenansammlung im Juli 1971.

Abb. 8: Koldby/Westjütland: Größenverteilungen im Juli 1972.

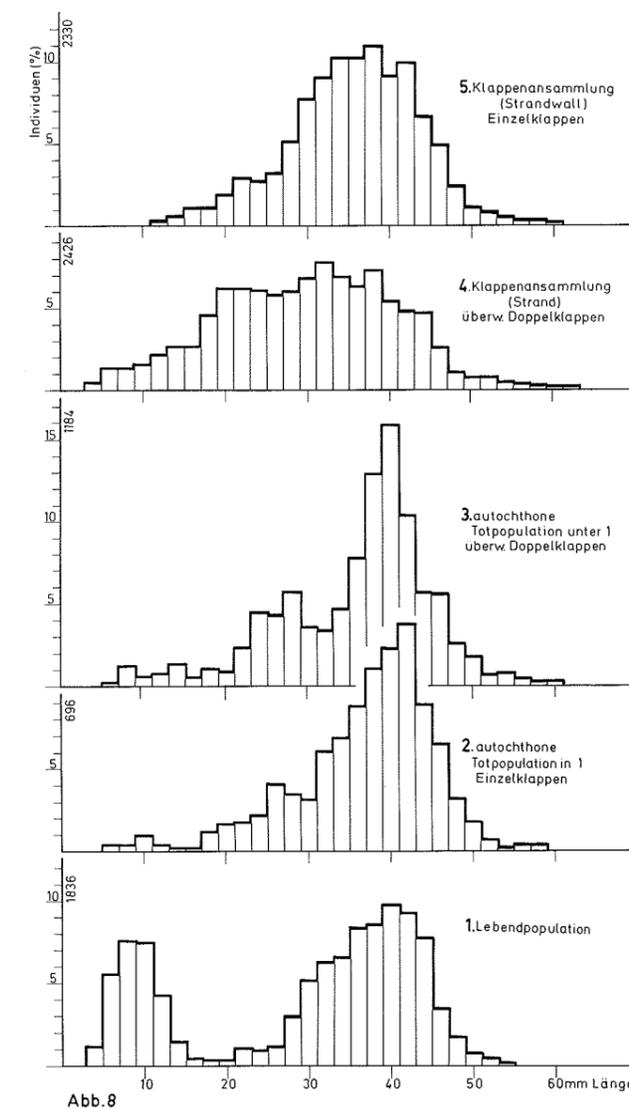


Abb.8

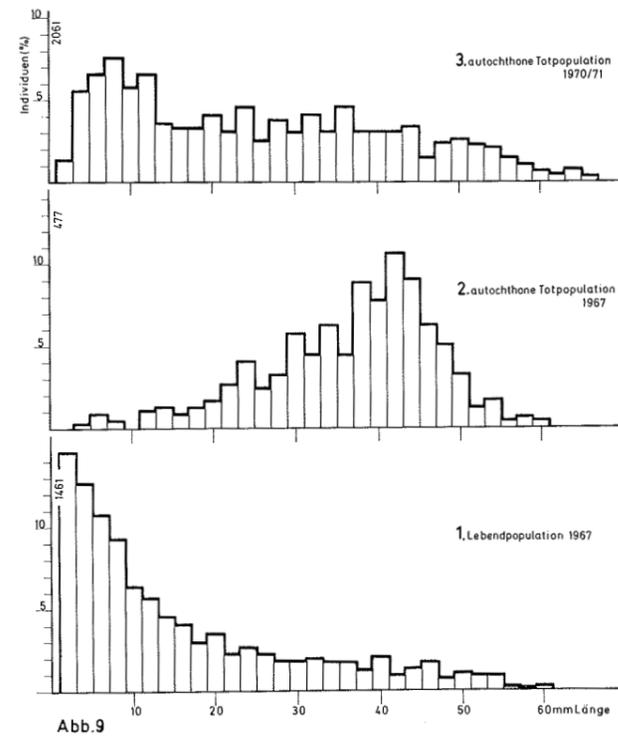
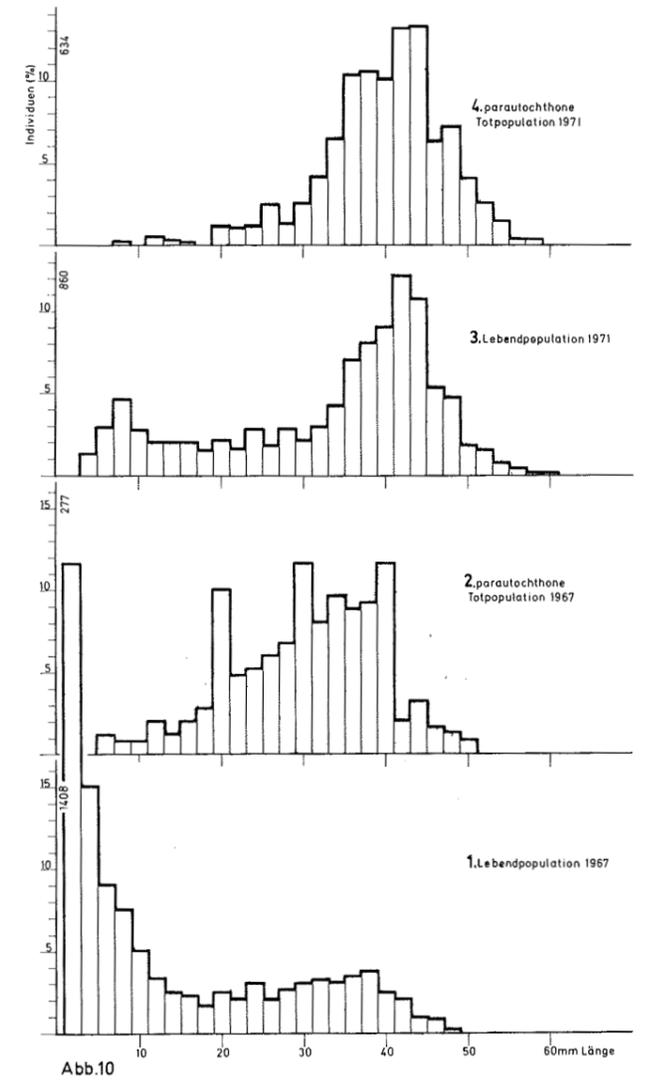


Abb. 9: Kiel-Holtenau: Größenverteilungen von Lebendpopulation 1967, autochthoner Totpopulation 1967 und autochthoner Totpopulation 1970/71 nach dem Absterben der *Mytilus*-Gemeinschaft.

Abb. 10: Helgoland-Nordhorn: Größenverteilungen von Lebendpopulation und parautochthoner Totpopulation im juvenilen (1967) und senilen Stadium (1971) der *Mytilus*-Gemeinschaft.



den Gemeinschaft aufgesammelt worden sind, bilden Verteilungen, die mit denen der lebenden Tiere übereinstimmen (Abb. 11/2 und 4). Eine in dieser Form fossil überlieferte Größenverteilung kann irrtümlich als sicheres Indiz für Sortierung, die durch eine Umlagerung bewirkt worden ist, angesehen werden. Die Ausbildung der Längenzusammensetzung liefert also in diesem Fall keinen eindeutigen Hinweis auf die Autochthonie der Totpopulation.

Auch das Einzel-/Doppelklappen-Verhältnis bietet keinen Anhalt, um sicher zu entscheiden, ob die Strukturen der Totpopulation durch postmortale Sortierungs- und Selektionsvorgänge erzeugt worden sind, oder ob sie die ökologischen Bedingungen, unter denen die Tiere gelebt haben und gestorben sind, unverfälscht widerspiegeln. Während die autochthone Totpopulation von Holtenau 1967 (Abb. 9/2) etwa 80% doppelklappige Exemplare enthält, ist das Verhältnis von Doppel- zu Einzelklappen bei der Gemeinschaft im äußeren Südhafen von Helgoland (Abb. 11/2 und 4) mit 50 : 50% ausgeglichen, und die parautochthone *Mytilus*-Ansammlung aus dem Felswatt am Nordhorn von Helgoland, deren Größenverteilung im Prinzip mit diesen Totengemeinschaften übereinstimmt und die gleichen ökologischen Auswertungen erlaubt, besteht zu 100% aus Einzelklappen.

Andererseits ist im Watt vor Koldby die lebende Population während des Winters 1971/72 umgelagert worden (S. 82) und zeigt im Sommer 1972 eine anormale Größenverteilung mit einem sortierungsabhängigen Gipfel über mehrjährigen Exemplaren (Abb. 8/1). Dieser Sonderfall wird sich jedoch nach relativ kurzer Zeit, sofern die Population von derartigen Störungen verschont bleibt, normalisieren, und die Größenverteilung wird wieder eine Ausbildung mit einer ökologisch bedingten Lage des Gipfelwertes über den adulten Exemplaren zurückgewinnen.

In der Totengemeinschaft, die unter der lebenden Population gefunden wird und überwiegend aus Individuen besteht, die bei oder kurz nach der Umlagerung gestorben sind, wird dagegen die anormale, weitgehend sortierungsabhängige Größenverteilung konserviert (Abb. 8/3). Sie zeigt neben einem hohen Maximum über mehrjährigen Exemplaren bei 40 mm nur einen kleinen Gipfel zwischen 20 und 30 mm, der auf die starke Häufung der juvenilen Individuen des Jahres 1971 (vgl. Abb. 7/1) zurückgeht. Die Exemplare in dieser Totengemeinschaft sind überwiegend doppelklappig erhalten, und nur ihre regellose Lagerung deutet auf die Allochthonie hin.

Zwischen den lebenden Tieren werden dagegen ausschließlich Einzelklappen gefunden, da der lockere Byssusverband den Zerfall der Gehäuse nicht verhindern konnte. Ihre Längenzusammensetzung (Abb. 8/2) entspricht weitgehend derjenigen, die an den toten Exemplaren unter der Muschelbank ermittelt worden ist. Es zeigt sich hier aber schon eine leichte Tendenz, die normale Form der Größenverteilung einer autochthonen Totpopulation (vgl. Abb. 9/2, 10/2 und 4) zurückzugewinnen; doch hat der Gipfelwert noch nicht wieder seine von normalen Wachstums- und Sterberaten abhängige Lage eingenommen.

4. Größenverteilungen von allochthonen Klappensammlungen

HALLAM (1967) bestreitet den Einfluß transportbedingter Sortierung auf die Größenzusammensetzung umgelagerter Klappenansammlungen. Er schließt aus der Vermessung allochthoner Ansammlungen verschiedener Molluskenarten, daß auch hier die Ausbildung der Größenverteilungen in erster Linie Wachstums- und Sterberaten widerspiegeln. Die vorliegende Untersuchung erlaubt unterschiedliche Schlußfolgerungen:

Die Vermessung von *Mytilus*-Klappen, die von strömendem Wasser oder Seegang transportiert und in Prielen oder am Strand abgelagert worden sind, ergibt in den meisten Fällen Größenzusammensetzungen, die als einheitliche Normalverteilungen ausgebildet worden sind.

Vor Koldby und im Felswatt von Helgoland finden sich wenige Meter von den Muschelfeldern entfernt Ansammlungen von Einzelklappen, die mit der gewölbten Seite nach oben und in Richtung der Strömung eingeregelt in flachen, prielartigen Rinnen liegen. Die Klappenlängen bilden fast symmetrische Verteilungen (Abb. 7/3, 12/2), deren unscharf ausgeprägtes Maximum nicht mit dem Gipfel der adulten Exemplare in der lebenden Population übereinstimmt, sondern offensichtlich strömungsabhängig ausgebildet ist. Die transportbedingte Sortierung der Ansammlungen ist nicht sehr gut; die Klappenlängen streuen stärker als in den Gipfeln, die bei den Größenverteilungen der lebenden Tiere (Abb. 12/1) oder der autochthonen Totpopulationen (Abb. 7/2 bzw. 10/4) über alten Exemplaren entwickelt sind.

Eine noch schlechtere Sortierung ist bei den Exemplaren aus einer mit *Mytilus* und anderen Mollusken angereicherten Lage im Strand bei Koldby zu beobachten. Während des Winters 1971/72 wurde hier oberhalb der Normalhochwasser-Linie Material aufgespült, das von der vorgelagerten Wattfläche stammt und vorwiegend doppelklappige Exemplare von *Mytilus* enthält. Ihre Größenverteilung (Abb. 8/4) zeigt eine breite Streuung mit einem unscharf ausgeprägten Maximum bei 32/33 mm. Vermutlich ist das Material dieser Lage während einer einzigen Sturmflut erodiert und an der Küste abgelagert worden, und die vom Seegang transportierten Muscheln waren der Brandung nicht lange genug ausgesetzt, um besser sortiert zu sein.

Wenige Meter hinter dem Sandstrand ist bei sehr hohem Wasserstand, d. h. bei starken westlichen Winden und kräftiger Brandung, ein dichter Spülwall aufgeschüttet worden, der ausschließlich aus Einzelklappen von *Mytilus* besteht. Die Klappenlängen bilden eine Normalverteilung mit einem Gipfelwert bei 38/39 mm (Abb. 8/5), die durch eine erheblich engere Streuung der Meßwerte eine bessere Sortierung als die Probe aus dem Strand anzeigt. Die Maximallänge und der Abstieg der Größenverteilung auf der rechten Seite stimmen bei beiden Proben ungefähr überein und sind vermutlich von dem verfügbaren Klappenmaterial abhängig. Der Unterschied zwischen den Ansammlungen ist offenbar durch eine länger andauernde Brandungssortierung der zu einem Wall aufgespülten Klappen bewirkt worden, bei der die kleineren Exemplare fortgeführt wurden und der Verteilungsgipfel stärker herausgebildet worden ist. Das Fehlen von doppelklappigen Exemplaren in dieser Ansammlung ist ebenfalls ein Ergebnis der länger andauernden und besseren Sortierung.

In den Ansammlungen von *Mytilus edulis*, die sowohl Einzel- als auch Doppelklappen enthalten, wird die Streuung der Größenwerte durch die unterschiedliche Wirkung erhöht, die die sortierende Wasserbewegung auf die Einzelklappen einerseits und die doppelklappigen Exemplare andererseits ausübt. Ein am Weststrand der Geltinger Birk/Flensburger Förde im Winter 1970/71 aufgespülter Wall aus Klappen und Gehäusen von *Mytilus* ergab bei einer nach Einzel- und Doppelklappen getrennten Auswertung der Längenmessungen zwei relativ breit streuende Normalverteilungen, die sich um unterschiedliche Gipfelwerte gruppieren. Hierbei liegt das Längenmaximum der zweiklappigen Exemplare über etwa 10 mm kürzeren Individuen (Abb. 13/1) als das der Einzelklappen (Abb. 13/2).

Nachdem das Ligament verrottet ist, fallen die zweiklappigen Exemplare auseinander und sind von den Einzelklappen nicht mehr zu unterscheiden. Es ergibt sich dann eine kombinierte Größenverteilung (Abb. 13/3) mit einem mischungsabhängigen Maximum bei 32 mm Länge.

Die Untersuchung einer anderen *Mytilus*-Ansammlung, die bei Noer/Eckernförder Bucht im Februar 1971 einen locker gestreuten Spülsaum in Höhe der normalen Wasserstandslinie bildete, ergab einen noch stärkeren Unterschied zwischen den Größenverteilungen von doppelklappigen Exemplaren und Einzelklappen: Letztere zeigen durch eine breit streuende, unregelmäßige Normalverteilung mit einem undeutlichen Maximum bei etwa 35 mm eine sehr schlechte Sortierung an (Abb. 14/2). Die Größenverteilung der doppelklappigen Exemplare entspricht der einer jungen lebenden Population mit einem hohen Maximum über juvenilen Individuen (Abb. 14/1). Offensichtlich stammen sie von einer in der Nähe siedelnden *Mytilus*-Gemeinschaft und sind ohne oder fast ohne Sortierung an den Strand geworfen worden. Nach dem Zerfall der Klappen ergibt sich eine kombinierte Größenverteilung, in der die ehemals doppelklappigen Exemplare dominieren (Abb. 14/3), so daß die Struktur einer lebenden Population erhalten bleibt. Bedingt durch die weite Streuung ihrer Größenwerte haben die Einzelklappen nur einen untergeordneten Einfluß auf die Ausbildung der Größenverteilung.

Ein unerwartetes Ergebnis hatte die Vermessung von zwei Klappenansammlungen, die in der Fahrrinne der Elbe abgelagert worden sind. Die untersuchten Proben wurden 180 m querab Cuxhaven (Steubenhöft) mit einem Backengreifer aus 24 m Wassertiefe genommen. Sie bestehen aus Einzelklappen von *Mytilus edulis*, die mit Bruchschill (30—40 Gew.%) und Mittel- bis Grobsand vermischt sind. Die heilen Klappen aus der im Mai 1971 genommenen Probe besitzen eine Größenverteilung (Abb. 15/1) mit einem starken Übergewicht kleiner Klappen, die sich zu einem hohen Gipfel um ein Maximum bei 6/7 mm ordnen. Auf der rechten Seite des Größendiagramms ist eine flache Häufung größerer Exemplare mit einem undeutlichen Gipfelwert bei 36/37 mm Länge ausgebildet. Die Größenzusammensetzung der ein Jahr später an derselben Stelle genommenen Probe zeigt im wesentlichen die gleiche Form (Abb. 15/2). Auch hier ist ein hoher Gipfel über kleinen Exemplaren neben einer flachen Normalverteilung über größeren Klappen mit einem deutlicher ausgeprägten Maximum bei 38/39 mm entwickelt.

Es ist ungeklärt, welche Umstände diese Längenzusammensetzung, die der Größenstruktur einer lebenden Population angenähert ist oder ihr entspricht (vgl. Abb. 7/1), bedingt haben. Vielleicht sind in der Nähe lebende Populationen — eventuell während der Winter, die den Probenahmen vorausgegangen sind — abgestorben und in den tiefen Teil der Stromrinne umgelagert worden, ohne daß der Transportvorgang eine größenabhängige Sortierung der Klappen bewirkt hat. Eine Vermischung von zwei sortierungsbedingten Normalverteilungen erscheint weniger wahrscheinlich. Eventuell hat eine größere Senke im tiefen Teil des Flußbettes als Sedimentfalle gewirkt, das gesamte von der Strömung transportierte Schillmaterial gesammelt und dadurch eine vorausgegangene Sortierung der Klappen aufgehoben.

Die Übereinstimmung der beiden Proben beweist, daß die Ausbildung der Größenverteilung nicht auf das Zusammenwirken außergewöhnlicher Umstände zurückgeht, sondern offenbar für an dieser Stelle abgelagerte allochthone Klappenansammlungen die Regel ist.

Schlußfolgerungen

Die in der vorliegenden Arbeit dargestellten Beobachtungen an Größenverteilungen von *Mytilus edulis* erlauben eine Reihe von Aussagen, die strenggenommen nur für diese Muschel gelten, darüber hinaus aber mit hoher Wahrscheinlichkeit für einen großen Teil morphologisch ähnlicher, in gleicher Weise sessil-benthonisch lebender mariner Invertebraten angenommen werden können und daher bei einer paläontologischen Bearbeitung dieser Tiergruppen berücksichtigt werden müssen:

1. Da die Größenverteilungen lebender Populationen überwiegend durch die Höhe der Reproduktion, das Wachstum und die Sterblichkeit ihrer Mitglieder bewirkt werden, die von äußeren Bedingungen und Ereignissen stark abhängig sind, können sie sehr unterschiedlich ausgebildet sein. Neben konkav-rechtsschiefen Formen mit einem Maximum über kleinen Individuen werden mehrgipflige Ausbildungen und einheitliche Normalverteilungen über ausgewachsenen Tieren gefunden.

Unterschiedliche Größenverteilungen werden nicht nur bei Populationen beobachtet, die voneinander abweichende Biotope besiedeln; auch die Größenverteilung einer Population kann sich im Laufe der Zeit erheblich verändern. Hierbei werden neben einem periodischen Wechsel, der mit dem Jahresgang in Verbindung steht, längerdauernde allmähliche Umwandlungen der Größenstruktur beobachtet, die bei einem Teil der untersuchten Gemeinschaften auf mehrjährige Populationszyklen schließen lassen.

2. Die einmalige Ermittlung der Größenverteilung einer Population erlaubt nur sehr begrenzte Aussagen über die Faktoren, die ihre Ausbildung bewirkt haben. Reproduktion, Wachstum und Sterberaten sind erst durch wiederholte Beobachtungen zu ermitteln, die einen längeren, die Lebensdauer der Individuen überschreitenden Zeitraum umfassen.

3. Das Wachstum von *Mytilus edulis* ist von den ökologischen Bedingungen, unter denen die Tiere leben, abhängig und wird von der Größe der Individuen mehr als von ihrem Alter geregelt. Daher bestehen weder enge Korrelationen zwischen Lebensdauer und Endgröße der Individuen noch zwischen dem Altersaufbau einer Population und ihrer Größenverteilung.

4. Die Größenverteilung der autochthonen Totpopulation entspricht der lebenden Gemeinschaft nur bei einem Katastrophentod und rasch folgender Einbettung aller Individuen.

5. Da ein Großteil der kleinen, juvenilen Individuen von Muschelräubern gefressen wird, wobei die Klappen zerstört werden, sind sie in der autochthonen Totpopulation stark unterrepräsentiert oder fehlen, — auch dort, wo selektive Verdriftung der kleinen Klappen ausgeschlossen werden kann.

6. Im Normalfall bildet die Größenzusammensetzung einer allmählich angehäuften autochthonen Totpopulation eine rechtssteile oder symmetrische Verteilung über großen, ausgewachsenen Exemplaren.

7. Die Größenverteilung der autochthonen Totpopulation erlaubt grundsätzlich keine Ermittlung der Reproduktions- und Sterberaten der lebenden Gemeinschaft.

8. Das über den ausgewachsenen Exemplaren einer autochthonen Totpopulation ausgebildete Maximum der Größenverteilung markiert die von einer Mehrzahl

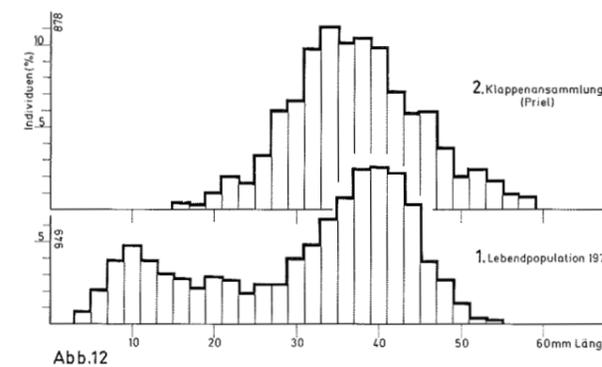
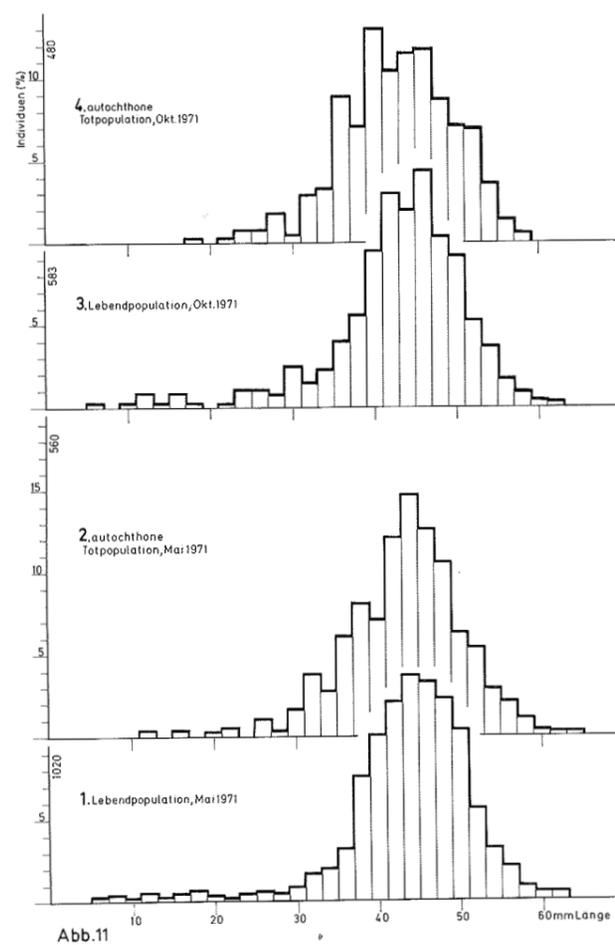


Abb. 11: Helgoland-Südhafen: Größenverteilungen von Lebendpopulation und autochthoner Totpopulation im senilen Stadium der *Mytilus*-Gemeinschaft.

Abb. 12: Helgoland-Nordhorn: Größenverteilungen von Lebendpopulation und benachbarter allochthoner Klappenansammlung.

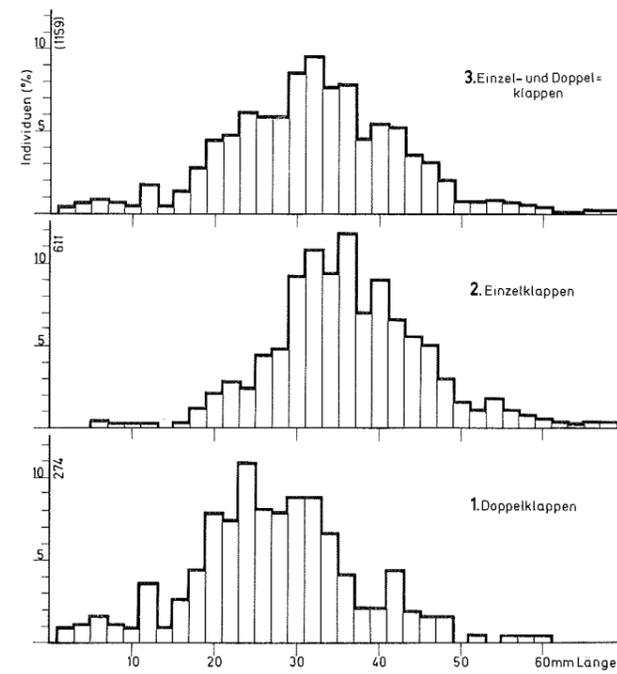


Abb. 13: Geltinger Birk: Größenverteilungen einer brandungsortierten Klappenansammlung.

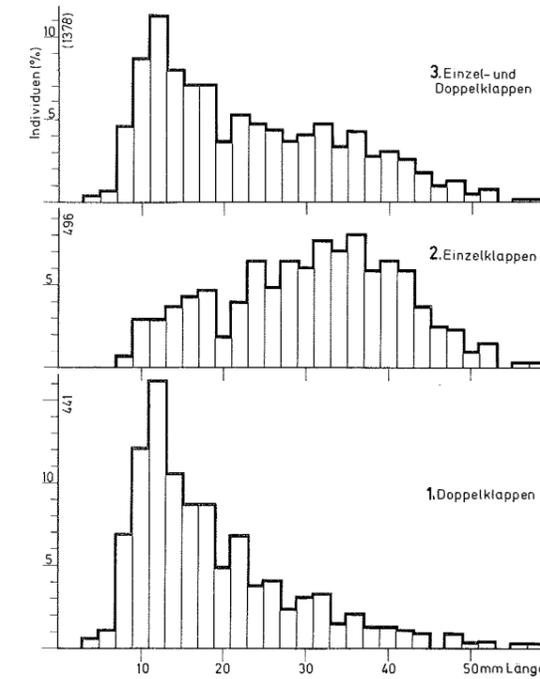


Abb. 14: Noer/Eckernförder Bucht: Größenverteilungen einer brandungsortierten Klappenansammlung.

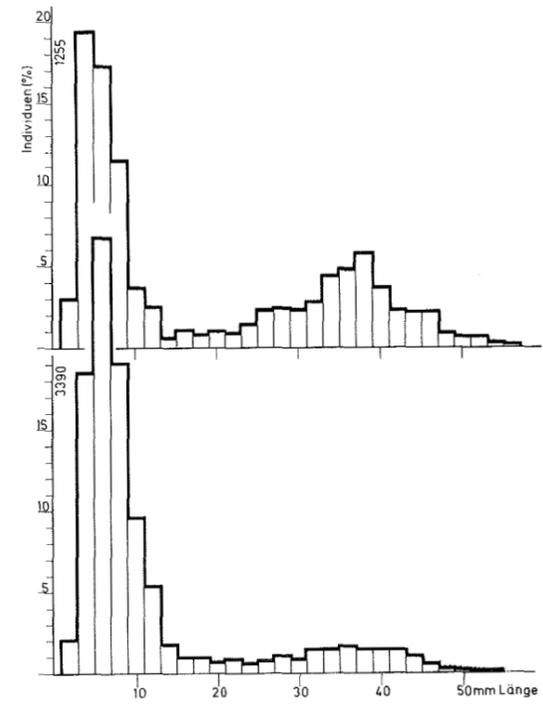


Abb. 15: Cuxhaven: Größenverteilungen von Einzelklappen-Ansammlungen aus der Fahrinne der Elbe.

der adulten Individuen erreichte Endgröße und erlaubt als „populationstypische Körpergröße“ Rückschlüsse auf die allgemeinökologischen Bedingungen des bewohnten Biotops.

9. Die Form der Größenverteilung einer Totengemeinschaft bildet kein sicheres Indiz dafür, ob es sich um eine autochthon eingebettete Totpopulation handelt, oder ob eine allochthone Ansammlung vorliegt, bei der die Struktur der ehemaligen Totpopulation durch Sortierungsvorgänge verändert worden ist.

10. Das Einzel-/Doppelklappen-Verhältnis einer Totengemeinschaft ist ebenfalls kein sicheres Indiz um zu entscheiden, ob Autochthonie oder Allochthonie vorliegt. Postmortale Ligamentauflösung und Gehäusezerfall erfolgen unabhängig von Transport, Sortierung und Einbettung. Einerseits können überwiegend doppelklappig erhaltene Exemplare transportiert und sortiert sein, andererseits können tote Individuen vor einer autochthonen Einbettung zu Einzelklappen auseinanderfallen.

Ein sicherer Hinweis auf Autochthonie ist Einbettung in Lebendstellung.

11. In der Mehrzahl der Fälle bildet die Größenzusammensetzung einer allochthonen Ansammlung eine Normalverteilung um ein sortierungsabhängiges Maximum; unter bisher nicht geklärten Ablagerungsbedingungen ergeben sich jedoch für transportierte Klappenansammlungen Größenverteilungen, die dem juvenilen Stadium lebender Populationen entsprechen.

Literatur

- ARNDT, E. A., MEYER, U., KONZAREK, M., KREUZBERG, M., LEHMITS, R., WESTENDORF, J., 1971: Untersuchungen am Pfahlbewuchs vor Kühlungsborn und Warnemünde in den Jahren 1968 und 1969. — Wiss. Z. Uni. Rostock, Math. Reihe, 1: S. 7—18, 6 Abb., Rostock.
- BÖGER, H., 1970: Bildung und Gebrauch von Begriffen in der Paläoökologie. — *Lethaia*, 3: S. 243—269, Oslo.
- BOJE, R., 1965: Die Bedeutung von Nahrungsfaktoren für das Wachstum von *Mytilus edulis* L. in der Kieler Förde und im Nord-Ostsee-Kanal. — *Kieler Meerest.*, 21: S. 81—100, 17 Abb., Kiel.
- BOUCOT, A. J., 1953: Life and death assemblages among fossils. — *Am. J. Sci.*, 251: S. 25—40, New Haven, Conn.
- BOUCOT, A. J., BRACE, W., DEMAR, R., 1958: Distribution of brachiopod and pelecypod shells by currents. — *J. Sed. Petr.*, 28: S. 321—332, Menasha.
- CRAIG, G. Y., 1953: Fossil communities and assemblages. — *Am. J. Sci.*, 251: S. 547—548, New Haven, Conn.
- CRAIG, G. Y. & HALLAM, A., 1963: Size frequency and growth-ring analyses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule*, and their paleoecological significance. — *Palaeontology*, 6, 4: S. 731—750, 10 Abb., London.
- CRAIG, G. Y. & OERTEL, G., 1966: Deterministic models of living and fossil populations of animals. — *Q. J. Geol. Soc. London*, 122: S. 315—353, 19 Abb., London.
- DEEVEY, E. S., 1947: Life tables for natural populations of animals. — *Quart. Rev. Biology*, 22: S. 283—314, Baltimore.
- FAGERSTROM, J. A., 1964: Fossil communities in paleoecology: Their recognition and significance. — *Bull. Geol. Soc. America*, 75: S. 1197—1216, New York.

- HALLAM, A., 1962: Brachiopod life assemblages from the Marlstone Rock-bed of Leicestershire. — *Palaeontology*, 4: S. 653—659, 7 Abb., London.
- HALLAM, A., 1967: The interpretation of size-frequency distributions in molluscan death-assemblages. — *Palaeontology*, 10: S. 25—42, 11 Abb., London.
- OLSON, E. C., 1957: Size frequency distributions in samples of extinct organisms. — *J. Geology*, 65: S. 309—333, Chicago.
- PERCIVAL, E., 1944: A contribution to the life history of the brachiopod *Terebratella inconspicua* SOWERBY. — *Trans. Royal Soc. New Zealand*, 47: S. 1—23, Wellington.
- RUDWICK, M. J. S., 1962: Notes on the ecology of brachiopods in New Zealand. — *Trans. Royal Soc. New Zealand*, 88: S. 327—335, Wellington.
- SCHÄFER, W., 1970: Aktuopaläontologische Beobachtungen. 9. Faunenwechsel. — *Senckenbergiana maritima*, 2: S. 85—102, 2 Abb., Taf. 1—3, Frankfurt.
- SCHÜTZ, L., 1964: Die tierische Besiedlung der Hartböden in der Schwentinemündung. — *Kieler Meeresf.*, 20: S. 198—217, Taf. 1, Kiel.
- SCHWERDTFEGER, F., 1968: Ökologie der Tiere. Demökologie. — 448 S., 252 Abb., Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- SEED, R., 1968: Factors influencing shell shape in the mussel *Mytilus edulis*. — *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 48: S. 561—584, Plymouth.
- VOGEL, K., 1959: Wachstumsunterbrechungen bei Lamellibranchiaten und Brachiopoden. — *N. Jb. Geol., Abh.* 109: S. 109—129, Stuttgart.

Manuskript eingegangen am 11. I. 1973.