

Christian Ortmann

**Energiestoffwechsel der Körbchenmuschel
(*Corbicula fluminea*)
bei offenen und geschlossenen Schalen
und ihre Schalenbewegungen im Rhein**



Cuvillier Verlag Göttingen

Energiestoffwechsel der Korbchenmuschel (*Corbicula fluminea*)
bei offenen und geschlossenen Schalen und
ihre Schalenbewegungen im Rhein

Inaugural - Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

vorgelegt von

Christian Ortmann

aus Suhl

Düsseldorf, 2003

Bibliografische Information Der Deutschen Bibliothek

Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.ddb.de> abrufbar.

1. Aufl. - Göttingen : Cuvillier, 2003
Zugl.: Düsseldorf, Univ., Diss., 2003
ISBN 3-89873-644-X

Gedruckt mit der Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

1. Berichterstatter: Prof. Dr. M.K. Grieshaber
2. Berichterstatter: Prof. Dr. C.R. Bridges

Tag der mündlichen Prüfung: 23. Januar 2003

© CUVILLIER VERLAG, Göttingen 2003
Nonnenstieg 8, 37075 Göttingen
Telefon: 0551-54724-0
Telefax: 0551-54724-21
www.cuvillier.de

Alle Rechte vorbehalten. Ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages ist es nicht gestattet, das Buch oder Teile daraus auf fotomechanischem Weg (Fotokopie, Mikrokopie) zu vervielfältigen.

1. Auflage, 2003
Gedruckt auf säurefreiem Papier

ISBN 3-89873-644-X

Meiner Familie

und

den Freunden, die man braucht,
um solche Zeiten durchzustehen

Ich danke Herrn Professor Dr. M.K. Grieshaber für die engagierte Förderung dieser Arbeit, für die stete Diskussionsbereitschaft und ganz besonders für den gewährten Freiraum bei der Entwicklung eigener Ideen und deren Umsetzung. Ihm verdanke ich aber neben vielen wissenschaftlichen Einsichten, v.a. zahlreiche schöne Stunden auf Exkursionen und, damit untrennbar verbunden, tiefe Einblicke in die höheren Weihen der Koch- und Braukunst.

Herrn Professor Dr. C.R. Bridges danke ich für die Bereitschaft zur schnellen Begutachtung der Arbeit und für die durchweg sehr freundliche Aufnahme auf dem „falschen“ Gang. Dort habe ich mich immer sehr wohl gefühlt.

Den Mitarbeitern des Institutes für Zoophysiology gilt ebenfalls großer Dank für die kritische Begleitung meiner Arbeit bei zahlreichen Diskussionen über Leben und Wirken meiner Zweischaler und das Innenleben des Kalorimeters, im besonderen Maße Dr. Jochen Koop und Dr. Bettina Zeis. Besonders wichtig ist mir, die sehr herzliche Arbeitsatmosphäre im Institut zu betonen, für die sich meine lieben Kollegen verantwortlich zeigten. So bleiben gerade von den zahllosen Exkursionen und Kongressen, neben dem ganzen Stress, viele lustige Anekdoten und unvergessliche Erlebnisse mit ihnen in Erinnerung.

Dr. Anke Borchert und Martin Ortner gebührt Dank für die vorzügliche Einweisung in die Künste der Kalorimetrie und der Respirometrie, sowie für die damit verbundene freundliche und aufmerksame Unterbringung in Rostock, bzw. Innsbruck. Auch wenn sie schon lange zurückliegen, sind mir diese Tage stets in sehr guter Erinnerung. Ebenso möchte ich mich bei Dr. Jost Borcharding bedanken für die Bereitstellung eines Dreissena-Monitors inkl. Software, sowie für die vielen Tips im Umgang mit Muscheln.

Weiterhin gilt ein besonderer Dank allen Mitarbeitern des LUA NRW, besonders der Besatzung in Bad Honnef, und der BfG in Koblenz, für die hier stellvertretend meine wichtigsten Ansprechpartner genannt seien. Harald Walter ist mir bei den wöchentlichen Fahrten nach Bad Honnef ein guter Freund geworden und Michael Hoffmann hat nicht nur vorbildlich die Muscheln in Koblenz betreut, sondern auch bei einigen Software-Problemen helfen können. In diesem Zusammenhang auch ein später Dank an Axel Schubert, der mir manche Auswertung am PC erleichtert hat.

Nicht nur finanziell wurde meine Arbeit unterstützt durch ein Stipendium der Konrad Adenauer Stiftung, sowie durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft und die HHU Düsseldorf, deren Mitarbeiter in den Werkstätten zahlreiche methodische Probleme lösten.

Meinen Eltern gehört der größte Dank für ihr uneingeschränktes und bedingungsloses Vertrauen in meine Beharrlichkeit und für die sorgenvollen Stunden, die sie während meiner Arbeit durchlitten. Sie gaben mir stets die nötige Sicherheit, diesen Weg zu Ende zu gehen.

1 Einleitung	3
Ökosystem Rhein	3
Entwicklung vom mäandrierenden Fluß zur Hauptwasserstraße in Europa	3
Erst Abwasser dann Trinkwasser: Leben mit, vom und im Rhein.....	6
Verbreitungswege der kosmopolitischen „Asian clam“ <i>Corbicula spec.</i>	9
Ihre Lebensstrategien (Life History) lassen <i>C. fluminea</i> auch im Rhein dominieren.....	11
Welchen Einfluß hat der Energiestoffwechsel und das Schließverhalten von <i>C. fluminea</i> auf die typischen Merkmale des r-Strategen: schnelles Wachstum und Reproduktion?	13
2 Material und Methoden.....	15
2.1 Versuchstiere	15
2.2 Beschaffung und Hälterung der Versuchstiere.....	15
2.3 Chemikalien	16
2.4 Präparation der Tiere und Gewinnung der Gewebeextrakte	16
2.4.1 Anaerobioseinduktion durch Stickstoffbegasung.....	16
2.4.2 Entnahme aus dem Mosselmonitor [®] oder aus dem Kalorimeter	17
2.4.3 Perchlorsäureextrakte.....	17
2.5 Messung der anaeroben Metabolite.....	17
2.5.1 Succinat	17
2.5.2 Acetat und Propionat	17
2.6 Kalorespirometrie: Die simultane Bestimmung der Wärmeproduktion (Kalorimetrie) und des Sauerstoffverbrauches (Respirometrie)	19
2.6.1 Kalorimetrie: Wärmeabgabe als Maß für die Stoffwechselaktivität.....	19
2.6.2 Respirometrie: Sauerstoffverbrauch als Maß für die Stoffwechselaktivität (indirekte Kalorimetrie).....	22
2.6.3 Versuchsaufbau.....	23
2.6.4 Versuchsprotokoll	25
2.6.5 Datenaufzeichnung und –bearbeitung.....	26
2.7 Aufzeichnung der Schalenbewegungen.....	26
2.7.1 Der Dreissena-Monitor [®] in Bad Honnef.....	27
2.7.2 Der Mosselmonitor [®]	29
2.8 Statistik	31
3. Ergebnisse.....	32
3.1 Der Energiestoffwechsel von <i>Corbicula fluminea</i>	32
3.1.1 Stoffwechselraten und Aktivitätsmuster	33

3.1.2 Stoffwechselraten und Wärmemengen.....	35
3.1.3 Spezifische Stoffwechselraten bei geöffneten und geschlossenen Schalen.....	35
3.1.4 Gewichts- und Temperaturabhängigkeit der metabolischen Raten.....	37
3.1.5 Vergleich der Stoffwechselraten aus direkter und indirekter Kalorimetrie	41
3.2 Schließverhalten der Korbchenmuschel <i>C. fluminea</i>	45
3.2.1 Schalenbewegungen von <i>C. fluminea</i> im Rhein bei Bad Honnef (Dreissena-Monitor [®]) und Koblenz (Mosselmonitor [®]).....	45
3.2.2 Schließverhalten von <i>C. fluminea</i> im Labor.....	53
3.3 Anaerober Stoffwechsel von <i>C. fluminea</i>	54
3.3.1 Anaerobe Kapazität des Stoffwechsels von <i>C. fluminea</i>	54
3.3.2 Anaerobe Metabolite bei geschlossenen Schalen und Normoxie	58
4 Diskussion	62
4.1 Intermittierender Stoffwechsel beim Öffnen und Schließen der Schalen.....	63
4.1.1 Standard Metabolic Rate (SMR) und Metabolic Depression bei <i>C. fluminea</i>	63
4.1.2 Substrat sparen bei geschlossenen Schalen?	65
4.1.3 Kosten der SMR.....	68
4.2 Schalenbewegungen von <i>C. fluminea</i> und <i>D. polymorpha</i> im Rhein	70
4.2.1 Das Phytoplankton im Rhein.....	71
4.2.2 Circadianer Rhythmus ermöglicht die effiziente Nutzung der Nahrung.....	74
4.2.3 Schalenbewegungen im Winter.....	77
4.3 Der anaerobe Stoffwechsel von <i>C. fluminea</i>	77
4.3.1 Anaerobiosekapazität von <i>C. fluminea</i>	78
4.3.2 „Selbstinduzierte“ Anaerobiose bei geschlossenen Schalen.....	78
4.3.3 Besondere Rolle des Succinat bei der Anaerobiose von <i>C. fluminea</i>	79
4.4 Einfluß des intermittierenden Stoffwechsels auf das Verbreitungspotential und Konkurrenz zu einheimischen Arten.....	81
5 Zusammenfassung	85
6 Literatur.....	87

1 Einleitung

Ökosystem Rhein

Einzig der Rhein verbindet auf seiner Fließstrecke von 1320 km die Alpen mit der Nordsee und führt dabei Wasser aus neun Staaten, nämlich aus der Schweiz, Italien, Lichtenstein, Österreich, Deutschland, Frankreich, Luxemburg, Belgien und den Niederlanden. In der Summe ergibt das ein Einzugsgebiet von ca. 170 000 km², nach Wolga und Donau das drittgrößte Europas, in dem etwa 50 Millionen Menschen leben und von denen wiederum ca. 20 Millionen auch ihr Trinkwasser aus dem Rhein bekommen (IKSR 2001). Seit Lauterborn (1916) unterteilt man den Fluß in sechs Abschnitte: den Alpenrhein (Quellen bis Bodensee), den Hochrhein bis Basel, den Oberrhein bis Bingen, den Mittelrhein bis Bonn und den Niederrhein bis zur Teilung im Deltarhein, im wesentlichen Waal, Lek und IJssel.

Entwicklung vom mäandrierenden Fluß zur Hauptwasserstraße in Europa

Im Laufe der Jahrhunderte unterlag der Rhein zahllosen anthropogenen Eingriffen, diente er doch seit jeher zur Wasserver- und -entsorgung, zum Fischfang, als Transportweg und zur Freizeitgestaltung seiner Anwohner, was heute besonders in den Ballungsräumen eine große zusätzliche Belastung darstellt. Noch immer zeugen viele Ruinen entlang des Rheins von seiner frühen Besiedlung durch die Römer, z.B. in Straßburg, Mainz, Köln und Xanten; die Überreste des Limes entlang des Rheins dokumentieren seine Funktion als damaligen Grenzfluß zu den Germanen im Osten (Tümmers 1994). Seit dieser Zeit wuchsen die Siedlungen entlang des Rheins zu immer größeren Orten und Städten, und mit ihnen deren Ansprüche an den Fluß. Neben dem enorm steigenden Bedarf an Wasser, bzw. Beseitigung des Abwassers, traten auch immer mehr die Probleme des Hochwasserschutzes in den Vordergrund, denn der ehemals frei mäandrierende Rhein mit seinem vielfach wechselnden Verlauf ließ lange keine sichere Bebauung und Bewirtschaftung seiner Ufer zu. Erste Durchstiche von Rheinschlingen am Niederrhein zwischen dem 14. und 17. Jh. zeugen zwar vom Gestaltungswillen der Anwohner, fielen aber immer wieder der Dynamik des Stromes zum Opfer (Hailer 1982). Nachdem 1740 ein katastrophales Hochwasser alle Deich- und Wehrbauten, zwischen Duisburg und Schenkenschanz wegpülte, plante Friedrich II. erstmals weitergehende Eingriffe in den Verlauf des Rheins. Mit Hilfe niederländischer Wasserbauer setzte Friedrich der Große schließlich diese frühen Pläne um, deren wesentlichen Merkmale die Beseitigung der Flußinseln, sowie die Befestigung der Ufer mittels Buhnen waren (Berger 1975; Bürger 1926). Buhnen, damals noch völlig unbekannt, haben sich als Methode zur Uferbefestigung bis heute erhalten. Mitte des 18. Jahrhunderts begann also der kontinuierlich fortschreitende Umbau des

Flussbettes, den Tittizer und Krebs (1996) in vier Phasen unterteilen. Der größte und bekannteste Eingriff der ersten Ausbauphase (1815 bis 1900) war die Regulierung des Oberrheins nach den Plänen Johann Gottfried Tullas Anfang des 19. Jh. (Kinzelbach 1972).



Abb. 1.1: Karte des Rheinverlaufs von Neuenburg bis Sondersheim mit den von Tulla 1817 begonnenen Durchstichen und „Rectificationen“ (Genera llandesarchiv Karlsruhe aus Tümmers 1994).

Vor allem Durchstiche an den Mäanderhälsen sollten gemäß seiner „Rhein Rectification“ den Lauf des Rheins zwischen Basel und Worms um 23 % von 354 km auf 273 km verkürzen, das Grundwasser fallen und die Hochwässer schneller abfließen lassen. Einiger Widerstände zum Trotz begannen 1817 die Arbeiten zu den ersten Durchstichen (Abb. 1.1), der Abschluß dieser einschneidenden Begradigungen des Oberrheins ließ aber noch bis 1879 auf sich warten (Honsell 1885). Aber auch im Alpen- und im Hochrhein wurde im 19. Jh. der Verlauf des Rheins vehement verändert. Neben zunehmender Kanalisierung zum Schutz der Anwohner trat immer mehr die Energiegewinnung für die aufkommende Industrialisierung in den Vordergrund. Um die Wasserkraft des Rheins nutzbar zu machen, wurde besonders der Hochrhein an zahlreichen Wehren aufgestaut (Tittizer & Krebs 1996).

In den Ausbauphasen 2 (1900 – 1945) und 3 (1945 – 1975) wurde dieser Weg konsequent fortgesetzt, weitere Wehre und Staustufen lieferten der prosperierenden Industrie dringend benötigte Energie. So wandelte sich der schnellfließende Hochrhein zwischen 1895 und 1965 durch zahlreiche Aufstauungen zu einer „Wassertreppe“ mit der gut 70 % seines Gefälles zwischen Schaffhausen und Basel zur Energiegewinnung nutzbar wurden (Friedrich & Schulte-Wülwer-Leidig 1996). Schleusen, Staustufen und fortschreitende Begradigung mit

begleitender Uferbefestigung, v.a. im Oberrhein, sowie begleitende Kanäle (Grand Canal d'Alsace, besser bekannt als Rheinseitenkanal), machten den Fluß bis kurz hinter Basel schiffbar. Seit 1975, also in der 4. Ausbauphase, dominiert wieder der Hochwasserschutz, da aufgrund des permanenten Ausbaus der Fließrinne zur Fahrrinne den schnell auflaufenden Hochwasserwellen die notwendigen Überflutungsflächen fehlen (Tittizer & Krebs 1996).

Diese strukturellen Eingriffe in den Verlauf des Rheins, die bereits die Tulla'sche Korrektur einleitete, hatten dramatische Folgen für das Ökosystem Rhein: Verminderung der natürlichen Auen- und Überflutungsflächen, Verlust von Inseln und Kiesbänken, Sohlenerosion des Flussbettes und Abfall des Grundwasserspiegels (Tittizer & Krebs 1996), um nur die wichtigsten zu nennen. Auch ohne die begleitende Verschlechterung der Wasserqualität hätte sich die Tier- und Pflanzenwelt erheblich verändert. Das fallende Grundwasser und die ausbleibenden Überschwemmungen ließen viele Auen und Altarme verlanden und machten sie stattdessen landwirtschaftlich nutzbar, so daß sich die natürliche Auenlandschaft zur Kulturlandschaft wandelte, die dann später vielfach der wachsenden Industrie, Siedlungen oder dem Verkehr weichen mußte. Mit dem Verlust der Niedrigwasserbereiche, der Kiesbänke und der Inseln vieler Auen gingen auch große Teile der auentypischen Fauna und Flora verloren. Nachdem einige große, waldbewohnende Säuger, wie Elch, Ur, Bär und Edelhirsch bereits der Rodung der Auwälder im Mittelalter zum Opfer fielen (Lauterborn 1917), raubte nun der Ausbau des Rheins und seiner Nebenflüsse mit Wehren und Staustufen den Wanderfischen den Lebensraum. Den zum Laichen aufsteigenden Lachsen und Meerforellen, einstmals als Brotfische der Rheinfischer wenig geachtet, blieb der Weg versperrt. So gingen die Lachsfänge drastisch zurück, von über 100000 im Jahr 1885 auf ca. 45000 im Jahr 1915. 1935 wurden nur noch unbedeutende Mengen Lachs gefangen und kurz nach dem Ende des Krieges (1945 – 1950) kam der Lachsfang im Rhein dann gänzlich zum Erliegen, die Lachspopulation des Rheins war ausgestorben (Neumann 1994; Tittizer & Krebs 1996). Außer dem Lachs (*Salmo salar*), der gern als Leitspezies genannt wird, teilten alle übrigen anadromen Fische sein Schicksal, so daß die Bestände der Meerforelle (*Salmo trutta trutta*), des Meerneunauges (*Petromyzon marinus*), des Flussneunauges (*Lampetra fluviatilis*), des Maifischs (*Alosa alosa*) und der Finte (*Alosa falax*) im Rhein ebenfalls einbrachen (Tittizer & Krebs 1996; Otto & Weibel 1999). Der Stör (*Acipenser sturio*) dagegen verdankt seine Ausrottung der maßlosen Überfischung bereits zur Jahrhundertwende und wurde seit 1920 in deutschen Flüssen nur noch vereinzelt gefangen (Lozán 1990). Aber auch für viele andere Fischarten des Rheins litten unter dem Verlust der Auen, sie verloren mit ihnen viele Laichplätze, Lebensräume für die Jungfische und Rückzugsflächen bei Hochwässern (Neumann 1994; Otto & Weibel 1999).