

143561  
bel

*Hydrobia ulvae* PENNANT  
und  
*Hydrobia ventrosa* MONTAGU  
als Wirte larvaler Trematoden

(Eine ökologische Untersuchung)

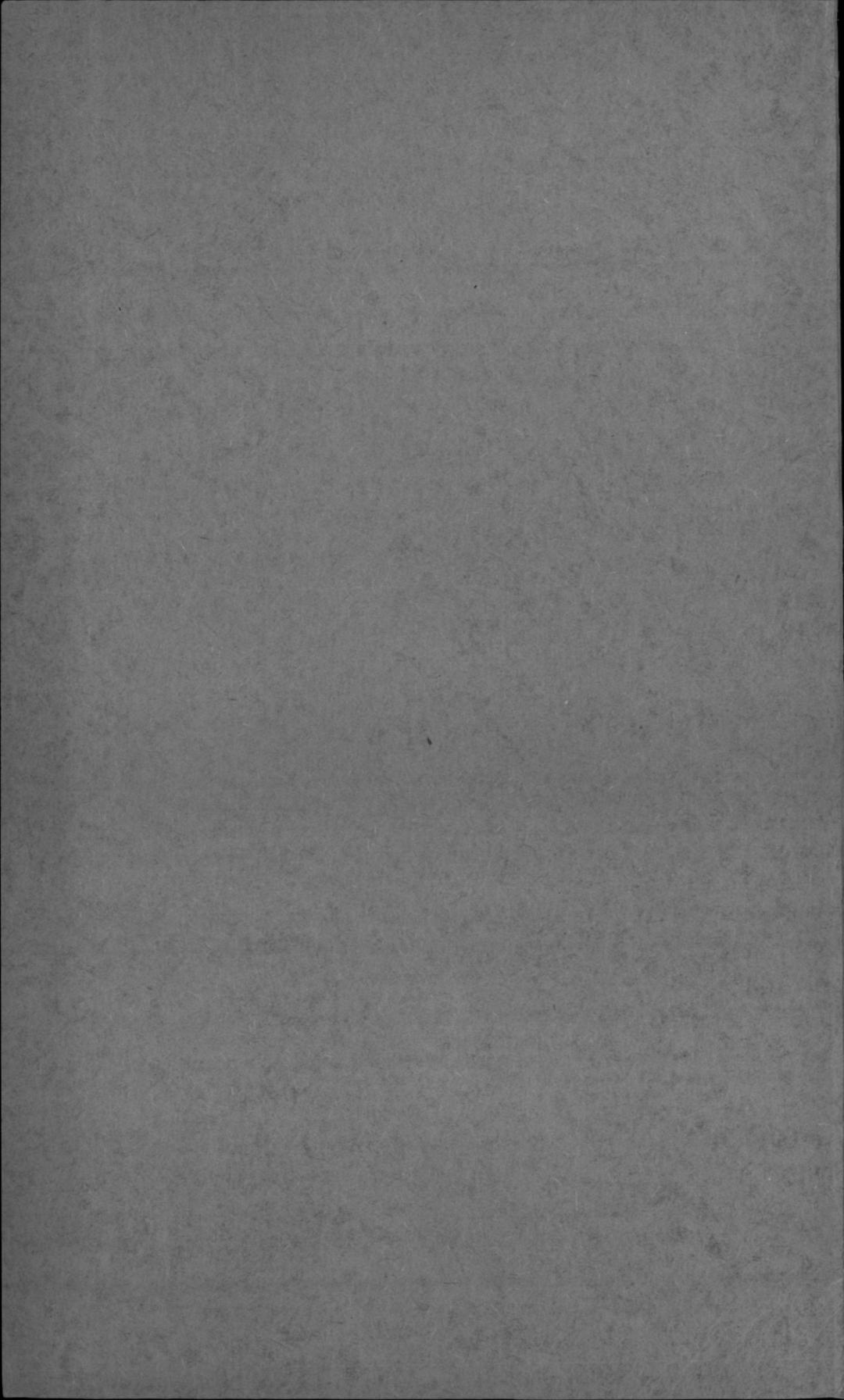


Inaugural-Dissertation  
zur  
Erlangung des Doktorgrades  
der Naturwissenschaftlich-Philosophischen Fakultät  
der Universität Giessen

vorgelegt von  
FRIDERUN ANKEL  
aus  
Krofdorf Kreis Wetzlar

Sonderdruck aus  
Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren. bd. 124, 1962

MAR. BIOL. LAB.  
HELSINGØR  
CONTRIBUTION NO. 6



***HYDROBIA ULVAE* PENNANT UND  
*HYDROBIA VENTROSA* MONTAGU ALS WIRTE  
LARVALER TREMATODEN**  
EINE ÖKOLOGISCHE UNTERSUCHUNG

Von FRIDERUN ANKEL  
(Marinbiologisk Laboratorium, Helsingør, Danmark)

**Inhaltsübersicht**

	Seite
A. Einleitung und Fragestellung .....	2
B. Biotope, Material und Methoden .....	3
I. Biotope .....	3
II. Material .....	12
III. Methoden .....	12
C. Eigene Beobachtungen .....	14
I. Die Zwischenwirte .....	14
1. Die Unterscheidung der beiden <i>Hydrobia</i> -Arten .....	14
2. Eiablage .....	23
3. Lebensdauer .....	24
II. Die Parasiten .....	26
1. Übersicht .....	26
2. Wirtsauffindung .....	26
3. Prozentuale Anteile der mit Trematodenlarven befallenen Hydrobien an der Population .....	28
4. Morphologie und Verhalten der Trematodenlarven .....	30
III. Wechselwirkungen zwischen Parasiten und Zwischenwirten .....	59
1. Prozentuale Anteile befallener Hydrobien an den Populationen der unter B I beschriebenen Biotope .....	60
2. Verteilung der verschiedenen Arten von Trematodenlarven auf die einzelnen Fundstellen .....	62
3. Verteilung der Larven-Arten auf die Grössengruppen und auf die Geschlechter der Hydrobien .....	68
4. Verteilung aller Trematodenlarven der einzelnen Arten auf die Grössen- gruppen der Zwischenwirte .....	75

5. Sitz der Parasitenlarven innerhalb des Zwischenwirskörpers — mögliche Schädigung des Wirtes und deren Auswirkungen.....	77
6. Deutungsversuch .....	85
7. Liste adulter Trematoden .....	87
Zusammenfassung .....	89
Summary .....	91
Literaturverzeichnis .....	93

---

### A. Einleitung und Fragestellung

Im Lebenskreis digenetischer Trematoden sind Mollusken als Zwischenwirte häufig. Seit LEUCKART 1882 den Generations- und Wirtswechsel von *Fasciola* beschrieben hatte, wurden zahlreiche Abhandlungen über Larven und adulte Formen, über Wirtswechsel und Schadwirkungen veröffentlicht.

Die Kenntnisse, die aus marinen Gebieten vorliegen, aber sind weit geringer als die Arbeiten über Larvenstadien digenetischer Trematoden aus Mollusken und anderen Invertebraten des Süßwassers. Jüngere Untersuchungen aus marinen Bereichen liegen im europäischen Raum vor allem aus England und neuerdings Finnland vor. MARIE V. LEBOUR (1907b, 1912, 1914, 1916, 1917, 1918), GWENDOLEN REES (1931, 1932, 1934, 1939, 1957), MIRIAM ROTHSCHILD (1935a, 1935b, 1936a, 1936b, 1936c, 1938a, 1938b, 1938c, 1938d, 1938e, 1939a, 1939b, 1939c, 1940, 1941a, 1941b, 1941c, 1942 und 1952), sowie BO-J. WIKGREN für Finnland (1952/53, 1953, 1956, 1957) haben zur Lösung vieler Probleme und zu neuen Erkenntnissen beigetragen. Mehrere Autoren haben immer wieder darauf hingewiesen, dass *Hydrobia ulvae* PENNANT und *Hydrobia ventrosa* MONTAGU stark von larvalen Trematoden befallen sind. (ROBSON 1922, LINCKE 1934, KRULL 1936, BONDENSEN & KAISER 1949). Die Arbeiten von MIRIAM ROTHSCHILD befassen sich fast ausschliesslich mit den Larven digenetischer Trematoden aus *Hydrobia ulvae* PENNANT. (ROTHSCHILD 1936b, 1936c, 1938d, 1939b, 1940, 1941a, 1941b).

MIRIAM ROTHSCHILD'S Problemstellungen und die Kenntnis um weitverbreitetes Vorkommen der beiden *Hydrobia*-Arten in dänischen Gewässern sowie das mangelnde Wissen um die Trematoden-Fauna dieser marinen Gebiete wurden der Anlass zu der vorliegenden Arbeit.

Prof. Dr. GUNNAR THORSON, Helsingør, gab die Anregung, diese Untersuchungen zu unternehmen.

Sowohl die beiden Zwischenwirte, als auch die Trematoden, sowie die Beziehungen der Letzteren zu den Ersteren bergen eine Menge bisher

ungelöster Fragen. Die Artunterscheidung der beiden nahe verwandten Prosobranchier — deren Vorkommen zwar nicht zusammenfällt, sich aber in weiten Bereichen überschneidet — macht Schwierigkeiten. Die Verbreitung der beiden Arten ist sowohl horizontal als auch vertikal sehr weit.

Eine ungewöhnliche Variationsbreite des Schalenbaues wurde vielfach beobachtet und diskutiert und als Folge des Befalles mit larvalen Trematoden gedeutet. „Riesenwachstum“ der Hydrobien wurde auf die gleiche Ursache zurückgeführt (ROTHSCHILD 1936c, 1938d, 1939b, 1941a, 1941c; BOETTGER 1952, 1956; LINKE 1939; MUUS 1957).

Die weite Verbreitung der beiden Zwischenwirtarten erschwert eine Begrenzung und damit ein Erkennen der als Endwirte in Frage kommenden Vertebraten. Die Frage ob und von wem die beiden Prosobranchier regelmässig als Nahrung aufgenommen werden, muss gestellt werden (MADSEN 1954; DEAN 1904; CARPENTER 1940; HERTLING 1928).

Die „angrenzende“ Fauna adulter Trematoden muss auf ihre Artenzahl und Wirte untersucht werden. Die Zahl der Larvenarten digenetischer Trematoden, die die Hydrobien regelmässig als Zwischenwirte benutzen, ist zu bestimmen. Beziehungen, die zwischen Endwirt, Infektion und Wirt bestehen können, gilt es zu erkennen und Regelmässigkeiten zu definieren.

Ich danke dem Rask-Ørsted-Fond, Kopenhagen, für ein Stipendium und die Finanzierung des Druckes dieser Arbeit. Das Stipendium ermöglichte mir den Aufenthalt am Marinbiologischen Laboratorium der Universität Kopenhagen in Helsingør.

Alle Figuren nach Originalzeichnungen von FRIDERIK ANKEL, Karten umgezeichnet nach verschiedenen Vorlagen.

## B. Biotope, Material und Methoden

### I. Biotope:

Untersucht wurde Material aus neun Biotopen (MARSHALL 1889; JOHANSEN 1918; MORTENSEN 1922; THAMDRUP 1935; LARSEN 1936; WOHLENBERG 1937; MÜLLER, 1957). Acht liegen innerhalb dänischer Gewässer, fünf gehören zu den Watt- und Küstengebieten der Halbinsel Jütland, drei zu den Fjordgebieten und Küsten der Insel Seeland, und ein Biotop liegt an der südlichen Westküste Schonens (Südschweden) (Fig. 1). Fünf Fundstellen (Halbinsel Jütland) haben Tiefen bis zu einem Meter, vier liegen innerhalb von Fjorden und Estuaren, eines an der offenen Kattegattküste. Zwei Biotope auf Seeland sind ebenfalls extrem flach: eines im innersten Isefjord, das andere an der westlichen Øresund-Küste. Zwei der Fundorte im Øresund haben Wassertiefen zwischen 6 bis 8 m.

Dänemark hat bei einer Fläche von fast 43.000 qkm eine Küstenlinie von fast 6.000 km. Weite Wattgebiete, Estuare, Fjorde und Haffs bieten sich mit vielen

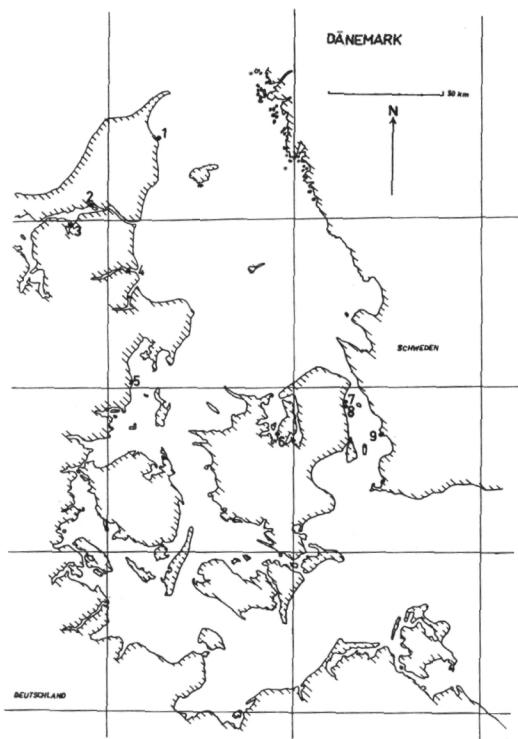


Fig. 1. Karte von Dänemark, Biotope 1–9 von Norden nach Süden verzeichnet. Maßstab – 50 km. Map of Denmark, loc. 1–9 signed from North to South. Scale – 50 km.

speziellen Problemen für den Meeresbiologen an. Ihre Gegebenheiten sind für vergleichende Untersuchungen innerhalb verschiedener, einander ähnlicher Biotope geeignet. Fig. 1.

Im Folgenden sollen die verschiedenen ökologischen Verhältnisse der Biotope gekennzeichnet werden.

### 1) Rønnerne.

Drei km nördlich Frederikshavn, Jütland (siehe Fig. 1; 1). Ein schmales Sandwatt, um zwei flache Inseln, die dem Festland in etwa 30 m Entfernung vorgelagert sind.

Das Wattgebiet ist der schwachen ( $\pm 50$  cm) Tide ausgesetzt und liegt bei Ebbe unter bestimmten Westwindsituationen trocken. Der Zu- und Abfluss des Wassers führt zu starken Strömungen und teilweise zu Prielbildungen, die aber, der geringen Grösse des Wattes entsprechend, nicht mit den Prielen der deutschen Nordseeküstengebiete zu vergleichen sind. Das Watt ist je nach Richtung und Stärke des Windes, dem Wellenschlag ausgesetzt. Das gesamte Wattgebiet umfasst etwa 0,9 qkm.

Wir finden nur *Hydrobia ulvae*. Starke Anhäufungen treten an den Priel- und Wattinnenrändern auf; hier werden die Hydrobien oft zu Bänken mit Schichtdicken bis zu 5 cm zusammengetrieben (vgl. ANKEL 1929).

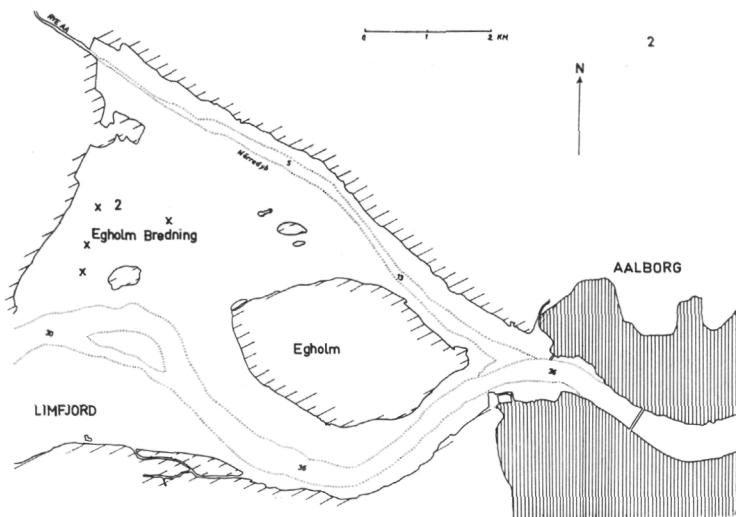


Fig. 2. Biotop 2, Egholm Bredning, Limfjord, Jütland.

Hauptbegleitformen: *Corophium volutator*, *Pygospio elegans*, *Nereis virens*, *Arenicola marina*, *Cardium edule*, *Macoma baltica*, *Littorina littorea*, *Littorina rudis*. Pflanzen: *Zostera marina*, *Ulva lactuca* und *Fucus serratus* in geringer Menge. Salzgehalt: durchschnittlich 24 ‰. Fischbrut und zahlreiche Vögel.

### 2) Egholm Bredning (Bredning = Haff, Fig. 2).

5 km westlich Ålborg, an der Nordflanke des Limfjordes (MUUS 1958).

Dieses Haff, die nördlichste Ausbuchtung des heutigen Limfjordes umfasst etwa 15 qkm an Fläche, mit einer durchschnittlichen Wassertiefe von 20 cm. Das gesamte Gebiet ist am Verlanden und wird mehr und mehr eingeengt. Der Boden ist feinsandig bis schlickig, die Vegetation gering. Dieses Gebiet scheint besonders günstige Bedingungen für das Gedeihen der Hydroben zu bieten; es konnten sehr viele, ungewöhnlich grosse und gesunde, Hydroben beobachtet und gesammelt werden. 52 % *Hydrobia ulvae*, 48 % *Hydrobia ventrosa*.

Seevögel aller Art, Fischbrut.

Salzgehalt 12–18 ‰, wahrscheinlich bis zu 24 ‰ (MUUS). Hauptbegleitformen: *Corophium volutator*, *Littorina littorea*.

### 3) Sebbersund und Nibe Bredning (Fig. 3) an der Südflanke des Limfjordes (COLLIN, 1884; GRØNTVED u. ST. NIELSEN 1957; MUUS 1958).

Der Sebbersund hat eine durchschnittliche Tiefe von ca. 1,5 m. Starker Algenbewuchs auf dem grobsandigen bis steinigen Boden. Fast ausschliesslich Tiere der Art *Hydrobia ulvae* (93 %).

Nibe Bredning schliesst sich an die nördliche Verengung des Sebbersundes an und weitet sich nach dem Limfjord zu aus. Bodenbeschaffenheit: ähnelt der von Egholm Bredning; die durchschnittliche Tiefe beträgt etwa 0,8 m.

Winde und Süßwasserzuflüsse sowie von den Eingängen des Fjordes her bewirkte Niveauänderungen bedingen mehr oder weniger starke Strömungen.

Hauptbegleitformen: *Littorina littorea*, *Littorina rufa*, *Rissoa membranacea*, *Cardium edule* und besonders in Nibe-Bredning *Retusa truncatula* (Brug.), daneben Crustaceen, Polychaeten sowie Fische und Fischbrut.

Durchschnittlicher Salzgehalt: Sebbersund 10–15 ‰, Nibe-Bredning 15–27 ‰. Zahlreiche Seevögel. Innerhalb des Sebbersundes starke Algenvegetation. In Nibe-Bredning finden sich an strömungsgeschützten Stellen Vegetationsinseln. Hauptsächlich *Ulva lactuca*, *Enteromorpha* spec., *Fucus serratus* und *Zostera nana*.

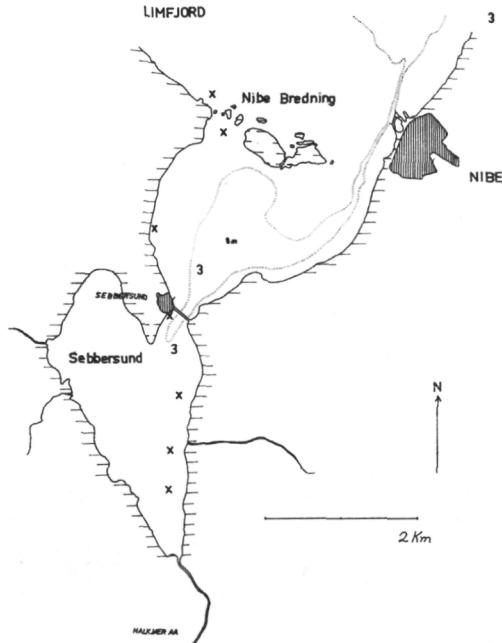


Fig. 3. Biotop 3, Sebbersund und Nibe Bredning, Limfjord, Jütland.

#### 4) Mariager Fjord (Fig. 4), Ajstrup Bugt (MUUS 1956).

40 km südlich der Stadt Ålborg, Länge 34 km, Ostküste Jütlands. Die äusseren Buchten des Fjordes sind Fundorte für Hydrobien beider Arten. Bodenbeschaffenheit: feine Sandböden, Mudd bis Schlammgrund und das gesamte Gebiet ist, mit Ausnahme der Fahrtrinne, mit starker Vegetation bedeckt. Die Strömung ist innerhalb der Tiefenrinne beträchtlich. Durchschnittliche Wassertiefe: 1 m. Fauna und Flora entsprechen etwa der des Sebbersundes. *Retusa* wurde nicht beobachtet. 62 % *Hydrobia ulvae*, 38 % *Hydrobia ventrosa*. Salzgehalt: 10 ‰ bis 24 ‰, Mittel: 18 ‰. Vögel und Fischbrut.

#### 5) Kysing Fjord (Fig. 5).

15 km südlich von Århus, etwa 4 km lang, typisches Beispiel für ein Estuar (MUUS 1957).

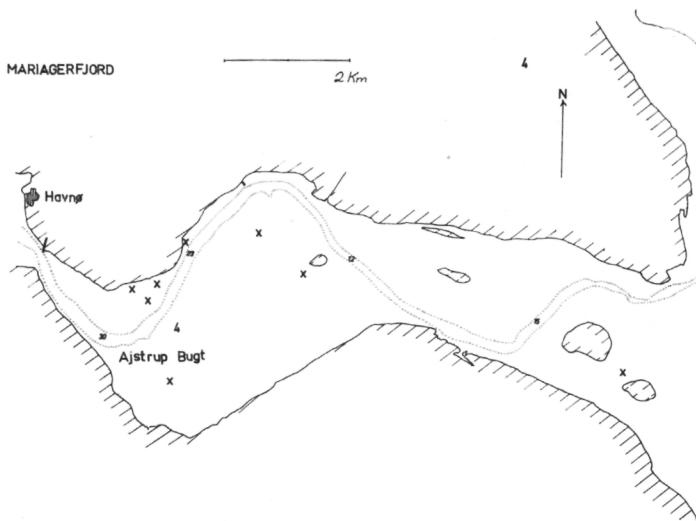


Fig. 4. Biotop 4, Ajstrup Bugt, Mariagerfjord, Jütland.

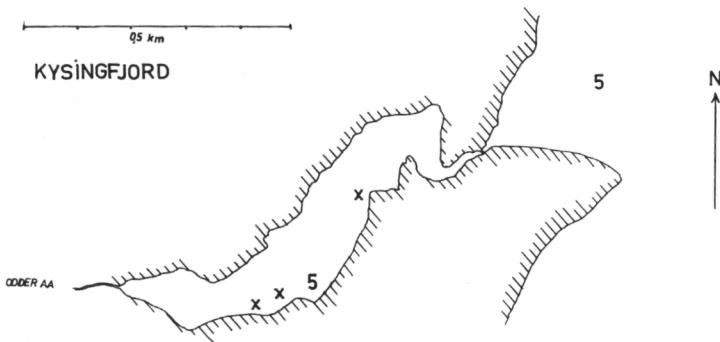


Fig. 5. Biotop 5, Kysingfjord, Jütland.

Durchschnittliche Wassertiefe: 0,6 m, sandiger bis muddiger Boden, stellenweise dichte Vegetation (*Zostera nana*, *Ulva lactuca*, *Ruppia* spec.).

Die Hydrobien finden sich hauptsächlich in den südlichsten Partien des Estuars innerhalb einer vegetationsreichen Zone. *Hydrobia ulvae* und *Hydrobia ventrosa* (auch *Potamopyrgus jenkinsi*, nicht berücksichtigt), bis zu 95 % *Hydrobia ventrosa*. Hauptbegleitformen: *Littorina saxatilis*, *Cardium edule*, *Nereis diversicolor* und *Corophium* spec. (Näheres siehe MUUS 1957).

Am südlichen Fjordrand liegt ein Vogelschutzgebiet; die Vogelfauna ist infolgedessen reich.

Fischarten: (*Pleuronectes flesus*, *Pleuronectes platessa*, *Zoarces viviparus*, *Gobius* spec., *Belone vulgaris*, *Cottus scorpius*), auch Jungfische.

Salzgehalt: 21–24 ‰.

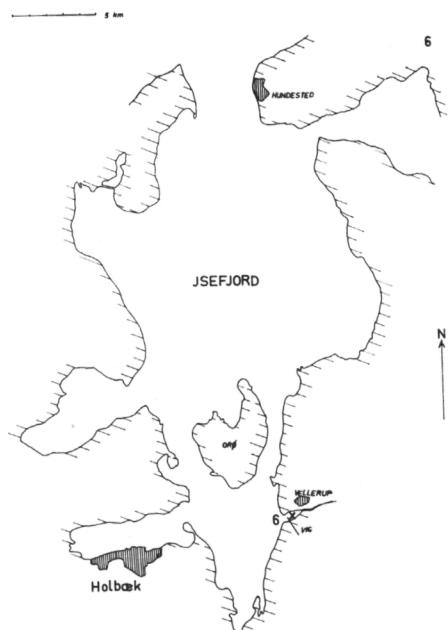


Fig. 6. Isefjord, Seeland, Biotop 6: Vellerup Vig.

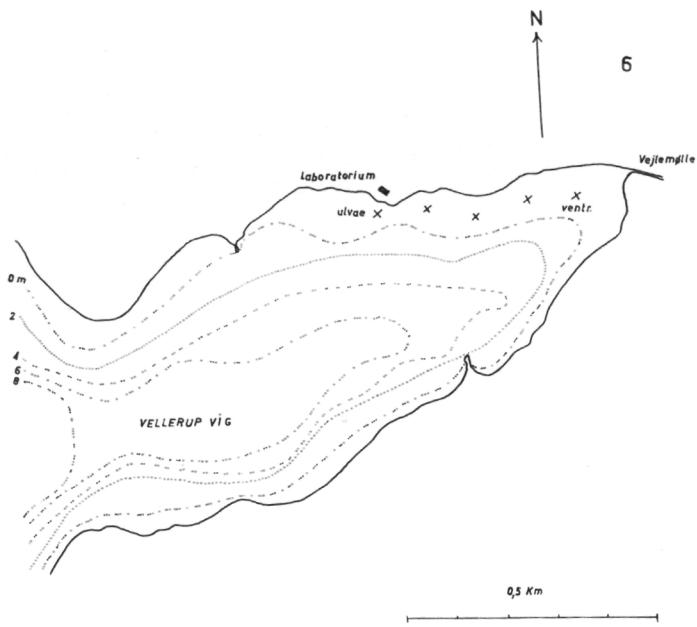


Fig. 7. Biotop 6, Vellerup Vig.

6) Vellerup Vig, Vig-Bucht (Fig. 6 und 7). Insel Seeland, Südostteil des Isefjordes (RASMUSSEN 1958).

Vellerup Vig ist etwa 1,5 km lang, an ihrer breitesten Stelle ca. 1 km breit, gegenüber dem Holbæk Fjord. Die Bucht ist an ihren Rändern flach — im Durchschnitt 0,5 m — und fällt nach ihrer Mitte zu plötzlich steil bis zu einer Tiefe von 10 m ab. Die Wasserbedeckung ist von der herrschenden Windrichtung abhängig. Beschaffenheit des Bodens: grob-sandig bis steinig, Vegetation gering: *Fucus serratus*, *Zostera nana*.

Begleitformen: *Rissoa membranacea*, *Littorina littorea*, *Littorina saxatilis*.

Mehrere Fischarten (siehe Kysing Fjord), Seevögel.

57 % *Hydrobia ventrosa*, 43 % *Hydrobia ulvae*. Die Besiedelung beginnt im geringeren Salzgehalt mit *Hydrobia ventrosa*. Mit zunehmender Salinität kommt *Hydrobia ulvae* hinzu, *Hydrobia ventrosa* nimmt ab, um schliesslich ganz zu verschwinden und einer reinen *Hydrobia ulvae*-Population Platz zu machen.

Salzgehalt: 10–20 ‰.

7) Nivaa Bugt (Fig. 8).

Ostküste Seelands, Westrand des Øresundes.

Weit und flach, fein, Sand bis Mudd. Mittlere Tiefe: 0,4 m, Algenvegetation gering.

7 und 8

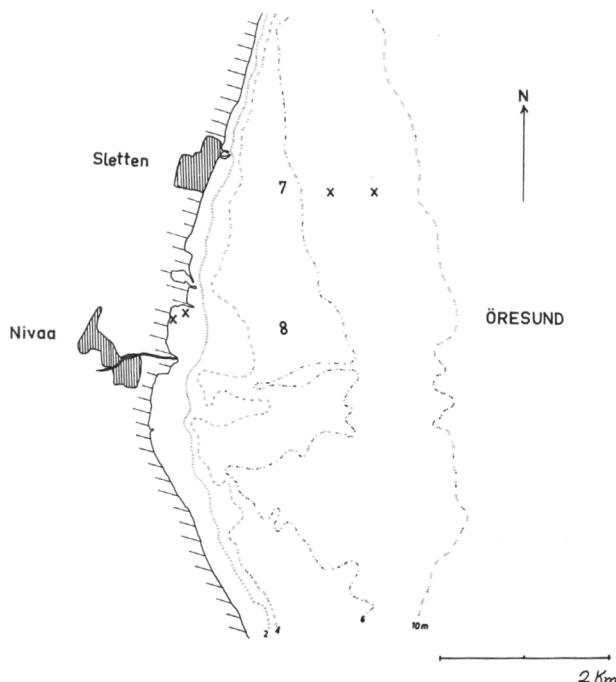


Fig. 8. Biotope 7 und 8, Sletten und Nivaa Bugt, Øresund.

Fischbrut, Plattfische und *Belone vulgaris*. Die Bucht dient Vögeln als Ruheplatz und Futterfundstelle. Salzgehalt: 5 und 15 ‰.

75 % *Hydrobia ventrosa*.

Hauptbegleitformen: *Corophium volutator*, *Rissoa membranacea*, *Littorina littorea* und *Littorina rufa*, *Cardium edule*, *Idothea viridis*, *Crangon vulgaris*, *Sphaeroma rugicauda*.

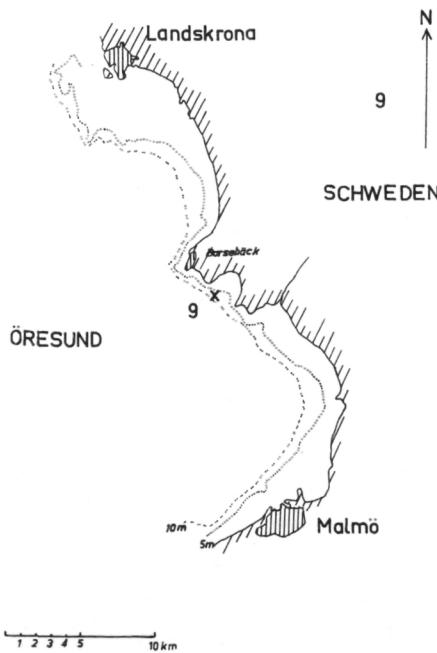


Fig. 9. Biotop 9, Barsebäck Bugt, Øresund.

#### 8) Sletten — Øresund (Fig. 8).

Wenige Kilometer südlich Helsingør, Ostküste Seelands, in Höhe des Ortes Sletten, Tiefe acht Meter, reiche Besiedelung mit *Hydrobia ulvae*. Wir haben hier sandigen bis steinigen Grund und eine dichte Vegetation von *Polysiphonia elongata*, *Polysiphonia spec.*, sowie etwas *Zostera marina*. Begleitformen: *Lacuna divaricata* FABR., *Rissoa membranacea* J. ADAMS, *Rissoa albellula* LOVÉN, *Littorina saxatilis* var. *tenebrosa*, *Brachystomia ambigua* (MATON & RACKETT), *Cardium exiguum* juv., *Asterias rubens* juv. und *Jaera spec.* Sicher finden sich einige im Sund vorkommende Fischarten hier. Salzgehalt: über 20 ‰ und kann bis zu 24 ‰ ansteigen. Nur Hydrobien der Art *Hydrobia ulvae*.

#### 9. Barsebäck Bugt (Fig. 9).

Bucht Ostküste Øresund, Westküste Schonens, zwischen Barsebäckshamn und Vikhög, 15 km südlich Landskrona.

Boden grob bis fein sandig, Vegetation dicht: *Zostera marina*, *Ulva lactuca*, *Fucus vesiculosus*.

Hydrobien zusammen mit Vegetation aus 8–10 m Tiefe. 100 % *Hydrobia ulvae*, Begleitformen: *Rissoa membranacea*, Junge *Cardium edule*, *Littorina saxatilis*, *Idothea viridis*, *Crangon vulgaris*, Salzgehalt: 20 ‰ bis 22 ‰.

Betrachten wir die acht Fundstellen vergleichend, so finden wir gemeinsame Eigenschaften und andere, die sie voneinander trennen; nach äusserlichen Gesichtspunkten lassen sich die Biotope — wenn wir Barsebæk Bugt und Sletten als „Tiefen“-Stationen ausser Betracht lassen — in zwei Gruppen einteilen:

- I. Sebbersund + Nibe Bredning, durchschnittliche Tiefe 1,15 m (1,5/0,8)  
 Ajstrup Bugt, Mariager Fjord, durchschnittliche Tiefe ..... 1,0 m  
 Vellerup Vig, durchschnittliche Tiefe ..... 1,0 m  
 (nur bis zum Rand des steilen Tiefenabfalls).

Durchschnittliche Tiefe: 1,0 m, Algenvegetation stark, Teile in sich geschlossener mariner Binnensysteme oder Fjorde. Letzteres trifft auch für Egholm Bredning und Kysing Fjord zu, andere Bedingungen aber verweisen sie in die Gruppe:

- II. Rønnerne, durchschnittliche Tiefe ..... 0,5 m  
 Nivaa Bugt, durchschnittliche Tiefe ..... 0,4 m  
 Egholm Bredning, durchschnittliche Tiefe ..... 0,2 m

Kysing Fjord; durchschnittliche Tiefe des Fjordes 0,6 m, das *Hydrobia*-Material aber stammt aus dem inneren Südteil des Fjordes mit einer Durchschnittstiefe von 0,1 – 0,3 = 0,2 m.

Egholm Bredning und Kysing-Fjord sind geschlossene Biotope, Rønnerne und Nivaa Bugt müssen als offene Biotope gekennzeichnet werden.

Nivaa Bugt ist im Vergleich zu Rønnerne weniger von aussen beeinflussbar, das gesamte Areal ist grösser und flacher als das Gebiet zwischen den Rønner-Inseln und zeigt im Gegensatz zu diesem keine Priebildungen – zumindest nicht in den inneren Partien, die als Fundorte der Hydrobien in Frage kommen.

Kysing Fjord und Rønnerne fallen gemeinsam durch besonders häufige, starke und variable Schalenverbildungen bei den Hydrobien auf. Jede Fundstelle der beiden Gruppen I und II ist ein günstiger und ergiebiger Futterplatz für Seevögel. Die Biotope der Gruppe II eignen sich vorzüglich für solche Vögel, die ihrer Nahrung nicht durch Tauchmanöver habhaft werden; sie bleiben für diese Vögel allzeit „begehbar“.

Adulte Fische leben nur in den Biotopen der Gruppe I, die anderen sind Aufzuchtgebiete für Fischbrut

## II. Material (PETERSEN, C. G. Joh. 1888; SMITH, E. A. 1891):

Gegenstand der Untersuchungen sind die beiden taenioglossen Prosobranchier:

*Hydrobia ulvae* (PENNANT) (Abb. 10) (PENNANT 1777; HENKING 1894; ANKEL 1936) = (*Turbo ulvae* PENN., *Peringia ulvae* PENN., *Paludestrina*

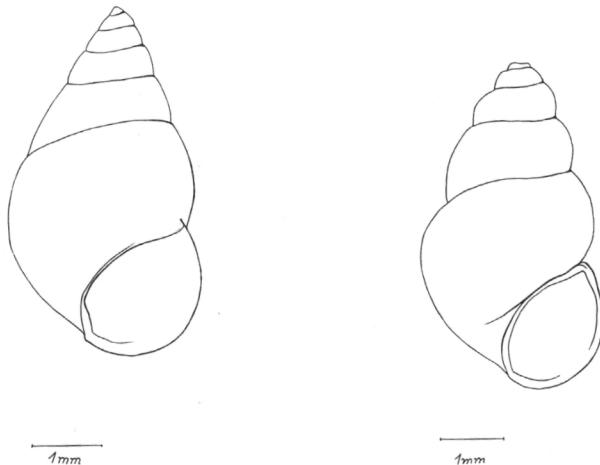


Fig. 10. *Hydrobia ulvae* PENNANT, typische Schale, typical shell shape.  
Original.

Fig. 11. *Hydrobia ventrosa* MONTAGU, typische Schale, typical shell shape.  
Original.

*ulvae* PENN.) und *Hydrobia ventrosa* (MONTAGU) (Abb. 11) (QUICK 1920; ROBSON 1922) = (*Hydrobia stagnalis* BASTER, *Paludestrina stagnalis* BAST., *Paludina balthica* NILSSON, *Hydrobia minuta*(?) TOTTEN, *Paludestrina ventrosa* MONT.) (MONTAGU 1808; TOTTEN 1834; FORBES u. HANLEY 1853; JEFFREYS 1862–1869; MEYER u. MöBIUS 1872; FISCHER 1887; JOHNSON, C.W. 1915) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Bedeutung als Zwischenwirte für larvale Trematoden.

Zu Beginn der Untersuchungen wurde Schalenmaterial des Zoologischen Museums zu Kopenhagen durchgesehen.

## III. Methoden (STUNKARD 1930):

- Bei Tiefen von 0,5 m bis etwa 1,8 m kann man mit Hilfe eines Bodengreifers (Mag. scient. BENT MUUS konstruierte einen handlichen Plexiglas-Bodengreifer, der sich als sehr brauchbar erwies) Bodenproben entnehmen,

die durch einen Gazebeutel (Maschendichte 1 mm) ausgewaschen werden. Bei Wassertiefen unter 0,5 m Boden mit Handnetz (Maschendichte 1 mm) oberflächlich abstreifen.

Es gelingt so nicht, eine quantitative Angabe über das Vorkommen der Hydrobien zu machen; man erhält einen repräsentativen Querschnitt durch die Population. Auch Tiere von 1 mm Schalenlänge und weniger finden sich in dem so ausgewaschenen Material.

Quantitative Auszählungen (Sommer 1957) brachten keine anderen Ergebnisse, außerdem sind Zahlen über die Siedelungsdichte von Hydrobien von vielen Autoren publiziert worden. Hier aber soll darauf hingewiesen werden, wie zufällig solche Angaben bleiben müssen; die Tiere sind den Strömungen und Bewegungen des Wassers ausgeliefert. Es können an bestimmten Stellen eines Biotops grosse Hydrobienmengen vorkommen, die von Umwelteinflüssen abhängig, also temporärer Natur sind.

Einstufung der Tiere in Grössengruppen: ihre Länge wird durch Auflegen auf Millimeterpapier bis auf einen halben Millimeter Schalenlänge bestimmt.

Finden sich die Hydrobien hauptsächlich in der Vegetation (*Zostera*, *Ulva*) – Sebbersund, Mariager Fjord, Barsebäck – wäscht und schüttelt man die Algenbündel in einer Schale mit wenig Wasser aus.

Es wird nicht gelingen, die auf den Algen sitzenden Hydrobien quantitativ zu erhalten; man erhält aber eine genügend grosse Auswahl von Tieren.

2. Zur Untersuchung der Trematodenlarven hat sich das folgende Verfahren bewährt (siehe auch STUNKARD, I.c.): Die Länge des Wirtstieres wird gemessen, man zerdrückt vorsichtig dessen Schale mit einer geeigneten Pinzette, spült die Schalenstücke mit Seewasser ab und kann das Tier sodann gut präparieren.

Man kann auch schwach entwickelte Infekte gut erkennen.

Alle Infekte wurden nach Art und Sitz innerhalb des Wirtes registriert, die verschiedenen Stadien mit Hilfe eines Abbe'schen Zeichenapparates gezeichnet.

3. Die Cercarien wurden lebend gezeichnet. Mehrere Zeichnungen des gleichen Objekts wurden verglichen und mit Vorsicht kombiniert.

Es ist fast unmöglich, die Art eines Infektes in einem fixierten Zwischenwirt zu bestimmen. Bei fixiertem Material lässt sich meist nur sagen, ob der Wirt befallen sei oder nicht. Zur Präparation fixierter Tiere hat sich eine Fixierung in Eisessig – Alkohol (1:1) bewährt. Der Kalk der Schalen

wird gelöst, der Weichkörper der Schnecke bleibt wohlerhalten und weich. Ein Teil des Materials wurde in fixiertem Zustand aufbewahrt. Die Anfertigung von Präparaten der larvalen Trematodenstadien mit Polyvinyl-Lactophenol ist ungünstig, da mit der Zeit jede Differenzierung verschwindet. Bei der Abtötung der Larvenstadien leidet die morphologische Differenzierung auf jeden Fall; immer geben lebende Tiere die aufschlussreichsten Bilder.

Schnittpräparate: der Wirt wird samt Parasit nach Entfernung der Schale und Identifizierung des Infektes sowie des Geschlechtes der Schnecke in Bouin fixiert.

Zur Bestätigung der bei der Präparation gemachten Beobachtungen wurden Übersichtsschnitte ( $10 \mu$ ) angefertigt und mit Azan gefärbt.

Bei Infekten, die häufig auftraten, wurden Cercarien, die ausgeschwärmt waren, im „reifen“ Zustand beobachtet und gezeichnet. Es konnten durch diese Methode kaum mehr Differenzierungen gefunden werden, als bei solchen, die dem Wirtstier entnommen waren.

Die Entnahme aus dem Wirt ist vorzuziehen, weil – wie bekannt – keineswegs alle Cercarien aus dem Zwischenwirt ausschwärmen.

### C. Eigene Beobachtungen

#### I. Die Zwischenwirte

##### 1. Die Unterscheidung der beiden *Hydrobia*-Arten.

Bei der Durchsicht des dänischen Materials im Kopenhagener Zoologischen Museum zeigte sich wieder, dass die Artunterscheidung zwischen *Hydrobia ulvae* und *Hydrobia ventrosa* nach totem Material oft nicht möglich ist.

Es sind bei dem Schalenmaterial folgende Arten vertreten:

*Hydrobia ulvae* PENNANT

*Hydrobia ventrosa* MONTAGU

*Hydrobia jenkinsi* SMITH

*Hydrobia minuta* TOTTEN

*Paludestrina steini* v. MARTENS

*Paludestrina steini* ist eine Süßwasserform und kommt deshalb für diese Untersuchung nicht in Betracht. *Hydrobia* = *Paludestrina jenkinsi* ist parthenogenetisch und wird angeblich niemals von Trematoden befallen. Diese Art wurde nicht berücksichtigt. *Paludestrina minuta* wurde 1834

von J. G. TOTTEN als *Turbo minutus* für die Küste von Massachusetts beschrieben. Bei W. E. ANKEL 1936 wird sie als Synonym von *Hydrobia stagnalis* = *Hydrobia ventrosa* angeführt. Das Material von „*Hydrobia minuta*“ im Museum Kopenhagen – der Fundort ist unbekannt – kann wahrscheinlich auch der Art *ventrosa* zugeordnet werden (SMITH, E. A. 1889; PETERSEN, C. G. J. l.c.).

Ich selbst habe neben *Paludestrina jenkinsi* nur die beiden Arten *Hydrobia ulvae* und *Hydrobia ventrosa* in den oben genannten Lokalitäten gefunden.

Die Unterscheidung der beiden Arten kann nicht auf Schalenformen allein gegründet werden, da diese ausserordentlich stark variieren. Obwohl die „Schalenbestimmung“ oft nicht möglich ist, halte ich die 1933 in „Fauna van Nederland“ (BENTHEM JUTTING 1933) gegebenen Figuren für untypisch: Die für *Hydrobia ulvae* gegebene Figur gleicht weit mehr einer *Rissoa membranacea*. Sowohl die hochgetürmte Form der Schale als auch die ausladende Mündung sprechen für diese Art. In „Flora en Fauna der Zuidersee“ (BENTHEM JUTTING 1936) ist offenbar die gleiche Figur abgebildet.

Die Schalen von *Hydrobia ulvae* und *Rissoa membranacea* sind einander nicht unähnlich, und oft finden wir beide Arten im gleichen Biotop (ANKEL 1936); so ist ein Irrtum verständlich.

Bei BENTHEM JUTTING 1923 finden wir folgende Einteilung, die die Verbreitung der drei Arten *Hydrobia ulvae*, *ventrosa* und *jenkinsi* abgrenzt:

<i>Hydrobia jenkinsi</i>	oligo halinophil
<i>Hydrobia ventrosa</i>	meso halinophil
<i>Hydrobia ulvae</i>	poly halinophil

Diese Einteilung ist, auch nach meinen Erfahrungen, richtig; die Übergänge aber sind gleitend. Es ist mir nicht gelungen, für jede der Arten eine Grenze des Vorkommens zu ziehen, obwohl es sicher für *Hydrobia jenkinsi* eine obere, für *Hydrobia ventrosa* eine untere und eine obere, und für *Hydrobia ulvae* eine untere Grenze des ertragbaren Salzgehaltes gibt. Es kann im Rahmen dieser Arbeit nicht Aufgabe sein, diese Grenzen zu präzisieren. (Ich würde für *Hydrobia ventrosa* die untere Grenze bei 6 ‰, die obere bei 24 ‰ legen, die untere Grenze für *Hydrobia ulvae* bei 10 ‰.)

Die Angabe für *Hydrobia ulvae* mit 1,5 ‰ Salzgehalt als unterer Grenze bei ANKEL 1936 liegt zu niedrig. Selbst *Hydrobia ventrosa* habe ich nie in Wasser mit solch niedrigem Salzgehalt gefunden. Beide Arten finden sich häufig gemeinsam.

Es soll hier eine Zusammen- und Gegenüberstellung aller Unterscheidungsmerkmale gegeben werden:

	<i>Hydrobia ulvae</i>	<i>Hydrobia ventrosa</i>
Form .....	Fig. 10 polyhalinophil	Fig. 11 mesohalinophil
Biotop .....	(MCMILLAN 1948a, b) 1–20 m 0,2–14 m	(HASHAGEN 1909) Flachwasser bis 1 m
Tiefe .....		
Eikapselgröße .....	bis zu 1,5 mm	bis zu 0,7 mm
Eigröße .....	Ø 90 $\mu$	130–180 $\mu$
Eier je Eikapsel .....	6–25 (Ø 15) Fig. 12	1 (2 oder 3) Fig. 13
Larven .....	pelagisch	nicht pelagisch
Penisform .....	stumpf hakenförmig Fig. 14	flagellenförmig Fig. 15
Pigmentierung .....	(s. SEIFERT 1936) dunkle Ringzeichnung der Ten- takeln und der Schnauze	Körper einheitlich dunkel pigmentiert, mehr oder weniger intensiv, keine Ringzeichnung
Radula .....	(s. SEIFERT 1936; ANKEL, W. E. 1936; WOODWARD, B. B. 1892; FELIKSIAK 1938)	

Zieht man nur einige dieser „äusseren“ Unterscheidungsmerkmale heran, sollte es möglich werden, *Hydrobia ulvae* und *Hydrobia ventrosa* richtig anzusprechen. Nur eines oder zwei der genannten Merkmale allerdings können nicht immer eine sichere Aussage begründen.

Ohne Zweifel liessen sich eine Reihe anderer „innerer“ Verschiedenheiten aufführen – so ist es zum Beispiel möglich, bei der Präparation reifer *Hydrobia*-Weibchen die beiden Arten allein durch die Grösse der Ovarial-Eier zu unterscheiden. Nach einer auf der Schale abgesetzten Eikapsel ist eine Artunterscheidung verständlicherweise nicht möglich.

Die Variationsbreite der Schale beider Arten ist sehr gross. Häufig konvergieren die Schalenvariationen der beiden Arten.

Die Variationen können verschiedene Ursachen haben:

Sie können durch Umweltbedingungen verschiedenster Art hervorgerufen sein (C. BOETTGER I. c.), sie können innere Ursachen haben: so ist Riesenwachstum bei Mollusken auf parasitäre Kastration zurückgeführt worden (ROTHSCHILD 1936 c).

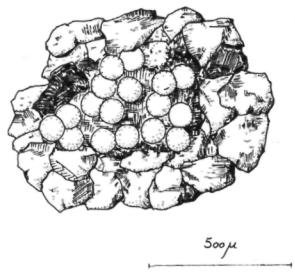


Fig. 12. *Hydrobia ulvae*, Gelege von der Unterlage abgehoben, Unterseite. Egg-capsule, taken off, seen from below.  
Original.

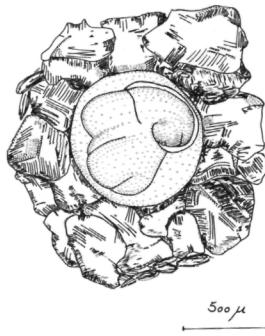


Fig. 13. *Hydrobia ventrosa*, Gelege von der Unterlage abgehoben, Unterseite. Egg-capsule, taken off, seen from below.  
Original.

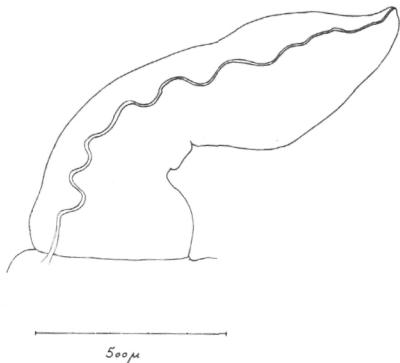


Fig. 14. *Hydrobia ulvae* ♂, 3,0 mm Schalenlänge, Penis, ♂, height of shell 3,0 mm penis.  
Original.

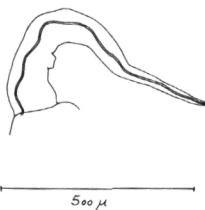


Fig. 15. *Hydrobia ventrosa*, ♂, Männchen, 2,5 mm Schalenlänge, Penis, ♂, height of the shell 2,5 mm. penis.  
Original.

Bei der Bearbeitung des vorliegenden grossen *Hydrobia*-Materials unter besonderer Berücksichtigung des Befalles der Hydrobien durch larvale Trematoden und im Anschluss an die Mitteilungen M. ROTHSCHILD's zu diesen Fragen (l. c.) konnten hierzu einige Beobachtungen gemacht werden.

Streng genommen müsste als „Norm“ ein genetisch weitgehend homogener Stamm einer *Hydrobia*-Art zum Vergleich dienen. Da ein solcher nicht zur Verfügung steht, beziehen sich alle Vergleiche notgedrungen auf eine durch die Erfahrung gewonnene Vorstellung von „normal“.

Alle Formeigentümlichkeiten der Schale sind eindeutig abhängig von der Leistung des schalenbildenden Organs, d. h. vom Mantelrand. Jede

Formabweichung muss in einem veränderten Ablauf der Schalenbildungsvorgänge am Mantelrand ihren Ursprung haben. Sowohl Bedingungen des umgebenden Mediums als auch Befall durch Trematodenlarven könnten nur dann in der Schalenform wirksam werden, wenn sie die Leistung des Mantelrandes verändern.

Daher ist die Vorstellung, die M. ROTHSCHILD (1936c) geäussert hat: „The variation in the shell, and asymmetrical development of the spire is probably due to the pressure exerted by the Parasites from within.“ nicht vertretbar.

Dazu wäre folgendes zu sagen: Kein noch so starker Innendruck könnte eine Wirkung auf die Form einer Schneckenschale ausüben. Nimmt man an, ein Innendruck werde durch Parasitenbefall erzeugt, so müsste der Weichkörper des Wirtes im Extremfalle aus der Schale hinaustreten, bei fest verschlossener Schale müsste diese bersten – eine plastische Veränderung der Schale durch Druck ist ja keinesfalls möglich! Parasiten im Weichkörper könnten also nur durch mittelbare Beeinflussung der schalenbildenden Organe des Wirtes die Schalenform verändern. Denkmöglich wäre zum Beispiel die Ausschaltung wachstumshemmender Stoffe durch parasitäre Kastration und ein daraus folgendes Riesenwachstum. Setzen wir voraus, eine Schalenvariation habe auf diesem Wege ihre Ursache in dem Befall des Mollusks durch larvale Trematoden – so wäre zu fordern, dass die Veränderungen in einem deutlichen zeitlichen Zusammenhang mit der Entwicklung der Parasiten stünden. Dies ist nachweislich nicht der Fall.

Hydrobien mit einer Schalenlänge unter 2 mm sind selten von larvalen Trematoden befallen. Da die Stadien der larvalen Trematoden zu ihrer Entwicklung einer gewissen Zeit bedürfen, muss die Schale des Zwischenwirtes bis mindestens zu einer Länge von zweieinhalb Millimetern normal ausgebildet sein, setzen wir voraus, dass die Verbildung keine andere Ursache habe als die Auswirkung der Parasiten, und dass diese nicht bereits mit ihrem Eindringen in den Wirt allein Störungen in der Schalenbildung bewirken. Letzteres ist aus mehreren Gründen unwahrscheinlich. So müssten also unserer Forderung entsprechende Schalenformen auftreten: Normal ausgebildete Jugendschalen, bei späteren Umgängen, etwa von der vierten Windung ab, langsam einsetzende Abweichungen von der normalen Bildung, seien es Unregelmässigkeiten oder Vergrösserungen der Windungen, seien es andere Veränderungen der Form.

Um zu zeigen, wie mannigfaltig die auftretenden Schalenvariationen sind, seien hier einige Beispiele einzeln besprochen: Die beiden Ausbildungen (Fig. 16 und Fig. 17) von *Hydrobia ulvae* würden der hypothet-

tischen Erscheinung, der Auswirkung des Befalles durch Parasiten auf die Schale des Zwischenwirtes sehr nahe kommen; aber schon die ersten vier Windungen der Schale der Fig. 16 sind nicht normal zu nennen. Die Schalenachse zeigt eine deutliche, bei der Abbildung von links gesehen konkave Krümmung, der letzte Umgang der Schale ist stark überwölbt. Bei der Präparation stellte sich heraus, dass dieses Tier keineswegs von Parasiten befallen, sondern ein normales *Hydrobia ulvae* ♂ war. Auf Grund



Fig. 16. *Hydrobia ulvae* ♂, ohne Befall von larvalen Trematoden, Schalenlänge 4,5 mm, ♂ not infested by larval Trematodes, height of shell 4,5 mm.

Original.



Fig. 17. *Hydrobia ulvae* ♂, mit Befall von larvalen Trematoden, Schalenlänge 7,0 mm, ♂ infested with larval Trematodes, height of shell 7,0 mm.

Original.

zahlreicher Beobachtungen lässt sich sagen, dass ein Individuum von *Hydrobia*, in dem sich eine Generation von Trematoden entwickelt hat, die den Zwischenwirt nach vollendeteter Entwicklung verliess, niemals wieder völlig funktionsfähig und „gesund“ werden kann (AGERSBORG 1924). Da die Störung im Schalenbau aber schon sehr früh begonnen hat, muss sie auf eine andere Ursache zurückgeführt werden.

Bei der Umrisszeichnung des in Figur 17 dargestellten Tieres handelt es sich um ein Exemplar der Art *Hydrobia ulvae* mit einer Schalenlänge von 7 mm, also um ein vergleichsweise grosses Tier. Es war von Parasiten befallen; die Art der Parasiten konnte nicht bestimmt werden, da es sich um fixiertes Material handelte.

Auch hier muss die Schalenbildung von Anfang an abnormal verlaufen sein. Sämtliche Windungen sind stark überwölbt und höher als gewöhnlich. Die Embryonalschale mit den allerersten zwei bis drei Windungen liegt nicht mehr vor, doch ist zu erkennen, dass hier die Bildung der Schale schon von einem frühen Stadium an gestört worden ist. Nicht die

Zahl der Windungen wurde vermehrt, sondern die einzelnen Windungen sind vergrössert. Weder bei der Form Fig. 16 noch bei der Form Fig. 17 lassen sich die Verbindungen auf den Befall durch Parasiten zurückführen. Bei Form Fig. 16 scheidet die Möglichkeit der Formveränderung durch Parasiten von vorne herein aus; das Tier war nie von Parasiten befallen. Auch bei der Form Fig. 17 scheidet die Wirkung des Parasitenbefalles

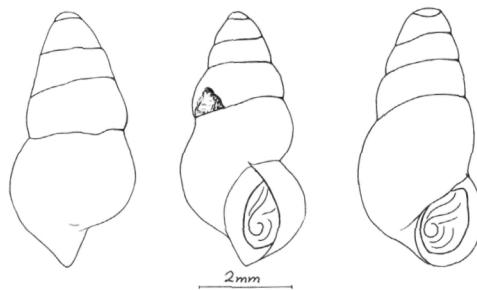


Fig. 18. *Hydrobia ulvae* ♀, ohne Befall, Schalenlänge 4,5 mm, Schale stark korrodiert. ♀, not infested, height of the shell 4,5 mm, shell corroded.  
Original.

aus; sie wurde schon in ihren frühen Entwicklungsschritten nicht normal ausgebildet.

C. R. BOETTGER 1956 gibt an, Riesenwachstum bei Schnecken auf Grund von Infektion durch Trematoden werde durch eine, im Verhältnis zu normalen Tieren erhöhte Zahl von Windungen bemerkbar. Diese Beobachtungen konnten bei dem von mir untersuchten *Hydrobia*-Material in keinem einzigen Falle bestätigt werden.

Die beiden Formen Fig. 18 und Fig. 19 ähneln einander, sie müssen als Extreme angesehen werden. Beide Tiere waren nicht von Parasiten

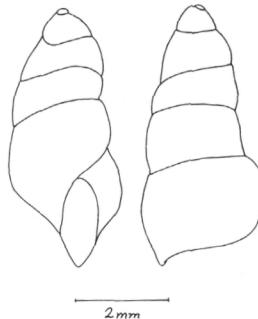


Fig. 19. *Hydrobia ulvae* ♀, ohne Befall, Schalenlänge 5,0 mm. ♀, not infested, height of shell 5,0 mm.  
Original.

befallen. Die Form Fig. 18 war ein normal entwickeltes ♀ von *Hydrobia ulvae* mit 4,5 mm Schalenlänge und stammte vom Fundort Frederikshavn, die Form Fig. 19 war ein ♀ von *Hydrobia ulvae*, ebenfalls mit normal entwickeltem Weichkörper und einer Schalenlänge von 5 mm vom gleichen Fundort. Bei beiden Formen sind die starken Missbildungen der

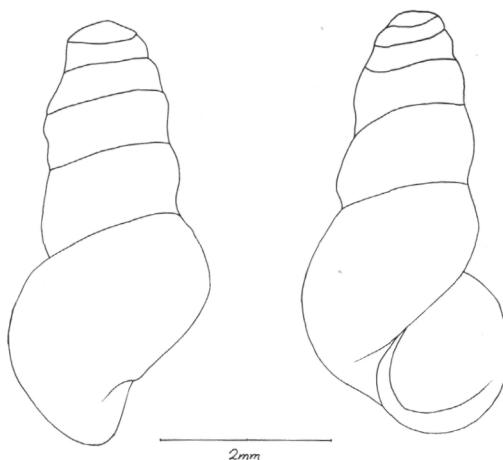


Fig. 20. *Hydrobia ulvae* ♀, ohne Befall. ♀ not infested.  
Original.

ganzen Schale, in frühem Stadium beginnend, nicht auf eine Infektion mit larvalen Trematoden zurückzuführen.

Bei Form Fig. 19 fällt besonders die starke, anormale Krümmung der Schalenachse auf. Formen wie Fig. 20 nach einem Exemplar des Fundortes Frederikshavn, welches nicht von Parasiten befallen war, findet man häufig. Die Schale ist fast zylindrisch zu nennen, schon die ersten Windungen haben einen kaum geringeren Durchmesser als die vorletzte Windung. Die Schalenwand ist stärker als gewöhnlich ausgebildet. Da auch Tiere mit dieser Schalenform nicht häufiger von Parasiten befallen sind als andere, diese also nicht ursächlich an den Verbildungen beteiligt sein können, müssen andere bisher unbekannte Ursachen für die Formverbildung verantwortlich gemacht werden (Fig. 21).

Die oben gezeigten Variationen gehörten der Art *Hydrobia ulvae* an. Auch bei *Hydrobia ventrosa* finden sich mannigfache, von der angenommenen Schalengrundform abweichende Erscheinungsformen. Oft ähneln sie denen von *Hydrobia ulvae* und erschweren so die Unterscheidung nach der Schalenform oder machen sie gar unmöglich. Die hier – in Fig. 22 –

abgebildete Form von *Hydrobia ventrosa* – die Art wurde eindeutig morphologisch bestimmt (♂) – ist kaum oder garnicht von den Schalenformen Fig. 18, Fig. 19 oder Fig. 20 der Art *Hydrobia ulvae* zu unterscheiden.

Soweit aus dem bekannten Material solcher Verbildungen aus verschiedenen Biotopen dänischer Flachwassergebiete zu schliessen ist, sind diese Erscheinungen Folgen extremer Umweltbedingungen, zumal sie gehäuft auftreten.

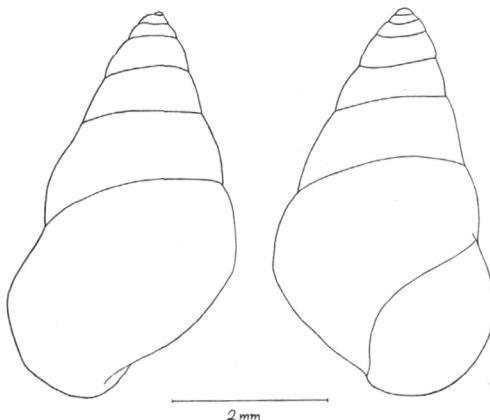


Fig. 21. *Hydrobia ulvae* ♂, ohne Befall, Schalenlänge 5,0 mm. ♂, not infested, height of shell 5,0 mm.  
Original.

Für die Fragestellung der vorliegenden Arbeit sei festgestellt, dass keine Zusammenhänge zwischen dem Befall der Hydrobien durch larvale Trematoden und den vielfach auftretenden Variationen des Schalenbaues nachweisbar sind.

Ohne Zweifel würden sich – suchte man danach – weit mehr Varianten der Schale von *Hydrobia ulvae* und *ventrosa* finden lassen. Die in Fig. 16, Fig. 17 und Fig. 20 dargestellten Formen aber treten häufig auf.

Bei vielen der abnormen Schalen ist das Periostracum vollkommen verschwunden, oder bei Formen wie Fig. 16 nur noch auf der letzten Windung normal ausgebildet. Solche Schalen erscheinen dann weisslich gelb bis hellgrau an Stellen, an denen das Periostracum fehlt, dunkel gelbgrau bis graugrün an Stellen, wo das Periostracum erhalten ist. Schalenreste, die des Schutzes durch das Periostracum verlustig gegangen sind, sind verständlicherweise der Korrasion weit mehr ausgesetzt als andere.

Zwar scheinen die verschiedenartigen aberranten Formen der Hydrobien nicht an bestimmte Biotope, wohl aber an unterschiedliche Bedingungen des Bodens und des Wassers gebunden zu sein. Es muss jedoch

erwähnt werden, dass Schalenmissbildungen bevorzugt in bestimmten Biotopen auftreten, in anderen überhaupt nicht oder spärlich (KESSEL, l. c., WETZEL, K. 1938).

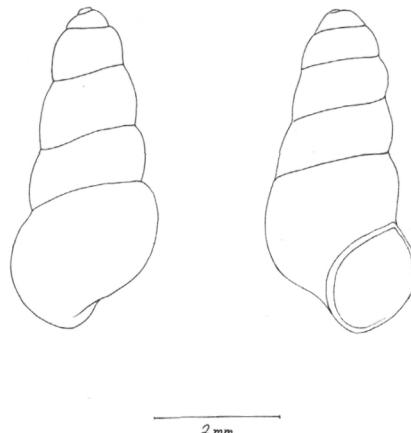


Fig. 22. *Hydrobia ventrosa* ♂, ohne Befall, Schalenlänge 4,5 mm. ♂, not infested, height of shell 4,5 mm.  
Original.

## 2. Eiablage.

Wir finden in der Literatur Angaben, die Hydrobien setzten ihre Eikapseln an den Schalen ihrer Artgenossen ab (SMIDT 1951). Bei LINKE l. c. finden wir Angaben, dass *Cardium*-Schalen mit *Hydrobia*-Laich besetzt seien (Fig. 23).

Nach eigenen Beobachtungen im Freien und in Aquarien kann ich sagen, dass die Hydrobien zwar oft die glatte Schale ihrer Artgenossen als Ablageplatz für ihre Eikapseln wählen, sich aber keineswegs darauf beschränken.

Angenommen, die Hydrobien plazierten ihre Eikapseln nur auf die Schalen der Artgenossen, so müßte es einen Grund hierfür geben. Theoretisch wäre es möglich, dass die Tiere die Kapseln nur auf ihr eigenes Haus ablegten. Allerdings kämen in solchem Falle nur bestimmte Abschnitte der Molluskenschale für die Ablage der Kapseln in Frage und nur weibliche Tiere würden diese tragen. Häufig wurde beob-

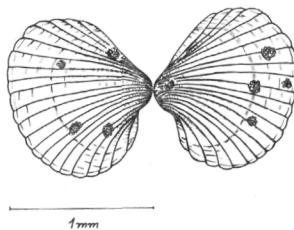


Fig. 23. *Cardium edule* L., leere Schale mit neun Gelegen von *Hydrobia ulvae* besetzt. Empty shell with nine egg-capsules of *Hydrobia ulvae* on it.  
Original.

achtet — auch andere Autoren führen dies an — dass offenbar die Kapsel bevorzugt auf den Nähten zwischen zwei Schalenumgängen abgelegt werden. Jedoch finden sich Eikapseln ebenso häufig auf der Wölbung der Windungen oder gar der Spitze der Schale; die Kapselablage auf der eigenen Schale ist bei einer ganzen Reihe von Prosobranchiern bekannt (*Buccinopsis (Liomesus) dalei* J. SOWERBY, JEFFREYS 1867 und *Kelletia (Siphonalia) fusoides* REEVE, TAKI 1934).

Beide *Hydrobia*-Arten sind nachweislich nicht spezialisiert auf die Schalen ihrer Artgenossen und auch nicht auf diese angewiesen. Auf Schill, leeren Schalen von Muscheln, Steinen oder Algen kann man die Eikapseln beider *Hydrobia*-Arten finden. Im Juli 1957 wurde im Watt Rønnerne ein Stück durchweichter Pappe gefunden, dessen obere Seite über und über mit einem Eikapsel-„Rasen“ bedeckt war. Es waren durchschnittlich 23 Eikapseln von *Hydrobia ulvae* pro Quadratzentimeter!

Eine Reihe fast kugelrunder Kapseln, nur mit wenigen Steinchen besetzt, wurden an Algenfäden — *Cladophora* spec. (Fig. 24) — gefunden; auch diese Gebilde waren Gelege von *Hydrobia ulvae*. Es ist also auch möglich, dass die Hydrobien runde Kapseln ohne Unterlage bilden. Im Fundort Egholm konnten zahlreiche runde Gelege von *Hydrobia ulvae* beobachtet werden, die völlig frei gebildet worden waren, und auf dem Wattboden eine eigene Art „Sediment“ bildeten.

Eine *Sphaeroma rugicauda* trug das Gelege einer *Hydrobia ventrosa* auf dem vorletzten „Rückenschild“ (Fig. 25). In Vellerup Vig wurden häufig Gelege von *Hydrobia ventrosa* mit mehr als einem, häufig zwei, selten drei Eiern gefunden, deren Grösse sie eindeutig als Gelege von *Hydrobia ventrosa* auswiesen. Mehrmals legten Hydrobien Eikapseln an den Glaswänden von Petrischalen ab, in denen sie eine Zeit lang gehalten wurden.

### 3. Lebensdauer.

Da nur in den Sommermonaten Material gesammelt und bearbeitet wurde, liegen keine eigenen Angaben über die Relationen der 0-Gruppe zur I-Gruppe, oder über Zeiten stärksten Wachstums, Stagnation im Wintercyclus und Mortalität vor. Hier aber können wir auf zahlreiche Angaben in der Literatur zurückgreifen (M. ROTHSCHILD 1841a, E. L. B. SCHMIDT l.c.).

Die Beobachtungen der beiden Autoren stimmen weitgehend überein. Jedoch ist der Beginn des Lebenscyclus jahreszeitlich gegeneinander verschoben. Das durchschnittliche Höchstalter von *Hydrobia ulvae* wird mit  $1\frac{1}{2}$  Jahren angegeben. Die Grössenangaben jedoch sind verschieden, sie stammen auch aus recht verschiedenen Biotopen. Die Grösse ist zweifellos direkt abhängig von Umweltbedingungen (ANKEL 1936).

Bei dem Material aus Egholm-Bucht wurden, aus einer Sortierung nach Grösse, gesunde, geschlechtsreife Tiere beider Geschlechter der Art *Hydrobia ulvae* mit Schalenlängen bis zu 7 mm und 8 mm, ja einmal ein Männchen von 9 mm Länge, gefunden. Solche ungewöhnlichen Grössen wurden während der Untersuchungen in den Jahren 1957 und 1958 nur im Jahre 1957 in Egholm-Bucht beobachtet. Dieses Grössenwachstum ist nicht etwa auf ein verlängertes Leben der Mollusken zurückzuführen, sondern auf ausserordentlich günstige Verhältnisse gerade dort und zu dieser Zeit; es äussert sich in Vergrösserungen des Durchmessers aller Schalenumgänge und nicht in einer Vermehrung ihrer Zahl.

Betrachten wir das gesamte vorliegende Material, so zeigt sich, dass die Mehrzahl der Tiere beider Arten eine Schalenlänge von 3 mm hatte. Es handelt sich hier aber

nicht um eine exakte quantitative Auswertung des *Hydrobia*-Materiale, sondern nur um eine qualitative Übersicht über die Population. Dabei beherbergen Tiere der 0-Gruppe äusserst selten ansprechbare Larvenstadien von Trematoden. Tiere unter 2 mm Schalenlänge wurden deshalb nur in beschränktem Maße berücksichtigt. Die Anzahl der Tiere mit Schalenlängen über 3 mm nimmt in den Sommermonaten mit zunehmender Grösse ab.

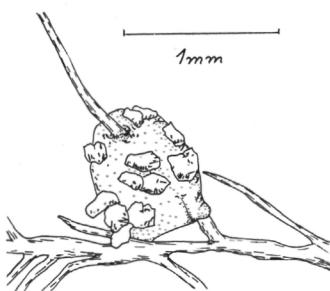


Fig. 24. Gelege von *Hydrobia ulvae* mit spärlichem Besatz von Sandkörnern, um einen Algenfaden gebaut. *H. u.* egg-capsule, not covered with sand, formed round an algae.  
Original.

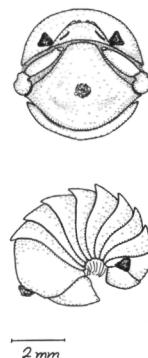


Fig. 25. *Sphaeroma rugicauda*, mit *Hydrobia ventrosa* Gelege auf dem vorletzten Rückenschild. *Sph. r.* bearing *Hydrobia ventrosa* egg-capsule.  
Original.

Exakte, quantitative Auswertungen im Wattgebiet Rønnerne, Frederikshavn ergaben im Sommer 1957 folgende Werte:

Mittlere Anzahl Hydrobien pro  $m^2$  16.800, mit einem Maximum von 29.600 per  $m^2$  und einem Minimum — in den äusseren Wattgebieten — von 7.200 Hydrobien per  $m^2$ . Die grossen Unterschiede der Besiedlungsdichte ergeben sich aus einem Querschnitt durch das gesamte Gebiet mit Zonen geringerer und Zonen grösserer Besiedlungsdichte. An Spüläumen, an denen die Hydrobien in Schichtdicken bis zu 5 bis 6 cm angespült werden, wurde keine Auswertung vorgenommen, da diese „Thanatocoenose“ keinesfalls einer normalen Besiedlungsdichte entspricht; hier treten ohne Zweifel weit höhere Werte auf. ERIK L. B. SMIDT gibt, für die Wattgebiete bei der Insel Fanø, Besiedlungsdichten von *Hydrobia ulvae* an, die zwischen 640.000 Individuen pro  $m^2$  und 1.000 pro  $m^2$  liegen. BENT J. MUUS gibt an, die Hydrobien (*Hydrobia ulvae*, *Hydrobia ventrosa* und *Hydrobia jenkinsi*) kämen mit ca. 3.000 bis maximal 130.000 Hydrobien pro  $m^2$  im Gebiet des Kysingfjordes vor. Alle Angaben über die Besiedlungsdichte der Hydrobien variieren stark (siehe auch THAMDRUP, MUUS, MÜLLER, LINCKE u. a.). Dies ist nicht erstaunlich, wenn man bedenkt, dass die Besiedlungsdichte stark von Einflüssen der Umwelt abhängt. Die Verteilung der Grössengruppen einer quantitativ ausgemessenen Probe aus dem Watt Rønnerne ergab die aus der Kurve (Fig. 51) ersichtliche Verteilung. Die meisten Tiere hatten eine Schalenlänge von 2,5 mm. Im Jahre 1958 wurde am 22. August Material derselben Lokalität aufgenommen; diesmal hatte die Mehrzahl der Tiere eine Schalenlänge von 3,0 mm. Aus weiteren Beobachtungen ist zu erkennen, dass die Hydrobien in den Sommermonaten Juni, Juli und August je Monat etwa 0,5 mm an Schalenlänge zunehmen.

## II. Die Parasiten:

PELSENEER 1906; LEBOUR 1912; SEWELL 1922; MILLER 1925a; PELSENEER 1928; MILLER 1929; STUNKARD 1931a, 1931b, 1940; WESENBERG-LUND 1934; HYMAN 1951; CABLE 1952a, 1952b, 1953, 1954a, 1954b, 1954c; PIEKARSKI 1954; DAWES 1956.

### 1. Übersicht der beobachteten Trematodenlarven.

#### *Monostomata:*

*Ephemera-Gruppe*, eine Art: Cercaria ephemera = Cercaria von Notoctylus spec. Fig. 26, 27, 28, in *Hydrobia ulvae* und *ventrosa*.

*Ubiquita-Gruppe*, zwei Arten: Cercaria misenensis (PAL.) Fig. 29, 30, in *Hydrobia ulvae* und *ventrosa*, die zweite Art konnte nicht näher bestimmt werden. Fig. 31, 32, in *Hydrobia ulvae* und *ventrosa*.

*Unsichere Gruppierung*, eine Art, Fig. 47, in *Hydrobia ventrosa*.

#### *Distomata:*

*Opisthorchidae, Gymnocephala*, zwei Arten:

Cercaria lophocerca, Fig. 33, 34, 35, 36, in *Hydrobia ulvae* und *ventrosa*.

Cercaria der Parapleurolophocerca-Gruppe (ROTSCHILD 1938) Fig. 37, in *Hydrobia ventrosa*.

*Echinostomata*, Echinata-Gruppe, eine Art, Fig. 38, 39, 40, 41, und 42, in *Hydrobia ulvae* und *ventrosa*.

*Cysten*, in *Hydrobia ulvae* und *ventrosa*.

*Schistosomatidae, Furcocercaria*, eine Art: Cercaria ocellata, Fig. 43, in *Hydrobia ventrosa*.

*Microcercaria*, eine Art: nicht näher bestimmt, Fig. 44, in *Hydrobia ulvae*.

*Cercariaea*, eine Art: in *Hydrobia ventrosa*, nicht näher bestimmt. (Mutabile Gruppe SEWELL) Fig. 45, 46.

*Unsichere Gruppierung*, eine Art, Fig. 48, 49, in *Hydrobia ulvae*.

*Metacercaria*, drei Arten, in *Hydrobia ulvae* und *ventrosa*.

### 2. Wirtsauffindung.

Wir fanden in *Hydrobia ulvae* und *Hydrobia ventrosa* aus dänischen marin und Brackwassergebieten larvale Trematoden in fünfzehn verschiedenen Erscheinungsformen. Eine der drei auftretenden Metacercarien und die Cysten lassen sich zwei der Cercarien-Arten mit grosser Wahr-

scheinlichkeit zuordnen. Fünf der Cercarien-Arten treten häufig und an mehreren Lokalitäten auf, die übrigen Arten wurden nur selten oder sogar nur ein einziges Mal beobachtet. Gewiss kennen wir noch nicht alle larvalen Trematoden, die in den Hydrobien als ersten oder zweiten Zwischenwirten einen Teil ihrer Entwicklung durchmachen. Wohl aber haben wir einen repräsentativen Überblick über die häufig und immer wieder auftretenden Formen. Als Endwirte der zu den Larven gehörenden adulten Trematoden kommen hauptsächlich Seevögel oder Fische in Frage. In Lokalitäten grösserer Wasserbedeckung können neben Fischen auch Tauchenten die Endwirte sein.

Die Hydrobien sind meistens erster Zwischenwirt, in einem Fall werden sie als erster und zweiter Zwischenwirt aufgesucht.

Es ist nicht gesagt, dass die Trematodenlarven, die häufig in den Hydrobien gefunden werden, auf diese spezialisiert sind. (Diese Frage soll in späteren Untersuchungen geklärt werden.)

Da der Befall der Hydrobien abhängig ist von dem Auftreten geschlechtsreifer Trematoden, das heisst also auch von dem der Wierte der Adultformen, ist der Befall der Zwischenwirte durch larvale Trematoden zeitlich ebenso regellos wie das Auftreten der Endwirte. Die Hauptzeit, in der die Zwischenwirte befallen werden liegt jedoch offenbar in Frühjahr und Frühsommer (LEIDY 1877; PETERSEN 1932; WESENBERG-LUND 1934). Die Möglichkeit, dass die Hydrobien befallen werden, besteht jedoch während des ganzen Jahres. So finden sich auch im Herbst frühe Entwicklungsstadien larvaler Trematoden neben späten Stadien. Betrachtet man nun die Möglichkeit des Auffindens der Zwischenwirte durch die Miracidien in Relation zu den Umweltsbedingungen, unter denen die Zwischenwirte leben, so sieht man, dass hier einige Faktoren den Befall beeinflussen können.

In Watten ist die Möglichkeit des Befalles der Zwischenwirte mit Trematoden aus Strand- und Wattvögeln leicht möglich und wahrscheinlich. Mit zunehmender Tiefe nimmt die Wahrscheinlichkeit des Befalles durch Trematoden aus Schwimm- und Tauchvögeln zu. Die Wahrscheinlichkeit, dass Hydrobien aus Wattgebieten durch Trematoden aus Fischen befallen sind, ist gering und wird mit zunehmender Tiefe grösser. Es liegt nahe, die in Frage kommenden Endwirte der Trematoden durch ihre Verbreitung einzuzengen. Dies aber wird durch eine ziemlich breite Zone von Überschneidungen erschwert.

Besonders im marinen Bereich sind die Kenntnisse über Trematodenlarven und ihre Zugehörigkeit zu adulten Formen ungenügend und wirr. Die Zugehörigkeit der im Folgenden beschriebenen Larvalformen zu adul-

ten Tieren im Experiment zu prüfen war noch nicht möglich. Eine Artbestimmung der Larvenform allein muss meist sehr zweifelhaft bleiben. Die gefundenen Larvenformen werden so gut wie möglich beschrieben, selbst wenn sie schon von anderen Autoren behandelt wurden, es werden Abbildungen gegeben, alle Beobachtungen mitgeteilt und die Larven, wenn möglich, eingruppiert (WIKGREN 1956; ROTHSCHILD l. c.; LEBOUR l. c.).

Zur Frage der Zwischenwirtauffindung durch Miracidien hat MATTES 1936 mitgeteilt, dass die Miracidien „ihre“ Zwischenwirte, nicht, wie zuerst von LEUCKART 1882 angenommen, auf Grund einer, dem Miracidium eigenen positiven Chemotaxis finden, sondern dass das Miracidium durch „Versuch und Irrtum“ und seine zwölf bis vierundzwanzig Stunden anhaltende „aggressive Aktivität“, sowie durch das erblich festgelegte Verhalten der Larven (Suchbewegungen, Einbohrtrieb) und eine weitgehende Anpassung des Bohrapparates an die besondere Beschaffenheit des Wirtsorganismus in den „richtigen“ Zwischenwirt gelangt (WESENBERG-LUND l. c.; CORT 1918d; CHAIA 1956).

Diese Beobachtungen unterstützen die Ergebnisse über die Abhängigkeit des Befallprozentes einer Zwischenwirtpopulation von Bedingungen der Umwelt. Hierauf soll in einem späteren Abschnitt näher eingegangen werden.

Es ist relativ unwahrscheinlich, dass die Parasitenlarven zwischen so nahe verwandten Zwischenwirtarten wie *Hydrobia ulvae* und *Hydrobia ventrosa* zu unterscheiden vermögen (CAMERON 1952; 1956).

### *3. Prozentuale Anteile der mit Trematodenlarven befallenen Hydrobien an der Population.*

Betrachten wir eine Hydrobienpopulation, die in einer Lokalität auf die unter B. III beschriebene Weise gewonnen wurde, unter besonderer Berücksichtigung der Anteile der mit Trematoden larven infizierten Tiere, so bieten sich verschiedene Verfahrensweisen an: MIRIAM ROTHSCHILD (1936c) wählt aus ihrem Hydrobiaterial eine bestimmte Anzahl Tiere jeder Grössengruppe aus, präpariert diese und untersucht sie auf den prozentualen Befall mit larvalen Trematoden. M. ROTHSCHILD suchte einen Zusammenhang zwischen der Art der Trematodenlarven, die in *Hydrobia ulvae* parasitieren und der Grösse des befallenen Schnecken-Individuums. Sie fand, dass die gewöhnlichen Larvenarten

Cercaria oocysta LEB. mit 14 % Befall und  
Cercaria ubiquita LEB. mit 4 % Befall

in 75 % der grössten Hydrobien gefunden wurden, während die selteneren Arten

Cercaria ephemera LEB. mit 2 % Befall und  
Cercaria pirum LEB. mit 0,1 % Befall

meistens in den mittelgrossen Hydrobien auftraten.

Diese Verfahrensweise gibt nur ein Bild über die prozentuale Verteilung des Befalls innerhalb der einzelnen Grössengruppen, vermag aber nichts über die Anteile infizierter Hydrobien innerhalb der gesamten Population auszusagen.

Es ist verständlich, dass der Befall innerhalb der älteren Hydrobien-Gruppen bei diesem Verfahren anteilmässig ansteigt, da, wie M. ROTHSCHILD l. c. selbst sagt, mit der längeren Lebensdauer die Wahrscheinlichkeit, dem Befall ausgesetzt zu sein mit dem Faktor Zeit zunimmt. Wenn der Befall der Zwischenwirte aber nach dem System von „Versuch und Irrtum“ erfolgt (MATTES l. c.), so kann keine andere „Auswahl“ als die der „richtigen“ Wirtsart getroffen werden. Es werden also Hydrobien aller Grössenordnungen befallen. Diese Voraussetzungen aber erlauben die Schlussfolgerung, „bestimmte Trematodenlarven bewirkten bei ihren Zwischenwirten abnormes Grössenwachstum“ nicht ohne weiteres.

Zweifelhaft ist, ob larvale Trematoden in Wirtstieren unter 1,5 mm Schalenlänge zur Entwicklung kommen können.

Es fragt sich, ob die Trematodenlarven sogleich nachdem sie den Zwischenwirt gefunden haben und in ihn eingedrungen sind sich zu entwickeln beginnen, ob also gleichzeitig befallene Zwischenwirte parallele Entwicklung ermöglichen; dies ist nur dann wahrscheinlich, wenn die synchron befallenen Zwischenwirtindividuen gleichen inneren und äusseren Bedingungen ausgesetzt bleiben.

Es ist schwer, bei der Präparation zu entscheiden, ob Trematodenlarven der gleichen Art bei verschiedenen Zwischenwirt-Individuen im gleichen Entwicklungsstadium sind. Man kann zwar bei einzelnen von Parasiten befallenen Hydrobien einen bestimmten Entwicklungsgrad der Larven erkennen, aber der Vergleich von Entwicklungsstadien untereinander ist subjektiv und vermag nichts über Zeitpunkt und Situation des Befalls auszusagen. Aus all den genannten Gründen ist es gefährlich, aus dem Auftreten einzelner Parasitenarten in bestimmten Grössengruppen der Wirte den Schluss zu ziehen, diese Parasiten würden abnormes Grössenwachstum bei ihren Zwischenwirten induzieren, wie MIRIAM ROTHSCHILD dies tut.

Wollen wir also die prozentualen Anteile von larvalen Trematoden be-

fallener Hydrobien innerhalb der Population betrachten, so müssen wir auch von der Gesamtheit der Population ausgehen. Man kann eine solche Untersuchung einmal quantitativ auffassen, das heißt Proben aus begrenzten Arealen untersuchen (z.B. 10 qcm). Damit aber gerät man in Schwierigkeiten, sobald Populationen aus Gebieten mit einer Wasserbedeckung von mehr als 10 cm oder aus vegetationsreichen Biotopen betrachtet werden sollen. Daher erwies sich die in Teil III, Methoden, beschriebene Verfahrensweise als besser geeignet. Doch ist zu berücksichtigen, dass man leicht eine subjektive Auswahl der Hydrobien über 2 mm Schalenlänge trifft. Das Ergebnis der prozentualen Anteile infizierter Hydrobien liegt durch diesen „subjektiven Fehler“ dann zu hoch im Vergleich zur Normalverteilung.

#### *4. Morphologie und Verhalten der Trematodenlarven.*

Alle Maße nach den lebenden Tieren.

**Monostomata :** Ephemera-Gruppe (WICKGREN I. c.; STUNKARD 1932; WESENBERG-LUND II. 1934; ROTHSCHILD 1938e).

a) *Cercaria ephemera* (LEBOUR 1907 nec NITZCH 1907) Cercarie von *Noto-tylus spec.*

*Cercarie* (Fig. 26):

Gesamtlänge .....	1120 Mikron
Kopflänge .....	360 Mikron
Schwanzlänge .....	780 Mikron
Kopfbreite (an der breitesten Stelle) .....	320 Mikron
Ø Mundsaugnapf .....	36 Mikron

*Redie* (Fig. 27 und 28):

Länge .....	545 Mikron
Breite (an der breitesten Stelle) .....	220 Mikron

Kommt in *Hydrobia ventrosa* und *Hydrobia ulvae* vor, bei beiden Geschlechtern. Der Infekt sitzt immer in den Gonaden.

Die Cercarien entwickeln sich in Redien, die Entwicklung wird innerhalb des Wirtsgewebes vollendet. Nicht voll entwickelte Cercarien unterscheiden sich von den vollentwickelten dadurch, dass der „dritte Augenfleck“ stärker ausgebildet ist, und braunes Pigment diffus circulär um beide Augen und in zwei bevorzugten Linien caudal der Augen über den ganzen Körper verteilt ist. Die Stärke der Pigmentation nimmt mit zunehmender Entwicklung ab. Bei der vollentwickelten Cercarie findet sich nur noch ein

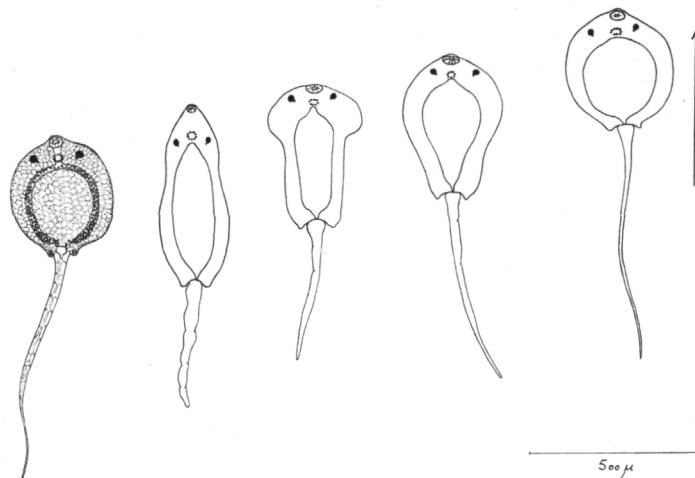


Fig. 26. Cercaria ephemera (LEBOUR), adult *Notocotylus* spec. Modulationsfähigkeit des Cercarienkörpers, Fortbewegung unter Deckglas. Modulation of the Cercariae body during locomotion between slide and coverslide.  
Original.

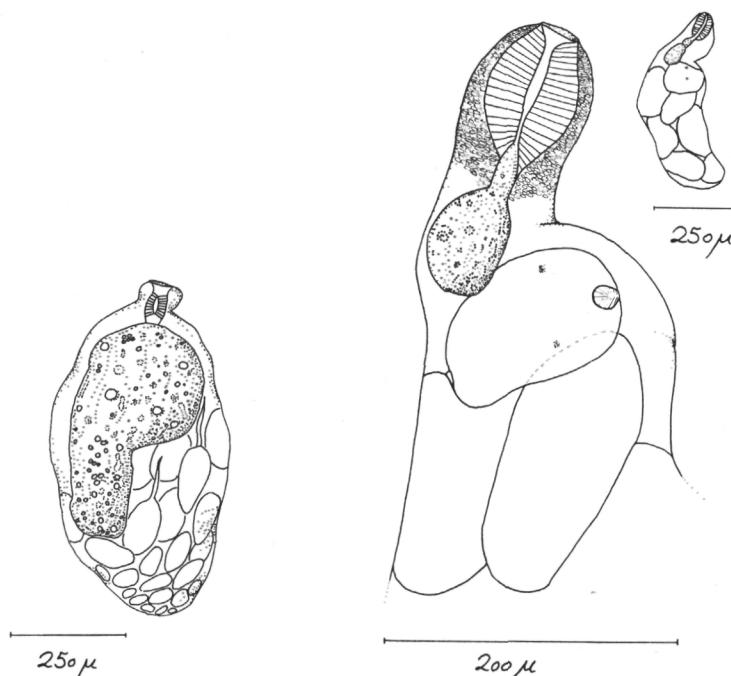


Fig. 27. Redie.  
Original.

Fig. 28. Redie.  
Original.

körnig ausgebildeter Pigmentring median zwischen beiden Augen, der den Oesophagus umschliesst, und zwei stärker als der übrige Cercarienkörper pigmentierte, ringförmig caudalwärts ziehende Streifen, in denen das Pigment auch körnig ausgebildet ist und pulsierend bewegt wird; es handelt sich um die Exkretionsgefässe.

Der Mundsaugnapf ist sehr klein. Der kurze Oesophagus teilt sich in zwei Schenkel, die in ihrem Verlauf dem der „Pigmentstreifen“ folgen, und von diesem teilweise überdeckt (von der dorsalen Seite des Cercarienkörpers gesehen) bis fast zur Schwanzansatzstelle ziehen, wo sie blind schliessen. Die Exkretionsblase am terminalen Ende des Cercarienkörpers ist klein; in sie münden die beiden Exkretionskanäle ein. Proto-nephridien konnten keine beobachtet werden: der ganze Cercarienkörper ist mit cystogenen Drüsen angefüllt, und gelblich-rötlich, milchig und undurchsichtig. Offenbar führt von der Exkretionsblase eine Öffnung in den Cercarienschwanz, durch den ein Exkretionsgefäß zieht. Der Schwanz ist muskulös und contraktile. Der ganze Cercarienkörper vermag seine Proportionen stark zu verändern, von einem Verhältnis der Kopflänge zur Schwanzlänge wie 1:3, zu einem Verhältnis von 1:1, wobei sowohl der Körper schmäler und länger als auch der Schwanz breiter und kürzer wird. Das Verhältnis von Körperbreite (an der breitesten Stelle) zur Schwanzbreite (an der breitesten Stelle, kurz unterhalb der Ansatzstelle Körper/Schwanz) vermag sich von einem Verhältnis von 10:1 zu 3:1 zu ändern.

Rechts und links neben der Ansatzstelle Schwanz/Körper, am terminalen Ende des Cercarienkörpers ist je ein cuticuläres Haftorgan gelegen.

Die vollentwickelten Cercarien verlassen den Wirt, um sich, nachdem sie eine kurze Zeit frei im Wasser umhergeschwommen sind, an einer glatten Fläche zu encystieren. Meist erfolgt die Encystierung auf der Schale der Hydrobien, oder aber im Laboratorium auf der glatten Fläche der Aquarienwand. Das freischwimmende Stadium ist kurz, nach meinen Beobachtungen maximal 15 Minuten, meist viel kürzer. Die Cercarien bewegen sich mit Hilfe des Schwanzes durch das Wasser, der in sehr schneller Bewegung mit seinem Ende eine charakteristische Achterbahn bestreicht, und so den Cercarienkörper mit sich zieht. Die Cercarien sind positiv phototrop. An einer glatten Fläche angelangt, hält sich die Cercarie mit Hilfe der beiden Haftorgane fest, während der Schwanz in heftiger Bewegung bleibt. Der Körper bildet eine „Haftscheibe“ aus, die ventrale Seite wird stark konkav und setzt sich, im Durchmesser rund geworden, auf der Unterlage fest. Während der Schwanz weiter heftig schlägt, bildet sich um den Körper die erste Schicht der Cyste. Der Schwanz

hat sich kurz nach dem Ansetzen des Cercarienkörpers von diesem gelöst und sitzt ausserhalb der Cyste fest, oder löst sich und schwimmt isoliert davon. Die Motorik des Schwanzes hält noch 30–45 Minuten unvermindert an. Der rundgewordene Cercarienkörper bewegt sich nun innerhalb seiner Cyste (die Drehungen sind durch die auch bei der fertig gebildeten Cyste gut sichtbaren Augenflecken eindeutig markiert), unter Abscheidung cystogenen Materials bewegt sich der Cercarienkörper abwechselnd in Rechts- und Linksrichtung, jedesmal etwa  $\frac{1}{4}$  Umdrehung des Gesamtcystenumfangs hin und her. In einer halben Minute werden etwa vier Hin- und Herbewegungen absolviert und der Cercarienkörper wandert in dieser halben Minute durch die gegeneinander verschobenen Hin- und Herdrehungen etwa um  $\frac{1}{3}$  Umdrehung in einer Richtung innerhalb der Cyste herum – es kommen dabei sowohl rechtsdrehende als auch linksdrehende Exemplare vor. Innerhalb von  $2\frac{1}{2}$  bis 3 Minuten verschiebt sich der Cercarienkörper um eine Umdrehung innerhalb seiner Cyste.

Diese stetige Bewegung, die ohne Zweifel als cystenbildend zu deuten ist, lässt nach einigen Minuten nach und wird von einer ungeregelter und seltener stattfindenden Bewegung abgelöst, die, solange der Wurm in der Cyste am Leben ist, beobachtet werden kann.

Die Cystenwand wird von innen aufgeschichtet. Die vollendeten Cysten sind halbkugelförmig und haben, wie die vollentwickelten Cercarienkörper, einen gelblich-rötlich-milchigen Farbton. Es ergeben sich durch die Mehrschichtigkeit der Cyste und unterschiedliche Brechungsindizes der Schichten untereinander durch Interferenz Perlmuttereffekte (WUNDER 1924). WESENBERG gibt an, die Cyste bestehe aus drei Schichten.

Die Cercarien entwickeln sich nur unvollkommen innerhalb der Redie, die sie – wie vor erwähnt – verlassen, um die vollständige Entwicklung innerhalb des Wirtsgewebes zu erlangen. Aus dem Wirtsgewebe aber müssen sie sich ihren Weg in das freie Wasser und zu einer Möglichkeit der Encystierung suchen. Da die Cuticula dieser Cercarien jeder Bewaffnung entbehrt, ist es schwer sich vorzustellen, wie die zum Schwärmen bereiten Cercarien aus ihrem Wirt gelangen. Einige Beobachtungen der Bewegungsweise dieser Cercarienart im eingeengten Raum zwischen Objektträger und Deckglas vermögen vielleicht eine Andeutung zu geben.

Die normal ausgestreckte Cercarie beginnt mit Körper und Schwanz eine eigentümliche Zitterbewegung unter Vorschieben des Mundsaugnapfes den Körper stark zu verlängern und zu verschmälern, der Schwanz wird „nachgezogen“ und dabei verkürzt und verbreitert. Gleitend geht die schmale Körperform in eine hammerförmige Verbreiterung des vorderen Teiles über und zieht den hinteren Kopfteil gleichzeitig mit dem

sich dabei wieder verschmälernden und verlängernden Schwanz nach. Mit dem „Nachziehen“ der hinteren Partien und synchron mit dem sich zu seiner ursprünglichen Länge verschmälernden Schwanz nimmt auch der Cercarienkörper wieder seine ursprüngliche, fast völlig runde Form an. Die Cercarie hat sich nach diesem Vorgang, den man als einen „Schritt“ bezeichnen könnte, um den Betrag einer „Körperlänge“ – vorausgesetzt, dass wir als Körperlänge seine fast runde Form annehmen – vorwärts geschoben. Dieser Vorgang wird nun beliebig oft in gleicher Weise wiederholt. Natürlich ist diese „Bewegung unter Deckglas“ keineswegs in natürlicher Umgebung erfolgt, gibt aber doch Hinweise darauf, dass es der Cercarie innerhalb des Wirtsgewebes durch Ausnutzung der Modulationsfähigkeit der Körperform möglich ist, sich fortzubewegen (Fig. 26).

Die Redien haben einen gut ausgebildeten Pharynx und einen bis etwa in die Hälfte der Redienhülle reichenden Darm, der intensiv gelb gefärbt ist. Die von mir beobachteten Redien enthalten bis zu 10 Cercarien, wobei die untersten noch völlig unentwickelt sind. Lokomotionsorgane konnten bei den Redien nicht beobachtet werden.

**Monostomata:** „Ubiquita“-Gruppe, vertreten durch zwei Arten.

Die im Folgenden beschriebene Cercarie gehört der „Ubiquita“-Gruppe an und wurde 1940 von A. PALOMBI aus *Cerithium vulgatum* BRUG. vom Cap Misen als „*Cercaria misenensis* PAL.“ beschrieben.

b) *Cercaria misenensis* PAL.

*Cercarie* (Fig. 29A):

Gesamtlänge .....	280 Mikron
Kopflänge .....	130 Mikron
Schwanzlänge .....	150 Mikron
Kopfbreite .....	70 Mikron
Stilettlänge .....	19 Mikron
ø Mundsaugnapf .....	31 Mikron

*Sporocyste* (Fig. 29B):

Gesamtlänge .....	340 Mikron
Gesamtbreite.....	173 Mikron

Diese Cercarienart kommt in beiden *Hydrobia*-Arten vor, sowohl bei Männchen als auch bei Weibchen. Die Parasiten sitzen nur in den Gonaden der Wirte.

Die Cercarien sind klein und völlig farblos, die Form des Körpers ist länglich oval, fast „viereckig“ zu nennen. Die Tiere vermögen mit dem

Körper eine Halbkugel zu bilden, die ventrale Seite konkav, die dorsale konvex. Der Schwanz ist stark ausgebildet, lässt keinerlei Differenzierungen erkennen. Der Mundsaugnapf ist schwach ausgebildet und mit einem Stilett versehen. Der ventrale Saugnapf fehlt. Ein sich dem Mundsaugnapf anschliessender Pharynx, Präpharynx oder Oesophagus konnte von mir nicht beobachtet werden. Rechts und links des Stilettes münden zwei

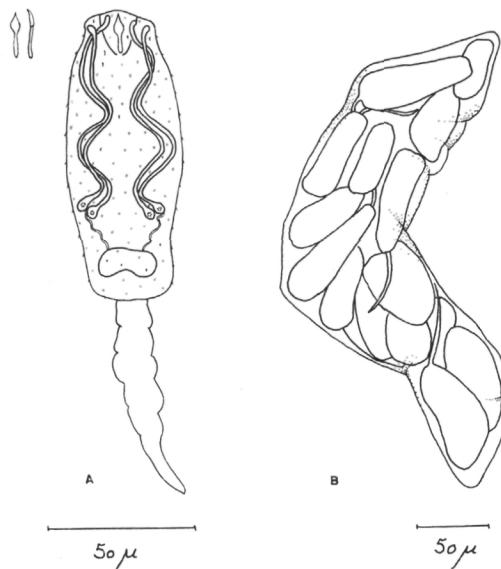


Fig. 29. *Cercaria misenensis* PALOMBI, a.) Cercarie und b.) Sporocyste.  
Original.

paarige „Drüsengänge“, die beide von der Mündung eine kurze Strecke lateral nach aussen ziehen, dann nach hinten caudal umbiegen, von dort im spitzen Winkel zur Körperkante nach der Körpermitte führen, wo sie am Ende des ersten Körperdrittels zusammentreten. Von hier aus führen sie als je ein Kanal erst wieder nach aussen, bilden sodann je einen Halbkreis nach innen und ziehen nach hinten, um sich am Ende des zweiten Körperdrittels fast vereint noch einmal zu trennen und mit zwei blindgeschlossenen „Drüsen“ abzuschliessen. Die Exkretionsblase ist schwach ausgebildet. Exkretionskanäle vermochte ich bei diesen ausserordentlich agilen und kleinen Cercarien nicht zu beobachten.

Die Cuticula dieser Cercarien ist mit wenigen, aber regelmässig über den ganzen Körper verteilten Widerhaken besetzt. Die Cercarien entwickeln sich in Sporocysten, die eine durchschnittliche Länge von 356 Mikron haben und deren Breite im Verhältnis zur Länge gross ist. In

diesen sackförmigen Sporocysten sind durchschnittlich 14 Cercarien zu finden, die sich innerhalb der Sporocyste heftig hin und her bewegen.

Auch die im Folgenden zu beschreibende Cercarie gehört der „Ubiquita“-Gruppe der Monostomen an; sie konnte nicht bestimmt werden.

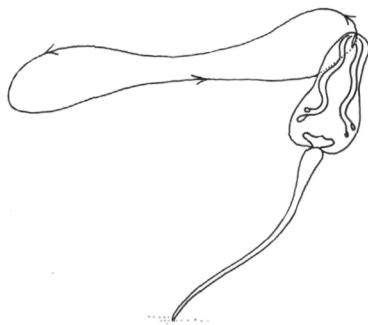


Fig. 30. *Cercaria misenensis*, mit dem Schwanzende festgeheftet, in Bewegung. C. m. fitted with the end of the tail, moving.  
Original.

c) *Cercarie* (Fig. 31):

Gesamtlänge .....	146 Mikron
Kopf.....	89 Mikron
Schwanz.....	57 Mikron
Stilett .....	17 Mikron
Ø Mundsaugnapf .....	29 Mikron

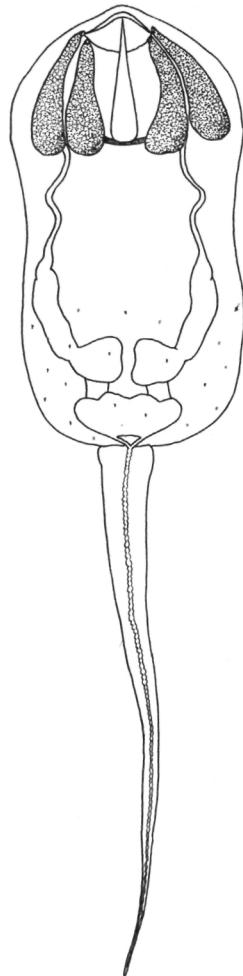
*Sporocyste* (Fig. 32):

Länge .....	200 Mikron
	100 Mikron an der breitesten Stelle

Die Cercarien kommen in *Hydrobia ulvae* und *ventrosa* vor und entwickeln sich in den Gonaden, sowohl der Männchen als auch der Weibchen.

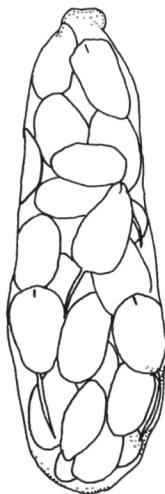
Die Cercarien sind klein und farblos, aber ausserordentlich lebhaft. Die Körperform ist länglich oval. Bewegen sie sich im Wasser, so ist der Schwanz in den meisten Stellungen wenig kürzer als der Cercarienkörper. Der Mundsaugnapf ist schwach ausgebildet und lässt nur bei genauer Beobachtung einen Muskelring erkennen, der das stumpfe Ende des Stilettes umfasst. Das Stilett ist verhältnismässig lang und einfach gebildet. Zu beiden Seiten des Stilettes fallen je zwei dicke drüsige Schläuche auf, die das erste Viertel bis Drittels des Cercarienkörpers durchziehen. Die hinteren Enden dieser Schläuche sind abgerundet. Die Schläuche biegen nach vorne schwach auf das Stilett zu um und spitzen sich zu. Die Spitzen scheinen,

bevor sie das Stilett erreichen, nach aussen zu münden. Der Inhalt der drüsigen Schläuche ist granuliert. Von den stumpfen Enden der vier granulierten Schläuche zieht auf beiden Seiten je ein stark ausgebildeter Kanal nach hinten. Ob aber diese Kanäle mit den Schläuchen in Verbindung stehen, lässt sich nicht feststellen. Die beiden Kanäle ziehen an



50  $\mu$

Fig. 31. Cercarie der monostomeren Ubiquita Gruppe (SEWELL 1922), cercaria of the monostomous Ubiquita group (SEWELL 1922). Original.



100  $\mu$

Fig. 32. Sporocyste zu 31.  
Original.

den Seiten des Cercarienkörpers leicht gewunden und sich verdickend nach hinten. Etwa am Anfang des letzten Körperviertels biegen die Kanäle in einem fast rechten Winkel zur Mitte um und verdicken sich zu je einem „Bulbus“. Von diesen Bulbi führen zwei gut sichtbare „Verbindungs-kanäle“ zu der deutlich zweiteilig ausgebildeten Exkretionsblase. Die Exkretionsblase mündet mit einem Gang median in den Schwanz. Ein Exkretionsporus konnte nicht beobachtet werden. Auch konnten weder ein Verdauungssystem noch die Wimperflammen des Exkretionssystems mit Sicherheit erkannt werden.

Die undifferenzierte Sporocyste ist in der Regel am einen Ende schmal, am anderen stumpf und enthält durchschnittlich 15 Cercarien.

Die beiden im Vorangegangenen beschriebenen Cercarien bewegen sich auf eine sehr charakteristische Art: der Schwanz schlägt schnell, sodass eine Bewegung nicht analysierbar ist. Der Körper wird dadurch um die Stilettspitze als „Bewegungsmittelpunkt“ drehend hin und her geschleudert.

#### **Distomata:** Gymnocephala-Gruppe, Opisthorchidae (ROTHSCHILD 1938e).

Die beiden folgenden Cercarienarten sind der Gruppe der Gymnocephala der Distomen zugehörig. Bei der ersten Art ist allerdings von mir kein ventraler Saugnapf gesehen worden. Es ist aber bekannt, dass dieser oft zurückgebildet wird. Auch bei ventraler oder seitlicher Lage der Cercarien ist es mir nicht gelungen, einen ventralen Saugnapf zu erkennen.

##### d) *Cercarie* (Fig. 33–36):

Gesamtlänge .....	600 Mikron
Kopflänge .....	140 Mikron
Schwanz.....	460 Mikron
Kopfbreite (breiteste Stelle).....	67 Mikron
Mundsaugnapf: lang.....	33 Mikron
Mundsaugnapf: breit .....	23 Mikron
Schwanzbreite (breiteste Stelle) .....	20 Mikron
Cuticularfalte, Breite an der breitesten Stelle	20 Mikron
Schwanzbreite + Cuticularfalte auf beiden Seiten .....	60 Mikron

##### *Redie:*

Länge .....	410 Mikron
Grösste Breite.....	220 Mikron

Die Cercarienart parasitiert bei beiden *Hydrobia*-Arten in den Gonaden beider Geschlechter.

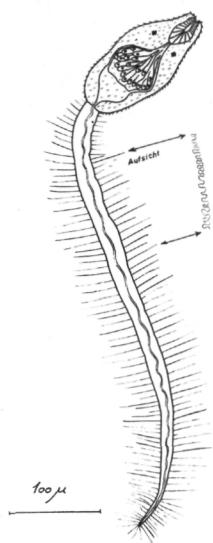


Fig. 33. Cercaria lophocerca (Gymnocephala).  
Original.

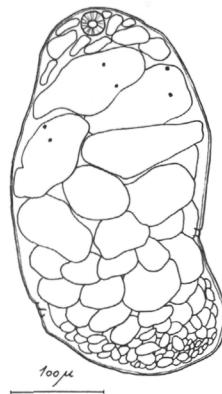


Fig. 34. Redie von 33.  
Original.

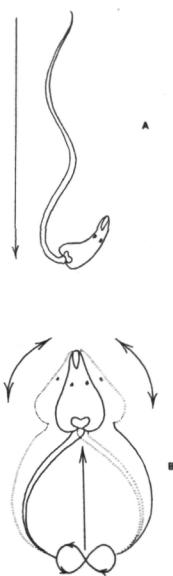


Fig. 35. Cercaria lophocerca in Bewegung,  
a.) Ruhephase - absinken, b.) Aktionsphase,  
schwimmen, C. l. moving, a.) rest - sinking  
down, b.) activ, swimming.  
Original.

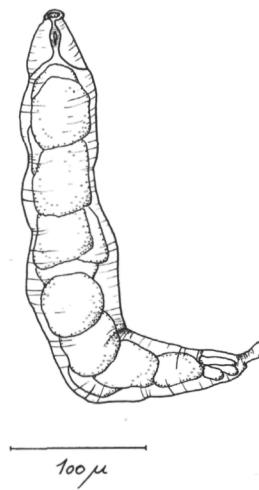


Fig. 36. Redie mit Tochterredien, redia in  
its daughter rediae.  
Original.

Der Cercarienkörper ist oval, nach vorne spitzer werdend. Der Schwanz ist  $3\frac{1}{2}$  bis viermal so lang wie der Körper der Cercarie. Die Cercarie ist glasklar und durchsichtig. Der Körper hat zwei Pigmentaugen. Die Augen liegen kurz hinter dem Mundsaugnapf, immer im vorderen ersten Körperrdrittel. Der Mundsaugnapf ist stark ausgebildet, an ihn schliesst sich ein kurzer Präpharynx und ein schwach ausgebildeter Pharynx an. Oesophagus oder Darm sind nicht zu erkennen. In der Mitte des Cercarienkörpers liegt ein dickes Bündel von 12 Drüsenzellen mit grossen Kernen, die nach vorne zu in einen gemeinsamen(?) Ausführgang münden. Im hinteren Drittel des Cercarienkörpers ist die Exkretionsblase gut ausgebildet und hat die übliche Herzform. Die Cuticula des Cercarienkörpers ist mit einer grossen Zahl kleiner Widerhaken besetzt.

In die Exkretionsblase münden beidseitig von vorne kommend zwei Sammelkanäle ein, deren Verlauf sich aber nur eine kurze Strecke verfolgen lässt. Die Exkretionsblase mündet in einen Exkretionskanal, der den Schwanz leicht gewunden in ganzer Länge(?) durchzieht. Der Schwanz hat an seinen beiden Seiten eine cuticuläre Membran, deren Breite auf jeder Seite immer ungefähr gleich der entsprechenden Schwanzbreite ist, und umfaßt abgerundet das Schwanzende.

Die Schwanzmembran ist im mikroskopischen Bild nur schwer zu erkennen und erscheint nur unter günstigen Beleuchtungsverhältnissen. Der Schwanz scheint mit einer Reihe von Borsten besetzt zu sein. Der Cercarienkörper ist nicht sehr kontraktil.

Die Cercarien entwickeln sich in grossen Zahlen in Redien, die eine nur geringe ausgebildete „Mundöffnung“ haben. Innerhalb der Redie findet man die Cercarien in allen Entwicklungsstadien.

Der nicht sehr aktive Schwimmvorgang besteht aus einem „Gezappel“, das immer von längeren passiven Phasen des „Sich-absinken-lassens“ unterbrochen wird. Die Phasen wechseln alle 20 bzw. 40 Sekunden einander ab. Die Schwanzspitze beschreibt während der aktiven Schwimmphase den für die Bewegung der Cercarien so charakteristischen „Achter“, der auf einer Kugel aufzuliegen scheint, an die sich der Cercarienkörper anschliesst. Nur das letzte Viertel des Cercarienschwanzes beschreibt also bei der Bewegung die „Achterform“, der kräftiger ausgebildete Mittelteil des Schwanzes umfährt, sich hin und her bewegend, eine Hohlkugel, die in Richtung der Schwanzlängsachse etwas elliptisch ist. Der Körper bewegt sich während des Schwimmens nach rechts und links heftig hin und her und die Cercarie bewegt sich auf einer engen Zickzackbahn vorwärts.

Die Cercarien sind positiv phototaktisch.

Beim Absinken bildet der Cercarienkörper die schon oft beschriebene sogenannte „Tabakspfeifenform“.

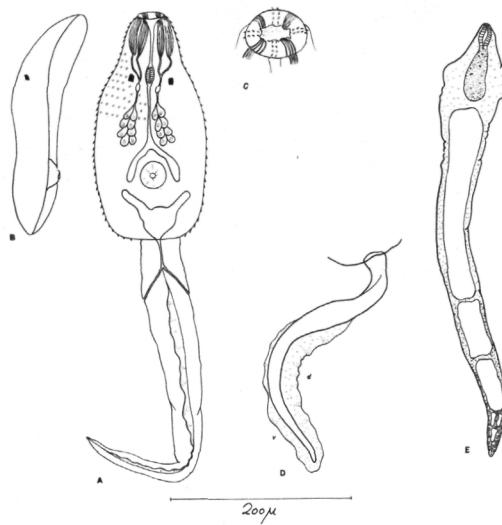


Fig. 37. a.) Cercaria parapleurolophocerca, b.) von der Seite gesehen, c.) Mundpartie, d.) dorso-ventrale Schwanzmembran, e.) Redie mit Tochterrediedien. b.) seen from the side, c.) mouth  
d.) dorsal-ventral tail membran, e.) redia with daughter rediae in it.  
Original.

e) *Cercarie* (Fig. 37):

Gesamtlänge .....	510 Mikron
Kopflänge .....	245 Mikron
Schwanzlänge .....	265 Mikron
Kopfbreite, breiteste .....	117 Mikron
Schwanzbreite, breiteste .....	52 Mikron
dorsale Cuticularfalte .....	18 Mikron
ventrale Culicularfalte (breiteste Stelle)...	12 Mikron
ø ventraler Saugnapf .....	27 Mikron

*Redie:*

Länge .....	1060 Mikron
grösste Breite .....	148 Mikron

Die Cercarie parasitiert in *Hydrobia ventrosa*; sie wurde nur einmal in einer Lokalität gefunden, in den Gonaden eines Männchens.

Der Körper der Cercarie ist länglich, nach vorne spitzoval. Der Schwanz ist nicht viel mehr als  $1\frac{1}{2}$  mal so lang wie der Cercarienkörper. Die Cercarie ist nicht pigmentiert, durchsichtig. Der Mundsaugnapf ist schwach ausgebildet und wird von Drüsenausführgängen umfasst, die ihn schwer erkennbar machen. In der Höhe des vorderen Drittels des Cercarienkörpers liegt in der Mitte ein kleiner Pharynx, rechts und links davon in der Mitte zwischen Pharynx und der Begrenzung des Cercarienkörpers die beiden Augen. An die Mundöffnung schliesst sich ein dünner Präpharynx

an, der hinter dem Pharynx als Oesophagus weiterführt und sich erst am Anfang der zweiten Körperhälfte in zwei kurze, den kleinen ventralen Saugnapf weit umfassende, blindgeschlossene Darmschenkel gabelt. An der Mundöffnung münden je vier sehr dünne Drüsengänge in vier Gruppen – also insgesamt sechzehn Kanälchen. Diese vier Vierergruppen umfassen den Mundsaugnapf und vereinigen sich dann je vier zu einem etwas dickeren Kanal. Diese Kanäle führen in einer kleinen Windung bis in die Höhe zwischen Augen und Pharynx, wo sie sich in je einen vereinen, um hinter den Augen in ein rechtes und ein linkes kugeliges Gebilde zu münden. Dahinter schliessen sich je acht Drüsenzellen mit deutlich sichtbaren Kernen an, die in vier Zweiergruppen hintereinander gestaffelt sind. Der ventrale Saugnapf ist verhältnismässig klein und liegt auf der Grenze der vorderen Zweidrittel und des letzten Drittels des Cercarienkörpers. Die Exkretionsblase am Ende des Körpers ist gut ausgebildet und sendet seitlich zwei dicke, bis etwa in die Höhe des ventralen Saugnapfes reichende, Blindkanäle nach vorne. Von der Exkretionsblase führt ein Tubulus in den Cercarienschwanz, der sich nach kurzem Verlauf durch die Schwanzmitte in zwei Äste gabelt, die in einem spitzen Winkel weiterziehen und seitlich in zwei Exkretionspori münden.

Gelingt es, den Cercarienkörper von der Seite zu sehen, so fällt die deutliche Vorwölbung des kleinen Bauchsaugnapfes auf, der sonst nur schlecht zu erkennen ist, weil der ganze Cercarienkörper mit „cystogenen“ Drüsen angefüllt ist.

Die Cuticula des Körpers ist mit zahlreichen, am Vorderende in Längsreihen angeordneten Haken besetzt. Die hinteren Dreiviertel des Cercarienschwanzes umgibt eine sehr charakteristische dorsoventrale Membran. Diese Cuticularmembran beginnt etwa in der Höhe der Exkretionspori auf der dorsalen Mittellinie des Schwanzes. Von der Ansatzstelle nimmt sie schnell bis zu ihrer grössten Höhe zu, die sie bis zum Schwanzende beibehält. Hier biegt sie, das Schwanzende umfassend, zweimal um und formt so ein eckiges Schwanzende. Die ventrale Cuticularmembran ist etwas geringer hoch als die dorsale, sie wird nach einem Fünftel des Schwanzendes sehr schmal und läuft etwa in der Mitte der Ventalseite des Schwanzes aus.

Neben den zahlreichen gut entwickelten Cercarien fanden sich nur zwei Redien mit Pharynx und kurzem, intensiv gelbbraun gefärbten Darm-blindsack, die wenige, völlig undifferenzierte Gebilde enthielten.

Die Bewegungsweise der Cercarie entspricht weitgehend der im Vorangegangenen beschriebenen Bewegung.

*Echinostomata* (SEWELL 1922; BROWN 1926; PETERSEN 1932; STUNKARD 1938; DAWES 1956): Vertreten mit einer Cercarienart.

f) Cercaria der Echinata-Gruppe (SEWELL) zuzuordnen.

*Cercarie* (Fig. 38-42):

Gesamtlänge .....	920-1220 Mikron
Körperlänge .....	340- 390 Mikron
Schwanzlänge .....	530 Mikron
Körperbreite, an der breitesten Stelle .	185 Mikron
ø Mundsaugnapf .....	80 Mikron
ø Bauchsaugnapf.....	115 Mikron

Der hintere Rand des Bauchsaugnapfes liegt 95 Mikron vom Hinterende des Cercarienkörpers, der vordere Rand des Saugnapfes etwa 280 Mikron vom Vorderende des Cercarienkörpers entfernt.

*Redie:*

Länge .....	bis zu 3600 Mikron
Minimallänge etwa.....	1800 Mikron
Grösste Breite etwa.....	120 bis 155 Mikron

Diese Cercarienart kommt häufig sowohl in *Hydrobia ulvae* als auch in *Hydrobia ventrosa* in beiden Geschlechtern vor, wurde nur in den Gonaden des Wirtes gefunden.

Die Cercarien sind sehr gross und entwickeln sich in Redien. Ihr Entwicklungszustand innerhalb der Redien ist nur schwach unterschiedlich. Die Cercarien verlassen die Redien fast vollentwickelt und halten sich dann offenbar nur noch kurze Zeit innerhalb des Wirtes auf, um den Wirt dann aktiv zu verlassen. Die freischwimmende Larvenzeit ist nur kurz. Es ist anzunehmen, dass die Cercarien einen zweiten Zwischenwirt aufsuchen, um sich in ihm zu encystieren. Dieser Vorgang ist bei den echinostomen Cercarien weit verbreitet (LEBOUR, WESENBERG-LUND I. c. und andere).

Die Cercarien sind farblos, der ganze Cercarienkörper ist mit cystogenen Drüsen angefüllt, die sich in den hinteren Partien des Körpers stärker zusammenballen. Die Cuticula ist um die Region des Mundsaugnapfes mit einer durchgehenden und zwei unterbrochenen Reihen cuticularer Widerhaken versehen, die deutlich hervortreten. Die durchgehende, ringförmige Reihe liegt der Mundsaugnapffönnung am nächsten, die zwei unterbrochenen Reihen sitzen zu je zwei Gruppen rechts und links des Körpers, die

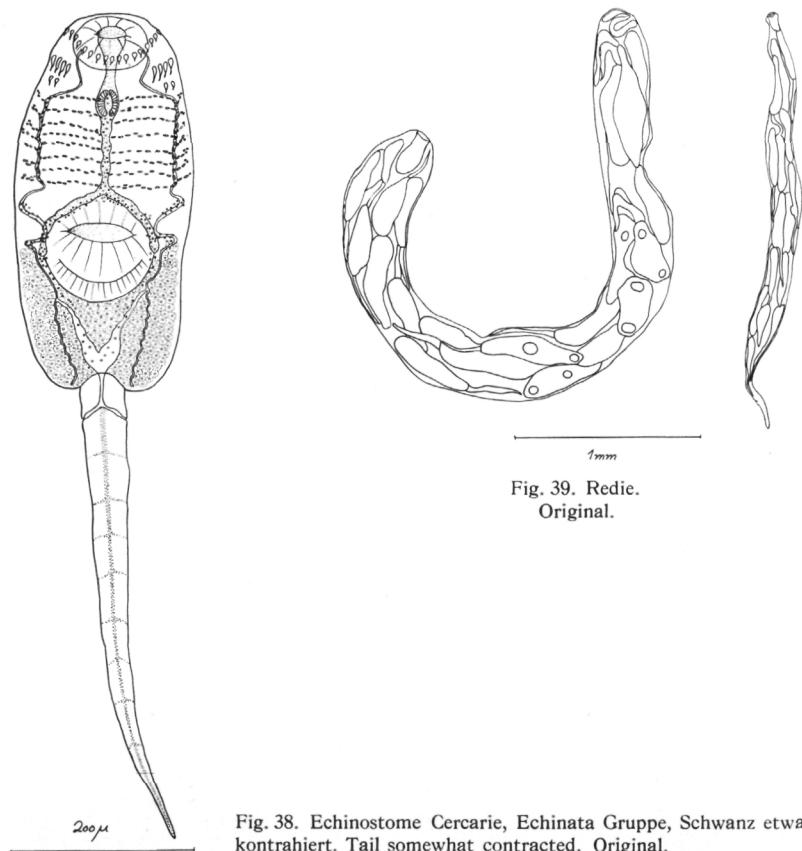


Fig. 38. Echinostome Cercarie, Echinata Gruppe, Schwanz etwas kontrahiert. Tail somewhat contracted. Original.

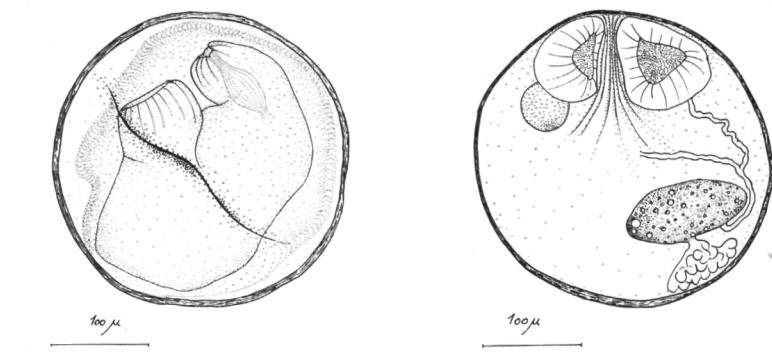


Fig. 40. Cyste, Ruhestadium von Fig. 38.  
Cyst, rest stage from fig. 38.  
Original.

Fig. 41. Siehe Fig. 40.  
Original.

mittlere Reihe mit zwei mal vier besonders grossen, die dritte, distal gelegene Reihe, mit zwei mal zwei Haken, die in der Grösse denen gleichen, die dem Mund zunächst liegen. Die Zahlen können variieren, die Gesamtzahl dieser Haken liegt etwa bei 46.

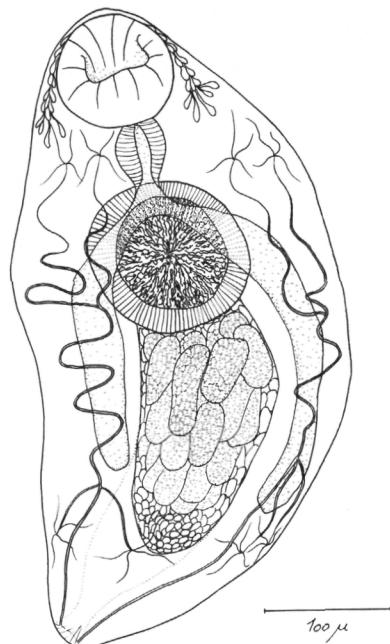


Fig. 42. Adolecscaria der Echinostomen Cercarie, aus der Cyste gelöst. Adolecscaria of the echinostomous Cerc., taken out of the cyst.  
Original.

Die Öffnung des Mundsaugnapfes scheint mit einer Reihe sehr kleiner Haken versehen zu sein, die aber nur schwer zu erkennen sind. Auch scheint zumindestens die vordere Partie – der sogenannte Kragen – des Cercarienkörpers mit einer Reihe dieser kleinen Haken überdeckt zu sein, die zwischen den grösseren liegen. Ob allerdings der ganze Körper mit diesen kleinen Haken ausgestattet ist, lässt sich nicht sagen. Der Mundsaugnapf ist gut ausgebildet, aber wesentlich kleiner als der ventrale Saugnapf, der in der hinteren Hälfte des Cercarienkörpers liegt. Der ventrale Saugnapf vermag – wenn man die Cercarie von der Seite beobachtet – sehr stark glockenförmig vorgewölbt zu werden. Der Cercarienkörper ist in der Grundform länglich, und diese Form wird auch bei Kontraktion im Wesentlichen beibehalten; das Verhältnis von Länge zu Breite des

Körpers variiert nur wenig. Hinter der Mundöffnung sehen wir den Präpharynx, an den sich der schwach ausgebildete Pharynx anschliesst. Der Oesophagus gabelt sich etwa in der Mitte des Körpers in zwei Äste, die kaum den ventralen Saugnapf umgreifend, blind schliessen. Rechts und links des Cercarienkörpers verlaufen zwei Exkretionskanäle, in denen bei genauer Beobachtung heftig schlagende Wimperflammen zu sehen sind. Diese Exkretionskanäle beginnen in der Höhe des Mundsaugnapfes, durchziehen den Körper leicht geschlängelt, münden kurz hinter dem Bauchsaugnapf in die herzförmige und stark in der Grösse variierende Exkretionsblase und senden von der Mündungsstelle je einen weiteren Kanal in die caudalen Enden des Cercarienkörpers. Eine bestimmte Zahl von flimmernden Zellen konnte nicht erkannt werden. Die Exkretionsblase hat am caudalen Ende eine mediane Mündung, die in Form eines Gefäßes ein kurzes Stück den Schwanz durchzieht, sich gabelt und dann nach aussen rechts und links je einen Exkretionsporus hat. Besonders auffallend ist ein Wimper-Strom, der in der Höhe der Exkretionsblase beginnend, sich in zwei nach vorne gerichtete Äste teilt, die den Bauchsaugnapf fast umschliessend an dessen vorderer Hälfte zu beiden Seiten erst je einen kurzen, dann etwas weiter nach vorne je einen deutlichen Ast nach den Seiten entsenden, um sich am vorderen Ende des ventralen Saugnapfes wieder zu vereinigen. Von da zieht dieser mittlere Strom median nach vorne bis etwa in die Höhe des Pharynx und gibt nach beiden Seiten 9 bis 13 Seitenäste ab. Diese Seitenäste vereinigen sich an beiden Körperseiten wiederum zu zwei, dem mittleren „Strom“ parallel laufenden „Seitenströmen“, von denen noch einmal 8 bis 13 kurze Seitenäste zwischen den von der Mittellinie kommenden „Seitenästen“ in die seitlichen Regionen des Cercarienkörpers abzweigen. Dieses „Stromsystem“ ist durch dauernd in Bewegung befindliche, stark lichtbrechende Granula markiert. Die Granula pulsieren aber nur mehr oder weniger hin und her und werden nicht in irgend eine Richtung transportiert. Die Hauptströmungsrichtung scheint nach vorne, dort aber nach den Seiten gerichtet zu sein.

Der Cercarienschwanz ist muskulös und beweglich. Im Vergleich zum Körper der Cercarie ist der Schwanz in seiner Form weit mehr veränderlich und dient der Fortbewegung. Das Verhältnis von Länge zur Breite des Schwanzes vermag sich innerhalb der Extrema von Länge/Breite 12:1 und Länge/Breite 3:1 (Breite wieder die breiteste Stelle des Schwanzes direkt unterhalb der Ansatzstelle von Körper und Schwanz) zu verändern.

Die Cercarien entwickeln sich in grossen Redien, die, wie die Cercarien, farblos sind und nur einen kleinen Pharynx haben. In den Redien finden sich zwischen acht und neunzehn Cercarien, die etwa im gleichen Ent-

wicklungsstadium sind und deren zwei Saugnäpfe deutlich durch die Hülle der Redie erkennbar sind.

Die Cercarien schwimmen, haben sie den Wirtskörper verlassen, durch heftige Schwanzbewegungen umher. Es ist wahrscheinlich, dass die Cercarien auch *Hydrobia ulvae* und *Hydrobia ventrosa* als zweiten Zwischenwirt benutzen.

Dass echinostome Cercarien einen zweiten Zwischenwirt aufsuchen, meist ein Gastropod, um sich zu encystieren, ist bekannt. Bei LEBOUR 1912 finden wir berichtet, dass sich echinostome Cercarien in Ausnahmefällen im ersten Zwischenwirt encystieren. Deshalb sei die Beschreibung der Cyste hier angeschlossen, auf mögliche Zusammenhänge aber später eingegangen.

#### *Cyste* (LEBOUR 1907 b)

Die Cyste hat eine präformierte Naht. Die weisslich schimmernden, kugelrunden Cysten finden sich fast immer in von der Wand der Mantelhöhle des Wirtes gebildeten „Hauttaschen“, die nach innen, also zur Mantelhöhle hin, offen sind. So finden wir eine, zwei oder drei dieser Cysten – in seltenen Fällen bis zu sechs – in der Mantelhöhle der Hydrobien, zu 90 % in normal ausgebildeten, sonst uninfizierten *Hydrobia*-Exemplaren! Die Cysten sitzen keineswegs fest in „ihren“ Hauttaschen.

Die Cysten haben einen Durchmesser von 310 bis 320 Mikron. Die Hülle ist flexibel, durchsichtig, nicht aus unterscheidbaren Schichten aufgebaut. Innerhalb der Cyste vermag man meist nur zwei gut ausgebildete Saugnäpfe zu erkennen, und eine dauernde schwache Bewegung zeigt an, dass der Cysteninhalt lebt.

Da sowohl Cyste als auch ihr Inhalt unter Deckglas deformiert und zerstört werden, löst man den Inhalt der Cyste mit zwei feinen Nadeln heraus und vermag dann diesen, einen unentwickelten Trematoden, zu beobachten.

Der „Cystentrematode“ hat eine durchschnittliche Länge von 500 Mikron und eine durchschnittliche grösste Breite von 250 Mikron. Der Mundsaugnapf hat einen Durchmesser von 88 Mikron, der Bauchsaugnapf einen Durchmesser von 130 Mikron. Der Körper – in diesem aus der Cyste gewaltsam entfernten Zustand – hat eine ellipsoide Form, die grösste Breite liegt aber nicht in der Mitte, sondern etwas vorderhalb der Mitte des Wurmes. Etwa in der Höhe der grössten Breite liegt der Bauchsaugnapf. Dem Mundsaugnapf folgt ein kurzer Präpharynx, der in einen muskulösen Pharynx übergeht. Gleich hinter dem Pharynx gabelt sich der Darm in zwei starke Äste, die vor dem letzten Drittel des Körpers

blind schliessen. Zu beiden Seiten des Mundsaugnapfes ist ein tubulöses, vielzelliges, grosskerniges Gebilde zu erkennen, wahrscheinlich Drüsen. In der Höhe des caudalen Mundsaugnapfrandes gabelt sich ein nach hinten weiterführender Exkretionskanal zu beiden Seiten in je zwei nach vorne ziehende Äste, die sich vor dem Mundsaugnapf, etwa in der Höhe des Pharynx in je vier sehr dünne Zweige teilen, an deren Ende wahrscheinlich Protonephridien sitzen. Der beidseitig gewunden nach hinten führende Exkretionskanal hat etwa am Beginn des letzten Körperviertels wieder je zwei Abzweigungen, die sich nach kurzem Verlauf ihrerseits in vier dünne Zweige trennen, die wohl auch in Protonephridialorganen enden. Die beiden Exkretionskanäle gehen nach der Abzweigung ziemlich einen geradlinig bis zum Hinterende und münden dort in je Exkretionsporus aus. Direkt hinter dem Bauchsaugnapf ist ein sackförmiges Gebilde zu erkennen, welches angefüllt ist mit länglichen, zelligen Aggregaten, deren Grösse innerhalb des Sackes von hinten nach vorne zunimmt. Der sichtbare Teil des Sackes beträgt etwa 170 Mikron, die grössten und am weitesten vorne gelagerten in ihm enthaltenen Gebilde haben eine Länge von 70, und eine Breite von 30 Mikron. Eine Deutung des gesamten Gebildes war mir nicht mit Sicherheit möglich.

g) *Furcocercaria spec.* (LA VALETTA 1855; FAUST 1920b; CORT 1928; EMMEL 1947; CHU 1952; WIKGREN 1953; CHU 1954; WIKGREN 1957; WESENBERG-LUND 1934):

Adult: „Schistosomata“.

1957 fand ich in einem *Hydrobia ventrosa*-Weibchen Furcocercarien. Diese, im Süßwasser in verschiedenen Formen sehr häufig vorkommenden Cercarien fand ich nur dies eine Mal, an einer Lokalität in den inneren Partien des Isefjordes. Sie lagen in den Gonaden des *Hydrobia ventrosa*-Weibchens.

*Cercarie* (Fig. 43):

Gesamtlänge .....	920 Mikron
Kopflänge .....	325 Mikron
Schwanzlänge .....	375 Mikron
Furca .....	216 Mikron
Kopfbreite .....	109 Mikron
Mundsaugnapf: Länge .....	72 Mikron
Mundsaugnapf: Breite .....	70 Mikron
ø Bauchsaugnapf .....	24 Mikron

Der Cercarienkörper ist ellipsenförmig. Die Cercarien sind gelblich weiss, durchsichtig.

Der Mundsaugnapf macht etwa das erste Viertel des Cercarienkörpers aus; nur eine kleine vordere Partie ist als eigentlicher Saugnapf ausgebildet, während das übrige länglich runde Gebilde keinerlei Differenzierung zeigt und nach hinten zu spitz in einer Art „Pseudopharynx“ endet. Es schliesst sich kein oder ein nur sehr kurzer Oesophagus an. Nahe der Mundöffnung münden zwei oder mehr bis zu 10 Drüsengänge, die sich sehr bald beidseitig zu je einem vereinigen und mit einer leichten Kurve innen an den auf der Grenzlinie vom ersten zum zweiten Drittel liegenden Augen vorbei, nach hinten verlaufen. Der ventrale Saugnapf ist sehr klein, aber muskulös ausgebildet, liegt am hinteren Ende des zweiten Körperrdrittels und wird meist stark ventral vorgewölbt. In der Höhe des Bauchsaugnapfes liegen rechts und links zwei Zweiergruppen von Drüsenzellen hintereinander angeordnet, mit granuliertem Inhalt und grossen Zellkernen. Caudal median des ventralen Saugnapfes finden sich ebenfalls in Zweiergruppen hintereinander gestaffelt sechs drüsige Zellen, die weniger granuliert erscheinen und kleinere Zellkerne haben. Die Exkretionsblase ist klein und fast viereckig; von vorne kommend münden rechts und links je ein Exkretionskanälchen in sie ein. Die Exkretionsblase entsendet nach hinten in den Schwanz einen Exkretionstabus, der den Schwanz in seiner ganzen Länge durchzieht, und an der Trennungsstelle der Furca je einen Tubulus in diese entsendet. Rechts und links der Ansatzstelle des Schwanzes an den Cercarien-Körper sitzt am Hinterende je eine schwach ausgebildetes cuticuläres Haftorgan. Die Cuticula ist frei von Widerhaken.

Cercaria ocellata wurde in Dänemark, nach WESENBERG-LUND 1934, in *Limnea ovata* und *Limnea stagnalis* aus nur einem Teich bei Hørsholm und in geringen Prozentsätzen gefunden. Ich selbst konnte die von mir beschriebene Furcocercarie, die Cercaria ocellata zu sein scheint, nur ein Mal beobachten.

h) *Microcercaria spec.* (Mc.COY 1929; W. J. REES 1935; STUNKARD 1950; UZMANN 1953; WIKGREN l. c.; DAWES 1956):

Diese Cercariengruppe hat Fische als Endwirte. Die im Folgenden von mir beschriebene Cercarie habe ich aus der Station bei Barsebæk in acht Meter Tiefe ein Mal in einem Männchen von *Hydrobia ulvae* gefunden.

*Cercarie* (Fig. 44):

Gesamtlänge .....	228-230 Mikron
Körperlänge .....	200 Mikron
Schwanzlänge .....	30- 35 Mikron
Körperbreite .....	63- 70 Mikron
Schwanzbreite.....	15 Mikron
ø Mundsaugnapf .....	24- 25 Mikron
Stilettlänge .....	30 Mikron

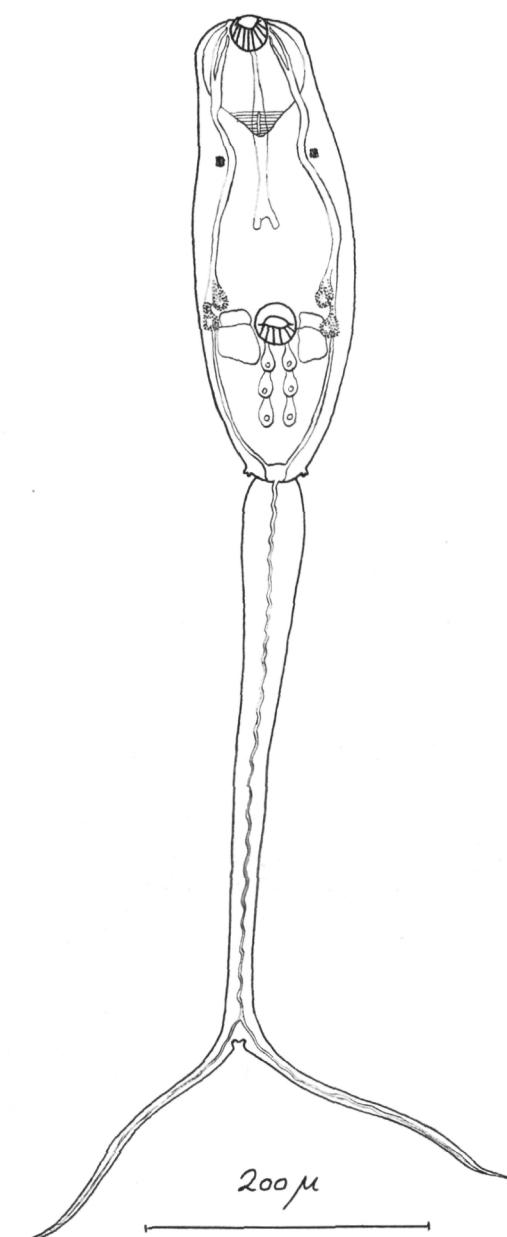


Fig. 43. *Cercaria ocellata*.  
Original.

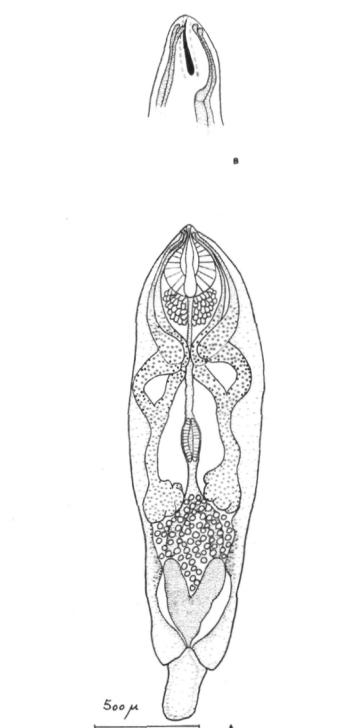


Fig. 44. a.) *Microcercaria*.  
Fig. 44. b.) Stilett von lateral.  
Original.

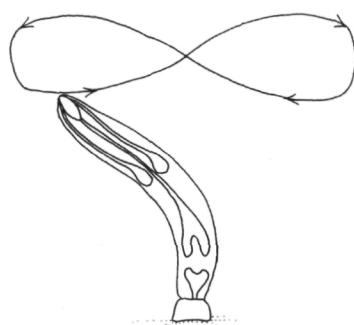


Fig. 44. c).  
Original.

Es wurden nur die hier beschriebenen Formen gefunden, keine Sporocysten, Redien oder Encystierungen. Ich erhielt die Cercarie durch Eröffnen der *Hydrobia*, es ist also nicht sicher, ob die Cercarien voll entwickelt waren.

Die Cercarie ist länglich oval und nicht sehr kontraktile. Der muskulöse Mundsaugnapf ist mit einem kräftig ausgebildeten Stilett bewaffnet. An den Mundsaugnapf schliesst sich ein langer Präpharynx an, an dessen beiden Seiten direkt hinter dem Saugnapf zwei Zellhaufen liegen. Die Zahl der Zellen ist nicht bestimmbar, Zellkerne sind nur schwer zu sehen. Der Präpharynx durchzieht fast die Hälfte des Cercarienkörpers und geht dann in einen grossen Pharynx über; daran schliesst sich der Oesophagus, der sich bald darauf in zwei kurze Blindkanäle teilt. Der ventrale Saugnapf ist klein und liegt am Anfang des hintersten Drittels des Körpers, von der dorsalen Körperseite, ebenso wie die Ausläufer des Darmes, nur schwer auszumachen, da ein undurchsichtiger, kugeliger Zellhaufen darüber liegt.

Die Exkretionsblase ist gross und erfüllt fast das letzte Viertel des Körpers mit ihrer langgestreckten, zweizipfligen Herzform. Sie mündet offenbar mit einem Exkretionsporus in den Schwanz. Zu beiden Seiten der Mundöffnung und der Stilettspitze münden zwei kräftig ausgebildete „Drüsengänge“. Den Mundsaugnapf in seiner vorderen Hälfte umfassend ziehen diese vier granulösen Gänge sich stark verdickend nach aussen, um kreisförmig wieder nach innen umzubiegen und sich median zu berühren. Hier trennen sie sich noch einmal beidseitig zu einem inneren schwächer gebogenen und einem äusseren stärker gebogenen Kanal, um sich etwa in der Höhe des „Pharynx“ zu je einem Gang zu vereinen. Von dieser Stelle nach hinten ziehen die Gänge – nun schwächer granuliert – in einem leichten Bogen nach aussen bis zur Höhe, in der sich der Oesophagus gabelt, um hier in einem geknäuelten, vier bis fünfteiligen, blind schliessenden sackartigen Gebilde zu enden. Zwischen diesen Knäueln und dem Beginn der beiden oberen Exkretionsblasenäste machen die schon oben erwähnten kugeligen Zellen die Beobachtung weiterer Differenzierungen unmöglich. Zu beiden Seiten des Cercarienkörpers erkennt man ein schwach granulierte Parenchym.

Betrachten wir den Cercarienkörper von der Seite, so fällt auf, dass das Stilett leicht nach oben geschwungen ist und dass die vier Drüsengänge zu je zweien dorsal, beziehungsweise ventral rechts und links des Stilettes münden.

Der stummelige Cercarienschwanz zeigt keinerlei Differenzierungen und

scheint von Parenchym angefüllt zu sein. Ausser dem oralen Stilett hat der Cercarienkörper keinerlei Bewaffnung.

Innerhalb einer Petrischale mit Seewasser hafteten sich die Cercarien mit dem Schwanzende am Boden fest und schwangen mit dem Kopf in charakteristischer Achterform langsam hin und her (Fig. 44 c).

i) *Cercariaeum spec.*: Vertreten mit einer, selten vorkommenden, Art. *Mutabile* Gruppe SEWELL 1922, adult *Asymphylodora spec.*

*Cercariaeum* (Fig. 45):

Gesamtlänge .....	380 Mikron
Gesamtbreite, breiteste .....	230 Mikron
ø Mundsaugnapf .....	90 Mikron
Mundsaugnapfbreite .....	160 Mikron
Mundsaugnapflänge .....	75 Mikron
Bauchsaugnapfbreite .....	112 Mikron
Bauchsaugnapflänge .....	87 Mikron

*Redie* (Fig. 46):

Länge .....	580 Mikron
Breite .....	290 Mikron

Diese *Cercariaeum*-Art fand ich einmal im Biotop Nivaa in den Gonaden eines Männchens von *Hydrobia ventrosa* durch Eröffnen der Wirtsschale. Die *Cercariaeum* lagen zum Teil ausserhalb der Redien im Wirtsgewebe. Es ist möglich, dass die *Cercariaeum* die Redie in unvollendetem Zustand verlassen, um sich innerhalb des Wirtsgewebes fertig zu entwickeln.

Die Körperform der *Cercariaeum* ist variabel. Sie vermögen ihren Körper von flach und fast kreisrund zu einem langgestreckten, drehrunden Zylinder zu verändern.

Der Mundsaugnapf ist stark entwickelt, auf einen kurzen Präpharynx folgt fast anschliessend an den Mundsaugnapf ein muskulöser Pharynx, dem sich ein kurzer Oesophagus anschliesst. In der Höhe des in der Mitte des Körpers gelegenen, gut ausgebildeten ventralen Saugnapfes gabelt sich der Oesophagus in zwei dicke, kurze, blindgeschlossene Darmschenkel. Die Exkretionsblase ist gross, quer oval und in der Mitte caudalwärts etwas eingeknickt. Sie zeigt eine wabige Strukturierung und hat in der Mitte von oben nach unten ein Lumen, welches ohne diese Struktur ist. An den beiden vorderen Teilen der Exkretionsblase münden zwei Exkretionskanäle, die leicht gebogen nach vorne bis in die Mitte des Körpers verlaufen. Dort trennen sich, rechts und links des ventralen Saugnapfes,

je ein nach hinten und zwei nach vorne führende Exkretionstubuli ab. Wimperorgane konnten nicht ausgemacht werden. Die Cuticula dieser Cercariaeen zeigt eine auffällige polygonale Musterung.

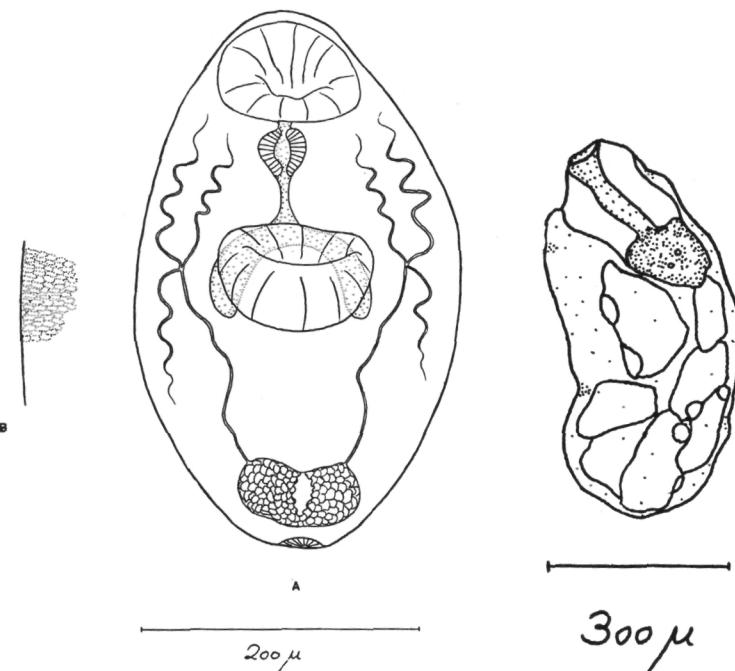


Fig. 45. Cercariaeum, b.) Hautstruktur. b.) structure of the skin.

Fig. 46. Redie von Fig. 45.  
Original.

Die Cercariaeen entwickeln sich in Redien; 7-10 Cercariaeen liegen in einer Redie. Die Redien haben einen bis in das erste Körperdrittel reichen den Darm, dessen unterste Partie auffallend gelbbraun gefärbt ist.

Es liegen noch zwei weitere Cercarienarten vor. Die eine Art wurde nur in unentwickeltem Stadium innerhalb der Redien in den Gonaden des Wirtstieres gefunden, die andere Art aus zwei Exemplaren der Wirte aber in vollentwickeltem Zustand. Bei beiden Arten bin ich mir über die Ein gruppierung nicht schlüssig. Die innerhalb der Redien beobachteten frühen Cercarienstadien scheinen monostom zu sein, die andere Art ist distom. Beide Arten entwickeln sich in Redien.

## k) Monostome Cercarie ungewisser Stellung:

*Cercarie* (Fig. 47):

Gesamtlänge .....	170 Mikron
Körperlänge .....	70 Mikron
Körperbreite, breiteste .....	44 Mikron
Schwanzlänge .....	90 Mikron
Schwanzbreite, breiteste .....	30 Mikron

*Redie*:

Länge .....	652 Mikron
Breite .....	220 Mikron

Der Infekt stammt aus den Gonaden eines *Hydrobia ventrosa*-Männchens aus Barsebäck.

Der Cercarienkörper ist oval, nach vorne leicht zugespitzt. Der Mundsaugnapf ist noch schwach ausgebildet. Vorne rechts und links des Mundsaugnapfes gehen zwei kräftig ausgebildete Kanäle ab, die an den Seiten des Cercarienkörpers beidseitig bis nach hinten an die Ausmündung der Exkretionsblase ziehen. Etwas innerhalb dieser beiden stark ausgebildeten Kanäle gehen hinter dem Mundsaugnapf zwei weitere, dünnere Kanäle nach hinten, leicht nach aussen abgewinkelt. Sie durchziehen etwa das erste Drittel des Cercarienkörpers, biegen dann scharf nach innen um und bilden hier einen quer durch den Körper ziehenden „Ringkanal“. Von der hinteren Mitte des Mundsaugnapfes können wir einen weiteren, zuerst

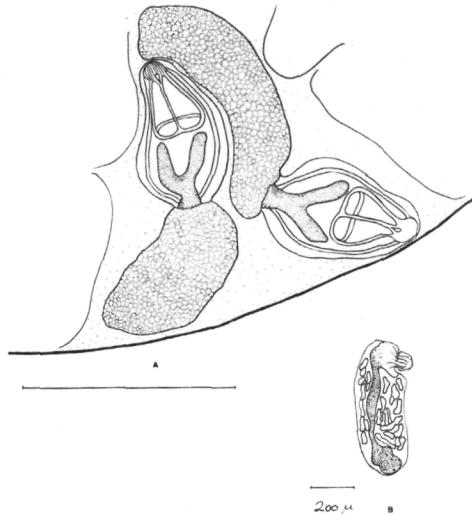


Fig. 47. a.) Monostome Cercarie, noch innerhalb der Redie. Maßstab, scale 100  $\mu$ . a.) Monostomous cercaria, inside of the redia. b.) Redie der monostomous Cercarie. b.) Redia. Original.

zweigeteilten, dann zu einem verschmelzenden Kanal beobachten, der im dorsalen Halbkreis des Ringkanals zu münden scheint. Dieser mittlere Kanal lässt sich vielleicht als die undifferenzierte Pharynx- und Oesophagus-Anlage deuten.

Sonst lässt sich nur noch die grosse Exkretionsblase erkennen, die grau schimmernd zwei dicke Äste nach vorne bis zur Hälfte des Cercarienkörpers sendet, die sich caudal zu einem dicken, in den Schwanz mündenden(?) Ast vereinigen.

Der Cercarienschwanz ist dick – fast klumpig – zu nennen und zeigt ein zelliges Muster, lässt aber keine andere Strukturierung erkennen. Der Cercarienschwanz ist den Schwänzen der im Vorangegangenen geschilderten Cercarien nicht ähnlich. Weder die Cuticula noch der Mundsaugnapf sind mit Widerhaken oder Stilett versehen.

Die Cercarien entwickeln sich in Redien (12 bis 15 Cercarien in einer Redie) mit Pharynx und einem bis an das Hinterende der Redie in deren Mitte durchziehenden Darm, der gelb bis gelbbraun gefärbt ist.

#### I) *Distome Cercarie ungewisser Stellung:*

Die hier zu beschreibende Cercarienart wurde zweimal in den Gonaden von Männchen der Art *Hydrobia ulvae* aus einem Biotop – Sebbersund, Limfjord – gefunden.

Ich hatte einige Hydrobien aus dem Aquarium genommen und in eine Petrischale mit Seewasser gesetzt. Nach einiger Zeit fiel auf, dass an der dem Licht zugewendeten Seite der Petrischale eine Zahl intensiv rostrot gefärbter „Würmer“ schwamm, in der gleichen Weise, wie sich kleine Nematoden beim Schwimmen schlängelnd im Wasser fortbewegen. Es stellte sich aber heraus, dass diese Tiere seltsam geformte Cercarien waren, deren Körper nicht wie bei vielen Cercariengruppen durch einen deutlichen Einschnitt vom Schwanz getrennt war.

#### *Rhopalocercous Cercarie (DAWES l. c.).*

##### *Cercarie* (Fig. 48):

Gesamtlänge .....	640 Mikron
Körperlänge .....	215 Mikron
Schwanzlänge .....	425 Mikron
Körperbreite, breiteste .....	110 Mikron
Schwanzbreite, breiteste .....	110 Mikron
ø Mundsaugnapf .....	45 Mikron
ø Bauchsaugnapf .....	48 Mikron
ø Schwanzendensaugnapf .....	37 Mikron
Schwanzkanal, breiteste Stelle, etwa Schwanzmitte .....	16 Mikron

*Redie* (Abb. 49):

Länge .....	1160 Mikron
Breite, oben .....	230 Mikron
Breite, unten .....	315 Mikron

Der Cercarienkörper ist länglich, nach vorne schmäler werdend, im Ganzen niemals breiter als der Cercarienschwanz und hat eine verhältnismässig breite Ansatzstelle Körper/Schwanz.

Die Cuticula des Körpers zeigt starke Faltungen quer zur Längsrichtung, die besonders am caudalen Ende hervortreten. Die beiden Saugnäpfe sind fast gleich gross, der ventrale Saugnapf wenig grösser als der orale. An den Mundsaugnapf schliesst sich ein kurzer Präpharynx an, der gleich darauf in einen kleinen, aber gut ausgebildeten, muskulösen Pharynx übergeht. Hinter dem Pharynx zieht ein wohl ausgebildeter Oesophagus bis zum Beginne des letzten Körperdrittels. Hier teilt sich der Oesophagus in zwei kurze, blindgeschlossene Darmschenkel, die den in der Mitte des letzten Körperdrittels liegenden ventralen Saugnapf fast völlig umfassen. Rechts und links des Mundsaugnapfes beginnen zwei Exkretionskanäle, die gut sichtbar, leicht gewunden an den Seiten des Cercarienkörpers nach hinten ziehen, den ventralen Saugnapf umschließen und sich hinter diesem in der Körpermitte zu einer schwach ausgebildeten Exkretionsblase vereinen; diese hat eine weite Öffnung in den in der Mitte des Schwanzes verlaufenden Exkretionskanal. Der ganze Cercarienkörper ist mit einem stark ausgebildeten Drüsengewebe erfüllt. Es ist anzunehmen, dass es sich auch hier, wie bei anderen Cercarien, um cystogene Drüsen handelt. Diese Drüsen machen eine Beobachtung der weiteren Differenzierungen des Cercarienkörpers, vor allem des Exkretionssystems, unmöglich.

Der Cercarienkörper ist milchig gelblich weiss gefärbt.

Eine ausserordentlich auffallende und seltsame Bildung dieser Cercarienart ist der Schwanz. Er hat die doppelte bis dreifache Länge des Körpers, ist fast in seiner ganzen Länge so breit wie dieser, in den vorderen zwei Dritteln oft sogar breiter. Nach hinten zu wird er etwas schmäler und schließt an seinem Ende mit einer Art Saugnapf ab, den ich aber nie in Funktion gesehen habe. Es kann angenommen werden, dass sich die Cercarie mit Hilfe des „Schwanzsaugnapfes“ festsetzt.

Der auffallend gefärbte Schwanz ist in seinen vorderen Partien gelb-braun gefärbt, eine Farbe, die nach hinten in ein nach dem Schwanzende zu immer dunkler werdendes braunrot übergeht. Der in der Schwanzmitte verlaufende Exkretionskanal ist ungefärbt und durchsichtig und in seinem Inneren ist ein lebhaftes Auf- und Ab-pulsieren einer Flüssigkeit zu beobachten. Der Exkretionskanal wird nach hinten zu schmäler und scheint

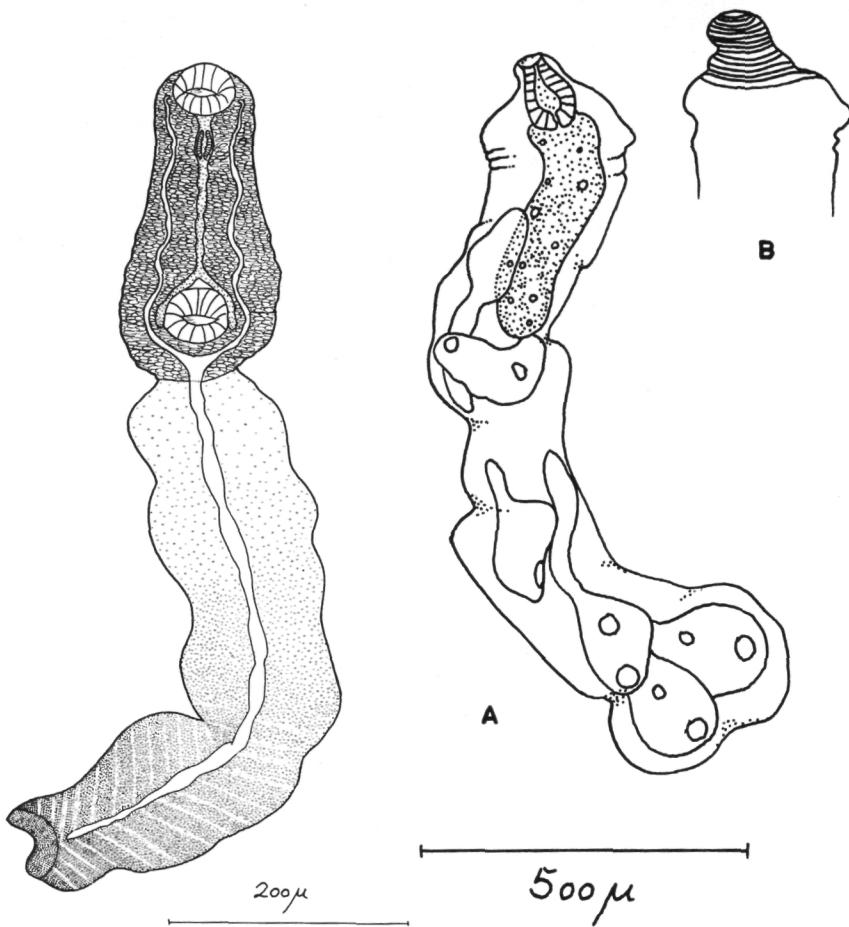


Fig. 48. Distome Cercarie.

Fig. 49. a.) Redie von Fig. 48, b.) Oberflächenstruktur. b.) structure of the skin.  
Original.

kurz vor dem Beginn des „Schwanzsaugnapfes“ blind zu schliessen. Die seitlichen und so auffallend gefärbten „Vela“ des Cercarienschwanzes haben nach aussen eine „unordentliche“ Begrenzung. Von den Seiten des Exkretionskanals nach aussen und vorne ziehend, fallen auf jeder Schwanzseite nicht gefärbte Linien auf, deren Häufigkeit nach hinten zunimmt. In der „Höhlung“ des „Schwanzsaugnapfes“ sitzen kleine Papillen (Cuticularbildungen?).

Die Cuticula dieser Cercarien entbehrt jeder Bewaffnung. Augenflecken fehlen.

Die Cercarien entwickeln sich in Redien – 6 bis 15 Cercarien in einer Redie. Die Redien sind schmal und lang, haben einen gut ausgebildeten Pharynx, an den sich ein dicker Darm anschließt, der das erste Rediendrittel median durchzieht und dann blind schliesst. Es fällt auf, dass die Cuticula der Redie eine deutlich dichte Querstrukturierung in Form von Streifen aufweist.

Ausser den im Vorangegangenen beschriebenen Cercarienformen und der zusammen mit der Echinostomen-Cercarie beschriebenen Cyste traten in meinem *Hydrobia*-Material drei verschiedene Arten von Metacercarien auf.

Leider lässt sich an den Metacercarien nicht viel erkennen und wenn es gelingt, den Inhalt der Metacercarien unbeschädigt aus der Hülle zu lösen, vermag man nicht genug zu erkennen, um die Metacercarien einer der von uns beschriebenen Cercarien zuzuweisen. Versuche die Metacercarienhülle mit chemischen Mitteln zu lösen, misslangen.

Zwei der auftretenden Metacercarien sind drehrund und unterscheiden sich durch ihre Grösse, die innerhalb einer Art so gut wie nicht variiert. Die dritte Art ist länglich oval geformt.

*Metacercaria*: Durchmesser 160 mm.

*Metacercaria*: Durchmesser 110 mm; es ist vielleicht möglich, dass die Metacercarien dieses Durchmessers von der kleinen monostomen Cercaria misenensis PAL. gebildet werden, da ich in zwei Fällen diese Metacercarien zusammen in einem Zwischenwirt mit diesen Cercarien gefunden habe.

*Metacercaria*: Länge 140 Mikron  
Breite 70 Mikron

Alle drei Arten Metacercarien finden sich in den Gonaden beider Geschlechter von *Hydrobia ulvae* und *Hydrobia ventrosa*. Irgendwelche anderen Trematodenlarvenstadien wurden, ausser in den oben erwähnten drei Fällen, nicht zusammen mit den Metacercarien gefunden.

Treten Metacercarien in den Gonaden der Wirtstiere auf, so sind die Gonaden im Zustand starker Zerstörung und die Metacercarien sitzen dicht aneinander gepackt in dem Rest des Wirtsgewebes. Im Vergleich mit den Cysten, die zusammen mit der Echinostomen-Cercarie beschrieben wurden, ist zu sagen, dass die Metacercarien auf ein spätes Infektionsstadium hinweisen, die oben erwähnten Cysten aber in der Regel nur in solchen Hydrobien beiderlei Geschlechts gefunden wurden, bei denen sowohl Mitteldarmdrüsse als auch die Gonaden intakt und nicht angegriffen waren. Schon aus diesem Grund sind die Metacercarien als End-

stadien einer Infektion innerhalb des Wirtes, die Cysten aber als eine Ruheform im zweiten Zwischenwirt anzusehen, in dem sie sich nicht entwickelt haben.

### III. Wechselwirkungen zwischen Parasiten und Zwischenwirten:

Schon in den vorausgegangenen Kapiteln wurde die Frage der Wechselwirkungen zwischen Zwischenwirten und Parasiten berührt. Im einzelnen

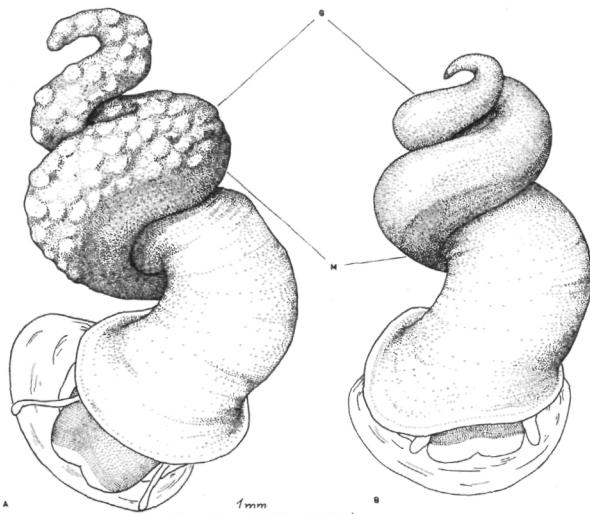


Fig. 50. *Hydrobia ventrosa*, a. ♀ 3,0 mm Schalenlänge, Gonaden angefüllt mit Trematoden larven, b. ♀ 2,7 mm Schalenlänge, nicht befallen. a. ♀ 3,0 mm height of the shell, gonads highly infested by larval Trematodes, b. ♀ 2,7 mm height of the shell, not infested.

M = Mitteldarmdrüse, G = Gonaden, M = liver, G = gonads.  
Original.

wären die Fragen der Wirtsspezifität, der Wirtsschädigung und des zahlenmässigen Vorkommens der verschiedenen Larvenarten zu prüfen; die möglichen Invasionswege wären zu erörtern.

Im marinen Bereich sind die genannten Probleme etwas anders gelagert als in Bereichen des Süßwassers. In den begrenzten Gebieten des Süßwassers ist auch die Wechselbeziehung zwischen Wirten – Zwischenwirten und Parasiten begrenzt und somit leichter definierbar, ja kontrollierbar (BAKER 1916, 1928; CHANDLER 1920; HUBBS 1928; VAN DER SCHALIE 1958; WESENBERG-LUND l. c.).

Nicht nur in Süßwasserbereichen lassen sich Beziehungen zwischen der Beschaffenheit eines Biotopes, in dem die Zwischenwirte leben, und der Befallsrate durch Trematoden erkennen. Auch im marinen Bereich spielen

die Faktoren der Umwelt eine Rolle bei der Höhe und Art des Befalles (CAWSTON 1918; MATHIAS 1925; SEIFERT 1926; HOFF 1941; ROTHSCHILD 1941; WIKGREN 1953a, 1956; WESENBERG-LUND 1. c.).

Neun verschiedene Biotope werden vergleichend betrachtet:

1. *Prozentuale Anteile befallener Hydrobien an den Populationen der unter B I beschriebenen Biotope.*
- 1) Rønnerne, *Hydrobia ulvae* (281)\*.  
Befallsprozent: 10,3 %. Fünf verschiedene Arten von Trematoden-Larven.
- b) Egholm-Bredning, 52 % *H. ulvae*, 48 % *H. ventrosa* (221).  
Befallsprozent: 41,4 %, sehr hoch. Fünf verschiedene Arten von Trematoden-Larven.
- c) Sebbersund und Nibe-Bredning, 33 % *H. ulvae* (319).  
10,0 % der Hydrobien beider Arten von fünf verschiedenen Trematoden-Larven befallen.
- d) Mariager-Fjord/Ajstrup-Bugt, 62 % *H. ulvae*, 38 % *H. ventrosa* (318).  
11,0 % der Hydrobien waren von fünf verschiedenen Trematoden-Larven befallen. (Eine der Larvenarten trat nur in diesem Fundort und nur in zwei Fällen auf.)
- e) Kysingfjord, 95 % *H. ventrosa* (250).  
Befallsprozent: 47,3 % am höchsten. Fünf verschiedene Trematoden-Larven.
- f) Vellerup-Vig, 57 % *H. ventrosa*, 43 % *H. ulvae* (333).  
13 % der Hydrobien befallen. Acht Trematoden Arten, zwei davon selten.
- g) Nivaa-Bugt, 75 % *H. ventrosa*, 25 % *H. ulvae* (704).  
28,5 % Befall, sieben Larvenarten.
- h) Barsebäck-Bugt, Øresund, *H. ulvae* (656).  
Befallsprozent: 4,4 %, sehr niedrig; sieben verschiedene Larven-Arten. Zwei selten.
- i) Sletten, Øresund, *H. ulvae* (265).  
Infektionsprozent: 2,0 %; nur zwei Larven-Arten.

Aus dem Biotop Barsebäck-Bugt liegt eine Reihe von Trematoden-Larven aus *Hydrobia ulvae* vor, die wegen ihres frühen Entwicklungsstadiums nicht identifiziert werden könnten.

Bevor wir auf die verschiedenen Fragen und Ergebnisse eingehen, müssen einige generelle Feststellungen getroffen werden.

Bei dem hier gegebenen Überblick über die Biotope fällt auf, dass die Anzahl der verschiedenen larvalen Trematoden durchschnittlich in den Biotopen gleich ist. (Ausnahme: Sletten mit nur zwei Larven-Arten). Es

\* Die Zahlen in Klammern () geben an, wie viele Hydrobien präpariert wurden; insgesamt 3347.

handelt sich um jeweils mindestens fünf verschiedene Larven-Arten. Dabei muss bedacht werden, dass nur zwei Mollusken-Arten auf ihre Parasiten untersucht wurden. (Die Artenzahl der larvalen Trematoden aus Gastropoden dänischer Süsswasser-Biotope liegt im Verhältnis zur Zahl der Zwischenwirte weit niedriger: WESENBERG-LUND I. c.).

Ferner ist zu bemerken, dass die untersuchten Biotope im Bezug auf die Anteile befallener Hydrobien an der Population in vier Gruppen zu ordnen sind: Barsebäck und Sletten mit weniger als 5,0 %, Rønnerne, Sebbersund und Nibe-Bredning, Mariager-Fjord und Vellerup-Vig mit durchschnittlich nicht mehr als 15 %, Nivaa-Bugt mit 30 % und Egholm-Bredning und Kysing-Fjord mit etwa 50 %.

Diese Befunde legen nahe, die im Befallsprozent ähnlichen Biotope miteinander und die einander unähnlichen Biotop-Gruppen untereinander (ökologische Bedingungen) zu vergleichen.

Inwieweit vorausgesetzt werden kann, dass das Angebot an „Befallsmöglichkeiten“, das heißt das Angebot an Miracidien überall gross ist, muss betrachtet werden. Die Voraussetzung für dieses „Angebot“ ist die Anwesenheit der Träger von adulten Trematoden (ROTHSCHILD I. c.).

Unterschiede zwischen den Biotopen sind gegeben durch die Wassertiefen. Alle anderen Unterscheidungsmerkmale sind untergeordneter Art. Für Vögel, die neben Fischen als Träger adulter Trematoden in Frage kommen, ist auch umgebende Landschaft der Fundorte von Bedeutung. Im Ganzen kann vorausgesetzt werden, dass das Angebot an Miracidien in allen Gebieten gross ist. Die Trematoden-Eier vermögen lange Zeit ungünstige Bedingungen zu überdauern; ist die Larve aber geschlüpft, so vermag sie, je nach der Temperatur, nur eine begrenzte Zeit lang aktiv zu bleiben (PIEKARSKI 1954).

Ob das Miracidium innerhalb seiner bemessenen Aktivitätszeit einen geeigneten Zwischenwirt antrifft, ist abhängig von Strömung, Wellenbewegung und Zahl der in seinem Aktionsbereich erreichbaren geeigneten Zwischenwirte. Bei geringer Wasserbedeckung ist die Wahrscheinlichkeit, dass der Zwischenwirt angetroffen wird grösser, als bei starker Wasserbedeckung. Oder: je grösser die Population, desto grösser die Wahrscheinlichkeit, dass das Miracidium einen Zwischenwirt findet. Sind Wasserbedeckung und Individuenanzahl gross, ist die Wahrscheinlichkeit für das Individuum „Zwischenwirt“, befallen zu werden, gering. Für den Zwischenwirt also nimmt die Wahrscheinlichkeit, dass er befallen wird mit der Zeit und der Anzahl der Miracidien zu (PETERSEN 1931; ROTHSCHILD 1941). Die Wirtsfindung wird von Raum und Zeit beeinflusst (HOFF I. c.; RANKIN Jr. 1939c; WESENBERG-LUND I. c.; Wikgren I. c.). Betrachten wir die

Biotope unter solchen Gesichtspunkten, so zeigt sich, dass die Biotope ähnlicher Befallsprozente auch ähnlich in oekologischer Sicht sind.

Der Befallsprozent nimmt mit der Wassertiefe ab (CAWSTON 1918). Die beiden Biotope mit besonders hohem Befallsprozent zeichnen sich dadurch aus, dass die Wassertiefe im Allgemeinen so gering ist, dass Vögel stehend ihre Nahrung erlangen können. Aus diesem Grund halten sich viele Vogelarten mit vielen Individuen oft längere Zeit in solchen Biotopen auf.

Wir haben in Kysing-Fjord und Egholm-Bredning dichte *Hydrobia*-Populationen, Wasserhöhen nicht über 20 cm, geringe Strömungs-, Wind- und Wellen-Beeinflussung, regen Vogelbesuch. Daraus resultiert: hoher Befallsprozent.

Nivaa-Bugt hat wechselnde Wassertiefen, meist zwischen 20 cm bis 50 cm. Das Biotop ist von den Bedingungen, die im Sund herrschen, abhängig. Dieses Gebiet wird von vielen Vögeln aufgesucht. Jungfische mehrerer Arten wachsen hier heran.

Vellerup-Vig, Mariager-Fjord und Sebbersund mit Nibe-Bredning haben Wasserhöhen von 30 cm—130 cm Durchschnitt, die Hydrobien leben meist in Vegetationszonen; Strömung und Wellen haben geringen Einfluss auf die Population. Sowohl Vögel als auch Fische mehrerer Arten halten sich in allen drei Gebieten auf.

Das Gebiet zwischen den Rønner-Inseln ist ein echtes, den Gezeiten, Strömen und Wellenbewegungen ausgesetztes Sandwatt mit dichter Hydrobien-Besetzung und lebhaftem Vogelleben. Die Bewegung der Wassermassen verhindert einen hohen Befallsprozent der Hydrobien.

Barsebäck und Sletten werden in 6 m bzw. 7-8 m Tiefe von *Hydrobia ulvae* dicht besiedelt. Als Träger adulter Trematoden kommen hier hauptsächlich Fische in Frage, eventuell in geringerem Maße, Tauchenten. Der Einfluss von Wind, Wellen oder Strömungen ist gering; der Befallsprozent sehr niedrig.

Diese Betrachtungen zeigen, dass die Befallsmöglichkeit in Verbindung zu bringen ist mit der Anzahl der potentiellen Zwischenwirte räumlich je Wassereinheit, nicht aber mit der Zwischenwirtanzahl je Bodenareal. Die Befallsmöglichkeit ist unter anderem weitgehend abhängig von dem dreidimensionalen Faktor Zwischenwirtanzahl per Raumeinheit und von äusseren mechanischen Einwirkungen auf diese Einheit.

Der zu prüfende Raum ist das Biotop. Das Biotop beeinflusst die Beziehungen der Trematodenlarven zu Zwischen- und Endwirten.

## 2. Verteilung der verschiedenen Arten von Trematodenlarven auf die einzelnen Fundstellen.

Die Biotope werden in der Reihenfolge der neu entstandenen Ordnung betrachtet. Beginnen wir mit den niedrigsten Befallsprozenten und betrachten die Biotope mit steigendem Infektionsprozent.

Sletten: *H. ulvae*\* (265).

Es wurden bei den untersuchten Zwischenwirten nur drei gefunden, die

\*) Die Zahlen in Klammern ( ) geben an, wie viele Hydrobien präpariert wurden.

von Trematodenlarven befallen waren. Die Larven gehörten der Gymncephala-Gruppe an (*Cercaria lophocerca*).

**Barsebäck-Bugt: *H. ulvae* (656).**

Die Hauptrolle spielt hier die monostome Cercarie *Cercaria ephemera*, (12 Fälle). Am zweithäufigsten sind Metacercarien (sieben Fälle). Dreimal traten Infekte mit *Cercaria lophocerca* auf. Nur in einem Falle wurde *Cercaria misenensis* PAL., Monostomata, Ubiquita-Gruppe gefunden und die je einmal beobachteten Formen *Cercariaeum* und die innerhalb der Redie nicht entwickelte monostome Form ungewisser Stellung. In sieben Fällen traten wenig entwickelte Trematoden-Larven auf, die nicht identifiziert werden konnten.

**Sebbersund und Nibe-Bredning: 93 % *H. ventrosa* (319).**

In 14 Fällen wurde *Cercaria lophocerca*, *Cercaria ephemera* in drei gefunden, zweimal traten Metacercarien auf, nur einmal die monostome Cercarie der Ubiquita-Gruppe (4 Drüsen im Cercarien-Körper). Daneben wurde in zwei Fällen die distome Cercarie mit dem roten Schwanz in diesem Biotop gefunden.

**Rønnerne: *H. ulvae* (281).**

Den Hauptanteil hat die monostome Cercarie der Ubiquita-Gruppe (13 mal gefunden). An zweiter Stelle, in 8 Hydrobien, wurde die *Cercaria lophocerca* beobachtet, zweimal *Cercaria misenensis*. Metacercarien wurden in sechs Fällen, die echinostome Cercarie in nur einem Fall gefunden.

**Mariager-Fjord, Ajstrup-Bugt: 62 % *H. ulvae*, 38 % *H. ventrosa* (318).**

Die echinostomen Cercarien sind mit 12 Fällen am häufigsten vertreten. An zweiter Stelle steht *Cercaria misenensis* mit 6, *Cercaria ephemera* wurde in vier Hydrobien gefunden, *Cercaria lophocerca* in drei Fällen. Nur in einem Fall Metacercarien.

**Vellerup-Vig: 57 % *H. ventrosa*, 43 % *H. ulvae* (333).**

Es liegen Ergebnisse aus 1957 und 1958 vor, die von einander unterschieden sind: Im Juli 1957 hatte den Hauptanteil die echinostome Cercarie. *Cercaria ephemera* trat in nur einem Fall auf, ebenso *Cercaria lophocerca* und die furcocerce *Cercaria ocellata*. Im August 1958 dagegen war *Cercaria lophocerca* in 7 Fällen, die 1957 selten auftretende monostome „*Cercaria misenensis*“ in 6 Fällen, die monostome Cercarie der

Ubiquita-Gruppe mit den vier auffallend grossen Drüsen im Cercarienkörper in einem Falle, Cercaria ephemera in nur einem Falle vertreten. Die echinostome Cercarie trat im Jahre 1958 nur einmal auf; Metacercarien in drei Wirten. Eine Cercarien-Art trat neu und nur einmal auf: Die Cercarie der Parapleurolophocerca-Gruppe mit zwei Augen und sechszehn Drüsen hinter den Pigmentaugen und dorsal-ventraler Cuticularfalte im Schwanz.

Nivaa-Bugt: 75 % *H. ventrosa*, 25 % *H. ulvae* (704).

Ende Mai und Juni 1958: Hauptanteil hat die echinostome Cercarie: 22 Fälle. 14 mal traten Metacercarien auf, 8 mal die monostome Cercarie der Ubiquita-Gruppe mit den vier auffallend grossen Drüsen, in 7 Fällen Cercaria misenensis, in 2 Hydrobien nur Cercaria lophocerca. Cysten (echinostome Cercarien) wurden in 11 Fällen beobachtet.

Juli und Anfang August 1958: Hauptanteil hat neben den Cysten Cercaria misenensis übernommen (10 Fälle). Die monostome Cercarie aus derselben Gruppe mit den vier Kopfdrüsen steht an zweiter Stelle innerhalb der Infekte mit 8 Fällen. Dann folgt die echinostome Cercarie aus 4 Zwischenwirten, Cercaria mit einem Fall und Cercaria ephemera mit drei Fällen. Metacercarien wurden einmal gefunden. Die Hauptrolle haben die Cysten, die die Hydrobien als zweiten Zwischenwirt benutzen, mit 43 Fällen.

September und erste Hälfte Oktober 1958: Hauptanteil an dem Befall haben die Cysten. Der prozentuale Anteil, den Cercaria misenensis PAL. an allen auftretenden Trematoden-Larven hat, ist angestiegen auf 13 Fälle. Die Cercarie der monostomigen Ubiquita-Gruppe mit den vier auffallend grossen Kopfdrüsen ist mit 7 von ihr befallenen Hydrobien, Cercaria ephemera mit 8 beteiligt. Metacercarien traten in 15, die echinostome Cercarie in zwei Fällen auf. Fünfunddreissigmal wurden Hydrobien mit Cysten gefunden.

Kysing-Fjord: 95 % *H. ventrosa* (250).

In 25 Fällen traten Metacercarien auf, Cercaria misenensis ist mit 15 Fällen beteiligt, 12 Fälle gehörten Cercaria ephemera an, 5 Cercaria lophocerca. Die monostome Cercarie der Ubiquita-Gruppe mit den 4 grossen Kopfdrüsen wurde einmal gefunden.

Egholm-Bredning: 52 % *H. ulvae*, 48 % *H. ventrosa* (221).

Den Hauptanteil hat Cercaria misenensis: 34 Hydrobien befallen. An zweiter Stelle: die echinostome Cercarie: 15 Fälle. Metacercarien, Cercaria lophocerca und Cercaria ephemera, sind mit je einem Fall vertreten.

## Verteilungsbild:

a = Urbanensis-Gruppe, Cercaria ephemera – b = Ubiquita-Gruppe, Cercaria misennensis – c = Ubiquita-Gruppe, Cercaria mit den vier Bulbi – d = Metacercaria – e = Monostome Cercarie ungewisser Stelle – f = Echinostome Cercarie – g = Cysten – h = Gymnocephala-Gruppe, Cercaria lophocerca – i = Gymnocephala-Gruppe, Cercaria parapleurolophocerca – k = Furcocercaria, Cercaria ocellata – l = Microcercaria – m = Cercariaeum – n = Distome Cercarie ungewisser Stellung, Cercarie mit rotem Schwanz – o = Junge, nicht identifizierte Infekte.

	a	b	c	d	e	f	g
Sletten .....	..	..	..	20,0	..	..	..
Barsebäck .....	37,0	..	..	22,0	3,0	..	..
Sebbersund .....	14,0	..	4,5	5,9	..	..	..
Rønnerne 1957 .....	..	18,3	36,3	18,3	..	..	..
Rønnerne 1958 .....	..	..	50,0	16,7	..	..	..
Mariager-Fjord .....	15,6	23,0	..	3,9	..	46,0	*
Vellerup-Vig 1957 .....	10,0	..	..	..	..	70,0	*
Vellerup-Vig 1958 .....	4,8	33,3	4,8	14,2	..	4,8	..
Nivaa Juni .....	..	10,9	12,5	21,9	..	34,5	17,1
Nivaa Juli .....	4,3	14,4	10,1	1,4	..	5,7	62,7
Nivaa September .....	..	15,8	8,5	18,2	..	2,8	44,9
Kysing Fjord .....	26,6	25,8	1,7	43,3	..	**	*
Egholm .....	1,8	62,9	..	3,7	..	29,8	*
Gesamt .....	11,0	15,0	9,0	15,0	0,35	15,0	21,0

	h	i	k	l	m	n	o
Sletten .....	80,0	..	..	..	..	..	..
Barsebäck .....	13,0	..	..	3,0	..	..	22,0
Sebbersund .....	63,5	..	..	..	..	9,0	..
Rønnerne 1957 .....	27,2	..	..	..	..	..	..
Rønnerne 1958 .....	27,7	..	..	..	..	..	..
Mariager-Fjord .....	11,5	..	..	..	..	..	..
Vellerup-Vig 1957 .....	10,0	..	10,0	..	..	..	..
Vellerup-Vig 1958 .....	33,3	4,8	..	..	..	..	..
Nivaa Juni .....	3,1	..	..	..	..	..	..
Nivaa Juli .....	..	..	..	..	..	..	..
Nivaa September .....	..	..	..	..	1,4	..	..
Kysing-Fjord .....	8,6	..	..	..	..	..	..
Egholm .....	1,8	..	..	..	..	..	..
Gesamt .....	10,0	0,35	0,35	0,35	0,35	0,60	1,60

\* trat in geringem Umfang auf, wurde aber nicht registriert.

\*\* trat in geringem Umfang auf, wurde aber nicht registriert, weil zum konservierten Material gehörig.

Die Tabelle zeigt die Anteile der Infektionsarten an allen befallenen Zwischenwirten der Biotope in Prozent. Die unterste Kolonne gibt die prozentuale Beteiligung der einzelnen Larvenarten an allen überhaupt registrierten Fällen an.

Diese Tabelle zeigt, dass die Trematodenlarvenarten innerhalb der verschiedenen Biotope weitgehend ungeregelt auftreten entsprechend der Forderung, dass das Auftreten der Parasiten ungeregelt ist (ROTHSCHILD). Die Anwesenheit der Endwirte ist ungeregelt, soweit nicht das Biotop eine Ausscheidung trifft.

Es zeigt sich, dass in jedem Biotop eine oder zwei Larvenarten dominieren. Innerhalb aller Fälle dominieren, ausser den Cysten – nur für Nivaa registriert, aber auch an den anderen Lokalitäten, an denen die echinostomen Cercarien gefunden werden zu beobachten – und Metacercarien, fünf Cercarienarten. (Die drei Formen der Metacercarien gemeinsam betrachtet).

Bei der Untersuchung von Hydrobien gibt es eine eindeutige „untere Grenze des Experiments“. Schon 100 oder weniger Hydrobien eines Biotops geben einen bestimmten Überblick über die Anteile der befallenen Tiere an der Population, die sich auch dann nicht mehr ändert, wenn man sehr viele Tiere über längere Zeiträume hinweg untersucht. Der repräsentative Querschnitt liegt früh fest, obwohl die Möglichkeit, seltene neue Trematoden-Arten zu finden mit der Anzahl der Präparationen zunimmt. Wichtig ist, dass sich für den Befallsprozent in keinem Fall auch bei sehr vielen Präparationen Entscheidendes gegenüber dem ersten Überblick ändert.

Nur Zwischenwirte, wie die Hydrobien, die eine breite und tiefe Verbreitung haben, vermögen über Zusammenhänge – der Abhängigkeit der Befallsmöglichkeiten vom Biotop – Aufschlüsse zu geben. Es muss durch – vorsichtige – Vergleiche, z.B. mit anderen Prosobranchierarten im Bezug auf Umwelt und Befallsmöglichkeit mit diesen Problemen weitergearbeitet werden, soll ein grosser Überblick über die Zusammenhänge im marin bis brackischen Bereich gewonnen werden.

Betrachten wir die Verteilung der Larvenformen auf die Biotope, so zeigt sich, dass Metacercarien in allen acht Biotopen auftreten; die Form mit einem Durchmesser von  $\varnothing = 0,16$  mm finden wir in allen Lokalitäten, sie ist am weitesten verbreitet. Die Metacercarie mit dem Durchmesser  $\varnothing = 0,11$  mm trat in Barsebäck, Kysing-Fjord, Nivaa und dem Watt Rønnerne auf, niemals mit grösserem Anteil als 20 % der Metacercarien. Letztere Form wurde in drei Fällen zusammen mit Cercaria misenensis in demselben Wirtsindividuum gefunden und kann dieser wohl zuge-

ordnet werden. Die elliptisch geformten Metacercarien (0,14/0,11) traten in den Biotopen Kysing-Fjord, Barsebäck und Sebbersund in geringen Prozentsätzen (20 %) auf.

*Cercaria misenensis* PALOMBI wurde in den Biotopen Rønnerne, Nivaa-Bugt und Barsebäck-Bugt gefunden.

Die echinostome Cercarie tritt im Juni im Biotop Nivaa-Bugt mit 34,5 % des Gesamtbefalles auf, im Juli mit 5,7 % und ist im September nur noch mit 2,8 % an dem Befall beteiligt. Das Angebot von Befallsmöglichkeiten nimmt also ab, das Endstadium der in den Hydrobien auftretenden Trematodenlarven aber nimmt anteilmässig zu; die Cysten fanden sich mit 17,1 % im Juni innerhalb des gleichen Biotops, im Juli mit 62,7 %, im September/Oktober noch mit 44,9 % aller auftretenden Trematodenlarvenarten.

Neben anderen Tatsachen – es ist bekannt, dass die echinostomen Cercarien Mollusken als zweiten Zwischenwirt aufsuchen (PIEKARSKI I. c.) – spricht die Überschneidung der prozentualen Beteiligung der echinostomen Cercarien an dem Gesamtbefall mit der der Cysten (Abnahme der Cercarien und Zunahme der Cysten) dafür, dass die echinostomen Cercarien die Hydrobien als zweiten Zwischenwirt aufsuchen und sich hier in die Mantelhöhle encystieren, wo sie in Taschen, die von dem Mantel gebildet werden, bis zu 6 Cysten, zu finden sind. Dass die Encystierung im gleichen Wirts-Individuum stattfindet, ist in unserem Falle ausgeschlossen (WESENBERG-LUND), weil die Hydrobien, die diese Cysten beherbergen, einen völlig normal ausgebildeten Weichkörper ohne Spur von parasitärer Schädigung haben.

Die Zuordnung dieser Cysten zu der in den beschriebenen Biotopen auftretenden echinostomen Cercarie beruht auf einer naheliegenden Kombination von Beobachtungen und aus der Literatur bekannten Tatsachen.

Ein weiteres Indiz scheint mir zu sein, dass die echinostomen Larven mit entwickelten Cercarien vielfach in Hydrobien ab 3 mm Schalenlänge vorkommen, die Cysten aber hauptsächlich in solchen mit einer Schalenlänge von 2,5 mm. Die fertig entwickelten Cercarien scheinen also, haben sie den ersten Zwischenwirt verlassen, hauptsächlich nicht befallene Tiere der 0-Gruppe der *Hydrobia*-Population aufzusuchen, um sich in ihnen zu encystieren.

Auch die Cercarien der Ubiquita-Gruppe kommen in fast allen der untersuchten Biotope vor. In den Lokalitäten mit Wasserbedeckung von mehreren Metern, bei Barsebäck-Bugt und Sletten, wurde allerdings nur in einem Falle ein Zwischenwirt mit Cercarien dieser Gruppe gefunden. Es liegt nahe anzunehmen, dass diese Cercarien in der Regel nicht in

solche Tiefen vordringen und dass dieser eine Fall eine Ausnahme bildet. PALOMBI 1940 gibt für *Cercaria misenensis* leider weder genaue Daten über die Lokalitäten, in denen die Zwischenwirte (*Ceritium vulgatum* BRUG.) gefunden wurden, noch über die Stärke des Befalles.

Die der monostomen *Urbanensis*-Gruppe angehörende *Cercaria ephemera* findet sich nicht im Watt Rønnerne, häufig in: Barsebäck-Bugt, Kysing-Fjord, Mariager-Fjord und Sebbersund. In der Lokalität Barsebäck hat diese Cercarie den grössten Anteil an allen Infektionen. Eine weitere, häufig auftretende Infektion ist *Cercaria lophocerca*. Sie tritt in allen Lokalitäten auf, in denen mit einem hohen Infektionsprozent zu rechnen ist – in Kysing-Fjord, Egholm-Bredning und Nivaa-Bugt allerdings spielt sie nur eine geringe Rolle und steht mit der Beteiligung an allen auftretenden Infekten an sechster Stelle. Sie tritt als einzige Art im Biotop Sletten auf. Es kann hier ein Fisch als Endwirt mit ziemlicher Sicherheit angenommen werden (PIEKARSKI 1954). Das adulte Stadium dieser Cercarie muss weit und gleichmässig verbreitet sein. Alle übrigen Infektionsarten traten nur in je einem Biotop und auch dort nur in ein bis drei Fällen auf. Es sind also seltenere Arten, die für das Gesamtbild der Infektionen innerhalb der untersuchten *Hydrobia*-Populationen keine wesentliche Rolle spielen.

### *3. Verteilung der Larven-Arten auf die Grössengruppen und auf die Geschlechter der Hydrobien.*

Es ist bei der Betrachtung des Einflusses der Infektionen auf die Wirtstiere von besonderem Interesse zu sehen, wie sich die Infektionen der verschiedenen Grössengruppen und der beiden Geschlechter zueinander verhalten.

Betrachten wir das untersuchte *Hydrobia*-Material im Ganzen – 3347 nicht konservierte Hydrobien wurden präpariert – so sind 60 % davon ♀♀, 40 % ♂♂. Von den ♀♀ sind 21 % befallen, von den Männchen 25 %. Die meisten Hydrobien, Männchen wie Weibchen, haben während der Sommermonate eine Schalenlänge von 3,0 mm und auch die meisten Trematodenlarven finden sich in dieser Grössengruppe. Sowohl mit abnehmender wie mit zunehmender Grösse nimmt die Zahl der Individuen per Grössengruppe ab, mit Zunahme der Zeit – also mit zunehmender Grösse der Zwischenwirte – nehmen die Befallsmöglichkeiten und somit die Anteile befallener Tiere innerhalb der Grössengruppen relativ zu: in Biotopen mit ausserordentlich günstigen Umweltbedingungen können völlig gesunde und normale Hydrobien beider Geschlechter (*Hydrobia ulvae*; *Hydro-*

*bia ventrosa* wird niemals so gross wie *Hydrobia ulvae*) mit wohlentwickelten Spermien bzw. Eiern eine Grösse von 8.0 mm, ja sogar 9,5 mm erlangen. Dies sind wohl Ausnahmen, die aber zeigen, dass ungewöhnliche Grösse nicht ohne Weiteres mit anomalen Umständen zusammenhängen muss, will man nicht die besonders günstigen Umweltsbedingungen, die nicht jedes Jahr eintreffen, als eine „Anomalie“ deuten. (Fig. 51, 52, 53).

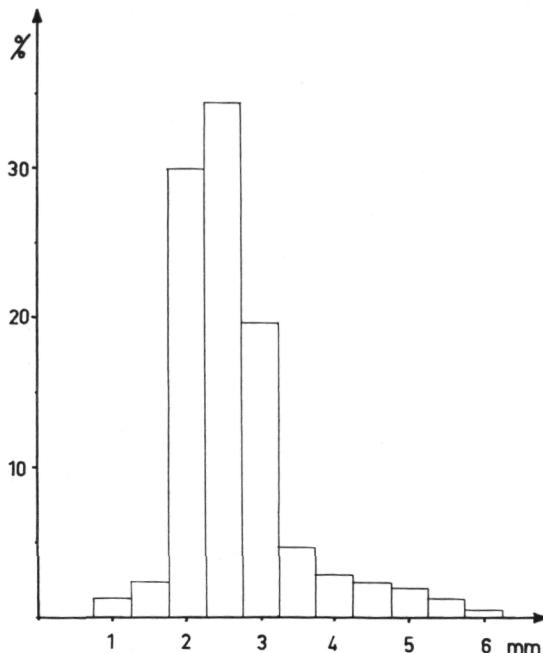


Fig. 51. Quantitatives Bild einer *Hydrobia ulvae* Population, Monat Juli. Quantitative picture of a *H. u.* population in July.

Bei allen untersuchten Hydrobien war jedes 6. Tier mit larvalen Trematodenstadien befallen; bei den Männchen ist der Anteil an befallenen Tieren etwas höher als bei den Weibchen: 25 % der ♂♂ und 21 % der ♀♀ waren Träger von Trematodenlarven. Der Unterschied aber ist so gering, dass man daraus keine Schlüsse ziehen kann, etwa derart, dass die Männchen bevorzugt und häufiger betroffen würden, oder, dass etwa gar eine sekundäre Umwandlung des Geschlechtes in Folge parasitärer Kastration vorliege. Dafür gibt es weder Beweise noch Gründe (KRULL 1935; M. ROTHSCHILD 1. c.).

Die normale Schalenlänge der Hydrobien hat ihr Maximum bei 6,0 mm. Tiere, die grösser werden, unterliegen Ausnahmebedingungen; bei den

Exemplaren des von mir untersuchten Materials, die grösser als 6 mm waren, sind genau so viele infizierte wie gesunde Tiere beteiligt.

Es wird zu keinem Ergebnis führen, wollte man alle untersuchten Materialien der verschiedenen Biotope hier einzeln im Bezug auf Grössengruppen, Infektionsanteile usw. besprechen. Es wurden daher zwei Bio-

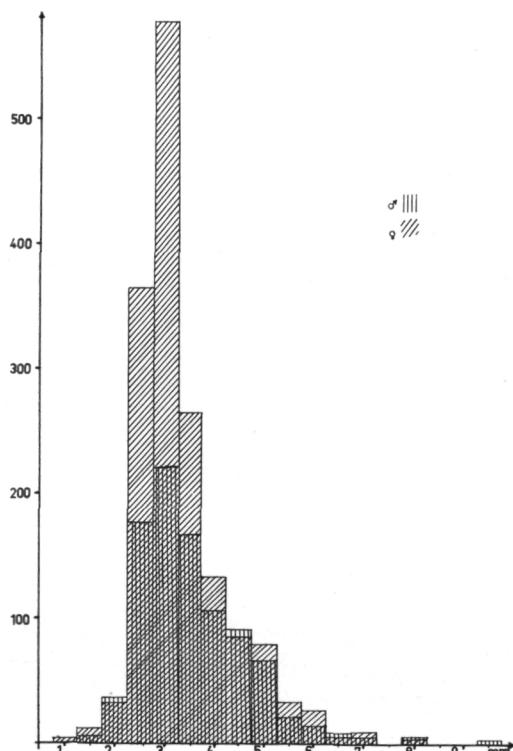


Fig. 52. Verteilung von ♂♂ und ♀♀ in Grössengruppen, beide Arten, gesamtes untersuchtes Material. ♂♂ and ♀♀ in the different size groups, both species, whole material dealt with.

tope ausgewählt, die sich im Bezug auf die Umweltbedingungen und somit in Bezug des Infektionsprozentes deutlich unterscheiden und bei denen beiden zahlenmässig etwa das gleiche Material zu Grunde liegt.

Die Wirtstiere aus 8 m Tiefe der Barsebäck-Bugt sind ausserordentlich selten – nämlich jedes 39. Tier – von larvalen Trematoden befallen. Es wurden insgesamt 656 Tiere präpariert.

Auch hier scheint der grösste Anteil der Tiere 3,0 mm lang, auch hier haben wir insgesamt 60 % ♀♀ und 40 % ♂♂, davon sind 3,1 % der ♀♀ und 6,2 %

der ♂♂ mit larvalen Trematoden infiziert. Die meisten befallenen Tiere gehören der 3,0 mm Grössengruppe an:

mm	1,0	1,5	2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0
♂♂	0,0	1,9	1,2	8,0	21,1	10,0	1,4	0,2	0,0
♀♀	0,0	0,5	1,8	7,7	31,6	14,4	1,8	0,2	0,1
♂♂	0,0	0,3	0,3	0,3	0,9	0,5	0,5	0,2	0,0
♀♀	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,5	0,4	0,2	0,1
♂♂	0,0	30,0	25,0	0,4	4,7	5,0	45,0	100,0	0,0
♀♀	0,0	0,0	0,0	0,0	1,5	3,4	38,0	100,0	100,0

Die hier aufgeführte Tabelle zeigt eine Übersicht über die Anteile von ♂♂ und ♀♀ an den verschiedenen Grössengruppen des gesamten untersuchten Materials, sowie über die Anteile der befallenen ♂♂ und ♀♀ an den Grössengruppen. Die unterste Kolonne gibt die prozentuale Beteiligung der Trematodenlarven innerhalb der Grössengruppe an. Die unterste Kolonne der Tabelle zeigt, dass bei einer Schalenlänge von über 3,5 mm die Beteiligung der befallenen Tiere an den untersuchten Exemplaren

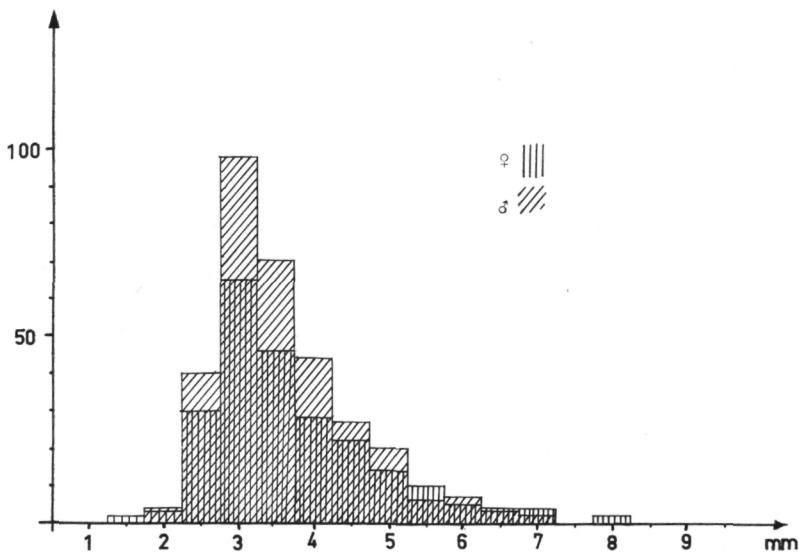


Fig. 53. Verteilung der von Trematodenlarven befallenen Hydrobien beider Arten auf Geschlecht und Grössengruppen. ♂♂ und ♀♀, infested by larval Trematodes, distribution to sexes and size groups, both *Hydrobia* species.

der Grössengruppen sehr hoch liegt. Betrachten wir hierzu die Grösse, so sehen wir, dass alle Tiere über 4,0 mm, die präpariert wurden, befallen waren, dass es aber insgesamt nur drei Exemplare sind. So lässt sich – wiederum unter dem Hinweis auf die mit der Zeit zunehmende Befallsmöglichkeit – der hohe Befallsprozent ohne Weiteres erklären. Die Verteilung der Larvenarten ist sonst normal und entspricht der in den anderen Biotopen. Als Ausnahme nur sei hervorgehoben, dass die Wirtstiere der I-Gruppe ausserordentlich selten auftraten und die Population im Wesentlichen von der 0-Gruppe repräsentiert wird.

Für das Biotop Nivaa-Bugt sieht die gleiche Tabelle folgendermassen aus – es wurden insgesamt 704 Hydrobien aus diesem Biotop präpariert – :

mm	1,5	2,0	2,5	3,0	3,5	4,0
♂♂	0,0	1,3	12,4	11,8	3,6	2,0
♀♀	0,4	1,6	18,7	30,4	6,6	2,8
♂♂	0,0	0,1	3,3	5,4	2,3	0,5
♀♀	0,0	0,4	6,1	10,0	3,5	1,0
♂♂	0,0	7,6	26,2	45,8	63,8	25,0
♀♀	0,0	25,0	33,0	32,8	53,0	35,3

mm	4,5	5,0	5,5	6,0	6,5	
♂♂	2,7	0,8	0,5	0,6	0,0	
♀♀	1,2	1,2	0,5	0,2	0,2	
♂♂	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	
♀♀	0,1	0,0	0,0	0,0	0,2	
♂♂	0,0	0,0	0,0	50,0	0,0	
♀♀	8,3	0,0	0,0	0,0	100,0	

Es zeigt sich nun hier, dass insgesamt 35 % aller untersuchten Tiere Männchen, 65 % Weibchen sind. Bei ersten sind 52 % befallen, bei letzteren 49 %. Der Befallsprozent liegt also bei den ♂♂ wieder, wenn auch kaum merklich, höher. Der Unterschied ist hier nicht grösser als in Barsebäck, dort aber sind doppelt so viele ♂♂ wie ♀♀ befallen, da das Material der Trematodenlarven-Arten an sich ausserordentlich gering ist.

Jede 3. *Hydrobia* aus dem Biotop Nivaa-Bugt ist ein Trematodenlarven-Träger. Hier aber zeigt sich, dass in den Grössengruppen über 3,5 mm keineswegs alle Tiere befallen sein müssen. Die höchste Beteiligung von Trematodenlarven an einer Grössengruppe liegt auch hier wieder bei den Tieren mit der Schalenlänge 3,0 mm. Trennen wir bei unserer Aufstellung die beiden Arten *Hydrobia ulvae* und *Hydrobia ventrosa*, so wird sichtbar, dass die Hydrobien der Art *Hydrobia ventrosa* nicht über 4–4,5 mm lang werden. Alle Tiere, die grösser sind, gehören der Art *Hydrobia ulvae* an. Das lässt sich überall da feststellen, wo beide Arten gemeinsam vorkommen. Diese Beobachtungen würden mit den Angaben von SMIDT (l. c.) und THAMDRUP (l. c.) übereinstimmen, dass nämlich die älteren Individuen der Art *Hydrobia ulvae* in den inneren Wattgebieten versammelt sind, während die jüngeren Tiere der 0-Gruppe über das ganze Watt verbreitet sind. Damit liesse sich auch unter Umständen das Auftreten sehr vieler kleiner Tiere in Barsebæk-Bugt erklären.

Um nun die Übersicht über das Gesamtmaterial zu erhalten, möchte ich hier die entsprechende Auswertung aufführen:

mm	1,0	1,5	2,0	2,5	3,0	3,5
♂♂	0,0	0,35	1,29	6,50	9,20	6,70
♀♀	0,7	0,44	1,26	12,80	21,50	10,70
♂♂	0,0	0,12	0,10	1,0	2,70	1,90
♀♀	0,0	0,0	0,15	1,40	3,60	1,80
♂♂	0,0	35,0	8,5	16,9	30,0	28,4
♀♀	0,0	0,0	12,5	11,5	17,0	16,1

mm	4,0	4,5	5,0	5,5	6,0	6,5
♂♂	4,30	3,50	2,60	1,24	0,69	0,35
♀♀	5,60	3,50	3,10	1,30	1,27	0,32
♂♂	1,40	0,86	0,54	0,31	0,19	0,26
♀♀	1,50	1,10	0,75	0,24	0,36	0,16
♂♂	33,2	24,6	20,8	25,0	28,5	75,0
♀♀	27,6	33,6	24,2	18,7	29,1	50,0

mm	7,0	7,5	8,0	8,5	9,0	9,5
♂♂	0,35	0,22	0,18	0,0	0,0	0,16
♀♀	0,35	0,0	0,16	0,0	0,0	0,0
♂♂	0,35	0,22	0,09	0,0	0,0	0,0
♀♀	0,09	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
♂♂	100,0	100,0	50,0	0,0	0,0	0,0
♀♀	28,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Die Tabelle zeigt noch einmal die am Beginn des Kapitels genannte Verteilung von ♂♂ und ♀♀ auf die verschiedenen Grössengruppen, sowie die Beteiligung des Befalles an beiden Geschlechtern und den Gruppen.

Ziehen wir in Betracht, dass die befallenen Zwischenwirtstiere meist – da die von mir beobachteten Trematodenlarven immer in der Gonade des Wirtes parasitierten (AGERSBORG 1924; REES 1934; PEREZ 1936; PRATT 1941; NEUHAUS 1942), mit Ausnahme der Cysten, die die Hydrobionten als zweiten Zwischenwirt aufsuchen und in der Mantelhöhle encystiert sind, kastriert wurden und damit für die Fortpflanzung ausfielen, so fragt sich, inwieweit die Infektionen eine Rolle für das Bestehen der Gesamtpopulation spielen. Wir haben in den Grössengruppen ab 2,5 mm bis 6,0 mm Schalenlänge einen durchschnittlichen Befall (beide Geschlechter zusammen) von 48 %. Dieser nimmt mit der Vergrösserung der Schale (i.e. mit dem Alter) und abnehmender Individuenzahl zu. Es lässt sich also sagen, dass etwa die Hälfte aller Elterntiere der „Normalgrössen“ zwischen 2,5 mm und 6,0 mm für die Fortpflanzung ausfallen, da sie der Verbreitung und Fortpflanzung eines anderen Tieres dienen. Da sich diese 48 % aber in sehr unterschiedlichen Anteilen auf die verschiedenen Biotope verteilen und in ihrer Verteilung abhängen von verschiedenen Umweltbedingungen, ist auch der Einfluss der parasitären Kastration auf die Populationen verschieden und abhängig vom Biotop. Es ist verständlich, dass nur ein sehr eng begrenztes Biotop eine wirklich merkliche Einbusse an Nachkommenschaft und dadurch eine Gefährdung des Bestandes erfahren kann (ROTHSCHILD 1. c.). Immerhin ist ein Ausfall von durchschnittlich 50 %, der also  $\frac{1}{4}$  der Elternpaare betrifft, sicher nicht ohne merkliche Wirkung. Im Zusammenhang damit wäre eine genaue und sich über mehrere Jahre erstreckende Untersuchung der Befallprozente von Interesse.

4. *Verteilung aller Trematodenlarven der einzelnen Arten auf die Grössengruppen der Zwischenwirte.*

Es werden nur solche Trematodenlarven betrachtet, die häufig auftreten.

Es kommen also nur folgende Arten in Betracht:

- a. Cercarie der Urbanensis-Gruppe: *Cercaria ephemera*.
- b. Cercarien der Ubiquita-Gruppe: *Cercaria misenensis* PAL. und die nicht bestimmte Cercarie der gleichen Gruppe, Cercarie „mit den vier Bulbi“.
- c. Die echinostome Cercarie (nicht auf die Art bestimmte) Echinata Gruppe und die zugehörigen Cysten.
- d. Gymnocephala-Gruppe: *Cercaria lophocerca*.
- e. Metacercarien dreier Erscheinungsformen, die der Einfachheit halber gemeinsam betrachtet werden.

Die Verteilungsbilder sind einander sehr ähnlich. Der Hauptbefall liegt bei den Cercarien fast ausschliesslich bei Wirtstieren mit Schalenlängen von 3,0 mm oder 3,5 mm. Nur *Cercaria ephemera* weicht von der Regel ab; hier liegt der Hauptbefall bei Zwischenwirten mit einer Schalenlänge von 4,0 mm.

Auch *Cercaria lophocerca* zeigt bei 3,5 mm und 4,5 mm je einen gleichwertigen maximalen Befall der Zwischenwirte. Bei den beiden letztgenannten Arten erklärt sich die Abweichung von der Norm wahrscheinlich durch das vergleichweise geringe Auftreten dieser Trematodenlarven.

Interessant ist, dass der maximale Befall der Zwischenwirte durch Metacercarien bei Schalenlängen von 3,5 mm (♀) beziehungsweise 4,0 mm (♂) liegt. Die Grösse der befallenen Zwischenwirte erklärt sich daraus, dass die Metacercarien späte Entwicklungsformen von Trematodenlarven innerhalb des gleichen Zwischenwirtes sind. Vergleichen wir das Verteilungsbild der Metacercarien mit dem der Cysten, die auch Spätformen von Trematodenlarven sind, aber in einem neuen, zweiten Zwischenwirts-Individuum leben, so zeigt sich, dass die am meisten befallenen Zwischenwirte bei den Cysten eine Schalenlänge von 2,5 bis 3,0 mm haben, also kleiner sind als die von Metacercarien befallenen Tiere.

Die Verteilung der Metacercarien und Cysten gibt uns also ein Bild davon, dass die beiden vollentwickelten Larvenstadien von Trematoden in verschiedener Weise ihren Weg zum Endwirt nehmen – obwohl sie den gleichen Transportwirt benutzen.

*Cercaria lophocerca*, die Cercarie der Gymnocephala-Gruppe und die nicht auf die Art bestimmte Cercarie der Ubiquita-Gruppe fallen aus dem

sonst einheitlichen Bild des Auftretens der Larvenformen innerhalb der Grössengruppen der Wirte heraus. Beide Arten sind mit geringeren Prozentsätzen am Gesamtbefall beteiligt als die anderen in diesem Kapitel aufgeführten Arten. Aus diesem Grund sollen keine Schlüsse aus dem Vorkommen dieser Arten im Vergleich mit den anderen gezogen werden.

Das sonst einheitliche Bild der Verteilung der Trematodenlarvenarten auf die Grössengruppen der Zwischenwirte deckt sich mit der allgemeinen Grössenverteilungskurve. Es lassen sich keine Aussagen etwa derart machen, dass bestimmte Cercarienarten bevorzugt in bestimmten Grössengruppen der Zwischenwirte zu finden seien. Selbst unter der Annahme gilt dies, es könnte durch larvale Trematoden bei deren Zwischenwirten, den Hydrobien, Grössenwachstum induziert werden (siehe ROTHSCHILD l. c.), die wir (s. S. 18) nicht für zutreffend halten können. Die Infekte sitzen – wie später eingehend zu zeigen sein wird – alle im gleichen Organ des Zwischenwirtes, in den Gonaden und zwar in den hier untersuchten Tieren ausnahmslos – warum sollten sie also nicht auch die gleiche Wirkung auf den Wirt ausüben! Wenn eine Art einen „spezifischen Wachstumsanreiz“ auf den Wirt ausüben sollte, so müsste sich das im Vergleich mit den anderen Befallsarten und in den Relationen – Stärke und Entwicklungsgrad des Befalles und Grösse des Zwischenwirtes – bemerkbar machen. Erst wenn so deutlich geworden ist, dass eine spezifische Wirkung vom Parasiten auf den Zwischenwirt ausgeübt wird, könnte eine Untersuchung angesetzt werden, welcher Art und Herkunft diese Wirkung ist.

Das Bild der Verteilung von Trematodenlarven ist völlig normal, im Vergleich zur Grössenverteilung der Wirtstiere ohne Infekt. Man könnte unterstellen, dass die befallenen Wirte bestimmter Grösse jünger, also schneller gewachsen seien als die gleichgrossen Tiere ohne Befall. Dagegen sprechen

- 1., dass das Maximum der befallenen Hydrobien mit dem der nicht befallenen zusammenfällt,
- 2., dass keine definierbare, temporär begrenzte Anomalität der Schalen vorliegt,
- 3., dass die Larvenstadien in den Wirtstieren gleicher Grösse keineswegs gleich sind,
- 4., dass die gleiche Erscheinung des maximalen Auftretens von Trematodenlarven in gleichen Grössengruppen der Zwischenwirte bei ganz verschiedenen Parasitenarten zu beobachten ist.

Vergleichen wir nun noch einmal das quantitative Auftreten der echinostomen Cercarie im Biotop Nivaa einerseits und das Auftreten der Cysten

im gleichen Biotop andererseits, im Verlaufe dreier Monate, so ergibt sich folgendes Bild:

Monat	echinostome Cercarie	Cyste
Juni.....		13
Juli.....	78	46
September .....	14 8	41

Der im Frühsommer sehr ausgeprägte Anteil der echinostomen Cercarien nimmt mit dem Fortschreiten der Zeit ab, und die im frühen Sommer vergleichsweise gering auftretenden Cysten nehmen – allerdings in geringerem Maße als die Cercarien abnehmen – zu. Dies diene noch einmal dazu, die Annahme, die Cysten seien eine Weiterentwicklung der echinostomen Cercarie und benutzten die gleiche Art als zweiten Zwischenwirt und Transportwirt, zu belegen (DINULESKO 1938). Aus dem untersuchten Material lässt sich erkennen, dass die verschiedenen Cercarienarten in ganz ähnlicher Weise innerhalb der Wirtspopulationen in Erscheinung treten. Nur die beiden Larvenarten, die über das Cercarienstadium heraus sind und in abgekapselter Form innerhalb der Wirt in verschiedener Weise auf den Weitertransport „warten“, lassen im Verteilungsbild deutliche Unterschiede untereinander und gegenüber den anderen Cercarienarten erkennen.

Es können aus dem vorliegenden Material keine gesetzmässigen Veränderungen als Folgen der Beziehungen zwischen Parasit und Wirt erkannt werden, wie z. B. M. ROTHSCHILD sie in verschiedenen Arbeiten beschreibt.

##### 5. Sitz der Parasitenlarven innerhalb des Zwischenwirkörpers – mögliche Schädigung des Wirtes und deren Auswirkungen.

Die Angaben der verschiedenen Autoren über den Sitz der Parasiten innerhalb des Zwischenwirkörpers sind nicht einheitlich.

Die Angabe, die Trematodenlarven seien in der Mitteldarmdrüse des Zwischenwirtes zu suchen, finden sich fast ebenso häufig wie solche, die Trematodenlarven parasitierten in den Gonaden des Zwischenwirtes. Der Sitz der Parasiten innerhalb des Wirkörpers ist sowohl für die Parasiten als auch für den Zustand des Wirtes von grösster Bedeutung.

Als Entwicklungsort für die Parasiten kommen im Wesentlichen nur die beiden genannten Organe in Frage, solange die Parasiten einen Entwicklungsgang innerhalb des Wirtes durchmachen, also nicht in Form

eines Ruhestadiums den Zwischenwirt nur als Zwischenträger benutzen. Es ist überflüssig zu sagen, dass die Mitteldarmdrüse bei dem Stoffwechsel der Mollusken eine entscheidende und vielseitige Rolle spielt, die sich nicht auf die Nahrungsaufnahme beschränkt (Kalkspeicherung!). Die Gonaden bedingen die Fertilität.

Die Entwicklung der Parasiten innerhalb des Zwischenwirtes bedarf einer bestimmten Zeit. Die Parasiten nehmen im Laufe der Zeit durch Parthenogenese an Individuenzahl und zugleich an Masse zu. Da innerhalb der Molluskenschale – als einem vorgeprägten und nicht sekundär dehbaren Raum – nur eine begrenzte Möglichkeit zukommt, „Masse“ aufzunehmen, die natürliche „Masse“ des Molluskenkörpers vielmehr diesen Raum beansprucht und ausfüllt, muss notwendigerweise mit der Zunahme der Parasiten eine Raumkonkurrenz entstehen.

Es ist ausserdem mit Sicherheit anzunehmen, dass die Parasiten dem Wirtskörper, das heißt dem Organ des Wirtes, in dem sie sich weiterentwickeln, Stoffe entziehen, derer sie zu ihrer Entwicklung bedürfen. Das von den Parasiten aufgesuchte Organ des Wirtes wird also mindestens auf zwei Arten geschädigt, rein mechanisch räumlich und durch „Auszehrung“. Es ist eine logische Folgerung, dass der Wirtsorganismus mehr oder weniger beeinträchtigt wird. Es fragt sich, ob diese Schädigung immer der gleichen Natur ist, welchen Einfluss sie auf den Wirt ausübt und wie der Zwischenwirt darauf reagiert. Die Voraussetzung der Schädigung ist, dass der potentielle Zwischenwirt von einem Miracidium aufgesucht wird und dass das Miracidium die Möglichkeit bekommt, sich in bekannter Weise in ihm zu entwickeln (UZMANN 1953). Das Miracidium sucht den Zwischenwirt aktiv auf und vermag ohne Zweifel in ihm auch das zu seiner Entwicklung notwendige Organ des Wirtes zu finden und sich in ihm einzunisten.

Es liegen mannigfaltige Angaben aus der Literatur vor, denen wir die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen hinzufügen können. (LEBOUR 1914; FAUST 1920; BAKER 1922; AGERSBORG 1924; BROWN 1926; F. G. REES 1934; W. J. REES 1936; ROTHSCHILD 1938; PRATT & BARTON 1941; NEUHAUS 1942; SZIDAT 1942; ARVY 1949; ARVY 1951; FISCHER 1951; BRAND 1952; NEWELL 1954; HUTTON 1955; LAL & PREMVATI 1955; ARVY 1957; F. G. REES 1957).

Die Untersuchungen des vorliegenden Materials haben immer und ausschliesslich erwiesen, dass die Parasiten in der Gonade, sowohl der weiblichen als auch der männlichen Tiere, sassen; immer lag die Mitteldarmdrüse vollständig und unbeeinflusst vor.

Die Parasiten üben mit fortschreitender Entwicklung eine entsprechend fortschreitende zerstörende Wirkung auf das parasitierte Organ des Zwi-

schenwirtes aus. In weit fortgeschrittenen Infekten ist das parasitierte Organ des Zwischenwirtes in fast allen Fällen völlig und bis zur Unkenntlichkeit verändert.

Ist nun die Mitteldarmdrüse das befallene Organ, so muss mit Sicherheit angenommen werden, dass der gesamte stoffliche Haushalt des Zwischenwirtes schon bald negativ beeinflusst, später aber so herabgesetzt wird, dass der Wirt ein Existenzminimum unterschreitet und eingeht. Es wäre allein sinnvoll für die Parasiten, wenn dies erst in einem Zeitpunkt geschähe, in dem die Parasiten ihre Entwicklung, die sie innerhalb des Zwischenwirtes durchmachen müssen, fast oder völlig beendet hätten.

WESENBERG-LUND sagt (l. c. p. 15): „It is a very peculiar fact that a liver may be crowded with Cercariae for about 5–6 months and nevertheless, during the whole winter, be used as a functioning organ by the snail.“ Diese Angabe scheint dafür zu sprechen, dass die Beeinträchtigung nicht so schwerwiegend sei, den Wirtsorganismus zum Tode zu bringen. Die Betonung liegt hier aber darauf, dass während der Wintermonate beobachtet wurde. Während der Wintermonate aber tritt eine allgemeine Stagnation ein, offenbar wird auch die Produktion der Cercarien bei niederen Temperaturen herabgesetzt oder gar eingestellt. WESENBERG-LUND deutet allerdings im Folgenden eine Möglichkeit an, dass die Cercarienentwicklung nachlassen (bei einer Art, die sich nicht innerhalb des Zwischenwirtes encystiert!) und sogar völlig eingestellt werden könnte und daß die Mitteldarmdrüse sich daraufhin „wieder erhole“. Solche Vermutungen aber bedürfen einer Prüfung (SEWELL 1922). Der Infekt mit Larven digenetischer Trematoden muss einen Zwischenwirt wie die Hydrobien auf jeden Fall im Laufe der Entwicklung der Parasitenlarven beeinträchtigen, da die Masse der Parasiten im Vergleich zur Masse des Wirtes zu- und später überhand nimmt. Eine Untersuchung darüber, ob die Hydrobien, die mit Trematodenlarven infiziert sind, einen stärkeren Stoffwechsel haben, ob ihr Nahrungsbedürfnis gegenüber den gesunden Tieren zunimmt, müsste noch ausgeführt werden.

Sitzen die Parasiten aber in der Gonade des Zwischenwirtes, so ist nicht unbedingt ein direkter Einfluss auf die Konstitution des Tieres zu erwarten. Eine Beeinflussung könnte aber sekundär sich ergeben, nämlich durch Veränderung der Gonadenstruktur und durch damit sich ergebende Abänderung der Wirkungen, die nachweislich von der Gonade des gesunden Tieres auf den Organismus ausgeübt werden (LINKE 1934).

In ähnlicher Weise wurde diese Frage schon einmal diskutiert und zwar im Zusammenhang mit der Schalenbildung der Hydrobien, mit der Frage, ob die Infektion mit Trematodenlarven solche Verbildungen bewirken könne und wenn ja, auf welche Weise.

Auch die Frage des induzierten Größenwachstumes in Folge von Parasitenbefall muss in diesem Zusammenhang noch einmal beleuchtet werden.

Wir können hier nur die Bedingungen innerhalb des vorliegenden Materials nennen und deuten. Verallgemeinerungen wären bei dem Material, das nur zwei eng verwandte Arten einer Molluskengattung als Zwischenwirte larvaler Trematoden betrachtet, verfehlt.

Aber gerade für *Hydrobia ulvae* liegen mehrere Arbeiten – insbesondere von MIRIAM ROTHSCHILD – vor, deren Ergebnisse berücksichtigt werden müssen. Es handelt sich um folgende Thesen der Autorin:

- 1.) „Experiments in the laboratory showed that infected snails not only attained ultimately greater size, but also grew faster than uninfected specimens“ (1939).
- 2.) „In view of the fact; that snails harbouring trematode parthenitae grow faster than uninfected specimens, it seems likely that these giants are no older than the 5–6 mm groups, but have put ahead on account of their parasites“ (1941).
- 3.) „It appears therefore that the precise nature of the shell variation produced by the parasites, depends to quite a considerable extent upon the factors governing the type and texture of the shell normally produced by the snail in particular environmental conditions“ (1941).

Zwar wird mitgeteilt, dass uninfizierte Hydrobien, die im Labor unter gleichen Bedingungen wie infizierte Hydrobien gehalten wurden, weniger stark wuchsen wie letztere, es wird aber nichts ausgesagt über die Art des stärkeren Wachstums. Folgende Fragen bleiben bei M. ROTHSCHILD offen:

1. werden mehr Windungen gebildet als bei uninfizierten Tieren oder grössere Windungen gebildet?
2. zeigt sich bei den infizierten Hydrobien ein stärkerer Stoffwechsel als bei den nicht infizierten?

Die starke Abhängigkeit des Schalenbaues beider *Hydrobia*-Arten von Umweltbedingungen ist offensichtlich. Inwieweit sich Veränderungen infolge von Parasitenbefall oder gar parasitärer Kastration auswirken und von Umweltbedingungen und Veränderungen trennen lassen, ist nicht ohne weiteres zu sagen. Eine derartige Unterscheidung wird erst möglich, wenn die Voraussetzungen sowohl der umweltbedingten Veränderungen, als auch die der Variationen infolge von Parasitenbefall genau bekannt, definierbar und von einander trennbar sein werden. Beides aber setzt

langwierige Untersuchungen und Beobachtungen voraus und birgt ausserordentliche Schwierigkeiten. Wir müssen uns also (vorerst) auf die uns vorliegenden Tatsachen beschränken und aus ihnen soviel zu erkennen versuchen, wie möglich.

Bei unserem gesamten untersuchten Material sassen alle Trematodenlarvenarten sowohl bei Männchen als auch Weibchen der beiden Zwischenwirtarten in den Gonaden. Niemals wurden Trematodenlarven etwa in der Mitteldarmdrüse oder einem anderen Organ des Wirtskörpers gefunden (Fig. 50).

Um den durch die Präparation gewonnenen Eindruck – die Trematoden-Larvenstadien sässen immer in den Gonaden der Zwischenwirte – zu kontrollieren, wurde eine Reihe von Kontrollschnittserien von eindeutig befallenen Hydrobien angefertigt.

Besteht eine Bindung zwischen Parasiten und Wirtsorgan, in dem die Parasiten zur Entfaltung und Entwicklung kommen, muss notwendigerweise das entsprechende Wirtsorgan soweit entwickelt sein, dass die Parasiten einen „Nährboden“ finden, und zu gedeihen vermögen, ohne dass das Organ gleich derart geschädigt wird, dass es vorzeitig zugrunde geht, und infolgedessen auch die Parasiten nicht zu der vorgesehenen Entwicklung kommen können. Aus dieser Abhängigkeit wäre eine Mindest-Entwicklungsstufe des Wirtsorganes zu fordern, die erst eine geregelte Entfaltung der Parasiten gewährleisten könnte.

Es liegt nur ein Fall einer bei der Präparation erkennbaren Infektion bei unserem Material vor; es war eine 2 mm *Hydrobia* infiziert.

Man muss also annehmen, dass die Voraussetzung zur Entwicklung der Trematodenlarven eine bestimmte Entwicklungshöhe des Zwischenwirt-organismus, der Gonaden des Zwischenwirtes ist.

Die geschlechtliche Differenzierung der Hydrobien beginnt früh und ist schon bei Tieren mit einer Schalenlänge von 1,5–2,0 mm ausgeprägt. Die Zeit höchster Produktion der Gonaden allerdings und die intensiver Fortpflanzung liegt bei Tieren mit einer Schalenlänge von ca. 3,0 mm und darüber – das entspricht einem Lebensalter der Tiere von  $\frac{3}{4}$  bis zu  $\frac{1}{2}$  Jahr. Es ist zweifellos richtig, wenn wir sagen, die Häufigkeit von Infektionen der Hydrobien durch Larven digenetischer Trematoden ist bei geschlechtsreifen Hydrobien am grössten.

Fälle, in denen ein Miracidium in das Mollusk eindringt, aber nicht zur Entwicklung kommt, können nicht in Betracht gezogen werden (UZMANN l. c.). Auch liegen solche Fälle ausserhalb der greifbaren Bereiche, in denen das Wirtstier infolge des Befalles durch Parasiten eingeht, vielleicht schon in einem frühen Stadium des Befallenseins.

Die Wirt/Parasit-Beziehungen, die wir kennen, sind eindeutig:

- 1.) Hydrobien mit Larvenstadien digenetischer Trematoden in der Gonade.
- 2.) Trematodenlarven in allen denkbaren Entwicklungsstadien (Sporocysten, Redien, Cercarien oder Metacercarien).
- 3.) Befallene Hydrobien grösser als eine Mindestschalenlänge von 1,5 mm.

Bei Präparation und Kontrollschnittserien zeigte sich, dass die Gonaden mit zunehmender Vermehrung und Entwicklung der Parasiten mehr und mehr aufgelöst und bis zur Unkenntlichkeit verändert werden.

Die Entwicklung der Infekte beginnt meist in den hinteren Partien der Gonaden und schreitet nach vorne fort. In Fällen extrem starker Entwicklung des Befalles ist es möglich, dass die Cercarien bzw. Metacercarien bis zur Mantelregion vordringen. Von der Gonade findet man nur noch Zellreste. Nie dringen die Trematodenlarven aktiv in den Bereich der Mitteldarmdrüse ein. Bei jungen, kaum entwickelten Infekten findet man in den vorderen Partien der Gonaden noch Entwicklungsfähige Spermien bzw. Eier, die noch zur Ablage kommen können. Sowie jedoch der Befall in das Stadium der Cercarienproduktion eintritt, ist es ohne Zweifel unmöglich, dass das Wirtstier noch reproduktiv sein kann.

Die Beobachtungen von H. KRULL (1936): „Die weiblichen Tiere von *Paludestrina ulvae* (= *Hydrobia ulvae*) bilden bei starkem Befall von in ihnen parasitierenden Zwischengenerationen eines Fascioliden einen nicht funktionsfähigen Penis aus“ konnten nicht bestätigt werden (LYSAGHT 1944). Wohl finden sich bei einem grossen Material befallener Hydrobien solche, bei denen der Penis verkümmert ist. Immer ist aber in diesen Fällen der gesamte Organismus der *Hydrobia* in entsprechender Weise krankhaft beeinflusst und reduziert (ROTHSCHILD 1941). Da wir wissen, wie leicht der Organismus der Hydrobien auf ungünstige Situationen der Umwelt oder auch innerhalb des Organismus reagiert, die Reduktionserscheinung – sie tritt nicht in geregelter Weise auf – kann nicht ohne Weiteres auf eine parasitäre Kastration zurückgeführt werden. KRULL macht keinerlei Angaben darüber, welcher Art die „Zwischengeneration eines Fascioliden“ angehört, ob es sich immer um die gleiche Trematodenart handelt oder nicht. Auch fehlen Zahlen des Verhältnisses der gesunden ♂♂ zu den gesunden ♀♀ und solche, über das Verhältnis infizierter ♂♂ zu ♀♀.

Es finden sich mindestens ebenso viele stark befallene *Hydrobia*-Männchen mit völlig normal ausgebildetem Penis, wie solche mit reduziertem, und beide Erscheinungen sind nicht auf das Vorkommen einer bestimmten Trematodenlarvenart begrenzt. Um die Angabe von KRULL (l. c.) zu be-

legen, bedürfte es einer lückenlosen Reihe, die alle Zwischenstufen von jungem Befall und früher „Scheinpenisbildung“ (KRULL) bis zum reifen Befall und wohl ausgebildetem „Scheinpenis“ zeigt. Auf die Entwicklungs Höhe des Befalles innerhalb des Zwischenwirtes hat KRULL gar keine Rücksicht genommen. Ich habe keinen Anhaltspunkt gefunden, der für die von KRULL postulierte sekundäre Maskulinisation parasitär kastrierter *Hydrobia*-Weibchen sprechen würde.

Auf jeden Fall aber wirkt der Befall von Parasiten derart auf die Hydrobien, dass diese für die Reproduktion ausfallen.

Dieser Ausfall spielt für die Gesamtpopulation erst dann eine Rolle, wenn der Prozentsatz der befallenen Tiere hoch ist. Bei dem vorliegenden Material schwanken die Befallsprozentsätze zwischen 10 % und 47 %, ♂♂ und ♀♀ (bei 10 % waren 9,9 % der ♂♂ und 10,1 % der ♀♀, bei 47 % 49,2 % der ♂♂ und 47 % der ♀♀ befallen). Im zweiten Falle bedeutet das, dass etwa die Hälfte aller Elternpaare keine Nachkommen haben werden. Dies kann sich innerhalb einer Population schon bemerkbar machen. Allerdings wird sich dieser Ausfall in einem „offenen“ Biotop – ich möchte alle die hier in Frage kommenden Biotope als solche bezeichnen – niemals derart stark auswirken wie etwa in „geschlossenen“ Biotopen, die ohne Zweifel häufiger im Süßwasser als im marinem Bereich vorkommen, mit Ausnahme solcher Lebensräume, wie sie z. B. von MIRIAM ROTHSCHILD (l. c.) als „Tamar Saltlings“ beschrieben wurden. In den „offenen“ Biotopen ist eine scharfe Abgrenzung von Populationen undenkbar; die Möglichkeit, dass eine Population Erneuerung von aussen erfährt, ist sehr gross.

Eine *Hydrobia ulvae* Population wird erneuert: die Larven verbreiten sich während ihrer pelagischen Larvenzeit. Diese Möglichkeit ist weit geringer bei der nicht pelagischen Entwicklung von *Hydrobia ventrosa*: es können auf Tang abgesetzte Eikapseln verdriftet werden. Eine *Hydrobia jenkinsi* Population wäre verurteilt auszusterben. (THORSON 1946).

Wenn das Angebot an Trematodenlarven jedes Jahr etwa gleich bleibt, der Befallsprozent – beeinflusst von den Gegebenheiten der Umwelt – mehrere Jahre lang gleichgross ist, muss und wird eine spürbare Reduktion der Hydrobien die Folge sein.

Je geringer der Gesamtbefallsprozent ist, desto langsamer wird die Verminderung gehen und desto grösser ist die Chance, dass die Population sich zu erholen vermag.

Die Hydrobien sind für ihre Aufgabe als Zwischenwirte einer grossen Zahl von digenetischen Trematoden prädestiniert. Ihre grosse Siedlungsdichte und ihre weite Verbreitung in fast allen Wattgebieten, von ganz flachen Bereichen bis in grössere Tiefen, sind ideale Voraussetzungen für

einen Zwischenträger. Die weite Verbreitung – sowohl in der Horizontalen als auch in der Vertikalen – allerdings macht es schwierig, mögliche weitere Zwischenwirte und Endwirte durch Einengung nachzuweisen und einen gesamten von einem Trematoden zurückzulegenden Lebensweg aufzuklären. Dieses Ziel bleibt als Aufgabe, freilich als schwierige: Das Angebot an Wasservögeln ist groß, sie kommen hauptsächlich als Endwirte in Frage. An vielen der Biotope finden wir außerdem Fische, oft in mehreren Arten vertreten, die sowohl als Endwirte, als auch als letzter Zwischenwirt in Frage kommen. Ferner können zahlreiche Evertebraten als weitere Zwischenwirte fungieren.

Da es mehrere Fälle gibt, in denen die Trematodenstadien sich bis zu Ruheformen (Metacercarien und Cysten) innerhalb der Hydrobien entwickeln, muss wenigstens ein Teil der in Frage kommenden Trematodenlarven zusammen mit den Hydrobien als den Trägern in den Endwirt gelangen. Dies ist mindestens in vier der hier bekannt gewordenen Fälle unvermeidlich und muss notwendigerweise auf dem Weg des „Gefressenwerdens“ erfolgen. Als *Hydrobia*-Fresser sind Plattfische (*Pleuronectiden*) und Tauchvögel bekannt (BLEGVAD 1917; COTTAM 1939; MADSEN 1954).

Eine der oben genannten Cercarienarten verlässt die als ersten Zwischenwirt benutzte *Hydrobia* im Cercarienstadium, um ein neues Hydrobienindividuum aufzusuchen, in dessen Mantelhöhlenregion sie sich encystiert.

Andere Arten verlassen die Hydrobien auch im Stadium der Cercarie, um sich an der Schale der Hydrobien oder einem anderen Gegenstand zu encystieren. Die Encystierung etwa an einem Stein aber muss als Fehlleitung, im Sinne des Lebenskreises als Fehlschlag gewertet werden.

Wieder andere suchen im Stadium der Cercarie aktiv nach dem Verlassen der Hydrobien einen neuen Zwischenwirt (Evertebraten) oder den Endwirt aktiv auf. Im letzteren Falle kann nur ein Fisch in Frage kommen.

Extreme Flachwasserbereiche sind geeigneter für einen Generations- und Wirtswechsel, an dessen Ende und Anfang ein Trematode in einem Vogel steht. Je tiefer das *Hydrobia*-Biotopt unter Wasser liegt, desto grösser wird die Wahrscheinlichkeit, dass ein Fisch in den Lebenskreis eingeschaltet ist. Die Voraussetzung für das Gelingen eines solchen Lebenskreises ist eine bestimmte Wahrscheinlichkeit, dass die entsprechenden Wirte und Zwischenwirte innerhalb eines begrenzten Zeitraumes auch wirklich angetroffen werden.

Diese Bereiche aber überschneiden sich. Für den bearbeiteten Bereich haben wir keine genaue Kenntnis darüber, ob die Trematoden an spezifische Wirte und Zwischenwirte gebunden sind oder ob sie mit dem „Angebot“ vielleicht in bestimmten Grenzen variieren können. Ebenso wenig

ist uns bis jetzt bekannt, ob etwa einige der Trematodenlarven sich nur in den Hydrobien zu entwickeln vermögen oder ob sie auch in anderen Mollusken, die nahe oder gar weit verwandt sind, eine Entwicklungsmöglichkeit haben. Auch wissen wir nichts darüber, inwieweit die Trematodenfaunen im Süßwasserbereich und im marinen Bereich sich überschneiden oder streng an den einen oder den anderen der beiden Bereiche gebunden sind.

Eine genaue Kenntnis der Fauna adulter Trematoden sowohl der benachbarten Vogelwelt als auch der Fischfauna wird nötig sein, um zu weiteren Erkenntnissen zu kommen.

Die Hydrobien bieten den Larval-Stadien der Trematoden ausreichende Entwicklungsmöglichkeit. Innerhalb der Lebenszeit einer *Hydrobia* von  $1\frac{1}{2}$  bis  $1\frac{3}{4}$  Jahren ist genügend Raum für deren Entwicklung. Findet der Befall bei einem „alten“ Zwischenwirt statt, so ist die Möglichkeit für die Parasiten sich zu entwickeln, zeitlich begrenzt und damit in den meisten Fällen nicht mehr gegeben.

#### 6. Deutungsversuch.

Aus der Häufigkeit, mit der die verschiedenen Trematodenlarvenformen in den unterschiedlichen Biotopen auftreten, ist zumindest zu erkennen, wie häufig die Träger der adulten Trematoden, das heisst die adulten Trematoden überhaupt, zu finden sein müssen.

Wir haben sechs Larvenformen, die mit mehr als 10 % innerhalb aller gefundenen Trematodenarten auftreten. Endwirte, die mit den adulten Formen dieser Trematoden befallen sind, müssen also häufig und weit verbreitet auftreten. Es liegt die Vermutung nahe, diese Arten müssten nicht wirtsspezifisch sein. Sind sie aber im adulten Stadium an einen spezifischen Wirt gebunden, so müsste eine sehr hohe Befallsrate der Endwirte vorausgesetzt werden, will man die Verbreitung der Larvenstadien erklären. Finden wir Larven von Trematoden selten, so kann einmal der Grund hierfür darin zu suchen sein, dass auch das adulte Tier selten auftritt, das heisst, dass die Art individuenarm ist. Zum anderen ist es möglich, dass die Larvenstadien zufällig in einem nicht spezifischen Zwischenwirt zur Entwicklung gekommen sind.

Letzteres lässt sich nur bestimmen, wenn man andere in Frage kommende Zwischenwirte untersucht. Die Voraussetzung für die Vollendung des Invasionsweges ist in einigen Fällen das „Gefressenwerden“ der Zwischenwirte durch die Endwirte. Dazu finden wir bei BLEGVAD (l. c.) eine Übersicht, die zeigt, welche Fische unter anderem Hydrobien fressen.

JENSENIUS MADSEN (1954) gibt an, dass er im Mageninhalt folgender Tauchentenarten aus dänischen Gebieten Hydrobien neben anderen Nahrungsbestandteilen gefunden habe:

*Clangula hyemalis*  
*Bucephala clangula clangula*  
*Aythya fuligula*  
*Aythya marila marila* und  
*Aythya ferina ferina.*

Auch pflanzliche Nahrung wird von vielen der Tauchenten aufgenommen. Dies ist wichtig für den Invasionsweg der Trematodenlarvenarten, die sich an Pflanzen ausserhalb des letzten Zwischenwirtes encystieren. Aus der Verteilung der verschiedenen Trematodenlarvenarten innerhalb der verschiedenen untersuchten Biotope lassen sich – mit aller Vorsicht – folgende Möglichkeiten aufzeichnen:

Es wurden Larven, deren adulte Stadien als Parasiten von Fischen bekannt sind, gefunden. Hier haben wir Cercaria lophocerca und Cercaria parapleurolophocerca, Microcercarien und Cercariaeen zu nennen. Die zuerst genannte Larvenart hat hohen Anteil an dem Befall der Hydrobien in Sletten und Sebbersund. Sie wurde auch in allen übrigen Lokalitäten gefunden, spielte dort aber eine untergeordnete Rolle innerhalb aller auftretenden Larvenarten. Am geringsten ist Cercaria lophocerca am Befall der Hydrobien aus Egholm-Bredning, Nivaa-Bugt und Kysing-Fjord beteiligt. Innerhalb der drei letztgenannten Biotope ist es auch unwahrscheinlich, dass Trematoden, deren Endstadien in Fischen zu finden sind, auftreten. Cercaria parapleurolophocerca wurde nur in Vellerup Vig und dort nur selten gefunden. Die einzige Microcercarie, die beobachtet wurde, fand sich in Barsebäck Bugt, Cercariaeum in Nivaa. Letzteres ist als Zufallsfund zu deuten; der Befall der Hydrobien mit Trematodenlarven aus Fischen ist hier gering. Cercaria ephemera hat starken Anteil am Befall der Hydrobien aus Barsebäck und Kysing-Fjord und findet sich in geringeren Anteilen in Mariager-Fjord, Sebbersund und Vellerup Vig, sehr selten in Nivaa Bugt und Egholm-Bredning; nur in Zwischenwirten aus dem Watt Rønnerne wurde Cercaria ephemera nicht gefunden. Der hohe Anteil, den Cercaria ephemera an dem Gesamtbefall der Hydrobien aus Barsebäck Bugt hat, lässt auf Fische als Endwirte dieser Trematodenart schliessen. Doch hat die Art auch starken Anteil am Befall der Zwischenwirte aus dem Kysing-Fjord.

Bei WIKGREN (1956) finden wir „birds“ als Wirte der Notocotylinae genannt. Für den hohen Prozentsatz der notocotylinen Cercarien aus den

Zwischenwirten des Kysing-Fjordes liesse sich diese Erscheinung damit erklären, nicht aber für das Biotop Barsebäck. Hier hat *Cercaria ephemera* den grössten Anteil am Gesamtbefallsprozent. Ist der Endwirt eine Vogelart, so kann nur ein Tauchvogel in Frage kommen. Dass *Cercaria ephemera* im Watt Rønnerne nicht, in Nivaa Bugt und Egholm Bredning verschwindend gering als Parasit der Hydrobien zu finden ist, kann diese Vermutung nur stützen.

Die adulten Stadien der echinostomen Cercarien sind als Parasiten von Vögeln bekannt. Die echinostome Cercarie wurde weder in Barsebäck noch Sletten gefunden, sie trat nicht im Fundort Sebbersund auf und wurde nur im Sommer 1958 in geringem Umfang aus dem Watt Rønnerne nachgewiesen. In allen anderen Fundorten trat sie mit hohen Prozentsätzen auf, am häufigsten im Fundort Vellerup Vig im Sommer 1957. Im nächsten Jahr war diese Cercarienart hier nur noch selten vertreten. Diese Tatsache könnte auf ziehende, unregelmässig erscheinende Endwirte hinweisen. Die beiden Cercarienarten der Ubiquita-Gruppe treten weder in Barsebaeck noch Sletten auf. *Cercaria misenensis* wurde – mit unterschiedlichem Anteil am Gesamtbefall – in allen Biotopen, ausser in Sebbersund gefunden, die andere Cercarienart dieser Gruppe trat vorwiegend im Watt Rønnerne auf. Die beiden letztgenannten Cercarienarten sind mit hoher Wahrscheinlichkeit Larvenformen von Trematoden, die Seevögel als Endwirte haben.

#### 7. Liste adulter Trematoden.

Eine Liste bekannter adulter Trematodenarten aus je drei charakteristischen Fisch- und Vogel-Arten des Untersuchungsgebietes sei hier angefügt: (DAWES, DOLFFUSS, PLYMOUTH MARINE FAUNA 1957, RONALD, SPREHN).

##### *Pleuronectes* spec., 17 Arten:

- Aporocotyle simplex* ODHNER 1900.
- Zoogonoides viviparus* (OLSSON 1868).
- Hemimurus appendiculatus* (RUDOLPHI 1802).
- Hemimurus communis* ODHNER 1905.
- Brachyphallus crenatus* (RUDOLPHI 1802).
- Derogenes varicus* (O. F. MÜLLER 1784).
- Derogenes cacozelus* NICOLL 1907.
- Lecithaster gibbosus* (RUDOLPHI 1802).
- Steringophorus furciger* (OLSSON 1868).
- Steringotrema cluthense* NICOLL 1909.
- Haplocladus minor* ODHNER 1911.
- Stephanostomum baccatum* NICOLL 1907.

*Stephanostomum hystrix* (DUJARDIN 1845).  
*Lebouria varia* NICOLL 1910.  
*Podocotyle atomon* (RUDOLPHI 1802).  
*Cainocreadium labracis* (DUJARDIN 1845).  
*Plagioporus varius* NICOLL 1910.

*Gadus callarias*, 8 Arten:

\**Bucephalopsis gracilescens* (RUDOLPHI 1819).  
*Prosorhynchus grandis* LEBOUR 1908.  
*Hemiurus communis* ODHNER 1905.  
*Derogenes varicus* (O. F. MÜLLER).  
*Stephanostomum pristis* (DESLONGCHAMPS 1824).  
*Podocotyle atomon* (RUDOLPHI 1802).  
*Lepidapedon rachion* (COBBOLD 1858).  
*Lepidapedon elongatum* (LEBOUR 1908).

*Anguilla vulgaris*, 20 Arten:

\**Gasterostomum polymorphum* VON BAER 1872.  
*Gasterostomum fimbriatum* MOLIN 1859.  
*Pronoprymna ventricosum* (RUDOLPHI 1819).  
*Prosorhynchus aculeatus* ODHNER 1905.  
*Prosorhynchus curcibulum* (RUDOLPHI 1819).  
*Hemiurus communis* ODHNER 1905.  
*Sterrhurus musculus* LOSS 1907.  
*Sterrhurus grandiporus* (RUDOLPHI 1819).  
*Sterrhurus fusiformis* (LÜHE 1901).  
*Lecithochirium conviva* LÜHE 1901.  
*Lecithochirium rufoviride* (RUDOLPHI 1819).  
*Lecithochirium gravidum* LOSS 1907.  
*Derogenes varicus* (O. F. MÜLLER 1784).  
*Lecithaster gibbosus* (RUDOLPHI 1802).  
*Deropristis inflata* (MOLIN 1859).  
*Podocotyle atomon* (RUDOLPHI 1802).  
*Peracreadium commune* (OLSSON 1876).  
*Helicometra pulchella* (RUDOLPHI 1819).  
*Helicometra fasciata* (RUDOLPHI 1819).  
*Helicometra mutabilis* (STOSSICH 1902).

*Larus argentatus*, 17 Arten:

\**Himasthla leptosoma* (CREPLIN 1829).  
\*i*Himasthla elongata* (MEHLIS 1831).  
\*i*Parorchis acanthus* NICOLL 1906.  
\*i*Parorchis avitus* LINTON 1914.  
*Cardiocephalus longicollus* (RUDOLPHI 1819).  
*Cotylurus variegatus* (CREPLIN 1825).

Arten mit \* haben mit Sicherheit Larvenstadien in Mollusken.

- Proalaria spathaceum* (RUDOLPHI 1819).  
*Proalaria huronensis* LA RUE 1927.  
*Philopthalmus lucipetum* (RUDOLPHI 1819).  
\**Gymnophallus deliciosus* (OLSSON 1893).  
*Pachytrema calcules* LOOSS 1907.  
*Maritrema lepidum* NICOLL 1907.  
*Maritrema sachalinicum* SCHUMAKOWITSCH 1932  
*Spelotrema excellens* NICOLL 1901.  
*Spelotrema simile* JÄGERSKIÖLD 1900.  
\*Tocotrema lingua (CREPLIN 1825).  
*Philopthalmus lucipetus* (RUDOLPHI 1819).

*Haematopus ostralegus*, 8 Arten:

- \**Himasthla leptosoma* (CREPLIN 1869).  
\**Notocotylus attenuatus* (RUDOLPHI 1809).  
*Maritrema gratiosum* NICOLL 1907.  
*Levinsiella brachysoma* (CREPLIN 1864).  
*Levinsiella propinqua* JÄGERSKIÖLD 1907.  
*Spelophallus primas* JÄGERSKIÖLD 1908.  
*Spelotrema excellens* NICOLL 1901.  
*Psilostomum brevicolle* (CREPLIN 1869).

*Somateria mollissima*, 9 Arten:

- Typhlocoelum cucumerinum* (RUDOLPHI 1809).  
\**Notocotylus attenuatus* (RUDOLPHI 1809).  
*Catatropis verrucosa* (FRÖHLICH 1789).  
*Paramonostomum alveatum* (MEHLIS 1846).  
\**Gymnophallus bursicola* ODHNER 1900.  
\**Gymnophallus choledochus* ODHNER 1900.  
\**Gymnophallus somateriae* (LEVINSEN 1885).  
*Spelophallus primas* JÄGERSKIÖLD 1908.  
*Spelotrema pygmaeum* (LEVINSEN 1881).

### Zusammenfassung

1. *Hydrobia ulvae* PENNANT und *Hydrobia ventrosa* MONTAGU aus neun Biotopen dänischer Gewässer wurden auf ihren Befall durch larvale Trematoden untersucht.
2. Die Schwierigkeiten der Artunterscheidung der beiden nahe verwandten Prosobranchierarten und ihre Ursachen werden diskutiert, die Unterscheidungsmöglichkeiten genannt.
3. Beobachtungen zum Verhalten von *Hydrobia ulvae* und *Hydrobia ventrosa* werden mitgeteilt.

4. Die beiden Prosobranchierarten sind durch ihre weite Verbreitung und durch hohe Populationsdichte als Zwischenwirte im Lebenskreis von Trematoden besonders geeignet.
5. Es werden 11 Cercarien-Arten und 4 Formen encystierter Cercarien oder Metacercarien beschrieben. Es konnten 4 monostome Cercarien, eine echinostome Cercarie, eine Furcocercarie, eine Microcercarie und eine Cercarie ohne Schwanz (= Cercariaeum) unterschieden werden.
6. Die neun verschiedenen Biotope werden vergleichend betrachtet, unter besonderer Berücksichtigung der prozentualen Anteile der Hydrobien, die von larvalen Trematoden befallen sind, an den Populationen. Der Befallsprozent ist abhängig von den Eigenschaften der Biotope.
7. Die starken Variationen des Schalenbaues sowohl bei *Hydrobia ulvae* als bei *Hydrobia ventrosa* stehen nicht mit dem Befall der Tiere durch larvale Trematoden in Zusammenhang. Eine einheitliche Formabweichung eines Gehäuses durch Trematodenbefall kann es nicht geben, weil bereits vor dem Befall gebildete Windungen nachträglich in ihrer Form nicht mehr geändert werden können. Die Trematodenlarven rufen bei den untersuchten Hydrobien kein anomales Größenwachstum hervor. Die Ausbildung der Schale der Zwischenwirte gibt keinen Anhalt dafür, ob sie von larvalen Trematoden befallen sind oder nicht.
8. Keine Größen-Gruppe der Wirtstiere wird von den Parasiten bevorzugt befallen.
9. Von larvalen Trematoden befallen sind nur Tiere von 1,5 mm Schalenlänge und darüber. Die Trematodenlarven entwickelten sich bei dem untersuchten Material ausnahmslos in den Gonaden der Zwischenwirte. Es kann mit Sicherheit angenommen werden, dass die Entwicklungsmöglichkeit für die Trematodenlarven im Zusammenhang steht mit dem Entwicklungsgrad der Gonaden des Zwischenwirtes.
10. Die Zwischenwirte werden mit der fortschreitenden Entwicklung der Trematoden kastriert. Bei dem gesamten untersuchten Material gab es keinerlei Anzeichen dafür, dass bei den Zwischenwirten infolge parasitärer Kastration ein Geschlechtswandel (vom ♀ zum ♂) stattfindet oder möglich ist.
11. Sind die Hydrobien von Trematodenlarven befallen, so scheiden sie für die Fortpflanzung aus. Dass die Gonade, nachdem die Trematodenlarven ihre Entwicklung vollendet und den Zwischenwirt verlassen haben, regeneriert und wieder funktionsfähig werden kann, ist aus zeitlichen Gründen und nach den histologischen Befunden unwahrscheinlich. In stark befallenen *Hydrobia*-Populationen fallen bis zu 50 % der Elterntiere für die Fortpflanzung aus.

12. Schalenvariationen und ungewöhnliches Größenwachstum bei den untersuchten Hydrobien müssen in erster Linie auf Faktoren der Umwelt zurückgeführt werden, die vorläufig nicht fassbar sind.
13. Als Endwirte der beschriebenen, larvalen Trematoden kommen Seevögel und Fische in Frage. Verschiedene Möglichkeiten der Invasionswege werden diskutiert.

### Summary

1. A total of 3347 *Hydrobia ulvae* and *Hydrobia ventrosa* from 9 different localities in Danish waters have been examined for larval trematodes (Fig. 1-9).
2. The two host species have often been confused. Differences in anatomy, shell structure, reproductive biology, and biotype are therefore described and discussed.
3. Both species occur in large numbers in 0-15 m depth along most shores except open sandy beaches, and form part of the food of many fishes and seabirds. They are therefore very suitable hosts for larval trematodes.
4. Eleven cercariae, belonging to 6 different groups, plus four types of cysts are described and figured (Fig. 26-49).
5. Comparison of results from all localities shows that the rate of infection with different larval trematodes changes with varying ecological factors such as host density, depth, water exchange, and quantity of vegetation (Tab. I).
6. Larval trematodes do not exert influence on the shell producing organs. Hence the astonishing variation in structure and size of the *Hydrobia* shells, among them also "gigantism", is not due to the presence or absence of trematode larvae, but in all probabilities correlated with environmental factors.
7. There are no distinct differences in rate of infection between different size groups of *Hydrobia* within the same population, except that specimens less than 1.5 mm long are seldom parasitized.
8. Both sexes of the hosts become castrated during development of the larval trematodes. Reduction in penis size may also take place, but no evidence could be found supporting the theory of sex reversal (♀ to ♂).
9. The short life span of *Hydrobia* ( $1\frac{1}{2}$ -2 years) would seem to prevent regeneration of the gonad following the disappearance of larval tre-

- matodes. Histological evidence derived from examination of more than 3300 specimens supports this view.
10. The final hosts of the described trematode larvae are no doubt seabirds and fishes. Possible ways of transference are discussed, and the conclusion drawn that a rough correlation exists between the bathymetrical distribution of the primary host and the type of final host, i.e. larvae from shallow water hosts pass mainly into birds while those from deeper water pass into fishes (Tab. I).
  11. A list is given of the adult trematodes known to occur in 3 species of fishes and 3 species of birds that form a characteristic part of the biological environment examined.

### Literaturverzeichnis

- AGERSBORG, H. P. K., 1924: Studies on the effect of parasitism upon the tissues. With special reference to certain Gastropod Molluscs. Quart. Journ. Micr. Sci. N. S., vol. 68, pp. 361–401.
- ANKEL, W. E., 1929: Hydrobienschill und Hydrobienkalk. Natur und Museum 59, pp. 33–49.  
— 1936: Prosobranchia. Tierwelt der Nord- und Ostsee, Teil 9b, pp. 1–240.
- ARVY, L., 1949: Sur la castration parasitaire chez *Dentalium entale* DESHAYES. C. R. Acad. Sci., Paris 299, p. 780.  
— 1951: Sur la castration parasitaire chez *Philine aperta* L. (Opistobranche Céphalaspide). Bull. Soc. Zool. France 76, pp. 339–348.  
— 1957: Contribution à l'étude du Parasitism chez le Dentale. Zeitschrift f. Zellforschung u. Mikr. Anatomie, Bd. 45, pp. 444–463.
- BAKER, F. C., 1916: The relation of molluscs to fish in Oneida lake. Techn. Publ. no. 4, The New York State College of Forestry at Syracuse University.  
— 1922: Fluke infections and the destruction of the intermediate host. Journ. Parasitology, 8, p. 145.
- BENTHEM-JUTTING, T. v., 1923: Biologische Betrachtungen an Mollusken. Arch. Moll. 55, p. 199.  
— 1933: Fauna van Nederland, Mollusca I. Leiden 1933.  
— 1936: Flora en Fauna der Zuiderzee. Den Helder 1936.
- BLEGVAD, H., 1917: On the food of fish in the Danish Waters within the Skaw. Report of Danish Biological Station, XXIV.
- BOETTGER, C. R., 1953: Größenwachstum und Geschlechtsreife bei Schnecken und pathologischer Riesenwuchs als Folge einer gestörten Wechselwirkung beider Faktoren. Verh. d. Deut. Zool. Ges. Anzeiger 17. Suppl.  
— 1956: Beobachtungen an Nachzuchten von Schlammsschneckenarten (*Lymnaeidae*) in Stämmen verschiedener phänotypischer Herkunft. Proceedings XIV International Congress of Zoology, Copenhagen 1953.
- BONDESEN, P. & E. W. KAISER, 1949: *Hydrobia (Potamopyrgus) jenkinsi* SMITH in Denmark, illustrated by its ecology. Oikos, Acta Oecologica Scandinavica, vol. 1, fasc. 2, pp. 252–281.

- BRAND, T. VON, 1952: Chemical Physiology of endoparasitic Animals. New York, Academic Press.
- BROWN, F. J., 1926: Some British Freshwater Larval Trematodes with Contributions to their Life-histories. Parasitology, vol. 18, pp. 21–34.
- CABLE, R. M., 1952a: Studies on marine digenetic Trematodes of Puerto Rico. Journal of Parasitology, vol. 38, p. 28.
- 1952b: Studies on marine digenetic Trematodes of Puerto Rico. Ibid., vol. 38, 4 sect. 2, p. 37.
- 1953: The life-cycle of *Parvatrema borinquena*, gen. et op. nov. (Trematoda digenea) and the systematic position of the subfamily Gymnophalinae. Ibid., vol. 39, no. 4, pp. 408–421.
- 1954a: Studies on marine digenetic Trematodes of Puerto Rico. The life-cycle in the family Megaperidae. Ibid., vol. 40, no. 2, pp. 202–208.
- 1954b: Studies on marine digenetic Trematodes of Puerto Rico. The life-cycle in the Family Haplosplanchnidiae. Ibid., vol. 40, no. 1, pp. 71–76.
- 1954c: A new marine Cercarie from the Woods Hole region and its bearing on the interpretation of larval types in the Fellodistomidae (Trematoda digenea). Biol. Bull. Woods Hole, vol. 106, pp. 15–20.
- CHAIA, GERALDE, 1956: Technica para concentracao de miracidios. Rev. Brasiliiana Malariaiol. e Doencas Trop., vol. 8, no. 2, pp. 355–358.
- CAMERON, TH. W. M., 1952: Parasitism, evolution and phylogeny. Endeavour, pp. 193–199.
- 1956: Parasites and Parasitism. Methuen, London, Catalogue Nr. 5783/V.
- CARPENTER, K. E., 1940: The feeding of Salmon Parr in the Cheshire Dee. Proc. Zool. Soc. London 110 (Ser. A), pp. 81–96.
- CAWSTON, F. G., 1918: The Cercariae of the Transvaal. Parasitology, vol. XI, no. 1, pp. 94–97.
- CHANDLER, A. C., 1920: Control of Fluke diseases by destruction of the Intermediate host. Journ. Agric. Research, 20, p. 193.
- CHU, G. W. T. C., 1952: First report of the presence of a dermatitis producing marine larval schistosome in Hawaii. Science, vol. 115, pp. 151–153.
- CHU & CUTRESS, 1954: Austrobilharzia variglandis in Hawaii with notes on its biology. Journal of Parasitology, vol. 40, no. 5, pp. 515–524.
- COLLIN, J., 1884: Om Limfjordens tidligere og nuværende Marine Fauna med særligt hensyn til Bløddyrafaunaen. København 1884.
- CORT, W. W., 1918d: Adaptability of Schistosome Larvae to New Hosts. Journal of Parasitology, vol. 4, p. 170.
- CORT, W. W. & S. T. BROOKS, 1928: Studies on the holostome cercariae from Douglas Lake, Michigan. Trans. Amer. Micr. Soc. 47, pp. 179–221.
- COTTAM, C., 1939: Food habits of North American diving ducks. Techn. Bull. U. S. Dep. Agric., no. 643, p. 139.
- DAWES, BEN, 1956: The Trematoda, with special reference of British and other European Forms. Cambridge University Press.
- DEAN, J. D., 1904: Fish and their relation to *Paludestrina jenkinsi*. Journ. of Conchology, vol. 11, no. 1.
- DINULESKO, G., 1938: *Echinoparyphium recurvatum* LINSTOV. Conditions de son Développement lavaire chez *Paludina vivipara* L. Vol. Jub. dédié à Maurice Caullery. Trav. Station Zool. de Wimereux, XIII, pp. 215–226.

- DOLFFUSS, R. P., 1953: Parasites animaux de la morue atlanto-artique. Encyclopedie Biologique vol. XLIII.
- EMMEL, L., 1947: Beiträge zur Biologie und Morphologie der "Cercaria ocellata". Zbl. Bakter. I, Orig. 152, pp. 258–291.
- FAUST, E. C., 1920: Pathological changes in the Gastropode liver by Fluke infestation. John Hopkins Hosp. Bull., vol. 31, pp. 79–84.
- 1920b: Criteria for the differentiation of Schistosome larvae. Journal of Parasitology, 6, p. 192.
- FELIKSIAK, S., 1938: Radula von *Hydrobia ulvae* PENNANT aus der Littorina Zeit. Zool. Anzeiger, vol. 122, p. 186.
- FISCHER, P., 1887: Manuel de Conchyliologie et de Palaeontologie Conchyliologique ou Histoire Naturelle des Mollusques vivants et fossiles.
- FISCHER, P. H., 1951: Causes de déstruction de mollusques; maladies et mort. Journ. Conchyliol. 91, pp. 29–59.
- FORBES & HANLEY, 1853: A history of British Mollusca and their shells. 4 vols., London 1853.
- GRØNTVED, J. & E. STEEMANN NIELSEN, 1957: Investigations on the Phytoplanton in sheltered Danish Marine Localities. Medd. fra Komm. for Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser, Sec. Plancton, vol. V.
- HASHAGEN, K., 1909: *Hydrobia stagnalis* BASTER im Süßwasser. Nachr. Bl. dtsch. malak. Ges. 41, pp. 129–131.
- HENKING, H., 1894: Beiträge zur Kenntnis von *Hydrobia ulvae* PENN. und deren Brutpflege. Ber. Naturf. Ges. Freiburg, vol. 8, pp. 89–110.
- HERTLING, 1928: Untersuchungen über die Ernährung von Meeresfischen I. Ber. d. dtsch. wiss. Kommission f. Meeresforschung IV, F 4, p. 2.
- HOFF, C. C., 1941: A case of correlation between infection of snail hosts with *Cryptocotyle lingua* and the habits of the gulls. Journ. of Parasitology, 27, p. 539.
- \*HONER, M. R., 1961: Some observations on the ecology of *Hydrobia stagnorum* (GMELIN) and *Hydrobia ulvae* (PENNANT), and the relationship Ecology – Parasitofauna. Basteria, vol. 25, no. 1.
- HUBBS, C. L., 1928: The related Effects of a parasite on a fish. Journ. of Parasitology, 14, p. 75.
- HUTTON, R. F., 1955: Cercaria turitellae n. sp., a huge tailed monostome larva from *Turitella communis* RISSO. Journ. Mar. Biol. Assoc., vol. 34, pp. 249–255.
- HYMAN, L. H., 1951: The Invertebrates, vol. II. Mc.Graw-Hill Book Company, Inc. pp. 219–311.
- JEFFREYS, J. G., 1862–1869: British Conchology.
- JOHANSEN, A. C., 1918: Randersfjords Naturhistorie. Copenhagen 1918, p. 430.
- JOHNSON, CH. W., 1915: Fauna of New England, 13: List of Molluscs. Occasional Papers of the Boston Society of Natural History VII.
- KESSEL, E., 1937: Schalenkorrosion bei lebenden Strandschnecken (*Littorina littorea*) und ihre Ursache. Verhdl. Deutsch. Zoolog. Gesellsch., pp. 69–77.
- KRULL, H., 1935: Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchiern und Beiträge zur Phylogenie der Gastropoden. Zool. Jahrbücher, Abt. Anat., vol. 60, pp. 399–464.

\* Nach Abschluss der Arbeit erschienen; daher nicht berücksichtigt.

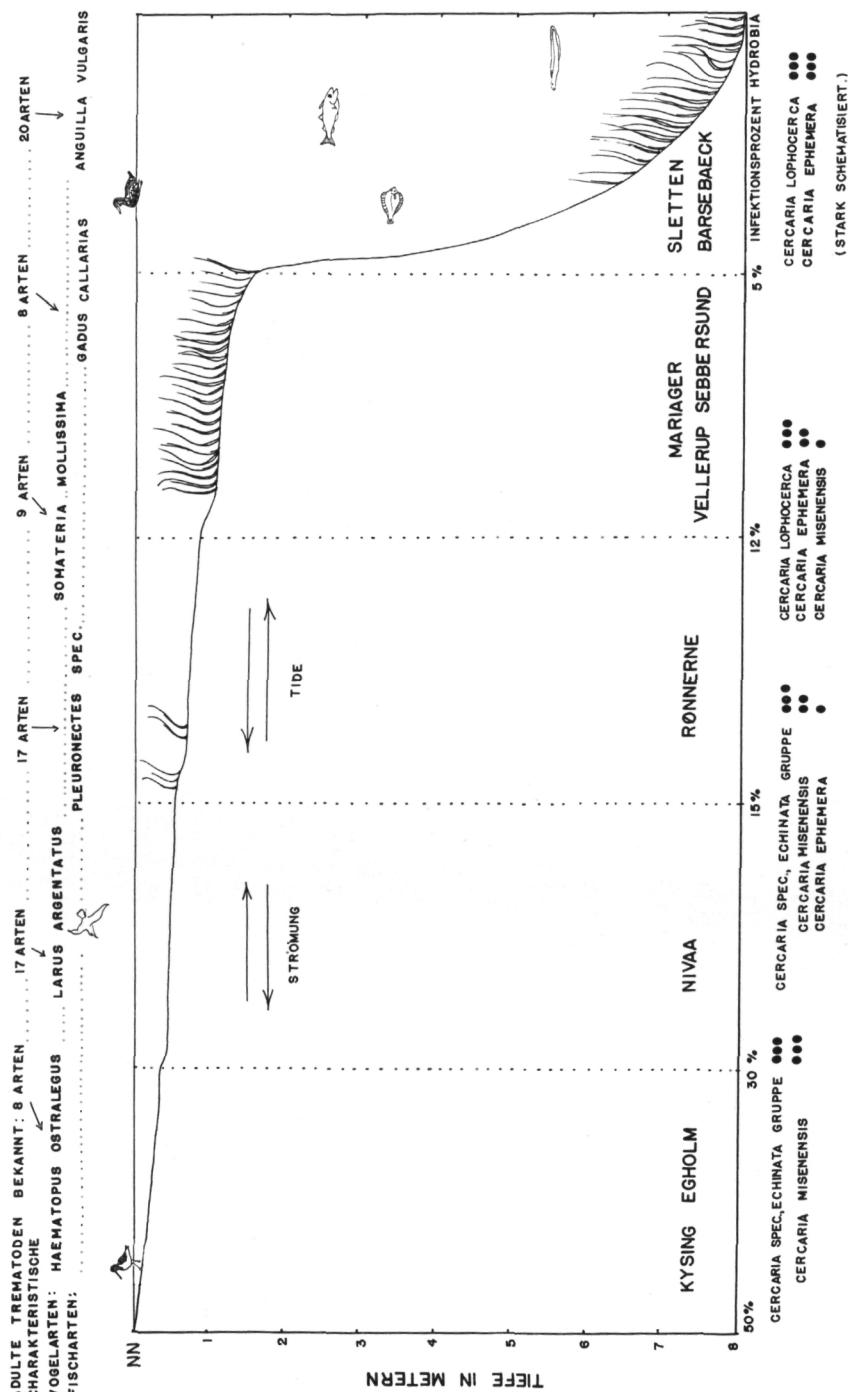
- LAL, M. B. & PREMVATI, 1955: Studies in histopathology. Changes induced by a larval monostome in the digestive gland of the snail *Melanoides tuberculatus* MÜLLER. Proc. Indian Acad. Sci., Sect. B, vol. 42, no. 6, pp. 293–299.
- LARSEN, K., 1936: Bunddyrenes Fordeling, Biologi og Betydning som fiskeføde i Dybsøfjord. Beretning fra den Danske Biologiske Station 41.
- LEBOUR, M. V., 1907b: On three mollusc-infesting Trematodes. Ann. and Mag. Nat. Hist. XIX, 102.
- 1912: A review of British marine Cercariae. Parasitology, vol. 4, pp. 416–456.
  - 1914: Some larval Trematodes from Millport. Ibid. vol. VII, no. 1, pp. 1–11.
  - 1916: Medusae as hosts for larval Trematodes. Journ. Mar. Biol. Assoc., vol. 11, no. 1, pp. 57–59.
  - 1917: Some parasites of *Sagitta bipunctata*. Journ. Ibid. vol. 11, no. 2, pp. 201–206.
  - 1918: A Trematode larva from *Buccinum undatum* and Notes on Trematodes from post larval fish. Ibid. vol. 11, no. 4, pp. 515–518.
  - 1936: Notes on the eggs and larvae of some Plymouth Prosobranchs. Ibid. vol. 20, Nr. 3, pp. 547–566.
  - 1937a: The eggs and larvae of the British Prosobranchs with special reference to those living in the plancton. Ibid. vol. 22, pp. 105–166.
- LEIDY, J., 1877: On Flukes infesting molluscs. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila., vol. 29, pp. 200–202.
- LEUCKART, R., 1882: Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels. Archiv für Naturgeschichte, 48, p. 80.
- LINKE, O., 1934: Über die Beziehungen zwischen Keimdrüse und Soma bei Prosobranchiern. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch., pp. 164–175.
- 1930: Die Biota des Jadebusenwattes. Helgol. Wiss. Meeresunters., vol. 1, Heft 3, pp. 201–372.
- LYSAGHT, A. M., 1944: Biology of *Littorina neritoides* (Trematode parasites). Journ. Mar. Biol. Ass. vol. 25, no. 1, p. 59.
- MADSEN, JENSENIUS F., 1954: On the food habits of the Diving Ducks in Denmark. The Danish review of Game Biology, vol. 2, part 3, pp. 157–266.
- MARSHALL, J. T., 1889: On *Hydrobiae* and *Assimineæ* from the Thames Valley. Journ. of Conchology, 6, p. 140–142.
- MATHIAS, P., 1925: Recherches expérimentales sur le cycle évolutif de quelques trématodes. Biol. Bull. 49, pp. 1–123.
- MATTES, O., 1936: Zur Frage der Wirtsauflindung der Parasiten. Verhandl. Dtsch. Zool. Gesell., 38, in Zool. Anz. Suppl. Bd. 9, pp. 138–186.
- 1948: Wirtsauflindung und Wirtsspezifität bei Parasiten. Verh. der Dtsch. Zoolog. in Kiel, pp. 165–172.
- MCCOY, O. E., 1929: The life-history of a marine Trematode, *Harmacredium mutabile* LINTON 1910. Parasitology, vol. XXI, pp. 220–225, nos. 1 und 2.
- McMILLAN, N. F., 1948a: Possible biological races in *Hydrobia ulvae* PENN. and their varying resistance to lowered salinity. Journal of Conchology, 23, pp. 14–16.
- 1948b: The resistance of *Hydrobia ventrosa* MONT. to low salinities. Ibid. 23 (1948–1954), p. 16.
- MEYER, H. A. & K. MÖBIUS, 1872: Die Fauna der Kieler Bucht, Prosobranchier und Lamellibranchier. Band II, Leipzig 1872.

- MILLER, H. M., 1925a: Larval Trematodes of certain marine Gastropods from Puget Sound. *Publ. Puget Sound Dd. Mar. (biol.)*, Sta. 5, pp. 75–89.
- 1929: Continuation of study on behaviour and reactions of marine cercariae from Tortugas. *Pap. Tortugas Lab.*, publ. no. 28, pp. 292–294.
- MONTAGU, G., 1803: *Testacea Britannica, or Natural History of British Shells, marine, land and freshwater*. London, 2 vols., 4 t., with 16 plates and 2 vignettes, Supplement to the above, with additional plates. London 1808, 4to.
- MORTENSEN, TH., 1922: Biologiske studier over Sandstrandsfaunaen, særlig ved de danske kyster. *Vidensk. Medd. fra Dansk Naturhist. Foren.* 74, pp. 23–56.
- MÜLLER, CL. D., 1957: Biocönnotisch-ökologische Untersuchung verschiedener Wattengebiete der deutschen Küste. *Dissertation*, Giessen 1957, pp. 72–86.
- MUUS, B. J., 1956: Fiskeribiologiske Undersøgelser i Ajstrup Bugt. *Ranmarks Fiskeri- og Havundersøgelse*, Rapporter over Fiskeribiologiske Undersøgelser i Lavtvandsområder Nr. 3.
- 1957: Kysingfjord og lidt om faunaen i estuarier. *Flora og Fauna*, 63. Aargang, pp. 37–49.
- 1958a: Fiskeribiologiske Undersøgelser i Egholm bredning. *Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelse*, Rapporter over Fiskeribiologiske Undersøgelser i Lavtvandsområder Nr. 10.
- MUUS, B. J., 1958b: Fiskeribiologiske Undersøgelser i Nibe bredning. *Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelse*, Rapporter over Fiskeribiologiske Undersøgelser i Lavtvandsområder Nr. 11.
- NEUHAUS, W., 1942: Parasitäre Kastration bei *Bythinia tentaculata*. *Zeitschr. f. Parasitenkde.*, Bd. 12, Heft 1, pp. 65–77.
- NEWELL, G. E., 1954: The marine fauna of Whitstable. *Ann. Mag. nat. Hist.*, Ser. 12, vol. 7, pp. 321–350.
- PALOMBI, D. F., 1940; Gli stadi larvali dei Trematodi del Golfo di Napoli. 3. Contributo allo studio della morfologia e sistematica delle cercarie marine. *Rivista di Parasitologia*, vol. IV, no. 1, pp. 7–30.
- PELSENEER, P., 1906: Trématodes Parasites de Mollusques Marins. *Bull. Scientifique, France et Belgique*, vol. 40, pp. 161–186.
- 1928: Les parasites des mollusques et les mollusques parasites. *Bull. Soc. Zool. Franc.*, vol. LIII, pp. 158–189.
- PENNANT, T., 1777: *British Zoology*. London 4th edition (1766–1767, 4 vols. with plates), Vol. 4, p. 132, pl. LXXXVI, fig. 120.
- PEREZ, CH., 1936: Atrophie des glandes génitales de la Turitelle sous l'influence du parasitisme par les sporocystes d'un Trematode. *Mem. Mus., Roy. d'hist. Nat. de Belgique*, 2e ser., fasc. 3, pp. 539–547.
- PETERSEN, C. G. J., 1888: De skalbærende Molluskers udbredningsforhold. *Andr. Fred. Høst & Søn's Forlag*, pp. 1–162.
- PETERSEN, H., 1931: Cercarien der Niederelbe. *Zool. Anz. Leipzig* 97, pp. 13–27.
- PIEKARSKI, G., 1954: *Lehrbuch der Parasitologie*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 223–306.
- PIRILÄ, V. & B.-J. WIKGREN, 1957: Cases of Swimmer's itch in Finland. *Acta Dermato-Venereologica*, vol. 37, pp. 140–148.
- PLYMOUTH MARINE FAUNA, 1957: Published by the Marine Biological Association of the United Kingdom.
- PRATT, J. & D. G. BARTON, 1941: The effects of four species of larval trematodes upon the liver and ovotestis of the snail *Stagnicola emarginata angulata* SOWERBY. *J. Parasitology*, 67, pp. 233–288.

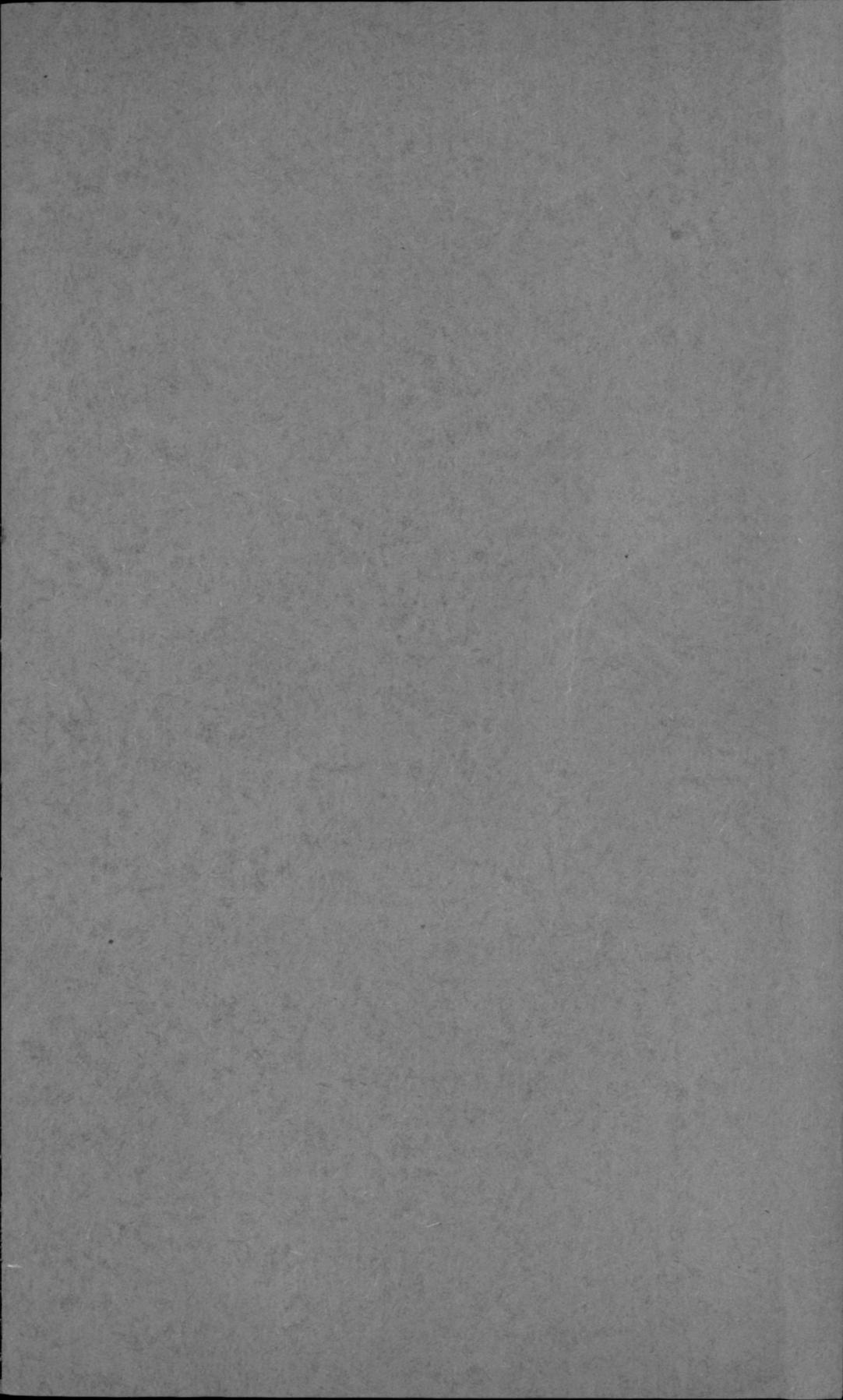
- QUICK, H. E., 1920: Notes on the anatomy and reproduction of *Paludestrina stagnalis* (*Hydrobia stagnalis*). Journ. of Conchology, vol. 16, pp. 69–97.
- RANKIN, J. S. jr., 1939c: Ecological studies on larval Trematodes. Journ. Parasitology, 25, pp. 309–368.
- RASMUSSEN, E., 1958: Past and Present Distribution of *Tapes (Venerupis) pullastra* MONTAGU in Danish Waters. Oikos, Acta Oecologica Scandinavica, vol. 9, fasc. 1, pp. 77–93.
- REES, F. G., 1931: Some observations and experiments on the biology of larval Trematodes. Parasitology, vol. 23, pp. 428–440.
- 1932: An investigation into the occurrence, structure and life-histories of the Trematode parasites of four species of *Lymnaea*. Proc. Zool. Soc. London, pp. 5–36.
  - 1934: Cercaria patellae LEB. 1911 and its effect on the digestive gland and gonads of *Patella vulgata*. Ibid., pp. 45–53.
  - 1939: Cercaria strigata LEB. from *Cardium edule* and *Tellina tenuis*. Parasitology, vol. 31, pp. 458–463.
- REES, F. G., 1957: Cercaria diplostomi phoxini FAUST, a furcostomum phoxini in the brain of the minnow. Ibid., vol. 47, p. 126.
- REES, W. J., 1935: The anatomy of Cercaria buccini LEB. Proc. Zool. Soc. London, part I, pp. 309–312.
- 1936: The effect of parasitism by larval trematodes on the tissues of *Littorina littorea* L. Ibid., part II, pp. 357–368.
- ROBSON, G. C., 1922: On the anatomy and affinities of *Paludestrina ventrosa* MONT. Quart. Journ. Micr. Sci., vol. 66., pp. 159–185.
- RONALD, K., 1959: A check list of the Metazoan Parasites of the Heterosomata. Department of Fisheries, Province of Quebec, no. 67.
- ROTHSCHILD, M., 1935a: The trematode parasites of *Turitella communis* LUCK. from Plymouth and Naples. Parasitology, vol. 27, pp. 159–170.
- 1935b: Note on the excretory system of Cercaria ephemera LEB. 1907 nec. NITZSCH. Ibid., vol. 27, pp. 171–174.
  - 1936a: Rearing animals in captivity for the study of trematode life-histories. J. Mar. Biol. Ass., Plymouth, vol. 21, no. 1, pp. 143–145.
  - 1936b: Preliminary note on the trematode parasites of *Peringia ulvae* PENNANT 1777. Nov. Zool. (Tring.), 39, pp. 268–269.
  - 1936c: Gigantism and Variation in *Peringia ulvae* PENN. 1777, caused by infection with larval trematodes. J. Mar. Biol. Ass. vol. 20, no. 3, pp. 537–546.
  - 1938a: Cercaria sinitzin n. sp., a cystophorous Cercaria from *Peringia ulvae* PENN. Novitates Zool., vol. XLI, pp. 42–57.
  - 1938b: Notes on the classification of cercariae of the superfamily Notocotylidea (Trematoda), with special reference to the excretory system. Ibid., vol. XLI, pp. 75–83.
  - 1938c: The excretory system of Cercaria coronanda n. sp., together with notes on its life-history and the classification of Cercariae of the superfamily Opisthorchioidea VOGEL 1934. Nov. Zool. vol. XLI, no. 1, pp. 148–153.
  - 1938d: Further observations on the effect of Trematode parasites on *Peringia ulvae*. Ibid., vol. XLI, pp. 84–102.
  - 1938e: A note on the fon-folds of Cercariae of the super-family Opisthorchioidaea. Ibid., vol. XLI, no. 2, pp. 170–173.
  - 1939a: A note on the life-cycle of *Cryptocotyle lingua* CREPLIN 1825 (Trematoda). Ibid.. no. 3, vol. XLI, pp. 178–180.

- ROTHSCHILD, M., 1939b: Some observations on the growth of *Peringia ulvae* PENNANT 1777 in the laboratory. *Ibid.*, vol. XLI, pp. 240-247.
- 1939c: Large and small flame-cells in a Cercaria. *Nov. Zool.* vol. XLI, no. 4, p. 376.
- 1940: Rearing animals in captivity for the study of trematode life-history II. *Journ. Mar. Biol. Ass.*, vol. 24, no. 2, pp. 613-618.
- 1941a: Observations on the growth and trematode-infection of *Peringia ulvae* in a pool in the Tamar salttings, Plymouth. *Parasitology*, vol. XXXIII, no. 4, pp. 406-415.
- 1941b: The Metacercaria of a Pleurolophocerca Cercaria parasitising *Peringia ulvae*. *Ibid.*, vol. XXXIII, no. 4, pp. 439-444.
- 1941c: The effect of trematode parasites on the growth of *Littorina neritoides* L. *Journ. Mar. Biol. Ass.*, vol. 25, no. 1, pp. 69-80.
- 1942: Seven year old infection of *Cryptocotyle lingua* in the winkle *Littorina littorea* L. *Journal of Parasitology* 28.
- 1952: Fleas, flukes and cuckoos. Collins, London.
- SCHWARZ, A., 1929: Die Ausbreitungsmöglichkeiten der Hydrobien. *Natur und Museum*, 59, p. 50.
- SEIFERT, R., 1926: Cercaria limbifera from *Lymnea stagnalis*. *Zool. Anz.* 67, pp. 112-119.
- 1935: Bemerkungen zur Artunterscheidung der deutschen Brackwasser-Hydrobien. *Ibid.*, vol. 110, nr. 9/10, pp. 233-239.
- SEWELL, R. B., 1922: Cercariae Indicae. *Ind. Journ. Med. Res.*, 10 Suppl. number, pp. 1-370.
- SMIDT, E. L. B., 1944: Biological studies of the invertebrate fauna of the harbour of Copenhagen. *Vidensk. Medd. Dansk Nat. Foren.*, 107, pp. 235-316.
- 1951: Animal Production in the Danish Waddensea. *Medd. fra Komm. for Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser, Serie Fiskeri*, vol. XI, nr. 6.
- SMITH, E. A., 1889: Notes on British *Hydrobiae*, with description of a supposed new species. *Journ. Conch.* vi., pp. 142-145.
- 1891: On the Nomenclature of certain genera of British land and freshwater shells. *Ibid.* vol. VI.
- SPREHN, C., 1933: Trematoda in Tierwelt der Nord- und Ostsee, Teil LV c<sub>1</sub>.
- STUNKARD, H. W., 1930a: An analysis of the methods used in the study of larval Trematodes. *Parasitology*, vol. 22, pp. 268-273.
- 1930b: The life-history of *Cryptocotyle lingua* CREPLIN, with notes on the physiology of the metacercariae. *Journ. Morph. Philadelphia*, vol. 50, no. 1, pp. 143-190.
- STUNKARD, H. W. & C. R. SHAW, 1931: The effect of dilution on the activity and longevity of certain marine cercariae with descriptions of two new species. *Biol. Bull.*, vol. 61, pp. 242-271.
- STUNKARD, H. W., 1932: Some larval trematodes from the coast in the region of Roscoff, Finistère. *Parasitology*, vol. 24, no. 3, pp. 321-343.
- 1938: The morphology and life-cycle of the trematode *Himasthla quissetensis* MILLER and NORTHUP 1926. *Biol. Bull.* vol. LXXV, no. 1, pp. 145-164.
- 1940: Life history studies and the development of parasitology. *J. Parasitology*, vol. 26, pp. 1-15.
- 1950: Further observations on Cercaria parvicaudata STUNKARD & SHAW. *Biol. Bull.* vol. 99, no. 1, pp. 136-142.
- SZIDAT, L., 1942: Bemerkungen zur sogenannten parasitären Kastration von Molusken. *Zeitschr. f. Parasitenkunde*, 12, pp. 251-258.

- TAKI, I. W., 1934: Notes on shells and egg capsules of *Siphonalia fusoides* REEVE. The Venus, vol. 4, h. 5, pp. 331–332, Kyoto Japan.
- THAMDRUP, H. M., 1935: Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. Medd. fra Komm. for Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser, Ser. Fiskeri 10, nr. 2.
- THORSON, G., 1946: Reproduction and larval Development of Danish marine bottom invertebrates. Meddelelser fra Komm. for Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser, ser. Plankton, vol. 4, nr. 1.
- TOTTEN, J. G., 1834: *Paludestrina minuta* TOTTEN. Amer. Journ. Sci., ser. 1, vol. 26, p. 369.
- UZMANN, J. R., 1953: Cercaria milfordensis n. sp., a micro cercous trematode larva from the marine bivalve *Mytilus edulis* L. with special reference to its effect on the host. Journ. of Parasitology, vol. 39 (4. sect. I) pp. 445–451.
- VAN DER SCHALIE, H., 1958: Vector snail control in Qalyub, Egypt. Bull. World Hlth. Org., vol. 19, p. 263.
- WESENBERG-LUND, C., 1934: Contributions to the development of the Trematoda digenea. Part II. The biology of the freshwater cercariae in Danish freshwaters. Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et des Lettres de Danemark, Sect. Scien. 9. ser., vol. V, no. 3.
- WETZEL, W., 1938: Die Schalenzerstörung durch Mikroorganismen, Erscheinungsform, Verbreitung und geologische Bedeutung in Vergangenheit und Gegenwart. Kieler Meeresforschungen, vol. II, pp. 255–266.
- Wikgren, B.-J., 1952/53: The influence of trematode infection on the Gastropod fauna of Shores and Rock Pools. Oikos, Acta Oecologica Scandinavica, vol. 4, fasc. 2, pp. 172–177.
- 1953: Förorsakaren av schistosom dermatidis (Cercaria ocellata) funnen i Finland. Finska Läkaresällskapets Handlingar, no. 2, pp. 171–176.
  - 1956: Studies on Finnish larval Flukes with a list of known Finnish adult Flukes (Trematoda: Malacocotylea). Acta Zool. Fennica 91.
- WOODWARD, B. B., 1892: On the radula of *Paludestrina jenkinsi* SMITH, and that of *Paludestrina ventrosa* MONT. Ann. and Mag. Nat. Hist. 9, pp. 376–378.
- WUNDER, W., 1924: Bau, Entwicklung und Funktion des Cercarienschwanzes. Zool. Jahrbücher, Abt. Anatomie, vol. XLVI, pp. 303–342.



Original F. ANKEL.



**BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S  
KØBENHAVN**