

## Zur Trematodenfauna der Herzmuscheln *Cardium edule* und *Cardium lamarcki*

G. LAUCKNER

*Biologische Anstalt Helgoland (Zentrale);  
Hamburg 50, Bundesrepublik Deutschland*

**ABSTRACT:** On the trematode fauna of the cockles *Cardium edule* and *Cardium lamarcki*. Thirteen species of larval Digenea were recovered from the soft parts of their intermediate hosts, the common cockle *Cardium edule* L. and LAMARCK's cockle *Cardium lamarcki* REEVE, collected from North Sea tidal flats and from shallow reaches of the German Baltic Sea coast. These comprise the encysted metacercariae of *Himasthla elongata*, *H. continua*, *H. interrupta* (all with 29 collar spines), one undetermined, rare *Himasthla* species (with 31 collar spines), *Renicola roscovita*, *Psilostomum brevicolle*, *Asymphylogadora demeli*, and one undetermined metacercaria resembling LEBOUR's (1911) *Cercaria mytili*. Cockles are favourite intermediate hosts for gymnophallids. *C. edule* harbours the sporocyst stage of *Gymnophallus choledochus*. Sporocysts of another, yet unidentified gymnophallid, occur in *C. lamarcki*. Unencysted metacercariae of *Gymnophallus gibberosus* are common to both *Cardium* species, while *Meiogymnophallus minutus* and *Meiogymnophallus* sp. occur in *C. edule* only, thus exhibiting marked host-specificity. Morphologically similar echinostomatid metacercarial cysts could be distinguished by their diameters, which were found to have a species-specific constant size regardless of the salinity and the host species in which they are formed. Application of biometrical methods revealed that the cysts of *Renicola roscovita*, *Asymphylogadora demeli* and *Metacercaria* sp. grow within their hosts. These observations are confirmed by experimental infections of different mollusc species. Gymnophallid metacercariae showed marked preference for certain microhabitats within the host, and are readily distinguished by their situs: *Meiogymnophallus minutus* occurs in "chalky spots" just under the umbo, while *Meiogymnophallus* sp. inhabits "pits" between mantle and shell of *C. edule*. *G. gibberosus* is restricted to the tissues of the anterior adductor muscle. Microhabitat selection occurs also in encysted metacercariae, but not to such a pronounced degree as in the family Gymnophallidae. No interspecific exclusion of larval trematodes was encountered. Where incidence and intensity of infection are highest, up to 11 of the reported 13 species may parasitize the same host specimen. Infections with gymnophallids were always higher in *C. edule* than in *C. lamarcki*.

### EINLEITUNG

Die beiden litoralen Herzmuschelarten *Cardium edule* L. und *Cardium lamarcki* REEVE sind Zwischenwirte einer ganzen Reihe digener Trematoden, deren Adulti in Seevögeln oder Fischen parasitieren. Die ersten Untersuchungen über Helminthenbefall von *C. edule* gehen auf VILLOT (1878), HUET (1888a, b), JAMESON (1902), JAMESON & NICOLL (1913), JOHNSTONE (1905), LEBOUR (1905, 1907, 1908a, b, 1911, 1914), NICOLL (1906) und PELSENEER (1906) zurück.

Die Zahl der seither erschienenen, überwiegend parasitologisch-systematisch orien-

tierten Untersuchungen, in denen Trematoden-Entwicklungsstadien aus *Cardium edule* beschrieben werden oder in denen die Herzmuschel als deren Zwischenwirt genannt wird, ist beachtlich; hier seien nur die wichtigsten Arbeiten angeführt: BARTOLI (1965), BOWERS (1969), BOWERS & JAMES (1967), COLE (1935, 1938), HUTTON (1952), LOOS-FRANK (1967, 1968, 1969, 1971a, b), MARKOWSKI (1936), PALOMBI (1934), PREVOT (1965), REBECQ & PREVOT (1962), REES (1939), REIMER (1964, 1970), STUNKARD & UZMANN (1958), WERDING (1969).

Trotz dieser Vielzahl von Veröffentlichungen fehlt bis heute eine zusammenfassende Übersicht über die Trematodenfauna der Herzmuscheln. Die einzige, von COLE (1956) zusammengestellte Liste der Parasiten und Kommensalen von *C. edule* ist unvollständig und in bezug auf die Taxonomie fehlerhaft. Das gleiche gilt für viele vor allem der älteren Arbeiten.

Häufig wurden die bei der Untersuchung von Herzmuscheln gefundenen larvalen Trematoden allein auf Grund morphologischer Ähnlichkeiten einem bekannten Adultus zugeordnet, ohne daß der Nachweis der Identität durch experimentelle Endwirtinfektion erbracht worden wäre. Dadurch kam es vor allem bei den artenreichen und in *Cardium* häufig vorkommenden Genera *Himasthla* und *Gymnophallus* zu erheblichen Konfusionen. Mehrfachbeschreibungen und -benennungen sind eher die Regel als die Ausnahme (STUNKARD 1939, LOOS-FRANK 1967, 1969, 1971a, 1971b).

Heute hat sich generell die Ansicht durchgesetzt, daß die sichere Bestimmung von Larvenstadien digener Trematoden nur auf dem Wege über die experimentelle Vollendung des Entwicklungszyklus und an Hand des Adultus möglich ist. Obgleich die erwachsenen Würmer durch Angaben über ihre Körperdimensionen und -proportionen und unter Hinzuziehung ökologischer Daten (Wirtsspezifität, Situs im Endwirt usw.) charakterisiert werden, mangelt es an entsprechenden exakten Untersuchungen zur Biometrie und Ökologie der Larvalstadien. Das über sie vorliegende spärliche Datenmaterial und vor allem die widersprüchlichen Befunde verschiedener Autoren unterstreichen die Notwendigkeit experimenteller Entwicklungsstudien.

Andererseits schließen Routine- und Freilanduntersuchungen an Mollusken diesen zeitaufwendigen Weg in den meisten Fällen aus. Für den Ökologen kann es jedoch von Bedeutung sein, die Artzugehörigkeit der vorgefundenen Trematodenlarven zu kennen, denn die verschiedenen Parasitenarten können ihren Wirt in unterschiedlichem Maße physiologisch beeinflussen (LAUCKNER, in Vorbereitung).

Bei der Interpretation parasitologisch-meristischer Daten wirkt sich die Tatsache erschwerend aus, daß in der Literatur Maßangaben generell in statistisch inadäquater Form dargeboten werden. Dadurch sind die Meßdaten verschiedener Autoren kaum und nur unter großen Vorbehalten untereinander vergleichbar. Exakte Untersuchungen über die Variabilität einzelner Körperdimensionen der zur Diskussion stehenden Parasitenarten fehlen völlig. Damit bleibt unklar, welchen Aussagewert – das heißt, welche statistische Sicherheit – die in der parasitologischen Literatur zur Artunterscheidung herangezogenen Meßdaten als taxonomische Kriterien besitzen.

Die vorliegende Arbeit gibt einen Überblick über die Trematodenfauna von *Cardium edule* und *C. lamarcki* aus dem Bereich der deutschen Nord- und Ostseeküste. Es wird der Versuch unternommen, die in Herzmuscheln parasitierenden Larvenstadien nahe verwandter Arten an Hand meristischer Merkmale zu unterscheiden.

## MATERIAL UND METHODEN

Der überwiegende Teil der auf Trematodenbefall untersuchten Herzmuscheln stammt aus dem Nordsylter Watt ( $\sim 27$  bis  $30$  ‰ S), aus der Flensburger Förde (Habernis/Neukirchen,  $\sim 15$  bis  $19$  ‰ S) und aus dem Burger See (Fehmarn,  $\sim 10$  bis  $12$  ‰ S). An einigen Standorten des Nordsylter Watts und in der Flensburger Förde kommen beide Herzmuschelarten in ausgedehnten Mischpopulationen vor; der Burger See wird ausschließlich von *C. lamarcki* besiedelt (LAUCKNER, im Druck).

Encystierte Metacercarien wurden zur Untersuchung aus dem Wirtsgewebe herausgelöst und unter Vermeiden von Deckglasdruck mit Hilfe von Mikroskop und Okularmikrometer lebend, Cercarien sowie freibewegliche Metacercarien nach der Methode von LOOS-FRANK (1967, 1970) in fixiertem Zustand vermessen. Bei ovalen Cysten wurde der größere Durchmesser bestimmt.

Aus den Meßwerten wurden die statistischen Maßzahlen – arithmetisches Mittel ( $\bar{x}$ ), Standardabweichung (s) und Variabilitätskoeffizient (V) – errechnet und die erhaltenen Häufigkeitsverteilungen mit Hilfe des  $\chi^2$ -Goodness-of-fit-Test auf Übereinstimmung mit der theoretisch zu erwartenden Normalverteilung untersucht. Mittelwertunterschiede wurden mittels t-Test auf statistische Signifikanz geprüft und Einzeldaten zweier oder mehrerer Proben unter Anwendung der Varianzanalyse miteinander verglichen.

Für die Auswertung der Meßergebnisse stand ein „WANG 700 B“-Elektronenrechner (DFG-Leihgabe) zur Verfügung. Rechenprogramme und Methodik sind an anderer Stelle ausführlich beschrieben (LAUCKNER, im Druck).

Die unretuschierten Abbildungen 2 bis 5 sind Lebendaufnahmen (LEITZ-ORTHOLUX mit Aufsatz-LEICA und MICROBLITZ 300). Da die Objekte zur Verbesserung der Detailwiedergabe unter wechselndem Deckglasdruck aufgenommen worden

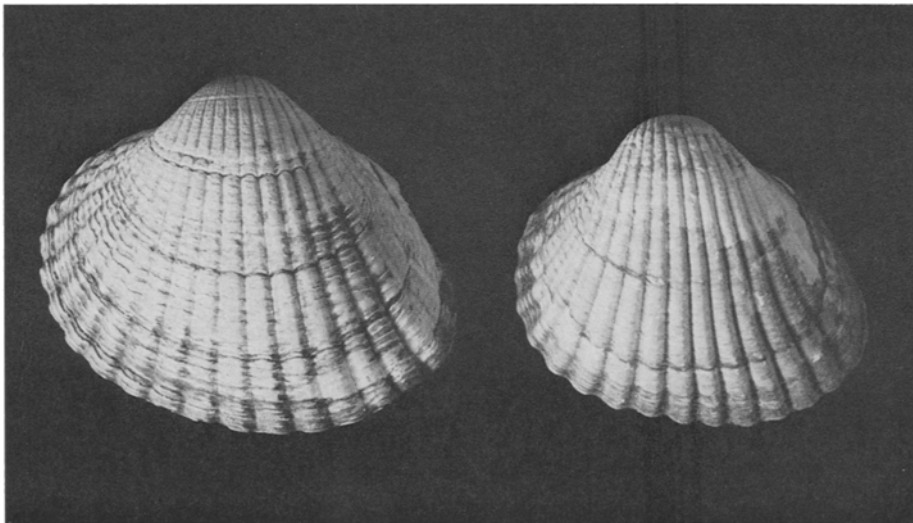


Abb. 1: *Cardium edule* L. (links) und *Cardium lamarcki* REEVE (rechts)

sind, wurde auf die Eintragung von Maßstäben in die Abbildungen verzichtet. Verbindliche Maßangaben enthält Tabelle 2; die Meßmethodik entspricht der von LOOSFRANK (1970) angewendeten.

## ERGEBNISSE

### Unterscheidung der *Cardium*-Arten

In keiner der bisher veröffentlichten Arbeiten über die Trematodenfauna der Herzmuscheln wird zwischen *Cardium edule* und *C. lamarcki* unterschieden, sondern stets nur „*C. edule*“ als Wirtsart genannt. Im Verlauf dieser Untersuchung zeigte sich aber, daß das Befallsbild beider Muschelarten sowohl qualitative als auch quantitative Unterschiede aufweist. Literaturunstimmigkeiten finden dadurch zumindest eine teilweise Erklärung.

*C. edule* (Abb. 1, links) hat gerundete, mit quergestellten Schuppen besetzte Rippen, die auch im posterioren Bereich voll ausgebildet sind. Der hintere Teil des Schalenpalttes schließt infolge der Verzahnung beider Klappen in einer wellenförmigen Linie. Das Periostrakum ist bei dieser Art nur schwach ausgebildet, das Ligament lang und kräftig.

*C. lamarcki* (Abb. 1, rechts) hat spitz-dachkantartige Rippen ohne Schuppen, jedoch mit schuppenähnlichen Auffaltungen des bei dieser Art sehr kräftig ausgebildeten Periostrakums. Im posterioren Bereich sind die Rippen stark abgeflacht oder fehlen fast ganz; der Schalenpaltt schließt daher in einer geraden Linie. Das Ligament ist kurz und schmal.

Die mittlere Anzahl der Radiärrippen ist bei *C. edule* höher als bei *C. lamarcki*. Weitere Angaben zur Schalenmorphologie und Biometrie beider Arten finden sich in einer gesonderten Darstellung (LAUCKNER, im Druck).

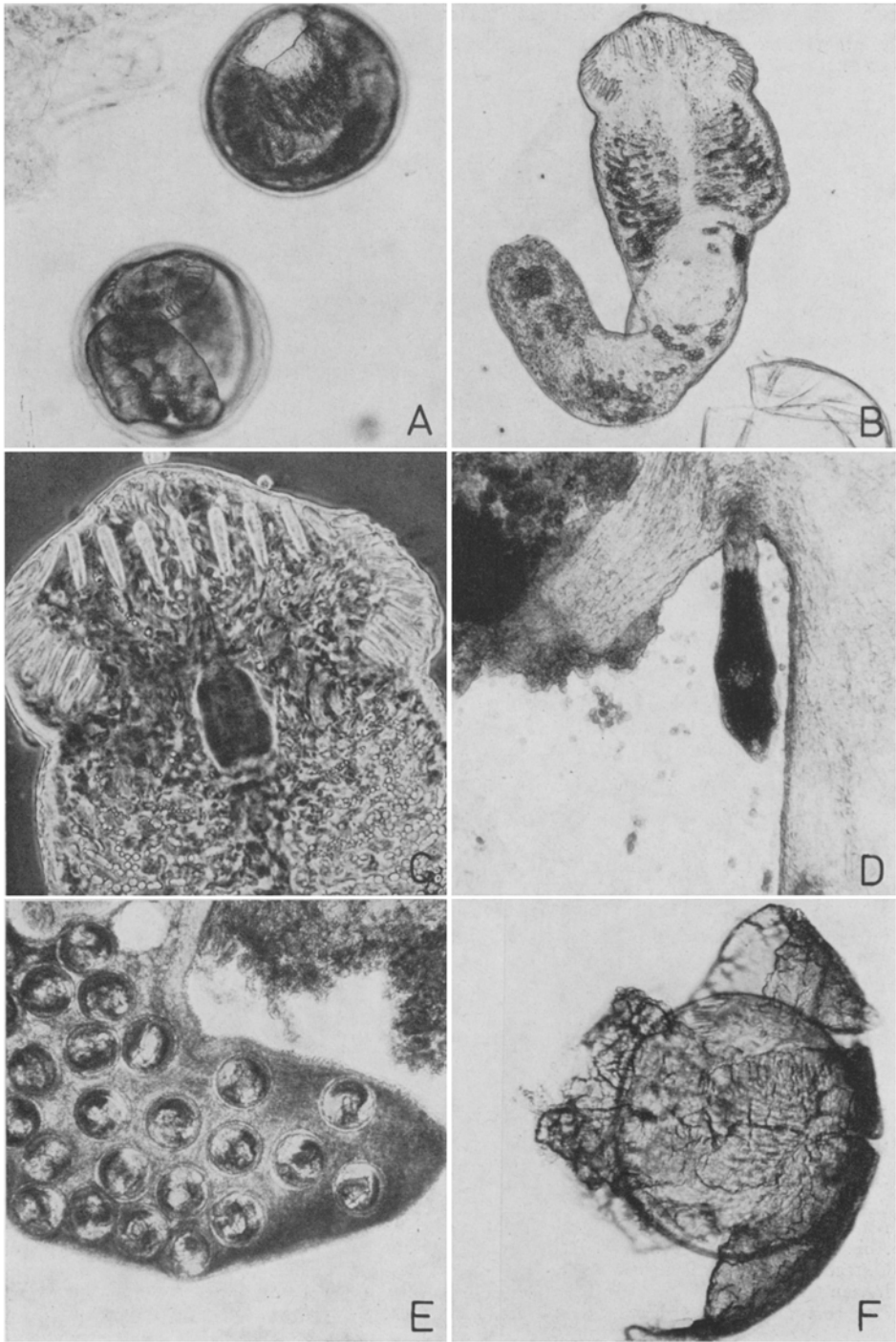
Eine Unterscheidung ist auch an Hand der Weichkörper möglich: Die Tubuli der Mitteldarmdrüse sind bei *C. edule* hellgrün bis dunkelgrün, bei *C. lamarcki* hellbraun bis dunkelbraun gefärbt. Die Außenseite der Siphonen ist bei *C. edule* hellgelb, bei *C. lamarcki* dunkler und außerdem braun gesprenkelt.

### Trematoden-Entwicklungsstadien aus *Cardium edule* und *Cardium lamarcki*

Die im Untersuchungsgebiet in Herzmuscheln angetroffenen larvalen Trematoden sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

---

Abb. 2: *A* *Himasthla elongata*, Cyste. *B* *H. elongata*, aus der Cyste herauspräparierte Metacercarie. *C* *H. elongata*, Kopfstacheln. *D* *H. elongata* beim Eindringen in die Fußmuskulatur von *C. edule*. Die Cercarie hat den Schwanz bereits abgeworfen. *E* Fuß eines jungen *C. edule* mit starkem *H. elongata*-Befall aus experimenteller Infektion. *F* Nach 400tägiger Inkubation bei 4° C vom Wirtstier gebildete, eine *H. elongata*-Cyste umgebende Kalkkapsel. Die unter Deckglasdruck befreite Metacercarie war noch aktiv



*Himasthla elongata* (Abb. 2 A–F): Der Durchmesser der runden bis leicht ovalen Metacercariencysten beträgt zwischen 225 und 270  $\mu\text{m}$ . Sie finden sich ganz überwiegend in der Fußmuskulatur und nur sehr selten in anderen Körperabschnitten. Der Entwicklungszyklus von *H. elongata* wurde von WERDING (1969) aufgeklärt. Erster Zwischenwirt ist danach *Littorina littorea*, Endwirte sind Großmöwen (LOOS-FRANK 1967). Hinsichtlich der Wahl des zweiten Zwischenwirtes zeigt *H. elongata* keine Wirtsspezifität. Die Cercarien encystieren sich in zahlreichen Muschel- und Schneckenarten. Auch der erste Zwischenwirt, *L. littorea*, wird befallen.

*Himasthla continua* (Abb. 3 A), mit einem Cystendurchmesser von 185 bis 225  $\mu\text{m}$ , befällt ebenfalls den Fuß der Muscheln und encystiert sich vorwiegend in dessen oberem Teil in der Nähe des Eingeweidesackes. Da sich die Cystendurchmesser-Spannweiten beider genannten Arten im Bereich um 225  $\mu\text{m}$  berühren und einander gelegentlich sogar leicht überlappen, kann es in dieser Größenklasse zu Verwechslungen kommen. Große *H. continua*-Cysten können für kleine *H. elongata* gehalten werden – und umgekehrt.

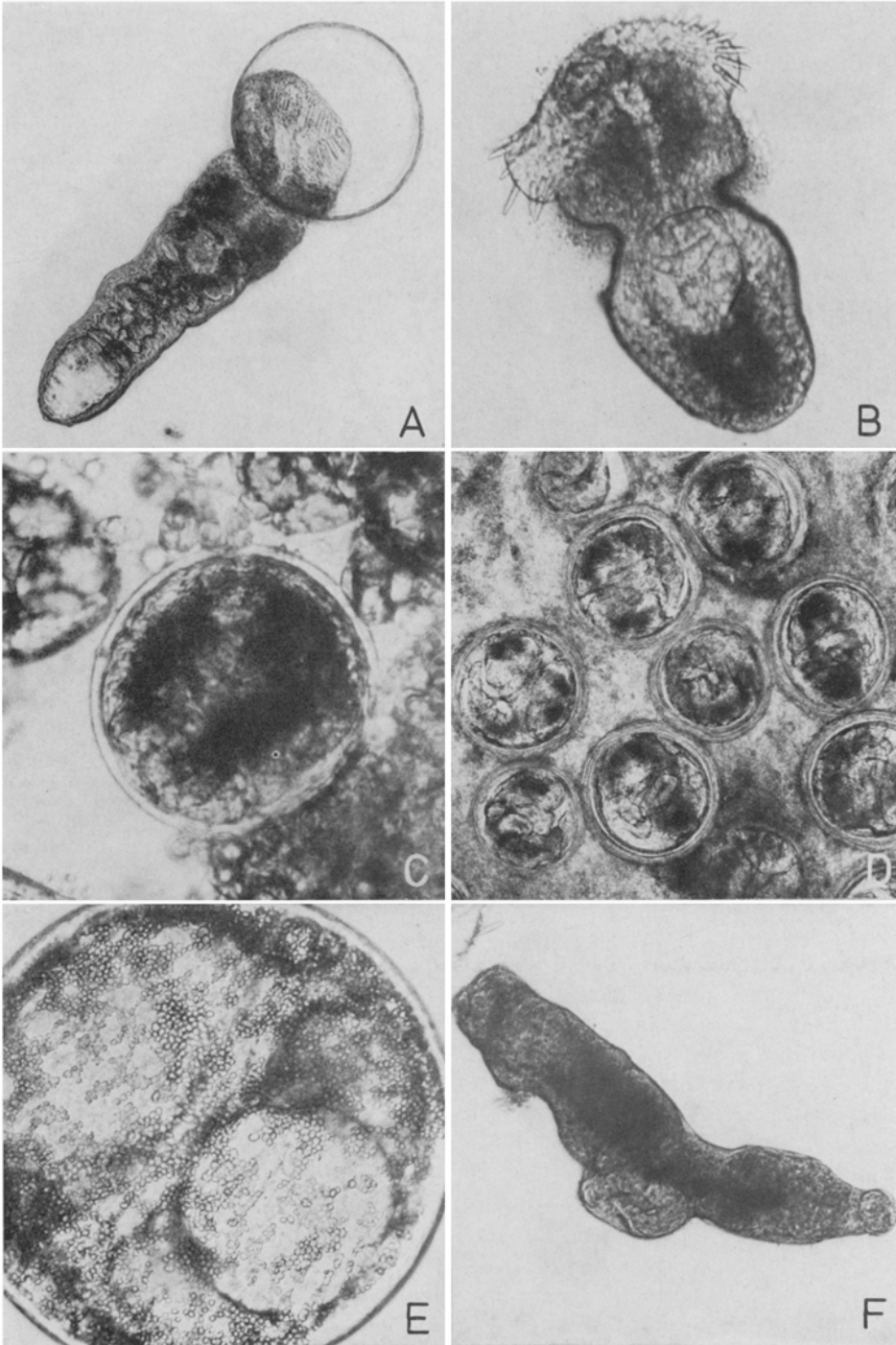
*Himasthla interrupta* (Abb. 3 B): Die Cysten messen zwischen 150 und 185  $\mu\text{m}$ . In adulten Cardien besetzen sie vor allem den Mantelrand; nur ausnahmsweise findet man sie neben den beiden anderen Arten in der Fußmuskulatur und noch seltener in anderen Organen. Bei unter 6 bis 7 mm langen Muscheln der Nullgruppe werden demgegenüber auch Hepatopancares und Fuß stärker befallen. Offenbar ist der sehr schmale Mantelrand dieser kleinen Cardien für die Cercarien noch wenig attraktiv.

*H. continua* und *H. interrupta* wurden von LOOS-FRANK (1967) als neue Arten beschrieben und ihr Entwicklungszyklus aufgeklärt. Erster Zwischenwirt ist in beiden Fällen *Hydrobia ulvae*, als Endwirte fungieren verschiedene Möwenarten. Die Metacercarien aller drei *Himasthla*-Species zeigen außer ihrer unterschiedlichen Größe keine die Artentrennung ermöglichenden morphologischen Besonderheiten. Die Zahl der Kopfstacheln beträgt übereinstimmend 29.

Im Eingeweidesack von *C. edule* aus dem Kampener Watt wurden in drei Fällen echinostomatide Metacercarien mit einem Durchmesser um 220  $\mu\text{m}$  und 31 Kopfstacheln gefunden. An den übrigen Standorten trat diese *Himasthla*-Art nicht auf. Die Vermutung, daß sie sehr selten ist, wird durch die Angaben von LOOS-FRANK (1967) untermauert, nach denen alle sechs im deutschen Nordseeraum vorkommenden Vertreter dieses Genus 29 Kopfstacheln haben. Demnach dürfte der zu dieser Metacercarie gehörende Adultus im Gebiet nur ausnahmsweise auftreten. Als erster Zwischenwirt könnte die im Sylter Vogelkojen Watt in einem sehr isolierten Bestand vorkommende Netzreusenschnecke, *Nassarius reticulatus*, in Betracht gezogen werden. Nach ZIEGELMEIER (persönliche Mitteilung) schied eine im Labor gehaltene Netzreusenschnecke große *Himasthla*-Cercarien aus. Kopfstachelzählungen wurden allerdings nicht durchgeführt. STUNKARD (1938) beschreibt aus *Nassarius obsoletus* *Himasthla quissetensis*, eine Art mit ebenfalls 31 Kopfstacheln.

---

Abb. 3: A *Himasthla continua*. Aus der Cyste herausgepreßte Metacercarie. B *H. interrupta*, Metacercarie. C *Renicola roscovita*, junge Metacercarie aus dem Hepatopancares eines 6 mm langen *C. edule*. D Palpus von *C. edule* (Ausschnitt) mit starkem natürlichen Befall von *Renicola roscovita*. E *Psilostomum brevicolle*, Metacercarie aus dem Eingeweidesack von *C. lamarki*. F *P. brevicolle*, aus der Cyste herauspräparierte Metacercarie



Die *Himasthla*-Metacercarien zeigen im Wirtskörper kein Wachstum. Ihnen steht eine Gruppe von Trematoden unterschiedlicher systematischer Stellung gegenüber, deren Cysten im Wirtsgewebe eine mit einer Größenzunahme verbundene Entwicklung durchmachen. Diese Gruppe wird im vorliegenden Material durch *Renicola roscovita*, *Asymphylogora demeli* und *Metacercaria spec.*, eine ohne experimentelle Endwirtinfektion nicht einzuordnende Form, repräsentiert. Wahrscheinlich gehört ihr auch *Psilostomum brevicolle* an. Die wenigen Funde lassen aber keine konkreten Aussagen über ein eventuelles Wachstum dieser Metacercarie zu.

*Renicola roscovita* (Abb. 3 C–D): Der Durchmesser der kugelrunden Cysten beträgt zwischen 110 und 180  $\mu\text{m}$  und schwankt damit in einem sehr weiten Bereich. Ausgewachsene Metacercarien sind zwischen 160 und 180  $\mu\text{m}$  groß. Befallen werden bei adulten Herzmuscheln ganz überwiegend die Palpen. Erst wenn sie dicht an dicht mit Cysten besetzt sind (Abb. 3 D), weichen die Cercarien auf den Mantelrand (häufig), die Mitteldarmdrüse (seltener) und die Kiemenbasis (sehr selten) aus. Bei Nullgruppen-Cercarien, deren Mantelränder noch schwach entwickelt sind, wird dagegen zunächst die Mitteldarmdrüse befallen. Der Entwicklungsgang dieser Art wurde von WERDING (1969) beschrieben. Erster Zwischenwirt ist *Littorina littorea*.

*Metacercaria spec.* (Abb. 5 E): Die Cyste hat große Ähnlichkeit mit der von *R. roscovita*, ist aber im Mittel größer und dickwandiger und nimmt im Laufe ihrer Entwicklung im zweiten Zwischenwirt ebenfalls noch an Größe zu. Im September 1970 betrug der Durchmesser von Metacercarien dieser Art aus *C. lamarcki* des Burger Sees 160 bis 190  $\mu\text{m}$ ; in Nullgruppen-*edule* aus dem Sylter Watt wurden bereits im August Cysten von 180 bis 195  $\mu\text{m}$  angetroffen. Dem Kurvenverlauf der Häufigkeitsverteilung nach zu urteilen, dürfte der mittlere Durchmesser ausgewachsener Metacercarien bei etwa 190 bis 200  $\mu\text{m}$  liegen.

Da sich die Durchmesser-Spannweite unausgewachsener *Metacercaria spec.* mit der von *R. roscovita* stark überschneidet, können Verwechslungen vorkommen. *Metacercaria spec.* befällt jedoch nie die Palpen, sondern ausschließlich Mitteldarmdrüse und Eingeweidesack mit einer deutlichen Konzentration in der Nähe der Mundöffnung.

*Metacercaria spec.* stimmt gut mit der Abbildung von LEBOURS (1911) „*Cercaria mytili*“ und auch mit deren Situsangabe (Mitteldarmdrüse) überein. Die sehr knappe Beschreibung der Autorin – „The cyst is spherical and thick-walled but quite transparent, 0.20 mm across“ (p. 450) – reicht trotz der vollkommenen Übereinstimmung für eine sichere Identifikation nicht aus. Da ohnehin der zu „*Cercaria mytili*“ gehörende Adultus unbekannt ist, läßt sich auch die Zugehörigkeit von *Metacercaria spec.* nur auf experimentellem Wege klären.

*Psilostomum brevicolle* (Abb. 3 E–F): Die 200 bis 230  $\mu\text{m}$  großen Metacercarien sind, was bereits LOOS-FRANK (1968) bei der Aufklärung des Entwicklungszyklus auf-fiel, auf die Mitteldarmdrüse (nach eigenen Beobachtungen daneben auf den Eingeweidesack) spezialisiert. Durch ihr diffuses Exkretionsnetz und den bei geeigneter Drehung der Larve auch durch die Cystenwandung hindurch erkennbaren Bauchsaugnapf-Sphinkter unterscheiden sie sich auffällig und unverwechselbar von den übrigen, im Hepatopancreas und Eingeweidesack der Herzmuscheln parasitierenden Trematoden. Erster Zwischenwirt dieser Art ist *Hydrobia ulvae*, Endwirte sind Seevögel.

*Asymphylogora demeli* (Abb. 5 F): Die zwischen 160 und 380  $\mu\text{m}$  großen, dünn-



wandigen Metacercarien dieses Fischtrematoden wurden ausschließlich in *C. lamarcki* aus dem Burger See gefunden. Sie sind auf das Nierengewebe spezialisiert und wachsen im Laufe ihrer Entwicklung auf mehr als das Zehnfache ihrer Anfangsgröße heran, wodurch sie das Wirtstier physiologisch ungewöhnlich stark belasten. Der Entwicklungsgang von *A. demeli* wird von MARKOWSKI (1936) und REIMER (1970) beschrieben. Erste Zwischenwirte sind *Hydrobia ulvae* und *H. ventrosa*, Endwirte vor allem Cypriniden und Gobiiden.

Im Gegensatz zu den bisher aufgeführten Formen sind die Metacercarien der in Herzmuscheln parasitierenden Gymnophalliden nicht encystiert, wenngleich in einigen Fällen von Wirtsgewebe eng umschlossen. Diese bindegewebigen Hüllen wurden zum Teil als Sporocysten beschrieben, was in der Literatur zu einiger Verwirrung führte. Freigesetzt führen die Metacercarien nahezu ununterbrochen Kontraktions- und Streckbewegungen aus. Infolge der sich dabei ständig stark verändernden Körperform sind Messungen am lebenden Tier wenig sinnvoll.

Die Vertreter dieser Familie sind ausnahmslos Vogelparasiten (STUNKARD & UZMANN 1958). Für drei von fünf, in der vorliegenden Arbeit beschriebenen, in Herzmuscheln des Untersuchungsgebietes vorkommenden Gymnophalliden stellt *Cardium* den zweiten und für die beiden weiteren Arten den ersten Zwischenwirt dar (Tab. 1).

Weitgehende morphologische Übereinstimmung insbesondere der Larvenstadien macht die Gymnophallidae zu einer außerordentlich problematischen Gruppe. Mehrfachbeschreibungen und -benennungen kommen bei ihnen häufiger vor als in anderen Gruppen. LOOS-FRANK (1971b) führt eine Liste von 67 Artnamen auf. Davon sind nur acht Entwicklungszyklen voll aufgeklärt; die übrigen sind nur als Larval- oder als Adultenstadium bekannt. STUNKARD & UZMANN (1958) umreißen das Problem mit den treffenden Worten (p. 285): „The situation is chaotic and one of utter confusion.“

*Meiogymnophallus minutus* (Abb. 4 A–B): Die Metacercarien liegen, von Bindegewebe fest umschlossen, in der Nähe des Schalenwirbels unmittelbar unter dem Ligament. Freipräparierte Metacercarien bewegen sich sehr träge. Die Schenkel der Exkretionsblase sind mächtig aufgetrieben und prall mit stark lichtbrechenden Granula gefüllt, wodurch die Larven im Durchlicht fast schwarz erscheinen. Habitus und Situs dieser Art schließen Verwechslungen mit anderen Gymnophalliden des Gebiets aus. BOWERS & JAMES (1967) sowie LOOS-FRANK (1971b) geben Beschreibungen von Metacercarie und Adultus. Der erste Zwischenwirt dieser in den Wattengebieten der Nordsee wahrscheinlich häufigsten Art ist noch immer unbekannt. BARTOLI (1965) beschreibt eine ähnliche, aber mit *M. minutus* nicht identische Art aus *C. edule* südfranzösischer Gewässer als *Gymnophallus fossarum*. Der Angabe des Locus typicus nach dürfte es sich nicht um *C. edule*, sondern um *C. lamarcki* (syn. *C. glaucum* sensu MARS 1951, 1966; vgl. LAUCKNER, im Druck) handeln.

*Meiogymnophallus* spec. (Abb. 4 B): Die Metacercarien, die etwas kleiner als die von *M. minutus* und im Gegensatz zu diesen sehr beweglich sind, liegen, enggepackt, zwischen Mantel und Schale in Gruppen wechselnder Größe zusammen. Bei guter Beleuchtung kann man die in der Masse leicht rötlich erscheinenden Ansammlungen durch das dünne Mantelepithel der Muschel hindurchschimmern sehen. Sie liegen nicht frei, sondern in kleine Gruben in der Schalenwandung eingesenkt und sind von einer außerordentlich dünnen Hülle umgeben. Diese steht offenbar mit dem Mantelepithel in Ver-

bindung, denn beim Freipräparieren der Parasiten zerreißt sie fast immer, wobei die Larven aus ihren Gruben herausgespült werden. Unverletzt bleibt die Hülle, wenn abgestorbene, bereits in Verwesung übergehende Cardien mit größter Vorsicht präpariert werden. Die Parasiten überleben den Tod ihres Wirtes geraume Zeit.

LOOS-FRANK (1971b) hält die hier als *Meiogymnophallus* spec. geführte Form für junge Stadien von *M. minutus*. Für diese Aufnahme spricht, daß beide die gleiche Wimperflammen-Formel  $- 2 [(2 + 2) + (2 + 2)] = 16$  Protonephridien – und beide *abgerundete* Tegumentstacheln besitzen, während nach LOOS-FRANK (1971b) für alle anderen im Gebiet vorkommenden Gymnophalliden *spitze* Stacheln charakteristisch sind. Ein weiteres Indiz für die Identität beider Formen ist der geringe Füllungsgrad der Exkretionsblase von *Meiogymnophallus* spec.; er läßt den Schluß zu, daß es sich um junge, noch nicht infektiöse Stadien handelt. Dagegen spricht der „stationäre Zustand“, die Ansammlung in dichten, von einer Hülle umgebenen Gruppen, in dem diese Metacercarie auftritt. Eine weitere Stütze für die Gültigkeit der Alternativhypothese liefert der Vergleich der Körperdimensionen beider Formen mit Hilfe der Varianzanalyse. Sie ergab beim Vergleich der Längen-Breiten-Relation von je 10 fixierten Metacercarien von *Meiogymnophallus minutus* und *Meiogymnophallus* spec. mit  $F = 19,41$  und  $p = 0,34 \cdot 10^{-3}$  extrem hohe Signifikanz. Eine endgültige Klärung kann jedoch erst das Infektionsexperiment erbringen.

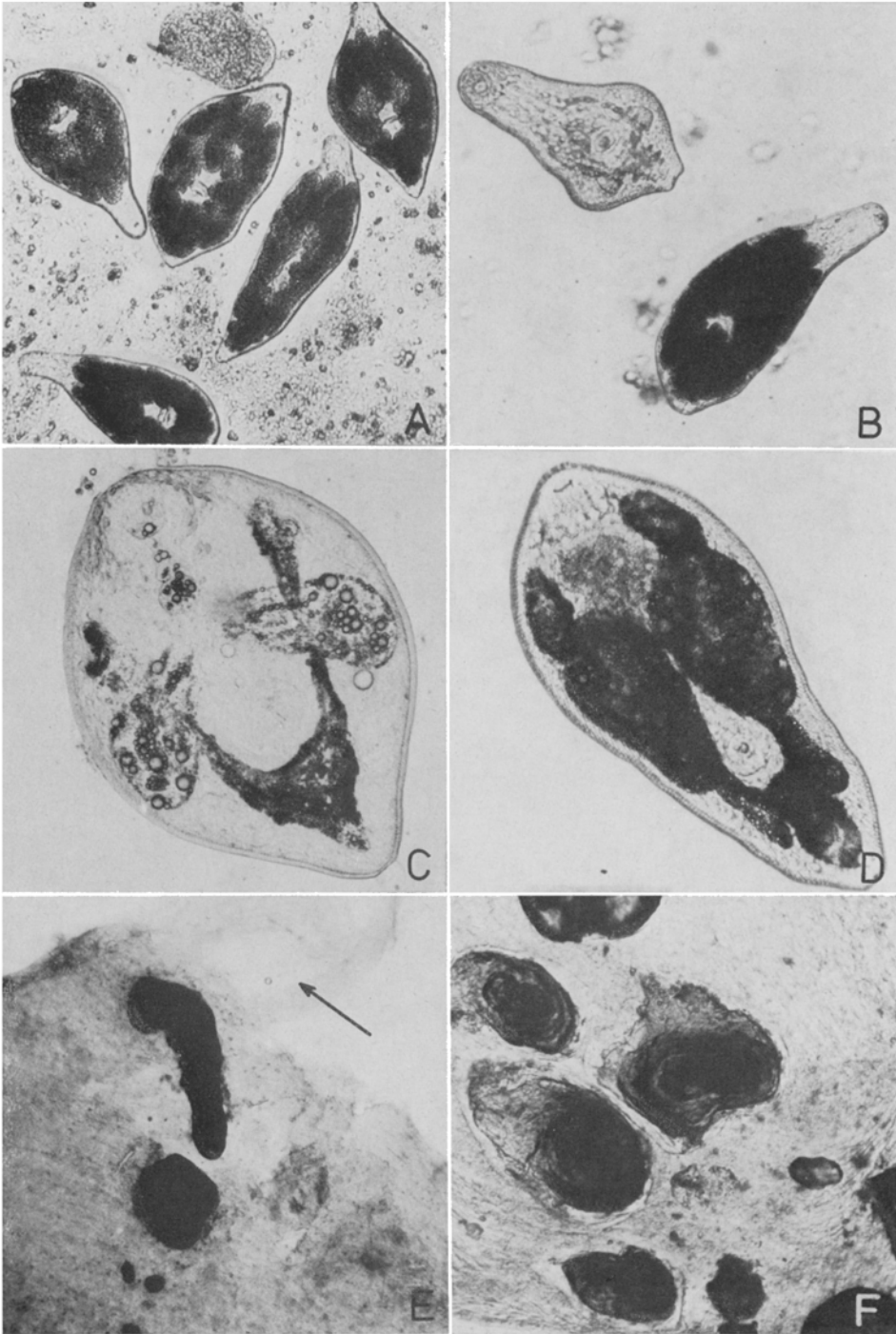
*Gymnophallus gibberosus* (Abb. 4 C–F): Metacercarie (aus *C. edule* und *Macoma baltica*) und Adultus (aus Entenvögeln) wurden von LOOS-FRANK (1971a) beschrieben. Der erste Zwischenwirt ist noch unbekannt. Die Situsangabe der Originalbeschreibung – „zwischen Mantel und Schale“ – läßt sich an Hand der eigenen Befunde noch präzisieren: *G. gibberosus* parasitiert ausschließlich im Gewebe des kleinen (vorderen) Schalenadduktors und des benachbarten vorderen Fußretraktors, und zwar überwiegend an den Grenzflächen zwischen Schale und Muskel. Wird der gesamte Weichkörper einschließlich der Schließmuskeln von der Schale freipräpariert und in Wasser ausgeschüttelt, so fallen die *G. gibberosus*-Metacercarien heraus. Andererseits kann der Parasit leicht übersehen werden, wenn bei der Präparation nur der Mantel entfernt wird, der Schließmuskel aber an der Schale verbleibt.

Die Metacercarien dieser Art „fressen“ sich aktiv – wahrscheinlich mit Hilfe proteolytischer Enzyme – durch das Schließmuskelgewebe hindurch und veranlassen das Wirtstier zur Bildung von Kalkkonkrementen, die entweder der Schale im Bereich der Muskelansatzstellen mehr oder weniger fest aufsitzen oder aber als „Perlen“ lose im Adduktorgewebe liegen.

*G. gibberosus* wächst im zweiten Zwischenwirt bedeutend stärker als die beiden vorgenannten *Meiogymnophallus*-Arten. Junge Metacercarien bewegen sich frei, ausgewachsene Exemplare sind oft – wie die von *Meiogymnophallus* spec., aber im Gegensatz zu diesen einzeln – von einer zarten Hülle umgeben. Intakte Hüllen werden wie-

---

Abb. 4: A *Meiogymnophallus minutus*. Von Wirtsgewebe umgebene Metacercarien (Durchlicht). B *Meiogymnophallus* spec. (links oben) zum Vergleich mit *M. minutus* (rechts unten im Bild). C *Gymnophallus gibberosus*. Metacercarie unter starkem Deckglasdruck. D *G. gibberosus*, ältere Metacercarie (ohne Deckglasdruck). E, F Kalkkonkremente im Gewebe des kleinen Adduktormuskels von *Cardium lamarcki* (schwarz); Pfeil in E: Stelle, an der sich die *G. gibberosus*-Metacercarie befand



derum nur bei der Präparation stark verwester Herzmuscheln erhalten, deren Adduktormuskel sich bereits auf leichten Zug hin von der Schale löst.

Bei schwachem Befall wird dieser Parasit häufig übersehen. Auffälliger als die Tiere selbst sind die auf ihrer Spur zurückbleibenden Kalkkonkremente; sie sind ein sicheres Indiz für deren Anwesenheit. Keiner der übrigen, in *Cardium* parasitierenden Gymnophalliden induziert derartige Bildungen (Abb. 4 E–F).

*Gymnophallus choledochus* (Abb. 5 A–B): Für diese Art stellt *C. edule* den ersten Zwischenwirt dar. Die furcocerce Cercarien oder – je nach Jahreszeit – auch schwanzlose Metacercarien enthaltenden Sporocysten liegen in großer Zahl in allen Teilen des Eingeweidessackes. *G. choledochus* zeichnet sich durch Alternativzyklen aus (LOOS-FRANK 1969): Die die Muschel verlassenden Cercarien befallen verschiedene Polychaeten-Arten und gelangen hauptsächlich auf diesem Wege in die eine Gruppe von Endwirten (Lariden). Ungeschlüpfte Cercarien werfen im Herbst die Schwänze ab und wachsen, ohne ihren ersten Zwischenwirt verlassen zu haben, in den Sporocysten zu infektiösen Metacercarien heran. Samt der sie beherbergenden Muschel gelangen sie in die zweite Gruppe von Endwirten (Limicolen), die ausgesprochene Muschelfresser sind.

*Gymnophallus* spec. (Abb. 5 C–D): Die Cercarien dieser Art, die sich ebenfalls in Sporocysten entwickeln, gleichen denen von *G. choledochus* fast vollkommen, nur sind sie bedeutend kleiner. Da diese Art aber ausschließlich in kleinen *C. lamarcki* aus dem Burger See gefunden wurde und beispielsweise auch *G. gibberosus* in der kleineren *Macoma baltica* (LOOS-FRANK 1971a) und ebenso in *C. lamarcki* (eigene Beobachtungen) eine geringere Endgröße erreicht als in *C. edule*, wurden die Stadien aus dem Burger See zunächst für *G. choledochus* gehalten. Erst die Weiterverfolgung des Entwicklungsganges ließ Zweifel an der Identität aufkommen:

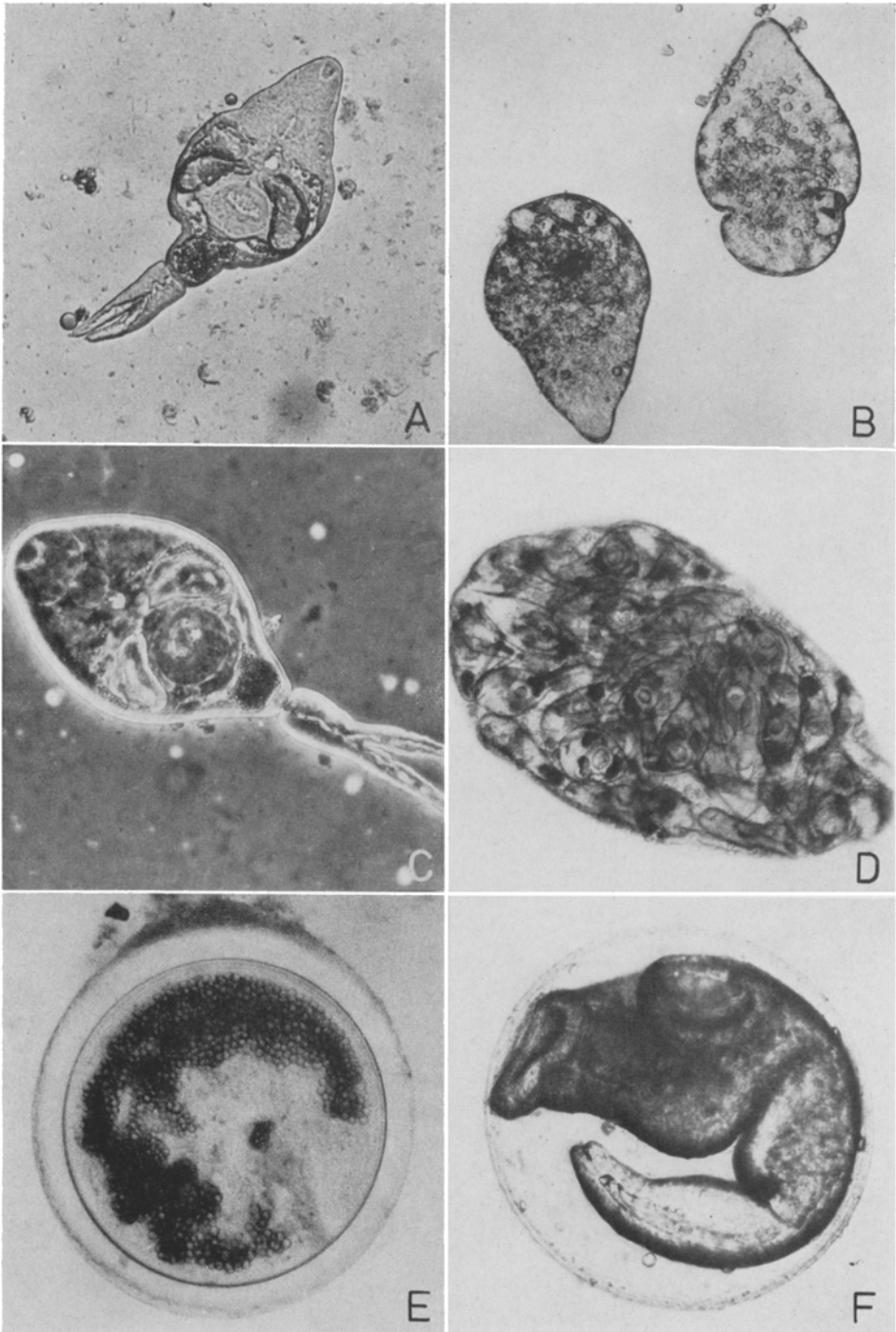
Die Metacercarien von *G. choledochus* finden sich „invariablement dans les parapodes“ (PREVOT 1965, p. 451). Die Untersuchungen von LOOS-FRANK (1969) sowie eigene Infektionsexperimente mit vom Trochophora-Stadium parasitenfrei aufgezogenen *Nereis diversicolor* bestätigen die strenge Spezialisierung auf diesen Situs. Nachdem *N. diversicolor* im Experiment mit einer großen Zahl ausgeschwärmter Cercarien von *Gymnophallus* spec. zusammengebracht worden waren, wurde an der Basis der Parapodialborsten in keinem Fall auf *choledochus* hindeutender Metacercarienbefall festgestellt. Demgegenüber fanden sich zahlreiche Gymnophallidenlarven in der Muskulatur des Kieferapparates, was als sicheres Zeichen für das Vorliegen einer neuen Art anzusehen ist.

### Wirtsspezifität und Befallsbild

In den Fällen, in denen die Herzmuscheln als Zwischenwirte für encystierte Metacercarien – also für ausgesprochene Ruhestadien – fungieren, ist von vornherein keine Wirtsspezifität auf dem Gattungs- oder gar Artniveau zu erwarten. Die hier behandelten Formen lassen sich auch in anderen litoralen Mollusken – Lamellibranchiern wie

---

Abb. 5: A Cercarie von *Gymnophallus choledochus*. B Sporocyste von *G. choledochus*. C Cercarie von *Gymnophallus* spec. aus *C. lamarcki* / Burger See. D Sporocyste von *Gymnophallus* spec. E Metacercaria spec. F Metacercarie von *Asymphyllodora demeli*



Gastropoden – nachweisen. Das Befallsbild wird im wesentlichen durch das gleichzeitige Auftreten von End- und Zwischenwirten bestimmt. So wird das Fehlen von *Himasthla elongata*, eines ausgesprochenen Großmüwentrematoden (LOOS-FRANK 1967) an den Standorten Flensburger Förde und Burger See (Tab. 1) mit der geringen Abundanz bzw. dem Fehlen der Endwirte in diesem Gebiet zusammenhängen (HOFF 1941), denn die Zwischenwirte sind in allen Fällen vorhanden und die hydrographischen Voraussetzungen für die Infektion des ersten Zwischenwirtes günstig.

Bei *Asymphylogdora demeli* scheinen andere Faktoren eine verbreitungslimitierende Rolle zu spielen, denn diese Art fehlt mit Ausnahme des Burger Sees im Gebiet auch dort, wo Zwischen- und Endwirte vorhanden sind. Zwar beschreibt REIMER (1970) das Auftreten dieser Art in *C. edule* aus Flachgewässern um Rügen. Da aber nicht zwischen *C. edule* und *C. lamarcki* unterschieden wurde (REIMER, persönliche Mitteilung), bleibt ungeklärt, ob dieser Parasit tatsächlich in beiden Herzmuschelarten vorkommt oder auf *C. lamarcki* beschränkt ist. Letzteres ist wenig wahrscheinlich, da *A. demeli*-Metacercarien von ANKEL (1962) auch in *Hydrobia ulvae* und *H. ventrosa* angetroffen, wenn auch für Echinostomatiden-Entwicklungsstadien gehalten wurden. Nach WIKGREN (1956) kommt *Asymphylogdora* nur in Buchten mit reicher Unterwasservegetation vor. Diese Bedingungen sind im Burger See erfüllt.

Völlig entgegengesetzte Verhältnisse werden bei den Gymnophalliden angetroffen. Bei den Arten, für die *Cardium* der erste Zwischenwirt ist – *G. choledochus* und *Gymnophallus* spec. – ist mit einer mehr oder weniger ausgeprägten Wirtsspezifität zu rechnen. Für *Gymnophallus* spec. ist die Frage, ob beide Herzmuschelarten gleichermaßen befallen werden, an Hand des vorliegenden Materials nicht zu beantworten, denn dieser Parasit wurde bisher nur im Burger See gefunden – und dort kommt ausschließlich *C. lamarcki* vor. *Gymnophallus*-Sporocysten wurden auch in *C. lamarcki* aus den Mischpopulationen des Sylter Watts gefunden. Da hier *G. choledochus* in *C. edule* vorkommt, wurde ohne Vergleich der Cercarienmaße angenommen, daß es sich bei den Sporocysten aus *C. lamarcki* ebenfalls um *G. choledochus* handelt. Erst die – spätere – Entdeckung der neuen Art, *Gymnophallus* spec., stellt die Richtigkeit dieser Annahme in Frage; sie bedarf daher weiterer Untersuchung.

Wie aus Tabelle 1 hervorgeht, kommt die Metacercarie von *G. gibberosus* in beiden Herzmuschelarten und an allen drei Standorten vor. Da sie außerdem in *Macoma baltica* parasitiert (LOOS-FRANK 1971a, b), bietet sie ein Beispiel für geringe Wirtsspezifität. Das genaue Gegenteil gilt für die beiden *Meiogymnophallus*-Arten. Rund 3600 *C. edule* von verschiedenen Standorten des Sylter Watts wurden in den Jahren 1969 bis 1971 auf Trematodenbefall untersucht; alle waren ausnahmslos mit *M. minutus* und *Meiogymnophallus* spec. infiziert. Von 2700 *C. lamarcki* aus demselben Gebiet wies keines diese Parasiten auf. Auch in *C. edule* aus der Flensburger Förde wurde *Meiogymnophallus* gefunden, wenngleich Befallsrate und Befallsintensität hier erheblich niedriger waren. *C. lamarcki* desselben Standortes erwiesen sich wiederum als unbefallen. Angesichts dieser Befunde kann angenommen werden, daß *M. minutus* und *Meiogymnophallus* spec. streng auf *C. edule* als zweiten Zwischenwirt spezialisiert sind.

Interspezifische Konkutrenz zwischen den in Herzmuscheln parasitierenden larvalen Trematoden wurde in keinem Fall beobachtet. So kommen in adulten *C. edule*

aus dem Sylter Vogelkojen- und Königshafenwatt, wo der stärkste Befall festgestellt wurde, Mischinfektionen mit in der Regel neun (und im Extremfall elf) der in Tabelle 1 aufgeführten 13 Arten im selben Wirtstier vor; in *C. lamarcki* sind es gewöhnlich sieben und maximal neun.

Wirtsspezifische quantitative Unterschiede wurden beim Befall mit encystierten Metacercarien nicht gefunden, zeigten sich aber deutlich bei der Infektion mit gymnophalliden Metacercarien. Auch an Standorten mit *Cardium*-Mischpopulationen und Gymnophalliden-Massenbefall bei *C. edule* (rund 300 *M. minutus*, 200 *Meiogymnophallus* spec. und 60 *G. gibberosus* pro Muschel von durchschnittlich 30 mm Schalenlänge) enthielten *C. lamarcki* immer nur wenige *G. gibberosus* (4 bis 20 pro Muschel), die darüber hinaus kleiner waren als die Exemplare aus *C. edule*. Im ganzen entstand der Eindruck, daß *C. lamarcki* kein idealer Zwischenwirt für Gymnophalliden-Metacercarien ist. In diesem Zusammenhang sollte erwähnt werden, daß die eher marine Art *C. edule* eine geringere Gefrierresistenz aufweist als *C. lamarcki*. Bei den Parasiten liegen die Verhältnisse ähnlich: Die frostresistenten encystierten Metacercarien kommen in beiden Wirtsspecies vor, die kälteempfindlichen Gymnophalliden-Metacercarien bevorzugen dagegen die ebenfalls empfindlichere Muschelart (LAUCKNER, unveröffentlichte Ergebnisse).

### Biometrie

Die biometrische Analyse der Verteilungskurven von Metacercarien-Durchmessern ergab zu Beginn dieser Untersuchung ein verworrenes Bild und schien die in der Literatur allgemein vertretene Ansicht zu bestätigen, nach der eine Bestimmung von Metacercarien an Hand ihres Cystendurchmessers nicht möglich ist.

So zeigten die Häufigkeitspolygone der Metacercariendurchmesser aus natürlichen Infektionen mehr oder weniger ausgeprägte Abweichungen von der bei homogenem Material theoretisch zu erwartenden Normalverteilung. Außerdem schwankte der mittlere Durchmesser innerhalb weiter Grenzen. Ein ganz extremes Bild boten die Cysten von *Renicola roscovita*. Daraufhin wurde der Versuch unternommen, das Ausmaß der Variabilität der Cystendurchmesser experimentell zu bestimmen.

*Himasthla elongata*: Aus der Ostsee stammende Exemplare mehrerer Molluskenarten (*Littorina*, *Cardium*, *Mya*, *Mytilus*, *Macoma*), die keinen natürlichen Befall aufwiesen, wurden mit Cercarien von *H. elongata* – nach WERDING (1969) der einzigen, im Gebiet in *Littorina littorea* parasitierenden *Himasthla*-Species – bei 30 ‰ und 15 ‰ S infiziert. Einem Teil der Cercarien wurde kein Wirtstier geboten; sie encystierten sich frei an den Glaswänden der Versuchsgefäße. Der mittlere Cystendurchmesser wurde in verschiedenen Zeitabständen nach der Infektion bestimmt. Einige Ergebnisse sind in Tabelle 2 (Zeile 1 bis 5) zusammengestellt. Sie beziehen sich auf folgende Wirtstier-Salzgehalts-Kombinationen:

- Zeile 1: *C. edule* (Null-Gruppe) bei 30 ‰ S,
- Zeile 2: in 30 ‰ S frei encystiert,
- Zeile 3: *L. littorea* bei 30 ‰ S,
- Zeile 4: *C. lamarcki* (Null-Gruppe) bei 15 ‰ S,
- Zeile 5: in 15 ‰ S frei encystiert.

Tabelle 1

Entwicklungsstadien digener Trematoden aus *Cardium edule* und *C. lamarcki* aus der Nord- und Ostsee (X = vorkommend, -- = nicht gefunden, -| = mit ziemlicher Sicherheit nicht vorkommend, ? = Richtigkeit positiven Befundes fraglich)

Parasit	Entwicklungsstadium	Sylt/Nordsee		Flensburger Förde		Burger See	
		<i>C. edule</i>	<i>C. lamarcki</i>	<i>C. edule</i>	<i>C. lamarcki</i>	<i>C. lamarcki</i>	<i>C. lamarcki</i>
Echinostomatidae							
<i>Himastbla elongata</i> (MEHLIS, 1831)		X	X	--	X	-	X
<i>Himastbla continua</i> LOOS-FRANK, 1967		X	X	X	--	X	X
<i>Himastbla interrupta</i> LOOS-FRANK, 1967		X	X	X	X	--	--
<i>Himastbla</i> spec.		X	--	--	X		
Renicolidae							
<i>Renicola roscovita</i> (STUNKARD, 1932)		X	X	X	X		X
Monorchhiidae							
<i>Asymphyloglora demeli</i> MARKOWSKI, 1935	encystierte Metacercarien	--	--	--	--		X
Psilostomatidae							
<i>Psilostomum brevicolle</i> (CREPLIN, 1829)		X	X	X	X		X
Metacercarie unsicherer systematischer Stellung:							
<i>Metacercaria</i> spec.		X	X	X	X		X
Gymnophallidae							
<i>Metogymnophallus minutus</i> (COBBOLD, 1859)	freie Metacercarien	X	-	X	-	-	-
<i>Metogymnophallus</i> spec.		X	X	X	X	X	X
<i>Gymnophallus gibberosus</i> LOOS-FRANK, 1971		X	?	--	--	--	--
<i>Gymnophallus choledochus</i> ODHNER, 1900	Sporocysten mit Cercarien und Metacercarien	--	--	--	--	--	X
<i>Gymnophallus</i> spec.							



Tabelle 2

Statistische Daten der Metacercarien-Durchmesser  
 $n$  = Anzahl der Messungen,  $\bar{x}$  = arithmetisches Mittel,  $s$  = Standardabweichung des Mittels,  $V$  = Variabilitätskoeffizient („prozentuale Streuung“),  
 $\chi^2/p$  = Anpassung an die Normalverteilung/Güte der Übereinstimmung,  $g_1/s_{g1}$  = Schiefe/Streuung der Schiefe,  $p(g_1)$  = Güte (Wahrscheinlichkeit  
 der Übereinstimmung mit der Normalverteilung),  $g_2/s_{g2}$  = Exzeß/Streuung,  $p(g_2)$  = Güte der Anpassung

Zeilen-Nr.	Species	$n$	$\bar{x}$	$s$	$V$	$\chi^2/p$	$g_1/s_{g1}$	$p(g_1)$	$g_2/s_{g2}$	$p(g_2)$
1	<i>Himasthla elongata</i>	103	250,71	10,95	4,36	5,41/0,37	+ 0,105/0,238	0,64	- 0,229/0,472	0,63
2	<i>Himasthla elongata</i>	136	244,30	10,23	4,18	4,89/0,18	+ 0,055/0,208	0,79	- 0,097/0,413	0,80
3	<i>Himasthla elongata</i>	56	246,40	9,99	4,05	3,16/0,21	+ 0,271/0,319	0,40	- 0,621/0,628	0,32
4	<i>Himasthla elongata</i>	60	243,52	6,24	2,59	1,01/0,99	+ 0,264/0,309	0,39	- 0,274/0,608	0,65
5	<i>Himasthla elongata</i>	130	247,46	8,77	3,54	3,66/0,60	+ 0,177/0,212	0,40	+ 0,020/0,422	0,99
6	<i>Himasthla continna</i>	25	194,74	5,05	2,59	0,92/0,63	- 0,001/0,464	0,99	- 0,069/0,902	0,99
7	<i>Himasthla interrupta</i>	68	164,19	7,14	4,34	3,19/0,92	- 0,302/0,291	0,30	- 0,414/0,574	0,47
8	<i>Renicola roscovita</i>	119	157,21	10,48	6,67	2,49/0,98	+ 0,264/0,222	0,24	+ 0,063/0,440	0,88
9	<i>Renicola roscovita</i>	67	167,30	8,38	5,00	4,06/0,91	- 0,037/0,293	0,96	- 0,411/0,578	0,48
10	<i>Renicola roscovita</i>	93	113,25	4,13	3,63	6,32/0,28	- 0,199/0,250	0,43	+ 0,628/0,495	0,21
11	<i>Renicola roscovita</i>	81	123,17	4,48	3,64	0,91/0,97	+ 0,093/0,267	0,73	- 0,278/0,529	0,60
12	<i>Psilostomum brevicolle</i>	13	211,46	4,22	2,00	1,19/0,55	- 0,164/0,616	0,79	- 0,778/1,19	0,51
13	Metacercaria spec.	78	174,50	10,91	6,25	13,36/0,10	+ 0,442/0,272	0,11	+ 0,325/0,538	0,55
14	<i>Asymphylodora demeli</i>	145	283,97	43,07	15,14	15,53/0,08	- 0,367/0,201	0,07	- 0,461/0,400	0,25

Die Messungen von Metacercarien aus *Mya*, *Mytilus* und *Macoma* erbrachten die gleichen Resultate; auf ihre Mitteilung kann hier verzichtet werden. Das Ergebnis der statistischen Auswertung der Häufigkeitsverteilungen läßt sich folgendermaßen zusammenfassen (Tab. 2, Zeile 1 bis 5).

Der Durchmesser der bei experimentellen Infektionen erhaltenen Metacercarien von *Himasthla elongata* ist unabhängig davon, ob sich die Cystenbildung bei 30 ‰ oder bei 15 ‰ S und im Körper eines Wirtstieres oder frei im Wasser vollzieht. Es erfolgt kein weiteres Wachstum. Die Übereinstimmung der empirischen mit der theoretischen Verteilung ist im ganzen gut (Tab. 2, Spalte  $\chi^2/p$ ); auch Schiefe und Exzeß zeigen keine signifikanten Abweichungen. Die zwischen etwa 2,5 und 4,4 ‰ schwankende relative Streuung der Cystendurchmesser (Spalte V) deutet auf eine geringe Variabilität hin. Parallelversuche mit Cercarien von *Himasthla continua* und *H. interrupta* erbrachten gleiche Ergebnisse. Damit ist der Cystendurchmesser der Metacercarien ein geeignetes Merkmal zur Unterscheidung der Arten.

Aus den in Tabelle 2 (Zeile 1 bis 5) wiedergegebenen Einzeldaten ergeben sich für *H. elongata* die gewogenen Werte  $\bar{x} = 246,70$ ,  $s = 9,65$ ,  $V = 3,91$  ( $n = 485$ ). Diese Werte sowie die in Zeile 6 und 7 für *H. continua* und *H. interrupta* gegebenen Daten können als Referenzstandards verwendet werden.

Der Vergleich der Mittelwerte mittels *t*-Test ergibt für die Kombination *H. interrupta* – *H. continua*  $t = 19,63/p = 0,18 \cdot 10^{-38}$  und für *H. continua* – *H. elongata*  $t = 26,72/p = 0,72 \cdot 10^{-98}$  und damit extreme Signifikanz. Wegen der großen Mittelwertsunterschiede erübrigt sich der Test; die Verschiedenheit der Verteilungen ist offensichtlich (strenggenommen darf der *t*-Test im vorliegenden Fall gar nicht angewendet werden, denn beim ersten Vergleichspaar liefert der *F*-Test  $F = 2,00/p = 0,03$  und beim zweiten Paar  $F = 3,65/p = 0,0002$ ).

*Renicola roscovita*: WERDING (1969) gibt den Durchmesser von *R. roscovita*-Cysten mit 160 bis 180  $\mu\text{m}$  an. Im eigenen Untersuchungsmaterial schwankte er zwischen 110 und 180  $\mu\text{m}$ . Die Verteilungskurven von Cysten aus natürlichen Infektionen zeigten – je nach Jahreszeit – entweder extreme positive oder negative Schiefe oder aber Zwei- bzw. Mehrgipfligkeit. In allen Fällen lag die prozentuale Streuung zwischen 6 und 8 (Beispiel: Tabelle 2, Zeile 8).

Bei experimentellen Infektionen wurde am 1. Tag post infectionem ein mittlerer Metacercariendurchmesser von 113,25  $\mu\text{m}$  und am 7. Tag p. i. ein solcher von 123,27  $\mu\text{m}$  erhalten (Tab. 2, Zeile 10 und 11). Damit zeigte sich, daß die Metacercarien dieser Art im Wirtstier wachsen und die bei Cysten aus natürlichen Infektionen erhaltenen schiefen und mehrgipfligen Verteilungsmuster als das Ergebnis von Befallssukzessionen zu werten sind. Die beste Übereinstimmung mit der Normalverteilung – und gleichzeitig den höchsten Mittelwert – weisen die *R. roscovita*-Metacercarien am Ende einer Befallsperiode auf. Die Daten in Zeile 9 (Tab. 2), die sich auf Messungen vom Winter 1970/71 beziehen, können als Referenzstandard für ausgewachsene Metacercarien dieser Art betrachtet werden.

*Psilostomum brevicolle*: Die Zahl der Beobachtungen (Tab. 2, Zeile 12) ist zu gering, um exakte Aussagen über ein eventuelles Wachstum dieser Metacercarien zu ermöglichen.

Metacercaria spec.: Die Daten in Zeile 13 beziehen sich auf eine Probe aus dem

Burger See vom September 1970. Die hohe prozentuale Streuung und die deutliche Abweichung von der Normalverteilung (nach SACHS 1969 auf dem 10-0/-Niveau beurteilt) sowie die dicht an der Signifikanzschwelle liegende Schiefe sind sichere Indizien dafür, daß sich die Mehrzahl der vermessenen Metacercarien noch in der Wachstumsphase befand. *Metacercaria spec.* unterscheidet sich außer durch den etwas größeren Durchmesser und eine dickere Wandung morphologisch nicht von *Renicola roscovita*. Es ist an Hand des vorliegenden Datenmaterials nicht auszuschließen, daß es sich bei *Metacercaria spec.* um atypische Cysten von *R. roscovita* handelt.

*Asymphylogora demeli*: Die Daten der Zeile 14 beziehen sich ebenfalls auf die Probe aus dem Burger See vom September 1970. Variabilität, Abweichung von der Normalverteilung und Schiefe erreichen hier extreme Werte. Auf Grund der vorangegangenen Betrachtungen ist die Deutung dieser Befunde einfach: *Asymphylogora demeli* wächst im zweiten Zwischenwirt außerordentlich stark. Die hier vorliegende Probe enthält Cysten sehr unterschiedlichen Alters.

Im Fall der drei letztgenannten Arten sind die in Tabelle 2 angegebenen mittleren Cystendurchmesser nur mit Vorbehalt als Referenzstandard verwendbar.

## DISKUSSION

In der vorliegenden Arbeit wird versucht, die in Herzmuscheln parasitierenden larvalen Trematoden (a) auf Grund ihres Situs im Wirtskörper, (b) unter Berücksichtigung morphologischer Besonderheiten und (c) an Hand meristischer Merkmale zu unterscheiden und zu bestimmen. Die Zuverlässigkeit dieser drei Kriterien und die Frage, ob sie zur Unterscheidung der Arten für sich allein oder in Kombination anwendbar und ausreichend sind, ist zu diskutieren.

Zur Frage der Spezialisierung adulter Trematoden auf einen bestimmten Situs in ihrem (Vertebraten-)Endwirt liegen zahlreiche Untersuchungen vor. HOLMES (1971) gibt ein quantitatives, statistisch abgesichertes Beispiel und resümiert die einschlägige Literatur. Über Situspräferenzen in den Zwischenwirten existieren vergleichsweise spärliche, oft ungenaue und teils widersprüchliche Angaben. Redien und Sporocysten mariner Trematoden parasitieren bis auf wenige Ausnahmen in Mitteldarmdrüse und Gonaden des ersten (Evertebraten-)Zwischenwirtes. Metacercarien zeigen im zweiten Zwischenwirt bereits eine deutlichere Mikrohabitatdifferenzierung. Die strengste Spezialisierung findet man bei den Gymnophalliden. Durch zuverlässige Literaturangaben und eigene Beobachtungen wird belegt, daß *Meiogymnophallus minutus*-Befall auf einen engbegrenzten Bereich unterhalb des Ligaments von *C. edule* beschränkt ist. Auf Grund eigener Untersuchungen an mehr als 8000 Herzmuscheln beider Arten ließen sich für die übrigen, in *Cardium* des Gebietes vorkommenden Gymnophalliden die Literaturangaben – „(frei) zwischen Mantel und Schale“ – präzisieren (*G. gibberosus*: vgl. p. 386, *Meiogymnophallus spec.*: vgl. p. 385). Zur systematischen Einordnung dieser drei Trematodenlarven ist somit die Situsangabe ausreichend. Es sei betont, daß eine solche Vereinfachung selbstverständlich nur für das hier bearbeitete Gebiet gilt und Fehlbestimmungen durch das Auftreten weiterer (seltener) Arten in den normalerweise

von den obengenannten Species besetzten ökologischen Nischen nicht auszuschließen sind. Die große Zahl der hier untersuchten Cardien (> 8000) setzt aber die Wahrscheinlichkeit solcher Fehlbestimmungen sehr stark herab.

Unter den encystierten, im zweiten Zwischenwirt wachsenden Metacercarien sind nur *Asymphylogora demeli* (Niere) und *Psilostomum brevicolle* (Mitteldarmdrüse, Eingeweidesack) streng lokalisiert. Sie sind außerdem ihrem Habitus nach unverwechselbar. Die beiden anderen Arten dieser Gruppe zeigen eine weniger ausgeprägte Mikrohabitatpräferenz, aber auch hier gibt der Situs die Möglichkeit zur Anwendung einer „Differentialdiagnose“: Funde von Cysten in den Palpen der Muscheln (= *Renicola roscovita*) schließen *Metacercaria spec.* und *Psilostomum brevicolle* aus, denn beide befallen nie die Palpen. Andererseits kann *Renicola roscovita* bei starkem Palpenbefall oder bei Jungmuscheln mit noch zu kleinen Palpen auch in anderen Organen auftreten. Im Bereich des Eingeweidesackes (und nur hier) besteht Verwechslungsgefahr zwischen *R. roscovita* und *Metacercaria spec.*, wobei die letztere aber im Mittel größer und dickwandiger ist. In diesem Fall kann nur die genaue statistische Analyse der Durchmesser-Verteilungskurve Aufschluß über eine mögliche Heterogenität des Untersuchungsmaterials geben und als Grundlage zur weiteren Differenzierung dienen. Eine Verwechslung von im Mantelrand encystierten *R. roscovita*-Metacercarien mit den ungefähr gleichgroßen Cysten von *Himasthla interrupta* ist auszuschließen, da sich die letzteren durch ihre Kopfkragenstacheln eindeutig als echinostomatide Larven ausweisen.

Als problematisch gilt die Gruppe der *Himasthla*-Arten. Zahlreiche Veröffentlichungen haben die Verhältnisse hier eher verschleiert als erhellt, und so ist „. . . the solution of the problem . . . not to be obtained by the reexamination of old material. It is rather to be sought in the application of the experimental method for the measurement of specific variation“ (STUNKARD 1939, p. 721).

Dieser Forderung ist in der vorliegenden Untersuchung entsprochen worden. Als Ausgangspunkt der experimentellen Arbeiten dienten jeweils die aus den ersten Zwischenwirten freigesetzten, an Hand der Angaben von LOOS-FRANK (1967) und WERDING (1969) einwandfrei identifizierten Cercarien von *Himasthla interrupta*, *H. continua* und *H. elongata*. Die Vermessung der nach Infektion der als zweite Zwischenwirte fungierenden Muscheln und Schnecken gewonnenen Metacercarien und die eingehende statistische Analyse der Daten erbrachte den angesichts der gegenteiligen Literaturangaben überraschenden Befund, daß die Cystendurchmesser aller drei Arten bei guter Übereinstimmung mit der theoretisch zu erwartenden Normalverteilung eine nur geringe Variabilität aufweisen und daß sich die drei Häufigkeitsverteilungen praktisch nicht überschneiden, sondern in ihren Randbereichen allenfalls berühren. Weiterhin zeigte sich, daß die Mittelwerte – unabhängig von Salzgehalt und Wirtsart – konstant und die zwischen ihnen bestehenden Unterschiede statistisch hochsignifikant sind.

Damit ist eine sichere Unterscheidung der drei hier zur Diskussion stehenden *Himasthla*-Arten allein an Hand ihrer Cystendurchmesser möglich. Die Trennung nach diesem Verfahren setzt selbstverständlich voraus, daß keine weiteren Arten mit 29 Kopfstacheln auftreten, deren Verteilungskurven mit denen der zu trennenden identisch sind oder sich mit ihnen stärker überlappen. Diese Grundvoraussetzung ist im Gebiet erfüllt: Von den im deutschen Nordseeraum vorkommenden sechs *Himasthla*-Arten

benutzen nur die drei hier aufgeführten Species Mollusken als zweiten Zwischenwirt (LOOS-FRANK 1967).

Das Ergebnis der experimentellen Untersuchungen gestattete auch eine Deutung der bei Messungen an Cysten aus natürlichen Infektionen anfänglich auftretenden Unstimmigkeiten. Während im Versuch alle drei Arten in guter Näherung normalverteilte Durchmesser-Häufigkeitskurven lieferten, wurde in natürlichen Infekten Normalverteilung nur bei den Mantelrand-Metacercarien gefunden, deren Durchmesser im Mittel bei  $165 \mu\text{m}$  lag. Die Cysten aus dem Fuß der Muschel ergaben regelmäßig mehr oder weniger deutlich ausgeprägt negativ schiefe Verteilungen, deren Mittel bei  $240 \mu\text{m}$  lag. Die Interpretation dieser Befunde ist an Hand des Vorangegangenen einfach: Im Mantelrand encystierten sich nahezu ausschließlich *H. interrupta*, von der Häufigkeitskurve dieses homogenen Materials war daher auch Normalverteilung zu erwarten. Im Fuß encystierte sich neben *H. elongata* in geringerer Zahl auch *H. continua*. Die Heterogenität des Materials spiegelt sich in schiefen, manchmal sogar angedeutet bimodalen Verteilungen hoher Variabilität wider. Erst nach Vorliegen der experimentellen Daten wurde eine Trennung in zwei Verteilungen möglich.

Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß die beiden im Fuß von *Cardium* nebeneinander vorkommenden *Himasthla*-Arten auch im Endwirt in enger Nachbarschaft leben. Sowohl *H. elongata* als auch *H. continua* parasitieren im Duodenum von Großmöwen, *H. interrupta* dagegen im Ileum.

Daß den bisherigen Bearbeitern, die den Cystendurchmesser von *H. elongata* mit 210 bis  $250 \mu\text{m}$  (NICOLL 1906) bzw. 210 bis  $270 \mu\text{m}$  (WERDING 1969) angeben, die Heterogenität ihres Untersuchungsmaterials entgangen ist, dürfte vor allem an der in der Parasitologie üblichen Verfahrensweise liegen. Generell werden nicht Mittelwert und Standardabweichung aus den Einzelwerten exakt berechnet, sondern lediglich deren Spannweite (range) angegeben – und fast ausnahmslos ohne gleichzeitige Mitteilung der Anzahl der Beobachtungswerte. Nun hat aber „the observed range . . . many drawbacks and is not a good measure of dispersion . . . and it may be assumed to be an adequate representation of a distribution and a significant measure of variability, which it is not . . . Unless the total frequency is also given, an observed range is thus meaningless“ (SIMPSON et al. 1960, p. 80). Aber selbst wenn die Anzahl der Messungen angegeben und damit eine Rückberechnung der (wahrscheinlichen) Streuung der Daten ermöglicht wird, entgeht die in den Originaldaten enthaltene Information bezüglich Verteilungsmodus, Schiefe usw. ihrer Entdeckung. Die in dieser Arbeit gegebenen Beispiele verdeutlichen, daß der Informationsgehalt parasitologisch-meristischer Daten erheblich höher zu bewerten ist, als dies gemeinhin geschieht und bei statistisch adäquater Bearbeitung zur Lösung taxonomischer Probleme entscheidend beitragen kann.

## ZUSAMMENFASSUNG

1. 13 larvale Trematoden werden aus Herzmuscheln von 3 Stationen der deutschen Nord- und Ostseeküste beschrieben. Von 9 Arten sind die Entwicklungszyklen ganz oder teilweise bekannt (in jedem Fall der Adultus). Von 4 Arten, die nicht identifiziert wurden, ist mindestens eine unbeschrieben.

2. Die gefundenen encystierten Metacercarien zeigten keine Wirtsspezifität. Die unencystierten Metacercarien von *Meiogymnophallus minutus* und *Meiogymnophallus* spec. sind dagegen hochgradig wirtsspezifisch und befallen nur *Cardium edule* L., nicht aber *C. lamarckii* REEVE.
3. Als Kriterien für die Unterscheidung der Arten haben sich als brauchbar erwiesen: (a) der Situs im Zwischenwirt, (b) morphologische Merkmale und (c) meristische Merkmale. Ihre Rangfolge wechselt von Gruppe zu Gruppe: Die Gymnophalliden-Metacercarien können allein an Hand ihres Situs unterschieden und bestimmt werden. Auf die Gruppe *Asymphylogora demeli* – *Renicola roscovita* – *Psilostomum brevicolle* – *Metacercaria* spec. sind im Sinne einer Differentialdiagnose alle drei Kriterien anzuwenden. Die morphologisch nicht unterscheidbaren Cysten der *Himasthla*-Arten mit 29 Kopfstacheln weisen statistisch hochsignifikante Durchmesser-Unterschiede auf.
4. Es werden die statistischen Maßzahlen der Metacercarien-Durchmesser mitgeteilt. Sie können bei Felduntersuchungen als Referenzstandard verwendet werden.

*Danksagungen.* Frau Dr. B. FRANK (Universität Hohenheim) gewährte mir freundlicherweise Einsicht in ihre zur Zeit meiner eigenen experimentellen Untersuchungen noch unveröffentlichten Manuskripte (1970, 1971a, b). Ich verdanke ihr weiterhin anregende Diskussionen und die Durchsicht dieses Manuskripts. Die Herren Prof. Dr. F. KRÜGER (BAH) und D. THOMETSCHEK (Fa. WANG) gaben mir dankenswerterweise Gelegenheit zur Benutzung ihrer WANG-Elektronenrechner. Die Herren Dr. MICHAELIS (Forschungsstelle Norderney), Dr. E. ZIEGELMEIER, E. KOCH und M. SÖHL (BAH) versorgten mich mit Material. Herr G. RIECHEY (Campingplatz Wulfener Hals) unterstützte mich bei meinen Untersuchungen im Burger See. Frau Dipl.-Bibl. I. SCHRITT und Herr Dipl.-Bibl. W. MEISS beschafften die teils schwer zugängliche Literatur. Ihnen allen sei an dieser Stelle herzlichst für die Unterstützung gedankt.

#### ZITIERTE LITERATUR

- ANKEL, F., 1962. *Hydrobia ulvae* PENNANT und *Hydrobia ventrosa* MONTAGU als Wirte larvaler Trematoden. Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren. **124**, 1–100.
- BARTOLI, P., 1965. Développement expérimental d'une métacercaire nouvelle de la famille des Gymnophallidae MOROZOV 1955 (Trematoda: Digenea), parasite de lamellibranches marins. Bull. Soc. zool. Fr. **90**, 571–580.
- BOWERS, E. A., 1965. A description of *Meiogymnophallus jamesoni* sp. nov. (Trematoda: Gymnophallidae) from the intestine of the common scoter, *Melanitta nigra* L. Ann. Mag. nat. Hist. (Ser. 13) **8**, 277–283.
- & JAMES, B. L., 1967. Studies on the morphology, ecology and life-cycle of *Meiogymnophallus minutus* (COBBOLD 1859), comb. nov. (Trematoda: Gymnophallidae). Parasitology **57**, 281–300.
- COLE, H. A., 1935. On the larval trematode parasites of the mussel (*Mytilus edulis*) and the cockle (*Cardium edule*). Parasitology **27**, 276–280.
- 1938. On some larval trematode parasites of the mussel (*Mytilus edulis*) and the cockle (*Cardium edule*). P. 2. Parasitology **30**, 40–43.
- COLE, H. E., 1956. Benthos and the shellfish of commerce. In: Sea Fisheries. Ed. by M. GRAHAM. Arnold, London, 139–206.
- HOFF, C. C., 1941. A case of correlation between infection of snail hosts with *Cryptocotyle lingua* and the habits of the gulls. J. Parasit. **27**, 539.

- HOLMES, J. C., 1971. Habitat segregation in sanguinicolid blood flukes (Digenea) of scorpaenid rockfishes (Perciformes) on the Pacific coast of North America. *J. Fish. Res. Bd Can.* **28**, 903–909.
- HUET, L., 1888a. Note sur un parasite nouveau du *Cardium edule*. *Bull. Soc. linn. Normandie (Ser. 4)* **2**, 149–152.
- 1888b. Nouvelle note sur le *Bucephalus haimeanus*. *Bull. Soc. linn. Normandie* **7**, 40–41.
- HUTTON, R. F., 1952. Studies on the parasites of *Cardium edule* L.: *Cercaria fulbrighti* n. sp., a *Gymnophallus* larva with a forked tail. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **31**, 317–326.
- JAMESON, H. L., 1902. On the origin of pearls. *Proc. zool. Soc. Lond.* **1**, 140–166.
- & NICOLL, W., 1913. On some parasites of the scoter duck (*Oedemia nigra*) and their relation to the pearl-inducing trematode in the edible mussel (*Mytilus edulis*). *Proc. zool. Soc. Lond.* **12**, 53–63.
- JOHNSTONE, J., 1905. Internal parasites and diseased conditions of fishes. *Proc. Trans. Lpool biol. Soc.* **19**, 278–300.
- LEBOUR, M. V., 1905. A preliminary note on a trematode parasite in *Cardium edule*. *Northumb. Sea Fish. Rep.* for 1904, 82–85.
- 1907. Larval trematodes of the Northumberland coast. *Trans. nat. Hist. Soc. Northumb.* **1**, 437–454.
- 1908a. Trematodes of the Northumberland coast. II. *Trans. nat. Hist. Soc. Northumb.* **3**, 28–45.
- 1908b. A contribution to the life-history of *Echinostoma secundum* NICOLL. *Parasitology* **1**, 352–358.
- 1911. A review of the British marine cercariae. *Parasitology* **4**, 416–456.
- 1914. Some larval trematodes from Millport. *Parasitology* **7**, 1–11.
- LESPEDES, M. CH., 1857. Observations sur quelques cercaires parasites de mollusques marins. *Annls Sci. nat. (Ser. 4)* **7**, 113–117.
- LOOS-FRANK, B., 1967. Experimentelle Untersuchungen über Bau, Entwicklung und Systematik der Himasthlinae (Trematoda, Echinostomatidae) des Nordseeraumes. *Z. ParasitKde* **28**, 299–351.
- 1968. Der Entwicklungszyklus von *Psilostomum brevicolle* (CREPLIN 1829) (Syn.: *P. platyurum* [MÜHLING 1896]) (Trematoda, Psilostomatidae). *Z. ParasitKde* **31**, 122–131.
- 1969. Zur Kenntnis der gymnophalliden Trematoden des Nordseeraumes. I. Die Alternativ-Zyklen von *Gymnophallus choledochus* ODHNER 1900. *Z. ParasitKde* **32**, 135–156.
- 1970. Zur Kenntnis der gymnophalliden Trematoden des Nordseeraumes. II. *Lacunovermis macomae* (LEBOUR 1908) n. comb. (Syn.: *Gymnophallus macroporus* JAMESON & NICOLL 1913) und seine Metacercarie. *Z. ParasitKde* **35**, 130–139.
- 1971a. Zur Kenntnis der gymnophalliden Trematoden des Nordseeraumes. III. *Gymnophallus gibberosus* n. sp. und seine Metacercarie. *Z. ParasitKde* **35**, 270–281.
- 1971b. Zur Kenntnis der gymnophalliden Trematoden des Nordseeraumes. IV. Übersicht über die gymnophalliden Larven aus Mollusken der Gezeitenzone. *Z. ParasitKde* **36**, 206–232.
- MARKOWSKI, S., 1936. Über die Trematodenfauna der baltischen Mollusken aus der Umgebung der Halbinsel Hel. *Bull. int. Acad. pol. Sci. Lett. (Cl. Sci. math. nat., Ser. B 2)* **2**, 285–317.
- MARS, P., 1951. Essai d'interprétation des formes généralement groupées sous le nom de *Cardium edule* LINNE. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille* **11**, 1–31.
- 1966. Recherches sur quelques étangs du littoral Méditerranéen français et sur leurs faunes malacologiques. *Vie Milieu (Suppl. Bd)* **20**, 1–359.
- NICOLL, W., 1906. Notes on trematode parasites of the cockle (*Cardium edule*) and mussel (*Mytilus edulis*). *Ann. mag. nat. Hist. (Ser. 7)* **17**, 147–155.
- PALOMBI, A., 1934. Gli stadi larvali dei trematodi del Golfo di Napoli. I. Contributo allo studio della morfologia, biologia e sistematica delle cercarie marine. *Pubbl. Staz. zool. Napoli* **14**, 51–94.
- PELSENEER, P., 1906. Trématodes parasites de mollusques marins. *Bull. Sci. Fr. Belg.* **40**, 161–186.

- PREVOT, G., 1965. Développement expérimental d'une métacercaire de *Gymnophallus* (Trematoda: Digenea). Bull. Soc. zool. Fr. **90**, 451-456.
- REBECQ, J. & PREVOT, G., 1962. Développement expérimental d'un *Gymnophallus* (Trematoda: Digenea). C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris **225**, 3272-3274.
- REES, F. G., 1939. *Cercaria strigata* LEBOUR from *Cardium edule* and *Tellina tenuis*. Parasitology **31**, 458-463.
- REIMER, L. W., 1970. Digene Trematoden und Cestoden der Ostseefische als natürliche Fischmarken. Parasit. SchrReihe **20**, 1-144.
- SACHS, L., 1969. Statistische Auswertungsmethoden. Springer, Berlin, 671 pp.
- SIMPSON, G. G., ROE, A. & LEWONTIN, R. C., 1960. Quantitative Zoology. Harcourt, Brace & Co., New York, 440 pp.
- STUNKARD, H. W., 1939. Determination of species in the trematode genus *Himasthla*. Z. ParasitKde **10**, 719-721.
- & UZMANN, J. R., 1958. Studies in digenetic trematodes of the genus *Gymnophallus* and *Parvatrema*. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **115**, 276-302.
- VILLOT, F. C. A., 1878. Organisation et développement de quelques espèces de trématodes endoparasites marins. Anns Sci. nat. (Ser. 6) **49**, 1-40.
- WERDING, B., 1969. Morphologie, Entwicklung und Ökologie digener Trematoden-Larven der Strandschnecke *Littorina littorea*. Mar. Biol. **3**, 306-333.
- WIKGREN, B. J., 1956. Studies on Finnish larval flukes with a list of known Finnish adult flukes. Acta zool. fenn. **91**, 1-106.

Anschrift des Autors: G. LAUCKNER  
Biologische Anstalt Helgoland  
(Zentrale)  
2 Hamburg 50  
Palmaille 9  
Bundesrepublik Deutschland