

**Eingeschleppte und heimische Mollusken im
Wattenmeer:
Unterschiede in Bewuchs und Parasitierung?**

Diplomarbeit
im Fachbereich 2 - Biologie/Chemie
der Universität Bremen

vorgelegt von
Manuela Krakau

angefertigt an der Wattenmeerstation Sylt
Stiftung Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung

2004

Erstgutachter: Prof. Dr. Wolf E. Arntz

Zweitgutachter: Prof. Dr. Karsten Reise

Letzte mündliche Prüfung: März 2003

Abgabe der Diplomarbeit: April 2004

Das Meer - wenn ich schon drüber spreche -
hat eine feuchte Oberfläche,
die, finden keine Stürme statt,
stets ruhig daliegt, groß und glatt.
So weit wär alles schön und gut.

Doch was sich *unter* Wasser tut,
das zu erzählen sträubt sich die Feder:
es frisst den andern auf ein jeder!
Je größer so ein Fisch, je kesser!
Dort toben Kämpfe bis aufs Messer!

Heinz Ehrhardt (gekürzt)

Doch eins das hat er nicht bedacht:
was der Symbiont des Tiers wohl macht?!

Manuela Krakau

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung	1
2 Organismen	4
2.1 Untersuchte Mollusken	4
2.2 Aufwuchsorganismen	9
2.3 Parasiten	11
3 Untersuchungsgebiet	16
3.1 Lister Tidebecken	17
3.2 Hörnumer Tidebecken	18
4 Material und Methoden	20
4.1 Schalenbewuchs	22
4.2 Parasitenbefall	24
4.3 Auswertung	26
5 Ergebnisse	27
5.1 Schalenbewuchs auf epibenthischen Mollusken	27
5.2 Unterschiede im Parasitenbefall eingeschleppter und einheimischer Mollusken	34
6 Diskussion	46
6.1 Schalenbewuchs und seine Auswirkungen	46
6.2 Parasitenbefall und dessen Auswirkungen	50
6.3 Allgemeine Diskussion	61

6.4 Ausblick..... 64

Zusammenfassung..... 66

Abstract..... 68

Literatur..... 69

Anhang

Danksagung

1 Einleitung

In den letzten Jahrzehnten wurde eine erhöhte Einschleppung von neuen Tier- und Pflanzenarten beobachtet (RUIZ ET AL. 1997). Die Zunahme der eingeschleppten Arten im Küstenbereich wird zum einen auf bessere Transportmöglichkeiten (z.B. im Ballastwasser von Schiffen: CARLTON 1985, MINCHIN & SHEEHAN 1995, RUIZ ET AL. 2000) und verstärkten Organismenaustausch durch Aquakultur zurückgeführt (CARLTON 1989, CARLTON & GELLER 1993, NAYLOR ET AL. 2001, WOLFF & REISE 2002). Zum anderen listen neu überarbeitete Bestandsaufnahmen bisher unerkannt gebliebene Arten mit auf (GELLER ET AL. 1997, GELLER 1999).

Häufig existieren eingeschleppte Arten, auch Neobiota oder Exoten genannt, in kleinen Populationen neben der einheimischen Flora und Fauna, ohne gravierende Veränderungen hervorzurufen (RUIZ ET AL. 1997). Jedoch sind in vielen Untersuchungen negative Auswirkungen auf einheimische Arten gezeigt worden. So belasten zum Beispiel eingeschleppte Parasiten die einheimische Biota zusätzlich (z.B. HINES ET AL. 1997, SCHOLZ 2000, FONT 2003). Konkurrierende Arten oder eingeschleppte Prädatoren können einheimische Arten verdrängen (BYERS 1999, GROSHOLZ ET AL. 2000). In einigen Fällen verändern die Exoten ganze Lebensräume (BERTNESS 1984, VITOUSEK 1990, CARLTON 1996, CROOKS 1998, RUIZ ET AL. 1999). Als problematisch werden in dieser Hinsicht Massenvorkommen von eingeschleppten Arten eingestuft, die dann auch als „invasive“ Arten bezeichnet werden.

Wenn eingeschleppte Arten in bestehende Lebensgemeinschaften eindringen, siedeln sich nach der derzeitigen Etablierungstheorie nur ein Prozent der potentiellen „Einwanderer“ dauerhaft an (WILLIAMSON & FITTER 1996 a). Gründe dafür werden sowohl in den abiotischen Faktoren, wie Klima, Boden oder Salzgehalt, als auch in biotischen Faktoren wie Fraßdruck und Konkurrenz vermutet (z. B. WILLIAMSON & FITTER 1996 b, STACHOWICZ ET AL. 1999, MARON & VILÀ 2001, SHEA & CHESSON 2002). Die Gründe für Massenvermehrungen und erfolgreiche Etablierungen der Neobiota sind bisher nicht hinreichend geklärt. Fehlender Fraßdruck und freie ökologische Nischen im Zielhabitat sind sicherlich wichtige Faktoren. Ein neu diskutierter Aspekt ist die Parasitierung der eingeschleppten Arten (z.B. TORCHIN ET AL. 2002, BECKSTEAD & PARKER 2003, MITCHELL & POWER 2003). Die aktuelle Hypothese

über allgemein fehlende Parasitierung bei eingeschleppten Organismen durch das Zurücklassen der Parasitenlast bei larvaler Verbreitung, durch Verschleppen einer geringen (nicht parasitierten) Individuenzahl oder auch durch fehlende Zwischenwirte im neuen Habitat (CLAY 2003, TORCHIN ET AL. 2003) geht davon aus, dass keine oder nur geringe Belastungen aus dem naturalisierten Lebensraum auf die etablierten, eingeschleppten Arten zukommen. Ein weiterer, bisher wenig beachteter Aspekt ist das Auftreten von Schalenbewuchs durch einheimische Organismen auf eingeschleppten Arten in ihrer neuen Umgebung und dessen möglicher Einfluss.

Epibenthische, d.h. auf dem Sediment lebende, Arten bilden häufig ein Anheftungssubstrat für andere marine Organismen. Die Häufigkeit und Zusammensetzung von Epibiosen auf eingeschleppten Arten wurden bisher selten sowohl in den heimischen Gebieten als auch in den neuen Habitaten betrachtet. Doch auch diese Beziehung kann auf die Lebensbedingungen des Basibionten, der das Substrat bietet, einwirken. Sowohl positive (VANCE 1978, KAPLAN 1984) als auch negative (WITMAN & SUCHANEK 1984, WAHL 1997, LAUDIEN & WAHL 1999, ENDERLEIN 2000, BUSCHBAUM & SAIER 2001) Auswirkungen von Epibiosen auf Mollusken sind bekannt. Auch Parasiten verschiedenster Stämme werden von marinen Organismen beherbergt (z.B. LAUCKNER 1983). Ein parasitischer Organismus ist im Allgemeinen durch eine Lebensweise gekennzeichnet, die zu Lasten eines anderen Organismus' (Wirt) geht, ohne diesen direkt zu töten (ZANDER 1998). Schwerwiegende Parasitosen von Schnecken und Muscheln werden häufig durch Protozoa oder Bakterien hervorgerufen (z.B. LAUCKNER 1983, ELSTON 1993, AZEVEDO 1997, ELSTON 1997, CULLOTY ET AL. 1999, RENAULT ET AL. 2000). Aber auch Makroparasiten können auf Mollusken-Populationen Einfluss nehmen (z.B. HUXHAM ET AL. 1993, THOMAS & POULIN 1998).

Die fehlende Belastung durch fehlende Aufwuchsorganismen oder Parasiten könnte demnach einen Vorteil für die Etablierung und erfolgreiche Ausbreitung der eingeschleppten Arten darstellen. Bisher wurden Parasiten in eingeschleppten Mollusken nur in wenigen Küstengebieten untersucht (AGUIRRE-MACEDO & KENNEDY 1999, STEELE & MULCAHY 2001), obwohl Schnecken und Muscheln häufig Zwischenwirte in komplexen Parasitenzyklen sind. Erst in den letzten Jahren wurde die Parasitierung von Exoten und einheimischen Organismen im direkten Vergleich untersucht (CALVO-UGARTEBURU & MCQUAID 1998 a, PEREZ-PONCE DE LEON ET AL. 2000, MARSHALL ET AL. 2003). Mollusken sind im Wattenmeer sehr häufig und bilden den Hauptanteil der Biomasse (REISE ET AL. 1994). Die Biodiversität ist durch die

junge geologische Entstehungsgeschichte des Wattenmeers relativ gering, so dass eingeschleppte Arten sich leicht einnischen können, ohne andere Arten zu verdrängen (NEHRING 2000). Etwa 80 Arten sind derzeit als Neobiota in der Nordsee bekannt (REISE ET AL. 1999). Die 17 als Exoten eingestuft Arten im Wattenmeer sind größtenteils Invertebraten. Aufwuchs und Parasiten wurden bei Untersuchungen von exotischen Mollusken im Wattenmeer bisher nicht näher untersucht (ARMONIES & REISE 1999, DIEDERICH 2000, THIELTGES ET AL. 2003).

Im Rahmen dieser Diplomarbeit werden folgende Fragen behandelt:

1. Sind Aufwuchsorganismen auf eingeschleppten und einheimischen, epibenthischen Mollusken gleich stark vertreten?
2. Ist ein Einfluss der Epibiosen auf die eingeschleppten Arten nachweisbar?
3. Sind Parasiten in häufig vorkommenden, exotischen und heimischen Mollusken des Wattenmeeres gleich stark vertreten?

Um diese Fragen zu beantworten, wurden Artenpaare eines Lebensraums gegenübergestellt. Dafür wurden eine eingeschleppte und eine einheimische Molluskenart gleichzeitig an einem Ort beprobt, um von gleichen Umweltbedingungen und gleicher Exposition gegenüber Aufwuchsorganismen und Parasiten ausgehen zu können. Eine Einführung zu den untersuchten Organismen erfolgt im nächsten Kapitel.

2 Organismen

Zunächst werden die eingeschleppten und einheimischen Mollusken, als potentielle Basibionten und Wirtsorganismen, und ihre Lebensweise beschrieben. Dann werden Aufwuchsorganismen und Parasiten der Schnecken und Muscheln kurz vorgestellt.

2.1 Untersuchte Mollusken

Eingeschleppte Mollusken

Amerikanische Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* (Linnaeus, 1758)

Die Amerikanische Pantoffelschnecke (*Crepidula fornicata*) wurde 1870 von der nordwestatlantischen Küste mit Zuchtaustern nach Europa (England) eingeschleppt (BLANCHARD 1997) und ist 1934 erstmals bei Sylt festgestellt worden (ANKEL 1936). Dort hat sie sich vor allem auf Miesmuschelbänken unterhalb der Niedrigwasserlinie angesiedelt und ist dort lokal mit bis zu 500 Tieren pro Quadratmeter vertreten (THIELTGES ET AL. 2003).



Abb.1: Amerikanische Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata*. Links: Kettenbildung bei *C. fornicata*. Die größeren Tiere (unten) sind weiblich, die mittleren infertile Zwitter, und die kleineren (oben) sind männlich. Rechts: Weibliche Pantoffelschnecke mit gelbfarbenem Gelege zwischen Fußlappen (rechts) und Kopf (links); Ansicht ventral. (Foto: D. Thieltges)

Sie hat ein für die Gattung *Crepidula* charakteristisches, napfartiges Gehäuse, dessen weite Mündung innen eine Platte (Septum) trägt, und wird bis zu 5 cm groß. Die ausgewachsene *C. fornicata* bewegt sich wenig und ist meist festhaftend auf belebten und unbelebten Hartsubstraten zu finden. Sie ernährt sich filtrierend. Dazu benutzt sie ihre Kiemen, die einen Wasserstrom durch zwei Schleimfilter des Kiemenraums erzeugen (WERNER 1953). Auffällig sind die "Fortpflanzungsketten" aus aufeinandersitzenden Individuen (Abb. 1).

Pantoffelschnecken sind zunächst Männchen und wandeln sich dann über eine infertile Zwitterphase in Weibchen um (protandrische Zwitter). Die Amerikanische Pantoffelschnecke *C. fornicata* kann sich mehrmals im Jahr fortpflanzen. Die durch innere Befruchtung entstehenden Eier entwickeln sich unter dem Gehäuse der Weibchen (Abb. 1). Die Larven sind planktisch und verweilen einige Wochen in der Wassersäule, bis sie zum Bodenleben übergehen (WERNER 1949).

Pazifische Auster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793)

Die aus Japan stammende und zu Zuchtzwecken eingeführte Pazifische Auster (*Crassostrea gigas*) wird seit Mitte der 80er Jahre in der Blidsel-Bucht bei Sylt kultiviert. Freilebende Austern dieser Art sind seit 1991 im Sylter Wattenmeer gefunden worden (REISE 1998). Pazifische Austern haben sich im gesamten Sylter Wattenmeer, vor allem auf Miesmuschelbänken in der Gezeitenzone, ausgebreitet (Abb. 2). Dort sind inzwischen bis zu 400 Tiere pro Quadratmeter vorhanden (Diederich, pers. Mitt.). Durch Verbreitung mit Zuchtkulturen ist die *C. gigas* weltweit zu finden.



Abb. 2: Pazifische Auster *Crassostrea gigas*. Links: Junge Austern zwischen Miesmuscheln und Schnecken auf einer Muschelbank im Lister Tide-Becken. (Foto: U. König) Rechts: Die stark gefurchte Schale und die lang gezogene Form ist charakteristisch. (Foto: web.uvic.ca/~lgenn/pacificoyster.jpg)

Die Muschel kann bis zu 30 cm lang werden (KORRINGA 1976). Die linke Schalenhälfte ist bauchig mit stark gefurchter Oberfläche (Abb. 2), während die rechte eher flach ist. Insgesamt ist die Form der Schale meist langgezogen. Wie viele Muscheln, ernährt sich *C. gigas* filtrierend. Sie zementiert sich als Larve auf Hartsubstraten fest und ist deshalb als sessil zu bezeichnen. Austern sind meist getrennt geschlechtlich, es kommt aber auch

Hermaphroditismus vor. Die Wassertemperatur spielt eine wichtige Rolle bei der erfolgreichen Vermehrung von *C. gigas*, da diese Austern zum Ablachen in vielen Regionen ein Optimum von 23°C haben (KORRINGA 1976; QUAYLE 1988). Nach der Befruchtung im Wasser entwickelt sich eine planktische Larve, die nach drei bis vier Wochen zum Bodenleben übergeht (BUROKER 1985; NEUDECKER 1985). Durch die lange planktische Phase der Larven von *C. gigas* ist eine weite Verbreitung durch die Wasserströmung möglich (ELSEY & QUAYLE 1939; WEHRMANN ET AL. 2000).

Amerikanische Schwertmuschel *Ensis americanus* (Binney, 1870)

Ursprünglich war die Amerikanische Schwertmuschel (*Ensis americanus*), auch Amerikanische Scheidenmuschel genannt, an der amerikanischen Ostküste heimisch. Vermutlich 1978 wurden Larven im Ballastwasser eines Schiffes in die Deutsche Bucht verschleppt (COSEL ET AL. 1982). Von dort aus breiteten sich die Muscheln durch das freischwimmende Larvenstadium schnell entlang der Nordseeküste aus (ARMONIES 2001). Sie besiedeln vor allem Flachwassergebiete und Ästuar im sandigen Sublitoral in drei bis acht Meter Wassertiefe. Dort sind im deutschen Wattenmeer sehr hohe Individuendichten zu finden (teilweise mehrere Zehntausend Juvenile pro Quadratmeter) (MÜHLENHARDT-SIEGEL ET AL. 1983, SWENNEN ET AL. 1985). Bei Sylt kann die Biomasse der Schwertmuscheln im Sublitoral etwa 66% des gesamten Makrozoobenthos ausmachen (ARMONIES & REISE 1999). Im Eulitoral sind nur wenige Individuen zu finden (REISE ET AL. 1994), aber auch dort wurden schon kurzfristige Massenentwicklungen beobachtet.

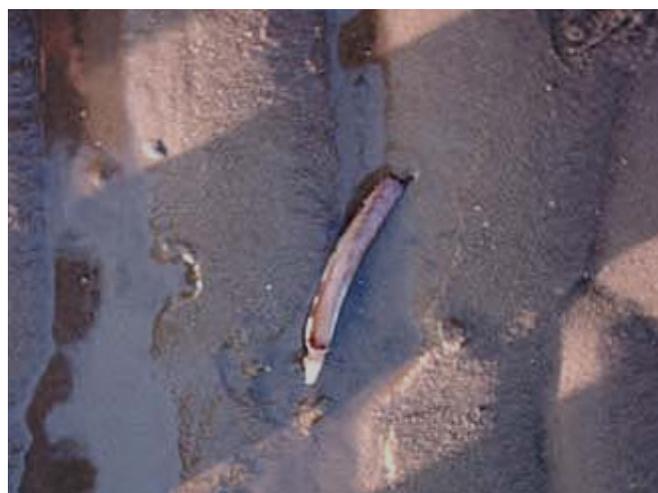


Abb. 3: Amerikanische Schwertmuschel *Ensis americanus*. Am unteren Ende der Schwertmuschel ist der weiße Fuß zu erkennen, der ausgestülpt wird, um die Muschel wieder ins sandige Sediment zu ziehen.

Die Schalen von *E. americanus* sind fünfmal so lang wie breit und leicht gebogen (Abb. 3). Sie sind weiß mit glänzend brauner Außenhaut und werden bis zu 18 cm lang. Schwertmuscheln leben oberflächennah in senkrechten Gängen mit dem Hinterende nach oben, aus denen zwei kurze Siphone zur Nahrungsaufnahme rausragen, und filtrieren Plankton. Durch Wasserausstoß und Fußaktivität kann *E. americanus* bei Gefahr im freien Wasser einen halben Meter weit fortschnellen oder sich schnell in das Sediment vergraben. Innerhalb des Bodens kann sich die Muschel in kurzer Zeit in eine Tiefe von 30 bis 40 cm zurückziehen. Nach einem Jahr sind Schwertmuscheln geschlechtsreif.

Einheimische Mollusken

Gemeine Strandschnecke *Littorina littorea* (Linnaeus, 1758)

Die Gemeine Strandschnecke (*Littorina littorea*) ist sowohl an Steinen und Holzbuhnen (Abb. 4) als auch auf dem Wattboden vom oberen Eulitoral bis ins flache Sublitoral zu finden. In Europa ist sie von der Atlantikküste Nordspaniens bis zum Weißen Meer und in Nordamerika von Maryland bis Labrador anzutreffen (DETHLEFS 1995).



Abb. 4: Gemeine Strandschnecke *Littorina littorea* an einer Holzbuhne.

Die Strandschnecke hat ein braunes, kegelförmiges Gehäuse, das meist 1 bis 2 cm groß ist. Die maximale Größe liegt bei 5 cm. Mit ihrer Radula weidet sie vor allem Algen z.B. von Muschelschalen ab, ernährt sich aber auch von Detritus. Durch ein Operculum kann sie sich bei Ebbe gegen Austrocknung schützen. *Littorina littorea* ist im Wattenmeer häufig zu finden, auch wenn die Bestände jährliche Schwankungen zeigen. Auf Miesmuschelbänken können sie

Dichten von mehreren Tausend Tieren pro Quadratmeter aufweisen (REISE ET AL. 1994). Die Strandschnecke ist getrennt geschlechtlich. Sowohl die Eier als auch die Larven sind planktisch (DETHLEFS 1995).

Essbare Miesmuschel *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758)

Die Essbare Miesmuschel (*Mytilus edulis*) macht ein Viertel der gesamten Biomasse des Wattenmeeres aus (REISE ET AL. 1994). Man findet sie von der Gezeitenzone bis in 50 m Tiefe in Nord- und Ostsee, Mittelmeer und Atlantik (auch Nordamerika). Die Miesmuschel formt durch die epibenthische, kompakte Muschelbankstruktur einen Lebensraum für viele Arten des Watts (HERTLEIN 1997). Die Muschelbänke entstehen dadurch, dass sich jede einzelne Muschel mit Hilfe von in einer Drüse ihres Fußes gebildeten Byssusfäden mit einer Vielzahl ihrer Artgenossen vernetzt (Abb. 5).



Abb. 5: Essbare Miesmuschel *Mytilus edulis*. Eine lebende Miesmuschel (verdeckt) hat ein dichtes Netz von Byssusfäden an die Innenseiten von leeren Schalenhälften geheftet. (Foto: U. König)

M. edulis wird bis zu 10 cm lang und hat eine Tropfen förmige, glatte Schale mit dunkelbrauner oder graublauer Außenhaut. Miesmuscheln ernähren sich von eingestrudelttem Plankton. Pro Stunde filtrieren ausgewachsene Tiere bis zu 2 l Wasser; unter Berücksichtigung der Trockenzeiten im Watt also 10 - 20 l täglich. Durch die Muscheln wird das gesamte Wasser des Wattenmeeres rein rechnerisch einmal wöchentlich gefiltert (vgl. WOLFF 1983). Miesmuscheln sind getrennt geschlechtlich. Die Jungmuscheln heften sich nach der planktischen Larvalphase wiederum an Miesmuscheln oder andere harte Untergründe an.

Essbare Herzmuschel *Cerastoderma edule* (Linnaeus, 1758)

Die Essbare Herzmuschel (*Cerastoderma edule*) ist die häufigste Muschel im Gezeitenbereich der Nordsee. Im Mischwatt, aber auch in Sand- und Schlickwatt ist sie besonders häufig zu finden (WOLFF 1983). *C. edule* sind an den gemäßigten Meeresküsten Europas (Atlantik, Mittelmeer, Nord-/Ostsee) verbreitet.



Abb. 6: Essbare Herzmuschel *Cerastoderma edule*. Von der Seite gesehen ist die Schale herzförmig, wie bei einigen Exemplaren zu erkennen ist.

Die Herzmuschel ist eine rundliche, ziemlich dickschalige und stark gewölbte Muschel mit etwa zwei Dutzend Rippen auf der Schale (Abb. 6). Sie kann eine Größe von 5 cm erreichen. *C. edule* lebt flach unter der Sedimentoberfläche und filtriert Plankton. Im Gezeitenbereich wird die Herzmuschel meist nur drei bis vier Jahre alt; im tieferen Wasser kann sie neun Jahre erreichen (STRASSER 2000). Herzmuscheln pflanzen sich hauptsächlich in den Monaten Mai und Juni, manchmal auch noch bis zum September, fort. Nach etwa zwei Wochen planktischer Phase siedeln sich die Larven auf dem Wattboden an (STRASSER 2000).

2.2 Aufwuchsorganismen

Auf epibenthischen Mollusken treten Organismen (Epibionten) verschiedenster Tiergruppen auf (Tab. 1). Diese Organismengruppen treten an allen europäischen Küsten als Epibionten auf. Sie siedeln dauerhaft auf Hartsubstrat (sessil) und nutzen dabei unter anderem Schalen der Weichtiere als Besiedlungsfläche (Abb. 7). Außerdem nutzen auch mobile Organismen häufig die Schalen- und Aufwuchsstrukturen. Organismen, die anderen Tieren oder Pflanzen als Besiedlungssubstrat dienen, werden Basibionten genannt.

Tab. 1: Im Wattenmeer vorkommende, sessile Epibionten; aufgelistet nach Taxa und mit Angaben ihrer Lebensweise.

Taxon	Lebensweise
Cirripedia	Frei lebende, planktische Larve; siedelt häufig auf Muschelschalen, aber auch an Hafentmolen und auf anderen künstlichen Hartsubstraten in der Gezeitenzone; fester Panzer aus Kalkplatten in verschiedener Form charakteristisch
Polychaeta („Sedentaria“)	Planktische Larve; Kalkröhren bildend oder bohrend; meist kleine Würmer (bis zu 3 cm); Nahrung wird durch Tentakel eingefangen
Bryozoa	Flache, membranöse Überzüge der Kolonien auf Hartsubstrat; teilweise auch aufrecht wachsende Kolonien
Mollusca	Selten auf Hartsubstrat siedelnd; planktische Larve; z. B. durch Drüsensekret festgeklebt oder durch Saugfuß anhaftend
Anthozoa	Mit Fußscheibe an Hartsubstrat haftend; bei schlechten Bedingungen kann aber Standort geändert werden
Ascidia	Solitäre Formen heften sich mit Haftorgan an Hartsubstrat, während Kolonie bildende Formen flächige Überzüge bilden
Porifera	Auf Hartsubstrat können flächige Krusten (Gezeitenzone) oder massige Formen (Sublitoral) ausgebildet werden
Hydrozoa	Polypenkolonien meist aufrecht
Algen	Flächig bei Krustenalgen, sonst meist nur Haftorgan auf Hartsubstrat angesetzt



Abb. 7: Pazifische Auster (*C. gigas*) mit sessilen Epibionten, vorwiegend Seepocken und Algen, und mobilen Organismen (Seestern, Miesmuscheln). (Foto: R. Wachter)

Neben auf der Schale lebenden Tieren kommen auch in der Schale bohrende Organismen wie der Polydora-Wurm *Polydora sp.* vor, der in die Kalkschale der Mollusken U-förmige Gänge bohrt (Abb. 8). So lebt er weder als direkter Aufwuchs noch als typischer Parasit.

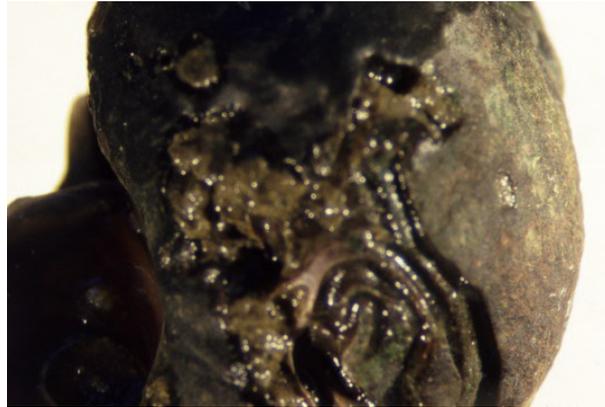


Abb. 8: *Polydora sp.* in einem *Littorina littorea*-Gehäuse. Selten sind diese Gangstrukturen von außen sichtbar.

2.3 Parasiten

Ciliata

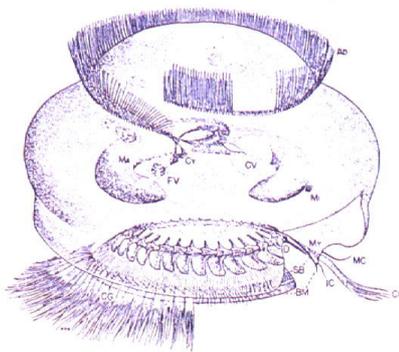


Abb. 9: Häufige Gattung der Ciliata: *Trichodina sp.*. (Zeichnung: <http://www.echigo.ne.jp/~koi/b1/b7-1.jpg>)

Eine häufig in marinen Organismen vorkommende Gattung dieser Protozoa ist *Trichodina sp.* (Ehrenberg, 1830). Diese Gattung fasst wahrscheinlich mehr als 200 Arten zusammen, von denen die meisten als Kommensalen oder Parasiten in aquatischen Invertebraten, Fischen oder Amphibien gefunden werden. Die Auswirkungen von *Trichodina sp.* in Mollusken sind noch umstritten; ihre Lebensweise wird häufig als kommensalisch, teilweise aber auch als parasitisch beschrieben.

Trichodina sp. ist kreisrund (Durchmesser maximal 100µm) mit einer starken Wölbung (umgekehrt schüsselförmig) (Abb. 9). Alle Vertreter sind charakterisiert durch die Anwesenheit von sklerotisierten Zähnchen, die zur Anheftung an den Symbionten benutzt werden. Diese Zähnchen und die Cilienringe tragen zu einer leicht zu erkennenden Form der Vertreter dieser Gattung bei (LAUCKNER 1983). Über die Vermehrung ist kaum etwas bekannt.

Turbellaria

Turbellaria (Plathelminthes) sind meist freilebend. Vertreter der Ordnungen der Rhabdocoela und der Alloecoela sind enger mit marinen Mollusken assoziiert. Alloecoela bewohnen die Mantelhöhle von Bivalvia, Rhabdocoela leben im Verdauungskanal (LAUCKNER 1983). Der Status der Gattung *Paravortex* (Wahl, 1906), die zu den Rhabdocoela gehört, wurde als „ein Mittelweg zwischen entokommensalisch und parasitisch“ (JENNINGS 1971) beschrieben. Die Auswirkungen der etwa 1 cm großen Strudelwürmer sind noch nicht aufgeklärt. Ein möglicher Vertreter der Turbellarien in Muscheln des Wattenmeeres ist *Paravortex cardii* Hallez, 1908 (Abb. 10).

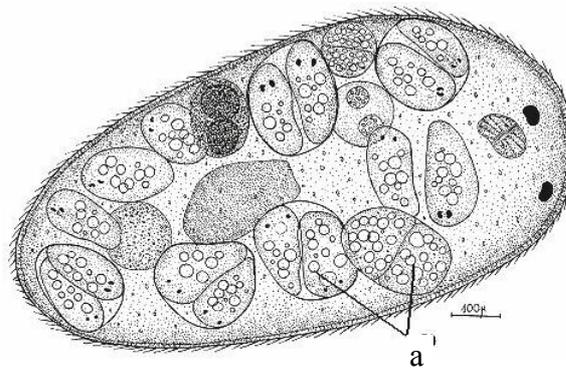


Abb. 10: Der Strudelwurm *Paravortex cardii*. Adultes Tier mit Tochterindividuen (a). (Zeichnung aus: BELOFASTOVA & DIMITRIEVA 1999)

Trematoda

Larvale Saugwürmer der Unterklasse Digenea (Plathelminthes) sind als Parasiten von Mollusken bekannt (Tab. 2). Digene Trematoden gelten als die wichtigsten, metazoischen Parasiten der Mollusken (LAUCKNER 1983). Sie nutzen Bivalvia wie auch viele Gastropoda

als ersten oder zweiten Zwischenwirt. Zwischenwirte beherbergen larvale Stadien der Trematoden. Es gibt Beispiele, bei denen eine Art die Funktion des ersten und zweiten Zwischenwirts übernimmt (s. Tab. 2: *Gymnophallus choledochus*). Der adulte Saugwurm entwickelt und reproduziert sich im Endwirt, der meist ein Vertreter der Wirbeltiere ist.

Tab. 2: Einige im Wattenmeer vorkommende Trematoden mit ihren Wirtstieren und ihre Verbreitung. ZW: Zwischenwirt. (nach HANSSON (1998))

Art	1. ZW	2. ZW	Endwirt	Verbreitung
<i>Renicola roscovita</i> (Stunkard, 1932)	<i>Littorina littorea</i>	Bivalvia wie <i>Mytilus</i> , <i>Mya</i> und <i>Cerastoderma</i>	Möwen, Eiderenten	Südl. Ostsee, Kattegatt, südl. Nordsee, Roscoff
<i>Himasthla elongata</i> (Mehlis, 1831)	<i>Littorina sp.</i>	Bivalvia wie <i>Mytilus</i> und <i>Cerastoderma</i> , selten in Polychaeten	Möwen, Eiderenten	Kattegatt, südl. Nordsee
<i>Himasthla interrupta</i> (Loos-Frank, 1967)	<i>Hydrobia sp.</i>	Bivalvia wie <i>Mytilus</i> und <i>Cerastoderma</i>	Möwen	Ostsee, Belt Sea, Wattenmeer
<i>Himasthla continua</i> (Loos-Frank, 1967)	<i>Hydrobia sp.</i>	Bivalvia wie <i>Mytilus</i> und <i>Cerastoderma</i>	Möwen	Ostsee, Belt Sea, Wattenmeer
<i>Psilostomum brevicolle</i> (Creplin, 1829)	<i>Hydrobia ulvae</i>	<i>Mytilus</i> und <i>Cerastoderma</i>	Enten, Austernfischer	Südl. Ostsee, Belt Sea, südl. Nordsee, Britische Inseln
<i>Gymnophallus choledochus</i> (Odhner, 1900)	<i>Cerastoderma edule</i>	<i>Cerastoderma edule</i> , teilweise Polychaeten	Watvögel (Limicolidae), teilweise Möwen	Wattenmeer, Britische Inseln
<i>Microphallus pygmaeus</i> (Levinsen, 1881)	einige <i>Littorina</i> -Arten	-----	Möwen, Eiderenten	Südl. Ostsee, Kattegatt, dt. Nordseeküste, Britische Inseln, Island, Nord-Norwegen
<i>Cryptocotyle lingua</i> (Creplin, 1825)	<i>Littorina sp.</i> und <i>Hydrobia sp.</i>	Fakultativ: Gobidae, Gadidae, Pleuronectidae	Seevögel, Phoca	Südl. Ostsee, Schweden, Nordsee, Nordatlantik

Im Allgemeinen durchleben digene Trematoden folgenden Zyklus (Abb. 11): Die adulten Saugwürmer (Zwitter) produzieren Eier, die mit dem Kot des Endwirts ausgeschieden

werden. Diese Eier werden dann vom 1. Zwischenwirt (ZW) aufgenommen, z.B. bei der Nahrungsaufnahme. In einigen Fällen schlüpfen aus den Eikapseln im freien Wasser Miracidien, die aktiv den 1. ZW aufsuchen. Im 1. ZW entwickeln sich Sporocysten oder Redien, in denen eine ungeschlechtliche Vermehrung stattfindet, aus der meist frei bewegliche Cercarien hervorgehen. Diese verlassen häufig den 1. ZW und dringen aktiv in den 2. ZW ein. Dort encystieren sie sich zu Metacercarien und warten in diesem Dauerstadium darauf, mit dem Wirtstier vom Endwirt aufgenommen zu werden. Im Endwirt wird die Cystenhülle verdaut und die adulten Trematoden suchen aktiv spezifische Organe auf. Häufig ist die Wahl des 1. ZW sehr spezifisch. Die Spezifität der Trematoden nimmt aber für den 2. ZW und den Endwirt meist ab, so dass durch ein breites Wirtsspektrum die Vollendung des Lebenszyklus sichergestellt wird (z.B. in ZANDER 1998).

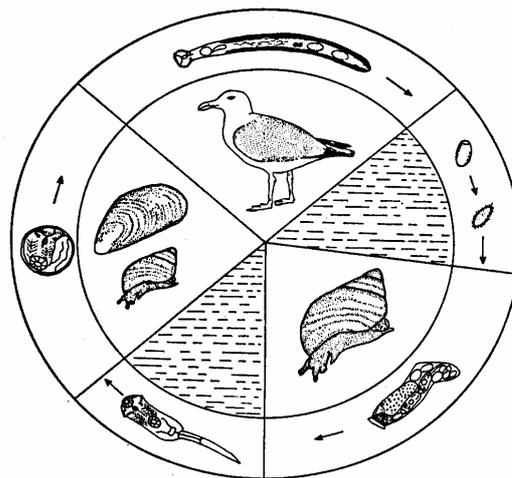


Abb. 11: Beispielhaft ist hier der Lebenszyklus von *Himasthla elongata* dargestellt. (Zeichnung aus: WERDING 1969)

Copepoda

Der rötlich gefärbte, wurmförmige Copepode *Mytilicola intestinalis* (Steuer, 1902) ist in Magen und Darm von Muscheln zu finden (Abb. 12). Ihr Vorkommen ist nur von europäischen Gewässern bekannt. Bisher sind sie als Symbionten der Europäischen Auster *Ostrea edulis*, von Miesmuscheln, Venusmuscheln und Herzmuscheln dokumentiert worden.

Die weiblichen Tiere können bis zu 8 mm lang werden, männliche sind kleiner. Juvenile *M. intestinalis* sind noch ungefärbt. Zur Verbreitung werden die Nauplius-Larven aus den

Eisäcken der Weibchen (Abb. 12) in den Ausstromsiphon freigesetzt und ins freie Wasser getrieben (DAVEY & GEE 1988). Die Copepoden (Crustacea) hängen sich zur Nahrungsaufnahme wahrscheinlich mit ihren hakenförmigen Fortsätzen an die Darmwand. So kann *M. intestinalis* Gewebeschäden verursachen und die Muschel durch den steten Abzug von Nahrung vor allem in Stresssituationen schädigen (MOORE ET AL. 1978, BOWER ET AL. 2001).

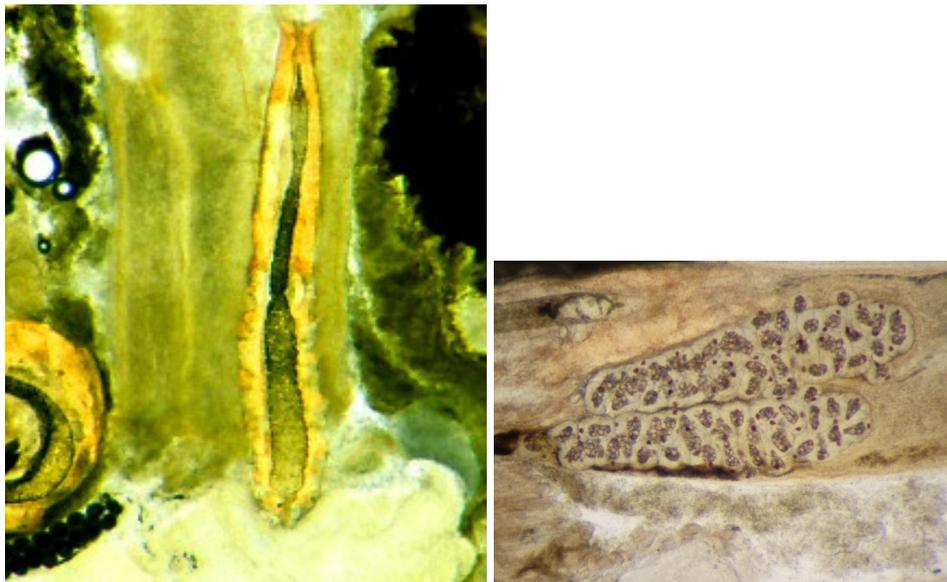


Abb. 12: Links: Der wurmförmige Copepode *Mytilicola intestinalis* (männlich) im Darm von *Mytilus edulis* (das Kopfende ist unten). Rechts: Nauplienstadien in den Eisäcken der Weibchen kurz vor dem Entlassen ins freie Wasser.

3 Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen der vorliegenden Arbeit wurden im Wattenmeer der Insel Sylt durchgeführt. Dabei wurde ein Gebiet im nördlichen Lister Tidebecken (Sylt-Rømø-Bucht) und eine im südlichen Hörnumer Tidebecken (Sylt-Amrum-Föhr-Bucht) für die Probennahmen gewählt. Die zwei Tidebecken werden durch den 1927 fertig gestellten Hindenburgdamm voneinander getrennt (Abb. 13).

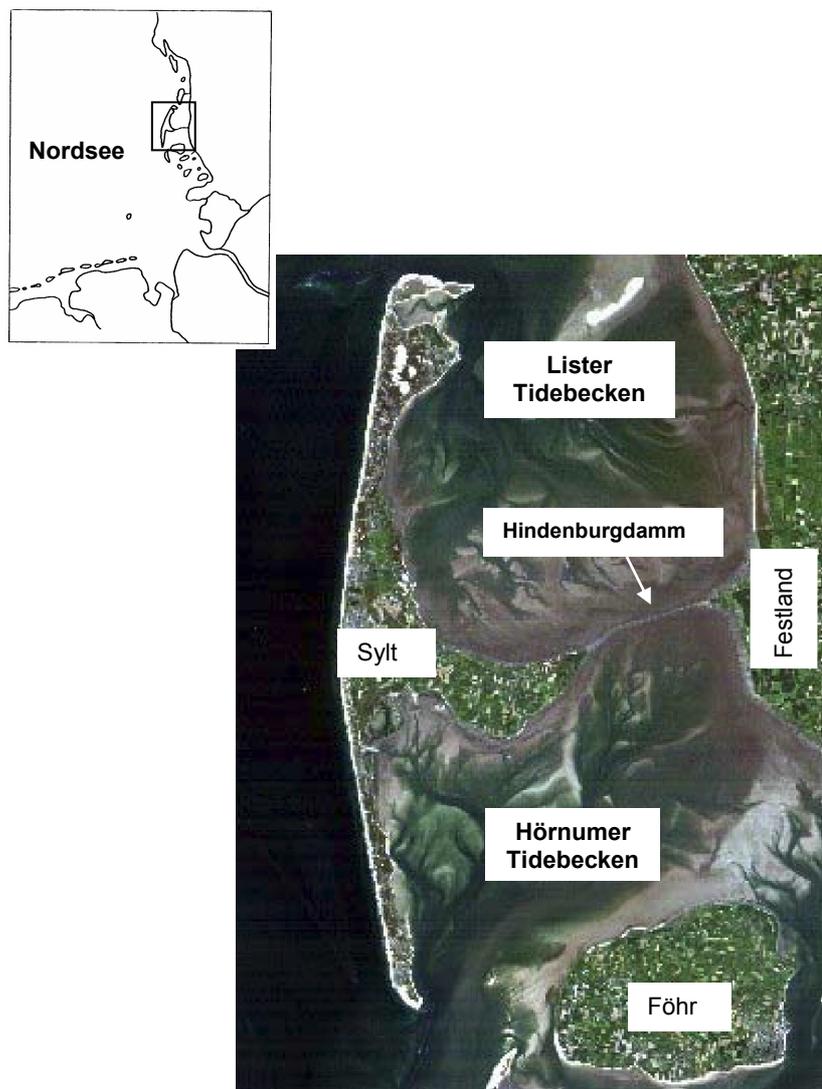


Abb. 13: Satellitenfoto des Untersuchungsgebiets und seine Lage in der Nordsee (kleine Karte).

Von der Gesamtfläche des Sylter Wattgebiets mit 93,1 km² (eulitorale Fläche) gehören 79% zum Sandwatt. Dort machen der Wattwurm *Arenicola marina* und die Herzmuschel *Cerastoderma edule* fast drei Viertel der tierischen Biomasse aus. Hartsubstrate finden sich in

Form von Miesmuschelbänken (*Mytilus edulis*) und Schillfeldern und als Hafenanlagen und Buhnen. Miesmuschelbänke belegen 2,6% der eulitoralen Fläche des Sylter Wattenmeers. Größere Bestände an Miesmuscheln befinden sich im flachen Sublitoral, in das die eulitoralen Muschelbänke zum Teil auslaufen (LACKSCHEWITZ ET AL. 2002). Die restlichen Flächen werden durch Schlick- oder Mischwatt gebildet. Felsküste ist nicht vorhanden.

Der Tidenrhythmus im Sylter Wattenmeer ist halbtägig und der mittlere Tidenhub liegt bei etwa 2 m. Winde können die jeweiligen Wasserstände beeinflussen. Bei östlichen Starkwindlagen, die vor allem im Winter auftreten, können weite Bereiche des flachen Sublitorals zeitweilig frei fallen. Der Salzgehalt des Wasserkörpers schwankt zwischen 30 und 32 psu. Die mittlere Temperatur des Wassers liegt im Sommer bei 14 °C, ihr Wintermittel bei 5 °C. Die Lufttemperatur überschreitet im Mittel an 5 Tagen des Sommers 25 °C, im Winter fällt sie durchschnittlich an 45 Tagen unter den Gefrierpunkt, wobei sie an 18 Tagen ganztägig darunter bleibt. Diese und weitere Informationen zur Geologie, Hydrografie und Ökologie der Sylt-Rømø-Bucht finden sich in GÄTJE & REISE (1998). Weitere hydrografische Daten für das Hörnumtief sind in den Datenbanken der GKSS zu finden (Onken, pers. Mitt.).

3.1 Lister Tidebecken

Das Lister Tidebecken liegt wird durch die deutsche Insel Sylt, die dänische Insel Rømø und das Festland eingegrenzt. Es ist mit 407 km² eines der größten Tidebecken des Wattenmeeres. Die einzige Verbindung zur Nordsee ist das 2,8 km breite Lister Tief, das sich im Innern der Wattenmeerbucht in die drei Rinnen Rømø Dyb, Hojer Dyb und Lister Ley verzweigt. In diesen finden sämtliche Strömungs- und Transportprozesse statt. Im Lister Tief erreicht der Gezeitenstrom maximale Strömungsgeschwindigkeiten von ca. 1,3 m/s. In den drei Hauptrinnen liegt die Strömungsgeschwindigkeit bei etwa 0,6 m/s und auf den Wattflächen bei etwa 0,1 m/s. Ein Drittel der Fläche der Sylt-Rømø-Bucht entfällt auf das Eulitoral, zwei Drittel auf das Sublitoral. Die Wattfläche (Eulitoral) nimmt eine Fläche von 38,7 km² ein (LACKSCHEWITZ ET AL. 2002). 72% des Eulitorals bestehen aus Sandwatt, 25% aus Mischwatt und 3% aus Schlickwatt.

Die beprobte Muschelbank liegt südöstlich vom Ellenbogen im Gebiet des Lister Königshafens und ist vom Strand aus leicht zugänglich (Abb. 14). Die Miesmuscheln (*M. edulis*) bilden hier mit 1474 Individuen/m² eine kompakte Struktur mit einer Flächendeckung

von über 90% auf 4,92 ha (Nehls, pers. Mitt.). Auch die Pazifische Auster (*Crassostrea gigas*) war mit 392 Individuen/m² sehr stark vertreten (Diederich, pers. Mitt.). Pantoffelschnecken (*Crepidula fornicata*) und Strandschnecken (*Littorina littorea*) waren ebenfalls häufig zu finden (82 Individuen/m² bzw. 440 Individuen/m²) (Görlitz, pers. Mitt.). Zur Probennahme auf der Sandwattfläche wurde eine Fläche östlich von List Süd gewählt. Diese ist einer künstlichen Uferbefestigung vorgelagert. Dort waren im weicheren Sand Schwertmuscheln (*Ensis americanus*) und Herzmuscheln (*Cerastoderma edule*) zu finden. Quantitative Daten für die Muscheldichten lagen nicht vor.



Abb. 14: Muschelbank (Ellenbogenbank) im nördlichen List-Tidebecken. Zu erkennen ist die kompakte Struktur der Muschelansammlung.

3.2 Hörnumer Tidebecken

Das Wattenmeergebiet des Hörnumer Tidebeckens südlich des Hindenburgdamms ist mit einer Fläche von 290,2 km² das drittgrößte Tidebecken Schleswig-Holsteins. Nach Süden schließt es über die Wattrücken zwischen den Inseln Amrum und Föhr sowie zwischen Föhr und Festland an ein benachbartes Tidebecken an. Das Becken gliedert sich in drei Teile: ein im Nordosten gelegener Bereich, der stark durch den Wasseraustausch mit dem südlich benachbarten Tidebecken geprägt ist, ein weiteres im Nordwesten, welches das Sylter Rückseitenwatt umfasst, und einen tiefen Mündungsbereich, der überwiegend durch den sehr breiten Priel gebildet wird (SPIEGEL 1997). Die Strömungsgeschwindigkeiten erreichen hier maximale Werte von 0,6 m/s (Onken, pers. Mitt.). Die Wattfläche (Eulitoral) im Bereich

südlich des Hindenburgdamms umfasst 54,5 km². Der Gezeitenbereich bei Puan Klent und Rantum wird von besiedlungsarmem Sandwatt dominiert. Die Miesmuschelbänke im Gezeitenbereich von Südsylt sind auf den küstennahen Platen im Westwindlee-Bereich konzentriert (HERTLEIN 1997). Die Gesamtfläche der Miesmuschelbänke ist hier wesentlich geringer als im nördlichen Sylter Wattenmeer (LACKSCHEWITZ ET AL. 2002).

Nördlich des Hörnumer Hafens befindet sich eine Miesmuschelbank, bei Puan Klent, im Eulitoral des Sylter Rückseitenwatts, die beprobt wurde. Die Muschelbank ist 0,87 ha groß und mit einer Bedeckung von 38% (Nehls, pers. Mitt.) nicht so kompakt wie die im Norden gelegene (Abb. 15). Sie liegt 800 Meter vom Salzwiesen-Ufer entfernt nahe der Niedrigwasserlinie. Hier waren Pazifische Austern in geringen Abundanzen, im Mittel etwa zwei Individuen/m², vertreten (Diederich, pers. Mitt.). Pantoffelschnecken und Strandschnecken waren durch die vorhandenen Gezeitentümpel und erhöhten Bewuchs durch Braunalgen der Gattung *Fucus* häufig zu finden (90 Individuen/m² bzw. 347 Individuen/m²) (Görlitz, pers. Mitt.). Die beprobte Sandwattfläche befindet sich nordöstlich vom Hörnumer Nehrungshaken, etwa 500 m südlich von der Muschelbank. Herzmuscheln und Schwertmuscheln kamen sowohl in weichem Sand als auch in schillhaltigen Sandflächen relativ häufig vor. Absolute Zahlen zur Muscheldichte lagen jedoch nicht vor.



Abb. 15: Muschelbank (Puan Klent) im südlichen Hörnumtief. Diese Bank zeigt eine lockere Struktur.

4 Material und Methoden

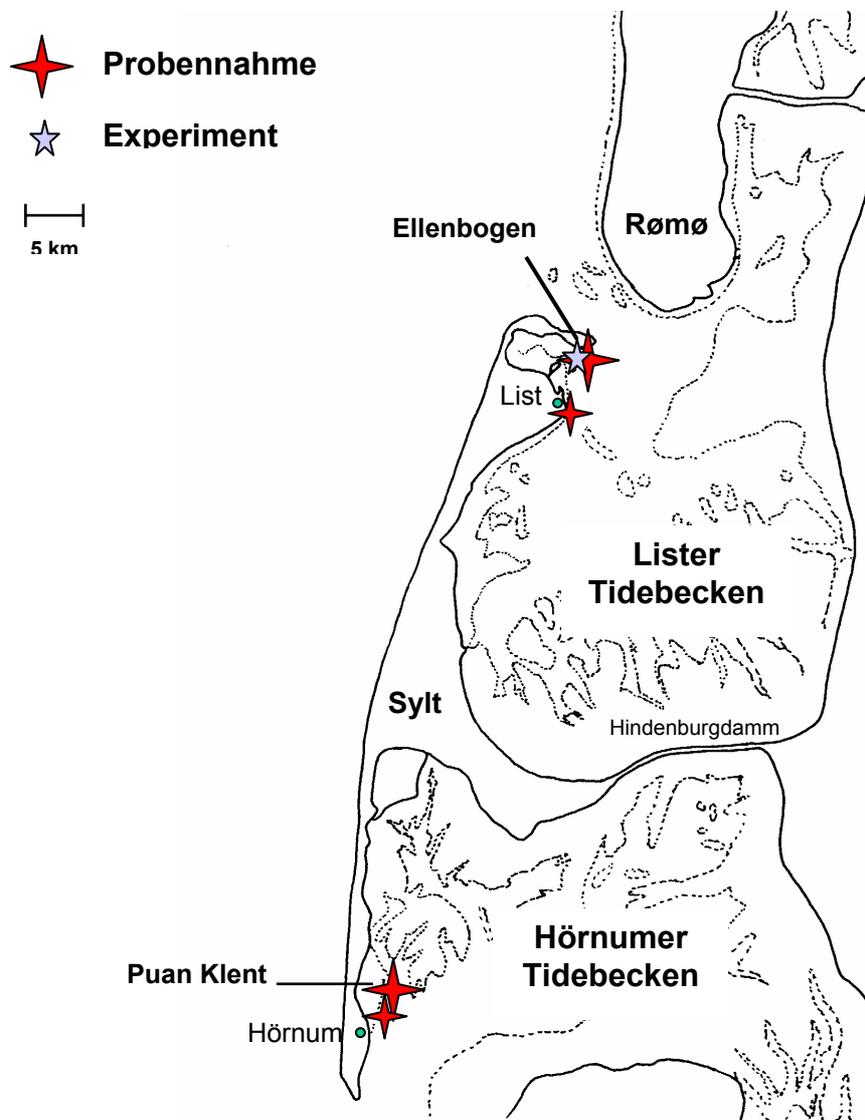
Im Rahmen dieser Diplomarbeit wurden drei eingeschleppte und drei einheimische Mollusken-Arten des Sylter Wattgebiets auf Schalenbewuchs und Parasiten untersucht. Amerikanische Pantoffelschnecken (*Crepidula fornicata*) und Strandschnecken (*Littorina littorea*) sowie Pazifische Austern (*Crassostrea gigas*) und einheimische Miesmuscheln (*Mytilus edulis*) wurden auf Muschelbänken in der Nähe der Niedrigwasserlinie gesammelt. Auf den Sandwattflächen wurden heimische Herzmuscheln (*Cerastoderma edule*) aus dem Sediment geharkt, während Amerikanische Schwertmuscheln (*Ensis americanus*) mit einer Forke ausgegraben wurden. Die Probenstellen lagen im Eulitoral der zwei Tidebecken Sylts (siehe Kapitel 3). Im Norden wurde eine Muschelbank am Ellenbogen und eine Sandwattfläche östlich von List beprobt, im Süden eine Muschelbank bei Puan Klent und eine Sandwattfläche nordöstlich des Hörnummer Nehrungshakens (Abb. 16). Die zu untersuchenden Tiere wurden als Artenpaare (eingeschleppt – einheimisch) im gleichen Areal und zu gleicher Zeit bei Niedrigwasser gesammelt. Die jeweiligen Parallelproben wurden nacheinander von Juni bis Oktober 2003 genommen (Tab. 3).

Für die Untersuchungen wurden Schnecken und Muscheln mit einem Mindestalter von zwei Jahren ausgewählt. Es wurde möglichst die mittlere Größenklasse beprobt, was bei *Crepidula fornicata* einem Längenspektrum von 20-43 mm, bei *L. littorea* 17-26 mm, bei *Crassostrea gigas* 74-158 mm, bei *M. edulis* 46-77mm, bei *E. americanus* 74-162 mm und bei *Cerastoderma edule* 26-47 mm entsprach. Zur Bestimmung der Länge der Mollusken wurde die maximale Ausdehnung der Schale mit einer Schieblehre (Genauigkeit: 0,1 mm) gemessen. Die maximale Ausdehnung der Schale war bei Muscheln die Vorne-Hinten-Achse und bei Schnecken die Höhe.

Die Tiere wurden möglichst sofort nach der Probennahme bearbeitet. Die Hälterung für maximal 14 Tage fand in Aquarien mit Meerwasserdurchfluss statt.

Tab. 3: Übersicht über Zeitpunkte und Probengrößen der verschiedenen Probennahmen.

Artenpaare	List		Hörnum	
	Datum	Probengröße n	Datum	Probengröße n
<i>Crepidula fornicata</i> <i>Littorina littorea</i>	12.06.2003	54	13.10.2003	54
		54		54
<i>Crassostrea gigas</i> <i>Mytilus edulis</i>	26.6.2003	54	13.8.2003	49
		54		54
<i>Ensis americanus</i> <i>Cerastoderma edule</i>	14.7.2003	40	14.9.2003	39
		40		39

**Abb. 16:** Position der Stelle für das Wachstumsexperiment (Stern-5strahlig) und der Probennahmestellen (Stern-4strahlig) für diese Untersuchung. Der große Stern markiert die probierte Muschelbank, der etwas kleinere das Sandwatt.

4.1 Schalenbewuchs

Der Aufwuchs der vier epibenthischen Arten *Crepidula fornicata*, *Littorina littorea*, *Crassostrea gigas* und *Mytilus edulis* wurde qualitativ und quantitativ bestimmt. In einem Freilandexperiment wurde zusätzlich der Einfluss von Schalenbewuchs auf das Wachstum der eingeschleppten Basibionten untersucht.

Deskriptive Untersuchungen

Die durch einzelne Taxa der Epibionten bewachsene Fläche wurde geschätzt und als prozentualer Bedeckungsgrad angegeben. Zu den quantitativ aufgenommenen Taxa gehörten: Cirripedia, Polychaeta, Bivalvia, Gastropoda, Bryozoa, Anthozoa, Porifera und Algen. Zur Angabe des Bedeckungsgrads wurde die Fläche von 10-100% in Zehnerschritten, darunter als 5% und 1% aufgenommen. Zusätzlich wurde, soweit möglich, eine Artbestimmung durchgeführt, um qualitative Angaben der Artenvielfalt machen zu können (Bestimmung nach HAYWARD & RYLAND (1995)).

Der Befall der Mollusken mit *Polydora sp.* konnte nicht als Bedeckungsgrad dargestellt werden, da dieser Vielborster in der Schale des Wirtstieres Gänge bohrt (siehe 2.2, Abb. 8) und im Normalfall nur die Enden der Gänge von außen sichtbar sind. Notiert wurde aber, ob ein Befall vorlag oder nicht.

Bewegliche, nicht dauerhaft anhaftende Tiere wie junge Crustacea (z.B. *Carcinus maenas*), Strandschnecken (*L. littorea*) und errante Polychaeten (z.B. *Harmothoe sp.* und *Nereis sp.*), die den Aufwuchs als Schutz oder Nahrungsquelle nutzten, wurden nicht in der Untersuchung berücksichtigt. Auch sekundäre Epibionten wurden von der Bestimmung des Bedeckungsgrades ausgeschlossen.

Wachstumsexperiment mit künstlicher Epifauna

Neben der deskriptiven Bestimmung des Schalenbewuchses wurden in einem Freilandversuch die Auswirkungen von Epifauna auf das Wachstum von eingeschleppten Arten untersucht.

Dafür wurden je 60 *Crepidula fornicata*- und *Crassostrea gigas*-Exemplare mit Größen von 10-20 mm bzw. 25-40 mm im Juli auf der Ellenbogen-Muschelbank gesammelt. Die

Individuen von *Crepidula fornicata* saßen auf größeren Pantoffelschnecken, die wiederum auf Miesmuscheln hafteten. Da Individuen beider Arten in dem gewählten Größenspektrum zu dem Zeitpunkt der Untersuchung wenig natürlichen Aufwuchs zeigten, wurden für das Wachstumsexperiment je 30 unbewachsene Schnecken bzw. Muscheln als Kontrollen verwendet, während den anderen je 30 Versuchstieren künstliche Seepocken aufgesetzt wurden (vgl. ENDERLEIN 2000). Diese künstlichen Seepocken wurden aus Zweikomponenten-Kleber (A-788 Splash Zone Component, Z-Spar, Los Angeles) geformt. Sie hatten nach dem Aushärten ein Gewicht von etwa 0,7 g für *Crepidula fornicata* und etwa 1,5 g für *Crassostrea gigas*, was ungefähr dem Gewicht von Seepocken entspricht (vgl. BUSCHBAUM & SAIER 2001). Da die Schalenfläche von *Crepidula fornicata* und *Crassostrea gigas* unterschiedlich groß waren, hatten die Kleber-Seepocken bei einem Bedeckungsgrad von 80% nicht das gleiche Gewicht. Für *C. gigas* wurde nur eine Schalenhälfte mit 80%iger Bedeckung beklebt, so dass sich hier ein Gesamt-Bedeckungsgrad von 40% ergab.

Es wurde jeweils eine einzelne Auster bzw. eine Miesmuschel mit zwei darauf befindlichen Pantoffelschnecken in eine Tasche gelegt. Dabei dienten die Miesmuschel sowie die direkt aufsitzende Pantoffelschnecke nur als "Unterlage" für die untersuchte, oberste Pantoffelschnecke. Die Taschen mit einer Größe von 16 cm x 17 cm (Innenmaße) wurden aus Polyethylen-Maschendraht mit einer Weite von 10 mm gefertigt und mit Hilfe von Kabelbindern verschlossen. Insgesamt wurden so für *Crepidula fornicata* und *Crassostrea gigas* je 60 besetzte Taschen im flachen Sublitoral der Ellenbogen-Muschelbank (Abb. 16), ca. 30 cm unter der mittleren Niedrigwasserlinie, platziert und mit Moniereisen fixiert. Die Verteilung der Taschen geschah zufällig auf einer Fläche von 5 x 6 m². Das Wachstumsexperiment wurde Anfang August begonnen und nach 90 Tagen ausgewertet.

Die Länge von *Crassostrea gigas* und *Crepidula fornicata* wurde mit Hilfe einer Schieblehre vor und nach dem Versuch auf 0,1 mm genau gemessen. Für *Crassostrea gigas* wurde zusätzlich die Breite als Senkrechte zur Vorne-Hinten-Achse gemessen. Der Zuwachs wurde als Differenz der Messungen vor und nach dem Freilandversuch berechnet und für die Wachstumsrate auf Mikrometer pro Tag ($\mu\text{m}/\text{d}$) umgerechnet.

4.2 Parasitenbefall

Deskriptive Untersuchungen

Nach der Untersuchung des Schalenbewuchses wurden die vier epibenthischen Mollusken sowie die zwei Muschelarten aus dem Sandwattgebiet lebend auf Parasitenbefall untersucht. Bei den Schnecken wurde das Vorkommen von Redien bzw. Sporocysten im Gewebe durch Sezieren in einer Petrischale unter einem Binokular mit Auflicht und Durchlicht qualitativ festgehalten. Das Vorhandensein von Metacercarien wurde ebenfalls qualitativ dokumentiert. Das Muschelgewebe wurde mit Skalpell und Pinzette präpariert und mit Hilfe von zwei Glasplatten (Kompressorien, Abb. 17) unter einem Binokular mit Durchlicht (Vergrößerung: 6,5- bis 40fach) untersucht. Die Parasiten wurden bestimmt und die Anzahl je Parasitenart quantitativ festgehalten. Zur Identifizierung der Parasitenart wurde zum Teil ein Mikroskop verwendet. Die Bestimmung erfolgte nach WERDING (1969) und LAUCKNER (1983).

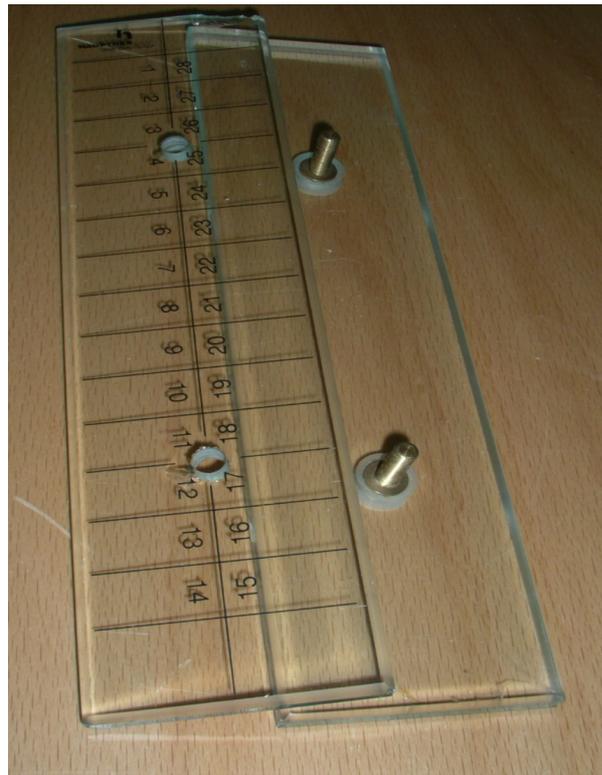


Abb. 17: Foto eines Kompressoriums. Das Gewebe wird zwischen die beiden Glasplatten gelegt.

Experiment zur Ermittlung der Infektionsrate von *Renicola roscovita*

Um den Infektionserfolg des häufig auftretenden Trematoden *Renicola roscovita* bei *Mytilus edulis* und *Crassostrea gigas* zu untersuchen, wurde ein Laborexperiment durchgeführt.

Auf der Ellenbogen-Miesmuschelbank wurden dafür 45 junge *C. gigas* mit einer Größe von 35 bis 50 mm beprobt, von denen 30 Exemplare vor dem Experiment auf natürlichen Befall durch Parasiten untersucht wurden. Miesmuscheln ohne natürlichen Trematodenbefall konnten von einer Seetonne des Lister Ley isoliert werden. Sie waren zwischen 35 und 45 mm lang. Die Cercarien von *R. roscovita* für die Untersuchung stammten aus infizierten *Littorina littorea*, die von einer Muschelbank nördlich des Lister Hafens gesammelt wurden. Die Schnecken wurden in 21°C warmem Wasser gehältert und unter Licht zur Abgabe von Cercarien gebracht. Diese wurden für das Experiment innerhalb von 60 Minuten nach der Freisetzung abgezählt.

In 15 parallelen Ansätzen wurden je 30 Cercarien zu den Muscheln dazugegeben, die einzeln in Glasbecher (Schott Duran®, Mainz) mit 95 mm Durchmesser in 100 ml 21°C warmem Meerwasser lagen. Die Ansätze wurden 12 Stunden bei ständiger Beleuchtung inkubiert. Danach wurde das Wasser auf verbleibende Cercarien überprüft und gegen neues Meerwasser ausgetauscht, um weitere Infektionen zu verhindern. Nach 12 h Encystierungszeit wurden die Muscheln seziiert und auf Metacercarien von *R. roscovita* untersucht.

Durch den Ansatz mit abgezählten Cercarien konnte nach dem Experiment der Infektionserfolg für jede Muschel bestimmt werden, indem die encystierten Metacercarien zu den eingesetzten Cercarien ins Verhältnis gesetzt wurden. Diese Zahl wird als Infektionsrate bezeichnet.

Infektionsexperiment mit *Crepidula fornicata*

Sowohl Daten aus der Literatur als auch eigene Beobachtungen geben keine Hinweise auf Parasitierung mit Trematoden für *Crepidula fornicata* unter natürlichen Bedingungen. In einem Laborversuch mit dem Trematoden *Renicola roscovita* sollte geklärt werden, ob dieser Parasit sich grundsätzlich nicht in der Schnecke encystieren kann.

Ein Ansatz mit abgezählten Cercarien wurde nicht gewählt, da aufgrund der nicht infizierten Exemplare aus dem natürlichen Habitat keine Infektion erwartet wurde (vgl. CONN & CONN 1995). Daher wurde hier zu jeder der 15 *C. fornicata*-Schnecken eine Cercarien-ausschüttende Strandschnecke (*Littorina littorea*) dazugesetzt und deren Cercarienentlass während der Inkubationszeit überprüft. Die hohe Anzahl an Cercarien durch die stetige Freisetzung aus *L. littorea* ließ einen erhöhten Infektionserfolg vermuten. Die Inkubations- und die darauffolgende Encystierungszeit betrug jeweils 24 Stunden, um einerseits die Pantoffelschnecken lange den infizierenden Cercarien auszusetzen und andererseits das encystierte Trematodenstadium im Gewebe gut erkennen zu können. Nach 48 h wurden die Pantoffelschnecken wie die Muscheln mit Hilfe der Kompressorien (Abb. 17) auf Metacercarien untersucht.

4.3 Auswertung

Die ermittelten Daten für den Schalenbewuchs und die Parasitierung wurden meist als Prävalenz und gemittelter Bedeckungsgrad oder Intensität angegeben (Begriffe nach BUSH ET AL. (1997): Tab. 4).

Tab. 4: Definition der verwendeten Begriffe. Die Gesamtprobengröße n bezeichnet die Anzahl der untersuchten Individuen.

Begriff	Definition
Prävalenz	bewachsene bzw. infizierte Exemplare/ Gesamtprobengröße n [%]
Gemittelter Bedeckungsgrad	Mittelwert (mit Organismen bewachsenen Fläche/ Schalen-Gesamtfläche eines Individuums) [%]
Gemittelte Intensität	Mittelwert (Anzahl der Parasiten/ infizierte Wirtstiere) [Par/ inf. Ind.]

Die statistische Auswertung erfolgte mit dem Programm „STATISTICA“ der Firma StatSoft®. Für den Vergleich von Prävalenzen wurde der nicht-parametrische „Chi-Quadrat/ 2x2- Tafel- Test“ angewendet. Für die Auswertung des Wachstumsexperiments sowie des Bedeckungsgrades von Auswuchs und der Intensität von Parasiten wurde der t-Test verwendet. Es wurde eine Winkel- oder eine logarithmische Transformation der Daten durchgeführt, um die Varianzhomogenität zu verbessern. Die Normalverteilung der Daten war nicht immer gegeben, jedoch sind Aussagen trotz Abweichungen von den allgemeinen Testvoraussetzungen bei hohen Individuenzahlen nach UNDERWOOD (1997) möglich.

5 Ergebnisse

5.1 Schalenbewuchs auf epibenthischen Mollusken

Auf den vier epibenthischen Mollusken, *Crepidula fornicata* und *Littorina littorea* sowie *Crassostrea gigas* und *Mytilus edulis*, wurden die Aufwuchsorganismen identifiziert und quantifiziert. Die Ergebnisse dieser Untersuchung werden zunächst für das gesamte Sylter Wattgebiet ausgewertet. Für eine häufige Organismengruppe ist die Auswertung zudem mit Auftrennung der zwei Probenorte dargestellt worden. Weitere Daten finden sich im Anhang (Tab. A1). Anschließend werden die Ergebnisse des experimentellen Teils dargestellt.

Diversität, Prävalenz und Bedeckungsgrad

Diversität

Die Untersuchung des Schalenbewuchses ergab eine Vielfalt von 16 Arten aus zehn Hauptgruppen: Cirripedia, Polychaeta, Bryozoa, Bivalvia (hier nur *Crassostrea gigas*), Gastropoda (hier nur *Crepidula fornicata*), Anthozoa, Ascidia, Porifera, Hydrozoa und Algen (Tab. 5).

Die Hydrozoe *Obelia sp.* wurde nur einmal bei *Littorina littorea* beobachtet. Diese Art ist leicht zu übersehen und wurde daher bei der weiteren Darstellung der Ergebnisse ausgenommen. Die zwei einheimischen Seepocken-Arten *Balanus crenatus* und *Semibalanus balanoides* sowie die eingeschleppte Australische Seepocke *Elminius modestus* wurden auf allen untersuchten Basibionten gefunden. Auch die Alge *Ralfsia verrucosa*, Austern (*Crassostrea gigas*), Bryozoen und *Polydora sp.* kamen auf allen Arten vor. *Crepidula fornicata* und Anthozoen waren auf *L. littorea* nicht zu dokumentieren. Schwämme und Seescheiden waren nur auf Muscheln zu finden. Die Summe der identifizierten Aufwuchsarten war für die eingeschleppten Basibionten leicht höher als für die einheimischen Schnecken und Muscheln (Abb. 18).

Tab. 5: Prävalenz (%) der gefundenen Epibionten auf *Littorina littorea* (n = 108), *Crepidula fornicata* (n = 108), *Mytilus edulis* (n = 107) und *Crassostrea gigas* (n = 103). Für die Hydrozoe *Obelia* sp. wurden keine quantitativen Daten erhoben.

	Artnamen (wenn bestimmt)	<i>Littorina littorea</i>	<i>Crepidula fornicata</i>	<i>Mytilus edulis</i>	<i>Crassostrea gigas</i>
Cirripedia	<i>Balanus crenatus</i>	84,3	58,3	100,0	100,0
	<i>Semibalanus balanoides</i>				
	<i>Elminius modestus</i>				
Polychaeta	<i>Polydora</i> sp.	33,4	4,7	5,6	89,8
	<i>Pomatocerus triqueter</i>	---	---	---	0,9
Bryozoa		0,9	3,7	43,9	28,2
Bivalvia	<i>Crassostrea gigas</i>	4,6	3,7	10,3	12,6
Gastropoda	<i>Crepidula fornicata</i>	---	82,4	15,0	9,7
Anthozoa		---	3,7	34,6	40,8
Ascidia	<i>Aplidium nordmannii</i>	---	---	3,7	18,5
	<i>Styela clava</i>	---	---	---	0,9
Porifera	<i>Halichondria panicea</i>	---	---	0,9	3,0
	<i>Scypha ciliata</i>	---	---	---	0,9
Hydrozoa	<i>Obelia</i> sp.	x	---	---	---
Algen	<i>Ralfsia verrucosa</i>	40,7	61,1	17,8	27,2
	<i>Anthitamnion plumula</i>	---	---	0,9	---

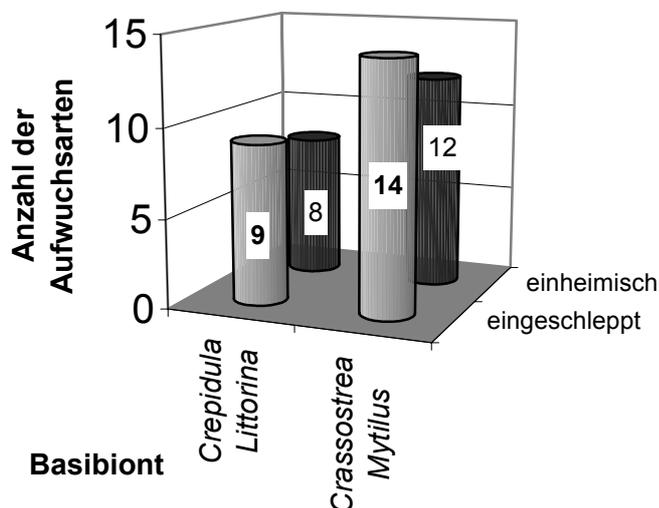


Abb. 18: Vergleich der Anzahl der Aufwuchsarten (bzw. Gattungen) für die eingeschleppten (grau) und einheimischen (schwarz) Mollusken. (Anzahl: s. Tab. 5). (n *Crepidula* = 108; n *Littorina* = 108; n *Crassostrea* = 103; n *Mytilus* = 107). Die Basibionten werden hier, wie auch in den folgenden Abbildungen, mit ihrem Gattungsnamen abgekürzt: *Crepidula*: *Crepidula fornicata*; *Littorina*: *Littorina littorea*; *Crassostrea*: *Crassostrea gigas*; *Mytilus*: *Mytilus edulis*.

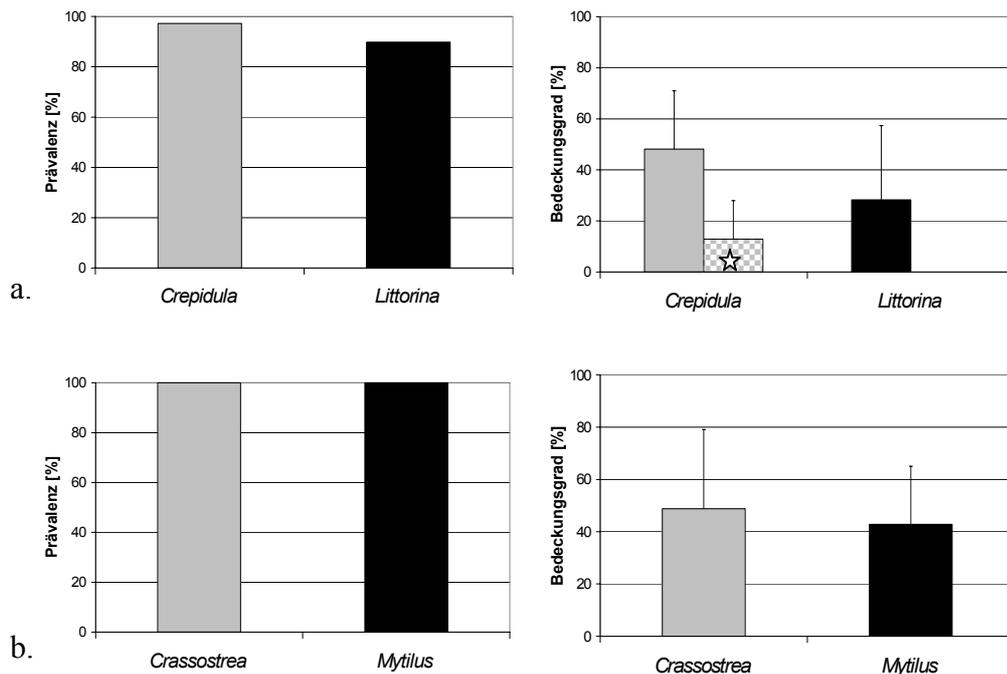


Abb. 19: Prävalenz (%) und mittlerer Bedeckungsgrad (%) mit Standardabweichung der gesamten Aufwuchsgemeinschaft **a.** auf den Schnecken (je Art: $n = 108$) und **b.** auf den Muscheln ($n_{Crassostrea} = 103$; $n_{Mytilus} = 107$). Der zweite Balken (☆) in (a. – Bedeckungsgrad) für *Crepidula fornicata* stellt die Aufwuchsgemeinschaft ohne den Selbstbesiedler *C. fornicata* dar.

Prävalenz und Bedeckungsgrad der Schnecken

Die Prävalenz des Gesamtbewuchses für *Crepidula fornicata* und *Littorina littorea* zeigte leichte signifikante Unterschiede (Chi-Quadrat/ 2x2- Tafel- Test; $p < 0,05$). Auch die gemittelten Bedeckungsgrade waren signifikant unterschiedlich (t-Test; $p < 0,001$) (Abb. 19 a.). Die bedeckte Schalenfläche bei *C. fornicata* kann in zwei Weisen dargestellt werden, je nachdem ob man den „Selbstbewuchs“ durch die charakteristische Kettenbildung in die Berechnung des Bedeckungsgrads ein- oder ausschließt (Abb. 19 a.: zwei Säulen für *C. fornicata*). Für die weitere Auswertung wird die Selbstbesiedlung mitgerechnet, auch wenn der Gesamtbewuchs ohne *C. fornicata* wesentlich geringer als der von *L. littorea* ist (t-Test; $p < 0,001$), da sie einen typischen Aufwuchs darstellt. Auf beiden Schneckenarten *C. fornicata* und *L. littorea* waren Cirripedia (Seepocken) und Algen, meist vertreten durch *Ralfsia verrucosa*, der dominierende Aufwuchs (Abb. 20 a.). Dabei ergab sich für *C. fornicata*, dass beide Aufwuchsorganismen auf etwa 60% der Schnecken zu finden war. Die Seepocken kamen bei *L. littorea* auf über 80% der Schnecken vor, die Algen jedoch nur bei 40,7%. Auch wenn die Braunalge *R. verrucosa* auf Pantoffelschnecken häufiger als auf den Strandschnecken gefunden wurde, zeigte sie doch nur einen maximalen Bedeckungsgrad von

20%, während bei *L. littorea* in einzelnen Fällen bis zu 90% des Gehäuses bedeckt waren. Der gemittelte Bedeckungsgrad der Seepocken ist bei *L. littorea* mit $11,7\% \pm 16,6\%$ signifikant größer als bei *C. fornicata* ($7,7\% \pm 11,8\%$) (t-Test; $p < 0,05$). Aufwuchs von *C. fornicata* war bei *L. littorea* nicht zu beobachten, während Eigenbewuchs aufgrund ihrer Lebensweise bei *C. fornicata* sehr häufig (82,4%) vorkam. Der schalenbohrende Polychaet *Polydora sp.* war in der einheimischen Strandschnecke *L. littorea* sieben Mal häufiger zu finden als in *C. fornicata*. Mit 4,7% Prävalenz kamen die Bohrlöcher und Gänge in *C. fornicata* eher selten vor. Dagegen zeigte ein Drittel der Strandschnecken mit einer Größe über 17 mm *Polydora*-Befall (Abb. 19 a.). Anthozoa, zum Beispiel die Seenelke *Metridium senile*, hatten sich auf wenigen *C. fornicata* (3,7%) angesiedelt. Für *L. littorea* waren diese nicht zu dokumentieren. Auf beiden Schneckengehäusen wurden Bryozoa und juvenile Bivalvia der Art *C. gigas* nur selten (weniger als 5%) beobachtet.

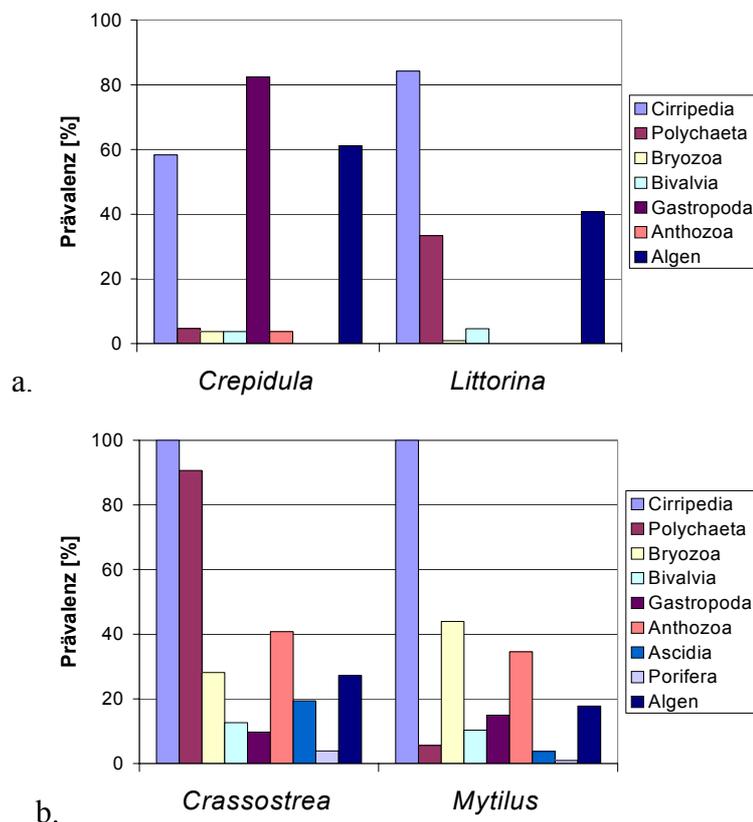


Abb. 20: Prävalenz der einzelnen Aufwuchsgruppen **a.** auf den Schnecken (je Art: $n = 108$) und **b.** auf den Muscheln ($n_{Crassostrea} = 103$; $n_{Mytilus} = 107$).

Prävalenz und Bedeckungsgrad der Muscheln

Es gab keinen Unterschied in der Prävalenz bei Muscheln (Abb. 19 b.). Auch die gemittelten Bedeckungsgrade waren nicht signifikant verschieden. Auf den untersuchten Muscheln waren

die Cirripedia am häufigsten vertreten (Abb. 20 b.). Auf jeder Muschel war mindestens eine Seepocke zu finden, so dass sowohl *C. gigas* als auch *M. edulis* eine Prävalenz von 100% aufwiesen. Die Bedeckungsgrade der Seepocken waren dagegen auf Miesmuscheln signifikant höher als auf der Auster (t-Test; $p < 0,01$). Polychaeten konnten für die Pazifische Auster *C. gigas* in einer Prävalenz von 91% nachgewiesen werden, wobei vorwiegend *Polydora sp.* auftrat, während der Serpulide *Pomatocerus triqueter* ein Einzelfund blieb. Dagegen wurden in nur 6% der Miesmuscheln Röhrenenden oder Gangstrukturen von *Polydora sp.* gefunden. Auch die Anzahl der Würmer pro Muschel ist in den Schalen der Pazifischen Austern größer. Sie wurde jedoch nicht quantifiziert. Auf mindestens 30% der Muscheln konnten Bryozoa und/oder Anthozoa nachgewiesen werden. Die Ascidien *Aplidium nordmannii* und *Styela clava*, die wahrscheinlich mit Zuchtaustern in das Wattenmeer eingeschleppt wurden, konnten häufiger auf *C. gigas* (19,4%) als auf *M. edulis* (3,7%) gefunden werden. Die Ascidien wurden nur auf der Hörnumer Muschelbank vor Puan Klent gefunden. Die flachliegenden Kolonien von *A. nordmannii* bedeckten kaum Flächen mit mehr als 1%. Meist waren sie mit leeren Seepocken assoziiert. Die solitäre Seescheide *S. clava* haftete nur an einer kleinen Stelle auf der Austernschale und trug so nicht nennenswert zum Bedeckungsgrad bei. Schwämme (Porifera) waren auf weniger als 5% der Muscheln zu finden.

Der Sonderfall des Schalen bohrenden Polychaeten *Polydora sp.*

Der Polychaet *Polydora sp.* war vor allem in Strandschnecken und Austern (Abb. 21) zu finden. Die Schalengröße der mit *Polydora sp.* belasteten Individuen zeigte trotz der unbalancierten Probenanzahl für *L. littorea* und *C. gigas* einen signifikanten Unterschied (t-Test: $p < 0,05$) zu den unbefallenenen der gleichen Art. Für *C. fornicata* und *M. edulis* ließ sich kein Unterschied im Befall in Abhängigkeit von der Größe feststellen. Für *C. gigas* lag die gemittelte Länge bei $105,5 \text{ mm} \pm 17,4 \text{ mm}$ für die infizierten Tiere und bei $91,8 \text{ mm} \pm 12,1 \text{ mm}$ für die Individuen ohne *Polydora sp.*. Allerdings waren von der Gesamtanzahl von 103 Austern nur 10 nicht von *Polydora sp.* befallen. Bei *L. littorea* war die Probenanzahl etwas ausgeglichener, da hier 36 infizierte Tiere 72 unbefallenen gegenüber standen. Jedoch waren die Größenunterschiede sehr gering, da im Mittel Schnecken mit *Polydora sp.* $20,2 \text{ mm} \pm 1,7 \text{ mm}$ groß waren, während die ohne eine mittlere Höhe von $19,2 \text{ mm} \pm 1,3 \text{ mm}$ hatten. Auffallend war die starke Prävalenz des Polychaeten in der Schale von *C. gigas* und *C. fornicata* bei Hörnum.

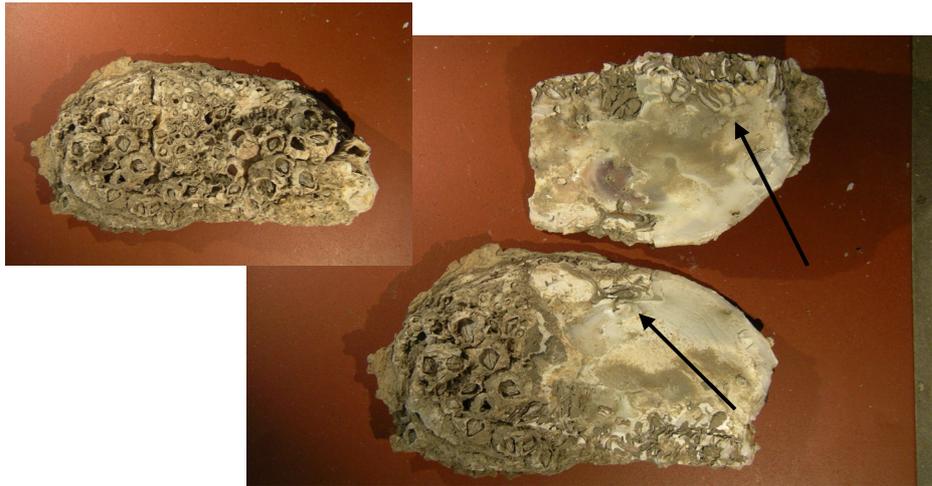


Abb. 21: Versteckter Schalenbewohner *Polydora* sp. Links: Aufsicht auf eine mit Seepocken besetzte Schalenhälfte von *Crassostrea gigas*. Rechts: Dieselbe Schalenhälfte aufgeklappt. Die Gänge von *Polydora* sp. sind an den Rändern der Austerschale deutlich (Pfeile).

Cirripedia (Seepocken)

Die Gruppe der Cirripedia machte mindestens ein Viertel der Aufwuchsorganismen auf allen untersuchten Mollusken aus und soll daher näher betrachtet werden. Dafür wurden die Probenorte einzeln ausgewertet und miteinander verglichen.

Beide Schneckenarten wiesen in eine Prävalenz von 91% für Cirripedia auf (Abb. 22 a.). Die Proben von der Hörnumer Muschelbank zeigten dagegen einen großen Unterschied in der Prävalenz zwischen *Littorina littorea* und *Crepidula fornicata* (Chi- Quadrat/ 2x2- Tafel-Test; $p < 0,001$). Nur 27,8% von *C. fornicata* waren dort mit Seepocken bewachsen, bei *L. littorea* waren es dreimal so viele. Die mittleren Bedeckungsgrade erreichten bei *L. littorea* an beiden Orten über 10% (List: $12,9\% \pm 19,6\%$; Hörnum: $10,4\% \pm 12,9\%$), während für *C. fornicata* nur in List $14,0\% \pm 13,9\%$ der Gehäuseoberfläche mit Seepocken bedeckt war. In Hörnum wurde mit $1,4\% \pm 2,9\%$ ein auffallend geringerer Bedeckungsgrad ermittelt (t-Test; $p_{\text{crep}} < 0,001$) (Abb. 22 a.).

Auf jedem Individuum von *Crassostrea gigas* und *Mytilus edulis* konnten Seepocken nachgewiesen werden, so dass an beiden Orten eine Prävalenz von 100% gegeben war (Abb. 22 b.). Beide Arten zeigten in Hörnum signifikant geringere Bedeckungsgrade als in List (t-Test; $p < 0,001$). Auf den Exemplaren dieser südlichen Muschelbank bei Hörnum waren $17,1\% \pm 13,0\%$ der Austernoberfläche bedeckt, während auf denen der Ellenbogen-

Muschelbank 68,3% \pm 20,1% der Schale bedeckt waren. Bei der Miesmuschel *M. edulis* wurden in List 43,3% \pm 21,2% der Schalenoberfläche mit den Kalkpanzern der Cirripedia bedeckt. In Hörnum wurden dagegen nur 24,6% \pm 16,8% der Oberfläche besetzt.

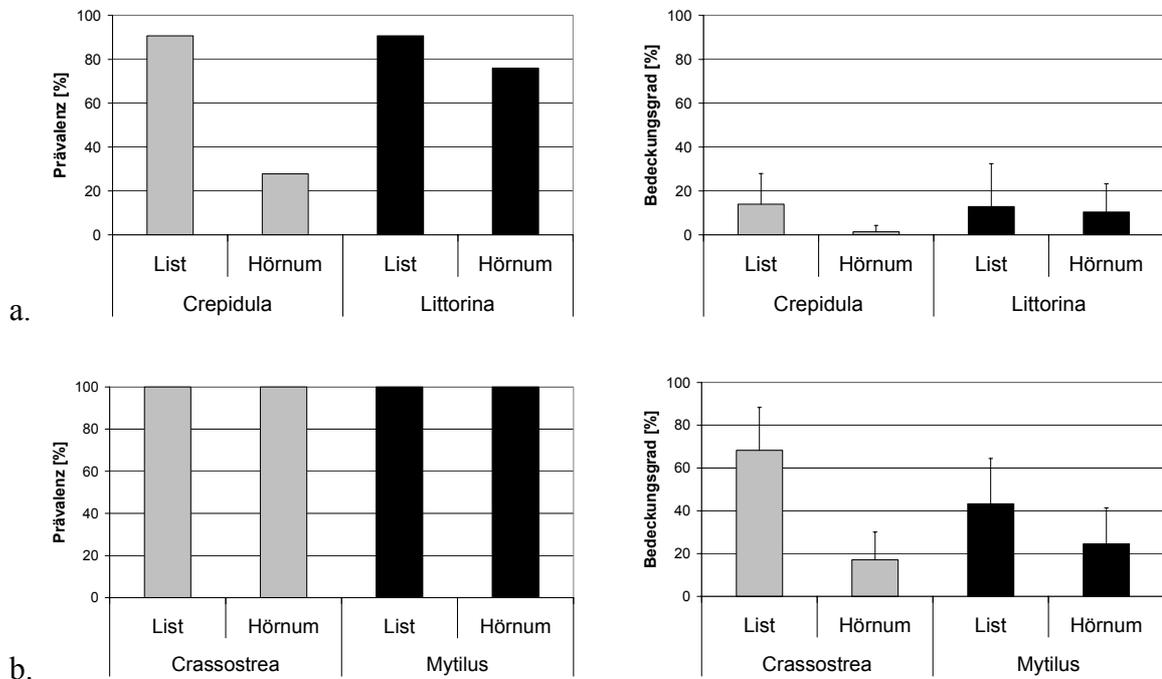


Abb. 22: Prävalenz (%) und mittlerer Bedeckungsgrad (%) mit Standardabweichung für Seepocken **a.** auf den Schnecken ($n = 54$) und **b.** auf den Muscheln ($n_{Mytilus} = 54$; $n_{Crassostrea} = 54$ (List) bzw. 49 (Hörnum)).

Wachstumsexperiment mit künstlicher Epifauna

In dem dreimonatigen Experiment (90 d) zeigte sich für beide Versuchsorganismen, *Crepidula fornicata* und *Crassostrea gigas*, kein signifikanter Unterschied für das Längenwachstum zwischen den behandelten Mollusken („mit“) und der Kontrollgruppe der unbehandelten Organismen („ohne“) (t- Test; $p_{Crepidula} = 0,37$; $p_{Crassostrea} = 0,41$). Auch das Breitenwachstum der behandelten Exemplare von *Crassostrea gigas* unterschied sich nicht signifikant von dem der unbehandelten Muscheln (t-Test; $p = 0,46$).

Die Individuen von *Crepidula fornicata* ohne Behandlung ($n = 24$) hatten einen gemittelten Längenzuwachs von $57,5 \mu\text{m d}^{-1} \pm 29,4 \mu\text{m d}^{-1}$, während die mit künstlichen Seepocken beklebten ($n = 25$) im Mittel eine etwas geringere Längenzunahme von $49,6 \mu\text{m d}^{-1} \pm 31,7 \mu\text{m d}^{-1}$ zeigten (Abb. 23 a.). Bei *Crassostrea gigas* war der gemittelte Längenzuwachs bei den behandelten Exemplaren mit $222,4 \mu\text{m d}^{-1} \pm 90,7 \mu\text{m d}^{-1}$ sogar etwas größer als bei den

unbehandelten, die einen mittleren Zuwachs von $202,2 \mu\text{m d}^{-1} \pm 80,4 \mu\text{m d}^{-1}$ zeigten ($n = 24$) (Abb. 23 b.). Die Breite nahm für die unbehandelten Austern im Mittel um $142,4 \mu\text{m d}^{-1} \pm 74,9 \mu\text{m d}^{-1}$ zu. Die beklebten Exemplare hatten einen Breitenzuwachs von $125,9 \mu\text{m d}^{-1} \pm 81,1 \mu\text{m d}^{-1}$.

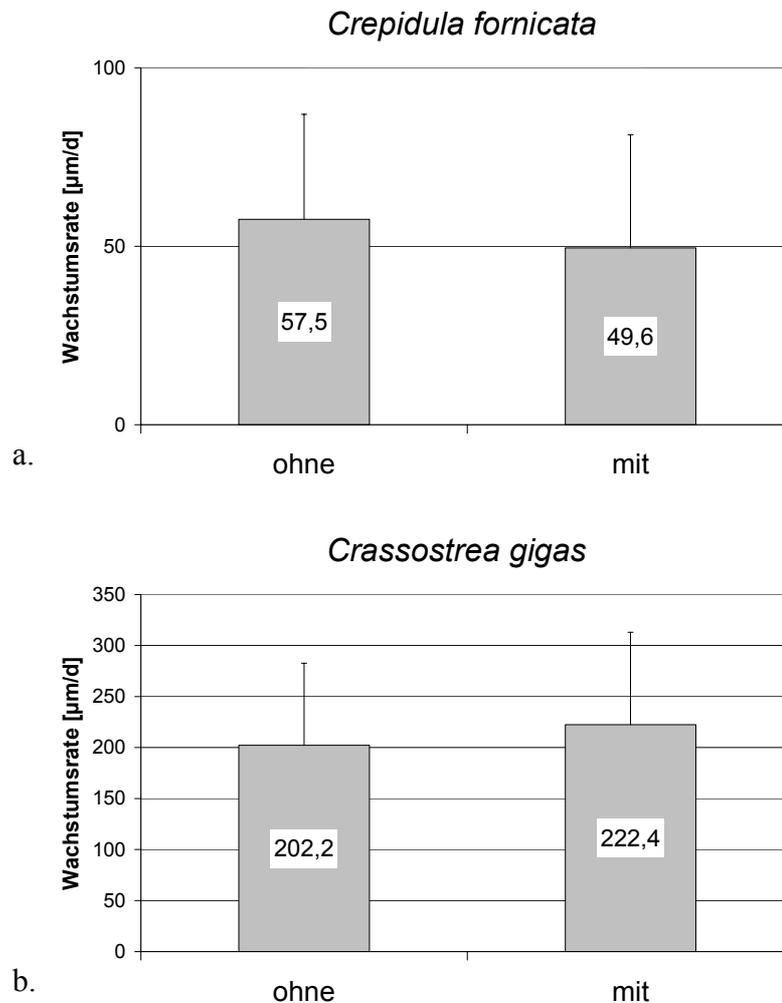


Abb. 23: Mittlere Wachstumsrate ($\mu\text{m/d}$, mit Standardabweichung) der Versuchstiere im Experiment. **a.** *Crepidula fornicata*; **b.** *Crassostrea gigas*; „ohne“: Kontrollgruppe; „mit“: Behandlung mit künstlichen Seepocken.

5.2 Unterschiede im Parasitenbefall eingeschleppter und einheimischer Mollusken

Zunächst wird der Parasitenbefall der sechs untersuchten Molluskenarten, *Crepidula fornicata*, *Littorina littorea*, *Crassostrea gigas*, *Mytilus edulis*, *Ensis americanus* und

Cerastoderma edule, für Sylt beschrieben und quantifiziert. Für die Schnecken wird keine mittlere Intensität angegeben, da nur in den Muscheln die Parasiten pro Muschel gezählt wurden. Für die Trematoden wurden auch die Probennahmeorte differenziert ausgewertet. Weitere Differenzierungen und Angaben zu Medianen der Intensitätswerte werden hier nicht berücksichtigt (s. Anhang Tab. A2 und A3). Dann werden die Ergebnisse der experimentellen Infektion von *Crassostrea gigas* und *M. edulis* sowie von *Crepidula fornicata* dargestellt.

Diversität, Prävalenz und Intensität

Diversität

Keine der untersuchten Molluskenarten wies einen Befall mit eingeschleppten Parasiten auf. Einheimische Parasiten wurden dagegen in fast allen Arten festgestellt. Die einheimischen Arten zeigten einen Befall durch insgesamt elf Arten, während in den eingeschleppten 6 parasitäre Arten gefunden wurden (Tab. 6). Bei den Wirtsarten im paarweisen Vergleich war die Diversität der Parasiten in den einheimischen Wirten jeweils größer als in den eingeschleppten (Abb. 24).

In der Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* wurden keine Parasiten gefunden (Tab. 6). Die Strandschnecke *L. littorea* beherbergte dagegen larvale Stadien von vier Trematodenarten (Tab. 6). In der Pazifischen Auster *Crassostrea gigas* kamen einheimische Parasiten wie der Trematode *Renicola roscovita*, Protozoen der Gattung *Trichodina* und Turbellarien der Gattung *Paravortex* vor. In der Miesmuschel *M. edulis* wurde ebenfalls *R. roscovita* gefunden. Außerdem kamen drei weitere Trematoden-Arten der Gattung *Himasthla* und der Copepode *Mytilicola intestinalis* vor (Tab. 6). In der Amerikanischen Schwertmuschel *E. americanus* wurde neben *R. roscovita* auch *Himasthla interrupta*, *H. continua* und *H. elongata* gefunden. In der Herzmuschel *Cerastoderma edule* kamen außer den bei *E. americanus* auftretenden Trematoden Metacercarien von *Psilostomum brevicolle* und Redien von *Gymnophallus choledochus* vor. Zudem wurden *Trichodina*- und *Paravortex*-Vorkommen in *Cerastoderma edule* dokumentiert (Tab. 6).

Tab. 6: Prävalenz (%) der Parasiten in den untersuchten Mollusken des Sylter Wattenmeers. (n *Crepidula* = 108; n *Littorina* = 108; n *Crassostrea* = 103; n *Mytilus* = 108; n *Ensis* = 79; n *Cerastoderma* = 79)

	Art (oder Gattung)	<i>Crepidula fornicata</i>	<i>Littorina littorea</i>	<i>Crassostrea gigas</i>	<i>Mytilus edulis</i>	<i>Ensis americanus</i>	<i>Cerastoderma edule</i>
Protozoa	<i>Trichodina</i> sp.	---	---	3,9	--	---	58,2
Turbellaria	<i>Paravortex</i> sp.	---	---	1,0	---	---	10,1
Trematoda	<i>Renicola roscoffita</i>	---	37,0	34,0	97,2	68,4	89,9
	<i>Himasthla elongata</i>	---	0,9	---	14,8	19,0	68,4
	<i>Himasthla continua</i>	---	---	---	16,7	24,1	38,0
	<i>Himasthla interrupta</i>	---	---	---	2,8	19,0	51,9
	<i>Cryptocotyle lingua</i>	---	6,5	---	---	---	---
	<i>Microphallus pygmaeus</i>	---	0,9	---	---	---	---
	<i>Psilostomum brevicolle</i>	---	---	---	---	---	25,3
	<i>Gymnophallus choledochus</i>	---	---	---	---	---	2,5
Copepoda	<i>Mytilicola intestinalis</i>	---	---	---	83,3	---	---

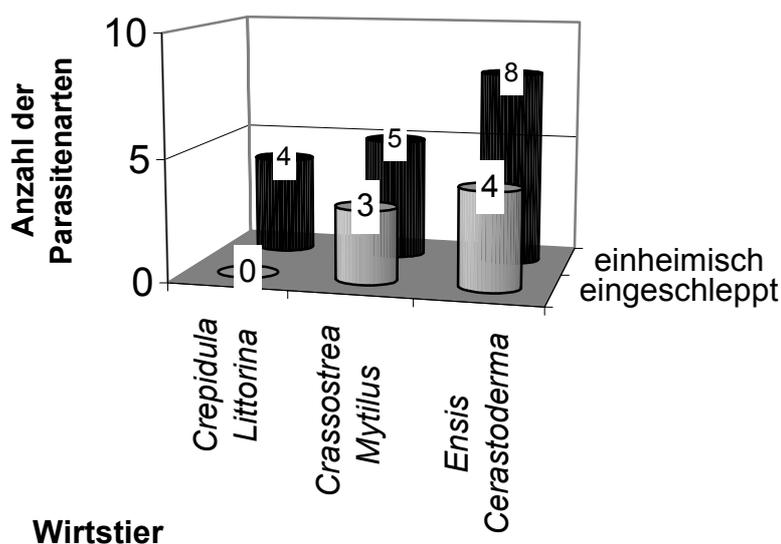


Abb. 24: Vergleich der Anzahl der Parasitenarten für eingeschleppte (grau) und einheimische Mollusken (schwarz). (n *Crepidula* = 108; n *Littorina* = 108; n *Crassostrea* = 103; n *Mytilus* = 108; n *Ensis* = 79; n *Cerastoderma* = 79). Die Wirtstiere werden hier, wie auch in den folgenden Abbildungen, mit ihrem Gattungsnamen abgekürzt: *Crepidula*: *Crepidula fornicata*; *Littorina*: *Littorina littorea*; *Crassostrea*: *Crassostrea gigas*; *Mytilus*: *Mytilus edulis*; *Ensis*: *Ensis americanus*; *Cerastoderma*: *Cerastoderma edule*.

Eine weitere Trematodenart könnte sowohl die eingeschleppte *Crassostrea gigas* als auch die heimische *Cerastoderma edule* befallen haben, da beide Muscheln am Schließmuskel Kalkanlagerungen (Konkreme) zeigten (Abb. 25). *Cerastoderma edule* ist als zweiter Zwischenwirt für den Trematoden *Gymnophallus gibberosus* bekannt, der solche Deformationen verursachen kann (LAUCKNER 1983). In den Geweben dieser Muscheln wurde der Trematode allerdings nicht gefunden.



Abb. 25: Deformationen in der Schale von *Crassostrea gigas* (links) und *Cerastoderma edule* (rechts).

Prävalenz in Schnecken

In der Prävalenz der Parasiten unterschieden sich die untersuchten Schnecken deutlich (t-Test; $p < 0,001$) (Abb. 26 a.). Bei der Schnecke *Littorina littorea* wurde ein Parasitenbefall in 45% der untersuchten Tiere nachgewiesen (Abb. 27 a.), wobei die Parasitierung ausschließlich durch Trematoden verursacht wurde. In *Crepidula fornicata* wurden keine Parasiten entdeckt.

Prävalenz und Intensität in Muscheln

Die eingeschleppten Muscheln zeigten im Allgemeinen niedrigere Prävalenzen als die einheimischen (Abb. 26 b. + c.). Die Muscheln der Muschelbänke, *Crassostrea gigas* und *Mytilus edulis*, wurden beide durch Trematoden parasitiert (Abb. 27 b). *C. gigas* zeigte eine Prävalenz von 34% für Trematoden bei einer mittleren Intensität von $18,5 \pm 31,1$ Metacercarien pro infiziertem Wirtsindividuum (Metac/inf. Ind.), während *M. edulis* zu 99% mit Trematoden beherbergte und im Mittel mit $125,1 \pm 239,0$ Metac/inf. Ind. befallen war (Chi-Quadrat/ 2x2- Tafel- Test: $p < 0,001$; t-Test: $p < 0,001$). Mit 4% Prävalenz für Protozoa und 1% für Turbellaria waren nur wenige der Austern zusätzlich mit weiteren Parasiten

infiziert. Die Protozoen der Gattung *Trichodina* in *C. gigas* wurden in vier Individuen vom Standort List gefunden, während *Paravortex* sp. nur in einer Auster der Hörnummer Muschelbank entdeckt wurde. 83% der Miesmuscheln waren mit mindestens einem Copepode der Art *M. intestinalis* infiziert. Die gemittelte Intensität dieses Parasiten lag bei $3,1 \pm 2,8$ Copepoden/inf. Ind. (maximal 12 Copepoden). Dieser wurmförmige Copepode wurde in *M. edulis*-Individuen der Hörnummer Probe häufiger und mit höherer Intensität gefunden als auf der Lister Muschelbank.

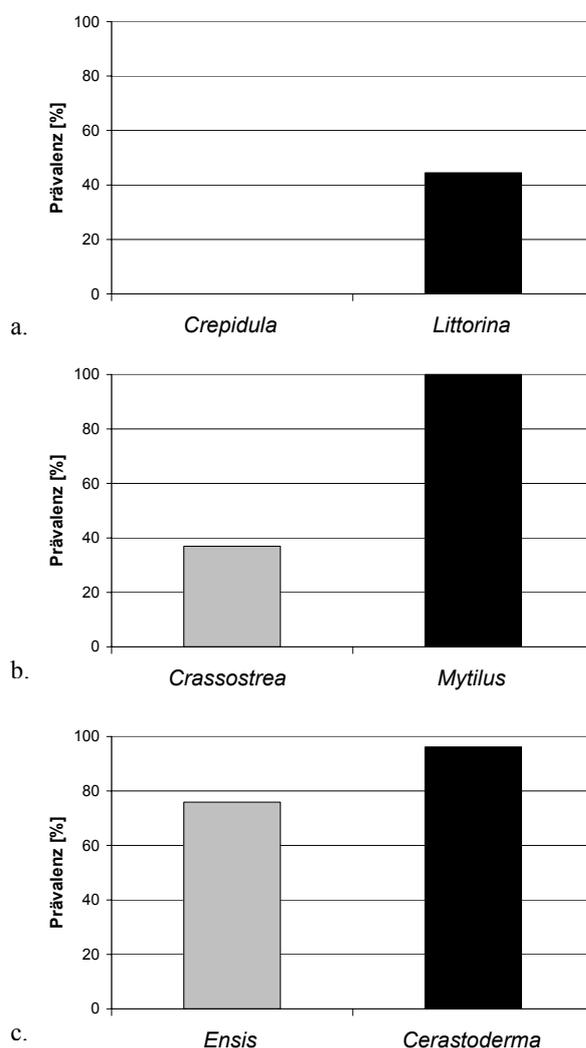


Abb. 26: Prävalenz (%) der gesamten Parasitenfauna in eingeschleppten und einheimischen Mollusken. a. Schnecken, b. Muscheln der Muschelbank und c. Muscheln des Sandwatts. (n *Crepidula* = 108; n *Littorina* = 108; n *Crassostrea* = 103; n *Mytilus* = 107; n *Ensis* = 79; n *Cerastoderma* = 79)

Für *Ensis americanus* ist die höchste Prävalenz für Parasiten in eingeschleppten Arten zu verzeichnen (Abb. 26 c.). Die zu 76% mit Trematoden infizierten Tiere zeigten eine mittlere

Intensität von $19,6 \pm 2,1$ Metac/inf. Ind. (Abb. 27 c). In *Cerastoderma edule* traten Turbellarien in 9% und Protozoa 58% der untersuchten Muscheln auf. Trematoden waren in 95% der Herzmuscheln mit einer mittleren Intensität von $114,0 \pm 92,8$ Metac/inf. Ind. Vertreten (Abb. 27 c).

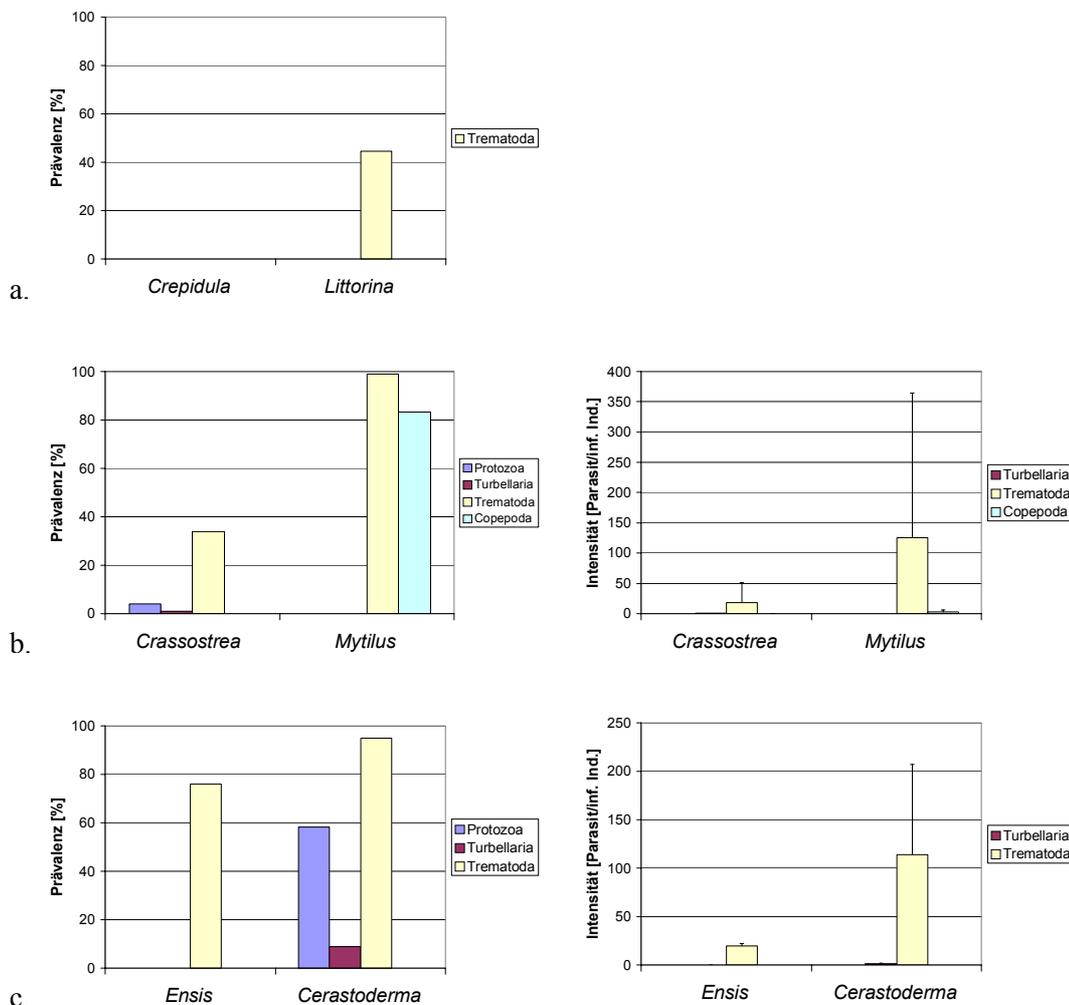


Abb. 27: Prävalenz (%) und mittlere Intensität mit Standardabweichung (Par/inf. Ind.) der Parasiten in den Artenpaaren. a. Schnecken, b. Muscheln der Muschelbänke und c. Muscheln des Sandwatts. ($n_{Crepidula} = 108$; $n_{Littorina} = 108$; $n_{Crassostrea} = 103$; $n_{Mytilus} = 107$; $n_{Ensis} = 79$; $n_{Cerastoderma} = 79$)

Trematoden

Die Trematoden bildeten die wichtigste Gruppe der Parasiten in den untersuchten Schnecken und Muscheln (Abb. 27) und werden daher im Folgenden näher betrachtet. Die Probennahmeorte wurden dafür einzeln ausgewertet.

Diversität

Trematoden waren beim Vergleich der Artenpaare in den einheimischen Wirtstierarten mit höheren Artenzahlen zu finden als in den eingeschleppten Mollusken (Abb. 28). Bei den Muscheln zeigten die einheimische *M. edulis* und die eingeschleppte *E. americanus* allerdings gleiche Diversität.

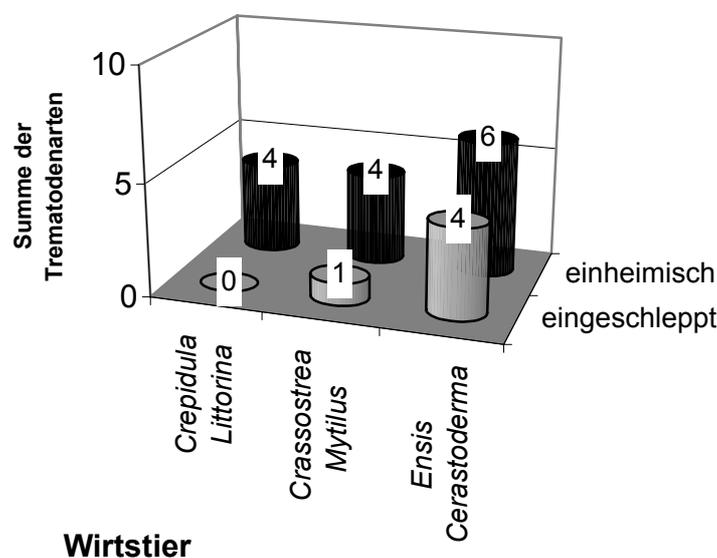


Abb. 28: Vergleich der Summe der Trematodenarten pro Molluskenart.

Alle infizierten Arten wiesen standortbedingte Unterschiede auf. Meist war die Artenzusammensetzung der Trematoden für den Probenort Hörnum höher im Vergleich zu List (Abb. 29). Für *L. littorea* konnte in List nur eine Infektion durch *R. roscovita* und *Cryptocotyle lingua* gezeigt werden. In Hörnum traten zusätzlich *H. elongata* und *Microphallus pygmaeus* auf. In *C. edule* wurde der Trematoden *Gymnophallus choledochus* nur in der Lister Probe gefunden, während in Hörnum *Psilostomum brevicolle* (Trematoda) auftrat. Für *E. americanus* konnte in List nur eine leichte Infektion durch *R. roscovita* festgestellt werden. In Hörnum dagegen kamen mit den drei *Himasthla*-Arten, *H. interrupta*, *H. continua* und *H. elongata*, zusätzlich neue Trematoden hinzu.

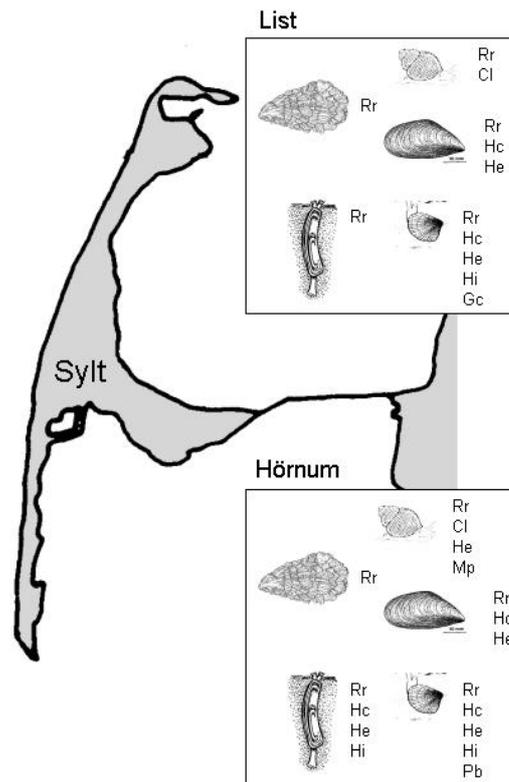


Abb. 29: Unterschiede in der Parasitenzusammensetzung Mollusken im nördlichen und südlichen Sylter Watt. Rr: *Renicola roscovita*, Hi: *Himasthla interrupta*, Hc: *Himasthla continua*, He: *Himasthla elongata*, Cl: *Cryptocotyle lingua*, Mp: *Microphallus pygmaeus*, Pb: *Psilostomum brevicolle*, Gc: *Gymnophallus choledochus*.

Prävalenz in Schnecken

Die Prävalenz in *Littorina littorea* lag sowohl auf der Muschelbank in List als auch auf der in Hörnum nicht über 50% (Abb. 30 a.). In Hörnum waren zwar weniger Schnecken infiziert (39%), jedoch zeigte sich hier kein signifikanter Unterschied (Chi-Quadrat/ 2x2- Tafel- Test; $p = 0,25$). *Crepidula fornicata* war nicht mit Trematoden infiziert.

Prävalenz und Intensität in Muscheln

Mytilus edulis war mit einer Prävalenz von 100% (List) und 98% (Hörnum) an den beiden Probenorten dreimal so stark befallen wie *Crassostrea gigas* (Chi-Quadrat/ 2x2- Tafel- Test; $p < 0,001$) (Abb. 30 b.). Die Intensität für *M. edulis* war mit $189,6 \pm 215,0$ Metac/inf. Ind. auf der Lister Ellenbogen-Muschelbank höher als auf der Hörnummer Muschelbank ($66,6 \pm 65,9$ Metac/inf. Ind.). Der Unterschied war aber auf Grund der hohen Standardabweichungen nicht signifikant (t-Test; $p = 0,076$). Für *C. gigas* war die Intensität in List leicht geringer ($13,9 \pm 31,8$ Metac/inf. Ind.) als in Hörnum ($23,9 \pm 34,8$ Metac/inf. Ind.) (t-Test; $p = 0,59$). In List

war ein Maximum von 1311 larvalen Trematoden in *M. edulis* zu finden, in Hörnum kamen dagegen maximal 297 Metacercarien (Metac) in einer Muschel vor. Für *C. gigas* lag das Maximum in List (142 Metac) leicht über dem in Hörnum (131 Metac).

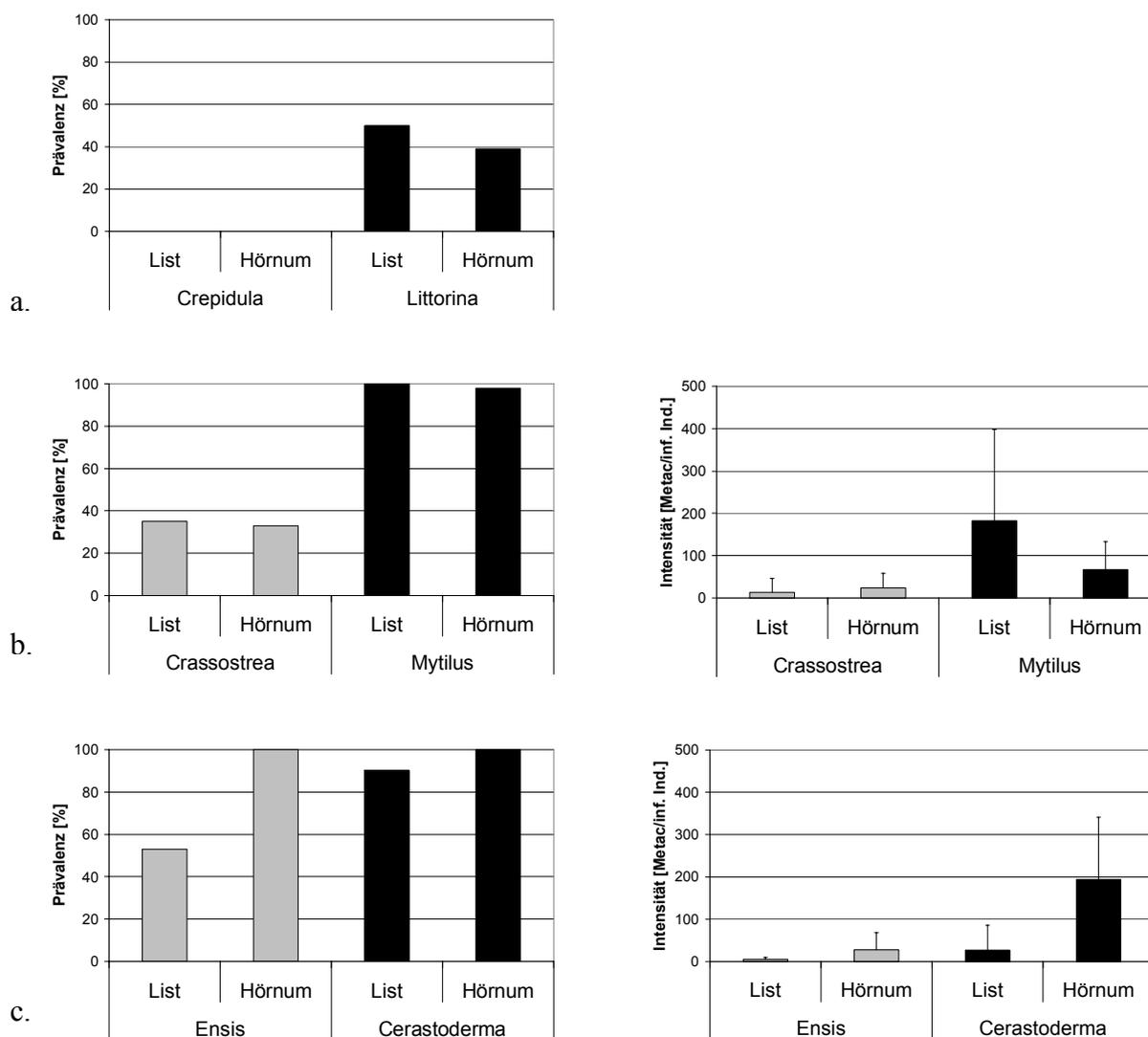


Abb. 30: Prävalenz (%) und mittlere Intensität (Metac/ inf. Ind.) für alle Trematoden in Schnecken (a.), Muscheln der Muschelbank (MB) (b.) und in Muscheln des Sandwatts (Sand) (c.). ($n_{Crepidula} = 108$; $n_{Littorina} = 108$; $n_{Crassostrea} = 103$; $n_{Mytilus} = 107$; $n_{Ensis} = 79$; $n_{Cerastoderma} = 79$)

Ensis americanus und *Cerastoderma edule* zeigten eine starke Ortsabhängigkeit in der Prävalenz (Chi- Quadrat/ 2x2- Tafel- Test: $p_{cer} < 0,05$; $p_{ens} < 0,001$) und in der Intensität der Trematoden (t-Test; $p < 0,001$) (Abb. 30 c.). Während in List die Herzmuscheln *C. edule* mit 90% Prävalenz der Trematoden stärker parasitiert waren als die Schwertmuscheln *E. americanus* (53%), wurde in Hörnum bei beiden Muschelarten eine 100%ige Prävalenz

gezeigt. In List wurde für *E. americanus* eine gemittelte Intensität von $4,9 \pm 5,3$ Metac/inf. Wirt berechnet. Am gleichen Ort hatte *C. edule* im Mittel $27,0 \pm 58,7$ Metac/inf. Wirt. Der maximale Befall in List konnte mit 17 Metacercarien für *E. americanus* und 339 für *C. edule* angegeben werden. In Hörnum dagegen wurde für *C. edule* eine mittlere Intensität von $194,3 \pm 146,9$ Metac/inf. Wirt gefunden, während in *E. americanus* der gemittelte Wert $27,6 \pm 40,3$ Metac/inf. Wirt betrug. Der maximale Befall in Hörnum lag bei 624 Metacercarien in *C. edule* und 183 Metacercarien in *E. americanus*.

Lage der Trematoden im Molluskengewebe

Die einheimischen Trematoden zeigten bei den einheimischen und den eingeschleppten Wirtstieren eine ähnliche Verteilung in den Geweben (Tab. 7). Es wurden vor allem die Mundsegel (Palpen) und die Mitteldarmdrüse befallen. Außerdem wurden Metacercarien auch in den Kiemen, im Fuß, im Mantelrand und im Schließmuskel gefunden (Abb. 31).

Tab. 7: Lage der verschiedenen Trematodenarten in Geweben der untersuchten Wirte.
Rr: *Renicola roscovita*, Hi: *Himasthla interrupta*, Hc: *Himasthla continua*, He: *Himasthla elongata*, Cl: *Cryptocotyle lingua*, Mp: *Microphallus pygmaeus*, Pb: *Psilostomum brevicolle*, Gc: *Gymnophallus choledochus*. Bemerkung: Die Angaben für *Crepidula fornicata* beziehen sich auf Beobachtungen aus dem experimentellen Teil.

Wirtsart	Mundsegel	Kiemen	Mitteldarmdrüse	Fuß	Schließmuskel	Mantelrand
<i>Littorina</i>		Rr	Cl, Rr, He, Mp			
<i>Crepidula</i>		(Rr)				(Rr)
<i>Mytilus</i>	Rr	Rr	Rr	Rr, He, Hc	Rr	Rr, He, Hc
<i>Crassostrea</i>	Rr	Rr	Rr		Rr	Rr
<i>Cerastoderma</i>	Rr, Hi	Rr, Hi, Hc	Gc; Rr, Pb	Rr, Hi, Hc, He	Rr	Rr, Hi, Hc, He
<i>Ensis</i>	Rr, Hi, Hc, He	Rr, Hi, Hc, He	Rr	Rr, Hi, Hc, He	Hi, Hc	Rr, Hi, Hc, He

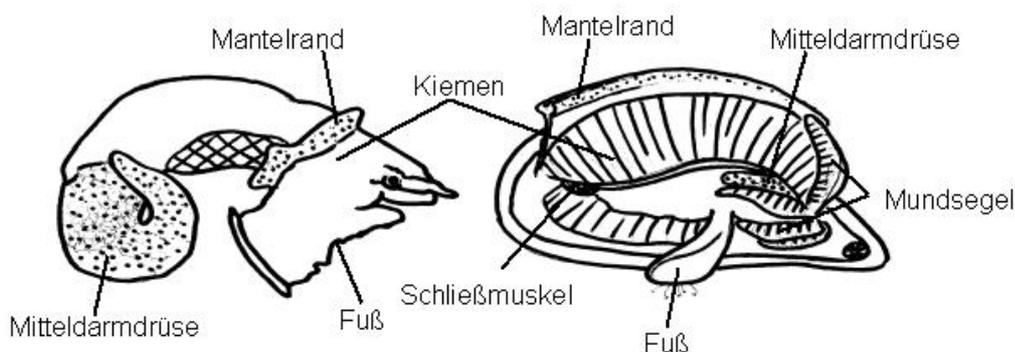


Abb. 31: Gewebe, die potentiell Parasitenbefall aufweisen, für eine Schnecke (links) und für eine Muschel (rechts).

Experiment zur Ermittlung der Infektionsrate von *Renicola roscovita*

Im Infektionsexperiment war die Prävalenz des Trematoden *Renicola roscovita* bei *Mytilus edulis* mit 100% fünfmal höher als bei *Crassostrea gigas* (Chi-Quadrat/2x2-Tafel-Test; $p < 0,001$) (Abb. 32). Die Intensität zeigte aber keinen signifikanten Unterschied (t-Test; $p = 0,64$). Für *M. edulis* konnten im Mittel $3,3 \pm 2,3$ Metac/inf. Ind. und maximal 9 Metacercarien gefunden werden. Die mittlere Intensität für *C. gigas* lag bei $2,7 \pm 2,1$ Metac/inf. Ind. und das Maximum bei 5 Metacercarien. Da für *C. gigas* eine Prävalenz von 30% bei einer Intensität von 4,5 Metac/inf. Wirt aus der Voruntersuchung als Nulllinie berücksichtigt werden musste, konnte bei der Auster nicht absolut sicher von einer Neu-Infektion ausgegangen werden. In *M. edulis* waren nach Ergebnissen von Voruntersuchungen keine Trematoden vorhanden.

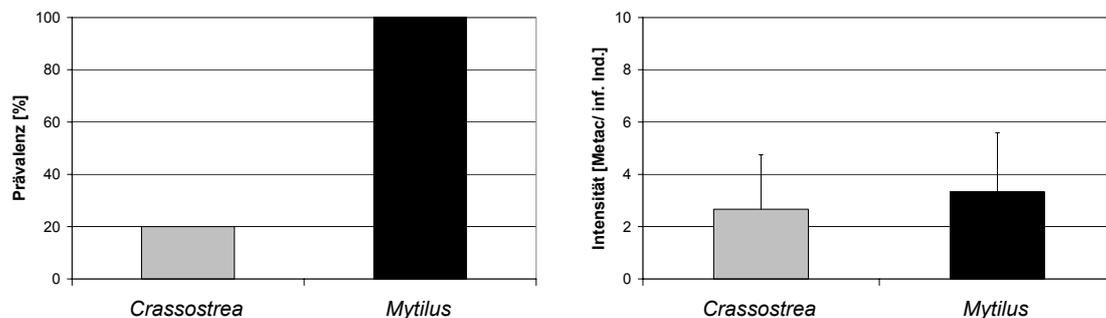


Abb. 32: Prävalenz (%) und Intensität (Metac/ inf. Ind., mit Standardabweichung) für *Crassostrea gigas* und *Mytilus edulis* nach dem Infektionsexperiment. (n = 15)

Wenn man von einer Neu-Infektion ausgeht, kann die Infektionsrate angegeben werden, da eine definierte Anzahl von 30 Cercarien eingesetzt wurde. Die mittlere Infektionsrate lag für *M. edulis* mit $11,1\% \pm 7,5\%$ fünfmal höher als bei *C. gigas* ($1,8 \pm 4,5\%$) (t-Test; $p < 0,001$).

Infektionsexperiment mit *Crepidula fornicata*

Die Inkubation von *Crepidula fornicata* mit hohen Cercariendichten des Trematoden *Renicola roscovita* war erfolgreich (Abb. 33). 33% der Tiere waren im Mittel mit $1,8 \pm 1,8$ Metac/inf. Ind. infiziert. Die maximale Anzahl der in *C. fornicata* gefundenen Trematodenlarven war 5 Metacercarien.



Abb. 33: Metacercarie von *Renicola roscovita* im Mantelrand der Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* nach der experimentellen Infektion.

6 Diskussion

Während ähnlicher Schalenbewuchs keine Vorteile bei der Etablierung von eingeschleppten Mollusken vermuten lässt, ist eine geringere Parasitenbelastung eingeschleppter Arten sehr wahrscheinlich ein Bonus gegenüber den einheimischen Arten. Im Folgenden werden die Faktoren Schalenbewuchs und Parasiten gesondert diskutiert. Eine allgemeine Diskussion und ein kurzer Ausblick bringen abschließend beide Faktoren für eingeschleppte und heimische Mollusken zusammen.

6.1 Schalenbewuchs und seine Auswirkungen

Die Artenzusammensetzung, Prävalenz und der Bedeckungsgrad von Bewuchs auf epibenthischen Schnecken- bzw. Muschelschalen war bei eingeschleppten Mollusken sehr ähnlich zu dem der einheimischen. Insgesamt wurden in dieser Untersuchung 16 Taxa aus zehn verschiedenen Organismengruppen als Aufwuchs identifiziert. Mit fünf aus 16 Taxa liegt der Exotenanteil im Aufwuchs wesentlich höher als bei Sandbewohnern oder anderen Lebensgemeinschaften des Wattenmeers (vgl. REISE ET AL. 1999). Die Einschleppung von Aufwuchsorganismen ist vor allem dann möglich, wenn die Basibionten im adulten Stadium verschleppt werden, z.B. durch Aquakultur-Exporte (BLAKE 1999, NAYLOR ET AL. 2001). Die meist unbeabsichtigt eingeschleppten Aufwuchsorganismen, wie z.B. die Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* (z.B. BLANCHARD 1997), können sich bei günstigen Umweltbedingungen durch Larvenstadien auf die umliegenden Gebiete und somit auch auf andere Organismen verbreiten. Als eingeschleppte Vertreter des Schalenbewuchses wurden in dieser Untersuchung neben *Crepidula fornicata* und *Crassostrea gigas* zwei Arten der Ascidien (*Aplidium nordmannii* und *Styela clava*) und eine Seepockenart (*Elminius modestus*) gefunden (vgl. REISE 1998).

Die Diversität der Aufwuchsorganismen war für die eingeschleppten Basibionten an beiden Probenorten (List und Hörnum) leicht, aber nicht signifikant höher als für die einheimischen. Dieses Ergebnis deckt sich mit dem einer Untersuchung auf sieben Muschelbänken des Sylter Wattenmeers im August 2003 (Görlitz, pers. Mitt.). Die gefundenen Arten werden zudem in einer Artenliste assoziierter Flora und Fauna von Miesmuschelbänken des Nordsylter Wattenmeers (BUSCHBAUM 2002) aufgeführt. Die Prävalenz der Aufwuchsorganismen

innerhalb der Artenpaare der Schnecken und Muscheln sowie die gemittelten Bedeckungsgrade zeigten meist geringe Unterschiede.

Ein Vergleich innerhalb der Artenpaare ist durch die relative Angabe des Bedeckungsgrads in Prozent möglich, auch wenn die Fläche der Schalen verschieden groß ist. Dabei wird jedoch die Beschaffenheit der Schalenoberfläche nicht berücksichtigt, so dass ein Vergleich zwischen z.B. der glatten Schale der Miesmuschel *Mytilus edulis* und der strukturierten Oberfläche der Pazifischen Auster *Crassostrea gigas* vereinfacht wurde. Da die gewählten Artenpaare direkt nebeneinander auf der Muschelbank vorkommen, dienen sie potenziell den gleichen Aufwuchsorganismen als Besiedlungssubstrat.

Die Ähnlichkeit der Epibiosen kann damit begründet werden, dass Aufwuchsorganismen häufig Substrat unspezifisch siedeln (WAHL & MARK 1999). Seepocken konnten zum Beispiel auf jedem untersuchten Individuum von *C. gigas* und *M. edulis* nachgewiesen werden. In einigen Fällen konnten aber auch Unterschiede bei der Besiedlung der Schalenoberflächen festgestellt werden, was mit einer Selektion des Substrats durch die Larven der Aufwuchsorganismen zusammenhängen kann (z.B. HURLBUT 1991 a, 1991 b). Bryozoen waren zum Beispiel in dieser Untersuchung häufige Aufwuchsorganismen auf *M. edulis*, wobei diese offenbar die glatte Schalenfläche dieser Muschel der stark strukturierten Schale der Auster *C. gigas* vorziehen. Ascidien wurden dagegen häufiger auf den untersuchten *C. gigas* als auf *M. edulis* dokumentiert, da die Larven versteckte Mikrohabitate, wie die Strukturen der Austernschale sie zeigen, bevorzugen (YOUNG & CHIA 1984). Ähnliche Zusammensetzungen der Epibiosen werden für *C. gigas* im Pazifik angegeben (ARAKAWA 1990, ZVYAGINTSEV 1991). Die Prävalenz des Schalen bohrenden Polychaeten *Polydora sp.* zeigte in dieser Untersuchung, dass die Strandschnecke *Littorina littorea* und die Pazifische Auster *C. gigas* bevorzugt befallen werden.

Auch wenn Ähnlichkeiten des Bewuchses bei eingeschleppten und einheimischen Arten festgestellt wurden, zeigten sich Unterschiede in der Zusammensetzung und der Bedeckung der Epibiosen zwischen den zwei Probenstellen. Obwohl die Probenstellen nur 30 km Luftlinie voneinander entfernt liegen, befinden sie sich in durch einen Damm getrennten Tidebecken und stehen daher nicht direkt durch die Gezeitenströmung miteinander in Verbindung. Die Ortsunterschiede im Bewuchs können mit unterschiedlichem Auftreten von Larven der Aufwuchsorganismen durch Wasserströmungen (z.B. SVANE & YOUNG 1989) und

verschiedenen Muschelbankstrukturen (HERTLEIN 1997) begründet werden. Jedoch kann auch die Exposition der Muschelbank gegenüber Austrocknung und das Vorkommen von Feinden, wie Räubern oder Weidegängern, Einfluss auf die Aufwuchsdichte haben (BUSCHBAUM 2000, BUSCHBAUM & SAIER 2001). Ascidien wurden zum Beispiel nur auf der Hörnumer Muschelbank gefunden, was mit den Strömungsverhältnissen und der Exposition des Substrats zusammenhängen könnte. Anthozoen wurden ebenfalls häufiger auf Muscheln der etwas tiefer gelegenen Muschelbank in Hörnum gefunden. Auffallend war auch die starke Prävalenz des Polychaeten *Polydora* bei *Crassostrea gigas* und *Crepidula fornicata* in Hörnum, der sublitorale Bereiche bevorzugt (LOOSANOFF & ENGLE 1943, STEPHEN 1978). Die Individuendichte der Räuber kann eine Rolle bei der Strukturierung der Epifauna spielen (z.B. YOUNG & CHIA 1984, BUSCHBAUM 2000), was die geringe Seepockenbedeckung in Hörnum sowohl auf *Crassostrea gigas* als auch auf *Mytilus edulis* erklären könnte. Das Abweiden durch andere Organismen könnte auch ein Faktor für das verringerte Vorkommen der Braunalge *R. verrucosa* auf Muscheln der Hörnumer Muschelbank sein. Die örtlichen Unterschiede nehmen aber bei einem Vergleich der eingeschleppten und einheimischen Mollusken kaum Einfluss auf die Aufwuchsorganismen, so dass der Trend zur Ähnlichkeit der Epibiosen gleich bleibt.

Auswirkungen des Schalenbewuchses

Aufwuchsorganismen können positive, negative oder auch gar keine Auswirkungen auf den Basibionten haben (WITMAN & SUCHANEK 1984, WAHL 1989, WAHL & HAY 1995, WAHL ET AL. 1997). Beispiele für erhöhte Prädation durch Schalenbewuchs (BUCKLEY & EBERSOLE 1994) wie auch der Verringerung von Prädation sind bekannt (KAPLAN 1984, LAUDIEN & WAHL 1999, SAIER 2001). Zudem kann Aufwuchs von z.B. großen Algen für das Verdriften sessiler Organismen verantwortlich sein (PETERS 2004). Festsitzende Algen können durch die erhöhte Zugkraft bei Wasserströmung auf das Wachstum des Basibionten einwirken (WAHL 1996, 1997).

Einen negativen Einfluss von Seepocken auf Wachstum und Überleben junger Austern, die gerade erst zum Bodenleben übergegangen sind, konnten dagegen WAUGH & ANSELL (1956) zeigen. Verringerte Reproduktion und erhöhte Mortalität wurde bei Strandschnecken auf Seepockenbewuchs zurückgeführt (BUSCHBAUM & REISE 1999). Da für Miesmuscheln ein verringertes Wachstum auch mit aufgeklebten, toten Seepocken festgestellt wurde

(BUSCHBAUM & SAIER 2001), wurden für das Wachstumsexperiment nur sterische Belastungen in Betracht gezogen und somit standardisierte künstliche Seepocken nach ENDERLEIN (2000) verwendet. Es konnte jedoch kein Unterschied in der Wachstumsrate mit künstlichen Seepocken zwischen den behandelten und den unbehandelten Individuen von *Crepidula fornicata* bzw. *Crassostrea gigas* in dem dreimonatigen Freilandexperiment ermittelt werden.

Möglicherweise ist die Lebensweise der Basibionten verantwortlich für die unterschiedlichen Effekte der Epibiosen. Die Strandschnecke *L. littorea* ist ständig in Bewegung und sucht Nahrung und Partner, so dass z.B. Ansammlungen von Seepocken auf der Schale eine sterische Belastung darstellen und zu verringerter Reproduktion und erhöhter Mortalität führen (BUSCHBAUM & REISE 1999). *C. fornicata*-Individuen sitzen dagegen natürlicherweise aufeinander, wobei die unteren Weibchen und die oberen Männchen sind, und filtern Nahrung aus dem umgebenden Wasser. Außerdem ist der effektive Saugfuß der Pantoffelschnecke schon eine gute Anpassung an Strömungsstress (SMITH 1991), so dass die Belastungen durch zusätzlichen Aufwuchs gering sein dürften. Die Miesmuschel *M. edulis* ist, wie *L. littorea*, beweglich (OKUN 1999) und heftet sich mit Hilfe ihrer im Fuß gebildeten Byssusfäden an Hartsubstrat fest. Wenn Miesmuscheln mit Seepocken bewachsen sind, müssen sie mehr Byssusfäden ausbilden als unbewachsene und verwenden so mehr Energie auf die Produktion dieser Fäden anstatt auf das Wachstum, was zu verringertem Wachstum bei Seepockenbewuchs führt (BUSCHBAUM & SAIER 2001). Die Pazifische Auster hingegen setzt sich mit Hilfe eines Zementtröpfchen als Larve auf Hartsubstrat fest und investiert keine weitere Energie in Bewegung oder Anheftung (QUAYLE 1988), so dass eine sterische Belastung durch Seepocken wahrscheinlich wenig ins Gewicht fällt.

Schalenbewuchs auf Pantoffelschnecken und Austern scheint also durch ihre sessile Lebensweise keine große Rolle für die Physiologie der Basibionten zu spielen. Andere Organismen könnten aber durchaus eine Rolle spielen. Ein Beispiel ist der Schalen bohrende Polychaet *Polydora sp.*, der in der Pazifischen Auster *C. gigas* besonders häufig vorkam. Er kann in Muscheln Schalendeformationen und eine Verringerung des Fleischgewichts verursachen (STEPHEN 1978, KENT 1979, MEIXNER 1981, WARGO & FORD 1993). *Polydora sp.* kann die Muschel dadurch direkt schwächen (LUNZ 1940, STEELE & MULCAHY 1999), scheint aber nicht die Mortalität zu erhöhen (LOOSANOFF & ENGLE 1943). Eine indirekte Erhöhung der Mortalität wurde aber über die leichte Brüchigkeit der Schale und somit vereinfachte

Prädation durch Decapoda gezeigt (KENT 1981, BERGMAN ET AL. 1982, AMBARIYANTO & SEED 1991).

Einen Einfluss auf Mollusken können auch Wechselwirkungen zwischen Aufwuchs und Parasiten haben. So scheint das Vorkommen von *Polydora sp.* häufig mit dem Auftreten des parasitären Copepoden *Mytilicola sp.* zusammenzuhängen (WILLIAMS 1968, STEELE & MULCAHY 2001). Eine positive Korrelation von Trematodenvorkommen und Bewuchs auf Schnecken (MOURITSEN & BAY 2000), die auf eine Schwächung durch Parasiten und eine dadurch vereinfachte Besiedlung durch Aufwuchsorganismen hinweist, konnte im Wattenmeer bisher nicht gezeigt werden (THIELTGES & BUSCHBAUM, IN VORBEREITUNG). Andererseits können Aufwuchsorganismen wie Anthozoa oder Polychaeten auch Trematodenlarven ingestieren und so dezimieren (pers. Beobachtung), was zu einer geringeren Metacercarienzahl in den Mollusken führen und somit eine geringere Infektion bedingen könnte, wie auch MOURITSEN & POULIN (2003) gezeigt haben. Da die Aufwuchsorganismen ähnlich waren, kann davon ausgegangen werden, dass eine solche Reduzierung der potentiellen Parasiten auf eingeschleppten und einheimischen Arten gleich stark stattfinden würde.

6.2 Parasitenbefall und dessen Auswirkungen

In Bezug auf ihre Parasitierung konnte deutlich ein Unterschied in Diversität, Prävalenz und Intensität zwischen den eingeschleppten und den einheimischen Mollusken der drei gewählten Artenpaare gezeigt werden. Dabei waren geringere Werte für die Parasiten der eingeschleppten Arten augenfällig.

Einschleppung von Parasiten

In den untersuchten Mollusken konnten keine eingeschleppten Parasiten gefunden werden. Dies kann mehrere Gründe haben. Die Wahrscheinlichkeit, dass eingeschleppte Arten ihre Parasiten und Pathogene mitbringen, ist größer, wenn adulte Tiere oder Pflanzen in ein neues Gebiet eingeschleppt werden. Bei einer larvalen Einschleppung hingegen, wie bei *Ensis americanus*, können keine Parasiten mitgebracht werden. Ein weiterer Grund können die Lebenszyklen der Parasiten sein. Eine Einschleppung von z.B. digenen Trematoden ist wenig wahrscheinlich, da sie mindestens zwei Wirtstierarten benötigen, um ihren Lebenszyklus zu schließen (z.B. FONT 2003). Eine Einschleppung von digenen Trematoden ist aber dann

möglich, wenn der erste Zwischenwirt eingeschleppt wird und geeignete weitere Wirte, die unspezifischer gewählt werden, vor Ort vorhanden sind (POHLEY 1976, SCHOLZ 2000). Die Einschleppung von Parasiten mit einfachem Lebenszyklus, wie es bei Monogenea, Nematoda oder auch Crustacea sowie Protozoen zu finden ist (BAUER 1991, DOVE & ERNST 1998), ist wahrscheinlicher. Dazu sind viele Beispiele bekannt. In Europa werden z.B. einheimische Aale durch den aus Asien eingeschleppten Parasiten *Anguillicola crassus* (Nematoda) befallen und stark geschädigt (KIRK 2003, SURES & KNOPF 2004). Eingeschleppte Parasiten können im neuen Lebensraum aggressiver auf die dort heimischen, potenziellen Wirte wirken als in ihrem Ursprungsgebiet (HINES ET AL. 1997). Das Verschleppen von Austernkrankheiten wie Viren, Bakterien und Protisten ist für Austernkulturen ein großes ökonomisches Problem (z.B. RENAULT ET AL. 2000). Der Copepode *Mytilicola orientalis* kann z.B. außerhalb seines Ursprungsgebiets Japan (Westpazifik) inzwischen an vielen Küstenbereichen des Atlantiks gefunden werden (BOWER 2002: Frankreich, Irland, USA und Kanada (hier auch Ostpazifik), REISE ET AL. 1999: Niederlande). Auch innerhalb Europas sind Verschleppungen von Arten zu finden. Der europäische Vertreter dieser parasitären Copepoden, *Mytilicola intestinalis*, wurde wahrscheinlich mit Miesmuscheln (*Mytilus galloprovincialis*) aus dem Mittelmeer nach Nordeuropa eingeschleppt (MINCHIN 1996). Im Wattenmeer wie auch an anderen Küsten Europas wird er inzwischen auch in *Mytilus edulis* häufig gefunden (THEISEN 1964, DETHLEFSEN 1972, CROWLEY 1972, MENGOLI 1998, ZENS 1999). Im Nordsylter Wattenmeer (Lister Tidebecken) wurde er 1972 zum ersten Mal entdeckt und zeigte damals eine Prävalenz von unter 5% (DETHLEFSEN 1972), während in dieser Untersuchung schon 70% der Miesmuscheln infiziert waren. Die erhöhte Anzahl der infizierten Tiere weist auf einen Einfluss der Anpassungs- und Ausbreitungszeit auf den Parasitenbefall hin (vgl. HO 1980).

Verlust der Parasiten durch Einschleppung

Eine im Vergleich zum Ursprungsgebiet verringerte Parasitenlast kann für die Pazifische Auster *Crassostrea gigas* als Vertreter der untersuchten, eingeschleppten Mollusken gezeigt werden (Abb. 34). Die Pazifische Auster zeigte neben selteneren Funden der Parasiten *Paravortex sp.* und *Trichodina sp.* auch häufigeren Befall (~30% Prävalenz) durch den einheimische Trematoden *Renicola roscovita*. Ein ähnlich häufiger Befall durch *R. roscovita* (max. 40% Prävalenz) und *Paravortex sp.* (Einzelfunde) wurde bisher nur im Exe-Ästuar in Irland dokumentiert, wohin *C. gigas* ebenfalls eingeschleppt wurde (AGUIRRE-MACEDO & KENNEDY 1999). Zusätzlich wurden dort der Copepode *Mytilicola intestinalis* (~50%) und

Cercarien einer unbekanntes Art (einmalig) in der Pazifischen Auster gefunden. In ihrem ursprünglichen Gebiet konnten in Pazifischen Austern neben dem Copepoden *Mytilicola orientalis* (MORI 1935) Trematoden (Redien) der Art *Gymnophalloides tokiensis*, *Proctoeces ostrea* und der Gattung *Bucephalus* als Makroparasiten gezeigt werden (HOSHINA & OGINO 1951, SINDERMAN & ROSENFELD 1967).

In der Pantoffelschnecke *C. fornicata* wurden keine Makroparasiten im Wattenmeer gefunden (vgl. THIELTGES 2001). Jedoch kann man hier nicht von einer Verringerung der Parasiten-diversität und -häufigkeit sprechen, da diese Beobachtung auch für das Herkunftsgebiet, die amerikanische Ostküste, gilt (PECHENIK ET AL. 2001) (Abb. 34).

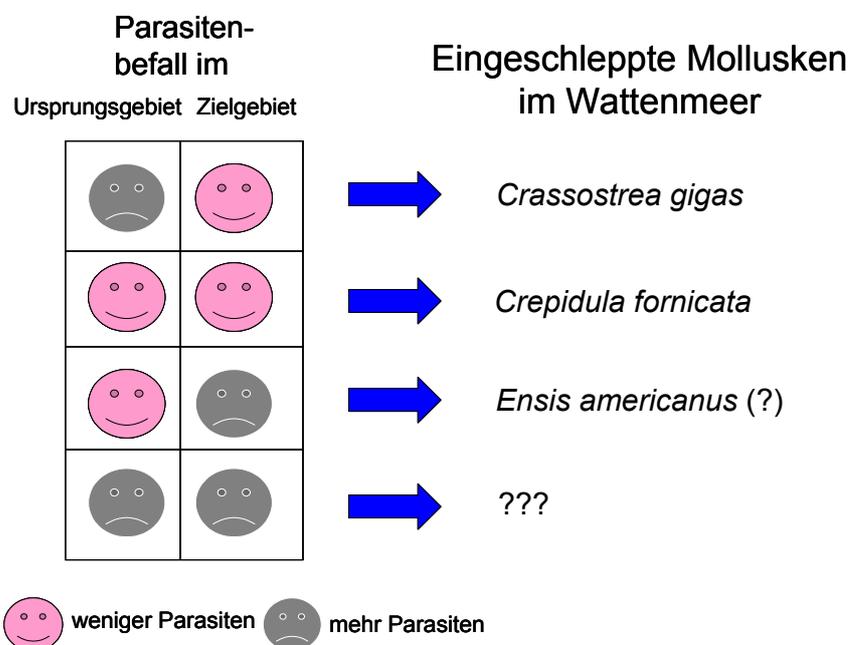


Abb. 34: Die eingeschleppten Mollusken des Wattenmeers und ihr Parasitenbefall. Ein Verlust der Parasiten ist für *Crassostrea gigas* nachvollziehbar. *Crepidula fornicata* hat auch im Ursprungsgebiet keine Parasiten. Für *Ensis americanus* ist im Ursprungsgebiet bisher keine Parasitierung beschrieben. Im Wattenmeer wurden aber vier Trematodenarten in *E. americanus* gefunden. Der letzte Fall, in dem keine Veränderung der Parasitenlast zu erkennen ist, konnte im Wattenmeer bisher nicht dokumentiert werden.

Die Amerikanische Schwertmuschel *Ensis americanus* zeigte mit 100% Prävalenz auf der Hörnummer Sandwattfläche den höchsten Wert für Parasiten in eingeschleppten Arten. Zudem hatte sie mit vier Trematodenarten, nämlich *Renicola roscovita* und drei *Himasthla*-Arten: *Himasthla elongata*, *H. continua* und *H. interrupta*, auch die höchste Diversität der untersuchten Neozoen. Diese Trematodenarten waren auch in der einheimischen Miesmuschel

zu finden. Über Parasiten in Schwertmuscheln des Ursprungsgebiet (West-Atlantik) ist kaum etwas bekannt (Abb. 34). Im Mittelmeer wurden bisher für sublitorale *Ensis sp.* vorwiegend Infektionen durch Protozoen, weniger durch Trematoda, dokumentiert (BILEI ET AL. 1996, CESCHIA ET AL. 2001). Die in der Nordsee heimischen Arten der Gattung *Ensis* kommen im küstennahen Flachwasser nicht vor (COSEL ET AL. 1982) und dürften daher nicht die in *E. americanus* gefundenen Parasitenarten aufweisen.

Die im Wattenmeer heimischen Mollusken wurden zum Teil ebenfalls in andere Gebiete eingeschleppt und haben dabei ihre Parasiten hinter sich gelassen. Die Strandschnecke *L. littorea*, die als erster Zwischenwirt dient, zeigte in dieser Untersuchung Redien und/oder Metacercarien von vier Trematodenarten, während für das Wattenmeer insgesamt sechs bekannt sind (WERDING 1969, DETHLEFS 1995). Für die Nordküste der USA, wohin *L. littorea* eingeschleppt wurde, sind nur drei dieser Digenea-Arten, nämlich *Microphallus pygmaeus*, *Cryptocotyle lingua* und *Renicola roscovita*, dokumentiert (POHLEY 1976). In der Miesmuschel *Mytilus edulis* konnten in dieser Untersuchung neben vier Trematodenarten auch starke Infektionen mit dem Copepoden *Mytilicola intestinalis* gefunden werden. In Miesmuscheln, die zu Kulturzwecken z.B. nach Australien und Japan eingeführt wurden, konnten kaum andere Parasiten als Vertreter der Copepoden nachgewiesen werden. Nur an wenigen Stellen waren auch Trematoden in *Mytilus edulis* häufig zu finden, wobei diese der Gattung *Gymnophallus* angehörenden Cercarien nicht bis auf die Art identifiziert wurden und eventuell dort heimische Parasiten sein könnten (HO 1980, PREGENZER 1983).

Befall mit einheimischen Parasiten

Die eingeschleppten Muscheln wurden im Wattenmeer durch einheimische Parasiten befallen. Die Diversität der Parasiten in den einheimischen Wirten war jeweils größer als in den eingeschleppten. Die eingeschleppten Muscheln zeigten im Allgemeinen niedrigere Prävalenzen und Intensitäten als die einheimischen. Auch andere Untersuchungen zeigten, dass eine Infektion von eingeschleppten Arten mit einheimischen Parasiten möglich ist (SAKANARI & MOSER 1990, CONN ET AL. 1994, TORCHIN ET AL. 1996, TORCHIN ET AL. 2001). Ein Vergleich von Parasiten in einheimischen und eingeschleppten Arten wie in dieser Untersuchung wurde z.B. auch bei Fischen (KENNEDY & POJMANSKA 1996) und Gammariden (DUNN & DICK 1998) durchgeführt. Die Tendenz der stärkeren Parasitierung von einheimischen Wirten ist dort ebenfalls zu erkennen. Die Beobachtung von einheimischen

Trematoden in eingeschleppten Muscheln als zweite Zwischenwirte und die Angabe von Prävalenz und Intensität ist bisher selten (AGUIRRE-MACEDO & KENNEDY 1999).

Die Wahl eines direkten, paar weisen Vergleichs von häufigen Mollusken-Arten eines Habitats sollte eine gleiche Exposition gegenüber Parasitenpopulationen voraussetzen. Die beobachtete geringere Belastung in Prävalenz und Intensität der Parasiten in eingeschleppten Mollusken bei einem Vergleich mit heimischen kann verschiedene Ursachen haben.

Durch einen methodischen Fehler könnte die Aussage über die Belastung der infizierten Wirtstiere durch unterschiedliche Längen oder Gewichte verschiedener Arten verfälscht werden, da hier die mittlere Intensität in Muscheln, ohne Bezug auf die jeweilige Größe der untersuchten Tiere, als Parameter gewählt wurde. Da jedoch die eingeschleppten Arten bei höheren Trockengewichten (s. Anhang, Tab. 4A), im Vergleich zu den einheimischen Mollusken, die geringere Parasitenlast zeigten, wurde auf eine Darstellung der Parasitendichte (Parasiten/Einheit wie zum Beispiel Gramm Trockengewicht (g TG); s. BUSH ET AL. 1997) verzichtet. Eine derartige Normierung wird in BLANCHET ET AL. 2003 als HLI (*Himasthla* Load Index) verwendet oder auch in ZENS 1999 als GdV (Grad der Verseuchung) angegeben. Die Unterschiede der gemittelten Intensitäts- und auch Abundanzwerte zwischen eingeschleppten und einheimischen Mollusken werden durch eine solche Parasitendichte-Berechnung noch größer. Eine Normierung auf Parasitendichte würde die hier ermittelten Resultate über die Belastung der Mollusken demzufolge nicht gegenteilig darstellen.

Eine große Rolle könnte die Wirtsspezifität der digenen Trematoden spielen, da Larvalstadien dieser Saugwürmer in den eingeschleppten Arten in geringerem Ausmaß zu finden waren als in den einheimischen. Am stärksten artspezifisch bei ihrer Wirtssuche ist das erste Lebensstadium der Trematoden, die Miracidien (z.B. ZANDER 1998). Sie setzen sich meist in der Mitteldarmdrüse oder in den Gonaden der Mollusken fest, die als erster Zwischenwirt dienen, und bilden dann ungeschlechtliche Vermehrungsstadien (Sporocysten oder Redien). Diese Stadien wurden nur in einheimischen Arten gefunden, was die Wirtsspezifität bestätigt. Das Cercarien-Stadium ist weniger wählerisch. Meist stellen Gattungen bzw. Familien von Invertebraten oder auch Fischen den zweiten Zwischenwirt für eine Trematodenart. In einem solchen Metacercarien-Stadium waren die in den eingeschleppten Muscheln gefundenen Trematoden. Als Endwirte werden meist Wirbeltiere zur Ausbildung des adulten Saugwurms genutzt.

In einem Laborexperiment in dieser Untersuchung wurde eine fünffach höhere Infektionsrate des heimischen Trematoden *Renicola roscovita* in der heimischen *Mytilus edulis* im Vergleich zu *Crassostrea gigas* berechnet. Ein Grund für diese geringe Infektion in der eingeschleppten Muschelart könnte sein, dass der Parasit an den neuen Wirtsorganismus noch nicht angepasst ist (vgl. LIVELY & DYBDAHL 2000). Die Anpassung an neue Wirtsarten ist meist ein längerer evolutiver Prozess, so dass in verschleppten Arten häufiger parasitische Generalisten als Spezialisten zu finden sind (CORNELL & HAWKINS 1993). Bei Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*) wurde ein ähnlicher Trend bei Untersuchungen in verschiedenen Aquakulturgebieten festgestellt: je weiter diese vom Heimatland entfernt sind, um so häufiger sind Familienspezialisten und später nur noch Generalisten als Parasiten in den Fischen zu finden (KENNEDY & BUSH 1994). Die Trematoden der Gattung *Renicola* und *Himasthla* scheinen zu diesen Generalisten zu gehören und somit ausreichend unspezifisch in der Wahl ihres zweiten Zwischenwirts zu sein, um einen Wirtswechsel zu den eingeschleppten Austern *Crassostrea gigas* und Schwertmuscheln *Ensis americanus* vollziehen zu können, auch wenn diese erst seit kurzer Zeit im Wattenmeer vorkommen. Darauf deutet auch die ähnliche Verteilung der Metacercarien in den Geweben bei eingeschleppten Muscheln im Vergleich mit einheimischen hin. Bei der experimentellen Infektion von *Crepidula fornicata* encystierten sich die Metacercarien von *R. roscovita* in ebenfalls in Kiemen und Mantelrand, wie man es auch bei der Strandschnecke *Littorina littorea* beobachten kann (DETHLEFS 1995, diese Arbeit). Ähnlich der künstlichen Infektion von *Dreissena polymorpha* (CONN & CONN 1995) wurde die eingeschleppte Schnecke *Crepidula fornicata* aber nur in geringem Maße mit der einheimischen Trematodenart infiziert. Eine experimentelle Infektion von *C. fornicata* in ihrer Ursprungsregion gelang auch mit dem Trematoden *Himasthla quissetensis* (STUNKARD 1938).

Die Erfolge bei experimentellen Infektionen wie auch die deskriptive Untersuchung zeigen, dass die eingeschleppten Mollusken für einheimische Trematoden empfänglich sind. Die geringe Ausprägung der Prävalenz und Intensität könnte eventuell mit einer für die Wirtsart spezifischen Abwehr oder dem Einfluss von Umweltfaktoren auf die Parasit-Wirt-Beziehung zusammenhängen.

Da falsch geleitete Miracidien und Cercarien durch Fehlwirte verdaut werden können (JAMES 1971) und bei *Crassostrea gigas* eine schnelle Phagocytose von Fremdpartikeln beobachtet

wurde (TRIPP 1975), könnten dies Abwehrmechanismen der Auster gegen die eindringenden Cercarien sein. Häufig variierende Umweltfaktoren wie Strömung, Temperatur, Licht und Mikrohabitat konnten in dem Infektionsexperiment konstant gehalten werden, jedoch wurde keine gleich große Prävalenz des Trematoden *Renicola roscovita* bei *Mytilus edulis* und *C. gigas* erreicht. Unterschiede in der Filtrationstechnik und -rate (KIØRBOE & MØHLENBERG 1981, COGNIE ET AL. 2003), die Größe der Kiemen wie auch das Öffnungsverhalten der Muscheln könnten eine Barriere für die Cercarien sein, die mit dem Wasserstrom eingestrudelt werden. Bei einem direkten Einbohren in den Muschelweichkörper, z.B. in den Fuß von *Cerastoderma edule*, kann die Muschel auch mechanisch dagegen arbeiten, indem sie den Fuß an der Schale abstreift (Thieltges, pers. Mitt.). Eine andere Reaktion der Mollusken auf eine Infektion kann die Einkapselung der Trematoden sein (YOSHIRO 1976). Eventuell sind auch biochemische Gradienten, wie z.B. Exudate des Zwischenwirts (MOURITSEN 2000), für den Erfolg oder Misserfolg des Auffindens des Wirtes durch Trematoden verantwortlich zu machen. Ein möglicher Grund für den geringen Befall der Pantoffelschnecken, selbst unter experimentellen Bedingungen, könnte neben unsichtbaren biochemischen Komponenten das Ausselektieren der Trematoden durch die Kiemen sein, da Cercarien in Schleim gehüllt ausgestoßen wurden (pers. Beobachtung). Die Effizienz dieses Abwehr-Mechanismus bleibt zu prüfen, jedoch ist ein natürlicher Trematodenbefall in *Crepidula fornicata* bisher nicht bekannt (PECHENIK ET AL. 2001). Für die nah verwandte *C. convexa*, die eine ähnliche Filtrationstechnik hat, ist allerdings Trematodenbefall durch *Proctoeces maculatus* dokumentiert worden (AITKEN-ANDER & LEVIN 1985). Die möglichen Abwehrstrategien von Mollusken (vgl. CHANDLER 1932, CAWSTON 1941) gegen Parasiten wurden hier nicht genauer untersucht. Es werden aber artspezifische Reaktionen vermutet, wobei offen bleibt, ob einheimische oder eingeschleppte Arten effektiver reagieren.

Unter Laborbedingungen war die Prävalenz in *Crassostrea gigas* mit 20% niedriger als in der freien Natur (30%). Zum einen könnte dafür eine geringere Abwehr in der Natur durch Stress verantwortlich sein, zum anderen könnte aber auch eine höhere Infektivität durch *R. roscovita* mit besseren Umweltbedingungen verbunden sein. In dem Infektionsexperiment ist eventuell die Wassertemperatur nicht optimal gewählt worden sein, die auf die Aktivität der freien Cercarien Einfluss nimmt (Greve, pers. Mitt.). Aufgrund der langen Infektionszeit sollte dies jedoch keine Auswirkungen zeigen.

Ein anderer Grund für die geringe Parasitierung der eingeschleppten Arten könnte die geringe Zeitspanne („residence time“) sein, in der die Neozoen den heimischen Parasiten ausgesetzt sind. Je länger die neuen Arten sich in dem Habitat aufhalten, um so eher kann eine Adaption der Parasiten oder auch ein verstärkter Kontakt mit ihnen zu einer Akkumulation in den eingeschleppten Arten führen (HO 1980, CORNELL & HAWKINS 1993). Das Fehlen des Copepoden *Mytilicola intestinalis* in den eingeschleppten Arten auf den Muschelbänken ist eventuell so zu erklären, da er zum Beispiel in *Crassostrea gigas* in Irland gefunden wurde (AGUIRRE-MACEDO & KENNEDY 1999). Eine erfolgreiche experimentelle Infektion von *Crepidula fornicata* mit *M. intestinalis* (HEPPER 1953), lässt eine natürliche Infektion vermuten, zudem die nah verwandte Art *M. orientalis* an der Westküste der USA neben Austern und Miesmuscheln auch die Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* infiziert (ODLAUG 1946). In dieser Untersuchung wurden jedoch auch keine Copepoden in der Pantoffelschnecke gefunden.

Räumlich kleinskalige wie auch großskalige Unterschiede können bei einem Vergleich der Artenzusammensetzung, Prävalenz und gemittelte Intensität von Parasiten in eingeschleppten und einheimischen Schnecken und Muscheln gefunden werden. Eine Abhängigkeit der Infektion vom Probenahmeort konnte in dieser Arbeit deutlich gemacht werden. Meist waren die ermittelten Parameter im Vergleich für den Probenort Hörnum höher als für List. Da die Probenorte zwar ähnliche, aber nicht gleiche Strukturen aufzeigten, könnten die Populationsdichten der verschiedenen Wirtsebenen sowie unterschiedliche Umweltfaktoren zu den gezeigten Unterschieden führen.

Die Populationsdichte des Parasiten könnte für das Auftreten des Turbellars *Paravortex sp.* in Hörnum in *Crassostrea gigas* (Einzelfund) und in *Cerastoderma edule* (Prävalenz: 15%) verantwortlich sein, da der einfache Wirtswechsel keine weiteren biotischen Parameter benötigt. Der Copepode *Mytilicola intestinalis* kam in Hörnum häufiger und mit höherer Intensität in *Mytilus edulis* vor, was ebenfalls daran liegen kann, dass weniger Miesmuscheln vorhanden waren und so Mehrfachinfektionen stattfanden. Andererseits birgt das angrenzende Sublitoral die größten Miesmuschelkulturen Nordfrieslands (RUTH 1998) und somit eine hohe Muscheldichte. Jedoch standen keine Daten zu Infektionen dieser sublitoralen Populationen durch *M. intestinalis* zur Verfügung. Eine Abhängigkeit des Trematodenvorkommens von der Wirtsdichte wurde für *Cerastoderma edule* gezeigt (MOURITSEN ET AL. 2003). Das Auftreten des Trematoden *Psilostomum brevicolle* in *C. edule* in Hörnum kann durch das hohe

Vorkommen des ersten Zwischenwirts *Hydrobia sp.* in der benachbarten Seegraswiese erklärt werden. Auch die erhöhte mittlere Intensität und die hohen Maxima der *Himasthla*-Metacercarien in *Ensis americanus* und *C. edule* können durch die hohe Schneckendichte begründet werden. Die Endwirt-Verteilung wird ebenfalls häufig als Parasitenstrukturierender Faktor betrachtet. In einem Gebiet der amerikanischen Ostküste, in das die Strandschnecke *Littorina littorea* eingeschleppt wurde, variiert die Häufigkeit der Trematoden ebenfalls ortsabhängig, was darauf zurückgeführt wird, dass die Endwirte unterschiedlich verteilt sind (POHLEY 1976). Eine Abhängigkeit des Parasitenvorkommens von Vogeldichten wurde ebenfalls von GALAKTIONOV & BUSTNES (1995) gezeigt. Jedoch konnte in der südlichen Ostsee keine Varianz der Parasitenstruktur in der Schnecke *Hydrobia ventrosa* mit der ungleichmäßigen Verteilung der Seevögel nachgewiesen werden (KUBE ET AL. 2002). Bei einer Untersuchung von *C. edule* und *M. edulis* an der französischen Atlantikküste wurden trotz einem mit Hörnum vergleichbaren Habitat mit hohem Vogelvorkommen andere Prävalenzwerte dergleichen Trematoden gefunden (MONTAUDOUIN ET AL. 2000).

Auf die örtliche Verteilung der Parasiten verschiedener Wirtspopulationen können außerdem abiotische Faktoren wie der Grad der Exposition gegenüber Wellenschlag und Strömung wirken (GALAKTIONOV & BUSTNES 1995). Eine Abhängigkeit des Parasitenauftretens von der Strömung (MONTAUDOUIN ET AL. 1998) wurde für den Trematoden *H. elongata* in der Herzmuschel *Cerastoderma edule* gezeigt. Zudem kann die Anfälligkeit der Schnecken gegenüber Infektionen mit Trematoden auf die örtliche Variation Einfluss nehmen (KRIST ET AL. 2000). Andererseits kann das Habitat der Wirtstiere für die Prävalenz der Parasiten eine wichtige Rolle spielen. Für das Lister Gebiet sind in früheren Arbeit meist sechs Trematodenarten angegeben (WERDING 1969, LAUCKNER 1984). Jedoch wurden in diesen Arbeiten Proben von Schlickwatt entnommen, während in dieser Untersuchung Schnecken einer Muschelbank beprobt wurden. Im Wattenmeer konnte außerdem ein geringerer Befall von Schnecken des Sandwatts im Vergleich zu denen einer Seegraswiese gezeigt werden (DETHLEFS 1995). Im Weißen Meer wurde das geringste Auftreten von Trematoden in *Littorina spp.* auf Algen, mäßiges Auftreten auf kiesigem und das höchste Auftreten in diesen Schnecken auf felsigem Untergrund festgestellt (SOKOLOVA 1995). Eine ähnliche Tendenz zeigt sich, wenn *L. littorea* auf felsigem Untergrund in Schweden untersucht wird (GRANOVITCH & JOHANNESON 2000).

Bei einem Vergleich von Wirtstieren in ihrem alten und neuen Habitat ist häufig eine Abnahme der parasitären Diversität und Häufigkeit zu erkennen (CORNELL & HAWKINS 1993, TORCHIN ET AL. 2003). Hier wurde gezeigt, dass auch bei einem Vergleich zwischen eingeschleppten und einheimischen Wirten in dem neuen Habitat der Trend zur geringeren Parasitenlast geht. Jedoch konnten im Falle von *E. americanus* und *C. edule* auch gleich häufig parasitierte Muscheln eines Vergleichspaares gezeigt werden.

Folgen von Parasitenbefall

Parasiten bilden eine wichtige Komponente in der Struktur ökologischer Gemeinschaften (ANDERSON 1978, 1979, DOBSON & HUDSON 1986, MINCHELLA & SCOTT 1991). Sie wirken dichteabhängig wie die populationsformenden Faktoren Fraßdruck und Konkurrenz. Jedoch ist häufig nicht nur die Wirtspopulation von den Auswirkungen der Parasiten betroffen, sondern auch die gesamte Lebensgemeinschaft (MOURITSEN & POULIN 2002). Teilweise ist die Bedeutung der Auswirkungen von Organismen, die in anderen leben, nicht hinreichend bekannt, so dass eventuell auch Kommensalen zur Gruppe der Parasiten gezählt werden (z.B. *Trichodina*, *Paravortex*, Copepoda). Gravierende Folgen durch Parasitierung auf Populationsebene sind häufig mit anderen Stressfaktoren verbunden, wie Schadstoffe, Habitatveränderungen, Fischereidruck und auch eingeschleppte Arten sie darstellen (LAFFERTY & KURIS 1999).

Die Auswirkungen von *Paravortex sp.* sind noch nicht geklärt, da bisher keine eindeutigen Zusammenhänge zwischen Turbellarien und Krankheiten von Mollusken gefunden wurden. Aus diesem Grunde wird in Frage gestellt, ob *Paravortex sp.* als Parasit bezeichnet werden kann oder die Bezeichnung „Kommensale“ passender wäre (vgl. LAUCKNER 1983). Eine ähnliche Diskussion betrifft den Copepoden *Mytilicola intestinalis* in Miesmuscheln (DAVEY & GEE 1988). Auch für den nach Europa eingeschleppten *M. orientalis* wurden geringe oder keine Effekte auf *C. gigas* festgestellt (KATKANSKY ET AL. 1967, GRAVE ET AL. 1995, STEELE & MULCAHY 2001). Es sind kaum pathologische Folgen des Befalls von Muscheln der in *Cerastoderma edule* und *Crassostrea gigas* gefundenen Protozoen der Gattung *Trichodina sp.* bekannt, jedoch können sie in Fischen Schädigungen hervorrufen (BOWER 1988). Dagegen stellten BOUSSAÏD ET AL. (1999) die These auf, dass *Trichodina* doch letal für Muscheln sei, da ein Befall die Kiemen und somit die Atmung belastet, wenn die Protozoen in Massen vorhanden sind. Diese These würde die Beobachtungen von großflächigem Absterben von

Herzmuschel-Populationen, begründet durch das massive Auftreten von *Trichodina* in heißen Sommern, unterstützen (LAUCKNER 1983). Solche Massenvorkommen wurden außerdem häufig bei schlechter Wasserqualität gefunden (BESSE 1968, PADNOS & NIGRELLI 1942), die wiederum Auswirkungen auf Mollusken hat. Gewebeschäden bis hin zu erhöhter Mortalität werden durch viele Protozoen verursacht. In *C. gigas* wurden in Frankreich zum Beispiel Haplosporidien gefunden, die bis zu 95% der Muschelpopulation absterben lassen können (RENAULT ET AL. 2000). Weitere parasitäre Protozoen von Mollusken und ihre Auswirkungen sind in SPRAGUE 1970 und LAUCKNER 1983 zusammengestellt.

Starke Auswirkungen auf Schnecken und Muscheln als Wirtstiere haben dagegen larvale Trematoden. Sie können im ersten Zwischenwirt das Wachstum (TASKINEN ET AL. 1998, MOURITSEN ET AL. 1999), die Demografie (SOKOLOVA 1995), das Verhalten (WILLIAMS & ELLIS 1975, CURTIS 1987, DAVIES & KNOWLES 2001), die Reproduktion (COUSTAU ET AL. 1990) und die Mortalität von Mollusken (JONSSON & ANDRÉ 1992, HUXHAM ET AL. 1993, GALAKTIONOV ET AL. 2002) beeinflussen. Für diese gravierenden Folgen sind die sich reproduzierende Stadien der Sporocysten und Redien verantwortlich, da sie unter anderem die Gonaden des Wirts zerstören und Veränderungen in dessen Vitalität hervorrufen (z.B. auch bei CALVO-UGARTEBURU & MCQUAID 1998 b). Dabei wirken Redien (z.B. von Haploporidae oder Heterophyidae) noch aggressiver als Sporocysten (z.B. Microphallidae) (GALAKTIONOV ET AL. 2002, MONTAUDOUIN ET AL. 2003). Da die Metacercarien im zweiten Zwischenwirt meist encystiert sind und ihre Nahrungsaufnahme nicht geklärt ist, werden die Auswirkungen dieses Wartestadiums im Allgemeinen als gering angenommen. Bei einem Befall mit Metacercarien sind jedoch Effekte auf das Wachstum unter Stressbedingungen belegt (WEGEBERG & JENSEN 2003). Einflüsse auf das Fleischgewicht des Wirtes (ZENS 1999) wie auch auf das Verhalten (THOMAS & POULIN 1998) sind nicht ausgeschlossen, auch wenn EDELAAR ET AL. (2003) eine Manipulation des Wirtsverhaltens in der Baltischen Plattmuschel *Macoma balthica* nicht für wahrscheinlich halten. Für Herzmuschelarten konnte eine höhere Parasitierung bei nicht eingegrabenen Individuen beobachtet werden (POULIN ET AL. 2000, DESCLAUX ET AL. 2002). Eine Verhaltensänderung des Wirtstieres wird häufig durch Parasiten verursacht, wobei Helminthen im Allgemeinen große Auswirkungen haben (POULIN 1994).

Parasiten kommen also in verschiedenen Zusammensetzungen und in unterschiedlichem Maße in eingeschleppten und einheimischen Arten vor. Je nach Stadium und Lebensweise können sie den Wirt schädigen und Einfluss auf die Biologie des Wirtes nehmen. Da die

eingeschleppten Arten bisher nur Metacercarien und „Kommensalen“ beherbergen, ist eine starke Belastung unter optimalen Bedingungen nicht zu vermuten und so eine erleichterte Etablierung denkbar. Jedoch könnten in Stresssituationen, wie Austrocknung, Nahrungsmangel oder Umweltverschmutzung, auch Auswirkungen auf die etablierten, eingeschleppten Arten auf Populationsebene zu sehen sein.

6.3 Allgemeine Diskussion

Mit ähnlichen Werten für Diversität, Prävalenz und Bedeckungsgrad von eingeschleppten und einheimischen Arten dürfte Schalenbewuchs keinen entscheidenden Vorteil bei der Etablierung von Arten geben. Eine geringere Parasitierung der eingeschleppten im Vergleich zu den einheimischen Arten deutet eine geringere Belastung und somit möglicherweise einen Vorteil bei der Etablierung an (Abb. 35).

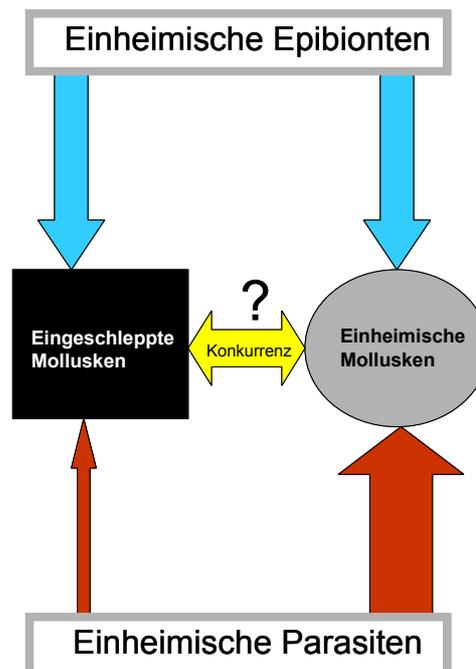


Abb. 35: Einfluss von einheimischen Epibionten und Parasiten auf eingeschleppte und einheimische Mollusken. Epibionten sind etwa gleich stark auf den eingeschleppte und einheimische Arten vertreten. Parasiten kommen in einheimischen Mollusken mit höherer Prävalenz und Intensität als in eingeschleppten vor. Fraglich sind jedoch die Auswirkungen dieser Faktoren auf eine eventuelle Konkurrenz zwischen den Mollusken.

Da Aufwuchsorganismen in ähnlichem Maß die neu angebotenen Substrate besiedeln, sind Auswirkungen durch Aufwuchsorganismen auf die Etablierung der Art zu vermuten. Dies hängt sehr wahrscheinlich nicht nur von der Spezifität und Wuchsform des Epibionten ab,

sondern auch von der Lebensweise des Basibionten. Auch wenn im Experiment kein Einfluss auf das Wachstum der eingeschleppten Mollusken nachgewiesen werden konnte, kann der Bewuchs auf vagilen, eingeschleppten Arten durchaus auch bei etablierten Arten hemmend auf Wachstum und Reproduktion wirken. Dabei kann ein starkes Vorkommen der Epibionten auch die robusteren, eingeschleppten Arten bei der Nahrungsaufnahme, im Wachstum oder Reproduktion beeinflussen.

Effekte auf die eingeschleppten Arten durch heimische Parasiten sind während der Etablierung wahrscheinlich gering, da sie selbst in etablierten Populationen nur mit niedrigerer Prävalenz und Intensität vorkommen. Jedoch könnten sie auch ein Grund für eine fehlgeschlagene Etablierung von Arten sein, die nur nicht bemerkt wurden (vgl. WILLIAMSON & FITTER a). Bei etablierten Arten können geringere Parasitierungen als in einheimischen Wirten als Konkurrenzvorteil gedeutet werden (z.B. CALVO-UGARTEBURU & MCQUAID 1998 b). Die weitere Entwicklung ist jedoch abzuwarten, da die eingeschleppten Mollusken erst seit wenigen Jahrzehnten im Nordseegebiet vorkommen. Zum einen könnte zusätzlicher physiologischer Stress auch Auswirkungen der Parasiten auf die neuen Arten zeigen. Zum anderen könnten die ökologischen Infektionsparameter über einen kurzen Zeitraum weiter angeglichen werden, so dass eine Akkumulation von Parasiten in den eingeschleppten Wirtstieren nach dieser Anpassungszeit einen eventuellen Vorteil ausgleichen würde (vgl. POULIN & MOUILLOT 2003). Ein Beweis für Vorteile in der Konkurrenz zwischen Arten durch geringere Parasitenbelastung ist allerdings bisher nicht gegeben.

Aspekte der eingeschleppten Arten in Bezug auf das Ökosystem Wattenmeer

Eine Etablierung von Arten in neuen Habitaten ist sowohl aus wissenschaftlicher wie auch Naturschutz fachlicher Sicht interessant, da diese weitere Auswirkungen auf das Ökosystem haben, selbst wenn sie keine direkten Konkurrenten zu einer einheimischen Art darstellen (VITOUSEK 1990). Die Einschleppung von Organismen in Küstenbereiche zieht somit auf diversen ökologischen Ebenen Folgen nach sich (GROSHOLZ 2002).

Durch ihre Schalenoberfläche stellen eingeschleppte Arten heimischen Aufwuchsorganismen neues Siedlungssubstrat. So können sie neue Lebensräume für heimische Arten bilden (vgl. CROOKS 1998). Da sie aber auch sich selbst und das vorhandene Hartsubstrat besiedeln (z.B. *Crepidula fornicata* und *Crassostrea gigas*), ist dieser positive Aspekt als Zugewinn für die

heimische Gemeinschaft fraglich. Zudem ist durch das Einbringen von diesen Arten auch der Artenanteil eingeschleppter Aufwuchsorganismen im Vergleich zu anderen Habitaten sehr hoch. Die zusätzlich mitgebrachten Arten stehen wiederum in Platzkonkurrenz mit den einheimischen.

Die geringere Parasitierung der eingeschleppten Arten kann als positiver Effekt eventuell auf einheimische Prädatoren weitergegeben werden. Da die Parasitenbelastung der Vögel abhängig von der Parasitierung und Dichte der Zwischenwirte ist (SIMKOVA ET AL. 2003), würde eine Spezialisierung der Vögel auf die wenig parasitierten Neobiota eventuell auch eine Verringerung des Parasitenvorkommen in den Vögel bedeuten.

Die eingeschleppten Mollusken könnten die einheimischen Arten aber auch von der hohen Parasitierung entlasten. So würden eingeschleppte Mollusken eine Art Sackgasse für Trematoden darstellen, wenn sie larvale Parasiten aufnehmen, jedoch nicht von den Endwirten gefressen werden (Abb. 36). Dies könnte der Fall bei der Pazifischen Auster *Crassostrea gigas* sein, da sie im Wattenmeer kaum Fressfeinde hat (DIEDERICH 2000). Auch die Amerikanische Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* scheint nicht attraktiv für die einheimischen Räuber zu sein, jedoch ist diese auch nicht parasitiert (THIELTGES 2001). Für die Amerikanische Schwertmuschel *Ensis americanus* wurden dagegen Vögel wie Austernfischer und Eiderenten als Prädatoren beobachtet (LAURSEN ET AL. MS, SWENNEN ET AL. 1985), so dass sich der Trematodenzyklus schließen kann. Für Miesmuscheln *Mytilus edulis* und Herzmuscheln *Cerastoderma edule* sind diese zwei Vogelarten neben Möwen ebenfalls als Prädatoren bekannt (DREAN-QUENEC'H DU ET AL. 2001, LEOPOLD ET AL. 2001).

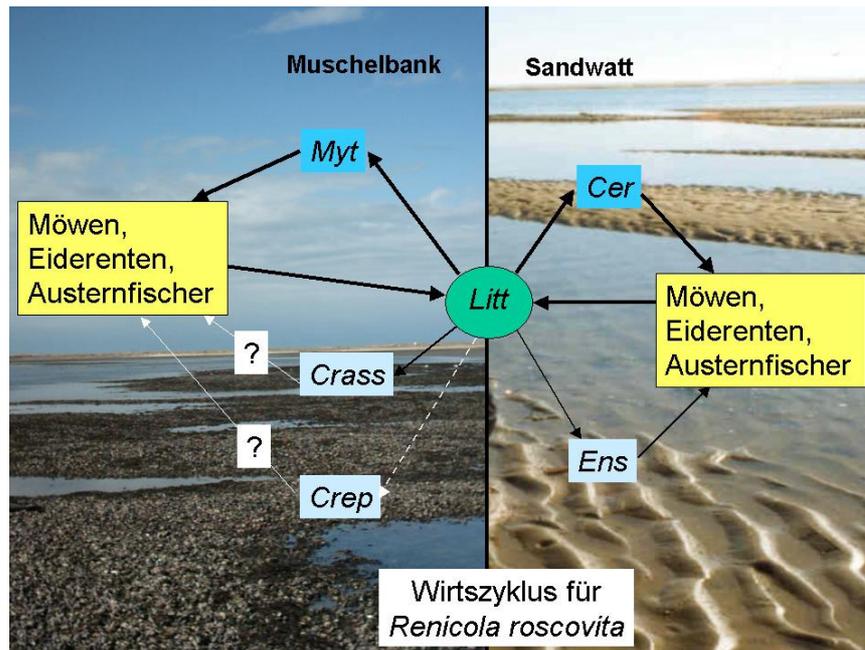


Abb. 36: Wirtzyklus für den Trematoden *Rencicola roscovita*. *Litt*: *Littorina littorea* als 1. Zwischenwirt (Kreis) kommt sowohl auf Sand- wie auch Muschelbankflächen vor. Als 2. Zwischenwirt (Rechteck) kommen die Muscheln *Myt*: *Mytilus edulis*, *Crass*: *Crassostrea gigas*, *Cer*: *Cerastoderma edule* und *Ensis*: *Ensis americanus* sowie die Schnecke *Crep*: *Crepidula fornicata* in Frage. Endwirte (gerahmte Kästchen) sind Vögel.

6.4 Ausblick

Diese Untersuchung hat die Aspekte Bewuchs und Parasitismus bei eingeschleppten Arten näher betrachtet und diese in einem Vergleich einheimischen Arten gegenübergestellt. Dabei wurde ein geringerer Parasitenbefall (mit heimischen Parasiten) bei ähnlicher epibiotischer Gemeinschaft festgestellt und erörtert. Viele Fragen konnten nur tangiert werden.

Weitere Untersuchungen an marinen Wirbellosen könnten diesen Trend validieren und eventuell auch eine Verallgemeinerung für andere eingeschleppte Arten zulassen. Bei der Frage nach der Konkurrenzfähigkeit von eingeschleppten Arten ist eine Verallgemeinerung zu überdenken, wobei großskalige, experimentelle Untersuchungen, die sowohl das Ursprungs-, als auch das Zielhabitat und die jeweiligen Lebensgemeinschaften mit einbeziehen (VILÀ & WEINER 2004), notwendig sind. Zudem sind auch Interaktionen der Exoten miteinander nicht zu vernachlässigen, da diese sowohl hemmende wie auch erleichternde Folgen haben können (z.B. SIMBERLOFF & HOLLE 1999). Zum Teil sind jedoch keine oder kaum Daten zu Aufwuchs und Parasitierung der eingeschleppten Arten in den Ursprungshabitaten vorhanden.

In den neuen Habitaten wird häufig nur die fehlende Belastung von Neozoen, nicht aber die Situation für die heimischen Arten betrachtet, was eine Aussage über Vorteile gegenüber heimischen Arten schwierig macht. Nicht festgestellte Infektionen sind nicht unbedingt durch die Resistenz der eingeschleppten Art begründbar, wenn nur wenige oder keine potenzielle Feinde vorkommen. Für folgende Untersuchungen ist also zu empfehlen, dass einheimische Arten gleichzeitig mit eingeschleppten Arten untersucht werden, da somit die Häufigkeit der potenziellen Feinde vor Ort, wie z.B. Parasiten, aber auch Fressfeinde und Aufwuchsorganismen, in die Beurteilung der neuen Art mit einbezogen wird (vgl. SAKAI ET AL. 2001). Aussagen zu Konkurrenz zwischen Arten können eventuell durch solche Untersuchungen gefördert werden (vgl. KOHLER & WILEY 1997). Außerdem sollte auch die spezifische Wirt-Parasit-Beziehung näher betrachtet werden, da eine enge genetische Beziehung zwischen den zu vergleichenden Wirten die Wahrscheinlichkeit der Anfälligkeit für gleiche Parasiten erhöht. Einen generellen Verlust der Parasiten durch die Verschleppung zu begründen, wäre z.B. bei *Crepidula fornicata* nicht gerechtfertigt. Offen bleibt, warum die Amerikanische Pantoffelschnecke natürlicherweise nicht von Trematoden befallen wird.

Eingeschleppte und heimische Mollusken im Wattenmeer: Unterschiede in Bewuchs und Parasitierung?

Zusammenfassung

Weltweit wird eine verstärkte Einschleppung von neuen Tier- und Pflanzenarten (Neobiota) beobachtet. Die Gründe für die erfolgreiche Ansiedlung und Ausbreitung einer importierten Art sind weitgehend unbekannt. Diskutiert werden breite physiologische Toleranz der Neobiota oder fehlende Räuber in den neuen Gebieten. In den letzten Jahren wurde auch eine verringerte Parasitierung für den Erfolg der Neobiota in Betracht gezogen. Parasiten können ihren Wirt nicht nur durch Nahrungsabzug oder Kastration schädigen, sondern ihn im Zusammenspiel mit anderen Stressfaktoren auch töten. Lassen Organismen ihre Parasiten bei der Neubesiedlung einer Region zurück, könnte eine Befreiung von der Parasitenlast einen Vorteil bei der Etablierung und Konkurrenz mit einheimischen Arten zur Folge haben. Bei marinen Organismen kann auch der Schalenbewuchs eine Rolle spielen, indem er Einfluss auf Wachstum und Mortalität ausübt. Ein möglicherweise geringerer Bewuchs bei eingeschleppten Arten könnte ebenfalls eine Etablierung erleichtern.

Um zu prüfen, ob in die Nordseewatten eingeschleppte Mollusken frei von Parasiten sind und geringeren Aufwuchs als die einheimischen Arten haben, wurden Bewuchs und Parasitierung von häufigen Arten im Eulitoral verglichen. Dies geschah paarweise: (1) die Amerikanische Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* und die heimische Strandschnecke *Littorina littorea*, die beide auf Muschelbänken leben, (2) die Pazifische Auster *Crassostrea gigas* und die heimische Miesmuschel *Mytilus edulis*, die auf dem Sediment zu finden sind, und (3) die Amerikanische Schwertmuschel *Ensis americanus* und die heimische Herzmuschel *Cerastoderma edule*, die im Sediment nebeneinander vorkommen. Die Probennahmen wurden im Sommer 2003 an zwei, 30 km von einander entfernten Stellen des Sylter Wattenmeeres durchgeführt, um lokale Unterschiede berücksichtigen zu können. Zunächst wurde bei den vier epibenthischen Arten der Schalenbewuchs qualitativ und quantitativ erfasst. Dann wurde das Gewebe aller sechs Molluskenarten auf Parasiten untersucht. Außerdem wurde experimentell der Einfluss von künstlichem Aufwuchs auf das Wachstum eingeschleppter Arten sowie der Infektionserfolg einer einheimischen Trematodenart in eingeschleppten Mollusken untersucht.

Beim Schalenbewuchs zeigten sich kaum signifikante Unterschiede bezüglich der Artenzusammensetzung, der Häufigkeit einzelner Aufwuchstaxa und der Bedeckungsgrade zwischen eingeschleppten und einheimischen Mollusken. Der in den Schalen bohrende Polychaet *Polydora sp.* war dagegen in der Schale von *Crassostrea gigas* (90%) mehr als zehnmal so häufig zu finden wie in der heimischen *M. edulis* (6%), während die eingeschleppte *Crepidula fornicata* (5%) wesentlich weniger befallen war als die heimische *L. littorea* (33%). Neben vielen einheimischen Aufwuchsorganismen wurden auch fünf eingeschleppte Arten festgestellt. Unterschiede in der Häufigkeit und der Schalenbedeckung der Epibionten waren oft ortsabhängig und weniger durch den Substrat bietenden Basibionten beeinflusst. Ein Effekt des Schalenbewuchses auf das Wachstum oder die Mortalität der eingeschleppten Basibionten war im Freilandexperiment mit standardisiertem, künstlichem Aufwuchs nicht nachzuweisen. Ein Vorteil durch weniger Nahrungskonkurrenz oder geringere sterische Belastung scheint nicht gegeben.

In den untersuchten Mollusken wurden keine eingeschleppten Parasiten gefunden. Es zeigte sich jedoch, dass die eingeführten Muschelarten mit heimischen Parasiten, vor allem Trematoden, befallen waren. Der Befall mit Trematoden erreichte bei *E. americanus* im Vergleich zu *Cerastoderma edule* sogar gleich große Prävalenzwerte (100%). Allerdings war die mittlere Intensität des Befalls in eingeschleppten Arten stets geringer als in den einheimischen. Vermutlich hängt dies mit einem geringeren Infektionserfolg der Cercarien heimischer Trematoden zusammen, wie ein Laborexperiment mit dem Trematoden *Renicola roscovita* und den Muscheln *Crassostrea gigas* und *M. edulis* nahe legt. In *Crepidula fornicata* wurde kein Befall durch Makroparasiten gefunden. Das entspricht auch den Verhältnissen in ihrem Ursprungsgebiet. Jedoch war eine künstliche Infektion mit dem einheimischen Trematoden *R. roscovita* erfolgreich. Die Ergebnisse belegen zwar eine vergleichsweise geringere Parasitenlast bei eingeschleppten im Gegensatz zu heimischen Molluskenarten, aber ein Wechsel von einheimischen Parasiten auf eingeschleppte Arten ist offenbar unmittelbar oder in wenigen Jahren möglich, da *E. americanus* und *Crassostrea gigas* erst seit drei bzw. zwei Jahrzehnten im Wattenmeer zu finden sind. Ob eine verbesserte Konkurrenzfähigkeit durch die geringere Parasitenlast bei diesen Mollusken vorliegt, ist erst noch nachzuweisen.

**Introduced and native molluscs in the Wadden Sea:
Do they differ in epibiosis and parasitism?**

Abstract

Species introductions across geographical barriers occur at an accelerating speed. The key factors responsible for a successful establishment of these Neobiota are poorly understood. Here I consider two potential factors: epibiosis and parasitism. Fouling organisms can play an important role for species by influencing growth and mortality. If introduced species have a lowered epibiotic encrustation this may facilitate their establishment. Since parasites are known to have potentially strong negative effects on their hosts, a low parasite burden of introduced species might result in a competitive advantage over native species.

In this study the hypothesis is tested that introduced species have (a) lower epibiosis and (b) no or less parasites than native species on a local. Three introduced molluscs (*Crepidula fornicata*, *Crassostrea gigas* and *Ensis americanus*) and three native molluscs (*Littorina littorea*, *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule*) from the coastal North Sea were investigated, and pairwise comparisons between species with similar mode of life were conducted. In the summer of 2003 two samples of 40-50 individuals were taken from each species at the same time and same location, north and south of the island of Sylt (Northern Wadden Sea). Qualitative and quantitative data of fouling organisms were recorded from the epibenthic species. All individuals were vivisected for macroparasitic infestation. Furthermore, a possible impact of artificial epibiosis on basibiont growth and of infestation by a native trematode was investigated experimentally.

Similar epibiotic organisms were found on the shells of introduced and native molluscs. Differences in prevalence and cover often depended on location, but not on basibiont species. However, the shell-boring polychaet *Polydora sp.* was found particularly in *Crassostrea gigas* and *L. littorina*. There was no effect of standardized artificial fouling on growth and mortality of introduced basibionts in a field experiment.

No non-native parasites imported with the introduced molluscs were found. However, the introduced bivalves were infected with the same native parasite species (mainly trematodes) as their native counterparts. All parasites found in the introduced species utilized these molluscs only as second intermediate host (metacercarial stage). Compared to native bivalves, the introduced species showed a lower parasite diversity, prevalence and intensity in the majority of cases. This presumably relates to a low infestation success as suggested by a laboratory experiment with the native trematode *Renicola roscovita* infecting the bivalves *Crassostrea gigas* and *Mytilus edulis*. The introduced gastropod *Crepidula fornicata* did not show any trematode infections in the samples collected, but artificial infestation was possible.

In conclusion, these results show that epibiosis does not differ on introduced and native molluscs. Furthermore, it is shown that the assumption of no parasites in introduced species turns out to be invalid, but the parasite load was lower. Implications of these results for a successful establishment are discussed.

Literatur

- AGUIRRE-MACEDO, M.L. & C.R. KENNEDY (1999) Diversity of metazoan parasites of the introduced oyster species *Crassostrea gigas* in the Exe Estuary. *J Mar Biol Ass UK* 79: 57-63
- AITKEN-ANDER, P. & N.L. LEVIN (1985) Occurrence of adult and developmental stages of *Proctoeces maculatus* (Trematoda: Digenea) in the gastropod *Crepidula convexa*. *Trans Am Microsc Soc* 104 (3): 250-260
- AMBARIYANTO & R. SEED (1991) The infestation of *Mytilus edulis* Linnaeus by *Polydora ciliata* (Johnston) in the Conway Estuary, North Wales. *J Molluscan Stud* 57 (4): 413-424
- ANDERSON, R.M. (1978) The regulation of host population growth by parasitic species. *Parasitology* 76: 119-157
- ANDERSON, R.M. (1979) The influence of parasitic infection on the dynamics of host population growth. In: ANDERSON, R.M., TURNER, B. D. & L. R. TAYLOR (ed), *Population Dynamics*. Blackwell, Oxford. pp. 245-281
- ANKEL, W.E. (1936) Die Pantoffelschnecke auf deutschen Austernbänken. *Nat Volk* 66: 11-13
- ARAKAWA, K.Y. (1990) Competitors and fouling organisms in the hanging culture of Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Anim Behav Physiol* 17: 67-94
- ARMONIES, W. (2001) What an introduced species can tell us about the spatial extension of benthic populations. *Mar Ecol Prog Ser* 209: 289-294
- ARMONIES, W. & K. REISE (1999) On the population development of the introduced razor clam *Ensis americanus* near the island of Sylt (North Sea). *Helgoländer Meeresunters* 52 (3-4): 291-300
- AZEVEDO, C. (1997) Some observations on an amoeba, destructive agent of the gills of *Cerastoderma edule* (Mollusca, Bivalvia). *Dis Aquat Org* 30:223-225
- BAUER, O.N. (1991) Spread of parasites and diseases of aquatic organisms by acclimatization: a short review. *J Fish Biol* 39: 679-686
- BECKSTEAD, J. & I.M. PARKER (2003) Invasiveness of *Ammophila arenaria*: release from soil-borne pathogens?. *Ecology* 84 (11): 2824-2831
- BELOFASTOVA, I.P. & E.V. DIMITRIEVA (1999) Turbellarians of the genus *Paravortex* (Rhabdocoela: Graffillidae) - the parasites of Black Sea molluscs. *Ehkol Morya* 48: 76-79
- BERGMAN, K.M., ELNER, R.W. & M.J. RISK (1982) The influence of *Polydora websteri* borings on the shell strength of the shell of the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *Can J Zool* 60 (11): 2551-2556
- BERTNESS, M.D. (1984) Habitat and community modification by an introduced herbivorous snail. *Ecology* 65 (2): 370-381
- BESSE, P. (1968) Résultats de quelques observations sur une affection branchiale des huîtres (*Crassostrea angulata* Lmk). *Bull Acad vét Fr* 41 :87-91

- BILEI, S., TISCAR, P.G., MARSILIO, F., FALCHI, A. & N. PALAZZINI (1996) Indagine sulle patologie presenti in cannolicchi (*Ensis sp.*) raccolti lungo la costa laziale. Boll Soc Ital Patol Ittica 9 (21): 20-25
- BLAKE, J.A. (1999) Shellfish culture as a vector for biological invasions. in: PEDERSON, J: Marine bioinvasions. Proceedings of the first national conference. S. 403-404
- BLANCHARD, M. (1997). Spread of the slipper limpet *Crepidula fornicata* (L. 1758) in Europe. Current state and consequences. Scientia Marina 61: 109-118.
- BLANCHET, H., RAYMOND, N., MONTAUDOUIN, X. de, CAPDEPUY, M. & G. BACHELET (2003) Effects of digenean trematodes and heterotrophic bacteria on mortality and burying capability of the common cockle *Cerastoderma edule* (L.). J Exp Mar Biol Ecol 293: 89– 105
- BOUSSAÏD, B., GRIPPARI, J.L., RENAULT, T., TIGE, G. & G. DORANGE (1999) *Trichodina sp.* infestation of *Crassostrea gigas* oyster gills in Brittany, France. J Invertebrate Pathology 73: 339–342
- BOWER, S.M. (1988) Protozoan parasites of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in British Columbia. J Shellfish Res 7 (1): 150-151
- BOWER, S.M. (2001): Synopsis of Infectious Diseases and Parasites of Commercially Exploited Shellfish: *Mytilicola intestinalis* (Red Worm) of Oysters.
URL: http://www.pac.dfo-mpo.gc.ca/sci/shelldis/pages/mirwdmu_e.htm
- BOWER, S.M. (2002): Synopsis of Infectious Diseases and Parasites of Commercially Exploited Shellfish: *Mytilicola orientalis* (Red Worm) of Oysters.
URL: http://www.pac.dfo-mpo.gc.ca/sci/shelldis/pages/morwoy_e.htm
- BUCKLEY, W.J. & J.P. EBERSOLE (1994) Symbiotic organisms increase the vulnerability of a hermit crab to predation. J Exp Mar Biol Ecol 182: 49-64
- BUROKER, N. E. (1985): Evolutionary patterns in the family Ostreidae: Larviparity vs. Oviparity. J Exp Mar Biol Ecol 90: 233-247.
- BUSCHBAUM, C. (2000) Direct and indirect effects of *Littorina littorea* (L.) on barnacles growing on mussel beds in the Wadden Sea. Hydrobiologia 440: 119-128
- BUSCHBAUM, C. (2002) Siedlungsmuster und Wechselbeziehungen von Seepocken (Cirripedia) auf Muschelbänken (*Mytilus edulis* L.) im Wattenmeer. Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Bremerhaven (FRG). 408, 143 S.
- BUSCHBAUM, C. & K. REISE (1999) Effects of barnacle epibionts on the periwinkle *Littorina littorea* (L.). Helgol Mar Res 53 (1): 56-61
- BUSCHBAUM, C. & B. SAIER (2001) Growth of the mussel *Mytilus edulis* L. in the Wadden Sea affected by tidal emergence and barnacle epibionts. J Sea Res 45: 27-36
- BUSH, A.O., LAFFERTY, K.D., LOTZ, J.M. & A.W. SHOSTAK (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: MARGOLIS et al revisited. J Parasitol 83 (4): 575-583
- BYERS, J.E. (1999) The Distribution of an Introduced Mollusc and its Role in the Long-term Demise of a Native Confamilial Species. Biol Invasions 1 (4): 339-352

- CACERES-MARTINEZ, J., MACIAS-MONTES DE OCA, P. & R. VASQUEZ-YEOMANS (1998) *Polydora* sp. Infestation and health of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* cultured in Baja California, NW Mexico. J Shellfish Res 17: 259-264
- CALVO-UGARTEBURU, G. & C.D. McQUAID (1998 a) Parasitism and invasive species: effects of digenetic trematodes on mussels. Mar Ecol Prog Ser 169: 149-163
- CALVO-UGARTEBURU, G. & C.D. McQUAID (1998 b) Parasitism and introduced species: epidemiology of trematodes in the intertidal mussels *Perna perna* and *Mytilus galloprovincialis*. J Exp Mar Biol Ecol 220: 47-65
- CARLTON, J.T. (1985): Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: The biology of ballast water. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 23: 313-371
- CARLTON, J.T. (1989) Man's role in changing the face of the ocean: Biological invasions and implications for conservation of near-shore environments. Conserv Biol 3 (3): 265-273
- CARLTON, J.T. (1996): Marine Bioinvasions: The alteration of marine ecosystems by non-indigenous species. Oceanography 9 (1): 36-43.
- CARLTON, J.T. & J.B. GELLER (1993): Ecological Roulette: The global transport of nonindigenous marine organisms. Science 261: 78-82
- CAWSTON, F.G. (1941) A consideration of the resistance of molluscs and mammals to the attack of larval trematodes. J trop Med Hyg 44: 8-12
- CESCHIA, G., ZANCHETTA, S., SELLO, M., MONTESI, F., ANTONETTI, P. & A. FIGUERAS (2001) Presenza di parassiti in canalicchi (*Ensis minor* e *Ensis siliqua*) pescati nell'area costiera del Mar Tirreno meridionale e del Mar Adriatico. Boll Soc Ital Patol Ittica 13 (30) 20-27
- CHANDLER, A.C. (1932) Susceptibility and resistance to helminthic infections. J Parasit 18: 135-152
- CLAY, K. (2003) Conservation biology: Parasites lost. Nature 421: 585-586
- COGNIE, B., BARILLE, L., MASSE, G. & P.G. BENINGER (2003) Selection and processing of large suspended algae in the oyster *Crassostrea gigas*. Mar Ecol Prog Ser 250: 145-152
- CONN, D.B. & D.A. CONN (1995) Experimental infection of zebra mussels *Dreissena polymorpha* (Mollusca: Bivalvia) by metacercariae of *Echinoparyphium* sp. (Platyhelminthes: Trematoda). J Parasitol 81 (2): 304-305
- CONN, D.B., BABAPULLE, M.N. & K.A. KLEIN (1994) Invading the Invaders: Infestation of Zebra Mussels by Native Parasites in the St. Lawrence River. Proc The 4th Int Zebra Mussel Conference, Madison, Wisconsin.
- CORNELL, H.V. & B.A. HAWKINS (1993) Accumulation of native parasitoid species on introduced herbivores: a comparison of "hosts as natives" and "hosts as invaders". Am Nat 141 (6): 847-865
- COSEL, R. von, Dörjes, J. & U. MÜHLENHARDT-SIEGEL (1982) Die amerikanische Schwertmuschel *Ensis directus* (Conrad) in der Deutschen Bucht. I. Zoogeographie und Taxonomie im Vergleich mit den einheimischen Schwertmuschel-Arten. Senckenberg marit 14: 147-172

- COUSTAU, C., COMBES, C., MAILLARD, C., RENAUD, F. & B. DELAY (1990) *Prosorhynchus squamatus* (Trematoda) parasitosis in the *Mytilus edulis* - *Mytilus galloprovincialis* complex: Specificity and host-parasite relationships. In: Pathology in marine science, Proc of the 3. inter coll on pathology in mar aquaculture, held in Gloucester Point, Virginia, Oct 2-6, 1988, Academica Press, San Diego CA (USA), S. 291-298
- CROOKS, J.A. (1998) Habitat alteration and community-level effects of an exotic mussel, *Musculista senhousia*. Mar Ecol Prog Ser 162: 137-152
- CROWLEY, M. (1972) The parasitology of Irish mussels (*Mytilus edulis*). Int Counc Explor Sea, Shellfish Benthos Comm K:8
- CULLOTY, S.C., NOVOA, B., PERNAS, M., LONGSHAW, M., MULCAHY, M.F., FEIST, S.W. & A. FIGUERAS (1999) Susceptibility of a number of bivalve species to the protozoan parasite *Bonamia ostreae* and their ability to act as a vector for this parasite. Dis Aquat Org 37: 73-80
- CURTIS, L.A. (1987) Vertical distribution of an estuarine snail altered by a parasite. Science 235: 1509-1511
- DAVEY, J.T. & J.M. GEE (1988) *Mytilicola intestinalis*, a copepod parasite of blue mussels. Amer Fish Soc Special Publ 18: 64-73
- DAVIES, M.S. & A.J. KNOWLES (2001) Effects of trematode parasitism on the behaviour and ecology of a common marine snail (*Littorina littorea* (L.)). J Exp Mar Biol Ecol 260: 155-167
- DESCLAUX, C., MONTAUDOUIN, X. de & G. BACHELET (2002) Cockle emergence at the sediment surface: 'favourization' mechanism by digenean parasites? Dis Aquat Org 52: 137-149
- DETHLEFS, B. (1995) Reproduktion der Strandschnecke *Littorina littorea* (L.) im Wattenmeer bei Sylt. Diplomarbeit, Universität Hamburg, 68 S. (unpubl.)
- DETHLEFSEN, V. (1972) Zur Parasitologie der Miesmuschel (*Mytilus edulis* L., 1758). Ber dt wiss Komm Meeresforsch 22: 344-371
- DIEDERICH, S. (2000) Verbreitung und Überlebensfähigkeit von eingeführten Pazifischen Austern (*Crassostrea gigas*) im Wattenmeer. Diplomarbeit, Universität Göttingen, 103 S. (unpubl.)
- DOBSON, A.P. & P.J. HUDSON (1986) Parasites, disease and the structure of ecological communities. Trends in Ecology and Evolution 1 (1): 11-15
- DOVE, A.D.M. & I. ERNST (1998) Concurrent invaders: four exotic species of Monogenea now established on exotic freshwater fishes in Australia. Int J Par 28: 1755-64
- DREAN-QUENEC'H DU, S. le, GOSS-CUSTARD, J.D., DIT DURELL, S.E.A.L.V., WEST, A.D., MARION, L. & R. MAHEO (2001) Influence du parasitisme des moules sur l'alimentation des limicoles: exemple de l'Huitrier pie hivernant dans l'Exe. Can J Zool 79 (7): 1301-1315
- DUNN, A.M. & J.T.A. DICK (1998) Parasitism and epibiosis in native and non-native gammarids in freshwater in Ireland. Ecography 21: 593-598
- EDELAAR, P., DRENT, J. & P. de GOEIJ (2003) A double test of the parasite manipulation hypothesis in a burrowing bivalve. Oecologia 134 (1): 66-71

- ELSEY, C.R. & D.B. QUAYLE (1939): Distribution of oyster larvae from the 1936 spawning in Ladysmith Harbour. Fisheries Research Board of Canada, Progress Reports of the Pacific Biological Station 40, 8-11
- ELSTON, R.A. (1993) Infectious diseases of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. Ann Rev Fish Diseases 3: 259-276
- ELSTON, R. (1997) Special topic review: bivalve mollusc viruses. World Journal of Microbiology and Biotechnology 13: 393-403.
- ENDERLEIN, P. (2000) Direkte und indirekte Wechselwirkungen zwischen Konsumenten, Beute und deren Auswuchs in *Mytilus*-Gemeinschaften der westlichen Ostsee. Dissertation, Universität Kiel, 124 S.
- FONT, W.F. (2003) The global spread of parasites: What do Hawaiian streams tell us?. BioScience 53 (11): 1061-1067
- GALAKTIONOV, K. & J.O. BUSTNES (1995) Species composition and prevalence of seabird trematodes larvae in periwinkles at two littoral sites in North-Norway. Sarsia 80: 187-191
- GALAKTIONOV, K.V., BERGER, V.YA. & V.V. PROKOFIEV (2002) Comparison of resistance to environmental factors of the molluscs *Hydrobia ulvae* infected with trematode parthenites and free from infections. Parazitologiya 36 (3): 195-202
- GÄTJE, C. & K. REISE (1998): Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport- und Stoffumwandlungsprozesse. Springer, Berlin Heidelberg New York, 570 S.
- GELLER, J.B. (1999) Decline of native species masked by sibling species invasion: the case of Californian marine mussel. Conserv Biol 13: 661-664
- GELLER, J.B., WALTON, E.D., GROSHOLZ, E.D. & G.M. RUIZ (1997) Cryptic invasions of the crab *Carcinus* detected by molecular phylogeography. Mol Ecol 6: 901-906
- GRANOVITCH, A. & K. JOHANNESSON (2000) Digenetic trematodes in four species of *Littorina* from the west coast of Sweden. Ophelia 53 (1): 55-65
- GRAVE, S. de , XIE, Q. & D. CASEY (1995) The intensity of infestation by the intestinal copepod, *Mytilicola orientalis*, does not affect the condition of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*). Bull Europ Assoc Fish Pathol 15 (4): 129-131
- GROSHOLZ, E.D. (2002) Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. Trends Ecol Evol 17 (1): 22-26
- GROSHOLZ, E.D., RUIZ, G.M., DEAN, C.A., SHIRLEY, K.A., MARON, J.L. & P.G. CONNORS (2000) The impacts of a nonindigenous marine predator in a California bay. Ecology 81 (5): 1206-1224
- HANDLEY, S.J. & P.R. BERGQUIST (1997) Spionid polychaete infestations of intertidal pacific oysters *Crassostrea gigas* (Thunberg) , Mahurangi Harbour, northern New Zealand. Aquaculture 153: 191-205
- HANSSON, H.G. (Comp.) (1998) NEAT: South Scandinavian marine Plathelminthes Check-List. Internet Ed. Aug 1998: [http://www.tmbi.libdb.se/libdb/taxon/neat_pdf/NEAT*Plathelminth.pdf]

- HAYWARD, P.J. & J.S. RYLAND (ed.) (1995) Handbook of the marine fauna of North-West Europe. University Press, Oxford, 800 S.
- HEPPER, B.T. (1953) Artificial infection of various molluscs with *Mytilicola intestinalis*, Steuer. Nature 172: 250
- HERTLEIN, A. (1997): Assoziierte Epifauna der Miesmuschelbänke (*Mytilus edulis*) im Sylter Wattenmeer. Diplomarbeit, Universität Bonn, 80 S. (unpubl.)
- HINES, A.H., ALVAREZ, F. & S.A. REED (1997) Introduced and native population of a marine parasitic castrator: Variation in prevalence of the rhizocephalan *Loxothylacus panopaei* in xanthid crabs. Bull Mar Sci 61 (2): 197-214
- HO, J.-S. (1980) Origin and dispersal of *Mytilus edulis* in Japan deduced from its present status of copepod parasitism. Publ Seto Mar Biol Lab 25 (5/6): 293-313
- HOSHINA, T. & C. OGINO (1951) Studien über *Gymnophalloides tokiensis* Fujita, 1925. I. Über die Einwirkung der larvalen Trematoda auf die chemische Komponente und das Wachstum von *Ostrea gigas* Thunberg. J Tokyo Univ Fish 38: 335-350 (ins Deutsche übersetzt)
- HURLBUT, C.J. (1991 a) Community recruitment: Settlement and juvenile survival of seven co-occurring species of sessile marine invertebrates. Mar Biol 109 (3): 507-515
- HURLBUT, C.J. (1991 b) Larval substratum selection and postsettlement mortality as determinants of the distribution of two bryozoans. J Exp Mar Biol Ecol 147 (1): 103-119
- HUXHAM, M., RAFFAELLI, D. & A. PIKE (1993) The influence of *Cryptocotyle lingua* (Digenea:Platyhelminthes) infections on the survival and fecundity of *Littorina littorea* (Gastropoda:Prosobranchia); an ecological approach. J Exp Mar Biol Ecol 168 (2): 223-238
- JAMES, B.L. (1971) Host selection and ecology of marine digenean larvae. In: CRISP, D.J. (Ed.): Fourth European Marine Biology Symposium. European Marine Biology Symposia, 4. Cambridge University Press: London, UK. S. 179-196
- JENNINGS, J.B. (1971) Parasitism and commensalisms in the Turbellaria. Adv Parasit 9: 1-32
- JONSSON, P.R. & C. ANDRÉ (1992) Mass mortality of the bivalve *Cerastoderma edule* on the Swedish West coast caused by infestation with the digenean trematode *Cercaria cerastodermae* I. Ophelia 36 (2): 151-157
- KAPLAN, S.W. (1984) The association between the sea anemone *Metridium senile* (L.) and the mussel *Mytilus edulis* (L.) reduces predation by the starfish *Asterias forbesii* (Desor). J Exp Mar Biol Evol 79: 155-157
- KATKANSKY, S. C., SPARKS, A. K. & K.K. Chew (1967) Distribution and effects of the endoparasitic copepod, *Mytilicola orientalis*, on the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, on the Pacific coast. Proc nat Shellfish Ass 57: 50-58
- KENNEDY, C.R. & A.O. BUSH (1994) The relationship between pattern and scale in parasite communities: a stranger in a strange land. Parasitology 109: 187-196
- KENNEDY, C.R. & T. POJMANSKA (1996) Richness and diversity of helminth parasite communities in the common carp and in three more recently introduced carp species. J Fish Biol 48: 89-100

- KENT, R.M.L. (1979) The influence of heavy infestations of *Polydora ciliata* on the flesh content of *Mytilus edulis*. J mar biol Ass UK 59: 289-297
- KENT, R.M.L. (1981) The effect of *Polydora ciliata* on the shell strength of *Mytilus edulis*. J Cons int Explor Mer 39 (3): 252-255
- KIØRBOE, T. & F. MØHLENBERG (1981): Particle Selection in Suspension-Feeding Bivalves. Mar Ecol Prog Ser 5: 291-296
- KIRK, R.S. (2003) The impact of *Anguillicola crassus* on European eels. Fishery Management and Ecology 10: 385-394
- KOHLER, S.L. & M.J. WILEY (1997) Pathogen outbreaks reveal large-scale effects of competition in stream communities. Ecology 78 (7): 2164-2176
- KORRINGA, P. (1976): Farming marine organisms low in the food chain. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam-Oxford-New York, 264 S.
- KRIST, A.C., LIVELY, C.M., LEVRI, E.P. & J. JOKELA (2000) Spatial variation in susceptibility to infection in a snail-trematode interaction. Parasitology 121: 395-401
- KUBE, J., KUBE, S. & V. DIERSCHKE (2002) Spatial and temporal variations in the trematode component community of the mudsnail *Hydrobia ventrosa* in relation to the occurrence of waterfowl as definitive hosts. J Parasitology 88 (6): 1075-1086
- LACKSCHEWITZ, D., MENN, I. & K. REISE (2002) Das marine Ökosystem um Sylt unter veränderten Klimabedingungen. In: DASCHKEIT, A. & P. SCHOTTES (Hrsg.) Klimafolgen für Mensch und Küste: am Beispiel der Nordseeinsel Sylt. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York, S. 153-180
- LAFFERTY, K.D. & A.M. KURIS (1999) How environmental stress affects the impacts of parasites. Limnol Oceanogr 44 (3,2): 925-931
- LAUCKNER, G. (1983) Diseases of Mollusca: Bivalvia. In: KINNE, O. (Hrsg.) Diseases of marine animals, Volume II. Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg
- LAUCKNER, G. (1984) Impact of trematode parasitism on the fauna of the North Sea tidal flat. Helgoländer Meeresunters 37: 185-199
- LAUDIEN, J. & M. WAHL (1999) Indirect effects of epibiosis on host mortality: seastar predation on differently fouled mussels. Mar Ecol 20 (1): 35-47
- LAURSEN, K., ASFERG, K.S. & J. FRIKKE (MS) Impact of mussel fishery on Eider Duck *Somateria mollissima* in the Danish Wadden Sea.
- LEOPOLD, M.F., KATS, R.K.H. & B.J. ENS (2001) Diet (preferences) of common Eiders *Somateria mollissima*. WSNL 2001-1: 25-31
- LIVELY, C.M. & M.F. DYBDAHL (2000) Parasite adaptation to locally common host genotypes. Nature 408: 679-681
- LOOSANOFF, V.L. & J.B. ENGLE (1943) *Polydora* in oysters suspended in the water. Biol Bull mar biol Lab, Woods Hole 85: 69-78

- LUNZ, G.R. (1940) The annelid worm, *Polydora*, as an oyster pest. *Science* 92: 310
- MARON, J.L. & M. VILÀ (2001) When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistances hypotheses. *Oikos* 93: 361-373
- MARSHALL, W.L., BOWER S.M. & G.R. MEYER (2003) A comparison of the parasite and symbiont fauna of cohabiting native (*Protothaca staminea*) and introduced (*Venerupis philippinarium* and *Nuttalia obscurata*) clams in British Columbia. *J Shellfish Res* 22 (1): 185-192
- MEIXNER, R. (1981) The infestation rate of *Mytilus edulis* on a wild mussel bed in the Flensburg Fjord (W. Baltic) with *Polydora ciliata*. *Int Councl Explor Sea* CM-1981/K: 6
- MENGOLI, A. (1998) Parassiti e competitori dei mytili. *Laguna, scienza e tecnica*: 12-21
- MINCHELLA, D.J. & M.E. SCOTT (1991) Parasitism: a cryptic determinant animal community structure. *Trends Ecol Evol* 6 (8): 250-254
- MINCHIN, D. (1996) Management of the introduction and transfer of marine molluscs. *Aquat Conserv* 6 (4): 229-244
- MINCHIN, D. & J. SHEEHAN (1995) The significance of ballast water in the introduction of exotic marine organisms to Cork Harbour, Ireland. *ICES Committee Meeting Papers and Reports*, C.M.1995/O:1, 15p.
- MITCHELL, C.E. & A.L. POWER (2003) Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* 421: 625-627
- MONTAUDOIN, X. de, WEGEBERG, A.M., JENSEN, K.T. & P.G. SAURIAU (1998) Infection characteristics of *Himasthla elongata* cercariae in cockles as a function of water current. *Dis Aquat Org* 34 (1): 63-70
- MONTAUDOIN, X. de, KISIELEWSKI, I., BACHELET, G. & C. DESCLAUX (2000) A census of macroparasites in an intertidal bivalve community, Arcachon Bay, France. *OCEANOLOGICA ACTA* 23 (4): 453-468
- MONTAUDOIN, X. de, BLANCHET, H., KISIELEWSKI, I., DESCLAUX, C. & G. BACHELET (2003) Digenean trematodes moderately alter *Hydrobia ulvae* population size structure. *J Mar Biol Assoc UK* 83: 297-305
- MOORE, M.N., LOWE, D.M. & J.M. GEE (1987) Histopathological effects induced in *Mytilus edulis* by *Mytilicola intestinalis* and the histochemistry of the copepod intestinal cells. *J Cons Int Explor Mer* 38 (1): 6-11
- MORI, T. (1935) *Mytilicola orientalis*, a new species of parasitic Copepoda. *Zool Soc Japan* 47: 687-693
- MOURITSEN, K.N. (2000) The *Hydrobia ulvae*-*Maritrema subdolum* association: influence of temperature, salinity, light, water pressure and secondary host exudates on cercarial emergence and longevity. *J Helminthology* 76 (4): 341-347
- MOURITSEN, K.N. & G.M. BAY (2000) Fouling gastropods: a role for parasites?. *Hydrobiologia* 418: 243-246

- MOURITSEN, K.N. & R. POULIN (2002) Parasitism, community structure and biodiversity in intertidal ecosystems. *Parasitology* 124: 101-117
- MOURITSEN, K.N. & R. POULIN (2003) The mud flat anemone-cockle association: mutualism in the intertidal zone?. *Oecologia* 135: 131-137
- MOURITSEN, K.N., GORBUSHIN, A. & K.T. JENSEN (1999) Influence of trematode infections on in situ growth rates of *Littorina littorea*. *J Mar Biol Assoc UK* 3: 425-430
- MOURITSEN, K.N., McKECHNIE, S., MEENKEN, E., TOYNBEE, J.L. & R. POULIN (2003) Spatial heterogeneity in parasite loads in the New Zealand cockle: the importance of host condition and density. *J Mar Biol Ass UK* 83: 307-310
- MÜHLENHARDT-SIEGEL, U., DÖRJES, J. & R. von COSEL (1983) Die amerikanische Schwertmuschel *Ensis directus* (Conrad) in der Deutschen Bucht. II. Populationsdynamik. *Senckenberg marit* 15: 93-110
- NAYLOR, R.L., WILLIAMS, S.L. & D.R. STRONG (2001) Aquaculture - A gateway for exotic species. *Science* 294: 1655-1656
- NEHRING, S. (2000): Ästuar: Das Habitat für eingeschleppte Makroinvertebraten. Umweltbericht des Landes Schleswig-Holstein, Wattenmeermonitoring: 12-17
- NEUDECKER, T. (1985): Untersuchungen zur Reifung, Geschlechtsumwandlung und künstlichen Vermehrung der Pazifischen Auster *Crassostrea gigas* in deutschen Gewässern. Bundesanstalt für Fischerei, Veröff. Inst. Küst. Binnenfisch. Hamburg 88, 212 S.
- ODLAUG, T.O. (1946) The effect of the copepod, *Mytilicola orientalis* upon the Olympia oyster, *Ostrea lurida*. *Trans Am Microsc Soc* 65 (4): 311-317
- OKUN, N. (1999): Einfluß der Sedimentation auf die Miesmuschel (*Mytilus edulis* L.). Diplomarbeit, Universität Hamburg, 68 S. (unpubl.)
- PADNOS, M. & R.F. NIGRELLI (1942) *Trichodina spheroidesi* and *Trichodina halli* spp. nov. parasitic on the gills and skin of marine fishes, with special reference to the life history of *T. spheroidesi*. *Zoologica NY* 27: 65-72
- PECHENIK, J.A., FRIED, B. & H.L. SIMPKINS (2001) *Crepidula fornicata* is not a first intermediate host for trematodes: who is?. *J Exp Mar Biol Ecol* 261: 211-224
- PETERS, M. (2004) Der Japanische Beerentang *Sargassum muticum* im Sylter Wattenmeer. Diplomarbeit, Universität Göttingen, 73 S. (unpubl.)
- POHLEY, W.J. (1976) Relationships among three species of *Littorina* and their larval digenea. *Mar Biol* 37: 179-186
- POULIN, R. (1994) Meta-analysis of parasite-induced behavioural changes. *Anim Behav* 48 (1): 137-146
- POULIN, R. & D. MOUILLOT (2003) Host introductions and the geography of parasite taxonomic diversity. *J Biogeogr* 30: 837-845
- POULIN, R., STEEPER, M.J. & A.A. MILLER (2000) Non-random patterns of host use by the different parasite species exploiting a cockle population. *Parasitology* 121:289-295

- PREGENZER, C. (1983) Survey of metazoan symbionts of *Mytilus edulis* (Mollusca: Pelecypoda) in southern Australia. Aust J mar Freshwat Res 34: 387-396
- QUAYLE, D.B. (1988): Pacific oyster culture in British Columbia. Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences 218, 241 S.
- REISE, K. (1998) Pacific oysters invade mussel beds in the European Wadden Sea. Senckenb Marit 28 (4-6): 167-175
- REISE, K., HERRE, E. & M. STURM (1994): Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of Königshafen in the northern Wadden Sea. Helgoländer Meeresunters 48: 201-215
- REISE, K., GOLLASCH, S. & W.J. WOLFF (1999): Introduced marine species of the North Sea coasts. Helgoländer Meeresunters 52 (3-4): 219-234
- RENAULT, T., STOKES, N.A., CHOLLET, B., COCHENNEC, N., BERTHE, F., GERARD, A. & E.M. BURESON (2000) Haplosporidiosis in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* from the French Atlantic coast. Dis Aquat Org 42:207-214
- RUIZ, G.M., CARLTON, J.T., GROSHOLZ, E.D. & A.H. HINES (1997) Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. Amer Zool 37: 621-632
- RUIZ, G.M., FOFONOFF, P., HINES, A.H. & E.D. GROSHOLZ (1999) Non-indigenous species as stressors in estuarine and marine communities: Assessing invasion impacts and interactions. Limnol Oceanogr 44 (3,2): 950-972
- RUIZ, G.M., RAWLINGS, T.K., DOBBS, F.C., DRAKE, L.A., MULLADY, T., HUG, A. & R.R. COLWELL (2000) Global spread of microorganisms by ships. Nature 408: 49-50
- RUTH, M. (1998) Miesmuschelfischerei. in: Umweltatlas Wattenmeer: Bd. 1 Nordfriesisches und Dithmarscher Wattenmeer. Landesamt für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer. Ulmer, Stuttgart. S. 170-171
- SAIER, B. (2001) Direct and indirect effects of seastars *Asterias rubens* on mussel beds (*Mytilus edulis*) in the Wadden Sea. J Sea Res 46 (1): 29-42
- SAKAI, A.K., ALLENDORF, F.W., HOLT, J.S., LODGE, D.M., MOLOFSKY, J., WITH, K.A., BAUGHMAN, S., CABIN, R.J., COHEN, J.E., ELLSTRAND, N.C., McCAULEY, D.E., O'NEIL, P., PARKER, I.M., THOMPSON, J.N. & S.G. WELLER (2001) The population biology of invasive species. Annu Rev Ecol Syst 32: 305-332
- SAKANARI, J.A. & M. MOSER (1990) Adaptation of an introduced host to an indigenous parasite. J Parasitol 76 (3): 420-423
- SCHOLZ, T. (2000) The introduction and dispersal of *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924) (Digenea: Heterophyidae) in Mexico: A review. Am Midl Nat 143: 185-200
- SHEA, K. & P. CHESSON (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. Trends Ecol Evol 17 (4): 170-176
- SIMBERLOFF, D. & B. von HOLLE (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown?. Biol Invasions 1 (1): 21-32

- ŠIMKOVÁ, A., SITKO, J., OKULEWICZ, J. & S. MORAND (2003) Occurrence of intermediate host and structure of digenean communities of the black-headed gull, *Larus ridibundus* (L.). *Parasitology* 126: 69-78
- SINDERMANN, C.J. & A. ROSENFELD (1967) Principal diseases of commercially important marine bivalve Mollusca and Crustacea. *Fishery Bull Fish Wildl Serv US* 66: 335-385
- SMITH, A. (1991). The role of suction in the adhesion of limpets. *J Exp Biol* 161: 151-169.
- SOKOLOVA, I.M. (1995) Influence of trematodes on the demography of *Littorina saxatilis* (Gastropoda: Prosobranchia: Littorinidae) in the White Sea. *Dis Aquat Org* 21: 91-101
- SPIEGEL, F. (1997): Die Tidebecken des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres: Morphologische Strukturen und Anpassungsbedarf bei weiter steigendem Meeresspiegel. *Berichte, Forsch.- und Technologiezentrum Westküste d. Univ. Kiel* 14, 255 S.
- SPRAGUE, V. (1970) Some protozoan parasites and hyperparasites in marine bivalve molluscs. In: SNIESZKO, S.F. (ed) A symposium on diseases of fishes and shellfishes. Special publication 5. American Fisheries Society, Washington, DC, S. 511–526
- STACHOWICZ, J.J., WHITLATCH, R.B. & R.W. OSMAN (1999) Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science* 286: 1577-1579
- STEELE, S. & M.F. MULCAHY (1999) Gametogenesis of the oyster *Crassostrea gigas* in southern Ireland. *J Mar Biol Assoc UK* 70 (4): 673-686
- STEELE, S. & M.F. MULCAHY (2001) Impact of the copepod *Mytilicola orientalis* on the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in Ireland. *Dis Aquat Org* 47: 145-149
- STEPHEN, D. (1978) Mud blister formation by *Polydora ciliata* in the Indian backwater oyster *Crassostrea madrasensis* (Preston). *Aquaculture* 13 (4): 374-350
- STRASSER, M. (2000) Rekrutierungsmuster ausgewählter Wattfauna nach unterschiedlich strengen Wintern. *Ber Polarforsch* 377, 127 S.
- STUNKARD, H.W. (1938) The morphology and the life cycle of the trematode *Himasthla quissetensis* (Miller and Northup, 1926). *Biol Bull mar boil Lab, Woods Hole* 99: 145-164
- SURES, B. & K. KNOPF (2004) Parasites as a threat to freshwater eels?. *Science* 304: 208-209
- SVANE, I.B. & C.M. YOUNG (1989) The ecology and behaviour of ascidian larvae. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 27: 45-90
- SWENNEN, C., LEOPOLD, M.F. & M. STOCK (1985) Notes on growth and behavior of the American razor clam *Ensis directus* in the Wadden Sea and the predation on it by birds. *Helgol Meeresunters* 39 (3): 255-261
- TASKINEN, J. (1998) Influence of trematode parasitism on the growth of a bivalve host in the field. *Int J Par* 28: 599-602
- THEISEN, B.F. (1964) *Mytilicola intestinalis* Steuer in Danish waters. *Int. Counc. Explor. Sea, Shellfish Benthos Comm. C.M.*1964/103
- THIELTGES, D.W. (2001) Die Amerikanische Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* (L.) im Sylter Wattenmeer. Diplomarbeit, Universität Marburg, 99 S.

- THIELTGES, D.W. & C. BUSCHBAUM (in Vorbereitung) Vicious circle in the intertidal: Reciprocal facilitation between barnacle epifauna and *Polydora ciliata* infestation in the periwinkle *Littorina littorea*.
- THIELTGES, D.W., M. STRASSER & K. REISE (2003) The American slipper limpet *Crepidula fornicata* (L.) in the northern Wadden Sea 70 years after its introduction. *Helgol Mar Res* 57: 27-33
- THOMAS, F. & R. POULIN (1998) Manipulation of a mollusc by a trophically transmitted parasite: convergent evolution or phylogenetic inheritance?. *Parasitology* 116: 431-436
- TORCHIN, M.E., LAFFERTY, K.D. & A.M. KURIS (1996) Infestation of an introduced host, the European green crab, *Carcinus maenas*, by a symbiotic nemertean egg predator, *Carcinonemertes epialti*. *J Parasitol* 82 (3): 449-453
- TORCHIN, M.E., LAFFERTY, K.D. & A.M. KURIS (2002) Parasites and marine invasions. *Parasitology* 124 (Suppl): 137-151
- TORCHIN, M.E., LAFFERTY, K.D. & A.M. KURIS (2001) Release from parasites as natural enemies: increased performance of globally introduced marine crab. *Biol Invasions* 3: 333-345
- TORCHIN, M.E., LAFFERTY, K.D., DOBSON, A.P., MCKENZIE, V.J. & A.M. KURIS (2003) Introduced species and their missing parasites. *Nature* 241: 628-630
- TOURNEUX, F. le & E. BOURGET (1988) Importance of physical and biological settlement cues used at different spatial scales by the larvae of *Semibalanus balanoides*. *Mar Biol* 97: 57-66
- TRIPP, M.R. (1975) Humoral factors and molluscan immunity. In: MARAMOROSCH, K. & R.E. SHOPE (ed.) *Invertebrate immunity*. Academic Press, London, S. 201-223
- UNDERWOOD, A.J. (1997) *Experiments in ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 504 S.
- VANCE, R.R. (1978) A mutualistic interaction between a sessile marine clam and its epibionts. *Ecology* 59 (4): 679-685
- VILÀ, M. & J. WEINER (2004) Are invasive plant species better competitors than native plant species? – evidence from pair-wise experiments. *OIKOS* 105: 229-238
- VITOUSEK, P.M. (1990) Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *OIKOS* 57: 7-13
- WAHL, M. (1989) Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects. *Mar Ecol Prog Ser* 58: 175-189
- WAHL, M. (1996) Fouled snails in flow: potential of epibionts on *Littorina littorea* to increase drag and reduce snail growth rates. *Mar Ecol Prog Ser* 138: 157-168
- WAHL, M. (1997) Living attached: Aufwuchs, Fouling, Epibiosis. In: NAGABHUSHANAM, R. & M.F. THOMPSON (eds.) *Fouling organisms of the Indian ocean: Biology and control technology*. Balkema, Rotterdam, S. 31-83
- WAHL, M. & M.E. HAY (1995) Associational resistance and shared doom: effects of epibiosis on herbivory. *Oecologia* 102: 329-340

- WAHL, M. & O. MARK (1999) The predominantly facultative nature of epibiosis: experimental and observational evidence. *Mar Ecol Prog Ser* 187: 59-66
- WAHL, M., HAY, M.E. & P. ENDERLEIN (1997) Effects of epibiosis on consumer-prey interactions. *Hydrobiologia* 355: 49-59
- WARGO, R.N. & S.E. FORD (1993) The effect of shell infestation by *Polydora sp.* and infection by *Haplosporidium nelsoni* (MSX) on the tissue condition of oysters, *Crassostrea virginica*. *Estuaries* 16 (2): 229-234
- WAUGH, G.D. & A. ANSELL (1956): The effect, on oyster spatfall, of controlling barnacle settlement with DDT. *Ann appl Biol* 44 (4): 619-625.
- WEGEBERG, A.M. & T. JENSEN (2003) In situ growth of juvenile cockles, *Cerastoderma edule*, experimentally infected with larval trematodes (*Himasthla interrupta*). *J Sea Res* 50: 37– 43
- WEHRMANN, A., HERLYN, M., BUNGENSTOCK, F., HERTWECK, G. & G. MILLAT (2000): The distribution gap is closed – First record of naturally settled Pacific oysters *Crassostrea gigas* in the East Frisian Wadden Sea, North Sea. *Senckenb Marit* 30 (3-6): 153-160
- WERDING, C.S. (1969) Morphologie, Entwicklung und Ökologie digener Trematoden-Larven der Strandschnecke *Littorina littorea*. *Mar Biol* 3: 306-333
- WERNER, B. (1949) Über den Laichvorgang der amerikanischen Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* L.. *Verhandlungen der deutschen Zoologen in Kiel, 1948*: 262-270
- WERNER, B. (1953) Über den Nahrungserwerb der Calyptraeidae (Gastropoda Prosobranchia): Morphologie, Histologie und Funktion der am Nahrungserwerb beteiligten Organe. *Helgoländer wiss Meeresunters* 4: 260-315
- WILLIAMS, C.S. (1968) The influence of *Polydora ciliata* (Johnst.) on the degree of parasitism of *Mytilus edulis* L. by *Mytilicola intestinalis* Steuer. *J. Anim. Ecol.* 37: 709-712
- WILLIAMS, I.C. & C. ELLIS (1975) Movements of the common periwinkle, *Littorina littorea* (L.), on the Yorkshire coast in winter and the influence of infection with larval Digenea. *J Exp Mar Biol Ecol* 17 (1): 47-58
- WILLIAMSON, M. & A. FITTER (1996 a) The varying success of invaders. *Ecology* 77 (6): 1661-1666
- WILLIAMSON, M. & A. FITTER (1996 b) The characters of successful invaders. *Biol Conservation* 78: 163-170
- WITMAN, J.D. & T.H. SUCHANEK (1984) Mussels in flow: drag and dislodgement by epizoans. *Mar Ecol Prog Ser* 16: 259-268
- WOLFF, W.J. (ed.) (1983) *Ecology of the Wadden Sea, Teil 1: Geomorphology, hydrology, flora and vegetation, invertebrates*. Balkema, Rotterdam, 640 S.
- WOLFF, W.J. & K. REISE (2002) Oyster imports as a vector for the introduction of alien species into northern and western European coastal waters. In: LEPPÄKOSKI, E., GOLLASCH, S. & S. OLENIN (ed.): *Invasive aquatic species of Europe: distribution, impacts and management*. Kluwer, Dordrecht NL. S.193-205

- YOUNG, C.M. & F.-S. SHIA (1984) Microhabitat-associated variability in survival and growth of subtidal solitary ascidians during the first 21 days after settlement. *Mar Biol* 81: 61-68
- YOSHIRO, T.P. (1976) Encapsulation response of the marine prosobranch *Cerithidea californica* to natural infections of *Renicola buchanaui* Sporocysts (Trematoda: Renicoloidae). *Int J Par* 6 (5): 423-431
- ZANDER, C.D. (1998) *Parasit-Wirt-Beziehungen: Einführung in die ökologische Parasitologie*. Springer, Berlin Heidelberg, 184 S.
- ZENS, M. (1999) Der Einfluss von Parasiten auf Vitalität und Bestandsentwicklung der Miesmuschel (*Mytilus edulis* L.). *Dienstber. Forschungsstelle Küste*, 5/1999, 31 S.
- ZVYAGINTSEV, A.Y. (1991) Seasonal changes in the epifauna on the valve of the oyster *Crassostrea gigas* in Amur Bay of the Sea of Japan. *Biologiya Morya* 2: 71-76

Anhang

Tab. A1: Prävalenz und Bedeckungsgrade des Auswuchses auf epibenthischen Mollusken.

Tab. A2: Prävalenz, Mittelwert (mit Standardabweichung), Median und Extremwerte der Parasiten in den untersuchten Mollusken des Probennahmeortes List.

Tab. A3: Prävalenz, Mittelwert (mit Standardabweichung), Median und Extremwerte der Parasiten in den untersuchten Mollusken des Probennahmeortes Hörnum.

Tab. A4: Mittlere Trockengewichte (mit Standardabweichung) aller untersuchten Muscheln.

Tab. A1: Prävalenz und Bedeckungsgrade des Auswuchses auf epibenthischen Mollusken. Litt: *Littorina littorea*; Crep: *Crepidula fornicata*; Myt: *Mytilus edulis*; Crass: *Crassostrea gigas*; Pol: Polychaeta; n.b.: nicht bestimmt

Aufwuchs auf den untersuchten, epibenthischen Mollusken													
Prävalenz, in Prozent (%)													
	Anzahl n	Aufwuchs gesamt	Cirripedia	Pol	Bryozoa	Crassostrea	Crepidula	Anthozoa	Ascidien	Porifera	Obelia	Rotalgen	
Litt List	54	93	91	35	2	9	0	0	0	0	2	15	0
Litt Hörnum	54	87	76	31	0	0	0	0	0	0	0	69	0
Crep List	54	100	91	0	6	0	89	4	0	0	0	69	2
Crep Hörnum	54	96	28	9	0	9	76	2	0	0	0	56	0
Myt List	54	100	100	9	54	20	2	4	0	0	0	28	6
Myt Hörnum	53	100	100	4	34	0	26	66	8	2	0	2	0
Crass List	54	100	100	81	19	13	0	4	0	2	0	48	0
Crass Hörnum	49	100	100	98	43	12	20	86	37	6	0	4	0
gemittelte Bedeckungsgrade (= Intensitäten!), in Prozent (%)													
	Anzahl n	Aufwuchs gesamt	Cirripedia	Pol	Bryozoa	Crassostrea	Crepidula	Anthozoa	Ascidien	Porifera	Obelia	Braunalgen	Rotalgen
Litt List	50	24,5 ± 29,5	14,2 ± 20,2	n.b.	5,0	40 ± 12,2					1,0	40,6 ± 33,0	
Litt Hörnum	47	38,8 ± 26,9	13,7 ± 13,2	n.b.								34,1 ± 27,1	
Crep List	54	55,4 ± 20,6	15,4 ± 13,8		5,0		38,9 ± 18,2	3,0 ± 2,8				9,0 ± 11,0	5,0
Crep Hörnum	52	43,4 ± 21,1	5,0 ± 3,6	n.b.		8,0 ± 2,7	46,8 ± 12,9	1,0				5,8 ± 5,1	
Myt List	54	52,4 ± 22,2	43,2 ± 21,0	n.b.	10,6 ± 11,1	9,5 ± 6,9	10,0	1,0				4,3 ± 2,4	1,0
Myt Hörnum	53	33,2 ± 17,7	24,6 ± 16,8	n.b.	4,2 ± 2,8		20,0 ± 11,0	1,3 ± 1,0	1,3 ± 0,5	25,0		5,0	
Crass List	54	72,4 ± 18,8	68,3 ± 20,1	n.b.	3,6 ± 3,0	19,3 ± 13,4		1,0		5,0		1,5 ± 1,3	
Crass Hörnum	49	22,9 ± 15,7	17,1 ± 13,0	n.b.	2,2 ± 2,4	12,5 ± 8,2	5,3 ± 3,7	1,3 ± 1,0	1,7 ± 1,5	5,3 ± 4,5		1,0	

Tab. A2: Prävalenz, Mittelwert (mit Standardabweichung), Median und Extremwerte der Parasiten in den untersuchten Mollusken des Probenahmeortes List.

LIST

Crassostrea n = 54					
	Prävalenz [%]	Intensität Mittelwert	Intensität Median	Minimum	Maximum
Trichodina sp.	7				
<i>Gymnophallus choledochus</i>					
Renicola roscovita	35	13,9 ± 31,8	5,0	1	142
Himastha					
<i>Himastha continua</i>					
<i>Himastha elongata</i>					
Himastha interrupta					
<i>Psilostomum brevicolle</i>					
<i>Paravortex sp.</i>					
Mytilicola intestinalis					

Mytilus n = 54					
	Prävalenz [%]	Intensität Mittelwert	Intensität Median	Minimum	Maximum
	98	186,0 ± 255,4	79,0	1	1311
	4	3,0 ± 2,8	3,0	1	5
	2	2,0	2,0		
	70	1,7 ± 1,1	2,0	1	5

Ensis n = 40					
	Prävalenz [%]	Intensität Mittelwert	Intensität Median	Minimum	Maximum
Trichodina sp.					
<i>Gymnophallus choledochus</i>					
Renicola roscovita	53	4,9 ± 5,3	3,0	1	17
Himastha					
<i>Himastha continua</i>					
<i>Himastha elongata</i>					
Himastha interrupta					
<i>Psilostomum brevicolle</i>					
Paravortex sp.					
<i>Mytilicola intestinalis</i>					

Cerastoderma n = 40					
	Prävalenz [%]	Intensität Mittelwert	Intensität Median	Minimum	Maximum
	38				
	5				
	83	23,9 ± 56,0	8,0	1	309
	5	5,5 ± 6,4	5,5	1	10
	5	4,8 ± 6,6	2,5	1	18
	43	7,0 ± 10,0	3,0	1	30
	5	11,0 ± 9,9	11,0	4	18
	5	1,0	1,0		

Tab. A3: Prävalenz, Mittelwert (mit Standardabweichung), Median und Extremwerte der Parasiten in den untersuchten Mollusken des Probenahmeortes Hörnum.

		Crassostrea n = 49			
		Prävalenz [%]	Intensität Mittelwert	Intensität Median	Minimum Maximum
HÖRNUM	<i>Trichodina sp.</i>	4			
	<i>Gymnophallus choledochus</i>				
	<i>Renicola roscovita</i>	33	23,9 ± 34,8	7,0	1 131
	<i>Himasthia</i>				
	<i>Himasthia continua</i>				
	<i>Himasthia elongata</i>				
	<i>Himasthia interrupta</i>				
	<i>Psilostomum brevicolle</i>				
	<i>Paravortex sp.</i>	2	1,0	1,0	
	<i>Mytilicola intestinalis</i>				

		Mytilus n = 54			
		Prävalenz [%]	Intensität Mittelwert	Intensität Median	Minimum Maximum
HÖRNUM	<i>Trichodina sp.</i>				
	<i>Gymnophallus choledochus</i>				
	<i>Renicola roscovita</i>	96	65,9 ± 65,7	39,0	3 297
	<i>Himasthia</i>				
	<i>Himasthia continua</i>	28	2,5 ± 1,4	2,0	1 12
	<i>Himasthia elongata</i>	31	3,7 ± 3,3	2,0	1 6
	<i>Himasthia interrupta</i>	4	1,5 ± 0,7	1,5	1 2
	<i>Psilostomum brevicolle</i>				
	<i>Paravortex sp.</i>				
	<i>Mytilicola intestinalis</i>	96	5,1 ± 2,6	5,0	2 12

		Cerastoderma n = 39			
		Prävalenz [%]	Intensität Mittelwert	Intensität Median	Minimum Maximum
HÖRNUM	<i>Trichodina sp.</i>	80			
	<i>Gymnophallus choledochus</i>				
	<i>Renicola roscovita</i>	97	33,5 ± 26,6	24,0	2 90
	<i>Himasthia</i>	8	1,3 ± 0,6	1,0	1 2
	<i>Himasthia continua</i>	62	26,6 ± 46,8	8,5	1 199
	<i>Himasthia elongata</i>	95	48,9 ± 64,9	24,0	1 281
	<i>Himasthia interrupta</i>	100	98,2 ± 70,3	89,0	6 300
	<i>Psilostomum brevicolle</i>	51	1,9 ± 1,2	1,5	1 5
	<i>Paravortex sp.</i>	15	1,3 ± 0,8	1,0	1 3
	<i>Mytilicola intestinalis</i>				

		Erisis n = 39			
		Prävalenz [%]	Intensität Mittelwert	Intensität Median	Minimum Maximum
HÖRNUM	<i>Trichodina sp.</i>				
	<i>Gymnophallus choledochus</i>				
	<i>Renicola roscovita</i>	85	19,9	7,0	1 156
	<i>Himasthia</i>	10	2	2,0	1 3
	<i>Himasthia continua</i>	49	4,4	3,0	1 19
	<i>Himasthia elongata</i>	39	17,5	2,0	1 179
	<i>Himasthia interrupta</i>	39	4,3	2,0	1 24
	<i>Psilostomum brevicolle</i>				
	<i>Paravortex sp.</i>				
	<i>Mytilicola intestinalis</i>				

Tab. A4: Mittlere Trockengewichte (mit Standardabweichung) aller untersuchten Muscheln

Arten	Anzahl n	Mittleres Trockengewicht (g)
<i>Crassostrea gigas</i>	103	3,46 ± 0,74
<i>Mytilus edulis</i>	108	1,38 ± 0,27
<i>Ensis americanus</i>	79	3,00 ± 0,80
<i>Cerastoderma edule</i>	79	0,52 ± 0,18

Danksagung

Ganz besonders möchte ich mich bei Herrn Prof. Dr. Karsten Reise für die Idee zur vorliegenden Arbeit und seine gute Betreuung bedanken. Er ließ mir bei der Durchführung meiner Diplomarbeit viel Freiraum und hat durch anregende Diskussionen sehr zum Gelingen der Arbeit beigetragen.

Bei Prof. Dr. Wolf Arntz bedanke ich mich für die Unterstützung der externen Diplomarbeit sowie für die Betreuung und Begutachtung.

David Thieltes danke ich für die Einarbeitung in die Welt der Parasiten, im speziellen der Trematoden, die tatkräftige Unterstützung im Watt und die ständige Diskussionsbereitschaft. Außerdem möchte ich ihm für motivierende Gespräche und konstruktive Kritik sowie unermüdeliches Korrekturlesen während der Schreibphase danken. Auch vielen Dank noch mal für den guten Tipp, meine Arbeit mit einem Vortrag und einem Poster bei angehenden und etablierten Parasitologen vorzustellen. Der erste Schritt in die Forschungswelt ist getan!

Im Zusammenhang mit dem Korrekturlesen danke ich außerdem den vielen „Probanden“ meiner Arbeit hier an der Station sowie meinen Freunden Claudia Bergin und Tobias Jursch für konstruktive Vorschläge aus der Ferne.

Für die Bereitstellung von Daten möchte ich Stefan Görlitz, Georg Nehls, Susanne Diederich, Reiner Onken sowie Tina Greve danken. Sabine Wolf und Kristin Kosche danke ich für die Bereitstellung ihrer Privat-PKW, wenn mal wieder alle Dienstwagen in Benutzung waren. Außerdem möchte ich mich an dieser Stelle auch noch mal bei allen bedanken, die mir bei der aufwändigen Suche und „Jagd“ nach den versteckten Schwertmuscheln geholfen haben.

Maren Peters und Christian Buschbaum haben mir geholfen, die Vielfalt der Aufwuchsorganismen einzuordnen, und standen mir bei Fragen zur Verfügung. Dafür vielen Dank! Außerdem auch vielen Dank an Christian Buschbaum und Mathias Strasser für ihre Geduld bei der Erörterung von statistischen Problemen.

Der Wattenmeerstation Sylt in der Stiftung Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung danke ich für die Bereitstellung eines Wohn- und Arbeitsplatzes. Allen MitarbeiterInnen des Instituts möchte ich für ihre freundliche Aufnahme und Hilfsbereitschaft danken. Namentlich möchte ich mich auf diesem Wege besonders bei Elisabeth Herre, Gurdy Bardt und Kristin Kessenich für ihre Hilfe bei den großen und kleinen Problemen des Diplomanden-Alltags bedanken. Außerdem möchte ich mich für die Bereitstellung der umfassenden Literaturbestände von Dr. G. Lauckner bedanken.

Ich danke allen Bewohnern der Hafenstraße 34-38 und natürlich auch denen, die dort jetzt nicht mehr wohnen: es war eine schöne und abwechslungsreiche Zeit mit Euch! Vor allem Ulrike König und Dina Schmidt danke ich für die Gesellschaft in langen Labornächten sowie für die super Gestaltung der wenigen Freizeit, die wir noch hatten. Es war ein unvergesslicher Sommer auf Sylt! ☺

Meinen Freunden, hier wie auch anderswo, insbesondere Simone Böckmann, danke ich für die vielen aufmunternden Worte während dieser arbeitsreichen Zeit.

Bei meiner Familie möchte ich mich dafür bedanken, dass sie mich in allen Dingen – nicht nur finanziell – unterstützt haben. Sie haben mich in meiner Arbeit bestärkt und waren immer um mein Wohlergehen besorgt und für mich da.

DANKE EUCH ALLEN!

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Diplomarbeit selbständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel verwendet habe.

List auf Sylt, April 2004