

Schnecken als Zwischenwirte von parasitischen Würmern

Helmut SATTMANN & Christoph HÖRWEIG

*Die Autoren widmen diesen Beitrag – mit Dank für seine andauernde Inspiration und Motivation –
Horst Aspöck zum 80. Geburtstag.*

Abstract: Snails as intermediate hosts of “helminths”. Some examples of those fascinating accounts and details of the complex interactions between helminths, especially trematodes, and gastropods are given with emphasize of parasites occurring in Central Europe.

Key words: Gastropods, helminths, trematodes, nematodes, intermediate hosts, life cycles.

Einleitung

Wie alle Organismen beherbergen auch Schnecken (Gastropoda) Krankheitserreger und Parasiten, wie Viren, Bakterien, Einzeller, Würmer und Gliederfüßer. Schnecken dienen unterschiedlichen Parasiten und Krankheitserregern von Mensch und Tier als Zwischenwirte und Überträger. Besonders hervorzuheben sind die digenen Trematoden (Digenea), deren weltweit geschätzte 18.000 Arten (OLSON et al. 2003) auf Weichtiere – in erster Linie Schnecken und Muscheln – als Zwischenwirte angewiesen sind. Trematoden sind parasitische Plattwürmer. Die Digenea (oder digene Trematoden) zeichnen sich durch einen (obligaten) Wirts- und Generationswechsel aus. Das bedeutet, dass sich unterschiedliche Generationen (Larven und geschlechtsreife Tiere) in unterschiedlichen Wirtsorganismen entwickeln und auch fortpflanzen. Für Digenea gilt, dass (fast) immer Wirbeltiere die Endwirte sind, in denen die geschlechtliche Fortpflanzung stattfindet. Hier werden die befruchteten Eier produziert. Weichtiere sind (fast) immer erste Zwischenwirte, in denen durch ungeschlechtliche Fortpflanzung eine starke Vermehrung der Larven passiert. Am häufigsten fungieren Schnecken als Zwischenwirte. Zwischen diesen beiden Wirtsebenen können noch zweite und dritte Zwischenwirte eingeschaltet sein (KEARN 1998; ASPÖCK et al. 2002a, b; POULIN & CRIBB 2002). Die Würmer sind – was Endwirte und erste Zwischenwirte anbelangt – in vielen Fällen sehr wirtsspezifisch, das bedeutet, dass nur in bestimmten Wirtsarten eine Weiterentwicklung stattfindet. Mit diesen Wirten verbindet die Parasiten eine gemeinsame Evolutionsgeschichte, die von gegen-

seitigen Anpassungen geprägt ist (Ko-Evolution). Aufgrund dieser Anpassungen ist bei evolutionär langer Ko-Existenz der Arten bei mäßigem Befall das Krankheitsbild oft unauffällig (MINCHELLA 1985; ASPÖCK & WALOCHNIK 2007). Manche der Parasiten jedoch sind, etwa als Erreger gefährlicher Tropenkrankheiten, von großer medizinischer Bedeutung, wie die Arten der Gattung *Schistosoma* WEINLAND, 1858. Andere Arten, wie die Leberegel der Gattung *Fasciola* LINNAEUS, 1758 gelten als landwirtschaftlich sehr bedeutende, weil ertragsmindernde Parasiten (MITTERMAYER & HADITSCH 2002; SCHUSTER 2002). Auch für manche Nematoden (Fadenwürmer) und Zestoden (Bandwürmer) dienen Schnecken als Zwischenwirte, etwa für Lungenwürmer aus der Familie der Metastrongylidae und Protostrongylidae (GREWAL et al. 2003; TRAVERSA et al. 2010) bzw. Zestoden aus der Familie der Dilepididae und Hymenolepididae (RYSÁVÝ 1986; GEORGIEV et al. 2006; AUER & ASPÖCK 2014; MEHLHORN 2016).

Ausgewählte Digenea als Krankheitserreger von Mensch und Tier

Der Blinkerwurm

Beim Blinkerwurm *Leucochloridium paradoxum* (CARUS, 1835) handelt es sich um einen digenen Trematoden mit einem interessanten Zyklus. Die adulten Saugwürmer leben in der Kloake verschiedener Vögel. Sie produzieren Eier, die mit den Ausscheidungen des Wirts-Vogels in die Umwelt gelangen. Die Zwischenwirtschnecken (Bernsteinschnecken, Succineidae) nehmen die Eier mit dem Vogelkot oder mit kontami-



Abb. 1: Eine mit dem Blinkerwurm *Leucochloridium* befallene Bernsteinschnecke *Succinea putris* in ihrem natürlichen Habitat (Fischamend, 25.7.2002, Foto: C. Hörweg).

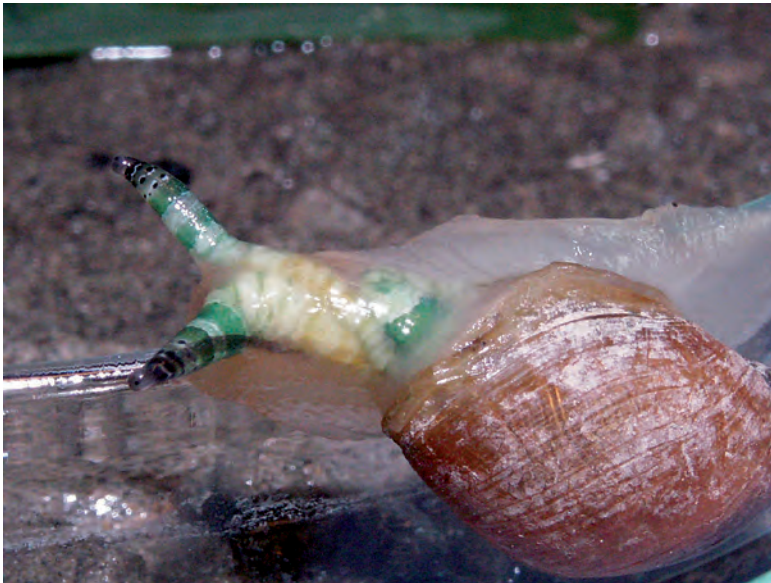


Abb. 2: Bernsteinschnecke *Succinea putris* mit insgesamt 3 Sporozysten-Schläuchen des Blinkerwurms *Leucochloridium*, die sich abwechselnd in die Fühler der Schnecke bohren (Foto: C. Hörweg).



Abb. 3: Bade-Dermatitis. Ausschlag 24 Stunden nach der Infestation (Foto: C. Hörweg).

nierten Nahrungspflanzen auf. Im Darm der Schnecke schlüpfen aus den Eiern Erstlarven (Mirazidien), die in die Mitteldarmdrüse wandern, wo sie verzweigende Sporozysten-Schläuche bilden. In diesen werden Infektionslarven (Zerkarien) produziert, die sich in weiterer Folge in den schlauchförmigen Fortsätzen sammeln. Die Sporozysten-Schläuche weisen bunte Bänderungen auf. Unter gewissen Bedingungen – vor allem bei Lichteinfluss, dringen sie bis in die transparenten Schneckenfühler vor, vollziehen pulsierende Bewegungen und werden somit für Vögel auf Nahrungssuche auffällig (Abb. 1, 2).

Nach einiger Zeit können die Sporozysten auch aktiv aus der Schnecke austreten und im Freien für einige Stunden weiterpulsieren. In beiden Fällen soll der optische Reiz der bewegten bunten Würmer (ähnlich einer Raupe) die Aufmerksamkeit von Vögel auf sich ziehen und sie zur Aufnahme der Parasitenlarven veranlassen. Auf diese Weise gelangen die darin befindlichen Zerkarien in den Darm des Endwirts, wo sie zu geschlechtsreifen Tieren heranwachsen. Mit der Eiauscheidung schließt sich der Kreis und der Infektionszyklus beginnt von vorne (WESENBERG-LUND 1931; BAKKE 1980; HACKMAN & VALOVIRTA 1995).

ZELLER schreibt schon 1874: „Ein solcher vollkommen ausgebildeter Schlauch ist das Wunderbarste, was man nur sehen kann. Er hat eine Grösse, die im Verhältniss zur Grösse des Wohnthieres eine ungeheure genannt werden muss, eine Färbung und Zeichnung, dabei eine Selbständigkeit und Freiheit der Bewegung, die ganz unerhört sind. ... Und dieses wunderbare Wesen ist Nichts als ein einfacher, häutiger Schlauch ohne Gefäss- und Nervensystem, ohne Geschlechtsorgane, Nichts als eine ‚Amme‘ im Sinne des Generationswechsels“.

Der Dunker'sche Muskelegel

Alaria alata (GOEZE, 1792) ist ein etwa 5 mm langer Saugwurm, der im Dünndarm von Hundartigen (vor allem Rotfuchs, Marderhund und Wolf) und Luchsen, selten auch bei Haushunden und Hauskatzen parasitiert. Im Dünndarm erfolgt die Ablage der Eier, die mit dem Kot ausgeschieden werden. Aus dem Ei schlüpft ein Mirazidium, das zur Weiterentwicklung in einen geeigneten ersten Zwischenwirt, eine Tellerschnecke (Planorbidae), eindringt. In der Schnecke erfolgt die ungeschlechtliche Vermehrung über Sporozysten und Gabelschwanz-Zerkarien. Die Zerkarien schlüpfen aus den Schnecken, schwimmen zur Wasseroberfläche und warten auf einen geeigneten zweiten Zwischenwirt, eine Kaulquappe oder einen Frosch. Nach dem aktiven Eindringen durch dessen Haut erfolgt die Entwicklung zur Mesozerkarie. Wenn der Frosch vom Endwirt versepest

wird, ist der Zyklus geschlossen. Es können aber noch weitere Wirte einbezogen werden, etwa Schlangen, Ratten, Wildschweine oder Menschen, in deren Muskel- und Fettgewebe sie auf eine Fortsetzung des Entwicklungszyklus warten. Durch den Verzehr vieler infizierter Frösche können sich viele Larven im „Wartewirt“ ansammeln. Diese Ruheform im Muskel des Wartewirts wird auch als Dunker'scher Muskelegel bezeichnet (PAULSEN et al. 2012; SAILER et al. 2012; MEHLHORN 2016).

Vogelbilharzieren

Verwandte der weiter unten genannten Erreger der humanpathogenen Bilharziosen parasitieren in Vögeln und kommen auch in Mitteleuropa vor. Im Unterschied zu ihren tropischen Verwandten sind sie für den Menschen viel harmloser. Allerdings können ihre Larven (Zerkarien) auch in die menschliche Haut eindringen. Hier ist allerdings Endstation, weil der Mensch kein geeigneter Endwirt ist. Die Larven werden vom menschlichen Abwehrsystem eliminiert und kommen nicht zur Entwicklung. Dies ruft jedoch Körperreaktionen in Form eines Ausschlages hervor, der unangenehm, aber im Grunde ungefährlich ist. Man spricht von Zerkarien-Dermatitis oder – wegen der häufigen Koinzidenz mit Freizeitaktivitäten am Wasser – von Bade-Dermatitis (Abb. 3). Der Juckreiz nach dem Befall kann mehrere Tage bis zwei Wochen anhalten und wird am besten mit Antihistamin-Präparaten bekämpft. Vorbeugend sollte man längere Aufenthalte in warmen, pflanzenreichen (und somit meist schneckenreichen) Naturgewässern vermeiden und sich nach dem Baden jedenfalls gründlich abrubbeln (AUER & ASPÖCK 2002, 2014; SATTMANN et al. 2004; VERBRUGGE et al. 2004, HÖRWEIG et al. 2006; HORÁK & KOLÁŘOVÁ 2011; SOLDÁNOVÁ et al. 2013).

Die Endwirte der Vogelbilharzieren sind Vögel, häufig Enten. Hier leben sie in den Blutgefäßen der Darmwand (*Trichobilharzia szidati* NEUHAUS, 1952) oder in der Nasenschleimhaut (*Trichobilharzia regenti* HORÁK, KOLÁŘOVÁ & DVOŘÁK, 1998) und produzieren Eier.



Abb. 6: Zerkarie von *Trichobilharzia szidati* aus der Spitzschlammschnecke *Lymnaea stagnalis* mit typischen Augenflecken und gegabeltem Schwanz. Länge ca. 1mm (Foto: NHMW).



Abb. 4: Spitzschlammschnecke *Lymnaea stagnalis* (Regelsbrunn, 5.8.2015, Foto: C. Hörweg).



Abb. 5: Posthornschnecke *Planorbis corneus* als Beispiel einer Tellerschnecke (Planorbidae) (Badeteich Rohrbach, 29.6.2016, Foto: C. Hörweg).

Aus den Eiern schlüpfen im Wasser Mirazidien, die Schlammschnecken (Lymnaeidae der Gattungen *Lymnaea*, *Radix* und *Stagnicola*) (Abb. 4) befallen. In Tellerschnecken (Planorbidae) (Abb. 5) entwickeln sich Vogelbilharzieren der Gattung *Bilharziella* (HORÁK et al. 2002; AUER & ASPÖCK 2002, 2014; SATTMANN et al.

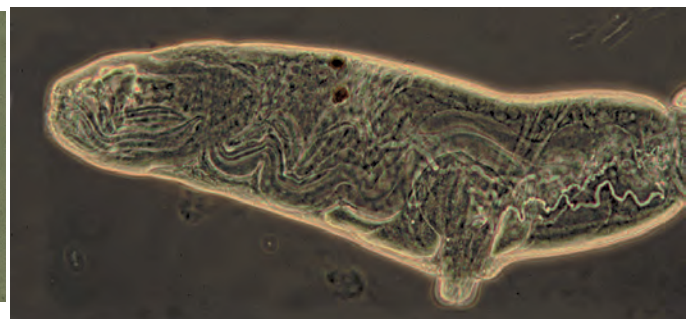


Abb. 7: Körper einer Zerkarie von *Trichobilharzia szidati* aus der Spitzschlammschnecke *Lymnaea stagnalis* mit Augenflecken und Bauchsaugnapf (Foto: NHMW).



Abb. 8: Beim sogenannten Zerkarienschlüpfversuch werden die Schnecken (hier Spitzschlamm Schnecken *Lymnaea stagnalis*) für ca. 24 Stunden natürlichem oder künstlichem Licht ausgesetzt, um den Zerkarienausstoß anzuregen. Diese sind mit freiem Auge als kleine weiße Punkte im Wasser sichtbar (siehe 3. Glas von links), die Bestimmung der Zerkarien erfolgt dann unter dem Mikroskop (Foto: C. Hörweg, NHMW).



Abb. 9: *Schistosoma japonicum*. Das längere Weibchen (ca. 2cm lang) liegt in der Bauchfalte des Männchen (Foto: NHMW).

2004; HORÁK & KOLÁŘOVÁ 2011).

In Österreich wurden die Erreger erstmals in den frühen 1970er Jahren nachgewiesen (GRAEFE et al. 1973). Die zahlreichen weiteren Meldungen aus Österreich bezogen sich immer auf Funde von Zerkarien (Abb. 6, 7) aus Schnecken (DVOŘÁK et al. 1999; AUER & ASPÖCK 2002; SATTMANN et al. 2004), die durch sogenannte Zerkarienschlüpfversuche (Abb. 8) bestätigt wurden; adulte Würmer aus Vögeln konnten bislang nicht nachgewiesen werden. Im Jahr 2019 startete eine Pilotstudie des Naturhistorischen Museums Wien gemeinsam mit dem Amt der Oberösterreichischen

Landesregierung, um ein Verfahren zum Nachweis von Zerkariendermatitis-auslösenden Erregern und deren Zwischenwirtsschnecken in Wasser- und Schlammproben mittels Umwelt-DNA-Barcoding zu etablieren.

Pärchenegel (*Schistosoma*)

Die Erreger der Bilharziose (Schistosomiasis), weit verbreiteter und sehr gefährlicher Tropenkrankheiten, sind Saugwürmer der Gattung *Schistosoma*. Im Gegensatz zu den meisten Digenea sind sie nicht zwittrig, sondern getrenntgeschlechtlich. Weibchen und Männchen sind in Dauerkopula miteinander verbunden. Sie scheiden Eier aus, die durch Darmwand oder Blasenwand des befallenen Menschen penetrieren und mit Kot und Harn ins Freie gelangen. Im Wasser schlüpfen die Erstlarven (Mirazidien) und dringen in Wasserschnecken (der Gattungen *Bulinus* und *Biomphalaria* (Planorbidae) bzw. *Oncomelania* (Pomatiopsidae)) ein, wo sie zu schlauchartigen Gebilden heranwachsen (Sporozysten), in denen eine ungeschlechtliche Vervielfachung stattfindet. Die Zweitlarven (Zerkarien) verlassen die Schnecke und suchen Menschen auf, bohren sich durch deren Haut und erreichen über die Blutbahn die Zielorgane Harnblase oder Darm.

Es gibt mehrere Arten, die in den Blutgefäßen der Darmwand parasitieren und Symptome der Darmbilharziose hervorrufen: *S. mansoni* SAMBON, 1907, *S. intercalatum* FISHER, 1934, *S. mekongi* VOGEL, BRUCKNER & BRUCE, 1978, *S. japonicum* (KATSURADA, 1904). Die Blasenbilharziose wird durch *Schistosoma haematobium* (BILHARZ, 1852) hervorgerufen, die in den Venen der Harnblase leben. Durch das Ausscheiden der mit einem Stachel versehenen Eier kommt es zu Verstopfungen der Blutgefäße und damit verbunden zu entzündlichen Prozessen. Darmbilharziose kann zu schweren Schädigungen von Leber, Lunge und Herz führen. Blasenbilharziose kann zu Harnbluten führen und bei chronischem Verlauf Blasenkarzinome nach sich ziehen (MITTERMAYER & HADITSCH 2002).

Der Mensch ist für die meisten der hier genannten Arten der (fast) einzige Endwirt. Einzig *S. japonicum* (Abb. 9) hat ein breiteres Wirtsspektrum, das neben dem Menschen auch Fleischfresser, Pflanzenfresser, Nagetiere und Affen umfasst. Die Schistosomiasis des Menschen ist in Afrika, Südasien und Südamerika verbreitet. In Risikoländern sollte das Baden und der ungeschützte Aufenthalt in Naturgewässern unbedingt vermieden werden. Weltweit sind etwa 200 Millionen Menschen infiziert (JAMIESON 2017; World Health Organization 2018). Da die Überträgerschnecken der Gattung *Bulinus* auch in Südeuropa vorkommen, kann die Schistosomiasis auch in Europa übertragen werden, wie ein aktueller Fall in Korsika zeigt (HOLTFRETER et al. 2014).

Großer Leberegel und Riesenleberegel

Ein weiterer bekannter Vertreter der Saugwürmer ist der Große Leberegel *Fasciola hepatica* (LINNAEUS, 1758), der in unterschiedlichen Säugetieren, vor allem in Pflanzenfressern, die Leber und die Gallengänge bewohnt. Nach der wechselseitigen Begattung der zwittrigen Würmer werden befruchtete Eier gebildet und über die Gallengänge und den Darm des Wirtes mit den Exkrementen ausgeschieden. Aus den Eiern schlüpfen im Wasser die winzigen Erstlarven (Mirazidien), die geeignete Wasserschnecken (amphibisch und aquatisch lebende Schnecken aus der Familie Lymnaeidae) aufsuchen, sich durch deren Gewebe bohren und zu schlauchartigen Gebilden heranwachsen (Sporozysten, Redien), in denen wiederholt ungeschlechtliche Vermehrungsvorgänge stattfinden. Nach dieser Vervielfachung werden erneut Larven gebildet und von der Schnecke ausgeschieden, die sich nach einer kurzen Schwimmphase an Pflanzen anheften, einkapseln und in einem Ruhestadium (Metazerkarien) mehrere Monate überdauern können. Werden diese von einem geeigneten Endwirt (einem Säugetier) geschluckt, wird die Zystenhülle im Dünndarm verdaut und die Larven wandern aktiv in die Leber des Wirtes, wachsen zu Geschlechtstieren heran und produzieren hier wiederum befruchtete Eier (Abb. 10 rechts). Der Große Leberegel wird etwa 3 cm lang. Er ist – durch den Menschen verschleppt – heute nahezu weltweit verbreitet (SCHUSTER 2002; BECK & PANTCHEV 2009).

In tropischen und subtropischen Gebieten Asiens und Afrikas findet man den Riesenleberegel, *Fasciola gigantica* COBBOLD, 1855, einen nahen Verwandten des Großen Leberegels mit sehr ähnlichem Entwicklungszyklus. Bei starkem Befall können beide Arten bei Rindern und Schafen Symptome wie Durchfall, Blutarmut, Gewichtsverlust und Reduktion der Milchproduktion verursachen. Durch die Zerstörung des Lebergewebes kann sehr starker Befall zum Tod führen. Auch beim Menschen können diese Parasiten ernste Symptome, wie Fieber, Übelkeit, Leberschwellung, Leibschmerzen und Gelbsucht hervorrufen (AUER & ASPÖCK 2014; MEHLHORN 2016).

Eine weitere Art, der Amerikanische Riesenleberegel *Fascioloides magna* (BASSI, 1875), parasitiert in erster Linie in Hirschartigen, mitunter auch in Rindern und Schafen, jedoch nicht im Menschen (Abb. 11–13). Die Art wurde im 19. und 20. Jahrhundert mehrfach nach Europa eingeschleppt (KRÁLOVÁ-HROMADOVÁ et al. 2008). Wichtigste Zwischenwirtsschnecke in Europa ist, wie beim Großen Leberegel auch, die Kleine Sumpfschnecke *Galba truncatula* (O.F. MÜLLER, 1774) (Abb. 14, 15). Allerdings wurden auch Schnecken der Gattungen *Stagnicola* und *Radix* als potentielle Zwischen-

wirte bestätigt (ERHARDOVÁ-KOTRLÁ 1971; FALTÝNKOVÁ et al. 2006). Der Amerikanische Riesenleberegel ist in Österreich seit dem Jahre 2000 im Freiland nachgewiesen (WINKELMAYER & PROSL 2001) und parasitiert Rotwild, Rehe, Damwild und möglicherweise Wildschweine. Bisher ist er in Österreich nur aus den Donau-Auen zwischen Wien und Bratislava bekannt (URSPRUNG et al. 2006; URSPRUNG & PROSL 2011; HÖRWEG et al. 2011; HAIDER et al. 2012; SATTMANN et al. 2014). Jüngste Meldungen deuten auf eine Ausweitung der Verbreitung über die Leitha-Auen in das Burgenland hin. Dies könnte den Beginn einer weiteren Ausbreitung nach Süden und Westen darstellen (SATTMANN & HÖRWEG 2017). 2018 wurden bereits erste positive Hirsche von burgenländischem Gebiet an der Leitha gemeldet (Mitt. A. Duscher). Genetische Analysen zeigen ein sehr homogenes Bild der österreichischen Population, die den Schluss nahelegt, dass alle von einer Einschleppung oder von einem Infektionsherd stammen (HUSCH et al. 2017).

Kleiner Leberegel

Der Kleine Leberegel *Dicrocoelium dentriticum* (RUDOLPHI, 1819) ist etwa 1 cm lang. Er lebt als Parasit in der Leber von Huftieren, in erster Linie von Schafen und Ziegen, ganz selten wird er auch im Menschen gefunden (Abb. 16). Zwischenwirte sind Landschnecken. Sie nehmen die Eier mit den Erstlarven auf, indem sie am Kot der befallenen Wirte fressen. In den Schnecken findet eine starke Vermehrung der Larven statt. Die Schnecken scheiden schließlich die Larven der Parasiten (Zerkarien) mit Schleimballen aus. Dieser Schleim wird gerne von Ameisen aufgenommen, dabei werden die Leberegellarven mitgefressen. Die meisten Larven wandern in die Leibeshöhle der Ameise. Eine oder einige wenige aber wandern ins Gehirn der Ameise und verändern deren Verhalten grundlegend. Sie kehrt abends nicht in den Bau zurück, sondern wandert auf die Spitze eines Grashalms und verbeißt sich mit den Kiefern krampfartig in die Pflanze, und verbleibt hier bis zum Morgen. Kommt ein passendes Wirtstier (z.B. ein Schaf) vorbei und frisst Gras samt Ameise samt Wurmlarven, schlüpfen die Egel im Dünndarm des Schafes und wandern in die Leber, wo sie nach Erreichen der Geschlechtsreife tausende Eier produzieren, die mit der Gallenflüssigkeit und den Fäkalien ins Freie gelangen und wieder Schnecken infizieren können (Abb. 10 links) (SCHUSTER 2002). Dies ist ein Beispiel eines evolutionsbiologisch erstaunlich komplexen Generations- und Wirtswechsel. Die Entdeckung dieses Zyklus gewährt auch wissenschaftshistorisch interessante Einblicke, als es von der wissenschaftlichen Erstbeschreibung der Art durch RUDOLPHI 1819, zum Nachweis der Schnecken als erste Zwischenwirte (HENKEL 1931;

Abb. 10: Zyklus vom Kleinen Leberegel *Dicrocoelium dendriticum* (links) und dem Großen Leberegel *Fasciola hepatica* (rechts) (Grafik: K. Repp, NHMW).

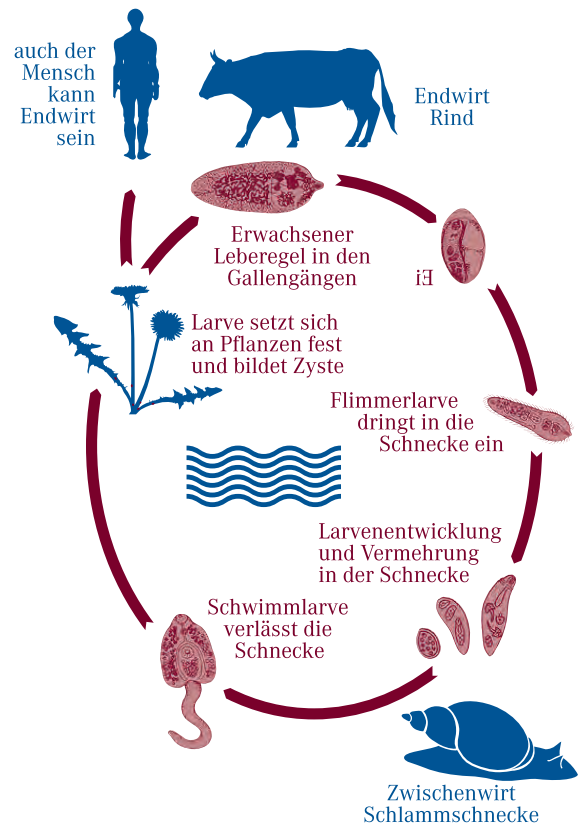
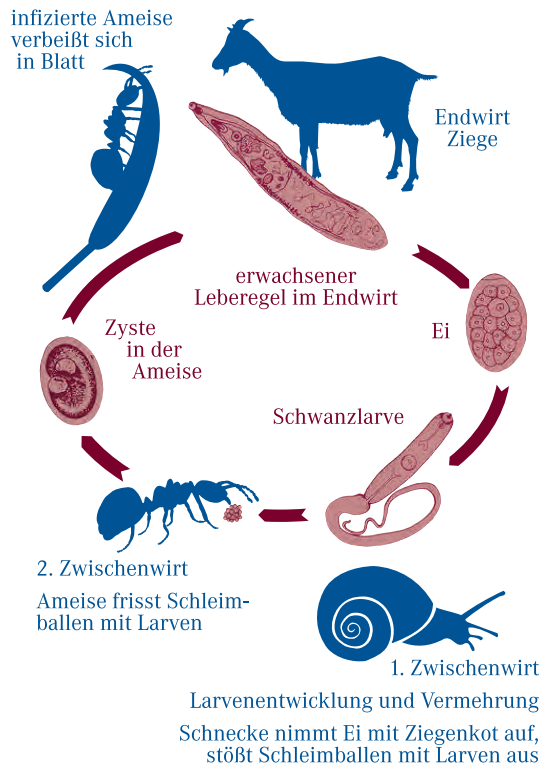
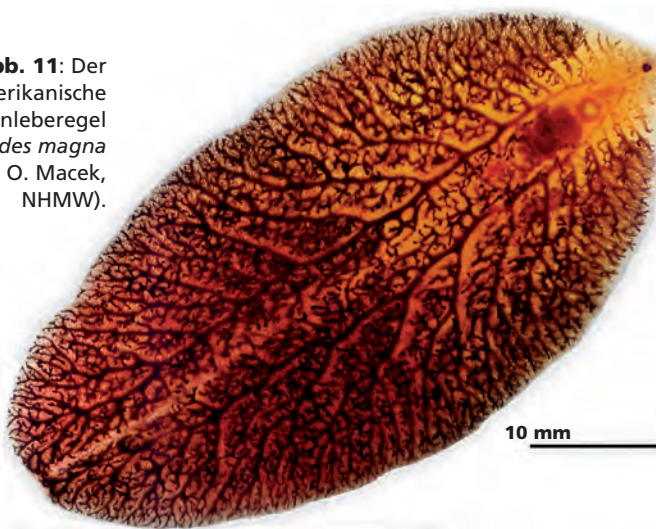


Abb. 11: Der Amerikanische Riesenleberegel *Fascioloides magna* (Foto: O. Macek, NHMW).



MATTHES 1936; NEUHAUS 1936), dem Nachweis der Ameisen als zweite Zwischenwirte (KRULL & MAPES 1952, 1953) und schließlich der Manipulation der Ameise durch das Einwandern von Larven in ihr Nervenzentrum (HOHORST 1964) vieler Beobachtungen, Versuche und Jahrzehnte an Forschung bedurfte. Die genauen Mechanismen, die die Verhaltensänderungen bewirken, sind bis heute nicht bekannt (MANGA-GONZÁLEZ et al. 2001).

Die Aspidogastrea und die Phylogenie der Trematoden

Aspidogastrea sind obligatorisch parasitische Plattwürmer, die in unterschiedlichen Wirten leben. Häufig sind sie in Mollusken zu finden. Die Art *Aspidogaster*

Abb. 12: Stadien des Amerikanischen Riesenleberegels *Fascioloides magna*: Ei mit geöffnetem Operculum und der innenliegenden Wimpernlarve (Mirazidium) (A), Redie mit Zerkarien (B) und eine Zerkarie, die sich gerade zu einer Metazerkarie enzystiert (C). Balken = 50µm (Foto: NHMW).





Abb. 13: Eine mit *Fascioloides magna* befallene Hirschleber (Foto: J. Ursprung).

conchicola BAER, 1827 etwa befällt Muscheln, Schnecken und Fische im Süßwasser. Eine andere Art, die vom bedeutenden österreichischen Parasitologen Carl Moritz Diesing 1835 erstmals beschriebene *Aspidogaster limacoides* DIESING, 1835 (Abb. 17) ist aus Fischen beschrieben und auch aus Süßwassermollusken bekannt (ALEVS et al. 2015). Die Tiere können in diesen unterschiedlichen Wirten geschlechtsreif werden und sich fortpflanzen. Andere Arten, wie *Lobatostoma manteri* ROHDE, 1973 zeigen einen einfachen Wirtswechsel, indem sie nur in bestimmten Meeresfischen geschlechtsreif werden und Eier ausbilden. Werden die Eier mit dem Kot des Fisches von einer Schnecke aufgenommen, können sich die Larven in der Schnecke ein Stück weiterentwickeln (aber nicht fortpflanzen). Wenn diese Larven mit der Schnecke von einem Fisch aufgenommen werden, erreichen sie in diesem die Geschlechtsreife. Dieser komplexere Fortpflanzungszyklus weist gewissermaßen schon den Weg zum komplizierten Generationswechsel der Digenea. Die Fähigkeit der Aspidogastrea, so unterschiedliche Wirte wie Fische und Mollusken zu besiedeln, wird als ursprünglicher Zustand in der Evolution der Trematoda interpretiert (ROHDE 2001). Morphologische und phylogenetische Untersuchungen haben bestätigt, dass Apidogastrea die nächst verwandte Gruppe (Schwesterngruppe) zu den Digenea sind, mit denen sie zusammen die Klasse Trematoda repräsentieren (OLSON et al. 2003).

Bei den Digenea hat sich die Option für unterschiedliche Wirte zu einem komplexen und obligaten Wirts- und Generationswechsel entwickelt, bei dem in den Mollusken eine Phase der ungeschlechtlichen Reproduktion, in den Wirbeltieren eine geschlechtliche



Abb. 14: Die amphibisch lebende Kleine Sumpfschnecke *Galba truncatula* (Schalenhöhe ca. 6mm), außerhalb des Wassers meist mit Schlamm bedeckt (Orth/Donau, 15.6.2005, Foto: C. Hörweg).



Abb. 15: Typischer Lebensraum der Kleinen Sumpfschnecke *Galba truncatula* (Fischamend, 25.8.2016, Foto: C. Hörweg).

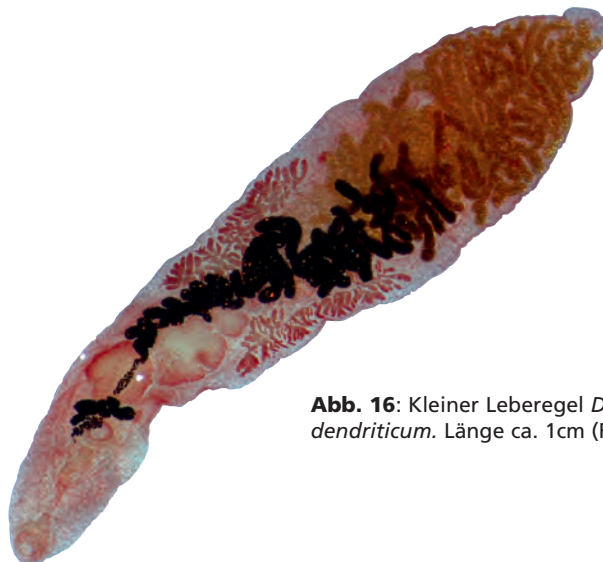
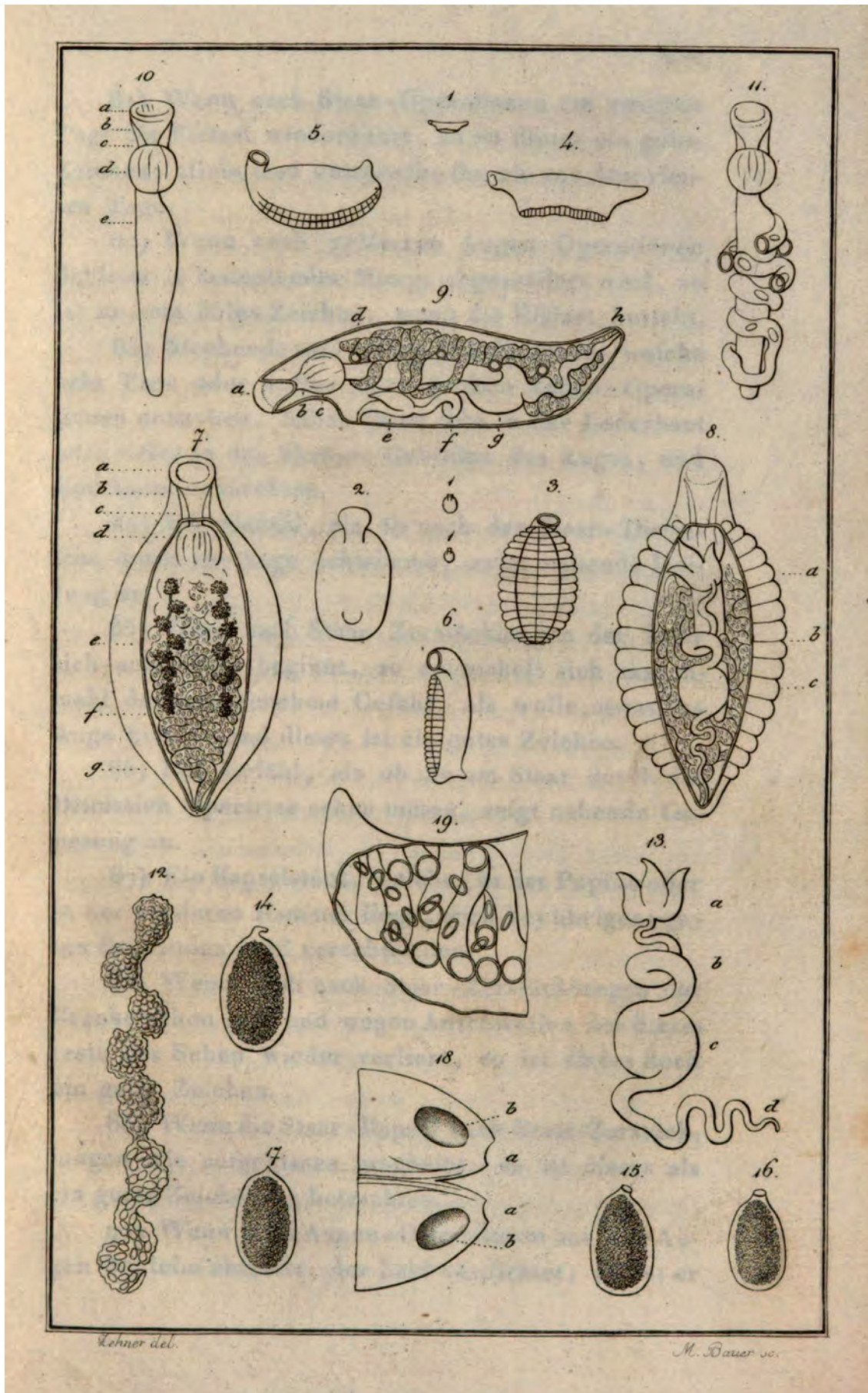


Abb. 16: Kleiner Leberegel *Dicrocoelium dendriticum*. Länge ca. 1cm (Foto: NHMW).

Abb. 17:
Originalabbildung
von *Aspidogaster*
limacoides aus
Diesing 1835.



Fortpflanzung abläuft. Darüber hinaus können noch weitere Zwischen- und Wartewirte eingeschaltet sein. Häufig ist mit dem Generationswechsel auch eine stärkere Spezifität für den Zwischen- und Endwirt verbunden (KEARN 1998; POULIN & CRIBB 2002).

Unter den Weichtieren dienen in erster Linie Schnecken und Muscheln als Zwischenwirte, bei den Wirbeltieren findet man Digenea in allen Klassen. Die Frage, ob die Vorfahren der Trematoden ursprünglich an Wirbeltieren oder Mollusken parasitiert haben, bleibt vorerst unentschieden (CRIBB et al. 2001).

Nematoden in Schnecken

Nematoden können Mollusken als Larven als War-testadien, als Zwischenwirte oder als Endwirte besiedeln. Jene, die als War-testadien die Schnecken oder Muscheln bewohnen, kommen auch ohne diese Zwischenstation aus. Doch viele Lungenwürmer (Nematoda – Angiostrongylidae, Crenosomatidae, Dictyocaulidae) benötigen Mollusken als Zwischenwirte für ihre Entwicklung. Wenn die Schnecken dann vom Endwirt Wirbeltier gefressen oder versehentlich aufgenommen werden, können sich die Würmer zu geschlechtsreifen Tieren weiterentwickeln (GREWAL et al. 2003; BECK & PANTCHEV 2006; TRAVERSA et al. 2010; MEHLHORN 2016). Bei anderen Nematoden verläuft die ganze Lebensgeschichte in den Mollusken. Manche dieser Nematoden töten den Wirt. Solche „Parasitoide“ werden auch für die Schädlingsbekämpfung eingesetzt. Gehäuseschnecken haben wirksame Mechanismen, um die feindlichen Eindringlinge zu egalisieren, indem sie diese in Kalkkonkrementen einschließen. Nacktschnecken gelingt dies nicht so gut. Darum werden diese Nematoden auch zu deren Bekämpfung eingesetzt (ABD-ELGAWAD et al. 2017).

Beeinflussung/Schädigung der Zwischenwirte durch den Parasiten

Es gibt mehrere Phänomene, die im Zusammenhang mit parasitierten Schnecken genannt werden. Eines davon ist das Riesenwachstum („gigantism“). Das ist bei Schnecken teilweise auf erhöhte Nahrungsaufnahme, aber auch auf größeres und dickeres Schalenwachstum zurückzuführen, da mehr Calcium eingebaut wird (CHENG 1986; SORENSEN & MINCHELLA 2001). Es gibt aber auch das Gegenteil, Zwergwachstum („stunting“), wo die Entwicklung gegenüber nicht infizierten Schnecken zurückbleibt, das ist z.B. bei Tellerschnecken (Planorbidae) häufig der Fall (SORENSEN & MINCHELLA 2001).

Eine Schädigung des Wirtes erfolgt auch dann, wenn lebenswichtige Organe Sitz der Parasiten werden, die parasitäre Destruktion. Bei Schnecken wird häufig die Mitteldarmdrüse durch die Sporozysten oder Redien zerstört. Werden die Gonaden der Wirtes befallen und geschädigt, spricht man von der parasitären Kastration (CHENG 1986; ZANDER 1997; SORENSEN & MINCHELLA 2001).

Aber auch Verhaltensänderungen werden beobachtet, so ist z.B. *Leucochloridium*, der Blinkerwurm (siehe oben) ein so genannter manipulativer Parasit. Ein manipulativer Parasit ändert die Erscheinung und das Verhalten des Wirtes, so dass dieser der bevorzugten Beute des Endwirtes ähnelt. *Leucochloridium* lässt die Fühler der infizierten Schnecken wie Raupen erscheinen (MOORE 2002). Außerdem verstecken sich die Schnecken nicht mehr unter den Pflanzen, sondern bleiben bei Tageslicht auf der Oberfläche, so dass sie für die Endwirte (wie z.B. Vögel) sichtbar und damit leichtere Beute sind (ZANDER 1997; MOORE 2002; WESOŁOWSKA & WESOŁOWSKI 2014).

Generell ist beim Zyklus des Parasiten alles auf die optimale Wirtsfindung ausgerichtet: selbst das Schlüpfen der Zerkarien ist nicht zufällig, sondern temperaturabhängig und abgestimmt auf die Fotoperiode bzw. sogar auf die Chronobiologie des nächsten Wirtes (COMBES 2001; ESCH et al. 2001).

Auch ist die Temperaturpräferenz bei mit Trematoden parasitierten und nicht parasitierten Schnecken unterschiedlich, was ebenfalls eine Manipulation des Wirtes durch Parasiten darstellen kann (ŽBIKOWSKA & CICHY 2015).

Zusammenfassung

Schnecken dienen unterschiedlichen parasitischen Würmern (Helminthen) als Zwischenwirte. Besonders hervorzuheben sind Digenea (digene Trematoden, Saugwürmer), die obligatorisch eine Schnecke oder Muschel als ersten Zwischenwirt brauchen. Exemplarisch sind einige dieser faszinierenden Würmer und ihrer komplexen Lebenszyklen dargestellt, mit Hauptaugenmerk auf mitteleuropäische Arten.

Schlüsselwörter: Schnecken, Lymnaeidae, Parasitische Würmer, Saugwürmer, Fadenwürmer, Zwischenwirte, Lebenszyklen.

Literatur

- ABD-ELGAWAD M.M.M., ASKARY T.H. & J. COUPLAND (2017): Biocontrol agents – entomopathogenic and slug parasitic nematodes. — CAB International, Wallingford Boston: 648 pp.
- ALEVS P.V., VIEIRA F.M., SANTOS C.P., SCHOLZ T. & J.L. LUQUE (2015): A checklist of the Aspidogastrea (Platyhelminthes: Trematoda) of the world. — *Zootaxa* **3918**: 339–396.
- ASPÖCK H., AUER H. & J. WALOCHNIK (2002a): Parasitenzyklen: Die (manchmal) verschlungenen Wege von Wirt zu Wirt. — In: ASPÖCK H. (Red.): Amöben, Bandwürmer, Zecken. *Denisia* **6**: 13–32.
- ASPÖCK H., AUER H. & J. WALOCHNIK (2002b): Parasiten und parasitäre Erkrankungen des Menschen in Mitteleuropa im Überblick. — In: ASPÖCK H. (Red.): Amöben, Bandwürmer, Zecken. *Denisia* **6**: 33–74.
- ASPÖCK H. & J. WALOCHNIK (2007): Die Parasiten des Menschen aus der Sicht der Koevolution. — In: GUSENLEITNER F. & E. AESCHT (Red.): Evolution – Phänomen Leben. *Denisia* **20**: 179–254.
- AUER H. & H. ASPÖCK (2002): „Vogelbilharzien“ als Erreger einer Hautkrankheit: die Zerkarien-Dermatitis. — In: ASPÖCK H. (Red.): Amöben, Bandwürmer, Zecken. *Denisia* **6**: 321–331.
- AUER H. & H. ASPÖCK (2014): Helminths and helminthoses in Central Europe: general overview and diseases caused by trematodes (flukes). — *Wiener Medizinische Wochenschrift* **164**: 405–413.
- BAKKE T.A. (1980): A revision of the family Leucochloridiidae POCHÉ (Digenea) and studies on the morphology of *Leucochloridium paradoxum* CARUS, 1835. — *Systematic Parasitology* **1**: 189–202.
- BECK W. & N. PANTCHEV (2006): Praktische Parasitologie bei Heimtieren. — Schlütersche Verlagsgesellschaft, Hannover: 317 pp.
- BECK W. & N. PANTCHEV (2009): Parasitäre Zoonosen. Bild-Text-Atlas. — Schlütersche Verlagsgesellschaft, Hannover: 180 pp.
- CHENG T.C. (1986): General Parasitology. Second edition. — Academic Press, Orlando: 827 pp.
- COMBES C. (2001): Parasitism – The Ecology and Evolution of Intimate Interactions. — University of Chicago Press, Chicago: 728 pp.
- CRIBB T.H., BRAY R.A. & D.T.J. LITTLEWOOD (2001): The nature and evolution of the association among digeneans, molluscs and fishes. — *International Journal of Parasitology* **31**: 997–1011.
- DIESING C.M. (1835): *Aspidogaster limacoides*, eine neue Art Binnenwurm. — *Medizinische Jahrbücher des k.k. österreichischen Staates*. 16. Band, Neueste Folge **VII**. Band: 420–431.
- DVOŘÁK J., SATTMANN H., HORÁK P. & R. KONEČNÝ R. (1999): Bird schistosomes from freshwater snails in Austria, with some notes on current problems (Digenea, Schistosomatidae). — *Mitteilungen der Österreichischen Gesellschaft für Tropenmedizin und Parasitologie* **21**: 69–76.
- ERHARDOVÁ-KOTRLÁ B. (1971): The occurrence of *Fascioloides magna* (BASSI, 1875) in Czechoslovakia. — Academia, Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences, Prague: 155 pp.
- ESCH G.W., CURTIS L.A. & M.A. BARGER (2001): A perspective on the ecology of trematode communities in snails. — *Parasitology* **123**: S57–S75.
- FALTÝNKOVÁ A., HORÁČKOVÁ E., HIRTOVÁ L., NOVOBILSKÝ A., MODRÝ D. & T. SCHOLZ (2006): Is *Radix peregra* a new intermediate host of *Fascioloides magna* (Trematoda) in Europe? Field and experimental evidence. — *Acta Parasitologica* **51**: 87–90.
- GEORGIEV B.B., BRAY R.A. & T.D.J. LITTLEWOOD (2006): Cestodes of small mammals: Taxonomy and life cycles. — In: MORAND S., KRASNOV B.R. & R. POULIN (Ed.): Micromammals and macroparasites. From evolutionary ecology to management. Springer Verlag, Tokyo Berlin Heidelberg New York: 647 pp.
- GRAEFE G., ASPÖCK H. & O. PICHER (1973): Auftreten von Bade-Dermatitis in Österreich und Möglichkeiten ihrer Bekämpfung. — *Zentralbl. Bakt. Hyg. I. Orig.A* **225**: 398–405.
- GREWAL P.S., GREWAL S.K., TAN L. & B.J. ADAMS (2003): Parasitism of molluscs by nematodes: Types of associations and evolutionary trends. — *Journal of Nematology* **35**: 146–156.
- HACKMAN W. & I. VALOVIRTA (1995): Bärnstenssnäckans egendomliga parasiter av släktet *Leucochloridium* (Trematoda: Digenea), livscykel och förekomst i Finland. — *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica* **72**: 13–16.
- HAIDER M., HÖRWEG C., LIESINGER K., SATTMANN H. & J. WALOCHNIK (2012): Recovery of *Fascioloides magna* (Digenea) population in spite of treatment programme? Screening of *Galba truncatula* (Gastropoda, Lymnaeidae) from Lower Austria. — *Veterinary Parasitology* **187**: 445–451.
- HENKEL H. (1931): Untersuchungen zur Ermittlung des Zwischenwirtes von *Dicrocoelium lanceolatum*. — *Zeitschrift für Parasitenkunde* **3**: 664–712.
- HÖRWEG C., SATTMANN H. & H. AUER (2006): Cercarial dermatitis in Austria: Questionnaires as useful tools to estimate risk factors? — *Wiener Klinische Wochenschrift* **118** [Supplement 3]: 77–80.
- HÖRWEG C., PROSL H., WILLE-PIAZZAI W., JOACHIM A. & H. SATTMANN (2011): Prevalence of *Fascioloides magna* in the Danube backwater area east of Vienna, Austria. — *Veterinary Medicine Austria* **98**: 261–267.
- HÖRST W. (1964): Die Rolle der Ameisen im Entwicklungsgang des Lanzettegels (*Dicrocoelium dendriticum*). — *Zeitschrift für Parasitenkunde* **22**: 105–106.
- HOLTFRETER M.C., MONÉ H., MÜLLER-STÖVER I., MOUAHID G. & J. RICHTER (2014): *Schistosoma haematobium* infections acquired in Corsica, France, August 2013. — *Euro Surveillance* **19**(22): pii=20821.
- HORÁK P., KOLÁŘOVÁ L. & C.M. ADEMA (2002): Biology of the schistosome genus *Trichobilharzia*. — *Advances in Parasitology* **52**: 155–233.
- HORÁK P. & L. KOLÁŘOVÁ (2011): Snails, waterfowl and cercarial dermatitis. — *Freshwater Biology* **56**: 779–790.
- HUSCH C., SATTMANN H., HÖRWEG C., URSRUNG J. & WALOCHNIK J. (2017): Genetic homogeneity of *Fascioloides magna* in Austria. — *Veterinary Parasitology* **243**: 75–78. doi:10.1016/j.vetpar.2017.06.007.
- JAMIESON B.G.M. (2017): *Schistosoma*: Biology, Pathology and Control. — CRC Press, Florida: 523 pp.
- KEARN G.C. (1998): Parasitism and the Platyhelminths. — Chapman & Hall, London: 544 pp.
- KRÁLOVÁ-HROMADOVÁ I., ŠPAKULOVÁ M., HORÁČKOVÁ E., TURCEKOVÁ L., NOVOBILSKÝ A., BECK R., KOUDELA B., MARINCULIC A., RAJSKÝ D. & M. PYBUS (2008): Sequence analysis of ribosomal and mitochondrial genes of the Giant Liver Fluke *Fascioloides*

- magna* (Trematoda: Fasciolidae): Intraspecific variation and differentiation from *Fasciola hepatica*. — *Journal of Parasitology* **94**: 58–67.
- KRULL W. H. & C.R. MAPES (1952): Studies on the biology of *Dicrocoelium dendriticum* (RUDOLPHI, 1819) LOOSS, 1899 (Trematoda: Dicrocoeliidae), including its relation to the intermediate host, *Cionella lubrica* (MÜLLER). VII. The second intermediate host of *Dicrocoelium dendriticum*. — *Cornell Veterinarian* **42**: 603–604.
- KRULL W. H. & C.R. MAPES (1953): Studies on the biology of *Dicrocoelium dendriticum* (RUDOLPHI, 1819) LOOSS, 1899 (Trematoda: Dicrocoeliidae), including its relation to the intermediate host, *Cionella lubrica* (MÜLLER). IX. Notes on the cyst, metacercaria, and infection in the ant, *Formica fusca*. — *Cornell Veterinarian* **43**: 389–410.
- MANGA-GONZÁLEZ M.Y., GONZÁLEZ-LANZA C., CABANAS E. & R. CAMPO (2001): Contributions to and review of dicrocoeliosis, with special reference to the intermediate hosts of *Dicrocoelium dendriticum*. — *Parasitology* **123**: S91–S114.
- MATTHES O. (1936): Der Entwicklungsgang des Lanzettegels *Dicrocoelium lanceolatum*. — *Zeitschrift für Parasitenkunde* **8**: 371–430.
- MEHLHORN H. (2016): Encyclopedia of Parasitology. Fourth Edition. 3 Vol. — Springer Verlag, Berlin Heidelberg NewYork: 3084 pp.
- MINCHELLA D.J. (1985): Host life-history variation in response to parasitism. — *Parasitology* **90**: 205–216.
- MITTERMAYER H. & M. HADITSCH (2002): Andere Länder, andere Parasiten – zur reisemedizinischen Bedeutung von Protozoen, Helminthen und Arthropoden. — In: ASPÖCK H. (Red.): Amöben, Bandwürmer, Zecken. *Denisia* **6**: 557–571.
- MOORE J. (2002): *Parasites and the Behavior of Animals*. — Oxford University Press, New York: 332 pp.
- NEUHAUS W. (1936): Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Lancettegel-Cercarie (*Cercaria vitrina*) und Klarstellung des Infektionsvorgangs beim Endwirt. — *Zeitschrift für Parasitenkunde* **8**: 431–473.
- OLSON P.D., CRIBB T.H., TKACH V.V., BRAY R.A. & D.T.J. LITTLEWOOD (2003): Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminthes: Trematoda). — *International Journal for Parasitology* **33**: 733–755.
- PAULSEN P., EHEBRUSTER J., IRSCHIK I., LÜCKER E., RIEHN K., WINKELMAYER R. & F.J.M. SMULDERS (2012): Findings of *Alaria alata* mesocercariae in wild boars (*Sus scrofa*) in eastern Austria. — *European Journal of Wildlife Research* **58**: 991–995.
- POULIN R. & T.H. CRIBB (2002): Trematode life cycles: short is sweet? — *Trends in Parasitology* **18**: 176–183.
- ROHDE K. (2001): The Aspidogastrea, an archaic group of Platyhelminthes. — In: LITTLEWOOD D.T.J. & R.A. BRAY (Ed.): *Interrelationships of the Platyhelminthes*. Taylor & Francis, New York: 159–167.
- RUDOLPHI C. (1819): *Entozoorum Synopsis cui Accedunt Mantissa Duplex et Indices Locupletissimi*. S.A. Rücker, Berolini: 811 pp.
- RYSAVÝ B. (1986): Water snails as paratenic hosts of Hymenolepididae FUHRMANN, 1907 in Czechoslovakia. — *Folia Parasitologica* **33**: 219–226.
- SAILER A., GLAWISCHNIG W., IRSCHIK I., LÜCKER E., RIEHN K. & P. PAULSEN (2012): Findings of *Alaria alata* mesocercariae in wild boar in Austria: Current knowledge, identification of risk factors and discussion of risk management options. — *Wiener Tierärztliche Monatsschrift* **99**: 346–352.
- SATTMANN H. & C. HÖRWEG (2017): Ein Wurm auf Wanderschaft. — *Info-Blatt des Burgenländischen Landesjagdverbandes (BLJV)* **1**: 12–14.
- SATTMANN H., HÖRWEG C. & R. KONECNY (2004): Zerkariendermatitis in Österreich – Rückblick und Perspektiven. — In: ASPÖCK U. (Red.): *Entomologie und Parasitologie. Denisia* **13**: 457–461.
- SATTMANN H., HÖRWEG C., GAUB L., FEIX A.S., HAIDER M., WALOCHNIK J., RABITSCH W. & H. PROSL (2014): Wherefrom and whereabouts of an alien: the American Liver Fluke *Fascioloides magna* in Austria: an overview. — *Wiener Klinische Wochenschrift* **126** [Supplement 1]: 23–31.
- SCHUSTER R. (2002): Leberegelbefall. — In: ASPÖCK H. (Red.): *Amöben, Bandwürmer, Zecken. Denisia* **6**: 291–315.
- SOLDÁNOVÁ M., SELBACH C., KALBE M., KOSTADINOVA A. & B. SURES (2013): Swimmer's itch: etiology, impact, and risk factors in Europe. — *Trends in Parasitology* **29**: 65–74.
- SORENSEN R.E. & D.J. MINCHELLA (2001): Snail-trematode life history interactions: past trends and future directions. — *Parasitology* **123**: S3–S18.
- TRAVERSA D., DI CESARE A. & G. CONBOY (2010): Canine and feline cardiopulmonary parasitic nematodes in Europe: emerging and underestimated. — *Parasites & Vectors* **3**: 62.
- URSPRUNG J., JOACHIM A. & H. PROSL (2006): Vorkommen und Bekämpfung des Amerikanischen Riesenleberegels, *Fascioloides magna*, in einer Schalenwildpopulation in den Donauauen östlich von Wien. — *Berliner und Münchener Tierärztliche Wochenschrift* **119**: 316–323.
- URSPRUNG J. & H. PROSL (2011): Vorkommen und Bekämpfung des Amerikanischen Riesenleberegels (*Fascioloides magna*) in den österreichischen Donauauen östlich von Wien 2000–2010. — *Wiener Tierärztliche Monatsschrift* **98**: 275–284.
- VERBRUGGE L.M., RAINEY J.J., REIMINK R.L. & H.D. BLANKESPOOR (2004): Prospective study of swimmer's itch incidence and severity. — *Journal of Parasitology* **90**: 697–704.
- WESENBERG-LUND C. (1931): Contributions to the development of the Trematoda Digenea. Part I: The biology of *Leucochloridium paradoxum*. — *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et des Lettres de Danemark, Copenhagen* **IV.3**: 90–142.
- WESOŁOWSKA W. & T. WESOŁOWSKI (2014): Do *Leucochloridium* sporocysts manipulate the behaviour of their snail hosts? — *Journal of Zoology* **292**: 151–155.
- WINKELMAYER R. & H. PROSL (2001): Riesenleberegel – jetzt auch bei uns? — *Weidwerk* **3**: 42–44.
- World Health Organization (2018): World Health Organization – Schistosomiasis Fact Sheet. — <https://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/schistosomiasis> (retrieved 20.02.2018)
- ZANDER C.D. (1997): *Parasit-Wirt-Beziehungen: Einführung in die ökologische Parasitologie*. — Springer Verlag, Berlin Heidelberg: 184 pp.
- ŽBIKOWSKA E. & A. CICHY (2015): Can parasites change thermal preferences of hosts? — In: MEHLHORN H. (Ed.): *Host Manipulations by Parasites and Viruses, Parasitology Research Monographs* **7**, Springer Verlag: 192 pp.
- ZELLER E. (1874): Ueber *Leucochloridium paradoxum* CARUS und die weitere Entwicklung seiner Distomenbrut. — *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* **24**: 564–578.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Helmut Sattmann
Mag. Christoph Hörweg
Naturhistorisches Museum Wien
Dritte Zoologische Abteilung
Burgring 7, 1010 Wien, Austria
E-Mail: helmut.sattmann@nhm-wien.ac.at
E-Mail: christoph.hoerweg@nhm-wien.ac.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denisia](#)

Jahr/Year: 2019

Band/Volume: [0042](#)

Autor(en)/Author(s): Sattmann Helmut, Hörweg Christoph

Artikel/Article: [Schnecken als Zwischenwirte von parasitischen Würmern 555-566](#)