

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 14 · NUMMER 6 · 1981

FILM C 1394

Fortpflanzung bei Egel (Hirudinea)



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch), 16 mm, farbig, 170 m, 15 1/2 min (24 B/s). Hergestellt 1976–1979, veröffentlicht 1980.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt.

Veröffentlichung aus dem II. Zoologischen Institut der Universität Göttingen, Prof. Dr. W. WESTHEIDE, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. G. LOTZ; Kamera: R. DRÖSCHER und J. WEISS; Schnitt: R. DRÖSCHER.

Zitierform:

WESTHEIDE, W., und INST. WISS. FILM: Fortpflanzung bei Egel (Hirudinea). Film C 1394 des IWF, Göttingen 1980. Publikation von W. WESTHEIDE, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 14, Nr. 6/C 1394 (1981), 14 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Prof. Dr. W. WESTHEIDE, II. Zoologisches Institut der Universität Göttingen, Berliner Str. 28, D-3400 Göttingen.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (0551) 21034

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

WILFRIED WESTHEIDE, Göttingen, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM, Göttingen:

Film C 1394

Fortpflanzung bei Egel (Hirudinea)

Verfasser der Publikation: WILFRIED WESTHEIDE

Inhalt des Films:

Fortpflanzung bei Egel (Hirudinea). Der Film enthält charakteristische Szenen der Fortpflanzungsbiologie von drei häufigen europäischen Süßwasseregel. Von *Erpobdella octoculata* wird die Spermatophorenübertragung, dann die Bildung und Ablage eines Kokons mit Eiern gezeigt. Bei *Piscicola geometra* wurde ebenfalls die Kopulation mit der wechselseitigen Übertragung der Spermatophoren und die Ablage von Kokons gefilmt. Bei *Theromyzon tessulatum* geht der direkten Spermaübertragung über den weiblichen Genitalporus ein intensives Paarungsvorspiel voraus. Dieser Egel legt seinen Körper über die Kokons; die geschlüpften Jungtiere halten sich dann an der Ventralseite des Elterntieres fest und werden so geschützt.

Summary of the Film:

Reproduction in Leeches (Hirudinea). The film contains characteristic scenes of the reproduction biology of three well-known European leeches. First transfer of spermatophores, than formation and deposition of a cocoon with eggs is shown in *Erpobdella octoculata*. Likewise in *Piscicola geometra*, copulation with exchange of spermatophores and cocoon deposition were filmed. In *Theromyzon tessulatum* direct sperm transfer through the female genital pore is preceded by an extensive courtship display. This leech places its body over the cocoons; the juveniles, after hatching, are then sheltered by holding on to the ventral side of the parent.

Résumé du Film

Reproduction chez les sangsues (Hirudinea). Le film montre les phases caractéristiques de la biologie de la reproduction de trois espèces de sangsues très communes en Europe. D'abord chez *Erpobdella octoculata*, le transfert des spermatophores, ensuite l'élaboration des cocons et leur dépôt avec les oeufs. De même, chez *Piscicola geometra*, on assiste à l'accouplement avec échange des spermatophores, et dépôt des cocons. Chez *Theromyzon tessulatum*, le transfert direct du sperme dans les voies génitales de la femelle est précédé d'une importante parade nuptiale. Cette sangsue recouvre le cocon de son corps, et ainsi les jeunes à l'éclosion se trouvent protégés en s'agrippant à la face ventrale de leur parent.

Allgemeine Vorbemerkungen

Die Hirudineen (Egel) sind eine eindeutig zu charakterisierende Gruppe innerhalb der Anneliden, deren enge Verwandtschaft zu Oligochaeten unzweifelhaft ist. Beide Taxa besitzen vor allem in der Fortpflanzungsbiologie gemeinsame Merkmale. Ausmündungen spezifischer Drüsen bilden zumindest zur Zeit der Geschlechtsreife eine gürtelartige, besonders strukturierte Hautregion, das Clitellum. Bei den Egel dient es nur zur Bildung von Kokons, in denen die Entwicklung der Eier stattfindet. Alle Arten sind zwitterig; die Spermaübertragung erfolgt wechselseitig und direkt. Borsteneegel (*Acanthobdellae*), Schlundegel (*Pharyngobdellae*) und die meisten Rüsseegel (*Rhynchobdellae*) injizieren ihren Geschlechtspartnern Spermien mit Hilfe von Spermatophoren; Kieferegel (*Gnathobdellae*) begatten sich mit einem Penis über die weibliche Geschlechtsöffnung.

Der Film zeigt an drei charakteristischen Formen aus der mitteleuropäischen Süßwasserfauna Spermaübertragungen, Eiablagen und Brutpflegeverhalten.

1. *Erpobdella octoculata*

Der Hundeeegel *Erpobdella octoculata* (L. 1758) (Unterordnung: *Pharyngobdellae*, Schlundegel) ist der häufigste mitteleuropäische Süßwasseregel. In Europa und großen Teilen Asiens ist er weit verbreitet. Man findet ihn in fast allen stehenden und fließenden Gewässern, auch in Brackwasser und in stark verschmutzten Wasseransammlungen. Der leicht dorsoventral abgeflachte Körper ist 4–8 mm breit und kann 6 cm Länge erreichen. Charakteristisch sind 4 Paar in zwei Reihen angeordnete Augen am Kopf. Auf bräunlichem, rötlichem oder grünlichem Grundmuster besitzt die Art ein mehr oder weniger enges Netzwerk schwarzen Pigments mit in Querstreifen angeordneten gelblichen Punkten. Nach Färbung und Pigmentmuster werden verschiedene „Formen“ unterschieden (JOHANSSON [13], BENNIKE [3], AUTRUM [2]).

E. octoculata hält sich tagsüber bevorzugt unter Steinen oder anderen festen Gegenständen auf. Den Winter verbringt der Egel häufig in Schilfstengeln oder anderen Pflanzenresten. Er ist nachts aktiv und erbeutet vor allem Oligochaeten und Insektenlarven.

Die Geschlechtsorgane münden in einer unpaaren männlichen (10. Segment) und weiblichen Geschlechtsöffnung (11. Segment) auf der Ventralseite aus. Der Kopulation geht häufig ein Vorspiel voraus, bei dem die Tiere sich betasten und umschlingen. Dann pressen sich die beiden Partner gegenseitig ihre leicht vorgewölbten männlichen Poren auf die Clitellarregion und umgreifen einander mit den Vorderenden. Die hinteren Saugnäpfe sind dabei am Untergrund befestigt; ihre Körper liegen oder stehen aufgerichtet mehr oder weniger parallel zueinander. Die gegenseitige Umschlingung kann aber auch in der Körpermitte oder in der hinteren Körperhälfte stattfinden – bis hin zu einer „inversen“ Begattungsstellung, bei der jeweils das Vorderende des einen Tieres auf dem Hinterende des anderen verankert ist (BRUMPT [7]). Das kopulierende Egelpärchen verbleibt in dieser Stellung zwischen 10 Minuten und über eine Stunde. In dieser Zeit wechseln Phasen der Ruhe mit kurzen heftigen Bewegungen ab. Ruckartige Bewegungen und Körperverwindungen kündigen auch das Ende der Kopulation an. Dann reißen die Tiere ihre Vorderenden mit großer

Kraft voneinander los. Hierbei zieht jedes Tier aus der männlichen Geschlechtsöffnung des Partners eine weißliche Doppelspermatophore heraus, die auf seiner Haut festgeklebt ist. Sie besteht aus einer voluminösen unregelmäßigen Basalplatte und zwei dünnen flaschenförmigen, distal offenen Röhrchen. Letztere enthalten zu diesem Zeitpunkt nur noch wenige Spermien. Die Masse der Samenzellen ist bereits während der Kopulation in den Geschlechtspartner eingedrungen und liegt jetzt unter der Anheftungsstelle der Spermatophore. Von hier aus wandern die Spermien zu den Ovarialschläuchen. Die Spermatophore funktioniert somit wie eine doppelte Injektionskanüle, durch die das Sperma mit Hilfe der Muskulatur des Endabschnitts der männlichen Organe in den Partner gepreßt wird. BRANDES ([6]) bezeichnet das Gebilde daher als „Pseudo-Spermatophore“, die er als eine Art vergänglichen Penis zur hypodermalen Spermajektion interpretiert. Die Aufpflanzung der Spermatophore kann je nach Begattungsstellung an den verschiedensten Körperstellen erfolgen. Häufig tragen die Egel mehrere dieser Gebilde.

Unmittelbar nach der Trennung sind die Geschlechtspartner stark beunruhigt und versuchen, sich die Spermatophore vom Körper zu reißen oder abzufressen. Dies geschieht auch gegenseitig, meist aber ohne Erfolg. Nach ein bis mehreren Tagen sind die Gebilde verschwunden, wahrscheinlich abgefallen. Die Anheftungs- und Injektionsstelle bleibt durch eine helle Narbe kenntlich.

Die Ablage der Eier erfolgt immer in einer besonderen Hülle, einem Kokon. Dies geschieht vorwiegend im späten Frühjahr und in den Sommermonaten; vereinzelt kann es noch im Oktober vorkommen. Das Clitellum ist eine mit zahlreichen Drüsen und ihren Öffnungen versehene Region im 9. bis 11. Segment. Sie verdickt sich leicht zu dieser Zeit und hebt sich durch eine deutlich hellere Färbung von den anderen Körperbereichen ab. Hat der Egel eine geeignete feste Unterlage – Steine, Molluskenschalen, Blätter von Wasserpflanzen, Glasscherben, Konservendosen, Plastiktüten etc. – gefunden, so betastet er die Umgebung mit Vordersaugnapf und Mundregion. Hierbei wird der Untergrund möglicherweise durch Sekrete für die Anheftung des Kokons vorbereitet (VAN EMDEN [22]). Das Tier verharrt an dieser Stelle, und an der Oberfläche seines Clitellums kommt es zur Abscheidung eines glatten weißlich-grauen Mantels. Er liegt dem Körper zunächst dicht an und schnürt ihn am Vorder- und Hinterrand des Clitellums stark ein. Die abgeschiedene Masse klebt am Untergrund fest, und der Egel dreht darin seinen Körper in der Längsachse langsam hin und her. Der hintere Saugnapf bleibt dabei am Untergrund festgesaugt, während der nicht festgeheftete, vorn herausragende praeclitellare Körperabschnitt sich lebhaft bewegt. Hierbei hebt sich nach und nach die noch immer durchsichtige Masse der zukünftigen Kokonwand deutlich vom Körper ab. Besondere Drüsen des Clitellums sondern nun in den Raum zwischen Körper und Kokonwand eine klare Eiweißflüssigkeit ab. Mehr oder weniger gleichzeitig werden aus der weiblichen Geschlechtsöffnung, die ja im Bereich des Clitellums liegt, Eier entlassen. Sie flottieren einzeln in der Flüssigkeit.

15 bis 30 Minuten nach Beginn des Vorgangs zieht der Egel dann in wenigen Sekunden seinen Körper rückwärts aus den abgeschiedenen Substanzen heraus. Der vor-

dere Kokonrand haftet dabei zunächst am Clitellum und wird so trichterförmig in den Kokon bis zum hinteren Rand hineingezogen. Hier schlüpft das Clitellum und dann der gesamte Vorderkörper kontinuierlich aus der Sekretkapsel heraus. Die freigewordenen Ränder kontrahieren sich dabei und bilden zipfel- oder stöpselförmige Enden (WESTHEIDE [26]).

Das Tier entfernt sich nun nicht sofort von seinem Kokon. Vielmehr bestreicht es mit geöffneter Mundhöhle die noch weiche, elastische Oberfläche, glättet sie, breitet sie aus und preßt dabei den gesamten Kokon fester an den Untergrund. Ob es sich hierbei nur um eine mechanische Formung und Verankerung des Kokons handelt oder ob bei diesem Vorgang auch eine chemische „Behandlung“ durch Sekrete von Mund- und Oesophagusdrüsen stattfindet, ist eine offene Frage. Eine weitere Brutpflege findet bei dieser Art nicht statt.

Das zunächst noch weißliche, stark opalisierende Kokongebilde wird nach etwa einer halben Stunde hellbraun. Spezifische Gestalt und Größe differieren stark. Die Länge beträgt 3–6 mm, die Breite 2–4 mm. Die Form ist fladenartig. Charakteristisch für *E. octoculata* ist die leicht gewölbte Oberfläche, die an jedem Ende in die bereits erwähnten Stöpsel ausläuft (BENNIKE [3]). Die chemische Zusammensetzung der Kokonwand zeigt Ähnlichkeiten mit Keratinen; sie erhalten ihre chemische und mechanische Stabilität durch phenolische Querverbindungen (KNIGHT & HUNT [14]). Jeder Egel legt mehrere Kokons während einer Fortpflanzungsperiode ab, nach MANN ([17]) durchschnittlich 5, nach ELLIOTT ([8]) 6–16. PAWLOWSKI ([18]) zählte 19 Kokons, die von einem einzigen Individuum innerhalb von 30 Tagen gebildet wurden. Zwischen den Ablagen liegt nach den Angaben dieses Autors eine durchschnittliche Zeitspanne von 1 1/2 bis 2 Tagen; aber auch bereits nach 1 Stunde kann ein Egel erneut einen Kokon ausbilden. Für die Zahl der Eier liegen unterschiedliche Angaben vor. VAN EMDEN ([22]) zählte bis zu 24, PAWLOWSKI ([18]) bis zu 28, zumeist um 15 Eier pro Kokon. Die Angaben von ELLIOTT ([8]) über 3 bis 7 Eier und von BOUVET ([4]) über 5 bis 8 Eier entsprechen eher unseren eigenen Beobachtungen. Die Zahl der Embryonen und schließlich der schlüpfenden Jungtiere ist immer deutlich geringer als die Zahl der abgelegten Eier. Die Entwicklungsdauer wird von PAWLOWSKI ([18]) mit 24 bis 47 Tagen angegeben; nach BOUVET ([4]) sind es unter natürlichen Bedingungen etwa 2 Wochen. Die Geschwindigkeit der Entwicklung wird wahrscheinlich stark von der Wassertemperatur beeinflusst (ASTON & BROWN [1]).

Kontrovers sind die Angaben über das Lebensalter von *E. octoculata*. BOUVET ([4]) nimmt an, daß alle Individuen nach der Eiablage sterben und schließt daraus auf einen einjährigen Lebenszyklus mit einer einmaligen Fortpflanzungsperiode. Auch ASTON & BROWN ([1]) nehmen generell ein einjähriges Lebensalter an, ohne jedoch für bestimmte Populationen eine Lebensspanne von 2 Jahren auszuschließen. Nach ELLIOTT ([8]) brauchen die Egel 2 Jahre, um geschlechtsreif zu werden; sie sterben dann nach einmaliger Fortpflanzung. Ebenfalls an einer Population in England kam MANN ([16]) zu ganz anderen Vorstellungen. Danach durchläuft jedes Individuum zweimal eine Fortpflanzungsperiode. Der überwiegende Teil einer Generation ist bereits nach einem Jahr geschlechtsreif und pflanzt sich nochmals im darauffolgen-

den Jahr fort. Diese Tiere sterben dann, und nur diejenigen Egel, die nach dem ersten Jahr noch nicht geschlechtsreif wurden, erreichen ihre zweite Fortpflanzungsperiode in einem 3. Lebensjahr.

2. *Piscicola geometra*

Der Fischegel *Piscicola geometra* (L., 1761) (Unterordnung: Rhynchobdellae, Rüsselegel) ist ein häufiger temporärer Ektoparasit in vielen fischreichen Binnengewässern, besonders in Teichen und Seen. Auch in der Ostsee und im Brackwasserbereich der Nordsee wird er gefunden. Sein Verbreitungsgebiet geht über Europa hinaus bis nach Asien hinein. Auf dem amerikanischen Kontinent wurde er eingeschleppt.

Der Körper des Fischegels ist schlank, drehrund und sehr kontraktionsfähig. Bei starker Streckung erreicht er eine Länge von bis zu 10 cm. Vorder- und Hintersaugnapf sind große, stark vom Körperstamm abgesetzte Scheiben – vorn mit 4 nahezu kreisförmig angeordneten Augen, auf der hinteren Haftscheibe mit 14 augenähnlichen Flecken. Die Grundfärbung ist gräulich, manchmal gelblich oder bräunlich; verschiedene Chromatophoren bilden ein lebhaftes Muster. 11 Paar wenig auffallende pulsierende Seitenbläschen sind vorhanden (AUTRUM [2]).

Die Tiere lauern vor allem an Wasserpflanzen und Steinen in der Uferzone mit ausgestrecktem, meist schräg nach unten gerichtetem Körper. Hierbei sind sie nur am Hintersaugnapf verankert; mit dem Vorderende saugen sie sich an vorbeischwimmenden Fischen fest (WESTHEIDE [25]).

Langsam pendelndes Suchen erleichtert das Auffinden der Wirtstiere. Derartige Suchbewegungen bringen auch die Tiere untereinander in Kontakt. Paarungsbereite Individuen umschlingen sich dann sofort in der Clitellarregion und bilden mit ihren Vorderkörpern eine charakteristische X-förmige Figur (BRUMPT [7], BRANDES [6]). In dieser Kopulationsstellung hängt ein Egelpärchen bis zu 6 Stunden, ohne die Anheftungsstelle zu verlassen. Es verbleibt dabei bewegungslos bis auf gelegentliche Reaktionen infolge von Belichtungsänderungen oder Erschütterungen. Ohne Vorbereitungen lösen sich die Tiere dann voneinander. Schon vorher kann man an der Ventralseite jedes Tieres einen weißlichen Ballen erkennen. Er enthält in einer voluminösen Sekretmasse zwei mit Spermien gefüllte Säckchen, die Doppelspermatoaphore. Die Plazierung dieses Gebildes und die Injektion der Spermien erfolgt – im Gegensatz zu *Erpobdella octoculata* – immer auf einer bestimmten Region des ventralen Vorderendes. Dieses Begattungsfeld (Area copulatrix) ist eine besonders differenzierte Hautregion, die aus einer länglichen Vertiefung von 1 bis 2 mm Länge besteht und sich über 6 oder 7 Körperringe erstreckt. Unmittelbar davor liegen die weibliche und die männliche Geschlechtsöffnung. Im Körperinneren schmiegt sich der Area eine scheibenförmige Bindegewebsmasse an, von der aus paarige Gewebstränge zu den Ovarialsäcken ziehen. In diesem sogenannten Leitgewebe wandern die injizierten Spermien zu den Eiern und befruchten sie.

Das Clitellum ist bei *Piscicola geometra* weniger deutlich erkennbar als bei vielen anderen Egel. Die einzelligen Clitellardrüsen verteilen sich über weite Bereiche des

Körpers. Ihre bis zu einige Zentimeter langen Ausführgänge bündeln sich zwischen Muskulatur und Darmkanal und münden in der Region um die Geschlechtsöffnungen aus. Insgesamt lassen sich nach den sekretorischen Produkten 4 Drüsentyphen unterscheiden (MALECHA & PRENSIER [15]).

Die Kokonablage erfolgt bevorzugt auf Wasserpflanzen und auch auf vielen anderen glatten Substraten – wahrscheinlich aber nicht auf parasitierten Fischen, wie dies von einigen Autoren früher behauptet wurde (HERTER [11]). Zunächst prüft das Tier den Untergrund mit der Mundregion. Die Kokonbildung wird dann eingeleitet durch eine Streckung des Körpers und die Festheftung beider Saugscheiben. Darauf krümmt der Egel seinen Körperstamm hoch und preßt anschließend nacheinander die vorderen Segmente und die Clitellarregion auf den Untergrund, dorthin, wo sich der vordere Saugnapf zunächst festgesaugt hatte. Hier klebt er schließlich das Clitellum fest. Nun wird das Vorderende gelöst, hochgehoben und hin- und hergekrümmt. Eine Sekrethülle ist erkennbar; sie schnürt den Körper an beiden Seiten des Clitellums stark ein. Der Egel beginnt jetzt mit langsamen Drehbewegungen in der Körperlängsachse, die die Hülle immer deutlicher hervortreten lassen. Dies dauert zumeist nur wenige Minuten. Dann läuft eine Verdickungswelle von hinten auf die Sekrethülle zu und erweitert sie. Fast gleichzeitig zieht der Egel sich sehr schnell nach hinten zurück. Dabei wird der vordere Teil der Hülle nach hinten gezogen, und der elastische Mantel verkürzt sich bis auf einen schmalen Gürtel. Er bleibt als weiße Kapsel am Untergrund kleben, dehnt sich dann langsam aus und nimmt längliche Gestalt an. Nach ungefähr einer Stunde hat er sich dunkelbraun verfärbt. Der Egel kümmert sich nach der Ablage nicht mehr um diesen Kokon. Eine Formung der Oberfläche – wie bei *Erpobdella octoculata* – findet nicht statt. Diese ist gewölbt und mit einem charakteristischen Netzwerk von abstehenden Leisten überzogen. An den zunächst verschlossenen Enden des Kokons (Länge 1–1,5 mm) entstehen später je eine kleine runde Ausschlupföffnung (SCHMIDT [19]). Durchschnittlich werden 50 Kokons von einem Tier produziert, davon mehrere während eines Tages. Sie enthalten nur je 1 Ei, das in einer eiweißreichen Nährflüssigkeit schwimmt. Der Zeitraum zwischen Ablage und Schlüpfen der Jungtiere aus dem Kokon beträgt 13 bis 80 Tage (TEREKHOV [21]). Die Ablagezeit fällt nach HERTER ([11]) in die Monate April bis Juli. Nach TEREKHOV ([21]) und MALECHA & PRENSIER ([15]) wird die Kokonproduktion dagegen nur im Winter unterbrochen. Die Lebensdauer der Art soll 7 bis 11 Monate nicht überschreiten (TEREKHOV [20]).

3. *Theromyzon tessulatum*

Der Entenegel *Theromyzon tessulatum* (O. F. Müller, 1774) (Unterordnung: Rhynchobdellae, Rüsselegel) gehört zu den weniger häufigen Süßwasseregel in Deutschland. Verbreitet ist er in ganz Europa – einschließlich Island – und wird auch in großen Teilen Asiens, in Ostafrika und in Nord- und Südamerika gefunden.

Sein bevorzugter Lebensraum ist die Vegetation im Litoral eutropher Seen. Nachweise in fließenden Gewässern sind selten. Im Brackwasser tritt er nur vereinzelt auf. Adulte Egel sind oval, lappenförmig und haben eine Länge von 18 bis 50 mm

und eine Breite von 5 bis 20 mm; junge Tiere sind wesentlich schlanker. Die 8 Augen sind in 4 Paaren hintereinander angeordnet. Die Färbung ist variabel, meist grünlich oder bräunlich, mit 4 Längsreihen gelber oder weißlicher Flecken (BENNIKE [3], AUTRUM [2]). Erwachsene Tiere sind heller als die jungen, teilweise sind sie durchsichtig und fast farblos. Darmtrakt und Geschlechtsorgane lassen sich immer deutlich erkennen. Ein besonders auffälliger physiologischer Farbwechsel ist nachgewiesen.

T. tessulatum ist ein temporärer Endoparasit an Wasservögeln (Enten, Gänse, Schwäne, Taucher usw.). Sein Aufenthaltsort wird von seinem Ernährungszustand bestimmt. Gesättigte Egel sind positiv thigmotaktisch, positiv geotaktisch, positiv rheotaktisch, negativ phototaktisch (HERTER [11]). Sie verbergen sich daher unter Steinen oder anderen festen Gegenständen am Gewässerboden. Bei hungrigen Tieren sind die Stimmungen entgegengesetzt. Sie halten sich in Oberflächennähe des Gewässers an Pflanzen auf und treffen so eher auf ihre Wirtstiere. Beschattung alarmiert die hungrigen Egel; sie kriechen umher und machen Suchbewegungen. Besonders ihre Erschütterungsempfindlichkeit (HERTER [10]) bringt sie in Kontakt mit Wasservögeln. So reagieren sie z. B. auf hochfrequente Wasserwellen, die vom Schnabel einer gründelnden Ente ausgehen. Haben sie einen Vogelschnabel erreicht, so setzen sie sich zunächst fest, suchen dann mit dem Vorderende, steigen am Schnabel empor und kriechen zumeist in die Nasenlöcher hinein. Die Egel können auch von den Vögeln aktiv aufgenommen werden. Sie wandern dann in den Oesophagus oder heften sich im Mundraum fest, um von hier aus über den Schnabel in die Nasenlöcher zu gelangen. Die Blutaufnahme erfolgt auf den Schleimhäuten von Nase, Mund, Pharynx, Larynx und Trachea. Gelegentlich saugen die Tiere auch in den Schädelhöhlen und an den Augen. Junge Egel befallen Vögel in gleicher Weise wie die Adulti. 1 bis 5 Tage nach der Infektion wird der Wirt verlassen. Wesentlich längere Aufenthalte sind möglich (HERTER [11]). Gleichzeitiger Befall durch mehrere Egel kann zu schweren Erkrankungen oder zum Tod der Vögel führen (MANN [16], GRÄFNER & BAUMANN [9]). Erneute Nahrungsaufnahme erfolgt fast immer nur nach größeren Zeitabständen. Die Tiere saugen nur dann wieder Blut, wenn ihre vorherige Blutmahlzeit aufgebraucht ist (HOTZ [12]). Wahrscheinlich sind insgesamt 3 Blutmahlzeiten notwendig (HERTER [10]). Da jedesmal der Nahrungsaufnahme ein deutlicher Wachstumsschub folgt, lassen sich an den freilebenden Tieren 4 verschiedene Größenklassen unterscheiden. Lange Hungerperioden über 9 Monate hinaus sind möglich. Die Gesamtlebensdauer kann so auf maximal 3 1/2 Jahre ausgedehnt werden. Das durchschnittliche Lebensalter beträgt 1 bis 2 Jahre (HOTZ [12]).

Über die Kopulation berichten BRANDES ([5]), HOTZ ([12]), HERTER ([11]) und WILKIALIS ([23]). Im Gegensatz zu den meisten Rüsselegeln (siehe *Piscicola*) und auch anderen Vertretern der Gattung *Theromyzon* wird keine Spermatophore auf die Haut des Geschlechtspartners gepflanzt. Vielmehr kommt es zu einer direkten Übertragung der Spermien in den Körper über die unpaare weibliche Geschlechtsöffnung. Die Entenegel besitzen aber noch keinen weit ausstülpbaren Penis wie die Gnathobdelliden, und die Spermien sind noch in 1 mm großen spermatophorenähnlichen, gallertigen Sekretmassen verpackt.

Kopulationen lassen sich von April bis Juli beobachten. Ihnen geht ein intensives Vorspiel voraus. Hierzu betasten sich zwei Tiere in der Region ihrer Geschlechtsöffnungen und kriechen so ineinander, daß die vordere ventrale Genitalregion des einen auf der entsprechenden Stelle des anderen Tieres zu liegen kommt. Mit den Hintersaugnapfen am Substrat verankert führen die beiden Egel in dieser Stellung lebhaft, immer wieder von längeren Ruhephasen unterbrochene Bewegungen aus. Hierzu krümmen, verwinden und verkürzen sie ihren Körper; besonders charakteristisch sind dabei die schlagenden Bewegungen der Seitenränder. Gelegentlich lassen sie voneinander ab; dann erkennt man die leicht vorgestülpte männliche Geschlechtsöffnung. Bei der eigentlichen Kopulation liegen die Tiere in derselben Ausrichtung übereinander, aber vollständig gerade, flach ausgestreckt und bewegungslos. Diese Stellung kann dann für den ungewöhnlich langen Zeitraum von bis zu 3 Wochen – durchschnittlich 2 Wochen – beibehalten werden.

6 bis 14 Tage nach der Kopulation kommt es zur Eiablage (WILKIALIS [23]). Hierbei werden an der Unterseite von Steinen oder Blättern – selten an der Bauchseite des ablegenden Tieres – 2 bis 6 birnenförmige Kokons mit einem Stiel befestigt. Bei *Theromyzon maculosum* erfolgt ihre Ablage in Abständen von wenigen Minuten (WILKIALIS [24]). Sie sind zarthäutig, durchsichtig und 4 bis 5 mm groß. Sie enthalten durchschnittlich um 100 gelbgrüne und 0,6 mm große Eier. Der Mutteregel zeigt das für die Familie Glossiphoniidae typische Brutpflegeverhalten. Er legt sich in ganzer Länge über das Gelege; beide Saugnapfe sind hierbei am Untergrund festgeheftet, und die Ventralseite ist aufgewölbt. Die Seitenränder sind meist eingeschlagen und führen von Zeit zu Zeit undulierende Atembewegungen zum Austausch des Wassers durch. Etwa nach 8 bis 10 Tagen verlassen die Jungtiere die Kokons. Sie heften sich mit ihrem hinteren Saugnapf an der Bauchseite des Mutteregels fest und wandern so mit diesem umher. Nach etwa 4 Wochen ist der Dottervorrat der Jungen aufgebraucht, und in den folgenden Wochen entfernen sie sich nacheinander vom Muttertier. Dieses stirbt dann wohl spätestens im Winter nach dieser einmaligen Fortpflanzung. Im Aquarium wurden Pflegezeiten über 5 Monate bis zum Tod der Mutter beobachtet (WILKIALIS [23]). Nach HOTZ ([12]) besteht der Vorteil der langen Brutpflegezeit für die Jungtiere in der größeren Wahrscheinlichkeit einen Wirt zu finden: Die Muttertiere versuchen, mit ihrer Brut noch einmal einen Wirtsvogel zu befallen. Sie saugen dann selbst kein Blut mehr, bringen aber die Jungtiere zu ihrer ersten Blutmahlzeit.

Zur Entstehung des Films

Alle im Film gezeigten Egel wurden in der flachen Uferzone des Seeburger Sees in der Nähe von Göttingen gefangen und in einfachen Aquarien teilweise über Monate gehalten. Für den größten Teil der Aufnahme von *Erpobdella octoculata* und *Theromyzon tessulatum* wurde ein Spiegel benutzt, der sich unter den Aquarien befand. Der *Erpobdella*-Teil wurde dem Film E 2562 des IWF, Göttingen, entnommen. Die Sequenzen von *Piscicola geometra* und *Theromyzon tessulatum* sind in den Jahren 1976 und 1978 gefilmt worden.

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars¹

Erpobdella octoculata (Hundeegel)

1. Der räuberisch lebende Hundeegel *Erpobdella octoculata* ist zwittrig wie alle Hirudineen. An einem Tier erkennt man hier einen hellen drüsigen Ring, das Clitellum.
2. Kopulierende Tiere pressen ihre unpaaren männlichen Geschlechtsöffnungen in den Clitellarregionen aufeinander. Mit den hinteren Saugnapfen haften sie dabei fest am Untergrund.
3. Kopf und praeclitellare Region bewegen sich frei und betasten den Geschlechtspartner.
4. Nach etwa einer halben Stunde reißen die Egel ihre Vorderenden voneinander los. Hierbei zieht jedes Tier eine weißliche Doppelspermatophore aus der männlichen Geschlechtsöffnung des Partners heraus. Sie klebt fest auf der Haut. Die meisten Spermien aber sind bereits in den Körper eingedrungen.
5. Beide Egel versuchen, die Spermatophorenhülle und anhaftende Sekrete abzufressen.
6. Bei der Kokonausformung und -ablage streckt sich der Egel lang aus. Clitellumsekrete sind am Untergrund festgeklebt und bilden eine durchsichtige Hülle, in der das Vorderende langsam gedreht wird. Zwischen Hülle und Körper befindet sich zu diesem Zeitpunkt bereits eine eiweißreiche Nährflüssigkeit, in der abgelegte Eier flottieren. Der helle Fleck an der Ventralseite ist die weibliche Geschlechtsöffnung.
7. Ohne weitere Vorbereitungen zieht das Tier sein Clitellum, dann auch den praeclitellaren Bereich und den Kopf aus der Hülle heraus. Das gesamte Vorderende wird hierbei stark gestreckt. Der zurückbleibende Kokon wird mit dem Vorderaugnapf gegen den Untergrund gepreßt und in allen Richtungen auseinandergeschoben.
8. Dabei dehnt er sich in der Längsrichtung aus und erhält seine charakteristische ovale Form mit den beiden endständigen Stöpseln.
9. Die wenigen dotterarmen Eier sind nun besser sichtbar. Sie haben einen Durchmesser von 150 µm.
10. Bewegungen des Mundes sind deutlich zu erkennen. Möglicherweise wird die Oberfläche des Kokons mit Sekreten von Mund- und Oesophagusdrüsen belegt.
11. Der gesamte Vorgang der Ausformung dauert keine 2 Minuten. Dann entfernt sich der Egel und kümmert sich fortan nicht mehr um sein Gelege.
12. Der verfestigte Kokon hat sich dunkelbraun verfärbt.

Piscicola geometra (Fischegel)

13. Der Fischegel *Piscicola geometra* hängt mit ausgestrecktem Körper an Wasserpflanzen. Paarungsbereite Tiere umschlingen sich und pressen dabei ihre Clitellarregion zu einem vielfach gewundenen Knäuel aufeinander.

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

14. Hieraus entsteht die für diese Art charakteristische X-förmige Kopulationshaltung, bei der die beiden Vorderenden mit den deutlich abgesetzten Saugnäpfen nach außen gespreizt werden.
15. Ohne die Anheftungsstelle zu verlassen, verbleibt das Egeipärchen in dieser Stellung bis zu 6 Stunden fast bewegungslos.
16. Die Loslösung geschieht plötzlich und ohne besondere Vorankündigung.
17. Mit wischenden Bewegungen des Vorderendes reagieren die Tiere auf die ihnen anhaftende Spermatophore.
18. Ein erneuter Kontakt führt nicht gleich wieder zu einer weiteren Kopulation. Auch starke Kontraktionen gehören zu den Bewegungen nach der Spermatophorenübertragung.
19. Hier sondert ein Tier Kot ab.
20. Die Spermatophore wird immer auf einem ventralen Begattungsfeld unmittelbar hinter der weiblichen Geschlechtsöffnung angeheftet.
21. Die Kokonablage erfolgt auf glatten, festen Substraten. Dieser Fischegel hat bereits sein Clitellum auf dem Blatt einer Wasserpflanze festgeklebt. Der Sekretmantel schnürt den Körper an beiden Seiten tief ein.
22. Das Vorderende bewegt sich frei und ist nach oben gebogen. Die Clitellarregion wird in der Hülle hin und her gedreht. Dabei werden die Sekrete von der Körperoberfläche gelöst.
23. Während des Drehens wird Nährflüssigkeit unter dem Sekretmantel abgeschieden und gleichzeitig ein einziges Ei abgelegt.
24. Das braune Gebilde ist ein bereits früher vom selben Tier angehefteter Kokon. Das Drehen wird zeitweilig unterbrochen. Insgesamt dauert der Vorgang vom Anheften des Clitellums bis zur Kokonablage mehrere Minuten.
25. Jetzt läuft eine Verdickungswelle von hinten auf den Sekretmantel zu und erweitert ihn. Gleichzeitig zieht das Tier seinen Vorderkörper nach hinten aus der Hülle heraus. Hierbei wird diese zu einem schmalen Gürtel verkürzt. Die weiße elastische Masse dehnt sich dann langsam aus und nimmt wenig später die längliche Gestalt des Kokons an.
26. Die Kokonablage wird noch einmal an einem anderen Tier demonstriert. Die Clitellarregion ist durch die Sekrethülle zu einer eiförmigen Anschwellung eingeschnürt. Der Egel windet sich darin in der Längsachse des Körpers hin und her. Wiederum wird der Kokon sehr schnell abgestreift.
27. Dasselbe Tier prüft mit tastenden Bewegungen des Vorderendes den Untergrund für eine erneute Kokonablage.
28. Mit ausgestrecktem Körper heftet der Fischegel zunächst den vorderen Saugnapf auf dem Blatt fest. Möglicherweise wird hierbei der Untergrund für das Festkleben des Kokons präpariert. Der Körper wird hinter der Anheftungsstelle hochgekrümmt.
29. Nacheinander drückt der Egel nun die vorderen Segmente bis hin zur Clitellarregion auf die Anheftungsstelle. Hierbei rutscht der Saugnapf immer weiter nach vorn.

30. Wenn das Clitellum festgeklebt ist, löst der Egel sein Vorderende und beginnt mit den charakteristischen Drehbewegungen des Körpers.

Theromyzon tessulatum (Entenegele)

31. Geschlechtsreife Entenegele sind fast durchsichtig. Der Darmtrakt mit den blutgefüllten lateralen Blindsäcken ist deutlich erkennbar. Die Egel parasitieren mindestens dreimal während ihres Lebens in verschiedenen Wasservögeln und saugen mehrere Tage Blut im Nasen-, Mund- oder Rachenraum ihrer Wirte.

32. Kopulationen kann man von April bis Juli beobachten. Ihnen geht immer ein intensives Paarungsvorspiel voraus. Die beiden Partner sind hierbei mit den Hintersaugnapfen am Substrat verankert.

33. Sie betasten sich mit ihren Vorderenden und pressen dabei die Ventralseiten mit den Geschlechtsöffnungen gegeneinander.

34. Die vorderen Saugnapfe werden zum Festhalten am Partner benutzt.

35. Dieses Vorspiel verläuft über viele Stunden. Immer wieder kriechen die Tiere dabei gegenseitig in die rinnenförmig eingeschlagene Ventralseite ihres Partners hinein.

36. Für einen Augenblick sieht man die leicht vorgewölbte männliche Geschlechtsöffnung eines Tieres.

37. Plötzliche heftige Verwindungen unterbrechen längere Ruhephasen dieses Paarungsvorspiels.

38. Charakteristisch sind auch schlagende oder undulierende Bewegungen der Seitenränder.

39. Die Spermien werden gegenseitig mit spermatophorenähnlichen Gebilden in die weibliche Öffnung des Partners übertragen. Bei der eigentlichen Kopulation liegen die Tiere flach ausgestreckt und vollständig bewegungslos übereinander. Das dritte, querliegende Tier ist an diesem Vorgang nicht beteiligt.

40. Entenegele treiben Brutpflege. Dieses Tier sitzt über drei durchsichtigen Eikonks, die am Substrat befestigt sind.

41. Nach 8 bis 10 Tagen verlassen die Jungtiere die Kokons, heften sich mit dem Hintersaugnapf an die Bauchseite des Mutteregels und lassen sich monatelang umhertragen.

Literatur

- [1] ASTON, R. J., and D. J. A. BROWN: Local and seasonal variations in populations of the leech *Erpobdella octoculata* (L.) in a polluted river warmed by condenser effluents. *Hydrobiologia* 47 (1975), 347-366.
- [2] AUTRUM, H.: Hirudinea, Egel. In: *Die Tierwelt Mitteleuropas* (P. BROHMER, P. EHRMANN, G. ULMER, Hrsg.), Leipzig 1958, 1. Bd., 7b, pp. 1-30.
- [3] BENNIKE, G. A. B.: Contribution to the ecology and biology of the Danish fresh-water leeches (Hirudinea). *Fol. Limnol. Scand.* 2 (1943), 1-109.
- [4] BOUVET, G.: Notes sur les Hirudinées des Alpes françaises. III. *Erpobdella octoculata* (L.) (sous-ordre des Pharyngobdellae, famille des Erpobdellidae). *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble* 66-68 (1977), 89-94.

- [5] BRANDES, G.: Die Begattung von *Clepsine tessulata*. Z. Naturwiss. 73 (1900), 126–128.
- [6] BRANDES, G.: Die Begattung der Hirudineen. Abhdl. Naturf. Ges. Halle 22 (1901), 373–392.
- [7] BRUMPT, E.: Reproduction des Hirudinées. Mém. Soc. Zool. France 13 (1900), 286–430.
- [8] ELLIOTT, J. M.: The life cycle and production of the leech *Erpobdella octoculata* (L.) (Hirudinea: Erpobdellidae) in a Lake District stream. J. Amin. Ecol. 42 (1973), 435–448.
- [9] GRAFNER, G., und H. BAUMANN: Blutegelbefall beim Wassergeflügel. Angew. Parasitol. 15 (1974), 121–124.
- [10] HERTER, K.: Reizphysiologisches Verhalten und Parasitismus des Entenegels *Proteoclepsis tessellata* O. F. Müller. Z. vergl. Physiol. 10 (1929), 272–308.
- [11] HERTER, K.: Die Ökologie der Hirudineen. In: Hirudinea, Teil 2, Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs 4. Bd., III. Abtlg., Leipzig 1937, pp. 321–496.
- [12] HOTZ, H.: *Proteoclepsis tessellata* (O. F. Müller). Ein Beitrag zur Kenntnis von Bau und Lebensweise der Hirudineen. Rev. Suisse Zool. 45 (Supplement) (1938), 1–380.
- [13] JOHANSSON, L.: Zur Kenntnis der Herpobdelliden Deutschlands. Zool. Anz. 36 (1910), 368–379.
- [14] KNIGHT, D. P., and S. HUNT: Molecular and ultrastructural characterization of the egg capsule of the leech *Erpobdella octoculata* (L.). Comp. Biochem. Physiol. 47A (1974), 871–880.
- [15] MALECHA, J. P., et G. PRENSIER: Les glandes clitelliennes de *Piscicola geometra* L. Structure et cycle annuel. Bull. Soc. Zool. France 99 (1974), 433–440.
- [16] MANN, K. H.: On the bionomics and distribution of *Theromyzon tessulatum* (O. F. Müller), 1774 (= *Proteoclepsis tessellata*). Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 12, 4 (1951), 956–961.
- [17] MANN, K. H.: The life history of *Erpobdella octoculata* (Linnaeus, 1758). J. Animal. Ecol. 22 (1953), 199–207.
- [18] PAWLOWSKI, L. K.: Observations biologiques sur les sangsues. Bull. Soc. Sci. Lett. Lodz, III, 6 (1955), 1–21.
- [19] SCHMIDT, G. A.: Die Embryonalentwicklung von *Piscicola geometra* Blainv. Zool. Jb. Abt. Anat. Ontogen. 47 (1925), 319–428.
- [20] TEREKHOV, P. A.: On the duration of life cycle of the leech *Piscicola geometra*. (In Russisch). Zool. Z. 46 (1967), 846–849.
- [21] TEREKHOV, P. A.: On the reproduction of the common fish leech *Piscicola geometra* (Hirudinea, Piscicolidae) in the Kuban estuaries. (In Russisch). Zool. Z. 47 (1968), 1091–1095.
- [22] VAN EMDEN, M.: Bau und Funktion des Botryoidgewebes von *Herpobdella atomaria* Carena. Z. wiss. Zool. 134 (1929), 1–83.
- [23] WILKIALIS, J.: Investigations on the biology of leeches of the Glossiphoniidae family. Zool. Pol. 20 (1970), 29–54.
- [24] WILKIALIS, J.: Morphology, biology and ecology of the *Theromyzon maculosum* (Rathke, 1862). Zool. Pol. 25 (1975), 163–196.

Filmveröffentlichungen

- [25] WESTHEIDE, W.: *Piscicola geometra* (Hirudinea) – Befall von Wirtstieren. Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 11, Nr. 36/E 2484 (1978), 7 S.
- [26] WESTHEIDE, W.: *Erpobdella octoculata* (Hirudinea) – Spermatophorenübertragung, Kokonablage, Schlüpfen der Jungtiere. Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 13, Nr. 27/E 2562 (1980), 12 S.