

WILFRIED WESTHEIDE und MONIKA C. MÜLLER

FILM C 1821

Organisation und Fortpflanzung von Enchytraeen (Oligochaeta)

Sonderdruck

Publ. Wiss. Film., Biol. 22 (1995), 153–170.

WILFRIED WESTHEIDE und MONIKA C. MÜLLER: Organisation
und Fortpflanzung von Enchytraeen (Oligochaeta).

Film C 1821.

ISSN 0073–8417



GÖTTINGEN 1995

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

WILFRIED WESTHEIDE und MONIKA C. MÜLLER

Organisation und Fortpflanzung von Enchytraeen (Oligochaeta)

Film C 1821

Mit 4 Abbildungen

Allgemeine Vorbemerkungen

Neben den Regenwürmern (Lumbricidae) sind die Enchytraeen (Enchytraeidae) die häufigsten heimischen Oligochaeten. Weltweit wurden etwa 800 Arten beschrieben, davon etwa 200 für Europa, die terrestrisch, limnisch oder marin leben. Man findet sie ebenso im sandigen Litoral der Meeresküsten, im verrottenden Strandanwurf, in der Vegetations- und Schlickregion von Süßgewässern wie im Bett von Kläranlagen, vor allem aber in Wiesen-, Acker- und Waldböden. Hier gehören sie mit Siedlungsdichten von gewöhnlich 5000 bis 100 000 Ind/m² und einem Biomasseanteil von bis zu 10 % zu den charakteristischen Elementen der Mesofauna des Bodens. DIDDEN [6] kalkuliert ihren Anteil am gesamten Energie- und Stofffluß auf etwa 1 %.

Besonders in sauren Böden kommen Enchytraeen in hohen Abundanzen vor, z. B. 130 000–290 000 Ind/m² in englischen Moorböden (PEACHY [11]), 40 000 bis 200 000 Ind/m² in Sauerhumuswäldern Mitteleuropas (FRÜND u. GRAEFE [7]). Derartige Massenvorkommen gehen allerdings auf nur wenige Arten zurück. Die meisten Arten – in wesentlich geringeren Siedlungsdichten – leben in schwachsauren und auch in kalkreichen Böden. Häufig ist das Auftreten von Regenwürmern und Enchytraeen antagonistisch: In kalkreichen, schwach sauren und ungestörten Böden überwiegen die Lumbriciden, in sauren Böden und bei intensiver landwirtschaftlicher Nutzung sind die Enchytraeen bevorteilt und dominieren.

Die Körperoberfläche der Enchytraeen ist wohl immer von einem dünnen kapillaren Wasserfilm bedeckt. Sie leben daher auch im Boden im Wasser – in der Bodenlösung. In Erdböden vorkommende Arten lassen sich daher auch über längere Zeit ausschließlich in Wasser halten (RÖMBKE u. KNACKER [12],

GRAEFE [8]). Hiermit hängt es zusammen, daß die Tiere bei Trockenheit die oberen Bodenschichten verlassen, in deren oberen Zentimetern sie sich normalerweise aufhalten. 70–90 % der Tiere leben in Waldböden nicht tiefer als 12 cm (MELLIN [10]). In Ackerböden siedeln sie bis zur Pflugsohle; 10–40 % der Individuen einer Enchytraeenzönose wurden so in Äckern noch in einer Tiefe von 24–36 cm nachgewiesen (WESTENDORF [13]). Tiefere Funde sind – auch bei Trockenheit – selten.

Enchytraeen bilden – zusammen mit Regenwürmern – typische, vom Eintrag organischer Substanz, Bodenfeuchte, Bewirtschaftung, chemischer Belastung und anderen Umweltstörungen beeinflusste Zersetzerlebensgemeinschaften mit einem charakteristischen Artenmuster, das sich zur ökologischen Standortbewertung nutzen läßt (GRAEFE [9]). Die ökologische Bedeutung dieser Tiere ergibt sich aus ihrer Rolle beim Abbau organischer, vor allem pflanzlicher Substanzen und als Nahrungsobjekte für verschiedene Räuber der Meso- und Makrofauna. Die Tiere haben ein weites Nahrungsspektrum. Sie leben von pflanzlichem und tierischem Material in unterschiedlichen Stadien der Zersetzung und den damit assoziierten Bakterien, Pilzen und Einzellern. Selektive Nahrungsaufnahme ist nicht wahrscheinlich. Es ließ sich jedoch nachweisen, daß verschiedene Nahrungsklassen unterschiedlich gut verwertet werden, z. B. Haferflocken besser als Hefen und Bakterien, am wenigsten gut Pflanzenmaterial mit noch intakten Zellwänden (BROCKMEYER u. a. [3]). Arten der Gattung *Enchytraeus* lassen sich hervorragend in Massen züchten und sind deshalb ein weit verbreitetes Aquarienfutter. Da Züchtung weniger Arten auch auf Agarplatten möglich ist, lassen sich hier ihre Kokon- und Eizahlen gut beobachten und auszählen; sie können so erfolgreich auch als empfindlich reagierende Testorganismen für umweltrelevante Stoffe eingesetzt werden: „Enchytraeiden-Test“ nach WESTHEIDE und BETHKE-BELFUSS [14].

Die morphologischen Unterschiede zwischen den verschiedenen Enchytraeen sind relativ gering. Dies gilt besonders für *Enchytraeus*-Arten, die sich lichtmikroskopisch zum großen Teil nur schwer oder überhaupt nicht mehr trennen lassen. Hier sind exakte Arttrennungen und -identifizierungen dann z. T. nur anhand von Ultrastrukturdetails, z. B. der Spermien (WESTHEIDE u. a. [17]) oder mit Hilfe von Proteindaten (BROCKMEYER [2], WESTHEIDE u. BROCKMEYER [15]) möglich. Die taxonomische Bearbeitung der Enchytraeen ist entsprechend unbefriedigend, und die häufige Erwähnung von z. B. *Enchytraeus albidus* in der Literatur dürfte weniger auf die – tatsächlich – weite Verbreitung dieser Art als auf die taxonomisch schwierige Situation z. B. in der Gattung *Enchytraeus* zurückzuführen sein. Die folgende Beschreibung der äußeren und inneren Organisation der im Film gezeigten beiden *Enchy-*

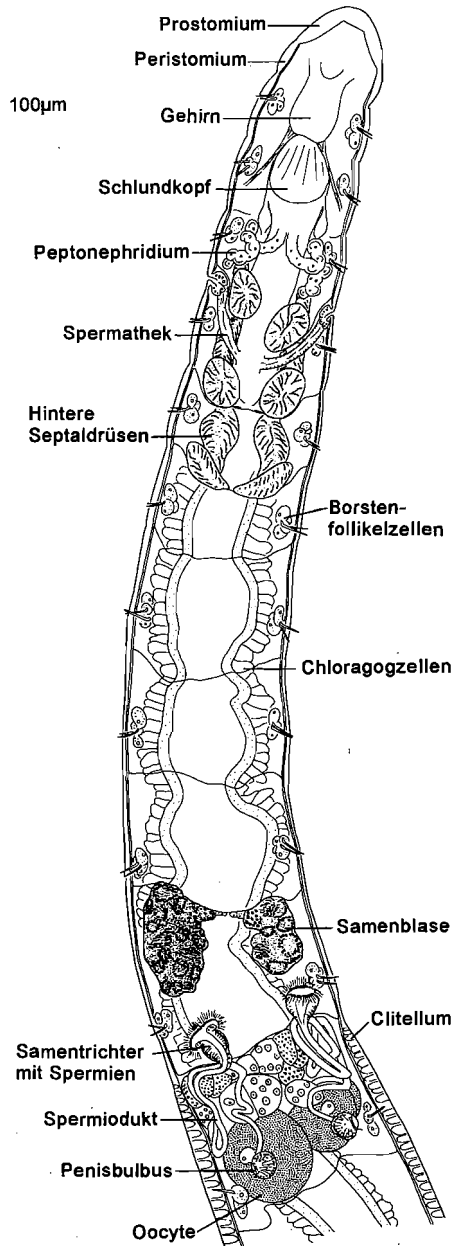


Abb. 1. *Enchytraeus crypticus*. Dorso-ventrale Darstellung des Vorderkörpers nach einem Totalpräparat; leicht schematisiert.

Zeichnung: aus WESTHEIDE u. GRAEPE [16]

traeus-Arten entspricht daher weitgehend einer Diagnose der gesamten Gattung.

Äußere Organisation

Die weißlichen, gelblichen, teilweise farblosen und durchsichtigen Tiere sind langgestreckt, besitzen keinerlei Anhänge und erhalten durch die deutlichen, gleichmäßig aufeinanderfolgenden Segmentgrenzen und den runden Körperquerschnitt das typische Aussehen eines Ringelwurms. Die Länge adulter Tiere liegt zwischen 1–50 mm (*Enchytraeus albidus* HENLE, 1937: 10–35 mm; *E. crypticus* WESTHEIDE & GRAEFE, 1992: 3–12 mm). Das Verhältnis von Körperbreite zu -länge ruhender Tiere beträgt etwa 1 : 40. Die Segmentzahl ist auch innerhalb der einzelnen Arten nicht konstant; *E. crypticus* erreicht eine durchschnittliche Zahl von etwa 21, maximal 34 Segmenten. Für *E. albidus* werden 52–74 Segmente angegeben.

Auf das kleine, vorn abgerundete Prostomium folgt das borstenlose Peristomium, das in der taxonomischen Literatur gewöhnlich mit „I“ und als 1. Segment bezeichnet wird (Abb. 1). Dahinter liegen die fast gleichartigen Borstensegmente, die – bis auf die letzten vor dem nicht deutlich abgesetzten Pygidium – mit je 2 ventrolateralen und 2 dorsolateralen Borstenbündeln ausgerüstet sind. (Nur die *Achaeta*-Arten sind borstenlos.) Jedes Bündel besteht aus 2 bis 6 meist gleichartig stiftförmigen Borsten, deren Basis wie ein Hockeyschläger umgebogen und von mehr oder weniger deutlich erkennbaren großen Follikelzellen umgeben ist. Durch an die Follikelaschen ansetzende Pro- und Retraktormuskeln können sie vor- und zurückgezogen werden. Die Borsten sind spezifische cuticulare Bildungen. Die Cuticula selbst ist eine dünne Schicht (1–4 μm), die ihre Biegsamkeit durch zahlreiche Lagen gekreuzt in einer feinfibrillären Matrix liegender Collagenfibrillen erhält.

Geschlechtsreife Tiere besitzen – wie alle Clitellaten – ein Clitellum, das hier sattelförmig die Segmente XII und XIII umgibt. Dieser sogenannte Gürtel bildet sich am Beginn der Gonadenreifung. Die Epidermis ist hier deutlich, aber nicht wesentlich höher als die normale Epidermis. Das einschichtige Epithel enthält neben Stützzellen 2 verschiedene Drüsenzellen: die granulären Clitellarzellen, aus deren Eiweißsekreten sich die Kokonwand bildet, und globuläre Clitellarzellen, die die Kokonflüssigkeit abscheiden. Letztere ist relativ arm an Proteinen und Lipiden, da die Enchytraeeneier dotterreich sind. Am Vorder- und Hinterrand des Clitellums liegen Schleimdrüsen, die wahrscheinlich eine dünne primäre Schleimhülle als Matrice für

die Kokonwand sezernieren. Anders als bei den Lumbriciden ist bei den Enchytraeen das Clitellum bei der Kopula ohne Bedeutung, und seine Funktion beschränkt sich auf die Kokonbildung.

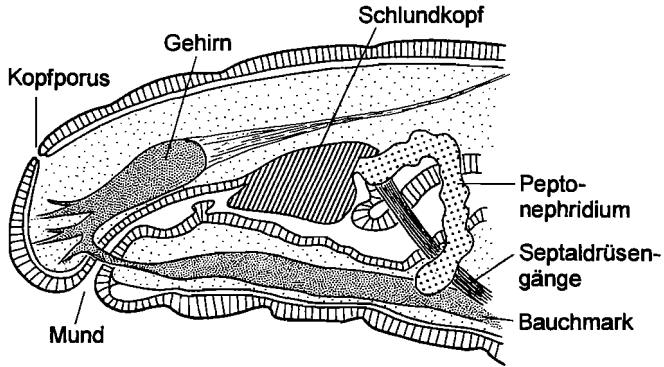


Abb. 2. *Enchytraeus* sp., schematisierte Lateralansicht des Vorderkörpers

Zeichnung: nach verschiedenen Autoren

Innere Organisation

Das Nervensystem besteht aus einem Oberschlundganglion (Gehirn), das – wie bei allen Clitellaten – aus dem Prostomium in die nachfolgenden Segmente verlagert ist, und aus einem Bauchmark ohne deutliche Ganglien und Konnektive.

Die ventral hinter dem Prostomium liegende Mundöffnung führt in einen ausstülpbaren Pharynx, von dem ein dorsaler Bereich sich durch hohe palisadenartige Zellen auszeichnet (Abb. 2). Dieser „Schlundkopf“ wird von langen Drüsenzellen durchzogen. Beim Ausstülpen wird dieser Teil des Pharynx wie ein Kissen auf Nahrungspartikeln gedrückt und durch dorsal ansetzende Retraktoren wieder eingezogen. In den Pharynx münden Gänge besonders auffälliger Speicheldrüsen, die paarig vor den Dissepimenten (Septen) zwischen den Segmenten IV/V, V/VI und VI/VII liegen und deshalb auch als Septaldrüsen bezeichnet werden. In den stark bewimperten Oesophagus münden über eine dorsale Tasche zudem noch paarige, sogenannte Peptonephridien. Dies sind blind endende Säcke mit z.T. engem Lumen und

einem einschichtigen Transportepithel mit zahlreichen Mitochondrien und starken basalen Einfaltungen. Ihre Funktion ist völlig unbekannt.

Der eigentliche Darm zieht gerade nach hinten und mündet ventral oder terminal im Pygidium. Er ist von Chloragoggewebe umgeben, das nach hinten höher wird und besonders bei gut genährten Tieren die mikroskopische Beobachtung erschwert. Chloragocyten sind peritoneale Zellen, die funktionell mit Leberzellen gleichzustellen sind und eine Vielzahl regulatorischer Stoffwechselfvorgänge wahrnehmen. Sie stellen z. B. die Lipide für die großen Oocyten zur Verfügung, speichern Fette und synthetisieren Glycogen.

Das Blutgefäßsystem ist relativ einfach. In der Clitellarregion setzt sich aus dem Darmblutsinus ein kontraktiles Dorsalgefäß ab, das nach vorn zieht und sich etwa in Höhe des Gehirns in 2 nach ventral und hinten ziehende Äste aufteilt. Diese vereinigen sich wieder zu einem Subintestinalgefäß. Zwischen Ventral- und Dorsalgefäß verlaufen im praeclitellaren Bereich zusätzliche Verbindungsgefäße. Hinten tritt das ventrale Gefäß wieder in den Darmblutsinus über. Das Blut der meisten Enchytraeen ist farblos.

Die Leibeshöhle ist überall geräumig; Dissepimente sind deutlich, Mesenterien dagegen weitgehend rückgebildet. Charakteristisch und z.T. artspezifisch in Form und Größe sind frei im Coelom flottierende Coelomocyten, die sich wohl aus dem Peritoneum lösen. Durch Poren, z. B. einen Kopfporus hinter dem Prostomium (Abb. 2), besteht eine direkte Verbindung zwischen Coelom und Außenwelt.

Andere exkretorische und osmoregulatorische Wege führen über Metanephridien nach außen, von denen mehrere Paare im praeclitellaren Bereich vorhanden sind. Diese flaschenförmigen Gebilde haben einen kleinen praesep-talen Wimperntrichter und einen postseptalen Sack, der von einem vielfach gewundenen, teilweise bewimperten Kanal durchzogen wird und sich vor den ventralen Borsten öffnet.

Wie alle Clitellaten sind auch die Enchytraeen Zwitter mit gleichzeitig vorliegenden männlichen und weiblichen Organen. Jeweils im 4. Borstensegment (Segment V) liegt ein Paar artcharakteristischer Samentaschen, sogenannte Spermatheken, die sich nach außen in der Segmentfurche zum 3. Borstensegment öffnen. Um die Öffnung steht ein Kranz mehr oder weniger großer Drüsenzellen. Die Taschen sind einheitlich schlauchförmig oder erweitern sich meist zu einer Ampulle. Sie nehmen die Fremdspermien bei der Kopula auf. Bei einigen Arten stehen sie in direkter Verbindung mit dem Darmtrakt; vielleicht wird hier überschüssiges oder überaltertes Sperma abgeleitet.

Die Hoden befinden sich am Dissepiment X/XI im 10. Borstensegment (Abb. 1). Die sich früh von ihnen loslösenden Keimzellen gelangen in Aussak-

kungen des hinteren Septums (Vesiculae seminales, Samenblasen) und durchlaufen hier die Spermatogenese. Im 10. Borstensegment liegen auch die beiden großen Trichter der paarigen Spermidukte. Außerordentlich charak-

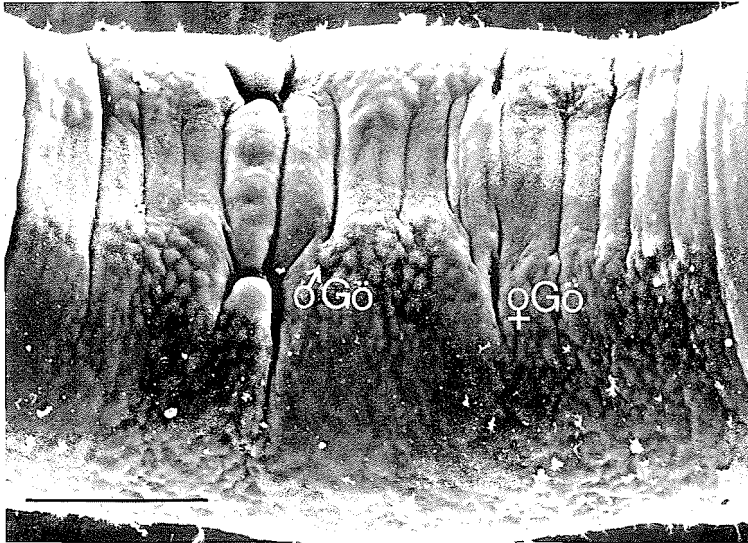


Abb. 3. *Enchytraeus* sp. REM-Aufnahme der Clitellarregion von ventrolateral. Hinter den auffälligen männlichen Geschlechtsöffnungen (♂ Gö) sind die weiblichen (♀ Gö) nur als schmale Schlitze zu erkennen. Das drüsenreiche Clitellum ist ventral deutlich schwächer ausgebildet (Meßbalken: 100 µm).

Foto: G. PURSCHKE und M. C. MÜLLER, Osnabrück

teristisch sind die langgestreckten Köpfe der reifen Spermien, die den Trichtern der beiden Spermidukte strahlenförmig aufsitzen. Die hohen prismatischen Zellen der Trichter gehen abrupt in die flachen Zellen der eigentlichen Samengänge über. Diese bilden vielfach aufgewundene, stark bewimperte Schläuche mit gleichmäßigem Durchmesser. Sie öffnen sich auf der Ventralseite im 11. Borstensegment (XII) in einer tiefen Falte unmittelbar neben je einem Penisbulbus und sind von Drüsenzellen umgeben. Die Penisbulbi bestehen aus hohen Zellen und haben einen peripheren Muskelmantel; ihre Form ist artspezifisch. Die männlichen Geschlechtsöffnungen können zusammen mit den Penisstrukturen – wahrscheinlich durch Turgor der

Coelomflüssigkeit — bei der Kopulation vorgestülpt werden. Zahlreiche Retraktoren um die Öffnungen ziehen die Penes dann wieder in die Ausgangsposition zurück. Die Ovarien liegen unmittelbar hinter dem männlichen Segment; zumeist erkennt man nur Haufen unterschiedlicher Oogenesestadien und — in reifen Tieren — mehrere große Oocyten mit voluminösem Dottermaterial, die weit in den nachfolgenden Segmenten zu liegen kommen. Ovidukte fehlen; weibliche Geschlechtsproten sind wohl immer hinter den männlichen Öffnungen vorhanden, aber lichtmikroskopisch schwer zu erkennen (Abb. 3).

Fortpflanzung und Entwicklung

Einige Enchytraeenarten können sich vegetativ durch Fragmentation fortpflanzen. *Enchytraeus fragmentosus* z. B. besitzt weder Geschlechtsorgane, noch wird ein Clitellum ausgebildet. Reife Individuen zerfallen in meist 5segmentige Teilstücke, die sich innerhalb von 10 Tagen zu einem vollständigen Organismus regenerieren (BELL [1]). Von *E. crypticus* und *E. albidus* ist asexuelle Fortpflanzung nicht bekannt.

Die Regel ist jedoch die mit wechselseitiger Übertragung von Sperma zwischen 2 Tieren verbundene geschlechtliche Fortpflanzung. Dabei liegen die Vorderenden der Kopulationspartner in entgegengesetzter Richtung mit den Ventralseiten parallel nebeneinander, so daß sich jeweils das 5. und 12. Segment auf gleicher Höhe befinden. Die Penisbulben eines Tieres werden in den Öffnungen der Spermatheken des anderen verankert. Die Verbindung ist dabei so fest, daß die Tiere während der Kopula gemeinsam umgesetzt werden können. Durch den Cilienschlag der Spermiodukte werden die Spermien über die Begattungsorgane in die Spermatheken des Partners überführt. Der Vorgang, über dessen Dauer keine genauen Daten vorliegen, endet mit der Loslösung vom Partner, die jedoch nicht gleichzeitig erfolgen muß. Unmittelbar nach der Kopulation ragen die Penes noch kegelförmig über die Körperoberfläche hinaus.

Individuen einiger weniger Arten sind auch zur Selbstbegattung fähig. Dabei knicken die Tiere ventral ein, verankern die Penisbulben in den eigenen Spermatheken und füllen diese mit Eigensperma. Der Nachweis einer Selbstbefruchtung ist allerdings schwer zu führen, da auch Parthenogenese vorkommen kann. Nach CHRISTENSEN und O'CONNOR [5] ist die triploide Art *Lumbricillus lineatus* ssp. *avesiculatus* obligat parthenogenetisch; Seminalvesikeln fehlen diesen Tieren. Zur erfolgreichen Reproduktion ist die Kopulation mit der diploiden Schwesterart *Lumbricillus lineatus* ssp. *lineatus* erforderlich;

die Spermien befruchten die Eier allerdings nicht, sondern aktivieren sie offenbar nur.

Zwischen Kopulation und Eiablage kann eine Zeitspanne von mehreren Tagen liegen. Zur Ablage bereite Tiere haben ein extrem gewölbtes Clitellum,

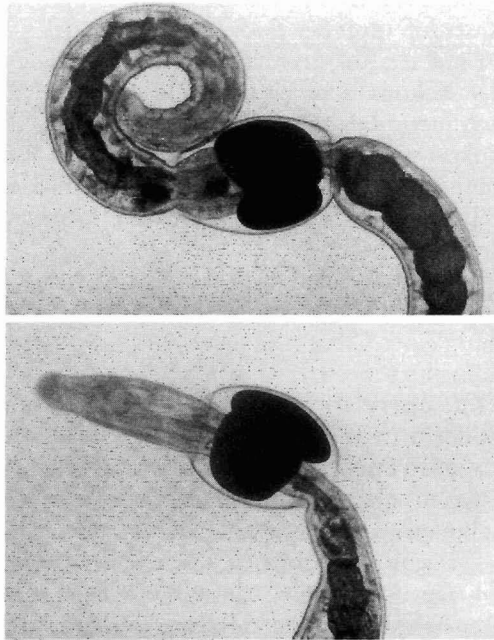


Abb. 4. *Enchytraeus crypticus*. Kokonablage. Oben: Abgabe der dotterreichen Eier (2) in den Kokon; unten: Abgabe des Fremdspermas in die Kokonflüssigkeit.

Fotos: Standbilder aus dem Film

dessen Vorder- und Hinterrand den Körper leicht einschnüren. Unmittelbar vor und während der Ablage ist der praecitellare Körperabschnitt ventral eingebogen. Die im Clitellum besonders zahlreichen Schleim- und Eiweißdrüsen sezernieren die zunächst noch elastische Kokonhülle, die durch die anschließend abgegebene Flüssigkeit vom Körper weggedrückt wird. Kontinuierliches Drehen des Tieres um seine Längsachse während dieser Vorgänge dient wohl der Ausformung des Eibehälters. Dann werden einige von den reifen, dotterreichen Oocyten durch die weiblichen Genitalporen in die Flüssigkeit zwischen Kokonwandung und Körperoberfläche hineingepreßt (Abb. 4, oben). Anschließend zieht das Tier mit peristaltischen Bewegungen den Vorderkörper bis in Höhe der Spermathekenöffnungen aus dem Kokon

heraus (Abb. 4, unten). Hier erfolgt nun die Abgabe des Fremdspermas aus den Spermatheken in die Flüssigkeit unter die Kokonhülle; dieser Vorgang kann bis zu einer Minute dauern. Darauf zieht sich das Peristomium vollständig aus dem Schleimmantel heraus, dessen Ränder sich sofort elastisch verschließen und dem Kokon so die endgültige zitronenartige Form geben. Der gesamte Vorgang der Kokonablage dauert nur wenige Minuten.

Die Befruchtung erfolgt also außerhalb des Körpers im Kokon. Im Anschluß tupft der *Enchytraeus* Erdpartikel aus der Umgebung auf und klebt sie auf die Kokonwand. Bei *Enchytraeus albidus* kann sich dieses Maskieren des Kokons über eine Stunde hinziehen (CHRISTENSEN [4]). Es wird angenommen, daß diese Brutpflege weniger der Tarnung dient, sondern den Kokon vor Austrocknung schützen soll. Auf Agar abgelegte Kokons haben zunächst außen eine weißlich-graue Hülle, die in wenigen Stunden nachdunkelt (Indole?). Sie bleibt jedoch semitransparent und erlaubt, die Eientwicklung mikroskopisch zu beobachten.

Etwa 24 Stunden nach der Ablage treten die ersten Furchungsstadien auf. Die Entwicklung der lecithotrophen Eier ist direkt und führt ohne Ausbildung einer Larve zum juvenilen *Enchytraeus*, der bereits den Habitus adulter Individuen besitzt.

Mit dem pharyngealen Muskelkissen bearbeiten die Jungtiere die Kokonwand in unmittelbarer Nähe der Verschlüsse. Die Öffnung, durch die die juvenilen Enchytraeen schließlich ins Freie schlüpfen, entsteht wohl aufgrund mechanischer Einwirkungen, jedoch kann hierfür auch die Wirkung von Sekreten nicht ausgeschlossen werden.

Die Segmentzahl frisch geschlüpfter *Enchytraeus*-Individuen ist geringer als die der Adulti. Sie schwankt je nach Art zwischen 17 und 21. Bis zur Geschlechtsreife und z.T. auch darüber hinaus nimmt sie kontinuierlich zu. Weitere Lebenszyklusdaten liegen zuverlässig nur von Agarzuchten bei 21°C vor: Die durchschnittliche Reifezeit beträgt 8–10 Tage (*Enchytraeus albidus*: 6,8 Tage; *E. crypticus*: 8,3 Tage). Während der reproduktiven Phase kann ein Tier maximal 1 Kokon/Tag absetzen, die meisten Arten produzieren jedoch weniger. Die Anzahl der Eier pro Kokon ist von der Ernährung, dem Alter der Tiere, der Populationsdichte sowie der Substratbeschaffenheit und -stabilität abhängig. Aber auch bei gleichen Bedingungen schwankt die Eizahl pro Kokon innerhalb einer Art. Ihre maximale Reproduktivität erreichen Enchytraeen im Alter von 40–60 Tagen; erst kurz vor dem Tod wird die Ei- und Kokonproduktion eingestellt. Die Lebensdauer ist artspezifisch; so wurden für *Enchytraeus buchholzi* 127 Tage, für *E. crypticus* aber nur 85 Tage ermittelt. Lebensdaten unter natürlichen Bedingungen weichen wahrscheinlich erheblich hiervon ab.

Zur Entstehung des Films

Die für den Film verwendeten *Enchytraeus*-Arten lassen sich unter optimalen Bedingungen (21°C, Dunkelheit) im Labor leicht und in schneller Generationsfolge in großer Zahl züchten. Diesen Massenzuchten (Erde- und Agarsubstrate) konnten jederzeit alle Entwicklungsstadien entnommen werden. Für die meisten Aufnahmen wurden die Tiere unter ein 1–2 mm dickes Agarblöckchen (ca. 0,5 %ig) und ein Deckglas auf Objektträger gebracht. So konnten sie vor Austrocknung geschützt und über mehrere Stunden unter dem Mikroskop beobachtet werden.

Filmbeschreibung

Wortlaut des gesprochenen Kommentars

Enchytraeen sind wenige Millimeter bis Zentimeter große, fast farblose Ringelwürmer aus der Gruppe der Wenigborster – den Oligochaeten. Zahlreiche Arten leben in sandigen Meeresstränden – die weitaus meisten in sauren und feuchten Böden mit einem hohen organischen Anteil, zum Beispiel in Äckern, Waldböden, Kompost- und Kläranlagen.

In der oberen Bodenschicht können mehrere 100 000 Individuen pro m² vorkommen und bis zu einem Drittel der Biomasse der gesamten Bodenfauna ausmachen.

Enchytraeen leben vor allem von totem pflanzlichen und tierischen Material, das sie zusammen mit Bakterien und Pilzen aufnehmen. Sie spielen daher eine wichtige Rolle bei Zersetzung und Abbau organischer Reste im Boden. Dort findet auch ihre Entwicklung in Kokons statt, die als eiförmige, mit Erdpartikeln verklebte Pakete hier kaum vom Substrat zu unterscheiden sind.

Auf Agar-Nährböden erkennt man, wie sich die Tiere mit wenigen peristaltischen Bewegungen leicht über feuchte, glatte Oberflächen zu schieben vermögen. Ihr Körper hat keinerlei Anhänge und besitzt eine nicht konstante Zahl gleichartiger Ringe. Jedes dieser Segmente weist 2 Paar Borstenbündel auf. Die durch Muskeln zu bewegenden, stiftförmigen Borsten unterstützen die Fortbewegung.

Einige Segmente im Vorderkörper der fast durchsichtigen Tiere lassen je ein Paar Metanephridien erkennen. Die Cilien ihrer praeseptalen Wimperntrichter strudeln kontinuierlich Leibeshöhlenflüssigkeit in den Exkretionskanal.

Die Nahrungsaufnahme auf Agar erfolgt nicht anders als in Erdsubstraten. Im dorsalen Bereich des Vorderdarms liegt ein starkes Muskelkissen. Es wird

schnell und rhythmisch aus der Mundöffnung ausgestoßen und wieder eingezogen. Hierbei wirkt es wie ein Stempel, an dem Nahrungspartikeln festgehalten und anschließend in den Darmtrakt befördert werden. Eine besondere Selektion der Nahrung findet dabei wahrscheinlich nicht statt.

Die Enchytraeen sind wie alle Oligochaeten Zwitter, die nebeneinander männliche und weibliche Organe besitzen. Ihre Kopulation ist eine gleichzeitige Übertragung von Sperma zwischen 2 Tieren. Hierbei liegen die Vorderenden der Kopulationspartner in entgegengesetzter Richtung nebeneinander – und zwar so, daß die paarigen Penialorgane jeweils eines Tieres sich in den Öffnungen von Spermareservoirien des jeweils anderen Tieres verankern. Wechselseitig werden diese sogenannten Spermatheken dabei mit Spermien gefüllt.

Eine hohe Populationsdichte begünstigt natürlich das Finden der Partner, bei geringer Dichte können eine Reihe von Arten aber auch erfolgreich Selbstbefruchtung durchführen.

Bei diesem Paar stecken nur noch die männlichen Kopulationsorgane eines Tieres in den Spermatheken des anderen. Nun lösen sich die beiden Tiere vollständig voneinander, und die Penialorgane werden kurz sichtbar.

Im 4. Borstensegment – meist sehr schwer zu erkennen – liegen die beiden schlauchförmigen Spermatheken. Von den übrigen Geschlechtsorganen kann man hier die beiden Samentrichter erkennen. Sie liegen im 10. Borstensegment. An der Mündung der Samentrichter sind reife Spermien festgeheftet. Die Spermien werden durch die stark aufgewundenen und bewimperten Samenleiter zu den männlichen Kopulationsorganen transportiert. Der Wimpernschlag in den Samenleitern ist hier deutlich zu erkennen. Die Penisbulben ragen nach der Kopulation leicht aus der Körperwand hervor.

Geschlechtsreife Tiere erkennt man an den großen dotterreichen Oocyten und dem Clitellum im 11. und 12. Borstensegment. Dieser drüsenreiche Epidermisgürtel ist charakteristisch für alle Oligochaeten. Die Drüsen sezernieren einen Kokon, in den später die Eier abgegeben werden. Dabei wird von der Oberfläche der Clitellarepidermis zunächst die Kokonwand und dann darunter eine eiweißreiche Nährflüssigkeit ausgeschieden.

Die reifen dotterreichen Eier – in diesem Fall 3 – werden durch die weiblichen Geschlechtsöffnungen in die Flüssigkeit zwischen Körper- und Kokonwand hineingedrückt. Nachdem der Kokon die Eier aufgenommen hat, zieht das Tier sein Vorderende aus der Eikapsel wie aus einem Serviettenring heraus. In Höhe der äußeren Spermathekenöffnungen wird dieser Vorgang

für etwa eine Minute unterbrochen. Jetzt gelangen Fremdspermien aus den Spermatheken in die Kokonflüssigkeit und können hier – außerhalb des Körpers – die Eier befruchten. Zu erkennen ist dies hier allerdings nicht.

Die Kokonabgabe endet mit dem Herausziehen der vordersten Körperregion. Der Kokon schließt sich an beiden Enden und bleibt locker im Substrat zurück. Das Tier führt noch einige Bewegungen aus, mit denen es im Boden den Kokon mit Erdpartikeln maskieren würde.

Der für alle Oligochaeten so charakteristische und grundsätzlich gleich verlaufende Vorgang der Eiablage in Kokons wird noch einmal gezeigt.

Gut ernährte Tiere produzieren kontinuierlich Kokons vom Beginn der Geschlechtsreife an bis kurz vor ihrem Absterben. Ihre Zahl ist auch von der Temperatur abhängig. Bei 21°C werden – artspezifisch verschieden – zwischen 1 und 2 Kokons/Tag abgelegt. Auch die Zahl der Eier variiert. Je nach Ernährungszustand und Dichte der Population können bei dieser Art bis zu 32 Eier in einem Kokon enthalten sein. Die Schlupfraten sind hoch – der Prozentsatz an Eiern, die sich in den Kokons entwickeln, liegt immer über 90 %.

Sofort nach der Ablage beginnt die Entwicklung – hier an einem Kokon mit nur einem Ei in Zeitraffung demonstriert. Die Furchung ist eine abgewandelte Spiralfurchung. Sie liefert bereits nach der ersten Teilung ungleiche Blastomeren. Die Entwicklung führt direkt ohne Ausbildung eines Larvenstadiums zu einem jungen *Enchytraeus*, der bereits den Habitus eines erwachsenen Tieres besitzt.

Unmittelbar bevor die Jungtiere aus diesem Kokon schlüpfen, bearbeiten sie mit dem dorsalen Muskelkissen ihres Vorderdarms die Kokonwand – meist dort, wo die Kokons bei der Ablage ihre zipfelförmigen Verschlüsse erhalten haben. Die Öffnung entsteht schließlich auf mechanischem Weg, und die Tiere kriechen durch sie hindurch ins Freie – hier in leichter Zeitraffung demonstriert.

Bei einer Temperatur von 21°C dauert der gesamte Vorgang von der Ablage des Kokons bis zum Schlüpfen der Jungtiere bei dieser Art etwa 9 Tage. Nach weiteren 8 Tagen können sie schon selbst geschlechtsreif sein. Die Lebensdauer beträgt bei vielen *Enchytraeus*-Arten mehr als 100 Tage.

English Version of the Spoken Commentary

Enchytraeids, or pot worms, are several millimetre to one centimetre long, almost colourless oligochaete annelids. Numerous different species inhabit sandy foreshores, but the majority live in moist, acid soils with a high organic content, such as meadows, woodlands, compost heaps and sewage farms.

In the upper soil as many as 100,000 individuals per m² may occur, comprising up to a third of the total biomass in the humus.

Enchytraeids live chiefly on organic detritus which they ingest together with bacteria and fungi. They therefore play an important role in the decomposition of organic material in the soil. This is also where the animals develop from cocoons — small oval packages covered in soil particles, which are hardly distinguishable from the substrate.

On nutrient agar it is clearly evident how the worms are able to move over a moist, smooth surface with only a few peristaltic contractions. The body has no appendages and possesses an indeterminate number of similar segments. Each of these segments is equipped with 2 paired bundles of setae. Being attached to muscles the bristles are moveable and facilitate forward locomotion.

Inside several anterior segments of the almost transparent organisms a number of paired metanephridia are recognizable. The cilia of their preseptal funnels are continually flushing coelomic fluid into the excretory canal.

On agar food uptake is not different to that in the soil. In the dorsal region of the foregut there is a strong muscular pad. In rapid, rhythmical cycles it is everted from the mouth opening and retracted again. It acts like a labellum, to which food particles adhere and are then transported into the alimentary canal. There is probably no particular selection of nutriment.

Like all oligochaetes, the enchytraeids are hermaphroditic, possessing both male and female gonads. Reciprocal copulation represents a mutual transfer of sperm between 2 individuals. In doing so the anterior sections of the copulation partners are aligned facing opposite directions in such a way that the penial organs of each individual anchor in the spermathecal openings of the partner. The spermathecae are then reciprocally filled with seminal fluid.

A high population density naturally facilitates finding a mate. In low population densities several species can also successfully carry out self fertilization.

In this pair only the male copulatory organs of one partner remain in the spermatheca of the other. Now the 2 animals separate altogether and the penial organs are momentarily visible.

In the 4th setigerous segment — usually very hard to distinguish — lie the paired tubular spermathecae. The paired seminal funnels can be distinguished among the other sexual organs. They are situated in the 10th setigerous segment. At the mouth of the seminal funnel mature sperm have attached. The sperm are conducted via the strongly convoluted and ciliated seminal ducts to the male copulatory organs. Ciliary beating inside the seminal duct is clearly recognizable here. The penial bulbs project slightly outside the body following copulation.

Sexually mature individuals are recognizable by the large yolky oocytes and the clitellum in the 11th and 12th setigerous segments. This glandular epidermal girdle is a characteristic feature of all the oligochaetes. The glands secrete a cocoon into which the eggs are later deposited. From the surface of the clitellar epidermis the cocoon wall is first secreted, to be followed by protein-rich nutrient fluid beneath it.

The ripe yolky eggs — 3 in this case — are pressed out of the female genital pore into the fluid between the body wall and the cocoon wall. After the cocoon has received the eggs, the worm sheds it by simply withdrawing its anterior end from the egg capsule as from a serviette ring. On a level with the exterior spermathecal pore the operation is interrupted for about one minute. Here partner sperm can now flow from the spermathecae into the cocoon fluid and fertilize the eggs outside the body. This process cannot however be observed here.

Shedding the cocoon concludes with the extraction of the worm's anterior end. The cocoon closes up at both poles and remains loosely on the substrate. The animal executes several movements as if to camouflage the cocoon by covering it with soil particles.

The characteristic process of oviposition in cocoons, which is basically the same in all oligochaetes, is here recapitulated.

Well fed individuals continually produce cocoons from the onset of sexual maturity to shortly before death. Their numbers are also dependent on the ambient temperature. At 21°C different species produce between 1 and 3 cocoons a day. The egg count also varies. In this species up to 32 eggs may be laid in one cocoon, subject to the food supply and population density. The

hatching rate is high — the proportion of eggs that develop inside the cocoons always exceeds 90 %.

Development starts immediately after laying — shown here in time lapse with a cocoon having only one egg. The cleavage pattern is a spiral, producing unequal blastomeres even after the first division. Development proceeds without intermediary stages to a young enchytraeid, which has all the attributes of an adult.

Immediately before the young hatch from the cocoon, they attack the wall of the cocoon with the dorsal muscle pad of the foregut, principally at the location where the cocoon received its pointed seal after shedding. The opening is finally achieved mechanically and the young crawl through it to the outside — shown here in slight time lapse.

At a temperature of 21 °C the whole process from deposition of the cocoon to hatching of the young in this species takes about 9 days. After a further 8 days the young can already reach sexual maturity. The life span of many enchytraeids may exceed 100 days.

Bibliographic

- [1] BELL, A.W.: *Enchytraeus fragmentosus*, a New Species of Naturally Fragmenting Oligochaete Worm. *Science* 128 (1958), 1278.
- [2] BROCKMEYER, V.: Isozymes and General Protein Patterns for Use in Discrimination and Identification of *Enchytraeus* Species (Annelida, Oligochaeta). *Z. f. zoolog. Systematik u. Evolutionsforsch.* 29 (1991), 343–361.
- [3] BROCKMEYER, V., R. SCHMID und W. WESTHEIDE: Quantitative Investigations of the Food of Two Terrestrial Enchytraeid Species (Annelida, Oligochaeta). *Pedobiologia* 34 (1990), 151–156.
- [4] CHRISTENSEN, B.: Studies on Enchytraeidae 6. Technique for Culturing Enchytraeidae, with Notes on Cocoon Types. *Oikos* 7, 2 (1958), 302–307.
- [5] CHRISTENSEN, B., und F.B. O'CONNOR: Pseudofertilization in the Genus *Lumbricillus* (Enchytraeidae). *Nature* 218 (1958), 1085–1086.
- [6] DIDDEN, W.: Population Ecology and Functioning of Enchytraeidae in Some Arable Farming Systems. Ph. D. Thesis, Landbouwniversiteit Wageningen, Holland, 1991, 116 S.
- [7] FRÜND, H.C., und U. GRAEFE: Enchyträen (Kleinringelwürmer) — Funktion, ökologische Ansprüche und Beeinflussung durch Bodenbewirtschaftung. *VDLUFA-Schriftenreihe* 35 (1992), 539–542.
- [8] GRAEFE, U.: Ein Enchyträentest zur Bestimmung der Säure- und Metalltoxizität im Boden. *Mitt. d. Dt. Bodenkundl. Ges.* 66 (1991), 487–490.

- [9] GRAEFE, U.: Die Gliederung von Zersetzergesellschaften für die standortökologische Ansprache. Mitt. d. Dt. Bodenkundl. Ges. 69 (1993), 95–98.
- [10] MELLIN, A.: Untersuchungen zur Autökologie und Funktion von Enchytraeiden, Tubificiden und Aeolosomatiden (Annelida, Oligochaeta) im Ökosystem Kalkbuchenwald. Universität Göttingen, Diss., 1988, 297 S.
- [11] PEACHY, J. E.: Studies on the Enchytraeidae (Oligochaeta) of Moorland Soil. *Pedobiologia* 2 (1963), 81–95.
- [12] RÖMBKE, J., und T. KNACKER: Aquatic Toxicity Test for Enchytraeids. *Hydrobiologia* 180 (1989), 235–242.
- [13] WESTENDORF, A. M.: Die Enchytraeidenfauna ausgewählter landwirtschaftlicher Nutzflächen und ihre Beeinflussung durch unterschiedliche Bodenbearbeitung und Ausbringung eines Insektizids. Universität Osnabrück, Diplomarbeit, 1990, 99 S.
- [14] WESTHEIDE, W., und D. BETHKE-BEILFUSS: The Sublethal Enchytraeid Test System: Guide Lines and Some Results. In: G. ESSER und D. OVERDIECK (Hrsg.): *Modern Ecology. Basic and Applied Aspects*. Amsterdam 1991, 497–508.
- [15] WESTHEIDE, W., und V. BROCKMEYER: Suggestions for an Index of Enchytraeid Species (Oligochaeta) Based on Protein Patterns. *Z. f. zoolog. Systematik u. Evolutionsforsch.* 30 (1992), 89–99.
- [16] WESTHEIDE, W., und U. GRAEFE: Two New Terrestrial Enchytraeus Species (Oligochaeta, Annelida). *J. of Natural History* 26 (1992), 479–488.
- [17] WESTHEIDE, W., G. PURSCHKE und K. MIDDENDORF: Spermatozoal Ultrastructure of the Taxon Enchytraeus (Annelida, Oligochaeta) and Its Significance for Species Discrimination and Identification. *Z. f. zoolog. Systematik u. Evolutionsforsch.* 29 (1991), 323–342.

Danksagung

Die Autoren danken Herrn Dipl. Biol. Ulfert Graefe, Institut für Angewandte Bodenbiologie, Hamburg, für enge Zusammenarbeit und Durchsicht des Manuskripts.

Angaben zum Film

Tonfilm (Komm., deutsch od. engl.), 16 mm, farbig, 129 m, 12 min (24 B/s). Hergestellt 1992, veröffentlicht 1993.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Die Aufnahmen entstanden unter der Leitung von Prof. Dr. WILFRIED WESTHEIDE und Dipl.-Biol. MONIKA C. MÜLLER, Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Osnabrück. Aufgenommen, bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. GUNTRAM LOTZ; Kamera: JÜRGEN KAEDING; Schnitt: JÜRGEN KAEDING, SYBILLE HORNIC.

Inhalt des Films

Organisation und Fortpflanzung von Enchytraeen (Oligochaeta). Der Film zeigt die Reproduktionsbiologie von 2 *Enchytraeus*-Arten (*Enchytraeus albidus*, *E. crypticus*) und verschiedene Details der inneren Organisation. Neben der Nahrungsaufnahme und der peristaltischen Fortbewegung demonstrieren die Aufnahmen besonders die Vorgänge bei der Kopulation, Kokonablage und beim Schlüpfen.

Film Summary

Organization and Reproduction of Enchytraeids (Oligochaeta). The film presents the reproductive biology of two enchytraeid species (*Enchytraeus albidus*, *E. crypticus*) and different details of the internal organisation. Apart from food uptake and peristaltic movement the records give an account of copulation, shedding of the cocoon and hatching of the young in particular.

Résumé du Film

Organisation et reproduction d'Enchytraeidae (Oligochaeta). Ce film présente la biologie de la reproduction de deux espèces du genre *Enchytraeus* (*E. albidus*, *E. crypticus*), et aussi quelques détails sur leur organisation interne. En dehors de l'ingestion des substances nutritives et du déplacement de manière peristaltique, les prises de vues montrent particulièrement la copulation, la déposition des cocons, et le sorti des œufs.