

Biologie der Süßwassermoostiere (Bryozoa)

E. R. WÖSS

Abstract: Biology of freshwater bryozoans (Bryozoa). The Phylum Bryozoa or moss animals is one of the most diverse and common of the invertebrata animal taxa in the sea. Freshwater bryozoans comprise a smaller number of 60 species, despite their worldwide distribution in lakes, ponds, streams and rivers. They belong mostly to the class of Phylactolaemates, which occurs exclusively in freshwater, but a few species can be assigned to the predominately marine class of the Gymnolaemates. They are sessile, filter-feeding colonial animals which are, in contrast to marine moss animals, characterized by monomorphic zooids and, referring to the Phylactolaemates, a horseshoe-shaped lophophore and the presence of an epistom. Freshwater colonies are divided into two types: gelatinous (lophoporate) and chitinised (plumatellid). Colonies can reach enormous dimensions and can be an abundant and important component of the benthic community. Freshwater bryozoans propagate both sexually and asexually: they are hermaphroditic and viviparous, but they also exhibit an unusual complexity of means of asexual propagation techniques. In addition to fragmentation and fission, they produce diverse resting stages, such as statoblasts in the case of phylactolaemates and hibernaculae in the case of gymnolaemates. These dormant bodies are developed as colony occurrence is usually restricted to a limited time of the year. The variety of buoyant / sessile, short / long-living and asexual / sexual propagules is unique among freshwater invertebrates.

Key words: Freshwater bryozoans, general characteristics, anatomy, reproductive strategies, life cycle.

1 Einleitung

Moostiere oder Bryozoa zählen zu den uns weniger vertrauten Tiergruppen, obwohl rezent etwa 5600 Arten (TODD 2000) bekannt sind und sie als Fossilien mit einem ungeheuren Formenreichtum von rund 14.700 Arten (HOROWITZ & PACHUT 2000) große Bedeutung besitzen. Auch in Österreich gibt es zahlreiche Fundstellen fossiler Bryozoen, die allerdings rein dem marinen Formenkreis zuzurechnen sind. Wie im Beitrag von Ernst in diesem Band dokumentiert, haben sich am Steinkogel und Trogkofel aus dem Paläozoikum stammende Vertreter der Klasse Stenoalemata gesteinsbildend manifestiert. Einen Einblick in spätere erdzeitgeschichtliche Epochen bringt Vavras Darstellung der Känozoischen Bryozoenfaunen Österreichs (dieser Band).

Die Suche nach fossilen Fundstätten von Süßwassermoostieren erweist sich als schwieriger, da in die Gehäuse dieser Tiere im Gegensatz zu vielen marinen Vertretern nicht Kalk eingelagert wird und sie deshalb

kaum erhalten bleiben. Kohring & Pint geben im Beitrag (dieser Band) einen Überblick über die Funde von Süßwasserbryozoa früherer geologischer Zeitalter und berichten über die bislang ältesten Vorkommen von Dauerstadien, die aus dem oberen Trias der Molteno-Formation in Südafrika stammen.

Insgesamt sind Bryozoen als eine vorwiegend marine Gruppe von Evertebraten einzustufen, nur etwa 1 % des Artenspektrums innerhalb des Phylums verteilt sich auf Süßgewässer. Weitaus die meisten Süßwasserbryozoen gehören der Klasse der Phylactolaemata an, einige wenige Vertreter sind den Gymnolaemata zuzuordnen, einer Klasse, die sich fast ausschließlich auf marine Gewässer beschränkt. So zählen etwa die Gattungen *Paludicella* und *Victorella*, die im Süßwasser- (MUNDY 1980) bis Brackwasserbereich (HOC 1963) anzutreffen sind zu den gymnolaematen Formen. „Phylactolaemata“ bedeutet Bedecktmünder und die Namensgebung beruht auf der Tatsache, dass bei dieser Moostierklasse die Mundöffnung durch



Abb. 1: Bryozoen-Arten in Österreich, Teil 1. **a:** *Plumatella fungosa*; **b:** *P. fruticosa*; **c:** *P. casmiana*; **d:** *P. repens*; **e:** *P. emarginata*.

eine Hautfalte verschlossen werden kann. Im Gegensatz dazu fehlt den beiden anderen Moostierklassen diese anatomische Besonderheit: „Gymnolaemata“ lässt sich mit „Nacktmünder“ übersetzen und „Stenolaemata“ mit „Engmünder“. Je nach Autor werden weltweit 29 (LACOURT 1968) bis 60 Arten (WOOD 1989) als zu den Phylactolaemata gehörig klassifiziert. In einer zu diesem Thema aktuellsten Arbeiten führt WOOD (2000) eine Revision eines Großteils des weltweit vorhandenen Museumsmaterials

durch und bestätigt anhand vorliegender Dauerstadienfunde eine Liste von 41 Arten.

Trotz geringer Anzahl an Gattungen und Arten sind die Süßwassermoostiere auf allen Kontinenten und in allen Faunenregionen von den eisbedeckten Seen Grönlands bis in die Gewässer tropischen Breiten zu finden (WESENBERG-LUND 1939). Für die als anpassungsfähige Ubiquisten (WIEBACH 1960) bezeichneten Tiere können folgende Extreme innerhalb ihrer Verbreitungsgebiete



Abb. 2: Bryozoen-Arten in Österreich, Teil 2. **a:** *Cristatella mucedo*; **b:** *Hyalinella punctata*; **c:** *Lophopus crystallinus*; **d:** *Fredericella sultana*; **e:** *Paludicella articulata*.

te genannt werden: die nördliche Grenze für Süßwasserarten wird mit 75° nördlicher Breite in Novaya Zemlya und in Seen nahe Spitzbergen angegeben, die südliche Verbreitung erstreckt sich mit 55° südlicher Breite bis zur Tierra del Fuego (BUSHNELL 1973). Weiters finden sich Süßwasserbryozoa in einer Meereshöhe von 4.151 m im Titicacasee (MARCUS 1946) und sie sind im Luzerner See in einer Gewässertiefe von 170 m belegt (ZSCHOKKE 1906). Dabei gilt es allerdings anzumerken, dass Süßwassermoostiere ihre größte Verbreitung in der gemäßigten Zone besitzen.

Die europäischen Süßwasserbryozoa sind in der Fauna Europea 2004 erfasst (Massard & Geimer dieser Band) und die aktuelle Zahl in der Faunenliste beläuft sich

auf 19 Arten. Für Österreich sind nachweislich zehn rezente Arten dokumentiert (WÖSS 1996, 2002a, 2005; Abb. 1a-e, 2a-e).

Zu Unrecht wird Bryozoen so geringe Aufmerksamkeit zuteil, denn es gibt wenige Vertreter des Tierreiches, die durch Ihre Ästhetik in Form und Bewegung so sehr ihren Betrachter bezaubern können. Als generelle Charakteristik dieser Tiergruppe wird an vorderster Stelle ihre festsitzende und koloniebildende Lebensweise angeführt. Gerade



Abb. 3: *Lophopus crystallinus* – Kolonie sackförmig.

hinsichtlich der sessilen Lebensform sind aber im Süßwasser lebende Ausnahmen anzuführen, die sich entweder im juvenilen Stadium, so die Art *Lophopus crystallinus* (MARCUS 1934; Abb. 3), oder zeitlebens, wie am Beispiel von *Cristatella mucedo* (HYMAN 1959; Abb. 4), ihre Fähigkeit zur Lokomotion bewahren. Auch betreffend des Zusammenschlusses der Einzeltiere zu Tierstöcken ist mit *Monobryozoon* eine im Meer lebende Gattung zu nennen, die solitär auftritt (FRANZÉN 1960). Im Normalfall aber haften Moostiere wie Korallenstöcke fest auf ihrer Unterlage und können sich wie diese in ein schützendes Gehäuse zurückziehen. Das Einzeltier wächst durch Knospung zur Kolonie heran. Unter Wasser fällt dem Tau-

Abb. 4: *Cristatella mucedo* – Kolonie mit Kriechsohle.



cher, der sich über einer solchen Kolonie befindet, die Pracht vieler im Wasserstrom wogender Tentakelkränze in Auge. Allerdings reduziert sich bei einfacher Entnahme eines solchen Tierstockes aus dem Wasser das Lebewesen vorerst auf einen wenig identifizierbaren Klumpen. Ein Vergleich mit Moospolster drängte sich auf und mit dieser scheinbaren äußerlichen Ähnlichkeit bildete sich der Name „Moostiere“ für die gesamte Tiergruppe heraus.

2 Historische Zuordnung und Abgrenzung zu anderen Phyla

Der erste Hinweis auf Moostiere findet sich im Jahre 1558 bei RONDELET in seiner „L'Histoire entière des poissons“, die auch die älteste bekannte Abbildung eines Moostieres beinhaltet, bei der es sich um eine Darstellung eines Vertreters aus der marinen Familie der Reteporiden handeln dürfte (Abbildung im Beitrag d'Hondt dieser Band). Es ist im historischen Zusammenhang diesem Forscher hoch anzurechnen, das er sein als „giroflade de mer“ beschriebenes Lebewesen korrekterweise dem Tierreich zuordnete. Nach Rondelet verkannte eine Reihe von Autoren für einen Zeitraum von fast 150 Jahren die wahre Natur der Moostiere und sie stellten diese Tiergruppe unter der Klassifikation „Zoophyta“ ins Pflanzenreich. So wurde die Tentakelkrone eines ausgestreckten Polypen von *Alcyonaria* als acht Blütenblätter einer Pflanze beschrieben oder der Ausdruck „steinerne Pflanze“ für Moostierarten verwendet, die mit Korallen assoziiert leben und diese krustenförmig überziehen. Auch, als sie schließlich im 18. Jahrhundert als Tiere identifiziert wurden, belegen Bezeichnungen wie „Blumentier“, „Glockenblumentiere“, „bellflower animal“ oder „polyp à panache“ weiterhin die gedanklich enge Bindung zum Pflanzenreich. Die letztgenannten Bezeichnungen beziehen sich auf *Lophopus crystallinus*, der sich als erstes Süßwassermoostier 1744 in Abbildungen von Trembley findet (siehe Beitrag Hill & Okamura, dieser Band). Eine ausführliche Dokumentation der Epoche von Rondelet bis Linnaeus und ihrer Kenntnisse zur Moostierfauna ist von d'Hondt an anderer Stelle in diesem Band zu finden (dieser Band; siehe auch Abb. 5-9).

Die Einordnung der Bryozoa in das hierarchisch und nach zunehmender Komplexität aufgebaute System des Tierreichs ist nach wie vor nicht unumstritten. Auf Grund äußerlicher Ähnlichkeiten, ihrer festsitzenden Lebensweise und ihrer ungeschlechtlichen Vermehrungsformen stellte man sie

vorerst zu oder zumindest in die Nähe viel primitiver gebauten Gruppen wie die der Coelenteraten (Hohltiere) oder der Kymatozoa (Kelchtiere). Gerade zur letztgenannten Gruppe sehen auch heutzutage einige Autoren die Bryozoa nach wie vor in enger Beziehung (NIELSEN 1971, 2000). Schon in

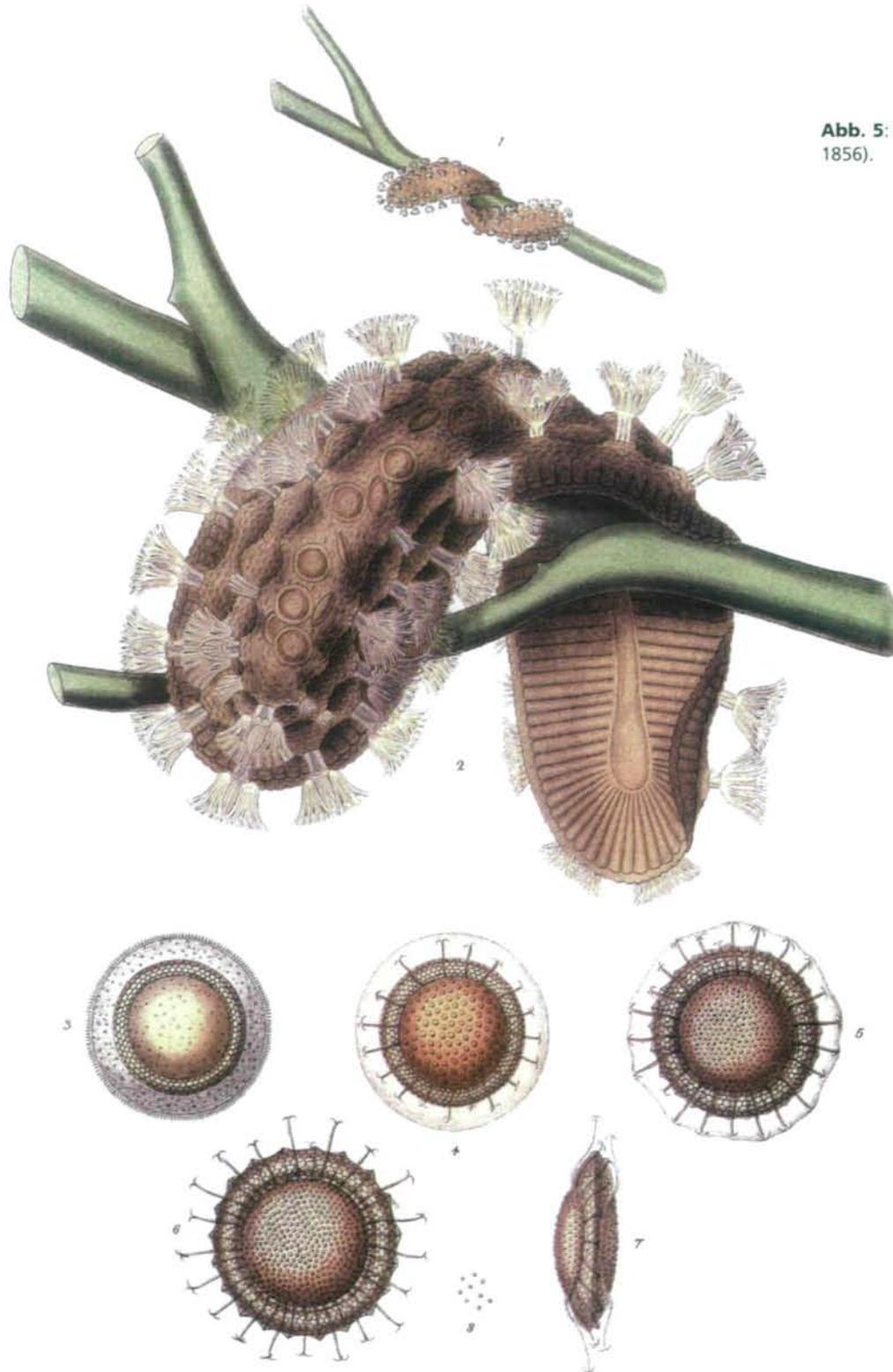


Abb. 5: *Cristatella mucedo* (aus ALLMAN 1856).

Abb. 6: *Plumatella repens* (aus ALLMAN 1856).

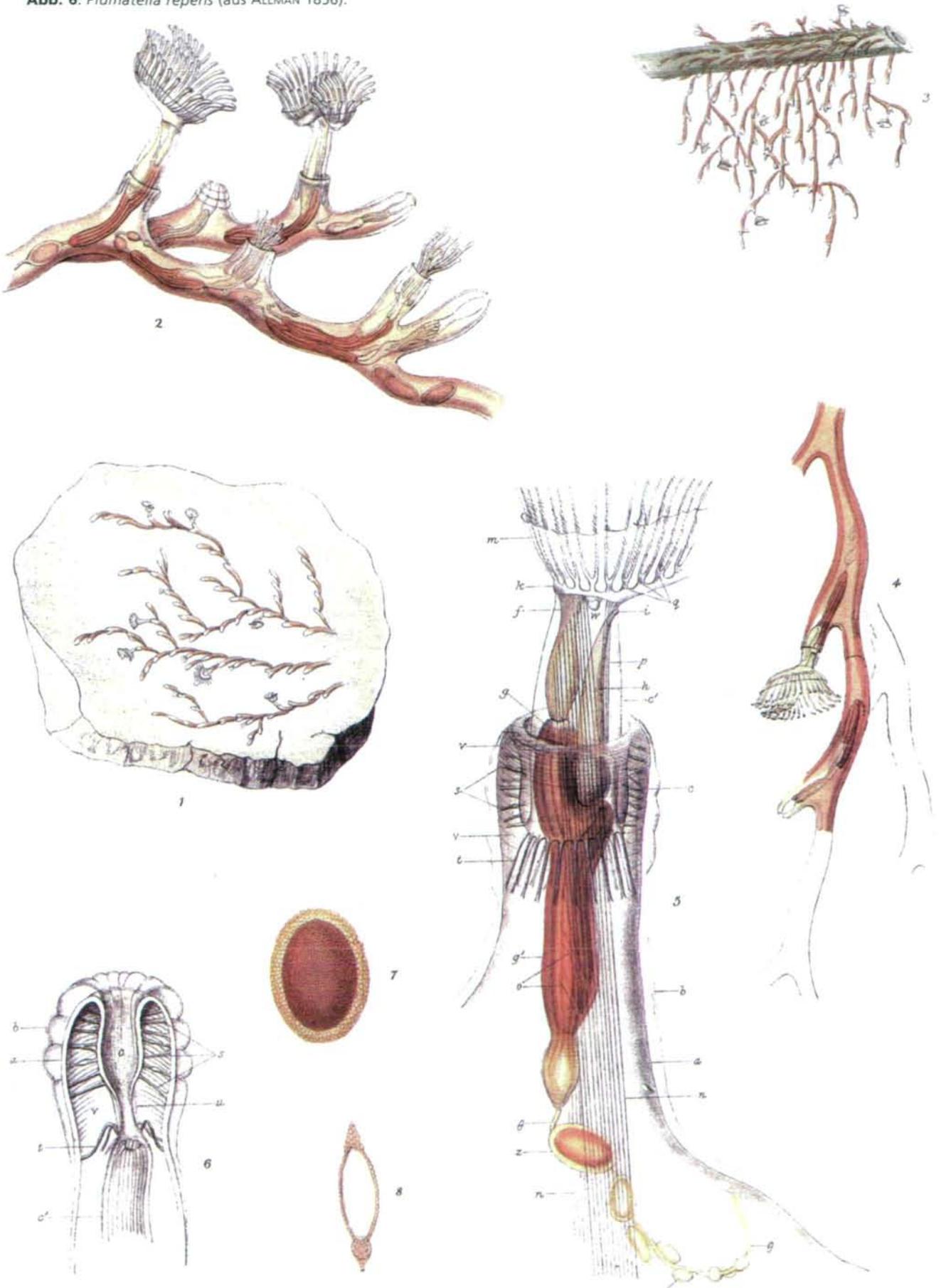
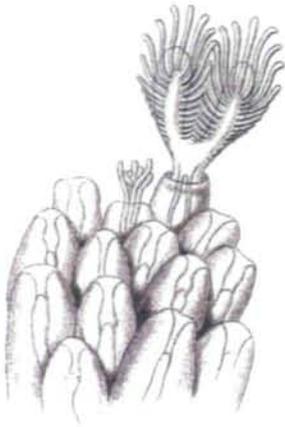


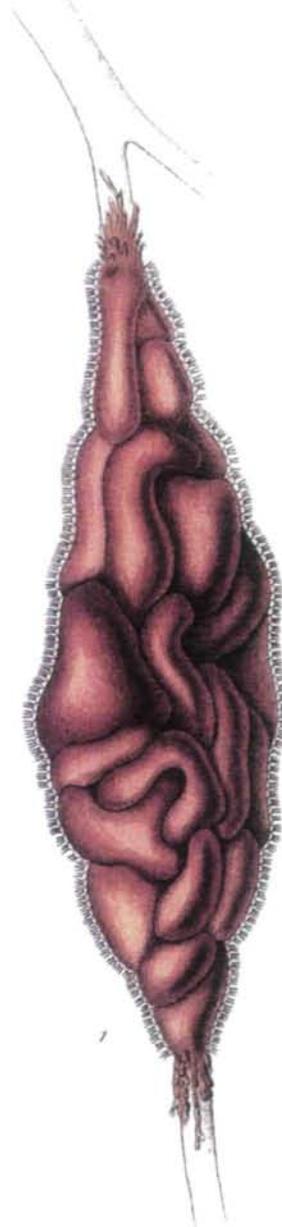
Abb. 7: *Alcyonella fungosa*, die heutzutage als *Plumatella fungosa* bezeichnet wird (aus ALLMAN 1856).



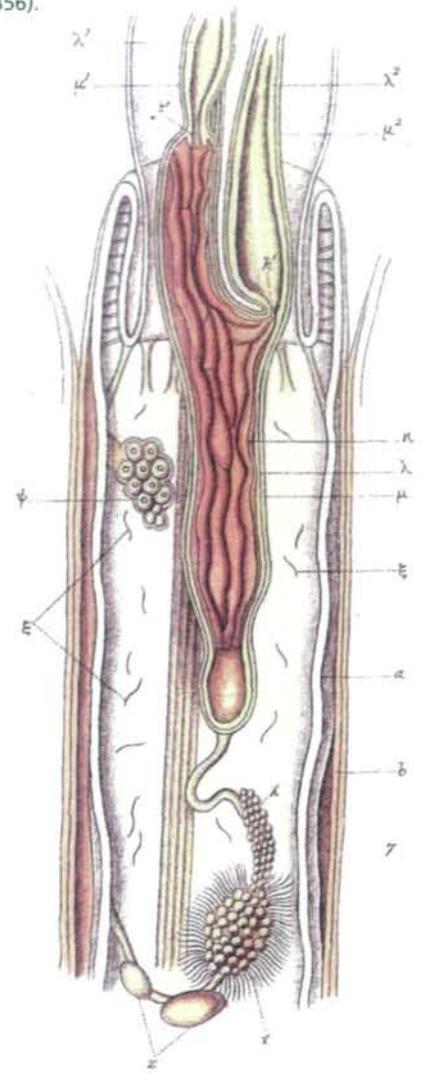
2



3



7



7



5



6

Abb. 8: *Fredericella sultana*
(aus ALLMAN 1856).

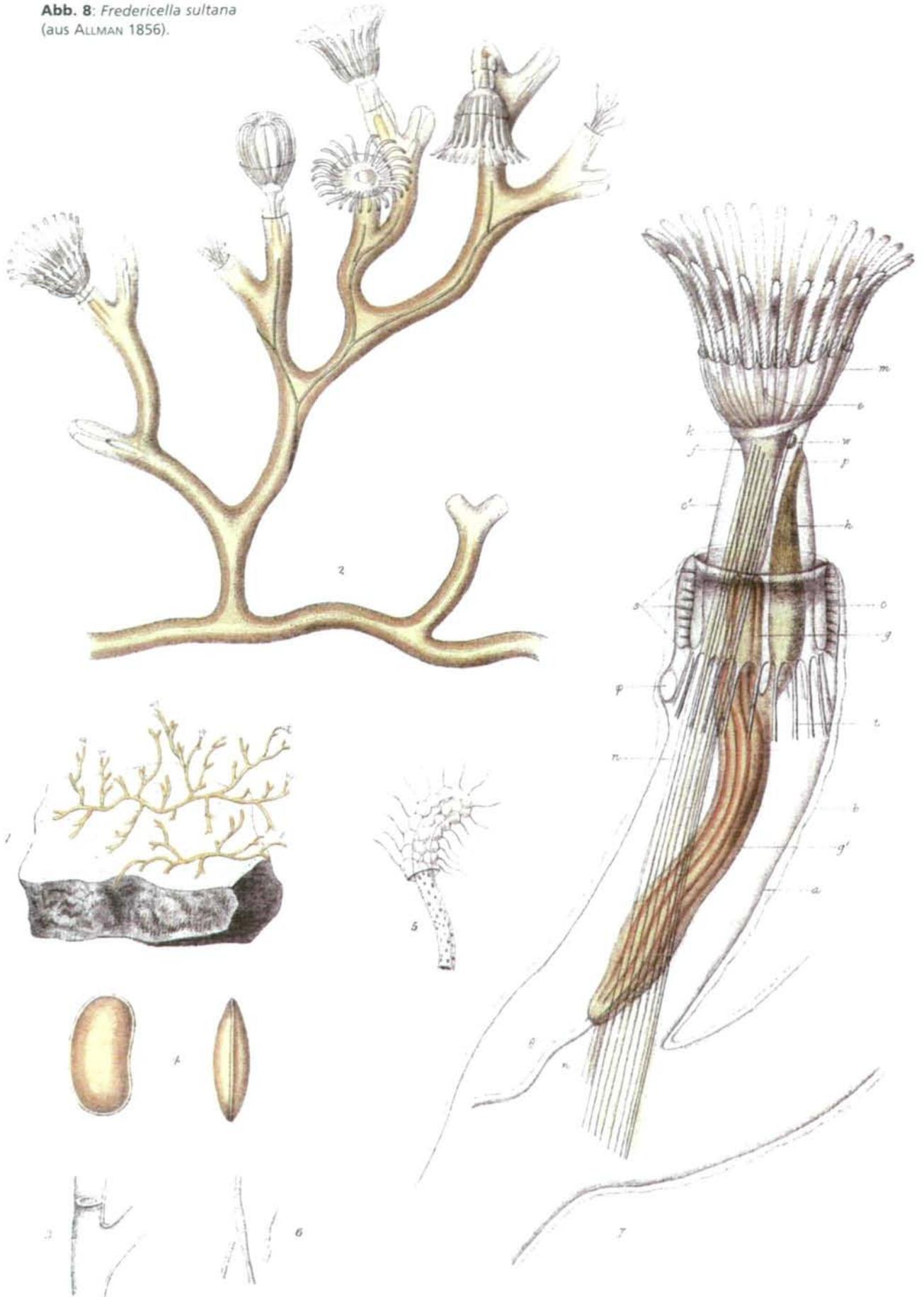


Abb. 9: *Paludicella articulata* (aus ALLMAN 1856).

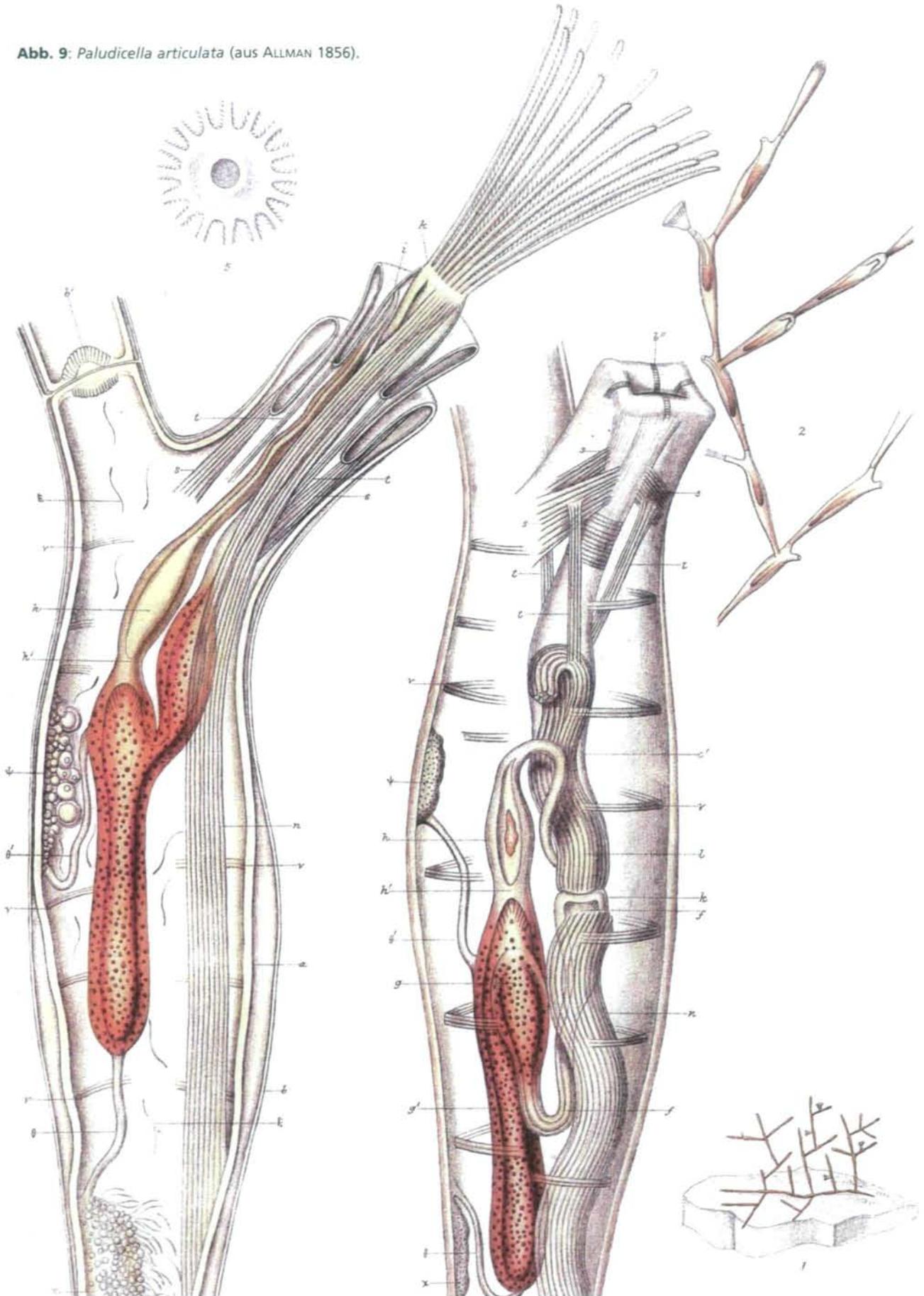




Abb. 10: *Plumatella fungosa* – Zoid.

die Analöffnung außerhalb des Tentakelkranzes zu liegen kommt. Nach wie vor sind Moostiere in naturhistorischen Sammlungen in den unterschiedlichsten Abteilungen untergebracht, etwa auch in jener der „Molluscoidea“. Unter diesem Begriff werden „weichtierähnliche“ Gruppen zusammengefasst, die nicht anderen systematischen Gruppen zuzuordnen sind. KÄSTNER (1980) reiht die Bryozoa als Klasse mit Brachiopoden (Armfüßern) und Phoroniden (Hufeisenwürmern) in den Stamm der Tentaculata. Überwiegend werden allerdings die Bryozoa als eigenes Phylum mit den drei Klassen Phylactolaemata, Gymnolaemata und Stenolaemata geführt (HYMAN 1959; RYLAND 1970). Die langanhaltende Diskussion, ob Moostiere den Protostomieren oder den Deuterostomieren zuzurechnen wären, hat auf der Basis von genetischen Untersuchungen zur Einordnung in die Gruppe der Protostomier geführt (HALANYCH et al. 1995).

den Anfängen der Bryozoologie waren die Bryozoa als Ectoprocta den Kamptozoa, die auch als Entoprocta geführt werden, gegenübergestellt worden. Die Bezeichnungen Ectoprocta bzw. Entoprocta geben die Position von Mund- und Analöffnung zueinander wieder, wobei nur im Falle der Ectoprocta



Abb. 11: *Cristatella mucedo* – Kolonie als gallertige Masse, darüber *Hydra* sp. (Süßwasserpolyp).



Abb. 12: *Plumatella fungosa* – Kolonien auf Ast; Überzug ca. 1m lang mit einem maximalen Durchmesser von 12 cm.



3 Bauplan der Tiere

3.1 Zooid, Zooarium, Cystid, Polypid, Zoöcium

Der Bauplan der Moostiere ist ein Resultat von Anpassungen an eine sesshafte Lebensweise und birgt einige im Tierreich einzigartige anatomische und funktionelle Besonderheiten. Die Einzeltiere (Abb. 10), als Zooide bezeichnet, leben assoziiert in Kolonien, den sogenannten Zooarien.

Die Kolonien sind oft klein und bleiben im Zentimeterbereich und können, wenn sie gelatinösen Charakter haben, an einen Molluskenlaich erinnern (Abb. 11). Allerdings erreichen die Zooarien einiger gallertiger wie auch chitineriger Arten geradezu kolossale Größen mit mehr als 1 kg an Gewicht. Von *Plumatella fungosa*, die Chitinröhren ausbildet, werden kindskopfgroße Kolonien beschrieben und in unseren Donau-Augewässern bilden die Zooarien meterlange Überzüge auf untergetauchten Ästen und Baumstämmen (WÖSS 2000a; Abb. 12). Auch bei einer japanischen *Pectinatella*-Art, die zu den gelatinösen Formen zählt, werden 2 m lange Gallertüberzüge mit einem Querschnitt von 7 cm auf Substraten gefunden. WESENBERG-LUND (1939) berichtet von ganzen „Blumentepichen“ (Abb. 13a-c), die sich über die submerse Ufervegetation ausbreiten. Sie sind aus der Vereinigung von Kolonien entstanden und ihre Dimensionen werden mit „viele Meter lang und einen halben Meter breit“ angegeben. Die einzelnen Zooide erreichen allerdings nur eine Größe von einigen wenigen Millimetern; somit bilden die Süßwasservertreter dennoch etwas größere Einzeltiere aus als ihre marinen Verwandten.



Abb. 13: Tentakelkronen der „Blumentiere“. **a:** *Plumatella fungosa*; **b:** *Cristatella mucedo*; **c:** *Lophopus crystallinus*.

Im Gegensatz zu den marinen Bryozoen, die einen ausgeprägten Polymorphismus der Zooide mit weitgehender morphologischer und funktioneller Verschiedenheit zeigen (Heterozooide, siehe Beitrag von Ryland dieser Band), weisen die auch als Autozooide bezeichneten Einzeltiere limnischer Bryozoenkolonien einen einheitlichen Bauplan auf (Abb. 14). Jedes Zooid besteht aus einer Körperwand, dem Cystid, das eine mit Cöloflüssigkeit gefüllte Körperhöhle umschließt und in der ältesten Literatur gerne als „Haus“ bezeichnet wird, in dem das eigentliche Tier, das Polypid, wohne. Das Polypid setzt sich im Wesentlichen aus Tentakelkranz und Verdauungstrakt zusammen.

Der äußere Teil des Cystids scheidet eine Cuticula ab, die von gelatinöser bis chitineriger Struktur sein kann. Oft sind hier bei älteren Zooiden auch Einlagerungen wie kleine Sedimentteilchen oder Diatomeenschalenreste vorhanden (Abb. 15). Im Gegensatz zu zahlreichen marinen Bryozoen treten in der Körperwand limnischer Moostiere niemals Kalkeinlagerungen auf. Die innere Schicht ist die Epidermis, darunter lie-

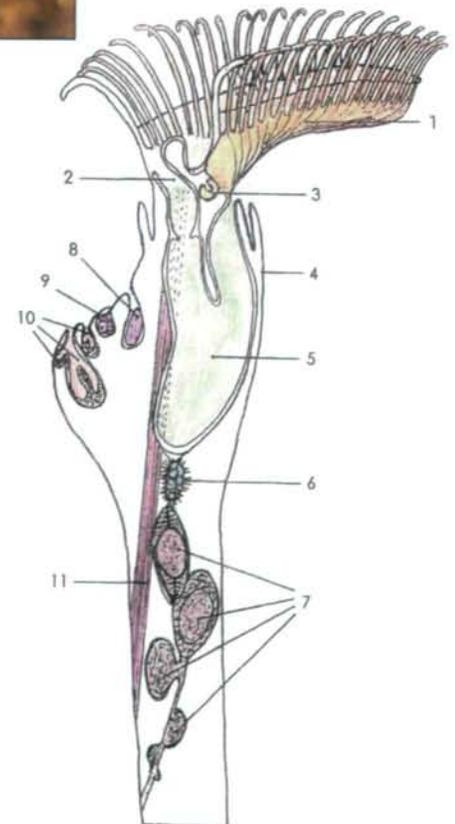


Abb. 14: Bau eines Zooids (Längsschnitt). 1 Tentakelkrone, 2 Mundöffnung, 3 Gehirn, 4 Cystid, 5 Darmtrakt, 6 Hoden, 7 Dauerstadien, 8 Embryo in der Brutkammer, 9 Eierstock, 10 Knospenanlage, 11 Retraktormuskel.



Abb. 15: Cystid von *Plumatella fruticosa*. Chitinröhre mit Inkrustierungen und Cilien (Wimpertieren) als Aufwuchsorganismen; im Inneren des Zooids sind dunkelbraun chitinierten Flottoblasten erkennbar.

gen Muskelschichten, denen insbesondere beim Ausfahren der Polypide eine wichtige Rolle zukommt. Die vom Cystid nach außen hin abgeschiedenen Zellschichten werden als Zoöcium bezeichnet und sie sind jener Teil, der nach Absterben einer Kolonie noch für einige Zeit als leeres Gallert- bzw. Röhrengebilde sichtbar bleibt (Abb. 16a-c). Auch die Einteilung der Koloniefornen in den lophopodiden und in den plumatelliden Typus beruht auf der Beschaffenheit des Moostiergehäuses, so besitzen lophopodide Bryozoen gallertige Zoöcien und plumatellide Moostiere Röhren mit Chitineinlagerungen. Bei *Pectinatella* können die Gallertpolster, die zu 99 % aus Wasser bestehen, wie bereits erwähnt, im Extremfall bis zu einer Stärke von einigen Zentimetern heranwachsen. Zoöcien, die aus Chitin aufgebaut sind, erkennt man an ihrer hell- bis dunkelbraunen Farbe, wobei allerdings sehr junge Kolonien noch durchscheinend sind und fälschlicherweise als Gallertform eingestuft

werden könnten. Die Chitinröhren liegen entweder dem Substrat flach auf, mit den Zooiden eng miteinander verschmolzen (Abb. 17) oder locker hirschgeweihförmig verzweigt (Abb. 18). Ebenso können sich die Röhren in buschförmiger Wuchsform vom Untergrund abheben (Abb. 19) oder durch Fusionierung der aufrecht stehenden Ästchen eine kompakte Masse bilden (Abb. 20). Die Cystide der einzelnen Zooide, vor allem die unteren Teile der Körperwand, vermögen untereinander zu verschmelzen. Insbesondere trifft dies auf gallertigen Formen wie *Cristatella* und *Lophopus* zu, bei denen im Prinzip ein einheitlicher Cölo- raum vorhanden ist, aus dem die Polypide der Einzeltiere herausragen (Abb. 21).

ODA (1954) stellte bei seinen Studien fest, dass das Cystid jener Teil des Zooids mit der geringsten Empfindlichkeit gegenüber der Einwirkung von Röntgenstrahlen ist. Auch unter normalen Bedingungen bleibt das Cystid noch eine gewisse Zeit

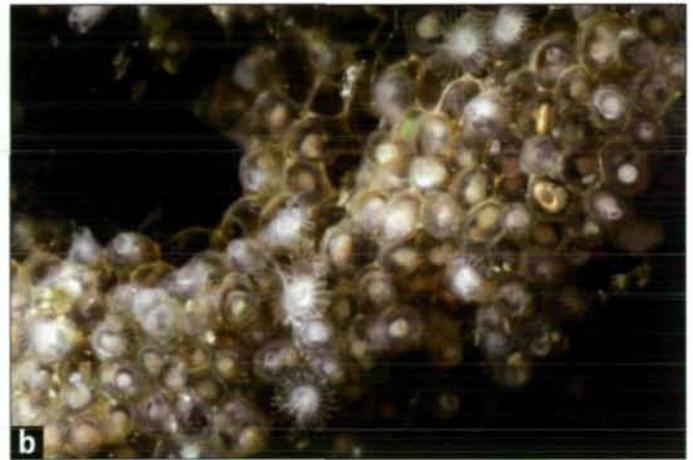
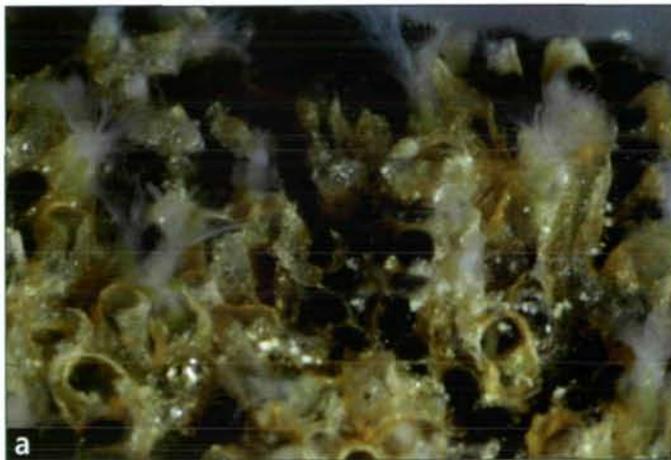


Abb. 16: Zoöcien von *Plumatella emarginata* (a) – frisch geschlüpfte Kolonien, viele nur mehr aus leeren Cystidröhren bestehend; *P. fungosa* (b) – alte, degenerierende Kolonie mit wenigen lebenden Zooiden; *P. fungosa* (c): abgestorbene Kolonie, die Sessoblasten (im Vordergrund) und Zoöcium hinterlässt.



nach der Degeneration der Polypide erhalten und die Möglichkeit, dass an der Cystidwand durch Knospung neue Polypide entstehen, ist gewahrt.

3.2 Lophophor, Tentakel, Epistom

Der Tentakelkranz oder Lophophor ist eines der auffälligsten Elemente eines Moostieres und ist trotz seiner Mächtigkeit von durchsichtig-zartem Aufbau. Es hat, vielfach zusammen mit der Durchsichtigkeit ihres Körpers, den Moostieren zu Recht den Ruf eingebracht, Lebewesen von bemerkenswerter Schönheit und Eleganz zu sein. Der Lophophor umsäumt die Mundöffnung des Polypids und trägt einreihig die mit Wim-



Abb. 17: *Plumatella casmiana* – die Kolonie liegt flach am Substrat, die einzelnen Zooide sind eng miteinander verwoben.



Abb. 18: *Plumatella repens* – die Kolonie liegt locker hirschgeweihförmig verzweigt am Substrat.



Abb. 19: *Plumatella fruticosa* – die Kolonie-äste stehen einzeln und aufrecht am Substrat.



Abb. 20: *Plumatella fungosa* – die Kolonie bildet eine kompakte Masse, die Zooide stehen überwiegend senkrecht und dicht aneinandergereiht auf dem Substrat.

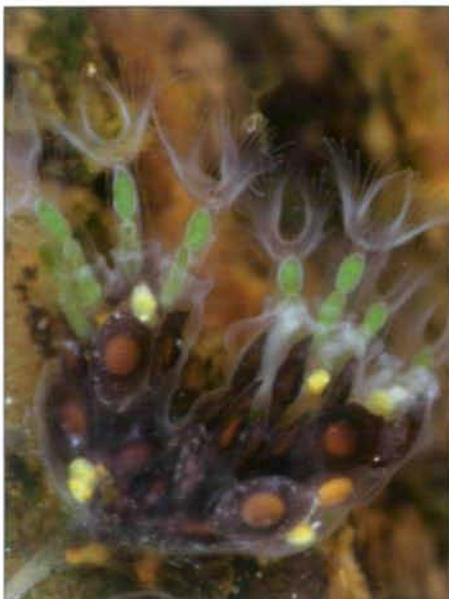


Abb. 21: *Lophopus crystallinus* – die Cystide der einzelnen Zooide sind verschmolzen, es entsteht ein einheitlicher Cöломraum.

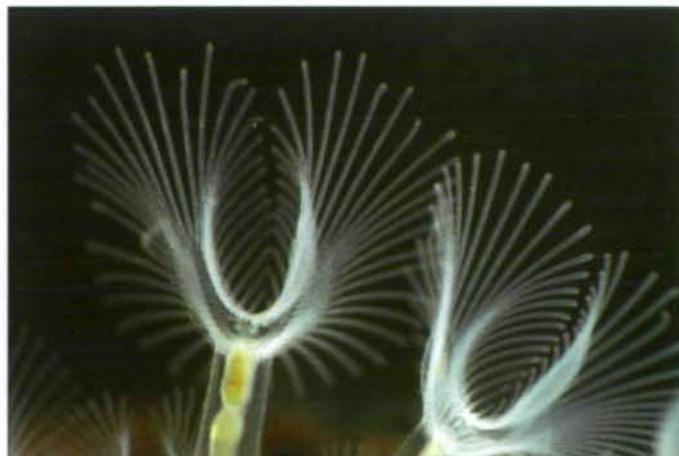


Abb. 22: *Lophopus crystallinus* – der Lophophor hat die für Phylactolaemata typische hufeisenförmige Gestalt.

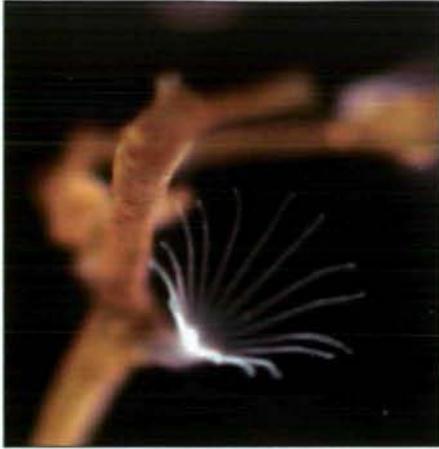


Abb. 23: *Paludicella articulata* – kreisförmiger Lophophor der Gymnolaemata.



Abb. 24: *Fredericella sultana* – die Familie der Fredericellidae bildet innerhalb der Phylactolaemata eine Ausnahme und besitzt kreisförmige Lophophore.

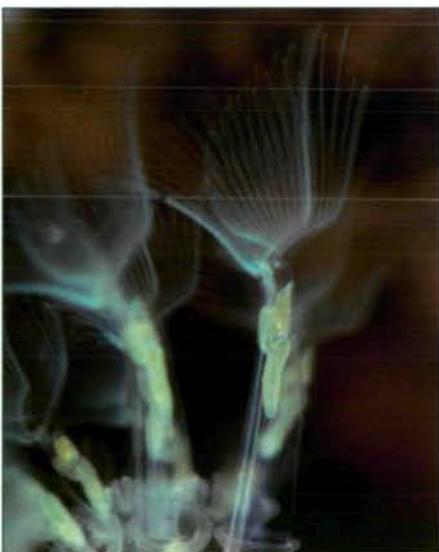


Abb. 25: *Lophopus crystallinus* – U-förmiger Verdauungstrakt, die Anusöffnung außerhalb des Tentakelkranzes liegend.

pern besetzten Fangarme (Abb. 22). Die Anzahl der Tentakel liegt bei den Süßwassermoostieren zwischen 10 und 100 und ist auch bei ausgewachsenen Zooiden höher als bei frisch geschlüpften Jungtieren. Während bei den gymnolaematen Formen wie *Paludicella* sich die Tentakel kreisförmig um die Mundöffnung platzieren (Abb. 23), sind bei allen Phylactolaematen mit Ausnahme der Familie Fredericellidae die Tentakel in Form eines Hufeisens angeordnet, wobei die geschlossene Seite des Hufeisens nach ventral gerichtet ist. Die hufeisenförmigen Tentakelkranze der Phylactolaemata tragen eine höhere Anzahl an Fangarmen als die kreisförmigen Lophophore der Gymnolaemata. Auch der glockenförmige Tentakelkranz von *Fredericella*, der eine Ausnahme unter den Phylactolaemata darstellt, hat nur geringe Anzahl von 15-23 Fangarmen (Abb. 24).

Mit Hilfe besonderer Muskeln kann die prachtvolle Tentakelkrone in verschiedene Richtungen gebogen werden und gleichzeitig eine rotierende Bewegung vollziehen. Stört man ein Individuum, wird der Lophophor blitzartig eingezogen. Das Zurückziehen geschieht mit Hilfe zweier sehr kräftiger Retraktormuskeln, die mit einem Ende unten an der Tentakelkrone und mit dem anderen tief unten an der Cystidwand befestigt sind. Das Ausfahren des Lophophors nimmt etwas längere Zeit in Anspruch. Dabei wird die in der Körperwand befindliche Ringmuskulatur kontrahiert, wodurch sich der Druck in der Leibeshöhle steigert und der Tentakelkranz hinausgepresst wird.

Die Tentakel sind hohl und mit Körperflüssigkeit gefüllt, im Querschnitt dreieckig und mit drei Wimperreihen besetzt. Durch die ständige Bewegung der Tentakelwimpern wird nicht nur Nahrung, sondern auch Atemwasser herbeigestrudelt, das seinen Sauerstoff an die in den Tentakeln zirkulierende Cöloflüssigkeit abgibt und vermutlich auch an alle anderen Stellen der Körperwand, die einen Gasaustausch zulassen. Zudem stellt die Tentakelkrone „in ihrer Gesamtheit eine Reizaufnahmestelle dar, welche in ihrer Gesamtleistung der eines Sinnesorganes verglichen werden kann“ (CORI 1941). Vor allem sind Chemo- und Mechanorezeptoren vorstellbar, manche Autoren nehmen auch photorezeptorische

Sinneszellen an (WIEBACH 1960) sowie Wärmerezeptoren (CORI 1941).

Besondere Aufmerksamkeit verdient ein kleines Organ, das an der dorsalen Seite des Wimpernkranzes ausgebildet ist, das Epistom. Diese Hautfalte ist dreieckig und, wie wir es von den Tentakeln kennen, hohl und mit Körperflüssigkeit gefüllt. Das Epistom stellt eine Besonderheit dar, ist auf die Klasse der Phylactolaemata beschränkt und ausschlaggebend für die Namensgebung dieser Tiergruppe. Das Ausmaß seiner Funktionen ist bisher noch nicht vollständig geklärt. Es ist bei allen Arten mit Wimpern besetzt, die offenbar die Wirkung der im Pharynx vorhandenen Bewimperung beim Einstrudeln der Nahrung unterstützen. An der Schluckbewegung ist es jedenfalls nicht beteiligt (WIEBACH 1960). Da es über die Mundöffnung klappen kann, dürfte auch eine seiner Aufgaben sein, ungeeignete Teilchen von der Nahrungsaufnahme fern zu halten.

3.3 Verdauungssystem, Nahrungsaufnahme

Der U-förmige Verdauungstrakt besteht aus den einzelnen Abschnitten Pharynx, Ösophagus, Magen, Enddarm und Anus, wobei beim Magen Cardia, Caecum und Pylorus zu unterscheiden sind (Abb. 25). Der Magen steht an mehreren Stellen mit dem Cystid in Verbindung, unter anderem durch den Funiculus, einen dünnen Gewebstrang, der sich von der Spitze des Caecums zum unteren Teil der Leibeshöhle hinzieht.

Moostiere sind aktive Filtrierer, kleine Partikel werden durch die Wimperreihen, die laufend einen Wasserstrom erzeugen, in einer Nahrungsrinne zur zentral im Tentakelkranz befindlichen Mundöffnung transportiert. Ein Großteil der Nahrung besteht aus pflanzlichen und tierischen Kleinstlebewesen, Bakterien und organischen Schwebstoffen. Im Prinzip werden Partikel verschiedenster Art verschluckt, wenn sie in der Größenordnung der Mundöffnung entsprechen. Es handelt sich dabei durchwegs um Lebewesen mit geringer Eigenbeweglichkeit; aktive Schwimmer oder Ruderer wie Naupliuslarven oder größere Ciliaten können sich dem Sog des Aspirationsstroms entziehen (WIEBACH 1960). Bei den durchsichtigen Arten

sowie bei Jungtieren ist der Fütterungszustand durch die Färbung und Verformung des Darmes leicht zu erkennen. Die Farbe richtet sich jeweils nach der aufgenommenen Nahrung und variiert zwischen Grün, Braun bis zu leuchtenden Rottönen. Der Verdauungsvorgang einer bestimmten Nahrungsmenge nimmt zwei bis drei Stunden in Anspruch (WESENBERG-LUND 1939). Moostiere sind sehr gefräßig und ein häufiges Problem bei der Haltung in Aquarien besteht in einer mangelnden Nahrungsversorgung. WIEBACH (1960) beschreibt, wird Futter ein und derselben Art in solchen Mengen aufgenommen, dass dadurch nicht nur die Farbe des Verdauungskanal, sondern bei Gallertformen der gesamten Kolonie bestimmt wird. Das soll jedoch nicht aussagen, dass die Nahrungsaufnahme gänzlich wahllos vonstatten geht. Für jedes einzelne Tier besteht die Möglichkeit, den Wasserstrom mit unpassend eingestufteten Nahrungspartikeln von der Mundöffnung wegzuleiten. In diesem Fall krümmen sich die Tentakel auffällig nach außen; dieses Verhalten hat mit der Bezeichnung „Ekelstellung“ Eingang in die Literatur gefunden (MARCUS 1926). Dies lässt sich auch bei Laborversuchen demonstrieren, bei denen man dem Wasser vorsichtig Chemikalien zusetzt, etwa um die Tiere zu betäuben. Bevor die Lähmung der Tentakel eintritt, versuchen die Zooide vielfach noch mit Hilfe ihres koordinierten Wimperschlags die Aufnahme des für sie vergifteten Wassers zu verhindern. Ausschlaggebend für diese Leistung dürften in den Tentakelspitzen befindliche Chemorezeptoren sein.

3.4 Nervensystem und Sinnesorgane

Moostiere haben ein primitives Nervensystem. Ein zentrales Ganglion befindet sich im Cölobereich unterhalb der Basis des Epistoms. Von diesem ziehen eine Reihe von Nervensträngen weg, am auffälligsten sind jene, die in die beiden Lophophorarme gehen und weitere, dünnere Verzweigungen in Richtung der Tentakel entlassen. Die nervöse Reizleitung kann leicht demonstriert werden, indem man vorsichtig mit einer Nadel die Tentakel berührt und damit eine unmittelbare Retraktion des Polypids auslöst. Simultan dazu ziehen sich auch die Lophophore benachbarter Zooide zurück, ein Beweis für die Kommunikation der Ner-

vensysteme der Zooide untereinander. Wie bereits erwähnt, finden sich am Lophophor zahlreiche Sinneszellen und Sinneshaare. Augen sind nicht vorhanden, aber Bryozoen sind gegen Licht und Schatten sehr empfindlich. Die Larven setzen sich fast nur an dunklen Stellen fest und das Polypid reagiert auf intensives Sonnenlicht (WESENBERG-LUND 1939).

3.5 Blutgefäß- und Exkretionssystem

Eine eigentliche Blutflüssigkeit und auch Blutgefäße fehlen den Bryozoen. Die Funktion eines Blutgefäßsystems, Atmung und Abtransport von Abbauprodukten wird von der Cöloflüssigkeit übernommen. Zwischen den einzelnen Zooiden bilden sich zwar Zwischenwände aus, diese Septen trennen die einzelnen Tiere aber nur unvollständig und können beim lophopodiden Kolonietypus auch gänzlich wegfallen. Dies ermöglicht in den Leibeshöhlen den Austausch an Körperflüssigkeit auch zwischen benachbarten Zooiden. Die Frage, ob ein eigenes Exkretionsorgan vorhanden ist, gilt als nicht restlos geklärt, einzelne Autoren billigen dem sogenannten „Gabelkanal“ eine Ausscheidungsfunktion zu (HYMAN 1959).

3.6 Geschlechtsorgane, Befruchtung, „Larven“

Die Bryozoen sind Hermaphroditen (Abb. 26a-d). Die Spermien werden bei den phylactolaemen Röhren- und Gallertformen im Hoden gebildet, der sich am Funiculus unmittelbar unterhalb des Caecums befindet (Abb. 26b, c). Die Gallertform *Cristatella* bildet dabei eine Ausnahme, bei ihr entstehen die Spermien an den vertikalen, rudimentären Septensträngen. Bei den gymnolaematen Formen liegt die Bildungsstelle der männlichen Geschlechtsprodukte meist an der Cystidwand.

Die Eier entstehen im Ovar im Bereich der Knospungszone des Cystids (Abb. 26d), bei den Phylactolaemata an der Ventralseite, bei den Gymnolaematen hingegen dorsal. Das Ovar kann bis zu zehn Eier beinhalten, die als traubenartige Büschel in die Leibeshöhle ragen. Bei den Phylactolaematen ist die Zahl der Eier meist etwas höher, dafür sind diese aber von geringerer Größe als jene der Gymnolaematen.

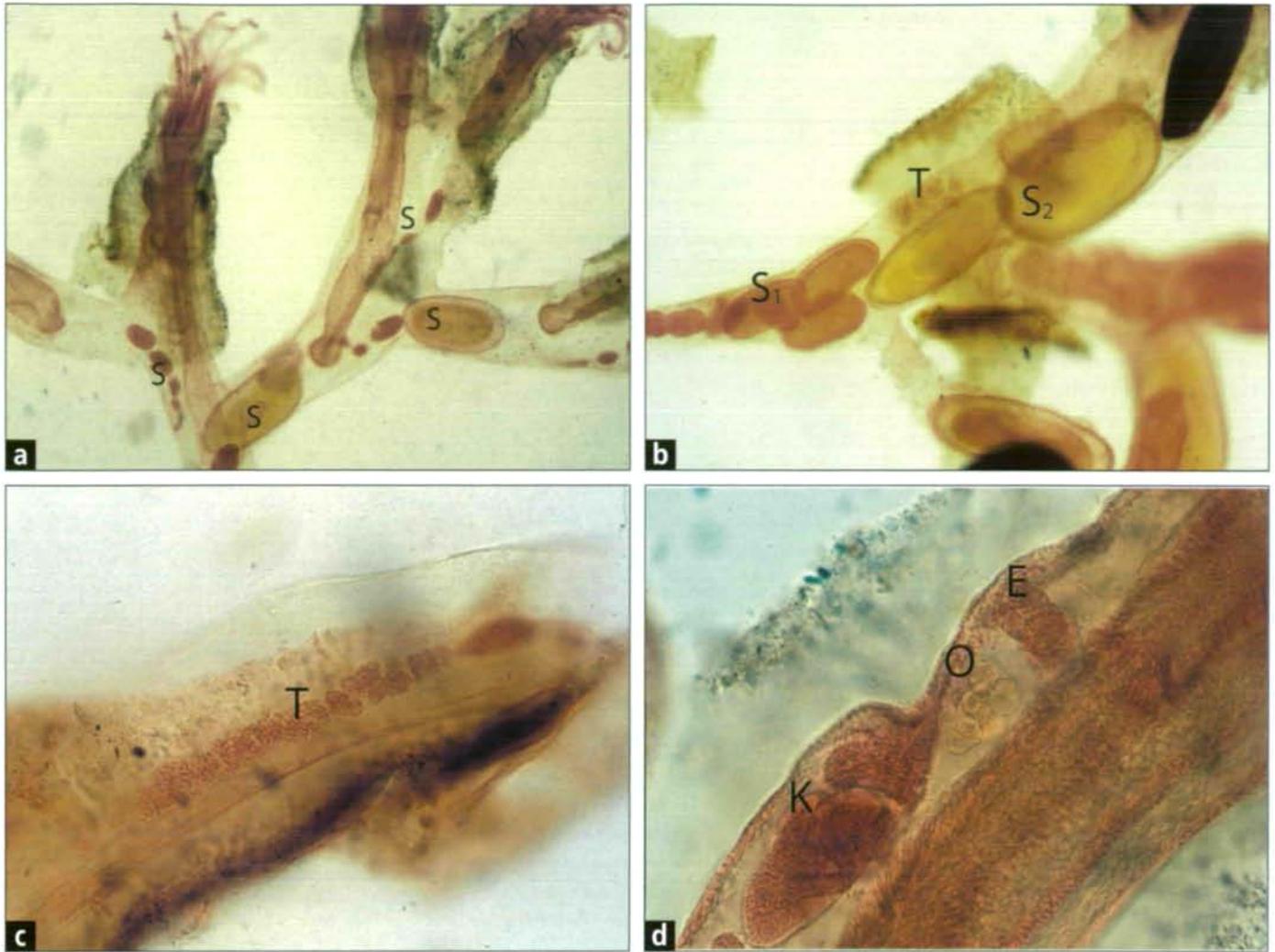


Abb. 26: Ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Reproduktionsapparat der Phylactolaemata am Beispiel von *Plumatella casmiana*. **a:** Statoblasten in Bildung (S) und Knospungszone (K); **b:** Statoblastenentwicklung: Anfangsstadien (S₁) bis ausgereifte Formen mit sklerotisierte Schale (S₂); Testis (T) am Funiculus unterhalb des Caecums; **c:** Testis (T) im fortgeschritteneren Stadium entlang des Funiculus, **d:** Embryosack (E), Ovar (O) und Knospenanlage (K) mit größerer Hauptknospe und kleinerer, dem Ovar zugewandten Adventivknospe.

Testis und Ovar reifen gleichzeitig heran, in unseren Breiten sind sie etwa bei *Plumatella* in der Mehrzahl der Kolonien im Frühjahr und Sommer in den Zooiden vorhanden (WÖSS 2002b). Über die Befruchtung lässt sich noch immer wenig berichten. Viele Autoren vermuten, dass sie innerhalb der Leibeshöhle stattfindet, durch Spermien desselben Zooids oder desselben Zooariums. Ein Austausch genetischen Materials wäre bei dieser Variante nur durch die Fusionierung benachbarter Kolonien der gleichen Art, der wenigstens partiellen Ausbildung eines gemeinsamen Cölomraumes und den Transport der Spermien in der Cölomflüssigkeit denkbar. Da aber bereits bei marinen Gymnolaematen Eier im Zweizellstadium außerhalb der Kolonie schwimmend gefunden worden sind, ließe sich ebenso im Falle der Süßwasserbryozoen eine im Wasser erfolgende Befruchtung vermuten (WESENBURG-LUND 1939). Obwohl gerade WIEBACH (1960) kein Anhänger dieser Hypothese ist,

würde seine Beschreibung eines Tentakelspitzenkanals, einer Öffnung, die sich am Ende der Tentakel befindet und durch die eine Verbindung zwischen Cölomraum und umgebenden Wasser hergestellt wird, die Möglichkeit einer äußeren Befruchtung untermauern.

Das befruchtete Ei wird von einer dem Ovar benachbarten Brutkammer, dem Embryosack oder Oöcium, aufgenommen (Abb. 26d). Der Embryosack entsteht unmittelbar oberhalb des Ovars als einfache Einstülpung der Cystidwand. Die Klärung der Frage, wie das befruchtete Ei letztendlich in den Embryosack gelangt, ist ebenfalls noch ausständig. In diesem Zusammenhang sei auf den Beitrag von d'Hondt in diesem Band hingewiesen, der den gegenwärtigen Wissensstand zur Embryonalentwicklung der Phylactolaemata zusammenfasst (dieser Band). Im Embryosack reift jeweils nur ein Ei heran. Das Mutterpolypid degeneriert während



Abb. 27: Zooid von *Plumatella fungosa* mit „Larve“ im Cystid, das dazugehörige Mutterpolypid ist degeneriert; die beiden Polypidanlagen der Primärkolonie sind in der tonnenförmigen „Larve“ bereits erkennbar. Oberhalb des Zooids befindet sich ein Flottoblast, der von einem Zooid mit intaktem Polypid (rechter Bildbereich) abgegeben wurde.

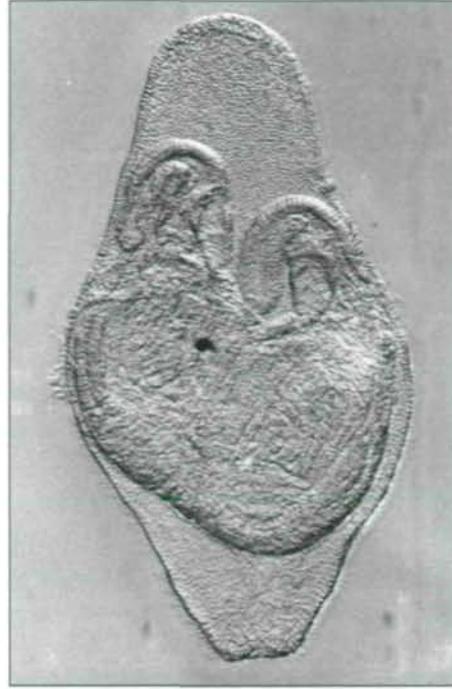


Abb. 28: „Larve“ von *Plumatella fungosa*: aus zwei Polypiden bestehende Primärkolonie. Interferenzkontrast nach Nomarski (Foto: M. Walzl).

der Embryonalentwicklung, die ca. vier Wochen dauert (WESENBERG-LUND 1939; Abb. 27). Beim fertig ausgereiften Embryo handelt sich bei den Phylactolaematen um eine Primärkolonie, die aus einem bis vier Einzeltieren besteht (Abb. 28). Sie wird in der Literatur durchwegs als „Larve“ bezeichnet, obwohl sie als freischwimmende Kolonie aufzufassen ist, die nur im Cystid Larvencharakter aufweist (MARCUS 1925). Unmittelbar vor dem Verlassen des mütterlichen Zoariums nimmt sie den gesamten Cölomraum für sich in Anspruch. MARCUS (1926) hat den Ausstoß der Primärkolonie als regelrechte Geburt abgehandelt, wobei im Gegensatz zu dem in Folge noch zu besprechenden Flottoblastenausstoß die „Larve“ die mütterliche Kolonie nicht durch eine präformierte Bildungsstelle verlässt.

Hat man sehr große Bryozoenzoarien vor sich, sind die frisch geschlüpften Larven als weißliche Wolken um die Kolonie zu sehen. Diese Erscheinung dauert nicht länger als ein paar Stunden, zudem werden die Larven häufig nachts entlassen. Die Primärkolonien haben bei den Phylactolaematen eine beachtliche Größe von 1 bis 2 mm. Sie sind mit einem bewimperten Mantel umgeben mit dessen Hilfe sie um ihre eigene Achse rotieren, dabei bewegen sie sich aber nur sehr langsam vorwärts. Da sie während des Umherschwimmens keine Nahrung aufneh-

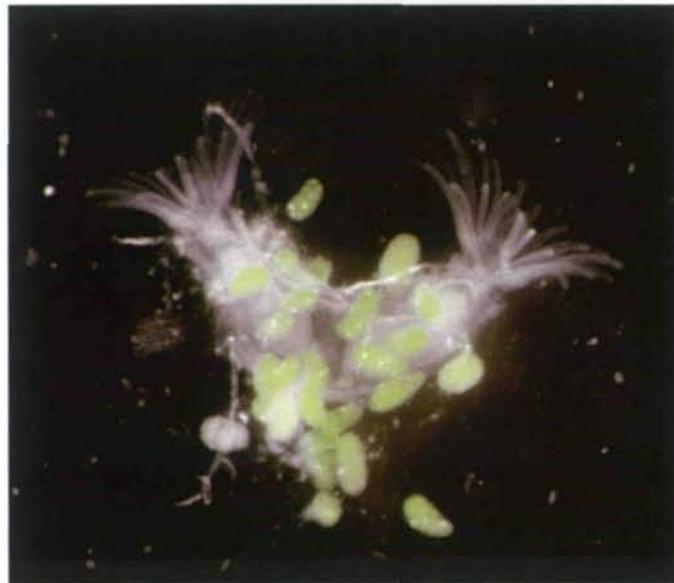


Abb. 29: Primärkolonie von *Plumatella fungosa* – Aufnahme 24 h nach Festsetzung der Larve in einer Petrischale, die Primärkolonie besteht aus zwei Polypiden (Foto: M. Mizzaro).

men, sind sie auf den gespeicherten Energievorrat beschränkt. Die Dauer ihres pelagischen Daseins ist kurz, bisweilen sogar nur einige Minuten und dabei entfernen sie sich kaum weiter als ein paar Dezimeter von ihrer Mutterkolonie, einen Vorgang, den man als Philopatrie bezeichnet (JACKSON 1986, JACKSON & COATES 1986). Im Gegensatz zu den noch zu erwähnenden Statoblasten ist ihre Keimspanne somit sehr beschränkt. Nach der Festheftung mit dem beim Schwimmen vorne befindlichen Pol verkürzt sich das Cystid und treibt durch Kontraktion die Tochterpolypide heraus, die sofort funktionstüchtig sind und auch bereits Knospen-



Abb. 30: Kolonieentwicklung aus einer Larve bei *Plumatella fungosa*; Alter der Kolonie ca. zwei Wochen.



Abb. 31: Polypid und Hauptknospe bei *Plumatella casmiana*.

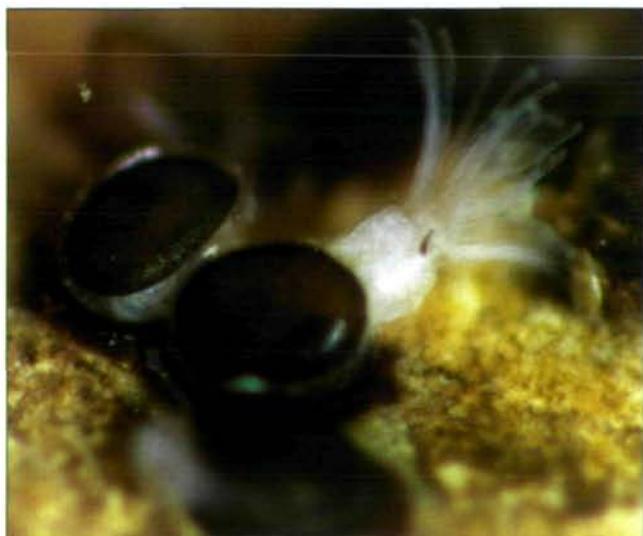


Abb. 32: Sessoblastenkeimung bei *Plumatella fungosa*; aus Statoblasten schlüpfen stets nur einzelne Zooid.

anlagen besitzen (Abb. 29). Die Primärkolonie beginnt sich unverzüglich nach dem Festsetzen am Substrat durch Knospung zu vergrößern. Wenn sie, wie etwa im Falle von *Plumatella*, auf einer Larve mit zwei Polypiden zurückzuführen ist, erfolgt das Wachstum der Kolonie symmetrisch in entgegengesetzter Richtung (Abb. 30).

Im Gegensatz zu den Phylactolaematen besitzen die Gymnolaematen des Süßwassers wie ihre marinen Verwandten echte Larven mit larvalen Organen. Das pelagische Dasein kann bei ihnen länger dauern und die Bildung des Polypids setzt bei ihnen erst nach der Festheftung ein (WIEBACH 1960).

3.7 Knospen und Dauerkeime

Während das Wachstum eines einzelnen Zooid auf Grenzen stößt, kann die Kolonie als Gesamtheit durch Vermehrung der Zooiden mittels Knospung in Größe zunehmen. Die Knospungszone befindet sich am Zooid an der ventralen Cystidwand unterhalb des weiblichen Geschlechtsapparats (Abb. 26d). Die Knospung beginnt bereits unmittelbar nach der Verankerung einer Primärkolonie am Substrat, beziehungsweise, nachdem ein Zooid aus seinem Dauerstadium geschlüpft ist. In einem vitalen Zooid ist sie ein ständiger, bis zum Zeitpunkt der Degeneration des Zoöciums stattfindender Prozess. Sie folgt bestimmten Gesetzmäßigkeiten, die bei den einzelnen Familien, Gattungen und Arten unterschiedlich sind und deren Darstellung bereits in der älteren Literatur breiten Raum eingenommen hat (JULLIEN 1885; BRAEM 1890; KRAEPLIN 1892; MARCUS 1925; CORI 1941). Letztendlich sind diese Gesetze ausschlaggebend für Verzweigung und Wuchsform einer Kolonie. So sitzen die jüngsten Individuen bei röhrig verästelten Moostieren an den Zweigspitzen (Abb. 31), bei flach ausgebreiteten Kolonien am Rand des Zooariums.

Neben diesen Knospen, die sich unmittelbar zu lebensfähigen Zooiden entwickeln können, werden von den im Süßwasser lebenden Moostierarten auch noch Dauerknospen ausgebildet, die sogenannten Statoblasten im Falle der Phylactolaemata und die Hibernakeln bei den Gymnolaemata. Sie dienen der Vermehrung und Verbreitung der Kolonien sowie als Dauerstadium

zum Überbrücken ungünstiger äußerer Lebensbedingungen. Süßwasserhabitate zeichnen sich gerade in den gemäßigten Zonen durch stark schwankende Umweltverhältnisse aus. Die Organismen sind jahreszeitlichen Veränderungen abiotischer Parameter wie der Wassertemperatur und Sauerstoffversorgung sowie einer Änderung biotischer Faktoren wie der Nahrungsversorgung ausgesetzt (WÖSS 2002a). Außer in Flüssen und Bächen ist es für die Individuen äußerst schwierig, sich unvorteilhaften Außenbedingungen durch Ortswechsel zu entziehen (WOOD 1983).

Statoblasten sind asexuell produzierte innere Knospen, die nicht in der Knospungszone, sondern unterhalb des Hodens am Funiculus entstehen und das Keimmateriale mit einer harten sklerotisierten Schale umgeben (MUKAI 1982, Abb. 26a, b). Die dicke Chitinmembran, die im reifen Zustand dunkelbraun gefärbt ist, bietet etwa Schutz bei Frost oder bei Austrocknung des Gewässers. Die Bildung der Statoblasten beginnt mit einer Einwanderung von mesodermalen Körperwandzellen unmittelbar an der Ansatzstelle des Funiculus an der Cystidwand. Dieses Gewebe bildet den gesamten inneren Teil der Knospe, aus dem sich später vorzugsweise das Polypid entwickelt, während weitere einwandernde Ektodermzellen die zukünftige Außenwand des Cystids dar-



Abb. 33: Kolonieentwicklung aus einem Sessoblasten bei *Plumatella fungosa*; Alter der Kolonie ca. zwei Wochen.

stellen. An den beiden Schalenhälften ausgereifter Statoblasten lassen sich jeweils die Kapsel als zentraler Abschnitt erkennen, der die Keimmasse beinhaltet und ein peripherer Saum, der bei sehr vielen Formen große, luftgefüllte Zellen besitzt. Bei der Keimung öffnet sich das Dauerstadium an einer äquatorial verlaufenden Nahtlinie und dorsale und ventrale Schalenhälften trennen sich. Es schlüpft stets ein einzelnes Zooid (Abb. 32), das unverzüglich Knospen entwickelt. Die geöffneten beziehungsweise am Substrat anheftenden Schalenhälften bleiben auch in den ersten Wochen zumeist sichtbar (Abb.

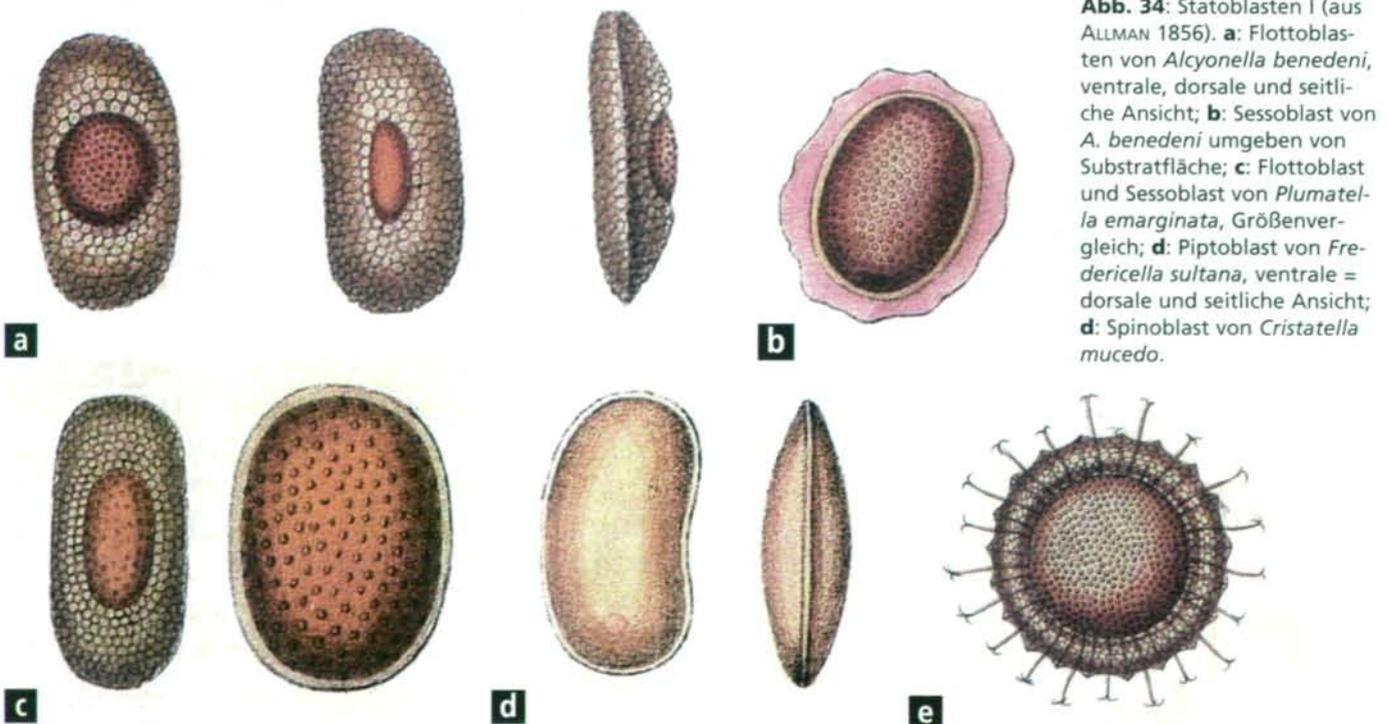


Abb. 34: Statoblasten I (aus ALLMAN 1856). **a:** Flottoblasten von *Alcyonella benedeni*, ventrale, dorsale und seitliche Ansicht; **b:** Sessoblast von *A. benedeni* umgeben von Substratfläche; **c:** Flottoblast und Sessoblast von *Plumatella emarginata*, Größenvergleich; **d:** Piptoblast von *Fredericella sultana*, ventrale = dorsale und seitliche Ansicht; **e:** Spinoblast von *Cristatella mucedo*.

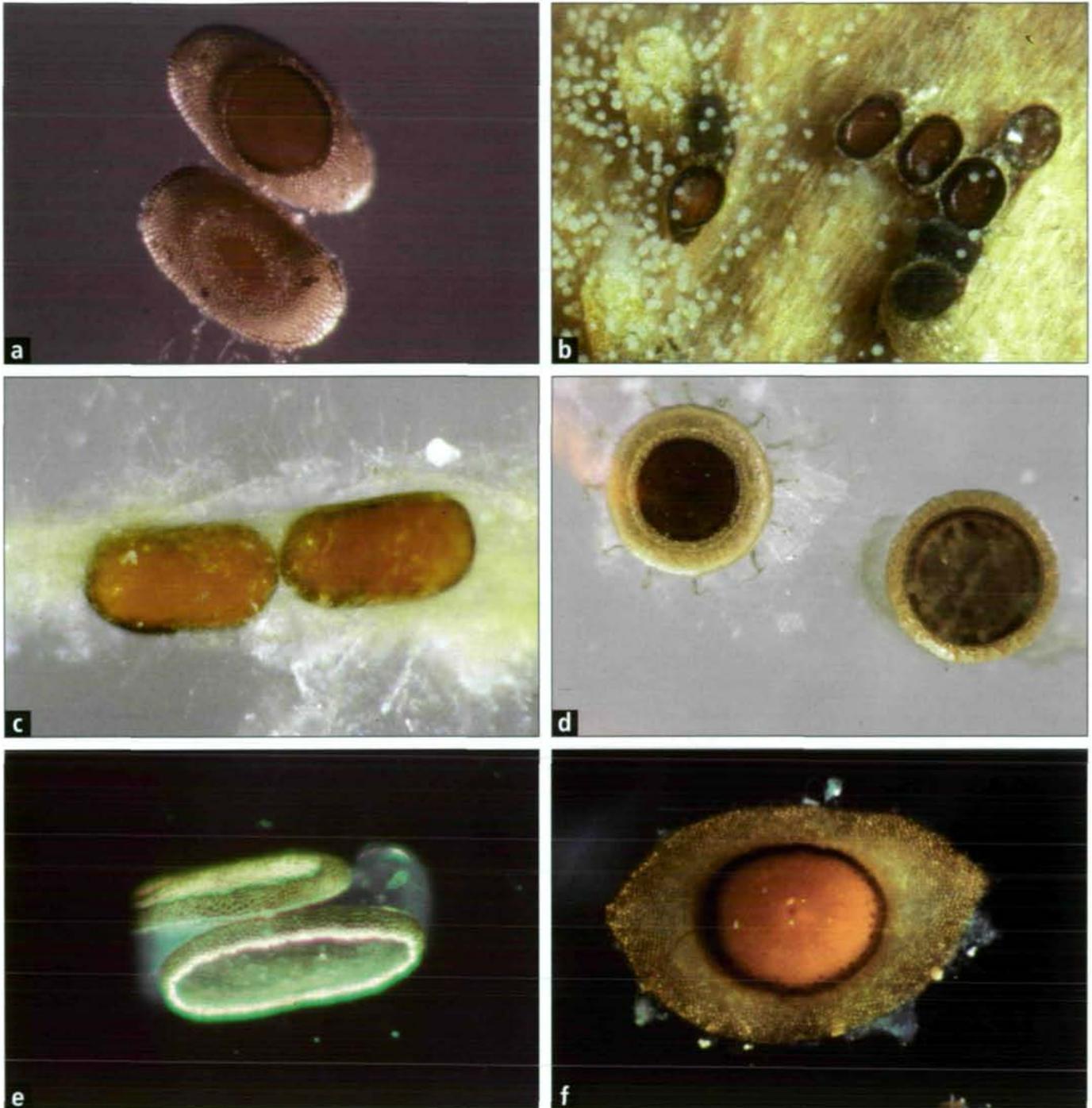


Abb. 35: Statoblasten II. **a:** Flottoblasten von *Plumatella emarginata*, ventrale (oben) und dorsale Seite; **b:** Sessoblasten von *P. fungosa*; **c:** Ptioblasten von *Fredericella sultana*; **d:** Spinoblasten von *Cristatella mucedo*, dorsale (links) und ventrale Ansicht; **e:** Leptoblast von *Plumatella casmiana*, keimend; **f:** Flottoblast von *Lophopus crystallinus*. Maximale Größe der Flottoblasten: 1 mm (Spinoblasten), von Sessoblasten: 800 µm, von Ptioblasten: 450 µm.

33), bevor sie abfallen oder von neu gebildeten Zooiden überwachsen werden.

Die Statoblasten lassen sich in drei Gruppen unterteilen (RYLAND 1970): Flottoblasten, Sessoblasten und Ptioblasten (Abb. 34a-e, 35a-f). Als Flottoblasten bezeichnet man jene bei den Familien der Plumatellidae, Cristatellidae, Pectinatellidae und Lophopodiadae auftretenden Formen, die im ausgereiften Zustand leichter als Wasser sind und deshalb auf der Wasser-

oberfläche zu flottieren vermögen. Dazu wird der periphere Teil der Schale als Schwimmring ausgebildet, wobei dieser als Annulus bezeichnete Auftriebskörper aus leeren und gasgefüllten Zellen besteht, welche die Kapsel auf der dorsalen Seite stärker überziehen als ventral. In der Seitenansicht ist zu sehen, wie sich die ventrale Seite des Flottoblasten stärker wölbt als die dorsale (Abb. 34a). Auf Grund dieser Tatsache drif tet diese Art von Dauerstadium üblicherweise mit der dorsalen Seite nach oben an



Abb. 36: Statoblastenbildung bei *Plumatella fungosa* – die reifenden Dauerstadien werden in den distalen Bereich des Zooids transportiert.

der Wasseroberfläche (HYMAN 1959). Bei der Flottoblastenbildung wandern die an Größe heranwachsenden Statoblasten am Funiculus entlang aufwärts. Die im ausgereiften Zustand leicht an ihrer bräunlichen Farbe erkennbaren Flottoblasten lösen sich vom Funiculus und werden in drehenden Bewegungen in der Cöomflüssigkeit weiter transportiert (Abb. 36). Dabei gelangen sie in den distalen Bereich des Zooids und werden letztendlich nach außen abgegeben. WIEBACH (1953) beschreibt einen eigenen Porus durch den der Flottoblastausstoß stattfindet. Vom Frühsommer bis Spätherbst kommt es wiederholt in den Zooiden zur Flottoblastenabgabe, ohne dass die Lebensfähigkeit des Muttertieres beeinträchtigt wird. Gegen Ende der Vegetationsperiode ist ein beachtenswerter Anstieg der Dauerstadienproduktion zu beobachten, das Zooid ist praktisch zur Gänze mit Flottoblasten ausgefüllt (Abb. 37). Zu diesem Zeitpunkt tritt auch die Degeneration des mütterlichen Polypid ein, ohne dass neu gebildete Knospen zu weiteren Zooiden heranwachsen. Beim endgültigen Verfall der prall gefüllten Zooarien werden in den letzten Spätherbstwochen Massen von Flottoblasten frei



Abb. 37: Cystide von *Plumatella fungosa* – im Herbst mit Flottoblasten prall gefüllt; Degeneration der mütterlichen Polypide.



(Abb. 38), die auf einfache Weise mit Planktonnetzen an der Wasseroberfläche eingesammelt werden können.

Abb. 38: Zoöcien von *Plumatella fungosa* im Spätherbst nach Absterben der Polypide und nach Degeneration der lebenden Teile der Cystide; Flottoblasten werden frei.

Zu den Flottoblasten zählen auch Sonderformen an häkchentragenden Statoblasten, wie die für *Cristatella* und *Pectinatella* charakteristischen Spinoblasten (Abb. 34e, 35e). Leptoblasten (Abb. 35f) werden auch zum Flottoblastentypus gereiht, obwohl sie zumeist nicht flottierend anzutreffen sind. Es sind minimal chitinisierte Formen, bei denen sich im Normalfall unmittelbar nach dem Ausstoß aus der Kolonie die Schalen öffnen und die Keimung des Polypids eintritt (WOOD 1973; WÖSS 2000b).

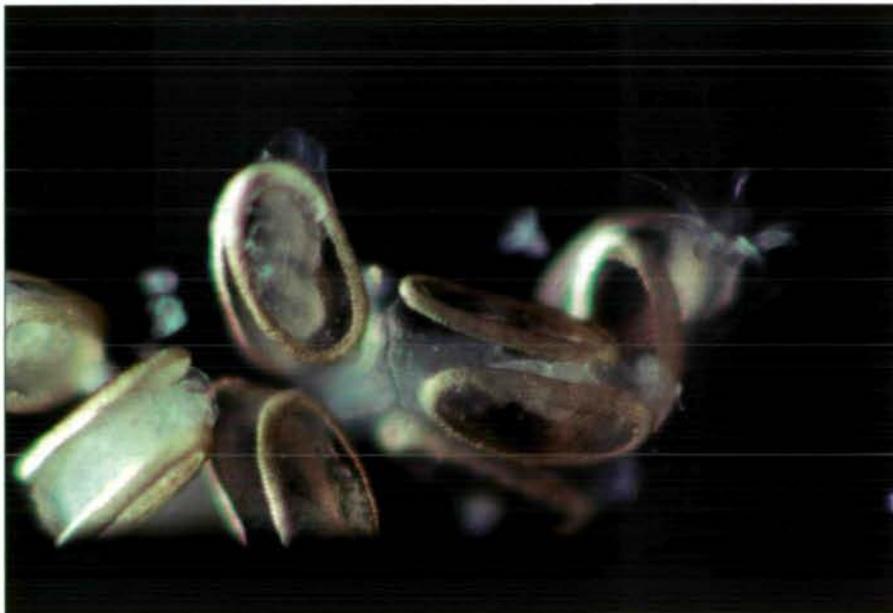
Sessoblasten (Abb. 32, 34b, 35b) sind im allgemeinen größer als Flottoblasten und

Tab. 1: Asexuellen Dauerstadien (Hibernakel und Statoblasten) bei den zehn in Österreich vorkommenden Süßwasseramoosarten.

Spezies	Asexuelle Dauerstadien
<i>Paludicella articulata</i>	Hibernakel
<i>Fredericella sultana</i>	Piptoblasten
<i>Plumatella emarginata</i>	Sessoblasten, Flottoblasten
<i>Plumatella repens</i>	Sessoblasten, Flottoblasten
<i>Plumatella fruticosa</i>	Sessoblasten, Flottoblasten
<i>Plumatella fungosa</i>	Sessoblasten, Flottoblasten
<i>Plumatella casmiana</i>	Sessoblasten, Flottoblasten, Leptoblasten
<i>Hyalinella punctata</i>	Flottoblasten
<i>Lophopus crystallinus</i>	Flottoblasten
<i>Cristatella mucedo</i>	Spinoblasten

besitzen nur ein rudimentäres Kränzchen eines Schwimmrings. Kennzeichnend für sie ist, dass sie sich fest auf ihrer Unterlage verankern, indem sie in der dem Substrat zugewandte Schalenhälfte einen Anheftungsapparat ausbilden.

Piptoblasten (Abb. 34d, 35c) treten bei der Gattung *Fredericella* auf und verfügen weder über einen Schwimmring, noch sind sie fest an ihrer Unterlage festgeklebt. Sie verbleiben in den Cystidröhren und werden nicht nach außen abgegeben. Als Verbreitungseinheit können sie nur samt Teilen des Zoöcium verfrachtet werden, das geschieht,

Abb. 39: Leptoblastenkeimung von *Plumatella casmiana* – die Schalen der Dauerstadien öffnen sich unmittelbar nach dem Verlassen der mütterlichen Kolonie.

indem ganze Röhren abbrechen und verdriften (WOOD 1973).

Die Anzahl der Statoblasten pro Zooide variiert bei den verschiedenen Arten. BUSHNELL (1966) berichtet von einer Höchstzahl von 20 Flottoblasten pro Zooid bei *Plumatella repens*, geringere Zahlen finden sich bei Gallertformen. In den Gattungen *Cristatella*, *Pectinatella* und *Lophopus* werden zwar wenige, dafür aber deutlich größere Flottoblasten produziert, die jeweils im gemeinsamen Coelomraum liegen und nicht mehr leicht einem einzelnen Zooid zurechenbar sind. Die Anzahl des Sessoblasten in einer Kolonie ist stets viel geringer als jene der flottierenden Formen.

Die Gymnolaematen bilden mit den Hibernakeln auch Dauerkeime aus, die sich aber in Entstehung und Aufbau von jenen der Phylactolaematen unterscheiden. Die Hibernakeln sind modifizierte äußere Knospen, deren Polypidanlagen ausdifferenziert, aber auf einer bestimmten Stelle des Wachstums stehen geblieben sind, während die Statoblasten als innere Knospen amorphes Keimmateriale enthalten, ähnlich den Gemmulae der Süßwasserschwämme. Wie die Statoblasten sind auch die Hibernakeln mit einer Schutzhülle aus Chitin umgeben (WIEBACH 1960). Sie liegen flach haftend dem Substrat auf (WOOD 1991).

4 Life history – Charakteristika und ökologische Aspekte

4.1 Sexuelle und asexuelle Reproduktionsstrategien

Generell ist das Verhältnis von sexueller zu asexueller Vermehrung bei klonierenden Tiergruppen, die zwei Drittel der Tierstämme der Metazoa ausmachen (BELL 1982; HUGHES & CANCINO 1985), höchst unterschiedlich, aber im Allgemeinen überwiegen unge-

Tab. 2: Ökologische Charakteristika von Larven, Hibernakeln und vier Statoblastentypen.

	Hibernaculae	Piptoblasten	Sessoblasten	Flottoblasten	Leptoblasten	Larven
sessil	x	x	x			
flottierend				x	x	x
überdauernd	x	x	x	x		
kurzlebig					x	x
sexuell						x
asexuell	x	x	x	x	x	

schlechtliche Vermehrungsformen (JACKSON & COATES 1986). Auch bei den Süßwasserbryozoen dominieren asexuell gebildete Vermehrungs- und Verbreitungseinheiten, wobei die Dauerstadien quantitativ am bedeutendsten sind (KARLSON 1992). Viele im Süßwasser lebende Evertibraten haben eine Möglichkeit entwickelt, einen Teil ihres Lebenszyklus als Ruhestadium zu verbringen. Sind es bei Vertretern des Zooplanktons, wie dem Flohkrebs *Daphnia* und den Monogonata bei den Rädertieren, auf sexuellem Wege gebildete Überdauerungsorgane, wie im erstgenannten Fall die Ephippien, so treten bei Benthosbewohnern asexuell gebildete Dauerstadien auf. Hier sind neben den Statoblasten und Hibernakeln der Moostiere die Gemmulae der Schwämme anzuführen. Mannigfaltigkeit und Komplexitätsgrad der Dauerstadienformen ist allerdings bei den Moostieren unübertroffen. In Tabelle 1 werden den bei uns vorkommenden Bryozoen-Arten die verschiedenen Typen von Dauerstadien zugeordnet, Tabelle 2 gibt eine Charakteristik der unterschiedlichen sexuellen und asexuellen Vermehrungs- und Verbreitungseinheiten wieder.

So schwimmen zwar die auf sexuellem Wege gebildeten Larven mit Hilfe ihres Wimpernkleides frei im Wasser (HYMAN 1959), tragen aber auf Grund ihrer Kurzlebigkeit nur wenig zur Fernverbreitung bei. Im Gegensatz zu den Meeresbryozoen spielen sie im Süßwasser als Verbreitungselement nur eine untergeordnete Rolle.

Sessile Dauerstadien werden von allen Bryozoen mit Ausnahme der gelatinösen Arten gebildet. Sessoblasten wie auch Hibernakeln sichern dabei die fortdauernde Besiedlung eines Substrats und die Verbreitung in zeitlicher Hinsicht (KARLSON 1992). Die Anzahl der Sessoblasten wie auch der Larven pro einer Kolonie ist vergleichsweise beschränkt und bleibt hinter der Zahl der Flottoblasten, die laufend von den Zooïden produziert und abgegeben werden können, zurück. Als Moostierarten, die sowohl in eine Ausbildung von Sessoblasten als auch Flottoblasten investieren, sind in erster Linie die Plumatelliden zu nennen.

Flottoblasten operieren in einer zeitlichen und räumlichen Ebene und stellen für

die Moostiere die wichtigste Strategie zur Besiedlung neuer Habitats dar. Nicht alle Bryozoen bilden jedoch einen Statoblastentyp mit Schwimmring aus, für *Paludicella articulata* und *Fredericella sultana* kommt eine Fernverbreitung nur mittels verdriftender Koloniestücke in Frage. Jene Arten, die nur Flottoblasten hervorbringen, bilden entweder morphologisch hochspezialisierte Formen aus, wie am Beispiel des Spinoblasten von *Cristatella mucedo*. Die Flottoblasten von *Hyalinella punctata* und *Lophopus crystallinus* hingegen zeigen als Besonderheit eine Doppelfunktion, sie können sowohl als Piptoblasten als auch als Flottoblasten fungieren (TORIUMI 1955; WÖSS 1996). Dies bedeutet, dass bei diesen Arten der Statoblast zwar als Dauerstadienform mit Schwimmring angelegt ist, es aber im Vorfeld einer Phase der Austrocknung bedarf, um diesen „Flottoblast“ schwimmfähig zu machen (MUKAI & ODA 1980; WOOD 1983 und eigene Beobachtung). Einen besonders hohen Reproduktionserfolg verspricht ein kurzlebiger Flottoblastentyp, der bislang nur bei *Plumatella casmiana* gefunden wurde (WIEBACH 1963; MUKAI et al. 1983). Im Gegensatz zu allen anderen Statoblasten gehen Leptoblasten stets unmittelbar nach ihrer Ausreifung zur Keimung über und bilden nur sehr schwach chitinisierte Schalen aus (VIGANÒ 1968; WOOD 1973; WÖSS 2000b; Abb. 39). Die Bezeichnung als Dauerstadium mag in diesem Falle nicht gerechtfertigt erscheinen, auch kommen Leptoblasten trotz Ausbildung eines Schwimmrings für eine Fernverbreitung nicht in Frage (WÖSS 1996). Das Charakteristikum der Kurzlebigkeit teilen sie mit den Larven; die Konsequenz daraus ist, dass die Bildung dieser beiden Vermehrungseinheiten sich auf den Zeitpunkt günstiger Lebensbedingungen beschränkt (WÖSS 2002a).

Neben der schon ausführlich besprochenen asexuellen Reproduktion durch Dauerstadien können noch weitere Formen ungeschlechtlicher Vermehrung auftreten: Fragmentation und Fission. Bei diesen Vermehrungsweisen sind es ganze Koloniestücke, die als Vermehrungseinheiten fungieren.

Bei der Fragmentation brechen Koloniestücke, die noch lebende Zooïde beinhalten, ab und werden verdriftet. Die Koloniefrag-



Abb. 40: Fragmentation bei *Fredericella sultana* – Koloniestücke, die lebende Zooïde beinhalten, brechen ab und werden verdriftet.



Abb. 41: Fission bei *Cristatella mucedo* – die raupenförmige Kolonie beginnt sich abzuschnüren und zu teilen.

Abb. 42: *Lophopus crystallinus* – Kolonie mit zwei Zooiden (eines davon lebend) und ausgereiftem Flottoblasten.



mente haben unter günstigen Voraussetzungen die Möglichkeit, sich an anderer Stelle wiederum am Substrat fix zu verankern und durch Knospung weiter zu größeren Kolonien auszuwachsen. Fragmentation ist beim plumatelliden Kolonietypus präsent, etwa bei Arten, die eine buschige Wuchsform mit langen Ästchen besitzen, wie im Falle von

Fredericella sultana oder *Plumatella fruticosa*. Ihre verzweigten Röhren sind fragil und brechen an dafür vorgesehenen Stellen ab (Abb. 40; WIEBACH 1954).

Fission als Vermehrungsform tritt bei lophopodiden Kolonien auf. Die gelatinöse, raupenförmige Zooarienmasse von *Cristatella*, die sich zeitlebens ihre Fähigkeit zu einer kriechenden Fortbewegung bewahrt, beginnt sich bei Erreichen einer gewissen Länge ein- bis mehrmals quer abzuschnüren (Abb. 41). Die Kolonieteile trennen sich vollständig voneinander und die Tochterkolonien bewegen sich auf ihrer Kriechsohle in verschiedenen Richtungen auseinander.

4.2 Lebenszyklus

Am Beginn eines Lebenszyklus einer Moostierkolonie steht entweder ein aus einem Dauerstadium schlüpfendes Einzeltier oder eine auf sexuellem Wege gebildete Primärkolonie, die sich aus mindestens zwei Zooiden zusammensetzt. Die Lebensdauer eines Einzeltieres geht kaum über drei bis vier Wochen (WIEBACH 1960), gegebenenfalls fünf Wochen (KRAEPLIN 1887; MARKUS 1925) hinaus.

In der Phase des Koloniewachstums bilden sich nach einem bestimmten Muster an der Knospungszone des jeweiligen Muttertieres weitere Zooiden. Solange die Knospungsrate konstant bleibt, ist die Kolonie zu exponentiellem Wachstum befähigt, eine Situation, die typisch ist für junge und vitale Zooarien, sofern sie unter für sie günstigen Umweltbedingungen leben. Verschiedenste Faktoren, wie etwa die zunehmende Koloniegroße oder die Limitation des verfügbaren Substrats wirken letztendlich einschränkend auf die Wachstumsrate. Die Lebensdauer einer Kolonie wird in Hochgebirgsseen mit 8-10 Wochen, in der Ebene mit 20 bis 22 Wochen (ZSCHOKKE 1900), im Maximalfall mit 7 Monaten (WOOD 1973) angegeben. Unter Laborbedingungen gehaltene Zooarien können allerdings ein Lebensalter von bis zu drei Jahren erreichen (WAYSS 1968).

Allgemein gilt die Auffassung, dass der Lebenszyklus von Süßwasser-Moostieren in einem hohen Ausmaß vom Faktor Temperatur kontrolliert wird (MUKAI 1982). In jahreszeitlich geprägten Klimazonen wechseln einander oft Kolonievorkommen, die auf

den Zeitraum Frühjahr bis Herbst beschränkt bleiben, und Dauerstadien, die als Überwinterungsorgane dienen, ab. Ausnahmen werden lediglich für in tieferen Gewässerzonen lebende Arten gemeldet, so gelten *Fredericella sultana* und *Paludicella articulata* in ihrer Kolonieform als überwinterungsfähig (ZSCHOKKE 1906; BREHM & RUTTNER 1926; RADDUM & JOHNSEN 1983), aber auch *Lophopus crystallinus* (MARCUS 1934).

Üblicherweise sind unsere Moostierarten in den Wintermonaten nicht in Form von Kolonien auffindbar.

Im Frühjahr schlüpft eine neue, auf asexuellem Wege gebildete Generation aus den Statoblasten bzw. Hibernakeln. Nicht nur der Knospungsprozess findet in einer intakten Kolonie zeitlebenslang statt, auch die Bildung von Dauerstadien erfolgt nahezu die gesamte Vegetationsperiode hindurch und ist bereits in sehr jungen und nur aus wenigen Zooiden bestehenden Kolonien zu beobachten (Abb. 42). Die Statoblastenbildung findet auch gleichzeitig während des Heranreifens der Larven statt (Abb. 27), ist jedoch am intensivsten vor und nach Ablauf dieser Phase. Verstärkt setzt sie gegen Ende der Vegetationsperiode ein, bei vielen unserer Arten im Zeitraum Mitte September bis Ende Oktober. Insgesamt treten mehrere, einander überlappende Statoblastengenerationen pro Jahr auf (WÖSS 2002a). Dauerstadien vermögen auch unmittelbar nach dem Verlassen der Mutterkolonie wieder auszukümen ohne in eine Keimruhe übergehen zu müssen. Andererseits können viele Statoblasten ohne Verlust ihrer Keimfähigkeit eine jahrelange Diapause überstehen.

Der Zeitraum der geschlechtlichen Vermehrung ist im Allgemeinen kürzer, sie ist in unseren Breiten auf die Sommermonate beschränkt und bei allen in Österreich vorkommenden Moostierarten zu beobachten (WÖSS 1994, 1996). Ein sexueller Reproduktionszyklus kann aber auch mancherorts völlig ausbleiben (HYMAN 1959; WOOD 1973; KARLSON 1991). WESENBERG-LUND (1939) berichtet, dass im nördlichen Europa eine Abnahme der geschlechtlichen Vermehrung mit einer vermehrten Knospungsrate einhergeht. Der Anteil der sexuellen Reproduktion ist zudem bei den einzelnen Arten unterschiedlich groß (WÖSS 2002a),

so sind zum Höhepunkt der sexuellen Entwicklung im Juli und August Larven bei den Plumatellen und bei *Cristatella* häufig zu beobachten, bei anderen Gattungen wie *Fredericella* hingegen seltener (WIEBACH 1960). Auch wird in Kolonien, in denen Spermatogenese und Oogenese nachweisbar ist, keine Larvalentwicklung beobachtet (MUKAI 1974; TAZIMA et al. 1984; WÖSS 2002b). Abschließend sei jedoch beispielhaft das Blickfeld auf das Reproduktionsmuster in der sehr häufig auftretenden Gattung *Plumatella* gerichtet: Es setzt sich hier aus 1-2 asexuellen Reproduktionszyklen vor der sexuellen Vermehrungsphase, einem asexuellen Reproduktionszyklus während des Zeitraums der sexuellen Reproduktion und 1-2 asexuellen Zyklen nach Abklingen der geschlechtlichen Phase zusammen.

4.3 Vorkommen

Moostiere treten in unterschiedlichsten Gewässertypen wie Seen, Teichen, Weihern, Tümpeln, kleinen Rinnsalen bis Flüssen auf, wenngleich die Mehrzahl ihrer Vorkommen sich auf stehende Gewässern perennierenden oder auch ephemeren Charakters konzentriert. Kolonien finden sich besonders häufig im Litoralbereich auf unterschiedlichsten Oberflächen wie untergetauchten Ästen, Baumstümpfen, Wurzeln, Wasserpflanzen, Steinen aber auch auf anthropogen eingebrachten Materialien wie Kunststoffen oder Metallgegenständen.

Bryozoenkolonien sind im allgemeinen nur während einer begrenzten Zeitspanne des Jahres aufzufinden, können unregelmäßig (DENDY 1963; NECK & FULLINGTON 1983; WOOD 1989; OKAMURA 1995, 1997) sowie periodisch massenhaft auftreten (WESENBERG-LUND 1939; FOISSNER 1979). Dazu zählen auch die bis zu Beginn des 20. Jahrhunderts berichteten und leider überaus unerwünschten Vorkommen in Wasserleitungssystemen diverser Großstädte (KRAEPLIN 1885; ANNANDALE 1922; HARMER 1913). Die in KRAEPLIN (1885) beschriebene „Fauna der Hamburger Wasserleitung“ setzte sich hauptsächlich aus den Bryozoen-Gattungen *Plumatella* mit der Art *P. fungosa*, *Fredericella* und *Paludicella* zusammen. Das „Leitungsmoos“ konnte in absoluter Finsternis und unter konstantem Druck von 2,5-5,5 atm

existieren (LAMPERT 1910). Moostiere in Kühlwassersystemen führten bereits zu Abschaltungen von thermischen und nuklearen Kraftwerken, so etwa in einem Atommeiler an der Loire (APROSI 1988). Ebenso traten sie in den Kühlteichen um das Kraftwerk Tschernobyl auf (PROTASOV et al. 1983). Abschließend sei darauf hingewiesen, dass die Problematik der Moostiere als „Biofouling“-Organismen in eindrucksvoller Weise in den Kapiteln (dieser Band) von Smith und Wood dargestellt wird.

5 Zusammenfassung

Trotz ihres Formenreichtums in marinen Gewässern handelt es sich bei den Moostieren oder Bryozoa des Süßwassers um eine kleinere Tiergruppe, die nur ca. 60 Arten umfasst. Sie kommen als Aufwuchsorganismen auf Wasserpflanzen, Steinen und untergetauchten Hölzern im Litoral und Benthos von Seen, Teichen, Bächen und Flüssen vor, bevorzugen aber stehende Gewässer. Der Großteil der Arten zählt zur Klasse der Phylactolaemata, die ausschließlich im Süßwasser vertreten ist, nur einige wenige Arten sind den Gymnolaemata, einer überwiegend marinen Gruppe, zuzuordnen. Kennzeichnend für den gesamten Stamm ist die sessile Lebensweise und der Zusammenschluss der Einzeltiere, der Zooide, zu Kolonien, den Zooarien. Die Zooide besitzen einen mächtigen Tentakelkranz, den Lophophor, mit dessen Hilfe sie sich filtrierend von Planktonorganismen und Kleinstpartikeln ernähren. Die Zooarien sind beim plumatelliden Typus aus Chitin aufgebaut, bei lophopodiden Kolonieförmigen aus Gallerte. Die Bryozoa des Süßwassers sind Hermaphroditen und lebendgebärend, im Fortpflanzungszyklus überwiegen jedoch ungeschlechtliche Vermehrungsformen, deren Vielfalt einzigartig unter den Vertretern der Wirbellosen ist. Fragmentation und Fission sind als asexuelle Reproduktionsformen anzuführen, ebenso wie die Produktion einer Reihe von morphologisch und funktionell unterschiedlicher Dauerstadien. Zu diesen zählen die Statoblasten, die von den Phylactolaemata gebildet und in weitere Untergruppen von Flottoblasten, Sessoblasten und Piptoblasten gegliedert werden und die Hibernakeln, die bei den Gymnolaemata auftreten.

Die Dauerkeime ermöglichen den Kolonien, die in unseren Breiten nur in sehr wenigen Ausnahmefällen ein ganzjähriges Vorkommen besitzen, ungünstige äußere Lebensbedingungen zu überstehen.

6 Literatur

- ALLMAN G.T. (1856): A Monograph of the Fresh-water Polyzoa including all the Known Species, both British and Foreign. — Ray Soc., London: 1-119.
- ANNANDALE N. (1922): Polyzoa in the Colombo Waterworks. — Spolia Zeylanica XII., Part 45: 207-209.
- APROSI G. (1988): Bryozoans in the cooling water circuits of a power plant. — Verh. Internat. Verein. Limnol. 23: 1542-1547.
- BELL G. (1982): The Masterpiece of Nature. The Evolution and Genetics of Sexuality. — Univ. California Press, Berkeley: 1-635.
- BRAEM F. (1890): Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers. — Bibliotheca Zoologica 2(6): 1-134.
- BREHM V. & F. RUTTNER (1926): Die Biozönosen der Lunzer Gewässer. — Int. Rev. ges. Hydrobiol. 14: 281-390.
- BUSHNELL J.J. (1966): Environmental relations of Michigan Ectoprocta, and dynamics of natural populations of Plumatella repens. — Ecol. Monogr. 36: 95-123.
- BUSHNELL J.H. (1973): The freshwater Ectoprocta: A zoogeographical discussion. — In LARWOOD G.P. (Ed.): Living and Fossil Bryozoa: Recent Advances in Research. Academic Press, London: 503-521.
- CORI C.J. (1941): Bryozoa. — In: KÜKENBACH W. & T. KRUMBACH (Hrsg.): Handbuch der Zoologie, Gustav Fischer, Stuttgart: 263-502.
- DENDY J.S. (1963): Observations on bryozoan ecology in farm ponds. — Limnol. Oceanogr. 8: 478-482.
- FOISSNER W. (1979): Über ein Massenaufreten von *Ophrydium eutrophicum* nov. spec. (Ciliophora, Peritricha) und *Cristatella mucedo* CUVIER (Bryozoa, Cristatellidae) in zwei Voralpenseen (Wallersee, Fuschlsee). — Ber. Nat.-Med. Salzburg 3/4 : 95-100.
- FRANZÉN A (1960): *Monobryozoan limicola* n. sp., a ctenostomatous bryozoan from the detritus layer of soft sediment. — Zoologiska Bidrag fran Uppsala 33: 135-148.
- HALANYCH K.M., BACHELLER J.D., AGUINALDO A.M.A., LIVA S.M., HILLIS D.M. & J.A.LAKE (1995): Evidence from 18S ribosomal DNA that the Lophorates are protostome animals. — Science 267: 1641-1643.
- HARMER S.F. (1913): The Polyzoa of waterworks. — Proc.zool. Soc. Lond. 31: 426-457
- HOC S. (1963): Die Moostiere (Bryozoa) der deutschen Süß-, Brack und Küstengewässer. —

- Neue Brehm Bücherei, A. Ziemsen Verl., Wittenberg: 1-62.
- HOROWITZ A.S. & J.F. PACHUT (2000): The fossil record of bryozoan species diversity. — In: HERRERA CUBILLA A. & J.B.C. JACKSON (Eds.): Proc. 11th Intern. Bryozool. Assoc. Conf. Balboa, Republic of Panama: Smithsonian Tropical Research Institute: 245-248.
- HUGHES R.N. & J.M. CANONO (1985): An ecological overview of cloning in metazoan. — In: JACKSON J.B.C., L.W. BUSS & R.E. COOK (Eds.): Population Biology and Evolution of Clonal Organisms, Yale University Press, New Haven und London: 153-186.
- HYMAN L.H. (1959): The lophophorate coelomates. Phylum Ectoprocta. — The Invertebrates, Vol. 5, Smaller Coelomate Groups. McGraw-Hill, New York: 275-515.
- JACKSON J.B.C. (1986): Modes of dispersal of clonal benthic invertebrates: consequences for species' distribution and genetic structure of local populations. — Bull. Mar. Sci. **39**: 588-606.
- JACKSON J.B.C. & A.G. COATES (1986): Life cycles and evolution of clonal (modular) animals. — Phil. Trans. Royal Soc. London, Ser. B **313**: 7-22.
- JULLIEN J. (1885): Monographie des Bryozoaires d'eau douces. — Bull. Soc. Zool. De France, Meulan **10**: 91-207.
- KARLSON R.H. (1991): Recruitment and persistence of a freshwater bryozoan in stream riffles. — Hydrobiologia **226**: 119-128.
- KARLSON R.H. (1992): Divergent dispersal strategies in the freshwater bryozoan *Plumatella repens*: ramet size effects on statoblast numbers. — Oecologia **89**: 407-411.
- KÄSTNER A. (1980): Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Band I: Wirbellose Tiere, Teil 1. — Springer Verlag, Stuttgart: 1-318.
- KRAEPLIN, K. (1885): Die Fauna der Hamburger Wasserleitung. — Abh. Naturw. Vereins Hamburg **9**(I) 3: 1-15.
- KRAEPLIN K. (1887): Die Deutschen Süßwasserbryozoen. I. Anatomisch-systematischer Teil. — Abh. Naturw. Ver. Hamburg **10**: 1-168
- KRAEPLIN K. (1892): Die Deutschen Süßwasserbryozoen. II. Entwicklungsgeschichtlicher Teil. — Abh. Naturw. Ver. Hamburg **12**: 1-67.
- LACOURT A.W. (1968): A monograph of the freshwater Bryozoa - Phylactolaemata. — Zool. Verh., Leiden **93**: 1-159.
- LAMPERT K. (1910): Das Leben der Binnengewässer. — Tauschnitz, Leipzig: 45-69.
- MARCUS E. (1925): Bryozoa. — In: SCHULZE P. (Hrsg.): Biologie der Tiere Deutschlands, Lieferung 14, Berlin: 1-46
- MARCUS E. (1926): Beobachtungen und Versuche an lebenden Süßwasserbryozoen. — Zool. Jahrb. Syst. **52**: 279-350.
- MARCUS E. (1934): Über *Lophopus crystallinus*. — Zoolog. Jahrb., Berlin **58**: 501-606.
- MARCUS E. (1946): New Brazilian form of *Fredericella sultana*. — Comm. Zool. Mus. Hist. Natur. Montevideo **2** (31): 1-10.
- MUKAI H. (1974): Germination of a freshwater bryozoan, *Pectinatella gelatinosa*. — J. Exp. Zool. **187**: 27-40.
- MUKAI H. (1982): Development of freshwater bryozoans (Phylactolaemata). — In HARRISON F.W. & R.R. COWDEN (Eds.): Developmental Biology of Freshwater Invertebrates. A.R. Liss Inc., New York: 535-576.
- MUKAI H. & S. ODA (1980): Comparative studies on the statoblasts of higher phylactolaemate bryozoans. — J. Morphol. **165**: 131-155.
- MUKAI H., NIWA T., TSUCHIYA M. & T. NEMOTO (1983): The growth and the production of statoblasts in a freshwater bryozoan, *Plumatella casmi-ana*. — Science Rep. Fac. Educ. Gunma Univ. **32**: 55-76.
- MUNDY S.P. (1980): A key to the British and European freshwater bryozoans. — Freshwat. Biol. Ass., Scient. Publ. **41**: 1-42.
- NECK, R.W. & R.W. FULLINGTON (1983): New records of the freshwater ectoproct *Pectinatella magnifica* in Eastern Texas. — The Texas J. Science **35** (3): 269-271.
- NIELSEN C. (1971): Entoproct life-cycles and the entoproct/ectoproct relationship. — Ophelia **9**: 209-341.
- NIELSEN C. (2000): The phylogenetic position of Entoprocta and Ectoprocta. — In: HERRERA CUBILLA A. & J.B.C. JACKSON (Eds.): Proc. 11th Intern. Bryozool. Assoc. Conf., Balboa, Republic of Panama: Smithsonian Tropical Research Institute: 66-73.
- ODA S. (1954): Radiosensitivity in *Lophopodella carteri*, a freshwater bryozoan. — Sci. Rep. of Tokyo Bunrika Daigaku **111**: 211-217.
- OKAMURA B. (1995): Population biology of bryozoans: correlates of sessile, colonial life histories in freshwater habitats. — Experimenta **51**: 510-524.
- OKAMURA B. (1997): The ecology of subdivided populations of a clonal freshwater bryozoan in southern England. — Arch. Hydrobiol. **141** (1): 13-34.
- PROTOSAV A.A., STARODUV K.D. & S.A. AFANAS'YEV (1983): Species composition of zooperiphyton in the cooling pond of the Chernobyl' atomic power plant. — Hydrobiol. J. **2**: 38-42
- RADDUM G. G. & T.M. JOHNSEN (1983): Growth and feeding of *Fredericella sultana* (Bryozoa) in the outlet of a humidic acid lake. — Hydrobiologia **101**: 115-120.
- RONDELET G. (1558): L'Histoire entière des poisons. — Macé Bonhome, Lyon, 2^e partie: 1-181.
- RYLAND J.S. (1970): Bryozoans. — Hutchinson Univ. Library, London: 1-175.
- TAZIMA I., INOUE S. & N.H. GOPAL DUTT (1984): Oogenesis in the freshwater bryozoan, *Pectinatella gelatinosa*: light microscopy. — Z. mikrosk.-anat. Forschung, Leipzig **98**: 193-197.

- TODD A. (2000): The central role of ctenostomes ind bryozoan phylogeny. — In: HERRERA CUBILLA A. & J.B.C. JACKSON (Eds.): Proc. 11th Intern. Bryozool. Assoc. Conf. Balboa, Republic of Panama: Smithsonian Tropical Research Institute: 104-135.
- TORIUMI M. (1955): Taxonomical study on freshwater Bryozoa. XII. *Plumatella casmiana* OKA. — Science Rep. Tohoku Univ., ser. 4, 21: 67-77.
- TREMBLEY A. (1744): Mémoire pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce à bras en forme de cornes. — Leiden: 1-324.
- VIGANÒ A. (1968): Note su *Plumatella casmiana* OKA (Bryozoa). — Riv. Idrobiologia 7: 421-596.
- WAYSS K. (1968): Quantitative Untersuchungen über Wachstum und Regeneration bei *Plumatella repens* (L.). — Zool. Jb. Anat. 85: 1-50.
- WESENBERG-LUND C. (1939): Biologie der Süßwassertiere (Wirbellose Tiere). — Springer, Wien: 369-394.
- WIEBACH F. (1953): Über den Ausstoß von Flottoblasten bei Plumatellen. — Zool. Anz. 151: 262-272.
- WIEBACH F. (1954): Proliferationsknospung bei Süßwasserbryozoen. — Mikrokosmos 43: 232-243.
- WIEBACH F. (1960). Bryozoa, Moostierchen. — In: BROHMER P., EHRMANN P. & G. ULMER (Hrsg.): Die Tierwelt Mitteleuropas, Leipzig 1(8): 1-56.
- WIEBACH F. (1963): Studien über *Plumatella casmiana* OKA (Bryozoa). — Vie et Milieu 14: 579-596.
- WOOD T.S. (1973): Colony development in species of *Plumatella* and *Fredericella* (Ectoprocta: Phylactolaemata). — In: BOARDMAN R.S., CHEETHAM A.H. & W.A. OLOVER j. (Eds.): Animal Colonies. Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania: 395-432.
- WOOD T.S. (1983): General features of the class Phylactolaemata. — In: ROBINSON R.A. (Ed.): General Features of the Class Phylactolaemata. Geol. Soc. America, Boulder: 287-305.
- WOOD T.S. (1989): Ectoproct bryozoans of Ohio. — Bull. Ohio Biol. Survey, New Series (2): 1-70.
- WOOD T.S. (1991): Bryozoans. — In: THORP J.H. & A.P. COVICH (Eds): Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates. Academic Press, Inc., San Diego: 481-499.
- WOOD T.S. (2000): Statoblast morphology in historic specimens of phylactolaemate bryozoans. — In: HERRERA CUBILLA A. & J.B.C. JACKSON (Eds.): Proc. 11th Intern. Bryozool. Assoc. Conf. Smithsonian Tropical Research Institute. Balboa, Republic of Panama: 421-430.
- WÖSS E.R. (1989a): Taxonomie und Faunistik der Bryozoen in den niederösterreichischen Donau-Auen. — Diplomarb. Univ. Wien: 1-173.
- WÖSS E.R. (1994): Seasonal fluctuations of bryozoan populations in five water bodies with special emphasis of the life cycle of *Plumatella fungosa*. — In: HAYWARD P.J., RYLAND J.F. & P.D. TAYLOR (Eds.): Biology and Paleobiology of Bryozoans. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark: 211-214.
- WÖSS E.R. (1996): Life-history variation in freshwater bryozoans. — In: GORDON D.P., SMITH A.M. & J.A. GRANT-MACKIE (Eds.): Bryozoans in Space and Time National Institute of Water and Atmospheric Research Ltd. Wellington, New Zealand: 391-399.
- WÖSS E.R. (2002a): Phänologie, Populationsdynamik und Lebensstrategien von Süßwasser-Moostieren (Bryozoa) im pannonischen Raum. — Diss. Univ. Wien: 1-447.
- WÖSS E.R. (2002b): The reproductive cycle of *Plumatella casmiana* (Phylactolaemata: Plumatellidae). — In: BUTLER C., SPENCER JONES M. & P. WYSE JACKSON (Eds.): Bryozoan Studies 2001. Proc. 12th Intern. Bryozool. Assoc. A.A. Balkema Publ., Rotterdam: 347-352.
- WÖSS E.R. (2005): The distribution of freshwater bryozoans in Austria. — In: MOYANO G.H.I., CANCINO J.M. & P.N. WYSE JACKSON (Eds.): Bryozoan Studies 2004. In: Proc. 13th Intern. Bryozool. Assoc. A.A. Balkema, Rotterdam & Brookfield: 369-374.
- ZSCHOKKE F. (1900): Die Tierwelt der Hochgebirgseen. — Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 37: 115-119
- ZSCHOKKE F. (1906): Übersicht über die Tiefenfauna des Vierwaldstättersees. — Arch. Hydrobiol. 2: 1-8.

Anschrift der Verfasserin:

Mag. Dr. Emmy R. WÖSS
 Department für Limnologie
 und Hydrobotanik
 Universität Wien
 Althanstraße 14
 A-1090 Wien, Austria
 E-Mail: emmy.woess@univie.ac.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denisia](#)

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: [0016](#)

Autor(en)/Author(s): Wöss Emmy R.

Artikel/Article: [Biologie der Süßwassermoostiere \(Bryozoa\) / Biology of freshwater bryozoans \(Bryozoa\) 21-48](#)