

Dauerknospen („Hibernacula“) bei den Bryozoa Ctenostomata in mesohalinen und vollmarinen Gewässern

D. Jebram

Zoologisches Institut der Technischen Universität Braunschweig; Braunschweig, Germany (FRG)

Abstract

Resting Buds ("Hibernacula") of Bryozoa Ctenostomata in Mesohaline and Marine Waters

Resting buds have been found in colonies of the ctenostomatous bryozoans *Arachnidium cf. hippothoooides*, *Valkeria uva*, and *Bowerbankia imbricata* in mesohaline and marine waters. The development of zooids from the resting buds has been observed in different species. In each species examined, the colour of the resting buds is the same as that of eggs and embryos, probably because of similar reserves. The colour of the reserves may change with the food consumed. Resting bud formation is mainly induced by nutritional insufficiencies. The facts at hand suggest that salinity or temperature variations (within biologically adequate ranges) exert no direct influence on the formation of resting buds. Problems concerning food selection and immigration of bryozoans from the sea into the brackish-limnic regions are briefly discussed.

Einleitung

Viele limnische Tiere überdauern ungünstige Umweltbedingungen, wie sie im Winter der gemäßigten Klimazonen oder in den Trockenzeiten der Tropen periodisch auftreten, in Form von Dauerstadien. Solche Stadien können auf verschiedene Weise gebildet werden, als Dauereier oder als encystierte Individuen. Bei den phylactolaemen Bryozoen entstehen Dauerstadien im Körperinneren und sind als „Statoblasten“ (im weiteren Sinne) schon seit langem bekannt. Hingegen sind bei den gymnolaemen Bryozoen bisher keine derartigen innerlich gebildeten Dauerstadien angetroffen worden.

In ihrer Naturgeschichte der kolonialen „Polypen“ des Süßwassers beschrieben Dumortier und van Beneden (1848) bei der gymnolaemen Art *Paludicella „Ehrenbergii“* [= *P. articulata* (Ehrenberg)] erstmals knospenähnliche Gebilde, die sie „hibernacles“ nannten, weil sie stets im Winterhalbjahr bei der Art anzutreffen sind. Diese „Hibernacula“ wachsen außen an Zooiden, sind also asexuell entstehende Fortpflanzungskörper, die den Winter überdauern und im nächsten Frühjahr jeweils einer neuen Kolonie den Ursprung geben können. Später wurden derartige „Hibernacula“ auch bei anderen

gymnolaemen Bryozoen in limnischen und brackischen Gewässern gefunden, und zwar zunächst bei weiteren serialen Ctenostomata: bei *Tanganella mülleri* Kraepelin (Kraepelin, 1887; Braem, 1951; Jebram, 1969), *Victorella pavida* Kent (Annandale, 1907; Braem, 1951), *Pottsiella erecta* (Potts) (Annandale, 1911), *Paludicella pentagonalis* Annandale (Annandale, 1916; Rogick und Brown, 1942), *Bulbella abscondita* Braem (Braem, 1951; Jebram, 1969).

„Hibernacula“ von der Art wie bei *Paludicella articulata* waren von echtsolonialen Ctenostomata lange Zeit unbekannt. Immerhin beobachtete Zirpolo (1933) bei der polyhalin-marinen Art *Zoobotryon verticillatum* (Delle Chiaje) eine hohe Regenerationsfähigkeit bei den Stolonen: Im Herbst speichern einige zentrale Stoloabschnitte dotterähnliche Reservestoffe, gliedern sich oft sekundär in kleinere Abschnitte und lösen sich zum Teil aus dem Kolonialverband. Während die übrigen Teile der Kolonie degenerieren oder resorbiert werden, überdauern die mit Reservestoffen gefüllten Stoloabschnitte die Winterzeit und können im nächsten Frühjahr durch Knospung von Stolonen und Zooiden neue Kolonien entstehen lassen. Diese dottergefüllten Stoloabschnitte entsprechen also in ihrer physiologischen und ökologischen

Bedeutung den echten „Hibernacula“.

Braem (1951) fand bei der euryhalinen stolonialen Art *Bowerbankia caudata* (= *B. gracilis* Leidy) Dauerknospen, die auch in ihrer Gestalt und in ihrer Entstehungsweise den „Hibernacula“ der serialen Ctenostomata ähneln. Eigene Funde von Dauerknospen von *B. gracilis* (Jebram, 1969) bestätigten im wesentlichen die Angaben von Braem, ergänzten sie jedoch mit dem wichtigen Detail, daß (in Freilandfunden) die Farbe der Dauerknospen die gleiche ist wie die der Eier und Embryonen, nämlich weißlich bis blaß-gelb bei *Tanganella mülleri* und rosa bei *B. gracilis*.

Inzwischen sind bei weiteren Arten Dauerknospen gefunden worden. Die Beobachtungen an Freilandproben konnten durch erste Laborversuche ergänzt werden.

Neue Funde von Dauerknospen

Arachnidium cf. hippothooides (Hincks)

Fund: 15. Oktober 1969,
Kattegat 57°45,5'N; 11°26,5'E,
gedredged in 22 bis 40 m Tiefe;
auf einer Ascidie *Molgula* sp., zum
Teil in deren Tunica eingesenkt.

Diese Kolonie von *Arachnidium* zeigte alle Merkmale von *A. hippothooides*, „*A. simplex*“ und „*A. clavatum*“ durcheinander. Es wird vermutet, daß die als verschiedene „Arten“ beschriebenen Formen nur Modifikationen von ein und der gleichen Art sind; daher wird hier der Name der zuerst beschriebenen „Art“ verwendet.

Die Mündungsrohre („Peristome“) der Zooide sind meistens kurz oder fehlen, gelegentlich sind sie jedoch auch deutlich entwickelt. Vielleicht hängt die unterschiedliche Länge der Mündungsrohre auch bei *Arachnidium*-Arten mit dem Alter der Zooide zusammen und mit einer damit einhergehenden Verlängerung durch das nach außen umgestülpte Vestibulum beim Polypidwechsel (vergl. bei *Victorella pavida* und *Tanganella mülleri* – Braem, 1951; bei *Cryptoorachnidium argila* – Banta, 1967, in Jebram, 1973a; bei *Bowerbankia gracilis*, *B. imbricata* und *Buskia nitens* – Jebram, 1973a, b).

Die Form der Cystid-Umrisse variiert stark: mal ist ein mehr oder weniger rundlicher Körper ohne oder nur mit kurzen Cystidausläufern vorhanden, mal ist ein deutlicher schlanker proximaler Cystidabschnitt vom vorderen Körper abgesetzt, mal verjüngt sich der breitere Vorderabschnitt nur ganz allmählich in den schmaleren Hinterteil. Die Zooide sind manchmal richtig serial angeordnet, meistens bilden sie jedoch einen ganz

unregelmäßigen, lockeren Kolonialverband. Die Cystidausläufer verschiedener Zooide können anastomosieren. Oft sind polypidlose Verbindungscystide, also Kenozoide, zwischen den vollentwickelten Zooiden vorhanden. Diese Verbindungscystide sind meist kleiner und unregelmäßiger geformt als die normalen Zooide mit Polypiden. Die Verbindungscystide können Reservestoffe enthalten. Hinsichtlich der Größe und des Gehaltes an Reservestoffen gibt es alle Übergangsformen zwischen Zooiden, Verbindungscystiden und den richtigen Dauerknospen.

Die typischen Dauerknospen von *Arachnidium cf. hippothooides* unterscheiden sich folgendermaßen von den normalen Zooiden: Die Dauerknospen haben etwas verstärkte Cystidwände und sind prall mit einer weißen, körneligen Substanz gefüllt, die wohl als Reservestoff angesprochen werden darf. Polypide bzw. Polypidknospen wurden nicht in den Dauerknospen beobachtet. Die Dauerknospen (Fig. 1) sind meist kleiner als die Zooide, besitzen regelmäßige und tendenziell abgerundete Umrisse oder haben an einer oder mehreren Seiten gerade Kanten dadurch, daß sie sich zu mehreren aneinanderdrängen oder den Zooiden eng anliegen. Oftmals bilden mehrere Dauerknospen unregelmäßige Ringe um die Zooide. Gelegentlich sind ringartig angeordnete Dauerknospen anzutreffen, in deren Zentrum ein mehr oder weniger ovaler, leerer Platz liegt. Wahrscheinlich befanden sich vorher auf diesen zentralen leeren Plätzen Zooide, die die Dauerknospen um sich herum gebildet haben und danach abgestorben und zerstört worden sind. Oft wachsen die Dauerknospen, wie Verbindungscystide oder Teile von Zooiden, in den Mantel der Ascidie, dem Substrat und unfreiwilligen Wirt der Bryozoen-Kolonie, eingesenkt, zum Teil so stark, daß auch ihre Oberfläche teilweise oder ganz von der Tunica bedeckt wird. Cystidausläufer sind bei den Dauerknospen von *A. cf. hippothooides* ziemlich selten.

Valkeria uva (L.)

Funde: 21. November 1966,
Eckernförder Bucht nördlich von
Dänisch-Nienhof, auf Rotalgen.
14. November 1967,
Kiel-Holtenau, Alte Schleuse,
Kanalseite, unter Fendern.
6. Dezember 1967,
Kiel-Holtenau, Alte Schleuse,
Kanalseite, unter Fendern.
3. Januar 1968,
Kieler Bucht, Bokniseck, auf
Rotalgen.

Arachnidium cf. hippothooides (HINCKS)

Zooide und Dauerknospen

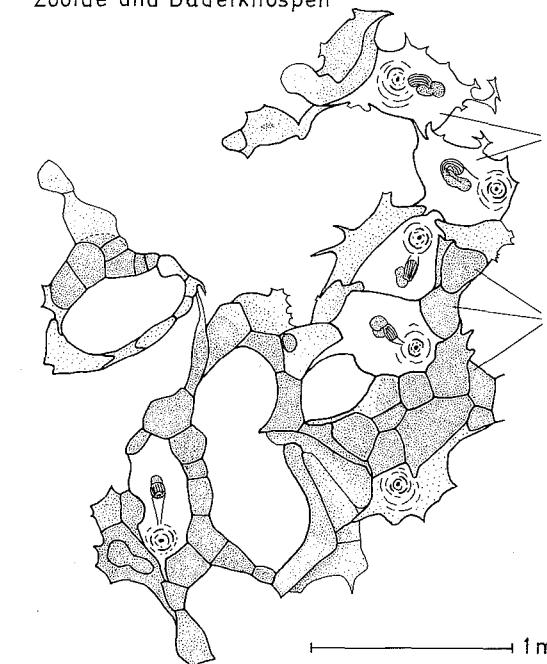


Fig. 1. *Arachnidium cf. hippothooides*. Aufsicht auf einen Teil einer Kolonie mit Zooiden (Z) und Dauerknospen (DK); auf dem Mantel der Ascidie *Molgula* sp. (aus dem Kattegat)

Valkeria uva (L.) Dauerknospen

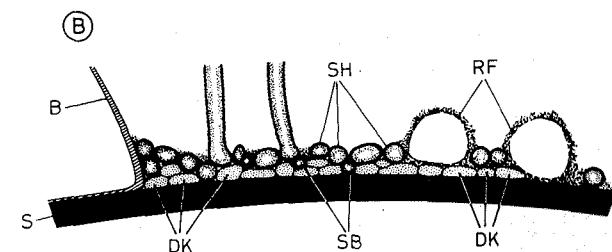
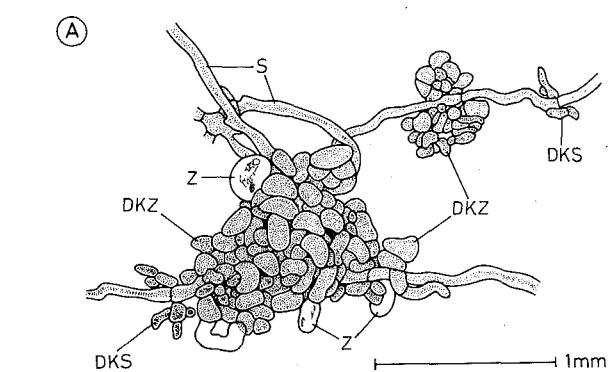


Fig. 2. (A) *Valkeria uva*; Teil einer Kolonie mit Dauerknospen, Ansicht von unten nach Ablösung vom Substrat; DKS: Dauerknospen von prospektiven Stolonen; DKZ: Dauerknospen von prospektiven Zooiden; S: Stolonen; Z: Zooide (mit reduzierten Polypiden). (B) Schematischer Querschnitt mit verborgenen Dauerknospen; B: Balaniden-Gehäuse; DK: Dauerknospen von *V. uva*; RF: Wohnröhren des Polychaeten *Fabricia sabella*; S: festes Substrat (Schale von *Mytilus edulis*); SB: Stolonen von Bryozoen; SH: Stolonen der Hydrozoen *Laomedea loveni* (rekonstruiert nach Beobachtungen an Material aus der Alten Schleuse in Kiel-Holtenau).

Bowerbankia imbricata (ADAMS) Dauerknospen

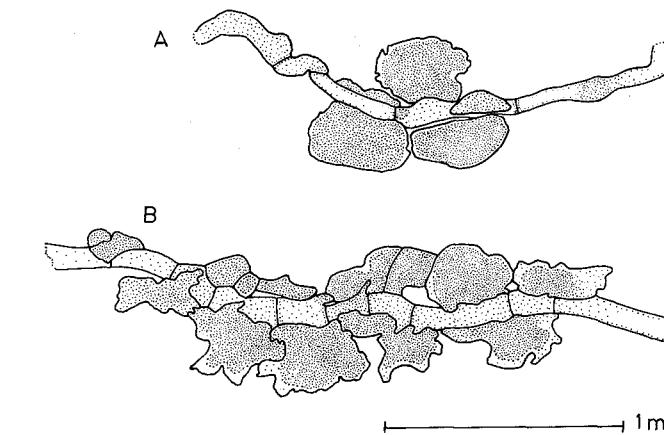


Fig. 3. *Bowerbankia imbricata*. Dauerknospen an Stolonen-Stücken, Ansicht von unten nach Ablösung vom Substrat. (A) Unverborgen gewachsene Dauerknospen; (B) unter *Electra pilosa* verborgen gewachsene Dauerknospen von *B. imbricata* (Material gefunden bei Helgoland)

19. Januar 1969,
Kiel-Holtenau, Alte Schleuse,
Kanalseite, unter Fendern.
21. September 1969,
Kieler Bucht, Tonne 3, auf
Rotalgen.
23. September 1969,
Kiel-Holtenau, Alte Schleuse,
Kanalseite, unter Fendern.
1. März 1972,
Kiel-Holtenau, Alte Schleuse,
Kanalseite, unter Fendern.
8. Februar 1973,
Helgoland, Vorhafen, Süd mole
innen.
9. Februar 1973,
Helgoland, Felswatt im NW, unter
Steinen.

Die Kolonien von *Walkeria uva*, in denen Dauerknospen gebildet worden waren, hatten viele Zooide mit braunen Körpern, aber stets auch etliche Zooide mit aktiven Polypiden.

Die Dauerknospen von *Walkeria uva* haben die Form von unregelmäßigen, abgeflachten Knollen; ihre Farbe ist gelb. Die Durchmesser der Grundflächen der Dauerknospen sind variabel (Fig. 2A): ca. 50 x 50 bis 130 x 260 µm. Ihr Rand ist mehr oder weniger gerundet, glatt oder etwas eingebuchtet; unregelmäßige Formen entstehen hauptsächlich durch ein starkes Aneinanderdrängen oder Einzwängen zwischen umgebende Körper. Die Wandung der Dauerknospen ist verdickt, aber nicht zweischalig wie bei *Paludicella articulata*; ihr Inneres ist durch gelbe, körnige Reservestoffe erfüllt.

Die Dauerknospen von *Walkeria uva* wurden nie an richtig frei rankenden Stolonen gefunden, sehr selten angelehnt an freie aufrechte Substratstücke wie Hydrozoen-Kolonien oder schlanke Algen-Thalli; meistens wurden die Dauerknospen auf flächigen Substraten (wie Steine, Muschel-Schalen, flächige Algen-Thalli) angetroffen, wo sie, wenn irgend möglich, eingeschmiegt waren in Nischen oder hineingezwängt zwischen auflagernde Partikel (wie Sandkörner, Stolonen von Hydrozoen oder Bryozoen, Wohnröhren von Polychaeten oder Crustaceen; Fig. 2B).

Bowerbankia imbricata (Adams)

Funde: 8. Februar 1973,
Helgoland, Südhafen, Ostmole außen.
8. Mai 1973,
Helgoland, Felswatt im NW, unter
Steinen.

In den angetroffenen Kolonien von *Bowerbankia imbricata* waren (im Winter-Halbjahr) viele, aber nicht alle Zooide inaktiv, etliche hatten braune Körper.

Die Dauerknospen von *Bowerbankia imbricata* haben unterschiedliche Formen, oft mit unregelmäßigen randlichen Ausläufern, manchmal sind sie jedoch auch abgerundet, linsenförmig (Fig. 3). Ihre Wandung ist ein wenig verdickt, aber nie zweiklappig. Die Dauerknospen von *B. imbricata* enthalten körnige Reservestoffe mit gelber Färbung – wie die Embryonen (im Gegensatz zu *B. gracilis* mit rosa Dauerknospen und rosa Embryonen). Auch bei *B. imbricata* kann man beobachten, daß sich die Dauerknospen zwischen und unter andere Aufwuchsorganismen zwängen, zum Beispiel zwischen und unter die Stolonen von Hydrozoen (*Laomedea geniculata* und andere) und Bryozoen (*Walkeria uva* und *B. imbricata*), sogar unter die flächigen, teilweise inaktiven Kolonieteile von *Electra pilosa*. Solche minierend wachsenden Dauerknospen haben besonders unregelmäßige Formen.

Sowohl bei *Bowerbankia imbricata* als auch bei *B. gracilis* können zusätzlich zu den Dauerknospen ebenfalls alte, zentrale Stoloabschnitte mit (meist blässen) Reservestoffen angefüllt werden, was an ähnliche Beobachtungen bei *Zoobothryon verticillatum* (Zirpolo, 1933) erinnert.

Das Auskeimen der Dauerknospen

Um mich von der wahren Natur der besonders gefärbten knospenähnlichen Gebilde zu vergewissern, wurden Auskeimversuche durchgeführt. Zum Beispiel wurde im Dezember Freilandmaterial von *Walkeria uva* mit den vermuteten Dauerknospen von der Alten Schleuse in Kiel-Holtenau ins Labor geholt und in Standortwasser gehältert. Am übernächsten Tag wurden die gelben Knospen herausgesucht und in 2 Portionen versammelt: (a) Dauerknospen-Gruppen an größeren aktiven Kolonieteilen oder zumindest im Verbund mit wenigstens einem Zooid mit evaginationsfähigem Polypid; (b) Dauerknospen ganz isoliert von den Kolonien, in kleinen Gruppen oder einzeln. Am 9. Tage, nachdem das Material aus dem Freiland ins Labor geholt worden war, wurden bei beiden Teilproben viele Dauerknospen beim Auskeimen beobachtet. In der darauf folgenden Zeit keimten nahezu alle Dauerknospen aus. Das Standortwasser hatte bei diesem Beispiel 12% und eine Temperatur von ca. +7°C. Die Temperatur am Aufstellplatz im Labor, vor dem Fenster, betrug im Mittel ca. 18° bis 19°C, schwankte zwischen 20° und 12°C. Bei den niedrigeren Temperaturen im Aquarienraum des Institutes von ca. 15° bis 16°C keimten die Dauerknospen von *Walkeria uva*, *Bowerbankia gracilis*, *Tanganella mülleri* und *Bulbella abscondita*

(aus Freilandproben) gleichfalls, allerdings langsamer.

Bei den serialen Ctenostomata, wie *Bulbella abscondita* und *Tanganella mülleri*, ist jede „normale“ Knospe eine Zoid-Knospe, dementsprechend bildet jede Dauerknospen nach dem Auskeimen ein Zoid. Bei den stolonialen Ctenostomata gibt es beim „normalen“ Wachstum zweierlei Knospen, zum einen solche, die Stolonen bilden, zum anderen solche, die zu Zoiden werden. Die Dauerknospen der stolonialen Ctenostomata verhalten sich je nach Art sehr verschieden: Die Dauerknospen von *Walkeria uva* stehen meistens gruppenweise, wobei das Grundschema der Verzweigung im Prinzip beibehalten wird; bei der Keimung entstehen je nach der relativen Stellung im Verzweigungsmuster aus den Dauerknospen entweder Zoiden oder Stolonen (letztere allerdings in geringerer Anzahl). Die Dauerknospen von *Bowerbankia gracilis* und *B. imbricata* entstehen entlang der Stolonen, selten in kleinen Gruppen; aus den echten Dauerknospen der beiden *Bowerbankia*-Arten gehen, soweit bisher beobachtet, ausschließlich Zoiden hervor. Die dottergefüllten Stoloabschnitte von *Bowerbankia* behalten auch späterhin ihr Stolonen-Wuchsverhalten stets bei. Desgleichen reagieren die zu Dauerstadien umgewandelten Stoloabschnitte von *Zoobothryon verticillatum* auch beim Auskeimen wie Stolonen, das heißt aus den dottergefüllten Stolonen knospen beim Auskeimen neue Stolonen hervor, an denen sich Zoiden entwickeln.

In den Fällen, in denen aus den Dauerknospen Zoiden entstehen, ist der Vorgang des Auskeimens prinzipiell ähnlich (bei *Bulbella abscondita*, *Tanganella mülleri*, *Walkeria uva*, *Bowerbankia gracilis* und *B. imbricata*): Als erstes wird die Polypidanlage gebildet, manchmal mit zeitlichem Abstand vor dem eigentlichen Auskeimen. Letzteres wird dadurch eingeleitet, daß die Hüllemembran an einer Stelle etwas dünner und hyaliner wird, worauf dort ein vom Substrat aufwärts gerichteter, je nach Art kürzerer oder längerer Tubus emporwächst. Die Polypidanlage wandert in diesen Tubus ein, differenziert sich zum Polypid und gewinnt Anschluß an das apikale Ende des Tubus, wo sich später die Apertur bildet; der auskeimende Tubus ist in diesen Fällen also stets das Mündungsrohr („Peristom“) des neuen Zoides (vergl. die normale Zoidentwicklung bei *Bowerbankia gracilis* und *Farrella repens*, Jebram 1973a).

In einigen Fällen, in denen die Dauerknospen prospektive Stolonen darstellen, bei *Walkeria uva*, wächst beim Auskeimen ein dem Substrat anliegender Tubus, der neue Stolo, aus der Dauer-

knospe hervor. Der in Stolonen oder Stolonen-Dauerknospen angereicherte Dottergehalt wird oft für das Auskeimen benachbarter Zoid-Dauerknospen mitverbraucht (bei *Bowerbankia gracilis* und *Walkeria uva*).

Während des Auskeimens wird die Farbe der Speicherstoffe zunehmend blasser, das Innere der Dauerknospen hyaliner, leerer. Daraus darf geschlossen werden, daß die ursprünglich körnige und farbige Ausfüllung der Dauerknospen (und Stolonen) Reservestoffe darstellt, die beim Auskeimen zu Baustoffen bzw. in Stoffwechselenergie umgewandelt werden.

Zur Ökologie der Dauerknospen

Die thigmotropische Wuchsreaktion

In der weitaus überwiegenden Mehrzahl der vom Autoren beobachteten Dauerknospen (bei *Arachnidium cf. hippothoides*, *Bulbella abscondita*, *Tanganella mülleri*, *Walkeria uva*, *Bowerbankia gracilis* und *B. imbricata*) zeigten diese ein deutliches Bestreben, sich zu verbergen (vergl. Jebram, 1969). Dieses Wuchsverhalten der Dauerknospen ist unabhängig von der Zugehörigkeit zu den verschiedenen Überfamilien (Jebram, 1973a) und kommt auch bei solchen Arten vor, deren normale Zoiden nicht minierend wachsen.

Während bei normalem inkrustierendem Wuchs nur die Basalwände der Zoiden bzw. Stolonen einen Kontakt zu einem Substrat haben, wachsen die Knospen der prospektiven Dauerknospen allem Anschein nach bevorzugt dorthin, wo möglichst viele Teile der Wandung irgend einen Kontakt haben. Das kann so gedeutet werden: Normalerweise beschränkt sich die thigmotropische Wuchsreaktion (Marcus, 1926) in der heranwachsenden Knospe auf den basisnahen Teil der Zellgruppe, die die Primärwand abscheidet. Bei einer Umstimmung zur Bildung einer Dauerknospen breitet sich die thigmotropische Wuchsreaktion vermutlich auf die ganze die Wand abscheidende Zellgruppe aus, woraus im Extremfall und soweit das Substrat das erlaubt eine minierende Wuchsform resultiert. (Eine experimentelle Analyse des Wuchsverhaltens der Dauerknospen wird angestrebt.)

Die starke thigmotropische Wuchsreaktion führt so zu einem weiteren Schutz für die Dauerknospen, zusätzlich zu dem durch die Verstärkung der Wandung.

– Die holz-minierende Wuchsform von *Bulbella abscondita* ist vermutlich aus einem solchen Sich-verbergen der Dauerknospen entstanden.

Salinität und Vorkommen von Dauerknospen

Ursprünglich wurden die Dauerknospen als eine spezifische Anpassung an die Lebensbedingungen in den limnischen und brackischen Gewässern angesehen, also auch als eine mehr oder weniger direkte Reaktion auf die verminderte bzw. fehlende Salinität. Die Entdeckung von Dauerknospen bei Ctenostomata in polyhalinen Gewässern (Annandale, 1907, 1911; Zirpolo, 1933; Carrada und Sacchi, 1964) schränkte diese Auffassung bereits stark ein. Die oben beschriebenen Funde von echten Dauerknospen auch im vollmarinen Bereich um Helgoland und im Kattegat erweisen nun endgültig, daß die Salinität ohne wesentliche Bedeutung für das Vorkommen von Dauerknospen ist.

Sofern eine Art überhaupt die Fähigkeit besitzt, Dauerknospen zu bilden, tut sie das nicht nur bei vermindertem Salzgehalt sondern auch im vollmarinen Bereich – Beispiele: *Valkeria uva* und *Bowerbankia gracilis*. Auch Arten, die vorwiegend im vollmarinen Bereich leben, können Dauerknospen bilden – Beispiele: *B. imbricata* und *Arachnidium cf. hippothoooides*.

Auch Vergleiche mit anderen Tiergruppen weisen darauf hin, daß ganz allgemein der Salzgehalt zumindestens keinen direkten Einfluß auf die Entwicklung von Überdauerungsstadien zu haben scheint: Gemmulae als innerlich gebildete Dauerkeime kommen nicht nur bei den limnischen Spongillidae sondern gleichfalls bei einigen vollmarinen Demospongiae (z.B. Arten von *Ficulina* und *Suberites*) vor. Bei den Kamptozoen gibt es „Brutkörper“ (Dauerknospen) nicht nur bei der limnischen *Urnatella gracilis* und der brackischen *Barentsia benedeni*, sondern auch bei der euryhalin-marinen Art *B. gracilis* (Emschermann, 1961, 1965), was durch eigene Funde der typischen Brutkörper von *B. cf. gracilis* in der Kieler Bucht und bei Helgoland bestätigt wurde.

Farbe der Reservestoffe und Futterwahl

Ryland (1958) fand heraus, daß die Farbe der Embryonen, die durch jeweils verschiedene spezifische Reservestoffe verursacht wird, für jede Bryozoen-Art konstant und artspezifisch ist, so daß sie gleichwertig mit anatomischen Merkmalen für die Bestimmung der Arten herangezogen werden kann. Nach eigenen Beobachtungen haben die Dauerknospen die gleiche Farbe wie die reifen (entwicklungsähnlichen) Eier und die Embryonen (Jebram, 1969); wahrscheinlich beruht das darauf, daß bei den betreffenden Arten die Dauerknospen die gleichen

Reservestoffe enthalten wie die Eier und Embryonen. Die beobachteten Farben der Reservestoffe der Embryonen und Dauerknospen umfassen eine breitgefächerte Skala von weiß über gelb, orange, rosa bis rot.

Rylands Annahme einer Artspezifität der Embryo-Farbe bei den Bryozoen wird durch die Angaben von etlichen anderen Autoren gestützt und basiert auf zahlreichen Beobachtungen an Material, das aus den natürlichen Habitaten der betreffenden Arten gesammelt worden war. Bei den untersuchten Freilandmaterialien wurde bei jeder Art jeweils stets die gleiche Farbe der Embryonen angetroffen. Diese Farben sind jedoch nicht einmalig, sondern gleiche oder sehr ähnliche Farben können bei mehreren Arten auftreten, in verschiedenen Ordnungen oder Familien, leider auch des öfteren innerhalb der gleichen Gattung, wodurch die Brauchbarkeit dieses Merkmals für die Artunterscheidung eingeschränkt wird.

Inzwischen konnte durch Laborversuche festgestellt werden, daß die Farbe der Reservestoffe nicht wirklich spezifisch und konstant für jede Bryozoen-Art ist (Jebram, im Druck): Wird *Bowerbankia gracilis* mit dem heterotrophen Dinoflagellaten *Oxyrrhis marina* gefüttert, der seinerseits mit der Diatomee *Phaeodactylum tricornutum* als Basisfutter ernährt wurde, so haben die Embryonen und Dauerknospen die typische Rosa-Färbung, wie sie auch beim Freilandmaterial zu beobachten ist. Wird hingegen *B. gracilis* mit *O. marina* gefüttert, der mit der Phytonadinen *Dunaliella marina* ernährt wurde, so bilden die Bryozoen weiße Embryonen und weiße Dauerknospen.

Somit ist eindeutig erwiesen, daß die Farbe der Reservestoffe durch die Art des Futters entscheidend beeinflußt wird. Es muß in diesem Zusammenhang jedoch nachdrücklich darauf hingewiesen werden, daß die in den Reservestoffen auftretende Färbung in den meisten Fällen eine andere ist als die des Futters. Das bedeutet, daß die Farbe der Reservestoffe durch spezifische Umwandlungen der im Futter enthaltenen Stoffe erst im Körper der Bryozoen erzeugt wird. Es zeigt sich nun, daß die Verdauungsphysiologie in einem gewissen Bereich plastisch zu reagieren vermag, wenn veränderte Umweltverhältnisse dies erfordern. Das Genom erlaubt auch andere Reaktionen, als sie in den uns bekannten „Normalfällen“ (im Freiland) zu beobachten sind. Die Veränderung der Farbe der Reservestoffe durch unterschiedliches Futter entspricht den Beobachtungen über die Einflüsse der Ernährung auf die äußere Form bei verschiedenen Bryozoen (Jebram, 1973b).

Wenn die Beeinflussung der Farbe der Reservestoffe durch die Art des Futters als physiologische Reaktion auch einleuchtet, so führt dies im Zusammenhang mit der im Freiland beobachteten Konstanz der Farbe je Art zu einem neuen Problem: Wie ist im natürlichen Habitat eine solche Konstanz der Farbe möglich, wo doch selbst im Bereich verschluckbarer Partikelgrößen stets ein Gemisch verschiedenster Plankonten als Futter zur Verfügung steht und zusätzlich jahreszeitlich bedingte Veränderungen der quantitativen Anteile der Plankonten stattfinden. Gleiche oder ähnliche Farben der Reservestoffe können bei verschiedenen Bryozoen vorkommen, auch bei Arten mit stark unterschiedlich großen Tentakelkränzen. Andererseits sind verschiedene Farben bei Arten mit annähernd gleichgroßen Tentakelkränzen möglich. Die Konstanz der Farbe je Art kann daher nicht durch simple passive Selektion des Futters nach seiner Partikelgröße und durch die Dimensionierung der Tentakelkränze verursacht werden. Zudem produzieren manche Bryozoen-Arten nahezu durch den größten Teil des Jahres hindurch Embryonen mit konstanter Färbung. Deswegen ist es gleichfalls unwahrscheinlich, daß jahreszeitlich bedingte spezifische Futterkombinationen die Konstanz der Farbe der Reservestoffe verursachen, zumindest nicht in allen Fällen. Man muß vielmehr eine artspezifische Bevorzugung bestimmter Futterarten und eine aktive Selektion aus dem angebotenen Gemisch heraus annehmen.

Es liegen zahlreiche Beobachtungen vor, die eine aktive Selektion bestimmter Futterarten durch die Bryozoen nach dem Geschmackssinn als höchstwahrscheinlich erkennen lassen. Eine weitergehende Diskussion dieses Problems ist an anderer Stelle geführt worden (Jebram, im Druck).

Eine relative Konstanz der Farbe gibt es (in Freilandmaterial) nach bisherigen Beobachtungen bei den Reservestoffen der Eier, Embryonen und Dauerknospen, nicht jedoch bei den Farben der Cystidwände. Bei etlichen Arten besonders der asco-phoren Cheilostomata ist seit langem bekannt, daß verschiedene Kolonien einer Art oder sogar verschiedene Teile einer Kolonie unterschiedliche Färbungen der Cystidwände haben können. Die Ursachen dafür sind noch ungeklärt.

„Winter“: Temperatur – Ernährung

Der Name „Hibernacula“ (= „Winterknospen“) läßt vermuten, daß die Entwicklung dieser Gebilde durch das vordergründig wichtigste Merkmal des Winters, die

Temperaturerniedrigung, verursacht wird. Tatsächlich haben Dumortier und van Beneden (1848) und etliche andere Autoren die niedrigen Temperaturen im Winterhalbjahr als entscheidenden Faktor angesehen.

Annandale (1907, 1911) hat als erster darauf hingewiesen, daß die Dauerknospen bei Verschlechterung der Umweltbedingungen entstehen. Zum Beispiel bildet *Victorella pavida* in Indien Dauerknospen nicht nur bei Erniedrigung sondern auch bei Erhöhung (!) der Temperaturen; letzteres wird von einer starken Vermehrung von Bakterien und einer Verschlechterung des (übrigen) Nahrungsangebotes begleitet. Konsequenterweise lehnte Annandale die Bezeichnung „hibernacles“ bzw. „winter buds“ ab und schlug vor, diese Gebilde „resting buds“ oder „lasting buds“ zu nennen. Braem (1951) beobachtete, daß die „Winterknospen“ bei *V. pavida*, *Tanganella mülleri*, *Bulbella abscondita* und *Bowerbankia gracilis* unabhängig von der Temperatur dann gebildet werden, wenn die Bryozoen-Kolonien nicht ausreichend ernährt werden; andererseits mißt Braem der Temperaturerniedrigung immer noch einen wesentlichen Einfluß auf die Dauerknospen-Bildung zu.

Zahlreiche eigene Beobachtungen an kultivierten Kolonien von *Tanganella mülleri*, *Bulbella abscondita* und *Bowerbankia gracilis* haben die Angaben von Annandale und teilweise auch die von Braem bestätigt: Nach allen bisherigen eigenen Versuchen hat die Temperatur keinen direkten Einfluß auf die Bildung von Dauerknospen. Andererseits werden Dauerknospen in kürzester Zeit gebildet, wenn die Tiere unzureichend ernährt sind. Schon Hungern von ca. 1 Tag Dauer kann die Bildung von Dauerknospen auslösen, selbst bei Temperaturen über + 20°C und bei einer Salinität von 38‰ (letzteres bei *B. gracilis*). Unter „unzureichender Ernährung“ ist in diesem Zusammenhang jedoch nicht nur eine ungenügende Menge des Futters zu verstehen, sondern auch eine unzureichende Qualität bzw. physiologische Beschaffenheit (z.B. hinsichtlich der Art des Futterorganismus oder dessen schlechter physiologischer Zustand durch falsche Nährösung oder Überalterung).

Wenn die Bryozoen zwar physiologisch zulängliches Futter, aber in unzureichender Menge zur Verfügung haben, bilden sie Dauerknospen mit der „artspezifischen“ Farbe der Reservestoffe, und mehr als die Hälfte dieser Dauerknospen vermag neue Zoide zu bilden. Hingegen hat physiologisch unzureichendes Futter, selbst in reichlichen Mengen, zur Folge, daß die Dauerknospen nicht die „artspezifische“ Farbe der Reservestoffe zeigen oder gar keine Reservestoffe

enthalten. Vermutlich vermögen solche "abnorm" gefärbten Dauerknospen nur mit vermindertem Prozentsatz oder gar nicht auszukeimen.

Die Art des Futters entscheidet also generell, ob Dauerknospen gebildet werden und ob sie überlebensfähig sind. Übertragen auf die Verhältnisse im natürlichen Habitat bedeutet das: Der von den Bryozoen wahrgenommene "Winter-Faktor" ist die jahreszeitliche Veränderung in der Zusammensetzung des zur Verfügung stehenden Futters. Eine Verschiebung von physiologisch zuträglichen zu unzuträglichen Futterorganismen kann nur teilweise und nur vorübergehend kompensiert werden durch aktive Selektion gegen das Konzentrationsgefälle. Bei Mangel an geeignetem Futter werden zunächst Dauerknospen gebildet; bei Ausbleiben von zuträglichem Futter werden mehr und mehr Polypide in der Kolonie eingeschmolzen, bis alle Lebensaktivität in der Kolonie erloschen ist – nur die Dauerknospen überleben dann. Die Zusammensetzung des Planktons wird ihrerseits allerdings teilweise durch den saisonalen Temperaturverlauf gesteuert. So nimmt die Temperatur nur einen sehr indirekten Einfluß auf die Ausbildung der Dauerknospen.

Da die Bezeichnung "Hibernacula" stets einen direkten Einfluß durch die Temperaturerniedrigung suggeriert, stimme ich mit Annandale (1907, 1911) überein, daß diese Gebilde besser und neutral "Dauerknospen" (= "resting buds" oder "lasting buds") genannt werden sollten.

Phylogenetische Aspekte

Dauerknospen sind bei den ctenostomen Bryozoen weiter verbreitet als früher angenommen wurde und kommen bei den meisten serialen und stolonialen Überfamilien (Jebram, 1973a) vor: Paludicelloidea s.str.: *Paludicella*; Arachnidioidea: *Arachnidium*; Victorellioidea: *Bulbella*, *Tanganella*, *Victorella*; Valkeroioidea: *Valkeria*; Vesicularioidea: *Bowerbankia* (und *Vesicularia*). Lediglich bei den serialen Benedeniporoidea und Hislopioidea sowie bei den flächig angeordneten Alcyonidioidea sind echte Dauerknospen bislang nicht gefunden worden, doch mag das auf der Lückenhaftigkeit der Beobachtungen beruhen. Ein Vorkommen oder Fehlen von Dauerknospen kann jedenfalls genau so wenig für eine Rekonstruktion der taxonomischen Verhältnisse benutzt werden wie die Farbe der Reservestoffe.

Es ist aus verschiedenen Gründen anzunehmen, daß alle Bryozoen von gemeinsamen Vorfahren im Meer abstammen, während eine umgekehrte Ableitung aller

Bryozoen von Ahnen im limnischen Bereich als höchst unglaublich erscheint. Da die Entwicklung von Dauerknospen weder durch Temperaturerniedrigung noch durch Salzgehaltsverminderung direkt entscheidend ausgelöst wird, ist es sehr unwahrscheinlich, daß die Dauerknospen-Bildung während oder nach der Einwanderung in den brackischen Bereich mit seinen ökologischen Extrembedingungen als Anpassung entwickelt wurde. Das Vorkommen von Dauerstadien bei verschiedenen Tiergruppen auch im vollmarinen Bereich läßt eine andere Interpretation als wahrscheinlicher gelten:

Durch den jahreszeitlichen Rhythmus von Licht und Temperatur verursacht, gibt es natürlich auch im Meer wie im Süßwasser und Brackwasser Perioden mit unterschiedlicher Primärproduktion im Plankton. Einige Bryozoen (wie auch Schwämme und Kamptozoen) entwickelten im Meer die Fähigkeit, Dauerstadien zu bilden, die es ihnen ermöglichen, auch bei deutlicher Ernährungsspezialisierung Perioden mit unzureichendem Futterangebot zu überleben. Erst nachdem diese Fähigkeit erworben worden war, konnten einige dieser Arten oder Artengruppen leichter solche Biotope erobern, in denen noch viel stärkere periodische Schwankungen bei den Umweltfaktoren auftreten als im Meer. Zum Beispiel konnte nun erst das Brackwasser mit seinen starken periodischen Unterschieden des Salzgehaltes, der Temperatur und der Planktonproduktion von kleinen Filtrierern besiedelt werden. Vom Brackwasser aus konnten dann einige Arten schließlich in das Süßwasser mit seinen extremen Schwankungen der Temperatur und des Planktonwachstumes vordringen. Die Fähigkeit zur Bildung von besonders resistenten Stadien bereits im Meer wirkte also als Präadaptation, die eine spätere Besiedlung des brackisch-limnischen Bereiches ermöglichte.

Die limnische Region ist offenbar in mehreren Radiationen von unterschiedlichen Gruppen der Bryozoen erobert worden, wie aus Vergleichen der Anatomie der verschiedenen im Süßwasser lebenden Arten zu erkennen ist (Jebram, 1973a). Die heute in limnischen Gewässern anzu treffenden Bryozoen stellen höchstwahrscheinlich großenteils systematisch isolierte Reliktfarben dar, deren nächste Verwandte im Meer der Konkurrenz der "moderner" Formen erlegen und ausgestorben sind (Jebram, 1973c). Die meisten der ursprünglicheren Gruppen der Bryozoen (Phylactolaemata, Hislopioidea, Paludicelloidea) konnten nach unseren bisherigen Kenntnissen nur im Süßwasser überleben, weil da kaum Konkurrenz angetroffen wurde. Auffälligerweise gibt

es nämlich im Süßwasser relativ sehr wenige sich filtrierend ernährende Tiere. Unter den Filtrierern vermögen Formen mit verhältnismäßig größerer Körpermasse pro Individuum, z.B. die Süßwasser-Muscheln, bei starken Schwankungen der Umweltbedingungen die Faktorenkombination von tiefen Temperaturen plus unzureichendem Nahrungsangebot mit Hilfe einer Art Kältestarre zu überdauern. Dazu scheinen filtrierende Formen mit geringerer Körpermasse, wie Bryozoen oder Schwämme, nicht fähig zu sein. (Auch in der Tiefsee gibt es sehr tiefe Temperaturen und Mangel an hochwertigem Futter für Filtrierer, doch sind da die meisten Umweltbedingungen wenigstens ziemlich konstant, so daß eine Adaptation über lange Zeit leichter ist.)

In der Gegenwart sind drei getrennte Vorstöße von Bryozoen durch den brackischen Bereich in Richtung zum Süßwasser zu beobachten: Von den Valkeroioidea hat die sicherlich abgeleitete Art *Valkeria uva* das Mesohalinum erreicht (z.B. in der Kieler Bucht; Ax, 1952). Von den Vesicularioidea hat *Bowerbankia gracilis* die unterste Salzgehaltsstufe des Brackwassers, das Oligohalinum, erreicht (Jebram, 1969). Unter den ursprünglicheren Ctenostomata mit serialer Anordnung repräsentieren einige Victorellioidea mit den Arten *Tanganella mülleri/symbiontica* (Braem, 1951) und *Bulbella abscondita* (Kothé, 1961) die jüngste erfolgreiche Einwanderungslinie vom Brackwasser ins Süßwasser.

Zitierte Literatur

- Annandale, N.: The fauna of brackish ponds at Port Canning, Lower Bengal, Part VI. Observations on the Polyzoa, with further notes on the ponds. Rec. Indian Mus. 1, 197-205 (1907)
- Freshwater sponges, hydroids, and Polyzoa, Part III. Freshwater Polyzoa (Ctenostomata & Phylactolaemata). In: The Fauna of British India. pp 161-238, p. 240, pp 245-247. London 1911
- Zoological results of a tour in the Far East, Polyzoa Entoprocta and Ctenostomata. Mem. Asiat. Soc. Beng. 6, 13-37 (1916)
- Ax, P.: Eine Brackwasser-Lebensgemeinschaft an Holzpählen des Nord-Ostsee-Kanals. Kieler Meeresforsch. 8, 229-243 (1952)
- Braem, F.: Über *Victorella* und einige ihrer nächsten Verwandten, sowie über die Bryozoa-fauna des Ryck bei Greifswald. Zoologica, Stuttg. 102, 1-59 (1951)
- Carrada, C.C. et S.F. Sacchi: Recherches écologiques sur le bryozoaires ctenostome
- Victorella pavida* (Kent). Vie Milieu 15, 389-426 (1964)
- Dumortier, B.C. et P.J. van Beneden: Histoire naturelle des polypes composés d'eau douce, II. Partie: Descriptions. Mém. Acad. r. Sci. Bruxelles 16 (1848). (Reprint In: Histoire naturelle des polypes composés d'eau douce ou des bryozoaires fluviatiles, pp 1-130. Ed. by M. Hayez. Bruxelles: 1850)
- Emschermann, P.: Über Brutkörper bei dem Kamptozoon *Barentsia gracilis* Sars. Zool. Jb. Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere 69, 333-338 (1961)
- Über die sexuelle Fortpflanzung und die Larve von *Urnatella gracilis* Leidy (Kamptozoa). Z. Morph. Ökol. Tiere 55, 100-114 (1965)
- Jebram, D.: Bryozoen als Holzsäädlinge im Brackwasser. Kieler Meeresforsch. 25, 224-231 (1969)
- Stolonen-Entwicklung und Systematik bei den Bryozoa Ctenostomata. Z. zool. Syst. EvolForsch. 11, 1-48 (1973a)
- Preliminary observations on the influences of food and other factors on the growth of Bryozoa with the description of a new apparatus for cultivation of sessile plankton feeders. Kieler Meeresforsch. 29, 50-57 (1973b)
- Ecological aspects of the phylogeny of the Bryozoa. Z. zool. Syst. EvolForsch. 11, 275-283 (1973c)
- Effects of different foods on *Conopeum seurati* (Canu) (Bryozoa Cheilostomata) and *Bowerbankia gracilis* Leidy (Bryozoa Ctenostomata). Proceedings of the Third International Conference of the I.B.A. Docums Lab. Geol. Lyon. (In press)
- Kothé, P.: Hydrobiologie der Oberelbe. Arch. Hydrobiol. (Suppl. Elbe-Aestuar I) 26, 221-343 (1961)
- Kraepelin, K.: Die Deutschen Süßwasser-Bryozoen, I. Anatomisch-systematischer Teil. Abh. naturw. Ver. Hamburg 10, 1-168 (1887)
- Marcus, E.: Beobachtungen und Versuche an lebenden Meeresbryozoen. Zool. Jb. Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere 52, 1-102 (1926)
- Rogick, M.D. and C.J.D. Brown: Studies on freshwater Bryozoa, XII. A collection from various sources. Ann. N.A. Acad. Sci. 43, 123-144 (1942)
- Ryland, J.S.: Embryo colour as a diagnostic character in Polyzoa. Ann. Mag. nat. Hist. (Ser. 13) 1, 552-556 (1958)
- Zirpolo, G.: *Zoobothryon verticillatum* (Delle Chiaje). Memorie Accad. pont. Nuovi Lincei Roma (2) 17, 109-442 (1933)

Dr. Diethardt Jebram
Zoologisches Institut der
Technischen Universität
Braunschweig
Pockelsstraße 10 a
D-33 Braunschweig
Germany (FRG)