

# Untersuchungen zu den Entwicklungsstadien von *Buxbaumia viridis* (LAM. & DC.) MOUG. & NESTL. (Grünes Koboldmoos)

THOMAS WOLF

## Kurzfassung

Die vorliegende Arbeit dokumentiert die verschiedenen Entwicklungsstadien des Grünen Koboldmooses (*Buxbaumia viridis*). Erstmals werden die Brutkörperbildungen des Protonemas beschrieben und im Foto gezeigt. Im Gegensatz zur typischen Entwicklung der Moose ist bei dieser Art der Gametophyt stark reduziert und von untergeordneter Bedeutung. Kennzeichnend ist ein langlebiges, reich verzweigtes, stellenweise auch großflächig entwickeltes Protonema, das in der Regel „typische“ Brutkörper ausbildet, die von zentraler Bedeutung für die Ausbreitung der Art sind.

## Abstract

**Studies on the developmental stages of *Buxbaumia viridis* (LAM. & DC.) MOUG. & NESTL. (bug-on-a-stick moss)**

This study shows the different stages in the development of the bug-on-a-stick moss (*Buxbaumia viridis*). For the first time, the development of its gemmae is described and photographically documented. In contrast to the typical development in mosses, this species shows a reduced gametophyte which is of minor importance. Typical is a long-lived and richly branched, in parts also extensive developed protonema which as a rule produces "typical" gemmae that are central to the dispersal of the species.

## Autor

Dipl.-Biol. THOMAS WOLF, Durlacher Str. 3, D-76229 Karlsruhe; E-Mail: wolf.th@t-online.de

## Einleitung

Die Laubmoose (Musci, Bryophytina) haben einen heteromorphen Generationswechsel (siehe z.B. BRESINSKY et al. 2008, Abb. 10-136, oder FRAHM 2001, Abb. 1-1). In der Regel ist der haploide Gametophyt im Gegensatz zu den Gefäßpflanzen die das Erscheinungsbild der Moose prägende und dominierende Generation. Der männliche bzw. weibliche Gametophyt bildet in den Antheridien und Archegonien die Spermatozoiden bzw. Eizellen aus. Der sich aus der befruchteten Eizelle entwickelnde diploide Sporophyt, die Meiosporen bildende Generation, bleibt hingegen während der gesamten Entwicklungs-

zeit stets mit dem Gametophyten verbunden und wird maßgeblich von diesem ernährt.

Bei der Gattung *Buxbaumia* (Koboldmoose i.e.S.) hingegen ist der Gametophyt sehr klein (< 1 mm), und im Gelände, sieht man von den bisher kaum beachteten Brutkörperbildungen des Protonemas ab, ist nur der relativ unscheinbare ca. 1 bis 2 cm große Sporophyt erkennbar. Auf Grund dieser unscheinbaren Lebensweise ist die Ökologie und Verbreitung der Art nur in groben Zügen bekannt. Nur mit einer verbesserten Kenntnis der verschiedenen Entwicklungsstadien sind genauere Aussagen zur Ökologie und Verbreitung der Art möglich, die als eine der wenigen Moosarten des Anhangs II der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie (FFH-Richtlinie) europaweite Bedeutung hat.

Die nachfolgende Dokumentation stellt auf Grundlage von Fotos die verschiedenen Entwicklungsstadien dar und soll somit einen wesentlichen Beitrag zum Verständnis der Art liefern. In weiteren, bereits geplanten Publikationen werden die seit 2011 durchgeführten Untersuchungen zur Populationsdynamik der Sporophyten sowie zur Ökologie und Verbreitung des Moores in Baden-Württemberg dargestellt.

## Die Entwicklung des Sporophyten

Erste Entwicklungsstadien des Sporophyten sind nach den bisherigen Erkenntnissen im Gelände (zumindest mit Hilfe einer 10- bzw. 20-fachen Vergrößerungslupe) ab Juli auffindbar. Bis in den Spätherbst werden jedoch kontinuierlich weitere Sporophyten ausgebildet. Es ist allerdings fraglich, ob die sich im November entwickelnden „Nachzügler“ auch die Winterzeit überstehen können. Die Hauptentwicklungsphase der jungen Sporophyten liegt im August/September. Man muss aber davon ausgehen, dass die Entwicklung maßgeblich durch den Witterungsverlauf während der Sommermonate geprägt wird. Bei stark ausgetrocknetem Totholz ist eine Sporophyten-Entwicklung nach dem bisherigen Kenntnisstand kaum wahrscheinlich.

Tabelle 1. Saisonal sehr frühe bzw. späte Nachweise junger Sporophyten an verschiedenen Fundorten in Baden-Württemberg

01.07.2015	4 junge Sporophyten	Mannenbächle/Dobel (Nordschwarzwald)
11.07.2015	1 junger Sporophyt	Rohrdofer Tobel/Adelegg (Voralpen)
21.07.2015	3 junge Sporophyten	Merklingen (Schwäbische Alb)
01.08.2012	2 junge Sporophyten	Hafental (Schurwald und Weizheimer Wald)
01.08.2014	2 junge Sporophyten	St. Leonhardsquelle/Bad Liebenzell (Nordschwarzwald)
26.10.2014	2 junge Sporophyten	Königsheim (Schwäbische Alb)
14.11.2012	2 junge Sporophyten	Zimmernertalbach östlich Vaihinger Hof (Südwestliches Albvorland)
19.11.2013	3 junge Sporophyten	Königsheim (Schwäbische Alb)

Die Entwicklung des Sporophyten stellt die Fotoreihe (Abb. 1 bis Abb. 19) dar.

Nach der Befruchtung verändert sich der Gametophyt deutlich. Das Stämmchen entwickelt sich zu einem „fleischigen“ Scheidchen um (ROTH 1905: 271). Randständige Blättchenzellen wachsen zu Sekundärprotonema aus. Es entwickeln sich weitere, im Vergleich zu den Blättchen des nicht befruchteten Gametophyten kleinere Blättchen, deren Randzellen ebenfalls zu einem Sekundärprotonema auswachsen. An der Epidermis bilden sich Rhizoide. Dieses dichte Geflecht aus Sekundärprotonema und Rhizoiden (siehe u.a. Abb. 7 bis Abb. 10) dient zur besseren Verankerung im Substrat und der Ernährung des Sporophyten. Zunächst entwickelt sich die Seta. Die Kalyptra – sie besteht aus dem haploiden Gewebe des Archegonienhalses – geht relativ früh verloren. Bereits Ende Oktober ist sie bei den meisten Sporophyten abgefallen. Die Sporenkapsel ist zunächst grün und symmetrisch aufgebaut. Mit Reifung der Sporen wird die Kapsel bräunlich sowie asymmetrisch und neigt sich meist in Richtung des Substrats (sie steht oftmals im Winkel von 90° zur Seta). Die Sporenreife und Öffnung des Sporophyten erfolgt etwa ab Mitte Mai.

## Die Entwicklung des Gametophyten

Die Entwicklung der Gametophyten wird bereits ausführlich von GOEBEL (1892) oder DENING (1928) beschrieben. Da die Art zweihäusig (diözisch) ist, werden pro Protonema nur weibliche oder männliche Gametophyten ausgebildet.

Der männliche Gametophyt ist sehr einfach aufgebaut. Er besteht aus einem das Antheridium umhüllenden Blättchen, das als kurzer Seitenzweig dem Protonema aufsitzt (LIMPRICHT 1895: 636). Er ist ca. 100 µm (90 µm bis etwa 150 µm) groß. Bei der Betrachtung im Durchlichtmikroskop ist überwiegend kein Chlorophyll erkennbar, nur vereinzelt wurden auch Pflanzen mit Chlorophyll gesehen (Abb. 20 bis Abb. 23).

Pflanzen mit Antheridium wurden sowohl im April als auch im August und September gefunden. Die Pflanzen sind aber selbst unter dem Binokular bei 40-facher Vergrößerung schwer nachweisbar. Sie wurden überwiegend bei der Präparation junger Entwicklungsstadien des Sporophyten gefunden und scheinen bevorzugt in kleinen Spalten und Klüften des Totholzes (Abb. 24 bis Abb. 31) zu wachsen.

Die weiblichen Gametophyten sind auf Grund ihrer Größe besser zu erkennen. Auf Totholz wachsen die Pflanzen überwiegend in Spalten und Klüften, vereinzelt aber auch auf der Oberfläche. Die untersuchten Exemplare haben eine Größe von ca. 300 bis 700 µm und weisen meist 6-8 Blättchen auf, vereinzelt auch bis zu 13 Blättchen. Die Zellen der Blättchen sind zu Beginn der Entwicklung überwiegend wasserhell und kaum braun gefärbt. Bei älteren Exemplaren sind die Zellen hingegen überwiegend braun gefärbt. Die Blättchen-Ränder sind durch herausragende Zellenden krenuliert bis gebuchtet.

Ähnlich wie bei den männlichen Gametophyten ist der Chlorophyll-Gehalt der Zellen sehr unterschiedlich. In der Regel weisen zumindest die Zellen im Bereich des Stämmchens Chlorophyll auf. Die Entwicklung von Chlorophyll scheint durch die Lage geprägt zu sein. In Spalten und Klüften versteckt lebende Gametophyten weisen bei der Betrachtung im Durchlichtmikroskop im Gegensatz zu exponiert lebenden Exemplaren kaum oder kein Chlorophyll auf.

Die weiblichen Gametophyten scheinen nicht selten zu sein. Man findet sie bei gezielter, allerdings auch zeitaufwändiger Nachsuche unter dem Binokular bei 16- bis 40-facher Vergrößerung relativ oft, besonders auf stark versetztem weißfaulem Totholz von Fichte und Tanne, in Bereichen, die durch ein gehäuftes Vorkommen von

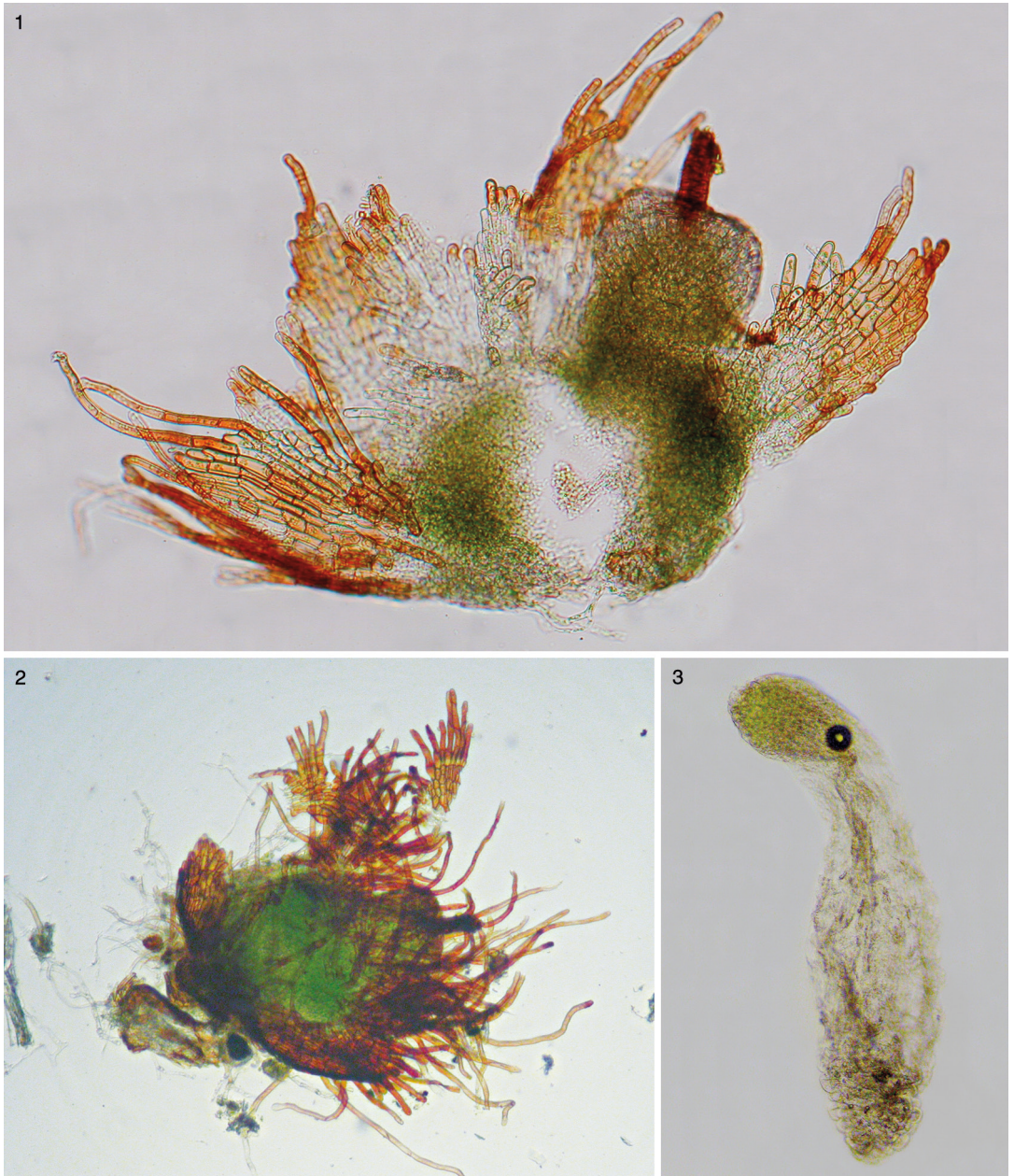


Abbildung 1. Weiblicher Gametophyt nach Befruchtung der Eizelle. Die Randzellen der Blättchen wachsen zu Sekundärprotonema aus, die Zellen weisen teilweise etwas Chlorophyll auf (Aufsammlung vom 10.8.2013, Brittheim/Rosenfeld, Südwestliches Albvorland. – Foto: A. HÖLZER. Abbildung 2. Weiblicher Gametophyt (ca. 640  $\mu\text{m}$  lang) mit einer sehr frühen Entwicklungsphase des Sporophyten (der Sporophyt ist noch vollständig vom mitwachsenden Archegonium umhüllt), Blättchen und Rhizoide wurden teilweise wegpräpariert. Abbildung 3. Der freipräparierte Sporophyt (ca. 620  $\mu\text{m}$ ) aus einer ähnlich weit entwickelten Pflanze, bemerkenswert sind die wabenförmigen Zellstrukturen am Fuß des Sporophyten. Dauerpräparat mit Glycerin-Gelatine, die Zellen sind bereits teilweise kollabiert (Aufsammlung vom 21.7.2015 bei Merklingen, Schwäbische Alb, Mittlere Kuppenalb). – Foto: T. WOLF.

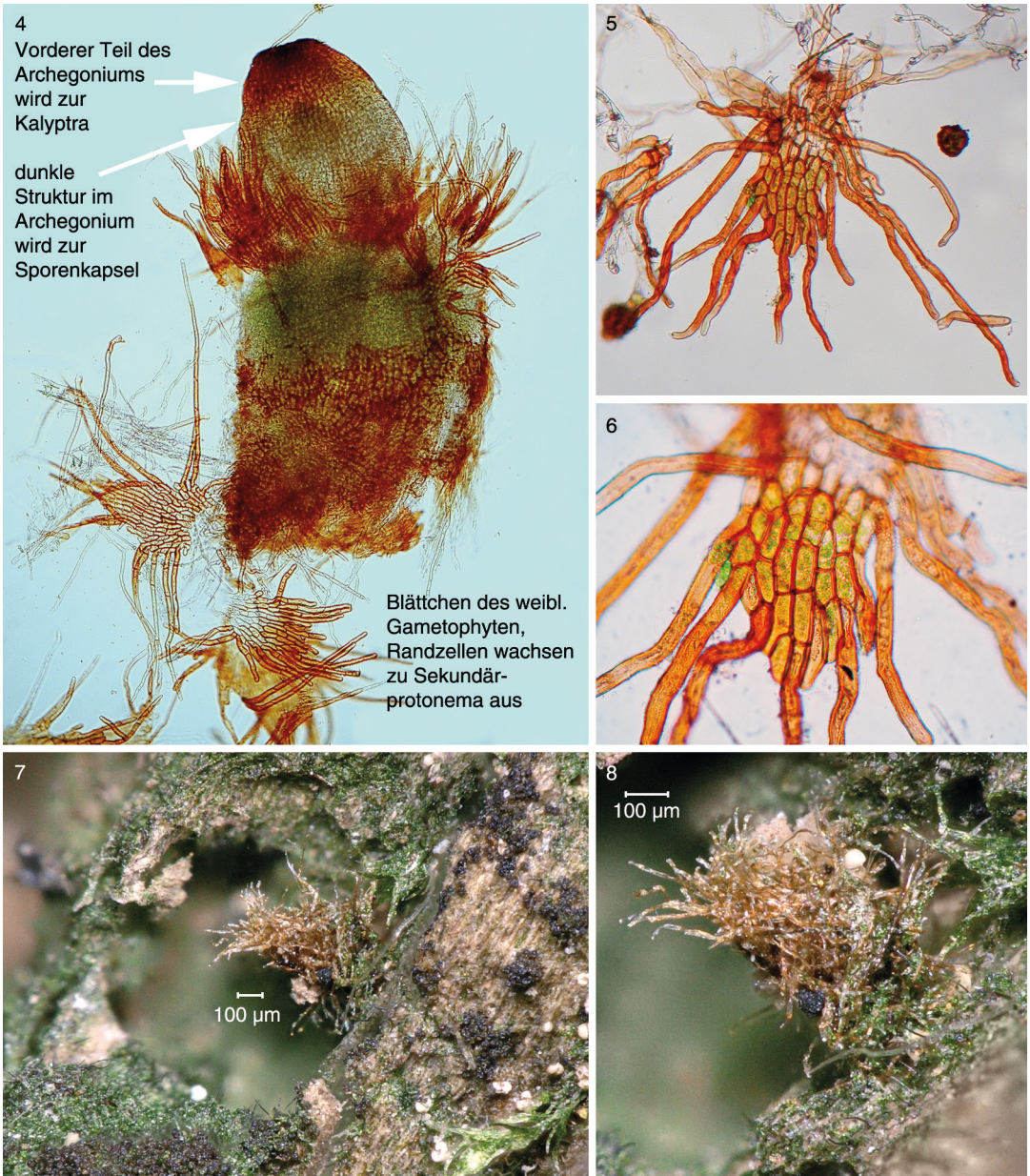


Abbildung 4. Weiblicher Gametophyt mit einer sehr frühen Entwicklungsphase des Sporophyten, der Sporophyt ist noch vollständig vom mitwachsenden Archegonium umhüllt; die Blättchen wurden weitgehend abpräpariert (Aufsammlung vom 10.8.2013, Brittheim/Rosenfeld, Südwestliches Albvorland). – Foto: A. HÖLZER. Abbildung 5, 6. Detailaufnahme eines Blättchens eines weiblichen Gametophyten mit Chlorophyll, die Randzellen sind teilweise zu langen Fäden ausgewachsen, die Zellwände sind meist schräggestellt (Aufsammlung vom 10.8.2013, Brittheim/Rosenfeld, Südwestliches Albvorland). – Foto: A. HÖLZER. Abbildung 7, 8. Sehr junge Entwicklungsphase des noch nicht sichtbaren Sporophyten, umgeben von Protonema und Brutkörpern. Der Gametophyt ist vollständig von einem Rhizoidengeflecht umhüllt (Aufsammlung vom 21.7.2015, Merklingen, Schwäbische Alb, Mittlere Kuppenalb). – Fotos: O. BECHBERGER.



Abbildung 9. Weiblicher Gametophyt (ca. 1 mm breit) mit dem Sporophyten in einer sehr frühen Entwicklungsphase (das Archegonium mit dem sich entwickelnden Sporophyten ist im Zentrum andeutungsweise erkennbar) (15.8.2013, Heidhöfe, Albuch und Härtsfeld). – Foto: T. WOLF. Abbildung 10. Weiblicher Gametophyt mit dem Sporophyten in einer sehr frühen Entwicklungsphase. Der Sporophyt ist noch nicht erkennbar. Man sieht bereits den sich zur Kalyptra entwickelnden Teil des Archegoniums (Herkunft unbekannt, längere Zeit im Mini-Gewächshaus kultiviert, 9.9.2013). – Foto: T. WOLF. Abbildung 11. Frühe Entwicklungsphase des Sporophyten, die Seta entwickelt sich (die beiden Sporophyten sind ca. 1 mm breit und 3-4 mm hoch) (31.8.2013, Schefflenz, Bauland). – Foto: T. WOLF. Abbildung 12. Zunächst bildet sich die Seta aus (23.8.2013, Buselbachtal, N-Notschrei, Südschwarzwald). – Foto: T. WOLF. Abbildung 13. Typischer Habitus im September/Oktober, der Entwicklungszustand ist aber je nach Gebiet und Jahr unterschiedlich (22.10.2013 Dinkelberg). – Foto: T. WOLF. Abbildung 14. Typischer Entwicklungszustand Ende Oktober/Anfang November (25.10.2014, Raumünzach, Forbach, Grindenschwarzwald und Enzhöhen). – Foto: T. WOLF. Abbildung 15. Entwicklungszustand im fortgeschrittenen Frühjahr, links mit Rest eines Sporophyten (29.4.2015, Fridingen, Baaralb und Oberes Donautal). – Foto: T. WOLF. Abbildung 16. Entwicklungszustand kurz vor Öffnung der Sporenkapsel (29.4.2015, Fridingen, Baaralb und Oberes Donautal). – Foto: T. WOLF.

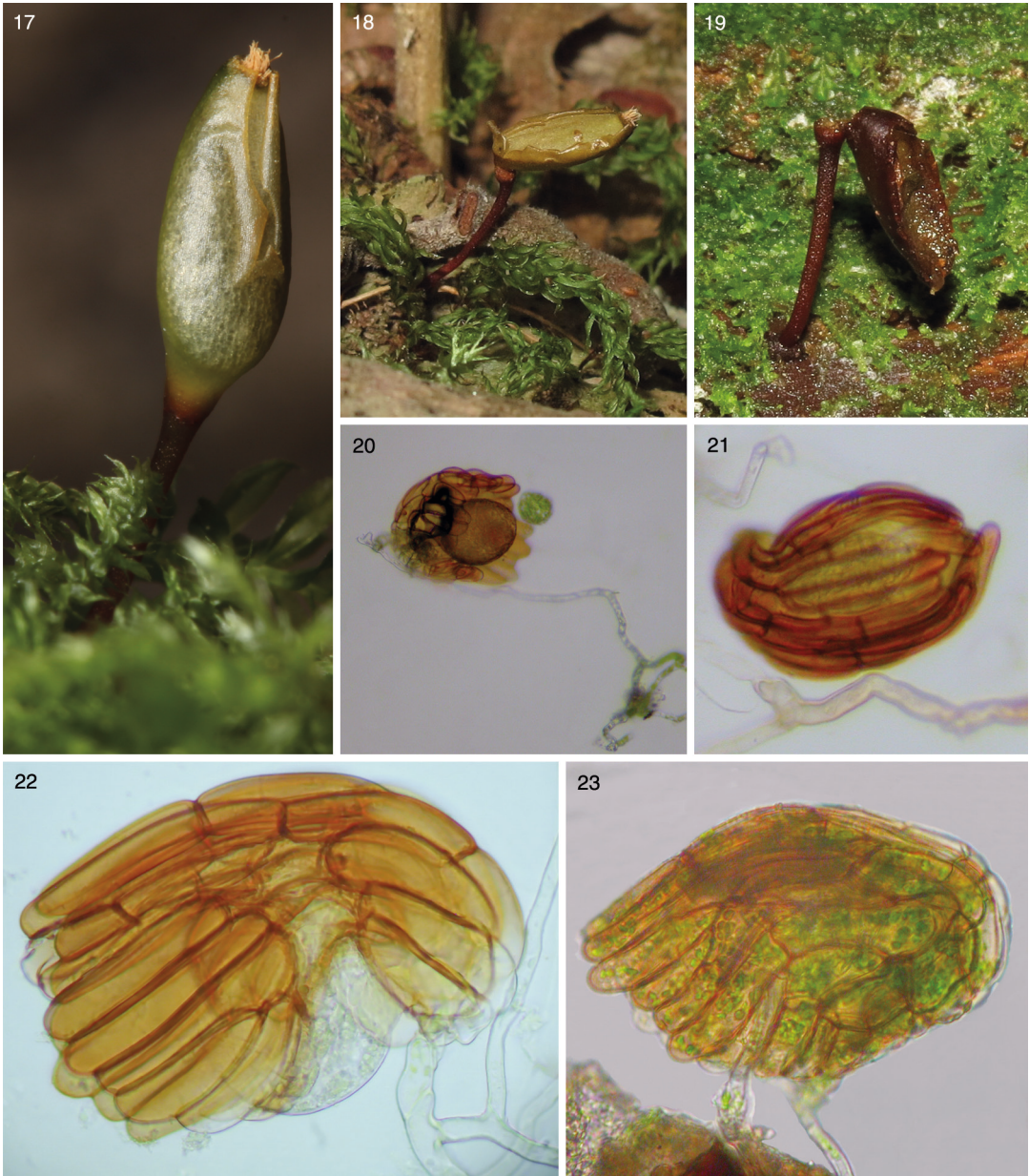


Abbildung 17. Relativ frisch geöffnete Sporenkapsel (19.5.2014 Grobbach, Nördlicher Talschwarzwald). – Foto: T. WOLF. Abbildung 18. Alternder Sporophyt (17.6.2014, Raumünzach, Forbach, Grindenschwarzwald und Enzhöhen). – Foto: T. WOLF. Abbildung 19. Zerfallsphase des Sporophyten, die Sporenkapsel bricht am Kapselhals ab (18.10.2014, Steigersbach, Schwäbisch-Fränkische Waldberge). – Foto: T. WOLF. Abbildung 20. Männlicher Gametophyt mit Antheridium (Aufsammlung vom 30.10.2013 bei Fronrot, Schwäbisch-Fränkischer Waldberg). – Foto: T. WOLF. Abbildung 21. Männlicher Gametophyt mit Antheridium (Aufsammlung vom 25.9.2013, Dinkelberg). – Foto: T. WOLF. Abbildung 22. Männlicher Gametophyt mit Antheridium (Aufsammlung vom 21.8.2014, bei Nordrach, Mittlerer Schwarzwald). – Foto: T. WOLF. Abbildung 23. Männlicher Gametophyt mit Chlorophyll (ca. 120 µm lang) (Aufsammlung vom 30.7.2015 bei Wiesensteig, Schwäbische Alb). – Foto: T. WOLF.

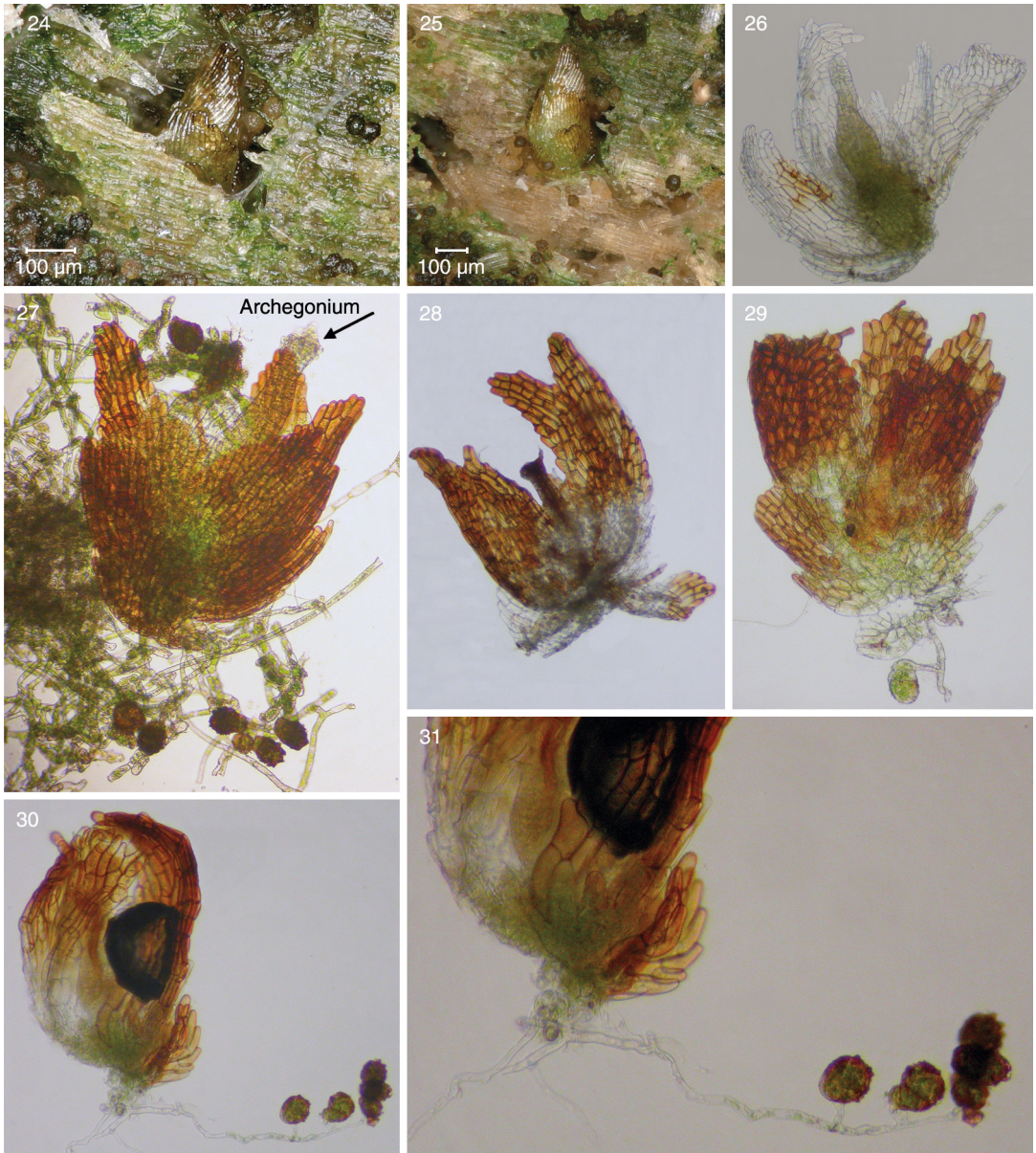


Abbildung 24, 25. Weiblicher Gametophyt (mit Protonema und Brutköpern), 25 wurde der Gametophyt freigestellt (Aufsammlung vom 19.3.2015, Ulfenbachtal, Sandstein-Odenwald). – Foto: J. GIEBEL. Abbildung 26. Junger weiblicher Gametophyt mit gut erkennbarem Archegonium und Stängelchen (ca. 450 µm lang) (Aufsammlung vom 08.5.2015, Gais, Schweiz). – Foto: T. WOLF. Abbildung 27. Weiblicher Gametophyt, Blättchen mit Chlorophyll und entwickeltem Archegonium (Aufsammlung vom 13.3.2015, Ulfenbachtal, Sandstein-Odenwald). – Foto: T. WOLF. Abbildung 28. Weiblicher Gametophyt, die Blättchen haben vereinzelt etwas Chlorophyll (Aufsammlung vom 24.7.2015, Zieflesberg, Bad Herrenalb, Grindenschwarzwald und Enzhöhen). – Foto: T. WOLF. Abbildung 29. weiblicher Gametophyt mit Protonema und Brutkörper (Aufsammlung vom 14.7.2015, Ettenheimmünster, Mittlerer Schwarzwald). – Foto: T. WOLF. Abbildung 30, 31. Weiblicher Gametophyt (ca. 370 µm lang) mit Protonema und Brutkörpern (Aufsammlung vom 10.5.2015, Gäbris nördlich Gais, Schweiz). – Foto: T. WOLF.

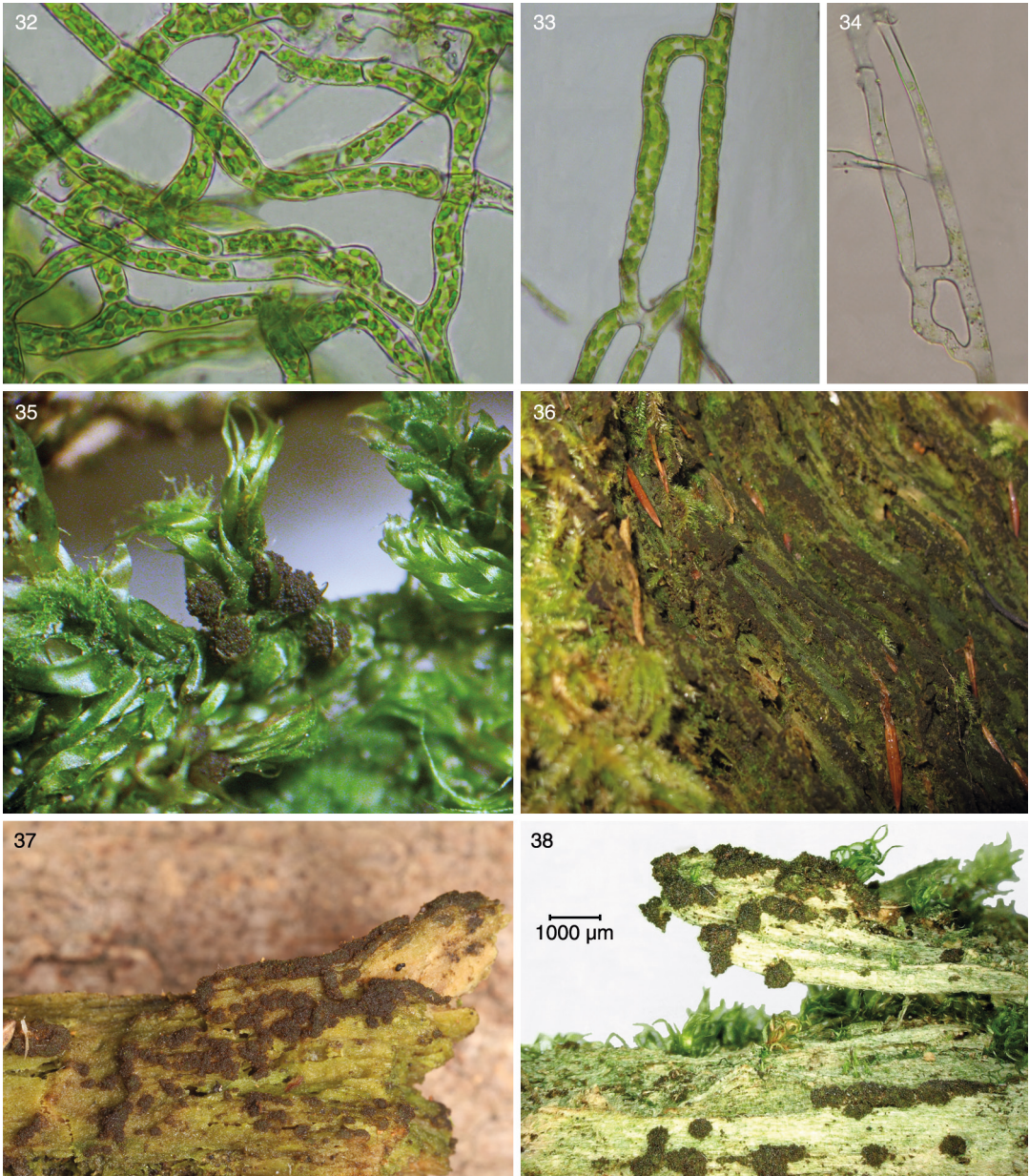


Abbildung 32. Ausschnitt eines Protonema-Rasens von *Buxbaumia viridis* (Aufsammlung vom 21.8.2014, Nordrach, Mittlerer Schwarzwald). – Foto: T. WOLF. Abbildung 33. Anastomosen am Protonema (Aufsammlung vom 18.11.2013, Dinkelberg). – Foto: T. WOLF. Abbildung 34. Anastomosen am Protonema (Aufsammlung vom 14.3.2014, östl. Lofenau, nördl. Grenzerkopf, Nördlicher Talschwarzwald). – Foto: T. WOLF. Abbildung 35. Protonema und Brutkörper auf Blättchen von *Hypnum cupressiforme* wachsend (Aufsammlung vom 23.7.2015 Merklingen, Schwäbische Alb, Mittlere Kuppenalb). – Foto: T. WOLF. Abbildung 36. Großflächige Ausbildung des Protonemas mit Brutkörpern auf einem weißfaulen Fichten-Stubben (Aufsammlung vom 18.11.2013, Dinkelberg). – Foto: T. WOLF. Abbildung 37. Gehäuftes Vorkommen von Brutkörpern (Aufsammlung vom 24.4.2013, Hohe Steige, Wehingen, Hohe Schwabenalb, Schwäbische Alb). – Foto: T. WOLF. Abbildung 38-40. Protonema und Brutkörperbildungen, 38 Übersicht.



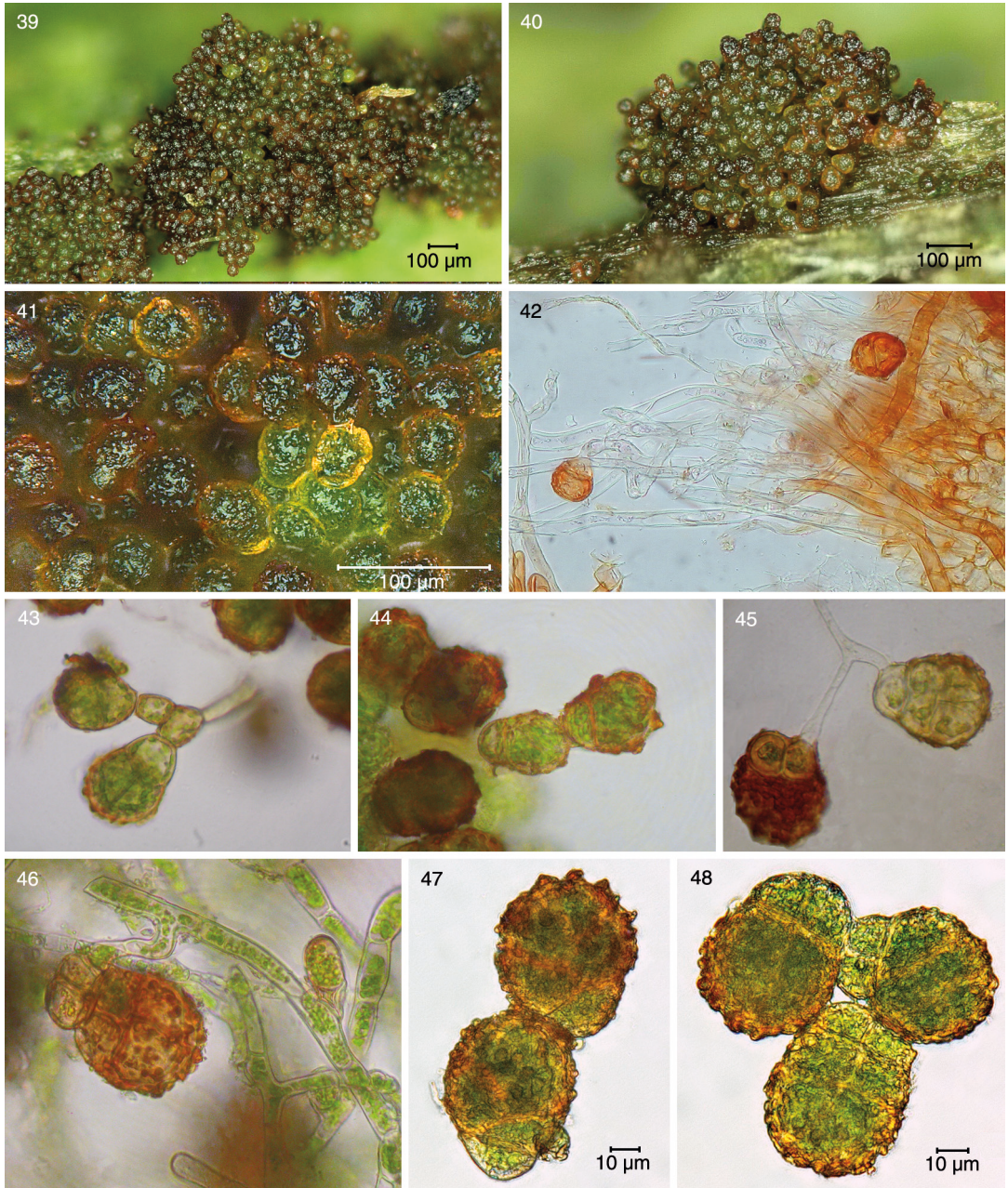


Abbildung 38-40. Protonema und Brutkörperbildungen, 39-40 Detailspekt (Aufsammlung vom 14.7.2015, Ettenheimmünster, Mittlerer Schwarzwald). – Fotos: O. BECHBERGER. Abbildung 41. Brutkörper in Aufsicht (Aufsammlung vom 21.7.2015, Merklingen, Schwäbische Alb, Mittlere Kuppenalb). – Foto: O. BECHBERGER. Abbildung 42. Brutkörper (links im Bild) an einem Protonema-Faden, der direkt an den Fuß (ehemaliger Gametophyt) eines Sporophyten führt (Aufsammlung vom 10.8.2013, Brittheim/Rosenfeld, Südwestliches Albvorland). – Foto: A. HÖLZER. Abbildung 43-46. Brutkörper, Dokumentation aus verschiedenen Aufsammlungen. – Foto: T. WOLF. Abbildung 47, 48. Brutkörper (Aufsammlung vom 21.7.2015, Merklingen, Schwäbische Alb, Mittlere Kuppenalb). – Fotos: O. BECHBERGER.

Brutkörper, gekennzeichnet sind. In einer Holzspalte konnten auf einer Länge von 2 cm z.B. bis zu 9 weibliche Gametophyten nachgewiesen werden. Auf einer Holzprobe von ca. 9 x 3 cm Größe wurden 25 weibliche Gametophyten, davon 11 mit Chlorophyll in den Blättchen, sowie 5 ganz junge Entwicklungsstadien der Sporophyten gefunden (Abb. 24 bis Abb. 31).

Auch der weibliche Gametophyt lässt sich über einen längeren Zeitraum nachweisen. Nachweise gelangen sowohl im Frühjahr (13.3.2015, Ulfenbachtal, Odenwald) als auch im Herbst (10.9.2014, Marsbach, Odenwald oder 23.10.2013, Dinkelberg). Da die Pflanzen auch im Herbst zumindest teilweise noch Chlorophyll aufweisen, kann man davon ausgehen, dass sie noch vital sind.

### Das Protonema und seine Brutkörper

Bei Untersuchungen zur Populationsdynamik des Sporophyten, die 2011 begonnen wurden, zeigte sich, dass auf nahezu jedem Foto zu den Untersuchungsflächen „algenförmige“ Strukturen zu erkennen waren. Sensibilisiert durch die Ausführungen von DUCKETT et al. (2004) wurden diese Strukturen näher untersucht. Es zeigte sich, dass diese Strukturen in Verbindung stehen mit einem einzellreihigen und reich verzweigten Fadengeflecht, bei dem besonders die an der Oberfläche wachsenden Zellen sehr chlorophyllreich sind. Dieses Fadengeflecht weist große Ähnlichkeiten mit dem von DENING (1928) oder GOEBEL (1892) beschriebenen Protonema von *Buxbaumia* auf. So schreibt z.B. GOEBEL (S. 96): „Das Protonema von *Buxbaumia* unterscheidet sich von einem Bryineeprotonema nur dadurch, dass seine Äste mit einander vielfach in Verbindung stehen...“. Im August 2013 wurde dann erstmals ein Brutkörper an einem Protonemafaden gefunden, der direkt an den Stammfuß (ehemaliger Gametophyt) des Sporophyten führt (siehe Abb. 42). 2015 wurden dann auch weibliche Gametophyten gefunden, die in Verbindung mit Protonemafäden stehen, an denen sich ebenfalls Brutkörper entwickelten (Abb. 29 bis Abb. 31).

Das Protonema ist reich verzweigt und kann auch unter optimalen Bedingungen (weitgehendes Fehlen konkurrierender Arten) in unterschiedlicher Intensität auch mehrere Quadratdezimeter besiedeln. Vereinzelt überwächst das Protonema auch die Blättchen von Begleitarten wie z.B. *Hypnum cupressiforme*, *Herzogiella seligeri* oder *Rhizomnium punctatum*.

Die auf dem Substrat oder oberflächennah wachsenden Protonemafäden sind im Gegensatz zu

im Substrat wachsenden chlorophyllreich und weisen auffällig große Chloroplasten auf. Bei den im Substrat wachsenden Protonemafäden ist in der Regel im Lichtmikroskop kein Chlorophyll erkennbar. Kennzeichnend für das Protonema bei *Buxbaumia* ist die Fähigkeit zur Bildung von Anastomosen (Zusammenwachsen zweier aufeinander treffender Protonemafäden mit Auflösung der Zellmembranen, DENING 1928).

Im Gelände ist das Protonema nicht eindeutig identifizierbar. Es bildet aber typische, bräunliche, (kreis-)runde bzw. stellenweise auch rasis miteinander verwachsene „Zellhäufchen“ aus, die aus Brutkörpern bestehen. Diese sind im Gelände vor allem im trockenen Zustand besonders auf weißfaulem Totholz von Gewöhnlicher Fichte (*Picea abies*) oder Weiß-Tanne (*Abies alba*) sehr gut erkennbar (Abb. 36 bis Abb. 38).

Die mehrzelligen, rundlich-ovalen Brutkörper haben eine warzige Oberfläche und sind etwa zwischen 40 µm und 70 µm groß. Oftmals wachsen mehrere Brutkörper reihig übereinander (Abb. 44 und Abb. 47).

Die Fähigkeit zur Bildung von Brutkörpern wurde bisher kaum beachtet. Nur DENING (1928) beschreibt in seiner Arbeit zur Entwicklung der Gametophyten von *Buxbaumia aphylla* die Fähigkeit des Protonemas zur Brutzellenbildung (S. 320 f). WIKLUND (2002: 194) erwähnt die Fähigkeit zur Bildung von Brutzellen bei *Buxbaumia viridis* in Kultur, geht aber nicht weiter auf diese Strukturen ein.

Die Brutkörper sind relativ häufig. Gemäß ersten Kartierergebnissen sind die Brutkörper in Baden-Württemberg verbreitet zu finden – sie sind im Bereich von Vorkommen des Sporophyten deutlicher häufiger zu finden und auch deutlich weiter verbreitet als der Sporophyt. Gemäß der Suchmethode wurden die Brutkörper vor allem an weißfaulem und stark zersetztem Totholz von Gewöhnlicher Fichte (*Picea abies*) und Weiß-Tanne (*Abies alba*) gefunden. Hier können sie unter optimalen Bedingungen auf einer Fläche von mehreren Quadratdezimetern vereinzelt vorkommen oder auch größere zusammenhängende Rasen bilden (Abb. 36). Die Brutkörper konnten jedoch auch an der Borke im Bereich des Stammfußes von offensichtlich vitaler Gewöhnlicher Fichte und Weiß-Tanne, auf der Nadelstreuauflage (Förna) von Nadelholzbeständen von Fichte- und/oder Tanne und an einem liegenden und abgestorbenen Stamm einer Hänge-Birke nachgewiesen werden. Desweiteren fanden sich Brutkörper auch auf mineralisch

geprägtem Untergrund (an einem Granitblock, der von Totholz mit Vorkommen des Sporophyten flankiert wurde, sowie vereinzelt im Bereich weniger Quadratzentimeter auf Mineralböden im Bereich ausgehagerter Wald-Böschungen sowie an der Abbruchböschung eines Wurzelteilers). Brutkörperbildungen sind besonders bei diözischen Moosarten, aus deren Sporen sich jeweils nur weibliche oder männliche Pflanzen entwickeln, weit verbreitet (CORRENS 1899, zitiert in FRAHM 2001: 169). Die sexuelle Fortpflanzung erfolgt bei diesen Arten unter ungünstigen Bedingungen, da die Befruchtung nur in Anwesenheit von Wasser erfolgen kann, die Spermatozoide aktiv aber nur eine sehr kurze Strecke (bis ca. 1,5 cm) überwinden können (FRAHM 2001: 4) und somit weibliche und männliche Pflanzen sehr nahe beieinander wachsen müssen. Durch eine effektive vegetative Vermehrung lassen sich diese ungünstigen Bedingungen der generativen Vermehrung kompensieren, zumal die zwar im Vergleich zu den Sporen meist schwereren Brutkörper (Diasporen, Verbreitungseinheiten) durch Tiere (Zoochorie) oder bei Sturm (Anemochorie) auch über eine größere Entfernung verbreitet werden können.

Wie die Untersuchungen von DENING (1928: 320) zeigen, sind die Brutkörper bei *Buxbaumia aphylla* im Vergleich zu den Protonema-Zellen zudem gegen Trockenheit erheblich widerstandsfähiger. So können die Brutkörper auch nach einer längeren Trockenheit wieder auskeimen, so dass sich wieder ein Protonema entwickeln kann. Vor allem nach längeren Trockenphasen, wie sie z.B. 2015 vorkamen, dürften die Brutkörper von großer Bedeutung für den Erhalt der Art an einem Standort sein.

Erkenntnisse aus zahlreichen Kartierexkursionen deuten darauf hin, dass *Buxbaumia viridis* in allen Landesteilen in Baden-Württemberg verbreitet wächst, in denen Nadelholzbestände aus Fichte- und/oder Tanne nicht nur kleinflächig (wenige Hektar große Bestände) und vereinzelt in Laubholzbeständen eingestreut vorkommen. Damit ist die Art wesentlich häufiger als bisher bekannt.

### Danksagung

Ich danke der Erich-Oberdorfer-Stiftung, die die Untersuchung 2011 bis 2014 finanziell unterstützt hat, Herrn A. HÖLZER für die Unterstützung bei der Durchführung des Projektes und für die kritische Durchsicht des Manuskripts, Herrn M. AHRENS für wertvolle Hinweise und für die kritische Durchsicht des Manuskripts, Herrn J. GIEBEL und Herrn O. BECHBERGER für die Fotos im Jahr 2015, Frau Dr. S. LANG für die Unterstützung und wertvolle Hinweise seit 2014 und der Stiftung Naturschutzfonds Baden-Württemberg für die finanzielle Unterstützung weiterer Untersuchungen zu *Buxbaumia viridis* 2015 und 2016.

### Literatur

- BRESINSKY, A., KÖRNER, CH., KADEREIT, J. W., NEUHAUS, G. & SONNEWALD, U. (2008): Lehrbuch der Botanik. Begründet von E. STRASBURGER, 36. Aufl. –1175 S.; Heidelberg (Spektrum Akademischer Verlag).
- DENING, K. (1928): Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Gametophyten von *Buxbaumia aphylla* (L.). – Verhandlungen des naturhistorischen Vereins der preussischen Rheinlande und Westfalens **85**: 306-344; 2 Tafeln im Anhang.
- DUCKETT, J. G., BURCH, J., FLETCHER, P. W., MATCHAM, H. W., READ, D. J., RUSSELL, A. J., & PRESSEL, S. (2004): In vitro cultivation of bryophytes: a review of practicalities, problems, progress and promise. – Journal of Bryology **26**: 3-20.
- FRAHM, J.-P. (2001): Biologie der Moose, 1. Aufl. – 357 S.; Heidelberg (Spektrum Akademischer Verlag).
- GOEBEL, K. (1892): Archegonienstudien. – Flora oder Allgemeine Botanisch Zeitschrift **76** (Ergänzungsband zum Jg. 1892): 92-116, 4 Tafeln im Anhang.
- LIMPRICHT, K. G. (Bearb.) (1904, autorisierter Nachdruck 1962): Die Laubmoose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Unter Berücksichtigung der übrigen Länder Europas und Sibiriens. – In: RABENHORST, L. & GRUNOW, A. (Hrsg.) Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora 4, III. Abteilung (Hypnaceae und Nachträge, Synonymen-Register und Literatur-Verzeichnis), 2. Aufl.: 864+79 S., Leipzig (Eduard Kummer)/New York (Johnson Reprint Corporation)/Weinheim (J. Cramer).
- ROTH, G. (1905): Die europäischen Laubmoose, 2. Band. – 733 S., LXII Tafeln, Leipzig (Wilhelm Engelmann).
- WIKLUND, K. (2002): Substratum preference, spore output and temporal variation in sporophyte production of the epixylic moss *Buxbaumia viridis*. – Journal of Bryology **24**: 187-195.