

# Über Schwermetall-, zumal Kupferresistenz einiger Moose\*

Von

**Walter Url**

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien

Mit 16 Textabbildungen

(*Eingelangt am 17. Dezember 1955*)

## Einleitung

Der Prüfung der Resistenzeigenschaften pflanzlicher Plasmen gegenüber Schwermetallsalzen hat die vergleichende Protoplasmatik in jüngerer Zeit erhöhtes Interesse entgegengebracht (Biebl 1947a, b, 1949, 1950a, b, Biebl und Rossi-Pillhofer 1954, Pribik 1947, Url 1955). Biebl unterscheidet zwischen „ökologischen“ Resistzenzen und „nicht umweltbezogenen konstitutionellen“ Resistzenzen. Ökologische Resistenz ist dann gegeben, wenn Widerstandsfähigkeit gegen einen extremen Standortsfaktor besteht, sei es Hitze, Kälte, Strahlung usw. Die nicht umweltbezogenen konstitutionellen Resistzenzen dagegen betreffen Einflüsse, die in der Natur nie oder nur in so geringer Stärke auf die Pflanze einwirken, daß eine spezifische Anpassung nicht erfolgen kann (Biebl 1947b).

Das meiste vorliegende Erfahrungsmaterial über die Resistenz pflanzlicher Protoplasmen gegenüber Schwermetallsalzen bezieht sich nun auf nicht umweltbezogene konstitutionelle Resistzenzen, weil ja z. B. in Böden normalerweise nicht einmal annähernd die niedersten in den Resistenzversuchen verwendeten Schwermetallkonzentrationen erreicht werden.

Eine Exkursion des Pflanzenphysiologischen Instituts der Universität Wien, welche unter Führung von Prof. Karl Höfler vom 22. bis 25. Juli 1955 in das Großarltal (Salzburg, östliche Hohe Tauern) führte, gab mir die Möglichkeit, Pflanzen für Resistenzversuche zu sammeln, die am natürlichen Standort der Einwirkung höherer Schwermetallkonzentrationen ausgesetzt sind. Es handelt sich dabei um Moose vom bekannten Kupfermoosstandort in der Schwarzwand bei Hüttenschlag.

Die Schwarzwand selbst ist ein steiler, von kleineren Felsabbrüchen unterbrochener, nordschauender Hang, der ringsum von Wald eingeschlossen ist. Das anstehende Gestein sind kristalline Schiefer, welche Kupfer-

\* Herrn Prof. Dr. Friedl Weber zum 70. Geburtstag in Verehrung gewidmet.

erze enthalten. Vom ehemaligen Bergwerksbetrieb, der Mitte des 19. Jhs. erlosch, zeugen Stollen, die zumeist eingestürzt sind. Aus ihnen oder direkt aus dem Fels entspringen im oberen Teil der Schwarzwand Quellen. Der Grund der von diesen Quellen gespeisten kleinen Wasserläufe zeigt einen bläulichen bis bläulichgrünen hellen Belag, der von in diesem Wasser gelösten Metallsalzen stammt. Am Rande der Wasserläufe, nahe dem Austritt der Quellen oder sogar vom Wasser überrieselt, wächst das berühmte Kupfermoos *Mielichhoferia elongata* Hornsch. An kleinen benachbarten Felsabsätzen fand sich *Mielichhoferia nitida* Hornsch., vergesellschaftet mit *Marsupella emarginata* (Ehrh.) Dum. Von den für die Resistenzversuche verwendeten Moosen stammten noch *Alicularia scalaris* (Schrad.) Corda (= *Nardia scalaris*), *Calypogeia trichomanis* (L.) Corda und *Gymnocolea acutiloba* (Kaal.) K. Müller von der Schwarzwand. *Alicularia scalaris* bedeckt hier z. T. große Flächen, *Calypogeia trichomanis* fand sich als Deckenbewuchs eines alten Stollens etwa 1 m vom Eingang entfernt. *Gymnocolea acutiloba* wuchs auf den Felsflächen und in der Nähe der Bächlein der Schwarzwand. In der Literatur (Müller 1906—1911, S. 746; 1954, S. 710) wird es als Bewohner von Gesteinschutt von Kupferbergwerken angegeben. Müller erwähnt es in der zweiten Auflage von der Schwarzwand; er erwähnt auch, daß es oft mit *Marsupella emarginata* vergesellschaftet sei. Orientierende Versuche wurden mit einer *Pohlia* sp. angestellt, von welcher dicke Polster mitten in den Bächen der Schwarzwand wachsen.

Der Kupfergehalt der Unterlage der untersuchten Schwarzwandmose wurde ermittelt<sup>1</sup>. Dabei ergaben sich folgende, auf die Trockensubstanz bezogene Werte: Das verwitterte Schiefergestein, auf dem *Mielichhoferia nitida* mit *Marsupella emarginata* wuchs, hat einen sehr geringen Kupfergehalt. Er beträgt weniger als 0,01%. Wesentlich größeren Kupfergehalt zeigte dagegen der eisenreiche Schlamm des Bächleins, welches dem alten Kupferstollen entsprang und auf welchem, vom Wasser überrieselt, die *Pohlia*-Art wuchs. Er enthält 0,93% Kupfer. Die schlammig-erdige Unterlage vom Rande des Bächleins, auf der *Mielichhoferia elongata* wuchs, enthält 0,43% Kupfer. Der Kupfergehalt des zersetzen Gesteins, auf dem *Alicularia scalaris* wächst, beträgt 0,30%. Sehr wenig Kupfer enthält hingegen die Unterlage von *Gymnocolea acutiloba*. Es fanden sich nur Spuren von Kupfer, weniger als 0,01%. Gerade *Gymnocolea acutiloba* ist aber als eine Pflanze bekannt, die ausschließlich oder fast ausnahmslos auf kupferhaltigem Untergrund wächst.

Sämtliche untersuchten Proben enthalten enorme Mengen von Eisen. Der Schlamm im erwähnten Bächlein besteht z. B. fast nur aus Eisenoxyd. Das erwähnt auch Limpicht (1895, S. 213), der schreibt, daß *Mielichhoferia elongata* unter der Grube Schwarzwand ganze Strecken der dort aufgeschütteten Halden bedeckt und einen aus der Grube herauskommenden, Eisenocker absetzenden Bach brückenartig überzieht. Was die beiden

<sup>1</sup> Die Kupfergehaltsbestimmungen wurden von Herrn cand. phil. Otto Slama am II. Chemischen Institut der Universität Wien (Abt. Prof. Hecht) freundlich durchgeführt.

*Mielichhoferia*-Arten betrifft, so sind diese nach den Literaturangaben keine reinen „Kupfermoose“ (wie etwa *Gymnocolea acutiloba*). Herzog (1926) sagt, daß bei *Mielichhoferia elongata* und *M. nitida* statt Kupfer auch Eisen in größerer Menge im Substrat vorhanden sein kann.

Zum Vergleich wurde die Resistenz von Moosen anderer Standorte untersucht: *Mnium Seligeri* Jur. (= *Mnium affine* Bland. var. *elatum*) vom Fuße des Hackelsberges am Nordostufer des Neusiedlersees im Burgenland, *Fissidens taxifolius* (L.) Hedw. aus dem Wienerwald bei Neustift am Wald, *Hookeria lucens* (L.) Sm. und *Calypogeia fissa* (L.) Raddi aus Rekawinkel, 25 km westlich von Wien, *Mnium affine* Bland. und *Bryum capillare* L. von einem Graben unweit des Sonntagberges in Niederösterreich (Voralpen, Flyschgebiet) sowie *Madotheca platyphylla* (L.) Dum., *Mnium cuspidatum* Leyss., *Mnium undulatum* Weis. und *Mniobryum albicans* (Whbg.) Limpr. aus dem südlichen Leithagebirge, von wo auch *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. stammte.

### Methodik

Die für die Resistenzversuche verwendeten Schwermetallsalze wurden sämtlich als Sulfate geboten, da die Wirkung des Sulfations als die am wenigsten schädliche bekannt ist (Kaho 1933). Folgende Präparate standen zur Verfügung:

$\text{MnSO}_4 + 4 \text{H}_2\text{O}$	p. a. Merck	Mol.-Gew. = 223,05
$\text{ZnSO}_4 + 5 \text{H}_2\text{O}$	p. a. Merck	„ „ = 287,55
$\text{CuSO}_4 + 5 \text{H}_2\text{O}$	p. a. Riedel-de Haen	„ „ = 249,71
$\text{Cr}_2(\text{SO}_4)_3 + 6 \text{H}_2\text{O}$	Riedel-de Haen	„ „ = 500,6 <sup>2</sup>
$\text{VOSO}_4 + \text{rd. } 3,5 \text{H}_2\text{O}$	Bayer, Leverkusen	„ „ ≈ 226

Es wurden nie einzelne Blättchen, sondern immer ganze Stämmchen des betreffenden Mooses in die Lösungen eingelegt, um das Resistenzverhalten jüngerer und älterer Blättchen überprüfen zu können. Bei den bisherigen Schwermetallresistenzuntersuchungen wurden die Lösungen der Salze prozentig hergestellt, für die vorliegende Untersuchung verwendete ich aber molare Lösungen, um genauere Vergleiche möglich zu machen. Ausgangspunkt bildet jeweils eine 0,05 molare Lösung, welche ganz ungefähr einer 1%igen Lösung der Stoffe entspricht (vgl. Tabelle bei Biebl und Rossi-Pillhofer 1954, S. 115). Die niederste verwendete Konzentration betrug  $5 \cdot 10^{-7}$  mol (entspricht ungefähr 0,00001%). Von konzentrierteren Lösungen wurden 0,1 molare (etwa 2%), 0,5 molare (etwa 10%) und 1,0 molare (etwa 20%) verwendet. Nur beim Chromsulfat betrug die stärkste Konzentration 0,5 mol. Die Chromsulfatlösungen sind mit denen der anderen Salze jedoch nicht direkt vergleichbar, weil sie ja doppelt soviel Metallatome enthalten.

Die zu prüfenden Moosstämmchen wurden in 30-cm<sup>3</sup>-Opodeldok-Fläschchen eingebbracht, welche 10 cm<sup>3</sup> Lösung enthielten. Die Einwirkungsdauer der Lösungen betrug immer 48 Stunden. Diese Zeitspanne hat sich als vor-

<sup>2</sup> Für die Chromgehaltsbestimmung des Präparates bin ich Herrn Dr. H. Kinzel zu Dank verpflichtet.

teilhaft erwiesen, weil danach meist ein gewisser Gleichgewichtszustand erreicht wird und die Schädigungen annähernd konstant bleiben. Eine Analyse des Absterbevorganges wurde nicht vorgenommen und bliebe nachzutragen. Als Lebensreaktion diente Plasmolyse in Traubenzucker-, Glyzerin- und  $\text{KNO}_3$ -Lösungen. Als Kontrolle wurde jeweils ein Stämmchen in dest. Wasser gebracht. In allen Fällen zeigten die Kontrollen besten Lebenszustand.

### Versuche

#### a) Moose von der Schwarzwand

Die ersten Resistenzversuche an Schwarzwandmoosen, welche am 23. und 24. Juli 1955 gesammelt worden waren, wurden Anfang August im Wiener Institut durchgeführt. Im folgenden werden die Ergebnisse näher besprochen. Die Tabellen geben sie in übersichtlicher Form wieder. Die Zeichen in den Tabellen bedeuten: + = alles tot, ± = nur einzelne Zellen leben, ( $\pm$ ) = bis 40% der Zellen leben,  $\mp$  = 40—70% der Zellen leben, (l) = 80 bis 90% leben, l = alles lebt. (Pl) bedeutet, daß die Zellen in der hypertoni schen Schwermetallkonzentration zuerst plasmolysiert wurden, dann aber abstarben, TP bedeutet, daß bei Einwirkung eines Plasmolytikums (Traubenzucker, Glyzerin oder  $\text{KNO}_3$ ) Tonoplastenplasmolysen auftreten.

#### *Mielichhoferia nitida*

3. August, Kupfersulfat: Alle Zellen leben bis zu einer Konzentration von  $5 \cdot 10^{-3}$  mol. Auch in 0,05 mol lebt noch fast alles, doch finden sich vereinzelt getötete Zellen. In 0,1 mol sind fast alle Zellen tot, nur einige wenige Zellen lassen sich in Glyzerin plasmolysieren. Die Chloroplasten dieser Zellen zeigen noch ihren frischgrünen Glanz, während in den getöteten Zellen die Chloroplasten matt und granuliert aussehen. In 0,5 und 1,0 mol ist alles tot. Allerdings waren in diesen beiden (hypertonischen) Konzentrationen alle Zellen ursprünglich plasmolysiert, sind dann aber abgestorben. Die Möglichkeit, mit Schwermetallsalzen echte Plasmolysen zu erzielen, beschreibt schon Pringsheim (1925).

Die Kupferresistenz von *Mielichhoferia nitida* ist also enorm hoch, weitaus höher als bei allen anderen bisher untersuchten Pflanzen (vgl. die Zusammenstellung bei Url 1955, S. 222).

Die Pflanze wurde in Glasdosen in kühlen Nordfenstern weiterkultiviert und am 10. und 26. Oktober neuerlich auf ihre Kupferresistenz untersucht. Am 10. Oktober ergab sich eine deutliche Grenze bei  $5 \cdot 10^{-3}$  mol ( $\approx 0,1\%$ ), am 26. Oktober lebten die Zellen wieder bis 0,05 mol. Die Resistenz änderte sich also kaum.

Ist die große Widerstandsfähigkeit bei dieser Pflanze, die ja als „Kupfermoos“ bekannt ist, nun Ausdruck einer „ökologischen“ Resistenz? Um an diese Frage heranzutreten, ist zunächst die vergleichende Betrachtung des Resistenzverhaltens anderer Moose wichtig. In der Besprechung wird auf diese Frage zurückzukommen sein.

Betrachten wir zunächst die Resistenz von *Mielichhoferia nitida* gegenüber anderen Schwermetallen. Zwei Versuche beziehen sich auf Chrom-

mol	CuSO <sub>4</sub>										Cr <sub>2</sub> (SO <sub>4</sub> ) <sub>3</sub>										VOSO <sub>4</sub>									
	0,1	0,2	0,5	1,0	0,1	0,2	0,5	1,0	0,1	0,2	0,1	0,2	0,5	1,0	0,1	0,2	0,5	1,0	0,1	0,2	0,5	1,0	0,1	0,2	0,5	1,0	0,1	0,2	0,5	1,0
Mielichhoferia nitida	3. VIII. (P)	+ (P)	± (P)	+	(1)	1	1	1	1	1	3. VIII. (P)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	5. VIII. (P)(P)	+	+	+	+	+	+	+	+
	10. X. (P)	+	+	+	+	1	1	1	1	1	10. VIII. (P)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	5. VIII. (P)(P)	+	+	+	+	+	+	+	+
	26. X. (P)	+	+	+	+	(1)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	5. VIII. (P)(P)	+	+	+	+	+	+	+	+
	5. VIII. (P)	+	±	1	1	1	1	1	1	1	5. VIII. (P)	1	·	1	1	1	1	1	1	1	1	5. VIII. (P)(P)	+	+	+	+	+	+	+	+
Mielichhoferia elongata	8. VIII. (P)	+	(1)	1	1	1	1	1	1	1	8. VIII. (P)	1	·	1	1	1	1	1	1	1	1	5. VIII. (P)(P)	+	+	+	+	+	+	+	+
	26. X. (P)	+	+	±	1	1	1	1	1	1	10. VIII. (P)	1	·	1	1	1	1	1	1	1	1	5. VIII. (P)(P)	+	+	+	+	+	+	+	+
	3. VIII. (P)	+	+	+	+	+	+	+	+	1	3. VIII. (P)	+	·	1	1	1	1	1	1	1	1	5. VIII. (P)(P)	+	+	+	+	+	+	+	+
	8. VIII. (P)	+	+	+	+	+	+	+	+	1	10. X. (P)	+	·	+	+	+	+	+	+	+	1	10. X. (P)	+	+	+	+	+	+	+	+
Marsupella emarginata	10. X. (P)	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	5. VIII. (P)	+	±	1	1	1	1	1	1	1	5. VIII. (P)	1	·	1	1	1	1	1	1	1	1	5. VIII. (P)(P)	+	1	1	1	1	1	1	1
	8. VIII. (P)	+	+	+	+	+	+	+	+	1	10. X. (P)	+	·	+	+	+	+	+	+	+	1	10. X. (P)	+	+	1	1	1	1	1	1
	13. X. (P)	+	+	+	1	1	1	1	1	1	13. X. (P)	1	+	+	+	+	+	+	+	1	13. X. (P)	+	+	1	1	1	1	1	1	
Alicularia scalaris	8. VIII. (P)	+	(1)	+	+	+	+	+	1	5. VIII. (P)	1	·	1	1	1	1	1	1	1	1	5. VIII. (P)(P)	+	+	1	1	1	1	1	1	
	8. VIII. (P)	±	(±)	+	+	+	+	+	1	8. VIII. (P)	1	·	+	+	+	+	+	+	1	8. VIII. (P)	+	+	1	1	1	1	1	1		
	13. X. (P)	+	+	+	+	+	+	+	1	10. VIII. (P)	1	·	+	+	+	+	+	+	1	10. VIII. (P)	+	+	1	1	1	1	1	1		
	13. X. (P)	+	+	+	1	1	1	1	1	1	13. X. (P)	1	+	+	+	+	+	+	+	1	13. X. (P)	+	+	1	1	1	1	1	1	
Gymnocolea inflata	8. VIII. (P)	+	+	+	+	+	+	+	1	8. VIII. (P)	1	·	1	1	1	1	1	1	1	1	8. VIII. (P)	+	1	1	1	1	1	1	1	
	10. X. (P)	+	+	+	+	(1)	1	1	1	1	10. X. (P)	1	±	±	±	±	±	±	1	1	10. VIII. (P)	+	1	1	1	1	1	1	1	
	13. X. (P)	1	±	±	±	±	±	±	1	13. X. (P)	1	±	±	±	±	±	±	1	1	13. X. (P)	+	+	1	1	1	1	1	1		
	13. X. (P)	1	±	±	±	±	±	±	1	13. X. (P)	1	±	±	±	±	±	±	1	1	13. X. (P)	+	+	1	1	1	1	1	1		

	17. X. (P)	$\pm$	$\pm$ TP	$\pm$ TP	(I)	(I)	1	1	17. X. (P)	$\pm$	$\pm$ TP	$\pm$ TP	1	17. X. (P)	$\pm$	$\pm$ TP	(I)	(I)	(I)	(I)	
<i>Calypogeia</i> trichomanis	26. X. (P)	$\pm$	$\pm$	$\pm$	+	+	$\pm$	$\pm$	14. X. (P)	$\pm$	$\pm$	$\pm$	1	14. X. (P)	$\pm$	$\pm$	1	1	1	1	
<i>Mnium Seligeri</i>	14. X. (P)	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	14. X. (P)	$\pm$	$\pm$	$\pm$	1	14. X. (P)	$\pm$	$\pm$	1	1	1	1	
<i>Fissidens</i> <i>taxifolius</i>	17. X. (P)	+	+	+	+	+	$\pm$	1	17. X. (P)	+	+	+	1	17. X. (P)	+	+	( $\pm$ )	1	1	1	
<i>Funaria</i> <i>hygrometrica</i>	20. X. (P)	+	$\pm$	+	+	+	+	$\mp$	1	20. X. (P)	+	+	+	1	20. X. (P)	+	+	$\mp$	1	1	1
<i>Calypogeia</i> <i>fissa</i>	20. X. (P)	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\mp$	1	20. X. (P)	$\pm$	$\pm$	$\pm$	1	20. X. (P)	$\pm$	$\pm$	1	1	1	1	
<i>Hookeria</i> <i>lucens</i>	26. X. (P)	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	1	26. X. (P)	$\pm$	$\pm$	$\pm$	1	26. X. (P)	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	
<i>Madoteca</i> <i>platyphylla</i>	2. XI. (P)	$\pm$	$\mp$	1	1	+	+	1	2. XI. (P)	$\pm$	$\pm$	$\pm$	1	2. XI. (P)	$\pm$	$\pm$	$\mp$	1	1	1	
<i>Mniobryum</i> <i>albicans</i>	2. XI. (P)	+	+	+	+	+	+	1	2. XI. (P)	$\pm$	$\pm$	$\pm$	1	2. XI. (P)	$\pm$	$\pm$	$\mp$	1	1	1	
<i>Bryum</i> <i>capillare</i>	2. XI. (P)	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\mp$	1	2. XI. (P)	$\pm$	$\pm$	$\pm$	1	2. XI. (P)	$\pm$	$\pm$	$\mp$	1	1	1	
<i>Mnium</i> <i>undulatum</i>	2. XI. (P)	+	+	+	+	+	+	1						2. XI. (P)	$\pm$	$\pm$	$\mp$	1	1	1	
<i>Mnium</i> <i>cuspidatum</i>	2. XI. (P)	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$	2. XI. (P)	$\pm$	$\pm$	$\pm$	1	2. XI. (P)	$\pm$	$\pm$	( $\pm$ )	1	1	1	
<i>Mnium affine</i>	2. XI. (P)	$\pm$	( $\pm$ )	1	$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\mp$	1	2. XI. (P)	$\pm$	$\pm$	$\pm$	1	2. XI. (P)	$\pm$	$\pm$	( $\pm$ )	1	1	1

sulfat. Am 3. August ergab sich eine deutliche Grenze bei  $5 \cdot 10^{-3}$  mol, am 10. Oktober eine solche bei 0,05 mol. In 0,5 mol waren in beiden Versuchen die Zellen plasmolysiert gewesen, aber abgestorben.

**Vanadylsulfat** (5. August): Eine scharfe Resistenzgrenze zeigt sich bei 0,1 mol. In 0,5 und 1,0 mol waren die Zellen im plasmolierten Zustand abgestorben. Die Resistenz erstreckt sich hier über den gesamten hypotonischen Bereich.

Wenig Besonderes boten Versuche mit Mangansulfat und Zinksulfat (5. August). In allen Konzentrationen bis zur höchsten von 1,0 mol zeigten die Zellen besten Lebenszustand. In den hohen Konzentrationen war perfekte Plasmolyse eingetreten. Deplasmolyse war möglich, auch nachfolgende abermalige Plasmolyse.

Die von mir auf ihre Resistenz gegen Zink und Mangan untersuchten Moose blieben mit einer Ausnahme sämtlich in allen verwendeten Konzentrationen am Leben. Bei Mangansulfat waren dies *Mielichhoferia nitida*, *Alicularia scalaris* und *Pohlia* sp., bei Zinksulfat *Mielichhoferia nitida*, *Mielichhoferia elongata*, *Marsupella emarginata*, *Madotheca platyphylla*, *Mnium cuspidatum*, *Mnium affine*, *Mnium Seligeri* und *Alicularia scalaris*. Nur *Mnium undulatum* zeigte in 0,5 mol  $ZnSO_4$  etwa 50% tote Zellen und war in 1,0 mol ganz abgestorben. Auch Biebl (1947a) beobachtete hohe Zinkresistenz bei den Lebermoosen *Alicularia scalaris*, *Lepidozia reptans* und *Trichocolea tomentella*, die durchwegs nach 2—5 Tagen noch in einer 3%igen Zinksulfatlösung lebten. Es ist das eine Resistenz, wie sie bei Blütenpflanzen wohl nie vorkommt.

#### *Mielichhoferia elongata*

Auch diese Art zeigt eine enorm hohe Kupferresistenz. Die Resistenzschwelle liegt sogar noch höher als bei *Mielichhoferia nitida*.

In der Versuchsreihe vom 5. August lebten die Zellen bis 0,1 mol  $CuSO_4$ . In 0,5 mol waren noch einzelne lebend und plasmolysiert. Am 8. August, in einer weiteren Versuchsreihe, lebten sogar in 0,5 mol fast alle Zellen. In 1,0 mol Kupfersulfat waren in beiden Reihen die Zellen plasmolysiert gewesen, aber abgestorben. Die überlebenden Zellen ließen sich in allen Konzentrationsstufen mit 1,4 mol Glyzerin bestens plasmolysieren. Abb. 1 zeigt ein Stück eines Blättchens von *Mielichhoferia elongata*. Das Blättchen lag 48 Stunden in 0,05 mol Kupfersulfat und wurde dann mit 1,4 mol Glyzerin plasmolysiert. Da es bei der Präparation zerrissen wurde, sind die am Rand liegenden Zellen abgestorben. Alle anderen leben jedoch.

Nach Weiterkultur waren die Stämmchen im feuchten Raum der Glasdosen stark gewachsen und überverlängert. Solches Material wurde am 26. Oktober erneut geprüft. Die Resistenz war jetzt leicht vermindert, aber immer noch sehr hoch. Bester Lebenszustand war bis  $5 \cdot 10^{-3}$  mol ( $\approx 0,1\%$ ) Kupfersulfat zu beobachten. In 0,05 mol lebte nur wenig, aber auch in 0,1 mol waren noch einzelne Zellen plasmolysierbar.

*Mielichhoferia elongata* besitzt von allen geprüften Moosen die höchste Chromresistenz. In drei Versuchsreihen (3., 8. und 10. August) blieben die Zellen in allen Konzentrationen am Leben. In 0,5 mol Chromsulfat

war nach 48 Stunden beste Plasmolyse zu beobachten (Abb. 2), Deplasmolyse war möglich.

Die Resistenz gegen VOSO<sub>4</sub> liegt bei *Mielichhoferia elongata* auf gleicher Höhe wie bei *M. nitida*, sie erstreckt sich über den ganzen hypotonischen Bereich bis 0,1 mol.

#### *Marsupella emarginata*

Dieses kleine Lebermoos — im Zentralalpengebiet verbreitet und häufig und nicht an Kupferböden gebunden — fand sich in der Schwarzwand vergesellschaftet mit *Mielichhoferia nitida*. Sein Resistenzverhalten erwies sich aber als sehr abweichend.

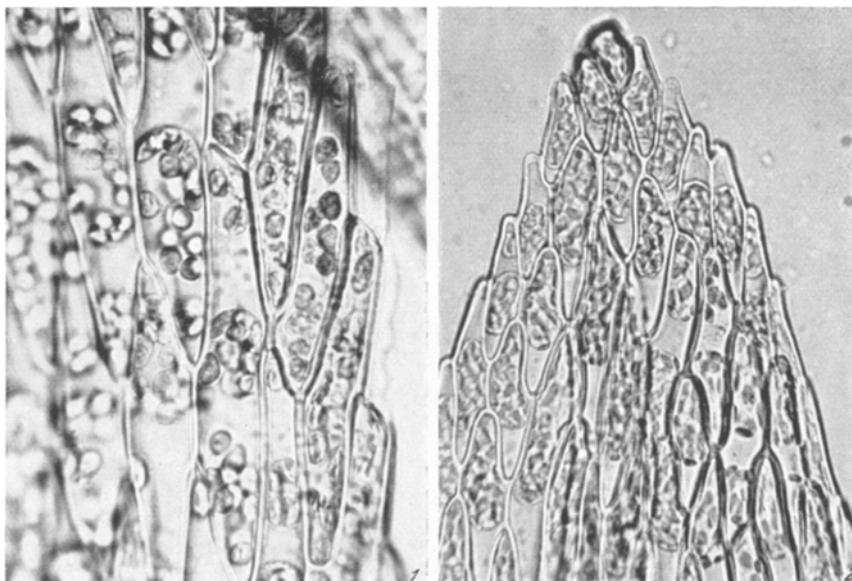


Abb. 1. *Mielichhoferia elongata*, 48 Stunden in 0,05 mol Kupfersulfat, plasmolysiert in 1,4 mol Glyzerin. Immersion 90×, Planokular 8×, Abbildungsmaßstab 287:1, nachträglich vergrößert auf 574:1.

Abb. 2. *Mielichhoferia elongata*, 48 Stunden in 0,5 mol Chromsulfat plasmolysiert. Apo-Immersion 60×, Planokular 8×. Abbildungsmaßstab 186:1, nachträglich vergrößert auf 446:1.

Zunächst war die Kupferresistenz weitaus geringer. Am 3. August lebten die Zellen nur bis  $5 \cdot 10^{-7}$  mol. Hier waren gute Plasmolysen zu erreichen, die Ölkörper waren bestens erhalten. Schon in  $5 \cdot 10^{-6}$  mol aber war alles tot, die Protoplaste geschrumpft, die Chloroplasten verfärbt und degeneriert. Fast dasselbe Bild zeigte die Versuchsreihe vom 8. August. Eine weitere Versuchsreihe wurde am 10. Oktober an jetzt in der Moosschale ausgewachsenen Exemplaren angestellt. Die Resistenz war überraschenderweise wesentlich höher, noch in  $5 \cdot 10^{-3}$  mol war alles am Leben. In 0,05 mol lebten noch einige Zellen des Stengels.

Im Gegensatz dazu stand das Resistenzverhalten gegen Chromsulfat.

Hier war das frische Material sehr resistent, die Zellen lebten noch in 0,05 mol. Das weiterkultivierte Material dagegen war bei einem Versuch am 10. Oktober sehr empfindlich. Schon in  $5 \cdot 10^{-6}$  mol lebten nur mehr 30%—40% der Zellen, in  $5 \cdot 10^{-5}$  mol war alles tot.

Sehr resistent ist *Marsupella emarginata* gegen Vanadium. Am 5. August lebte es noch in 0,5 mol, ließ sich mit  $\text{KNO}_3$ -Lösung plasmolysieren und wieder deplasmolysieren. Bei Versuchen nach über zwei Monaten, am 10. Oktober, hatte sich kaum etwas geändert. In 0,1 mol lebte alles bestens, in 0,5 mol war fast alles tot, doch lebten an der Basis der Blättchen regelmäßig einige Zellen.

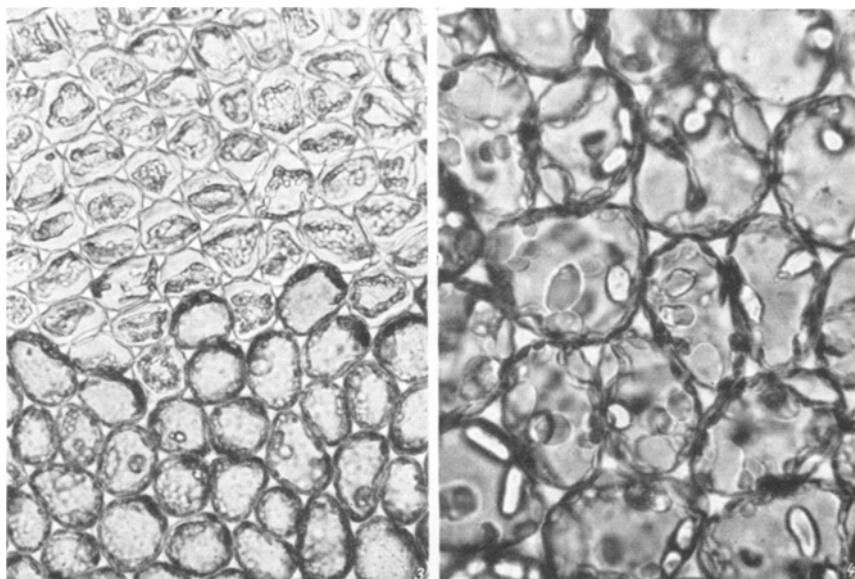


Abb. 3. *Alicularia scalaris*, 48 Stunden in 0,05 mol Chromsulfat. Achromat 30×, Planokular 8×, Abbildungsmaßstab 98:1, nachträglich vergrößert auf 235:1.

Abb. 4. *Alicularia scalaris*, 48 Stunden in 0,1 mol Kupfersulfat, dann in 1,4 mol Glyzerin plasmolysiert. Optik und Maßstab wie Abb. 2, nachträglich vergrößert auf 446:1.

#### *Alicularia scalaris*

An diesem im kristallinen Gebiet der Alpen häufigen Lebermoos, welches in der Schwarzwand große Flächen bedeckt, trat in ausgeprägter Weise eine Erscheinung auf, welche zuvor bei Desmidiaceen oft beobachtet worden war (Url 1955). Außer in  $\text{ZnSO}_4$ , wo die Zellen in allen Konzentrationen leben, zeigen sich überall deutliche „Todeszonen“. Diese Erscheinung beobachtete zuerst Iljin (1935). Er fand bei Versuchen mit verschiedenen konzentrierten Salzlösungen ( $\text{NaCl}$ ,  $\text{KCl}$ ), daß das Absterben zuerst im mittleren Konzentrationsbereich beginnt. In ganz schwachen und wieder in den starken hypertonischen Lösungen bleiben die Zellen am Leben. Biebl und Rossi-Pillhofer (1954, S. 130) fanden solche Todeszonen bei Resistenzversuchen mit Mangansulfat, im Gegensatz zu Iljin lag die Todes-

zone hier aber zu tief im hypotonischen Bereich. Der obere Konzentrationsbereich, in welchem die Zellen wieder lebten, setzte also schon bei hypotonischen Lösungen ein. Ähnliche Verhältnisse waren auch bei den Desmidaceen gegeben. Bei den hier untersuchten Moosen fanden sich beim Kupfer-, Chrom- und Vanadylsulfat Todeszonen, und zwar in beiden Ausprägungen. Während beim Kupfer- und Vanadylsulfat der obere Lebensbereich noch in hypotonische Konzentrationen reichte, war dieser beim Chrom zumeist an die hypertonische Konzentration von 0,5 mol gebunden.

Betrachten wir nun die Resistenzverhältnisse bei *Alicularia scalaris*. Kupfersulfat (5. August): In  $5 \cdot 10^{-7}$  und  $5 \cdot 10^{-6}$  mol ist alles bestens plasmolysierbar, die Ölkörper und Chloroplasten zeigen normales Aussehen. In  $5 \cdot 10^{-5}$  mol ist fast alles tot, nur einzelne Zellen plasmolysieren krampfig. Die Ölkörper in diesen sind stark gequollen. In den höheren Konzentrationen bis 0,05 mol ist alles tot. Die Todesbilder sind verschieden. Abb. 3 zeigt eine Partie eines Blättchens aus 0,05 mol Kupfersulfat. Die Ölkörper sind bis auf geringe Reste verschwunden, die Protoplaste teils geschrumpft, teils fixiert mit verklebten und verfärbten Chloroplasten.

In 0,1 mol ändert sich das Bild mit einem Schlag. Die Ölkörper — teils gequollen — sind vorhanden, die Chloroplasten zeigen frische grüne Farbe und in 1,4 mol Glyzerin tritt konkav-buchtige Plasmolyse ein (Abb. 4). Auch in 0,5 mol Kupfersulfat zeigt sich ein ähnliches Bild. In 1,0 mol jedoch sind alle Zellen abgestorben. Sie sind im plasmolysierten Zustand abgestorben und fixiert.

Ein fast analoges Bild zeigte ein zweiter Versuch am 8. August. In  $5 \cdot 10^{-7}$  mol zeigen die Zellen allerbesten Lebenszustand. Schon in  $5 \cdot 10^{-6}$  mol jedoch sind keine normalen Plasmolysen mehr zu erzielen. Die Chloroplasten haben ihren Glanz verloren, und bei Zusatz von  $\text{KNO}_3^-$  oder Glyzerinlösungen treten Tonoplastenplasmolysen auf. In  $5 \cdot 10^{-5}$  mol gibt es dann nur mehr ganz vereinzelt Tonoplasten.

In den höheren Konzentrationen bis 0,05 mol ist alles tot, die Ölkörper sind verschwunden. Wieder beobachtet man in 0,1 mol plötzlich viele lebende Zellen. In Glyzerin tritt konkave Plasmolyse ein. Dasselbe Bild bietet sich in 0,5 mol. In 1,0 mol  $\text{CuSO}_4$  ist fast alles tot, doch an der Basis der Blättchen zeigen einzelne Zellen normale Plasmolysen! Deplasmolyse und abermalige Plasmolyse mit Glyzerin war hier möglich. Ein überraschendes Ergebnis brachte ein dritter Versuch am 15. Oktober an weiterkultiviertem Material. In allen Konzentrationen wurden die Zellen getötet. In 1,0 mol  $\text{CuS}_4\text{O}$  waren die Zellen plasmolysiert gewesen, aber abgestorben. Das ist um so auffallender, als sich an Stämmchen desselben Polsters die Resistenz gegenüber Vanadyl- und Chromsulfat kaum geändert zeigte.

Chromsulfat: Hier zeigt *Alicularia* eine ausgeprägte Todeszonenbildung. Der obere Lebensbereich ist an die hypertonische Konzentration von 0,5 mol gebunden, mit Ausnahme der ersten Versuchsreihe vom 5. August, wo auch in 0,05 mol alles lebte. Abb. 5 zeigt einen Teil eines Blättchens von *Alicularia scalaris*, welche 48 Stunden lang in 0,5 mol Chromsulfat plasmolysiert ist. Die Randzellen sind hier abgestorben, die übrigen Blättchenzellen leben aber. Die Ölkörper sind etwas gequollen. In den abgestorbenen

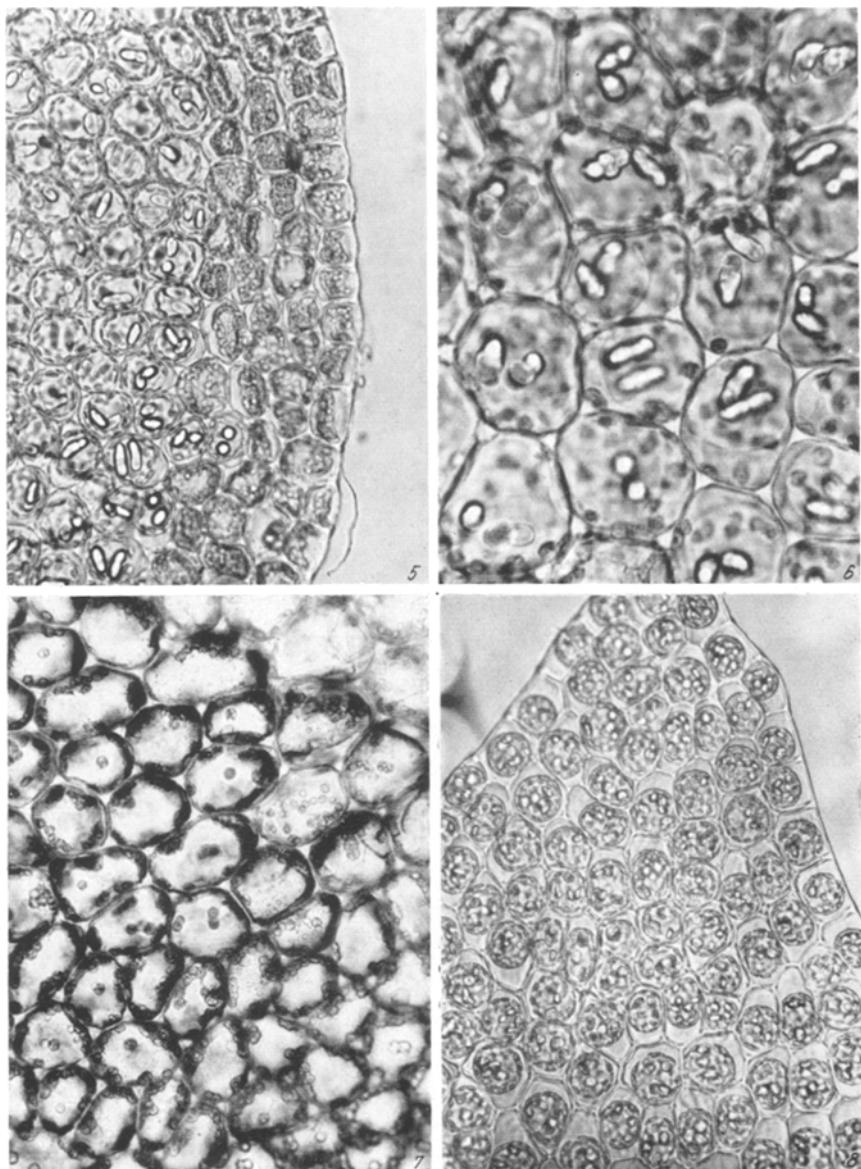


Abb. 5. *Alicularia scalaris*, 48 Stunden in 0,5 mol Chromsulfat plasmolysiert. Optik und Maßstab wie Abb. 3, nachträglich vergrößert auf 238:1.

Abb. 6. *Alicularia scalaris*, 48 Stunden in 0,05 mol Chromsulfat. Tonoplastenplasmolyse in 1,0 mol Glyzerin. Abbildung und Maßstab wie Abb. 2, nachträglich vergrößert auf 446:1.

Abb. 7. *Alicularia scalaris* in  $5 \cdot 10^{-6}$  mol Vanadylsulfat. Achromat 40×, Planokular 8×. Abbildungsmaßstab 129:1, nachträglich vergrößert auf 313:1.

Abb. 8. *Gymnocoela acutiloba*, 48 Stunden in 0,5 mol Chromsulfat plasmolysiert. Optik und Maßstab wie Abb. 7, nachträglich vergrößert auf 300:1.

Zellen sind die Ölkörper verschwunden. Dieses Blättchen wurde gewählt, um lebende und tote Zellen nebeneinander zeigen zu können. Zu allermeist aber leben sämtliche Zellen der Blättchen.

Auffallend und durchweg zu beobachten ist bei *Alicularia* die Tonoplastenbildung in der Todeszone. Als charakteristisch sei hier die Versuchsreihe vom 13. Oktober beschrieben. In  $5 \cdot 10^{-7}$  mol lebt alles. Die Ölkörper haben ihre normale Gestalt, mit Glyzerin ist beste Plasmolyse zu erzielen. Schon nach Einwirkung von in  $5 \cdot 10^{-6}$  mol aber bewirkt 1,0 mol Glyzerin keine normalen Plasmolysen mehr. Fast alle Zellen zeigen typische primäre Tonoplastenplasmolysen, ein Bild, das in allen Konzentrationen bis hinauf zu 0,1 mol gleichbleibt. Abb. 6 zeigt Zellen aus 0,05 mol Chromsulfat. In 1,0 mol Glyzerin sind Tonoplastenplasmolysen eingetreten. Auffallend ist die Lage der Ölkörper. Diese liegen augenscheinlich im Zellsaft, denn sie werden vom isolierten Tonoplasten umgeben. Auf die Frage der Lage der Ölkörper in der Zelle soll hier nicht näher eingegangen werden. Man vergleiche jedoch dazu die Ausführungen in Müllers Lebermoosflora (1951). Wahrscheinlich liegen ja die Ölkörper normalerweise nicht im Zellsaft, sondern im Plasma. Hier bei *Alicularia* sind die großen Ölkörper vermutlich sekundär aus mechanischen Gründen aus dem Plasmawandbelag in den Zellsaftraum verlagert worden. In 0,5 mol Chromsulfat sind alle Zellen am Leben und zeigen perfekte Plasmolyse.

**Vanadylsulfat.** Auch hier treten deutliche Todeszonen auf, im Gegensatz zum Chromversuch reicht aber die Resistenz nicht in den hypertoni schen Bereich. Eine typische Versuchsreihe sei beschrieben (8. August): In  $5 \cdot 10^{-7}$  mol sind schon viele Zellen tot. (In zwei anderen Versuchsreihen vom 5. August und 13. Oktober lebt in dieser Konzentration überhaupt nichts, die Todeszone liegt hier wohl noch tiefer im hypotonischen Bereich.) In  $5 \cdot 10^{-6}$  mol ist alles tot, die Chloroplasten sind typisch blau verfärbt, wie dies bei Vanadiumversuchen immer wieder zu beobachten ist (Abb. 7). Die Ölkörper sind verschwunden. Dieses Bild findet sich bis herauf zu  $5 \cdot 10^{-4}$  mol. In  $5 \cdot 10^{-3}$  mol bietet sich plötzlich ein ganz anderes Bild. Etwa 50% der Zellen leben, keinerlei blaue Verfärbung der Chloroplasten ist zu beobachten. Auch in 0,05 mol ist noch vieles tot, doch in 0,1 mol leben alle Zellen und plasmolysieren — wenn auch konkav —, in Glyzerin lösung gebracht, aufs beste.

#### *Gymnocolea acutiloba*

Auch dieses Lebermoos, als Kupferböden bewohnend bekannt (vgl. S. 769), stammt von der Schwarzwand. Das Resistenzverhalten gegenüber Chromsulfat war ähnlich dem von *Alicularia scalaris*. In zwei Versuchsreihen (8. August und 10. August) zeigte sich folgendes Bild: Schon in  $5 \cdot 10^{-7}$  mol war vieles tot. Es lebten etwa 40% der Zellen, besonders aber der Randteil der Blättchen. In  $5 \cdot 10^{-6}$  mol ist fast alles tot, nur etwa 10% der Zellen lassen sich plasmolysieren. In  $5 \cdot 10^{-5}$  und  $5 \cdot 10^{-4}$  mol bleibt nichts am Leben. Ein völlig anderes Bild zeigen die Blättchen aus  $5 \cdot 10^{-3}$  mol. Hier leben alle Zellen! Die Ölkörper und Plastiden besitzen durchaus normales Aussehen. Ein gleiches Bild zeigen die Zellen aus 0,05

und 0,5 mol. In der letzten — hypertonischen — Konzentration sind die Zellen perfekt plasmolysiert (Abb. 8), lassen sich deplasmolysieren und mit 1,0 mol Glyzerin wieder plasmolysieren.

Nach Weiterkultur der Moose in Glasdosen ändert sich das Resistenzverhalten etwas. Zwei Versuchsreihen vom 10. und 13. Oktober zeigten das gleiche Bild: In  $5 \cdot 10^{-7}$  mol lebt alles (im Gegensatz zum Versuch im August, wo schon in dieser Konzentration Schädigung zu beobachten war). In  $5 \cdot 10^{-6}$  mol ist alles tot, die Ölkörper sind degeneriert und geschrumpft, die Chloroplasten verfärbt und granuliert. Dasselbe Bild bietet sich in  $5 \cdot 10^{-5}$  mol. Hier leben aber einzelne Zellen der allerjüngsten Blättchen und in den jüngeren Blättchen ganz wenige Zellen an der Basis. Auch im Konzentrationsbereich von  $5 \cdot 10^{-4}$  mol bis 0,1 mol ergab sich ähnliches Verhalten. In der hypertonischen Konzentration von 0,5 mol leben wieder alle Zellen. Deplasmolyse mit reinem Wasser und abermalige Plasmolyse mit 1,4 mol Glyzerin ist möglich. Eines der Stämmchen, welches mit Wasser deplasmolysiert wurde, kam in eine Lösung von 2,0 mol Glyzerin. Diese überstarke Konzentration tötete wohl viele Blättchenzellen, die Zellen des Stämmchens lebten aber noch nach einer Stunde und ließen sich dann noch einwandfrei deplasmolysieren, ohne dabei etwa zu platzen. Die Protoplaste halten also auch in mechanischer Hinsicht sehr viel aus.

Die Chromversuche mit *Gymnocolea* zeigen also, wie bei *Alicularia*, daß nach Weiterkultur die Todeszone den gesamten hypotonischen Bereich, mit Ausnahme der schwächsten verwendeten Konzentration, umfaßt.

Gegen Kupfersulfat zeigte auffallenderweise das frisch eingebrachte *Gymnocolea*-Material nur sehr geringe Resistenz. Nur in  $5 \cdot 10^{-7}$  mol lebte alles, in allen höheren Konzentrationen sterben alle Zellen ab. Die hypertonischen Konzentrationen (0,5 und 1,0 mol) hatten ursprünglich wieder Plasmolyse bewirkt. Überlebende Zellen im oberen Konzentrationsbereich — wie bei *Alicularia* — waren hier also nicht zu finden. Weiterkultiviertes Material zeigte am 10. Oktober stark gestiegene Kupferresistenz, ein Verhalten, das demjenigen von *Marsupella emarginata* ähnlich ist. Die Zellen lebten bis  $5 \cdot 10^{-4}$  mol und auch in  $5 \cdot 10^{-3}$  mol waren nur wenige abgestorben. Die Zellen aus 0,05 mol dagegen waren alle tot, die Ölkörper verschwunden, die Chloroplasten verfärbt und degeneriert. Dasselbe Bild zeigten die Zellen aus den höheren Konzentrationen. Wieder waren in den hypertonischen Konzentrationen die Zellen plasmolysiert gewesen, dann aber abgestorben.

Sehr hohe Resistenz besitzt *Gymnocolea* gegen Vanadylsulfat. In zwei Versuchsreihen vom 8. und 10. August lebten die Zellen bis 0,1 mol. Aber auch in 0,5 mol waren erst 20—30% abgestorben. Am 10. August lebten selbst in 1,0 mol  $VOSO_4$  einzelne Zellen, und zwar besonders in den allerjüngsten Blättchen und im Stämmchen.

#### *Calypogeia trichomanis*

Dieses häufige, auch außerhalb der Alpen weitverbreitete Lebermoos mit seinen charakteristischen blauen Ölkörpern wurde in der Schwarzwand

als Deckenbewuchs eines Stollens, etwa 1 m vom Eingang entfernt, gefunden. In zwei Versuchsreihen am 17. Oktober und am 26. Oktober zeigten manche Zellen enorme Kupferresistenz. Die Versuchsreihe vom 17. Oktober ergab folgendes: In  $5 \cdot 10^{-7}$  bis  $5 \cdot 10^{-5}$  mol CuSO<sub>4</sub> lebt alles. In  $5 \cdot 10^{-4}$  mol war die äußerste Sproßspitze abgestorben, desgleichen in  $5 \cdot 10^{-3}$  mol. Jetzt folgte eine deutlichere Schwelle. In 0,05 mol ist nämlich der obere Stämmchenteil völlig abgestorben, die Blättchenzellen im unteren Stämmchenteil zeigen dagegen bei Zusatz von 1,4 mol Glyzerin zum Teil echte Plasmolysen, zum Teil auch Tonoplasten. Die manchmal erhaltenen gebliebenen Ölkörper liegen hier aber im Gegensatz zu *Alicularia* außerhalb des Tonoplasten. In 0,1 mol leben mehr Zellen als in 0,05 mol. Wieder ist zwar der obere Stämmchenteil völlig abgestorben, im unteren Teil erzielt 1,4 mol Glyzerin aber manche gute Plasmolysen. Selbst in 0,5 mol CuSO<sub>4</sub> leben noch einige Zellen. In der Versuchsreihe vom 26. Oktober lebten sogar in der 1,0 molaren Kupfersulfatlösung einige der plasmolierten Protoplasten. Abb. 9 zeigt bei Immersionsvergrößerung Blättchenzellen von *Calypogeia trichomanis*, welche 48 Stunden in 1,0 mol CuSO<sub>4</sub> plasmolysiert waren. Man sieht neben toten Zellen die glatten Umrisse der lebenden Protoplasten, wobei in der einen lebenden Zelle die Ölkörper besonders gut zu sehen sind. Deplasmolyse dieser Zellen war möglich. Abb. 10 zeigt tote Protoplasten aus 1,0 mol CuSO<sub>4</sub>. Alle waren plasmolysiert, aber dann abgestorben. Deplasmolyse ist hier nicht möglich.

Der Chromsulfatversuch (17. Oktober) zeigt eine breite Todeszone, die, außer der niedersten Konzentration von  $5 \cdot 10^{-7}$  mol, den gesamten hypotonischen Bereich umfaßt. Die Blättchenzellen aus  $5 \cdot 10^{-6}$  mol zeigen in 1,0 mol Glyzerin vielfach Tonoplastenplasmolysen. Wieder liegen die Ölkörper in diesem Falle außerhalb der Tonoplasten. In 0,5 mol Chromsulfat lebt alles, bei vielen Zellen war zweimalige Deplasmolyse und Wiederplasmolyse mit Glyzerin möglich.

Der Vanadiumversuch zeigt im wesentlichen Leben im ganzen hypotonischen Bereich. Eine interessante Erscheinung, die in ähnlicher Form auch bei anderen Moosen und anderen Stoffen zu beobachten war, ist die, daß in den niederen Konzentrationen ( $5 \cdot 10^{-7}$ ,  $5 \cdot 10^{-6}$  mol) die jüngsten obersten Blättchen des Stämmchens oft geschädigt oder teilweise abgestorben sind. In den mittleren Konzentrationen lebt dann alles, während in den höheren Konzentrationen, etwa 0,1 mol VOSO<sub>4</sub>, sich Schädigungen an den unteren Blättchen zeigen. Noch deutlicher wird diese Erscheinung in 0,5 mol, wo sonst alles abgestorben ist. Hier überleben die allerjüngsten Blättchen. Selbst in 1,0 mol VOSO<sub>4</sub> sind einzelne Zellen dieser Blättchen plasmolysiert. In solchen Zellen zeigen die Chloroplasten ihre normale grüne Farbe und die Ölkörper sind erhalten. In den toten Zellen dagegen sind diese verschwunden und die Chloroplasten blau verfärbt.

Orientierende Versuche bezogen sich auf eine *Pohlia* sp., die direkt im Wasser des Bächleins wuchs, welches einem Kupferstollen entsprang. Die Resistenz dieser *Pohlia*-Art, die im sterilen Zustand kaum sicher bestimmbar ist, reicht für Kupfersulfat bis zu 0,1 mol, für Chromsulfat bis 0,05 mol, wobei auch noch in 0,5 mol einige Zellen lebten.

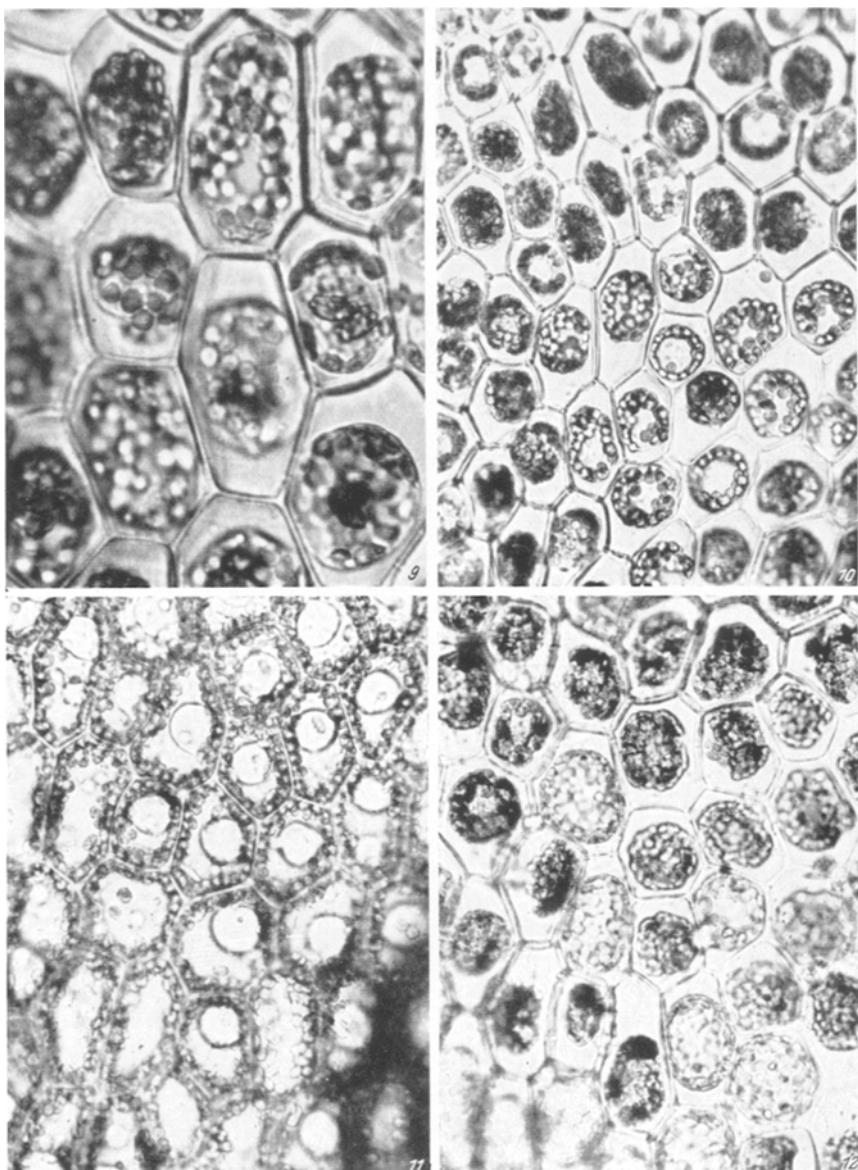


Abb. 9. *Calypogeia trichomanis*, 48 Stunden in 1,0 mol Kupfersulfat. Optik und Maßstab wie Abb. I, nachträglich vergrößert auf 689:1.

Abb. 10. *Calypogeia trichomanis*, tote Zellen aus 1,0 mol Kupfersulfat. Optik und Maßstab wie Abb. 7, nachträglich vergrößert auf 313:1.

Abb. 11. *Calypogeia fissa*, 48 Stunden in  $5 \cdot 10^{-4}$  mol Chromsulfat, Tonoplastenplasmolyse in 1,0 mol Traubenzucker. Optik und Maßstab wie Abb. 7, nachträglich vergrößert auf 310:1.

Abb. 12. *Calypogeia fissa*, 48 Stunden in 0,5 mol Vanadylsulfat, tote und lebende Zellen nach einem Plasmolyseversuch mit 1,4 mol Glyzerin. Optik und Maßstab wie Abb. 7, nachträglich vergrößert auf 317:1.

## b) Moose von anderen Standorten

*Mnium Seligeri*

Kupfersulfat: (14. Oktober)  $5 \cdot 10^{-7}$  und  $5 \cdot 10^{-6}$  mol: Alle Zellen zeigen besten Lebenszustand.  $5 \cdot 10^{-5}$  mol: In den Blättchen finden sich einzelne Flecken toter Zellen. Die Randzellen der Blättchen sind sämtlich abgestorben.  $5 \cdot 10^{-4}$  mol: fast alles tot. Chloroplasten braun verfärbt, nur ganz vereinzelt ist mit  $1,0$  mol  $\text{KNO}_3$  Plasmolyse möglich.  $5 \cdot 10^{-3}$  mol bis  $1,0$  mol: alles tot. In  $0,5$  mol und  $1,0$  mol waren die Zellen plasmolysiert gewesen, aber abgestorben. Die Randzellen zeigen allerdings keine Plasmolysespuren, sind also wohl primär getötet worden.

Chromsulfat: In den beiden niedersten Konzentrationen lebt alles. Im übrigen hypotonischen Bereich sind die Zellen abgestorben. In  $0,5$  mol zeigen alle Zellen beste Plasmolysen, es findet sich also wieder eine Todeszone.

Im Vanadylsulfat leben die Zellen bis  $0,05$  mol.  $1,0$  mol und  $0,5$  mol wirkten wieder plasmolysierend, die Zellen starben aber ab. Auch hier waren aber die Randzellen nicht plasmolysiert, wurden also wahrscheinlich schon beim Zutritt der Lösung getötet. Solche Resistenzunterschiede zwischen Saum- und Flächenzellen beobachtete zuerst Biebl (1947 b) an *Mnium rostratum*.

*Fissidens taxifolius*

Die Chrom- und Kupferresistenz ist der von Blütenpflanzen vergleichbar. Gegen Vanadium ist das Moos allerdings wesentlich resistenter. In den hohen Konzentrationen finden sich hier keine Plasmolysespuren.

*Funaria hygrometrica*

Dieses Moos zeigt ähnliches Resistenzverhalten wie *Fissidens taxifolius*. In  $0,5$  mol  $\text{CuSO}_4$  waren zuerst Plasmolysen eingetreten, die Zellen dann aber abgestorben.  $1,0$  mol Kupfersulfat tötete dagegen die Zellen wohl beim Zutritt, da keine Anzeichen einer anfänglichen Plasmolyse zu beobachten waren.

*Calypogeia fissa*

Die Resistenz gegen Kupfersulfat reicht bis  $5 \cdot 10^{-5}$  mol. Beide hyper-tonischen Konzentrationen hatten anfänglich Plasmolyse bewirkt.

Im Chromsulfat zeigt sich eine Todeszone von  $5 \cdot 10^{-4}$  mol bis  $0,1$  mol. Bei Zusatz von  $1,0$  mol Traubenzucker treten in der Todeszone Tonoplastenplasmolysen auf, wie sie Abb. 11 zeigt. Diese Zellen lagen 48 Stunden in  $5 \cdot 10^{-4}$  mol Chromsulfat. Hinzuzufügen ist, daß in  $5 \cdot 10^{-4}$  mol, wo schon alle Blattzellen tot sind bzw. Tonoplastenplasmolysen ergeben, die Stämmchenzellen noch normal plasmolysieren. Erst in der nächsthöheren Konzentration sind auch sie abgestorben.  $0,5$  mol Chromsulfat bewirkt wieder beste Plasmolyse. Alle Zellen leben.

Sehr hoch ist die Resistenz gegen Vanadylsulfat. Sie reicht bis  $0,1$  mol. Noch in  $0,5$  mol leben aber viele Zellen. Abb. 12 zeigt einen Teil eines Blättchens aus  $0,5$  mol  $\text{VOSO}_4$  nach Plasmolyse mit  $1,4$  mol Glyzerin. Deutlich

unterscheiden sich die lebenden, glattflächigen Protoplaste mit ihren hellen normalen Plastiden von den geschrumpften Protoplasten mit den granulierten, verfärbten Chloroplasten.

#### *Hookeria lucens*

Die Kupferresistenz ist gering. Sie reicht nur bis  $5 \cdot 10^{-6}$  mol. Die hypertonischen Konzentrationen (0,5 und 1,0 mol) hatten anfänglich Plasmolyse bewirkt.

Im Chromsulfat leben die Zellen in  $5 \cdot 10^{-7}$  mol und, stark plasmoliert, in 0,5 mol. Dazwischen ist alles tot. In  $5 \cdot 10^{-6}$  und  $5 \cdot 10^{-5}$  mol treten beim Plasmolyseversuch mit  $\text{KNO}_3$  einige Tonoplastenplasmolysen auf.

Außerst gering ist die Resistenz gegen Vanadylsulfat. Selbst in  $5 \cdot 10^{-7}$  mol leben nicht alle Zellen. In 1,0 mol war anfänglich starke Plasmolyse eingetreten.

#### *Madotheca platyphylla*

Die Resistenz gegen  $\text{VOSO}_4$  reicht bis 0,05 mol, in welcher Konzentration aber schon 40—50% der Zellen abgestorben sind. In 1,0 mol sind alle Zellen tot. 1,0 mol plasmolierte die Zellen stark, sie starben jedoch ab.

Chromsulfat tötet die Zellen ab 0,05 mol. Hatten die Chloroplasten und Ölkörper in  $5 \cdot 10^{-3}$  mol noch ihr normales Aussehen, so sind sie in 0,05 mol braun verfärbt und die Ölkörper sind verschwunden. In 0,5 mol zeigen sich keine Anzeichen anfänglicher Plasmolyse. Allerdings ist der osmotische Wert der Zellen sehr hoch. Nach Will-Richter (1949, S. 486) schwankt er zwischen 0,7 und 1,6 mol Traubenzucker.

Interessant ist das Resistenzverhalten in Kupfersulfat. In  $5 \cdot 10^{-7}$  mol lebt alles, schon in  $5 \cdot 10^{-6}$  mol jedoch sind die Protoplaste stark geschrumpft und die Ölkörper verschwunden. Abb. 13 zeigt ein solches Bild, wie es sich bis  $5 \cdot 10^{-3}$  mol wiederfindet. In 0,05 mol und 0,1 mol haben die Zellen wieder ihr natürliches Aussehen. Abb. 14 zeigt Zellen aus 0,05 mol  $\text{CuSO}_4$ . Deutlich sind die lebenden Zellen mit ihren vielen kleinen Ölkörpern von den toten, etwas verfärbten und leicht geschrumpften zu unterscheiden. Während in 0,5 mol etwa 60% der Zellen leben, sind in 1,0 mol  $\text{CuSO}_4$  alle tot und geschrumpft (oder zuerst plasmoliert und dann abgestorben).

#### *Mniobryum albicans*

Kupfersulfat tötet ab  $5 \cdot 10^{-6}$  mol. In den hypertonischen Konzentrationen finden sich keine Plasmolysespuren. Abb. 15 zeigt Zellen aus  $5 \cdot 10^{-5}$  mol  $\text{CuSO}_4$ . Die Umrisse der geschrumpften Protoplasten sind gut erkennbar.

Chromsulfat wirkt noch schädigender. In  $5 \cdot 10^{-7}$  und  $5 \cdot 10^{-6}$  mol treten beim Plasmolyseversuch Tonoplasten auf. 0,5 mol Chromsulfat plasmolierte die Zellen, sie starben jedoch ab.

Vanadylsulfat tötet die Zellen ab einer Konzentration von 0,05 mol. In den hypertonischen Konzentrationen finden sich keine Plasmolysespuren.

*Bryum capillare*

Im Chromsulfat leben die Zellen bis  $5 \cdot 10^{-5}$  mol. In der nächsthöheren Konzentration treten beim Plasmolyseversuch durchweg Tonoplastenplasmolysen auf, während in  $5 \cdot 10^{-3}$  mol nur mehr wenige Tonoplasten zu beobachten sind. Die Blättchen aus 0,05 mol zeigen noch ganz vereinzelte Tonoplasten, in 0,1 mol ist alles tot. 0,5 mol Chromsulfat tötete die meisten Zellen beim Zutritt, manche waren zuerst plasmoliert, dann starben aber alle ab.

Das Ergebnis des Kupfersulfat-Versuchs zeigt die Tabelle.

*Mnium undulatum*

Dieses Moos wurde nur in Kupfer-, Zink- und Vanadylsulfat untersucht. Als einziges der von mir untersuchten Moose war es gegen Zink innerhalb des geprüften Konzentrationsbereiches nicht völlig resistent (vgl. S. 774).

Kupfersulfat tötet ab  $5 \cdot 10^{-6}$  mol, wobei die Protoplasten schrumpfen und sich bräunen.

Vanadylsulfat tötet die Zellen ab 0,05 mol.

*Mnium cuspidatum*

Im Kupfersulfat leben nur in  $5 \cdot 10^{-7}$  mol alle Zellen. In  $5 \cdot 10^{-6}$  mol überleben noch etwa 10% der Zellen, dann ist alles tot. In 1,0 mol waren die Zellen anfänglich plasmoliert gewesen.

Chromsulfat: In  $5 \cdot 10^{-7}$  mol lebt alles, in  $5 \cdot 10^{-6}$  und  $5 \cdot 10^{-5}$  mol sind etwa 20% der Zellen abgestorben. Jetzt ist eine deutliche Resistenzschwelle zu beobachten, denn in  $5 \cdot 10^{-4}$  mol leben nur mehr 10% der Zellen. Aber auch in  $5 \cdot 10^{-3}$  und 0,05 mol leben noch einige Zellen. Erst in 0,1 mol ist alles tot. 0,5 mol Chromsulfat bewirkte anfänglich Plasmolyse.

Für Vanadylsulfat liegt die Resistenzgruppe bei 0,05 mol.

*Mnium affine*

Ein interessantes Bild zeigte hier der Kupferversuch. In  $5 \cdot 10^{-7}$  und  $5 \cdot 10^{-6}$  mol lebt alles. Die nächsthöhere Konzentration tötet 30% der Zellen. Jetzt folgt eine scharfe Grenze. In  $5 \cdot 10^{-4}$  mol sind alle Zellen tot, ebenso in  $5 \cdot 10^{-3}$  mol. Die Zellen aus 0,05 mol sind aber nicht mehr alle tot. Die einzelnen lebenden Zellen unterscheiden sich deutlich von den toten, deren Plasma koaguliert und deren Chloroplasten verfärbt und granuliert sind. Die lebenden Zellen plasmolysieren in 1,0 mol  $\text{KNO}_3$  konkav-kleinbüchsig. Deplasmolyse ist möglich. In 0,1 mol  $\text{CuSO}_4$  leben dann etwa 80% der Zellen. Auffallend ist wieder, daß alle Randzellen getötet wurden. Auch in 0,5 mol Kupfersulfat leben noch 30% der Zellen. Abb. 16 zeigt Blattzellen von *Mnium affine* aus 0,5 mol Kupfersulfat, plasmoliert mit 1,0 mol  $\text{KNO}_3$ . Deutlich ist wieder der Unterschied im Aussehen der Chloroplasten in lebenden und toten Zellen. Überraschend ist, daß in 1,0 mol  $\text{CuSO}_4$  sich keinerlei Plasmolysespuren finden. Die Zellen scheinen primär getötet.

Der Versuch mit Chromsulfat ergibt ein ähnliches Bild, wie es bei *Hookeria lucens*, *Mnium Seligeri* und *Calypogeia fissa* zu beobachten war.

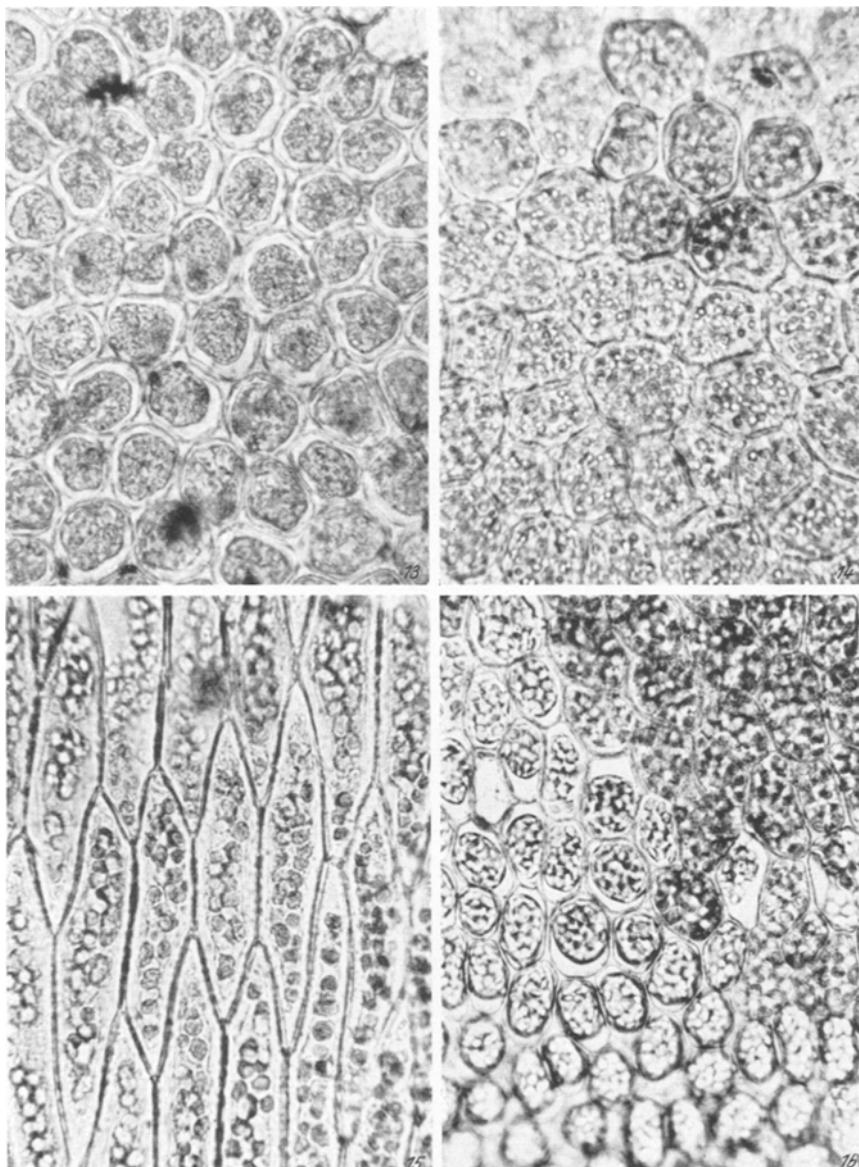


Abb. 13. *Madotheca platyphylla*, 48 Stunden in  $5 \cdot 10^{-5}$  mol CuSO<sub>4</sub>, geschrumpfte, abgestorbene Protoplasten. Optik, Maßstab wie Abb. 7, nachträglich vergrößert auf 313:1.  
 Abb. 14. *Madotheca platyphylla*, 48 Stunden in 0,05 mol Kupfersulfat. Tote und lebende Zellen. Optik, Maßstab wie Abb. 2, nachträglich vergrößert auf 461:1.  
 Abb. 15. *Mniobryum albicans*, 48 Stunden in  $5 \cdot 10^{-5}$  mol Kupfersulfat. Tote Zellen mit geschrumpften Protoplasten. Optik und Maßstab wie Abb. 2, nachträglich vergrößert auf 465:1.

Abb. 16. *Mnium affine*, 48 Stunden in 0,5 mol Kupfersulfat. Tote und lebende Zellen nach Plasmolyseversuch mit 1,0 mol KNO<sub>3</sub>. Optik und Maßstab wie Abb. 3, nachträglich vergrößert auf 245:1.

Alle Zellen leben in  $5 \cdot 10^{-7}$  mol und dann wieder, plasmolysiert, in 0,5 mol. Dazwischen erstreckt sich die breite Todeszone ohne jede Lebensspur.

Sehr hoch ist die Resistenz gegen Vanadium. Alle Zellen zeigen bis 0,1 mol besten Lebenszustand. Selbst in 0,5 mol leben etwa 30% der Zellen, und zwar auffallenderweise immer eine Gruppe im unteren Drittel des Blättchens beiderseits der Mittelrippe. 1,0 mol VOSO<sub>4</sub> plasmolierte alle Zellen, sie starben aber alle ab.

### Besprechung

Wir kommen zunächst auf die Frage nach „ökologischen Resistenzen“ gegen Kupfer zurück. Der Schlamm am Ausgang des Stollens auf der Schwarzwand, auf dem *Mielichhoferia elongata* wuchs, enthält 0,43% Kupfer in der Trockensubstanz. Das ist, verglichen mit dem Kupfergehalt von Garten- oder Ackererden, welche 0,06—0,08% CuO, oder von Muschelkalkböden, welche 0,004% CuO (nach Scharrer 1955) enthalten, sehr viel. Tatsächlich sehen wir, daß *Mielichhoferia elongata* sehr hohe Kupferresistenz besitzt. Sie reicht an frischem Material bis über 0,1 mol CuSO<sub>4</sub>. Das entspricht etwa einer 2%igen Lösung. Die höchsten bisher beobachteten Resistenzen von Pflanzenzellen bewegen sich dagegen etwa um eine Konzentration von 0,001% ( $\approx 5 \cdot 10^{-5}$  mol). Der Grenzwert für *Mielichhoferia elongata* liegt also ganz wesentlich höher als bei allen bisher untersuchten Pflanzen (vgl. die Zusammenstellung bei Url 1955).

*Madotheca platyphylla* aus dem Leithagebirge und *Mnium affine* vom Sonntagberg in Niederösterreich, beides Moose von normalen Standorten, überleben aber sogar in noch höheren Kupfersulfatkonzentrationen, in denen sogar die resistenteren Kupfermoose von der Schwarzwand schon absterben. Allerdings treten sowohl bei *Madotheca platyphylla* als auch bei *Mnium affine* „Todeszonen“ auf, die Moose sterben also im mittleren Konzentrationsbereich ab.

Heißt das nun, daß es gar keine „ökologischen“ Resistenzen gegen Kupfer gibt und auch Moose normaler Standorte hohe Kupferresistenz besitzen können, also alle gefundenen Werte sich auf „nicht umweltbezogene konstitutionelle“ Resistenzen beziehen?

Ehe man an diese Frage herangeht, empfiehlt es sich, die vermutlichen Ursachen der Schwermetallresistenz, insbesondere in Fällen hoher oder sogar hypertoner Konzentrationen sowie beim Auftreten von Todeszonen, näher ins Auge zu fassen.

Höfler (1951, S. 429) sagt zur Frage nach dem Wesen der Resistenz, daß Widerstandsfähigkeit gegen einen Stoff zweierlei Ursachen haben kann: Entweder es ist das Plasmalemma für ihn undurchlässig oder es ist das Plasma selbst resistent und wiedersteht ihm, obwohl er selbst ins Plasma eindringt. — Die Undurchlässigkeit des Plasmalemmas muß nicht von vornherein gegeben sein, schreiben Biebl und Rossi-Pillhofer (1954), sie kann daraus resultieren, daß sich auf der Oberfläche des Plasmas unter Einwirkung einer höheren Salzkonzentration eine „Schutzschicht“ bildet, welche ein Eindringen des Salzes in das Plasma verhindert. Die genannten Autoren verweisen dabei auf Kahlo (1933), der der Ansicht ist, daß die

Schwermetalle bei der Berührung mit dem Plasma auf dessen Oberfläche eine Schutzschicht in Form einer irreversibel koagulierten Oberflächenschicht erzeugen, welche dem Salz ein weiteres Eindringen ins Binnenplasma verwehrt. Die Möglichkeit einer solchen Schutzschichtbildung ist aber erst ab einer gewissen höheren Konzentration der Salze gegeben. Kah o selbst arbeitete mit zum Teil hypertönischen Schwermetallkonzentrationen von 0,2—0,3 mol.

Biebl und Rossi-Pillhofer sagen, daß in Fällen, wo Resistenzgrenzen bei niederen Konzentrationen liegen, die Stoffe auf jeden Fall ins Plasma eingedrungen sein werden, weil es ja kaum anzunehmen ist, daß bei einer letalen Konzentration von z. B. 0,01%, bei welcher der Stoff also zweifellos ins Plasma gedrungen ist und dieses getötet hat, das Plasmalemma einer Konzentration von 0,001%, in welcher die Zellen leben, den Eintritt verwehrt hat.

Das Phänomen der Todeszonen hat Iljin (1935) entdeckt. Er sah bei Reihenversuchen mit NaCl und KCl, daß nach 48 Stunden die untersuchten Zellen von *Reseda lutea* im hypertönischen Bereich (also plasmolysiert) lebten, ebenso in den schwachen Konzentrationen unter 0,3 mol. Die mittleren Konzentrationen hatten die Zellen abgetötet. Von 27 von Iljin untersuchten Pflanzen hatten sich 21 nach diesem Schema verhalten. Biebl und Rossi-Pillhofer beobachteten ein analoges Verhalten bei Versuchen mit Mangansulfat-Lösungsreihen. Auch sie fanden Todeszonen, nur begann der obere Lebensbereich schon in noch hypotonischen Lösungen. Die Möglichkeit einer „Abdichtung“ des Plasmas durch eine Veränderung des Plasmalemmas (irreversibel koagulierte Oberflächenschicht) ist also nicht erst beim plasmolytischen Eingriff gegeben, sondern kann nach den genannten Autoren schon im hypotonischen Bereich auftreten.

Von den auf ihre Schwermetallresistenz untersuchten Desmidiaceen hatten sich mehrere nach dem letzteren Schema verhalten, darunter Arten, deren Empfindlichkeit bekannt ist (*Closterium lunula* in  $MnSO_4$ , *Netrium digitus* in  $Cr_2(SO_4)_3$ ). Immer wieder zeigt sich der mittlere Konzentrationsbereich als besonders kritisch, also jener Bereich, in welchem — bei Auftreten von Todeszonen — die Konzentration der Substanz so hoch ist, daß sie das Binnenplasma schon tötet, aber noch zu niedrig ist, um mit dem Plasmalemma die erwähnte Schutzschicht zu bilden.

Wie steht es aber bei Zellen, die im ganzen Konzentrationsbereich leben? Für diesen Fall wurden schon an anderer Stelle (Url 1955) zwei Möglichkeiten diskutiert, nämlich daß entweder das Plasma nicht resistenter ist als dasjenige von Zellen, welche Todeszonen zeigen und nur der „Abdichtungsmechanismus“ schon in niedrigeren Konzentrationen wirkt, oder daß eben das Plasma auch gegen höhere Konzentrationen widerstandsfähig ist; wobei aber, wie erwähnt, für die hohen oder gar hypertönischen Konzentrationen auf jeden Fall eine Abdichtung anzunehmen ist. Vielleicht ist bei solchen sehr resistenten Zellsorten mit einem gewissen Ineinandergreifen beider Komponenten zu rechnen.

Die Schwermetallresistenzforschung, wie sie im letzten Jahrzehnt von Biebels Arbeiten ausging, beschäftigte sich im wesentlichen mit der eigent-

lichen plasmatischen Resistenz. Unter „resistant“ war daher gemeint, daß das Plasma den eindringenden Stoffen gegenüber resistant sei. Davon zu trennen ist aber die Resistenz, besser gesagt das Überleben eines Protoplasten in hochkonzentrierten oder gar hypertonischen Lösungen, welche beim Zutritt an das Plasmalemma die erwähnte Schutzschicht erzeugen<sup>3</sup>. Resistant bedeutet hier, daß die Schutzschicht auf längere Zeiträume, hier also 48 Stunden, das Eindringen des Metallsalzes verhindert und der Protoplast daher am Leben bleibt. Die Ergebnisse der vorliegenden Moosversuche zeigen, daß die zwei Gegebenheiten — Resistenz des Binnendplasmas bzw. Schutzschichtbildung im höheren Konzentrationsbereich — nicht gekoppelt auftreten müssen. *Mielichhoferia nitida* und *Mielichhoferia elongata* sind beide sehr kupferresistant, bei *M. nitida* sterben die Zellen in der hypertonischen Konzentration von 0,5 mol Chromsulfat ab, bei *M. elongata* jedoch nicht. *Mnium affine* zeigt ebenso wie *Madotheca platyphylla* in Kupfersulfat einen oberen Lebensbereich; *Mnium affine* lebt in 0,5 mol Chromsulfat, *Madotheca* nicht. Dafür lebt *Madotheca platyphylla* bis in die relativ hohe Konzentration von  $5 \cdot 10^{-3}$  mol, während *Mnium affine* im unteren Lebensbereich nur bis  $5 \cdot 10^{-7}$  mol lebt. Das letzte Beispiel ist besonders einprägsam, weil trotz der hohen Chromresistenz von *Madotheca* im mittleren Bereich die Zellen dieses Mooses in 0,5 mol Chromsulfat absterben, in einer Konzentration also, wo Zellen anderer Moose, die im mittleren Konzentrationsbereich wesentlich weniger Resistenz zeigen, besten Lebenszustand besitzen.

Nach diesen Betrachtungen können wir zur Ausgangsfrage zurückkehren: Ist die hohe Kupferresistenz der Moose von der Schwarzwand eine „ökologische“ oder eine „nicht umweltbezogene konstitutionelle“?

Der hervorstechendste Zug am Resistenzverhalten dieser Kupfermoose ist nun der, daß sie in den mittleren Konzentrationsbereichen am Leben bleiben, also in jenen, wo alle anderen untersuchten Pflanzenzellen getötet werden (um  $5 \cdot 10^{-4}$  bis  $5 \cdot 10^{-3}$  mol). Auch die anderen Schwarzwandmooe, auch jene, welche sonst nicht an Kupferböden gebunden sind, zeigen in den Oktoberversuchen hohe Kupferresistenz im kritischen mittleren Bereich.

Wenn wir es nun in unserem Fall tatsächlich mit einer ökologischen Kupferresistenz zu tun haben, so zeigt sie sich jedenfalls nicht in der absoluten Höhe, sondern zumal darin, daß im mittleren Konzentrationsbereich eine wirklich plasmatische Widerstandsfähigkeit vorliegt. Wie gezeigt, ist ja in diesem Konzentrationsbereich eine Schutzschichtbildung kaum anzunehmen, wie wir aus dem Absterben aller anderen Plasmen schließen könnten.

Weiter sei die Frage diskutiert: Bedingt die hohe Kupferresistenz, insbesondere die der Mielichhoferien, auch eine hohe Resistenz gegen andere Schwermetalle? Überblicken wir zunächst die Ergebnisse.

<sup>3</sup> Hier sei nochmals auf die Tatsache verwiesen, daß die meisten untersuchten Mooszellen in hypertonischen Lösungen der Schwermetallsalze plasmolysieren, wie dies auch für andere Pflanzenzellen schon lange bekannt ist (Pringsheim 1925).

Die auffallendste Erscheinung bei den Versuchen mit Chromsulfat ist die verbreitete Todeszonenbildung, wobei es besonders bemerkenswert ist, daß der obere Lebensbereich meist streng an die hypertonische Konzentration gebunden ist. Die verbreitete Todeszonenbildung war schon bei den Desmidiaceen auffallend (Url 1955), doch waren damals leider keine hypertonischen Konzentrationen zur Untersuchung gelangt. Von 12 untersuchten Desmidiaceenarten zeigten 5 Todeszonen, 2 Arten lebten in allen Konzentrationen. Da die höchste verwendete Konzentration 5%, d. i. rund 0,25 mol betrug, lag also der obere Lebensbereich bei den Arten mit Todeszonen noch im hypotonischen Bereich<sup>4</sup>. Das ist bei den untersuchten Moosen selten der Fall. Nur die frischen Exemplare von *Alicularia scalaris* und *Gymnocolea acutiloba* zeigten diese Erscheinung. Bei der Nachuntersuchung im Oktober war auch hier der obere Lebensbereich an die hypertonische Konzentration von 0,5 mol gebunden. Das entspricht den Iljinischen Ergebnissen, auch er fand bei Todeszonenbildung Leben erst im hypertonischen Bereich.

Auf jeden Fall tötet auch das Chromsulfat im mittleren Konzentrationsbereich die meisten untersuchten Moose, Desmidiaceen und Blütenpflanzen. Auffallend ist bei den Moosen allerdings die Tatsache, daß beim Plasmolyseversuch in diesem Bereich häufig Tonoplastenplasmolysen auftreten, und zwar ebenso in solchen Fällen, wo ein oberer Lebensbereich zu beobachten ist, also die Zellen im Reihenversuch in 0,5 mol wieder leben, als auch in solchen, wo dies nicht der Fall ist. Wie aus der Beschreibung der Versuche übrigens zu ersehen ist, ist auch die Häufigkeit des Auftretens von Tonoplastenplasmolysen von der Konzentration abhängig, in der die Zellen verweilt haben. In den niedrigeren Konzentrationen überdauern wesentlich mehr Tonoplasten als in den höheren, wo sie oft nur mehr vereinzelt zu beobachten sind.

Es ist nun auffallend, daß die beiden gegen Kupfer so widerstandsfähigen *Mielichhoferia*-Arten im Gegensatz zu fast allen anderen Arten auch im Chromsulfat im kritischen mittleren Bereich am Leben bleiben. In dieser Hinsicht zeigt sich also eine gewisse Parallelität bezüglich der Resistenz gegen Kupfer- und Chromsulfat<sup>5</sup>.

Was das Vanadylsulfat betrifft, zeigen sich aber keine analogen Erscheinungen. Wohl sind die beiden *Mielichhoferia*-Arten auch gegen Va-

<sup>4</sup> Auch Pribik (1947), die zahlreiche Blütenpflanzen auf ihre Chromsulfatresistenz untersuchte, verwendete nur hypotonische Konzentrationen. Die höchste von ihr untersuchte Konzentration betrug 3%. Vielleicht gibt es aber auch bei Blütenpflanzen Fälle, wo in hypertonischen Chromsulfatlösungen ein oberer Lebensbereich möglich ist. Solche Untersuchungen wären nachzutragen.

<sup>5</sup> Schwanitz und Hahn (1954, S. 462) fanden, daß Toleranz gegen ein Schwermetallsalz nicht mit einer allgemeinen Schwermetallresistenz verbunden sein muß. Sie fanden, daß z. B. *Silene inflata* von einer stark kupferhaltigen Bergwerkshalde keine größere Zinkresistenz aufwies als eine Sippe dieser Pflanze von normalen, nicht zinkhaltigen Böden. Dagegen besitzen die von ihnen untersuchten Sippen von Galmeipflanzen wesentlich höhere Zinkresistenz als Sippen derselben Pflanze von nicht zinkhaltigen Böden.

nadium sehr resistent, doch finden sich auch andere Moose, die ähnliche Widerstandsfähigkeit besitzen.

Überhaupt ist gegenüber dem oft ziemlich ähnlich gearteten Resistenzverhalten gegen Kupfer- und Chromsulfat die Vanadiumresistenz sehr verschieden. Betrachten wir z. B. nur *Mnium Seligeri* und *Hookeria lucens*. Beide Arten zeigen geringe Kupferresistenz und gleiches Resistenzverhalten in Chromsulfat. Gegen Vanadylsulfat aber ist *Mnium Seligeri* hoch, *Hookeria lucens* aber nur wenig resistent. Wenn es möglich ist, im Sinne der vergleichenden Protoplasmistik pflanzliche Protoplasmen durch ihre „Resistenzkombination“ im Sinne Biebels zu kennzeichnen, so erscheint das Vanadium berufen, eine wichtige Rolle als Differentialglied solcher Kombinationsreihen zu spielen.

In den hypertönischen Konzentrationen von  $\text{VOSO}_4$  war bei den meisten Moosen zuerst Plasmolyse eingetreten, die Zellen jedoch danach abgestorben, eine Tatsache, die schon Biebl (1950a) beschreibt. Interessant ist, daß es aber kaum einen Fall gibt, in dem eine mit  $\text{VOSO}_4$  plasmolierte Zelle am Leben blieb. Die für 0,5 mol  $\text{VOSO}_4$  als überlebend angegebenen Zellen waren meistens unplasmoliert (vgl. Biebl 1950a, S. 256). Das steht sehr im Gegensatz zum Verhalten der Mooszellen in Chromsulfat, wo ja in 0,5 mol sehr oft überlebende plasmolierte Protoplaste zu beobachten sind.

Ein Überblick über die Moosversuche zeigt, daß ihr Resistenzverhalten gegenüber Zink-, Chrom-, Vanadyl- und Mangansulfat demjenigen der Desmidiaceen in vielen Zügen ähnlich ist. Todeszonenbildung und teilweise auch in mittleren Konzentrationsbereichen hohe Resistenz sind gemeinsame Züge, ebenso aber auch das zellphysiologische Erscheinungsbild der Resistenzreihen. Resistenzversuche an Blütenpflanzen bringen zu allermeist ganz scharfe Grenzen. In der niedrigeren Schwermetallsalzkonzentration zeigen alle Zellen besten Lebenszustand, in der nächsthöheren Konzentration sind alle, ohne Ausnahme, tot. Bei Moosen und Desmidiaceen ist es dagegen anders. Wohl findet man auch hier deutliche Grenzen, aber oft sieht das Bild so aus, daß zunächst einige Zellen abzusterben beginnen oder ihre Schädigung durch krampfig-zerrige Plasmolysen verraten. Dann kommt eine deutlichere Schwelle, über der aber oft in ein oder zwei weiteren Konzentrationsstufen noch eine wechselnde Anzahl von Zellen lebt, Tonoplastenplasmolysen auftreten oder verschiedene Grade der Degeneration festzustellen sind.

Bei dieser großen Übereinstimmung zwischen Moosen und Desmidiaceen ist der große Unterschied im Resistenzverhalten gegenüber Kupfer um so überraschender. Den teilweise enorm hohen Kupferresistenzen von Mooszellen steht die absolute Empfindlichkeit der Desmidiaceen gegenüber. Selbst in den niedersten im Resistenzversuch verwendeten Konzentrationen ( $0,00001\%$ ,  $\approx 5 \cdot 10^{-7}$  mol) lebte keine der untersuchten Arten mehr (Url 1955).

### Zusammenfassung

Verschiedene Moose von den stark kupferhaltigen Böden und Gesteinen der Schwarzwand unweit Hüttenschlag im Großarltal (östliche Hohe Tauern,

Salzburg) und Moose normaler Standorte aus Niederösterreich und dem Burgenland wurden vergleichend auf ihr Resistenzverhalten gegenüber Kupfer-, Chrom-, Mangan-, Zink- und Vanadysulfat untersucht, wobei im Vordergrund die Frage nach einer „ökologischen Resistenz“ im Sinne Biebels gegen Kupfer stand.

Für die Schwarzwandmose, insbesondere für die bekannten „Kupfermose“ *Mielichhoferia elongata* und *M. nitida* wurden in der Tat enorm hohe Kupferresistenzen beobachtet. Die Resistenz gegen Kupfersulfat reicht bei *Mielichhoferia elongata* bis etwa 0,1 mol, was ungefähr einer 2%igen Lösung entspricht. Die höchsten bisher aus der Literatur bekannten Resistenzen anderer Zellobjekte reichen dagegen nur etwa bis 0,001% ( $\approx 5 \cdot 10^{-5}$  mol). *Mnium affine* und *Madotheca platyphylla*, beides Moose von normalen Standorten, zeigen nun ebenfalls Resistenz gegen hohe CuSO<sub>4</sub>-Konzentrationen. In diesem Falle aber sterben die Zellen in den mittleren Konzentrationen ab, es treten also Todeszonen auf.

Es ist anzunehmen, daß die im Resistenzversuch beobachtete Widerstandsfähigkeit gegen hohe oder gar hypertonische Schwermetallsalzkonzentrationen darauf beruht, daß auf dem Protoplasten eine „irreversibel koagulierte Oberflächenschicht“ gebildet wird, welche ein weiteres Eindringen des Salzes ins Plasma verhindert (Kaho 1933). Da bei niedrigeren Konzentrationen diese Möglichkeit nicht gegeben ist, stirbt das Plasma ab, wenn es nicht resistent ist. In diesem mittleren kritischen Konzentrationsbereich, wo die Schwermetallsalzkonzentration schon so hoch ist, daß das Plasma getötet wird, aber noch zu niedrig, um die erwähnte Schutzschicht entstehen zu lassen, sterben nun im Kupfersulfat außer den beiden *Mielichhoferia*-Arten alle anderen untersuchten Moose ab. Die „ökologische“ Resistenz zeigt sich also nicht in der absoluten Höhe, sondern darin, daß das betreffende Plasma im kritischen mittleren Konzentrationsbereich wirkliche plasmatische Resistenz zeigt.

Hohe Resistenz für ein Schwermetall bedingt nicht hohe Resistenz gegen ein anderes, doch zeigen sich oft parallele Züge im Resistenzverhalten gegen Kupfer und Chrom. Auch im Chromsulfat z. B., wo ebenfalls die meisten untersuchten Moose im mittleren Konzentrationsbereich absterben, leben die beiden *Mielichhoferia*-Arten.

Besonders verbreitet ist bei Chromsulfatversuchen die Todeszonenbildung. Der obere Lebensbereich ist dabei fast immer an die hypertonische Konzentration gebunden. In der Todeszone treten hier beim Plasmolyseversuch häufig Tonoplastenplasmolyse auf.

Gegenüber dem oft ziemlich ähnlich gearteten Resistenzverhalten der Mooszellen in Kupfer- und Chromsulfatversuchen ist das Verhalten gegen Vanadysulfat zum Teil sehr verschieden (S. 791).

Gegen Mangansulfat und Zinksulfat sind alle untersuchten Moose in allen untersuchten Konzentrationen resistent. Mit einer Ausnahme (*Mnium undulatum*) treten selbst in den hypertonischen Konzentrationen dieser Stoffe (0,5 und 1,0 mol) überall beste Plasmolyse ein. Nach der Versuchs-

dauer von 48 Stunden ist bei diesen Zellen Deplasmolyse und Wiederplasmolyse möglich.

Das zellphysiologische Bild der Resistenzreihen von Zink-, Mangan-, Chrom- und Vanadylsulfat ist bei Moosen und Desmidiaceen weitgehend ähnlich, ganz auffallend verschieden ist dagegen das Resistenzverhalten gegenüber Kupfersulfat. Den hohen Kupferresistenzen vieler Moose steht die absolute Empfindlichkeit der Desmidiaceen gegenüber.

### Literatur

- Biebl, R., 1947a: Die Resistenz gegen Zink, Bor und Mangan als Mittel zur Kennzeichnung verschiedener pflanzlicher Plasmasorten. S.ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., Abt. I, 155, 145.  
— 1947b: Über die gegensätzliche Wirkung der Spurenelemente Zink und Bor auf die Blattzellen von *Mnium rostratum*. Öst. bot. Z. 94, 61.  
— 1949: Vergleichende chemische Resistenzstudien an pflanzlichen Plasmen. Protoplasma 39, 1.  
— 1950a: Über die Resistenz pflanzlicher Plasmen gegen Vanadium. Protoplasma 39, 251.  
— 1950b: Zellphysiologische Untersuchungen an Gemüsepflanzen. Biol. gen. (I; Ö.) 19, 236.  
— und W. Rossi-Pillhofer, 1954: Die Änderung der chemischen Resistenz pflanzlicher Plasmen mit dem Entwicklungszustand. Protoplasma 44, 113.  
Herzog, Th., 1926: Geographie der Moose. Gustav Fischer. Jena.  
Höfler, K., 1951: Plasmolyse mit Natriumkarbonat. Protoplasma 40, 426.  
Iljin, W. S., 1935: Das Absterben der Pflanzenzellen in reinen und balancierten Salzlösungen. Protoplasma 24, 409.  
Kaho, H., 1933: Das Verhalten der Pflanzenzellen gegen Schwermetallsalze. Planta 18, 664.  
Limprecht, K. G., 1895: Die Laubmose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Rabenhorsts Kryptogamenflora IV.  
Müller, K., 1912—1916: Die Lebermose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Rabenhorsts Kryptogamenflora VI. (Zweite Auflage ab 1951.)  
Pribik, E., 1947: Das Resistenzverhalten verschiedener pflanzlicher Plasmen gegenüber einigen Spurenelementen. Dissertation d. Universität Wien.  
Pringsheim, E., 1925: Über Plasmolyse durch Schwermetallsalze. Beih. Bot. Zbl., I. Abt., 41, 4.  
Scharrer, K., 1955: Biochemie der Spurenelemente. Paul Parey. Berlin und Hamburg.  
Schwanitz, F., und H. Hahn, 1954: Genetisch-entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Galmeipflanzen II. Z. Bot. 42, 459.  
Url, W., 1955: Resistenz von Desmidiaceen gegen Schwermetallsalze. S.ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., Abt. I, 164, 207.  
Will-Richter, G., 1949: Der osmotische Wert der Lebermose. S.ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., Abt. I, 158, 431.