© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich **130** (1993): 201-224

Resistenzökologische Befunde zu schwermetallbewohnenden Pflanzen im Ostalpenraum

Wolfgang F. PUNZ und Sigrid M. KOERBER-ULRICH

Alle verfügbaren Angaben zur protoplasmatischen Zink- und Kupferresistenz höherer Pflanzen im Ostalpenraum werden kompiliert und mit eigenen Ergebnissen sowie den Angaben für Mittel- und Westeuropa verglichen. Für die z.T. recht unterschiedlichen Ergebnisse bei verschiedenen Pflanzen und Autoren spielen zahlreiche, vor allem methodische Faktoren eine Rolle. Neben den „Paläoendemiten" *Minuartia verna, Armeria maritima* und *Thlaspi alpestre* bringen auch Arten der Gattungen *Cardaminopsis, Viola* und *Silene* hoch zinkresistente Populationen hervor. Die protoplasmatische Methode stellt ein wichtiges Hilfsmittel dar, um ein differenziertes Bild der Schwermetallresistenz ostalpiner Metallophyten zu gewinnen.

PUNZ W. F. & KOERBER-ULRICH S. M., 1993: Protoplasmatic resistance of metallophytes in the Eastern Alps.
Available data on protoplasmatic zinc and copper tolerance of higher plants in the Eastern Alps are compiled and compared with own results as well as with data from Central and Western Europe. The results differ in the case of several authors and species, mainly for methodological reasons. In addition to the palaeoendemic species *Minuartia verna, Armeria maritima* and *Thlaspi alpestre*, a number of highly zinc-resistant populations also exist among the genera *Cardaminopsis, Viola* and *Silene*. The protoplasmic method provides an important means for a better differentiation with regard to heavy metal resistance of metallophytes in the Eastern Alps.

Keywords: heavy metals, metallophytes, protoplasmatic resistance.

Einleitung

Seit dem 16. Jahrhundert ist die — wahrscheinlich ältere — Beobachtung, daß schwermetallhaltiger Boden das Pflanzenwachstum beeinflußt, auch schriftlich belegt (AGRICOLA, THALIUS und CAESALPINO). Drei Jahrhunderte später schuf LIEBIG mit seiner Mineralstofftheorie die Grundlage für unsere modernen Vorstellungen von Makro- und Mikronährstoffen. Zu letzteren zählen mit Kupfer, Zink und Mangan — für einzelne Pflanzen ist auch Nickel als essentieller Nährstoff belegt — einige Schwermetalle; zum größeren Teil sind diese jedoch ohne physiologische Bedeutung. Nicht zuletzt die anthropogene Entnahme derartiger Substanzen aus der Pedosphäre und ihre globale Verbreitung durch industrielle Prozesse und deren Produkte hat der Erforschung der Ökotoxikologie von Schwermetallen (ERNST &

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

JOOSSE-VAN DAMME 1983, JOOSSE & VAN STRAALEN 1991) erhöhte Bedeutung verschafft.

Erhöhte Schwermetallgehalte im Boden stellen für Pflanzen einen Streßfaktor dar. Die Pflanze scheint hiebei artspezifisch unterschiedlich zu reagieren, indem sie entweder die Schwermetalle im Sproß anreichert („accumulators"), oder von den oberirdischen Pflanzenteilen fernhält („excluders"; Begriffe nach BAKER 1981), wobei Übergänge möglich sind (vgl. PUNZ & SIEGHARDT 1993). Je nach Art und Konzentration der Schwermetallbelastung bedarf es mehr oder weniger aufwendiger Resistenzmechanismen seitens der Pflanzen, um auf derartigen Sonderstandorten existieren zu können. Die (möglichst quantitative) Erfassung dieser pflanzlichen Resistenz (mit den Komponenten „avoidance" und „tolerance", also dem „Vermeiden" bzw. „Ertragen" von Streß: vgl. LEVITT 1972, 1980), sowie die Analyse der beteiligten Resistenzmechanismen ist daher eine zentrale Fragestellung der pflanzlichen Schwermetallforschung.

PUNZ & SIEGHARDT (1993) geben in Anlehnung an SCHLEE (1992) eine Liste solcher pflanzlicher Resistenzmechanismen gegenüber Schwermetalleinfluß, wobei sie versuchen, die einzelnen Mechanismen entsprechend dem Schema von LEVITT zu qualifizieren. Solche Mechanismen sind: Aufnahmeausschluß; biochemische/enzymatische Veränderungen an der Wurzeloberfläche; extrazelluläre Deposition; Bindung an Zellwandkomponenten; Bindung an andere Zellkomponenten; Bindung an Peptide (Metallothioneine, Phytochelatine); Kompartimentierung in der Vakuole; Exkretion; Abwurf von Pflanzenteilen/-organen.

Wachstumsuntersuchungen auf Substraten mit abgestufter Schwermetallkonzentration liefern ohne Zweifel das klarste Bild des pflanzlichen Reaktionsmusters. Der Nachteil, nämlich aufwendig und langwierig zu sein, liegt ebenso auf der Hand. Es hat sich daher in der Praxis — neben anderen eingesetzten Methoden wie dem *Allium*-Test (FISKESJÖ 1988), dem Pollenschlauchwachstumstest (SEARCY & MULCAHY 1985) und der Chlorophyllfluoreszenz (HOMER et al. 1980) — weitgehend die sogenannte „rooting technique" durchgesetzt: Der Längenzuwachs der Wurzeln wird als Maß für die Schwermetallresistenz, insbesondere auch im Zusammenhang mit populationsgenetischen und -ökologischen Fragestellungen, herangezogen (BRADSHAW 1952, WILKINS 1957, 1978, BRADSHAW & MCNEILLY 1981, BAKER 1987, BAKER & WALKER 1989). Die genannte Methode wird zwar allgemein verwendet, jedoch „very few studies have addressed the question of what ist happening when root growth is blocked" (WOOLHOUSE 1983). Andere Autoren weisen auf die Tatsache hin, daß Wurzelwachstum ein

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

komplexer Prozeß sei; die rooting technique werde „widely used but poorly understood" (BAKER 1987, BARCELO & POSCHENRIEDER 1990).

Daneben existiert jedoch noch eine weitere Methode, welche in Gegenüberstellung mit der Wurzelwachstumsmessung ein wesentlich differenzierteres Bild der Resistenz bei Dicotylen liefert (ERNST 1982). Es handelt sich dabei um die sogenannte vergleichende protoplasmatische Methode.

Zur Geschichte der Methode in Kürze (vgl. KÖRBER-ULRICH 1989): Bereits PRINGSHEIM (1924) plasmolysierte Pflanzenzellen in Cu-, Zn-, Co-, Ni- und Fe-Lösungen, wobei jene trotz der Giftigkeit der Schwermetallsalze eine Zeitlang überlebten. Im Sinne der „Vergleichenden Protoplasmatik" HÖFLERS (1932) untersuchte BIEBL, der Begründer der „Protoplasmatischen Ökologie", systematisch die Schwermetallresistenz verschiedener Pflanzen (BIEBL 1947, 1948, 1950). Weitere einschlägige Arbeiten stammen von SCHINDLER (1943), PRIBIK (1947) und BIEBL & ROSSI-PILLHOFER (1955). Erst URL (1956) jedoch untersuchte Schwermetallpflanzen, also Pflanzen, welche von Standorten mit hoher Schwermetallkonzentration im Boden stammen; und nach URL fand die Methode der Vergleichenden Protoplasmatik bei Resistenzstudien an Metallophyten allgemeine Anwendung (REPP 1963, GRIES 1966, 1968, RÜTHER 1967, BAUMEISTER et al. 1967, SCHILLER 1974, ERNST 1974, MATHYS 1975, SAUKEL 1980, SISSOLAK 1984, KORBER-ULRICH 1987, MAD 1990).

Der offenkundige Vorteil der genannten Methode ist es, die Resistenz direkt am terminalen Wirkungsort des Stressors, nämlich dem Protoplasma der lebenden Zelle zu untersuchen; sie erscheint somit besser geeignet, Aussagen über die „tolerance"-Komponente der pflanzlichen Schwermetallresistenz zu machen. Der Grund für ihren selten gewordenen Gebrauch ist wohl im beträchtlichen Arbeitsaufwand der genannten Technik zu suchen (vgl. hiezu „Material und Methoden").

Ein Screening der Schwermetallstandorte im Ostalpenraum im Hinblick auf die dort vorkommenden Pflanzen sowie deren Schwermetallgehalte wird bereits seit längerem durchgeführt (PUNZ 1988, 1991, 1992). Begleitend wurden auch für einzelne Pflanzenarten von verschiedenen Lokalitäten resistenzphysiologische Befunde erhoben. In der vorgelegten Arbeit soll ein erster Überblick über die für den Ostalpenraum vorliegenden Daten präsentiert werden, um die Schwerpunkte der weiteren Forschung besser formulieren zu können. Die Literatur über Schwermetallresistenz von Moosen (vgl. hiezu URL 1956, SAUKEL 1980, SISSOLAK 1984, ERNST 1974) findet hiebei keine Berücksichtigung.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Material und Methoden

Für die zellphysiologischen Untersuchungen werden entweder frisch eingebrachtes Material oder nachkultivierte Pflanzen nach Wiederaustrieb verwendet; KOERBER (in pr.) konnte keinen signifikanten Unterschied zwischen den Resistenzwerten von frisch aufgesammelten und weiterkultivierten Versuchspflanzen feststellen. Zur Resistenzbestimmung wurden grundsätzlich je 10 Flächenschnitte (Handschnitte) von Stengelinternodien oder Blattunterseiten nach Entlüften und Wässern (2 h) 48 Stunden in Lösungen einer gestuften Reihe von $Cu(SO)_4 \cdot 5\ H_2O$ bzw. $Zn(SO)_4 \cdot 7\ H_2O$ inkubiert (Kontrollschnitte in A. dest., Konzentrationsstufen 0.0005 mMol bis 0,5 Mol, vgl. Tab. 2-4). Der Vitalitätszustand der Schnitte wurde anschließend mikroskopisch mittels Plasmolyse (Plasmolytikum 9 T. KCl + 1 T. $CaCl_2$, nach URL 1971) gemäß folgendem Schema (BIEBL 1947, URL 1956, GRIES 1966) beurteilt:

1	alle Zellen lebend (ausgenommen Wundrand)
-1	maximal 15 % der Zellen abgestorben
+-	über 50 % der Schnittfläche lebend
*	über 50 % der Schnittfläche abgestorben
+	alle Zellen tot

Als Lebens- oder Existenzgrenze wird jene Schwermetallkonzentration bezeichnet, in der zumindest noch 85 % der Schnittfläche lebte.

Zur Methodik siehe ausführlicher u.a. ERNST (1974). Eine diesbezügliche Arbeit ist in Vorbereitung (KÖRBER, in prep.).

Ergebnisse

Die Tabelle 1 gibt eine Übersicht über all jene schwermetallbewohnenden Phanerogamen im Ostalpenraum, für welche resistenzökologische Befunde — gewonnen mit der Methode der Vergleichenden Protoplasmatik — vorliegen (zur genauen Lokalisierung der Standorte vgl. PUNZ 1991). Angegeben sind die von den jeweiligen Autoren ermittelten Resistenzgrenzen für Kupfer und Zink. Die Tabelle beschränkt sich auf Kupfer- und Galmeistandorte; Serpentinböden und in diesen liegende Bergbaureviere sind nicht berücksichtigt. Auch Angaben über verwandte Normalpopulationen sind nicht in die Tabelle aufgenommen. In Klammer angeführte Resistenzwerte stellen Einzelwerte dar, die als extrem angesehen werden können. Bei den von REPP

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

(1963) ermittelten Kupferresistenzen bedeutet der eingeklammerte Wert die von REPP angegebene geschätzte Resistenzgrenze, die zwischen der letzten Konzentration, in der die Schnitte noch überlebten, und der nächsthöheren, zehnfach konzentrierten Konzentrationsstufe liegt. Um die Vergleichbarkeit mit den übrigen in der Tabelle angeführten Werten zu gewährleisten, wurde auch hier die letzte vitale Konzentration als Lebensgrenze angeführt.

Betrachtet man die Liste, so fällt zunächst auf, daß die überwiegende Anzahl der Ergebnisse vom Gemeinen Leimkraut (Taubenkropf), *Silene vulgaris* (MOENCH) GARCKE, stammt. Der Grund hierfür liegt einerseits in ihrem häufigen Vorkommen, andererseits in ihrer leichten Kultivierbarkeit und ihrer guten Eignung für die protoplasmatische Methode infolge der relativ kräftigen Sprosse. Die Kupferpopulationen weisen Kupferresistenzwerte zwischen 0,005-0,08 mMol auf; ihre Zinkresistenz liegt zwischen 0,1-0,4 mMol, in Einzelfällen auch darüber. Bei den Galmeipopulationen finden sich Resistenzwerte, die zwischen 0,004-0,01 mMol Cu und 0,4-500 mMol Zn liegen. Vergleicht man diese Werte mit Literaturangaben über Populationen an unbelasteten Standorten im Ostalpenraum, deren Resistenz bei 0,004-0,01 mMol Cu und 0,04-0,2 mMol Zn liegt (GRIES 1966, KÖRBER-ULRICH 1987, 1990), so fällt auf, daß zwar bei den auf Zn/Pb-Böden wachsenden Formen von *Silene vulgaris* die Zinkresistenz deutlich erhöht ist, die Kupferformen jedoch meist keine signifikant höhere Kupfertoleranz als die Normalformen aufweisen. Umgekehrt zeigen die Kupferpopulationen normale bis leicht erhöhte Zinkresistenz, die Zinkpopulationen hingegen normal niedrige Kupferresistenz. Bemerkenswert ist die Population am Pfunderer Berg bei Klausen, die die niedrigste Toleranz aller auf Kupferböden vorkommenden Populationen gegenüber Kupfer zeigt, jedoch in Einzelfällen eine extrem hohe Zinktoleranz (500 mMol!). Eine ausführliche Besprechung der Resistenzökologie von *Silene vulgaris* ist in Vorbereitung (KÖRBER-ULRICH, in prep.).

Bisher noch nicht untersucht worden war eine andere *Silene*-Art auf silikatischem Gestein, das Felsen-Leimkraut, *Silene rupestris* L. (vgl. Tab. 2). An allen drei untersuchten, stark zinkbelasteten Standorten (Ramingstein 4000-8000 ppm Zn im Boden, Pflerschtal 16.200 ppm Zn, Schneeberg 2000-20.000 ppm Zn) konnte eine deutlich erhöhte protoplasmatische Toleranz gegenüber diesem Schwermetall nachgewiesen werden, wobei andeutungsweise eine Korrelation zwischen Resistenz und Bodengehalt festzustellen war. Die Kupfertoleranz des Cytoplasmas war hingegen gering. Die Vertreter der Schneebergpopulation, die zusätzlich zur hohen Zn- und Pb-Belastung einen erhöhten Bodenkupfergehalt (120-700 [-2000] ppm Cu)

Tab. 1: Resistenzphysiologische Untersuchungen über schwermetallbewohnende Pflanzen der Ostalpen mit Hilfe der Methode der Vergleichenden Protoplasmatik. Ein Stern (*) weist auf einen Originalbefund hin, der in einer gesonderten Tabelle wiedergegeben ist.

Pflanze	Standort	Kupferresistenz (mMol)	Zinkresistenz (mMol)	Autor
Silene vulgaris	Hochkönig/Hantingalm (Salzburg) - Cu	0,04 (0,2)		REPP 1963
Silene vulgaris	Hochkönig (Salzburg) - Cu	0,08	0,4	ERNST 1974
Silene vulgaris	Mitterberg am Hochkönig/Troiboden - Cu	(0,005-) 0,01-0,02	(0,05-)0,1-0,2 (-1)	KÖRBER-ULRICH 1990
Silene vulgaris	Hüttschlag/Tofernalm (Großarltal, Salzburg) - Cu	0,005-0,05	0,1-0,4	KÖRBER-ULRICH 1990
Silene vulgaris	Großfragant (Mölltal, Kärnten) - Cu	0,01	0,1-0,2	KÖRBER-ULRICH
Silene vulgaris	Schwaz/Falkenstein (Nordtirol) - Cu	0,008-0,01	0,04-0,1	KÖRBER-ULRICH 1989
Silene vulgaris	Brixlegg/St. Gertraudi (Nordtirol) - Cu	0,01	0,05	KÖRBER-ULRICH 1989
Silene vulgaris	Klausen/Pfunderer Berg (Südtirol) - Cu	0,01	0,1 (-500)	KÖRBER-ULRICH 1989
Silene vulgaris	Sarntal/Seeberg (Südtirol) - Cu	0,005	0,1	PUNZ &. KÖRBER-ULRICH
Silene vulgaris	Palu del Fersina/Hermdele Hof (Trentino) - Cu	0,01-0,02	0,1	KÖRBER-ULRICH 1989
Silene vulgaris	Bleiberg-Kreuth (Kärnten) - Gal	0,005-0,01	1-500	KÖRBER-ULRICH 1990
Silene vulgaris	Hochobir/Seealpe (Kärnten) - Gal	0,005	0,4-0,5	KÖRBER-ULRICH 1990
Silene vulgaris	Nassereith/Tegestal (Nordtirol) - Gal	0,005	0,4	KÖRBER-ULRICH
Silene vulgaris	Schneeberg/Seemoos (Südtirol) - Gal	0,004	0,1	PUNZ &. KÖRBER-ULRICH
Silene vulgaris	Pflerschtal/Alter Berg (Südtirol) - Gal	0,005	1	KÖRBER-ULRICH 1989
Silene vulgaris	Terlan (Südtirol) - Gal	0,01	1	KÖRBER-ULRICH 1989
Silene vulgaris	Raibl (Friaul) - Gal	0,005-0,01	0,5	PUNZ &. KÖRBER-ULRICH
Silene vulgaris	Pizzo Arera (Bergamasker Alpen, Lombardei) - Gal		0,4-4	RÜTHER 1967
Silene vulgaris	Pizzo Arera - Gal	0,01	0,4	KÖRBER-ULRICH
Silene vulgaris	Monte Castillo (Bergamasker Alpen, Lomb.) - Gal		0,4-4	RÜTHER 1967
Silene rupestris	Ramingstein (Lungau) - Gal	0,002	0,5-2	PUNZ &. KÖRBER-ULRICH *
Silene rupestris	Pflerschtal/Alter Berg (Südtirol) - Gal	0,005	2-4	PUNZ &. KÖRBER-ULRICH *
Silene rupestris	Schneeberg/Seemoos (Südtirol) - Gal	0,01	5	PUNZ &. KÖRBER-ULRICH *

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Pflanze	Standort	Kupferresistenz (mMol)	Zinkresistenz (mMol)	Autor
Silene alpestris	Annaberg/Galmeikogel (Niederösterreich) - Gal	0,005	0,5	PUNZ &. KÖRBER-ULRICH
Silene alpestris	Boden (Gailtaler Alpen, Kärnten) - Gal	0,002	0,005-0,5	PUNZ &. KÖRBER-ULRICH
Minuartia gerardii	Pizzo Arera (Bergamasker Alpen, Lombardei) - Gal		0,4-4	RÜTHER 1967
Minuartia gerardii	St. Martin am Schneeberg (Südtirol) - Gal	0,005	1 (-5)	PUNZ et al. 1990
Viola dubyana	Pizzo Arera (Bergamasker Alpen, Lombardei) - Gal		0,4-4	RÜTHER 1967
Viola dubyana	Bergamasker Alpen - Gal	0,002	100	PUNZ &. KÖRBER-ULRICH *
Viola tricolor	Raibl (Friaul) - Gal	0,004	0,5-1	PUNZ &. KÖRBER-ULRICH
Cardaminopsis halleri	Annaberg/Galmeikogel (Niederösterreich) - Gal	0,004	0,5	PUNZ &. KÖRBER-ULRICH
Cardaminopsis halleri	Pizzo Arera + Monte Castillo - Gal		0,4	RÜTHER 1967
Saxifraga stellaris	Hüttschlag/Schwarzwand - Cu	0,005-0,01	0,1-0,2	KÖRBER-ULRICH
Saxifraga stellaris	Hüttschlag/Tofernalm (Großarltal, Salzburg) - Cu	0,005-0,01	0,1-0,2 (-0,4)	KÖRBER-ULRICH
Saxifraga stellaris	Schneeberg/Seemoos (Südtirol) - Gal		0,1	PUNZ &. KÖRBER-ULRICH
Saxifraga stellaris	Seeberg/Villanderer Alpe (Südtirol) - Gal	0,004	0,2	PUNZ &. KÖRBER-ULRICH
Saxifraga stellaris	Cinque Valli (Trentino) - Gal	0,004	0,2	KÖRBER-ULRICH 1989
Saxifraga aizoides	Hüttschlag/Schwarzwand - Cu	0,001-0,002 (-0,005)	1	KÖRBER-ULRICH
Linaria alpina	Tösens/Platztal (Tirol) - Gal	0,004	0,05	PUNZ et al. 1990
Linaria alpina	St. Martin am Schneeberg (Südtirol) - Gal	0,005	0,05	PUNZ et al. 1990
Linaria alpina	Schneeberg (Südtirol) - Gal.	0,004-0,008	0,1-0,5	PUNZ &. KÖRBER-ULRICH *
Armeria alpina	Hochobir/Seealpe (Kärnten) - Gal	0,001	1-8	KÖRBER-ULRICH
Taraxacum officinale	Hochkönig/Hantingalm (Salzburg) - Cu	0,004 (0,02)		REPP 1963
Tussilago farfara	Hochkönig/Hantingalm (Salzburg) - Cu	0,04 (0,2)		REPP 1963
Caltha palustris	Hüttschlag/Tofernalm (Großarltal, Salzburg) - Cu	0,01	0,01-0,02	KÖRBER-ULRICH

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 2: *Silene rupestris*: Galmeistandorte „Ramingstein" (Lungau, Salzburg/A, aufgesammelt 7/1991), „Pflerschtal, Alter Berg" (Südtirol/I, aufgesammelt 7/1992) und „Schneeberg, Seemoos" (Südtirol/I, aufgesammelt 8/1990).
A Kupferresistenz, B Zinkresistenz des Protoplasmas von Stengelepidermiszellen nach 48stündiger Versuchsdauer. Versuchstermine: gegen Ende der Blüte im Spätsommer des Aufsammlungsjahres. Alle Schnitte einer Konzentration = 100 %. Die feine Linie stellt die Resistenzgrenze dar.

A:	Lebend-anteil	$CuSO_4$ 500 mMol	100 mMol	50 mMol	5 mMol	0,5 mMol	0,08 mMol	0,05 mMol	0,04 mMol	0,02 mMol	0,01 mMol	0,008 mMol	0,005 mMol	0,004 mMol	0,002 mMol	0,001 mMol	0,0005 mMol
RAMINGSTEIN 1991	%L	-	-	-	-	-		-				-	-	-	18	75	86
	%-l	-	-	-	-	-		-				-	-	44	82	25	14
	%±	-	-	-	-	-		-				-	-	44	-	-	-
	%*	-	-	-	-	-		-				89	88	12	-	-	-
	%+	100	100	100	100	100		100				11	12	-	-	-	-
PFLERSCHTAL Alter Berg 1992	%L	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	69	92	100	100	100
	%-l	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	40	31	8	-	-	-
	%±	-	-	-	-	-	-	9	-	18	21	20	-	-	-	-	-
	%*	-	-	-	-	-	-	33	27	18	29	30	-	-	-	-	-
	%+	100	100	100	100	100	100	58	73	64	21	-	-	-	-	-	-
SCHNEEBERG Seemoos 1990	%L	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17		80				100
	%-l	-	-	-	-	-	-	-	11	58	83		20				-
	%±	-	-	-	-	-	-	12	22	25	-		-				-
	%*	-	-	-	-	-	12	88	-	17	-		-				-
	%+	100	100	100	100	100	88	-	67	-	-		-				-

B:	Lebend-anteil	$ZnSO_4$ 500 mMol	100 mMol	50 mMol	8 mMol	5 mMol	4 mMol	2 mMol	1 mMol	0,5 mMol	0,05 mMol	0,005 mMol	0,0005 mMol
RAMINGSTEIN 1991	%L	-	-	-	-	-	-	33	50	89	77	100	100
	%-l	-	-	-	-	17	50	47	25	11	23	-	-
	%±	-	-	-	-	17	20	13	25	-	-	-	-
	%*	25	18	42	44	50	30	7	-	-	-	-	-
	%+	75	82	58	56	17	-	-	-	-	-	-	-
PFLERSCHTAL Alter Berg 1992	%L	-	8,3	14,3	10	20	47	87	80	100	100	100	100
	%-l	-	8,3	14,3	30	40	33	13	20	-	-	-	-
	%±	30	8,3	7,1	20	30	20	-	-	-	-	-	-
	%*	40	75	64,3	40	10	-	-	-	-	-	-	-
	%+	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SCHNEEBERG Seemoos 1990	%L	-	-	10		90				100	100	100	100
	%-l	-	14	50		10				-	-	-	-
	%±	-	72	30		-				-	-	-	-
	%*	100	14	10		-				-	-	-	-
	%+	-	-	-		-				-	-	-	-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ertragen muß, wiesen mit 0,01 mMol jedoch eine 2-5mal so hohe Kupferresistenz wie die beiden anderen untersuchten Standorttypen auf.

Für die dritte untersuchte *Silene*-Art, den Großen Strahlsamen, *Silene alpestris* JACQ., wurde bisher nur geringfügig erhöhte Zinktoleranz beobachtet, obwohl zumindest die Bodener Pflanzen im Wurzelraum 80.000 ppm Zn ausgesetzt sind.

Die Frühlings-Miere, *Minuartia verna* (L.) HIERN, wird von ERNST (1974) und BAKER (1987) zu den Paläoendemiten gestellt, die die Eiszeit auf

Tab. 3: *Viola dubyana*: „Pizzo Arera" (Bergamasker Alpen/I).
A Kupferresistenz, **B** Zinkresistenz des Protoplasmas von Stengelepidermiszellen blühender Pflanzen (aufgesammelt 6/1989). Alle Schnitte einer Konzentration = 100 %. Die feine Linie stellt die Resistenzgrenze dar.

A:	Lebend-anteil	$CuSO_4$ 500 mMol	100 mMol	50 mMol	5 mMol	0,5 mMol	0,05 mMol	0,008 mMol	0,005 mMol	0,004 mMol	0,002 mMol	0,001 mMol	0,0005 mMol
Pizzo Arera	%L					-	-	38	43	30	100	100	100
	%-l					-	-	12	43	40	-	-	-
	%±					-	-	25	-	-	-	-	-
	%*					-	-	-	-	10	-	-	-
	%+					100	100	25	14	20	-	-	-
Alpe Grem	%L	-	-	-	-	-	-	-	12	14	67	100	100
	%-l	-	-	-	-	-	-	33	25	29	33	-	-
	%±	-	-	-	-	-	-	33	38	29	-	-	-
	%*	-	-	-	-	-	10	12	-	14	-	-	-
	%+	100	100	100	100	100	90	22	25	14	-	-	-

B:	Lebend-anteil	$ZnSO_4$ 500 mMol	100 mMol	50 mMol	5 mMol	0,5 mMol	0,05 mMol	0,005 mMol	0,0005 mMol
Pizzo Arera	%L	12	33	33	50	100	100	100	100
	%-l	50	67	67	50	-	-	-	-
	%±	38	-	-	-	-	-	-	-
	%*	-	-	-	-	-	-	-	-
	%+	-	-	-	-	-	-	-	-
Alpe Grem	%L	25	40	33	56	70	100	100	100
	%-l	50	60	67	44	30	-	-	-
	%±	17	-	-	-	-	-	-	-
	%*	-	-	-	-	-	-	-	-
	%+	8	-	-	-	-	-	-	-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Schwermetallböden überdauern konnten und regelmäßig erhöhte Schwermetallresistenz aufweisen. Auf Schwermetallhalden im Gebiet ist wohl nur *Minuartia gerardii* (WILLD.) HAYEK aufzufinden (vgl. dazu die Ausführungen bei HARTL et al. 1992). An den untersuchten, stark belasteten Standorten im Ostalpenraum (Pizzo Arera 14.600-16.360 pm Zn [BAUMEISTER et al. 1967], Schneeberg 6700-9850 ppm Zn und 290-480 ppm Cu) kann jedenfalls erhöhte Zinkresistenz (bis 4-5 mMol) nachgewiesen werden.

Aus der Gattung der Veilchen findet sich im Gebiet der südalpine Endemit *Viola dubyana* BURNAT, für welche RÜTHER (1967) eine Zinkresistenz von maximal 4 mMol am Pizzo Arera angibt. Eigene Untersuchungen am Pizzo Arera und auf der Alpe Grem erbrachten weitaus höhere Werte (100 mMol! — vgl. Tab. 3). Die Kupferresistenz von Dubys Veilchen ist dagegen mit 0,002 mMol äußerst gering.

Ein anderes Veilchen, das im Ostalpenraum Schwermetallökotypen ausbildet, ist das gelbe Wiesen-Stiefmütterchen, *Viola tricolor* L. Auf den Schutthalden des aufgelassenen Blei/Zink-Bergbaus von Raibl (mit Zinkgehalten bis 50.000 ppm, Pb 8000 ppm) findet man die ssp. *subalpina* GAUDIN, deren Identität mit der var. *raiblensis* LAUSI & CUSMA var. nova (1986) zweifelhaft ist. Mit 0,5-1 mMol ist ihre cytoplasmatische Zinktoleranz zwar deutlich erhöht, liegt jedoch merklich unter den bei *V. dubyana* gefundenen Werten.

Die beiden Angaben zur Zinkresistenz der als Zinkakkumulator geltenden Kriech-Schaumkresse *Cardaminopsis halleri* (L.) HAYEK sind mit 0,4-0,5 mMol unerwartet niedrig. Baumeister et al. 1967 geben für Pflanzen vom Pizzo Arera einen Blattzinkgehalt von 12.400 ppm an.

Für den Stern-Steinbrech, *Saxifraga stellaris* L., liegen etliche Angaben von Normal-, Kupfer- und Galmeistandorten vor. Die Pflanze wird von SAUKEL (1980) als Pionier bei der Besiedlung von feuchten bis nassen, extrem Cu-belasteten Böden (bis 9500 ppm Cu nach KÖRBER-ULRICH, unveröff.) beschrieben. Auch auf den trockeneren Schutthalden der Tofernalm wächst sie bei einem Bodenkupfergehalt bis 3200 ppm (KÖRBER-ULRICH, unveröff.). Sämtliche untersuchte schwermetallbesiedelnde Standorttypen gehören zur alpinen Unterart ssp. *alpigena* TEMESY, die Hüttschlager Populationen weisen jedoch einen geringen Anteil (< 5 %) der zwischen Mur, Drau und Lieser endemischen, Brutknöllchen bildenden ssp. *prolifera* (STERNB.) TEMESY auf. In Hinblick auf die hohe Substratkupferbelastung, der die Hüttschlager *Saxifraga*-Populationen ausgesetzt sind, erscheint die protoplasmatische Resistenz gegen Kupfer mit 0,005-0,01 mMol zunächst gering. Vergleicht man die Werte jedoch mit jenen von Pflanzen an unbelasteten Standorten (0,0005-0,005 mMol, KÖRBER-ULRICH, unveröff.), so weisen die

Tab. 4: *Linaria alpina*: „Schneeberg" (Südtirol/I). **A** Kupferresistenz, **B** Zinkresistenz des Protoplasmas von Stengelepidermiszellen blühender Pflanzen (aufgesammelt 7/1989 bzw. 8/1990). Alle Schnitte einer Konzentration = 100 %. Die feine Linie stellt die Resistenzgrenze dar.

A:	Lebend-anteil	$CuSO_4$ 500 mMol	100 mMol	50 mMol	5 mMol	0,5 mMol	0,08 mMol	0,05 mMol	0,04 mMol	0,02 mMol	0,01 mMol	0,008 mMol	0,005 mMol	0,004 mMol	0,002 mMol	0,001 mMol	0,0005 mMol
	%L	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	43	25	67	86	100
St. Martin	%-l	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	57	75	33	14	-
1989	%±	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	-	-	-	-	-
(PUNZ et al.	%*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	29	-	-	-	-	-
1990)	%+	100	100	100	100	100	100	100	100	100	72	42	-	-	-	-	-
	%L	-	-	-	-	-	-	-	-	10	18	33	18	70	75	100	100
St. Martin	%-l	-	-	-	-	-	-	-	-	10	18	22	55	30	25	-	-
1990	%±	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	-	-	-	-
	%*	-	-	-	-	-	-	-	14	-	9	-	9	-	-	-	-
	%+	100	100	100	100	100	100	100	86	80	55	45	9	-	-	-	-
	%L	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	40	100	100	83	86	71
Seemoos	%-l	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	60	-	-	17	14	29
1990	%±	-	-	-	-	-	-	10	-	-	10	-	-	-	-	-	-
	%*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-
	%+	100	100	100	100	100	100	90	100	100	70	-	-	-	-	-	-

B:	Lebend-anteil	$ZnSO_4$ 500 mMol	100 mMol	50 mMol	8 mMol	5 mMol	4 mMol	2 mMol	1 mMol	0,8 mMol	0,5 mMol	0,4 mMol	0,2 mMol	0,1 mMol	0,05 mMol	0,005 mMol	0,0005 mMol
	%L	-	-	-		-				-	-	-	-	67	92	100	100
St. Martin	%-l	-	9	-		-				-	-	25	-	8	8	-	-
1989	%±	14	9	-		9				-	9	-	12	8	-	-	-
(PUNZ et al.	%*	57	55	25		36				17	33	17	25	8	-	-	-
1990)	%+	29	27	75		55				83	58	58	63	8	-	-	-
	%L	-	13	-		-				20	42	50	46	92	60	100	100
St. Martin	%-l	33	25	-		12				10	-	8	36	8	40	-	-
1990	%±	11	13	10		25				-	-	25	9	-	-	-	-
	%*	45	50	20		-				-	25	17	-	-	-	-	-
	%+	11	-	70		63				70	33	-	9	-	-	-	-
	%L	-	-	22	-	25	10	12	-		71				83	100	100
Seemoos	%-l	14	14	-	17	17	20	-	14		29				17	-	-
1990	%±	29	14	-	17	25	20	-	29		-				-	-	-
	%*	29	72	67	50	17	20	63	43		-				-	-	-
	%+	29	-	11	17	17	30	25	14		-				-	-	-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Kupfertypen eine merklich höhere Kupfertoleranz auf. Die beiden auf ihre Cu-Resistenz untersuchten Galmeiökotypen (Villanderer Alpe und Cinque Valli) haben mit 0,004 mMol Cu eine Lebensgrenze, die im oberen Bereich der bei Normaltypen vorkommenden Resistenzspanne liegt. Was die Zinkresistenz anbetrifft, findet man keinen Unterschied zwischen den speziellen Schwermetallpopulationen; Normalpopulationen weisen mit Resistenzgrenzen zwischen 0,04-0,1 (-0,2) mMol Zink eine durchschnittlich niedrigere Toleranz auf.

Völlig anders verhält sich der Fetthennen-Steinbrech, *Saxifraga aizoides* L., der auf den Bergwerksböden in der Gegend von Hüttschlag schwach Cu-beeinflußte nasse Standorte (bis 600 ppm Cu, KÖRBER-ULRICH) besiedelt. Seine protoplasmatische Kupfertoleranz ist mit durchschnittlich 1-2 µMol ziemlich niedrig, seine Zinktoleranz mit 1 mMol hingegen unerwartet hoch.

Das Alpenleinkraut, *Linaria alpina* (L.) MILL., kommt als Pionier auf extremen alpinen Schwermetallstandorten vor, wie am Schneeberg in Südtirol auf den Schutthalden des aufgelassenen Pb/Zn/Ag-Bergbaus oder auf den Abraumhalden des historischen Cu/Ag-Bergbaus am Falkenstein bei Schwaz in Nordtirol. Seine protoplasmatische Resistenz ist demgegenüber als gering zu bezeichnen (Tab. 4).

Aus dem Formenkreis von *Armeria maritima* agg., die im Sinne der Paläoendemismus-Hypothese (ERNST 1974, BAKER 1987) als Glazialrelikt aufgefaßt werden kann, ist von Bergbauhalden des Hochobir in Kärnten die Alpen-Grasnelke, *Armeria alpina* WILLD. (= *Armeria maritima* ssp. *alpina* [WILLD.] P. SILVA), bekannt. Sie wächst bei einer Schwermetallbelastung von 10.000-17.000 ppm Zn und 7600-21.000 ppm Pb. Die Zinkresistenz des Protoplasmas ist mit 1-8 mMol entsprechend hoch, die Kupferresistenz mit 0,001 mMol niedrig. Eine zum Vergleich untersuchte „Normalpopulation" von *Armeria alpina* vom Ochsenboden des Schneeberges in Niederösterreich (Schwermetallbelastung im Substrat allerdings 500-600 ppm Zn und 400-500 ppm Pb; KÖRBER-ULRICH) weist eine Zinktoleranz von nur 0,1-0,5 mMol und eine Kupfertoleranz von 0,001-0,004 mMol auf.

Für *Taraxacum officinale* WIGGERS und *Tussilago farfara* L., die von REPP (1963) als „accidental invaders on Cu soil" angeführt wurden, liegen Einzelwerte vom Hochkönig (0,004 bzw. 0,04 mMol Cu) vor. Für dieselben Arten gibt REPP auf nicht kupferbelasteten Wiesenböden der Umgebung Kupferresistenzen von 0,004 mMol an; die nach der letzten lebenden Konzentrationsstufe bestimmte Resistenzgrenze läge allerdings niedriger.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die Sumpfdotterblume, *Caltha palustris* L., kommt auf der Tofernalm bei Hüttschlag auf kaum bis mäßig kupferbelasteten Böden vor (bis 700 ppm Cu; KÖRBER-ULRICH) und wird daher von SISSOLAK (1984) als Zeigerpflanze für keine bis geringe Kupferbelastung bezeichnet. Die Kupferresistenz von 0,01 mMol unterscheidet sich kaum von jener der Pflanzen eines echten Normalstandortes auf der steirischen Seite des Preiner Gscheides (17 ppm Cu im Boden; KÖRBER-ULRICH) mit 0,005-0,01 mMol. Die Zinktoleranz ist mit 0,01-0,02 mMol sehr niedrig; demgegenüber weisen die Pflanzen am Preiner Gscheid Resistenzwerte von 0,02-0,1 mMol Zn auf.

Diskussion

Beim Vergleich der Tabellen 2 bis 4 sticht das unterschiedliche Verhalten der Pflanzenzelle gegenüber Kupfer und Zink hervor. Bei Kupfer findet man von einer bestimmten Konzentration an aufwärts nur mehr zur Gänze abgestorbene Schnitte, wobei erfahrungsgemäß das Absterben der Gewebe von den Schnittenden und -rändern her beginnt; die Schnittdicke hat dabei einen wesentlichen Einfluß auf die Eindringungsgeschwindigkeit der Lösung. Anders verhält es sich bei Zink: die Zinksalzlösung scheint leichter einzudringen, die ersten nekrotischen Zellen und Zellgruppen sind unregelmäßig über die gesamte Schnittfläche verteilt; auch finden sich selbst bei Pflanzen mit geringer Zinktoleranz bis in die höchsten Zinkkonzentrationen lebende Zellen oder sogar ganze Schnitte (vgl. auch KÖRBER 1989).

Der Vergleich der Resistenzwerte in Tabelle 1 zeigt deutlich, daß sich die Kupferresistenz zwischen den verschiedenen Pflanzen weit weniger unterscheidet (der niedrigste gemessene Resistenzwert beträgt 0,001 mMol $CuSO_4$, der höchste 0,08 mMol) als ihre Zinkresistenz (Resistenzwerte: 0,005-500 mMol $ZnSO_4$), die sogar bei Pflanzen derselben Bergwerkspopulation enorme Unterschiede aufweisen können (z.B. *Silene vulgaris* der Standorte Klausen/Pfundererberg und Bleiberg-Kreuth). Dies liegt wohl in der höheren Giftigkeit des Kupfers begründet, das zu den stärksten Plasmagiften überhaupt zählt.

Die höchste Kupferresistenz im Ostalpenraum wurde bei *Silene vulgaris* am Standort Hochkönig/Hantingalm festgestellt (0,04 mMol, REPP 1963; 0,08 mMol, ERNST 1974). Die Kupferbelastung auf den prähistorischen Schlackenhalden auf der Hantingalm beträgt nach REPP 0,5 %. KÖRBER-ULRICH fand auf vergleichbar hoch belasteten (1000-7000 ppm Cu) illyrischen Kupferschmelzplätzen am Troiboden des Hochkönigmassivs nur Resistenzwerte von durchschnittlich 0,01-0,02 mMol Cu.

Tab. 5: Resistenzphysiologische Untersuchungen über schwermetallbewohnende Pflanzen Mittel- und Westeuropas außerhalb der Alpen mit Hilfe der Methode der Vergleichenden Protoplasmatik.

Pflanze	Standort	Kupferresistenz (mMol)	Zinkresistenz (mMol)	Autor
Silene vulgaris	Marsberg (Westfalen, BRD) - Cu	0,08	0,4	ERNST 1974
Silene vulgaris	Imsbach (BRD) - Cu	0,06	0,4	ERNST 1974
Silene vulgaris	Breiniger Berg (Aachen, BRD) - Gal		40	GRIES 1966
Silene vulgaris	Breiniger Berg (Aachen, BRD) - Gal	0,004	40	ERNST 1974
Silene vulgaris	Blankenrode (Sauerland, BRD) - Gal		4	GRIES 1966
Silene vulgaris	Blankenrode (Sauerland, BRD) - Gal	0,004	200	ERNST 1974
Silene vulgaris	Silberberg (Osnabrück, Niedersachsen, BRD) - Gal		4-40	GRIES 1966
Silene vulgaris	Silberberg (Osnabrück, Niedersachsen, BRD) - Gal	0,004	40	ERNST 1974
Silene vulgaris	Epen (Südholland) - Gal		4	GRIES 1966
Silene vulgaris	Pic d'Araillé (Pyrenäen, Frankreich) - Gal		0,04-4	RÜTHER 1967
Silene vulgaris	Mont Lozère (Cevennen, Frankreich) - Gal		0,04-4	RÜTHER 1967
Silene vulgaris	Mendip Hills (GB) - Gal	0,004	40	ERNST 1974
Silene vulgaris	Langelsheim (nördl. Harzvorland, BRD) - Cu-Gal	0,04	40	ERNST 1974
Silene vulgaris	Siebertal (Oberharz, BRD) - Cu-Gal	0,005	500	KÖRBER-ULRICH
Silene vulgaris	Cwmerfin (GB) - Cu-Gal	0,04	4	ERNST 1974
Silene vulgaris	Ecton Hill (GB) - Cu-Gal	0,04	40	ERNST 1974
Minuartia verna	Breiniger Berg (Aachen, BRD) - Gal		0,04-0,4	RÜTHER 1967
Minuartia verna	Breiniger Berg (Aachen, BRD) - Gal	0,004	0,4	ERNST 1974
Minuartia verna	Blankenrode (Westfalen, BRD) - Gal		0,4	RÜTHER 1967
Minuartia verna	Blankenrode (Westfalen, BRD) - Gal	0,004	0,4	ERNST 1974
Minuartia verna	Pic d'Araillé (Pyrenäen, Frankreich) - Gal		0,4	RÜTHER 1967
Minuartia verna	Langelsheim (BRD) - Cu-Gal	0,004	80	ERNST 1974

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Pflanze	Standort	Kupferresistenz (mMol)	Zinkresistenz (mMol)	Autor
Armeria maritima	Breiniger Berg (Aachen, BRD) - Gal		0,4	RÜTHER 1967
Armeria maritima	Breiniger Berg (Aachen, BRD) - Gal	0,004	0,4	ERNST 1974
Armeria maritima	Langelsheim (BRD) - Cu-Gal	0,004	0,4	ERNST 1974
Armeria halleri	Siebertal (Oberharz, BRD) - Cu-Gal	0,005	500	KÖRBER-ULRICH
Armeria muelleri	Pic d'Araillé (Pyrenäen, Frankreich) - Gal		0,04-0,4	RÜTHER 1967
Armeria plantaginea	Mont Lozère (Cevennen, Frankreich) - Gal		0,4	RÜTHER 1967
Viola calaminaria	Breiniger Berg (Aachen, BRD) - Gal		0,04	RÜTHER 1967
Viola calaminaria	Breiniger Berg (Aachen, BRD) - Gal		0,04	ERNST 1974
Viola calaminaria	Blankenrode (Westfalen, BRD) - Gal		0,04	RÜTHER 1967
Viola calaminaria	Blankenrode (Westfalen, BRD) - Gal	0,004	0,04	ERNST 1974
Cardaminopsis halleri	Blankenrode (Westfalen, BRD) - Gal	0,004	4	ERNST 1974
Cardaminopsis halleri	Langelsheim (BRD) - Cu-Gal	0,04	80	ERNST 1974
Thlaspi alpestre	Breiniger Berg (Aachen, BRD) - Gal		0,4-40	RÜTHER 1967
Thlaspi alpestre	Breiniger Berg (Aachen, BRD) - Gal	0,004	40	ERNST 1974
Thlaspi alpestre	Blankenrode (Westfalen, BRD) - Gal	0,004	40	ERNST 1974
Thlaspi alpestre	Pic d'Araillé (Pyrenäen, Frankreich) - Gal		0,4-4	RÜTHER 1967
Thlaspi alpestre	Mont Lozère (Cevennen, Frankreich) - Gal		0,4-80	RÜTHER 1967

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die höchste Zinkresistenz wurde bei *Silene vulgaris* des Pb/Zn-Bergbaugebietes von Bleiberg-Kreuth (1-500 mMol, KÖRBER-ULRICH 1990) sowie an Einzelpflanzen einer Kupferblockschutthalde am Pfunderer Berg bei Klausen (500 mMol, KÖRBER-ULRICH 1990) und an *Viola dubyana* aus den Bergamasker Alpen (100 mMol, vgl. Tab. 3) ermittelt. Auf die von RÜTHER (1967) für Dubys Veilchen vom Pizzo Arera beschriebenen, wesentlich niedrigeren Werte (nur 0,4-4 mMol, abhängig vom Anthocyangehalt) wurde bereits hingewiesen.

Warum gelangen verschiedene Autoren bei den gleichen Schwermetallpopulationen — wie die genannten Beispiele vom Hochkönig und vom Pizzo Arera zeigen — zu so unterschiedlichen Meßergebnissen? Dies läßt sich auf unterschiedliche Weise interpretieren. Zunächst ist hervorzuheben, daß die untersuchten Pflanzen in der Regel nicht von exakt denselben Standorten stammen, weshalb die Zugehörigkeit zur selben Population nur angenommen werden kann. Gerade bei *Silene vulgaris*, die keine besonderen Verbreitungsmechanismen für ihre Samen ausgebildet hat, ist nur ein sehr eingeschränkter Genaustausch — beispielsweise am Hochkönig zwischen den etwa 3 km Luftlinie voneinander entfernten Standorten Troiboden und Hantingalm — zu erwarten. Auch kann die interne Schwermetallbelastung an benachbarten Standorten recht verschieden sein, in Abhängigkeit vom Schwermetallgehalt des Substrates, dessen pH-Wert, Kalkgehalt, Humusanteil etc. Weiters vermag eine hohe interne Belastung des Pflanzensprosses mit Schwermetallen die protoplasmatische Schwermetalltoleranz zu vermindern, da die Resistenzmechanismen bereits ausgelastet sind, wie dies GRIES (1968) für die Zinkresistenz von *Silene vulgaris* aus Blankenrode und KÖRBER-ULRICH (1990) für die Kupferresistenz derselben Art von der Tofernalm bei Hüttschlag beschrieben, wo die Pflanzen der am geringsten belasteten Standorte mit 0,04-0,05 mMol Cu die höchsten cytoplasmatischen Resistenzwerte aufwiesen. So war *Viola dubyana* an dem von uns gewählten Standort am Pizzo Arera mit 1080 ppm Zn in den Sprossen belastet (PUNZ et al. 1990), während der Blattzinkgehalt am von Rüther (1967) bearbeiteten Standort gar 6480 ppm betrug. Von *Silene vulgaris* am Hochkönig existieren nur Pflanzenanalysen von KÖRBER-ULRICH (1990 und in pr.), denen zufolge in den Blättern ein Kupfergehalt von bis zu 238 ppm vorlag.

Allerdings können auch Unterschiede in der Methodik abweichende Ergebnisse bedingen. So bildet gerade für die Kupfertoleranz des Protoplasmas die Schnittdicke ein nicht unwesentlicher Faktor. Einerseits hängt sie von der Kräftigkeit der Sprosse ab, andererseits wird sie vom Schneidenden individuell gewählt. Die extrem hohen Resistenzwerte, die SAUKEL (1980) und SISSOLAK (1984) für *Saxifraga stellaris* von den Bergwerken Schwarzwand

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

und Tofernalm bei Hüttschlag angeben (Resistenzgrenzen 0,5-5 mMol Cu und 5-100 mMol Zn), sind jedoch sicher nur auf methodische Mängel zurückzuführen, sodaß die Werte nicht in die Tabelle 1 aufgenommen wurden. Die genannten Autoren legten vollständige Blätter in die Schwermetallösungen ein und fertigten die Schnitte erst nach der Einwirkungsperiode an den noch grünen Stellen der Blattspreite an, bis wohin die Lösung noch nicht vorgedrungen war.

Die protoplasmatische Methode als Kurzzeittest zur Bestimmung der Schwermetallresistenz läßt streng genommen quantitative Aussagen nur innerhalb einer Gattung oder Art zu, wobei eine parallele Untersuchung von Normalpopulationen nötig wäre, die jedoch von den wenigsten Autoren durchgeführt wurden. Um wenigstens eine größere Anzahl von Vergleichswerten zu haben, wurden in Tabelle 5 sämtliche für Mittel- und Westeuropa bekannten Resistenzwerte zusammengefaßt.

Aus den beiden Tabellen 1 und 5 ist zu ersehen, daß extrem hohe Schwermetall-, insbesondere Zinkresistenzwerte keineswegs nur bei den europäischen Paläoendemiten *Minuartia verna, Armeria maritima* und *Thlaspi alpestre* (ERNST 1974) vorkommen. Seit HEIMANS (1961, zitiert bei ERNST 1974) wurde ja versucht, die disjunkten Areale vieler europäischer Metallophyten durch die sogenannte „Paläoendemismushypothese" (STEBBINS 1952, zitiert bei ERNST 1974) zu erkären, welche die Schwermetallpflanzen als Glazialrelikte betrachtet, die nur an diesen konkurrenzarmen Sonderstandorten überdauern konnten. Dem stellten ANTONOVICS et al. (1971) die „Neoendemismushypothese" gegenüber, die sämtliche Schwermetallpflanzen als erst in jüngerer Zeit aus in den gegebenen Arealen bereits vorhandenen verwandten Formen selektiert ansieht; mit dieser Hypothese nicht erklärbare weit verstreute Vorkommen werden auf „Transportendemismus", d.h. auf die Einschleppung von Metallophyten aus anderen Schwermetallgebieten, zurückgeführt. Nach ERNST (1974) reicht keine der beiden Theorien zur Erklärung der Entstehung aller heute vorhandenen Metallophyten aus.

Nun bringen aber auch *Cardaminopsis halleri*, die Gattung *Viola* und *Silene vulgaris*, deren Schwermetallökotypen klassische Beispiele für Neo- und Transportendemismus (ANTONOVICS et al. 1971) darstellen, einige hoch Zn-resistente Populationen hervor. Vor allem die letztere beeindruckt durch die Fähigkeit, sowohl Cu- als auch Zn-tolerante als auch Cu+Zn-tolerante Ökotypen hervorzubringen, die jeweils keinen taxonomischen Rang haben. Diese Art bringt mit 0,04-0,08 mMol die höchsten in Europa bekannten Kupferresistenzen hervor, die nur von einer afrikanischen Kupferpflanze, der Papillonacee *Indigofera dyeri* (Resistenzgrenze 0,4 mMol Cu, ERNST 1974)

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

übertroffen wird. Berücksichtigt man auch außerhalb des Ostalpenraumes befindliche europäische Normalpopulationen (siehe GRIES 1966, ERNST 1974), so erhält man für *Silene vulgaris* an unbelasteten Standorten Resistenzwerte von 0,004-0,01 mMol Cu und 0,04-0,4 mMol Zn. Diese Toleranzspannen lassen auf eine hohe genetische Flexibilität schließen, die ja die Voraussetzung für eine rasche Ausbildung von Schwermetallökotypen ist, wie sie von der Neoendemismushypothese gefordert wird. Vor allem hinsichtlich der Zinktoleranz scheinen bereits manche Normalformen über ein erhöhtes Resistenzpotential zu verfügen, da eine Resistenzgrenze von 0,4 mMol bei Zinkökotypen, nicht nur bei *Silene vulgaris*, häufig auftritt.

Aus der Verwandtschaftsgruppe des Glazialreliktes *Armeria maritima* sind im Gebiet nur zwei Kleinarten bekannt: *Armeria alpina* mit einem weitgehend geschlossenen Verbreitungsgebiet im Bereich der alpinen Rasen- und Schuttgesellschaften und *Armeria elongata* KOCH (= *Armeria maritima* ssp. *elongata* [HOFFM.] G. BONNIER) mit einem isolierten Areal auf Serpentintrockenrasen bei Kraubath im Murtal. Die Fähigkeit von *Armeria alpina* zur Ausbildung zinkresistenter Rassen wurde bereits beschrieben (siehe Ergebnisse), wobei die „Normalpopulation" vom nur schwach schwermetallbeeinflußten Schneeberg mit bis zu 0,5 mMol ebenfalls keine geringe Zinkresistenz aufweist. Eine hohe genetische Plastizität in bezug auf Schwermetalltoleranz ist schließlich auch nach der Paläoendemismushypothese die Voraussetzung für die Ausbildung von Schwermetalltypen. Noch deutlicher wird diese Plastizität des Genoms bei *Armeria elongata*, deren Kraubather Serpentinform nach unveröffentlichten Untersuchungen von KÖRBER-ULRICH eine Kupferresistenz von 0,004-0,01 mMol und eine Zinkresistenz von 0,1-1 (-100) mMol zeigt; bei der Normalform aus Retz im Weinviertel konnten allerdings nur Toleranzgrenzen von 0,002 mMol Cu und 0,05 mMol Zn festgestellt werden.

Parallel zur Resistenzbestimmung durchgeführte Analysen der Schwermetallgehalte von Böden und Pflanzen liegen nicht immer vor, wären jedoch grundsätzlich für die Interpretation von großer Bedeutung. So kann — wie bereits oben beschrieben — niedrige Resistenz auch auf die Erschöpfung der zellulären Entgiftungsmechanismen infolge eines hohen internen Schwermetallgehaltes zurückzuführen sein. In den Fällen, wo Pflanzenanalysen vorliegen, läßt sich erkennen, daß die interne Schwermetallbelastung der Sprosse weit über deren protoplasmatischer Toleranzgrenze liegt. So entsprechen 0,01 mMol $CuSO_4$, ein häufig bei Kupferökotypen auftretender Resistenzwert, nur 0,64 ppm Cu; 1 mMol $ZnSO_4$ entspricht 65 ppm Zn. Andererseits sind sich das Eindringen der Schwermetalle und die zellulären Entgiftungsvorgänge wohl als ein langsamer Prozeß vorzustellen, sodaß das

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Cytoplasma wohl zu keinem Zeitpunkt einer hohen (toxischen) Konzentration ausgesetzt ist, wie es im Reihenresistenzversuch der Vergleichenden Protoplasmatik der Fall ist.

Auch effektive Ausschlußmechanismen der Wurzeln oder eine Unterbindung der Translokation in den Sproß können die Schwermetalle von den oberirdischen, photosynthetisch aktiven und reproduktiven Organen fernhalten und so eine erhöhte protoplasmatische Resistenz überflüssig machen. Deutlich gemacht werden derartige pflanzliche Strategien durch die Berechnung von shoot/root-Verhältnissen, wie sie für den Ostalpenraum von PUNZ & SIEGHARDT (1993) angegeben werden. Die extrem niedrigen Resistenzwerte von *Linaria alpina* (siehe Tab. 4) auf stark schwermetallbelasteten Böden (vgl. auch PUNZ et al. 1990) könnten mit deren Exkluder-Verhalten erklärt werden. Umgekehrt weisen *Minuartia verna* und *M. gerardii*, die als Zink-„accumulator" gelten (BAKER 1981, PUNZ & SIEGHARDT 1993), eine hohe protoplasmatische Zinktoleranz der Sprosse auf (siehe Tab. 1 und 5). Bei *Silene rupestris* vom Standort Schneeberg, deren adulte Pflanzen Zink in den Sprossen akkumulieren (shoot/root-ratio 1,27; PUNZ & SIEGHARDT 1993), ist die protoplasmatische Resistenz gegen dieses Schwermetall entsprechend hoch (5 mMol, vgl. Tab. 1), wohingegen der als Excluder angesehene Ramingsteiner Galmeiökotyp (shoot/root-ratio 0,71; PUNZ & SIEGHARDT 1993) mit 0,5-2 mMol eine niedrigere Zinktoleranz aufweist.

Silene vulgaris wird wie *S. rupestris* von PUNZ & SIEGHARDT (1993) zu einer „intermediate group" gestellt. So weist der Standorttyp Bleiberg-Kreuth als Akkumulator (PUNZ & SIEGHARDT 1993) die höchste im Ostalpenraum gefundene Zinkresistenz auf (1-500 mMol, vgl. Tab. 1). Die Galmeiökotypen vom Hochobir und vom Schneeberg müssen dagegen zu den Exkludern gestellt werden (PUNZ & SIEGHARDT 1993) und zeigen auch wesentlich geringere Zinkresistenz (siehe Tab. 1). Die relativ niedrigen Resistenzwerte der Kupferökotypen Hochkönig/Troiboden, Hüttschlag und Schwaz lassen sich auch aus deren niedrigen Sproß/Wurzel-Verhältnissen für Kupfer (siehe PUNZ & SIEGHARDT 1993) erklären. Allerdings ließe die für *Silene vulgaris* aus Raibl gefundene shoot/root-ratio für Zink von 1,06 (PUNZ & SIEGHARDT 1993) eine höhere protoplasmatische Resistenz erwarten als 0,5 mMol (vgl. Tab. 1). Aus Europa außerhalb der Ostalpen liegen Untersuchungen von ERNST (1974) über den Kupfer-Zink-Ökotyp Langelsheim (nördliches Harzvorland) vor. Die Pflanzen weisen ein Blatt/Wurzel-Verhältnis von 0,79 für Kupfer und 1,05 für Zink auf (Sproß/Wurzel-Verhältnis: 0,31 für Cu und 1,29 für Zn); dementsprechend hoch sind auch die Resistenzgrenzen gegenüber Kupfer (0,04 mMol) und Zink (40 mMol, vgl. Tab. 5).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Für die Cu-toleranten Populationen von *Silene vulgaris* vom Hochkönig/Troiboden und von Hüttschlag/Tofernalm gibt MAD (1990) von Wurzelzellen Resistenzwerte an, die mit der Methode der Vergleichenden Protoplasmatik ermittelt wurden. Die Resistenzgrenzen betragen für den Ökotyp Hochkönig 0,005 mMol Cu und 0,5-5 mMol Zn, für den Ökotyp Hüttschlag 0,05 mMol Cu und 5 mMol Zn. Die Zinktoleranz der Wurzelzellen ist also höher als jene der Sproßzellen, ihre Kupfertoleranz liegt im Schwankungsbereich der Resistenzwerte der Stengelzellen.

Auf die Frage nach der letzten Ursache für Resistenz oder Empfindlichkeit des pflanzlichen Plasmas gegenüber Kupfer und Zink kann die protoplasmatische Methode keine Antwort bieten. Ihr Vorteil liegt darin, daß sie am terminalen Wirkungsort der Schwermetalle, dem Cytoplasma, ansetzt. Dort, wo für eine Art oder Gattung mehrere Befunde vorliegen, läßt sie sich gut zur Abgrenzung verschiedener schwermetalltoleranten Sippen heranziehen. Vom Resistenzaufbau — und damit der Variabilität innerhalb einer Population — vermittelt die Vergleichende Protoplasmatik damit ein wesentlich differenzierteres Bild, als es andere Kurzzeittests vermitteln können.

Literatur

ANTONOVICS J., BRADSHAW A. D. & TURNER R. G., 1971: Heavy metal tolerance in plants. Adv. Ecological Research 7, 1-85.

BAKER A. J. M., 1981: Accumulators and excluders — strategies in the response of plants to heavy metals. J. Plant Nutr. 3, 643-654.

BAKER A. J. M., 1987: Metal tolerance. New Phytol. 106, 93-111.

BAKER A. J. M. & WALKER P. L., 1989: Physiological responses of plants to heavy metals and the quantification of tolerance and toxicity. Bioavailability 1, 7-17.

BARCELO J. & POSCHENRIEDER C., 1990: Plant water relations as affected by heavy metal stress: a review. J. Plant Nutr. 13, 1-37.

BAUMEISTER W., ERNST W. & RÜTHER F., 1967: Zur Soziologie und Ökologie europäischer Schwermetallgesellschaften-Pflanzengesellschaften. Forschungsber. Land. Nordrhein-Westfalen 1803, 1-46.

BIEBL R., 1947: Die Resistenz gegen Zink, Bor und Mangan als Mittel zur Kennzeichnung verschiedener pflanzlicher Plasmasorten. Sitzgs.ber. Oesterr. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl. I 155, 145-157.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

BIEBL R., 1948: Weitere chemische Resistenzuntersuchungen an pflanzlichen Plasmen. Anzeiger Österr. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl. 15, 239-242.

BIEBL R., 1950: Vergleichende chemische Resistenzstudien an pflanzlichen Plasmen. Protoplasma 39, 1-13.

BIEBL R. & ROSSI-PILLHOFER W., 1955: Die Änderung der chemischen Resistenz pflanzlicher Plasmen mit dem Entwicklungzustand. Protoplasma 44, 113-135.

BRADSHAW A. D., 1952: Populations of *Agrostis tenuis* resistant to lead and zinc poisoning. Nature 169, 1098.

BRADSHAW A. D. & MCNEILLY T., 1981: Evolution and pollution. Studies in Biology 130. E. Arnold, London.

ERNST W., 1974: Schwermetallvegetation der Erde. G. Fischer, Stuttgart.

ERNST W. H. O., 1982: Schwermetallpflanzen. In: KINZEL H. (Ed.), Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel, p. 472-506. E. Ulmer, Stuttgart.

ERNST W. H. O. & JOOSSE-VAN DAMME N. G., 1983: Umweltbelastung durch Mineralstoffe. Biologische Effekte. G. Fischer, Stuttgart.

FISKESJÖ G., 1988: The Allium test — an alternative in environmental studies: the relative toxicity of metal ions. Mutation Research 197, 243-260.

GRIES B., 1966: Zellphysiologische Untersuchungen über die Zinkresistenz bei Galmeiökotypen und Normalformen von *Silene cucubalus* WIB. Flora B 156, 271-290.

GRIES B., 1968: Über die Zinkresistenz der Schwermetallform von *Silene cucubalus* var. *humilis* im Laufe der Vegetationsperiode. Ber. Dt. Bot. Ges. 81, 276-285.

HARTL H., KNIELY G., LEUTE G. H., NIKLFELD H. & PERKO M., 1992: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Kärntens. Naturwiss. Ver. f. Kärnten Klagenfurt.

HEIMANS J., 1961: Taxonomic, phytogeographical and ecological problems round *Viola calaminaria*, the zinc violet. Publ. Nat. Genootsch. Limburg 12, 55-71.

HÖFLER K., 1932: Vergleichende Protoplasmatik. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 50, 53-57.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

HOMER J. R., COTTON R. & EVANS E. H., 1980: Whole leaf fluorescence as a technique for measurements of tolerance of plants to heavy metals. Oecologia 45, 88-89.

JOOSSE E. N. G. & VAN STRAALEN N. M., 1991: Developments and present status of terrestrial ecotoxicology. In: ROZEMA J. & VERKLEIJ J. A. C. (Eds.), Ecological responses to environmental stresses, p. 210-218. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.

KÖRBER-ULRICH S. M., 1987: Abgrenzung verschiedener Schwermetall- und Normalsippen von *Silene vulgaris* (MOENCH) GARCKE aufgrund ihrer protoplasmatischen Resistenz gegen verschiedene Schwermetallsalze. Poster, 8. Tagung ÖAPP Salzburg.

KÖRBER-ULRICH S. M., 1989: Resistenz von *Silene vulgaris* und *Saxifraga stellaris* an Schwermetallstandorten Südtirols und des Trentino. In: PUNZ W. & WIESHOFER I. (Red.), Experimentell-ökologischer Freilandkurs Südtirol: Protokoll, Zellphysiologischer Teil. Inst. f. Pflanzenphysiologie, Univ. Wien.

KÖRBER-ULRICH S. M., 1990: Comparative studies on metal tolerance and metal uptake in *Silene vulgaris*. Phyton 30, 323-324.

KÖRBER-ULRICH S. M., in Vorb.: Resistenzphysiologische Untersuchungen an Schwermetall- Serpentin- und Normalpopulationen von *Silene vulgaris* MOENCH (GARCKE) im österreichischen und italienischen Ostalpenraum. Diss. Univ. Wien.

LAUSI D. & CUSMA VELARI T., 1986: Caryological and morphological investigations on a new zinc violet. Studia geobotanica 6, 123-129.

LEVITT J., 1972: Responses of plants to environmental stress. Academic Press, New York.

LEVITT J., 1980: Responses of plants to environmental stress. 2nd Ed. Academic Press, New York.

MAD R., 1990: Untersuchungen an schwermetallbelasteten Wurzeln von *Silene vulgaris* (MOENCH) GARCKE. Diss. Univ. Wien.

MATHYS W., 1975: Enzymes of heavy-metal-resistant and non-resistant populations of *Silene cucubalus* and their interaction with some heavy metals in vitro and in vivo. Physiol. Plant. 33, 161-165.

PRIBIK E., 1947: Das Resistenzverhalten verschiedener pflanzlicher Plasmen gegenüber einigen Spurenelementen. Diss. Univ. Wien.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

PRINGSHEIM E. G., 1924: Über Plasmolyse durch Schwermetallsalze. Beih. Bot. Cbl. 41, 1-14.

PUNZ W., 1988: Standorte von Schwermetallvegetation in Österreich. Symp. Synanthropic Flora and Vegetation V (Martin/CSSR), 209-219.

PUNZ W., 1991: Zur Flora und Vegetation über schwermetallhaltigem Substrat im Ostalpenraum — Eine Übersicht. Verh. Zool. Bot. Ges. Österreich 128, 1-18.

PUNZ W., 1992: Schwermetallstandorte im Ostalpenraum und ihre Vegetation. Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck 79, 67-80.

PUNZ W. & SIEGHARDT H., 1993: The response of roots of herbaceous plant species to heavy metals. Environ. Exp. Bot. 33, 85-98.

PUNZ W., KOVACS G., MAUTHNER G., SAPELZA W., ULRICH S. M., WIELÄNDER B. & WIESHOFER I., 1990: Zur Ökologie und Ökophysiologie der Vegetation im Bereich des Bergbaugebietes St. Martin am Schneeberg im Passeier. Schlern 64, 480-515.

REPP G., 1963: Die Kupferresistenz des Protoplasmas höherer Pflanzen auf Kupfererzböden. Protoplasma 57, 643-657.

RÜTHER F., 1967: Vergleichende physiologische Untersuchungen über die Resistenz von Schwermetallpflanzen. Protoplasma 38, 225-244.

SAUKEL J., 1980: Ökologische, soziologische, systematische und physiologische Untersuchungen an Pflanzen der Grube „Schwarzwand" im Großarltal (Salzburg). Diss. Univ. Wien.

SCHILLER W., 1974: Versuche zur Kupferresistenz bei Schwermetallökotypen von *Silene cucubalus* WIB. Flora 163, 327-341.

SCHINDLER H., 1943: Protoplasmatod durch Schwermetallsalze. Protoplasma 38, 225-244.

SCHLEE D., 1992: Ökologische Biochemie. Fischer, Jena.

SEARCY K. B. & MULCAHY D. L., 1985: The parallel expression of metal tolerance in pollen and sporophytes of *Silene dioica* (L.) CLAIRV., *Silene alba* (MILL.) KRAUSE and *Mimulus guttatus* DC. Theor. Appl. Genet. 69, 597-602.

SISSOLAK M., 1984: Ökophysiologische Untersuchungen von Pflanzen an kupferbelasteten und unbelasteten Standorten im Gebiet von Hüttschlag (Salzburg). Diss. Univ. Wien.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

STEBBINS G. L., 1952: Variation and evolution in plants. New York.

URL W., 1956: Über Schwermetall-, zumal Kupferresistenz einiger Moose. Protoplasma 46, 768-793.

URL W., 1971: The site of penetration resistance to water in plant protoplasts. Protoplasma 72, 427-447.

WILKINS D. A., 1957: A technique for the measurement of lead tolerance in plants. Nature 180, 37-38.

WILKINS D. A., 1978: The measurement of tolerance to edaphic factors by means of root growth. New Phytol. 80, 623-633.

WOOLHOUSE H. W., 1983: Toxicity and tolerance in the responses of plants to metals. In: LANGE O. L., NOBEL P. S., OSMOND C. B. & ZIEGLER H. (Eds.), Encyclopedia of Plant Physiology (New Series) 12 C, p. 245-300. Springer Verlag, Berlin.

Manuskript eingelangt: 1993 04 23

Anschrift der Verfasser: Ass.-Prof. Mag. Dr. Wolfgang F. PUNZ und Sigrid M. KOERBER-ULRICH, Institut für Pflanzenphysiologie der Universität Wien, A-1091 Wien, Althanstraße 14.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: 130

Autor(en)/Author(s): Punz Wolfgang, Koerber-Ulrich Sigrid M.

Artikel/Article: Resistenzökologische Befunde zu Schwermetallbewohnenden Pflanzen im Ostalpenraum 201-224