



Von den Erzpflanzen zu den Metallophyten

WOLFGANG PUNZ*)

*Geschichte der Erdwissenschaften
Lagerstätten
Metallophyten*

Inhalt

Zusammenfassung	101
Abstract	101
1. Erste Beobachtungen	101
2. Beschreibungen zwischen 18. und 20. Jahrhundert	102
3. Mechanismen der Schwermetallresistenz	102
Literatur	103

Zusammenfassung

Naturwissenschaftler des 16. Jahrhunderts haben erstmals „Erzpflanzen“ beobachtet, die ausschließlich auf metallhaltigen Böden wachsen. Wie dieser kurze historische Rückblick zeigt, stammen die meisten Veröffentlichungen aus den letzten 150 Jahren und beinhalten sowohl Beschreibungen von Serpentinophyten, von Kupfer- und Galmei-Flora als auch Schwermetall-Analysen und Untersuchungen über die Schwermetallresistenz von Pflanzen. Metallophyten werden am besten definiert über ihre Fähigkeit, Populationen auf Standorten mit erhöhten Metall-Gehalten im Boden aufrechtzuerhalten. Diese Fähigkeit tritt vermehrt bei bestimmten Pflanzenfamilien auf, ist jedoch nicht an eine bestimmte pflanzensoziologische Klasse gebunden.

Abstract

Scientists of the 16th century were the first to observe „Erzpflanzen“ growing exclusively on heavy metal containing soil. As can be shown in our brief historical review, the utmost number of publications dated from the last 150 years giving descriptions of serpentinophytes, copper and calamine flora as well as heavy metal analyses and investigations on metal resistance of plants. Metallophytes may be defined best as being able to keep up a population on localities with increased soil metal contents. Some plant families seem to have this capability though there is no single phytosociological class.

1. Erste Beobachtungen

Wir dürfen annehmen, dass die Bergleute schon früh Beziehungen zwischen dem Pflanzenbewuchs einerseits und dem Vorhandensein von Erzgängen andererseits erkannt haben. Schriftliche Belege hierfür finden sich jedoch erst im 16. Jahrhundert.

Der Chemnitzer Stadtarzt und Bürgermeister Georg AGRICOLA schreibt in seinem 1556 erschienenen Buch „De re metallica libri XII“ (zitiert nach AGRICOLA [1994]):

„... muß man auf die Bäume achten, deren Blätter im Frühling bläulich oder bleifarben sind, deren Zweigspitzen vornehmlich schwärzlich oder sonst unnatürlich gefärbt sind ... auch wächst auf einer Linie, in der sich ein Gang erstreckt, ein gewisses Kraut oder eine gewisse Pilzart ... dies sind die Hilfsmittel der Natur, durch die Gänge gefunden werden“.

Wenige Jahre später beschreibt Johann THALIUS in seiner „Silva Hercynica“ (zitiert nach ERNST [1965]) eine Pflanze (es handelt sich um die Frühlings-Sternmiere *Minuartia verna*), welche

„... reperitur locis asperis ... potissimum circa officinas metallicas ad acervos recrementorium metallicorum“.

Und in Italien, in der Toskana, beobachtet 1583 ein Botaniker aus Florenz, Andrea CESALAPINO, das allgegenwärtige Vorkommen von *Alyssum bertolonii* (als solche erst später benannt) auf den „schwarzen“ Serpentiniten des Oberen Tibertales („De Plantis Libri“, zitiert nach BROOKS, 1998).

MARANTA entdeckt 1559 den nach ihm benannten Farn in den Euganeen (nach GAMS [1975]).

Vortrag beim 3. Symposium „Geschichte der Erdwissenschaften in Österreich“, 27.–29. September 2001, Hallstatt, Oberösterreich.

*) Ass.-Prof. Mag. Dr. WOLFGANG PUNZ, Institut für Ökologie und Naturschutz der Universität Wien, Althanstraße 14, A 1090 Wien.

2. Beschreibungen zwischen dem 18. und 20. Jahrhundert

Nach dieser Häufung von Beobachtungen vergehen fast zwei Jahrhunderte, bis der Schweizer Botaniker A. v. HALLER auf seiner Harzreise (1738) erneut zwei Schwermetallpflanzen an den Erzgruben von Klausthal entdeckt, die später nach ihm benannt werden: *Cardaminopsis halleri* und *Armeria halleri*.

Ebenfalls im 18. Jahrhundert werden verschiedentlich „Erzflechten“ beschrieben, so von den Deutschen J.G. GMELIN und G.H. WEBER und den Schweden E. ACHARIUS und G. WAHLENBERG. Noch vor der Wende zum 19. Jahrhundert entdeckt F.X. v. WULFEN

„... in Valle Raiblensis copiose prope fodinas calaminarias ...“

also bei den Blei- und Zinkgruben von Raibl in den Karnischen Alpen eine Erzcrucifere, die heute als ssp. *cepaefolium* zum Rundblatt-Täschelkraut *Thlaspi rotundifolium* gestellt wird. Und 1814 entdeckt der Salzburger Oberbergerrat M. MIELICHHOFER bei Hüttschlag im Großarlthal jene Kupfermoosgattung, welche heute seinen Namen trägt (das Vorstehende nach GAMS, 1966).

All diese Beobachtungen sind rein phänomenologisch, denn zu Beginn des 19. Jahrhunderts sind die Vorstellungen von der physiologischen Bedeutung der Bodenminerale noch recht vage. Wohl stellt H.F. LINK schon 1789 fest:

„Constat enim herbas in solo sicco calcareo provenientes, ab aliis in loco humido argillosos natis diversas esse.“ („Es steht nämlich fest, dass die Pflanzen, die auf trockenem Kalkboden vorkommen, von den anderen, die auf feuchtem tonigem Boden entstehen, verschieden sind.“)

Bei dem bereits erwähnte WAHLENBERG findet sich in der „Flora Carpatorum“ (1814) ein Kapitel mit der Überschrift

„De indole rupium et soli earumque opinata affectu in vegetatione“ („Über die Eigenart der Gesteine und des Bodens und ihren vermutlichen Einfluß auf die Vegetation“). Übersetzungen bei KINZEL, [1982]).

Aber erst mit dem österreichischen Arzt und Botaniker F. UNGER, der in seinen berühmten Beobachtungen über die unterschiedliche Vegetation auf Kalk und Silikat im Raum Kitzbühel (1836) als einer der ersten den Boden als (kausal gedacht) Grund für eine spezifische Flora versteht, können wir den Beginn einer ökophysiologischen Betrachtungsweise dieses Problems datieren.

In der Folge nimmt die Zahl der Beobachtungen rasch zu. 1845 beschreibt J. GAY einen westalpinen Kreuzblütler von den Eisengruben bei Cogne in der Grajischen Alpen, der später nach dem Mitentdecker E. THOMAS *Aethionema thomasianum* benannt wird. SCHIMPER entdeckt 1840, wieder an der Schwarzwand, ein weiteres Kupfermoos, welches heute *Merceya* (= *Scopelophila*) *ligulata* heißt (nach GAMS [1966]).

Auf geologischer Seite (die heute bestehenden Teildisziplinen sind noch nicht ausgebildet, die Wissenschaftler sind meist noch universell interessiert; vgl. hierzu die Ausführungen bei TOLLMANN [1986]) ist es nach UNGER vor allem STUR, welcher auf seinen ausgedehnten Kartierungen auch immer wieder auf die Abhängigkeit des Bewuchses vom Untergrund achtet (exemplarisch hiefür der Titel einer seiner Arbeiten: „Über den Einfluß des Bodens auf die Verteilung der Pflanzen“ [STUR, 1856]) und später KERNER v. MARILAUN. Der Letztgenannte ist einer der ersten, der im 19. Jahrhundert die Besonderheit der Serpentinflora beachtet hat; noch früher sind allerdings die entsprechenden Beobachtungen der italienischen Botaniker BERTOLONI (1806) und VIVIANI (vgl. GAMS [1975]) sowie AMIDEI (1841) zu datieren.

Ein weiteres Hauptarbeitsgebiet in der Erforschung von Serpentinegebieten bildet die nächsten Jahrzehnte der Balkan, beginnend mit den Arbeiten von SENDTNER (1847; Entdecker der erst später als solche beschriebenen *Halacsysa sendtneri*), PANČIĆ (1859) und BALDACCI (ab 1892, kleine Bibliographie bei HORVAT et al. [1974]). Italien, Österreich und der Balkan bilden bis weit ins 20. Jahrhundert einen Schwerpunkt in der Beschäftigung mit der Serpentinflora (Überblick bzw. Zusammenfassungen u.a. bei PICHISERMOLLI [1948], KRAUSE [1958]; HORVAT et al. [1974]; WENDELBERGER [1975], GAMS [1975]; JUSTIN [1993]). Daneben wächst auch anderwärts das Interesse (RUNE [1953] für Skandinavien, KRUCKEBERG [erstmalig 1950]; WHITTACKER et al. [1954] für Nordamerika); die jüngeren Zusammenfassungen zum Thema sind alle angelsächsische Provenienz (PROCTOR & WOODSELL [1975], mit einer historischen Tabelle; BROOKS [1987], BAKER & REEVES [1992], ROBERTS & PROCTOR [1992]).

Neben die ursprüngliche wissenschaftliche Neugier tritt im 19. Jahrhundert gerade bei der hier vorgestellten Thematik die Frage nach praktischen Aspekten, der „Umsetzbarkeit“. Zunächst ist hier an die geochemische Prospektion, also die Suche nach Erzlagerstätten gedacht: die Schwermetallpflanzen als „Indikatoren“, als Anzeiger von erhöhten Schwermetallen im Substrat, von „geochemischen Anomalien“. Der Begriff der „Erzpflanzen“ wird 1882 von ANDRAE, derjenige der „Schwermetallpflanzen“ 1926 von WEIN geprägt (erst 1963 folgen DUVIGNEAUD & DENAYER-DESMET mit dem Terminus „Metallophyten“).

Aus der Vorstellung, dass der Pflanzenwuchs durch das dominierende Schwermetall des Substrats geprägt werde, entstehen Namen wie Galmeipflanzen (Zinkpflanzen; BAUMANN [1885], SCHIMPER [1908], LINSTOW [1929]), Cuprophyten (Kupferpflanzen; BAILEY [1898], LINSTOW [1929], DUVIGNEAUD & DENAYER-DESMET [1963], WILD [1968]), Cobaltophyten (Kobaltpflanzen; DUVIGNEAUD [1959]), Nickelophyten (Nickelpflanzen; WILD [1970]) usw. Zu Letzteren sei erwähnt, dass für die Serpentinophyten anfänglich die Bedeutung des erhöhten Nickelgehalts überschätzt wurde, während man heute – nicht zuletzt unter Einbeziehung der bodenphysikalischen Eigenschaften – eher von einem ganzen Serpentin-Faktorenkomplex spricht. Unter dem genannten Blickwinkel (der „Nutzung“ als „Indikatorpflanzen“) werden fleißig Analysendaten zu Pflanzen- und Bodenschwermetallgehalten gesammelt (Höhepunkt wohl: LINSTOW, 1929 und sein Werk „Bodenanzeigende Pflanzen“). Während der Aspekt der Prospektion für geochemisch gut untersuchte Gebiete wie Mitteleuropa zurücktritt, belebt sich in jüngster Zeit die Hoffnung auf Phytoremediation und Phytomining, also die Schwermetallextraktion aus Böden mit Hilfe von „hyperakkumulierenden“ Pflanzen (Begriff von BROOKS et al. [1977], Zusammenfassung bei BROOKS [1998]; für Österreich zuletzt WENZEL & JOCKWER [1999], PUNZ [2001]).

3. Mechanismen der Schwermetallresistenz

Über diese reinen Beobachtungen und Analysen hinaus schreitet das Verständnis für die Mechanismen der Schwermetallresistenz – also die Antwort auf die Frage, wie denn eigentlich die Pflanzen mit den Schwermetallen fertig werden – nur langsam fort.

Eine wirklich profunde, umfassende ökologische und physiologische Deutung der Kalk/Silikatproblematik, die bereits bei UNGER (1836) angeklungen ist, findet sich wohl erst bei KINZEL (1982; hier auch das Physiotypenkonzept, vgl. ALBERT et al. [2000]). BAKER benennt 1981 bzw. 1987 die grundlegend verschiedenen Strategien der Pflanzen im Umgang mit den Schwermetallen und bezeichnet die

Typen des „Akkumulator“ (Speicherung in oberirdischen Organen) und – im Gegensatz dazu – des „Excluder“ („Zurückhalten“ der Schwermetalle im Wurzelbereich). Heute ist weitgehend akzeptiert, dass es auf dem Weg der Schwermetalle von der Wurzel (Aufnahme über die Wurzel) bis zum Spross bzw. Blatt zahlreiche Möglichkeiten der Pflanze gibt, ihre Schwermetallresistenz zu aktualisieren; dies kann u.a. durch Ausfällen im Wurzelbereich, Transportverhinderung an der Wurzelendodermis, „Pufferung“ durch Produktion von Gegenionen, Phytochelatoren und dergleichen, Festlegung in der Zellwand, erhöhte protoplasmatische Schwermetalltoleranz (PUNZ & KÖRBER-ULRICH [1993]; zur Resistenzterminologie vgl. LEVITT [1972]) und sogar Exkretion der Schwermetalle (über Drüsen oder Abwurf von Organen geschehen (vgl. hiezu SCHLEE [1992]; PUNZ & SIEGHARDT [1993])).

Mit dem zunehmenden Verständnis für die physiologischen Gegebenheiten der Schwermetallresistenz wandelt sich auch das Konzept der Schwermetallflora bzw. -vegetation. Schon bald nach der Entdeckung von „Erzpflanzen“ setzt sich die Erkenntnis durch, dass – in unserem Gebiet – nur wenige Arten ausschließlich an schwermetallhaltige Substrate gebunden sind (für Österreich sind dies neben Schwermetallflechten und Kupfermoosen zwei Galmeiendemiten sowie einige Serpentinpflanzen; vgl. PUNZ [1995]).

Um den Grad der „Bindung“ an Schwermetallböden zu charakterisieren, behilft man sich zunächst mit Begriffen aus der Vegetationskunde (vgl. BRAUN-BLANQUET [1964]), so wie man auch von kalksteten, -liebenden und -meidenden Pflanzen spricht; wird die Skalierung des „Treuegrads“ benutzt, so liest man von serpentintreuen, -festen, -holden, -vagen und -fremden Arten.

Mit zunehmender Anzahl der Autoren, welche sich mit dem Thema beschäftigen, wächst auch die Fülle der Klassifikationen (Zusammenstellung u.a. bei ANTONOVICS et al. [1971]). So schreibt MALYUGA (1964) im Hinblick auf die Zeigereigenschaft der Schwermetallpflanzen von „universalen“ und „lokalen“ Indikatoren; DUVIGNEAUD & DENAYER-DESMET (1963; ergänzt von WILD [1968]) stellen die „Metallophyten“ den „Metallophilen“ und „Metalloresistenten“ gegenüber.

Und LAMBINON & AUQUIER (1964) verfeinern dieses System noch weiter, indem sie das Begriffspaar (Eu-)Metallophyt („found only on metal contaminated soil“) und Pseudometallophyt („taxa occurring both on contaminated soils and on normal soils in the same region“) in „absolute/local metallophytes“ einerseits, in „elective/indifferent/accidental pseudometallophytes“ andererseits untergliedern.

Noch GAMS (1975) bringt gute Gründe für eine Revision der Serpentinophytenterminologie und schlägt vor, die serpentinsteten Pflanzen als „stenoophiolithophil“ (von Ophiolithos = Schlangenstein; der geologisch/mineralogische Ophiolithbegriff deckt sich nur zum Teil mit dem hier verwendeten „ökologischen“), die Serpentinholden als „euryophiolithophil“, und die Serpentinmeidenden als „ophiolithophob“ zu bezeichnen.

Im Gegenzug macht sich jedoch die Erkenntnis breit, dass keine derartige Klassifikation haltbar ist und dass die vermuteten Erzpflanzen auch ganz gut ohne Schwermetall auskommen können, sondern lediglich auf den – konkurrenzschwachen – Erzböden schwermetallresistente Sippen bzw. Ökotypen ausgebildet haben. Schon GAMS (1966) beschreibt Erzpflanzen einfach als

„... Pflanzen, die besonders regelmäßig bzw. ausschließlich auf Unterlagen wachsen, welche ... Schwermetallelemente ... in großer Menge enthalten.“

BAKER (1981) vermutet, dass

„... the presence of a species or a race on metal-contaminated soil implies that it is tolerant of metal toxicity.“

Nota bene sei hier angemerkt, dass sich die saubere terminologische Trennung des Resistenzbegriffs durch LEVITT (1972), der die Vermeidungsstrategie („avoidance“) dem Ertragen („tolerance“) durch das Protoplasma gegenüberstellt, in der Praxis nicht durchgesetzt hat. GELDMACHER (1984) meint, dass

„... auf Schwermetallböden nur solche Pflanzen gedeihen können, welche eine genetische Toleranz gegenüber diesen Metallen besitzen“.

Schließlich formulieren ERNST et al. (1990) die vielleicht geschmeidigste Definition von Metallophyten als

„... Pflanzen, welche eine Population in einer Umgebung mit erhöhtem Schwermetallgehalt aufrechterhalten können ...“

oder, mit anderen Worten, dort überleben können.

Dass die Anzahl der „eumetallophytischen“ Arten im Gebiet extrem niedrig ist, wurde bereits erwähnt. Von deren verwandtschaftlicher Beziehung gilt, was BAKER (1987) geschrieben hat:

„Tolerance has arisen independently in the full spectrum of families; no obvious phylogenetic relationships are apparent.“

Allerdings (vgl. PUNZ [1995]) gibt es einerseits systematische Gruppen, welche eine größere Anzahl schwermetallresistenter Gattungen und Arten aufweisen (so etwa die Kreuzblütler und die Nelkengewächse) und andererseits solche, die um Schwermetallstandorte gewissermaßen „eine Bogen machen“. In diese Richtung argumentieren KRUCKEBERG & KRUCKEBERG (1990):

„Some taxonomic groups indeed have a metallophytic potential ... while ... entire families appear to avoid metaliferous substrata“.

Die Zahl der für Schwermetallstandorte im mitteleuropäischen Bereich und noch mehr in unserem Ostalpenraum, charakteristischen Pflanzengesellschaften ist nur gering, und gemäß der Revision von PUNZ & MUCINA (1997) gehören diese – anders als seit einem halben Jahrhundert (so auch in dem unübertroffenen Sammelwerk von ERNST (1974) „Schwermetallvegetation der Erde“) vermutet wird – auch nicht einer einzigen pflanzensoziologischen „Klasse“ (den *Violetea calaminariae*) an. Die weitergehende Aufklärung derartiger Beziehungen gehört, neben den noch unerforschten ökophysiologischen Aspekten der Schwermetallresistenz und den erwähnten „modernen“ Disziplinen der Phytoremediation, ebenfalls zum Forschungsfeld jener Wissenschaftler, die der Faszination, welche von den pflanzlichen Überlebenskünsten auf phytotoxischen, lebensfeindlichen Metallböden ausgeht, erlegen sind.

Literatur

- ALBERT, R., PFUNDNER, G., HERTENBERGER, G., KÄSTENBAUER, T. & WATZKA, M. (2000): The physiotype approach to understanding halophytes and xerophytes. – In BRECKLE, S., SCHWEIZER, B. & ARNDT, U. (eds.): Ergebnisse weltweiter ökologischer Forschung – Beiträge des 1. Symposiums der A.F.W.-Schimper-Stiftung. – 69–87, Stuttgart (G. Heimbach).
- ANDRAE, C.J. (1882): Mitteilung über *Arabis halleri*. – Corr.blatt Verhandl. Naturhist. Ver. preuß. Rheinlande Westfalen, **39**, 108–110.
- ANTONOVICS, J., BRADSHAW, A.D. & TURNER, R.G. (1971): Heavy metal tolerance in plants. – *Advances Ecol. Res.*, **7**, 1–85.
- AGRICOLA, G. (1994): Vom Berg- und Hüttenwesen. – München (dtv reprint).
- AMIDEI, G. (1841): Specie di piante osservate nei terreni serpentinosi. – *Atti 3a. Riunione Scienziati Italiani*, 523–524, Firenze.
- BAILEY, F.M. (1898): The copper plant. – *Bot. Zbl.*, **76**, 104.
- BAKER, A.J.M. (1981): Accumulators and excluders – strategies in the response of plants to heavy metals. – *J. Plant Nutrition*, **3**, 643–654.

- BAKER, A. J. M. (1987): Metal tolerance. – *New Phytol.*, **106**, 93–111.
- BAKER, A.J.M. & REEVES, R.D. (1992): The vegetation of ultramafic (serpentine) soils. – Intercept Andover Hampshire.
- BAUMAN, A. (1885): Das Verhalten von Zinksalzen gegen Pflanzen und im Boden. – *Landw. Versuchsstation*, **31**, 1–53.
- BERTOLONI, A. (1806): *Rariorum Italiae plantarum Decas secunda*. – Pisa.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. – Wien (Springer).
- BROOKS, R.R. (1987): *Serpentine and its vegetation*. – London – Sydney (Croom Helm).
- BROOKS, R.R. (ed.) (1998): *Plants that hyperaccumulate heavy metals*. – CAB International Oxon, New York.
- BROOKS, R.R., LEE, J., REEVES, R.D. & JAFFRÉ, T. (1977): Detection of nickeliferous rocks by analysis of herbarium specimens of indicator plants. – *J. Geochemical Exploration*, **7**, 49–57.
- DUVIGNEAUD, P. (1959): Plantes „cobaltophytes“ dans le Haut-Katanga. – *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, **91**, 111–134.
- DUVIGNEAUD, P. & DENAYER-DESMET, S. (1963): Cuivre et végétation au Katanga. – *Bull. soc. roy Bot. Belg.*, **96**, 93–224.
- ERNST, W. (1965): Ökologisch-soziologische Untersuchungen der Schwermetall-Pflanzenengesellschaften Mitteleuropas unter Ein-schluß der Alpen. – *Abhandlungen des Landesmuseums für Naturkunde Münster/Westfalen*, **27**, 1–54.
- ERNST, W. (1974): *Schwermetallvegetation der Erde*. – Stuttgart (G. Fischer).
- ERNST, W.H.O. (1982): *Schwermetallpflanzen*. – In: KINZEL, H., *Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel*. – 472–506, Stuttgart (Ulmer).
- ERNST, W.H.O., SCHAT, H. & VERKLEJ, J.A.C. (1990): Evolutionary biology of metal resistance in *Silene vulgaris*. – *Evol. Trends Plants*, **4**, 45–51.
- GAMS, H. (1966): *Erzpflanzen der Alpen*. – *Jb. Ver. z. Schutz d. Alpenpflanzen u. -tiere*, **31**, 65–73.
- GAMS, H. (1975): *Vergleichende Betrachtung europäischer Ophiolith-Floren*. – *Veröff. Geobotan. Inst. ETH*, **55**, 117–140.
- GELDMACHER V. MALLINCKRODT, M. (1984): *Ökogenetik*. – In: MERIAN, E. (ed.): *Metalle in der Umwelt*. – 249–252, Verlag Chemie.
- HALLER, A.v. (1738): *Iher hercynicum*. – Neudruck in *Opuscula botanica*, Göttingen 1741.
- HORVAT, I., GLAVAC, V. & ELLENBERG, H. (1974): *Vegetation Südosteuropas (= Geobotanica selecta 4)*. – Stuttgart (Fischer).
- JUSTIN, Ch. (1993): *Über bemerkenswerte Vorkommen ausgewählter Pflanzensippen auf Serpentinstandorten Österreichs, Sloweniens sowie der Tschechischen Republik*. – *Linzer biol. Beitr.*, **25**, 1033–1091.
- KINZEL, H. (1982): *Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel*. – Stuttgart (Ulmer).
- KRAUSE, W. (1958): *Andere Bodenspezialisten*. – In: RUHLAND, W. (ed.): *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, **IV**, 755–806, Berlin (Springer).
- KRUCKEBERG, A.R. (1950): *An experimental enquiry into the nature of endemism on serpentine soil*. – PhD thesis Univ. of California, Berkeley.
- KRUCKEBERG, A.R. & KRUCKEBERG, A.L. (1990): *Endemic metallophytes: their taxonomic, genetic and evolutionary attributes*. – In: SHAW, J. (ed.): *Evolutionary aspects of heavy metal tolerance in plants*, 301–312, Boca Raton (CRC Press).
- LAMBINON, J. & AUQUIER, P. (1964): *La végétation des terrains calaminaires de la Wallonie Septentrionale et de la Rhenanie Aixoise. Types chorologiques et groupes ecologiques*. – *Natura mosana*, **16**, 113–131.
- LEVITT, J. (1972): *Responses of plants to environmental stress*. – New York (Academic Press).
- LINK, H.F. (1789): *Flora Goettingensis specimen sistens vegetabilia saxo calcareo propria*. – *Diss. Univ. Göttingen*.
- LINSTOW, O. v. (1929): *Bodenanzeigende Pflanzen*. – *Abh. Preuß. Geol. Landesanstalt*, **114**.
- MALYUGA, D.P. (1964): *Biogeochemical Methods of Prospecting*. – New York (Interscience Publ.).
- PANČIČ, J. (1859): *Die Flora der Serpentinberge in Mittel-Serbien*. – *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien*, **9**, 139–150.
- PICHI-SERMOLLI, R. (1948): *Flora e vegetazione delle serpentine e delle altre ofioliti dell'alta valle del Tevere (Toscana)*. – *Webbia*, **6**, 1–380.
- PROCTOR, J. & WOODSELL, S.R.J. (1975): *The ecology of serpentine soils*. – *Adv. ecol. Res.*, **9**, 255–366.
- PUNZ, W. (1995): *Metallophytes in the Eastern Alps. With special emphasis on higher plants growing on calamine and copper localities*. – *Phyton*, **35**, 295–309.
- PUNZ, W. (2001): *Schwermetallakkumulierende und –hyperakkumulierende Pflanzen auf Bergbaustandorten im Ostalpenraum*. – *Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich*, **137**, 129–136.
- PUNZ, W. & KÖRBER-ULRICH, S.M. (1993): *Resistenzökologische Befunde von Pflanzen an Schwermetallstandorten im Ostalpenraum*. – *Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich*, **130**, 201–224.
- PUNZ, W. & MUCINA, L. (1997): *Vegetation on anthropogenic metalliferous soils in the Eastern Alps*. – *Folia Geobot. Phytotax.*, **32**, 283–295.
- PUNZ, W. & SIEGHARDT, H. (1993): *The response of roots of herbaceous plant species to heavy metals*. – *Env. Exp. Bot.*, **33**, 85–98.
- ROBERTS, B.A. & PROCTOR, J. (1992): *The ecology of areas with serpentinized rocks. A world view*. – Dordrecht (Kluwer Acad. Publ.).
- RUNE, O. (1953): *Plant life on serpentines and related rocks in the north of Sweden*. – *Acta Phytogeogr. Suec.*, **31**, 1–139.
- SCHIMPER, A.F.W. (1908): *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. – Jena (Fischer).
- SCHLEE, D. (1992): *Ökologische Biochemie*. – Berlin (Springer).
- SENDTNER, O. (1848): *Reise nach Bosnien*. – Stuttgart.
- STUR, D. (1856): *Über den Einfluß des Bodens auf die Vertheilung der Pflanzen*. – *Sitzber. kais. Akad. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Cl.*, **20**, 71–149.
- TOLLMANN, A. (1986): *Geologie von Österreich III*. – Wien (Deuticke).
- UNGER, F. (1836): *Über den Einfluß des Bodens auf die Verteilung der Gewächse, nachgewiesen in der Vegetation des nordöstlichen Tirols*. – Wien (Rohrman & Schweigerd).
- WAHLENBERG, G. (1814): *Flora Carpatorum*. – Göttingen.
- WEIN, K. (1926): *Die Beziehungen zwischen Erzvorkommen und Pflanzenverbreitung in Deutschland*. – *Naturforscher*, **3**, 240–243.
- WENDELBERGER, G. (1975): *Die Serpentinpflanzenvorkommen des Burgenlandes in ihrer pflanzengeographischen Stellung*. – *Wiss. Arb. Bgld.*, **53**, 5–20.
- WENZEL, W.W. & JOCKWER, F. (1999): *Accumulation of heavy metals in plants grown on mineralised soils of the Austrian Alps*. – *Environmental Pollution*, **104**, 145–155.
- WHITTACKER, R.H., WALKER, R.B. & KRUCKEBERG, A.R. (1954): *The ecology of serpentine soils*. – *Ecology*, **35**, 251–288.
- WILD, H. (1968): *Geobotanical anomalies in Rhodesia. 1. Vegetation of copper-bearing soils*. – *Kirkia*, **7**, 1–71.
- WILD, H. (1970): *Geobotanical anomalies in Rhodesia. 3. The vegetation of nickel-bearing soils*. – *Kirkia*, **7**, Suppl., 1–70.